

Ніжинський державний університет
імені Миколи Гоголя

О. Б. Кучменко, А. І. Марченкова

ЦИТОЛОГІЯ

*Навчальний посібник для студентів
денної та заочної форм навчання*

Ніжин
2018

УДК 576(075.8)
К88

Рекомендовано Вченою радою
Ніжинського державного університету імені Миколи Гоголя
(НДУ ім. М. Гоголя)
Протокол № 3 від 24.10.2018 р.

Рецензенти:

Калінін І. В. – професор, завідувач кафедри хімії Національного педагогічного університету імені М. П. Драгоманова, доктор біологічних наук;

Кузьменко Л. П. – доцент кафедри біології Ніжинського державного університету імені Миколи Гоголя, кандидат біологічних наук

Кучменко О. Б., Марченкова А. І.

К88 Цитологія: навч. посіб. для студ. денної та заочної форм навчання.
Ніжин: НДУ ім. М. Гоголя, 2018. 147 с.

Мета навчального посібника – забезпечити студентів теоретичним матеріалом для засвоєння клітинно-молекулярних основ життя. Даний посібник допоможе засвоїти, самостійно опанувати, систематизувати й узагальнити знання з актуальних і базових розділів цитології: мембрана, ядро, поділ клітини, міжклітинні контакти, ділення клітин тощо. Посібник містить завдання для самоконтролю знань у формі тестів та з використанням мікрофотографій для визначення мікроелектронної структури органел. Призначений для студентів спеціальностей 014 Середня освіта (Біологія) та 091 Біологія вищих навчальних закладів, для вчителів біології, а також може бути корисним для студентів коледжів, учнів гімназії та ліцеїв.

УДК 576(075.8)

© Е. М. Кучменко, А. І. Марченкова, 2018
© НДУ ім. М. Гоголя, 2018

ЗМІСТ

ВСТУП	5
1. ЦИТОЛОГІЯ: ПРЕДМЕТ ТА МЕТОДИ. СТАНОВЛЕННЯ КЛІТИННОЇ ТЕОРІЇ	6
1.1. Основні положення сучасної клітинної теорії	8
2. ПРОКАРІОТИЧНІ Й ЕУКАРІОТИЧНІ КЛІТИНИ	19
2.1. Характерні ознаки клітин прокаріотів	20
2.2. Характерні ознаки клітин еукаріот	20
3. ПЛАЗМАТИЧНА МЕМБРАНА	25
3.1. Властивості клітинних мембран	25
3.2. Ультраструктурна організація клітинних мембран.....	27
3.3. Плазматична мембрана, або плазмалема	27
3.4. Функції плазматичної мембрани	28
3.5. Надмембранні структури поверхневого апарату. Субмембранна система	33
3.6. Похідні плазматичної мембрани	34
3.7. Міжклітинні контакти.....	34
3.8. Клітинна оболонка рослинних клітин.....	40
3.9. Клітинна стінка еубактерій.....	42
4. ЦИТОСКЕЛЕТ	44
5. ЦИТОПЛАЗМА. ОДНОМЕМБРАННІ ОРГАНЕЛИ ЦИТОПЛАЗМИ	47
5.1. Ендоплазматична сітка	49
5.2. Апарат Гольджі	51
5.3. Група літичних органел.....	53
5.4. Пероксисоми	56
5.5. Вакуолярна система рослин	56
6. ДВОМЕМБРАННІ ОРГАНЕЛИ. МІТОХОНДРІЇ І ПЛАСТИДИ	58
6.1. Мітохондрії: будова та функції	58
6.2. Походження мітохондрій, їх роль у цитоплазматичній спадковості	62
6.3. Пластиди: будова та функції	63
6.4. Походження пластид і їх утворення	65
7. НЕМЕМБРАННІ ОРГАНЕЛИ КЛІТИНИ	67
7.1. Рибосоми.....	67

7.2. Центросома.....	69
7.3. Спеціальні органели.....	70
7.4. Включення.....	71
8. ЯДРО КЛІТИНИ	73
8.1. Хроматин.....	73
8.1.1. ДНК хроматину.....	74
8.1.2. Реплікація ДНК.....	76
8.1.3. Білки хроматину.....	77
8.1.4. Структурна організація хроматину.....	78
8.2. Ядерна оболонка.....	81
8.3. Ядерний матрикс.....	83
8.4. Ядерце: морфологія, ультраструктура, функції.....	84
8.5. Хромосоми. Ультраструктура мітотичних хромосом.....	84
8.5.1. Ультраструктура мітотичних хромосом.....	86
8.5.2. Гіпотези уніємної і поліємної організації мітотичних хромосом.....	86
9. ЖИТТЄВИЙ ШЛЯХ КЛІТИНИ	87
9.1. Клітинний цикл.....	87
9.2. Мітоз.....	88
9.2.1. Профаза.....	89
9.2.2. Метафаза.....	89
9.2.3. Анафаза.....	90
9.2.4. Телофаза.....	90
9.3. Прямий поділ клітин, або амітоз.....	92
9.4. Мейоз.....	92
9.5. Диференціація клітин.....	99
9.6. Старіння і смерть клітин.....	103
9.7. Внутрішньоклітинна регенерація і гіпертрофія.....	107
ТЕСТОВІ ЗАВДАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ ЗНАТЬ.....	110
ЗАВДАННЯ НА ВИЗНАЧЕННЯ ЕЛЕКТРОННОМІКРОСКОПІЧНИХ СТРУКТУР КЛІТИН ЗА МІКРОФОТОГРАФІЯМИ.....	137
ЛІТЕРАТУРА.....	146

ВСТУП

Даний навчальний посібник з цитології розроблено відповідно до вимог сучасної програми і призначено для студентів спеціальностей 014 Середня освіта (Біологія) та 091 Біологія вищих навчальних закладів денної та заочної форм навчання, а також для учителів біології.

Метою посібника є забезпечення студентів необхідним новітнім інформаційним матеріалом з теоретичного курсу "Цитологія". Посібник може бути також використаним студентами для самостійної роботи під час підготовки до семінарських, практичних та лабораторних занять.

За останній час накопичилося багато нових відомостей про ядро, хроматин, хромосоми, мембрани клітин, цитоскелетні структури тощо. Це відображає процес бурхливого вивчення клітини на найрізноманітніших рівнях. Враховуючи те, що сучасна додаткова література не завжди досяжна для студентів, а також те, що практично відсутні україномовні літературні джерела, у посібнику стисло наведено факти, які не висвітлені в підручниках. Ознайомлення студентів з новинами сучасних наукових досліджень необхідно для більш ґрунтовного розуміння основ узагальнюючих понять з будь-якої дисципліни.

Структура навчального посібника передбачає ознайомлення студентів з основними розділами курсу ("Прокаріотичні й еукаріотичні клітини", "Мембрани цитоплазми", "Мітохондрії і пластиди", "Ядро клітини та поділ клітин"), які спрямовані на упорядкування та систематизацію навчального матеріалу.

Даний навчальний посібник містить різноманітні завдання для самоконтролю знань з найбільш важливих тем курсу.

1. ЦИТОЛОГІЯ: ПРЕДМЕТ ТА МЕТОДИ. СТАНОВЛЕННЯ КЛІТИННОЇ ТЕОРІЇ

Цитологія (від грец. "kytos", у латинській транскрипції *cytos* – клітина, *logos* – наука) – це вчення про клітину, елементарну живу систему, її будову, життєдіяльність, функції та відтворення. Інакше кажучи, цитологія є до певної міри біологією клітини, яка охоплює як її морфологію (від грец. *morphos* – форма) – вчення про структуру, так і фізіологію (від грец. *physys* – природа) – вчення про функції.

Слід відзначити, що інколи цитологію поділяють на загальну і спеціальну. До *загальної цитології* відносять розділ, в якому розглядаються загальні закономірності будови, хімічного складу і функції клітин, спільні для всіх їх різновидів, тобто вивчається до певної міри узагальнена клітина. *Спеціальна ж цитологія* займається вивченням морфофункціональних особливостей різних клітин, наприклад, таких як клітини залоз шлунка, печінкові, нервові, м'язові клітини тощо.

Становлення клітинної теорії. У XVIII і на початку XIX століть з'являються перші спроби створення загальних теорій будови організмів (передвісники майбутньої клітинної теорії). Вони ґрунтувалися на неправильних фактах. Одними з перших були теорії волокнистої та зернистої будови організмів. Про зернисту будову нервової тканини говорив у 1779 році ще І. Прохазка та інші. Насправді волокна, циліндрики й кульки є артефактами.

Уявлення про будову живих організмів К. Ф. Вольфа викладено в праці "Теорія зародження". Згідно з цією теорією, принципом епігенезу, усі частини й органи в процесі ембріонального розвитку виникають заново. Важливим моментом у створенні клітинної теорії було відкриття ядра як постійної структури рослинної клітини. Ядро було відкрито Р. Броуном у 1831 році. Значних успіхів у вивченні тваринних клітин досяг Я. Пуркіне, він описав нервові клітини в спинному мозку та мозочку, клітини залоз шлунка, спостерігав і ядра клітин.

Крім лабораторії Пуркіне в Братиславі, іншим центром розвитку мікроскопічних досліджень тканин у тварин була берлінська лабораторія І. Мюллера. У його лабораторії працював Я. Генле, який 1837 року описав будову епітеліальних клітин кишкових ворсинок; він називав їх клітинами, вважаючи, що вони є елементарними структурними одиницями.

У "Мюллерівському архіві" (збірник статей) за 1838 рік було надруковано статтю Маттіаса Шлейдена "Матеріали до фітогенезу". Виходячи з загальноприйнятих вже уявлень про клітину як основну структуру рослин, Шлейден ставить питання про те, як утворюються нові клітини. Він висунув неправильну теорію вільного утворення клітин із безструктурної речовини, де з найдрібнішої зернистості спочатку конденсуються ядереця, а навколо них утворюються ядра.

Теодор Шванн, який дещо раніше в лабораторії І. Мюллера розпочав мікроскопічне дослідження хряща та хорди, ознайомився зі знахідками

Маттіаса Шлейдена до їх опублікування. Його вразила думка про спільні риси рослинних клітин з тими структурами, які він бачив у тканинах тварин. Т. Шванн правильно обрав структуру, за якою можна було б вести порівняння – клітинне ядро. Клітини різноманітні, але ядра у них мають багато спільних рис, навіть в межах двох ланок живої природи – у тварин і рослин.

Таким чином, Т. Шванн встановив, що загальною елементарною структурою тварин і рослин є клітина, що клітини тварин і рослин гомологічні за своїм розвитком і функціональним значенням. Тому Т. Шванна вважають автором клітинної теорії.

Значення М. Шлейдена для створення клітинної теорії було дво-стороннім. З одного боку, він вплинув на формування у Т. Шванна ідеї клітинної теорії, спрямував його думку на значення ядра як основної ознаки життя. З іншого боку, вплив М. Шлейдена був негативний, він неправильно уявляв процес утворення клітини (його теорія цитобластами – розвиток із деякої первинної неклітинної речовини, з якої розвиваються клітини, – була хибною).

Клітинна теорія була надзвичайним біологічним узагальненням: вона показала морфологічну єдність усієї живої природи, створила можливість загальнобіологічного тлумачення явищ життя, була підґрунтям для укріплення еволюційних ідей.

Межі застосування клітинної теорії поширилися також на сферу патологічних процесів і на світ найпростіших. Т. Шванн, І. Мюллер, Я. Генле та інші вважали, що клітинна теорія може бути застосована до патологічних процесів, але на той час панували уявлення К. Ракитанського, автора гуморальної теорії, яка пояснювала хвороби псуванням соків. Критика цієї теорії і поширення клітинної теорії на сферу патологічних процесів належать патологові Рудольфу Вирхову, який відмітив: "Кожна клітина походить від клітини". Його книга "Клітинна (целюлярна) патологія" була надрукована у 1858 році й базувалася на фізіологічному і патологічному вченні про тканини.

У середині XIX століття клітинна теорія отримала загальне визнання і стала основою науки про клітину.

У 1884 році з'явився перший журнал, присвячений клітинній біології. Він був створений Жаном Батистом Карнуа в католицькому університеті в Лувені (Бельгія) і називався "La cellula" ("Клітина"). 1895 року М. Ферворн у "Загальній фізіології" висунув тезу про те, що загальна фізіологія повинна бути фізіологією клітин, що сприяло появі цитофізіології.

Основні положення клітинної теорії зберегли своє значення і по сьогоднішній день, хоч більш ніж за сто років були одержані нові відомості про структуру, життєдіяльність і розвиток клітин.

1.1. Основні положення сучасної клітинної теорії

Основними положеннями сучасної клітинної теорії є:

- клітина – елементарна одиниця будови, функції та розвитку живих організмів;
- клітини різних організмів гомологічні за своєю будовою;
- розмноження клітин відбувається шляхом поділу вихідної клітини;
- багатоклітинні організми – це складні ансамблі клітин, що об'єднанні у цілісні, інтегровані системи тканин і органів, пов'язаних між собою міжклітинними, гуморальними та нервовими формами регуляції;
- клітини багатоклітинних організмів тотіпотентні, тобто володіють генетичними потенціями всіх клітин даного організму, рівнозначні за генетичною інформацією, але відрізняються одна від одної різною експресією (роботою) різних генів, що зумовлює морфологічне і функціональне різноманіття – диференціювання.

Клітина – елементарна одиниця живого. Уявлення про клітину як самостійну життєдіяльну одиницю було подано ще в працях Теодора Шванна. Р. Вихров також вважав, що клітина несе у собі повну характеристику життя.

Сучасна наука називає клітину "атомом життя", "квантом життя", підкреслюючи тим самим, що клітина – це найменша одиниця живого, поза якою немає життя. Така характеристика клітин базується на визначенні живого, хоча досить важко дати остаточне його визначення. Зберегло своє значення формулювання Ф. Енгельса: "Життя – це спосіб існування білкових тіл, істотним моментом якого є постійний обмін речовин з навколишнім середовищем..." Усі прояви життя пов'язані з функціонуванням агентів біологічної специфічності, з білками. Білки – це робочі молекули, що мають сувору функціональну специфічність. Функціональна специфічність білків визначається нуклеїновими кислотами, які несуть у собі інформацію про будову тих чи інших білків.

М. В. Волькенштейн (1965) дає таке визначення життя: "Живі організми – це відкриті (тобто ті, що обмінюються з навколишнім середовищем речовиною і енергією), саморегулюючі, самовідновні системи, найважливішими функціональними одиницями яких є білки та нуклеїнові кислоти".

Живому властиві такі ознаки:

подразливість – це здатність клітини реагувати на фізичні та біологічні фактори;

провідність – проявляється у вигляді хвилі збудження, яка зароджується в місці прикладання подразника, і розповсюджується по поверхні клітини до інших її частин;

скоротливість – це реакція на подразнення, яка проявляється у вкороченні клітини;

поглинання і засвоєння – усі клітини мають здатність поглинати поживні речовини своєю поверхнею та використовувати їх;

секреція – це процес синтезу потрібних організмові сполук і виділення їх (секретування) для використання в інших частинах організму;

екскреція – це видалення клітиною непотрібних, іноді навіть шкідливих продуктів, які утворюються в результаті метаболізму харчових речовин;

дихання – поглинання клітиною кисню, який використовується для окиснення харчових речовин у процесі клітинного дихання і супроводжується звільненням енергії;

ріст – це приріст маси клітини до певної межі;

розмноження клітин звичайно характерне для багатоклітинних організмів; завдяки розмноженню відбувається ріст організму;

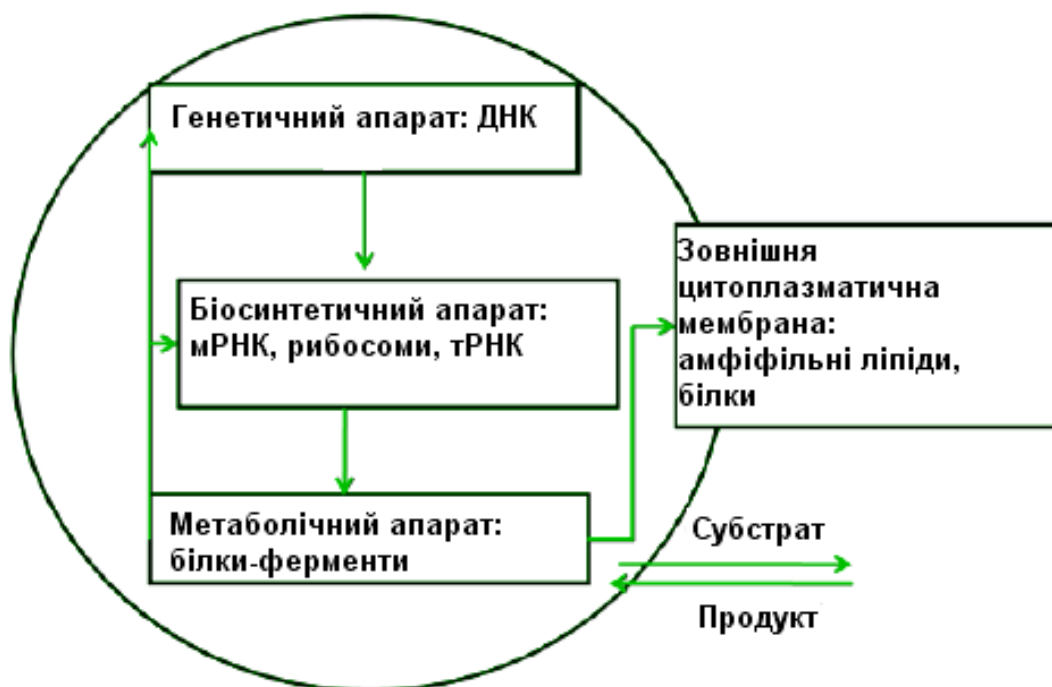
спадковість – властивість організму забезпечувати матеріальну і функціональну наступність між поколіннями;

мінливість – здатність живих організмів набувати нових ознак, відмінних від предків і їхніх станів у процесі індивідуального розвитку, різноманітність ознак серед представників даного виду;

диференціація – виникнення відмінностей між однорідними утворами в процесі розвитку організму.

Таку сукупність ознак можна виявити на клітинному рівні. Не існує меншої одиниці живого, ніж клітина.

Клітинна організація притаманна як одноклітинним мікроорганізмам, так і багатоклітинним макроорганізмам. В кожній клітині, незважаючи на притаманні відмінності, можна виділити чотири основні структурно-функціональні підсистеми клітини:



1. Всі клітини оточені пласкими двошаровими мембранами, структурну основу яких складають амфіфільні молекули ліпідів; у ці мембрани вмонтовані різні білкові молекули, які визначають особливості їх функціонування.

2. Спадкова інформація у всіх клітинах зберігається у вигляді двох спіральних молекул ДНК.

3. У всіх клітинах є принципово однаково сформований апарат біосинтезу білків, центральну роль в якому відіграють РНК.

4. Для всіх клітин характерне існування ще однієї підсистеми – обмеженої мембраною цитоплазми з локалізованими в ній ферментами.

Окремі компоненти клітини можна виділити і спостерігати їх специфічні функціональні особливості. Так, виділені актиноміозинові фібрили можуть скорочуватись у відповідь на дію АТФ. Виділені рибосоми за деяких умов здатні синтезувати білок. Але такі структури не володіють повним набором властивостей живого, а тільки п'ятою їх частиною.

Серед живих організмів зустрічаються два типи організації клітин. До найбільш простого типу будови можна віднести клітини бактерій і синьо-зелених водоростей, до більш високоорганізованих – клітини усіх інших живих істот, починаючи від нижчих рослин і закінчуючи людиною.

Вважають, що **клітина – це обмежена активною мембраною впорядкована, структуризована система біополімерів (білків, нуклеїнових кислот) та їх макромолекулярних комплексів, які беруть участь в єдиній сукупності метаболічних та енергетичних процесів, що здійснюють підтримку й відтворення усієї системи в цілому.**

В організації будь-якої клітини виділяють наступні рівні:

- молекулярний.
- надмолекулярний.
- органоїдний.
- субсистемний.
- системний.

У багатоклітинних організмів частина клітин втрачає здатність розмножуватись, але вони залишаються клітинами доти, доки здатні вести синтетичні процеси, регулювати транспорт речовин між клітиною і середовищем, використовувати для цих процесів енергію.

Є приклади без'ядерних клітин (еритроцити та тромбоцити ссавців, деякі м'язові клітини моллюсків), це, швидше, не власне клітини, а їх залишки – покриті мембраною ділянки цитоплазми з обмеженими функціональними можливостями.

Гомологічність клітин. Термін "гомологічність" означає схожість за головними і відмінність за другорядними властивостями. Різні клітини організмів рослинного і тваринного походження схожі, гомологічні. Гомологічність будови клітин спостерігається всередині кожного типу клітин: прокаріотичному та еукаріотичному. Добре відома різноманітність клітин як бактеріальних, так і вищих організмів. Така одночасна схожість будови і різноманітність форм визначається тим, що клітинні функції можна грубо поділити на обов'язкові та факультативні. Обов'язкові функції, спрямовані на підтримку життєдіяльності самих клітин, здійснюються спеціальними внутрішньоклітинними структурами.

Так, у всіх прокариотичних клітин плазматична мембрана не тільки обмежує власне цитоплазму, а й функціонує як структура, що забезпечує активний транспорт речовин і клітинних продуктів, як система окисного фосфорилування, як джерело утворення клітинних бактеріальних стінок.

ДНК нуклеоїда бактерій і синьо-зелених водоростей забезпечує поділ клітин. Рибосоми цитоплазми – єдині апарати синтезу поліпептидних ланцюгів – також обов'язковий компонент цитоплазми прокариотичної клітини.

Різноманітність прокариотичних клітин – це результат еволюційного пристосування окремих бактеріальних одноклітинних організмів до умов середовища існування.

Прокариотичні клітини відрізняються одна від одної товщиною і будовою клітинної стінки, складчастістю плазматичної мембрани, кількістю і структурою цитоплазматичних виростів цієї мембрани, кількістю, структурою і властивостями внутрішньоклітинних вакуолей і мембранних скупчень. Але "загальний план" будови прокариотичних клітин залишається постійним.

Та ж картина спостерігається і в еукариотичних клітинах. У всіх еукариотичних клітин – від нижчих грибів до хребетних – завжди наявне ядро, принципово подібне за будовою у різних організмів. Будова і функції внутрішньоклітинних структур також майже подібні у всіх еукариотичних клітин.

Схожість клітин визначається гомологічністю загальноклітинних функцій, пов'язаних з підтримкою самої живої системи (синтез НК і білків, біоенергетика клітин та ін.).

Разом з тим видно і різноманітність клітин, навіть у межах одного багатоклітинного організму. Так, наприклад, за формою мало схожі одна на одну такі клітини, як м'язова або нервова. Сучасна цитологія показує, що відмінність клітин пов'язана зі спеціалізацією їх функцій, з розвитком особливих функціональних клітинних апаратів. Якщо розглянути м'язову клітину, то в ній, крім загальноклітинних структур (мембранні системи ретикулюма, апарат Гольджі, рибосоми, ядро та інші), зустрічаються у великій кількості фібрилярні компоненти, що забезпечують спеціальне функціональне навантаження. У нервовій клітині, крім загальноклітинних компонентів, можна відмітити специфічні риси: наявність довгих і розгалужених клітинних відростків, що закінчуються спеціальними структурами передачі нервового імпульсу, своєрідну композицію в цитоплазмі з елементів ендоплазматичної сітки (тигроїд), велику кількість мікротрубочок у клітинних відростках. Вся сукупність цих відмінностей нервової клітини пов'язана з її спеціалізацією – передачею нервового імпульсу. Однак і мікротрубочки, і мікрофіламенти можна виявити практично у будь-яких еукариотичних клітинах, хоча вони будуть не такі численні.

Наприклад, філаменти схожі за хімізмом з актиновими нитками м'язових клітин, наявних у цитоплазмі фібробластів. У цитоплазмі фібробластів наявні також і мікротрубочки. Отже, і мікрофіламенти, і

мікротрубочки є обов'язковими загальноклітинними структурами. Зараз відомо, що частина мікрофіламентів клітин схожа з актином, що вказує на їх загальноклітинне значення – забезпечувати рухливість клітин, тому так сильно в них виражений апарат скорочення.

Структурну різноманітність клітин можна пояснити відмінністю їх спеціальних функцій, які здійснює дана клітина на фоні інших, обов'язкових клітинних функцій.

Отже, гомологічність будови клітин визначається схожістю загальноклітинних функцій, спрямованих на підтримку життя самих клітин і на їх розмноження.

Різнманітність у будові клітин – це результат функціональної спеціалізації, або, що особливо характерне для одноклітинних, наслідок еволюційного пристосування, мінливості.

Клітина від клітини. Р. Вирхов як противник ідеї про самозародження життя наполягав на "спадкоємному розмноженні клітин". Сьогодні сформульоване Вирховим визначення "Будь-яка клітина походить від клітини" можна вважати **біологічним законом**.

Розмноження прокаріотичних і еукаріотичних клітин відбувається тільки шляхом поділу вихідної клітини, якому передують відтворення її генетичного матеріалу (реплікація ДНК).

Прокаріотичні клітини, як правило, діляться бінарно, простою перетинкою, без участі будь-яких апаратів поділу. Єдиним повноцінним способом поділу еукаріотичних клітин є мітоз (або мейоз при утворенні статевих клітин). При цьому утворюється спеціальний апарат клітинного поділу – клітинне веретено, за допомогою якого рівнополярно і точно по двох дочірніх клітинах розподіляються хромосоми, які до цього подвоїлись.

Цей тип поділу спостерігається у всіх еукаріотичних, як рослинних, так і тваринних, клітинах. Друга форма клітинного поділу – амітоз, або простий поділ, може зустрічатися у ряді патологічних випадків або при поділі поліплоїдних ядер.

Тотіпотентність клітин багатоклітинного організму. Як виникають різноманітні типи клітин у багатоклітинних організмах? Відомо, що організм людини, який розвивається усього з однієї клітини, зиготи, містить більше ста тисяч різних типів клітин. Як виникає ця різноманітність, сьогодні не відомо. Сучасна біологія на базі уявлень ембріології, молекулярної біології і генетики вважає, що індивідуальний розвиток від однієї клітини до багатоклітинного зрілого організму – результат послідовного, вибіркового включення роботи різних генних ділянок хромосом у різних клітинах. Це призводить до появи клітин зі специфічними для них функціями, тобто до процесу, що називається диференціацією.

Отже, будь-яка клітина багатоклітинного організму володіє однаковим повним фондом генетичного матеріалу, усіма можливостями для його прояву, тобто є тотіпотентною, але в різних клітинах одні й ті ж гени можуть знаходитись або в активному, або репресованому стані.

Стало можливим виростити зрілу рослину з однієї її соматичної клітини. Численні досліді на жабах показали, що ядра диференційованих клітин зберігають усі ті потенції, які є у ядра в зиготі. З цього випливає, що клітини багатоклітинних організмів мають повний набір генетичної інформації, властивої для організму. У цьому відношенні вони рівнозначні. Але разом з тим клітини відрізняються за об'ємом прояву цієї інформації, що і створює можливість появи спеціалізованих клітин. Однак при диференціюванні відбуваються кількісні зміни генетичного матеріалу.

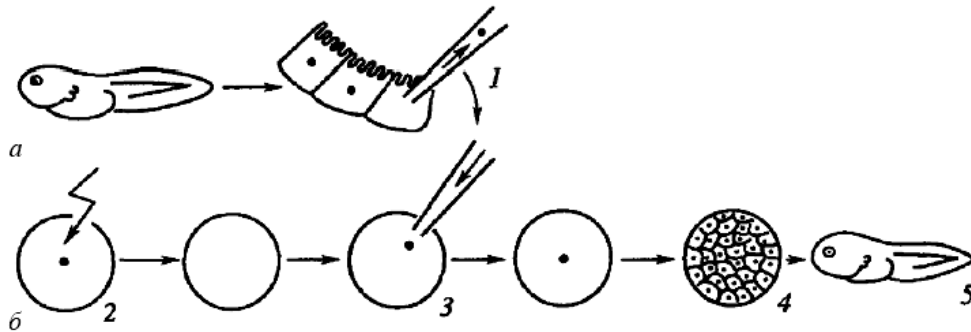


Рис. 1. Тотіпотентність ядер клітин організму.

- а* – ядро, яке виділене із клітини кишечника пуголовка *Xenopus laevis*;
б – яйцеклітина, із якої видалили ядро шляхом опромінення;
 1 – виділення ядра із соматичної клітини, 2 – опромінення клітини,
 3 – пересадка ядра, 4 – яйцеклітини, яка дробиться, 5 – личинка

Клітини і організм. Останнє положення клітинної теорії підлягало обговоренню і критиці й зазнало змін. Т. Шванн уявляв собі різнобічну діяльність організмів як суму життєдіяльності окремих клітин. Це уявлення було прийняте і розширене Р. Вирховим і отримало назву теорії "клітинної держави".

Який бік діяльності цілого організму ми б не брали – чи то реакція на подразнення, чи то рух або інші реакції, виділення і т. д. – кожна з них здійснюється спеціалізованими клітинами. Клітина – це одиниця функціонування у багатоклітинному організмі.

Багатоклітинні організми являють собою складні ансамблі клітин, об'єднані у цілісні інтегровані системи тканин і органів, підлеглих і пов'язаних міжклітинними, гуморальними і нервовими формами регуляції. Ось чому ми говоримо про організм як єдине ціле. Спеціалізація частин багатоклітинного єдиного організму, розподіл функцій дають можливість для розмноження окремих індивідумів, для збереження виду.

Клітина у багатоклітинному організмі – це одиниця функціонування, розвитку і патології.

Методи цитології. Основними методами цитології є мікроскопічні й, особливо, електронномікроскопічні, які дають можливість виявляти деталі будови клітин на різних рівнях (від клітинного до макромолекулярного).

Розміри об'єктів та їх деталей, невидимих для неозброєного ока, вивчаються з використанням цитологічних методів. Для визначення

розмірів використовують зазвичай мікрометри (мкм, або μm), а також нанометри (нм, або nm). Раніше широко використовувалась одиниця Ангстрем (\AA), що дорівнює 10^{-1} нм, зараз вона використовується рідко.

Співвідношення лінійних одиниць виміру, які найчастіше використовуються в цитології:

1 міліметр (1 мм) = 10^{-3} м = 10^3 мкм = 10^6 нм = 10^7 \AA ;

1 мікрометр (1 мкм) = 10^{-6} м = 10^{-3} мм = 10^3 нм = 10^4 \AA ;

1 нанометр (1 нм) = 10^{-9} м = 10^{-6} мм = 10^{-3} мкм = 10 \AA ;

1 ангстрем (1 \AA) = 10^{-10} м = 10^{-7} мм = 10^{-4} мкм = 10^{-1} нм.

Таблиця 1

**Коротка характеристика основних методів дослідження,
які використовуються в цитології**

Мікроскопія	
1	2
світлова мікроскопія (роздільна здатність – розмір найменшої структури, яку можна побачити у мікроскопі; залежить від довжини світлової хвилі: чим коротша світлова хвиля, тим менша роздільна здатність мікроскопа, тобто відстань, при якій деталі розрізняються як окремі)	Стандартні світлові мікроскопи – збільшення у 2500–3000 разів (добуток збільшення об'єктива на збільшення окуляра). Роздільна здатність – приблизно 0,2 мкм
Фазово-контрастна мікроскопія	В основі лежить явище дифракції; за допомогою кільцевої діафрагми "фазової пластинки" підвищується контрастність об'єкта, що дає можливість розрізняти структури, які мають різні показники заломлення; для вивчення живих об'єктів без їх фіксації та фарбування
Поляризаційна мікроскопія	В основі лежить здатність різних компонентів клітини заломлювати поляризоване світло, що дає можливість виявляти поодинокі і подвійне заломлення світлових променів; для вивчення міофібрил, колагенових волокон тощо

1	2
Інтерференційна мікроскопія	В основі лежить явище, коли один пучок світла розділяється на два, які потім накладаються й інтерферують; при цьому структури, різні за товщиною і показниками заломлення, стають контрастними і добре видними; для визначення товщини об'єкта і вмісту у ньому сухої маси речовини
Ультрамiкроскопія (мікроскопія в темному полі)	Світло падає скісно; в основі лежить ефект Тиндаля, коли структури стають видними завдяки їх різкому свіченню на темному фоні; для вивчення живих клітин
Ультрафіолетова мікроскопія	В основі лежить принцип використання явища вибіркового поглинання ультрафіолетових променів речовинами; різні речовини мають різні спектри поглинання цих променів, що дає можливість виявляти певні сполуки, наприклад, диференціювати ДНК і РНК
Флуоресцентна мікроскопія	В основі лежить явище флуоресценції, свічення об'єкта, збуджене ультрафіолетовими променями; розрізняють первинну, власну флуоресценцію (хлорофіл флуоризує яскраво-червоним кольором), і вторинну, або наведену, що збуджується флуорохромами (акридин оранжевий збуджує свічення ДНК яскраво-зеленим, а РНК – червоно-оранжевим світлом)
Електронна мікроскопія	Як джерело світла використовується потік електронів; роздільна здатність просвічувального (трансмiсійного) електронного мікроскопа наближається до 0,1 нм, а для біологічних об'єктів практично складає 2 нм
Трансмiсійна електронна мікроскопія	Отримання прямого зображення об'єкта за допомогою електронного променя, роздільна здатність до 0,08 нм
Метод високовольтної електронної мікроскопії	Дозволяє просвічувати зразки завтовшки 1 мкм та більше без їх руйнування; стереоскопічне вивчення внутрішньої структури об'єктів

1	2
Метод скануючої електронної мікроскопії	Дозволяє одержувати зображення поверхні зразка з великою роздільною здатністю (менше 1 мкм); отримання тривимірного зображення
Комп'ютерна інтерференційна мікроскопія	Дає можливість отримувати висококонтрастні зображення при спостереженні субклітинних структур
Лазерна конфокальна мікроскопія	Забезпечує чітке бачення в фокусі по всьому полю; у поєднанні з комп'ютерною технікою можна отримати просторову реконструкцію досліджуваного об'єкта
Позитронна емісійна томографія, рентгенівська мікроскопія	Дає можливість спостерігати об'єкти не у вакуумі, а за звичайних умов
Цитологічні препарати	
Тимчасові цитологічні пепарати	На них можна спостерігати живі клітини і тканини; препарати у вигляді мазків (наприклад, мазок крові), плівок (наприклад, плівка цибулі) чи розтягнутої пластинки пухкої тканини
Постійні цитологічні препарати	Виготовляють за певною схемою, яка передбачає фіксацію матеріалу та його зневоднення для попередження розкладання вихідної тканини; для підвищення контрастності препаратів використовують фарбування: <i>базофільні</i> – фарбуються основними барвниками; <i>оксифільні</i> – фарбуються кислими фарбниками; <i>метахромазія</i> – явище, коли певний утвір фарбується не в колір фарби, а в якийсь інший.
Класифікація цитологічних (гістологічних) фарб:	Ядерні (основні): гематоксилін (фарбує ядра у фіолетовий колір), сафранін (у яскраво-червоний), кармін (у червоний);
	Цитоплазматичні (кислі, фонові): еозин (забарвлює цитоплазму у рожевий колір), пікринова кислота (у жовтий), фуксин кислий (у червоний);

1	2
	<i>спеціальні фарби:</i> орсеїн (забарвлює еластичні елементи (волокна і мембрани) у вишнево-коричневий колір), судан I, II, III, IV (фарбує жири в оранжевий або коричневий колір), судан чорний B (у чорний), кармін (забарвлює глікоген у червоний колір)
Метод імпрегнації	полягає в просочуванні тканин солями металів з наступним осадженням їх у вигляді дрібних металевих пилинок; для виявлення нервової тканини і клітинних меж
Методи вивчення хімізму клітин	
Цито- і гістохімічні методи	Дозволяють виявляти локалізацію в клітині різних хімічних речовин, а також активність деяких ферментів (гістоензимологічні дослідження); в результаті хімічних перетворень на місці досліджуваних речовин виявляється забарвлений осад, за станом якого роблять висновок про відносну кількість речовин і активність ферментів
Імуногістохімічні методи	В основі лежить реакція антиген-антитіло; шляхом імунізації можна отримати відповідні антигенам антитіла, які потім зв'язують з флуорохромами або ферментами; після обробки гістологічних препаратів у місцях локалізації антигенів знаходяться молекули мічених антитіл, які виявляють або шляхом люмінесценції (свічення) або за наявністю відкладених продуктів гістохімічних реакцій
Радіоавтографічний метод	В основі лежить використання радіоактивних ізотопів для мічення певних сполук, в які ці ізотопи включаються; для виявлення нуклеїнових кислот, йоду в щитоподібній залозі і т. п.
Цитофотометрія	В основі лежить кількісне визначення вмісту різних речовин у клітині на основі вивчення спектрів поглинання ними світлових променів; визначення розмірів і форми клітин, їх життєдіяльності
Диференціальне центрифугування	Дає можливість виділити в достатньо чистому вигляді потрібну кількість органел, необхідних для їх повного біохімічного аналізу.

Методи дослідження живих клітин	
Метод тканинних культур (дослідження <i>in vitro</i> (від лат. <i>in</i> – в, <i>vitro</i> – скло))	Тканину поміщають у скляний або пластмасовий посуд; виділені з тканин клітини інкубують за температури +38 – +39 °С (для клітин тваринного і людського організмів) та за +22 – +28°С (для рослинних клітин) у живильному середовищі відповідного складу; клітини ростуть у вигляді суспензії або моношару
Культура ізольованих протопластів	Для дослідження живих рослинних клітин; ізольовані протопласти можна визначити як "голі" клітини рослин, оскільки клітинна стінка видаляється механічним або ферментативним способом; система ізольованих протопластів дає можливість вести селекцію на клітинному рівні, працювати у малому об'ємі з великою кількістю індивідуальних клітин, отримувати нові форми рослин шляхом прямого перенесення генів, отримувати соматичні гібриди між віддаленими у систематичному відношенні видами; оскільки в ізольованих протопластах одразу починається регенерація клітинної оболонки, то вони є зручним об'єктом для вивчення формування целюлозних мікрофібрил
Мікроманіпуляції над клітинами	
"Гібридизація" хімічним шляхом	Втручання в живу клітину чи ембріональний зародок хімічним шляхом (наприклад, в результаті дії чотирихлористого вуглецю) із тим, щоб викликати в них певні зміни і тим самим дослідити поведінку цих утворів у змінених умовах
Мікрохірургія (під мікроскопом)	Маніпуляції із клітинами, наприклад, об'єднання двох різних клітин (фібробласта курчати і міокардіоцита людини)
Соматична гібридизація	Злиття між собою диплоїдних соматичних клітин та їхніх ядер
Генна інженерія	Виділення і штучне створення функціонально активних генетичних структур (генів, їх блоків, молекул ДНК) з наступним введенням їх в клітину (організм) з метою цілеспрямованої перебудови її генотипу

2. ПРОКАРІОТИЧНІ Й ЕУКАРІОТИЧНІ КЛІТИНИ

Клітини існують як самостійні організми й у складі багатоклітинних організмів. Бактерії, багато видів водоростей (хлорела, хламідомонада), нижчих грибів (мукор, дріжджі) і найпростіші тварини (амеба, евглена, інфузорії тощо) складаються з однієї клітини. Ця клітина виконує всі функції живого організму – живлення, рух, розмноження тощо. Тіло більшості видів рослин і тварин складається з величезної кількості клітин, які спеціалізуються на виконанні окремих функцій.

Бактерії та синьо-зелені водорості (ціанобактерії), у яких немає справжнього ядра в клітинах та багатьох органоїдів цитоплазми, отримали назву прокаріоти. Прокаріоти – це доядерні організми. Замість ядра у них є нуклеоїд, він складається зі скупчення нуклеїнових кислот і білків, які лежать у цитоплазмі і не відділені від неї мембраною.

Більшість видів рослин, тварин, грибів, найпростіших, в яких є ядро у клітинах, отримали назву ядерних, або еукаріот. Еукаріотичні клітини більші за прокаріотичні, наприклад, в одну клітину еукаріотів може вміститися понад 10 тисяч бактерій.

Виділяють ще й мезокаріотичні клітини, які займають проміжне становище між про- та еукаріотами (характерні для панцерних джгутиконосців – динофлагеллят).

Клітини відрізняються за розмірами, формою, функціями. Розміри клітин можуть бути різними, що переважно визначається їх функціями. Більшість із них мають діаметр від 10 до 150 мкм, хоча трапляються дрібніші – 4–5 мкм (малі лімфоцити) і дуже великі, понад 1 м (нейрони – нервові клітини з відростками). Форма клітин обумовлена фізичними факторами: поверхневим натягом і в'язкістю цитоплазми, розташуванням цитоскелету, механічною дією сусідніх клітин. Так, форма клітин може бути кулястою (яйцеклітина), кубічною та призматичною (епітеліальні клітини), поліедричною (печінкові – гепатоцити). Трапляються клітини веретеноподібної і видовженої форми (м'язові клітини), зірчасті (мезенхімні та ретикулярні клітини), а також клітини з відростками (нервові). На форму клітин, у першу чергу, впливає їх функціональна адаптація, наприклад, м'язові клітини мають видовжену форму для виконання скоротливої функції, у нервових є відростки для проведення нервових імпульсів. Для рослин характерною є більш геометрично правильна форма, зумовлена наявністю в них клітинної стінки, яка забезпечує їх визначену кубічну або призматичну форму. Клітини можуть змінювати свою форму при активному переміщенні (лейкоцити крові).

Морфофункціональні видозміни клітин є завжди їх похідними. До них відносять:

- *синцитії*, або сукліття, – це видозміни клітин, які утворюються внаслідок незавершеного поділу під час розвитку чоловічих і жіночих статевих клітин;

- *симпласт* – структура, що виникає шляхом злиття клітин у процесі ембріонального розвитку, у дорослому організмі він є багатоядерним утвором видовженої форми з нерозчленованою цитоплазмою – це скелетні м'язові волокна (довжина їх становить від 1 до 130 мм).

2.1. Характерні ознаки клітин прокариотів

Характерними ознаками клітин прокариотів є:

- периферія клітин утворена клітинною стінкою, яка створює зовнішній каркас клітини;
- під клітинною стінкою знаходиться замкнена плазматична мембрана;
- генетичний апарат прокариотів – це одна велика (до декількох міліметрів завдовжки) циклічна молекула ДНК у синьо-зелених водоростей, кільцева ДНК у бактерій;
- ДНК реплікується як одне ціле – реплікон (генофор або бактеріальна хромосома);
- молекула ДНК в певній ділянці пов'язана з плазматичною мембраною (зв'язок генофора з плазматичною мембраною забезпечує впорядкований, правильний розподіл редукованих молекул ДНК по дочірніх клітинах);
- плазматична мембрана має внутрішньоклітинні вирости, на яких локалізується система ферментів, які беруть участь в окислювальному фосфорилуванні, що призводить до синтезу АТФ;
- плазматична мембрана часто утворює трубчасті або пластинчасті випинання вглиб цитоплазми – мезосоми (у бактерій), тілакоїди (у синьо-зелених водоростей);
- повна рибосома має коефіцієнт седиментації 70S, складається з двох субодиниць, 30S і 50S, кожна з яких містить 16S і 23S РНК відповідно;
- більша частина рибосом знаходиться у полісомних комплексах;
- розмножуються простим поділом навпіл, утворюється поперечна перетинка;
- відсутні органоїди – ендоплазматична сітка, комплекс Гольджі, лізосоми, вакуолі, мітохондрії, пластиди, клітинний центр, мікротрубочки і мікрофіламенти.

2.2. Характерні ознаки клітин еукаріотів

Характерними ознаками клітин еукаріотів є:

- ядро з ядерною оболонкою;
- ДНК в ядрі у вигляді великих молекул (до декількох сантиметрів у людини). Ці молекули полірепліконні і лінійні;

- ДНК ядер еукаріотів знаходиться у комплексі з рядом спеціальних білків (гістонів), утворюючи складні дезоксирибонуклеопротеїдні молекули ДНП;
- ДНК – це основа для побудови хромосом;
- ядро відокремлене від цитоплазми двома мембранами і перинуклеарний простір;
- ядерні пори;
- хромосоми ядра синтезують різноманітні типи РНК і редуплікуються;
- ядерця – специфічні ділянки хромосом, які синтезують рибосомну РНК, місце синтезу рибосом;
- 80S рибосоми, що складаються з 40S і 60S субодиниць і містять 18S і 28S рРНК;
- мікротрубочки виконують скелетні функції, тонофіламенти, мікрофіламенти беруть участь у русі;
- синтез білка відбувається у гіалоплазмі, для підтримки життєдіяльності клітини, на полірибосомах, як у прокариот; білки, що експортуються, синтезуються на полірибосомах, які пов'язані з ендоплазматичною сіткою; після синтезу білок одразу потрапляє в порожнину, його легко транспортувати;
- апарат Гольджі виконує функцію виведення білків, які секретуються з клітини, відбувається концентрація білків, їх хімічна модифікація, синтез полісахаридів, ліпідів, утворення лізосом;
- лізосоми виконують функцію внутріклітинного травлення;
- ендоплазматичний ретикулум: гладенький, не містить рибосом, бере участь в синтезі полісахаридів (у тварин і грибів – глікоген), ліпідів, гормонів у вищих тварин, може містити окисні ферменти (дегідрогенази);
- у рослин є спеціальний апарат – вакуолярна система; великі вакуолі з рідким вмістом; функції вакуолярної системи: накопичення різних продуктів обміну, виділення алкалоїдів, пігментів, створення тургорного тиску, який підтримує клітину у напруженому стані;
- двомембранні органоїди – мітохондрії, що виконують функцію синтезу АТФ;
- для рослин – пластиди; план будови мітохондрій і пластид дуже схожий;
- у рослин – пластиди: хлоропласти, лейкопласти і хромопласти; хлоропласти пов'язані з функцією фотосинтезу;
- органоїди, що не мають мембранної будови, складаються з мікротрубочок. Це центріолі і базальні тільця. Вони не зустрічаються у голонасінних, покритонасінних рослин і у вищих грибів. У нижчих рослин вони можуть зустрічатися у рухливих статевих клітинах. Базальні тільця є практично у всіх клітинах тварин, які мають джгутики та війки. Вони складаються з триплетів мікротрубочок, які розташовані по периферії і утворені дев'ятьма триплетами циліндра. Окремі триплети у такому

циліндри пов'язані один з одним білковими виростами – "ручками". При утворенні війки спостерігається наростання двох внутрішніх мікротрубочок з одного боку базального тільця, так що відбувається ріст циліндра, який вже складається з дев'яти парних мікротрубочок. У центрі його з'являється додаткова пара осьових мікротрубочок. Такі війкові структури зовні вкриті плазматичною мембраною;

– розмножуються мітозом (соматичні клітини з диплоїдним набором хромосом) та мейозом (гаплоїдним набором хромосом).

Таблиця 2

Порівняльна характеристика прокаріотичних і еукаріотичних клітин

Ознаки	Прокаріоти	Еукаріоти
Розмір	1–10 мкм	10–100 мкм
Ядро (наявність)	Немає ядра, оточеного оболонкою	Ядро оточене оболонкою (каріолемою)
ДНК	Кільцева у цитоплазмі	ДНК організована лінійно у хромосоми
Синтез РНК і білка	РНК і білок синтезуються в цитоплазмі	Синтез і процесинг РНК в ядрі, білка – у цитоплазмі
Цитоскелет	Немає	Є
Органели	Немає або мало	Численні і різноманітні
Ендоплазматична сітка	Немає	Є
Мітохондрії	Немає	Є
Комплекс Гольджі	Немає	Є
Рибосоми	Є: 70s	Є: 70s – у мітохондріях, 80s – у цитоплазмі
Лізосоми	Немає	Є
Вид метаболізму	Анаеробний або аеробний	Аеробний
Внутрішньоклітинне перетравлювання	Немає	Є
Поділ клітин	Бінарний	Мітоз (непрямий поділ). Мейоз (редукційний поділ)

Незважаючи на різноманітну форму, усі клітини рослин і тварин мають однаковий загальний план будови, зумовлений подібністю функцій, спрямованих на підтримання життя клітин та їх відтворення (рис. 2).

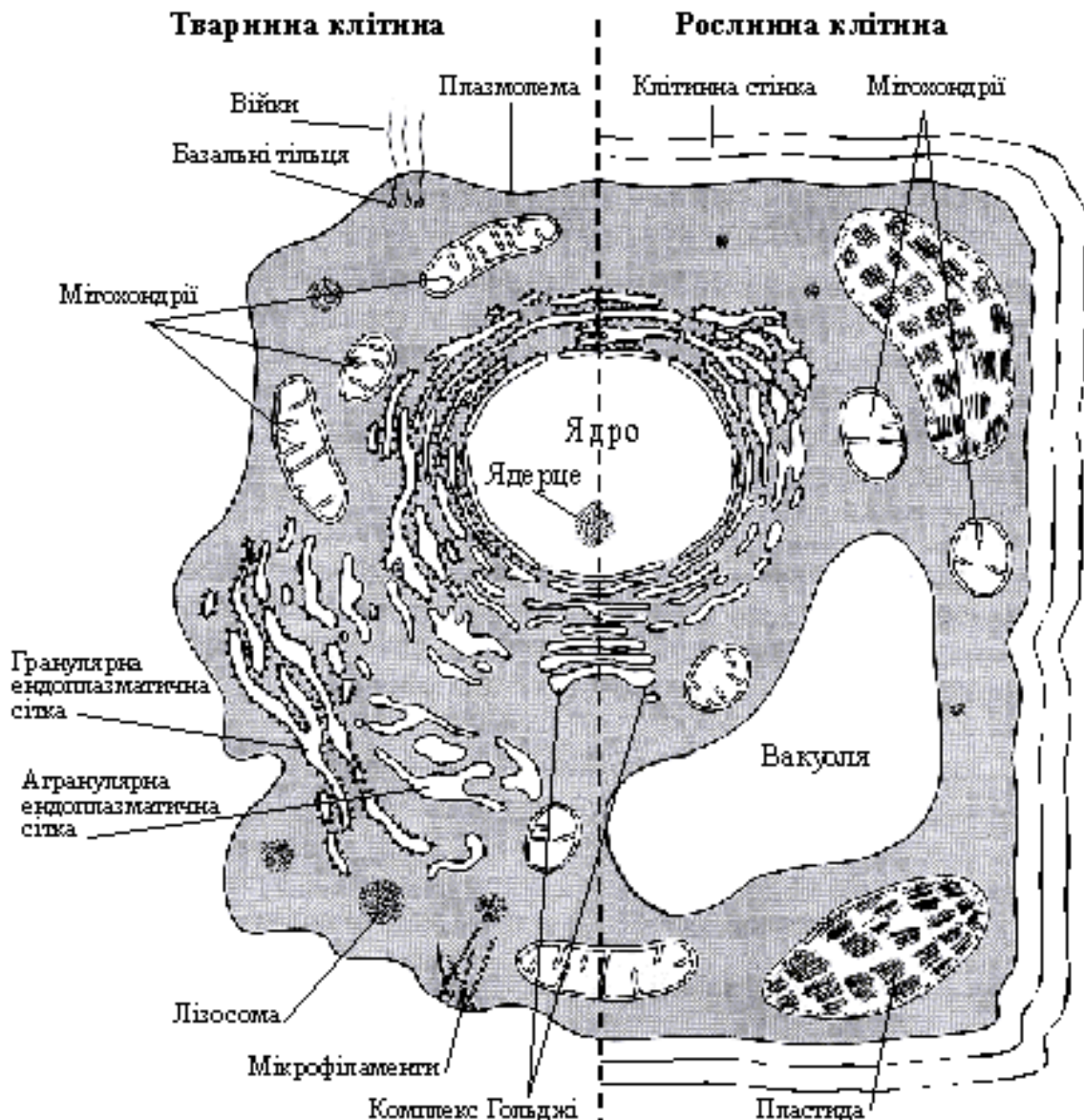


Рис. 2. Схема узагальненої будови тваринної і рослинної клітини

Активну частину клітини (ядро і цитоплазму), за винятком пасивної частини (деяких включень), називають *протоплазмою*. Протоплазма – це складна колоїдна система (гідрофільний колоїд), вона є також дисперсною системою, що складається з частинок, завислих у середовищі.

До складу протоплазми клітини входить багато хімічних елементів, які умовно поділяють на чотири групи:

1. Основні (або біогенні елементи): вуглець, кисень, водень, азот, фосфор, сірка, які становлять у складі клітин 96 % від її маси. Вони входять до складу білків, жирів, вуглеводів та нуклеїнових кислот.

2. Макроелементи: кальцій, калій, залізо, натрій, хлор, магній – становлять 2–3 % від маси клітини.

3. Мікроелементи: манган, нікель, кадмій, кобальт – 0,1 % від маси клітини.

4. Ультрамикроелементи: бор, цинк, молібден, ванадій, золото – складають 0,01 % від маси клітини.

Майже всі стабільні елементи періодичної системи входять до складу протоплазми.

До складу клітини входять наступні хімічні сполуки: вода, білки, нуклеїнові кислоти, вуглеводи, жири і низькомолекулярні сполуки (АТФ, креатин-фосфат), а також мінеральні солі. Осмотичний тиск у клітині відповідає 0,9%-му хлориду натрію.

За суто геометричними показниками розрізняють 4 головні види елементарних структур клітини, з яких, ніби з блоків, формуються різні клітинні утвори (органели, оболонка клітини і ядра):

- корпускулярні (глобулярні, гранулярні) елементарні структури з зернистою агрегацією молекул (субодиниці рибосом, глобули білка в хромосомах, у порових комплексах каріолеми тощо);

- фібрилярні (волокнисті, протофібрилярні, мікрофібрилярні), в яких молекули з'єднані лінійно в одномірну систему (лінійна агрегація молекул) (протофібрили (міофіламенти) міофібрил м'язового волокна, тонофібрил в епітелії шкіри і нейрофібрил у нейронах);

- мікротубулярні (мікротрубочки, мікротубули) – тонкі нерозгалужені трубочки з зовнішнім діаметром 22 ± 2 нм, товщина стінки мікротубули відповідає діаметру молекули тубуліну і становить 5 нм;

- мембранні (ламелярні) елементарні структури – тонкі структури (завтовшки близько 7,5 нм) ліпопротеїдної природи (комплекси ліпідів і білків).

Характерний для живих організмів високий ступінь організованості метаболізму в часі і просторі значною мірою забезпечується наявністю в протоплазмі диференційованих, спеціалізованих ділянок. Вони відрізняються за ступенем активності наявних хімічних сполук та механізмів, що регулюють їх перетворення. Такі ділянки називають *компартментами*, а розмежування клітинного простору отримало назву *компартментації*. Компартменти – це реакційний простір, оточений мембранами. Є плазматичні компартменти з високим вмістом білків (ферментів) і неплазматичні, наприклад, вакуолі, внутрішній простір ендоплазматичного ретикулуму або диктіосоми апарату Гольджі, простір між зовнішньою та внутрішньою мембранами мітохондрій, пластид. Внутрішній компартмент двох останніх органел – матрикс, є плазматичним, як і цитозоль чи каріоплазма.

3. ПЛАЗМАТИЧНА МЕМБРАНА

Власне тіло клітини та її вміст відокремлені від зовнішнього середовища або від сусідніх елементів у багатоклітинних організмів плазматичною мембраною.

Назовні від плазматичної мембрани, екстрацелюлярно розташована клітинна оболонка або стінка, особливо добре виражена у рослин і прокаріотів; у клітинах тварин вона виражена слабо.

У клітині немає відкритих мембран з вільними кінцями. Мембрани клітин завжди обмежують порожнини або ділянки, закриваючи їх з усіх боків, і тим самим відділяють вміст порожнин від середовища.

Плазматична мембрана, покриваючи усю поверхню клітини, яка має складну форму і численні вирости, ніде не перекривається, вона замкнена.

Клітина є системою мембран.

3.1. Властивості клітинних мембран

Загальні морфологічні властивості клітинних мембран визначаються їх хімічним складом, їх ліпопротеїдною природою.

1. Їх структурну основу складає подвійний шар ліпідів.
2. У товщі ліпідних шарів розташовані білкові молекули.
3. Білки і ліпіди розташовані асиметрично в товщі мембрани.
4. Білки і ліпіди мають здатність до латеральних рухів у товщі мембрани.
5. Мембрани змінюються залежно від функціонального стану.
6. Ріст мембран відбувається шляхом розширення їх поверхні за рахунок нового матеріалу у вигляді готових замкнених пухирців (везікул).
7. Синтез компонентів і збір цитоплазматичних мембран відбувається завдяки активності гранулярного ендоплазматичного ретикулюма.

Кількість ліпідів і білків у більшості мембран майже однакова – 40–60 % (за масою, але в кількісному відношенні дрібних ліпідних молекул набагато більше, ніж важких білкових).

Склад ліпідів: фосфоліпіди (гліцерофосфатиди), сфінгомієліни і зі стероїдних ліпідів – холестерин. Різні мембрани клітин відрізняються за вмістом ліпідів: плазматична мембрана має їх 35–40 %, а мембрани мітохондрій – 27–29 %, у плазматичної мембрани, яка утворює мієлінову оболонку нервів, ліпідів до 80 %. Різні мембрани містять різні ліпіди: плазматичні мембрани клітин тварин багаті на холестерин (до 30 %), у них мало лецитину, в мембранах мітохондрій багато фосфоліпідів і мала кількість холестерину. Характерною особливістю фосфоліпідів мембран є розподіл їх молекул на дві функціонально різні частини. Неполлярні хвости, які не несуть зарядів і складаються з жирних кислот, і заряджені полярні головки.

При фарбуванні чотирьохокисом осьмію мембрани виявляють тришарову будову, яку можна розгледіти завдяки електронному мікроскопу: два темні периферійні шари по 2,5 нм і світлий, центральний, такої ж товщини. Склад ліпідів по обидва боки мембрани різний, це визначає асиметричність у будові біліпідного шару: на зовнішній поверхні плазматичної мембрани знаходяться:

- 80 % сфіногом'єліна,
- 75 % фосфатиділхоліна,
- 20 % фосфатиділетаноламіна.

На внутрішній розташовується весь фосфатиділсерин (100 %) і 80 % фосфатиділетаноламіну.

Молекули ліпідів дуже рухливі, вони можуть переміщатись у площині мембран з великою швидкістю – більше мільйона переміщень за одну секунду, – але стрибки з одного шару до іншого трапляються рідко.

З мінливими ліпідами пов'язані білки. Кількість білків у клітинних мембранах різна; особливо багато білків у мітохондріях. Частина білків за допомогою іонів пов'язана ліпідними головками, інші – з полярними ділянками ліпідів через взаємодію з іонами Mg^{2+} та Ca^{2+} .

Значна кількість мембранних білків складається з двох частин: які збагачені неполярними амінокислотами (гліцином, валіном, лейцином). Такі білки в ліпідних шарах мембрани неполярними ділянками занурені в "жирну" частину мембрани, де знаходяться гідрофобні ділянки ліпідів. Полярна головка (гідрофільна) білків взаємодіє з головками ліпідів і обернена в бік водяної фази. При руйнуванні мембран виділяються інтегральні білки. Розмір інтегральних білків – 8 нм, є і більші – 35 нм. За біологічною роллю мембранні білки розділяють на три групи: ферменти, рецепторні білки, структурні білки.

Ферменти у складі мембрани різні, в плазматичній мембрані клітин нараховується 24 ферменти (наприклад, К-На-залежна АТФ-аза); в мітохондріях – набір ферментів-носіїв електронів і фермент АТФ-синтеза, що забезпечують окислювальне фосфорилування і синтез АТФ. **Рецепторні білки** специфічно зв'язуються з тими або іншими речовинами і начебто їх упізнають. Ці білки – рецептори для гормонів, для розпізнавання поверхні сусідніх клітин, вірусів, фагів і бактерій. **Структурні білки** мають чималі гідрофобні ділянки. Їх роль – у стабілізації мембран, вони беруть участь в організації поліферментних комплексів. **Вуглеводний компонент** мембран представлений глікопротеїнами – молекулами білків, ковалентно пов'язаних з ланцюгами вуглеводів. Вуглеводи мембран – це короткі лінійні або розгалужені ланцюги, до складу яких входять галактоза, мальтоза, фруктоза, сахароза, N-ацетилглюкозамін, N-ацетилгалактозамін, пентози – арабіоза і ксилоза, а також нейрамінова (сіалова) кислота.

3.2. Ультраструктурна організація клітинних мембран

В основі клітинних мембран лежить подвійний ліпідний шар. Цей факт був встановлений ще у 1925 році Гортеом і Грендем.

Даусон і Даніелі у 1931 році з'ясували, що до складу мембрани входить білок. Так виникла гіпотеза про структуру мембрани, згідно з якою вона складається з трьох шарів: білок-ліпід-білок – і нагадує "сандвіч" .

Методом заморожування-сколювання виявили, що відкол іде через мембрани у центральній ліпідній зоні. І при цьому оголюється маса глобул, розмір яких – 4–8 нм. Ці та інші біохімічні дані стали основою для створення моделі мембрани з мозаїчно-рідинною будовою: мембрана складається з нещільно упакованих білкових глобулярних білків, простір між якими заповнений ліпідними молекулами. Одна частина білків знаходиться на поверхні ліпідного шару, друга – занурена у ліпідний шар, а третя – пронизує мембрану наскрізь. Більшість ліпідних молекул – 70 % – не зв'язана з білками, а білки ніби плавають у "ліпідному озері".

Мембрани також не є застиглими, статичними утвореннями. Можливі перебудови мембран, за яких відбуваються зміни їх ліпідного і білкового складу, що призводить до змін функціональних властивостей мембран. Це – уявлення про мінливість мембран.

3.3. Плазматична мембрана, або плазмалема

Плазматична мембрана, або плазмалема, – це поверхнева периферична структура, що обмежує клітину ззовні і забезпечує її безпосередній зв'язок з неклітинним середовищем, яке діє на клітину. Вона має товщину близько 10 нм, найтовща, складається з клітинних мембран, оскільки на її внутрішньому боці локалізований щільний шар периферійних білків, а на зовнішньому – шар вуглеводних компонентів (рис. 3). Склад плазмалеми: ліпіди – 40 %, білки – 60 %, вуглеводи – 2–10 %. Вона багата на холестерин, у її фосфоліпідах переважають насичені жирні кислоти. Ферментні білки плазмалеми – Mg^{2+} -залежна АТФаза, Na^+ - K^+ -залежна АТФ-аза, лужна і кисла фосфатаза, РНК-аза та інші.

У мембранах прокариотичних клітин локалізовані елементи ланцюга переносу електронів і окислювального фосфорилування.

Значна кількість ферментів плазматичної мембрани може бути локалізована у глікокаліксі, глікопротеїновому комплексі, який асоційований із плазматичною мембраною. Серед вуглеводів глікокаліксу виявлені глюкуронова кислота, гексозамін, фруктоза і сіалова кислота. Зовнішній полісахаридний шар сильно гідратований, має желеподібну консистенцію і служить своєрідною міжклітинною "змазкою". У глікокаліксі знижується швидкість дифузії різних речовин.

Плазмалема практично усіх клітин постійно оновлюється. Це відбувається шляхом постійного процесу відщеплення й занурювання дрібних пухирців з її поверхні всередину клітини (явище ендоцитозу) і

компенсація цієї втрати за рахунок вбудовування в мембрану вакуолей, що надходять із середини клітини. Механізм такої рухливості забезпечується структурою кортикального шару, який прилягає до неї внутрішньоклітинними мікрофіламентами, фібрилами.

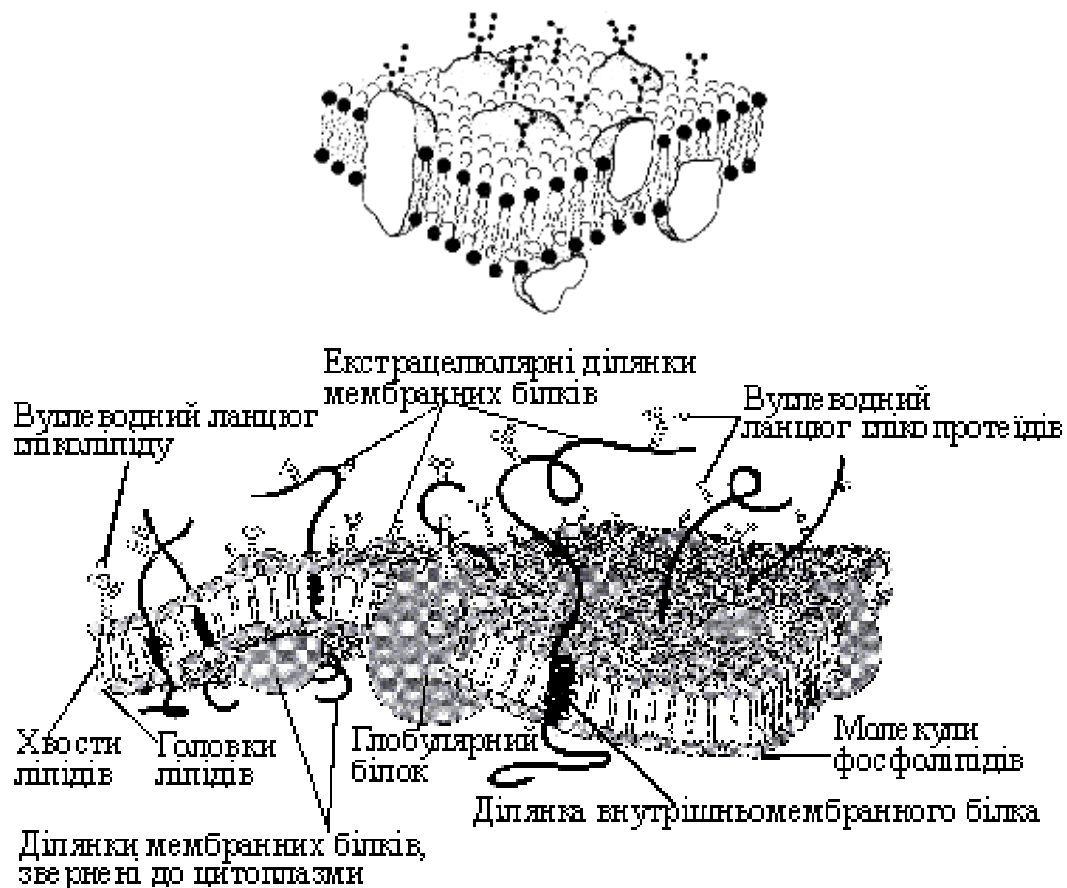


Рис. 3. Мозаїчно-рідинна модель клітинної мембрани

Кортикальний шар цитоплазми, що лежить у тісному контакті з ліпопротеїдною зовнішньою мембраною, має особливості: на товщині 0,1–0,5 мкм відсутні рибосоми і мембранні пухирці, але у великій кількості зустрічаються фібрилярні елементи цитоплазми – мікрофіламенти і мікротрубочки.

3.4. Функції плазматичної мембрани

Плазматична мембрана виконує такі функції:

- розмежування речовин цитоплазми з навколишнім середовищем;
- виведення з клітин продуктів, утворених ними;
- позаклітинне розщеплення біополімерів;
- участь у передачі сигналів усередину клітини;
- участь в міжклітинних взаємодіях багатоклітинних організмів;
- участь у поділі клітини;
- транспорт різних речовин як усередину клітини, так і з клітини назовні.

Транспортні функції плазматичної мембрани різноманітні, вони залежать від особливостей проникності мембрани. Плазматична мембрана напівпроникна, це означає, що через неї проходять різні молекули; чим більший розмір молекули, тим менша швидкість проходження їх крізь мембрану (рис. 4).

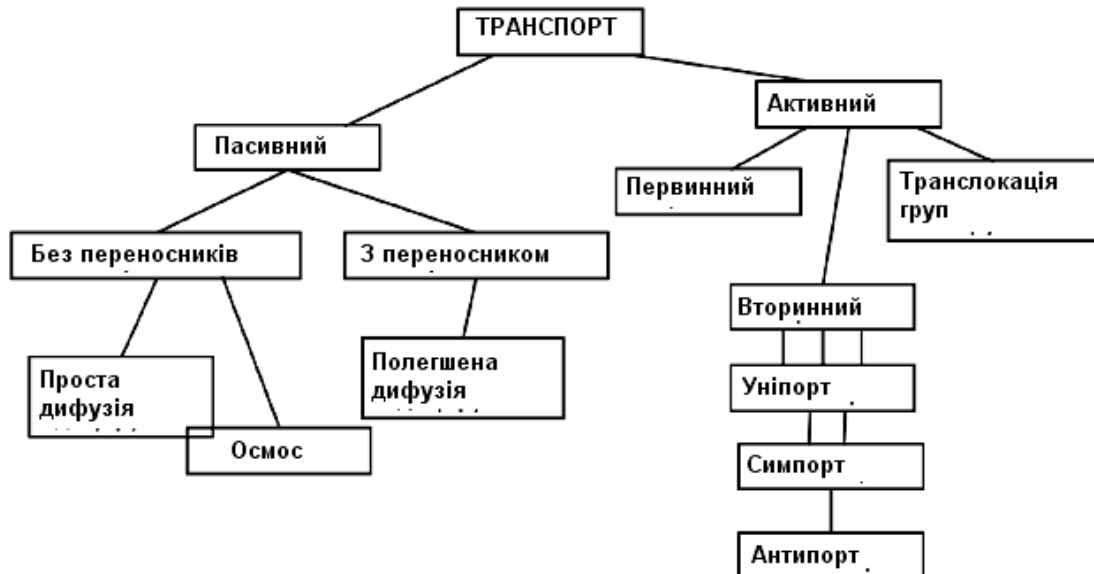


Рис. 4. Способи переносу речовин крізь мембрану

Пасивний транспорт – це проста і полегшена дифузія. Проста (нейтральна) дифузія забезпечує пропускання дрібних молекул (O_2 , H_2O , CO_2) зі швидкістю, пропорційною градієнту концентрації з обох боків мембрани. Полегшена дифузія здійснюється через іонні канали або білки-переносники, які володіють специфічністю за відношенням до транспортованих молекул (рис. 5).

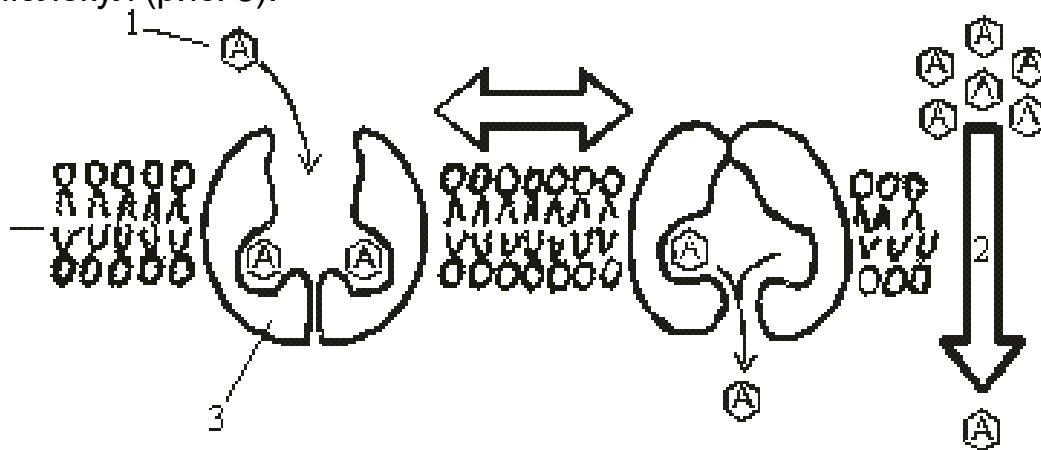


Рис. 5. Схеми функціонування білків-переносників:
 А – транспортована речовина; 1 – напрямок транспортування;
 2 – градієнт концентрації; 3 – транспортний білок,
 що здійснює полегшену дифузію; 4 – ліпідний бішар мембрани

Пасивний транспорт води здійснюється зі швидкістю 10^{-4} см/сек. У клітинній мембрані є спеціальні "пори" для проникнення води та іонів. Сумарна площа пор складає 0,06 % усієї клітинної поверхні, розмір пори – 0,3–0,8 нм.

Транспорт іонів і молекул може здійснюватися за допомогою носіїв іонів – іонофорів, що мають, напевно, білкову природу. Транспорт за допомогою носіїв іде по градієнту концентрації. Повільно дифундують дрібні органічні молекули, швидкість їх проходження через мембрану тим більша, чим краще вони розчиняються у жирах.

Білки-переносники є також трансмембранними білками, що забезпечують транспорт специфічних білків крізь плазмолему. Вони беруть участь у механізмах як пасивного, так і активного транспорту. Завдяки наявності в плазмолемі мембранних транспортних білків, специфічних для кожної сполуки, великі незаряджені полярні молекули дифундують легко. Ці білки можуть функціонувати за принципом **уніпорту** (перенесення однієї речовини крізь мембрану) або **котранспорту** (перенесення двох речовин) (рис. 5). Останній може бути у вигляді **симпорту** (перенесення двох речовин в одному напрямку) або **антипорту** (перенесення двох речовин у протилежних напрямках) (рис. 6).

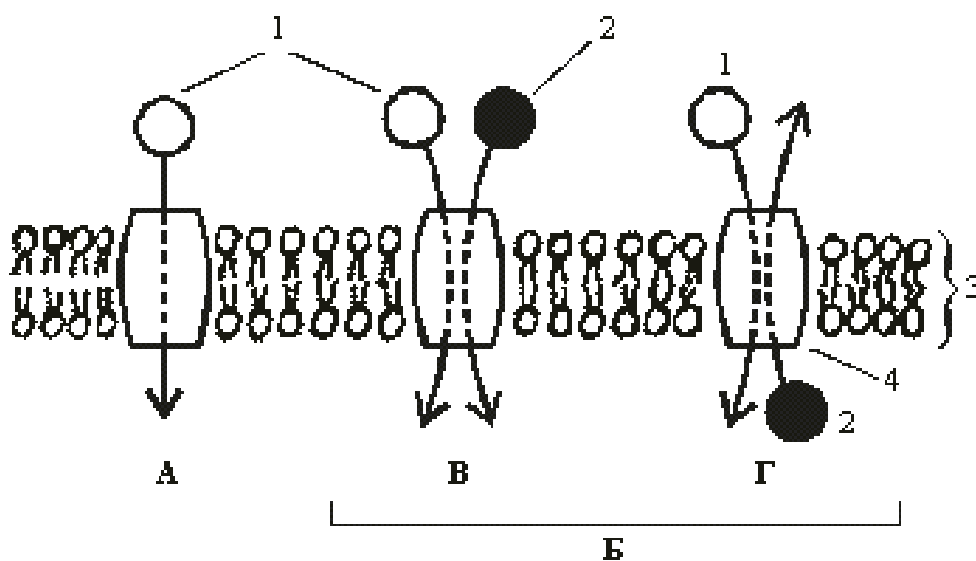


Рис. 6. Схема роботи транспортних білків, що працюють за принципом уніпорту, симпорту й антипорту:

*A – уніпорт, Б – котранспорт, В – симпорт; 1 – транспортована молекула;
2 – котранспортована молекула; 3 – ліпідний бішар мембрани;
4 – білок-переносник*

Активний транспорт – це транспорт речовин проти градієнту концентрації, для цих процесів характерне використання енергії за рахунок розщеплення АТФ. У цьому процесі беруть участь ферменти.

Таким активним шляхом проти градієнта концентрації з витратою енергії відбувається транспорт багатьох органічних молекул – цукрів, амінокислот, іонів.

В активному транспорті речовин у клітину беруть участь особливі переносники, що активно використовують при цьому енергію. Вказаний транспортний потік спрямований проти градієнта концентрації тієї речовини, що переноситься.

Натрієво-калієвий канал і натрієво-калієва помпа – це система, яка забезпечує переміщення іонів натрію і калію крізь плазмолему. Перенесення іонів здійснює спеціальний фермент-переносник $\text{Na}^+ - \text{K}^+ - \text{АТФ-аза}$ (рис. 7), який використовує енергію клітини і випомповує іони натрію крізь плазмолему назовні, одночасно він захоплює іони калію ззовні і звільнює їх усередині клітини. Таким чином, утримується різниця концентрації натрію і калію: концентрація натрію вища в тканинній рідині (зовні плазмолемі), а калію – в цитоплазмі. При гідролізі однієї молекули АТФ з клітини випомповуються 3 іони Na^+ і 2 іони K^+ вводяться в неї. У той же час білок-переносник іона Na^+ транспортує глюкозу в клітину. Натрієво-калієва помпа забезпечує підтримування постійного об'єму клітини (шляхом регулювання осмотичного тиску), а також мембранного потенціалу.

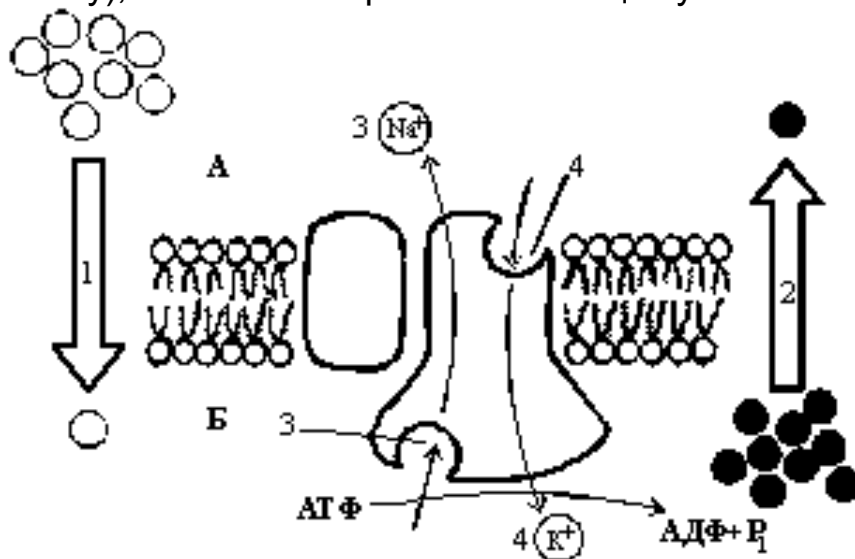


Рис. 7. $\text{Na}^+, \text{K}^+ - \text{АТФ-аза}$: А – позаклітинний простір, Б – внутрішньоклітинний простір; 1 – градієнт концентрації іонів натрію; 2 – градієнт концентрації іонів калію; 3 – ділянка зв'язування натрію; 4 – ділянка зв'язування калію

Молекули значних розмірів практично не транспортуються крізь мембрану. Деякі білки, РНКаза можуть входити до пошкодженої клітини.

Як правило, білки, нуклеїнові кислоти, полісахариди розщеплюються, гідролізуються до мономерів поза клітиною або біля її поверхні (примембранне травлення) і утворені мономери шляхом активного транспорту переносяться крізь плазматичну мембрану.

У низці випадків макромолекули або їх агрегати і значні за розмірами частини потрапляють усередину клітини в результаті процесів ендоцитозу. Транспорт у мембранному упакуванні характерний тим, що речовини, які переносяться крізь плазмолему, звичайно оточені мембраною (рис. 8).

Ендоцитоз поділяють на піно- і фагоцитоз. *Рецептор-опосередкований ендоцитоз* (рис. 9) значно ефективніший, тому що він опосередкований рецепторами, які зв'язуються з молекулами фагоцитованого об'єкта – лігандами. *Фагоцитоз* – захоплення й поглинання клітиною великих частин (клітин, їх частин) – був вперше описаний І. І. Мечниковим. Фагоцитоз – це активне захоплення і поглинання мікроскопічних чужорідних живих об'єктів (бактерій, фрагментів клітин) і твердих часточок одноклітинними організмами або деякими клітинами багатоклітинних тварин. *Піноцитоз* спочатку визначавсь як поглинання клітиною води або водних розчинів різних речовин. Зараз обидва ці процеси (фаго- і піноцитоз) відбуваються дуже подібно, відмінності – у об'ємах і масі поглинутих речовин.

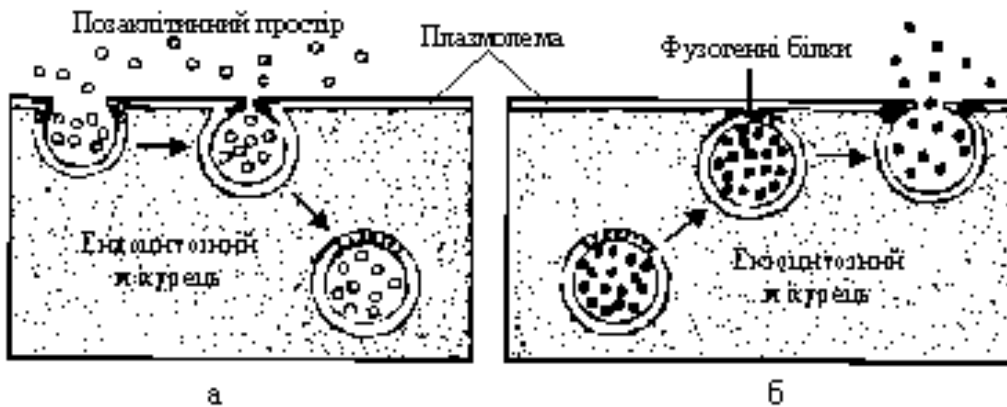


Рис. 8. Ендоцитоз (а) і екзоцитоз (б)

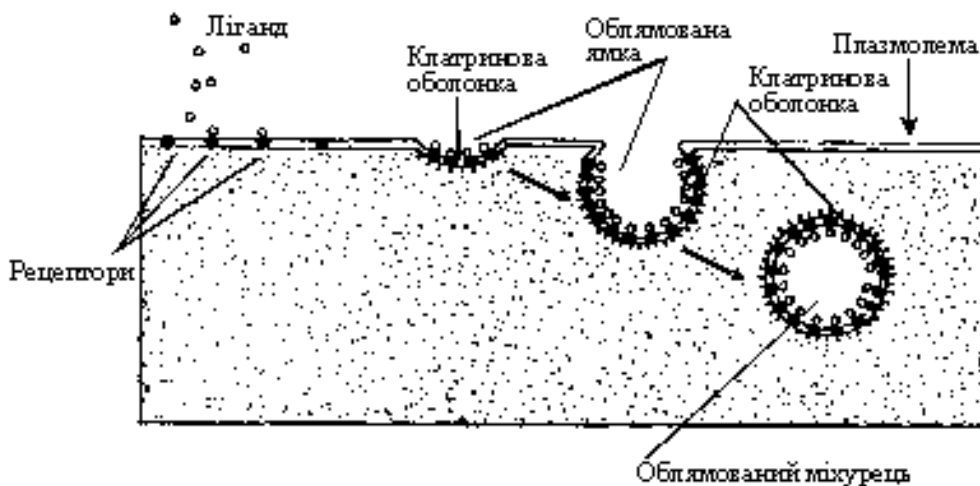


Рис. 9. Рецептор-опосередкований ендоцитоз

Екзоцитоз – процес, обернений до ендоцитозу.

Трансцитоз – процес, при якому на одній поверхні клітини формується ендоцитозний міхурець, який переноситься на протилежну поверхню клітини як екзоцитозний і виділяє свій вміст у позаклітинний простір. Трансцитоз характерний для клітин з периферичною тонкою плазмолемою (ендотеліоцити), які вистеляють дрібні кровоносні судини. У цих клітинах міхурці, зливаючись, можуть утворювати тимчасові трансцелюлярні канали, через які транспортуються водорозчинні речовини.

3.5. Надмембранні структури поверхневого апарату. Субмембранна система

Надмембранний комплекс у тваринних клітинах представлений глікокаліксом (завтовшки 3–4 нм). Він вкриває майже всі клітини тваринних організмів, за винятком невеликих ділянок цитоплазми в місці особливих контактів між клітинами, а саме в щільних замикальних контактах. Глікокалікс складається переважно з глікопротеїдів, що містять сіалову кислоту, та гліколіпідів. Більша частина глікопротеїдів занурена в бімолекулярний ліпідний шар плазмолемі, так що між глікокаліксом і розміщеною під ним мембраною існує тісний зв'язок.

Вважають, що глікокалікс діє як склеювальний (адгезивний) фактор, що сприяє утримувannya клітин разом. Різні види клітин характеризуються певними особливостями вуглеводних сполук у глікополімерах мембрани, що забезпечує взаємне "розпізнавання" клітин, як однорідних, так також "пізнавання" чужих (наприклад, при пересаджуванні органів). Глікокалікс приводить в дію імунні механізми, які викликають відпадання цих клітин. Таким чином, глікокалікс забезпечує взаємодію клітин з оточенням взагалі. Завдяки пористості будови глікокалікс є в плазмолемі реактивною зоною, де відбуваються певні біохімічні процеси. Глікокалікс надає мембрані додаткову механічну міцність. Крім того, він виконує різноманітні спеціальні функції, а саме:

- в поверхневому апараті еритроцитів ссавців він необхідний для створення від'ємного заряду на поверхні еритроцитів, що перешкоджає їх аглютинації;
- в пресинаптичній і постсинаптичній мембранах нервових клітин вуглеводні компоненти глікокаліксу обумовлюють явище довготривалої пам'яті;
- глікокалікс сольових клітин і клітин реабсорбційних відділів епітеліальних осморегулюючих і видільних каналців виконує роль іонних пасток, створюючи локальне підвищення концентрації іонів у певних ділянках поверхневого апарату, що необхідно для реалізації цими клітинами їх специфічної функції.

Субмембранна опорно-скоротлива система плазмолемі – це найбільш в'язка частина цитоплазми, її периферичного, кортикального шару, яка формує своєрідну сітку з мікрофіламентів і мікротубул. Опорно-скоротливий апарат забезпечує міцність і здатність до скорочення плазмолемі. Ця система є частиною цитоскелету клітини, забезпечує локомоторні функції, бере участь у переміщенні білків плазмолемі, реалізації процесів екзоцитозу, а також у скороченні плазмолемі при амебоїдному рухові лейкоцитів, при поділі цитоплазми під час цитотомії.

3.6. Похідні плазматичної мембрани

У тваринних клітинах розрізняють (рис. 10):

1) вирости цитоплазми:

- неупорядковані (псевдоподії, мікроворсинки);
- упорядковані (посмугована облямівка);
- розміщені на вільній поверхні клітини;
- патологічні;

2) впинання цитоплазми (звичайно бувають по базальному полюсу (у клітинах покручених каналців нирки));

3) клазматози – видалення окремих структурних компонентів клітини внаслідок відривання клітинних складок.



Рис. 10. Похідні плазматичної мембрани:

1 – псевдоподії в нейтрофілові крові; 2 – мікроворсинки в мезотелії серозної оболонки; 3 – складки плазмолемми на базальній поверхні криноцита слинної залози; 4 – посмугована облямівка в ентероциті

Мікроворсинки – випинання плазмолемми завдовжки 1–2 мкм і діаметром до 1,5 мкм (рис. 10). У гіалоплазмі їх проходять поздовжні пучки активних мікрофіламентів, тому довжина мікроворсинок може мінятися. Мікроворсинки забезпечують збільшення поверхні клітини. При високій всмоктувальній активності глікокалікс мікроворсинок може зливатися, і такий комплекс називають *щітковою облямівкою*. Особливо великі мікроворсинки завдовжки до 7 мкм називають *стереоциліями*. Вони знаходяться на спеціальних клітинах органів рівноваги і слуху.

3.7. Міжклітинні контакти

Адгезія – це сполучення, зчеплення. Властивість адгезії клітини може визначатись властивостями їх поверхні. Механізм зв'язків забезпечується взаємодією між глікопротеїнами плазматичних мембран (рис. 11).

В результаті адгезії збираються різноманітні специфічні клітинні ансамблі. За агрегацію однорідних клітин відповідають трансмембранні глікопротеїни, безпосередньо за сполучення – САМ-білки (cell adhesion molecules); деякі з них зв'язують клітини одна з одною за рахунок молекулярних взаємодій, інші утворюють спеціальні міжклітинні контакти. Взаємодії між адгезивними білками можуть бути гомофільними (сусідні

клітини зв'язуються одна з одною за допомогою однорідних молекул) і гетерофільними (в адгезії беруть участь різні САМ на сусідніх клітинах). Крім простих адгезивних контактів, існують спеціальні міжклітинні контакти, які виконують певні функції (рис. 12).

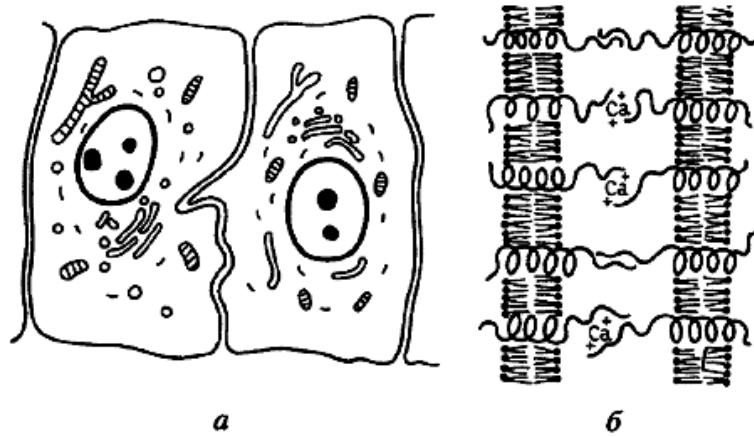


Рис. 11. Схема простого міжклітинного з'єднання:
 а – просте з'єднання; б – трансмембранні глікопротеїни визначають зв'язування двох сусідніх клітин

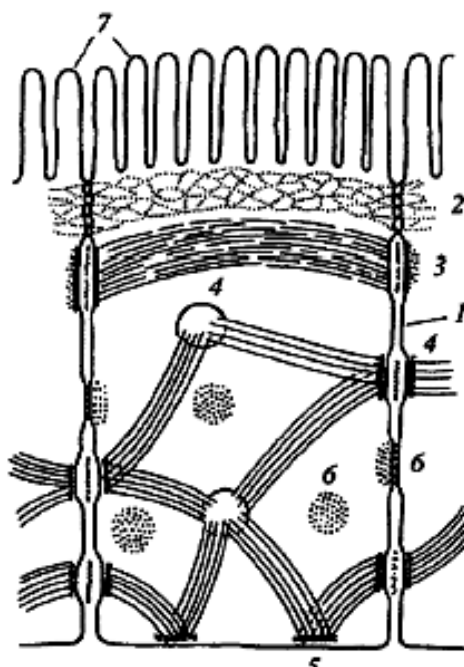


Рис. 12. Розташування різних адгезивних контактів в ентероциті:
 1 – простий контакт; 2 – щільний контакт; 3 – адгезивний поясок;
 4 – десмосома; 5 – напівдесмосома; 6 – щілинний контакт;
 7 – мікроборсинки

Міжклітинні контакти можуть бути різними як за формою, так і за забезпеченням контактів між клітинами. У багатоклітинних за рахунок

міжклітинних взаємодій утворюються складні клітинні ансамблі. Міжклітинні контакти, як правило, дуже малі для того, щоб їх можна було побачити у світловий мікроскоп, але їх легко вивчати за допомогою електронної мікроскопії тонких зрізів або ж препаратів, отриманих методом заморожування – сколювання. На таких препаратах видно, що в цих ділянках взаємодіючі клітинні мембрани мають високоспеціалізовану структуру.

Умовно розрізняють 3 групи міжклітинних контактів: *адгезивні, ізоляційні та комунікаційні*.

До *першої групи* належать прості контакти, при яких з'єднання відбувається за допомогою спеціальних білків – *лектинів*. Вони можуть бути зубчастими, пальцеподібними, або утворюватися за типом замка, коли виступ однієї клітини вдається в заглибину сусідньої клітини. Сюди відносяться адгезивні контакти, які заякорюються. Це найбільш міцні контакти. Вони з'єднують не тільки плазмалемі сусідніх клітин, але й зв'язуються з фібрилярними елементами цитоскелета. Загальну схему таких контактів наведено на рис. 13.

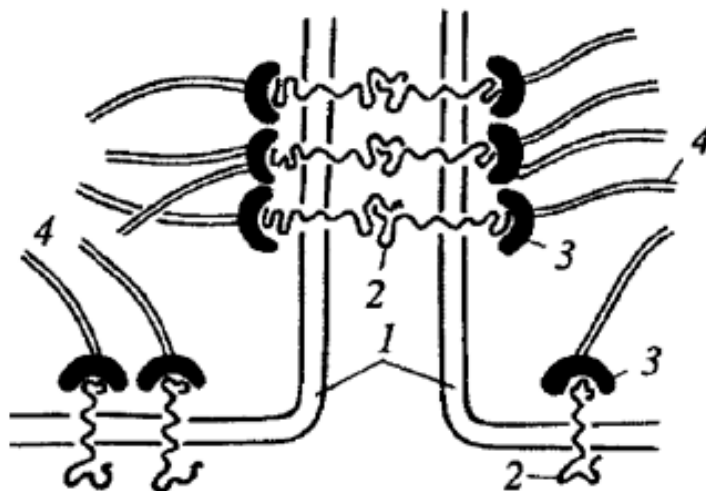


Рис. 13. Схема будови адгезивних контактів, які заякорюються:
 1 – плазматична мембрана; 2 – трансмембранні лінкерні глікопротеїни;
 3 – внутрішньоклітинні білки зчеплення; 4 – елементи цитоскелета

До таких контактів відносяться:

- міжклітинні точкові контакти, які зчеплюють (неепітеліальні тканини);
- стрічки, що зчеплюють (опоясують весь периметр епітеліальної клітини, виконують механічну роль зчеплення клітин, зміни форми клітин) (рис. 14);
- фокальні контакти (бляшки зчеплення) (характерні для багатьох клітин; за будовою схожі на попередні контакти, але виражені у вигляді невеликих ділянок – бляшок на плазмалемі, всередині клітин зв'язуються з активними мікрофіламентами; роль – закріплення клітин на позаклітинних структурах, створення механізму, який дозволяє клітинам переміщуватись);

- десмосоми (мають вигляд бляшок, зв'язок між клітинами здійснюється пластинками, з фібрилярними утворами субмембранної системи; часто зустрічаються в епітеліях; значення – механічне) (рис. 15);

- напівдесмосоми (за будовою подібні до десмосом, але це контакти клітин з міжклітинними структурами; значення – механічне).

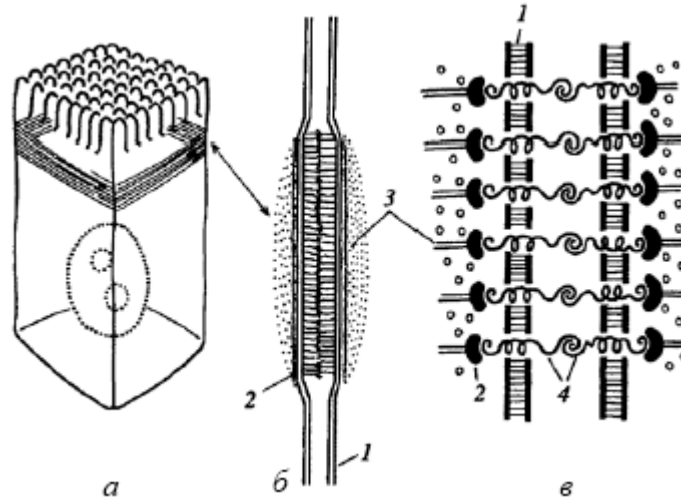


Рис. 14. Адгезивний пасок:

а – розташування в клітині; б – вид на ультратонкому зрізі; в – схематичне зображення; 1 – плазматична мембрана; 2 – шар вінкуліну; 3 – актинові мікрофіламенти; 4 – лінкерні глікопротеїни

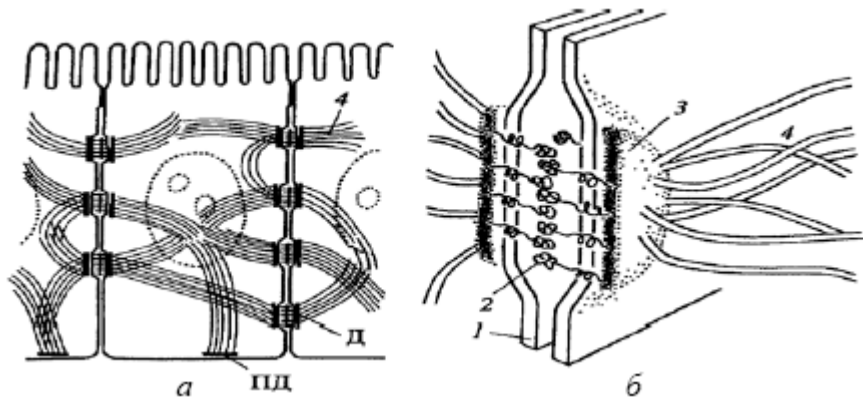


Рис. 15. Десмосома: *а – розташування в клітині;*

б – молекулярна схема; 1 – плазматична мембрана; 2 – десмоглеїновий шар; 3 – шар десмопактину; 4 – проміжні філаменти; Д – десмосома; ПД – напівдесмосома

Простий контакт – серед прилягаючих одна до одної клітин різного походження. Плазматичні мембрани клітин, що дотикаються, розділені простором 15–20 нм.

Зубчатий контакт ("замок") є вип'ячуванням поверхні плазматичної мембрани однієї клітини в інвагінаж (вп'ячування) іншої. На зрізі нагадує "теслярський шов" – щільний шов. Характерний для багатьох епітеліїв, де

він сполучає клітини в єдиний пласт, сприяючи їх механічному скріпленню однієї з одною.

Стрічкова десмосома (або зона злипання, або проміжний контакт) – характерна для епітеліїв, що вистилають кишечник, ниркові каналні, протоки залоз і для сполучення клітин серцевого м'язу, клітин гладеньких м'язів. Зона злипання утворює поясок, або стрічку, навколо клітини. З боку цитоплазми у цьому місці видно скупчення тонких мікрофіламентів 7 нм завтовшки, розташованих у вигляді сітки на глибину до 0,3–0,5 мкм. У покривному епітелії часто зустрічається власне десмосома – невелика площадка $d = 0,05$ мкм, де між мембранами розташовується ділянка з високою електронною густиною, іноді має вигляд шарів. До плазматичної мембрани у зоні десмосоми з боку цитоплазми прилягає ділянка електроннощільної речовини так, що внутрішній шар мембрани здається потовщеним. Під потовщенням знаходиться ділянка тонких фібрил – тонофібрили, які часто утворюють петлі і повертаються у цитоплазму. Більш тонкі проходять крізь міжклітинний простір. Ці "міжмембранні зв'язки" забезпечують пряме механічне сполучення тонофіламентів сусідніх епітеліальних клітин. Десмосоми надають еластичності і жорсткості тканині.

Контакти, що складать першу групу, проникні для водних розчинів та не обмежують дифузю.

Другу групу складають щільні замикаючі контакти, які відзначаються максимальним зближенням і злиттям між собою плазмолем, а невеличкий проміжок (завширшки 2–3 нм) між клітинами ущільнюється за рахунок фібрил та іонів кальцію. З боку цитоплазми в цій зоні зустрічаються численні фібрили близько 7 нм в діаметрі. Характерні для всіх типів одношарового епітелію (ендотелій, мезотелій, епендима). Злиття відбувається не по всій площі щільного контакту, а являє ряд точкових зближень мембран (рис. 16). Роль даного контакту полягає не тільки в механічному сполученні клітин одна з одною, ця ділянка погано проникна для макромолекул, рідин та іонів, вона ізолює міжклітинні порожнини від зовнішнього середовища (наприклад, просвіт кишечника).

Щілинний контакт (нексус), який входить до *третьої групи* (комунікаційної) міжклітинних контактів, здійснюється за допомогою особливих часточок – *коннексон*, що пронизують плазмолем сусідніх клітин і забезпечують безпосередній хімічний зв'язок між цитоплазмами цих клітин (між кардіоміоцитами) (рис. 17). Це структури, які беруть участь у прямій передачі хімічних речовин з клітини в клітину, що може відігравати велику фізіологічну роль не тільки при функціонуванні спеціалізованих клітин, а й забезпечувати міжклітинні взаємодії під час розвитку організму, при диференціації його клітин. Характерним для щілинного контакту є зближення плазматичних мембран двох сусідніх клітин на відстані 2–3 нм. Мембрани зон щілинного контакту усіяні часточками 7–8 нм в діаметрі з періодом 8–10 нм, що мають у центрі канал близько 2 нм завширшки. Їх називали *коннексонами*. У зонах щілинного контакту можуть бути від 10–20 до декількох тисяч коннексонів залежно від функціональних особливостей клітин.

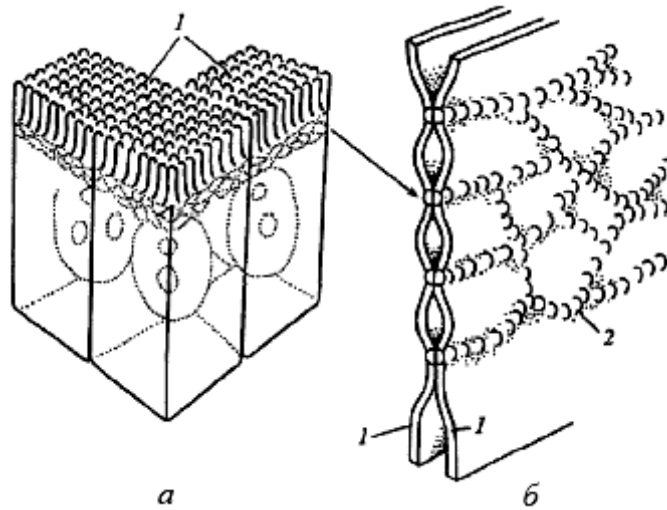


Рис. 16. Схема щільного контакту:

а – розташування щільного контакту (вставна пластинка) на клітинах (1) кишкового епітелію; б – тривимірна схема ділянки щільного контакту:

*1 – плазматичні мембрани сусідніх клітин;
2 – глобула білка окклюдина*

Коннексони складаються з 6-ти субодиниць коннектину – білка з молекулярною масою ~ 20 тис. Об'єднуючись між собою, коннектини утворюють циліндричний агрегат – коннексон, у центрі якого розташований канал. Коннексони відіграють роль прямих міжклітинних каналів, через які дифундують іони і низькомолекулярні речовини; коннексони беруть участь у транспорті, регуляції транспорту. Можуть скорочуватись, змінюючи просвіт каналу.

Локалізація щілинних контактів – велетенські клітини слинних залоз двокрилих, м'язеві клітини міокарду серця, гладенька мускулатура матки і т. д.

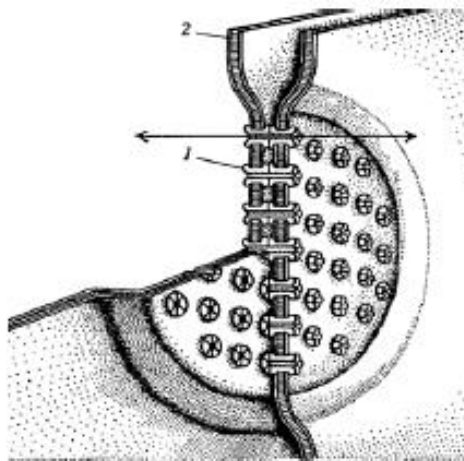


Рис. 17. Схема щілинного контакту:

1 – коннексон; 2 – плазматична мембрана; стрілка означає канал, який утворений двома коннексаонами

Через щілинні контакти здійснюється транспорт речовин з молекулярною масою не більше 1 тисячі і розміром не більше 2 нм (іони, амінокислоти, нуклеотиди, цукри, вітаміни, стероїди, гормони, цАМФ). Ні білки, ні нуклеїнові кислоти через щілинні контакти проходити не можуть.

Ця властивість щілинних контактів визначає транспорт низькомолекулярних сполук, використовується в клітинних системах, де потрібна швидка передача електричного імпульсу (хвилі збудження) від клітини до клітини без участі нервового медіатора.

Ще одним типом контактів, що входять до третьої групи, є плазмодесми. *Плазмодесми* – це тонкі трубчасті цитоплазматичні канали, що сполучають дві сусідні клітини. Діаметр цих каналів – 40–50 нм. Зустрічаються у рослин. Плазмодесми проходять крізь клітинну стінку, яка розділяє клітини. Плазмодесми сполучають гіалоплазму сусідніх клітин, тому формально тут відсутнє повне розмежування, відділення тіла однієї клітини від другої. Це радше синцитій – об'єднання багатьох клітинних територій за допомогою цитоплазматичних містків.

Функції плазмодесми:

- забезпечують міжклітинну циркуляцію розчинів, що містять поживні речовини, іони та ін.;
- транспортуються ліпідні краплі;
- через них відбувається зараження клітин рослинними вірусами.

У печінці зустрічаються усі основні типи контактів.

Синапси – це спеціалізовані контакти між нейронами або між нейронами і м'язовими клітинами.

3.8. Клітинна оболонка рослинних клітин

Особливості клітинної оболонки рослинних клітин. У зв'язку з відмінностями будови поверхневого апарату рослинних клітин за ним затвердилася назва клітинної оболонки, або (рідше) клітинної стінки. Клітинна стінка – складна надмембранна структура, до складу якої входять полімери різної будови і нерівномірної локалізації. Клітинна стінка відділяє одну клітину від іншої та об'єднує клітини в цілий організм, організуючи їх взаєморозташування та забезпечуючи апопластний шлях транспорту.

Клітинна стінка міцна, витримує великі механічні навантаження. Вона бере участь у визначенні напрямку і швидкості розтягнення клітини, в реакції на стрес, у формуванні водо- й іонозв'язуючої здатності тканини, в механізмах впізнання клітин, у забезпеченні проростання насіння, дозрівання фруктів, опадання листя, в утворенні регулярних молекул олігоцукрів. Це динамічне утворення.

Товщина клітинної стінки складає 0,1–10 мкм. Клітинна стінка є активним споживачем фотосинтетичних асимілятів.

Матрикс клітинної стінки на 75 % складається із води, рН між 4 і 5. Основну масу клітинної стінки складають полісахариди: целюлоза, зв'язу-

ючі глікани, пектинові речовини; також містяться структурні білки, ферменти, фенольні сполуки: лігнін, оксикоричні кислоти; мінорні компоненти: кутин, воск, суберин, неорганічні сполуки.

Целюлоза формує мікрофібрили, утвори кристалічної структури, що містяться в безперервному аморфному матриксі, побудованому з геміцелюлоз, пектинових речовин, структурних і ферментних білків. Оболонка, яка тільки що утворилася (завтовшки 0,5–1 мкм), має три шари і формує первинну оболонку. Вторинна оболонка значно товстіша і складається також із трьох шарів, але може бути й багат шаровою, кількість шарів в ній може досягати 25 (завтовшки близько 0,4 мкм кожний) (рис. 18). Середина пластинка є тонким, аморфним, оптично неактивним зовнішнім шаром клітинної стінки та формується в процесі поділу клітини і в ході подальшого розвитку віддаляється все далі від плазматичної мембрани. Середина пластинка розділяє дочірні клітини, які формуються. Первинна клітинна стінка прилягає до середньої пластинки, далі знаходиться вторинна клітинна стінка, розташована безпосередньо біля плазмалемі. В первинній клітинній стінці мікрофібрили целюлози розташовані хаотично і клітинна стінка зберігає здатність до росту; у вторинній – мікрофібрили целюлози впорядковані і клітинна стінка не здатна до розтягнення, а лише до потовщення. Важливою властивістю клітинної стінки є її мозаїчність. Розрізняють 2 типи первинної клітинної стінки:

	I тип	II тип
Целюлоза	30 %	30 %
Пектинові речовини	35 %	5 %
Глюкуроноарабіноксилан	5 %	30 %
Глюкан зі змішаним типом зв'язків	0 %	30 %
Ксилоглюкан	25 %	4 %
Білки	5 %	1 %

Основні типи вторинної стінки: ксилановий і галактановий. Основні функції: механічна, формоутворювальна, транспортна, захисна, функція накопичення резервів, сигнальна.

На деяких тонших ділянках первинної оболонки знаходяться *пори*, або *порові поля*, які здебільшого не збігаються у сусідніх клітинах, а замикаються поровою пластинкою. Через плазмодесмові канали в клітинній стінці проходять цитоплазматичні тяжі – *плазмодесми*, що є тонкими нитками цитоплазми, які підтримують тургор клітини, сприяють вільній циркуляції рідини та забезпечують тісний зв'язок між клітинами. Оболонка надає рослинній клітині певної форми, захищає від пошкоджень її внутрішній вміст, бере участь у поглинанні, проведенні та виділенні речовин.

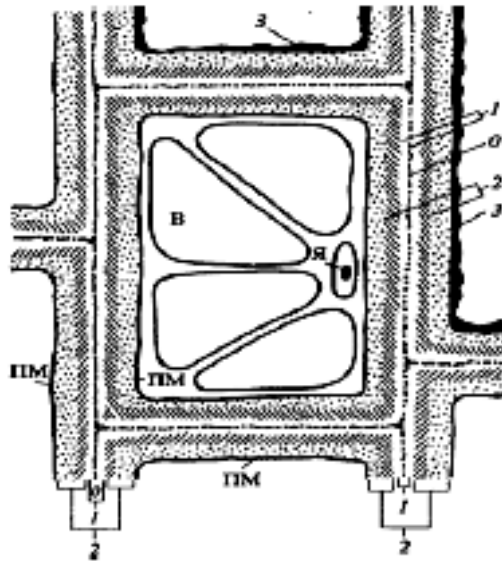


Рис. 18. Схема будови клітинної стінки:

0 – срединна пластинка; 1 – первинна оболонка; 2 – шари вторинної оболонки; 3 – третинна оболонка; ПМ – плазматична мембрана; В – вакуоля; Я – ядро

3.9. Клітинна стінка еубактерій.

Клітинна стінка є обов'язковим структурним елементом більшості клітин прокаріотів, її частка становить 5–50 % сухих речовин клітини. Вона є механічним бар'єром між протопластом і зовнішнім середовищем, захищає клітину від проникнення до неї надлишку води і надає клітинам певної форми. Специфіка організації клітинної стінки лежить в основі поділу еубактерій на дві групи: грампозитивні та грамнегативні форми (рис. 19).

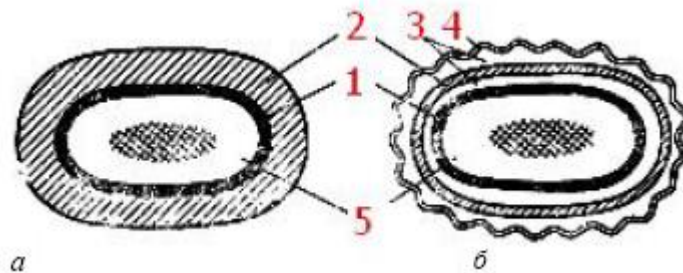


Рис. 19. Клітинна стінка грампозитивних (а) і грамнегативних (б) еубактерій:

1 – цитоплазматична мембрана; 2 – пептидоглікан;
3 – периплазматичний простір; 4 – зовнішня мембрана;
5 – цитоплазма, в центрі якої розташована ДНК

Їх клітинні стінки відрізняються як за хімічним складом, так і за ультраструктурою.

У грампозитивних клітинна стінка побудована в цілому простіше, її товщина становить 20–80 нм. Безпосередньо біля цитоплазматичної мембрани розташований міцний муреїновий шар. Муреїн (або пептидо-

глікан) є сополімером N-ацетилглюкозаміна і N-ацетилмурамової кислоти з поперечними олігопептидними зшивками. Пептидоглікан є однією велетенською молекулою-мішком, яка забезпечує індивідуальну форму. Муреїновий каркас є багатошаровим. До складу клітинної стінки входять тейхоєві кислоти, які вплетені в муреїнову сітку. Тейхоєві кислоти визначають поверхневий заряд клітини, цукрові компоненти тейхоєвих кислот входять до складу рецепторів для деяких бактеріофагів і визначають можливість адсорбції фага на клітинній стінці. До складу клітинної стінки входять полісахариди, білки і ліпіди.

Клітинна стінка грамнегативних бактерій має побудову складнішу. Пептидоглікан утворює тільки внутрішній шар клітинної стінки та нещільно прилягає до цитоплазматичної мембрани. Ближче до поверхні розташовується друга білково-ліпідна мембрана, до складу якої входять полісахариди. Основна функція цієї мембрани – роль молекулярного сита, на її зовнішній і внутрішній поверхнях знаходяться ферменти. Ліпополісахариди забезпечують імуноспецифічність клітини. Простір, який обмежений зовнішньою і цитоплазматичною мембраною, називається периплазматичним (периплазмою). В ньому знаходиться цілий набір різноманітних ферментів.

4. ЦИТОСКЕЛЕТ

Цитоскелет – опорно-рухова система клітини, яка знаходиться в цитоплазмі. Цитоскелет – тривимірна сітка, яка об'єднана поперечними зшивками та на периферії прикріплена до цитоплазматичної мембрани (рис. 20). Простір між філаментами заповнений зернистою "основною речовиною", яка є сумішшю розчинних білків. Всі елементи цитоскелета – це білкові, фібрилярні полімери, які не галузяться, нестабільні, здатні до полімеризації і деполімеризації. Деякі компоненти цитоскелета за участю спеціальних додаткових білків можуть стабілізуватися або утворювати складні фібрилярні ансамблі та відігравати каркасну роль. При взаємодії з іншими спеціальними білками-транслокаторами вони можуть брати участь у різноманітних рухах клітини.

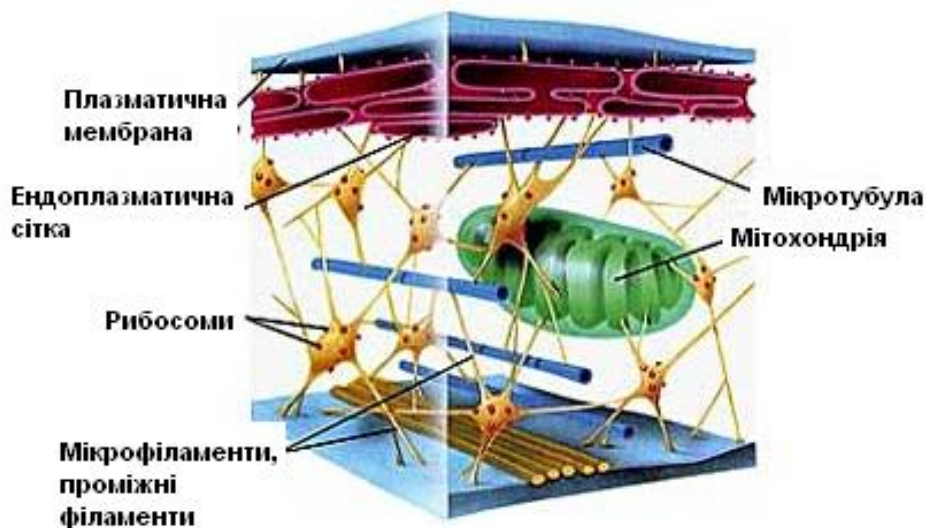


Рис. 20. Цитоскелет клітини

До складу цитоскелета еукаріотичних клітин входять:

- мікротубули (мікротрубочки) – діаметр 25 нм;
- мікрофіламенти – діаметр 5–7 нм;
- проміжні філаменти – діаметр 10 нм.

Мікротубули (мікротрубочки) побудовані з протофіламентів, які мають вигляд волоконця із потовщеннями. Основним місцем росту мікротрубочок є центр організації мікротрубочок в інтерфазній клітині, який розташовується біля апарату Гольджі, а при поділі клітини утворює два полюси поділу. Вони беруть участь у визначенні положення і рухливості різних органел (мітохондрій, лізосом, вакуолей), а також хромосом при поділі клітини. Вони відіграють провідну роль у визначенні полярності клітин та утворенні їх постійних рухливих виростів – джгутиків та війок.

Мікрофіламенти – білкові нитки, діаметром 5–7 нм, розміщені в цитоплазмі поодинокі, у вигляді сітки, або впорядкованими пучками. Основним білком мікрофіламентів є актин, який може виступати в мономерній формі (глобулярний актин) або може полімеризуватися в довгі ланцюги

(фібрилярний актин). Звичайно актин має вигляд двох спіральних скручених ниток. У нем'язових клітинах на актин припадає 5–10 % від маси білка, а лише половина з нього організована в філаменти. У м'язових клітинах актин входить до складу міофібрил.

По периферії цитоплазми мікрофіламенти формують згущену зону – кортикальну сітку, яку відносять до субмембранної опорно-скоротливої системи плазмолеми. Прикріплюються мікрофіламенти до плазмолеми завдяки їх зв'язку з інтегральними білками мембрани (інтегрини, або якірними білками). Кортикальна сітка перешкоджає різкій деформації клітини і забезпечує плавну зміну її форми, завдяки актинрозчинним ферментам.

Деякі з філаментів – тонофіламенти – зв'язані з десмосомами. Різного типу філаменти можуть знаходитися в певних ділянках клітини в такій концентрації, що іншим органелам у цих ділянках місця немає, тому таку частину цитоплазми називають термінальною сіткою, наприклад, в епітелії тонкої кишки під щітковою облямівкою.

Функції мікрофіламентів:

- участь у функціях плазмолеми: екзо- і ендоцитоз, рух псевдоподій і переміщення клітин (наприклад, лейкоцитів);
- внутрішньоклітинні переміщення цитоплазматичних структур (органел, транспортних міхурців та інше) завдяки взаємодії з особливими білками (мініміозином) на поверхні цих структур;
- підтримування форми клітини і забезпечення її зміни;
- формування скоротливої перетяжки при цитотомії на завершальному етапі мітозу;
- участь в утворенні деяких спеціальних органел: міофібрил, мікроворсинок;
- участь у формуванні деяких міжклітинних зв'язків (наприклад, опоясуючих десмосом).

Проміжні філаменти мають товщину середню між товщиною мікрофіламентів і мікротубул (близько 10 нм). Утворені білковими нитками, сплетеними подібно до каната. Трапляються в різних типах клітин і розміщуються у вигляді тривимірних сіток в різних ділянках цитоплазми: навколо ядра, по периферії цитоплазми, беруть участь у формуванні десмосом і напівдесмосом, лежать уздовж відростків нейронів і клітин нейроглії.

Залежно від хімічної природи розрізняють 6 основних класів проміжних філаментів:

- ламіни характерні для всіх видів клітин – утворюють скелет ядра (каріоскелет);
- кератинові (тонофіламенти) знаходяться в епітеліальних клітинах;
- десмінові – містяться в гладких і поперечносмугастих м'язах;
- віментинові – знаходяться в клітинах мезенхімного походження (фібробластах, макрофагах, хондробластах, остеобластах, ендотеліоцитах);

- нейрофіламенти – в нейронах;
- гліальні – знаходяться в гліальних клітинах (астроцитах, олігодендроцитах).

Проміжні філаменти не впливають на рух і на поділ клітин. Основні їх функції:

- структурна – внутрішньоклітинна опора і розподіл органел у цитоплазмі;
- забезпечення рівномірного розподілу сил деформації в клітині, що оберігає клітину від пошкодження окремих її частин (разом з іншими білками);
- участь в утворенні кератинових лусочок в епітелії шкіри, формуванні нігтів і волосся;
- підтримування форми відростків нейронів і клітин нейроглії;
- участь у прикріпленні міофібрил м'язової тканини до плазмолеми, що забезпечує їх скоротливу функцію.

При пошкодженні клітин сітка проміжних філаментів руйнується і концентрує ушкоджені компоненти, які при загибелі клітини підлягають самоперетравленню. При відновленні (регенерації) клітини сітка розгортається і структури клітини відповідно розподіляються. Виходячи з того, що за хімічною природою проміжні філаменти є специфічними для різних клітин, ідентифікація білків цих філаментів може використовуватися для виявлення належності клітин до тієї чи іншої тканини. Це має значення для визначення природи тканини, з якої виникла злоякісна пухлина, а за ступенем диференціації білків проміжних філаментів можна встановити ранні передракові стани клітин.

5. ЦИТОПЛАЗМА. ОДНОМЕМБРАННІ ОРГАНЕЛИ ЦИТОПЛАЗМИ

Увесь вміст клітини, за винятком ядра, називають *цитоплазмою*. Цитоплазма є метаболічним, робочим, апаратом клітини.

Цитоплазма еукаріотичних клітин не однорідна за своєю будовою і складом і включає в себе:

- гіалоплазму;
- мембранні (одномембранні та двомембранні) органели;
- немембранні органели.

Органели (органоїди) – це постійно присутні і обов'язкові для всіх клітин мікроструктури, які мають характерну будову, притаманну лише тій чи іншій органелі, та виконують життєво важливі функції.

До одномембранних органел відносяться вакуолярна система (ендоплазматична сітка, комплекс Гольджі, лізосоми, вакуолі рослин), до двомембранних – мітохондрії і пластиди, до немембранних органел відносяться центриолі, рибосоми, мікротрубочки і мікрофіламенти.

Розрізняють органели загального значення і спеціальні органели. До органел загального значення належать ті, які є в усіх клітинах або протягом усього життя клітин, або в певні його періоди. Це рибосоми, ендоплазматична сітка, мітохондрії, комплекс Гольджі, центросома, лізосоми, пероксисоми, пластиди (в рослинних клітинах).

Спеціальні органели є лише в окремих високоспеціалізованих клітинах: міофібрили – у м'язових, нейрофібрили – у нервових, тонофібрили – в епітелії шкіри, війки – в епітелії повітропровідних шляхів, джгутики – у сперматозоїдах.

Органели можуть бути побудовані з різних елементарних структур, більшість з них належать до органел мембранного типу, до органел гранулярного типу належать рибосоми, субдиниці яких є рибонуклеопро-теїдними тільцями, за мікротубулярним типом побудовані центросома, війки і джгутики.

Включення – непостійні утвори, що є частинами певної речовини і роль яких у клітині пасивна. Вони або служать для забезпечення життєдіяльності клітини, або з'являються в результаті її функціонування. Наприклад, секреторні, екскреторні, трофічні включення.

Гіалоплазма (означає прозорий, те що просвічується), основна плазма, або матрикс цитоплазми, означає дуже важливу частину клітини, власне її внутрішнє середовище. В електронному мікроскопі гіалоплазма має вигляд гомогенної або тонкозернистої речовини з низькою електронною густиною. Гіалоплазма – це складна колоїдна система, що включає в себе різні біополімери: білки, НК, полісахариди та ін. Ця система здатна переходити з золеподібного (рідкого) стану у желеподібний, і навпаки. Наприклад, при високих гідростатичних тисках цитоплазма не ущільнюється, а, навпаки, розріджується.

Гіалоплазма – організована, впорядкована багатокomпонентна система.

Окремі зони гіалоплазми здатні змінювати свій агрегатний стан залежно від умов і функцій. Наприклад, окремі молекули білків-тубулінів можуть бути дисперговані в гіалоплазмі, але в певні моменти вони починають збиратися і будувати довгі трубчасті структури – мікротрубочки. Цей процес самозбору мікротрубочок зворотний; при зміні умов існування клітини (підвищення тиску або зміна проникності мембрани) мікротрубочки розпадаються до мономерних молекул тубулінів.

У безструктурній гіалоплазмі можуть виникати і розпадатись різні фібрилярні нитчасті комплекси білкових молекул.

Коли з гомогенатів клітин осадити великі ядра, мембранні структури, рибосоми, то рідина над осадом, що залишилась (цитозоль), буде містити в собі основні хімічні компоненти гіалоплазми.

До складу гіалоплазми із макромолекул входять різні глобулярні білки і ферменти цитоплазматичного матриксу – 20–25 % загальної кількості білків у еукаріотичній клітині. В бактеріальних клітинах, бідних на мембранні елементи, на долю білків гіалоплазми припадає ~ 50 % усіх білків.

Ферменти матриксу – це ферменти гліколізу, ферменти метаболізму цукрів, азотистих основ, амінокислот, ліпідів та інших сполук. Також тут розташовуються ферменти активації амінокислот при синтезі білка, транспортні РНК.

Осмотичні і буферні властивості клітини значною мірою визначаються складом і структурою гіалоплазми.

Найважливіша роль гіалоплазми – це об'єднання всіх клітинних структур і забезпечення хімічної взаємодії цих структур між собою. Через гіалоплазму здійснюється значна частина внутрішньоклітинних транспортних процесів: перенесення амінокислот, жирних кислот, нуклеотидів, цукрів. У гіалоплазмі іде постійний потік іонів до плазматичної мембрани і від неї, до мітохондрій, ядра і вакуолей. Гіалоплазма є основним депо і зоною пересування молекул АТФ.

У гіалоплазмі відбуваються відкладення запасних продуктів – глікогену, жирових крапель.

За допомогою мегавольтного електронного мікроскопа К. Р. Портером була виявлена у гіалоплазмі мікротрабекулярна сітка (система). Це 3-вимірна система, яка складається з тонких фібрил (завтовшки 2–3 нм), які перетинають цитоплазму в різних напрямках, і пов'язує собою всі внутрішньоклітинні компоненти: мікротрубочки, різноманітні фібрилярні структури, мембранні органели і плазматичну мембрану.

У точках перетину або сполучення кінців трабекул (перекладин) сітки розташовуються групи рибосом (полісоми). Системи таких тонких ниток розділяють гіалоплазму на 2 фази:

- полімерну, багату на білки;
- рідку, розташовану в проміжках між трабекулами.

Трабекулярна система складається з різних білків, що утворюють один з одним різні комплекси. Значна кількість трабекул пов'язана з мікротрубочками і мікрофіламентами.

Функції трабекулярної системи:

- створення і забезпечення внутрішньоклітинного каркасу;
- забезпечення правильної організації ферментів у об'ємі цитоплазми: ферменти можуть бути певним чином розміщені в цій сітці і закономірно орієнтовані так, що продукт реакції від одного фермента передається до наступного у ланцюгу метаболізму без вивільнення у простір, що значно підвищує ефективність функціонування метаболічних шляхів.

Мікротрабекулярна система дуже динамічна, вона може розпадатися при змінах зовнішніх умов, чутлива до зниження температури і т. д.

5.1. Ендоплазматична сітка

У 1945 році при вивченні фібробластів курчат під електронним мікроскопом К. Портер разом із співробітниками виявив ендоплазматичну сітку. Він побачив, що зона цитоплазми заповнена великою кількістю дрібних вакуолей, що сполучаються одна з одною і утворюють щось схоже на пухку сітку (ретикулум). Було видно, що стінки цих каналів обмежені тонкими мембранами. Так був виявлений ендоплазматичний ретикулум (ЕР), або ендоплазматична сітка, яка зустрічається у всіх еукаріотів. У 50-х роках при використанні методу ультратонких зрізів удалося з'ясувати, що ендоплазматична сітка не є однорідною структурою. Є два типи ЕР – гранулярний (шорсткий) і гладенький. ЕР – система розгалужених каналців та ущільнених порожнин, які пронизують всю цитоплазму клітини і обмежують єдиний простір – порожнину ЕР завширшки 20–60 нм, яка займає до 10 % від загального об'єму клітини. Обидва типи ЕР звичайно знаходяться в безпосередньому структурному взаємозв'язку внаслідок прямого переходу мембран ЕР одного типу в мембрани ЕР другого типу. Вміст каналів та цистерн обох типів ЕР не розмежоване спеціальними структурами. Проте різні типи ЕР є диференційованими специфічними органелами, які спеціалізуються на реалізації різних функцій.

Гранулярний ендоплазматичний ретикулум представлений замкнутими мембранами, які утворюють витягнуті мішки – цистерни – або мають вигляд вузьких каналів (рис. 21). Найменша ширина їх приблизно 20 нм, у розширеному вигляді досягають декількох мкм. Відмінна риса цих мембран у тому, що з боку гіалоплазми вони покриті дрібними (20 нм) мембранами, майже округлими часточками – гранулами.

Уперше ці гранули були описані Дж. Паладе (гранули Паладе). Вони складаються із рибонуклеопротеїдів. Зараз відомо, що ці гранули є рибосомами гранулярного ЕР. На мембранах рибосоми розташовані у вигляді полісом. Наявність рибосом на мембранах показує, що гранулярний ЕР є важливим місцем синтезу білків. В клітинах, які спеціалізуються на синтезі специфічних білків, гранулярний ЕР займає основну частину цитоплазми клітини. Найважливішою функцією гранулярного ЕР, незалежно від спеціалізації або таксономічної належності клітин, є функція утворення клітинних мембран. Гранулярний ЕР – це справжня "фабрика"

клітинних мембран. На рибосомах гранулярного ЕР відбувається синтез мембранних білків клітини, вони не вивільняються від мембран, залишаючись в їх складі, синтезовані ліпіди вбудовуються в мембрани з боку цитоплазми, а потім переносяться у внутрішню фазу за допомогою переносників. В результаті формуються ліпопротеїнові мембрани.

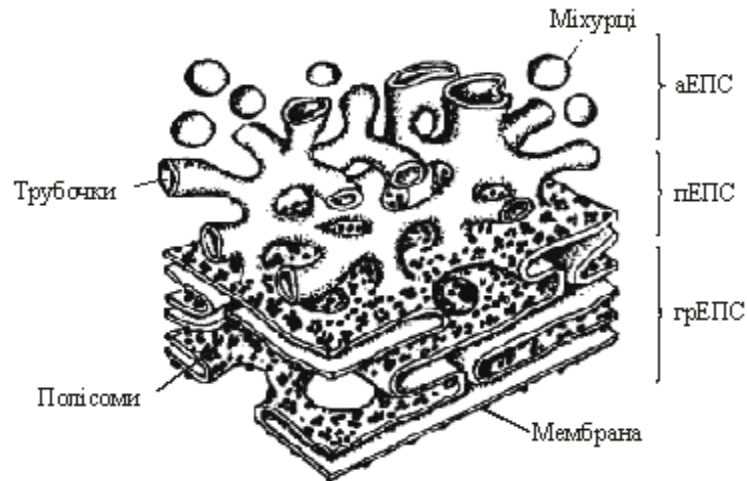


Рис. 21. Схема будови каналів та порожнин гранулярного ендоплазматичного ретикулу: аЕР – агранулярний ЕР, пЕР – проміжний ЕР, грЕР – гранулярний ЕР

Гранулярний ЕР бере участь в синтезі трьох груп білків: секреторних, мембранних та специфічних білків, які локалізовані у внутрішній фазі мембранних органел. Гранулярний ЕР не просто бере участь в синтезі білків, але й у процесі сегрегації, їх ізоляції від основних функціонуючих білків клітини.

В мембранах гранулярного ЕР містяться ферменти, що забезпечують кінцеві етапи синтезу ліпідів та їх асиметричного розподілу в бішарі внутрішньоклітинних мембран.

ЕР є однією із найбільш вразливих органел клітини. При будь-яких впливах на клітину в ЕР відбуваються морфологічні зміни: відрив рибосом, утворення спіралеподібних конгломератів із мембран. Ці зміни можуть бути зворотними.

Гладенький (агранулярний) ендоплазматичний ретикулум – це частина мембранної ретикулярної системи. Вона представлена мембранами, що утворюють дрібні вакуолі і трубки, каналці діаметром 50–100 нм, які здатні галузитися, зливатись один з одним. На відміну від гранулярного на мембранах гладенького ЕР відсутні рибосоми. Часто гладенькі каналці утворюють скупчення або зони. Наприклад, у клітинах епітелію кишечника гладенький ЕР локалізується головним чином в апікальній верхній частині клітини, поблизу всмоктувальної поверхні. У клітинах печінки зони гладенького ЕР пов'язані з місцем відкладання глікогену. Була встановлена неперервність переходу між гладенькою формою ЕР і гранулярною. Можна спостерігати, як цистерна гранулярного ЕР втрачає на своїй поверхні

рибосоми і стає гладенькою. Гладенький ЕР є, таким чином, вторинним стосовно гранулярного, гладенький походить від гранулярного. Але є суттєві відмінності у функціональному відношенні. Діяльність гладенького ЕР пов'язана не з синтезом білків, а із метаболізмом ліпідів і деяких внутрішньоклітинних полісахаридів.

В печінці часто збільшення зон гладенького ЕР пов'язане з низкою патологічних процесів у клітинах. При отруєннях, під час дії різних канцерогенів або отруйних речовин, при дії значних доз гормональних препаратів клітини печінки беруть участь в детоксикації організму за допомогою гладенького ЕР. У поперечносмугастому м'язі вакуолі і канали гладенького ЕР (саркоплазматичного ретикулуму) оточують кожну міофібрилу, він виконує спеціальну функцію депонування іонів кальцію.

5.2. Апарат Гольджі

Апарат Гольджі – це одномембранний органоїд еукаріотів. У 1898 році Каміло Гольджі за допомогою методу імпрегнації (фарбування солями важких металів – срібла або осмію) виявив у нервових клітинах сітчасті утворення, які назвав "внутрішнім сітчастим апаратом". У рослинах довго не виявляли апарату Гольджі, але він наявний в усіх рослинних і тваринних клітинах.

Апарат Гольджі являє собою мембранні структури, які зібрані разом на невеликій ділянці (рис. 22). Окрема ділянка скупчення цих мембран є *диктіосома*. В диктіосомах щільно одна до одної (на відстані 20–25 нм) розташовані у вигляді купки плоскі мембранні мішки, або цистерни, між якими є тонкі прошарки гіалоплазми. Кожна окрема цистерна має змінну товщину: у центрі диктіосоми мембрани можуть бути наближені між собою (25 нм), а на периферії мати розширення – ампули, ширина яких непостійна. Кількість таких мішків у купці не перевищує 5–10. У деяких одноклітинних їх кількість може досягати 20 штук. В зоні апарату Гольджі спостерігається велика кількість вакуолей. Невеликі вакуолі зустрічаються головним чином на периферійних ділянках зони апарату Гольджі. Вони можуть відшнуровуватись від ампулярних розширень на краях плоских цистерн.

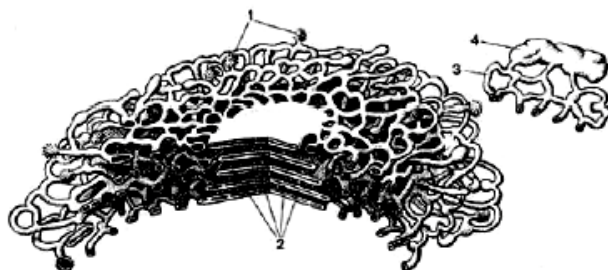


Рис. 22. **Схема будови апарату Гольджі:**
1 – пухирці, 2 – цистерни, 3 – канали, 4 – пухирці, що утворюються

У зоні диктіосоми розрізняють проксимальну і дистальну ділянки. В секретуючих клітинах апарат Гольджі поляризований: проксимальна частина звернена до цитоплазми і ядра, а дистальна – до поверхні клітини. До проксимальної частини диктіосоми прилягає сіткоподібна або губкоподібна система мембранних порожнин. Вважається, що ця система може бути зоною переходу елементів ендоплазматичного ретикулуму в зону апарату Гольджі.

Дистальна частина містить великі вакуолі, які часто утримують продукти клітинної секреції. Мембрани проксимальної і дистальної частин розрізняються за товщиною: проксимальна – 6–7 нм, дистальна – до 10 нм. Від дистальних ділянок диктіосом можуть відділятися вакуолі.

Функції апарату Гольджі:

- мембранні елементи апарату Гольджі беруть участь у секреції і накопиченні продуктів, синтезованих в ендоплазматичному ретикулумі;
- апарат Гольджі бере участь у хімічній перебудові, дозріванні речовин;
- у цистернах апарату Гольджі відбувається синтез полісахаридів, їх взаємозв'язок з білками, що призводить до утворення мукопротеїдів;
- за допомогою елементів апарату Гольджі відбувається процес виведення готових секретів за межі клітини;
- апарат Гольджі є джерелом клітинних лізосом.

Участь апарату Гольджі (АГ) у процесах виведення секреторних продуктів було дуже добре вивчено на прикладі екзокринних клітин підшлункової залози. Для цих клітин характерна наявність великої кількості секреторних гранул (зимогенових гранул), які є мембранними кульками, що заповнені білковим вмістом. До складу зимогенових гранул входять різноманітні ферменти: протеази, ліпази, карбогідрази, нуклеази. При секреції вміст зимогенових гранул виводиться із клітин у просвіт залози, а потім перетікає в порожнину кишечника.

За допомогою методу авторадіографії було виявлено, що після синтезу у гранулярному ЕР білок був транспортований в зону АГ (20–40 хв.). Через 60 хвилин мітка була виявлена вже у зоні зимогенових гранул. У подальшому мітку можна було спостерігати в просвіті ацинусів цієї залози. Механізми, які управляють міграцією вакуолей від ЕР – до зони АГ і від цієї зони – до плазматичної мембрани, ще не відомі. Виявлено, що вони залежать від енергетичної здатності клітин: при пригніченні синтезу АТФ процеси переносу вакуолей повністю зупиняються. Міграцію, переміщення секреторних вакуолей можна призупинити, викликаючи руйнування мікротрубочок і скоротливих мікрофіламентів цитоплазми (рис. 23). Апарат Гольджі строго поляризований – має два функціонально різні боки: формуючу (цис-поверхню), яка своєю опуклою поверхнею повернута до ядра або каналів ЕР, і зрілу (транс-поверхню), яка своєю увігнутою поверхнею повернута до плазмалемі, від її мембран відшнуровуються секреторні міхурці.

У АГ рослинних клітин відбувається синтез полісахаридів матрикса клітинної стінки (геміцелюлози, пектини). Диктіосоми рослинних клітин беруть участь в синтезі і виділенні слизу й муцинів, до складу яких входять полісахариди. Синтез основного каркасного полісахариду клітинних стінок рослин целюлози відбувається на поверхні плазматичної мембрани з допомогою спеціальних ферментних комплексів. Мабуть, ці ферменти переміщуються туди з допомогою вакуолярної системи АГ.

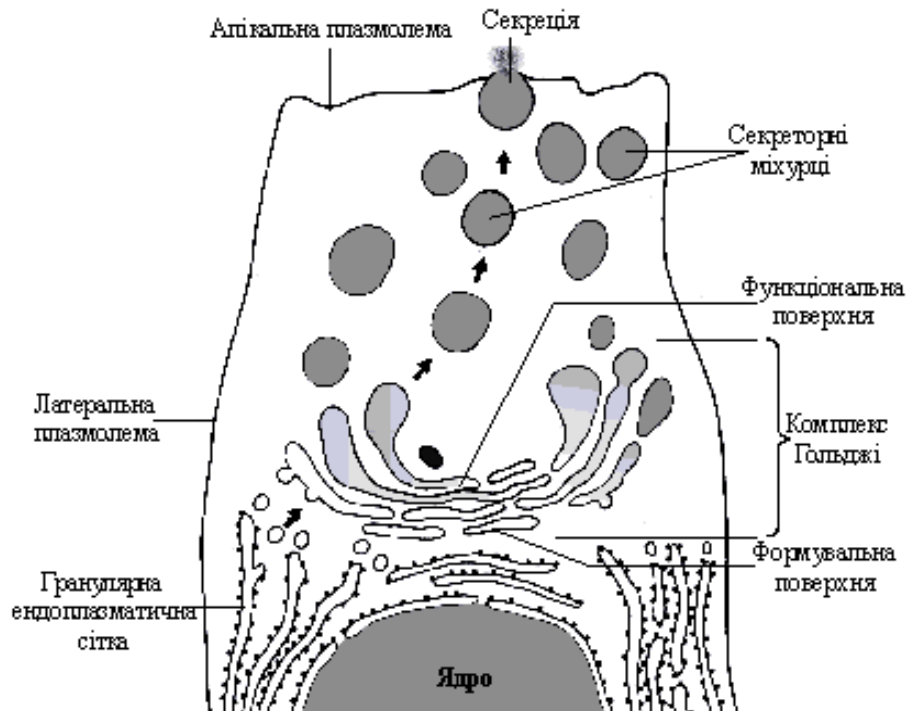


Рис. 23. Схема зв'язку гранулярного ЕР з апаратом Гольджі

У клітинах нижчих рослин є скоротливі вакуолі – це розширення цистерни АГ. АГ присутній у всіх клітинах еукаріотичних організмів, за винятком еритроцитів у ссавців. Але не у всіх клітинах АГ здатний до секреції білків, ліпідів або полісахаридів. Такі клітини, як м'язові, деякі клітини крові (гранулярні лейкоцити), клітини покривного епітелію не виявляють помітної секреції, а у них наявний добре розвинутий АГ. Це визначається тим, що, незалежно від спеціалізації, будь-які клітини повинні постійно регенерувати й оновлювати мембрани своєї поверхні, які постійно беруть участь в екзоцитозі, в утворенні виростів і міжклітинних контактах. Це також пов'язано з тим, що в будь-яких клітинах спостерігається процес утворення лізосом, процес, що нагадує секрецію, але спрямований ніби всередину клітини.

5.3. Група літичних органел

Існує група органел, яку складають міхурці, оточені мембранами і заповнені матриксом, з набором ферментів, здатних розщеплювати речовини. Вони мають спільні риси:

- наявність літичних ферментів;
- бар'єрна функція, відмежування їх вмісту від оточення.

Вони беруть участь у внутрішньоклітинному розщепленні речовин.

Ці органели класифікують залежно від їх участі у внутрішньоклітинному перетравлюванні речовин.

1. Гідролазні міхурці – круглі мембранні органели з дрібнозернистим щільним матриксом, які містять літичні ферменти в неактивній формі. Їх розміри – до 50 нм (фагоцити – до 500 нм). Забезпечують транспорт літичних ферментів із ЕР в комплекс Гольджі. Містять близько 60 гідролітичних ферментів – кислих гідролаз (оптимум рН ~ 5): протеаз, глікозидаз, ліпаз, фосфатаз, сульфатаз.

2. Ендосоми – мембранні міхурці, що забезпечують перенесення макромолекул з поверхні клітин в лізосоми та їх частковий або повний гідроліз на стадіях, які передують лізосомальному рівню деградації. Розрізняють ранні (периферичні) ендосоми та пізні (перинуклеарні) ендосоми.

Шлях транспорту і деградації речовин у клітині є послідовним від ранньої ендосоми до пізньої і від неї до лізосоми.

Мембрани лізосом і ендосом, крім однакової невеликої товщини (6 нм), мають ще й інші спільні характеристики. Зокрема, вони:

- містять АТФ-залежну протонну помпу, яка викликає закиснення середовища всередині цих органел;
- містять рецептори до гідролазних транспортних міхурців і фагосом;
- забезпечують вільну дифузію низькомолекулярних продуктів перетравлювання макромолекул у гіалоплазму;
- у непошкодженому стані являють собою бар'єр, стійкий до дії літичних ферментів, і є перепорою для їх проникнення в гіалоплазму.

Відрізняються ендосоми від лізосом набором ферментів і здатністю до перетравлювання речовин у клітині. Ендосоми містять менш активні ферменти, які в основному здійснюють лише початкове розщеплення комплексів речовин, або повну їх деградацію у випадку речовин, що легко розщеплюються.

3. Лізосоми – полімерні мембранні органели, які знаходяться в клітинах майже всіх типів. Містять кислі гідролази. Лізосоми як мембранні внутрішньоклітинні частинки були відкриті біохіміком де Дювом у 1955 році. При вивченні легкої підфракції мітохондрій із гомогенатів печінки щура було виявлено, що ця підфракція має групу кислих гідролітичних ферментів (гідролаз), що розщеплюють білки, нуклеїнові кислоти, полісахариди і ліпіди. Ці речовини надходять до клітини у вигляді їжі шляхом фагоцитозу та піноцитозу, і лізосоми беруть активну участь у їх розщеплюванні, або лізисі. Звідси походить і назва самого органіда (грецьке lysis – розчинення і soma – тіло). Сукупність лізосом можна назвати "травною системою" клітини. Під електронним мікроскопом видно, що фракція лізосом складається з дуже різноманітного класу пухирців розміром 0,2–0,4 мкм, обмежених поодинокую ліпопротеїдною мембраною, товщина якої складає близько 0,7 нм з дуже різноманітним вмістом усередині. Було встановлено,

що серед різноманітних за морфологією лізосомних частинок можна виділити наступні типи:

- *первинні лізосоми*;

- *вторинні лізосоми (фаголізосоми або гетерофагосоми)* – утворюються шляхом поєднання пізніх ендосом або лізосом з фагосомами або піноцитозними міхурцями, які містять захоплений клітиною матеріал для внутрішньоклітинного перетравлювання; це є прикладом *гетерофагії*;

- *аутофагосоми* – утворюються при злитті пізньої ендосоми або лізосоми з аутофагосомою, тобто міхурцем, який містить власні макромолекулярні комплекси клітини, наприклад, цілі клітинні органели або їх фрагменти, які втратили функціональні здатності і підлягають дезінтеграції; це є прикладом *аутофагії*;

- *залишкові тільця* – оточені мембраною нерозщеплені частинки, що можуть тривалий час залишатися в цитоплазмі і тут утилізуватися або шляхом екзоцитозу виводитися поза клітину.

Різнманітність морфології лізосом викликана тим, що ці часточки беруть участь у процесах внутрішньоклітинного перетравлювання, утворюють складні травні вакуолі як позаклітинного, так і внутріклітинного походження.

Первинні лізосоми – це малі мембранні пухирці розміром приблизно до 100 нм, заповнені безструктурною речовиною, що містить активну кислу фосфатазу – маркерний для лізосом фермент. Ці маленькі вакуолі, первинні лізосоми, практично дуже важко відрізнити від малих вакуолей на периферії АГ. У подальшому первинні лізосоми зливаються з фагоцитарними або піноцитозними вакуолями, утворюючи *вторинну лізосому* або внутрішньоклітинну травну вакуолю.

Лізосоми зливаються одна з одною, збільшуючись в об'ємі, при цьому ускладнюється їх внутрішня структура. Поглинуті біогенні речовини, що потрапили до складу лізосом, розщеплюються гідролазами до мономерів, і ці мономери транспортуються через мембрану лізосом в гіалоплазму, де вони включаються в різноманітні синтетичні й обмінні процеси. Але розщеплення, перетравлення біогенних макромолекул усередині лізосом може іти в низці клітин не до кінця. У цьому випадку в порожнинах лізосом відбувається перехід вторинних лізосом у *телолізосоми, або залишкові тільця*. Залишкові тільця містять менше гідролітичних ферментів, у них відбувається ущільнення вмісту, його перебудова. Часто в них спостерігається вторинна структуризація неперетравлених ліпідів, які утворюють складні слоїсті структури, відбувається також відкладання пігментних речовин. У людини при старінні організму в клітинах мозку, печінки, м'язових волокнах і телолізосомах відбувається відкладання "пігменту старіння" – ліпофусцину.

Аутолізосоми (аутофагосоми) постійно зустрічаються в клітинах найпростіших, рослин і тварин. За морфологією їх відносять до вторинних лізосом, але з тією різницею, що в складі цих лізосом зустрічаються фрагменти або навіть цілі цитоплазматичні структури, такі як мітохондрії,

пластиди, елементи ЕР, рибосоми, гранули глікогену та інші. У цьому випадку лізосоми виконують роль внутрішньоклітинних чистильників, що лімітують утворення дефектних структур в клітині.

Лізосоми зустрічаються практично в усіх клітинах еукаріотичних організмів, виявлені вони і в одноклітинних нижчих рослин, грибів, найпростіших.

Основними умовами функціонування лізосом є:

- наявність рецепторів, здатних сприймати фагосоми чи піноцитозні міхурці або відпрацьовані структури клітини;

- переміщення лізосоми по цитоплазмі, яке відбувається за участю мікротубул;

- здатність руйнувати мембрани в місці контакту лізосоми з фагосомою (фагоцитованою частинкою) або піноцитозним міхурцем.

Функції лізосом:

1) аутоліз:

а) фізіологічний аутоліз (розсмоктування хвоста пуголовка, підгрудинної залози у підлітків);

б) патологічний аутоліз (лізис клітин печінки при отруєнні);

2) гетероліз – розщеплення чужих речовин – ксенобіотиків.

Недостатність того чи іншого фермента в лізосомі веде до скупчення нерозщеплених речовин в таких кількостях, що порушуються функції клітин, а це призводить до *лізосомальних хвороб нагромадження*.

5.4. Пероксисоми

Пероксисоми (мікротільця) – органели у вигляді міхурців діаметром 0,05–1,5 мкм, оточені мембраною і заповнені дрібнозернистим матриксом, що у центрі містить волокнисті та трубчасті структури і щільний кристалоїд. Центр пероксисоми відповідає ділянці конденсації ферментів.

Склад ферментних систем може змінюватися. Основними є:

- ферменти окислення амінокислот;
- каталаза і пероксидаза;
- оксидаза D-амінокислот;
- уратоксидаза.

Пероксисоми утворюються шляхом відбруньковування від гранулярної ЕР.

Основною функцією пероксисом є внутрішньоклітинна детоксикація.

5.5. Вакуолярна система рослин

Клітини як нижчих, так і вищих рослинних організмів містять у цитоплазмі вакуолі. Вакуолі виконують низку важливих функцій. У молодих клітин може бути декілька малих вакуолей, які в міру росту і диференціації клітини зливаються одна з одною і утворюють одну або декілька великих вакуолей, що займають до 80 % об'єму всієї клітини. Центральні вакуолі

відокремлені від цитоплазми мембраною, яка схожа за товщиною з плазмалею. Мембрана, що відмежовує центральні вакуолі, називається **тонопластом**.

Виникають центральні вакуолі з маленьких пухирців, що відщепилися від ендоплазматичної сітки. Такі первинні провакуолі ростуть в об'ємі, зливаються одна з одною і врешті-решт утворюють одну або декілька великих вакуолей, що відтісняють цитоплазму з ядром і органоїдами до периферії клітини. Порожнина вакуолі заповнена клітинним соком, у який входить водний розчин і різноманітні неорганічні солі, цукор, органічні кислоти, їх солі та інші низькомолекулярні речовини.

Центральні вакуолі рослин виконують багато важливих функцій. Одна з головних функцій – це підтримка тургорного тиску в клітині. Розчинені в соку вакуолей молекули визначають його осмотичну концентрацію. Відповідна молекулярна концентрація соку вакуолей і напівпроникні властивості як її мембран, тонопласта, так і плазмалеми сприяють тому, що вакуоля функціонує як осмометр і надає клітині необхідну міцність – *тургісцентність* (напруженість). Вакуоля – це велика порожнина, відокремлена від гіалоплазми, тонопластом. Тонопласт має здатність напівпроникності, через нього може відбуватись активний транспорт різноманітних молекул. Вакуолі можуть використовуватися клітинами як накопичувальні резервуари не тільки для відкладання запасних речовин, а і для виділення метаболітів, для екскреції. Так виділяються, секретуються з клітини всі водорозчинні метаболіти. Нерозчинні у воді органічні компоненти можуть перетворитися на розчинні у воді органічні компоненти – глюкозиди, поєднуючись з молекулами цукрів. Перелік екскретованих у вакуолі метаболітів дуже широкий. Це різноманітні алкалоїди (наприклад, нікотин, кофеїн) і поліфеноли. У вакуолях відбувається відкладання багатьох глюкозидів, до яких належать різноманітні пігменти, наприклад, антоціани. З неорганічних речовин у вакуолярному соку накопичуються фосфати К, Na, Са, можуть накопичуватися солі органічних кислот (оксалати, цитрати й інші). Це надає вакуолярному соку чітку кислу реакцію (рН від 2 до 5).

Другий широкий ряд функцій вакуолей пов'язаний з накопиченням запасних речовин, таких як цукри і білки. Цукри у вакуолях містяться у вигляді розчинів, зустрічаються і резервні полісахариди типу інсуліну. У вакуолях відбувається запасання білків, що характерно для насіння. Надходження білків у вакуолі, мабуть, пов'язане зі здатністю вакуолей ЕР і АГ зливатися з тонопластом. Гідролітичні ферменти були виявлені і в дрібних, і у великих центральних вакуолях. Спостерігалася неодноразова інвагінація – вигинання тонопласта всередину вакуолей. При цьому частина "втягнутого" матеріалу опиняється в порожнині вакуолі і там деградує. Лізосомними властивостями володіють вакуолі дріжджів.

6. ДВОМЕМБРАННІ ОРГАНЕЛИ. МІТОХОНДРІЇ І ПЛАСТИДИ

Мітохондрії і пластиди – двомембранні органоїди еукаріотичних клітин. Мітохондрії (Мх) зустрічаються в усіх клітинах тварин і рослин, пластиди характерні для рослинних клітин, що здійснюють фотосинтетичні процеси. Ці два органоїди мають спільну будову, схожу функціональну діяльність, але за морфологією, хімізмом і головними метаболічними процесами відрізняються одна від одної.

6.1. Мітохондрії: будова та функції

Мітохондрії, як органели синтезу АТФ, характерні, за невеликим винятком, для всіх еукаріотичних клітин як автотрофних (фотосинтезуючі рослини), так і гетеротрофних (тварини, гриби) організмів. Їх основна функція пов'язана з окисненням органічних сполук і використанням вивільненої при розпаді цих сполук енергії на синтез АТФ. Мітохондрії – це енергетичні станції клітини. Це гранулярні або ниткоподібні органоїди, які присутні в цитоплазмі найпростіших, рослин і тварин. Гомологами мітохондрій у прокариот є *месосоми* – складчасті випинання клітинної мембрани.

Мх можна спостерігати в живих клітинах, оскільки вони мають достатньо високу щільність. У живих клітинах Мх можуть рухатися, переміщатись, зливатися одна з одною. Розміри Мх дуже непостійні у різних видів, також змінна їх форма. Товщина Мх відносно постійна (~ 0,5 мкм), а довжина коливається, сягаючи у нитчастих форм до 7–10 мкм. Звичайні підрахунки показують, що в печінковій клітині приблизно 1000 Мх, в ооцитах – 300 000. Однак при використанні високовольтної мікроскопії, що дозволяє досліджувати об'єкти завтовшки до декількох мікронів, було виявлено, що в клітинах дріжджів є лише 2–3 дуже розгалужені мітохондрії. Таку ж картину було виявлено в поперечносмугастих м'язах пацюків. Велетенські поодинокі Мх були описані для одноклітинних зелених водоростей. Звичайно Мх скупчуються поблизу тих ділянок цитоплазми, де виникає потреба в АТФ. Так, у скелетних м'язах Мх знаходяться поблизу міофібрил.

Мітохондрії обмежені двома мембранами (рис. 24, табл. 3). Зовнішня мітохондріальна мембрана відмежовує мітохондрії від гіалоплазми. Майже завжди вона має різні контури, не утворюючи опуклостей або складок, її товщина близько 7 нм, вона не зв'язана ні з якими іншими мембранами цитоплазми і замкнена сама у собі, утворюючи мембранний мішок. Зовнішню мембрану від внутрішньої відокремлює міжмембранна порожнина завширшки 10–20 нм. Внутрішня мембрана (товщина якої 7 нм) обмежує власне внутрішній вміст мітохондрії, її матрикс, або мітоплазму. Характерною особливістю внутрішніх мембран є їх здатність утворювати численні вирости всередину мітохондрій. Вирости мають вигляд гребенів або крист, відстань між мембранами в кристі становить 10–20 нм. Орієнтація крист стосовно довгої осі мітохондрій різна для різних клітин. Може бути:

перпендикулярна орієнтація крист (клітини печінки, нирок); повздожне розташування крист (серцевий м'яз); трубчасті кристи (у найпростіших, одноклітинні водорості, вищі рослини); хвильові кристи (амеба). Матрикс Мх має тонкозернисту гомогенну будову, у ньому виявляються тонкі нитки (2–3 нм) і гранули (15–20 нм). Нитки матриксу Мх – це молекули ДНК, а маленькі гранули – мітохондріальні рибосоми. На поверхні кристи внутрішньої мембрани містяться дрібні сферичні частинки, що мають голівку ($d = 8-9$ нм) та ніжку ("грибоподібні тільця"). Сферичні частинки мають АТФазну активність. АТФ утворюється в результаті процесів окислення органічних речовин і фосфорілювання АДФ. У клітинах процеси окислення й накопичення енергії, яка вивільняється в результаті цього процесу, проходять у декілька етапів. Як початкові субстрати використовуються різноманітні вуглеводи, жирні кислоти, амінокислоти. Основним джерелом для отримання енергії клітиною є глюкоза.

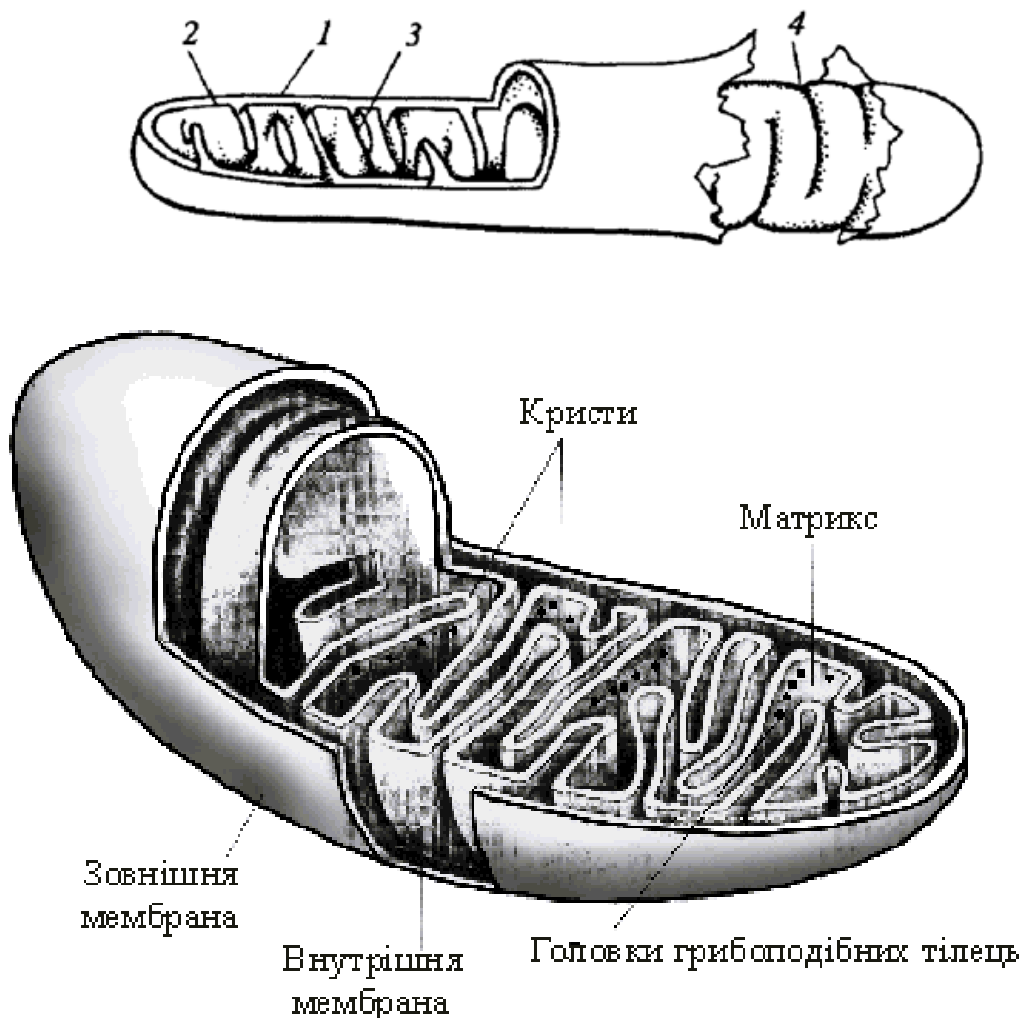


Рис. 24. Загальна організація мітохондрій:
 1 – зовнішня мембрана; 2 – внутрішня мембрана;
 3 – кристи; 4 – місця в'ячування

ДНК мітохондрій – замкнена, кільцова, двоспіральна молекула. Розмір молекули ДНК у людини складає 16 569 пар нуклеотидів (в 105 разів менше, ніж ДНК в ядрі), а у рослин 370 000 пар нуклеотидів. Порушення структури ДНК може призводити до розвитку мітохондріальних хвороб.

Отже, основними функціями мітохондрій є:

- 1) утворення АТФ;
- 2) синтез білка;
- 3) специфічний синтез (стероїдних гормонів);
- 4) накопичення іонів;
- 5) здатність накопичувати продукти екскреції.

Таблиця 3

Морфо-функціональна організація мітохондрій

<i>Структура мітохондрій</i>	<i>Склад</i>	<i>Функції</i>
Зовнішня мембрана	Близько 20 % всього білка мітохондрій. Ферменти ліпідного обміну	Транспорт. Перетворення ліпідів на проміжні метаболіти
Міжмембранний простір	Ферменти, які використовують АТФ для фосфорилування інших нуклеотидів	Транспорт
Внутрішня мембрана	Ферменти дихального ланцюга, цитохроми, сукцинатдегідрогеназа. Трансбілки	Створення електрохімічного протонного градієнта. Перенесення метаболітів у матрикс і з нього
Субмітохондріальні частинки	АТФ-синтетаза	Синтез і гідроліз АТФ
Матрикс	Ферменти (крім сукцинатдегідрогенази). ДНК, РНК, рибосоми, ферменти, що беруть участь в експресії геному мітохондрій	Цикл лимонної кислоти, перетворення пірувату, амінокислот і жирних кислот на ацетил-коензим А. Реплікація, транскрипція, трансляція

Перший етап енергетичного обміну (підготовчий) проходить, як правило, поза клітиною в процесі травлення, коли складні органічні сполуки розщеплюються на більш прості: білки – на амінокислоти, полісахариди – на моносахариди, жири – на гліцерин і жирні кислоти. Цей процес супроводжується виділенням порівняно невеликої кількості енергії, яка розсіюється у вигляді тепла.

На другому етапі речовини, які утворилися під час підготовчого етапу, включаються в подальший процес розщеплення. Окислення вуглеводів відбувається в гіалоплазмі і не потребує участі кисню. Тому воно називається анаеробним окисленням, або гліколізом. У результаті гліколізу глюкоза розпадається до тріоз, при цьому витрачаються 2 молекули АТФ і синтезується 4 молекули АТФ, що в кінцевому результаті клітина "заробляє" всього 2 молекули АТФ. У енергетичному відношенні цей процес малоефективний, тому із 680 ккал, що містяться в зв'язках одного моля глюкози, вивільняється менше 10 % енергії. Незважаючи на низький енергетичний вихід, анаеробне окислення – "гліколіз" – широко використовується в природі. Він є основним постачальником енергії для багатьох мікроорганізмів, клітин вищих організмів на ранніх стадіях ембріонального розвитку, для багатьох пухлинних клітин. Еритроцити ссавців, наприклад, одержують всю необхідну енергію завдяки гліколізу, оскільки у них немає мітохондрій.

Третій етап – повне або кисневе розщеплення – відбувається вже безпосередньо в Мх. Тріози, що утворилися в результаті гліколізу, і в першу чергу піровиноградна кислота, потрапляють у мітоплазму. При цьому відбувається використання енергії розщеплення всіх хімічних зв'язків, що призводить до виділення CO_2 , до використання O_2 і синтезу великої кількості АТФ. Ці процеси пов'язані з окислювальним циклом трикарбонових кислот і з дихальним ланцюгом переносу електронів, де відбувається фосфорилування АДФ і синтез молекул АТФ. У циклі трикарбонових кислот (цикл Кребса, або цикл лимонної кислоти) піровиноградна кислота спочатку втрачає молекулу CO_2 і, окислюючись до ацетату, сполучається з коферментом А. Потім ацетилкоензим А, сполучаючись з оксалацетатом, утворює лимонну кислоту. Після цього відбувається цикл окислення лимонної кислоти до чотиривуглецевого оксалацетату, знову зв'язується з ацетилкоензимом А і потім цикл повторюється. При цьому окисленні виділяється дві молекули CO_2 , а електрони, що вивільнилися при окисленні, переносяться на акцепторні молекули коферментів (НАД – нікотинамідаденіндинуклеотид), які залучають їх у подальший ланцюг переносу електронів. З цього випливає, що в циклі трикарбонових кислот немає самого синтезу АТФ, а відбувається окислення молекул, перенос електронів на акцептори і виділення CO_2 . Вивільнені електрони, акцептовані на коферментах, переносяться в дихальний ланцюг (ланцюг переносу електронів), де з'єднуються з молекулами O_2 , утворюючи молекули води.

Дихальний ланцюг – це головна система перетворення енергії в мітохондріях. До його складу входять два флавопротеїдні ферменти (сукцинат дегідрогеназа і НАД-дегідрогеназа) і чотири цитохроми, негімінове залізо, мідь і кофермент Q. Тут відбувається послідовне окислення і відновлення елементів дихального ланцюга, у результаті вивільняється невеликими порціями енергія. За рахунок цієї енергії в 3-х

ділянках цього ланцюга із АДФ і фосфату утворюється АТФ. Тому говорять, що окислення (перенос електронів) пов'язане з фосфорилуванням ($\text{АДФ} + \text{Ф}_\text{H} \longrightarrow \text{АТФ}$), тобто відбувається процес окислювального фосфорилування.

Мітчел висловив припущення, що енергія, яка виділяється при транспортуванні електронів, запасається у вигляді градієнта протонів на мембрані. На зовнішній поверхні внутрішньої мембрани Мх виникає підвищена концентрація позитивно заряджених іонів водню. Електрони переправляються на внутрішній бік мембрани Мх, де вони сполучаються з молекулами кисню: $\text{O}_2 + \text{e} \longrightarrow \text{O}_2^-$. Аніони (O_2^-) нагромаджуються в мітоплазмі. Як результат – зростає різниця потенціалів. У деяких місцях мембрани є молекули ферменту, який синтезує АТФ (АТФ-синтетаза). У молекулі ферменту є канал, через який можуть проходити катіони H^+ . Це відбувається, коли різниця потенціалів досягає критичного рівня (200 мВ). Протони проштовхуються через канал і взаємодіють з аніонами O_2^- . Енергія використовується на синтез АТФ. $4\text{H}^+ + 2\text{O}_2 \longrightarrow 2\text{H}_2\text{O} + \text{O}_2$. Сумарне рівняння можна записати так:

$2\text{C}_3\text{H}_6\text{O}_3 + 36\text{H}_3\text{PO}_4 + 6\text{O}_2 + 36\text{АДФ} \longrightarrow 6\text{CO}_2 + 42\text{H}_2\text{O} + 36\text{АТФ} + 2600 \text{ кДж}$,
з яких 1440 кДж (40 x 36) акумулюється в АТФ, а 1160 кДж виділяється у вигляді тепла.

При порівнянні безкисневого і кисневого етапів можна побачити, що кисневий значно ефективніший. Кількість виділеної й акумульованої енергії значно більша, ніж при безкисневому розщепленні. У сумі обидва процеси розщеплення приводять до акумуляції 1520 кДж енергії, яка зосереджується в 38 молекулах АТФ.

6.2. Походження мітохондрій, їх роль у цитоплазматичній спадковості

Питання про виникнення Мх у клітині не розв'язано остаточно ще й досі. Мх утворюються шляхом росту і ділення попередніх Мх. Це вперше було висловлено Альтманом у 1893 році, який описав Мх під терміном "біобласти". З допомогою цейтраферної зйомки вдалося спостерігати прижиттєве ділення, фрагментацію довгих Мх на більш короткі. В електронний мікроскоп спостерігали ділення при утворенні перетинок або перетяжок (у клітинах печінки), або брунькуванням.

Виявилось, що мітохондрії мають повну систему синтезу білків: є своя специфічна ДНК, на якій синтезуються специфічні мітохондріальні РНК; є свої рибосоми, в яких відбувається синтез білка. Специфічність цієї автосинтетичної системи і її автономність полягає в тому, що вона відмінна від такої ж системи самої клітини.

Загальна кількість ДНК мітохондрій невелика – 0,1–0,2 % від ДНК клітинного ядра. Мітохондріальні ДНК – невеликі, циклічні молекули, не

зв'язані з білком. У цьому вони дуже подібні до молекул ДНК бактерій і різко відрізняються від ядерної ДНК. Відрізняються мітохондріальні ДНК від ядерних і за нуклеотидним складом (частіше це ДНК, збагачені Г і Ц), і послідовністю нуклеотидів. Вони не гібридизуються повністю з ДНК ядра. Синтез мітохондріальної ДНК незалежний від синтезу ДНК ядра: він здійснюється всередині мітохондрій і часто не збігається в часі з синтезом ядерної ДНК. У матриксі Мх відбуваються процеси синтезу РНК на матрицях їх ДНК. У Мх виявлені всі типи РНК: інформаційна, транспортна і рибосомна. Рибосоми мітохондрій – це 70S рибосоми (30S і 50S субодиниці) в рослинній, а в Мх тварин – маленькі рибосоми (біля 50S). Це може означати, що незалежна будова і функціонування системи білкового синтезу Мх відродили гіпотезу про ендосимбіотичне походження мітохондрій, згідно з якою Мх являють собою організми типу аеробних бактерій, що знаходяться в симбіозі з анаеробною еукаріотичною клітиною. Ця ідея була висловлена ще Альтманом в його теорії "біобластів". Припускається, що на зорі еволюції відбулось проникнення шляхом фагоцитозу в клітину-господаря, що живе за рахунок анаеробних процесів гліколізу, прокаріотичного симбіонта, у якого були наявні ферменти циклу Кребса і ферменти окислювального фосфорилування. У подальшому в процесі еволюції відбувалося не тільки закріплення цього "союзу", а й перебудова його. При цьому Мх втратили частину генетичного матеріалу, вони перетворилися на структури з обмеженою автономією. Малі розміри ДНК мітохондрій не можуть кодувати синтез всіх мітохондріальних білків, а тільки частину.

6.3. Пластиди: будова та функції

Пластиди – це двомембранні органоїди, що зустрічаються у фотосинтезуючих еукаріотичних організмів (вищі рослини, нижчі водорості, деякі одноклітинні організми).

У вищих рослин знайдений цілий набір різноманітних пластид (хлоропласти, лейкопласти, амілопласти, хромопласти), які являють собою низку взаємоперетворень одного виду пластид на інший.

Пропластиди знаходяться в ембріональних клітинах промеристеми і меристеми. *Етіопласти* утворюються з пропластид у разі затримки їх розвитку через відсутність освітлення. *Лейкопласти* – безбарвні пластиди, які поділяються на *акілопласти* (синтезують і нагромаджують крохмаль), *протеїнопласти* (синтезують та відкладають протеїни), *олеопласти* (синтезують і нагромаджують олії). *Хромопласти* – забарвлені пігментами каротиноїдами. *Хлоропласти* – зелені пластиди, в яких відбувається фотосинтез.

Основною структурою, яка здійснює фотосинтетичні процеси, є хлоропласт. Будова хлоропласта нагадує будову мітохондрій. Це структури видовженої форми завширшки 2–4 мкм, завдовжки 5–10 мкм. У зелених водоростей може бути один хлоропласт – хроматофор, на клітину вищих рослин припадає 10–30 хлоропластів.

Хлоропласти (Хл) – це структури, обмежені двома мембранами – зовнішньою і внутрішньою (рис. 25). Вони мають товщину ~ 7 нм, відокремлені між собою міжмембранним проміжком – 20–30 нм. Внутрішня мембрана Хл утворює складчасті вирости всередину матрикса, або строми. У зрілому хлоропласті вищих рослин помітні два типи внутрішніх мембран: а) мембрани, що утворюють плоскі, протяжні маленькі строми; б) мембрани тілакоїдів, плоских дископодібних вакуолей або мішків. Найчастіше ламели строми всередині хлоропласта лежать паралельно одна одній і не утворюють купки, що нагадує стовпчик монет, які називаються гранами. Кількість тілакоїдів на одну грану різна: від декількох штук до 50 і більше. Кількість гран у хлоропластах вищих рослин може досягати 40–60.

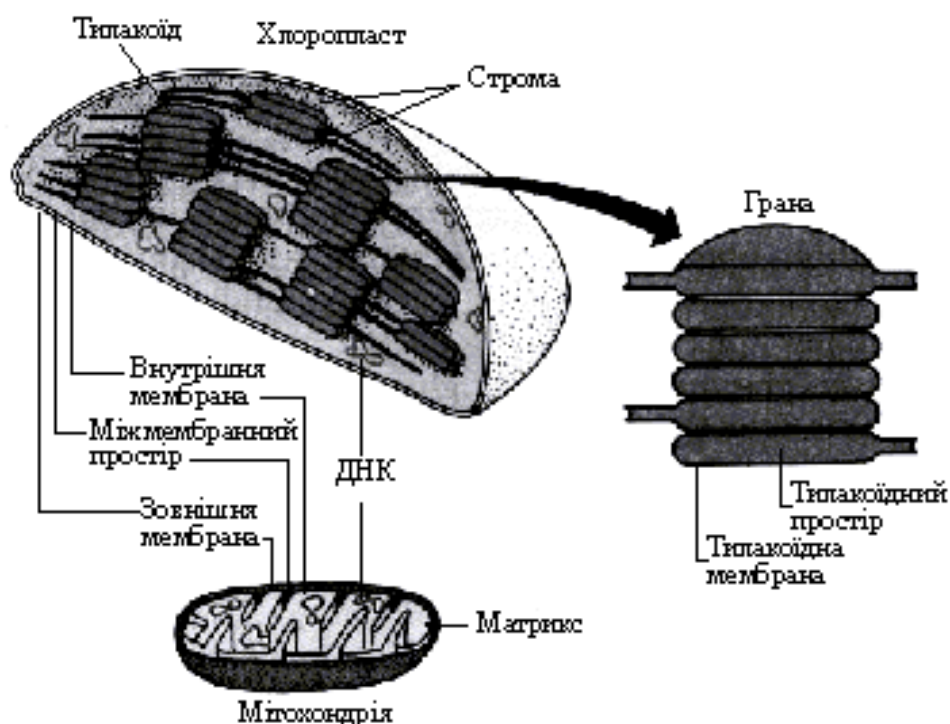


Рис. 25. Схема будови хлоропласта

У матриксі (стромі) хлоропластів виявлені молекули ДНК, рибосоми; там же відбувається первинне відкладання запасного полісахариду, крохмалю, у вигляді крохмальних зерен. ДНК пластид кодує від 100 до 150 білків.

Функції хлоропластів. У хлоропластах відбуваються фотосинтетичні процеси, що приводять до зв'язування вуглекислоти й синтезу цукрів і до виділення кисню. Характерним для Хл є наявність у них пігментів, хлорофілів, які надають забарвлення зеленим рослинам. При участі хлорофілу зелені рослини поглинають енергію сонячного світла і перетворюють її на хімічну. Енергія світла (фотони) збуджує молекули хлорофілу. Електрони атома магнію в молекулі хлорофілу переходять на більш високий енергетичний рівень, маючи потенційну енергію. Частина електронів відразу

повертається на своє місце, випромінюючи енергію у вигляді тепла. Проте значна частина електронів передає енергію хімічним сполукам для фотохімічних процесів. Фотосинтез – це складний, багатоступінчастий процес, який відбувається в дві стадії: світлову і темнову.

Світлова стадія відбувається тільки на світлі, пов'язана з поглинанням світла хлорофілами і з проведенням фотохімічної реакції (реакція Хілла). У результаті світлової фази відбувається фосфорилування, синтез АТФ із АДФ і фосфату з використанням ланцюга переносу електронів, вивільняється кисень, а також відбувається відновлення кофермента НАДФ в НАДФ·Н₂, яке утворюється при гліколізі й іонізації води. Усі пігменти фотосинтезу і ферменти первинних світлових реакцій локалізуються в гранах. Так само, як у мембранах мітохондрій, з боку матрикса хлоропластів на мембранах тілакоїдів містяться сферичні молекули ферменту, який синтезує АТФ (АТФ-синтетаза).

У темновій фазі (відбувається на світлі і в темряві, але світло не потрібне) за рахунок відновленого НАДФ і енергії АТФ відбувається відновлення атмосферного СО₂ і сполучення його з воднем, що призводить до утворення вуглеводів. Цей процес фіксації СО₂ і утворення вуглеводів складається з багатьох етапів, у яких бере участь велика кількість ферментів.

Біохімічні дослідження показали, що ферменти, які беруть участь у темнових реакціях, містяться у матриксі хлоропластів, але ферменти, що каталізують включення СО₂, розташовані на поверхні тілакоїдів.

6.4. Походження пластид і їх утворення

Ще в кінці минулого століття було досліджено, що у нитчастої водорості спірогіри ділення клітин при вегетативному розмноженні супроводжується діленням їх хроматофора шляхом перетяжки.

У одноклітинній зеленій водорості хламідомонади при безстатевому розмноженні після ділення ядра починається стадія подвоєння піреноїда, а потім перешнурівка велетенського хроматофора на дві частини, кожна потрапляє в одну з дочірних клітин і наростає до початкових розмірів.

У матриксі хлоропластів виявлені ДНК, різні типи РНК і рибосоми. ДНК хлоропластів різко відрізняються від ДНК ядра. ДНК хлоропластів – циклічна або лінійна молекула завдовжки 30–40 мкм, молекулярна вага 1–2x10⁸ дальтон. У одному хлоропласті може бути багато копій ДНК. Тривалість циклу і швидкість реплікації ядерної і хлоропластної ДНК не збігається. ДНК хлоропластів відрізняється нуклеотидним складом від ядерної ДНК, вона також не знаходиться у комплексі з гістонами. Всі ці характеристики ДНК хлоропластів близькі до характеристик ДНК прокариотичних клітин.

На ДНК хлоропластів синтезуються всі види РНК (інформаційна, трансферна, рибосомна). ДНК хлоропластів кодує рРНК, що входить до складу рибосом цих пластид, які належать до прокариотичного 70S типу.

Як і у випадку мітохондрій, виявляється існування особливої системи синтезу білка, що відрізняється від такої ж у клітині. Усе це призвело до формування теорії симбіотичного походження хлоропластів. Хлоропласти виникли завдяки об'єднанню клітин – гетеротрофів з прокаріотичними синьо-зеленими водоростями. Але користь цієї теорії – цікава подібність з основними їх функціональними особливостями, і в першу чергу, із здатністю до фотосинтетичних процесів.

Велика подібність структури й енергетичних процесів у бактерій, мітохондрій, з одного боку, та синьо-зелених водоростей і хлоропластів, з іншого, є вагомим аргументом на користь теорії симбіотичного походження цих органел (рис. 26).

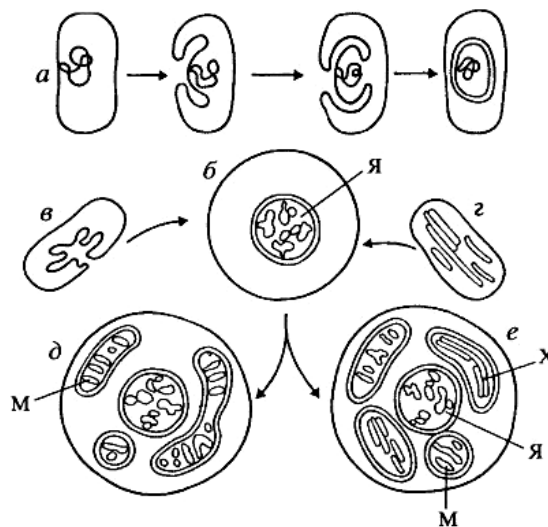


Рис. 26. Гіпотетична схема симбіотичного походження еукаріотичних клітин: а – утворення клітинного ядра із нуклеотида у гетеротрофній клітині; б – утворення багатохромосомного ядра за рахунок злиття клітин; в – прокаріотична гетеротрофна клітина; г – прокаріотична автотрофна клітина; д – еукаріотична гетеротрофна клітина; е – еукаріотична автотрофна клітина; Я – ядро; М – мітохондрія; Х – хлоропласт

Згідно з цією теорією виникнення еукаріотичної клітини відбувається через декілька етапів симбіозу з іншими клітинами. На першій стадії клітини типу анаеробних гетеротрофних бактерій включили в себе аеробні бактерії, що перетворюються на мітохондрії. Паралельно цьому в клітині-господарі прокаріотичний генофор формується у відособлене від цитоплазми ядро. Так могли виникнути гетеротрофні еукаріотичні клітини. Повторні ендосимбіотичні взіємовідношення між первинними еукаріотичними клітинами і синьо-зеленими водоростями призвели до появи в них структур типу хлоропластів. У процесі еволюції такої складової живої системи частина генетичної інформації мітохондрій і пластид мала можливість змінитися, перенестися в ядро або могла втратитися, що призвело до того, що ці клітинні органели, зберігши частину автономії, потрапили під контроль клітинного ядра, яке визначає всі головні клітинні функції.

7. НЕМЕМБРАННІ ОРГАНЕЛИ КЛІТИНИ

7.1. Рибосоми

Рибосоми – органели білкового синтезу, складаються з рРНК і білка. Знаходяться в прокариотичних і еукаріотичних клітинах, за винятком еритроцитів ссавців. Вперше рибосоми були ідентифіковані за допомогою електронного мікроскопа та названі гранулами Паллада. З огляду на масу і поширення розрізняють два види рибосом:

- малі рибосоми, які містяться в прокариотах, а також в пластидах і мітохондріях еукаріот; мають масу в середньому близько $2,5 \times 10^6$ дальтонів (Da) і постійну седиментації Сведберга 70S; вони не прикріплені до мембран; мають діаметр 15 нм;

- великі рибосоми, які містяться в цитоплазмі клітин еукаріотичного типу; маса становить $4,8 \times 10^6$ Da, постійна седиментації 80S; діаметр близько 22 нм; звичайно асоційовані з мембранами ендоплазматичної сітки і складають разом з нею гранулярну ендоплазматичну сітку.

Рибосоми в еукаріот синтезуються в ядерці. Матрицею для рРНК є ділянки ДНК. Етапи утворення рибосом:

1) *еосом* утворюються на початковому етапі, коли в ядерці на ДНК синтезується лише рРНК;

2) *неосом* – комплекси рРНК-білок, які дозрівають, і як готові субодиниці потрапляють у цитоплазму, де за участю Mg^{2+} на іРНК з'єднуються і формують зрілі рибосоми;

3) *зрілі рибосоми*.

У прокариот рибосоми утворюються в цитоплазмі внаслідок простої агрегації компонентів.

Структурна організація рибосом усіх названих груп принципово однакова. Рибосома складається з двох субодиниць: великої і малої (рис. 27). У рибосомах еукаріот вони мають константу седиментації Сведберга 60S і 40S. У нативному вигляді не всі субчастини з'єднуються в цілі рибосоми, а знаходяться в динамічній рівновазі: 80S, 60S + 40S. У рибосом 70S прокариотів ці субодиниці мають константи седиментації 50S і 30S. Безпосередє збирання рибосоми відбувається лише в момент роботи. Рибосоми 70S і 80S відрізняються за стабільністю: 70S починають дисоціювати раніше, ніж 80S.

Рибосоми містять 40–60 % рРНК і 60–40 % білка. У рибосомах знаходиться близько 80–90 % всієї РНК клітини. Кожна субодиниця містить по одній або дві молекули рРНК у вигляді клубка чи тяжа, щільно упакованого білками, створюючи рибонуклеопротеїд (РНП). При зниженні концентрації іонів Mg^{2+} в розчині може настати зміна конформації РНК і розгортання тяжа. Крім цього, в рибосомах виявлені катіони Ca^{2+} (табл. 4).



а б

Рис. 27. Схема будови рибосоми: а – мала субодинаця; б – велика субодинаця

Таблиця 4

Міжмолекулярна характеристика рибосом

Об'єкт	Коефіцієнт седиментації повної рибосоми та її субодинаць	Кількість молекул РНК на субодинацю	Молекулярна маса РНК, Да	Коефіцієнт седиментації РНК	Кількість білкових молекул на субодинацю	
Рибосоми прокаріотів	70S $\left\{ \begin{array}{l} \rightarrow 30S \\ \rightarrow 50S \end{array} \right.$	1	$0,56 \cdot 10^6$	16S	21	
		2	$1,2 \cdot 10^6$ $4,0 \cdot 10^4$	23S } 5S }	34	
Рибосоми еукаріотів	80S $\left\{ \begin{array}{l} \rightarrow 40S \\ \rightarrow 60S \end{array} \right.$	1	$0,6 \cdot 10^6$	18S	Всього біля 80	
		3	$1,6 \cdot 10^6$ $4,0 \cdot 10^4$ $4,5 \cdot 10^4$	28S } 5S }		
				5,8S		

Рибосомальні РНК мають характерну вторинну структуру, яка створюється за рахунок особливих ділянок – шпильок, утворених комплементарно зв'язаними нуклеотидами. До складу рибосом входять поліаміни (діамінопропан, кадаверин, путресцин). Структурні білки рРНК мають лужні властивості, містять основні амінокислоти, а ферментативні – кислі.

Під час синтезу білка одну молекулу іРНК можуть транслювати декілька рибосом. Рибосоми, які зв'язані з однією молекулою іРНК, утворюють *полірибосому (полісому)*. Нетранслюючі, непрацюючі рибосоми постійно обмінюються субодинацями. Полісоми можуть знаходитись у вільному стані в цитоплазмі, а також можуть бути зв'язаними з мембранами гранулярної ЕС або із зовнішньою мембраною ядерної оболонки. Розмір полісом визначається довжиною молекули іРНК. Для тваринних клітин показано, що з мембраною контактує безпосередньо велика субодинаця. Впливи на рослинні організми несприятливих умов зовнішнього середовища викликає руйнування полісом.

Рибосоми виявлені також в мітохондріях і пластидах.

Кількість рибосом (полісом) залежить від метаболічної активності клітини. Особливо багато полісом у клітинах, які швидко діляться, та в таких, що продукують велику кількість білків на експорт. Їх кількість у таких клітинах може досягти 50 тисяч, що становить близько 25 % маси всієї клітини (наприклад, у печінковій клітині).

Основною функцією рибосом є трансляція, тобто зчитування коду іРНК і збирання поліпептиду.

Розміщені вільно в гіалоплазмі полісоми синтезують білок для потреб самої клітини. Прикріплені до мембран гранулярної ендоплазматичної сітки полісоми синтезують білок на експорт для екзоцитозу, тобто виведення його за межі клітини. При рості молодих клітин кількість рибосом збільшується. У процесі метаболізму білки цитоплазми постійно оновлюються, синтезуючись на полісомах. Рибосоми здійснюють також синтез спеціальних білків, таких як гемоглобін у попередників еритроцитів.

7.2. Центросома

Центросома – органела, що забезпечує розходження хромосом при поділі клітини; належить до органел, побудованих за мікротубулярним типом. Центросома виявлена в усіх клітинах тварин, за винятком яйцеклітин, у вищих рослинах вона відсутня. У клітині, яка не готується до поділу, центросома знаходиться біля ядра і складається з двох сформованих **центріолей**, які називаються **диплосомою** (рис. 28). Диплосома оточена безструктурним або тонковолокнистим матриксом – центросферою. Під світловим мікроскопом центріоля має вигляд порожнистого циліндра діаметром близько 200 нм і завдовжки 500 нм. Побудована з білків з незначною кількістю ДНК і РНК.

Стінку центріолі формує віночок мікротрубочок (мікротубул), 9 груп по 3 мікротрубочки (9 триплетів), розміщених по колу і занурених у тонковолокнисту речовину (рис. 28, а). Систему мікротрубочок можна описати формулою $(9 \times 3) + 0$, підкреслюючи відсутність мікротубул в центральній частині центріолі, як це завжди буває у війках чи джгутиках. Крім мікротубул, у склад центріолі входять ще ручки, які з'єднують триплету. Ручки побудовані з білка динеїну, який має аденозинтрифосфатазну активність і виконує функцію забезпечення рухової діяльності центріолей. Навколо центріолі знаходиться перицентріолярні тільця (сателіти).

Центросома міняється в зв'язку з функцією та підготовкою до її виконання. У *постмітотичному*, або *пресинтетичному* (G_1), періоді інтерфази (після поділу клітин) клітина містить дві центріолі (диплосому); в *синтетичному періоді* (S) настає реплікація центріолей; у *постсинтетичному*, або *премітотичному*, періоді (G_2) зникають перицентріолярні сателіти, біля кожної материнської утворюється дочірня центріоля, дещо коротша, розміщена перпендикулярно до материнської. Отже, перед мітозом (у G_2 періоді) клітина містить дві пари центріолей. Від метафази до телофази структура обох центріолей не змінюється значним чином. При

переході в інтерфазу материнська і дочірня центріолі втрачають взаємну перпендикулярну орієнтацію і розходяться на незначну відстань.

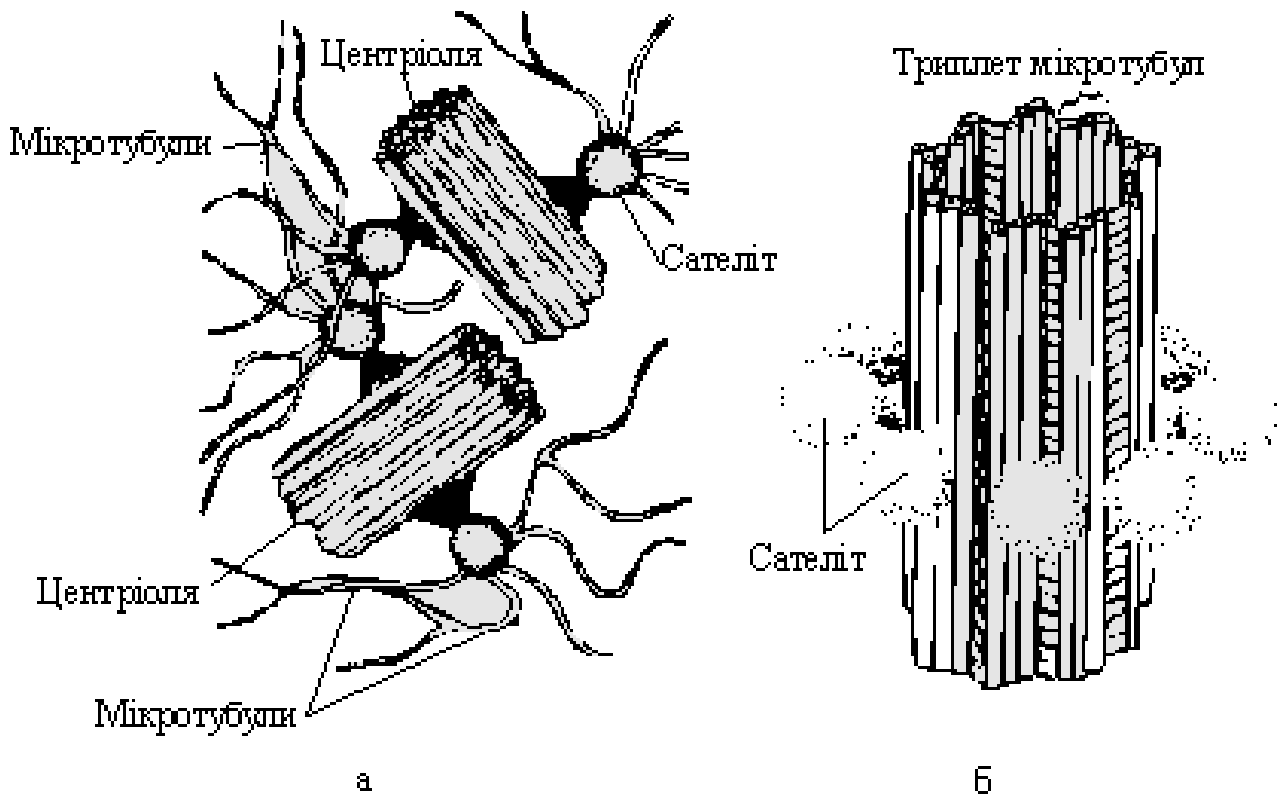


Рис. 28. Центросоми (диплосоми) (а) і будова центріолі (б).

Центросома (а) утворена парою центріолей, розташованих у взаємоперпендикулярних площинах. Кожна центріоля (б) складається з 9 триплетів мікротубул, зв'язаних одна з одною. З кожним триплетом за допомогою ніжок з'єднані сателіти, від яких відходять мікротубули

Функції центросоми – утворення мітотичного веретена (веретена поділу), побудованого з мікротрубочок. Поблизу пари центріолей лежить маленька структура – *центр організації мікротрубочок*, звідки відходять у метафазі мікротрубочки мітотичного веретена. У складі мітотичного апарату виділяють три різновиди мікротрубочок: полюсні, кінетохорні і "нитки саява". Кінетохорні мікротрубочки відіграють важливу роль у процесах прометафазного й анафазного переміщення хромосом.

7.3. Спеціальні органели

Спеціальні органели властиві лише для окремих високоспеціалізованих певним чином клітин. Розрізняють фібрилярні та мікротубулярні типи спеціальних органел (табл. 5).

Таблиця 5

Фібрилярні та мікротубулярні типи спеціальних органел

Фібрилярний тип		Мікротубулярний тип	
<i>Міофібрили</i> (м'язові клітини і волокна)	Різновиди міофібрил і мікрофіламентів; побудовані з товстих (міозинових) і тонких (актинових)	<i>Війки</i> (апикальні полюси миготливого епітелію, який вистеляє повітропровідні шляхи)	В основі їх будови є віночок мікротрубочок – найчастіше 9 дублетів (9 груп по 2 мікротрубочки), розміщених по колу, і в центрі дві окремі мікротрубочки. Будову їх визначають формулою $(9 \times 2) + 2$
<i>Тонкофібрили</i> (епітеліальні клітини шкіри)	протофібрил, або міофіламентів	<i>Джгутики</i> (хвостики сперматозоїдів)	
<i>Нейрофібрили</i> (нейрони)			

7.4. Включення

Включення – непостійні утвори в цитоплазмі, представлені у вигляді гранул, крапельок чи кристаликів, які служать для забезпечення життєдіяльності клітини або з'являються в результаті її функціонування. Їх поділяють на групи (табл. 6):

Таблиця 6

Різні групи включень

1	2
Трофічні	Білкові включення; частіше містяться в рослинах (алеїрнові зерна в клітинах насіння рослин); трофічні включення, що містять вуглеводи – гранули полісахариду глікогену в печінці; ліпідні включення – у вигляді крапель, які можуть зливатися в жирових клітинах сполучної тканини
Пігментні	Містять речовини, які мають певне забарвлення (гемоглобін в еритроцитах, гемосидерин – продукт обміну гемоглобіну, який нагромаджується в макрофагах, меланін – чорний пігмент – синтезується і нагромаджується в пігментоцитах шкіри, ліпофусцин ("пігмент старіння") збирається у вигляді мембранних гранул у нервових клітинах)
Секреторні	Міхурці, в яких збираються ферменти, продукти синтезу залозистих клітин (крапельки слини в клітинах слинних залоз, гранули зимогену в клітинах підшлункової залози)

1	2
Екскреторні	Містять непотрібні, а навіть шкідливі продукти метаболізму, які підлягають видаленню з клітини (і з організму) (сечова кислота (у клітинах нирки), жовчні пігменти (у печінкових клітинах))
Специфічні	Виконують особливу роль в клітинах (містять вітамін С в сітчастому шарі кори надниркових залоз, містять кератогалін – білок у зернистому шарі епітелію шкіри, містять елеїдин – білок у блискучому шарі епітелію шкіри)
Неспецифічні	Невластиві живій нормальній клітині (частинки туші при татуванні, включення вугілля, оксиду заліза, кремнію – у клітинах легень)

8. ЯДРО КЛІТИНИ

Кажучи про клітинне ядро, ми маємо на увазі власне ядро еукаріотичних клітин. Їх ядра побудовані складно і різко відрізняються від нуклеоїдів прокаріотичних організмів.

До складу нуклеоїдів (ядроподібних структур) входить поодинокі замкнена, циклічна, або кільцева молекула ДНК, практично позбавлена білків. Таку молекулу ДНК бактеріальних клітин називають *бактеріальною хромосомою*, або *генофором* (носієм генів).

Бактеріальна хромосома не відокремлена мембранами від основної цитоплазми, вона зібрана в компактну ядерну зону – *нуклеоїд*, який можна побачити в світловому мікроскопі після спеціального фарбування або ж в електронний мікроскоп.

Сам термін "ядро" вперше був використаний Броуном 1833 року для позначення кулеподібних постійних структур у клітинах рослин. Пізніше таку ж структуру описали в усіх клітинах вищих організмів.

Клітинне ядро, частіше одне в клітині (є і багатоядерні клітини), складається з:

- ядерної оболонки, що відокремлює його від цитоплазми;
- хроматину;
- ядерця;
- каріоплазми (або ядерного соку).

Ці чотири основні компоненти зустрічаються практично в усіх еукаріотичних клітинах, що не діляться, одно- або багатоклітинних організмів. Форма ядер різноманітна і в низці випадків відповідає формі клітини. В округлих клітинах ядра округлі, у витягнутих – витягнені (наприклад, у гладком'язових клітинах). Іноді ядра бувають лопатними або складаються з декількох частинок. Але в деяких випадках у клітин з відростками, наприклад, нервових, ядра, як правило, округлі. Двоядерні клітини – деякі клітини печінки і хрящові клітини, багатоядерні – волокна поперечносмугастого м'яза, клітини сифонних водоростей.

8.1. Хроматин

При спостереженні деяких живих клітин, особливо рослинних або клітин після фіксації і фарбування, всередині ядра виявляються зони щільної речовини, яка добре сприймає різні барвники, особливо лужні. Завдяки такій здатності добре фарбуватися цей компонент ядра одержав назву "*хроматин*". Запропонував цю назву вчений Флемінг у 1880 році. Здатність хроматину сприймати лужні барвники вказує на його кислотні властивості, які визначаються тим, що до складу хроматину входить ДНК у комплексі з білком. Такі ж властивості забарвлення і вмісту ДНК мають і хромосоми, які можна спостерігати під час мітотичного поділу клітин.

У клітинах, що знаходяться в стані спокою (не поділяються), – це інтерфазні клітини – хроматин може рівномірно заповнювати об'єм ядра

або ж розташовуватись окремими скупченнями. Часто хроматин чітко проявляється на периферії ядра (пристінний, примембранний) або знаходиться всередині ядра у вигляді переплетіння достатньо товстих (до 0,3 мкм) і довгих тяжів, які утворюють внутрішньоядерні сітки. У цей час (інтерфаза) хромосоми втрачають свою компактну форму, розпушуються, деконденсуються. Ступінь деконденсації хромосом може бути різний в ядрах різних клітин. Коли хромосома або її ділянка повністю деконденсована, тоді ці зони називають **дифузним хроматином**. При неповному розпушенні хромосом можна помітити ділянки конденсованого хроматину (**гетерохроматин**). Виявлено, що ступінь деконденсації хромосомного матеріалу, хроматину, в інтерфазі може відображати функціональне навантаження хроматину. Чим більш дифузний хроматин інтерфазного ядра, тим вищі в ньому синтетичні процеси. Максимально конденсований хроматин під час мітотичного поділу клітин, коли він виявляється у вигляді щільних тілець – хромосом. У цей час хромосоми не несуть ніяких синтетичних навантажень, у них не відбуваються включення попередників ДНК і РНК.

Вважають, що хромосоми клітин можуть знаходитись у двох структурно-функціональних станах:

1) робочому, частково або повністю деконденсованому, коли за їх участю в інтерфазному ядрі відбуваються процеси транскрипції, редуплікації;

2) неактивному стані – стані метаболічного спокою при максимальній їх конденсованості, коли вони виконують функцію розподілу і переносу генетичного матеріалу до дочірніх клітин.

У хімічному відношенні препарати хроматину являють собою складні комплекси дезоксирибонуклеопротейдів (ДНП), до складу яких входить ДНК і спеціальні, хромосомні білки – *гістони*. У складі хроматину виявлено також РНК. У кількісному відношенні ДНК, білок і РНК знаходяться як 1:1,3:0,2. ДНК і білок – компоненти однієї структури ДНП, а значення РНК в складі хроматину до кінця не вивчено.

8.1.1. ДНК хроматину

У препараті хроматину на долю ДНК припадає 30–40 %. Ця ДНК є 2–ланцюговою спіральною молекулою, яка подібна чистій виділеній ДНК у водних розчинах. Про це свідчить багато експериментальних даних. Так, при нагріванні розчинів хроматину спостерігається підвищення оптичної щільності розчину, так званий гіперхромний ефект, пов'язаний з розривом міжнуклеотидних водневих зв'язків між ланцюгами ДНК, подібно тому, що відбувається при нагріванні (плавленні) чистої ДНК.

Розмір і довжина молекули ДНК в складі хроматину дуже важливі для розуміння структури хромосоми в цілому. При стандартному виділенні – ДНК хроматину має молекулярну масу 7×10^6 – 9×10^6 , що значно менше молекулярної маси ДНК *E.coli* – до $2,8 \times 10^9$. Пояснюються малі розміри

механічними пошкодженнями ДНК у процесі виділення хроматину. Якщо виділяти ДНК в умовах, які виключають струшування, гомогенізацію та інші впливи, то одержують молекули ДНК дуже великої довжини. Наприклад, є такий метод виділення ДНК. Клітини, які попередньо включали ³H-тимідін у ДНК, лізували в сумішах детергентів, солей і протеолітичних ферментів у спеціально замкнених камерах, стінки яких зроблені з міліпорових фільтрів. Після того, як пройшов процес лізису, вміст камер осаджують на цих фільтрах, при цьому тільки ДНК через велику довжину залишалися на поверхні фільтрів. Потім висушені фільтри покривалися фотоемульсією, експонувались, проявлялись та розглядалися у світловий мікроскоп. Зерна відновленого срібла дозволяли побачити конфігурацію і довжину молекул ДНК.

За цими ауторадіографічними картинами було доведено, що молекула ДНК *E. coli* (її хромосома) представляє собою кільцеву гігантську молекулу довжиною більше 1,2 мм з молекулярною масою до $2,9 \times 10^9$. Таким же методом досліджувалися ДНК із клітин еукаріот. Було виявлено, що довжина індивідуальних лінійних молекул ДНК може сягати сотень мкм і декількох см, від 0,5 мм до 2 см. Наприклад, ДНК дрозофіли має довжину 41×10^9 до 2 см, ДНК дріжджів – $1 \times 10^8 - 10^9$ до 0,5 мм.

Можливо, довгі ДНК являють собою одну молекулу, а не декілька коротких, з'єднаних одна з одною за допомогою білкових зв'язків, як вважалось раніше. Цього висновку дійшли після того, як з'ясувалось, що довжина молекули ДНК не змінюється після обробки препаратів протеолітичними ферментами.

Порівнюючи кількість ДНК на клітину в еукаріотичних організмів, важко вловити будь-які кореляції між ступенем складності організму і кількістю ДНК на ядро. У деяких амфібій в ядрах кількість ДНК більша, ніж у ядрах людини, у 10–30 разів, хоч генетична конструкція людини незрівнянно складніша. Можна припустити, що "збиткова" кількість ДНК у більш низькоорганізованих організмів не пов'язана з виконанням генетичної ролі або число генів повторюється ту або іншу кількість разів. У геномі прокаріотів всі ділянки їх ДНК несуть унікальні послідовності, число і різноманіття яких відображає ступінь їх загальної біологічної організації.

Для ДНК еукаріотичних клітин було доведено, що вона гетерогенна за складом, містить декілька класів послідовностей нуклеотидів:

- 1) ті послідовності, що найчастіше повторюються (10^6 разів), і є складовою частиною фракції сателітної ДНК та не транскрибуються;
- 2) фракція послідовностей, що помірно повторюються ($10^2 - 10^5$), вони є блоками справжніх генів;
- 3) короткі послідовності, які розкидані по всьому геному;
- 4) фракція унікальних послідовностей, що несе інформацію для більшості білків клітини.

Було зроблено припущення, що **сателітна ДНК** може брати участь в упізнанні гомологічних ділянок хромосом при мейозі. За іншими

припущеннями, ділянки з послідовностями, які найчастіше повторюються, відіграють роль розподільників – спейсерів між різноманітними функціональними одиницями хромосомної ДНК, наприклад, між репліконами.

Фракція послідовностей, які повторюються помірно, належить до різнорідного класу ділянок ДНК, що відіграють важливу роль в обмінних процесах.

У цю фракцію входять гени рибосомних ДНК, включаючи ділянки, що відповідають за синтез 28S, 18S, 5S рРНК, які можуть бути повторені у різних видів від 100 до 1000 разів. У цю ж фракцію входять ділянки, що повторюються багато разів, для синтезу всіх транспортних РНК. Деякі структурні гени, що відповідають за синтез певних білків, також можуть бути багаторазово повторені, представлені багатьма копіями. Такими є гени для білків хроматину – гістонів, що повторюються до 400 разів.

Крім того, у цю фракцію входять ділянки ДНК з різними послідовностями (по 100–400 нуклеотидних пар), також багаторазово повторюваними, але розсіяними по всьому геному. Такі ділянки ДНК можуть бути акцепторними або регуляторними ділянками різних генів.

8.1.2. Реплікація ДНК

Молекули ДНК гетерогенні не тільки по ділянках різної нуклеотидної послідовності, а і різноманітні стосовно їх синтетичної активності. Виявлено, що ДНК *E.coli* – це одна велетенська циклічна молекула. На молекулі ДНК наявні декілька точок реплікації.

ДНК хромосом еукаріотичних клітин побудовані за іншим принципом. Після короткого включення ³H-тимідину в інтерфазі мітка, потім у мітозі проявляється одночасно в багатьох хромосомах і без усякого порядку розкидана по довжині кожної з хромосом. Це говорить про те, що в хромосомах еукаріот існує багато місць незалежної реплікації ДНК.

Молекула ДНК еукаріотичних хромосом являє собою лінійну молекулу, яка складається з тандемно (одна за одною) розташованих репліконів різного розміру. Середній розмір реплікону близько 30 мкм. У складі геному людини повинно зустрітись більш ніж 50 000 репліконів, що синтезуються як незалежні одиниці. Ці реплікони мають початкову і термінальну точки синтезу ДНК. Якщо ДНК *E.coli* синтезується за 20–30 хвилин, то синтез ДНК еукаріотичних клітин займає частіше декілька годин. Завдяки полірепліконній будові молекул ДНК весь процес реплікації займає 7–12 годин. У цей період відбувається синтез всієї ядерної ДНК клітини (синтетичний, або S-період). Однак синтез ДНК серед хромосом відбувається асинхронно в тому плані, що починається і закінчується він не в усіх хромосомах одночасно. Тривалість процесу реплікації ДНК в окремих хромосомах не залежить від розміру хромосом. Наприклад, у людини синтез ДНК в довгій першій хромосомі закінчується раніше, ніж у деяких коротких (13, 21 хр.). Це явище відображає міжхромосомну асинхронність синтезу ДНК.

У цілому реплікація – подвоєння хромосом – іде за напівконсервативною схемою (рис. 29). Це було показано Тейлором у 1963 році за допомогою методу ауторадіографії. Корінці бобів *Vicia faba* на короткий час поміщали у середовищі, що містило попередник ДНК, мічений ^3H -тимідином. Потім корінці переносили в середовище, що не містить міченого попередника, і через різні проміжки часу після цього спостерігали за розподілом мітки в хромосомах. Перебуваючи в середовищі без ^3H -тимідину, клітини починали ділення. При цьому в хромосомах при першому діленні клітин мітка виявлялась в обох сестринських хромосомах. У другому клітинному діленні мітку ^3H -тимідину, який включався перед першим поділом, знаходили тільки в одній сестринській хроматиді. Тейлор зробив висновок, що реплікація хромосом аналогічна напівконсервативній реплікації ДНК, тобто хромосомна ДНК відновлюється так, ніби в складі хромосом була лише одна молекула ДНК.

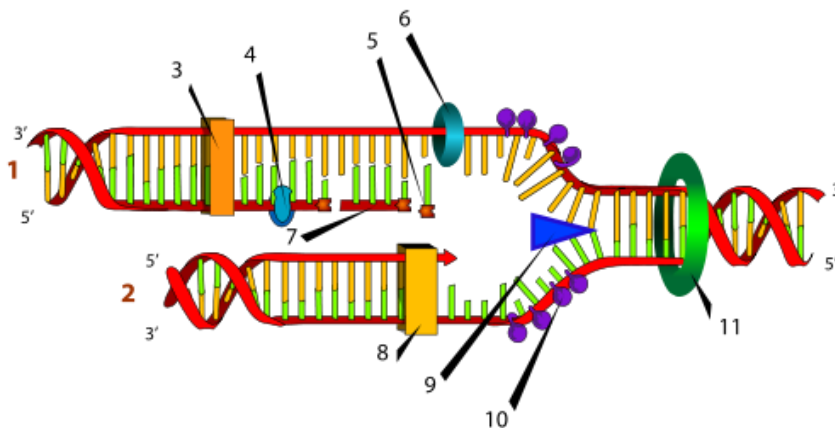


Рис. 29. Схематичне зображення процесу реплікації:

- 1 – ланцюг, що запізнюється; 2 – лідуючий ланцюг; 3 – ДНК-полімераза (*Polα*);
 4 – ДНК-лігаза; 5 – РНК-праймер; 6 – ДНК-праймаза; 7 – фрагмент Оказакі;
 8 – ДНК-полімераза (*Polδ*); 9 – хеліказа;
 10 – одиночний ланцюг із пов'язаними білками; 11 – топоізомераза

8.1.3. Білки хроматину

Фракція білків хроматину складає 60–70% сухої маси. До білків хроматину належать гістони і негістонові білки.

Гістони – це сильнолужні білки, екстраговані з очищеного хроматину за допомогою кислих розчинів або міцних розчинів солей.

Лужність цих білків пов'язана з їх збагаченням основними амінокислотами (головним чином лізином і аргініном). Ці білки не містять триптофан. Препарат сумарних гістонів можна розділити на п'ять фракцій:

- 1) H_1 (англ. histone) – багатий лізином гістон, молекулярна маса 2100;
- 2) H_{2b} – помірно багатий лізином гістон з молекулярною масою 13700;
- 3) H_{2a} – помірно багатий лізином гістон, мол. м. 14500;
- 4) H_4 – багатий аргініном гістон, мол. м. 11300;
- 5) H_3 – багатий аргініном гістон, мол. м. 15300.

H₁ виявляється у 2 рази менше, ніж гістони інших фракцій. Ці п'ять фракцій гістонів присутні практично в усіх клітинах ссавців, плазунів, риб, птахів і рослин.

Гістони, крім H₁, схожі своєю первинною структурою (за послідовністю амінокислот у поліпептидному ланцюгу) незалежно від виду об'єкта.

Численні дані говорять про надзвичайну еволюційну стійкість гістонів, крім H₁, мутації, за якими, мабуть, гинуть організми.

Гістон H₁ найбільш варіабельний порівняно з іншими гістонами. Для молекул гістонів характерний нерівномірний розподіл основних амінокислот уздовж ланцюга: збагачення позитивно зарядженими аміногрупами спостерігається на кінцях білкових ланцюгів. Мабуть, ці ділянки гістонів зв'язуються з фосфатними угрупованнями на ДНК. Менш заряджені центральні ділянки молекул гістонів забезпечують їх взаємодію між собою. Взаємодія між гістонами і ДНК, що призводить до утворення ДНП комплексу, носить іонний характер. Ці зв'язки між ДНК і гістонами можуть бути легко порушені при додаванні в середовище високих концентрацій катіонів (Na⁺, K⁺), відчувається дисоціація цих комплексів.

Гістони синтезуються на полісомах в цитоплазмі, цей синтез починається дещо раніше редуплікації ДНК. Синтезовані гістони мігрують з цитоплазми в ядро, де і зв'язуються з ділянками ДНК. Гістони достатньо метаболічно стабільні. Так, молекула гістону, що ввійшла до складу хроматину, залишається зв'язаною з ДНК протягом приблизно чотирьох клітинних поділів.

Гістони виконують важливі функції і забезпечують специфічну укладку хромосомної ДНК, а також беруть участь в регуляції транскрипції.

Негістонові білки – найгірше охарактеризована фракція хроматину. Негістонові білки – це ферменти, що відповідають за репарацію, редуплікацію, транскрипцію і модифікації ДНК, ферменти модифікації гістонів і інших білків. Частина негістонових білків є специфічними білками-регуляторами, які впізнають певні нуклеотидні послідовності ДНК.

У хроматині міститься від 0,2 до 15 % РНК від вмісту ДНК. До складу хроматину можуть входити ліпіди до 1 % від вагового вмісту ДНК, їх роль залишається невизначеною.

8.1.4. Структурна організація хроматину

Як мітотична, так і працююча, інтерфазна, хромосома в основі своєї будови має елементарну хромосомну фібрилу, молекулу дезоксирибопротеїду (ДНП).

Спостереження над структурою хроматину за допомогою електронного мікроскопа показали, що в препаратах інтерфазного, або мітотичного хроматину, і в складі ядра на ультратонких зрізах завжди видно фібрилярні елементи. Уперше їх виявив 1957 року Х. Рис, який і дав їм назву елементарних хромосомних фібрил. Діаметр фібрил залежить від способу виділення хроматину або від методів обробки ядер. Товщина може бути від 4 до 40 нм, були частіше описані фібрили з діаметром від 10 до 20–25 нм. З чим пов'язана така невизначеність товщини фібрил? В умовах низької

іонної сили розчинів у хроматині виявляються фібрили ДНП з діаметром 20–25 нм. При використанні хелатних агентів, які зв'язують двовалентні катіони (Ca^{2+} , Mg^{2+}), сольові розчини, фіксацією чотирьохокисом осмію виявляються фібрили з низьким діаметром – від 4 до 10 нм.

Якщо виділений хроматин піддавати дії нуклеаз (ДНКаза I, ендонуклеаза), то на певному етапі перетравлення ДНК розщеплюється на фрагменти стандартної довжини (близько 200 нуклеотидних пар), або на ділянки, кратні цій довжині. Такі впорядковані розщеплення пов'язані з доступністю нитки ДНК ферменту не по всій її довжині, а через рівні проміжки в 200 нуклеотидних пар. Було виявлено, що такі короткі відрізки ДНК зв'язані з 9 молекулами гістонів:

- дві молекули гістона H_{2a} ;
- дві молекули гістона H_{2b} ;
- дві молекули гістона H_3 ;
- дві молекули гістона H_4 ;
- одна молекула гістона H_1 .

Вісім гістонів (октомер гістонів) ($2\text{H}_{2a} + 2\text{H}_{2b} + 2\text{H}_3 + 2\text{H}_4$) утворюють основу частинки, яка називається **нуклеосомою**. Гістон H_1 зв'язується з лінкерною ДНК між двома нуклеосомами.

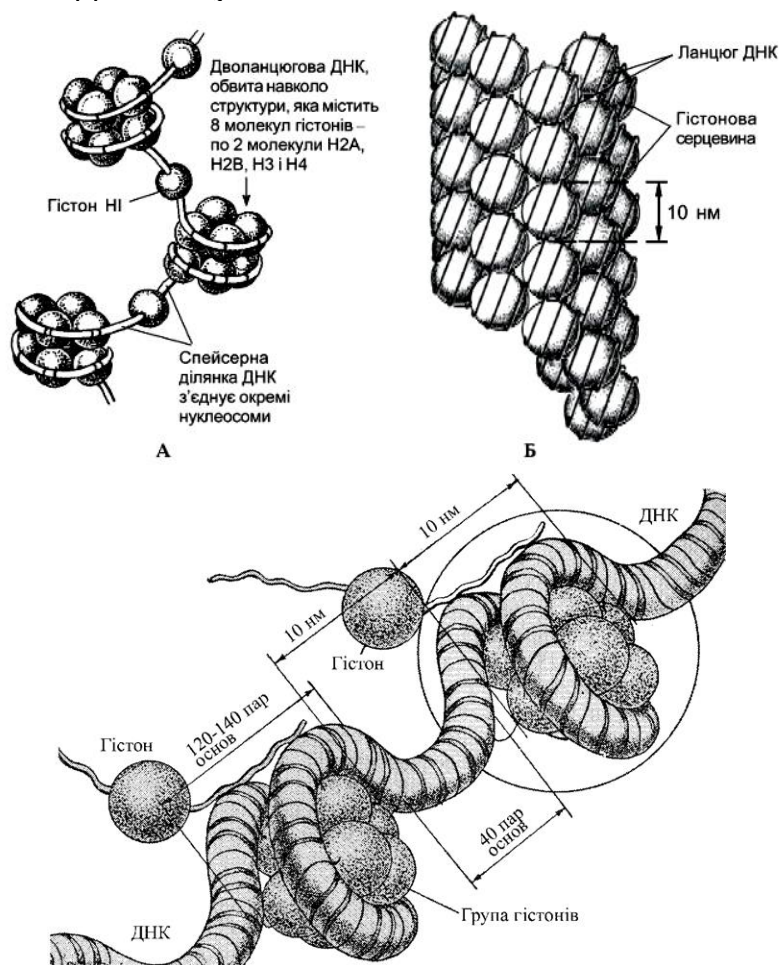


Рис. 30. Схема будови нуклеосоми:
молекула ДНК (1) робить 1,75 оберта навколо кожної білкової молекули (2), яка складається з октамерера гістонів; 3 – сполучна ділянка ДНК між нуклеосомами – "лінкер"

Нуклеосоми мають константу седиментації 10,5S–12S. Нуклеосоми спостерігали в електронний мікроскоп при розвертанні фібрил ДНП у розчинах з низькою іонною силою. При цьому можна бачити глобули розміром близько 100 Å (ангстрем), які лежать рядами у вигляді намистинок, нанизаних на нитку: нитка – ДНК, а намистинки – октамери гістонів, або "серцевини" нуклеосом. Було знайдено, що до складу "серцевини", крім восьми гістонів, входить ділянка ДНК завдовжки близько 140 пар основ, яка укладена спірально у вигляді 1,75 витка по периферії білкового октамера. Остання частина ДНК (близько 60 нуклеотидних пар) утворює так званий "лінкер", або міжнуклеосомну ділянку, що не асоціюється з октамером гістонів (рис. 30). Гістон H_1 зв'язується як з цією "лінкерною" ділянкою, так і з "серцевиною".

При виділенні гістону H_1 структура нуклеосом зберігається. Така структура хроматинових фібрил у вигляді "намистинок на нитці" виявляється в умовах низьких іонних сил і при розтягуванні фібрили.

У розчині ж всі нуклеосоми на фібрилі ДНП зближені за рахунок зв'язування їх гістоном H_1 в одну нитчасту структуру завтовшки близько 100 Å (ангстрем). Рентгеноструктурним аналізом показано, що серцевини нуклеосом мають форму шайб (110 x 110 x 57 Å (ангстрем)). ДНК, яка утворює 1,75 витка на поверхні шайби, не має специфічного складу: будь-яка ДНК, сателітна або унікальна, навіть вірусна, може з чотирма гістонами утворювати нуклеосомну частинку.

Роль нуклеосомних гістонів полягає в утворенні **першого рівня компактизації ДНК** (рис. 30, 31), при цьому відбувається укорочення всієї структури приблизно в 7 разів (200 нуклеотидних пар ДНК нуклеосоми відповідають довжині 680 Е, які укладаються в структуру величиною до 100 Å (ангстрем)). Основний діаметр фібрил ДНП в інтерфазі або в мітотичних хромосомах – 20–30 нм. Як пов'язати з нуклеосомною організацією фібрили ДНП? Нуклеосомна фібрила завтовшки в 10 нм спіралізується й утворює **фібрилу другого порядку** завтовшки 20–30 нм (**соленоїдна модель**). При реконструкції 20 нм фібрили із розвернутої нуклеосомної вдалося реєструвати за допомогою рентгеноструктурного аналізу **спіральний** (суперспіральний) тип укладки ДНП.

У інших експериментах було виявлено, що вихідні 20–30 нм фібрили ДНП виявляють глобулярну будову: складаються зі щільно зближених глобул завбільшки 20–30 нм. Ці глобули були названі **нуклеомерами, наднамистинами**. ДНК в такій "наднамистині" відповідає 8–10 нуклеосомам.

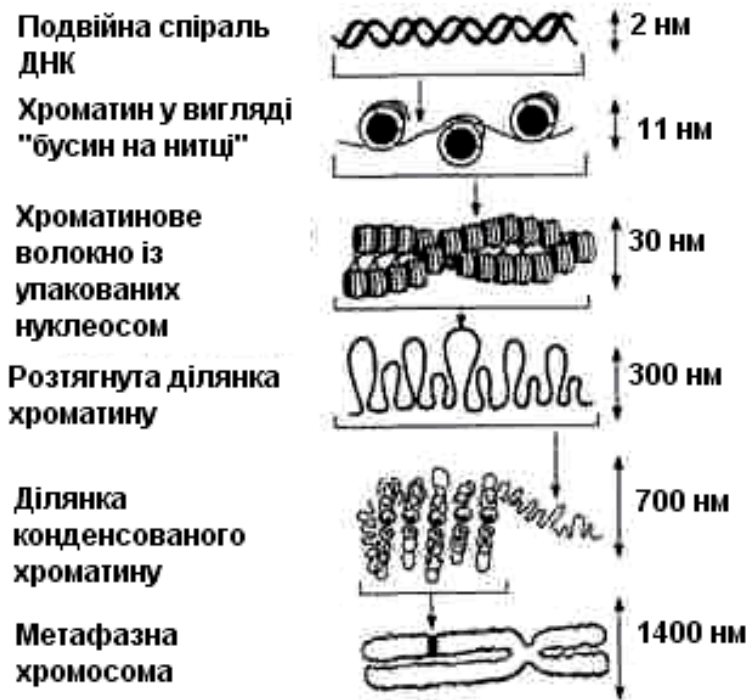


Рис. 31. Схема різних рівней компактизації хроматину: 1 – нуклеосома; 2 – нуклеомер, наднамистина; 3 – хромомер; 4 – хромонема; 5 – хромосома.

Отже, структуру 20–30 нм фібрили ДНП можна показати у такому порядку: 8–10 нуклеосом компонуються в глобули, нуклеомери, між якими розташовані короткі відрізки ДНК, досяжні для ДНКазного розщеплення. Цей рівень компактизації ДНП характерний для неактивного хроматину і мітотичних хромосом.

8.2. Ядерна оболонка

Ядерна оболонка характерна для всіх еукаріотичних клітин. Вона складається з зовнішньої і внутрішньої мембран, розділених перинуклеарним проміжком завширшки від 20 до 60 нм. До складу ядерної оболонки входять ядерні пори. Мембрани ядерної оболонки в морфологічному відношенні не відрізняються від останніх внутрішньоклітинних мембран: товщина до 7 нм і складаються вони з двох осміофільних шарів.

Ядерна оболонка – порожнинний двошаровий мішок, що відокремлює вміст ядра від цитоплазми. Ядерна оболонка має особливість, яка відрізняє її від інших мембранних структур клітини. Це наявність особливих пор в оболонці ядра, які утворюються за рахунок числених зон злиття двох ядерних мембран і являють собою ніби округлі перфорації всієї ядерної оболонки.

Зовнішня мембрана ядерної оболонки у більшості тваринних і рослинних клітин не є ідеально рівна, вона утворює різного розміру випини або вирости у бік цитоплазми. Вирости можуть мати вигляд пухирців або довгих трубчастих утворів.

Внутрішня мембрана контактує з хромосомним матеріалом ядра. У деяких випадках безпосередньо під внутрішньою ядерною мембраною розташований фіброзний або щільний шар ламіна. Зустрічається він не у всіх клітинах.

У ядерній оболонці є ядерні пори. Пори найчастіше утворюються в результаті злиття двох ядерних мембран у вигляді округлих наскрізних отворів, або перфорацій, з діаметром близько 80–90 нм. Так ядерні пори виглядають після фіксації KMnO_4 , який погано зберігає білкові компоненти.

При методі замороження і сколювання в електронний мікроскоп видно, що округлий наскрізний отвір в ядерній оболонці заповнений складноорганізованими глобулярними й фібрилярними структурами. Сукупність мембранних перфорацій і фібрилярних структур називається **комплексом пор ядра**. Компоненти комплексу пор, крім мембран, мають білкову природу: вони руйнуються при дії на них протеолітичних ферментів.

Складний комплекс пор має октагональну симетрію (рис. 32). По межі округлого отвору в ядерній оболонці розташовано три ряди гранул, по 8 штук у кожному: один ряд з боку ядра; другий – з боку цитоплазми; третій – у центральній частині пори. Розміри гранул приблизно 25 нм.

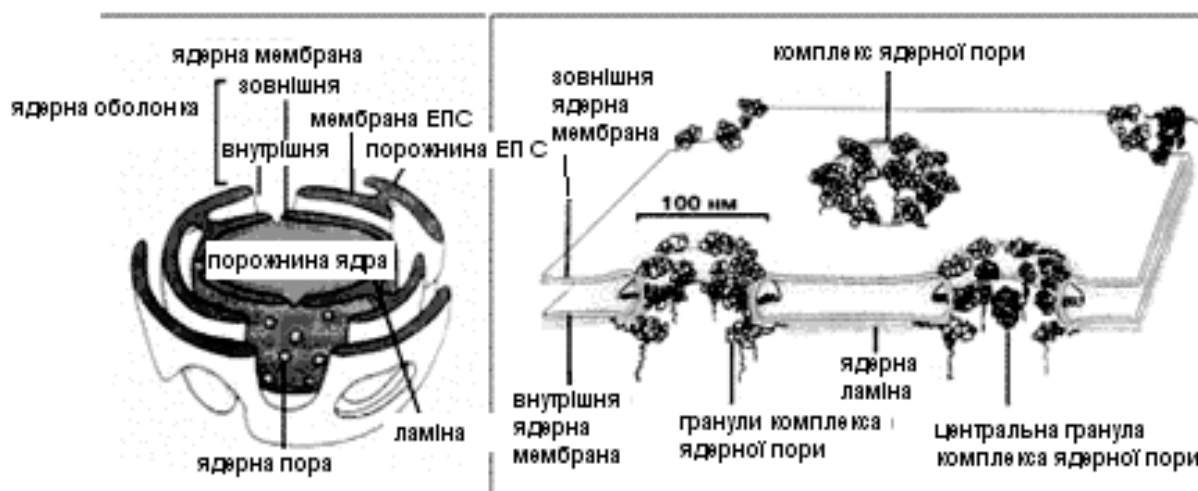


Рис. 32. Можлива схема будови пор:

- 1 – відкрита поря з кільцем зі щільної речовини;
2 – поря з діафрагмою (її наявність поки що дискутується)

Від цих гранул відходять фібрилярні відростки. Такі фібрили, що відходять від периферичних гранул, можуть зливатися в центрі й утворювати перетинку, діафрагму, поперек пори. В центрі отвору пори часто можна бачити так звану **центральну гранулу**. Розміри пор у даної клітини звичайно стабільні, оскільки відносно стабільний розмір ядерних пор клітин різних організмів. Кількість пор залежить від розмірів ядер і від функціональної активності клітин. Чим вищі синтетичні процеси в клітинах, тим більше пор на одиницю поверхні клітинного ядра. Кількість пор може змінюватися протягом клітинного циклу. Перше збільшення кількості пор

спостерігається при реконструкції і рості ядер після мітозу, другий етап збільшення кількості пор відбувається під час синтезу ДНК.

Ядерні оболонки повністю проникні для іонів, речовин малої молекулярної маси, таких, як цукри, амінокислоти, нуклеотиди. Багато білків (ДНКаза, протеази) проникають в ядро досить вільно. Відомо, що гістони й інші негістонові білки після синтезу їх в цитоплазмі мігрують у ядро. Виявилось, що частинки розміром до 14 нм проникають у ядро. Спочатку вони вибірково накопичуються в зоні пор, а потім опиняються всередині ядра. У живій клітині з цитоплазми в ядро вільно переносяться гістони й альбуміни, більш великі молекули в ядро не проникають.

Вважається, що білки молекулярною масою до 70 тис. і розміром не більше 4,5 нм можуть вільно дифундувати через ядерну оболонку. Можливим місцем для транспорту є ядерна пора.

Відомий і зворотний процес – перенос речовин із ядра в цитоплазму. Це транспорт РНК і РНП-частинок, що синтезуються винятково в ядрі. За деякими уявленнями прикладом такого переносу може бути центральна гранула в комплексі пори, яка набуває гантелеподібної форму.

Ще один шлях транспорту речовин з ядра в цитоплазму пов'язаний з утворенням виростів ядерної оболонки, які можуть відокремлюватися від ядра у вигляді вакуолей, вміст їх потім виливається або викидається в цитоплазму.

Існує багато спостережень тісного сусідства ядерної оболонки з іншими мембранними елементами цитоплазми: мітохондріями, з вакуолями апарату Гольджі та ін. Зовнішня ядерна мембрана безпосередньо переходить у мембрани ЕР. Є припущення, що ядерна оболонка – це джерело утворення всіх інших мембран.

8.3. Ядерний матрикс

В 50-х роках увага дослідників, що вивчали будову і хімію клітинних ядер, привернула група негістонових білків, яка одержала назву залишкових білків. Ці білки вивчав І. Б. Збарський, який вважав залишкові білки ядра білками ядерної оболонки. Ці білки залишаються в препаратах ядер після виділення з них хроматинових компонентів за допомогою сольових розчинів і нуклеаз. При такій обробці ядра не втрачають своєї цілісності, незважаючи на практично повну втрату хроматину і мембран. Такі ядра містили до 97 % білка, менше 0,1 % ДНК, 1,2 % – РНК і 1,1 % – фосфоліпідів. Під електронним мікроскопом у таких ядрах виявили: комплекси пор разом з фіброзним периферичним шаром, ядерні фібрили і численні фібрили, які лежать у міжхроматинових районах.

Увесь комплекс цих структур одержав назву **білкового ядерного матрикса**, сюди входять компоненти і ядерної оболонки, і ядерця, і каріоплазми. Матрикс ядра відіграє важливу роль в підтримці загальної структури інтерфазного ядра і бере участь в регуляції синтезу нуклеїнових кислот.

8.4. Ядерце: морфологія, ультраструктура, функції

Ядерце – це найщільніша структура з найбільш високою концентрацією РНК, з високою активністю синтезу РНК. Ядерце – це місце синтезу рибосомальної РНК і утворення рибосом. З препаратів ядерця були виділені РНП-часточки, які за складом РНК і за розмірами можна охарактеризувати як рибосоми.

ДНК ядерця – це навколядерцевий хроматин, або ядерцевий організатор хромосом. Вміст ДНК в ядерцях – 5–12 % від сухої речовини і 6–17 % від усієї ДНК ядра.

Ядерцева ДНК повинна мати високий вміст гуаніну і цитозину, тоді вона зможе бути матрицею для рРНК.

Ультраструктура ядерця буває різноманітною. Часто волокниста або сітчаста структура ядерця замикається в більш або менш щільну дифузну масу. Волокниста частина – нуклеолонема, а дифузна, гомогенна частина – аморфна речовина або аморфна частина.

Основні структурні компоненти ядерця – щільні гранули діаметром 15 нм і тонкі фібрили завтовшки 4–8 нм. У багатьох випадках фібрилярний компонент зібраний в щільну центральну зону ядерця. Між гранулами рихло розташовані фібрили завтовшки 4–8 нм. Нитчасті гранулярні периферійні компоненти ядерця відповідають нуклеолонемі, а центральна фібрилярна частина – аморфній частині. Конденсований хроматин видний не тільки по периферії ядерця, а й між петлями нуклеолонемі. Гранули і фібрили складаються з РНП (встановлено фарбуванням).

Ультраструктура ядерця залежить від активності синтезу РНК: при високому рівні синтезу рРНК в ядерці виявляється велика кількість гранул, при зупинці синтезу кількість гранул падає, ядерця перетворюються на щільні фібрилярні тільця базофільної природи.

Ядерце зникає у профазі і з'являється знову в середній телофазі. У період розчинення ядерця до його появи в клітинах синтезу РНК немає. Процес зникнення ядерця як щільної структури відбувається таким чином – у пізній профазі ядерце зменшується в об'ємі, падає кількість гранул, фібрилярний компонент розпадається на пухкі дрібні частинки, обидва ядерцеві компоненти, фібрилярний і гранулярний, диспергуються у вміст ядра і заповнюють зони між хромосомами.

Елементи ядерця не зникають повністю після профазі, а можуть передаватися від ядра до ядра під час мітозу.

8.5. Хромосоми. Ультраструктура мітотичних хромосом

Фібріла з нуклеосомними структурами – це первинний рівень упаковки, компактизації ДНК. Другий крайній рівень щільної укладки – це мітотична хромосома.

Розмір мітотичних хромосом дуже малий – декілька мкм завдовжки при товщині 0,5–1 мкм. ДНК у такій хромосомі укладена з коефіцієнтом компактизації 10 000. Щільна упаковка необхідна для збереження хромосомного матеріалу при русі хромосом під час мітозу. Морфологію

мітотичних хромосом вивчають в момент їх найбільшої конденсації, у метафазі й на початку анафази.

Термін "хромосома" запропонований у 1888 році В. Вальдейєром. **Хромосоми** – це паличкоподібні структури різної довжини з досить постійною товщиною. У багатьох хромосом легко виявляється зона первинної перетяжки, яка розбиває хромосому на дві частини (плечі). У ділянках первинної перетяжки розташована центромера, або кінетохор. Ця пластинчаста структура має форму диска. Центромера пов'язана тонкими фібрилами з тілом хромосоми в ділянці перетяжки. Кінетохор є одним із центрів полімеризації тубулінів, від нього відростають пучки мікротрубочок мітотичного веретена, які ідуть у напрямку до центріолей. Ці пучки мікротрубочок беруть участь в русі хромосом до полюсів клітини при мітозі. Кожна хромосома має одну центромеру, але можуть бути й ди-, три- і т. д. і поліцентричні.

У зоні хромосоми, що прилягає до центромери, у багатьох видів локалізована сателітна ДНК, яка відрізняється високим рівнем повторення нуклеотидних послідовностей. Деякі хромосоми мають вторинну перетяжку, яка розташовується поблизу дистального кінця хромосоми й відокремлює маленьку ділянку, супутник. Вторинні перетяжки називаються часто ядерцевими організаторами, оскільки на цих ділянках хромосоми в інтерфазі відбувається утворення ядерця. Тут же локалізована ДНК, яка відповідає за синтез рРНК. Ця ДНК належить до фракції з помірно повторюваними послідовностями нуклеотидів. Плечі хромосом закінчуються теломерними, кінцевими ділянками. Теломерні кінці хромосом не здатні з'єднуватися з іншими хромосомами або їх фрагментами. Довжина хромосом може бути від 0,2 до 50 мкм. Малі хромосоми у найпростіших, грибів, водоростей, дуже дрібні хромосоми льону. Довгі хромосоми мають прямокрилі комахи, амфібії. Довжина хромосом у людини 1,5–10 мкм. Кількість хромосом у різних видів різна.

Вперше метод диференціального фарбування хромосом був запропонований Касперсоном. Він обробляв препарати мітотичних хромосом за допомогою флуорохрому акрихініприта у флуоресцентному мікроскопі. Було виявлено смугастість по довжині хромосом, а також поперечні полоси, що світяться. Розташування полос характерне для кожної хромосоми. Цитологічні й генетичні дослідження дозволили вийти на складання хромосомних карт, тобто знаходити місця розташування генів на певних ділянках хромосом. Вибіркове фарбування пов'язане з локалізацією гетерохроматину.

Гетерохроматином назвали ділянки хромосом, які інтенсивно зв'язуються з барвниками. Ці ділянки хромосом або навіть цілі хромосоми залишаються компактними при переході клітин від мітозу до інтерфази.

Ті ділянки хромосом, які в інтерфазі деконденсуються, називаються еухроматичними або **еухроматином**. Еухроматичні ділянки хромосом активні і містять весь основний комплекс генів клітини або організму.

Гетерохроматичні ділянки розташовуються в теломерних, центромерних, навколоядерцевих районах хромосом, можуть бути і в складі внутрішніх частин. Майже весь час вони конденсовані і в інтерфазі

утворюють масивні тіла. Розрізняють конститутивний (структурний) і факультативний гетерохроматин.

Факультативний гетерохроматин – це ділянка хроматину, яка тимчасово переходить у конденсований стан. При відновленні функціональної активності ядер хроматин розпушується і переходить в еухроматичний стан. Структурний гетерохроматин таких переходів не має. Зони структурного гетерохроматину в ядрах не активні в синтезі РНК, їх реплікація відбувається в кінці періоду синтезу основної ядерної ДНК. Структурний гетерохроматин підтримує загальну структуру ядра, бере участь в прикріпленні хроматину до ядерної оболонки, може бути місцем впізнавання й асоціації гомологічних хромосом при мейозі або виконувати функцію розподілу зон між сусідніми генами і тому регулюють генну активність.

8.5.1. Ультроструктура мітотичних хромосом

Ультроструктуру мітотичних хромосом важко вивчати. Вона мала для світлового мікроскопа, велика і дуже щільна для електронного. Зараз є метод вивчення цілих виділених мітотичних хромосом. Видно, що хромосоми – це тонкі й довгі фібрилярні структури, дуже преплутані. До складу хромосом входять 20–25 нм елементарні фібрили, але укладка фібрил не встановлена. Хромосоми виглядають як тіла, що складаються з преплутаних вигнутих фібрил (нагадує аварію на макаронній фабриці).

8.5.2. Гіпотези уніемної і поліемної організації мітотичних хромосом

Прихильники уніемної гіпотези вважають, що до складу мітотичних хромосом входить одна велетенська фібрила ДНП, яка вигинається й утворює дрібні петлі. Щільне розташування петель і вигинів фібрили утворює власне тіло мітотичної хромосоми. Наприклад, на одну хромосому дрозофіли припадає одна молекула ДНК, тобто хромосома дрозофіли уніемна, що властиво також і для дріжджів.

Згідно з поліемною гіпотезою, мітотична хромосома побудована за принципом "спарювання пар" її структурних елементів. Метафазна хромосома складається з двох хроматид (дочірніх хромосом), кожна з яких побудована із двох фібрил завтовшки до 200 Е, які складаються з двох субфібрил по 100 Å (ангстрем), а субфібрила – з двох нуклеогістонових молекул завтовшки 35–40 Å (ангстрем).

Це означає, що хромосома складається з 32 елементарних ниток ДНП, які розташовуються вздовж хромосоми й організовані на зразок мотузки, яка скручена з багатьох ниток. Хромосома має вигляд щільного, порожнинного циліндра, стінки якого побудовані із хроматину. Така структура не вступає в протиріччя зі спіральним типом укладки її елементів (модель за Ю. С. Ченцовим, Поляковим, 1974).

Поліемну організацію мають хромосоми лілійових рослин, різноманітних бобів, традесканцій, піонів, цибуль. Але така організація хромосом не збігається з даними генетики.

9. ЖИТТЄВИЙ ШЛЯХ КЛІТИНИ

Один із постулатів клітинної теорії – це те, що збільшення кількості клітин, їх розмноження відбувається шляхом поділу початкової клітини. Найчастіше поділу клітини передуює редуплікація її хромосомного апарату, синтез ДНК. Це правило загальне для прокаріотичних і еукаріотичних клітин.

9.1. Клітинний цикл

Час існування клітини від поділу до поділу називається **клітинним циклом**. Весь клітинний цикл складається з власне поділу (мітозу або мейозу) та **інтерфазу**, яка поділяється на три періоди:

- пресинтетичний (G_1);
- синтетичний (S);
- постсинтетичний (G_2) (рис. 33).

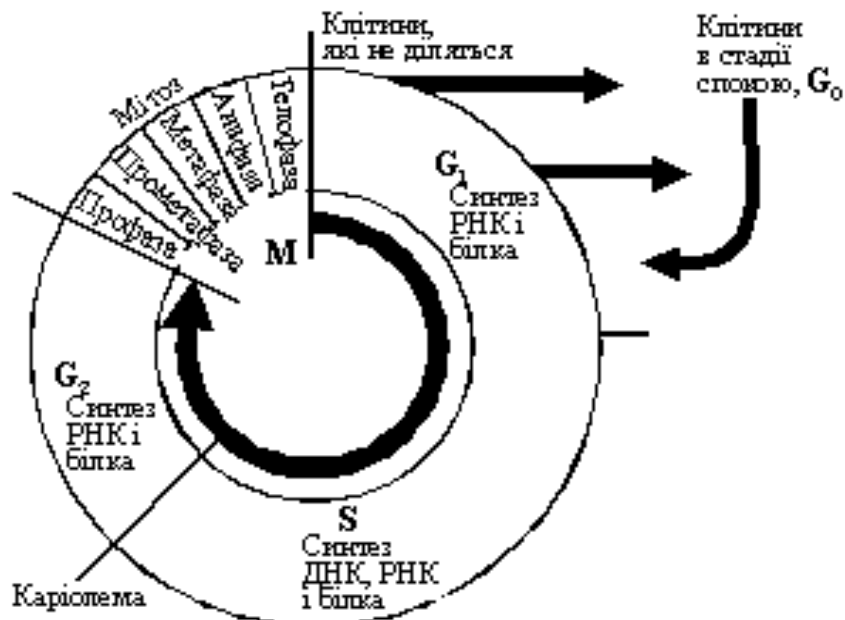


Рис. 33. Стадії клітинного циклу

Пресинтетичний (G_1) характеризується ростом клітин і підготовкою до синтезу ДНК. Триває від 0,5 години до декількох днів. Вважають, що ріст клітини у фазі G_1 необхідний для досягнення певної "критичної маси" цитоплазми, яка визначає початок синтезу ДНК в S-періоді. В G_1 період синтезується білок-ініціатор, коли його концентрація стає пороговою, синтез зупиняється. Протягом G_1 -періоду відбувається синтез ферментів, необхідних для утворення попередників ДНК, ферментів метаболізму РНК і білка в клітині. Підвищується активність ферментів енергетичного обміну. Все це свідчить про підготовчий етап для синтезу ДНК.

Синтетичний період є вузловим у клітинному циклі. Тривалість S-періоду залежить від швидкості реплікації ДНК (від 0,5 до 2 мкм/хв), від кількості й величини репліконів, кількості ввімкнених репліконів, загальної кількості ДНК та становить 6–12 годин. Паралельно синтезу ДНК в клітині іде інтенсивний синтез гістонів у цитоплазмі, відбувається їх міграція в ядро, де вони зв'язуються з ДНК. В S-періоді відбувається синтез рРНК, яка використовується вже в G₂-періоді для синтезу білків, необхідних для мітозу.

Постсинтетична фаза (G₂), премітотична, її тривалість менша останніх періодів інтерфази (0,5–1 година), у ній синтезуються "білки ділення", серед них є тубуліни, білки мітотичного веретена. У деяких випадках новосинтезовані тубуліни можуть використовуватись навіть у наступному клітинному циклі.

Виявилось, що протягом інтерфази синтез макромолекул, необхідних для проходження її окремих фаз, відбувається з деяким попереднім випередженням: в G₂ – синтез для мітозу і наступного G₁-періоду, у G₁-синтез для S-періоду, в S-періоді – синтез для G₂- і G₁-періодів.

Зустрічаються клітини, що повністю втратили властивість ділення: це частіше спеціалізовані, диференційовані клітини, які із G₁-періоду переходять в G₀. Клітини печінки, нейробласти після декількох циклів клітинного ділення втрачають здатність розмножуватися, диференціюються й залишаються в цьому стані до кінця життя організму. В G₀-періоді знаходяться і стовбурові клітини різних тканин (наприклад, кровотворні), які на довгий час виходять з циклу, хоч зберігають здатність до поділу.

Прокаріотичні клітини діляться без утворення спеціальних складних апаратів шляхом прямого бінарного поділу. Але при цьому відбувається точне переміщення двох нових молекул ДНК дочірніми клітинами. Поділ відбувається таким чином: після реплікації молекули ДНК залишаються зв'язаними з плазматичною мембраною, яка починає рости між точками зв'язку ДНК і тим самим ніби розносить їх у різні ділянки клітин. При утворенні клітинної перетяжки кожна з молекул опиняється в новій окремій клітині. У бактерій період між діленнями не поділяється на фази. Реплікація бактеріальної ДНК іде майже безперервно протягом усього часу клітинного циклу. Після реплікації початкової молекули на обох дочірніх може знову початися новий цикл реплікації ще до завершення поділу початкової клітини.

Еукаріотичні клітини можуть ділитися у два способи:

- мітоз, каріокінез (або непрямий поділ) – універсальний і поширений;
- амітоз, або прямий поділ, зустрічається рідко.

9.2. Мітоз

Фаза власне мітозу, непрямого ділення, займає близько 0,1 всього часу клітинного циклу. Тривалість – 0,5–2 години.

Процес непрямого ділення клітин поділяється на такі фази: профаза, метафаза, анафаза, телофаза. Зміна фаз відбувається дуже повільно.

9.2.1. Профаза

Хроматин, який в інтерфазі виглядає дифузним, повільно конденсується в чітко видимі хромосоми. Кожна хромосома під час попередньої фази S редуплікувалась і складається тепер з двох сестринських хроматид, сполученим між собою в ділянці центромери. У міру конденсації хромосом ядерце починає руйнуватись і поступово зникає.

На початку профазы численні цитоплазматичні мікротрубочки, які входять до складу цитоскелета, розпадаються; при цьому утворюється великий запас вільних молекул тубуліну. Мабуть, ці молекули знову використовуються для побудови головного компонента мітотичного апарату – мітотичного веретена.

Веретено – це біполярна волокниста структура, яка складається з мікротрубочок. Збирання цих мікротрубочок спочатку відбувається поза ядром. У більшості тваринних клітин, де вперше утворюється веретено, містяться центріолі. У самому кінці фази G₁ початкова пара центріолей починає реплікуватись, і в результаті реплікації із однієї пари центріолей утворюється дві. Кожна пара центріолей у мітозі стає частиною мітотичного центру, від якого променями відходять мікротрубочки ("фігура зірки"). Спочатку обидві зірки лежать поряд біля ядерної мембрани. У пізній профазі пучки полюсних мікротрубочок утворюють біполярне мітотичне веретено.

Утворення веретена в профазі може відбуватися за участю центріолей і без них. Без центріолей веретено ділення утворюється у клітин вищих рослин і деяких найпростіших. У найпростіших і нижчих рослин, грибів утворення веретена може відбуватися в середині ядра; у цьому випадку ядерна оболонка під час мітозу не руйнується (закритий мітоз). У тваринних клітинах з утворенням веретена до кожного з полюсів відходять по одній подвійній центріолі – диплосомі.

Профаза завершується розпадом ядерної оболонки і змішуванням каріоплазми (ядерного соку) з цитоплазмою.

9.2.2. Метафаза

Часто займає близько третини часу всього мітозу. Під час метафазы завершується формування веретена ділення, а хромосоми вишиковуються в екваторіальній площині веретена.

Ранню метафазу називають прометафазою. У цей час хромосоми розкидані в центральній частині клітини, розташовуючись в зоні, де знаходилось ядро. Вони ще ніяк не зорієнтовані й розташовані без особливого порядку. У прометафазі хромосоми рухаються хаотично, але за межі центральної частини вони не виходять. Природу цих рухів хромосом не з'ясовано. Припускається, що такі дрейфуючі рухи хромосом можуть бути результатом взаємодії з ними мікротрубочок. У міру проходження метафазы всі хромосоми збираються в центральній екваторіальній частині веретена, утворюючи метафазну пластинку.

У пізній метафазі хромосоми припиняють рухатися, вони лежать чітко в одній площині на однаковій відстані одна від одної. Хромосоми розташовуються так, що їх центромерні ділянки звернуті до центру веретена, а плечі – до периферії. Таке розташування хромосом має назву "материнської зірки" і характерне для клітин тварин. У рослин часто в метафазі хромосоми лежать в екваторіальній площині веретена без чіткого порядку. До кінця метафазі завершується процес відокремлення сестринських хромосом. Місце, де зберігається контакт між хромосомами, – центромера.

9.2.3. Анафаза

Починається несподівано. Хромосоми всі раптом втрачають центромерні зв'язки і синхронно починають віддалятися одна від одної у напрямі до протилежних полюсів клітин. Швидкість руху хромосом рівномірна, вона може досягати 0,2–5,0 мкм/хв. Анафаза – найкоротша стадія мітозу, але за цей час відбувається цілий ряд подій. Відбувається сегрегація двох ідентичних наборів хромосом і транспорт їх у протилежні кінці клітини. При русі хромосом вони змінюють свою орієнтацію і часто набувають V-подібної форми. Верхівка їх спрямована в бік полюсів ділення, а плечі відкинуті до центра веретена. Якщо перед анафазою відбувся розрив плеча хромосоми, то під час цього процесу він не буде брати участь в русі хромосом і залишиться в центральній зоні. Ці спостереження показали, що тільки центромерна ділянка відповідає за рух хромосом. Створюється враження, що за центромеру хромосома відтягується до полюса.

Рух хромосом складається з двох процесів: розходження їх у напрямі до полюсів і додаткове розходження самих полюсів. Ці типи рухів не завжди слідують один за одним; вони можуть відбуватися й одночасно.

9.2.4. Телофаза

Починається з зупинки хромосом (рання телофаза, пізня анафаза) і закінчується початком реконструкції нового інтерфазного ядра, а також поділом початкової клітини на дві дочірні (цитокінез). У ранній телофазі хромосоми, не змінюючи своєї орієнтації (центромерні ділянки – до полюса, теломерні – до центра веретена), починають деконденсуватися і збільшуватися в об'ємі. В місцях їх контактів з мембранними пухирцями цитоплазми починає утворюватися нова ядерна оболонка, яка спочатку утворюється на поверхнях хромосом, а пізніше – в центромерних і теломерних ділянках. Після замикання ядерної оболонки починається і закінчується процес руйнування мітотичного апарату. Він іде від полюсів до екватора колишньої клітини; власне, у середній частині веретена мікротрубочки зберігаються найкраще. Головна подія телофазі – поділ клітинного тіла, цитотомія або цитокінез.

У рослин ділення тіла клітини відбувається шляхом внутрішньоклітинного утворення клітинної перетинки, а у клітин тварин – шляхом перетяжки, випинання плазматичної мембрани всередину клітини. Мітоз не

завжди закінчується поділом тіла клітини. Так, у ендоспермі багатьох рослин можуть відбуватися множинні процеси мітотичного ділення ядер без ділення цитоплазми: утворюється велетенський багатоядерний симпласт.

Вважається, що мітотичний апарат (веретено разом з хромосомами) детермінує місце появи клітинної перетинки.

Існують **дві гіпотези** для пояснення процесів ділення тіла тваринної клітини. Одна з них припускає, що цитокінез відбувається **за рахунок розтягнення мембрани клітини**: на полюсах починається хвиля розтягнення мембран, яка, поширюючись до екватора, викликає підвищення поверхневого натягу і приводить до утворення перетинки.

Друга гіпотеза – **це гіпотеза "скоротливого кільця"**. У кортикальному, підмембранному шарі розташовуються скоротливі елементи типу м'язових фібрил, які орієнтовані циркулярно в зоні екватора клітини. Скорочення такого кільця приведе до випинання плазматичної мембрани в ділянці цього кільця, яке завершиться поділом клітини надвоє.

За гіпотезою "скоротливого кільця" – в зоні перетинки виявлено потовщену ділянку кортикального шару, і в ньому видно численні тонкі мікрофіламенти 4–6 нм, розташованих циркулярно. Мабуть, функція фібрил кортикального шару аналогічна м'язовим скороченням. Цікаво, що утворення клітинної перетинки залежить від присутності АТФ.

При діленні клітини навпіл відбувається пасивний розподіл органоїдів по дочірніх клітинах. Частіше дрібні мітохондрії, такі як пластиди і диктіосоми, випадково і відносно рівномірно розподіляються під час мітозу.

Мітоз клітин вищих тварин і рослин – не єдиний спосіб непрямого поділу клітин. Найбільш простий тип мітозу – **плевромітоз**.

При **закритому плевромітозі** (розходження хромосом відбувається без порушення ядерної оболонки) центрами організації мікротрубочок (ЦОМТ) виступають не центріолі, а інші структури, що знаходяться на внутрішньому боці ядерної мембрани. Це центрполярні пластинки невизначеної морфології, від яких відходять мікротрубочки. Центрполярних пластинок дві, вони розходяться одна від одної, не втрачаючи зв'язку з ядерною оболонкою. І в результаті цього утворюється два напівверетена, які зв'язані з хромосомами. Весь процес утворення мітотичного апарату і розходження хромосом відбувається в цьому випадку під ядерною оболонкою. Плевромітоз зустрічається серед найпростіших, він широко розповсюджений у грибів.

Друга форма мітозу – **ортомітоз**. У цьому випадку ЦОМТ розташовані в цитоплазмі, із самого початку іде формування не напівверетен, а двополюсного веретена. Існують три форми ортомітозу: відкритий (**звичайний мітоз**), **напівзакритий** і **закритий**.

При **напівзакритому ортомітозі** утворюється бісиметричне веретено за допомогою розташованих у цитоплазмі ЦОМТ, ядерна оболонка зберігається протягом всього мітозу, за винятком полярних зон. Як ЦОМТ тут можуть виявлятися маси гранулярного матеріалу або навіть центріолі.

Ця форма мітозу зустрічається у зелених водоростей, у деяких нижчих грибів.

При **закритому ортомітозі** повністю зберігається ядерна оболонка, під якою утворюється справжнє веретено. Мікротрубочки формуються в каріоплазмі, рідше відростають від внутрішньоядерного ЦОМТ, не зв'язаного (на відміну від плевромітозу) з ядерною оболонкою. Зустрічається у найпростіших, ділення мікронуклеусів інфузорій.

9.3. Прямий поділ клітин, або амітоз

Прямий поділ клітин, або амітоз, було описано раніше мітотичного ділення. Зустрічається амітоз значно рідше, ніж мітоз.

Амітоз – це поділ клітини, у якій ядро знаходиться в інтерфазному стані. Не відбувається конденсація хромосом і утворення веретена ділення. Формально амітоз повинен приводити до появи двох клітин, але частіше він призводить до поділу ядра і до появи дво- або багатоядерних клітин.

Зустрічається амітоз практично у всіх еукаріот: тварин, рослин, найпростіших.

Амітотичний поділ клітини починається зі змін форми і кількості ядерця, які можуть фрагментуватись і збільшуватись у чисельному відношенні або ж поділитися за допомогою перетяжки. Якщо діляться перетяжкою, то вони набувають спочатку гантелеподібної форми. За поділом ядерця або одночасно з ним відбувається поділ ядра. Декілька способів прямого поділу ядра подаємо нижче:

- утворення перетяжки: ядро набуває форми гантелі, і після розриву перетяжки утворюється два ядра;

- на поверхні ядра виникає рубцеподібна інвагінація, насічка, яка, поглиблюючись усередину, ділить ядро на дві частини. Така насічка може виникати в одному місці ядра, але іноді вона має кільцеподібну форму.

Частіше зустрічається множинне ділення ядра, його фрагментація.

Спостереження за випадками амітотичного ділення виявили, що амітоз зустрічається майже завжди в клітинах, які відживають, приречених на загибель і дегенеруючих, нездатних дати в подальшому повноцінні елементи.

У нормі амітотичні ділення ядер зустрічаються в зародкових оболонках тварин, велетенських клітинах трофобластів, у рослин – в диференційованих, тимчасових і відмираючих тканинах – стінки зав'язі, паренхіма бульб, нуцелус, ендосперм та інші.

Різні форми амітотичного ділення ядер зустрічаються при різних патологічних процесах – запаленні, регенерації, злоякісному росту.

9.4. Мейоз

При заплідненні обов'язково відбувається процес злиття ядер батьківських клітин – гамет, що забезпечує збільшення вдвоє кількості хромосом і ДНК в зиготі й, відповідно, в усіх клітинах організму, що

розвивається. При утворенні статевих клітин існує механізм, що забезпечує зменшення кількості хромосом – це процес спеціального ділення статевих клітин, які дозрівають, редукційний поділ, мейоз, який приводить до зменшення в клітині кількості хромосом удвічі.

Мейоз складається з двох поділів ядра, які йдуть один за одним, і супроводжується тільки одним подвоєнням кількості ДНК. При мейозі відбувається низка процесів, які відрізняють його від мітозу:

- а) редукція числа хромосом;
- б) кон'югація гомологічних хромосом;
- в) рекомбінація генетичного матеріалу, обмін ділянками між гомологічними хромосомами (кросинговер);
- г) для мейозу характерна активація транскрипції у профазі першого ділення;
- г') відсутність S-фази (синтетичної) між першим і другим діленням.

Під час розвитку будь-якого організму, який розмножується статевим шляхом, беруть участь клітини двох типів: гаплоїдні, з одинарним набором хромосом, які дають початок статевим клітинам, і диплоїдні, які утворюються при злитті статевих клітин. Вони несуть у собі суму хромосом двох батьківських організмів.

У циклі життя організмів спостерігаються постійні чергування фаз, які відрізняються за кількістю хромосом на клітину, але співвідношення тривалості цих фаз неоднакове для різних систематичних груп. У грибів переважає гаплоїдна фаза, у багатоклітинних тварин – диплоїдна. Залежно від положення в циклі життя розвитку організмів виділяють три типи мейозу: зиготний, гаметний, проміжний.

Зиготний (початковий) тип. Мейоз починається після запліднення, у зиготі. Він властивий для аскоміцетів, базидіоміцетів, деяких водоростей, споровиків і інших організмів, у циклі життя яких переважає гаплоїдна фаза.

Гаметний тип мейозу відбувається під час дозрівання гамет. Він зустрічається у багатоклітинних тварин, серед найпростіших і деяких нижчих рослин. У циклі життя переважає диплоїдна фаза.

Схожий цикл життя і тип мейозу (гаметний) спостерігається у ссавців. Після злиття гаплоїдних гамет (сперматозоїда і яйцеклітини – ооцита) відбувається утворення диплоїдної зиготи, яка ділиться й утворює всі диплоїдні клітини організму. При мітотичному поділі чоловічих статевих клітин утворюється чотири гаплоїдні сперматозоїди, які відрізняються один від одного лише набором хромосом. При мейозі жіночих статевих клітин утворюється одна велика яйцеклітина і три дрібні клітини, полярні тільця, які відмирають і в статевому процесі участі не беруть (рис. 34).

Проміжний (спорувий) тип мейозу зустрічається під час спороутворення, підключаючись між стадіями спорофіту і гаметофіту. В органах розмноження диплоїдних організмів відбувається утворення гаплоїдних чоловічих (мікроспори) і жіночих (мегаспори) статевих клітин. Відмінами від попереднього типу є те, що після мейозу гаплоїдні клітини ще декілька разів діляться під час редукованої гаплофази.

Гаметогенез

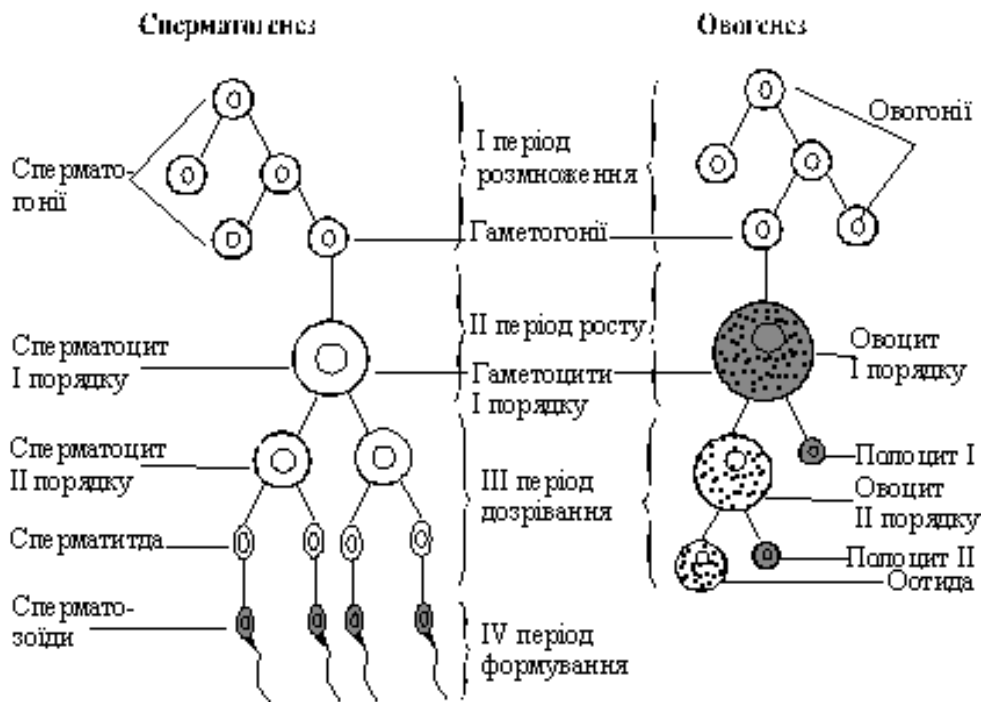


Рис. 34. Гаметогенез у ссавців

Характерним для мейозу є те, що протягом профазі I відбувається спеціальна перебудова й оранжування хромосом в ядрах дозрілих статевих клітин.

Профаза I мейотичного поділу поділяється на п'ять стадій:

- 1) лептотена – стадія тонких ниток;
- 2) зиготена – стадія злиття ниток;
- 3) пахітена – стадія товстих ниток;
- 4) диплотена – стадія подвійних ниток;
- 5) діакінез – стадія відокремлення подвійних ниток.

Потім іде метафаза I ділення і наступні фази поділу клітини: анафаза I ділення, телофаза I ділення. Потім відбувається наступний II цикл, який приводить до появи зрілих статевих клітин.

Клітини, що входять у мейоз, мають частіше диплоїдний набір ($2n$) хромосом і відповідну кількість ДНК ($2c$). У складі диплоїдних ядер, як результат запліднення, знаходяться два батьківські набори хромосом, і кожна хромосома має свого гомолога.

У першому циклі мейотичного ділення відбувається нормальна S-фаза, яка приводить до подвоєння ДНК. Як і при звичайному мітотичному діленні, клітини набувають $4c$ кількість ДНК і містять $4n$ кількість хромосом, якщо за хромосому прийняти одиницю реплікації, рекомбінації та сегрегації.

Найдовша стадія – **пахітена**. У людини при сперматогенезі стадія лептотени і зиготени займає 6,5 діб, пахітена – 15 діб, диплотена і діакінез – 0,8. Порівняно зі звичайним мітозом тривалість ділення клітин у процесі мейозу незрівнянно довша.

1. Лептотена – стадія тонких ниток, які нагадують ранню профазу мітозу, але відрізняється тим, що при мейозі ядра більші і хромосоми дуже тонкі; у лептотені хромосоми подвоєні, але сестринські хроматиди в них важко розрізнити. В лептотені міститься $2n$ подвоєних сестринських хроматид, загальна кількість їх $4n$, через редуплікацію в S-періоді.

Розташування хромосом у лептотені повторює телофазну поляризацію ядра. У тварин хромосоми утворюють фігуру "букета" – дугоподібно вигнуті зближені хромосоми зв'язані своїми теломерами з ядерною оболонкою. У деяких рослин наприкінці лептотени хромосоми збираються в клубок – **синезис**.

На хромосомах з'являються згустки хроматину – хромери, які у вигляді намистинок розташовуються по всій довжині хромосоми.

У лептотені починається процес кон'югації гомологічних хромосом. На цій стадії кожна (подвійна) хромосома вздовж своєї поверхні зв'язана зі спеціальною структурою – тяжем білкової природи, який в зиготені бере участь в утворенні синаптонемального комплексу (СК).

2. Зиготена – стадія проходження кон'югації гомологічних хромосом (синапсис). При цьому гомологічні хромосоми (подвоєні після S-періоду) зближаються й утворюють новий хромосомний ансамбль – бівалент. Кожний бівалент складається з чотирьох хроматид.

На відміну від мітозу, на зиготенній стадії синтезується невелика кількість специфічної ДНК (0,3 % від всієї ДНК клітини) – це зДНК. Вона збагачена Г-Ц парами, складається з унікальних послідовностей нуклеотидів. Ця ДНК розподілена невеликими ділянками по довжині всіх хромосом (у лілій). Якщо на стадії зиготени пригнітити синтез зДНК, то кон'югація хромосом припиниться. Мабуть, специфічні за своєю будовою ділянки зДНК на гомологічних хромосомах "впізнають" одна одну й утворюють стабільні зв'язки, необхідні для закріплення хромосом одна вздовж іншої.

Пізніше цей зв'язок відбувається за допомогою синаптонемального комплексу. Поступово відбувається зближення осьових тяжів на відстань до 100 нм, між ними утворюються зв'язки, поперечні волокна. Наприкінці зиготени всі гомологи тісно об'єднуються за допомогою синаптонемальної структури. СК зустрічається практично в усіх представників еукаріот, які мають у своєму розвитку статевий процес.

СК має вигляд тришарової стрічки, що складається з двох бокових компонентів-тяжів (завтовшки 30–60 нм), центрального елемента (товщина 10–40 нм). Бокові компоненти віддалені один від одного на 60–120 нм, загальна ширина комплексу 160–240 нм. Матеріал хромосом розташовується назовні від бокових елементів. У такому повністю сформованому вигляді СК існує протягом стадії пахітени.

3. Пахітена – стадія товстих ниток, відбувається повна кон'югація гомологів. Число товстих пахітенних хромосом гаплоїдне ($1n$), але вони складаються з двох об'єднаних гомологів, кожний із яких має по дві

сестринські хроматиди. Це означає, що кількість ДНК у цьому випадку – $4c$, а число хроматид – $4n$.

На пахітені відбувається важлива подія, характерна для мейозу, – кросинговер, взаємний обмін ідентичними ділянками по довжині гомологічних хромосом (рис. 35). Відбувається рекомбінація зчеплених генів. Тут виникають відмінні від початкових хромосом, які містять окремі ділянки, що прийшли від їх гомологів.

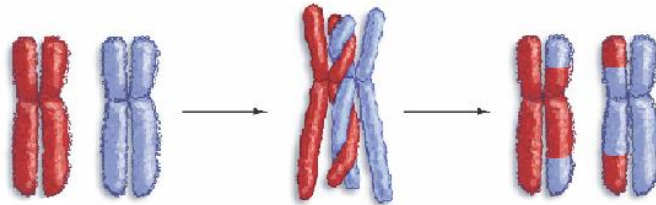


Рис. 35. Процес кросинговеру

У пахітені також відбувається синтез невеликої кількості ДНК (0,1 % від геному), яка містить послідовності нуклеотидів, що повторюються.

Процес обміну між ДНК несестринських хроматид гомологів також можливий: по довжині хромосоми розкидані ділянки повторюваних послідовностей ДНК, які при розривах за допомогою спеціальних ферментів легко можуть утворювати гібридні молекули. Зливання й відновлення цілісності молекул за допомогою спеціальних репаративних ферментів призводить до включення попередників у ДНК на стадії пахітени. Таким чином, наприкінці мейозу після II поділу відбувається не тільки утворення гамет із гаплоїдним числом хромосом, а і в кожній гаметі можуть бути хромосоми інших властивостей, ніж у початкових клітинах. На стадії пахітени також активуються деякі хромомери, змінюється структура хромосом, вони набувають вигляду "лампових щіток". Чітко ці зміни видно на стадії диплотени.

4. Диплотена – стадія подвійних ниток. Відбувається відштовхування гомологів один від одного, яке часто починається із зони центромер. Але пари сестринських хроматид кожної гомологічної хромосоми залишаються сполученими між собою в центромерних районах і по всій довжині (видно в світловий мікроскоп). У міру відштовхування хромосом у бівалентах добре видно хіазми – місця перехрещення й зчеплення хромосом. У хіазмах зберігається структура синаптонемального комплексу, у районах, що розійшлися, він зникає. У диплотені відбувається деяке скорочення й конденсація хромосом, добре виявлена і їх чотиринитчаста структура. У перехрещення втягуються тільки дві хроматиди із чотирьох: по одній від кожного гомолога.

Хромосоми набувають вигляду "лампових щіток". На виділених хромосомах цієї стадії видно, що кожен гомолог у біваленті оточений ніби войлоком, що складається з петлистих нитчастих структур. Виявлено, що петлі попарно симетричні і кожна пара відходить від хромомера,

розташованого на хромосомній осі. Вісь – це дві спарені сестринські хроматиди, а хромомери – це подвійні ділянки конденсованого хроматину, петлі – це деконденсовані ділянки активного, функціонуючого хроматину.

Парність і симетричність петель, таким чином, пояснюється парним розташуванням двох однакових сестринських хроматид. Довжина петель 10 мкм. Характерно, що петлі містять багато РНК, яка тут же і синтезується. Це інформаційна РНК. На прикладі бокових петель диплотенних хромосом вдалося побачити працюючі структурні гени, що синтезують інформаційну РНК. Наявність активних хромосом у диплотені різко відрізняє мейоз від мітозу, де, починаючи з профазі, повністю припиняється синтез РНК.

Активація транскрипції в пахітені, й особливо в диплотені, часто збігається з ростом статевих гормонів, що формуються.

5. Діакінез характеризується зменшенням числа хіазм, скороченням бівалентів, втратою ядерця. Бівалент стає більш компактним, місця з'єднання гомологічних хромосом розташовані на їх кінцях термінально. Хромосоми втрачають зв'язки з ядерною оболонкою. Ця стадія перехідна до власне поділу клітини.

У метафазі I ділення мейозу біваленти вишикуються в екваторіальній площині веретена.

У анафазі I ділення відбувається розходження хромосом. Але на відміну від мітозу, розходяться не сестринські хроматиди, а гомологічні хромосоми, які складаються з двох сестринських хроматид.

При анафазі в різні клітини розходяться алельні гени, які розташовуються в різних гомологах. Відбувається зменшення генетичної різноманітності удвічі, оскільки в кожному хромосомному наборі немає алельних генів.

Слідом за телофазою I ділення йде коротка інтерфаза, в якій не відбувається синтезу ДНК і клітини розпочинають наступний поділ, котрий морфологічно і за послідовністю не відрізняється від мітотичного ділення: парні сестринські хроматиди, зв'язок в центромерних ділянках, проходять профазу, метафазу. В анафазі вони роз'єднуються і розходяться по одній в дочірні клітини.

Отже, при II мейотичному діленні утворюються дві клітини з гаплоїдним вмістом ДНК і з гаплоїдним набором ДНК.

У результаті всього процесу мейозу після двох ділень з однієї клітини утворюється чотири гаплоїдні, кожна з яких відрізняється за своєю генетичною конституцією.

Таблиця 7

Порівняльна характеристика мітозу та мейозу

Етапи	Показник	Мітоз	Мейоз I (перший поділ)	Мейоз II (другий поділ)
Інтерфаза	Реплікація ДНК	Відбувається	Відбувається	Не відбувається
Профаза	Хромосоми	46 d-хромосом. Кожна складається з двох сестринських хроматид, з'єднаних центромерою	46 d-хромосом. Кожна складається з двох сестринських хроматид, з'єднаних центромерою	23 d-хромосоми. Кожна складається з двох сестринських хроматид, з'єднаних центромерою
	Взаємовідношення гомологічних хромосом	Відокремлені 46 d-хромосом	46 гомологічних a-хромосом кон'югують з утворенням 23 бівалентів. Біваленти утворюють хіازми, відбувається кросинговер	Відокремлені 23 d-хромосоми
Метафаза	Розміщення хромосом	46 d-хромосом. На екваторі утворюють екваторіальну пластинку	23 біваленти розміщені на екваторі	23 d-хромосоми на екваторі утворюють екваторіальну пластинку
	Розміщення центромер	Спрямовані в обидва боки (до полюсів)	Спрямовані в один бік	Спрямовані в різні боки (до полюсів)
Анафаза	Хромосоми	Кожна з 46 d-хромосом ділиться з утворенням двох наборів по 46 s-хромосом	Біваленти розщепляються внаслідок розпаду хіазм. Утворюється два набори по 23 d-хромосоми	Кожна з 23 d-хромосом розщеплюється на дві хроматиди (сестринські хромосоми) з утворенням двох наборів по 23 сестринські s-хромосоми
	Хроматиди	Ідентичні. У кожную клітину потрапляє по набору з 46 s-хромосом	Неідентичні внаслідок кросинговера. У кожную клітину потрапляє по 23 d-хромосоми	У кожную клітину потрапляє по 23 s-хромосоми
Телофаза	Хромосоми	Ідентичні. У кожную з двох клітин, які утворилися внаслідок мітозу, потрапляє по набору з 46 s-хромосом	У кожную клітину, що утворилася внаслідок I поділу мейозу, потрапляє по 23 d-хромосоми (кожна з них складається з двох хроматид, з'єднаних в ділянці центромери	У кожную клітину потрапляє по 23 s-хромосоми

9.5. Диференціація клітин

Диференціація клітин – процес, який веде до утворення різних клітин з початково однорідних. Ці процеси відбуваються як у період ембріонального розвитку організму (на рівні ембріональних зачатків і під час спеціалізації клітин та тканин), так і під час його постнатального життя.

Розвиток організму супроводжується двома процесами:

- **клітинною проліферацією** – розростанням тканин унаслідок багаторазового поділу клітин;
- **диференціацією** – утворенням різних клітин з початково однорідних.

Диференціація клітин (цитодиференціація) звичайно настає після проліферації. Клітини, які швидко розвиваються є, як правило, малодиференційованими (наприклад, мезенхімні клітини або клітини базального шару епітелію шкіри). Високодиференційовані клітини звичайно втрачають здатність до проліферації. **Проліферацію**, як і ріст, стимулюють різні гуморальні фактори, зокрема фактори росту.

Цитодиференціація – поява відмінностей між клітинами у багатьох тварин, як правило, здійснюється лише в одному напрямку – від менш диференційованої до більш диференційованої клітини. Проте результати наукових досліджень останніх років демонструють можливість дедиференціації (рис. 36). Результатом диференціації є спеціалізована клітина конкретної морфології, здатна виконувати певні, визначені функції. Цитодиференціація у рослин і нижчих тварин – процес зворотний. Зокрема, це каллус – маса відносно недиференційованих клітин, яка отримана із диференційованих клітин рослин.

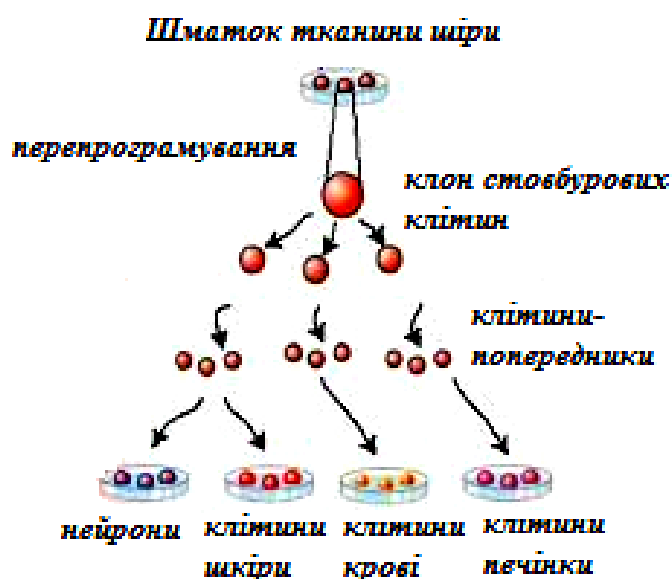


Рис. 36. Схема перепрограмування диференційованих клітин

Диференційовані клітини містять такий же набір генів (генотип), як і недиференційовані. Проте переважна більшість генів неактивні, заблоковані. У процесі диференціації, з одного боку, включаються гени, під дією яких клітина повинна перетворитися на певний один тип, а з іншого боку – репресувати (пригнічувати) ті гени, які могли б спрямувати її по іншому шляху диференціації. При диференціації клітини експресують суворо визначену частину геному, транскрибують специфічні РНК і синтезують специфічні білки, що й визначає морфологічні та функціональні ознаки спеціалізації клітин. Отже, відмінності між клітинами, які мають однаковий набір генів, визначає *диференціальна активність генів*.

Диференціація клітин приводить до утворення ліній з різним ступенем диференціації. Диференційовані клітини характеризуються морфологічними і особливо функціональними властивостями, що обумовлено специфічними властивостями білків. Отже, в основі будь-якої диференціації лежать структурні зміни білків. Оскільки білковим синтезом керує ДНК, то тим самим вона управляє диференціацією. Однак жорстка програма синтезу білка, визначена ДНК, модифікується низкою умов. Реалізацію дії структурних генів, які беруть участь у диференціації, здійснюють гени-регулятори, зокрема для диференціації необхідна узгоджена відрегульована дія активацій і депресій різних генів, гра, яка регулювала б послідовність *потенціальної активності генів*.

Типи морфологічної диференціації

Диференціація клітин відбувається, починаючи з ранніх стадій ембріогенезу, і продовжується формуванням тканин. Під час диференціації настають зміни в цитоплазмі клітин внаслідок її взаємодії з ядром. Проте найбільш помітною є морфологічна диференціація.

У ході розвитку виділяють низку *етапів* (типів) *морфологічної диференціації*:

- *оотипічна*, яка проявляється вже під час запліднення. Особливо наочно вона виступає в зиготі амфібій. На анімальному полюсі появляється так званий сірий серп, а в базальному – нагромаджується жовток;

- *бластомерна* – на рівні перших декількох дроблень. У деяких тварин чітко помітна різниця між окремими групами бластомерів, у жаби – це мікробластомери і макробластомери;

- *зачаткова* – у період утворення мезодерми відзначається різниця між клітинами окремих зачатків, коли в сомітах вони інші, ніж у сегментних ніжках чи спланхнотомі;

- *тканинний тип диференціації* продовжується весь період ембріонального і навіть постнатального розвитку. Найбільш помітна така диференціація в процесі розвитку мезенхіми, з якої утворюються всі види сполучної тканини (пухка, щільна, хрящова, кісткова) і формені елементи крові (еритроцити, всі види лейкоцитів).

У ході диференціації клітини певної тканини реалізують закріплені детермінацією потенції. **Детермінація клітин (тканин)** – процес, який програмує напрямок розвитку клітин, характерний для даного виду тканин.

У результаті детермінації компетентна клітинна система обирає один з багатьох можливих шляхів розвитку. Отже, детермінація клітини – це процес визначення шляху її подальшого розвитку, виникнення якісної своєрідності клітин.

Клітина, детермінована в одному напрямку, продукує клітини, детерміновані таким же чином: "подібне породжує подібне". Вважають, що детермінованість у різних клітинних лініях може залежати від постійності цитоплазми протягом послідовних поколінь. Цитоплазма впливає певним чином на активацію або гальмування генів, що приводить до синтезу певних молекул РНК, а тим самим і синтезу білків, відповідних даному типові клітин.

Отже, основними факторами диференціації є:

- відмінності цитоплазми ранніх ембріональних клітин, що обумовлені неоднорідністю цитоплазми яйцеклітини;
- специфічні впливи сусідніх клітин (індукція).

У процесі диференціації відбувається поступове обмеження потенцій клітин, у результаті чого клітини набувають структурних і функціональних властивостей зрілих.

Клітини організму відрізняються своєю **потенцією**, "можливістю, яка не обов'язково реалізована". Розрізняють:

- *тотипотентні*, або *омніпотентні*, клітини – це запліднені яйцеклітини, які служать предковими клітинами для всіх інших клітин організму; тотипотентними є практично усі рослинні клітини;
- *поліпотентні*, або *плюрипотентні*, чи стовбурові, клітини частково втратили свої потенції, але з них можуть утворюватися багато типів клітин, наприклад, мезенхімні клітини, які дають початок клітинам крові, власне сполучної тканини, хрящової, кісткової та гладкої м'язової тканини;
- *уніпотентні* клітини не зберігають потенцій і лише здатні утворювати собі подібні клітини, наприклад, клітини епітелію шкіри.

Стовбурові клітини – найменш диференційовані клітини певної тканини, зі збереженими високими потенціями, які є джерелом розвитку інших клітин тканин. Вони наявні у всіх тканинах під час їх ембріонального розвитку і зберігаються в багатьох тканинах зрілих організмів. Стовбурові клітини мають низку характерних особливостей:

- утворюють клітинну популяцію, яка сама себе підтримує;
- рідко діляться;
- стійкі до дії шкідливих факторів;
- у деяких тканинах вони плюрипотентні, тобто можуть стати джерелом розвитку декількох видів диференційованих клітин.

Етапи утворення стовбурових клітин (рис. 37):

- 1 етап: запліднення яйцеклітини і початок поділу – через декілька годин після запліднення з'являються тотипотентні клітини, які здатні стати початком нового організму;
- 2 етап: формування бластоцисти – розвиток ембріона із більш складного утворення, яке складається зі 100–150 плюрипотентних клітин.

Зовнішній шар бластоцисти надалі утворює зародкову оболонку і плаценту, а внутрішнє наповнення – стовбурові клітини – сформують всі без винятку типи клітин організму людини;

- 3 етап: подальше розмноження стовбурових клітин – стовбура клітина ділиться на одну стовбура і мультипотентну клітину, яка переходить на наступну стадію розвитку.

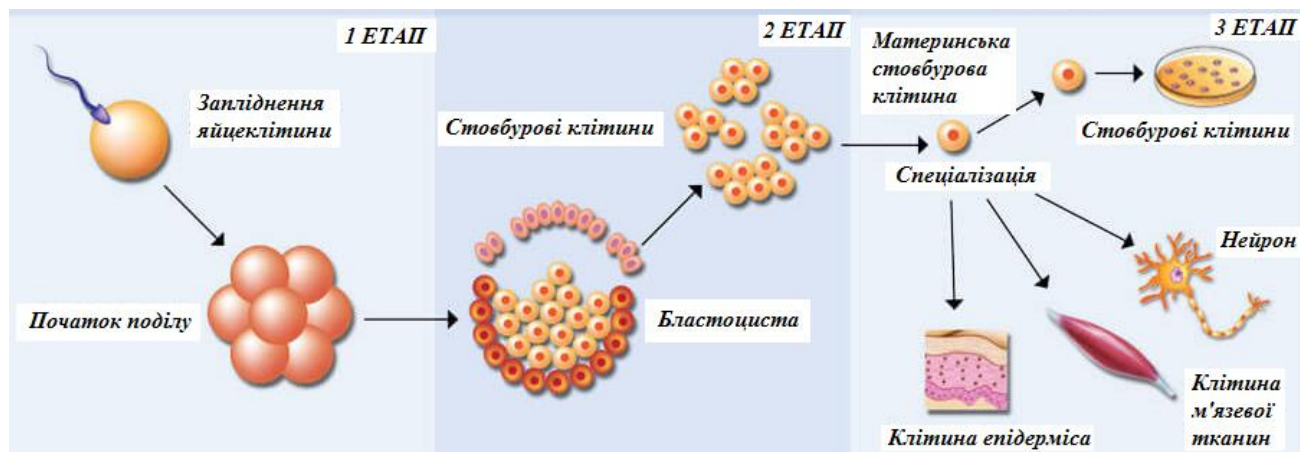


Рис. 37. Етапи утворення стовбурових клітин

Характеристика стовбурових клітин:

- *тотипотентність* – здатність утворювати будь-яку з приблизно 350 типів клітин організму (у ссавців);

- *хоумінг* – здатність стовбурових клітин при введенні їх до організму знаходити зону пошкодження й зосереджуватися там, виконуючи втрачену функцію;

- *фактори, які визначають унікальність стовбурових клітин*, знаходяться не в ядрі, а в цитоплазмі. Це надлишок мРНК усіх 3 тис. генів, які відповідають за ранній розвиток зародка;

- *теломеразна активність* – здатність добудовувати кінцеві ділянки хромосом – теломери. При кожній реплікації частина *теломерів* (кінцеві ділянки хромосом) втрачається. У стовбурових, статевих і пухлинних клітинах є теломеразна активність, кінці їх хромосом добудовуються, тобто ці клітини здатні проходити потенційно нескінченну кількість клітинних поділів, вони безсмертні.

Стовбурових клітин в організмі людини мало: у ембріона – 1 клітина на 10 тис., у людини 60–80 років – 1 клітина на 5–8 млн.

Стовбурові клітини можуть використовувати в медичних цілях. Зокрема, стовбурові клітини, отримані із пуповинної крові або кісткового мозку, вводять пацієнту в кровоток, де вони транспортуються до різних органів, серед яких є ті, що потребують відновлення. Проте, якщо стовбурові клітини на своєму шляху до органа-мішені зустрінуть осередок пухлинних клітин (які за звичайних умов можуть бути еліміновані із організму), то вони перетворюються на пухлинні та стануть причиною

розвитку онкологічних захворювань. Для того щоби уникнути такого розвитку подій, стовбурові клітини необхідно вводити безпосередньо до органу, який потребує відновлення.

У тканинах звичайно присутні клітини різного ступеня диференціації, серед них є стовбурові, родоначальні (напівстовбурові), диференційовані, старі. Таку закономірну сукупність клітин певного типу тканини називають дифероном. **Диферон, або гістогенетичний ряд**, – це угруповання всіх клітин, які складають ту чи іншу лінію диференціації – від найменш диференційованих (стовбурових) до найбільш зрілих – диференційованих. Наведемо декілька прикладів.

Диферон еритроцитарного ряду: СКК → КОЕ-ГЕММ → БОЕ-Е → КОЕ-Е → еритробласт → базофільний еритробласт → поліхроматофільний еритробласт → оксифільний еритробласт → ретикулоцит → ЕРИТРОЦИТ.

Диферон нейтрофільних гранулоцитів: СКК → КОЕ-ГЕММ → КОЕ-ГнМ → КОЕ-Гн → мієлобласт → про мієлоцит → мієлоцит → метамієлоцит → паличкаядерний нейтрофіл → СЕГМЕНТОЯДЕРНИЙ НЕЙТРОФІЛ.

9.6. Старіння і смерть клітин

У процесі життєдіяльності, після досягнення певного віку клітини старіють. Механізми клітинного старіння залишаються нез'ясованими. Згідно з однією гіпотезою, старіння є результатом катастрофічного нагромадження помилок біосинтетичних механізмів клітини, згідно з іншою – воно є наслідком обмеження можливостей росту клітин. Вважають, що старіння клітин є механізмом стабілізації кількості клітин у дорослому організмі.

Тривалість життя клітин у різних тканинах дорослого організму людини неоднакова. Клітини деяких тканин живуть дуже короткий – від декількох хвилин (лейкоцити) до декількох діб (клітини кишкового епітелію) чи багатьох років (кардіоміоцити і нейрони). У фізіологічних умовах старіння клітин закінчується програмованою смертю – *апоптозом*.

Клітини, як і все живе, гинуть. Смерть клітин може наставати як у нормі, так і при патології. Гинуть клітини вже під час ембріонального розвитку при формуванні тканин і органів. У *ранньому онтогенезі* настає масова загибель певних груп клітин, які не досягли стану остаточної (термінальної) диференціації, наприклад, нейробласти. У дорослому організмі смерть клітин настає внаслідок старіння, при втраті функцій і під впливом шкідливих факторів (некроз). Гинуть клітини, які виконали свою функцію. Так, смерть еозинофілів настає після їх дегрануляції.

Апоптоз – природна (запрограмована, фізіологічна) смерть клітин; це активний, генетично контрольований процес загибелі клітин, який регулюється внутрішньоклітинною програмою, а запускається зовнішніми факторами. Апоптоз називається "смертю клітини в результаті самознищення". Особливістю апоптозу є те, що він настає в окремих клітинах або в їх групах, розділених значними угрупованнями життєздатних клітин.

Апоптоз спостерігається в різних клітинах людини і тварин в нормі, при патології, як у дорослих особин, так і під час ембріонального розвитку.

На початковій (латентній) стадії в клітині відзначається синтез ферментів, необхідних для забезпечення її загибелі. Найбільш раннім проявом апоптозу є втрата міжклітинних з'єднань. Після цього під впливом активованої ендонуклеази настає мікрофрагментація хроматину і його маргінізація (переміщення під каріолему у вигляді півмісяців). Відтак настає фрагментація ядра. Цитоплазма конденсується, мембранні органели спочатку розширюються, а відтак розпадаються з утворенням кластерів. На поверхні клітин утворюються здуття. Під кінець апоптозу за участю актинових мікрофіламентів відшнуровуються ділянки цитоплазми та фрагменти ядра, і таким чином утворюються апоптозні тіла різних розмірів, які руйнуються остаточно: одні можуть поглинатися сусідніми клітинами, інші – захоплюються фагоцитами (рис. 38). Реакції запалення при апоптозі не виникає. Нейтрофіли в фагоцитозі апоптозних тіл участі не беруть.

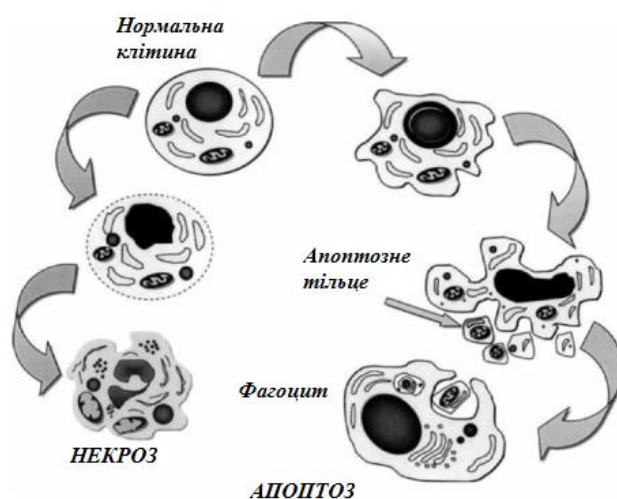


Рис. 38. Схема проходження апоптозу і некрозу

Апоптозний процес досить короткотривалий – від декількох хвилин до декількох годин (у середньому від 1 до 3 годин). *Латентний період*, який передуює самому процесові апоптозу, продовжується значно довше – до 12 годин. Але не всі клітини, в яких почався латентний період, вступають в апоптоз.

Програмована смерть клітин, можливо, індукується нагромадженням генетичних помилок або знищенням чутливості клітин до ростових сигналів, а ініціюється низкою сигналів і ферментів. На початковому етапі (латентному періоді) синтезуються ферменти, необхідні для здійснення загибелі клітин. Але не всі клітини з активованими ферментами гинуть, частина з них виживає завдяки активації *генів-рятувальників* і трофічних факторів. Далі процес апоптозу розгортається під впливом сигналів, які передаються до ядра (фактори, опосередковані іонами Ca^{2+} , ферменти), активацією *летальних*, або "*кілерних*", генів і шляхом синтезу апоптоз-

специфічних білків. Важливу роль у розгортанні апоптозу мають ферменти: протеази та ендонуклеази, які зумовлюють мікрофрагментацію ДНК у ділянках між нуклеосомами.

Апоптоз є одним із функціональних біологічних механізмів розвитку тканин і тканинного гомеостазу. Він до певної міри пов'язаний з усіма проявами життєдіяльності клітин у нормі та патології.

Особливе значення апоптозу в *ембріональному розвитку*, який полягає в забезпеченні регресії частин ембріональних зачатків, зокрема, під час гісто- і органогенезу. Ембріональний розвиток завжди супроводжується надмірним утворенням клітин, особливо попередників нейронів (нейробластів), а під впливом апоптозу гине від 25 до 85 % цих клітин. Проявами апоптозу в ембріогенезі є зміна форми закладок органів, розрив плодових оболонок.

У *дорослому організмі* в фізіологічних умовах старіння клітин завершується програмованою смертю:

- у процесі імунної відповіді гинуть клітини-кілери. Клітини підгрудинної залози, які виконували гормональну функцію в дитячому віці, при настанні статевої зрілості також гинуть. Апоптоз клітин настає при інволюції гормонально залежних органів після припинення гормональної стимуляції (постлактаційна інволюція молочної залози);

- у клітинах імунної системи апоптоз забезпечує розвиток імунних реакцій (інволюція підгрудинної залози при настанні статевої зрілості). При дії на організм шкідливих факторів, при інфаркті, інсульті та при інфекційних захворюваннях настає також апоптоз.

Слід зазначити, що апоптоз у зрілому організмі забезпечує клітинний гомеостаз – відносну постійність складу тканин і органів, а при старінні чи патології здійснює регуляцію кількості клітин в органах відповідно до знижених функціональних можливостей організму. Вважають, що пригнічення апоптозу, можливо, служить одним із механізмів канцерогенезу – злоякісного росту. Таке передбачення базується на тому, що в пухлинних клітинах інактивуються фактори, які запускають і підтримують програму апоптозу.

Некроз – загибель у результаті незворотного пошкодження клітин або ділянки тканини, органа. Загибель клітин настає внаслідок дії різко виражених шкідливих факторів: перегріванні, переохолодженні, нестачі кисню (гіпоксії), порушенні кровопостачання (ішемії), дії отрут, хімічних препаратів, механічної травми тощо. При некрозі найчастіше помітні руйнування ядра: пікнози, каріолізиси і каріорексиси.

На початкових етапах розвитку некрозу настає набряк цитоплазми та окремих органел (особливо мітохондрій), дисперсія рибосом і розширення цистерн ЕС. При цьому збільшується кількість лізосом, нагромаджуються жири і пігментні включення, наростає проникність клітинних мембран, вакуолізація цитоплазми і ядра. У гіалоплазмі зростає концентрація Ca^{2+} , що призводить до активації фосфорилаз і руйнування мембранних

фосфоліпідів та пошкодження мембран. На пізніх стадіях некрозу з лізосом виділяються ферменти і руйнують структури клітини (рис. 38).

При тому під впливом лізосомальної ДНКазиди фрагментується ДНК і гетерохроматин конденсується під каріолемою у вигляді великих грудок. Відтак ядро зменшується, ущільнюється і піддається *каріопікнозу*, потім гетерохроматин розпадається на частини, і таке явище називається *каріорексисом*. Завершуються зміни в ядрі *каріолізісом* – остаточним його руйнуванням, ніби його розчиненням. У подальшому розриваються мембрани клітини, і вона розпадається. Продукти розпаду клітини потрапляють у міжклітинний простір і фагоцитуються лейкоцитами та макрофагами. Остаточне руйнування клітини супроводжується запальним процесом, викликаним продуктами розпаду клітини.

Таблиця 8

Порівняльна характеристика апоптозу і некрозу

Апоптоз	Некроз
Делеція окремих клітин	Загибель груп клітин
Зменшення розміру клітин	Набухання клітини
Пікноз, конденсація і фрагментація хроматину	Каріолізіс
Тривале збереження цілісності клітинної мембрани	Раннє порушення цілісності мембрани клітин
Лізосоми інтактні	Витік вмісту лізосом
Мітохондрії, ЕПС, апарат Гольджі інтактні	Набухання мітохондрій, надходження до них кальцію, ЕПС і апарат Гольджі набухають і диспергуються
Зміна експресії генів p53, c-fos, c-myc, c-jun, Fas, bcl-2, bcl-x та інших	Експресія генів не змінюється
Синтез білка і РНК блокується циклогексимідом, актиноміцином D, цитарабіном	Інгібітори синтезу білка не мають впливу
Зростання активності ендонуклеаз	Порушення регуляції іонного гомеостазу

Аутофагія – клітинний механізм утилізації надлишкових і пошкоджених білків, білкових комплексів і клітинних органел, який здійснюється лізосомами тієї ж клітини. Аутофагія виконує декілька важливих функцій:

- отримання поживних речовин при голодуванні;
- підтримка клітинного гомеостазу і клітинного імунітету;
- здійснення апоптозу.

Стимулами до запуску аутофагії є відсутність факторів росту, недостатність нутрієнтів, наявність пошкоджених органел (мітохондрій, пероксисом) тощо.

9.7. Внутрішньоклітинна регенерація і гіпертрофія

Внутрішньоклітинна регенерація – процес безперервного оновлення структурних компонентів клітин у фізіологічних умовах або після пошкодження. У нормі при збалансованих анаболічних і катаболічних процесах загальний об'єм клітин і вміщених у ній ультраструктурних компонентів залишається порівняно стабільним. Внутрішньоклітинна регенерація універсальна, тобто властива всім клітинам організму.

Гіпертрофія клітин – збільшення їх об'єму і функціональної активності при одночасному наростанні вмісту внутрішньоклітинних структур (рис. 39). Гіпертрофія може бути справжня і хибна. Справжня гіпертрофія – збільшення органа за рахунок спеціалізованої тканини, яка виконує функції даного органа. Хибна гіпертрофія – збільшення органа за рахунок сполучної та жирової тканини, супроводжується зниженням функції органа. Гіпертрофія клітин відбувається внаслідок посиленої регенерації компонентів клітини в умовах переваги анаболічних процесів над катаболічними (наприклад, при адаптації м'язових клітин до посилених навантажень, при підвищенні активності секреторних процесів під впливом гормонів). При гіпертрофії звичайно найбільше наростає кількість тих компонентів клітини, які забезпечують виконання підвищеної функції (наприклад, у залозах посилюється діяльність синтетичного апарату, у м'язах – скоротливого). При гіпертрофії стінки порожнистого органа (наприклад, серця) збільшуються, а порожнина може звужуватись (*концентрична гіпертрофія*) або розширюватись (*ексцентрична гіпертрофія*). Гіпертрофія серцевого м'яза може призвести до розвитку різноманітних серцево-судинних патологій, зокрема аритмій, серцевої недостатності, інфаркту міокарда. Деякі органи (печінка, підшлункова залоза, передміхурова залоза) набувають вузлуватої будови при гіпертрофії (рис. 40).

Гіпертрофія клітин часто супроводжується *поліплоїдизацією* (у рослин у запасуючих органах – ендоспермі, сім'ядолях, бульбах тощо), яка створює можливості для активації процесів транскрипції.

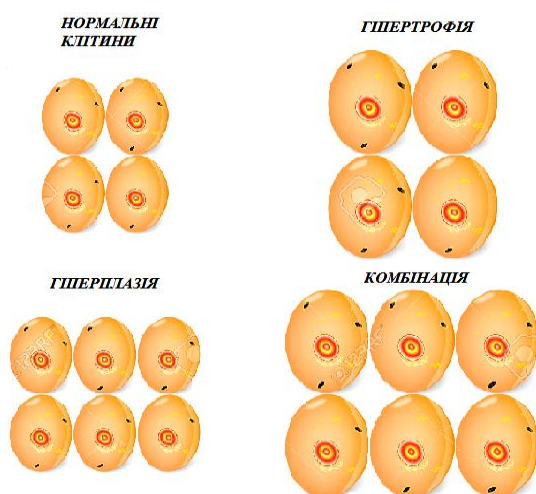


Рис. 39. Гіпертрофія та гіперплазія клітин

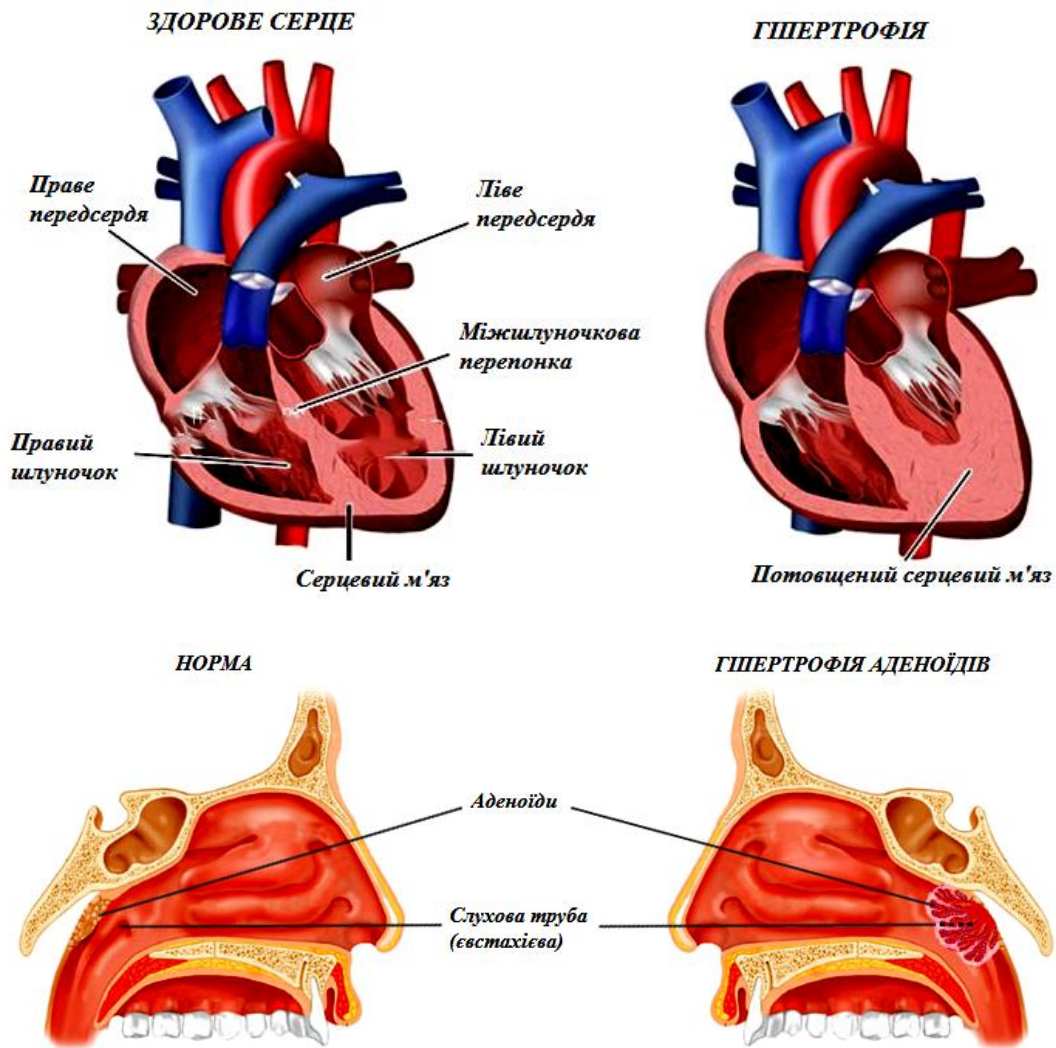


Рис. 40. Приклади гіпертрофії клітин – гіпертрофія серця і аденоїдів

Гіперплазія клітин – збільшення кількості клітин, внутрішньоклітинних структур та інших елементів тканини шляхом їх надлишкового новоутворення (рис. 39). Гіперплазія може розвиватись внаслідок різних впливів на тканину, які стимулюють розмноження клітин: розладів нервової системи, процесів обміну і росту тощо. Прикладом гіперплазії може бути підвищене розмноження клітин епітелію молочних залоз при вагітності, клітин епітелію маточних залоз у передменструальному періоді. Гіперпластичні процеси при інфекційних захворюваннях особливо різко виражені в селезінці. Гіперпластичні процеси в ретикулярній тканині лежать в основі імуногенного антитілоутворення при антигенному подразненні будь-якої природи. Завдяки гіперплазії іноді відбувається заміщення тканини (компенсаторний характер гіперплазії), втраченої в результаті патологічного процесу, наприклад, кровотворної тканини після крововтрат. Гіперпластичні процеси є причиною підсиленої гіперпродукції тканини. В низці випадків гіперплазія призводить до надлишкового новоутворення атипової будови, до розвитку пухлин (наприклад, малігнізації поліпозних розростань слизових оболонок при їх хронічному запаленні) (рис. 41).

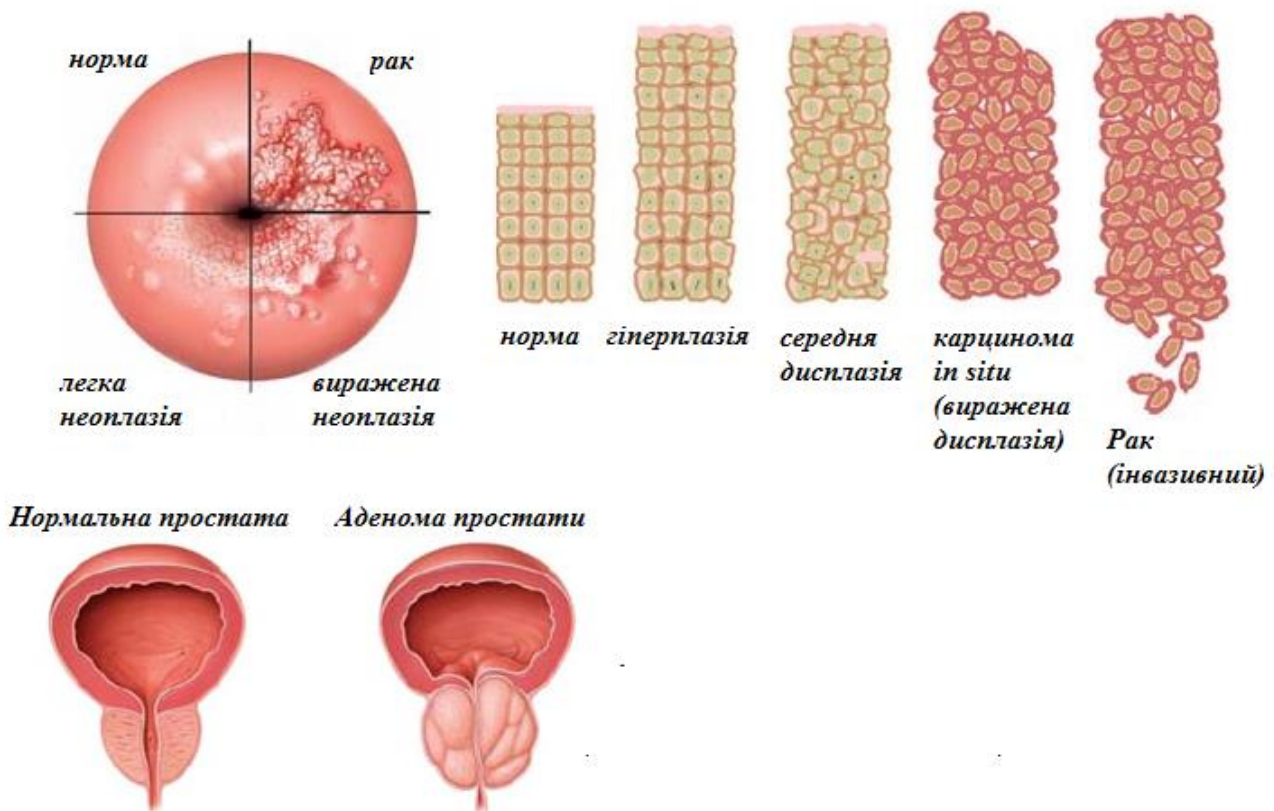


Рис. 41. Ступені гіперплазії клітин

Атрофія клітин – зменшення об'єму, маси клітин, вмісту внутрішньоклітинних структур і функціональної активності їх органел внаслідок послаблення процесів регенерації та переваги катаболічних процесів над анаболічними. Атрофія клітин настає в результаті їх бездіяльності, недостатнього живлення, гормонального дефіциту, старіння або впливу несприятливих факторів (фізичних, хімічних чи інших).

Типи атрофії:

- фізіологічна – вікова інволюція (пупкові артерії, статеві залози, кістки та ін.);
- патологічна (вплив патологічного фактора: порушення кровообігу, стискання, порушення інервації органу та ін.).

ТЕСТОВІ ЗАВДАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ ЗНАНЬ

1. Виберіть найбільш вірний варіант відповіді:

- a) Клітина – елементарна одиниця будови і розвитку організмів.
- b) Клітина – одиниця, здатна до самовідновлення і розвитку.
- c) Клітина – елементарна, частково відкрита біологічна система, здатна до самовідновлення, самовідтворення і розвитку.
- d) Клітина – елементарна біологічна система, здатна до саморегуляції і самовідтворення.
- e) Клітина – відкрита система, здатна до самовідновлення і саморегуляції.

2. Знайдіть неправильний варіант відповіді:

- a) Організм – відкрита біологічна система.
- b) Багатоклітинний організм є сума клітин, "клітинна держава".
- c) Організм – це саморегульовальна система.
- d) Організм – це несаморегульовальна система.
- e) Організм – це відкрита, самовідтворювальна, самовідновлювальна система.

3. Виберіть найбільш правильну відповідь:

- a) Прокаріоти – доядерні організми.
- b) Прокаріоти – доядерні організми, які містять генофор, пластиди, центріолі.
- c) Прокаріоти – доядерні організми, генофор яких містить білки гістони.
- d) Прокаріоти – доядерні організми, які містять мітохондрії і розвинену систему мембран.
- e) Прокаріоти – доядерні організми, в яких відсутні мітохондрії, центріолі, немає розвиненої системи цитомембран.

4. Вкажіть правильний варіант відповіді:

- a) Форма клітини залежить від форми ядра.
- b) Форма клітини залежить від виконуваної функції.
- c) Форма клітини залежить від кількості пластид і мітохондрій.
- d) Форму клітини обумовлює клітинний центр.
- e) Форма клітини зумовлена клітинною оболонкою.

5. Які органели клітини належать до немембранних?

- a) Центріолі.
- b) Мітохондрії.
- c) Вакуолі.
- d) Пластиди.
- e) Лізосоми.

6. Які органели клітини належать до немембранних?

- a) Пластиди.
- b) Мітохондрії.
- c) Ендоплазматичний ретикулум.
- d) Рибосоми.
- e) Лізосоми.

7. Які органели клітини належать до немембранних?

- a) Лізосоми.
- b) Мікротрубочки.
- c) Пластиди.
- d) Мітохондрії.
- e) Комплекс Гольджі.

8. Які з органел клітини належать до немембранних?

- a) Комплекс Гольджі.
- b) Лізосоми.
- c) Пластиди.
- d) Рибосоми.
- e) Мітохондрії.

9. Які з органел клітини належать до групи двомембранних?

- a) Рибосоми.
- b) Лізосоми.
- c) Мітохондрії.
- d) Центросома.
- e) Комплекс Гольджі.

10. Де здійснюється біосинтез білків у клітині?

- a) У лізосомах.
- b) У мітохондріях.
- c) На рибосомах.
- d) У пластидах.
- e) У центросомі.

11. Де відбувається біосинтез основної кількості АТФ у клітині?

- a) У комплексі Гольджі.
- b) На рибосомах.
- c) У лізосомах.
- d) У мітохондріях.
- e) В ЕПС.

12. Які з органел клітини виконують захисну функцію?

- a) Рибосоми.
- b) Лізосоми.
- c) Центросома.
- d) Мікротрубочки.
- e) Мітохондрії.

13. З порушенням структури якої з органел клітини виникають т. з. хвороби накопичення?

- a) Мітохондрії.
- b) Центріолі.
- c) Комплекс Гольджі.
- d) Лізосоми.
- e) Рибосоми.

14. Яка з органел клітини безпосередньо формує лізосоми?

- a) Пластиди.

- b) Мітохондрії.
- c) Комплекс Гольджі.
- d) Рибосоми.
- e) Центріолі.

15. Яка з органел властива лише клітинам рослин?

- a) Мікротрубочки.
- b) Пластиди.
- c) ЕПР гранулярного типу.
- d) Негранулярний ЕПР.
- e) Лізосоми.

16. Для якої з органел клітини характерна наявність крист і матриксу?

- a) Рибосоми.
- b) ЕПР.
- c) Центросома.
- d) Мікротрубочки.
- e) Мітохондрії.

17. Яка з органел клітини виконує функцію концентрації, зневоднення і ущільнення речовин ендо- і екзогенної природи?

- a) Комплекс Гольджі.
- b) Лізосоми.
- c) Рибосоми.
- d) Пластиди.
- e) ЕПР.

18. Яка з органел бере участь в утворенні зернин жовтка в овоцитах, що розвиваються?

- a) Лізосоми.
- b) Центросома.
- c) Комплекс Гольджі.
- d) Рибосоми.
- e) Пластиди.

19. Яка з органел формує полюси клітини, що ділиться?

- a) Мітохондрії.
- b) Центріолі.
- c) Пластиди.
- d) Рибосоми.
- e) Лізосоми.

20. Яка з органел клітини має симбіотичне походження?

- a) ЕПР.
- b) Мітохондрії.
- c) Лізосоми.
- d) Мікротрубочки.
- e) Комплекс Гольджі.

21. В якій з органел клітини відбувається цикл Кребса?

- a) Мітохондрії.

- b) Лізосоми.
- c) Рибосоми.
- d) ЕПР.
- e) Мікротрубочки.

22. Яка з органел клітини містить власну ДНК?

- a) Мікротрубочки.
- b) Негранулярний ЕПР.
- c) Гранулярний ЕПР.
- d) Мітохондрії.
- e) Лізосоми.

23. Яка з органел клітини має нуклеопротеїнову природу?

- a) Рибосоми.
- b) Негранулярний ЕПР.
- c) Вакуолі.
- d) Мікротрубочки.
- e) Лізосоми.

24. На практичному занятті студенти вивчали забарвлений мазок крові миші з бактеріями, фагоцитованими лейкоцитами. Яка з органел клітини завершує перетравлення цих бактерій?

- a) Рибосоми.
- b) Лізосоми.
- c) Гранулярний ендоплазматичний ретикулум.
- d) Мітохондрії.
- e) Комплекс Гольджі.

25. Яка з органел клітини бере участь у новоутворенні ядерної оболонки по закінченні мітозу?

- a) Центріолі.
- b) Мітохондрії.
- c) ЕПР.
- d) Вакуолі.
- e) Лізосоми.

26. Яка з органел клітини бере участь у новоутворенні ядерної оболонки по закінченні мітозу?

- a) Пластиди.
- b) Лізосоми.
- c) Рибосоми.
- d) ЕПР.
- e) Вакуолі.

27. В утворенні ядерної оболонки беруть участь:

- a) Мітохондрії.
- b) ЕПР.
- c) Лізосоми.
- d) Рибосоми.
- e) Вакуолі.

28. По закінченні мітозу в утворенні ядерної оболонки беруть участь:

- a) ЕПР.
- b) Пластиди.
- c) Мікротрубочки.
- d) Комплекс Гольджі.
- e) Рибосоми.

29. У хворого виявлено зниження вмісту іонів магнію, які потрібні для прикріплення рибосом до гранулярного ендоплазматичного ретикулуму. Відомо, що це призводить до порушення біосинтезу білка. Який саме етап біосинтезу білка буде порушено?

- a) Активація амінокислот.
- b) Реплікація.
- c) Транскрипція.
- d) Трансляція.
- e) Термінація.

30. Яка з органел клітини становить цитоскелет?

- a) ЕПР.
- b) Вакуолі.
- c) Мікротрубочки.
- d) Лізосоми.
- e) Комплекс Гольджі.

31. Яка з органел клітини становить цитоскелет?

- a) Мікротрубочки.
- b) Рибосоми.
- c) Мітохондрії.
- d) ЕПР.
- e) Вакуолі.

32. Яка з органел клітини становить цитоскелет?

- a) Пластиди.
- b) Мітохондрії.
- c) Лізосоми.
- d) Мікротрубочки.
- e) Рибосоми.

33. Яка з органел клітини входить до складу цитоскелета?

- a) Плазматична мембрана.
- b) Комплекс Гольджі.
- c) Мітохондрії.
- d) Пластиди.
- e) Мікротрубочки.

34. Яка з органел клітини утворює мікроворсинки?

- a) Мітохондрії.
- b) Рибосоми.
- c) Плазматична мембрана.
- d) Пластиди.
- e) Лізосоми.

35. В яких межах коливаються абсолютні розміри ядра клітини (в мкм)?

- a) Від 4 до 400.
- b) Від 2 до 800.
- c) Від 2 до 600.
- d) Від 1 до 300.
- e) Від 3 до 500.

36. Ядерно-цитоплазматичним співвідношенням зветься:

- a) Співвідношення об'ємів і мембранних органел клітини.
- b) Співвідношення об'ємів ядра і вакуолярної системи клітини.
- c) Співвідношення об'ємів ядра і цитоплазми.
- d) Співвідношення об'ємів ядра і двомембранних органел клітини.
- e) Співвідношення об'ємів ядра і всіх органел клітини.

37. Одним з факторів поділу клітин є:

- a) Порушення ядерно-цитоплазматичного співвідношення.
- b) Зміна кількості мітохондрій у клітині.
- c) Зміна кількості лізосом у клітині.
- d) Розчинення ядерця.
- e) Фрагментація ядерної оболонки.

38. Де саме знаходиться перинуклеарний простір?

- a) В ядрі.
- b) Між ядром і ЕПР.
- c) Між зовнішньою і внутрішньою мембранами ядерної оболонки.
- d) Між кристами мітохондрій.
- e) У лізосомах.

39. З якою з органел клітини безпосередньо з'єднана ядерна оболонка?

- a) З плазматичною мембраною.
- b) З мембраною вакуолей.
- c) З системою трубочок і міхурців комплексу Гольджі.
- d) З каналцями ЕПР.
- e) З лізосомами.

40. До складу якої з органел клітини входить система трубочок з міхурцями на кінцях?

- a) Комплекс Гольджі.
- b) Гранулярний ЕПР.
- c) Незернистий ЕПР.
- d) Мікротрубочки.
- e) Рибосоми.

41. Яка з органел клітини формується в результаті полімеризації білків тубулінів?

- a) Мітохондрії.
- b) Пластиди.
- c) Вакуолі.
- d) Мікротрубочки.
- e) Рибосоми.

42. Яка з органел утворює нитки веретена поділу в клітинах, що діляться?

- a) Мітохондрії.
- b) Центросома.
- c) Мікротрубочки.
- d) Пластиди.
- e) Рибосоми.

43. Яка з органел клітини входить до складу війок і джгутиків рухливих клітин?

- a) Гранулярний ЕПР.
- b) Центріолі.
- c) Комплекс Гольджі.
- d) Мікротрубочки.
- e) Плазматична мембрана.

44. Виберіть правильний варіант відповіді:

- a) У прелізосомах знаходяться і переробляються речовини, що підлягають перетравленню.
- b) У прелізосомах містяться речовини, що підлягають перетравленню, але відсутні ферменти.
- c) Прелізосоми містять синтезовані в клітині ферменти.
- d) Прелізосоми утворюються при злитті первинних і вторинних лізосом.
- e) Прелізосоми – це первинні лізосоми.

45. Виберіть правильний варіант відповіді:

- 1) Первинні лізосоми – це прелізосоми.
- 2) Первинні лізосоми утворюються при злитті прелізосом і вторинних лізосом.
- 3) Первинні лізосоми містять синтезовані в клітині ферменти.
- 4) У первинних лізосомах містяться речовини, що підлягають перетравленню, але відсутні ферменти.
- 5) У первинних лізосомах обробляються речовини, що підлягають перетравленню.

46. Виберіть правильний варіант відповіді:

- a) Вторинні лізосоми утворюються від злиття прелізосом і первинних лізосом.
- b) Вторинні лізосоми містять речовини, що підлягають перетравленню, але відсутні ферменти.
- c) Вторинні лізосоми містять синтезовані в клітині ферменти.
- d) Вторинні лізосоми мають такий самий склад, як і первинні.
- e) Вторинні лізосоми – це є власне лізосоми.

47. Виберіть правильний варіант відповіді:

- a) Серед прелізосом розрізняють аутолізосоми і гетерофагосоми.
- b) Серед первинних лізосом розрізняють аутолізосоми і гетерофагосоми.

с) Серед вторинних лізосом розрізняють аутолізосоми і гетерофагосоми.

д) Аутолізосоми і гетерофагосоми утворюються від злиття прелізосом і вторинних лізосом.

е) Аутолізосоми і гетерофагосоми утворюються від злиття первинних і вторинних лізосом.

48. Виберіть правильний варіант відповіді про функції вторинних лізосом:

а) Аутолізосоми перетравлюють білки.

б) Аутолізосоми перетравлюють вуглеводи.

в) Аутолізосоми перетравлюють ліпіди.

д) Аутолізосоми перетравлюють органели клітини, що втратили свою функцію.

е) Аутолізосоми перетравлюють речовини, що надійшли до клітини.

49. Що саме перетравлюється гетерофагосомами?

а) Органели клітини, що втратили свою функцію.

б) Речовини, що надійшли до клітини.

в) ДНК.

г) РНК та білки.

д) АТФ.

50. Виберіть правильний варіант відповіді:

а) Постлізосоми утворюються від злиття прелізосом з первинними лізосомами.

б) Постлізосоми містять синтезовані в клітині ферменти.

в) Постлізосоми містять тільки залишки неперетравленого субстрату.

г) Постлізосоми містять речовини, що підлягають перетравленню.

д) У постлізосомах перетравлюються органели, що втратили свою функцію.

51. Порушення цілісності якої з органел викликає лізис клітини?

а) Лізосоми.

б) Вакуолі.

в) Мітохондрії.

г) ЕПР.

д) Комплекс Гольджі.

52. Що саме викликає т. з. хвороби накопичення?

а) Втрати мітохондріями власної ДНК.

б) Втрати лізосомами однієї з ферментативних систем.

в) Втрати будь-якого ферменту комплексом Гольджі.

г) Втрати рибосомами іону магнію.

д) Руйнування цистерн ЕПР.

53. Хвороби накопичення викликають:

а) Руйнування вакуолей.

б) Руйнування міхурців комплексу Гольджі.

в) Розпад рибосом на субодиниці.

- d) Руйнування крист мітохондрій.
- e) Втрата лізосомами будь-якої з ферментативних систем.

54. Яка з органел клітини має власні рибосоми?

- a) Комплекс Гольджі.
- b) Незернистий ЕПР.
- c) Мітохондрії.
- d) Центросома.
- e) Вакуолі.

55. З якою з органел безпосередньо зв'язана ядерна оболонка, особливо під час переходу клітини до поділу?

- a) Лізосоми.
- b) Мітохондрії.
- c) Комплекс Гольджі.
- d) Центросома.
- e) Рибосоми.

56. Якій з органел клітини властива певна автономія?

- a) Плазматична мембрана.
- b) Рибосоми.
- c) Центросома.
- d) Мікротрубочки.
- e) Мітохондрії.

57. Якій з органел клітини властива певна автономія?

- a) Рибосоми.
- b) ЕПС.
- c) Пластиди.
- d) Комплекс Гольджі.
- e) Мікротрубочки.

58. Яка із структур ядра містить наступні компоненти: гранулярну, фібрилярну і аморфну речовину?

- a) Ядерна оболонка.
- b) Каріолімфа.
- c) Ядерце.
- d) Хроматин.
- e) Перинуклеарний простір.

59. Яка з мембранних органел клітини нагадує стовпчик порожнистих рулонів?

- a) Мітохондрії.
- b) Комплекс Гольджі.
- c) Незернистий ЕПР.
- d) Лізосоми.
- e) Гранулярний ЕПР.

60. Назвіть органоїд клітини де відбувається завершення побудови білкової молекули та комплексування білкових молекул з вуглеводами, жирами.

- a) Комплекс Гольджі.

- b) Ендоплазматичний ретикулум.
- c) Лізосоми.
- d) Рибосоми.
- e) Мітохондрії.

61. Який процес лежить в основі I етапу біосинтезу білка – транскрипції?

- a) Біосинтез білкової молекули.
- b) Матричний біосинтез молекули ДНК.
- c) Матричний біосинтез молекули про-іРНК.
- d) Рекомбінація генів.
- e) Перенесення генетичної інформації за допомогою вірусів.

62. З чого побудована нуклеосома?

- a) З РНК.
- b) З ліпідів.
- c) З полісахаридів.
- d) З молекул білків гістонів.
- e) З ДНК-полімерази.

63. Під час постсинтетичного періоду мітотичного циклу не відбувається синтез білків-тубулінів, які беруть участь у побудові веретена поділу. Це може призвести до:

- a) Розходження хромосом.
- b) Спіралізації хромосом.
- c) Деспіралізації хромосом.
- d) Подовження тривалості мітозу.
- e) Цитокінезу.

64. На якій стадії мітозу перебуває клітина, в якій хромосоми лежать в екваторіальній площині, створюючи зірку?

- a) Метафаза.
- b) Анафаза.
- c) Телофаза.
- d) Інтерфаза.
- e) Профаза.

65. Клітину лабораторної тварини піддали надмірному рентгєнівському опроміненню. У результаті утворилися білкові фрагменти в цитоплазмі. Який органоїд клітини візьме участь у їх утилізації?

- a) Лізосоми.
- b) Клітинний центр.
- c) Комплекс Гольджі.
- d) Рибосоми.
- e) Ендоплазматичний ретикулум.

66. У клітині, яка мітотично ділиться, спостерігається розходження дочірних хроматид до полюсів клітини. На якій стадії мітотичного циклу знаходиться клітина?

- a) Інтерфаза.
- b) Телофаза.

- c) Анафаза.
- d) Профаза.
- e) Метафаза.

67. Деякі сполуки в клітині, що багаті на енергію і тому беруть участь в усіх процесах біосинтезу, називають макроергічними. Які це сполуки?

- a) Рибоза.
- b) АТФ.
- c) Дезоксирибоза.
- d) ДНК-полімераза.
- e) іРНК.

68. Біологічне значення мітозу полягає у збереженні повноцінної генетичної інформації в поколіннях клітин. В якій фазі мітозу дочірні хромосоми (хроматиди) незалежно і порівну розходяться до полюсів материнської клітини?

- a) У метафазі.
- b) У телофазі.
- c) У прометафазі.
- d) В анафазі.
- e) У профазі.

69. Яка фаза профазы I мейозу може вважатися ключовою у виникненні гаплоїдного набору в гаметах?

- a) Лептонема (спіралізація хромосом).
- b) Діакінез (відштовхування гомологічних хромосом).
- c) Пахінема (кросинговер).
- d) Диплонема (початок відштовхування гомологічних хромосом).
- e) Зигонема (злиття гомологічних хромосом).

70. Які органели цитоплазми забезпечують фагоцитарну функцію нейтрофілів?

- a) Рибосоми.
- b) Мітохондрії.
- c) Лізосоми.
- d) ЕПР.
- e) Комплекс Гольджі.

71. Реалізація генетичної інформації розпочинається з процесу транскрипції ділянки хромосоми, де ДНК втратила зв'язок з певною речовиною. З якого саме?

- a) З РНК-полімеразою.
- b) З гістонами.
- c) З негістоновими білками.
- d) З іонами металів.
- e) З ДНК-полімеразою.

72. В яких органелах забезпечується цитоплазматична спадковість?

- a) У рибосомах.
- b) В ЕПР.

- c) У комплексі Гольджі.
- d) У мітохондріях.
- e) У лізосомах.

73. На якому з етапів життєвого циклу клітини відбувається подвоєння ДНК?

- a) Анафаза.
- b) Профаза.
- c) Метафаза.
- d) Інтерфаза.
- e) Телофаза.

74. Який поділ клітини призводить до утворення гаплоїдного (половинного) набору хромосом?

- a) Мітоз.
- b) Мейоз.
- c) Амітоз.
- d) Множинний поділ.
- e) Ендомітоз.

75. На клітину подіяли препаратами, які змінюють структуру рибосом. Які процеси першочергово будуть порушені?

- a) Транскрипція.
- b) Трансляція.
- c) Активація амінокислот.
- d) Транспорт речовин.
- e) Синтез ліпідів.

76. З якими з органоїдів клітини безпосередньо з'єднана ядерна оболонка?

- a) З системою трубочок і міхурців комплексу Гольджі.
- b) З плазматичною мембраною.
- c) З мембраною вакуолей.
- d) З канальцями ендоплазматичного ретикулуму.
- e) З лізосомами.

77. Як називається період життєвого циклу клітини, на якому відбувається синтез ДНК?

- a) Пресинтетичний період інтерфази.
- b) Синтетичний період інтерфази.
- c) Мітоз.
- d) Премітотичний період інтерфази.
- e) Постсинтетичний період інтерфази.

78. Хромосоми в клітині перебувають у стані максимальної спіралізації і розташовані в її екваторіальній площині. Якій фазі мітозу це відповідає?

- a) Профазі.
- b) Телофазі.
- c) Метафазі.
- d) Анафазі.
- e) Прометафазі.

79. У клітинах м'язової тканини відбувається інтенсивний аеробний процес утворення і накопичення енергії у вигляді макроергічних зв'язків АТФ. В якій органелі відбуваються ці процеси?

- a) Пероксисомі.
- b) Ендоплазматичному ретикулумі.
- c) Лізосомі.
- d) Мітохондрії.
- e) Клітинному центрі.

80. Під час мітотичного поділу клітини досліднику вдалося спостерігати фазу, коли були відсутні оболонка ядра та ядерце, центріолі містилися на протилежних полюсах клітини, а хромосоми мали вигляд клубка ниток, вільно розташованих у цитоплазмі. На якій стадії мітотичного циклу перебуває клітина?

- a) Метафази.
- b) Профази.
- c) Анафази.
- d) Інтерфази.
- e) Телофази.

81. На якому етапі життєвого циклу клітини відбувається подвоєння молекули ДНК?

- a) Анафази.
- b) Профази.
- c) Метафази.
- d) Інтерфази.
- e) Телофази.

82. Відомо, що білки тубуліни входять до складу мікротрубочок і беруть участь у формуванні веретена поділу. В якому періоді мітотичного циклу вони синтезуються?

- a) Постмітотичний період інтерфази.
- b) Мітоз.
- c) Синтетичний період інтерфази.
- d) Постсинтетичний період інтерфази.
- e) Пресинтетичний період інтерфази.

83. У певних клітинах дорослої людини протягом її життя не спостерігається мітозу, і кількісний вміст ДНК залишається незмінним. Як називаються такі клітини?

- a) Нейрони.
- b) Гепатоцити.
- c) Епітеліоцити рогівки ока.
- d) Клітини червоного кісткового мозку.
- e) Сперматогонії.

84. Під час вивчення клітин підшлункової залози за допомогою електронного мікроскопа було виявлено органелу, що складається з великої кількості комірок, каналів, цистерн та з'єднується з плазмалемою. Яка це органела?

- a) Центросома.
- b) Мітохондрія.

- c) Ендоплазматичний ретикулум.
- d) Лізосома.
- e) Пероксисома.

85. У клітину проник вірус грипу. Механізм біосинтезу білка клітини реорганізувався таким чином, що синтез вірусного білка почав здійснюватись:

- a) На полірибосомах.
- b) В ядрі.
- c) У лізосомах.
- d) У пероксисомах.
- e) У клітинному центрі.

86. Під час вивчення тонкої структури клітини виявлено кулясту одномембранну органелу, яка містить гідролітичні ферменти. Відомо, що ця органела забезпечує внутрішньоклітинне травлення і захисні реакції клітини. Яка це органела?

- a) Ендоплазматичний ретикулум.
- b) Центросома.
- c) Лізосома.
- d) Рибосома.
- e) Мітохондрія.

87. Біля ядра виявлено органелу, що складається з двох циліндрів, утворених мікротрубочками і розташованих перпендикулярно один до одного. Було з'ясовано, що ця органела – складова мітотичного веретена поділу у тваринних клітинах. Як вона називається?

- a) Мітохондрія.
- b) Рибосома.
- c) Ендоплазматичний ретикулум.
- d) Центросома.
- e) Лізосома.

88. Одна з основних властивостей живого – це здатність до репродукції. На якому рівні організації живих організмів цей процес здійснюється на основі матричного синтезу?

- a) Організменому.
- b) Субклітинному.
- c) Клітинному.
- d) Тканинному.
- e) Молекулярному.

89. У пресинтетичний період мітотичного циклу синтез ДНК не відбувається, тому молекул ДНК стільки ж, скільки й хромосом. Скільки молекул ДНК має соматична клітина людини в пресинтетичному періоді?

- a) 23.
- b) 92.
- c) 46.

- d) 69.
- e) 48.

90. В анафазі мітозу до полюсів клітини розходяться однохроматидні хромосоми. Скільки хромосом має клітина людини в анафазі мітозу?

- a) 96.
- b) 46.
- c) 23.
- d) 69.
- e) 92.

91. Під час проведення експерименту культуру клітин, що діляться шляхом мітозу, обробили речовиною, яка зруйнувала веретено поділу. Яка речовина була використана в цьому експерименті?

- a) Пеніцилін.
- b) Колхіцин.
- c) Гістамін.
- d) Метанол.
- e) Йод.

92. Згідно з правилом сталості числа хромосом, для кожного виду тварин характерне певне та постійне число хромосом. Який механізм забезпечує цю властивість при статевому розмноженні?

- a) Репарація.
- b) Трансляція.
- c) Мейоз.
- d) Мітоз.
- e) Цитокінез.

93. З метою вивчення каріотипу культуру клітин обробили колхіцином, який руйнує веретено поділу. На якій стадії було призупинено мітоз?

- a) Метафази.
- b) Профази.
- c) Анафази.
- d) Телофази.
- e) Прометафази.

94. Під час вивчення фаз мітозу в клітинах корінця цибулі виявлено клітину, в якій спіралізовані хромосоми лежать в екваторіальній площині. На якому етапі мітотичного циклу перебуває клітина?

- a) Інтерфази.
- b) Профази.
- c) Анафази.
- d) Телофази.
- e) Метафази.

95. У синтетичний період мітотичного циклу в клітині подвоїлася кількість ДНК. Цей процес відбувся внаслідок:

- a) Денатурації ДНК.
- b) Дисоціації ДНК.

- c) Реплікації ДНК.
- d) Репарації ДНК.
- e) Коагуляції ДНК.

96. На електроннограмах клітин печінки щура добре помітні структури овальної форми, двомембранні, внутрішня мембрана яких утворює кристи. Які це органели?

- a) Лізосоми.
- b) Рибосоми.
- c) Мітохондрії.
- d) Центросоми.
- e) Пероксисоми.

97. У діагностиці хромосомних хвороб людини з метою вивчення каріотипу на культуру клітин діють колхіцином – речовиною, яка руйнує веретено поділу. На якій стадії мітотичного циклу вивчають каріотип?

- a) Телофазі.
- b) Інтерфазі.
- c) Профазі.
- d) Метафазі.
- e) Анафазі.

98. Утворені в результаті реплікації подвійні дочірні спіралі складаються з одного материнського ланцюга й одного дочірнього. Як називається такий спосіб реплікації?

- a) Консервативний.
- b) Аналогічний.
- c) Ідентичний.
- d) Дисперсний.
- e) Напівконсервативний.

99. У клітині розташовані одномембранні органели кулястої форми розміром 0,2–1 мкм, які містять протеолітичні ферменти, їх утворення пов'язано з комплексом Гольджі. Які це органели?

- a) Центросоми.
- b) Рибосоми.
- c) Пластиди.
- d) Мітохондрії.
- e) Лізосоми.

100. В ядрі клітини є непостійні структури, які зникають на початку поділу клітини і знову з'являються наприкінці його. Вони містять білок, РНК і беруть участь у формуванні субодиниць рибосом. Які це структури?

- a) Ядерця.
- b) Нуклеосоми.
- c) Полісоми.
- d) Мікрофібрили.
- e) Мікротрубочки.

101. У клітині, яка мітотично ділиться, спостерігається розходження сестринських хроматид до полюсів клітини. На якій стадії мітотичного циклу знаходиться клітина?

- a) Телофази.
- b) Метафази.
- c) Анафази.
- d) Профази.
- e) Інтерфази.

102. У клітині досліджували одномембранну органелу кулястої форми, що містить гідролітичні ферменти. Яка це органела?

- a) Центросома.
- b) Лізосома.
- c) Ендоплазматичний ретикулум.
- d) Комплекс Гольджі.
- e) Рибосома.

103. У клітинах людини є органела, з якою пов'язане формування лізосом, а також синтез полісахаридів, ліпідів, утворення зерен жовтка при дозріванні овоцитів. Як називається ця органела?

- a) Лізосома.
- b) Ендоплазматичний ретикулум.
- c) Комплекс Гольджі.
- d) Пероксисома.
- e) Рибосома.

104. На клітину подіяли речовиною, яка спричинила порушення цілісності мембран лізосом. Що може відбутися з клітиною внаслідок цього?

- a) Спеціалізація.
- b) Диференціація.
- c) Розмноження.
- d) Трансформація.
- e) Аутоліз.

105. Ядра клітин обробили препаратом, який зруйнував структуру гістонів. Які компоненти клітини зазнають змін?

- a) Мітохондрії.
- b) Ядерна оболонка.
- c) Рибосоми.
- d) Хромосоми.
- e) Плазматична мембрана.

106. Під час постсинтетичного періоду мітотичного циклу порушено синтез білків тубулінів, які беруть участь у побудові веретена поділу. До порушення якого процесу це може призвести?

- a) Деспіралізації хромосом.
- b) Спіралізації хромосом.
- c) Розходження дочірніх хромосом.
- d) Формування субодиниць рибосом.
- e) Формування ядерець.

107. У хворого гострий панкреатит, що загрожує аутолізом підшлункової залози. З порушенням функцій яких органел клітини може бути пов'язаний цей процес?

- a) Лізосом.
- b) Мітохондрій.
- c) Рибосом.
- d) Центріолей.
- e) Мікротрубочок.

108. Проводиться вивчення максимально конденсованих хромосом клітини, що ділиться. На якій стадії мітотичного циклу для цього припинили процес поділу клітини?

- a) Метафази.
- b) Профази.
- c) Інтерфази.
- d) Анафази.
- e) Телофази.

109. У деяких одноклітинних організмів, наприклад, амеб, живлення здійснюється шляхом фагоцитозу. В яких клітинах організму людини таке явище є не способом живлення, а захистом організму від чужорідних агентів (наприклад, мікроорганізмів)?

- a) Лейкоцитах.
- b) Еритроцитах.
- c) Епітеліоцитах.
- d) Міоцитах.
- e) Тромбоцитах.

110. Мітотичний цикл – основний клітинний механізм, який забезпечує розвиток організмів, регенерацію та розмноження. Це можливо, оскільки за такого механізму забезпечується:

- a) Утворення поліплоїдних клітин.
- b) Кросинговер.
- c) Рівномірний розподіл хромосом між дочірніми клітинами.
- d) Нерівномірний розподіл хромосом між дочірніми клітинами.
- e) Зміна генетичної інформації.

111. Як називається трансляційний комплекс, що складається з однієї іРНК та розміщених на ній кількох рибосом?

- a) Центросома.
- b) Лізосома.
- c) Фагосома.
- d) Нуклеосома.
- e) Полісома.

112. Під дією деяких хімічних речовин у клітині пошкоджено формування субодиниць рибосом. Внаслідок цього безпосередньо буде призупинено синтез:

- a) Вуглеводів.
- b) Білків.

- c) Ліпідів.
- d) ДНК.
- e) РНК.

113. У процесі обміну речовин беруть участь внутрішньоклітинні структури кулястої форми розміром від 0,2 до 1 мкм. Вони утворюються в комплексі Гольджі і відіграють суттєву роль в індивідуальному розвитку організму. Їх поділяють на групи, залежно від вмісту і функцій. Пошкодження цих органел дуже шкідливе для клітини. Назвіть ці органели:

- a) Лізосоми.
- b) Комплекс Гольджі.
- c) Мітохондрії.
- d) Рибосоми.
- e) Пластиди.

114. У клітин, які здатні до поділу, відбуваються процеси росту, формування органел, їх накопичення завдяки активному синтезу білків, РНК, ліпідів, вуглеводів. Як називається період мітотичного циклу, в якому відбуваються вказані процеси, але не синтезується ДНК?

- a) Синтетичний.
- b) Пресинтетичний.
- c) Постсинтетичний.
- d) Премітотичний.
- e) Мітотичний.

115. У ядрі клітини є не постійні структури, які зникають на початку поділу клітини і знову з'являються наприкінці його. Вони містять білок і РНК, їх утворення пов'язане з хромосомами. Їх функція важлива для утворення субодиниць рибосом. Назвіть ці структури:

- a) Хроматин.
- b) Каріоплазма.
- c) Ядерця.
- d) Рибосоми.
- e) Нуклеосоми.

116. У світловому мікроскопі у вигляді диференційованої ділянки цитоплазми, що звичайно розташована біля ядра, міститься органела, яка має вигляд сітки, скупчення сплюснених циліндрів, з потовщенням на кінцях і пухирцями, які відходять від них. У цьому органелі відбувається концентрація, зневоднення та ущільнення продуктів внутрішньоклітинної секреції, які надходять зовні і призначені для виділення з клітини. З цією органелою пов'язані синтез полісахаридів, ліпідів, утворення зерен жовтка при дозріванні овоцитів:

- a) Лізосоми.
- b) Комплекс Гольджі.
- c) Мітохондрії.

- d) Рибосоми.
- e) Пластиди.

117. У клітинах тварин є довгі циліндри діаметром близько 24 нм. Вони формуються з чергуванням димерів білка тубуліну і відіграють важливу роль у підтриманні певної форми всієї клітини і її органоїдів, а також беруть участь у транспорті макромолекул і органел. При поділі клітини забезпечують розходження хромосом. Визначте ці органели:

- a) Ендоплазматичний ретикулум.
- b) Мікротрубочки.
- c) Комплекс Гольджі.
- d) Клітинний центр.
- e) Лізосоми.

118. Вкажіть органоїди, які є в клітинах бактерій:

- a) Лізосоми.
- b) Комплекс Гольджі.
- c) Мітохондрії.
- d) Рибосоми.
- e) Пластиди.

119. Різні клітинні органели характеризуються неоднаковим набором ензимів, що пов'язане зі специфічністю виконуваних ними функцій. Яка органела містить тільки травні ферменти?

- a) Лізосоми.
- b) Комплекс Гольджі.
- c) Мітохондрії.
- d) Рибосоми.
- e) Пластиди.

120. У живильне середовище, де вирощуються клітини тварин, додали амінокислоту лейцин з радіоактивною міткою. Через певний час методом радіоавтографії виявили високу концентрацію міченої амінокислоти біля певних органел. Цими органелами можуть бути:

- a) Рибосоми.
- b) Лізосоми.
- c) Гладенький ендоплазматичний ретикулум.
- d) Клітинний центр.
- e) Комплекс Гольджі.

121. У крові хворого виявлено низький рівень білків альбумінів і фібриногену. Зниження активності яких органел гепатоцитів печінки найбільш імовірно обумовлює це явище?

- a) Агранулярного ендоплазматичного ретикулуму.
- b) Мітохондрій.
- c) Гранулярного ендоплазматичного ретикулуму.
- d) Комплексу Гольджі.
- e) Лізосом.

122. Клітину лабораторної тварини піддали надмірному рентгєнєвськєму опромєнюванню. У результатї утворилися бїлковї фрагменти в цитоплазмі. Яка органела клітини вїзьме участь в їх утилізації?

- a) Комплекс Гольджї.
- b) Рибосоми.
- c) Ендоплазматичний ретикулум.
- d) Клітинний центр.

123. Для вивчення локалізації бїосинтезу бїлка в клітинах миші увели мїчені аїнокислоти аланїн та триптофан. Бїля яких органел буде спостерїгатися накопичення мїчених аїнокислот?

- a) Клітинний центр.
- b) Комплекс Гольджї.
- c) Лізосоми.
- d) Гладєнький ендоплазматичний ретикулум.
- e) Рибосоми.

124. У культурї тканин опромєненням пошкоджено ядерця ядер. Вїдновлення яких органел у цитоплазмі клітин стає проблематичним?

- a) Ендоплазматичного ретикулуму.
- b) Рибосом.
- c) Лізосом.
- d) Комплексу Гольджї.
- e) Мїкротрубочок.

125. Мукополїсахаридоз вїдноситься до хвороб накопичення. Через вїдсутність ферментів порушується розщєплення полїсахаридів. У хворих спостерїгається пїдвищення видїлення їх їз сечею ї накопичення в одній з органел клітин. В яких органелах нагромаджуються мукополїсахариди?

- a) У клітинному центрі.
- b) У комплексї Гольджї.
- c) У мїтохондрїях.
- d) В ендоплазматичному ретикулумї.
- e) У лізосомах.

126. За допомогою шпателя зроблено зїскоб зї слизовї рота людини. У незруйнованих епїтелїальних клітинах забарвленого мазка добре видно овальні ядра, однаковї за розмірами. Яким шляхом вїдбувався подїл цих клітин?

- a) Шизогонїя.
- b) Аїтоз.
- c) Мїтоз.
- d) Мейоз.
- e) Бїнарний подїл.

127. В яких клітинах протягом життя не спостерїгається мїтоз ї кїлькїсний вміст їх ДНК залишається постїйним?

- a) У м'язових (гладєньких).
- b) В епїдермїсї.

- c) У нейронах.
- d) У м'язових.
- e) У кровотворних.

128. У клітині, яка мітотично ділиться, спостерігається розходження дочірніх хроматид до полюсів клітини. На якій стадії мітотичного циклу знаходиться клітина?

- a) Інтерфази.
- b) Телофази.
- c) Профази.
- d) Анафази.
- e) Метафази.

129. Під час постсинтетичного періоду мітотичного циклу порушено синтез білків тубулінів, які беруть участь у побудові веретена поділу. Це може призвести до порушення:

- a) Розходження хромосом.
- b) Спіралізації хромосом.
- c) Деспіралізації хромосом.
- d) Тривалості мітозу.
- e) Цитокінезу.

130. Під час вивчення фаз мітозу корінця цибулі знайдено клітину, в якій хромосоми лежать в екваторіальній площині, створюючи зірку. На якій стадії мітозу перебуває клітина?

- a) Метафаза.
- b) Анафаза.
- c) Телофаза.
- d) Інтерфаза.
- e) Профаза.

131. В поживне середовище з клітинами, що культивуються, додали розчин тиміну (Т) з радіоактивною міткою. В яких структурах клітин буде ідентифікований мічений тимін під час радіоавтографії?

- a) Ядро.
- b) Рибосоми.
- c) Апарат Гольджі.
- d) Ендоплазматична сітка.
- e) Лізосоми.

132. В поживне середовище, де вирощують клітини тварин, внесли амінокислоту лейцин з радіоактивною міткою. Через деякий час методом радіоавтографії знайшли високу концентрацію міченої амінокислоти біля певних органел. Цими органелами можуть бути:

- a) Рибосоми.
- b) Лізосоми.
- c) Гладенька ендоплазматична сітка.
- d) Клітинний центр.
- e) Апарат Гольджі.

133. Під час поділу клітини досліднику вдалося спостерігати фазу, при якій була відсутня мембрана ядра і ядерце, а центріолі знаходились на полюсах клітини. Хромосоми мали вигляд клубка ниток, які вільно розташовані в цитоплазмі. Для якої фази це характерно?

- a) Метафази.
- b) Профази.
- c) Телофази.
- d) Анафази.
- e) Інтерфази.

134. В культурі тканин під впливом іонізуючого опромінення були пошкоджені ядерця ядер. Відновлення яких органел в цитоплазмі клітин стає проблематичним?

- a) Ендоплазматичної сітки.
- b) Рибосом.
- c) Лізосом.
- d) Комплекса Гольджі.
- e) Мікротрубочок.

135. За допомогою шпателя зроблено зіскоб зі слизової оболонки рота людини. В незруйнованих епітеліальних клітинах забарвленого мазка добре видно овальні ядра, неоднакові за розміром. Яким шляхом відбувався поділ цих клітин?

- a) Мітоз.
- b) Бінарний поділ.
- c) Шизогонія.
- d) Амітоз.
- e) Мейоз.

136. При мікроскопічному дослідженні тканини печінки було продемонстровано, що деякі клітини розпались на невеликі фрагменти з окремими органелами і залишками ядра, що оточені мембраною. Запальна реакція відсутня. Для якого патологічного процесу характерні ці зміни?

- a) Апоптоз.
- b) Каріорексис.
- c) Плазморексис.
- d) Плазмоліз.
- e) Некроз.

137. При електронномікроскопічному дослідженні гіалінового хряща знайдено клітини з добре розвинутою гранулярною ендоплазматичною сіткою, комплексом Гольджі. Яку функцію виконують ці клітини?

- a) Депонування жиру.
- b) Руйнування міжклітинної речовини хряща.
- c) Депонування глікогену.
- d) Утворення міжклітинної речовини.
- e) Трофіка хрящової тканини.

138. В яких клітинах протягом життя не спостерігається мітоз і кількісний вміст ДНК залишається постійним?

- a) В клітинах епідермісу.
- b) В м'язових (поперечно-посмугованих).
- c) У нейронах.
- d) У кровотворних.
- e) В м'язових (гладеньких).

139. В клітині штучно заблокований синтез гістонових білків. Яка структура клітини буде пошкоджена?

- a) Ядерце.
- b) Ядерний хроматин.
- c) Комплекс Гольджі.
- d) Клітинна оболонка.
- e) Ядерна оболонка.

140. Хімічний фактор подіяв на плазмолему клітини. В результаті клітина змінила свою форму. Який шар плазмолемі взяв у цьому участь?

- a) Біліпідний.
- b) Глікокалікс.
- c) Кортикальний.
- d) Гідрофільний.
- e) Гідрофобний.

141. За умов експерименту порушено структуру щільного контакту між епітеліоцитами. Яка функція епітелію постраждає?

- a) Секреторна.
- b) Всмоктувальна.
- c) Вітамін "Д"- продукуюча.
- d) Механічна.
- e) Екскреторна.

142. В клітині порушена структура рибосом. Які процеси в першу чергу постраждають?

- a) Синтез ліпідів.
- b) Синтез білків (транскрипція).
- c) Синтез вуглеводів.
- d) Синтез білків (трансляція).
- e) Синтез мінеральних речовин.

143. На електронній мікрофотографії представлена клітина, в якій відсутні ядерця і ядерна оболонка. Хромосоми розміщені вільно, центріолі мігрують до полюсів клітини. В якій фазі клітинного циклу знаходиться клітина?

- a) В інтерфазі.
- b) В анафазі.
- c) В метафазі.
- d) В телофазі.
- e) В профазі.

144. На гістологічному препараті видно соматичну клітину людини, яка знаходиться в метафазі мітотичного поділу. Скільки хромосом входить до складу метафазної пластинки, враховуючи, що кожна хромосома містить дві сестринські?

- a) 46 хромосом.
- b) 92 хромосоми.
- c) 23 хромосоми.
- d) 48 хромосом.
- e) 24 хромосоми.

145. При цитохімічному дослідженні показано високий вміст у цитоплазмі гідролітичних ферментів. Про активність яких органел із наведених нижче свідчить цей факт?

- a) Полісом.
- b) Мітохондрій.
- c) Лізосом.
- d) Ендоплазматичної сітки.
- e) Клітинного центра.

146. На культуру пухлинних клітин подіяли колхіцином, який блокує утворення білків-тубулінів, що утворюють веретено поділу. Які етапи клітинного циклу будуть порушені?

- a) Мітоз.
- b) Пресинтетичний період.
- c) Синтетичний період.
- d) Постсинтетичний період.

147. При проведенні наукового експерименту дослідник зруйнував одну із структур клітини, що призвело до порушення здатності клітини до поділу. Яка структура, швидше за все, була порушена?

- a) Мітохондрії.
- b) Глікокалікс.
- c) Комплекс Гольджі.
- d) Мікрофібрили.
- e) Центросома.

148. Клітину обробили речовинами, які порушують конформацію білків, що входять до складу цитолеми. Які функції клітинної поверхні будуть порушені?

- a) Бар'єрна.
- b) Процес екструзії.
- c) Сегрегація і накопичення продуктів.
- d) Утворення контактів.
- e) Транспортна і рецепторна.
- f) Пероксисом.

149. В результаті експресії окремих компонентів геному клітини набувають характерних для них морфологічних, біохімічних і функціональних особливостей. Як називається цей процес?

- a) Рецепція.

- b) Капацітація.
- c) Диференціювання.
- d) Детермінація.
- e) Адгезія.

150. При проведенні наукового експерименту дослідник зруйнував одну із структур клітини, що порушило здатність клітини до утворення міжклітинних контактів. Яка структура, швидше за все, була порушена?

- a) Мітохондрії.
- b) Глікокалікс.
- c) Комплекс Гольджі.
- d) Мікрофібрили.
- e) Центросома.

151. Соматична клітина дрозоділи має $2n = 8$ хромосом. Яка кількість хромосом, хроматид і ДНК будуть мати клітини, що утворились в результаті сперматогенезу? Назвіть періоди сперматогенезу і клітини, що утворились. Зобразіть це схематично.

152. Соматична клітина людини має 23 пари хромосом. Скільки хромосом, хроматид і ДНК будуть мати клітини на різних стадіях овогенезу? Як вони називаються?

153. В процесі сперматогенезу під час редукційного поділу відбулось нерозходження бівалента 21 пари хромосом. Скільки хромосом будуть мати сперматозоїди людини? Намалюйте схему. Які наслідки це буде мати для наступних поколінь?

154. Під впливом хімічних отрут відбулось нерозходження гомологічних хромосом у таракана ($2n = 48$ хромосом). Скільки хромосом і хроматид будуть мати його статеві клітини?

155. При порушенні мейозу відбулось нерозходження трьох хромосом на хроматиди. Скільки хромосом, хроматид буде мати яйцеклітина собаки, якщо соматичні клітини мають 39 пар хромосом? Розпишіть за стадіями овогенезу.

156. Під впливом радіації у жінки в період дозрівання не відбулась стадія анафази II. Скільки яйцеклітин і з яким набором хромосом утворилось? Які можуть бути наслідки?

157. Вихідна клітина має 22 хромосоми. Скільки хромосом рухається до кожного полюсу в анафазі редукційного поділу мейозу? Скільки хроматид відходить до кожного полюсу в анафазі екваційного поділу?

158. При утворенні овоциту II порядку у жінки одна пара гомологічних хромосом (21-ша) не розійшлась до різних полюсів. Який набір хромосом буде мати яйцеклітина.

159. Вихідна клітина має 1 хромосом. Скільки хромосом переміщується до кожного полюсу клітини в анафазі редукційного поділу мейозу? Скільки хроматид переміщується до кожного полюсу в анафазі екваційного поділу мейозу?

160. В клітині порушено процес подвоєння клітинного центру. Скільки ядер утворюється в цій клітині до кінця мейозу? Який набір хромосом будуть містити ядра або ядро, що утворились?

161. Соматична клітина людини містить 46 хромосом. Скільки хромосом і молекул ДНК має ця клітина: а) у пресинтетичний період інтерфази; б) у постсинтетичний період інтерфази; в) у синтетичний період інтерфази?

162. Соматична диплоїдна клітина людини вступила в мітоз, але внаслідок дії на неї токсичного препарату, що вплинув на білки веретена поділу, останнє було зруйноване. Скільки ядер утвориться в цій клітині? Який хромосомний набір вона матиме?

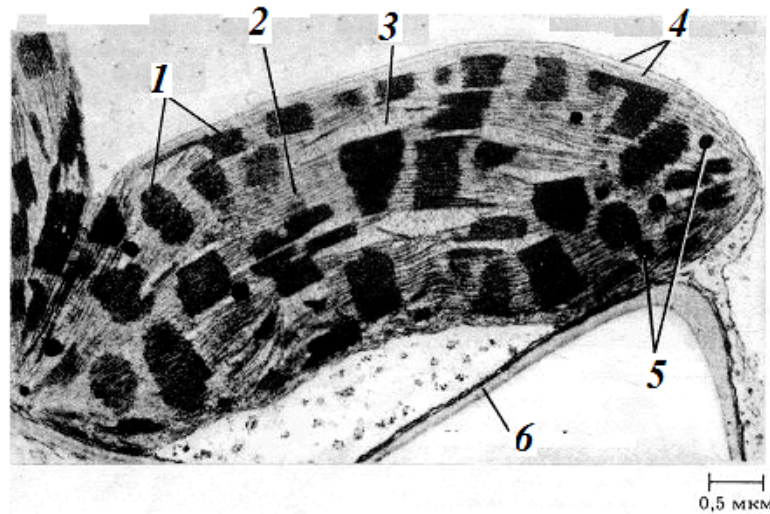
163. У чоловічій статевій залозі в зоні росту міститься 20 000 первинних сперматоцитів. Скільки може утворитися з них сперматоцитів II порядку та сперматозоїдів?

164. У жіночій статевій залозі в зоні росту міститься 400 первинних овоцитів. Скільки може утворитися з них овоцитів II порядку й полоцитів?

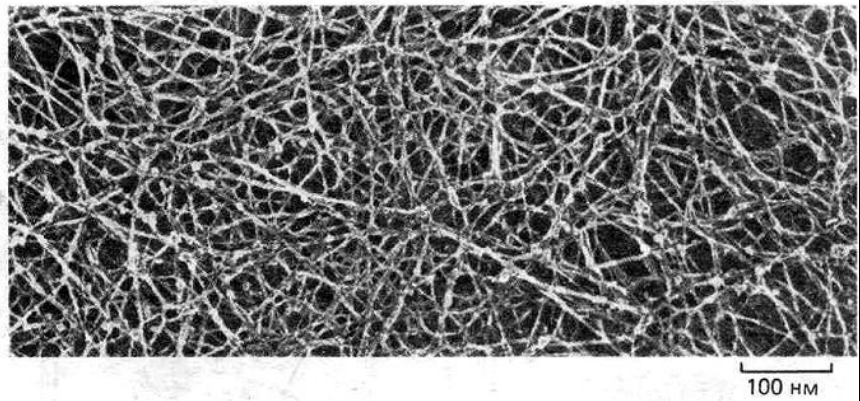
165. У соматичній клітині людини 46 хромосом. Скільки хромосом і ДНК у сперматозоїді, овоциті I порядку, м'язовій клітині, епітеліальній клітині?

ЗАВДАННЯ НА ВИЗНАЧЕННЯ ЕЛЕКТРОННОМІКРОСКОПІЧНИХ СТРУКТУР КЛІТИН ЗА МІКРОФОТОГРАФІЯМИ

1. Які структури клітини зображено на електронній фотографії?
Для яких клітин характерні ці структури?



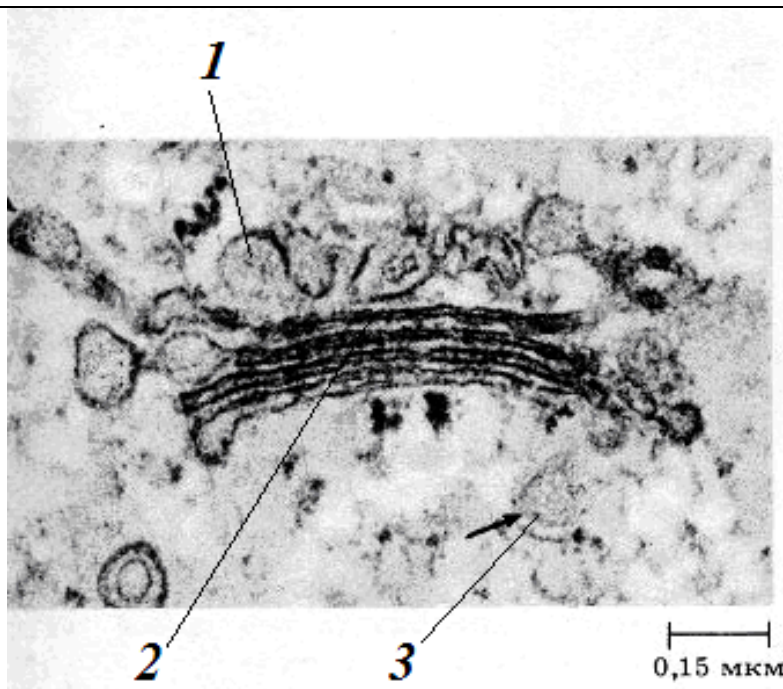
2. Які структури клітини зображено на електронній фотографії?
Для яких клітин характерні ці структури?



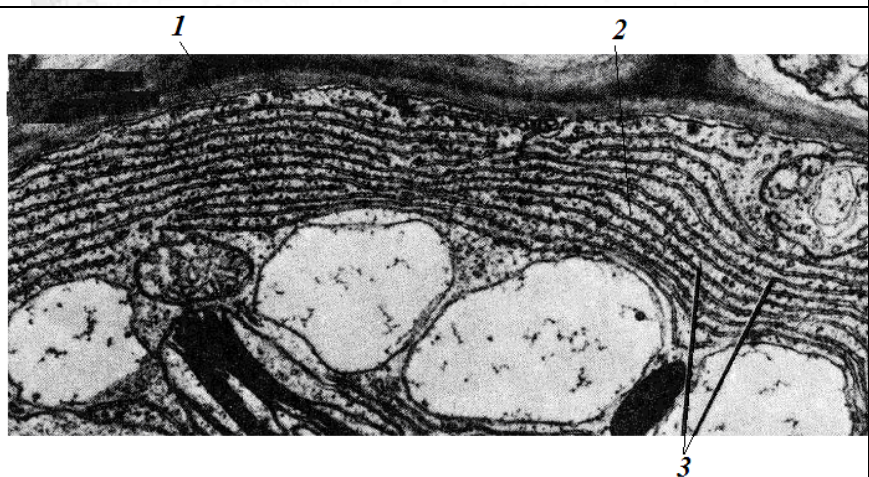
3. Які структури клітини зображено на електронній фотографії?
Як клітина зображена на фотографії?



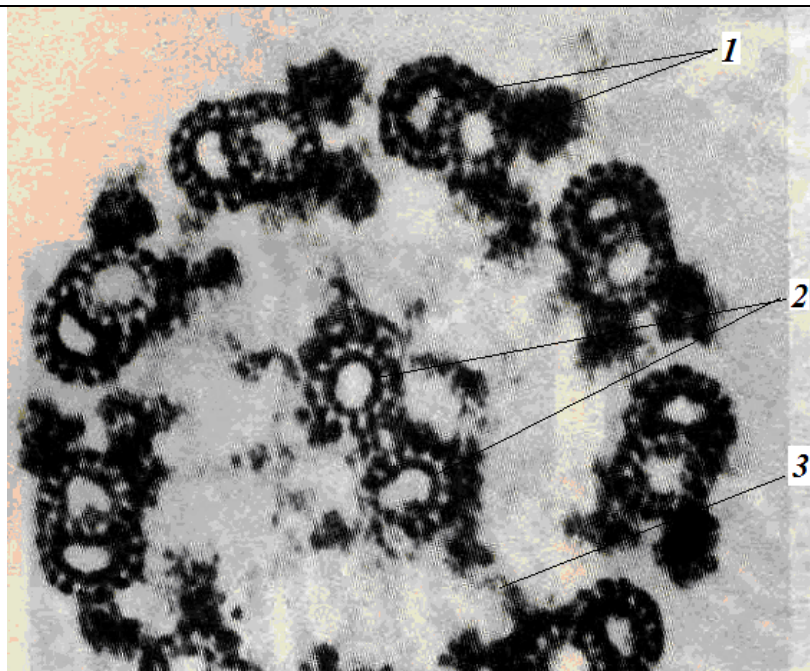
4. Які структури клітини зображено на електронній фотографії?
 Для яких клітин характерні ці структури?



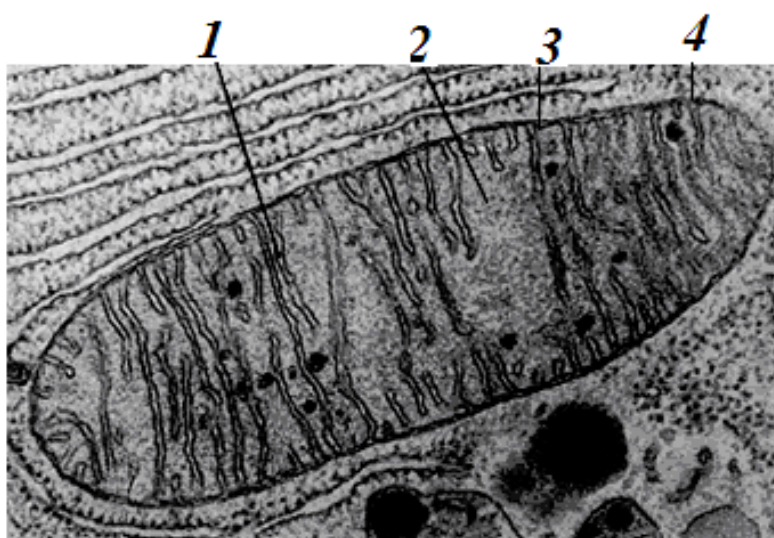
5. Які структури клітини зображено на електронній фотографії?
 Для яких клітин характерні ці структури?



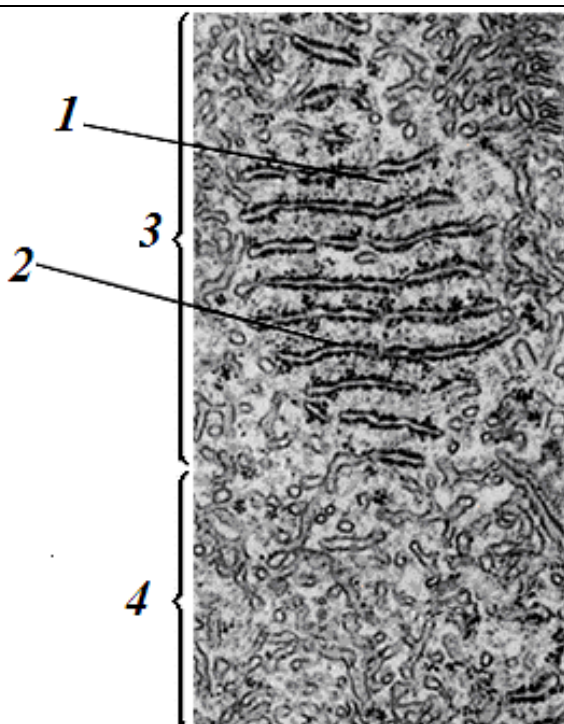
6. Яку клітинну органелу зображено на електронній фотографії?
 Опишіть її будову.
 Для яких клітин характерні ці структури?



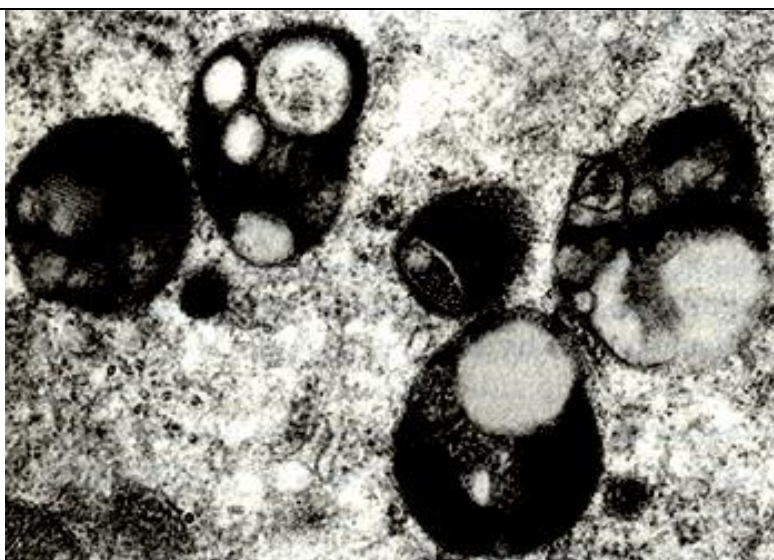
7. Які структури клітини зображено на електронній фотографії? Для яких клітин характерні ці структури?



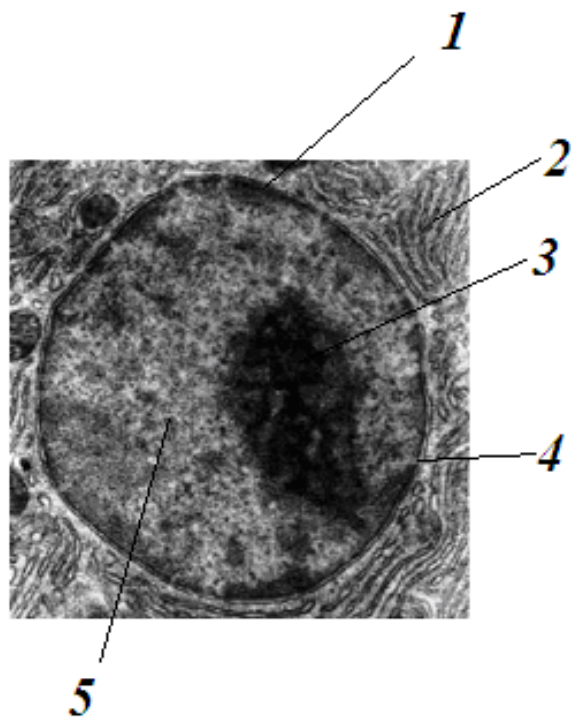
8. Які структури клітини зображено на електронній фотографії? Для яких клітин характерні ці структури?



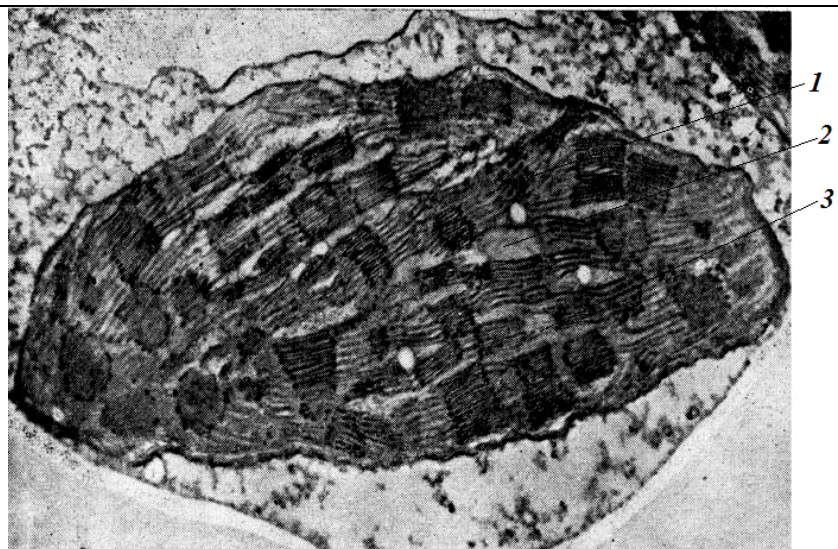
9. Які структури клітини зображено на електронній фотографії? Для яких клітин характерні ці структури?



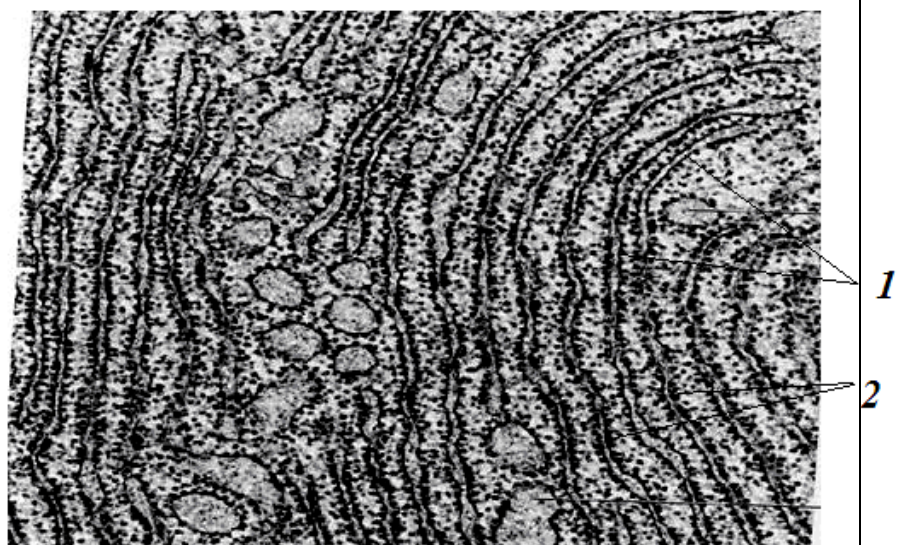
10. Які структури клітини зображено на електронній фотографії?
Для яких клітин характерні ці структури?



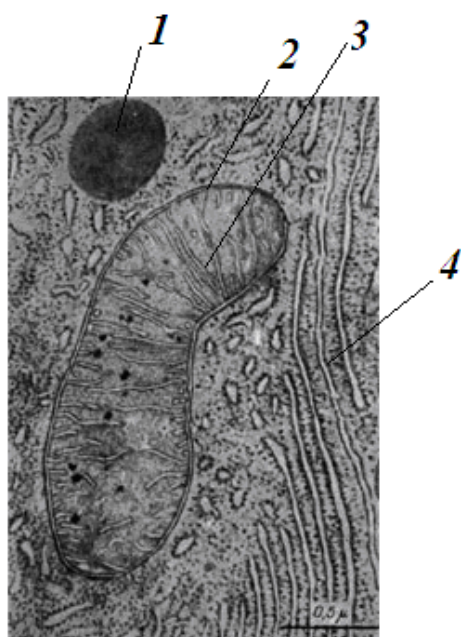
11. Які структури клітини зображено на електронній фотографії?
Для яких клітин характерні ці структури?



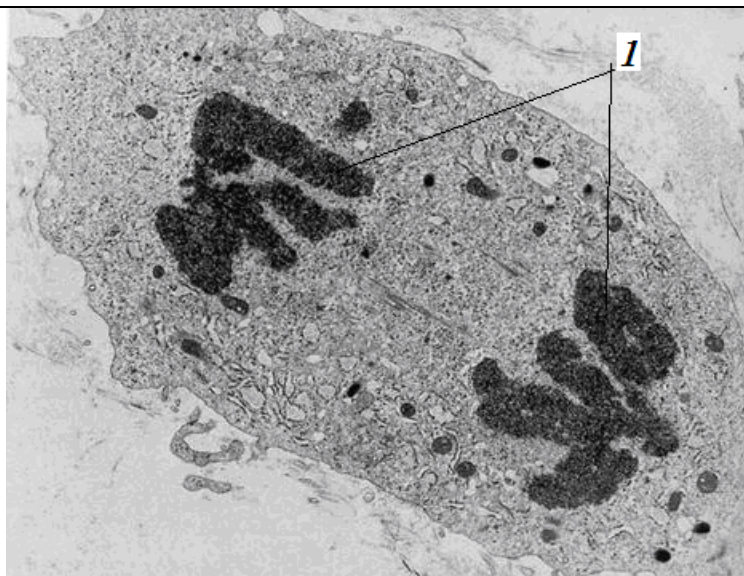
12. Які структури клітини зображено на електронній фотографії?
Для яких клітин характерні ці структури?



13. Які структури клітини зображені на електронній фотографії?
Для яких клітин характерні ці структури?

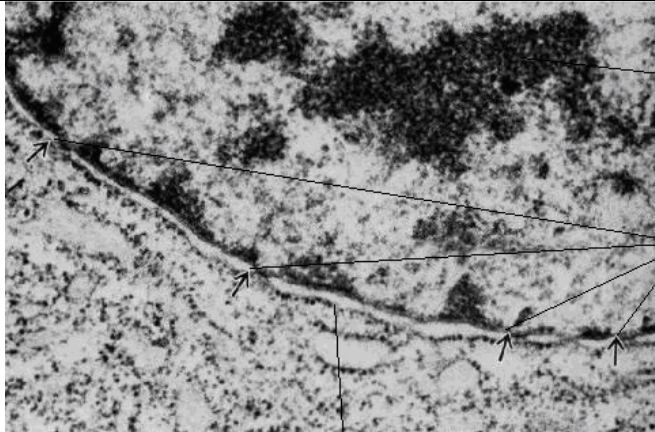
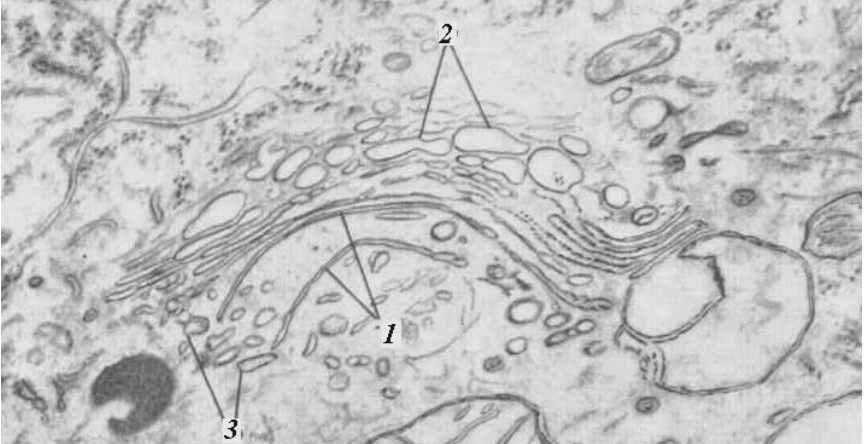
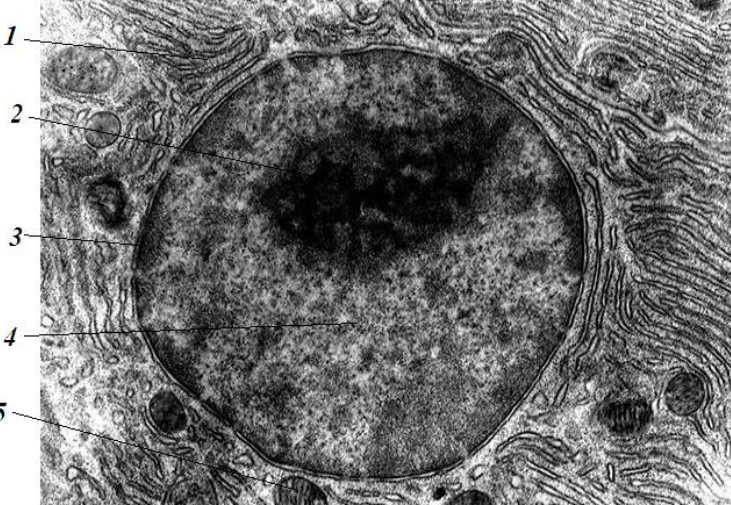
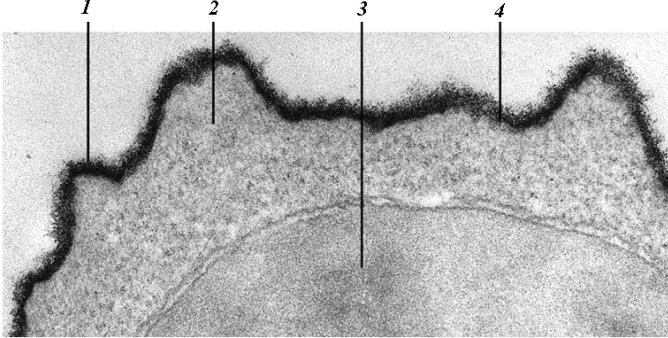


14. Який процес зображений на електронній фотографії?
Опишіть його.



15. Які структури клітини зображені на електронній фотографії?
Для яких клітин характерні ці структури?

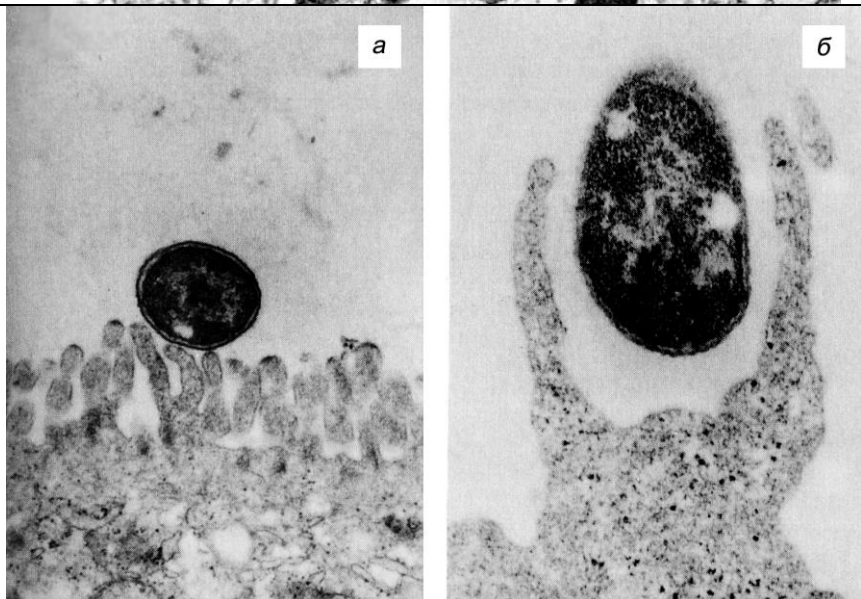


<p>16. Які структури клітини зображені на електронній фотографії? Для яких клітин характерні ці структури?</p>	 <p>This electron micrograph shows a cross-section of a cell membrane. Label 1 points to a dark, electron-dense layer, likely the glycocalyx or a specific membrane component. Label 2 points to the phospholipid bilayer, showing the characteristic 'sandwich' structure. Label 3 points to the cytoplasmic side of the membrane, where various organelles and cytoplasmic components are visible.</p>
<p>17. Які структури клітини зображені на електронній фотографії? Для яких клітин характерні ці структури?</p>	 <p>This electron micrograph shows a cell with a prominent nucleus. Label 1 points to the nucleus, which contains a dense nucleolus and chromatin. Label 2 points to the rough endoplasmic reticulum, characterized by flattened, membrane-bound sacs studded with ribosomes. Label 3 points to the Golgi apparatus, a series of stacked, flattened membrane-bound sacs.</p>
<p>18. Які структури клітини зображені на електронній фотографії? Для яких клітин характерні ці структури?</p>	 <p>This electron micrograph shows a cell with a large nucleus and extensive endoplasmic reticulum. Label 1 points to the nucleus. Label 2 points to the rough endoplasmic reticulum. Label 3 points to the smooth endoplasmic reticulum, which lacks ribosomes. Label 4 points to the Golgi apparatus. Label 5 points to the cytoplasm, showing various organelles and cytoplasmic components.</p>
<p>19. Які структури клітини зображені на електронній фотографії? Для яких клітин характерні ці структури?</p>	 <p>This electron micrograph shows a cell with a prominent nucleus and endoplasmic reticulum. Label 1 points to the nucleus. Label 2 points to the rough endoplasmic reticulum. Label 3 points to the smooth endoplasmic reticulum. Label 4 points to the Golgi apparatus.</p>

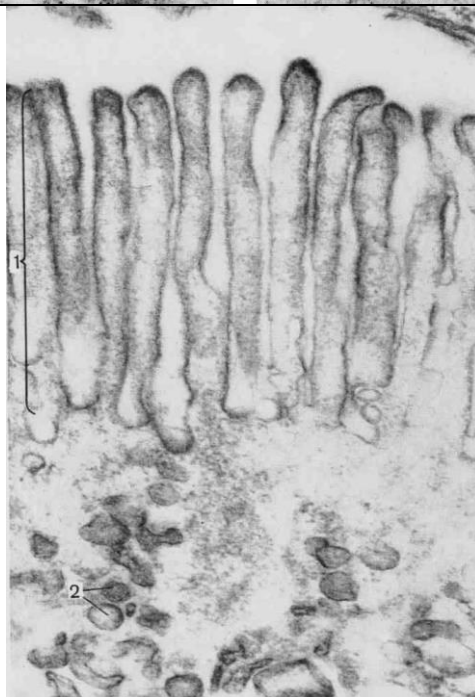
20. Які структури клітини зображено на електронній фотографії? Для яких клітин характерні ці структури?



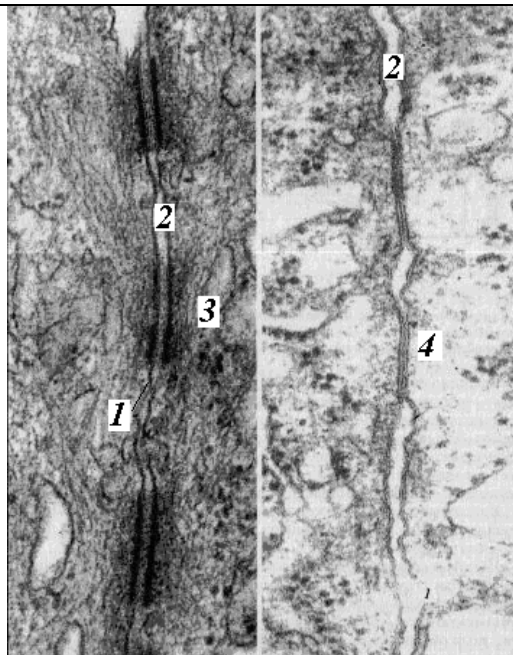
21. Який процес зображено на електронній фотографії? Опишіть, які структури клітини приймають участь в цьому процесі.



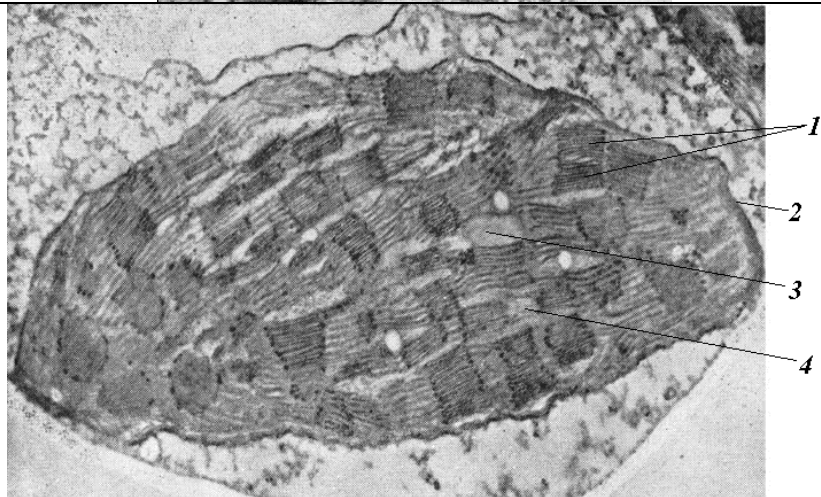
22. Які структури клітини зображено на електронній фотографії? Яку функцію виконують ці структури?



23. Які структури клітини зображено на електронній фотографії?
 Для яких клітин характерні ці структури?



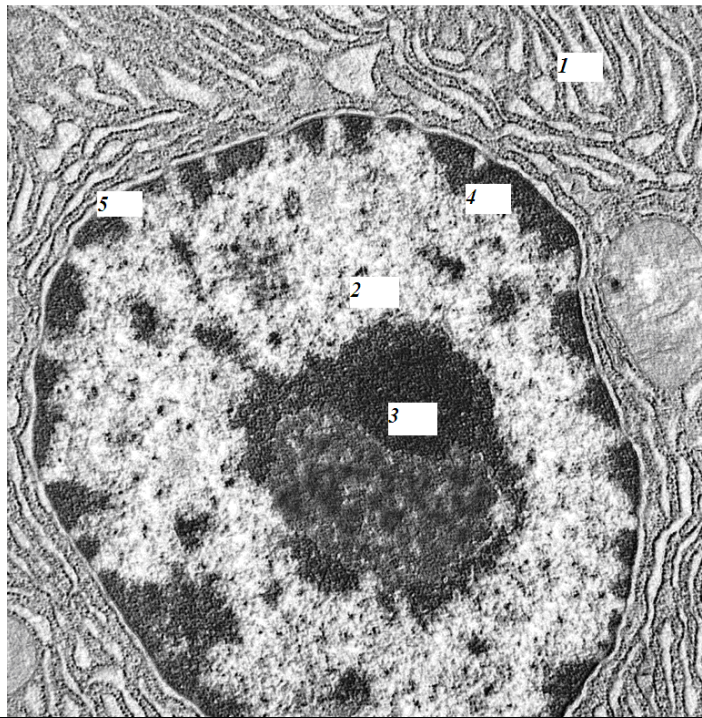
24. Які структури клітини зображено на електронній фотографії?
 Для яких клітин характерні ці структури?



25. Які структури клітини зображено на електронній фотографії?
 Для яких клітин характерні ці структури?



26. Які структури клітини зображено на електронній фотографії? Для яких клітин характерні ці структури?



ЛІТЕРАТУРА

Основна:

1. Александров В. Я. Руководство по цитологии. I–II том. М.-Л., 1966.
2. Алмазов І. В., Сутулов Л. С. Атлас з гістології та ембріології. М., 1970.
3. Гистология / под ред. Ю. И. Афанасьева и Н. А.Юриной. М.: Медицина, 2002.
4. Датова Ю. С, Святенко Е. С. Руководство к самостоятельной работе над курсом цитологии. М.: Просвещение, 1985.
5. Заварзин А. А., Харазова А. Д. Основы общей цитологии. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та., 1982.
6. Кухтина Ж. М. Руководство к практическим занятиям по цитологии. М.: Просвещение, 1977.
7. Латова Ю. В., Святенко Е. С. Руководство к самостоятельной работе над курсом цитологии. М.: Просвещение, Моск. гос. заочный пед. ин-т., 1985.
8. Луцик О. Д., Иванова А. Й., Кабак К. С. Гістологія людини. Львів: Мир, 1993. 398 с.
9. Малый практикум по цитологии / под ред. Ю. С. Ченцова. М.: Изд-во Моск. ун-та., 1977.
10. Марченкова А. І. Цитологія: навч. посіб. для студ. денного та заочного відділення природничо-географічного факультету. Ніжин, 2003.
11. Мяделец О. Д. Гистология, цитология и эмбриология человека. Витебск, 2014.
12. Трошин А. С., Браун А. Д. и др. Цитология. М.: Просвещение, 1970.
13. Цитология с основами гистологии: конспект лекций / Т. И. Голованова, Н. А. Сетков, Г. И. Боровкова и др. Красноярск: ИПК СФУ, 2009.
14. Ченцов Ю. С. Общая цитология. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1984.
15. Ченцов Ю. С. Малый практикум по цитологии. М.: Изд-во МГУ, 1977. -С. 5–16.
16. Шуст І., Грубінко В., Страшнюк Н. Цитологія. Тернопіль: ТДПУ, 2001.

Додаткова:

1. Алов И. А. Цитофизиология и патология митоза. М.: Медицина, 1972г.
2. Антипчук Ю. П. Гистология с основами эмбриологии. М.: Просвещение, 1983.
3. Биологический энциклопедический словарь / глав. ред. М. С. Гиляров. М.: Сов. энциклопедия, 1989.
4. Быков В. Л. Цитология и общая гистология. Санкт-Петербург: Сотис, 1999. 520 с.

5. Вельш У, Шторх Ф. Введение в цитологию и гистологию животных. М.: Мир, 1976.
6. Волков К. С., Пасечко Н. В. Ультраструктура клітин і тканин. навч. посіб.-атлас. Тернопіль: Укрмедкнига, 1997.
7. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология: в 3 т. – М.: Мир, 1990.
8. Де Дюв К. Путешествие в мир живой клетки. – М.: Мир, 1987.
9. Елисеев В.Г., Афанасьев Ю.И., Котовский Е.Ф. Атлас ультрамикроскопического и микроскопического строения клеток, тканей и органов. Медгиз, 1963.
10. Загальна біологія: підруч. для 9–10 класів / за ред. Ю. Г. Полянського. – М., 1978.
11. Зенгбуш П. Молекулярная и клеточная биология: в 3 т. М.: Мир, 1982.
12. Паушева З. П. Атлас по цитологии растений. М.: Колос, 1974.
13. Рябов К. П. Атлас по общей цитологии. Минск: Высшая школа, 1974.
14. Ролан Ж.-К., Селоши А., Селоши Д. Атлас по биологии клетки. – М.: Мир, 1978.
15. Уотсон Дж. Молекулярная биология гена. М.: Мир, 1978.
16. Стент Г. Молекулярная генетика. М.: Мир, 1974.
17. Фрей-Вислинг А., Мюлеталер К. Ультраструктура растительной клетки. М.: Мир, 1968.

Електронні ресурси:

1. Иост Х. Физиология клетки: учеб. пособие. URL: <http://www.booksmed.com/biologiya/1855-fiziologiya-kletki-iost-uchebnoe-posobie.html>
2. Биология клетки: общая цитология: учебник для студентов биологических специальностей высших учебных заведений. URL: http://books.google.com.ua/books/about/%D0%91%D0%B8%D0%BE%D0%BB%D0%BE%D0%B3%D0%B8%D1%8F_%D0%BA%D0%BB%D0%B5%D1%82%D0%BA%D0%B8_%D0%BE%D0%B1%D1%89%D0%B0%D1%8F.html?id=jlIvAQAACAAJ&redir_esc=y
3. Цитология и биология клетки. URL: http://window.edu.ru/window/library?p_rubr=2.2.74.2.22

Навчальне видання

КУЧМЕНКО Олена Борисівна,
МАРЧЕНКОВА Ангеліна Іванівна

ЦИТОЛОГІЯ

*Навчальний посібник
для студентів денної та заочної форм навчання*

Технічний редактор – І. П. Борис
Верстка та макетування – О. В. Борщ
Літературне редагування – О. М. Лісовець

Підписано до друку 05.12.2018 р.	Формат 60x84/16	Папір офсетний
Гарнітура Arial	Обл-вид. арк. 6,86	Тираж 40 пр.
Замовлення №	Ум. друк. арк. 8,6	



Ніжинський державний університет
імені Миколи Гоголя.
м. Ніжин, вул. Воздвиженська, 3^а
(04631) 7–19–72
E-mail: vidavn_ndu@ukr.net
vidavn@ndu.edu.ua

Свідоцтво суб'єкта видавничої справи
ДК № 2137 від 29.03.05 р.