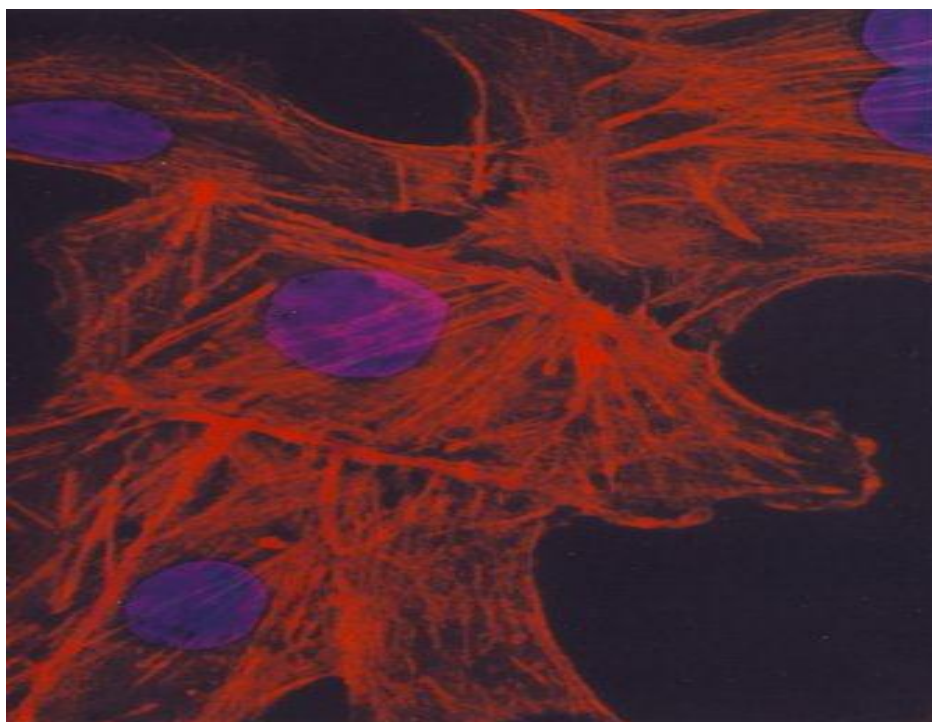


Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Ульяновский государственный педагогический университет имени И.Н. Ульянова»

**Е. А. КАРПЕЕВА, Н. А. ИЛЬИНА,  
С. В. НЕДОШИВИНА**

# **ЦИТОЛОГИЯ**

*УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ*



**УЛЬЯНОВСК  
2012**

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РФ

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Ульяновский государственный педагогический университет имени И.Н. Ульянова»

Е.А. Карпеева, Н.А. Ильина,  
С.В. Недошивина

## ЦИТОЛОГИЯ

Учебное пособие

Рекомендовано УМО по образованию в области подготовки педагогических кадров в качестве учебного пособия для студентов высших учебных заведений, обучающихся по направлению 050100.62 Педагогическое образование.

Ульяновск  
2012

УДК 576.3 (07)  
ББК 28.05я73  
Х 69

*Печатается по решению редакционно-издательского совета  
ФГБОУ ВПО «УлГПУ им. И.Н. Ульянова»*

Рецензент: доктор биологических наук, профессор кафедры биологии и биоэкологии  
ФГБОУ ВПО «Ульяновский государственный университет»  
Слесарев Сергей Михайлович

**Е.А. Карпеева, Н.А. Ильина, С.В. Недошивина**

**Х 69 Цитология: Учебное пособие.** Ульяновск: УлГПУ им.  
И.Н. Ульянова, 2012. 136 с.

ISBN 978-5-86045-515-3

Предлагаемое учебное пособие представляет собой краткий курс лекций по дисциплине «Цитология». Каждая тема содержит материал, соответствующий календарно-тематическому планированию лекционного курса, и включает вопросы для самоконтроля. В рамках каждой темы приводятся краткие исторические сведения и детально рассматриваются вопросы, касающиеся строения и функций клеточных органелл. Пособие снабжено иллюстрациями, облегчающими понимание и усвоение материала. В практической части представлены материалы для проведения практических занятий с подробным описанием хода работы. Итоговые тесты, представленные в настоящем пособии, позволят оценить степень усвоения знаний по итогам изучения курса, приведен примерный перечень тем для написания курсовых и квалификационных работ.

Пособие призвано максимально интегрировать теоретические и практические знания в области цитологии и стимулировать самостоятельную работу студентов над материалом курса. Учебное пособие предназначено для студентов по направлению подготовки бакалавров 050100.62 «Педагогическое образование» (профили Биология, Химия, Экология, География) и специальности 050.102.65 «Биология».

УДК 576.3 (07)  
ББК 28.05я73  
Х 69



© Е.А. Карпеева, Н.А. Ильина, С.В. Недошивина, 2012  
© ФГБОУ ВПО «Ульяновский государственный  
педагогический университет имени И.Н. Ульянова»,  
2012

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>Введение</b>	5
<b>ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ</b>	6
Тема 1. Введение в цитологию	6
1.1. Цитология как наука	6
Тема 2. Клетка как элементарная структурно-функциональная единица живого	10
2.1. Клеточная теория. Создание и основные положения клеточной теории	10
2.2. Понятие клетки. Строение и функции клетки	13
2.3. Типы клеточной организации	17
Тема 3. Поверхностный аппарат клетки	21
3.1. Цитоплазматическая мембрана	21
3.2. Надмембранный комплекс поверхностного аппарата клетки: гликокаликс и клеточная стенка	29
3.3. Постоянные межклеточные контакты	29
Тема 4. Опорно-двигательная система клетки (цитоскелет)	35
4.1. Строение и функции цитоскелета клетки	35
4.2. Микротрубочки	35
4.3. Микрофиламенты	38
4.4. Промежуточные филаменты	42
4.5. Центросома (клеточный центр)	44
Тема 5. Эндоплазматическая сеть	47
Тема 6. Аппарат Гольджи	51
Тема 7. Лизосомы	55
Тема 8. Центральная вакуоль и другие мембранные пузырьки	59
8.1. Центральная вакуоль растительной клетки	59
8.2. Сферосомы	60
8.3. Пероксисомы	60

Тема 9. Митохондрии.....	63
Тема 10. Пластиды.....	67
Тема 11. Рибосомы.....	72
Тема 12. Клеточное ядро.....	76
12.1. Общая характеристика клеточного ядра.....	76
12.2. Ядерная оболочка.....	78
12.3. Хроматин ядра.....	79
12.4.Ядрышко.....	81
Тема 13. Деление клеток.....	84
13.1. Клеточный цикл.....	84
13.2. Митоз.....	85
13.3. Мейоз.....	88
<b>ПРАКТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ.....</b>	<b>93</b>
<b>Тесты для самоконтроля.....</b>	<b>121</b>
<b>Ответы к тестам.....</b>	<b>134</b>
<b>Примерный перечень тем курсовых и квалификационных работ по цитологии .....</b>	<b>135</b>
<b>Литература .....</b>	<b>136</b>

## ВВЕДЕНИЕ

Содержание учебного пособия «Цитология» отражает современный уровень знаний о клетке. Познание клетки (как элементарной единицы строения, функционирования, развития и воспроизведения всех живых организмов) имеет важное значение для развития молекулярной биологии, физиологии, генетики и других биологических наук. В ходе изложения материала используется системный подход в анализе различных клеточных компонентов, что позволяет рассматривать их в целостной совокупности; расширен и обновлен материал о клеточном ядре, мембранной вакуолярной системе, цитоскелете.

Ценным данного учебного пособия является то, что в нем представлены сведения о строении и функционировании клеток разных системных групп организмов: бактерий, растений и животных. Это важно, так как будущие специалисты биологической отрасли естественных наук, должны знать не только клетку во всех ее формах, но и главные закономерности, являющиеся общими для клеток вне зависимости от их органного, тканевого или видового происхождения. За прошедшие годы накопилось множество новых сведений о хроматине и хромосомах, мембранах клетки, цитоскелетных структурах и др. Это отражает бурное развитие работ по изучению клетки на самых разных уровнях, начиная с оптического и кончая молекулярным. Введение в учебное пособие «Цитология» последних достижений способствует ознакомлению студентов с новинками науки, которые повышают их мотивационную составляющую при изучении дисциплины.

Текст учебного пособия иллюстрирован рисунками и таблицами из изданий, указанных в списке литературы.

# ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

## Тема 1. Введение в цитологию

### 1.1. Цитология как наука

В современной науке важную роль играют молодые дисциплины, сформировавшиеся в самостоятельные разделы только в последнее столетие. Благодаря новейшей аппаратуре и современным научным методам, все больше объектов и структур становятся доступными для изучения. Это позволяет регулярно получать новые данные в самых различных областях биологии. В средствах массовой информации постоянно звучат сообщения об открытиях в области цитологии, генетики и молекулярной биологии. Эти смежные дисциплины сейчас переживают настоящий расцвет, и множество научных проектов непрерывно поставляют свежую информацию для анализа.

Одной из новых и чрезвычайно перспективных разделов биологии является цитология. Она имеет самые тесные связи с другими биологическими науками: ботаникой, зоологией, физиологией, учением об эволюции органического мира, а также с молекулярной биологией, химией, физикой, математикой. Цитология – одна из относительно молодых биологических наук: ее возраст всего около 100 лет, хотя само понятие клетки было известно учёным гораздо раньше.

*Цитология* (от греч. kytos (cytos) – ячейка, клетка; logos – учение, наука) – наука о клетке. Предметом ее изучения является клетка как элементарная, структурная и функциональная единица живого.

Основными задачами цитологии являются: изучение строения и функций клеток и их компонентов (мембран, органоидов, включений, ядра), их химического состава, взаимоотношений между клетками многоклеточного организма, деления клеток и возможностей их приспособления к изменениям условий окружающей среды.

Для решения перечисленных задач в цитологии применяются различные *методы исследования*.

*Метод световой микроскопии*. Для изучения мелких структур применяют оптические приборы – микроскопы. Разрешающая способность микроскопов составляет 0,13-0,20 мкм, т.е. примерно в тысячу раз выше разрешающей способности человеческого глаза. С помощью световых микроскопов, в которых используется солнечный или искусственный свет, удается выявить многие детали внутреннего строения клетки – отдельные органеллы, клеточную оболочку.

Ультратонкое строение клеточных структур изучают с помощью *метода электронной микроскопии*. В электронных микроскопах вместо световых лучей используется пучок электронов. Разрешающая способность современных электронных микроскопов составляет 0,1 нм, поэтому с их помощью выявляют очень мелкие детали. В электронном микроскопе видны биологические мембраны толщиной 6-10 нм, рибосомы диаметром около 20 нм, микротрубочки толщиной около 25 нм и другие структуры.

*Метод дифференциального центрифугирования* позволяет выделить отдельные компоненты клетки (митохондрии, лизосомы и др.) для последующего изучения.

*Метод рентгеноструктурного анализа* даёт возможность исследовать пространственную конфигурацию и некоторые физические свойства макромолекул (например, ДНК), входящих в состав клеточных структур.

С помощью *гистохимических методов* можно устанавливать локализацию различных химических компонентов (белков, ДНК, РНК, липидов и т. п.) в клетках.

Для изучения клеток органов и тканей растений и животных, процессов деления, а также их дифференциации и специализации

используют *метод клеточных культур* – выращивание целых организмов из отдельных клеток на питательных средах в стерильных условиях.

Процессы матричного синтеза и деления клеток удается изучить с помощью *метода автордиографии* – введение в клетку радиоактивных изотопов и дальнейшее изучение их включения в синтезируемые клеткой вещества.

*Биохимические методы* исследования позволяют изучать химический состав клеток и биохимические реакции, протекающие в них.

Для исследования живых клеток и выяснения функций отдельных органелл применяют *метод микрохирургии* – оперативное воздействие на клетку, связанное с удалением или имплантированием отдельных органелл, их пересаживанием из клетки в клетку, введением в клетку крупных макромолекул.

Изучение клетки имеет большое значение для разгадки причин и характера протекания многих заболеваний. Именно в клетках начинают развиваться изменения, приводящие к возникновению патологических состояний. Например, причиной одного из серьезных заболеваний человека – сахарного диабета, является недостаточная деятельность группы клеток поджелудочной железы, вырабатывающих гормон инсулин, который участвует в регуляции углеводного обмена. Вот почему изучение строения, химического состава, обмена веществ и всех проявлений жизнедеятельности клеток необходимо не только в биологии, но также в медицине и ветеринарии.

Несмотря на то, что многие биологические открытия уже давно используются в повседневной жизни, наиболее значимые из них, скорее всего, только предстоит сделать, а уже имеющиеся данные приобретут вид реально функционирующих разработок еще через годы. В этом смысле именно молекулярная биология, представляющая собой фактическую базу для развития цитологии и генетики, является на данный момент одной из самых перспективных биологических наук.

### ***Вопросы для самопроверки***

1. Что изучает цитология, каковы ее цели и задачи?
2. С какими науками связана цитология?
3. Каково значение цитологии для развития медицины и сельского хозяйства?
4. Перечислите основные методы цитологии.
5. На чем основан метод радиографии?

### ***Литература***

1. Билич Г., Катинас Г.С., Назарова Л.В. Цитология. СПб.: Деан, 2001. 112 с.
2. Верещагина В.А. Основы общей цитологии: учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений. 3-е изд. М.: Академия, 2009. 176 с.
3. Ченцов Ю.С. Введение в клеточную биологию: учебник для вузов. 4-е изд., перераб. и доп. М.: ИКЦ «Академкнига», 2005. 495 с.

## **Тема 2. Клетка как элементарная структурно-функциональная единица живого**

### **2.1. Клеточная теория. Создание и основные положения клеточной теории**

*Клеточная теория* – одно из трех величайших открытий: в XIX веке наряду с законом сохранения энергии и эволюционной теорией она обеспечила прогресс естествознания. Именно создание клеточной теории убедило ученых в том, что развитие и рост всех высших организмов совершаются по одному общему закону. Показав способность клеток к изменению, эта теория наметила путь, ведущий к пониманию изменчивости организмов не только на индивидуальном, но и на видовом уровне. В тоже время необходимо отметить, что открытие и описание разных типов клеток и создание клеточной теории исторически не совпадают.

*Основные этапы истории изучения клеток, послужившие предосылками к созданию клеточной теории:*

**1665 г.** - Роберт Гук, английский ученый, секретарь Лондонского королевского общества, обнаружил правильно расположенные замкнутые пустоты на тонких срезах пробки и сердцевины бузины, камыша, укропа, а также стеблей других растений, которые он охарактеризовал в сочинении «Микрография». Гук назвал эти структуры клетками, хотя фактически он увидел не собственно клетки, а их оболочки. Именно Роберт Гук сделал микроскоп инструментом научных исследований.

**1671 г.** – Марчелло Мальпиги, итальянский ученый-натуралист, анатом, врач, и Неемия Грю, английский ботаник и врач, подтвердили наблюдения Гука и показали, что разнообразные части растений состоят из «пузырьков» и «мешочков». На основании этих наблюдений Грю впервые ввел понятие ткань.

**1680 г.** – Антуан Ван Левенгук, голландский натуралист, основоположник научной микроскопии, открыл мир одноклеточных организмов и впервые увидел клетки животных (эритроциты).

**1830 г.** – Ян Пуркинье, чешский биолог, и его ученики впервые исполь завали микротом, разработали такие методы микроскопической техники, как окраска и просветление тонких срезов. Им принадлежат первые описания клеток тканей животных: спинного мозга, мозжечка, желёз желудка, миокарда, кости и хряща. Эти открытия показали, что основной частью клетки является её содержимое, а не оболочка. Для обозначение соержжимого живой клетки Ян Пуркинье ввел специальный термин – протоплазма.

**1831 г.** – Роберт Броун, английский ботаник, на основании изучения орхидей описал ядро растительной клетки как ее постоянный компонент.

**1838 г.** – Маттиас Шлейден, немецкий ботаник, сделал вывод о том, что клетка является основной структурой растительных организмов. Он также привлек внимание к ядру, считая его цитобластом – образователем клетки.

**1839 г.** – Теодор Шванн, немецкий физиолог и цитолог, опубликовал сочинение «Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений» и тем самым сформулировал суть клеточной теории. Так было положено начало клеточной биологии.

**1848 г.** – Одноклеточные организмы – простейшие – признаны свободноживущими клетками.

**1858 г.** – Рудольф Вирхов, немецкий врач и патологоанатом, в книге «Целлюлярная патология» показал, что причину патологических изменений в организме следует искать в клетке. Он также обратил внимание на ведущую роль ядра в клетке и провозгласил принцип образования клеток путем деления «*omnis cellula a cellula*» - каждая клетка от клетки, дополнив им клеточную теорию Шлейдена-Шванна.

Основные положения клеточной теории сохранили свое значение и на сегодняшний день, хотя более чем за сто пятьдесят лет были получены новые сведения о структуре, жизнедеятельности и развитии клеток. В настоящее время *клеточная теория постулирует:*

1. Клетка – элементарная единица живого: вне клетки нет жизни.
2. Клетка – единая система, состоящая из множества закономерно связанных друг с другом элементов, представляющих собой определенное целостное образование, состоящее из сопряженных функциональных единиц – органелл или органоидов.
3. Клетки сходны – гомологичны – по строению и по основным свойствам.
4. Клетки увеличиваются в числе путем деления исходной клетки после удвоения ее генетического материала (ДНК): клетка от клетки.
5. Многоклеточный организм представляет собой новую систему, сложный ансамбль из множества клеток, объединенных и интегрированных в системы тканей и органов, связанных друг с другом с помощью химических факторов, гуморальных и нервных (молекулярная регуляция).
6. Клетки многоклеточных организмов тотипотентны, т. е. обладают генетическими потенциями всех клеток данного организма. Они равнозначны по генетической информации, но отличаются друг от друга разной экспрессией (работой) отдельных генов, что приводит к их морфологическому и функциональному разнообразию – к дифференцировке.

Создание клеточной теории стало важнейшим событием в биологии, одним из решающих доказательств единства всей живой природы. Она послужила основой для установления особенностей индивидуального развития, объяснения родственной взаимосвязи всех живых организмов и современного понимания жизни в целом.

## 2.2. Понятие клетки. Строение и функции клетки

Все живые организмы состоят из клеток. По количеству клеток организмы делятся на одноклеточные (бактерии, многие водоросли, грибы) и многоклеточные (растения, животные).

Первые научные данные о строении клетки принадлежат секретарю Лондонского королевского научного общества Роберту Гуку (1635-1703). Результаты своих микроскопических исследований он опубликовал в 1665 г. в монографии «Микрография или физиологическое описание мельчайших тел, исследованных при помощи микроскопа». Р. Гук изучал в числе многих других объектов и тонкие срезы растений. Изучая срезы пробки, Гук обнаружил замкнутые пузырьки – ячейки и назвал их «клетками». Роберт Гук задался вопросом – насколько широко распространено ячеистое строение, и не является ли оно «схемой», принципом, распространяющийся на всех растений. Он начал изучать срезы стеблей различных растений и обнаружил аналогичные ячейки, разграниченные перегородками. Отличие этих ячеек от ячеек пробки состояло в том, что они не были пустыми, а были заполнены соком. Таким образом, Р. Гук сформулировал представление о клетке, как о пузырьке, полностью замкнутом со всех сторон, а также установил факт широкого распространения клеточного строения растительных тканей.

**Клетка** – это ограниченная активной мембраной, упорядоченная, структурированная система биополимеров (белков, нуклеиновых кислот) и их макромолекулярных комплексов, участвующих в единой совокупности метаболических и энергетических процессов, осуществляющих поддержание и воспроизведение всей системы в целом.

**Клетка** – самоподдерживающаяся и самовоспроизводящаяся система биополимеров. Это определение дает описание основных свойств «живого» – воспроизведение подобного себе из неподобного себе.

### *Форма и размеры клеток*

Клетки разных тканей и организмов чрезвычайно разнообразны по форме и размерам. Среди многообразия клеток можно выделить: шаровидные (кокки), палочковидные (собственно бактерии – *E. coli*), звездчатые (остеоциты), вытянутые (миоциты), извитые (спириллы, вибрионы). Столь же изменчивы и размеры клеток. Самые мелкие из них (некоторые бактерии) не превышают 0,5 мкм. Величина клеток многоклеточных организмов колеблется от нескольких микрометров (диаметр лейкоцитов человека 3-4 мкм, диаметр эритроцитов – 8 мкм) до огромных размеров (отростки одной нервной клетки человека имеют длину более 1 м). Диаметр большинства клеток растений и животных колеблется от 10 до 100 мкм.

Несмотря на разнообразие форм и размеров, все живые клетки любого организма сходны по многим признакам внутреннего строения (рис.1).

#### *Схема строения эукариотической клетки*

**Клеточная стенка** эукариотической клетки, в отличие от клеточной стенки прокариот, состоит главным образом из полисахаридов. У грибов основным является азотсодержащий полисахарид *хитин*. У дрожжей 60–70% полисахаридов представлены *глюканом и маннаном*, которые связаны с белками и липидами. Функции клеточной стенки эукариот заключаются в том, что она регулирует поступление в клетку воды и других веществ, обеспечивает тургор и служит каркасом, поддерживающим постоянную форму клетки.

**Цитоплазматическая мембрана (ЦПМ)** представляет собой комплекс, состоящий из двойного липидного слоя, в который включены молекулы белков. В состав многих биологических мембран входят также углеводы. ЦПМ регулирует процессы обмена веществ клетки и обеспечивает её связь с внешней средой.

У эукариот ЦПМ способна захватывать из окружающей среды

большие капли, содержащие углеводы, липиды и белки. Это явление называется *пиноцитозом*. ЦПМ эукариотической клетки способна также захватывать из среды твердые частицы (*явление фагоцитоза*). Кроме того, ЦПМ ответственна за выброс в среду продуктов обмена.

**Ядро** отделено от цитоплазмы двойной ядерной мембраной, в которой имеются многочисленные поры. Поры служат главным образом для транспорта из ядра в цитоплазму предшественников рибосом, информационной и транспортной РНК. В нуклеоплазме ядра располагаются хромосомы, состоящие из двух нитевидных цепочных молекул ДНК, образующих комплекс с белками. В ядре имеется также ядрышко, богатое рРНК и связанное с участком ядрышкового организатора специфической хромосомы.

Основными функциями ядра являются участие в размножении клетки и регуляция её жизнедеятельности.

В эукариотической клетке ядро – важнейший, но не единственный носитель наследственной информации. Часть такой информации содержится в ДНК митохондрий и хлоропластов.

**Митохондрии** – мембранные структуры, имеющие две мембраны – наружную и внутреннюю. На внутренней сильно складчатой мембране сосредоточены окислительно-восстановительные ферменты. Основной функцией митохондрии является снабжение клетки энергией (образование АТФ). Митохондрия – саморепродуцирующаяся система, так как в ней имеется собственная кольцевая ДНК и она способна к самостоятельному делению без участия клеточного ядра.

**Эндоплазматическая сеть (ЭПС)** – мембранная структура, состоящая из канальцев, которые пронизывают цитоплазму клетки, соединяясь с цитоплазматической мембраной с одной стороны и мембраной клеточного ядра – с другой. ЭПС бывает гладкой и шероховатой. На поверхности шероховатой ЭПС располагаются рибосомы, более крупные, чем рибосомы прокариот. На мембранах

гладкой ЭПС расположены ферменты, осуществляющие синтез липидов. ЭПС также выполняет функцию транспорта веществ в клетке.

**Комплекс Гольджи** – стопки уплощенных мембранных цистерн и пузырьков, в которых осуществляется посттрансляционная обработка, упаковка и транспорт белков внутри клетки. В комплексе Гольджи происходит также синтез гидролитических ферментов и он является местом образования лизосом.

В **лизосомах** сосредоточены гидролитические ферменты. С их помощью происходит расщепление органических веществ (белков, жиров, углеводов).

**Вакуоли** отделены от цитоплазмы мембранами. В запасяющих вакуолях содержатся запасные питательные вещества клетки, а в шлаковых – ненужные продукты обмена и токсические вещества.

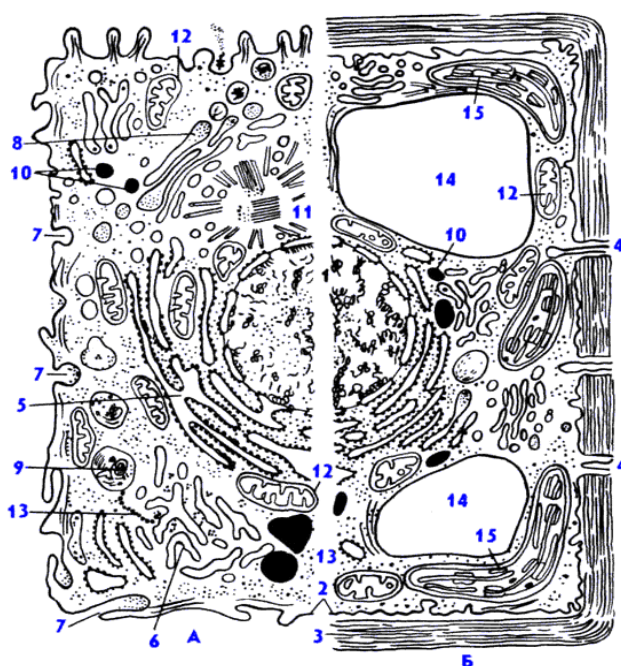


Рис. 1. Комбинированная схема строения эукариотической клетки.

А – клетка животного организма; Б – растительная клетка: 1 - ядро, содержащее хроматин и ядрышко, 2 - плазматическая мембрана, 3 - плотная клеточная оболочка, 4 - плазмодесмы, 5 - гранулярная эндоплазматическая сеть (с прикрепленными к ней "эукариотическими" рибосомами), 6 - гладкая (агранулярная) эндоплазматическая сеть, 7 - пиноцитозные вакуоли, 8 - аппарат Гольджи, 9 - лизосомы, 10 - включения жира, 11 - центриоль и микротрубочки, 12 - митохондрии, 13 - полирибосомы, 14 - вакуоли, 15 - хлоропласты.

### *Функции клетки*

В клетке осуществляются: 1. Метаболизм - совокупность повторяющихся, обратимых, циклических процессов (химических реакций).

2. Обратимые физиологические процессы (поступление и выделение веществ, раздражимость, движение).

3. Необратимые процессы (развитие), реализующиеся в ходе размножения и дифференцировки.

Клетка является наименьшим уровнем организации, мельчайшей единицей, обладающей всеми свойствами живого.

### **2.3. Типы клеточной организации**

В зависимости от локализации и организации генетической информации клеток, различают прокариотические и эукариотические организмы. К прокариотам относятся бактерии и синезеленые водоросли, к эукариотам – растения, грибы, животные. Основные различия между прокариотическими и эукариотическими клетками перечислены в таблице 1.

Сравнительная характеристика прокариотической и  
эукариотической клетки

№ п/п	Признак	Прокариоты	Эукариоты
1	Обычный линейный размер клеток	1 – 10 мкм	10 - 100 мкм
2	Метаболизм	Анаэробный или аэробный	Аэробный
3	Плазматическая мембрана	Имеется	Имеется
4	Структурно оформленное ядро	Отсутствует	Имеется
5	ДНК	Кольцевые не связанные с белками ДНК	Линейные связанные с белками ядерные ДНК и кольцевые не связанные с белками ДНК митохондрий и пластид
6	РНК и белки	РНК и белки синтезируются в одном компартменте	Синтез РНК происходит в ядре, синтез белков – в цитоплазме
7	Цитоплазма	Нет цитоскелета, нет движения цитоплазмы, эндо- и экзоцитоза	Цитоскелет из белковых волокон, есть движение цитоплазмы, эндо- и экзоцитоз
8	Мембранные органоиды: митохондрии, эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы, вакуоли	Отсутствуют	Имеются
9	Рибосомы	70 - S	80 – S типа в цитоплазме и 70 – S в митохондриях и пластидах
10	Жгутики	Не ограничены мембраной	Ограничены мембраной, внутри микротрубочки: 1 пара в центре и 9 пар по периферии
11	Деление клеток	Бинарное деление перетяжкой	Митоз или мейоз
12	Клеточная организация	Преимущественно одноклеточные	Преимущественно многоклеточные с клеточной дифференцировкой

Все три основные группы организмов - животные, растения и грибы - являются эукариотами. Однако строение их клеток неодинаково. Эти различия наряду с особенностями питания легли в основу деления надцарства эукариот на три царства (табл. 2).

Таблица 2

Сравнительная характеристика основных форм эукариотической клетки

№ п/п	Признак	Растительная клетка	Клетка грибов	Животная клетка
1	Клеточная стенка	Плотный слой целлюлозы и других полисахаридов	Состоит из хитина	Клетка окружена цитоплазматической мембраной, которая покрыта тонким слоем гликокаликса (комплекс полисахаридов и белков)
2	Центральная вакуоль	Имеется (крупная)	Имеется	Отсутствует
3	Пластиды	Хлоропласты, хромопласты и лейкопласты	Отсутствуют	Отсутствуют
4	Центриоли клеточного центра	Клетки высших растений не содержат	Некоторые виды грибов имеют	Клеточный центр состоит из двух центриолей
5	Резервный углевод	Крахмал в виде зерен	Гликоген	Гликоген

**Вопросы для самопроверки**

1. Назовите предпосылки возникновения и основные положения клеточной теории.
2. Что такое клетка? Почему её называют структурной и функциональной единицей живого?
3. Дайте сравнительную характеристику прокариотам и эукариотам. Какие организмы относятся к той и другой группе?
4. Назовите основные компоненты эукариотической клетки и перечислите их функции.
5. Чем отличается растительная клетка от животной? Почему форма животных клеток более разнообразна, чем растительных?

## *Литература*

1. Албертс Б., Брейд. [и др.]. Молекулярная биология клетки: в 3-х т. М.: Мир, 1994. 517 с.
2. Верещагина В.А. Основы общей цитологии: учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений. 3-е изд. М.: Академия, 2009. 176 с.
3. Свенсон К., Уэбстер П. Клетка. М.: Мир, 1980. 304 с.
4. Ченцов Ю.С. Введение в клеточную биологию: учебник для вузов. 4-е изд., перераб. и доп. М.: ИКЦ «Академкнига», 2005. 495 с.

## Тема 3. Поверхностный аппарат клетки

### 3.1. Цитоплазматическая мембрана

**Цитоплазматическая мембрана, или плазмалемма** (лат. membrana – кожа, плёнка) – занимает в клетке пограничное положение и играет роль полупроницаемого селективного барьера. Она отделяет цитоплазму от внешней среды и в тоже время обеспечивает связь клетки с этой средой.

#### 3.2.1. Модели строения цитоплазматической мембраны

##### 1. Бутербродная модель (модель сэндвича)

В 1935 г. английские ученые *Даниэли* и *Доусон* высказали идею о послойном расположении в мембране молекул белков и липидов. Согласно этой модели, видимые в электронный микроскоп темные слои залегают снаружи и состоят из белков, а светлый слой, расположенный между ними, состоит из молекул липидов. Длительное время существовало представление о едином трехслойном строении всех биологических мембран.

При детальном изучении мембраны с помощью электронного микроскопа оказалось, что светлый слой на самом деле представлен двумя слоями фосфолипидов – это *билипидный слой*, причем водорастворимые его участки – *гидрофильные головки* – направлены к белковому слою, а нерастворимые (остатки жирных кислот) – *гидрофобные хвосты* обращены друг к другу (рис. 2).

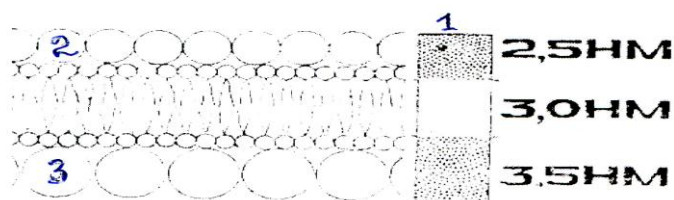


Рис. 2. Бутербродная модель строения цитоплазматической мембраны.

1 – билипидный слой; 2, 3 – белковые слои.

Однако, уже с середины 60-х годов начали накапливаться факты, противоречащие унитарной «бутербродной» модели. В частности, по одним данным, не все мембраны имели четкую трехслойную структуру при электронно-микроскопическом исследовании; по другим – значительная часть мембранных белков имела глобулярную структуру, а не ламеллярную, как в постулируемой модели. Наконец, среди многочисленных моделей мембран, предложенных в середине 60-х годов, начали выделяться те, в которых доказывалось наличие гидрофобно-гидрофильных взаимодействий не только между липидными молекулами, но и между липидами и белками.

## 2. Жидкостно-мозаичная модель

В 1972 г. *Зингер* и *Николсон* описали модель мембраны, которая получила широкое признание. Согласно этой модели молекулы белков не располагаются в виде сплошного слоя, а погружены в биполярный липидный слой на разную глубину и образуют в нем подобие мозаики (рис. 3).

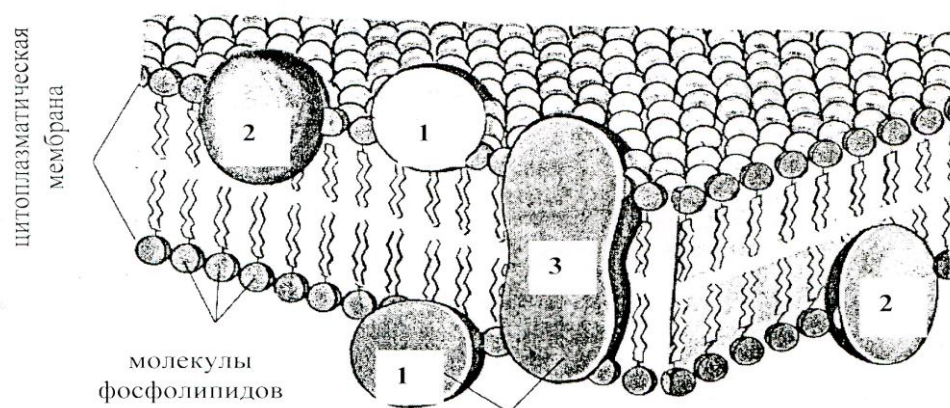


Рис. 3. Жидкостно-мозаичная модель строения цитоплазматической мембраны. 1 – периферические белки; 2 – полуинтегральные белки; 3 – интегральные белки.

Глобулы белковых молекул, подобно айсбергам, погружены в «океан» липидов: одни находятся на поверхности билипидного слоя – *периферические белки*, другие погружаются в него наполовину – *полуинтегральные белки*, третьи – *интегральные белки* – пронизывают его насквозь, формируя гидрофильные поры. Периферические белки, находясь

на поверхности билипидного слоя, связаны с головками липидных молекул электростатическими взаимодействиями. Но они никогда не образуют сплошного слоя и, по сути дела, не являются белками собственно мембраны, а, скорее, связывают ее с надмембранной или субмембранной системой поверхностного аппарата клетки.

Основную роль в организации собственно мембраны играют интегральные и полуинтегральные белки, имеющие глобулярную структуру и связанные с липидной фазой гидрофильно-гидрофобными взаимодействиями. Молекулы белков, как и липиды, обладают амфипатическими (двойственными) свойствами и своими гидрофобными участками взаимодействуют с гидрофобными хвостами билипидного слоя, а гидрофильные участки обращены к водной среде и образуют с водой водородные связи.

### 3. Белково-кристаллическая модель (модель липопротеинового коврика)

Мембраны образованы переплетением липидных и белковых молекул, объединяющихся между собой на основе гидрофильно-гидрофобных взаимодействий (рис. 4).



Рис. 4. Белково-кристаллическая модель строения цитоплазматической мембраны  
1 – сложные белковые глобулы; 2 – липиды.

Белковые молекулы, как штифты, пронизывают слой липидов и выполняют в составе мембраны функцию каркаса. После обработки мембраны жирорастворимыми веществами белковый каркас сохраняется, что доказывает взаимосвязь между молекулами белков в мембране.

По-видимому, эта модель реализуется лишь в отдельных специальных участках некоторых мембран, где требуется жесткая структура и тесные стабильные взаимоотношения между липидами и белками (например, в области расположения фермента *Na-K-АТФ-азы*).

Самой универсальной моделью, отвечающей термодинамическим принципам (принципам гидрофильно-гидрофобных взаимодействий), морфо-биохимическим и экспериментально-цитологическим данным, является жидкостно-мозаичная модель. Однако все три модели мембран не исключают друг друга и могут встречаться на разных участках одной и той же мембраны в зависимости от функциональных особенностей данной области.

### **3.2.2. Состав, свойства и функции цитоплазматической мембраны**

#### Состав цитоплазматической мембраны

Цитоплазматическая мембрана – это тончайшая пленка (7–10 нм), которая отграничивает внутреннее содержимое клетки от окружающей среды и видна только в электронный микроскоп.

По химической организации плазмалемма представляет липопротеидный комплекс, состоящий из молекул *липидов* и *белков*.

Основой мембраны является *липидный бислой*, состоящий главным образом из фосфолипидов. В мембранах также присутствуют гликолипиды и холестерол. Все они обладают амфипатическими свойствами, т.е. имеют гидрофильные («любящие воду») и гидрофобные («боящиеся воды») участки. Гидрофильные полярные «головки» липидных молекул обращены кнаружи мембраны, а гидрофобные неполярные «хвосты» (остатки жирных кислот) – друг к другу, образуя биполярный липидный слой. Молекулы липидов подвижны и могут перемещаться внутри своего монослоя, а также редко – из одного монослоя в другой. Процесс перемещения липидов из одного монослоя в другой получил название

флип-флоп (перекувыркивание). Он идет очень медленно, поскольку гидрофильная головка липида с трудом преодолевает гидрофобную часть бислоя.

Наружный и внутренний монослой липидов обладают асимметричностью, т. е. отличаются по составу, что придает специфичность мембранам даже в пределах одной клетки. Например, в наружном монослое находятся липиды с более насыщенными жирными кислотами, поэтому слой менее текучий. Во внутреннем монослое – наоборот. Кроме того, гликолипиды всегда располагаются только в наружном монослое.

Вторым обязательным компонентом плазмалеммы являются *белки*. Многие мембранные белки способны перемещаться в плоскости мембраны или вращаться вокруг своей оси, но не могут переходить с одной стороны бислоя липидов на другую.

Липиды обеспечивают основные структурные особенности мембраны, а белки – её функции. Функции мембранных белков различны: поддержание структуры мембран, получение и преобразование сигналов из окружающей среды, транспорт некоторых веществ, катализ реакций, происходящих на мембранах.

#### Свойства цитоплазматической мембраны

1. Способность к *самосборке*. После разрушающих воздействий мембрана способна восстановить свою структуру, при этом молекулы липидов на основе своих физико-химических свойств собираются в биполярный слой, в который затем встраиваются молекулы белков.
2. *Текучесть*. Мембрана не является жесткой структурой, большая часть входящих в её состав белков и липидов может перемещаться в плоскости мембраны, они постоянно флюктуируют за счет вращательных и колебательных движений. Это определяет большую скорость протекания химических реакций на мембране.

3. *Полупроницаемость*. Мембраны живых клеток пропускают, помимо воды, лишь определённые молекулы и ионы растворённых веществ. Это обеспечивает поддержание ионного и молекулярного состава клетки.
4. Мембрана не имеет *свободных концов*. Она всегда замыкается в пузырьки.
5. *Асимметричность*. Состав наружного и внутреннего слоев как белков, так и липидов различен.
6. *Полярность*. Внешняя сторона мембраны несёт положительный заряд, а внутренняя – отрицательный.

#### Функции цитоплазматической мембраны

- 1) *Барьерная* – плазмалемма отграничивает цитоплазму и ядро от внешней среды. Кроме того, мембрана делит внутреннее содержимое клетки на отсеки (компарменты), в которых зачастую протекают противоположные биохимические реакции.
- 2) *Рецепторная (сигнальная)* – благодаря важному свойству белковых молекул – денатурации, мембрана способна улавливать различные изменения в окружающей среде. Так, при воздействии на мембрану клетки различных факторов (физических, химических, биологических), белки, входящие в ее состав, меняют свою пространственную конфигурацию, что служит своеобразным сигналом для клетки. Это обеспечивает связь клетки с внешней средой, распознавание клеток, их ориентацию при формировании тканей и т.д. С этой функцией связана деятельность различных регуляторных систем и формирование иммунного ответа.
- 3) *Обменная* – в состав мембраны входят не только структурные белки, которые образуют ее каркас, но и ферментативные, являющиеся биологическими катализаторами. Они располагаются на мембране в виде «каталитического конвейера» и определяют интенсивность и направленность реакций метаболизма.

4) *Транспортная* – молекулы веществ, диаметр которых не превышает 50 нм, могут проникать путем *пассивного и активного* транспорта через поры в структуре мембраны. Крупные вещества попадают в клетку путем *эндоцитоза* (транспорт в мембранной упаковке), требующего затраты энергии. Его разновидностями являются *фаго- и пиноцитоз*.

### 3.2.3. Транспорт веществ через мембрану клетки

*Трансмембранный транспорт* представляет собой однонаправленный перенос молекулы вещества или совместный транспорт двух различных молекул в одном или противоположных направлениях через мембрану клетки.

*Пассивный* транспорт – вид транспорта, при котором перенос веществ осуществляется по градиенту химической или электрохимической концентрации без затраты энергии АТФ. Выделяют два вида пассивного транспорта: простая и облегченная диффузия. *Диффузия* – это перенос ионов или молекул из зоны более высокой их концентрации в зону более низкой концентрации, т.е. по градиенту.

*Простая диффузия* – ионы солей и вода проникают через мембрану по градиенту концентрации.

*Облегченная диффузия* – специфические белки-переносчики связывают вещество и переносят его через мембрану. Таким способом через мембрану проходят сахара и аминокислоты. Скорость такого транспорта значительно выше, чем скорость простой диффузии. Кроме белков-переносчиков, в облегченной диффузии принимают участие некоторые антибиотики – например, грамицидин и ванкомицин. Поскольку они обеспечивают транспорт ионов, их называют *ионофорами*.

*Активный* транспорт – это вид транспорта, при котором расходуется энергия АТФ, и который идет против градиента концентрации. В активном транспорте принимают участие ферменты АТФ-азы, которые находятся в

наружной клеточной мембране. Они осуществляют перенос ионов против градиента концентрации, и это явление называется ионным насосом, примером которого является натрий-калиевый насос. В норме в клетке больше ионов калия, во внешней среде – ионов натрия. Поэтому по законам простой диффузии калий стремится из клетки, а натрий – в клетку. В противовес этому натрий-калиевый насос накачивает против градиента концентрации в клетку ионы калия, а ионы натрия выносит во внешнюю среду. Это позволяет поддерживать постоянство ионного состава в клетке и её жизнеспособность. В животной клетке одна треть АТФ расходуется на работу натрий-калиевого насоса.

Разновидностью активного транспорта является транспорт в мембранной упаковке – *эндоцитоз*. Крупные молекулы биополимеров не могут проникать через мембрану, они поступают в клетку в мембранной упаковке. Различают фагоцитоз и пиноцитоз. *Фагоцитоз* – захват клеткой твердых частиц, *пиноцитоз* – жидких частиц. В этих процессах выделяют следующие стадии:

- 1) узнавание рецепторами мембраны вещества;
- 2) впячивание (инвагинация) мембраны с образованием везикулы (пузырька);
- 3) отрыв пузырька от мембраны, слияние его с первичной лизосомой и восстановление целостности мембраны;
- 4) выделение непереваренного материала из клетки (экзоцитоз).

Эндоцитоз является способом питания простейших. У млекопитающих и человека имеется ретикуло-гистио-эндотелиальная система клеток, способная к эндоцитозу – это лейкоциты, макрофаги, клетки Купфера в печени.

### **3.2. Надмембранный комплекс поверхностного аппарата клетки: гликокаликс и клеточная стенка**

Наружная клеточная мембрана животных клеток покрыта слоем олигосахаридных цепей. Это углеводное покрытие мембраны называют *гликокаликсом*. Гликокаликс животной клетки имеет толщину 10-20 нм. Углеводы образуют комплексы с мембранными белками и образуют гликопротеиды; реже образуются комплексы с липидами, называемые липопротеидами.

Выступающие разветвленные части гликокаликса обеспечивают:

1. индивидуальность клетки;
2. связь с внешней средой;
3. иммунологическую индивидуальность клетки (играют роль антигенов);
4. соединение клеток при образовании тканей.

У растительных клеток поверх наружной клеточной мембраны располагается плотный *целлюлозный слой* с порами, через которые осуществляется связь между соседними клетками посредством цитоплазматических мостиков. Этот слой представляет собой *клеточную стенку*.

*Клеточная стенка* образована полисахаридами, которые не растворяются в воде, щелочах, и во многих кислотах. Она выполняет опорную (поддерживает форму клетки) и защитную функции.

### **3.3. Постоянные межклеточные контакты**

Постоянные межклеточные контакты возникают и приобретают значение при формировании тканей у многоклеточных организмов.

Виды межклеточных контактов:

1. *Затрагивающие* или *замыкающие контакты* характерны для однослойных эпителиев. При этом внешние слои двух плазматических мембран максимально сближены и часто становится видна трехслойность

мембраны: два внешних осмофильных слоя обеих мембран как бы сливаются в один общий слой толщиной 2-3 нм. Слияние мембран происходит не по всей площади плотного контакта, а представляет собой ряд точечных сближений мембран. Запирающие контакты встречаются между всеми типами однослойного эпителия (эндотелий, мезотелий, эпендима).

2. *Заякоривающие (механические)* контакты. По своей структуре такие контакты затрагивают не только плазматические мембраны соседних клеток, но и связываются с фибриллярными элементами цитоскелета. Механические контакты осуществляются с помощью актиновых или промежуточных филаментов. Филаменты соединяют клетки друг с другом или клетки с внеклеточным матриксом (базальная мембрана эпителиев, внеклеточные структурные белки соединительной ткани).

В том случае, если в соединении участвуют *актиновые* филаменты, такие соединения называются адгезионными контактами. Если адгезионный контакт, соединяющий клетки друг с другом, образуется на небольшом участке мембраны, он называется *точечным*. Если же такой контакт опоясывает всю клетку, то он называется *адгезионный пояс*.

Адгезионные контакты также образуются между клетками и внеклеточным матриксом. В таком случае они называются *фокальными* контактами.

*Фокальные контакты* или *бляшки сцепления* встречаются у многих клеток и особенно хорошо изучены у фибробластов. Они построены по общему плану с адгезионными поясами, но выражены в виде небольших участков - бляшек на плазмалемме. В этом случае трансмембранные линкерные белки-интегрины специфически связываются с белками внеклеточного матрикса, например с фибронектином. Со стороны цитоплазмы эти же гликопротеиды связаны с примембранными белками, куда входит и винкулин, который связан с пучком актиновых филаментов. Функциональное значение фокальных контактов заключается в

закреплении клетки на внеклеточных структурах и в создании механизма, позволяющего клеткам перемещаться.

Если в соединении клеток участвуют *промежуточные* филаменты, то образуются *десмосомы* и *полудесмосомы*.

*Десмосомы* - структуры в виде бляшек или кнопок соединяющие клетки друг с другом. В межклеточном пространстве виден плотный слой, представленный взаимодействующими интегральными мембранными кадгеринами – десмоглеинами, которые в зависимости от ионов  $Ca^{2+}$  сцепляют клетки друг с другом. С цитоплазматической стороны к плазмалемме прилежит слой белка-десмоплакина, с которым связаны промежуточные филаменты цитоскелета. Десмосомы встречаются чаще всего в эпителиях, в этом случае промежуточные филаменты содержат кератины. В сердечной мышце клетки кардиомиоциты содержат десминовые фибриллы в составе десмосом. В эндотелии сосудов в состав десмосом входят виментиновые промежуточные филаменты.

*Полудесмосомы* – соединение клеток с межклеточными структурами. В эпителиях линкерные гликопротеиды (интегрины) десмосомы взаимодействуют с белками базальной мембраны, куда входят коллаген, ламинин, протеогликаны и др.

Функциональная роль десмосом и полудесмосом – механическая. Они сцепляют клетки друг с другом и с подлежащим внеклеточным матриксом прочно, что позволяет эпителиальным пластам выдерживать большие механические нагрузки. Десмосомы прочно связывают друг с другом клетки сердечной мышцы, что позволяет им выполнять огромную механическую нагрузку, оставаясь связанными в единую сокращающуюся структуру.

В отличие от плотного контакта все типы сцепляющих контактов проницаемы для водных растворов и не играют никакой роли в ограничении диффузии.

3. *Коммуникационные (химические)* контакты включают в себя три основных типа контактов.

1) *Щелевые контакты* - коммуникационные соединения клеток, которые участвуют в прямой передаче химических веществ из клетки в клетку. Это может играть большую физиологическую роль не только при функционировании специализированных клеток, но и обеспечивать межклеточные взаимодействия при развитии организма, при дифференцировке его клеток. Для этого типа контактов характерно сближение плазматических мембран двух соседних клеток на расстояние 2-3 нм. Именно это обстоятельство долгое время не позволяло на ультратонких срезах отличить данный вид контакта от плотного разделительного (замыкающего) контакта.

Зоны щелевых контактов (размером от 0,5 до 5 мкм) усеяны частицами 7-8 нм в диаметре, расположенными гексагонально с периодом 8-10 нм и имеющими в центре канал около 2 нм шириной. Эти частицы получили название *коннексонов*. В зонах щелевого контакта может быть от 10-20 до нескольких тысяч коннексонов в зависимости от функциональных особенностей клеток. Они состоят из шести субъединиц белка коннектина. Объединяясь друг с другом, коннектины образуют цилиндрический агрегат - коннексон, в центре которого располагается канал.

Через щелевые контакты могут транспортироваться вещества с молекулярной массой не более 1-1,5 тыс. и размером не более 1,5 нм (у насекомых через щелевой контакт могут проходить вещества с молекулярной массой до 2 тыс.). Это разные ионы, аминокислоты, нуклеотиды, сахара, витамины, стероиды, гормоны, цАМФ. Белки, нуклеиновые кислоты через щелевые контакты проходить не могут.

2) *Синаптические контакты (синапсы)* - контакты двух клеток, специализированные на односторонней передаче возбуждения или торможения от одного элемента к другому. Этот тип контактов характерен для нервной ткани и встречается как между двумя нейронами, так и между

нейроном и каким-либо иным элементом - рецептором или эффектором. Примером синаптического контакта является также нервно-мышечное окончание. Передача импульса может осуществляться и другими типами контактов (например, щелевым контактом в сердечной мышце). Однако, в синаптической связи достигается высокая эффективность в реализации нервного импульса. Синапсы образуются на терминальных участках отростков нервных клеток (нейронов) – на дендритах и аксонах. Межнейронные синапсы имеют вид грушевидных расширений (бляшек). Синаптические бляшки могут контактировать как с телом другого нейрона, так и с его отростками.

3) *Плазмодесмы*. Этот тип межклеточных контактов встречается у растений. Плазмодесмы – это тонкие трубчатые цитоплазматические каналы, соединяющие две соседние клетки. Диаметр этих каналов составляет 20-40 нм. Ограничивающая эти каналы мембрана непосредственно переходит в плазматические мембраны соседствующих клеток. Плазмодесмы проходят сквозь клеточную стенку, разделяющую клетки. Таким образом, у некоторых растительных клеток плазмодесмы соединяют гиалоплазму соседних клеток, поэтому формально здесь нет полного разграничения, отделения тела одной клетки от другой.

Функциональная роль плазмодесм очень велика. С их помощью обеспечивается межклеточная циркуляция растворов, содержащих питательные вещества, ионы и другие соединения.

### ***Вопросы для самопроверки***

1. Какие модели строения биологических мембран существуют в настоящее время?
2. По какому принципу построена плазмалемма?
3. Перечислите функции и свойства плазматической мембраны.
4. Какие типы белков присутствуют в структуре мембраны?
5. Какие способы транспорта веществ через плазмалемму вам известны?

6. Что такое фагоцитоз и пиноцитоз?
7. Чем облегченная диффузия через мембраны отличается от простой?
8. Какие вещества входят в состав гликокаликса?
9. Каковы основные функции гликокаликса?
11. Назовите типы клеточных контактов. Каково их строение и функциональное значение?

### *Литература*

1. Билич Г., Катинас Г.С., Назарова Л.В. Цитология. СПб.: Деан, 2001. 112 с.
2. Быков В.Л. Цитология и общая гистология. СПб.: Сотис, 2002. 519 с.
3. Верещагина В.А. Основы общей цитологии: учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений. 3-е изд. М.: Академия, 2009. 176 с.
3. Заварзин А.А., Харазова А.Д. Основы общей цитологии: учебное пособие. Л.: Ленингр. ун-та, 1982. 240 с.
4. Ченцов Ю.С. Введение в клеточную биологию: учебник для вузов. 4-е изд., перераб. и доп. М.: ИКЦ «Академкнига», 2005. 495 с.

## **Тема 4. Опорно-двигательная система клетки (цитоскелет)**

### **4.1. Строение и функции цитоскелета**

*Цитоскелет* представляет собой динамичную систему микротрубочек, микрофиламентов, и промежуточных филаментов. Эти компоненты являются немембранными органеллами, каждый из них образует в клетке трехмерную сеть с характерным распределением, которая взаимодействует с сетями из других компонентов. Они входят в состав ряда других более сложно организованных органелл (ресничек, жгутиков, микроворсинок, клеточного центра) и клеточных соединений (десмосом, полудесмосом, опоясывающих десмосом).

#### *Функции цитоскелета*

1. Поддержание и изменение формы клетки.
2. Распределение перемещение компонентов клетки.
3. Транспорт веществ в клетку и из нее.
4. Обеспечение подвижности клетки.
5. Участие в межклеточных соединениях.

### **4.2. Микротрубочки**

*Микротрубочки* – немембранные органоиды, которые представляют собой полые цилиндрические образования, имеющие форму трубочек длиной до нескольких микрометров и диаметром около 24-25 нм. Толщина стенки микротрубочки составляет 5 нм, а диаметр просвета 14-15 нм.

Стенка микротрубочки состоит из спиралевидно уложенных нитей – протофиламентов толщиной 5 нм, которым на поперечном разрезе соответствуют 13 субъединиц, образованных димерами из белковых молекул  $\alpha$ - и  $\beta$ -тубулина (рис. 5).

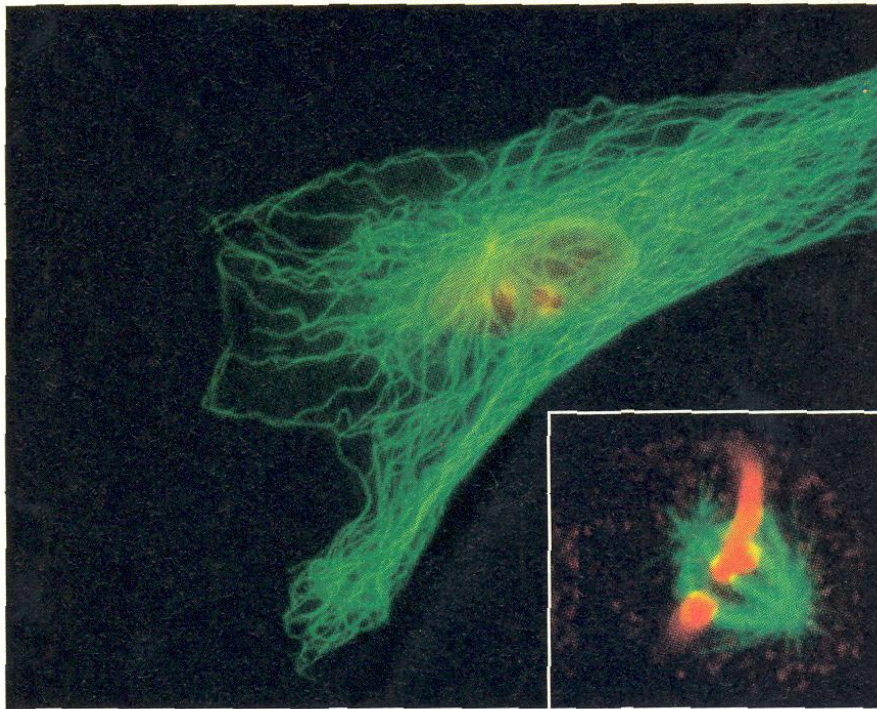


Рис. 5. Микротрубочки в интерфазной и делящейся клетке. Зеленое свечение – бета-тубулин, оранжевое–ДНК.

#### *Расположение микротрубочек*

Микротрубочки присутствуют в цитоплазме в составе нескольких систем:

1. В виде отдельных элементов, разбросанных по всей цитоплазме и формирующих сети.
2. В пучках, где они связаны тонкими поперечными мостиками (в отростках нейронов, в составе митотического веретена, манжетки сперматиды, периферического «кольца» тромбоцитов).
3. Частично сливаясь друг с другом с формированием пар или дублетов (в аксонеме ресничек и жгутиков) и триплетов (в базальном тельце и центриоли) (рис. 6).

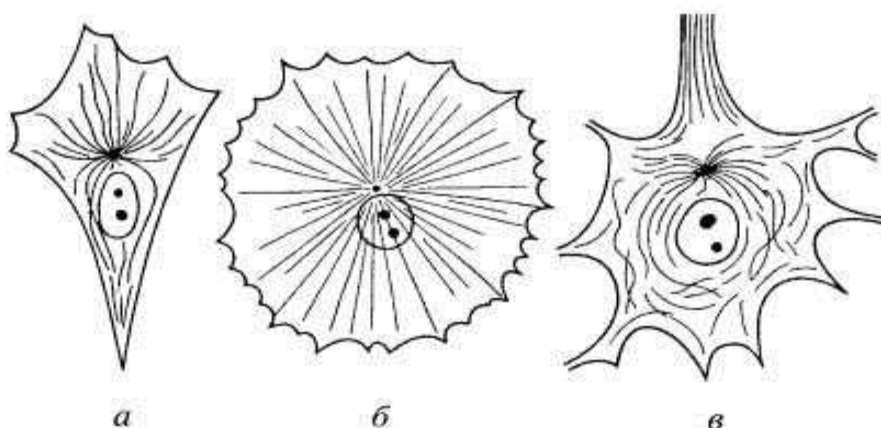


Рис. 6. Расположение микротрубочек в цитоплазме фибробласта (а), меланоцита (б) и нейрона (в)

### *Образование и разрушение микротрубочек*

Микротрубочки представляют собой динамическую систему, в которой сохраняется равновесие между их постоянной сборкой и диссоциацией. Каждая микротрубочка имеет плюс-конец и минус-конец. На плюс-конце преобладает сборка микротрубочки, а на минус-конце – разборка. У большинства микротрубочек минус-конец закреплен и служит точкой опоры. Структурами, обеспечивающими закрепление и рост микротрубочек, служат мелкие сферические тельца – сателлиты (центры организации микротрубочек). Сателлиты содержатся в базальных тельцах ресничек и клеточном центре. После полного разрушения микротрубочек в цитоплазме они отрастают от клеточного центра со скоростью около 1 мкм/мин, а их сеть вновь восстанавливается менее чем за полтора часа.

Связь микротрубочек с другими структурами клетки и между собой осуществляется посредством ряда белков, выполняющих различные функции. Микротрубочки с помощью вспомогательных белков прикреплены к другим клеточным компонентам. По своей длине микротрубочки образуют многочисленные боковые выросты, которые состоят из белков, ассоциированных с микротрубочками длиной до нескольких десятков нанометров. Благодаря тому, что такие белки последовательно и обратимо связываются с органеллами, транспортными

пузырьками, секреторными гранулами и другими образованиями, микротрубочки (которые сами не обладают сократимостью) обеспечивают перемещение указанных структур по цитоплазме. Некоторые белки, ассоциированные с микротрубочками, стабилизируют их структуру, а связываясь с их свободными краями, препятствуют деполимеризации.

Угнетение самосборки микротрубочек посредством ряда веществ, являющихся ингибиторами митоза (колхицин, винбластин, винкристин), вызывает избирательную гибель быстроделющихся клеток. Блокаторы микротрубочек нарушают транспортные процессы в цитоплазме, в частности, секрецию, аксонный транспорт в нейронах. Разрушение микротрубочек приводит к изменениям формы клетки и дезорганизации ее структуры и распределения органелл.

#### *Функции микротрубочек*

1. Поддержание формы и полярности клетки, распределение ее компонентов.
2. Обеспечение внутриклеточного транспорта.
3. Обеспечение движения ресничек, хромосом в митозе (формируют веретено деления).
4. Образование основы других органелл (центриолей, ресничек).

### **4.3. Микрофиламенты**

*Микрофиламенты* - тонкие белковые нити диаметром 5-7 нм, лежащие в цитоплазме поодиночке, в виде сетей или пучками. *Актин* – основной белок микрофиламентов. Существует три основных типа актина:

- 1) *α-актин* присутствует в мышечных клетках и обеспечивает сократительную функцию;
- 2) *β-актин* содержится в неммышечных клетках;
- 3) *γ-актин* входит в состав стресс-фибрилл, которые образуются в ходе прикрепления клетки к субстрату.

Актин существует в клетке в мономерной форме (*глобулярный актин* или *G-актин*), которая способна в присутствии цАМФ и ионов  $\text{Ca}^{2+}$  полимеризоваться в длинные цепи (*фибриллярный актин* или *F-актин*). Фибриллярный актин имеет вид двух спирально закрученных нитей.

Микрофиламент полярен, т. е. у него есть плюс- и минус-конец. На плюс-конце преобладает сборка (полимеризация), а на минус-конце – разборка (деполимеризация) фибриллы. Основное свойство микрофиламентов – тредмиллинг. *Тредмиллинг* – это «движение» глобул актина по филаменту за счет того, что с минус-конца сбрасывается, а на плюс-конец садится то же количество глобул. В зависимости от концентрации G-актина и F-актина в цитоплазме скорость сборки и разборки варьирует. Если концентрация G-актина высокая, то преобладает сборка, если низкая – разборка. Когда содержание G-актина достигает критических показателей, сборка и разборка идут с одинаковой скоростью и филамент имеет постоянную длину.

В микрофиламентах актин взаимодействует с актин-связывающими белками, выполняющими различные функции. Некоторые из них регулируют степень полимеризации актина, другие (например, филламин в кортикальной сети или фимбрин и валлин в микроворсинке) способствуют связыванию отдельных микрофиламентов в системы. В скелетной мышце микрофиламенты образуют упорядоченные пучки, взаимодействуя с более толстыми миозиновыми филаментами. В неммышечных клетках на актин приходится 5-10 % содержания белка, лишь около половины его организовано в филаменты. Микрофиламенты более устойчивы к физическим и химическим воздействиям, чем микротрубочки (рис. 7).

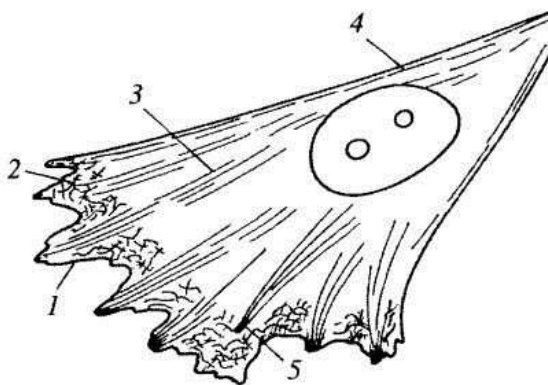


Рис. 7. Микрофиламенты поляризованного движущегося фибробласта. 1- ламеллоподии движущегося края, 2- сеть актиновых филаментов ламеллы, 3 – пучки микрофиламентов, 4 – микрофиламенты кортикального слоя, 5 – фокальный контакт.

*Кортикальная (терминальная) сеть* – зона сгущения микрофиламентов под плазмалеммой. В этой сети микрофиламенты переплетены между собой и «сшиты» друг с другом с помощью особых белков, самым распространенным из которых является филамин. Кортикальная сеть препятствует резкой деформации клетки при механических воздействиях и обеспечивает плавные изменения ее формы путем перестройки, которая облегчается актин-растворяющими ферментами.

Прикрепление микрофиламентов к плазмалемме осуществляется благодаря их связи с ее интегральными белками (интегринами) – непосредственно или через ряд промежуточных белков – талин, винкулин и  $\alpha$ -актин. Актиновые микрофиламенты прикрепляются к трансмембранным белкам в особых участках плазмалеммы, называемых адгезионными соединениями, или фокальными контактами, которые связывают клетки друг с другом или клетки с компонентами межклеточного вещества.

#### *Функции микрофиламентов*

1. Обеспечение сократимости мышечных клеток (при взаимодействии с миозином).

2. Обеспечение функций, связанных с кортикальным слоем цитоплазмы и плазмалеммой (экзо- и эндоцитоз, образование псевдоподий и миграция клетки).
3. Перемещение органелл, транспортных пузырьков и других структур в цитоплазме за счет взаимодействия с некоторыми белками (например, минимиозином), связанными с поверхностью этих структур.
4. Обеспечение определенной жесткости клетки за счет наличия кортикальной сети, которая препятствует деформации, но сама, перестраиваясь, способствует изменениям клеточной формы.
5. Формирование сократимой перетяжки при цитотомии, завершающей клеточное деление.
6. Образование основы, «каркаса» некоторых органелл (микроворсинок, стереоцилий).
7. Участие в организации структуры межклеточных соединений (например, опоясывающих десмосом).

*Микроворсинки* – пальцевидные выросты цитоплазмы клетки диаметром 0,1 мкм и длиной 1 мкм, основу которых образуют актиновые микрофиламенты. Микроворсинки обеспечивают увеличение площади поверхности клетки, на которой происходит расщепление и всасывание веществ. На апикальной поверхности некоторых клеток, имеется до нескольких тысяч микроворсинок, образующих щеточную каемку. Каркас каждой микроворсинки образован пучком, содержащим около 40 микрофиламентов, лежащих вдоль ее длинной оси. В апикальной части микроворсинки этот пучок закреплен в аморфном веществе. Его жесткость обусловлена поперечными сшивками из белков фимбрина и виллина. Изнутри пучок прикреплен к плазмалемме микроворсинки белковыми мостиками - молекулами минимиозина. У основания микроворсинки микрофиламенты пучка вплетается в термальную сеть, среди элементов которой имеются миозиновые филаменты. Взаимодействие актиновых и

миозиновых филаментов терминальной сети, обуславливает тонус и конфигурацию микроворсинки (рис. 8).

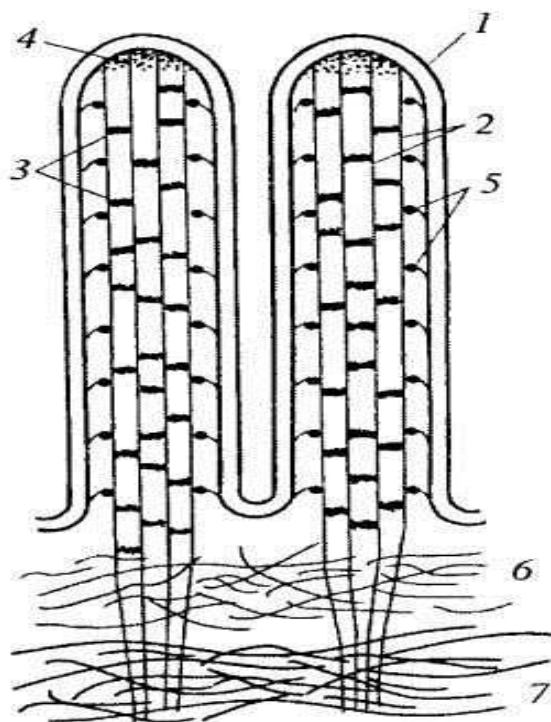


Рис. 8. Строение микроворсинок.

1 — плазматическая мембрана; 2 — актиновые микрофиламенты; 3 — белки, связывающие актин в пучки (фимбрин, фасцин); 4 — аморфная «шапочка»; 5 — латеральные ручки, минимиозин; 6 — спектриновая терминальная сеть; 7 — слой промежуточных филаментов.

#### 4.4. Промежуточные филаменты

*Промежуточные филаменты* – прочные и устойчивые в химическом отношении белковые нити толщиной около 10 нм. В отличие от двух предыдущих типов, белки промежуточных филаментов имеют фибриллярную структуру. Они также способны к полимеризации, однако деполимеризация их происходит только ферментативным путем. Промежуточные филаменты обладают тканеспецифичностью, т. е. клетки разных тканей имеют промежуточные филаменты, состоящие из разных белков. Различные типы промежуточных филаментов образуют трехмерные сети в различных участках цитоплазмы: они окружают ядро,

входят в состав десмосом и полудесмосом эпителиальных клеток, лежат по всей длине отростков нейронов (рис. 9).

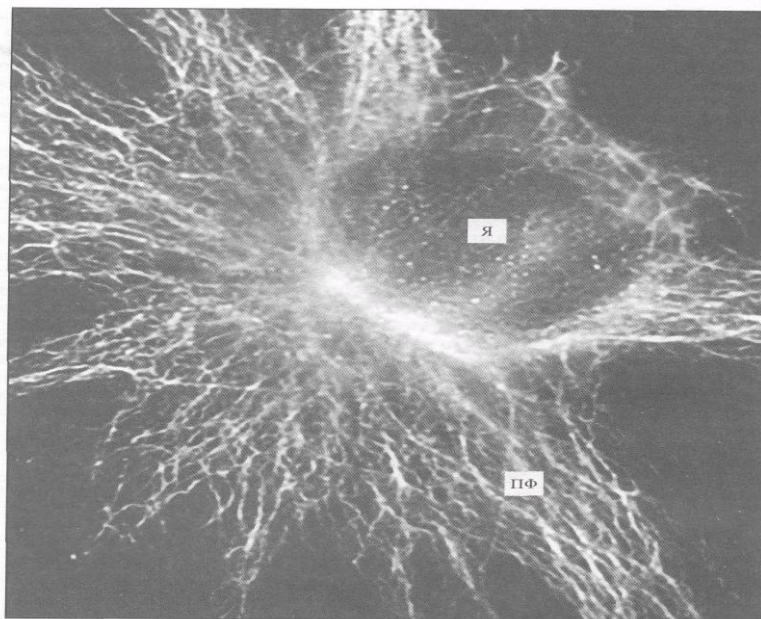


Рис. 9. Промежуточные филаменты (ПФ) фибробласта в культуре ткани, окрашенные флуоресцирующими антителами к виментину, Я – ядро.

#### *Функции промежуточных филаментов*

1. Структурная, опорная – обеспечение распределения органелл по определенным участкам цитоплазмы.
2. Обеспечение равномерного распределения сил деформации между клетками ткани, что препятствует повреждению отдельных клеток, благодаря связи промежуточных филаментов с трансмембранными белками десмосом и полудесмосом.
3. Участие в образовании рогового вещества в эпителии кожи.
4. Поддержание формы отростков нервных клеток и фиксация трансмембранных белков.
5. Удержание миофибрилл в мышечной ткани и прикрепление их к плазмалемме, что обеспечивает их сократительную функцию.

#### 4.5. Центросома (клеточный центр)

*Центросома* или *клеточный центр* – это немембранный органоид. Она обнаружена почти во всех клетках животных (кроме некоторых видов простейших) и некоторых клетках низших растений. Центросома отсутствует у цветковых растений и низших грибов.

В *неделяющейся клетке* центросома находится самом центре клетки, рядом с ядром или комплексом Гольджи. Она состоит из центросферы и двух цилиндрических центриолей, расположенных перпендикулярно друг другу. Стенки центриолей образованы девятью триплетами из трёх слившихся микротрубочек (9 по 3, всего 27), соединенных системой связок (рис. 10).

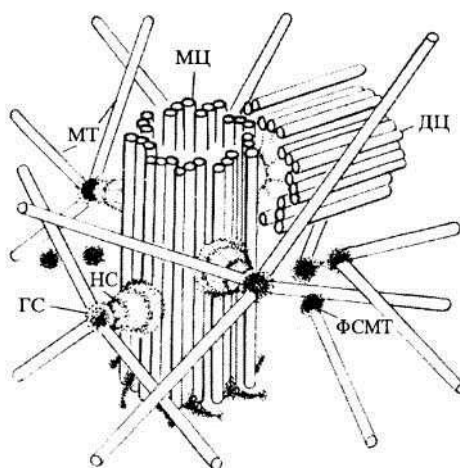


Рис. 10. Схема строения диплосомы: МЦ – материнская центриоль; ДЦ – дочерняя центриоль; НС – ножка сателлита; ГС – головка сателлита; МТ – микротрубочки; ФСМТ – фокусы схождения микротрубочек; ПР – придатки на дистальном конце материнской центриоли.

*Центросфера* – плотный слой цитоплазмы вокруг центросомы, в котором часто содержатся микротрубочки, расположенные лучами (рис. 11).

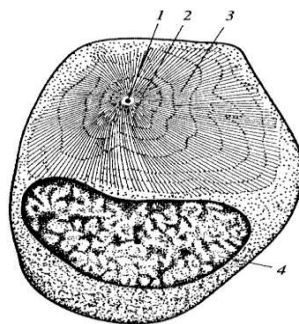


Рис. 11. Клеточный центр в сперматогонии саламандры.  
 1 - центриоль; 2 – прилегающий к центриоли участок цитоплазмы (перичентриольный участок), 3 – центросфера, 4- ядро.

Центросомы способны к репликации в период интерфазы, при этом каждая дочерняя клетка получает по одной центриоли материнской клетки.

#### *Функции центросом*

1. Участвуют в образовании веретена деления (ахроматиновое или митотическое).
2. Участвуют в ориентации веретена деления.
3. Способствуют расхождению хромосом при делении клетки.
4. Образуют базальные тельца ресничек и жгутиков.

У высших растений веретено деления образуется без участия центриолей.

#### ***Вопросы для самопроверки***

1. Какие элементы входят в состав цитоскелета?
2. Что такое микротрубочки и каковы их функции?
3. Какие белки входят в состав микрофиламентов?
4. Какую роль играют микрофиламенты в клетке?
5. Что такое промежуточные микрофиламенты?
6. Какими особенностями обладают промежуточные микрофиламенты?
7. Что представляет собой клеточный центр и какова его роль в клетке?

### *Литература*

1. Билич Г., Катинас Г.С., Назарова Л.В. Цитология. СПб.: Деан, 2001. 112 с.
2. Верещагина В.А. Основы общей цитологии: учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений. 3-е изд. М.: Академия, 2009. 176 с.
3. Фаллер Д.М. Молекулярная биология клетки. М.: БИНОМ, 2006. 256 с.
4. Ченцов Ю.С. Введение в клеточную биологию: учебник для вузов. 4-е изд., перераб. и доп. М.: ИКЦ «Академкнига», 2005. 495 с.

## Тема 5. Эндоплазматическая сеть

Эндоплазматическая сеть была открыта в 1945 году К. Портером в фибробластах цыплят при помощи электронной микроскопии. В 1950 году при использовании ультратонких срезов была выяснена структура и разновидности ЭПС. ЭПС есть практически во всех эукариотических клетках. Она отсутствует в цитоплазме зрелых эритроцитов, в клетках сине-зелёных водорослей и в клетках бактерий.

Эндоплазматическая сеть (ЭПС, эндоплазматический ретикулум или ЭПР, цитоплазматическая сеть) – это одномембранный органоид, включающий сложную взаимосвязанную систему разветвленных каналов и полостей различной формы (трубочки, уплощенные мембранные мешочки, цистерны, пузырьки). ЭПС пронизывает всю цитоплазму клетки и контактирует с наружной клеточной (цитоплазматической) мембраной, ядерной мембраной и другими мембранными структурами клетки.

Мембраны эндоплазматической сети имеют жидкостно-мозаичную структуру толщиной 5-7 нм. Они извилисты и образуют непрерывную поверхность с многочисленными складками и изгибами, которая ограничивает единое внутреннее пространство – полость ЭПС – от цитозоля (рис. 12). Производными эндоплазматической сети являются микротельца, а в растительных клетках – вакуоли.

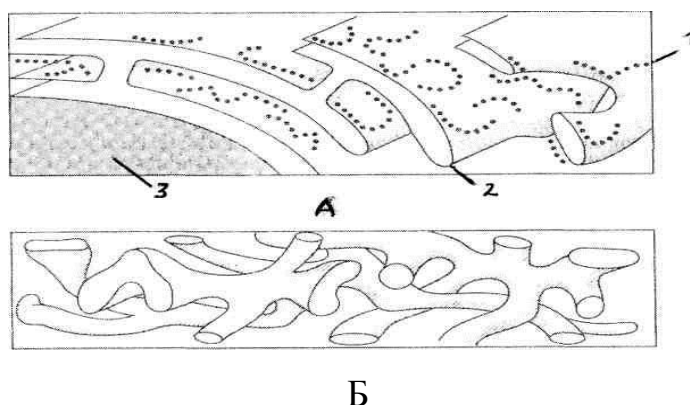


Рис. 12. Эндоплазматический ретикулум:

А – шероховатый эндоплазматический ретикулум, представленный системой плоских цистерн; сторона цистерн, обращенная к цитоплазме, покрыта рибосомами; Б – гладкий эндоплазматический ретикулум, имеющий трубчатое строение, рибосомы отсутствуют.

1 – рибосомы, 2 – каналцы, 3 – ядро.

Различают гранулярную, агранулярную и переходную эндоплазматическую сеть.

*Гранулярная (шероховатая) эндоплазматическая сеть* – это система плоских слоев и цистерн, часто расположенных параллельно друг другу и покрытых 80S рибосомами. Просвет полостей гранулярной эндоплазматической сети составляет от 20 до 30 нм.

Гранулярная эндоплазматическая сеть может быть представлена двумя формами:

- а) редкими разрозненными цистернами (характерны для слабоспециализированных клеток или для клеток с низкой метаболической активностью);
- б) локальными скоплениями т. е. сетями – тельца Берна – в печени, эргастоплазма в клетках поджелудочной железы.

#### *Функции гранулярной ЭПС*

1. Участие в процессе биосинтеза белка.
2. Запасаящая (обладает способностью накапливать в каналах, вакуолях и цистернах продукты синтеза).
3. Изолирующая (способна накапливать вредные вещества).
4. Транспортная (транспорт разнообразных веществ в цитоплазме).

*Агранулярная (гладкая) ЭПС* – это система ветвящихся трубочек диаметром от 30 до 60 нм, лишенная прикрепленных рибосом. Она является производным гранулярной (шероховатой) эндоплазматической сети, и в некоторых случаях их мембраны непосредственно переходят друг в друга. Агранулярная ЭПС мобильна, может сильно разрастаться и редуцироваться. По сравнению с гранулярной ЭПС, агранулярная мультифункциональна и образует многочисленные скопления.

#### *Функции агранулярной ЭПС*

1. Синтез всех типов липидов (фосфолипиды, холестерол) и стероидных гормонов (клетки семенников и сальные железы).
2. Запасаящая (запасает жиры или гликоген)

3. Участие в метаболизме углеводов (в клетках животных и грибов).
4. Транспортная.
5. Изолирующая.
6. Детоксикация (обезвреживание ядовитых веществ в печени).
8. Сократительная (двигательная) за счет связывания и высвобождения ионов кальция, обеспечивающих мышечное сокращение.

*Переходная (транзиторная) эндоплазматическая сеть* – совокупность цистерн, лишённых рибосом (рис. 13).

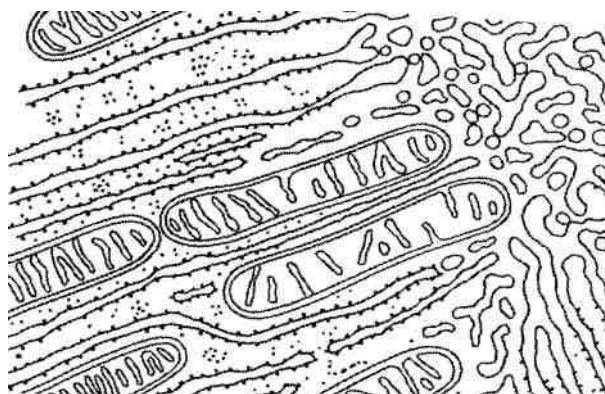


Рис. 13. Переход гранулярного эндоплазматического ретикулума в агранулярный в печеночной клетке.

#### *Функции переходной ЭПС*

1. Связь гранулярной и агранулярной ЭПС.
2. Транспортная.
3. Образование транспортных пузырьков, переносящих белки и липиды к аппарату Гольджи.

Эндоплазматическая сеть обеспечивает функциональную взаимосвязь всех органоидов клетки между собой и с внешней средой. Она соединяет все клеточные мембранные структуры в единую систему, является поверхностью, на которой происходят все внутриклеточные процессы, а также пространственно разделяет клетку на отсеки. По системе каналов ЭПС осуществляется транспорт веществ.

### ***Вопросы для самопроверки***

1. Когда и кем была открыта эндоплазматическая сеть?
2. Назовите основные типы ЭПС и их отличия.
3. Каковы функции различных типов ЭПС?

### ***Литература***

1. Быков В.Л. Цитология и общая гистология. СПб.: Сотис, 2002. 519 с.
2. Верещагина В.А. Основы общей цитологии: учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений. 3-е изд. М.: Академия, 2009. 176 с.
3. Трошин А.С., Браун А.Д., Вахтин Ю.Б., Жилкин Л.Н. Цитология. М.: Просвещение, 1970. 304 с.

## Тема 6. Аппарат Гольджи

В 1898 г. итальянский учёный К. Гольджи, используя свойства связывания тяжёлых металлов (осмия и серебра) с клеточными структурами, выявил в нервных клетках сетчатые образования, которые назвал «внутренним сетчатым аппаратом» (рис. 14). Дальнейшее усовершенствование метода окраски металлами (импрегнации) дало возможность убедиться в том, что сетчатые структуры (аппарат Гольджи) встречаются во всех эукариотических клетках.

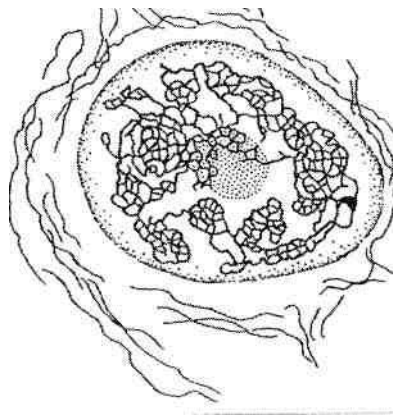


Рис. 14. Внутриклеточный сетчатый аппарат Гольджи.

*Аппарат Гольджи* (комплекс Гольджи, пластинчатый комплекс) – это одномембранный органоид метаболического аппарата клетки. Обычно он располагается вблизи ядра. Клетка может иметь один или несколько комплексов Гольджи.

### *Типы аппарата Гольджи*

1. *Сетчатый* – встречается в клетках кишечного эпителия. В разных клетках строение аппарата Гольджи такого типа сильно варьирует. Во многих клетках этот органоид имеет форму сети, окружающей ядро. Иногда его сетевидная структура приобретает вид шапочки, расположенной над ядром, или тяжа, опоясывающего ядро.
2. *Диффузный* – обнаруживается в клетках беспозвоночных животных и растений. Аппарат Гольджи диффузного типа представлен в виде

отдельных элементов, имеющих форму округлых, серповидных или палочковидных телец, носящих название диктиосом (рис. 15).

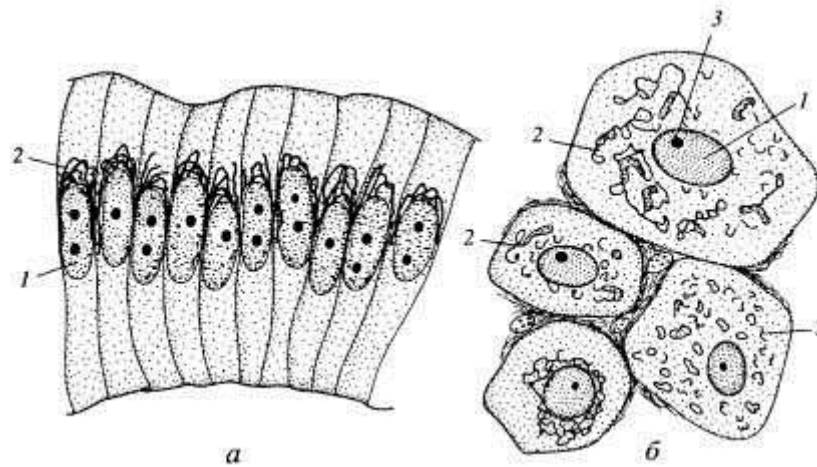


Рис. 15. Типы аппарата Гольджи: а – сетчатый в клетках кишечного эпителия; б – диффузный в клетках спинального ганглия. 1 – ядро, 2 – аппарат Гольджи, 3 – ядрышко.

Комплекс аппарата Гольджи включает в себя следующие части:

1. Уплощенные мембранные мешочки (цистерны, трубочки и связанные с ними пузырьки), которые имеют вид дискообразных полостей, расположенных группами в виде стопок – *диктиосомы*.
2. *Крупные вакуоли*, которые образуются в результате расширения цистерн.
3. Несколько тысяч *мелких вакуолей*, которые отшнуровываются от краев цистерн.

*Диктиосомы* – это стопки из 3-15 дискообразных замкнутых цистерн комплекса Гольджи диаметром от 0,2 до 0,5 мкм. Их число колеблется от нескольких сотен до тысяч на клетку.

В диктиосоме различают два полюса:

1. *Цис-полюс* (проксимальный участок) – направлен основанием к ядру. К нему подходят транспортные вакуоли, несущие в пластинчатый комплекс продукты, синтезированные в зернистой эндоплазматической сети.

2. *Транс-полюс* (дистальный участок) – направлен в сторону плазмалеммы. От него отшнуровываются пузырьки, которые содержат зрелые белки, в основном предназначенные для выведения из клетки (рис. 16).

Однако, часть мелких пузырьков, заполненных белками-ферментами, остается в цитоплазме и носит название *лизосом*.

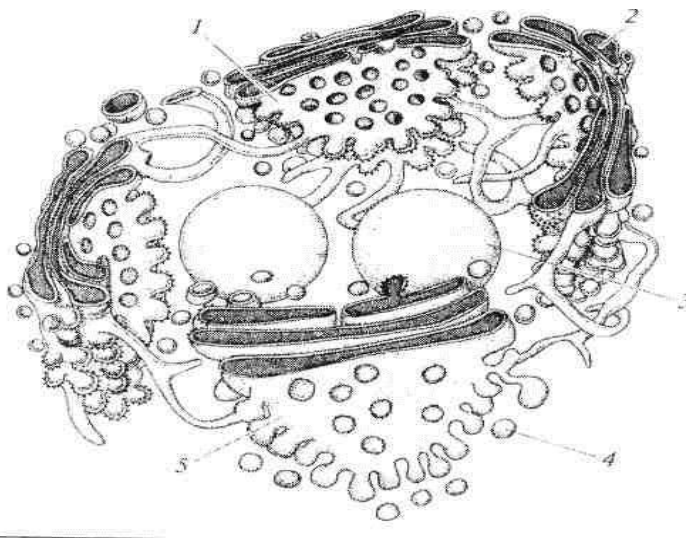


Рис. 16. Реконструкция аппарата Гольджи из животной клетки, созданная на основе электронных микрофотографий: 1 – транс-полюс, 2 – внутренний компартмент, 3 – секреторный пузырек, 4 – пузырек аппарата Гольджи, 5 – цис-полюс.

#### *Функции аппарата Гольджи*

1. *Посттрансляционная обработка* белков и других веществ (гликозилирование и фосфолирование)
2. *Синтез олиго- и полисахаридов* для построения надмембранного комплекса клетки: у растений таким образом образуются клеточная стенка и фрагмопласт, а у животных – элементы гликокаликса.
3. Формирование *лизосом*.
4. *Образование и упаковка различных секретов*.
5. *Транспорт* веществ в секреторных пузырьках:
  - лизосомный поток;
  - поток постоянной секреции (конститутивный) – любая клетка должна постоянно восстанавливать и обновлять мембраны своей

поверхности, участвующие в эндоцитозе, и мембраны своих органоидов.

- поток регулируемой секреции (в клетке происходит накопление секреторных гранул, пока не будет получен внеклеточный сигнал, а затем по этому сигналу – их высвобождение из клетки).

### ***Вопросы для самопроверки***

1. Какова история открытия и изучения аппарата Гольджи?
2. Опишите строение и перечислите функции аппарата Гольджи.
3. Назовите основные типы аппарата Гольджи.

### ***Литература***

1. Верещагина В.А. Основы общей цитологии: учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений. 3-е изд. М.: Академия, 2009. 176 с.
2. Ролан Ж.-К., Селоши А., Селоши Д. Атлас по биологии клетки. М.: Мир, 1978. 118 с.
3. Ченцов Ю.С. Введение в клеточную биологию: учебник для вузов. 4-е изд., перераб. и доп. М.: ИКЦ «Академкнига», 2005. 495 с.

## Тема 7. Лизосомы

Лизосомы как мембранные пузырьки были впервые открыты в 1955 г. Де Дювом при изучении клеток печени крыс. Автором было особо отмечено наличие гидролитических ферментов в составе лизосом. Позднее с помощью электронного микроскопа удалось установить, что лизосомы присутствуют во всех эукариотических клетках.

*Лизосомы* – одномембранные органоиды, имеющие форму пузырьков разнообразной формы и размера диаметром до 2 мкм. Они рассеяны в цитоплазме и содержат комплекс гидролитических ферментов.

*Характерные черты лизосом:*

1. Содержат около 40 гидролитических ферментов: протеазы, нуклеазы, гликозидазы, липазы, фосфолипазы, фосфатазы и сульфатазы.
2. Наибольшую активность ферменты проявляют при  $pH=5$ . Кислая среда в лизосомах ( $pH=5$ ) поддерживается при помощи протонной помпы, которая, используя энергию АТФ, накачивает ионы  $H^+$  внутрь лизосомы.
3. Защита от саморазрушения лизосом достигается наличием в мембране олигосахаридов и нейтральной  $pH$  в первичных лизосомах.
4. Маркерным ферментом лизосом является кислая фосфатаза.

*Строение мембраны* лизосом представляет собой комбинацию участков построенных по пластинчатому и мицеллярному типу. Мицеллы находятся в динамическом равновесии с пластинчатыми участками – это равновесие зависит от условий среды. Полярные группы фосфолипидов образуют поверхность мицеллы, а неполярные участки обращены внутрь.

Пространство между молекулами липидов занято водой. Мицеллярные участки содержат длинные поры. Эти поры заполнены водой и могут закрываться полярными группами липидов. Подобная организация мембраны обеспечивает проницаемость не только для гидрофильных, но и для гидрофобных веществ (рис. 17).



Рис. 17. Лизосомы.

### *Функции лизосом*

1. Внутриклеточное пищеварение (гидролитическое расщепление белков, нуклеиновых кислот, углеводов и липидов).
2. Участие во внеклеточных процессах (оплодотворение, линька у насекомых).
3. Уничтожение поврежденных органоидов клетки (автофагия).
4. Транспортная.
5. Изолирующая.
6. Запасающая.

### *Классификация лизосом*

1. *Первичные* лизосомы – мелкие мембранные пузырьки размером около 0,1 мкм. Они заполнены бесструктурным веществом, которое содержит неактивные ферменты, синтезированные рибосомами и накопленные в эндоплазматической сети. Эти ферменты поступают в аппарат Гольджи, который упаковывает их в мембранный пузырек.
2. *Вторичные* лизосомы (пищеварительные вакуоли) – возникают как результат соединения первичной лизосомы с поглощенной клеткой (путем фагоцитоза и пиноцитоза) чужеродным материалом или собственными компонентами клетки, предназначенными для расщепления. Поглощенный материал постепенно переваривается под действием гидралаз,

поступивших в фагосому, а переваренные вещества проходят через мембрану фагосомы и включаются в состав клетки.

3. *Остаточные тельца* – содержат непереваренные вторичными лизосомами питательные вещества. У простейших остаточные тельца выделяются во внешнюю среду – «дефекация». В других случаях они могут длительное время сохраняться в клетке и вызывать различные патологические процессы (у человека известно около 12 врожденных заболеваний, при которых отмечается дисфункция лизосом).

4. *Цитолизосомы* (аутолизосомы) – образуются при соединении первичной лизосомы с компонентами самой клетки (например, митохондрий или участков эндоплазматической сети). Они образуются в ходе различных физиологических (например, регенерация) или патологических процессов (рис. 18).



Рис.18. Виды лизосом.

### ***Вопросы для самопроверки***

1. Что такое лизосомы?
2. Когда и кем были открыты лизосомы?
3. Перечислите основные черты лизосом.
4. Каковы строение и функции лизосом?
5. Назовите основные виды лизосом.

### ***Литература***

1. Билич Г., Катинас Г.С., Назарова Л.В. Цитология. СПб.: Деан, 2001. 112 с.
2. Верещагина В.А. Основы общей цитологии: учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений. 3-е изд. М.: Академия, 2009. 176 с.
3. Ролан Ж.-К., Селоши А., Селоши Д. Атлас по биологии клетки. М.: Мир, 1978. 118 с.
4. Ченцов Ю.С. Введение в клеточную биологию: учебник для вузов. 4-е изд., перераб. и доп. М.: ИКЦ «Академкнига», 2005. 495 с.

## Тема 8. Центральная вакуоль растительной клетки и другие мембранные пузырьки

### 8.1. Центральная вакуоль растительной клетки

*Вакуоли* – одномембранные органоиды, имеющие вид мешочков, заполненных водными растворами органических и неорганических веществ. В образовании вакуолей принимают участие ЭПС и аппарат Гольджи. Молодые растительные клетки содержат много мелких вакуолей, которые по мере роста и дифференцировки клетки сливаются друг с другом и образуют одну большую центральную вакуоль. Центральная вакуоль в клетке может занимать до 95 % объема зрелой клетки; ядро и органоиды оттесняются при этом к клеточной оболочке (рис. 19). От цитоплазмы центральная вакуоль отделена мембраной, которая называется *тонопласт* и обладает избирательной проницаемостью. Жидкость, заполняющая центральную вакуоль, называется клеточным соком. В состав клеточного сока входят водорастворимые органические и неорганические соли, моносахариды, дисахариды, аминокислоты, конечные или токсические продукты обмена веществ (гликозиды, алкалоиды), некоторые пигменты (антоцианы).

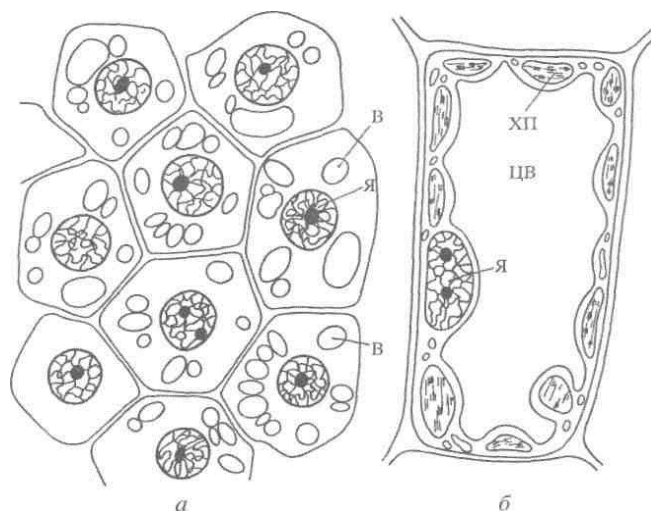


Рис. 19. Центральные вакуоли (ЦВ) в клетке меристемы корня (а) и в мезофиле листа (б) Я—ядро; В—вакуоли; ХП—хлоропласты.

### *Функции центральной вакуоли*

1. Накопление и хранение воды.
2. Регуляция водно-солевого обмена.
3. Поддержание тургорного давления.
4. Накопление водорастворимых метаболитов, запасных питательных веществ.
5. Обеспечение окраски цветков и плодов некоторых растений.

## **8.2. Сферосомы**

*Сферосомы* – мелкие мембранные пузырьки растительных клеток. Сферосомы образуются из эндоплазматического ретикулума. На конце цистерны ЭПС накапливается осмофильный материал, после чего данный участок отшнуровывается и образует мелкий пузырек, достигающий диаметра 0,1 – 0,5 мкм. Рост сферосом и перестройка их содержимого связаны с накоплением в них масла, поэтому они постепенно превращаются в масляные капли. Отложение липидов начинается между осмофильными слоями мембраны. Кроме жиров в составе сферосом обнаруживают белки и фермент липазу, расщепляющую липиды.

*Функция сферосом* – накопление и запасание масла (масляная капля).

## **8.3. Пероксисомы**

*Пероксисомы (микротельца)* – одномембранные сферические или удлинённые вакуоли диаметром 0,05 – 1,5 мкм с умеренно плотным однородным или мелкозернистым содержимым (матриксом), в котором иногда выявляется более плотная сердцевина (нуклеоид), имеющая кристаллическое строение и состоящая из фибрилл и трубочек (рис. 20).

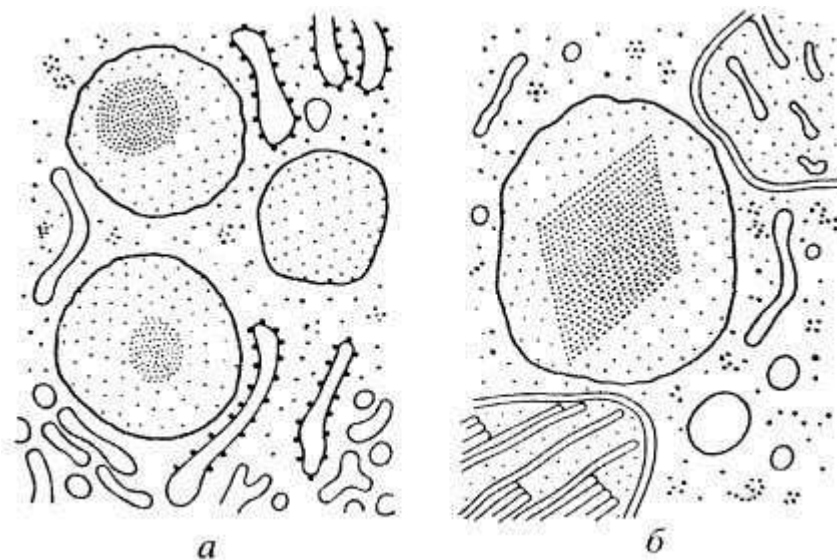


Рис. 20. Строение пероксисом в клетках печени (а) и листа табака (б).

Мелкие пероксисомы (микропероксисомы) диаметром 0,05 – 0,25 мкм встречаются во всех клетках, крупные (макропероксисомы) диаметром 0,3 – 1,5 мкм – в гепатоцитах, макрофагах, клетках проксимальных почечных канальцев. Число пероксисом варьирует в клетках разных типов: в гепатоцитах оно составляет в среднем 500, а занимаемый ими относительный объем – около 2 % объема клетки. Пероксисомы обновляются каждые 5-6 дней.

Матрикс пероксисом содержит до 15 ферментов (пероксидаза, каталаза, оксидаза D-аминокислот, уратоксидаза и др.), состав которых может варьировать. Нуклеоид пероксисомы соответствует области конденсации ферментов.

*Образование пероксисом* происходит в эндоплазматической сети путем отпочковывания от элементов агранулярной ЭПС. Ферменты пероксисом синтезируются частично в гранулярной ЭПС, частично в гиалоплазме. Пероксисомы образуются в результате расщепления ранее существующих, растущих благодаря постоянному поступлению ферментов. Мембрана пероксисомы высоко проницаема для ионов и низкомолекулярных субстратов.

### *Функции пероксисом*

1. Превращение жиров в углеводы.
2. Метаболизм перекиси водорода.
3. Накопление специфических белков для последующей саморепликации.

Эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы и вакуоли образуют единую вакуолярную сеть клетки, отдельные элементы которой могут переходить друг в друга.

### ***Вопросы для самопроверки***

1. Каковы строение и функции центральной вакуоли растительной клетки?
2. Какое значение в клетки имеют сферосомы и как они устроены?
3. Каковы строение и функции пероксисом?
4. Где происходит образование пероксисом?

### ***Литература***

1. Атабекова А.И., Устинова Е.И. Цитология растений. М.: Агропромиздат, 1987. 232 с.
2. Верещагина В.А. Основы общей цитологии: учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений. 3-е изд. М.: Академия, 2009. 176 с.
3. Ролан Ж.-К., Селоши А., Селоши Д. Атлас по биологии клетки. М.: Мир, 1978. 118 с.

## Тема 9. Митохондрии

Термин «митохондрия» был введен в 1897 г. К. Бенда для обозначения зернистых и нитчатых структур в цитоплазме разных клеток.

*Митохондрии или хондриосомы* (греч. *mitos* – нить, *chondrion* – зернышко, *soma* – тельце) – двумембранные органоиды, обеспечивающие клетку энергией, получаемой в процессе окисления и запасаемой в виде фосфатных связей АТФ. Митохондрии присутствуют во всех эукариотических клетках.

Форма, величина и количество митохондрий в клетке постоянно меняются. Митохондрии могут иметь эллиптическую, сферическую, нитевидную, палочковидную и другие формы, которые могут изменяться в течение определенного времени. Их размеры составляют от 0,5 до 7 - 60 мкм в ширину, а количество в разных типах клеток может варьировать: в ооцитах до 300 000 митохондрий, а в гигантской амебе до 500 000 митохондрий.

### *Месторасположение митохондрий в клетке*

В цитоплазме митохондрии могут располагаться диффузно, а могут быть сосредоточены в участках максимального потребления энергии: например, вблизи ионных насосов, сократимых элементов (миофибрилл), органелл движения (ресничек), компонентов синтетического аппарата (цистерн ЭПС).

### *Строение митохондрий*

Митохондрии окружены двумя мембранами, между которыми располагается межмембранное пространство. Наружная мембрана – гладкая, обладает высокой проницаемостью для остатков фосфорной кислоты, АДФ, пировиноградной кислоты. Внутренняя мембрана – образует большое количество складок – *крист*, на которых локализуются ферменты окислительно-восстановительных реакций (клеточное дыхание), а также ферменты, участвующие в синтезе АТФ. Форма крист может быть

пластинчатой или трубчатой. Они располагаются параллельно длинной оси митохондрии (аксоны нервных клеток, поперечно-полосатые мышцы) или перпендикулярно ей (клетки печени, почек). На поверхности крист находятся грибовидные тела, состоящие из головки диаметром 9 нм и ножки толщиной 3 нм. На них происходит сопряжение процессов окисления и фосфорилирования. В области округлой головки частицы осуществляется синтез АТФ из АДФ. Разобщение этих процессов приводит к образованию значительного количества тепла вместо накопления энергии в форме макроэргических соединений.

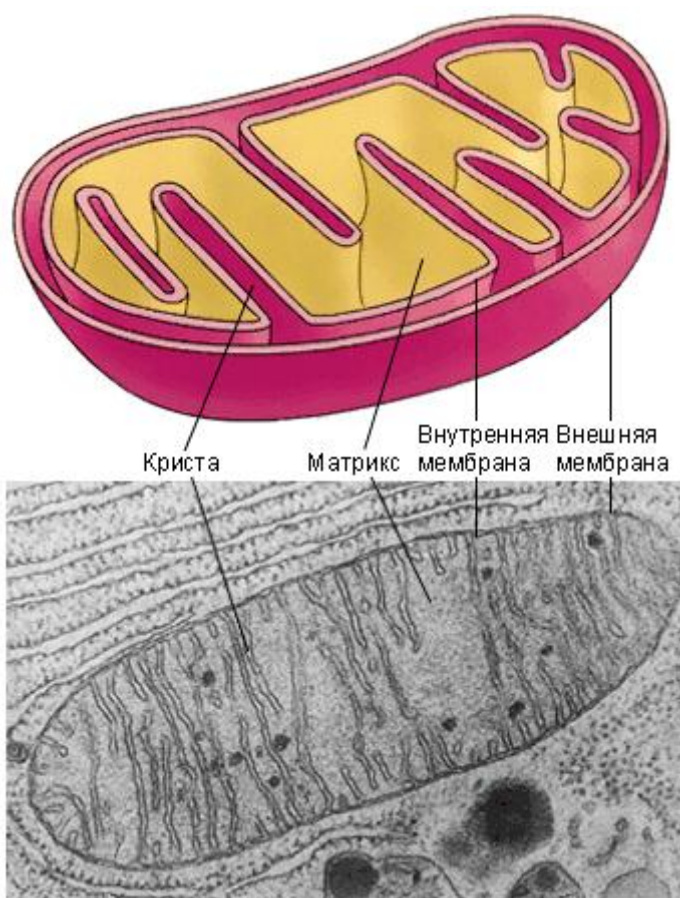


Рис. 21. Схема строения митохондрии.

*Матрикс митохондрий* имеет тонкозернистое гомогенное строение, в котором выявляются тонкие собранные в клубок нити около 2 – 3 нм – молекулы ДНК или гранулы около 15 – 20 нм – митохондриальные рибосомы (70 S). Матрикс содержит высококонцентрированную смесь сотен различных ферментов: растворимые ферменты цикла Кребса,

ферменты белкового синтеза, ферменты участвующие в окислении жирных кислот, а также митохондриальные рибосомы, митохондриальные гранулы митохондриальную ДНК. Рибосомы имеют вид мелких плотных гранул, которые иногда прикрепляются к внутренней мембране или образуют полисомные цепочки (рис. 21).

#### *Жизненный цикл и образование митохондрий*

Жизненный цикл митохондрий сравнительно короткий (около 10 суток): их разрушение происходит путем аутофагии, а гибнущие органеллы замещаются новыми, которые формируются путем перешнуровки предсуществующих.

#### *Генетика митохондрий*

Митохондрии имеют митохондриальную ДНК и собственный белоксинтезирующий аппарат. Репликация митохондриальной ДНК происходит в любые фазы клеточного цикла независимо от репликации ядерной ДНК. ДНК митохондрий представляет собой двуцепочечную замкнутую структуру. В митохондрии может быть от 1 до 20 000 ДНК. Объем информации, закодированной в геноме митохондрий, невелик. Митохондриальный геном содержит матрицы для синтеза собственных тРНК, высокомолекулярных рРНК, некоторых субъединиц ферментов дыхательной цепи и АТФ-синтазного комплекса.

#### *Функции митохондрий*

1. Синтез АТФ в процессе клеточного дыхания (энергетические станции клетки);
2. Синтез стероидных гормонов и аминокислот (глутаминовой кислоты);
3. Активное накопление ионов ( $Ca^{2+}$ ).

#### ***Вопросы для самопроверки***

1. Каковы строение и функции митохондрий?
2. От чего зависит локализация митохондрий в клетках?
3. Почему в животных клетках митохондрий больше, чем в растительных?

4. Чем отличаются внешняя и внутренняя мембраны митохондрий?
5. Как называется внутреннее содержимое митохондрий?
6. Какие ферменты в составе митохондрий обеспечивают основные функции этого органоида?
7. Почему митохондрии называют полуавтономными органоидами?

### *Литература*

1. Билич Г., Катинас Г.С., Назарова Л.В. Цитология. СПб.: Деан, 2001. 112 с.
2. Верещагина В.А. Основы общей цитологии: учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений. 3-е изд. М.: Академия, 2009. 176 с.
3. Кузнецов С.Л., Мушкамбаров В.Л., Горячкина. Атлас по гистологии, цитологии и эмбриологии. М.: Мед. книга; Н. Новгород.: НГМА, 2002. 367с.
4. Ченцов Ю.С. Введение в клеточную биологию: учебник для вузов. 4-е изд., перераб. и доп. М.: ИКЦ «Академкнига», 2005. 495 с.

## Тема 10. Пластиды

*Пластиды* (греч. plastides – созидающие, образующие) – двумембранные органоиды, встречающиеся у фотосинтезирующих эукариотических организмов (высшие растения, низшие водоросли, некоторые одноклеточные организмы). Все пластиды развиваются из своих предшественников – пропластид. *Пропластиды* – мелкие органеллы, присутствующие в клетках меристемы, судьба которых определяется потребностями дифференцированных клеток. Выделяют три основных типа пластид, имеющих общее происхождение и взаимосвязанных между собой: *хлоропласты* (зеленого цвета), *лейкопласты* (бесцветные) и *хромoplastы* (желтого, оранжевого или красного цвета) (рис. 22).



Рис. 22. Развитие пластид.

*Хлоропласты* – двумембранные органеллы удлинённой формы шириной 2-4 мкм и длиной 5-10 мкм. Они содержат зелёный пигмент *хлорофилл* (рис. 23). Количество хлоропластов в клетке разных растений очень сильно варьирует: в клетках высших растений содержится от 10 до 30 хлоропластов, у зелёных водорослей – 1, а в гигантских клетках палисадной махорки – около 1000.

### *Строение хлоропластов*

Наружная мембрана – гладкая, толщиной около 7 мкм. Внутренняя мембрана – складчатая, образует грани и ламеллы.

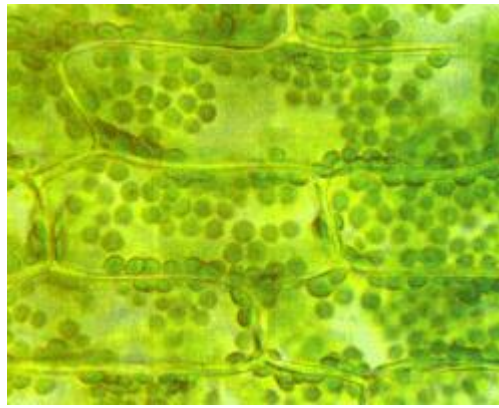


Рис. 23. Хлоропласты в растительных клетках.

*Граны* – это стопки наложенных друг на друга камер (*тилакоидов* – выпячиваний или мешочков), число которых колеблется от нескольких до 50 и более. Мембраны тилакоидов содержат ферменты, обеспечивающие световую фазу фотосинтеза. Граны соединены между собой системой извитых канальцев или пластинок (*ламелл*).

*Строма* – бесцветное гомогенное вещество, заполняющее пространство, ограниченное мембраной. Она содержит кольцевую ДНК, РНК, рибосомы 70 S, зерна крахмала и ферменты цикла Кальвина, необходимые для темновой фазы фотосинтеза (рис. 24).

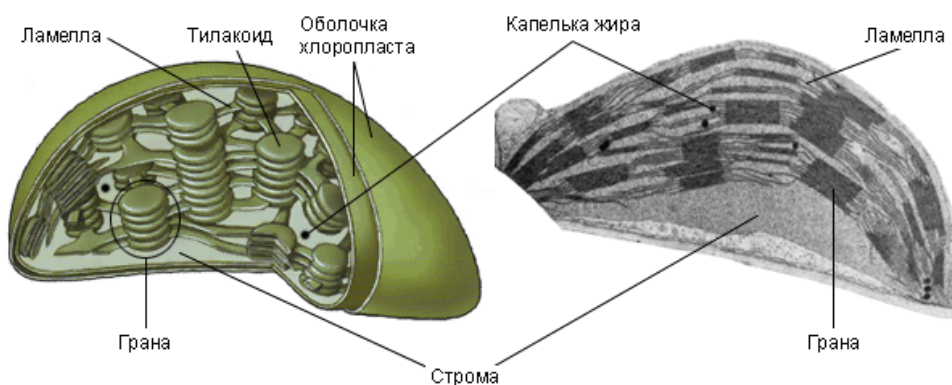


Рис. 24. Строение пластид на примере хлоропласта. Хорошо видны содержащие хлорофилл граны, собранные из стопки тилакоидных мембран. Справа – электронная фотография.

### *Пигменты хлоропластов:*

1. хлорофилл *a* и хлорофилл *b*;
2. каротиноиды: каротины (оранжево-красные) и ксантофиллы (желтые, реже красные); часто маскируются хлорофиллом.

### *Функции хлоропластов*

1. Фотосинтез – образование органических веществ из неорганических за счет энергии солнечного света (ежегодно синтезируется около 145 млрд. т углеводов с выделением кислорода).
2. Синтез некоторых аминокислот и жирных кислот.
3. Хранение временных запасов крахмала.

*Лейкопласты* - бесцветные пластиды, округлой формы, размер которых составляет 2 – 4 мкм. Пигменты в них отсутствуют. Встречаются в неокрашенных подземных частях растений (корни, клубни, корневища), семенах, эпидермисе, сердцевине стебля.

### *Строение лейкопластов*

Лейкопласты окружены оболочкой, состоящей из двух мембран. Наружная мембрана гладкая, а внутренняя образует малочисленные тилакоиды. В строме лейкопластов имеются рибосомы 70S типа, кольцевая ДНК, ферменты синтеза и гидролиза запасных питательных веществ (рис. 25).

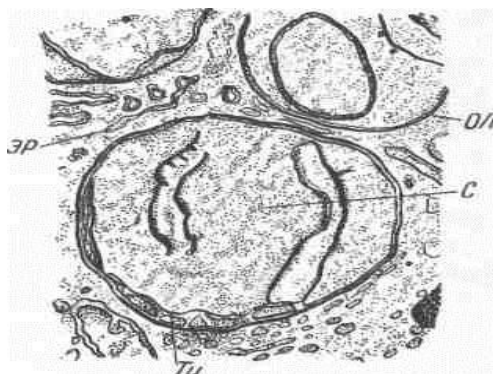


Рис. 25. Лейкопласты в клетке дифференцирующей трахеиды сосны под электронным микроскопом. ОЛ – оболочка лейкопласта, С – строма, Ти – тилакоид, ЭР – эндоплазматический ретикулум.

### *Функции лейкопластов*

Аккумуляция питательных веществ. В лейкопластах одних клеток запасаются зёрна крахмала – это *аминопласты* (например, в клубнях картофеля); в других – жиры – это *липидопласты* (в орехах, подсолнечнике) или белки – *протеинопласты* (в некоторых семенах).

В одном и том же лейкопласте могут накапливаться разные вещества.

*Хромопласты* – желто-оранжевые пластиды округлой или чечевицеобразной формы. Они лишены хлорофилла и поэтому не способны к фотосинтезу. Встречаются в цитоплазме клеток цветков, стеблей, плодов, листьев, придавая им соответствующую окраску.

### *Строение хромопластов*

Наружная мембрана хромопласта гладкая, а внутренняя либо гладкая, либо образует единичные тилакоиды. В строении имеются кольцевая ДНК и пигменты – каротиноиды, придающие хромопластам окраску (желтую, красную, коричневую или оранжевую) (рис. 26).

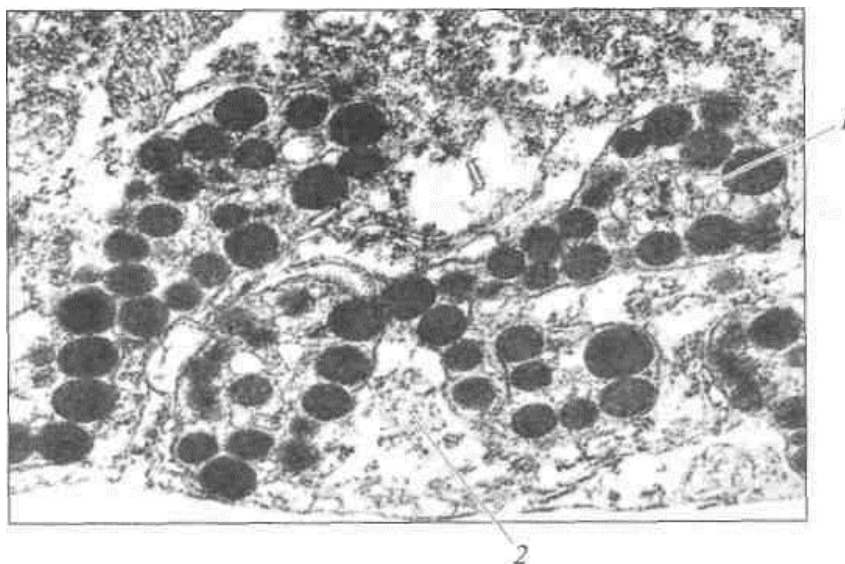


Рис. 26. Хромопласты в клетке лепестка лютика:

1 — хромопласты; 2 — цитоплазма.

*Функция хромопластов* – обеспечение окраски цветков, плодов, семян. Хромопласты считаются конечной стадией развития пластид.

### ***Вопросы для самопроверки***

1. Перечислите основные типы пластид.
2. Каковы строение и функции хлоропластов?
3. Каковы строение и функции хромопластов?
4. Каковы строение и функции лейкопластов?
5. Какова роль пластид в растительной клетке?

### ***Литература***

1. Билич Г., Катинас Г.С., Назарова Л.В. Цитология. СПб.: Деан, 2001. 112 с.
2. Верещагина В.А. Основы общей цитологии: учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений. 3-е изд. М.: Академия, 2009. 176 с.
3. Кузнецов С.Л., Мушкамбаров В.Л., Горячкина. Атлас по гистологии, цитологии и эмбриологии. М.: Мед. книга; Н. Новгород.: НГМА, 2002. 367с.
4. Ролан Ж.-К., Селоши А., Селоши Д. Атлас по биологии клетки. М.: Мир, 1978. 118 с.
5. Ченцов Ю.С. Введение в клеточную биологию: учебник для вузов. 4-е изд., перераб. и доп. М.: ИКЦ «Академкнига», 2005. 495 с.

## Тема 11. Рибосомы

*Рибосомы* – мелкие (диаметром 15-30 нм) плотные немембранные клеточные органоиды сферической или грибовидной формы. Они встречаются во всех типах клеток (включая и прокариотические). Число рибосом в клетке колеблется в зависимости от типа, физиологического состояния и возраста с десятков тысяч до миллионов. Наибольшее число рибосом обнаружено в меристематических клетках растений, клетках зародышей, регенерирующих и пролиферирующих клетках.

### *Локализация рибосом в клетке*

1. Свободно располагаются в цитоплазме (синтезируют белки для собственных нужд клетки).
2. Объединяются посредством молекулы и-РНК в группы – *полисомы* (полирибосомы).
3. Находятся в некоторых органоидах (митохондриях, хлоропластах, центросомах).
4. Соединяются с мембранами эндоплазматической сети и ядра.

### *Строение рибосом*

Рибосомы прокариот и эукариот по своим размерам и молекулярным характеристикам отличаются, хотя и обладают общими принципами организации и функционирования. К настоящему времени методом рентгеноструктурного анализа высокого разрешения полностью расшифрована структура рибосом.

Рибосома, состоит из двух неравных субъединиц, которые легко обратимо диссоциируют на большую и малую субъединицы. Размер полной прокариотической рибосомы составляет 20 x 17 x 17 нм. Она имеет коэффициент седиментации 70S и диссоциирует на две субъединицы: 50S и 30S. Размер полной эукариотической рибосомы – 25 x 20 x 20 нм. Она имеет коэффициент седиментации 80S и диссоциирует на 60S и 40S субъединицы.

Форма и детальные очертания рибосом разнообразных организмов про- и эукариот похожи, хотя и имеют некоторые отличия.

Малая рибосомная субъединица имеет палочковидную форму с несколькими небольшими выступами. Ее длина составляет около 23 нм, а ширина – 12 нм. В состав малых субъединиц входит по одной молекуле РНК. Она выполняет функцию прикрепления к и-РНК.

Большая рибосомная субъединица напоминает полусферу с тремя торчащими выступами. В состав большой субъединицы входит несколько молекул РНК: у прокариот – 2 молекулы, а у эукариот – 3 молекулы. Она выполняет функцию сборки полипептидной цепи (рис. 27).

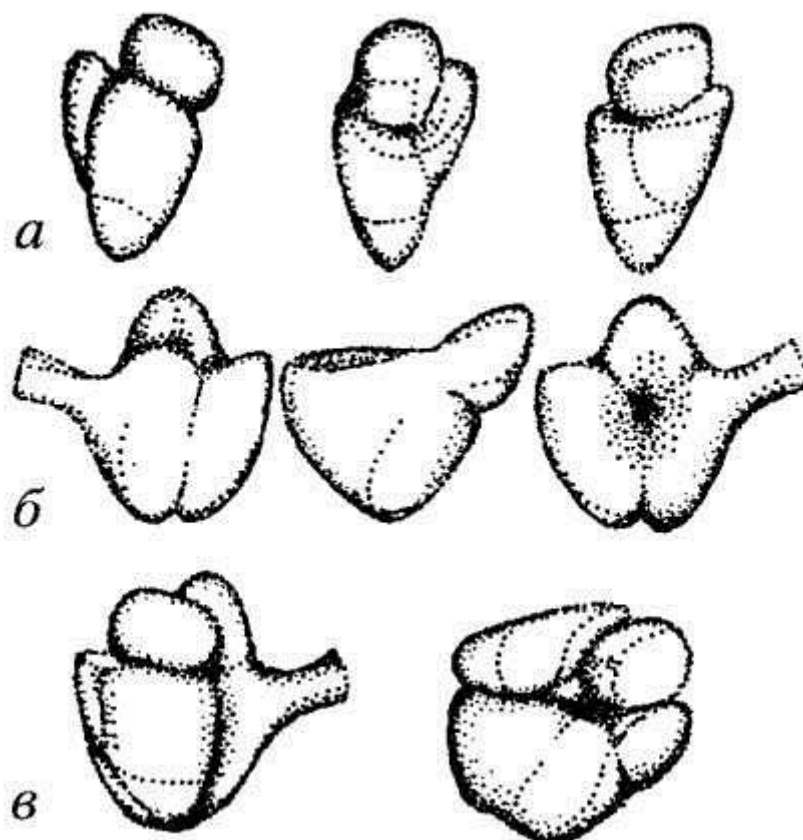
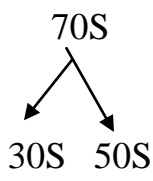
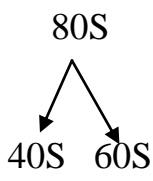


Рис. 27. Рибосомы бактерий в разных проекциях.  
а- малая субъединица, б – большая субъединица, в – полная 70S рибосома  
(вид сверху и сбоку).

При ассоциации в полную 70S рибосому малая субчастица ложится одним концом на один из выступов 50S частицы, а другим в ее желобок. Характеристики молекулярной композиции рибосом даны в табл. 3.

Таблица 3

## Молекулярная характеристика рибосом

Объект	Коэффициент седиментации полной рибосомы и ее субъединиц	Количество молекул РНК на субъединицу	Молекулярная масса РНК, Да	Коэффициент седиментации РНК	Количество белковых молекул на субъединицу
Рибосомы прокариот		1	$0,56 \cdot 10^6$	16S	21
		2	$1,2 \cdot 10^6$ $4,0 \cdot 10^4$	23S   5S	34
Рибосомы эукариот		1	$0,6 \cdot 10^6$	18S	Всего около 80
3	$1,6 \cdot 10^6$ $4,0 \cdot 10^4$ $4,5 \cdot 10^4$	28S   5S   5,8S			

В состав эукариотической рибосомы входят четыре молекулы РНК разной длины: 28S РНК содержит 5000 нуклеотидов, 18S РНК – 2000, 5,8S РНК – 160, 5S РНК – 120. Рибосомные РНК обладают сложной вторичной и третичной структурой, образуя петли и шпильки на комплементарных участках, что приводит к самоупаковке и самоорганизации этих молекул в сложное по форме тело.

Под действием низких ионных сил, особенно при удалении ионов магния, плотные рибосомные субъединицы могут разворачиваться в рыхлые рибонуклеопротеидные тяжи, где можно наблюдать кластеры отдельных белков. Однако правильных структур типа нуклеосом не

образуется, т.к. нет групп, состоящих из сходных белков: в рибосоме все 80 белков разные.

Для образования рибосом необходимо наличие четырех типов рибосомных РНК в эквимольных отношениях и наличие всех рибосомных белков. Сборка рибосом может происходить спонтанно *in vitro*, если последовательно добавлять к РНК белки в определенной последовательности.

Следовательно, для биосинтеза рибосом необходим синтез множества специальных рибосомных белков и 4-х типов рибосомной РНК.

*Функция рибосом* – синтез первичной структуры белковых молекул из аминокислот.

### ***Вопросы для самопроверки***

1. Где локализованы рибосомы клетки?
2. Каковы строение и функции рибосом?
3. Где формируются субъединицы рибосом?
4. Перечислите отличия прокариотических и эукариотических рибосом.
5. Какие условия необходимы для образования рибосом?

### ***Литература***

1. Верещагина В.А. Основы общей цитологии: учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений. 3-е изд. М.: Академия, 2009. 176 с.
2. Спирин А.С. Молекулярная биология. Структура рибосомы и биосинтез белка. М.: Высшая школа, 1986. 300 с.
3. Спирин А.С., Гаврилова Л.П. Рибосома. М.: Наука, 1968. 256 с.
4. Ченцов Ю.С. Введение в клеточную биологию: учебник для вузов. 4-е изд., перераб. и доп. М.: ИКЦ «Академкнига», 2005. 495 с.

## Тема 12. Клеточное ядро

### 12.1. Общая характеристика клеточного ядра

В 1833 г. Р. Браун опубликовал результаты своих микроскопических наблюдений над орхидеями. В их клетках он обнаружил и описал постоянные шаровидные структуры, которые обозначил термином «ядро». Позднее ядра были найдены во всех эукариотических клетках.

*Ядро* (греч. *karion* – ядро, лат. *nucleus* – ядро) является важнейшим компонентом клетки, содержащим ее генетический аппарат. Обычно в клетке имеется только одно ядро, однако встречаются многоядерные клетки, которые образуются вследствие деления клеток, не сопровождающегося цитотомией, или в результате слияния нескольких одноядерных клеток. Ядра одной клетки могут отличаться по строению и функциям: например, вегетативное и генеративное ядро инфузорий.

*Форма ядра* различных клеток неодинакова: встречаются клетки с округлым, овальным, бобовидным, палочковидным и сегментированным ядром. Нередко на поверхности ядра имеются вдавления и выросты. Чаще всего форма ядра в целом соответствует форме клетки: оно обычно сферическое в клетках округлой или кубической формы, вытянутое или эллипсоидное в призматических клетках, уплощенное - в плоских.

*Расположение ядра* варьирует в разных клетках. Оно может лежать в центре клетки (в клетках округлой, плоской, кубической или вытянутой формы), у ее базального полюса (в клетках призматической формы) или на периферии (в жировых клетках).

*Величина ядра* относительно постоянна для каждого типа клеток, однако она может меняться в определенных пределах, увеличиваясь при усилении функциональной активности клетки и уменьшаясь при ее угнетении.

*Компоненты ядра.* В ядре неделящейся (интерфазной) клетке выявляются ядерная мембрана, хроматин, ядрышки и ядерный сок (нуклеоплазма или кариоплазма) (рис. 28).

*Ядерный сок (кариоплазма, нуклеоплазма)* составляет основную внутреннюю массу ядра и представлен гелеобразным матриксом, который заполняет пространство между структурами ядра и содержит различные белки, ферменты, свободные нуклеотиды, аминокислоты, соли, ионы, метаболиты.

*Функция кариоплазмы* заключается в том, что она образует внутреннюю среду, которая обеспечивает взаимосвязь внутриядерных структур ядра и участвует в функционировании наследственного материала.

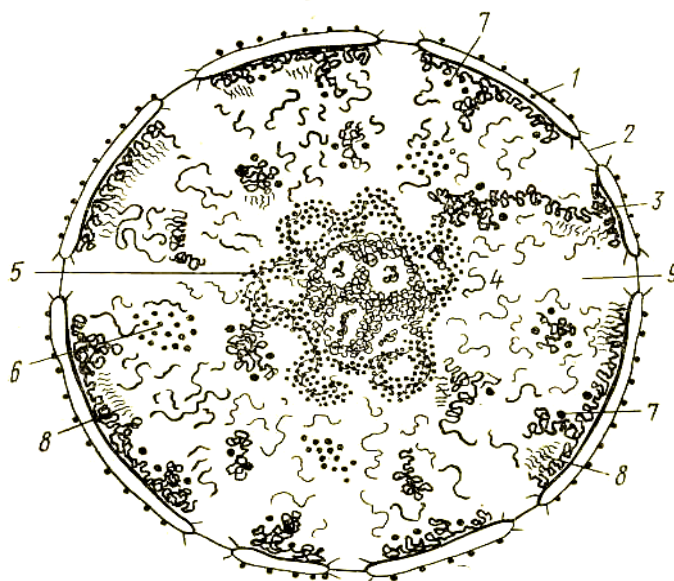


Рис. 28. Строение ядра.

1 – ядерная мембрана; 2 – ядерная пора; 3 – конденсированный хроматин;  
4 – диффузный хроматин; 5 – ядрышко (гранулярный и фибриллярный компоненты, в светлых центральных зонах находится р-ДНК); 6 – интерхроматиновые гранулы (РНП);  
7 – перихроматиновые гранулы (РНП); 8 – перихроматиновые фибриллы (РНП);  
9 – кариоплазма (ядерный сок).

### *Функции ядра*

1. Хранение генетической информации (в молекулах ДНК, находящихся в хромосомах).

2. Реализация генетической информации, контролирующей осуществление разнообразных процессов в клетке: от метаболизма до запрограммированной гибели (апоптоза).

3. Воспроизведение и передача генетической информации (при делении клетки).

## 12.2. Ядерная мембрана

*Ядерная мембрана.* Она состоит из наружной и внутренней мембраны, разделенных перинуклеарным пространством шириной 15-40 нм и смыкающихся в области ядерных пор.

*Наружная мембрана* составляет единое целое с мембранами гранулярной ЭПС: на ее поверхности имеются рибосомы, а перинуклеарное является продолжением полостей цистерн гранулярной ЭПС и может содержать синтезированный материал. Со стороны цитоплазмы наружная мембрана окружена рыхлой сетью промежуточных филаментов.

*Внутренняя мембрана* гладкая, ее интегральные белки связаны с ядерной пластинкой – *ламиной*. Ламина представляет собой слой толщиной 80-300 нм, состоящий из промежуточных филаментов и образующий кариоскелет. Белки промежуточных филаментов, которые входят в ее состав, называются ламины и относятся к трем типам: ламин А, ламин В и ламин С. Ламина играет важную роль в поддержании формы ядра, упорядоченной укладке хроматина, структурной организации поровых комплексов и формировании кариолеммы в процессе деления клеток.

*Ядерные поры* занимают 3-35 % поверхности ядерной оболочки. Они более многочисленны в ядрах интенсивно функционирующих клеток и отсутствуют в ядрах спермиев. Поры содержат два параллельных кольца (по одному с каждой поверхности кариолеммы) диаметром 80 нм, которые образованы 8 белковыми гранулами. От этих гранул к центру сходятся

фибриллы, которые соединяют наружное и внутреннее кольца, образуя третье кольцо – кольцо спиц. В центре кольца спиц располагается так называемый центральный транспортер – это груз, транспортируемый через пору. Совокупность структур, связанных с ядерной порой, называется *ядерным комплексом*. Ядерная оболочка в клетках животных и человека содержит до 2000 – 4000 поровых комплексов. В ядро из цитоплазмы через них поступают синтезированные белки, а в обратном направлении переносятся молекулы РНК и субъединицы рибосом.

#### *Функции порового комплекса*

1. Регуляция избирательного транспорта веществ между цитоплазмой и ядром.
2. Активный перенос в ядро белков.
3. Перенос в цитоплазму субъединиц рибосом, которые слишком велики для свободного прохождения через поры; их транспорт сопровождается изменением конформации порового комплекса.

### **12.3. Хроматин ядра**

*Хроматин* (от греч. *chroma* – краска) представляет собой мелкие зернышки и глыбки материала, который обнаруживается в ядре клеток и состоит из комплекса ДНК и белка. Хроматин соответствует хромосомам, которые в интерфазном ядре представлены длинными, тонкими перекрученными нитями. Выраженность спирализации каждой из хромосом неодинакова по всей их длине. Различают два вида хроматина: эухроматин и гетерохроматин.

*Эухроматин* (*диффузный хроматин*) обнаруживается в сегментах хромосом, которые деспирализованы и открыты для транскрипции. Эти сегменты не окрашиваются и не видны в световой микроскоп.

*Гетерохроматин* (*конденсированный хроматин*) соответствует конденсированным, плотно скрученным сегментам хромосом, что делает

их недоступными для транскрипции. Он интенсивно окрашивается основными красителями и имеет вид гранул.

По соотношению содержания эухроматина и гетерохроматина можно оценить активность процессов транскрипции и синтетической функции клетки. При повышении активности это соотношение изменяется в пользу эухроматина, а при снижении нарастает содержание гетерохроматина. При полном подавлении функции ядра оно уменьшается в размерах, содержит только гетерохроматин, окрашивается основными красителями интенсивно и равномерно. Такое уплотнение ядра называется карипикнозом.

#### *Упаковка хроматина в ядре*

В деконденсированном состоянии длина одной молекулы ДНК, образующей каждую хромосому, равна в среднем, около 5 нм, общая длина молекул ДНК всех хромосом в ядре диаметром около 10 мкм составляет более 2 м, а в S-период интерфазы – более 4 м. Компактная упаковка молекул ДНК в клеточном ядре осуществляется благодаря их связи со специальными основными *гистоновыми белками*. Компактная упаковка ДНК обеспечивает упорядоченное расположение длинных молекул ДНК в небольшом объеме ядра и функциональный контроль активности генов за счет влияния характера упаковки на активность отдельных участков генома.

#### *Уровни упаковки хроматина*

Первый уровень упаковки хроматина, обеспечивающий образование нуклеосомной нити диаметром 11 нм, обусловлен намоткой двойной нити ДНК диаметром 2 нм на блоки дисковидной формы, состоящие из 8 гистоновых молекул. В результате этого процесса образуются *нуклеосомы*. Они отделены друг от друга короткими участками свободной ДНК.

На втором уровне упаковки нуклеосомная нить скручивается и образует хроматиновую фибриллу диаметром 30 нм. В интерфазе хромосомы образованы именно хроматиновыми фибриллами. При этом каждая хроматида состоит из одной фибриллы.

Третий уровень обусловлен дальнейшей упаковкой хроматиновых фибрилл, которые образуют петли (петельные домены) диаметром 300 нм, каждый из которых соответствует одному или нескольким генам.

Четвертый уровень. Более плотно упакованные петельные домены образуют участки конденсированных хромосом диаметром 700 нм, являющиеся частью метафазной хромосомы размером около 1400 нм (рис. 29).

В хроматине ДНК связана и с негистоновыми белками, которые регулируют активность генов.

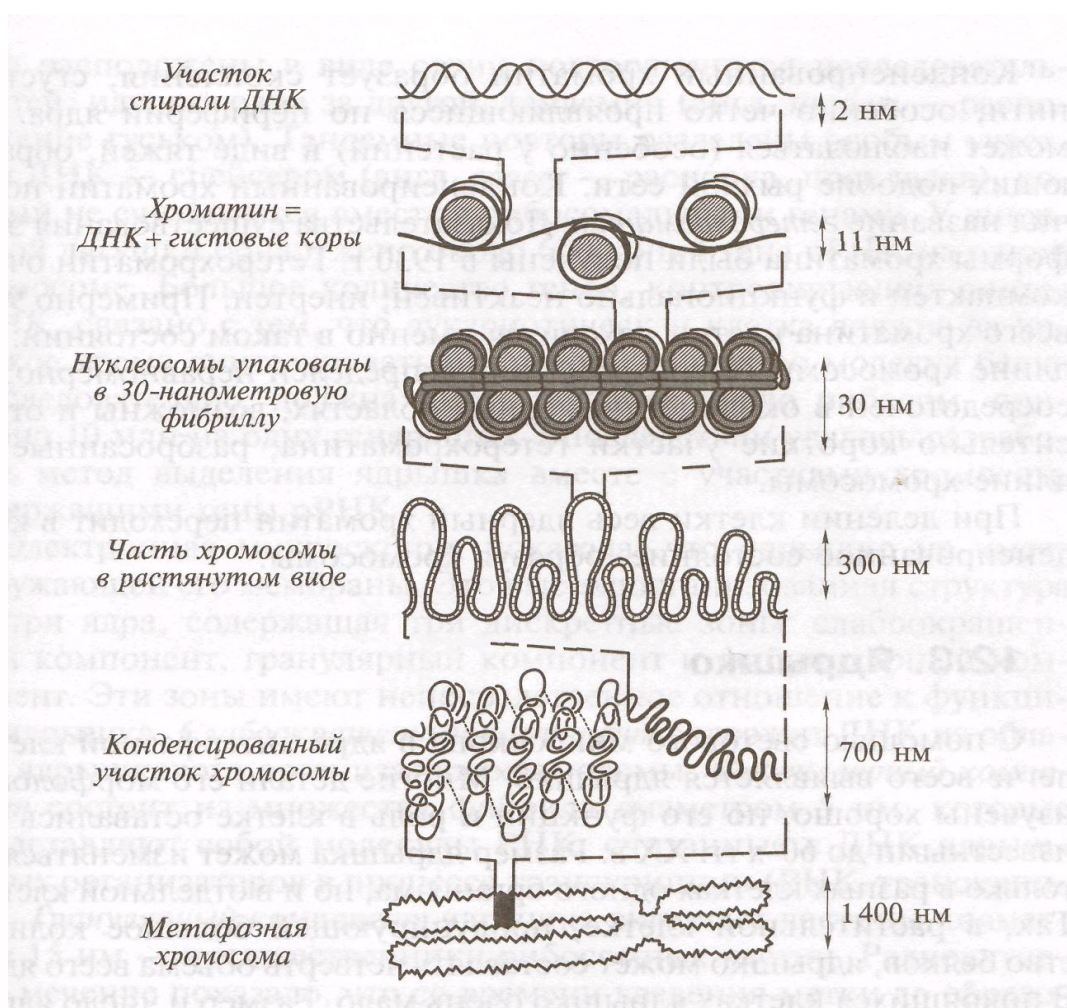


Рис. 29. Уровни компактизации хроматина.

#### 12.4. Ядрышко

*Ядрышко* – это уплотненное тельце округлой формы, лишенное мембраны и образованное специализированными участками хромосом,

которые называются ядрышковыми организаторами. У человека такие участки имеются в 5 хромосомах – 13-15 и 21-22. Ядрышко исчезает в профазе митоза, когда ядрышковые организаторы «растаскиваются» в ходе конденсации соответствующих хромосом, вновь формируясь в телофазе.

#### *Компоненты ядрышка*

1. Фибриллярный компонент состоит из множества тонких (диаметром 5-8 нм) нитей и располагается во внутренней части ядрышка. Он представлен совокупностью первичных транскриптов *pРНК*.
2. Гранулярный компонент образован скоплением плотных частиц диаметром 10-20 нм, которые соответствуют наиболее зрелым предшественникам субъединиц рибосом.
3. Аморфный компонент содержит участки расположения ядрышковых организаторов со специфическими РНК-связывающими белками и крупными петлями ДНК, активно участвующими в транскрипции рибосомальной РНК.

Фибриллярный и гранулярный компоненты ядрышка образуют ядрышковую нить толщиной 60-80 нм, которая в пределах ядрышка формирует широкопетлистую сеть, выделяющуюся большей плотностью на фоне менее плотного матрикса.

*Функция ядрышка* – синтез рибосом. Ядрышко является центром образования рибосом, т.к. здесь осуществляется синтез рибосомальной РНК (рРНК) и соединение ее с рибосомными белками. Таким образом формируются отдельные субъединицы, которые затем поступают в цитоплазму, где происходит сборка рибосомы.

#### ***Вопросы для самопроверки***

1. Каково значение ядра в клетке?
2. Какие основные компоненты можно выделить в составе ядра?
3. Из каких основных частей состоит ядерная мембрана?
4. Какие структуры входят в состав порового комплекса?

5. В каких формах существует хроматин ядра?
6. Назовите и охарактеризуйте уровни упаковки хроматина в ядре.
7. Какое строение имеет ядрышко и где оно образуется?

### *Литература*

1. Билич Г., Катинас Г.С., Назарова Л.В. Цитология. СПб.: Деан, 2001. 112 с.
2. Верещагина В.А. Основы общей цитологии: учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений. 3-е изд. М.: Академия, 2009. 176 с.
3. Заварзин А.А., Харазова А.Д. Основы общей цитологии: учебное пособие. Л.: Ленингр. ун-та, 1982. 240 с.
4. Свенсон К., Уэбстер П. Клетка. М.: Мир, 1980. 304 с.
5. Фаллер Д.М. Молекулярная биология клетки. М.: БИНОМ, 2006. 256 с.
6. Ченцов Ю.С. Введение в клеточную биологию: учебник для вузов. 4-е изд., перераб. и доп. М.: ИКЦ «Академкнига», 2005. 495 с.

## Тема 13. Деление клеток

### 13.1. Клеточный цикл

*Клеточный цикл* – это совокупность явлений, происходящих в клетке в период между двумя последовательными делениями или между ее образованием и гибелью. Клеточный цикл включает собственно деление и интерфазу – промежуток между делениями (рис 30).

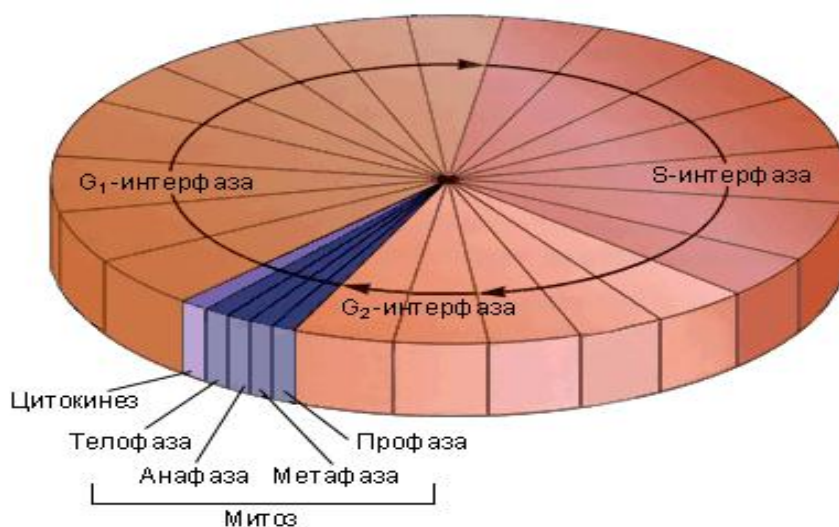


Рис. 30. Клеточный цикл.

*Интерфаза* более продолжительна по времени, чем митоз и подразделяется на три периода:

1. Пресинтетический (G<sub>1</sub>) период наступает после митотического деления клетки и характеризуется активным ростом клетки, синтезом РНК и белков. Клетка достигает нормальных размеров и восстанавливает необходимый набор органелл. Период G<sub>1</sub> длится от нескольких часов до нескольких дней. В течение этого периода синтезируются особые «запускающие» белки или активаторы S-периода. Они обеспечивают достижение клеткой определенного порога (точки R-ограничения), после которого она вступает в S-период. Контроль, осуществляемый на уровне точки R (при переходе из G<sub>1</sub> в S), ограничивает возможность нерегулируемого размножения клеток. Проходя эту точку, клетка

переключается на последующую регуляцию клеточного цикла внутренними факторами, что обеспечивает завершение ее деления. Если клетка не достигает точки R, то она выходит из цикла и вступает в период репродуктивного покоя ( $G_0$ ). Этот период предназначен для того чтобы клетка могла успешно дифференцироваться и выполнять свои специфические функции, а также выжить в условиях недостаточности питательных веществ или факторов роста, или осуществлять репарацию поврежденной ДНК. Клетки одних тканей при соответствующей стимуляции способны возвращаться из периода ( $G_0$ ) в клеточный цикл, а клетки других тканей утрачивают эту способность по мере дифференцировки.

2. Синтетический период характеризуется репликацией ДНК и синтезом белков гистонов, которые поступают в ядро из цитоплазмы и обеспечивают нуклеосомную упаковку вновь синтезированной ДНК. В результате происходит удвоение числа хромосом. В этот период также происходит удвоение центриолей. S-период длится около 8-12 часов.

3. Постсинтетический период ( $G_2$ ) продолжается до начала митоза. В течение этого периода клетка осуществляет подготовку к делению. При этом происходит созревание центриолей, запасается энергия, синтезируются РНК и белки (например, тубулин), необходимые для процесса деления. Длительность ( $G_2$ ) составляет 2-4 часа.

## 13.2. Митоз

*Митоз* – это процесс деления клетки, при котором хромосомный набор материнской клетки сохраняется. Митоз следует за  $G_2$ -периодом и завершает клеточный цикл. Он длится 1-3 часа и обеспечивает равномерное распределение генетического материала между дочерними клетками.

## *Основные фазы митоза*

1. *Профаза* начинается с конденсации хромосом, которые становятся видимыми в световой микроскоп как нитевидные структуры. Каждая хромосома состоит из двух параллельно лежащих сестринских хроматид, связанных в области центромеры. Ядрышко и ядерная оболочка к концу профазы исчезают. Кариолема при этом распадается на мембранные пузырьки, сходные с элементами ЭПС, а поровые комплексы и ламина диссоциируют на субъединицы. Кариоплазма смешивается с цитоплазмой. Центриоли мигрируют к противоположным полюсам клетки и дают начало нитям митотического (ахроматинового) веретена. В области центромеры образуются особые белковые комплексы - *кинетохоры*, к которым прикрепляются некоторые микротрубочки веретена (кинетохорные микротрубочки). Показано, что кинетохоры сами способны индуцировать сборку микротрубочек и поэтому могут служить центрами организации микротрубочек. Остальные микротрубочки веретена называются полюсными, так как они протягиваются от одного полюса клетки к другому. Лежащие вне веретена микротрубочки, расходящиеся радиально от клеточных центров к плазмалемме, получили наименование астральных или микротрубочек (нитей) сияния.

2. В *метафазе* завершается образование веретена деления, которое состоит из микротрубочек двух типов: хромосомных, которые связываются с центромерами хромосом и центросомных (полюсных), которые тянутся от полюса к полюсу клетки. Каждая двойная хромосома прикрепляется к микротрубочкам веретена деления. Хромосомы как бы выталкиваются микротрубочками в область экватора клетки, т. е. располагаются на равном расстоянии от полюсов. Они лежат в одной плоскости и образуют экваториальную или *метафазную пластинку*. В метафазе отчетливо видно двойное строение хромосом, соединенных

только в области центромеры. В этот период легко подсчитывать число хромосом и изучать их морфологические особенности.

3. В *анафазе* дочерние хромосомы с помощью микротрубочек веретена деления растягиваются к полюсам клетки. Во время движения дочерние хромосомы несколько изгибаются наподобие шпильки, концы которой направлены в сторону экватора клетки. Таким образом, в анафазе удвоенные хромосомы расходятся к разным полюсам клетки. В этот момент в клетке находятся два диплоидных хромосомных набора.

4. В *телофазе* начинается деспирализация (раскручивание) хромосом. Они набухают и становятся плохо видимыми под микроскопом. Вокруг хромосом у каждого полюса из мембранных структур цитоплазмы формируется ядерная оболочка, в ядрах возникают ядрышки. Разрушается веретено деления. После этого происходит разделение цитоплазмы (цитотомия) с образованием двух клеток. Цитотомия протекает неодинаково в клетках животных и растений. В клетках животных плазматическая мембрана впячивается внутрь клетки в районе экватора. В результате этого процесса образуется непрерывная борозда, опоясывающая клетку по экватору и постепенно разделяющая одну клетку на две. В клетках растений в области экватора из остатков нитей веретена деления возникает бочковидное образование - *фрагмопласт*. В эту область со стороны полюсов клетки устремляются многочисленные пузырьки комплекса Гольджи, которые сливаются друг с другом. Содержимое пузырьков образует клеточную пластинку, которая делит клетку на две дочерние, а мембрана пузырьков Гольджи формирует недостающие цитоплазматические мембраны этих клеток. Впоследствии на клеточную 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, что и в материнской клетке.

Биологическое значение митоза заключается в строго одинаковом распределении материальных носителей наследственности – молекул ДНК, входящих в состав хромосом, между дочерними клетками. Благодаря равномерному распределению реплицированных хромосом происходит восстановление органов и тканей после повреждения. Митотическое деление клеток является также основой цитологического размножения организмов.

### 13.3. Мейоз

*Мейоз* – это особый способ деления клеток, в результате которого происходит редукция (уменьшение) числа хромосом вдвое.

Мейоз включает два деления, быстро следующих одно за другим. Перед началом мейоза каждая хромосома реплицируется (удваивается в синтетическом периоде интерфазы). В течение некоторого времени две ее образовавшиеся копии остаются связанными друг с другом центромерой. Следовательно, в каждом ядре, в котором начинается мейоз, содержится эквивалент четырех наборов гомологичных хромосом ( $4c$ ). Второе деление мейоза следует за первым практически сразу, и синтез ДНК в промежутке между ними не происходит. Таким образом, по сути дела, между первым и вторым делением интерфаза отсутствует.

#### *Основные фазы мейоза*

Первое мейотическое деление называется *редукционным* и приводит к образованию из диплоидных клеток ( $2n$ ) гаплоидных клеток ( $n$ ).

*Профаза I.* В этот период осуществляется упаковка наследственного материала (спирализация хромосом). Одновременно происходит сближение гомологичных (парных) хромосом своими одинаковыми участками. Этот процесс называется *конъюгация* и происходит только в мейозе. В результате конъюгации образуются хромосомные пары - *биваленты*. Каждая хромосома, вступая в мейоз, имеет удвоенное

содержание наследственного материала и состоит из двух хроматид, поэтому бивалент состоит из 4 нитей. Когда хромосомы уже находятся в конъюгированном состоянии, все еще продолжается их дальнейшая спирализация. При этом отдельные хроматиды гомологичных хромосом переплетаются и перекрещиваются между собой. На следующем этапе гомологичные хромосомы несколько отталкиваются одна от другой. В результате этого процесса в местах переплетения хроматид может происходить их разрыв, и в процессе соединения разрывов хроматид гомологичные хромосомы обмениваются соответствующими участками. Таким образом, хромосома, пришедшая к данному организму от отца, включает в себя участок материнской хромосомы, и наоборот. Перекрест гомологичных хромосом, сопровождающийся обменом соответствующими участками между их хроматидами, называется *кроссинговером*. После кроссинговера к полюсам клетки расходятся уже измененные хромосомы, т.е. с другим сочетанием генов. Являясь процессом закономерным, кроссинговер приводит каждый раз к обмену разными по величине участками и обеспечивает таким образом эффективную рекомбинацию материала хромосом в гаметах. Биологическое значение кроссинговера велико, поскольку генетическая рекомбинация позволяет создавать новые, ранее не существовавшие комбинации генов и повышает выживаемость организмов.

В *метафазе I* завершается формирование веретена деления. Его нити прикрепляются к кинетохорам хромосом, объединенных в биваленты. В результате этого процесса нити, связанные с кинетохорами гомологичных хромосом, устанавливают биваленты в плоскости экватора веретена деления.

В *анафазе I* гомологичные хромосомы отделяются друг от друга и расходятся к полюсам клетки. При этом к каждому полюсу отходит гаплоидный набор хромосом, но каждая хромосома состоит из двух хроматид.

В *телофазе I* у полюсов клетки собирается одиночный, гаплоидный набор хромосом, в котором каждый вид хромосом представлен уже не парой, а одной хромосомой, состоящей из двух хроматид.

В короткой по продолжительности *телофазе I* восстанавливается ядерная оболочка, и материнская клетка делится на две дочерние.

Таким образом, образование бивалентов при конъюгации гомологичных хромосом в профазе I мейоза создает условия последующей редукции числа хромосом. Формирование гаплоидного набора в гаметах обеспечивается расхождением в анафазе I не хроматид, как в митозе, а гомологичных хромосом, которые ранее были объединены в биваленты.

Вслед за телофазой I деления следует короткая интерфаза, в которой ДНК не синтезируется, и клетки приступают к следующему делению, которое сходно с обычным митозом и называется *эквационным*.

*Профаза II* по времени довольно непродолжительна. На этом этапе ядрышки и ядерная оболочка разрушаются, а хромосомы укорачиваются и утолщаются. Центриоли, если они присутствуют, перемещаются к противоположным полюсам клетки, и появляются нити веретена деления.

В *метафазе II* хромосомы выстраиваются в экваториальной плоскости.

В *анафазе II* центромеры делятся и хромосомы разделяются хроматиды. Каждая хроматида становится самостоятельной хромосомой. С помощью нитей веретена деления хромосомы растягиваются к полюсам клетки.

*Телофаза II* характеризуется исчезновением нитей веретена деления, обособлением ядер и цитокинезом, завершающимся образованием из двух гаплоидных клеток четырех гаплоидных клеток. В целом, после мейоза (I и II) из одной диплоидной клетки образуются 4 клетки с гаплоидным набором хромосом. Редукционное деление является, по сути, механизмом, препятствующим непрерывному увеличению числа хромосом

при слиянии гамет. В противном случае при половом размножении число хромосом удваивалось бы в каждом новом поколении.

#### *Значение мейоза*

1. Поддерживает определенное и постоянное число хромосом во всех поколениях любого вида растений, животных и грибов;
2. Обеспечивает разнообразие генетического состава гамет, как в результате кроссинговера, так и в результате различного сочетания отцовских и материнских хромосом при их независимом расхождении в анафазе I мейоза. Это в свою очередь обеспечивает появление разнообразного и разнокачественного потомства при половом размножении организмов.

#### *Вопросы для самопроверки*

1. Что такое жизненный цикл клетки?
2. Перечислите фазы клеточного цикла и расскажите о значении этих фаз.
3. На какой стадии клеточного цикла происходит удвоение количества ДНК?
4. Назовите и охарактеризуйте фазы митоза.
5. Какая стадия митоза является самой короткой по времени?
6. На какой стадии митоза образуется веретено деления?
7. Какова биологическая роль митоза?
8. Перечислите фазы мейоза и назовите его отличия от митоза.
9. Какие процессы происходят в профазе I мейоза?
10. Какова биологическая роль мейоза?

#### *Литература*

1. Верещагина В.А. Основы общей цитологии: учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений. 3-е изд. М.: Академия, 2009. 176 с.
2. Епифанов О.И. Лекции о клеточном цикле. М.: КМК, 1997. 144 с.

3. Иванова С.В. Мейоз. М.: Р ГАУ-МСХА им. К.Т. Тимирязева, 2006. 42 с.
4. Цитология и генетика мейоза / под ред. В.В. Хвостовой, Ю.Ф. Богданова. М.: Наука, 1975. 432 с.
5. Ченцов Ю.С. Введение в клеточную биологию: учебник для вузов. 4-е изд., перераб. и доп. М.: ИКЦ «Академкнига», 2005. 495 с.

## ПРАКТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

### Занятие 1 - 2. Общий план строения растительной и животной клеток

Цель – закрепить умение студентов готовить микропрепараты и рассматривать их под микроскопом, находить особенности строения клеток различных организаций, сравнивать их между собой.

#### Основные вопросы по теме занятия

1. Что такое клетка? Назовите основные положения клеточной теории.
2. Каков химический состав клетки?
3. Каковы особенности строения клеточной мембраны растительной и животной клеток?
4. В чем заключаются черты сходства митохондрий и хлоропластов?
5. Каково строение и функции ядра?
6. Какие структуры клетки связаны с передачей наследственности?
7. Каковы особенности строения растительной клетки?
8. Каковы особенности строения животной клетки?

#### Препарат № 1. Клетки кожицы листа валлиснерии (*Vallisneria spiralis*)

Для приготовления препарата на любой из сторон линейного листа валлиснерии скальпелем или препаровальной иглой надрезают кожицу, кусочек которой сдирают с листовой пластинки, кладут в каплю воды на предметное стекло, осторожно накрывают покровным стеклом и рассматривают при малом и большом увеличении микроскопа (рис. 31). Клетки кожицы либо вытянуты по длине листа, либо имеют квадратные или многоугольные очертания. Оболочки клеток тонкие, прозрачные, плотно примыкающие одна к другой. В клетках видны многочисленные зеленые тельца — хлоропласты, или хлорофилловые зерна. Хлоропласт имеет форму двояковыпуклой

линзы, фронтальная сторона которой всегда обращена к клеточной стенке. Работая микровинтом и меняя фокусировку объектива, можно

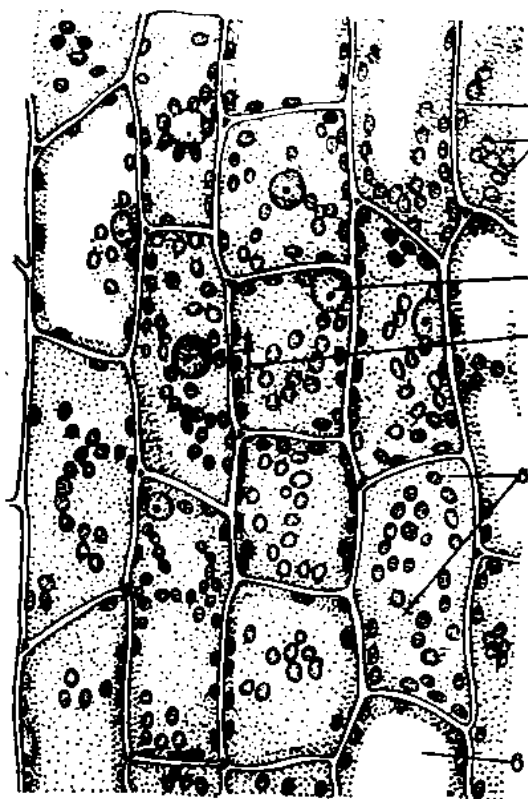


Рис. 31. Кожица листа валлиснерии:  
 1 — оболочка клетки;  
 2 — хлоропласты;  
 3 — ядро; 4 — направления  
 движения цитоплазмы;  
 5 — цитоплазма; 6 — вакуоль

рассмотреть клетку с поверхности или на некоторой глубине. В первом случае хлоропласты, прилегающие к верхней или нижней стенке, видны в плане. Очертания их округлые, иногда слегка угловатые. При рассмотрении клетки в оптическом сечении четкие контуры имеют только хлоропласты, расположенные у боковых стенок. В боковой проекции они овальные или эллипсоидные. В некоторых клетках видно ядро. Оно представляет собой светло-серое тельце с одним сильно преломляющим свет и поэтому хорошо заметным ядрышком. Ядро в клетке может занимать разные

положения. Если ядро находится в середине клетки, оно обычно округлое, если расположено близко к стенке клетки — оно плоско-выпуклое, причем плоская сторона его прижата к стенке. Цитоплазма не видна, не удастся также различить границы находящейся в клетке вакуоли с клеточным соком. Это объясняется тем, что показатели преломления света цитоплазмы и клеточного сока более или менее одинаковы.

При внимательном наблюдении можно увидеть, что пластиды перемещаются вдоль клеточных стенок. Это происходит вследствие движения вокруг центральной вакуоли цитоплазмы. Такое движение называют круговым или ротационным (циклез).

Движение цитоплазмы играет важную роль в осуществлении обменных процессов и распределении веществ внутри клетки. В естественных условиях цитоплазма движется очень медленно, под влиянием физических или химических раздражителей движение обычно ускоряется. Это движение называют вторичным. Довольно быстрое движение цитоплазмы в клетках валлиснерии вызвано механическим повреждением листа в связи со снятием кожицы. Сначала оно заметно лишь в некоторых, а затем почти во всех клетках. Движение можно ускорить, если лист на несколько минут положить в теплую воду или добавить в нее каплю спирта.

Препарат № 2. Строение клеток развивающихся листьев элодеи канадской  
(*Elodea canadensis*)

Элодея — пресноводное растение с мутовками продолговато-овальных листьев на тонком стебле. Наиболее молодые клетки, структура которых еще не сформирована, составляют мелкие зачатки листьев, расположенные на верхушке побега под конусом нарастания. Для приготовления препарата верхушку побега (не более 1 см длиной) кладут на предметное стекло в большую каплю воды и осторожно под биноклем или лупой двумя препаровальными иглами удаляют крупные листья. Самые мелкие чешуевидные листья, скученные на верхушке побега, отрывают от стебля, расправляют, накрывают покровным стеклом и рассматривают при малом, а затем при большом увеличении микроскопа. Размеры и форма клеток зависят от размеров развивающейся листовой пластинки. Самые молодые листовые зачатки, которые удается отделить от стебля, состоят из клеток, очертания которых довольно сильно варьируют. Большинство клеток многоугольные, некоторые — узкие, удлинённые (рис. 32).

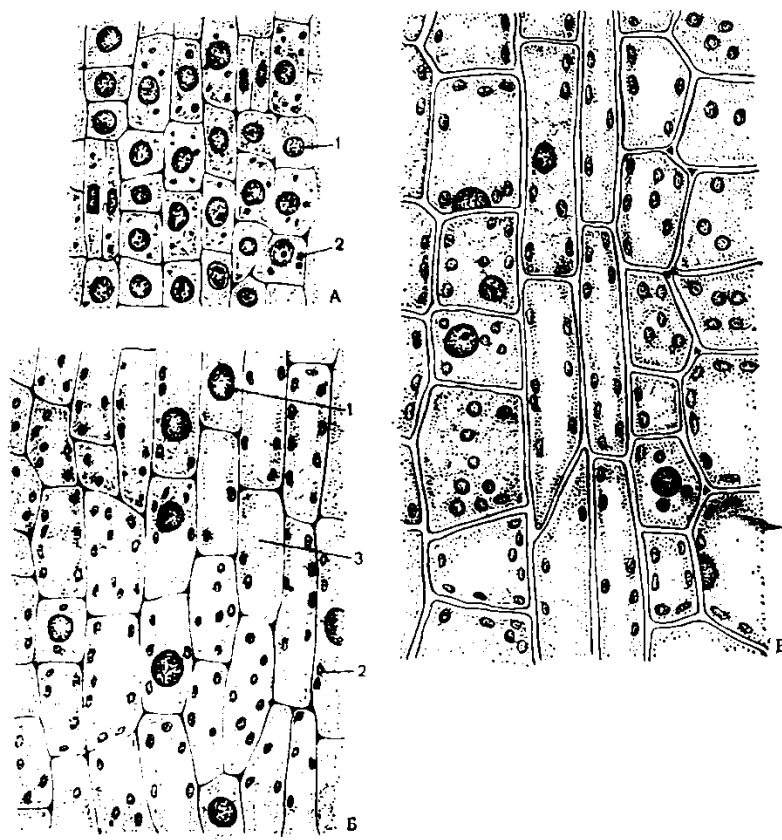


Рис. 32. Строение клеток листа элодеи: А, Б, В – последовательные стадии развития клеток. 1 – ядра, 2 – пластиды, 3 – вакуоли.

Часто встречаются клетки, только что возникшие в результате деления. Оболочки клеток очень тонкие, плотно сомкнутые. Клетки заполнены густой цитоплазмой, окружающей крупное, хорошо заметное ядро. Мелкие тельца, также расположенные в цитоплазме, представляют собой хлоропласты. В нижерасположенных листьях по мере увеличения размеров клеток число пластид и их размеры увеличиваются, содержимое клеток становится более светлым и прозрачным вследствие появления вакуолей с водянистым клеточным соком; ядра заметны не во всех клетках. Чтобы их увидеть, листья можно обработать раствором йода в водном растворе йодида калия (убивающего клетку), от этого реактива ядра становятся бурыми.

### Препарат № 3. Строение клеток сформированного листа элодеи

Оторванный от стебля лист кладут нижней стороной в каплю воды на предметное стекло, накрывают покровным стеклом и рас-

смаатривают при малом и большом увеличении микроскопа. Лист элодеи значительно больше поля зрения микроскопа, поэтому даже при работе с малым увеличением препарат приходится передвигать. Лист состоит из двух слоев клеток, причем клетки верхнего слоя, обращенного к наблюдателю, крупнее клеток нижнего слоя. Уже при малом увеличении обращает на себя внимание неравномерная окраска листовой пластинки, в середине которой вдоль листа располагается «средняя жилка», состоящая из более светлых клеток. Краевые клетки листа почти прозрачные. Некоторые клетки выступают наружу в виде острых зубцов с концами, обращенными к верхушке листа. В клетках основания листовой пластинки зубцов нет. Наружные стенки зубцов очень толстые, красновато-бурые (рис. 32).

Параллельно «средней жилке» вдоль листа проходят узкие темные полосы разной длины. Они представляют собой систему межклетников — пространств между клетками верхней и нижней сторон листа, заполненных воздухом.

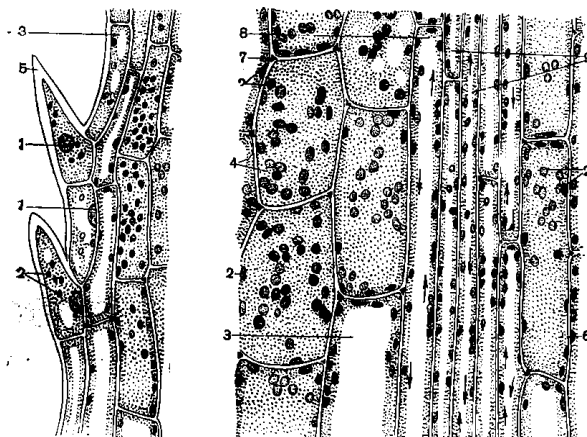


Рис. 33. Клетки сформированного листа элодеи: 1 — ядро; 2 — хлоропласты; 3 — вакуоль; 4, 8 — цитоплазма; 5 — зубчик листа; 6 — оболочка клетки; 7 — межклетник; 9 — клетки «средней жилки».

Под микроскопом межклетники выглядят темными из-за большой разницы в показателях преломления света воздуха и

клеточных оболочек. Когда вода, показатель преломления света которой близок показателю преломления оболочек, войдет в межклетники через поврежденные места и вытеснит из них воздух, межклетники станут незаметными.

Ознакомившись с общим планом строения листа, следует более детально рассмотреть особенности слагающих его клеток при большом увеличении. Клетки имеют тонкие прозрачные стенки, плотно соединенные между собой. Размеры, форма клеток, а также число содержащихся в них зеленых пластид — хлоропластов варьируют.

Клетки «средней жилки» узкие, сильно вытянутые по длине листа, пластид в них немного, большинство из них располагается вдоль боковых стенок. Очертания этих пластид овальные.

Клетки, прилегающие к «средней жилке», более широкие, квадратные, многоугольные или продолговатые. В клетках много пластид. Ядро, цитоплазма и вакуоль в клетке не видны, так как показатели преломления света всех этих структур примерно одинаковы. Ядро становится заметным, если лист обработать раствором йода в водном растворе йодида калия, однако следует помнить, что этот реактив убивает клетку.

О наличии цитоплазмы и условных границах клеточной вакуоли можно судить лишь по перемещению пластид, происходящему вдоль клеточных стенок по часовой или против часовой стрелки, что характерно для кругового, или ротационного движения. В таких клетках цитоплазма, окружающая крупную центральную вакуоль, занимает постенное положение. В клетках только что оторванного листа цитоплазма обычно не движется или движется очень медленно, но спустя несколько минут движение становится хорошо заметным сначала в клетках средней жилки, а затем и в прилегающих к ней клетках.

Клетки, расположенные по краю листовой пластинки, вытянуты в длину, но значительно короче клеток средней жилки. Их наружные стенки толще внутренних. Клетки бедны содержимым, находящиеся в них немногочисленные пластиды значительно мельче, чем в остальных клетках. При внимательном рассмотрении в краевых клетках, в том числе и в зубцах, можно видеть ядра, представляющие собой светлые мелкозернистые тельца. Ядро, расположенное в середине клетки, обычно шаровидное, ядро, прижатое к стенке клетки — полусферическое.

#### Препарат № 4. Клетки плоского эпителия полости рта человека

Для того чтобы приготовить препарат, достаточно стерильным стеклянным шпателем провести с легким нажимом по небу или по деснам.

При этом на кончике шпателя в капельке слюны окажутся слущенные клетки эпителия, выстилающего полость рта. Такие клетки лучше всего рассматривать в световой микроскоп с сильно закрытой конденсорной диафрагмой.

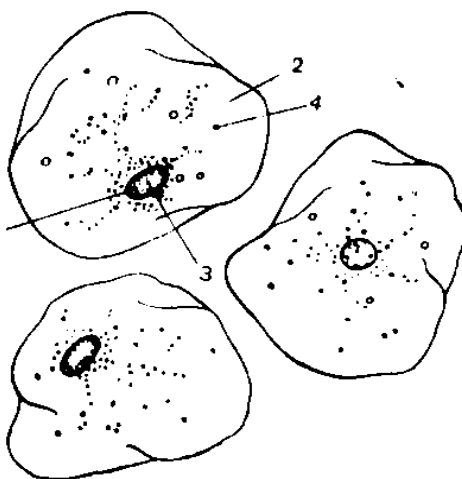


Рис. 34. Клетки плоского эпителия полости рта человека:  
1 — ядра клеток; 2 — цитоплазма клеток; 3 — половой хроматин; 4 — митохондрия.

На препарате видны плавающие в жидкости отдельные крупные плоские клетки, содержащие ядра. Большая часть клеток мертвые, они имеют сильно структурированное ядро. Так как поверхностные клетки

покровного эпителия являются высокодифференцированными клетками, в которых затухают синтетические процессы, в ядрах этих клеток отсутствуют ядрышки или они очень мелкие (рис. 34).

Если взять соскоб этих клеток у женщины, то в ядрах многих клеток можно увидеть так называемые тельца Барра — это не что иное, как половая X-хромосома в интерфазном ядре (половой хроматин) — плотный участок хроматина, прилежащий непосредственно к периферии ядра. В цитоплазме живых клеток можно также видеть множество мелких гранул — митохондрий и мелких пузырьков.

Препарат № 5. Эритроциты лягушки  
(Мазок крови лягушки. Фиксация метиловым спиртом,  
окраска гематоксилин-эозином)

Примером клеток, расположенных по отдельности и имеющих округлую или овальную форму, могут быть клетки крови лягушки (рис. 35).

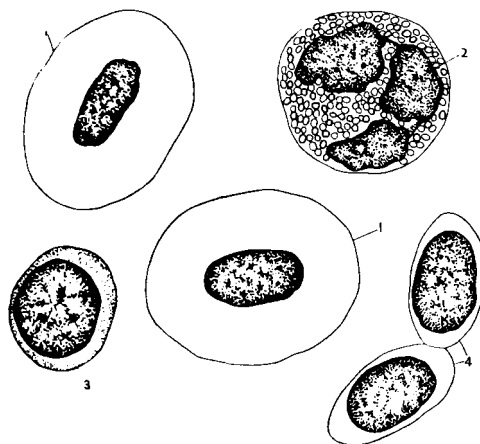


Рис. 35. Клетки крови лягушки:  
1 — эритроциты; 2 — эозинофил; 3 — лимфоцит; 4 — тромбоциты.

Большинство клеток мазка принадлежит эритроцитам. Они имеют овальную форму и овальное плотное ядро, интенсивно окрашивающееся гематоксилином в сине-фиолетовый цвет. Цитоплазма этих клеток закрашивается эозином в оранжево-красный цвет за счет гемоглобина, растворенного в теле этой клетки.

Кроме эритроцитов на мазке крови встречаются лейкоциты: из них эозинофилы — округлые клетки, по величине превышающие эритроциты, с 3-4 – сегментным плотным ядром и ярко-оранжевой зернистостью в цитоплазме. Часто попадают и лимфоциты. Это округлые клетки, более мелкие, чем эозинофилы и эритроциты с плотным округлым ядром и узкой каймой голубой (базофильной) цитоплазмы. Часто эти клетки имеют короткие, неправильной формы псевдоподии.

Задание:

1. По рекомендуемой литературе изучите строение прокариотических и эукариотических клеток.
2. Объясните, в чем проявляются различия в строении этих клеток. Перечислите общие признаки, позволяющие отнести их к единой клеточной форме организации живой материи.
3. Для проверки усвоения учебного материала заполните таблицу 4.

Таблица 4

#### Сравнение про - и эукариотических клеток

№	Признаки	Прокариоты	Эукариоты
1	Организмы		
2	Размеры		
3	ДНК: 1.форма 2. точки репликации 3. комплекс с гистонами 4. Число молекул ДНК в геноме		
4	Транскрипция и трансляция: 1. разобщены 2. не разобщены		
5	Ядерная оболочка		
6	Плазматическая мембран: 1.участвует в энергообеспечении клеток 2. участвует в распределении сестринских молекул ДНК в дочерние клетки		
7	Органоиды цитоплазмы		
8	Деление		
9	Клеточная организация		

### Занятие 3. Поверхностный аппарат клетки. Клеточные контакты

Цель – изучить строение плазмолеммы, ее производных (микроворсинок) и клеточных контактов, морфологию активного переноса веществ через плазмолемму (пиноцитоз, фагоцитоз).

#### Основные вопросы по теме занятия

1. Каковы особенности строения плазмолеммы и ее специальных структур?
2. Каково строение и функциональное значение межклеточных соединений?
3. Что такое микроворсинки, и какова их роль?
4. Способы активного и пассивного переноса веществ через плазмалемму.
5. Что такое фагоцитоз и пиноцитоз?

#### Препарат № 6. Плазмодесмы в оболочках клеток запасающей ткани семени хурмы (*Diospyros kaki*)

Для приготовления препарата пригодны свежие и хранящиеся в глицерине семена. Сняв кожуру, бритвой делают тонкий поперечный срез запасающей ткани (эндосперма), кладут его в каплю раствора йода в водном растворе йодида калия, накрывают покровным стеклом и рассматривают при малом и большом увеличении микроскопа (рис. 36).

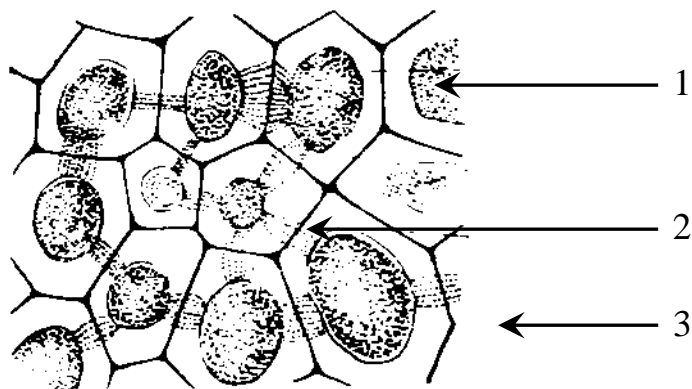


Рис. 36. Первичные оболочки с плазмодесмами в клетках эндосперма хурмы:  
1 — содержимое клетки; 2 — плазмодесмы; 3 — оболочка.

Клетки эндосперма в очертании многоугольные, соединены плотно, без межклетников. Они имеют толстые оболочки, между которыми хорошо заметны межклеточные пластинки. Толщина оболочек обусловлена мощным отложением в них гемицеллюлозы. Во многих клетках видны группы тонких канальцев с плазмодесмами, соединяющими протопласты соседних клеток.

Задание:

1. По рекомендуемой литературе изучите виды межклеточных контактов.
2. Для проверки усвоения учебного материала заполните таблицу 5.

Таблица 5

#### Постоянные межклеточные контакты

Вид межклеточного контакта	Строение

### Занятие 4. Одномембранные органоиды клетки

Цель – изучить строение и функции эндоплазматической сети (ЭПС) и аппарата Гольджи.

#### Основные вопросы по теме занятия

1. В чем сходство, различие в строении, функциях гранулярной и агранулярной ЭПС?
2. В каких клетках встречаются локализованные участки гранулярной ЭПС и как они называются?
3. В каких клетках распространена диффузная и сетчатая форма АГ?
4. Каково строение и функции аппарата Гольджи?

#### Препарат № 7. ЭПС в клетках семенника морской свинки

На электронной микрофотографии видны части четырех интерстициальных клеток при относительно небольшом увеличении (x14000). Основная масса клетки заполнена агранулярным ретикулумом. Между его

элементами находятся митохондрии, зона Гольджи, капли липидов и гранулы пигментов. Ядро небольшого размера расположено эксцентрично (рис. 37).

При большем увеличении электронного микроскопа (x33000) можно легко различить значительную массу агранулярного ретикулума. Почти вся цитоплазма (за исключением митохондрий, зоны Гольджи и липидных включений) забита плотноупакованными канальцами гладкого ретикулума. Канальцы организованы в параллельные ряды. Агранулярный ретикулум в этом типе клеток представлен связанными друг с другом трубочками, в околядерной зоне и по периферии клеток он может формировать уплощенные цистерны (рис. 38).



Рис. 37. Гладкая эндоплазматическая сеть в интерстициальных клетках (клетках Лейдига) семенника морской свинки (по Кенту): участки четырех интерстициальных клеток. 1 — ядро; 2 — агранулярный ретикулум; 3 — скопление гранулярного ретикулума; 4 — митохондрии; 5 — аппарат Гольджи; 6 — липидные капли; 7 — гранула пигмента.

Такое обилие гладкого ретикулума в интерстициальных клетках, по всей вероятности, обусловлено выработкой этими клетками значительного количества стероидного гормона. Липидные включения в интерстициальных клетках необходимы для их функционирования, так как липиды используются как обязательный компонент стероидных гормонов.



Рис. 38. Гладкая эндоплазматическая сеть в интерстициальных клетках (клетках Лейдига) семенника морской свинки (по Кенту): околоядерная зона цитоплазмы интерстициальной клетки. 1 – ядро; 2 — гранулярный ретикулум; 3 — скопление гранулярного ретикулума; 4 — митохондрии

Препарат № 8. Аппарат Гольджи в спинальном ганглии морской свинки (Фиксация по Шампи, осмирование по Калачеву и Насонову)

В спинальных ганглиях или спинномозговых узлах, расположенных по ходу задних корешков спинного мозга, локализуются чувствительные нервные клетки. Они представляют собой первый нейрон рефлекторной дуги. Ганглий с поверхности одет соединительнотканной капсулой, от

которой внутрь узла проникают тонкие прослойки соединительной ткани. Крупные нейроны располагаются главным образом группами в периферических отделах узла.

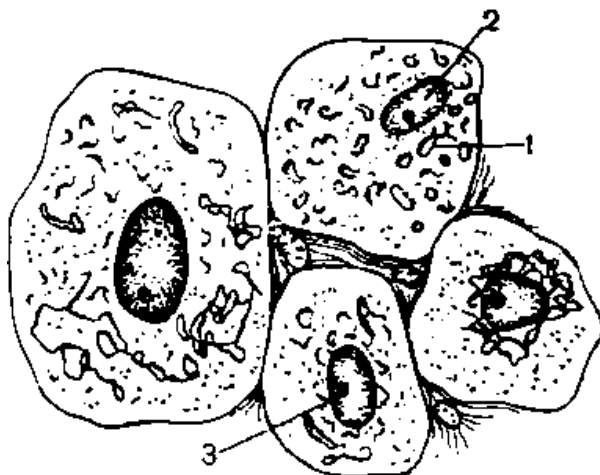


Рис. 39. Аппарат Гольджи в клетках спинномозгового узла. Сетчатая и диктиосомная форма органоида: 1 — аппарат Гольджи; 2 — ядро; 3 — ядрышко.

В результате фиксации и импрегнации ганглия осмиевой кислотой при малом увеличении микроскопа видно, что нервные клетки выглядят по-разному. Некоторые из них оказываются сплошь окрашенными в черный цвет, а аппарат Гольджи виден в них очень плохо. На таких клетках не стоит останавливать внимание. Надо найти такие нейроны, в которых уже при небольших увеличениях было бы видно и ядро, и границы клетки, и светлую цитоплазму. На фоне светлой цитоплазмы таких клеток видны черные «ниши».

На препарате при работе с иммерсионным объективом видно следующее: в некоторых клетках на светлом фоне выделяется черная петлистая сеть, локализуемая вокруг ядра. Она состоит из изогнутых и анастомозирующих между собой нитей и перекладин. Иногда эта сеть вплотную прилегает к ядру, в других случаях она располагается несколько отступив от него.

В других клетках аппарат Гольджи не образует сплошной сети, а состоит из отдельных палочек, чешуек, фрагментов разнообразной формы,

не связанных между собой. Такие отдельные черные структуры бывают разбросаны по всей цитоплазме клетки (рис. 39).

Следует обратить внимание на форму клеток, на светлые почти бесструктурные ядра, на светлом фоне которых четко выделяются ядрышки серо-желтого цвета. Отростки клеток при данном способе обработки ткани бывают не видны.

Задание:

1. По рекомендуемой литературе изучите строение и функции одномембранных органоидов.
2. Для проверки усвоения учебного материала заполните таблицу №6

Таблица 6

#### Одномембранные органоиды цитоплазмы

Название органоида	Метод открытия	Распространенность среди клеток	Локализация в клетке	Морфология	Химический состав	Функции	Воспроизведение

3. Письменно ответьте на вопросы: а) В клетках хорошо развита гранулярная эндоплазматическая сеть и комплекс Гольджи. Какую основную функцию выполняют эти клетки? б) Под электронным микроскопом в клетках обнаружена деструкция митохондрий. Какие процессы будут нарушены?

### Занятие 5. Митохондрии и пластиды

Цель – изучить строение, функции митохондрий и пластид.

#### Основные вопросы по теме занятия

1. Строение и биологическая роль митохондрий.
2. Почему в клетках животных митохондрий больше, чем в растительных?
3. Чем отличаются внешняя и внутренняя мембраны митохондрий?

4. Объясните строение и функции хлоропластов.
5. Каково строение, функции хромопластов и лейкопластов?
6. Перечислите гипотезы происхождения двумембранных органоидов, в чем их суть?

Препарат № 9. Митохондрии в клетках печени крысы  
(Фиксация кальций-формолом, окраска по Альтману)

При малом увеличении микроскопа в печени видны крупные клетки, имеющие многоугольную форму, которые располагаются не очень четко выраженными рядами (тяжами). В каждой клетке имеется 1—2 ядра. Между рядами печеночных клеток часто встречаются широкие кровеносные капилляры с тонкими стенками, выстланными одним рядом веретеновидных клеток. Митохондрии в печеночных клетках следует рассматривать с иммерсионным объективом. В цитоплазме на желтоватом фоне четко выступают красно-розовые митохондрии, имеющие круглую форму. Митохондрии рассеяны в цитоплазме в виде одиночных тел, они нередко образуют скопления. Среди зернистых митохондрий изредка попадаются короткие палочки (рис. 40). Митохондрии могут выстраиваться в короткие цепочки из нескольких штук.

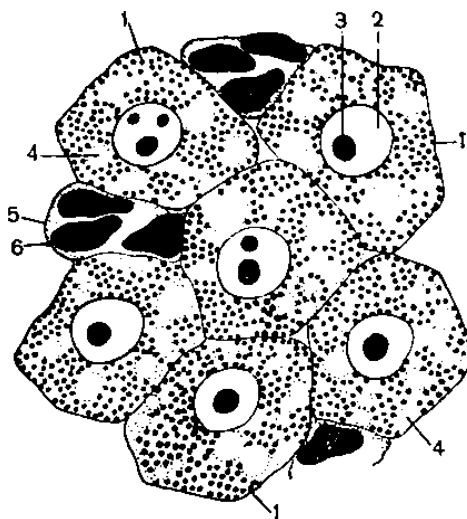


Рис. 40. Митохондрии в клетках печени крысы:  
1 — митохондрии; 2 — ядро; 3 — ядрышко; 4 — жировые включения;  
5 — кровеносный капилляр; 6 — эритроциты.

Препарат № 10. Ультраструктурная организация митохондрий  
в клетках печени крысы

С самого начала внедрения электронного микроскопа была установлено, что митохондрии клеток печени отличаются от митохондрий клеток других органов тем, что они относительно бедны кристами и имеют плотный матрикс. Этот факт получил особое значение в раскрытии функционального значения органоида, особенно при сравнительной оценке дыхательной активности выделенных митохондрий из клеток разных органов. Оказалось, что митохондрии, содержащие меньше крист, имеют более низкую дыхательную активность и отличаются более низким уровнем окислительного фосфорилирования.

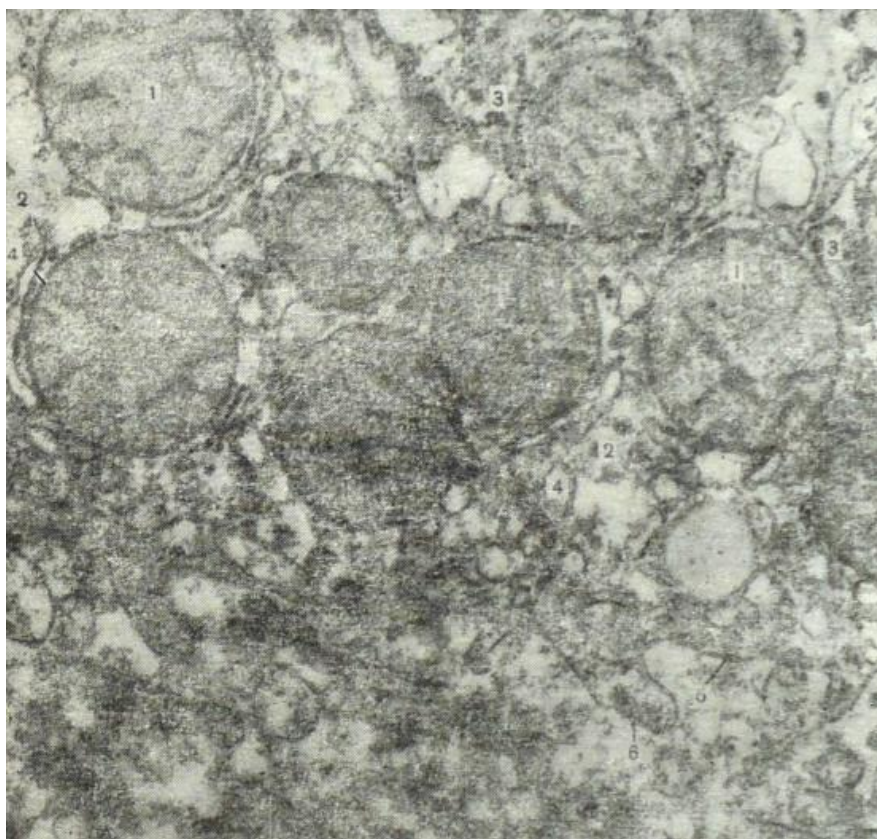


Рис. 41. Ультраструктура митохондрии в клетках печени крысы (по С. М. Коломиной):  
1 — митохондрии; 2 — гранулы гликогена; 3 — гранулярный эндоплазматический ретикулум; 4 — фрагменты агранулярного эндоплазматического ретикулума;  
5 — плазмалемма; 6 — микроворсинки.

На электронной микрофотографии представлена краевая зона цитоплазмы клетки печени (рис. 41). Видны многочисленные митохондрии, гранулы гликогена, элементы гранулярного и агранулярного эндоплазматического ретикулума. Митохондрии имеют округлую или слегка овальную форму. Гладкая наружная мембрана близко подходит к внутренней мембране. Между ними видна очень узкая, светлая наружная камера. Кристы в митохондриях клеток печени представляют собой короткие, достигающие приблизительно до середины матрикса, выросты внутренней мембраны. Внутрикристное пространство светлое. Матрикс плотный; он структурирован и заполнен мелкими, неравномерно распределенными зернами. В отдельных митохондриях видны плотные включения округлой формы.

Препарат № 11. Лейкопласты в клетках кожицы листа традесканции виргинской (*Tradescantia virginiana*)

С верхней или нижней стороны линейного листа традесканции сдирают кусочек кожицы, кладут его на предметное стекло в каплю сладкой воды (1—2 чайных ложки сахарного песка на стакан воды), накрывают покровным стеклом и рассматривают при малом и большом увеличении микроскопа.

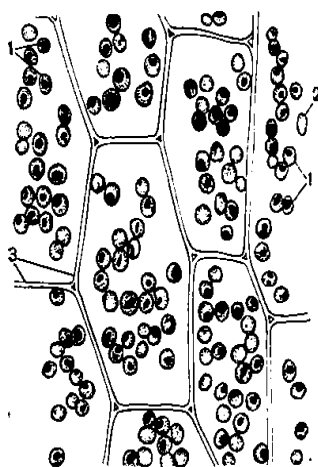


Рис. 42. Ассимиляционный крахмал в клетках листа элодеи: 1 — хлоропласты с ассимиляционным крахмалом; 2 — хлоропласты; 3 — оболочка клетки.

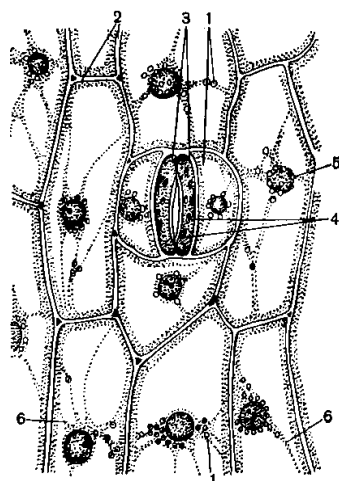


Рис. 43. Клетки эпидермиса листа традесканции:  
 1 — клетки с лейкопластами; 2 — оболочка клетки; 3 — замыкающие клетки;  
 4 — хлоропласт; 5 — ядро; 6 — цитоплазма.

Клетки кожицы крупные, тонкостенные, обычно многоугольные, плотно соединенные между собой (рис. 42, 43). Почти во всех клетках хорошо заметны ядра. Ядро окружено цитоплазматическим ядерным кармашком, от него к постенному слою цитоплазмы отходят тяжи, толщина которых и число их в клетках варьируют. Вокруг ядра и в цитоплазматических тяжах, пересекающих клетку, находятся мелкие шаровидные тельца — лейкопласты. Показатели преломления света у лейкопластов, ядра и цитоплазмы примерно одинаковы, поэтому пластиды лучше рассматривать при почти закрытой диафрагме. Функция лейкопластов в клетках кожицы не ясна. Если кожица снята с нижней стороны листа, то в ней можно видеть многочисленные устьица, представляющие собой две замыкающие клетки, обращенные одна к другой вогнутыми внутренними сторонами так, что между ними возникает межклетник — устьичная щель. Замыкающие клетки содержат хлоропласты. Четыре окружающие их околоустьичные клетки по строению почти не отличаются от остальных клеток кожицы. Изредка устьица встречаются и на верхней стороне листа. Для рассмотрения лейкопластов пригодны любые виды традесканции.

## Занятие 6. Ядро

Цель – изучить строение, функции ядра и его отдельных компонентов.

Основные вопросы по теме занятия

1. Какова роль ядра в жизнедеятельности клетки?
2. Каковы функции поверхностного аппарата ядра?
3. Морфологические особенности и функции ядрышка.
4. Назовите признаки, отличающие молекулу ДНК от молекулы РНК.
5. Виды РНК и их функции.
6. Что такое репликон?
7. Репликация ДНК у про- и эукариот.
8. Как устроены ядерные поры?
9. Когда разрушается ядрышко? Когда оно вновь возникает?
10. Какой тип РНК локализован в ядрышке?

### Препарат № 12. Макронуклеус и микронуклеус инфузории туфельки (*Paramecium caudatum*)

Инфузорию фиксируют и окрашивают железным гематоксилином. Строение ядра, плотность и способ упаковки хроматина, присутствие ядрышек, их число и форма, а также размеры самого ядра тесно связаны с характером его функционирования. Очень наглядной демонстрацией зависимости структуры ядра от его функциональной предназначенности является макро- и микронуклеус инфузории (рис. 44). У инфузорий в пределах одного организма, т.е. одной клетки, произошла дифференцировка ядерного аппарата на соматическое, или вегетативное, ядро и генеративное ядро. Это так называемый ядерный дуализм.

Соматическое ядро — макронуклеус — это высокополиплоидное полигеномное физиологически активное ядро, так или иначе связанное почти со всеми процессами жизнедеятельности.

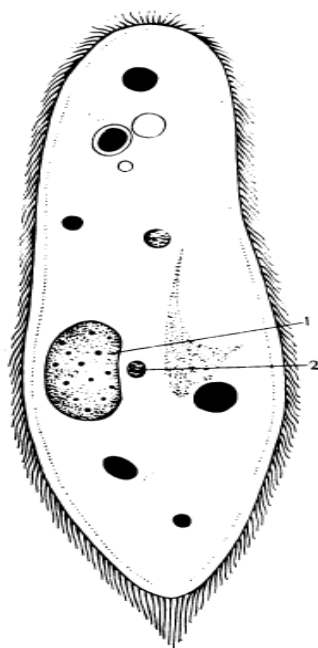


Рис. 44. Структура макро- (1) и микронуклеусов (2) инфузории *Paramecium caudatum*.

В макронуклеусе активны гены, контролирующие весь фенотип инфузории, регенерационную способность. Показателем функциональной активности макронуклеуса является интенсивный синтез РНК. Генеративное ядро — микронуклеус, как правило, диплоидно, а если полиплоидно, то в невысокой степени. Микронуклеус предназначен для хранения и передачи генетической информации в ряду клеточных поколений. Это ядро участвует только в половом процессе, в синтетическом же отношении оно неактивно. Об этом говорит отсутствие включения предшественников РНК в микронуклеус.

В крупном овальном макронуклеусе хроматин обычно выглядит в виде массы плотноупакованных гранул, размером менее 1 мкм. Эти гранулы равномерно заполняют все ядро. Более крупные, округлые ядрышки разбросаны по всему ядру.

Микронуклеусы инфузорий представляют собой очень мелкие компактные ядра, весь хроматин в них конденсирован, ядрышко не выявляется.

Задание:

1. Изучите по рекомендуемой литературе строение клеточного ядра в интерфазной клетке?
2. Для проверки усвоения изученного материала заполните таблицу № 7

Таблица 7

### Строение интерфазного ядра

Наименование компонентов	Химический состав	Функции
Хроматин		
Ядерный матрикс		
Ядрышко		
Ядерные мембраны		
Ядерные поры		

### Занятие 7. Хромосомы

Цель – изучить строение митотических хромосом; изучить строение политенных хромосом в слюнных железах мотыля; познакомиться с методикой определения полового хроматина в клетках слизистой оболочки рта.

#### Основные вопросы по теме занятия

1. Что такое кариотип?
2. Почему кариотип является «лицом» вида?
3. Кариотип каких организмов содержит много хромосом?
4. Каково минимальное содержание хромосом в диплоидном наборе? Какие организмы обладают таким диплоидным набором хромосом?
5. Изобразите схематично строение различных типов хромосом в зависимости от расположения центромеры?

#### Препарат № 13. Ядра Бальбиани из слюнных желез двукрылых

Интенсификация ядерных синтетических процессов может сопровождаться специфической организацией генетического материала.

Ярким примером такой особой структуризации ядра будут политенные хромосомы в ядрах Бальбиани, которые обнаруживаются в личиночных тканях различных представителей двукрылых (мошки, комары, мухи).



Рис. 45. Структура ядра Бальбиани клеток слюнных желез двукрылых:  
1 — политенная хромосома; 2 — диск; 3 —междиск; 4—ядрышко.

Политенные хромосомы интерфазны, способны к синтетической деятельности. Они приобрели гигантские размеры и стали видимыми благодаря серии многократных репликаций элементарных хромосомных нитей, не сопровождающихся их расхождением. Знакомясь со строением политенных хромосом, можно получить представление о структуре хромосомных локусов, активных и неактивных в отношении синтеза РНК (рис. 45).

Выделение слюнных желез проводят под бинокулярной лупой. Личинку комара *Chironomus* sp. (мотыль) помещают на предметное стекло, придерживают пинцетом и острой бритвой отрезают первые два сегмента головного конца. При этом первые слюнные железы, имеющие вид мелких прозрачных беловатых телец овальной формы, выходят из тела личинки вместе с гемолимфой. Выделенные слюнные железы

помещают в каплю гемолимфы на предметное стекло, что приводит к некоторому уплощению клеток и ядер. При малом увеличении видны сероватая мелкозернистая цитоплазма и очень большие ядра с крупными хромосомами и прозрачной кариоплазмой. Хромосом всего 4, что соответствует гаплоидному набору. При образовании хромосом помимо политенизации происходит соматическая конъюгация, заключающаяся в том, что гомологи объединяются попарно и число хромосом, равное 8, в диплоидном наборе соматических клеток *Chironomus* становится вдвое меньшим. На 4-й хромосоме, самой короткой, расположено ядрышко – крупное темное тельце неправильной формы.

Длина хромосом различна. Они часто переплетены между собой, образуя клубок. Работая микровинтом, можно проследить за строением каждой хромосомы. Хромосомы имеют вид лент со вздутиями и поперечной исчерченностью. Темные полосы — это диски. Они чередуются со светлыми полосами — междисковыми пространствами. Ширина как дисков, так и междисков варьирует. В каждой хромосоме помимо темных и светлых полос видны сферические вздутия, имеющие рыхлое строение, сходное с междисковым пространством. Эти вздутия называются пуфами. В некоторых участках 4-я хромосома как бы раздваивается и образует кольцеобразное вздутие. Это наиболее развитые пуфы, которые называются кольцами Бальбиани. В каждой хромосоме число и ширина дисков и междисков, а также число, положение и величина пуфов строго специфичны для данной стадии развития личинки.

Структурной основой политенных хромосом служат фибриллы хроматина, плотность укладки которых различна в дисках и междисках и пуфах. Пуфы представляют собой активные локусы политенных хромосом, ответственные за синтез информационной РНК. Ядрышко рассматривают как специализированный пуф, синтезирующей рибосомальную РНК.

Задание:

1. Приготовьте препарат полового хроматина.

Тупым продезинфицированным концом скальпеля сделайте соскоб с внутренней стороны щеки. Поместите соскоб на предметное стекло, нанесите каплю ацетоорсеина, накройте покровным стеклом, слегка подавите и рассмотрите в микроскоп под иммерсионным объективом. Около ядерной оболочки лежит плотное, темно окрашенное тельце. Это и есть половой хроматин, представляющий половую X хромосому, которая не деспирализовалась после митоза. Зарисуйте в тетрадь.

### **Занятие 8. Клеточный цикл**

Цель – изучить основные периоды клеточного цикла.

Основные вопросы по теме занятия

1. Что такое жизненный цикл клетки?
2. Что такое пролиферация?
3. На какие группы делятся клеточные популяции по способности к пролиферации?
4. Что такое покаящие клетки? Каковы их особенности?
5. Какие факторы способствуют выходу клетки из клеточного цикла?
6. Что такое факторы роста?
7. Как регулируется переход клетки от интерфазы к митозу?

Препарат № 14. Митоз в клетках корешка лука  
(Фиксация смесью Буен или Сан-Феличе, окраска железным гематоксилином)

При малом увеличении микроскопа можно различить в корешке 3 зоны: 1) концевую часть — чехлик, состоящую из тонкостенных клеток, слушающихся на периферии; 2) зоны деления клеток — меристемы, и 3) зоны роста, или растяжения, состоящие из вытянутых прямоугольных клеток. Деления клеток происходят только во второй зоне. При большом

увеличении микроскопа в ней можно найти как неделящиеся клетки (стадия интерфазы), так и клетки во всех стадиях митоза (рис. 46).

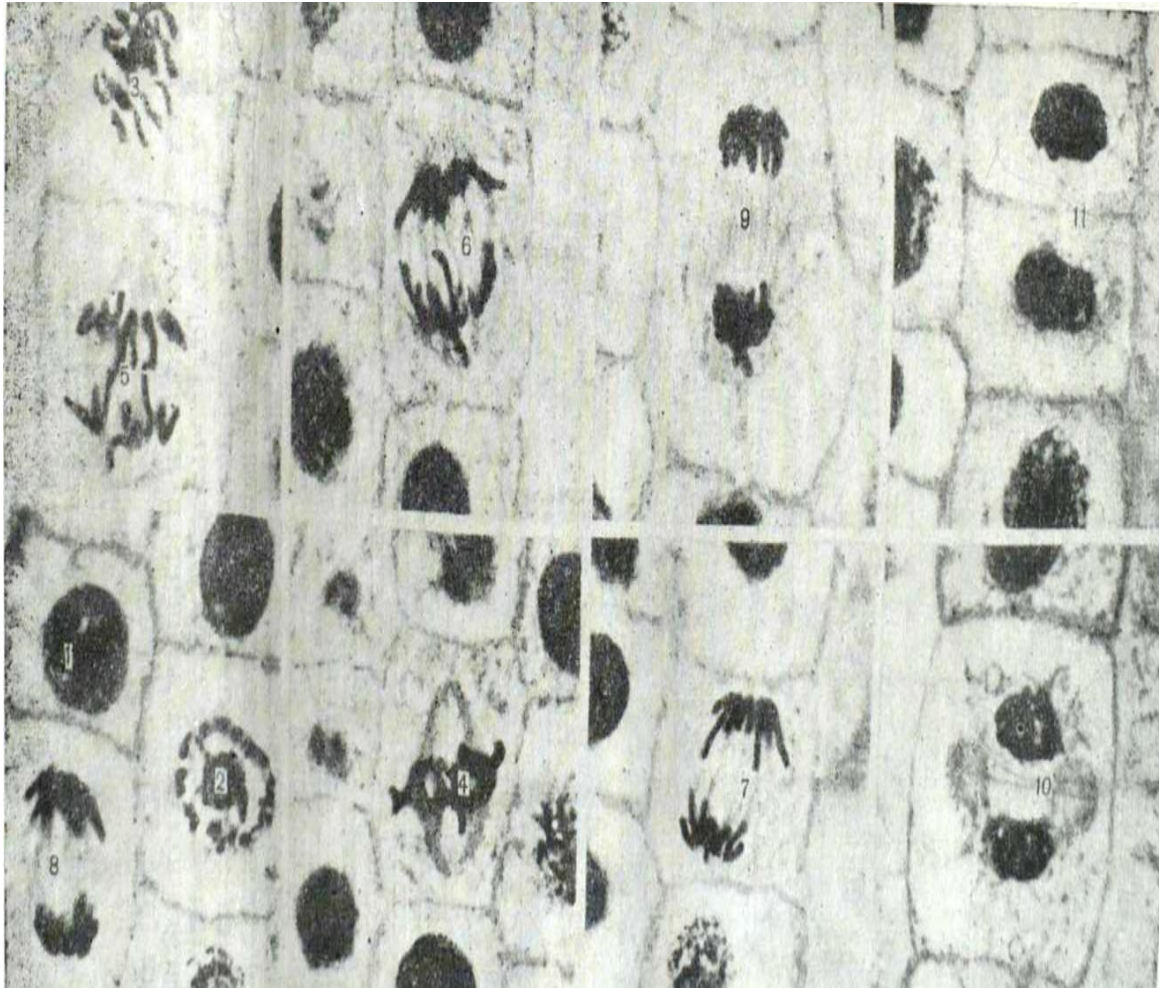


Рис. 46. Митоз в клетках корешка лука (по Belar):  
1 — интерфаза; 2, 3 — профаза; 4 — метафаза; 5-8 — анафаза; 9-11 — телофаза.

В интерфазе клетки имеют прямоугольные очертания, окружены хорошо заметной оболочкой. Ядра округлые и овальные, в них видны 1—2 окрашенных в черный цвет округлых крупных ядрышка и мелкие глыбки хроматина. В профазе в ядре заметны более крупные глыбки хроматина.

Затем, в результате дальнейшей конденсации хромосом, в ядре появляется клубок вначале тонких, а позднее более толстых и коротких нитей. В ранней профазе еще хорошо заметны ядрышки и ядерная оболочка, а к концу профазы ядрышко и ядерная оболочка исчезают.

Хромосомы в виде коротких нитей оказываются лежащими в центральной части цитоплазмы.

Для следующей стадии деления метафазы характерны два процесса:

1) завершение образования (начавшегося еще в профазе) митотического аппарата деления, состоящего из тонких нитей, тянущихся от одного полюса клетки к другому. Следует обратить внимание на то, что в клетках высших растений митотический аппарат деления формируется без участия клеточного центра;

2) перемещение хромосом к центру клетки (метакинез) и расположение их в виде экваториальной пластинки. При этом часть нитей веретена (так называемые прикрепленные нити) оканчиваются на лежащих в центральной области хромосом — кинетохорах. Остальные нити веретена деления идут через всю клетку от одного ее полюса к другому. Хромосомы в экваториальной пластинке располагаются центромерными участками друг к другу, а концы их обращены наружу. Поэтому при рассмотрении их сверху они образуют фигуру, напоминающую звезду (стадия материнской звезды).

В метафазе каждая хромосома состоит из двух хроматид (сестринских хромосом). Следует помнить, что удвоение хромосом происходит в интерфазе в синтетическом S-периоде. Условно концом метафазы можно считать тот момент, когда хроматиды начинают отходить друг от друга и соединены лишь в области центромер.

В анафазе митоза обеспечивается равномерное распределение генетического материала по дочерним клеткам. В ранней анафазе хромосомы повернуты центромерами к полюсам клетки, а концы их обращены к центру клетки. В поздней анафазе хромосомы уже собираются на полюсах клетки. Расхождение хромосом происходит очень быстро.

В телофазе хромосомы начинают деконденсироваться, вакуолизироваться, становится заметным матрикс хромосом. Появляется ядерная оболочка и восстанавливаются ядрышки. Одновременно в поздней

анафазе и ранней телофазе в центре клетки в области веретена начинается образовываться перегородка, которая растет от центра клетки к периферии и делит клетку на две дочерние клетки.

Задание:

1. Изучите по рекомендуемой литературе основные периоды клеточного цикла.
2. Для проверки усвоения учебного материала заполните таблицу № 8.

Таблица 8

Характеристика периодов клеточного цикла

Период клеточного цикла	Содержание макромолекул	Основные процессы

## ТЕСТЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ

### I. Закрытые тесты

*Выберите верные утверждения*

1. Аппарат Гольджи - это

- а) стопка уплощенных мембранных мешочков - цистерн и система пузырьков;
- б) система уплощенных мембранных мешочков - цистерн - в виде трубочек и пластинок;
- в) органоид, внутренняя мембрана которого образует кристы;
- г) простой сферический мембранный мешочек.

2. Лизосомы – это

- а) органеллы, окруженные одинарной мембраной, содержимое которых имеет зернистую структуру;
- б) сферический мешочек, заполненный пищеварительными ферментами;
- в) мешочек, образованный одинарной мембраной и заполненный клеточным соком;
- г) два слоя липидов между двумя слоями белка.

3. Содержимое лизосом имеет

- а) слабощелочную реакцию
- б) нейтральную реакцию
- в) кислую реакцию
- г) щелочную реакцию

4. Лизосомы характерны для

- а) всех клеток;
- б) животных клеток, которые обладают способностью к фагоцитозу;
- в) растительных клеток;
- г) погибших клеток.

5. Пероксисома содержит фермент

- а) каталазу; б) полимеразу; в) пепсин; г) рестриктазу.

6. Система уплощенных мембранных мешочков - цистерн - в виде трубочек и пластинок называется

- а) митохондрия;
- б) аппарат Гольджи;
- в) плазматическая мембрана;
- г) эндоплазматическая сеть.

7. Эндоплазматическая сеть присутствует у

- а) сенной палочки;
- б) спирохеты;
- в) хламидомонады;
- г) холерного вибриона.

8. Ядра нет в

- а) зрелых эритроцитах млекопитающих;
- б) эукариотических клетках;
- в) клетках печени;
- г) растительных клетках.

9. Компонентами, входящими в состав ядра являются

- а) гетерохроматин, ядерные поры, ядрышко, рибосомы
- б) ядерная мембрана, нуклеоплазма, хроматин, ядрышко
- в) ядерная мембрана, хромосомы, пластиды
- г) ядрышко, нуклеоплазма, эндоплазматическая сеть, хромосомы

10. Впервые употребил термин «клетка» для описания структурных единиц растительной ткани

- а) Рудольф Вирхов;
- б) Роберт Гук;
- в) Антуан ван Левенгук;
- г) Роберт Браун.

11. М. Шлейден и Т. Шванн сформулировали клеточную теорию в

- а) середине 18 века; б) первой половине 19 века; в) второй половине 19 века; г) первой трети 20 века.

12. Термин «протоплазма» был предложен в 19 веке для обозначения

- а) содержимого клеточного ядра;
- б) совокупности органоидов;
- в) цитоплазмы животной клетки;
- г) живого содержимого клетки.

13. Клеточные мембраны с наибольшей скоростью преодолевает молекула

- а) белка
- б) воды
- в) глюкозы
- г) жирной кислоты

14. Современной моделью цитоплазматической мембраны является

- а) бимолекулярная липидная модель Гортера и Гренделя;
- б) модель «сэндвича» («бутерброда») Даниелли и Дэвсона;
- в) модель унитарной мембраны Робертсона;
- г) жидкостно-мозаичная модель Зингера и Николсона.

15. Функцией белков цитоплазматической мембраны не является

- а) гормональная;
- б) транспортная;
- в) ферментативная;
- г) рецепторная.

16. Клеточное ядро в своем составе не имеет

- а) нуклеосомы;
- б) рибосомы;
- в) ядрышка;
- г) хроматина.

17. Сократительные вакуоли обеспечивают:

- а) тургорное давление;
- б) движение цитоплазмы;
- в) избирательную проницаемость;
- г) постоянство внутренней среды.

18. Активный синтез белков, углеводов и липидов в клетке происходит в

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

19. Ядро, цитоплазму с органоидами, плазматическую мембрану, плотную

клеточную стенку из хитиноподобного вещества имеют клетки

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

20. Органоид, в котором происходит посттрансляционная обработка белков, представляет собой

- а) аппарат Гольджи;
- б) хлоропласт;
- в) митохондрию;
- г) эндоплазматическую сеть.

21. Среди химических веществ по массе и участию в процессах жизнедеятельности ведущая роль принадлежит

- а) солям;
- б) кислотам;
- в) основаниям;
- г) воде.

22. Наследственная информация клетки хранится в

- а) молекулах т-РНК;
- б) рибосомах;
- в) аминокислотах;
- г) молекулах ДНК.

23. Каждая клетка обеспечивается строительным материалом в процессе

- а) митоза;
- б) энергетического обмена;
- в) пластического обмена;
- г) мейоза.

24. В синтетическом периоде интерфазы происходит

- а) растворение ядерной оболочки;
- б) конденсация хроматина;
- в) удвоение ДНК;
- г) образование веретена деления.

25. Образование из материнской клетки четырех клеток с гаплоидным набором хромосом характерно для процесса

- а) митоза;
- б) мейоза;
- в) дробления;
- г) оплодотворения.

26. Транспорт веществ через биологическую мембрану осуществляется

- а) через специальные отверстия;
- б) при помощи специальных органоидов;
- в) специальными транспортными системами - ионными насосами;
- г) не осуществляется.

27. Активный транспорт возможен только при затрате энергии, источником которой может служить

- а) солнечная энергия;
- б) энергия, высвобождаемая в процессе распада БАВ;
- в) гидролиз АТФ;
- г) синтез белка.

28. Вещества, способные сами создавать каналы в липидном слое мембраны

- а) ионофоры; б) ионофобы; в) ионофиты; г) ионофилы.

29. Белок в эукариотической клетке синтезируется

- а) 70S рибосомами;
- б) 80S рибосомами;
- в) 70S и 80S рибосомами;
- г) 40S и 60S рибосомами.

30. Кислород, потребляемый клеткой при дыхании, транспортируется через плазмалемму путем

- а) только осмоса;
- б) только диффузии;
- в) осмоса и диффузии;
- г) активного транспорта.

## II Открытые тесты

*Вставьте пропущенные слова*

1. Клеточное ядро впервые обнаружил.....
2. Постоянные структуры клетки, обладающие определенным строением и выполняющие специфические функции, называются.....
3. Непостоянные компоненты цитоплазмы, присутствующие в клетке в зависимости от ее функционального состояния (секреторные гранулы, капли жира и т.д.) называются.....
4. Поверхностный слой животных клеток называется.....
5. Самовоспроизводящийся структурный элемент ядра клетки, содержащий ДНК, в которой заключена генетическая информация, называется.....
6. Главную роль в поглощении и использовании энергии солнечного света в клетках растений играют молекулы.....
7. Полипептидная спираль, образованная многочисленными водородными связями, представляет собой ..... структуру молекулы белка.
8. Переписывание информации путем синтеза на одной из цепей ДНК одноцепочечной молекулы РНК, последовательность нуклеотидов в

которой точно соответствует последовательности нуклеотидов матрицы – это.....

9. Расщепление органических веществ в клетке, сопровождаемое освобождением энергии и синтезом большого числа молекул АТФ, происходит в .....

10. Многочисленные мельчайшие отверстия в мембране клетки, через которые осуществляется обмен веществ с окружающей средой называются...

11. Цепь рибосом, перемещающихся одновременно по одной м-РНК, называется .....

12. Единицей, характеризующей скорость оседания в центрифуге, является...

13. Основным белковым компонентом хромосом – это .....

14. Процесс перевода наследственной информации с «языка кодонов» на «язык аминокислот» – это .....

15. Клеточные оболочки из полисахарида муреина имеют клетки .....

16. Если транспорт веществ происходит самопроизвольно, при этом молекулы и ионы переносятся в область с более низким электрохимическим потенциалом, такой транспорт называется .....

17. Белок, входящий в состав эритроцитов и участвующий в транспорте кислорода и углекислого газа, называется.....

18. Разность электрических зарядов наружного слоя мембраны и внутренней среды клетки, а также количества ионов натрия и калия в них называется .....концентрации.

19. Транспортные РНК (т-РНК) при биосинтезе белка в клетке переносят к рибосомам активированные .....

20. Молекулярные структуры, встроенные в биологические мембраны и осуществляющие перенос ионов в сторону более высокого электрохимического потенциала, называются .....
21. Натрий-калиевый насос, расположенный в плазматической мембране, представляет собой ....., пронизывающий оба липидных слоя.
22. Мембраны и каналы гладкой (агранулярной) эндоплазматической сети осуществляют синтез .....и липидов.
23. Наследственная информация сосредоточена в ..... клетки.
24. В основе роста и регенерации лежит процесс .....
25. Теория эндосимбиоза объясняет наличие двойной мембраны у.....

### **III Тесты на соответствие**

1. Установите соответствие между органоидами и их частями
- 1) ядро
  - 2) хлоропласт
  - а) матрикс
  - б) ядрышко
  - в) кристы
  - г) грани
2. Установите связи между органоидами и происходящими в них процессами
- 1) хлоропласт
  - 2) лизосома
  - а) репликация
  - б) синтез белка
  - в) лизис
  - г) фотосинтез
3. Соотнесите вещества и объекты и пути их транспорта через мембрану
- 1) вода

2) ионы  $\text{Na}^+$  и  $\text{K}^+$

а) фагоцитоз

б) осмос

в) активный транспорт белковым насосом

4. Установите соответствие между внутриклеточными процессами и отвечающими за них органоидами

1) дыхание

2) переваривание

а) митохондрия

б) лизосома

в) хлоропласт

5. Установите связи между нуклеиновыми кислотами и местами их наибольшей концентрации в клетке

1) ДНК

2) м-РНК

а) цитоплазма

б) ядро

в) рибосома

6. Установите соответствие между органеллами клетки и строением их мембран.

1) ядро

2) лизосомы

3) рибосомы

а) двумембранное строение

б) одномембранное строение

в) немембранное строение

7. Установите соответствие между фазами митоза клетки и происходящими в них процессами.

1) интерфаза

2) профаза

- 3) телофаза
- 4) анафаза
- а) удвоение содержания ДНК
- б) деспирализация хромосом
- в) спирализация хромосом
- г) дочерние хромосомы движутся к полюсам клетки
- д) разрыв хромосом

8. Установите соответствие между органеллами клетки и входящими в них структурами.

- 1) ядро
- 2) рибосомы
- 3) гранулярная эндоплазматическая
- а) молекулы ДНК
- б) две мембраны
- в) рибофорины
- г) молекулы РНК
- д) две субъединицы
- е) ядрышко

9. Установите соответствие между органоидами клетки и выполняемыми ими функциями

- 1) рибосомы
- 2) митохондрии
- 3) эндоплазматическая сеть
- 4) ядро
- 5) аппарат Гольджи
- 6) лизосомы
- 7) клеточный центр
- а) посттрансляционная обработка белков
- б) формирование веретена деления
- в) обновление и рост мембраны

- г) синтез белков
- д) синтез АТФ
- е) транспорт веществ внутри клетки
- ж) хранение генетической информации
- з) расщепление веществ

10. Установите соответствие между процессами в клетке и их особенностями.

- 1) эндоцитоз
- 2) экзоцитоз
- 3) фагоцитоз
- а) процесс выведения из клеток различных веществ
- б) поглощение твердых частиц
- в) поглощение жидкого материала
- г) активный процесс образования в мембране впячиваний, которые, отшнуровываясь, превращаются в пузырьки

11. Сопоставьте тип клетки и характерные для нее характерные черты

- 1) растительная
- 2) животная
- а) клеточная стенка
- б) центральная вакуоль
- в) непостоянная форма клетки
- г) клеточный центр
- д) пластиды

12. Сопоставьте органоиды растительной клетки с типом их строения

- 1) мембранные
- 2) немембранные
- а) митохондрии
- б) пластиды
- в) рибосомы
- г) эндоплазматическая сеть

д) лизосомы

13. Сопоставьте тип клетки с характерным для нее видом углеводов

1) растительная

2) животная

а) крахмал

б) гликоген

в) целлюлоза

14. Сопоставьте органические вещества, входящие в состав клетки и характерные для них функции

1) белки

2) жиры

3) углеводы

а) ферментативная

б) теплоизоляционная

в) энергетическая

г) реализация наследственной информации

15. Сопоставьте тип пластид и окраску, которую они придают частям растения

1) хлоропласты

2) хромопласты

3) лейкопласты

а) зеленая

б) красная

в) бесцветная или белая

г) желтая

#### **IV Тесты на упорядочение**

1. Расположите этапы переноса генетической информации в процессе ее реализации в клетке по порядку

а) трансляция б) репликация

в) транскрипция

2. Расставьте фазы митотического деления клетки от более ранней к более поздней

- а) анафаза
- б) метафаза
- в) профаза
- г) телофаза

3. Расположите стадии Профазы I мейоза в порядке очередности

- а) зиготена
- б) диакинез
- в) пахитена
- г) лептотена
- д) диплотена

4. Расположите в правильной последовательности фазы пино- и фагоцитоза

- а) перенос продуктов расщепления в цитоплазму
- б) расщепление веществ под действием ферментов, выделяемых лизосомами
- в) поступление веществ путем пино- и фагоцитоза
- г) выделение наружу ненужных клетке продуктов обмена

5. Установите последовательность процессов в профазе I мейоза

- а) кроссинговер
- б) гомологичные хромосомы соединяются друг с другом по всей длине
- в) спирализация хромосом
- г) гомологичные хромосомы отделяются друг от друга.

## Ответы к тестам

### I

1-а, 2-б, 3-в, 4-а, 5-а, 6-г, 7-в, 8-а, 9-б, 10-б, 11-б, 12-г, 13-б, 14-г, 15-а, 16-б, 17-г, 18-б, 19-в, 20-а, 21-г, 22-г, 23-в, 24-в, 25-б, 26-в, 27-в, 28-а, 29-в, 30-б.

### II

1 – Роберт Браун, 2 – органоиды, 3 – включения, 4 – гликокаликс, 5 – хромосома, 6 – хлорофилла, 7 – вторичную, 8 – транскрипция, 9 – митохондриях, 10 – поры, 11 – полисома (=полирибосома), 12 – скорость седиментации, 13 – гистоны, 14 – трансляция, 15 – бактерий, 16 – пассивным, 17 – гемоглобин, 18 – градиентом концентрации, 19 – аминокислоты, 20 – ионные насосы, 21 – белок, 22 – стероидов, 23 – ядре, 24 – митоза, 25 – митохондрий и пластид.

### III

- 1) б, 2) г
- 1) г, 2) в
- 1) б, 2) в
- 1) а, 2) б
- 1) б, 2) а
- 1) а, 2) б, 3) в
- 1) а, 2) в, 3) б, 4) г.
- 1) б, е, 2) г, д, 3) в
- 1) г, 2) д, 3) е, 4) ж, 5) а, в,  
6) з 7) б
- 1) г, 2) а, 3) б
- 1) а, б, д, 2) в, г
- 1) а, б, г, д, 2) в
- 1) а, в, 2) б
- 1) а, в, г, 2) б, в, 3) в
- 1) а, 2) б, г, 3) в

### IV

- б, в, а
- в, б, а, г
- г, а, в, д, б
- в, б, а, г
- в, б, а, г

## **Примерный перечень тем курсовых и квалификационных работ по цитологии**

1. Клетка - элементарная и генетическая структурно-функциональная единица живого.
2. Микроскопическая и электронно-микроскопическая организация систем и субсистем клеток животного.
3. История открытия клеточных структур. Клеточная теория.
4. Методы изучения клеток и клеточных структур.
5. Клеточные мембраны, их роль в биологии клетки и организма.
6. Современные проблемы развития цитологии.
7. Основные понятия цитологии.
8. История создания оптических приборов, используемых в биологических исследованиях.
9. Патология растительной клетки.
10. Перенос чужеродной генетической информации в эукариотические клетки. История вопроса.
11. Физико-химическая организация живой клетки.
12. Неорганические соединения в составе живой клетки и их функции.
13. Роль белков, углеводов, липидов в составе клетки и их функции.
14. Молекулярная организация нуклеиновых кислот в клетке и их функции.
15. Митохондрии – полуавтономные органоиды клетки.
16. Митоз и его биологическое значение.
17. Секреция и участие в ней комплекса Гольджи.
18. Апоптоз и некроз: два альтернативных пути гибели клеток.
19. Особенности организации ядра простейших.
20. Кариотип человека: норма и патология.
21. Структура хромосом типа «ламповых щеток» и их биологическое значение.

## *Литература*

1. Билич Г., Катинас Г.С., Назарова Л.В. Цитология. СПб.: Деан, 2001. 112 с.
2. Верещагина В.А. Основы общей цитологии: учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений. 3-е изд. М.: Академия, 2009. 176 с.
3. Пухальский В.А. Практикум по цитологии и цитогенетике растений. М.: Колос, 2007. 198 с.
4. Ченцов Ю.С. Введение в клеточную биологию: учебник для вузов. 4-е изд., перераб. и доп. М.: ИКЦ «Академкнига», 2005. 495 с.
5. Ченцов Ю.С. Практикум по цитологии. М.: Изд-во МГУ, 1998. 295 с.
6. Ченцов Ю.С. Цитология с элементами целлюлярной патологии: учеб. пособие для университетов и медицинских вузов. М.: Мед. информ. агентство, 2010. 361.
7. URL: <http://www.cellbiol.ru/book>
8. URL: <http://humbio.ru>
9. URL: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov>
10. URL: <http://tsitologiya.ru>
11. URL: <http://nsau.edu.ru/images/vetfac/images/ebooks/histology/>

Подписано в печать \_\_\_\_\_  
Бумага типографская  
Печать оперативная

Формат бумаги  
Усл. печ. л. \_\_\_\_\_  
Тираж 500 экз. Заказ № \_\_\_\_\_

Ротапринт Ульяновского государственного педагогического университета  
имени И.Н. Ульянова

**432700, г. Ульяновск, пл. 100-летия со дня рождения В.И. Ленина, д. 4**