

Белорусский государственный педагогический университет имени Максима
Танка

Факультет естествознания

Кафедра общей биологии и ботаники

(рег. №)

СОГЛАСОВАНО

Заведующий кафедрой

_____ А.В.Деревинский

_____ 20__ г.

СОГЛАСОВАНО

Декан факультета

_____ Н.В.Науменко

_____ 20__ г.

**УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС ПО УЧЕБНОЙ
ДИСЦИПЛИНЕ**

«Цитология»

для специальности 1-02 04 01 Биология и химия,
1-02 04 02 Биология и география

Составители: Лисов Н.Д. ,

Кавцевич В.Н.,

Рассмотрено и утверждено

на заседании Совета БГПУ ____ 20__ г. протокол № ____

ПОЯСНИТЕЛЬНАЯ ЗАПИСКА

Цитология – наука о клетке. Она изучает строение и функционирование клетки как наименьшей структурной и функциональной единицы жизни. Многие процессы и явления происходят только на уровне клетки, и без их знания невозможно понять закономерности существования и функционирования живых систем более высокого ранга. Поэтому цитология является теоретической базой для изучения альгологии и микологии, анатомии и морфологии растений, зоологии, микробиологии, гистологии с основами эмбриологии, генетики, физиологии растений, физиологии человека и животных, основ иммунологии, биотехнологии, эволюционного учения. Цитологию целесообразно изучать на младших курсах, так как это позволяет избежать ненужных повторов в преподавании, а также формирования односторонних представлений о структуре и функционировании клетки.

Учебная дисциплина «Цитология» входит в блок специальных дисциплин компонента учреждения высшего образования по специальностям 1–02 04 01 «Биология и химия», 1–02 04 02 «Биология и география».

Целью изучения учебной дисциплины «Цитология» является формирование у студентов теоретических знаний о строении, функционировании и воспроизведении клетки как наименьшей живой системы — единицы строения живых организмов.

Задачами изучения учебной дисциплины «Цитология» являются:

- ознакомление студентов с историей развития цитологии и основными ее достижениями на разных этапах, историей создания клеточной теории и основными ее постулатами;
- ознакомление с современными методами цитологических исследований и их использованием в конкретных целях;
- освоение основных достижений цитологии о строении и функционировании систем жизнеобеспечения клетки, их взаимосвязях и интеграции в целостную систему;
- изучение современных взглядов на хранение и реализацию наследственной информации в клетке, управление процессами жизнедеятельности клетки;
- раскрытие механизмов воспроизведения клетки и передачи наследственной информации;
- выявление особенностей строения клеток, выполняющих разные функции в организме, особенностей строения клеток разных царств.

Составной частью учебной дисциплины является лабораторный практикум, цель которого — закрепление теоретических знаний, а также приобретение и развитие навыков биологических исследований. Лабораторный практикум дает возможность освоить наиболее простые

методы цитологических исследований, которые включают сбор материала, его фиксацию, окрашивание, приготовление временных препаратов и их изучение под световым микроскопом, что очень важно в профессиональной подготовке будущего учителя-биолога.

В результате изучения учебной дисциплины «Цитология» студент должен **знать**:

- современные методы цитологических исследований, строение светового микроскопа и правила работы с ним;
- строение и функционирование клетки как наименьшей структурной и функциональной единицы жизни; структурные и функциональные характеристики всех субклеточных структур и комплексов; механизмы трансмембранного переноса веществ и внутриклеточных движений;
- способы воспроизведения клетки, механизм распределения генетического материала между дочерними клетками.

В результате изучения учебной дисциплины «Цитология» студент должен **уметь**:

- характеризовать особенности строения прокариотических и эукариотических клеток, клеток организмов разных царств, клеток, выполняющих разные функции в многоклеточном организме (клетки с двигательной и транспортной функцией, осуществляющие сборку макромолекул);
- анализировать и интерпретировать микропрепараты и электронные микрофотографии, распознавать клеточные структуры на них;
- пользоваться микроскопической техникой, лабораторным оборудованием; изготавливать простейшие временные препараты и

изучать их;

- определять тип клеток на временном препарате, находить ядро, органоиды, оболочку, включения;
- работать с различными источниками информации, в том числе электронными.

В результате изучения учебной дисциплины «Цитология» студент должен **владеть:**

- основными биологическими понятиями и научной цитологической терминологией;
- навыками практической работы с микротехникой, постоянными и временными препаратами;
- методикой фиксирования результатов цитологических наблюдений, навыками биологического рисунка.

Основными методами обучения, отвечающими целям изучения дисциплины, являются: элементы проблемного обучения (проблемное изложение, вариативное изложение, частично-поисковый метод), реализуемые на лекционных занятиях; коммуникативные технологии, основанные на активных формах и методах обучения (дискуссия, учебные дебаты), элементы учебно-исследовательской деятельности, реализация творческого подхода, осуществляемые в ходе лабораторных занятий и при самостоятельной работе. Учебная дисциплина «Цитология» позволяет решать задачи воспитательного и развивающего характера, способствуя формированию у студентов научного мышления о клетке как наименьшей структурной и функциональной единице жизни.

Для научно-методического обеспечения учебной дисциплины «Цитология» с целью повышения эффективности ее преподавания

разработан данный учебно-методический комплекс (УМК). Он включает следующие рекомендованные положением об УМК разделы: теоретический, практический, раздел контроля знаний и вспомогательный. Все разделы организованы в соответствии с учебным планом по указанным выше специальностям, представлены в электронном виде самостоятельными папками.

Теоретический раздел включает курс лекций. Последовательность тем, предлагаемых к изучению, направлена на качественное усвоение учебного материала. В содержательном плане материал теоретического курса сбалансирован и соответствует современному уровню развития данной науки. В курсе рассматриваются такие важные и актуальные вопросы цитологии как поверхностный аппарат клетки, его организация и функционирование в клетках организмов разных систематических групп, организация и функционирование цитоскелета, ядерный аппарат клетки, функциональная и патологическая гибель клеток, патология деления клетки и ее последствия и другие вопросы.

Практический раздел УМК содержит материалы для проведения лабораторных занятий. Лабораторный практикум построен по единому плану: указывается тема занятия, цель занятия, материалы и оборудование, краткие теоретические сведения, название лабораторной работы, ход работы, рекомендации по оформлению результатов наблюдений. Каждое лабораторное занятие включает 4–6 лабораторных работ. Методические рекомендации для студентов по выполнению лабораторных работ обеспечивают формирование базовых умений для выполнения исследований в процессе научного познания.

Раздел контроля знаний УМК содержит материалы текущей и итоговой (вопросы к экзамену) аттестации. В рамках рейтинговой системы оценки компетенций студентов предложены материалы для

проведения контрольных мероприятий в виде 2-х контрольных работ по темам: 1. История развития цитологии. Методы цитологических исследований; 2. Воспроизведение клеток.

Вспомогательный раздел УМК содержит все необходимые элементы учебно-программной документации, учебно-методической документации, перечень учебных изданий и информационно-аналитические материалы.

Элементами учебно-программной документации являются: типовой учебный план и учебный план по указанным выше специальностям; учебные программы БГПУ (базовая и рабочая) по учебной дисциплине «Цитология».

Учебно-методическая документация содержит: контрольные вопросы по всем темам дисциплины, тренировочные задания и ситуационные задачи, задания для самостоятельной работы студентам-заочникам на межсессионный период. Методические рекомендации по организации самостоятельной работы направлены на закрепление умения поиска, накопления и обработки научной информации и др.

В состав вспомогательного раздела включен список основной и дополнительной литературы в виде отдельной папки и электронные версии учебников и учебных пособий, рекомендованных для изучения цитологии.

Информационно-аналитические материалы включают словарь терминов по цитологии, перечень электронных образовательных ресурсов, электронные варианты научных статей по актуальным вопросам цитологии.

Использование УМК направлено на совершенствование профессиональной подготовки студентов, подготовку специалистов,

владеющих современными знаниями в области цитологии и биологии клетки.

Теоретический раздел

Лекция 1. Введение. Краткая история развития цитологии

Цель: сформировать представление о цитологии как науке, ее предмете и объектах, установить связь цитологии с другими науками, выявить успехи в развитии цитологии в разное время в зависимости от совершенствования методов исследования, раскрыть сущность и значение клеточной теории.

Вопросы для рассмотрения

1. Определение живого. Общие свойства живых систем
2. Предмет и задачи цитологии. Место цитологии в системе биологических наук. Связь цитологии с другими науками
3. Изобретение микроскопа и развитие цитологии
4. Создание и дальнейшее развитие клеточной теории.
5. Открытие клеточных структур. Достижения электронной микроскопии. Главные направления современной цитологии

Общие признаки и свойства живых организмов. На Земле проживает неисчислимое множество живых организмов. Организм (лат. *организмус* — орудие, инструмент) — это особь, живое существо, обладающее совокупностью определенных признаков. Организмы, принадлежащие к различным группам (царствам) живой природы, четко различаются между собой. В то же время все они имеют общие признаки, которые отличают их от тел неживой природы.

Все живые организмы имеют определенный **химический состав**. Всем живым организмам присуща **раздражимость** — так называют способность отвечать на определенные внешние воздей-

ствия.

Живые организмы обладают способностью передавать свои признаки и свойства в неизменном виде потомкам из поколения в поколение. Способность передачи признаков родителями детям называется **наследственностью**.

В процессе роста и развития под действием окружающей среды потомки могут приобретать новые признаки. Такое свойство живых организмов называется **изменчивостью**. Ни одно живое существо не может жить вечно. Жизнь каждого организма заканчивается смертью. Для продолжения своего рода организмы размножаются. **Размножение** обеспечивает сохранение видов в ряду поколений. При размножении организмы воспроизводят себе подобных. Это свойство тесно связано с наследственностью.

Возникновение нового организма (из клетки, споры, части тела или зиготы) сопровождается изменением его внешнего и внутреннего строения. Такое изменение называется **развитием**. Развитие связано с **ростом** — постепенным увеличением размеров развивающегося организма.

Организмы разных групп различаются своей структурной организацией: они могут быть маленькими и большими, представлять собой одну клетку, колонию клеток или быть многоклеточными. Но все они обладают одним общим свойством — они состоят из клеток, т. е. имеют **клеточное строение**. Клеточное строение изучает цитология.

Цитология — наука о клетке (*cytos* — ячейка, клетка; *logos* — учение, наука). Она исследует строение, основы жизнедеятельности и воспроизведение клеток — элементарных живых систем, определяет роль и место клеток в многоклеточных организмах, строение и функции отдельных клеточных компонентов, изучает как общие свойства большинства клеток, так и работу специфических клеточных структур в норме и при патологических изменениях.

Объектом исследования цитологии является клетка как наименьшая структурная и функциональная единица жизни, а предметом — наиболее общие свойства и проявления жизнедеятельности клеток.

Первобытные клетки возникли в первичном бульоне миллиарды лет назад. Одна из них, пережив своих конкурентов, положила начало клеточному делению и процессу эволюции. Ее потомки стали быстро делиться и с легкостью заняли невообразимое множество экологических ниш. Они и сейчас составляют половину всей биомассы Земли. Около 1,5 млрд лет назад произошел переход от мелких, сравнительно просто устроенных клеток — прокариот, к сложно устроенным — эукариотам. Некоторые из эукариот вступили в симбиотические отношения с аэробными прокариотами, создав надежные ассоциации. Появился ряд приспособлений для объединения клеток в колонии, а затем в многоклеточные организмы. Эволюция первобытных эукариот привела к дивергенции, возникли линии растений, животных и грибов. В конечном итоге образовался зеленый покров Земли, изменился состав атмосферы, и планета стала родиной человека разумного. Эволюционное родство клеток разных организмов доказано различными методами, в том числе изучением их метаболизма и нуклеотидных последовательностей ДНК и

РНК.

Эволюционный принцип является главным при изучении биологии, он лежит в основе исследования клетки.

Клетки по размеру очень малы и сложно устроены. Трудно рассмотреть их строение, установить молекулярный состав, узнать, как работают их отдельные элементы. Поэтому развитие цитологии тесно сопряжено с созданием новейших методов микроскопии, молекулярной биологии, биохимии, биофизики и генетики. Из множества фактов рождается объяснение ранее загадочных явлений, обнаруживаются изящество и экономичность клеточных процессов, замечательное единство принципов их действия.

Клеточная теория — одно из крупнейших биологических обобщений. Она воплощает идеи об общности происхождения и единство принципов строения растительных и животных организмов. Клеточная теория — одно из трех величайших открытий: в XIX в. наряду с законом сохранения энергии и эволюционной теорией. Это открытие убедило ученых, что развитие и рост всех высших организмов совершаются по общему закону; показав способность клеток к изменению, оно наметило путь, ведущий к видовым изменениям организмов, вследствие которых они могут совершенствовать процесс развития, представляющий собой нечто большее, чем развитие индивидуальное.

Хронология событий в истории изучения клеток, приведших к созданию клеточной теории

1665 г. Роберт Гук, английский ученый, секретарь Лондонского королевского общества, обнаружил правильно расположенные замкнутые пустоты в тонких срезах пробки, сердцевины бузины, камыша, укропа, репейника и стеблей других растений, которые он охарактеризовал в сочинении «Микрография, или некоторые описания мельчайших тел, сделанные посредством увеличительных стекол». Гук назвал эти образования **клетками**. Он сделал микроскоп инструментом научных исследований.

1671 г. Марчелло Мальпиги, итальянский ученый-натуралист, анатом, врач, и Неемия Грю (1682), английский ботаник и врач, подтвердили наблюдения Гука и показали, что разнообразные части растений состоят из «пузырьков» и «мешочков». Грю ввел понятие *ткань*.

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

1830г. Ян Пуркинье, чешский биолог, и его ученики разработали методы микроскопической техники (изобретение микротомы, окраска и просветление тонких срезов) и описали *клетки тканей животных* (спинной мозг, мозжечок, железы желудка, миокард, кости и хрящ). Главным стало считаться содержимое клетки, а не ее оболочка.

1831 г. Роберт Броун, английский ботаник, в наблюдениях над орхидеями 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», тем самым сформулировав суть клеточной теории. Так было положено начало клеточной биологии.

1848 г. Одноклеточные организмы — простейшие — *признаны свободно живущими 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 Шванна.

В последующее время было получено огромное количество данных, открывающих тайны структуры, жизнедеятельности, развития и воспроизводства клеток. Тем не менее основные положения клеточной теории сохранили свое значение и получили дальнейшее развитие.

Клеточная теория включает четыре основных положения, или постулата.

1. Клетка — это элементарная живая система, способная к самостоятельному существованию, самовоспроизведению и развитию; основа строения и жизнедеятельности всех животных и растений.

Представление о клетке как о самостоятельной единице жизнедеятельности было сформулировано еще Т. Шванном и поддержано Р. Вирховом. Характеристика клетки — элементарной единицы живого — может быть раскрыта, если мы определим, что такое жизнь.

Жизнь есть высшая форма существования материи, высшая по сравнению с физической и химической формами существования материи. Живые объекты отличаются от неживых обменом веществ, способностью к росту и размножению. Они могут активно регулировать свой обмен и функции различными формами движения, раздражимостью, приспособляемостью к среде.

Основные законы жизни были сформулированы Ч. Дарвином в завершающей части его книги «Происхождение видов...»: «Это законы в самом широком смысле — *рост и воспроизведение, наследственность*, почти необходимо вытекающая из воспроизведения, *изменчивость*, зависящая от прямого или косвенного действия жизненных условий». Данные законы жизни реализуются только на клеточном уровне. Некоторые компоненты клетки могут обладать отдельными свойствами жизни. Например, выделенные рибосомы в присутствии необходимых веществ могут синтезировать белок *in vitro*, в пробирке. Вне клетки могут работать многие ферменты, участвующие в процессах синтеза и распада сложных биоорганических молекул. Однако в совокупности, в полном объеме законы жизни работают только в клетке, и только клетка отвечает определению «живое».

Теперь обратимся к вопросу о том, что такое сама клетка.

Среди живых организмов существуют два типа клеток: эукариотические и прокариотические. Эукариотические клетки по определению и в отличие от прокариотических имеют ядро (греч. *кар-он*). Однако это не единственное отличие.

Прокариотические организмы, по всей вероятности, близки к самым ранним клеткам-прародительницам. Несмотря на сравнительную простоту строения, клетки прокариот весьма разнообразны в биохимическом отношении. У бактерий, например, обнаруживаются все основные метаболические пути, включая процесс получения энергии. Многие из них способны синтезировать все необходимые вещества из нескольких простых соединений. Они успешно адаптировались к разнообразным условиям среды.

Приблизительно 1,5 млрд лет назад произошел переход от прокариот к большим по размеру и значительно более сложно устроенным эукариотическим клеткам, подобным современным клеткам животных и растений. Эукариотические клетки больше по размеру и сложнее их организация и функции. Они содержат соответственно больше ДНК и различных компонентов, обеспечивающих их функции, что в конечном итоге способствовало развитию многоклеточности и эволюции многоклеточных организмов.

Несмотря на многочисленные и четкие различия, прокариотические и эукариотические клетки имеют много общего.

2. Клетки организмов разных царств гомологичны по своему строению и аналогичны по своему функциональному значению.

Гомология (греч. *homologia*) — соответствие, сходство органов по основным, коренным свойствам. Клетки имеют единый план строения. При всем разнообразии клетки разных организмов подобны друг другу и едины по происхождению.

Природа создала неисчислимое множество разнообразных организмов из одного и того же набора материалов и стандартных деталей на основе нескольких оптимальных принципов.

Живая клетка состоит из ограниченного набора химических элементов, шесть из них — *углерод, водород, кислород, азот, фосфор, сера* — составляют 90 % ее общей массы. Соединение, которое в наибольшем количестве содержится во всех живых клетках, — это *вода*, на ее долю приходится более 70 % массы клетки; большинство внутриклеточных реакций протекает в водной среде.

Все клетки используют всего лишь несколько основных типов молекул, например, такие группы органических соединений, как *простые сахара, жирные кислоты, аминокислоты и нуклеотиды*. Эти соединения относят к малым органическим молекулам, они представляют собой соединения углерода с молекулярной массой от 100 до 1 000 дальтон (Да).

Из малых молекул строятся макромолекулы — *полисахариды, липиды, белки, нуклеиновые кислоты* с молекулярной массой от 10 тыс. до 1 млн.

Наследственный материал всех клеток — *дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК)*.

В прокариотических и эукариотических клетках протекают сходные процессы, обеспечивающие транспорт веществ в клетку и из нее, синтез белка и ДНК, энергетику клетки. При всем разнообразии прокариотических и эукариотических клеток они обнаруживают единый генетический код и удивительное сходство в строении, объясняемое сходством общеклеточных функций.

Эукариотические клетки имеют хорошо развитую систему внутренних мембран, которые делят внутреннее пространство клетки на отсеки — *компарменты*. Они содержат стандартный набор клеточных органоидов — ядро, эндоплазматическую сеть, рибосомы, аппарат Гольджи, лизосомы, митохондрии. Все это свидетельствует о гомологичности клеток живущих на Земле организмов и общности их происхождения.

Гомологичностью клеток объясняется и явление их тотипотентности. *Тотипотентность* — потенциальная возможность развития клетки в разных направлениях, из которых в организме реализуется только одно.

На этом свойстве построены биотехнологические схемы клонирования растений и животных, когда из соматической клетки можно вырастить полноценный живой организм со всеми органами.

3. Клетки образуются путем деления предшествующих материнских клеток

Клетка от клетки — положение клеточной теории, которое было сформулировано Рудольфом Вирховом и стало биологическим законом.

Р. Вирхов (R. Virchow, 1821 — 1902) — основатель современной патологической анатомии и теории клеточной патологии. Окончил медицинский факультет Берлинского университета, позднее возглавлял специально учрежденную для него кафедру патологической анатомии. Считал, что любой патологический процесс является суммой нарушений, происходящих в клетке. Классический пример клеточной обусловленности развития болезни — сахарный диабет. Его причина — нарушение работы лишь одной группы клеток в поджелудочной железе — островков Лангерганса. Вирхов дал патологоанатомическую характеристику и объяснил механизм развития многих заболеваний человека (опухоли, туберкулез, воспаления, восстановление тканей). Основал всемирно известный журнал «Архив патологической анатомии, физиологии и клинической медицины», названный позднее «Вирховский архив» и издающийся поныне.

Деление прокариотических клеток бинарное. Это означает, что клетка делится надвое перегородкой, без участия какого-либо специального аппарата. Эукариотические клетки формируют особый аппарат деления клетки — клеточное веретено, с помощью которого происходит точное распределение ранее удвоившихся хромосом по двум дочерним клеткам.

Деление эукариотических клеток возможно без участия аппарата деления. Это так называемое прямое деление клетки, или *амитоз*. Амитоз встречается в клетках, образующих кратковременно функционирующие, а затем дегенерирующие ткани (эпителий), в запасающих тканях (крахмалоносные клетки клубня картофеля, эндосперм, перисперм) и в патологически

измененных клетках. Амитоз — деление клетки перед смертью, при этом делении не происходит равного и точного распределения генетического материала между дочерними клетками.

В любом случае нет иного пути образования новых клеток, как только путем деления.

4. В многоклеточном организме клетки специализируются по функциям и образуют ткани. Из тканей формируются органы и системы органов

Вопрос о связях и отношениях клеток внутри организма возник с момента создания клеточной теории. Т. Шванн придавал большое значение решению этого вопроса. Его суждения об организации многоклеточных организмов носили механистический характер. Ученый считал, что организм представляет собой сумму жизнедеятельных клеток. Это утверждение подверглось серьезной критике. Р. Вирхов расширил представления Шванна, рассматривая организм как клеточное государство, т.е. распространил свои представления о социальном устройстве общества на биологическую систему. Однако законы развития общества и законы биологии специфичны, между ними нельзя ставить знак равенства.

Лишь в середине XX в. сформировалась концепция о взаимоотношениях клеток в многоклеточном организме. Было установлено, что такой организм представляет собой сложную систему клеток, объединенных в ткани и органы; связь между тканями и органами осуществляется по-разному.

В процессе индивидуального (онтогенез) и исторического развития (филогенез) возникновение многоклеточности неизбежно приводит к интеграции клеток. *Интеграция клеток* — это образование клеточных комплексов, в пределах которых клетки специализируются на выполнении ограниченной работы и действуют как единое целое, как единая система (например, почечный клубочек, легочный пузырек, доля печени). Такая система (обозначим ее системой первого порядка) отличается рядом особенностей. Во-первых, в ней сильны межклеточные контакты, и на этом этапе интеграции они играют первостепенную роль. Во-вторых, в системе появляются такие свойства, как эффект взаимодействия клеток. Эти новые свойства, отсутствующие у отдельных клеток и возникающие в их системе, называются *эмерджентными* (лат. *emerge* — появляюсь, возникаю). Так, легочный пузырек способен осуществлять газообмен, в почечном клубочке происходит очистка крови от шлаков. В ряде случаев интеграция клеток носит временный характер, например при взаимодействии лимфоцитов и макрофагов.

Лимфоциты — разновидность белых кровяных клеток. Макрофаги — клетки, способные к фагоцитозу, т.е. захвату и перевариванию бактерий, остатков погибших клеток и других чужеродных частиц.

Системы клеток первого порядка объединяются в ткани — системы второго порядка. Ткани формируют органы. На каждой новой ступени возникают новые эмерджентные свойства систем, не вытекающие из особенностей одной отдельно взятой клетки. Например, способность чувствовать длину дня присуща только растению в целом, этим свойством не обладают отдельные клетки, ткани и даже срезанные растения. Свойство засухоустойчивости не имеет выражения на

клеточном уровне и проявляется только на тканевом.

Биологические системы особенно сильны своими эмерджентными свойствами. Эти свойства как бы «подхватываются» естественным отбором, вовлекаются в процесс эволюции, закрепляя и совершенствуя надклеточные уровни организации. Особенно сильны эмерджентные эффекты на уровне сознания и мышления.

Кроме появления эмерджентных свойств усложняются связи между системами, на помощь межклеточным контактам приходят гуморальные и нервные связи.

Таким образом, клетка в многоклеточном организме всегда должна рассматриваться с двух сторон — как морфологическая и физиологическая единица, с одной стороны, и как интегрированная часть целого — с другой. Клетку следует рассматривать в той системе, в которую она включена, учитывая новые качественные изменения, происшедшие в интегрированной системе.

Развитие учения о клетке теснейшим образом связано с успехами микроскопии и применением новых методических подходов. Это обусловлено тем, что клетки очень малы по размеру и сложно устроены. Невооруженным глазом невозможно ни рассмотреть, ни установить, как работают отдельные клеточные структуры.

В задачи современной цитологии входит дальнейшее изучение:

- микроскопических и субмикроскопических структур и химической организации клеток;
- функций клеточных структур и их взаимодействий;
- способов проникновения веществ в клетку, выделения их из клетки и роли мембран в этих процессах;
- реакций клеток на нервные и гуморальные стимулы макроорганизма и на стимулы окружающей среды;
- восприятия и проведения возбуждения;
- взаимодействия между клетками;
- реакций клеток на повреждающие воздействия;
- репараций повреждения и адаптации к факторам среды и повреждающим агентам;
- репродукции клеток и клеточных структур;
- преобразований клеток в процессе морфофизиологической специализации (дифференциации);
- ядерного и цитоплазматического генетического аппарата клетки, его изменений при наследственных заболеваниях;
- взаимоотношений клеток с вирусами;
- превращений нормальных клеток в раковые (малигнизация);
- процессов поведения клеток;
- происхождения и эволюции клеточной системы.

Лекция 2. Методы исследования клеток

Цель: раскрыть основные современные методы исследования клеток и клеточных структур

Вопросы для рассмотрения

1. Световая микроскопия. Прижизненное изучение клеток. Изучение фиксированных клеток
2. Методы гистохимии
3. УФ микроскопия. Цитофотометрия
4. Электронная микроскопия
5. Другие методы исследования

Световая микроскопия. В изучении клеточной формы и структуры первым инструментом был световой микроскоп. Его разрешающая способность ограничена размерами, сравнимыми с длиной световой волны (0,4–0,7 мкм для видимого света). Размер типичной животной клетки примерно в пять раз меньше мельчайшей видимой частицы. Однако многие элементы клеточной структуры значительно меньше по размерам. Другая трудность состоит в том, что большинство клеточных компонентов прозрачны и коэффициент преломления у них почти такой же, как у воды. Для улучшения видимости часто используют красители, имеющие разное сродство к различным клеточным компонентам. Окрашивание применяют также для изучения химии клетки. Например, некоторые красители связываются преимущественно с нуклеиновыми кислотами и тем самым выявляют их локализацию в клетке. Небольшая часть красителей – их называют прижизненными – может быть использована для окраски живых клеток, но обычно клетки должны быть предварительно зафиксированы (с помощью веществ, коагулирующих белок) и только после этого могут быть окрашены.

Основные этапы в развитии световой микроскопии

1592 г. Отец и сын Янсон (Голландия) сконструировали первый микроскоп.

1609 г. Появился первый микроскоп в Италии (Г.Галилей)

1611 г. И.Кеплер предложил принцип создания сложного светового микроскопа.

1655 г. Р. Гук использовал микроскоп для изучения тонких срезов растительных тканей.

Ввел термин «клетка».

1674 г. А.Левенгук сконструировал собственный микроскоп, с помощью которого были открыты простейшие. Через 9 лет он впервые увидел бактерии.

1830 г. и последующие годы - Я. Пуркинье и другие ученые разработали методы окрашивания тканей и клеток, заложили основы создания микроскопической техники.

1839 г. Т. Шванн предложил клеточную теорию.

1876г. Э.Аббе показал возможность усовершенствования конструкции микроскопа, изучив влияние дифракции на изображение.

1882 г. и последующие годы - Р. Кох, Г. Клебс, Л. Пастер использовали анилиновые красители для окрашивания микроорганизмов; идентифицировали бактерии, вызывающие туберкулез, холеру и другие болезни.

1898 г. К. Гольджи впервые окрасил клетки азотнокислым серебром; наблюдал и описал клеточную структуру, которую позднее назвали аппаратом Гольджи.

1930 г. А.А.Лебедев создал интерференционный микроскоп.

1932 г. Ф. Зернике изобрел фазово-контрастный микроскоп.

1955 г. Дж. Номарски разработал и запатентовал систему дифференциального интерференционного контраста для светового микроскопа, которая носит его имя.

Предел разрешения светового микроскопа зависит от длины световой волны, которая для видимого света лежит в диапазоне 0,4 (фиолетовый цвет) — 0,7 мкм (темно-красный). Отсюда следует, что самыми мелкими объектами, которые можно наблюдать в световой микроскоп, являются бактерии и митохондрии (0,5 мкм). Повышение точности обработки линз не может преодолеть это ограничение, которое задано волновой природой света.

Очень важная характеристика микроскопа — предельное разрешение, позволяющее наблюдать два объекта в отдельности. Оно зависит от волновой природы света плюс апертура использованной системы линз. Теоретически возможный предел составляет 0,2 мкм (при длине волны 0,4 мкм и апертуре 1,4). Это значит, что два объекта, если они разделены расстоянием менее 0,2 мкм, будут выглядеть как одно целое, даже если сильно увеличивать изображение, например проецируя его на экран. По этой причине с помощью светового микроскопа не удастся рассмотреть две цент-риоли в клеточном центре, они выглядят как одна точка.

Как указывалось ранее, дифференцированное окрашивание клеток существенно улучшает возможность наблюдения клеточных структур. Однако окрашивание живой клетки применимо лишь в ограниченных случаях. Поэтому для приготовления постоянного микроскопического препарата (рис. 1) необходим ряд процедур в строго определенной последовательности:

- фиксация клеток, заключение клеточного материала в поддерживающую среду;
- изготовление микротомных срезов;
- окрашивание срезов;
- заключение окрашенных срезов в сохраняющую среду.

Фиксация клеток — это обработка клеток определенными химическими веществами или

их смесью с тем, чтобы убить их, сохранив прижизненное состояние. Фиксация повышает доступность клеток для красителей, так как их макромолекулы скрепляются сшивками, что стабилизирует и закрепляет их в определенном положении. В качестве фиксаторов используются различные вещества — кислоты, растворы неорганических веществ, органические растворители, например спирт. В настоящее время чаще используют альдегиды — формальдегид, глутаральдегид, которые формируют ковалентные связи со свободными аминогруппами белков, сшивая соседние молекулы. Фиксированный материал помещают в **поддерживающую среду**, которая пропитывает и окружает его. Такой средой служит парафин или специальная смола. При обработке фиксированных кусочков эта среда должна быть жидкой, а затем она затвердевает, образуя твердый блок. Это и есть цель данной процедуры. С кусочка фиксированной, пропитанной парафином ткани можно сделать тонкие срезы, в которых клетки будут располагаться в один слой, и их можно изучать при высоком разрешении.

Следующий этап — **приготовление срезов**. Срезы для микроскопического исследования делают с помощью специального прибора — микротоме. Он позволяет выполнять серию последовательных срезов толщиной от 1 до 10 мкм. Эти срезы помещают на поверхность предметных стекол.

В некоторых случаях можно обойтись без фиксации и заливки, используя быстрое замораживание. В этом случае ткань режут на специальном замораживающем микротоме — криостате. Затем окрашивают срезы. При замораживании тканей структура клеток может оказаться поврежденной.

Окрашивание срезов — это по сути наука. Красители представлены в большом разнообразии. Некоторые из них извлекаются из растений и животных и до сих пор не имеют синтетических аналогов. Например, широко используемый гематоксилин — это экстракт кампешевого дерева из тропиков, кармин — пигмент жирового тела некоторых тлей, используется при окрашивании хромосом. Гематоксилин сродни отрицательно заряженным молекулам и потому выявляет в клетках распределение ДНК и кислых белков.

Перед проведением исследования клетки или кусочки ткани обычно заливают в парафин или пластик и затем режут на очень тонкие срезы с помощью микротоме. Такой метод широко используется в клинических лабораториях для выявления опухолевых клеток. Помимо обычной световой микроскопии разработаны и другие оптические методы изучения клетки: флуоресцентная микроскопия, фазово-контрастная микроскопия, спектроскопия и рентгеноструктурный анализ.

Электронный микроскоп. Электронный микроскоп имеет разрешающую способность ок. 1–2 нм. Этого достаточно для изучения крупных белковых молекул. Обычно необходимо окрашивание и контрастирование объекта солями металлов или металлами. По этой

причине, а также потому, что объекты исследуются в вакууме, с помощью электронного микроскопа можно изучать только убитые клетки.

Авторадиография. Если добавить в среду радиоактивный изотоп, поглощаемый клетками в процессе метаболизма, то его внутриклеточную локализацию можно затем выявить с помощью авторадиографии. При использовании этого метода тонкие срезы клеток помещают на пленку. Пленка темнеет под теми местами, где находятся радиоактивные изотопы.

Центрифугирование. Для биохимического изучения клеточных компонентов клетки необходимо разрушить – механически, химически или ультразвуком. Высвобожденные компоненты оказываются в жидкости во взвешенном состоянии и могут быть выделены и очищены с помощью центрифугирования (чаще всего – в градиенте плотности). Обычно такие очищенные компоненты сохраняют высокую биохимическую активность.

Клеточные культуры. Некоторые ткани удается разделить на отдельные клетки так, что клетки при этом остаются живыми и часто способны к размножению. Этот факт окончательно подтверждает представление о клетке как единице живого. Губку, примитивный многоклеточный организм, можно разделить на клетки путем протирания сквозь сито. Через некоторое время эти клетки вновь соединяются и образуют губку. Эмбриональные ткани животных можно заставить диссоциировать с помощью ферментов или другими способами, ослабляющими связи между клетками.

Американский эмбриолог Р.Гаррисон (1879–1959) первым показал, что эмбриональные и даже некоторые зрелые клетки могут расти и размножаться вне тела в подходящей среде. Эта техника, называемая культивированием клеток, была доведена до совершенства французским биологом А.Каррелем (1873–1959). Растительные клетки тоже можно выращивать в культуре, однако по сравнению с животными клетками они образуют большие скопления и прочнее прикрепляются друг к другу, поэтому в процессе роста культуры образуются ткани, а не отдельные клетки. В клеточной культуре из отдельной клетки можно вырастить целое взрослое растение, например морковь.

Микрохирургия. С помощью микроманипулятора отдельные части клетки можно удалять, добавлять или каким-то образом видоизменять. Крупную клетку амебы удается разделить на три основных компонента – клеточную мембрану, цитоплазму и ядро, а затем эти

компоненты можно вновь собрать и получить живую клетку. Таким путем могут быть получены искусственные клетки, состоящие из компонентов разных видов амёб.

Если принять во внимание, что некоторые клеточные компоненты представляется возможным синтезировать искусственно, то опыты по сборке искусственных клеток могут оказаться первым шагом на пути к созданию в лабораторных условиях новых форм жизни. Поскольку каждый организм развивается из одной единственной клетки, метод получения искусственных клеток в принципе позволяет конструировать организмы заданного типа, если при этом использовать компоненты, несколько отличающиеся от тех, которые имеются у ныне существующих клеток. В действительности, однако, полного синтеза всех клеточных компонентов не требуется. Структура большинства, если не всех компонентов клетки, определяется нуклеиновыми кислотами. Таким образом, проблема создания новых организмов сводится к синтезу новых типов нуклеиновых кислот и замене ими природных нуклеиновых кислот в определенных клетках.

Слияние клеток. Другой тип искусственных клеток может быть получен в результате слияния клеток одного или разных видов. Чтобы добиться слияния, клетки подвергают воздействию вирусных ферментов; при этом наружные поверхности двух клеток склеиваются вместе, а мембрана между ними разрушается, и образуется клетка, в которой два набора хромосом заключены в одном ядре. Можно слить клетки разных типов или на разных стадиях деления. Используя этот метод, удалось получить гибридные клетки мыши и цыпленка, человека и мыши, человека и жабы. Такие клетки являются гибридными лишь изначально, а после многочисленных клеточных делений теряют большинство хромосом либо одного, либо другого вида. Конечный продукт становится, например, по существу клеткой мыши, где человеческие гены отсутствуют или имеются лишь в незначительном количестве. Особый интерес представляет слияние нормальных и злокачественных клеток. В некоторых случаях гибриды становятся злокачественными, в других нет, т.е. оба свойства могут проявляться и как доминантные, и как рецессивные. Этот результат не является неожиданным, так как злокачественность может вызываться различными факторами и имеет сложный механизм.

Лекция 3-4. Общий план строения клетки. Клеточная мембрана

Цель: Установить основные подходы к подразделению клетки на структурно-функциональные единицы, выделить основные системы жизнеобеспечения клетки; раскрыть строение и значение

поверхностного аппарата клетки, строение и функции плазмалеммы как основной структуры поверхностного аппарата

Вопросы для рассмотрения

1. Основные части клетки: поверхностный аппарат, цитоплазма с органоидами и включениями, ядро.
2. Элементарные структуры клетки
3. Системы жизнеобеспечения клетки
4. Структура клеточных мембран по данным электронной микроскопии, их химический состав
5. Молекулярная организация мембран. Модели биомембран
6. Функции цитоплазматической мембраны. Межклеточные контакты

Структурные компоненты клетки

В состав **эукариотической клетки** входит три структурных компонента: поверхностный аппарат, цитоплазма, ядерный аппарат.

Поверхностный аппарат включает цитоплазматическую мембрану (плазмалемму) надмембранные и субмембранные структуры.

Цитоплазматическая мембрана (плазмалемма) – это биологическая мембрана, покрывающая всю клетку и отграничивающая её живое содержимое от внешней среды. Поверх плазмалеммы часто располагаются разнообразные *клеточные оболочки* (клеточные стенки). В животных клетках клеточные оболочки, как правило, отсутствуют.

Цитоплазма – это часть живой клетки (*протопласта*) без цитоплазматической мембраны и ядра. Цитоплазма пространственно разделена на функциональные зоны (компарменты), в которых протекают различные процессы. В состав цитоплазмы входят: *цитоплазматический матрикс, цитоскелет, органоиды и включения* (иногда включения и содержимое вакуолей к живому веществу цитоплазмы не относят). Все органоиды клетки делятся на немембранные, одномембранные и двумембранные. Вместо термина «органоиды» часто употребляют устаревший термин «органеллы».

К *немембранным органоидам* эукариотической клетки относятся органоиды, не имеющие собственной замкнутой мембраны, а именно: *рибосомы* и органоиды, построенные на основе тубулиновых микротрубочек – *клеточный центр (центриоли)* и

органойды движения (жгутики и реснички). В клетках большинства одноклеточных организмов и подавляющего большинства высших (наземных) растений центриоли отсутствуют.

К *одномембранным органойдам* относятся: *эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы, пероксисомы, сферосомы, вакуоли* и некоторые другие. Все одномембранные органойды связаны между собой в единую *вакуолярную систему клетки*. В растительных клетках настоящие лизосомы не обнаружены. В то же время в животных клетках отсутствуют настоящие вакуоли.

К *двумембранным органойдам* относятся *митохондрии и пластиды*. Эти органойды являются полуавтономными, поскольку обладают собственной ДНК и собственным белоксинтезирующим аппаратом. Митохондрии имеются практически во всех эукариотических клетках. Пластиды имеются только в растительных клетках.

Эукариотическая клетка отличается от остальных типов клеток, в первую очередь, наличием *ядра*. *Ядро* – это место хранения, воспроизведения и начальной реализации наследственной информации. Ядро состоит из *ядерной оболочки, хроматина, ядрышка и ядерного матрикса*. В прокариотических клетках оформленное ядро отсутствует; в клетках прокариод ядерный аппарат представлен бактериальной хромосомой.

Включения – это непостоянные структурные компоненты клетки. Они подразделяются на следующие типы.

Трофические:

- *лецитин в яйцеклетках;*
- *гликоген;*
- *липиды, имеются почти во всех клетках;*

секреторные:

- *секреторные гранулы в секретирующих клетках (зимогенные гранулы в ацинозных клетках поджелудочной железы);*
- *секреторные гранулы в эндокринных железах и другие;*

экскреторные:

- *вещества, подлежащие удалению из организма (например, гранулы мочевой*

кислоты в эпителии почечных канальцев);

пигментные:

- меланин;
- гемоглобин;
- липофусцин;
- билирубин и другие.

В процессе жизнедеятельности в некоторых клетках накапливаются случайные включения:

- медикаментозные;
- частички угля;
- кремния и так далее.

Эти включения имеют определенный цвет и придают окраску всей клетке (меланин - черный или коричневый, гемоглобин - желто-красный и так далее). Необходимо отметить, что пигментные включения характерны только для определенных типов клеток (меланин содержится в меланоцитах, гемоглобин - в эритроцитах). Однако, липофусцин может накапливаться во многих типах клеток обычно при их старении. Его наличие в клетках свидетельствует о их старении и функциональной неполноценности.

Плазматическая мембрана, или плазмалемма – это **биологическая мембрана**, покрывающая всю клетку. Существование плазмалеммы предсказал Ф. Мейен (1830 г.), который считал, что клетка – это пространство, ограниченное от внешней среды вполне замкнутой мембраной. В начале XX века Овертон установил, что плазматическая мембрана эритроцитов содержит большое количество липидов. Гортен и Грендел (1925 г.) доказали, что мембрана состоит из двойного слоя липидов – липидного бислоя. Доусон и Даниелли (1935 г.) предложили бутербродную модель мембраны: мембрана состоит из липидного бислоя, заключенного между двумя слоями белка. На основе анализа данных электронной микроскопии Робертсон (1959 г.) установил, что основу всех мембран составляет липидный бислой толщиной 7,5 нм и окружающие его белковые молекулы. В 1972 г. Сингер и Николсон разработали жидкостно-мозаичную (жидкокристаллическую) модель мембраны.

Кроме плазмалеммы существуют и другие биологические мембраны, которые обеспечивают разделение внутреннего содержимого клетки на

замкнутые изолированные отсеки (компартменты).

Строение и функции мембран

Согласно *жидкостно-мозаичной модели*, основу всех биологических мембран составляет фосфолипидный бислой толщиной 7...10 нм, основным компонентом которого являются фосфолипиды (фосфодиацилглицерины).

Каждый монослой ее образован в основном молекулами фосфолипидов и, частично, холестерина. При этом в каждой липидной молекуле различают две части:

- гидрофильную головку;
- гидрофобные хвосты.

Гидрофобные хвосты липидных молекул связываются друг с другом и образуют билипидный слой.

Гидрофильные головки билипидного слоя соприкасаются с внешней или внутренней средой. Билипидная мембрана, а точнее ее глубокий гидрофобный слой, выполняет барьерную функцию, препятствуя проникновению воды и растворенных в ней веществ, а также крупных молекул и частиц.

Белковые молекулы встроены в билипидный слой мембраны локально и не образуют сплошного слоя.

В состав мембран входят разнообразные белки. Они представлены простыми и сложными белками:

- интегральные (пронизывают всю толщу билипидного слоя);
- полуинтегральные, включающиеся только в монослой липидов (наружный или внутренний);
- прилежащие к мембране, но не встроены в нее.

По выполняемой функции белки плазмалеммы подразделяются на:

- структурные белки;
- транспортные белки;
- рецепторные белки;
- ферментные.

В состав мембран входят углеводы (гликопротеины и гликолипиды).

Основная часть углеводов плазмалеммы расположена на ее внешней стороне и образует гликолипопротеиновый слой – *гликокаликс* – комплекс биополимеров на внешней поверхности плазмалеммы, характерный для животных. В состав гликокаликса входят гликопротеины и гликолипиды. Гликокаликс обеспечивает

информационный обмен между клеткой и внеклеточной средой. В организме высших позвоночных гликокаликс приобретает антигенные свойства, то есть способен регулировать синтез антител.

Биологические мембраны характеризуются высокой устойчивостью и, в то же время, пластичностью. Отдельные блоки мембраны способны перемещаться относительно друг друга. При повреждениях мембраны она способна к самовосстановлению.

Мембраны отличаются по количеству и качеству белков, встроенных в мембраны.

Находящиеся на внешней поверхности плазмалеммы белки, в также гидрофильные головки липидов обычно связаны цепочками углеводов и образуют сложные полимерные молекулы гликопротеиды и гликолипиды. Именно эти макромолекулы и составляют надмембранный слой - гликокаликс. В неделящейся клетке имеется подмембранный слой, образованный микротрубочками и микрофиламентами.

Значительная часть поверхностных гликопротеидов и гликолипидов выполняют в норме рецепторные функции, воспринимают гормоны и другие биологически активные вещества. Такие клеточные рецепторы передают воспринимаемые сигналы на внутриклеточные ферментные системы, усиливая или угнетая обмен веществ, и тем самым оказывают влияние на функции клеток. Клеточные рецепторы, а возможно и другие мембранные белки, благодаря своей химической и пространственной специфичности, придают специфичность данному типу клеток данного организма и составляют трансплантационные антигены или антигены гистосовместимости.

Транспортная функция плазмалеммы.

Помимо барьерной функции, предохраняющей внутреннюю среду клетки, плазмалемма выполняет транспортные функции, обеспечивающие обмен клетки с окружающей средой.

Различают следующие способы транспорта веществ:

- пассивный транспорт - способ диффузии веществ через плазмалемму (ионов, некоторых низкомолекулярных веществ) без затраты энергии;
- активный транспорт веществ с помощью белков-переносчиков с затратой энергии (аминокислот, нуклеотидов и других);
- везикулярный транспорт через посредство везикул (пузырьков), который подразделяется на эндоцитоз - транспорт веществ в клетку, и экзоцитоз - транспорт веществ из клетки.

В свою очередь эндоцитоз подразделяется на:

- фагоцитоз - захват и перемещение в клетку крупных частиц (клеток или фрагментов, бактерий, макромолекул и так далее);
- пиноцитоз - перенос воды и небольших молекул.

Процесс фагоцитоза подразделяется на несколько фаз:

- адгезия (прилипание) объекта к цитолемме фагоцитирующей клетки;
- поглощение объекта путем образования вначале углубления (инвагинации), а затем и образования пузырьков - фagosомы и передвижения ее в гиалоплазму.

Транспорт веществ через мембраны может осуществляться *по градиенту концентрации* (от большей концентрации к меньшей) и *против градиента концентрации* (от меньшей концентрации к большей).

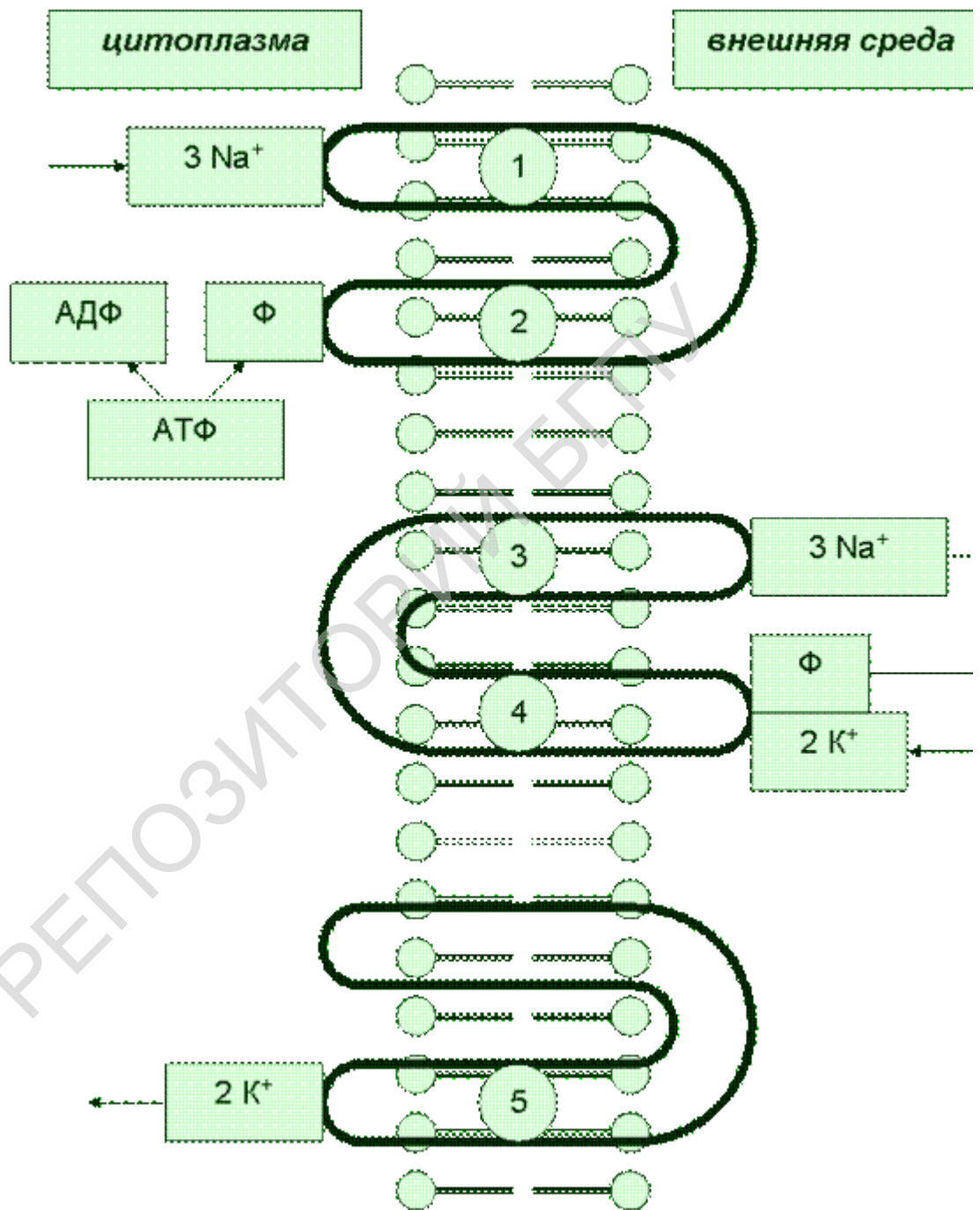
Вода, многие липиды, ионы магния, хлора и некоторые другие вещества свободно перемещаются через мембраны по градиенту концентрации путем *простой диффузии* – без участия белков–переносчиков и без затраты энергии. Такой транспорт называется *пассивным*.

Углеводы, некоторые аминокислоты, некоторые липиды и некоторые ионы перемещаются по градиенту концентрации путем *облегчённой диффузии* с участием белков–переносчиков. Участки мембраны, содержащие переносчики, называются каналами (например, ионными каналами). Транспорт веществ с участием белков-переносчиков с предварительной затратой энергии называется *сопряженным*.

Ионы водорода, калия, натрия, кальция и некоторые органические вещества перемещаются через мембраны против градиента концентрации – с участием белков–переносчиков и с непосредственной затратой энергии. Такой транспорт веществ называется *активным*.

Натрий-калиевый насос

Рассмотрим механизм активного транспорта веществ через мембрану на примере натрий–калиевого насоса (рисунок).



Плазмалемма пронизана сложным белком–переносчиком, который называется натрий-калиевая АТФаза (или натрий-зависимая АТФаза). Первоначально этот

переносчик присоединяет с внутренней стороны мембраны три иона Na^+ (1). Эти ионы являются аллостерическим активатором и изменяют конформацию активного центра АТФазы. После такой активации АТФаза способна гидролизовать одну молекулу АТФ, причем, фосфат-ион фиксируется на поверхности переносчика с внутренней стороны мембраны (2). Выделившаяся энергия расходуется на изменение конформации АТФазы, после чего три иона Na^+ и ион PO_4^{3-} оказываются на внешней стороне мембраны. Здесь ионы Na^+ отщепляются (3), а PO_4^{3-} замещается на два иона K^+ (4). Затем конформация переносчика изменяется на первоначальную, и ионы K^+ оказываются на внутренней стороне мембраны. Здесь ионы K^+ отщепляются (5), и переносчик вновь готов к работе.

В итоге на внешней стороне мембраны накапливается избыточный положительный заряд, обеспечивающий формирование потенциала покоя в возбудимых клетках. В ряде случаев энергия избыточного положительного заряда поверхности мембраны используется в работе натрий-зависимых переносчиков глюкозы, аминокислот и некоторых ионов. Такой транспорт веществ является сопряженным.

Тот факт, что мембраны имеют общий принцип строения позволяет мембранам органоидов и плазмалеммы взаимодействовать друг с другом - встраиваться, сливаться, разъединяться, отшнуровываться. Этим достигается рециркуляция мембран. Общий принцип строения мембран объясняется тем, что все они образуются в эндоплазматической сети, а их структурная и функциональная специализация происходит в основном в пластинчатом комплексе.

Рецепторные функции плазматической мембраны.

В многоклеточном организме клетки нуждаются в обмене информацией для регуляции развития, организации в ткани, контроля роста и деления, для координации функций.

Клеточная поверхность обладает большим набором сигнальных молекул-рецепторов (лат. *receptor* — прием, восприятие), которые определяют

возможность образования специфических связей с различными агентами. Рецепторы связывают сигнальную молекулу и инициируют ответ. В качестве рецепторов могут выступать белки мембраны или элементы гликокаликса. Такие участки, чувствительные к отдельным веществам, могут быть разбросаны по поверхности клетки или собраны в небольшие зоны. Так, на поверхности бактериальных и животных клеток существует ограниченное число мест, с которыми могут связываться вирусные частицы. Одна и та же клетка имеет несколько разных типов рецепторов, поэтому разные вирусы связываются с разными участками плазматической мембраны.

Существует три способа действия химических сигналов на клетку, определяемых расстоянием. При *эндокринной сигнализации* клетки выделяют гормоны, которые разносятся кровью и воздействуют на клетки-мишени в самых разных частях организма. При *паракринной сигнализации* клетки выделяют химические вещества-посредники, или медиаторы, которые действуют только на ближайшие клетки, прежде чем они поглощаются или нейтрализуются. Радиус их действия не превышает 1 мм. При *синоптической сигнализации*, свойственной нервной системе, клетки выделяют нейромедиаторы. Нейромедиаторы образуются только в местах специализированных клеточных контактов, которые называются химическими синапсами (греч. *sinapsis* — соединение). Они проникают через синаптическую щель и воздействуют на одну-единственную клетку. Расстояние, на котором действуют нейромедиаторы, не превышает 50 нм. Рецепторы связывают сигнальную молекулу нейромедиатора и инициируют ответ.

Разные клетки-мишени один и тот же сигнал воспринимают неодинаково и соответственно реагируют по-разному. Например, ацетилхолин стимулирует сокращение клеток скелетных мышц, но расслабляюще действует на клетки сердечной мышцы, уменьшая частоту и силу сокращения, так как рецепторы ацетилхолина в скелетных мышечных клетках и клетках миокарда разные; соответственно различается и ответный сигнал. Однако причина не всегда кроется в различии рецепторов. Тот же ацетилхолин, вызывающий расслабление клеток

миокарда, при действии на секреторную клетку вызывает выброс секретируемого вещества, как и в ацинарных клетках поджелудочной железы. В этом случае разный ответ определяется разными внутриклеточными системами, с которыми сопряжены эти рецепторы.

Взаимодействие клеток лежит в основе многоклеточного строения организма, возникшего в процессе эволюции. В таком организме клетки связаны между собой не только механически, за счет адгезии, но и с помощью специальных контактов и передачи сигналов. Две системы у многоклеточных животных достигли высшей степени приема и передачи сигналов. Это иммунная и нервная системы. Иммунная система должна отличать свои клетки от чужеродных. Этой цели служит особый класс «узнающих клеток» — лимфоциты. Сами по себе лимфоциты не поглощают чужеродные клетки, это работа фагоцитов. β -Лимфоциты вырабатывают специальные белковые молекулы — антитела, которые избирательно связываются с рецепторами чужеродных клеток и тем самым подают сигнал для начала действия фагоцитов.

Существуют уникальные генетические механизмы, благодаря которым формируются миллионы генетически различных β -лимфоцитов, продуцирующих специфические антитела. Клоны лимфоцитов, которые образуют антитела против клеток собственного организма, уничтожаются или подавляются.

В целом разнообразие и специфичность рецепторов на поверхности клеток приводят к созданию системы маркеров, позволяющих клеткам отличать клетки не только того же вида, но и одной особи и одного типа и вступать во взаимодействия. Такие взаимодействия лежат, в частности, в основе фундаментального биологического процесса — процесса оплодотворения.

Межклеточные контакты.

В тех тканях, в которых клетки или их отростки плотно прилегают друг к другу (эпителиальная, гладкомышечная и другие) между плазмалеммами контактирующих клеток формируются связи - межклеточные контакты.

Типы межклеточных контактов:

- простой контакт;
- десмосомный контакт;
- плотный контакт;
- щелевидный или нексус;
- синаптический контакт или синапс.

Простые контакты занимают наиболее обширные участки соприкасающихся клеток. Расстояние между билипидными мембранами соседних клеток составляет 15-20 нм, а связь между клетками осуществляется за счет взаимодействия макромолекул соприкасающихся гликокаликсов.

Посредством простых контактов осуществляется слабая механическая связь - адгезия, не препятствующая транспорту веществ в межклеточных пространствах. Разновидностью простого контакта является контакт "типа замка", когда плазмолеммы соседних клеток вместе с участком цитоплазмы как бы впячиваются друг в друга (интердигитация), чем достигается большая поверхность соприкосновения и более прочная механическая связь.

Десмосомные контакты или пятна сцепления представляют собой небольшие участки взаимодействия между клетками, диаметром около 0,5 мкм. Каждый такой участок (десмосома) имеет трехслойное строение и состоит из двух десмосомэлектронноплотных участков, расположенных в цитоплазме в местах контакта клеток, и скопления электронноплотного материала в межмембранном пространстве (15-20 нм). Количество десмосом на одной клетке может достигать 2000. Функциональная роль десмосом обеспечение механической связи между клетками.

Плотные соединения или замыкательные пластинки обычно локализуются между эпителиальными клетками в тех органах (в желудке, кишечнике и других), в которых эпителий отграничивает агрессивное содержимое этих органов (желудочный сок, кишечный сок). Плотные контакты находятся только между апикальными частями эпителиальных клеток, охватывая по всему периметру каждую клетку. В этих участках межмембранные пространства отсутствуют, а билипидные слои соседних плазмолемм сливаются в одну общую билипидную мембрану. В прилежащих участках цитоплазмы соприкасающихся клеток отмечается скопление электронноплотного материала. Функциональная роль плотных контактов - прочная механическая связь клеток, препятствие транспорту веществ по межклеточным пространствам.

Щелевидные контакты или нексусы ограниченные участки контакта соседних цитолемм, диаметром 0,5-3,0 мкм, в которых билипидные мембраны сближены на расстояние 2-3 нм, а обе мембраны пронизаны в поперечном направлении белковыми молекулами коннексонами, содержащими гидрофильные каналы. Через эти каналы осуществляется обмен ионами и микромолекулами соседних клеток, чем и обеспечивается их функциональная связь (например, распространение биопотенциалов между кардиомиоцитами, их содружественное

сокращение в миокарде).

Синаптические контакты или синапсы - специфические контакты между нервными клетками (межнейронные синапсы) или между нервными и другими клетками (нервно-мышечные синапсы и другие). Функциональная роль синаптических контактов заключается в передаче возбуждения или торможения с одной нервной клетки на другую или с нервной клетки на иннервируемую клетку.

Наличие толстых клеточных стенок у грибов и растений затрудняет контакт между клетками. Поэтому клеточные стенки обычно пронизаны порами, через которые проходят тяжи цитоплазмы — плазмодесмы. *Плазмодесмы* (греч. *desmos* — связь, лента) представляют собой тончайшие плазматические тяжи, проходящие через клеточную оболочку и соединяющие соседние клетки. Они были открыты и описаны еще в конце XIX в. Диаметр плазмодесмы находится на пределе разрешающей способности светового микроскопа, поэтому они видны только после соответствующего окрашивания. В толстых оболочках плазмодесмы могут ветвиться.

Электронная микроскопия показывает, что плазмодесмы имеют двойную мембрану, которой окружена узкая полость. Наружная мембрана соответствует плазматической мембране клетки, а внутренняя — это мембрана, образующая канал эндоплазматической сети (ЭС). Между ними располагается тонкий слой цитоплазмы. Полость плазмодесмы соответствует полостям ЭС. Через плазмодесмы эндоплазматическая сеть одной клетки переходит в эндоплазматическую сеть смежных клеток. Плазмодесмы превращают клетки растения в сложное сообщество живых протопластов.

Таким образом, плазмодесмы осуществляют прямой контакт между клетками, транспорт веществ из клетки в клетку и в конечном итоге обеспечивают единство и целостность растительного организма.

Лекция 5. Надмембранные структуры поверхностного аппарата

Цель: Раскрыть строение и функции клеточной оболочки разных организмов

Вопросы для рассмотрения

1. Химический состав и субмикроскопическая структура оболочки клеток растений
2. Первичная и вторичная оболочка. Поры, их типы и значение
3. Вторичные изменения химического состава и свойств оболочек
4. Особенности строения клеточных оболочек грибов и бактерий

Клеточная оболочка растительных клеток. Фундаментальные особенности организации живых организмов — конструкция клеточных мембран, репликация ДНК, биосинтез белков, окислительное фосфорилирование, ультраструктура клеточных органоидов — едины. Однако между растениями и животными существуют различия, которые накапливались примерно 600 млн лет. За это время предки растений приобрели два важнейших отличия. Это пластиды, с помощью которых растения связывают диоксид углерода в процессе фотосинтеза, и жесткая клеточная оболочка.

Клеточная оболочка — плотная многослойная структура, жестко ограничивающая растительные клетки. У растений оболочкой покрыты даже яйцеклетки и пыльцевые трубки.

Репродуктивные клетки водорослей — зооспоры, изогаметы, сперматозоиды — голые. В истории цитологии оболочка растительных клеток сыграла особую роль, так как именно она дала начало самому термину «клетка».

Возникновение новой оболочки происходит между дочерними клетками в результате клеточного деления. В экваториальной плоскости после анафазы появляется ясно оформленная плазматическая структура — *фрагмопласт* (лат. *phragma* — перегородка), или *клеточная пластинка*. Первый признак ее образования — появление в экваториальной плоскости хорошо окрашивающихся узелков. Количество их увеличивается, пока они не сольются в одну пластинку. Через нее проходят нити веретена деления. Затем плазматическая масса, образующая фрагмопласт, приобретает форму двояковыпуклой линзы и раздвигает нити веретена в стороны полюсов.

Клеточная пластинка содержит пектиновые вещества, которые есть в пузырьках Гольджи. Она разрастается в направлении от центра к периферии клетки за счет включающихся в нее дополнительных пузырьков, достигает продольной стенки материнской клетки и сливается с ней. Еще до контакта клеточной пластинки со стенкой материнской клетки в ней становится заметным двойное лучепреломление. В поляризованном свете видно, что клеточная пластинка состоит из трех слоев: темного центрального и двух периферических светящихся, которые видны по обе его стороны. Центральный слой называют *срединной пластинкой*. Двойное лучепреломление объясняется тем, что уже на этой стадии периферические слои содержат небольшое количество целлюлозных фибрилл, тогда как срединная пластинка состоит из пектина.

Слияние пектиновых пузырьков при образовании клеточной пластинки сопровождается слиянием их мембран. Эти мембраны включаются в плазматическую мембрану каждой из дочерних клеток, замыкая ее вокруг

цитоплазмы.

Клеточная пластинка интенсивно растет в толщину за счет все новых дополнительных пузырьков Гольджи. При этом в ней сохраняются промежутки, через которые соседние клетки соединяются плазматическими мостиками — плазмодесмами.

У растений различают *первичную* и *вторичную оболочку* клетки. Молодые клеточные стенки состоят только из первичной оболочки. Первичные клеточные стенки высших растений могут различаться в деталях своей организации, но все они построены по единому принципу: длинные волокна, обеспечивающие прочность при растяжении, удерживаются вместе сетью из белка и полисахаридов, придающей устойчивость к сжатию. Этот инженерный принцип используется в строительных конструкциях (так делают стеклопластик и бетон).

Оболочки растительных клеток состоят из нескольких соединений, которые можно разделить на группы. Это *волокнистое скелетное вещество* (целлюлоза) и *основное вещество* оболочек, или *матрикс* (пектин, гемицеллюлоза).

Целлюлоза, являющаяся основным компонентом волокнистого скелетного вещества, представляет собой линейный неветвящийся полимер глюкозы, содержащий не менее 500 остатков глюкозы, ковалентно соединенных друг с другом. Смежные молекулы целлюлозы соединяются водородными связями, скрепляя их в параллельно лежащие тяжи. Образуются пучки из 60 — 70 цепей с упорядоченной структурой большой длины — это *микрофибриллы* целлюлозы толщиной до 35 нм. Микрофибриллы формируют *фибриллы*, их толщина составляет около 0,5 мкм.

Гемицеллюлозы — группа полисахаридов с разветвленными молекулами, которые прочно связываются с поверхностью целлюлозной фибриллы и друг с другом с помощью водородных связей, объединяя эти два компонента в сложную сеть. *Пектины* — полисахариды с разветвленными молекулами, но в их составе много отрицательно заряженных остатков галактуроновой кислоты. Благодаря своему отрицательному заряду пектины удерживают много воды и связывают

катионы. При добавлении к раствору пектинов ионов кальция Ca^{2+} происходит их сшивание с образованием полутвердого геля (именно поэтому фруктовые соки с пектином дают желе). Благодаря сшиванию ионами кальция компоненты клеточной стенки объединяются.

Вторичная оболочка образуется за счет наложения дополнительных слоев на первичную оболочку *изнутри клетки*. За счет этого клеточная оболочка сильно утолщается. Четкую границу между первичной и вторичной оболочками провести невозможно, так как они соединены еще несколькими промежуточными слоями. Первичный и вторичный характер слоев оболочки можно установить, только проследив их развитие. Вторичная оболочка составляет основную массу сформировавшейся клеточной стенки. Молекулы целлюлозы, входящей в состав вторичной клеточной стенки, более длинные (примерно 15000 остатков глюкозы), чем молекулы, входящие в состав первичной стенки (от 500 до 5 000 остатков глюкозы). Они несут основную механическую нагрузку, приходящуюся на растение. Это основа таких материалов, как древесина и бумага.

Кроме пектинов, гемицеллюлоз и целлюлозы, непосредственно включенных внутрь клеточных оболочек, существуют *инкрустирующие соединения*, которые пропитывают оболочку клетки и делают ее более прочной. К таким соединениям относится *лигнин* — нерастворимый полимер, состоящий из ароматических фенольных единиц, образующих разветвленную сеть с поперечными сшивками.

Как указывалось ранее, вторичная клеточная оболочка формируется изнутри клетки. Однако в отдельных случаях особые вещества откладываются на ее наружной поверхности. Например, клетки эпидермиса, покрывающие наружную поверхность растения, с внешней стороны имеют утолщенную кутикулу. Основное вещество кутикулы — *кутин* — полимер, состоящий из жирных кислот. Родственным ему веществом является *суберин* — вещество пробки. Часто кутин пропитывается *восками, спорополленином*.

Эти вещества придают особые свойства оболочке клетки, в частности,

делают ее непроницаемой для воды. Из перечисленных веществ спорополленин относится к числу самых устойчивых органических соединений. Оболочки пыльцевых зерен, содержащие спорополленин, сохраняются в течение сотен веков в отложениях на поверхности Земли.

Основное вещество клеточной оболочки и целлюлоза в разных клетках представлены в разном соотношении. В первичных оболочках основное вещество составляет около 60 % сухой массы, целлюлоза — около 30 %. В древесине содержание целлюлозы 50 %, в волосках хлопчатника — 90 %.

Итак, клеточная оболочка растений представляет собой внешний защитный каркас клетки и выполняет транспортные функции благодаря плазмодесмам. Не менее важная роль клеточной оболочки заключается в том, что она предохраняет клетку от излишнего набухания в результате поступления воды. Растительная клетка, лишенная стенки, осмотически нестабильна. Это означает, что при помещении в воду или гипотонический раствор она набухает и лопается. Клетка, снабженная прочной клеточной оболочкой, набухает до тех пор, пока давление содержимого клетки на ее стенку не уравнивается. В клетке создается внутреннее напряжение, сравнимое с напряжением, которое производит внутренняя камера, накачанная воздухом, подпирающая покрышку велосипедной шины. Избыточное гидростатическое давление внутри клетки называют *тургорным*. При падении этого давления растение увядает.

Тургор имеет для растительной клетки жизненно важное значение. Это главная сила, растягивающая клетку в период ее роста. Когда клеточная стенка уступает внутреннему тургорному давлению и растягивается, объем клетки необратимо увеличивается и клетка растет.

Таким образом, тургорное давление обеспечивает рост и упругость растительных тканей.

Клеточные стенки грибов и прокариотических клеток. У большой группы грибов — базидиомицетов, аскомицетов, зигомицетов — главным волокнистым компонентом клеточной стенки является хитин. Хитин состоит из остатков

линейного полисахарида — N-ацетилглюкозамина. Кроме хитина в состав стенки грибов входят вещества матрикса, гликопротеиды и различные белки, синтезирующиеся в цитоплазме и выделенные клеткой наружу. Эти белки содержат практически весь набор ферментов, участвующих во внеклеточном расщеплении биополимеров, во внеклеточном пищеварении. Обрабатывая клетки грибов ферментами, переваривающими клеточную стенку, можно получить протопласты этих клеток.

Волокнистый компонент оболочек дрожжевых клеток представлен другим полисахаридом — полиглюканом.

Опорным каркасом клеточной стенки бактерий и синезеленых водорослей в значительной степени служит однородный полимер глюкопептид муреин. Жесткий каркас, окружающий бактериальную клетку, представляет собой одну гигантскую молекулу этого сложного полисахарида-пептида, его называют муреиновым мешком. Основа структуры муреинового мешка — сеть параллельных полисахаридных цепей, построенных из чередующихся дисахаридов, которые связаны многочисленными пептидными поперечными связями.

Бактериальная стенка может составлять до 20 — 30 % сухой массы бактерии. Это связано с тем, что в ее состав помимо муреинового каркаса входит большое количество дополнительных компонентов. Различают грамположительные и грамотрицательные бактерии. Разница между ними заключается в том, что при окраске красителем, который называется «кристаллический фиолетовый», и последующей обработке йодом и спиртом грамположительные бактерии сохраняют окраску, а грамотрицательные обесцвечиваются. Клеточная стенка грамположительных бактерий обладает большой жесткостью, ее муреиновая сеть многослойна. Ее сопутствующими компонентами служат полимерные вещества, сложным образом вплетенные в муреиновую сеть. К ним относятся тейхоевые кислоты, полисахариды, полипептиды и белки.

Стенки грамотрицательных бактерий содержат однослойную муреиновую

сеть, составляющую 12% сухой массы. Сопутствующие компоненты содержат до 80 % сухой массы. Это липопротеиды и сложные липополисахариды. Они образуют сложную наружную мембрану. Следовательно, периферия грамотрицательных бактерий включает наружную мембрану, затем однослойную муреиновую сеть, ниже нее расположена плазматическая мембрана. Наружная мембрана обеспечивает структурную целостность клетки, служит барьером, ограничивающим свободный доступ разных веществ к плазматической мембране. На ней могут располагаться также рецепторы для бактериофагов. Она содержит белки-порины, которые участвуют в переносе многих низкомолекулярных веществ.

Предшественники стенок бактерий синтезируются внутри клетки, сборка стенок происходит снаружи плазматической мембраны.

Под действием фермента лизоцима муреиновый каркас разрывается и бактериальная стенка растворяется. В гипотонических условиях клетки при этом разрушаются, как разрушаются голые клетки животных и растений. В изотонических растворах образуются шаровидные протопласты, способные вырабатывать свою клеточную стенку.

Интересно, что протопласты бактерий нечувствительны к действию бактериофагов — вирусов, паразитирующих на бактериях. Только компоненты бактериальной стенки обладают антигенной специфичностью по отношению к этим вирусам.

В бактериальной стенке гетеротрофных бактерий локализуются ферменты, участвующие во внеклеточном расщеплении и метаболизме органических молекул.

Таким образом, с внешней стороны мембраны часто формируется надмембранная структура — *клеточная оболочка*. Основные *функции клеточной оболочки*: механическая и защитная. В клетках животных клеточная оболочка отсутствует. Существует несколько основных *типов клеточной оболочки*:

1. У прокариот клеточная оболочка многослойная. Внутренний слой

построен на основе *муреина*. Внешние слои имеют разнообразный химический состав. У многих видов имеется слизистая капсула из полисахаридов.

2. У большинства водорослей, низших грибов и грибоподобных протистов клеточная оболочка состоит из *целлюлозы* (клетчатки) и гемицеллюлоз (целлюлозоподобных веществ).

3. У высших грибов клеточная оболочка содержит грибную клетчатку, лигнин и хитин (у дрожжеподобных грибов лигнина и хитина почти нет).

4. У растений первичная клеточная оболочка состоит из *целлюлозы* (клетчатки). Вторичные оболочки содержат суберин или лигнин. Смежные клетки разделены *срединными пластинками* из пектинов. У многих водорослей и растений в состав оболочек входят минеральные вещества: кремнезем, известь и др.

Лекция 6. Цитоплазма как сложноструктурированная система.

Гиалоплазма

Цель: Раскрыть понятие цитоплазмы, ее химический состав, строение и функции гиалоплазмы как основы цитоплазмы

Вопросы для рассмотрения

1. Цитоплазма. Общий химический состав цитоплазмы
2. Гиалоплазма – матрикс цитоплазмы
3. Цитоскелет (микротрабекулярная система, микрофиламенты, промежуточные филаменты, микротрубочки)

Цитоплазма – это часть живой клетки (протопласта) без плазматической мембраны и ядра. В состав цитоплазмы входят: цитоплазматический матрикс, цитоскелет, включения и органоиды.

В 1830 г. Я. Пуркинье предложил термин «протоплазма» для обозначения

живого содерживого клетки в целом. Далее Р. Кёлликер (1862) ввел термин «цитоплазма» для обозначения материала, окружающего ядро. И. фон Ганштейн (1880) ввел термин «протопласт» для обозначения части клетки без оболочек, клеточного сока и включений. В настоящее время протопластом называют живую клетку, лишенную оболочки.

Специализированная периферическая часть цитоплазмы в животных клетках называется *эктоплазма*. Здесь практически отсутствуют органоиды. В эктоплазме сосредоточены ферментные системы трансмембранного транспорта, гликолиза; эта часть цитоплазмы обладает повышенной вязкостью. Глубокие слои животной клетки называются *эндоплазма*. Здесь находится ядро и большинство органоидов клетки; эта часть цитоплазмы обладает пониженной вязкостью.

Цитоплазматический матрикс (*гиалоплазма, цитозоль*) – это основное вещество цитоплазмы.

Гиалоплазма представляет собой водорастворимую часть цитоплазмы. Содержит около 90 % воды, в которой растворены макромолекулы и молекулярные комплексы (образующие ***коллоидный раствор***), а также малые молекулы и ионы (образующие ***истинный раствор***). В целом матрикс представляет собой жидкий коллоидный раствор – *золь*. При определенных условиях матрикс переходит в студневидное состояние – *гель*. Переходы золя в гель и геля в золь – это нормальное состояние физиологически активной клетки; с этими переходами связано движение цитоплазмы, амебоидное движение клеток и изменение их формы.

Функции гиалоплазмы: место хранения биологических молекул; среда для протекания биохимических реакций; место хранения включений; транспорт веществ; поддержание постоянства внутриклеточной среды (рН, водно-солевого режима и т.д.).

Цитоскелет – это часть цитоплазмы, представленная *фибрилярными* (волоконными) *структурами*, к которым относятся: микрофиламенты, микротрубочки и промежуточные филаменты.

Микрофиламенты – тонкие нитчатые структуры (5-7 нм), состоящие из сократительных белков (актина, миозина, тропомиозина), неодинаковых в разных клетках. Локализуются преимущественно в кортикальном слое цитоплазмы. Микрофиламенты пронизывают всю клетку и составляют основу цитоскелета. К ним прикрепляются все остальные органоиды клетки. Расположение микрофиламентов в цитоплазме определяет форму клеток. Актин составляет до 10...15% от всех белков клетки. Глобулярный G-актин существует в виде отдельных молекул в форме коллоидного раствора. Но в присутствии АТФ и некоторых белковых факторов образуется нитчатая структура из последовательностей глобул актина (фибрилярный F-актин) в студневидной форме (*гель*). Миозин всегда существует в виде толстых нитей. Оба белка с участием других белков образуют *актин-миозиновый комплекс*, способный к сокращению за счет скольжения актиновых и миозиновых микрофиламентов относительно друг друга (при этом затрачивается энергия за счет гидролиза АТФ на определенных участках молекул миозина). В совокупности микрофиламенты составляют сократительный аппарат клетки, обеспечивающий различные виды движений:

- перемещение органелл;
- ток гиалоплазмы;
- изменение клеточной поверхности;
- образование псевдоподий и перемещение клетки.

Скопление микрофиламентов в мышечных волокнах образует специальные органеллы - миофибриллы.

Микротрубочки представляют собой полые цилиндры; внешний диаметр - 24 нм, внутренний - 15 нм. Стенка микротрубочки состоит из субъединиц глобулярного белка тубулина, каждая субъединица, имеющая вид округлых глобул, имеет диаметр 5 нм. Такие глобулы могут находиться в гиалоплазме в свободном состоянии или же, под влиянием определенных факторов, соединяться между собой и формировать микротрубочки, а затем снова распадаться. Так формируются, а затем распадаются микротрубочки веретена деления в разные фазы митоза. Однако, в составе центриолей, ресничек и жгутиков микротрубочки являются устойчивыми образованиями. Большая часть микротрубочек участвует в формировании внутриклеточного каркаса, который поддерживает форму клетки, обуславливает определенное положение органелл в цитоплазме, а также предопределяет направление внутриклеточных перемещений. Белки тубулины не обладают способностью к сокращению, а следовательно и микротрубочки не сокращаются. Однако в составе ресничек и жгутиков происходит взаимодействие между микротрубочками и их скольжением относительно друг друга, что и обеспечивает движение ресничек и жгутиков.

Микротрубочки сосредоточены в центре клетки и на ее периферии. Они входят в состав центриолей, органоидов движения, веретена деления, образуют цитоскелет в выступающих частях клеток (например, в аксонах нервных клеток). Вдоль микротрубочек могут перемещаться различные структуры (митохондрии и др.).

Промежуточные филаменты представляют собой тонкие (10 нм) неветвящиеся нити, локализующиеся преимущественно в кортикальном (подмембранном) слое цитоплазмы. Они состоят из белка, но разного в разных клетках (в эпителиальных клетках кератина, в фибробластах виментина, в мышечных клетках десмина и другие). Функциональная роль микрофибрилл состоит в участии, наряду с микротрубочками, в формировании клеточного каркаса, выполняя опорную функцию. В некоторых клетках (эпидермоциты кожи) микрофибриллы объединяются в пучки и образуют тонофибриллы, которые рассматриваются как специальные органеллы, выполняющие опорную роль.

Лекция 7. Немембранные органоиды

Цель: Раскрыть строение и функции немембранных органоидов клетки

Вопросы для рассмотрения

1. Рибосомы
2. Клеточный центр
3. Удвоение центриолей. Понятие о центриолярном цикле

К немембранным органоидам эукариотической клетки относятся органоиды, не имеющие собственной замкнутой мембраны, а именно: рибосомы и органоиды, построенные на основе тубулиновых микротрубочек – клеточный центр, органоиды движения (реснички и жгутики).

Рибосомы – это немембранные органоиды, обеспечивающие биосинтез белков с генетически обусловленной структурой.

Рибосомы в комплексе с внутриклеточными мембранами впервые выделил А. Клод (1940). В 1956-1958 гг. рибосомы были выделены в чистом виде,

а Р.Б. Робертс (1958) предложил сам термин «рибосома». В 1955-1959 гг. было доказано, что на рибосомах синтезируются полипептиды. Изучение структуры рибосом практически завершилось в 1980-е гг.

Рибосомы - аппарат синтеза белка и полипептидных молекул. Каждая рибосома состоит из малой и большой субъединиц. Каждая субъединица рибосомы состоит из рибосомальной РНК и специфических белков, которые образуются в ядрышке. Сборка субъединиц в единую рибосому осуществляется в цитоплазме. В эукариотической клетке часть цитоплазматических рибосом функционирует в цитоплазматическом матриксе, а часть – на поверхности гранулярной эндоплазматической сети. При биосинтезе белка обычно образуются *полисомы* – комплексы из одной молекулы иРНК (мРНК) и связанных с ней десятков рибосом. Рибосомы, связанные с микротрабекулами, синтезируют белки для внутренних нужд клетки (белки-ферменты, структурные белки), прикрепленные к ЭПР синтезируют белки "на экспорт".

В одной клетке содержится несколько десятков тысяч рибосом. Однако в клетках, ведущих интенсивный биосинтез белков, число рибосом может увеличиваться до сотен тысяч. Большая часть рибосом эукариотической клетки находится в цитоплазме, меньшая часть – в митохондриях и пластидах (у растений).

Рибосомы эукариотической клетки имеют размеры 25×20×20 нм; прокариотической клетки – 20×17×17 нм. Рибосомы митохондрий и пластид, несмотря на то, что митохондрии и пластиды – это органоиды эукариотической клетки, по своей структуре сходны с рибосомами прокариотических клеток.

В малой субъединице рибосом содержится 1 молекула рРНК, а в большой – 3 (в эукариотических клетках), или 2 (в прокариотических клетках). Целостная прокариотическая рибосома содержит около 55 белковых молекул, а эукариотическая – около 100.

Клеточный центр - цитоцентр, центросома, центриоли. В неделящейся клетке клеточный центр состоит из двух основных структурных компонентов:

- диплосомы;
- центросферы.

Диплосома состоит из двух центриолей - материнской и дочерней, расположенных под прямым углом друг к другу. Каждая центриоль состоит из микротрубочек, образующих структуру в виде полого цилиндра (диаметром 0,2 мкм, длиной 0,3-0,5 мкм). Микротрубочки с помощью "ручек" объединяются в триплеты (по три трубочки), образуя 9 триплетов.

Центросфера - бесструктурный участок гиалоплазмы вокруг диплосомы, от которого радиально отходят микротрубочки (лучистая сфера).

Функции цитоцентра:

- образование веретена деления в профазе митоза;
- положение центриолей в некоторых эпителиальных клетках предопределяется их полярную дифференцированность;
- участие в формировании микротрубочек клеточного каркаса;
- в реснитчатых эпителиальных клетках центриоли являются базальными

В начале интерфазы в клетке имеется одна диплосома. Перед началом деления

клетки происходит удвоение центриолей: материнская и дочерняя центриоли расходятся, и у каждой центриоли закладывается новая центриоль. В результате образуется две диплосомы на клетку.

Органоиды движения – жгутики и реснички.

У всех эукариот жгутики и реснички устроены сходным образом, однако между ними имеются некоторые различия. Жгутики заметно длиннее ресничек, их длина достигает 150 мкм и более. Количество жгутиков на клетку обычно невелико (1..7, редко – несколько десятков или сотен), количество ресничек, как правило, значительно больше (до 10...15 тысяч, реже несколько сотен).

У всех эукариот органоиды движения имеют сходную структуру. Типичный жгутик состоит из *базального тела (или кинетосомы), переходной зоны, главного стержня и кончика*. Главный стержень и кончик жгутика покрыты мембраной, являющейся продолжением плазмалеммы.

Базальное тело представляет собой полый цилиндр, стенки которого

образованы *девятью триплетами* микротрубочек. Таким образом, базальное тело и центриоль имеют одинаковое строение. Базальные тела связаны с ядерной оболочкой, аппаратом Гольджи и митохондриями.

Переходная зона находится в области пересечения жгутика с плазмалеммой. В центре переходной зоны лежит аксиальная гранула, от которой отходит две одиночные тубулиновые микротрубочки, которые идут вдоль оси жгутика до самого конца. На периферии переходной зоны лежит базальный диск, в котором утрачивается одна из трех микротрубочек каждого триплета, и триплеты превращаются в дублеты.

В основе *главного стержня* жгутика лежит *аксонема* – система параллельно ориентированных микротрубочек. Типичная аксонема представлена цилиндром, стенки которого образованы *девятью дублетами* микротрубочек; вдоль оси аксонемы тянутся две одиночные микротрубочки.

По мере приближения к *кончику* дублеты постепенно утрачивают одну из двух микротрубочек, а затем исчезают полностью. Заканчивается жгутик двумя центральными микротрубочками, покрытыми мембраной.

Изгибание жгутика происходит за счет изменения расстояния между дублетами микротрубочек или между одиночными микротрубочками. При этом расходуется энергия АТФ.

У ряда организмов обнаружены некоторые отклонения от типичной организации жгутиков: центральные трубочки или отсутствуют, или имеется лишь одна. У некоторых групп эукариот жгутики и реснички отсутствуют (покрытосеменные растения, нематоды, членистоногие, часть одноклеточных гетеротрофных протистов, водорослей и большинство голосеменных растений).

Жгутики прокариот имеют совершенно иную организацию. В их основе лежит полый цилиндр из белка флагеллина. В состав основания прокариотического жгутика входит около 12 разных белков, обеспечивающих вращение жгутиков.

Лекция 8. Вакуолярный комплекс клетки.

Цель: Раскрыть особенности строения и функционирования эндоплазматической сети, комплекса Гольджи, лизосом, пероксисом, центральной вакуоли клеток растений и грибов, установить связь между компонентами вакуолярного комплекса клетки лизосом, вакуолей

Вопросы для рассмотрения

1. Эндоплазматическая сеть (общая характеристика)
2. Гранулярная ЭПС, ее строение и функции
3. Гладкая ЭПС, ее строение и функции
4. Роль ЭПС в изоляции и нейтрализации веществ, поступающих в клетку
5. Комплекс Гольджи
6. Лизосомы
7. Пероксисомы
8. Центральная вакуоль клеток растений и грибов

К одномембранным органоидам относятся: эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы, пероксисомы, сферосомы, вакуоли растительных и грибных клеток, и некоторые другие органоиды, содержание которых ограничено от цитоплазматического матрикса одинарной непрерывной внутриклеточной мембраной.

Все одномембранные органоиды образуют единую *вакуолярную систему*, которая обеспечивает разделение цитоплазмы на *компарменты* – отсеки, в которых протекают различные реакции.

Все разновидности мембранных органоидов имеют общий принцип строения:

- они представляют собой замкнутые и изолированные участки в гиалоплазме (компарменты), имеющие свою внутреннюю среду;
- стенка их состоит из билипидной мембраны и белков, подобно плазмалемме, однако имеются и некоторые особенности:
- толщина билипидных мембран органелл меньше (7 нм), чем в плазмалемме (10 нм);

У прокариот вакуолярная система, построенная на основе постоянных внутриклеточных мембран, отсутствует. Ее функции выполняют впячивания

плазмалеммы – мезосомы.

Эндоплазматическая сеть (ЭПС), или *эндоплазматический ретикулум (ЭПР)* – это система цистерн и трубочек, связанных между собой в единое внутриклеточное пространство, ограниченное от остальной части цитоплазмы замкнутой внутриклеточной мембраной.

ЭПС открыл К. Портер (1945 г.) с помощью электронного микроскопа.

Эндоплазматическая сеть (эндоплазматический ретикулум) имеется у всех эукариот и существует в виде двух типов: гранулярного (шероховатого) эндоплазматического ретикулума и агранулярного (гладкого) эндоплазматического ретикулума. Мембраны эндоплазматического ретикулума тесно связаны с ядерной оболочкой, внутренние полости цистерн и трубочек эндоплазматического ретикулума связаны с перинуклеарным пространством.

Основной функцией ЭПС является *биосинтез и транспортировка различных веществ*. От цистерн и трубочек ЭПС отшнуровываются одномембранные мелкие пузырьки, дальнейшая судьба и функции которых зависят от их содержимого (см. ниже).

Шероховатая ЭПС (гранулярный ЭПР) представлен системой плоских цистерн, канальцев или отдельных везикул, на поверхности которых расположены рибосомы.. Стенка этих образований состоит из билипидной мембраны и включенных в нее некоторых белков и ограничивает внутреннюю среду эндоплазматической сети от гиалоплазмы

Функции гранулярной эндоплазматической сети:

- синтез белков, предназначенных для выведения из клетки ("на экспорт");
- отделение (сегрегация) синтезированного продукта от гиалоплазмы;
- конденсация и модификация синтезированного белка;
- транспорт синтезированных продуктов в цистерны комплекса Гольджи или непосредственно из клетки;
- синтез клеточных мембран.

Если на рибосомах гранулярного ЭПР идет синтез клеточных белков, то синтезированные полипептиды поступают в цитоплазматический матрикс или внедряются в мембраны. Если на рибосомах гранулярного ЭПР идет синтез экспортных белков, то синтезированные полипептиды поступают в полость ретикулума через специальные поры – каналы, контролируемые специфическими белками–рецепторами. В полости гранулярного ЭПР полипептиды модифицируются: отщепляется начало полипептидной цепи, образуются белковые гранулы, полипептиды образуют комплексы с другими веществами и т.д.

Гладкая ЭПС (агранулярный ЭПР) образована системой разветвленных трубочек. В полости агранулярного ЭПР происходит *биосинтез липидов и полисахаридов*. В агранулярном ретикулуме сократимых клеток происходит накопление ионов кальция, а в агранулярном ретикулуме печени происходит детоксикация ядовитых веществ.

Функции гладкой эндоплазматической сети:

- участие в синтезе гликогена;
- синтез липидов;
- дезинтоксикационная функция - нейтрализация токсических веществ.

В цитоплазме могут быть обе разновидности эндоплазматической сети, но обычно преобладает одна форма, что и обуславливает функциональную специфичность клетки. Следует помнить, что названные две разновидности являются не самостоятельными формами эндоплазматической сети, так как можно проследить переход гранулярной эндоплазматической сети в гладкую и наоборот.

Комплекс Гольджи. Комплекс Гольджи (аппарат Гольджи, пластинчатый комплекс, сетчатый аппарат) – это система плоских цистерн и временных вакуолей. Назван в честь К. Гольджи, который в 1898 г. обнаружил его в нервных клетках.

Основой аппарата Гольджи является *диктиосома* – стопка уплощенных одномембранных цистерн. Количество диктиосом в клетке может достигать 20. Если диктиосомы расположены независимо друг от друга, то такая структура аппарата Гольджи называется диффузной. Если диктиосомы связаны между собой

каналами в единую трехмерную систему, то такая структура называется сетчатой.

В зоне аппарата Гольджи наблюдается множество мелких вакуолей. Часть вакуолей имеет ретикулярное происхождение, то есть они образуются путем отшнуровывания от эндоплазматического ретикулума. Путем слияния этих вакуолей и образуются цистерны аппарата Гольджи. Другая часть вакуолей (обычно более крупных) образуется путем отшнуровывания от цистерн аппарата Гольджи.

В цистернах аппарата Гольджи завершается формирование компонентов плазмалеммы. Здесь же завершается модификация экспортных белков. От аппарата Гольджи отшнуровываются секреторные вакуоли и первичные лизосомы.

В диктиосоме различают два полюса:

- цис-полюс - направлен основанием к ядру;
- транс-полюс - направлен в сторону плазмалеммы.

Установлено, что к цис-полюсу подходят транспортные вакуоли, несущие в цистерны комплекса Гольджи продукты, синтезированные в гранулярной эндоплазматической сети. От транс-полюса отшнуровываются пузырьки, несущие секрет к плазмалемме для его выведения из клетки. Однако часть мелких пузырьков, заполненных белками-ферментами, остается в цитоплазме и носит название лизосом.

Функции комплекса Гольджи:

- транспортная - выводит из клетки синтезированные в ней продукты;
- конденсация и модификация веществ, синтезированных в зернистой эндоплазматической сети;
- образование лизосом;
- участие в обмене углеводов;
- синтез молекул, образующих гликокаликс плазмалеммы;
- синтез, накопление и выведение муцина (слизи);
- модификация мембран, синтезированных в эндоплазматической сети и превращение их в мембраны плазмалеммы.

Среди многочисленных функций комплекса Гольджи на первое место ставят транспортную функцию. Именно поэтому его нередко называют транспортным аппаратом клетки.

У одноклеточных организмов расширенные цистерны аппарата Гольджи

образуют сократительные вакуоли. В передней части сперматозоидов расширенная цистерна аппарата Гольджи образует акросому, которая содержит литические ферменты, растворяющие оболочки яйцеклетки.

Секреторные вакуоли (или **секреторные гранулы**) – это короткоживущие одномембранные пузырьки, которые образуются путем отшнуровывания от периферической части аппарата Гольджи.

Секреторные вакуоли содержат разнообразные вещества (неактивные ферменты, или проферменты, полисахариды, липиды), выводимые за пределы клетки путем экзоцитоза. Секреторные вакуоли хорошо видны в специализированных клетках экзокринных желез.

Лизосомы – это одномембранные пузырьки диаметром 0,1...0,5 мкм, содержащие гидролитические ферменты (протеазы, нуклеазы, липазы и кислые фосфатазы).

Лизосомы открыл биохимик Де Дюв (1955). Дальнейшее их изучение велось с помощью биохимических и электронно-микроскопических методов. Лизосомы хорошо изучены у животных. Существование настоящих лизосом у растений не доказано.

Представляют собой тельца, ограниченные липидной мембраной и содержащие электронноплотный матрикс, состоящий из набора гидролитических белков-ферментов (50 гидролаз), способных расщеплять любые полимерные соединения (белки, липиды, углеводы и их комплексы) на мономерные фрагменты. Маркерным ферментом лизосом является кислая фосфатаза.

Функция лизосом - обеспечение внутриклеточного пищеварения, то есть расщепления как экзогенных, так и эндогенных веществ.

Классификация лизосом:

- первичные лизосомы - электронноплотные тельца;
- вторичные лизосомы - фаголизосомы, в том числе аутофаголизосомы;
- третичные лизосомы или остаточные тельца.

Истинными лизосомами являются мелкие электронноплотные тельца, образующиеся в комплексе Гольджи.

Первичные лизосомы образуются при отшнуровывании от периферической

части аппарата Гольджи. Их размеры очень малы (около 0,1 мкм). Затем эти первичные лизосомы сливаются с фагосомами (фагоцитарными вакуолями), образуя *вторичные лизосомы* (пищеварительные вакуоли). Вторичные лизосомы могут сливаться между собой. Вещества, поглощенные клеткой, подвергаются гидролизу, продукты которого через мембрану вторичной лизосомы поступают в цитоплазматический матрикс. Лизосома, содержащая непереваренные вещества, превращается в *остаточное тельце*. Остаточные тельца выводятся из клетки путем экзоцитоза или остаются в ее составе вплоть до гибели клетки.

Пищеварительная функция лизосом начинается только после слияния лизосомы с фагосомой, то есть фагоцитированным веществом, окруженным билипидной мембраной. При этом образуется единый пузырек - фаголизосома, в которой смешивается фагоцитированный материал и ферменты лизосомы. После этого начинается расщепление (гидролиз) биополимерных соединений фагоцитированного материала на мономерные молекулы (аминокислоты, моносахара и так далее). Эти молекулы свободно проникают через мембрану фаголизосомы в гиалоплазму и затем утилизируются клеткой, то есть используются или для высвобождения энергии или на построение биополимерных структур. Но не всегда фагоцитированные вещества расщепляются полностью.

Дальнейшая судьба оставшихся веществ может быть различной. Некоторые из них могут быть выведены из клетки посредством экзоцитоза, по механизму, обратному фагоцитозу. Некоторые вещества (прежде всего липидной природы) не расщепляются лизосомальными гидролазами, а накапливаются и уплотняются в фаголизосоме. Такие образования называются третичными лизосомами или остаточными тельцами.

Первичные лизосомы могут изливать свое содержимое за пределы клетки (при внеклеточном пищеварении) или превращаться в автолизосомы. Автолизосомы (фагосомы) образуются при слиянии первичных лизосом и отработанных внутриклеточных структур: фрагментов эндоплазматической сети, митохондрий, пластид, рибосом, включений и т.д. Автолизосомы выполняют функцию внутриклеточных чистильщиков, их количество возрастает при повреждении клеток, при стрессах, при различных генетических и инфекционных заболеваниях.

В процессе фагоцитоза и экзоцитоза осуществляется регуляция

мембран в клетке:

- в процессе фагоцитоза часть плазмалеммы отшнуровывается и образует оболочку фагосомы;
- в процессе экзоцитоза эта оболочка снова встраивается в плазмалемму.

Установлено, что некоторые клетки в течение часа полностью обновляют плазмалемму.

Кроме рассмотренного механизма внутриклеточного расщепления фагоцитированных экзогенных веществ, таким же способом разрушаются эндогенные биополимеры - поврежденные или устаревшие собственные структурные элементы цитоплазмы. Вначале такие органоиды или целые участки цитоплазмы окружаются билипидной мембраной и образуется вакуоль аутофаголизосома, в которой осуществляется гидролитическое расщепление биополимерных веществ, как и в фаголизосоме.

Следует отметить, что все клетки содержат в цитоплазме лизосомы, но в различном количестве. Имеются специализированные клетки (макрофаги), в цитоплазме которых содержится очень много первичных и вторичных лизосом. Такие клетки выполняют защитные функции в тканях и называются клетками-чистильщиками, так как они специализированы на поглощение большого числа экзогенных частиц (бактерий, вирусов), а также распавшихся собственных тканей.

Пероксисомы (микротельца) – это одномембранные пузырьки диаметром 0,3...1,5 мкм, которые образуются путем отшнуровывания от цистерн гранулярной эндоплазматической сети. Пероксисомы заполнены гранулярным матриксом и содержат разнообразные ферменты, например, *каталазу*, разлагающую пероксид водорода. В ряде случаев пероксисомы содержат и другие системы ферментов.

У проростков некоторых растений встречаются и другие органоиды, содержащие каталазу – глиоксисомы. Глиоксисомы участвуют в липидно-углеводном обмене веществ.

Сферосомы – это одномембранные пузырьки диаметром около 1 мкм, которые образуются путем отшнуровывания от эндоплазматической сети. Сферосомы характерны для клеток растений. Первичная сферосома (просферосома) накапливает липиды, увеличивается в размерах, затем утрачивает мембрану и превращается в масляную каплю.

Кроме липидов в составе сферосом имеются ферменты липазы,

контролирующие превращения липидов.

Вакуоли – это заполненные жидкостью крупные одномембранные полости. Настоящие вакуоли имеются только у растений.

Первично вакуоли образуются при слиянии мелких пузырьков, отшнуровывающихся от эндоплазматической сети. В ходе функционирования вакуолей в их состав могут включаться пузырьки, отшнуровывающиеся от аппарата Гольджи. Мембрана крупных вакуолей имеет собственное название – *тонопласт*. Содержимое вакуолей называется *клеточным соком*. В состав клеточного сока входят неорганические соли, пигменты, растворимые углеводы, органические кислоты, некоторые белки.

Функции вакуолей разнообразны: регуляция водно-солевого режима, накопление пигментов (например, антоциана), накопление алкалоидов, танинов, латекса, минеральных солей, некоторых отходов жизнедеятельности.

Лекция 9. Митохондрии. Пластиды

Цель: Рассмотреть особенности строения митохондрий, установить их детальное строение в связи с выполняемыми функциями, рассмотреть классификацию пластид, их строение в связи с выполняемыми функциями

Вопросы для рассмотрения

1. Морфологическая характеристика митохондрий
2. Ультраструктура митохондрий и их функции
3. Гипотезы происхождения митохондрий
4. Типы пластид
5. Хлоропласты (морфология и ультраструктурная организация, функции хлоропластов)
6. Лейкопласты
7. Хромопласты

Митохондрии - наиболее обособленные структурные элементы цитоплазмы клетки эукариот, обладающие в значительной степени самостоятельной жизнедеятельностью. Впервые митохондрии обнаружены в виде гранул в мышечных клетках в 1850 году.

По своему строению они представляют собой овальные, округлые, вытянутые и даже разветвленные тельца, но преобладают овально-вытянутые. Число митохондрий в клетке

непостоянно. Их особенно много в клетках, в которых велика потребность в кислороде. В клетке их содержится в количестве от нескольких сот до 1-2 тысяч; они занимают 10-20 % её внутреннего объёма. Сильно варьируют так же размеры (от 1 до 70 мкм). При этом ширина их относительно постоянна (0,5-1 мкм). Митохондрии способны изменять форму. В зависимости от того в каких участках клетки в каждый конкретный момент происходит повышенное потребление энергии, митохондрии способны перемещаться по гиалоплазме в зоны наибольшего энергопотребления, используя для движения структуры цитоскелета эукариотической клетки.

Альтернативой множеству разрозненных небольших митохондрий, функционирующих независимо друг от друга и снабжающих АТФ небольшие участки цитоплазмы, является существование длинных и разветвлённых митохондрий, каждая из которых может энергетически обеспечивать отдалённые друг от друга участки клетки (например, у одноклеточной зелёной водоросли хлореллы). Вариантом такой протяжённой системы может также являться упорядоченное пространственное объединение множества митохондрий (хондриом или митохондрион), обеспечивающее их кооперативную работу и встречающееся как у одноклеточных, так и у многоклеточных организмов. Особенно сложно этот тип хондриома устроен в скелетных мышцах млекопитающих, где группы гигантских разветвлённых митохондрий связаны друг с другом с помощью межмитохондриальных контактов (ММК). Последние образованы плотно прилегающими друг к другу наружными митохондриальными мембранами, в результате чего межмембранное пространство в этой зоне имеет повышенную электронную плотность. Особенно обильно ММК представлены в клетках сердечных мышц, где они связывают множественные отдельные митохондрии в согласованную работающую кооперативную систему.

Ультраструктура митохондрий. Каждая митохондрия окружена оболочкой, состоящей из двух мембран; между ними — межмембранное пространство шириной 10-20 нм, представляющее собой единый замкнутый объём. На некоторых участках наружная и внутренняя мембраны митохондрии слипаются, формируя участки, через которые в матрикс митохондрии поступают белки, синтезированные в цитозоле и имеющие специфические сигнальные пептиды.

Ограниченное внутренней мембраной пространство называется матриксом. В матриксе содержится большая часть ферментов, участвующих в цикле Кребса, протекает окисление жирных кислот, располагаются митохондриальные ДНК, РНК и рибосомы. Внутренняя мембрана образует многочисленные гребневидные складки — кристы, существенно увеличивающие площадь её поверхности и, например, в клетках печени составляет около трети всех клеточных мембран. В

некоторых клетках (клетки коркового вещества надпочечника) внутренняя мембрана образует не складки, а везикулы или трубочки - трубчато-везикулярные кисты.

Характерной чертой состава внутренней мембраны митохондрий является присутствие в ней кардиолипина — особого фосфолипида, содержащего сразу четыре жирные кислоты и делающего мембрану абсолютно непроницаемой для протонов. Ещё одна особенность внутренней мембраны митохондрий — очень высокое содержание белков (до 70 % по массе), представленных транспортными белками, ферментами дыхательной цепи, а также крупными АТФ-синтетазными комплексами.

Наружная мембрана митохондрий отделяет митохондрию от цитоплазмы, замкнута сама на себя и не образует каких-либо впячиваний. Также наружная мембрана имеет маленькие отверстия, образованные специальным каналообразующим белком — порином, через которые могут проникать небольшие молекулы и ионы массой до 5 кДа. Кроме того, для наружной мембраны характерно присутствие ферментов: монооксигеназы, ацил-СоА-синтетазы и фосфолипазы А₂. Внутренняя мембрана таких отверстий не имеет; на ней, на стороне, обращенной к матриксу, располагаются особые молекулы АТФ-синтетазы, состоящие из головки, ножки и основания. При прохождении через них протонов происходит синтез АТФ. В основании частиц, заполняя собой всю толщу мембраны, располагаются компоненты дыхательной цепи.

Наружная и внутренняя мембраны в некоторых местах соприкасаются, там находится специальный белок-рецептор, способствующий транспорту митохондриальных белков, закодированных в ядре, в матрикс митохондрии. В матриксе митохондрии находятся ферментные системы окисления пирувата, а также ферменты цикла трикарбоновых кислот (цикла Кребса). Кроме того, здесь же находится митохондриальная ДНК и собственный белоксинтезирующий аппарат митохондрии.

Функции митохондрий – образование энергии в виде АТФ. Источником образования энергии в митохондрии (ее «топливом») является пировиноградная кислота (пируват), которая образуется из углеводов, белков и липидов в гиалоплазме. Окисление пирувата

происходит в митохондриальном матриксе в цикле трикарбоновых кислот, а на кристах митохондрий осуществляется перенос электронов, фосфорилирование АДФ и образование АТФ. Образующаяся в митохондриях и, частично, в гиалоплазме АТФ является основной формой энергии, используемой клеткой для выполнения различных процессов.

Гипотезы происхождения митохондрий. Существует точка зрения, что митохондрии в историческом развитии вначале представляли собой самостоятельные прокариотические организмы, а затем внедрились в цитоплазму клеток, где и ведут сапротрофное существование. Об этом свидетельствует, в частности, тот факт, что в митохондриях имеется самостоятельный генетический аппарат (митохондриальная ДНК) и синтетический аппарат (митохондриальные рибосомы). Однако сейчас уже достоверно установлено, что часть митохондриальных белков синтезируется в клетке.

ДНК митохондрий наследуются почти исключительно по материнской линии. Каждая митохондрия имеет несколько участков нуклеотидов в ДНК, идентичных во всех митохондриях (то есть в клетке много копий митохондриальных ДНК), что очень важно для митохондрий, неспособных восстанавливать ДНК от повреждений (наблюдается высокая частота мутаций). Мутации в митохондриальной ДНК являются причиной целого ряда наследственных заболеваний человека.

Пластиды (греч. *plastides* — созидающие, образующие) — это мембранные органоиды, встречающиеся у фотосинтезирующих эукариотических организмов — растений, одноклеточных и многоклеточных водорослей. У растений существует комплекс различных пластид, отличающихся строением и функциями.

Пластиды присутствуют во всех типах клеток растения, в каждом типе содержится свой набор этих органоидов. Всем пластидам свойствен ряд общих черт. Они имеют свой генетический аппарат и окружены оболочкой, состоящей из двух элементарных мембран. Все пластиды развиваются из пропластид. *Пропластиды* представляют собой мелкие органеллы, присутствующие в клетках меристемы, судьба которых определяется потребностями дифференцированных клеток.

Выделяют три основных типа пластид: *лейкопласты*, *хлоропласты* и *хромопласты*. Все они представляют собой генетически связанный ряд.

Хлоропласты (греч. *chloros* — зеленый) — основная форма пластид.

Все животные и большая часть микроорганизмов получают из окружающей среды органические вещества, без этого невозможно их существование.

Органические вещества, необходимые для живых клеток, производят *фотосинтезирующие организмы* — фотосинтезирующие бактерии и растения. У растений фотосинтез протекает в специализированных внутриклеточных органоидах — хлоропластах. Хлоропласты содержатся не только в мезофилле, но и в клетках эпидермиса, коровой паренхимы, флоэмы, даже в древесине. Хлоропласты этих клеток имеют больше крахмала и белка.

Морфология и ультраструктура хлоропластов. Хлоропласты растений представляют собой линзовидные образования, ширина которых составляет по короткой оси 2 — 4 мкм, по длинной — 5 мкм и более. Количество хлоропластов в клетках разных растений очень сильно варьирует — от 10 до 30 хлоропластов. В гигантских клетках палисадной ткани махорки их обнаружено около тысячи.

Хлоропласты водорослей первоначально назывались хроматофорами (греч. *chromos* — цвет, *phoros* — несущий), этот устаревший термин до сих пор все еще встречается в научной литературе.

Форма, число, расположение в клетке хлоропластов весьма разнообразны. У зеленых водорослей может быть один хлоропласт на клетку, у эвгленовых и динофлагеллят молодые клетки содержат от 50 до 80 хлоропластов, старые — 200—300. В клетке они занимают либо центральное, либо постенное положение. Хлоропласты водорослей могут быть чашевидными, лентовидными, спиралевидными, пластинчатыми, звездчатыми.

Ультраструктура хлоропластов обнаруживает большое сходство с митохондриями, прежде всего, в строении оболочки хлоропласта — *перистромия*. Хлоропласт окружен двумя мембранами, которые разделены узким межмембранным (перипластидным) пространством шириной около 20 — 30 нм. Наружная мембрана обладает высокой проницаемостью, внутренняя — менее проницаема и несет специальные транспортные белки. Следует подчеркнуть, что наружная мембрана для АТФ непроницаема. Внутренняя мембрана окружает большую центральную область — *строму*, это аналог митохондриального матрикса. Строма хлоропласта содержит разнообразные ферменты, рибосомы, ДНК и РНК.

Однако есть и существенные различия. Хлоропласты значительно крупнее

митохондрий. Их внутренняя мембрана не образует крист и не содержит цепи переноса электронов. Все важнейшие функциональные элементы хлоропласта размещены в третьей мембране, которая образует группы уплощенных дисковидных мешочков — *тилакоидов*. Соответственно она называется *тилакоидной мембраной*. Эту мембрану отличает еще одно уникальное свойство: она включает в свой состав пигмент-белковые комплексы, прежде всего основной пигмент растений — *хлорофилл*, существующий в нескольких формах; пигменты из довольно обширной группы каротиноидов, из которых наиболее обычны *каротин* и *ксантофилл*. Кроме того, в тилакоидную мембрану включены компоненты электрон-транспортных цепей. Внутренние полости тилакоидов создают третий внутренний компартмент хлоропласта — *тилакоидное пространство*. Тилакоиды образуют стопки — *граны*, в одной стопке от нескольких штук до 50 и более тилакоидов. Размер гран в зависимости от числа тилакоидов в них может достигать 0,5 мкм, в этом случае они доступны для наблюдений с помощью светового микроскопа. На один хлоропласт приходится 40 — 60 гран. Тилакоиды в гранах плотно соединены, в месте контакта их мембран толщина слоя составляет около 2 нм. В состав гран кроме тилакоидов входят участки ламелл стромы. Это плоские протяженные перфорированные мешки, располагающиеся в параллельных плоскостях хлоропласта. Они не пересекаются и замкнуты. Ламеллы стромы связывают отдельные граны. При этом полости тилакоидов и полости ламелл стромы не сообщаются. В местах соединения ламелл стромы с тилакоидами гран их мембраны также образуют слои толщиной 2 нм.

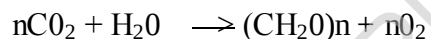
В отличие от растений строение пластид водорослей более разнообразно по числу, размерам и расположению тилакоидов. Они могут быть одиночными, как у красных водорослей, и опоясывать весь хлоропласт параллельно его оболочке. У бурых водорослей тилакоиды собраны в пачки-граны по 2 — 4, у харовых и зеленых водорослей их число в пачке достигает нескольких десятков. Увеличение количества тилакоидов в пачке сопровождается уменьшением ее диаметра, у некоторых зеленых водорослей компоновка тилакоидов и гран напоминает таковую у растений. Водоросли отличаются также набором пигментов в мембранах тилакоидов. Кроме хлорофилла и каротиноидов в них присутствуют фикоцианин,

фикоэритрин, фукоксантин, часто маскирующие основную зеленую окраску.

Еще одна особенность строения хлоропластов водорослей, — присутствие в них *пиреноидов* (греч. *pyrenoideus* — имеющий вид косточки). Это плотное образование белковой природы, вокруг которого концентрируется крахмал. Пиреноиды характерны для хлоропластов зеленых водорослей.

Функция хлоропластов — *фотосинтез*, образование органических веществ из диоксида углерода и воды за счет энергии солнечного света. Это один из важнейших биологических процессов, постоянно и в огромных масштабах совершающихся на нашей планете. Ежегодно растительность земного шара образует более 100 млрд т органического вещества, усваивая около 200 млрд т диоксида углерода и выделяя во внешнюю среду около 145 млрд т свободного кислорода.

Суммарная реакция фотосинтеза может быть выражена следующим образом:



Разнообразные реакции, протекающие при фотосинтезе, можно разделить на две большие группы. Первая — это реакции фотосинтетического переноса электронов, или *световые реакции*. Вторая — реакции фиксации углерода, или *темновые реакции*.

Реакции первой группы возможны только в дневные часы, потому что высокоэнергетические метаболиты образуются за счет солнечной энергии.

Световые реакции осуществляются в тилакоидах. Выделим два важнейших процесса. Первый — фотосинтетическое фосфорилирование, при котором наблюдается *поглощение фотонов света* и *образование АТФ*. Вторым — фотоокисление молекул воды, в результате которого выделяется молекулярный кислород, высвобождаются электроны, за счет которых происходит *восстановление кофермента НАДФ* (никотинамидадениндинуклеотид-фосфат) до НАДФ•Н. Соединения АТФ и НАДФ•Н («ассимиляционная сила») используются в строме на разнообразные темновые процессы. **Темновые реакции происходят в строме хлоропласта.** Главные из них — реакции, объединенные в *цикл фиксации углерода*, где из CO₂ образуются органические молекулы.

В этом цикле, получившем название цикл Кальвина—Бенсона, ключевым ферментом является *рибулозодифосфаткарбоксилаза*. Это очень крупная молекула (молекулярная масса 500000), которая за одну секунду обрабатывает примерно три молекулы субстрата, т.е. действует в тысячу раз медленнее, чем другие ферменты. Поэтому требуется большое количество копий рибулозодифосфаткарбоксилазы, и она составляет более 50 % всего белка хлоропластов. Считается, что это самый распространенный белок в мире.

Главный продукт, образующийся в цикле Кальвина—Бенсона, — трехуглеродный углевод глицеральдегид-3-фосфат. Большая часть его поступает в цитозоль клетки, где в конечном итоге превращается в сахарозу. По мере надобности сахароза транспортируется из листьев в другие части растений по проводящим пучкам. Из оставшегося в хлоропластах глицеральдегид-3-фосфата образуется крахмал. Это полимер глюкозы, резервный углевод. Ночью крахмал расщепляется для метаболических нужд растения.

Количество хлоропластов в клетке поддерживается двумя способами, например, путем деления предшествующих пластид. Впервые этот процесс наблюдался еще в конце XIX в. на зеленых водорослях. У одноклеточной хламидомонады, у нитчатых водорослей, в клетках которых присутствует только один хлоропласт, вслед за делением ядра наблюдается перешнуровка пластиды, ее деление на две части. Каждая из частей попадает в дочернюю клетку, а затем увеличивается в размерах до исходной величины. Плоскость деления хлоропласта совпадает с плоскостью последующего деления клетки.

Деление клеток у растений, имеющих много хлоропластов, наблюдается довольно редко, но совсем не исключается. Второй путь образования хлоропластов у растений происходит за счет преобразования лейкопластов. В ходе этого процесса усложняется внутренняя ламеллярная структура пластиды, возникают граны, увеличиваются их число и размер. Одновременно увеличиваются размеры пластиды.

Лейкопласты (греч. *leucos* — белый) — бесцветные пластиды, содержащиеся в клетках органов растений, лишенных окраски. Часто это запасющие органы и ткани. Лейкопласты представляют собой округлые

образования, наибольший размер которых составляет 2 — 4 мкм. Они окружены оболочкой, состоящей из двух мембран, внутри которой находится белковая *строма*. Строма лейкопластов содержит небольшое число пузырьков и плоских цистерн — *ламелл*.

Лейкопласты способны превращаться в хлоропласты, процесс их развития связан с увеличением размеров, усложнением внутренней структуры и образованием зеленого пигмента — хлорофилла. Такая перестройка пластид происходит, например, при позеленении клубней картофеля. Лейкопласты способны также переходить в хромопласты, например в корнеплоде моркови. В то же время верхняя часть корнеплода, находящаяся на свету, зеленеет, здесь лейкопласты превращаются в хлоропласты. В некоторых тканях, таких, как эндосперм зерновки злаков, в корневищах и клубнях лейкопласты превращаются в хранилище запасного крахмала — амилопласты. Гранулы крахмала полностью заполняют всю его полость.

Процесс развития различных пластид представляет собой монотропно направленный ряд, т.е. идущий в одном направлении:

лейкопласт → хлоропласт → хромопласт

Онтогенетические переходы одной формы в другую необратимы; хромопласт не может сформировать ни хлоропласта, ни лейкопласта. Точно так же хлоропласт не может вернуться в состояние лейкопласта.

Хромопласты — желто-оранжевые пластиды растительной клетки. Их можно определить как сенильные (лат. *senectus* — старость) деградирующие органоиды клетки, образующиеся при разрушении хлоропластов. Об этом свидетельствует и химический состав пластид. Если в хлоропластах белки составляют около 50 % их общей массы, а липиды 30%, то в хромопластах это соотношение меняется: 22 % белков, 58 % липидов, а ДНК уже не обнаруживается.

Разрушение хлоропластов — закономерный биологический процесс, наблюдаемый при созревании плодов некоторых растений (рябина, шиповник, томаты, ландыш, хурма и др.), при осенних изменениях листьев у листопадных деревьев, кустарников и трав, при развитии цветков с желто-оранжевой окраской

(календула, лютик, бархатцы, подсолнечник и др.), при развитии корнеплода у моркови. Кстати, именно морковь *Daucus carota* дала название одному из пигментов — «каротин». Окраска хромопластов зависит от присутствия каротиноидов и разрушения хлорофилла. Азотсодержащие соединения (производные пиррола), возникающие при распаде хлорофилла, оттекают из листьев так же, как и белки, образующиеся при распаде белково-липидной системы мембран. Липиды остаются внутри перистромия. В них растворяются каротиноиды, окрашивая пластиды в желтые и оранжевые тона.

Образование хромопластов из хлоропластов происходит двумя путями. Например, в лепестках лютика хромопласты образуются из бледно-зеленых хлоропластов, содержащих крахмал. Постепенно исчезают хлорофилл и крахмал, увеличивается содержание желтого пигмента, который растворяется в липидных каплях, образующих глобулы. Одновременно с возникновением глобул ламеллярная структура хлоропласта окончательно разрушается. В хромопласте сохраняется только перистромий, глобулы покрывают всю его внутреннюю поверхность, а центр пластиды выглядит оптически пустым.

Второй путь образования хромопластов можно проследить на примере плодов рябины, шиповника, овощного перца. Клетки молодых зеленых плодов перца содержат типичные хлоропласты с многочисленными гранами. Когда плод достигает нормальных размеров, в пластидах начинается отложение крахмала, их зеленая окраска бледнеет, граны становятся трудноразличимыми. Затем крахмал и хлорофилл полностью исчезают. После разрушения ламеллярной структуры в хлоропласте появляются пачки нитевидных образований. Нити представляют собой образования в виде трубочек, в которых скапливаются оранжево-красные каротиноиды. Под световым микроскопом они кажутся игольчатыми кристаллами. В целом хромопласт меняет исходную овальную форму на ромбовидную или заостренную в виде полумесяца.

Реже хромопласты образуются из лейкопластов, минуя стадию зеленых пластид, как в корне моркови.

Роль хромопластов в клетке неясна. Но для растительных организмов в целом эти пластиды играют важную биологическую роль. Органы растений, в

которых прекращаются процессы фотосинтеза, становятся привлекательными для насекомых, птиц, других животных, которые опыляют растения и распространяют плоды и семена. При осеннем пожелтении листьев разрушение хлоропластов и образование хромопластов приводит к утилизации белков и азотсодержащих соединений, которые перед листопадом оттекают в другие органы растения.

Происхождение пластид. Биохимические данные дают основания считать, что хлоропласты — это потомки фотосинтезирующих цианобактерий, которые были захвачены путем эндоцитоза свободноживущими эукариотическими клетками и перешли к симбиозу с ними. Подобным образом (как указывалось выше) произошли и митохондрии. Этим объясняется то, что фундаментальные механизмы синтеза АТФ в хлоропластах и митохондриях сходны, а в основе организации лежат одни и те же принципы. В то же время хлоропласты и митохондрии, несомненно, имеют разных бактериальных предков, с чем связаны их различия. События, которые привели к появлению митохондрий, произошли 1,5 млрд лет назад. Хлоропласты растений появились позднее. Предполагают, что состоялись по меньшей мере три независимых события этого рода, так как иначе трудно объяснить различия в пигментах и другие особенности у современных растений, зеленых, бурых и красных водорослей.

Генетический аппарат хлоропластов и аппарат белкового синтеза хорошо изучены как у растений, так и у водорослей. Следует подчеркнуть, что гены хлоропластов у растений, имеющих даже отдаленное родство, практически одинаковы и обнаруживают большое сходство с бактериальным геномом. Это рассматривается как одно из убедительных доказательств теории эндосимбионтов. В частности, ДНК хлоропластов кольцевая, как у бактерий, и включает около 120 генов, что существенно меньше, чем в бактериальной клетке. Белки, кодируемые в хлоропластах, очень похожи на бактериальные, а некоторые группы генов с близкими функциями организованы одинаково как в хлоропластах растений, так и в кишечной палочке, и у цианобактерий. Анализ нуклеотидного состава ДНК хлоропластов печеночного мха и табака показал их почти полное сходство. По-видимому, геном хлоропластов остается почти неизменным по меньшей мере несколько сотен миллионов лет, именно столько лет назад разошлись

эволюционные пути этих ветвей живых организмов. Белоксинтезирующий аппарат хлоропластов также близок к бактериальному. Рибосомы пластид типа 70 S, как у бактерий, и, более того, рибосомы хлоропластов могут использовать тРНК бактерий при синтезе белка.

Лекция 6. Цитоплазма как сложноструктурированная система.

Гиалоплазма

Цель: Раскрыть понятие цитоплазмы, ее химический состав, строение и функции гиалоплазмы как основы цитоплазмы

Вопросы для рассмотрения

4. Цитоплазма. Общий химический состав цитоплазмы
5. Гиалоплазма – матрикс цитоплазмы
6. Цитоскелет (микротрабекулярная система, микрофиламенты, промежуточные филаменты, микротрубочки)

Цитоплазма — это часть живой клетки (протопласта) без плазматической мембраны и ядра. В состав цитоплазмы входят: цитоплазматический матрикс, цитоскелет, включения и органоиды.

В 1830 г. Я. Пуркинье предложил термин «протоплазма» для обозначения живого содержимого клетки в целом. Далее Р. Кёлликер (1862) ввел термин «цитоплазма» для обозначения материала, окружающего ядро. И. фон Ганштейн (1880) ввел термин «протопласт» для обозначения части клетки без оболочек, клеточного сока и включений. В настоящее время протопластом называют живую клетку, лишенную оболочки.

Специализированная периферическая часть цитоплазмы в животных клетках называется *эктоплазма*. Здесь практически отсутствуют органоиды. В эктоплазме сосредоточены ферментные системы трансмембранного транспорта,

гликолиза; эта часть цитоплазмы обладает повышенной вязкостью. Глубокие слои животной клетки называются *эндоплазма*. Здесь находится ядро и большинство органоидов клетки; эта часть цитоплазмы обладает пониженной вязкостью.

Цитоплазматический матрикс (*гиалоплазма, цитозоль*) – это основное вещество цитоплазмы.

Гиалоплазма представляет собой водорастворимую часть цитоплазмы. Содержит около 90 % воды, в которой растворены макромолекулы и молекулярные комплексы (образующие ***коллоидный раствор***), а также малые молекулы и ионы (образующие ***истинный раствор***). В целом матрикс представляет собой жидкий коллоидный раствор – *золь*. При определенных условиях матрикс переходит в студневидное состояние – *гель*. Переходы золя в гель и геля в золь – это нормальное состояние физиологически активной клетки; с этими переходами связано движение цитоплазмы, амебоидное движение клеток и изменение их формы.

Функции гиалоплазмы: место хранения биологических молекул; среда для протекания биохимических реакций; место хранения включений; транспорт веществ; поддержание постоянства внутриклеточной среды (рН, водно-солевого режима и т.д.).

Цитоскелет – это часть цитоплазмы, представленная ***фибриллярными*** (волоконными) ***структурами***, к которым относятся: микрофиламенты, микротрубочки и промежуточные филаменты.

Микрофиламенты – тонкие нитчатые структуры (5-7 нм), состоящие из сократительных белков (актина, миозина, тропомиозина), неодинаковых в разных клетках. Локализуются преимущественно в кортикальном слое цитоплазмы. Микрофиламенты пронизывают всю клетку и составляют основу цитоскелета. К ним прикрепляются все остальные органоиды клетки. Расположение микрофиламентов в цитоплазме определяет форму клеток. Актин составляет до 10...15% от всех белков клетки. Глобулярный G-актин существует в виде отдельных молекул в форме коллоидного раствора. Но в присутствии АТФ и некоторых белковых факторов образуется нитчатая структура из последовательностей глобул актина (фибриллярный F-актин) в студневидной форме (*гель*). Миозин всегда существует в виде толстых нитей. Оба белка с участием других белков образуют ***актин-миозиновый комплекс***, способный к сокращению за счет

скольжения актиновых и миозиновых микрофиламентов относительно друг друга (при этом затрачивается энергия за счет гидролиза АТФ на определенных участках молекул миозина). В совокупности микрофиламенты составляют сократительный аппарат клетки, обеспечивающий различные виды движений:

- перемещение органелл;
- ток гиалоплазмы;
- изменение клеточной поверхности;
- образование псевдоподий и перемещение клетки.

Скопление микрофиламентов в мышечных волокнах образует специальные органеллы - миофибриллы.

Микротрубочки представляют собой полые цилиндры; внешний диаметр - 24 нм, внутренний - 15 нм. Стенка микротрубочки состоит из субъединиц глобулярного белка тубулина, каждая субъединица, имеющая вид округлых глобул, имеет диаметр 5 нм. Такие глобулы могут находиться в гиалоплазме в свободном состоянии или же, под влиянием определенных факторов, соединяться между собой и формировать микротрубочки, а затем снова распадаться. Так формируются, а затем распадаются микротрубочки веретена деления в разные фазы митоза. Однако, в составе центриолей, ресничек и жгутиков микротрубочки являются устойчивыми образованиями. Большая часть микротрубочек участвует в формировании внутриклеточного каркаса, который поддерживает форму клетки, обуславливает определенное положение органелл в цитоплазме, а также предопределяет направление внутриклеточных перемещений. Белки тубулины не обладают способностью к сокращению, а следовательно и микротрубочки не сокращаются. Однако в составе ресничек и жгутиков происходит взаимодействие между микротрубочками и их скольжением относительно друг друга, что и обеспечивает движение ресничек и жгутиков.

Микротрубочки сосредоточены в центре клетки и на ее периферии. Они входят в состав центриолей, органоидов движения, веретена деления, образуют цитоскелет в выступающих частях клеток (например, в аксонах нервных клеток). Вдоль микротрубочек могут перемещаться различные структуры (митохондрии и др.).

Промежуточные филаменты представляют собой тонкие (10 нм) неветвящиеся нити, локализующиеся преимущественно в кортикальном (подмембранном) слое цитоплазмы. Они состоят из белка, но разного в разных

клетках (в эпителиальных клетках кератина, в фибробластах виментина, в мышечных клетках десмина и другие). Функциональная роль микрофибрилл состоит в участии, наряду с микротрубочками, в формировании клеточного каркаса, выполняя опорную функцию. В некоторых клетках (эпидермоциты кожи) микрофибриллы объединяются в пучки и образуют тонофибриллы, которые рассматриваются как специальные органеллы, выполняющие опорную роль.

Лекция 7. Немембранные органоиды

Цель: Раскрыть строение и функции немембранных органоидов клетки

Вопросы для рассмотрения

4. Рибосомы
5. Клеточный центр
6. Удвоение центриолей. Понятие о центриольном цикле

К немембранным органоидам эукариотической клетки относятся органоиды, не имеющие собственной замкнутой мембраны, а именно: рибосомы и органоиды, построенные на основе тубулиновых микротрубочек – клеточный центр, органоиды движения (реснички и жгутики).

Рибосомы – это немембранные органоиды, обеспечивающие биосинтез белков с генетически обусловленной структурой.

Рибосомы в комплексе с внутриклеточными мембранами впервые выделил А. Клод (1940). В 1956-1958 гг. рибосомы были выделены в чистом виде, а Р.Б. Робертс (1958) предложил сам термин «рибосома». В 1955-1959 гг. было доказано, что на рибосомах синтезируются полипептиды. Изучение структуры рибосом практически завершилось в 1980-е гг.

Рибосомы - аппарат синтеза белка и полипептидных молекул. Каждая рибосома состоит из малой и большой субъединиц. Каждая субъединица рибосомы состоит из рибосомальной РНК и специфических белков, которые образуются в ядрышке. Сборка субъединиц в единую рибосому осуществляется в цитоплазме. В эукариотической клетке часть цитоплазматических рибосом

функционирует в цитоплазматическом матриксе, а часть – на поверхности гранулярной эндоплазматической сети. При биосинтезе белка обычно образуются *полисомы* – комплексы из одной молекулы иРНК (мРНК) и связанных с ней десятков рибосом. Рибосомы, связанные с микротрабекулами, синтезируют белки для внутренних нужд клетки (белки-ферменты, структурные белки), прикрепленные к ЭПР синтезируют белки "на экспорт".

В одной клетке содержится несколько десятков тысяч рибосом. Однако в клетках, ведущих интенсивный биосинтез белков, число рибосом может увеличиваться до сотен тысяч. Большая часть рибосом эукариотической клетки находится в цитоплазме, меньшая часть – в митохондриях и пластидах (у растений).

Рибосомы эукариотической клетки имеют размеры $25 \times 20 \times 20$ нм; прокариотической клетки – $20 \times 17 \times 17$ нм. Рибосомы митохондрий и пластид, несмотря на то, что митохондрии и пластиды – это органоиды эукариотической клетки, по своей структуре сходны с рибосомами прокариотических клеток.

В малой субъединице рибосом содержится 1 молекула рРНК, а в большой – 3 (в эукариотических клетках), или 2 (в прокариотических клетках). Целостная прокариотическая рибосома содержит около 55 белковых молекул, а эукариотическая – около 100.

Клеточный центр - цитоцентр, центросома, центриоли. В неделящейся клетке клеточный центр состоит из двух основных структурных компонентов:

- диплосомы;
- центросферы.

Диплосома состоит из двух центриолей - материнской и дочерней, расположенных под прямым углом друг к другу. Каждая центриоль состоит из микротрубочек, образующих структуру в виде полого цилиндра (диаметром 0,2 мкм, длиной 0,3-0,5 мкм). Микротрубочки с помощью "ручек" объединяются в триплеты (по три трубочки), образуя 9 триплетов.

Центросфера - бесструктурный участок гиалоплазмы вокруг диплосомы, от которого радиально отходят микротрубочки (лучистая сфера).

Функции цитоцентра:

- образование веретена деления в профазе митоза;
- положение центриолей в некоторых эпителиальных клетках предопределяется их полярную дифференцированность;

- участие в формировании микротрубочек клеточного каркаса;
- в реснитчатых эпителиальных клетках центриоли являются базальными

В начале интерфазы в клетке имеется одна диплосома. Перед началом деления

клетки происходит удвоение центриолей: материнская и дочерняя центриоли расходятся, и у каждой центриоли закладывается новая центриоль. В результате образуется две диплосомы на клетку.

Органоиды движения – жгутики и реснички.

У всех эукариот жгутики и реснички устроены сходным образом, однако между ними имеются некоторые различия. Жгутики заметно длиннее ресничек, их длина достигает 150 мкм и более. Количество жгутиков на клетку обычно невелико (1..7, редко – несколько десятков или сотен), количество ресничек, как правило, значительно больше (до 10...15 тысяч, реже несколько сотен).

У всех эукариот органоиды движения имеют сходную структуру. Типичный жгутик состоит из *базального тела* (или *кинетосомы*), *переходной зоны*, *главного стержня* и *кончика*. Главный стержень и кончик жгутика покрыты мембраной, являющейся продолжением плазмалеммы.

Базальное тело представляет собой полый цилиндр, стенки которого образованы *девятью триплетами* микротрубочек. Таким образом, базальное тело и центриоль имеют одинаковое строение. Базальные тела связаны с ядерной оболочкой, аппаратом Гольджи и митохондриями.

Переходная зона находится в области пересечения жгутика с плазмалеммой. В центре переходной зоны лежит аксиальная гранула, от которой отходит две одиночные тубулиновые микротрубочки, которые идут вдоль оси жгутика до самого конца. На периферии переходной зоны лежит базальный диск, в котором утрачивается одна из трех микротрубочек каждого триплета, и

триплеты превращаются в дублеты.

В основе *главного стержня* жгутика лежит *аксонема* – система параллельно ориентированных микротрубочек. Типичная аксонема представлена цилиндром, стенки которого образованы *девятью дублетами* микротрубочек; вдоль оси аксонемы тянутся две одиночные микротрубочки.

По мере приближения к *кончику* дублеты постепенно утрачивают одну из двух микротрубочек, а затем исчезают полностью. Заканчивается жгутик двумя центральными микротрубочками, покрытыми мембраной.

Изгибание жгутика происходит за счет изменения расстояния между дублетами микротрубочек или между одиночными микротрубочками. При этом расходуется энергия АТФ.

У ряда организмов обнаружены некоторые отклонения от типичной организации жгутиков: центральные трубочки или отсутствуют, или имеется лишь одна. У некоторых групп эукариот жгутики и реснички отсутствуют (покрытосеменные растения, нематоды, членистоногие, часть одноклеточных гетеротрофных протистов, водорослей и большинство голосеменных растений).

Жгутики прокариот имеют совершенно иную организацию. В их основе лежит полый цилиндр из белка флагеллина. В состав основания прокариотического жгутика входит около 12 разных белков, обеспечивающих вращение жгутиков.

Лекция 8. Вакуолярный комплекс клетки.

Цель: Раскрыть особенности строения и функционирования эндоплазматической сети, комплекса Гольджи, лизосом, пероксисом, центральной вакуоли клеток растений и грибов, установить связь между компонентами вакуолярного комплекса клетки лизосом, вакуолей

Вопросы для рассмотрения

9. Эндоплазматическая сеть (общая характеристика)
10. Гранулярная ЭПС, ее строение и функции
11. Гладкая ЭПС, ее строение и функции
12. Роль ЭПС в изоляции и нейтрализации веществ, поступающих в клетку

13. Комплекс Гольджи
14. Лизосомы
15. Пероксисомы
16. Центральна вакуоль клеток растений и грибов

К одномембранным органоидам относятся: эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы, пероксисомы, сферосомы, вакуоли растительных и грибных клеток, и некоторые другие органоиды, содержание которых отграничено от цитоплазматического матрикса одинарной непрерывной внутриклеточной мембраной.

Все одномембранные органоиды образуют единую *вакуолярную систему*, которая обеспечивает разделение цитоплазмы на *компарменты* – отсеки, в которых протекают различные реакции.

Все разновидности мембранных органоидов имеют общий принцип строения:

- они представляют собой замкнутые и изолированные участки в гиалоплазме (компарменты), имеющие свою внутреннюю среду;
- стенка их состоит из билипидной мембраны и белков, подобно плазмалемме, однако имеются и некоторые особенности:
- толщина билипидных мембран органелл меньше (7 нм), чем в плазмалемме (10 нм);

У прокариот вакуолярная система, построенная на основе постоянных внутриклеточных мембран, отсутствует. Ее функции выполняют впячивания плазмалеммы – мезосомы.

Эндоплазматическая сеть (ЭПС), или *эндоплазматический ретикулум (ЭПР)* – это система цистерн и трубочек, связанных между собой в единое внутриклеточное пространство, отграниченное от остальной части цитоплазмы замкнутой внутриклеточной мембраной.

ЭПС открыл К. Портер (1945 г.) с помощью электронного микроскопа.

Эндоплазматическая сеть (эндоплазматический ретикулум) имеется у всех эукариот и существует в виде двух типов: гранулярного (шероховатого)

эндоплазматического ретикулума и агранулярного (гладкого) эндоплазматического ретикулума. Мембраны эндоплазматического ретикулума тесно связаны с ядерной оболочкой, внутренние полости цистерн и трубочек эндоплазматического ретикулума связаны с перинуклеарным пространством.

Основной функцией ЭПС является *биосинтез и транспортировка различных веществ*. От цистерн и трубочек ЭПС отшнуровываются одномембранные мелкие пузырьки, дальнейшая судьба и функции которых зависят от их содержимого (см. ниже).

Шероховатая ЭПС (гранулярный ЭПР) представлен системой плоских цистерн, канальцев или отдельных везикул, на поверхности которых расположены рибосомы.. Стенка этих образований состоит из билипидной мембраны и включенных в нее некоторых белков и отграничивает внутреннюю среду эндоплазматической сети от гиалоплазмы

Функции гранулярной эндоплазматической сети:

- синтез белков, предназначенных для выведения из клетки ("на экспорт");
- отделение (сегрегация) синтезированного продукта от гиалоплазмы;
- конденсация и модификация синтезированного белка;
- транспорт синтезированных продуктов в цистерны комплекса Гольджи или непосредственно из клетки;
- синтез клеточных мембран.

Если на рибосомах гранулярного ЭПР идет синтез клеточных белков, то синтезированные полипептиды поступают в цитоплазматический матрикс или внедряются в мембраны. Если на рибосомах гранулярного ЭПР идет синтез экспортных белков, то синтезированные полипептиды поступают в полость ретикулума через специальные поры – каналы, контролируемые специфическими белками–рецепторами. В полости гранулярного ЭПР полипептиды модифицируются: отщепляется начало полипептидной цепи, образуются белковые гранулы, полипептиды образуют комплексы с другими веществами и

т.д.

Гладкая ЭПС (агранулярный ЭПР) образована системой разветвленных трубочек. В полости агранулярного ЭПР происходит *биосинтез липидов и полисахаридов*. В агранулярном ретикулуме сократимых клеток происходит накопление ионов кальция, а в агранулярном ретикулуме печени происходит детоксикация ядовитых веществ.

Функции гладкой эндоплазматической сети:

- участие в синтезе гликогена;
- синтез липидов;
- дезинтоксикационная функция - нейтрализация токсических веществ.

В цитоплазме могут быть обе разновидности эндоплазматической сети, но обычно преобладает одна форма, что и обуславливает функциональную специфичность клетки. Следует помнить, что названные две разновидности являются не самостоятельными формами эндоплазматической сети, так как можно проследить переход гранулярной эндоплазматической сети в гладкую и наоборот.

Комплекс Гольджи. Комплекс Гольджи (аппарат Гольджи, пластинчатый комплекс, сетчатый аппарат) – это система плоских цистерн и временных вакуолей. Назван в честь К. Гольджи, который в 1898 г. обнаружил его в нервных клетках.

Основой аппарата Гольджи является *диктиосома* – стопка уплощенных одномембранных цистерн. Количество диктиосом в клетке может достигать 20. Если диктиосомы расположены независимо друг от друга, то такая структура аппарата Гольджи называется диффузной. Если диктиосомы связаны между собой каналами в единую трехмерную систему, то такая структура называется сетчатой.

В зоне аппарата Гольджи наблюдается множество мелких вакуолей. Часть вакуолей имеет ретикулярное происхождение, то есть они образуются путем отшнуровывания от эндоплазматического ретикулума. Путем слияния этих вакуолей и образуются цистерны аппарата Гольджи. Другая часть вакуолей (обычно более крупных) образуется путем отшнуровывания от цистерн аппарата Гольджи.

В цистернах аппарата Гольджи завершается формирование компонентов плазмалеммы. Здесь же завершается модификация экспортных белков. От аппарата Гольджи отшнуровываются

секреторные вакуоли и первичные лизосомы.

В диктиосоме различают два полюса:

- цис-полюс - направлен основанием к ядру;
- транс-полюс - направлен в сторону плазмалеммы.

Установлено, что к цис-полюсу подходят транспортные вакуоли, несущие в цистерны комплекса Гольджи продукты, синтезированные в гранулярной эндоплазматической сети. От транс-полюса отшнуровываются пузырьки, несущие секрет к плазмалемме для его выведения из клетки. Однако часть мелких пузырьков, заполненных белками-ферментами, остается в цитоплазме и носит название лизосом.

Функции комплекса Гольджи:

- транспортная - выводит из клетки синтезированные в ней продукты;
- конденсация и модификация веществ, синтезированных в зернистой эндоплазматической сети;
- образование лизосом;
- участие в обмене углеводов;
- синтез молекул, образующих гликокаликс плазмалеммы;
- синтез, накопление и выведение муцина (слизи);
- модификация мембран, синтезированных в эндоплазматической сети и превращение их в мембраны плазмалеммы.

Среди многочисленных функций комплекса Гольджи на первое место ставят транспортную функцию. Именно поэтому его нередко называют транспортным аппаратом клетки.

У одноклеточных организмов расширенные цистерны аппарата Гольджи образуют сократительные вакуоли. В передней части сперматозоидов расширенная цистерна аппарата Гольджи образует акросому, которая содержит литические ферменты, растворяющие оболочки яйцеклетки.

Секреторные вакуоли (или секреторные гранулы) – это короткоживущие одномембранные пузырьки, которые образуются путем отшнуровывания от периферической части аппарата Гольджи.

Секреторные вакуоли содержат разнообразные вещества (неактивные ферменты, или проферменты, полисахариды, липиды), выводимые за пределы

клетки путем экзоцитоза. Секреторные вакуоли хорошо видны в специализированных клетках экзокринных желез.

Лизосомы – это одномембранные пузырьки диаметром 0,1...0,5 мкм, содержащие гидролитические ферменты (протеазы, нуклеазы, липазы и кислые фосфатазы).

Лизосомы открыл биохимик Де Дюв (1955). Дальнейшее их изучение велось с помощью биохимических и электронно-микроскопических методов. Лизосомы хорошо изучены у животных. Существование настоящих лизосом у растений не доказано.

Представляют собой тельца, ограниченные липидной мембраной и содержащие электронноплотный матрикс, состоящий из набора гидролитических белков-ферментов (50 гидролаз), способных расщеплять любые полимерные соединения (белки, липиды, углеводы и их комплексы) на мономерные фрагменты. Маркерным ферментом лизосом является кислая фосфатаза.

Функция лизосом - обеспечение внутриклеточного пищеварения, то есть расщепления как экзогенных, так и эндогенных веществ.

Классификация лизосом:

- первичные лизосомы - электронноплотные тельца;
- вторичные лизосомы - фаголизосомы, в том числе аутофаголизосомы;
- третичные лизосомы или остаточные тельца.

Истинными лизосомами являются мелкие электронноплотные тельца, образующиеся в комплексе Гольджи.

Первичные лизосомы образуются при отшнуровывании от периферической части аппарата Гольджи. Их размеры очень малы (около 0,1 мкм). Затем эти первичные лизосомы сливаются с фагосомами (фагоцитарными вакуолями), образуя *вторичные лизосомы* (пищеварительные вакуоли). Вторичные лизосомы могут сливаться между собой. Вещества, поглощенные клеткой, подвергаются гидролизу, продукты которого через мембрану вторичной лизосомы поступают в цитоплазматический матрикс. Лизосома, содержащая непереваренные вещества, превращается в *остаточное тельце*. Остаточные тельца выводятся из клетки путем экзоцитоза или остаются в ее составе вплоть до гибели клетки.

Пищеварительная функция лизосом начинается только после слияния лизосомы с фагосомой, то есть фагоцитированным веществом, окруженным билипидной мембраной. При этом образуется единый пузырек - фаголизосома, в которой смешивается фагоцитированный материал и ферменты лизосомы. После этого начинается расщепление (гидролиз) биополимерных соединений фагоцитированного материала на мономерные молекулы (аминокислоты, моносахара и так далее). Эти молекулы свободно проникают через мембрану фаголизосомы в гиалоплазму и затем утилизируются клеткой, то есть используются или для высвобождения энергии или на построение биополимерных структур. Но не всегда фагоцитированные вещества расщепляются полностью.

Дальнейшая судьба оставшихся веществ может быть различной. Некоторые из них могут быть выведены из клетки посредством экзоцитоза, по механизму, обратному фагоцитозу. Некоторые вещества (прежде всего липидной природы) не расщепляются лизосомальными гидролазами, а накапливаются и уплотняются в фаголизосоме. Такие образования называются третичными лизосомами или остаточными тельцами.

Первичные лизосомы могут изливать свое содержимое за пределы клетки (при внеклеточном пищеварении) или превращаться в автолизосомы. Автолизосомы (фагосомы) образуются при слиянии первичных лизосом и отработанных внутриклеточных структур: фрагментов эндоплазматической сети, митохондрий, пластид, рибосом, включений и т.д. Автолизосомы выполняют функцию внутриклеточных чистильщиков, их количество возрастает при повреждении клеток, при стрессах, при различных генетических и инфекционных заболеваниях.

В процессе фагоцитоза и экзоцитоза осуществляется регуляция мембран в клетке:

- в процессе фагоцитоза часть плазмалеммы отшнуровывается и образует оболочку фагосомы;
- в процессе экзоцитоза эта оболочка снова встраивается в плазмалемму.

Установлено, что некоторые клетки в течение часа полностью обновляют плазмалемму.

Кроме рассмотренного механизма внутриклеточного расщепления фагоцитированных экзогенных веществ, таким же способом разрушаются эндогенные биополимеры - поврежденные или устаревшие собственные структурные элементы цитоплазмы. Вначале такие органоиды или целые участки цитоплазмы окружаются билипидной мембраной и образуется вакуоль

аутофаголизосома, в которой осуществляется гидролитическое расщепление биополимерных веществ, как и в фаголизосоме.

Следует отметить, что все клетки содержат в цитоплазме лизосомы, но в различном количестве. Имеются специализированные клетки (макрофаги), в цитоплазме которых содержится очень много первичных и вторичных лизосом. Такие клетки выполняют защитные функции в тканях и называются клетками-чистильщиками, так как они специализированы на поглощение большого числа экзогенных частиц (бактерий, вирусов), а также распавшихся собственных тканей.

Пероксисомы (микротельца) – это одномембранные пузырьки диаметром 0,3...1,5 мкм, которые образуются путем отшнуровывания от цистерн гранулярной эндоплазматической сети. Пероксисомы заполнены гранулярным матриксом и содержат разнообразные ферменты, например, *каталазу*, разлагающую пероксид водорода. В ряде случаев пероксисомы содержат и другие системы ферментов.

У проростков некоторых растений встречаются и другие органоиды, содержащие каталазу – глиоксисомы. Глиоксисомы участвуют в липидно-углеводном обмене веществ.

Сферосомы – это одномембранные пузырьки диаметром около 1 мкм, которые образуются путем отшнуровывания от эндоплазматической сети. Сферосомы характерны для клеток растений. Первичная сферосома (просферосома) накапливает липиды, увеличивается в размерах, затем утрачивает мембрану и превращается в масляную каплю.

Кроме липидов в составе сферосом имеются ферменты липазы, контролирующие превращения липидов.

Вакуоли – это заполненные жидкостью крупные одномембранные полости. Настоящие вакуоли имеются только у растений.

Первично вакуоли образуются при слиянии мелких пузырьков, отшнуровывающихся от эндоплазматической сети. В ходе функционирования вакуолей в их состав могут включаться пузырьки, отшнуровывающиеся от аппарата Гольджи. Мембрана крупных вакуолей имеет собственное название – *тонопласт*. Содержимое вакуолей называется *клеточным соком*. В состав

клеточного сока входят неорганические соли, пигменты, растворимые углеводы, органические кислоты, некоторые белки.

Функции вакуолей разнообразны: регуляция водно-солевого режима, накопление пигментов (например, антоциана), накопление алкалоидов, таннидов, латекса, минеральных солей, некоторых отходов жизнедеятельности.

Лекция 9. Митохондрии. Пластиды

Цель: Рассмотреть особенности строения митохондрий, установить их детальное строение в связи с выполняемыми функциями, рассмотреть классификацию пластид, их строение в связи с выполняемыми функциями

Вопросы для рассмотрения

8. Морфологическая характеристика митохондрий
9. Ультраструктура митохондрий и их функции
10. Гипотезы происхождения митохондрий
11. Типы пластид
12. Хлоропласты (морфология и ультраструктурная организация, функции хлоропластов)
13. Лейкопласты
14. Хромопласты

Митохондрии - наиболее обособленные структурные элементы цитоплазмы клетки эукариот, обладающие в значительной степени самостоятельной жизнедеятельностью. Впервые митохондрии обнаружены в виде гранул в мышечных клетках в 1850 году.

По своему строению они представляют собой овальные, округлые, вытянутые и даже разветвленные тельца, но преобладают овально-вытянутые. Число митохондрий в клетке непостоянно. Их особенно много в клетках, в которых велика потребность в кислороде. В клетке их содержится в количестве от нескольких сот до 1-2 тысяч; они занимают 10-20 % её внутреннего объёма. Сильно варьируют так же размеры (от 1 до 70 мкм). При этом ширина их относительно постоянна (0,5-1 мкм). Митохондрии способны изменять форму. В зависимости от того в каких участках клетки в каждый конкретный момент происходит повышенное потребление энергии, митохондрии способны перемещаться по гиалоплазме в зоны наибольшего энергопотребления, используя для движения структуры цитоскелета эукариотической клетки.

Альтернативой множеству разрозненных небольших митохондрий, функционирующих независимо друг от друга и снабжающих АТФ небольшие участки цитоплазмы, является существование длинных и разветвленных митохондрий, каждая из которых может энергетически

обеспечивать отдалённые друг от друга участки клетки (например, у одноклеточной зелёной водоросли хлореллы). Вариантом такой протяжённой системы может также являться упорядоченное пространственное объединение множества митохондрий (хондриом или митохондрион), обеспечивающее их кооперативную работу и встречающееся как у одноклеточных, так и у многоклеточных организмов. Особенно сложно этот тип хондриома устроен в скелетных мышцах млекопитающих, где группы гигантских разветвлённых митохондрий связаны друг с другом с помощью межмитохондриальных контактов (ММК). Последние образованы плотно прилегающими друг к другу наружными митохондриальными мембранами, в результате чего межмембранное пространство в этой зоне имеет повышенную электронную плотность. Особенно обильно ММК представлены в клетках сердечных мышц, где они связывают множественные отдельные митохондрии в согласованную работающую кооперативную систему.

Ультраструктура митохондрий. Каждая митохондрия окружена оболочкой, состоящей из двух мембран; между ними — межмембранное пространство шириной 10-20 нм, представляющее собой единый замкнутый объём. На некоторых участках наружная и внутренняя мембраны митохондрии слипаются, формируя участки, через которые в матрикс митохондрии поступают белки, синтезированные в цитозоле и имеющие специфические сигнальные пептиды.

Ограниченное внутренней мембраной пространство называется матриксом. В матриксе содержится большая часть ферментов, участвующих в цикле Кребса, протекает окисление жирных кислот, располагаются митохондриальные ДНК, РНК и рибосомы. Внутренняя мембрана образует многочисленные гребневидные складки — кристы, существенно увеличивающие площадь ее поверхности и, например, в клетках печени составляет около трети всех клеточных мембран. В некоторых клетках (клетки коркового вещества надпочечника) внутренняя мембрана образует не складки, а везикулы или трубочки - трубчато-везикулярные кристы.

Характерной чертой состава внутренней мембраны митохондрий является присутствие в ней кардиолипина — особого фосфолипида, содержащего сразу четыре жирные кислоты и делающего мембрану абсолютно непроницаемой для протонов. Ещё одна особенность внутренней мембраны митохондрий — очень высокое содержание белков (до 70 % по массе), представленных транспортными

белками, ферментами дыхательной цепи, а также крупными АТФ-синтетазными комплексами.

Наружная мембрана митохондрий отделяет митохондрию от цитоплазмы, замкнута сама на себя и не образует каких-либо впячиваний. Также наружная мембрана имеет маленькие отверстия, образованные специальным каналообразующим белком — порином, через которые могут проникать небольшие молекулы и ионы массой до 5 кДа. Кроме того, для наружной мембраны характерно присутствие ферментов: монооксигеназы, ацил-СоА-синтетазы и фосфолипазы А₂. Внутренняя мембрана таких отверстий не имеет; на ней, на стороне, обращенной к матриксу, располагаются особые молекулы АТФ-синтетазы, состоящие из головки, ножки и основания. При прохождении через них протонов происходит синтез АТФ. В основании частиц, заполняя собой всю толщу мембраны, располагаются компоненты дыхательной цепи.

Наружная и внутренняя мембраны в некоторых местах соприкасаются, там находится специальный белок-рецептор, способствующий транспорту митохондриальных белков, закодированных в ядре, в матрикс митохондрии. В матриксе митохондрии находятся ферментные системы окисления пирувата, а также ферменты цикла трикарбоновых кислот (цикла Кребса). Кроме того, здесь же находится митохондриальная ДНК и собственный белоксинтезирующий аппарат митохондрии.

Функции митохондрий – образование энергии в виде АТФ. Источником образования энергии в митохондрии (ее «топливом») является пировиноградная кислота (пируват), которая образуется из углеводов, белков и липидов в гиалоплазме. Окисление пирувата происходит в митохондриальном матриксе в цикле трикарбоновых кислот, а на кристах митохондрий осуществляется перенос электронов, фосфорилирование АДФ и образование АТФ. Образующаяся в митохондриях и, частично, в гиалоплазме АТФ является основной формой энергии, используемой клеткой для выполнения различных процессов.

Гипотезы происхождения митохондрий. Существует точка зрения, что митохондрии в историческом развитии вначале представляли собой самостоятельные прокариотические организмы, а затем внедрились в цитоплазму клеток, где и ведут сапротрофное существование. Об этом свидетельствует, в частности, тот факт, что в митохондриях имеется самостоятельный генетический аппарат (митохондриальная ДНК) и синтетический аппарат (митохондриальные рибосомы). Однако сейчас уже достоверно установлено, что часть митохондриальных белков

синтезируется в клетке.

ДНК митохондрий наследуются почти исключительно по материнской линии. Каждая митохондрия имеет несколько участков нуклеотидов в ДНК, идентичных во всех митохондриях (то есть в клетке много копий митохондриальных ДНК), что очень важно для митохондрий, неспособных восстанавливать ДНК от повреждений (наблюдается высокая частота мутаций). Мутации в митохондриальной ДНК являются причиной целого ряда наследственных заболеваний человека.

Пластиды (греч. *plastides* — созидрующие, образующие) — это мембранные органоиды, встречающиеся у фотосинтезирующих эукариотических организмов — растений, одноклеточных и многоклеточных водорослей. У растений существует комплекс различных пластид, отличающихся строением и функциями.

Пластиды присутствуют во всех типах клеток растения, в каждом типе содержится свой набор этих органоидов. Всем пластидам свойствен ряд общих черт. Они имеют свой генетический аппарат и окружены оболочкой, состоящей из двух элементарных мембран. Все пластиды развиваются из пропластид. *Пропластиды* представляют собой мелкие органеллы, присутствующие в клетках меристемы, судьба которых определяется потребностями дифференцированных клеток.

Выделяют три основных типа пластид: *лейкопласты*, *хлоропласты* и *хромпласты*. Все они представляют собой генетически связанный ряд.

Хлоропласты (греч. *chloros* — зеленый) — основная форма пластид.

Все животные и большая часть микроорганизмов получают из окружающей среды органические вещества, без этого невозможно их существование. Органические вещества, необходимые для живых клеток, производят *фотосинтезирующие организмы* — фотосинтезирующие бактерии и растения. У растений фотосинтез протекает в специализированных внутриклеточных органоидах — хлоропластах. Хлоропласты содержатся не только в мезофилле, но и в клетках эпидермиса, коровой паренхимы, флоэмы, даже в древесине. Хлоропласты этих клеток имеют больше крахмала и белка.

Морфология и ультраструктура хлоропластов. Хлоропласты растений представляют собой линзовидные образования, ширина которых составляет по короткой оси 2 — 4 мкм, по длинной — 5 мкм и более. Количество хлоропластов в

клетках разных растений очень сильно варьирует – от 10 до 30 хлоропластов. В гигантских клетках палисадной ткани махорки их обнаружено около тысячи.

Хлоропласты водорослей первоначально назывались хроматофорами (греч. *chromos* — цвет, *phoros* — несущий), этот устаревший термин до сих пор все еще встречается в научной литературе.

Форма, число, расположение в клетке хлоропластов весьма разнообразны. У зеленых водорослей может быть один хлоропласт на клетку, у эвгленовых и динофлагеллят молодые клетки содержат от 50 до 80 хлоропластов, старые — 200—300. В клетке они занимают либо центральное, либо постенное положение. Хлоропласты водорослей могут быть чашевидными, лентовидными, спиралевидными, пластинчатыми, звездчатыми.

Ультраструктура хлоропластов обнаруживает большое сходство с митохондриями, прежде всего, в строении оболочки хлоропласта — *перистромия*. Хлоропласт окружен двумя мембранами, которые разделены узким межмембранным (перипластидным) пространством шириной около 20 — 30 нм. Наружная мембрана обладает высокой проницаемостью, внутренняя — менее проницаема и несет специальные транспортные белки. Следует подчеркнуть, что наружная мембрана для АТФ непроницаема. Внутренняя мембрана окружает большую центральную область — *stroma*, это аналог митохондриального матрикса. Строма хлоропласта содержит разнообразные ферменты, рибосомы, ДНК и РНК.

Однако есть и существенные различия. Хлоропласты значительно крупнее митохондрий. Их внутренняя мембрана не образует крист и не содержит цепи переноса электронов. Все важнейшие функциональные элементы хлоропласта размещены в третьей мембране, которая образует группы уплощенных дисковидных мешочков — *тилакоидов*. Соответственно она называется *тилакоидной мембраной*. Эту мембрану отличает еще одно уникальное свойство: она включает в свой состав пигмент-белковые комплексы, прежде всего основной пигмент растений — *хлорофилл*, существующий в нескольких формах; пигменты из довольно обширной группы каротиноидов, из которых наиболее обычны *каротин* и *ксантофилл*. Кроме того, в тилакоидную мембрану включены

компоненты электрон-транспортных цепей. Внутренние полости тилакоидов создают третий внутренний компартмент хлоропласта — *тилакоидное пространство*. Тилакоиды образуют стопки — *граны*, в одной стопке от нескольких штук до 50 и более тилакоидов. Размер гран в зависимости от числа тилакоидов в них может достигать 0,5 мкм, в этом случае они доступны для наблюдений с помощью светового микроскопа. На один хлоропласт приходится 40 — 60 гран. Тилакоиды в гранах плотно соединены, в месте контакта их мембран толщина слоя составляет около 2 нм. В состав гран кроме тилакоидов входят участки ламелл стромы. Это плоские протяженные перфорированные мешки, располагающиеся в параллельных плоскостях хлоропласта. Они не пересекаются и замкнуты. Ламеллы стромы связывают отдельные граны. При этом полости тилакоидов и полости ламелл стромы не сообщаются. В местах соединения ламелл стромы с тилакоидами гран их мембраны также образуют слои толщиной 2 нм.

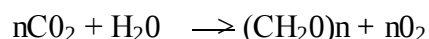
В отличие от растений строение пластид водорослей более разнообразно по числу, размерам и расположению тилакоидов. Они могут быть одиночными, как у красных водорослей, и опоясывать весь хлоропласт параллельно его оболочке. У бурых водорослей тилакоиды собраны в пачки-граны по 2 — 4, у харовых и зеленых водорослей их число в пачке достигает нескольких десятков. Увеличение количества тилакоидов в пачке сопровождается уменьшением ее диаметра, у некоторых зеленых водорослей компоновка тилакоидов и гран напоминает таковую у растений. Водоросли отличаются также набором пигментов в мембранах тилакоидов. Кроме хлорофилла и каротиноидов в них присутствуют фикоцианин, фикоэритрин, фукоксантин, часто маскирующие основную зеленую окраску.

Еще одна особенность строения хлоропластов водорослей, — присутствие в них *пиреноидов* (греч. *pyrenoideus* — имеющий вид косточки). Это плотное образование белковой природы, вокруг которого концентрируется крахмал. Пиреноиды характерны для хлоропластов зеленых водорослей.

Функция хлоропластов — *фотосинтез*, образование органических веществ из диоксида углерода и воды за счет энергии солнечного света. Это один из важнейших биологических процессов, постоянно и в огромных масштабах совершающихся на нашей планете. Ежегодно растительность земного шара

образует более 100 млрд т органического вещества, усваивая около 200 млрд т диоксида углерода и выделяя во внешнюю среду около 145 млрд т свободного кислорода.

Суммарная реакция фотосинтеза может быть выражена следующим образом:



Разнообразные реакции, протекающие при фотосинтезе, можно разделить на две большие группы. Первая — это реакции фотосинтетического переноса электронов, или *световые реакции*. Вторая — реакции фиксации углерода, или *темновые реакции*.

Реакции первой группы возможны только в дневные часы, потому что высокоэнергетические метаболиты образуются за счет солнечной энергии.

Световые реакции осуществляются в тилакоидах. Выделим два важнейших процесса. Первый — фотосинтетическое фосфорилирование, при котором наблюдается *поглощение фотонов света* и образование АТФ. Вторым — фотоокисление молекул воды, в результате которого выделяется молекулярный кислород, высвобождаются электроны, за счет которых происходит *восстановление кофермента НАДФ* (никотинамидадениндинуклеотид-фосфат) до НАДФ•Н. Соединения АТФ и НАДФ•Н («ассимиляционная сила») используются в строме на разнообразные темновые процессы. **Темновые реакции происходят в строме хлоропласта.** Главные из них — реакции, объединенные в *цикл фиксации углерода*, где из CO₂ образуются органические молекулы.

В этом цикле, получившем название цикл Кальвина—Бенсона, ключевым ферментом является *рибулозодифосфаткарбоксилаза*. Это очень крупная молекула (молекулярная масса 500000), которая за одну секунду обрабатывает примерно три молекулы субстрата, т.е. действует в тысячу раз медленнее, чем другие ферменты. Поэтому требуется большое количество копий рибозодифосфаткарбоксилазы, и она составляет более 50 % всего белка хлоропластов. Считается, что это самый распространенный белок в мире.

Главный продукт, образующийся в цикле Кальвина—Бенсона, — трехуглеродный углевод глицеральдегид-3-фосфат. Большая часть его поступает в

цитозоль клетки, где в конечном итоге превращается в сахарозу. По мере надобности сахароза транспортируется из листьев в другие части растений по проводящим пучкам. Из оставшегося в хлоропластах глицеральдегид-3-фосфата образуется крахмал. Это полимер глюкозы, резервный углевод. Ночью крахмал расщепляется для метаболических нужд растения.

Количество хлоропластов в клетке поддерживается двумя способами, например, путем деления предшествующих пластид. Впервые этот процесс наблюдался еще в конце XIX в. на зеленых водорослях. У одноклеточной хламидомонады, у нитчатых водорослей, в клетках которых присутствует только один хлоропласт, вслед за делением ядра наблюдается перешнуровка пластиды, ее деление на две части. Каждая из частей попадает в дочернюю клетку, а затем увеличивается в размерах до исходной величины. Плоскость деления хлоропласта совпадает с плоскостью последующего деления клетки.

Деление клеток у растений, имеющих много хлоропластов, наблюдается довольно редко, но совсем не исключается. Второй путь образования хлоропластов у растений происходит за счет преобразования лейкопластов. В ходе этого процесса усложняется внутренняя ламеллярная структура пластиды, возникают граны, увеличиваются их число и размер. Одновременно увеличиваются размеры пластиды.

Лейкопласты (греч. *leucos* — белый) — бесцветные пластиды, содержащиеся в клетках органов растений, лишенных окраски. Часто это запасные органы и ткани. Лейкопласты представляют собой округлые образования, наибольший размер которых составляет 2 — 4 мкм. Они окружены оболочкой, состоящей из двух мембран, внутри которой находится белковая *строма*. Строма лейкопластов содержит небольшое число пузырьков и плоских цистерн — *ламелл*.

Лейкопласты способны превращаться в хлоропласты, процесс их развития связан с увеличением размеров, усложнением внутренней структуры и образованием зеленого пигмента — хлорофилла. Такая перестройка пластид происходит, например, при позеленении клубней картофеля. Лейкопласты способны также переходить в хромопласты, например в корнеплоде моркови. В то

же время верхняя часть корнеплода, находящаяся на свету, зеленеет, здесь лейкопласты превращаются в хлоропласты. В некоторых тканях, таких, как эндосперм зерновки злаков, в корневищах и клубнях лейкопласты превращаются в хранилище запасного крахмала — амилопласты. Гранулы крахмала полностью заполняют всю его полость.

Процесс развития различных пластид представляет собой монотропно направленный ряд, т.е. идущий в одном направлении:

лейкопласт → хлоропласт → хромопласт

Онтогенетические переходы одной формы в другую необратимы; хромопласт не может сформировать ни хлоропласта, ни лейкопласта. Точно так же хлоропласт не может вернуться в состояние лейкопласта.

Хромопласты — желто-оранжевые пластиды растительной клетки. Их можно определить как сенильные (лат. *senectus* — старость) деградирующие органоиды клетки, образующиеся при разрушении хлоропластов. Об этом свидетельствует и химический состав пластид. Если в хлоропластах белки составляют около 50 % их общей массы, а липиды 30%, то в хромопластах это соотношение меняется: 22 % белков, 58 % липидов, а ДНК уже не обнаруживается.

Разрушение хлоропластов — закономерный биологический процесс, наблюдаемый при созревании плодов некоторых растений (рябина, шиповник, томаты, ландыш, хурма и др.), при осенних изменениях листьев у листопадных деревьев, кустарников и трав, при развитии цветков с желто-оранжевой окраской (календула, лютик, бархатцы, подсолнечник и др.), при развитии корнеплода у моркови. Кстати, именно морковь *Daucus carota* дала название одному из пигментов — «каротин». Окраска хромопластов зависит от присутствия каротиноидов и разрушения хлорофилла. Азотсодержащие соединения (производные пиррола), возникающие при распаде хлорофилла, оттекают из листьев так же, как и белки, образующиеся при распаде белково-липидной системы мембран. Липиды остаются внутри перистрофия. В них растворяются каротиноиды, окрашивая пластиды в желтые и оранжевые тона.

Образование хромопластов из хлоропластов происходит двумя путями.

Например, в лепестках лютика хромопласты образуются из бледно-зеленых хлоропластов, содержащих крахмал. Постепенно исчезают хлорофилл и крахмал, увеличивается содержание желтого пигмента, который растворяется в липидных каплях, образующих глобулы. Одновременно с возникновением глобул ламеллярная структура хлоропласта окончательно разрушается. В хромопласте сохраняется только перистромий, глобулы покрывают всю его внутреннюю поверхность, а центр пластиды выглядит оптически пустым.

Второй путь образования хромопластов можно проследить на примере плодов рябины, шиповника, овощного перца. Клетки молодых зеленых плодов перца содержат типичные хлоропласты с многочисленными гранами. Когда плод достигает нормальных размеров, в пластидах начинается отложение крахмала, их зеленая окраска бледнеет, грани становятся трудноразличимыми. Затем крахмал и хлорофилл полностью исчезают. После разрушения ламеллярной структуры в хлоропласте появляются пачки нитевидных образований. Нити представляют собой образования в виде трубочек, в которых скапливаются оранжево-красные каротиноиды. Под световым микроскопом они кажутся игольчатыми кристаллами. В целом хромопласт меняет исходную овальную форму на ромбовидную или заостренную в виде полумесяца.

Реже хромопласты образуются из лейкопластов, минуя стадию зеленых пластид, как в корне моркови.

Роль хромопластов в клетке неясна. Но для растительных организмов в целом эти пластиды играют важную биологическую роль. Органы растений, в которых прекращаются процессы фотосинтеза, становятся привлекательными для насекомых, птиц, других животных, которые опыляют растения и распространяют плоды и семена. При осеннем пожелтении листьев разрушение хлоропластов и образование хромопластов приводит к утилизации белков и азотсодержащих соединений, которые перед листопадом оттекают в другие органы растения.

Происхождение пластид. Биохимические данные дают основания считать, что хлоропласты — это потомки фотосинтезирующих цианобактерий, которые были захвачены путем эндоцитоза свободноживущими эукариотическими клетками и перешли к симбиозу с ними. Подобным образом (как указывалось

выше) произошли и митохондрии. Этим объясняется то, что фундаментальные механизмы синтеза АТФ в хлоропластах и митохондриях сходны, а в основе организации лежат одни и те же принципы. В то же время хлоропласты и митохондрии, несомненно, имеют разных бактериальных предков, с чем связаны их различия. События, которые привели к появлению митохондрий, произошли 1,5 млрд лет назад. Хлоропласты растений появились позднее. Предполагают, что состоялись по меньшей мере три независимых события этого рода, так как иначе трудно объяснить различия в пигментах и другие особенности у современных растений, зеленых, бурых и красных водорослей.

Генетический аппарат хлоропластов и аппарат белкового синтеза хорошо изучены как у растений, так и у водорослей. Следует подчеркнуть, что гены хлоропластов у растений, имеющих даже отдаленное родство, практически одинаковы и обнаруживают большое сходство с бактериальным геномом. Это рассматривается как одно из убедительных доказательств теории эндосимбионтов. В частности, ДНК хлоропластов кольцевая, как у бактерий, и включает около 120 генов, что существенно меньше, чем в бактериальной клетке. Белки, кодируемые в хлоропластах, очень похожи на бактериальные, а некоторые группы генов с близкими функциями организованы одинаково как в хлоропластах растений, так и в кишечной палочке, и у цианобактерий. Анализ нуклеотидного состава ДНК хлоропластов печеночного мха и табака показал их почти полное сходство. По-видимому, геном хлоропластов остается почти неизменным по меньшей мере несколько сотен миллионов лет, именно столько лет назад разошлись эволюционные пути этих ветвей живых организмов. Белоксинтезирующий аппарат хлоропластов также близок к бактериальному. Рибосомы пластид типа 70 S, как у бактерий, и, более того, рибосомы хлоропластов могут использовать тРНК бактерий при синтезе белка.

Цель: Раскрыть морфологические особенности и роль ядра в жизнедеятельности клетки, понятие хроматина, его химический состав, охарактеризовать ДНК как важнейший компонент хроматина, белки хроматина

Вопросы для рассмотрения

1. Морфология ядра
2. Роль ядра в жизнедеятельности клетки
3. Основные структурные и функциональные компоненты ядра
4. Хроматин. ДНК хроматина. Гистоновые и негистоновые белки

Морфология ядра. Ядро клетки – это место хранения, воспроизведения и начальной реализации наследственной информации в эукариотической клетке.

Впервые ядро клетки зарисовал Ф. Фонтана (1781 г.), затем Я. Пуркинье (1825 г.), но только Р. Браун (1831-1833 гг.) дал ему название *nucleus* и доказал, что ядро имеется во всех растительных и животных клетках. В 1833 г. Р. Броун опубликовал результаты своих микроскопических наблюдений над орхидеями. В их клетках он обнаружил и описал постоянные шаровидные структуры, которые обозначил термином «ядро» (греч. *karion* — ядро, лат. *nucleus* — ядро). Позднее ядра были найдены во всех эукариотических клетках. Объем ядра составляет около 10 % общего объема клетки.

Клеточное ядро можно наблюдать в период между двумя клеточными делениями или в период интерфазы. При делении клетки ядро подвергается реорганизации. Соответственно различают два особых состояния клетки: период интерфазы и период деления клетки. М. Шультце (1861 г.) считал, что клетка – это комочек протоплазмы, внутри которого лежит ядро.

Ядро эукариотической клетки может иметь различную форму: округлую, эллипсоидальную, продолговатую (палочковидную, нитевидную), сегментированную. Например, в зернистых лейкоцитах ядро подразделяется на сегменты (сегментоядерные лейкоциты).

Как правило, в клетке имеется одно ядро. Однако известны многоядерные клетки: например, инфузории-туфельки имеют два ядра (макро- и микронуклеус), а в клетках других низших эукариот может содержаться несколько десятков и сотен ядер. Локализуется ядро обычно в центре клетки, но в клетках эпителиальных тканей ядра нередко сдвинуты к базальному полюсу.

В клетках прокариот (эубактерии, цианобактерии, архебактерии) оформленного ядра нет. Его функции выполняет нуклеоид, основу которого составляет бактериальная хромосома. Дополнительными носителями генетической информации у прокариот являются плазмиды – мелкие кольцевые молекулы ДНК.

В организме человека содержатся только эукариотические (ядерные) типы клеток.

Безъядерные структуры (эритроциты)

Некоторые специализированные клетки лишены ядра. Например, ситовидные трубки растений, зрелые эритроциты млекопитающих, тромбоциты, роговые чешуйки, являются вторичными (постклеточными) образованиями, так как они образуются из ядерных клеток в результате их специфической дифференцировки. Клетки, искусственно лишенные ядра, называются энуклеированными. Энуклеированные клетки утрачивают способность к делению, а продолжительность их жизни резко сокращается.

Функции ядра:

- хранение генетической информации, закодированной в молекулах ДНК;
- репарация (восстановление) молекул ДНК после их повреждения с помощью специальных репаративных ферментов;
- редупликация (удвоение) ДНК в синтетическом периоде интерфазы;
- передача генетической информации дочерним клеткам во время митоза;
- реализация генетической информации, закодированной в ДНК, для синтеза белка и небелковых молекул: образование аппарата белкового синтеза: информационной, рибосомальной и транспортной РНК.

Основные структурные и функциональные компоненты ядра. Структурные элементы ядра бывают четко выражены только в определенный период клеточного цикла в интерфазе. В период деления клетки (в период митоза или мейоза) одни структурные элементы исчезают, другие существенно преобразуются.

В состав ядра входят: ядерная оболочка, ядерный матрикс, хроматин (интерфазные хромосомы, ядрышко).

Ядерная оболочка состоит из двойной ядерной мембраны, связанной с другими внутриклеточными мембранами (с эндоплазматической сетью, с митохондриями, с аппаратом Гольджи, с хроматофорами у некоторых водорослей).

Ядерная оболочка отграничивает содержимое ядра от цитоплазмы, обеспечивает его целостность и, в то же время, связывает ядро с другими частями клетки.

Ядерный матрикс (ядерный сок, кариоплазма, нуклеоплазма) – это

основное вещество ядра. Включает водорастворимую фазу, а также фибриллярные структуры и гранулы.

Хроматин представляет собой вещество, хорошо воспринимающее основные красители, откуда и произошло его название (греч. *chroma* — цвет). При наблюдении клеток с помощью светового микроскопа хроматин выявляется в ядрах как зона плотного вещества, хорошо окрашивающегося основными красителями. Последнее указывает на его кислотные свойства, обусловленные ДНК.

Хроматин состоит из хроматиновых фибрилл, толщиной 25-30 нм, которые могут располагаться в ядре рыхло или компактно. На этом основании различают два вида хроматина:

- эухроматин - рыхлый или деконденсированный хроматин, слабо окрашивается основными красителями;
- гетерохроматин - компактный или конденсированный хроматин, хорошо окрашивается этими же красителями.

По химическому строению хроматин состоит из:

- дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК) — около 40 %;
- белков — около 60 %;
- рибонуклеиновой кислоты (РНК) — 1 %.

ДНК хроматина. Почти вся ДНК клетки заключена в ядре. ДНК — это длинный линейный полимер, содержащий много миллионов *нуклеотидов*. Существуют четыре типа нуклеотидов в ДНК, различающихся азотистыми основаниями. Нуклеотиды располагаются в последовательности, которая представляет собой кодовую форму записи наследственной информации. Для реализации этой информации она переписывается, или транскрибируется, в более короткие цепи иРНК. Словами-символами генетического кода в иРНК служат тройки нуклеотидов — *кодоны*. Каждый кодон обозначает одну из аминокислот.

Каждой молекуле ДНК соответствует отдельная хромосома, а вся генетическая информация, хранящаяся в хромосомах организма, называется *геном*. У диплоидных организмов имеется по две копии каждого типа хромосом. Геном человека распределен в 46 хромосомах (22 пары аутосом и 2 половые хромосомы).

В геноме высших организмов находится избыточное количество ДНК, которое не связано со сложностью организма. Известно, что геном человека содержит ДНК в 700 раз больше, чем бактерия *Escherichia coli*. В то же время геном некоторых земноводных и растений в 30 раз больше, чем геном человека. У позвоночных более чем 90 % ДНК не имеет существенного значения.

Белки хроматина. Информация, хранящаяся в ДНК, организуется, считывается и реплицируется разнообразными белками. Основными *структурными белками* ядра являются *белки-гистоны*, которые характерны только для эукариотических клеток. Их количество и значение так велико, что все белки, взаимодействующие с ДНК, принято делить на два класса: гистоны и негистоновые белки. Общие массы гистонов и ДНК примерно равны по содержанию.

Ядерные белки представлены двумя формами:

- щелочными или гистоновыми белками 80-85 %;
- кислыми (негистоновыми) белками 15-20 %.

Белки-гистоны образуют устойчивые нуклеопротеиновые комплексы с ДНК, которые и представляют собой хроматиновые фибриллы, отчетливо видимые при электронной микроскопии. На определенных участках хроматиновых фибрилл осуществляется транскрипция с ДНК различных РНК, с помощью которых осуществляется затем синтез белковых молекул. Процессы транскрипции в ядре осуществляются только на свободных хромосомных фибриллах, то есть в эухроматине. В конденсированном хроматине эти процессы не осуществляются и потому гетерохроматин является неактивным хроматином. Соотношение эухроматина и гетерохроматина в ядре является показателем активности синтетических процессов в данной клетке. На хроматиновых фибриллах в S-периоде интерфазы осуществляется также процессы редупликации ДНК. Эти процессы происходят как в эухроматине, так и в гетерохроматине, но в гетерохроматине они протекают значительно позже.

Углубленное изучение структуры хроматина началось в 1974 г., когда супругами Адой и Дональдом Олинс была описана его основная структурная единица; она была названа *нуклеосомой*. Нуклеосомы позволяют более компактно уложить длинную цепь молекулы ДНК. Так, в каждой хромосоме человека длина нити ДНК в тысячи раз превышает размер ядра. На электронных фотографиях нуклеосома имеет вид дисковидной частицы диаметром около 11 нм. Ее сердцевиной является комплекс из восьми молекул гистонов, в котором четыре гистона **H2A**, **H2B**, **H3** и **H4** представлены двумя молекулами каждый.

Гистоны — небольшие (102—135 аминокислотных остатков) сильноосновные белки. Это свойство связано с тем, что они обогащены основными аминокислотами — лизином и аргинином. Гистоны характеризуются также отсутствием триптофана. Они относятся к наиболее консервативным из всех известных белков. Например, H4 у гороха и коровы различаются всего двумя аминокислотными остатками. Четыре названных выше типа гистонов образуют внутреннюю часть нуклеосомы — *гистоновый кор*. На гистоновый кор накручена молекула ДНК, содержащая 146 пар нуклеотидов. Она образует два неполных витка (1,75 витка) вокруг гистонового кора нуклеосомы, на один виток приходится 83 нуклеотидные пары. Каждая нуклеосома отделена от следующей *линкерной последовательностью* ДНК (англ. *link* — связь, связующее звено), длина

которой может достигать 80 нуклеотидов. В среднем ДНК нуклеосомы вместе с линкерной последовательностью составляет 200 нуклеотидов. Такая структура напоминает бусы на нитке. Расчет показывает, что ДНК человека, имеющая $6 \cdot 10^9$ нуклеотидных пар, должна содержать $3 \cdot 10^7$ нуклеосом.

В живых клетках хроматин редко имеет такой вид. Нуклеосомы связаны друг с другом в более компактные структуры. Электронно-микроскопический анализ показывает, что большая часть хроматина имеет вид фибрилл диаметром 30 нм. Такая упаковка осуществляется с помощью еще одного гистона, обозначаемого как гистон один — H1. На каждую нуклеосому приходится одна молекула H1, которая стягивает линкерный участок в тех точках, где ДНК входит на гистоновый кор и выходит с него.

Упаковка ДНК в 30-нанометровую фибриллу значительно уменьшает ее длину. Тем не менее средняя длина хроматиновой нити одной хромосомы на этой стадии должна превышать размеры ядра в 100 раз. Как показывает микроскопический анализ хроматина, должны существовать более высокие уровни его компактизации. Структуры хроматина более высокого порядка представляют собой серию петель, каждая из них содержит примерно от 20 до 100 тыс. пар нуклеотидов, входящих в состав 30-нанометровой фибриллы. В основании петли располагается сайт-специфический ДНК-связывающий белок. Такие белки «узнают» определенные нуклеотидные последовательности (сайты) двух отстоящих участков хроматиновой фибриллы и сближают их.

Хроматин в ядрах интерфазных клеток существует, как уже отмечалось выше, в двух состояниях: *диффузного* и *конденсированного* хроматина. Диффузный хроматин рыхлый, в нем не просматриваются отдельные уплотнения, глыбки и нити. Наличие диффузного хроматина свидетельствует о высокой функциональной нагрузке клетки. Это *активный хроматин*, или *эухроматин*. Конденсированный хроматин образует скопления, сгустки, нити, особенно четко проявляющиеся по периферии ядра. Он может наблюдаться (особенно у растений) в виде тяжелой, образующих подобие рыхлой сети. Конденсированный хроматин получил название *гетерохроматин*. Доказательства существования этой формы хроматина были получены в 1930 г. Гетерохроматин очень компактен и функционально неактивен, инертен. Примерно 90 % всего хроматина клетки находится именно в таком состоянии. По длине хромосомы гетерохроматин распределен неравномерно, он сосредоточен в околоцентромерных областях, возможны и относительно короткие участки гетерохроматина, разбросанные по длине хромосомы.

Лекция 11. Хромосомы

Цель: Рассмотреть морфологию хромосом, их ультраструктуру и уровни организации

Вопросы для рассмотрения

1. Общее строение, типы и формы митотических хромосом. Понятие о кариотипе
2. Ультраструктура хромосом. Элементарная хромосомная фибрилла, ее нуклеосомная организация
3. Уровни структурной организации хромосом

Общее строение, типы и формы митотических хромосом. При подготовке клетки к делению в ядре происходит спирализация хроматиновых фибрилл и хроматин переходит в конденсированное состояние, образуя хромосомы. Хромосомы представляют собой максимально сконденсированный хроматин, который функционирует в период деления клетки. После деления в ядрах дочерних клеток происходит деспирализация хроматиновых фибрилл и хромосомы снова преобразуются в хроматин. Следовательно, хроматин и хромосомы представляют собой различные фазы одного и того же вещества.

Наибольшей конденсации хромосомы достигают в период метафазы митоза. В этом состоянии лучше всего выявляется их морфология, поэтому все описания, как правило, относятся к метафазным хромосомам. Они включают три основные характеристики: число, морфологию, размеры.

Число хромосом в клетках разных видов варьирует в широких пределах. Половые клетки содержат гаплоидный набор хромосом (n), соматические клетки — диплоидное число хромосом ($2n$). Наименьшее возможное диплоидное число хромосом равно двум ($2n = 2$), таким числом хромосом обладает лошадиная аскарида (*Ascaris megalocephala* var. *univalens*). Две пары хромосом ($2n = 4$) имеют растение из семейства сложноцветных *Haplopappus gracilis*. Многие виды растений и животных обладают небольшим числом хромосом. Однако существуют виды, у которых число хромосом превышает несколько сотен и достигает полутора тысяч. Так, рекордсмены по числу хромосом — папоротники уховник сетчатый *Ophioglossum reticulatum* с числом хромосом ($2n = 1260$) и уховник густорядный *O. pycnostichum* ($2n = 1320$). У некоторых радиолярий число хромосом равно 1 000 — 1 500, у речного рака *Astacus leptodactylis* ($2n = 196$).

Хромосомные числа — одна из важнейших характеристик вида и используются при решении многих вопросов систематики, филогении, генетики, практических задач селекции. Первые сводки о хромосомных числах растений были составлены еще в 1915 — 1916 гг. и включали данные о 400 видах растений. Наиболее полной сводкой о числах хромосом, включающей данные о 15000 видов растений мировой флоры, является атлас хромосомных чисел Дарлингтона и Уайли, изданный в 1955 г.

Морфология хромосом: хромосомы в стадии метафазы митоза представляют собой палочковидные структуры разной длины и толщиной 0,5 — 1 мкм. Исследование их при большом увеличении микроскопа показывает, что каждая хромосома состоит из двух идентичных сестринских хромосом, или *хроматид*. Хроматиды соединены и удерживаются вместе в районе

первичной перетяжки, которая достаточно легко выявляется в хромосомах. В районе первичной перетяжки имеется около 110 нуклеотидов ДНК, которые не удваиваются в период, предшествующий делению клетки, и служат своеобразной застежкой для двух параллельно лежащих хроматид. Последовательность ДНК в районе первичной перетяжки называется *центромерой*.

Первичная перетяжка делит хромосому на два плеча. Хромосомы с равными или почти равными плечами называют *метацентрическими*. Если плечи имеют неодинаковую длину, то хромосомы относят к *субметацентрическим*. Хромосомы палочковидные с очень коротким, почти незаметным вторым плечом обозначают как *акроцентрические*.

Некоторые хромосомы имеют *вторичную перетяжку*. Она обычно располагается вблизи дистального конца и отделяет маленький участок плеча. Именно в районе вторичной перетяжки располагается ядрышковый организатор, в котором закодирована информация о рибосомальных РНК и в интерфазу образуется ядрышко.

Плечи хромосом оканчиваются *теломерами*. Теломеры хромосом простейших организмов, грибов, растений, млекопитающих имеют одинаковое строение и состоят из многих расположенных друг за другом последовательностей ДНК, которая богата гуаниновыми нуклеотидами. Теломерные концы хромосом обеспечивают их дискретность, они не способны соединяться друг с другом в отличие от разорванных концов хромосом, которые стремятся заполнить разрыв, присоединяясь друг к другу. Теломерные последовательности предотвращают также укорачивание хромосом, которое наступает при каждом цикле репликации ДНК.

В конечном итоге молекула ДНК, чтобы сформировать хромосому, должна иметь три необходимых элемента. Первый — центромера, которая соединяет хромосому с веретеном деления, второй — теломеры, сохраняющие длину и дискретность хромосом, третий — особые точки, с которых начинается удвоение ДНК (сайты инициации репликации). О третьем элементе речь пойдет ниже.

Размеры хромосом, как и их число, варьируют в широких пределах. Самые мелкие имеют длину, сопоставимую с их толщиной, — около 0,2 мкм, самые крупные — около 50 мкм. Мелкие хромосомы обнаружены у многих простейших, грибов, водорослей, очень мелкие — у некоторых двудольных растений, например у льна они с трудом поддаются изучению с помощью светового микроскопа. Наиболее длинные хромосомы у прямокрылых насекомых, амфибий, однодольных растений, в частности у лилейных.

Совокупная характеристика хромосомного набора, включающая данные о числе, морфологии, размерах хромосом в клетках организма, называется *кариотипом*. Кариотип отличается большой специфичностью и постоянством для каждого организма, это важная цитогенетическая характеристика вида.

В начале 70-х гг. XX в. были разработаны методы, позволяющие очень точно идентифицировать хромосомы. Для этого специально подготовленные препараты митотических хромосом обрабатывают красителями, которые, связываясь с определенными типами последовательностей в ДНК, дают люминесцентное свечение. Таким образом можно отличить участки ДНК, обогащенные парами аденин-тимин (АТ), от участков с последовательностями, которые богаты нуклеотидами гуанин-цитозин (ГЦ) (обозначаются как R-полосы). При такой обработке выявляется характерная картина чередования светлых и темных полос. Их распределение специфично для каждого типа хромосомы и делает возможной их однозначную идентификацию. В хромосомах человека весь гаплоидный набор содержит не менее 2 000 четко выраженных полос, соответствующих АТ-богатым последовательностям ДНК.

Поперечная исчерченность — общая черта митотических хромосом, и это очень консервативный признак. Например, почти каждой хромосоме человека ($2n = 46$) соответствует аналог в кариотипе шимпанзе, гориллы и орангутана ($2n = 48$) практически с одинаковой картиной распределения полос. По-видимому, существование таких полос отражает черты пространственной организации ДНК, значение которой до конца не выяснено.

Ультраструктура хромосом. Уровни структурной организации. Расшифровка принципа строения элементарных хромосомных компонентов - нуклеосом и 30-нанометровых фибрилл - еще мало что дает для понимания основ трехмерной организации хромосом как в интерфазе, так и в митозе. Сорокакратное уплотнение ДНК, которое достигается при сверхспиральном характере ее компактизации, совершенно недостаточно для получения реального уровня уплотнения ДНК. Следовательно, должны существовать более высокие уровни компактизации ДНК, которые в конечном счете должны определять размеры и общие характеристики хромосом. Такие высшие уровни организации хроматина обнаружены при искусственной его деконденсации, когда было найдено, что поддержание их связано с негистоновыми белками. В этом случае специфические белки связываются с особыми участками ДНК, которая в местах связывания образует большие петли, или домены. Таким образом, следующие более высокие уровни компактизации ДНК связаны не с ее дополнительной спирализацией, а с образованием поперечной петлистрой структуры, идущей вдоль интерфазной, или митотической, хромосомы.

Признаки петлевой доменной организации хроматина можно наблюдать с помощью электронного микроскопа после помещения ядер или хромосом в солевые растворы низкой ионной силы в присутствии низких концентраций двухвалентных катионов. При этом в некоторых местах можно видеть, что отдельные сгустки конденсированного хроматина выявляют особую структуру. Это розетковидные образования, состоящие из многих петель 30-нанометровых фибрилл, соединяющихся в общем плотном центре. Средний размер таких плотных розеток достигает 100 - 150 нм. Подобные розетки фибрилл хроматина - хромомеры - можно видеть в

ядрах самых разнообразных объектов: животных, растений, простейших. Особенно демонстративно такие хромомеры выявляются на тотальных препаратах хроматина из макронуклеусов инфузории *Bursaria*. В этом случае можно видеть, что каждый хромомер состоит из нескольких содержащих нуклеосомы петель, которые связаны в одном центре. Хромомеры связаны друг с другом участками нуклеосомного хроматина, так что в целом видна цепочка розетковидных структур. Подобные розетковидные петлистые структуры, хромомеры, можно видеть также при разрыхлении митотических хромосом как животных, так и растений. Следовательно, хромосомные 30-нанометровые фибриллы, состоящие из ДНК и гистонов, упаковываются в виде петлистых розетковидных структур, претерпевая еще дополнительную компактизацию. Это третий уровень структурной организации хроматина. Размер отдельной петли совпадает с размером средних репликонов (единица репликации ДНК) и может соответствовать одному или нескольким генам. На хромосоме в среднем приходится более 2000 таких петельных доменов ДНК. В своих основаниях петли ДНК связаны негистоновыми белками ядерного матрикса, или остова, в состав которых могут входить как ферменты репликации ДНК, так и транскрипции. Такая петельно-доменная структура хроматина обеспечивает не только компактизацию хроматина, но и организует функциональные единицы хромосом - репликоны и транскрибируемые гены.

Возможно, главным в изучении строения митотической хромосомы является вопрос о том, каков порядок расположения, упаковки гигантской (несколько сантиметров!) молекулы ДНК в достаточно малом объеме самой митотической хромосомы (несколько кубических микрометров). Первые элементарные уровни структуризации приводят к укорочению фибриллярных структур хроматина всего в 600 - 700 раз. Дальнейшие этапы компактизации хроматина еще окончательно не выяснены.

Как уже указывалось, одним из промежуточных уровней компактизации хроматина может быть хромомерный уровень. Хромомеры хорошо выявляются в интерфазных поличенных хромосомах, в мейотических хромосомах. Они видны в электронном микроскопе при искусственной деконденсации хроматина ядра и митотических хромосом. В их строении выявляется петлево-доменный принцип третьего уровня компактизации хромосом.

При изучении ультраструктурных основ строения митотических хромосом необходимо учитывать хромонемный уровень компактизации хроматина. Хромонеме, или нитчатую хроматиновую структуру со средней толщиной 0,1 - 0,2 мкм, удастся проследить в естественных условиях на разных стадиях начальной конденсации хромосом в профазе митоза и при деконденсации хромосом в телофазе. Причем такие хромонемы выявляются как в клетках растений, так и животных. Изучение профазных хромосом животных и растений показывает, что процесс конденсации хромосомного материала включает промежуточный этап - образование нитчатых хромонемных структур из фибрилл ДНП. Хромонемные структуры подвергаются

последующей хромосомной структуризации.

В естественных условиях в составе метафазных хромосом хромонемные элементы на ультратонких срезах не выявляются. Но по мере деконденсации митотических хромосом в поздней анафазе и ранней телофазе снова можно видеть признаки хромонемной, нитчатой, организации хромосом. В поздней анафазе, когда хромосомы достигают противоположных полюсов клетки, в их структуре снова выявляются хроматиновые нитчатые образования с толщиной около 0,2 мкм. При этом вся структура хромосом разрыхляется, что отражает начало общей деконденсации митотических хромосом. Эта начальная стадия деконденсации связана не с разрыхлением фибрилл ДНП внутри хромонем, а с расхождением, обособлением участков хромонемы друг от друга.

Обращает на себя внимание свойство митотических хромосом обратимо изменять свой объем при изменении ионного окружения. Как уже указывалось, применение гипотонических растворов приводит к набуханию хромосом, но при возвращении их в изотонические условия они вновь приобретают исходную морфологию. Из этого следует, что существует какой-то механизм, стабилизирующий общую организацию хромосомы. Было обнаружено, что хромосомы не теряют морфологической целостности, не распадаются даже при резком набухании, вызванном удалением всех гистонов. Такие сильно набухшие, лишенные гистонов хромосомы помещали на подложку и рассматривали в электронный микроскоп. Оказалось, что разрыхленные хромосомы состоят из двух компонентов: из рыхлой сети плотных фибрилл в центральных участках, повторяющих контуры метафазных хромосом (осевые компоненты), и многочисленных длинных тонких петель, отходящих от них в поперечном направлении.

Была показана белковая природа осевых компонентов и присутствие ДНК в составе петель. Средний размер боковых петель составлял около 30 мкм. Если такие препараты обработать ДНКазой, то можно получить белковые остовы и анализировать их состав. Оказалось, что в них присутствует около 20 видов белков негистоновой природы, сходных с белками интерфазного ядерного матрикса. Исходя из этого, была предложена модель структурной организации митотических хромосом. В ее основе лежит принцип поперечного расположения петель ДНК вдоль белковой осевой структуры. В принципе этот тип организации митотической хромосомы очень напоминает хромосомы типа "ламповых щеток", встречающиеся в процессе мейоза. При разных способах депротеинизации кроме петель на периферии набухших хромосом можно было выявить и розеткоподобные структуры, состоящие из ДНК.

В последнее время получены данные, говорящие о том, что осевые структуры могут представлять собой артефакт, получившийся в результате монтажа и высушивания дегистонизированных хромосом на подложке. На самом же деле в теле хромосомы есть негистоновые белковые связки (скрепки), сшивающие основания боковых петель ДНК, но эти

связки разбросаны рыхло по объему хромосомы. Как бы то ни было, принцип петлевой поперечной укладки ДНК в теле хромосомы очень важен для понимания ее ультраструктурной организации.

Необходимо подчеркнуть, что на поперечных и продольных сечениях митотических хромосом, фиксированных в нативном состоянии внутри клеток, никаких центральных или осевых элементов не обнаружено. Они выявляются только после удаления из выделенных хромосом всего набора гистонов, чему предшествует изоляция хромосом в гипотонической среде.

На основании этих наблюдений широкое распространение нашла схема, объясняющая структуру митотической хромосомы. Согласно этой схеме, первым уровнем компактизации ДНК является нуклеосомная фибрилла толщиной 10 нм, где вокруг одной нуклеосомы оборачивается 146 нуклеотидных пар ДНК с коэффициентом компактности, равным 6 - 7 (к.к. = 6 - 7); второй уровень - 30-нанометровая фибрилла-соленоид (к.к. = 40); третий уровень - петлевой домен, 60 тыс. нуклеотидных пар на петлю длиной в 0,2 - 0,3 мкм (к.к. = 680). Далее отрезок примерно с 18 - 20 петлевыми доменами образует вокруг осевого элемента хромосомы один виток диаметром 0,7 - 0,8 мкм (толщина хроматиды) с коэффициентом компактизации 12104. Такой виток из петлевых доменов может представлять собой минимального размера бэнд, а набор из нескольких витков - средний бэнд. Эта схема не учитывает существование видимых в световом микроскопе нитчатых, хромонемных элементов.

По-видимому, процесс компактизации ДНК, приводящий в конце концов к построению плотного тела митотической хромосомы, проходит через несколько структурных уровней. Первый уровень - нуклеосомный - обеспечивает сверхскручивание ДНК по поверхности гистоновой сердцевины. Второй - нуклеомерный (сверхбусина), где идет объединение 8 - 10 нуклеосом в виде глобулы. Так как все эти уровни компактизации происходят на огромных линейных молекулах ДНК, то ряд сближенных нуклеомеров и образует 20 - 30-нанометровую фибриллу ДНП. Третий уровень - хромомерный: петли фибрилл ДНП, объединенные скрепками из негистоновых белков, образуют компактные тела (0,1 - 0,2 мкм), которые при искусственной деконденсации дадут розетковидные структуры. Расположение петлевых доменов, хромомеров, может быть неравномерным: участки тела митотической хромосомы, обогащенные ими, могут соответствовать бэндам при дифференциальной окраске хромосом. Четвертый уровень - хромонемный: сближенные в линейном порядке хромомеры образуют толстые (0,1 - 0,2 мкм) нити, которые можно уже наблюдать и в световом микроскопе. Характер упаковки этой нити в теле хроматиды еще недостаточно выяснен; возможна спиральная укладка хромонемы, но не исключено образование ею и еще одного уровня петлистых структур. Конечно, такая общая схема организации митотических хромосом очень неполно отражает особенности строения их специализированных участков, таких как ядрышковый организатор, теломеры и центромеры.

В период интерфазы и начальный период клеточного деления нити хроматина настолько тонки и спутанны, что отдельно взятую хромосому невозможно выделить и рассмотреть. Тем не менее существуют определенные типы клеток, в которых можно изучить общую структуру не полностью конденсированных хромосом. К таковым относятся хромосомы типа ламповых щеток и политенные хромосомы.

Хромосомы типа ламповых щеток. Хромосомы типа ламповых щеток формируются в растущих ооцитах (незрелые яйцеклетки). На ранних стадиях дифференциации ооцитов каждая хромосома состоит из двух хроматид. Гомологичные хромосомы спариваются (конъюгируют), образуя четыреххроматидную структуру. В этот период хромосомы активно синтезируют РНК и образуют жесткие и протяженные *петли деконденсированного хроматина*, покрытые плотными комплексами РНК-белок. Петли отходят в стороны от оси хромосомы. Каждая петля имеет среднюю длину, которая соответствует длине ДНК из 100000 пар нуклеотидов. Часть хроматина между петлями остается в сильно конденсированном состоянии, такой хроматин образует плотные скопления между петлями — *хромомеры*. Хромомеры соединяются короткими участками хроматина, который не конденсирован и не участвует в синтезе иРНК.

Хромосома становится похожей на ёршик. Поскольку вся ДНК хромосомы покрыта такими комплексами, она хорошо различима в световом микроскопе. Каждая хромосомная ось имеет длину приблизительно 400 мкм. Для сравнения: длина большинства обычных хромосом не превышает 10 мкм. Стадия хромосом типа ламповых щеток может длиться месяцы и даже годы. В это время создается запас иРНК и других веществ, необходимых зародышу на ранних стадиях развития.

Хромосомы типа ламповых щеток первоначально были обнаружены у земноводных. В сумме весь набор хромосом этого типа содержит около 10000 петель хроматина, хотя значительная часть ДНК конденсирована. Каждая петля обнаруживает определенную последовательность ДНК, в каждой клетке есть четыре ее копии (по числу хроматид). По существу хромосомы типа ламповых щеток представляют собой огромные развернутые поверхности для синтеза иРНК и белков.

Исследования свидетельствуют о том, что хромосомы типа ламповых щеток служат моделью, которая показывает, как организована любая интерфазная хромосома. В ее разных областях хроматин упакован тремя разными способами — в виде петель, хромо-меров и хроматина, входящего в состав оси между хромомерами.

Политенные хромосомы. Политенные хромосомы были открыты Э. Бальбиани еще в 1881 г., но только в 1933 г. было установлено, что эти структуры и есть хромосомы. Более того, было выяснено, что хорошо видимые в световой микроскоп гигантские хромосомы являются интерфазными и соответствуют хромосомам типичных клеток на стадии интерфазы.

Политенные хромосомы содержатся в четко дифференцированных органах, в которых протекает интенсивный обмен, — в клетках слюнных желез, в кишечнике, мальпигиевых сосудах, антиподах зародышевого мешка некоторых цветковых растений.

Увеличение объема этих органов происходит за счет увеличения размера клеток, а не за счет увеличения их количества. Политенные хромосомы наиболее хорошо изучены в клетках слюнных желез личинок двукрылых насекомых — хирономуса и дрозофилы. У дрозофилы политенные хромосомы резко отличаются по своим размерам от митотических, они превосходят их по объему в 1 000 раз. Увеличение размеров политенных хромосом по сравнению с митотическими объясняется тремя факторами. Во-первых, это соматическая конъюгация. Гомологичные хромосомы объединяются попарно, поэтому в клетках с политенными хромосомами число хромосом равно гаплоидному. У видов рода *Chironomus*, имеющих число хромосом $1n = 8$, в клетках слюнных желез видны четыре отдельные толстые хромосомы.

Второй фактор, от которого зависит увеличение объема хромосом, — это многократная репликация хроматиновых нитей без последующего их расхождения. У личинок дрозофилы в клетках слюнных желез ДНК реплицируется 10 раз подряд, дочерние хромосомы не разделяются, в результате чего образуется жгут из $1024 (2^{10})$ индивидуальных хроматиновых нитей.

Третья особенность политенных хромосом — их большая длина. Политенные хромосомы длиннее митотических почти в сто раз. Это связано с тем, что хроматин в стадии интерфазы изначально деконденсирован и длина политенных хромосом отражает истинную длину интерфазных хромосом в клетках разных тканей.

Политенные хромосомы структурно неоднородны: у них строгий и четкий рисунок в виде поперечных дисков разной толщины и морфологии, разделенных междисковыми пространствами. При этом рисунок каждой хромосомы специфичен. Около 85 % ДНК политенных хромосом содержится в дисках и 15 % — в междисковых участках. Хроматин каждого диска более конденсирован, чем хроматин междисковых участков. С этим связано более интенсивное окрашивание дисков. Толщина дисков различна, отдельные диски содержат от 3 000 до 300 000 нуклеотидных пар ДНК. Диски можно идентифицировать в зависимости от их толщины и положения в хромосоме, что дает возможность составить карту политенной хромосомы. Во всем геноме дрозофилы содержится примерно 5 000 дисков и столько же междисковых участков.

Фиксированное положение дисков и междисковых участков позволило высказать предположение о том, что каждый диск соответствует отдельному гену. Генетический анализ показал, что число жизненно важных генов у дрозофилы составляет примерно 5 000, т.е. столько же, сколько дисков в хромосомах. Однако последующими исследованиями выявлено, что в междисковых участках, вероятно, тоже располагаются отдельные гены.

В результате изучения политенных хромосом к 60-м гг. XX в. была сформулирована

гипотеза (впоследствии нашедшая экспериментальное подтверждение) о том, что активация работы генов сопровождается изменениями в упаковке ДНК. При активации гена происходит деконденсация хроматиновых нитей, входящих в состав диска. Электронно-микроскопический анализ показал, что часть ДНК находится в менее конденсированном состоянии, чем это свойственно хроматиновым фибриллам диаметром 30 нм. В результате диск хромосомы вздувается, образуя хромосомный пух.

Пуфинг, как правило, затрагивает один-единственный диск. Особую группу пухов составляют так называемые кольца Бальбиани. Это интенсивно работающие участки, их диаметр почти в три раза превышает исходный диаметр хромосомы. Так же значительно увеличивается длина того пространства, которое занимает соответствующий диск. Своеобразие колец Бальбиани заключается в том, что хроматиновые нити, де-спирализуясь, образуют крупные петли типа ламповых щеток. При этом область кольца Бальбиани четко ограничена с обеих сторон соседними дисками, структура которых неизменна.

Изучение двух разновидностей гигантских хромосом — хромосом типа ламповых щеток и политенных — показало, что каждая молекула ДНК, входящая в состав хромосом, состоит из большого числа дискретных, по-разному упакованных участков — доменов (англ. *domain* — область, сфера). Наименее конденсированы области, активно синтезирующие РНК. Такой «активный» хроматин составляет примерно 10 % всей ДНК и имеет иные биохимические свойства, чем более конденсированные участки.

Лекция 12. Ядрышко. Ядерная оболочка. Кариоплазма. Особенности строения клеток разных систематических групп

Цель: Раскрыть строение и функции ядрышка, ядерной оболочки и ядерного матрикса

Вопросы для рассмотрения

1. Ядрышко. Химический состав и ультраструктурная организация
2. Ядерная оболочка, структура и функции. Ядерный поровый комплекс
3. Кариоплазма
4. Особенности строения клеток разных систематических групп

Ядрышко, или *нуклеола* - сферическое образование (1-5 мкм в диаметре) хорошо воспринимающее основные красители и располагающееся среди хроматина. Число ядрышек в ядре зависит от видовой и тканевой принадлежности клеток и от их физиологического состояния; обычно видно 1...2 ядрышка. В молодых и часто делящихся клетках размер ядрышек и их количество увеличены. Ядрышко не является самостоятельной структурой. Оно формируется

только в интерфазе в определенных участках некоторых хромосом - ядрышковых организаторах, в которых содержатся гены, кодирующие молекулу рибосомальной РНК. В области ядрышкового анализатора осуществляется транскрипция с ДНК рибосомальной РНК. В ядрышке происходит соединение рибосомальной РНК с белком и образование субъединиц рибосом.

Микроскопически в ядрышке различают:

- фибриллярный компонент - локализуется в центральной части ядрышка и представляет собой нити рибонуклеопротеида (РНП);
- гранулярный компонент - локализуется в периферической части ядрышка и представлена предшественниками больших и малых субъединиц рибосом.

В фибриллярной области происходит синтез рРНК, а в гранулярной – первичная сборка рибосом. Окончательная сборка рибосом происходит в цитоплазме.

В профазе митоза, когда происходит спирализация хроматиновых фибрилл и образование хромосом, процессы транскрипции РНК и синтеза субъединиц рибосом прекращаются и ядрышко исчезает. По окончании митоза в ядрах вновь образованных клеток происходит деконденсация хромосом и появляется ядрышко.

Ядерная оболочка, кариолемма, нуклеолемма – Отделяет содержимое ядра от цитоплазмы (барьерная функция), в то же время обеспечивает регулируемый обмен веществ между ядром и цитоплазмой. Ядерная оболочка принимает участие в фиксации хроматина.

Ядерная оболочка состоит из двух билипидных мембран - внешней и внутренней ядерной мембраны, разделенных перинуклеарным пространством, шириной от 25 до 100 нм. Перинуклеарное пространство служит продолжением пространства каналов ЭС.

Подобно мембранам ЭС, внешняя мембрана кариотеки усеяна рибосомами, участвующими в синтезе белка. Молекулы белков переносятся в перинуклеарное пространство.

Ядерные мембраны пронизаны порами, которые играют роль транспортных путей, например, в ядро из цитоплазмы поступают белки-гистоны, а из ядра в цитоплазму транспортируются молекулы РНК и субъединицы рибосом.

В районе пор липидные бислои наружной и внутренней мембран сливаются. Ядро содержит множество белков, необходимых для выполнения его уникальных функций. Белки синтезируются в цитоплазме. Чтобы достигнуть внутреннего пространства ядра, белки должны пройти через обе мембраны кариотеки. Этот транспорт осуществляется весьма избирательно, и для многих белков этот барьер непреодолим. Поступление белковых молекул в нуклеоплазму регулируется с помощью пор. Кроме того, белки, поступающие в ядро, содержат специальные сигналы, которые являются своеобразным паролем, обеспечивающим избирательность транспорта.

Ядерные поры — сложноорганизованные структуры. Они окружены особыми поровыми

комплексами. Это кольцевые белковые образования с внутренним диаметром около 80 нм и молекулярной массой от 50 до 100 млн. Каждый комплекс состоит из набора белковых гранул, образующих 8 групп. Поровый комплекс по окружности связывает наружную и внутреннюю мембраны комплекса, но при этом мембраны остаются химически различными.

Ядерная пора в центре каждого комплекса представляет собой водный канал, по которому водорастворимые молекулы проходят из цитоплазмы в ядро и обратно. Диаметр поры составляет около 9 нм, ее длина — 15 нм. Для малых молекул массой 5 килодальтон (кДа) и меньше поры не представляют препятствия. Концентрация белка с молекулярной массой 17 кДа выравнивается между ядром и цитоплазмой за 2 мин, белка с молекулярной массой 44 кДа — за 30 мин. Молекулы крупнее 60 кДа проникают в ядро с помощью белков-рецепторов, расположенных на границе ядерных пор. Эти рецепторы увеличивают канал поры и переносят крупные белки.

Ядерная оболочка клетки млекопитающих содержит от 3 000 до 4000 пор, что составляет примерно 11 пор на 1 мкм^2 . В минуту каждая пора пропускает примерно 100 молекул белка-гистона в ядро и три вновь образованные в ядре рибосомы в цитоплазму. Субъединицы рибосом составляют около 15 нм в диаметре и пассивно не могут проникнуть через пору диаметром 9 нм; полагают, что здесь работает механизм активного транспорта.

К ядерной оболочке как со стороны цитоплазмы, так и со стороны нуклеоплазмы примыкают сетеподобные структуры, состоящие из нитевидных фибрилл. Наружная сетеподобная структура более рыхлая, чем внутренняя. Внутренняя структура, подстилающая кариотеку, получила название *ядерная ламина* (лат. *lamina* — пластинка). Наружная фибриллярная структура и ядерная ламина обеспечивают механическую прочность ядерной оболочки. Кроме того, ядерная ламина осуществляет связь между хроматином ядра и кариотеккой.

Кариоплазма (нуклеоплазма) или ядерный сок состоит из воды, белков и белковых комплексов (нуклеопротеидов, гликопротеидов), аминокислот, нуклеотидов, сахаров. Под световым микроскопом кариоплазма бесструктурна, но при электронной микроскопии в ней определяются гранулы (15 нм), состоящие из рибонуклеопротеидов. Белки кариоплазмы являются в основном белками-ферментами, в том числе ферментами гликолиза, осуществляющих расщепление углеводов и образование АТФ. Негистоновые (кислые) белки образуют в ядре структурную сеть (ядерный белковый матрикс), которая вместе с ядерной оболочкой принимает участие в создании внутреннего порядка, прежде всего в определенной локализации хроматина. При участии кариоплазмы осуществляется обмен веществ в ядре, взаимодействие ядра и цитоплазмы.

Многоядерные структуры.

Для обозначения многоядерных структур используют термины синцитий и симпласт. Часто эти термины используются или как синонимы, или они имеют свою специфику применения в разных областях биологии.

Примеры синцитиев:

- покровы тела многих плоских и круглых червей,
- зародышевая соединительная ткань и костная ткань у животных.

Примеры симпластов:

- совокупность клеток в тканях и талломах растений и грибов,
- волокна поперечно-полосатой мышечной ткани.

У ряда организмов на некоторых стадиях развития образуется плазмодий — гигантская многоядерная клетка. Плазмодий возникает в том случае, если ядра делятся, а цитоплазма остается единой. Стадия плазмодия встречается у многих простейших, слизевиков, низших грибов, а также у ряда прокариот.

Особенности строения клеток разных систематических групп организмов.

Существует два основных морфологических типа клеток, различающиеся по организации генетического аппарата: *эукариотический* и *прокариотический*.

В свою очередь, по способу питания различают два основных подтипа эукариотических клеток: *животную (гетеротрофную)* и *растительную (автотрофную)*.

Все живые организмы, объединяемые в домен *Eukarya*, в зависимости от комплекса морфологических и физиологических различий подразделяются на четыре крупных таксономических образования — царства: животные (*Animalia*), растения (*Plantae*), грибы (*Fungi*) и *Protista*. При этом цитологические различия вносят существенный вклад в определение границ каждого из названных царств.

Первым из подобных различий является наличие или отсутствие плотных клеточных оболочек, располагающихся поверх наружной цитоплазматической мембраны и состоящих из протяженных молекул полисахаридов. Наличие клеточных оболочек характерно для растений (у них они состоят из целлюлозы) и грибов (из хитина), что наложило строгие ограничения на поведение двух названных групп организмов и определило их неподвижный (прикрепленный) образ жизни. В противоположность этому клетки животных окружены только цитоплазматической мембраной.

Кроме того, в клетках растений присутствуют особые компартменты — пластиды, выполняющие функцию образования органических соединений из неорганических в процессе фотосинтеза и, таким образом, определяющие принадлежность данной группы организмов к автотрофам. В противоположность этому для животных и грибов характерен гетеротрофный способ извлечения энергии, у первых из них реализуемый в результате зоотрофии (поглощения и внутриклеточного переваривания питательных веществ), а у вторых — посредством осмотротрофного типа питания, заключающегося во всасывании питательных веществ из окружающей среды.

Названная особенность определила небольшие размеры тела грибов, так как поступление

питательных веществ с помощью экзосмоса в клетки, находящиеся в глубине таллома, затруднительно. Вероятно, именно поэтому грибы так и не достигли столь высокой и сложной организации, как у растений и животных. Третье цитологическое различие связано с наличием или отсутствием крупного внутриклеточного образования, носящего название «центральная вакуоль». Ее существование характерно для растений, находящихся в фазе метаболической активности, для клеток же животных и грибов подобные образования нехарактерны и могут формироваться только при старении. В растительной клетке центральная вакуоль может занимать от 5 до 90 % ее внутреннего объема и отделена от цитоплазмы однослойной мембраной, носящей собственное название «тонопласт». В структурном и функциональном отношении центральные вакуоли близки к лизосомам, так как образуются в результате слияния множества пузырьков, отделяющихся от аппарата Гольджи, и содержат множество гидролитических ферментов.

Многообразные выполняемые центральными вакуолями функции могут быть сведены к следующим: запасание питательных веществ, хранение отходов, увеличение размеров клеток и регуляция тургорного давления. Основным при этом все же является накопление различных метаболитов и питательных веществ, что позволяет оценивать центральную вакуоль в качестве особой «запасющей органеллы». Кроме того, в специализированных клетках некоторых растений центральная вакуоль является местом накопления каучука (у гевеи) или опиума (у мака). В ней же возможно накопление ядовитых веществ, освобождающихся из центральной вакуоли при повреждении клетки.

Для поддержания тургорного давления растущая вакуоль активно поглощает растворенные вещества, которые накапливаются в ней, поддерживая осмотическое давление. В частности, в центральной вакуоли избирательно накапливаются ионы натрия, концентрация которых в 4-5 раз превышает их концентрацию в цитозоле. Следует также отметить, что в большинстве случаев увеличение объема растительной клетки происходит именно за счет увеличения размеров центральной вакуоли, а не цитоплазмы, что при сохранении почти постоянного количества последней снижает метаболические затраты на образование больших клеток.

Рассматривая сходство и различие в строении клеток животных, растений и грибов, следует также обратить внимание на строение запасных углеводов, накапливающихся в данных клетках. При этом может быть продемонстрировано некоторое сходство между клетками животных и грибов, у которых в качестве подобного углевода выступает гликоген (у грибов это могут быть также сахароспирты или трегаллеза), в то время как основным запасным углеводом у растений является крахмал. Указанное сходство между клетками животных и грибов дополняется также способностью к синтезу пигмента меланина (у растений это происходит только в мертвых клетках), а также особенностями азотного обмена, конечным продуктом которого является

мочевина, а не аспарагин или глутамин, как у растений.

Следует также указать на особенности роста и размножения клеток у представителей сравниваемых царств, среди которых для животных и растений характерен изодиаметрический рост клеток, связанный с их растяжением, а цитокинез данных клеток сопряжен с митозом. В противоположность этому грибы демонстрируют особый «апикальный» тип роста клеток, цитокинез которых, в свою очередь, с митозом не сопряжен.

Таким образом, клетки растений, животных и грибов характеризуются целым рядом структурно-функциональных различий, подчеркивающих своеобразие каждого из царств. Однако на этом фоне наиболее принципиальными представляются различия в организации клеточной оболочки и типа питания, во многом определившие особенности их образа жизни и места в биосфере.

Что касается клеток протистов, то здесь также достигается большое разнообразие. **Протисты** – неоднородная группа организмов. Существуют определенные различия в строении клеток разных групп протистов и в типах питания. По типу питания они подразделяются на три группы: автотрофные, автогетеротрофные и гетеротрофные протисты. *Автотрофные* протисты синтезируют органические вещества из неорганических, используя энергию солнечного света, поэтому в их клетках содержатся хлоропласты с хлорофиллом. Хлоропласты имеют чрезвычайно разнообразную форму: они могут быть чашевидными (хлорелла), бокаловидными (хламидомонада), иметь вид спирально закрученной ленты (спирогира) и т.д. Хлоропласты могут также формироваться в клетках *автогетеротрофных* протистов, так как и представители этой группы могут осуществлять фотосинтез. Помимо хлоропластов, в клетках автотрофных протистов содержатся вакуоли с клеточным соком. Эти две группы организмов, как правило, имеют в составе поверхностного аппарата оболочку (углеводную или белковоуглеводную). Одноклеточные формы имеют светочувствительный глазок и сократительные вакуоли (у пресноводных форм). *Гетеротрофные* протисты потребляют готовые органические вещества, поэтому у них отсутствуют пластыды и светочувствительный глазок. Не имеют они и оболочки. Клетки некоторых одноклеточных и колониальных водных протистов снабжены ресничками (инфузории) или жгутиками (хламидомонада, эвглена зеленая).

Прокариотические клетки не имеют оформленного ядра – его функции выполняет *нуклеоид* (структура «подобная ядру»), в состав которого входит *кольцевая хромосома*, а также *плазмиды* – мелкие кольцевые молекулы ДНК.

В прокариотической клетке отсутствуют *центриоли*, а также *одномембранные* и *двумембранные органоиды* – их функции выполняют *мезосомы* (впячивания плазмалеммы). Рибосомы, органоиды движения и оболочки прокариотических клеток имеют специфическое строение.

Лекция 13. Клеточный цикл. Деление клетки

Цель: Раскрыть понятие клеточного цикла, сущность и значение митоза как основного способа деления клеток, охарактеризовать его основные фазы и типы, рассмотреть другие способы деления клетки

Вопросы для рассмотрения

1. Характеристика клеточного (митотического) цикла
2. Клеточная гибель
3. Способы деления клетки
4. Бинарное деление прокариотических клеток
5. Митоз. Фазы митоза. Типы митоза

Клеточный, или жизненный, цикл клетки - это время существования клетки от деления до следующего деления, или от деления до смерти. Для разных типов клеток клеточный цикл различен.

В организме млекопитающих и человека различают следующие три группы клеток, локализирующиеся в разных тканях и органах:

- часто делящиеся клетки (малодифференцированные клетки эпителия кишечника, базальные клетки эпидермиса и другие);
- редко делящиеся клетки (клетки печени - гепатоциты);
- неделящиеся клетки (нервные клетки центральной нервной системы, меланоциты и другие).

Жизненный цикл у этих клеточных типов различен.

Жизненный цикл у часто делящихся клеток - это время их существования от начала деления до следующего деления. Жизненный цикл таких клеток нередко называют митотическим циклом. Такой клеточный цикл подразделяется на два основных периода:

- митоз или период деления;

- интерфаза - промежуток жизни клетки между двумя делениями.

Различают два основных способа размножения клеток:

- митоз (кариокенез) - не прямое деление клеток, которое присуще в основном соматическим клеткам;
- мейоз или редукционное деление - характерно только для половых клеток.

В литературе нередко описывают третий способ деления клеток - амитоз или прямое деление клеток, которое осуществляется посредством перетяжки ядра и цитоплазмы, с образованием двух дочерних клеток или одной двудерной. Однако в настоящее время принято считать, что прямой способ деления характерен только для старых и дегенерирующих клеток и является отражением патологии клетки. Возможен четвертый тип репродукции клетки - эндорепродукция, характеризуется увеличением объема клетки, увеличением количеством ДНК в хромосомах, увеличивается количество функциональных органелл. Клетка является гипертрофированной, но к увеличению числа клеток эндорепродукция не приводит, а лишь повышается функциональная активность клеток. Она наблюдается в клетках печени - гепатоцитах, в эпителии мочевого пузыря.

Интерфаза подразделяется на 3 периода:

- G_1 , или пресинтетический;
- S, или синтетический;
- G_2 , или постсинтетический.

В G_1 (пресинтетическом) периоде происходит:

- усиленное формирование синтетического аппарата клетки - увеличение числа рибосом, а также количества различных видов РНК (информационной, рибосомальной, транспортных);
- усиление синтеза белков, необходимых для роста клетки;
- подготовка клетки к синтетическому периоду - синтез ферментов, необходимых для образования новых молекул ДНК.

Для S-периода характерно удвоение (редупликация) ДНК, что приводит к удвоению ploидности диплоидных ядер и является обязательным условием для последующего митотического деления клетки.

G_2 -период (постсинтетический, или премитотический) характеризуется усиленным синтезом информационной РНК, а также усиленным синтезом всех клеточных белков, но особенно белков-тубулинов, необходимых для последующего (в профазе митоза) формирования митотического веретена деления.

Клеточная гибель

Гибель (смерть) отдельных клеток или целых их групп постоянно встречается у многоклеточных организмов, так же как гибель одноклеточных организмов. Причины гибели,

процессы морфологического и биохимического характера развития клеточной смерти могут быть различными. Но все же их можно четко разделить на две категории: некроз (от греч. *nekrosis* — омертвление) и апоптоз (от греч. корней, означающих «отпадение» или «распадение»), который часто называют программируемой клеточной смертью (ПКС) или даже клеточным самоубийством.

Некроз. Этот вид клеточной смерти обычно связывается с нарушением внутриклеточного гомеостаза в результате нарушения проницаемости клеточных мембран, приводящим к изменению концентрации ионов в клетке, с необратимыми изменениями митохондрий, что сразу приводит к прекращению всех жизненных функций, включая синтез макромолекул. Некроз вызывают повреждения плазматической мембраны, подавление активности мембранных насосов под действием многих ядов, а также необратимые изменения энергетики при недостатке кислорода (при ишемии происходит закупорка кровеносного сосуда) или отравлении митохондриальных ферментов (действие цианидов). При этом при повышении проницаемости плазматической мембраны клетка набухает за счет ее обводнения, в цитоплазме происходит увеличение концентрации ионов Na^+ и Ca^{2+} , закисление цитоплазмы, набухание вакуолярных компонентов и разрыв их мембран, прекращение синтеза белков в цитозоле, освобождение лизосомных гидролаз и лизис клетки. Одновременно с этими изменениями в цитоплазме изменяются и клеточные ядра: вначале они компактизируются (пикноз ядер), но по мере набухания ядра и разрыва его оболочки пограничный слой хроматина распадается на мелкие массы (кариорексис), а затем наступает кариолизис — растворение ядра. Особенностью некроза является то, что такой гибели подвергаются большие группы клеток (например, при инфаркте миокарда из-за прекращения снабжения кислородом участка сердечной мышцы). Обычным является то, что участок некроза подвергается атаке лейкоцитов и в зоне некроза развивается воспалительная реакция

Апоптоз. В процессе развития организмов и их функционировании во взрослом состоянии часть клеток постоянно гибнет, но без их физического, или химического повреждения, происходит как бы их «беспричинная» смерть. Гибель клеток наблюдается практически на всех стадиях онтогенеза. Многочисленны примеры отмирания клеток без повреждения при эмбриогенезе: отмирают клетки вольфовых и мюллерова каналов при развитии мочеполовой системы у позвоночных, погибает часть нейробластов и гонадоцитов, клетки при метаморфозах насекомых и амфибий (резорбция хвоста у головастика), клетки молочной железы - при падении уровня гормона прогестерона и т. д. В то же время клетки могут получать сигналы, которые в клетках-мишенях запускают процессы, приводящие к гибели по типу апоптоза. Так, гидрокортизон вызывает гибель лимфоцитов, а глутамат — нервных клеток в культуре ткани, фактор некроза опухоли (TNF) вызывает гибель самых различных

клеток. Тироксин (гормон щитовидной железы) вызывает апоптоз клеток хвоста головастика. Кроме этого существуют ситуации, когда апоптотическая гибель клетки вызывается внешними факторами, например радиацией.

Понятие «апоптоз» было введено при изучении гибели части клеток печени при неполной перевязке портальной вены. При этом наблюдается своеобразная картина клеточной смерти, которая затрагивает лишь отдельные клетки в паренхиме печени. Процесс начинается с того, что соседние клетки теряют контакты, они как бы сморщиваются (первоначальное название этой формы гибели *shrinkage necrosis* — некроз сжатием клетки), в ядрах по их периферии происходит специфическая конденсация хроматина. Затем ядро фрагментируется на отдельные части, вслед за этим сама клетка фрагментируется на отдельные тельца, отграниченные плазматической мембраной, — **апоптотические тельца**. Апоптоз — процесс, приводящий не к лизису, не к растворению клетки, а к ее фрагментации, распаду. Судьба апоптотических телец тоже необычна: они фагоцитируются макрофагами или даже нормальными соседними клетками. При этом не развивается воспалительная реакция.

Важно отметить, что во всех случаях апоптоза — во время ли эмбрионального развития, во взрослом ли организме, в норме или при патологических процессах — морфология процесса гибели клеток очень сходна. Это может говорить об общности процессов апоптоза в разных организмах и в разных органах.

Исследования на разных объектах показали, что апоптоз есть результат реализации генетически запрограммированной клеточной гибели. Первые доказательства наличия генетической программы клеточной смерти (ПКС) были получены при изучении развития нематоды *Caenorhabditis elegans*. Этот червь развивается всего за трое суток, и его малые размеры позволяют проследить за судьбой всех его клеток, начиная с ранних этапов дробления до половозрелого организма.

Оказалось, что при развитии *C. elegans* образуется всего 1090 клеток, из которых часть нервных клеток в количестве 131 штуки спонтанно погибает путем апоптоза и в организме остается 959 клеток. Были обнаружены мутанты, у которых процесс элиминации 131 клетки был нарушен. Были выявлены два гена *ced-3* и *ced-4*, продукты которых вызывают апоптоз 131 клетки. Если у мутантных *C. elegans* эти гены отсутствуют или изменены, то апоптоз не наступает и взрослый организм состоит из 1090 клеток. Был найден и другой ген — *ced-9*, который является супрессором апоптоза: при мутации *ced-9* все 1090 клеток погибают. Аналог этого гена был обнаружен у человека: ген *bcl-2* также является супрессором апоптоза различных клеток. Оказалось, что оба белка, кодируемые этими генами, — *Ced-9* и *Bcl-2*, имеют один трансмембранный домен и локализуются во внешней мембране митохондрий, ядер и эндоплазматического ретикулума.

Система развития апоптоза оказалась очень сходной у нематоды и позвоночных животных, она состоит из трех звеньев: регулятора, адаптера и эффектора. У *C.elegans* регулятором является Ced-9, который блокирует адаптерный белок Ced-4, который в свою очередь не активирует эффекторный белок Ced-3, протеазу, которая действует на белки цитоскелета и ядра.

У позвоночных система ПКС более сложная. Здесь регулятором является белок Bcl-2, который ингибирует адаптерный белок Араф-1, стимулирующий каскад активации специальных протеиназ - каспаз.

Каспазы — цистеиновые протеазы, которые расщепляют белки по аспарагиновой кислоте. В клетке каспазы синтезируются в форме латентных предшественников — прокаспаз. Существуют иницирующие и эффекторные каспазы. Иницирующие каспазы активируют латентные формы эффекторных каспаз. Субстратами для действия активированных каспаз служат более 60 различных белков. Это, например, киназа фокальных адгезионных структур, инактивация которой приводит к отделению апоптотических клеток от соседей. Это ламины, которые при действии каспаз разбираются. Это цитоскелетные белки (промежуточные филаменты, актин, гельзолин), инактивация которых приводит к изменению формы клетки и к появлению на ее поверхности пузырей, которые дают начало апоптотическим тельцам. Это активируемая протеаза CAD, которая расщепляет ДНК на олигонуклеотидные нуклеосомные фрагменты. Это ферменты репарации ДНК, подавление которых предотвращает восстановление структуры ДНК, и многие другие.

Одним из примеров разворачивания апоптотического ответа может являться реакция клетки на отсутствие сигнала от необходимого трофического фактора, например фактора роста нервов (NGF), или андрогена.

В цитоплазме клеток в присутствии трофических факторов находится в неактивной форме еще один участник реакции — фосфорилированный белок Bad. В отсутствие трофического фактора этот белок дефосфорилируется и связывается с белком Bcl-2 на внешней митохондриальной мембране и этим ингибирует его антиапоптотические свойства. После этого активируется мембранный проапоптотический белок Бах, открывая путь ионам, входящим в митохондрию. В это же время из митохондрий через образовавшиеся в мембране поры в цитоплазму выходит цитохром c, который связывается с адаптерным белком Араф-1, который в свою очередь активирует прокаспазу 9. Активированная каспаза 9 запускает каскад других прокаспаз, в том числе каспазу 3, которые, будучи протеиназами, начинают переваривать мешенные белки (ламины, белки цитоскелета и др.), что вызывает апоптотическую смерть клетки, ее распад на части, на апоптотические тельца.

Апоптотические тельца, окруженные плазматической мембраной разрушенной клетки,

привлекают отдельные макрофаги, которые их поглощают и переваривают с помощью своих лизосом. Макрофаги не реагируют на соседние нормальные клетки, но узнают апоптотические. Это связано с тем, что при апоптозе нарушается асимметрия плазматической мембраны и на ее поверхности появляется фосфатидилсерин, негативно заряженный фосфолипид, который в норме располагается в цитозольной части билипидной плазматической мембраны. Таким образом, путем избирательного фагоцитоза ткани как бы очищаются от погибших апоптотических клеток.

Как указывалось выше, апоптоз может быть вызван целым рядом внешних факторов, таких как радиация, действие некоторых токсинов, ингибиторов клеточного метаболизма. Необратимые повреждения ДНК вызывают апоптоз. Это связано с тем, что накапливающийся транскрипционный фактор — белок p53, не только активирует белок p21, который ингибирует зависящую от циклина киназу и останавливает клеточный цикл в G₁- или S-фазе, но и активирует экспрессию гена *bax*, продукт которого запускает апоптоз.

Избирательные повреждения митохондрий, при которых в цитоплазму высвобождается цитохром c, также являются частой причиной развития апоптоза. Особенно митохондрии и другие клеточные компоненты страдают при образовании токсически активных форм кислорода (АТК), под действием которых во внутренней мембране митохондрий образуются неспецифические каналы с высокой проницаемостью для ионов, в результате чего матрикс митохондрий набухает, а внешняя мембрана разрывается. При этом растворенные в межмембранном пространстве белки вместе с цитохромом c выходят в цитоплазму. Среди освободившихся белков есть факторы, активирующие апоптоз, и прокаспазы 9.

Многие токсины (рицин, дифтерийный токсин и др.), а также антиметаболиты могут вызывать гибель клеток путем апоптоза. При нарушении синтеза белка в эндоплазматическом ретикулуме в развитии апоптоза участвует локализованная там прокаспазы 12, которая активирует ряд других каспаз, и в том числе каспазу 3.

Элиминация - удаление отдельных клеток путем апоптоза, наблюдается и у растений. Здесь апоптоз включает в себя, так же как у животных клеток, фазу индукции, эффекторную фазу и фазу деградации. Морфология гибели клеток растений сходна с изменениями клеток животных: конденсация хроматина и фрагментация ядра, олигонуклеотидная деградация ДНК, сжатие протопласта, его дробление на везикулы, разрыв плазмодесмы и т. д. Однако везикулы протопласта разрушаются гидролазами самих везикул, так как у растений нет клеток, аналогичных фагоцитам. Так, ПКС происходит при росте клеток корневого чехлика, при формировании перфораций у листьев, при образовании ксилемы и флоэмы. Опадание листьев связано с избирательной гибелью клеток определенной зоны черенка.

Биологическая роль апоптоза, или программированной смерти клеток, очень велика:

это удаление отработавших свое или ненужных на данном этапе развития клеток, а также удаление измененных или патологических клеток, особенно мутантных или зараженных вирусами.

Итак, для того чтобы клетки в многоклеточном организме существовали, нужны сигналы на их выживание — трофические факторы, сигнальные молекулы. Эти сигналы могут быть переданы на расстояние и уловлены соответствующими рецепторными молекулами на клетках-мишенях (гормональная, эндокринная сигнализация), это может быть паракринная связь, когда сигнал передается на соседнюю клетку (например, передача нейромедиатора). При отсутствии таких трофических факторов реализуется программа апоптоза. В то же время апоптоз может вызываться сигнальными молекулами, например при резорбции хвоста головастиков под действием тироксина. Кроме того, действие ряда токсинов, влияющих на отдельные звенья метаболизма клетки, также может стать причиной клеточной гибели посредством апоптоза.

Во взрослом организме также постоянно происходит «спонтанная» гибель клеток. Миллионами погибают клетки крови — нейтрофилы, клетки эпидермиса кожи, клетки тонкого кишечника — энтероциты. Погибают фолликулярные клетки яичника после овуляции, клетки молочной железы после лактации. Таких примеров много. Особенно много примеров гибели клеток без непосредственного их повреждения при различных патологических процессах. Например, кастрация (удаление семенников) вызывает гибель клеток простатической железы, удаление гипофиза приводит к гибели клеток надпочечников. Другой пример — гибель шванновских клеток при дегенерации аксона. Шванновские клетки в поврежденном периферическом нерве взрослого животного, так же как и клетки-сателлиты и чувствительные нейроны в соответствующих спинномозговых узлах, погибают.

Эти наблюдения наводят на мысль, что клеточная смерть регулируется межклеточными взаимодействиями различным образом. Множество клеток многоклеточного организма нуждается в сигналах с тем, чтобы оставаться живыми. В отсутствие таких сигналов или трофических факторов в клетках развивается программа «самоубийства» или программируемой смерти. Например, клетки культуры нейронов погибают при отсутствии фактора роста нейронов (NGF), клетки простаты гибнут в отсутствие андрогенов семени.

Простое бинарное деление характерно для клеток прокариот. Бактериальные клетки содержат только одну кольцевую молекулу ДНК. Перед делением клетки ДНК реплицируется и образуются две идентичные молекулы ДНК, каждая из которых прикрепляется к цитоплазматической мембране.

При делении клетки цитоплазматическая мембрана врастает между двумя молекулами ДНК так, что в итоге делит клетку надвое. В каждой клетке оказывается по одной идентичной

молекуле ДНК. Такой процесс получил название **простого бинарного деления**.

Митоз подразделяется на 4 фазы:

- профаза;
- метафаза;
- анафаза;
- телофаза.

В каждой фазе происходят определенные структурные преобразования.

Профаза характеризуется морфологическими изменениями ядра и цитоплазмы. В ядре происходит конденсация хроматина и образование хромосом, состоящих из двух хроматид, исчезновение ядрышка, распад кариолеммы на отдельные пузырьки. В цитоплазме отмечается редупликация (удвоение) центриолей и расхождение их к противоположным полюсам клетки, формирование из микротрубочек веретена деления, репродукция зернистой эндоплазматической сети, а также уменьшение числа свободных и прикрепленных рибосом.

В *метафазе* происходит образование метафазной пластинки, или материнской звезды, неполное обособление сестринских хроматид друг от друга.

Анафаза характеризуется полным обособлением (расхождением) хроматид и образованием двух равноценных диплоидных наборов хромосом, расхождением хромосомных наборов к полюсам митотического веретена и расхождением самих полюсов.

Телофаза характеризуется деконденсацией хромосом каждого хромосомного набора, формированием из пузырьков ядерной оболочки, цитотомией - перетяжкой двуядерной клетки на две дочерние самостоятельные клетки, появлением ядрышка в ядрах дочерних клеток.

Описанные закономерности жизненного цикла характерны прежде всего для часто делящихся клеток.

Однако клетки некоторых тканей (например, клетки печеночной ткани - гепатоциты), по выходе из митоза, вступают в так называемый G_0 -период, во время которого они выполняют свои многочисленные функции в течение многих лет, не вступая в S-период. Однако при определенных обстоятельствах (при поражении или удалении части печени) они вступают в нормальный клеточный цикл, то есть в S-период, синтезируют ДНК, а затем митотически делятся. Такие клетки относятся к редко делящимся клеткам, и их жизненный цикл подразделяется на:

- митоз;
- G_0 -период;
- S-период;
- G_2 -период.

Большинство клеток нервной ткани, особенно нейроны центральной нервной системы, по выходе из митоза еще в эмбриональном периоде, в дальнейшем не делятся.

Жизненный цикл таких неделящихся клеток состоит из следующих периодов:

- митоза;
- роста;
- длительного функционирования;
- старения;
- смерти.

Однако на протяжении длительного жизненного цикла такие клетки постоянно регенерируют по внутриклеточному типу: белковые и липидные молекулы, входящие в разнообразные структурные компоненты клеток, постепенно заменяются новыми, а следовательно такие клетки постепенно обновляются. Вместе с тем на протяжении жизненного цикла в цитоплазме неделящихся клеток постепенно накапливаются различные, прежде всего липидные включения, в частности липофусцин, который рассматривается как пигмент старения.

Кроме рассмотренных двух основных способов размножения (репродукции) клеток различают еще третий способ - эндорепродукцию, который, хотя и не приводит к увеличению числа клеток, однако приводит к увеличению числа работающих структур и увеличению функциональной способности клетки. Именно поэтому он и называется эндорепродукцией. Этот способ характеризуется тем, что после митоза новообразованные клетки вступают как обычно в G_1 -период, затем и в S-период. Однако после удвоения ДНК такие клетки не вступают в G_2 -период и в митоз. В результате количество ДНК оказывается вдвое увеличенным $4n$, $4c$ и такие клетки называются полиплоидными. Полиплоидные клетки могут снова вступать в S-период и снова увеличивать свою плоидность ($8n$, $8c$; $16n$, $16c$ и так далее). В полиплоидных клетках увеличивается размер ядра и цитоплазмы, то есть такие клетки являются гипертрофированными.

Некоторые полиплоидные клетки после редупликации ДНК вступают в митоз, однако он не заканчивается цитотомией и такие клетки становятся двуждерными. Таким образом, при эндорепродукции увеличения числа клеток не происходит, но увеличивается количество ДНК, число органоидов, а следовательно увеличивается и функциональная способность полиплоидной клетки. Способностью к эндорепродукции обладают не все клетки. Наиболее характерна эндорепродукция для печеночных клеток, особенно с увеличением возраста (в старости 80 % гепатоцитов у человека являются полиплоидными), а также для ацинарных клеток поджелудочной железы, эпителия мочевого пузыря

Реакция клеток на внешнюю среду

При воздействии на организм различных неблагоприятных факторов в строении различных структур проявляются различные изменения. В зависимости от факторов воздействия изменения клеточных структур проявляются неодинаково в клетках разных органов и тканей. При этом изменения клеточных структур могут быть адаптивными

(приспособительными) и обратимыми, или же дезадаптивными, необратимыми (патологическими). Однако определить четкую грань между адаптивными и дезадаптивными изменениями не всегда возможно, так как приспособительные изменения могут перейти в патологические.

Изменения отмечаются как в строении ядра, так и цитоплазмы.

Изменения в ядре:

- набухание ядра и сдвиг его на периферию клетки;
- расширение перинуклеарного пространства;
- образование инвагинаций кариолеммы (впячивание внутрь ядра его оболочки);
- конденсация хроматина.

К патологическим изменениям ядра относят:

- пикноз - сморщивание ядра и коагуляция (уплотнение) хроматина;
- кариорексис - распад ядра на фрагменты;
- кариолизис - растворение ядра.

Изменения в цитоплазме:

- уплотнение, а затем набухание митохондрий;
- дегрануляция зернистой эндоплазматической сети (слищивание рибосом), а затем и фрагментация канальцев на отдельные вакуоли;
- расширение цистерн, а затем распад на вакуоли пластинчатого комплекса Гольджи;
- набухание лизосом и активация их гидролаз;
- увеличение числа аутофагосом;
- в процессе митоза - распад веретена деления и развитие патологических митозов.

Изменения цитоплазмы могут быть обусловлены структурными изменениями плазмалеммы, что приводит к усилению ее проницаемости и гидратации гиалоплазмы, нарушением обмена веществ, что сопровождается снижением содержания АТФ, снижением расщепления или увеличением синтеза включений (гликогена, липидов) и их избыточном накоплении.

После устранения неблагоприятных воздействий на организм реактивные (адаптивные) изменения структур исчезают и морфология клетки восстанавливается. При развитии патологических (дезадаптивных) изменений даже после устранения неблагоприятных воздействий структурные изменения нарастают и клетка погибает.

Лекция 14. Мейоз

Цель: Раскрыть понятие мейоза, его сущность и значение в жизни живых организмов, установить отличие мейоза от митоза, охарактеризовать этапы, фазы и типы мейоза

Вопросы для рассмотрения

1. Определение мейоза, его отличие от митоза
2. Первое и второе деление
3. Типы мейоза

Мейоз — это специальный тип деления дифференцирующихся половых клеток или спор, в результате которого исходная диплоидная клетка с числом хромосом $2n$ дает четыре гаплоидные клетки.

Предшествующая мейозу интерфаза полностью идентична митотической. Дупликация хромосом происходит однажды, в течение S-периода.

Мейоз — это два последовательных деления, которые следуют одно за другим и приводят к образованию гамет или спор. *Первое деление — редукционное, второе — эквационное.* В каждом из мейотических делений выделяются четыре стадии: профаза, метафаза, анафаза и телофаза.

Первое деление мейоза.

Профаза I. Основные события, которые отличают мейоз от митоза, происходят в профазе I. В целом профаза I, при наблюдении ее с помощью микроскопа, имеет те же признаки, что и профаза митоза, а именно: в течение всей фазы в ядре клетки, вступающей в мейоз (*в мейоците*), наблюдается постепенная конденсация хромосом, сохраняется оболочка ядра, в ядре прослеживается ядрышко. Но профаза I мейоза имеет ряд существенных отличий.

Это самая продолжительная стадия мейоза, ее длительность может составлять от нескольких часов до нескольких суток и даже лет. Так, у традесканции весь мейоз занимает около 5 суток, из которых на профазу I приходится 4 суток. Эта фаза характеризуется высокой активностью синтетических процессов, так как возможность синтеза всех веществ, необходимых

для образования половых клеток или спор, не реализуется полностью в предшествующей интерфазе мейоцита. Сложность и продолжительность профазы I определили ее деление на пять стадий — *лептотену*, *зиготену*, *пахитену*, *диplotену* и *диакинез*.

Лептотена (*leptos* — тонкий, *thena* — нить, пряжа) — стадия, во время которой начинается конденсация хроматина в ядре мейоцита. Ядра увеличиваются в объеме, появляются четко видимые хроматиновые нити, на которых хорошо видны нерегулярно расположенные узелки — *хромомеры*. Число и расположение хромомер специфичны для каждой хромосомы. Каждый хромомер включает часть молекулы ДНК длиной примерно 10^7 пар нуклеотидов. У тритона на 12 хромосомах насчитывается около 2,5 тыс. хромо-меров, у сверчка — примерно 200, у риса — 645. В интерфазе, предшествующей мейозу, каждая хромосома удваивается, но в лептотене сестринские хроматиды неразличимы.

Зиготена (от греч. *zygon* — двойная пряжа) — стадия конъюгации гомологичных хромосом. Это очень важная стадия, нормальное течение которой впоследствии определяет правильное распределение хромосом по полюсам клетки, обеспечивая их генетическую рекомбинацию. Гомологичные хромосомы объединяются между собой с помощью особой структуры — *синаптонемного комплекса*. Конъюгация начинается со сближения теломерных концов хромосом на ядерной оболочке.

Для конъюгации хромосом большое значение имеет их структура. Каждая пара гомологичных хромосом содержит небольшое количество ДНК, распределенной отдельными участками по длине хромосомы. Такие последовательности ДНК богаты парами Г-Ц, они уникальны, не дублируются и не повторяются. Эта ДНК получила название z-ДНК (*зиготенная ДНК*). При митозе вся ДНК клетки реплицируется в S-фазе. При мейозе z-ДНК до стадии зиготены остается нереплицированной. Такие нереплицированные гомологичные участки ДНК двух гомологичных хромосом на некоторое время образуют точки первичного контакта. Одновременно с этим процессом хромосомы объединяются с белковыми нитями, которые по оси хромосомы формируют боковые элементы синаптонемного комплекса. Боковые белковые элементы сшиваются поперечными белковыми нитями, и возникает трехслойная структура, закрепляющая гомологичные хромосомы рядом друг с другом. Как только образуется стабильная связь между гомологами, z-ДНК реплицируется. Количество вновь синтезированной z-ДНК невелико — 0,3 % всей ДНК клетки.

Синаптонемный комплекс как аппарат конъюгации гомологичных хромосом обнаружен у всех эукариотических организмов, у которых происходит мейоз, — простейших, водорослей, низших и высших грибов, растений и животных. Полностью сформированный синаптонемный комплекс имеет вид трехслойной ленты шириной от 160 до 240 нм. Боковые белковые элементы толщиной 30 — 60 нм соединены центральным тяжем из поперечных белковых волокон шириной

60—120 нм. Хроматиновые петли располагаются снаружи от боковых элементов. Синаптонемный комплекс формируется в зиготене и сохраняется в течение следующей стадии — пахитены. Каждая пара гомологичных хромосом в результате конъюгации образует единый комплекс — *бивалент*.

Каждый бивалент включает четыре хроматиды, так как каждая из гомологичных хромосом состоит из двух хроматид. Число бивалентов в клетке равно гаплоидному числу хромосом (n).

Пахитена (греч. *pachyteros* — толще) — стадия, на которой в ядре происходят несколько важных событий. Во-первых, завершается конъюгация хромосом, и они представлены бивалентами, которые утолщены вдвое. В это время хромомерная структура хромосом сохраняется. Во-вторых, на стадии пахитены происходит важное генетическое событие — *обмен участками гомологичных хромосом*, или *кроссинговер*, и, как следствие этого, рекомбинация генов. В-третьих, в пахитене активно синтезируются вещества и ферменты, которые обеспечивают кроссинговер. На стадии пахитены синтезируется особая *пахитенная ДНК (рДНК)*, составляющая 0,1 % общего количества ДНК в клетке. Пахитенная ДНК отличается тем, что содержит повторяющиеся последовательности нуклеотидов, которые разбросаны по длине хромосомы. Она необходима для восполнения нуклеотидов, утраченных при разрывах хромосом в процессе кроссинговера. Синтезируются ферменты, разрезающие молекулы ДНК (рестриктазы) и сшивающие их после обмена частями (лигазы); ферменты, обеспечивающие синтез ДНК (ДНК-полимераза).

В пахитене активно происходит амплификация (англ. *amplification* — увеличение, усиление) рибосомных генов, цитологически это проявляется в образовании дополнительных ядрышек. Увеличивается число рибосом, что связано с началом активного белкового синтеза. Активируются отдельные гены, изменяется структура хромосом, приобретающих вид ламповых щеток.

Особенно отчетливо изменения, связанные с увеличением транскрипционной активности, проявляются на следующей стадии — стадии диплотены. Стадия пахитены характеризуется также укорочением и утолщением бивалентов.

Диплотена (греч. *diploos* — двойной) — стадия, начинающаяся постепенным отталкиванием гомологичных хромосом, что связано с разрушением синаптонемного комплекса и продолжающейся компактизацией хромосом. Одновременно отходят друг от друга и сестринские хроматиды, но они по-прежнему связаны между собой центромерами. Кроме того, у гомологичных хромосом остается несколько зон контакта, которые называются *хиазмами* за сходство с греческой буквой χ . Каждая хроматида может образовывать хиазмы с любой из хроматид гомологичной хромосомы, так что хиазмами могут быть связаны две, три или все четыре хроматиды бивалента. Однако каждая хиазма затрагивает только пару хроматид. Обычно на бивалент приходится две-три хиазмы. Например, в мейозе у человека (у женщин) в среднем

наблюдается две-три хиазмы на бивалент. Наличие хиазм — показатель совершившегося кроссинговера — обмена участками хромосом.

Продолжается транскрипционная активность хромосом, они имеют вид ламповых щеток. Каждая хромосома окружена множеством петель, представляющих собой деконденсированные участки активного функционирующего хроматина. В это время клетка запасает белки, обеспечивающие ранние стадии развития зародыша. Так, в ооцитах шпорцевой лягушки синтезируется около $1,1 \cdot 10^{12}$ молекул рибосомальной РНК, из них для нужд клетки расходуется только 5 %, остальная рРНК запасается для зародыша (она необходима для образования рибосом, обеспечивающих синтез белка).

Диакинез (греч. *dia* — через, *kinesis* — движение) — последняя стадия профазы I мейоза. Ее название было введено В. Геккером еще в конце XIX в. и связано с тем, что максимально укороченные и утолщенные хромосомы перемещаются к внутренней поверхности ядерной оболочки. При укорочении хромосом хиазмы сдвигаются к их концам, их число уменьшается, они располагаются терминально, иными словами, происходит *терминализация* хиазм.

К концу диакинеза и соответственно профазы первого деления мейоза ядрышко растворяется и ядерная оболочка распадается на фрагменты подобно тому, как это происходит при митозе. В течение профазы I формируется веретено деления, обозначаются полюса клетки.

Последующие фазы мейоза.

Метафаза первого деления мейоза по своему рисунку похожа на метафазу митоза. Принципиальное отличие заключается в том, что в экваториальной плоскости делящейся клетки выстраиваются не отдельные хромосомы (как в метафазе митоза), а биваленты — пары гомологичных хромосом, объединенные хиазмами. Кинетохоры хромосом связываются с нитями веретена деления.

Анафаза первого деления мейоза — стадия расхождения гомологичных хромосом к полюсам веретена деления. Каждая хромосома состоит при этом из двух хроматид, соединенных общей центромерой. В этом заключается важнейшее отличие анафазы первого деления мейоза от митоза. Расхождение к полюсам гомологичных хромосом, число которых в ядре было $2n$, приводит к образованию двух ядер с числом хромосом n в каждом. Гомологичные партнеры оказываются в разных клетках, число хромосом на полюсах уменьшается в два раза. Вот почему первое деление мейоза называется редукционным, уменьшительным.

Телофаза I: после перемещения хромосом к полюсам веретена вокруг каждого набора хромосом формируется ядерная оболочка, а материнская клетка делится на две дочерние. Здесь действуют те же клеточные механизмы, что при митозе. После телофазы в клетке наступает краткая интерфаза, в которой отсутствуют синтетические процессы, в том числе нет синтеза ДНК, а затем образовавшиеся клетки вступают во второе деление мейоза.

Второе деление мейоза является эквационным, это означает, что в результате его число хромосом в дочерних клетках будет равно хромосомному набору исходной клетки. Следует напомнить: во второе деление мейоза вступают две клетки, каждая из которых имеет гаплоидный набор хромосом. После короткой профазы II клетка вступает в метафазу II, нити веретена прикрепляются к кинетохорам хроматид, а хромосомы располагаются в плоскости экватора, как при митозе.

В анафазе II центромеры хромосом делятся (первый и единственный раз в течение мейоза), сестринские хроматиды становятся хромосомами и расходятся к противоположным полюсам клетки. Телофаза II завершается образованием ядерной оболочки вокруг каждого из гаплоидных ядер. Мейоз заканчивается образованием четырех гаплоидных клеток.

Значение мейоза можно определить следующим образом: мейоз обеспечивает постоянство числа хромосом из поколения в поколение для организмов, размножающихся половым путем. Половое размножение включает стадию оплодотворения — слияние двух половых клеток — гамет. При слиянии гамет с гаплоидным числом хромосом в оплодотворенной яйцеклетке — зиготе — восстанавливается диплоидное число хромосом, характерное для каждого вида. Мейоз обеспечивает перемешивание хромосом, поступающих в клетку с отцовской и материнской гаметами, при этом возникают различные их комбинации, расширяющие поле действия эволюционных процессов. Генетическая рекомбинация хромосом дополняется кроссинговером, который совершается в профазе первого деления мейоза и обеспечивает рекомбинацию генов одной пары гомологичных хромосом.

Типы мейоза. В жизненном цикле эукариотических организмов мейоз как обязательное звено процесса размножения у разных организмов занимает в этом цикле разное место. В соответствии с этим различают три типа мейоза.

Зиготный тип мейоза характерен для аскомицетов и базидиомицетов, встречается у некоторых водорослей и споровиков. В цикле развития этих организмов преобладает гаплоидная фаза. Диплоидна зигота, которая сразу же после образования редукционно делится.

Гаметный, или терминальный, тип мейоза обычен для многоклеточных животных, включая человека, а также для простейших и многих низших растений. У таких организмов в цикле развития преобладает диплоидная фаза.

Редукционное деление происходит при образовании половых клеток. Гаплоидны только половые клетки, которые, сливаясь при оплодотворении, дают диплоидную зиготу, развивающуюся в новый организм.

Промежуточный, или споровый, тип мейоза характерен для цветковых растений при образовании спор, вклиниваясь между стадиями спорофита и гаметофита.

Большая часть жизни растения происходит в диплоидной стадии спорофита, гаметофит

гаплоиден. Несмотря на то что у разных организмов продолжительность гаплоидной и диплоидной фаз неодинакова, процесс редукционного деления идет по общей схеме.

Мейоз и гаметогенез. У человека, как и у всех млекопитающих, образование яйцеклеток отличается от образования сперматозоидов.

У мужчин с наступлением половой зрелости начинаются мейотические деления сперматоцитов. После второго деления мейоза образуются клетки, называемые сперматидами. Все четыре сперматиды одинаковы и равноценны. В них плотно упаковываются ДНК и митохондрии, формируется жгутик, обеспечивающий активное движение половой клетки, после чего сперматид превращается в сперматозоид.

Оогенез — формирование яйцеклеток — существенно отличается от сперматогенеза. Первое отличие заключается в том, что мейоз в женском организме начинается еще в период внутриутробного развития девочки, на четвертом месяце беременности матери. Постепенно в мейоз вовлекаются новые клетки, а у семимесячного плода наблюдаются первые пахитены и диплотены. После дигоютены клетка переходит в состояние, обозначаемое как диктиотена, для которой характерна морфология хромосом типа ламповых щеток. Период диктиотены длится многие годы. К моменту рождения девочки насчитывается $2,6 \cdot 10^5$ ооцитов. После рождения большинство ооцитов дегенерирует, у сохранившихся ооцитов объем цитоплазмы увеличивается в размерах, но состояние ядра остается без изменений. К началу полового созревания дегенерирует около 90 % всех ооцитов.

С началом полового созревания лютеинизирующий гормон стимулирует мейоз в отдельных ооцитах с цикличностью в один месяц. В первой половине каждого месяца завершается профазы, начавшаяся в эмбриональном периоде, все стадии первого деления, затем в течение нескольких минут — профазы II и метафазы II, и мейоз вновь останавливается. Происходит овуляция, ооцит попадает в фаллопиеву трубу, где сливаются ооцит со спермием — осуществляется оплодотворение. И только после этого завершается второе деление мейоза, а спустя несколько часов сливаются ядра мужской и женской половых клеток.

Второе важное различие мейоза у мужчин и женщин заключается в том, что у женщин в результате мейоза только одна клетка из четырех развивается в зрелую гамету, три оставшиеся (полярные тельца) дегенерируют, не оплодотворяются. Полярные тельца почти не содержат цитоплазмы, так как образуются в результате неравного цитокинеза: почти вся цитоплазма со всеми цитоплазматическими компонентами, включая всю иРНК и митохондрии, передается только одной клетке — ооциту. Это обеспечивает нормальное развитие эмбриона на самых ранних стадиях.

Подобная картина наблюдается при образовании мегаспор у цветковых. Из четырех образующихся при мейозе клеток только одна, находящаяся вблизи плаценты, получает

преимущества в развитии и образует затем зародышевый мешок, три оставшиеся дегенерируют.

Регуляция клеточного деления у многоклеточных организмов. У одноклеточных организмов скорость деления клеток лимитируется наличием питательных веществ в окружающей среде, скоростью поглощения этих веществ и переработки их в вещества клетки. Естественный отбор благоприятствует тому, чтобы рост и деление клеток осуществлялись быстро.

Многоклеточные растения не ограничены в своем росте и в течение всей жизни сохраняют участки постоянно делящихся недифференцированных тканей — меристемы. Многоклеточные животные организмы подвижны, имеют более или менее стандартные размеры, их клетки специализированы и образуют сложное сообщество, в котором действуют механизмы, поддерживающие баланс между отмирающими и делящимися клетками, чтобы органы были в рабочем состоянии, а организм в целом был способен к выживанию. Клетки тела человека (их насчитывают около 10^{13}) делятся с разной скоростью. Нейроны, клетки скелетных мышц, клетки миокарда в постэмбриональном периоде не делятся совсем. Клетки печени делятся раз в один или два года. Эпителиальные клетки кишечника делятся чаще чем два раза в сутки, обеспечивая обновление внутренней выстилки кишки.

Различия в частоте деления клеток обусловлены разной продолжительностью G1-фазы, тогда как время от начала S-фазы до начала митоза в разных типах клеток удивительно постоянно. Многие клетки остаются в состоянии покоя на долгое время (его обозначают как G_0), составляя резерв клеток для деления. Стимуляция массового клеточного деления, в которое вступают клетки, находящиеся в фазе G_0 , происходит, например, при ранениях. Такая регуляция очевидна, но механизмы ее не всегда ясны, их трудно изучать на целом организме. Поэтому моделью для исследования регуляции клеточного деления служат клеточные культуры, позволяющие менять условия их выращивания и наблюдать за отдельными клетками.

Исследования на культурах клеток показали, что даже у генетически идентичных клеток длительность периода G1 весьма изменчива. В результате популяция клеток, делящихся синхронно, очень быстро утрачивает синхронность. Для многоклеточного организма это выгодно, иначе большие клоны клеток вступали бы в митоз одновременно. Следует иметь в виду, что при делении клетки округляются, их связь с другими клетками ослабевает, а это может нарушить целостность ткани.

Для перехода в состояние деления клетка должна получить химический сигнал. В качестве таких сигналов служат молекулы белков, присутствующие в сыворотке крови в очень малых концентрациях, порядка 10^{-9} — 10^{-11} М. Роль такого сигнала выполняет, например, тромбоцитарный фактор роста PDGF (platelet-derived growth factor). Он стимулирует клетки соединительной ткани и гладкой мускулатуры к делению при заживлении ран. Этот фактор действует также на клетки нейроглии. Клетки соединительной ткани и гладкой мускулатуры имеют на плазматической

мембране соответствующие рецепторы, распознающие фактор роста PDGF. У клеток иных типов есть другие наборы рецепторов, взаимодействующие с другими факторами роста. Изучены, в частности, фактор роста эпидермиса (ФРЭ), стимулирующий деление клеток многих типов, инсулиноподобные факторы роста I и II, стимулирующие деление жировых и соединительнотканых клеток. Фактор роста фибробластов (ФРФ) активно воздействует на деление клеток многих типов — фибробластов, клеток эндотелия, миобластов, индуцирует образование мезодермы у эмбрионов шпорцевой лягушки. Фактор роста нервов (ФРН) способствует росту аксонов, выживанию некоторых типов нейронов. Изучены

не только действие этих факторов роста, но и их аминокислотный состав. Исследование факторов роста и их влияния на деление клеток — это только один аспект изучения проблемы регуляции клеточного деления, проблемы чрезвычайно важной, так как нарушение регуляторных механизмов клеточного деления приводит к трансформации клеток и превращению их в опухолевые.

Таким образом, мейоз — обязательное звено в жизненном цикле эукариот, размножающихся половым путем. Он обеспечивает постоянство числа хромосом вида, так как образующиеся в результате мейоза гаметы несут гаплоидный набор хромосом; диплоидное число хромосом восстанавливается при оплодотворении.

В процессе мейоза происходит генетическая рекомбинация, условие осуществления которой — конъюгация хромосом в про фазе I с помощью синаптонемного комплекса.

Редукция числа хромосом от $2n$ до n происходит в анафазе первого деления мейоза при расхождении гомологичных хромосом.

Формирование мужских и женских половых клеток у млекопитающих имеет ряд особенностей, в частности, из четырех клеток, образующихся в результате деления ооцита, только одна превращается в яйцеклетку.

В многоклеточных организмах существуют сложные химические механизмы регуляции клеточного деления.

Практический раздел

**Лабораторное занятие 1 – 2. Методы исследования клетки.
Устройство микроскопа. Правила работы с микроскопом.
Изготовление простейших препаратов.**

Цель: ознакомиться со строением микроскопа, правилами работы с ним, техникой изготовления простейших препаратов, правилами оформления результатов наблюдений.

Материалы и оборудование: микроскоп, предметные и покровные стекла, капельницы с водой и лактофенолом, препаровальные иглы, споры плауна, пыльца мальвы, черешки листа бегонии, листья традесканции.

Строение микроскопа

Микроскоп представляет собой оптико-механический прибор, позволяющий получать сильно увеличенное изображение рассматриваемого предмета, размеры которого лежат за пределами разрешающей способности невооруженного глаза. Человек с нормальным зрением различает две точки как две или две линии как две, а не одну, лишь в том случае, если расстояние между ними не менее 100 мкм. Таким образом, разрешающая способность глаза невелика. При работе с микроскопом расстояние между двумя точками или линиями, на котором они не кажутся слившимися, сокращается до десятых долей микрометра. Иными словами, разрешающая способность световых микроскопов в 300–400 раз выше разрешающей способности невооруженного глаза и равна 0,2–0,3 мкм.

Полезное увеличение современных оптических микроскопов достигает 1400 раз, выявляя при этом мельчайшие детали строения

изучаемого объекта.

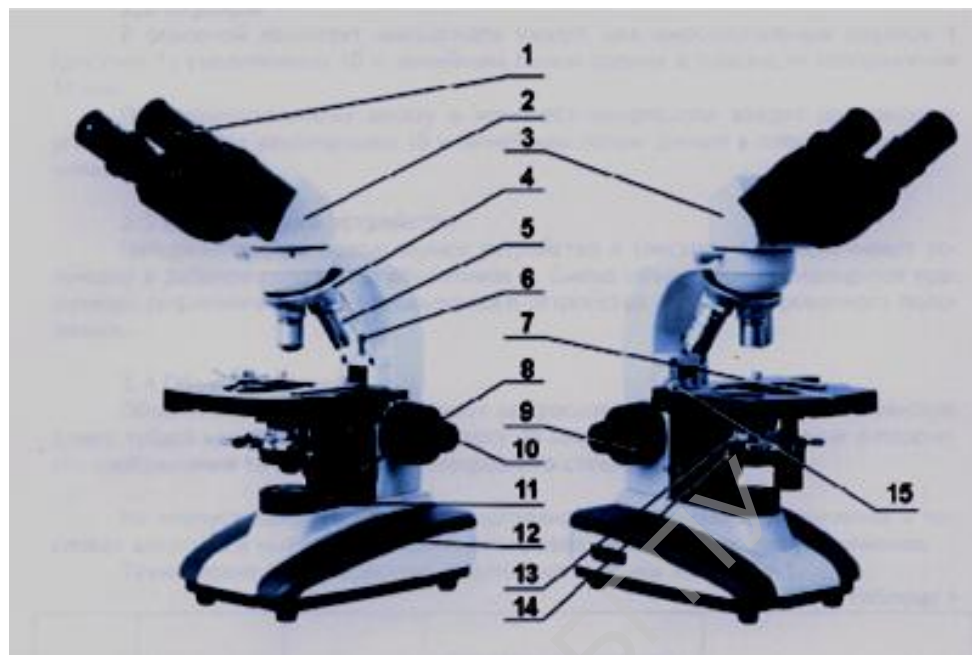
В микроскопе различают оптическую и механическую системы.

Оптическая система состоит из трех частей: осветительного аппарата, объектива и окуляра (рис. 1).

Между объективом и окуляром расположен тубус. Все эти части строго центрированы и вмонтированы в штатив, представляющий собой механическую систему микроскопа. Штатив состоит из массивного основания, предметного столика, дуги, или тубусодержателя, и подающих механизмов, передвигающих предметный столик в вертикальном направлении.



А



Б

Рис. 1. Устройство светового монокулярного (А)
и бинокулярного (Б) микроскопа:

1 – окуляры; 2 – бинокулярная насадка; 3 – винт крепления насадки; 4 – револьверное устройство; 5 – объективы; 6 – винтовой упор (ограничитель перемещения предметного столика при фокусировке; 7 – предметный столик; 8 – рукоятка перемещения предметного столика в двух взаимно-перпендикулярных направлениях; 9 – рукоятка грубой фокусировки; 10 – рукоятка точной фокусировки; 11 – коллектор в оправе; 12 – основание микроскопа; 13 – конденсор; 14 – винт крепления конденсора; 15 – препаратодержатель

Осветительный аппарат представлен конденсором с ирисовой диафрагмой и осветителем с галогеновой лампой накаливания. Конденсор располагается в кольце под столиком микроскопа. Он состоит из двух или трех линз, вставленных в цилиндрическую оправу. Конденсор служит для наилучшего освещения изучаемого препарата. Фронтальная линза конденсора должна быть установлена на уровне предметного столика микроскопа или несколько ниже его.

В нижней части конденсора находится ирисовая диафрагма. Она представляет собой систему многочисленных тонких пластинок

(«лепестков»), подвижно укрепленных в круглой оправе. С помощью регулировочного кольца можно изменять размеры отверстия диафрагмы, которое всегда сохраняет центральное положение. Этим регулируется диаметр пучка света, идущего от лампы в конденсор. Под диафрагмой укреплено кольцо, в которое вставляется светофильтр, обычно из матового стекла.

Встроенный в основание микроскопа осветитель включает коллектор в оправе, который ввинчивается в отверстие основания, и держатель галогеновой лампы накаливания 6В, 20Вт. Включение осветителя осуществляется с помощью выключателя, расположенного на задней поверхности основания микроскопа. Вращая диск регулировки накала лампы, расположенный на боковой поверхности основания микроскопа слева от наблюдателя, можно изменять яркость накаливания лампы.

Пройдя через конденсор и преломившись в его линзах, лучи, идущие от источника света, освещают препарат, лежащий на столике микроскопа, проходят сквозь него, и далее в виде расходящегося пучка входят в объектив.

Частично закрывая нижнюю линзу конденсора, диафрагма задерживает боковые лучи, благодаря чему получается более резкое изображение объекта.

Объектив представляет собой наиболее важную часть оптической системы. Он состоит из нескольких линз, вправленных в металлическую гильзу. Объективы с большими увеличениями включают 8–10 линз и более. Объектив дает изображение объекта с обратным расположением частей. При этом он выявляет («разрешает») структуры, недоступные невооруженному глазу, с большими или

меньшими подробностями в зависимости от качества объектива. Изображение строится объективом в плоскости диафрагмы окуляра, расположенного в верхней части трубы (тубуса) микроскопа. Оптические свойства объектива зависят от его устройства и качества линз. Наиболее сильные объективы дают 120-кратные увеличения. На лабораторных занятиях обычно работают с объективами, увеличивающими в 4, 20, 40 раз.

Большое значение при работе с микроскопом имеет рабочее расстояние объектива, т. е. расстояние от нижней (фронтальной) линзы объектива до объекта (до верхней поверхности предметного стекла). У объективов с 40-кратным увеличением это расстояние равно 0,6 мм. Поэтому желательно пользоваться покровными стеклами, толщина которых меньше рабочего расстояния. Нормальная толщина покровного стекла 0,17–0,18 мм.

Окуляр устроен значительно проще объектива. Некоторые окуляры состоят лишь из двух линз и диафрагмы, вставленных в цилиндрическую оправу. Верхняя (окулярная) линза служит для наблюдения, нижняя («коллектив») играет вспомогательную роль, фокусируя изображение, построенное объективом. Диафрагма окуляра определяет границы поля зрения.

На нижнем конце тубусодержателя укреплено револьверное устройство – вращающийся диск с гнездами, имеющими нарезку для ввинчивания объективов. Ход винтовой нарезки гнезд револьверного устройства и объективов стандартизован, поэтому объективы подходят к микроскопам разных моделей. Тубусодержатель неподвижно соединена со штативом.

Микроскоп сконструирован так, что препарат располагается

между главным фокусом объектива и его двойным фокусным расстоянием. В трубе микроскопа, в плоскости диафрагмы окуляра, находящейся между главным фокусом и оптическим центром верхней линзы окуляра, объектив строит действительное увеличенное обратное изображение предмета. Действуя как лупа, верхняя линза или система линз окуляра дает мнимое прямое увеличенное изображение. Таким образом, изображение, которое получается с помощью микроскопа, оказывается дважды увеличенным и обратным по отношению к изучаемому предмету (рис. 2). Общее увеличение микроскопа при нормальной (160 мм) длине тубуса равно увеличению объектива, умноженному на увеличение окуляра.

Квадратный предметный столик имеет в центре отверстие, в которое входит верхняя часть конденсора. Предметный столик вместе с препаратом можно передвигать вперед назад. Современные микроскопы также снабжены препаратоводителем, с помощью которого препарат можно передвигать вперед назад по предметному столику. Для этого служат два винта, расположенные на оси справа

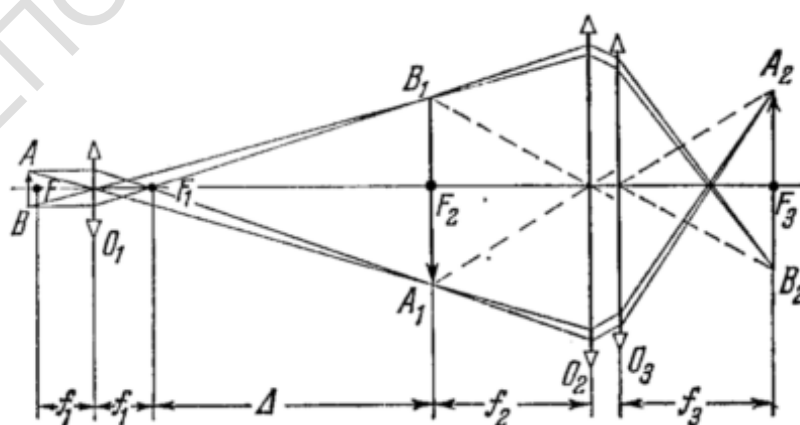


Рис. 2. Ход лучей в микроскопе:

AB – предмет; O_1 – объектив микроскопа, который дает увеличенное обратное и действительное изображение предмета A_1B_1 . Изображение предмета лежит в фокальной плоскости F_2 окуляра

микроскопа O_2 , через который оно рассматривается, как в лупу. В фокальной плоскости F_3 хрусталика глаза O_3 получается действительное изображение предмета A_2B_2 . Возможно и такое расположение O_1 и O_2 , когда A_1B_1 располагается между F_2 и O_2

под предметным столиком. С помощью верхнего винта передвигают предметный столик, а с помощью нижнего – препарат.

Передвижение препарата с объектом для наведения резкости осуществляется при перемещении предметного столика, который подвижно соединен с тубусодержателем. С помощью подающих механизмов его можно передвигать по вертикали (вверх – вниз) для наведения на фокус. У большинства современных микроскопов эти механизмы (винты) укреплены в основании тубусодержателя.

Грубая фокусировка осуществляется с помощью макрометрического винта (кремальеры). Тонкая фокусировка осуществляется микрометрическим винтом. На барабане микрометрического винта нанесены деления. Передвижение на одно деление соответствует подъему или опусканию трубы на 2 мкм. При полном обороте винта труба передвигается на 100 мкм.

Механизмы макрометрической и особенно микрометрической подачи изготавливаются очень точно и требуют осторожного обращения. Вращать винты следует плавно, без рывков и применения силы.

Правила работы с микроскопом

1. Работать с микроскопом следует всегда сидя. Высота табурета или стула должна быть такой, чтобы наблюдатель, сидя прямо, вплотную к столу, мог бы работать без напряжения.

2. С правой стороны от наблюдателя на свободном участке стола должны находиться необходимые инструменты (препаровальные

иглы, бритва), предметные и покровные стекла, капельницы с реактивами, альбом для зарисовок.

3. Микроскоп устанавливают прямо перед собой и во время работы не сдвигают. Зеркало микроскопа должно быть направлено к источнику света.

4. Начиная работу, прежде всего, нужно добиться равномерного освещения поля зрения. Для правильного освещения следует:

а) установить фронтальную линзу конденсора на уровне столика микроскопа;

б) отодвинуть кольцо со светофильтром, находящееся под конденсором;

в) полностью открыть диафрагму;

г) установить столик микроскопа в верхнее положение;

е) для равномерного освещения необходимо поставить на место матовый светофильтр.

5. Положить препарат на столик микроскопа, и наблюдая в окуляр и одновременно опуская предметный столик добиться изображение объекта.

Если микроскоп имеет один окуляр, смотреть в него рекомендуется левым глазом, не закрывая, правый.

6. Прежде чем перейти к работе с большим увеличением, необходимо поставить объект или интересующую часть объекта в центр поля зрения, так как при большом увеличении размер поля зрения сильно сокращается.

7. После этого следует сменить объектив. Для этого, не опуская предметный столик, поворачивают револьвер до тех пор, пока объектив большого увеличения не будет установлен строго вертикально относительно столика. О правильной установке объектива судят по легкому щелчку. После смены объектива в микроскопе обычно видно

неясное изображение объекта. При отсутствии изображения осторожным движением кремальеры сначала нужно слегка поднять, а затем, если окажется необходимым, опустить предметный столик микроскопа с препаратом. Появившееся неясное изображение фокусируют микрометрическим винтом, который можно поворачивать не более чем на $\frac{1}{2}$ или $\frac{3}{4}$ полного оборота. Резкость изображения регулируют с помощью диафрагмы.

8. По окончании работы микроскоп снова переводят на малое увеличение и только после этого снимают препарат с предметного столика.

Уход за микроскопом

При работе с микроскопом необходимо соблюдать следующие правила:

1. Переносить микроскоп с места хранения на рабочий стол нужно двумя руками: одной рукой берут микроскоп за изгиб дуги, а другой – поддерживают основание.

2. В случае каких-либо затруднений при обращении с револьвером и другими частями микроскопа не следует применять силу. Необходимо выяснить причины этих затруднений и устранить их (это может сделать преподаватель или квалифицированный мастер).

3. Особенно тщательно нужно следить за чистотой оптической системы микроскопа (осветительного аппарата, объективов, окуляров), предохранять их от механических повреждений (ударов, царапин), соприкосновения с жидкостями, особенно химически активными (кислоты, щелочи, различные растворители), применяемыми в качестве реактивов и сред для приготовления препаратов.

Совершенно недопустимо протирание линз пальцами, бумагой и т. п., так как оптическое стекло можно легко поцарапать. Даже небольшие царапины сильно снижают оптические качества

микроскопа. Слегка загрязненные линзы протирают сухой чистой тряпочкой из хлопчатобумажной ткани. Если грязь не удаляется, тряпочку смачивают бензином или смесью спирта с эфиром. Тряпочки для протирания объективов нужно хранить в закрытой банке, чтобы предохранить их от пыли.

4. По окончании работы протирают линзы и столик и, поставив объектив малого увеличения, убирают микроскоп в футляр или шкаф. Микроскоп можно оставить и на столе, обязательно накрыв его чехлом.

Изготовление препаратов

Для изучения клеток или их частей готовят препараты. Иногда для изготовления препаратов можно использовать целые органы – листья растений, споры, пыльцу. Такие препараты называются тотальными.

В большинстве случаев для изготовления препаратов необходимы тонкие срезы органов или тканей. Материал, из которого делают препараты, чаще всего фиксируют в 96%-ном этиловом спирте или 40%-ном формалине. Мягкие ткани при фиксации спиртом уплотняются. Такой материал легче резать. Если объект очень твердый, то после фиксации спиртом его хранят в смеси спирта и глицерина в отношении 3:1, 1:1 или в смеси из равных частей спирта, глицерина и воды.

Срезы делают бритвой или с помощью специальных приборов – микротомов. На лабораторных занятиях срезы обычно делают вручную лезвием безопасной бритвы. Лезвие берут большим и указательным пальцами правой руки, объект – тремя пальцами левой руки. Сначала выравнивают поверхность будущего среза, чтобы она была перпендикулярной продольной оси органа. Затем быстрыми

плавными скользящими движениями лезвием в направлении на себя и вправо делают как можно более тонкие срезы. Мягкий, мнущийся материал зажимают между кусочками сердцевины бузины, пробки или пенопласта. При работе руки должны быть свободны, упираться в стол локтями не рекомендуется. Нельзя «пилить» лезвием, т. е. делать несколько коротких движений в разные стороны.

Из срезов можно приготовить как временные, так и постоянные препараты.

Срезы снимают с лезвия кисточкой или препаровальной иглой. Срезы кладут на предметное стекло в воду и при малом увеличении микроскопа отбирают из них лучшие.

На лабораторных занятиях обычно готовят временные препараты, заключая объект в жидкую среду, каплю которой наносят на середину предметного стекла. Предварительно срезы можно обработать тем или иным реактивом. Затем под острым углом к предметному стеклу прикладывают покровное стекло, так чтобы оно касалось жидкости, и осторожно опускают его на предметное стекло. Нельзя опускать покровное стекло резко, так как в этом случае в жидкости, в которую погружен объект, может оказаться много пузырьков воздуха. Если все же пузырьки воздуха попали в препарат, их необходимо удалить, осторожно постукивая кончиком препаровальной иглы по покровному стеклу.

Оформление результатов наблюдений

Результаты наблюдений оформляют в виде рисунков. Для зарисовок необходимы альбом для рисования или черчения из плотной бумаги без линеек, простой карандаш средней твердости (Т, ТМ, Н,

НВ), мягкая резинка. В некоторых случаях можно пользоваться цветными карандашами, но предпочтительнее черно-белые рисунки и схемы.

В альбоме записывается тема занятия, название лабораторной работы, под названием выполняется рисунок. Детали рисунка обозначают цифрами, которые расшифровывают в подрисуночной подписи. На одной странице можно размещать рисунки к 2–3 лабораторным работам, поэтому страницу можно разлинейть на 2–3 колонки. Рисунки в альбоме выполняются только на лицевой стороне страниц. Записи по теме занятия, дополнительные сведения, заметки можно делать на обороте страницы.

Рисунки должны быть достаточно крупными, сделанными от руки (без линейки и циркуля). Рисунок должен быть четким и понятным не только его автору, но и любому специалисту в этой области знания. Он должен с возможной полнотой отражать результаты наблюдения и трактовку исследованных структур. Рисунок – это не только метод фиксирования результатов наблюдения, но и метод исследования, так как в процессе зарисовки препарат анализируется более внимательно и подробно.

Рисунки, сделанные на лабораторных занятиях, облегчают освоение теоретического курса.

Значение свойств среды, в которую заключен объект

При работе с микроскопом необходимо полно и правильно использовать все его возможности.

В микроскоп можно рассматривать не только поверхность объекта, но и внутреннюю его часть, так как свет, получаемый от

источника, проходя через объект, освещает всю его толщу.

Опуская или поднимая тубус микроскопа, можно поставить в фокус и рассматривать любые участки объекта, находящиеся на разной глубине, т. е. получать «оптические сечения».

Резкость изображения участков, лежащих на разных уровнях, – глубина поля зрения – зависит от размеров отверстия диафрагмы. Уменьшая это отверстие (закрывая диафрагму), можно получить большую глубину поля зрения.

Четкость изображения существенно зависит от показателя преломления среды, в которую заключен объект. Показатели преломления среды и объекта не должны быть совершенно одинаковыми, так как в этом случае объект будет слишком прозрачным. Если показатель преломления объекта значительно больше, чем показатель преломления среды, объект будет выглядеть под микроскопом очень темным, так как часть преломленных и отраженных им лучей не попадет в объектив. Пузырьки воздуха, находящиеся в воде, глицерине или какой-либо иной среде, кажутся темными, черными или окруженными черной каймой. Например, воздух имеет показатель преломления света, равный 1,0, вода – 1,33, лактофенол – 1,44–1,48, глицерин – 1,47, стекло – 1,52, канадский бальзам – 1,52, оболочка клеток – 1,48–1,49.

Для рассмотрения контуров клеток лучше всего использовать канадский бальзам; его показатель преломления очень близок показателю преломления оболочек клеток, состоящих из клетчатки. Канадский бальзам употребляют для изготовления так называемых постоянных, т. е. длительно сохраняющихся препаратов, при этом до заключения в бальзам срезы окрашивают специальными красителями,

промывают спиртом и обезвоживают. Поскольку это связано с большой затратой времени, на лабораторных занятиях по цитологии делают только временные препараты, большей частью неокрашенные, и в качестве сред для приготовления препаратов обычно употребляют воду, глицерин или лактофенол.

На первом занятии следует ознакомиться с основными приемами работы с микроскопом, выявить значение среды, в которую заключен объект, значение глубины поля зрения и оптического сечения.

Лабораторная работа № 1. Строение микроскопа.

Правила работы с микроскопом

Ход работы

1. Внимательно ознакомьтесь по практикуму с устройством микроскопа, правилами работы с ним и правилами хранения, техникой приготовления простейших препаратов и требованиями к оформлению результатов наблюдений.
2. Найдите основные части микроскопа, выясните их назначение. Вклейте в альбом ксерокопию рисунка микроскопа, обозначьте основные системы и детали его строения.
3. Приведите микроскоп в рабочее состояние.

Лабораторная работа № 2. Споры плауна булавовидного (*Lycopodium clavatum* L.)

Плаун – растение, встречающееся в хвойных лесах. Его споры можно приобрести в аптеке, где их продают под названием «ликоподий», или получить из колосков, собранных в лесу. Зрелые колоски подсушивают на бумаге, при этом споры высыпаются. Споры хранят сухими.

Споры развиваются внутри спорангия в результате редукционного деления ядер материнских клеток спор. Из каждой клетки возникают четыре споры (тетрада спор). Спора представляет собой клетку в форме трехгранной пирамиды с выпуклым основанием. В тетради каждая грань споры соприкасается с одной из граней трех остальных спор. Споры плауна очень мелкие, их размер 25–35 мкм в поперечнике.

Ход работы

1. Препаровальной иглой сухие споры нанесите на предметное стекло и, не накрывая покровным стеклом, рассмотрите сначала при малом увеличении микроскопа в воздухе, т.е. в среде, показатель преломления света которой ниже показателя преломления оболочек спор (см. выше). В этом случае споры видны как темные угловатые образования с едва заметными скульптурными утолщениями оболочки.

2. Затем споры заключите в каплю лактофенола, показатель преломления которого лишь немного меньше показателя преломления оболочки споры, и накрывают покровным стеклом. Споры становятся прозрачными, с четко выраженной структурой оболочки.

3. Рассмотрите форму споры и строение ее оболочки при большом увеличении микроскопа. Если спора обращена к наблюдателю выпуклой стороной, она имеет округло-треугольные очертания. Если

выпуклая сторона обращена вниз, то хорошо видны три луча (трехлучевая щель разверзания), проходящие по ребрам пирамиды (рис.). В боковой проекции спора имеет вид треугольника с широким углом на вершине и выпуклым основанием. По трем проекциям можно восстановить истинную объемную конфигурацию споры.

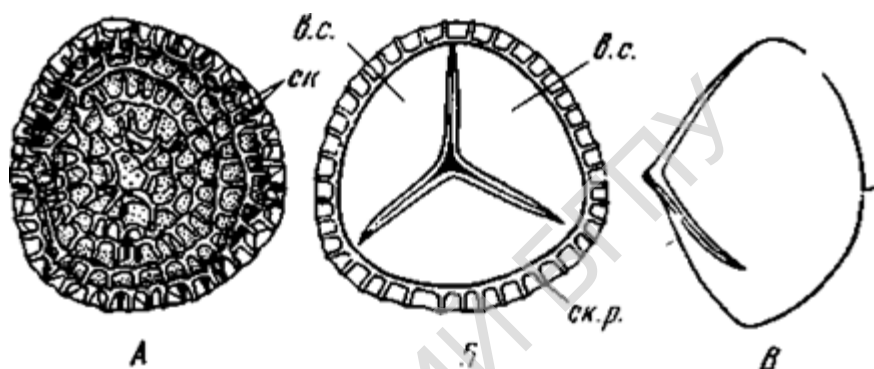


Рис. 3. Споры плауна:

А – общий вид сверху; Б – спора с внутренней стороны; В – спора в боковом положении; ск – скульптурный рисунок оболочки споры в плане; ск.р. – скульптурные утолщения в разрезе; в.с. – внутренняя сторона споры; н.с. – наружная сторона споры.

На поверхности споры при большом увеличении видна сетчатая скульптура. В узлах сеточки имеются утолщения, которые сверху кажутся кружками. При рассмотрении споры в боковом положении нетрудно установить, что сеточку составляют небольшие утолщения оболочки (экзоспория), имеющие вид столбиков. Скульптурные утолщения имеются на наружной поверхности споры и частично на ее внутренней стороне.

4. Зарисуйте спору в трех положениях и скульптурные утолщения оболочки сверху и сбоку при большом увеличении микроскопа.

Лабораторная работа № 3. Пыльцевые зерна мальвы (*Malva sp.*)

Мальва – двулетнее травянистое растение высотой 30–120 см. Стебель прямой, в основном ветвистый, обычно покрыт рассеянными волосками (рис. 4). Тычинки, срезанные из распусившихся цветков, фиксируют 90–96°-ным спиртом. Пыльца, высыпающаяся из раскрытых пыльников, падает на дно сосуда.



Рис. 4. Мальва

Ход работы.

1. Приготовьте препарат пыльцы мальвы. Для этого взвесь пыльцы пипеткой перенесите на предметное стекло. После испарения спирта в пыльцу добавьте каплю лактофенола и накройте покровным стеклом.
2. Рассмотрите препарат в микроскоп. Пыльцевые зерна мальвы очень крупные, шаровидные, их диаметр 0,3–0,5 мм. При малом увеличении микроскопа на поверхности пыльцевого зерна видны многочисленные шиловидные выросты (рис. 5).

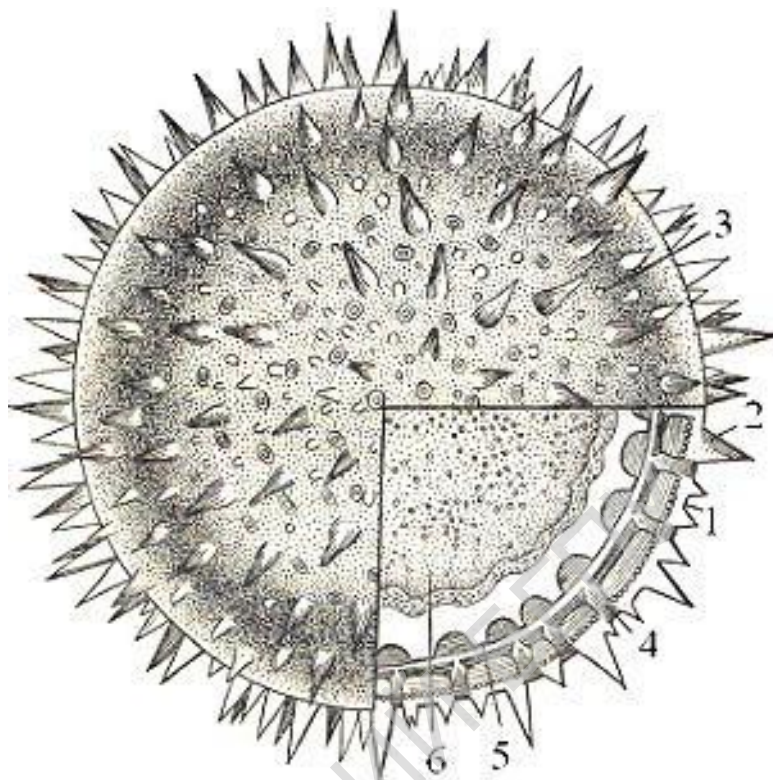


Рис. 5. Пыльцевое зерно мальвы (*Malva* sp.) (часть зерна в оптическом разрезе):

1 – экзина, 2 – шиповидный вырост, 3 – ростковая пора (вид сверху), 4 – ростковая пора (вид сбоку), 5 – интина, 6 – внутреннее содержимое.

3. Переведите микроскоп на большое увеличение (объектив 40), объектив установите с помощью микрометрического винта так, чтобы в фокусе оказалась верхняя часть сферической поверхности пыльцевого зерна. При этом его края будут не в фокусе и неясно видны. На поверхности пыльцевого зерна кроме шиповидных, имеются и более мелкие выросты, точечные или бородавчатые утолщения, а также и округлые образования – поры, через которые при прорастании пыльцевого зерна выходит пыльцевая трубка. Пора имеет довольно сложное строение и затянута тонкой зернистой мембраной.

4. Опустите немного предметный столик микроскопа движением

микрометрического винта. В таком положении можно рассмотреть пыльцевое зерно в оптическом сечении. Скульптура поверхности пыльцевого зерна при этом не видна; в фокусе оказывается как бы его срез, в котором можно различить густое содержимое и оболочку, состоящую из двух слоев: наружного (экзины) и тонкого внутреннего (интина), тесно прилегающего к содержимому клетки. Выросты и шипы образованы наружным слоем экзины.

5. При большом увеличении зарисуйте пыльцевое зерно с поверхности и в оптическом разрезе. Обозначьте оболочку пыльцевого зерна, шиповидные выросты, поры.

Лабораторная работа № 4. Клеточное строение черешка листа бегонии (*Begonia sp.*)

Ход работы

1. Приготовьте препарат среза черешка листа бегонии в капле воды.

Рассмотрите его клеточное строение. Обратите внимание на форму клеток и их величину в разных частях среза.

2. Зарисуйте несколько клеток из разных частей среза, отразив их форму и взаимное расположение.

Лабораторная работа № 5. Клеточное строение листа традесканции (*Zebrina pendula Schnizl.*)

1. Приготовьте препарат среза листа традесканции. Для этого отрежьте часть листа, закрепите ее между двумя кусочками сердцевины бузины (полосками пенопласта либо двумя брусочками сырого картофеля). Бритвой сделайте как можно тонкий срез.

2. Рассмотрите клеточное строение листа. Обратите внимание на форму клеток и их окраску (как вы думаете, почему лист окрашен).

3. Зарисуйте несколько клеток из разных частей среза, отразив их форму и взаимное расположение.

Контрольные вопросы

1. Что входит в состав оптической и механической систем микроскопа?

2. Что такое разрешающая способность микроскопа? Какова она у микроскопа, на котором вы будете работать?

3. Что такое рабочее расстояние объектива и меняется ли оно при их смене?

4. Для чего нужен микрометрический винт?

5. Для чего нужно покровное стекло?

7. Как найти изображение на малом увеличении? Как перевести микроскоп на большое увеличение?

8. Как изменить интенсивность освещения?

Общий план строения клетки

Цель: Рассмотреть общий план строения клетки на примере клеток разных тканей и организмов

Материалы и оборудование: микроскоп, предметные и покровные стекла, препаровальная игла, капельница с водой, пинцет, микрофотоснимки пропионовой и фотосинтезирующей бактерий, растения мхамниума и валиснерии, культура дрожжей, постоянные препараты эритроцитов лягушки, клеток цилиндрического эпителия канальцев почек крысы, среза спинного мозга крысы (кролика, кошки).

Элементарной единицей жизни является клетка. Клетки различных организмов и даже клетки разных тканей одного организма имеют порой совершенно несходную морфологию, они отличаются по размерам, форме и особенностям внутренних структур. Это характерно и для одноклеточных и для многоклеточных организмов. Поэтому общность клеток определяется общностью их внутренней организации.

По химическому составу клетки различных групп организмов практически не отличаются друг от друга. В них наиболее часто обнаруживается около 70 химических элементов периодической системы Д.И.Менделеева (по степени встречаемости разделяются на макро- и микрохимические элементы), входящих в состав органических (липиды, белки, углеводы, нуклеиновые кислоты) и неорганических (вода, минеральные соли) веществ.

Для всех клеток в структурной организации общим является то, что содержимое клетки отделено от внешней среды плазматической мембраной, играющей важную роль в пространственном обособлении протопласта и в регуляции химического состава клетки за счет активного транспорта веществ из клетки и внутрь. Принципиально сходными по структурной

организации и химизму являются различные внутриклеточные мембраны, рибосомы, белковые фибриллярные структуры и др. Сходными являются такие метаболические процессы, как синтез белков, нуклеиновых кислот, процессы накопления и перераспределения энергии. При этом по сложности организации структуры клетки, многих метаболических процессов и по способу размножения все живые организмы делятся на две группы: прокариотические и эукариотические. К прокариотам относятся бактерии, а протисты, растения, грибы и животные относятся к эукариотам.

Основным отличием между клетками прокариот и эукариот является организация генетического аппарата. У прокариотических клеток нет ядра –специальной, содержащей ДНК структуры, обособленной от цитоплазмы ядерной оболочкой. ДНК этих клеток имеют кольцевую форму.

Кроме того, в цитоплазме эукариотических клеток существует целый ряд обязательных структур, выполняющих отдельные специфические функции. К ним относятся мембранные образования: эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы, митохондрии, пластиды в клетках растений, - и немембранные: микротрубочки, микрофиламенты, центриоли в клетках животных, - структуры.

Из всех известных клеток прокариотическая клетка проще организована структурно, и, вероятно, имеет наиболее древнее происхождение. Как правило, прокариотические клетки мельче эукариотических – их размеры находятся в пределах от 0.1-0.25 мкм (клетки микоплазмы) до нескольких микрометров в длину. Живая часть клетки ограничена снаружи

липопротеиновой плазматической мембраной, имеющей толщину 7-10 нм.

Содержимое клетки по своей структуре неоднородно. В цитоплазме сосредоточены фибриллы, мелкие мембранные пузырьки, капли жира, рибосомы, гранулы полисахаридов и т.д. У прокариотических клеток под электронным микроскопом часто наблюдается светлая центральная зона цитоплазмы - нуклеоид, в которой обнаруживается масса тонких сложно уложенных волокон толщиной 2 - 7 нм, представляющих собой молекулы ДНК. Наследственный материал прокариот представлен одной гигантской (длиной от 0.25 мм до нескольких мм) кольцевой молекулой ДНК, в определенной области соединенной с плазматической мембраной.

У прокариот на плазматической мембране локализуется система ферментов, участвующих в окислительном фосфорилировании, поэтому их плазматическая мембрана для увеличения поверхности часто образует трубчатые или пластинчатые впячивания в глубь цитоплазмы. Впячивания, создающие закрученные трубчатые мембранные образования, называются мезосомами. Наиболее сложны и разнообразны внутриклеточные мембранные структуры у цианобактерий и фототрофных пурпурных бактерий, мембраны которых содержат поглощающие свет пигменты (бактериохлорофилл, каротиноиды, хлорофилл а, фикоцианин) и ферментные системы, участвующие в фотосинтезе и фосфорилировании.

В гиалоплазме находится большое количество мелких округлых телец - рибосом. Полная рибосома имеет размер 20x17x17 нм и коэффициент седиментации 70 S, состоит из 2 субъединиц (30 и 50 S).

Для прокариот характерно наличие клеточной стенки, являющейся продуктом клеточной активности. Клеточная стенка бактерии состоит из глюкопротеида пептидогликана (муреин), в состав которого входят мурамополисахаридные цепочки, связанные с короткими пептидными

участками. Снаружи может находиться желеобразная слизистая капсула. У некоторых видов бактерий имеются жгутики

Прокариотические клетки размножаются путем простого бинарного деления. Деление клетки и расхождение дочерних молекул ДНК осуществляется за счет нарастания плазматической мембраны, образующей мезосому, вглубь клетки. Данному процессу предшествует редупликация молекул ДНК.

Клетки эукариот отличаются целым рядом черт, однако, обращает на себя внимание значительное сходство клеток растений, грибов, животных не только в общем плане строения, но и в деталях строения их отдельных компонентов. С другой стороны даже клетки в пределах одного многоклеточного организма отличаются размерами и формой, что современная цитология связывает со специфичностью их функций.

Клетки эукариот организованы значительно сложнее клеток прокариот. Они содержат сложно организованное клеточное ядро и набор мембранных и немембранных органоидов.

При помощи мембран достигается «разделение труда» между различными компартментами клетки. Так генетический материал отделен от цитоплазмы ядерной оболочкой, состоящей из двух липопротеидных мембран, пронизанных порами. Молекулы ДНК эукариот имеют линейную структуру, они связаны со специфическими гистоновыми белками и образуют сложные дезоксирибонуклеопротеидные комплексы диаметром 20-25 нм, являющиеся основой организации хромосом.

Мембранные органоиды клетки делятся на одно- и двумембранные. К двумембранным относятся митохондрии, характерные для всех эукариот и пластиды - характерные для растений. План строения этих органоидов очень

схож, хотя химизм и функциональное значение различно. Митохондрии и пластиды ограничены двумембранной оболочкой, причем внутренняя мембрана в обоих случаях образует многочисленные впячивания внутрь. Внутренняя часть заполнена матриксом в котором находится собственная система синтеза белка (кольцевая молекула ДНК, РНК, рибосомы – 70 S). К одномембранным органоидам относятся: эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы, центральные вакуоли растений и грибов.

Кроме того, в гиалоплазме находятся органоиды, не имеющие мембранного строения, а состоящие из микротрубочек. Это центриоли и базальные тельца.

В гиалоплазме могут накапливаться запасные вещества: углеводы (гликоген у животных и грибов, крахмал у растений), липиды и белки.

Для клеток растений, грибов и некоторых протистов характерно наличие клеточной оболочки.

Лабораторная работа № 1. Строение микобактерии *Micobacterium phlei*

Ход работы

1. Рассмотрите электронную микрофотографию микобактерии (рис. 6). Клетки имеют вытянутую форму, покрыты тонковолокнистой оболочкой (клеточная стенка) под которой видна плазматическая мембрана. Цитоплазма клетки имеет довольно большую электронную плотность, в ней можно различить крупные гранулы запасных веществ и довольно мелкие гранулы – рибосомы. В центральных зонах клеток наблюдаются большие светлые участки с малой электронной плотностью – это нуклеоид – место размещения бактериальной ДНК,

тонкие сложно переплетенные нити которой прослеживаются в определенных участках. В некоторых клетках четко видно сложное мембранное образование – мезосома.



Рис. Строение и механизм деления бактериальной клетки

Micobacterium phlei; x 80 000:

клеточная обложка (1), мезосома (2), рибосомы (3), поперечная перегородка (4), цитоплазматическая мембрана (5). Генетический материал представлен в виде клубка нитей ДНК (стрелки); 6 – резервы полисахаридов. После деления бактерии остаются соединенными друг с другом, образуя цепочки (по Ж.-К. Ролану с соавт.).

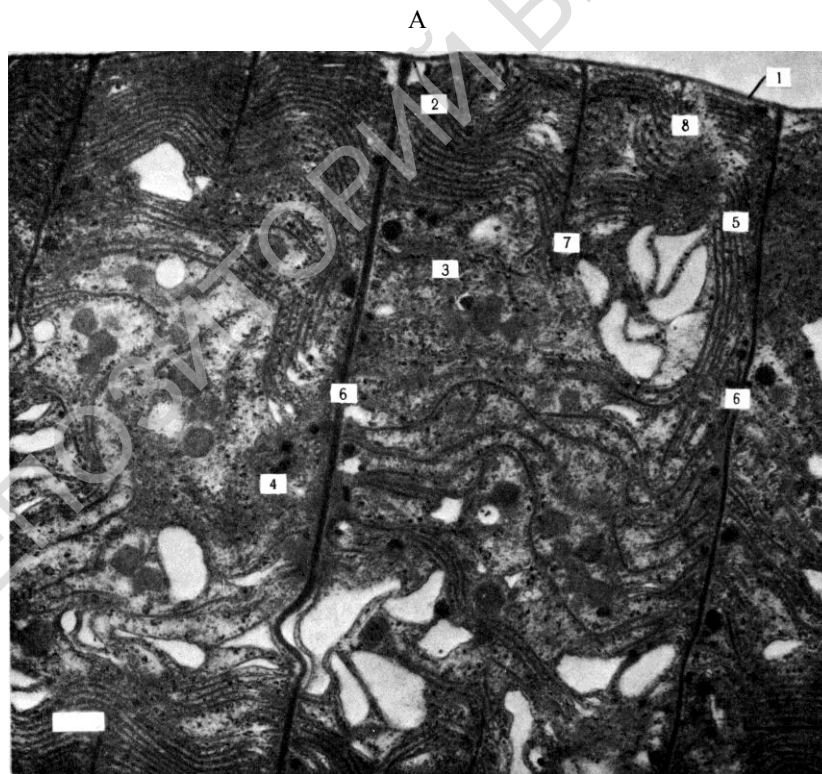
2. Зарисуйте одну бактериальную клетку. Обозначьте клеточную оболочку, цитоплазматическую мембрану, цитоплазму, нуклеоид, мезосому.

Лабораторная работа № 2. Строение клетки цианобактерии

Цианобактерии отличаются достаточно простым строением клетки: оболочка их пектиновая, часто ослизняющаяся, протопласт, как и у бактерий, не дифференцирован на органоиды. В протопласте различают периферическую окрашенную часть – хроматоплазму и центральную бесцветную часть – центроплазму. Резкой границы между хроматоплазмой и центроплазмой установить нельзя. Хроматоплазма содержит пигменты: хлорофилл, каротин, ксантофилл, фикоцианин (синего цвета) и фикоэритрин (красного цвета). В хроматоплазме находятся субмикроскопические ламеллы, которые отсутствуют в бесцветной центроплазме. Центроплазма служит местом локализации ДНК.

Ход работы

1. Рассмотрите электронную микрофотографию клеток цианобактерии в продольном разрезе (рис. 7). На микрофотографии хорошо видна клеточная оболочка, цитоплазматическая мембрана, гранулы запасных питательных веществ, секреторные гранулы, многочисленные рибосомы. Внутренняя часть клетки занята центроплазмой. Параллельно клеточной стенке в хроматоплазме расположены многочисленные изогнутые мембраны.



Б

Рис. Строение и механизм деления цианобактерии:

х 2.000 А – схема; Б – вид в микроскоп: клеточная стенка (1), цитоплазматическая мембрана (2), гликоген (3), секторные цитоплазматические гранулы (4), тилакоиды (5), поперечная перегородка (6). Деление происходит с постепенным образованием «диафрагмы» будущей перегородки. Дочерние клетки остаются соединены друг с другом, образуя нить. На микрофотографии видны

закладки внутренних перегородок для последующих делений (7 и 8).

2. Зарисуйте одну клетку. Отметьте клеточную оболочку, цитоплазматическую мембрану, хроматоплазму с изогнутыми мембранами, центроплазму, рибосомы, гранулы запасных веществ и секреторные гранулы.

***Лабораторная работа № 3. Клетки листа
мха мниума (Mnium cuspidatum Dill.)***

Лист мха представляет собой почти овальную пластинку, большая часть которой состоит из паренхимных многогранных крупных клеток; клетки края листа и центральной жилки имеют вытянутую форму (прозенхимные клетки) (см. рис.). Клеточные оболочки прозрачные, содержимое клеток состоит из бесцветной цитоплазмы и большого количества хлоропластов, ядро практически не видно, так как коэффициент преломления его и цитоплазмы почти одинаков, с другой стороны оно экранируется пластидами.

Ход работы

1. Приготовьте препарат листа мха. Для этого оторвите пинцетом



Рис. Мох мниум

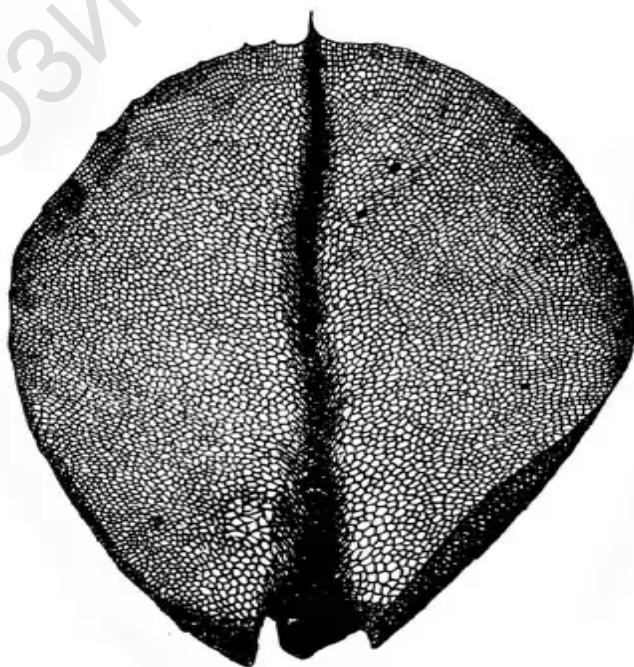


Рис. Лист мниума

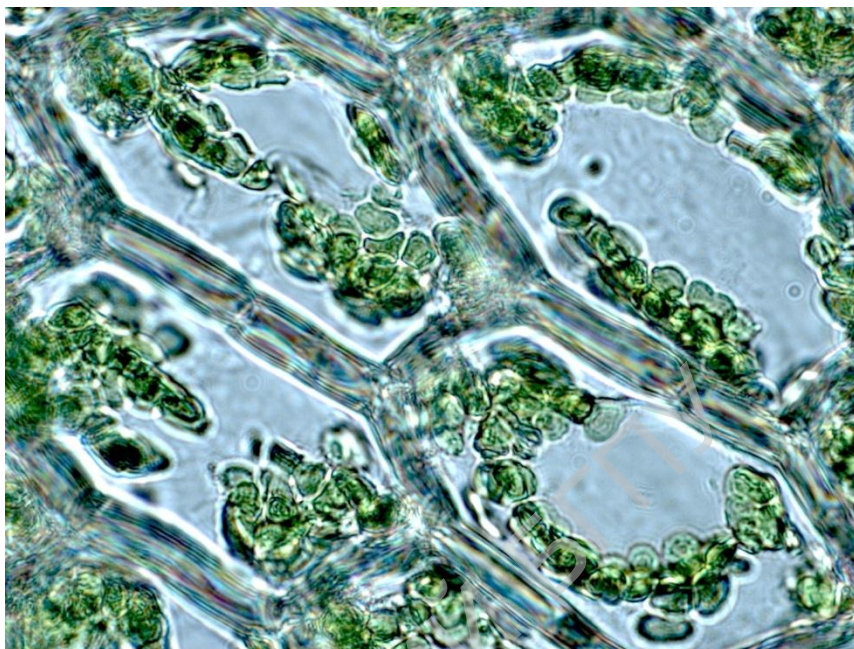


Рис. 13. Клетки листа мха мниума под микроскопом:
1 – клеточная оболочка, 2 – цитоплазма, 3 – хлоропласты

небольшой листочек мха мниума, ополосните его в воде и положите в каплю воды на предметное стекло, накройте покровным стеклом.

2. Рассмотрите препарат при малом увеличении. Отметьте форму листа. Обратите внимание на форму и размер клеток.

3. Переведите микроскоп на большое увеличение и изучите строение паренхимных и прозенхиных клеток. Найдите клеточную оболочку и хлоропласты.

4. Зарисуйте 1–2 клетки каждого типа. Обозначьте: клеточную оболочку, цитоплазму, хлоропласты.

**Лабораторная работа № 4. Клетки эпидермиса листа
валлиснерии (*Vallisneria spiralis* L.)**

Валлиснерия спиральная – одно из самых распространенных аквариумных растений (рис.).

Ее длинные лентовидные ярко-зеленые листья штопорообразно закручены и образуют густые заросли, достигающие поверхности даже сравнительно глубоких аквариумов. При благоприятных условиях листья могут иметь длину 70–80 см, но обычно они несколько короче – до 40–50 см.

Ход работы

1. Приготовьте препарат клеток листа эпидермиса валлиснерии.



Рис. Валлиснерия спиральная

На любой из сторон линейного листа растения валлиснерии препаровальной иглой надрежьте кожицу, кусочек которой снимите с

листовой пластинки и положите в каплю воды на предметное стекло, накройте покровным стеклом.

2. Рассмотреть форму и строение клеток листа валлиснерии при малом и большом увеличении микроскопа. Клетки эпидермиса или вытянуты по длине листа, или изодиаметрические, имеющие квадратную либо многоугольную форму. Клеточные оболочки тонкие, прозрачные, плотно прилегающие друг к другу. В клетках хорошо видны хлоропласты, имеющие форму двояковыпуклой линзы (рис.).

3. Изменяя фокусировку объектива с помощью микровинта, рассмотрите клетку в плане и в оптическом разрезе (обратить внимание на форму хлоропластов). При рассмотрении клетки в плане (с поверхности) хлоропласты, расположенные рядом с верхней или нижней стенкой, имеют округлую или слегка угловатую форму. При рассмотрении клетки в оптическом сечении отчетливо можно рассмотреть только хлоропласты, находящиеся у боковых стенок; в этом случае они имеют овальную форму.

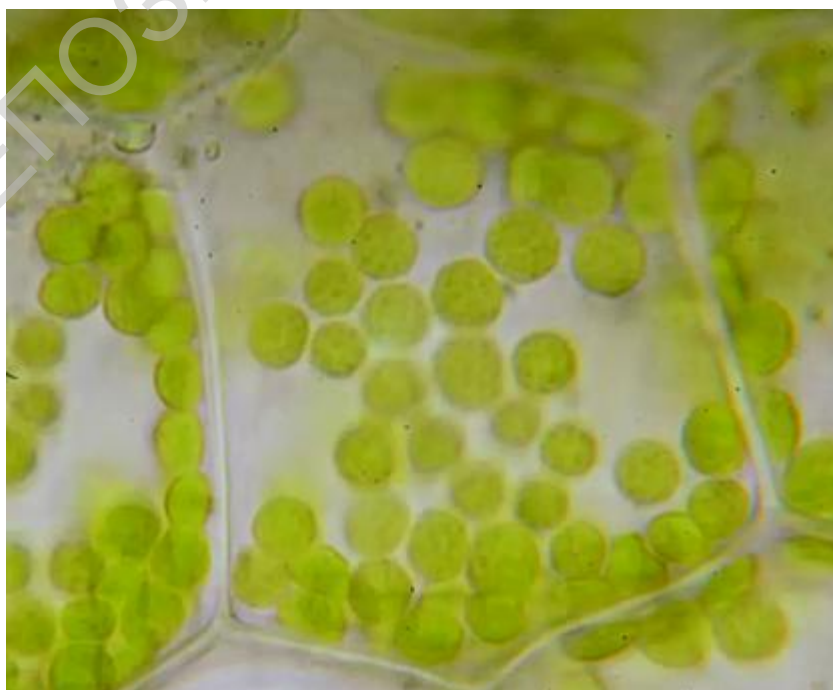


Рис. Хлоропласты в клетках листа валлиснерии

4. Найдите и изучите форму ядер в зависимости от местоположения в клетке. В некоторых клетках видно светло-серое тельце – ядро, с одним хорошо заметным ядрышком (сильно преломляет свет). Ядро может размещаться в центре клетки, либо прижато к стенке. При нахождении ядра в середине клетки, оно имеет округлую форму, а при расположении у стенки – плоско-выпуклую (плоская сторона прижата к стенке).

5. Зарисуйте 1–2 клетки разной формы. Обозначить: клеточную стенку, цитоплазму, хлоропласты, ядро, ядрышко.

Лабораторная работа № 5. Эритроциты лягушки (*Rana* sp.)

С общим планом строения животных клеток можно познакомиться, рассматривая мазок крови лягушки. Клетки расположены по отдельности. Имеют округлую или овальную форму. Большинство клеток мазка крови лягушки являются эритроцитами. Это клетки овальной формы с овальным ядром, которое интенсивно окрашивается гематоксилином в сине-фиолетовый цвет (рис. 18).

Цитоплазма этих клеток окрашивается эозином в оранжево–красный цвет за счёт наличия в ней гемоглобина.

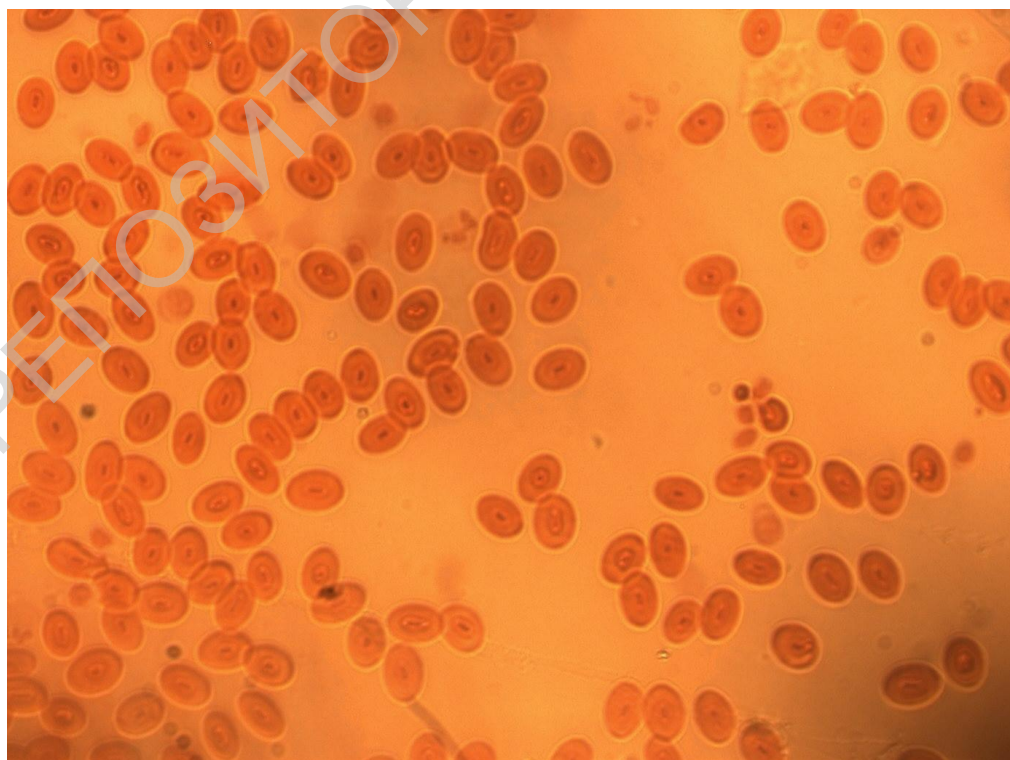
Кроме эритроцитов на мазке крови встречаются лейкоциты: эозинофилы – округлые клетки по размеру больше эритроцитов и имеют 3–4-сегментное ядро, а также ярко-оранжевую зернистость в цитоплазме; лимфоциты – мелкие округлые клетки с плотным

округлым ядром и узкой каймой голубой (базофильной) цитоплазмы, иногда можно наблюдать короткие неправильной формы псевдоподии.

Ход работы

1. Поместить готовый препарат мазка крови лягушки на предметный столик микроскопа. Рассмотреть на большом увеличении. Найдите эритроциты и лейкоциты. Обратите внимание на форму этих клеток. Отметьте эозинофильную и базофильную окраску цитоплазмы. Обратите внимание на форму ядер различных клеток. Отметить соотношение размеров разных типов клеток.

2. Зарисуйте по 1–2 клетки каждого типа. Обозначить: цитоплазму, ядро



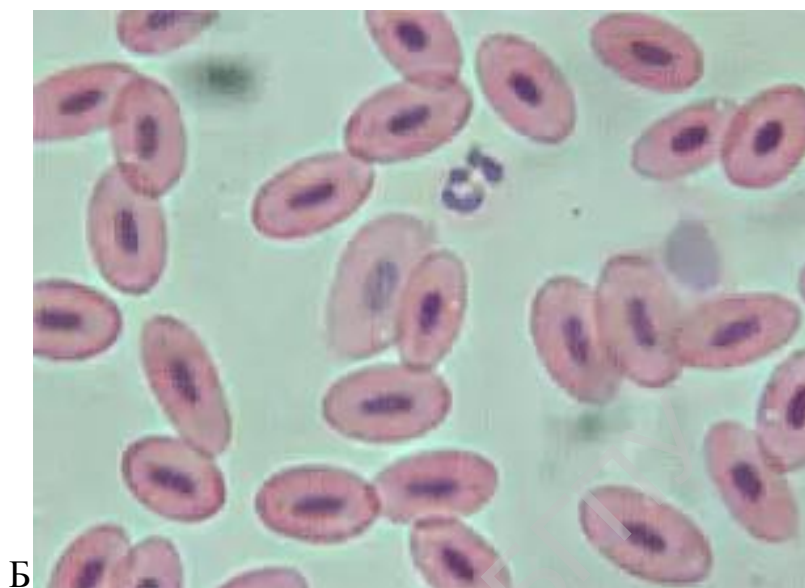


Рис. 18. Мазок крови лягушки:

А – при малом и Б – при большом увеличении микроскопа; а – эритроциты; б – лейкоцит (сегментоядерный нейтрофил); 1 – ядро; 2 – цитоплазма

Лабораторная работа № 6. Клетки цилиндрического эпителия канальцев почек крысы

Канальцы на срезе почек имеют округлую или овальную форму с просветом внутри. Их стенки высланы одним слоем клеток, тесно прилегающих друг к другу и образующих сплошной пласт. Они имеют высокую призматическую форму (основание в несколько раз меньше высоты). Каждая клетка имеет одно ядро овальной формы, окрашенное в сине-фиолетовый цвет. Канальцы окружены соединительной тканью. Рядом с канальцами видны просветы кровеносных капилляров (рис.).



А



Б

Рис. Клетки цилиндрического эпителия канальцев почек крысы :

А – общий вид почечных канальцев; Б – отдельный каналец

Ход работы

1. Поместите готовый препарат клеток цилиндрического эпителия на предметный столик микроскопа. Рассмотрите препарат на малом увеличении. Найдите стенку канальца, просвет, соединительную ткань.

2. На большом увеличении изучите форму и строение клеток цилиндрического эпителия канальцев почек. Обратите внимание на строение кровеносных капилляров.

3. Зарисуйте фрагмент препарата с канальцем, соединительной тканью и капиллярами. Обозначьте: стенку канальца, просвет канальца, соединительную ткань, кровеносный капилляр, цилиндрические эпителиальные клетки, их ядра и цитоплазму.

4. Сделайте вывод о сходстве и основных различиях в строении клеток разных эукариот.

Лабораторная работа № 7 Нервные клетки (нейроны)

передних рогов спинного мозга крысы (Rattus)

Нервные клетки позвоночных имеют отростчатую форму, что является приспособлением к восприятию и проведению нервных импульсов.

На поперечном срезе спинного мозга при малом увеличении видно, что серое вещество заключено в белое вещество спинного мозга, состоящее из отростков нейронов, в середине находится канал

(спинномозговой канал) на препарате имеющий овально-угловатую форму. Серое вещество имеет неправильную форму (форму бабочки) и образует широкие передние рога, узкие задние и слабо выраженные боковые рога. Ткань серого вещества состоит в основном из тел нейронов и окружающих нейроны мелких клеток (клетки глии).

Крупные двигательные нейроны находятся в передних рогах серого вещества. От тела нейрона (отростчатые клетки темного цвета), которое содержит ядро с крупным ядрышком, отходит несколько отростков. Отростки отходят в разных направлениях, они могут сгибаться в разных плоскостях, а поэтому видны только начальные, отходящие от тела клетки участки отростков.

Ход работы

1. Поместите готовый препарат среза спинного мозга на предметный столик. Рассмотрите препарат на малом увеличении. Найдите серое и белое вещество, спинномозговой канал. Поставьте в поле зрения передние рога (более широкие) спинного мозга.
2. Переведите микроскоп на большое увеличение. Найдите крупную отростчатую клетку - двигательный нейрон. Обратите внимание на форму нейронов. Изучите строение клетки: найдите ядро (на препарате крупное в центре клетки, светлее цитоплазмы), ядрышко (хорошо окрашено).
3. Зарисуйте 2-3 клетки двигательных нейронов. Обозначьте: тело нейрона, ядро, ядрышко, отростки нейронов.

Лабораторная работа № 8. Клетки дрожжей (*Saccharomyces* sp.)

К данному роду относятся немицеллярные грибы, тело которых состоит из отдельных округлых, овальных или слегка удлинённых

клеток (рис.). Иногда образуется псевдомицелий (при почковании формируются короткие разветвленные цепочки). При благоприятных условиях размножаются почкованием, при неблагоприятных – образуются эллипсоидные, шаровидные или булабовидные споры или 1–4-споровые сумки.

За час–два до занятий в теплую воду кладут небольшое количество сахара и маленький кусочек дрожжей. Культуру ставят в теплое место. Через короткое время начинается процесс брожения – материал превращается в мутную пенящуюся жидкость: дрожжи разлагают сахар, выделяя углекислый газ и спирт. Освободившаяся при этом энергия идет на осуществление процессов жизнедеятельности.

Ход работы

1. Для приготовления препарата возьмите стеклянной палочкой небольшую каплю разводки дрожжей, поместите на предметное стекло в каплю воды и накройте препарат покровным стеклом.

2. Рассмотрите препарат при большом увеличении микроскопа. В поле зрения микроскопа можно найти отдельные и почкующиеся клетки двух типов: округло-эллиптические и удлинено-цилиндрические. Первые – это либо пивные (*S. carsbergensis*, *S. uvarum*), либо хлебные ((*S. cerevisiae* Meyen) дрожжи, вторые – винные (*S. vini* Meyen, *S. ellipsoideus* Hans).

3. Познакомьтесь со строением клетки. Найдите вакуоли; при благоприятных условиях среды они имеют большие размеры и лежат в центре клетки. Цитоплазма прижата к стенке и окружает вакуоль кольцом. Вакуоль в зависимости от положения микрометрического

винта кажется то темной, то блестящей. Цитоплазма имеет мелкозернистую структуру, в ней можно увидеть запасные жиры в виде округлых телец или гранул. Ядра дрожжевых клеток мелкие и практически не различимы. На многих клетках можно увидеть маленькие выпуклости – это почкующиеся клетки.

4. Зарисуйте несколько клеток дрожжей. Обозначьте: клетки винных и хлебных дрожжей, почкующиеся клетки, оболочку клетки, вакуоль, цитоплазму.

Лабораторная работа № 9. Ультраструктура клетки дрожжей (*Saccharomyces* sp.)

Ход работы

1. Рассмотрите электронную микрофотографию клетки дрожжей.
2. Найдите внутренние структуры клетки (ядро, органоиды). Обратите внимание на их взаимное расположение и относительные размеры.
3. Зарисуйте клетку, отметьте основные структуры.
4. Сделайте вывод об особенностях строения клеток грибов.

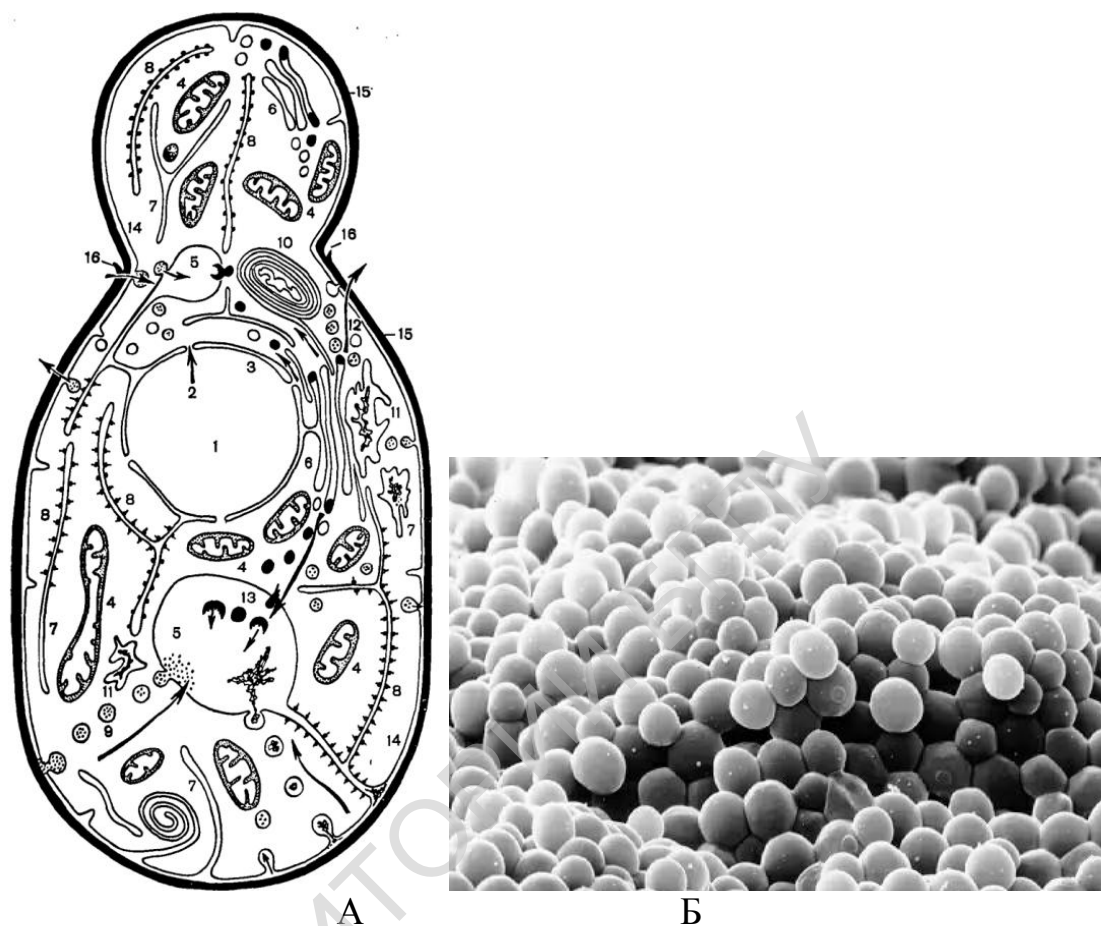


Рис. 10. Дрожжи: А – схема, Б – вид в микроскоп:

А : 1 – ядро с ядерной порой (2) и оболочкой (3); 4 – митохондрии; 5 – вакуоль; 6 – комплекс Гольджи; 7 – гладкий эндоплазматический ретикулум; 8 – шероховатый эндоплазматический ретикулум; 9 – пиноцитозные пузырьки; 10 – сегрегационные гранулы; 11 – фагосома; 12 – секреторные пузырьки; 13 – липидные включения; 14 – плазмалемма; 15 – клеточная оболочка; 16 – кольцевой валик шрама почкования

Лабораторное занятие № 6 *Гиалоплазма – матрикс цитоплазмы*

Материалы и оборудование: микроскопы, покровные и предметные стекла, препаровальные иглы, капельницы с водой, 6-8%-

ный раствор поваренной соли или сахарозы, слабые растворы хлористого натрия или хлористого калия, хлористого кальция или магния, веточки элодеи, луковица лука репчатого сине-фиолетовых сортов, культура инфузорий.

Лабораторная работа № 1

Клетки листа элодеи канадской (Elodea canadensis Michx.)

А) Строение молодых клеток (конус нарастания)

Ход работы

1. Приготовьте препарат молодых клеток листа элодеи. Для приготовления препарата используют самые мелкие чешуевидные листья, сосредоточенные на верхушке побега. Пинцетом или препаровальной иглой оторвите лист от стебля и перенесите в каплю воды. Накройте покровным стеклом. Для выполнения этой части работы можно воспользоваться готовым препаратом конуса нарастания.

2. Рассмотрите препарат сначала при малом, а затем при большом увеличении микроскопа. У самых молодых листовых зачатков большинство клеток многоугольные, оболочки клеток очень тонкие, плотно сомкнутые. Встречаются клетки только что возникшие в результате деления. Клетки заполнены густой цитоплазмой, хорошо видно крупное ядро. Мелкие тельца видимые в цитоплазме - это формирующиеся хлоропласты.

В нижерасположенных листьях по мере увеличения размеров клеток

число пластид и их размеры увеличиваются, содержимое клеток

становится

более светлым, прозрачным вследствие появления вакуолей с водянистым клеточным соком.

3. Зарисуйте несколько клеток. Обозначьте оболочку, ядро, хлоропласты, цитоплазму и вакуоли.

Б) Строение клеток взрослого листа

1. Приготовьте препарат взрослого листа элодеи. Отделите от стебля лист, расположенный ниже верхушки на 2–3 см положите его нижней стороной в каплю воды на предметное стекло, накройте покровным стеклом.

2. Рассмотрите препарат при малом и большом увеличениях микроскопа. Лист состоит из двух слоев клеток. При малом увеличении видна неравномерность формы и размеров клеток и их окраски: вдоль листа по середине проходит средняя жилка, состоящая из нескольких рядов узких, довольно прозрачных клеток. Остальная, более темная часть листа состоит из более широких клеток округло-прямоугольной или, реже, многоугольной формы. Клетки расположены продольными рядами. Все клетки, слагающие лист, имеют тонкие оболочки, в каждом из слоев клетки плотно сомкнуты. Однако клетки верхнего слоя соединены с клетками нижнего слоя довольно рыхло, между ними образуются межклетники, частично заполненные воздухом. На препарате они выглядят как длинные или короткие узкие темные полосы, идущие параллельно средней жилке. Краевые клетки листа почти прозрачные, некоторые из них выступают наружу в виде острых зубцов. Наружные стенки этих клеток очень толстые, красновато-бурые.

При большом увеличении видно, что в клетках много хлоропластов;

ядро, цитоплазма и вакуоль почти не видны, потому что показатели преломления у них почти одинаковые. Опустив немного тубус микроскопа с помощью микрометрического винта можно видеть те же клетки в оптическом сечении. Боковые стенки видны четко, верхняя прозрачная стенка вместе с прилегающей цитоплазмой не видна. Внутренняя часть клетки заполнена вакуолью клеточным соком и не содержит хлоропластов. Пластиды, расположенные в прилегающей к стенкам цитоплазме, видны в боковой проекции.

3. Зарисуйте общий план строения листа, отдельно - типичную клетку, в которой обозначьте: оболочку, цитоплазму, вакуоль с клеточным соком, хлоропласты. Препарат сохраните для выполнения следующей работы.

Лабораторная работа № 2

Движение цитоплазмы в клетках листа элодеи канадской (*Eloдея canadensis* Michx.)

О наличии цитоплазмы и границах вакуоли может свидетельствовать перемещение пластид, которое происходит вдоль стенок клетки. Перемещение пластид, в свою очередь, обеспечивается движением цитоплазмы. Поэтому по перемещению пластид мы можем судить о движении цитоплазмы. Неповрежденные клетки листа в капле воды могут оставаться живыми, поэтому в них можно наблюдать движение цитоплазмы. В клетках только что сорванного листа цитоплазма почти не движется, но через некоторое время движение становится хорошо видным вначале в клетках средней жилки, а затем в прилегающих к ней клетках.

Ход работы

1. Рассмотрите клетку с центральной вакуолью в оптическом разрезе. Здесь можно видеть перемещение пластид вдоль стенок, вокруг вакуоли. Это так называемое круговое, или ротационное движение (циклоз). Если в клетке отсутствует центральная вакуоль, то цитоплазма, а вместе с ней и хлоропласты будут передвигаться вокруг нескольких вакуолей. Это так называемое струйчатое движение.

Если движение цитоплазмы незаметно или очень медленное, его можно ускорить, положив на несколько минут веточки элодеи или оторванные листья в подогретую до 40° С воду или добавить в воду несколько капель спирта.

2. Зарисуйте одну-две клетки, стрелками обозначьте направление движения цитоплазмы.

Лабораторная работа № 3

Клетки кожицы чешуи луковицы репчатого лука

(Allium cepa L.)

1. Приготовьте препарат эпидермиса сочной чешуи лука. Слегка надрежьте препаровальной иглой кожицу внутренней чешуйки лука, легко снимите её, поместите кожицу в каплю воды на предметное стекло и накройте покровным.

2. При большом увеличении микроскопа рассмотрите участки, где клетки расположены в один слой. Клетки эпидермиса тонкостенные, вытянутые в длину, плотно соединены, без межклетников. В некоторых местах стенки пересечены узкими канальцами - порами, которые посередине перегорожены тонкой поровой мембраной. Полость клетки занята крупной вакуолью с красно-фиолетовым клеточным соком. Прикрыв диафрагму, в более мелких клетках можно обнаружить тонкий постенный слой цитоплазмы. От него отходят тяжи цитоплазмы, кажущиеся зернистыми от

мелких включений. В средней части клетки или около одной из ее стенок тяжи соединяются в цитоплазматический карман, в котором размещается ядро с ядрышком. В вакуолях можно обнаружить мелкие кубические или призматические кристаллы щавелевокислого кальция.

Кроме крупных клеток в кожице лука можно видеть мелкие клетки, которые имеют форму фасоли. Они образуют устьице и называются замыкающими, в этих клетках видны пластиды.

3. Зарисуйте разные типы клеток. Обозначить: оболочку, поры, ядро, ядрышко, цитоплазму, вакуоли, кристаллы, замыкающие клетки устьиц, хлоропласты, устьичную щель.

Лабораторная работа № 4

Плазмолиз в клетках кожицы чешуи лука (*Allium cepa* L.)

Некоторые особенности цитоплазмы и клеточного сока можно наблюдать, если поместить наблюдаемые клетки в концентрированный раствор веществ, которые не оказывают вредного воздействия на клетки (6-8% раствор калийной или натриевой селитры, сахарозы).

Лучше всего наблюдать плазмолиз в клетках лиловых чешуи лука. Окраска чешуи обусловлена наличием в клеточном соке водорастворимого пигмента - антоциана. По мере выхода из вакуолей воды концентрация пигмента увеличивается и окраска клеточного сока становится интенсивнее.

Ход работы

1. Приготовьте препарат верхнего эпидермиса сочной чешуи лука. Рассмотрите его под микроскопом. Выберите несколько клеток с хорошо выраженной центральной вакуолью и передвиньте препарат так, чтобы они оказались в центре поля зрения.

2. Поместите каплю гипертонического раствора на предметное стекло

рядом с покровным, с противоположной стороны к покровному стеклу плотно приложите фильтровальную бумагу для оттягивания воды. Пронаблюдайте, что происходит с клетками.

На препарата вначале в боковых клетках, а затем и в остальных клетках протопласт начинает сжиматься и отходить от клеточной стенки. Этот процесс называется *плазмолиз*. Явление плазмолиза объясняется оттоком воды из клетки через цитоплазматическую мембрану при помещении клетки в плазмолитик вследствие разности концентрации солей по обе стороны цитоплазматической мембраны.

3. Зарисуйте нормальную клетку, уголкового плазмолиза, колпачкового или судорожного плазмолиза, полного плазмолиза.

Лабораторное занятие № 7

Вакуолярный комплекс клетки

Материалы и оборудование: микроскоп, электронные микрофотографии эндоплазматической сети, аппарата Гольджи, лизосом, постоянные препараты клеток спинального ганглия котенка.

Основные вопросы темы. Общая характеристика ЭПС. Гранулярная ЭПС структура и функции. Агранулярная ЭПС, строение и функции. Аппарат Гольджи, формы организации в клетках животных и растений. Функции. Ультраструктура диктиосом. Морфология и химическая организация лизосом.

Первичные и вторичные лизосомы, аутолизосомы, остаточные тельца. Взаимосвязь компонентов вакуолярной системы клетки.

В состав вакуолярной системы клетки входят все одномембранные органоиды: эндоплазматическая сеть (ЭПС), аппарат Гольджи (АГ), лизосомы, секреторные вакуоли, центральная вакуоль клеток растений и др.. Данная система занимает около 17% всего объема клетки, площадь мембран составляет 60% площади всех мембран клетки.

Эндоплазматическую сеть (эндоплазматический ретикулум) впервые обнаружили в фибробластах цыплят с помощью электронного микроскопа (К.Портер и сопр. в 1945 г.). Существует две разновидности ЭПС - гранулярная (шероховатая) и агранулярная (гладкая). В обоих случаях это сложная мембранная структура, представленная системой сообщающихся между собой полостей в виде канальцев, уплощённых мешочков (цистерн) или пузырьков. Все эти элементы ЭПС ограничены элементарной мембраной толщиной 6-7 нм. Максимальная ширина полостей цистерн может варьировать в широких пределах в зависимости от функциональной активности клетки, минимальная обычно составляет 20 нм.

Элементы ЭПС делят цитоплазму клеток на два непосредственно не связанных между собой компортамента: внутренний отсек, который удерживает вещества полостей, и внешний - гиалоплазму, что имеет большое значение в разграничении работы отдельных ферментных систем и составляет условия для координированного их взаимодействия.

Отличительной чертой гранулярной эндоплазматической сети является то, что со стороны гиалоплазмы мембраны ее покрыты мелкими (20 нм) гранулами - рибосомами. На мембранах рибосомы часто собраны в группы - полисомы, имеющие вид спиралей, розеток или гроздей. Количество рибосом на ЭПС связано с ее синтетической активностью.

Гранулярная ЭПС может быть представлена или редкими разрозненными мембранами, или скоплением мембран (эргастоплазма). Первый тип ЭПС характерен для недифференцированных клеток, или клеток с низкой метаболической активностью, второй - для клеток активно синтезирующих секреторные белки. С элементами гранулярной ЭПС связана только часть синтеза белков клетки, так как для нужд клетки (поддержания и обеспечения жизнедеятельности) белки синтезируются на рибосомах гиалоплазмы. Можно выделить три основных группы белков, синтезируемых на ЭПС: 1) секреторные белки, транспортируемые во внутреннюю, ограниченную мембранами фазу цитоплазмы и поступающие во внеклеточное пространство; 2) основная масса белков клеточных мембран; 3) специфические белки, расположенные во внутренней фазе мембранных органоидов вакуолярной системы и матриксе митохондрий.

Важнейшей функцией гранулярной ЭПС является обновление клеточных мембран. На рибосомах, связанных с элементами этой системы синтезируются все мембранные белки; кроме этого в мембранах гранулярной ЭПС сосредоточены ферменты, обеспечивающие конечные этапы синтеза липидов и их ассиметричное расположение в билипидном слое.

Кроме этого шероховатая ЭПС обладает способностью к активному транспорту различных соединений как по внутримембранной фазе, так и в форме эндоцитозных пузырьков.

На мембранах гладкой ЭПС нет рибосом. Диаметр ее вакуолей и канальцев составляет около 50-100 нм. Большей частью гладкие канальцы образуют скопления, или зоны.

Наиболее важной особенностью гладкой ЭПС является ее мультифункциональный характер. Кроме транспортной, изолирующей и функции синтеза мембранных липидов, общих с функциями гранулярной ЭПС, гладкая ЭПС может транспортировать и накапливать ионы (саркоплазматический ретикулум в поперечно-полосатых мышцах), осуществлять функцию детоксикации продуктов обмена, играет значительную роль в синтезе предшественников стероидных гормонов (клетки коры надпочечников) и других специфических соединений липидной природы, участвует в метаболизме углеводов (отложение гликогена в клетках печени) и др.

Установлена связь гранулярной и гладкой эндоплазматической сети, то есть наблюдается непрерывность перехода между цистернами и канальцами. В этом участке можно обнаружить образование транспортных пузырьков, переносящих новосинтезированные белки и липиды к зоне аппарата Гольджи.

Аппарат Гольджи (назван по имени открывшего его итальянского ученого К.Гольджи) впервые обнаружен в 1898 году в нервных клетках. Усовершенствование методов окраски металлами (методы импеграции солями осмия или серебром) позволило обнаружить этот органоид в других клетках различных тканей животных. В растительных клетках аппарат Гольджи обнаружен с помощью электронной микроскопии.

В световом микроскопе различают две основные формы органоида: сетчатую (имеет вид сложных сетей, ячейки которых связаны друг с другом) и диктиосомную (отдельные участки в форме палочек, зерен, вогнутых дисков, лежащих независимо друг от друга), или компактную и диффузную. Различия форм аппарата Гольджи связывают с функциональным состоянием клетки, со степенью ее дифференцировки или с видовой специфичностью. Сетчатая форма органоида обычно локализована в области ядра, а диктиосомная может

распределятся в гиалоплазме по-разному.

Диктиосомная форма чаще всего наблюдается в клетках растений, беспозвоночных животных и в большинстве клеток эмбриональных тканей. В основной массе тканей взрослого организма позвоночных животных встречается сетевидная форма аппарата. В неполярных клетках она располагается вокруг ядра, в полярных - у активной поверхности клетки. Во время деления клеток сетчатая форма АГ распадается до диктиосом, которые пассивно случайным образом распределяются между дочерними клетками.

Электронно-микроскопические исследования показали, что структура аппарата Гольджи у различных организмов одинакова. Органоид представлен одномембранными структурами, собранными вместе в одной небольшой зоне - это и есть диктиосома. В диктиосоме на расстоянии 20-25 нм в виде стопки находятся плоские мембранные мешки (цистерны), разделенные тонким слоем гиалоилазмы. Отдельная цистерна имеет диаметр около 1 мкм, и переменную толщину: в центре мембраны сближены до 25 нм, а на периферии имеются расширения (ампулы) с различной шириной. Количество цистерн в диктиосоме обычно составляет 5-10, однако у некоторых одноклеточных может достигать 20. Кроме этого в зоне аппарата Гольджи (в периферических участках) наблюдается множество мелких вакуолей.

В зоне диктиосомы различают проксимальный (формирующий, регенераторный) цис-участок и дистальный (зрелый, функциональный) транс-участок, между которыми расположен средний участок. В проксимальном участке, обычно находящемся в тесном контакте с ЭПС, к стопкам цистерн примыкает зона мелких гладких пузырьков и коротких цистерн. В дистальном участке диктиосом к последней плоской цистерне примыкает участок, состоящий из трубчатых элементов и множества мелких вакуолей (часто

окаймленных). В средней части диктиосомы периферия каждой цистерны окружена массой мелких вакуолей диаметром около 50 нм.

Мембранные элементы аппарата Гольджи участвуют в накоплении, химических перестройках, созревании и сортировке продуктов синтезированных в ЭПС. С помощью элементов этого органоида готовые секреты выводятся за пределы клетки. Кроме этого аппарат Гольджи является источником клеточных лизосом.

Лизосомы открыты биохимиком К. Де Дювом в 1955 году с помощью метода дифференциального центрифугирования. Структуры получили название лизосомы в связи с тем, что ферменты, сконцентрированные в них, связаны с литическими функциями. В полости органоида, ограниченного элементарной мембраной, находится около 30-40 гидролитических ферментов: протеиназы, нуклеазы, глюкозидазы, фосфорилазы и сульфатазы, действующих при оптимуме pH, равной 5. Кислотность среды создается за счет наличия в мембране АТФ-зависимой H^+ помпы. Кроме этого, в мембраны лизосом встроены белки-переносчики, для транспорта из лизосом в гиалоплазму продуктов гидролиза.

Лизосомы представляют собой очень полиморфные образования, строение которых можно изучить только с помощью электронного микроскопа. Фракции лизосом состоят из пузырьков диаметром 0,2 – 0,4 мкм, которые ограничены одиночной мембраной толщиной около 7 нм.

По морфологии обычно выделяют четыре основных типа лизосом: первичные лизосомы, вторичные лизосомы, аутофагосомы и остаточные тельца. Такое разнообразие морфологии вызвано тем, что эти частицы участвуют в процессах внутриклеточного переваривания, образуют сложные пищеварительные вакуоли как экзогенного (внеклеточного), так и эндогенного происхождения.

Первичные лизосомы - мелкие мембранные пузырьки диаметром около 100 нм, заполненные бесструктурным веществом, часто плохо отличимые от мелких вакуолей периферии аппарата Гольджи. Доказательством того, что образование лизосом связано с внутриклеточным сетчатым аппаратом, является наличие кислой фосфазы и в лизосомах и в комплексе Гольджи.

Экспериментально установлено, что первичные лизосомы сливаются с фагоцитарными вакуолями с образованием вторичной лизосомы. В случае когда в полости последних накапливаются не переваренные продукты, вторичные вакуоли переходят в остаточные тельца.

Аутолизосомы (аутофагосомы) по морфологии можно отнести к вторичным лизосомам, с той разницей, что в их полости можно наблюдать фрагменты или целые цитоплазматические структуры (митохондрии, элементы ЭПС, рибосомы, гранулы гликогена и т.т.).

Лабораторная работа № 1

Ультраструктура эндоплазматического ретикулума

Ход работы

1. Изучите строение эндоплазматического ретикулума, используя микрофотографии (Атлас, с. 26 – 30, рис. 4.1, 4.2, 4.3, 4.4, 4.5). Рассмотрите внимательно микрофотографии гранулярной и агранулярной эндоплазматической сети (рис. 4.2, 4.3). На микрофотографии 4.3 видны плоские параллельно упакованные цистерны гранулярной эндоплазматической сети, местами видны расширения цистерн и мелкие пузырьки. На поверхности всех этих элементов четко видны гранулы рибосом. Кроме этого на снимке виден фрагмент митохондрии. На этой же микрофотографии можно рассмотреть трубочки гладкой эндоплазматической сети (рис. 4.3 Б).

На следующей микрофотографии (рис. 4.5) виден фрагмент

ЭПС в тангенциальном сечении. Наружная поверхность цистерн покрыта рибосомами, четко прослеживается их организация в спиральные полисомы.

2. Изучите схему накопления и транспорта белков в ЭПС (рис.4.9).

1. Найдите основные компоненты эндоплазматической сети (цистерны, рибосомы, полисомы). Зарисуйте схемы ЭПС разных типов. Обозначьте: плоские цистерны и пузырьки, мембрану, рибосомы, полисомы, синтезированные вещества.

Лабораторная работа № 2

*Аппарат Гольджи в клетках спинального ганглия котенка (*Felis catus*).*

В спинальных ганглиях или спинномозговых узлах, которые находятся по ходу задних корешков спинного мозга, локализируются чувствительные нервные клетки. Ганглий снаружи покрыт капсулой из соединительной ткани, от которой внутрь узла отходят тонкие прослойки.

При малом увеличении микроскопа видно, что фиксированные импегрированные осмиевой кислотой нервные клетки выглядят по-разному. Некоторые из них полностью окрашены в чёрный цвет и аппарат Гольджи в них практически не виден. В других клетках уже при малом увеличении видно ядро и светлая цитоплазма, на светлом фоне которой видны чёрные "ниши".

При работе на большом увеличении видно, что в некоторых клетках обозначается петлистая сеть, локализованная вокруг ядра. Она состоит из выгнутых, соединенных друг с другом нитей и

перекладин. Иногда эта сеть плотно прилегает к ядру, в других случаях находится на некотором расстоянии от него.

В части клеток аппарат Гольджи не образует сети, а состоит из отдельных фрагментов (палочки, чешуйки и т.д.) разнообразной формы, которые не связаны между собой и в виде отдельных темных структур разбросаны почти по всей цитоплазме клетки.

На препарате хорошо видны светлые почти бесструктурные ядра, на фоне которых четко различимы ядрышки серо-жёлтого цвета. Клетки имеют овальную форму, так как отростки при таком способе обработки ткани не видны.

Ход работы

1. Рассмотрите готовый препарат среза спинального ганглия. На малом увеличении найдите нейроны, у которых четко видны границы клетки, ядро и светлая цитоплазма. Поместите их в центр поля зрения и переведите микроскоп на большое увеличение.

2. Найдите и изучите сетчатую и диктиосомную формы организации аппарата Гольджи. Обратите внимание на форму клеток, морфологию ядра, окраску ядрышка.

3. Зарисуйте несколько клеток разных типов. Обозначьте: цитоплазму, ядро, ядрышко, аппарат Гольджи (сетчатая и диктиосомная форма), соединительную ткань.

Лабораторная работа № 3

Ультраструктура аппарата Гольджи

Ход работы

1. Рассмотрите микрофотографии аппарата Гольджи различных организмов (Атлас, с. 32 – 38, рис. 4-13, 4-14, 4-16).

Обратите внимание на характерные черты строения этой органеллы. На ультратонких срезах под электронным микроскопом видно, что общий план строения комплекса Гольджи одинаков. Отличается морфология только незначительными деталями.

На электронной фотографии животной клетки видны параллельные уплощенные цистерны, слегка изогнутые, с отпочковывающимися пузырьками на периферии (рис. 4.13). В растительных клетках АГ представлен диктиосомами у которых наблюдаются цистерны с сильно расширенными концевыми участками (рис.4.14).

1. Изучите схемы объемной реконструкции и разреза аппарата Гольджи (рис. 4.15).

3. Зарисуйте схемы диктиосом разных видов. Обозначьте: цистерны в виде дисков и перфорированные, секреторную вакуоль, периферические пузырьки, цис- и транс- зоны, эндоплазматическую сеть.

Лабораторная работа № 4

Лизосомы

Ход работы

1. Рассмотрите микрофотографии фрагментов клеток (Атлас, с. 40 – 41, рис.4.26 Б, 4.27) На микрофотографиях представлены фрагменты клеток со скоплением лизосом. Причем, видно разнообразие их морфологической организации. Первичные лизосомы представляют собой мелкие мембранные пузырьки размером 100 нм с гомогенным содержимым, локализованный рядом с аппаратом Гольджи.

Вторичные лизосомы образуются из первичных или в итоге

автолиза, или в связи с процессом фагоцитоза.

Первичные лизосомы значительно меньших размеров, чем вторичные. Отличаются плотным гомогенным содержимым с узким светлым ободком по периферии. По мере дифференциации первичных лизосом в них появляются мелкие вакуоли, эти элементы различной величины, плотности и формы.

Во вторичных лизосомах автолитического типа (аутолизосомах) можно различить гранулы, множественные вакуоли разной степени плотности, мембранные образования (остатки крист митохондрий, элементы ЭПС). Найдите разные типы лизосом. Обратите внимание на их отличительные черты (размеры, гомогенность внутреннего содержимого, электронную плотность).

2. Изучите схему литической системы клетки (рис. 4.26 А). Обратите внимание на взаимосвязь одномембранных компонентов клетки.

3. Зарисуйте схему образования и функционирования лизосом. Обозначьте: ЭПС, аппарат Гольджи, первичную и вторичную лизосомы, фагосому, вторичную лизосому, аутолизосому, остаточное тельце.

Лабораторное занятие № 8.

Митохондрии

Материалы и оборудование: микроскоп, электронные микрофотографии митохондрий, постоянные препараты клеток печени амфибии, клеток кишечника аскариды.

Митохондрии характерны для цитоплазмы практически всех эукариотических клеток. Они представляют собой гранулярные или нитевидные органоиды. Впервые описаны в 1850 году Келликером в мышечных клетках насекомых. Детальное изучение митохондрий было проведено Альтманом в конце 19 в. В 1898 г. Михаэльс показал, что они играют роль в дыхании: в его опытах митохондрии вызывали изменение цвета окислительно-восстановительных индикаторов.

Митохондрии обладают достаточно большой плотностью и их можно наблюдать в живых клетках. В живых клетках митохондрии могут перемещаться, сливаться друг с другом. Форма митохондрий, их размеры, число и локализация в различных клетках варьирует в довольно широких пределах и зависит в основном от функциональной активности клетки.

По форме митохондрии могут быть шаровидными, палочковидными, нитчатыми, гантелеобразными даже в пределах одной клетки.

Количество митохондрий зависит от вида организма, типа клеток и их функциональной нагрузки. Так, одиночные гигантские митохондрии описаны для

одноклеточных зеленых организмов (*Polytomella*, *Chlorella*) и простейших (*Trypanosoma*). В соматических клетках млекопитающих их число колеблется от 100 до 2000 (в клетках печени около 200, что составляет около 20% объема цитоплазмы). Больше всего митохондрий в ооцитах (300000) и у гигантской амобы *Chaos chaos* (до 500000). В клетках растений число митохондрий меньше, чем в клетках животных, так как часть их функций могут выполнять хлоропласты.

Локализация митохондрий в клетках может быть различной. С одной стороны их расположение обуславливается топографией цитоплазматических структур и включений, с другой стороны митохондрии обычно скапливаются вблизи тех участков цитоплазмы, где необходима АТФ (вблизи миофибрилл скелетных мышц, у основания ресничек, в синапсах нервных клеток и т.п.).

Толщина митохондрий у большинства клеток относительно стабильна - около 0,5 мкм. Длина значительно варьирует, так, средняя величина составляет 1-2 мкм, а максимальная у нитчатых форм может достигать 7-60 мкм.

С помощью электронного микроскопа установлено, что эти органоиды имеют сложную внутреннюю структуру. Они ограничены двумя мембранами. Наружная (толщина 7 нм) не связана с другими мембранами цитоплазмы, замкнута сама на себя, образуя мембранный мешок, и обычно имеет ровные контуры. Внутренняя мембрана образует впячивания внутрь митохондрий, которые чаще всего имеют вид плоских гребней - крист. У простейших, одноклеточных водорослей и в некоторых клетках растений и животных внутренние мембраны имеют впячивания в виде трубок - трубчатые кристы.

Кристы не полностью перегораживают полость митохондрии, не нарушая целостность матрикса. Ориентация крист

относительно продольной оси митохондрий для разных типов клеток различна. Так, возможна перпендикулярная ориентация (клетки печени, почек), продольная в некоторых клетках (сердечная мышца) и вообще не выраженная (крисы могут изгибаться, ветвиться или образовывать пальцевидные отростки).

Внутренняя и наружная мембраны разделены межмембранным пространством шириной 10-20 нм.

Внутренняя полость митохондрий заполнена тонкозернистым гомогенным матриксом, в котором можно наблюдать тонкие нити толщиной 2-3 нм (молекулы ДНК), гранулы размером 15-20 нм (митохондриальные рибосомы) и крупные гранулы - 20-40 нм (отложения солей магния и кальция).

Основной функцией митохондрий является синтез молекул АТФ и вся структурная организация органоида подчинена ее выполнению. Так, за счет складок внутренней мембраны, в которую вмонтированы элементы электрон-транспортной цепи и фосфорилирования, достигается увеличение ее поверхности. В матриксе находятся растворимые ферменты - дегидрогеназы цикла Кребса.

Лабораторная работа № 1 ***Митохондрии в клетках печени амфибии.***

Ход работы

1. Поместите препарат клеток печени амфибии на предметный столик микроскопа. На малом увеличении найдите на препарате выделенный линиями и слегка окрашенный четырехугольный сектор. В данном секторе найдите объект - фрагмент ткани бледно-розового цвета, поместите его в центр поля зрения. Переведите микроскоп на

большое увеличение.

2. При большом увеличении на препарате видны бледно-розовые клетки, имеющие многоугольную форму (пяти-, шестиугольную), в каждой из которых имеется ядро (округлое, светлое, желто-коричневое). Между рядами печеночных клеток можно найти широкие кровеносные капилляры, ограниченные одним слоем веретеновидных клеток, в просветах которых наблюдаются овальные клетки эритроцитов.

В цитоплазме клеток печени на бледном желтоватом фоне чётко выступают розовые митохондрии, имеющие круглую форму, иногда наблюдаются короткие палочки. Митохондрии рассеяны в цитоплазме в виде одиночных тел, иногда могут выстраиваться в короткие цепочки из нескольких "зёрен".

3. Зарисуйте несколько клеток. Обозначьте: ядро, цитоплазму, митохондрии.

Лабораторная работа № 2

Митохондрии в эпителиальных клетках кишечника аскариды (*Ascaris lumbricoides*).

На большом увеличении в клетках видны округлые ядра бледно-желтого цвета, расположенные ближе к одному из полюсов клетки. В ядрах четко различимы более темные ядрышки. На светлом желтоватом фоне цитоплазмы видны ярко окрашенные в темный розовый цвет митохондрии, они могут образовывать скопления в области ядра, имеют овальную или палочкообразную форму, иногда образуют цепочки.

Ход работы

1. Поместите препарат поперечного среза кишечника аскариды на предметный столик микроскопа. На малом увеличении найдите на препарате выделенный линиями и слегка окрашенный четырехугольный сектор. В данном

секторе найти объект - извилистую линию желтоватого цвета, образованную рядом вытянутых клеток. Вытянутые клетки – это клетки всасывающего эпителия, образующие стенку кишечника. Найдите наиболее прозрачный участок препарата, состоящий из неповрежденных клеток. Поместите его в центр поля зрения.

2. Рассмотреть клетки всасывающего эпителия на большом увеличении. Найдите ядра, митохондрии, обратите внимание на их расположение в клетке, форму и окраску.

3. Зарисуйте несколько клеток. Обозначьте: ядро, ядрышко, цитоплазму, митохондрии.

Лабораторная работа № 3

Ультраструктура митохондрий (микрофотографии, схема строения).

На электронных фотографиях митохондрий можно рассмотреть их структурную организацию. Довольно четко видны обе мембраны митохондрий: гладкая наружная отделена от складчатой внутренней, как правило, светлой наружной камерой.

Ход работы

1. Рассмотрите микрофотографии митохондрий различных клеток (Атлас, с. 45- 47, рис. 5.3, 5.4, 5.6, 5.8, 5.9). Обратите внимание на строение митохондрий клеток печени лягушки (рис. 5.3). Отметьте особенности их внутренней организации. Митохондрии клеток печени имеют округлую или слегка овальную форму. Наружная мембрана близко подходит к внутренней. Кресты короткие, доходят до середины матрикса, их число невелико.

Внутреннее пространство крист более светлое. Матрикс плотный, заполнен мелкими неравномерно распределенными зернами, иногда встречаются более плотные включения округлой формы.

2. В клетках соединительной ткани яичника хомячка (рис. 5.9) митохондрии овальные, вытянутые. В них четко видны параллельные друг другу, расположенные перпендикулярно продольной оси митохондрии, кристы. Кристы крупные, почти достигают противоположной стенки. Внутреннее пространство светлое. Матрикс четко структурирован, заполнен мелкими, четко различимыми зернами.

3. Клетки коркового слоя надпочечников крысы (рис. 5.8) имеют митохондрии с кристами виде трубочек. Это структуры, похожие на округлые мешки, заполненные мелкими пузырьками. Размер митохондрий различен. Вся их внутренняя часть наполнена сильно извитыми трубчатыми - кристами, которые на поперечном срезе выглядят как светлые пузырьки. Матрикс светлый, прозрачный, тонко структурирован. Такой тип крист встречается в митохондриях органов, вырабатывающих стероидные гормоны.

4. Внимательно рассмотрите общий вид митохондрии на ультратонком срезе (рис. 5.6). Сравните микрофотографию со схемой строения митохондрии (рис. 5.5).

5. Зарисуйте общую схему строения митохондрий. Обозначьте внутреннюю и наружную мембрану, матрикс, ДНК, кристы, рибосомы, гранулы.

Лабораторное занятие № 9.

Пластиды

Материалы и оборудование: микроскоп, предметные и покровные стекла, препаровальные иглы, капельница с водой, капельница со сладкой водой (1-2 чайные ложки сахара на стакан воды), пинцет, раствор J_2 в KJ ; растения элодеи канадской, шпината, традесканции вергинской, культура спирогиры; зигнемы, постоянный препарат хламидомонады, плоды рябины, томатов, шиповника, ландыша; электронные микрофотографии хлоропластов.

Пластиды - это двумембранные органоиды, характерные для всех фотосинтезирующих эукариотических организмов. Впервые описаны А.Левенгуком в 1676 году.

Каждая пластида имеет собственную оболочку, состоящую из двух элементарных мембран толщиной около 7 нм. Внутри пластид различают мембранную систему разной сложности и строму (матрикс), в которой находится собственная система синтеза белка (кольцевая молекула ДНК, РНК, рибосомы). Зрелые пластиды классифицируются на основании содержания в них пигментов (хлоропласты, хромопласты, лейкопласты).

Основной фотосинтезирующей структурой является хлоропласт. Их количество не одинаково у разных видов. В клетках одноклеточных организмов может быть всего один хлоропласт (хламидомонада, хлорелла); в одной клетке мезофилла листа в среднем насчитывается 30-50 хлоропластов, а в гигантских клетках столбчатой ткани листа махорки их количество может достигать 1000.

Хлоропласты растений обычно имеют форму диска диаметром 4-5 мкм, и располагаются в цитоплазме параллельно клеточной стенке. Наибольшее разнообразие форм (пластинчатые, бокаловидные, звездчатые, лентовидные и т.д.) характерно для водорослей, хлоропласты которых могут достигать

длины до 50 мкм.

Внутренняя структура хлоропласта довольно сложна. Наружная гладкая мембрана отделена от внутренней межмембранным пространством шириной 20-30 нм. Внутренняя мембрана образует сложную систему. В строме находятся плоские дискообразные мембранные мешки с межмембранным пространством 20-30 нм (тилакоиды граны), собранные в стопки, как монеты, - граны (их количество в хлоропластах растений может достигать 40-60). Число тилакоидов в гране изменяется от нескольких единиц до 50. Отдельные граны связаны между собой мембранными структурами шириной 20 нм, называемыми тилакоидами (ламеллами) стромы. Это производные (впячивания) внутренней мембраны, которые пронизывают почти всю строму и лежат параллельно друг другу.

В мембраны тилакоидов стромы и особенно тилакоидов граны встроены элементы электронтранспортной цепи и светочувствительные пигменты. В строме, кроме вышеперечисленной системы синтеза белка, находятся ферменты фиксации CO_2 и цикла Кальвина, а также гранулы ассимиляционного крахмала и липидные капли.

Лейкопласты - непигментированные пластиды. Отличаются от хлоропластов отсутствием развитой внутренней мембранной (ламелярной) системы. Встречаются в клетках запасющих тканей.

Из-за неопределенной

морфологии их трудно отличить от пропластид и митохондрий. В проламелярных телах лейкопластов могут накапливаться различные вещества запаса, а в строме накапливаются зерна вторичного крахмала. В некоторых запасющих тканях накопление крахмала в лейкопластах приводит к образованию амилопластов - пластид полностью заполненных гранулами

крахмала.

Хромопласты образуются из хлоропластов и, значительно реже - из лейкопластов. Имеют желтую или оранжевую окраску за счет накопления каротиноидов. Фактически это дегенерирующие формы пластид, подвергающиеся разрушению внутримембранного комплекса.

Предшественниками высокодифференцированных пластид у растений являются пропластиды. Данные структуры характерны для меристематических клеток. Это мельчайшие органоиды, размеры которых находятся за пределами разрешающей способности светового микроскопа и обнаруженные только с помощью электронной микроскопии. Пропластиды окружены двойной мембраной, по мере дифференциации клетки их размеры увеличиваются, внутренняя мембрана образует тилакоиды (ламелярную систему). Весь процесс развития различных видов пластид в виде идущего в одном направлении ряда смены форм: пропластида, лейкопласт, хлоропласт, хромопласт.

Лабораторная работа № 1

Хлоропласты в клетках листа шпината. (*Spinacia oleracea* L.).

Клетки мезофилла листа шпината на срезе имеют округлую форму, хорошо видны межклетники. В клетках много хлоропластов. Пластиды имеют округлую или овальную форму, иногда встречаются пластиды с перетяжкой посередине. В дальнейшем по ней может произойти деление пластиды.

При малом увеличении пластиды имеют почти равномерную окраску. При большом можно наблюдать зернистость, т.к. сквозь прозрачную оболочку пластиды просвечивают многочисленные граны.

Ход работы

1. Приготовьте препарат мезофилла листа шпината. Для этого сделайте срез верхней стороны листа шпината параллельно его поверхности. С помощью препаровальной иглы перенесите ткань в каплю воды на предметное стекло, накройте покровным.

2. Найдите наиболее прозрачную часть препарата и рассмотреть при малом увеличении микроскопа. Обратить внимание на форму клетки, расположение органоидов в ней.

3. Переведите микроскоп на большое увеличение, найдите хлоропласты, выпавшие из перерезанных клеток и свободно лежащие в воде. Изучить их строение.

3. Зарисуйте несколько клеток. Обозначить: клеточную стенку, цитоплазму, хлоропласт, грани.

Лабораторная работа № 2

Ультраструктура хлоропластов

Ход работы

2. Рассмотрите микрофотографию хлоропласта (Атлас, с.57). Обратите внимание на форму органоида.

3. Изучите внутреннюю организацию хлоропласта, сравните с приведенной схемой органоида (рис. 5.29). На микрофотографии видно, что пластида окружены оболочкой из двух мембран, разделенных небольшим пространством. В строму погружены многочисленные грани, состоящие из большого числа дисковидных тилакоидов. Грани соединены тилакоидами стромы, которые имеют вид длинных прямых или слегка изогнутых двойных мембран. В строме (матриксе) находятся многочисленные мелкие гранулы - рибосомы. Кроме этого, можно найти довольно крупные округлые глобулы

- это жировые капли (осьмиофильные гранулы), и светлые овальные структуры - отложения первичного, или ассимиляционного, крахмала.

2. Зарисуйте схему строения хлоропласта. Обозначить: наружную и внутреннюю мембраны, тилакоиды стромы и граны, ДНК, рибосомы, строму, зерна крахмала, жировые капли.

Лабораторная работа № 3

Обнаружение ассимиляционного крахмала в клетках листа элодеи (*Elodea canadensis* Michx.)

При хорошем освещении в хлоропластах происходит активный фотосинтез и образуется большое количество ассимиляционного крахмала, который выявляется с помощью йодной реакции. Данный реактив убивает клетку, хлоропласты разбухают. Внутри некоторых хлоропластов можно увидеть зёрна тёмно-синего или тёмно-фиолетового цвета - это ассимиляционный крахмал, окрашенный йодом. Белковая строма, окружающая крахмал, в результате реакции становится бурой.

Ход работы

1. Приготовьте препарат листа элодеи. Для этого пинцетом отделите лист элодеи (предварительно выдержанной на свету), поместите в небольшую каплю воды на предметное стекло, добавьте каплю раствора йода в йодистом калии. Ассимиляционный крахмал легче всего обнаружить в клетках у основания листа, куда реактив проникает в первую очередь и где крахмал сохраняется дольше. Накройте покровным стеклом.

2. Рассмотрите препарат при малом увеличении микроскопа. Зарисуйте схему строения листа, показав на ней срединную жилку, межклетчатки, зубчики по краю листа.

3. Переведите микроскоп на большое увеличение. Найдите хлоропласты с ассимиляционным крахмалом.

3. Зарисуйте 3-4 клетки листа элодеи близ средней жилки с поверхности (в плане) и в оптическом разрезе. Обозначить: оболочку клетки, постенный слой цитоплазмы, хлоропласты, хлоропласты с гранулами ассимиляционного крахмала.

Лабораторная работа № 4.

Хромопласты в клетках околоплодников зрелых плодов рябины (Sorbus aucuparia L.), томатов (Lycopersicum esculentum Mill.), шиповника (Rosa canina L.), ландыша (Convallaria majalis L.) и корнеплодов моркови (Daucus carota L.),

При созревании плодов обычно происходит разъединение клеток, т.к. растворяются пектиновые вещества, находящиеся между ними. Этот процесс называется мацерацией. Такие клетки имеют округлые, овальные или слегка угловатые очертания. Клетки тонкостенные, богатые клеточным соком, границы между цитоплазмой и вакуолями практически не видны.

В цитоплазме расположены многочисленные жёлтые пластиды - хромопласты. Если в клетке видно ядро, то пластиды в основном локализуются вокруг него.

У разных растений пластиды различаются по размерам и форме. У ландыша, в некоторых клетках шиповника хромопласты по форме почти не отличаются от хлоропластов, из которых они образовались. У рябины они имеют игольчатую форму, так как образующийся кристалл каротина растягивает оболочку хромопласта. В клетках томатов наряду с пластидами, имеющими округлые очертания и содержащие небольшие кристаллы,

встречаются и одиночные довольно крупные кристаллы каротина.

Сильная кристаллизация каротина, накапливающегося в хромопластах, происходит в клетках корнеплодов моркови. Кристаллы разрушают оболочку пластиды и свободно располагаются в цитоплазме клеток.

Ход работы

1. Приготовьте последовательно препараты мякоти плодов. Препаровальной иглой разрушите кожуру плода, затем перенесите небольшой кусочек мякоти в каплю воды на предметное стекло, слегка размешайте, чтобы не было комков. Клетки очень тонкостенные, поэтому покровное стекло опустите осторожно, чтобы на оболочках не образовались складки.

2. Рассмотрите препараты клеток околоплодников плодов рябины, томата, ландыша и гипантия шиповника на малом и большом увеличении. Обратите внимание на форму и строение клеток, форму хромопластов.

3. Сделайте тонкий поперечный или продольный срез корнеплода моркови. Поместите его в каплю воды на предметное стекло, накройте покровным. Рассмотрите на малом и большом увеличении. Найдите кристаллы каротина.

4. Зарисуйте по 2-3 клетки каждого из препаратов. Обозначьте: оболочки клеток, цитоплазму, вакуоль, ядро, хромопласты, кристаллы каротина.

Лабораторная работа № 5

Лейкопласты в клетках кожицы листа традесканции виргинской (Tradescantia virginiana L.)

Бесцветные пластиды — лейкопласты — часто встречаются в клетках эпидермиса листьев многих растений. Удобным объектом для их наблюдения служат листья традесканции виргинской.

Ход работы

1. Приготовьте препарат эпидермиса листа традесканции виргинской. Для приготовления препарата лучше брать молодые листья. Лист традесканции возьмите в левую руку между большим и указательным пальцем, перегните, срежьте лезвием (или снимите пинцетом) стороны листа кусочек эпидермиса. Сорванный эпидермис перенесите на предметное стекло в каплю слабого раствора сахарозы. Раствор сахарозы применяют потому, что в чистой воде лейкопласты быстро набухают и расплываются.

2. Препарат рассмотрите при малом и большом увеличении микроскопа. Клетки эпидермиса листа крупные, в основном многоугольные, плотно прилегающие друг к другу. При большом увеличении во многих клетках видно ядро. Оно окружено сероватым, зернистым слоем цитоплазмы, тяжи которой отходят к пристеночному слою. Вокруг ядра (в цитоплазматическом кармане) и в тяжах цитоплазмы располагаются мелкие шаровидные тельца, сильно преломляющие свет. Это - лейкопласты. Коэффициенты преломления лучей света у лейкопластов, ядра и цитоплазмы почти одинаковые, поэтому пластиды лучше рассматривать при закрытой диафрагме (можно опустить конденсор).

Если препарат приготовлен из нижнего эпидермиса, то на нем можно видеть устьица. Устьице состоит из двух замыкающих клеток, обращённых друг к другу вогнутыми внутренними сторонами; между ними образуется межклетник - устьичная щель. Замыкающие клетки содержат хлоропласты.

3. Зарисуйте несколько клеток эпидермиса. Обозначьте: оболочки клеток, ядро, цитоплазму, лейкопласты, замыкающие

клетки устьиц, хлоропласты.

Лабораторная работа № 6

Хлоропласты в клетках хламидомонады (Chlamidomonas sp.)

Многочисленные виды этого рода обитают в лужах на глинистых почвах, канавах и других мелких водоемах. При их массовом размножении вода нередко приобретает зеленую окраску. Хламидомонады – одноклеточные подвижные организмы, способные к фотосинтезу. Они содержат один крупный чашевидный хлоропласт. Поскольку хламидомонады активно двигаются в водной среде, рассмотреть их строение можно в неподвижном состоянии. Для этого необходимо воспользоваться готовым постоянным препаратом.

Ход работы

1. Рассмотрите препарат хламидомонады при малом и большом увеличении микроскопа. На препарате можно видеть, что клетки хламидомонады мелкие, шаровидной или эллипсоидной формы со слегка заостренным концом, обращенным при движении вперед и называемым передним. Снаружи клетки покрыты оболочкой, нередко отстающей от протопласта на его заднем конце. Под оболочкой располагается протопласт. Он представлен цитоплазмой, в которую заключены ядро, хлоропласт, светочувствительный глазок, пульсирующие вакуоли. Наиболее заметная часть клетки – хлоропласт, который располагается в самом наружном постенном слое цитоплазмы и чаще всего имеет чашевидную форму с сильно утолщенным дном. Отверстие чаши хлоропласта обращено к переднему концу клетки. Дно чаши содержит один или несколько пиреноидов, окруженных крахмалом. В центре клетки, в цитоплазме располагается ядро. Обычно в передней части клетки можно видеть

светочувствительный глазок, или стигму, ярко-красного цвета и пульсирующие вакуоли. От переднего конца клетки отходят два тончайших нитевидных выроста - жгутика, с помощью которых клетка активно перемещается в воде.

2. Зарисуйте хламидомонаду, обозначьте оболочку клетки, цитоплазму, ядро, хлоропласт, пиреноиды, стигму, жгутики.

Лабораторная работа № 7

Хлоропласты в клетках спирогиры (Spirogyra sp.)

Спирогира встречается в стоячих или медленно текущих водоемах, часто образует большие массы тины ярко-зеленого цвета. Ярко-зеленые нити спирогиры составлены длиннocyлиндрическими клетками с хорошо заметной оболочкой.

Ход работы

1. Приготовьте препарат участка нити спирогиры. Препаровальной иглой отделите небольшой участок нити спирогиры и перенесите в каплю воды на предметное стекло, накройте покровным стеклом. (Можно использовать готовый препарат).

2. Рассмотрите препарат на малом и большом увеличении. При малом увеличении видно, что нити спирогиры состоят из длинных цилиндрических клеток с хорошо различимой толстой оболочкой. Полость клетки заполнена большой вакуолью. В пристеночном слое цитоплазмы располагаются лентовидные спирально закрученные хлоропласты с городчатыми или слегка рассеченными краями. Число хлоропластов у разных видов спирогиры различно. Для рассмотрения лучше выбирать нити, клетки которых содержат не более двух хлоропластов с несколько

растянутыми витками. По средней линии хлоропласта располагаются многочисленные пиреноиды (сине-зеленого цвета на фиксированном препарате). Они плохо заметны, если в строме хлоропласта много крахмала.

В центре клетки нередко можно видеть ядро. Оно окружено цитоплазматическим ядерным кармашком, соединенным тонкими тяжами с постенным слоем цитоплазмы.

3. Зарисуйте 2-3 клетки спирогиры. Обозначить: оболочку клетки, цитоплазму, ядро, цитоплазматический карман, хлоропласт, пиреноиды.

Раздел контроля

Вопросы к экзамену по цитологии

1. Цитология как наука. Место цитологии в системе биологических наук, ее связь с другими науками. Клетка — открытая живая система.
2. Изобретение микроскопа и развитие цитологии в XVII и XVIII веках.
3. Развитие цитологии в XIX веке. Открытие структурных элементов клетки. Создание и развитие клеточной теории. Цитологические исследования во второй половине XIX века. Работы А. Шимпера, Р. Альтмана, К. Гольджи и др.
4. Развитие цитологии в XX веке. Достижения электронной микроскопии. Современное состояние клеточной теории. Главные направления современной цитологии.
5. Методы изучения клетки. Световая микроскопия. Темнопольная микроскопия.

6. Прижизненное изучение клеток. Прижизненное окрашивание, фазово-контрастный, интерференционный, поляризационный микроскопы. Флуоресцентная микроскопия. Культура клеток. Микрохирургия. Фото- и киносъемка.
7. Изучение фиксированных клеток. Фиксаторы, их химический состав и применение. Изготовление временных и постоянных препаратов, основные виды красителей и окрашивание препаратов.
8. Методы гистохимии (цитохимии). Ультрафиолетовая микроскопия. Цитофотометрия. Авторадиография.
9. Электронная микроскопия. Методы контрастирования клеток. Ультрамикротомия. Метод замораживания-скалывания.
10. Общий план строения клетки. Элементарные структуры клетки.
11. Структура клеточных мембран, их химический состав. Модели биологических мембран. Гипотеза Робертсона.
12. Особенности строения плазмалеммы и ее функции.
13. Транспорт веществ через плазматическую мембрану.
14. Транспорт веществ клетку и из нее в мембранной упаковке. Специфический и неспецифический эндоцитоз. Экзоцитоз.
15. Межклеточные контакты и связи.
16. Оболочка клеток растений, химический состав и субмикроскопическая структура. Биологическая роль оболочки.
17. Образование и рост клеточной оболочки. Роль фрагмопласта и диктиосом в ее формировании.
18. Первичная оболочка, ее текстура. Первичные поровые поля. Рост оболочки.
19. Текстура вторичной оболочки. Поры, их типы и значение. Скульптурные утолщения клеточных оболочек.
20. Вторичные изменения химического состава и свойств оболочек: одревеснение, опробковение, кутинизация, ослизнение, минерализация, биологическое значение этих процессов. Использование человеком веществ оболочек растительных клеток.
21. Клеточная оболочка грибов и прокариотических клеток.

22. Цитоплазма. Гиалоплазма — матрикс цитоплазмы. Химический состав и физико-химические свойства гиалоплазмы.
23. Цитоскелет. Микрофиламенты, промежуточные филаменты, их химический состав, организация и функции. Строение мышечных фибрилл.
24. Микротрубочки, их строение, химический состав и функции в клетке. Белки-транслокаторы. Роль микротрубочек в образовании веретена деления клетки, функции веретена деления.
25. Субмембранный комплекс поверхностного аппарата. Пелликула простейших. Спектриновая сеть эритроцитов. Реснички и жгутики: ультратонкая организация и функции. Жгутики прокариот.
26. Рибосомы. Строение рибосом, их химическая организация и функции. Общая схема биосинтеза белка. Роль разных типов РНК в синтезе полипептида.
27. Клеточный центр. Центриоли, их организация, локализация в клетке и функции. Репликация центриолей. Центриольный цикл.
28. Гранулярная эндоплазматическая сеть, ее строение и функции. Синтез растворимых белков. Синтез клеточных мембран.
29. Гладкая эндоплазматическая сеть, ее строение и функции.
30. Комплекс Гольджи, организация и функции. Выведение секреторных продуктов, образование лизосом. Роль комплекса Гольджи в формировании цитоплазматической мембраны и клеточной оболочки.
31. Лизосомы, их морфология и химическая организация. Первичные и вторичные лизосомы. Ферменты лизосом. Гетерофагия и автофагия. Автолиз.
32. Центральная вакуоль клеток растений и грибов, ее образование и функции в клетках. Взаимоотношения между мембранными системами клетки.
33. Митохондрии, их морфологическая и ультраструктурная организация и функции. Гипотезы происхождения и эволюция митохондрий в системе клетки эукариот.

34. Хлоропласты, их морфология и ультраструктура. Пигменты. Матрикс хлоропластов, его характеристика, локализация ДНК, РНК, рибосом. Функции хлоропластов.
35. Хромопласты, их строение, локализация и функции. Лейкопласты, их строение и функции.
36. Онтогенез и функциональные перестройки пластид, пропластиды. Гипотезы происхождения пластид.
37. Включения. Эргастические вещества и их образование. Катаболиты. Пигментные включения.
38. Ядро интерфазной клетки. Роль ядра в жизнедеятельности клетки. Опыты Гамерлинга.
39. Основные структурные и функциональные компоненты ядра. Хроматин. Химический состав хроматина. ДНК хроматина. Гетерогенность состава ДНК. Универсальность и видовая специфичность ДНК.
40. Белки хроматина. Гистоновые и негистоновые белки, их особенности и функции. Структурная организация хроматина.
41. Хромосомы. Общее строение, типы и формы митотических хромосом. Кариотип. Видовая специфичность кариотипа.
42. Ядрышко. Типы ядрышек. Ультраструктурная организация ядрышка. Химический состав. Синтез РНК, процесс транскрипции. Формирование субъединиц рибосом в ядрышке, выход их в цитоплазму.
43. Ядерная оболочка, строение и функции. Связь ядерной оболочки с цитоплазматическими структурами и хромосомами. Происхождение ядерной оболочки.
44. Строение ядерных поровых комплексов и их функции.
45. Кариоплазма. Ядерный белковый матрикс, ламина; их структура и функциональное значение.
46. Особенности строения клеток, выполняющих различные функции в многоклеточном организме.
47. Особенности строения клеток разных систематических групп организмов.

48. Клеточный цикл. Характеристика клеточного (митотического) цикла, его длительность у одноклеточных и многоклеточных организмов. Периоды клеточного цикла в интерфазе: пресинтетический, синтетический, постсинтетический и их характеристика.
49. Клеточная гибель. Некроз. Апоптоз.
50. Деление клетки. Основные типы деления. Биологическое значение воспроизведения клеток. Бинарное деление прокариотических клеток.
51. Митотическое деление. Фазы митоза, их характеристика.
52. Типы митоза. Понятие о плевромитозе и ортомитозе. Амитоз.
53. Эндорепродукция. Соматическая полиплоидия. Политения. Гигантские (политенные) хромосомы личинок двукрылых, хромосомы типа "ламповых щеток", особенности их строения и функционирования.
54. Эндомитоз. Патология митоза; факторы, вызывающие патологические изменения в клетке во время митоза.
55. Мейоз. Определение мейоза, его отличие от митоза. Первое деление мейоза (редукционное). Профаза и ее стадии. Характеристика метафазы, анафазы. Второе деление мейоза.
56. Типы мейоза: зиготный (исходный), споровый (промежуточный), гаметный. Место мейоза в жизненном цикле различных организмов.

Контрольные работы

Контрольная работа № 1. История развития цитологии. Методы цитологических исследований
Вариант 1.

1. В чем заключается принцип фазово-контрастной микроскопии?
2. Что означает понятие «гомологичность клеток»? Приведите конкретные примеры.

3. Под плазмалеммой клетки на электронной микрофотографии видны многочисленные мелкие светлые пузырьки. Что это за структуры и с каким процессом они связаны?
4. Изобразите схематически (показав 4–5 остатков мономера) строение амилопектина. На схеме покажите, как осуществляется ветвление цепей за счет образования 1,6-гликозидных связей.
5. В клетках хорошо развита гранулярная эндоплазматическая сеть и комплекс Гольджи. Какую основную функцию выполняют эти клетки?

Контрольная работа № 1. История развития цитологии. Методы цитологических исследований
Вариант 2.

1. Что позволяет изучать сканирующий электронный микроскоп?
2. Кто и когда сформулировал клеточную теорию? Перечислите основные положения клеточной теории.
3. Взаимодействие глицерола с высшими карбоновыми кислотами, фосфорной кислотой и малыми органическими молекулами (холин) приводит к образованию фосфолипидов. Запишите уравнение реакции образования фосфолипида.
4. В клетках печени происходит активный синтез гликогена и белков. Какие виды органонидов должны быть хорошо развиты в этих клетках?
5. Какова функция кислорода в клетках живых организмов?

Контрольная работа № 1. История развития цитологии. Методы цитологических исследований
Вариант 3.

1. Что такое цитохимические методы изучения клеток?
2. Что представляет собой гликокаликс и каковы его функции?
3. Чем отличается неспецифический эндоцитоз от специфического?
4. Где осуществляется синтез целлюлозы, которая участвует в построении клеточной оболочки?
5. Каким образом осуществляется сортировка белков в аппарате Гольджи?

Контрольная работа № 1. История развития цитологии. Методы цитологических исследований

Вариант 4.

1. Что изучают с помощью метода высоковольтной микроскопии?
2. Почему клетку называют наименьшей структурной и функциональной единицей жизни?
3. На какие группы по биологическим функциям можно разделить мембранные белки?
4. Как осуществляется транспорт синтезируемой пептидной цепи внутрь цистерн ЭПР?
5. В чем состоит разница в строении оболочек грамположительных и грамотрицательных бактерий?

Контрольная работа № 2. Воспроизведение клеток

Вариант 1.

1. Что такое клеточный цикл? Какова продолжительность клеточного цикла у инфузории-туфельки?
2. Приведите примеры тканей человека, в которых клетки образуются постоянно.
3. В каком периоде клеточного цикла происходит редупликация генетического материала?
4. Чем астральный тип веретена деления (конвергентный) отличается от анастрального?
5. Зарисуйте схематически схему мейоза с кроссинговером по одной паре гомологичных хромосом ($n=4$).

Контрольная работа № 2. Воспроизведение клеток

Вариант 2

1. Каков механизм расхождения хромосом к полюсам клетки во время деления?
2. Перечислите основные события, которые происходят в клетке в разные фазы деления.
3. Перечислите основные типы митоза. Каковы различия между ними?
4. Обнаружено, что в ядрах синергид сливы содержится 16 хромосом. Сколько хромосом будет в ядрах антипод, ядрах клеток зародыша и эндосперма?
5. Зарисуйте схему митоза ($n=4$).

Контрольная работа № 2. Воспроизведение клеток

Вариант 3

1. Каков механизм бинарного деления клеток прокариот?

2. Как называются клетки, образующиеся в результате мейоза?
3. Охарактеризуйте первое и второе деления митоза, их фазы.
4. Каков биологический смысл мейоза?
5. Зарисуйте схематически схему мейоза с кроссинговером по одной паре гомологичных хромосом ($n=6$).

Контрольная работа № 2. Воспроизведение клеток

Вариант 4

1. Чем мейоз принципиально отличается от митоза?
2. В каком периоде клеточного цикла происходит редупликация генетического материала?
3. Спермии, образующиеся в цветках фасоли обыкновенной, содержат в ядре 11 хромосом. Сколько хромосом будет содержаться в ядрах микроспор? Ответ поясните.
4. В ядрах клеток эпидермиса листа дуба содержится 24 хромосомы. Сколько хромосом будет содержаться в ядрах мегаспор? Ответ поясните.
5. Зарисуйте схему митоза ($n=6$).

Тестовые задания по цитологии

(для студентов биологических специальностей)

ВАРИАНТ 1

1. Первооткрывателем клеток был:
 - а) Л. Левенгук
 - б) М. Мальпиги
 - в) Р. Гук

- г) Т. Шванн
- д) Н. Грю

2. В современных электронных микроскопах разрешение достигает:

- а) 100 нм
- б) 10 нм
- в) 1 нм
- г) 1 Å
- д) 0,1 Å

3. Какие вещества образуют гликокаликс?

- а) липиды
- б) белки
- в) липопротеины
- г) углеводы

4. Укажите функции шероховатой ЭПС?

- а) сортировка белков
- б) синтез углеводов
- в) расщепление веществ
- г) синтез секреторных белков
- д) синтез мембранных белков

5. В каких клетках пластинчатый комплекс образован множеством диктиосом?

- а) клетки крови
- б) гладкомышечные клетки
- в) нейроны
- г) эпителиальные клетки

6. Актиновые филаменты входят в состав

- а) ресничек
- б) жгутиков
- в) микроворсинок
- г) центриолей

7. Какой белок выполняет механохимические функции у микротрубочек?

- а) актин г) тубулин
- б) динеин д) миозин
- в) тропонин е) тропомиозин

8. Рибосома эукариот и ее субъединицы имеют следующие константы седиментации:

- а) 70S -> 50S + 30S
- б) 80S -> 60S + 40S
- в) 70S -> 40S + 30S
- г) 80S -> 50S + 30S

9. Какие центры образуются при сборке рибосомы перед началом трансляции?

- а) аминокислотный
- б) ней гнидлтрансферазныи
- в) цитидильный

10. Какое максимальное число белков может кодировать ДНК хлоропластов?

- а) 50-100
- б) 300-500
- в) 100-150
- г) 3000-5000

11. Какую реакцию имеет среда в межмембранном пространстве митохондрии?

- а) нейтральную
- б) кислую
- г) щелочную

12. Какие структурные компоненты ядра могут отсутствовать?

- а) нуклеолема
- б) гетерохроматин
- в) поровые комплексы
- г) ядрышко
- д) эухроматин

13. Какие гистоны формируют фибриллы диаметром 30 нм?

- а) H1 г) H3
- б) H2a д) H4
- в) H2b

14. Выберите правильную формулировку для термина "кариотип":

- а) число хромосом, характерное для данного вида
- б) содержание ДНК на гаплоидный набор хромосом
- в) совокупность числа и морфологии хромосом данного вида
- г) гаплоидный набор хромосом

15. Что означает термин "кариотипирование"?

- а) построение кариотипа
- б) построение идиограммы
- в) описание морфологии хромосом
- г) описание нарушений хромосом

16. Что из нижеприведенного относится к гетерохроматину, а не к эухроматину?

- а) состоит из уникальных последовательностей ДНК
- б) находится в конденсированном состоянии
- в) активно транскрибируется
- г) расположен в основном у нуклеолеммы

17. В каком периоде клеточного цикла наблюдается усиление фосфорилирования белков? а) G0

б) G1

в) S

г) G2

18. Каким методом можно измерить содержание ДНК в клетке?

а) при окраске по Фельгену

б) с помощью антител к бромдэзоксимуридину

в) поместив клетки H3-тимидином

г) при окраске бромидом этидия

19. На какой стадии профазы 1 мейоза начинается кроссинговер?

а) лептотене

б) зиготене

в) пахитене

г) диплотене

д) диакинезе

20. На какой стадии профазы 1 мейоз останавливается при отдаленной гибридизации?

а) лептотене

б) зиготене

в) пахитене

г) диплотене

д) диакинезе

ВАРИАНТ 2

1. Базофильными называют структуры клетки, которые:

а) богаты основными группами

б) обладают повышенным сродством к кислым красителям

в) богаты кислотными группами

г) обладают повышенным сродством к основным красителям

2. Какой белок встроен в мембрану опушенных (покрытых) везикул?

а) коннексин

б) снектрин

в) клатрин

г) анкерин

3. Какая разновидность лизосом накапливает при старении клеток?

а) первичные лизосомы

б) вторичные лизосомы

в) аутофагические лизосомы

г) остаточные тельца

4. Какая модель лучше других объясняет свойства биомембран?

- а) модель сэндвича
- б) модель плетеного коврика
- в) мозаичная модель

5. Диаметр микротрубочки составляет:

- а) 7 нм
- б) 25 нм
- в) 10 нм
- г) 15 нм

6. Микротрубочки состоят из:

- а) актина
- б) динеина
- в) кинезина
- г) тубулина
- д) миозина

7. Какой компонент белоксинтезирующей системы обеспечивает присоединение аминокислот к тРНК?

- а) малая субъединица рибосомы
- б) большая субъединица рибосомы
- в) аминоацил-тРНК-синтетаза
- г) регуляторные белки
- д) иРНК

8. Какие рРНК входят в состав эукариотических рибосом?

- а) 16S г) 18S
- б) 26S д) 23 S
- в) 5S е) 5,8S

9. Какое максимальное число белков может кодировать ДНК митохондрий?

- а) 50-100
- б) 300-500
- в) 100-150
- г) 3000-5000

10. Как размножаются митохондрии?

- а) перетяжкой
- б) почкованием внутрь
- в) почкованием наружу

11. В чем заключаются функции ядрышка?

- а) синтез рРНК
- б) образование субъединиц рибосом

- в) синтез рРНК и образование субъединиц рибосом
- г) синтез рибосомальных белков
- д) синтез мРНК, которая в последующем транслируется в рибосомальные белки

12. Какие белки обеспечивают прикрепление ДНК к нуклеолемме?

- а) гистон H1
- б) топоизомераза I
- в) топоизомераза II
- г) ламины

13. Укажите, какой тип хромосом реально не существует?

- а) метацентрические
- б) телоцентрические
- в) акроцентрические
- г) субметацентрические

14. Сколько клеточных циклов без деления прошли полиплоидные хромосомы слюнных желез дрозофилы?

- а) 4
- б) 8
- в) 10
- г) 12

15. На какие периоды подразделяется клеточный цикл?

- а) G0
- б) G1
- в) S
- г) G2
- д) G1, S, G2, M

16. В каком периоде клеточного цикла происходит удвоение ДНК?

- а) G0
- б) G1
- в) S
- г) G2

17. В каком периоде клеточного цикла происходит удвоение центриолей?

- а) G0 - G1
- б) G1 - S
- в) S - G2
- г) G2 – профазы

18. На какой стадии профазы I мейоза хромосомы приобретают вид "ламповых щеток"?

- а) в лептотене
- б) в зиготене

- в) в пахитене
- г) в диплотене
- д) в диакинезе

19. Какой тип мейоза характерен для высших растений?

- а) гаметный
- б) зиготный
- в) спорный

20. Когда завершается формирование веретена деления?

- а) в ранней профазе
- б) в поздней профазе
- в) в ранней метафазе
- г) в поздней метафазе
- д) в анафазе

ВАРИАНТ 3

1. Клеточная теория была разработана:

- а) Т. Шванном
- б) М. Мальпиги
- в) Н. Грю
- г) Я. Пуркине
- д) М. Шлейденем

2. Оксифильными называют структуры клетки, которые:

- а) богаты основными группами
- б) обладают повышенным сродством к кислым красителям
- в) богаты кислотными группами
- г) обладают повышенным сродством к основным красителям

3. Какие органоиды обеспечивают базофилию цитоплазмы молодых интенсивно делящихся клеток

- а) пластинчатый комплекс
- б) ЭПС
- в) лизосомы
- г) митохондрии
- д) рибосомы

4. Какие клетки крови содержат пероксисомы?

- а) моноциты
- б) лимфоциты
- в) базофильные гранулоциты
- г) нейтрофильные гранулоциты

5. Какие вещества определяют вязкость биомембраны?

- а) гликопротеиды

- б) углеводный компонент гликолипидов
- в) гидрофобные хвосты липидов
- г) гидрофильные головки липидов

6. Какой диаметр у промежуточных филаментов?

- а) 7 нм
- б) 25 нм
- в) 10 нм
- г) 15 нм

7. Какой белок обеспечивает прикрепление F-актина к опорным структурам?

- а) виментин
- б) альфа-актинин
- в) тропонин
- г) спектрин
- д) миозин
- е) анкерин

8. Укажите кодоны, останавливающие процесс трансляции:

- а) AUG г) UGA
- б) UAA д) UUG
- в) GUG е) UAG

9. Укажите, какие компоненты не находятся в тилакоидах хлоропласта?

- а) хлорофилл
- б) протонный насос
- в) белки цепи переноса электрона
- г) ферменты цикла Кальвина

10. Где в митохондриях локализованы ферменты цикла Кребса?:

- а) наружная мембрана
- б) внутренняя мембрана
- в) межмембранное пространство
- г) матрикс

11. Какую структуру могут иметь кристы в митохондриях?

- а) неветвящуюся поперечную
- б) ветвящуюся
- в) неветвящуюся продольную

12. Какие компоненты ядрышка содержат рРНК?

- а) ядрышковый организатор
- б) гранулы
- в) фибриллы
- г) околоядрышковый гетерохроматин

13. Укажите степень конденсации хроматина в фибрилле диаметром 30 нм?

- а) 7 раз
- б) 20 раз
- в) 100 раз
- г) 1000 раз

14. Что из перечисленного верно для вторичной перетяжки?

- а) в ней локализован ядрышковый организатор
- б) к ней прикрепляются нити акроматинового веретена
- в) служит местом скрепления сестринских хроматид
- г) отделяет сателлит от основной хромосомы

15. Сколько клеточных циклов без деления прошли политенные хромосомы слюнных желез комара-звонца?

- а) 4
- б) 8
- в) 10
- г) 12

16. В каком периоде клеточного цикла наблюдается рост клетки ?

- а) G0
- б) G1
- в) S
- г) G2

17. Каким методом можно измерить продолжительность клеточного цикла?

- а) с помощью реакции Фельгена
- б) с помощью антител к бромдезоксимуридину
- в) пометив клетки H3-тимидином
- г) при окраске бромидом этидия

18. Как можно различить профазу и телофазу митоза?

- а) по числу хромосом
- б) по содержанию ДНК
- в) по размеру ядра
- г) по структуре ядрышка

19. На какой стадии профазы I мейоза хромосомы формируют "кольца", "восьмерки" и тому подобные фигуры?

- а) в лептотене
- б) в зиготене
- в) в пахитене
- г) в диплотене
- д) в диакинезе

20. Какие свойства утрачивает коммитированное потомство стволовой клетки?

- а) способность к самоподдержанию

- б) функциональную специализацию
- в) способность к делению

ВАРИАНТ 4

1. Максимальное разрешение, получаемое с помощью светового микроскопа при использовании видимой области света, равно:
 - а) 0,2 мкм
 - б) 0,1 мкм
 - в) 10 нм
 - г) 1 нм
 - д) 1 Å°
2. Реакция Фёльгена используется для выявления в клетке:
 - а) липидов
 - б) белков
 - в) липопротеинов
 - г) ДНК
 - д) углеводов
3. Укажите функции пластинчатого комплекса:
 - а) сортировка белков
 - б) синтез углеводов
 - в) расщепление веществ
 - г) образование лизосом
 - д) секреция
4. Какие вещества формируют трофические включения?
 - а) билирубин
 - б) меланин
 - в) жир
 - г) липофусцин
 - д) гликоген
5. Какую функцию в плазмалемме выполняет натрий-калиевый насос?
 - а) выкачивает натрий и калий
 - б) закачивает натрий и калий
 - в) выкачивает натрий и закачивает калий
 - г) выкачивает калий и закачивает натрий
6. Какие белки входят в состав тонких протофиламентов саркомера?

а) актин	г) тубулин
б) динеин	д) миозин
в) тропонин	е) тропомиозин
7. Сколько тубулиновых субъединиц может входить в состав одного витка микротрубочки?

- а) 12
- б) 13
- в) 10
- г) 11

8. Укажите кодоны, запускающие трансляцию у эукариот:

- а) AUG г) UGA
- б) UAA д) UIJG
- в) GUG е) UAG

9. Какие из превращений пластид необратимы?

- а) хлоропласт > лейкопласт
- б) хлоропласт > амилопласт
- в) хлоропласт > хромопласт

10. Где в митохондриях происходит фосфорилирование АДФ?

- а) наружная мембрана
- б) внутренняя мембрана
- в) межмембранное пространство
- г) матрикс

11. Какие структурные компоненты нуклеолеммы содержат белки промежуточных филаментов?

- а) наружная мембрана
- б) внутренняя мембрана
- в) перинуклеолярное пространство
- г) поровые комплексы
- д) ламина

12. Какие гистоны входят в состав нуклеосомы?

- а) H1
- б) H2a
- в) H2b
- г) H3
- д) H4

13. Укажите степень конденсации хроматина на уровне нуклеосомы?

- а) 7 раз
- б) 20 раз
- в) 100 раз
- г) 1000 раз

14. Что из перечисленного верно для первичной перетяжки?

- а) в ней локализован ядрышковый организатор
- б) к расположенному в ней кинетохору крепятся нити веретена
- в) служит местом скрепления сестринских хроматид

г) отделяет сателлит от основной хромосомы

15. Что такое "пуф" в политенной хромосоме?

- а) участок конденсированного хроматина
- б) аналог ядрышка
- в) активно транскрибирующийся участок
- г) локальное расширение хромосомы

16. Из какой точки цикла клетки уходят на апоптоз?

- а) G0/G1
- б) G1/S
- в) S/G2
- г) G2/M

17. Укажите содержание ДНК в S-периоде клеточного цикла?

- а) 2с
- б) 4с
- в) 2с-4с
- г) с

18. На какой стадии профазы I мейоза хромосомы вступают в синапсис?

- а) в лептотене
- б) в зиготене
- в) пахитене
- г) в диплотене
- д) в диакинезе

19. Укажите количество хромосом и содержание ДНК в интеркинезе мейоза?

- а) $2n - 4c$ г) $n - c$
- б) $2n - 2c$ д) $4n - 4c$
- в) $n - 2c$

20. Какая фаза митоза самая короткая по времени?

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

Вариант 5.

а) Клеточное строение организмов свидетельствует о:

- б) принципиальном отличии растений от животных
- в) единстве органического мира
- г) сходстве живой и неживой материи

2. К макроэлементам относятся элементы:

- а) Fe, Si, Cl, Mg

б) Ni, Zn, P, I

в) O, N, H, C

3. К микроэлементам относятся элементы:

а) Fe, Si, Cl, Mg

б) O, H, C, N

в) Zn, Cu, Co, Mn

4. Функции воды в живых клетках:

а) растворитель

б) транспортная

в) термостабилизатор и терморегулятор

г) химический реагент

д) 5. структурная

е) 1+2+3 +4+5

5. Вода обладает способностью растворять полярные вещества, потому что:

а) содержит ионы

б) ее молекулы полярны

в) атомы в ее молекулах соединены ионными связями

г) она содержит кислород

д) атомы в ее молекулах соединены ковалентными связями

6. Какие ионы обеспечивают проницаемость клеточных мембран?

а) Ca^{2+}

б) Na^+ , K^+ , Cl^-

в) Zn^{2+}

г) Mg^{2+}

7. Буферность в клетке обеспечивает:

а) Na^+ , Ca^{2+} , K^+

б) SO_4^{2-} , Cl^-

в) HCO_3^{2-} , CO_3^{2-}

8. Ионы, влияющие на свертываемость крови;

а) Ca^{2+}

б) 2) Na^+ , K^+ , Cl^-

в) Zn^{2+}

г) Mg^{2+}

9. В молекулу хлорофилла входят:

а) Ca

- б) $\text{Na}^+ \text{Ca}^{2+} \text{K}^+$
- в) Zn
- г) Mg

10. В молекулу инсулина входят:

- а) Ca
- б) $\text{Na}^+ \text{Ca}^{2+}, \text{Cl}^-$
- в) Zn
- г) Mg

11. Молекулы жиров образуются из:

- а) глицерина, высших карбоновых кислот
- б) аминокислот, воды
- в) глюкозы
- г) этилового спирта, высших карбоновых кислот

12. Что входит в состав белков?

- а) вода, эфир
- б) бензин
- в) аминокислоты

13. Каковы функции белков в клетках?

- а) каталитическая (ферментативная)
- б) строительная
- в) транспортная
- г) регуляторная
- д) защитная
- е) сократительная
- ж) рецепторная
- з) 1+2+3+4+5+6+7

14. Каковы функции углеводов?

- а) энергетическая
- б) строительная
- в) запасающая
- г) информационная
- д) ферментативная
- е) сократительная
- ж) 1+2
- з) 1+2+3
- и) 1 + 2 + 3 + 4
- к) 1+2+3+4+5+6

15. Каковы функции липидов в клетках?

- а) транспортная
- б) структурная
- в) информационная
- г) запасающая
- д) энергетическая
- е) 1 + 4 + 5

16. Нуклеотид состоит из:

- а) глицерина и высших карбоновых кислот
- б) азотистых оснований
- в) сахара, фосфатной группы и циклического азотсодержащего соединения
- г) сахаро-фосфатного остова

17. В молекуле ДНК:

- а. азотистые основания ковалентно связаны фосфатными группами
- б. сахара присоединены ионными связями к азотистым основаниям
- с. сахара присоединены к азотистым основаниям водородными связями
- д. азотистые основания связаны друг с другом водородными связями
- е. сахара связаны с фосфатными группами ковалентными связями, а с азотистыми основаниями - водородными связями

18. Растительная клетка отличается от животной:

- а) наличием митохондрий и рибосом
- б) 2. вакуолей с клеточным соком
- в) 3. наличием клеточной стенки, пластид и вакуолей

19. Сходство клеток растений и животных заключается в наличии:

- а. плазмалеммы, цитоплазмы и ядра
- б. наличием ядра, пластид и вакуолей с клеточным соком
- с. клеточной стенки
- д. ядра и центриолей

20. Сходство клеток растений и бактерий заключается в наличии:

- а. плазмалеммы
- б. ядра
- с. митохондрий
- д. вакуоли

Вариант 6.

1. Мембраны клетки состоят:

- а) из фосфолипидов, белков и углеводов
- б) из липидов, белков и нуклеиновых кислот
- в) из целлюлозы и пектиновых веществ

2. Транспорт малых заряженных частиц или ионов через мембрану клетки осуществляется:

- а) при помощи активного и пассивного транспорта

- б) при помощи диффузии
 - в) при помощи активного транспорта
 - г) фагоцитозом
3. Двухмембранное строение имеют органеллы:
- а) ядро, пластиды, митохондрий
 - б) митохондрий, лизосомы, рибосомы
 - в) комплекс Гольджи, эндоплазматическая сеть
 - г) клеточный центр, жгутики, реснички
4. К одномембранным органеллам клетки относятся:
- а) клеточный центр, комплекс Гольджи
 - б) митохондрий, эндоплазматическая сеть
 - в) комплекс Гольджи, эндоплазматическая сеть, лизосомы
 - г) рибосомы, пластиды, комплекс Гольджи
5. Обязательной частью любой клетки является:
- а) ядро
 - б) лизосомы
 - в) цитоплазма
 - г) пластиды
6. В состав ядра входят следующие компоненты:
- а) элементарная мембрана, хромосомы, митохондрий
 - б) двухмембранная оболочка, рибосомы, пластиды
 - в) двухмембранная оболочка, хромосомы, нуклеоплазма, ядрышко
 - г) ядрышко, нуклеоплазма, эндоплазматическая сеть, хромосомы
7. Самыми длинными молекулами в клетках являются молекулы:
- а) целлюлозы
 - б) крахмала
 - в) ДНК
 - г) белков
8. В ядре осуществляется:
- а) фотосинтез
 - б) синтез белка
 - в) синтез АТФ
 - г) синтез ДНК и РНК
9. Какие органеллы не имеют мембранного строения?
- а) митохондрии и пластиды
 - б) клеточный центр и рибосомы
 - в) эндоплазматическая сеть и комплекс Гольджи
 - г) лизосомы и сферосомы

10. Функции хромосом:

- а) отвечают за синтез липидов
- б) осуществляют синтез белка
- в) осуществляют фотосинтез
- г) являются носителями наследственной информации

11. Транскрипцией называется:

- а) синтез РНК с использованием ДНК в качестве матрицы
- б) синтез полипептида с использованием и-РНК в качестве матрицы
- в) удвоение ДНК

12. Трансляция - это процесс:

- а) синтеза полипептида с использованием и-РНК в качестве матрицы
- б) расщепление белка на аминокислоты
- в) синтез рибосомной РНК

13. По участку Ц-Т-Г-А молекулы ДНК синтезирован участок молекулы и-РНК:

- а) Г-А-Ц-Т
- б) Ц-А-Ц-Т
- в) Г-А-Ц-У
- г) Г-Г-Ц-Т

14. В молекуле ДНК тиминный нуклеотид (Т) составляет 16 % от общего количества нуклеотидов. Определите правильное процентное соотношение в данной ДНК каждого из остальных видов нуклеотидов.

- а) А - 32 %; Г - 24 %; Ц - 30 %
- б) А - 16 %; Г - 34 %; Ц - 34 %
- в) А - 16 %; Г - 40 %; Ц - 40 %
- г) А-18%; Г-42%; Ц-46%

15. Какой способ регуляции транскрипции преобладает у прокариот?

- а) при помощи регуляторных белков, которые отделяются от ДНК или присоединяются к ней в зависимости от присутствия в клетке других (малых) молекул
- б) путем изменения количества РНК-синтезирующего фермента, присутствующего в клетке
- в) путем переноса клеток на питательные среды с другими малыми молекулами
- г) путем изменения продолжительности жизни молекул РНК
- д) при помощи антибиотиков, присоединяющихся к рибосомам и блокирующих синтез белков

16. Генетическим кодом называется:

- а) соответствие между последовательностью нуклеотидов в ДНК или и-РНК и последовательностью аминокислот в молекуле белка
- б) нуклеотидное строение ДНК
- в) последовательность аминокислот в молекуле белка

17. В состав рибосом входят:
- а) мембраны, РНК
 - б) белки, р-РНК
 - в) липиды, т-РНК
 - г) белки, м-РНК
18. Образование всех видов РНК связано с одной из структур ядра:
- а) ядерной оболочкой
 - б) ядерным матриксом
 - в) хромосомами
 - г) ядрышком
19. Синтез рибосомной РНК осуществляется:
- а) в ядре
 - б) в цитоплазме
 - в) на мембранах эндоплазматической сети
 - г)
20. Процессы окисления происходят в клеточных органеллах:
- а) в рибосомах
 - б) в митохондриях
 - в) в эндоплазматической сети
 - г) в хлоропластах
 - д) в митохондриях и хлоропластах

Вариант 7.

1. Какие органоиды участвуют в синтезе белка?
- а) рибосомы
 - б) лизосомы
 - в) комплекс Гольджи
 - г) эндоплазматическая сеть
2. Фотосинтез в растительной клетке происходит в:
- а) хромопластах
 - б) вакуолях
 - в) хлоропластах
 - г) лейкоцитах
 - д) ядре
3. Какие структурные компоненты хлоропластов обеспечивают световую фазу фотосинтеза?
- а) рибосомы
 - б) наружная мембрана хлоропласта
 - в) строма пластиды
 - г) мембраны тилакоидов

4. Во время световой стадии фотосинтеза идет образование:

- а) ферментов
- б) АТФ
- в) НАДФ

5. При фотосинтезе непосредственным источником энергии для образования АТФ служит:

- а) НАДФ-Н+Н
- б) солнечный свет
- в) возбужденные электроны хлорофилла
- г) ионы H^+ , заключенные в мембранах тилакоидов

6. В течение световой фазы фотосинтеза световая энергия используется растениями для образования:

- а) глюкозы из CO_2 и H_2O
- б) АТФ, НАДФ • Н + H^+ и O_2
- в) O_2 из CO_2
- г) крахмала из CO_2 и H_2O

7. Темновые реакции фотосинтеза протекают в:

- а) строме хлоропластов
- б) рибосомах хлоропластов
- в) мембранах тилакоидов
- г) гранах

8. В темновой фазе фотосинтеза идет образование:

- а) ферментов
- б) АТФ
- в) НАДФ • Н + H^+
- г) органических веществ

9. Свободный кислород при фотосинтезе выделяется при расщеплении:

- а) CO_2 ,
- б) крахмала
- в) АТФ
- г) H_2O

10. Укажите, какие из перечисленных ниже веществ, образующихся в реакциях, вызываемых светом, необходимы для фиксации углерода:

- а) O_2 и H_2O
- б) АТФ и НАДФ • Н + H^+
- в) АТФ и H_2O

г) H_2O и $\text{НАДФ} \cdot \text{H} + \text{H}^+$

11. Исходным соединением для реакций, вызываемых светом, являются:

- а) углевод
- б) НАДФ
- в) АТФ

12. Конечными продуктами реакций, вызываемых светом, являются:

- а) АТФ, $\text{НАДФ} \cdot \text{H} + \text{H}^+$
- б) Углевод, O_2
- в) АТФ, углевод, O_2

13. Исходным соединением для фиксации углерода являются:

- а) НАДФ
- б) вода
- в) пятиуглеродный сахар

14. Конечный продукт фиксации углерода - это:

- а) пятиуглеродный сахар
- б) полисахариды
- в) O_2

15. В строме хлоропласта происходят процессы:

- а) синтез АТФ
- б) синтез углеводов
- в) накопление протонов водорода

16. При повышении t° выше 20-25 $^\circ\text{C}$ скорость фотосинтеза снижается, потому что:

- а) начинает интенсивно испаряться вода
- б) закрываются устьица, что препятствует проникновению CO_2
- в) начинается денатурация ферментов, катализирующих реакции фотосинтеза
- г) снижается возбуждение электронов в молекулах хлорофилла

17. Гетеротрофные клетки — это клетки, которые:

- а) способны синтезировать органические вещества из CO_2 и H_2O
- б) способны синтезировать органические вещества с использованием химической энергии
- в) не способны синтезировать органические вещества из неорганических
- г) получают энергию за счет поглощения энергии квантов света

18. При каком из процессов выделяется наибольшее количество энергии:

- а) гликолиз
- б) фотолиз воды
- в) окислительное фосфорилирование
- г) гидролиз крахмала

19. В процессе дыхания в клетке происходит:

- а) транспорт органических веществ в клетках
- б) из более простых образуются сложные органические соединения (белки, жиры, углеводы), в которых накапливается энергия
- в) происходит расщепление органических веществ с высвобождением энергии
- г) из минеральных веществ образуются органические соединения

Вариант 8.

1. Первый и второй этап расщепления высокомолекулярных соединений в клетке происходит в:

- а) цитоплазме
- б) митохондриях
- в) лизосомах
- г) комплексе Гольджи

2. Синтез АТФ в растительных клетках осуществляется в:

- а) цитоплазме, рибосомах
- б) митохондриях, хлоропластах, цитоплазме
- в) комплексе Гольджи, митохондриях
- г) ядре, пластидах

3. Гликолиз — это процесс расщепления:

- i. белков на аминокислоты
- ii. липидов на высшие карбоновые кислоты и глицерин
- iii. глюкозы до пировиноградной кислоты
- iv. окисление глюкозы в митохондриях

4. Энергетическим эффектом гликолиза является образование 2 молекул:

- i. молочной кислоты
- ii. пировиноградной кислоты
- iii. АТФ
- iv. этилового спирта

5. При наличии кислорода $\text{НАД} \cdot \text{H} + \text{H}^+$, образующийся при гликолизе, направляется:

- i. в цепь переноса электронов
- ii. к воде
- iii. в цикл лимонной кислоты
- iv. к запасным жирам
- v. к пировиноградной кислоте

6. Главными конечными продуктами цикла Кребса являются:

- i. двуокись углерода и кислород
- ii. двуокись углерода и $\text{ФАД} \cdot \text{H}_2$
- iii. щавелевоуксусная кислота и пируват
- iv. щавелевоуксусная кислота и АДФ

- v. щавелевоуксусная кислота, НАДН₂ и АДФ
- vi. щавелевоуксусная кислота, НАД • Н₂, ФАД • Н₂ и АТФ

7. Цепь переноса электронов находится:

- i. во внутренней митохондриальной мембране у эукариот и в клеточной мембране у прокариот
- ii. во внутренней митохондриальной мембране у эукариот и в цитоплазме у прокариот
- iii. в наружной митохондриальной мембране у эукариот и в цитоплазме у прокариот
- iv. в цитоплазме у эукариот и у прокариот

8. Роль кислорода в процессе клеточного дыхания состоит в:

- i. образовании двуокиси углерода
- ii. высвобождении энергии из Н⁺-резервуара
- iii. превращении пирувата в ацетил-КоА
- iv. присоединение водорода с образованием воды
- v. соединении с НАД • Н + Н⁺ 6. акцептировании электронов из электротранспортной цепи

9. Брожение - это процесс:

- i. расщепления органических веществ в анаэробных условиях
- ii. окисление глюкозы
- iii. синтеза АТФ в митохондриях
- iv. превращение глюкозы в гликоге

10. Конечными продуктами спиртового брожения являются:

- i. спирт, молочная кислота, АТФ
- ii. Н₂О и СО₂
- iii. молочная кислота
- iv. спирт, вода, СО₂ и АТФ

11. Сходство процесса брожения в бактериальных клетках и в мышцах млекопитающих в условиях кислородного голодания состоит в образовании:

- i. большого количества двуокиси углерода
- ii. спирта
- iii. НАД⁺ из НАД • Н + Н⁺
- iv. ацетил-КоА
- v. молочной кислоты

12. Жир, которым заполнен горб верблюда, служит в первую очередь не источником энергии, а источником воды. Получение воды из жира обеспечивает метаболический процесс:

- i. окисление
- ii. превращение жира в углеводы
- iii. разложение жира на воду, жирные карбоно-вые кислоты и глицерин

13. Жиры являются наиболее эффективными источниками энергии в клетке, потому что:
- их молекулы содержат много атомов углерода и водорода
 - это низкомолекулярные соединения
 - их молекулы не содержат двойных связей
 - их молекулы удерживают мало атомов кислорода
14. Синтез жиров в клетке осуществляется:
- хлоропластами
 - лизосомами
 - митохондриями
 - гладким эндоплазматическим ретикулумом
15. Вакуоль растительной клетки выполняет функции:
- осморегуляции
 - выделительную
 - пищеварительную
16. Расщепление органических веществ и переработка структур клетки происходит с участием:
- ядра
 - митохондрий
 - комплекса Гольджи
 - лизосом
17. Транспорт различных веществ осуществляют:
- клеточный центр
 - хромосомы
 - митохондрий ,
 - каналы ЭПС
18. Выделение вещества из клетки происходит через комплекс Гольджи в результате слияния пузырька Гольджи с цитоплазматической мембраной. Содержимое пузырька при этом изливается наружу. Такой процесс называется:
- экзоцитоз
 - эндоцитоз
 - активный транспорт
 - облегченная диффузия
19. Органеллами движения клетки являются:
- реснички, жгутики
 - лизосомы
 - комплекс Гольджи
 - эндоплазматическая сеть

Вариант 9.

1. Что является элементарной единицей строения и жизнедеятельности организмов?
 1. система органов
 2. клетка
 3. орган
 4. ткань
2. Поступление веществ в клетку и удаление их из нее обеспечивается:
 1. лизосомами
 2. клеточной стенкой
 3. клеточной мембраной
3. Крупной органеллой растительной клетки, заполненной жидкостью, является:
 1. мезосома
 2. вакуоль
 3. митохондрия
4. Внутренняя мембранная структура прокариотических клеток - это:
 1. мезосома
 2. рибосома
 3. лизосома
5. Переносчиками информации при синтезе белка являются молекулы:
 1. ферменты
 2. ДНК
 3. и-РНК
 4. т-РНК
 5. АТФ
6. В репликации ДНК участвует фермент:
 1. нуклеаза
 2. РНК-полимераза
 3. ДНК-полимераза
 4. ДНК-лигаза
7. Синтез РНК на матрице ДНК осуществляется с помощью какого фермента:
 1. ДНК-лигазы
 2. рибонуклеазы
 3. РНК-полимеразы
 4. аминопептидазы
 5. ДНК-полимеразы
8. Совокупность реакций пластического и энергетического обменов, в процессе которого осуществляется связь клетки с внешней средой, называется:
 1. хемосинтез

2. фотосинтез
 3. обмен веществ и энергии (метаболизм)
 4. дыхание
 5. круговорот веществ
9. В процессе фотосинтеза участвуют различные фотосинтетические пигменты, в том числе и хлорофилл. Хлорофилл представляет собой:
1. белок
 2. углевод
 3. липид
 4. сложный эфир
 5. органическая кислота
10. Наиболее часто встречающиеся способы деления клеток:
1. митоз
 2. амитоз
 3. мейоз
 4. $a + b + v$
 5. $a+v$
11. Что такое клеточный, или жизненный, цикл клетки?
1. жизнь клетки в период ее деления
 2. жизнь клетки от деления до следующего деления или до смерти
 3. жизнь клетки в период интерфазы
12. Митоз — это основной способ деления: -
1. половых клеток
 2. соматических клеток
 3. $a + b$
13. Клеточный цикл у тканевых клеток состоит из четырех периодов. Отметьте их правильную последовательность:
1. Синтетический (S)
 2. Пресинтетический (G1)
 3. Постсинтетический (G2)
 4. Митоз
1. 4 - 1 - 2 - 3
 2. 2-1-3-4
 3. 3-2-1-4
14. Периоды интерфазы:
1. G1 + G2 и митоз
 2. G1 + S + G2
 3. G1 + S + митоз

15. В каком из периодов происходит активный синтез РНК, ферментов, катализирующих образование предшественников ДНК, строительных белков и белков хромосом?

1. G1

2. G2

3. S

4. митозе

16. Репликация (удвоения молекул ДНК происходит в периоде:

1. G,

2. S

3. митозе

17. В какой из фаз митоза происходит утолщение (спин-рализация) хромосом, исчезает ядрышко, распадается ядерная оболочка, расходятся к полюсам центриоли и образуется веретено деления?

1. анафазе

2. телофазе

3. профазе

4. метафазе

18. Хромосомы расположены в одной плоскости в центре клетки (на экваторе). К каждой из них в области центромеры присоединены с двух сторон нити веретена. Это характерно для фазы митоза:

1. профазы

2. метафазы

3. анафазы

4. телофазы

19. Деление центромер и расхождение хроматид к полюсам клетки происходит в:

1. профазе

2. метафазе

3. анафазе

4. телофазе

20. Биологическое значение митоза заключается в:

а) строго одинаковом распределении между дочерними клетками генетического материала

б) увеличении числа клеток

в) а+б

Вариант 10.

Для амитоза характерно:

1. деление интерфазного ядра путем перетяжки
2. веретено деления не образуется
3. веретено деления образуется
4. а+б

Мейоз — это:

1. способ деления клеток, при котором происходит уменьшение (редукция) числа хромосом вдвое и переход клеток из диплоидного состояния (2n) в гаплоидное (n)
2. способ деления клеток, при котором сохраняется диплоидный набор хромосом
3. способ деления клеток, приводящий к образованию многоядерных клеток

При мейозе происходит:

1. одно деление
2. два быстро следующих одно за другим деления
3. два деления, между которыми есть длительная интерфаза

Уменьшение числа хромосом вдвое происходит в делении мейоза:

1. первом
2. втором
3. в первом начинается, во втором заканчивается

Конъюгация гомологичных хромосом и кроссинговер осуществляются в мейозе I. На какой стадии?

1. метафазе
2. профазе
3. анафазе

В анафазе I мейоза происходит расхождение:

1. хроматид
2. гомологичных хромосом
3. в этой фазе нет расхождения

В период между двумя делениями мейоза удвоение молекулы ДНК:

1. осуществляется
2. не происходит
3. у разных организмов возможны оба варианта

В результате мейоза из сперматоцита I порядка образуется сперматозоидов:

1. 1
2. 2
3. 4

В овогенезе из овоцита I порядка образуются:

1. 4 яйцеклетки
2. 1 яйцеклетка и 3 направительных тельца
3. 2 яйцеклетки и 2 направительных тельца

Биологическое значение мейоза состоит в:

1. увеличении числа клеток
2. уменьшении вдвое числа хромосом в половых клетках и спорах высших растений
3. обеспечении новых комбинаций генетического материала гамет
4. б+в

Вспомогательный раздел

ЗАДАНИЯ ДЛЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ СТУДЕНТОВ НА МЕЖСЕССИОННЫЙ ПЕРИОД ПО ДИСЦИПЛИНЕ «ЦИТОЛОГИЯ»

I. Краткая история развития цитологии

- II. Методы исследования клеток
- III. Молекулярные основы жизни
- IV. Поверхностный аппарат клетки
- V. Цитоплазма
- VI. Ядро
- VII. Воспроизведение клетки

**КРАТКАЯ ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ЦИТОЛОГИИ.
СОЗДАНИЕ КЛЕТОЧНОЙ ТЕОРИИ**

1. Дайте краткие ответы на вопросы:

1. Кто и когда впервые открыл клетки? _____

2. Когда и кем было введено понятие «ткань»? _____

3. Кто и когда сформулировал клеточную теорию? _____

4. Перечислите основные положения клеточной теории _____

5. Почему клетку считают наименьшей единицей жизни? _____

6. Что означает понятие «гомологичность клеток»? Приведите конкретные примеры _____

7. Что называют организмом? _____

2. Заполните таблицу.

Основные цитологические открытия в XIX веке

Какой элемент открыт	Год от к р ы т и я	Имя ученого	Страна
Ядро животной клетки			
Ядро растительной клетки			
Цитоплазма			
Митохондрии			
Хлоропласты			
Хромопласты			
Лейкопласты			
Комплекс Гольджи			
Клеточный центр			
Митоз растительной клетки			
Митоз животной клетки			
Мейоз растительной клетки			

Мейоз животной клетки			
Оплодотворение у голосеменных			
Двойное оплодотворени е			

3. Заполните таблицу.

Основные цитологические открытия в XX веке

Какой элемент открыт	Год от к р ы т и я	Имя ученого	Страна
Метод культуры тканей			
Специфическая реакция на ДНК			
Цитоплазматическ ая мембрана			

Рибосомы			
Лизосомы			
Нуклеосомы			
ЭПС			

РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ КЛЕТКИ

(Общая цитология, с. 22–47)

1. Дайте определение терминам:

Авторадиография _____

Апертура _____

Апертурная диафрагма _____

Конденсор _____

Криодиахромископия _____

Полевая диафрагма _____

Полезное увеличение микроскопа _____

Объектив _____

Окуляр _____

Разрешающая способность микроскопа _____

Тотальный препарат _____

2. Дайте краткие ответы на вопросы:

1. Перечислите основные методы цитологических исследований:

а) прижизненное (витальное) изучение клетки _____

б) изучение фиксированных клеток _____

2. В чем заключается принципиальное различие световой и электронной микроскопии? _____

3. Метод замораживания–скалывания применяют для изучения _____

4. С помощью метода высоковольтной микроскопии можно исследовать _____

5. Сканирующий электронный микроскоп позволяет получить _____

6. Дифференциальное центрифугирование – это _____

7. Методы клеточной инженерии используются для _____

8. Принцип фазово-контрастной микроскопии заключается в _____

9. Метод интерференционной микроскопии основан на _____

10. Кто и когда сконструировал люминесцентный микроскоп? _____

11. Кто и когда сконструировал электронный микроскоп? _____

РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСНОВЫ ЖИЗНИ

1. Ознакомьтесь с основными сведениями о химическом составе клеток. Для изучения этой темы можно воспользоваться следующей литературой:

1. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология: В 3-х т. Т. 1, С. 151–209.

2. Кемп П., Армс К. Введение в биологию. С. 227–256.

3. Рис Э., Стенберг М. От клеток к атомам: Иллюстрированное введение в молекулярную биологию: углеводы (С. 97–99); липиды (С. 100–105); белки (С. 25–27; 33–44); нуклеиновые кислоты (С. 57–65).

4. Кольман Я., Рём К.-Г. Наглядная биохимия: вода (С. 32–33); углеводы (С. 40–41; 44–51); липиды (С. 52–57); белки (С. 70–81); нуклеиновые кислоты (С. 86–93); ферменты (С. 94–101).

2. При характеристике органических веществ обратите внимание на следующие вопросы:

- а) отличительные особенности углеводов, липидов, белков и нуклеиновых кислот;
- б) что такое мономеры и полимеры;
- в) как осуществляется связь мономеров при образовании полимеров (полисахариды, белки, нуклеиновые кислоты);
- г) каким образом осуществляется стабилизация вторичной, третичной и четвертичной структуры белков, стабилизация молекул нуклеиновых кислот (ДНК и РНК);
- д) какова роль воды, минеральных солей, углеводов, липидов, белков и нуклеиновых кислот в клетке.

Вода и другие неорганические вещества клетки

1. Заполните таблицу.

Свойства и значение воды

Свойства	Значение для клетки (организма)
Высокая удельная теплоемкость	
Высокая	

теплопроводность	
Высокая теплота парообразования	
Высокое поверхностное натяжение	
Универсальный растворитель	

2. Дайте краткие ответы на вопросы:

- Какие вещества называются гидрофильными, гидрофобными? Приведите примеры гидрофильных и гидрофобных веществ _____

- Почему неполярные вещества плохо растворяются в воде? _____

- В состав какого гормона входит йод? Какие заболевания возникают при недостатке йода в организме человека? _____

- При недостатке магния в растении наблюдается пожелтение листьев. Как Вы думаете, почему это происходит? _____

- Как Вы думаете, каким образом скажется недостаток железа (Fe^{2+}) в организме человека? Ответ обоснуйте _____

- В норме реакция внутриклеточного содержимого слабощелочная или нейтральная. Какими анионами поддерживается такая среда? _____

7. Межклеточная среда животных организмов имеет слабокислую реакцию. Какие анионы поддерживают кислотность среды? _____
- _____

Углеводы

1. Заполните таблицу.

Функции углеводов

Углевод	Функция
Рибоза	
Дезоксирибоза	
Глюкоза	
Лактоза	
Сахароза	
Крахмал	
Гликоген	
Целлюлоза	
Хитин	

2. Запишите линейную и циклическую форму рибозы:

→

линейная

циклическая

3. Запишите линейную и циклическую форму глюкозы:

→

линейная

циклическая

4. Дайте краткие ответы на вопросы:

1. Почему моносахариды и олигосахариды сладки на вкус, а полисахариды – нет? _____

2. Из каких остатков глюкозы (α и β) построены молекулы крахмала, гликогена? _____

3. Чем по строению отличается молекула целлюлозы от молекулы крахмала? _____

4. Что представляет собой хитин? Какое вещество является мономером хитина? _____

5. Изобразите схематически (показав 4–5 остатков мономера) строение амилопектина. На схеме покажите, как осуществляется ветвление цепей за счет образования 1,6-гликозидных связей.

Липиды

1. Группам веществ, приведенным в левой колонке, подберите правильные определения из правой колонки:

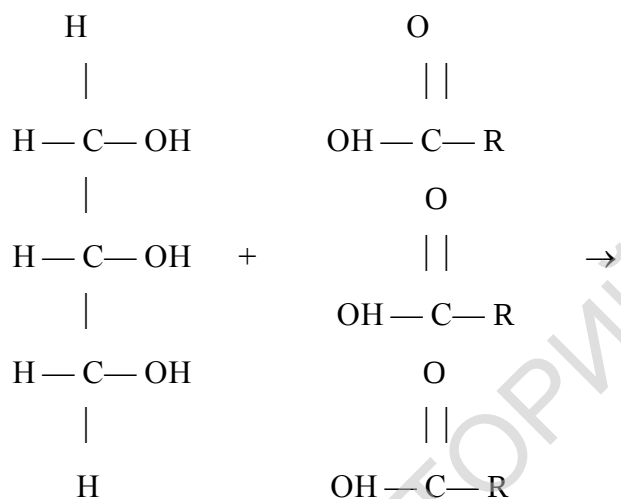
1. Липиды
2. Жиры
3. Фосфолипиды
4. Сфинголипиды
5. Стероиды
6. Воски

- А – построены на основе спирта холестерина;
- Б – амфифильные соединения, имеющие полярные головки и неполярные хвосты;
- В – сложные эфиры одноосновных высокомолекулярных спиртов и высших карбоновых кислот;
- Г – фосфолипиды, молекулы которых построены на основе аминок спирта сфингозина;
- Д – жироподобные органические вещества, обладающие среди биомолекул наименьшей относительной молекулярной массой;
- Е – вещества, образованные молекулой трехосновного спирта глицерола и высших карбоновых кислот

ОТВЕТ:

1	2	3	4	5	6

2. Взаимодействие глицерола с высшими карбоновыми кислотами приводит к образованию триглицерида (жира). Закончите уравнение реакции образования триглицерида:



3. Запишите формулу сфингомиелина. Красным цветом отметьте в формуле гидрофобную часть молекулы, синим – гидрофильную.

4. Используя условное изображение молекул фосфолипидов (O= – гидрофильная головка; гидрофобные хвосты) покажите схематически расположение молекул на поверхности воды (1); в липидных каплях в толще воды (2).

рисунки

5. Заполните таблицу.

Функция липидов в клетке (организме)

Функция	Пример
Структурная	
Энергетическая	
Защитная и теплоизолирующая	
Смазывающая и водоотталкивающая	
Регуляторная	
Запасная	

Белки

1. Дайте определения терминам:

Аминокислоты _____

Незаменимые аминокислоты _____

Пептидная связь _____

Полипептид _____

Ферменты _____

Активный центр _____

Коферменты _____

Апоферменты _____

Простетическая группа _____

Ингибиторы _____

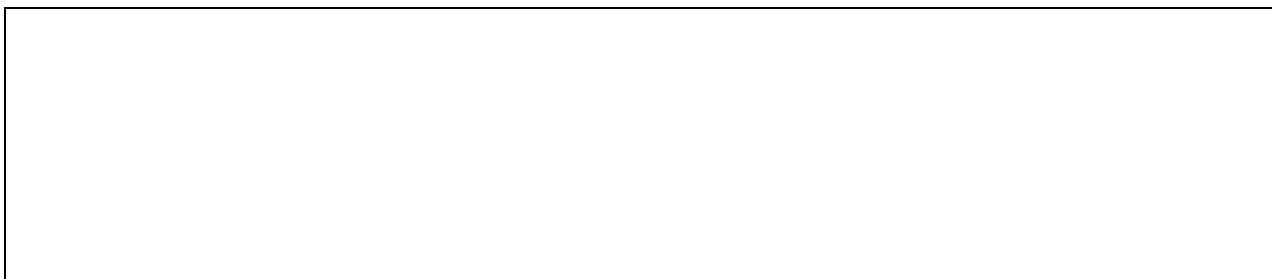
Конкурентное ингибирование _____

Неконкурентное ингибирование _____

Денатурация _____

Ренатурация _____

- 2. Изобразите схемы образования полипептида, включив в цепь 3–4 остатка конкретных аминокислот. Отметьте пептидные связи.**



1. Благодаря чему поддерживается вторичная, третичная и четвертичная структура белков? _____

1. Благодаря чему поддерживается вторичная, третичная и четвертичная структура белков? _____

2. Чем по строению различаются глобулярные и фибриллярные белки? _____

3. Что такое протеины и протеиды? Приведите примеры _____

Функции белков

Группа белков	Примеры белков	Функция
Структурные белки	Коллаген	Компонент соединительной ткани, костей, сухожилий, хряща

Нуклеиновые кислоты

1. Дайте определения терминам:

Нуклеотиды _____

ДНК _____

РНК _____

Комплементарность _____

Кодон _____

Антикодон _____

АТФ _____

2. Запишите химическую формулу одного пуринового и одного пиримидинового азотистого основания. Отметьте, в чем заключается главное различие между ними.

Blank box for writing the chemical formula and the main difference between purine and pyrimidine bases.

3. Зарисуйте схематически строение одного из нуклеотидов, обозначьте его составляющие.

Blank box for drawing the schematic structure of a nucleotide and labeling its components.

4. Изобразите схематически образование полинуклеотидной цепочки из 3–4 нуклеотидов. Покажите образование фосфодиэфирных связей. Отметьте 5'- и 3'-концы.

5. Заполните таблицу.

Сравнительная характеристика нуклеиновых кислот и АТФ

Вещество	Нуклеотидный состав	Особенности строения	Местонахождения в клетке	Функция
ДНК				
РНК				
АТФ				

6. Заполните таблицу.

Характеристика типов РНК

Типы РНК	Количество во в клетк е	Особенности строения	Функция
Информационная			
Рибосомная			
Транспортная			

7. Зарисуйте схему строения тРНК. Отметьте антикодоны, 3'-конец (CCA), 5'-конец, D-петлю, T-петлю, дуплексные участки. Красным цветом обведите участок РНК, к которому прикрепляется аминокислота.

8. Дайте краткие ответы на вопросы:

1. Благодаря чему последовательность нуклеотидов в одной цепи ДНК определяет их последовательность в другой цепи? _____

2. Что обеспечивает стабилизацию молекул ДНК? _____

3. Полинуклеотидные цепочки в любой молекуле ДНК антипараллельны. Объясните, что такое антипараллельность _____

4. Что такое регулярные и нерегулярные полимеры? _____

КЛЕТКА – СТРУКТУРНАЯ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ЕДИНИЦА ЖИЗНИ

(Общая цитология, с. 11–22)

1. Приведите современное определение жизни:

Жизнь - _____

2. Перечислите основные свойства живых систем: _____

3. Дайте краткие ответы на вопросы:

1. Почему клетку называют наименьшей структурной и функциональной единицей жизни? _____

2. Что общего у прокариотических и эукариотических клеток? _____

3. Выпишите определения клетки

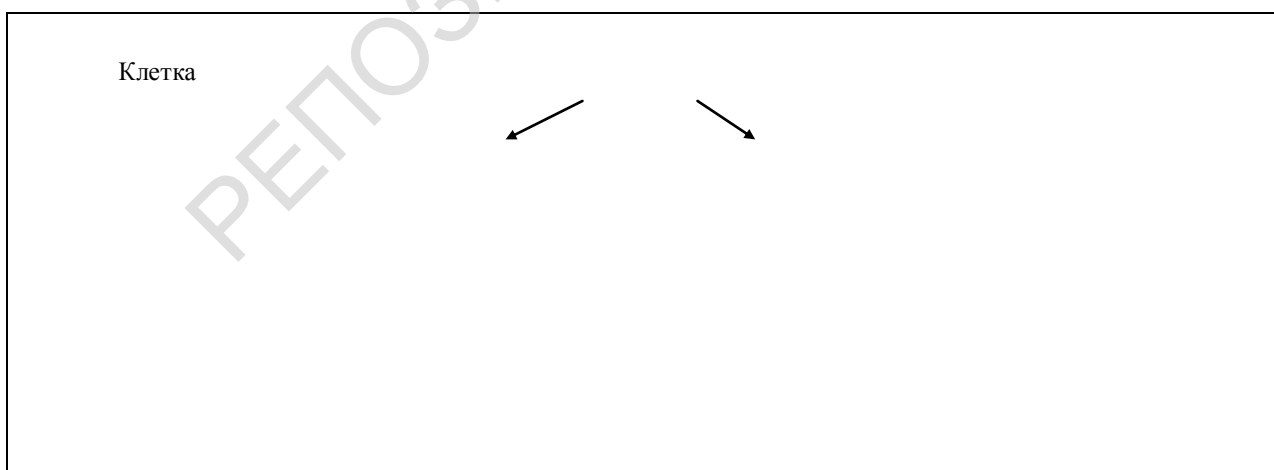
- _____
- _____
- _____
- _____
4. Что называется симпластом? _____
- _____
- _____
- _____
5. Что называется синцитием? _____
- _____
- _____
- _____
6. Как Вы думаете, не противоречит ли существование симпластов, синцитиев и плазмодиев первому постулату клеточной теории? Ответ мотивируйте _____
- _____
- _____
- _____
- _____
- _____
7. Что означает термин «гомологичность клеток»? _____
- _____
- _____
- _____
8. Чем объясняют структурное разнообразие клеток многоклеточного организма? _____
- _____
- _____
- _____
9. Как возникают разнообразные типы клеток в многоклеточном организме, несмотря на то, что организм развивается из одной единственной клетки - зиготы? _____
- _____
- _____
- _____
10. Чем объясняется разнообразная форма и величина клеток? _____

11. Как Вы понимаете утверждение: «Клетка в многоклеточном организме является единицей функционирования и развития»? _____

12. Что такое органоид? _____

4. Составьте обобщенную схему строения клетки.

Клетка



5. Перечислите основные структурно-функциональные системы клетки.

- 1) _____
- 2) _____
- 3) _____
- 4) _____

- 5) _____
- 6) _____
- 7) _____

РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ

ЦИТОПЛАЗМА

(Общая цитология, с. 182–185)

1. Дайте определения терминам:

Цитоплазма _____

Включения _____

Гиалоплазма _____

Органеллы _____

Гель _____

Золь _____

2. Приведите химический состав цитоплазмы: _____

3. Перечислите основные свойства цитоплазмы: _____

4. Перечислите факторы, которые могут вызывать гель-зольные переходы _____

5. Предложите механизм движения цитоплазмы, основываясь на ее свойствах как тиксотропного геля _____

6. Что представляет собой микотрабекулярная сеть? _____

7. Перечислите органеллы клетки:

а) одномембранные: _____

б) двумембранные: _____

в) немембранные: _____

КЛЕТОЧНЫЕ МЕМБРАНЫ. ПЛАЗМАЛЕММА.

Строение и общие свойства биологических мембран

(Общая цитология, с. 187–200)

1. Дайте определение терминам:

Биологическая мембрана _____

Липосома _____

Интегральные белки _____

Агглютинация _____

2. Заполните пропуски в следующих утверждениях:

А. Молекулы липидов в биологических мембранах образуют непрерывный двойной слой толщиной 5 нм, называемый _____

Б. В мембранах клеток присутствуют три основных типа липидов, а именно

_____, _____, _____

В. Все мембранные липиды - _____, поскольку один конец их молекул гидрофильный, а другой – гидрофобный.

Г. Гидрофильный конец молекулы фосфолипида состоит из _____ головки, а гидрофобная часть состоит из двух _____ хвостов.

Д. При помещении амфифильных молекул в водную среду они агрегируются таким образом, что их гидрофильные концы контактируют с водой, а гидрофобные спрятаны внутри. В результате возникает структура двух типов: сферические _____ или плоские _____. В обеих структурах гидрофобные хвосты размещаются между слоями гидрофильных _____.

головок.

Е. Искусственные бислои, содержащие определенные липиды или смесь разных липидов, можно получить либо в форме сферических везикул, называемых

_____, либо в форме плоских бислоев, называемых _____ мембранами.

Ж. Липиды, содержащие олигосахариды и называемые _____ присутствуют только в наружной половине бислоя. Их углеводные группы экспонированы на поверхности клеток.

З. Белки, пронизывающие бислой и контактирующие с водной средой с обеих сторон мембранами, называются _____

И. _____ белки можно выделить из мембран мягкими методами, например, экстракцией солевым раствором, тогда как _____ белки можно извлечь только при полном разрушении бислоя детергентами или органическими растворителями.

К. На поверхности клеток эукариот имеется три вида молекул, содержащих углеводы: _____, _____, _____

3. Укажите какие из этих утверждений правильные, а какие нет. Если утверждение неверно, объясните почему.

А. Липидный бислой – основной структурный компонент всех клеточных мембран.

Б. Для сохранения липидного бислоя в биологической мембране необходимо действие специальных ферментов и затраты энергии АТФ.

В. Молекулы липидов свободно дифферируют в плоскости бислоя, но не могут преодолевать его в поперечном направлении путем мгновенного перескока молекулы с одной стороны бислоя на другую (транслокация или “флип-флоп”), если в мембране нет особых переносчиков.

Г. В живых клетках гликолипиды никогда не выявляются на той поверхности мембран, которая

обращена к цитоплазме.

Д. Основу структуры биологической мембраны составляет липидный бислой, но их специфические функции в значительной степени зависят от мембранных белков.

Е. Мембранные белки образуют протяженный монослой на обеих поверхностях липидного бислоя.

Ж. Возможно, что у молекул белков, которые дважды пронизывают липидный бислой, трансмембранные участки полипептидных цепей имеют β -складчатую конформацию.

З. Эритроциты человека не имеют никаких других внутренних мембран, кроме ядерной мембраны.

И. Большая часть белков, размещающихся на поверхности клетки, связана с сахарами, тогда как менее 10% липидов в наружной части бислоя большинства плазматических мембран представлена гликолипидами.

К. В плазматической мембране все углеводы обращены наружу от поверхности клеток, а все углеводы внутренних мембран обращены к цитоплазме.

4. Зарисуйте схематически строение биомембраны. Сделайте обозначения.

1. _____
2. _____
3. _____
4. _____
5. _____

Рис. Схема строения биологической мембраны.

5. Дайте краткие ответы на вопросы:

1. Какими типами взаимодействий связаны белки с липидами в составе мембран? _____

2. Какие белки мембраны называются полуинтегральными? _____

3. Молекулы липидов и белков в составе мембран обладают лателатеральной подвижностью. Что это такое? Какие молекулы (белков или липидов) обладают большой подвижностью? _____

- 4.* Если лектин конканавалин А (Кон А), выделенный из растения конавалии мечевидной, добавить к взвеси эритроцитов, то будет наблюдаться осаждение последних. Чем можно объяснить это явление? _____

5. Что такое агглютинация? Чем можно вызвать агглютинацию клеток? _____

6. Клеточные мембраны имеют ассиметрическое строение. Чем определяется ассиметричность мембран? _____

7. На какие группы по биологическим функциям можно разделить мембранные белки? _____

8. После деления клеток увеличивается объем растущих дочерних клеток, и тем самым растет клеточная поверхность, увеличивается площадь плазматической мембраны. Каким образом происходит рост плазматической мембраны? _____

9. Как происходит увеличение площади мембран митохондрий и пластид? _____

1. Дайте определение терминам:

Гликокалипс _____

Кортикальный слой цитоплазмы _____

Пелликула _____

Диффузия _____

Активный транспорт _____

Эндоцитоз _____

Экзоцитоз _____

Неспецифический эндоцитоз _____

Окаймленная ямка _____

Трискемон _____

Лиганды _____

2. Заполните пропуски в следующих утверждениях:

- А. Богатый углеводами слой на поверхности большинства клеток эукариот называется _____
_____ или _____.
- Б. Чтобы наибольшие полярные молекулы, например, сахара, аминокислоты, а также ионы могли проходить через мембрану клетки, необходимы особые белки, называемые _____
_____ белками, которые осуществляют их перенос.
- В. Есть два больших класса транспортных белков:
белки - _____, которые специфически связываются с веществами, содержащимися в среде и изменяют свою конформацию, чтобы перенести эти вещества через мембрану;
и белки - _____, образующие в мембране заполненные водой поры, через которые определенные вещества могут пересекать мембрану по электрохимическому градиенту.
- Г. Поступление веществ в клетку регулируется двумя основными транспортными процессами:
_____ транспортом, не требующим затрат энергии,
и _____ транспортом, при котором отдельные растворенные вещества проходят через мембрану против градиента концентрации.
- Д. Поступление сахаров в клетки кишечника осуществляется путем _____
_____ ионов натрия с молекулами этих сахаров.
- Е. Клетки поглощают макромолекулы и частицы, окружая их небольшим участком плазматической мембраны, который впячивается внутрь клетки, образуя пузырек (везикулу) – процесс переноса веществ называется _____
_____.
- Ж. Большая часть содержимого эндоцитозных пузырьков, не связанного с мембраной, распадается в _____
_____ специализированных компартментах для внутриклеточного переваривания.
- З. Цикл эндоцитоза начинается в особых участках плазматической мембраны, называемых _____
_____, которые у различных культивируемых клеток занимают около 2 % поверхности.
- И. Наиболее изученный белок, обнаруженный в окаймленных ямках, называется _____.

_____. Он состоит из трех больших и трех малых полипептидных цепей, образующих как бы трехногую структуру. Эта молекулярная конфигурация называется _____

К. У новорожденных детенышей млекопитающих антитела из материнского молока переносятся через кишечный эпителий путем _____

Л. Внутриклеточные везикулы сливаются с плазматической мембраной за счет механизма, известного под названием _____

3. Укажите, какие из следующих утверждений верные, а какие нет. Если утверждение неверно, объясните почему.

А. Плазматическая мембрана непроницаема для всех заряженных частиц.

Б. На работу Na^+/K^+ -насоса расходуется третья часть общего количества генерируемого в клетке АТФ; он обеспечивает поддержание высокой концентрации K^+ внутри клеток, регуляцию клеточного объема, а также поглощение сахаров и аминокислот в кишечнике и почках.

В. Как при эндоцитозе, так и при экзоцитозе происходит слияние мембран, но в разных направлениях относительно плазматической мембраны.

Г. Выделение веществ в среду из секреторных пузырьков и доставка новых компонентов к плазматической мембране из аппарата Гольджи происходит по механизму экзоцитоза.

Д. Цикл эндоцитоза начинается в особых участках плазмалеммы, называемых окаймленными ямками, в которых клатрин и связанные с ним белки осуществляют инвагинацию мембраны.

Е. Неспецифический эндоцитоз протекает как бы автоматически и часто приводит к захвату и поглощению совершенно чуждых или безразличных для клетки веществ.

Ж. Специфический эндоцитоз осуществляется при участии специфических рецепторов, расположенных в плазмалемме, которые связываются только с определенным типом молекул.

4. Дайте краткие ответы на вопросы:

1. Каковы особенности строения плазмалеммы? _____

2. Каковы функции плазмалеммы? _____

3. Что представляет собой гликокаликс и каковы его функции? _____

4. Какие углеводы входят в состав гликопротеидов гликокаликса? _____

5. Что представляет собой пелликула эвглены? _____

6. Что будет с эритроцитами, если каплю крови перенести в дистиллированную воду? Ответ поясните

7. Перечислите основные способы переноса веществ через плазмалемму? _____

8. Каким образом осуществляется пассивный транспорт ионов через плазмалемму? _____

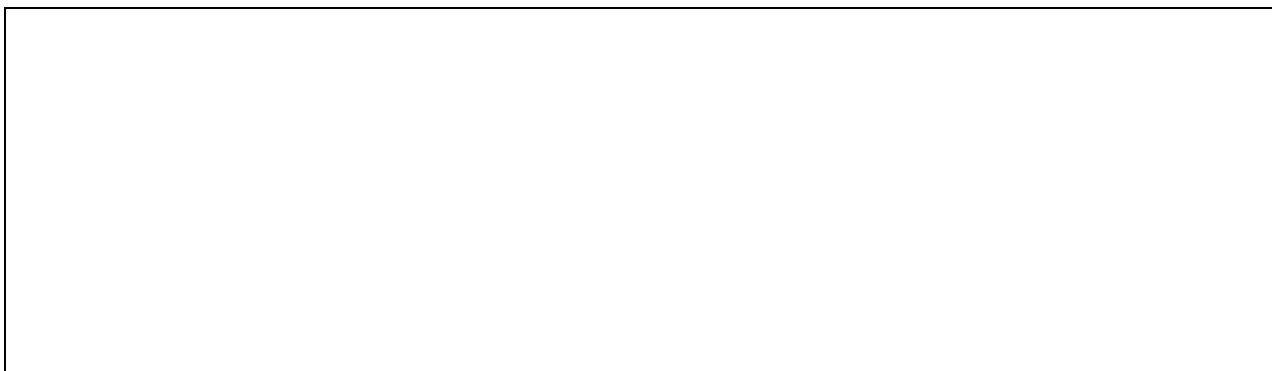
9. Градиент каких ионов обеспечивает активный транспорт сахаров и аминокислот в бактериальных клетках? _____

10. Чем отличается неспецифический эндоцитоз от специфического? _____

5. Зарисуйте схему поступления веществ в клетки посредством специфического эндоцитоза.



6. Составьте схему передачи сигнала с поверхности клетки внутрь с помощью глюкагона.





РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ

ЯДРО

(Общая цитология, с.)

1. Прочитайте главу 3 «Центральная догма молекулярной биологии» учебника. Дайте краткие ответы на вопросы:

1. В чем заключается основной постулат молекулярной биологии? _____

2. Выберите правильную схему передачи информации в клетке:

а) ДНК→иРНК→белок;

б) белок →ДНК→иРНК;

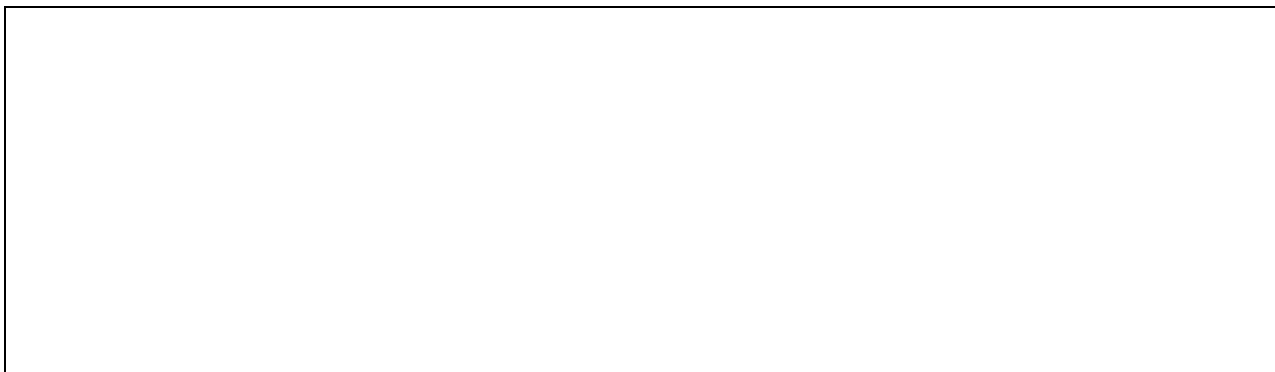
в) иРНК→белок→ДНК;

г) ДНК→белок→иРНК

3. Что обозначается термином «цистрон»? _____

4. Что представляет собой процесс транскрипции? _____

5. Сделайте обозначения соответствующих структур и реагентов на схеме биосинтеза белка.





РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ

Пластиды

(Общая цитология, с. 303–317)

1. Дайте определение терминам:

Амилопласт _____

Грана _____

Каротиноиды _____

Ламелла _____

Лейкопласт _____

Пиреноид _____

Пластиды _____

Пропластиды _____

Протонный насос _____

Тилакоид _____

Фотосистема _____

Хлоропласт _____

Хлорофилл _____

Хромопласт _____

2. Заполните пропуски в следующих утверждениях:

А. Структурой, которая осуществляет фотосинтез в клетках растений и протистов, является _____

Б. Хлоропласты ограничены _____ мембранами – _____ и _____, которые отделены друг от друга _____ пространством около 20-30 нм.

В. Каждая из мембран хлоропласта имеет толщину около _____ нм.

Г. Внутренняя мембрана хлоропласта окружает большую центральную область, называемую _____.

Д. Фотосинтетическая система поглощения света, цепь транспорта электронов и АТФ-синтетаза находятся в мембране уплощенных дисковидных мешочков, называемых _____.

Е. Уплощенные дисковидный мешочки в строении хлоропластов образуют стопки наподобие столбика монет, называемые _____.

Ж. Многочисленные реакции, протекающие при фотосинтезе, могут быть разделены на две стадии (фазы) _____ и _____.

З. Фиксация углерода катализируется ферментом _____, который считается самым распространенным белком на Земле.

И. Превращение CO_2 в углеводы происходит в цикле реакций, который называется циклом _____.

К. _____ – это крупный полимер глюкозы, который подобно гликогену в животных клетках, служит у растений запасным углеводом.

Л. Энергия, необходимая для осуществления электронного транспорта при фотосинтезе, извлекается из солнечного света, поглощаемого молекулами _____.

3. Заполните таблицу.

Пластиды

Вид пластид	Локализация	Особенности строения и выполняемые функции
Лейкопласты		
Хлоропласты		
Хромопласты		

4. Дайте краткие ответы на вопросы:

1. Исходя из суммарного уравнения фотосинтеза, объясните значение фотосинтеза

2. Как Вы думаете, из какого вещества – воды или углекислого газа в ходе фотосинтеза образуется кислород? _____
3. Что представляют собой хромопласты в онтогенетической цепи с... форм пластид? _____
- _____
4. Каковы пути возникновения хлоропластов в клетках высших растений? _____
- _____
- _____
5. Как Вы думаете, почему хлоропласты, образуясь из зеленых хлоропластов, приобретают желтую или оранжевую окраску? _____
- _____
- _____
6. В каких структурах локализованы светочувствительные пигменты у фотосинтезирующих бактерий? _____
- _____

Митохондрии

(Общая цитология, с. 278-303)

1. Дайте определение терминам:

Грибовидные тельца _____

Гликолиз _____

Кристы _____

Митохондрии _____

Хондриом _____

Цикл Кребса _____

2. Заполните пропуски в следующих утверждениях:

А. Митохондрии ограничены _____

мембранами. Толщина мембран митохондрий составляет около _____ нм.

Б. Внутренняя и наружная мембраны митохондрий разделяют два митохондриальных компартмента: внутреннюю область _____ и гораздо более узкое _____.

В. Внутренняя мембрана митохондрий обычно складчатая; она образует многочисленные впячивания внутрь митохондрий, называемые _____.

Г. Внешняя мембрана проницаема для _____ веществ, в том числе и для _____.

Д. Митохондрии осуществляют _____, в основе которого лежат процессы окисления органических субстратов и фосфорилирование _____.

Е. Начальные этапы окисления углеводов происходят в _____ и не требуют участия кислорода, поэтому эта стадия называется анаэробным окислением или _____.

Ж. В ходе анаэробного окисления молекула глюкозы распадается, образуя

_____, _____ и _____

З. В цикле Кребса осуществляется расщепление _____ и

выделяется _____. Цикл Кребса

осуществляется _____ митохондрий.

И. Освободившиеся при окислении в цикле Кребса электроны акцептируются

на коферментах, переносятся в дыхательную цепь (цепь переноса электронов),

где соединяются с _____, образуя молекулу

_____.

К. Энергия, освобождающаяся при переносе электронов по дыхательной цепи,

запасается в форме _____ на внутренней

мембране.

Л. Перенос электронов через внутреннюю митохондриальную мембрану сопровождается перемещением через мембрану из матрикса в межмембранное пространство _____, что приводит к образованию _____ на мембране.

М. Движущей силой в синтезе АТФ в митохондриях является _____

3. Дайте краткие ответы на вопросы:

1. Большинство организмов для своего существования нуждаются в молекулярном кислороде. Какова функция кислорода в клетках аэробов?

2. Может ли осуществляться окислительное фосфорилирование у прокариотических клеток? Если да, то где в таком случае могут быть локализованы ферменты дыхательной цепи и фосфорилирования? Нуждаются ли такие клетки в кислороде? _____

3. Каким образом может увеличиваться число митохондрий в клетках? _____

4. Что представляет собой митохондриальный ретикулум? _____

4. Заполните таблицу.

Сравнительная характеристика фотосинтеза и дыхания

Показатели для сравнения	Фотосинтез	Дыхание
Условия, обязательные для протекания		
Вещества, служащие исходным материалом		

Источник энергии для реакций		
Конечные продукты		
Органоиды, где происходят процессы		
В какое время суток происходит процесс		

Какой вывод можно сделать при сравнении этих двух процессов?

5. Укажите правильный порядок этапов превращения энергии в организме человека при синтезе АТФ путем окислительного фосфорилирования:

- А. Энергия химических связей веществ, поступающих с пищей;
- Б. Энергия электронов в восстановленных коферментах НАД·Н₂ и ФАД·Н₂;
- В. Энергия электронов, проходящих через компоненты ЦПЭ;
- Г. Энергия протонного электрохимического потенциала на внутренней мембране митохондрий;

Д. Энергия макроэргических связей АТФ

6. Решите задачи:

1. Физиологи установили, что первоначальное образование небольшого количества молочной кислоты в мышцах стимулирует их сокращение, а накопление ее вызывает утомление мышц. Кроме того, при гликолизе расходуется много глюкозы, а АТФ образуется мало. Объясните: а) что произойдет с человеком, у которого слабое сердце, если во время физической нагрузки из-за недостаточного обеспечения мышц O_2 в них будет преобладать бескислородное расщепление глюкозы; б) дайте научное объяснение выражению «сил не хватило».

а) _____

б) _____

2. При выполнении вольных упражнений мышцы обеих рук за 1 мин расходуют 12 кДж энергии. Определите: а) сколько всего глюкозы расходуется мышцами рук за 10 мин, если O_2 достаточно; б) накопится ли в мышцах молочная кислота.

а) _____

б) _____

3. На основе закона Авагадро и знаний о молекулярном объеме газов определите, сколько литров O_2 (при нормальных условиях) потребуется организму человека для полного расщепления 250 г глюкозы и сколько литров CO_2 при этом выделится.

РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ

IX. ВАКУОЛЯРНЫЙ КОМПЛЕКС КЛЕТКИ*Эндоплазматическая сеть*

(Общая цитология, с. 239–249, 269–273)

1. Дайте определение терминам:

Эндоплазматический ретикулум гранулярный _____

Эндоплазматический ретикулум гладкий _____

Рибосомы _____

Полисомы _____

Эргастоплазма _____

Тельца Берга _____

Тигроид _____

SRP-частицы _____

N-концевая последовательность полипептида _____

Флиппазы _____

2. Заполните пробелы в следующих утверждениях:

А. На ультратонких срезах гранулярный ЭР представлен _____, которые на сечениях имеют вид вытянутых мешков, цистерн или же узких каналов.

Б. Ширина полостей цистерны ЭР может варьировать; наименьшая ширина их составляет _____.

В. Со стороны гиалоплазмы мембраны гранулярного ЭР покрыты _____, которые представляют собой _____.

Г. Рибосомы, связанные с ЭР, синтезируют белки, которые, как правило, _____

Д. Роль гранулярного ЭР в клетке заключается в _____

Е. Большинство белков, синтезированных в ЭР, относятся к _____, которые несут ковалентно связанные сахара.

Ж. Гладкий ЭР отличается от гранулярного _____.

З. Основными функциями гладкого ЭР являются: _____, _____, _____.

И. В поперечно-полосатых мышцах вакуоли и каналы гладкого ЭР (саркоплазматический ретикулум) окружают каждую миофибриллу. Здесь ЭР выполняет специальную функцию _____.

К. У высших растений гладкий ЭР встречается в клетках тканей, участвующих в синтезе и транспорте _____.

3. Укажите, какие из следующих утверждений правильные, а какие – нет. Если утверждения

неверны, объясните почему.

- А. Внутренние мембраны делят клетку на функционально специализированные компартменты, ограниченные замкнутыми непроницаемыми мембранами.
-

- Б. Внутренние поверхности ядерной оболочки и мембраны эндоплазматического ретикула топологически эквивалентны наружной поверхности клетки.
-

В. Все белки, предназначенные для внутриклеточных, ограниченных мембранами компартментов, поступают по мере их синтеза внутрь ЭР и оттуда в аппарат Гольджи и затем переносятся к местам использования.

Г. Все секреторные белки проходят одинаковый путь от рибосом в полость ЭР и оттуда в аппарат Гольджи, а затем в секреторных вакуолях выводятся из клетки.

Д. Чтобы эффективно функционировать, каждая транспортная везикула должна селективно поглощать только соответствующие белки и сливаться только с соответствующей мембраной – мишенью.

Е. Внутренние стороны мембраны клеточных органелл, сообщающихся между собой с помощью транспортных пузырьков, топологически эквивалентны друг другу и наружной поверхности мембраны.

Ж. В клетках млекопитающих импорт белков в просвет ЭР начинается еще до того, как синтез полипептидной цепи полностью завершен, т.е. импорт происходит контрансляционно.

З. Хотя гладкий ЭР и шероховатый ЭР непрерывно переходят друг в друга, в шероховатом ЭР содержатся многие белки, которых нет в гладком ЭР.

И. В момент выхода из рибосомы сигнальный пептид связывается с гидрофобным участком на рибосоме, вызывая остановку трансляции; последняя возобновляется когда частица, узнающая сигнал, связывает этот сигнальный пептид.

К. Рибосомы шероховатого ЭР используют энергию, высвобождающуюся при белковом синтезе, для продвижения растущих полипептидных цепей через мембрану ЭР.

4. Дайте краткие ответы на вопросы:

1. Какие белки преимущественно синтезируются на рибосомах, связанных с мембранами ЭР? _____

2. Где осуществляется созревание белковых молекул, синтезированных на рибосомах, связанных с мембранами ЭР? _____

3. В каких структурах клеток синтезируются мембранные белки? _____

4. Каким образом осуществляется синтез клеточных мембран? _____

Аппарат Гольджи

(Общая цитология, с. 249–261)

1. Дайте определение терминам:

Диктосома _____

Цис-участок диктосомы _____

Транс-участок диктиосомы _____

Транс-сеть аппарата Гольджи _____

Рыхлый тип АГ _____

Диффузный тип АГ _____

Экскрузия _____

2. Заполните пробелы в следующих утверждениях:

А. Аппарат Гольджи, локализованный обычно вблизи клеточного ядра,
представляет собой _____

Б. Стопка цистерн аппарата Гольджи имеет две равные стороны: _____
_____, которая тесно связана с переходными элементами
ЭР, и _____, которая переходит в трубчатый
ретикулум, называемый транс-сетью Гольджи.

В. Белки, экспортируемые из ЭР, входят в _____
компартмент аппарата Гольджи, затем перемещаются в его компартмент и,
наконец, в _____ компартмент.

Г. Из последнего компартмента Гольджи белки перемещаются в _____
_____, представляющую собой трубчатый ретикулум,
где белки разделяются и направляются по своим конечным «адресам».

Д. Хотя механизм переноса белков и липидов через аппарат Гольджи точно не
известен, считается, что _____ отпочковываются от
краев цистерн и переносят заключенные в них молекулы от цистерны к
цистерне по всей стопке, пока не достигнут трубчатой мембранной сети в транс-
участке диктиосомы.

Е. В клетках, осуществляемых секрецию в ответ на внеклеточный сигнал, секретлируемые белки и другие вещества накапливаются _____, откуда они высвобождаются путем экзоцитоза в ответ на сигнал.

Ж. В состав белков зимогенных гранул экзокринных клеток поджелудочной железы входят разнообразные _____:

З. Цитоплазматическая поверхность пузырьков, отщепляемых от транс-сети Гольджи и содержащих зрелые продукты, которые будут выведены из клетки, бывает сходной с поверхностью окаймленных пузырьков, поскольку и те и другие покрыты _____

3. Укажите, какие из следующих утверждений правильные, а какие – нет. Если утверждение неверно, объясните почему.

А. Все сахара, имеющиеся в терминальной области сложных олигосахаридов, были присоединены к ним в транс-компартаментах аппарата Гольджи с помощью набора гликозилтрансфераз, действующих в строго определенной последовательности.

Б. Все гликопротеины и гликолипиды в составе внутриклеточных мембран ориентированы таким образом, что их олигосахаридные цепи обращены во внутренние полости клеточных органелл, тогда как в плазматической мембране их олигосахариды обращены к наружной поверхности клетки.

В. Экспортируемые белки движутся в одном направлении через три компартмента аппарата Гольджи и никогда не пропускают промежуточного компартмента.

Г. Секреторные везикулы отпочковываются от транс-компартамента аппарата Гольджи.

Д. После слияния секреторной везикулы с плазматической мембраной специализированные белки мембраны секреторной везикулы быстро удаляются из плазматической мембраны путем эндоцитоза и возвращаются в аппарат Гольджи для повторного использования.

Е. В секреторной клетке для каждого из трех типов белков, покидающих транс-сеть Гольджи, требуются специальные сигналы: для сортировки в лизосомы; для направления в секреторные везикулы и для немедленного выхода на поверхности клетки.

4. Дайте краткие ответы на вопросы:

1. Каковы функции аппарата Гольджи? _____

2. В какой части аппарата Гольджи происходит модификация белков? Как эти процессы осуществляются? _____

3. Каким образом осуществляется сортировка белков в аппарате Гольджи? __

***Лизосомы, вакуоли растительных клеток, сферосомы,
пероксисомы***

(Общая цитология, С. 263–268, 273–277)

1. Дайте определение терминам:

Первичные лизосомы _____

Вторичные лизосомы _____

Телолизосомы _____

Аутолизосомы _____

Тонопласт _____

Сферосома _____

Пероксисома _____

Глиоксисома _____

2. Заполните пробелы в следующих утверждениях:

А. _____ - это ограниченный мембранный мешок с гидролитическими ферментами, предназначенными для регулируемого внутриклеточного расщепления макромолекул.

Б. Гидролитические ферменты, активные при низком рН, называются _____

В. Компартмент, в который поступают новосинтезированные лизосомные гидролазы и мембранные белки из аппарата Гольджи, называется _____

Г. Деграция отработанных частей клетки может происходить путем _____
_____, при котором, мембраны, происходящие из ЭР, замыкаются с образованием
особой органеллы _____, сливающейся затем с лизосомой.

Д. Клетки, специализированные для фагоцитоза, могут поглощать микроорганизмы, образуя _____
_____, которые после слияния с лизосомой превращаются в

Е. В клетках осуществляется три потока вакуолей, осуществляемых через аппарат Гольджи : 1) _____
_____, 2) _____, 3) _____

Ж. _____, которые также называются микротельцами, сходны с ЭР тем, что
представляют собой самореплицирующиеся, окруженные мембраной органеллы, не содержащие
собственного генома.

З. Растения, но не животные, могут превращать высшие карбоновые кислоты в сахара в результате
последовательности реакций, называемой _____
_____; пероксисомы, в которых эти реакции протекают, называются также _____

**3. Укажите какие из следующих утверждений верные, а какие нет. Если утверждение неверно,
объясните почему.**

А. В лизосомной мембране действует протонная помпа, использующая энергию гидролиза АТФ для
того, чтобы выкачивать из лизосомы протоны и тем самым поддерживать в ее полости низкий рН.

Б. Лизосомы – это разнообразные по форме и размерам органеллы, присутствующие во всех
эукариотических клетках.

В. Эндолизосомы превращаются в зрелые лизосомы в результате утраты компонентов эндосомной мембраны и дальнейшего снижения внутреннего рН. _____

Г. Материал, поглощенный путем эндоцитоза, сразу попадает в лизосомы, где его компоненты могут разрушаться до небольших молекул.

Д. Первичные лизосомы сливаются с фагоцитарными вакуолями, образуя вторичную лизосому или внутриклеточную пищеварительную вакуоль.

Е. При слиянии первичной лизосомы с эндоплазматической вакуолью происходит диссоциация компонентов М-6-Ф-рецепторгидролазы вследствие кислой среды внутри вторичной лизосомы. Уже свободный фермент после потери фосфатной группы активируется и начинает функционировать.

Ж. Лизосомы могут сливаться друг с другом и таким путем увеличиваются в объеме, при этом их внутренняя структура усложняется.

З. Пероксисомы характерны для немногих типов клеток млекопитающих.

И. Реакции пероксисомного окисления имеют особое значение в клетках печени и почек, где пероксисомы обезвреживают разнообразные токсичные соединения, попадающие в кровоток.

К. Мембранная оболочка пероксисомы образуется в результате отделения везикул от ЭР, тогда как их внутреннее содержимое импортируется из цитозоля.

4. Дайте краткие ответы на вопросы:

1. Из каких структур образуются центральные вакуоли растительных клеток? _____

2. Какие функции в растительной клетке выполняет центральная вакуоль? _____

3. Каково происхождение и функции сферосом? _____

4. Что представляет собой поток мембран в клетке? _____

РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ

ОБОЛОЧКА КЛЕТОК РАСТЕНИЙ, ГРИБОВ, БАКТЕРИЙ

(Общая цитология, с. 230-238)

1. Дайте определения терминам:

Клеточная оболочка _____

Срединная пластинка _____

Первичная оболочка _____

Вторичная оболочка _____

Третичная оболочка _____

Периплазма _____

2. Заполните пробелы в следующих утверждениях:

А. У прокариотических и растительных клеток снаружи расположена плотная, часто многослойная структура – _____
 _____.

Б. Оболочка клеток растений состоит из двух компонентов: аморфного пластичного гелеобразного _____
 _____ с высоким содержанием воды и _____
 _____.

В. Гемипеллозы – это полимеры, состоящие из гексоз- _____, пентоз- _____
 _____ и _____ (_____
 _____ и _____).

Г. Волокнистые компоненты клеточных оболочек растений состоят обычно из _____
 _____ - линейного, неветвящегося полимера, мономером которого является _____
 _____.

Д. В первичной оболочке преобладает _____.

а во вторичной _____.

Е. Инкрустация оболочек лигнином вызывает их _____.

Ж. Отложение на поверхности оболочек суберина вызывает их _____.

З. Опорным каркасом клеточной оболочки бактерий является _____.

И. У грамположительных бактерий сопутствующими компонентами в оболочках являются полимерные вещества: _____, _____, _____ и белки.

К. Оболочки грамотрицательных бактерий содержат в качестве сопутствующих компонентов липопротеиды и сложные липополисахариды, которые образуют сложную наружную _____.

Л. Между внешней липопротеидной мембраной бактериальной стенки и плазматической мембраной лежит _____.

М. Периплазма заполнена раствором, содержащим специфические белки двух типов - _____ и _____.

З. Укажите, какие из следующих утверждений верные, а какие нет. Если утверждение неверно, объясните почему.

А. Клеточные оболочки характерны для клеток всех организмов.

Б. Клеточные оболочки являются продуктами жизнедеятельности клеток: их компоненты синтезируются клеткой, выделяются из нее и собираются вне клетки.

В. Основой клеточных оболочек является двойной липидный слой.

Г. Клеточная оболочка, как правило, не проницаема для воды, ионов, всех органических веществ.

Д. Волокнистые компоненты клеточных оболочек растений состоят обычно из гемицеллюлоз.

Е. Гемицеллюлозы представляют собой полимерные цепи, состоящие из гексоз, пентоз и уроновых кислот.

Ж. Инкрустация клеточных оболочек лигнином приводит к их одревеснению.

З. Отложение на поверхности клеточной оболочки адкрустирующего вещества суберина приводит к опробковению.

И. Первичная клеточная оболочка размещается ближе к плазмалемме, а вторичная – ближе к срединной пластинке.

К. Основу клеточных оболочек бактерий составляет полисахарид хитин.

Л. Грамположительные и грамотрицательные бактерии различаются по строению их клеточных оболочек.

М. Компоненты бактериальной стенки обладают антигенной специфичностью по отношению к бактериофагам.

- 4. Зарисуйте схематически две рядом лежащие клетки растения. Покажите на рисунке первичную и вторичную оболочки, срединную пластинку. Отобразите на рисунке простые, окаймленные и полуокаймленные поры.**



5. Дайте краткие ответы на вопросы:

1. Какова функция клеточной оболочки? _____

2. Почему многие пресноводные протисты не лизируются, хотя они и не имеют клеточной оболочки?

3. Где осуществляется синтез целлюлозы, которая участвует в построении клеточной оболочки? ____

4. Что такое текстура клеточной оболочки? _____

5. Крахмал и целлюлоза являются полисахаридами. Как Вы думаете, почему крахмал достаточно легко расщепляется в пищеварительном тракте всех животных и человека, а целлюлоза – нет. С чем это связано? _____

6. В чем состоит разница в строении оболочек грамположительных и грамотрицательных бактерий?

7. Что представляет собой муреиновый мешок у бактерий? Из чего он построен? _____

XIII. СВЯЗИ МЕЖДУ КЛЕТКАМИ

(Общая цитология, с. 216-228)

1. Дайте определение терминам:

Адгезия _____

Кадгерины _____

Простые соединения клеток _____

Запирающие или плотные соединения _____

Десмосомы _____

Коннексон _____

Сцепляющие (адгезивные) ленты _____

Фокальные контакты _____

Щелевой контакт _____

Синапс _____

Плазмодесмы _____

2. Схематически зарисуйте примеры контактов сцепления (А), изолирующего (Б) и коммуникативного (В) контактов. Сделайте обозначения. Установите, в чем заключается принципиальная разница между тремя основными типами контактов.

А.

Б.

В.

ПЕРЕЧЕНЬ КОНТРОЛЬНЫХ ВОПРОСОВ К ЛАБОРАТОРНЫМ ЗАНЯТИЯМ

В процессе самостоятельной работы студенты работают с учебной и научной литературой, осуществляют подготовку к выполнению лабораторных работ, анализируют результаты микроскопических наблюдений и делают на их основе выводы, выполняют тренировочные задания.

1. При подготовке к лабораторным занятиям студентам необходимо проработать соответствующие разделы учебника и конспект лекций по

определенной теме, уметь давать краткие ответы на основные вопросы занятия и контрольные вопросы по теме.

Занятие 1-2. Устройство микроскопа. Правила работы с микроскопом. Изготовление простейших препаратов.

Вопросы для рассмотрения

1. Световой микроскоп, правила работы с ним
2. Техника изготовления простейших препаратов. Приготовление срезов
3. Значение среды, в которую заключается срез, для исследования объекта

Контрольные вопросы

1. Что изучает цитология?
 2. Перечислите основные методы цитологических исследований:
 3. а) прижизненное (витальное) изучение клетки;
 4. б) изучение фиксированных клеток;
 5. В чем заключается принципиальное различие световой и электронной микроскопии?
 6. В каких случаях применяют метод замораживания–скалывания?
 7. Что изучают с помощью метода высоковольтной микроскопии?
 8. Что позволяет изучать сканирующий электронный микроскоп?
 9. В каких целях используются методы клеточной инженерии?
 10. В чем заключается принцип фазово-контрастной микроскопии?
 11. На чем основан метод интерференционной микроскопии?
 12. Что такое цитохимические методы изучения клеток?
 13. Охарактеризуйте методы меченых атомов и дифференцированного центрифугирования.
 14. Какие биохимические методы используют для исследования клеток?
- Литература: *Ченцов Ю.С.* Общая цитология./ Ю.С.Ченцов. – М., МГУ, 1995.

С.22 – 47.

Занятие 3-4. Общий план строения клетки

Цель: Рассмотреть общий план строения клетки на примере клеток разных тканей и организмов

Вопросы для рассмотрения

- Особенности строения клеток бактерий
- Особенности строения клеток растений
- Особенности строения клеток животных
- Особенности строения клеток грибов

Контрольные вопросы

1. В чем заключается суть открытий Р. Гука, А. Левенгука, Р. Броуна?
2. Охарактеризуйте труды М. Шлейдена и Т. Шванна.
3. Какие заслуги перед наукой имеет Р. Вирхов?
4. Когда и кем было введено понятие «ткань»?
5. Кто и когда сформулировал клеточную теорию? Перечислите основные положения клеточной теории.
6. Что означает понятие «гомологичность клеток»? Приведите конкретные примеры.
7. Почему клетку называют наименьшей структурной и функциональной единицей жизни?
8. Что общего у прокариотических и эукариотических клеток?
9. Что называется симпластом?
10. Что называется синцитием?
11. Как Вы думаете, не противоречит ли существование симпластов, синцитиев и плазмодиев первому постулату клеточной теории? Ответ мотивируйте.
12. Чем объясняют структурное разнообразие клеток многоклеточного организма?
13. Как возникают разнообразные типы клеток в многоклеточном организме, несмотря на то, что организм развивается из одной единственной клетки-зиготы?
14. Чем объясняется разнообразная форма и величина клеток?
15. Как Вы понимаете утверждение: «Клетка в многоклеточном организме является единицей функционирования и развития»?
16. 12. Что такое органоид?
17. Что называют организмом?
18. Перечислите структурные компоненты прокариотической клетки: поверхностные структуры, цитоплазматические структуры, запасные питательные вещества.
19. Что такое нуклеоид, капсулы, жгутики, и фимбрии, бактериальные споры?
20. Назовите структурные компоненты животной и растительной клеток.
21. Перечислите основные отличия между клетками организмов разных царств.

Литература: *Ченцов Ю.С. Общая цитология./ Ю.С.Ченцов. – М., МГУ, 1995, С. 6 – 22.*

Занятие 5. Поверхностный аппарат. Надмембранные структуры поверхностного аппарата

Цель: Изучить строение первичной и вторичной оболочки растительных клеток, видоизменение их химического состава

Вопросы для рассмотрения

1. Биологические мембраны. Структурная организация и функции плазмалеммы.
2. Первичная оболочка
3. Вторичная оболочка
4. Вторичные изменения химического состава и свойств оболочек

Контрольные вопросы

1. 1. Объясните жидкостно-мозаичную модель строения клеточных мембран. Какие другие модели вам известны?
2. Охарактеризуйте роль гликопротеидов в построении клеточных мембран.
3. Какими типами взаимодействий связаны белки с липидами в составе мембран?
4. Какие белки мембраны называются полуинтегральными?
5. Молекулы липидов и белков в составе мембран обладают латеральной подвижностью. Что это такое? Какие молекулы (белков или липидов) обладают большой подвижностью?
6. Если лектин конканавалин А (Кон А), выделенный из растения коннавалии мечевидной, добавить к взвеси эритроцитов, то будет наблюдаться осаждение последних. Чем можно объяснить это явление?
7. Что такое агглютинация? Чем можно вызвать агглютинацию клеток?
8. Клеточные мембраны имеют ассиметрическое строение. Чем определяется ассиметричность мембран?
9. На какие группы по биологическим функциям можно разделить мембранные белки?
10. После деления клеток увеличивается объем растущих дочерних клеток, и тем самым растет клеточная поверхность, увеличивается площадь плазматической мембраны. Каким образом происходит рост плазматической мембраны?
11. Каковы особенности строения плазмалеммы?
12. Каковы функции плазмалеммы?
13. Что представляет собой гликокаликс и каковы его функции?
14. Какие углеводы входят в состав гликопротеидов гликокаликса?
15. Что представляет собой пелликула эвглены?
16. Что будет с эритроцитами, если каплю крови перенести в дистиллированную воду? Ответ поясните.
17. Перечислите основные способы переноса веществ через плазмалемму?

18. Каким образом осуществляется пассивный транспорт ионов через плазмалемму?
19. Градиент каких ионов обеспечивает активный транспорт сахаров и аминокислот в бактериальных клетках?
20. Объясните молекулярный механизм работы клеточных насосов. Что такое эндоцитоз?
21. Чем отличается неспецифический эндоцитоз от специфического?
22. Как клетки соединяются между собой?
23. Каковы функции клеточной оболочки?
24. Почему многие пресноводные протисты не лизируются, хотя они и не имеют клеточной оболочки?
25. Где осуществляется синтез целлюлозы, которая участвует в построении клеточной оболочки?
26. Что такое текстура клеточной оболочки?
27. Крахмал и целлюлоза являются полисахаридами. Как Вы думаете, почему крахмал достаточно легко расщепляется в пищеварительном тракте всех животных и человека, а целлюлоза – нет. С чем это связано?
28. В чем состоит разница в строении оболочек грамположительных и грамотрицательных бактерий?
29. Что представляет собой муреиновый мешок у бактерий? Из чего он построен?

Литература: *Ченцов Ю.С.* Общая цитология./ Ю.С.Ченцов. – М., МГУ, 1995, С. 187 – 238.

Занятие 6. Гиалоплазма – матрикс цитоплазмы

Вопросы для рассмотрения

1. Гиалоплазма – организация и функции. Физико-химические свойства гиалоплазмы : эластичность и движение

Контрольные вопросы

1. Приведите химический состав цитоплазмы
2. Перечислите основные свойства гиалоплазмы
3. Перечислите факторы, которые могут вызывать гель-зольные переходы
4. Предложите механизм движения цитоплазмы, основываясь на ее свойствах как тиксотропного геля.
5. Что представляет собой микротрабекулярная сеть?

Литература: *Ченцов Ю.С.* Общая цитология./ Ю.С.Ченцов. – М., МГУ, 1995, С. 182 – 186, 318 – 346.

Занятие 7. Вакуолярный комплекс клетки

Вопросы для рассмотрения

1. Ультраструктура эндоплазматического ретикулума
2. Морфологическое строение аппарата Гольджи
3. Ультраструктура аппарата Гольджи
4. Лизосомы

Контрольные вопросы

1. Что собой представляет ЭПР? Какие виды ЭПР выделяют?
2. Каковы основные функции ЭПР?
3. Как осуществляется транспорт синтезируемой пептидной цепи внутрь цистерн ЭПР?
4. Каким образом происходит синтез мембранных белков и липидов?
5. Какие белки преимущественно синтезируются на рибосомах, связанных с мембранами ЭР?
6. Где осуществляется созревание белковых молекул, синтезированных на рибосомах, связанных с мембранами ЭР?
7. В каких структурах клеток синтезируются мембранные белки?
8. Каким образом осуществляется синтез клеточных мембран?
9. Какова ультраструктура комплекса Гольджи?
10. Назовите основные функции комплекса Гольджи.
11. В какой части аппарата Гольджи происходит модификация белков? Как эти процессы осуществляются?
12. Каким образом осуществляется сортировка белков в аппарате Гольджи?
13. Из каких структур образуются центральные вакуоли растительных клеток?
14. Какие функции в растительной клетке выполняет центральная вакуоль?
15. Объясните особенности строения лизосом.
16. Опишите функциональные состояния лизосом и некоторые лизосомные синдромы у людей.
17. Каково происхождение и функции сферосом?
18. Что представляет собой поток мембран в клетке?

Литература: *Ченцов Ю.С.* Общая цитология./ Ю.С.Ченцов. – М., МГУ, 1995, С. 129 – 278.

Занятие 8. Митохондрии

Вопросы для рассмотрения

1. Морфология митохондрий.
2. Ультраструктура митохондрий в связи с выполняемыми функциями.

Контрольные вопросы

1. Что такое гликолиз и какой его химизм?
2. Для каких организмов гликолиз является основным путем получения энергии? Как осуществляется спиртовое брожение и какой его химизм?
3. Охарактеризуйте строение митохондрий.
4. Каковы особенности ультраструктурной организации внутренней мембраны митохондрий?
5. Объясните размещение дыхательных ансамблей в мембране. Какие ферменты входят в их состав?
6. Большинство организмов для своего существования нуждаются в молекулярном кислороде. Какова функция кислорода в клетках аэробов?
7. Может ли осуществляться окислительное фосфорилирование у прокариотических клеток? Если да, то где в таком случае могут быть локализованы ферменты дыхательной цепи и фосфорилирования? Нуждаются ли такие клетки в кислороде?
8. Каким образом может увеличиваться число митохондрий в клетках?
9. Что представляет собой митохондриальный ретикулум?
10. Какие существуют доказательства происхождения митохондрий от аэробных бактерий?

Литература: *Ченцов Ю.С.* Общая цитология./ Ю.С.Ченцов. – М., МГУ, 1995, С. 279 – 303.

Занятие 9. Пластиды

Вопросы для рассмотрения

1. Морфология хлоропластов
2. Ультраструктура хлоропластов
3. Функции хлоропластов (Выявление ассимиляционного крахмала в хлоропластах)
4. Хромопласты
5. Лейкопласты

Контрольные вопросы

1. Нарисуйте схему строения хлоропласта и перечислите его структурные компоненты.
2. Каким является строение граны хлоропласта по данным электронной микроскопии?

3. Напишите уравнение реакций световой и темновой фаз фотосинтеза. В каких структурах хлоропласта они происходят?
4. Исходя из суммарного уравнения фотосинтеза, объясните значение фотосинтеза.
5. Как Вы думаете, из какого вещества – воды или углекислого газа в ходе фотосинтеза образуется кислород?
6. Что представляют собой хромопласты в онтогенетической цепи превращения форм пластид?
7. Каковы пути возникновения хлоропластов в клетках растений?
8. Как Вы думаете, почему хромопласты, образуясь из зеленых хлоропластов, приобретают желтую или оранжевую окраску?
9. В каких структурах локализованы светочувствительные пигменты у фотосинтезирующих бактерий?

Литература: *Ченцов Ю.С.* Общая цитология./ Ю.С.Ченцов. – М., МГУ, 1995, С. 303 – 317.

Занятие 10. Включения

Вопросы для рассмотрения

1. Эргастические вещества. Крахмальные зерна
2. Алейроновые зерна
3. Катаболиты. Кристаллы
4. Рафиды и стилоиды

Литература: *Ченцов Ю.С.* Общая цитология./ Ю.С.Ченцов. – М., МГУ, 1995, С. 6 – 22.

Занятие 11. Ядро интерфазной клетки

Вопросы для рассмотрения

1. Морфология ядра (животные клетки)
2. Ультраструктура ядра животной клетки
3. Морфология ядра (растительная клетка)
4. Ультраструктура ядра растительной клетки
5. Морфология ядра грибной клетки
6. Ультраструктура ядра грибной клетки

Лабораторная работа № 1. Ядра клеток кишечного эпителия крысы

Лабораторная работа № 2. Ядра клеток крови лягушки

Лабораторная работа № 3. Ультраструктура ядра животной клетки

Лабораторная работа № 4. Макронуклеус и микронуклеус инфузорий

Лабораторная работа № 5. Ядро растительной клетки (корешок лука)

Лабораторная работа № 6. Ультраструктура ядра растительной клетки

Лабораторная работа № 10. Строение митотической хромосомы

Лабораторная работа № 11. Кариотип человека

Контрольные вопросы

1. Благодаря чему последовательность нуклеотидов в одной цепи ДНК определяет их последовательность в другой цепи?
2. Что обеспечивает стабилизацию молекул ДНК?
3. Полинуклеотидные цепочки в любой молекуле ДНК антипараллельны. Объясните, что такое антипараллельность.
4. Охарактеризуйте ультраструктуру клеточного ядра.
5. Каково строение нуклеолеммы?
6. Опишите строение порового комплекса.
7. Что такое эухроматин и гетерохроматин?
8. Какой химический состав хроматина?
9. Охарактеризуйте строение метафазной хромосомы.
10. Расскажите о структуре нуклеосомы.
11. Что такое хромосомный набор?
12. Какие различают типы хромосом?
13. Опишите известные изменения числа и структуры хромосом в кариотипе.
14. Что собой представляет ядрышко? Что такое гранулярная часть и фибриллярные центры ядрышка?
15. Что такое ядерный сок?

Литература: *Ченцов Ю.С.* Общая цитология./ Ю.С.Ченцов. – М., МГУ, 1995, С. 48 – 182.

Занятие 12-13. Деление клетки

Вопросы для рассмотрения

1. Клеточный цикл. Деление клетки.
2. Митотическое деление животных клеток
3. Митотическое деление клеток растений
4. Определение мейоза, его отличие от митоза
5. Первое и второе деление
6. Типы мейоза

Литература: *Ченцов Ю.С.* Общая цитология./ Ю.С.Ченцов. – М., МГУ, 1995, С. 359 – 484.

Контрольные вопросы

6. Что такое клеточный цикл? Какова продолжительность клеточного цикла у инфузории-туфельки?
 7. Приведите примеры тканей человека, в которых клетки образуются постоянно.
 8. В каком периоде клеточного цикла происходит редупликация генетического материала?
 9. Чем астральный тип веретена деления (конвергентный) отличается от анастрального?
 10. Какие клетки навсегда теряют способность к делению?
 11. Каков механизм расхождения хромосом к полюсам клетки во время деления?
 12. Перечислите основные события, которые происходят в клетке в разные фазы деления.
 13. Перечислите основные типы митоза. Каковы различия между ними?
 14. Что такое амитоз и какие клетки делятся этим способом?
 15. Каков механизм бинарного деления клеток прокариот?
 16. Как называются клетки, образующиеся в результате мейоза?
 17. Охарактеризуйте первое второе деления митоза, их фазы.
 18. Каков биологический смысл мейоза?
 19. Чем мейоз принципиально отличается от митоза?
 20. Спермии, образующиеся в цветках фасоли обыкновенной, содержат в ядре 11 хромосом. Сколько хромосом будет содержаться в ядрах микроспор? Ответ поясните.
 21. В ядрах клеток эпидермиса листа дуба содержится 24 хромосомы. Сколько хромосом будет содержаться в ядрах мегаспор? Ответ поясните.
 22. Обнаружено, что в ядрах синергид сливы содержится 16 хромосом. Сколько хромосом будет в ядрах антипод, ядрах клеток зародыша и эндосперма?
- Литература: *Ченцов Ю.С.* Общая цитология./ Ю.С.Ченцов. – М., МГУ, 1995, С. 359 – 484.

ПРИМЕРНЫЙ ТЕМАТИЧЕСКИЙ ПЛАН

№№ п/п	Темы занятий	Количество аудиторных часов		
		Всего	В том числе	
			лек-ций	лабораторных занятий
1.	Введение. Краткая история развития цитологии	2	2	
2.	Методы исследования клеток	4	2	2
3.	Строение обобщенной клетки	6	2	4
4.	Поверхностный аппарат клетки	6	4	2
5.	Цитоплазма	18	8	10
6.	Ядро	10	6	4
7.	Воспроизведение клеток	8	4	4
	Всего:	54	28	26

Ситуационные задачи

1. В клетках хорошо развита гранулярная эндоплазматическая сеть и комплекс Гольджи. Какую основную функцию выполняют эти клетки?
2. В клетках печени происходит активный синтез гликогена и белков. Какие виды органоидов должны быть хорошо развиты в этих клетках?
3. Предложена электронная микрофотография клетки, поверхность которой образует многочисленные микроворсы цитоплазмы, а в цитоплазме присутствуют многочисленные лизосомы. Какова функция этой клетки?
4. Под электронным микроскопом в клетках обнаружена деструкция митохондрий. Какие процессы в клетках будут нарушены?

5. Экспериментальному животному в течение длительного времени давали снотворные вещества. Какой органоид в клетках печени будет усиленно функционировать?
6. На препарате видны две клетки. Ядро одной из них содержит много интенсивно окрашенных глыбок хроматина. В другой клетке ядро светлое,
7. хроматин распространен диффузно. Какой тип хроматина преобладает в той или иной клетках и чем они отличаются функционально?
8. На клетки, находящиеся в состоянии митоза, подействовали препаратом, разрушающим веретено деления. К чему это приведет? Какой набор хромосом будут содержать клетки?
9. На препарате видны расположенные в центре хромосомы, образующие фигуру звезды. Какая стадия митоза?
10. На препарате видны клетки кубической, призматической, округлой, веретеновидной и отросчатой формы. Какая из этих клеток выполняет сократительную функцию?
11. На апикальной поверхности клетки имеются многочисленные пальцевидные выросты цитоплазмы, покрытые снаружи плазмолеммой. Что это за структуры и каково их функциональное значение?
12. Поверхность одной клетки образует многочисленные микровыросты цитоплазмы. Поверхность другой гладкая. У которой из этих клеток активнее эндоцитоз?
13. Под плазмолеммой клетки на электронной микрофотографии видны многочисленные мелкие светлые пузырьки. Что это за структуры и с каким процессом они связаны?
14. Известно, что общий принцип строения всех мембран, входящих в состав органоидов, одинаков. Чем объяснить специфичность их функций?
15. Цитоплазма клетки заполнена цистернами гранулярной эндоплазматической сети. Что можно сказать о ее функции?
16. При усиленной физической нагрузке организма в его клетках уменьшается содержание трофических включений. С чем это связано?

17. В клетку проник фактор, нарушающий целостность мембран лизосом. Какие можно ожидать изменения?
18. При загаре в клетках кожи появляются гранулы пигмента. К каким структурным элементам клетки относятся эти гранулы?
19. Известно, что молодые быстрорастущие клетки имеют базофильную цитоплазму. Чем это объяснить?
20. При митотическом делении соматической клетки человека образовались дочерние клетки. Сколько в них хромосом?
21. Клетка находится в митозе. Происходит ли в ней при этом синтез белков?
22. Количественным методом определили, что в ядре интерфазной клетки, имеющем нормальные размеры, содержится удвоенное количество ДНК. В каком периоде клеточного цикла находится клетка?
23. При окраске пиронином цитоплазма и ядрышко окрасились одинаково в малиновый цвет. Чем это можно объяснить?
24. В каком процессе и на какой стадии подавление синтеза ДНК приводит к прекращению конъюгации хромосом?
25. Что происходит с ядрышком при подавлении синтеза рРНК?
26. С чем связано изменение окраски различных животных (хамелиона, камбалы)?
27. В какой фазе какого деления происходит расхождение к полюсам хромосом, состоящих из двух хроматид?
28. Составить ситуационную задачу.

Тренировочные задания

1. Запишите линейную и циклическую форму рибозы.
2. Запишите линейную и циклическую форму глюкозы.
3. Изобразите схематически (показав 4–5 остатков мономера) строение милопектина. На схеме покажите, как осуществляется ветвление цепей за счет образования 1,6-гликозидных связей.

4. Взаимодействие глицерола с высшими карбоновыми кислотами приводит к образованию триглицерида (жира). Запишите уравнение реакции образования триглицерида.
5. Запишите формулу сфингомиелина. Красным цветом отметьте в формуле гидрофобную часть молекулы, синим – гидрофильную.
6. Используя условное изображение молекул фосфолипидов (O= – гидрофильная головка; гидрофобные хвосты) покажите схематически расположение молекул на поверхности воды (1); в липидных каплях в толще воды (2).
7. Изобразите схемы образования полипептида, включив в цепь 3–4 остатка конкретных аминокислот. Отметьте пептидные связи.
8. Запишите химическую формулу одного пуринового и одного пиримидинового азотистого основания. Отметьте, в чем заключается главное различие между ними.
9. Зарисуйте схематически строение одного из нуклеотидов, обозначьте его составляющие.
10. Изобразите схематически образование полинуклеотидной цепочки из 3–4 нуклеотидов. Покажите образование фосфодиэфирных связей. Отметьте 5'- и 3'-концы.
11. Зарисуйте схему строения тРНК. Отметьте антикодоны, 3'-конец (ССА), 5'-конец, D-петлю, Т-петлю, дуплексные участки. Красным цветом обведите участок РНК, к которому прикрепляется аминокислота.
12. Сделайте схематический рисунок плазмалеммы. Укажите основные компоненты.
13. Зарисуйте схему поступления веществ в клетки посредством специфического эндоцитоза.
14. Составьте схему передачи сигнала с поверхности клетки внутрь с помощью глюкагона.
15. Зарисуйте схематически две рядом лежащие клетки растения. Покажите на рисунке первичную и вторичную оболочки, срединную пластинку. Отобразите на рисунке простые, окаймленные и полуокаймленные поры.
16. Схематически зарисуйте примеры клеточных контактов: сцепления (А), изолирующего (Б) и коммуникативного (В). Сделайте обозначения. Установите, в чем заключается принципиальная разница между тремя основными типами контактов.
17. Зарисуйте схематически строение хлоропласта. Обозначьте основные структуры.
18. Зарисуйте схематически строение митохондрии. Обозначьте основные структуры.

19. Зарисуйте схематически строение жгутика эукариотической клетки. Обозначьте детали строения.
20. Зарисуйте схематически строение жгутика прокариотической клетки. Обозначьте детали строения.
21. Составьте схему биосинтеза белка, обозначьте соответствующие структуры и реагенты.
22. Зарисуйте схему митоза ($n=4$).
23. Зарисуйте схематически схему мейоза с кроссинговером по одной паре гомологичных хромосом ($n=4$).

Учебная программа

УЧРЕЖДЕНИЕ ОБРАЗОВАНИЯ

“БЕЛОРУССКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ МАКСИМА ТАНКА”

УТВЕРЖДАЮ

Проректор по учебной работе
учреждения образования “Белорусский
государственный педагогический
университет имени Максима Танка

В.В.Шлыков

Регистрационный № УД-_____/баз.

ЦИТОЛОГИЯ

учебная программа

**для высших учебных заведений по специальностям:
1-02 04 01 Биология и химия, 1-02 04 02 Биология и география**

Минск 2013

СОСТАВИТЕЛЬ

Н.Д.Лисов, заведующий кафедрой ботаники и основ сельского хозяйства учреждения образования “Белорусский государственный педагогический университет имени Максима Танка”, кандидат биологических наук, доцент

РЕЦЕНЗЕНТЫ:

С.В.Глушен, доцент кафедры генетики Белорусского государственного университета, кандидат биологических наук, доцент;

Кафедра биологии человека и экологии Международного государственного экологического университета имени А.Д.Сахарова

РЕКОМЕНДОВАНА К УТВЕРЖДЕНИЮ:

Кафедрой ботаники и основ сельского хозяйства
(протокол № от .06.2012);

Советом факультета естествознания учреждения образования
“Белорусский государственный педагогический университет имени
Максима Танка”
(протокол № от .06.2012);

Оформление учебной программы и сопровождающих ее
материалов

действующим требованиям Министерства образования Республики
Беларусь соответствует.

Методист учебно-методического
Управления БГПУ

ПОЯСНИТЕЛЬНАЯ ЗАПИСКА

Важное место в системе подготовки учителя биологии занимает цитология, которая изучает строение и функционирование клетки как наименьшей структурной и функциональной единицы жизни. Многие процессы и явления происходят только на уровне клетки, и без их знания невозможно понять закономерности существования и функционирования живых систем более высокого ранга.

«Цитология» входит в блок специальных дисциплин компонента учреждения высшего образования по специальностям 1–02 04 01 «Биология и химия», 1–02 04 02 «Биология и география».

Дисциплина «Цитология» логично связана с другими дисциплинами учебного плана специальностей 1–02 04 01 Биология и химия, 1–02 04 02 Биология и география. Она является базой для изучения альгологии и микологии, анатомии и морфологии растений, зоологии, микробиологии, гистологии с основами эмбриологии, генетики, физиологии растений, физиологии человека и животных, биотехнологии, эволюционного учения. Цитологию целесообразно изучать на младших курсах, так как это позволяет избежать ненужных повторов в преподавании, а также формирования односторонних представлений о структуре и функционировании клеток, основываясь на рассмотрении клеток только одной группы организмов. В то же время раннее изучение общей цитологии вызывает необходимость введения в

программу элементарных данных биохимии и молекулярной биологии. Опыт преподавания показывает, что студенты успешно овладевают этим материалом, поскольку он базируется в основном на школьной программе по химии и общей биологии.

Целью изучения курса «Цитология» является формирование у студентов теоретических знаний о строении, функционировании и воспроизведении клетки как наименьшей живой системы — единицы строения живых организмов.

Задачами изучения данного курса являются:

- ознакомление студентов с историей развития цитологии и основными ее достижениями на разных этапах, историей создания клеточной теории и основными ее постулатами;
- ознакомление с современными методами цитологических исследований и их использованием в конкретных целях;
- освоение основных достижений цитологии о строении и функционировании систем жизнеобеспечения клетки, их взаимосвязях и интеграции в целостную систему;
- изучение современных взглядов на хранение и реализацию наследственной информации в клетке, управление процессами жизнедеятельности клетки;
- раскрытие механизмов воспроизведения клетки и передачи наследственной информации;
- выявление особенностей строения клеток, выполняющих разные функции в организме, особенностями строения клеток разных царств.

Составной частью курса является лабораторный практикум, цель которого — закрепление теоретических знаний, а также приобретение и развитие навыков биологических исследований. Лабораторный практикум дает

возможность освоить наиболее простые методы цитологических исследований, которые включают сбор материала, его фиксацию, окрашивание, приготовление временных препаратов и их изучение под световым микроскопом, что очень важно в профессиональной подготовке будущего учителя-биолога.

В результате изучения цитологии студент должен:

знать:

- современные методы цитологических исследований, строение светового микроскопа и правила работы с ним;
- строение и функционирование клетки как наименьшей структурной и функциональной единицы жизни; структурные и функциональные характеристики всех субклеточных структур и комплексов; механизмы трансмембранного переноса веществ и внутриклеточных движений;
- способы воспроизведения клетки, механизм распределения генетического материала между дочерними клетками.

уметь:

- характеризовать особенности строения прокариотических и эукариотических клеток, клеток организмов разных царств, клеток, выполняющих разные функции в многоклеточном организме (клетки с двигательной и транспортной функцией, осуществляющие сборку макромолекул);
- анализировать и интерпретировать микропрепараты и электронные микрофотографии, распознавать клеточные структуры на них;
- пользоваться микроскопической техникой, лабораторным оборудованием;
- изготавливать простейшие временные препараты и изучать их;
- определять тип клеток на временном препарате, находить ядро, органоиды, оболочку, включения;

- работать с различными источниками информации, в том числе электронными;
- владеть:*
- основными биологическими понятиями и научной цитологической терминологией;
 - навыками практической работы с микротехникой, постоянными и временными препаратами;
 - методикой фиксирования результатов цитологических наблюдений, навыками биологического рисунка.

Учебная программа дисциплины соответствует общим требованиям к формированию профессиональных и академических компетенций выпускника. Основными методами обучения, отвечающими целям изучения дисциплины, являются: элементы проблемного обучения (проблемное изложение, вариативное изложение, частично-поисковый метод), реализуемые на лекционных занятиях; коммуникативные технологии, основанные на активных формах и методах обучения (дискуссия, учебные дебаты), элементы учебно-исследовательской деятельности, реализация творческого подхода, осуществляемые в ходе лабораторных занятий и при самостоятельной работе. Курс «Цитология» позволяет решать задачи воспитательного и развивающего характера, способствуя формированию у студентов научного мышления о клетке как наименьшей структурной и функциональной единице жизни.

В процессе самостоятельной работы студенты работают с учебной и научной литературой, осуществляют подготовку к выполнению лабораторных работ, анализируют результаты микроскопических наблюдений и делают на их основе выводы, выполняют

тренировочные задания.

Всего на изучение дисциплины «Цитология» по специальностям 1 – 02 04 01 «Биология и химия»; 1 – 02 04 02 «Биология и география» отводится максимально 160 часов, из них 54 часа аудиторных занятий: лекций 28 часа, лабораторных занятий — 26 часа.

ПРИМЕРНЫЙ ТЕМАТИЧЕСКИЙ ПЛАН

№№ п/п	Темы занятий	Количество аудиторных часов		
		Всего	В том числе	
			лек- ций	лабораторных занятий
1.	Введение. Краткая история развития цитологии	2	2	
2.	Методы исследования клеток	4	2	2

3.	Строение обобщенной клетки	6	2	4
4.	Поверхностный аппарат клетки	6	4	2
5.	Цитоплазма	18	8	10
6.	Ядро	10	6	4
7.	Воспроизведение клеток	8	4	4
	Всего:	54	28	26

СОДЕРЖАНИЕ УЧЕБНОГО МАТЕРИАЛА

Введение

Цитология - наука о строении, функциях, процессах обмена веществ, взаимоотношениях с окружающей средой, развитии и происхождении клеток. Предмет, объект и задачи цитологии. Место цитологии в системе биологических наук. Связь цитологии с зоологией, ботаникой, эмбриологией,

экологией, биохимией, биофизикой, генетикой, физиологией, молекулярной биологией и другими науками. Клетка — открытая живая система.

Тема 1. Краткая история развития цитологии

Изобретение микроскопа и развитие цитологии в XVII и XVIII веках. Развитие цитологии в XIX веке. Открытие структурных элементов клетки. Работы М.Шлейдена и Т.Швана. Создание клеточной теории. Дальнейшее развитие клеточной теории (Р.Вирхов, Э.Руссов, И.Н.Горожанкин и др.). Цитологические исследования во второй половине XIX века. Работы А.Шимпера, Р.Альтмана, К.Гольджи и др. Достижения электронной микроскопии. Современное состояние клеточной теории. Главные направления современной цитологии.

Тема 2. Методы исследования клеток

Световая микроскопия. Световой микроскоп, фазово-контрастный, интерференционный, поляризационный микроскопы. Прижизненное изучение клеток: прижизненное окрашивание, культивирование, методы микрофотографии, флуоресцентная микроскопия.

Изучение фиксированных клеток. Фиксаторы, их химический состав и применение, изготовление временных и постоянных препаратов (мазки, тотальные препараты, срезы), основные виды красителей и окрашивание препаратов. Методы гистохимии (цитохимии). Ультрафиолетовая микроскопия. Цитофотометрия. Электронная микроскопия. Методы контрастирования клеток. Криоультромикротомия. Авторадиография. Биохимические и биофизические методы изучения клеток. Культура клеток. Микрохирургия. Фото- и киносъемка.

Тема 3. Строение обобщенной клетки

Общий план строения клетки: поверхностный аппарат, цитоплазма с органоидами и включениями, ядро. Элементарные структуры клетки (гранулярные, микротубулярные, фибриллярные, мембранные).

Тема 4. Поверхностный аппарат клетки

Клеточная мембрана. Структура клеточных мембран по данным электронно-микроскопических исследований, их химический состав. Молекулярная организация мембраны. Плазмалемма. Модель трехслойной липопротеиновой мембраны (Даниели, Доусон). Гипотеза Робертсона. Липопротеиновый коврик. Жидкостно-мозаичная (динамическая) модель мембраны. Гликокаликс. Функции плазматической мембраны. Отграничение внутреннего содержания клетки от окружающей среды. Избирательная проницаемость. Транспорт веществ через плазматическую мембрану (диффузия, осмос, активный транспорт, транспорт в мембранной упаковке). Рецепторная функция цитоплазматической мембраны.

Другие функции плазматической мембраны: межклеточные контакты и связи. Десмосомы и другие специальные структуры межклеточных контактов; плотный контакт, щелевой контакт, простой контакт. Микроворсинки, структуры фоторецепторов, оболочки аксонов. Связь клеток друг с другом и с внеклеточным матриксом. Гликокаликс животных клеток.

Надмембранные структуры поверхностного аппарата: оболочка клеток растений, грибов и бактерий. Химический состав клеточной оболочки растений: пектины, целлюлоза, инкрустирующие вещества. Физические свойства оболочки. Субмикроскопическая структура: матрикс и микрофибриллы. Биологическая роль оболочки, транспорт веществ по ней. Образование и рост оболочки. Роль фрагмопласта и диктиосом в ее формировании. Клеточная пластинка. Межклеточное вещество. Первичная

оболочка, ее текстура. Первичные поровые поля. Рост оболочки. Текстура вторичной оболочки. Поры, их типы и значение. Скульптурные утолщения клеточных оболочек. Вторичные изменения химического состава и свойств оболочек: одревеснение, опробковение, кутинизация, ослизнение, минерализация, биологическое значение этих процессов. Использование человеком веществ оболочек растительных клеток. Клеточные оболочки грибов и прокариотических клеток.

Тема 5. Цитоплазма

Общий химический состав цитоплазмы. Цитоплазма как сложноструктурированная система.

Гиалоплазма — матрикс цитоплазмы. Цитозоль. Химический состав и физико-химические свойства гиалоплазмы: вязкость, эластичность и движение цитоплазмы. Возбудимость.

Цитоскелет. Микрофиламенты, промежуточные филаменты, их химический состав, организация и функции. Строение мышечных фибрилл. Строение микротрубочек и их химический состав. Тубулины, их свойства и роль в образовании микротрубочек. Микротрубочки цитоплазмы, их функции в клетке. Каркасная роль микротрубочек. Белки-транслокаторы. Роль микротрубочек в образовании веретена деления клетки, функции веретена деления.

Субмембранный комплекс поверхностного аппарата. Пелликула простейших. Спектриновая сеть эритроцитов. Реснички и жгутики: ультратонкая организация и функции. Жгутики прокариот.

Органоиды цитоплазмы.

Рибосомы. Строение рибосом, их химическая организация. Характеристика рибосом прокариот и эукариот. Локализация рибосом в клетке.

Функции рибосом – синтез белка. Общая схема биосинтеза белка. Роль разных типов РНК в синтезе полипептида.

Клеточный центр. Строение клеточного центра. Центриоли, их ультратонкая организация; локализация в клетке. Репликация (дупликация) центриолей. Функции центриолей: участие в образовании митотического аппарата, связь с базальными тельцами ресничек и жгутиков. Центриолярный цикл.

Эндоплазматическая сеть. Общая характеристика органоида, его локализация в клетке. Гранулярная эндоплазматическая сеть, ее строение и функции: участие в синтезе белков, накопление белковых веществ их превращение и транспорт, связь с оболочкой ядра. Гладкая эндоплазматическая сеть, ее строение и функции: синтез полисахаридов и липидов, накопление и транспорт этих веществ. Роль эндоплазматической сети в изоляции и нейтрализации веществ, поступающих в клетку.

Комплекс Гольджи. Форма и размещение органоида в клетках растений и животных. Ультраструктура диктиосом. Функции комплекса Гольджи: синтез полисахаридов и липидов, сегрегация, накопление, образование секреторных продуктов (белки, липиды, полисахариды) и выведение их в цитоплазму и за пределы клетки, образование лизосом, роль комплекса Гольджи в формировании цитоплазматической мембраны и клеточной оболочки.

Лизосомы. Морфология лизосом, их химическая организация. Первичные и вторичные лизосомы. Ферменты лизосом. Преобразование материалов, поступивших в клетку путем эндоцитоза (гетерофагия). Фагоцитоз и пиноцитоз. Остаточные тельца. Автофагия. Выделение ферментов из клетки. Автолиз.

Пероксисомы, или микротельца, их строение и функции в клетке.

Центральная вакуоль клеток растений и грибов, ее образование и функции в клетках. Взаимоотношения между мембранными системами клетки.

Митохондрии. Морфологическая характеристика митохондрий: величина, форма, количество и локализация в клетке. Ультраструктурная организация: наружная и внутренняя мембраны, кристы, матрикс митохондрий (ДНК, РНК, рибосомы). Функции митохондрий. Гипотезы происхождения и эволюция митохондрий в системе клетки эукариот. Роль митохондрий в цитоплазматической наследственности.

Пластиды. Пластиды клеток растений. Типы пластид: хлоропласты, хромопласты, лейкопласты.

Хлоропласты: форма, величина и количество в клетках. Ультраструктура хлоропластов: наружная и внутренняя мембраны, тилакоиды (ламеллы), граны. Пигменты. Матрикс хлоропластов, его характеристика, локализация ДНК, РНК, рибосом. Функции хлоропластов.

Хромопласты, их строение, локализация и функции.

Лейкопласты, их строение и функции. Онтогенез и функциональные перестройки пластид, пропластиды. Гипотезы происхождения пластид. Роль пластид в цитоплазматической наследственности.

Включения. Эргастические вещества и их образование. Транзиторный и запасной крахмал. Образование крахмальных зерен. Инулин. Гликоген. Запасные белки: алейроновые зерна, их формирование. Липиды. Образование сферосом. Лецитин в яйцеклетках. Секреторные гранулы.

Катаболиты. Кристаллические включения (кристаллы оксалата кальция в растительных клетках, гранулы мочевой кислоты в клетках эпителия почечных канальцев). Пигментные включения (меланин, липофусцин, билирубин и др.).

Тема 6. Ядро

Ядро интерфазной клетки. Расположение и количество ядер в клетке, их величина, форма. Корреляция с величиной и формой клетки. Роль ядра в жизнедеятельности клетки. Опыты Гамерлинга.

Основные структурные и функциональные компоненты ядра. Хроматин. Гетеро- и эухроматин. Химический состав хроматина. ДНК хроматина. Гетерогенность состава ДНК. Универсальность и видовая специфичность ДНК. Белки хроматина. Гистоновые и негистоновые белки, их особенности и функции. Структурная организация хроматина.

Хромосомы. Общее строение, типы и формы митотических хромосом. Строение митотической хромосомы: первичная перетяжка, центромера, вторичная перетяжка, теломеры. Дифференциальная окраска хромосом. Кариотип. Видовая специфичность кариотипа.

Ультраструктура хромосом: основная наименьшая единица хромосомы - элементарная хромосомная фибрилла, ее нуклеосомная организация. Уровни структурной организации хромосом. Матрикс хромосомы и его функции.

Ядрышко. Величина, форма и количество ядрышек в ядре. Зависимость количества и величины ядрышек от функциональной активности клетки. Типы ядрышек. Ультраструктурная организация ядрышка. Химический состав: РНК, белки. Образование ядрышка на хромосомах. Ядрышковый организатор. Синтез РНК, процесс транскрипции. Формирование субъединиц рибосом в ядрышке, выход их в цитоплазму.

Ядерная оболочка. Наружная и внутренняя мембраны. Строение ядерных поровых комплексов. Связь ядерной оболочки с цитоплазматическими структурами и хромосомами. Функции кариотеки: барьер, отделяющий от цитоплазмы; функциональная связь с мембраной эндоплазматической сети; обмен веществ между ядром и цитоплазмой; роль ядерной оболочки в процессе деление клеток одноклеточных и многоклеточных организмов. Происхождение ядерной оболочки.

Кариоплазма. Ядерный белковый матрикс, ламина; их структура и функциональное значение.

Функциональные системы клеток: рецепторно-барьерно-транспортная, промежуточного обмена, каркасно-двигательная, энергетического обмена, фотосинтеза, система синтеза, сегрегации и внутриклеточного транспорта, хранения, воспроизведения и реализации генетической информации. Особенности строения клеток, выполняющих различные функции в многоклеточном организме. Особенности строения клеток разных систематических групп организмов.

Тема 7. Воспроизведение клеток

Клеточный цикл. Характеристика клеточного (митотического) цикла, его длительность у одноклеточных и многоклеточных организмов, разница в пролиферативной активности клеток разных тканей многоклеточных. Зависимость длительности клеточного цикла от условий окружающей среды (температура и т.д.). Периоды клеточного цикла в интерфазе: пресинтетический, синтетический, постсинтетический и их характеристика. Клеточная гибель. Некроз. Апоптоз.

Деление клетки. Бинарное деление прокариотических клеток. Митотическое деление. Фазы митоза, их характеристика. Понятие о плевромитозе и ортомитозе. Амитоз - прямое деление клетки, характерное для дегенерирующих и патологически измененных клеток.

Эндорепродукция. Соматическая полиплоидия. Политения. Гигантские (политенные) хромосомы личинок двукрылых, хромосомы типа "ламповых щеток", особенности их строения и функционирования.

Эндомитоз. Патология митоза; факторы, вызывающие патологические изменения в клетке во время митоза.

Мейоз. Определение мейоза, его отличие от митоза. Первое деление мейоза (редукционное). Профаза и ее стадии. Характеристика метафазы,

анафазы. Второе деление (митоз мейоза). Типы мейоза: зиготный (исходный), споровый (промежуточный), гаметный.

Биологическое значение воспроизведения клеток.

РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ

ИНФОРМАЦИОННО-МЕТОДИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ
СПИСОК ОСНОВНОЙ И ДОПОЛНИТЕЛЬНОЙ ЛИТЕРАТУРЫ
ОСНОВНАЯ

1. *Лисов Н.Д.* Лабораторный практикум по цитологии: учеб.-метод. пособие/ Н.Д.Лисов, В.В.Шевердов. – Минск: БГПУ, 2006.
2. *Ченцов Ю. С.* Введение в биологию клетки./ Ю.С.Ченцов. – М., Академия, 2005.
3. *Ченцов Ю.С.* Общая цитология./ Ю.С.Ченцов. – М., МГУ, 1995.
4. *Ролан Ж.К.* Атлас по биологии клетки./ Ж.К. Ролан, А. Селеши, Д. Селеши. – М., Мир, 1978.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ

1. *Альбертис Б.* Молекулярная биология клетки. Т. 1, 2./ Б. Альбертис и др. – М., Мир, 1994.
2. *Верещагина, В.А.* Основы общей цитологии: учеб. пособие для студентов высш. учеб. заведений /В.А.Верещагина. – 2-е изд., перераб. М.: издательский центр «Академия», 2007. – 176 с.
3. *Вермель Е.М.* История учения о клетке. / Е.М.Вермель. – М., Наука, 1970.
4. *Дерябин Д.Г.* Функциональная морфология клетки. Учебное пособие./ Д.Г.Дерябин. – М., КДУ, 2005.
5. *Заварзин А.А.* Биология клетки: общая цитология./ А.А. Заварзин, А.Д. Харазова, М.Н. Молитвин. – СПб., Изд. СПб. Университета, 1992.
6. *Збарский Н.Б.* Скелетные структуры клеточного ядра./ Н.Б. Збарский, С.Н. Кузьмина. – М., Наука, 1991.
7. *Кольман Я. – Г.* Наглядная биохимия: Пер. с нем. / Я. Кольман, К. Рем. – М., Мир, 2000.

КРИТЕРИИ ОЦЕНКИ РЕЗУЛЬТАТОВ УЧЕБНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Форма контроля - экзамен

Ба	Показатели оценки
1	2
1 (о	Отсутствие знаний в рамках образовательного стандарта или отказ от ответа
2 (д	Фрагментарные знания в рамках образовательного стандарта; незнание научной терминологии дисциплины и неумение ею пользоваться, грубые ошибки в ответе; пассивность на лабораторных занятиях, низкий уровень культуры исполнения заданий
3 (т	Недостаточный объем знаний в рамках образовательного стандарта и основной литературы; неправильное использование научной терминологии, ответ с существенными ошибками; слабое владение инструментарием учебной дисциплины, существенные

	ошибки при решении стандартных (типовых) задач; пассивность на лабораторных занятиях, низкий уровень культуры исполнения заданий
4 (ч	Минимальный объем знаний в рамках образовательного стандарта и основной литературы; использование научной терминологии, изложение ответа без существенных ошибок; определенное владение инструментарием дисциплины и его использование в решении стандартных задач; работа под руководством преподавателя на лабораторных занятиях, допустимый уровень исполнения заданий
5 (п	Достаточные знания в рамках образовательного стандарта и использование необходимой научной терминологии, изложение ответа с незначительными ошибками; владение инструментарием учебной дисциплины и позволяющее с помощью преподавателя решать типовые задачи; усвоение основной литературы, представления о базовых теориях дисциплин; достаточно активная работа на лабораторных занятиях и в групповых обсуждениях, а также при исполнении заданий
6 (	Достаточно полные и систематизированные знания в рамках образовательного стандарта; корректное использование необходимой научной терминологии, грамотное и правильное изложение ответа, умение делать обобщения и выводы; владение инструментарием учебной дисциплины, умение его использовать в решении учебных и

	профессиональных задач; способность самостоятельно применять типовые решения в рамках учебной программы; усвоение основной литературы; правильные представления о базовых теориях, концепциях и направлениях по изучаемой дисциплине; самостоятельная работа на лабораторных занятиях, периодическое участие в групповых обсуждениях, достаточный уровень культуры исполнения заданий
7 (с	Систематизированные, достаточно глубокие знания в рамках образовательного стандарта; знание и правильное использование научной терминологии, грамотное, логичное изложение ответа, умение делать обоснованные выводы и обобщения; владение инструментарием учебной дисциплины и его использование в решении научных и профессиональных задач; свободное владение типовыми решениями в рамках учебной программы; усвоение основной и знание дополнительной литературы; умение ориентироваться в основных теориях, концепциях и направлениях по изучаемой дисциплине с их оценкой; самостоятельная работа на лабораторных занятиях, участие в групповых обсуждениях, высокий уровень культуры исполнения заданий
8 (в	Систематизированные, глубокие знания по всем вопросам в рамках образовательного стандарта; знание и использование научной терминологии (в том числе на иностранном языке), грамотное и логически правильное изложение ответа с

	обоснованными выводами и обобщениями; владение инструментарием учебной дисциплины (в том числе с использованием информационных технологий) для постановки и решения научных и профессиональных задач; способность самостоятельно излагать сложные проблемы в рамках основной и дополнительной литературы; умение ориентироваться в основных теориях, концепциях и направлениях дисциплины с их аналитической оценкой; активная самостоятельная работа на лабораторных занятиях, систематическое участие в групповых обсуждениях, высокий уровень культуры исполнения заданий.
9 (д	Систематизированные, глубокие и полные знания по всем разделам программы; точное использование научной терминологии (в том числе на иностранном языке), грамотное и логически правильное изложение ответа с обоснованными выводами и обобщениями; владение инструментарием учебной дисциплины и его эффективное использование в постановке и решении научных и профессиональных задач; способность самостоятельно и творчески решать сложные проблемы и нестандартны ситуации; полное усвоение основной и дополнительной литературы; умение ориентироваться в теориях, концепциях и направлениях по изучаемой дисциплине с их аналитической и критической оценкой; систематическая, активная самостоятельная работа на лабораторных

	занятиях, творческое участие в групповых обсуждениях, высокий уровень культуры исполнения заданий
10 (д	Систематизированные, глубокие и полные знания по дисциплине, включая вопросы, выходящие за ее пределы; точное использование научной терминологии (в том числе на иностранном языке), грамотное, логически правильное изложение ответа с глубокими выводами и обобщениями; безупречное владение инструментарием учебной дисциплины, умение его эффективно использовать в постановке и решении научных и профессиональных задач; способность самостоятельно и творчески решать сложные проблемы в нестандартной ситуации и с использованием научных положений других дисциплин; полное и глубокое усвоение основной и дополнительной литературы; свободное ориентирование в теориях, концепциях и направлениях по изучаемой дисциплине; творческая самостоятельная работа на лабораторных занятиях, активное творческое участие в групповых обсуждениях, высокий уровень культуры исполнения заданий

ПЕРЕЧЕНЬ РЕКОМЕНДУЕМЫХ СРЕДСТВ ДИАГНОСТИКИ КОМПЕТЕНЦИИ СТУДЕНТОВ

Для оценки достижений студентов используется следующий диагностический инструментарий:

Для диагностики компетенций студентов рекомендуется использовать:

- устный опрос;
- письменные контрольные работы по темам;
- контроль выполнения лабораторных работ;

РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ

Рабочая программа

Учреждение образования “Белорусский государственный педагогический университет имени Максима Танка”

УТВЕРЖДАЮ

Проректор по учебной
работе БГПУ

_____ В.В. Шлыков
« ____ » _____ 2013 г.

Регистрационный № _____/р.

ЦИТОЛОГИЯ

Учебная программа учреждения высшего образования
по учебной дисциплине для специальностей:

1–02 04 01 «Биология и химия»;

1–02 04 02 «Биология и география»

Факультет естествознания

Кафедра ботаники и основ сельского хозяйства

Курс

I

Семестр

I

Лекции

28

Экзамен

I

Лабораторные
занятия -

26

семестр

Семинарские
занятия

—

Зачет

—

Аудиторных часов
по дисциплине

54

Курсовой работа

—

Всего часов

по учебной дисциплине 148

Форма получения

высшего образования — очная
(дневная) и заочная

Составитель: Н.Д.Лисов, кандидат биологических наук, заведующий
кафедрой ботаники и основ сельского хозяйства, доцент

2013 г.

Учебная программа составлена на основе учебной программы по дисциплине «Цитология» «____»_____2013 г., регистрационный № _____

Рассмотрена и рекомендована к утверждению кафедрой ботаники и основ сельского хозяйства

26. 06. 2013 г., протокол № 13

Заведующий кафедрой

_____ Н.Д. Лисов

Одобрена и рекомендована к утверждению Советом факультета естествознания учреждения БГПУ им.М. Танка”

27. 06. 2013 г., протокол № 11

Председатель

_____ Н.В. Науменко

Оформление учебной программы и сопровождающих ее материалов действующим требованиям Министерства образования Республики Беларусь соответствует.

Методист учебно-методического
управления БГПУ
_____ Е.А.Кравченко

ПОЯСНИТЕЛЬНАЯ ЗАПИСКА

Важное место в системе подготовки учителя биологии занимает цитология, которая изучает строение и функционирование клетки как наименьшей структурной и функциональной единицы жизни. Многие процессы и явления происходят только на уровне клетки, и без их знания невозможно понять закономерности существования и функционирования живых систем более высокого ранга.

Учебная дисциплина «Цитология» входит в блок специальных дисциплин компонента учреждения высшего образования по специальностям 1–02 04 01 «Биология и химия», 1–02 04 02 «Биология и география».

Учебная дисциплина «Цитология» логично связана с другими дисциплинами учебного плана специальностей 1–02 04 01 Биология и химия, 1–02 04 02 Биология и география. Она является базой для изучения альгологии и микологии, анатомии и морфологии растений, зоологии, микробиологии, гистологии с основами эмбриологии, генетики, физиологии растений, физиологии человека и животных, биотехнологии, эволюционного учения. Учебную дисциплину «Цитология» целесообразно изучать на младших курсах, так как это позволяет избежать ненужных повторов в преподавании, а также формирования односторонних представлений о структуре и функционировании клеток, основываясь на рассмотрении клеток только одной группы организмов. Опыт преподавания показывает, что студенты успешно овладевают этим материалом, поскольку он базируется в основном на школьной программе по химии и общей

биологии.

Целью изучения учебной дисциплины «Цитология» является формирование у студентов теоретических знаний о строении, функционировании и воспроизведении клетки как наименьшей живой системы — единицы строения живых организмов.

Задачами изучения учебной дисциплины «Цитология» являются:

- ознакомление студентов с историей развития цитологии и основными ее достижениями на разных этапах, историей создания клеточной теории и основными ее постулатами;
- ознакомление с современными методами цитологических исследований и их использованием в конкретных целях;
- освоение основных достижений цитологии о строении и функционировании систем жизнеобеспечения клетки, их взаимосвязях и интеграции в целостную систему;
- изучение современных взглядов на хранение и реализацию наследственной информации в клетке, управление процессами жизнедеятельности клетки;
- раскрытие механизмов воспроизведения клетки и передачи наследственной информации;
- выявление особенностей строения клеток, выполняющих разные функции в организме, особенностей строения клеток разных царств.

Составной частью учебной дисциплины является лабораторный практикум, цель которого — закрепление теоретических знаний, а также приобретение и развитие навыков биологических исследований. Лабораторный практикум дает возможность освоить наиболее простые

методы цитологических исследований, которые включают сбор материала, его фиксацию, окрашивание, приготовление временных препаратов и их изучение под световым микроскопом, что очень важно в профессиональной подготовке будущего учителя-биолога.

В результате изучения учебной дисциплины «Цитология» студент должен *знать*:

- современные методы цитологических исследований, строение светового микроскопа и правила работы с ним;
- строение и функционирование клетки как наименьшей структурной и функциональной единицы жизни; структурные и функциональные характеристики всех субклеточных структур и комплексов; механизмы трансмембранного переноса веществ и внутриклеточных движений;
- способы воспроизведения клетки, механизм распределения генетического материала между дочерними клетками.

В результате изучения учебной дисциплины «Цитология» студент должен *уметь*:

- характеризовать особенности строения прокариотических и эукариотических клеток, клеток организмов разных царств, клеток, выполняющих разные функции в многоклеточном организме (клетки с двигательной и транспортной функцией, осуществляющие сборку макромолекул);
- анализировать и интерпретировать микропрепараты и электронные микрофотографии, распознавать клеточные структуры на них;
- пользоваться микроскопической техникой, лабораторным оборудованием; изготавливать простейшие временные препараты и

изучать их;

- определять тип клеток на временном препарате, находить ядро, органоиды, оболочку, включения;
- работать с различными источниками информации, в том числе электронными.

В результате изучения учебной дисциплины «Цитология» студент должен **владеть:**

- основными биологическими понятиями и научной цитологической терминологией;
- навыками практической работы с микротехникой, постоянными и временными препаратами;
- методикой фиксирования результатов цитологических наблюдений, навыками биологического рисунка.

Учебная программа учебной дисциплины соответствует общим требованиям к формированию профессиональных и академических компетенций выпускника. Основными методами обучения, отвечающими целям изучения дисциплины, являются: элементы проблемного обучения (проблемное изложение, вариативное изложение, частично-поисковый метод), реализуемые на лекционных занятиях; коммуникативные технологии, основанные на активных формах и методах обучения (дискуссия, учебные дебаты), элементы учебно-исследовательской деятельности, реализация творческого подхода, осуществляемые в ходе лабораторных занятий и при самостоятельной работе. Курс «Цитология» позволяет решать задачи воспитательного и развивающего характера, способствуя формированию у студентов научного мышления о клетке как наименьшей структурной и функциональной единице жизни.

Всего на изучение учебной дисциплины «Цитология» по специальностям 1 – 02 04 01 «Биология и химия»; 1 – 02 04 02 «Биология и география» отводится 148 часов, из них 54 часа аудиторных занятий.

ПРИМЕРНЫЙ ТЕМАТИЧЕСКИЙ ПЛАН

	Темы занятий	Количество аудиторных часов		
			В том числе	
			л	лабораторных занятий
	Введение. Краткая история развития цитологии		2	
	Методы исследования клеток		2	2
	Строение обобщенной клетки		2	4
	Поверхностный аппарат клетки		4	2

	Цитоплазма		8	10
	Ядро		6	4
	Воспроизведение клеток		4	4
	<i>Всего:</i>		2	26

СОДЕРЖАНИЕ УЧЕБНОГО МАТЕРИАЛА

Введение

Цитология - наука о строении, функциях, процессах обмена веществ, взаимоотношениях с окружающей средой, развитии и происхождении клеток. Предмет, объект и задачи цитологии. Место цитологии в системе биологических наук. Связь цитологии с зоологией, ботаникой, эмбриологией, экологией, биохимией, биофизикой, генетикой, физиологией, молекулярной биологией и другими науками. Клетка — открытая живая система.

Тема 1. Краткая история развития цитологии

Изобретение микроскопа и развитие цитологии в XVII и XVIII веках. Развитие цитологии в XIX веке. Открытие структурных элементов клетки. Работы М. Шлейдена и Т. Швана. Создание клеточной теории. Дальнейшее развитие клеточной теории (Р. Вирхов, Э. Руссов, И.Н. Горожанкин и др.). Цитологические исследования во второй половине XIX века. Работы А. Шимпера, Р. Альтмана, К. Гольджи и др. Достижения электронной микроскопии. Современное состояние клеточной теории. Главные направления современной цитологии.

Тема 2. Методы исследования клеток

Световая микроскопия. Световой микроскоп, фазово-контрастный, интерференционный, поляризационный микроскопы. Прижизненное изучение клеток: прижизненное окрашивание, культивирование, методы микрофотографии, флуоресцентная микроскопия.

Изучение фиксированных клеток. Фиксаторы, их химический состав и применение, изготовление временных и постоянных препаратов (мазки, тотальные препараты, срезы), основные виды красителей и окрашивание препаратов. Методы гистохимии (цитохимии). Ультрафиолетовая микроскопия. Цитофотометрия. Электронная микроскопия. Методы контрастирования клеток. Криоультромикротомия. Авторадиография. Биохимические и биофизические методы изучения клеток. Культура клеток. Микрохирургия. Фото- и киносъемка.

Тема 3. Строение обобщенной клетки

Общий план строения клетки: поверхностный аппарат,

цитоплазма с органоидами и включениями, ядро. Элементарные структуры клетки (гранулярные, микротубулярные, фибриллярные, мембранные).

Тема 4. Поверхностный аппарат клетки

Клеточная мембрана. Структура клеточных мембран по данным электронно-микроскопических исследований, их химический состав. Молекулярная организация мембраны. Плазмалемма. Модель трехслойной липопротеиновой мембраны (Даниелли, Даусон). Гипотеза Робертсона. Липопротеиновый коврик. Жидкостно-мозаичная (динамическая) модель мембраны. Гликокаликс. Функции плазматической мембраны. Отграничение внутреннего содержания клетки от окружающей среды. Избирательная проницаемость. Транспорт веществ через плазматическую мембрану (диффузия, осмос, активный транспорт, транспорт в мембранной упаковке). Рецепторная функция цитоплазматической мембраны.

Другие функции плазматической мембраны: межклеточные контакты и связи. Десмосомы и другие специальные структуры межклеточных контактов; плотный контакт, щелевой контакт, простой контакт. Микроворсинки, структуры фоторецепторов, оболочки аксонов. Связь клеток друг с другом и с внеклеточным матриксом. Гликокаликс животных клеток.

Надмембранные структуры поверхностного аппарата: оболочка клеток растений, грибов и бактерий. Химический состав клеточной оболочки растений: пектины, целлюлоза, инкрустирующие вещества. Физические свойства оболочки. Субмикроскопическая структура: матрикс и микрофибриллы. Биологическая роль оболочки, транспорт веществ по ней. Образование и рост оболочки. Роль

фрагмопласта и диктиосом в ее формировании. Клеточная пластинка. Межклеточное вещество. Первичная оболочка, ее текстура. Первичные поровые поля. Рост оболочки. Текстура вторичной оболочки. Поры, их типы и значение. Скульптурные утолщения клеточных оболочек. Вторичные изменения химического состава и свойств оболочек: одревеснение, опробковение, кутиназация, ослизнение, минерализация, биологическое значение этих процессов. Использование человеком веществ оболочек растительных клеток. Клеточные оболочки грибов и прокариотических клеток.

Тема 5. Цитоплазма

Общий химический состав цитоплазмы. Цитоплазма как сложноструктурированная система.

Гиалоплазма — матрикс цитоплазмы. Цитозоль. Химический состав и физико-химические свойства гиалоплазмы: вязкость, эластичность и движение цитоплазмы. Возбудимость.

Цитоскелет. Микрофиламенты, промежуточные филаменты, их химический состав, организация и функции. Строение мышечных фибрилл. Строение микротрубочек и их химический состав. Тубулины, их свойства и роль в образовании микротрубочек. Микротрубочки цитоплазмы, их функции в клетке. Каркасная роль микротрубочек. Белки-транслокаторы. Роль микротрубочек в образовании веретена деления клетки, функции веретена деления.

Субмембранный комплекс поверхностного аппарата. Пелликула простейших. Спектриновая сеть эритроцитов. Реснички и жгутики: ультратонкая организация и функции. Жгутики прокариот.

Органоиды цитоплазмы.

Рибосомы. Строение рибосом, их химическая организация.

Характеристика рибосом прокариот и эукариот. Локализация рибосом в клетке. Функции рибосом – синтез белка. Общая схема биосинтеза белка. Роль разных типов РНК в синтезе полипептида.

Клеточный центр. Строение клеточного центра. Центриоли, их ультратонкая организация; локализация в клетке. Репликация (дупликация) центриолей. Функции центриолей: участие в образовании митотического аппарата, связь с базальными тельцами ресничек и жгутиков. Центриольный цикл.

Эндоплазматическая сеть. Общая характеристика органоида, его локализация в клетке. Гранулярная эндоплазматическая сеть, ее строение и функции: участие в синтезе белков, накопление белковых веществ их превращение и транспорт, связь с оболочкой ядра. Гладкая эндоплазматическая сеть, ее строение и функции: синтез полисахаридов и липидов, накопление и транспорт этих веществ. Роль эндоплазматической сети в изоляции и нейтрализации веществ, поступающих в клетку.

Комплекс Гольджи. Форма и размещение органоида в клетках растений и животных. Ультраструктура диктиосом. Функции комплекса Гольджи: синтез полисахаридов и липидов, сегрегация, накопление, образование секреторных продуктов (белки, липиды, полисахариды) и выведение их в цитоплазму и за пределы клетки, образование лизосом, роль комплекса Гольджи в формировании цитоплазматической мембраны и клеточной оболочки.

Лизосомы. Морфология лизосом, их химическая организация. Первичные и вторичные лизосомы. Ферменты лизосом. Преобразование материалов, поступивших в клетку путем эндоцитоза (гетерофагия). Фагоцитоз и пиноцитоз. Остаточные тельца. Автофагия.

Выделение ферментов из клетки. Автолиз.

Пероксисомы, или *микротельца*, их строение и функции в клетке.

Центральная вакуоль клеток растений и грибов, ее образование и функции в клетках. Взаимоотношения между мембранными системами клетки.

Митохондрии. Морфологическая характеристика митохондрий: величина, форма, количество и локализация в клетке. Ультраструктурная организация: наружная и внутренняя мембраны, кристы, матрикс митохондрий (ДНК, РНК, рибосомы). Функции митохондрий. Гипотезы происхождения и эволюция митохондрий в системе клетки эукариот. Роль митохондрий в цитоплазматической наследственности.

Пластиды. Пластиды клеток растений. Типы пластид: хлоропласты, хромопласты, лейкопласты.

Хлоропласты: форма, величина и количество в клетках. Ультраструктура хлоропластов: наружная и внутренняя мембраны, тилакоиды (ламеллы), граны. Пигменты. Матрикс хлоропластов, его характеристика, локализация ДНК, РНК, рибосом. Функции хлоропластов.

Хромопласты, их строение, локализация и функции.

Лейкопласты, их строение и функции. Онтогенез и функциональные перестройки пластид, пропластиды. Гипотезы происхождения пластид. Роль пластид в цитоплазматической наследственности.

Включения. Эргастические вещества и их образование. Транзиторный и запасной крахмал. Образование крахмальных зерен.

Инулин. Гликоген. Запасные белки: алейроновые зерна, их формирование. Липиды. Образование сферосом. Лецитин в яйцеклетках. Секреторные гранулы.

Катаболиты. Кристаллические включения (кристаллы оксалата кальция в растительных клетках, гранулы мочевой кислоты в клетках эпителия почечных канальцев). Пигментные включения (меланин, липофусцин, билирубин и др.).

Тема 6. Ядро

Ядро интерфазной клетки. Расположение и количество ядер в клетке, их величина, форма. Корреляция с величиной и формой клетки. Роль ядра в жизнедеятельности клетки. Опыты Гамерлинга.

Основные структурные и функциональные компоненты ядра. Хроматин. Гетеро- и эухроматин. Химический состав хроматина. ДНК хроматина. Гетерогенность состава ДНК. Универсальность и видовая специфичность ДНК. Белки хроматина. Гистоновые и негистоновые белки, их особенности и функции. Структурная организация хроматина.

Хромосомы. Общее строение, типы и формы митотических хромосом. Строение митотической хромосомы: первичная перетяжка, центромера, вторичная перетяжка, теломеры. Дифференциальная окраска хромосом. Кариотип. Видовая специфичность кариотипа.

Ультраструктура хромосом: основная наименьшая единица хромосомы - элементарная хромосомная фибрилла, ее нуклеосомная организация. Уровни структурной организации хромосом. Матрикс хромосомы и его функции.

Ядрышко. Величина, форма и количество ядрышек в ядре. Зависимость количества и величины ядрышек от функциональной

активности клетки. Типы ядрышек. Ультраструктурная организация ядрышка. Химический состав: РНК, белки. Образование ядрышка на хромосомах. Ядрышковый организатор. Синтез РНК, процесс транскрипции. Формирование субъединиц рибосом в ядрышке, выход их в цитоплазму.

Ядерная оболочка. Наружная и внутренняя мембраны. Строение ядерных поровых комплексов. Связь ядерной оболочки с цитоплазматическими структурами и хромосомами. Функции кариотеки: барьер, отделяющий от цитоплазмы; функциональная связь с мембраной эндоплазматической сети; обмен веществ между ядром и цитоплазмой; роль ядерной оболочки в процессе деление клеток одноклеточных и многоклеточных организмов. Происхождение ядерной оболочки.

Кариоплазма. Ядерный белковый матрикс, ламина; их структура и функциональное значение.

Функциональные системы клеток: рецепторно-барьерно-транспортная, промежуточного обмена, каркасно-двигательная, энергетического обмена, фотосинтеза, система синтеза, сегрегации и внутриклеточного транспорта, хранения, воспроизведения и реализации генетической информации. Особенности строения клеток, выполняющих различные функции в многоклеточном организме. Особенности строения клеток разных систематических групп организмов.

Тема 7. Воспроизведение клеток

Клеточный цикл. Характеристика клеточного (митотического) цикла, его длительность у одноклеточных и многоклеточных организмов, разница в пролиферативной активности клеток разных

тканей многоклеточных. Зависимость длительности клеточного цикла от условий окружающей среды (температура и т.д.). Периоды клеточного цикла в интерфазе: пресинтетический, синтетический, постсинтетический и их характеристика. Клеточная гибель. Некроз. Апоптоз.

Деление клетки. Бинарное деление прокариотических клеток. Митотическое деление. Фазы митоза, их характеристика. Понятие о плевромитозе и ортомитозе. Амитоз - прямое деление клетки, характерное для дегенерирующих и патологически измененных клеток.

Эндорепродукция. Соматическая полиплоидия. Политения. Гигантские (политенные) хромосомы личинок двукрылых, хромосомы типа "ламповых щеток", особенности их строения и функционирования.

Эндомитоз. Патология митоза; факторы, вызывающие патологические изменения в клетке во время митоза.

Мейоз. Определение мейоза, его отличие от митоза. Первое деление мейоза (редукционное). Профаза и ее стадии. Характеристика метафазы, анафазы. Второе деление (митоз мейоза). Типы мейоза: зиготный (исходный), спорный (промежуточный), гаметный.

Биологическое значение воспроизведения клеток.

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКАЯ КАРТА УЧЕБНОЙ ДИСЦИПЛИНЫ

номер раздела, темы	Название раздела, темы занятий, перечень учебных вопросов	Количество аудиторных часов				Материальное обеспечение (наглядные, методические пособия и т.д.)	Литература	Формы контроля знаний
		лекции	активные (семинарские) занятия	лабораторные занятия	самостоятельная работа студентов			
	Введение. Краткая история развития цитологии (2)							

	Введение. Краткая история развития цитологии 1. Предмет и задачи цитологии. Место цитологии в системе биологических наук. Связь цитологии с другими науками 2. Изобретение микроскопа и развитие цитологии 3. Создание и дальнейшее развитие клеточной теории 4. Открытие клеточных структур. Достижения электронной микроскопии. Главные направления современной цитологии					Компьютерная презентация № 1	3	Пр о в е р к а зад а н и й , р а б о ч е й тет р а д и , сам о к о н т р о л ь

	Общий план строения клетки 1. Особенности строения клеток бактерий 2. Особенности строения клеток растений					набор лаб ора тор ног о обо руд ова ния, раз дат очн ый мат ери ал, реа кти вы	;	Пров е р к а альб о м а
	Общий план строения клетки 1. Особенности строения клеток животных 2. Особенности строения клеток грибов					набор лаб ора тор ног о обо руд ова ния, раз дат очн ый мат ери ал, реа кти вы		Пров е р к а альб о м а

	Поверхностный аппарат клетки (6)							
	Клеточная мембрана 1. Структура клеточных мембран по данным электронной микроскопии, их химический состав 2. Молекулярная организация мембран. Модели биомембран 3. Функции цитоплазматической мембраны 4. Межклеточные контакты						5	Само к о н т р о л ь
	Надмембранные структуры поверхностного аппарата 1. Химический состав и субмикроскопическая структура оболочки клеток растений 2. Первичная и вторичная оболочка. Поры, их типы и значение 3. Вторичные изменения химического состава и свойств оболочек. 4. Особенности строения клеточных оболочек грибов и бактерий						3	Само к о н т р о л ь

	Надмембранные структуры поверхностного аппарата 1. Первичная оболочка. 2. Вторичная оболочка 3. Вторичные изменения химического состава и свойств оболочек					набор лаб ора тор- ного обо руд ова ния, раз дат очн ый мат ери ал, реа кти вы		Пров е р к а альб о м а
	Цитоплазма (18)							

	Цитоплазма как сложноструктурированная система 1. Цитоплазма. Общий химический состав цитоплазмы 2. Гиалоплазма – матрикс цитоплазмы 3. Цитоскелет (микотрабекулярная система, микрофиламенты, промежуточные филаменты, микротрубочки)						3	Само к о н т р о л ь
	Немембранные органоиды 1. Рибосомы 2. Клеточный центр 3. Удвоение центриолей. Понятие о центриолярном цикле						3	Само к о н т р о л ь

	Вакуолярный комплекс клетки 1. Эндоплазматическая сеть (общая характеристика) 2. Гранулярная ЭПС, ее строение и функции 3. Гладкая ЭПС, ее строение и функции 4. Комплекс Гольджи 5. Лизосомы						3	Само к о н т р о л ь
	Вакуолярный комплекс клетки 1. Ультраструктура эндоплазматического ретикулума 2. Морфологическое строение аппарата Гольджи 3. Ультраструктура аппарата Гольджи 4. Лизосомы					набор лаб ора тор ног о обо руд ова ния, раз дат очн ый мат ери ал, атла с	1	Пров е р к а альб о м а
	Митохондрии 1. Морфологическая характеристика митохондрий 2. Ультраструктура митохондрий и их функции 3. Гипотезы происхождения митохондрий						3	

	Митохондрии 1. Морфология митохондрий 2. Ультраструктура митохондрий					набор лаб ора тор ног о обо руд ова ния, раз дат очн ый мат ери ал, атла с	1	Пров е р к а альб о м а
	Пластиды 1. Типы пластид 2. Хлоропласты (морфология и ультраструктурная организация, функции хлоропластов) 3. Хромопласты 4. Лейкопласты						3	Само к о н т р о л ь

	Пластиды 1. Морфология хлоропластов 2. Ультраструктура хлоропластов 3. Функции хлоропластов (Выявление ассимиляционного крахмала в хлоропластах) 4. Хромопласты					набор лаб ора тор ног о обо руд ова ния, раз дат очн ый мат ери ал, атла с	1	Пров е р к а а л ь б о м а
	Включения 1. Эргастические вещества. Крахмальные зерна 2. Алейроновые зерна 3. Катаболиты. Кристаллы 4. Рафиды и стилоиды					Рабочая тетр адь	1	Пров е р к а т е т р а д и
	Ядро (10)							

	Ядро интерфазной клетки 1. Морфология ядра 2. Роль ядра в жизнедеятельности клетки 3. Основные структурные и функциональные компоненты ядра 4. Хроматин. ДНК хроматина					набор лаб ора тор ног о обо руд ова ния, раз дат очн ый мат ери ал, атла с	3	Само к о н т р о л ь

	Ядро интерфазной клетки 1. Морфология ядра (животные клетки) 2. Ультраструктура ядра животной клетки					набор лаб ора тор ног о обо руд ова ния, раз дат очн ый мат ери ал, реа кти вы, атла с, мик роф ото гра фии	1	Пров е р к а а л ь б о м а

	Ядро интерфазной клетки 1. Морфология ядра (растительная клетка) 2. Ультраструктура ядра растительной клетки 3. Морфология ядра грибной клетки 4. Ультраструктура ядра грибной клетки					набор лаб ора тор ног о обо руд ова ния, раз дат очн ый мат ери ал, реа кти вы, атла с, мик роф ото гра фии	1	Пров е р к а альб о м а

	Хромосомы. Ядрышко. Ядерная оболочка. Кариоплазма 1. Общее строение, типы и формы митотических хромосом. Понятие о кариотипе 2. Ультраструктура хромосом. Элементарная хромосомная фибрилла, ее нуклеосомная организация. Уровни структурной организации хромосом 3. Ядрышко. Химический состав и ультраструктурная организация 4. Ядерная оболочка, структура и функции. Ядерный поровый комплекс 5. Кариоплазма						3	Самостоятельная работа
	Воспроизведение клетки (8)							

	Клеточный цикл. Деление клетки 1. Характеристика клеточного (митотического цикла) 2. Способы деления клетки 3. Митоз. Фазы митоза. Типы митоза 4. Бинарное деление прокариотических клеток						3	Самостоятельная работа

	Деление клетки 1. Митотическое деление растительных клеток					набор лаб ора тор ног о обо руд ова ния, раз дат очн ый мат ери ал, реа кти вы, наб ор пре пар ато в	1	Пров е р к а а л ь б о м а
	Мейоз 1. Определение мейоза, его отличие от митоза 2. Первое и второе деление 3. Типы мейоза						3	Пров е р к а задан и й

	Мейоз 1. Мейоз клеток пыльников лилии							
	Всего: 54							Экзамен

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКАЯ КАРТА УЧЕБНОЙ ДИСЦИПЛИНЫ (ЗАОЧНАЯ ФОРМА ПОЛУЧЕНИЯ ОБРАЗОВАНИЯ)

Уровень раздела, темы	Название раздела, темы занятий, перечень учебных вопросов	Количество аудиторных часов				Материальное обеспечение (наглядные, методические пособия и т.д.)	Литература	Форма контроля
		Лекции	Активные семинары	Лабораторные занятия	Самостоятельная работа студентов			
	Введение. Краткая история развития цитологии (2)							

	Введение. Краткая история развития цитологии 1. Предмет и задачи цитологии. Место цитологии в системе биологических наук. Связь цитологии с другими науками 2. Изобретение микроскопа и развитие цитологии 3. Создание и дальнейшее развитие клеточной теории 4. Открытие клеточных структур. Достижения электронной микроскопии. Главные направления современной цитологии					Компьютерная презентация № 1	3	Пр о в е р к а зад а н и й , р а б о ч е й тет р а д и , сам о к о н т р о л ь

	Общий план строения клетки 1. Особенности строения клеток бактерий 2. Особенности строения клеток растений 3. Особенности строения клеток животных 4. Особенности строения клеток грибов					набор лаб ора тор ног о обо руд ова ния, раз дат очн ый мат ери ал, реа кти вы	;	Пров е р к а альб о м а
	Поверхностный аппарат клетки (6)							
	1. Клеточная мембрана 2. Структура клеточных мембран по данным электронной микроскопии, их химический состав 3. Молекулярная организация мембран. Модели биомембран 4. Функции цитоплазматической мембраны 5. Межклеточные контакты						5	Само к о н т р о л ь

	Надмембранные структуры поверхностного аппарата 1. Первичная и вторичная оболочка. Пores, их типы и значение 4. Вторичные изменения химического состава и свойств оболочек. 5. Особенности строения клеточных оболочек грибов и бактерий						3	Самостоятельная работа

ИНФОРМАЦИОННО-МЕТОДИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

СПИСОК ОСНОВНОЙ И ДОПОЛНИТЕЛЬНОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

ОСНОВНАЯ

5. *Лисов Н.Д.* Лабораторный практикум по цитологии: учеб.-метод. пособие/ Н.Д.Лисов, В.В.Шевердов. – Минск: БГПУ, 2006.
6. *Ченцов Ю. С.* Введение в биологию клетки./ Ю.С.Ченцов. – М., Академия, 2005.
7. *Ченцов Ю.С.* Общая цитология./ Ю.С.Ченцов. – М., МГУ, 1995.
8. *Ролан Ж.К.* Атлас по биологии клетки./ Ж.К. Ролан, А. Селеши, Д. Селеши. – М., Мир, 1978.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ

8. *Альбертис Б.* Молекулярная биология клетки. Т. 1, 2./ Б. Альбертис и др. – М., Мир, 1994.
9. *Верещагина, В.А.* Основы общей цитологии: учеб. пособие для студентов высш. учеб. заведений /В.А.Верещагина. – 2-е изд., перераб. М.: издательский центр «Академия», 2007. – 176 с.
10. *Вермель Е.М.* История учения о клетке. / Е.М.Вермель. – М., Наука, 1970.
11. *Дерябин Д.Г.* Функциональная морфология клетки. Учебное пособие./ Д.Г.Дерябин. – М., КДУ, 2005.
12. *Заварзин А.А.* Биология клетки: общая цитология./ А.А. Заварзин, А.Д. Харазова, М.Н. Молитвин. – СПб., Изд. СПб. Университета, 1992.
13. *Збарский Н.Б.* Скелетные структуры клеточного ядра./ Н.Б. Збарский, С.Н. Кузьмина. – М., Наука, 1991.
14. *Кольман Я. – Г.* Наглядная биохимия: Пер. с нем. / Я. Кольман, К. Рем. – М., Мир, 2000.

ПЕРЕЧЕНЬ ЗАДАНИЙ И КОНТРОЛЬНЫХ МЕРОПРИЯТИЙ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ СТУДЕНТОВ

В процессе самостоятельной работы студенты работают с учебной и научной литературой, осуществляют подготовку к выполнению лабораторных работ, анализируют результаты микроскопических наблюдений и делают на их основе выводы, выполняют тренировочные задания.

1. При подготовке к лабораторным занятиям студентам необходимо проработать соответствующие разделы учебника и конспект лекций по определенной теме, уметь давать краткие ответы на основные вопросы занятия и контрольные вопросы по теме.

Занятие 1-2. Устройство микроскопа. Правила работы с микроскопом. Изготовление простейших препаратов.

Вопросы для рассмотрения

4. Световой микроскоп, правила работы с ним
5. Техника изготовления простейших препаратов. Приготовление срезов
6. Значение среды, в которую заключается срез, для исследования объекта

Контрольные вопросы

15. Что изучает цитология?
16. Перечислите основные методы цитологических исследований:
17. а) прижизненное (витальное) изучение клетки;
18. б) изучение фиксированных клеток;
19. В чем заключается принципиальное различие световой и электронной микроскопии?
20. В каких случаях применяют метод замораживания–скалывания?
21. Что изучают с помощью метода высоковольтной микроскопии?
22. Что позволяет изучать сканирующий электронный микроскоп?
23. В каких целях используются методы клеточной инженерии?
24. В чем заключается принцип фазово-контрастной микроскопии?
25. На чем основан метод интерференционной микроскопии?
26. Что такое цитохимические методы изучения клеток?
27. Охарактеризуйте методы меченых атомов и дифференцированного центрифугирования.
28. Какие биохимические методы используют для исследования клеток?

Литература: *Ченцов Ю.С.* Общая цитология./ Ю.С.Ченцов. – М., МГУ, 1995.

С.22 – 47.

Занятие 3-4. Общий план строения клетки

Цель: Рассмотреть общий план строения клетки на примере клеток разных тканей и организмов

Вопросы для рассмотрения

Особенности строения клеток бактерий

Особенности строения клеток растений

Особенности строения клеток животных

Особенности строения клеток грибов

Контрольные вопросы

22. В чем заключается суть открытий Р. Гука, А. Левенгука, Р. Броуна?
23. Охарактеризуйте труды М. Шлейдена и Т. Шванна.
24. Какие заслуги перед наукой имеет Р. Вирхов?
25. Когда и кем было введено понятие «ткань»?
26. Кто и когда сформулировал клеточную теорию? Перечислите основные положения клеточной теории.
27. Что означает понятие «гомологичность клеток»? Приведите конкретные примеры.
28. Почему клетку называют наименьшей структурной и функциональной единицей жизни?
29. Что общего у прокариотических и эукариотических клеток?
30. Что называется симпластом?
31. Что называется синцитием?
32. Как Вы думаете, не противоречит ли существование симпластов, синцитиев и плазмодиев первому постулату клеточной теории? Ответ мотивируйте.
33. Чем объясняют структурное разнообразие клеток многоклеточного организма?
34. Как возникают разнообразные типы клеток в многоклеточном организме, несмотря на то, что организм развивается из одной единственной клетки-зиготы?
35. Чем объясняется разнообразная форма и величина клеток?
36. Как Вы понимаете утверждение: «Клетка в многоклеточном организме является единицей функционирования и развития»?
37. 12. Что такое органоид?
38. Что называют организмом?
39. Перечислите структурные компоненты прокариотической клетки: поверхностные структуры, цитоплазматические структуры, запасные питательные вещества.

40. Что такое нуклеоид, капсулы, жгутики, и фимбрии, бактериальные споры?
41. Назовите структурные компоненты животной и растительной клеток.
42. Перечислите основные отличия между клетками организмов разных царств.

Литература: *Ченцов Ю.С.* Общая цитология./ Ю.С.Ченцов. – М., МГУ, 1995, С. 6 – 22.

Занятие 5. Поверхностный аппарат. Надмембранные структуры поверхностного аппарата

Цель: Изучить строение первичной и вторичной оболочки растительных клеток, видоизменение их химического состава

Вопросы для рассмотрения

5. Биологические мембраны. Структурная организация и функции плазмалеммы.
6. Первичная оболочка
7. Вторичная оболочка
8. Вторичные изменения химического состава и свойств оболочек

Контрольные вопросы

- 23.1. Объясните жидкостно-мозаичную модель строения клеточных мембран. Какие другие модели вам известны?
24. Охарактеризуйте роль гликопротеидов в построении клеточных мембран.
25. Какими типами взаимодействий связаны белки с липидами в составе мембран?
26. Какие белки мембраны называются полуинтегральными?
27. Молекулы липидов и белков в составе мембран обладают латеральной подвижностью. Что это такое? Какие молекулы (белков или липидов) обладают большой подвижностью?
28. Если лектин конканавалин А (Кон А), выделенный из растения конавалии мечевидной, добавить к взвеси эритроцитов, то будет наблюдаться осаждение последних. Чем можно объяснить это явление?
29. Что такое агглютинация? Чем можно вызвать агглютинацию клеток?
30. Клеточные мембраны имеют ассиметрическое строение. Чем определяется ассиметричность мембран?
31. На какие группы по биологическим функциям можно разделить мембранные белки?
32. После деления клеток увеличивается объем растущих дочерних клеток, и тем самым растет клеточная поверхность, увеличивается площадь

- плазматической мембраны. Каким образом происходит рост плазматической мембраны?
33. Каковы особенности строения плазмалеммы?
 34. Каковы функции плазмалеммы?
 35. Что представляет собой гликокаликс и каковы его функции?
 36. Какие углеводы входят в состав гликопротеидов гликокаликса?
 37. Что представляет собой пелликула эвглены?
 38. Что будет с эритроцитами, если каплю крови перенести в дистиллированную воду? Ответ поясните.
 39. Перечислите основные способы переноса веществ через плазмалемму?
 40. Каким образом осуществляется пассивный транспорт ионов через плазмалемму?
 41. Градиент каких ионов обеспечивает активный транспорт сахаров и аминокислот в бактериальных клетках?
 42. Объясните молекулярный механизм работы клеточных насосов. Что такое эндоцитоз?
 43. Чем отличается неспецифический эндоцитоз от специфического?
 44. Как клетки соединяются между собой?
 23. Каковы функции клеточной оболочки?
 24. Почему многие пресноводные протисты не лизируются, хотя они и не имеют клеточной оболочки?
 25. Где осуществляется синтез целлюлозы, которая участвует в построении клеточной оболочки?
 26. Что такое текстура клеточной оболочки?
 27. Крахмал и целлюлоза являются полисахаридами. Как Вы думаете, почему крахмал достаточно легко расщепляется в пищеварительном тракте всех животных и человека, а целлюлоза – нет. С чем это связано?
 28. В чем состоит разница в строении оболочек грамположительных и грамотрицательных бактерий?
 29. Что представляет собой муреиновый мешок у бактерий? Из чего он построен?

Литература: *Ченцов Ю.С.* Общая цитология./ Ю.С.Ченцов. – М., МГУ, 1995, С. 187 – 238.

Занятие 6. Гиалоплазма – матрикс цитоплазмы

Вопросы для рассмотрения

1. Гиалоплазма – организация и функции. Физико-химические свойства гиалоплазмы : эластичность и движение

Контрольные вопросы

6. Приведите химический состав цитоплазмы
7. Перечислите основные свойства гиалоплазмы
8. Перечислите факторы, которые могут вызывать гель-зольные переходы
9. Предложите механизм движения цитоплазмы, основываясь на ее свойствах как тиксотропного геля.
10. Что представляет собой микротрабекулярная сеть?

Литература: *Ченцов Ю.С.* Общая цитология./ Ю.С.Ченцов. – М., МГУ, 1995, С. 182 – 186, 318 – 346.

Занятие 7. Вакуолярный комплекс клетки

Вопросы для рассмотрения

5. Ультраструктура эндоплазматического ретикулума
6. Морфологическое строение аппарата Гольджи
7. Ультраструктура аппарата Гольджи
8. Лизосомы

Контрольные вопросы

19. Что собой представляет ЭПР? Какие виды ЭПР выделяют?
20. Каковы основные функции ЭПР?
21. Как осуществляется транспорт синтезируемой пептидной цепи внутрь цистерн ЭПР?
22. Каким образом происходит синтез мембранных белков и липидов?
23. Какие белки преимущественно синтезируются на рибосомах, связанных с мембранами ЭР?
24. Где осуществляется созревание белковых молекул, синтезированных на рибосомах, связанных с мембранами ЭР
25. В каких структурах клеток синтезируются мембранные белки?
26. Каким образом осуществляется синтез клеточных мембран?
27. Какова ультраструктура комплекса Гольджи?
28. Назовите основные функции комплекса Гольджи.
29. В какой части аппарата Гольджи происходит модификация белков? Как эти процессы осуществляются?
30. Каким образом осуществляется сортировка белков в аппарате Гольджи?
31. Из каких структур образуются центральные вакуоли растительных клеток?
32. Какие функции в растительной клетке выполняет центральная вакуоль?
33. Объясните особенности строения лизосом.
34. Опишите функциональные состояния лизосом и некоторые лизосомные синдромы у людей.
35. Каково происхождение и функции сферосом?

36. Что представляет собой поток мембран в клетке?

Литература: *Ченцов Ю.С.* Общая цитология./ Ю.С.Ченцов. – М., МГУ, 1995, С. 129 – 278.

Занятие 8. Митохондрии

Вопросы для рассмотрения

3. Морфология митохондрий.
4. Ультраструктура митохондрий в связи с выполняемыми функциями.

Контрольные вопросы

11. Что такое гликолиз и какой его химизм?
12. Для каких организмов гликолиз является основным путем получения энергии? Как осуществляется спиртовое брожение и какой его химизм?
13. Охарактеризуйте строение митохондрий.
14. Каковы особенности ультраструктурной организации внутренней мембраны митохондрий?
15. Объясните размещение дыхательных ансамблей в мембране. Какие ферменты входят в их состав?
16. Большинство организмов для своего существования нуждаются в молекулярном кислороде. Какова функция кислорода в клетках аэробов?
17. Может ли осуществляться окислительное фосфорилирование у прокариотических клеток? Если да, то где в таком случае могут быть локализованы ферменты дыхательной цепи и фосфорилирования? Нуждаются ли такие клетки в кислороде?
18. Каким образом может увеличиваться число митохондрий в клетках?
19. Что представляет собой митохондриальный ретикулум?
20. Какие существуют доказательства происхождения митохондрий от аэробных бактерий?

Литература: *Ченцов Ю.С.* Общая цитология./ Ю.С.Ченцов. – М., МГУ, 1995, С. 279 – 303.

Занятие 9. Пластиды

Вопросы для рассмотрения

6. Морфология хлоропластов

7. Ультраструктура хлоропластов
8. Функции хлоропластов (Выявление ассимиляционного крахмала в хлоропластах)
9. Хромопласты
10. Лейкопласты

Контрольные вопросы

10. Нарисуйте схему строения хлоропласта и перечислите его структурные компоненты.
11. Каким является строение граны хлоропласта по данным электронной микроскопии?
12. Напишите уравнение реакций световой и темновой фаз фотосинтеза. В каких структурах хлоропласта они происходят?
13. Исходя из суммарного уравнения фотосинтеза, объясните значение фотосинтеза.
14. Как Вы думаете, из какого вещества – воды или углекислого газа в ходе фотосинтеза образуется кислород?
15. Что представляют собой хромопласты в онтогенетической цепи превращения форм пластид?
16. Каковы пути возникновения хлоропластов в клетках растений?
17. Как Вы думаете, почему хромопласты, образуясь из зеленых хлоропластов, приобретают желтую или оранжевую окраску?
- 18.** В каких структурах локализованы светочувствительные пигменты у фотосинтезирующих бактерий?

Литература: *Ченцов Ю.С.* Общая цитология./ Ю.С.Ченцов. – М., МГУ, 1995, С. 303 – 317.

Занятие 10. Включения

Вопросы для рассмотрения

5. Эргастические вещества. Крахмальные зерна
6. Алейроновые зерна
7. Катаболиты. Кристаллы
8. Рафиды и стилоиды

Литература: *Ченцов Ю.С.* Общая цитология./ Ю.С.Ченцов. – М., МГУ, 1995, С. 6 – 22.

Занятие 11. Ядро интерфазной клетки

Вопросы для рассмотрения

1. Морфология ядра (животные клетки)
2. Ультраструктура ядра животной клетки
3. Морфология ядра (растительная клетка)
4. Ультраструктура ядра растительной клетки
5. Морфология ядра грибной клетки
6. Ультраструктура ядра грибной клетки

Лабораторная работа № 1. Ядра клеток кишечного эпителия крысы

Лабораторная работа № 2. Ядра клеток крови лягушки

Лабораторная работа № 3. Ультраструктура ядра животной клетки

Лабораторная работа № 4. Макронуклеус и микронуклеус инфузорий

Лабораторная работа № 5. Ядро растительной клетки (корешок лука)

Лабораторная работа № 6. Ультраструктура ядра растительной клетки

Лабораторная работа № 10. Строение митотической хромосомы

Лабораторная работа № 11. Кариотип человека

Контрольные вопросы

16. Благодаря чему последовательность нуклеотидов в одной цепи ДНК определяет их последовательность в другой цепи?
17. Что обеспечивает стабилизацию молекул ДНК?
18. Полинуклеотидные цепочки в любой молекуле ДНК антипараллельны. Объясните, что такое антипараллельность.
19. Охарактеризуйте ультраструктуру клеточного ядра.
20. Каково строение нуклеолеммы?
21. Опишите строение порового комплекса.
22. Что такое эухроматин и гетерохроматин?
23. Какой химический состав хроматина?
24. Охарактеризуйте строение метафазной хромосомы.
25. Расскажите о структуре нуклеосомы.
26. Что такое хромосомный набор?
27. Какие различают типы хромосом?
28. Опишите известные изменения числа и структуры хромосом в кариотипе.
29. Что собой представляет ядрышко? Что такое гранулярная часть и фибриллярные центры ядрышка?
30. Что такое ядерный сок?

Литература: *Ченцов Ю.С.* Общая цитология./ Ю.С.Ченцов. – М., МГУ, 1995, С. 48 – 182.

Занятие 12-13. Деление клетки

Вопросы для рассмотрения

29. Клеточный цикл. Деление клетки.
2. Митотическое деление животных клеток
3. Митотическое деление клеток растений
4. Определение мейоза, его отличие от митоза
5. Первое и второе деление
6. Типы мейоза

Литература: *Ченцов Ю.С.* Общая цитология./ Ю.С.Ченцов. – М., МГУ, 1995, С. 359 – 484.

Контрольные вопросы

23. Что такое клеточный цикл? Какова продолжительность клеточного цикла у инфузории-туфельки?
24. Приведите примеры тканей человека, в которых клетки образуются постоянно.
25. В каком периоде клеточного цикла происходит редупликация генетического материала?
26. Чем астральный тип веретена деления (конвергентный) отличается от анастрального?
27. Какие клетки навсегда теряют способность к делению?
28. Каков механизм расхождения хромосом к полюсам клетки во время деления?
29. Перечислите основные события, которые происходят в клетке в разные фазы деления.
30. Перечислите основные типы митоза. Каковы различия между ними?
31. Что такое амитоз и какие клетки делятся этим способом?
32. Каков механизм бинарного деления клеток прокариот?
33. Как называются клетки, образующиеся в результате мейоза?
34. Охарактеризуйте первое второе деления митоза, их фазы.
35. Каков биологический смысл мейоза?
36. Чем мейоз принципиально отличается от митоза?
37. Спермии, образующиеся в цветках фасоли обыкновенной, содержат в ядре 11 хромосом. Сколько хромосом будет содержаться в ядрах микроспор? Ответ поясните.
38. В ядрах клеток эпидермиса листа дуба содержится 24 хромосомы. Сколько хромосом будет содержаться в ядрах мегаспор? Ответ поясните.
39. Обнаружено, что в ядрах синергид сливы содержится 16 хромосом. Сколько хромосом будет в ядрах антипод, ядрах клеток зародыша и эндосперма?

Литература: *Ченцов Ю.С.* Общая цитология./ Ю.С.Ченцов. – М., МГУ, 1995,

С. 359 – 484.

2. После проработки соответствующей темы и ответов на вопросы выполнить тренировочные задания, относящиеся к изучаемой теме.

24. Запишите линейную и циклическую форму рибозы.
25. Запишите линейную и циклическую форму глюкозы.
26. Изобразите схематически (показав 4–5 остатков мономера) строение милопектина. На схеме покажите, как осуществляется ветвление цепей за счет образования 1,6-гликозидных связей.
27. Взаимодействие глицерола с высшими карбоновыми кислотами приводит к образованию триглицерида (жира). Запишите уравнение реакции образования триглицерида.
28. Запишите формулу сфингомиелина. Красным цветом отметьте в формуле гидрофобную часть молекулы, синим – гидрофильную.
29. Используя условное изображение молекул фосфолипидов (O= – гидрофильная головка; гидрофобные хвосты) покажите схематически расположение молекул на поверхности воды (1); в липидных каплях в толще воды (2).
30. Изобразите схемы образования полипептида, включив в цепь 3–4 остатка конкретные аминокислоты. Отметьте пептидные связи.
31. Запишите химическую формулу одного пуринового и одного пиримидинового азотистого основания. Отметьте, в чем заключается главное различие между ними.
32. Зарисуйте схематически строение одного из нуклеотидов, обозначьте его составляющие.
33. Изобразите схематически образование полинуклеотидной цепочки из 3–4 нуклеотидов. Покажите образование фосфодиэфирных связей. Отметьте 5'- и 3'-концы.
34. Зарисуйте схему строения тРНК. Отметьте антикодоны, 3'-конец (ССА), 5'-конец, D-петлю, Т-петлю, дуплексные участки. Красным цветом обведите участок РНК, к которому прикрепляется аминокислота.
35. Сделайте схематический рисунок плазмалеммы. Укажите основные компоненты.
36. Зарисуйте схему поступления веществ в клетки посредством специфического эндоцитоза.
37. Составьте схему передачи сигнала с поверхности клетки внутрь с помощью глюкагона.
38. Зарисуйте схематически две рядом лежащие клетки растения. Покажите на рисунке первичную и вторичную оболочки, срединную пластинку.

Отобразите на рисунке простые, окаймленные и полуокаймленные поры.

39. Схематически зарисуйте примеры клеточных контактов: сцепления (А), изолирующего (Б) и коммуникативного (В). Сделайте обозначения. Установите, в чем заключается принципиальная разница между тремя основными типами контактов.
40. Зарисуйте схематически строение хлоропласта. Обозначьте основные структуры.
41. Зарисуйте схематически строение митохондрии. Обозначьте основные структуры.
42. Зарисуйте схематически строение жгутика эукариотической клетки. Обозначьте детали строения.
43. Зарисуйте схематически строение жгутика прокариотической клетки. Обозначьте детали строения.
44. Составьте схему биосинтеза белка, обозначьте соответствующие структуры и реагенты.
45. Зарисуйте схему митоза ($n=4$).
46. Зарисуйте схематически схему мейоза с кроссинговером по одной паре гомологичных хромосом ($n=4$).

30. Решить ситуационные задачи по определенной теме.

2. В клетках хорошо развита гранулярная эндоплазматическая сеть и комплекс Гольджи. Какую основную функцию выполняют эти клетки?
31. В клетках печени происходит активный синтез гликогена и белков. Какие виды органоидов должны быть хорошо развиты в этих клетках?
32. Предложена электронная микрофотография клетки, поверхность которой образует многочисленные микроворсы цитоплазмы, а в цитоплазме присутствуют многочисленные лизосомы. Какова функция этой клетки?
33. Под электронным микроскопом в клетках обнаружена деструкция митохондрий. Какие процессы в клетках будут нарушены?
34. Экспериментальному животному в течение длительного времени давали снотворные вещества. Какой органоид в клетках печени будет усиленно функционировать?
35. На препарате видны две клетки. Ядро одной из них содержит много интенсивно окрашенных глыбок хроматина. В другой клетке ядро светлое,

36. хроматин распространен диффузно. Какой тип хроматина преобладает в той или иной клетках и чем они отличаются функционально?
37. На клетки, находящиеся в состоянии митоза, действовали препаратом, разрушающим веретено деления. К чему это приведет? Какой набор хромосом будут содержать клетки?
38. На препарате видны расположенные в центре хромосомы, образующие фигуру звезды. Какая стадия митоза?
39. На препарате видны клетки кубической, призматической, округлой, веретеновидной и отросчатой формы. Какая из этих клеток выполняет сократительную функцию?
40. На апикальной поверхности клетки имеются многочисленные пальцевидные выросты цитоплазмы, покрытые снаружи плазмолеммой. Что это за структуры и каково их функциональное значение?
41. Поверхность одной клетки образует многочисленные микровыросты цитоплазмы. Поверхность другой гладкая. У которой из этих клеток активнее эндоцитоз?
42. Под плазмолеммой клетки на электронной микрофотографии видны многочисленные мелкие светлые пузырьки. Что это за структуры и с каким процессом они связаны?
43. Известно, что общий принцип строения всех мембран, входящих в состав органоидов, одинаков. Чем объяснить специфичность их функций?
44. Цитоплазма клетки заполнена цистернами гранулярной эндоплазматической сети. Что можно сказать о ее функции?
45. При усиленной физической нагрузке организма в его клетках уменьшается содержание трофических включений. С чем это связано?
46. В клетку проник фактор, нарушающий целостность мембран лизосом. Какие можно ожидать изменения?
47. При загаре в клетках кожи появляются гранулы пигмента. К каким структурным элементам клетки относятся эти гранулы?
48. Известно, что молодые быстрорастущие клетки имеют базофильную цитоплазму. Чем это объяснить?

49. При митотическом делении соматической клетки человека образовались дочерние клетки. Сколько в них хромосом?
50. Клетка находится в митозе. Происходит ли в ней при этом синтез белков?
51. Количественным методом определили, что в ядре интерфазной клетки, имеющем нормальные размеры, содержится удвоенное количество ДНК. В каком периоде клеточного цикла находится клетка?
52. При окраске пиронином цитоплазма и ядрышко окрасились одинаково в малиновый цвет. Чем это можно объяснить?
53. В каком процессе и на какой стадии подавление синтеза ДНК приводит к прекращению конъюгации хромосом?
54. Что происходит с ядрышком при подавлении синтеза рРНК?
55. С чем связано изменение окраски различных животных (хамелиона, камбалы)?
56. В какой фазе какого деления происходит расхождение к полюсам хромосом, состоящих из двух хроматид?
57. Составить ситуационную задачу.

КРИТЕРИИ ОЦЕНКИ РЕЗУЛЬТАТОВ УЧЕБНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Форма контроля - экзамен

Ба	Показатели оценки
1	2
1 (о	Отсутствие знаний в рамках образовательного стандарта или отказ от ответа

2 (д)	Фрагментарные знания в рамках образовательного стандарта; незнание научной терминологии дисциплины и неумение ею пользоваться, грубые ошибки в ответе; пассивность на лабораторных занятиях, низкий уровень культуры исполнения заданий
3 (т)	Недостаточный объем знаний в рамках образовательного стандарта и основной литературы; неправильное использование научной терминологии, ответ с существенными ошибками; слабое владение инструментарием учебной дисциплины, существенные ошибки при решении стандартных (типовых) задач; пассивность на лабораторных занятиях, низкий уровень культуры исполнения заданий
4 (ч)	Минимальный объем знаний в рамках образовательного стандарта и основной литературы; использование научной терминологии, изложение ответа без существенных ошибок; определенное владение инструментарием дисциплины и его использование в решении стандартных задач; работа под руководством преподавателя на лабораторных занятиях, допустимый уровень исполнения заданий
5 (п)	Достаточные знания в рамках образовательного стандарта и использование необходимой научной терминологии, изложение ответа с незначительными ошибками; владение инструментарием учебной дисциплины и позволяющее с помощью преподавателя решать типовые задачи; усвоение основной литературы, представления о базовых теориях дисциплин; достаточно активная работа на лабораторных занятиях и в групповых обсуждениях, а также при исполнении заданий
6 (	Достаточно полные и систематизированные знания в рамках образовательного стандарта; корректное использование необходимой научной терминологии, грамотное и правильное изложение ответа, умение делать обобщения и выводы; владение инструментарием учебной дисциплины, умение его использовать в решении учебных и профессиональных задач; способность самостоятельно применять типовые решения в рамках учебной программы;

	усвоение основной литературы; правильные представления о базовых теориях, концепциях и направлениях по изучаемой дисциплине; самостоятельная работа на лабораторных занятиях, периодическое участие в групповых обсуждениях, достаточный уровень культуры исполнения заданий
7 (с)	Систематизированные, достаточно глубокие знания в рамках образовательного стандарта; знание и правильное использование научной терминологии, грамотное, логичное изложение ответа, умение делать обоснованные выводы и обобщения; владение инструментарием учебной дисциплины и его использование в решении научных и профессиональных задач; свободное владение типовыми решениями в рамках учебной программы; усвоение основной и знание дополнительной литературы; умение ориентироваться в основных теориях, концепциях и направлениях по изучаемой дисциплине с их оценкой; самостоятельная работа на лабораторных занятиях, участие в групповых обсуждениях, высокий уровень культуры исполнения заданий
8 (в)	Систематизированные, глубокие знания по всем вопросам в рамках образовательного стандарта; знание и использование научной терминологии (в том числе на иностранном языке), грамотное и логически правильное изложение ответа с обоснованными выводами и обобщениями; владение инструментарием учебной дисциплины (в том числе с использованием информационных технологий) для постановки и решения научных и профессиональных задач; способность самостоятельно излагать сложные проблемы в рамках основной и дополнительной литературы; умение ориентироваться в основных теориях, концепциях и направлениях дисциплины с их аналитической оценкой; активная самостоятельная работа на лабораторных занятиях, систематическое участие в групповых обсуждениях, высокий уровень культуры исполнения заданий.
9 (д)	Систематизированные, глубокие и полные знания по всем разделам программы; точное использование научной терминологии (в том числе на иностранном языке), грамотное и логически правильное изложение ответа с

	обоснованными выводами и обобщениями; владение инструментарием учебной дисциплины и его эффективное использование в постановке и решении научных и профессиональных задач; способность самостоятельно и творчески решать сложные проблемы и нестандартные ситуации; полное усвоение основной и дополнительной литературы; умение ориентироваться в теориях, концепциях и направлениях по изучаемой дисциплине с их аналитической и критической оценкой; систематическая, активная самостоятельная работа на лабораторных занятиях, творческое участие в групповых обсуждениях, высокий уровень культуры исполнения заданий
10 (д)	Систематизированные, глубокие и полные знания по дисциплине, включая вопросы, выходящие за ее пределы; точное использование научной терминологии (в том числе на иностранном языке), грамотное, логически правильное изложение ответа с глубокими выводами и обобщениями; безупречное владение инструментарием учебной дисциплины, умение его эффективно использовать в постановке и решении научных и профессиональных задач; способность самостоятельно и творчески решать сложные проблемы в нестандартной ситуации и с использованием научных положений других дисциплин; полное и глубокое усвоение основной и дополнительной литературы; свободное ориентирование в теориях, концепциях и направлениях по изучаемой дисциплине; творческая самостоятельная работа на лабораторных занятиях, активное творческое участие в групповых обсуждениях, высокий уровень культуры исполнения заданий

ПЕРЕЧЕНЬ ИСПОЛЬЗУЕМЫХ СРЕДСТВ ДИАГНОСТИКИ КОМПЕТЕНЦИИ СТУДЕНТОВ

Для оценки достижений студентов используется следующий диагностический инструментарий:

- устный опрос;

- письменные контрольные работы по темам;
- контроль выполнения лабораторных работ.

РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ

РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ

ТЕМАТИКА ЛЕКЦИОННЫХ ЗАНЯТИЙ (всего 28 часа)

Тема 1. Введение. Краткая история развития цитологии (2 часа)

Лекция 1. Введение. Краткая история развития цитологии (2 часа)

Цель: сформировать представление о цитологии как науке, ее предмете и объектах, установить связь цитологии с другими науками, выявить успехи в развитии цитологии в разное время в зависимости от совершенствования методов исследования, раскрыть сущность и значение клеточной теории.

Вопросы для рассмотрения

1. Предмет и задачи цитологии. Место цитологии в системе биологических наук. Связь цитологии с другими науками
2. Изобретение микроскопа и развитие цитологии
3. Создание и дальнейшее развитие клеточной теории.
4. Открытие клеточных структур. Достижения электронной микроскопии. Главные направления современной цитологии

Тема 2. Методы исследования клеток (2 часа.)

Лекция 2. Методы исследования клеток (2 часа)

Цель: раскрыть основные современные методы исследования клеток и клеточных структур

Вопросы для рассмотрения

1. Световая микроскопия. Прижизненное изучение клеток. Изучение фиксированных клеток
2. Методы гистохимии
3. УФ микроскопия. Цитофотометрия
4. Электронная микроскопия
5. Другие методы исследования

Тема 3. Строение обобщенной клетки (2 час)

Лекция 3. Общий план строения клетки (1 час)

Цель: Установить основные подходы к подразделению клетки на структурно-функциональные единицы, выделить основные системы жизнеобеспечения клетки

Вопросы для рассмотрения

1. Основные части клетки: поверхностный аппарат, цитоплазма с органоидами и включениями, ядро
2. Элементарные структуры клетки
3. Системы жизнеобеспечения клетки

Тема 4. Поверхностный аппарат клетки (4 часа)

Лекция 4. Клеточная мембрана (2 часа)

Цель: раскрыть строение и значение поверхностного аппарата клетки, строение и функции плазмалеммы как основной структуры

поверхностного аппарата

Вопросы для рассмотрения

1. Структура клеточных мембран по данным электронной микроскопии, их химический состав
2. Молекулярная организация мембран. Модели биомембран
3. Функции цитоплазматической мембраны. Межклеточные контакты

Лекция 5. Надмембранные структуры поверхностного аппарата(2 часа)

Цель: Раскрыть строение и функции клеточной оболочки разных организмов

Вопросы для рассмотрения

1. Химический состав и субмикроскопическая структура оболочки клеток растений
2. Первичная и вторичная оболочка. Поры, их типы и значение
3. Вторичные изменения химического состава и свойств оболочек
4. Особенности строения клеточных оболочек грибов и бактерий

Тема 5. Цитоплазма (10 часов)

Лекция 6. Цитоплазма как сложноструктурированная система (4 часа)

Цель: Раскрыть понятие цитоплазмы, ее химический состав, строение и функции гиалоплазмы как основы цитоплазмы

Вопросы для рассмотрения

1. Цитоплазма. Общий химический состав цитоплазмы
2. Гиалоплазма – матрикс цитоплазмы
3. Цитоскелет (микротрабекулярная система, микрофиламенты, промежуточные филаменты, микротрубочки)

Лекция 7. Немембранные органоиды (2 часа)

Цель: Раскрыть строение и функции немембранных органоидов клетки

Вопросы для рассмотрения

1. Рибосомы
2. Клеточный центр
3. Удвоение центриолей. Понятие о центриолярном цикле

Лекция 8. Вакуолярный комплекс клетки (2 часа)

Цель: Раскрыть особенности строения и функционирования эндоплазматической сети, КГ, лизосом, пероксисом, центральной вакуоли клеток растений и грибов, установить связь между компонентами вакуолярного комплекса клетки

Вопросы для рассмотрения

1. Эндоплазматическая сеть (общая характеристика)
2. Гранулярная ЭПС, ее строение и функции
3. Гладкая ЭПС, ее строение и функции
4. Комплекс Гольджи
5. Лизосомы

Лекция 9. Митохондрии (1 час)

Цель: Рассмотреть особенности строения митохондрий, установить их детальное строение в связи с выполняемыми функциями

Вопросы для рассмотрения

1. Морфологическая характеристика митохондрий
2. Ультраструктура митохондрий и их функции
3. Гипотезы происхождения митохондрий

Лекция 9. Пластиды (1 час)

Цель: Рассмотреть классификацию пластид, их строение в связи с выполняемыми функциями

Вопросы для рассмотрения

1. Типы пластид
2. Хлоропласты (морфология и ультраструктурная организация, функции хлоропластов)
3. Хромопласты
4. Лейкопласты

Тема 6. Ядро (4 часов)

Лекция 10. Ядро интерфазной клетки (2 часа)

Цель: Раскрыть морфологические особенности и роль ядра в жизнедеятельности клетки, понятие хроматина, его химический состав, охарактеризовать ДНК как важнейший компонент хроматина, белки хроматина

Вопросы для рассмотрения

1. Морфология ядра
2. Роль ядра в жизнедеятельности клетки
3. Основные структурные и функциональные компоненты ядра
4. Хроматин. ДНК хроматина. Гистоновые и негистоновые белки

Лекция 11 - 12. Хромосомы. Ядрышко. Ядерная оболочка. Кариоплазма (2 часа)

Цель: Рассмотреть морфологию хромосом, их ультраструктуру и уровни организации, строение и функции ядрышка, ядерной оболочки и ядерного матрикса.

Вопросы для рассмотрения

1. Общее строение, типы и формы митотических хромосом. Понятие о кариотипе
2. Ультраструктура хромосом. Элементарная хромосомная фибрилла, ее нуклеосомная организация. Уровни структурной организации хромосом
3. Ядрышко. Химический состав и ультраструктурная организация
4. Ядерная оболочка, структура и функции. Ядерный поровый комплекс
5. Кариоплазма

Тема 7: Воспроизведение клеток (4 часа)

Лекция 13. Клеточный цикл. Деление клетки (2 часа)

Цель: Раскрыть понятие клеточного цикла, сущность и значение митоза как основного способа деления клеток,

охарактеризовать его основные фазы и типы, рассмотреть другие способы деления клетки

Вопросы для рассмотрения

1. Характеристика клеточного (митотического цикла)
2. Способы деления клетки
3. Митоз. Фазы митоза. Типы митоза
4. Бинарное деление прокариотических клеток

Лекция 14. Мейоз (2 часа)

Цель: Раскрыть понятие мейоза, его сущность и значение в жизни живых организмов, установить отличие мейоза от митоза, охарактеризовать этапы, фазы и типы мейоза

Вопросы для рассмотрения

1. Определение мейоза, его отличие от митоза
2. Первое и второе деление
3. Типы мейоза

РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ

ТЕМАТИКА ЛАБОРАТОРНЫХ ЗАНЯТИЙ (26 часов)

Тема 2: Методы исследования клеток (4 часа)

Занятие 1-2. Устройство микроскопа. Правила работы с микроскопом. Изготовление простейших препаратов.

Цель: ознакомиться со строением микроскопа, правилами работы с ним, техникой изготовления простейших препаратов, установить роль среды, в которую заключают срез, в изучении препарата

Вопросы для рассмотрения

1. Световой микроскоп, правила работы с ним
2. Техника изготовления простейших препаратов. Приготовление срезов
3. Значение среды, в которую заключается срез, для исследования объекта

Лабораторная работа № 1. Строение микроскопа и правила работы с ним

Лабораторная работа № 2. Споры плауна булавовидного

Лабораторная работа № 3. Пыльцевые зерна мальвы

Лабораторная работа № 4. Поперечный срез черешка листа бегонии

Тема 3: Строение обобщенной клетки (4 часа)

Занятие 3-4. Общий план строения клетки

Цель: Рассмотреть общий план строения клетки на примере клеток разных тканей и организмов

Вопросы для рассмотрения

1. Особенности строения клеток бактерий
2. Особенности строения клеток растений
3. Особенности строения клеток животных
4. Особенности строения клеток грибов

Лабораторная работа № 1. Строение клеток бактерий

А) Строение клетки пропионовой бактерии (микрофото снимок)

Б) Ультраструктура фотосинтезирующих бактерий (микрофото снимок)

Лабораторная работа № 2. Клетки листа мха мниума

Лабораторная работа № 3. Клетки эпидермиса листа валлиснерии

Лабораторная работа № 4. Эритроциты лягушки

Лабораторная работа № 5. Клетки цилиндрического эпителия канальцев почек крысы (кошки, кролика)

Лабораторная работа № 6. Нервные клетки (нейроны) передних рогов спинного мозга крысы (кролика)

Лабораторная работа № 7. Клетки дрожжей

Тема 4: Поверхностный аппарат клетки (2 часа)

Занятие 5. Надмембранные структуры поверхностного аппарата (2 часа)

Цель: Изучить строение первичной и вторичной оболочки растительных клеток, видоизменение их химического состава

Вопросы для рассмотрения

1. Первичная оболочка
2. Вторичная оболочка
3. Вторичные изменения химического состава и свойств оболочек

Лабораторная работа № 1. Оболочка паренхимных клеток сердцевинки бузины

Лабораторная работа № 2. Плазмодесмы в первичных оболочках клеток запасющей ткани (эндосперма) семян хурмы

Лабораторная работа № 3. Неравномерные утолщения оболочек клеток черешка листа бегонии (свеклы)

Лабораторная работа № 4. Поры во вторичной оболочке клеток эпидермиса листа аспидистры

Тема 5: Цитоплазма (10 часов)**Занятие 6. Гиалоплазма – матрикс цитоплазмы (2 часа)**

Цель: Изучить соотношение цитоплазмы и ядра в молодых и зрелых клетках, физико-химические свойства цитоплазмы

Вопросы для рассмотрения

1. Физико-химические свойства гиалоплазмы: эластичность и движение

Лабораторная работа № 1. Клетки листа элодеи канадской

Лабораторная работа № 2. Движение цитоплазмы в клетках листа элодеи канадской

Лабораторная работа № 3. Клетки эпидермиса чешуи луковицы лука

Лабораторная работа № 4. Плазмолиз в клетках кожицы чешуи луковицы лука (или клетках корнеплода свеклы)

Занятие 7. Вакуолярный комплекс клетки (2 часа)

Цель: Изучить особенности строения элементов вакуолярного комплекса клетки

Вопросы для рассмотрения

1. Ультраструктура эндоплазматического ретикулума
2. Морфологическое строение аппарата Гольджи
3. Ультраструктура аппарата Гольджи
4. Лизосомы

Лабораторная работа № 1. Ультраструктура ЭПС (микрофотоснимок)

Лабораторная работа № 2. Аппарат Гольджи в клетках кишечного эпителия мыши (крысы)

Лабораторная работа № 3. Аппарат Гольджи в клетках спинального ганглия котенка

Лабораторная работа № 4. Ультраструктура аппарата Гольджи

Занятие 8. Митохондрии (2 часа)

Цель: Рассмотреть локализацию, морфологию и ультраструктуру митохондрий

Вопросы для рассмотрения

1. Морфология митохондрий
2. Ультраструктура митохондрий

Лабораторная работа № 1. Митохондрии в клетках печени крысы (амфибии)

Лабораторная работа № 2. Митохондрии в клетках кишечника аскариды

Лабораторная работа № 3. Ультраструктура митохондрий

Занятие 9. Пластиды (2 часа)

Цель: Изучить в световой микроскоп морфологию пластид, ультраструктурную организацию хлоропластов с связи с выполняемыми функциями

Вопросы для рассмотрения

1. Морфология хлоропластов
2. Ультраструктура хлоропластов. Функции хлоропластов
4. Хромопласты
5. Лейкопласты

Лабораторная работа № 1. Хлоропласты в клетках листа шпината

Лабораторная работа № 2. Ультраструктура хлоропластов (микрофотоснимок)

Лабораторная работа № 3. Выявление ассимиляционного крахмала в клетках листа элодеи

Лабораторная работа № 4. Хромопласты в клетках околоплодников

рябины, томатов, ландыша, шиповника

Лабораторная работа № 5. Хромопласты в клетках корнеплода моркови

Занятие 10. Включения (2 часа)

Цель: Выяснить формы эргастических веществ и катаболитов в клетках разных организмов

Вопросы для рассмотрения

1. Эргастические вещества. Крахмальные зерна
2. Алейроновые зерна
3. Катаболиты. Кристаллы
4. Рафиды и стилоиды

Тема 6: Ядро (2 часа)

Занятие 11. Ядро интерфазной клетки (2 часа)

Цель: Изучить в световой микроскоп особенности внешнего и внутреннего строения ядра в клетках разных организмов, познакомиться с ультраструктурой ядра животной и растительной клеток

Вопросы для рассмотрения

1. Морфология ядра (животные клетки)
2. Ультраструктура ядра животной клетки
3. Морфология ядра (растительная клетка)
4. Ультраструктура ядра растительной клетки

Лабораторная работа № 1. Ядра клеток кишечного эпителия крысы

Лабораторная работа № 2. Ядра клеток крови лягушки

Лабораторная работа № 3. Ультраструктура ядра животной клетки

Лабораторная работа № 5. Ядро растительной клетки

(корешок лука)

Лабораторная работа № 6. Ультраструктура ядра растительной клетки

Тема 7: Воспроизведение клеток (4 часа)

Занятие 12-13. Деление клетки (4 часа)

Цель: рассмотреть закономерности воспроизведения клеток животных и растений, научиться определять на готовых препаратах фазы митоза и схематически изображать их на рисунках

Вопросы для рассмотрения

1. Митотическое деление животных клеток
2. Митотическое деление клеток растений
3. Определение мейоза, его отличие от митоза
4. Первое и второе деление
5. Типы мейоза

Лабораторная работа № 1. Митоз в клетках корешка лука

Лабораторная работа № 2. Мейоз клеток пыльников лилии (кукурузы, пшеницы, ржи, гороха, бобов или другого растения).

СПИСОК ОСНОВНОЙ И ДОПОЛНИТЕЛЬНОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

ОСНОВНАЯ

9. *Лисов Н.Д.* Лабораторный практикум по цитологии: учеб.-метод. пособие/ Н.Д.Лисов, В.В. Шевердов. – Минск: БГПУ, 2006.
10. *Ченцов Ю. С.* Введение в биологию клетки./ Ю.С.Ченцов. – М., Академия, 2005.
11. *Ченцов Ю.С.* Общая цитология./ Ю.С.Ченцов. – М., МГУ, 1995.
12. *Ролан Ж.К.* Атлас по биологии клетки./ Ж.К. Ролан, А. Селеши, Д. Селеши. – М., Мир, 1978.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ

15. *Альбертис Б.* Молекулярная биология клетки. Т. 1, 2./ Б. Альбертис и др. – М., Мир, 1994.
16. *Верещагина, В.А.* Основы общей цитологии: учеб. пособие для студентов высш. учеб. заведений /В.А.Верещагина. – 2-е изд., перераб. М.: издательский центр «Академия», 2007. – 176 с.
17. *Вермель Е.М.* История учения о клетке. / Е.М.Вермель. – М., Наука, 1970.
18. *Дерябин Д.Г.* Функциональная морфология клетки. Учебное пособие./ Д.Г.Дерябин. – М., КДУ, 2005.
19. *Заварзин А.А.* Биология клетки: общая цитология./ А.А. Заварзин, А.Д. Харазова, М.Н. Молитвин. – СПб., Изд. СПб. Университета, 1992.
20. *Збарский Н.Б.* Скелетные структуры клеточного ядра./ Н.Б. Збарский, С.Н. Кузьмина. – М., Наука, 1991.
21. *Кольман Я. – Г.* Наглядная биохимия: Пер. с нем. / Я. Кольман, К. Рем. – М., Мир, 2000.