

**Учреждение образования Гомельский государственный университет
имени Франциска Скорины»**

Биологический факультет

Кафедра зоологии, физиологии и генетики

СОГЛАСОВАНО

Заведующий кафедрой

_____ Г. Г. Гончаренко
_____ 2016

СОГЛАСОВАНО

Декан факультета

_____ В. С. Аверин
_____ 2016

**УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС
ПО УЧЕБНОЙ ДИСЦИПЛИНЕ**

Цитология и гистология

для специальности I – 31 01 01 02 – «Биология»
(научно – педагогическая деятельность)

Составители: докт. биол. наук, член-корр. НАН Б,
профессор Гончаренко Г.Г.,
канд. биол. наук, доцент Дроздов Д.Н.,
канд. с/х. наук, доцент Евтухова Л.А.,
канд. тех. наук, доцент Цветкова Л.А.,

Рассмотрено и утверждено на заседании
кафедры зоологии, физиологии и генетики
« __ » _____ 2016 г., протокол №

Рассмотрено и утверждено
на заседании научно-методического совета
УО «Гомельский государственный университет им. Ф. Скорины»
« __ » _____ 2016 г., протокол №

Содержание
учебно-методического комплекса по дисциплине
«Цитология и гистология»

Титульный лист.

Содержание.

Пояснительная записка.

1 Теоретический раздел.

1.1 Тексты лекций.

2 Практический раздел.

2.1 Перечень лабораторных работ.

3 Тестовый контроль знаний

3.1 Перечень вопросов к экзамену.

4 Вспомогательный раздел

4.1 Учебная программа дисциплины.

4.2 Перечень рекомендуемой литературы.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф.СКОРИНЫ

СОДЕРЖАНИЕ

Пояснительная записка	
Требования образовательного стандарта	
Рабочая программа	
РАЗДЕЛ I ВВЕДЕНИЕ	
Лекция 1 Цитология и гистология как наука	
Лекция 2 Достижения цитологии и гистологии в XX и XXI веках ...	
РАЗДЕЛ II ЦИТОЛОГИЯ	
Лекция 3 Биологические мембраны	
Лекция 4 Цитоплазма	
Лекция 5 Вакуолярная сеть	
Лекция 6 Двумембранные органоиды	
Лекция 7 Цитоскелет	
Лекция 8 Рибосомы	
Лекция 9 Органоиды специального назначения	
Лекция 10 Клеточное ядро	
Лекция 11 Размножение и гибель клеток	
Лекция 12 Генетическая регуляция клеточного цикла	
Лекция 13 Мейоз	
Лекция 14 Особенности организации растительной клетки	
РАЗДЕЛ III ГИСТОЛОГИЯ	
Лекция 15 Тканевые элементы	
Лекция 16 Закономерности эволюции ткани	
Лекция 17 Эпителиальная ткань	
Лекция 18 Железистый эпителий	
Лекция 19 Собственно-соединительная ткань	
Лекция 20 Хрящевая ткань	
Лекция 21 Костная ткань	
Лекция 22 Кровь, лимфа, кроветворные ткани	
Лекция 23 Соединительная ткань со специальными свойствами	
Лекция 24 Мышечная ткань	
Лекция 25 Нервная ткань	
Лекция 26 Виды клеточных взаимодействий	
Тематика лабораторных занятий	
Глоссарий	
Литература	

ПОЯСНИТЕЛЬНАЯ ЗАПИСКА

Электронный учебно-методический комплекс (ЭУМК) по дисциплине «Цитология и гистология» разработан в соответствии с требованиями Положения об учебно-методическом комплексе на уровне высшего образования и предназначен для студентов специальностей 1-31 01 01 Биология (научно-педагогическая деятельность). Содержание разделов ЭУМК соответствует образовательным стандартам высшего образования данных специальностей. Главная цель ЭУМК – оказание методической помощи студентам в систематизации учебного материала в процессе подготовки к итоговой аттестации по курсу «Цитология и гистология».

Структура УМК включает:

1. Учебно-методическое обеспечение дисциплины

1.1. Теоретический раздел (тексты лекций для теоретического изучения дисциплины в объеме, установленном типовым учебным планом по специальности).

1.2. Практический раздел (материалы для проведения лабораторных занятий по дисциплине в соответствии с учебным планом).

2. Контроль самостоятельной работы студентов (материалы текущей и итоговой аттестации, позволяющие определить соответствие учебной деятельности обучающихся требованиям образовательных стандартов высшего образования и учебно-программной документации, в т. ч. вопросы для подготовки к экзамену, задания и вопросы для самоконтроля).

3. Вспомогательный раздел.

3.1. Учебно-программные материалы (типовая учебная программа, учебные программы (рабочий вариант) для студентов дневной и заочной форм получения образования).

3.2. Информационно-аналитические материалы (список рекомендуемой литературы, перечень электронных образовательных ресурсов и их адреса и др.).

Работа с ЭУМК должна включать на первом этапе ознакомление с тематическим планом дисциплины, представленным в типовой учебной программе. С помощью рабочего варианта учебной программы по дисциплине можно получить информацию о тематике лекций и лабораторных занятий, перечнях рассматриваемых вопросов и рекомендуемой для их изучения литературы. Для подготовки к лабораторным занятиям и промежуточным зачетам необходимо использовать материалы, представленные в разделе учебно-методическое обеспечение дисциплины, а также материалы для текущего контроля самостоятельной работы. В ходе подготовки к итоговой аттестации рекомендуется ознакомиться с требованиями к компетенциям по дисциплине, изложенными в типовой учебной программе, структурой рейтинговой системы, а также перечнем вопросов к экзамену.

Требования Государственного образовательного стандарта специальности 1-31 01 01 «Биология (научно-педагогическая деятельность)»

Цитология и гистология является одной из ведущих биологических дисциплин, которая дает фундаментальные знания специалисту-биологу и формирует его научное мировоззрение. Данная дисциплина изучает и описывает структурно-функциональные единицы жизни – клетки, и их образования – ткани. Совокупность знаний по цитологии и гистологии имеет исключительно важное значение для последующего глубокого понимания общих и частных закономерностей процессов жизнедеятельности животных и растительных организмов. Электронный учебно-методический комплекс по дисциплине «Цитология и гистология» разработан согласно требованиями образовательных стандартов высшего образования первой ступени по специальностям 1-31 01 01 «Биология (научно-педагогическая деятельность)».

Цель курса – изучение закономерностей строения, функционирования, воспроизведения и гибели клеток, а также закономерностей развития, строения, функционирования и эволюции тканей живых организмов. Современная цитология и гистология тесно связана с молекулярной биологией, генетикой, биохимией, физиологией человека и животных, физиологией растений и другими биологическими науками, так как именно на клеточном уровне реализуются основные процессы обмена веществ, энергии и информации. Это тем более важно иметь в виду в эпоху молекулярной биологии, поскольку роль молекулярно-генетических процессов можно в полной мере оценить только с учетом структурно-функциональной организации клеток и тканей.

В результате изучения учебной дисциплины студент должен:

знать:

- принципы структурно-функциональной организации животной и растительной клетки;
- закономерности пролиферации клеток, их деления путем митоза и мейоза, а также их генетически детерминированной физиологической гибели путем апоптоза;
- свойства стволовых клеток и закономерности функциональной специализации порождаемых ими клеточных клонов при формировании тканей и органов;
- классификацию и морфофизиологию основных типов тканей животных и человека, закономерности их гистогенеза и регенерации;

уметь:

- настраивать световой микроскоп и исследовать с его помощью готовые цитологические и гистологические препараты;
- изготавливать препараты растительных и животных клеток и проводить их цитологическое исследование;

– идентифицировать гистологические препараты основных типов тканей и делать их зарисовки;

владеть:

- навыками работы со световым микроскопом;
- методами фиксации и окраски препаратов;
- подходами визуализации клеточных органелл.

Преподавание курса проводится по блочно-модульному принципу с выделением 3 раздела:

1. Введение.
2. Цитология.
3. Гистология.

Основными методами (технологиями) обучения, отвечающими целям изучения дисциплины, являются:

- элементы проблемного обучения, реализуемые на лекционных и лабораторных занятиях;
- компетентностный подход, реализуемый на лекциях, лабораторных занятиях и при организации самостоятельной работы студентов;
- учебно-исследовательская деятельность, реализуемая на лабораторных занятиях;
- рейтинговая и блочно-модульная система оценки знаний.

При чтении лекционного курса необходимо применять наглядные материалы в виде таблиц и мелового рисунка, а также использовать технические средства обучения для демонстрации слайдов и презентаций. Для организации самостоятельной работы студентов по курсу следует использовать современные информационные технологии: разместить в сетевом доступе комплекс учебных и учебно-методических материалов (программа, методические указания к лабораторным занятиям, список рекомендуемой литературы и информационных ресурсов, задания в тестовой форме для самоконтроля и др.).

Лабораторные занятия предусматривают освоение техники микрокопирования, методики приготовления временных цитологических и гистологических препаратов, выполнения биологического рисунка, идентификацию клеток и тканей человека и животных, и должны быть обеспечены микроскопами, живым и фиксированным материалом для исследования, готовыми препаратами, демонстрационными таблицами, атласами по цитологии и гистологии.

Эффективность самостоятельной работы студентов целесообразно проверять в ходе текущего и итогового контроля знаний в форме устного опроса, коллоквиумов, тестового компьютерного контроля по темам и разделам курса, проверки ведения альбомов. Для общей оценки качества усвоения студентами учебного материала рекомендуется использование рейтинговой системы.

Изучение данной дисциплины предусмотрено студентами 1 курса биологического и 1 курса заочного факультета по специальности 1-31 01 01-02 «Биология (научно-педагогическая деятельность)».

Общее количество часов – 200;

– аудиторное количество часов для дневной формы обучения – 78, из них: лекции – 50, лабораторные занятия – 28, контролируемая самостоятельная работа – 4. Форма отчетности – экзамен в 2 семестре;

– аудиторное количество часов для заочной формы обучения – 20, из них: лекции – 12, лабораторные занятия – 8. Форма отчетности – экзамен в 3 семестре.

Раздел I Введение

Тема 1 Цитология и гистология как наука. Предмет, задачи и методы цитологии и гистологии. Краткая история становления и развития цитологии как науки. Строение про- и эукариот. Клеточная теория. Научные школы гистологии в Беларуси.

Тема 2 Достижения цитологии и гистологии в XX и XXI веках. Световая и электронная микроскопия. Поляризационная, флуоресцентная и конфокальная микроскопия. Электронная и атомно-силовая микроскопия. Методы количественного исследования клеток и тканей (морфо-, цитофотометрия, цитофлуорометрия, проточная цитометрия). Культуры клеток и тканей, микрохирургия. Способы витального микроскопического исследования клеток

Раздел II Цитология

Тема 3 Биологические мембраны. Химический состав и модель организации биологической мембраны. Строение плазмалеммы. Активный и пассивный транспорт веществ в клетке. Дериваты плазмалеммы.

Тема 4 Цитоплазма. Химический состав гиалоплазмы. Экзогенные включения. Пигменты и секреты клетки.

Тема 5 Вакуолярная сеть. Строение гладкой и шероховатой ЭПР. Строение и функции аппарата Гольджи. Виды и функции лизосом. Вакуоли, секреторные пузырьки.

Тема 6 Двумембранные органоиды. Размеры, форма и функции митохондрий. Размеры, форма и функции пластид. Гипотезы происхождения митохондрий и пластид.

Тема 7 Цитоскелет. Размеры, форма и функции цитоскелета. Микрофиламенты, микротрубочки. Центриоли, клеточный центр, веретено деления

Тема 8 Рибосомы. Химический состав и строение рибосомы прокариот. Химический состав и строение рибосомы эукариот. Этапы биосинтеза белка.

Тема 9 Органоиды специального назначения. Строение базального тельца. Реснички и жгутики эукариот. Виды организации микрофибрилл.

Тема 10 Клеточное ядро. Строение ядерной оболочки. Химический состав ядерного матрикса. Хроматин, уровни организации. Структура ядрышка.

Тема 11 Размножение и гибель клеток. Генетический контроль размножения соматических клеток (барьер Хейфлика). Модель клеточного цикла. Пресинтетический, синтетический и постсинтетический периоды. Репликация ДНК. Митоз как основной способ размножения соматических клеток, фазы митоза (профаза, метафаза, анафаза, телофаза). Мофрология митотических хромосом. Цитотомия (цитокинез). Пролиферативный пул.

Тема 12 Генетическая регуляция клеточного цикла (циклины, факторы роста, митогены и др.). Эндомитоз и полиплоидия. Амитоз. Апоптоз. Морфологические признаки апоптоза (кариорексис, пикноз и др.). Молекулярные механизмы апоптоза (индукторы, каспазы, фрагментация ДНК). Отличия апоптоза от некроза.

Тема 13 Мейоз. Мейоз. Типы мейоза: зиготный, гаметный и спорный. Редукционное деление. Профаза I: лептотена, зиготена, пахитена, диплотена, диакинез. Конъюгация гомологичных хромосом. Кроссинговер. Эквационное деление. Биологическое значение мейоза.

Тема 14 Особенности организации растительной клетки. Клеточная стенка. Центральная вакуоль, сферосомы, тонопласт. Пластиды. Включения в клетках растений. Контакты клеток, плазмодесмы.

Раздел III Гистология

Тема 15 Тканевые элементы. Понятие гистологическая ткань. Детерминация и коммитирование тканей. Классификация гистологических тканей. Клеточная популяция. Производные ткани. Регенерация тканей

Тема 16 Закономерности эволюции тканей. Первые теории эволюции тканей (теория гастреи Э. Геккеля, теория фагоцителлы И. И. Мечникова). Теория параллелизма А. А. Заварзина, дивергентная теория эволюции тканей Н. Г. Хлопина.

Тема 17 Покровный и выстилающий эпителий. Источники развития. Функции эпителия. Особенности строения. Базальная мембрана. Классификация эпителия. Однослойный эпителий. Многослойный эпителий.

Тема 18 Железистый эпителий. Железистый эпителий. Секреторный цикл. Типы секреции. Строение и классификация экзокринных желез. Эндокринные железы. Регенерации и регуляция функций желез.

Тема 19 Собственно-соединительная ткань.

Общие свойства соединительной ткани. Гистогенез соединительной ткани. Классификация. Фибробласты. Межклеточное вещество. Рыхлая и плотная соединительная ткань.

Тема 20 Хрящевая ткань. Свойства хрящевой ткани. Гистогенез хрящевой ткани. Классификация. Характеристика хрящевого матрикса. Гиалиновый хрящ. Волокнистый хрящ. Эластический хрящ. Суставной хрящ.

Тема 21 Костная ткань. Кость как орган. Функции костей. Компактное и губчатое вещество кости. Клеточная организация костной ткани. Классификация костной ткани. Эмбриональный остеогенез. Ткани зуба.

Тема 22 Кровь, лимфа, кроветворные ткани. Общая характеристика крови. Эмбриональные гемопоэз. Форменные элементы крови. Плазма крови и лимфа. Унитарная теория кроветворения по А. А. Максимовому.

Тема 23 Соединительная ткань со специальными свойствами. Классификация соединительной ткани со специальными свойствами. Ретикулярная ткань. Жировая ткань. Белый жир. Бурый жир. Адипоциты. Гистиоциты. Тучные клетки. Слизистая ткань.

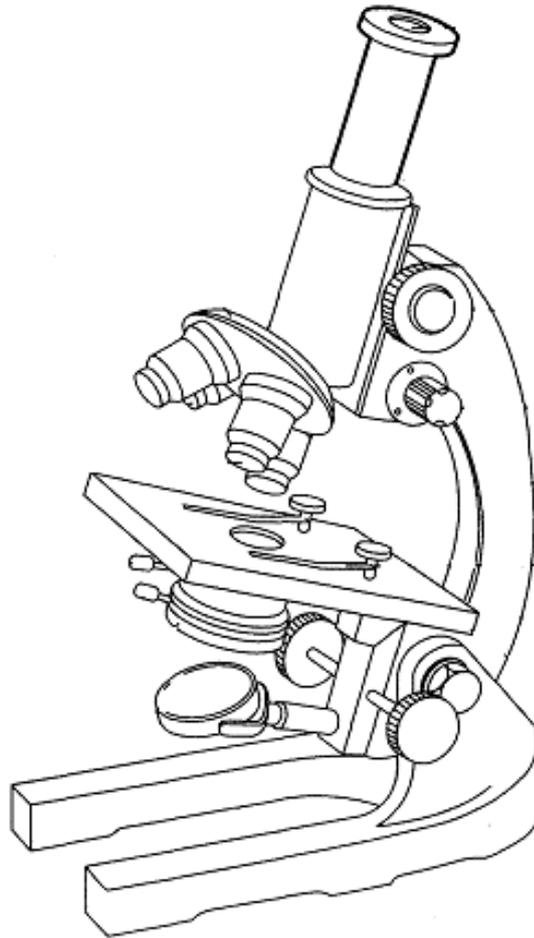
Тема 24 Мышечная ткань. Общая характеристика. Классификации мышечной ткани. Поперечно-полосатая скелетная мышечная ткань. Типы мышечных волокон. Сердечная мышечная ткань. Гладкая мышечная ткань. Типы мышечных волокон.

Тема 25 Нервная ткань. Нейрон, как морфофункциональная единица нервной ткани. Организация нейронов. Классификация клеток нервной ткани. Нейронная теория. Строение и функции клеток глии. Нервные волокна.

Тема 26 Виды клеточных взаимодействий. Клеточная адгезия. Межклеточные контакты. Формообразующие межклеточные контакты: десмосомы и плотные контакты. Коммуникационные контакты: нексусы и синапсы.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ И

РАЗДЕЛ I
ВВЕДЕНИЕ



РЕПОЗИТОРИИ

СКОРИНЫ

ЛЕКЦИЯ 1

ЦИТОЛОГИЯ И ГИСТОЛОГИЯ КАК НАУКА

1. Предмет и задачи цитологии и гистологии.
2. Краткая история становления и развития цитологии и гистологии.
3. Строение про- и эукариот.
4. Клеточная теория.
5. Научные школы цитологии и гистологии в Беларуси.

Предмет и задачи цитологии и гистологии.

Живой организм является сложной системой, организация которой включает в себя несколько иерархических уровней. Первый уровень образуют субклеточные структуры и «кирпичики жизни» – клетки. Их изучением занимается **цитология** (от греч. *kytos* – клетка, *logos* – учение) – **наука о морфологии и физиологии клетки и ее производных.** Совокупности клеток, которые отличаются общностью строения, происхождения и выполняемыми функциями и формируют следующий уровень организации живой материи – ткань, изучает гистология. **Гистология** (от греч. *histos* – ткань, *logos* – учение) – **это наука о строении, развитии и функционировании тканей.** Предметом изучения цитологии является клеточная морфология. Предметом изучения гистологии охватывает микроскопическое строение и физиологию тканей организма. В рамках учебной дисциплины рассматривают общую и частную цитологию и гистологию. Общая цитология изучает наиболее общие структурно-функциональные свойства, присущие всем клеткам организма, а общая гистология характерные свойства основных типов тканей. Частная цитология и гистология рассматривает специфические особенности клеток и тканей разных органов.

Цитология и гистология формирует целостное представление о строении, функциях и взаимоотношениях клеток. В прежнее время эти науки рассматривали только как описательные, и относили исключительно к морфологическим дисциплинам (от греч. *morphe* – форма). Однако они не ограничиваются только описательными рамками, они позволяют оценивать и функциональные особенности. Цитология и гистология тесно связаны и, в определенной степени, зависят от достижений биохимии, биофизики, молекулярной биологии и генетики. Эти науки являются смежными, они оперируют едиными понятиями и представлениями. В этой связи, все чаще используется термин «биология клетки», как синтетическая наука, вбирающая в себя физико-химические и морфо-физиологические знания о клетках и тканях организма. Таким образом, цитология и гистология являются фундаментальными дисциплинами, закладывающими базовые знания в биологии.

Современная цитология и гистология вносит существенный вклад в разработку теоретических и практических аспектов биологии, медицины,

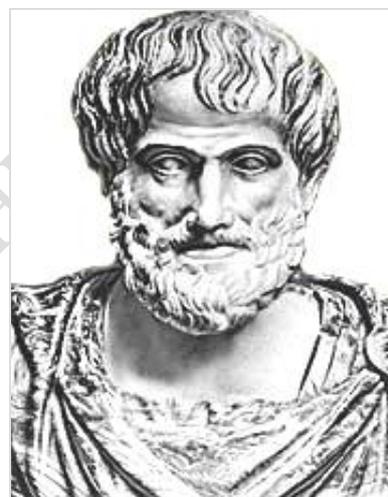
биотехнологии и т.д. Среди множества задач дисциплины следует выделить наиболее актуальные в настоящее время:

- изучение закономерностей цито- и гистогенеза клеток и тканей;
- изучение закономерностей дифференцировки и регенерации тканей;
- исследование возрастной цито- и гистологии;
- исследование адаптационных механизмов на клеточном и тканевом уровне;
- изучение действия различных факторов на клетки и ткани организма.

В формировании цитологии и гистологии, как фундаментальной биологической науки, можно выделить три периода:

- домикроскопический,
- микроскопический,
- современный.

Первый период продолжался с IV века до н. э. до середины XVII века н. э. В этот период формировались основные предпосылки, основанные на практически «слепой» макроскопической технике. В IV веке до н. э. Аристотель использовал разделение элементы образующие организм на однородные и неоднородные, мягкие и влажные, сухие и плотные. Аристотель изучал развитие куриных зародышей, исследовал зарождения у них сердца и других органов. Он пришел к выводу, что в эмбрионе органы возникают не сразу, а постепенно, один за другим, с неструктурированной массы. Позже эту теорию назвали теорией эпигенеза.



Аристотель
384-322 до н. э.

Правильно определил Аристотель и функции плаценты и пуповины, установил различие между первичными и вторичными половыми признаками. Работы в этой области предпринимали Клавдий Гален (III в н. э.), Авиценна (X в н. э.), Андрей Везалий и Габриэле Фаллопий (XVI в.). Домикроскопический период охватил более 2000 лет, и сменился микроскопическим периодом.

Первые микроскопы были сконструированы в одно время в начале XVII века в Голландии братьями Гансом и Захарием Янсенсом (1590 г.), в Италии Галилео Галилеем (1609-1610 гг.) и в Англии Корнелиусом Дреббелем (1619 г.). В 1625 году Иоганн Фабер предложил термин «микроскоп». Его появление положило начала изучению микроскопического строения клеток животных, растений и микроорганизмов. Микроскопические исследования проводили Франческо Стеллутти, Федерико Чези, Роберт Гук, Неемия Грю, Иоганн Сваммер-Дам и Антонио ван Левенгук. Полученные результаты

сразу вызвали изменения в представлениях о строении живой материи. В 1665 году выдающийся английский ученый Роберт Гук впервые описал в составе растений ячейки, которые назвал клетками (от лат. – *cellulae*, англ. – *cells*).

В 1696 году Антонио ван Левенгук впервые рассмотрел и описал эритроциты, сперматозоиды, открыт целый мир микроорганизмов, который он назвал инфузориями. В 1781 году Ф. Фонтана первый усидел и зарисовал животные клетки с ядрами. В 1825 году чешский физиолог Ян Пуркинье описал ядро («зародышевый пузырек») в яйцеклетке и впервые употребил термин «протоплазма». В 1833 году шотландский ботаник Роберт Браун описал ядро растительной клетки как постоянную структуру и предложил термин от лат. *nucleus* – ядро.



Роберт Гук
1635-1703 гг.



Антонио Левенгук
1632-1723 гг.

Вторая половина XIX века связана с открытиями клеточных органоидов. В 1850 году Р. Келликер открыл гранулы в мышечных клетках, которые в 1894 году Рудольф Альберт назвал биобласты, однако этот термин не прижился, в 1897 году немецкий цитолог К. Бенда предложил использовать термин митохондрии (от греч. *μίτος* – нить и *χόνδρος* – зернышко, крупинка). В 1879-1882 гг. Уолтер Флемминг описал строение центроли, а в 1883 году открыл митотическое деление клетки. Теодор Бовери открыл клеточный центр, который назвал «особый орган клеточного деления». В 1883 году немецкий анатом и гистолог Генрих Вильгельм Готфрид Вальдейер ввел понятие «хромосома» (от греч. *χρῶμα* – цвет и *σῶμα* – тело). В 1887 году немецкий биолог Август Вейсман после многолетних наблюдений за хромосомами обнаружил явление их деления, которое назвал мейоз.

Современный период развития цитологии и гистологии связан с появлением электронного микроскопа, который был изобретен в 1934 году. Он позволил проникнуть в детали строения клеток на субклеточном и молекулярном уровнях, заложил основу развития гистохимии, морфометрии

субклеточных структур и математического анализа организации клеток и тканей. В этот период были открыты строение эндоплазматической сети (ЭПС) К. Портером в 1945 году, лизосомы биохимиком де Дювом в 1955 году, раскрыто строение биологической мембраны Г. Николсоном и С. Сингером в 1972 году.



Вильгельм Вальдейер
1836-1921 гг.



Август Вейсман
1832-1923 гг.

Рибосомы были обнаружены в цитоплазме животных клеток с помощью электронного микроскопа американским исследователем Г. Паладе (1955). В период с 1956 по 1958 гг. рибосомы были выделены из дрожжей, растений, животных и бактерий. Они оказались рибонуклеопротеидными частицами диаметром около 25 нм, содержащими основную массу цитоплазматической РНК. В 1958 г. на симпозиуме в Массачусетском технологическом институте Р. Робертс предложил назвать эти частицы «рибосомами». Первые данные о том, что рибосомы отвечают за включение аминокислот в новые белки, были получены в лаборатории П. Замечника (1955). К 1959 г. было окончательно доказано, что рибосомы обеспечивают биосинтез белка.

Строение про- и эукариот.

В 1828 году Христиан Эренберг ввёл в употребление термин «бактерии» и, тем самым, разделил два надцарства доядерные и ядерные организмы. Надцарство доядерных или прокариот образуют сине-зеленые водоросли, бактерии, микоплазмы, риккетсии, хламидии и спирохеты. Надцарство ядерные или эукариоты образует большинство водорослей, грибы и лишайники, растения и животные. Прокариоты являются наиболее древней формой жизни на нашей планете, главным отличием для них является отсутствие морфологически выраженного ядерного аппарата. Поэтому для обозначения этих организмов можно дать следующее определение: *прокариоты – это организмы простой структуры, цитоплазма которых содержит кольцевую молекулу ДНК, не имеющую ядерной оболочки, в*

которых отсутствуют внутриклеточные системы мембран и митохондрии, а у некоторых и клеточная стенка. Тем не менее, они имеют все основные клеточные характеристики:

- в клетке прокариот присутствует зона нуклеоида, заполненная ДНК;
- содержимое отделено плазматической мембраной;
- отсутствие митохондрий компенсируется наличием цепи переносчиков электронов и ферментов окислительного фосфорилирования в составе плазмолеммы;
- в основном веществе (матриксе) цитоплазмы имеются многочисленные рибосомы, обеспечивающие синтез белка;
- большинство прокариот размножаются путем прямого деления надвое
- многие прокариоты обладают подвижностью и имеют сложный аппарат движения.

Более поздними организма появившимися на нашей планете являются представители надцарства эукариот. Несмотря на значительные различия в строении и физиологии этих организмов для них характерен общий ряд признаков:

- наличие обособленного ядра;
- наличием мембранных и немембранных органоидов в цитоплазме;
- сходные физиологические процессы обмена веществ и энергии, роста и размножения.

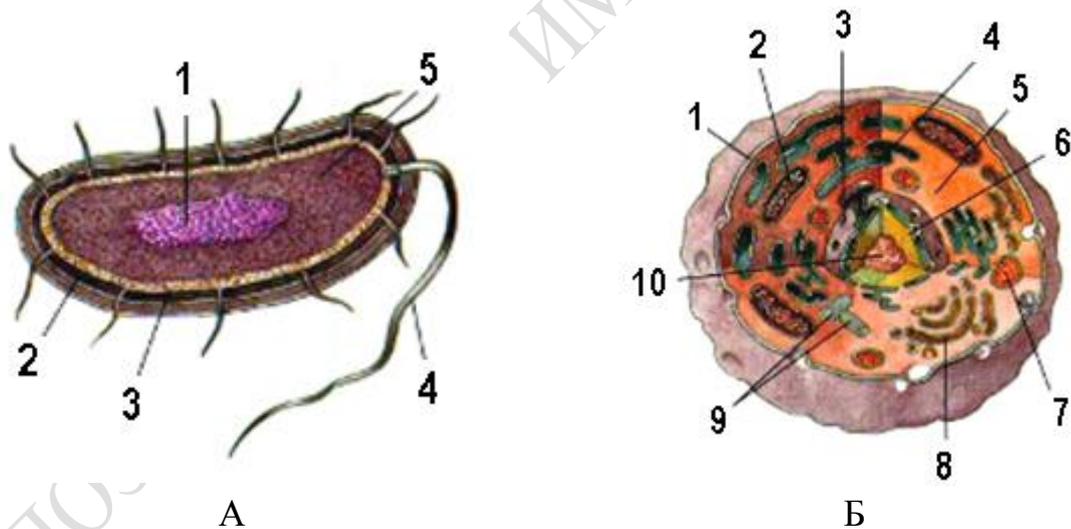


Рисунок 1 – Схема клеточной организации

А – прокариот: 1 – нуклеоид, ДНК, 2 – клеточная стенка, 3 – плазмолемма, 4 – жгутик, 5 – цитоплазма; Б – эукариот: 1 – плазмолемма, 2 – митохондрии, 3 – ядерная оболочка, 4 – ЭПС, 5 – цитоплазма, 6 – ядро, 7 – лизосомы, 8 – комплекс Гольджи, 9 – центриоли, 10 – ДНК

Сравнивая морфологию и физиологии представителей надцарства *про- и эукариот* можно выделить следующие различия:

1. Клетки прокариот (1-10 мкм), как правило, на порядок меньше клеток эукариот (10-100 мкм).

2. Эукариоты используют только аэробный способ получения энергии, прокариоты активно пользуются и аэробный и анаэробный способом получения энергии.

3. В клетках прокариот присутствуют только немембранные органоиды – рибосомы, в клетках эукариот имеется многофункциональная система органоидов различного назначения.

4. Синтез РНК и белка в клетках прокариот происходит в цитоплазме, в клетках эукариот он разделен – синтез и процессинг РНК происходит в ядре, а образование белка в цитоплазме.

5. В цитоплазме прокариот находятся рибосомы, имеющие константу осаждения 70 S, в тоже время рибосомы эукариот имеют константу 80 S в цитоплазме и 70 S в митохондриях. Считается, что это дает основание сторонникам теории эндосимбиоза рассматривать полуавтономные органоиды эукариот, как бывшие ранее прокариоты.

6. Прокариоты, обладающие клеточной стенкой, образуют ее из аминокислот и муравьиной кислоты, тогда как эукариоты, образующие клеточную стенку используют главным образом целлюлозу.

7. Прокариоты, в отличие от эукариот, способны образовывать мукополисахаридную капсулу, благодаря которой обеспечивается резистентность к различным воздействиям (например, фагоцитозу).

8. Наблюдается различие в химическом строении и организации фотосинтетического аппарата.

9. Для эукариот характерен самостоятельный ток цитоплазмы, процессы эндо- и экзоцитоза, а также наличие сократительных белков цитоскелета, обеспечивающих их перемещение.

10. Деление клеток прокариот бинарное, у эукариот – для соматических (вегетативных) митотическое, для половых (генеративных) мейотическое.

Таблица 1 – Размеры геномов про- и эукариот

	Таксон	Вид	Длина ДНК, Мб	Число генов
Прокариоты	Микоплазмы	<i>Mycoplasma genitalium</i>	0,58	470
	Риккетсии	<i>Rickettsia prowazekii</i>	1,1	834
	Археобактерии	<i>Archaeoglobus fulgidus</i>	2,18	2436
	Цианобактерии	<i>Synechocystis sp.</i>	3,57	3168
	Эубактерии	<i>Escherichia coli</i>	4,6–5,5	4288
Эукариоты	Грибы	<i>Saccharomyces cerevisiae</i>	11,4	6241
	Простейшие	<i>Dictyostelium discoideum</i>	32	11000
	Высшие растения	<i>Arabidopsis thaliana</i>	115,7	27540
	Беспозвоночные	<i>Drosophila melanogaster</i>	120	13600
	Позвоночные	<i>Homo sapiens</i>	3000	28000

Клеточная теория.

Длительное и пристальное изучение клетки привело к формулированию важного теоретического обобщения, которое называется клеточная теория. **Клеточная теория – это обобщенные представления о строении клеток как единиц живого, об их размножении и роли в формировании многоклеточных организмов.**



Теодор Шванн
1810-1882 гг.



Маттиас Якоб Шлейден
1804-1881 гг.

Создание клеточной теории стало важным событием в биологии и одним из решающих доказательств единства живой природы. Клеточная теория оказала значительное влияние на дальнейшее развитие биологии. Она дала основы для понимания жизни, для объяснения родственной взаимосвязи организмов, для понимания индивидуального развития. Формулировка первых постулатов клеточной теории была сделана Теодором Шванном и Маттиасом Шлейденом в 1838 году. Они показали, что клетки растений и животных сходны между собой, т.е. гомологичны, а также ввели в науку основополагающее представление о клетке: вне клеток нет жизни. Создатели теории так сформулировали основные положения:

1. Все животные и растения состоят из клеток.
2. Растут и развиваются растения и животные путём возникновения новых клеток.
3. Клетка является самой маленькой единицей живого, а целый организм – это совокупность клеток.

Дальнейшее развитие клеточной теории и её переосмысление было сделано профессором патологической анатомии Берлинского университета Рудольфа Вирхова. Вирхов был выдающимся реформатором теоретической и практической медицины, он впервые использовал положения теории для объяснения патологических процессов на клеточном уровне. Его целлюлярная патология пришла на смену гуморальной патологии. В 1858 году Р. Вирхов дополнил положения клеточной теории тезисом *omnis cellula*

e cellula – «клетка от клетки», подчеркивая, тем самым, что увеличение числа клеток происходит только путем их деления. Т. Шванн в своих обобщениях подчеркивал одинаковость принципа развития клеток, как у животных, так и у растений. Это представление базировалось на выводах Шлейдена о том, что клетки могут образовываться из зернистой массы в недрах клеток заново – *теория цитобластемы*. Р. Вирхов как противник идеи о самозарождении жизни настаивал на «преемственном размножении клеток».

Основные положения клеточной теории сохранили свое значение и на сегодняшний день, хотя более чем за сто пятьдесят лет были получены новые сведения о структуре, жизнедеятельности и развитии клеток. Клеточная теория вооружила биологию пониманием общих закономерностей строения живого и обосновала единство органического мира.

В настоящее время клеточная теория постулирует:

1. Клетка – элементарная единица живого / вне клетки нет жизни.
2. Клетка – единая система, состоящая из множества закономерно связанных друг с другом элементов, органоидов.
3. Клетки сходны – гомологичны – по строению и по основным свойствам.
4. Клетки увеличиваются в числе путем деления исходной клетки после удвоения ее генетического материала (ДНК): клетка от клетки.
5. Многоклеточный организм представляет сложную систему, состоящую из множества клеток, объединенных в ткани и органы, связанных друг с другом с помощью нейро-гуморальных факторов.
6. Клетки многоклеточных организмов тотипотентны, т.е. обладают генетическими потенциями всех клеток данного организма, равнозначны по генетической информации, но отличаются друг от друга разной экспрессией (работой) различных генов, что приводит к их морфологическому и функциональному разнообразию – к дифференцировке.

Научные школы цитологии и гистологии в Беларуси.

Систематическое развитие в Беларуси гистология с цитологией и эмбриологией получила с момента образования в республике медицинских институтов и кафедр гистологии. Первым созданным в Беларуси медицинским вузом является Минский медицинский институт, на его базе была открыта первая кафедра гистологии в 1921 году, а ее первым заведующим стал А. Н. Лунц. В 1924 году на должность заведующего кафедрой гистологии избирается профессор П. А. Мавродиادي, до этого работавший профессором кафедры зоологии Донского университета. С приходом его на кафедру были преодолены материальные трудности, существовавшие до этого, и коллектив кафедры, включавший помимо профессора П. А. Мавродиادي двух ассистентов, смог организовать полноценное преподавание предмета студентам. Одновременно кафедра стала проводить научные исследования. П. А. Мавродиادي, имея широкое биологическое образование и прекрасно владевший цитологическими и гистологическими методами исследования, стал инициатором научных исследований по цитофизиологии.

В частности, им и его сотрудниками П. Я. Герке и Е. Г. Станкевич исследовались ритмические явления в строении клеток и их составных частей, в первую очередь ядрышек и хромосом. П. А. Мавродиadi выдвинул ряд оригинальных представлений о возникновении, структуре и функции клетки. В 1932-1934 гг. кафедрой возглавлял профессор С. И. Лебедин. Под его руководством выполнялись и основные эмбриологические исследования (П. Я. Герке, Е. М. Зубкович, Е. Г. Станкевич). Короткое время (1934 год) кафедрой заведовал также профессор Г. Ф. Соболев, под руководством которого исследовалось влияние на процессы кроветворения местного рентгеновского облучения конечностей. С 1971 по 1997 год кафедрой заведовал ученик видного белорусского морфолога академика Д. М. Голуба профессор А. С. Леонтьук. Под его руководством на кафедре на основе системного подхода изучаются этапы морфогенеза и становления гистофизиологии органов различных систем организма. С 1997 года кафедрой руководит ученик академика Д. М. Голуба и профессора А. С. Леонтьюка профессор Б. А. Слука.

В 1934 году открывается второй медицинский институт Беларуси — Витебский, на базе которого была открыта вторая кафедра гистологии, цитологии и эмбриологии в республике. Организатором и первым ее руководителем был доцент В. С. Клиницкий, одновременно заведовавший кафедрой гистологии ветеринарного института. В дальнейшем кафедрой непродолжительное время руководил доцент Л. И. Фалин, в последующем известный гистолог и эмбриолог, автор атласов по гистологии и эмбриологии, а также ряда монографий. В это время кафедра располагала минимальными средствами для выполнения педагогической работы, которая была прервана начавшейся Великой Отечественной войной. Работа кафедры была возобновлена в 1946 году. С 1946 по 1948 г. кафедрой по совместительству заведовала доцент Б. М. Кичина. В 1948 году для заведования кафедрой из Москвы приезжает доцент В. Н. Блюмкин. Он направил свои усилия на совершенствование материально-технической базы кафедры, организовал проведение научных исследований по отдельной тематике, которая была посвящена функциональной гистологии, иейрогистологии и гистохимии провизорных органов и серозных оболочек. С 1962 по 1975 год кафедрой заведовал доцент Е. Я. Коротный. Научная тематика кафедры была посвящена реактивным свойствам соединительной, мышечной и нервной тканей и легла в основу четырех успешно защищенных кандидатских диссертаций. С 1975 по 1978 год в связи с болезнью доцента Е. Я. Коротного обязанности заведующего кафедрой выполняла доцент М. П. Медведева. С 1978 по 1996 год кафедрой руководил ученик профессора В. Г. Елисеева профессор А. Ф. Суханов. Научная тематика кафедры проводилась по двум направлениям: «Морфогенез клеток и тканей в экстремальных условиях» и «Структурно-функциональные механизмы повреждений и регенерации клеток и тканей при измененном температурном гомеостазе». С 1996 года кафедрой заведует профессор О. Д. Мяделед.

В 1959 году в Беларуси открывается третий медицинский ВУЗ — Гродненский медицинский институт и третья в республике кафедра гистологии, заведующим которой являлся профессор И. И. Хворостухин. Под его руководством изучались регенераторные свойства костных и хрящевых тканей, а также влияние рентгеновских лучей на развитие плаценты (А.П. Никонов). Сменивший его на этом посту профессор А. А. Туревский изучал изменения в желудке под влиянием гормональных препаратов, а затем под его руководством проводились обширные и разносторонние исследования, посвященные изменениям в организме при искусственной ахолии. С 1997 года кафедрой заведует профессор Я. Р. Мацюк, известный своими исследованиями по гистофизиологии желудочных желез в условиях нарушения содержания в организме глюкокортикоидов и половых гормонов, а также становлению органов мужской половой системы в норме и при действии экстремальных факторов внешней среды. Четвертая кафедра гистологии в Беларуси была открыта в 1990 году, на базе Гомельского медицинского университета, которую возглавила возглавлял доцент Т. Г. Матюхина.

Вопросы для самоконтроля

1. Что изучает цитология?
2. Что изучает гистология?
3. Что является предметом изучения цитологии и гистологии?
4. Почему в прежние времена эти науки относили к исключительно морфологическим дисциплинам?
5. Какие задачи решают современная цитология и гистология?
6. На какие временные периоды разделяют становление цитологии и гистологии?
7. Работы, каких ученых послужили основой для формирования этих наук?
8. С какими достижениями связаны новые открытия в цитологии и гистологии?
9. Какие черты характерны для прокариот? Что это за организмы?
10. Какие черты характерны для эукариот?
11. Перечислите основные различия между про- и эукариотами.
12. Что такое клеточная теория?
13. Какое значение для биологии имеет клеточная теория?
14. В чем заслуга Р. Вирхова?
15. Перечислите основные положения современной клеточной теории?

ЛЕКЦИЯ 2 ДОСТИЖЕНИЯ ЦИТОЛОГИИ И ГИСТОЛОГИИ В XX И XXI ВЕКАХ

1. Микроскопические методы исследования.
2. Оптическая микроскопия.
3. Электронная микроскопия.
4. Сканирующая зондовая микроскопия (СЗМ).
5. Другие методы микроскопии.
6. Витальное изучение клеток.

Микроскопические методы исследования.

Микроскопия – это общее название методов получения сильно увеличенных изображений объектов, не различимых глазом человека. По признаку физической природы сигнала, с помощью которого осуществляют визуализацию малых объектов, различают. Наименьшее расстояние между двумя точками, начиная с которого их изображение сливаются, называют *пределом разрешения*. В таблице 2 приведены пределы разрешения приборов, реализующих разные типы микроскопии. В оптическом микроскопе реализовано свойство линзы или системы из двух линз давать увеличенные изображения предметов.

Таблица 2 – Пределы разрешения микроскопов

Прибор	Предел разрешения (δ)
Глаз человека	0,1 мм
Микроскопы:	
– акустический	0,5 мкм
– оптический	0,2 мкм
– рентгеновский	50 нм
– электронный	0,15–0,3 нм
– ионный	0,2 нм
– сканирующий	
– атомно-силовой	0,1 нм
– сканирующий	
– туннельный	0,001 нм

Оптическая микроскопия.

В оптическом микроскопе реализовано свойство линзы или системы из двух линз давать увеличенные изображения предметов. Методы световой микроскопии (освещения и наблюдения). Световая микроскопия обеспечивает увеличение до 2-3 тысяч раз, цветное и подвижное изображение живого объекта, возможность микрокиносъемки и длительного наблюдения одного и того же объекта, оценку его динамики и химизма. Простой однолинзовый микроскоп (лупа с сильным увеличением) был

известен в середине 15 в. Голландский ученый А. Левенгук (A. Leeuwenhoek) довел (1670-е годы) увеличение простого микроскопа до 300 крат и с его помощью открыл мир микроорганизмов. Изобретение более сложного микроскопа, состоящего из двух собирающих линз (1600 г.), связывают с именем голландца Г. Янсена (H. Janssen), а микроскопа, состоящего из собирающего объектива и рассеивающего окуляра (1610 г.) – Г. Галилея (G. Galilei). Разработка (1873 г.) немецким физиком Э. Аббе (E. Abbe) дифракционной теории образования изображений несамосветящихся объектов способствовала развитию микроскопических исследований.

Современные оптические микроскопы предназначены для рассматривания, изучения и измерения микроструктуры клеток, бактерий, срезов тканей, микрокристаллов, волокон, минералов, микросхем и других объектов, размеры которых (менее 0,1 мм) не позволяют наблюдать их невооруженным глазом. Микроскоп дает возможность различать структуры с расстоянием между элементами до 0,2 мкм. Обычно микроскоп имеет двухступенчатую систему увеличения, образованную объективом и окуляром, которая обеспечивает увеличение до 1500 крат. В оптическую схему микроскопа входит также узел освещения объекта.

Принцип действия микроскопа поясняет рисунок 2, на котором представлена схема типичного микроскопа проходящего света. Объект 1 расположен на предметном столике 2 и освещен светом от лампы 3 и линзы-коллектора 4 (осветитель), направляемым на объект с помощью зеркала 5 и конденсора 6. Полевая 7 (ограничивающая распространение света от лампы) и апертурная 8 диафрагмы (апертура – действующее отверстие оптического прибора, определяемое параметрами диафрагмы) служат для ограничения светового пучка и уменьшения рассеянного света.

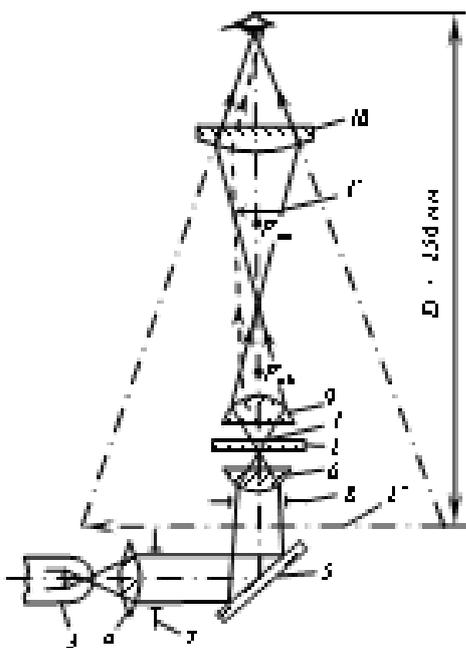


Рисунок 2 – Принципиальная оптическая схема микроскопа

Изображение объекта увеличивается с помощью объектива 9 и окуляра 10. Объектив создает действительное перевернутое и увеличенное изображение I' объекта. Окуляр образует вторично увеличенное мнимое изображение $2''$ объекта обычно на расстоянии $D = 250$ мм от глаза наблюдателя – так называемом расстоянии наилучшего видения. Окуляр можно сдвинуть так, чтобы изображение I' оказалось в фокальной плоскости – перед передним фокусом $F_{ок}$ окуляра. Тогда действительное изображение, даваемое окуляром, можно воспроизвести на экране или фотопленке. Способ получения такого изображения называют *микропроекцией*.

Основные характеристики микроскопа – увеличение, разрешающая способность и светосила.

Увеличение объектива $\beta = \Delta / f_{об}$, где Δ – расстояние между задним фокусом объектива и передним фокусом $F_{ок}$ окуляра (оптическая длина тубуса микроскопа), $f_{об}$ – фокусное расстояние объектива. Увеличение окуляра $\Gamma_{ок} = 250 / f_{ок}$, где $f_{ок}$ – фокусное расстояние окуляра. Общее увеличение оптического микроскопа $\Gamma = \beta \cdot \Gamma_{ок}$.

Увеличение микроскопа определяется как произведение увеличения объектива на увеличение окуляра. У типичных исследовательских микроскопов увеличение окуляра равно 10, а увеличение объективов – 10, 45 и 100. Соответственно, увеличение такого микроскопа составляет от 100 до 1000. Некоторые из микроскопов имеют увеличение до 2000. Еще более высокое увеличение не имеет смысла, так как при этом разрешающая способность не улучшается. Напротив, качество изображения ухудшается.

Разрешающая способность – величина, обратная предельному разрешению – наименьшему расстоянию, на котором два соседних элемента объекта могут быть видимы отдельно. Разрешающая способность оптического микроскопа ограничена дифракцией света. Для повышения разрешающей способности зазор между объектом I и объективом 9 заполняют жидкостью с большим показателем преломления – *иммерсионной жидкостью*. В качестве последней применяют воду (показатель преломления $n = 1,33$), водный раствор глицерина ($n = 1,44$), минеральное масло ($n = 1,52$), йодистый метилен ($n = 1,74$). Оптическая характеристика объектива – числовая *апертура* $A = n \sin \alpha / 2$, где α – угол между крайними лучами конического пучка света, выходящего из точки объекта и попадающего в объектив (апертурный угол). Для несамосветящихся объектов предельное разрешение $\delta \approx \lambda / (A + A')$, где λ – длина волны света, A' – числовая апертура конденсора б.

Разрешающая способность – это минимальное расстояние, на котором находятся две точки, демонстрируемые микроскопом отдельно. Разрешение человеческого глаза в режиме наилучшего видения равно 0.2 мм.

Контраст изображения – это различие яркостей изображения и фона. Если это различие составляет менее 3 - 4 %, то его невозможно уловить ни глазом, ни фотопластинкой; тогда изображение останется невидимым, даже если микроскоп разрешает его детали. На контраст влияют как свойства

объекта, которые изменяют световой поток по сравнению с фоном, так и способности оптики уловить возникающие различия в свойствах луча.

Светосила – отношение освещенности изображения, создаваемого оптической системой, к яркости изображаемого объекта. Без учета потерь световой энергии на поглощение и отражение в оптической системе так называемая геометрическая светосила равна $C = (D/f)^2$, где D – диаметр входного зрачка в полевой диафрагме, f – фокусное расстояние микроскопа. Светосила пропорциональна квадрату синуса апертурного угла объектива оптической системы.

Числовая апертура используется для выражения разрешающей способности оптической системы или светосилы объектива.

Светосила объектива – интенсивность света, приходящаяся на единицу площади изображения, приблизительно равна квадрату NA. Величина NA составляет примерно 0,95 для хорошего объектива. Микроскоп обычно рассчитывают таким образом, чтобы его полное увеличение составляло около 1000 NA. Если между объективом и образцом ввести жидкость (масло, дистиллированную воду), то получится «иммерсионный» объектив с величиной NA, достигающей 1,4, и с соответствующим улучшением разрешения.

Возможности светового микроскопа ограничены волновой природой света. Физические свойства света – цвет (длина волны), яркость (амплитуда волны), фаза, плотность и направление распространения волны изменяются в зависимости от свойств объекта. Эти различия и используются в современных микроскопах для создания контраста.

Электронная микроскопия.

Физические основы электронно-оптических приборов были заложены почти за сто лет до появления электронного микроскопа, в 1820-е годы ирландским математиком У. Гамильтоном (W. Gamilton). Он установил аналогию между прохождением световых лучей в оптически неоднородных средах и траекториями частиц в силовых полях. Технические предпосылки для разработки электронного микроскопа создал немецкий физик Х. Буш (H. Busch), исследовавший (1926 г.) фокусирующие свойства ассиметричных полей и разработавший магнитную электронную линзу. В 1928 г. немецкие физики М. Кноль (M. Knoll) и Э. Руска (E. Ruska) приступили к созданию *магнитного просвечивающего электронного микроскопа (ПЭМ)* и через три года получили изображение микрообъекта, сформированное пучками электронов. Первые *растровые электронные микроскопы (РЭМ)* были построены в Германии (1938 г.) М. фон Арденне (M. von Ardenne) и в США (1942 г.) В.К. Зворыкиным.

РЭМ работают по принципу *сканирования* – управляемого (по определенному закону) пространственного перемещения пучка электронов (зонда) по объекту. Изображение последнего воссоздается по точкам в виде *растра* – совокупности однотипных элементов экрана, различным образом отражающих и поглощающих (или рассеивающих) излучение. К середине

1960-х годов РЭМ достигли высокого технического совершенства и с тех пор широко применяются в науке и технике. В 1980-х годах были разработаны модификации РЭМ – *туннельный и атомно-силовой микроскопы*, сыгравшие решающую роль в развитии нанотехнологии.

Методы электронной микроскопии соответствуют объектам исследования. *Электронный микроскоп* – прибор, в котором для наблюдения и фотографирования многократно (до 10^6 раз) увеличенного изображения объекта вместо световых лучей используются пучки электронов, ускоренных до больших энергий (30–1000 кэВ) в условиях глубокого вакуума (давление до 10^{-5} Па). В ПЭМ электроны с энергиями от 1 кэВ до 5 МэВ проходят сквозь объекты, имеющие вид тонких пленок, фольги, срезов толщиной от 1 нм до 10 мкм, в том числе, пленок с нанесенными частицами (порошки, микрокристаллы, аэрозоли).

Структуру поверхностного слоя массивных образцов (толщина больше 1 мкм) изучают с помощью отражательных и зеркальных РЭМ. Для изучения поверхностей часто применяют *метод реплик*: с поверхности образца снимают копию-отпечаток в виде тонкой пленки углерода, коллодия (раствор пихтовой смолы) и др., которую рассматривают в ПЭМ вместо самого объекта. *Метод декорирования* состоит в напылении на поверхность образца тонкого слоя декорирующих частиц (атомы тяжелого металла с большим коэффициентом поверхностной диффузии, молекулы полупроводников или диэлектриков). Они осаждаются преимущественно на участках сосредоточения микрополей. Затем снимают реплику с включениями декорирующих частиц. Ее рассмотрение с помощью электронного микроскопа позволяет зарегистрировать дислокации, скопления точечных дефектов, ступени роста кристаллических граней, доменную структуру.

Самым распространенным типом приборов в электронной микроскопии является *РЭМ с термоэмиссионной пушкой*. Линейное разрешение РЭМ зависит от электронной яркости пушки и составляет 1–5 нм. При помощи нескольких электронных линз на поверхность образца фокусируют узкий электронный зонд. Магнитные отклоняющие катушки обуславливают сканирование зонда по заданной площади на объекте. При взаимодействии зонда и объекта возникает несколько видов излучения. Любое из них, а также потоки электронов, прошедших сквозь объект и поглощенных им, или напряжение, наведенное на объекте, можно регистрировать и с помощью соответствующих детекторов преобразовывать в электрические сигналы. Последние после усиления подают на электронно-лучевую трубку и развертывают ее электронный пучок синхронно с разверткой электронного зонда в РЭМ, получая на экране трубки увеличенное изображение объекта. С помощью РЭМ, оснащенного рентгеновскими спектрометрами, можно проводить локальный количественный химический анализ объекта.

Растровый оже-электронный микроскоп позволяет при сканировании электронного зонда детектировать оже-электроны из поверхностного слоя (0,1–2,0 нм) объекта. Прибор работает при сверхвысоком вакууме (10^{-7} – 10^{-8} Па). Для исследования глубинной структуры объекта он оснащен ионной

пушкой, с помощью которой верхние слои объекта удаляют методом ионно-лучевого травления.

Эмиссионный электронный микроскоп создает изображение объекта электронами, которые эмитируются из него при нагревании, бомбардировке первичным пучком электронов, при воздействии электромагнитного излучения или сильного электрического поля. Этот микроскоп имеет узкое целевое назначение.

Зеркальный электронный микроскоп разработан для визуализации электростатических «потенциальных рельефов» и магнитных микрополей на поверхности объекта. Основным элементом прибора является *электронное зеркало* – электрическая или магнитная система, отражающая пучки электронов с целью изменения направления их движения и получения электронно-оптического изображения объекта «в отраженных лучах».

Наибольшего увеличения и разрешения на сегодняшний день можно добиться с помощью технологии *трансмиссивной, или просвечивающей электронной микроскопии (ТЭМ) высокого разрешения*. Она заключается в пропускании сфокусированного электронного пучка сквозь тонкий образец (наноразмерный кристаллит неорганического вещества, углеродные нанотрубки, фуллерены и т.д.). С помощью просвечивающего микроскопа и математического аппарата преобразования сигнала можно видеть отдельные атомы, образующие кристаллическую решетку просвечиваемого твердого тела и рассчитывать его параметры.

ТЭМ позволяет наблюдать простые и сложные органические молекулы напрямую с помощью микроскопа, не используя более сложные методы ядерного магнитного резонанса и рентгеновской дифракции. Кроме того, взаимодействие этих молекул на поверхности и с поверхностью можно наблюдать в динамике.

Жидкие и влажные биологические объекты, неустойчивые к действию высокого вакуума, изучают с помощью, так называемых газовых микрокамер – приставок к ПЭМ и РЭМ.

Сканирующая зондовая микроскопия (СЗМ).

Первыми устройствами, с помощью которых стало возможным наблюдать за нанообъектами и передвигать их, стали *сканирующие зондовые микроскопы* – *атомно-силовой микроскоп* и работающий по аналогичному принципу *сканирующий туннельный микроскоп*. Сканирующий зондовый микроскоп – это инструмент со множеством возможностей. С его помощью можно строить реальные трехмерные изображения с широким динамическим диапазоном, охватывающим традиционные «сферы деятельности» оптических и электронных микроскопов. Основой атомно-силового микроскопа (АСМ) служит зонд, обычно сделанный из кремния и представляющий собой тонкую пластинку-консоль (ее называют *кантилевером*, от английского слова «*cantilever*» - консоль, балка). На конце кантилевера (длина ≈ 500 мкм, ширина ≈ 50 мкм, толщина ≈ 1 мкм) расположен очень острый шип (длина ≈ 10 мкм, радиус закругления от 1 до

10 нм), оканчивающийся группой из одного или нескольких атомов. При перемещении микронзонда вдоль поверхности образца острое шипа приподнимается и опускается, очерчивая микрорельеф поверхности, подобно тому, как скользит по грампластинке патефонная игла. На выступающем конце кантилевера расположена зеркальная площадка, на которую падает и от которой отражается луч лазера. Когда шип опускается и поднимается на неровностях поверхности, отраженный луч отклоняется, и это отклонение регистрируется фотодетектором, а сила, с которой шип притягивается к близлежащим атомам – пьезодатчиком. Данные фотодетектора и пьезодатчика используются в системе обратной связи, которая может обеспечивать, например, постоянную величину силу взаимодействия между микронзондом и поверхностью образца. В результате, можно строить объёмный рельеф поверхности образца в режиме реального времени. Разрешающая способность АСМ метода составляет примерно 0,1–1 нм по горизонтали и 0,01 нм по вертикали.

Сканирующий туннельный микроскоп (СТМ) изобрели (1982 г.) Нобелевские лауреаты (1986 г.) немецкий физик Г. Биннинг (G. Binnig) и швейцарский – Х. Рорер (H. Rohrer). СТМ предназначен для изучения поверхности твердых электропроводящих тел путем сканирования острого металлического иглы над поверхностью образца на расстоянии 0,5–1,0 нм. Между иглой и образцом создают разность потенциалов V (от мВ до В), что обуславливает туннелирование электронов и протекание через зазор туннельного тока ($i \approx 1–10$ нА). Прибор оснащен системой обратной связи, которая поддерживает ток постоянным путем регулирования величины зазора. Синхронная со сканированием запись сигнала обратной связи позволяет воспроизвести увеличенное объемное изображение профиля поверхности, если работа выхода электронов одинакова по всей поверхности образца. Система с обратной связью позволяет регистрировать также распределение работы выхода по площади участка сканирования (рисунок 3).

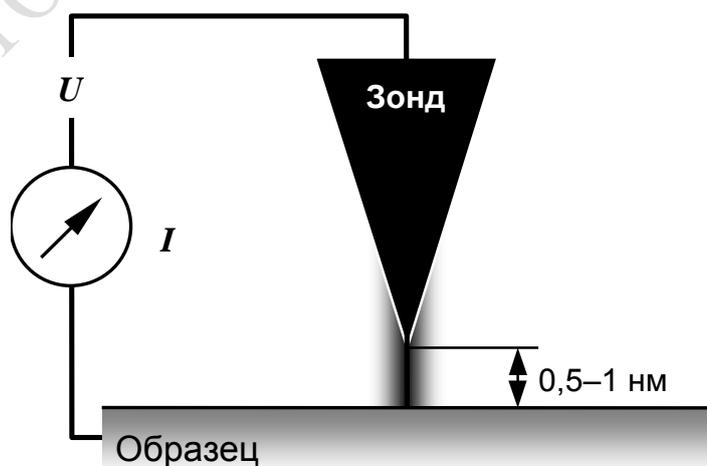


Рисунок 3 – Схема работы сканирующего туннельного микроскопа

СТМ можно использовать и для перемещения какого-либо атома в точку, выбранную оператором и таким образом манипулировать атомами и создавать наноструктуры. СТМ применяют для изучения атомного строения металлов, полупроводников и сверхпроводящих структур, явлений адсорбции и химических процессов, протекающих на поверхности конденсированных тел, структуры молекул, строения биологических объектов, для контроля технологических процессов микроэлектроники, нанесения тонких покрытий и обработки поверхностей.

Принципиальным отличием сканирующего атомно-силового от сканирующего туннельного микроскопа является то, что в первом стабилизируется деформация чувствительного элемента, а не туннельный ток между иглой и образцом. В отличие от туннельного атомно-силовой микроскоп позволяет изучать (с атомным разрешением) поверхности не только проводящих, но и диэлектрических твердых тел. Технология АСМ и СТМ известны как *нанолитография*.

С помощью *сканирующей термальной микроскопии (СТерМ)* можно визуализировать локальные вариации теплофизических параметров поверхностей. Данная методика реализуется за счет использования терморезистивного зонда, работающего в одном из двух режимов – постоянного тока или постоянной температуры.

Близкопольная сканирующая оптическая микроскопия (БСОМ) является особой разновидностью сканирующей зондовой технологии, в которой используется видимый свет. Традиционно разрешение оптических микроскопов ограничено длиной волны света – примерно половиной микрона. БСОМ улучшает разрешение оптического микроскопа на порядок.

Зондом в БСОМ является «световая воронка», которой сканируют образец. Видимый свет исходит из узкого конца световой воронки диаметром 10–30 нм и попадает на детектор либо после отражения от образца, либо пройдя сквозь него. Интенсивность оптического сигнала регистрируется детектором в каждой точке измерений, а набор данных, считанных со всей сканируемой поверхности, составляет БСОМ-образ. С помощью БСОМ можно формировать изображение поверхности в видимом свете с разрешением около 15 нм при условии, что расстояние между источником света и образцом очень мало – ≈ 5 нм.

Одним из перспективных направлений развития СЗМ методик является их адаптация к получению информации о одповерхностном наностроении материалов. В случае, когда многократно повторяемое сканирование сочетается с послойным удалением материала в зоне измерения и последующим восстановлением пространственной картины структуры материала, речь идет о методе разрушающей *СЗМ нанотомографии*.

В настоящее время методы сканирующей зондовой микроскопии начинают применяться для создания абсолютно новых носителей информации.

Другие методы микроскопии.

Все микроскопы аналогичны по принципу действия, заключающемуся в направлении пучка излучения на объект, регистрации сигнала, возникшего при их взаимодействии, и его обработке с целью получения увеличенного изображения объекта. Разные типы микроскопов принципиально отличаются по физической природе применяемого излучения. Кроме самых распространенных оптических и электронных микроскопов, для изучения конденсированных тел применяют ионные и акустические микроскопы, а также рентгеновские.

Ионный микроскоп – ионно-оптический прибор, в котором для получения изображений используется *ионный пучок*, движущийся со скоростью, значительно превышающей скорости хаотического движения ионов.

Акустическая микроскопия – совокупность методов визуализации микроструктуры твердых тел и формы малых объектов с помощью УЗ- и гиперзвуковых волн. УЗ-волны, прошедшие через объект, отраженные от него или рассеянные отдельными его участками, изменяют свои параметры (амплитуду, фазу, частоту) в зависимости от вязкоупругих свойств разных участков образца. С помощью методов *визуализации звуковых полей*, т.е. методов получения видимой картины распределения параметров звукового поля, воспроизводят изображение образца на экране дисплея. По этому признаку различают лазерную и растровую акустическую микроскопию.

Сканирующая лазерная акустическая микроскопия представляет собой разновидность *акустической голографии* – интерференционного метода записи, воспроизведения и преобразования звуковых полей. Объект помещают в жидкость и облучают плоской УЗ-волной.

В *сканирующем растровом акустическом микроскопе* сфокусированный УЗ-пучок перемещают по объекту, изображение которого воссоздается по точкам в виде растра. Сфокусированная волна, падая на объект, частично отражается от него, поглощается и рассеивается в нем, а частично проходит через объект.

Рентгеновская микроскопия — совокупность методов исследования микроскопического строения вещества с помощью рентгеновского излучения. В рентгеновской микроскопии используют специальные приборы – рентгеновские микроскопы. Разрешающая способность достигает 100 нм, что в 2 раза выше, чем у оптических микроскопов (200нм).

Витальное изучение клеток.

Световой микроскоп позволяет видеть живые клетки. Для изучения же живых клеток, органов, тканей используют ряд методов. Метод культуры тканей был разработан Гаррисоном, Каррелем, Берроузом, А.А. Максимовым. Суть метода: в камеру, наполненную питательной средой, помещают небольшой кусочек живой ткани. Через некоторое время на периферии такого кусочка начинается деление и рост клеток. В другом случае – вырезанный кусочек ткани обрабатывают раствором фермента, что

приводит к полному разобщению клеток друг от друга. Затем взвесь отмытых клеток помещают в сосуд с питательной средой, где они опускаются на дно, прикрепляются к стеклу, начинают размножаться, образуя сначала колонию, а затем сплошной клеточный пласт. Микрохирургия позволяет с помощью специальных микроманипуляторов выполнять различные операции на клетке и ее органоидах. С помощью микроманипулятора клетки разрезают, извлекают из них части, вводят вещества (микроинъекции) и т.д. Микроманипулятор совмещают с обычным микроскопом, в который наблюдают за ходом операции. При микроманипуляциях клетки помещают в специальные камеры, в которых и делается операция. Широко применяют микропучки УФ-света или лазерные микропучки.

Прижизненное окрашивание – окрашивание живых клеток витальными красителями в диапазоне концентраций, не вызывающих токсического эффекта, широко используется в цитологии и гистологии. По своему химическому строению витальные красители относятся к органическим соединениям ароматического ряда. Они представляют собой электролиты, которые могут быть разделены на кислотные и основные. Большинство из них являются индикаторными. На этом основано их применение для определения концентрации водородных ионов. Многие витальные красители могут легко переходить из окисленной формы в восстановленную и обратно. Это используют для определения уровня окислительно-восстановительных процессов в клетке. При окрашивании клеток витальными красителями последние проникают в клетку, собираются в цитоплазме в виде гранул, ядро не окрашивается. Большая часть сведений о клетке была получена на стабильном фиксированном материале.

Задачи фиксации – убить клетку, прекратить активность внутриклеточных ферментов, предотвратить распад клеточных компонентов, избежать потери структур и веществ, препятствовать появлению артефактных структур. Химическая фиксация заключается в быстрой обработке ткани растворами с целью убить клетки, сохранив их структуру по возможности неизменными. Леофилизация ткани, при которой происходит быстрое замораживание ткани при температуре жидкого азота, затем высушивание в вакууме, позволяет избежать многих недостатков химической фиксации, обеспечивает мгновенную остановку всех процессов жизнедеятельности. Окрашивание позволяет выявить большинство клеточных органоидов и структур. Применяют натуральные и синтетические красители. Натуральные красители употребляют в сочетании с протравами (окислы различных металлов), с которыми они образуют комплексные соединения. Синтетические красители бывают кислые и основные. В зависимости от этого они могут окрашивать различные участки клеток в разные цвета и тем самым повышать контрастность клеточных и внеклеточных компонентов.

Имеется ряд специфических приемов окрашивания, с помощью которых можно определить специфические химические вещества: белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды, липиды, аминокислоты и т.д. Это цитохимические

методы. Существует целая группа цитохимических реакций, связанная с обнаружением ферментов.

Цитофотометрия позволяет определить количество вещества в клетке и их составных элементов по поглощению ими световых лучей определенной длины волны. Этот метод дает возможность измерять или собственное поглощение лучей химическими компонентами клетки, или количество красителя, образовавшегося в ходе цитохимической реакции в данном месте клетки. Важно, чтобы данная реакция носила количественный характер, т. е. количество окрашиваемого продукта было бы пропорционально количеству определяемого вещества.

$$D = \lg T_0 / T,$$

где D – оптическая плотность структуры; T_0 – количество света, прошедшего через пустое место препарата; T – количество света, прошедшего через поглощающую структуру.

Для определения концентрации вещества используют микроскопы-цитофотометры; для определения нуклеиновых кислот и белков – ультрафиолетовую цитометрию; применяют также иммунохимические реакции с использованием флуоресцирующих антител.

Авторадиография – регистрация веществ, меченных изотопами. Используется фотографическая регистрация излучения изотопов. С помощью этого метода можно проследить динамику различных биосинтезов в конкретных морфологических структурах, определить длительность существования веществ цитоплазмы в неизменном виде, он используется для определения расположения определенных типов нуклеиновых кислот или отдельных нуклеотидных последовательностей в составе клеточных ядер или хромосом. Суть метода – обнаружение маркированных искусственным изотопом молекул с помощью фотоэмульсии, которой покрываются срезы клеток и тканей, фиксированных в разные сроки после введения меченого предшественника. Контрастирование корпускулярных объектов широко применяется для контрастирования вирусов, рибосом, молекул нуклеиновых кислот. Одним из распространенных методов является отенение металлами. Для контрастирования отенением используются платина, палладий, их сплавы, уран. При негативном контрастировании объектов растворами солей тяжелых металлов применяют молибденовокислый аммоний, уранилацетат, фосфорно-вольфрамовую кислоту. Соли тяжелых металлов используют при позитивном контрастировании.

Ультрамикротомия позволяет получать ультратонкие срезы (0,05 – 0,10 мкм).

Специальные методы электронной микроскопии биологических объектов. Одним из распространенных, ставшим классическим методом, применяемом при структурно-биохимических исследованиях, является метод электронной микроскопии в различных его модификациях. Эти модификации

обусловлены как различными подходами к анализу изучаемых структур, так и особенностями подготовки клеток для ультраструктурных исследований.

Трансмиссионная (просвечивающая) электронная микроскопия позволяет анализировать не только все органоиды ядерного и цитоплазматического аппаратов, но и некоторые структуры, находящиеся на надмолекулярном уровне организации, например: опорные и сократительные микрофибриллы, микротрубочки и т. д.

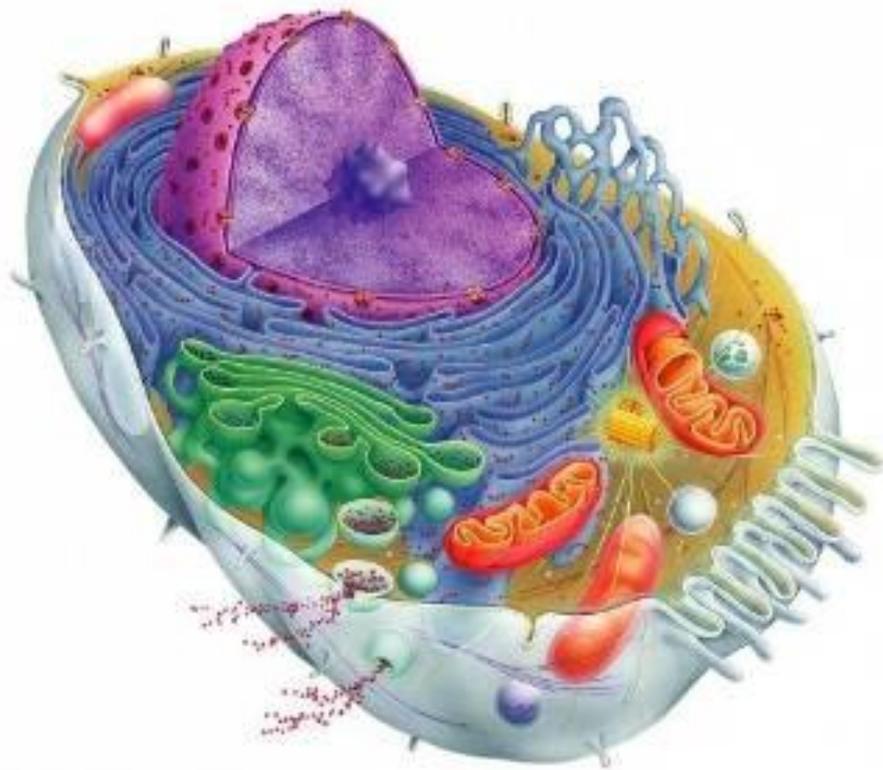
Метод высоковольтной электронной микроскопии применяют на системном и субсистемном уровнях организации. Данный метод позволяет изучать «толстые» срезы или даже целые распластанные клетки, что дает возможность анализировать в целом сложную систему субмембранных фибрилл поверхностного аппарата клетки.

Метод сканирующей электронной микроскопии используется в исследовании функции поверхностного аппарата клетки, взаимосвязи отдельных субсистем поверхностного аппарата ядра и ряда других вопросов общей цитологии. Этот метод дает возможность объемного изучения поверхности объекта. Большое значение в цитологических исследованиях имеет *метод замораживания – скалывания*. Это шадящий метод подготовки биологических объектов для ультраструктурного анализа. Суть метода: объект помещают в атмосферу жидкого азота. Моментально прекращаются все метаболические процессы. С замороженного объекта делают сколы. С поверхности сколов получают реплики путем нанесения на них металлической пленки. Эти пленки в дальнейшем исследуют под микроскопом.

Вопросы для самоконтроля

1. Какова разрешающая способность современных микроскопов?
2. Какой принцип действия микроскопа?
3. С помощью какого метода исследования можно строить реальные трехмерные изображения с широким динамическим диапазоном?
4. Какие методы изучения клетки относят в витальным?
5. Какой метод позволяет определить количество вещества в клетке и их составных элементов по поглощению ими световых лучей определенной длины волны?
6. В чем суть метода автордиографии?
7. В каких случаях используют методы высоковольтной и сканирующей электронной микроскопии?

РАЗДЕЛ II
ЦИТОЛОГИЯ



РЕЦ

КОРИНЫ

ЛЕКЦИЯ 3

БИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕМБРАНЫ

1. Модель организации биологической мембраны.
2. Строение плазмалеммы.
3. Свойства и функции мембран.
4. Активный и пассивный транспорт веществ в клетку.

Модель организации биологической мембраны.

Биологическая мембрана – это липо-протеиновый комплекс, который ограничивает цитоплазму от окружающей среды и формирует оболочки всех органоидов клетки. Общей чертой всех мембран клетки, внешней плазматической мембраны и всех внутриклеточных мембран и мембранных органоидов то, что они представляют собой тонкие (6 - 10 нм) пласты липопротеидной природы, замкнутые сами на себя. В клетке нет открытых мембран со свободными концами.

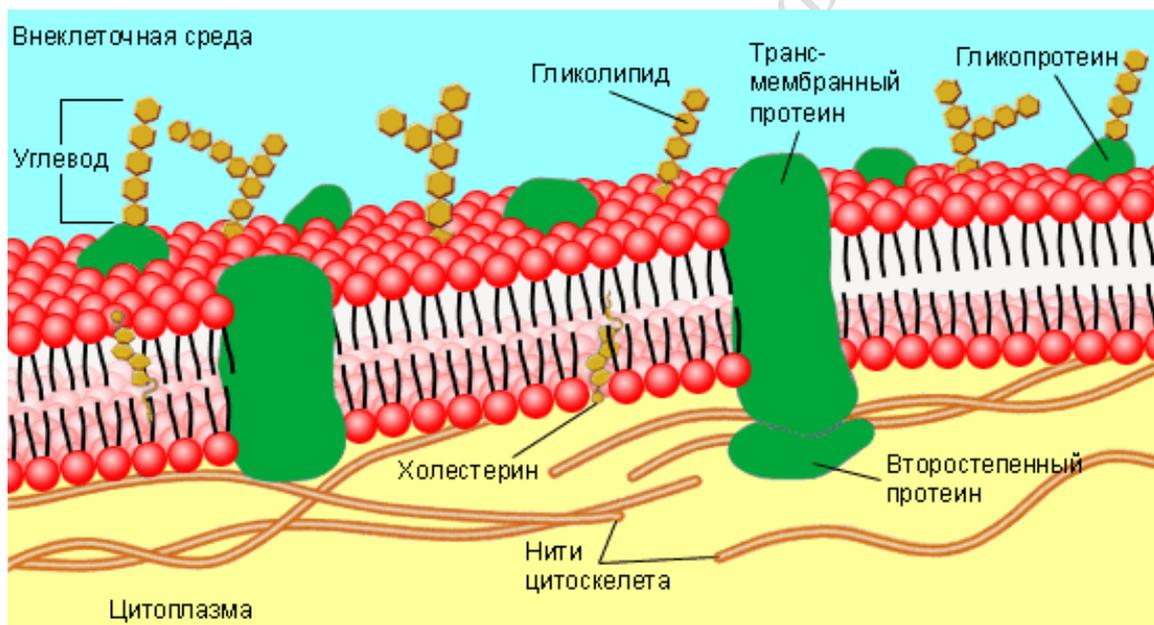


Рисунок 4 – Мозаичная модель («липидное озеро») клеточных мембран

Мембраны клетки всегда ограничивают полости или участки, закрывая их со всех сторон и тем самым отделяя содержимое таких полостей от окружающей их среды. Эти общие морфологические свойства клеточных мембран определяются их химическим составом и их липопротеидной природой:

- их структурную основу составляет двойной слой липидов;
- в плоскости липидных слоев расположены белковые молекулы;
- асимметрично расположены в плоскости мембран;
- мембраны изменчивы в зависимости от функционального состояния;

- мембраны ассоциированы с цитоплазматическими белками, микрофиламентами и микротрубочками посредством специальных белков;
- рост мембран происходит путем расширения их поверхности за счет включения нового материала в виде готовых замкнутых пузырьков (везикул);
- синтез компонентов и сборка цитоплазматических мембран происходят за счет активности гранулярного эндоплазматического ретикулума.

Строение плазмалеммы.

Плазматическая мембрана – наиболее постоянная, универсальная для всех клеток субсистема поверхностного аппарата, обязательный компонент любой клетки. По химическому составу мембрана представляет собой белково-липидное образование с приблизительно равным весовым соотношением данных компонентов. Структурную основу мембран составляют молекулы липидов, в непрерывный бислой которых включены отдельные белковые молекулы (рисунок 4). Основу билипидного слоя составляют *фосфолипиды* (65–80 % всех липидов). В состав липидного слоя эукариот входят *гликолипиды и стеринны*.

В отличие от плазматической мембраны животной клетки для плазмалеммы растений, характерна высокая вариабельность их состава в зависимости от вида растения, органа и ткани. Липиды достаточно активно перемещаются в пределах своего монослоя, но возможны и их переходы из одного монослоя в другой. Такой переход называется «флип-флоп» и осуществляется флипазой. Липидный состав различных клеточных мембран представлен в таблице 3.

Таблица 3 – Липидный состав различных клеточных мембран (% от общего содержания липидов по весу)

Липиды	Цитоплазматическая мембрана		Мембрана ЭПР
	прокариот	эукариот	
<i>Фосфолипиды:</i>			
Фосфатидил-этаноламин	70	7	17
фософатидилхолин	0	24	40
сфингомиелин	0	19	5
фосфатидилсерин	Следы	4	5
<i>Гликолипиды</i>	0	7	Следы

Кроме липидов и белков в мембране присутствуют углеводы. Соотношение липидов, белков и углеводов в цитоплазматической мембране растений составляет 40 : 40 : 20. Мембранные белки связаны с липидным бислоем различными способами и представлены тремя разновидностями (рисунок 5):

- периферические;
- интегральные (трансмембранные);
- полуинтегральные.

Периферические белки располагаются на поверхности билипидного слоя и связаны с интегральными белками и полярными головками липидных молекул электростатическими, водородными связями, солевыми мостиками. Периферические белки никогда не образуют сплошного слоя; они, в основном, растворимы в воде, легко отделяются от мембраны без ее разрушения; некоторые периферические белки обеспечивают связь между мембранами и цитоскелетом.

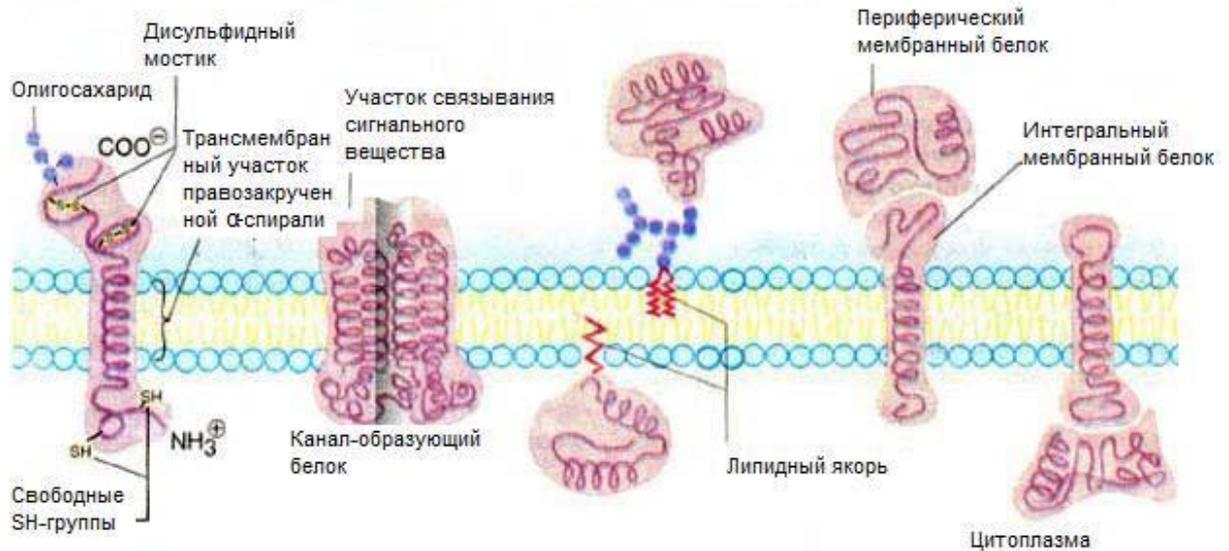


Рисунок 5 – Мембранные белки

Интегральные и полуинтегральные белки играют основную роль в организации собственно мембраны. Они имеют глобулярную структуру и связаны с липидной фазой гидрофильно-гидрофобными взаимодействиями. Они нерастворимы в воде; один из доменов интегрального белка встроен в гидрофобную часть бислоя мембраны, поэтому интегральный белок, как правило, не может быть удален из мембраны без ее разрушения. Интегральные белки полностью располагаются в билипидном слое, их молекулы в своем составе имеют алифатические аминокислоты, которые погружены в липидный слой, и наружные гидрофильные концы, с помощью которых белковые молекулы образуют связи с остатками сахаров гликокаликса и периферическими белками.

Полуинтегральные белки погружены в билипидный слой частично. Весь набор белковых молекул распределен в мембране мозаично и легко перемещается в ее плоскости с участием элементов цитоскелета, которые образуют связи с интегральными белками.

Свойства и функции мембран.

Текучесть липидного слоя определяется его составом и имеет большое значение для транспорта воды и ионов, восприятия внешних сигналов, от

текучести зависит форма белковой глобулы и активность ферментов, связанных с мембранами. Липиды мембран могут находиться в состоянии жидкого кристалла или геля. Мембранные белки подвижны. Молекулы мембраны непрерывно и быстро обмениваются на соответствующие молекулы из окружающей среды. Структура мембраны динамична, упорядочена. В мембране молекулы плотно упакованы. Мембраны избирательно проницаемы.

Функции мембран: барьерные, механические, транспортные, осмотические, электрические, секреторные, энергетические, рецепторные и другие. Основные типы транспорта веществ через цитоплазматическую мембрану (активный и пассивный).

Среди различных клеточных мембран плазматическая мембрана (плазмалемма) занимает особое место. Это поверхностная периферическая структура, ограничивающая клетку снаружи, что обуславливает ее непосредственную связь с внеклеточной средой, а, следовательно, со всеми веществами и стимулами, воздействующими на клетку. Поэтому плазматической мембране принадлежит роль быть барьером, преградой между сложно организованным внутриклеточным содержимым и внешней средой. В этом случае плазмалемма выполняет не только роль механического барьера, но, главное, ограничивает свободный поток низко- и высокомолекулярных веществ в обе стороны через мембрану. Более того плазмалемма выступает как структура «узнающая», рецептирующая, различные химические вещества и регулирующая избирательно транспорт этих веществ в клетку и из нее, т.е. – *осуществляет функции, связанные с регулируемым избирательным трансмембранным транспортом веществ и выполняет роль первичного клеточного анализатора*. Плазмалемма возникает и обновляется за счет синтетической активности эндоплазматического ретикулаума и имеет сходную композицию. Плазмалемма выполняет роль механического барьера. Ее механическая устойчивость определяется *гликокаликсом и кортикальным слоем цитоплазмы*.

Гликокалекс представляет собой внешний по отношению к липопротеидной мембране слой, содержащий полисахаридные цепочки мембранных интегральных белков. Цепочки содержат такие углеводы как манноза, глюкоза, N-ацетилглюкозамин, сиаловая кислота и др. Такие углеводные гетерополимеры образуют ветвящиеся цепочки, между которыми могут располагаться выделенные из клетки гликолипиды и протеогликаны. Слой гликокаликса сильно обводнен, имеет желеподобную консистенцию, что значительно снижает в этой зоне скорость диффузии различных веществ. Здесь же могут «застрывать» выделенные клеткой гидролитические ферменты, участвующие во внеклеточном расщеплении полимеров до мономерных молекул, которые затем транспортируются в цитоплазму через плазматическую мембрану.

Кортикальный слой цитоплазмы находится в тесном контакте с липопротеидной наружной мембраной и имеет ряд особенностей. В толщине

0,1 – 0,5 мкм отсутствуют рибосомы и мембранные пузырьки, но в большом количестве встречаются фибриллярные элементы цитоплазмы – микрофиламенты и микротрубочки. Основным фибриллярным компонентом кортикального слоя является сеть актиновых микрофибрилл, не связанных в пучки. Также располагается ряд вспомогательных белков, необходимых для движения участков цитоплазмы: винкулина, α -актина, фимбрина, филамина, клатрина. Роль этих связанных с актином белков очень важна, т.к. объясняет их участие в связи, в «заякоривании» интегральных белков плазматической мембраны.

Активный и пассивный транспорт веществ в клетку.

В зависимости от затрат энергии транспорт веществ и ионов через мембрану делится на пассивный, не требующий затрат энергии, и активный, связанный с потреблением энергии. К *пассивному транспорту* относятся такие процессы, как *диффузия, облегченная диффузия, осмос*.

Диффузия – это процесс проникновения молекул через липидный бислой по градиенту концентраций (из области большей концентрации в область меньшей). Чем меньше молекула и чем более неполярная, тем быстрее она диффундирует через мембрану. При *облегченной диффузии* прохождению вещества через мембрану помогает какой-либо транспортный белок. Таким образом, в клетку поступают различные полярные молекулы, такие, как сахара, аминокислоты, нуклеотиды и др.

Осмос – это диффузия воды через полупроницаемые мембраны. Осмос вызывает передвижение воды из раствора с высоким водным потенциалом в раствор – с низким в – одним потенциалом.

Активный транспорт – это перенос молекул и ионов через мембрану, сопровождаемый энергетическими затратами. Активный транспорт идет против градиента концентрации и электрохимического градиента и использует энергию АТФ. В основе механизма активного транспорта веществ лежит работа протонного насоса (H^+ и K^+) у растений и грибов, которые сохраняют внутри клетки высокую концентрацию K^+ и низкую – H^+ (Na^+ и K^+ – у животных). Энергия, необходимая для работы этого насоса, поставляется в виде АТФ, синтезируемой в процессе клеточного дыхания. Разновидностью активного транспорта являются *эндо- и экзоцитоз*. Это два активных процесса, с помощью которых различные молекулы транспортируются через мембрану в клетку (*эндоцитоз*) либо из нее (*экзоцитоз*). При эндоцитозе вещества попадают в клетку в результате инвагинации (впячивания) плазматической мембраны. Образующиеся при этом пузырьки, или вакуоли, переносятся в цитоплазму вместе с заключенными в них веществами. *Поглощение* больших частиц, таких, как микроорганизмы или обломки клеток, называется *фагоцитозом*. В этом случае образуются крупные пузырьки, называемые вакуолями. Поглощение жидкостей (суспензий, коллоидных растворов) или растворенных веществ с помощью небольших пузырьков носит название *пиноцитоз*.

В свою очередь эндоцитоз может быть неспецифическим, или конститутивным, и специфическим, или рецепторным. Обратный эндоцитозу процесс называется *экзоцитозом*. Многие вещества выводятся из клетки в специальных пузырьках или вакуолях. Примером может служить вывод из секреторных клеток их жидких секретов; другой пример – это участие пузырьков диктиосом в формировании клеточной оболочки.

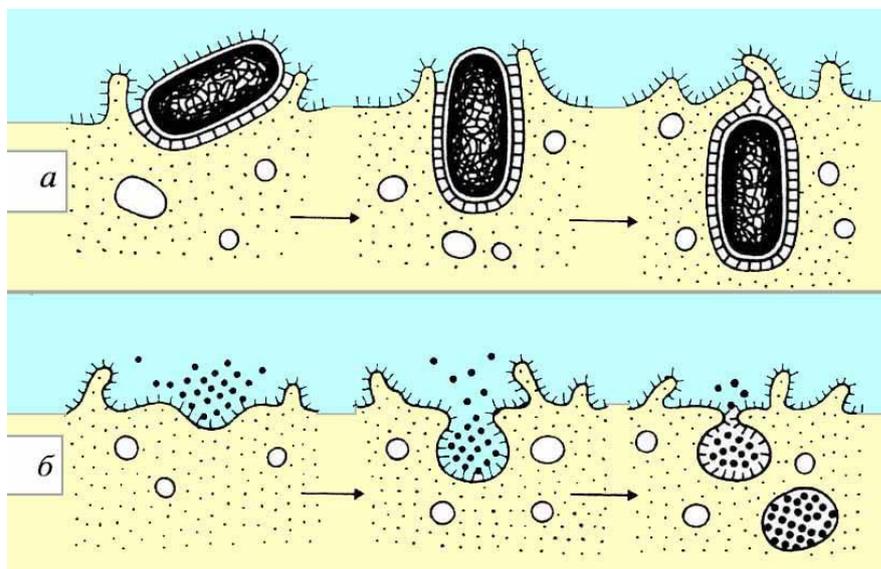


Рисунок 6 – Схема фагоцитоза (а) и пиноцитоза (б)

Таким образом, биологические мембраны как основные структурные элементы клетки служат не просто физическими границами, а представляют собой динамичные функциональные поверхности. На мембранах органелл осуществляются многочисленные биохимические процессы, такие как активное поглощение веществ, преобразование энергии, синтез АТФ и др.

Вопросы для самоконтроля

1. Какая общая черта всех мембран клетки, внешней плазматической мембраны и всех внутриклеточных мембран и мембранных органоидов?
2. Какими общими морфологическими свойствами клеточных мембран определяются их химический состав и их липопротеидная природа?
3. Какой химический состав мембран?
4. Какие белки играют основную роль в организации собственно мембраны и какую они имеют структуру?
5. Какие функции выполняют мембраны?
6. Что представляет собой гликокалекс и кортикальный слой? В чем сущность транспорта через мембрану? Что представляет собой процесс эндоцитоза?

ЛЕКЦИЯ 4 ЦИТОПЛАЗМА

1. Морфологические теории строения цитоплазмы.
2. Гиалоплазма. Химический состав и функции гиалоплазмы.
3. Субклеточный состав цитоплазмы.
4. Экзогенные включения. Пигменты и секреты клетки.

Морфологические теории строения цитоплазмы.

Цитоплазма (от греч. *plasma* – *слепленный*) – это клеточная структура, отделенная от окружающей среды плазмолеммой, включающая в себя жидкую часть гиалоплазму и, находящиеся в ней постоянные компоненты – органеллы (органойды), и непостоянные компоненты – включения. Термин «цитоплазма» впервые предложил немецкий ботаник *Эдуард Страсбургер* в 1882 году.

Начиная с конца XIX века было предложено несколько морфологических теорий строения цитоплазмы. Вопрос строения цитоплазмы возник вследствие развития сложных методов обработки гистологических препаратов. В 1873 г. Юлиус Гейцман (1847-1922 гг.) выступил с *теорией сетчатого* строения цитоплазмы. По этой теории протоплазма образована сетью волоконцев, между которыми находится жидкость. Эту теорию поддержал Лейдиг, он рассматривал сеть волокон как опорную структуру (спонгиоплазму), при этом живой частью считал жидкую «гиалоплазму». В 1882 году Флемминг настойчиво развивал *теорию нитчатого* (фибрилярного) строения цитоплазмы. Согласно этой теории цитоплазма образована не сетью волоконцев, а отдельными переплетающимися нитями, погруженными в однородное вещество. Спустя 10 лет в 1892 году Бючли предложил *теорию пенистого* строения цитоплазмы, согласно которой цитоплазма – это эмульсия двух жидкостей с разной степенью преломления. Жидкость, более вязкая и сильнее преломляющая свет, образует стенки ячеистой массы (гиалоплазма), а пустоты ячейки заполнены более жидким веществом, слабее преломляющим свет (энхилемма). Теория Бючли вплоть до 20-х годов XX столетия фигурировала в учебниках. В 1893 году немецкий гистолог Рихард Альтман (1852-1900 гг.) предложил *теорию зернистого* строения цитоплазмы и теорию биобластов. Рихарда Альтмана рассматривал клетку, как «делимую» структуру, состоящую из зернышек-гранул, которая представляет своеобразной зооглеей бактериоподобных организмов, выделивших вокруг себя слизистое вещество.

С развитием коллоидной химии и внедрением физико-химических методов исследования выяснилась примитивность морфологических теорий постоянной структуры цитоплазмы. Критическое отношение к морфологическим подходам нашли отражение в работах Вильяма Харди «Строение протоплазмы клетки» (1899 г.) и Адольфа Фишера «Фиксирование, окраска и строение протоплазмы» (1899). Впервые

экспериментально было показано влияние способа обработки на структуры, выявляемые на препарате. Морфологические теории строения цитоплазмы не были окончательно опровергнуты, но было совершенно очевидно, что все ранее описанные структуры – ошибки наблюдения и метода исследования.

В 20-30-х годах XX в. начинают публиковаться материалы исследований прижизненного изучения строения цитоплазмы. И. Шпек был, видимо, первым, показавшим еще в 1921 г., что в микроскопе *«живая протоплазма (ее основа) должна выглядеть гомогенной, лишенной всяких структур, ибо свойственное ей строение неразлично, поскольку оно субмикронно»*. По теории микроскопа Эрнста Аббе (1840-1905 гг.), разрешающая способность микроскопа имеет предел и зависит от длины используемой световой волны. Таким образом, пользуясь лучами видимого человеческого глазом света, можно различать частички только порядка 0,2 μ . Линейное увеличение объектива микроскопа не может быть выше 120 X; увеличение же, даваемое окуляром, только растягивает его, но число видимых деталей при этом не возрастает. Если пользоваться оптикой, рассчитанной для более коротковолновых лучей (ультрафиолетовые лучи), можно несколько повысить разрешающую способность, однако она недостаточна для изучения субмикронных частиц. Еще более мелкие частицы можно обнаружить, применяя так называемое «темное поле», что нередко называют ультрамикроскопией. Но и с ее помощью субмикронные частицы все же не видны.

Таким образом, стало ясно, что сложную структуру цитоплазмы глазом в световой микроскоп увидеть нельзя. Только с изобретением электронного микроскопа наши знания о строении цитоплазмы значительно шагнули вперед. Современная электронная микроскопия для обозначения структур цитоплазмы употребляет термин – *«цитоплазматический матрикс»* именно его считают наиболее важной частью живой клетки. Матриксу приписывают гомогенную структуру, в нем различают простые и сложные макромолекулы, элементы внутриклеточных мембран, органоиды, включения. Надо полагать, что еще рано писать окончательную историю развития современных взглядов на структуру цитоплазмы, сложившихся на основе электронной микроскопии, поскольку постоянно выясняются все новые важные детали.

Современная теория строения цитоплазмы предполагает, что цитоплазма – это внутреннее содержимое клетки, за исключением ядра. Формально в цитоплазме рассматривают три структуры:

- гиалоплазму,
- органеллы,
- включения.

Основное вещество цитоплазмы вода, в которой растворены многие вещества, прежде всего минеральные соли и сахара, которые образуют истинный раствор и некоторые другие (например, белки), образующий коллоидный раствор. В цитоплазме протекают почти все процессы клеточного метаболизма. У разных типов клеток цитоплазма занимает различные объемы, которые характеризует ядерно-цитоплазматическое

отношение. Среди прочего, в цитоплазме есть нерастворимые отходы обменных процессов и запасные питательные вещества.

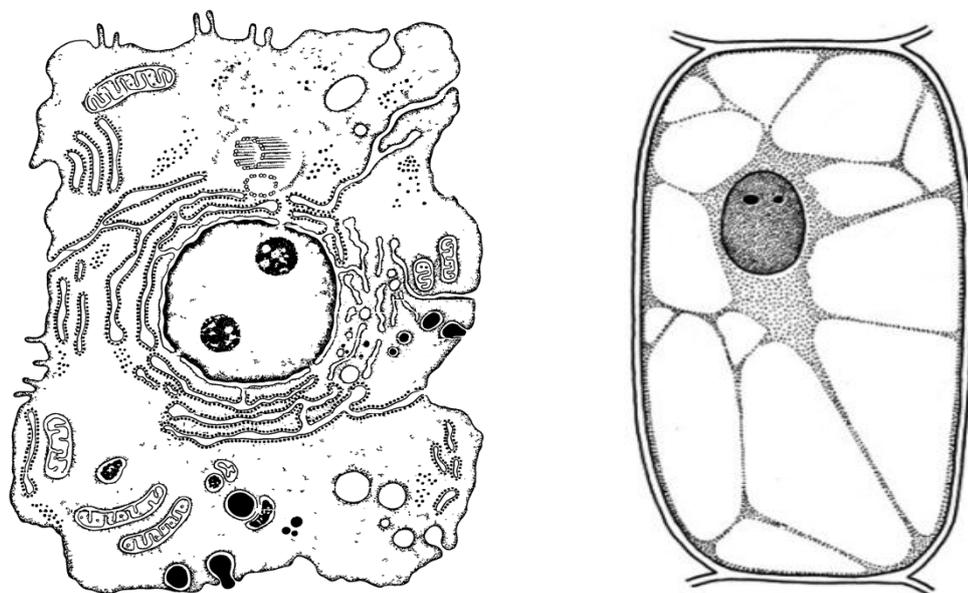


Рисунок 7 – Животная и растительная клетка

Цитоплазма постоянно движется, перетекает внутри живой клетки, перемещая вместе с собой различные вещества, включения и органоиды. Это движение называется *циклозом*. Цитоплазматический поток, циклоз – движение цитоплазмы в клетках эукариотах, свойственное, как клеткам растений, так и клеткам животных. Циклоз обеспечивает получение питательных элементов, продуктов обмена веществ (метаболитов), и генетической информации всеми частями клеток. Движение цитоплазмы играет важную роль в перераспределении веществ внутри клетки и процессах жизнедеятельности клеточных структур. О движении цитоплазмы в первую очередь свидетельствуют перемещения органелл. В осуществлении движения цитоплазмы принимают активное участие элементы цитоскелета – микрофиламенты. Скорость движения цитоплазмы зависит от различных факторов, в том числе от света и температуры. К примеру, в эпидермисе чешуи лука скорость циклоза составляет около 6 м/с.

Цитоплазма способна к росту и воспроизведению, при частичном удалении может восстановиться. Однако она нормально функционирует только в присутствии ядра. Без него долго существовать цитоплазма не может, как и ядро без цитоплазмы. Важнейшая роль цитоплазмы – объединение всех клеточных структур (компонентов) и обеспечение их химического взаимодействия.

В клетках животных и растений цитоплазматический состав отличается. В животных клетках, как правило, в цитоплазме выражены два слоя – наружный, *эктоплазма* и внутренний – *эндоплазма*. Первый слой прилегает к клеточной мембране, а второй – находится между ним и пористой ядерной

мембраной. Эктоплазма имеет в своем составе большое количество микрофиламентов – нитей из молекул глобулярного белка актина. Эндоплазма содержит органоиды, гранулы и характеризуется меньшей вязкостью. Различия наблюдаются не только в строении, но и концентрации неорганических и органических веществ. В растительных клетках содержание неорганических веществ выше, вследствие чего цитоплазма гипертонична относительно межклеточной среды. Поэтому вода стремится внутрь клетки и обеспечивает *клеточный тургор*. Термин тургор происходит от латинского слова *turgere* – быть набухшим, наполненным, обозначает напряжённое состояние клеточной оболочки, создаваемое гидростатическим давлением внутриклеточной жидкости. *Тургорное давление* – это внутреннее давление, которое развивается в клетке, когда в неё в результате осмоса входит вода, и цитоплазма прижимается к клеточной стенке; это давление препятствует дальнейшему проникновению воды в клетку. Тургор обуславливается тремя факторами:

- внутренним осмотическим давлением клетки,
- внешним осмотическим давлением,
- упругостью клеточной оболочки.

Тургор животных клеток, за редким исключением, невысок. Разница между внутренним и внешним давлением не превышает 1 атмосферы. Тургор клеток у растений и грибов существенно выше, обычно внутреннее давление составляет от 5 до 10 атмосфер, живые ткани по этой причине обладают упругостью и существенной конструктивной прочностью. У некоторых растений, растущих на засоленных почвах (галофитов), а также у грибов разница между внутренним и внешним давлением клеток может достигать 50 и даже 100 атмосфер. Тургор служит показателем оводнённости и состояния водного режима живых организмов. Снижением тургора сопровождаются процессы автолиза (распада), увядания и старения клеток. У животных клеток клеточная оболочка эластична и концентрация внутри и вне клеточной жидкости *изоосмотичная*. Для поддержания постоянства осмолярности между цитоплазмой и межклеточной жидкостью в клетке постоянно работают специальные трансмембранные транспортные системы.

Гиалоплазма. Химический состав и функции гиалоплазмы.

Гиалоплазма (от греч. *hyalinus* – стекло) – это основное вещество цитоплазмы, ее матрикс, заполняющий все пространство между плазматической мембраной, оболочкой ядра и другими внутриклеточными структурами. В состав гиалоплазмы входят органические и неорганические вещества разных видов, которые называют *цитозолем*. В электронном микроскопе матрикс цитоплазмы имеет вид гомогенного или тонкозернистого неоднородного вещества с низкой электронной плотностью.

Гиалоплазму можно рассматривать как сложную коллоидную систему, способную существовать в двух состояниях:

- золеобразном (т.е. жидком),
- гелеобразном (т.е. к желеобразному состоянию).

Состояние гиалоплазмы может изменяться и переходит из золя в гели и обратно. В процессе этих переходов осуществляется определенная работа и затрачивается энергия. Жидкая фаза представляет собой коллоидный раствор различных белков и других веществ. Гиалоплазма лишена какой-либо определенной организации, однако в жидкой фазе содержится система тонких (2 нм толщиной) белковых нитей – *микротрабекул*, пересекающих цитоплазму в различных направлениях. Система трабекул связывает все внутриклеточные структуры. В местах пересечения или соединения концов микротрабекул располагаются группы рибосом. Микротрубочки, микрофиламенты и трабекулярная система образуют внутриклеточный цитоплазматический скелет (*цитоскелет*), который упорядочивает размещение всех структурных компонентов клетки.

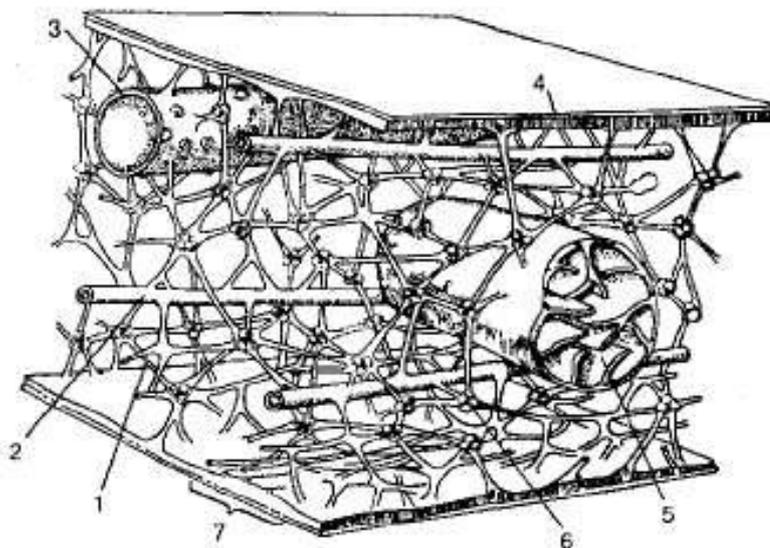


Рисунок 8 – Цитоскелет клетки:

1 – трабекулярные нити; 2 – микротрубочка; 3 – эндоплазматический ретикулум; 4 – клеточная мембрана; 5 – митохондрия; 6 – полисомы; 7 – микрофиламенты

Химический состав гиалоплазмы сложны, он на 90% состоит из воды, остальные 10% растворенные в ней органические и неорганические вещества. Среди неорганических веществ гиалоплазмы следует выделить катионы калия, магния, анионы хлора, бикарбоната и бифосфата а среди органических веществ белки-ферменты и продукты углеводного, липидного и азотистого обмена.

В состав органической части гиалоплазмы входят главным образом глобулярные белки. Они составляют 20-25% общего содержания белков в эукариотической клетке. Белки цитоплазмы заряжены в основном отрицательно, что является главной причиной их гидратации. Противоположно заряженные катионы адсорбируются коллоидной частицей, разряжают ее и оказывают, таким образом, дегидратирующее действие. Поэтому гидратация цитоплазмы находится под влиянием катионов: K^+ ,

Mg^{2+} , и Ca^{2+} , которые в клетке содержатся в избытке. К важнейшим белкам цитоплазмы относятся ферменты метаболизма сахаров, азотистых оснований, аминокислот, липидов и других важных соединений. В гиалоплазме располагаются ферменты активации аминокислот при синтезе белков, транспортные (трансферные) РНК (тРНК). В гиалоплазме при участии рибосом и полирибосом (полисом) происходит синтез белков, необходимых для собственно клеточных нужд, для поддержания и обеспечения жизни данной клетки.

Таблица 4 – Концентрации ионов в цитозоле и плазме крови млекопитающих

Ион	Цитозоль, мМ	Плазма, мМ
Калий	139	4
Натрий	12	145
Хлорид ион	4	116
Бикарбонат	12	29
Аминокислоты	138	9
Магний	0,8	1,5
Кальций	<0,0002	1,8

Функции гиалоплазмы:

1) образование истинной внутренней среды клетки, которая объединяет все органеллы и обеспечивает их взаимодействие;

2) поддержание определенной структуры и формы клетки, создание опоры для внутреннего расположения органелл;

3) обеспечение внутриклеточного перемещения веществ и структур; в гиалоплазме идет постоянный поток ионов к плазматической мембране и от нее к митохондриям, к ядру и вакуолям.

4) обеспечение адекватного обмена веществ как внутри самой клетки, так и с внешней средой.

5) через гиалоплазму осуществляется большая часть внутриклеточных транспортных процессов: перенос аминокислот, жирных кислот, нуклеотидов, сахаров.

6) гиалоплазма является основным местоположением и зоной перемещения массы молекул АТФ.

7) в гиалоплазме происходит отложение запасных продуктов: гликогена, жировых капель, некоторых пигментов.

Субклеточный состав цитоплазмы.

Органеллы (или органоиды) – это постоянные и обязательные для всех клеток микроструктуры, выполняющие жизненно важные функции. Для классификации органоидов используют особенности их строения, а именно наличие или отсутствие мембраны. Все органоиды делятся на две группы – это мембранные и немембранные органоиды.

К мембранным органоидам относятся:

- цитоплазматическая сеть (или эндоплазматическая сеть – ЭПС),
- пластинчатый комплекс (аппаратом Гольджи),
- митохондрии,
- лизосомы,
- пероксисомы,
- ядерная оболочка (кариолема),
- эндоцитозные вакуоли (производные плазмолеммы).

К немембранным органеллам относятся:

- рибосомы (полирибосомы),
- клеточный центр,
- элементы цитоскелета (микротрубочки, микрофиламенты и промежуточные филаменты).

Экзогенные включения. Пигменты и секреты клетки.

Включения – это непостоянные компоненты, возникающие и исчезающие в зависимости от метаболического состояния клеток. Различают включения:

- трофические,
- секреторные,
- экскреторные,
- пигментные.

К трофическим включениям относятся запасные питательные вещества, которые используются самой клеткой в периоды недостаточного поступления питательных веществ извне (при клеточном голоде). Прежде всего, это капельки нейтральных жиров, которые могут накапливаться в гиалоплазме. В случае недостатка субстратов для жизнедеятельности клетки эти капельки могут резорбироваться. Другим видом включений резервного характера является гликоген – полисахарид, откладывающийся также в гиалоплазме. Отложение запасных белковых гранул обычно связано с активностью эндоплазматической сети. Так, запасы белка вителлина в яйцеклетках амфибии накапливаются в вакуолях эндоплазматической сети.

Секреторные включения – это продукты, которые подлежат выделению из клетки, например, гранулы зрелого секрета в секреторных клетках (молоко в лактоцитах молочных желез), обычно это округлые образования различных размеров, содержащие биологически активные вещества, образующиеся в клетках в процессе синтетической деятельности.

Экскреторные включения не содержат каких-либо ферментов или других активных веществ и также как секреторные включения подлежат выделению из клетки, обычно это продукты метаболизма.

Пигментные включения – это балластные вещества некоторых клеток, изменяющие цвет гистологической ткани. Они могут не выполнять какой-либо конкретной функции в клетке и могут иметь разное происхождение:

- экзогенные пигменты (например, каротин, пылевые частицы, красители и др.);

- эндогенные пигменты (гемоглобин, гемосидерин, билирубин, меланин, липофусцин).

Включения имеют различные размеры и форму и могут обнаруживаться как в цитоплазме, так и в ядре. Пользуясь только световым микроскопом, включения трудно отличить от органоидов. С помощью электронного микроскопа можно, однако, убедиться в том, что включения не имеют собственной мембранной оболочки и располагаются непосредственно в гиалоплазме, ядре или матриксе митохондрий и пластид.

Попадающие извне вещества могут откладываться в виде экзогенных включений. Включения этого типа часто содержат соли металлов, порошки, пигменты растительного происхождения и другие вещества, которые придают клеткам характерную окраску. Например, серебро, поглощаясь эпидермисом, формирует включения, которые придают коже сероватый оттенок. Избыточное потребление моркови или помидоров может приводить к появлению у кожи желто-красного оттенка из-за накопления в жировых клетках растительного пигмента каротина. При поступлении свинца в организм он откладывается в деснах в виде синей каймы. Большое количество включений обнаруживается в погибших макрофагах легких, которые очищают альвеолы от попавшей туда пыли.

Включения. В некоторых клетках вблизи от ядрышек располагаются тельца Кахаля (клубочковые тельца) – округлые аргирофильные образования диаметром от 100 нм до 1 мкм. Они были открыты в нейронах головного мозга млекопитающих испанским цитологом С. Рамон-и-Кахалем в 1903 г. Позднее они были обнаружены также в клетках растений, насекомых и амфибий. В последнее время установлено, что эти органоиды содержат ферменты, регуляторные белки и рибонуклеопротеиды, принимающие участие в транскрипции ДНК. Специфическим маркером телец Кахаля является белок коилин с молекулярной массой 80 кД. Предполагается, что тельца Кахаля, взаимодействуют с ядрышками и обеспечивают созревание транскриптом. Транскриптомомы особые органоиды, обеспечивающих транскрипцию гистоновых и других крупных генных локусов.

Пигменты. Среди различных цитоплазматических включений (вакуоли, гликоген, кристаллоиды, железосодержащие гранулы в *substantia nigra*) есть и некоторые пигменты. Эти пигментные гранулы имеют черный или темно-коричневый цвет и содержат вещество, подобное меланину. Такие гранулы обычно можно видеть в клетках *черного вещества (substantia nigra)*, *голубого пятна (locus coeruleus)* и иногда в клетках дорсального двигательного ядра блуждающего нерва, в нейронах спинномозговых и симпатических узлов. Какую роль эти гранулы играют в нормально функционирующем нейроне, не ясно, однако было установлено, что при таком заболевании, как синдром Паркинсона, уменьшается число клеток в *substantia nigra* других областях мозга, где находятся пигментированные клетки. Это еще не означает, что в патологический процесс вовлекается сам пигмент, но, по-видимому, при этом поражаются именно те клетки, которые содержат меланиноподобный пигмент.

Уменьшение числа пигментированных клеток в *substantia nigra* в последнее время связывают со снижением содержания дофамина в этом ядре, а также в хвостатом ядре. Поскольку и меланиноподобный пигмент и дофамина образуются из тирозина, исследователи склонны связывать эти три вещества между собой, а снижение содержания дофамина – с синдромом Паркинсона.

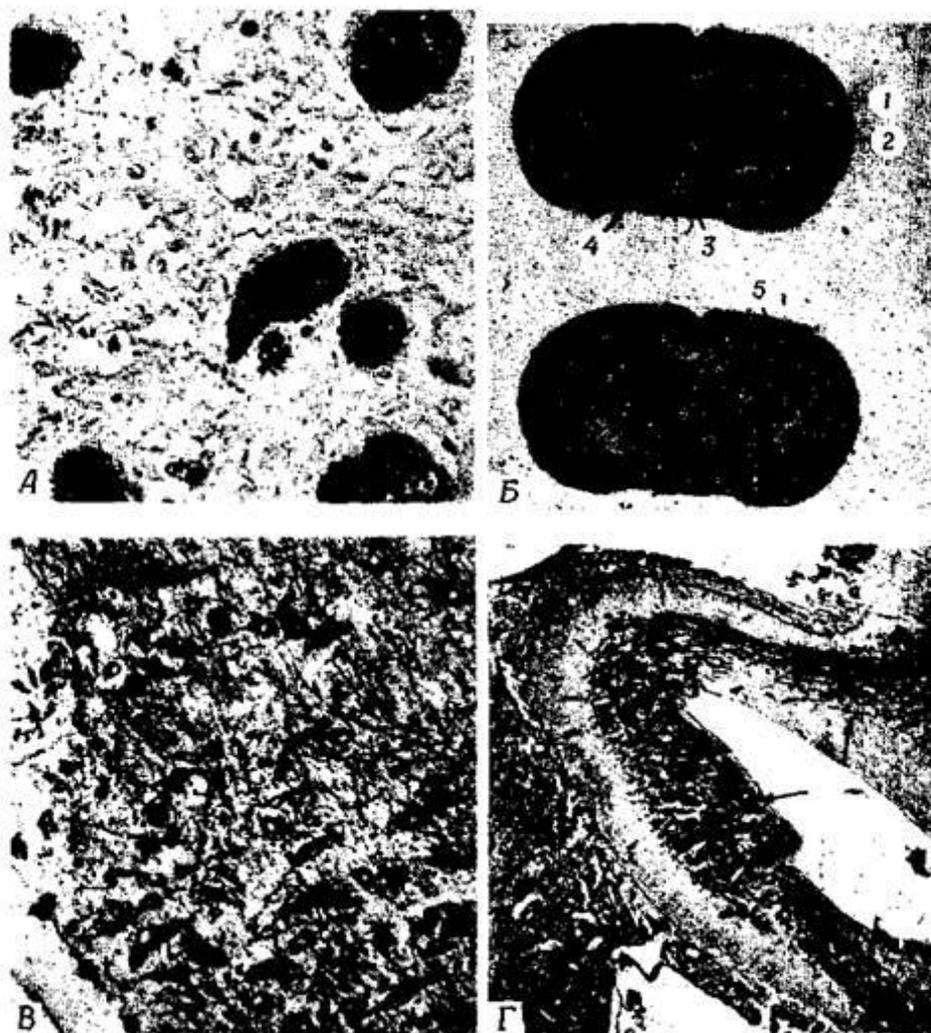


Рисунок 9 – Пигменты и секреты:

А – клетки *substantia nigra* под световым микроскопом. Видны крупные скопления пигмента, сходного с меланином; *Б* – локализация ^{35}S -1-цистина в мозге крысы, выявляемая радиоавтографическим методом: 1 – кора; 2 – белое вещество; 3 – паравентрикулярное ядро; 4 – супраоптическое ядро; 5 – сосудистое сплетение. Обратите внимание на то, что супраоптическая и паравентрикулярная области содержат больше метки, чем любая другая область мозга; *В* – нейро секреторные клетки в супраоптическом ядре собаки. Видно, что многие клетки и их аксоны заполнены нейросекреторным веществом; *Г* – ножка гипофиза собаки, в которой видны многочисленные аксоны (стрелки), заполненные нейросекретом (*В* и *Г* – окрашивание альдегид-фуксином по Гомори)

В нервных клетках также наблюдали липохромные и липофусциновые гранулы желто-зеленого, серого, темно-оранжевого и орехово-красного цвета. Хиден показал, что желтоватые пигментные гранулы впервые появляются в нейронах спинного и продолговатого мозга в 7–8-летнем возрасте. С возрастом число этих гранул увеличивается без явного нарушения функции нервных клеток, хотя количество вещества Ниссля в них уменьшается.

Наиболее пригодны для изучения специальные пигментные клетки, которые находятся в соединительной ткани. Например, при рассмотрении брыжейки лягушки при малом увеличении микроскопа хорошо видны темные клетки различной формы. Некоторые из них имеют вид комочков черного или темно-коричневого цвета. Зерна пигмента настолько плотно заполняют такие клетки, что клеточное ядро становится совершенно незаметным. Другие клетки имеют отростки, иногда сильно разветвленные. Зерна пигмента в этих клетках лежат не так густо – часто бывает, возможно, рассмотреть ядро. Последнее располагается в центре клетки и видно как неокрашенное круглое образование. Пигмент находится только в протоплазме клетки, в ее теле или отростках, но никогда не содержится в ядре.



Рисунок 10 – Пигментные клетки брыжейки лягушки
(увеличение-ок. 7, об. 40): I - при ярком освещении; II - в темноте: 1 - зерна пигмента, 2 – ядро нервных

В зависимости от интенсивности освещения животного форма пигментных клеток и распределение в них пигмента меняются. При ярком освещении клетка имеет вид звездочки со многими разветвленными лучами, так как снабжена большим числом разветвленные отростков, заполненных округлыми или палочковидными зернами пигмента. В темноте отростки втягиваются, клетка принимает форму неправильного комочка, и зерна пигмента располагаются в ней очень плотно. Пигментные зерна в клетках соединительной ткани брыжейки лягушки относятся к группе животных пигментов меланинов; они имеют черный или коричневый цвет.

Вопросы для самоконтроля

1. Что такое цитоплазма? Функции цитоплазмы. 2. Морфологические теории строения цитоплазмы. 3. Современное представление о строении цитоплазмы. 4. Что такое гиалоплазма? Ее функции. Химический состав гиалоплазмы. 5. Понятия циклоз, клеточный тургор, клеточное давление. 6. Что такое цитоскелет, как он устроен? 7. Субклеточный состав гиалоплазмы. 8. Что такое включения? Виды включений. 9. Что такое пигменты?

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

ЛЕКЦИЯ 5 ВАКУОЛЯРНАЯ СЕТЬ

1. Строение гладкого и шероховатого ЭПР.
2. Аппарат Гольджи.
3. Виды и функции лизосом.
4. Вакуоли, секреторные пузырьки.

Строение гладкого и шероховатого ЭПР.

В состав вакуолярной системы входят различные в морфологическом и функциональном отношении компоненты, она представляет собой единое целое. Отдельные ее элементы выполняют разные функции, как бы дополняющие и связывающие друг друга. Открытие этой мембранной структуры произошло на заре электронной микроскопии. В 1945 г. К. Портер с сотрудниками изучал фибробласты цыплят. Портер увидел в электронном микроскопе, что зона эндоплазмы заполнена большим числом мелких вакуолей и каналов, соединяющихся друг с другом и образующих что-то наподобие рыхлой сети (ретикулум). Было видно, что стенки этих вакуолей и канальцев ограничены тонкими мембранами. Так был обнаружен эндоплазматический ретикулум, или эндоплазматическая сеть. Позднее, в 50-х гг., при использовании метода ультратонких срезов удалось выяснить структуру этого образования и обнаружить его неоднородность. Самым главным оказалось, что эндоплазматический ретикулум (ЭР) встречается практически у всех эукариотов.



Рисунок 11 – Эндоплазматический ретикулум

Подобный электронно-микроскопический анализ позволил выделить два типа ЭР. Итак, различают два вида ЭПР – *шероховатую* (гранулярную) и *гладкую* (агранулярную). Эндоплазматическая сеть, или эндоплазматический ретикулум (ЭПР) (лат. *reticulum* – сеточка), – одномембранный органоид.

Представляет собой систему мембран, формирующих «цистерны» и каналы, соединенных друг с другом и ограничивающих единое внутреннее пространство – полости ЭПС.

Гранулярный ЭПР может в клетках быть представлен или в виде редких разрозненных мембран или же в виде локальных скоплений таких мембран (эргастоплазма). Первый тип гранулярного ЭР характерен для недифференцированных клеток или клеток с низкой метаболической активностью. Эргастоплазма характерна для клеток, активно синтезирующих секреторные белки. Так, в клетках печени гранулярный ЭР собран в отдельные зоны (тельца Берга), так же как в некоторых нервных клетках (тигроид). В клетках поджелудочной железы гранулярный ЭР в виде плотно упакованных друг около друга мембранных цистерн занимает базальную и околоядерную зоны клетки.

Наличие полисом на мембранах однозначно показывает, что гранулярный ЭР является важным местом синтеза белков. Количество рибосом на ЭР четко связано с его синтетической активностью, а также могут принимать участие в синтезе и отделении разных белков.

Кроме синтеза белка и его сегрегации элементы гранулярного ЭР участвуют еще в ряде процессов. Было обнаружено, что ново синтезированный белок, особенно у секреторирующих клеток, не просто накапливается в полостях ЭР, а перемещается, транспортируется по каналам и вакуолям от места синтеза в другие участки клетки. Механизм этого транспорта до конца не ясен, но он требует для своего осуществления АТФ. Белки, накапливающиеся в полостях ЭР, затем оказываются транспортированными в вакуоли аппарата Гольджи, откуда они переходят в другие вакуоли или выводятся из клетки.

Конкретнее, гранулярная ЭПС на наружной поверхности мембран содержит рибосомы, на которых происходит биосинтез белков на экспорт. При этом образующиеся на рибосомах полипептидные цепи белка поступают внутрь канальцев ЭПС, где формируется их вторичная и третичная структура. Затем они транспортируются по каналам ЭПС, отшнуровываются от них в виде мелких пузырьков, которые вливаются в цистерны комплекса Гольджи.

В гранулярном ЭР может происходить модификация белков, связывание их с сахарами (гликозилирование). Кроме того, в ряде случаев внутри канальцев или вакуолей гранулированного ЭР происходит конденсация синтезированных белков с образованием крупных агрегатов – секреторных гранул.

Важнейшей функцией гранулярного ЭР, вне зависимости от специализации или таксономической принадлежности клеток, является функция образования, построения клеточных мембран, которая заключается в том, что элементы гранулярного ЭР синтезируют все мембранные белки, синтезируют липидный компонент мембран, но, кроме того, именно в гранулярном ЭР происходит сборка липопротеидных мембран.

Агранулярная ЭПР представляет собой часть мембранной ретикулярной системы. В морфологическом отношении от также представлен мембранами, образующими мелкие вакуоли и трубки, каналы, которые могут ветвиться, сливаться друг с другом. В отличие от гранулярного на мембранах гладкого ЭР не имеет на своей поверхности рибосом. В ней синтезируются сложные липиды (холестерин, стероидные гормоны) и углеводы (гликоген). Кроме того, в ней происходит обезвреживание чужеродных веществ (ксенобиотиков), к которым относятся и многие лекарственные вещества, с помощью ферментов семейства цитохрома Р450, а также депонирование ионов Ca^{2+} . При гомогенизации ткани для биохимического исследования цитоплазматическая сеть разрушается и ее фрагменты сливаются в пузырьки (микросомы).

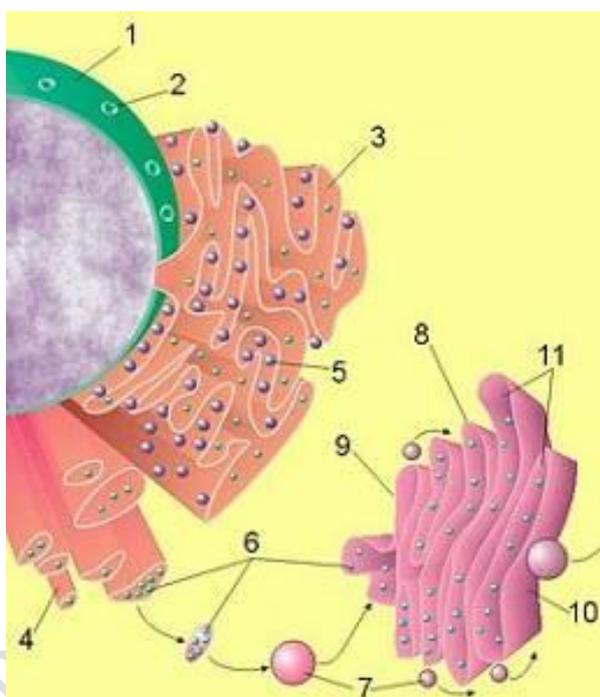


Рисунок 12 – Схематическое представление клеточного ядра, эндоплазматического ретикулума и комплекса Гольджи 1 – ядро клетки, 2 – поры ядерной мембраны, 3 – гранулярный эндоплазматический ретикулум, 4 – агранулярный эндоплазматический ретикулум, 5 – рибосомы на поверхности гранулярного эндоплазматического ретикулума, 6 – макромолекулы, 7 – транспортные везикулы, 8 – комплекс Гольджи, 9 – цис-Гольджи, 10 – транс-Гольджи, 11 – цистерны Гольджи.

Функции: транспорт веществ из одной части клетки в другую; разделение цитоплазмы клетки на компартменты; синтез углеводов и липидов (гладкая ЭПС); синтез белка (шероховатая ЭПС); место образования аппарата Гольджи.

Аппарат Гольджи.

Аппарат или комплекс Гольджи – это одномембранный органоид. Аппарат Гольджи обычно расположен около клеточного ядра (в животных клетках часто вблизи клеточного центра). Описание структуры аппарата Гольджи тесно связано с описанием его основных биохимических функций, поскольку подразделение этого клеточного компартмента на отделы производится преимущественно на основе локализации ферментов, расположенных в том или ином отделе. Чаще всего в аппарате Гольджи выделяют четыре основных отдела: цис-Гольджи, медиал-Гольджи, транс-Гольджи и транс-Гольджи сеть (TGN). К аппарату Гольджи иногда относят, так называемый, промежуточный компартмент, представляющий собой скопление мембранных пузырьков между эндоплазматическим ретикулумом и цис-Гольджи. Аппарат Гольджи является очень полиморфной органеллой; в клетках разных типов и даже на разных стадиях развития одной и той же клетки он может выглядеть по-разному. Основные его характеристики таковы:

1) наличие стопки из нескольких (обычно 3-8) уплощенных цистерн, более или менее плотно прилегающих друг к другу. Такая стопка всегда бывает окружена некоторым (иногда очень значительным) количеством мембранных пузырьков. В животных клетках чаще можно встретить одну стопку, в то время как в растительных клетках их обычно бывает несколько; каждую из них в таком случае называют диктиосомой. Отдельные диктиосомы могут быть связаны между собой системой вакуолей, образуя трехмерную сеть;

2) композиционная гетерогенность, выражающаяся в том, что постоянные (resident) ферменты неоднородно распределены по органелле;

3) полярность, то есть наличие цис-стороны, обращенной к эндоплазматическому ретикулуму и ядру, и транс-стороны, обращенной к поверхности клетки (это особенно характерно для секреторирующих клеток);

4) ассоциация с микротрубочками и областью центриоли. Разрушение микротрубочек деполимеризующими агентами приводит к фрагментации аппарата Гольджи, однако его функции при этом существенно не затрагиваются. Аналогичная фрагментация наблюдается и в естественных условиях, во время митоза. После восстановления системы микротрубочек разбросанные по клетке элементы аппарата Гольджи собираются (по микротрубочкам) в область центриоли, и реконструируется нормальный комплекс Гольджи.

Аппарат Гольджи в основном предназначен для выведения веществ, синтезированных в эндоплазматическом ретикулуме. Комплекс Гольджи был назван так в честь итальянского ученого Камилло Гольджи, впервые обнаружившего его в 1898 году.

В цистернах Аппарата Гольджи созревают белки предназначенные для секреции, трансмембранные белки плазматической мембраны, белки лизосом и т.д. Созревающие белки последовательно перемещаются по цистернам органеллы, в которых происходит их окончательное сворачивание, а также модификации – гликозилирование и фосфорилирование.

Аппарат Гольджи ассиметричен – цистерны располагающиеся ближе к ядру клетки (цис-Гольджи) содержат наименее зрелые белки, к этим цистернам непрерывно присоединяются мембранные пузырьки – везикулы, отпочковывающиеся от гранулярного эндоплазматического ретикулума (ЭР), на мембранах которого и происходит синтез белков рибосомами.

Разные цистерны Аппарата Гольджи содержат разные резидентные каталитические ферменты и, следовательно, с созревающими белками в них последовательно происходят разные процессы. Понятно, что такой ступенчатый процесс должен как-то контролироваться. Действительно, созревающие белки «маркируются» специальными полисахаридными остатками (преимущественно маннозными), по-видимому, играющими роль своеобразного «знака качества».

Не до конца понятно, каким образом созревающие белки перемещаются по цистернам Аппарата Гольджи, в то время как резидентные белки остаются в большей или меньшей степени ассоциированы с одной цистерной. Существуют две взаимно не исключающие гипотезы, объясняющие этот механизм. Согласно первой, транспорт белков осуществляется при помощи таких же механизмов везикулярного транспорта, как и путь транспорта из ЭР, причем резидентные белки не включаются в отпочковывающуюся везикулу. Согласно второй, происходит непрерывное передвижение (созревание) самих цистерн, их сборка из пузырьков с одного конца и разборка с другого конца органеллы, а резидентные белки перемещаются ретроградно (в обратном направлении) при помощи везикулярного транспорта.

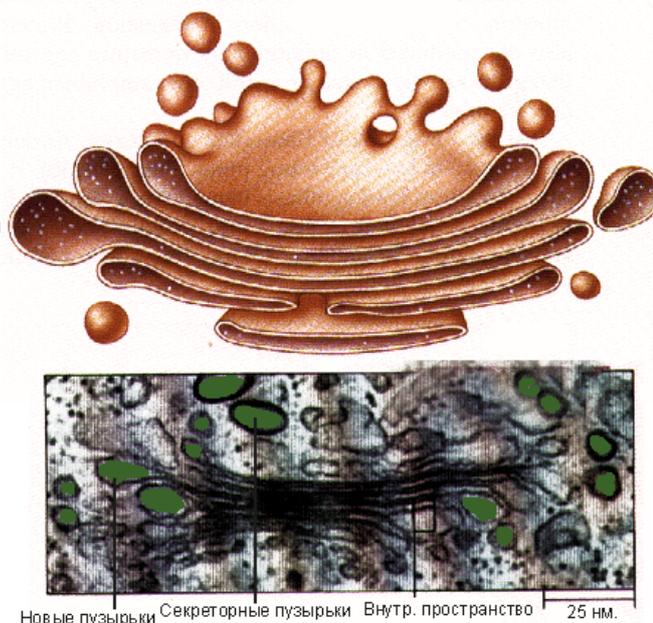


Рисунок 13 – Аппарат Гольджи

В конце концов от противоположного конца органеллы (транс-Гольджи) отпочковываются пузырьки, содержащие полностью зрелые белки.

В комплексе Гольджи происходит:

1. О-гликозилирование, к белкам присоединяются сложные сахара через атом кислорода.
2. Фосфорилирование (присоединение к белкам остатка ортофосфорной кислоты).
3. Образование лизосом.
4. Образование клеточной стенки (у растений).
5. Участие в везикулярном транспорте (формирование трехбелкового потока):

созревание и транспорт белков плазматической мембраны;
созревание и транспорт секретов;
созревание и транспорт ферментов лизосом.

Аппарат Гольджи – это специализированная часть эндоплазматического ретикулума, состоящая из собранных в стопки плоских мембранных мешочков. Он участвует в секреции клеткой белков (в нем происходит упаковка секретируемых белков в гранулы) и поэтому особенно развит в клетках, выполняющих секреторную функцию. К важным функциям аппарата Гольджи относится также присоединение углеводных групп к белкам и использование этих белков для построения клеточной мембраны и мембраны лизосом. У некоторых водорослей в аппарате Гольджи осуществляется синтез волокон целлюлозы.

Функцией аппарата Гольджи является транспорт и химическая модификация поступающих в него веществ. Исходным субстратом для ферментов являются белки, поступающие в аппарат Гольджи из эндоплазматического ретикулума. После модификации и концентрирования, ферменты в пузырьках Гольджи переносятся к «месту назначения», например к месту образования новой почки. Наиболее активно этот перенос осуществляется с участием цитоплазматических микротрубочек. Функции аппарата Гольджи очень многообразны. К ним можно отнести:

- 1) сортировку, накопление и выведение секреторных продуктов;
- 2) завершение посттрансляционной модификации белков (гликозилирование, сульфатирование и т.д.);
- 3) накопление молекул липидов и образование липопротеидов;
- 4) образование лизосом;
- 5) синтез полисахаридов для образования гликопротеидов, восков, камеди, слизи, веществ матрикса клеточных стенок растений (гемицеллюлоза, пектины) и т.п.
- 6) формирование клеточной пластинки после деления ядра в растительных клетках;
- 7) участие в формировании акросомы;
- 8) формирование сократимых вакуолей простейших.

Пока самыми изученными с биохимической точки зрения остаются функции, связанные с транспортом и модификацией новосинтезированных белков.

Виды и функции лизосом.

Лизосомы – одномембранные органоиды. Представление о лизосомах связаны с понятием о так называемых «микротельцах», впервые описанных Роденом, в проксимальных канальцах почки, а затем исследованных в печени при различных экспериментальных условиях Рулье и Бернгардом. Эти микротельца, значительно менее многочисленные, чем митохондрии, окружены только одной хорошо выраженной мембраной и содержат тонкозернистое вещество, которое может конденсироваться в центре, образуя непрозрачную гомогенную сердцевину. Эти микротельца часто находят вблизи желчных канальцев. Их выделяли при помощи центрифугирования и отнесли к лизосомам. Рулье и Бернгард показали, что число микротельцев значительно увеличивается в печени, регенирующей после гепатэктомии или отравления химическими веществами, которые разрушают печеночные клетки (четырёххлористый углерод), а также при кормлении, возобновленном после голодания.

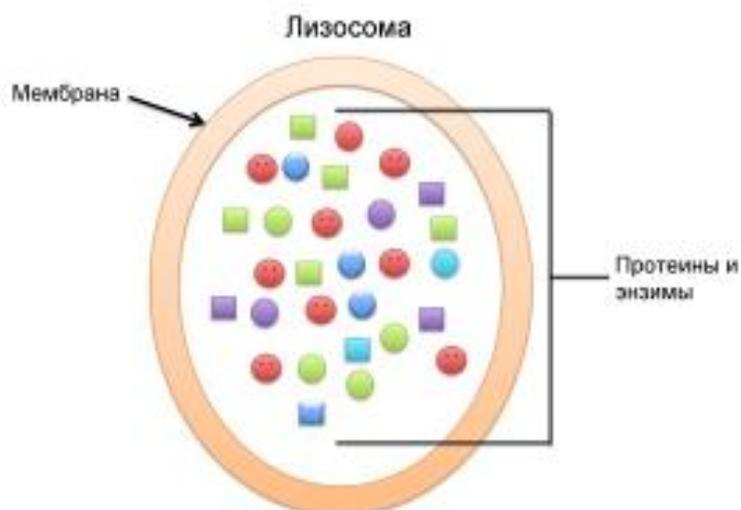


Рисунок 14 – Схематичное строение лизосомы

Термин «лизосома», обозначающий литические частицы, был введен в 1955 году Христианом де Дювом для связанных с мембранами органелл, содержащих пять кислых гидролаз, которые изучались де Дювом и его коллегами на протяжении нескольких лет. В настоящее время о лизосомах накоплено огромное количество сведений, известно около 40 типов различных гидролитических ферментов. Большое внимание уделяется исследованию ряда генетических дефектов ферментов, локализованных в этих органеллах и связанных с ними лизосомных болезней накопления.

Лизосомы представляют собой мелкие пузырьки, содержащие набор гидролитических ферментов. Ферменты синтезируются на шероховатой ЭПС, перемещаются в аппарат Гольджи, где происходит их модификация и упаковка в мембранные пузырьки, которые после отделения от аппарата Гольджи становятся собственно лизосомами. Обычно на клетку приходится

несколько сотен лизосом. В мембране лизосом находятся АТФ-зависимые протонные насосы вакуольного типа. Они обогащают лизосомы протонами, вследствие чего для внутренней среды лизосом рН 4,5-5,0 (в то время как в цитоплазме рН 7,0-7,3). Лизосомные ферменты имеют оптимум рН около 5,0, т.е. в кислой области. При рН, близких к нейтральным, характерным для цитоплазмы, эти ферменты обладают низкой активностью. Очевидно, это служит механизмом защиты клеток от самопереваривания в том случае, если лизосомный фермент, случайно, попадет в цитоплазму.

Строение мембраны лизосом представляет собой комбинацию участков построенных по пластинчатому и мицеллярному типу. Мицеллы находятся в динамичном равновесии с пластинчатыми участками – это равновесие зависит от условий среды. Полярные группы фосфолипидов образуют поверхность мицеллы, а неполярные участки обращены внутрь. Пространство между молекулами липидов занято водой. Мицеллярные участки содержат длинные поры. Эти поры заполнены водой и могут закрываться полярными группами липидов. Подобная организация мембраны обеспечивает проницаемость не только для гидрофильных, но и для гидрофобных веществ.

Лизосома может содержать от 20 до 60 различных видов гидролитических ферментов. Расщепление веществ с помощью ферментов называют *лизисом*.

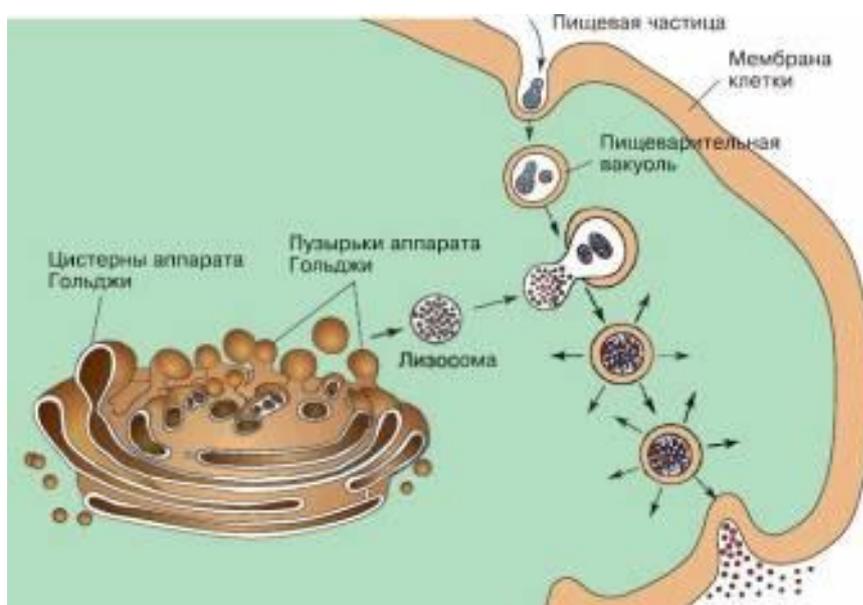


Рисунок 15 – Формирование лизосом в комплексе Гольджи

Различают *первичные, вторичные, третичные и четвертичные лизосомы*. *Первичными* называются лизосомы, отщнуровавшиеся от аппарата Гольджи. Они являются фактором, обеспечивающим *экзоцитоз* ферментов из клетки. *Вторичными* называются лизосомы (*фаголизосомы, фагосомы*), образовавшиеся в результате слияния первичных лизосом с эндоцитозными вакуолями. В этом случае в них происходит переваривание веществ,

поступивших в клетку путем *фагоцитоза* или *пиноцитоза*, поэтому их можно назвать пищеварительными вакуолями. *Третичные* лизосомы (*остаточные тельца*) содержат непереваренные остатки содержимого фагосом (миелиновые фигуры, гранулы липофусцина). Особенно много остаточных телец накапливается в долгоживущих, стареющих клетках или при недостаточности лизосомальных ферментов (лизосомные болезни, болезни накопления). В *четвертичных* лизосомах (аутолизосомах или цитоллизосомах) подвергаются разрушению собственные клеточные структуры, которые завершили свою жизнь. Аутолизосомы постоянно встречаются в клетках животных. По своей морфологии их относят к вторичным лизосомам, но с тем отличием, что в составе этих вакуолей встречаются фрагменты или даже целые цитоплазматические структуры, например, митохондрии, элементы цитоплазматической сети, рибосомы, гранулы гликогена и др.

Функции лизосом: основная роль заключается в участии в процессах внутриклеточного расщепления как экзогенных, так и эндогенных биологических макромолекул; уничтожение ненужных клеточных и неклеточных структур; участие в процессах реорганизации клеток.

Вакуоли, секреторные пузырьки.

Вакуоли – одномембранные органойды, представляют собой «ёмкости», заполненные водными растворами органических и неорганических веществ. В образовании вакуолей принимают участие ЭПС и аппарат Гольджи.



Рисунок 16 – Вакуоль

Различают пищеварительные и сократительные вакуоли, регулирующие осмотическое давление и служащие для выведения из организма продуктов распада. Вакуоли особенно хорошо заметны в клетках растений: во многих зрелых клетках растений они составляют более половины объёма клетки. Одна из важных функций растительных вакуолей – накопление ионов и поддержание тургорного давления. Вакуоль – это место

запаса воды. Мембрана, в которую заключена вакуоль, называется *тонопласт*. Жидкость, заполняющая растительную вакуоль, называется *клеточным соком*, в состав которого входят водорастворимые органические и неорганические соли, моносахариды, дисахариды, аминокислоты, конечные или токсические продукты обмена веществ (гликозиды, алкалоиды), некоторые пигменты (антоцианы). В животных клетках имеются мелкие пищеварительные и автофагические вакуоли, относящиеся к группе вторичных лизосом и содержащие гидролитические ферменты. У одноклеточных животных есть ещё сократительные вакуоли, выполняющие функцию осморегуляции и выделения.

Функции вакуоли: накопление и хранение воды; регуляция водно-солевого обмена; поддержание тургорного давления; накопление водорастворимых метаболитов, запасных питательных веществ; окрашивание цветов и плодов и привлечение тем самым опылителей и рапрорстранителей семян.

Секреторные пузырьки. В клетках, в которых секреция происходит в ответ на внеклеточный сигнал, секретируемые белки концентрируются и хранятся в *секреторных пузырьках* (их часто называют *секреторными гранулами* из-за темной сердцевины). При получении соответствующего сигнала они высвобождаются путем *экзоцитоза*. Секреторные пузырьки отпочковываются от транс-сети Гольджи. После того, как незрелые секреторные пузырьки отпочкуются от транс-сети Гольджи, они утрачивают кайму, и их содержимое сильно концентрируется. Такая конденсация происходит резко и, возможно, вызывается закислением среды в полости пузырька за счет работы АТФ-зависимой протонной помпы в его мембране. Агрегация секретируемых белков (или других компонентов) и последующая их конденсация в секреторных пузырьках обуславливает увеличение концентрации этих белков в 200 раз по сравнению с аппаратом Гольджи. Благодаря этому секреторные пузырьки имеют возможность высвободить по «команде» большие количества материала.

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

Вопросы для самоконтроля

1. Какие отличия между гранулярной и агранулярной ЭПС?
2. Какая важнейшая функция гранулярного ЭР?
3. Какие функции выполняет Аппарат Гольджи?
4. Что такое лизис?
5. В чем отличие первичных, вторичных, третичных и четвертичных лизосом друг от друга?
6. В чем состоит роль лизосом?
7. Какая одна из важных функций растительных вакуолей?
8. Как называется мембрана, в которую заключена вакуоль?
9. Как называется жидкость, заполняющая растительную вакуоль?
10. Какую функцию выполняют вакуоли?
11. Какую функцию выполняют сократительные вакуоли?
12. Какую функцию выполняют секреторные пузырьки?
13. Какие органоиды образуют единую вакуолярную сеть?

ЛЕКЦИЯ 6 ДВУМЕМБРАННЫЕ ОРГАНОИДЫ

1. Митохондрии. Размеры, форма и ультраструктура митохондрий.
2. Свойства митохондриальных мембран, кристы, матрикс.
3. Пластиды. Онтогенез и структурно-функциональные перестройки пластид.
4. Структура и функции хлоропластов.

Митохондрии. Размеры, форма и ультраструктура митохондрий.

Митохондрии (*mitochondriae*) – энергетическая система клетки, органеллы синтеза АТФ. Их основная функция связана с окислением органических соединений и использованием освобождающейся при распаде этих соединений энергии для синтеза молекул АТФ. Исходя из этого, митохондрии часто называют энергетическими станциями клетки, или органеллами клеточного дыхания. Термин «митохондрия» был введен Бенда в 1897 г. для обозначения зернистых и нитчатых структур в цитоплазме разных клеток. Митохондрии можно наблюдать в живых клетках, так как они обладают достаточно высокой плотностью. В живых клетках митохондрии могут перемещаться, сливаться друг с другом, делиться.

Форма и размеры митохондрий животных клеток разнообразны, но в среднем толщина их около 0,5 мкм, а длина – от 1 до 10 мкм. Подсчеты показывают, что количество их в клетках сильно варьирует – от единичных элементов до сотен. Так, в клетке печени они составляют более 20 % общего объема цитоплазмы и содержат около 30–35 % общего количества белка в клетке. Площадь поверхности всех митохондрий печеночной клетки в 4-5 раз больше поверхности ее плазматической мембраны. Во многих случаях отдельные митохондрии могут иметь гигантские размеры и представлять собой разветвленную сеть – митохондриальный ретикулум. Так, например, в скелетных мышцах митохондриальный ретикулум представлен множеством разветвленных и гигантских митохондриальных тяжей. Гигантские разветвленные митохондрии встречаются в клетках проксимальных отделов нефронов и др.

Обычно митохондрии скапливаются вблизи тех участков цитоплазмы, где возникает потребность в АТФ. Так, в сердечной мышце митохондрии находятся вблизи миофибрилл. В сперматозоидах митохондрии образуют спиральный футляр вокруг оси жгутика и т.д. Увеличение числа митохондрий в клетках происходит путем деления, или почкования, исходных митохондрий.

Митохондрии ограничены двумя мембранами толщиной около 7 нм. Наружная митохондриальная мембрана (*membrana mitochondrialis externa*) отделяет их от гиалоплазмы. Обычно она имеет ровные контуры и замкнута, так что представляет собой мембранный мешок. Внешнюю мембрану от внутренней отделяет межмембранное пространство шириной около 10–20

нм. Внутренняя митохондриальная мембрана (*membrana mitochondrialis interna*) ограничивает собственно внутреннее содержимое митохондрии, ее матрикс (*matrix mitochondrialis*). Характерной чертой внутренних мембран митохондрий является их способность образовывать многочисленные выпячивания внутрь митохондрий. Такие выпячивания чаще всего имеют вид плоских гребней, или крист (*crista*) (рисунок).

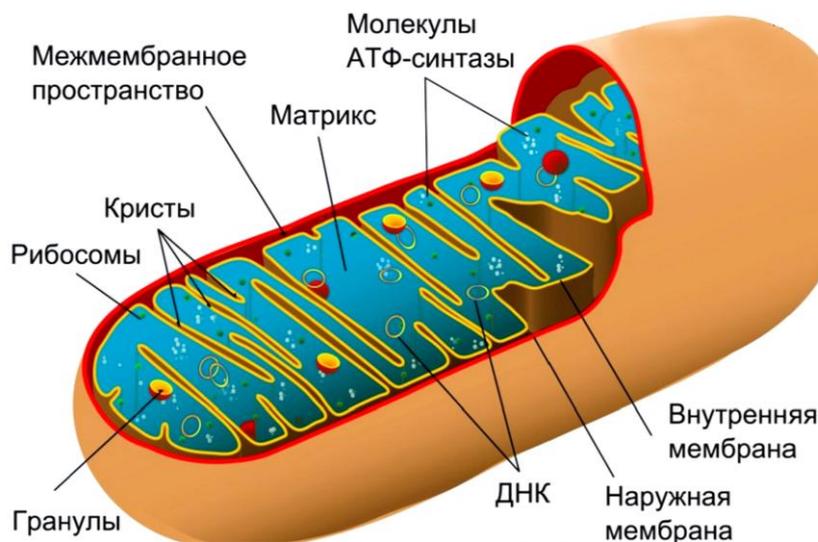


Рисунок 17 – Строение митохондрии

Свойства митохондриальных мембран, кристы, матрикс.

Матрикс митохондрий имеет тонкозернистое строение (рисунок 2), в нем иногда выявляются тонкие нити (толщиной около 2–3 нм) и гранулы размером около 15–20 нм. Нити матрикса митохондрий представляют собой молекулы ДНК, а мелкие гранулы – митохондриальные рибосомы. Основной функцией митохондрий является синтез АТФ, происходящий в результате процессов окисления органических субстратов и фосфорилирования АДФ. Начальные этапы этих сложных процессов совершаются в гиалоплазме. Здесь происходит первичное окисление субстратов (например, сахаров) до пировиноградной кислоты (пирувата) с одновременным синтезом небольшого количества АТФ. Эти процессы совершаются в отсутствие кислорода (анаэробное окисление, гликолиз). Все последующие этапы выработки энергии – аэробное окисление и синтез основной массы АТФ – осуществляются с потреблением кислорода и локализуются внутри митохондрий. При этом происходит дальнейшее окисление пирувата и других субстратов энергетического обмена с выделением CO_2 и переносом протонов на их акцепторы. Эти реакции осуществляются с помощью ряда ферментов так называемого цикла трикарбоновых кислот, которые локализованы в матриксе митохондрии (рисунок 17, 18).

В мембранах крист митохондрии располагаются системы дальнейшего переноса электронов и сопряженного с ним фосфорилирования АДФ

(окислительное фосфорилирование). При этом происходит перенос электронов от одного белка-акцептора электронов к другому и, наконец, связывание их с кислородом, вследствие чего образуется вода. Одновременно с этим часть энергии, выделяемой при таком окислении в цепи переноса электронов, запасается в виде макроэргической связи при фосфорилировании АДФ, что приводит к образованию большого числа молекул АТФ – основного внутриклеточного энергетического эквивалента. Именно на мембранах крист митохондрии происходит процесс окислительного фосфорилирования с помощью расположенных здесь белков цепи окисления и фермента фосфорилирования АДФ, АТФ-синтетазы.

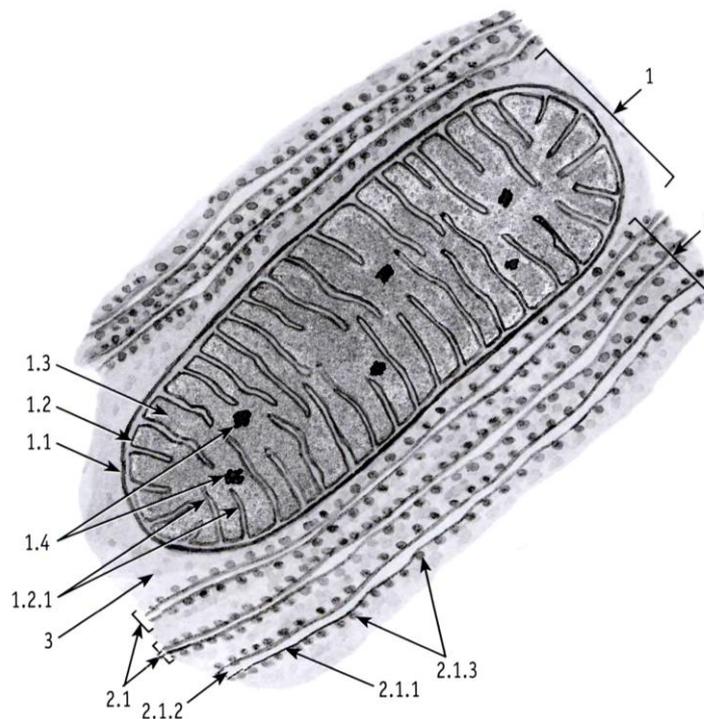


Рисунок 18 – Митохондрия с ламеллярными кристами и гранулярная эндоплазматическая сеть Рисунок с электронной микрофотографии (ЭМФ)

1 - митохондрия: 1.1 - наружная митохондриальная мембрана, 1.2 – внутренняя митохондриальная мембрана, 1.2.1 – кристы, 1.3 - митохондриальный матрикс, 1.4 - митохондриальные гранулы; 2 - гранулярная эндоплазматическая сеть: 2.1 - цистерны, 2.1.1 - мембрана, 2.1.2- просвет цистерны, 2.1.3 - рибосомы; 3 - гиалоплазма

Окислительное фосфорилирование является процессом, при котором выделение энергии при окислении субстрата сопряжено с синтезом АТФ. Для объяснения сопряжения окисления с фосфорилированием **Митчеллом** была выдвинута гипотеза. Он предположил, что сопряжение переноса электронов и синтеза АТФ обеспечивается протонным градиентом. Согласно этой модели, перенос электронов по дыхательной цепи приводит к выбросу протонов из матрикса на цитоплазматическую сторону внутренней митохондриальной мембраны, где возрастает концентрация протонов H^+ .

Возникает электрохимический градиент протонов в мембране. Этот градиент состоит из двух составных частей – разницы в концентрации водородных ионов (рН) и разницы в электрических потенциалах. Энергия этого градиента является движущей силой процесса синтеза АТФ, в ходе которого происходит обратное перемещение протонов по направлению градиента.

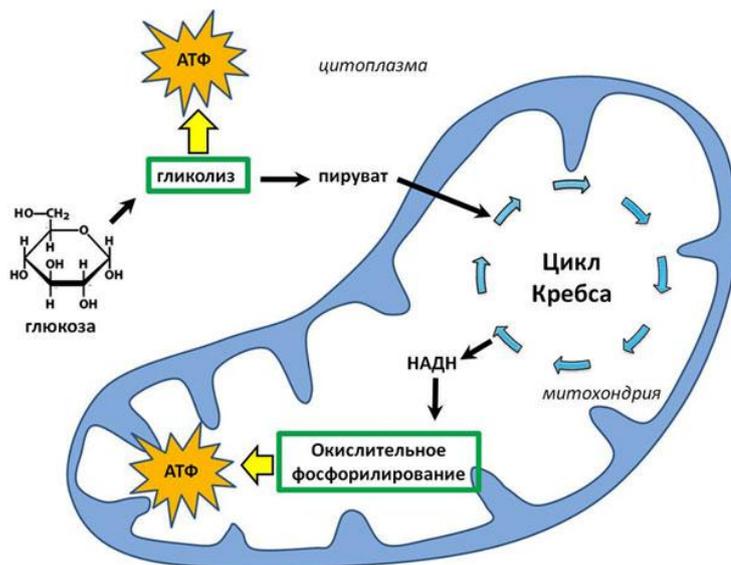


Рисунок 19 – Схема синтеза АТФ

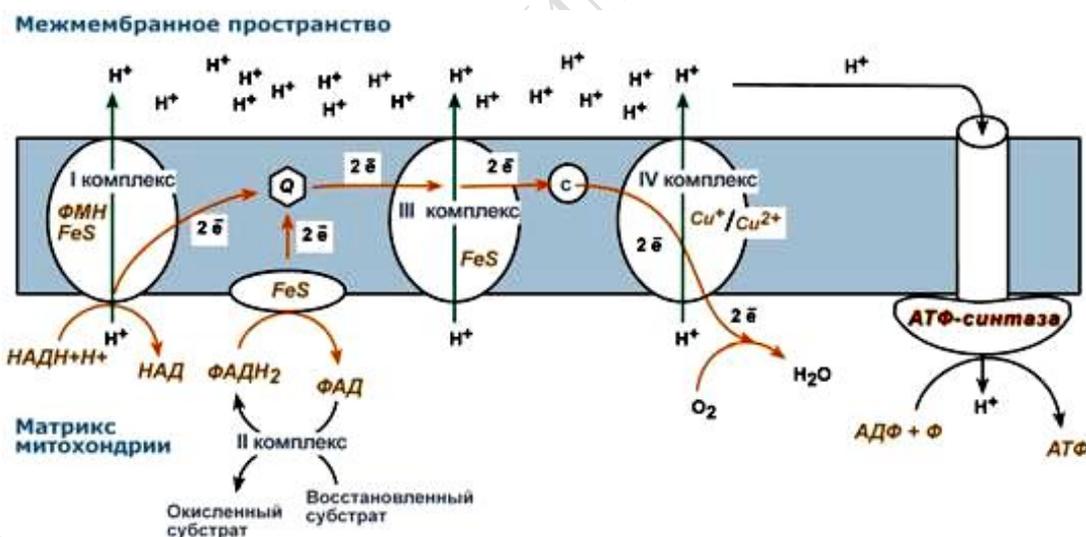


Рисунок 20 – Схема окислительного фосфорилирования

При переносе водорода на кислород каждая пара электронов, акцептируемых от субстрата, трижды пересекает мембрану туда и обратно и каждый раз выводит 2 протона. Первый переход осуществляется через восстановленный флавинмоноклеотид – QH₂.

Общее число протонов, переносимых при восстановлении КоQ, равно 4. Каждая молекула QH₂ отдает электрон цитохрому с₁. Далее электрон по компонентам дыхательной цепи – цитохромам с и а передается терминальному цитохрому – а₃, который окисляется молекулой кислорода.

При этом каждый атом кислорода принимает 2 электрона и присоединяет 2 протона, образуя молекулу воды. Таким образом, каждая пара электронов, переносимая от НАДН к кислороду, приводит к перемещению шести протонов от внутренней к внешней поверхности мембраны. Этот процесс завершается на стадии АТФазы (комплекс F_1-F_0), где каждые два перенесенных протона осуществляют синтез одной молекулы АТФ (рисунок).

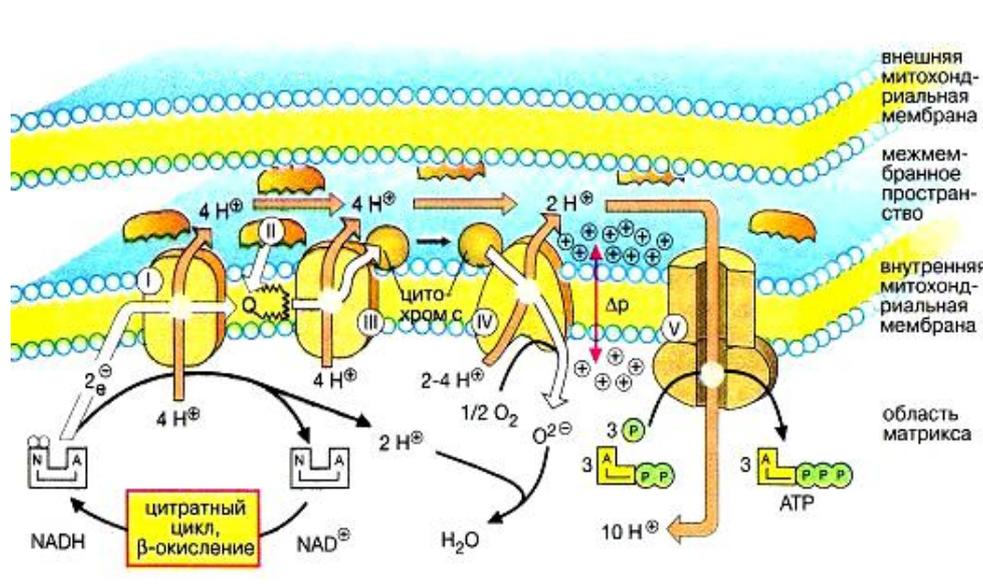


Рисунок 21 – Схема дыхательной цепи

Есть несколько гипотез о механизме синтеза АТФ комплексом (F_1-F_0). Согласно Митчеллу, фосфатная группа связывается ферментом, активный центр которого находится в F_1 части комплекса вблизи конца канала, по которому переносится протон. 2 протона переносятся по этому каналу под действием градиента рН и мембранного потенциала. Эти протоны атакуют один из кислородов фосфата, который отщепляется в виде молекулы воды. При этом фосфатная группа превращается в реакционноспособную частицу, способную реагировать с АДФ с образованием АТФ.

Выявлено, что в матриксе митохондрии локализуется автономная система митохондриального белкового синтеза. Она представлена молекулами ДНК, свободными от гистонов, что сближает их с ДНК бактериальных клеток. На этих ДНК происходит синтез молекул РНК разных типов: информационных, трансферных (транспортных) и рибосомных. В матриксе митохондрий наблюдается образование рибосом, отличных от рибосом цитоплазмы. Эти рибосомы участвуют в синтезе ряда митохондриальных белков, не кодируемых ядром. Однако такая система белкового синтеза не обеспечивает всех функций митохондрии, поэтому автономия митохондрий можно считать ограниченной, относительной. Малые размеры молекул митохондриальных ДНК не могут определить синтез всех белков митохондрий.

Показано, что подавляющее большинство белков митохондрий находится под генетическим контролем клеточного ядра и синтезируется в цитоплазме. Митохондриальная ДНК кодирует лишь 13 митохондриальных белков, которые локализованы в мембранах и представляют собой структурные белки, ответственные за правильную интеграцию в митохондриальных мембранах отдельных функциональных белковых комплексов.

Митохондрии размножаются тремя способами: делением перетяжкой, почкованием наружу и почкованием внутрь. Делению митохондрии предшествует репликация митохондриальной ДНК. Она представляет собой двухцепочечную кольцевую молекулу массой от 10 до 40 мД. В одной митохондрии может быть до 10 молекул ДНК. Митохондриальная ДНК по химическому составу, плавучей плотности и другим характеристикам ближе к ДНК прокариот. В частности, она почти полностью лишена регуляторных и высокоповторяющихся последовательностей, кодируя главным образом структурные гены. Размеры митохондриального генома позволяют закодировать не более 100 белков. Это намного меньше, чем размер генома у бактерий (порядка 1000 мД), который обеспечивает кодирование до 3000 различных белков.

Митохондрии обладают также своей собственной белоксинтезирующей системой прокариотического типа, включая рибосомы, тРНК и аминокил-тРНК-синтетазы. Рибосомы митохондрий высших растений имеют константу седиментации 70S, рибосомы митохондрий грибов – 75S, рибосомы митохондрий млекопитающих – 55S. Это свидетельствует о значительной видовой специфичности митохондриальных рибосом по сравнению с цитоплазматическими рибосомами. Тем не менее, рибосомы митохондрий толерантны к матрице и могут транслировать иРНК любого происхождения.

Гены митохондриального генома кодируют ряд белков, входящих в состав внутренней мембраны митохондрии, в том числе 4 из 10 субъединиц грибовидного тельца, а также некоторые субъединицы ферментов и цитохромов дыхательной цепи. Однако подавляющее большинство белков в митохондриях кодируется генами клеточного ядра. Более того, ключевые ферменты транскрипции, рибосомальные и регуляторные белки также кодируются ядерной ДНК, что свидетельствует о высокой степени интеграции ядерного и митохондриального геномов.

Автономность митохондрий послужила основанием для *симбиотической гипотезы* их происхождения в филогенезе. Впервые она была выдвинута одним из первых исследователей этого органоида Р. Альтманном еще в 1890 г. Эта гипотеза постулирует, что эволюционная предшественница эукариотической клетки могла включить в себя эндосимбионт бактериальной природы, который обладал способностью к дыханию. В пользу этой гипотезы свидетельствует сходство геномов бактерий и митохондрий, сходный способ их размножения, сходство белоксинтезирующих систем, чувствительность рибосом бактерий и митохондрий к одним и тем же антибиотикам.

Однако целый ряд фактов противоречит симбиотической гипотезе. В частности, геном митохондрий намного меньше генома бактерий, рибосомы отличаются от рибосом эукариот и прокариот, иРНК ближе к эукариотическому типу, генетический код имеет уникальные особенности. Поэтому как альтернатива симбиотической гипотезе была выдвинута *плазмидная гипотеза* происхождения митохондрий.

Согласно плазмидной гипотезе предшественницы эукариотических клеток могли встраивать кодируемые геномом дыхательные ферменты в плазмолемму. В ходе дальнейшей эволюции имели место два противоположно направленных процесса: специализированные участки плазмолеммы с дыхательными ферментами инвагинировали в цитоплазму, и одновременно включали в себя с помощью плазмид те гены, продукты которых было выгодно синтезировать на месте. После образования наружной мембраны митохондрии окончательно приобрели нынешнюю автономность.

Пластиды. Онтогенез и структурно-функциональные перестройки пластид.

Пластиды – органеллы, найденные исключительно в клетках высших растений и водорослей. Они ответственны за фотосинтез, хранение разнообразных продуктов метаболизма, а также за синтез многих ключевых молекул растительных клеток. Как следует из названия (от греч. *plastikos* – изменчивый, пластичный), пластиды различны по размеру, форме, содержанию и функциям. Пластиды обладают также замечательной способностью дифференцироваться, дедифференцироваться и повторно редифференцироваться.

Всем пластидам свойствен ряд общих черт. Как уже было сказано, они имеют собственный геном, одинаковый у всех представителей одного вида растений, собственную белоксинтезирующую систему; от цитозоля пластиды отделены двумя мембранами – наружной и внутренней. Для некоторых фототрофных организмов число пластидных мембран может быть больше. Например, пластиды эвглен и динофлагеллят окружены тремя, а у золотистых, бурых, желто-зеленых и диатомовых водорослей они имеют четыре мембраны. Это связано с происхождением пластид. Считается, что симбиотический процесс, результатом которого стало формирование пластид, в процессе эволюции происходил неоднократно (как минимум, трижды).

Пропластиды являются предшественниками остальных типов пластид и всегда присутствуют в меристематических клетках. Клетки меристем покрытосеменных растений, как правило, содержат около 20 пропластид. Форма пропластид чаще всего сферическая или эллипсоидная, размеры от 0,2 до 1,0 мкм. Внутренняя среда пропластид – строма – имеет зернистую структуру и достаточно однородна. В ней можно идентифицировать один или несколько нуклеоидов в виде электронно-прозрачных областей с кольцевыми структурами ДНК диаметром около 3 нм. Пропластиды содержат гораздо меньше рибосом, чем высокодифференцированные

этиопласты или хлоропласты. В пропластидах внутренняя мембранная система развита слабо. Она состоит лишь из нескольких инвагинаций внутренней мембраны и небольшого числа уплощенных мешочков, называемых ламеллами. Иногда в пропластидах присутствуют везикулы с запасными белками. В ряде случаев в строме пропластид содержатся отложения белка фитоферритина, основной функцией которого является хранение ионов железа. Фитоферритин в растительной клетке находится почти исключительно в пластидах, больше всего в пластидах запасяющих органов. Из пропластид формируются остальные типы пластид – амилопласты, лейкопласты, этиопласты, хлоропласты, хромопласты. Набор пластид в конкретной клетке зависит от типа ее дифференцировки (рисунок 6).

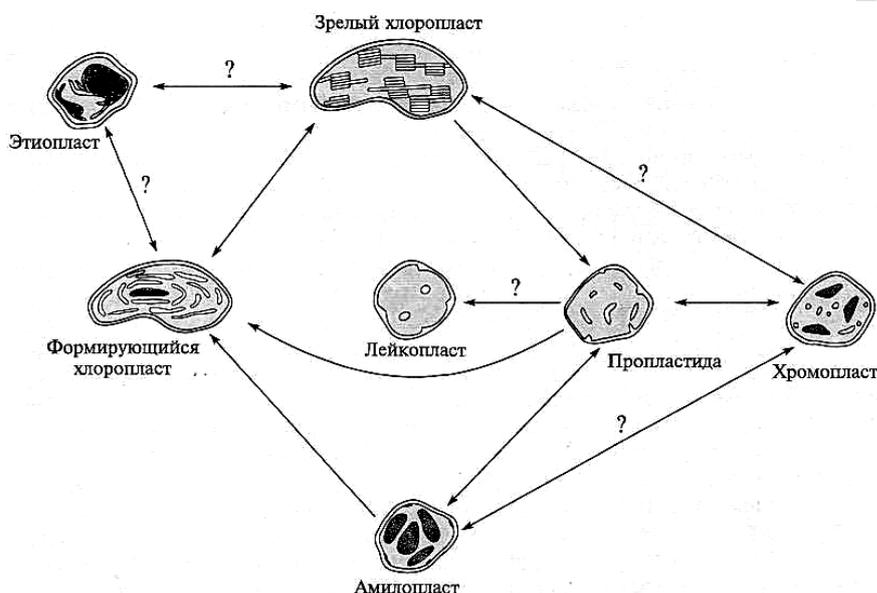


Рисунок 26 – Схема взаимоотношений пластид

Амилопласты – неокрашенные пластиды, которые внешне похожи на пропластиды, но содержат гранулы крахмала. Их название происходит от амилозы – линейного, растворимого в воде полисахарида, состоящего из α (1→4)-глюкопиранозильных единиц, основного компонента крахмала. Амилопласты обычно присутствуют в клетках запасяющих органов. Крахмальные зерна, которые могут быть весьма массивными, располагаются в строме. В клубнях картофеля, например, зерно крахмала обычно заполняет всю пластиду, за исключением тонкого слоя стромы у внутренней мембраны. В грависенсорных клетках кончика корня амилопласты выполняют функции статолитов, седиментирующих под действием силы тяжести и вызывающих таким образом гравитропический ответ. Структура «статолитного» амилопласта отличается от запасяющего наличием матрикса, который охватывает все крахмальные гранулы.

Лейкопласты – бесцветные пластиды, вовлеченные в синтез изопреноидов, чаще всего моно- и сесквитерпенов, составляющих основу эфирных масел. В литературе термин «лейкопласты» часто используется в

качестве синонима и для амилопластов, что неверно. Лейкопласты представляют собой уникальный тип пластид, синтезирующих изопреноиды, иногда их называют «тер-пеноидными пластидами». Для них характерно наличие плотной стромы, небольшого количества внутренних мембран и рибосом, а также небольших пластоглобул (капель липидов). Типичный признак лейкопластов – наличие «ретикулярного футляра», т. е. они обычно окружены обширной сетью трубчатых мембран гладкого ЭР, которые также участвуют в синтезе изопреноидов.

Этиопласты – развиваются из пропластид в темноте, при освещении они превращаются в хлоропласты. Этиопласты представляют собой специальный вид пластид, образующихся в клетках этиолированных листьев и других, в норме зеленых, тканях растений, выращиваемых в темноте. В этиопластах нет хлорофилла, но зато присутствует большое количество протохлорофиллида.

Мембранные липиды в них хранятся в форме рельефной мембранной структуры, называемой проламеллярным телом. Эта структура формируется из липидов, которые обычно составляют внутренние мембраны хлоропластов. Образование проламеллярных тел обусловлено отсутствием мембранных белков, необходимых для формирования нормальных тилакоидов хлоропластов. Липиды образуют мембранные трубочки, которые ветвятся в трех измерениях и формируют квазикристаллическую решетчатую структуру. После освещения этиопласты начинают развиваться в хлоропласта.

Структура и функции хлоропластов.

Хлоропласты – зеленые фотосинтезирующие пластиды, отвечающие за поглощение и трансформацию энергии света (рис. 7). В высших растениях хлоропласты имеют преимущественно сферическую или эллипсоидную форму, у мхов и водорослей она может быть иной. Например, каждая клетка в нитчатой морской водоросли *Spirogyra* содержит единственный лентообразный хлоропласт. У высших растений длина хлоропластов варьирует от 5 до 8 мкм при ширине от 3 до 4 мкм. Количество хлоропластов в разных клетках неодинаковое. Клетка палисадной хлоренхимы листьев клещевины (*Ricinus communis*) содержит около 35 хлоропластов, в клетке губчатой хлоренхимы их около 20. В листе клещевины насчитывается приблизительно 500 000 хлоропластов на 1 мм², из них 82 % приходится на палисадную хлоренхиму. Клетка хлоренхимы зрелого листа арабидопсиса (*Arabidopsis thaliana*) включает приблизительно 120 хлоропластов.

Хромопласты – желтые, оранжевые или красные пластиды. Их цвет зависит от комбинации каротиноидов – единственных липофильных пигментов высших растений. Хромопласты ответственны за окраску многих плодов (например, помидоров, цитрусовых), цветков (лютиков, бархатцев) и корней (морковь). Хромопласты могут развиваться непосредственно из пропластид или повторно дифференцироваться из хлоропластов, как, например, в созревающих плодах помидора. Хромопласты могут

редифференцироваться в хлоропласты, что наблюдается, в частности, в выступающих из земли и освещаемых участках корнеплодов моркови. Развитие хромопластов сопровождается мощной индукцией ферментов, катализирующих биосинтез каротиноидов. Неактивные формы этих ферментов обычно находятся в строме, активные формы присутствуют только в мембранах пластид, где локализованы как липофильные предшественники каротиноидов, так и сами каротиноиды.

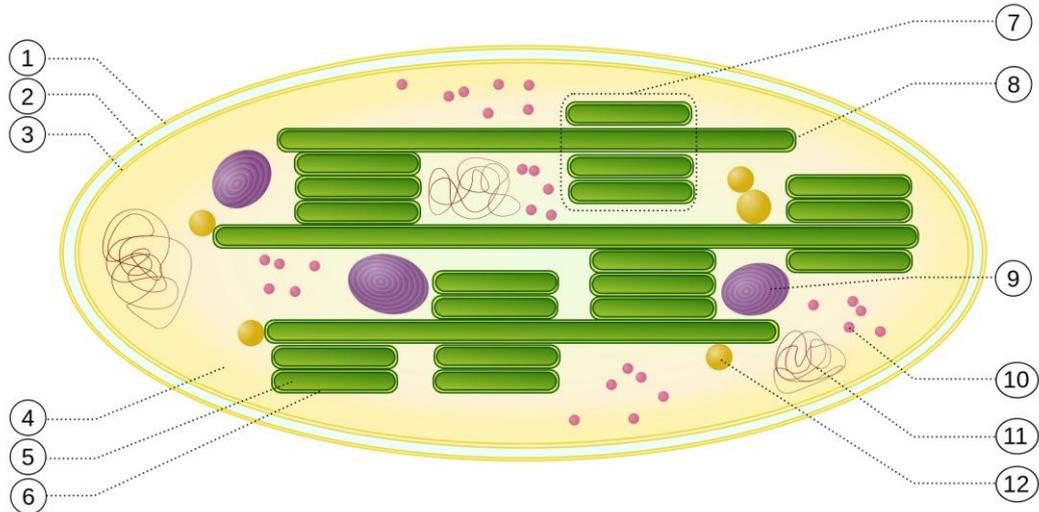


Рисунок 27 – Ультраструктура хлоропласта:

1 – наружная мембрана, 2. межмембранное пространство, 3. внутренняя мембрана (1+2+3: оболочка), 4. строма (жидкость), 5. тилакоид с просветом (люменом) внутри, 6. мембрана тилакоида, 7. грана (стопка тилакоидов), 8. тилакоид (ламела), 9. зерно крахмала, 10. рибосома, 11. пластидная ДНК, 12. пластоглобула (капля жира)

Механизмы превращения пропластид в ту или иную форму пластид полностью неизвестны, однако установлено, что главную роль в регуляции этого процесса играет ядерный геном. Ядерные мутации могут переключать развитие с хромопластов на хлоропласты или же полностью блокировать развитие пластид. У таких мутантов образуются либо различные формы лейкопластов, либо незрелые хлоропласты с аномальной пигментацией, свойственные многим декоративным растениям.

Важнейшим фактором, определяющим развитие и функционирование пластид, является свет. Свет регулирует примерно пятую часть из 100–120 генов, входящих в состав хлоропластного генома.

Вопросы для самоконтроля

1. Какое строение имеют митохондрии? 2. Каково происхождение митохондрий? Что такое цикл Кребса? 3. Какое строение имеют все три типа пластид? 4. Что такое тиллакоиды? 5. Какие изменения происходят с пластидами в онтогенезе? 6. Что такое амилопласты? 7. Что такое окислительное фосфорилорование? 8. Что такое хлоропласты?

ЛЕКЦИЯ 7 ЦИТОСКЕЛЕТ

1. Микрофиламенты и микротрубочки.
2. Центриоли, клеточный центр, веретено деления.

Микрофиламенты и микротрубочки.

В клетках растений и животных, отдельных клетках, у многоклеточных животных организмов происходят различные многочисленные двигательные реакции, в основе которых лежат общие молекулярные механизмы. Кроме того, наличие каких-либо двигательных аппаратов должно сочетаться и структурно связываться с существованием опорных, каркасных или скелетных внутриклеточных образований. Поэтому можно говорить об опорно-двигательной системе клеток. К собственно двигательным компонентам клеток относятся различные микрофиламенты и белки, ассоциированные с микротрубочками. К опорным или скелетным внутриклеточным структурам относят микрофибрилы и микротрубочки.

Микротрубочки – одни из обязательных компонентов цитоскелета эукариот. Это нитчатые неветвящиеся структуры толщиной 25 нм, состоящие из белков-тубулинов и ассоциированных с ними белков. Тубулины микротрубочек при полимеризации образуют полые трубки, откуда и их название. Длина их может достигать нескольких микрометров; самые длинные микротрубочки встречаются в составе аксонемы хвостов спермиев.

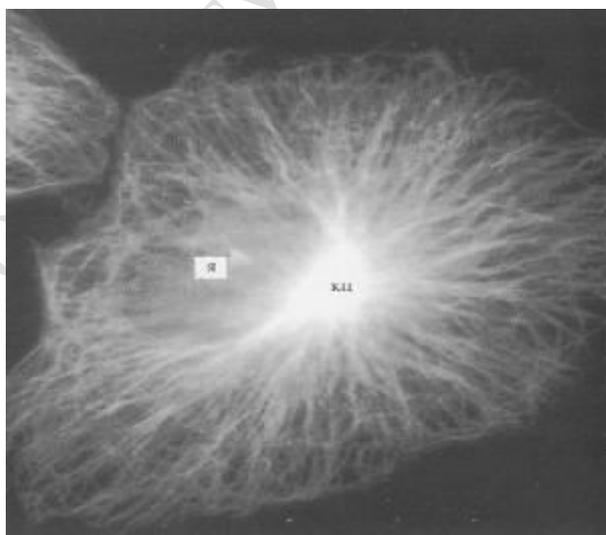


Рисунок 28 – Микротрубочки фибробласта, окрашенные антителами к тубулину: Я – ядро; КЦ – клеточный центр

Микротрубочки обнаруживаются в цитоплазме интерфазных клеток, где они располагаются поодиночке или небольшими рыхлыми пучками, или в виде плотноупакованных микротрубочек в составе центриолей, базальных телец и в ресничках и жгутиках. При делении клеток большая часть микротрубочек клетки входит в состав веретена деления.

В морфологическом отношении микротрубочки представляют собой длинные полые цилиндры с внешним диаметром 25 нм. Стенка микротрубочек состоит из полимеризованных молекул белка тубулина. При полимеризации молекулы тубулина образуют 13 продольных протофиламентов, которые скручиваются в полую трубку. Размер мономера тубулина составляет около 5 нм, равного толщине стенки микротрубочки, в поперечном сечении которой видны 13 глобулярных молекул.

Сами микротрубочки не способны к сокращению, однако они являются обязательными компонентами многих движущихся клеточных структур, таких как реснички и жгутики, как веретено клетки во время митоза, как микротрубочки цитоплазмы, которые обязательны для целого ряда внутриклеточных транспортов, таких как экзоцитоз, движение митохондрий и др.

В целом же роль цитоплазматических микротрубочек может быть сведена к двум функциям: скелетной и двигательной. Скелетная, каркасная, роль заключается в том, что расположение микротрубочек в цитоплазме стабилизирует форму клетки; при растворении микротрубочек клетки, имевшие сложную форму, стремятся приобрести форму шара. Двигательная роль микротрубочек заключается не только в том, что они создают упорядоченную, векторную, систему движения. Микротрубочки цитоплазмы в ассоциации со специфическими ассоциированными моторными белками образуют АТФазные комплексы, способные приводить в движение клеточные компоненты.

Практически во всех эукариотических клетках в гиалоплазме можно видеть длинные неветвящиеся микротрубочки. В больших количествах они обнаруживаются в цитоплазматических отростках нервных клеток, в отростках меланоцитов, амёб и других изменяющих свою форму клетках. Они могут быть выделены сами или же можно выделить их образующие белки: это те же тубулины со всеми их свойствами.

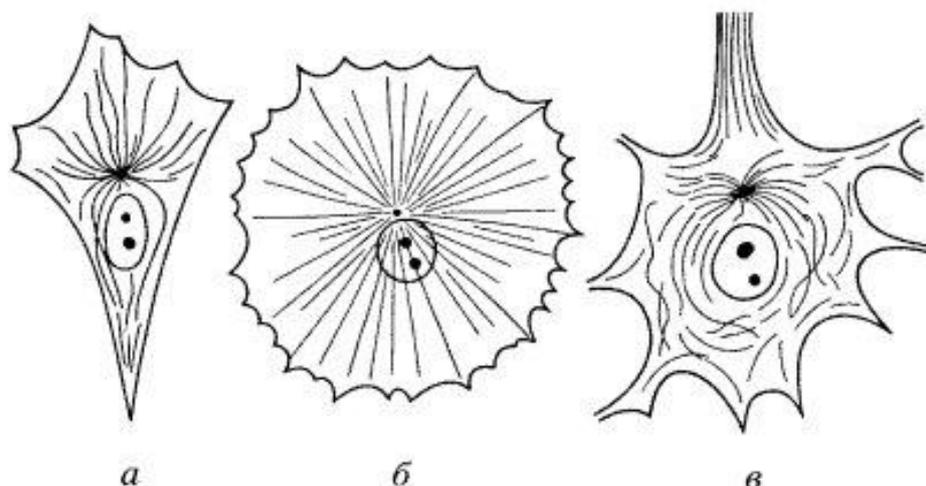


Рисунок 29 – Расположение микротрубочек в цитоплазме фибробласта (а), меланоцита (б) и нейрона (в)

Полимеризация и рост цитоплазматических микротрубочек в основном в клетках животных организмов связан с активностью органеллы – клеточного центра.

Микрофиламенты представляют собой очень тонкие и длинные нитевидные белковые структуры, встречающиеся во всей цитоплазме. Под плазматической мембраной микрофиламенты образуют сплошное сплетение, формируя цитоскелет. Вся эта структура очень лабильна. Под влиянием различных воздействий (большое значение имеет концентрация кальция) микрофиламенты распадаются на отдельные фрагменты и вновь собираются. Так как микрофиламенты являются сократимыми элементами цитоскелета, то участвуют в изменении формы клетки, во внутриклеточных перемещениях органелл, расхождении хромосом при делении клетки.

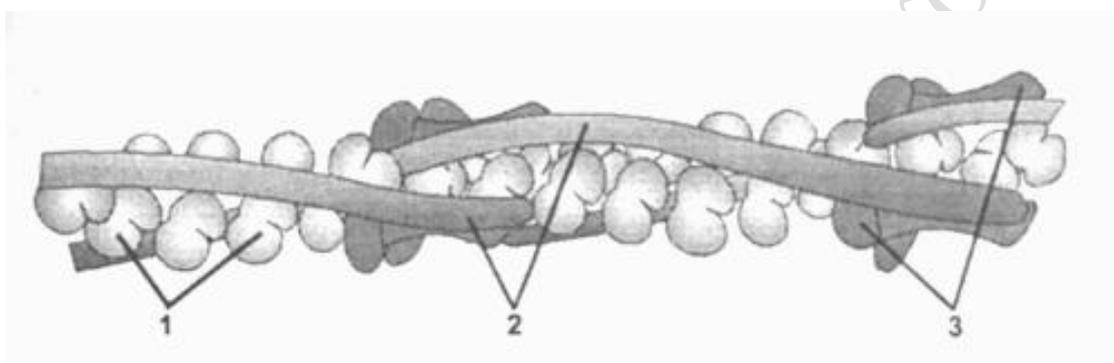


Рисунок 30 – Актиновый микрофиламент: 1 – актин, 2 – тропомиозин, 3 – тропонины

Кроме этого микрофиламенты выполняют следующие функции: ответственны за перемещение хлоропластов, которые могут изменять свое положение в зависимости от освещения; клеточных ядер; пузырьков; участвуют: в фагоцитозе (но, не в пино- или экзоцитозе); в образовании перетяжки при клеточном делении (здесь действует кольцо из пучков микрофиламентов, опоясывающих клетку); в движении хроматид и хромосом при делении ядра.

Внутриклеточное движение возникает при взаимодействии микрофиламентов из актина (актиновых нитей) с миозином. Микрофиламенты встречаются во всех клетках эукариот. Особенно они обильны в высокоспециализированных мышечных волокнах и клетках, выполняющих функции сокращения мышц. Микрофиламенты входят также в состав специальных клеточных компонентов, таких как микроворсинки, ленточные соединения эпителиальных клеток, в состав стереоцилий чувствительных клеток. Микрофиламенты образуют пучки в цитоплазме подвижных клеток животных и слой под плазматической мембраной – кортикальный слой. У многих растительных клеток и клеток низших грибов они располагаются в слоях движущейся цитоплазмы.

Химический состав микрофиламентов. В состав микрофиламентов входит в основном белок актин. Но кроме него входят миозин, актинин и др.

Актин – глобулярный белок, он составляет 5-15 % всего клеточного белка и является важнейшим белком эукариотических клеток. Глобулярный актин (гамма-актин) полимеризуется в актиновые филаменты (F-актин), состоящие из двух закрученных друг около друга спиралей (диаметр - около 6 нм, длина – несколько мкм). Актин образует трехмерную сеть из большого числа нитей или пучки не менее чем из 20 нитей. В клетке существует обратимое равновесие: гамма-актин - F-актин - пучки F-актина.

Это неоднородный белок, в различных клетках могут быть разные его варианты или изоформы, каждая из которых кодируется своим геном. Так, у млекопитающих есть шесть различных актинов: один в скелетных мышцах, один в сердечной мышце, два типа в гладких мышцах (один из них в сосудах) и два немышечных цитоплазматических актина являются универсальным компонентом любых клеток млекопитающих. Все эти изоформы актина очень сходны по аминокислотным последовательностям, вариантными в них являются концевые участки, которые определяют скорость полимеризации, но не влияют на сокращение. Такое сходство актинов, несмотря на некоторые отличия, определяет их общие свойства. Актин имеет молекулярную массу около 42 тыс. и в мономерной форме имеет вид глобулы (G-актин), содержащей в своем составе молекулу АТФ. При его полимеризации образуется тонкая фибрилла (F-актин) толщиной 8 нм, представляющая собой пологую спиральную ленту. Актиновые микрофиламенты полярны по своим свойствам. При достаточной концентрации G-актин начинает самопроизвольно полимеризоваться. При такой спонтанной полимеризации актина на образовавшейся нити микрофиламента один из ее концов быстро связывается с G-актином (плюс-конец микрофиламента) и поэтому растет быстрее, чем противоположный (минус-конец). Если концентрация G-актина будет недостаточной, то образовавшиеся фибриллы F-актина начинают деполимеризоваться. В растворах, содержащих так называемую критическую концентрацию G-актина, будет устанавливаться динамическое равновесие между полимеризацией и деполимеризацией, в результате чего фибрилла F-актина будет иметь постоянную длину. Из этого следует, что актиновые микрофиламенты представляют собой очень динамичные структуры, которые могут возникать и расти или же, наоборот, разбираться и исчезать в зависимости от наличия глобулярного актина. На растущем конце нити актина встраиваются мономеры, содержащие АТФ. По мере нарастания полимера происходит гидролиз АТФ, и мономеры остаются связанными с АДФ. Молекулы актина, соединенные с АТФ, прочнее взаимодействуют друг с другом, чем мономеры, связанные с АДФ.

В клетках такая, казалось бы, неустойчивая фибриллярная система стабилизируется массой специфических белков, ассоциирующих с F-актином. Так, белок тропомиозин, взаимодействуя с микрофиламентами, придает им необходимую жесткость. Целый ряд белков, например филамин и α -актинин, образует поперечные скрепки между нитями F-актина, что

приводит к образованию сложной трехмерной сети, придающей гелеобразное состояние цитоплазме. Другие дополнительные белки могут связывать филаменты в пучки (фимбрин) и т.д. Кроме того, существуют белки, взаимодействующие с концами микрофиламентов, предотвращая их разборку, они стабилизируют их. Взаимодействие F-актина со всей этой группой белков регулирует агрегатное состояние микрофиламентов, их рыхлое или, наоборот, тесное расположение, связь их с другими компонентами. Особую роль при взаимодействии с актином играют белки миозинового типа, которые вместе с актином образуют комплекс, способный к сокращению при расщеплении АТФ.

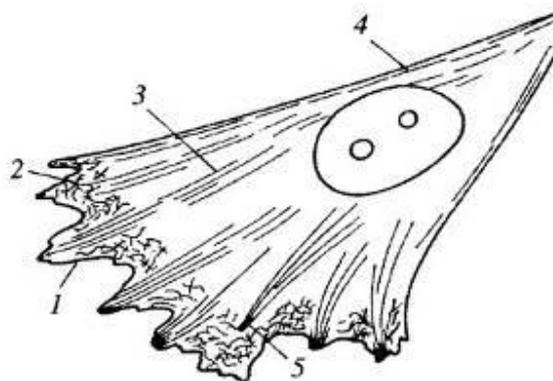


Рисунок 31 – Микрофиламенты поляризованного движущегося фибробласта: 1 – ламеллоподии движущегося края; 2 – сеть актиновых филаментов ламеллы; 3 – пучки микрофиламентов; 4 – микрофиламенты кортикального слоя; 5 – фокальный контакт

Таким образом, микрофиламенты представляют собой фибриллы полимеризованного актина, связанного с многими другими белками. В принципе микрофиламенты во всех немышечных клетках могут осуществлять по крайней мере два ряда функций: быть частью сократительного аппарата, взаимодействуя с моторными белками (миозин), или участвовать в формировании скелетных структур, способных к собственному движению за счет процессов полимеризации и деполимеризации актина.

В клетках такая, казалось бы, неустойчивая фибриллярная система стабилизируется массой специфических белков, ассоциирующих с F-актином. Так, белок тропомиозин, взаимодействуя с микрофиламентами, придает им необходимую жесткость. Целый ряд белков, например филамин и α -актинин, образует поперечные скрепки между нитями F-актина, что приводит к образованию сложной трехмерной сети, придающей гелеобразное состояние цитоплазме. Другие дополнительные белки могут связывать филаменты в пучки (фимбрин) и т.д. Кроме того, существуют белки, взаимодействующие с концами микрофиламентов, предотвращая их разборку, они стабилизируют их. Взаимодействие F-актина со всей этой

группой белков регулирует агрегатное состояние микрофиламентов, их рыхлое или, наоборот, тесное расположение, связь их с другими компонентами. Особую роль при взаимодействии с актином играют белки миозинового типа, которые вместе с актином образуют комплекс, способный к сокращению при расщеплении АТФ.

Особенно много сведений о цитоскелете и о микрофиламентах получено при изучении фибробластов в культуре ткани, обладающих способностью к амебоидному движению. Эти клетки не имеют ответственных за движение постоянных фибриллярных структур, их фибриллярный аппарат все время находится в реорганизации: часть фибриллярных элементов разбирается в одних участках клетки и новообразуется в других. Обычно ползущий по поверхности субстрата фибробласт поляризован: у него есть движущийся конец и «хвостовой» отдел (рисунок 32 и 33).

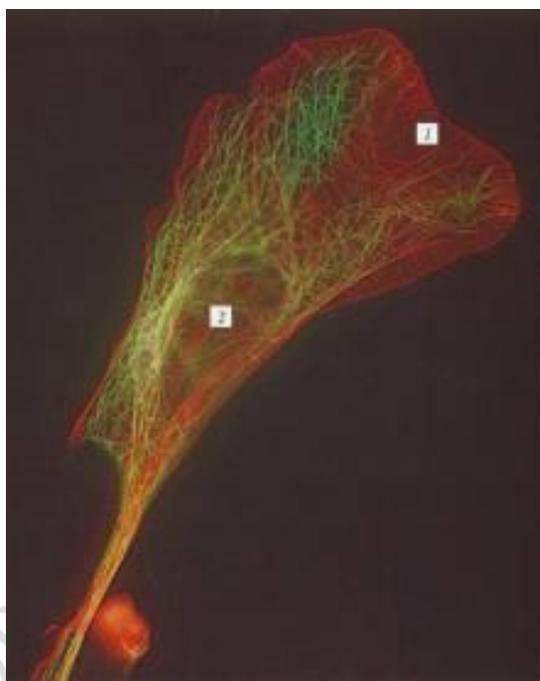


Рисунок 32 – Поляризованный движущийся фибробласт (И.С. Григорьева)

На движущемся конце, который часто более распластан по субстрату, чем боковые и хвостовые участки фибробласта, постоянно возникают и убираются тонкие нитевидные или пластинчатые выросты – ламеллоподии. Это – ведущий край клетки (ламеллоплазма), который и обеспечивает движение фибробласта вперед. В таком движущемся фибробласте с помощью антител можно узнать места расположения актина. Он будет распределяться по трем основным частям клетки: в виде тонкого слоя он располагается по всему периметру клетки под плазматической мембраной. Это кортикальный слой. Обильно актин выявляется в выростах цитоплазмы ведущего края клетки и в пучках актиновых филаментов, отходящих от ведущего края вглубь клетки (рисунок 7.6).

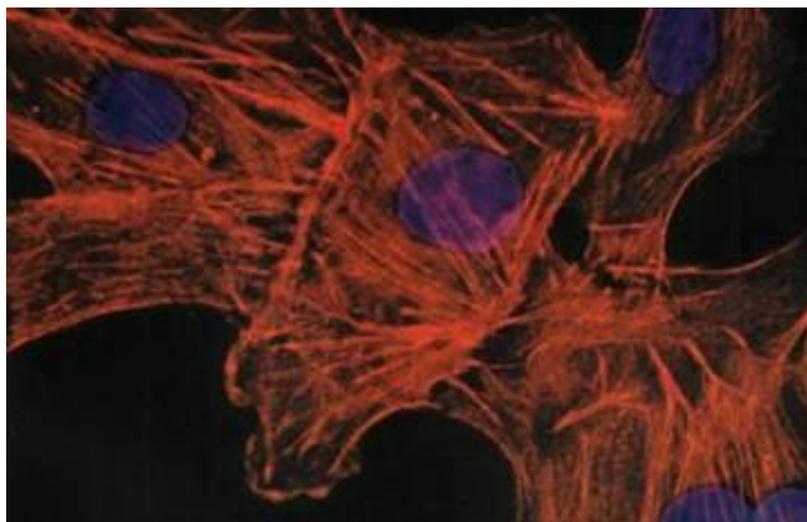


Рисунок 33 – Пучки актиновых микрофиламентов в клетках культуры ткани, окрашенных флуоресцирующими антителами (А.В. Буракова)

Миозин в эукариотических клетках содержится в меньшем количестве (0,3-1,5 % клеточного белка), чем актин. Нитевидная молекула миозина (молекулярная масса более 450 000, длина 150 нм) состоит из двух больших и нескольких малых субъединиц, образующих длинную двойную спираль. Один конец этой спирали несет две головки. Конец с головками катализирует расщепление АТФ (миозиновая АТФаза) и может специфически связываться с актином. Актин активирует АТФазу. При расщеплении АТФ освобождается энергия, необходимая для внутриклеточных движений.

Центриоли, клеточный центр, веретено деления.

Основу строения *центриолей* составляют расположенные по окружности девять триплетов микротрубочек, образующие полый цилиндр шириной 0,15 мкм и длиной 0,3-0,5 мкм. Первая микротрубочка триплета состоит из 13 глобулярных субъединиц. Вторая и третья содержат по 11 субъединиц. Каждый триплет располагается к радиусу цилиндра под углом 40°.

От микротрубочки отходят «ручки» – нити из белка динеина, одна из которых (внешняя) направлена к микротрубочке соседнего триплета, а другая (внутренняя) – к центру цилиндра, где находится *центральная «втулка»* и 9 *спиц*, направленных по одной к микротрубочке каждого из триплетов. Такие структуры внутри центриоли расположены на ее проксимальном конце. На дистальном конце центриоли внутри ее таких структур нет. Снаружи центриоль окружена *аморфным компонентом*.

Центриоли дают начало *базальному тельцу*, которое имеет аналогичное строение. Главная функция базального тельца – образование реснички (жгутика). Базальные тельца, прикрепляясь к мембране клетки, определяют местоположение ресничек, от их микротрубочек берут начало аксономы ресничек. Биохимический состав центриолей и базальных телец не вполне

ясен. Они не содержат ДНК, имеют немного РНК и различные белки (включая тубулин).

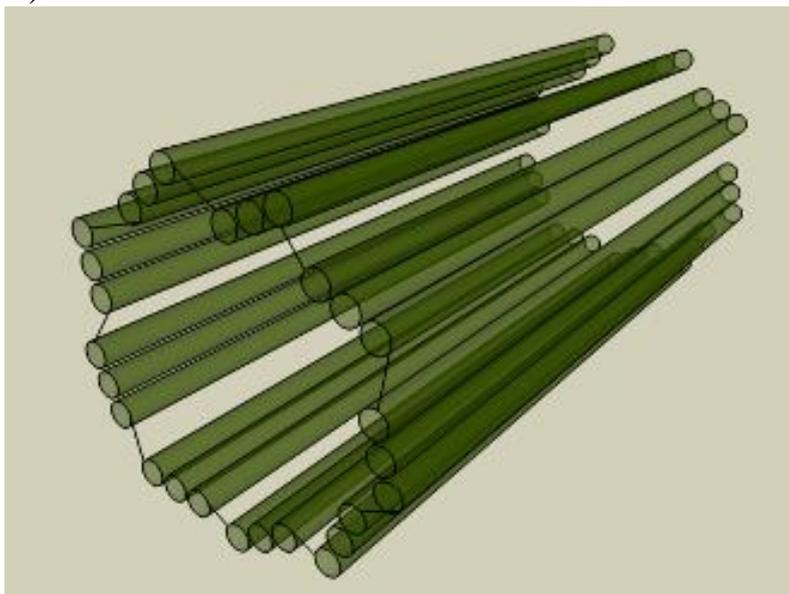


Рисунок 34 – Центриоли

Центриоли составляют основу *клеточного центра*: центриоли обычно в паре – *диплосома*, окружены *зоной* более светлой *цитоплазмы*, от которой отходят радиально тонкие фибриллы – *центросфера*.

Диплосома состоит из *материнской* и *дочерней центриолей*, расположенных перпендикулярно друг к другу. На материнской центриоли находятся:

- *сателлиты*, состоящие из *ножки*, расположенной на стенке центриоли, и *головки* заканчивающейся на этой ножке;
- *фокусы схождения микротрубочек* – плотные мелкие тельца, к которым подходят одна или несколько микротрубочек; находятся рядом с диплосомой, но не связаны с ней структурно.

Центриоли характерны и обязательны для клеток животных, их нет у высших растений, у низших грибов и некоторых простейших.

Предполагают, что центриоли осуществляют координацию поведения всей клетки, в особенности ее цитоскелета.

Веретено деления – динамичная структура, которая образуется в митозе и мейозе для обеспечения сегрегации хромосом и деления клетки. Типичное веретено является биполярным – между двумя полюсами образуется веретенообразная система микротрубочек. Микротрубочки веретена присоединяются к кинетохорам хроматид в области центромер и обеспечивают движение хромосом по направлению к полюсам.

Веретено образуют три основных структурных элемента: микротрубочки, полюса деления и хромосомы. В организации полюсов деления у животных участвуют центросомы, содержащие центриоли. У растений, а также в ооцитах некоторых животных центросомы отсутствуют, и образуется ацентросомальное веретено с широкими полюсами. Важную

роль в формировании веретена играют моторные белки, относящиеся к семействам динеинов и кинезинов.

Полноценное веретено деления образуется на стадии прометафазы после разрушения ядерной мембраны, когда цитоплазматические микротрубочки и центросомы (у животных) получают доступ к хромосомам и другим компонентам веретена. Исключение составляет веретено деления почкующихся дрожжей, которое формируется внутри ядра. Веретено деления вместе с центрами сборки микротрубочек образует митотический аппарат.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие молекулярные механизмы лежат в основе двигательных реакций? 2. Какие компоненты цитоскелета эукариот являются обязательными? 3. В состав чего при делении клеток входят микротрубочки? 4. Какие функции выполняют микрофиламенты? 5. В клетках про- или эукариот встречаются микрофиламенты? 6. Какой основной белок входит в состав микрофиламентов? 7. Что является основой строения центриолей? 8. Какая главная функция базального тельца? 9. Какие структуры внутри центриоли расположены на ее проксимальном конце? 10. Для каких клеток характерны и обязательны центриоли? 11. Какие три основных структурных элемента образует веретено деления? 12. Какие функции выполняет веретено деления?

ЛЕКЦИЯ 8 РИБОСОМЫ

1. Химический состав и строение рибосом.
2. Этапы биосинтеза белка.

Химический состав и строение рибосом.

Одним из основополагающих достижений биологии и в развитии представлений о биосинтезе белка было утверждение о том, что решающая роль в осуществлении этого процесса принадлежит нуклеиновым кислотам. Это произошло уже в начале 40-х гг. XX в. Процесс биосинтеза белка осуществляется при участии белок-синтезирующих частиц клетки – рибосом. Впервые рибосомы были обнаружены с помощью электронного микроскопа (их называли плотными частицами, гранулами Палада, малыми гранулярными частицами). Затем удалось выделить их биохимическими методами и показать в них наличие РНК. Состав оснований рибосомальной РНК существенно отличался от состава оснований ДНК. Доказано, что основной функцией рибосом является трансляция.

Внутри интерфазных ядер имеются ядрышки. Они были обнаружены Фонтана в 1774 г. Ядрышки – это наиболее плотные структуры в ядре. Они обнаружены почти во всех ядрах клеток эукариот. В 1930 г. показано, что возникновение ядрышек связано с определенными зонами на ядрышкообразующих хромосомах – ядрышковых организаторах.

Основной компонент ядрышка – белок (70–80 % от сухой массы), который и определяет высокую их плотность. В 1940 г. обнаружено, что ядрышки содержат РНК. Показано наличие в ядрышке ДНК. Далее было открыто тот факт, что «ядрышковый организатор» является вместилищем генов рибосомных РНК.

Рибосомы на электронных фотографиях выглядят округлыми частицами диаметром 20–30 нм. Рибосомы присутствуют и в прокариотных, и эукариотных клетках. Они представлены в клетке огромным числом. За клеточный цикл их образуется 1107 штук.

В клетках существуют две разновидности рибосом:

- рибосомы собственно цитоплазмы;
- рибосомы, локализованные в митохондриях и хлоропластах.

Рибосомы прокариот имеют коэффициент седиментации 70S. В цитоплазме эукариотных клеток локализованы 80S рибосомы, в хлоропластах – 70S рибосомы, рибосомы митохондрий разных групп эукариот значительно различаются по коэффициенту седиментации, так у грибов и эвгленовых – 70–74S, у высших животных – 55–60S, у высших растений – 78–80S. Размер прокариотной рибосомы составляет 20.17.17 нм, эукариотной рибосомы – 25.20.20 нм.

Каждая рибосома состоит из двух нуклеопротеидных субъединиц неравных размеров, формы и химического строения. Считалось,

что обе субчастицы имеют округлую форму. Сейчас показано, что их конфигурация сложна (рисунок 35).

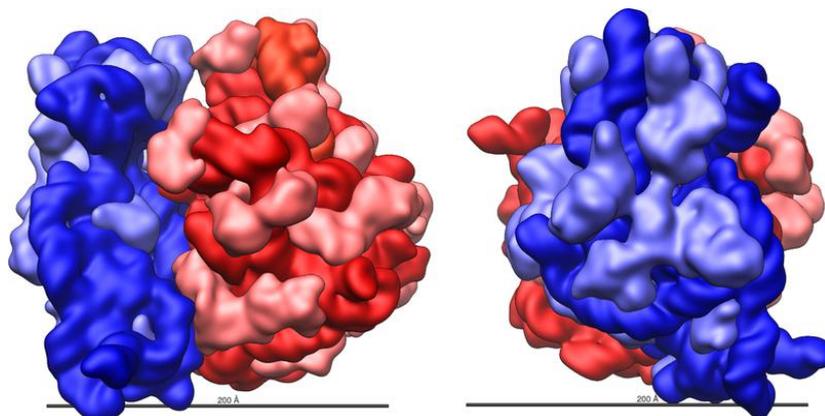


Рисунок 35 – Модель рибосомы *Escherichia coli*. Красным цветом выделена большая субъединица, синим — малая субъединица. Более светлым оттенком показаны рибосомные белки, более темным – рРНК

В малой субчастице все белки, входящие в ее состав, располагаются на поверхности и распределены более или менее равномерно; в большой субъединице многие белки, имеющие антигенные детерминаторы, сосредоточены в области канавки там, где обе субчастицы контактируют между собой.

Рибосомы, выделенные из разных источников, различаются между собой. Например, по количеству белка митохондриальные рибосомы превосходят рибосомы прокариот и цитоплазматические рибосомы. Значительные различия существуют и в качественном составе рибосомальных белков. Значительные различия между рибосомами установлены и при сопоставлении их РНК. Рибосомальные РНК митохондрий не гомологичны ни цитоплазматическим РНК, ни РНК рибосом прокариот. Вторичная структура РНК у митохондриальных рибосом менее стабильна, чем у прокариот и цитоплазматических рибосом эукариот. В РНК митохондриальных рибосом значительно меньше спиральных участков, структура, образованная ею, менее компактна и более рыхлая. тРНК митохондрий присущи своеобразные черты: они отличаются от цитоплазматических тРНК и тРНК прокариот по последовательности оснований, по содержанию Г-Ц пар, по характеру посттранскрипционных изменений, по вторичной структуре, по содержанию «минорных» оснований. иРНК митохондрий включает большее количество полиадениловых остатков, это характерно для иРНК эукариот, но не прокариот.

Структурная организация рибосом всех названных групп принципиально одинакова. Рибосома состоит из двух субъединиц: большой и малой. У рибосом 70S прокариот эти субъединицы имеют коэффициенты седиментации 50S и 30S, у рибосом 80S эукариот эти субъединицы имеют коэффициенты седиментации 60S и 40S. В нативном виде не все субчастицы

объединяются в целые рибосомы, в клетке существует динамическое равновесие между целыми и диссоциированными на субчастицы. Нетранслирующие, неработающие рибосомы постоянно обмениваются субчастицами. Непосредственная сборка рибосом идет лишь в момент работы. Динамическое равновесие между целыми рибосомами и их субчастицами можно сдвигать вправо или влево, изменяя содержание магния в растворе.

Структура и внешний вид рибосом зависят от наличия и концентрации магния. Практически вся РНК рибосом присутствует в виде Mg-соли. Если снижать количество магния, то происходит диссоциация рибосом на субчастицы. Рибосомы 70S и 80S различаются по стабильности: 70S начинают диссоциировать раньше, чем 80S. Субчастицы рибосом состоят из РНК и белка. РНК имеет V-образную или Y-образную форму, слагает каркас, к которому крепятся белки, создавая плотно упакованный рибонуклеопротеид (РНП). При снижении концентрации магния может происходить изменение конформации РНК и разворачивание тьяжа. В субчастице 45S скачком изменяется укладка РНП и возникает более рыхлая структура, коэффициент седиментации которой равен 35S, затем осуществляется скачкообразный переход в состояние 22S, далее наблюдается уже плавное разворачивание тьяжа до полностью расправленной нити РНП с коэффициентом седиментации 5S. В состав цитоплазматических рибосом эукариотных клеток входят четыре молекулы РНК с коэффициентами седиментации: 28S, 18S, 5,8S и 5S; в рибосомах прокариотных клеток – три молекулы РНК: 23S, 16S и 5S.

В состав малой субъединицы входит по одной молекуле РНК, а в состав большой – две у клеток прокариот, три у клеток эукариот. Для образования рибосом необходимо наличие всех типов рибосомных РНК и наличие всех рибосомных белков. rРНК и рибосомальные белки. Молекулы rРНК в рибосомах имеют участки сдвоенных спиралей – шпильки. Это короткие двуспиральные участки молекулы, образованы комплементарно связанными нуклеотидами. Около 2/3 нуклеотидов РНК организовано в шпильки. Остальная часть молекулы представлена однотожевыми, «аморфными» участками, где сосредоточены пуриновые основания.

С «аморфными» участками, в основном, и связаны белки рибосом. Локализация белков в РНП задается последовательностью расположения нуклеотидов в РНК. Белки РНП связаны кооперативно. Белковый состав рибосом очень гетерогенен. Молекулярный вес рибосомальных белков варьирует от 5000–7000 до 50000–70000. Число белковых молекул в рибосомах эукариот составляет около 100, прокариот – около 50. Белки большой и малой субъединиц различаются по аминокислотному составу и молекулярному весу. Большая часть рибосомальных белков имеет основной характер, для многих из них установлена первичная структура.

Структурные превращения рибосом. Белки рибосом могут самопроизвольно собираться с rРНК в функционирующую рибосому, т.е. способны «узнавать» свое место в субъединицах. Этому способствует rРНК,

исполняющая структурную роль при сборке субъединиц наряду с другими функциями, в том числе узнавания мРНК и тРНК.

При укладке тРНК в субъединицах рибосом образуются белковые активные центры. На малой субчастице в месте ее контакта с большой находится иРНК-связывающий участок, на малой субчастице имеется еще один активный центр – участок, удерживающий аминоксил-тРНК. На большой субчастице располагается участок, удерживающий аминоксил-тРНК после ее переброса на большую субчастицу, и пептидил-тРНК связывающий участок. Внутри этих участков выделяют еще один, частично перекрывающийся с ними, – пептидилтрансферазный центр, который катализирует образование пептидных связей.

Полисомы. Во время синтеза белка одну молекулу мРНК могут транслировать несколько рибосом. Рибосомы, связанные с одной молекулой мРНК, образуют полирибосому (полисому). Полисомы могут находиться в свободном состоянии в цитоплазме. Они могут быть связаны с мембранами шероховатой ЭПС или с наружной мембраной ядерной оболочки. Размер полисомы определяется длиной молекулы мРНК. Для животных клеток показано, что с мембраной контактирует непосредственно большая субъединица. Воздействие на растение неблагоприятных факторов внешней среды вызывает разрушение полисом.

Этапы биосинтеза белка.

Функционирование рибосом. Синтез белка, осуществляемый рибосомами, тесно связан с деятельностью ядра (синтез мРНК, тРНК, 5S РНК); ядрышка (синтез рРНК, сборка субъединиц рибосом); цитоплазмы (синтез белкарибосом, системы активации аминокислот, сборка рибосом); митохондрий и хлоропластов (синтез АТФ).

Для синтеза белка необходим выход в цитоплазму из ядра:

– молекулы мРНК, несущей информацию о последовательности аминокислот в будущей полипептидной цепи в форме кода из различных кодонов нуклеотидов – А, Г, У;

– субъединиц рибосом;

– тРНК, специфических для аминокислот, содержащих антикодоны, которые комплементарны к соответствующим кодонам мРНК.

В цитоплазме тРНК участвует в процессе активации аминокислот в присутствии АТФ с помощью аминоксил-тРНК-синтетаз. Синтетазы высокоспецифичны по отношению к соответствующим тРНК и аминокислотам. Образовавшаяся аминоксил-тРНК содержит эфирную связь, энергия которой используется при синтезе пептидной связи. Синтез полипептидной цепи в рибосомах происходит в процессе трансляции.

Этапы трансляции:

1. Инициация.
2. Элонгация.
3. Терминация.
4. Освобождение.

Инициация синтеза белка включает узнавание белками малой субъединицы участка инициации в молекуле мРНК и образование комплекса 40S-мРНК. Этот же участок мРНК с последовательностью оснований АУГ или ГУГ у 5'-конца молекулы узнает специальная инициаторная метионил-тРНК, которая присоединяется к комплексу 40S-мРНК. Соединение требует участия не менее пяти белковых факторов инициации и ГТФ. Комплекс 40S-мРНК-мет.-тРНК-факторы инициации присоединяет 60S субчастицу, факторы инициации освобождаются с затратой ГТФ.

Элонгация. Здесь важную роль играют два участка в большой субъединице рибосом: пептидильный (П) и аминокцильный (А). В П-участке прикрепляется инициаторная мет.-тРНК, в А-участке – новая аминокцил-тРНК, антикодон которой соответствует очередному кодону мРНК в А-участке. Между карбоксильной группой метионина или концевой аминокислотой уже начавшей возникать пептидной цепи и свободной аминокцильной группой новой аминокислоты, принесенной тРНК, образуется пептидная связь за счет энергии гидролиза эфирной связи у комплекса в П-участке с помощью пептидил-трансферазы 60S-субъединицы. Пептидная цепь, оказавшаяся в А-участке, перемещается в П-участок при перемещении большой единицы на один кодон в направлении от 5'-конца к 3'-концу мРНК. При этом уходит деацилированная тРНК из П-участка. Освобождается А-участок. Процесс повторяется. Реакции осуществляются с участием факторов элонгации, ГТФ, ионов К и Mg. Синтез пептида заканчивается, когда терминаторный участок мРНК достигает А-участка в транслирующей рибосоме. Терминаторный участок может иметь несколько сигнальных последовательностей.

Освобождение. Участвует белковый фактор освобождения, происходит отщепление белковой цепи от последней тРНК в П-участке и освобождение РНК. Освободившаяся рибосома диссоциирует на субъединицы при участии одного из факторов инициации. Малая субъединица может соединяться с новой молекулой мРНК, произойдет сборка рибосомы и полисомы, которая после окончания процесса трансляции вновь диссоциирует на субъединицы. Эти обратимые превращения рибосом получили название рибосомального цикла. Таким образом, все белоксинтезирующие системы, в частности, рибосомы, имеют сходную структурно-биохимическую организацию. Однако существует и большое количество модификаций как в пределах одной клетки, так и между разными клетками.

Синтез рибосом. Ядрышко – это источник рибосом. Количество ядрышек в клетках от 1 до 5. Количество в клетках их не постоянно, например, в половых клетках количество ядрышек может достигать несколько сотен, среди растительных объектов число ядрышек может доходить до 100. Увеличение числа ядрышек называется амплификацией ядрышек. Число ядрышек зависит от «ядрышковых организаторов», которые локализованы во вторичных перетяжках хромосом. Чем больше число «ядрышковых организаторов», тем больше ядрышек. Число ядрышек увеличивается согласно плоидности ядра. Показано, что количество ядрышек

несколько меньше числа «ядрышковых организаторов». Это связано с тем, что при образовании ядрышек «ядрышковые организаторы» могут сливаться. Доказано, что «ядрышковые организаторы» представляют полицистронные участки. Они содержат множество одинаковых генов (полиизогенные участки), т.е. рибосомные гены собраны в группы (кластеры).

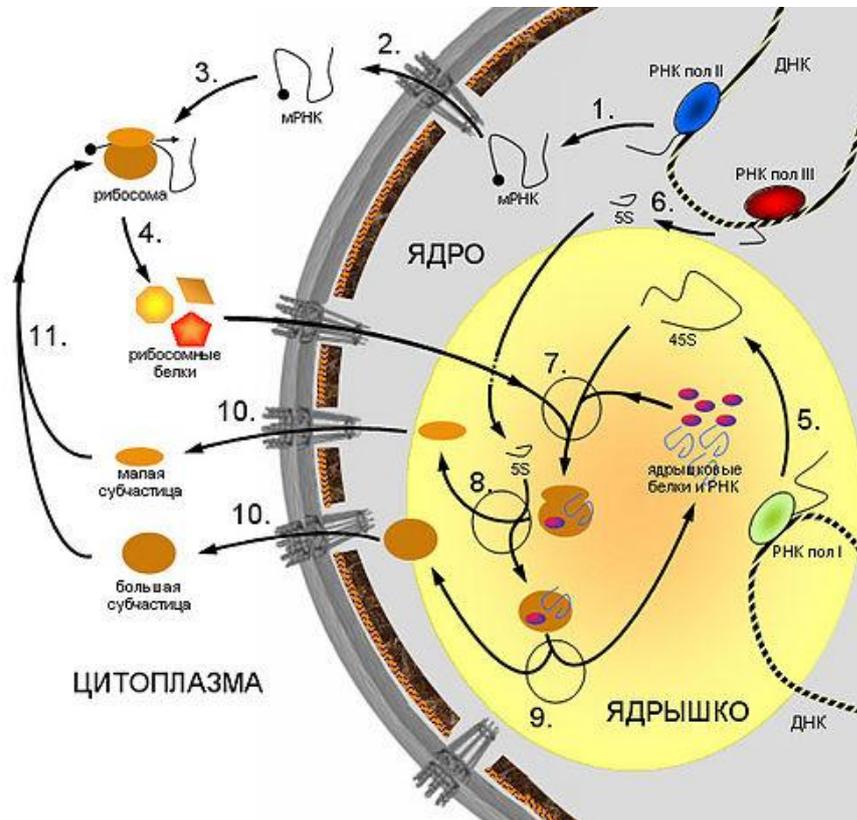


Рисунок 36 – Схема синтеза рибосом в клетках эукариот.

1. Синтез мРНК рибосомных белков РНК полимеразой II.
2. Экспорт мРНК из ядра.
3. Узнавание мРНК рибосомой и 4. синтез рибосомных белков.
5. Синтез предшественника рРНК (45S – предшественник) РНК полимеразой I.
6. Синтез 5S рРНК РНК полимеразой III.
7. Сборка большой рибонуклеопротеидной частицы, включающей 45S-предшественник, импортированные из цитоплазмы рибосомные белки, а также специальные ядрышковые белки и РНК, принимающие участие в созревании рибосомных субчастиц.
8. Присоединение 5S рРНК, нарезание предшественника и отделение малой рибосомной субчастицы.
9. Дозревание большой субчастицы, высвобождение ядрышковых белков и РНК.
10. Выход рибосомных субчастиц из ядра.
11. Вовлечение их в трансляцию.

В ядрах встречаются ядрышки, не связанные с ядрышковыми организаторами. В целях обеспечения продукции большего количества рибосом происходит дополнительная репликация генов гРНК. Их копии могут либо включаться в состав хромосом, либо становиться свободными. Эти ядрышки называют *амплифицированными*. Необходимы для синтеза большого количества запасных продуктов.

В структуре ядрышка различают:

- глобулярный центр;
- фибриллярный центр;
- плотный фибриллярный компонент (ПФК);
- хроматин;
- белковый сетчатый матрикс.

На поверхности фибриллярного центра происходит активация транскрипционных единиц – связывание с факторами транскрипции и РНК-полимеразой I, которая начинает считывать первичный транскрипт гРНК. По мере прохождения первой РНК-полимеразы на освобождающийся участок транскрипционной единицы садится следующая РНК-полимераза и начинается синтез новой гРНК. На одном г-гене могут находиться до сотни РНК-полимераз I. От них отходят транскрипты разной степени завершенности.

Конечный продукт – пре-гРНК или 45S гРНК. Растущие цепи гРНК одеваются рибосомными белками, поступающими в ядро из цитоплазмы. Образуются цепи РНП – предшественников. Вокруг фибриллярного центра образуется зона ФПК. Конечный продукт синтеза – РНП тяж, имеющий константу седиментации около 80S и содержащий одну молекулу 45S гРНК. После отделения 45S гРНК в терминальной точке транскрипционной единицы происходит расщепление 45S гРНК (*процессинг*). Образуются 40S и 60S субчастицы. Синтез малых субчастиц происходит за 30 мин, больших – за 60 мин. В ядрышке 60S субъединица связывается с 5S гРНК, которая синтезируется вне ядрышка. Рибосомные субъединицы выходят из ядра в цитоплазму. Связываются с дополнительными белками. 40S субъединица первоначально связывается с иРНК, а затем с 60S субчастицей. Образуется 80S рибосома.

Вопросы для самоконтроля

1. Какая основная функция рибосом?
2. Что является основным компонентом ядрышка?
3. В каких клетках присутствуют рибосомы?
4. Какие существуют разновидности рибосом?
5. Какой коэффициент седиментации имеют рибосомы прокариот?
6. В чем отличие рибосом, выделенных из разных источников?
7. От чего зависит структура и внешний вид рибосом?
8. Каков молекулярный вес рибосомальных белков?
9. Что образуется при укладке тяжа РНП в субъединицах рибосом?
10. Как называются рибосомы, связанные с одной молекулой мРНК?
11. Выход чего необходим в цитоплазму из ядра для синтеза белка?
12. В чем сущность каждого этапа трансляции?
13. Что представляют собой ядрышковые организаторы?
14. Какие ядрышки называют амплифицированными?
15. Что происходит на поверхности фибриллярного центра?

ЛЕКЦИЯ 9

ОРГАНОИДЫ СПЕЦИАЛЬНОГО НАЗНАЧЕНИЯ

1. Реснички, жгутики, базальные тельца эукариот: строение, функции.
2. Реснички, жгутики прокариот.
3. Механизм движения ресничек и жгутиков.

Реснички, жгутики, базальные тельца эукариот: строение, функции.

Органоиды специального назначения: жгутики, реснички, базальные тельца, обеспечивают двигательную функцию клетки. Клетки, имеющие реснички или жгутики, обладают способностью двигаться, будучи в свободном состоянии, или перемещать жидкости в случае, если клетки неподвижны. Свободноживущие одноклеточные организмы, снабженные одним или несколькими жгутиками, обычно движутся тем концом вперед, который несет жгутики. У спермиев некоторых животных: жгутик, располагаясь сзади, толкает тело клетки вперед. Скорость движения клеток за счет работы жгутиков может достигать очень большой величины (до 5 мм / мин).

Множественные реснички обеспечивают движение свободноживущих клеток, таких как инфузории или некоторые жгутиконосцы. Реснички эпителиальных клеток многих беспозвоночных и позвоночных животных обеспечивают поток жидкостей вдоль поверхности таких клеток. Число ресничек на клетку может достигать 300 в эпителии трахеи; у инфузории туфельки на клетку приходится 10-14 тыс. рядами расположенных ресничек.

В образовании аппарата движения клетки принимают участие в G₀-стадии центриоли. Различают две группы: кинетоцилии, характерные для специальных эпителиев: ресничный эпителий трахеи, яйцеводов, или свободно плавающих клеток - сперматозоиды, простейшие. И первичные реснички, встречающиеся во многих клетках, не обладающих способностью к движению.

Жгутики и реснички эукариот устроены сходным образом. Жгутики заметно длиннее ресничек, их длина 150 мкм и более. Количество жгутиков на клетку обычно невелико: 1..7, редко – несколько десятков или сотен. Количество ресничек, как правило, значительно больше: до 10...15 тысяч, реже несколько сотен.

Жгутик и ресничка - представляет собой тонкий цилиндрический вырост цитоплазмы с постоянным диаметром 300 нм. Этот вырост от основания до самой его верхушки покрыт плазматической мембраной. Внутри выроста расположена аксонема, сложная структура, состоящая в основном из микротрубочек. Нижняя, проксимальная часть жгутика и реснички - базальное тельце, погружена в цитоплазму. Диаметры аксонемы и базального тельца одинаковы (около 200 нм).

Аксонема в своем составе имеет девять дублетов микротрубочек, образующих внешнюю стенку цилиндра аксонемы. Дублеты микротрубочек слегка повернуты (около 100°) по отношению к радиусу аксонемы.

В центре аксонемы располагается пара центральных микротрубочек. В целом систему микротрубочек реснички описывают как $(9 \times 2) + 2$. В дублетах микротрубочек различают А-микротрубочку, состоящую из 13 субъединиц, и В-микротрубочку, неполную, содержащую 11 субъединиц.

А-микротрубочка несет на себе ручки, которые направлены к В-микротрубочке соседнего дуплета. От А-микротрубочки к центру аксонемы отходит радиальная связка, или спица, оканчивающаяся головкой, присоединяющейся к центральной муфте, имеющей диаметр около 70 нм, окружающей две центральные микротрубочки. Последние лежат отдельно друг от друга на расстоянии около 25 нм. Таким образом, в аксонеме располагается 20 продольных микротрубочек (рисунок 37).

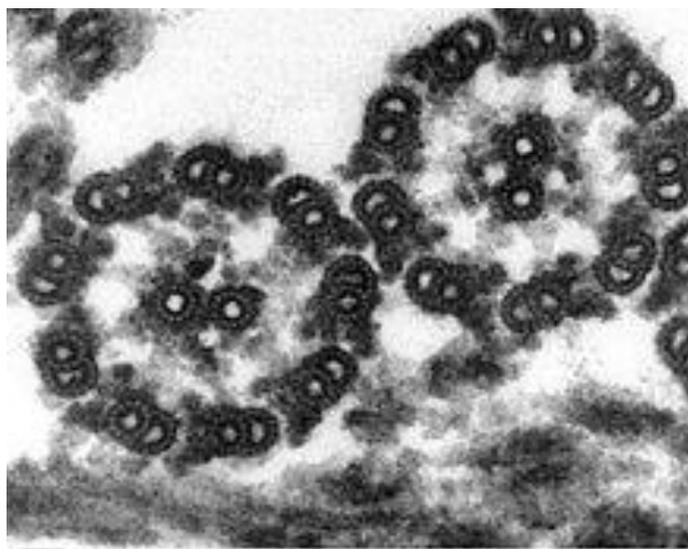


Рисунок 37 - Поперечный срез внеклеточной части жгутика
(электронная микроскопия)

Базальное тельце состоит из 9 триплетов микротрубочек (как и центриоль), имеет ручки, втулку и спицы, расположенные в проксимальной (нижней) ее части. На участке базального тельца, примыкающем к плазматической мембране, есть девять придатков, выступов, идущих от каждого триплета микротрубочек к плазматической мембране и связывающих его с клеточной поверхностью.

Базальное тельце и аксонема структурно связаны друг с другом и составляют единое целое: А- и В-микротрубочки триплетов базального тельца продолжают в А- и В-микротрубочках дуплетов аксонемы. Однако внутренние части аксонемы и базального тельца значительно отличны друг от друга. В зоне перехода базального тела в аксонему наблюдают аморфную поперечную пластинку, которая отделяет эти две части. Центральные микротрубочки аксонемы начинаются от этой пластинки.

Корешковая система — структура, служащая для закрепления базальных телец в клетке. Она представлена: исчерченными корешками

белков центрина и ассамблина и микротрубочками. В некоторой степени, корешковая система отвечает за поддержание формы клетки.

Реснички, жгутики прокариот.

Жгутики прокариот представляют собой длинные отростки, которые отходят от одного (монотрихи) или обоих (амфитрихи) полюсов бактериальной клетки либо распределены по всей ее поверхности (перитрихи). Обычная толщина жгутика - 10-20 нм, длина - от 3 до 15 мкм. У некоторых бактерий длина жгутика может на порядок превышать диаметр клетки. Как правило, полярные жгутики более толстые, чем перитрихальные.

Жгутики состоят из трёх субструктур:

- филамент (фибрилла, пропеллер) — полая белковая нить толщиной 10—20 нм и длиной 3—15 мкм, состоящая из флагеллина, субъединицы которого уложены по спирали. Полость внутри используется при синтезе;
- крюк — более толстое, чем филамент (20—45 нм), белковое (не флагеллиновое) образование;
- базальное тело представляет собой систему колец, находящихся в плазматической мембране и клеточной стенке бактерий.

Механизм движения ресничек и жгутиков.

Механизм движения ресничек и жгутиков. К каждой полной микротрубочке периферических пар (дублетов) вдоль всей её длины присоединены «ручки» из двигательного белка динеина. При гидролизе АТФ головки динеина «шагают» по микротрубочке соседнего дублета. Если бы микротрубочки не были закреплены на кинетосоме, это вызвало бы скольжение дублетов друг относительно друга. Такое скольжение наблюдается в эксперименте на ресничках, обработанных трипсином (длина аксонемы при добавлении АТФ увеличивается в результате в 9 раз). В интактной ресничке происходит изгибание дублетов и, в результате, всей реснички. Как правило, реснички совершают удары в одной плоскости. У инфузорий прямой удар (продвигающий клетку вперед) ресничка совершает в выпрямленном состоянии, а возвратный — в изогнутом. Как регулируется согласованное изгибание разных дублетов, неизвестно.

Точный механизм работы базального тела неизвестен. Большинство исследователей полагает, что поступление протона из периплазмы или внешней среды в комплекс микротрубочек вызывает конформационные изменения белков, благодаря электростатическому взаимодействию или прямому контакту и это изменение приводит к повороту MS-кольца, а его дальнейшее движение возвращает исходную конформацию комплексу.

При движении ресничек и жгутиков не происходит уменьшения их длины, поэтому неправильно называть это движение сокращением. Траектория движения ресничек очень разнообразна: движение может быть маятникообразным, крючкообразным, воронкообразным или волнообразным. Умногоресничных клеток (инфузории, клетки ресничного эпителия) движение ресничек не хаотично, а строго упорядочено. В этом

случае реснички расположены рядами. В продольном ряду отдельные реснички начинают движение и проходят отдельные его фазы по очереди, метасинхронно. В поперечном же ряду все реснички находятся в одной фазе движения (синхронны). Это создает движущую волну по поверхности клетки.

Вопросы для самоконтроля 1. Какие функции выполняют реснички, жгутики, базальные тельца? 2. Строение ресничек, жгутиков прокариот? 3. Организация аксонемы жгутиков и ресничек эукариот? 4. Базальное тельце: строение и функции? 5. Механизм движения ресничек и жгутиков?

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф.СКОРИНЫ

ЛЕКЦИЯ 10 КЛЕТОЧНОЕ ЯДРО

1. Структура клеточного ядра. Строение ядерной оболочки.
2. Интерфазное ядро.
3. Ядрышки.
4. Ядерная мембрана.
5. Хроматин.

Структура клеточного ядра. Строение ядерной оболочки.

Клеточное ядро – центр управления жизнедеятельностью клетки. Начальным пунктом, с которого начинается поток информации для биосинтеза белков в клетке, является ДНК. Именно ДНК содержит ту первичную запись информации, которая должна сохраняться и воспроизводиться от клетки к клетке, из поколения в поколение. В отличие от всех компонентов синтезирующего белок аппарата, универсально распределенных по всем частям живой клетки, ДНК имеет особую, весьма ограниченную локализацию: местом ее нахождения в клетках высших (эукариотических) организмов является клеточное ядро (рисунок 38).

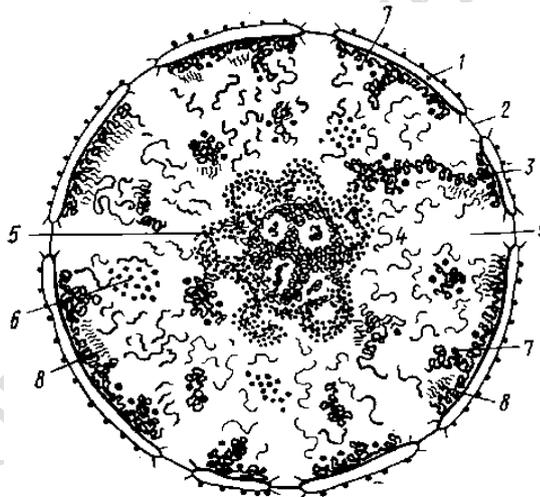


Рисунок 38 – Схема строения клеточного ядра:

1 – ядерная оболочка, 2 – ядерная пора, 3 – конденсированный хроматин, 4 – диффузный хроматин, 5 – ядрышко, 6 – интерхроматиновые гранулы (РНП), 7 – перихроматиновые гранулы (РНП), 8 – перихроматиновые фибриллы (РНП), 9 – кариоплазма

У низших (прокариотических) организмов, не имеющих оформленного клеточного ядра, – бактерий и синезеленых водорослей, – ДНК также отделена от остальной части протоплазмы одним или несколькими компактными нуклеоидными образованиями. В полном соответствии с этим ядро эукариотов или нуклеоид прокариотов издавна рассматриваются как вместилище генов, как уникальный клеточный органоид, контролирующий реализацию наследственных признаков организмов и их передачу в

поколениях. Генетические данные о «единоначалии» ядра в клетке всегда непосредственно объединялись с биохимическими данными об уникальной локализации ДНК в ядре.

Ядро осуществляет сложную координацию и регуляцию процессов синтеза РНК. Как указывалось, все три типа РНК образуются на ДНК. Радиографическими методами показано, что синтез РНК начинается в ядре (хроматине и ядрышке), и уже синтезированная РНК перемещается в цитоплазму. Таким образом, ядро программирует синтез белка, который осуществляется в цитоплазме. Однако само ядро также испытывает влияние цитоплазмы, т.к. синтезируемые в ней ферменты поступают в ядро и необходимы для его нормального функционирования. Например, в цитоплазме синтезируется ДНК-полимераза, без которой не может происходить авторепродукция молекул ДНК. Поэтому следует говорить о *взаимном влиянии ядра и цитоплазмы, при котором главенствующая роль все же принадлежит ядру как хранителю наследственной информации, которая передается при делении от одной клетки к другой.*

Ведущее значение ДНК. Основное биологическое значение ядерного аппарата определяется его главным компонентом – гигантскими молекулами ДНК, способными к репликации и транскрипции. Эти два свойства ДНК и лежат в основе двух важнейших функций ядерного аппарата любой клетки:

а) удвоения наследственной информации и передачи ее в ряду клеточных поколений;

б) регулируемой транскрипции участков молекул ДНК и транспорта синтезируемых РНК в цитоплазму клеток.

По характеру организации ядерного аппарата все клетки делятся на три группы: *прокариотные, мезокариотные и эукариотные.*

Клеткам прокариот свойственны отсутствие ядерной оболочки, укладка ДНК без участия гистонов, унирепликонный тип репликации ДНК, моноцистронный принцип организации транскрипции, и ее регуляция преимущественно по принципу положительной и отрицательной обратной связи.

Клетки эукариот, напротив, отличаются наличием ядерной оболочки, точнее говоря, даже сложного поверхностного аппарата ядра и мультирепликонным типом репликации молекул ДНК, образующих набор хромосом. Упаковка этих молекул происходит с помощью комплекса белков. Характер упаковки подвергается циклическим изменениям, связанным с прохождением клетками закономерных фаз цикла репродукции. Процессы транскрипции ДНК и ее регуляции у эукариот значительно отличаются от таковых у прокариот.

Мезокариотные клетки по организации ядерного аппарата занимают как бы промежуточное положение между эукариотными и прокариотными клетками. У мезокариот, как и у эукариот, имеется хорошо развитый поверхностный аппарат ядра. Упаковка в хромосомы молекул ДНК существенно отличается от организации ДНК в эукариотных клетках. Механизмы репликации и транскрипции ДНК у мезокариот выяснены слабо.

Таким образом в клеточном ядре протекают важнейшие процессы, связанные с наследственным статусом организма, – репликация (биосинтез ДНК) и транскрипция.

Кроме того, ядро является источником отдельных белков и ферментов, необходимых для жизнедеятельности дифференцированных тканей. Одновременно с потоком информации в клетку для обеспечения синтеза белков осуществляется обратная связь: цитоплазма – ядро, т.е. ядро функционирует в тесном взаимодействии с другими частями клетки, объединяя процессы ядерно-цитоплазматического транспорта и регуляторного взаимодействия с цитоплазмой клетки.

Ядра эукариотических клеток построены сложным образом и довольно резко отличаются от «ядерных» образований, нуклеоидов прокариотических организмов. У последних в состав нуклеоидов (ядроподобных структур) входит одиночная, кольцевая молекула ДНК, практически лишенная белков. Иногда такую молекулу ДНК бактериальных клеток называют бактериальной хромосомой, или генофором (носителем генов).

Бактериальная хромосома не отделена мембранами от основной цитоплазмы, однако собрана в компактную, ядерную зону, *нуклеоид*. Клеточное ядро, обычно одно на клетку (есть примеры многоядерных клеток), состоит из ядерной оболочки, отделяющей его от цитоплазмы, хроматина, ядрышка и кариоплазмы или ядерного сока. Эти четыре основных компонента встречаются практически во всех неделящихся клетках эукариотических одно- или многоклеточных организмов.

Интерфазное ядро.

Жизненный цикл любой клетки, как правило, складывается из двух фаз: периода покоя (интерфазы) и периода деления, в результате которого образуются две дочерние клетки. Следовательно, с помощью клеточного деления, которому предшествует деление ядра, осуществляется рост отдельных тканей, а также всего организма в целом. В период деления ядро претерпевает ряд сложных упорядоченных изменений, в процессе которых исчезают ядрышко и оболочка ядра, а хроматин конденсируется и образует дискретные, легко идентифицируемые палочковидные тельца, названные хромосомами, число которых для клеток каждого вида постоянно.

Ядро неделящейся клетки называют *интерфазным*. В этот период обменные процессы в нем проходят наиболее интенсивно.

Относительное содержание ДНК в ядре находится в прямой зависимости от степени пloidности организма. Как правило, клетки бывают одноядерными, однако у некоторых низших растений могут преобладать двухъядерные (дикарионы у грибов) и многоядерные клетки. При некоторых патологических состояниях растений число многоядерных клеток и количество ядер в них резко возрастают. Форма и размеры ядер колеблются. Обычно ядра имеют сферическую, реже – удлинённую или чечевицеобразную форму, чаще всего соответствующую форме клетки. В процессе жизнедеятельности клетки форма ядра может заметно изменяться.

Способность ядра к деформации поразительна. Известны случаи изменения формы ядра вплоть до нитевидной. Именно таким путем ядра дрожжевых грибов проникают через тончайшие каналы в новообразованную клетку, а ядра базидий переходят в базидиоспоры.

Существует закономерность, согласно которой в живых клетках определенному объему ядра соответствует определенный объем цитоплазмы; при этом в одних видах клеток может преобладать по объему и массе цитоплазма, в других – ядро. Это соотношение, названное *ядерно-плазменным*, постоянное для данного типа клеток. Указанное равновесие предполагает также определенное соотношение химических веществ в клетке. Ядерно-плазменные отношения не всегда стабильны, они изменяются в зависимости от возраста клеток и условий среды (температура, освещение, питание и т.п.), а также от воздействия ряда факторов, например от ионизирующей радиации.

Расположение ядра в клетке не постоянное. В молодых и эмбриональных клетках оно часто находится в центре. По мере роста клетки и усиления в ней процессов обмена веществ положение ядра может измениться. Кроме того, смещение ядра может быть связано с повреждением клетки или ее физиологическими функциями. Однако ядро всегда погружено в цитоплазму и тесно взаимодействует с другими компонентами клетки. Иногда оно обладает способностью активно двигаться.

В строении ядра находят отражение сложные метаболические процессы, происходящие в клетке в различные периоды ее жизни. Особенно четко видна структура ядерного вещества перед подготовкой ядра к делению и при раздражении клетки. Ядро клетки отличается от цитоплазмы более плотной консистенцией и большей вязкостью. Плотность его находится в пределах 1,03-1,10. В некоторых клетках вязкость содержимого ядра лишь немного больше, чем у воды; в подобных случаях нуклеоплазма легко вытекает при повреждении его мембраны.

Есть ядра, имеющие настолько плотную консистенцию, что их можно извлекать микроиглами с сохранением прижизненной структуры и даже разрезать. Установлено, что вязкость ядра варьируется не только в клетках различных объектов и тканей, но и в различных физиологических состояниях одной и той же клетки. Из всех структур ядра наибольшей плотностью обладает ядрышко, наименьшей – нуклеоплазма.

Изучение химического состава ядра показало, что 70-96 % его массы составляют белки – протеины и протеиды. Общее количество ядерных белков варьируется в клетках различных тканей и в процессе онтогенеза одной и той же клетки. В то же время изменение окраски клеток, а также различия их внутренней структуры обусловлены динамикой качественного состава белков.

Среди ядерных белковых комплексов преобладают нуклеопротеиды, в состав которых входят ДНК и РНК. Изотопным методом установлено, что в ядре присутствуют две фракции РНК: хромосомная и ядерная. Наиболее интенсивно синтез белка идет в интерфазной клетке, когда основная часть

хромосомного материала (*хроматин*) представлена в виде участков рыхло расположенных фибрилл дезоксирибонуклеопroteина (ДНП).

Наследственная информация клетки в виде ДНК обычно сосредоточена в хромосомах (хроматине), а РНК – в хроматине, ядрышке, нуклеоплазме, цитоплазме и рибосомах. Содержание ДНК в ядре каждой клетки данного вида есть величина постоянная, не зависящая ни от питания клетки, ни от скорости ее роста, ни от других внешних условий. К моменту деления клетки количество ДНК точно удваивается и после деления вновь снижается до начального уровня. Количество РНК в клетках зависит от скорости роста и интенсивности процесса биосинтеза в них.

ДНК была выделена в 1868 г. швейцарским врачом Мишером. Это вещество, локализованное в ядре и содержащее азот и фосфор, он назвал нуклеином; впоследствии оно было переименовано в дезоксирибонуклеиновую кислоту. В 1914 г. впервые продемонстрирована цветная реакция на ДНК, а спустя 10 лет при помощи этой же реакции доказал, что ДНК концентрируется в хромосомах. С помощью новых красителей изучается деятельность ядра.

В световом, а также в фазово-контрастном микроскопах ядро обычно представляется оптически гомогенным: видны лишь оболочка и одно или несколько ядрышек внутри. Иногда обнаруживаются также гранулы и небольшие глыбки. Реже в неделящихся живых клетках удается наблюдать хромосомы. Тонкая хроматиновая сеть отчетливо выявляется лишь после фиксации и окрашивания клетки основными красителями.

Исследования ядра на фиксированных и окрашенных препаратах показали, что его микроскопическое изображение почти не зависит от метода изготовления препаратов. Лучше всего тонкая структура ядра сохраняется при фиксации четырехокисью осмия. Другие общепринятые фиксаторы позволяют различать на препарате ядерную оболочку, ядрышко, хроматиновые структуры в виде глыбок и нитей и неокрашенную массу между ними – нуклеоплазму.

Хроматиновые структуры расположены в более жидкой ахроматической среде, они могут быть плотными или рыхлыми, пузырьвидными. У некоторых объектов хроматин после фиксации не образует явно выраженной ядерной сети, а концентрируется в ядре в виде крупных глыбок, названных *хромоцентрами*, или *прохромосомами*. В ядрах подобного типа весь хроматин сосредоточен в хромоцентрах.

Ядрышки.

Ядрышки лишены какой-либо мембраны. Вещество их в основном состоит из субмикроскопических нитей и нуклеоплазмы. На электронных микрофотографиях в ядрышках нередко видны две зоны: центральная – гомогенная и периферическая – построенная из гранулированных нитей. Эти гранулы напоминают рибосомы, но отличаются от них меньшей плотностью и величиной. Ядрышки богаты белками (80-85 %) и РНК (около 15 %) и служат активными центрами синтеза рибосомальной РНК. В соответствии с

этим главной составной частью ядрышка является ядрышковая ДНК, которая принадлежит организатору ядрышек одной из хромосом. Содержание РНК заметно колеблется, в зависимости от интенсивности обмена веществ в ядре и цитоплазме.

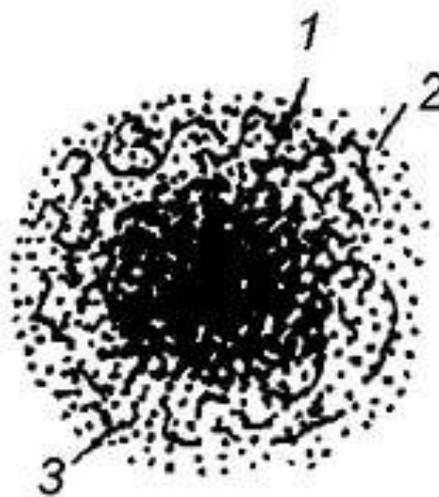


Рисунок 39 – Строение ядрышка

Ядрышки не присутствуют в ядре постоянно: они возникают в средней телофазе митоза и исчезают в конце профазы. Полагают, что по мере затухания синтеза РНК в средней профазе происходят разрыхление ядрышка и выход в цитоплазму образовавшихся в нуклеоплазме субчастиц рибосом. При исчезновении ядрышка во время митоза его белки, ДНК и РНК, становятся основой матрикса хромосом, а в дальнейшем из материала старого ядрышка формируется новое. Установлена связь ядрышек с хромосомами, имеющими спутников, поэтому число ядрышек соответствует числу спутничных хромосом. Нуклеолонемы сохраняются на протяжении всего цикла клеточного деления и в телофазе переходят от хромосом к новому ядрышку.

Ядерная мембрана.

Неделящееся клеточное ядро заключено в плотную и упругую оболочку, которая растворяется и вновь восстанавливается в процессе деления клетки. Наличие ядерной оболочки характерно для всех эукариотических клеток. Она состоит из двух элементарных мембран толщиной 6-8 нм каждая – внешней и внутренней, между которыми находится перинуклеарное пространство шириной от 20 до 60 нм. Оно заполнено энхилемой – сывороткообразной жидкостью с низкой электронной плотностью.

Итак, ядерная мембрана представляет собой полый мешок, отделяющий содержимое ядра от цитоплазмы, и состоит из двух слоев: внешний слой ограничивает перинуклеарное пространство снаружи, т.е. со стороны цитоплазмы, внутренний – изнутри, т.е. со стороны ядра. Из всех внутриклеточных мембранных компонентов подобным строением мембран обладают ядро, митохондрии и пластиды.

Морфологическое строение каждого слоя такое же, как и внутренних мембран цитоплазмы. Отличительная особенность ядерной оболочки – наличие в ней пор – округлых перфораций, образующихся в местах слияния внешней и внутренней ядерных мембран. Размеры пор довольно стабильны (30-100 нм в диаметре), в то же время их число изменчиво и зависит от функциональной активности клетки: чем активнее идут в ней синтетические процессы, тем больше пор приходится на единицу поверхности клеточного ядра.

Обнаружено, что количество пор увеличивается в период реконструкции и роста ядра, а также при репликации ДНК. Одно из крупнейших открытий, сделанных с помощью электронной микроскопии, – обнаружение тесной взаимосвязи между ядерной оболочкой и эндоплазматической сетью. Поскольку ядерная оболочка и тяжи эндоплазматической сети во многих местах сообщаются между собой, перинуклеарное пространство должно содержать ту же сывороткообразную жидкость, что и полости между мембранами эндоплазматической сети.

При оценке функциональной роли ядерной оболочки большое значение приобретает вопрос о ее проницаемости, обуславливающей обменные процессы между ядром и цитоплазмой в связи с передачей наследственной информации. Для правильного понимания ядерно-цитоплазматических взаимодействий важно знать, насколько ядерная оболочка проницаема для белков и других метаболитов. Опыты показывают, что ядерная оболочка легко проницаема для относительно крупных молекул. Так, рибонуклеаза – фермент, гидролизующий рибонуклеиновую кислоту без выделения свободной фосфорной кислоты, – имеет молекулярную массу около 13000 и очень быстро проникает в ядро. Даже в корешках, фиксированных видоизмененным методом замораживания, можно наблюдать, как окрашивание ядрышек подавляется во всех клетках уже через 1 ч после обработки рибонуклеазой.

Кариоплазма (*ядерный сок, нуклеоплазма*) – основная внутренняя среда ядра, она занимает все пространство между ядрышком, хроматином, мембранами, всевозможными включениями и другими структурами. Кариоплазма имеет вид гомогенной или мелкозернистой массы с низкой электронной плотностью. В ней во взвешенном состоянии находятся рибосомы, микротельца, глобулины и различные продукты метаболизма.

Вязкость ядерного сока примерно такая же, как вязкость основного вещества цитоплазмы. Кислотность ядерного сока, определенная путем микроинъекции индикаторов в ядро, оказалась несколько выше, чем у цитоплазмы.

Кроме того, в ядерном соке содержатся ферменты, участвующие в синтезе нуклеиновых кислот в ядре и рибосомы. Ядерный сок не окрашивается основными красителями, поэтому его называют ахроматиновым веществом, или кариолимфой, в отличие от участков, способных окрашиваться, – хроматина.

Хроматин.

Термин «хромосома» используется по отношению к молекуле нуклеиновой кислоты, которая представляет собой хранилище генетической информации вируса, прокариота или эукариотической клетки. Однако первоначально слово «хромосома» (т.е. «окрашенное тело») использовалось в другом смысле, – для обозначения густо окрашенных образований в эукариотических ядрах, которые можно было наблюдать в световой микроскоп после обработки клеток красителем.

Эукариотические хромосомы, в изначальном смысле этого слова, выглядят как резко очерченные структуры только непосредственно до и во время митоза – процесса деления ядра в соматических клетках. В покоящихся, неделящихся эукариотических клетках хромосомный материал, называемый хроматином, выглядит нечетко и как бы беспорядочно распределен по всему ядру. Однако, когда клетка готовится к делению, хроматин уплотняется и собирается в свойственное данному виду число хорошо различимых хромосом.

Хроматин был выделен из ядер и проанализирован. Он состоит из очень тонких волокон, которые содержат 60 % белка, 35 % ДНК и, вероятно, 5 % РНК. Хроматиновые волокна в хромосоме свернуты и образуют множество узелков и петель. ДНК в хроматине очень прочно связана с белками, называемыми гистонами, функция которых состоит в упаковке и упорядочении ДНК в структурные единицы – нукleosомы. В хроматине содержится также ряд негистоновых белков. В отличие от эукариотических, бактериальные хромосомы не содержат гистонов; в их состав входит лишь небольшое количество белков, способствующих образованию петель и конденсации (уплотнению) ДНК.

Функциональная структура ядра. В изучении структурно-биохимической организации ядерного аппарата различных клеток большую роль играют сравнительно-цитологические исследования, в которых применяются как традиционный эволюционно-исторический подход, так и широкие сравнительно-цитологические сопоставления организации ядерного аппарата различных разновидностей клеток. Эволюционно-историческое направление в этих исследованиях имеет особое значение, поскольку ядерный аппарат представляет собой наиболее консервативную клеточную структуру - структуру, ответственную за хранение и передачу генетической информации.

В составе ядерного аппарата эукариотных клеток можно выделить ряд субсистем, центральное место среди которых занимает совокупность интерфазных хромосом, или ДНК ядра. В них сосредоточена вся ДНК ядра, находящаяся в весьма сложных взаимоотношениях с белками хроматина, которые, в свою очередь, подразделяются на структурные, функциональные и регуляторные белки.

Второй и весьма важной субсистемой ядерного аппарата является ядерный матрикс, представляющий собой систему фибриллярных белков, выполняющих как структурную (скелетную) функцию в топографической

организации всех ядерных компонентов, так и регуляторную функцию в организации процессов репликации, транскрипции, в созревании (процессинге) и перемещении продуктов транскрипции внутри ядра и за его пределы. По-видимому, белковый матрикс имеет двоякую природу: какие-то одни его компоненты обеспечивают в основном скелетную функцию, другие – регуляторную и транспортную.

Вместе с определенными участками ДНК хроматина белки ядерного матрикса (функционального и структурного) образуют основу ядрышка. Белки структурного матрикса принимают участие и в формировании поверхностного аппарата ядра. Поверхностный аппарат ядра занимает и в структурном, и в функциональном отношениях промежуточное положение между метаболическим аппаратом цитоплазмы и ядром. Мембраны и цистерны ядерной оболочки являются по сути дела специализированной частью общей мембранной системы цитоплазмы.

Специфическими структурами поверхностного аппарата ядра, играющими важную роль в реализации его основной функции – обеспечении взаимодействия ядра и цитоплазмы выступают поровые комплексы и субмембранная плотная пластинка, которые образуются с помощью белков ядерного матрикса. Наконец, последней подсистемой ядерного аппарата является кариоплазма. Это аналогичная гиалоплазме внешне бесструктурная фаза ядерного аппарата, которая создает специфическое для ядерных структур микроокружение, что обеспечивает возможность их нормального функционирования.

Кариоплазма находится в постоянном взаимодействии с гиалоплазмой через систему поровых комплексов и мембран ядерной оболочки.

Роль ядерных структур в жизнедеятельности клетки. Основные процессы, связанные с синтезом белка, в принципе одинаковы у всех форм живого, указывают на особое значение клеточного ядра. Ядро осуществляет две группы общих функций: одну, направленную на собственно хранение генетической информации, другую – на ее реализацию, на обеспечение синтеза белка. Эти процессы обусловлены наличием, так называемых репарационных ферментов, ликвидирующих спонтанные повреждения молекул ДНК (разрыв одной из цепей ДНК, часть радиационных повреждений), что сохраняет строение молекул ДНК практически неизменными в ряду поколений клеток или организмов.

Далее в ядре происходит воспроизведение, или редупликация, молекул ДНК, что дает возможность двум клеткам получить совершенно одинаковые и в качественном, и в количественном смысле объемы генетической информации. В ядрах происходят процессы изменения и рекомбинации генетического материала, что наблюдается во время мейоза (кроссинговер). Наконец, ядра непосредственно участвуют в процессах распределения молекул ДНК при делении клеток.

Другой группой клеточных процессов, обеспечивающихся активностью ядра, является создание собственно аппарата белкового синтеза. Это не только синтез, транскрипция на молекулах ДНК разных информационных

РНК, но транскрипция всех видов трансферных РНК и рибосомных РНК. В ядре эукариотов происходит также образование субъединиц рибосом путем комплексования синтезированных в ядрышке рибосомных РНК с рибосомными белками, которые синтезируются в цитоплазме и переносятся в ядро. Таким образом, ядро представляет собой не толькоместилище генетического материала, но и место, где этот материал функционирует и воспроизводится. Поэтому выпадение или нарушение любой из перечисленных выше функций губительно для клетки в целом.

Нарушение репарационных процессов будет приводить к изменению первичной структуры ДНК и автоматически – к изменению структуры белков, что непременно скажется на их специфической активности, которая может просто исчезнуть или измениться так, что не сможет обеспечивать клеточные функции, в результате чего клетка погибает. Нарушения редупликации ДНК приведут к остановке размножения клеток или к появлению клеток с неполноценным набором генетической информации, что тоже губительно для них. К такому же результату приведет нарушение процессов распределения генетического материала (молекул ДНК) при делении клеток.

Выпадение в результате поражения ядра или в случаях нарушений каких-либо регуляторных процессов синтеза любой формы РНК автоматически приведет к остановке синтеза белка в клетке или к грубым его нарушениям. Все это указывает на ведущее значение ядерных структур в процессах, связанных с синтезом нуклеиновых кислот и белков, главных функционеров в жизнедеятельности клетки.

Вопросы для самоконтроля

1. По характеру организации ядерного аппарата, на какие группы делятся все клетки?
2. В чем основное биологическое значение ядерного аппарата?
3. Какова роль ядерных структур в жизнедеятельности клетки?
4. Какое значение имеет ДНК в ядре?
5. Что является главной составной частью ядрышка?
6. Какова структура и химия клеточного ядра?
7. Какие особенности имеет ядерная оболочка?

ЛЕКЦИЯ 11

РАЗМНОЖЕНИЕ И ГИБЕЛЬ КЛЕТОК

1. Модель клеточного цикла Говарда и Пелка.
2. Пресинтетический, синтетический и постсинтетический периоды клеточного цикла.
3. Митоз – как основной способ размножения соматических клеток.
Фазы митоза
4. Амитоз.
5. Апоптоз – как физиологическая гибель клеток.

Модель клеточного цикла Говарда и Пелка.

Один из постулатов клеточной теории гласит, что новые клетки возникают путем деления уже существующих материнских клеток. Если делится одноклеточный организм – из него образуются два новых организма с таким же набором генетического материала. В многоклеточных организмах путем многократных делений и дифференцировки образуется огромное количество клеток, которые составляют ткани, органы и организм в целом. Таким образом, деление клеток обеспечивает размножение и развитие организмов, а значит, непрерывность жизни на Земле.

Однако соматические клетки здорового организма не бессмертны. Они заранее генетически «запрограммированы» на определенное число делений. Данный механизм называется генетический контроль размножения соматических клеток и определяется числом (пределом) Хейфлика. Число (предел) Хейфлика – граница количества делений соматических клеток после которой клетка перестает делиться и замирает в определенной стадии клеточного цикла или запускает процесс апоптоза. Данная закономерность была обнаружена в 1961 году Леонардом Хейфликом, который, проводя исследования в клеточной культуре легочной ткани человека, наблюдал отмирание клеток после 50 делений и проявление признаков старения при приближении к этой границе. Такая граница была найдена в культурах всех полностью дифференцированных клеток как человека, так и других многоклеточных организмов. Для большинства человеческих клеток число (предел) Хейфлика составляет 52 деления. При этом деление клетки – это лишь часть сложного процесса клеточной жизни, называемого клеточным циклом.

Пресинтетический, синтетический и постсинтетический периоды клеточного цикла.

Клеточный цикл – жизнь клетки с момента ее образования в процессе деления материнской клетки до собственного деления (включая это деление) или до гибели. В течение этого цикла каждая клетка растет и развивается таким образом, чтобы успешно выполнить свои функции в организме. Далее клетка функционирует определенное время, по истечении которого либо делится, образуя дочерние клетки, либо погибает.

У различных видов организмов клеточный цикл занимает разное время. Например, у бактерий он длится всего около 20 минут, у инфузории туфельки до 20 часов, а некоторые клетки организма человека (нейроны головного мозга) доживают до естественной смерти организма, вообще не делясь. Современную модель клеточного цикла предложили Говард и Пелк. Согласно терминологии Говарда и Пелка в клеточном цикле выделяют две фазы: интерфаза (включающая пресинтетический (G_1), синтетический (S) и постсинтетический (G_2) периоды) и митоз (M) – собственно деление клетки.



Рисунок 40 – Периоды клеточного цикла:

G_1 – пресинтетический период; S – синтетический период;

G_2 – постсинтетический период; G_0 – период покоя; M – митоз.

$2n$ – диплоидный набор хромосом; $2c$, $4c$ – количество сестринских хроматид в наборе.

Интерфаза – промежуток клеточного цикла между двумя делениями. В течение всей интерфазы хромосомы неспирализованы и находятся в ядре клетки в виде хроматина. Интерфаза состоит из трех периодов: пресинтетического, синтетического и постсинтетического.

Пресинтетический период (G_1) – начинается сразу после деления клетки и является наиболее длительной частью интерфазы (продолжительность от нескольких часов до нескольких суток). Во время этого периода клетка восстанавливается после деления: происходит ее активный рост, увеличивается количество органоидов, накапливается энергия и вещества для последующего удвоения ДНК. Происходит деление митохондрий и хлоропластов (в растительной клетке), активно синтезируются молекулы

АТФ, белки (гистоны, структурные белки, ферменты), молекулы РНК. В течение пресинтетического периода каждая хромосома состоит из одной хроматиды. Таким образом, набор хромосом и хроматид диплоидной клетки составляет: $2n2c$.

Необходимо отметить, что часть клеток многоклеточного организма встает на путь специализации и после начала пресинтетического периода может переходить в период покоя (G_0). В этом состоянии они выполняют свои специфические функции, в них протекают процессы обмена веществ и энергии, но не происходит переход к последующим периодам клеточного цикла. Такие клетки, как правило, навсегда утрачивают способность к делению (нейроны, клетки хрусталика глаза) или в редких случаях сохраняют ее (лейкоциты, клетки печени).

Синтетический период (S). Происходит удвоение ДНК путем репликации, протекает синтез белков, необходимых для последующего формирования хромосом, а также происходит удвоение центриолей. Репликация – процесс точного удвоения (самовоспроизведения) молекул ДНК, сопровождающийся передачей точных копий генетической информации дочерним клеткам. Репликация происходит полуконсервативным способом, когда двойная спираль молекулы ДНК разъединяется с помощью специфических ферментов хеликаз на две цепи материнской молекулы. С этими цепями связываются «главные» ферменты репликации ДНК-полимеразы. Затем молекулы ДНК-полимераз начинают двигаться вдоль материнских цепей, используя их как матрицу, и синтезировать новые дочерние цепи по принципу комплементарности. В итоге образуются две идентичные двойные спирали ДНК, каждая из которых состоит из одной материнской (исходной) и одной дочерней (вновь синтезированной) цепи ДНК. К концу синтетического периода хромосома состоит уже из двух идентичных сестринских хроматид, и хромосомный набор диплоидной клетки составляет: $2n4c$.

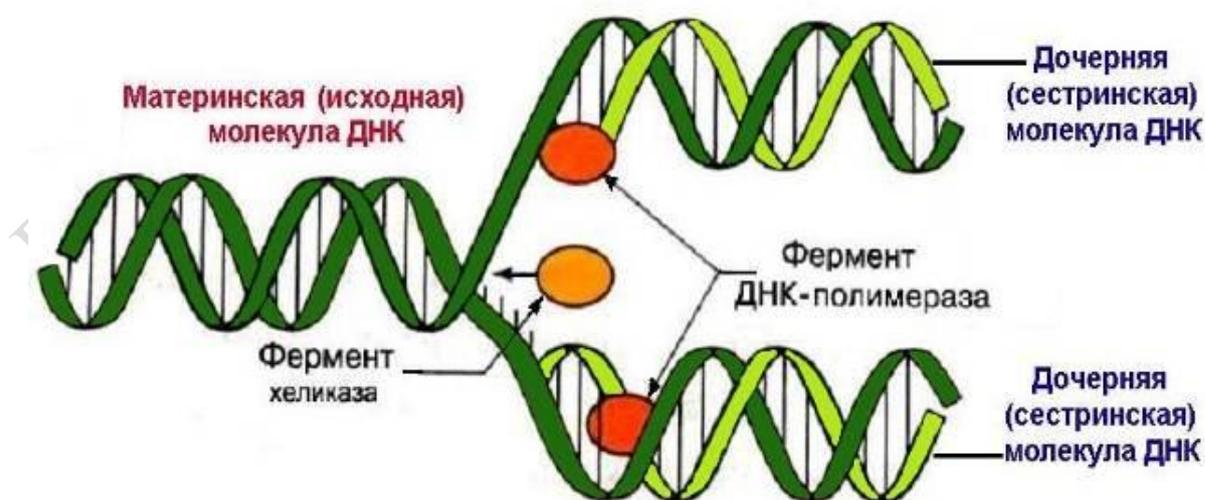


Рисунок 41 – Процесс репликации ДНК

Постсинтетический период (G_2) наступает после удвоения ДНК. В это время клетка накапливает энергию и синтезирует белки, особенно тубулин, который используется для построения микротрубочек веретена деления, а также ядерные белки. Происходит проверка и восстановление ошибок, допущенных при репликации ДНК в синтетическом периоде (репарация). В течение всего постсинтетического периода хромосомный набор клетки остается неизменным: $2n4c$.

После прохождения указанных периодов интерфаза завершается, и клетка переходит к процессу деления – митоза. В ходе митоза из одной материнской клетки образуются две дочерние клетки. При этом сестринские хроматиды каждой хромосомы материнской клетки отделяются друг от друга и попадают в разные дочерние клетки. В результате молодые дочерние клетки имеют хромосомный набор: $2n2c$.

Таким образом, клеточный цикл охватывает промежуток времени от возникновения клетки до ее полного разделения на две дочерние и включает интерфазу (G_1 , S, G_2) и митоз.

Митоз – как основной способ размножения соматических клеток.

Митоз (от греч. *митос* – нить) – основной способ деления эукариотических клеток путем непрямого деления, в результате которого из одной материнской клетки образуются две дочерние с таким же набором хромосом. Продолжительность митоза у животных клеток составляет около 1 часа, у растительных – 2-3 часа. Процесс митоза является непрерывным, однако его принято условно разделять на четыре последовательные фазы: профаза, метафаза, анафаза, телофаза.

Фазы митоза: профаза, метафаза, анафаза, телофаза.

Профаза. В клетке увеличивается ядро, начинает спирализоваться хроматин, в результате чего формируются хромосомы. Каждая хромосома состоит из двух сестринских хроматид, соединенных в области центромеры (в диплоидной клетке набор $2n4c$). Постепенно растворяются ядрышки, исчезают ядерные поры, ядерная оболочка распадается сначала на фрагменты, затем на мелкие мембранные пузырьки. Частично спирализованные хромосомы беспорядочно располагаются в гиалоплазме. Центриоли попарно расходятся к полюсам, где инициируют образование микротрубочек, из которых формируется веретено деления. Часть нитей веретена деления идет от полюса к полюсу, другие нити прикрепляются к центромерам хромосом и способствуют их перемещению в экваториальную полость клетки. Происходит уменьшение количества гранулярного эндоплазматического ретикулума, который распадается на короткие цистерны и вакуоли, при этом количество рибосом на его мембранах резко падает. Значительно (до 25%) редуцируется число полисом, как на мембранах, так и в гиалоплазме.

Метафаза. Занимает около трети всего времени митоза. На этой стадии заканчивается формирование веретена деления. Хромосомы достигают своей

максимальной спирализации и располагаются упорядочено в экваториальной плоскости клетки, образуя так называемую метафазную пластинку. Плечи сестринских хроматид лежат параллельно друг другу, сохраняя контакт лишь через центромеру. Хромосомный набор клетки остается неизменным: $2n4c$.

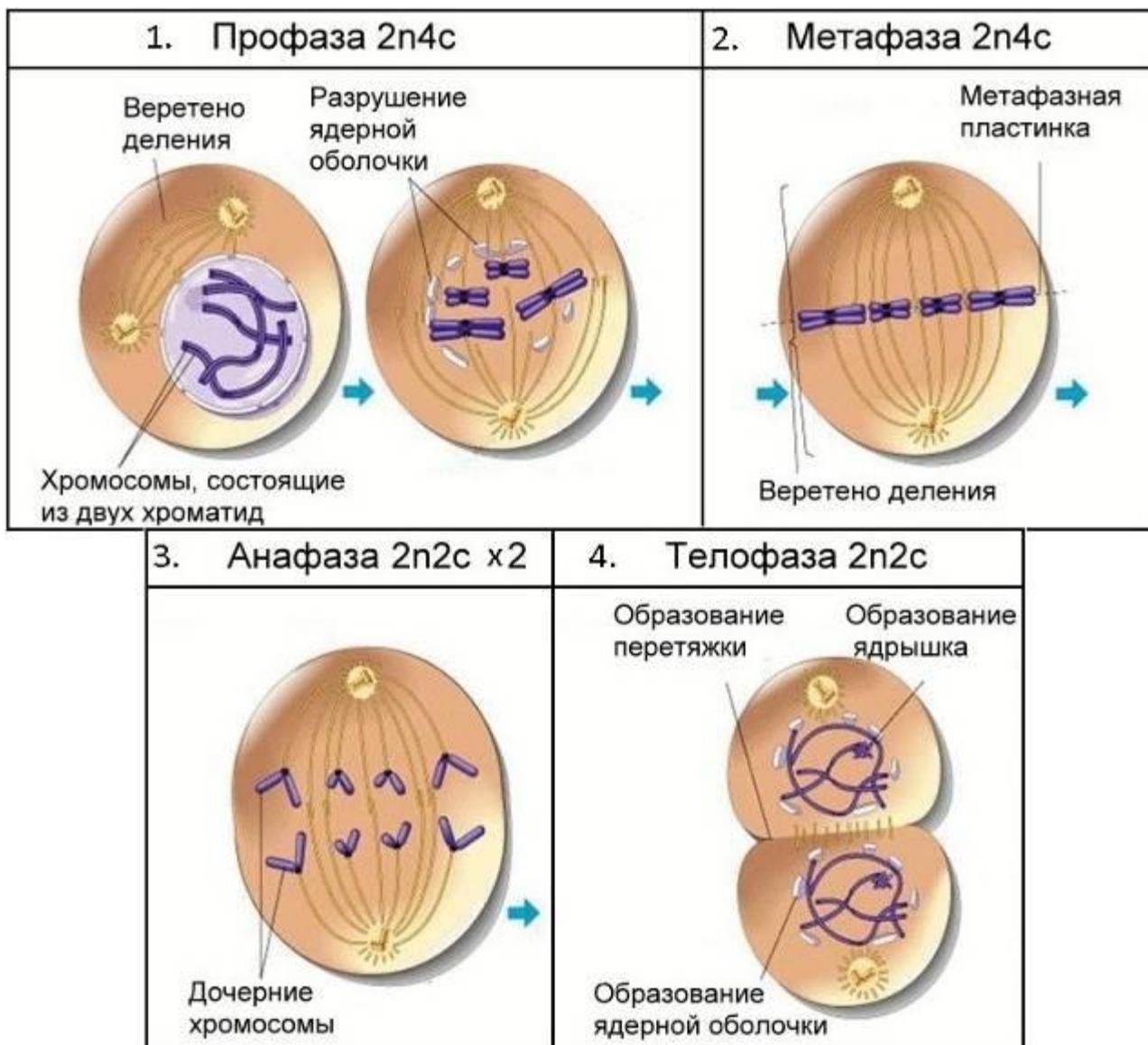


Рисунок 42 – Фазы митоза

Именно во время метафазы можно легко подсчитать количество и изучить особенности морфологии митотических хромосом. Хромосомы в этом состоянии представляют собой палочковидные структуры разной длины. У хромосом можно обнаружить зону первичной перетяжки – центромеру, которая делит хромосому на два плеча. Хромосомы с равными или почти равными плечами называют метацентрическими, с плечами неодинаковой длины – субметацентрическими, хромосомы с очень коротким, почти незаметным вторым плечом называют акроцентрическими. В области первичной перетяжки расположен кинетохор – сложный белковый участок, от которого во время митоза отходят микротрубочки веретена деления,

обуславливающие перемещение хромосом в процессе митоза. Некоторые хромосомы имеют вторичные перетяжки, так называемые ядрышковые организаторы – участки, содержащие многократные повторы генов, кодирующих рибосомные РНК и отвечающие за образование ядрышек в период интерфазы. Также вторичные перетяжки отделяют от основного тела хромосомы небольшие хромосомные сегменты, называемые спутниками.

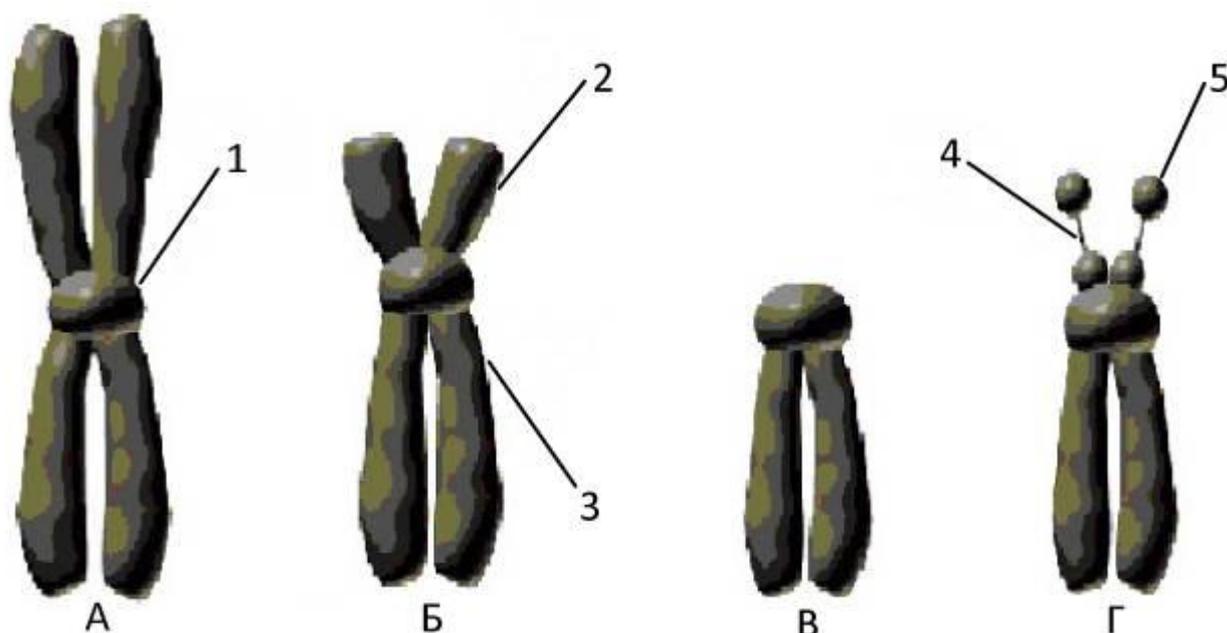


Рисунок 43 – Морфология митотических хромосом:

А – метацентрическая; Б – субметацентрическая; В – акроцентрическая; Г – акроцентрическая хромосома со спутником;
1 – центромера (первичная перетяжка); 2 – короткое плечо (p); 3 – длинное плечо (q); 4 – ядрышковый организатор (вторичная перетяжка); 5 – спутник.

Анафаза. Нити веретена деления укорачиваются, в результате чего сестринские хроматиды каждой хромосомы отделяются друг от друга и растягиваются к противоположенным полюсам клетки. Скорость расхождения сестринских хроматид равномерная и достигает 0,2-0,5 мкм/мин. В результате у двух полюсов клетки оказывается идентичный генетический материал (в диплоидной клетке – $2n2c$ у каждого полюса) и разошедшиеся хроматиды называются дочерними хромосомами. Анафаза самая короткая стадия митоза, составляющая несколько процентов от общего времени деления клетки.

Телофаза. Дочерние хромосомы деспирализуются у полюсов клетки с образование хроматина и становятся плохо видимыми. Вокруг ядерного материала у каждого полюса из мембранных структур цитоплазмы формируется ядерная оболочка, в ядрах образуются ядрышки. Разрушаются нити веретена деления. Хромосомный набор диплоидной клетки $2n2c$ (в

каждом из двух образовавшихся ядер). На этом деление ядра заканчивается, и начинается разделение клетки надвое.

У клеток животных в экваториальной плоскости возникает кольцевая перетяжка. Она углубляется, пока не произойдет разделение двух дочерних клеток. В образовании перетяжки важную роль играют структуры цитоскелета. Клетки растений не могут делиться перетяжкой, из-за жесткой клеточной стенки. Поэтому из содержимого пузырьков комплекса Гольджи в экваториальной полости растительной клетки образуется срединная пластинка, разделяющая две дочерние клетки. Процесс деления тела эукариотической клетки на две дочерние вслед за делением ее ядра называется цитокинез (цитотомия).

С момента полного разделения дочерних клеток каждая из них вступает в интерфазу нового клеточного цикла.

Биологическое значение митоза состоит в том, что митоз обеспечивает наследственную передачу признаков и свойств в ряду поколений клеток при развитии многоклеточного организма. Благодаря точному и равномерному распределению хромосом при митозе все клетки организма генетически идентичны.

Митоз обуславливает важнейшие явления жизнедеятельности: рост, развитие и регенерация тканей и органов. Митотическое деление клеток лежит в основе бесполого размножения многих организмов.

Необходимо отметить, что клетки составляющие ткани и органы в многоклеточном организме находятся на разных этапах клеточного цикла, разных уровнях дифференцировки, и прошедшие разное количество делений (молодые, зрелые, стареющие популяции клеток). При этом возобновляемость и омоложение клеточных популяций идет за счет деления потомков стволовых клеток еще не достигших стадии дифференцировки. Таким образом, отношение количества размножающихся клеток ко всей массе данной клеточной популяции называется пролиферативным пулом. Именно это соотношение определяет возобновляемость и стабильность клеточной популяции за счет постоянного образования новых молодых клеток. При больших значениях данного соотношения клеточная популяция способна очень быстро восстановить свою численность и является молодой клеточной популяцией. При небольших значениях пролиферативного пула популяция клеток является стареющей и не способной быстро восстановить свою численность.

Генетическая и эпигенетическая регуляция клеточного цикла. Закономерная последовательность смены периодов клеточного цикла осуществляется при взаимодействии таких белков, как циклин-зависимые киназы и циклины. Клетки, находящиеся в G_0 -фазе, могут вступать в клеточный цикл при действии на них факторов роста. Разные факторы роста, такие как тромбоцитарный, эпидермальный, фактор роста нервов, связываясь со своими рецепторами, запускают внутриклеточный сигнальный каскад, приводящий в итоге к транскрипции генов циклинов и циклин-зависимых киназ. Содержание различных циклинов в клетке меняется на протяжении

всего клеточного цикла. Таким образом, циклин является регуляторной компонентой комплекса циклин + циклин-зависимая киназа. Киназа же является каталитическим компонентом этого комплекса.

При этом имеется ряд супрессорных белков, препятствующих смене фаз клеточного цикла. К ним относят супрессоры опухолей – белки p53 и pRB, сходные по структуре белки p107 и p130, а также ингибиторы циклин-киназных комплексов p15, p16, p21.

Для определения завершения каждой фазы клеточного цикла необходимо наличие в нем контрольных точек. Если клетка «проходит» контрольную точку, то она продолжает «двигаться» по клеточному циклу. Если же какие-либо обстоятельства, например повреждение ДНК, мешают клетке пройти через контрольную точку, то клетка останавливается и другой фазы клеточного цикла не наступает, по крайней мере, до тех пор, пока не будут устранены препятствия, не позволявшие клетке пройти через контрольный пункт. Существует как минимум четыре контрольных точки клеточного цикла:

1) точка в G_1 , где проверяется интактность ДНК, перед входением в S-фазу и репликацией ДНК;

2) сверочная точка в S-фазе, в которой проверяется правильность репликации ДНК;

3) сверочная точка в G_2 , в которой проверяются повреждения, пропущенные при прохождении предыдущих сверочных точек, либо полученные на последующих стадиях клеточного цикла. В G_2 -фазе детектируется полнота репликации ДНК, и клетки, в которых ДНК недореплицирована, не входят в митоз.

4) уже во время митоза в контрольной точке сборки веретена деления проверяется, все ли кинетохоры прикреплены к микротрубочкам.

Таким образом, на разных стадиях клеточного цикла синтезируются разные циклины и в особых случаях супрессорные белки, а также клетка проходит ряд контрольных точек, чем в совокупности и обуславливается регуляция клеточного цикла.

Эндомитоз. Полиплоидия. Политения. Эндомитоз – процесс удвоения числа хромосом в ядрах клеток многих протистов, растений и животных, за которым не следует деления ядра и самой клетки. В процессе эндомитоза не происходит разрушение ядерной оболочки и ядрышка, не происходит образование веретена деления и не реорганизуется цитоплазма, но при этом (как и при митозе) хромосомы проходят циклы спирализации и деспирализации. Повторные эндомитозы приводят к возникновению полиплоидии – многократного увеличения числа наборов хромосом. Также эндомитозом называют многократное удвоение молекул ДНК в хромосомах без увеличения числа самих хромосом, в результате чего образуются политенные хромосомы.

Генетическое и функциональное значение эндомитоза и других смежных процессов (полиплоидия, политения) заключается в увеличении копийности (числа копий) генов. За счет этого клетка способна получать

больше продуктов этих генов (белков) или увеличивать свою генетическую стабильность (при мутации одного гена остается еще масса неповрежденных копий этого гена).

Амитоз.

Амитоз. Процесс прямого деления клеточного ядра перетяжкой с неравномерным распределением генетического материала между дочерними клетками называется амитозом. При амитозе не образуется веретено деления, не происходит спирализация хроматина, сохраняется морфология ядра, не разрушается ядрышко.

Такой специфический тип деления встречается у одноклеточных организмов (инфузория туфелька). Амитозом делятся также некоторые клетки многоклеточных организмов: высокоспециализированные с ослабленной физиологической активностью, стареющие, обреченные на гибель. Кроме того, амитоз наблюдается при различных патологических процессах, таких как рост злокачественных опухолей, воспаление и т.д. В нормальном состоянии у животных и человека такой тип деления характерен для клеток печени, хрящей, роговицы глаза.

Апоптоз – как физиологическая гибель клеток.

Клеточная гибель. Гибель клеток можно разделить на две категории: апоптоз и некроз.

Апоптоз – регулируемый процесс программируемой клеточной гибели, в результате которого клетка распадается на отдельные апоптотические тельца, ограниченные плазматической мембраной. Фрагменты погибшей клетки очень быстро (в среднем за 90 минут) фагоцитируются макрофагами, либо соседними клетками, минуя развитие воспалительной реакции. Одной из основных функций апоптоза является уничтожение дефектных (поврежденных, мутантных, инфицированных) клеток. В многоклеточных организмах апоптоз к тому же задействован в процессах дифференциации и морфогенеза, в поддержании клеточного гомеостаза, в обеспечении важных аспектов развития и функционирования иммунной системы.

Процесс апоптоза можно условно разделить на три фазы: сигнальную (индукторную), эффекторную и деградиационную (фаза экзекуции или деструкции).

1) Сигнальная (индукторная) фаза. Несмотря на разнообразие иницирующих факторов, выделяются два основных пути передачи сигнала апоптоза: рецептор-зависимый (внешний) сигнальный путь с участием рецепторов гибели клетки и митохондриальный (собственный) путь. Рецептор-зависимый сигнальный путь обусловлен взаимодействием специфических внеклеточных лигандов с рецепторами клеточной гибели. Митохондриальный сигнальный путь апоптоза реализуется в результате выхода апоптогенных белков из межмембранного пространства митохондрий в цитоплазму клетки под действием специфических апоптотических агентов.

2) Эффекторная фаза. Данная фаза реализуется специфическими каспазами апоптоза, которые представляют собой цистеиновые протеазы, расщепляющие аминокислотные последовательности после остатка аспарагиновой кислоты. В итоге морфологические и биохимические изменения приводят к деградации и дальнейшей гибели клетки.

3) Деградиционная фаза. Именно в эту фазу ярко проявляются морфологические признаки апоптоза. На молекулярном уровне протекает процесс фрагментации ДНК с участием нуклеаз. Протекает экспрессия на внешней стороне плазматической мембраны специфических молекулярных маркеров, распознаваемых фагоцитирующими клетками.

Наиболее заметными морфологическими признаками апоптоза являются изменения в клеточном ядре:

Пикноз – сморщивание клеточного ядра в виде конденсации его хроматина. Ядро клетки при этом уменьшается в объеме из-за потери воды и окрашивается основными красителями интенсивнее, чем ядро нормально функционирующей клетки, так как от нуклеопротеидов отщепляется нуклеиновая кислота, обуславливающая такое окрашивание.

Кариорексис – распад клеточного ядра на части. При кариорексисе оболочка ядра клетки разрушается и нуклеиновые кислоты в виде отдельных глыбок проникают в цитоплазму клетки.

Кариолизис – растворение в цитоплазме клетки частиц распавшегося вследствие кариорексиса клеточного ядра. При кариолизисе ядро клетки не контурируется и теряет способность к окрашиванию вследствие расщепления нуклеиновых кислот на фосфорную кислоту и пуриновые основания, которые уже не воспринимают основных красителей.

Итогом программируемой клеточной гибели вне зависимости от изначального инициирующего воздействия является деградация клетки путем фрагментации на отдельные апоптотические тельца, ограниченные плазматической мембраной. Фрагменты погибшей клетки быстро фагоцитируются макрофагами, либо соседними клетками, минуя развитие воспалительной реакции.

Некроз – отмирание клеток и тканей живого организма, вызванное действием повреждающих факторов. В поврежденных клетках нарушается проницаемость мембран, останавливается синтез белка, прекращаются процессы обмена веществ и энергии. В результате происходит разрушение ядра, органоидов, и всей клетки. Причинами некроза может быть воздействие высоких или низких температур, ионизирующего излучения, химических веществ, токсинов, механическое повреждение, кислородное голодание, нарушение кровоснабжения и иннервации.

Отличия некроза от апоптоза:

1) некроз инициируется действием повреждающего фактора, в то время как апоптоз является регулируемым процессом программируемой клеточной гибели;

2) при некрозе, как правило, гибнут целые группы клеток, а при апоптозе клеточная гибель осуществляется точно;

3) некроз вызывает воспалительную реакцию, в то время, как апоптоз протекает без воспаления.

Вопросы для самоконтроля:

1. Как реализуется генетический контроль размножения соматических клеток? 2. Что такое клеточный цикл? 3. Каковы фазы клеточного цикла? 4. Какие выделяют периоды клеточного цикла? 5. Каковы особенности периодов клеточного цикла? 6. Что такое митоз? 7. Какие выделяют фазы митоза? 8. Какова морфология митотических хромосом? 9. Биологическое значение митоза? 10. Что такое пролиферативный пул? 11. Какова генетическая и эпигенетическая регуляция клеточного цикла? 12. Что такое контрольные точки клеточного цикла? 13. Что такое эндомитоз, полиплоидия, полипloidия? 14. Что такое амитоз? 15. Что такое апоптоз? 16. Каковы морфологические признаки апоптоза? 17. Какие фазы выделяют в процессе апоптоза? 18. Что такое некроз? 19. Каковы отличия некроза от апоптоза?

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРНОВО

ЛЕКЦИЯ 12

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ КЛЕТОЧНОГО ЦИКЛА

1. Регуляция клеточного цикла.
2. Повреждение ДНК.
3. Дополнительная регуляция клеточного цикла белком p53.

В нормально функционирующих клетках прохождение клеточного цикла жестко регулируется и находится под генетическим контролем.

Основными регуляторами клеточного цикла являются белки циклины и ферменты циклин-зависимые киназы (Cyclin dependent kinases – CDK). Прохождение клеточного цикла достигается путем последовательной активации и дезактивации разных комплексов циклин-CDK.

Огромную роль в изучении механизмов регуляции клеточного цикла сыграл британский ученый Пол Нерс (**Paul Nurse**). Он вместе с Леландом Хартвеллом (**Leland Hartwell**) и Тимоти Хантом (**Timothy Hunt**) в 2001 г. получили **Нобелевскую премию в области физиологии и медицины за открытие механизмов регуляции клеточного цикла циклинами и циклин-зависимыми киназами.**

Регуляция клеточного цикла.

Как было отмечено в предыдущей лекции, модель клеточного цикла предложили **Говард и Пелк** в 1953 г. Согласно их модели в клеточном цикле выделяют две фазы: интерфаза, включающая пресинтетический (G1), синтетический (S) и постсинтетический (G2) периоды, и митоз (M) – собственно деление клетки (см. рис. 40).

Закономерная последовательность смены периодов клеточного цикла осуществляется при взаимодействии ферментов **циклин-зависимых киназ** и белков **циклинов**.

Точность прохождения каждого периода клеточного цикла определяется в так называемых **контрольных точках**. Если клетка проходит контрольную точку, то она продолжает свое развитие. Если же какие-либо обстоятельства, например повреждение ДНК, мешают клетке пройти через контрольную точку, то развитие клетки останавливается и следующего периода клеточного цикла не наступает, пока не будут устранены дефекты, не позволявшие клетке пройти через контрольную точку. Если преодолеть негативное воздействие не удается – запускается процесс апоптоза.

Существует как минимум четыре контрольных точки клеточного цикла (рисунок 1а):

- 1) контрольная точка в G1 периоде, где проверяется целостность ДНК, перед входением в S-фазу;
- 2) контрольная точка в S периоде, в которой проверяется правильность репликации ДНК;

3) контрольная точка в G2 периоде, в которой проверяются повреждения, пропущенные при прохождении предыдущих точек, либо полученные на последующих стадиях клеточного цикла;

4) контрольная точка начальной M фазы, в которой проверяется готовность структур клетки к делению и целостность веретена деления.

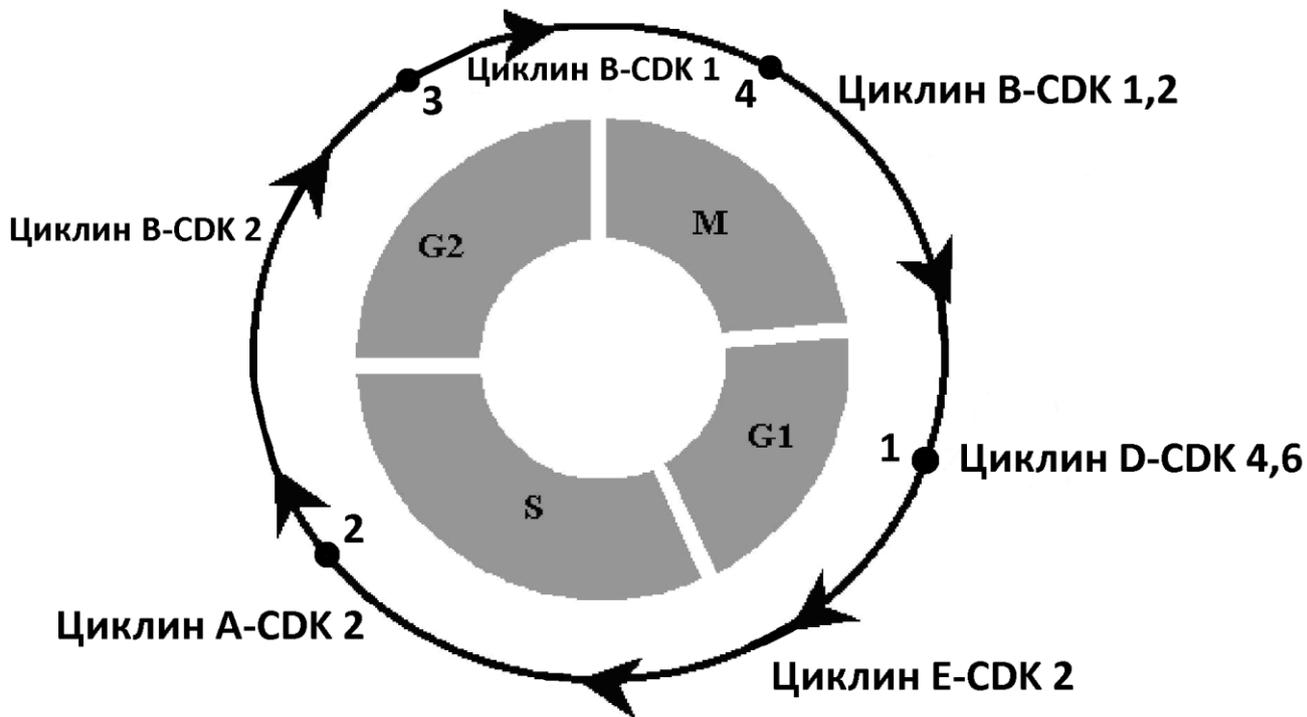


Рисунок 44 – Смена периодов клеточного цикла под воздействием различных комплексов белков циклинов и ферментов циклин-зависимых киназ.

Активация пролиферации

В G1 периоде, в так называемой **R-точке** (**точка рестрикции, первая «контрольная точка»**), определяется, будет ли в дальнейшем клетка делиться или нет. Точка рестрикции делит G1 период на два функционально различных этапа: **G1pm** (постмитотический этап) и **G1ps** (пресинтетический этап). В течение G1pm клетка оценивает присутствующие в ее окружении **ростовые факторы**. Если необходимые ростовые факторы присутствуют в **достаточном количестве**, то клетка **переходит в G1ps**. Клетки, перешедшие в G1ps этап, продолжают нормальное прохождение всего клеточного цикла даже при отсутствии ростовых факторов. Если **отсутствуют** необходимые ростовые факторы в G1pm периоде, то клетка переходит в состояние **пролиферативного покоя (G0 периода)**.

Активация перехода клетки к G1ps представляет собой **сложный каскадный процесс** (рисунок 2а), который активируется внеклеточными сигналами – **ростовыми факторами** (гормоны, факторы роста, интерлейкины, нейромедиаторы и т.д.), распознаваемые соответствующими **рецепторами**. На том конце рецептного белка, который обращен в

цитоплазму клетки собирается **сигнальный комплекс**. Данный комплекс активирует **Ras-белки**, которые в свою очередь активируют **Raf-белки**. Активированные **Raf-белки**, индуцируют транскрипцию ранних генов (в том числе и ответственных за синтез белков циклинов и ферментов CDK) и обеспечивают пролиферацию клетки.

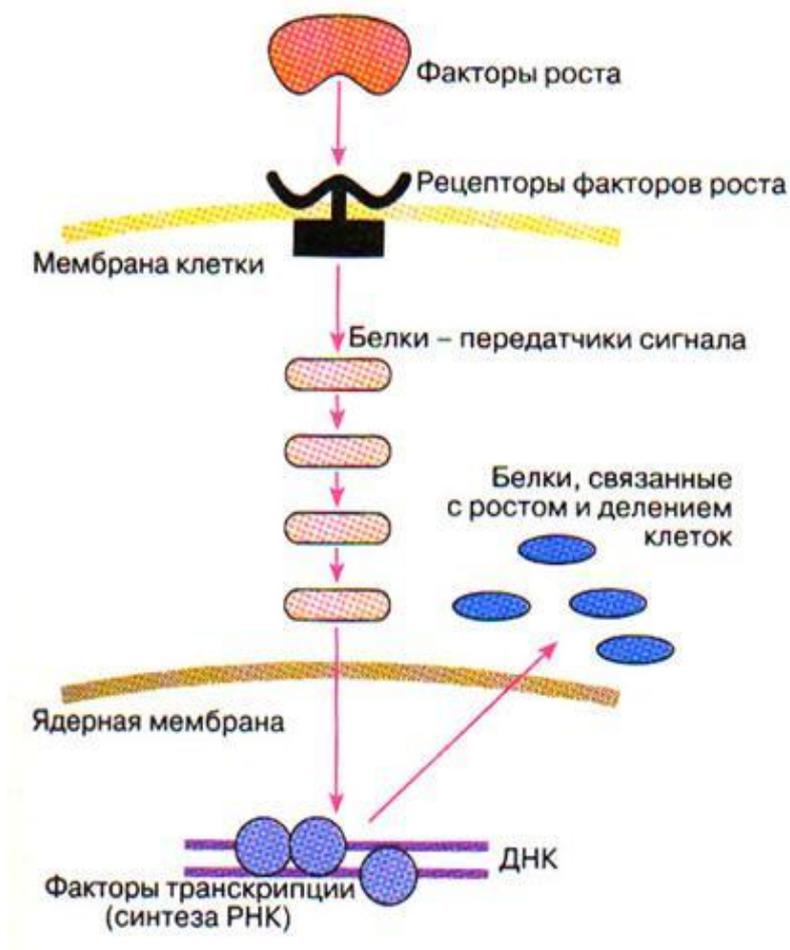


Рисунок 45 – Каскадный процесс активации пролиферации клетки

Регуляция G1 периода

Основным результатом каскада сигнальных событий, происходящих вследствие связывания ростового фактора с рецептором на поверхности клетки, является **активация комплекса циклин D-CDK4,6**. Активность этого комплекса существенно возрастает уже в раннем G1 периоде. Этот комплекс **фосфорилирует мишени**, необходимые для прохождения в S период. **Основным субстратом** комплекса циклин D-CDK4,6 является продукт гена **ретинобластомы (белок Rb)**. Нефосфорилированный белок Rb связывается и, тем самым, инактивирует транскрипционные факторы группы **E2F**. Фосфорилирование белка Rb комплексами циклин D-CDK4,6 приводит к **высвобождению фактора E2F**, который инициирует **транскрипцию генов белков, необходимых для репликации ДНК**, а также **генов циклина E и циклина A**. В конце G1 периода происходит

кратковременное увеличение количества **циклин E-CDK2**, которое обуславливает накопление **циклин A-CDK2** и переход в S период.

Остановку клеточного цикла в G1 периоде могут вызвать следующие факторы: повышение уровня ингибиторов CDK, отсутствие ростовых факторов, повреждения ДНК, внешние негативное воздействия.

Регуляция S периода

S период – это этап клеточного цикла, когда происходит **репликация ДНК**. Каждая из двух дочерних клеток, которые образуются в конце клеточного цикла, должна получить **точную копию ДНК** материнской клетки. Именно поэтому синтез ДНК регулируется **крайне жестко**.

Репликация ДНК начинается в **точке ori**, где **ORC (Origin of replicating complex)** связывается с ДНК. Для инициации репликации комплекс **циклин A-CDK2** соединяется с **протеинкиназой**, которая фосфорилирует ORC и **инициирует репликацию**. При этом **белок Cdc6** отсоединяется от ORC после начала репликации и деградирует. Также происходит фосфорилирование некоторых белков ORC, прежде всего **белков Mcm**. Эти **изменения в ORC**, вызванные циклин A-CDK2 (**вторая «контрольная точка»**), **препятствуют** повторному запуску репликации и **активируют восстановление ошибок ДНК** с участием ряда специфических ферментов, которые входят в ORC.

Регуляция G2 периода

G2 период – это этап клеточного цикла, который начинается после завершения репликации ДНК и вплоть до начала деления. Основным регулятором прохождения G2 периода служит комплекс **циклин B-CDK2**, который активируется после завершения репликации. Остановка клеточного цикла в G2 периоде обусловлена **сигнальными ATM и NBS1 белками**, которые связываются с молекулой ДНК в местах ее повреждения и активируются, запуская каскадный процесс, в результате которого происходит **инактивация комплекса циклин B-CDK2**, пока повреждения не будут устранены (**третья «контрольная точка»**).

Регулятором перехода от G2 к M фазе является комплекс **циклин B-CDK1**, который ингибирован белком Wee1. На протяжении G2 периода концентрации **циклин B-CDK1** постепенно нарастает. После прохождения третьей контрольной точки **циклин B-CDK1** активирует белок Cdc25, который дефосфорилирует **циклин B-CDK1**, что вызывает ингибирование и отсоединение белка Wee1 и переход в M фазу. Способность циклин B-CDK1 активировать свой собственный активатор (Cdc25) и ингибировать свой собственный ингибитор (Wee1) предполагает, что активация циклин B-CDK1 в митозе резко усиливается при наличии такой позитивной обратной связи.

Регуляция митоза

Комплекс **циклин B-CDK2**, который был активирован в G2, продолжает поддерживать процесс деления клетки, однако основным регуляторным комплексом митоза является **циклин B-CDK1**. Активность комплекса циклин B-CDK1 приводит к деградации ядерной оболочки, конденсации хроматина и формированию метафазной пластинки. **Активированный**

комплекс циклин В-CDK1 гарантирует, что **переход из интерфазы в митоз необратим** за счет его обратного фосфорилирования членами **семейства фосфатаз Cdc25** (четвертая «контрольная точка»). Перед тем как клетка переходит из метафазы в анафазу, происходит **деградация циклина В**. Утрата активности комплекса циклин В-CDK1 индуцирует миграцию хромосом к полюсам и деление клетки надвое.

Таким образом, на разных стадиях клеточного цикла синтезируются разные циклины и в особых случаях супрессорные белки, а также клетка проходит ряд контрольных точек, чем в совокупности и обуславливается регуляция клеточного цикла.

Повреждение ДНК.

Для того чтобы сохранить и защитить генетическую информацию, клетки развили сложные процессы, отвечающие за восстановление и контроль повреждений ДНК. Повреждения ДНК могут быть индуцированы многими агентами, включая ионизирующее излучение, свободные радикалы, токсичные вещества и т.д. **Двухцепочечные разрывы ДНК (Double break standed – DBS)** – наиболее часто встречающиеся повреждения ДНК. Подобные повреждения могут также образовываться и при репликации ДНК, а неправильная репарация разрывов может приводить к клеточной гибели, соматическим мутациям и формированию опухолей.

Существует два пути восстановления двухцепочечных разрывов: **гомологичная рекомбинация (Homologous recombination – HR)** и **негомологичное концевое сращивание (Non-homologous end joining – NHEJ)**. В случае репарации путем HR используются гомологичные последовательности ДНК в качестве шаблона для репаративного синтеза, тогда как в случае NHEJ часто происходит простое склеивание концов в местах разрывов.

Репарация разрывов ДНК через NHEJ происходит на протяжении всего клеточного цикла. Хотя NHEJ эффективно сращивает концы в области разрывов, этот путь может приводить к потере генетической информации. В отличие от NHEJ, HR репарация происходит, главным образом, в **позднем S периоде и G2 периоде**, поскольку зависит от присутствия сестринских хроматид, обеспечивающих **шаблон** для репарации. Поскольку восстановление путем HR достигается за счет нового синтеза с использованием в качестве шаблона полноценной гомологичной ДНК, это позволяет клетке восстанавливать ДНК с **высокой точностью**.

На **всех этапах клеточного цикла** устранения повреждений ДНК **строго регулируется** рядом специфических контрольных механизмов и ферментов, ведущее место среди которых занимает **белок p53**.

Дополнительная регуляция клеточного цикла белком p53.

Белок p53 («Хранитель генома», «Охранник клеточного цикла») – наиболее мощный и универсальный транскрипционный фактор, регулирующий клеточный цикл.

Ген человека, кодирующий белок p53, называется **TP53** и расположен в **хромосоме 17 (17p13.1)**. Белок p53 состоит из **393** аминокислотных остатков и имеет **5 доменов**:

При отсутствии повреждений генетического материала белок p53 находится в неактивном состоянии, а при появлении повреждений ДНК активируется. Результатом активации p53 является остановка клеточного цикла и репликации ДНК; при сильном стрессовом сигнале – запуск апоптоза.

При нормальных условиях в клетке экспрессируются белки **p53** и **Mdm2**. N-концевой домен белка Mdm2 связывается с N-концевым трансактивирующим доменом белка p53. Таким образом, белок Mdm2 **препятствует активизирующему действию** белка p53. В нормальных условиях постоянно образуется **комплекс Mdm2-p53** и осуществляется **протеолиз p53**. Этим объясняется низкая концентрация p53 в клетке в отсутствие стресса.

При повреждении ДНК происходит связывание **белка ATM** с двуцепочечным разрывом ДНК, что приводит к **активации киназной активности** этого белка. **Киназа ATM фосфорилирует** белок p53 по остатку **Ser15** (серин). После этого **протеинкиназа** также **фосфорилирует** белок p53 по остаткам **Ser15** и **Ser37**. Данные остатки серина, а также предполагаемые **сайты фосфорилирования Thr18** (треонин) и **Ser20** располагаются в той части белка p53, которая взаимодействует с белком Mdm2. Предполагается, что в **фосфорилированной форме белок p53 не взаимодействует с белком Mdm2**, что увеличивает период полураспада белка p53 и приводит к его **активации**. Активированный белок p53 является **специфическим транскрипционным фактором**. Гены, транскрипцию которых стимулирует белок p53, кодируют белки-компоненты **апоптотической программы** и белки, которые **регулируют клеточный цикл**. Среди прочего активированный белок p53 формирует комплексы с неспецифическими транскрипционными факторами: **белком ТВР** (англ. TATA-box binding protein), **белком СВФ** (англ. ССААТ binding factor) и **белком SP-1**, что вызывает репрессию транскрипции. Также белок p53 индуцирует синтез продуктов **генов p21, p15 и p16**, которые **блокируют ферменты CDK**, обеспечивающие смену периодов клеточного цикла.

Таким образом, **переход белка p53 в активное состояние приводит к остановке клеточного цикла** для репарации ДНК. При **тяжелых повреждениях**, не устранимых путем репарации ДНК, p53 запускает программу **апоптоза**.

Апоптоз

С увеличением количества дефектов ДНК и невозможностью их устранения нарастает концентрация активированного белка p53, что инициирует процесс апоптоза. Апоптотическая программа реализуется белком p53 через несколько одновременно идущих процессов:

1) Непосредственная **активация генов каспаз** – специализированных ферментов осуществляющих апоптоз;

2) Взаимодействие белка p53 с инициатором апоптоза – белком Вах;

3) Активация p53-зависимого модулятора апоптоза PUMA (p53 upregulated modulator of apoptosis), который блокирует действие ингибитора апоптоза белка Bcl-2.

Как правило, апоптоз реализуется по митохондриальному пути в результате выхода набора апоптогенных белков из межмембранного пространства митохондрий в цитоплазму клетки. Белки-инициаторы апоптоза, прежде всего белок Вах активированный белком p53, встраиваются в наружную мембрану митохондрий и полимеризуются. Это вызывает повышение проницаемости наружной мембраны митохондрий (MOMP от Mitochondrial Outer Membrane Permeabilization). При повышении MOMP из межмембранного пространства митохондрий в цитозоль высвобождаются белки, участвующие в апоптозе: цитохром С; прокаспазы-2, -3 и -9; «фактор индуцирующий апоптоз» белок АИФ (Apoptosis Inducing Factor). Цитохром С взаимодействует с «активирующим фактором апоптотической протеазы-1» белком АРАФ-1 (Apoptosis Protease Activating Factor-1). Цитохром С и АРАФ-1 в комплексе участвуют в формировании апоптосомы. Апоптосома активирует прокаспазу-9. Каспаза-9 связывает и активирует прокаспазу-3 с образованием эффекторной каспазы-3. В результате запускается каспазный каскад, приводящий к деградации ключевых физиологических процессов и структур клетки.

Под действием каспаз гидролизу подвергаются белки ядерной оболочки, разрушается цитоскелет, расщепляются белки, регулирующие клеточную адгезию. В результате действия каспаз происходит распад регуляторных и эффекторных доменов ферментов, участвующих в репарации ДНК, мРНК-сплайсинга и ДНК-репликации. Каспазы вызывают инактивацию белков, блокирующих апоптоз, в частности расщепляется «фактор фрагментации ДНК» ингибитор DFF (DNA fragmentation factor), что приводит к активации апоптозной ДНКазы CAD (caspase-activated DNase) и расщеплению ДНК клетки.

Итогом программируемой клеточной гибели путем апоптоза является деградация клетки с фрагментацией на отдельные апоптотические тельца, ограниченные плазматической мембраной. Фрагменты погибшей клетки обычно очень быстро, в среднем за 90 минут, фагоцитируются макрофагами либо соседними клетками, минуя развитие воспалительной реакции.

Оба вида реакций (остановка клеточного цикла для репарации ДНК или апоптоз) защищают организм от репликации и передачи дочерним клеткам генетически поврежденного материала. Наряду с геном p53 выделяют и другие гены, контролирующие клеточный цикл: Rb (ген ретинобластомы), DCC, APC, WT1, NF1 и др.

Инактивация функции антионкогенов и развитие опухолей

Потеря функции гена p53 (в результате мутации или делеции) приводит к утрате контроля над клеточным циклом: клетки-мутанты продолжают активно пролиферировать, несмотря на повреждения ДНК. Выявлена четкая

связь между утратой функции гена p53 и развитием более 50 видов злокачественных опухолей у человека. Так, изменения гена p53 обнаружены в 55-70% случаев рака легкого, в 25-30% – рака молочной железы. Опухоли с потерей функции гена p53 характеризуются наиболее злокачественным течением. В некоторых видах опухолей (в 60% меланом и лейкозов, в 80% глиом) обнаруживаются изменения гена p16; описаны опухоли, связанные с дефектами гена p15. Клетки рака шейки матки часто содержат инактивированные гены Rb и p53. Мутация гена Rb обнаруживается при ретинобластоме, опухолях костей, мочевого пузыря, легкого и молочной железы. Делеция гена DCC характерна для опухолей толстой и прямой кишки. Делеция гена APC – для аденоматозного полипоза толстой кишки.

Вопросы для самоконтроля:

1. Какие белки обеспечивают регуляцию клеточного цикла?
2. Какие фазы выделяют в клеточном цикле?
3. Что такое контрольная точка клеточного цикла? Какие контрольные точки проходит клетка в клеточном цикле?
4. Что такое активация пролиферации?
5. Как происходит регуляция G1 периода?
6. Как происходит регуляция G2 периода?
6. Расскажите особенности регуляции?
7. Что такое двуцепочечные разрывы?
8. Какое значение в клеточном цикле имеет белок p53?
9. Какую функцию имеют каспазы?
10. Что происходит при инактивации антионкогенов?

ЛЕКЦИЯ 13 МЕЙОЗ

2. Мейоз. Типы мейоза: зиготный, гаметный и споровый.
3. Редукционное деление.
4. Профаза I: лептотена, зиготена, пахитена, диплотена, диакинез.
5. Конъюгация гомологичных хромосом. Кроссинговер.
6. Эквационное деление.
7. Биологическое значение мейоза.

Мейоз. Типы мейоза: зиготный, гаметный и споровый.

Мейоз – (от греч. *meiosis* – уменьшение) – это способ деления эукариотических клеток, в результате которого из одной материнской клетки образуется четыре дочерние с уменьшенным в 2 раза набором хромосом.

Если в мейоз вступает диплоидная соматическая клетка ($2n4n$), то образуются четыре гаплоидные клетки ($1n1c$). Клетки с гаплоидным набором хромосом не могут делиться мейозом.

Выделяют три типа мейоза, в зависимости от стадии жизненного цикла организма, на которой он протекает:

1) Зиготный – мейоз на стадии прорастания зиготы (зиготическая редукция). В этом случае, при слиянии гаплоидных гамет и образовании диплоидной зиготы происходит ее зиготный мейоз (зиготическая редукция). Взрослая особь, развившаяся из данной зиготы, является гаплоидной. При данном типе мейоза практически весь жизненный цикл проходит в гаплоидной стадии, диплоидная только зигота. Зиготный тип мейоза характерен для аскомицетов, базидиомицетов, некоторых водорослей, споровиков и др.

2) Гаметный – мейоз на стадии образования гамет (гаметическая редукция). В этом случае диплоидные клетки-предшественницы половых клеток претерпевают гаметный мейоз с образованием гаплоидных зрелых гамет, которые сливаясь, образуют диплоидную зиготу. При данном типе мейоза практически весь жизненный цикл проходит в диплоидной стадии, гаплоидны только зрелые гаметы. Гаметный тип мейоза характерен, в основном, для многоклеточных животных и некоторых низших растений.

3) Споровый – мейоз при образовании спор (спорическая редукция). В этом случае диплоидный спорофит образует в процессе спорового мейоза гаплоидные споры, из которых прорастает гаплоидный гаметофит. Споровый тип мейоза встречается у высших растений.

Редукционное деление.

Мейоз представляет собой непрерывный процесс, состоящий из двух последовательных делений, называемых мейозом I (редукционное деление) и мейозом II (эквационное деление).

В ходе редукционного деления мейоза гомологичные хромосомы расходятся в две образующиеся клетки. При этом число хромосом

уменьшается вдвое ($1n2c$ в каждой клетке). В ходе следующего за ним эквационного деления мейоза образованные клетки вновь делятся. При этом отдельные хроматиды равномерно распределяются между их дочерними клетками ($1n1c$). Таким образом, из одной диплоидной клетки ($2n4n$) в результате мейоза образуется 4 гаплоидные клетки ($1n1c$).

В каждом из двух делений мейоза (редукционное и эквационное) различают четыре фазы: профазу, метафазу, анафазу и телофазу.

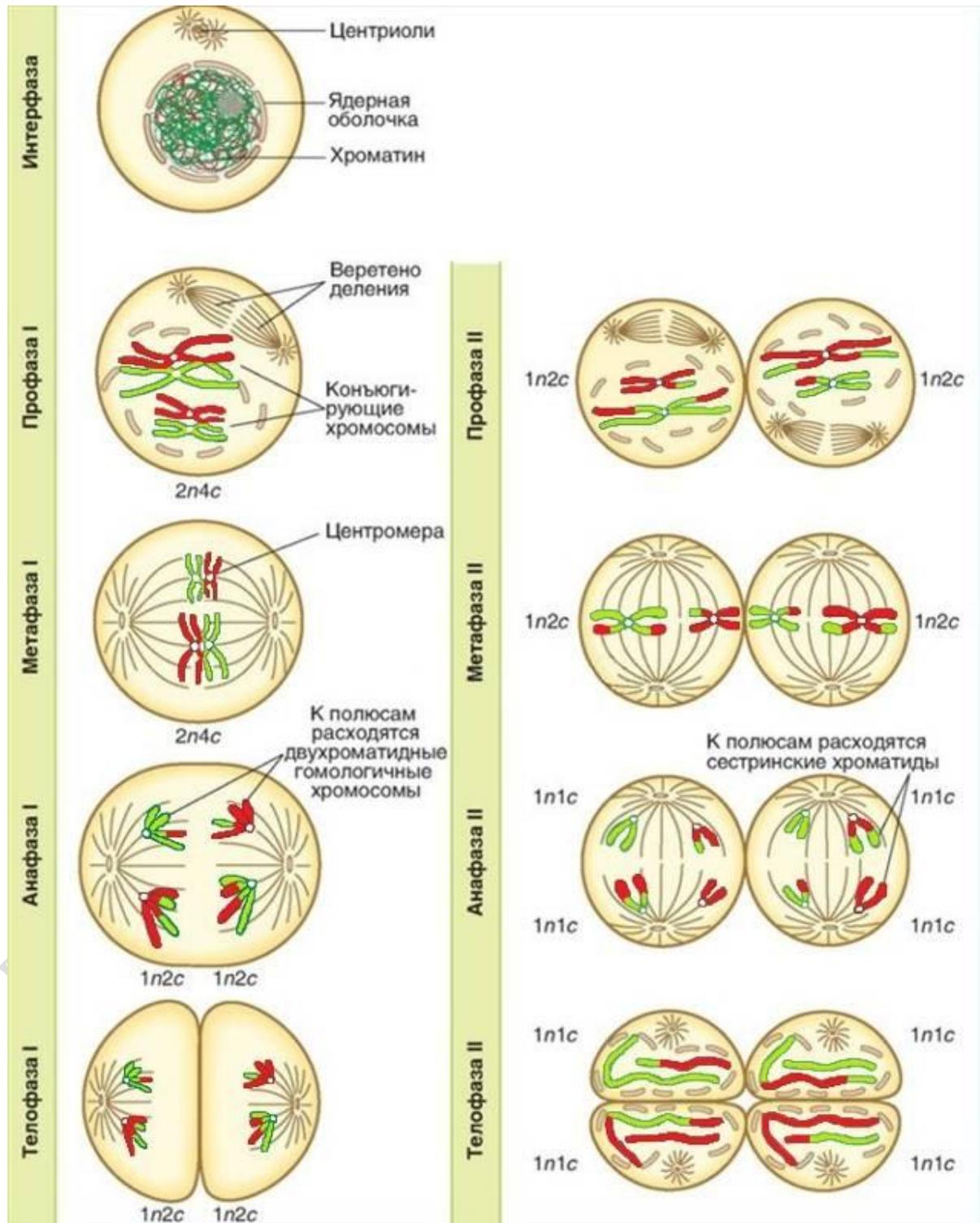


Рисунок 46 – Мейоз

Профаза I: лептотена, зиготена, пахитена, диплотена, диакинез.

Особенностью первого редукционного деления (мейоз I) является необычное и сложное прохождение профазы I. Она подразделяется на несколько стадий: лептотена, зиготена, пахитена, диплотена, диакинез.

Лептотена (от греч. *leptos* – тонкий, *nema* – нить). Происходит значительная, но не полная спирализация хромосом. При этом хромосомы становятся видными как тонкие длинные нити. Ядерная оболочка сохраняется, ядрышко не распадается. Поэтому во время профазы I возможны синтезы некоторых РНК и белков. За счет этого в половых клетках (особенно в женской) создается дополнительный запас веществ, которые будут необходимы для оплодотворения и ранних стадий развития зародыша.

Зиготена (от греч. *zygon* – парный). Во время зиготены гомологичные хромосомы выстраиваются рядом, обвивают друг друга, укорачиваются и сцепливаются между собой.

Конъюгация гомологичных хромосом. Кроссинговер.

Процесс точного и тесного сближения гомологичных хромосом называется (лат. *conjugation* – соединение) конъюгация. При этом между гомологичными хромосомами образуются специализированные синаптонемальные комплексы (греч. *synapsis* – связь, соединение), которые представляют собой белковые структуры. В данном комплексе заметны две параллельные боковые белковые нити, соединенные тонкими поперечными белковыми полосками. По обе стороны от боковых нитей лежат гомологичные хромосомы, а в центре комплекса проходит осевой элемент. Синаптонемальный комплекс удачно сравнивают с веревочной лестницей, стороны которой образованы гомологичными хромосомами. Именно в результате этого гомологичные хромосомы сцепливаются между собой и образуют биваленты (лат. *bi* – двойной, *valens* – сильный). На примере человека: 46 гомологичных хромосом образуют 23 бивалента. Каждый бивалент состоит из двух гомологичных хромосом, т.е. из четырех хроматид.

К концу зиготены каждая гомологичная хромосома связана между собой с помощью синаптонемальных комплексов. Лишь половые хромосомы X и Y конъюгируют не полностью, т.к. они не полностью гомологичны.



Рисунок 47 – Стадии профазы I мейоза

Пахитена (греч. *pahtys* – толстый). Самый длительный этап, который продолжается не менее нескольких суток. Хромосомы еще больше укорачиваются и утолщаются. Между гомологичными хромосомами в нескольких местах возникают соединения – хиазмы (греч. *chiasma* – перекрест) или рекомбинантные узелки. В области каждой хиазмы происходит обмен соответствующими участками гомологичных хромосом, который называется кроссинговер (англ. *crossing-over* – перекрест). Таким образом, процесс кроссинговера обеспечивает многочисленные генетические рекомбинации. Необходимо отметить, что количество рекомбинантных узелков (хиазм) равно количеству перекрестков.

По окончании кроссинговера хроматиды разъединяются, но остаются связанными в области хиазм.

Диплотена (греч. *diploos* – двойной). Во время диплотены синаптонемальные комплексы распадаются, конъюгировавшие гомологичные хромосомы каждого бивалента отодвигаются друг от друга, но связь между ними по-прежнему сохраняется в зонах рекомбинантных узелков. Между диплотеной и диакинезом нет четкой морфологической и временной границы.

Диакинез. На этой стадии продолжается конденсация хромосом, но гомологичные хромосомы еще остаются связанными между собой хиазмами, а сестринские хроматиды каждой хромосомы – центромерами. В это время разрушается ядерная оболочка и ядрышки. Центриоли направляются к полюсам и образуют веретено деления.

Вследствие сильно затянутой пахитены и диплотены профазы I мейоза очень длительна и может достигать от нескольких суток (развитие спермиев) до нескольких лет (развитие яйцеклеток).

Хромосомы типа ламповых щеток. Хромосомы типа ламповых щеток – это специальная форма хромосом, которую они приобретают в растущих ооцитах (женских половых клетках) большинства животных, за исключением млекопитающих. Хромосомы типа ламповых щеток впервые обнаружены Вальтером Флеммингом в 1882 году.

В растущих ооцитах всех животных, за исключением млекопитающих, во время протяженной стадии диплотены профазы мейоза I активная транскрипция многих последовательностей ДНК приводит к преобразованию хромосом в хромосомы, по форме напоминающие щетки для чистки стекол керосиновых ламп (хромосомы типа ламповых щеток). Они представляют собой сильно деконденсированные полубиваленты, состоящие из двух сестринских хроматид. Хромосомы типа ламповых щеток можно наблюдать с помощью световой микроскопии, при этом видно, что они организованы в виде серии хромомеров (содержат конденсированный хроматин) и исходящих из них парных латеральных петель (содержат транскрипционно активный хроматин).

Хромосомы типа ламповых щеток производят огромное количество РНК, синтезируемой на латеральных петлях. Каждая латеральная петля всегда содержит одну и ту же последовательность ДНК и остается в

вытянутом состоянии на протяжении всего роста ооцита, вплоть до начала конденсации хромосом. Латеральная петля может содержать одну или несколько транскрипционных единиц с поляризованным РНП-матриксом, покрывающим ДНП-ось петли. Вместе с тем, большая часть ДНК остается в конденсированном состоянии и организована в хромомеры в осях хромосом типа ламповых щеток.

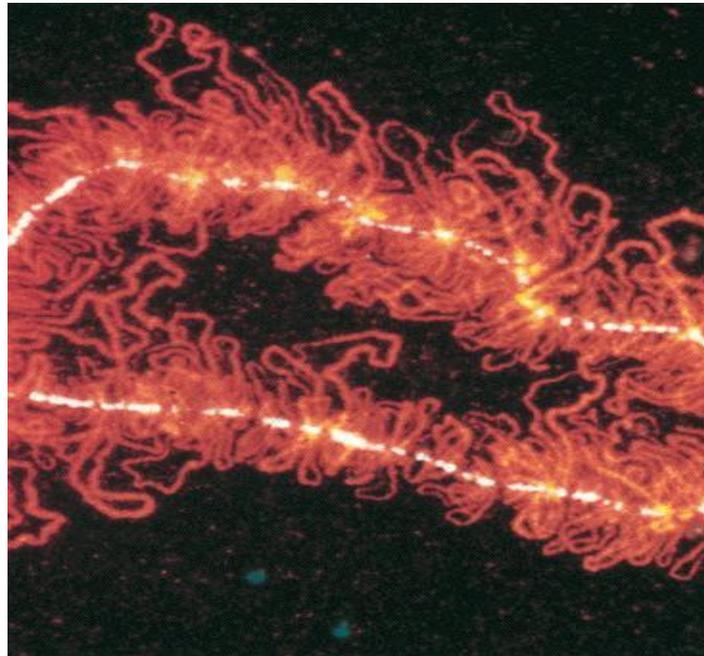


Рисунок 48 – Хромосомы типа «ламповых щеток»

Благодаря гигантским размерам и выраженной хромомерно-петлевой организации, хромосомы типа ламповых щеток на протяжении многих десятилетий служат удобной моделью для изучения организации хромосом, работы генетического аппарата и регуляции экспрессии генов во время профазы мейоза I. Кроме того, хромосомы этого типа широко используются для картирования последовательностей ДНК с высокой степенью разрешения, изучения феномена транскрипции некодирующих белки tandemных повторов ДНК, анализа распределения хиазм и др.

Метафаза I напоминает аналогичную стадию митоза. Биваленты, состоящие из двух гомологичных хромосом, устанавливаются в экваториальной плоскости, образуя метафазную пластинку. В этот момент спирализация хромосом достигает максимума. В отличие от митоза, хромосомные микротрубочки прикрепляются к центромере лишь с одной стороны (со стороны полюса). Связь между хромосомами с помощью хиазм продолжает сохраняться.

В анафазе I хиазмы распада, гомологичные хромосомы (а не сестринские хроматиды, как при митозе) отделяются друг от друга и растягиваются нитями веретена деления к противоположенным полюсам клетки. Следовательно, из каждой пары гомологичных хромосом в дочернюю клетку

попадает только одна. Центромеры этих хромосом в отличие от анафазы митоза, не редуцируются, а значит, сестринские хроматиды при этом не разъединяются. Таким образом, в конце анафазы I набор хромосом и хроматид у каждого полюса делящейся клетки составляет $1n2c$.

В телофазе I веретено деления разрушается, происходит формирование двух ядер, образуется и углубляется борозда деления, происходит цитокинез. В результате образуются две дочерние клетки, содержащие по 23 хромосомы, состоящие из двух хроматид ($1n2c$).

Эквационное деление.

Между редуционным и эквационным делением мейоза выделяют очень короткую интерфазу II. Ее важнейшая особенность состоит в том, что не происходит репликации ДНК, и клетка почти сразу переходит ко второму делению мейоза, протекающие по типу митоза.

Профаза II не длительна и конъюгации хромосом при этом не наступает. Происходят те же процессы, что и в профазе митоза: формируются хромосомы, которые беспорядочно располагаются в цитоплазме клетки. Начинает формироваться веретено деления.

В метафазе II 23 хромосомы выстраиваются в полости экватора.

В анафазе II в области центромеры сестринские хроматиды каждой хромосомы разъединяются и отходят к противоположенным полюсам клетки. В конце анафазы II набор хромосом и хроматид у каждого полюса $1n1c$.

В телофазе II образуются четыре гаплоидные клетки, в которых каждая хромосома состоит из одной хроматиды ($1n1c$).

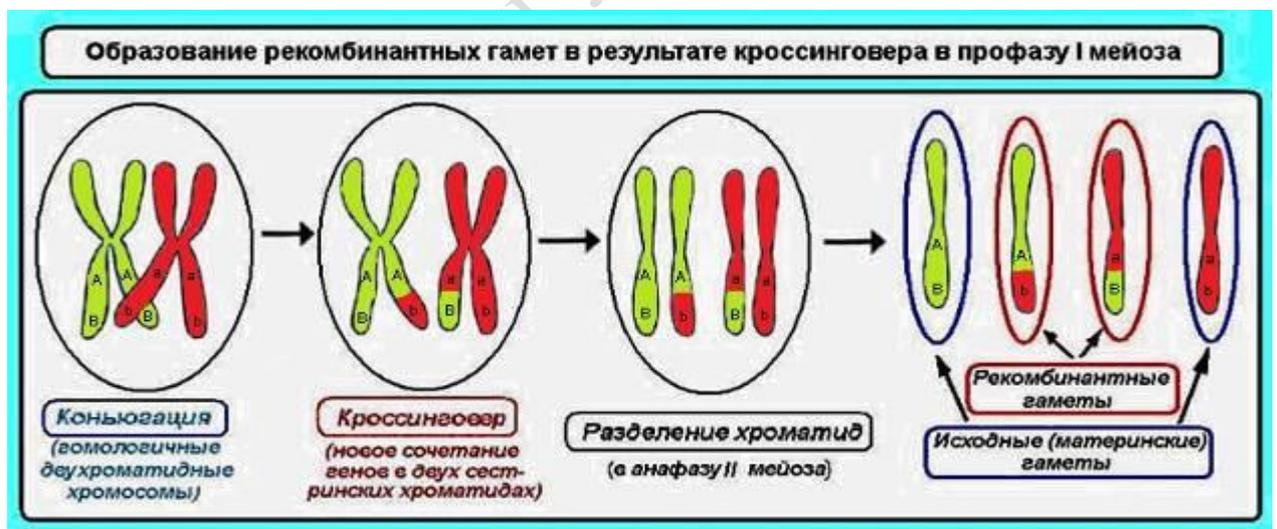


Рисунок 49 – Реализация комбинативной изменчивости в процессе мейоза

Таким образом, в результате двух последовательных деление мейоза (редукционнoе и эквационное) из одной диплоидной клетки ($2n4n$) образуется 4 гаплоидные клетки ($1n1c$).

В профазе мейоза I происходит кроссинговер, что ведет к рекомбинации наследственного материала. В анафазе I гомологичные хромосомы случайным образом расходятся к разным полюсам клетки. В анафазе II то же самое происходит с сестринскими хроматидами. Все эти процессы обуславливают комбинативную изменчивость живых организмов.

Биологическое значение мейоза.

Мейоз является основным этапом гаметогенеза. У животных и человека мейоз приводит к образованию гаплоидных половых клеток – гамет.

Препятствует увеличению числа хромосом при половом размножении и сохраняет видовой кариотип. Клетки, образованные в процессе мейоза, являются гаплоидными и в ходе последующего оплодотворения (слияния гамет) организм нового поколения получает диплоидный набор хромосом. Сохраняется присущий данному виду организмов кариотип. Без такого механизма деления хромосомные наборы удваивались бы с каждым следующим поколением.

Обеспечивает комбинативную изменчивость организмов. Во время мейоза протекает ряд процессов, которые способствуют комбинированию и образованию новых признаков в клетках, образованных в процессе мейоза. Это реализуется благодаря рекомбинации генов во время кроссинговера, независимым расхождением хромосом во время мейоза, случайной встречей половых гамет во время оплодотворения.

Вопросы для самоконтроля:

1. Что такое мейоз?
2. Какие выделяют типы мейоза?
3. Какие выделяют фазы мейоза?
4. На какие стадии подразделяется профазы I мейоза?
5. Особенности профазы I мейоза?
6. Что такое конъюгация?
7. Что такое синаптонемальные комплексы, на какой стадии они образуются?
8. Что такое биваленты, зачем они образуются?
9. Что такое рекомбинантные узелки, на какой стадии они образуются?
10. Что такое кроссинговер?
11. Что такое хромосомы типа «ламповых щеток»?
12. Общие процесс протекания редукционного и эквационного деления мейоза?
13. Какие процессы обеспечивают комбинативную изменчивость?
14. Биологическое значение мейоза?

ЛЕКЦИЯ 14

ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

1. Особенности растительных клеток.
2. Клеточная стенка.
3. Пластиды.
4. Центральная вакуоль, сферосомы, тонопласт.
5. Включения в клетках растений.

Особенности растительных клеток.

В растительной клетке есть ядро и все органоиды, свойственные животной клетке: эндоплазматическая сеть, рибосомы, митохондрии, аппарат Гольджи.

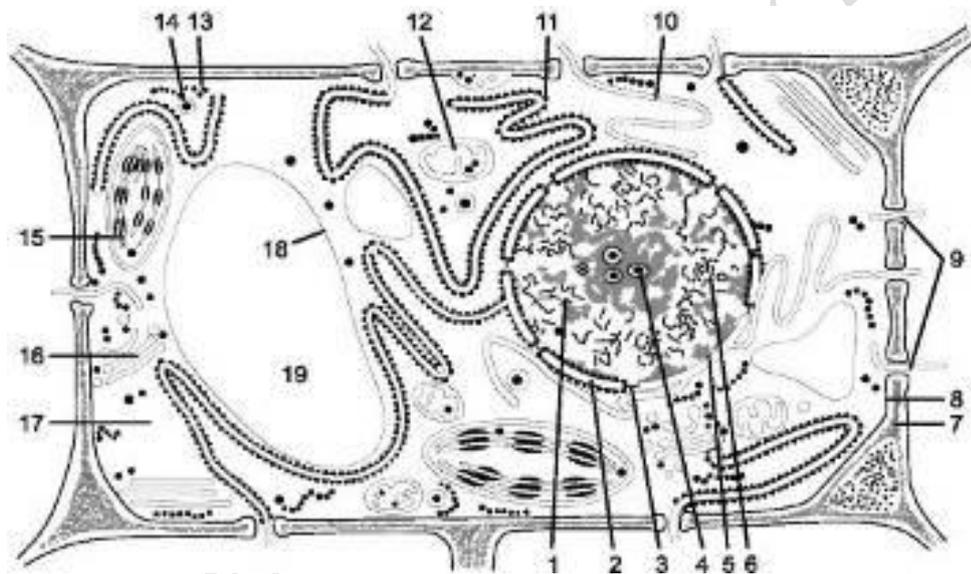


Рисунок 50 - Схема строения растительной клетки

1 - ядро; 2 - ядерная оболочка; 3 - ядерная пора; 4 - ядрышко; 5 - конденсированный хроматин; 6 - диффузный хроматин; 7 - клеточная стенка; 8 - плазмалемма; 9 - плазмодесмы; 10 - эндоплазматическая агранулярная сеть; 11 - гранулярная эндоплазматическая сеть; 12 - митохондрии; 13 - свободные рибосомы; 14 - лизосомы; 15 - хлоропласт; 16 - диктиосома аппарата Гольджи; 17 - гиалоплазма; 18 - тонопласт; 19 - вакуоль с клеточным соком

В отличие от животной клетки для строения растительной клетки характерны:

- 1) наличие прочной целлюлозной клеточной стенки, представляющей собой видоизмененный гликокаликс животной клетки;
- 2) наличие пластид и автотрофное питание (фотосинтез);
- 3) наличие (как правило) крупной центральной вакуоли;

4) рост клеток – путем растяжения (в основном за счет увеличения объема вакуоли);

5) отсутствие клеточного центра у высших растений, участвующего в делении клетки, роль которого выполняют отдельные микротрубочки;

6) способность к неограниченному или очень продолжительному росту;

7) малая подвижность (как правило, у всех клеток высших растений).

Растительная клетка, как и животная, окружена цитоплазматической мембраной, но, кроме нее, ограничена толстой состоящей из целлюлозы клеточной стенкой. Наличие клеточной стенки – специфическая. Она определила малую подвижность растений. Вследствие этого питание и дыхание организма стали зависеть от поверхности тела, контактирующей с окружающей средой, что привело в процессе эволюции к большей расчлененности тела, гораздо более выраженной, чем у животных. Клеточная стенка имеет поры, через которые каналы эндоплазматической сети соседних клеток сообщаются друг с другом.

Клеточная стенка.

Жесткая клеточная стенка, окружающая клетку, состоит из целлюлозных микрофибрилл, погруженных в матрикс, в состав которого входят гемицеллюлозы и пектиновые вещества. Клеточная стенка обеспечивает механическую опору клетке, защиту протопласта и сохранение формы клетки. При этом клеточная стенка способна к растяжению. Являясь продуктом жизнедеятельности протопласта, стенка может расти только в контакте с ним. Через клеточную стенку происходит передвижение воды и минеральных солей, но для высокомолекулярных веществ она полностью или частично непроницаема. При отмирании протопласта стенка может продолжать выполнять функцию проведения воды. Наличие клеточной стенки более чем все другие признаки отличает растительные клетки от животных. Архитектуру клеточной стенки в значительной степени определяет *целлюлоза*. Мономером целлюлозы является глюкоза. Пучки молекулы целлюлозы формируют мицеллы, которые объединяются в более крупные пучки – микрофибриллы.

Целлюлозный каркас клеточной стенки заполнен нецеллюлозными молекулами матрикса. В состав матрикса входят полисахариды, называемые *гемицеллюлозами*; *пектиновые* вещества (пектин), очень близкие к гемицеллюлозам, и *гликопротеиды*. Пектиновые вещества, сливаясь между соседними клетками, образуют *срединную пластинку*, которая располагается между первичными оболочками соседних клеток. При растворении или разрушении срединной пластинки (что происходит в мякоти созревших плодов) возникает *мацерация* (от лат. *maceratio* – размягчение). Естественную мацерацию можно наблюдать у многих перезревших плодов (арбуз, дыня, персик). Искусственную мацерацию (при обработке тканей щелочью или кислотой) используют для приготовления различных анатомических и гистологических препаратов.

Клеточная стенка в процессе жизнедеятельности может подвергаться различным видоизменениям – *одревеснению, опробковению, ослизнению, кутинизации, минерализации.*

Одревеснение клеточной стенки связано с внедрением между молекулами целлюлозы *лигнина*, который является самым распространенным (после целлюлозы) полимером растительных клеток. Он увеличивает жесткость оболочки, вызывая *одревеснение* клеточных стенок.

Кутин, суберин и *воск* – жироподобные вещества. Кутин и воск обычно откладываются на поверхности клеток эпидермы. Кутиновая пленка образует *кутикулу*. *Суберин* пропитывает клеточные стенки вторичной покровной ткани, вызывая *опробковение*. В момент завершения опробковения протопласт клетки разрушается, а клеточная стенка пробки становится непроницаемой для воды и газов. Кутин и суберин встречаются в комбинации с восками и предотвращают чрезмерную потерю воды растением и проникновение в его клетки различных бактерий и грибов. Клеточные стенки могут пропитываться оксалатами и кремнеземом, что придает им твердость и хрупкость и приводит к их *минерализации*.

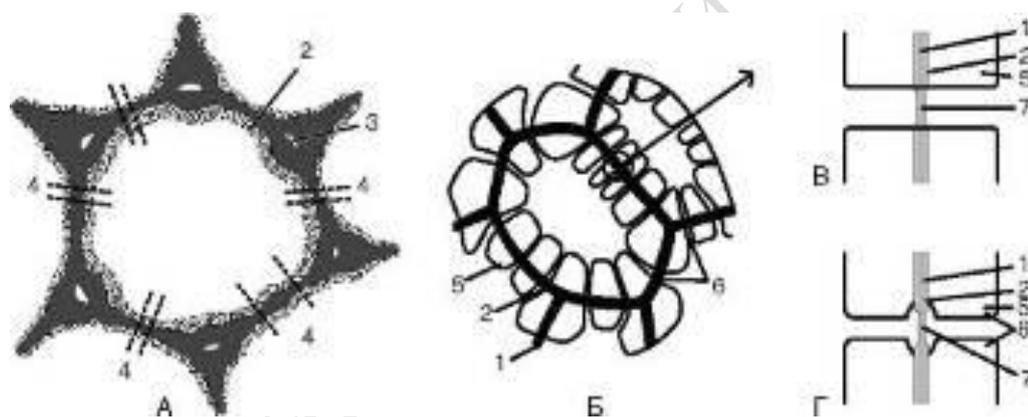


Рисунок 51 – Первичные поровые поля, поры и плазмодесмы: *А - паренхимная клетка с первичной оболочкой и первичными поровыми полями; Б - клетки с вторичными оболочками и многочисленными порами; В - пара простых пор; Г - пара окаймленных пор; 1 - срединная пластинка; 2 - первичная оболочка; 3 - межклеточное пространство; 4 - плазмодесмы в первичном поровом поле; 5 - вторичная оболочка; 6 - поры; 7 - поровая мембрана; 8 – окаймление*

Некоторые клеточные стенки кожуры семян (льна) способны к *ослизнению*. Это происходит за счет превращения целлюлозы и пектина в *слизи* и *камеди*, которые, являясь полимерами, сильно набухают при соприкосновении с водой. Слизи удерживают влагу, защищая семена от высыхания, и закрепляют их на определенном месте, с частицами почвы.

При образовании клетки в процессе митоза формируется первичная клеточная стенка. На всем своем протяжении первичные клеточные стенки не одинаковы по толщине, а имеют тонкие участки, которые называются

первичными поровыми полями. У некоторых клеток протопласт откладывает на внутреннюю поверхность первичной оболочки еще один слой – *вторичную клеточную стенку.* На первичных поровых полях вторичная оболочка не откладывается. Таким образом, во вторичной оболочке образуется *пора.* Поры двух контактирующих клеток лежат друг против друга. В клетках, имеющих вторичные оболочки, существуют 2 типа пор – *простые* и *окаймленные.* Вторичная оболочка в окаймленных порах нависает над порой, а внутри имеется торус (утолщение), регулирующий движение жидкости в соседние клетки. В простых порах диаметр порового канала одинаковый по всей длине.

Такие оболочки нужны специализированным клеткам, выполняющим механическую и проводящую функции. После отложения вторичной оболочки и ее одревеснения протопласт клеток часто разрушается. Обычный компонент вторичных оболочек клеток древесины (ксилемы) и склеренхимы – лигнин.

Пластиды.

Преобладание синтетических процессов над процессами освобождения энергии – одна из наиболее характерных особенностей обмена веществ растительных организмов. Первичный синтез углеводов из неорганических веществ осуществляется в пластидах.

Различают три вида пластид:

1) лейкопласты – бесцветные пластиды, в которых из моносахаридов и дисахаридов синтезируется крахмал (есть лейкопласты, запасающие белки или жиры);

2) хлоропласты – зеленые пластиды, содержащие пигмент хлорофилл, где осуществляется фотосинтез – процесс образования органических молекул из неорганических за счет энергии света,

3) хромопласты, включающие различные пигменты из группы каротиноидов, обуславливающих яркую окраску цветков и плодов. Пластиды могут превращаться друг в друга. Они содержат ДНК и РНК, и увеличение их количества осуществляется делением надвое.

Центральная вакуоль, сферосомы, тонопласт.

Вакуоли окружены мембраной и развиваются из эндоплазматической сети. Вакуоли содержат в растворенном виде белки, углеводы, низкомолекулярные продукты синтеза, витамины, различные соли. Осмотическое давление, создаваемое растворенными в вакуолярном соке веществами, приводит к тому, что в клетку поступает вода, которая обуславливает тургор – напряженное состояние клеточной стенки. Толстые упругие стенки обеспечивают прочность растений к статическим и динамическим нагрузкам.

Протопласт. Во взрослой растительной клетке выделяют: протопласт – живое содержимое клетки и производные протопласта. Протопласт представляет собой цитоплазму и ядро; к производным протопласта относят

целлюлозную клеточную стенку (оболочку) и вакуоль. В состав цитоплазмы входит гиалоплазма – внутренняя жидкая среда клетки, в которую погружены клеточные органеллы. Для живых растительных клеток характерно движение цитоплазмы вместе с погруженными в нее органеллами и ядром, называемое током цитоплазмы, или циклозом. В гиалоплазме содержатся липиды, белки и углеводы. *Липиды* (фосфолипиды) – жироподобные вещества, которые являются структурными компонентами клетки, так как входят в состав клеточной мембраны (плазмолемма, тонопласт). Протопласт растительной клетки содержит: простые липиды (жирные масла), полимерные липиды (воск, кутин, суберин) и сложные липиды (липоиды, или жироподобные вещества). Простые липиды состоят из остатков жирных кислот и спиртов (жиры, воски). Сложные липиды – это комплексы липидов, их соединения с белками (липопротеиды), фосфорной кислотой (фосфолипиды), сахарами (гликолипиды). Некоторые пигменты (каротиноиды) также относят к сложным липидам. Липиды являются одним из основных компонентов биологических мембран, а также составляют их энергетический резерв. Углеводы входят в состав гиалоплазмы в виде моносахаридов (глюкоза, фруктоза), дисахаридов (сахароза, мальтоза и др.) и полисахаридов (крахмал). У растений моносахариды являются первичным продуктом фотосинтеза и используются для биосинтеза полисахаридов, аминокислот, жирных кислот и др. Углеводы запасаются в виде крахмала как энергетический резерв растений. Некоторые углеводные полимеры служат опорным материалом жестких клеточных стенок (целлюлоза) или выполняют функцию цементирующего материала в межклеточном пространстве (пектины).

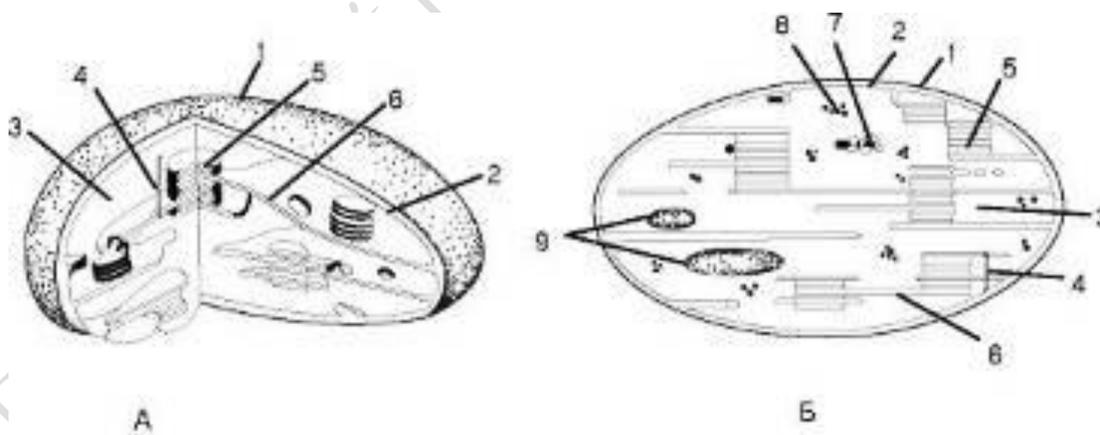


Рисунок 52 – Строение хлоропласта:

*А - объемная схема строения хлоропласта; Б - схема среза через хлоропласт:
 1 - наружная мембрана; 2 - внутренняя мембрана; 3 - строма; 4 - грана; 5 - тилакоид грани; 6 - ламелла; 7 - ДНК; 8 - рибосомы хлоропласта (отличаются от цитоплазматических рибосом); 9 - крахмальные зерна*

Хлоропласт – крупная двумембранная пластида, в которой протекает фотосинтез за счет наличия пигментов: хлорофиллов, каротиноидов и

ксантофиллов. Внутренняя среда хлоропласта – студенистообразный матрикс - строма. Строма содержит рибосомы, кольцевую молекулу ДНК и капельки масла. В строме протекает темновая фаза фотосинтеза, в которой непосредственно происходит синтез органических соединений с использованием энергии, синтезированной в световую фазу. В строме на ламеллах находится система мембран-тилакоидов, собранных в стопки-граны, в которых может откладываться крахмал. В тилакоидах протекает световая фаза фотосинтеза, в ходе которой осуществляются процессы циклического и нециклического фосфорилирования и фотолиза воды под действием квантов света. Хлоропласты могут превратиться в хромопласты (пожелтение листьев) или в лейкопласты (если поместить растение в темноту).

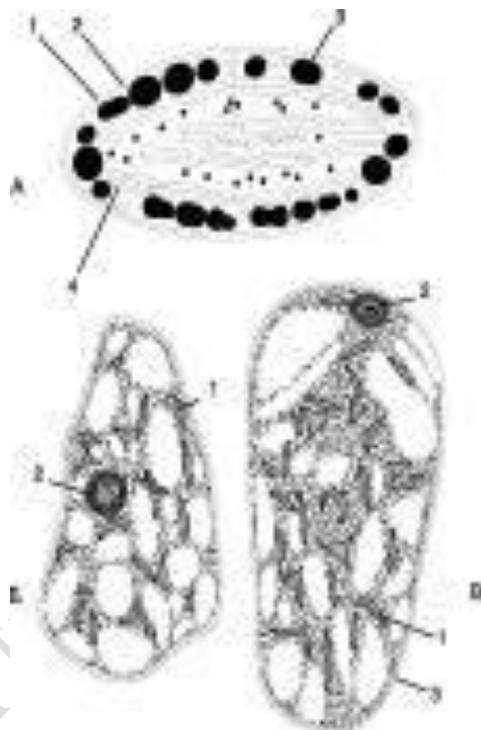


Рисунок 53 – Строение хромопласта:

*А. Внешний вид: 1 - наружная мембрана; 2 - внутренняя мембрана; 3 - жировые капли; 4 - ламеллы; Б, В: хромопласты в клетках мякоти зрелых плодов рябины (*Sorbus aucuparia*) и боярышника (*Crataegus sanguinea*) соответственно: 1 - хромопласты; 2 - ядро; 3 - стенка клетки*

Хромопласт – окрашенная пластида, содержащая пигменты: каротиноиды (оранжевые) и ксантофиллы (желтые). Хромопласты являются конечным этапом в развитии пластид, поэтому у них, как правило, отсутствует внутренняя мембранная система. От хлоропластов они отличаются меньшими размерами и разнообразной формой. Больше всего хромопластов в плодах томата, красного перца, в цветках, где их яркая окраска служит для привлечения насекомых и птиц, участвующих в опылении растений и распространении семян.

Лейкопласт – бесцветная пластида, не содержащая пигментов. В отличие от хлоропластов у лейкопластов слабо развитая мембранная система и редко расположенные одиночные тилакоиды. Лейкопласты могут превращаться в хлоропласты и хромопласты. Лейкопласты приспособлены для хранения запасных питательных веществ, поэтому их особенно много в запасяющих органах: корнях, семенах, молодых листьях. В амилопластах откладывается запасной крахмал; в олеопластах – липиды; в протеинопластах – белки.

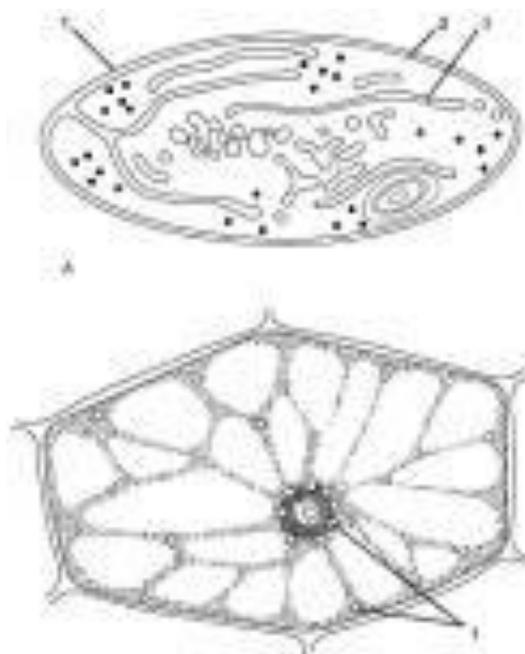


Рисунок 54 – Строение лейкопласта: А. Внешний вид лейкопласта: 1 - наружная мембрана; 2 - внутренняя мембрана; 3 - ламелла; 4 - строма. Б. Лейкопласты (1) в клетках листа традесканции

Микротельца – органеллы, не совсем правильной сферической формы с зернистой структурой, но иногда в них попадают кристаллоиды или скопление нитей.

Глиоксисомы имеют отношение к метаболизму глиоксилата и участвуют в превращении липидов в сахарозу в некоторых богатых маслами семенах (например, в эндосперме семени клещевины).

Пероксисомы содержат фермент каталазу, ускоряющую разложение перекиси водорода на воду и кислород. Перекись водорода является побочным продуктом некоторых окислительных процессов, протекающих в клетке. Она очень токсична и должна немедленно удаляться из клетки. Пероксисомы листьев тесно связаны с процессом фотодыхания при участии хлоропластов и митохондрий.

У определенной части эукариотических клеток двигательными приспособлениями являются *ундулиподии*, отличающиеся по строению от жгутиковидных образований. Ундулиподии имеются у многих протоктистов – водорослей и грибоподобных, особенно на одноклеточных стадиях их

жизненного цикла. У таких растений, как мхи, папоротники и часть голосеменных, ундулиподиями снабжены только мужские половые клетки. Ундулиподии снаружи покрыты мембраной, которая представляет собой единое целое с плазматической мембраной клетки. На поперечном срезе 9 пар микротрубочек образуют кольцо, а 2 дополнительные микротрубочки располагаются в центре кольца (организация: 9+2). Ундулиподии отходят от цилиндрических структур, называемых *кинетосомами*. У кинетосом на поперечном срезе заметно лишь периферическое кольцо микротрубочек, собранных по 3 (организация: 9+0). Движение ундулиподиев может также осуществляться автономно, они способны двигаться и после отделения от клетки.

Микротрубочки – тонкие цилиндрические структуры, состоящие из субъединиц белка, называемого тубулином. Микротрубочки контролируют упаковку целлюлозных микрофибрилл при формировании клеточной стенки; участвуют в формировании веретена деления.

Микрофиламенты – это длинные нити, состоящие из сократительного белка актина. Пучки микрофиламентов играют определяющую роль в токах цитоплазмы. Микрофиламенты вместе с микротрубочками образуют гибкую сеть, называемую цитоскелетом.

Вакуоль – это резервуар, ограниченный одинарной мембраной – тонопластом. В вакуоли содержится клеточный сок - концентрированный раствор различных веществ, таких, как минеральные соли, сахара, пигменты, органические кислоты, ферменты. В зрелых клетках вакуоли сливаются в одну, центральную. В вакуолях хранятся различные вещества, в том числе конечные продукты обмена. От содержимого вакуоли в сильной степени зависят осмотические свойства клетки.

Включения в клетках растений.

Клеточными включениями являются *запасные* и *экскреторные* вещества. Запасные вещества (временно выключенные из обмена) и вместе с ними отбросы (экскреторные вещества) часто называют *эргастическими* веществами клетки. К запасным веществам относят запасные белки, жиры и углеводы. Эти вещества накапливаются в течение вегетационного периода в семенах, плодах, подземных органах растения и в сердцевине стебля. *Запасные белки*, относящиеся к простым белкам – протеинам, чаще откладываются в семенах. Осаждающиеся белки в вакуолях образуют зерна округлой или эллиптической формы, называемые *алейроновыми*. Если алейроновые зерна не имеют заметной внутренней структуры и состоят из аморфного белка, их называют *простыми*. Если в алейроновых зернах среди аморфного белка встречаются кристаллоподобная структура (*кристаллоид*) и блестящие бесцветные тельца округлой формы (*глобуиды*), такие алейроновые зерна называют *сложными*. Аморфный белок алейронового зерна представлен гомогенным непрозрачным белком желтоватого цвета, набухающим в воде. Кристаллоиды имеют характерную для кристаллов ромбоэдрическую форму, но в отличие от истинных кристаллов

составляющий их белок набухает в воде. Глобоиды состоят из кальциево-магниево-солей, содержат фосфор, нерастворимы в воде и не дают реакцию на белки.

Запасные липиды обычно располагаются в гиалоплазме в виде капель и встречаются почти во всех растительных клетках. Это основной тип запасных питательных веществ большинства растений: наиболее богаты ими семена и плоды. Жиры (липиды) – наиболее калорийное запасное вещество. *Углеводы* входят в состав каждой клетки в виде растворимых в воде сахаров (глюкозы, фруктозы, сахарозы) и нерастворимых в воде полисахаридов (целлюлозы, крахмала). В клетке углеводы играют роль источника энергии для реакций обмена веществ. Сахара, связываясь с другими биологическими веществами клетки, образуют гликозиды, а полисахариды с белками – гликопротеины. Состав углеводов растительной клетки значительно более разнообразен, чем у животных клеток, за счет разнообразия состава полисахаридов клеточной оболочки и сахаров клеточного сока вакуолей.

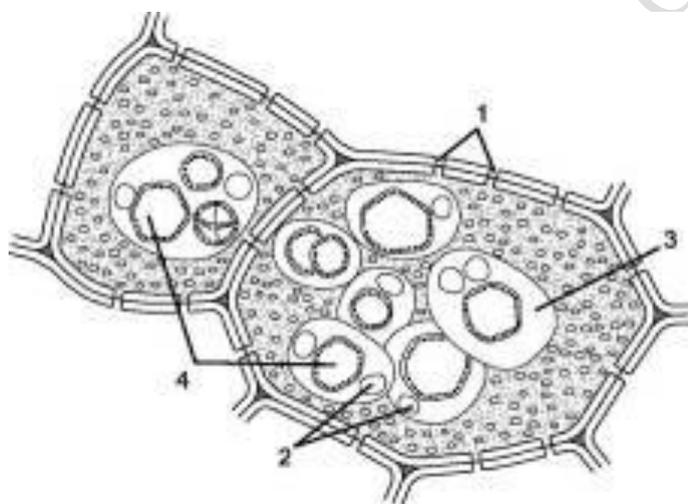


Рисунок 55 – Сложные алейроновые зерна: 1 - поры в оболочке; 2 - глобоиды; 3 - аморфная белковая масса; 4 - кристаллоиды, погруженные в аморфную белковую массу

Главнейшим и наиболее распространенным запасным углеводом является полисахарид *крахмал*. Первичный ассимиляционный крахмал образуется в хлоропластах. Ночью, при прекращении фотосинтеза, крахмал гидролизуется до сахаров и транспортируется в запасяющие ткани – клубни, луковицы, корневища. Там в особых типах лейкопластов – амилопластах – часть сахаров откладывается в виде зерен вторичного крахмала. Для крахмальных зерен характерна слоистость, что объясняется различным содержанием воды из-за неравномерного поступления крахмала в течение суток. В темных слоях воды больше, чем в светлых. Зерно с одним центром крахмалообразования в центре амилопласта называют простым *концентрическим*, если центр смещен – простым *эксцентрическим*. Зерно с несколькими крахмалообразующими центрами – *сложное*. У *полусложных*

зерен новые слои откладываются вокруг нескольких крахмалообразующих центров, а затем формируются общие слои и покрывают крахмалообразующие центры.

Экскреторные вещества. К клеточным включениям относятся и экскреторные вещества, например кристаллы оксалата кальция (*одиночные кристаллы, рафиды* – игольчатые кристаллы, *друзы* - сrostки кристаллов, *кристаллический песок* – скопление множества мелких кристаллов). Реже кристаллы состоят из карбоната кальция или кремнезема (*цистолиты*). Цистолиты откладываются на клеточной стенке, вдающейся внутрь клетки в виде гроздьев винограда, и характерны, например, для представителей семейства крапивных, листьев фикуса.

В отличие от животных, выводящих избыток солей вместе с мочой, растения не имеют развитых органов выделения. Поэтому считается, что кристаллы оксалата кальция являются конечным продуктом метаболизма протопласта, образующимся как приспособление для выведения из обмена излишков кальция. Как правило, эти кристаллы накапливаются в органах, которые растение периодически сбрасывает (листья, кора).

Эфирные масла скапливаются в листьях (мята, лаванда, шалфей), цветках (шиповник), плодах (цитрусовые) и семенах растений (укроп, анис). Эфирные масла не принимают участия в обмене веществ, но их широко используют в парфюмерии (розовое, жасминное масла), пищевой промышленности (анисовое, укропное масла), медицине (мятное, эвкалиптовое масла). Резервуарами для скопления эфирных масел могут быть желёзки (мята), лизигенные вместилища (цитрусовые), железистые волоски (герань).

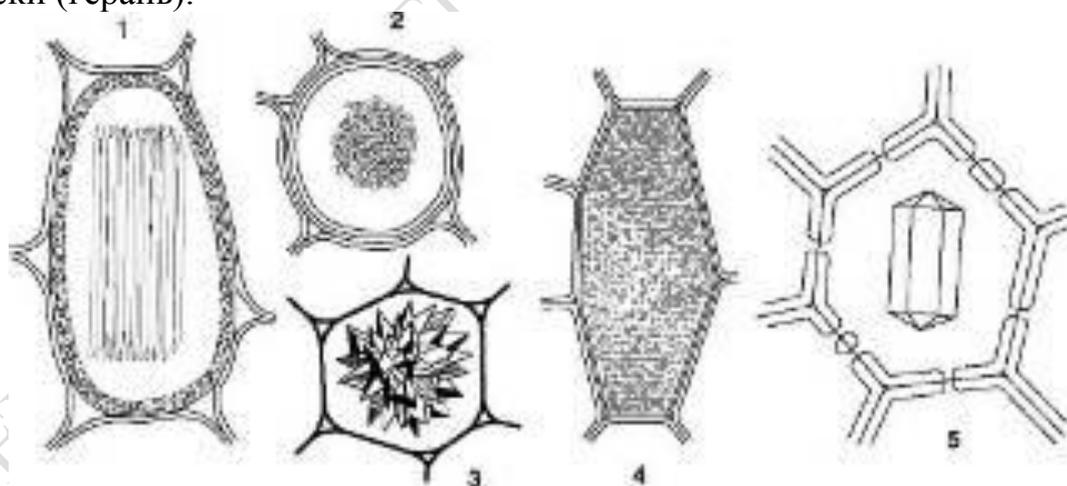


Рисунок 56 – Формы кристаллов оксалата кальция в клетках: 1, 2 - рафида (недотрога; 1- вид сбоку, 2 - на поперечном срезе); 3 - друза (опунция); 4 - кристаллический песок (картофель); 5 - одиночный кристалл (ваниль)

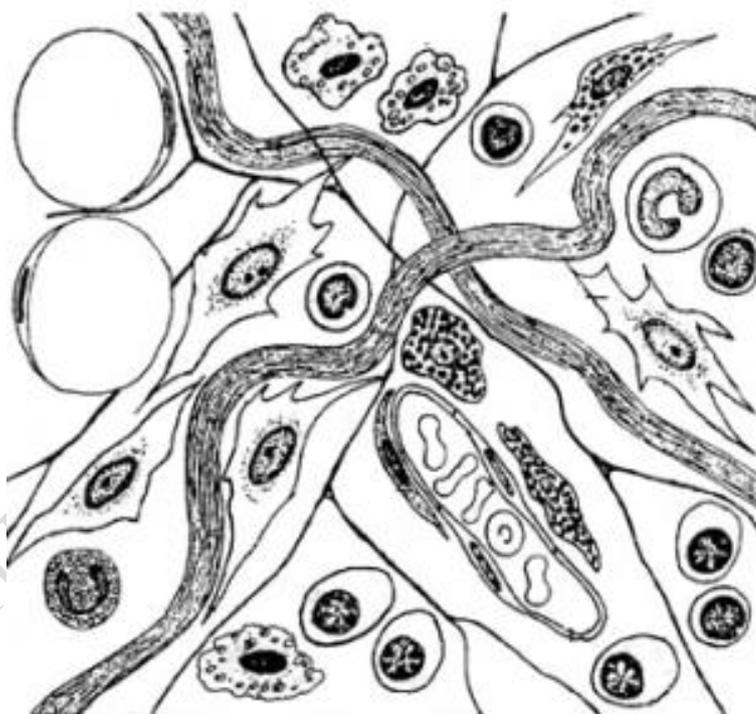
Смолы – это комплексные соединения, образующиеся в процессе нормальной жизнедеятельности или в результате разрушения тканей. Они образуются эпителиальными клетками, выстилающими смоляные ходы, как

побочный продукт обмена веществ, часто с эфирными маслами. Могут накапливаться в клеточном соке, цитоплазме в виде капель или во вместилищах. Они нерастворимы в воде, непроницаемы для микроорганизмов и благодаря своим антисептическим свойствам повышают сопротивляемость растений болезням. Применяются смолы в медицине, а также при изготовлении красок, лаков и смазочных масел. В современной промышленности заменяются синтетическими материалами.

Вопросы для самоконтроля

В чем основное отличие растительной клетки от животной клетки? 2. В чем заключается наиболее характерная особенность обмена веществ растительных организмов? 3. Где осуществляется первичный синтез углеводов из неорганических веществ? 4. Какие виды пластид в растительной клетке? 5. Какие функции выполняют вакуоли? 6. Что представляет собой протопласт? 7. Что такое циклоз? 8. В чем сущность коллоидных свойств гиалоплазмы? 9. Какие функции выполняют белки? 10. В чем особенности строения хлоропласта, лейкопласта и хромопласта? 11. В чем отличие плазмолиза от деплазмолиза? 12. В чем особенности строения клеточной стенки

РАЗДЕЛ III
ГИСТОЛОГИЯ



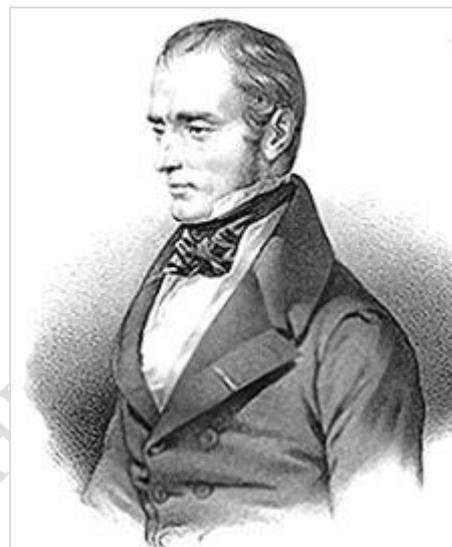
ЛЕКЦИЯ 15

ТКАНЕВЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ

1. Понятие гистологическая ткань.
2. Детерминация и коммитирование тканей.
3. Классификация гистологических тканей. Клеточная популяция.
4. Производные ткани. Регенерация тканей

Понятие гистологическая ткань.

Основоположником гистологии считают французского анатома и хирурга Мари Франсуа Ксавье Биша (1771-1802 гг.), который, используя усовершенствованные методы препаровки и мацерирования¹ различных органов, еще в 1801 г. предложил первую классификацию тканей. Собственно М. Ф. К. Биша ввел термин ткань для описания своей концепции различных «текстур» (лат. *texere* – ткать) человеческого тела. На основе обширных исследований на трупах Биша сделал вывод, что организм состоит из множества различных материалов, сотканных вместе и формирующих различные структуры и ткани.



Мари Франсуа Ксавье Биша
1771-1802 гг.

Предложенная классификация была несовершенна, но сыграла прогрессивную роль в становлении гистологии и позволила наряду с накоплением данных микроскопических исследований уже в начале XIX в. сформулировать задачи гистологии как самостоятельной науки. В 1819 году ученик Биша К. Майер издал труд «О гистологии и новом подразделении тканей человеческого тела», где впервые стал использовать термин гистология, (от греч. *histos* – ткань, *logos* – учение) – это наука о строении, развитии и функционировании тканей животных организмов.

Ткани служат элементами развития, строения и жизнедеятельности органов и их морфофункциональных единиц, поэтому можно дать следующее определение: **гистологическая ткань – это система клеток и неклеточных структур, объединившихся и специализировавшихся в процессе филогенеза для выполнения важнейших функций в организме.**

Онтогенетическое развитие тканей происходит в процессе эмбриогенеза и связано с процессом дифференцировки клеток. Дифференцировка клеток предполагает изменение в их структуре в результате функциональной *специализации*, которая обусловлена активностью генетического аппарата. Процесс дифференцировки клеток тканей регулируется нервной,

¹- мацерация (лат. *maceratio*, от лат. *macero* – размягчаю, размачиваю) – разведение растительных или животных клеток в тканях, пропитывание тканей жидкостью и их набухание.

эндокринной системами и тканевыми механизмами регуляции. К внутритканевым механизмам регуляции можно отнести кейлоны. Кейлоны – это вещества, вырабатываемые зрелыми клетками, способными подавлять дифференцировку недифференцированных клеток. Выделяют четыре периода дифференцировки клеток зародыша:

- оотипическую дифференцировку,
- бластомерную дифференцировку,
- зачатковую дифференцировку,
- тканевую дифференцировку.

Детерминация и коммитирование тканей.

Проходя эти периоды, клетки зародыша образуют ткани. Названия периодов подчеркивают последовательность развития организма от одноклеточной зиготы, *ab ovo*, до формирования полноценных тканевых структур. Оотипическая дифференцировка происходит еще до дробления, она обусловлена формированием у будущего зародыша основных осей симметрии и состоит в распределении ядерно-плазматического материала. В ходе бластомерной дифференцировки формируется многоклеточная бластула. Клетки бластулы, бластомеры, *totipotently*, т.е. в случае их деления они способны дать начало полноценному самостоятельному организму, их потенциал развития равноценен, что служит объяснением явлению возникновения монозиготных близнецов. Поэтому собственно бластомерная дифференцировка состоит в том, чтобы ограничить потенциал бластомеров. В основе этого процесса лежит блокирование отдельных компонентов генома клеток (коммитирование) и детерминация. *Коммитирование – это ограничение возможных путей развития, связанное с преобразованием клеточного генома², определяющее специфику синтеза иРНК и белков. Детерминация – это процесс определения дальнейшего пути развития клеток на основе блокировки отдельных генов.*

Зачатковая дифференцировка осуществляется на этапе гаструляции. В этот период зародыш становится трехслойным (эктодерма, энтодерма и мезодерма), формируются осевые органы, завершается перемещение клеточных комплексов и расстановка материала эмбриональных зачатков на окончательные места в организме. Согласно одному из определений «гаструляция представляет собой ряд морфогенетических движений, в результате которых зачатки тканей перемещаются в места, предназначенные для них в соответствии с планом организации» (Чарльз Бодемер, 1971).

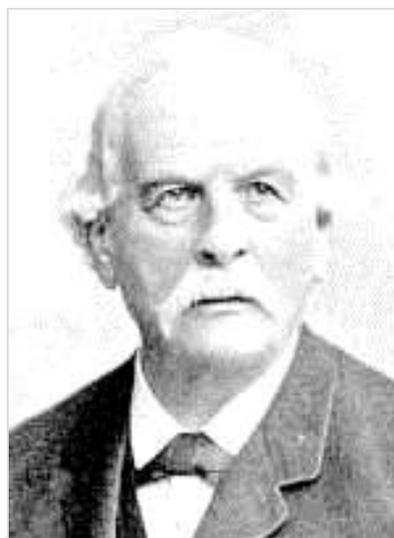
Тканевая (гистогенетическая) дифференцировка совершается на протяжении органогенеза. В этот период клетки различных зародышевых листков окончательно определяют свою тканевую природу. Они приобретают специфические структурные и функциональные изменения, например, появляются реснички, микроворсинки, миофибриллы,

² - геном человека – совокупность наследственного материала, заключенного в 23 парах хромосоми митохондриальной ДНК

секреторные капли или гранулы, и т.д. Перестраиваются органоиды общего значения, может измениться характер и размер ядра, размеры и форма клеток, ядерно-цитоплазматическое отношение. В ходе дифференцировки, в результате депрессии одних и экспрессии других генов возникают морфологические и химические различия между клетками организма, имеющими одинаковый геном.



Франц Лейдиг
1821-1908 гг.



Альберт Келликер
1817-1905 гг.

Классификация гистологических тканей. Клеточная популяция.

В настоящее время в основе классификации гистологических тканей используется морфофункциональный и гистогенетический принцип деления.

Морфофункциональная классификация впервые была предложена немецкими гистологами Францем Лейдигом и Альбертом Келликером.

Морфофизиологическая классификация выделяет четыре типа тканей:

- эпителиальная (пограничная),
- соединительная (ткань внутренней среды),
- мышечная,
- нервная (нейральная).

Каждая группа тканей может включать ряд подгрупп, т.е. внутри отдельного типа ткани можно рассматривать клеточные популяции. По Джилберту и Лайту клеточная популяция – это группа клеток одного или нескольких типов, которая может быть охарактеризована в понятиях пространства и времени. На основании способности к клеточному обновлению Леблон выделил четыре категории клеточных популяций:

- эмбриональная,
- статическая,
- растущая
- обновляющаяся.

Эмбриональную популяцию клеток ткани составляют клетки находящиеся на различных стадиях дифференцировки, фазе клеточного цикла, и в различном функциональном состоянии. Эмбриональная популяция клеток быстро делится, какие-либо специализированные элементы отсутствуют.

Клетки статической популяции представляют однородную группу клеток, не проявляющих митотической активности (например, нейроны). В растущей (лабильной) популяции клетки делятся, митотическая активность постепенно затухает (например, гепатоциты, эпителий почки). Обновляющаяся клеточная популяция характеризуется множественными митозами и быстрой гибелью клеток. При этом количество вновь образованных клеток слегка превышает клеточные потери (эпидермис, эпителий кишки, клетки тканей внутренней среды). Выделяют несколько типов клеточных популяций:

- клеточный тип,
- дифферонный тип,
- клональный тип.

Клеточный тип – это совокупность клеток с идентичным набором экспрессирующихся генов, т.е. клетки с одинаковой морфофизиологической характеристики и идентичным набором разрешенных к экспрессии генов относятся к одному клеточному типу. В результате в организме выделяют более 200 клеточных типов. При дифференцировке из эмбриональных стволовых клеток образуются диффероны³ – совокупность клеточных форм, составляющих линию дифференцировки, которую называют гистогенетическим рядом. *Дифферон составляют несколько групп:*

- стволовые клетки,
- клетки-предшественники,
- зрелые дифференцированные клетки,
- стареющие и отмирающие клетки.

Стволовые клетки – это самоподдерживающаяся популяция клеток, способная дифференцироваться в различных направлениях. Эта группа клеток обладает очень высоким пролиферативным потенциалом, т.е. способности к делению. В данном случае термин *пролиферация*, который впервые предложил Вирхов, подчеркивает, что для новообразования клеток используется именно митотическое деление, а не какой-либо другой способ увеличения объема клеточной массы.

Клетки-предшественники (полустволовые, камбиальные) – это клетки, которые претерпевают несколько циклов деления, а затем, под действием факторов микроокружения, начинают специфическую дифференцировку. Эта популяция клеток коммитирована, она мульти- или унипотентна и способна дифференцироваться в определенном направлении. Мульти (поли) потентные стволовые клетки способны образовывать специализированные клетки нескольких типов в пределах ткани (клетки крови и клетки печени).

³ - стволовые диффероны

Унипотентные способны образовывать только одну линию специализации (например, КОЕ-Мкц – колониеобразующая единица мегакариоцитов).

Зрелые, стареющие и отмирающие клетки завершают гистогенетический ряд дифферона. Соотношение каждой популяции в разных органах различно, зависит от протекающих в них процессов физиологической регенерации. В гистогенезе митотическая активность клеток постепенно снижается, а наличие стволовых клеток снижается, вплоть до полного их израсходования. В стабильном типе тканей остаются только высокодифференцированные части дифферона.

Используя понятие дифферон можно дать следующее определение понятию гистогенетическая ткань – это система структурных и функциональных клеточных дифферонов, различающихся по своему развитию, направлению и уровню дифференцированности клеток. Из этого определения видно, что ткань может состоять из одного или нескольких дифферонов и их производных.

Производные ткани. Регенерация тканей

Ведущими элементами тканевой системы являются клетки, однако большая роль в выполнении функций отводится межклеточному веществу. Кроме клеток различают производные клеток – симпласт, синцитий, постклеточные структуры.

Симпласт – это многоядерная структура, образованная при слиянии однотипных клеток, например, поперечно-полосатое мышечное волокно. Синцитий – это структура, состоящая из клеток, соединенных цитоплазматическими мостиками. К постклеточным структурам относятся эритроциты, тромбоциты, роговые чешуйки эпидермиса.

Межклеточное вещество (тканевый матрикс) подразделяют на основное вещество и волокна. Основное вещество может быть представлено гелем, золем или быть минерализовано. Среди волокон различают три основных типа – ретикулярные, коллагеновые и эластические. Структуры тканевого матрикса построены из молекул, вырабатываемых и секретируемых клетками.

Клеточный клон представляет группу клеток, происходящую из одной родоначальной клетки–предшественницы. Представление о клоне возникло в иммунологии. При попадании в организм антигена одна иммунокомпетентная клетка усиленно размножается, и образуется большое количество одинаковых клеток (клонов), способных синтезировать антитела против этого антигена. Согласно клональной теории развития, структуры зародыша формируются из ограниченного количества клонов (бластомеров). Аналогично развиваются опухолевые клетки, происходящие от одной трансформированной клетки.

В основу гистогенетического принципа деления тканей положено происхождение или источник развития ткани. Так, например, для классификации эпителиальной ткани положен принцип тканевых зачатков, согласно которому рассматривают:

- эпидермальный (кожный) эпителий, который развивается из эктодермы, имеет многосложное или многорядное строение и обеспечивает, прежде всего, защитные функции;
- энтеродермальный тип эпителия развивается из энтодермы, имеет однослойное строение и осуществляет процессы всасывания веществ;
- целонефродермальный тип эпителия развивается из мезодермы, имеет однослойное строение и выполняет барьерную и экскреторную функцию;
- эпендимоглиальный тип развивается из эктодермы, выстилает полости нервной трубки и мозговых желудочков, служит источником образования нервной трубки;
- ангиодермальный тип эпителия развивается из мезодермы, образует эндотелиальную выстилку кровеносных сосудов.

В 1972 году Н. Г. Хлопин и В. П. Михайлов, используя генетический принцип (по источнику развития), предложили классификацию тканей, согласно которой выделяют семь типов: эпидермальная ткань, энтероцелонефродермальная, ангиодермальная, нейральная, энтомезенхимная, миотомная, хордальная.

В зависимости от специализации ткани различаются способностью к регенерации. Регенерация тканей – это процесс, обеспечивающий её обновление в ходе нормальной жизнедеятельности (физиологическая регенерация) или восстановление после повреждения (репаративная регенерация). Возможность к репарации обусловлена наличием стволовых и камбиальных клеток. В тех тканях, в которых не происходит обновления клеток путем их деления, камбий отсутствует (например, в нервной ткани). Хорошо регенерируют ткани, которые имеют камбиальные элементы или представляют собой обновляющиеся или растущие клеточные популяции. Скорость регенерации регулируется целым набором различных факторов. Наиболее значимые – цитокины – группа регуляторных веществ, которые ускоряют деление и дифференцировку клеток (например, ростовые факторы) и кейлоны – вещества, которые тормозят клеточное деление.

Вопросы для самоконтроля

1. Кого можно считать основоположником гистологии, как науки и почему? Дайте определение гистологии.
2. В чем состоит теория параллельных рядов?
3. В чем суть теории дивергентного развития тканей?
4. О чем говорит объединенная теория эволюции тканей?
5. Что такое дифференцировка тканей? Какие периоды дифференцировки проходят клетки зародыша? Охарактеризуйте эти периоды.
6. Что такое тотипотентность? Что такое коммитирование и детерминация?
7. Что понимают под клеточной специализацией?
8. Какие принципы положены в основу классификации тканей?
9. Что такое клеточная популяция?
10. Что такое стволовая клетка? Каково ее назначение?
11. Что такое клеточные клоны?
12. В чем заключается принцип гистогенетической классификации? Приведите пример.
13. Что такое

дифферон? 14. Какие группы клеток формируют диффероны? 15. Какие клетки называют поли- и унипотентными? Приведите примеры.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

ЛЕКЦИЯ 16

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ТКАНЕЙ

1. Первые теории эволюции тканей.
2. Теория параллелизма А. А. Заварзина.
3. Дивергентная теория эволюции тканей Н. Г. Хлопина.

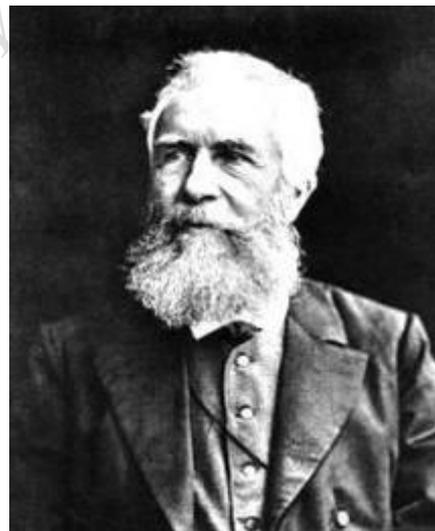
Первые теории эволюции тканей.

Интенсивное развитие гистологии на научной основе началось после открытия клетки и появления клеточной теории, устанавливающей общность происхождения, и единство организации живых существ. В начале становления гистология интенсивно развивалась и в рамках медицинских наук, и как часть зоологии, изучая микроскопическое строение органов различных групп многоклеточных животных. К концу XIX века был накоплен большой сравнительно-гистологический материал, на основе которого была разработана новая филогенетическая систематика.

Первую попытку применить для анализа тканевого уровня организации методы и подходы эволюционной морфологии, т.е. сопоставит ткани по принципу гомологии, сделал известный немецкий зоолог-эволюционист Эрнст Геккель. Он предложил, так называемую *теорию гастреи* - теорию происхождения многоклеточных из примитивных двухслойных животных.

В онтогенезе многоклеточных животных этот этап филогенеза находит отражение на стадии инвагинации гастролы. Анализируя последующую дифференцировку гастрол, Э. Геккель пришел к выводу, что происходящие при этом процессы рекапитулируют дивергентную дифференцировку тканей в филогенезе многоклеточных животных. Исходя из этого положения, он создал первую гистогенетическую систему тканей, приняв за основу своей классификации источник развития тканей в онтогенезе. Таким образом, базируясь на упрощенной трактовке биогенетического закона (онтогенез повторяет филогенез), Геккель заключил, что его гистогенетическая система отражает историю происхождения тканей в филогенезе и является естественной филогенетической системой тканей.

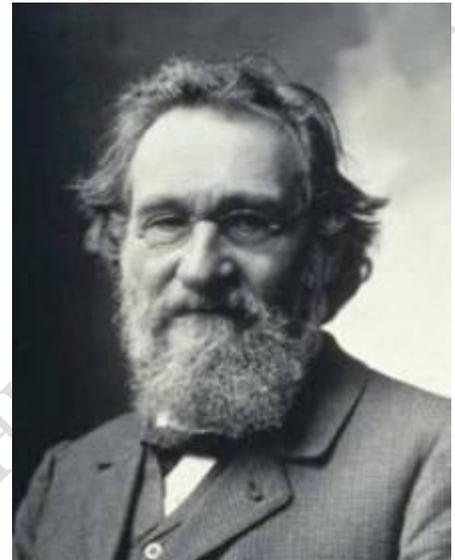
Исследования Э. Геккеля не получили должной поддержки ни у гистологов-зоологов, ни в медицинской гистологии того времени. Специалисты-медики приняли систему тканей, предложенную немецкими гистологами Ф. Лейдигом и А. Кёлликером. В основу ее были положены морфофункциональные признаки, по которым все ткани разделялись на четыре основных типа: эпителиальные ткани, кровь и соединительная ткань,



Эрнст Геккель
1834-1919 гг.

мышечная и нервная ткани. Классификация оказалась более удобной для характеристики микроскопического строения органов человека и патологических процессов в них. Тем не менее гистологи-зоологи не могли не обратить внимания на большое сходство в строении тканей у животных, далеко отстоящих в филогенетическом отношении, в частности у позвоночных и беспозвоночных животных. Сам факт сходства, по мнению зоологов-микроскопистов начала XX в., указывал на неприменимость к тканевому уровню организации традиционных методов эволюционной морфологии.

Согласно теории И. И. Мечникова первичные многоклеточные организмы представляли собой колонию одноклеточных организмов с лабильной дифференцировкой на поверхностные жгутиковые и внутренние амебоидные клетки. Дивергентная дифференцировка этих клеток в процессе эволюции привела к возникновению первичной постоянной пограничной ткани – *кинобласта*. Клетки кинобласта стали обеспечивать движение, захват пищи и реакцию на внешние раздражители. Слой *фагоцитобластов*, клеток погруженных внутрь организма, стал обеспечивать внутренний обмен и стабилизацию условий метаболизма.



И. И. Мечников
1845-1916 гг.

Таким образом, в ходе прогрессивного развития раньше других дифференцировались пограничные (эпителиальные) ткани и ткани внутренней среды. Вначале тканевые свойства первичных тканей были нестойкими, но постепенно закреплялись в процессе эволюции. Возникновение мышечной и нервной тканей филогенетически происходило в составе пограничной ткани; они появились позднее, в результате специализации клеток поверхностной ткани на *восприятии* различных видов энергии (кванты света, колебания окружающей жидкости, изменения температуры и др.) и движении – развивался специализированный внутриклеточный аппарат сокращения. С момента появления, сократимые структуры являлись эффекторной частью примитивных нервных элементов, воспринимающих раздражения внешней среды.

В последствие мышечная и нервная ткань выделились из состава пограничной ткани. Особое значение при этом приобрела нервная ткань, интегрировавшая деятельность всего организма. Постепенно, под влиянием естественного отбора происходило возрастание разнообразия тканей. Сходные тканевые структуры в процессе эволюции возникали параллельно (теория параллелизма тканевых структур А. А. Заварзина) путем дивергентного развития (теория дивергентной эволюции тканей Н. Г.

Хлопина), т. е. путем расхождения признаков, которое привело к разнообразию тканей.

Теория фагоцителлы более физиологична и более всего соответствует сравнительно-зоологическим данным. Согласно этой теории первичный способ усвоения пищи — внутриклеточное пищеварение, что весьма вероятно в том случае, если многоклеточные возникли из колоний одноклеточных организмов, у которых хорошо развиты процессы фаго- и пиноцитоза. Кроме того, Мечников считал, что некоторые признаки лабильной дифференцировки сохраняются и у современных низших многоклеточных. Теория фагоцителлы имеет принципиальное значение и для эволюционной гистологии, поскольку она обосновывает возникновение первичных тканей с функциональной точки зрения.

Помимо теории фагоцителлы большое значение для развития сравнительной гистологии имело учение Мечникова о фагоцитах. По сути дела, ему принадлежат первые исследования в сравнительном аспекте эволюции этих специализированных клеток. И. И. Мечниковым было показано, что исторической основой защитных фагоцитарных реакций специализированных клеток высших животных является филогенетически древний процесс — фагоцитоз, исходно связанный с питанием и внутриклеточным пищеварением. Такой подход к анализу специализированных клеток, как будет показано при характеристике тканей внутренней среды, не только не утрачивает своего значения, но и приобретает все большую актуальность. И. И. Мечников в дальнейшем, к сожалению, не разрабатывал общие гистологические аспекты этой проблемы.

В начале XX в. интерес к эволюционным вопросам в гистологии несколько снизился. Причиной этого было преимущественное развитие гистологии на медицинских факультетах. Немногочисленные гистологи-зоологи, хотя и продолжали накапливать сравнительно-гистологический материал, не могли дать ему эволюционную трактовку. Такая попытка с позиций классической эволюционной морфологии была сделана в 30-е годы А. Н. Северцовым — известным советским морфологом-эволюционистом — в отношении тканей позвоночных животных. А. Н. Северцов считал, что установленные им закономерности изменений органов и их систем в процессе эволюции свойственны и тканям исследуемых животных. Он привел ряд примеров рекапитуляции примитивных черт предков при эмбриональном гистогенезе некоторых тканей.

Однако зоолог Северцов не занимался специально проблемой эволюции тканей, эту задачу несколько позже пытался решить отечественный гистолог А. В. Румянцев. Он рассмотрел с позиции теории филэмбриогенеза Северцова преобразования в эволюции позвоночных животных хрящевых и костных тканей и пришел к выводу, что в отношении этих конкретных тканей оправдываются методы и подходы классической эволюционной морфологии, разработанные А. Н. Северцовым. Однако для более широких

сопоставлений и выяснения общих закономерностей изменения тканей в эволюции многоклеточных животных нужны, по мнению А. В. Румянцева, подходы и методы, учитывающие специфику тканевого уровня организации.

Дальнейшее развитие представлений об эволюции тканей связано с именами советских ученых А. А. Заварзина и Н. Г. Хлопина. Академик Алексей Алексеевич Заварзин сформулировал принцип параллелизма тканевых структур, который был обобщен в теорию тканевой эволюции. А. А. Заварзин сделал вывод, что все животные имеют общий принцип тканевой организации и состоят из четырех тканевых систем. Развитие каждой системы связано с тем, что всякий организм находится в определенных условиях взаимодействия с окружающей средой и выполняет четыре наиболее общих функции: *защитную, двигательную, реактивную, и гомеостатическую.*



А. А. Заварзин
1886-1945 гг.



Н. Г. Хлопин
1987-1961 гг.

А. А. Заварзин был учеником профессора А. С. Догеля, длительное время возглавлявшего кафедру гистологии Петербургского университета. В 1913 году Заварзин проводит сопоставление исследованных им нейрональных отношений в оптических центрах насекомых с изученными ранее нейрональными отношениями в оптических центрах птиц и головоногих моллюсков, которое выявило принципиальное сходство организации функционально-аналогичных структур у представителей трех далеко отстоящих друг от друга типов животного царства. В дальнейшем аналогичные сопоставления были проведены А. А. Заварзиным между нейрональными отношениями в спинном мозге позвоночных и брюшной цепочке насекомых и ряде других отделов нервной системы этих животных. Развивая исследования И. И. Мечникова, А. А. Заварзин и его сотрудники провели исследования воспалительного новообразования соединительной

ткани у представителей ракообразных, насекомых, моллюсков и низших позвоночных. Эти работы также показали принципиальное сходство в развитии процессов воспаления и регенерации у представителей весьма отдаленных групп животных, не связанных между собой близкородственными отношениями.

Теория параллелизма А. А. Заварзина.

Сопоставление результатов сравнительных гистологических исследований на относительно статичных тканях нервной системы и динамичных тканях внутренней среды у разных групп животных привело А. А. Заварзина к выводу о плодотворности предложенного им метода сравнения по принципу функциональной аналогии. При таком сопоставлении удалось обнаружить принципиальное структурное сходство даже у далеко отстоящих форм. Оно свидетельствовало о том, что эволюционные преобразования тканей у разных животных происходят в принципе сходно, параллельно. Иными словами, при преобладающем дивергентном развитии организмов изменения их функционально-аналогичных тканей происходят в основном в одном, общем для всех групп животных направлении.

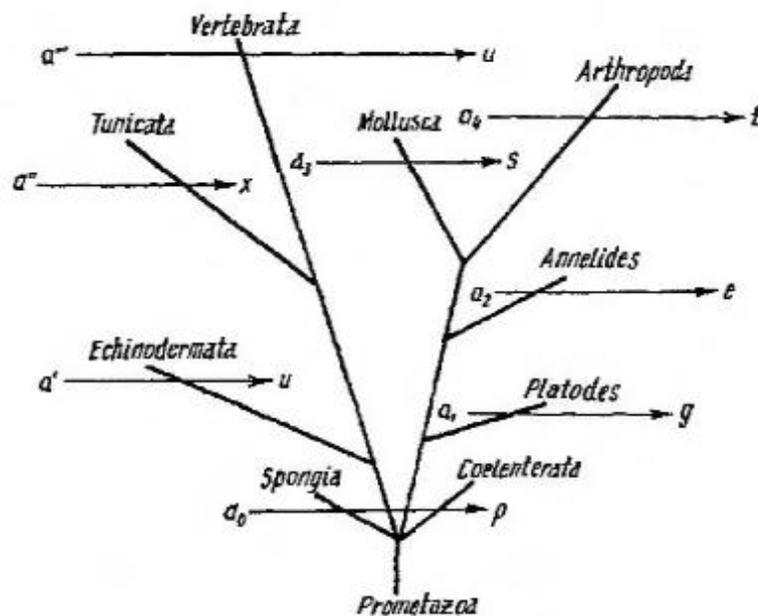


Рисунок 57 – Схема параллельных рядов тканевой эволюции по Заварзину

Основные положения теории параллельных рядов тканевой эволюции А. А. Заварзин иллюстрирует схемой тканевой эволюции (рисунок 1), в основу которой положено количество клеточных форм, составляющих тканевую систему. Чем выше ступень развития ткани, тем большим количеством форм она располагает. Эволюция тканей в разных типах животных идет параллельно, что позволяет наложить ряды (горизонтальные стрелки на схеме) на эволюционное древо и получить схему параллельных рядов тканевой эволюции. При этом длина горизонтальных линий будет отражать

степень расщепленности ткани у данного типа животных, а начальные члены ряда – сходные, но не тождественные (разные значки) элементы ткани.

По Заварзину, причиной эволюционной направленности преобразования тканей животных является общая для данного типа тканей функциональная задача (сократимость, интегративная функция, функция обеспечения постоянства внутренней среды и др.). Кроме того, направленность эволюционных преобразований функционально-аналогичных тканей обуславливается общими закономерностями организации эукариотных клеток. На основе этих общих свойств и происходит у всех животных специализация клеток в направлении реализации той или иной конкретной функции.

Закономерное преобразование тканей в сторону более совершенного осуществления ими специфических функций не означает, однако, что у всех организмов оно совершается абсолютно идентичными, тождественными путями. Поэтому основной задачей сравнительного метода в гистологии является, по А. А. Заварзину, выяснение этих модификаций у разных групп животных и в первую очередь у далеко отстоящих в филогенетическом отношении. Сопоставление у таких животных функционально-аналогичных тканей позволяет выявить и общие типовые признаки их структурной организации, и ее возможные варианты. Последние, по мнению А. А. Заварзина, обусловлены особенностями общего плана строения организма и отражают известную пластичность живой материи в реализации общих функциональных задач. Совокупность общих признаков организации данной ткани у разных животных и составляет эволюционную динамику этой ткани. Под термином «эволюционная динамика» А. А. Заварзин понимал исторически обусловленные свойства и потенции к совершенствованию в определенном направлении функционально-аналогичных тканей у современных многоклеточных животных.

Дивергентная теория эволюции тканей Н. Г. Хлопина.

Николай Григорьевич Хлопин разработал теорию дивергентной эволюции ткани. Суть этой теории состоит в том, что, как и организм в целом, так и гистологическая ткань развиваются путем дивергенции (расхождения) признаков, благодаря чему возникает многообразие форм (подтипов тканей), но эта дивергенция имеет свою генетически ограниченную специфичность, которая не позволяет выходить за пределы, свойственные своему типу. В своих работах, результаты которых нашли отражение в монографии «Экспериментальные и биологические основы гистологии» (1946), помимо традиционного для эволюционной морфологии анализа источников развития тканей в онтогенезе Н. Г. Хлопин широко использовал метод культивирования тканей вне организма. Он показал, что во многих случаях при определенных условиях характер роста ткани по периферии культивируемого кусочка отражает ее биологические особенности и специфику происхождения из определенных эмбриональных зачатков. С помощью этого метода ему удалось уточнить классификацию

эпителиальных и мышечных тканей. Н. Г. Хлопин выявил относительно позднее в эволюции позвоночных происхождение так называемых вторичных и третичных тканей. Примером вторичной ткани может служить целомическая мышечная ткань, возникшая из эпителиальной выстилки целома, а примером третичной – нейральные мышечные ткани, образующие у позвоночных сфинктер и дилататор зрачка. По своим морфофункциональным свойствам эти мышечные ткани сходны с первичными соматическими и висцеральными мышцами, однако отличаются некоторыми специфическими особенностями.

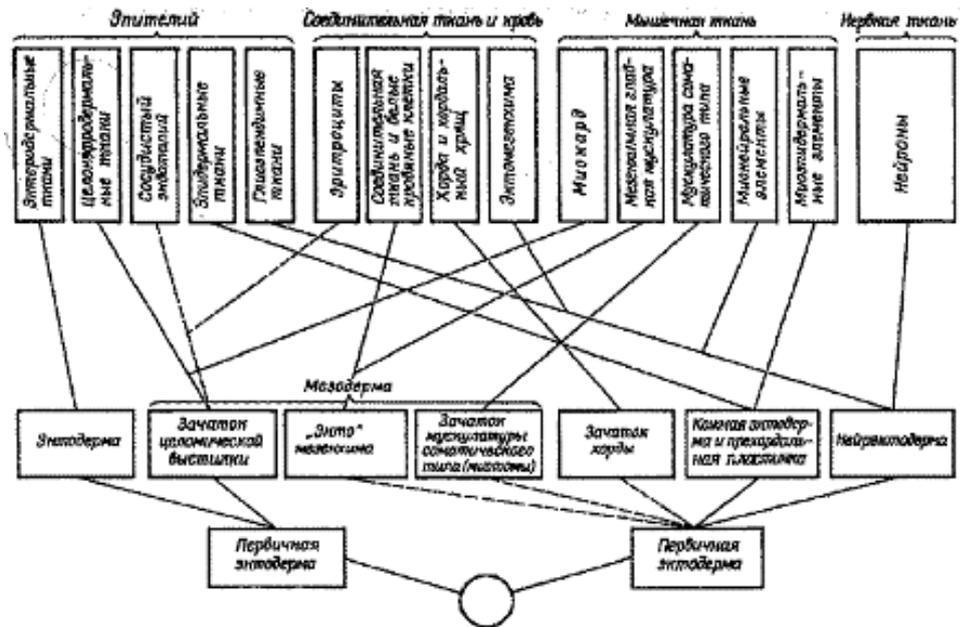


Рисунок 58 – Соотношение гистологических структур с классификацией тканей по морфофункциональному признаку (по Н. Г. Хлопину, 1946)

Н. Г. Хлопин, однако, не ограничился приведенными выше результатами. Он повторил попытку Геккеля создать естественную систему тканей и выявить основные закономерности их изменений в эволюции многоклеточных животных. Гистогенетическая система Хлопина более точно, чем система Геккеля, отражает источники развития тканей у позвоночных животных. Она основана на более тщательном изучении процессов гистогенеза позвоночных животных, при ее разработке использован большой экспериментальный и гистологический материал. Однако эта система применима лишь к позвоночным животным и не может претендовать на естественную систему тканей, которая отражала бы пути становления их в филогенезе многоклеточных животных. Кроме того, сам принцип разделения тканей на типы лишь путем анализа процессов гистогенеза по относительно формальному критерию — местоположению клеток, дающих начало той или иной ткани, — чреват серьезными ошибками и противоречиями. Так, эритроциты, сосудистый эндотелий и лейкоциты оказались, по Хлопину, в составе разных тканей. В патогенетической системе

тканей Хлопина недостаточно учитывался морфо-функциональный аспект. Это не давало возможности проводить широкие сравнительно-гистологические сопоставления, т. е. лишало гистологию основного метода исследования, направленного на выявление общих закономерностей изменения тканей в филогенезе.

Основной вывод Н. Г. Хлопина о том, что у многоклеточных животных в ходе эволюции увеличивается разнообразие тканей и, следовательно, основной закономерностью их эволюционных преобразований является дивергентная дифференцировка, справедлив лишь в самой общей форме. В таком виде эта закономерность уже давно была известна гистологам и не требовала специальных доказательств. Н. Г. Хлопин лишь формально учитывал в своих построениях ограниченность дивергентной дифференцировки относительно жесткими рамками четырех морфо-функциональных типов тканей. Так, развивающаяся из целомической выстилки сократимая ткань не является особой тканью и по многим важным признакам характеризуется как специфическая мышечная ткань. Она вполне аналогична мышечной ткани древнего соматического типа.

Современные генетические концепции подтверждают правоту представлений теории Н. Г. Хлопина. Она хорошо отвечает на вопрос, как и каким путем, происходило развитие тканей, но не объясняет причины и пути развития. Причинный аспект раскрывает теория параллелизмов А. А. Заварзина, поэтому обе теории дополняют друг друга, поскольку отражают разные стороны эволюции тканевых структур. *Теория дивергентной эволюции раскрывает направление развития тканей, которое связано с генетическим программированием пути развития. Теория тканевой эволюции (параллельных рядов) отражает результат и возможности адаптивных изменений тканей. В современном виде обе теории объединены в одну, согласно которой: сходные тканевые структуры возникали параллельно в ходе дивергентного развития.*

Помимо работ А. А. Заварзина, А. В. Румянцева, Н. Г. Хлопина, заложивших основы исторического подхода к анализу эволюции тканей, в первой половине XX в. в отечественной гистологии появились и работы, в которых сравнительный метод использовался для решения более частных гистологических проблем, имеющих прикладное значение. В качестве примера можно привести серию сравнительных исследований эндокринных и нейросекреторных систем рыб, положенных в основу технологии искусственного рыборазведения. Характерный для отечественной гистологии общебиологический подход к анализу тканевого уровня организации приобретает особое значение в настоящее время. Появление большого количества принципиально новых методов исследования позволило значительно углубить наши представления о структурно-химической организации тканевых элементов и их взаимодействии в составе тканей. Было выявлено, что функционально-аналогичные тканевые элементы и ткани разных животных характеризуются хотя и не тождественными, но сходными

закономерностями структурно-химической организации на молекулярном и надмолекулярном уровнях.

В связи с этим сравнительные исследования и сопоставления в гистологии и частной цитологии стали весьма актуальными не только для выяснения закономерностей эволюции, но и как метод анализа общих принципов структурно-химической организации функционально-аналогичных структур. Естественно, что глубокие теоретические разработки наших предшественников являются основой и для обобщения большого нового сравнительного материала, и для целенаправленных сравнительно-гистологических работ.

Вопросы для самоконтроля

1. Что такое теория гастреи? Каким образом шло эволюционное развитие тканей по теории Э. Геккеля?
2. В чем суть теории И. И. Мечникова о развитии многоклеточных организмов?
3. В каком направлении, по мнению И. И. Мечникова шло развитие основных типов тканей организма многоклеточных животных?
4. Какую роль в эволюционном развитии тканей играл фагоцитоз?
5. Что такое теория параллелизма тканевых структур? Что позволяет объяснить эта теория?
6. Охарактеризуйте схему параллельных рядов тканевой эволюции, предложенную А. А. Заварзиным.
7. Что является причиной эволюции тканей по Заварзину?
8. Что такое дивергентная теория эволюции?
9. На какие группы классифицировал Н. Г. Хлопин эпителиальные ткани? Какие ткани он определил как вторичные и первичные?
10. О чем говорит современная теория эволюции тканей?

ЛЕКЦИЯ 17

ЭПИТЕЛИАЛЬНАЯ ТКАНЬ

1. Источники развития. Функции эпителия.
2. Особенности строения. Базальная мембрана.
3. Классификация эпителия.
4. Многослойный эпителий.

Источники развития. Функции эпителия.

Эпителиальная ткань представляет собой филогенетически наиболее древний тип ткани, развитие которого связано с отделением внутренней среды животного организма от внешней среды его существования. Развитие эпителия начинается с 3-4 недели эмбрионального развития из всех трех зародышевых листков. Из эктодермального зародышевого листка развивается кожа и ее производные, а также выстилающие покровы нервной трубки – спинномозговой канал и желудочки головного мозга. Из мезодермы развивается эпителий внутренних органов, прежде всего органов мочеполовой системы, например прямые и извитые почечные канальца, эпителий матки и яйцевода, а также кровеносные сосуды. Из энтодермы образуется эпителий кишечной трубки и желудка, а также эпителий поджелудочной железы. Эпителиальные клетки поджелудочной железы образуют островки и тяжи, которые формируют диффузную эндокринную системы в ткани поджелудочной железы.

Эпителиальная ткань выполняет многочисленные функции, среди которых можно выделить:

- барьерную и защитную;
- транспортную,
- всасывающую,
- секреторную,
- сенсорную.

Барьерная функция является главной функцией этого типа ткани. В эпителии практически нет межклеточного пространства из-за отсутствия межклеточных соединений: десмосом (3), поясков замыкания (1) и склеивания (2), щелевых контактов (4), а также интердигитаций. В образовании плотных соединений важную роль играют внутримембранные белки (5), микрофиламенты (6) и тонофиламенты (7). Благодаря наличию такого рода соединений клетки эпителиальной ткани образуют форму пласта, выстилающего полости внутренних органов или покрывающего поверхность тела.

Межклеточные соединения эпителиальной ткани можно разделить на две группы: механические и коммуникативные соединения. Первую группу составляют плотные соединения, десмосомы и интердигитации (выпячивания цитоплазмы). Они создают барьер для проникновения или движения каких-либо веществ через эпителий.

Кроме того, эти соединения препятствуют свободному перемещению и смешиванию функционально различных внутримембранных белков, локализуемых в плазмолемме. Плотные механические контакты имеют вид пояса шириной 0,1-0,5 мкм, они состоят из анастомозирующих тяжей внутримембранных частиц, которыми служат белки *окклюдины*. Проницаемость плотных соединений тем ниже, чем выше число белковых частиц. Вторая группа соединений обеспечивает метаболическую связь между клетками эпителия. Эту группу составляют щелевые контакты (нексусы), которые образованы трансмембранными структурными *коннексонами*, пронизывающими плазмолемму соседних клеток на участках диаметром 0,5-3 мкм. Каждый коннексон образован 6 субъединицами, каждая из которых состоит из белка коннексина. Субъединицы создают канал, диаметром 1,5-2,0 нм, через который может осуществляться свободный обмен низкомолекулярных соединений (с массой до 2 кД) и ионов.

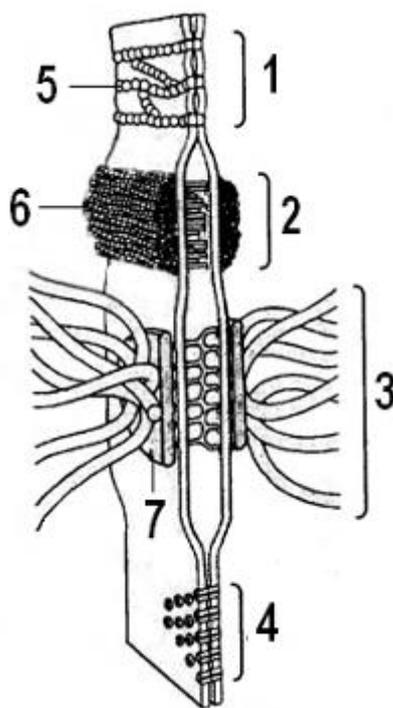


Рисунок 59 – Межклеточные соединения

Транспортную функцию эпителия обуславливают особенности строения плазматической мембраны апикальной и базальной поверхности. Апикальная (от греч. *арех* – верхушка) поверхность эпителия обращена во внешнюю среду, а базальная поверхность обращена к тканям внутренней среде. Апикальная поверхность может содержать выросты микроворсинки, реснички и стереоцилии. *Микроворсинки* создают дополнительную поверхность, площадь контакта, для всасывания и захвата транспортируемых частиц. Кроме того, они обладают некоторой степенью подвижности, которая обеспечивается актиновыми филаментами. Микроворсинки участвуют в

пристеночном и мембранном пищеварении. Совокупность микроворсинок в тонкой кишке и канальцах проксимального отдела нефрона называется щеточной (исчерченной) каемкой.

Реснички – это специальные органоиды движения, которые создают направленный ток жидкости. Они состоят из производных клеточного центра – базального тельца и аксонемы (осевой нити), которые построены из микротрубочек. Синхронизированное биение ресничек осуществляется с частотой 10-25 колебаний в секунду в направлении, которое генетически предопределено природой эпителиоцита. Например, биение ресничек эпителия воздухоносных путей способствует перемещению по его поверхности и удалению слизи с частицами пыли и микробами; биение ресничек эпителия маточной трубы обуславливает транспорт яйцеклетки по направлению к матке.

В плазматической мембране апикальной части каемчатого эпителия крипт тонкой кишки присутствуют транспортные системы для ионов Cl^- и Na^+ .

Базальная часть, как правило, содержит многочисленные митохондрии, которые обеспечивают энергией ионные насосы (например, Na^+ , K^+ - АТФаза). В базальной части мембраны эпителия встроены рецепторы гормонов, факторов роста или транспортных систем низкомолекулярных соединений.

Секреторная функция состоит в способности клеток эпителия вырабатывать белковый и слизистый секрет. Слизь вырабатывается специальными клетками эпителия желудка, бокаловидными клетками эпителия тонкой кишки, трахеи и бронхов. Энтероциты и эндокринные клетки пищеварительной трубки способны вырабатывать гормоны и факторы роста. Основную секреторную функцию выполняют экзокринные и эндокринные клетки железистого эпителия. Железистый эпителий имеет свои характерные особенности и будет далее рассмотрен отдельно.

Часть клеток эпителиальной ткани участвует в образовании органов чувств и обеспечивает *рецепцию* звуковых, гравитационных и вкусовых стимулов. Эти клетки называются *сенсоэпителиальными*, они способны воспринимать стимулы внешней среды, трансформировать их в нервные импульсы и передавать клеткам проводникового отдела слухового, вестибулярного и вкусового анализаторов. Сенсоэпителиальные клетки выполняют роль механо- и хеморецепторов. Адекватными стимулами для них являются либо механическая деформация апикальной поверхности, либо взаимодействие со специфическим химическим веществом.

Рецепторные сенсорно-эпителиальные клетки зачастую называются волосковыми клетками (например, наружные и внутренние волосковые клетки кортиева органа улитки⁴). Эти клетки могут иметь видоизмененные микроворсинки или стереоцилии. Они не ветвятся и широко варьируют по

⁴ - орган слуха

длине – от 2-12 мкм в органе слуха, до 10 мкм в полукружных канальцах органа равновесия. В образовании цитоскелета стереоцилий участвуют актиновые микрофиламенты, которые ориентируются относительно плотного центрального пучка, проникающего, в виде корешка, в апикальную цитоплазму клеток. Отклонение волосков стереоцилий является стимулом для возбуждения сенсоэпителиальных клеток и возникновения волны деполяризации.

Особенности строения. Базальная мембрана.

Для эпителиальной ткани, в связи с выполняемыми функциями можно выделить некоторые общие морфологические признаки:

- эпителий образует сплошной клеточный пласт,
- между клетками нет межклеточного вещества, только различные типы клеточных контактов,
- эпителиальная ткань не содержит кровеносных сосудов, ее трофика осуществляется через базальную мембрану;
- клеточный пласт обладает полярностью, различающейся строением и функциями,
- эпителий хорошо регенерирует, поскольку отличается относительно большим числом камбиальных клеток.

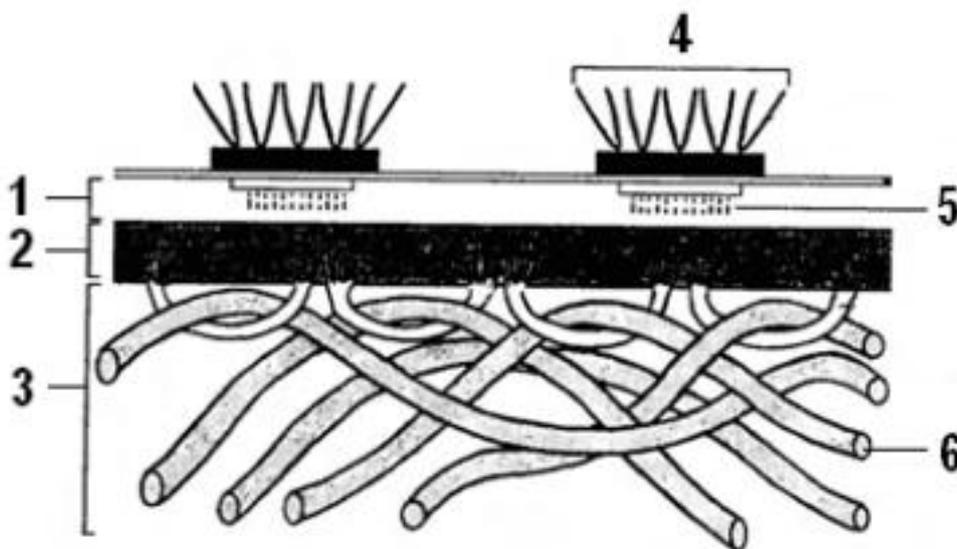


Рисунок 60 – Базальная мембрана

Следует отметить особенности питания, транспорта газов и выведения продуктов обмена клетками эпителиальной ткани, которые осуществляется путем диффузии веществ через базальную мембрану. Она имеет толщину около 20-100 нм, образована из аморфного вещества и фибриллярных структур. Базальная мембрана препятствует росту клеток эпителия (ингибирует) в сторону соединительной ткани. Она связывает эпителий и подлежащую соединительную ткань (рисунок 2).

На ультраструктурном уровне в базальной мембране выделяются три слоя:

- светлая пластинка (1),
- плотная пластинка (2),
- ретикулярная пластинка (3).

Светлая пластинка имеет толщину 30-50 нм, она плотно прилежит к плазмолемме базальной поверхности эпителиоцитов. От полудесмосом (4) вглубь этой пластинки, пересекая ее, направляются тонкие якорные филаменты (5). Светлая пластинка содержит гликопротеины (*ламелин*) и протеогликаны (*гепаринсульфат*).

Плотная пластинка имеет толщину 50-60 нм, ее образуют мелкозернистые и фибриллярные белки. В нее вплетаются якорные фибриллы, образованные коллагеном. Они образуют петлевидные образования, которые цепляются за коллагеновые фибриллы (6) соединительной ткани. Плотная пластинка содержит *коллаген IV* и *V* типа, *энтактин*, *гепаринсульфаты* адгезивный гликопротеид *фибронектин*.

Ретикулярная пластинка состоит из коллагеновых фибрилл соединительной ткани, связанных с якорными фибриллами. В ее состав входят фибриллы, образованные коллагенами I и II типов (эти фибриллы называются ретикулярными, отсюда название этого слоя).

Классификация эпителия.

В основе морфологической классификации эпителиев используют количество слоев и форму клеток.

По количеству слоев эпителий делят на:

- однослойный,
- многослойный.

По форме клеток на:

- плоский (сквамозный),
- кубический,
- призматический (цилиндрический, столбчатый).

Морфологическая классификация учитывает также наличие дополнительных признаков, таких как наличие специальных органелл – щеточной каемки микроворсинок или ресничек, а также способности к ороговению.

Морфологическая классификация эпителия

Однослойный эпителий	Многослойный эпителий
плоский	плоский <i>неороговевающий</i> <i>ороговевающий</i>
кубический призматический: <i>однорядный</i> <i>многорядный</i>	кубический призматический переходный

Однослойный эпителий.

Однослойный плоский эпителий представлен в организме мезотелием и эндотелием. Мезотелий покрывает серозные оболочки, например, листки плевры, брюшину, окологердечную сумку, буккальный (щечный) эпителий. Клетки этого типа называются *мезотелиоциты*, они плоские, имеют сложную полигональную форму и неровные края, поверхность покрыта микроворсинками. Некоторые клетки могут содержать несколько ядер. Митотическая активность клеток мезотелия резко снижается еще в период эмбриогенеза. Через мезотелий происходит выделение и всасывание серозной жидкости.

Эндотелий выстилает кровеносные и лимфатические сосуды и камеры сердца. Он представляет пласт плоских клеток *эндотелиоцитов*, которые отличаются относительной бедностью органелл и наличием в цитоплазме пиноцитозных пузырьков. Эндотелий является сложным и многофункциональным органом, который выполняет барьерную, секреторную, гемостатическую и вазотоническую функции. Клетки эндотелия секретируют вещества изменяющие состояние гладкой мускулатуры сосуда. Они обеспечивают нетромбогенность поверхности неповрежденного сосуда, синтезируют прокоагулянты (фактор Виллебранта, тромбомодулин и др.) и антикоагулянты (простоциклин, NO, тканевой активатор плазминогена).

Состояние эндотелия (плотность межклеточных контактов, наличие пор) обеспечивает проницаемость сосудов и формирование гистогематических барьеров. Эндотелиоциты обладают способностью синтезировать вещества, обладающие ферментативной активностью (ангеотензин-превращающий фермент АКФ). У взрослого человека массой 70 кг эндотелий составляет 1,5-1,8 кг и образует поверхность протяженностью около 7 км.

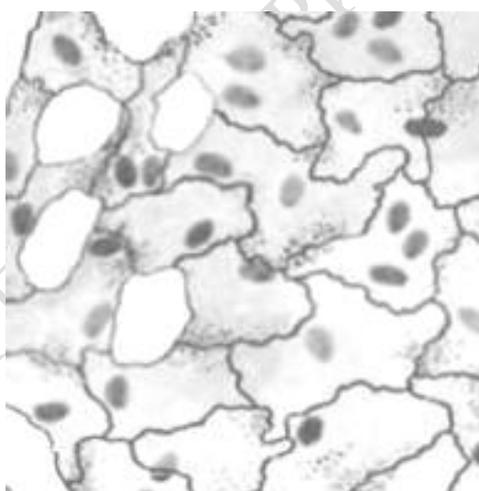


Рисунок 61 – Однослойный плоский мезотелий сальника ×400

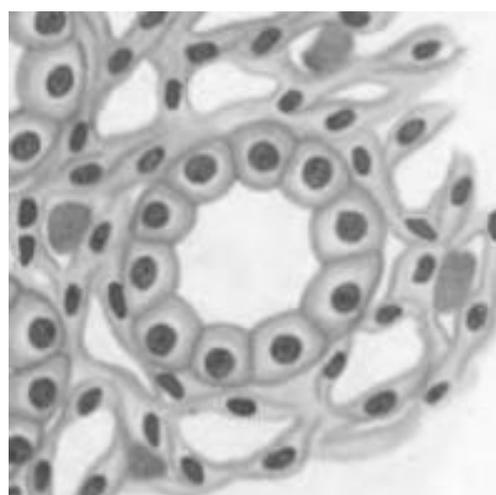


Рисунок 62 – Однослойный кубический эпителий почечных канальцев ×400

Однослойный кубический эпителий выстилает часть почечных канальцев. Клетки проксимальных канальцев имеют щеточную каемку и базальную исчерченность. Щеточная каемка образована большим количеством микроворсинок, а исчерченность базальной поверхности обусловлена глубокими складками плазмолеммы и митохондриями, расположенными между ними.

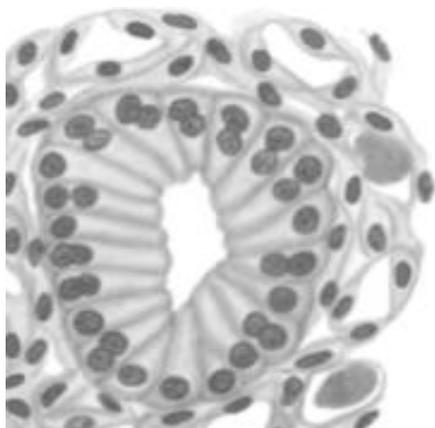


Рисунок 63 – Призматический эпителий собирательных трубочек ×400

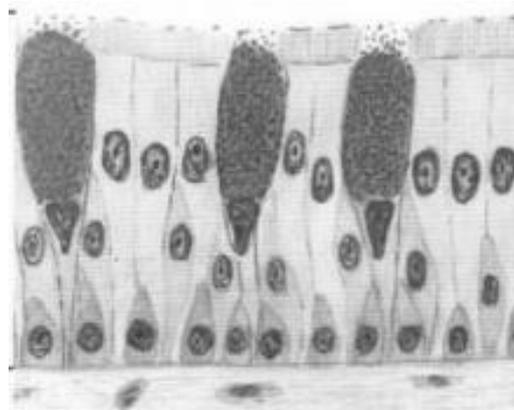


Рисунок 64 – Многорядный реснитчатый эпителий трахеи ×400

Эпителий почечных канальцев выполняет функцию обратного всасывания (реабсорбции) белков, глюкозы, электролитов и воды из первичной мочи из канальцев обратно в кровь межканальцевых сосудов. Складки плазматической мембраны базальной части богаты ферментами Na^+ , K^+ -АТФазой, Ca^{2+} -АТФазой и сукцинатдегидрогеназой (СДГ), которые играют важную роль в активном транспорте ионов Na^+ , K^+ и Ca^{2+} . В свою очередь указанные ионы опосредуют пассивное удержание и транспорт воды. В результате работы кубического эпителия почечных канальцев моча становится гипотонической, т.е. слабо концентрированной, тогда как в пространстве между канальцами повышается осмотическое давление, что вызывает пассивный транспорт воды, которая возвращается в кровяное русло.

Однослойный призматический (цилиндрический или столбчатый) эпителий характерен для среднего отдела пищеварительной системы. Он выстилает внутреннюю поверхность желудка, тонкой и толстой кишки, желчного пузыря, протоков печени и поджелудочной железы. В желудке все клетки призматического эпителия являются железистыми, они продуцируют слизь, которая защищает стенку желудка от действия желудочного сока, имеющего кислую реакцию и ферментов, расщепляющих белки. Небольшая часть клеток желудочных желез образована камбиальными эпителиоцитами, они способны делиться и дифференцироваться в железистые клетки. Желудочные железы просты, трубчатые, неразветвленные. В каждой железе

различают дно шейку, перешеек, переходящий в желудочную ямку. В образовании желудочной железы участвуют четыре типа клеток:

- главные клетки – вырабатывают пепсиноген и ренин;
- париетальные (обкладочные) клетки – вырабатывают соляную кислоту;
- слизистые мукоциты (добавочные / шеечные) вырабатывают слизистый секрет;
- желудочные эндокринциты – вырабатывают серотонин, эндорфин, гистамин.

Однослойный призматический эпителий тонкого кишечника отличается хорошо выраженной каемчатостью апикальной поверхности. Слизистая тонкого кишечника образует многочисленные выпячивания – ворсинки, поверхность которых покрывают каемчатые эпителиоциты. Щеточная каемка эпителиоцитов образована многочисленными микроворсинками, которые покрывает гликокаликс. В нем и мембране микроворсинок находятся ферменты, которые осуществляют гидролиз веществ и их транспорт в кровеносную и лимфатическую систему. В состав однослойным призматического эпителием входят: кишечные эпителиоциты с исчерченной каемкой, бокаловидные секреторные клетки и кишечные эндокринциты. В просвете между ворсинками открываются устья кишечных крипт – крипт Либеркюна – это углубления собственной пластинки слизистой в виде трубочки длиной около 0,5 мм. Крипты выстланы эпителиальными клетками пяти видов:

- кишечные эпителиоциты с исчерченной каемкой,
- бокаловидные секреторные клетки,
- кишечные эндокринциты,
- бескаемчатые энтероциты (на дне, активно делятся),
- энтероциты с ацидофильными зернами (клетки Панета).

Благодаря бескаемочных энтероцитам происходит регулярное (в течение 5-6 суток) восстановление каемчатого эпителия, бокаловидных клеток и клеток Панета. Функция бокаловидных клеток заключается в выработке слизи на поверхности эпителия, а клетки Панета вырабатывают бактерицидное вещество лизоцим.

Многослойный эпителий.

Многорядный эпителий⁵ выстилает воздухоносные пути – носовую полость, трахею (рисунок 6б) и бронхи. В воздухоносных путях многорядный эпителий называется ресничным, в его образовании участвуют ресничные, вставочные, базальные, бокаловидные и эндокринные клетки. Все они размещаются на базальной мембране, но имеют разную высоту и разное положение ядер, поэтому создают видимость нескольких рядов или

⁵ - псевдомногослойный

клеточных уровней. В верхнем ряду видны ядра реснитчатых клеток, в нижнем – ядра базальных клеток, а в среднем – ядра вставочных, бокаловых и эндокринных клеток.

Ресничные клетки наиболее высокие, на апикальной поверхности они покрыты ресничками, которые с помощью сгибательных движений очищают вдыхаемый воздух от частиц пыли и выталкивают их в полость носа. Бокаловидные клетки секретируют на поверхность эпителия слизь (муцин), которая защищает ее от механических, инфекционных и других воздействий. Эндокринные клетки вырабатывают гормоны, которые осуществляют местную регуляцию мышечной ткани воздухоносных путей. Восстановления эпителия происходит за счет базальных клеток, которые относятся к камбиальным клеткам.

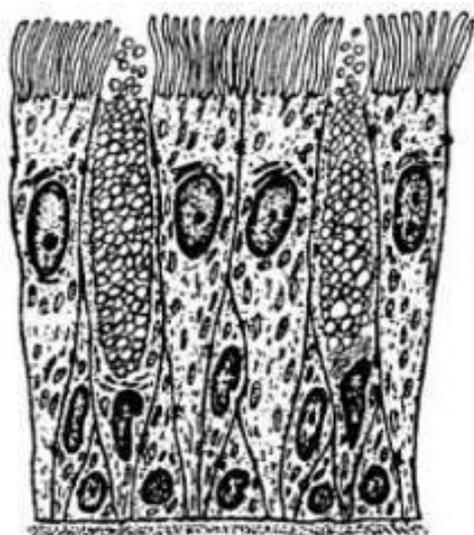


Рисунок 65 – Однослойный многорядный призматический реснитчатый эпителий воздухоносных путей (схема)

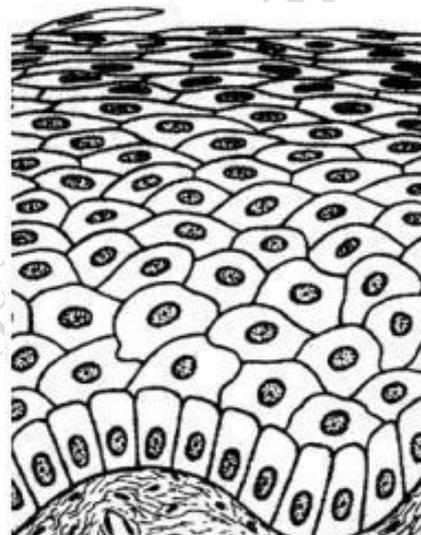


Рисунок 66 – Многослойный плоский неороговевающий эпителий (влагалище, схема)

Многослойный плоский неороговевающий эпителий покрывает снаружи роговицу глаза, выстилает полости рта и пищевода. В нем выделяют три слоя: базальный, шиповатый, плоский. Базальный слой состоит из клеток эпителиоцитов, которые имеют призматическую форму и расположены на базальной мембране. Среди них имеются стволовые клетки, способные к митотическому делению. Шиповатый слой состоит из клеток неправильной многоугольной формы. Верхний слой образован плоскими клетками, которые заканчивая свой жизненный цикл, отмирают и отпадают с поверхности эпителия.

Поверхностный слой несколько отделен от шиповатого, в цитоплазме содержатся цитокератиновые филаменты, содержит ядро с плохо различимыми гранулами хроматина (пикнотическое). Этот слой подвергается десквамации (лат. *desquamo* – удаляю чешую), т.е. отшелушиванию (отслаивание) с поверхности органа. Десквамация поверхностного слоя

происходит постоянно, но без ороговевания, она является важным защитным механизмом, обеспечивающим удаление микроорганизмов, предотвращает их внедрение (инвазию) в подлежащие ткани. Многослойный кубический и призматический эпителий в организме человека встречается редко. Отличие от многослойного плоского эпителия состоит только в форме клеток поверхностного слоя.

Кубический эпителий имеет стенка яичника, протоки потовых и сальных желез кожи. Многослойный призматический эпителий выстилает некоторые участки мочеиспускательного канала, крупные выводные протоки слюнных и молочных желез, а также в участках перехода многослойного плоского эпителия в однослойный многорядный. Такой переход можно увидеть в эпителии глотки и гортани.

Многослойный ороговевающий эпителий образует наружный слой кожи (эпидермис), а также покрывает некоторые поверхности слизистой оболочки полости рта. Он состоит из пяти слоев: базального, шиповатого, зернистого, блестящего, рогового.

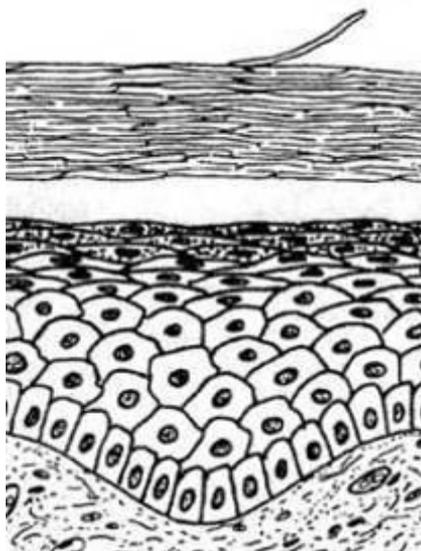


Рисунок 67 – Многослойный плоский ороговевающий эпителий (эпидермис, схема)

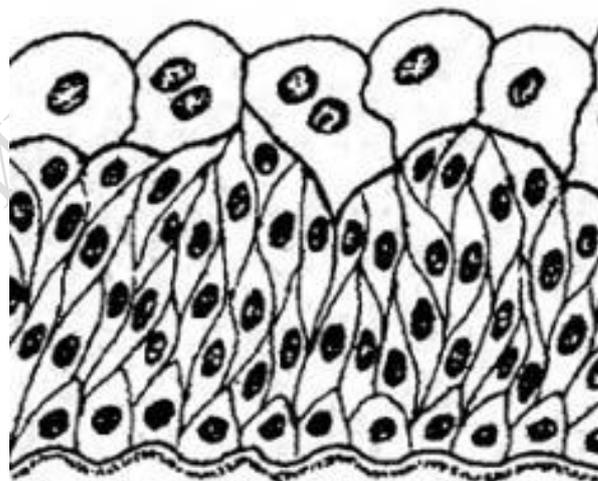


Рисунок 68 – Переходный эпителий (мочевой пузырь, схема)

Базальный слой образован клетками кубической или призматической формы, которые лежат на базальной мембране. Они отличаются хорошо развитой системой органелл и наличием кератиновых филаментов. Базальный слой содержит камбиальные клетки, которые обеспечивают восстановление эпителия. Кроме того, они обеспечивают прикрепление к подлежащим соединительным тканям, посредством десмосом. Они создают плотный слой, который связывают щелевые контакты и плотные соединения.

Шиповатый слой образован крупными клетками неправильной формы, которые связаны друг с другом десмосомами. По мере приближения к зернистому слою клетки приобретают уплощенную форму. Зернистый слой

сравнительно тонкий, образован уплощенными клетками, содержит многочисленные тонофиламенты и гранулы. Выделяют крупные кератогиалиновые гранулы (0,5-1 мкм), они содержат профилаггрин, важный компонент, необходимый для образования рогового вещества (кератина). Профилаггрин является предшественником филаггрина – белка, организующего агрегацию кератиновых промежуточных филаментов в крупные комплексы – макрофибриллы.

Пластинчатые гранулы (кератиносомы) – мелкие, удлиненные, имеют размером около 250 нм с пластинчатой структурой. Эти гранулы содержат ряд ферментов и липидов, которые при экзцитозе выделяются в межклеточное пространство, обеспечивая барьерную и водонепроницаемость эпителия. По мере приближения к роговому слою клетки зернистого слоя претерпевают резкие изменения и подвергаются ороговению.

Блестящий слой выражен только в эпителии толстой кожи, покрывающей ладони и подошвы. Он представляет собой зону перехода от живых клеток зернистого слоя к чешуйкам рогового слоя. В блестящем слое заканчиваются процессы ороговения. Они заключаются в превращении живых клеток в роговые чешуйки, устойчивые постклеточные структуры, образующие в совокупности роговой слой эпителия.

Роговой слой, как и блестящий, имеет максимальное развитие в эпителии кожи в области ладони и подошв. Его образуют плоские роговые чешуйки с резко утолщенной плазмолеммой. Они не имеют ядра и органелл и заполнены сетью из толстых пучков кератиновых филаментов. Роговые чешуйки некоторое время сохраняют связь друг с другом, они удерживаются в составе пластов благодаря частично сохранным десмосомам. В наружных частях слоя десмосомы полностью разрушаются и роговые чешуйки слущиваются с поверхности эпителия.

Переходный эпителий – это особый вид многослойного эпителия, который выстилает большую часть мочевыводящих путей (почечные чашки, лоханки, мочеточники, мочевого пузырь, часть мочеиспускательного канала). Иногда, чтобы подчеркнуть принадлежность этого эпителия к выделительной системе используют термин уротелий. Поверхностный слой состоит из очень крупных, нередко двух-и трехъядерных клеток, имеющих куполообразную или уплощенную форму в зависимости от состояния стенки органа. При растяжении стенки вследствие заполнения органа мочой эпителий становится более тонким и его поверхностные клетки уплощаются.

Во время сокращения стенки органа толщина эпителиального пласта резко возрастает. При этом некоторые клетки в промежуточном слое «выдавливаются» кверху и принимают грушевидную форму, а расположенные над ними поверхностные клетки образную форму. Между поверхностными клетками обнаружены плотные контакты, имеющие значение для предотвращения проникновения жидкости через стенку органа (например, мочевого пузыря).

Вопросы для самоконтроля

1. Какие функции выполняет эпителиальная ткань? 2. Какие виды контактов объединяют эпителиальные клетки? 3. Какие функции выполняет базальная мембрана? Как она устроена? 4. Какие особенности имеет апикальная поверхность эпителия? 5. Какие функции выполняет, имеет базальная часть плазмолеммы клеток эпителия? 6. Назовите общие морфологические признаки эпителиальной ткани. 7. На какие группы делится эпителиальная ткань? 8. Какие особенности в строении имеет однослойный и многослойный эпителий? Приведите примеры эпителиев. 9. Какие особенности имеет переходного эпителия?

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

ЛЕКЦИЯ 18 ЖЕЛЕЗИСТЫЙ ЭПИТЕЛИЙ

1. Железистый эпителий.
2. Секреторный цикл. Типы секреции.
3. Строение и классификация экзокринных желез.
4. Эндокринные железы.
5. Регенерации и регуляция функций желез.

Железистый эпителий.

Железистый эпителий так же, как и покровный, развивается из всех трех зародышевых листков (эктодермы, мезодермы, энтодермы), расположен на соединительной ткани, лишен кровеносных сосудов, поэтому питание осуществляется диффузионным способом. Клеткам свойственна полярная дифференцировка: в апикальном полюсе локализуется секрет, в базальном полюсе – ядро и органеллы. Железистый эпителий состоит из железистых, или секреторных, клеток – *гландулоцитов*. Они осуществляют синтез, а также выделение специфических продуктов – *секретов* на поверхность кожи, слизистых оболочек и в полости ряда внутренних органов.

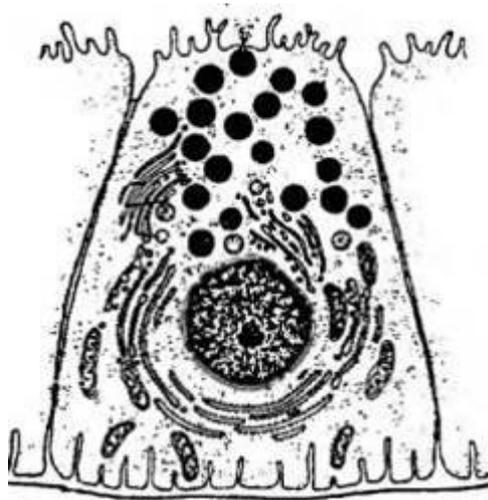


Рисунок 69 – Железистая клетка

Железистые клетки (гландулоциты – от лат. *glandula* – железа, *cytos* – клетка) специализированы на выработке секретов, поэтому для них характерны все признаки клеток, в которых активно протекают синтетические процессы. Гландулоциты лежат на базальной мембране, форма их может изменяться в зависимости от фазы секреции. Ядро гландулоцитов – обычно крупное, с преобладанием эухроматина, одним или несколькими крупными ядрышками. Его положение в клетке может изменяться в разные фазы секреторного цикла. При накоплении секреторных гранул ядро, как правило, смещается к базальному полюсу. Цитоплазма гландулоцитов содержит мощно развитый синтетический аппарат,

морфологические и функциональные особенности которого зависят от химической природы продуцируемого секрета. Процессы синтеза и выделения веществ требуют значительного количества энергии, которая вырабатывается большим числом митохондрий, находящихся в цитоплазме. Избыток синтезируемых продуктов часто удаляется внутриклеточным механизмом *кринофагии*, что обусловлено хорошим развитием лизосомального аппарата. Распределение органелл в цитоплазме клеток желез неравномерно в связи с их выраженной полярностью.

Клетки этих тканей синтезируют и выводят за пределы клетки вещества (секреты), которые важны для всего организма. В них хорошо развит аппарат синтеза и находятся многочисленные секреторные гранулы. Из железистого эпителия построено большинство желез. Чаще всего железы представляют собой многоклеточные структуры и образуются путем деления клеток покровного эпителия и впячивания их в подлежащую соединительную ткань, где нижние клетки дифференцируются как секреторные. Экзокринные железы сохраняют связь с поверхностью, при этом формируется трубчатый проток, по которому выводится секрет и соответственно в такой железе различают секреторный (концевой) отдел и выводной проток. Эндокринные железы эту связь теряют, поэтому их секрет (гормоны) из межклеточной жидкости поступает сразу в кровеносные капилляры.

Секреторный цикл. Типы секреции.

Секреция в железистых клетках протекает циклически, он представляет сложный процесс, в котором выделяют четыре фазы:

- поглощение железистой клеткой исходных материалов для синтеза секрета (аминокислоты, липиды, углеводы, минеральные вещества и другие органические молекулы).

- синтез, созревание и накопление в железистых клетках секрета.

- выделение секрета.

- восстановление железистых клеток, имеющих апокриновый и голокриновый тип секреции.

Фаза поглощения исходных веществ, служащих субстратами для синтеза секреторного продукта, обеспечивается высокой активностью транспортных механизмов, связанных с плазмолеммой базального полюса клетки, через который указанные вещества поступают из крови. В некоторых клетках субстраты для синтеза могут в значительных количествах запасаться в цитоплазме (например, в виде липидных капель в стероид-продуцирующих клетках).

Фаза синтеза секрета связана с процессами транскрипции и трансляции, деятельностью гранулярного ретикулума и комплекса Гольджи (для белковых секретов), агранулярного ретикулума и митохондрий с тубулярно-везикулярными кристами (для стероидных веществ). Синтезированный продукт в комплексе Гольджи или внутри секреторных гранул нередко претерпевает посттрансляционные изменения, обусловленные действием различных ферментов.

Фаза накопления синтезированного продукта в цитоплазме железистых клеток обычно проявляется нарастанием содержания секреторных гранул, которые в некоторых случаях могут укрупняться, сливаясь друг с другом. Переполнению цитоплазмы секреторными гранулами препятствует механизм лизосомального разрушения их избытка – кринофагия. Скопления гранул располагаются преимущественно у апикального полюса клеток экзокринных желез и у базального – в клетках эндокринных желез. Некоторые виды синтезированных продуктов (например, стероидные гормоны) не накапливаются в цитоплазме железистых клеток, а по мере образования, по-видимому, сразу же из нее выводятся.

Фаза выведения секрета может осуществляться несколькими механизмами. Наиболее часто происходит экзоцитоз содержимого секреторных гранул путем слияния мембраны их гранул с плазмолеммой и выделения синтезированного продукта за пределы клетки. Встроенная в плазмолемму мембрана секреторных гранул затем отделяется из нее в цитоплазму механизмом эндоцитоза и возвращается в комплекс Гольджи для повторного использования (реутилизации, или рециклирования). Некоторые секреты (например, стероидные или тиреоидные гормоны) выделяются из клетки механизмами диффузии.

Железы – это органы, которые состоят из секреторных клеток, glanduloцитов, вырабатывают специфические вещества различной химической природы, которые выделяются через выводные протоки (в *экзокринных* железах) или в кровь и лимфу (в *эндокринных* железах). Вырабатываемые железами секреты имеют важное значение для процессов пищеварения, роста, развития, взаимодействия с внешней средой и др. Многие железы – самостоятельные, анатомически оформленные органы (например, поджелудочная железа, щитовидная железа), другие являются лишь частью органов (например, железы желудка).

Развитие эндокринных и экзокринных желез на начальных этапах осуществляется сходным образом – путем формирования покровным эпителием тяжа, внедряющегося в подлежащую мезенхиму, которая оказывает на него индуцирующее воздействие. В дальнейшем этот тяж растет (и часто ветвится) вследствие интенсивного деления его клеток. В экзокринных железах эпителиальные клетки, расположенные в дистальных участках этого тяжа, дифференцируясь, приобретают признаки секреторных клеток и формируют концевые (секреторные) отделы. Эпителиальные клетки проксимальной части тяжа образуют выводные протоки – систему трубочек, связывающих концевые отделы с покровным эпителием в области начального формирования закладки железы. В эндокринных железах клетки дистальной части эпителиального тяжа дифференцируются в секреторные и вступают в связь с многочисленными сосудами. Проксимальная часть тяжа разрушается, вследствие чего эндокринная железа утрачивает связь с покровным эпителием, давшим начало ее закладке.

Существует несколько подходов в классификации желез. В зависимости от количества клеток образующих железу, они могут быть одноклеточными и

многоклеточными. К одноклеточным железам относятся бокаловидные клетки, которые входят в состав эпителиальной выстилки кишечника и воздухоносных путей, клетки диффузной эндокринной системы (APUD-системы). В зависимости от того куда поступает продуцируемый клетками секрет железы делятся на экзокринные и эндокринные. Экзокринные железы имеют выводящие протоки и выделяют секрет на поверхность эпителиев. Они образованы двумя видами эпителиоцитов, формирующих концевые (секреторные) отделы и выводящие пути. Эндокринные железы не имеют выводящих протоков, и секрет выделяется непосредственно в кровь или лимфу. Эндокринные железы обильно снабжены кровеносными сосудами, которые доставляют в железу необходимые ингредиенты для синтеза гормонов и/или биологически активных веществ, оказывающих сильное регулирующее влияние на органы и системы даже в небольших дозах.

В зависимости от уровня организации рассматривают железы входящие в состав тех или иных органов в качестве их компонентов, как например железы слизистой оболочки, или являющиеся самостоятельными анатомически оформленными органами. К последней группе можно отнести крупные слюнные железы, поджелудочную железу, печень ит.д. В крупных многоклеточных железах принято различать строму и паренхиму. Строма состоит из соединительной ткани, которая образует поверхностную капсулу и сеть перегородок с сосудами и нервами, она делит железу на дольки. Паренхима представляет собой собственно железистую ткань, которая организована в форме долек.

Строение и классификация экзокринных желез.

Экзокринные железы вырабатывают разнообразные по химической природе и функциональному значению секреты и так же, как и эндокринные железы, различаются по строению и уровню организации. В экзокринных железах выделяют концевые (секреторные) отделы и выводные протоки.

Концевые (секреторные) отделы состоят из железистых клеток, которые продуцируют секрет. В некоторых железах, образованных эпителиями эпидермального типа (например, потовых, молочных, слюнных), концевые отделы помимо железистых клеток содержат особые отростчатые *миоэпителиальные клетки* – видоизмененные эпителиоциты с развитым сократительным аппаратом. Миоэпителиальные клетки своими отростками охватывают снаружи железистые и, сокращаясь, способствуют выведению секрета из концевого отдела.

Выводные протоки связывают концевые отделы с покровными эпителиями и обеспечивают выделение синтезированных продуктов на поверхность тела или в полость органов. Как правило, их клетки не обладают секреторной функцией, хотя могут влиять на конечный состав выводимого секрета, в частности, изменяя содержание ионов и воды (например, в потовых и слюнных железах). Мелкие протоки отдельных желез могут содержать миоэпителиальные клетки (в тех случаях, когда они имеются в концевых отделах). Во многих крупных железах выводные протоки образуют

сложную систему, разные участки которой выполняют специализированные функции и имеют различное строением.

Разделение на концевые отделы и выводные протоки затруднено в некоторых железах (например, желудка, матки), так как все их клетки обладают свойствами секреторных.

Согласно *морфологической классификации* экзокринные железы подразделяют:

- по ветвлению концевых отделов на разветвленные и неразветвленные,
- по ветвлению выводных протоков на простые и сложные,
- по форме концевых отделов на трубчатые и альвеолярные.

По способу выделения секрета железы разделяют на три группы:

- мерокринные, в них процесс экзоцитоза проходит без нарушения целостности клеточной структуры;
- голокринные, где клетки в процессе экзоцитоза полностью разрушаются,
- апокринные – это железы, в которых секрет отделяется частью апикальной цитоплазмы, которая частично разрушается.

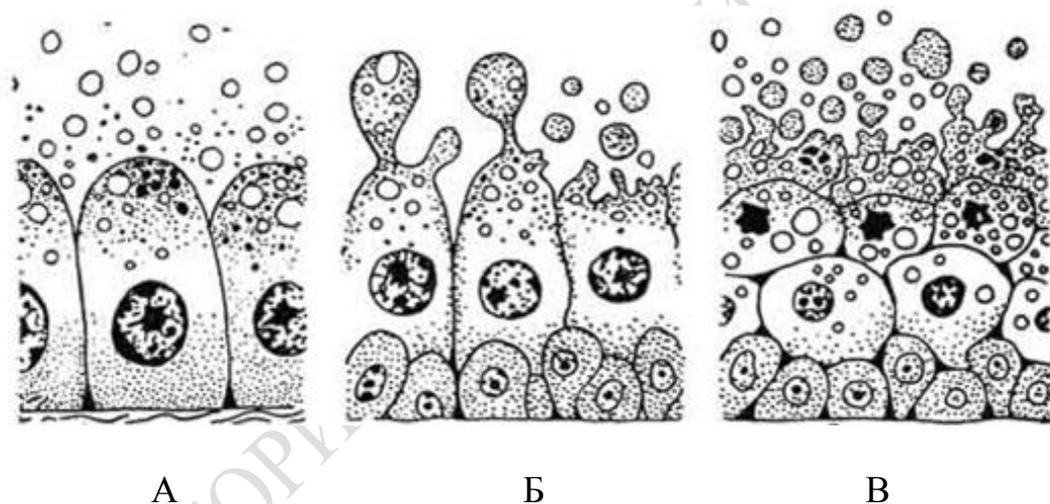


Рисунок 70 – Типы секреции: *А – мерокриновый, Б – голокриновый, В – апокриновый*

При голокринной секреции (от лат. *holos* – целый) железистый метаморфоз glandулоцитов начинается с периферии концевого отдела и протекает в направлении выводного протока. Примером голокринной секреции является сальная железа. Стволовые клетки с базофильной цитоплазмой и округлым ядром расположены на периферии концевой части. Они интенсивно делятся митозом, поэтому мелкие по размеру. Перемещаясь к центру железы, секреторные клетки увеличиваются, так как в их цитоплазме постепенно накапливаются капельки кожного жира. Чем больше откладывается в цитоплазме жировых капель, тем интенсивнее протекает процесс деструкции органелл. Он завершается полным разрушением клетки.

Плазмолемма разрывается, а содержимое glanduloцита поступает в просвет выводного протока. При апокринной секреции (от лат. *apo* – от, сверху) разрушается апикальная часть секреторной клетки, являясь затем составной частью ее секрета. Данный тип секреции совершается в потовой или молочной железах. При мерокринной секреции клетка не разрушается. Такой способ образования секрета типичен для многих желез организма: железы желудка, слюнные железы, поджелудочная железа, эндокринные железы.

Экзокринные железы также классифицируют по составу вырабатываемого секрета (белковые, слизистые, смешанные) и по их расположению относительно эпителиального пласта. Мелкие железы могут лежать в пределах пласта, тогда их называют интраэпителиальными, большинство желез находится вне эпителиального пласта, поэтому их называют экзоэпителиальными. Химический состав секрета может быть различным, в связи с этим их делят на *белковые* (серозные), *слизистые*, *белково-слизистые*, *сальные*, *солевые* (потовые, слезные и др.). В смешанных слюнных железах могут присутствовать два вида секреторных клеток – белковые и слизистые. Они образуют белковые, слизистые и смешанные концевые отделы (белково-слизистые). Чаще всего в состав секреторного продукта входят белковые и слизистые компоненты лишь с преобладанием одного из них.

Эндокринные железы.

Эндокринные железы вырабатывают высокоактивные вещества – *гормоны*, поступающие в кровь. Эндокринные железы образуют единую систему, которая вместе с нервной системой выполняет регулирующую функцию. Рассматривают паракринный или аутокринный механизму регуляции. Паракринная регуляция осуществляется биологически активными веществами, которые вырабатывают glanduloциты железы и клетками-мишенями. Молекулы гормона достигают молекулы мишени (рецепторной молекулы) путем диффузии в межклеточном веществе. При аутокринном механизме регуляции сама клетка-продуцент активных веществ содержит воспринимающий рецептор, поэтому служит мишенью, и при взаимодействием с активным веществом изменяют собственную активность.

Строение эндокринных желез достаточно разнообразно. Они могут быть одноклеточными (APUD-система), иметь вид мелких клеточных скоплений (например, островки Лангерганса) или образовывать сравнительно крупные органнне структуры. Эндокринные железы, имеющие органнне строение покрыты капсулой из плотной соединительной ткани, от которой вглубь отходят истончающиеся трабекулы. Они состоят из рыхлой соединительной ткани и несут кровеносные сосуды и нервы. В большинстве эндокринных желез клетки образуют тяжи, которые тесно прилегают к капиллярам, что обеспечивает отток гормонов в кровеносное русло. Капилляры формируют очень густую сеть и благодаря своему строению обладают повышенной

проницаемостью. Такие капилляры являются фенестрированными (окончатými) или синусоидными.

Клетки эндокринных желез отличаются высокой секреторной активностью и значительным развитием синтетического аппарата. Их строение и форма во многом зависят от химической природы вырабатываемых гормонов. По химической природе гормоны делят на три группы: производные аминокислот, пептидные гормоны, простые (протеины) и сложные (гликопротеиды) белки и стероидные гормоны, образующиеся из холестерина. Поэтому в клетках, образующих пептидные гормоны сильнее развита гранулярная эндоплазматическая сеть, а в клетках синтезирующих стероидные гормоны агранулярная сеть и митохондрии с тубулярно-везикулярными кристами.

Доказана способность многих эндокринных клеток вырабатывать несколько гормонов. Полипептидные гормоны нередко синтезируются в виде крупных молекул-предшественников, которые в дальнейшем подвергаются внутриклеточной ферментативной обработке (процессингу) с отщеплением активных гормонов. Разные типы клеток (например, в гипофизе) могут исходно синтезировать один вид молекулы-предшественника, однако вследствие специфического процессинга из нее образуются разные гормоны.

Регенерации и регуляция функций желез.

В железистом эпителии постоянно происходят процессы физиологической регенерации. В большинстве желез регенерация происходит путем деления специальных стволовых клеток, которые дифференцируются и превращаются в glanduloциты, т.е. происходит клеточная регенерация. Отдельные железы (слюнные железы, поджелудочная железа) не имеют стволовых и малодифференцированных клеток, и в них происходит внутриклеточная регенерация изношенных органоидов при отсутствии способности к делению клеток. Активность железистых клеток регулируется со стороны нервной и эндокринной систем. К ним подходят двигательные окончания нейронов вегетативной нервной системы, а эндокринные железы вырабатывают гормоны, которые связываясь с внутриклеточными или поверхностными рецепторами клеток, изменяют их функциональную активность.

Вопросы для самоконтроля

1. Что такое glanduloциты? Какие функции они выполняют? 2. Что такое секреторный цикл? На какие этапы он делиться? 3. Что такое железа? 4. В чем различие эндо- и экзокринных желез? 5. Как устроена экзокринная железа? Опишите план строения. 6. На какие группы по морфологической организации делятся экзокринные железы? 7. На какие группы делятся экзокринные железы по способу выделения секрета? 8. С помощью каких механизмов реализуется гормональная регуляция эндокринными железами? 9. На какие группы делятся

гормоны? 10. Какие особенности в клеточном строении имеют эндокринные клетки, вырабатывающие стероидные и белковые гормоны?

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

ЛЕКЦИЯ 19

СОБСТВЕННО-СОЕДИНИТЕЛЬНАЯ ТКАНЬ

1. Общие свойства соединительной ткани.
2. Гистогенез соединительной ткани.
3. Фибробласты. Межклеточное вещество.
4. Классификация. Рыхлая и плотная соединительная ткань.

Общие свойства соединительной ткани.

Соединительная ткань составляет более 50% массы тела, она участвует в формировании стромы практически всех органов, образует прослойки между другими тканями, входит в состав дермы и органов опорно-двигательного аппарата. Для соединительной ткани дают следующее определение: соединительная ткань – это сложный комплекс производных мезенхимы, который состоит из клеточных дифферонов и межклеточного вещества, поддерживает гомеостаз внутренней среды и отличается от других тканей меньшей потребностью в аэробных окислительных процессах.

Соединительная ткань выполняет разнообразные функции, среди которых можно выделить следующие:

- опорную,
- защитную,
- трофическую,
- депонирующую,
- морфогенетическую.

Опорную функцию выполняют коллагеновые и эластические волокна, которые образуют волокнистые основы всех органов и состав физико-химических свойств межклеточного вещества скелетных тканей (минерализацией). Защитная функция заключается в предохранении организма от нефизиологических механических воздействий. Это обеспечивается физической защитой (костной тканью), а также фагоцитарной деятельностью макрофагов и иммунокомпетентных клеток, участвующих в реакциях клеточного и гуморального иммунитета. Трофическая функция связана с регуляцией питания, обменом веществ и поддержания гомеостаза внутренней среды организма. В обеспечении этой функции главную роль играет основное вещество, через которое осуществляется транспорт воды, солей молекул питательных веществ. Морфогенетическая функция состоит в образовании структур организма и проявляется в формировании тканевых комплексов и обеспечении их общей структурной организации (образование суставных капсул, внутриорганных перегородок, трабекул).

Для соединительной ткани характерны общие морфологические свойства. Прежде всего, наличие в их составе разнообразного количества клеток и хорошо развитого межклеточного вещества, которое может обладать разными физико-химическими свойствами. Межклеточное

вещество может быть жидким, мягким (рыхлым), плотным и твердым, что тем самым, обеспечивает основные свойства разных видов этой ткани.

Особенностью также является свободное расположение клеток в межклеточном веществе, эта ткань никогда не образует клеточных пластов. Компоненты межклеточной среды соединительной ткани образуются собственными клетками, кроме того, они обеспечивают обмен веществ и резорбции межклеточного вещества. Органная специфичность клеточных элементов соединительной ткани выражается в количестве, форме соотношении различных видов клеток, их метаболизме и функциях, оптимально приспособленных к функциям органа. Специфичность клеточных элементов также проявляется в их взаимоотношениях между собой. Специфика обнаруживается в соотношении клеток и неклеточных структур в различных участках тела. Например, в рыхлой волокнистой ткани преобладают клетки и аморфное вещество над волокнами, а в плотной, наоборот, основную массу соединительной ткани составляют волокна.

Гистогенез соединительной ткани.

Все разнообразие видов соединительной ткани объединяет общность происхождения. Источником развития в эмбриогенезе является мезенхима. В теле зародыша мезенхима возникает из клеток среднего зародышевого листка (мезодермы) и представляет собой совокупность эмбриональных, сетевидно-связанных клеток с отростками, заполняющих промежутки между компактными эпителиоподобными зародышевыми листками и зачатками органов. Клетки мезенхимы быстро делятся митозом, наращивая, таким образом, в разных участках тела свои производные:

- кровяные островки с эндотелием, преобразующие в кровеносные сосуды,
- клетки хрящевой и скелетной ткани,
- клетки крови.

Все они обладают общими групповыми признаками, имеют мезенхимное происхождение, обладают обширным межклеточным веществом, участвуют в поддержании гомеостаза, но имеют и свои отличительные свойства. Различают эмбриональный и постэмбриональный гистогенез соединительной ткани. В процессе эмбрионального гистогенеза мезенхима приобретает черты тканевого строения раньше закладки других тканей. Этот процесс в различных органах и системах происходит неодинаково и зависит от их неодинаковой физиологической значимости на разных этапах эмбриогенеза. В период постэмбрионального гистогенеза происходит медленная и направленная на поддержание тканевого гомеостаза, пролиферация мало дифференцированных клеток и замену ими отмирающих клеток.

Фибробласты. Межклеточное вещество.

Предшественником волокнистых тканей являются малодифференцированные *адвентициальные клетки*. Свое название они

получили, поскольку лежат в адвентициальной оболочке кровеносных сосудов. Это мелкие, вытянутой формы клетки со слабо развитыми органеллами. Они служат источником для дифференцированных клеток – фибробластов. Юный *фибробласт* увеличивается в размерах, в нем развивается аппарат белкового синтеза и начинается продукция межклеточного вещества.

Эти клетки сохраняют способность к пролиферации. Для них характерна направленная миграция под действием хемотаксических факторов (например, «раневого гормона», который при повреждении сосудов выделяется тромбоцитами). Эти же факторы ускоряют дифференцировку в зрелый фибробласт, который уже не делится. Это крупная отросчатая клетка с нерезкими границами. Фибробласт способен к миграциям, может изменять свою форму и прикрепляться к клеткам и волокнам. Он имеет все признаки клетки, которая активно синтезирует белок на экспорт. Главная его функция – выработка компонентов межклеточного вещества.

Межклеточное вещество обеспечивает архитектонику и физико-механические свойства ткани, создает микроокружение для деятельности клеток, а также объединяет клетки в единую систему. Межклеточное вещество рыхлой ткани состоит из волокон и основного *аморфного вещества*.

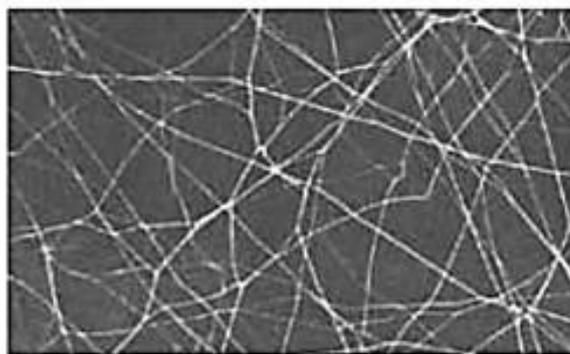
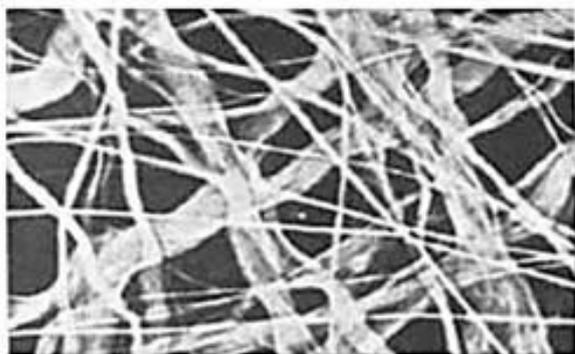


Рисунок 71 – Коллагеновые (слева) и эластические (справа) волокна

Волокна разделяют на три вида:

- коллагеновые,
- ретикулярные
- эластические.

Они представляют собой нити, собранные из белковых продуктов, секретлируемых фибробластами. Выделение секрета происходит вдоль всей поверхности клетки, что отражается на ее ультраструктуре: развитый гранулярный ретикулум и комплекс Гольджи разбросаны по всей цитоплазме. На рибосомах гранулярного ЭПС синтезируются полипептидные цепочки, на краю которых находится особый участок – концевой (регистрационный) пептид. Внутри цистерн ЭПС эти цепи модифицируются, скручиваются по три вместе, и образуется растворимая молекула

проколлагена. Эти молекулы переносятся транспортными пузырьками в комплекс Гольджи, где гликозилируются и упаковываются в секреторные пузырьки. Пузырьки направляются к плазмолемме для экзоцитоза. На этом завершается внутриклеточный этап и начинается внеклеточный – сборка коллагеновых фибрилл.

Специальные мембранные ферменты в момент экзоцитоза отделяют концевые пептидные кончики от молекул проколлагена. Благодаря этому он переходит в растворимое состояние – тропоколлаген, и уже за пределами клетки молекулы быстро агрегируют в длину, и одновременно связываются поперечными водородными мостиками и гликопротеидами. Так образуются микрофибриллы, а затем коллагеновые фибриллы – длинные нити толщиной от 20 до 120 нм. Они объединяются в более толстые пучки, которые называют коллагеновыми волокнами.

В ходе коллагеногенеза фибробласты ведут строгий контроль за качеством волокон. До 50 % синтезируемого коллагена разрушается еще в клетке, или за ее пределами специальными ферментами (коллагеназа). Толщина коллагеновых фибрилл и их химический состав а, следовательно, и механические свойства, различаются в разных видах соединительной ткани. Известно около 30 разных типов коллагена. Наибольшее значение имеют первые 5 типов:

- I тип коллагена характерен для плотных и рыхлых волокнистых соединительных тканей, костей, зубных тканей, роговицы глаза;
- II тип коллагена характерен для хрящевых тканей;
- III тип коллагена образует ретикулярные волокна;
- IV тип коллагена называют аморфным, он образует не фибриллы, а плоские сети, которые входят в состав базальных мембран;
- V типа коллагена.

В рыхлой волокнистой ткани коллагеновые волокна имеют вид оксифильных извитых тяжей, которые поодиночке идут в разных направлениях. Коллагеновые волокна определяют прочность ткани (чем их больше – тем прочнее), обеспечивают взаимодействие между клетками и межклеточным веществом, влияют на деление, созревание и миграцию окружающих клеток. Нарушения коллагеногенеза (часто генетически обусловленные) являются причиной целого ряда заболеваний. Излишние отложения коллагеновых волокон вызывают фиброзы в различных органах, нарушая их функции. Из этих волокон состоят и келоидные рубцы, возникающие после кожных повреждений.

Кроме коллагена, фибробласты синтезируют также сложный белок – эластин. Объединяясь вместе эти молекулы, формируют центральный аморфный компонент волокна. По периферии волокно окружено слоем фибриллярных белков фибрилинов. Эти волокна не образуют пучков, но могут сливаться, формируя эластические мембраны, которые входят, например, в состав сосудистых стенок. В рыхлой ткани эластических волокон гораздо меньше, чем коллагеновых. Они определяют эластические свойства

тканей, т.е. способность к обратимой деформации при механических нагрузках.

Кроме волокон важнейшим компонентом межклеточного вещества является *основное аморфное вещество*, которое состоит из макромолекулярных комплексов протеогликанов и структурных гликопротеинов, синтезируемых также фибробластами.

Кроме этого, в него входят компоненты другого происхождения – белки плазмы крови, минеральные вещества, липиды и т.д. Основное аморфное вещество удерживает воду и, изменяя свое коллоидное состояние, регулирует диффузию кислорода, питательных веществ, метаболитов, оно также объединяет клетки с межклеточным веществом.

Протеогликаны образованы осевой пептидной цепочкой, с которой связаны молекулы гликозаминогликанов. Гликозаминогликаны – это неразветвленные полисахаридные молекулы. Для организма человека наиболее характерны молекулы: хондроитинсульфат, гепарансульфат, гепарин, кератансульфат и др. К гликозаминогликанам относится также гиалуроновая кислота. Она не связана с белком, т.е. не образует протеогликан, но на ее длинную молекулу как листья, крепятся другие протеогликаны, образуя крупные агрегаты. От набора гликозаминогликанов зависит проницаемость межклеточного вещества и его способность связывать другие молекулы. Наиболее важные протеогликаны рыхлой волокнистой ткани декорин, синдекан, CD44, они выполняют разнообразные функции, взаимодействуют с молекулами коллагена, формируя фибриллы и волокна, обеспечивают связь между клетками и компонентами межклеточного вещества. Например, синдекан и CD44 пронизывая плазмолемму, соединяют цитоскелет с коллагеновыми волокнами. Участвуют в транспорте электролитов и воды. Связывают, накапливают и выделяют ростовые факторы.

Структурные гликопротеиды представляют собой разветвленную пептидную цепь, с которой связано несколько гексоз. Наиболее изучены фибронектин и ламинин. Фибронектин связывает компоненты межклеточного вещества, участвует в связях коллагеновых волокон с фибробластами, тромбоцитами и другими клетками. Влияет на клеточные свойства (адгезию, подвижность, рост, синтетическую активность). Ламинин входит в состав базальных мембран.

Большинство фибробластов разрушается, а часть превращается в долгоживущую малоактивную клетку – *фиброцит*. Узкая вытянутая клетка с отростками и темным ядром. Органеллы синтеза утрачиваются, появляются вакуоли и включения гликогена. Они вырабатывают факторы, поддерживающие стабильность межклеточного вещества. К этому же клеточному дифферону относят еще ряд клеток – это фиброкласты и миофибробласты. *Фиброкласты* участвуют в перестройке соединительной ткани, специализированы на разрушении межклеточного вещества. Эти клетки используют механизмы внутриклеточной и внеклеточной деградации волокон, которые отмечались и для зрелых фибробластов. В их цитоплазма

можно видеть многочисленные вакуоли с литическими ферментами и разрушающиеся коллагеновые фибриллы. Фиброкластов особенно много в молодой регенерирующей соединительной (грануляционной) ткани. *Миофибробласты* по структуре близки к гладкомышечным клеткам. Более половины их цитоплазмы занято элементами сократительного аппарата.

Они активно участвуют в восстановлении поврежденных участков, вырабатывают коллаген, который заполняет поврежденные участки, а также при сокращении стягивают края раневой поверхности.

Классификация. Рыхлая и плотная соединительная ткань.

Для классификации соединительной ткани используют состав и соотношение клеток, волокон, а также физико-химические свойства аморфного межклеточного вещества. Соединительная ткань делится на четыре группы:

- волокнистую соединительную ткань,
- скелетную соединительную ткань,
- ткани внутренней среды
- соединительную ткань со специальными свойствами.

В волокнистых соединительных тканях основу межклеточного вещества составляют белковые волокна, синтезируемые самими клетками. Этот вид ткани классифицируют в зависимости от природы, количества и расположения волокон на плотную и рыхлую волокнистую соединительную ткань.

Плотная соединительная ткань состоит в основном из волокон, клеток имеет мало, она выполняет механическую функцию. Различают плотную *оформленную* волокнистую ткань, волокна лежат толстыми параллельными пучками, которые участвуют в образовании связок и сухожилий. В дерме кожи эти волокна имеют различную ориентацию, и ткань здесь называется плотной *неоформленной* волокнистой.



Рисунок 72 – Плотная неоформленная соединительная ткань

Плотная неоформленная соединительная ткань состоит из неупорядоченных волокон. В плотной оформленной ткани волокон строго упорядочено и в каждом случае соответствует тем условиям, в каких функционирует данный орган.

Оформленная волокнистая ткань встречается в сухожилиях и связках, а также в фиброзных мембранах. В сухожилиях этот вид ткани состоит из толстых, плотно лежащих параллельных пучков коллагеновых волокон. Между этими пучками располагаются фиброциты и небольшое количество фибробластов и основного аморфного вещества. Тонкие пластинчатые отростки фиброцитов

входят в промежутки между пучками волокон и тесно соприкасаются с ними. Фиброциты сухожильных пучков называются сухожильными клетками. Каждый пучок коллагеновых волокон, отделенный от соседнего слоем фиброцитов, называется *пучком первого порядка*.

Несколько пучков первого порядка, окруженных тонкими прослойками рыхлой волокнистой соединительной ткани, составляют *пучки второго порядка*. Прослойки рыхлой волокнистой соединительной ткани, разделяющие пучки второго порядка, называются *эндотенонием*. Из пучков второго порядка слагаются *пучки третьего порядка*, разделенные более толстыми прослойками рыхлой соединительной ткани – *перитенонием*. Иногда пучком третьего порядка является само сухожилие. В крупных сухожилиях могут быть и пучки четвертого порядка. К плотной оформленной волокнистой соединительной ткани относятся связки, в отличие от сухожилий их пучки образованы эластическими волокнами и нечетко подразделены. К фиброзным мембранам относятся фасции, апоневрозы, сухожильные центры диафрагмы, капсулы некоторых органов, твердую мозговую оболочку, склеру, надхрящницу, надкостницу, а также белочную оболочку яичника и яичка и др. Они трудно растяжимы вследствие того, что пучки коллагеновых волокон и лежащие между ними фибробласты и фиброциты располагаются в определенном порядке в несколько слоев друг над другом. В каждом слое волнообразно изогнутые пучки коллагеновых волокон идут параллельно друг другу в одном направлении, не совпадающем с направлением в соседних слоях. Отдельные пучки волокон переходят из одного слоя в другой, связывая их между собой. Кроме пучков коллагеновых волокон, в фиброзных мембранах есть эластические волокна. Такие фиброзные структуры, как надкостница, склера, белочная оболочка яичка, капсулы суставов, характеризуются неправильным расположением коллагеновых волокон и большим количеством эластических волокон по сравнению с апоневрозами. Рыхлая соединительная ткань отличается неупорядоченным расположением волокон и большим количеством клеток. Она имеет самое широкое распространение. В виде оболочек она входит в состав стенок всех полых органов, образует капсулы и стромальные прослойки в паренхиматозных органах. Она отличается многообразием клеток, которые относят к трем разным клеточным дифферонам, т.е. ткань пополняется за счет разных стволовых клеток.

Первый дифферон включает клетки линии механоцитов, которые представляют стволовые клетки, которые дает начало фиброцитам волокнистых тканей, ретикулярным клеткам, хондроцитам и остеоцитам скелетных тканей. Все эти клетки специализированы на синтезе волокон межклеточного вещества, обеспечивая механическую прочность тканей.

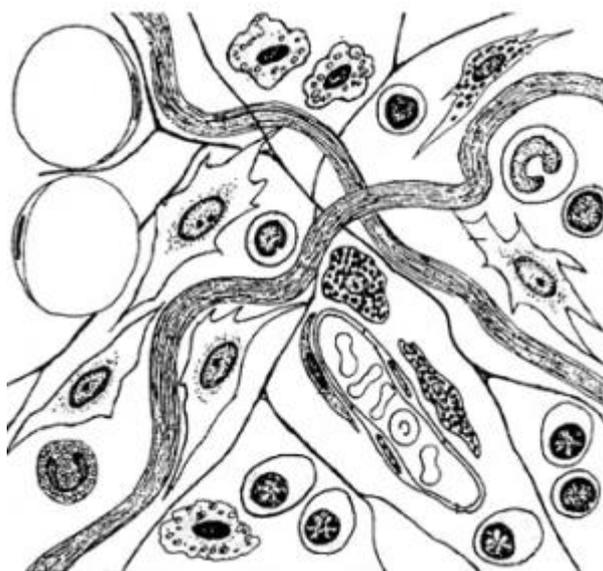


Рисунок 73 – Рыхлая волокнистая соединительная ткань

Второй дифферон приводит к развитию пигментных клеток, они имеют нейральное происхождение и образуются из клеток нейрального гребня. Это отростчатые клетки, имеющие пигментные включения в виде гранул *меланина*. Выделяют два вида этих клеток – меланоциты, которые сами синтезируют пигмент, и меланофоры, которые лишь его накапливают. В составе рыхлой волокнистой ткани пигментных клеток мало.

Третий дифферон составляют потомки стволовых клеток крови. Некоторые из них относят к группе блуждающих клеток, т.к. они выселяются в рыхлой волокнистой соединительной ткани из кровотока. Однако большую часть своих функций они осуществляют именно в этой ткани. Другие считаются оседлыми клетками, т.к. окончательно дифференцируются и постоянно здесь присутствуют. Это гистиоциты, тучные и плазматические клетки. Они относятся к группе соединительную ткань со специальными свойствами.

Вопросы для самоконтроля

1. Дайте определение соединительной ткани?
2. Какие функции в организме выполняет соединительная ткань?
3. Какие общие свойства характерны для соединительной ткани?
4. Расскажите об эмбриональном гистогенезе соединительной ткани.
5. Какие функции выполняют фибробласты?
6. Что такое межклеточное вещество? Из чего оно состоит, и какие функции выполняет?
7. Какие функции имеет коллаген?

8. Какие функции выполняют фиброциты и миофибробласты? 9. На какие группы делится соединительная ткань? 10. Дайте характеристику плотной соединительной ткани. 11. Охарактеризуйте рыхлую соединительную ткань.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф.СКОРИНЫ

ЛЕКЦИЯ 20 ХРЯЩЕВАЯ ТКАНЬ

1. Свойства хрящевой ткани.
2. Гистогенез хрящевой ткани. Классификация.
3. Характеристика хрящевого матрикса.
4. Гиалиновый хрящ.
5. Эластический хрящ.
6. Волокнистый хрящ.
7. Суставной хрящ.

Свойства хрящевой ткани.

Хрящевые ткани состоят из крупных клеток – хондробластов и хондроцитов, а также плотного межклеточного вещества сложного химического состава:

- 70-80% массы хрящевых тканей составляет вода,
- 10-15% - органические вещества,
- 4-7% - минеральные соли

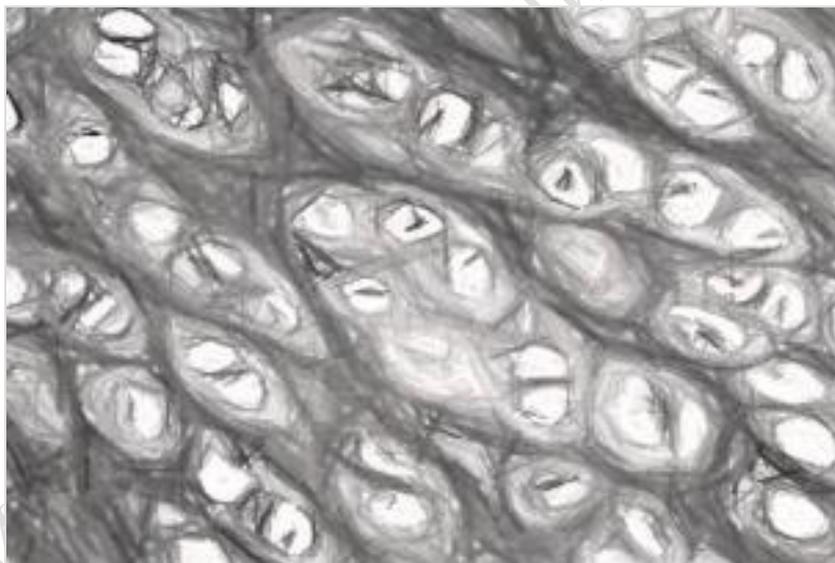


Рисунок 74 – Хрящевая ткань

Межклеточное вещество содержит хондриновые фибриллы и хондромукоид.

Хрящевые ткани входят в состав органов дыхательной системы, суставов, межпозвоночных дисков и др. Собственно хрящевая ткань не имеет кровеносных сосудов. Питательные вещества диффундируют из окружающей ее *надхрящницы*. Клетки хрящевой ткани представлены тремя типами:

- хондробластами,
- хондроцитами,
- хондрокластами.

Хондробласты, синтезируют межклеточное вещество, а также являются камбиальными клетками. Благодаря ним происходит развитие, рост и обновление тканей. Хондроциты, имеют низкую синтетическую активность. Поддерживают структурную организацию зрелых тканей. Хондрокласты, активно разрушают скелетные ткани. Обширное межклеточное вещество хрящевой ткани обладает высокой механической прочностью. Хрящевая ткань характеризуется общим свойствами:

- низкий уровень метаболизма,
- отсутствие сосудов,
- способность к непрерывному росту,
- прочность и эластичность.

Гистогенез хрящевой ткани. Классификация.

Гистогенез хрящевых тканей называют *хондрогистогенезом*. Хрящевая ткань является одной линией дифференцировки механоцитов, которые вместе с костной тканью выполняют опорную функцию в организме. Хрящевая, как и костная ткани развивается из склеротомной мезенхимы. Хондрогенез начинается с уплотнения мезенхимы на месте будущей хрящевой ткани и образования хондрогенного участка.

Клетки в составе такого участка интенсивно делятся митозом, сближаются друг с другом, увеличиваются в размерах. Опорную функцию хондрогенные клетки выполняют за счет собственного внутреннего напряжения, или тургора.

На следующей стадии гистогенеза хрящевые клетки начинают продуцировать межклеточное вещество. Происходит перестройка внутренней организации хондробластов, в которых развивается белоксинтезирующий аппарат (гранулярная эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи). Хондробласты осуществляют синтез двух основных компонентов межклеточного вещества – специфических коллагеновых белков (II-го типа), которые формируют фибриллы толщиной 10-20 нм, и гликозаминогликанов. Хондробласты, начавшие синтез специфических белков, сохраняют способность к репликации ДНК и могут делиться митозом. За счет деления клеток масса первичной хрящевой ткани увеличивается.

Следующая стадия гистогенеза хрящевых тканей характеризуется дальнейшей дифференцировкой хондробластов, которые начинают секретировать сульфатированные гликозаминогликаны. В межклеточном веществе накапливаются протеоглики – соединение неколлагеновых белков с гликозаминогликанами (хондромукоид). Белки составляют 10-20%, а гликозаминогликаны – 80-90%. Большая часть последних представлена хондроитинсульфатом (сульфатированным гликозаминогликаном).

Характеристика хрящевого матрикса.

Поскольку хрящ не содержит кровеносных сосудов, питание ткани происходит путем диффузии. Межклеточная жидкость при этом играет

ведущую метаболическую роль в проведении веществ к клеткам (кислорода, ионов и др.). В центре хряща нередко создаются условия ухудшенной трофики. В этих участках происходят гибель хрящевых клеток и межклеточного вещества и отложение солей кальция (асбестовая дистрофия хряща). С увеличением массы межклеточного вещества синтетическая активность хондробластов уменьшается. Блокируется и их способность к синтезу ДНК. Хондробласты превращаются в хондроциты – зрелые хрящевые клетки. Хондроциты располагаются обычно группами по 2, 4 или 8 клеток в общей полости. Это так называемые *изогенные группы*, или «гнезда клеток». Как одиночные хондроциты, так и их изогенные группы окружены слоем уплотненного межклеточного вещества, называемого «капсулой». Кнаружи от капсулы находится слой вещества, содержащего гликозаминогликаны, в том числе свободную хондроитинсерную кислоту.

Хрящевые клетки, располагающиеся в глубине развивающейся хрящевой ткани, сохраняют некоторое время способность делиться митозом и синтезировать межклеточное вещество, обеспечивая внутренний, интерстициальный, рост.

Классифицируют хрящевую ткань по составу межклеточного вещества. Выделить три вида хрящевых тканей:

- гиалиновую,
- эластическую,
- волокнистую.

Гиалиновый хрящ.

Наиболее распространенной является гиалиновая хрящевая ткань. Она представлена хондроцитами, которые лежат в небольших полостях (лакунах), разбросанных в межклеточном веществе. Гиалиновая хрящевая ткань является наиболее распространенной в организме. Она имеется на суставных поверхностях костей, на концах ребер, в стенке гортани и бронхов. В нативном состоянии она выглядит прозрачной, стекловидной. Хондриновые фибриллы имеют показатель преломления такой же, как и у основного вещества, и потому они не видны. Большая часть встречающейся в организме у человека гиалиновой хрящевой ткани покрыта *надхрящницей* и представляет собой вместе с пластинкой хрящевой ткани анатомические образования – *хрящи*.

В надхрящнице выделяют два слоя:

- наружный слой, состоит из волокнистой соединительной ткани с кровеносными сосудами;
- внутренний слой, состоит из клеток хондробластов и их предшественников.

Под надхрящницей в поверхностном слое располагаются молодые хондроциты веретенообразной формы. В более глубоких слоях хрящевые клетки приобретают овальную или округлую форму. В связи с тем, что синтетические и секреторные процессы у этих клеток ослабляются, они после деления далеко

не расходятся, а лежат компактно, образуя *изогенные группы* из 2-4 хондроцитов.

В гиалиновом хряще любой локализации принято различать *территориальные участки* межклеточного вещества, или матрикса. К территориальному участку относится матрикс, непосредственно окружающий хрящевые клетки или их группы. Здесь коллагеновые волокна II типа и фибриллы, извиваясь, окружают изогенные группы хрящевых клеток, предохраняя их от механического давления. В межтерриториальном матриксе коллагеновые волокна ориентированы в направлении вектора действия сил основных нагрузок. Пространство между коллагеновыми структурами заполнено протеогликанами.

В структурной организации межклеточного вещества хряща большую роль играет *хондронектин*. Этот гликопротеин соединяет клетки между собой и с различными субстратами (коллагеном, гликозаминогликанами). Опорная биомеханическая функция хрящевых тканей при сжатии, растяжении обеспечивается не только строением ее волокнистого каркаса, но и наличием гидрофильных протеогликанов с высоким уровнем гидратации (65-85 %). Высокая гидрофильность межклеточного вещества способствует диффузии питательных веществ, солей. Газы и многие метаболиты также свободно диффундируют через него. Однако крупные белковые молекулы, обладающие антигенными свойствами, не проходят. Этим объясняется успешная трансплантация в клинике (пересадка от одного человека к другому) участков хряща. Метаболизм хондроцитов преимущественно анаэробный, гликолитический.

Эластический хрящ.

Эластическая хрящевая ткань встречается в ушной раковине, надгортаннике, в составе стенки средних бронхов. В межклеточном веществе этой ткани преобладает сеть эластических волокон. Последние имеют толщину 0,3-5 мкм и построены из белка эластина. Эластическую хрящевую ткань иногда называют еще сетчатой. Эластическая хрящевая ткань обладает высокой гибкостью (например, ушная раковина). Хондроциты также лежат небольшими изогенными группами. Их межклеточное вещество помимо коллагеновых фибрилл, более чем на 90% состоит из плотной сети эластических волокон различной толщины.

Волокнистый хрящ.

Волокнистая хрящевая ткань входит в состав межпозвоночных дисков, лонного сочленения, встречается в местах прикрепления сухожилий и связок к гиалиновому хрящу и костям. Межклеточное вещество содержит упорядоченно расположенные коллагеновые волокна, как и в плотной оформленной соединительной ткани, но клетки здесь хрящевые, а не фиброциты. Коллагеновые белки представлены преимущественно I-го типом и незначительным количеством II-го типа.

Основным компонентом хрящевого матрикса является:

- коллаген II типа,

- протеогликаны,
- интерстициальная вода.

Тонкие коллагеновые фибриллы образуют сетчатый каркас, придавая хрящу упругость. У взрослого человека они не обновляются, что приводит к старению хряща. Главным компонентом являются протеогликаны. В них 10% составляют белки, а 90% - хондроитинсульфат (гликозаминогликан).

Протеогликаны нанизаны на длинную молекулу гиалуриновой кислоты и формируют агрегаты. Протеогликаны способны связывать большое количество воды, придавая хрящу упругость. У взрослого человека они медленно обновляются. Интерстициальная вода способна перемещаться внутри матрикса под действием давления. Благодаря несжимаемости, она обеспечивает жесткость хрящевой ткани. Волокнистая хрящевая ткань наиболее прочная. Она находится в межпозвоноковых дисках и в тех местах, где сухожилия прикрепляются к костям или гиалиновым хрящам и плавно переходит в них.

Суставной хрящ.

Хрящевая ткань участвует в образовании суставов. В сустав входят эпифизы двух костей, поверхности которых покрыты суставные хрящом, гиалиновым или волокнистым, толщиной от 0,25 до 6 мм в зависимости от нагрузки на сустав. Суставные хрящи облегчают скольжение суставных поверхностей и смягчают толчки. Суставная поверхность эпифиза одной кости обычно выпуклая – это суставная головка, а другой кости вогнутая суставная впадина. Суставной хрящ лишен кровеносных сосудов и надхрящницы. Он содержит от 75 до 80% воды и от 20 до 25% сухих веществ, из которых половина – это коллаген, соединенный с протеогликанами. Коллаген придает хрящу прочность, протеогликаны – упругость. Через межклеточное вещество путем диффузии из синовиальной жидкости в хрящ свободно поступает вода и питательные вещества.

Непосредственно к кости прилежит слой хряща, пропитанного солями кальция, над ним располагается слой хондроцитов. Они расположены в виде колонки перпендикулярно поверхностного слоя. Хондроциты секретируют гигантские молекулы, образующие межклеточное вещество.

Структурной особенностью гиалинового хряща суставной поверхности является отсутствие надхрящницы на поверхности, обращенной в полость сустава. Суставной хрящ состоит из трех нечетко очерченных зон:

- поверхностной,
- промежуточной,
- базальной.

В поверхностной зоне суставного хряща располагаются мелкие уплощенные малоспециализированные хондроциты, напоминающие по строению фиброциты.

В промежуточной зоне клетки более крупные, округлой формы, метаболически очень активные: с крупными митохондриями, хорошо развитой

гранулярной эндоплазматической сетью, аппаратом Гольджи с многочисленными везикулами.

Базальная зона делится на некальцинирующийся и кальцинирующийся слой. В последней из подлежащей субхондральной кости проникают кровеносные сосуды. Особенностью межклеточного вещества глубокой зоны суставного хряща является содержание в нем матричных везикул — мембранных структур диаметром от 30 нм до 1 мкм, которые являются локусами инициальной минерализации скелетных тканей. Питание суставного хряща лишь частично осуществляется из сосудов глубокой зоны, а в основном за счет синовиальной жидкости полости сустава.

Регенерация хрящевых тканей. Хрящевые ткани способны к регенерации. Важную роль при этом играет *надхрящница*, где располагаются камбиальные клетки. За счет пролиферации этих клеток и их дифференцировки в хондробласты, образующие межклеточное вещество, происходит заполнение дефекта.

Вопросы для самоконтроля

1. Из чего состоит хрящевая ткань?
2. Какие особенности свойственны хрящевой ткани?
3. Опишите этапы хондрогистогенеза.
4. На какие группы делится хрящевая ткань?
5. Какую роль играет надхрящница? Как она устроена?
6. Что такое изогенная группа?
7. Как устроен гиалиновый хрящ?
8. Как устроены эластические и волокнистые хрящи?
9. Какие особенности имеет хрящевая ткань суставов?

РЕПОЗИТОРИЙ 1

ЛЕКЦИЯ 21 КОСТНАЯ ТКАНЬ

1. Кость как орган. Функции костей.
2. Компактное и губчатое вещество кости.
3. Клеточная организация костной ткани.
4. Классификация костной ткани.
5. Эмбриональный остеогенез.
6. Ткани зуба.

Кость как орган. Функции костей.

Кости образуют скелет, (от лат. *skeleton* – высушенный), который в высушенном виде на 1/3 состоят из органического вещества, белка оссеина, придающего костям гибкость и эластичность, и на 2/3 кость из неорганического вещества – гидроксилapatит кальция $\text{Ca}_{10}[(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2]$, определяющего ее твердость кости. Кости скелета выполняют разнообразные функции, в том числе:

- защитную,
- являются рычагами скорости, силы и равновесия,
- опорную (для мягких тканей и органов),
- депо минеральных веществ,
- участвует в кроветворении и иммунных процессах.

Каждая кость, (лат. *os*), является живым, активно функционирующим и непрерывно обновляющимся органом. Проникающие в нее кровеносные сосуды и нервы обеспечивают ее взаимодействие со всем организмом. Кость чутко реагирует на изменения физической нагрузки, интенсивности кровоснабжения, минерального, гормонального и витаминного обеспечения.

Компактное и губчатое вещество кости.

Особенности внутреннего строения кости обусловлены ее компактным и губчатым веществом. Компактное вещество плотным слоем располагается на периферии кости. Основу его составляют костные пластинки. Часть из них формирует видимую при небольшом увеличении структурную единицу кости – остеон. Вокруг его центрального канала, содержащего кровеносные сосуды и нервы, коаксиально (одна снаружи другой) в несколько слоев располагаются цилиндрические костные пластинки. В целом остеон имеет вид цилиндрического тела, ориентированного соответственно действующим на кость нагрузкам. Пространства между остеонами заняты вставочными пластинками. С поверхности кости остеоны, и вставочные пластинки покрыты наружными окружающими пластинками, а изнутри — внутренними. При постоянной физической нагрузке число остеонов на единицу площади поперечного сечения кости возрастает, выраженным становятся вставочные пластинки, утолщаются окружающие пластинки.

Губчатое вещество находится внутри кости под компактным веществом, имеет пористую структуру, образовано отдельными костными

перекладинами или трабекулами, основу микроскопического строения которых также составляют костные пластинки. Направление их хода строго соответствует ориентации и выраженности действующих на них сил. Размеры межтрабекулярных ячеек увеличиваются по направлению к центру кости.

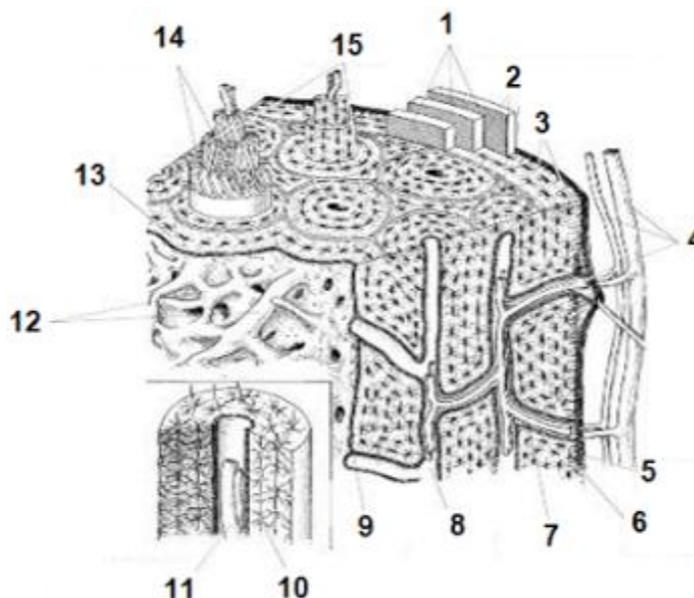


Рисунок 75 – Строение кости

1 - наружные пластинки, 2 – вставочные костные пластинки, 3 – волокна Шарпея, 4 – кровеносные сосуды, 5 – волокнистый слой надкостницы, 6 – остеогенный слой надкостницы, 7 – канал Фолькмана, 8 – канал остеона, 9 – эндост, 10 – остеоцит в лакуне, 11 – сосуды в канале остеона, 12 – костные трабекулы, 13 – внутренние пластинки, 14 – концентрические костные пластинки, 15 – остеон

Тонкая двухслойная пластинка из соединительной ткани, надкостница, покрывает кость снаружи (за исключением суставных поверхностей), связывает ее с окружающими тканями и играющая активную роль в ее трофике. Средняя толщина надкостницы 0,3-0,6 мм. Во внутреннем ее слое находятся костеобразующие клетки – остеобласты. Они участвуют в росте кости в толщину и восстановлении ее целостности после переломов. Наружный слой надкостницы представлен плотными фиброзными волокнами. Расположенные в надкостнице кровеносные сосуды и нервы по тонким каналам проникают внутрь кости, кровоснабжая и иннервируя ее. Функции надкостницы: трофическая, регенерационная, механическая, опорная (к ней крепятся сухожилия и связки).

Клеточная организация костной ткани.

Костную ткань образуют три клеточные популяции:

- остеобласты,
- остеоциты,
- остеокласты.

Остеобласты секретируют органическую часть межклеточного вещества (остеоид) и участвуют в его обызвествлении. Они расположены на костной поверхности. Различают активные и неактивные остеобласты. Активные остеобласты – кубические клетки с развитым синтетическим аппаратом. Остеоид, который они секретируют, состоит на 90% из коллагена I типа и гликопротеинов, которые участвуют в минерализацию. Минерализация происходит двумя механизмами:

- отложением кристаллов гидроксиапатита вдоль коллагеновых волокон.

- посредством секреции матричных пузырьков, которые содержат фосфат кальция и способствуют отложению кристаллов гидроксиапатита.

В результате этих процессов органический остеоид превращается в зрелый костный матрикс. При этом 95% солей кальция включается в состав коллагеновых волокон. Кальций может замещаться другими элементами, в частности радиоактивными изотопами, которые могут попадать в организм из внешней среды и приводить к внутреннему облучению, в первую очередь, костного мозга. Активные остеобласты занимают лишь 2-8% поверхности. Остальное покрыто неактивными остеобластами. Это плоские клетки с редуцированными органеллами. В результате своей синтетической активности и процессов минерализации остеобласты оказываются замурованы в твердом межклеточном веществе. Они уменьшаются в размерах, уплощаются, перестают делиться, синтетическая активность падает и они превращаются в остеоциты.

Остеоциты – основные клетки зрелой костной ткани. Они лежат в узких полостях – лакунах и имеют многочисленные отростки, которые тянутся по костным каналцам и соединяют клетки друг с другом. Их функция – поддержание нормального состояния костного матрикса. Воспринимая изменения в механическом напряжении, они запускают процессы перестройки костной ткани.

Остеокласты (от греч. *osteon* – кость и *clastos* – раздробленный) – многоядерные гигантские клетки, разрушающие костный матрикс. Это макрофаги костной ткани, образующиеся при слиянии моноцитов. Они имеют цитоплазму с многочисленными *лизосомами*. Остеокласты способны разрушить обызвествленный хрящ и кость, они содержат от 3 до нескольких десятков ядер. Остеокласты располагаются обычно на поверхности костных перекладин. Та сторона остеокласта, которая прилежит к разрушаемой поверхности, богата цитоплазматическими выростами (гофрированная каемка); она является областью синтеза и секреции гидролитических ферментов. По периферии остеокласта находится зона плотного прилегания клетки к костной поверхности, которая как бы герметизирует область действия ферментов. Периферический слой цитоплазмы над гофрированным краем содержит многочисленные мелкие *пузырьки* и более крупные – *вакуоли*. Полагают, что остеокласты выделяют CO_2 в окружающую среду, а фермент карбоангидраза, обнаруживаемый здесь, способствует образованию кислоты (H_2CO_3) и растворению кальциевых соединений. Остеокласт богат

митохондриями и лизосомами, ферменты которых (коллагеназа и другие протеазы) расщепляют коллаген и протеогликаны матрикса костной ткани. В том месте, где остеокласт соприкасается с костным веществом, в последнем образуется лакуна. Один остеокласт может разрушить столько кости, сколько создадут 100 остеобластов за это же время.

Благодаря деятельности остеокластов и остеобластов у человека в течение всей жизни происходит физиологическая регенерация костной ткани. За 10-20 лет у нас обновляется примерно половина скелета. Согласно теории сопряжения функций остеокластов и остеобластов процессы разрушения и образования кости взаимно скоординированы. Это обеспечено прямым воздействием остеокластов и остеобластов друг на друга, а также опосредованно через гормоны и ростовые факторы. Перестройка кости начинается с активации покоящихся остеобластов. Они меняют форму, смещаются и оголяют участок костной поверхности, а также привлекают сюда моноциты, которые сливаются и формируют остеокласты. Далее около 6 недель длится фаза резорбции, и затем сюда мигрируют остеобласты и заполняют резорбционную лакуну новой костной тканью.

Постоянная перестройка кости обеспечивает:

- постоянное обновление
- адаптацию к изменениям в механических нагрузках.
- поддержание гомеостаза минеральных веществ

С возрастом процессы резорбции начинают преобладать, что может привести к остеопорозу – избыточной потере костной ткани. После 70 лет им поражается до 80% людей, особенно женщин. Кости становятся ломкими и легко деформируются.

Классификация костной ткани.

Классификация костных тканей основана на различиях в строении межклеточного вещества, выделяют:

- грубоволокнистую (ретикулофиброзную),
- пластинчатую,
- цемент и дентин зуба.

В грубоволокнистой ткани нет упорядоченности в расположении коллагеновых волокон и лакун с клетками. Она характерна для плода, в последствие эта ткань замещается пластинчатой, сохраняясь лишь в швах черепа. Также она образуется в местах костных переломов.

Пластинчатая костная ткань основная ткань скелета. Она состоит из костных пластинок толщиной 3-10 мкм. В каждой пластинке коллагеновые волокна лежат параллельно. Но в соседних пластинках они расположены под разными углами. Между пластинками находятся лакуны с остеоцитами.

Эмбриональный остеогенез.

Остеогенезу эмбриона идет двумя путями:

- непосредственно из мезенхимы (прямой остеогенез)
- на месте хрящевой модели кости (непрямой остеогенез).

Для прямого остеогенеза характерна следующая последовательность. Дифференцировка мезенхимных клеток в остеогенные клетки начинается с формирования остеогенного островка. Затем вырабатывается остеоид, из которого и раздвигаются клетки. В последствие происходит обызвествление остеоида. В результате этих процессов формируется грубоволокнистая губчатая кость из костных перекладин-трабекул. Внутри лакуны с остеоцитами. Снаружи остеобласты, обеспечивающие аппозиционный рост. В дальнейшем ткань сменяется на пластинчатую.

Непрямой остеогенез происходит следующим образом. Из мезенхимы образуется модель кости из гиалинового хряща. Затем вокруг диафиза формируется перихондральная костная манжетка. Сначала она состоит из грубоволокнистой губчатой ткани. Затем перихондральная кость начинает утолщаться за счет своей надкостницы и заменяется пластинчатой тканью. Из-за нарушения трофики хрящ дистрофически изменяется, а его клетки погибают. Со стороны надкостницы сюда начинают вращать сосуды, а вместе с ними хондрокласты и остеобласты. Остеобласты начинают формировать участки костной ткани внутри разрушающегося хряща. Это называют эндохондральной костью. Позднее остеокласты разрушают эндохондральную кость в центре диафиза. Так образуется костномозговая полость. Эндохондральная кость остается только вдоль линии окостенения, которая вытесняет хрящ, надвигаясь в сторону хряща. Дегенерирующие хрящевые клетки в этих участках образуют вертикальные колонки, в которых можно различить четыре зоны:

- неизменный хрящ,
- зона хрящевых колонок,
- зона пузырьчатого хряща,
- обызвествленный хрящ.

Ткани зуба.

Ткани зубов состоят главным образом из минерализованных тканей. Они проходят сложное развитие, связанное со сменой зубов. В развитии зубов различают три этапа:

- образование и обособление зубных зачатков,
- дифференцировка зубных зачатков,
- гистогенез зубных тканей.

Первый этап развития молочных зубов начинается в конце 2-го месяца внутриутробного периода. В области закладки зубов растет эпителиальное выпячивание в виде валика, превращающегося в *зубную пластинку*. На внутренней поверхности зубной пластинки появляются *зубные зачатки*, из которых развиваются *эмалевые органы*. Вокруг зубного зачатка уплотняются клетки мезенхимы, которые носят название *зубного мешочка*. На следующем этапе происходит дифференцировка эпителиального эмалевого органа на три вида клеток: внутренние, наружные и промежуточные. Внутренний эмалевый эпителий образует, в связи, с чем клетки этого эпителия и получили название *эмалобластов*. Наружный эмалевый эпителий в процессе дальнейшего

роста органа уплощается, а клетки промежуточного слоя приобретают звездчатую форму вследствие накопления между ними жидкости. Так образуется *пульпа эмалевого органа*.

На третьем этапе гистогенеза зубных тканей, на 4-м месяце эмбрионального развития, происходит образование *дентина из дентинобластов* или *одонтобластов*. Этот процесс совпадает по времени с подрастанием нервных волокон к дентинобластам. Из периферического слоя пульпы развивающегося зуба дифференцируются сначала *преодонтобласты*, а затем *одонтобласты*. Одонтобласты синтезируют коллаген I типа, гликопротеины, фосфопротеины, протеогликаны и фосфорины, характерные только для дентина. В последствие начинается минерализация дентина путем отложения кристаллов гидроксиапатита на поверхности коллагеновых фибрилл, расположенных вблизи отростков одонтобластов.

В конце 5-го месяца эмбрионального развития в предентине зачатка зуба начинаются отложение известковых солей и формирование окончательного дентина. Параллельно развитию дентина в закладке зуба идет процесс дифференцировки *пульпы*, в которой с помощью фибробластов постепенно образуется основное вещество, содержащее преколлагеновые и коллагеновые волокна. Гистохимически в периферической части пульпы, в области расположения дентинобластов и предентина, обнаруживаются ферменты, гидролизующие фосфатные соединения, благодаря которым фосфатные ионы доставляются дентину и эмали.

Отложение первых слоев дентина индуцирует дифференцировку внутренних клеток эмалевого органа, которые начинают продуцировать эмаль, покрывающую образованный слой дентина. Внутренние клетки эмалевого органа секретируют белки неколлагенового типа – амелогенины.

Минерализация эмали в отличие от таковой дентина и цемента происходит очень быстро после образования органической матрицы. Этому способствуют амелогенины. В зрелой эмали минеральных веществ содержится более 95%. Образование эмали происходит циклически, в результате чего в ее структуре отмечается исчерченность.

Развитие *цемента* происходит позднее эмали, незадолго до прорезывания зубов, из окружающей зубной зачаток мезенхимы, образующей зубной мешочек. В них различают два слоя: более плотный – наружный и рыхлый – внутренний. В процессе развития цемента во внутреннем слое зубного мешочка в области корня из мезенхимы дифференцируются *цементобласты*. Цементобласты, подобно остеобластам и дентинобластам, синтезируют коллагеновые белки, которые выделяют в межклеточное вещество. По мере развития межклеточного вещества цементобласты превращаются в отростчатые цементоциты, которые погружаются в межклеточное вещество. Наружный слой зубного мешочка превращается в зубную связку – *периодонт*.

В твердой части зуба различают эмаль, дентин и цемент; мягкая часть зуба представлена так называемой пульпой. Эмаль покрывает коронку зуба. Эмаль содержит незначительное количество органических веществ (около 3-

4%) и неорганические соли (96-97%). Среди неорганических веществ подавляющую часть составляют фосфаты и карбонаты кальция и около 4% - фторид кальция. Эмаль построена из *эмалевых призм* толщиной 3-5 мкм. Каждая призма состоит из тонкой фибриллярной сети, в которой находятся кристаллы гидроксиапатитов, имеющих вид удлиненных призм. Между призмами находится менее обызвествленное склеивающее вещество. Снаружи эмаль покрыта *тонкой кутикулой*, которая на жевательной поверхности зуба быстро стирается и остается заметной лишь на его боковых поверхностях. Химический состав эмали меняется в зависимости от обмена веществ, интенсивности растворения кристаллов гидроксиапатита и реминерализации органической матрицы. В определенных пределах эмаль проницаема для воды, ионов, витаминов, глюкозы, аминокислот и других веществ, поступающих непосредственно из полости рта.

Дентин образует большую часть коронки, шейки и корня зубов. Он состоит из органических и неорганических веществ: органического вещества 28% (главным образом коллагена), неорганических веществ 72% (главным образом фосфат кальция и магния с примесью фторида кальция). Дентин построен из основного вещества, которое пронизано *трубочками*, или *канальцами*. Основное вещество дентина содержит коллагеновые фибриллы и расположенные между ними мукопротеины. Основное вещество дентина пронизано дентинными *канальцами*, в которых проходят отростки дентинобластов, расположенных в пульпе зуба, и тканевая жидкость. Система канальцев обеспечивает трофику дентина. Цемент покрывает корень зуба и шейку, где в виде тонкого слоя частично может заходить на эмаль. По направлению к верхушке корня цемент утолщается.

По химическому составу цемент приближается к кости. В нем содержится около 30% органических веществ и 70% неорганических веществ, среди которых преобладают соли фосфата и карбоната кальция. По гистологическому строению различают бесклеточный, или первичный, и клеточный, или вторичный, цемент. *Бесклеточный цемент* располагается преимущественно в верхней части корня, а клеточный – в его нижней части. *Клеточный цемент* содержит клетки – *цементоциты*, многочисленные коллагеновые волокна, которые не имеют определенной ориентации. Поэтому клеточный цемент по строению и составу сравнивают с грубоволокнистой костной тканью, но в отличие от нее он не содержит кровеносных сосудов. В бесклеточном цементе нет ни клеток, ни их отростков. Он состоит из коллагеновых волокон и из лежащего между ними аморфного склеивающего вещества. Волокна продолжаютя в периодонт и далее в виде *прободающих волокон* входят в состав альвеолярной кости. С внутренней стороны они сливаются с коллагеновыми волокнами дентина.

Питание цемента осуществляется диффузно через кровеносные сосуды периодонта. Циркуляция жидкости в твердых частях зуба происходит за счет ряда факторов: давления крови в сосудах пульпы и периодонта, которое изменяется при перепаде температуры в полости рта при дыхании, приеме пищи, жевании и др. Определенный интерес представляют данные о наличии

анастомозов дентинных канальцев с отростками клеток цемента. Такая связь канальцев служит дополнительной питательной системой для дентина в случае нарушения кровоснабжения пульпы (воспаление, удаление пульпы, пломбирование канала корня, заращение полости и т.д.).

Вопросы для самоконтроля

1. Из чего состоит костная ткань?
2. Какие функции в организме выполняют кости?
3. Что такое компактное и губчатое вещество кости?
4. Как устроена надкостница? Какие функции она выполняет?
5. Какие функции имеют костеобразующие клетки?
6. На какие группы делятся костная ткань?
7. Что характерно для грубоволокнистой и пластинчатой костной ткани?
8. Охарактеризуйте процессы прямого и непрямого остеогенеза.
9. Как происходит гистогенез ткани зуба?
10. Что характерно для строения эмали, дентина и цемента?

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф.СК

ЛЕКЦИЯ 22

КРОВЬ, ЛИМФА И КРОВЕТВОРНАЯ ТКАНЬ

1. Общая характеристика крови.
2. Форменные элементы крови.
3. Плазма крови и лимфа.
4. Унитарная теория кроветворения по А. А. Максимовому.

Общая характеристика крови.

Своеобразной соединительной тканью с жидким межклеточным веществом (плазмой) является кровь и лимф. Как и другие виды соединительной ткани, она имеет мезенхимное происхождение, обширное межклеточное вещество, которое оно может быть жидким, твердым или состоять из волокон, а также участвуют в поддержании гомеостаза. Кровь состоит из клеток (лейкоциты), постклеточных структур (эритроциты и тромбоциты лишены ядер и некоторых клеточных органелл, и поэтому называются постклеточными структурами) и жидкой части – плазмы.

Эмбриональные гемопоэз.

У зародыша кроветворение начинается в стенке желточного мешка в конце 2-й, начале 3-й недели развития. В желточном мешке формируются зачатки кровеносных сосудов в виде кровяных островков. Часть стволовых клеток дифференцируется в первичные клетки крови – бласты. Они митотически делятся превращаются в первичные эритробласты. Начальный период эмбрионального гемопоэза получил название мезобластический.

С 5-й недели развития функцию кроветворения берет на себя печень эмбриона. Кроветворение в печени происходит по ходу кровеносных сосудов, которые вырастают с мезенхимой в паренхиму печени. В этот период происходит дальнейшее развитие вторичных эритроцитов, образуются зернистые лейкоциты, а также гигантские мегакарициты. На 7-8-й неделе эпителий тимуса начинает заселяться стволовыми клетками крови, которые дифференцируются в лимфоциты тимуса – Т-лимфоциты. В эмбриональном гемопоэзе также участвует селезенка и лимфатические узлы. К моменту рождения основную роль гемопоэза берет на себя *красный костный мозг*, который становится окончательным центральным органом кроветворения, где развиваются все форменные элементы крови. От греческого «*myelos*» и кроветворение в нем называют миелоидным, а его кроветворную ткань – миелоидной тканью.

Форменные элементы крови.

Вместе тромбоциты, лейкоциты и эритроциты крови называются «форменные элементы крови». Относительная доля форменных элементов называется гематокрит и составляет в норме от 35 до 50 %. Подавляющую часть форменных элементов крови составляют *эритроциты* (красные кровяные тельца). В 1 мкл крови человека содержится около 5 млн. эритроцитов. Смена эритроцитов в сосудистом русле составляет 100-120

суток. Эти клетки имеют довольно вариативные размеры, отличаются высокой проницаемостью для ионов натрия и калия, хорошо пропускают кислород, углекислый газ, анионы хлора и гидрокарбонат анионы. В состав эритроцитов также входит около 140 ферментов, среди которых выделяют: глутатионредуктаза, супероксиддисмутаза, карбоангидраза, Na^+ , K^+ , Ca^{2+} - зависимые АТФазы, 95% клеточного объема занимают молекулы гемоглобина. Количественный состав форменных элементов является одной из важнейших констант в организме.

Таблица 5 – Показатели системы крови взрослого человека (Г.П. Матвейкова, 1986; А.И. Воробьева, 2005)

Показатель	Границы нормы	
	мужчины	женщины
Эритроциты, /л	$4,5-5,0 \cdot 10^{12}$	$3,9-4,7 \cdot 10^{12}$
Ретикулоциты, %	0,2-1,0	0,2-1,0
Тромбоциты, /л	$180-320 \cdot 10^9$	$180-320 \cdot 10^9$
Лейкоциты, /л	$4,0-9,0 \cdot 10^9$	$4,0-9,0 \cdot 10^9$
Нейтрофилы, %	48-78	48-78
Эозинофилы, %	0,5-5	0,5-5
Базофилы, %	0-1	0-1
Лимфоциты, %	19-37	19-37
Моноциты, %	3-11	3-11

Клеточный метаболизм обеспечивается за счет энергии анаэробного гликолиза в цикле Эмбдена-Мейергофа. До 52% массы мембраны эритроцита составляют белки гликопротеиды, которые с олигосахаридами образуют антигены групп крови. Гликопротеиды содержат сиаловую кислоту, которая придает отрицательный заряд эритроцитам, благодаря чему они отталкиваются друг от друга.

Основные функции эритроцитов:

- транспорт кислорода и углекислого газа,
- участие в свертывании крови,
- являются носителями гепарина,
- участие в обезвреживании токсинов,
- участвуют в поддержании кислотно-основного равновесия организма,
- участвуют в иммунологических реакциях,
- переносят биологически активные вещества,
- содержат эритропоэтические факторы.

Лейкоциты, или белые (бесцветные) клетки, в периферической крови в норме циркулируют в виде зрелых зернистых форм (гранулоцитов), а также лимфоцитов и моноцитов (агранулоцитов).

Зернистые лейкоциты в зависимости от характера грануляции в цитоплазме делятся на три группы:

- нейтрофильные клетки,
- базофильные клетки,
- эозинофильные клетки.

Нейтрофилы являются высокоспециализированными клетками с выраженной защитной функцией. Это связано с фагоцитарной и двигательной активностью нейтрофилов, способностью вырабатывать бактерицидные (лизоцим) и анитоксические факторы, пирогенные факторы. Эти клетки способны выделять биологически активные вещества (катепсины и др.), изменяющие проницаемость сосудов, способны переносить антитела, усиливать пролиферацию гранулоцитов костного мозга. Специфическая активность нейтрофилов обеспечивается многочисленными ферментными системами: в митохондриях при участии ферментов цикла Кребса осуществляется синтез АТФ, в специальных гранулах локализуются пероксидаза и цитохромоксидаза, в лизосомах – кислая и щелочная фосфатаза, неспецифические эстеразы, аминопептидаза и др. В состав специфической зернистости входят лизоцим, различные аминокислоты, липиды, гликоген. Гликоген является важнейшим энергетическим веществом, обеспечивающим анаэробный гликолиз и жизнедеятельность нейтрофилов в неблагоприятных условиях.

Диаметр зрелых нейтрофилов 10-15 мкм; большую часть клетки занимает цитоплазма, содержащая специфическую зернистость. Ядро у сегментоядерных нейтрофилов представлено 2-4 сегментами, соединенными тонкими нитями хроматина; у палочкоядерных - С- или S - образной формы. В гематологических препаратах цитоплазма нейтрофилов розовато-серого цвета, содержит мелкую бледно-фиолетовую зернистость, равномерно распределенную по всей цитоплазме. Ядро имеет темно-фиолетовый цвет. У сегментоядерных иногда при окраске не выявляются межсегментные перемишки и создается впечатление, что в клетке несколько мелких ядер.

Базофильные гранулоциты. Имеют размеры 9-12 мкм. Их ядра слабо сегментированы и плохо различимы из-за крупных темных специфических гранул, которые различны по размерам, форме и плотности. Содержимое специфических гранул разнообразно. *Гепарин* (препятствует свертыванию крови) и *гистамин* (расширяет кровеносные сосуды, увеличивает их проницаемость) способны менять коллоидное состояние межклеточного вещества и базальных мембран. Благодаря этому базофилы, располагаясь вблизи сосудистой стенки, участвуют в физиологической регуляции обменных процессов. Это происходит путем медленной везикулярной дегрануляции. В этом случае из гранул к плазмолемме содержимое переносят мелкие пузырьки – везикулы.

Наиболее изучена роль базофилов в аллергических реакциях. На поверхности базофилов находятся многочисленные рецепторы к IgE. Эти антитела вырабатываются при попадании в организм чужеродного вещества – аллергена. При повторном поступлении аллерген присоединяется к молекулам IgE на поверхности базофила. Это приводит к массовому выбросу гранул. Резко возрастает проницаемость сосудов, в ткани развивается отек.

Это обеспечивает быстрый выход в поврежденную ткань лейкоцитов. Этому способствует хемотаксический фактор гранул, привлекающий нейтрофилы и эозинофилы.

Развивается реакция гиперчувствительности немедленного типа (ГНП). Вещества, которые выделяются при массовой дегрануляции, вызывают также сокращение гладких мышц и повреждение некоторых эпителиев. Поэтому возможно развитие бронхоспазма, зуда, отеков, падение кровяного давления. Клинически это проявляется как бронхиальная астма, аллергический ринит, пищевая аллергия, а в тяжелых случаях может привести к опасному для жизни состоянию – анафилактическому шоку. Продолжительность жизни базофилов – от 9 до 18 месяцев.

Эозинофилы участвуют в аллергических реакциях, обладают фагоцитарной и двигательной активностью, но в меньшей степени, чем нейтрофилы. Эозинофилы способны сорбировать на своей поверхности антитела, различные токсические вещества, даже инактивировать их, благодаря чему участвуют в иммунологических и антитоксических свойствах крови. В эозинофилах обнаружено высокое содержание пероксидазы, арисульфатазы, катерсинов, цитохромоксидазы, сукциндегидрогеназы, аминокислот, фосфолипидов и других веществ, главным образом сосредоточенных в специфических гранулах. Участие эозинофилов в аллергических реакциях объясняется содержанием в них гистамин освобождающих и ингибирующих освобождение гистамина из тучных клеток особых субстанций. Обладая размером в 12-15 мкм, эозинофилы имеют весьма характерную структуру. В окрашенных препаратах они отличаются обильной, крупной розовой зернистостью, заполняющей всю цитоплазму клетки. В отдельных клетках выявляются гранулы светло-фиолетового цвета. Ядро чаще расположено эксцентрично и имеет две-три доли. По сравнению с сегментным ядром нейтрофилов, ядро эозинофилов окрашено менее интенсивно и больших размеров.

Лимфоциты представляют центральное звено иммунной системы организма. Они отвечают за формирование специфического иммунитета и выполняют функцию иммунного надзора в организме, обеспечивая защиту от всего чужеродного и сохраняя генетическое постоянство внутренней среды. Эту задачу лимфоциты выполняют благодаря наличию на оболочке специальных участков – рецепторов, активирующихся при контакте с чужеродным антигеном. Лимфоциты синтезируют антитела, лизируют чужеродные клетки, обеспечивают уничтожение собственных мутантных клеток, осуществляют иммунную память, участвуют в реакции отторжения трансплантата. Выполнение своих функций осуществляется специализированными формами лимфоцитов. В настоящее время различают три группы лимфоцитов:

- Т-лимфоциты (тимусзависимые),
- В-лимфоциты (бурсазависимые)
- нулевые лимфоциты.

Т-лимфоциты образуются в костном мозге из клеток-предшественников, проходят стадию дифференцировки в вилочковой железе (тимус) а затем попадают в кровь, лимфатические узлы, селезенку. Среди Т-лимфоцитов существует специализация. Различают клетки-хелперы (помощники), способствующие превращению В-лимфоцитов в плазматические клетки; клетки-супрессоры (угнетатели), контролирующее соотношение различных форм лимфоцитов и блокирующие чрезмерные реакции В-лимфоцитов; клетки-киллеры (убийцы), непосредственных пластинок, продолжительность жизни которых 8-12 суток.

Тромбоциты выполняют ряд важнейших функций. Одна из них участие в процессе гемостаза. В тромбоцитах помимо многочисленных ферментов и биологически активных соединений, присутствуют вещества, называемые тромбоцитарными факторами, участвующие в свертывании крови. В настоящее время известно более 11 факторов, регулирующие процессы адгезии (прилипание к поверхности) тромбоцитов, их агрегации (склеивание), связывание гепарина, уплотнение кровяного сгустка, сужение сосудов и пр. Кроме участия в гемостазе, тромбоциты выполняют функцию транспорта креаторных веществ, важных для сохранения структуры сосудистой стенки. Они поглощаются клетками эндотелия, доставляя им находящиеся в тромбоцитах макромолекулы. На эти цели ежедневно расходуется до 15% циркулирующих в крови тромбоцитов. При нарушении указанного процесса эндотелий сосудов подвергается дистрофии и начинает пропускать через себя эритроциты. Помимо этого, тромбоциты способны фиксировать антитела и выполняют фагоцитарную функцию. Их структура представлена гомогенной периферической зоной (гиаломер), окрашенной в сероватые или голубоватые цвета, и центральной – зернистой (грануломер) зоной, окрашенной в светло-фиолетовый цвет.

Таблица 6 – Состав плазмы

№	Показатель	Содержание, ммоль/л	Компонент	Содержание, г/л
1	Натрий	135-145	Вода	900-910
2	Калий	3,3-4,9	Белки	65-85
3	Магний	0,65-1,1	Альбумины	38-50
4	Хлориды	97-110	Липиды	2-4
5	Железо	9,0-31,0	Билирубин	3,4-22
6	Медь	11,0-24,3	Глюкоза	3,6-6,5
7	Гидрокарбонат	23-33	Мочевая кислота	179-476
8	Фосфат	0,8-1,2	Креатинин	44-150

Плазма крови и лимфа.

Плазма является сложной биологической средой, которая находится в тесной связи с тканевой жидкостью. Плазма крови на 90% состоит из воды и

на 10% из растворенных в ней органических и неорганических веществ. Минеральные вещества составляют 0,9%, их составляют ионы натрия, калия, кальция, магния, анионы хлора, гидрофосфатов, гидрокарбонатов, а также микроэлементы железо, медь, кобальт, йод и фтор, связанные с органическими веществами плазмы. Состав плазмы представлен в таблице 1.

В теле человека циркулирует 1,5-2,0 л лимфы. Она состоит из лимфоцитозы и форменных элементов белой крови. В центральной лимфе отношение объема форменных элементов к общему объему (лимфокрит) менее 1%. Клетки лимфы представлены лимфоцитами и моноцитами, эритроциты отсутствуют. Наличие эритроцитов в лимфе диагностический признак повышения капиллярной проницаемости. Количественный состав органической части лимфы представлен в таблице 3.

Таблица 7 – Состав лимфы

№	Показатель	Содержание
1	Альбумины, г/л	15-40
2	Глобулины, г/л	10-16
3	Фибриноген, г/л	1,5-4,6
4	Общий белок, г/л	25-56
5	Натрий, ммоль/л	114,3-137,5
6	Калий, ммоль/л	3,6-5,8
7	Кальций, ммоль/л	2,0-3,1
8	Магний, ммоль/л	0,6-1,5
9	Хлор, ммоль/л	92,0-140,7

Унитарная теория кроветворения по А. А. Максимову.

Согласно унитарной (монофилетической) теории кроветворения, которая была впервые сформулирована профессором А. А. Максимовым почти сто лет назад, все форменные элементы крови развиваются из единой клетки-родоначальницы – стволовой клетки крови (СКК).

Свои стволовые (исходные) клетки есть в каждой ткани. Они детерминируются очень рано, еще на стадии эмбриональных зачатков, но дальше не дифференцируются. Сохраняя всю жизнь способность к делению, они в то же время поддерживают свою численность на постоянном уровне. Это возможно, поскольку только часть дочерних клеток вступает на путь дифференцировки, постепенно превращаясь в зрелые, специализированные клетки. Всю совокупность клеток – от стволовой до зрелых потомков, называют стволовым диффероном. Клетки дифферона, которые еще не завершили дифференцировку, называют предшественниками. Для стволовых клеток крови характерны следующие особенности:

- они обладают способностью к самоподдержанию своей численности.
- новые форменные элементы образуются за счет деления предшественников.

- служат источником всех видов форменных элементов крови.
- из всех клеток дифферона они наиболее устойчивы к повреждающим воздействиям.

Образование клеток крови, гемопоэз, включает этапы пролиферации, дифференцировки и созревания клеток.

Кроветворные (гемопоэтические) клетки классифицируют по степени зрелости на шесть классов:

I класс – стволовые (плюрипотентные) клетки,

II класс – полустволовые клетки (полипотентные),

III класс – унипотентные.

Все три класса составлены клетками, которые внешне выглядят одинаково, ониморфологически нераспознаваемыми и похожи на небольшой лимфоцит.

IV класс – бласты, отличаются более крупными размерами. Для каждого форменного элемента существует свой бласт (эритробласт, лимфобласт и т.д.), но внешне все они сходны – как большой лимфоцит.

V класс – дифференцирующиеся предшественники, т.е. клетки, которые претерпевают структурно-функциональную дифференцировку. В результате каждая разновидность клеток распознается под микроскопом. Постепенно клетки утрачивают способность к делению и начинают называться созревающими предшественниками.

VI класс – зрелые форменные элементы, циркулирующие в кровотоке.

Вопросы для самоконтроля

1. Дайте общую характеристику крови.
2. Расскажите об этапах эмбрионального гемопоэза.
3. Какой состав имеют форменные элементы крови?
4. Какие особенности имеют эритроциты?
5. Что собой представляют лейкоциты?
6. На какие группы делятся лейкоциты?
7. Какое строение имеют нейтрофилы?
8. Что характерно для эозинофилов и базофилов?
9. Какие функции имеют лимфоциты?
10. Что представляет собой плазма крови?
11. Что такое лимфа?
12. Как происходит постнатальный гемопоэз?

ЛЕКЦИЯ 23

СОЕДИНИТЕЛЬНАЯ ТКАНЬ СО СПЕЦИАЛЬНЫМИ СВОЙСТВАМИ

1. Классификация соединительной ткани со специфическими свойствами
2. Ретикулярная ткань.
3. Гистиоциты. Тучные клетки.
4. Жировая ткань. Белый жир. Бурый жир. Адипоциты.
5. Слизистая ткань.

Классификация.

К соединительным тканям со специальными свойствами относят:

- ретикулярную,
- жировую,
- слизистую ткань.

Перечисленные виды соединительной ткани характеризуются преобладанием однородных клеток, с которыми обычно связано название этих разновидностей соединительной ткани.

Ретикулярная ткань.

Ретикулярная ткань имеет сетевидное строение и состоит из отростчатых *ретикулярных клеток* и *ретикулярных волокон*. Большинство ретикулярных клеток связано с ретикулярными волокнами и стыкуются друг с другом отростками, образуя трехмерную сеть. Ретикулярная ткань образует строму кровеносных органов и микроокружение для развивающихся в них клеток крови. Ретикулярные волокна (диаметр 0,5-2 мкм) – продукт синтеза ретикулярных клеток. В ретикулярных волокнах различают *собственно ретикулярные* и *преколлагеновые* волокна. Собственно ретикулярные волокна – дефинитивные, окончательные образования, содержащие коллаген III типа. Ретикулярные волокна по сравнению с коллагеновыми содержат в высокой концентрации серу, липиды и углеводы. По растяжимости эти волокна занимают промежуточное положение между коллагеновыми и эластическими. Преколлагеновые волокна представляют собой начальную форму образования коллагеновых волокон в эмбриогенезе и при регенерации.

Гистиоциты. Тучные клетки.

Ткань образующими клетками ретикулярной соединительной ткани являются гистиоциты, фибробласты, плазмоциты, а также тучные клетки. *Гистиоциты* по численности уступают только фибробластам. Они являются макрофагами рыхлой соединительной ткани и дифференцируются из моноцитов крови. В активном функциональном состоянии, они проявляют высокую фагоцитарную активность. Гистиоциты имеют изменчивую форму, многочисленные выросты и псевдоподии, контуры клетки четко выявляются. Цитоплазма содержит многочисленные эндосомы с широким спектром

литических ферментов, крупные фаголизосомы и развитый цитоскелет, поскольку клетки активно мигрируют. Их плазмолемма несет адгезивные молекулы, которые позволяют им прикрепляться к другим клеткам, а также рецепторы гормонов и цитокинов.

Они выполняют ряд важнейших функций. Распознают и фагоцитируют поврежденные и погибшие клетки и компоненты межклеточного вещества.

Участвуют в иммунных реакциях. Они являются антиген-презентирующими клетками, т.е., фагоцитируют, подвергают процессингу и выделяют на своей поверхности эпитопы (антигенные детерминанты) различных антигенов. Кроме того, они уничтожают комплексы антиген-антитело (иммунный фагоцитоз). Обеспечивают неспецифическую защиту против микробов, опухолевых и зараженных клеток. Секретируют различные бактерицидные и регуляторные вещества. Эти вещества влияют на проницаемость межклеточного вещества, деление и функциональную активность самых разных клеток.

Тучные клетки (тканевые базофилы, лаброциты) больше всего их в дерме кожи, они имеют характерную овальную форму и небольшое ядро. Цитоплазма содержит гранулы, сходные с гранулами базофилов крови, но мельче и разнообразнее. Наиболее важные вещества гранул: гепарин, гистамин, гиалуроновая кислота, хемотаксические факторы, привлекающие эозинофилы и нейтрофилы, протеазы и гидролазы, различные цитокины. Облик клетки зависит от ее физиологического состояния. Клетка может дегранулировать (видны пустые вакуоли) или вновь синтезировать содержимое своих гранул. Дегрануляция вызывается целым рядом факторов – гормонами, лимфокинами, белками нейтрофилов, аллергенами и т.д.

Функции клеток связаны с воздействием веществ, содержащихся в их гранулах. Гомеостатическая функция обусловлена выделением небольших количеств гистамина и гепарина, изменяющих состояние межклеточного вещества и базальных мембран, тонус и проницаемость сосудов, баланс тканевой жидкости, проницаемость гемато-тканевых барьеров, таким образом, регулируется обмен веществ. Гомеостатическая функция осуществляется путем дегрануляции тучных клеток. Защитная и регуляторная функция определяется их участием в воспалительных процессах, защищая организм от инфекций. Выделяемые ими медиаторы воспаления и хемотаксические факторы привлекают и активируют лейкоциты в участке воспаления и ускоряют восстановление соединительной ткани в этих зонах. Выполнению регуляторной функции способствует локализация тучных клеток вдоль мелких сосудов.

Тучные клетки участвуют в развитии аллергических реакций. Специальные рецепторы их мембран легко связываются с Ig E, который взаимодействует с аллергеном. Это вызывает дегрануляцию тучных клеток, а также их активацию. При активации тучные клетки начинают синтезировать и выделять различные факторы, которые среди прочих эффектов вызывают сокращение мышечных клеток в стенке бронхов, усиливают сосудистую проницаемость, отек и инфильтрацию ткани другими тучными клетками и

эозинофилами. Важно отметить, что присутствие эозинофилов необходимо для ограничения действия тучных клеток. При активации тучные клетки также вырабатывают разнообразные цитокины, действующие на клетки иммунной системы. Это приводит к длительной иммунной стимуляции организма после попадания аллергена.

Анафилактическая дегрануляция тучных клеток протекает стремительно, за несколько минут. Гранулы набухают, сливаются в единую систему каналов, которые во многих местах открываются на поверхность клетки. Массивный выброс веществ вызывает спазм гладких мышц, расширение сосудов и резкое повышение их проницаемости, повреждение эпителиев и межклеточного вещества. Клинически это проявляется в бронхоспазме, остром рините, отеках, кожном зуде, падении кровяного давления вплоть до анафилактического шока и смерти.

Плазматических клеток в ретикулярной соединительной ткани сравнительно немного. Обычно они локализованы в слизистых оболочках и вдоль протоков желез. Они имеют мелкие размеры и выделяют, как вы знаете, антитела. Плазматические клетки имеют округлую или овальную форму с эксцентрично расположенными ядрами, содержащими хроматин в виде «колеса со спицами» и «светлым двориком» в цитоплазме. Они являются конечной стадией развития стимулированных В-лимфоцитов, принимают активное участие в выработке специфических белков-антител. Превращение В-лимфоцита в плазмоцит длится около суток, а продолжительность активной антитело продуцирующей функции – несколько дней. Зрелые плазмоциты не способны к делению, они стареют, погибают и поглощаются макрофагами.

Жировая ткань. Белый жир. Бурый жир. Адипоциты.

Жировая ткань – одна из разновидностей соединительных тканей со специальными свойствами. Жировая ткань выполняет ряд функций:

- энергетическую,
- механической защиты,
- терморегуляции,
- накопления жирорастворимых витаминов
- эндокринную функцию.

Она накапливает женские половые гормоны эстрогены, а также и сама синтезирует некоторое их количество. В пожилом возрасте она становится единственным источником эстрогенов. При потере жировой ткани у женщин часто возникают репродуктивные расстройства, даже бесплодие. Организм считает, что у женщины недостаточно запасов для вынашивания потомства.

При усиленном питании может происходить процесс превращения клеток наружных оболочек полых органов (адвентициальных клеток) в клетки жировой ткани *адипоциты* (жировые клетки). В адипоцитах накапливаются включения в виде мелких липидных капель, которые затем сливаются. Образуется по сути дела, огромная жировая капля с небольшим ободком цитоплазмы, где расположено и ядро. В цитоплазме преобладает

агранулярный ЭПС, где из глюкозы или готовых жирных кислот (поступающих из крови) синтезируются нейтральные жиры. Кроме синтеза липидов, адипоциты выделяют в кровеносные капилляры ферменты (липопротеиновые липазы), которые обеспечивают образование жирных кислот для дальнейшего поступления в адипоцит. Запасенные жиры используются как источник энергии, поэтому происходит их постоянное обновление.

Одиночные адипоциты или их небольшие скопления наблюдаются вдоль сосудов рыхлой волокнистой соединительной ткани. Когда их скапливается много, и они начинают, преобладают над другими клетками, то говорят о жировой ткани.

Различают две разновидности жировой ткани – *белую* и *бурую*. Эти термины условны и отражают особенности окраски клеток. Белая жировая ткань широко распространена в организме человека, а бурая встречается главным образом у новорожденных детей и у некоторых животных (грызунов и зимоспящих) в течение всей жизни.

Белая жировая ткань у человека располагается под кожей, особенно в нижней части брюшной стенки, на ягодицах и бедрах, где она образует подкожный жировой слой, в сальнике и брыжейке. Жировая ткань более или менее отчетливо делится прослойками рыхлой волокнистой соединительной ткани на дольки различных размеров и формы. Жировые клетки внутри долек довольно близко прилегают друг к другу. В узких пространствах между ними располагаются фибробласты, лимфоидные элементы, тканевые базофилы. Между жировыми клетками во всех направлениях ориентированы тонкие коллагеновые волокна. Кровеносные и лимфатические капилляры, располагаясь в прослойках рыхлой волокнистой соединительной ткани между жировыми клетками, тесно охватывают своими петлями группы жировых клеток или дольки жировой ткани. В жировой ткани происходят активные процессы обмена жирных кислот, углеводов и образование жира из углеводов. При распаде жиров высвобождается большое количество воды и выделяется энергия. Поэтому жировая ткань играет не только роль депо субстратов для синтеза макроэргических соединений, но и косвенно – роль депо воды.

Во время голодания подкожная и околопочечная жировая ткань, жировая ткань сальника и брыжейки быстро теряют запасы жира. Капельки липидов внутри клеток измельчаются, и жировые клетки приобретают звездчатую или веретенovidную форму. В области орбиты глаз, в коже ладоней и подошв жировая ткань теряет лишь небольшое количество липидов даже во время продолжительного голодания. Здесь жировая ткань играет преимущественно механическую, а не обменную роль. В этих местах она разделена на мелкие дольки, окруженные соединительнотканнвыми волокнами.

Бурая жировая ткань встречается у новорожденных детей и у некоторых животных на шее, около лопаток, за грудиной, вдоль позвоночника, под кожей и между мышцами. Она состоит из жировых клеток, густо оплетенных

гемокапиллярами. Эти клетки принимают участие в процессах теплопродукции. Адипоциты (липоциты) бурой жировой ткани имеют множество мелких жировых включений в цитоплазме. По сравнению с клетками белой жировой ткани в них значительно больше митохондрий. Бурый цвет жировым клеткам придают железосодержащие пигменты – цитохромы митохондрий. Окислительная способность бурых жировых клеток примерно в 20 раз выше белых и почти в 2 раза превышает окислительную способность мышцы сердца.

При понижении температуры окружающей среды повышается активность окислительных процессов в бурой жировой ткани. При этом выделяется тепловая энергия, обогревающая кровь в кровеносных капиллярах. В регуляции теплообмена определенную роль играют симпатическая нервная система и гормоны мозгового вещества надпочечников – адреналин и норадреналин, которые стимулируют активность тканевой липазы, расщепляющей триглицериды на глицерин и жирные кислоты. Это приводит к высвобождению тепловой энергии, обогревающей кровь, протекающую в многочисленных капиллярах между липоцитами. При голодании бурая жировая ткань изменяется меньше, чем белая.

Слизистая ткань.

Слизистая ткань в норме встречается только у зародыша. Классическим объектом для ее изучения является пупочный канатик человеческого плода. Клеточные элементы здесь представлены гетерогенной группой клеток, дифференцирующихся из мезенхимных клеток на протяжении эмбрионального периода. Эти клетки составляют дифферон: фибробласты – миофибробласты – гладкие мышечные клетки. Они отличаются способностью к синтезу виментина, десмина, актина, миозина. Слизистая соединительная ткань пупочного канатика («вартонов студень») синтезирует коллаген IV типа, характерный для базальных мембран, ламинин, гепаринсульфат. Между клетками этой ткани в первой половине беременности в большом количестве обнаруживается гиалуроновая кислота, что обуславливает желеобразную консистенцию основного вещества. Фибробласты студенистой соединительной ткани слабо синтезируют фибриллярные белки. Лишь на поздних стадиях развития зародыша в студенистом веществе появляются рыхло расположенные коллагеновые фибриллы.

Вопросы для самоконтроля

1. Что такое ретикулярная ткань? 2. Какие клетки участвуют в образовании ретикулярной ткани? 3. Какие функции в организме имеют тучные клетки? 4. Какую роль тучные клетки играют в аллергических реакциях? 5. Что представляет жировая ткань? Какие виды жировой ткани вы знаете? 6. Дайте характеристику слизистой соединительной ткани?

ЛЕКЦИЯ 24

МЫШЕЧНАЯ ТКАНЬ

1. Общая характеристика мышечной ткани.
2. Классификации мышечной ткани.
3. Поперечно-полосатая скелетная мышечная ткань.
4. Сердечная мышечная ткань.
5. Гладкая мышечная ткань.

Общая характеристика.

Мышечные ткани – это сократимые структуры, участвующие в выполнении функции движения. Они имеют различное происхождение и объединяются по признаку сократимости. Скелетные мышцы являются активной частью опорно-двигательного аппарата, построены они из поперечнополосатых (исчерченных) мышечных волокон. Мышцы прикрепляются к костям скелета и при своем сокращении (укорочении) приводят костные рычаги в движение. Они удерживают положение тела и его частей в пространстве, перемещают костные рычаги при ходьбе, беге и других движениях, выполняют жевательные, глотательные и дыхательные движения, участвуют в артикуляции речи и мимике, вырабатывают тепло. Масса скелетных мышц у взрослого человека достигает 35-40% массы тела. У новорожденных и у детей на долю мышц приходится до 20-25% массы тела. В пожилом и старческом возрасте масса мышечной ткани не превышает 25-30%.

Основные морфологические признаки элементов мышечных тканей – удлиненная форма, наличие продольно расположенных миофибрилл и миофиламентов – специальных органелл, обеспечивающих сократимость, расположение митохондрий рядом с сократительными элементами, наличие включений гликогена, липидов и миоглобина. Специальные сократительные органеллы – миофиламенты обеспечивают сокращение, которое возникает при взаимодействии в них двух основных фибриллярных белков – актина и миозина при обязательном участии ионов кальция.

Сократительный аппарат мышечных тканей характеризуется общими свойствами, среди которых можно выделить:

- сократительные волокна занимают большую часть объема цитоплазмы,
- высокоупорядоченное и компактное расположение актиновых и миозиновых филаментов,
- формирование из филаментов особых органелл специального назначения – миофибрилл.

Митохондрии обеспечивают эти процессы энергией. Запас источников энергии образуют гликоген и липиды. Передача усилий сокращения на скелет осуществляется посредством сухожилий или прикрепления мышц к надкостнице. Между мышечными волокнами находятся тонкие прослойки рыхлой волокнистой соединительной ткани – эндомизий. Коллагеновые волокна наружного листка базальной мембраны вплетаются в него, что

способствует объединению усилий при сокращении миосимпластов. Более толстые прослойки рыхлой соединительной ткани окружают по несколько мышечных волокон, образуя перимизий и разделяя мышцу на пучки.

Несколько пучков объединяются в более крупные группы, разделенные более толстыми соединительнотканными прослойками. Соединительную ткань, окружающую поверхность мышцы, называют эпимизием. В эндомизии расположены капилляры. Они идут вдоль мышечных волокон, анастомозируя друг с другом.

В основу классификации мышечных тканей положены два принципа – морфофункциональный и гистогенетический. В соответствии с морфофункциональным принципом, в зависимости от структуры органелл сокращения, мышечные ткани подразделяют на две группы:

- поперечно-полосатая (исчерченная) мышечная ткань, постоянно содержит комплексы актиновых и миозиновых миофиламентов (миофибриллы) и имеет поперечную исчерченность.

- гладкая (неисчерченная) мышечная ткань, состоящая из клеток, которые постоянно содержат только актиновые миофиламенты и не имеют поперечной исчерченности;

Классификации мышечной ткани.

Согласно генетической классификации (по происхождению) выделяют четыре типа мышечных тканей:

- мезенхимные (находятся во внутренних органах и сосудах);

- нейральные (развиваются из нервной трубки, к ним принадлежат также гладкие миоциты мышц радужной оболочки глаза);

- соматические (развиваются из миотомов сомитов мезодермы и образуют скелетную мышечную ткань);

- целомические (развиваются из висцерального листка спланхнотомы и образуют сердечную мышечную ткань).

Источником развития элементов скелетной (соматической) поперечнополосатой мышечной ткани являются миобласты. Одни из них дифференцируются на месте и участвуют в образовании так называемых аутохтонных мышц. Другие клетки мигрируют из миотомов в мезенхиму. Они уже детерминированы, хотя внешне не отличаются от других клеток мезенхимы. Их дифференцировка продолжается в местах закладки других мышц тела.

В ходе дифференцировки возникают две клеточные линии. Клетки одной из линий сливаются, образуя удлиненные симпласты–мышечные трубочки (миотубы). В них происходит дифференцировка миофибрилл. В это время в миотубах отмечается хорошо развитая гранулярная эндоплазматическая сеть.

Миофибриллы сначала располагаются под плазмолеммой, а затем заполняют большую часть миотубы. Ядра, напротив, из центральных отделов смещаются к периферии. Клеточные центры и микротрубочки при этом

полностью исчезают. Гранулярная эндоплазматическая сеть редуцируется в значительной степени. Такие дефинитивные структуры называют миосимпластами. Клетки другой линии остаются самостоятельными и дифференцируются в *миосателлитоциты* (или миосателлиты). Эти клетки располагаются на поверхности миосимпластов.

Поперечно-полосатая скелетная мышечная ткань.

Основной структурной единицей скелетной мышечной ткани является мышечное волокно, состоящее из миосимпласта и миосателлитоцитов, покрытых общей базальной мембраной. Длина всего волокна может измеряться сантиметрами при толщине всего 50–100 мкм. Комплекс, состоящий из плазмолеммы миосимпласта и базальной мембраны, называют сарколеммой. Миосимпласт имеет множество продолговатых ядер, расположенных под сарколеммой.

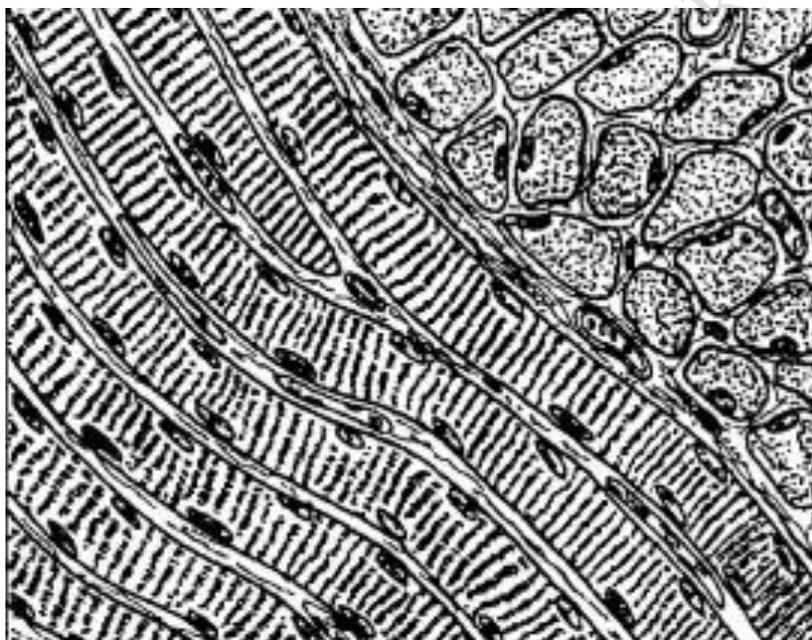


Рисунок 76 – Мышечные волокна

Их количество в одном симпласте может достигать нескольких десятков тысяч. У полюсов ядер располагаются органеллы общего значения – аппарат Гольджи и небольшие фрагменты гранулярной эндоплазматической сети. Миофибриллы заполняют основную часть миосимпласта и расположены продольно.

Каждая миофибрилла состоит из отдельных структурных и сократительных элементов – саркомеров, разделенных друг от друга Z-линиями (телофрагма). Саркомер – это структурная единица миофибриллы. Длина саркомера в состоянии покоя 1,8-2 мкм. В состав миофибрилл входят два вида сократительных белков: тонкие нити актина и толстые нити миозина. Они расположены таким образом, что вокруг миозиновых нитей находится 6 актиновых нитей, в вокруг каждой актиновой – 3 миозиновых.

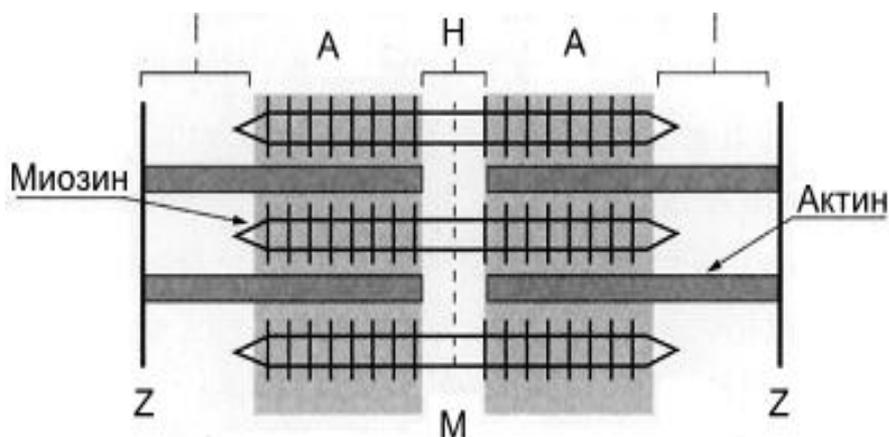


Рисунок 77 – Схема саркоплазматического ретикулума (саркомера)

Толстые нити миозина диаметром 15 нм образуют центральную полосу А. Они состоят из длинных молекул, которые образуются двумя пептидными цепями легкого меромиозина, свернутыми в двойную спираль (легкие цепи). На конце каждой молекулы пептида находится головка, состоящая из двух пептидных цепей тяжелого меромиозина. Эти головки выступают парами по обе стороны толстой нити через каждые 14 нм и вступают в соединение с молекулами актина.

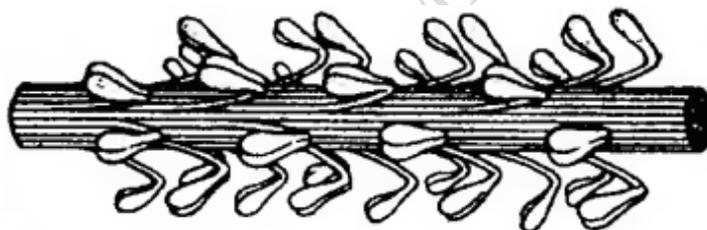


Рисунок 78 – Толстые нити миозина

Головки миозина содержат миофибрилярную АТФ-азу – фермент, расщепляющий АТФ для обеспечения энергии сокращения мышцы, и обладающий способностью обратимо связываться с актином и образованием актомиозина.



Рисунок 79 – Тонкие нити актина

Тонкие нити актина диаметром 6 нм образуют полосы I, состоят из актина. Его молекула представляет собой белок сферической формы, который полимеризуется с образованием цепочки. Две цепи молекул актина образуют структуру спиральной формы. В желобе этой спирали находится

молекула тропомиозина. К каждой 7-й молекуле актина прикрепляется молекула тропонина, которая состоит из трех частей:

- тропонин С, обладающий высоким сродством к ионам кальция, связывает их и тем самым запускает процесс сокращения,
- тропонин I, ингибирует, стимулируемую ионами магния, АТФ-азу миозина, препятствует взаимодействию актина с миозином,
- тропонин Т связывает тропониновый комплекс с тропомиозином.

Сокращение мышцы является результатом скольжения толстых и тонких миофибрилл относительно друг друга благодаря индуцируемому кальцием многократному образованию и отсоединению актомиозиновых связей (мостиков).

Источником ионов кальция служат цистерны агранулярной эндоплазматической сети. Они вытянуты вдоль миофибрилл около каждого саркомера и образуют саркоплазматическую сеть. Именно в ней аккумулируются ионы кальция, когда миосимпласт находится в расслабленном состоянии. На границе А- и I-дисков каналцы сети меняют направление и располагаются поперечно, образуя расширенные терминальные L-цистерны.

С поверхности миосимпласта плазмолемма образует длинные трубочки, идущие поперечно в глубину клетки (Т-трубочки) на уровне границ между темными и светлыми дисками. Когда клетка получает сигнал о начале сокращения, этот сигнал перемещается по плазмолемме в виде потенциала действия и распространяется отсюда на мембрану Т-трубочек. Поскольку эта мембрана сблизена с мембранами саркоплазматической сети, состояние последних меняется, кальций освобождается из цистерн сети и взаимодействует с актино-миозиновыми комплексами (они сокращаются). Когда потенциал действия исчезает, кальций снова аккумулируется в цистернах саркоплазматического ретикулума и сокращение миофибрилл прекращается. Для развития усилия сокращения нужна энергия. Она освобождается за счет АТФ- АДФ-превращений. Роль АТФазы выполняет миозин. Источником АТФ служат главным образом митохондрии, поэтому они и располагаются непосредственно между миофибриллами.

Большую роль в деятельности миосимпластов играют включения миоглобина и гликогена. Гликоген служит источником энергии, необходимой не только для совершения мышечной работы, но и поддержания теплового баланса всего организма. Миоглобин связывает кислород, когда мышца расслаблена и через мелкие кровеносные сосуды свободно протекает кровь. Во время сокращения мышцы сосуды сдавливаются, а запасенный кислород освобождается из миоглобина и участвует в биохимических реакциях.

Миосателлитоциты – это малодифференцированные клетки, являющиеся источником регенерации мышечной ткани. Они прилежат к поверхности миосимпласта, так что их плазмолеммы соприкасаются. Миосателлитоциты одноядерные, их ядра овальной формы и мельче, чем в

симпластах. Они обладают всеми органеллами общего значения (в том числе и клеточным центром).

Сердечная мышечная ткань.

Источником развития сердечной поперечно-полосатой мышечной ткани являются симметричные участки висцерального листка спланхнотома в шейной части зародыша – так называемые *миоэпикардимальные пластинки*. Из них дифференцируются также клетки мезотелия эпикарда. В ходе гистогенеза возникает три вида кардиомиоцитов:

- рабочие, или типичные, или же сократительные, кардиомиоциты;
- атипичные кардиомиоциты (пейсмекерные, проводящие и переходные кардиомиоциты);
- секреторные кардиомиоциты.

Рабочие (сократительные) кардиомиоциты образуют свои цепочки. Укорачиваясь, они обеспечивают силу сокращения всей сердечной мышцы. Рабочие кардиомиоциты способны передавать управляющие сигналы друг другу. Синусные (пейсмекерные) кардиомиоциты способны автоматически в определенном ритме сменять состояние сокращения на состояние расслабления. Они воспринимают управляющие сигналы от нервных волокон, в ответ на что изменяют ритм сократительной деятельности. Синусные (пейсмекерные) кардиомиоциты передают управляющие сигналы переходным кардиомиоцитам, а последние – проводящим. Проводящие кардиомиоциты образуют цепочки клеток, соединенных своими концами. Первая клетка в цепочке воспринимает управляющие сигналы от синусных кардиомиоцитов и передает их далее – другим проводящим кардиомиоцитам. Клетки, замыкающие цепочку, передают сигнал через переходные кардиомиоциты рабочим.

Секреторные кардиомиоциты выполняют особую функцию. Они вырабатывают гормон – натрийуретический фактор, участвующий в процессах регуляции мочеобразования и в некоторых других процессах. Сократительные кардиомиоциты имеют удлиненную (100–150 мкм) форму, близкую к цилиндрической. Их концы соединяются друг с другом, так что цепочки клеток составляют так называемые функциональные волокна (толщиной до 20 мкм). В области контактов клеток образуются так называемые вставочные диски. Кардиомиоциты могут ветвиться и образуют трехмерную сеть. Их поверхности покрыты базальной мембраной, в которую снаружи вплетаются ретикулярные и коллагеновые волокна. Ядро кардиомиоцита (иногда их два) овальное и лежит в центральной части клетки. У полюсов ядра сосредоточены немногочисленные органеллы общего значения. Миофибриллы слабо обособлены друг от друга, могут расщепляться. Их строение аналогично строению миофибрилл миосимпласта скелетного мышечного волокна. От поверхности плазмолеммы в глубь кардиомиоцита направлены Т-трубочки, находящиеся на уровне Z-линии. Их мембраны сближены, контактируют с мембранами гладкой эндоплазматической (т.е. саркоплазматической) сети. Петли последней

вытянуты вдоль поверхности миофибрилл и имеют латеральные утолщения (L-системы), формирующие вместе с Т-трубочками триады или диады. В цитоплазме имеются включения гликогена и липидов, особенно много включений миоглобина. Механизм сокращения кардиомиоцитов такой же, как у миосимпласта.

Кардиомиоциты соединяются друг с другом своими торцевыми концами. Здесь образуются так называемые вставочные диски: эти участки выглядят как тонкие пластинки при увеличении светового микроскопа. Фактически же концы кардиомиоцитов имеют неровную поверхность, поэтому выступы одной клетки входят во впадины другой. Поперечные участки выступов соседних клеток соединены друг с другом интердигитациями и десмосомами. К каждой десмосоме со стороны цитоплазмы подходит миофибрилла, закрепляющаяся концом в десмоплакиновом комплексе. Таким образом, при сокращении тяга одного кардиомиоцита передается другому. Боковые поверхности выступов кардиомиоцитов объединяются нексусами (щелевыми соединениями).

Это создает между ними метаболические связи и обеспечивает синхронность сокращений. При длительной усиленной работе (например, в условиях постоянно повышенного артериального давления крови) происходит рабочая гипертрофия кардиомиоцитов. Стволовых клеток или клеток-предшественников в сердечной мышечной ткани не обнаружено, поэтому погибающие кардиомиоциты (в частности, при инфаркте миокарда) не восстанавливаются, а замещаются элементами соединительной ткани.

Структурно-функциональной единицей гладкой, или неисчерченной, мышечной ткани является гладко-мышечная клетка, или гладкий миоцит—это веретеновидная клетка длиной 20–500 мкм, шириной 5–8 мкм. Ядро клетки палочковидное, находится в ее центральной части. Когда миоцит сокращается, его ядро изгибается и даже закручивается. Органеллы общего значения, среди которых много митохондрий, сосредоточены в цитоплазме около полюсов ядра. Аппарат Гольджи и гранулярная эндоплазматическая сеть развиты слабо, что свидетельствует о малой активности синтетических функций. Рибосомы в большинстве своем расположены свободно.

Филаменты актина образуют в цитоплазме трехмерную сеть, вытянутую преимущественно продольно. Концы филаментов скреплены между собой и с плазмолеммой специальными сшивающими белками. Эти участки хорошо видны на электронных микрофотографиях как плотные тельца. Миозиновые филаменты находятся в деполимеризованном состоянии. Мономеры миозина располагаются рядом с филаментами актина. Сигнал к сокращению обычно поступает по нервным волокнам. Медиатор, который выделяется из их терминалей, изменяет состояние плазмолеммы. Она образует впячивания — кавеолы, в которых концентрируются ионы кальция. Кавеолы отшнуровываются в сторону цитоплазмы в виде пузырьков (здесь из пузырьков освобождается кальций). Это влечет за собой как полимеризацию миозина, так и взаимодействие миозина с актином. Актиновые филаменты смещаются друг другу навстречу, плотные пятна сближаются, усилие

передается на плазмолемму, и вся клетка укорачивается. Когда поступление сигналов со стороны нервной системы прекращается, ионы кальция эвакуируются из кавеол, миозин деполимеризуется и «миофибриллы» распадаются. Таким образом, актино-миозиновые комплексы существуют в гладких миоцитах только в период сокращения. Гладкие миоциты располагаются без заметных межклеточных пространств и разделены базальной мембраной. На отдельных участках в ней образуются «окна», поэтому плазмолеммы соседних миоцитов сближаются. Здесь формируются нексусы, и между клетками возникают не только механические, но и метаболические связи. Поверх «чехликов» из базальной мембраны между миоцитами проходят эластические и ретикулярные волокна, объединяющие клетки в единый тканевой комплекс. Ретикулярные волокна проникают в щели на концах миоцитов, закрепляются там и передают усилие сокращения клетки всему их объединению.

Гладкая мышечная ткань.

Гладкая мышечная ткань эпидермального происхождения. Миоэпителиальные клетки развиваются из эпидермального зачатка. Они встречаются в потовых, молочных, слюнных и слезных железах и имеют общих предшественников с железистыми секреторными клетками. Миоэпителиальные клетки непосредственно прилегают к собственно эпителиальным и имеют общую с ними базальную мембрану. При регенерации те и другие клетки восстанавливаются из общих малодифференцированных предшественников.

Большинство миоэпителиальных клеток имеют звездчатую форму. Эти клетки нередко называют корзинчатыми: их отростки охватывают концевые отделы и мелкие протоки желез. В теле клетки располагается ядро и органеллы общего значения, а в отростках – сократительный аппарат, организованный, как и в клетках мышечной ткани мезенхимного типа. Гладкая мышечная ткань нейрального происхождения. Миоциты этой ткани развиваются из клеток нейрального зачатка в составе внутренней стенки глазного бокала. Тела этих клеток располагаются в эпителии задней поверхности радужки. Каждая из них имеет отросток, который направляется в толщу радужки и ложится параллельно ее поверхности. В отростке находится сократительный аппарат, организованный так же, как и во всех гладких миоцитах. В зависимости от направления отростков (перпендикулярно или параллельно краю зрачка) миоциты образуют две мышцы – суживающую и расширяющую зрачок.

Физиологическое восстановление гладкой мышечной ткани проявляется в условиях повышенных функциональных нагрузок. Наиболее отчетливо это видно в мышечной оболочке матки при беременности. Такая регенерация осуществляется не столько на тканевом, сколько на клеточном уровне. Миоциты растут, в цитоплазме активизируются синтетические процессы, количество миофиламентов увеличивается (рабочая гипертрофия клеток).

Типы мышечных волокон.

Типы мышечных волокон. Разные мышцы (как органы) функционируют в неодинаковых биомеханических условиях. Поэтому и мышечные волокна в составе разных мышц обладают разной силой, скоростью и длительностью сокращения, а также утомляемостью. Ферменты в них обладают разной активностью и представлены в различных изомерных формах. Заметно различие в них содержания дыхательных ферментов – гликолитических и окислительных.

По соотношению миофибрилл, митохондрий и миоглобина различают белые, красные и промежуточные волокна. По функциональным особенностям мышечные волокна подразделяют на быстрые, медленные и промежуточные. Наиболее заметно мышечные волокна различаются особенностями молекулярной организации миозина. Среди различных его изоформ существуют две основных – «быстрая» и «медленная». При постановке гистохимических реакций их различают по АТФазной активности. С этими свойствами коррелирует и активность дыхательных ферментов. Обычно в быстрых волокнах преобладают гликолитические процессы, они более богаты гликогеном, в них меньше миоглобина, поэтому их называют также белыми. В медленных волокнах, напротив, выше активность окислительных ферментов, они богаче миоглобином, выглядят более красными.

В мышечной ткани возможна физиологическая регенерация, которая проявляется в форме гипертрофии мышечных волокон, что выражается в увеличении их толщины и длины, увеличение числа органелл, главным образом миофибрилл, а также нарастании числа ядер, что, в конечном счете, проявляется увеличением функциональной способности мышечного волокна. Увеличение числа миофибрилл осуществляется посредством синтеза актиновых и миозиновых белков свободными рибосомами и последующей сборки этих белков в актиновые и миозиновые миофиламенты параллельно с соответствующими филаментами саркомеров. В результате этого вначале происходит утолщение миофибрилл, а затем их расщепление и образование дочерних миофибрилл. Кроме того возможно образование новых актиновых и миозиновых миофиламентов не параллельно, а встык предшествующим миофибриллам, чем достигается их удлинение. Саркоплазматическая сеть и Т-каналы в гипертрофирующемся волокне образуются за счет разрастания предшествующих элементов.

Вопросы для самоконтроля

1. Перечислите основные морфологические признаки мышечной ткани.
2. На какие группы делится мышечная ткань согласно морфологической и генетической классификации?
3. Какие линии клеточной дифференцировки образуют мышечную ткань?
4. Какую функцию выполняют миосателлиты?
5. Что такое миотубы? Какие функции они выполняют?
6. Что служит источником развития мышечной ткани?
7. Что является структурно-функциональной единицей мышечного

волокна? Охарактеризуйте строение саркомера? 8. Что такое миосимпласт? 9. Какие особенности имеют актиновые и миозиновые филаменты? 10. Какую роль играют ионы кальция в работе актин-миозинового комплекса? 11. Какие типы мышечных волокон участвуют в образовании мышечной ткани? 12. Какие особенности имеет скелетная поперечно-полосатая мышечная ткань? 13. Какие особенности имеет гладкая мышечная ткань?

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф.СКОРИНЫ

ЛЕКЦИЯ 25 НЕРВНАЯ ТКАНЬ

1. Нейрон, как морфофункциональная единица нервной ткани.
2. Организация нейронов.
3. Классификация клеток нервной ткани.
4. Строение и функции клеток глии.
5. Нервные волокна. Нервные окончания.

Нейрон, как морфофункциональная единица нервной ткани.

Нервная ткань формирует нервную систему. Клетки образующие нервную ткань делятся на две группы – это нейроны и клетки глии. Нейроны – это структурно-функциональные клеточные единицы нервной системы, которые с помощью своих отростков осуществляет контакты с другими нейронами и участвует в образовании рефлекторных дуг.

В основе представлений о том, как устроена нервная система, лежит нейронная теория. Коротко ее можно свести к четырем основным положениям:

1. Нервная система состоит из отдельных клеток - нейронов.
2. Нейроны соединены только специализированными контактами синапсами.
3. Нейрон могут находиться в состоянии, либо возбуждения, либо покоя.
4. Существуют два типа синапсов – возбуждающие и тормозные.



Рисунок 80 – Схема нейрона

Рефлекторная дуга. Наиболее простая из нейронных систем рефлекторная дуга, которая рассматривается как морфологическая основа

нервной системы. Рефлекторная дуга – это цепочка связанных синапсами нейронов, по которой импульс поступает от рецептора к исполнительному органу. Простейшая рефлекторная дуга – моносинаптическая – состоит всего из двух нейронов (чувствительного и двигательного) и она крайне редка. Обычно в нее включены еще и вставочные ассоциативные нейроны. Компоненты рефлекторной дуги вам известны: рецептор чувствительный нейрон ассоциативные нейроны - двигательный нейрон – рабочий орган. Нейроны отличаются от других клеток организма следующими свойствами:

- способностью приходить в состояние возбуждения, т.е. реагировать на раздражение изменением обмена веществ и свойств клеточной мембраны,
- способность принимать сигнал от другой клетки;
- способностью проводить возбуждение (импульс) по нервным волокнам, и только в аксопетальном, т.е. от дендритов к аксону, направлении;
- генерировать нервное возбуждение;
- нейроны - высокоспециализированные клетки;
- в течение жизни нейроны не делятся;
- структуры нейрона могут регенерировать (например, аксон, или дендриты).

Нервная ткань развивается из наружного слоя эмбриобласта эктодермы. Процесс формирования нервной системы называется *нейруляция*, а зачаток нервной системы – нервная трубка или *нейрула*. Образование нервной трубки начинается у 18-ти дневного эмбриона с появления нервной пластинки, боковые края которой образуют возвышения – *нервные валики*. Между валиками образуется желоб, который в последствие станет полостью нервной трубки. К 21-у дню эмбрионального развития в 2-хслойном эмбриобласте появляется третий зародышевый листок – мезодерма, который дает начало спинной хорде, выше которой, развиваться нервная трубка. К 24-му дню нервные валики начинают смыкаться.

Передний отдел нервной трубки расширяется, начинают формироваться мозговые пузыри, остальная часть превращается в спинной мозг. По обе стороны нервных валиков обособливаются клетки ганглиозной пластинки. Из этих клеток, в последствие, образуются спинномозговые ганглии (узлы) и ганглии вегетативной нервной системы. У зародыша спинномозговые ганглии отчетливо видны уже на 6-8-й неделе развития (42-56 день).

В последствие нервная трубка делится на три слоя:

- внутренний слой – эпендимный;
- промежуточный слой – мантийный;
- наружный слой – краевая вуаль.

Эпендимный слой дает начало нейронам и глиоцитам центральной нервной системы. Часть нейронов эпендимы мигрирует на периферию, где формируют мантийный слой, а часть оставшихся клеток (спонгиобластов) развивается в клетки глии – эпендимоциты и астроциты. Эпендимоциты формируют внутреннюю стенку нервной трубки, в последствие – это центральный спинномозговой канал и стенка желудочков головного мозга.

Мантийный слой образуется клетками мигрантами – это нейробласты, предшественники нейронов, не утратившие способность к делению и астроциты, развивающиеся из астроцитобластов эпендимного слоя. Краевая вуаль не содержит клеток, она состоит из отростков клеток мантийного слоя и кровеносных сосудов.

Организация нейронов.

Нейроны отличаются большим разнообразием форм и размеров. Диаметр тел клеток-зерен коры мозжечка 4-6 мкм, а гигантских пирамидных нейронов двигательной зоны коры большого мозга – 130-150 мкм. В нейроне выделяют перикарион (тело) и отростки. Перикарион состоит из клеточной оболочки (мембраны), ядра и цитоплазмы. Основная функция перикариона состоит в осуществлении обмена веществ. Перикарионы образуют серое вещество нервной ткани. Ядро занимает центральное положение, содержит мало хроматина, хорошо выраженное ядрышко. Из-за высокой активности метаболизма нейронов хроматин в их ядрах находится в деспирализованном

(раскрученном) состоянии, в результате чего происходит непрерывное считывание генетической информации (транскрипция) и образование (трансляция) нейропептидов и белков.

Снаружи нейрон покрыт клеточной мембраной (нейролеммой), которая обеспечивает следующие функции:

- транспортная функция состоит в обеспечении транспорта ионов и биологически активных веществ (нейромедиаторов и гормонов);
- рецепторная функция состоит в восприятии внешних сигналов;
- обеспечивает проведение импульса вдоль нервного волокна.

Цитоплазматическая мембрана нейрона обладает способностью генерировать и проводить импульс, за счет встроенных в нее интегральных белков. Они работают как ионно-избирательные каналы – пропуская одни ионы и не позволяя проходить в клетку другим ионам. В результате на мембране формируется разность потенциалов, создающая возможность проведения нервного импульса.

Гранулярная эндоплазматическая сеть состоит из мембран с фиксированными в ней рибосомами, на которых осуществляется биосинтез первичной структуры белковых молекул. Комплекс таких мембран под световым микроскопом виден как особое зернистое вещество. При окрашивании оно принимает вид тигровой шкуры, поэтому его называют «тигроид» (или вещество Ниссля). Интенсивность окрашивания этой области отражает активность белково-синтетических процессов в клетке. В качестве включений в нейронах встречаются липидные (жировые) капли, гранулы липофусцина и меланина.

Дендриты – это выпячивания перикариона. На поверхности дендритов характерно наличие тонких шипикообразных отростков длиной 2-3 мкм. За счет дендритов рецепторная поверхность нейрона увеличивается в 1000 и более раз.

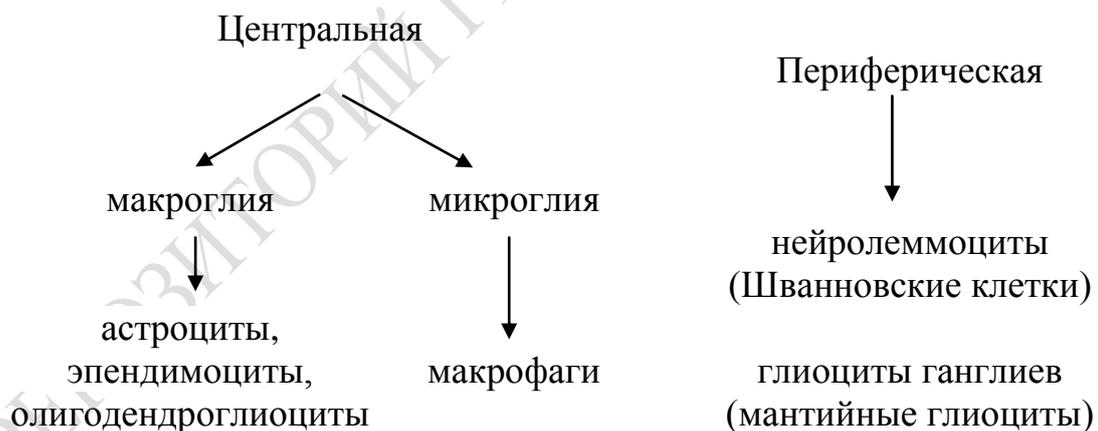
Аксон (или нейрит) – отросток, по которому импульс передается от тела клетки на орган эффектор. Длина аксона может достигать 1 м (например, клеток блуждающего нерва). Аксон имеет нитевидную форму и является основой нервного волокна. Аксон начинается в виде не покрытого дополнительной оболочкой участка, который называется аксональный холмик, который затем переходит в продолжение – осевой цилиндр. Аксональный холмик наиболее возбудимый участок аксона, является местом генерации нервных импульсов. Совокупность нескольких аксонов формирует нервное волокно (белое вещество), направленное к рабочему органу (эффектору). Цитоплазма аксона (аксоплазма) содержит микротрубочки, нейрофиламенты, митохондрии, ЭПС, синаптические пузырьки, заполненные нейромедиаторами и плотные тельца. Перемещение аксоплазмы в нейронах идет со скоростью 1-5 мм/сутки, что способствует непрерывному обновлению структурных белков аксона. Аксон оканчивается разветвлениями, которые называются *телодендронами (telodendron)*. Каждый телодендрон заканчивается утолщением – нервным окончанием.

Классификация клеток нервной ткани.

В зависимости от выполняемой функции в составе рефлекторной дуге различают:

- нейроны рецепторы (чувствительные, афферентные),
- вставочные (ассоциативные) нейроны,
- двигательные (эфферентные) нейроны.

Морфологическая классификация нейроглии



Афферентные нейроны воспринимают импульс, эфферентные передают его на ткани рабочих органов, побуждая их к действию, а ассоциативные осуществляют связь между нейронами.

По количеству отростков различают:

- униполярные нейроны, имеющие только аксон,
- биполярные, имеющие аксон и один дендрит (встречаются в органах чувств);

– псевдоуниполярный – от тела отходит один общий вырост – отросток, разделяющийся затем на дендрит и аксон (присутствуют в спинальных ганглиях);

– мультиполярные, имеющие аксон и много дендритов (большинство нейронов мультиполярные).

Нейроны являются специализированными и дифференцированными клетки, которые существуют и функционируют в строго определенной среде. Таковую среду им обеспечивают клетки нейроглиа. Нейроглиа выполняет следующие функции:

- опорную,
- трофическую,
- разграничительную,
- поддержание постоянства среды вокруг нейронов,
- защитную,
- секреторную.

Строение и функции клеток глии.

Эпендимоциты выстилают желудочки головного мозга и центральный канал спинного мозга. Большинство эпендимоцитов имеют подвижные реснички, вызывающие ток цереброспинальной жидкости.

Эпендимный эпителий мозга продуцирует цереброспинальную жидкость. *Астроциты* – клетки отростчатой формы. Они выполняют в основном опорную и разграничительную функции. Астроциты накапливают и передают вещества от капилляров к нейронам, захватывают избыток экстрацеллюлярного калия и других веществ, таких как нейромедиаторы, из экстрацеллюлярного пространства после интенсивной нейрональной активности. *Олигодендроциты (oligodendrocyte)* имеют мелкие ядра и немногочисленные отростки. Олигодендроглиоциты присутствуют как в сером, так и в белом веществе. В сером веществе они локализируются вблизи перикарионов. В белом веществе их отростки образуют миелиновый слой в нервных волокнах. *Микроглиа* представляет собой фагоцитирующие клетки, происходящие из стволовой кроветворной клетки. Ее функция – защита от инфекции и повреждения и удаление продуктов разрушения нервной ткани. Клетки микроглии имеют короткие отростки с ответвлениями, что придает клеткам «колючий» вид.

Глия периферической нервной системы (периферическая нейроглиа) включает нейролеммоциты (Шванновские клетки) и глиоциты ганглиев (мантийные глиоциты). Нейролеммоциты формируют оболочки отростков нервных клеток в нервных волокнах периферической нервной системы. Глиоциты ганглиев окружают тела нейронов в нервных узлах и участвуют в обмене веществ нейронов.

Нервные волокна. Нервные окончания.

Отростки нервных клеток, покрытые оболочками, называются нервными волокнами. Аксон нервной клетки в составе нервного волокна называется

осевым цилиндром. По строению оболочек различают миелиновые и безмиелиновые нервные волокна.

Оболочку отростков нейронов в ЦНС образуют отростки олигодендроглиоцитов, а в периферической нервной системе – нейролеммоциты (Шванновские клетки). Миелиновая оболочка состоит из белого белково-липидного комплекса миелина (соотношение 4:1), основная часть липидов – это холестерол, фосфолипиды и цереброзиды.

При образовании миелиновой оболочки ядро и цитоплазма шванновской клетки оттесняется на периферию, а ее плазмалемма двойным слоем как бы забинтовывает осевой цилиндр (количество слоев может достигать 100). Миелиновая оболочка поддерживается в цельном виде наружной оболочкой, которая представляется собой соединительнотканый футляр, который называется неврилемма. В целом нервное волокно покрывает соединительнотканная оболочка – эпиневрй, а каждый нервный пучок волокна дополнительно покрыт периневрием. Безмиелиновые нервные волокна находятся преимущественно в составе вегетативной нервной системы. Миелиновые нервные волокна встречаются как в центральной, так и в периферической нервной системе. Они значительно толще безмиелиновых нервных волокон. Диаметр поперечного сечения их колеблется от 2 до 20 мкм.

В сформированном миелиновом волокне принято различать два слоя оболочки:

- внутренний, более толстый слой миелина,
- наружный, тонкий, состоящий из цитоплазмы и ядер нейролеммоцитов.

Миелиновый слой содержит периодически встречающиеся узкие светлые линии – *насечки миелина*, (насечки Шмидта – Лантермана). Насечки представляют собой узкие полоски, пересекающие в косом направлении миелиновую оболочку, образующиеся в результате спирального наслаивания мембраны миелина. Через определенные интервалы (1-2 мм) видны участки волокна, лишенные миелинового слоя, – *узловатые перехваты*, или *перехваты Ранвье*. Отсутствие миелинового слоя в области узловых перехватов объясняется тем, что в этом участке волокна кончается один нейролеммоцит и начинается другой.

Нервные волокна заканчиваются концевыми аппаратами – нервными окончаниями. Различают три группы нервных окончаний:

- концевые аппараты, образующие межнейрональные синапсы и осуществляющие связь нейронов между собой;
- эффекторные окончания (эффекторы), передающие нервный импульс на ткани рабочего органа;
- рецепторные (аффекторные, или чувствительные) окончания.

Синапсы обеспечивают передачу возбуждающих или тормозящих влияний между возбудимыми клетками. В возбуждающих синапсах осуществляется перенос нервного импульса от одной клетки другой, а в тормозных – полученный клеткой импульс препятствует ее возбуждению.

Следовательно, главная функция синапса состоит в осуществлении *модуляции* нервного импульса.

Эффекторные окончания (эффекторы) бывают двух типов – двигательные и секреторные. Двигательные нервные окончания – это концевые аппараты аксонов двигательных клеток соматической, или вегетативной, нервной системы. При их участии нервный импульс передается на ткани рабочих органов.

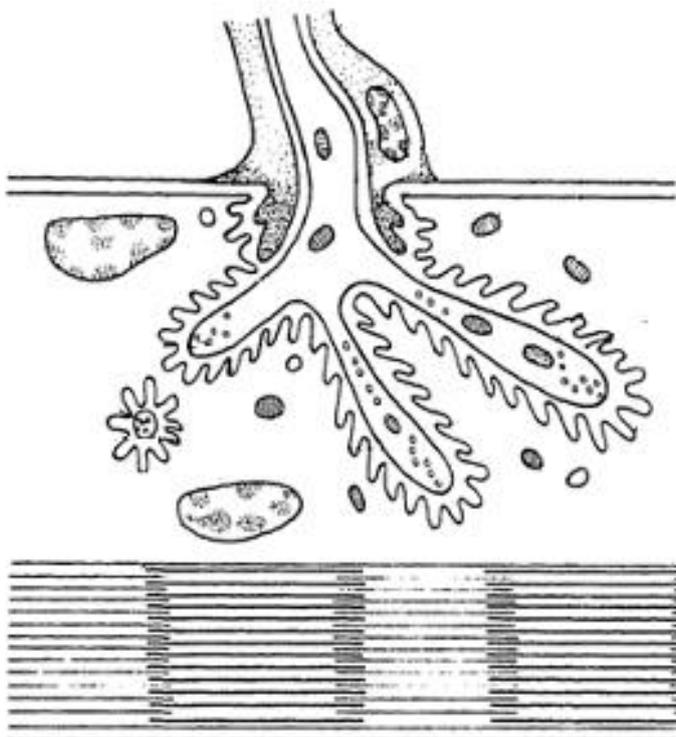


Рисунок 81 – Нервно-мышечный аппарат

Двигательные окончания в поперечнополосатых мышцах называются *нервно-мышечными окончаниями*. Они представляют собой окончания аксонов клеток двигательных ядер передних рогов спинного мозга или моторных ядер головного мозга.

Двигательные нервные окончания – это концевые аппараты аксонов двигательных клеток соматической, или вегетативной, нервной системы. При их участии нервный импульс передается на ткани рабочих органов. Двигательные окончания в поперечнополосатых мышцах называются *нервно-мышечными окончаниями*. Они представляют собой окончания аксонов клеток двигательных ядер передних рогов спинного мозга или моторных ядер головного мозга.

Нервно-мышечное окончание состоит из концевого ветвления осевого цилиндра нервного волокна и специализированного участка мышечного волокна. Миелиновое нервное волокно, подойдя к мышечному волокну, теряет миелиновый слой и погружается в него. Сходное строение имеют секреторные нервные окончания. Они представляют собой концевые

утолщения терминалей или утолщения по ходу нервного волокна, содержащие пресинаптические холинергические пузырьки.

Рецепторные нервные окончания рассеяны по всему организму, они воспринимают различные раздражения из внешней или внутренней среды. Сам рецептор представляет собой терминальное ветвление дендрита чувствительной (рецепторной) клетки. Выделяют две большие группы рецепторов – экстерорецепторы и интерорецепторы. К экстерорецепторам (внешним) относятся слуховые, зрительные, обонятельные, вкусовые и осязательные рецепторы. К интерорецепторам (внутренним) относятся висцерорецепторы (сигнализирующие о состоянии внутренних органов) и вестибулопроприорецепторы (рецепторы опорно-двигательного аппарата).

Вопросы для самоконтроля

1. Что такое нейроны? 2. В чем суть нейронной теории? 3. Что такое рефлекторная дуга? 4. Какие свойства имеют нейроны? 5. Каким образом происходит развитие нервной ткани? 6. Охарактеризуйте нервные клетки? 7. На какие группы делят нейроны? 8. Какие функции выполняют клетки глии? 9. Для чего служит миелиновая оболочка? Какие клетки ее вырабатывают? 10. Что такое нервные волокна? 11. Что такое синапсы? Какую функцию они выполняют? 12. Что такое нервно-мышечные окончания? Как они устроены?

ЛЕКЦИЯ 26 ВИДЫ КЛЕТОЧНЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ

1. Клеточная адгезия. Межклеточные контакты.
2. Формообразующие межклеточные контакты.
3. Формообразующие межклеточные контакты.
4. Коммуникационные контакты.

Клеточная адгезия. Межклеточные контакты.

Межклеточные взаимодействия подразделяются на два класса – формообразующие (формирующие тканевые и органые структуры, или структурирующие) и коммуникационные. Межклеточные взаимодействия того и другого класса происходят при помощи растворимых молекул (или ионов), посредством макромолекул внеклеточного матрикса и путём формирования специализированных межклеточных контактов. Свободное существование в организме характерно только для взвешенных в плазме крови и в лимфе клеточных элементов. Формообразующие взаимодействия свойственны для всех остальных клеток, образующих относительно фиксированные в пространстве органа тканевые структуры. Внутри тканевых структур формируются специализированные *межклеточные контакты*, необходимые как для функционирования клеток, так и для координации деятельности клеток в составе тканевых структур.

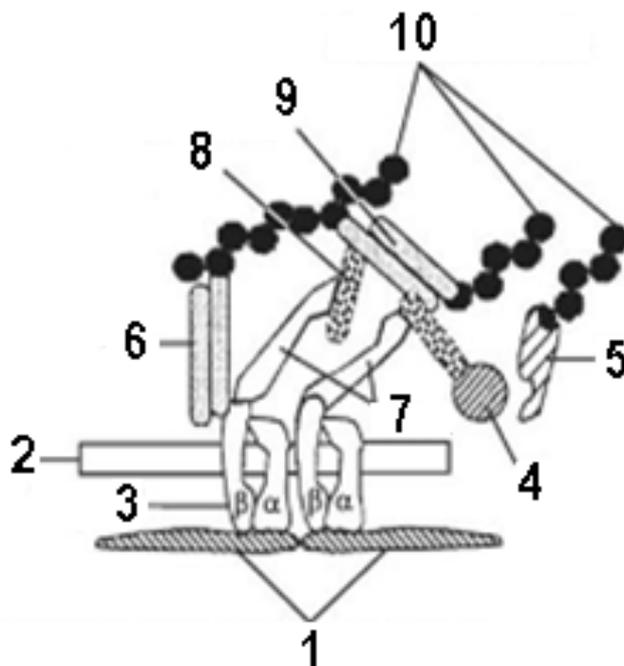


Рисунок 81 – Точечный адгезионный контакт

1 – макромолекулы внеклеточного матрикса, 2 – клеточная мембрана, 3 – интегрины, 4 – паксиллин, 5 – тензин, 6, 9 – α -актинин, 7 – талин, 8 – винкулин, 10 – актиновые нити

Формирование и функционирование всех тканевых структур происходит на основе их взаимного узнавания и взаимной адгезии. *Адгезия – это способность клеток избирательно прикрепляться друг к другу или к компонентам внеклеточного матрикса.* Клеточную адгезию реализуют специальные гликопротеины – молекулы адгезии и точечные адгезионные контакты. В образовании контактов участвуют трансмембранные рецепторы – *интегрины*, объединяющие внеклеточные и внутриклеточные структуры.

Таким образом, адгезионные контакты устанавливают структурную непрерывность между цитоскелетом и внеклеточным матриксом. Таким образом, прикрепление клеток к компонентам внеклеточного матрикса осуществляют точечные (фокальные) адгезионные контакты. Помимо точечных адгезионных контактов, существуют специализированные межклеточные контакты. *Межклеточные контакты – это клеточные структуры, скрепляющие клетки между собой, создающие барьеры проницаемости и служащие для межклеточной коммуникации.* Межклеточные контакты подразделяются на три группы:

- адгезионные контакты,
- плотные замыкающие контакты,
- коммуникационные (проводящие) контакты.

Формообразующие межклеточные контакты.

Адгезионные межклеточные контакты механически скрепляют клетки между собой. К ним относятся десмосомы, полудесмосомы и опоясывающие десмосомы. *Десмосомы* объединяют две структуры, одна из которых (цитоплазматическая пластинка) осуществляет связь промежуточных филаментов клетки с плазматической мембраной, а вторая – связь плазматической мембраны с внеклеточным межмембранным материалом (десмоглея) в пределах десмосомы. Десмосомы поддерживают структурную целостность ткани, скрепляя клетки между собой. Десмосомы в комплексе с промежуточными филаментами придают ткани упругость и поддерживают в ней усилие натяжения.

Опоясывающие десмосомы (промежуточный контакт), в отличие от плотных замыкающих контактов имеют промежуток шириной 10-20 нм, заполненный аморфным или фибриллярным материалом. Электронно-плотная пластинка на цитоплазматической стороне клеточной мембраны в пределах контакта содержит белки плакоглобин, винкулин, α -актинин и радиксин. В пластинку вплетены концы актин содержащих микрофиламентов. В образовании контакта участвуют трансмембранные белки адгезии из семейства кадгеринов. Промежуточный контакт не только скрепляет мембраны соседних клеток, но и стабилизирует их цитоскелет, объединяя клетки с их содержимым в единую жёсткую систему.

Плотные замыкающие контакты формируют в различных клеточных пластах барьер проницаемости, разделяющий разные по химическому составу среды (например, внутреннюю и внешнюю).

Коммуникационные контакты.

Информационные межклеточные взаимодействия обусловлены работой коммуникационных контактов, к которым относятся:

- щелевые контакты (нексусы),
- синаптические контакты (синапсы).

Щелевой контакт обеспечивает ионное и метаболическое сопряжение клеток. Щелевое соединение, или нексус (*nexus*), представляет собой область протяженностью 0,5-3 мкм, где плазмолеммы разделены промежутком в 2-3 нм. Со стороны цитоплазмы никаких специальных примембранных структур в данной области не обнаруживается, но в структуре плазмолемм соседних клеток друг против друга располагаются специальные белковые комплексы *коннексоны*, которые образуют как бы каналы из одной клетки в другую. Коннексон – трансмембранный белок цилиндрической конфигурации, состоящий из шести субъединиц белка коннексина. Два коннексона соседних клеток соединяются в межмембранном пространстве и образуют канал между клетками. Канал коннексона диаметром от 1,2 нм до 2,0 нм пропускает ионы и молекулы с М до 1,5 кД в обе стороны (поляризации - одностороннего направления пропускания - нет). Другими словами, щелевые контакты обеспечивают электрическое сопряжение связанных клеток. Именно поэтому щелевые контакты обеспечивают распространение возбуждения – переход ионов между мышечными клетками миокарда – кардиомиоцитами. Этот тип соединения встречается во всех группах тканей. Функциональная роль щелевого соединения заключается в переносе ионов и мелких молекул (молекулярная масса 2×10^3) от клетки к клетке. Так, в сердечной мышце возбуждение, в основе которого лежит процесс изменения ионной проницаемости, передается от клетки к клетке через нексус.

В нервной системе человека по разным оценкам насчитывают от 10^{11} до 10^{14} нейронов. Такое громадное число структурных единиц в нервной системе объединяют межклеточные контакты, которые в конце XIX века выдающийся физиолог Чарльз Шеррингтон назвал синапсы. *Синапс (synapsis) – специализированный межклеточный контакт – обеспечивает одностороннюю (однонаправленную) передачу сигналов с одной клетки на другую.* Синапсы обеспечивают непрерывность передачи информации в нервной системе, они опосредуют передачу сигнала от окончания аксона к эффекторной клетке – нейрону, мышечному волокну или секреторной клетке. Посредством синапса осуществляется передача возбуждающих и тормозящих сигналов и, как следствие возможность модуляции нервного импульса.

В структуру синапса входят:

- пресинаптическая мембрана;
- синаптическая щель;
- постсинаптическая мембрана

Пресинаптическая мембрана – это мембрана клетки, передающая импульс. В ее области локализованы кальциевые каналы, способствующие слиянию синаптических пузырьков и выделению медиатора.

Синаптическая щель – это пространство между пресинаптической и постсинаптической мембранами (около 20 нм). Постсинаптическая мембрана – это участок плазмолеммы клетки, воспринимающей медиаторы генерирующий нервный импульс.

Пресинаптическое окончание образуется по ходу разветвления аксона. Главным структурным элементом пресинаптического окончания являются синаптические пузырьки, рибосомы, митохондрии и нейрофиламенты. Форма и содержимое синаптических пузырьков связана с функцией синапса.

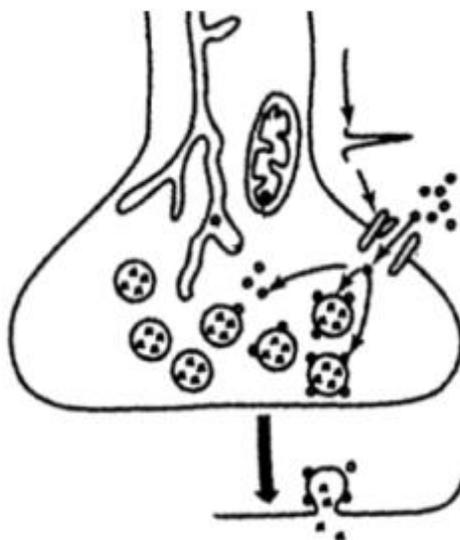


Рисунок 82 – Схема химического синапса

Они бывают округлые прозрачные диаметром 30-50 нм и темные пузырьки диаметром 50-90 нм. Каждый пузырек содержит от 1000 до 10 000 молекул химического вещества, участвующего в передаче нервного сигнала. Мелкие пузырьки, как правило, в качестве медиатора, заполнены молекулами ацетилхолина (холинергические синапсы), крупные пузырьки содержат медиатор норадреналин (адренергические синапсы). Для синтеза медиатора нужны ферменты, которые образуются на рибосомах в теле нейрона. Энергетическое обеспечение процесса синаптической передачи обеспечивают митохондрии, а ЭПР, где накапливаются ионы кальция, вместе с нейрофиламентами участвуют во внутриклеточном передвижении пресинаптических пузырьков к мембране. Пресинаптическая мембрана обеспечивает выброс медиатора в синаптическую щель посредством экзоцитоза.

Постсинаптическая мембрана снабжена рецепторной зоной и служит приемником (акцептером) химического или электрического сигнала. *Рецепторы – это высокомолекулярные конформационно-подвижные белковые и нуклеиновые трёхмерные структуры.* Энергия стимула трансформируются рецепторами в конформационный сигнал. В этом плане основная роль стимула принадлежит управляющим лигандам (лат. *ligare* – связывать), представляющим собой химические молекулы, кванты света,

звуковые волны, механические раздражители и т. д. Лиганды связываются со специфическими рецепторами клеток по принципу комплементарности. Лиганды-сигнальные молекулы участвуют в регуляции метаболической и пролиферативной активности клеток. Сигнальные молекулы вырабатываются не только нейронами, но другими клетками организма. Например, нейтрофилы и лимфоциты вырабатывают сигнальные полипептиды – цитокины, которые регулируют рост и дифференцировку клеток тканей.

Комплекс рецепторных структур, обеспечивающий клетке свойства раздражимости и реактивности, тесно связан с плазмолеммой. Он представлен:

- собственно рецепторами,
- интегральными белками-переносчиками плазмолеммы,
- белковыми насосами,
- гликопротеинами гликокаликса.

Эти структуры выполняют функции восприятия (рецепции) и передачи (трансдукции) сигналов. Роль многих рецепторов заключается в передаче гормональных сигналов внутрь клетки на специальные белки-ферменты, которые участвуют в формировании общих и специфических ответов клеток на гормональные стимулы. Чаще всего в роли такого фермента выступает *аденилилциклаза*, инициирующая превращение АТФ в циклический аденозинмонофосфат (цАМФ). Последний является активатором других ферментных систем, катализирующих специфические внутриклеточные ответы соответственно характеру поступившего стимула. В процессе трансдукции сигналов принимают участие интегральные белки плазмолеммы, так называемые *G-белки*. При связывании лиганда (молекул гормонов, трансмиттеров, ионов и др.) с рецепторной частью этого белка возникает передача активирующего или подавляющего стимула на ферменты цитоплазмы. Так запускается каскад внутриклеточных биологических процессов, реализующийся в изменениях внутриклеточного метаболизма, делении, росте или гибели клеток.

Таким образом, рецепторная функция плазмолеммы адаптирует клетку к внешним условиям, способствует восприятию регулирующих факторов и сохранению постоянства внутриклеточного гомеостаза и жизнеспособности. Кроме рецепторов, расположенных в плазмолемме, существует большая группа внутриклеточных рецепторов, например, в цитоплазме – к стероидным гормонам, рецепторы на мембранах митохондрий, комплекса Гольджи, ядра и др. Все они участвуют в метаболических реакциях клетки, играя важную роль в трансмембранном переносе веществ.

С помощью рецепторов обеспечивается специфический, или рецепторно-опосредованный, эндоцитоз. При специфическом эндоцитозе клетка избирательно поглощает те вещества (лиганды), к которым имеет рецепторы в составе плазмолеммы. Рецепторы, связывая лиганд, способны активно смещаться в плазмолемме и накапливаться в зонах эндоцитозных ямок. Вокруг эндоцитозной ямки и в последующем вокруг эндосомы концентрируется слой белка – клатрина, роль которого состоит в том, чтобы

препятствовать слиянию эндосом. В процессе продвижения эндосом по клетке клатриновая оболочка исчезает и отдельные эндосомы получают возможность сливаться друг с другом и формировать вакуоли. Обязательным при рецепторно-опосредованном эндоцитозе является возвращение рецептор-содержащего фрагмента мембраны эндосомы в состав плазмолеммы.

Вопросы для самоконтроля

1. Что такое клеточная адгезия?
2. Что такое межклеточные контакты? Какие функции они выполняют?
3. На какие группы делятся межклеточные контакты?
4. Опишите адгезионные межклеточные контакты.
5. Что такое нексусы? Как они устроены?
6. Что собой представляют синапсы?
7. Что такое рецепторы?
8. Что такое лиганды?
9. Какую роль в передаче сигналов играет аденилатциклаза?

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф.СКОРНИЦЫНА

ЛИТЕРАТУРА

- 1 Антипчук, Ю. П. Гистология с основами эмбриологии: учебное пособие / Ю. П. Антипчук. – М.: Просвещение, 1983. – 239 с.
- 2 Артишевский, А. А. Гистология с техникой гистологических исследований: учебное пособие / А. А. Артишевский, А. С. Леонтюк, Б. А. Слука. – Минск.: Вышэйшая школа, 1999. – 236 с.
- 3 Афанасьев, Ю. И. Гистология / Ю. И. Афанасьев, Н. А. Юрина, Е. Ф. Котовский и др. – М.: Медицина, 2001. – 744 с.
- 4 Быков, В. А. Общая гистология человека / В. А. Быков. – М.: Сотис, 1997. – 328 с.
- 5 Гистология в вопросах и ответах: учебное пособие / А. А. Артишевский [и др.]; под общ.ред. Б. А. Слуки. – Мозырь: Изд.дом «Белый ветер», 2000. – 332 с.
- 6 Гистология, цитология и эмбриология. / Под ред. Ю. И. Афанасьева, С. Л. Кузнецова, Н. А. Юриной. – М.: Медицина, 2004. – 768 с.
- 7 Грин, Н. Биология: в 3-х томах. Т.1. / Н. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор; под ред. Р. Сопера. – М.: Мир, 1993. – 386 с.
- 8 Заварзин, А. А. Основы общей цитологии: учебное пособие / А. А. Заварзин, А. Д. Харазов. – Л.: Изд-во Ленингр.ун-та, 1982. – 240 с.
- 9 Климов, А. А. Гистогенез и регенерация тканей / А. А. Климов. – Л.: Медицина, 1984. – 286 с.
- 10, Константинов, А. В. Общая цитология. Краткий курс / А. В. Константинов. – Минск: Вышэйшая школа, 1968. – 312 с.
- 11 Кузнецов, С. Л. Атлас по гистологии, цитологии и эмбриологии / С. Л. Кузнецов, Н. Н. Мушкабаров, В. Л. Горячкина. – М.: МИА, 2002. – 373 с.
- 12 Кухтина, Ж. М. Руководство к практическим занятиям по цитологии: учебное пособие / Ж. М. Кухтина. – М.: Просвещение, 1971. – 111 с.
- 13 Малый практикум по цитологии / Под ред. Ю. С. Ченцова. – М.: Изд-во МГУ, 1977. – 288 с.
- 14 Мануилова, Н. А. Гистология с основами эмбриологии / Н. А. Мануилова. – М.: Просвещение, 1973. – 284 с.
- 15 Новиков, А. И. Руководство к лабораторным занятиям по гистологии с основами эмбриологии: учебное пособие / А. И. Новиков, Е. С. Святенко. – М.: Просвещение, 1984. – 168 с.
- 16 Рябов, К. П. Гистология с основами эмбриологии: учебное пособие / К. П. Рябов. – Минск: Вышэйшая школа, 1990. – 255 с.
- 17 Хэм, А. Гистология: в 3-х томах / А. Хэм, Д. Кормак; под ред. Ю. И. Афанасьева. – М.: Мир, 1983.
 - Т. 1. – М.: Мир, 1983. – 290 с.
 - Т. 2. – М.: Мир, 1983. – 254 с.
 - Т. 3. – М.: Мир, 1983. – 291 с.
- 18 Цитология: учебник для пед.ин-тов / А. С. Трошин [и др.]; под общ. ред. А. С. Трошина. – М.: Просвещение, 1969. – 304 с.

19 Ченцов, Ю. С. Общая цитология / Ю. С. Ченцов. – М.: Изд-во Моск.ун-та, 1978. – 344 с.

20 Шубникова, Е. А. Функциональная морфология тканей / Е. А. Шубникова. – М.: Изд-во МГУ, 1981. – 326 с.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

В О П Р О С Ы
к экзамену по курсу “Цитологии и гистология”

часть I “ ЦИТОЛОГИЯ»

1. Предмет, история развития, методы и задачи цитологии.
2. Клеточная теория. Биологическое значение.
3. Два типа организации клетки. Характеристика про- и эукариот.
4. Составные части и элементы клетки. Отличительные особенности растительной и животной клетки.
5. Клеточная оболочка про- и эукариот. Дериваты клеточной оболочки.
6. Состав, строение, свойства и функции биологических мембран. Особенности плазмалеммы..
7. Гиалоплазма: состав, свойства и функции.
8. Включения. Значение в метаболизме клетки.
9. Строение и функции эндоплазматического ретикулюма.
10. Строение и функции аппарата Гольджи.
11. Строение, функции и виды лизосом.
12. Вакуоли растительных и животных клеток. Строение, функции.
13. Микроскопическое строение митохондрий. Значение в жизни клетки.
14. Виды и значение РНК.
15. Строение рибосом про- и эукариот, функции.
16. Строение и роль цитоскелета.
17. Строение и функции центриолей и клеточного центра.
18. Реснички и жгутики эукариот. Строение, биологическая роль.
19. Базальное тельце. Строение, биологическая роль.
20. Веретено деления: строение, функции.
21. Строение и функции ядерной оболочки.
22. Химический состав и морфология хромосом.
23. Виды компактизации ДНК.
24. Гомологичные хромосомы, хроматиды.
25. Деление прокариот.
26. Митоз. Характеристика отдельных фаз. Биологическое значение.
27. Мейоз - редукционное деление клетки. Физиологическая роль отдельных фаз.
28. Отличительные особенности митоза от мейоза.
29. Амитоз - прямое деление клетки.
30. Виды контактов клеток.

В О П Р О С Ы

к экзамену по курсу «Цитология и гистология»

Часть 2 «ГИСТОЛОГИЯ»

1. Предмет, задачи и методы гистологии.
2. Понятие “ткань”, тканевые элементы.
3. Классификация тканей животного организма. Краткая характеристика.
4. Камбиальные и стационарные ткани. Регенерация и изменчивость тканей.
5. Строение и функции однослойного эпителия. Регенерация.
6. Многорядный эпителий. Строение, роль, регенерация.
7. Строение, генезис и функции многослойного эпителия, основные виды.
8. Железистый эпителий. Виды секрета, способы хранения и выведения секрета.
9. Железы: строение, классификация. Понятие «паренхима», «строма».
10. Общая характеристика соединительной ткани.
11. Строение и функции рыхлой неоформленной соединительной (РВНСТ) ткани.
12. Строение, основные виды и свойства плотной соединительной ткани.
13. Жировая ткань. Строение и функции.
14. Соединительные ткани со специальными свойствами.
15. Строение и функции хрящевой ткани. Основные виды.
16. Основные виды клеток костной ткани, костный матрикс. Кость как орган.
17. Особенности строения тканей зуба.
18. Общая морфо-функциональная характеристика мышечной ткани.
19. Строение поперечно-полосатой мышечной ткани.
20. Строение, свойства гладкой мышечной ткани.
21. Особенности строения клеток сердечной мышцы.
22. Гистогенез и строение миоэпителиальной и мионейральной ткани.
23. Строение и биологическая роль миелоидной ткани.
24. Основные виды лимфоидной ткани. Строение и функции.
25. Состав и функции крови. Строение и функции эритроцитов. Гемоглобин. Тромбоциты.
26. Незернистые лейкоциты: строение и функции.
27. Нейтрофильные лейкоциты, эозинофиллы, базофиллы: строение, функции.
28. Состав и свойства лимфы.
29. Общая характеристика нервной ткани. Нейроны: строение, классификация.
30. Клетки нейроглии: классификация, строение, биологическая роль.

Дисциплина: Цитология и гистология (биологический факультет, кафедра физиологии человека и животных)

Составил: Цветкова Елена Александровна – кандидат технических наук, доцент

Ассистент: Чеховский Артур Леонидович – преподаватель-стажёр

Параметры теста:

количество вопросов: 30

из них «Цитология» - 15 вопросов

«Гистиология» - 15 вопросов

время тестирования: 30 минут

тип оценки: высшая

количество попыток: 1

перемешивать варианты ответов: да

пробный тест для студентов: нет

Тест проходят студенты 1 курса заочного факультета специальности биология в летнюю сессию 2012-2013 г: Би-11, Би-12, Би-13, списки студентов для создания пароля и логина прилагаем.

Категория: Цитология

::001::Кому принадлежит теория происхождения многоклеточных из гипотетических примитивных двухслойных организмов?

~А.В. Румянцев

=Э. Геккель

~И.И. Мечников

~А.Н. Северцов

::002::Каким ученым была сформулирована теория фагоцителлы?

~А.В. Румянцев

~Э. Геккель

=И.И. Мечников

~А.Н. Северцов

::003::Кто рассмотрел с позиции теории филэмбриогенеза Северцова преобразования в эволюции позвоночных животных хрящевых и костных тканей?

=А.В. Румянцев

~Э. Геккель

~И.И. Мечников

~Т. Шванн

::004::Какой ученый описал деление клеток как прямое деление (амитоз)?

~Келликер

~Негели

=Ремак

~Варнек

::005::В каких годах Шванн и Шлейден сформулировали основные положения клеточной теории?

~1828-1829

=1838-1839

~1938-1839

~1939-1940

::006::Какой из перечисленных методов цитологии относится к витальным?

~метод замораживания или травления жидким азотом

- ~метод фиксации
- =метод красителей
- ~световая микроскопия

::007::Какой из перечисленных методов цитологии относится к невитальным?

- ~световая микроскопия
- =метод авторадиографии
- ~микрохирургическая техника
- ~кино- и фотосъемка

::008::Какой ученый ввел термины *митоз*, *амитоз*, *ядерная сеть*, *хроматиновая нить*, *ахроматин* и *экваториальная пластинка*?

- ~Гофмейстер
- ~Шнейдер
- ~Шлейхер
- =Флемминг

::009::Какой ученый в 1888 г. привел бесспорные доказательства индивидуальности хромосом?

- ~Гертвиг
- =Бовери
- ~Гейденгайн
- ~Флемминг

::010::Какой ученый в 1870 г. точно установил, что яйцо есть яйцеклетка?

- ~Шванн
- ~Келлникер
- =Бенеден
- ~Гертвиг

::011::Какой ученый в 1875 г. привел фактические доказательства, что сущность оплодотворения состоит в слиянии мужского и женского пронуклеусов в ядро зиготы?

- ~Бенеден
- ~Шванн
- =Гертвин
- ~Навашин

::012::Кому принадлежит мысль (1883 г.) о том, что при образовании гамет происходит особое редукционное деление?

- ~Флемминг
- =Бенеден
- ~Гиньяр
- ~Горожанкин

::013::Кто первый сконструировал микроскоп (1610 г.)?

- ~Гук
- =Галилей
- ~Мальпиги
- ~Вильсон

::014::Кто впервые применил микроскоп и описал клеточное строение пробки и ввел термин *клетка*?

- =Гук
- ~Галилей
- ~Мальпиги
- ~Вильсон

::015::Какой ученый дал первое систематическое описание микроструктуры органов растений?

- ~Грю
- =Мальпиги
- ~Вильсон
- ~Галилей

::016::Как называется сложная гидрофильная коллоидная система, в основе которой лежат белковые тела?

- ~эндоплазматическая сеть
- =протоплазма
- ~цитоплазма
- ~хондриосомы

::017::Фоторецепторы, функция которых состоит в превращении световой энергии в нервные импульсы:

- ~жгутики и реснички
- =палочки и колбочки
- ~лейкопласты и хромопласты
- ~миозин и актин

::018::К общим органоидам клетки относятся:

- ~миофибриллы
- ~реснички
- =вакуоли
- ~жгутики

::019::К специализированным органоидам клетки относятся:

- =комплекс Гольджи
- ~миофибриллы
- ~нейрофибриллы
- ~реснички

::020::Какой органоид имеет свыше 50 разных названий?

- ~клеточный центр
- =хондриосомы
- ~пластиды
- ~вакуоли

::021::Надмембранный комплекс, который представляет собой углеводный компонент в виде антенн:

- =гликокаликс
- ~биологическая мембрана
- ~кортекс
- ~щеточная каемка

::022:: Располагается над гликокаликсом и является продуктом жизнедеятельности клетки:
~биологическая мембрана
=клеточная стенка
~щеточная каемка
~пелликулы

::023:: Мембранные пузырьки, которые осуществляют перенос макромолекул с поверхности внутрь клетки и переваривание, предшествующее лизосомальному гидролизу:
~лизосомы
=эндосомы
~пероксисомы
~пероксисомы

::024:: Пузырьки, образованные биологической мембраной и заполненные гидролитическими ферментами:
~эндосомы
~митохондрии
~пероксисомы
=лизосомы

::025:: Пузырьки размером 0,1-1,5 мкм, в центре которых иногда расположена кристаллическая структура, где концентрируются ферменты:
~эндосомы
~митохондрии
=пероксисомы
~лизосомы

::026:: К мембранным органеллам относят:
=комплекс Гольджи
~рибосомы
~клеточный центр
~цитоскелет

::027:: Совокупность связанных между собой цистерн, мешочков, вакуолей и пузырьков, образованных биологической мембраной:
~клеточный центр
=комплекс Гольджи
~митохондрии
~цитоскелет

::028:: Трехмерная замкнутая сеть канальцев, трубочек, цистерн диаметром от 20 до 1000 нм, расположенных в цитоплазме клетки:
~цитоскелет
~комплекс Гольджи
=эндоплазматическая сеть
~клеточный центр

::029:: К немембранным органеллам относят:
~митохондрии
=рибосомы

~лизосомы

~эндосомы

::030::Сложная динамическая трехмерная сеть микротрубочек, промежуточных филаментов и микрофиламентов:

~клеточный центр

=цитоскелет

~эндоплазматическая сеть

~комплекс Гольджи

::031::Как называются мелкие (0,1-1 мкм) неподвижные пальцевидные выпячивания цитоплазмы апикальной части клетки, покрытые цитолеммой?

~микротрубочки

~микрофиламенты

=микроворсинки

~миофибриллы

::032::Как называются пучки белковых нитей, образующие каркас клетки, а также обеспечивающие упорядоченное расположение органелл?

~микрофиламенты

=промежуточные филаменты

~микротрубочки

~миофибриллы

::033::Как называются подвижные выпячивания цитолеммы (длиной 5-10 мкм, толщиной 0,2 мкм) апикальной части клетки?

~жгутики

~миофибриллы

=реснички

~промежуточные филаменты

::034::Подвижные выпячивания цитолеммы, по строению сходны с ресничками, но гораздо крупнее: имеют длину 50 мкм и толщину 0,2-0,5 мкм:

~миофибриллы

~реснички

=жгутики

~акросомы сперматозоидов

::035::Непостоянные структурные компоненты клетки, являющиеся продуктами ее жизнедеятельности и отражающие ее функциональное состояние:

~базальное тельце

=включения

~ядро

~ядерная оболочка

::036::Истинный раствор биополимеров, заполняющий клетку, в котором во взвешенном состоянии находятся ядро, органеллы и включения:

~кариоскелет

=гиалоплазма

~кариоплазма

~клеточный центр

::037::Гранулы, содержащие вещества, синтезированные для нужд организма, накапливающиеся в вакуолях комплекса Гольджи и выводимые экзоцитозом:

- ~трофические включения
- =секреторные включения
- ~экскреторные включения
- ~пигментные включения

::038::Запас питательных веществ в клетке:

- =трофические включения
- ~секреторные включения
- ~экскреторные включения
- ~пигментные включения

::039::Как называются гранулы или капли веществ, придающие клетке цвет?

- ~трофические включения
- ~секреторные включения
- ~экскреторные включения
- =пигментные включения

::040::Как называются продукты метаболизма, подлежащие удалению из клетки?

- ~трофические включения
- ~секреторные включения
- =экскреторные включения
- ~пигментные включения

::041::Обязательная, важная часть клетки, содержащая генетический аппарат:

- ~комплекс Гольджи
- =ядро
- ~клеточный центр
- ~центриоль

::042::Фибриллярная сеть ядра, которая уплотняется около ядерной оболочки с образованием ламины:

- ~кариоплазма
- =кариоскелет
- ~ядрышки
- ~хроматин

::043::Фрагменты интерфазных хромосом, которые под действием фиксатора выпадают в осадок в виде глыбок интенсивно окрашенного базофильного вещества:

- ~кариотип
- =хроматин
- ~кинетохор
- ~гранулы

::044::Белковая структура, к которой прикрепляются микротрубочки клеточного веретена, обеспечивающие перемещение хромосом при делении клетки:

- =центромера
- ~нити ядрышек
- ~нуклеосомная нить
- ~хроматида

::045::Фаза деления, во время которой хромосомы выстраиваются в экваториальной плоскости клетки, образуя материнскую звезду:

- =метафаза
- ~профаза
- ~анафаза
- ~телофаза

::046::Фаза деления, во время которой происходит исчезновение ядрышка и ядерной оболочки, образуется митотическое веретено:

- ~анафаза
- ~телофаза
- =профаза
- ~метафаза

::047::Фаза деления, которая заканчивается созданием новых интерфазных ядер и разделением материнской клетки на две дочерние:

- ~профаза
- ~метафаза
- ~анафаза
- =телофаза

::048::Особый способ полиплоидизации:

- ~полиплоидия
- =эндорепродукция
- ~плоидность
- ~конъюгация

::049::Мелкие сферические частицы, которые состоят из РНК и белка:

- ~лизосомы
- ~вакуоли
- =рибосомы
- ~клеточный центр

::050::Химический состав: белок – 56,4 %, липиды – 31,9 %, хлорофилл – 7,7 %. Кроме этого они содержат каротиноиды:

- ~хромопласты
- ~лейкопласты
- =хлоропласты
- ~вакуоли

::051::Система, состоящая из чередующихся слоев липидов, белков, хлорофилла и имеющая характерные структурные элементы – граны:

- ~хромопласты
- ~лейкопласты
- =хлоропласты
- ~вакуоли

::052::Наличие определяет окраску многих плодов, лепестков цветков и корнеплодов:

- =хромопласты
- ~лейкопласты
- ~хлоропласты
- ~вакуоли

::053::Когда данные органоиды являются местом синтеза крахмала, их называют амилопластами?

- ~хромoplastы
- =лейкопласты
- ~хлоропласты
- ~вакуоли

::054::Данные органоиды способны делиться путем вытягивания и перетяжек в средней части, а также могут образовываться из хондриосом:

- ~нейрофибриллы
- =пластиды
- ~жгутики
- ~реснички

::055::Первичная перетяжка хромосомы всегда имеет светлую зону с небольшим тельцем или гранулой:

- ~спутник
- =центромера
- ~теломера
- ~нуклеолярная зона

::056::Хромосомы состоят из темных участков в виде дисков, чередующихся со светлыми зонами, которые называются междисковыми пространствами:

- ~ «ламповые щетки»
- =политенные
- ~кольца Бальбиани
- ~дисковые

::057::Как называется совокупность структур, образующих ахроматиновую фигуру в период митоза?

- ~астральное веретено
- =ахроматиновое веретено
- ~дочерние хромосомы
- ~гигантские хромосомы

::058::Фаза деления, во время которой происходит «демонтаж» митотического аппарата и начинается процесс цитокинеза?

- ~анафаза
- =телофаза
- ~профаза
- ~метафаза

::059::Фаза деления, во время которой комплекс Гольджи распадается на диктиосомы, которые равномерно распределяются по цитоплазме:

- ~анафаза
- ~телофаза
- =профаза
- ~метафаза

::060::Скорость увеличения количества клеток в клеточных популяциях является функцией продолжительности какой фазы клеточного цикла?

- ~профаза
- ~митоза
- =интерфаза
- ~анафаза

::061::Крайняя величина продолжительности одной из фаз митоза равная 270 минут (по Миловидову):

- =профаза
- ~метафаза
- ~анафаза
- ~телофаза

::062::Во время какой фазы деления клетки наиболее чувствительны к изменениям температуры?

- =профаза
- ~метафаза
- ~анафаза
- ~телофаза

::063::Редукционное деление, характерное для всех живых существ, размножающихся половым путем:

- ~митоз
- =мейоз
- ~амитоз
- ~бинарное деление

::064::Кто из ученых впервые наблюдал мейоз?

- ~Гиньяр
- =Ван Бенеден и Юлиан
- ~Страстбургер
- ~Флемминг

::065::Фаза деления, во время которой гомологичные хромосомы расходятся к полюсам клетки:

- ~профаза
- ~метафаза
- =анафаза
- ~телофаза

::066::Фаза деления, во время которой протекает конъюгация гомологичных хромосом:

- =профаза
- ~метафаза
- ~анафаза
- ~телофаза

::067::Фаза деления, состоящая из стадий: лептотена, зиготена, пахитена, диплотена, диакинез

- =профаза I
- ~метафаза I
- ~анафаза I
- ~телофаза I

::068::Стадия профазы I, которая является периодом активного осуществления конъюгации гомологичных хромосом:

- ~лептотена
- =зиготена
- ~пахитена
- ~диплотена

::069::Стадия характерна наличием длинных хромосомных нитей с уже хорошо заметной дифференцировкой на хромомеры:

- =лептотена
- ~пахитена
- ~диплотена
- ~диакинез

::070::Стадия профазы I во время которой гомологичные хромосомы остаются сближенными, но заметно утолщаются и укорачиваются, и каждая хромосома состоит из двух сестринских хроматид:

- ~лептотена
- ~зиготена
- =пахитена
- ~диакинез

::071::Стадия профазы I во время которой хроматиды начинают отходить друг от друга в отдельных участках, оставаясь соединенными лишь в хиазмах:

- ~зиготена
- ~пахитена
- =диплотена
- ~диакинез

::072::Фаза мейоза, которая начинается с момента разрушения ядерной оболочки, ориентации бивалентов на экваторе и образования ахроматинового веретена:

- ~профаза I
- =метафаза I
- ~анафаза I
- ~телофаза I

::073::Фаза мейоза, которая начинается с расхождения гомологичных хромосом к полюсам веретена:

- ~профаза I
- ~метафаза I
- =анафаза I
- ~телофаза I

::074::Как называется преждевременное расхождение хроматид после их конъюгации?

- ~асиндез
- ~гибридизация
- ~полиплоидия
- =десинапсис

::075::Развитие зародыша за счет ядер одной или двух мужских гамет, проникших в яйцеклетку с разрушенным ядром:

- ~партеногенез

- =андрогагенез
- ~кариогамия
- ~полиспермия

::076:: Развитие зародыша из неоплодотворенного яйца без участия мужских гамет:

- =партеногенез
- ~андрогагенез
- ~кариогамия
- ~полиспермия

::077:: Возможность активации яйцеклеток сперматозоидами других видов, но при этом обычно не осуществляются следующие фазы оплодотворения:

- =псевдогамное оплодотворение
- ~кариогамия
- ~полиспермия
- ~гетероспермное оплодотворение

::078:: Как называются внутрихромосомальные изменения, приводящие к утрате хромосомой какого-либо участка?

- ~инверсия
- =нехватки
- ~дубликации
- ~транслокации

::079:: Название процесса, в начале которого, синтез РНК и белка не снижается, хроматин конденсируется, а ядра начинают фрагментироваться, распадаясь на «микроядра», каждое из которых покрыто ядерной оболочкой:

- ~некроз
- =апоптоз
- ~адаптация
- ~внутриклеточная регенерация

::080:: Кто в 1927 г. впервые показал, что при воздействии рентгеновскими лучами можно значительно увеличить количество мутаций, и разработал методы определения частоты мутаций?

- ~Дарвин
- ~Иогансен
- =Миллер
- ~Мендель

::081:: Кто разработал методы анализа наследования отдельных признаков организма (моногибридное скрещивание)?

- ~Дарвин
- ~Иогансен
- ~Миллер
- =Мендель

::082:: Соединение цитоплазмы гамет это:

- ~полиспермия
- =плазмогамия
- ~гаметогагенез
- ~кариогамия

::083::Какой ученый в 1911 г назвал единицы наследственности генами?

- ~Мендель
- ~Дарвин
- =Йогансен
- ~Миллер

::084::Как называется совокупность качественно различных хромосом, образующих единое целое?

- ~мутация
- =ген
- ~транслокация
- ~дупликация

::085::Среди большого количества диплоидных митозов можно обнаружить клетки с увеличенным числом хромосом ($4n$ или больше). Это явление называют:

- =миксоплоидия
- ~индуцированные мутации
- ~транслокация
- ~дупликации

::086::Миксоплоидия и полисомия могут возникать в связи с особым способом деления:

- ~амитоз
- ~генные мутации
- =эндомиоз
- ~дупликации

::087::Когда кариотип неправилен из-за добавления или нехватки каких-либо целых хромосом или их фрагментов это:

- ~полиплоидия
- =анеуплоидия
- ~гаплоидия
- ~аллоплоидия

::088::Как называются организмы, у которых к нормальному набору хромосом добавляется одна или несколько хромосом (трисомии, тетрасомии и т.д.)?

- ~моносомии
- =полисомии
- ~нуллисомии
- ~трисомии

::089::Как называются организмы, диплоидный набор хромосом которых утратил одну хромосому?

- =моносомии
- ~полисомии
- ~нуллисомии
- ~трисомии

::090::В диплоидном наборе данных организмов не хватает пары гомологичных хромосом это:

- ~моносомии
- ~полисомии

=нуллисомики
~трисомики

::091:: Гомозиготные организмы, содержащие один геном, в котором каждый ген представлен в единственном числе это:

=гаплоиды
~полиплоиды
~автополиплоиды
~аллополиплоиды

::092:: Организмы, у которых имеет место неполная конъюгация и образование унивалентов, что завершается образованием гамет с неполным набором хромосом:

~гаплоиды
~полиплоиды
=автополиплоиды
~аллополиплоиды

::093:: Обычно отдаленные гибриды бесплодны или частично плодовиты в связи с нарушениями в мейозе:

~гаплоиды
~амфидиплоиды
~автополиплоиды
=аллополиплоиды

::094:: Объединение разных геномов в одном организме часто вызывает увеличение мощности организма. Как это называется?

~амфидиплоидия
=гетерозис
~парность гомологичных хромосом
~гибриды

::095:: Наиболее распространенный тип определения пола, которое происходит в момент слияния гамет, т.е. в процессе оплодотворения:

~программный
~эпигамный
=сингамный
~сигнальный

::096:: Кто впервые высказал предположение, что разный пол определяется различиями половых клеток?

~Генкинг
=Мендель
~Барр
~Клайнфельтер

::097:: Кто высказал, теорию генного баланса, по которой развитие вторичных половых признаков зависит от баланса генов, контролирующих их развитие?

=Бриджес
~Гольдшмидт
~Барр
~Клайнфельтер

::098::Кому принадлежит физиологическая теория определения пола?

- ~Бриджес
- =Гольдшмидт
- ~Барр
- ~Клайнфельтер

::099::Организмы, представляющие собой мозаику из мужских и женских половых признаков:

- ~гомогаметный пол
- ~гомозигота
- ~гибрид
- =гинандроморф

::100::Как называются клетки, которые дифференцируются и специализируются на ранних стадиях эмбриогенеза?

- ~ «бессмертные»
- ~лабильные
- ~стабильные
- =многолетние

Категория: Гистология

::001::Какой толщины должны быть препараты при исследовании методом световой микроскопии, мкм?

- =1 – 50
- ~10 – 80
- ~50 – 100
- ~100 – 120

::002::Какой толщины должны быть препараты при исследовании методом электронной микроскопии, нм?

- ~5 – 15
- =20 – 50
- ~50 – 100
- ~100 – 120

::003::Совокупность клеточных форм различной степени зрелости одного гистогенетического ряда:

- ~стволовая клетка
- =дифферон
- ~полустволовые клетки
- ~межклеточное вещество

::004::Система морфофункционально-действующих клеточных дифферонов:

- ~эктодерма
- =ткань
- ~энтодерма
- ~базальная мембрана

::005::Процесс, заключающийся в предотвращении разложения препарата:

- =фиксация
- ~замораживание
- ~окрашивание
- ~фракционирование

::006::Как называются структуры, хорошо окрашивающиеся основными красками?

- ~оксифильными
- =базофильными
- ~нейтрофильными
- ~гетерофильными

::007::Как называется метод, позволяющий оценить сухую массу и концентрацию плотных веществ в живой и фиксированной клетке?

- ~дифференциального центрифугирования
- =интерферометрия
- ~цитоспектрофлуориметрия
- ~цитоспектрофотометрия

::008::Сложный процесс, сопровождающийся направленным перемещением и дифференцировкой клеток, в результате чего образуются зародышевые листки:

- ~эпиволия
- ~дифференцировка
- ~инвагинация
- =гастрюляция

::009::Как называется процесс морфологической, химической и функциональной специализации, определяемой детерминированностью клеток?

- ~эпиволия
- =дифференцировка
- ~инвагинация
- ~гастрюляция

::010::Результат полного равномерного или неравномерного дробления первично изолецитальных и умеренно телolecитальных яйцеклеток:

- =целобластула
- ~бластула
- ~дискобластула
- ~бластоциста

::011::Процесс, в течение которого клетки приобретают характерные для каждой ткани специфические структуры и соответствующие физиологические и химические свойства:

- ~тканевая дифференцировка
- ~химическая дифференцировка
- =гистогенез
- ~эмбриогенез

::012::Проявление основных различий в процессе обмена веществ в развивающихся тканях и взаимного обратного влияния на клетки продуктов метаболизма:

- ~тканевая дифференцировка
- ~зачатковая дифференцировка
- ~бластомерная дифференцировка
- =химическая дифференцировка

::013::Кто предложил теорию «параллельных рядов тканевой эволюции»?

- ~Хлопин
- =Заварзин
- ~Келликер
- ~Лейдиг

::014::Кто на примере эпителиев, сосудистого эндотелия и других тканевых элементов предложил генетическую систему классификации тканей?

- =Хлопин
- ~Заварзин
- ~Келликер
- ~Лейдиг

::015::Какие ткани характеризуются наличием большого количества волокнистого и аморфного межклеточного вещества, располагающегося между клетками?

- ~эпителиальные ткани
- =соединительные ткани
- ~мышечные ткани
- ~нервные ткани

::016::Обладание закрепленными свойствами или качествами, которые в нормальном организме проявляются всегда одними и теми же морфофункциональными реакциями:

- ~адаптация
- ~дифференцировка
- ~регенерация
- =детерминирование

::017::Тип эпителия имеет мезодермальное происхождение, по строению он однослойный, плоский или призматический, выполняет главным образом барьерную или экскреторную функции:

- ~эпидермальный
- ~энтеродермальный
- =целонефродермальный
- ~эпендимоглиальный

::018::Какой тип эпителия образуется из эктодермы, имеет многослойное или многорядное строение и приспособлен к выполнению защитной функции?

- =эпидермальный
- ~энтеродермальный

~целонефродермальный

~эпендимоглиальный

::019::Как называется слой, состоящий из эпителиоцитов цилиндрической формы, располагающихся на базальной пластинке?

=базальный

~шиповатый

~остистый

~плоский

::020::Как называется слой, образованный плоскими клетками, цитоплазма которых содержит сильно преломляющий свет элеидин?

~базальный

~шиповатый

=блестящий

~роговой

::021::Как называется слой, состоящий из уплощенных клеток, в цитоплазме которых содержатся зернышки кератогиалина?

~базальный

=зернистый

~роговой

~шиповатый

::022::На какой фазе секреции синтезируемый секрет по эндоплазматической сети перемещается в зону пластинчатого комплекса, где постепенно накапливается и оформляется в виде гранул?

~первая фаза секреции

=вторая фаза секреции

~третья фаза секреции

~четвертая фаза секреции

::023::Сколько в среднем литров крови содержится в теле человека с массой 70 кг?

~4 – 5

=5 – 5,5

~5,5 – 7

~7 – 9

::024::Какой слой ткани не относится однослойному эпителию?

~однорядный

=ороговевающий

~кубический

~призматический

::025::Какая продолжительность жизни эритроцитов?

~10 дней

~50 дней

=120 дней

~150 дней

::026:: Структуры, представляющие собой безъядерные клетки, являющиеся высокодифференцированными и не способными к делению:

~лейкоциты

~гранулоциты

=эритроциты

~микрофаги

::027:: Специфические вещества, подавляющие синтез ДНК в клетках гранулоцитарного ряда и оказывающие регулирующее действие на процессы пролиферации и дифференцировки лейкоцитов?

~половой хроматин

~микрофаги

=кейлоны

~эозинофилы

::028:: Для каких клеток характерно наличие интенсивно окрашенного ядра округлой или бобовидной формы и относительно небольшого ободка базофильной цитоплазмы?

=лимфоциты

~лейкоциты

~гранулоциты

~эритроциты

::029:: В какой ткани происходит образование эритроцитов, гранулоцитов, тромбоцитов, агранулоцитов?

=миелоидная

~лимфоидная

~ретикулярная

~мышечная

::030:: Какой тип ретикулярных клеток обеспечивает процессы фагоцитоза, а также разрушение погибающих клеток крови?

~малодифференцированные

~фибробластоподобные

=макрофагические

~фаголизосомные

::031:: Мелкие округлые клетки, отличаются тем, что их полностью гомогенная цитоплазма имеет резко выраженную базофилию, связанную с накоплением в ней РНК:

=базофильные эритробласты

~полихроматофильные эритробласты

~оксифильные эритробласты

~ретикулоцит

::032:: У взрослого организма потребность в эритроцитах обычно обеспечивается за счет усиленного размножения полихроматофильных эритробластов. Какое название носит этот процесс?

- ~гетеропластический гемопоэз
- =гомопластический гемопоэз
- ~гранулоцитопоэз
- ~тромбоцитопоэз

::033:: Данные клетки содержат светлые или овальные ядра, слабобазофильную цитоплазму, хорошо развитую цитоплазматическую сеть гранулярного типа, а также пластинчатый комплекс в виде цистерн и пузырьков распределен по всей клетке:

- ~малодифференцированные фибробласты
- =дифференцированные фибробласты
- ~миофибробласты
- ~фиброкласты

::034:: Как называются клетки, которые имеют веретеновидную форму с крыловидными отростками, содержат небольшое число органелл, вакуоли, липидные включения и гликоген?

- ~фибробласты
- ~фиброкласты
- ~миофибробласты
- =фиброциты

::035:: Как называются малодифференцированные клетки, сопровождающие кровеносные сосуды, имеющие уплощенную или веретенообразную форму со слабо базофильной цитоплазмой, овальным ядром и слабо развитыми органеллами?

- ~липоциты
- ~пигментные клетки
- ~лаброциты
- =адвентициальные клетки

::036:: Разновидность фиброзных мембран, встречающихся в оболочках некоторых органов (нерв, инкапсулированные нервные окончания, стенка извитых семенных канальцев и др.):

- ~плотная неоформленная соединительная ткань
- ~плотная оформленная соединительная ткань
- =пластинчатая соединительная ткань
- ~рыхлая волокнистая соединительная ткань

::037:: Дефинитивные, окончательные образования, содержащие коллаген III типа, представляющие собой начальную фазу образования волокон:

- ~собственно ретикулярные волокна
- =преколлагеновые волокна
- ~аргиروفильные волокна
- ~выйная связка

::038::В какой хрящевой ткани молодые и дифференцированные хондроциты располагаются в капсулах поодиночке или образуют изогенные группы?

- ~волоконнистая хрящевая ткань
- ~гиалиновая хрящевая ткань
- ~межклеточное вещество хряща
- =эластическая хрящевая ткань

::039::Как называются клетки, создающие костную ткань?

- ~остеоциты
- =остеобласты
- ~остеокласты
- ~первичные остеоны

::040::Как называется очень тонкая и нежная оболочка, выстилающая кость со стороны костного мозга?

- ~надкостница
- =эндост
- ~периост
- ~остеокласты

::041::Соединения с помощью плотной волокнистой соединительной ткани, пучки которой в виде прободающих волокон внедряются на месте соприкосновения их поверхностей в костную ткань:

- =синдесмозы
- ~синхондрозы
- ~синостозы
- ~диартрозы

::042::Как называется аппарат, состоящий из ядер и саркоплазмы с типичными для мышечного волокна органеллами, пластинчатым комплексом и слабо развитой эндоплазматической сетью?

- ~сократительный аппарат
- =трофический аппарат
- ~опорный аппарат
- ~нервный аппарат

::043::Протофибриллы содержат мышечные белки:

- =миозин
- ~билирубин
- ~глобулин
- ~альбумин

::044::Как называется аппарат, состоящий из миофибрилл, которые располагаются вдоль оси волокна?

- ~трофический аппарат мышечного волокна
- =сократительный аппарат мышечного волокна
- ~специфический мембранный аппарат

~нервный аппарат

::045::Как называются клетки жировой ткани?

- ~гистиоциты
- ~тучные клетки
- =липоциты
- ~ретикулициты

::046::Фасция, которая внедряется вглубь мышцы, формируя оболочки вокруг крупных пучков мышечных волокон:

- ~эндомизий
- ~эпимизий
- =перимизий
- ~сарколемма

::047::Как называется соединительная ткань, которая образует плотную оболочку вокруг мышцы?

- ~эндомизий
- =эпимизий
- ~перимизий
- ~сарколемма

::048::Как называются нервные клетки, имеющие три и более отростков?

- =мультиполярные
- ~униполярные
- ~псевдоуниполярные
- ~биполярные

::049::Где в цитоплазме нервных клеток базофильное вещество локализуется в виде глыбок и зерен различных размеров и формы?

- =перикарионы
- ~аксонные холмики
- ~нейриты
- ~дендриты

::050::Что в нервных клетках при световой микроскопии выглядит как скопление различных по форме колечек, извитых нитей, зернышек, распределенных в средней зоне перикариона клетки?

- ~клеточный центр
- =комплекс Гольджи
- ~базофильное вещество
- ~аксон

::051::Что выполняет в нервной ткани опорную, разграничительную, трофическую, секреторную и защитную функции?

- =нероглия

- ~нейрофибриллы
- ~олигодендроглиоциты
- ~эпендимоциты

::052:: Терминальные ветви первого нейрона вступают в синаптическую связь с дендритом второго:

- ~аксосоматические синапсы
- =аксодендрические синапсы
- ~аксоаксональные синапсы
- ~холинергические синапсы

::053:: В каком синапсе находятся мелкие, прозрачные синаптические пузырьки, и одновременно с этим несколько крупных, электронно-плотных пузырьков?

- ~аксосоматические синапсы
- ~аксодендрические синапсы
- ~аксоаксональные синапсы
- =холинергические синапсы

::054:: Образуются при плотном прилегании плазмолемм двух нейроцитов, преимущественно их дендритов и перикарионов:

- ~аксосоматические синапсы
- ~аксодендрические синапсы
- ~синаптические пузырьки
- =электротонические синапсы

::055:: Представляет собой волокнистую соединительную ткань, богатую фибробластами, макрофагами и жировыми клетками:

- ~нервы
- ~эндоневрий
- ~периневрий
- =эпиневирий

::056:: Отростки каких клеток заканчиваются синапсами в пределах серого вещества спинного мозга?

- ~ядра
- ~корешковые клетки
- ~внутренние клетки
- =пучковые клетки

::057:: Какая структура состоит из пучковых клеток, аксоны которых образуют вентральный спинальный и спиноталамический пути?

- ~губчатый слой
- ~желатинозное вещество
- =собственное ядро заднего рога
- ~дорсальное ядро, или ядро Кларка

::058:: Какой слой характеризуется широкоплетистым глиальным остовом, в котором содержится большое количество мелких пучковых клеток?

- =губчатый слой
- ~желатинозное вещество
- ~задние рога
- ~дорсальное ядро, или ядро Кларка

::059:: Постганглионарные волокна нейронов интрамуральных сплетений образуют терминальное сплетение, тонкие стволы которого содержат несколько варикозно расширенных аксонов:

- =варикозные расширения
- ~межварикозные участки
- ~синаптические пузырьки
- ~адренергические пузырьки

::060:: Какая оболочка мозга состоит из нежной РВНСТ, имеет большое количество кровеносных сосудов, многочисленные нервные волокна?

- =мягкая мозговая оболочка
- ~паутинная оболочка
- ~твердая мозговая оболочка
- ~нейтральная мозговая оболочка

::061:: В какой части анализатора, в которой происходит рецепция, или восприятие?

- =периферическая
- ~промежуточная
- ~центральная
- ~боковая

::062:: Как называется слой в роговице, который имеет фибриллярное строение, толщина от 6 до 9 мкм, обнаруживаются войлокообразные переплетающиеся тонкие коллагеновые фибриллы?

- ~передний эпителий роговицы
- ~базальная мембрана
- =передняя пограничная мембрана
- ~собственное вещество роговицы

::063:: Этот слой роговицы выглядит бесструктурным, в нем обнаруживаются коллагеновые фибриллы, которые расположены в двух плоскостях и образуют своеобразные шестиугольные узелки:

- ~передний эпителий роговицы
- ~базальная мембрана
- =задняя пограничная пластинка
- ~плоский эпителий задней поверхности

::064:: Как называется сосудистая оболочка, осуществляющая питание сетчатки?

- ~надсосудистая пластинка
- =сосудистая пластинка
- ~хориокапиллярная пластинка
- ~базальная пластинка

::065:: Где находится поперечнополосатая скелетная мышечная ткань?

- ~сердце
- ~желудок
- =мышцы ног
- ~сосуды

::066:: Как называется очень тонкая полоска, располагающаяся между сосудистой оболочкой и пигментным слоем сетчатки?

- ~надсосудистая пластинка
- ~сосудистая пластинка
- ~хориокапиллярная пластинка
- =базальная пластинка

::067:: Слой радужной оболочки состоит из многочисленных сосудов, пространство между которыми заполнено рыхлой волокнистой соединительной тканью и хроматофорами:

- ~передний эпителий
- ~наружный пограничный слой
- =сосудистый слой
- ~внутренний пограничный слой

::068:: Как называется слой радужной оболочки, который является продолжением двухслойного эпителия, покрывающего цилиарное тело и цилиарные отростки?

- ~передний эпителий
- ~наружный пограничный слой
- ~сосудистый слой
- =пигментный слой

::069:: Как называется слой сетчатки, в котором клетки располагаются между отростками пигментного эпителия сетчатки и содержат родопсин?

- =слой палочек
- ~слой колбочек
- ~наружный ядерный слой
- ~наружный сетчатый слой

::070:: Как называется слой сетчатки, в котором располагаются ассоциативные нейроны трех типов – горизонтальные, биполярные и амакринные нервные клетки?

- =внутренний ядерный слой
- ~внутренний сетчатый слой
- ~ганглиозный слой
- ~слой нервных волокон

::071:: Как называются клетки, соединяющие зрительные клетки палочек и колбочек с ганглиозными клетками сетчатки?

- ~горизонтальные нервные клетки
- =биполярные нервные клетки
- ~амакринные клетки
- ~ганглиозные клетки

::072::Как называются клетки, которые располагаются в обонятельной части слизистой оболочки в виде многорядного эпителиального пласта и отделяют друг от друга обонятельные клетки?

- ~рецепторные клетки
- ~обонятельные клетки
- =опорные клетки
- ~базальные клетки

::073::Какая структура имеет на медиальной стенке два отверстия или «окна»?

- ~ушная раковина
- ~барабанная перепонка
- =барабанная полость
- ~слуховая трубка

::074::Как называется место восприятия земного притяжения, гравитации, вибрационных колебаний, линейных ускорений, связанных с изменением тонуса мышц, определяющих положение тела?

- ~опорные клетки
- =макула утрикулюса
- ~волосковые сенсорные клетки
- ~улитковый канал перепончатого лабиринта

::075::Оболочка смешанного типа состоит из примерно равного количества гладких мышечных клеток, спирально ориентированных эластических волокон и окончатых эластических мембран:

- ~средняя оболочка аорты
- ~наружная оболочка аорты
- =средняя оболочка артерий
- ~наружная оболочка артерий

::076::По выражению какого ученого артериолы в функциональном отношении являются «кранами сосудистой системы», которые регулируют приток крови к органам?

- ~Дейтерс
- =Сеченов
- ~Гайдуков
- ~Боголепов

::077::Какие клетки вместе с аморфным веществом соединительной ткани, в котором находятся тонкие преколлагеновые волокна, составляют рудимент наружной оболочки сосудов?

- ~эндотелиальные клетки
- ~перициты
- =адвентициальные клетки
- ~венулы

::078::Как называются соединения сосудов, несущие артериальную и венозную кровь, в обход капиллярного русла, которые имеют клетки, похожие на эпителиальные?

- ~истинные артериоловеноулярные анастомозы
- ~атипичные артериоловеноулярные соустья
- ~сложные анастомозы эпителиоидного типа
- =простые анастомозы эпителиоидного типа

::079:: Для каких сосудов характерно выраженное развитие пучков гладкомышечной ткани во всех трех их оболочках?

- =вены с сильным развитием мышечных элементов
- ~вены среднего калибра со средним развитием мышечных элементов
- ~вены со слабым развитием мышечных элементов
- ~вены мелкого и среднего калибра со слабым развитием мышечных элементов

::080:: Внутренняя оболочка какого сосуда состоит из эндотелия и подэндотелиального слоя, образованного РВНСТ, в которой продольно залегают пучки гладких мышечных клеток?

- ~верхняя полая вена
- ~нижняя полая вена
- ~плечевая вена
- =бедренная вена

::081:: Висцеральные листки мезодермы, прилежащие к мезенхимным трубкам, получили название:

- ~эндокард
- =миоэпикардальные пластинки
- ~миокард
- ~эпикард

::082:: Представляет собой перерожденную ретикулярную ткань, клетки которой содержат жировые включения:

- =желтый костный мозг
- ~красный костный мозг
- ~костно-мозговой канал
- ~остеобластический костный мозг

::083:: С образованием какой структуры во внутриутробном развитии разрастающиеся лимфатические щели сливаются в области закладки будущего узла?

- ~трабеклулы
- ~промежуточные синусы
- =краевой синус
- ~ретикулярные волокна

::084:: Какие структуры представляют собой утолщения эктодермы по бокам нервной трубки на головном конце зародыша?

- =нейрогенные плакоды
- ~нервные гребни
- ~нервная трубка
- ~микроглия

::085::Что развивается из головной части нервной трубки?

- =органы чувств
- ~спинной мозг
- ~периферические нервные узлы
- ~плащевой слой

::086::Какие клетки можно выделить среди мультиполярных клеток спинного мозга?

- =корешковые клетки
- ~губчатый слой
- ~ядро Кларка
- ~вставочные нейроны

::087::Какие аксоны отходят от основания грушевидных нейронов, проходящие через зернистый слой в белое вещество и заканчивающиеся на нейронах ядер мозжечка?

- ~афферентные
- =эфферентные
- ~моховидные
- ~звездчатые

::088::Сколько слоев нервных клеток находится в коре головного мозга?

- ~три
- ~четыре
- ~пять
- =шесть

::089:: Какими клетками представлена пигментная ткань?

- ~гистиоциты
- =меланоциты
- ~ретикулоциты
- ~липоциты

::090::Какие ткани не относятся к собственно соединительной ткани?

- ~рыхлая соединительная ткань
- ~пигментная ткань
- ~ретикулярная ткань
- =костная ткань

::091::Из скольких слоев состоит радужка?

- ~три
- ~четыре
- =пять
- ~шесть

::092::На сколько типов подразделяются капилляры по структурно-функциональным особенностям?

- =три
- ~четыре
- ~пять
- ~шесть

::093::Общая масса красного костного мозга, кг:

- ~2,0 – 3,0
- =3,0 – 3,5
- ~3,5 – 4,0
- ~5,0 – 6,0

::094::Структура, образованная в основном клетками нейроглии, которые называются питуицитами:

- ~гипофиз
- ~передняя доля гипофиза
- ~средняя доля гипофиза
- =задняя доля гипофиза

::095::Верхний мозговой придаток, или шишковидное тело:

- ~гипофиз
- ~гипоталамус
- ~селезенка
- =эпифиз

::096::Какой гормон вырабатывается в клубочковой зоне надпочечников?

- ~кортикостерон
- ~кортизон
- =альдостерон
- ~андрогенстендион

::097::К какому типу тканей относится дентин?

- ~хрящевая
- =костная
- ~соединительная
- ~плотная оформленная соединительная

::098::Какая часть зуба наиболее твердая?

- =эмаль
- ~дентин
- ~цемент
- ~пульпа

::099::Какая функция желудка обеспечивает накопление, перемешивание пищи с желудочным соком и продвижение ее в кишечник?

- ~секреторная
- ~всасывательная
- =депонирующая

~эксреторная

::100::Какая функция тонкой кишки обеспечивает выделение кишечного сока?

~переваривающая

=секреторная

~всасывательная

~эндокринная

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

Учреждение образования
«Гомельский государственный университет имени Франциска Скорины»

УТВЕРЖДАЮ

Проректор по учебной работе
УО «ГГУ им. Ф. Скорины»

_____ И.В. Семченко
(подпись)

_____ /р.
(дата утверждения)
Регистрационный № УД- _____

ЦИТОЛОГИЯ И ГИСТОЛОГИЯ

Учебная программа для специальности
1-31 01 01-02 Биология
(научно-педагогическая деятельность)

ФАКУЛЬТЕТ БИОЛОГИЧЕСКИЙ

КАФЕДРА ЗООЛОГИИ, ФИЗИОЛОГИИ И ГЕНЕТИКИ

КУРС (КУРСЫ) 1/1,2

Семестр (семестры) 2/2,3

ЛЕКЦИИ 50/12 ЧАСОВ

ЭКЗАМЕН 2/3 СЕМЕСТР

Практические
занятия нет

Зачет нет

Лабораторные
занятия 28/8 часов

Курсовой проект (работа) нет

ВСЕГО АУДИТОРНЫХ

часов по дисциплине 78/20 часов

**ВСЕГО ЧАСОВ
ВЫСШЕГО**

по дисциплине 200 часов

ФОРМА ПОЛУЧЕНИЯ

образования дневная/заочная

Составил Д.Н. Дроздов к.б.н., доцент

2014

Учебная программа составлена на основе типовой учебной программы для высших учебных заведений по специальности 1-31 01 01 Биология, утвержденной 28 декабря 2011 г., регистрационный номер ТД- G. 388/тип.

Рассмотрена и рекомендована к утверждению в качестве рабочего варианта на заседании кафедры зоологии, физиологии и генетики

_____ 2014г., протокол №
Заведующий кафедрой

_____ Г.Г. Гончаренко

Одобрена и рекомендована к утверждению
Методическим советом биологического факультета

_____ 2014г., протокол №

ПРЕДСЕДАТЕЛЬ

_____ Н.Г. Галиновский

ПОЯСНИТЕЛЬНАЯ ЗАПИСКА

Цитология и гистология представляет собой одну из ведущих биологических дисциплин, которая дает фундаментальные знания специалисту-биологу и формирует его научное мировоззрение. Задачи цитологии и гистологии – изучение закономерностей строения, функционирования, воспроизведения и гибели клеток, а также закономерностей развития, строения, функционирования и эволюции тканей живых организмов.

Современная цитология и гистология тесно связана с молекулярной биологией, генетикой, биохимией, физиологией и другими биологическими науками, так как именно на клеточном уровне реализуются основные процессы обмена веществ, энергии и информации. Это тем более важно иметь в виду в эпоху молекулярной биологии, поскольку роль молекулярно-генетических процессов можно в полной мере оценить только с учетом структурно-функциональной организации клеток и тканей.

В результате изучения дисциплины обучаемый должен:

знать:

- структурно-функциональную организацию клеток животных и растений;
- клеточный цикл и его регуляцию, механизмы деления клеток (митоза и мейоза) и их генетически детерминированной гибели;
- принципы дифференцировки клеток как процесса их функциональной специализации в многоклеточном организме;
- классификацию и свойства основных тканей животных и человека, закономерности их гистогенеза и регенерации;

уметь:

- настраивать световой микроскоп и работать на нем;
- изготавливать препараты растительных и животных клеток и проводить их цитологическое исследование;
- идентифицировать гистологические препараты и делать описание основных типов тканей человека и позвоночных животных.

владеть:

- методами световой микроскопии клеток и тканей животного организма.

Предмет «Цитология и гистология» связан с другими биологическими дисциплинами – «Анатомия человека», «Физиология человека и животных», «Основы иммунологии», «Биохимия», представляющими различные аспекты в изучении целостной системы организма человека и животных.

Изучение данной дисциплины предусмотрено студентами 1 курса биологического и 1 курса заочного факультета по специальности 1-31 01 01-02 «Биология (научно-педагогическая деятельность)».

Общее количество часов – 200;

- аудиторное количество часов для дневной формы обучения – 78, из них: лекции – 46, лабораторные занятия – 28, контролируемая самостоятельная работа – 4. Форма отчетности – экзамен в 2 семестре;

– аудиторное количество часов для заочной формы обучения – 20, из них: лекции – 12, лабораторные занятия – 8. Форма отчетности – экзамен в 3 семестре.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф.СКОРИНЫ

СОДЕРЖАНИЕ УЧЕБНОГО МАТЕРИАЛА

I. ВВЕДЕНИЕ

Цитология и гистология, их цели и задачи, место среди других биологических наук. Возникновение и развитие цитологии и гистологии. Изобретение микроскопа и ранние микроскопические исследования живых организмов (работы Р. Гука, М. Мальпиги, Н. Грю, А. Левенгука и др.).

Создание клеточной теории (Т. Шванн, М. Шлейден, Я. Пуркинье, Р. Вирхов). Основные положения клеточной теории. Достижения цитологии и гистологии в XIX и XX веках. Развитие цитологии и гистологии в России (А. Шумлянский, К. Бэр, И. Чистяков, И. Мечников, А. Максимов, А. Заварзин, Н. Хлопин и др.) и Беларуси (С. Миленков, А. Леонтьук и др.).

Микроскопия как основной метод цитологии и гистологии. Принцип работы и устройство светового микроскопа, формула Э. Аббэ. Методы темного поля, фазового контраста, дифференциально-интерференционного контраста по Номарскому (DIC). Поляризационная, флуоресцентная и конфокальная микроскопия. Электронная и атомно-силовая микроскопия. Методы количественного исследования клеток и тканей (морфометрия, цитофотометрия, цитофлуорометрия, проточная цитометрия).

Культуры клеток и тканей, микрохирургия. Способы витального микроскопического исследования клеток. Принципы фиксации и визуализации биологических микроструктур. Наиболее распространенные в цитологии и гистологии фиксаторы и красители. Методы определения в клетке нуклеиновых кислот, белков, ферментов, углеводов и липидов. Авторадиография. Иммуноцитохимия.

II. ЦИТОЛОГИЯ

Общая характеристика клетки как автономной самовоспроизводящейся системы на основе биологических мембран. Химический состав и свойства биомембран, модели их молекулярной организации. Единство строения и функционирования эукариотической клетки, ее компонентов и органоидов. Особенности структурно-функциональной организации прокариотических клеток. Вирусы как неклеточная форма жизни. Теория гиперцикла М. Эйгена.

2.1. Цитоплазма. Химический состав цитоплазмы. Одномембранные, двух-мембранные и немембранные компоненты и органоиды клетки. Гиалоплазма.

2.2. Плазматическая мембрана (плазмалемма). Особенности молекулярной организации плазмалеммы. Пассивный и активный транспорт веществ через плазмалемму. Теории клеточной проницаемости.

Молекулярные насосы. Роль плазмалеммы в процессах фагоцитоза, пиноцитоза и специфического эндоцитоза, в межклеточных контактах и коммуникациях. Дериваты плазмалеммы (гликокаликс, микроворсинки и др.).

2.3. Плазматическая сеть. Особенности ультраструктуры шероховатой и гладкой плазматической сети. Роль шероховатой плазматической сети в синтезе и транспорте секреторных белков. Воспроизводство клеточных мембран. Связь гладкой эндоплазматической сети с синтезом полисахаридов, жиров, стероидов, дезактивацией продуктов катаболизма. Специализированные типы клеток с развитой шероховатой и гладкой плазматической сетью (плазматические клетки, мышечные волокна, гепатоциты и др.).

2.4. Пластинчатый комплекс (аппарат Гольджи). Ультраструктура диктиосом и их функции: сегрегация, модификация и накопление белков, синтез углеводов. Роль пластинчатого комплекса в секреции. Пластинчатый комплекс диффузного и сетчатого типа в специализированных клетках.

2.5. Лизосомы. Химический состав и ультраструктура лизосом. Первичные и вторичные лизосомы, остаточные тельца, аутофагосомы. Роль лизосом в фагоцитозе и некрозе клеток. Лизосомальный цикл. Связь лизосом с комплексом Гольджи. Специализированные типы клеток с развитым лизосомальным аппаратом.

2.6. Эндосомы. Фагосомы, пиносомы и опушенные везикулы, их роль в эндоцитозе. Взаимодействие фагосом с лизосомами, фаголизосомы. Ультраструктура опушенных везикул, белок клатрин. Роль опушенных везикул в рециклизации рецепторов и мембранного материала клетки. Эндоцитоз в эндотелии сосудов.

2.7. Секреторные везикулы и гранулы. Экзоцитоз. Участие плазматической сети, пластинчатого комплекса и опушенных везикул в формировании секреторных везикул и гранул. Экзоцитоз в бокаловидных клетках кишечника и клетках аденогипофиза.

2.8. Пероксисомы (глиоксисомы) клеток животных и растений. Особенности ультраструктуры и воспроизведения пероксисом, роль в метаболизме перекиси водорода, пуринов и других веществ.

2.9. Митохондрии. Размеры, форма и ультраструктура митохондрий. Свойства наружной и внутренней митохондриальных мембран, кристы, матрикс. Окислительное фосфорилирование. Грибовидные тельца. Хемосмотическая теория П. Митчела. Особенности генома и белоксинтезирующей системы митохондрий. Размножение митохондрий. Гипотезы происхождения митохондрий.

2.10. Пластиды. Онтогенез и структурно-функциональные перестройки пластид. Структура и функции хлоропластов. Геном хлоропластов.

2.11. Цитоскелет. Микрофиламенты, микротрубочки и промежуточные филаменты как основные компоненты цитоскелета.

Химический состав и ультраструктура микрофиламентов. Актин и ассоциированные с ним белки. Молекулярные механизмы сокращения

актино-миозиновых комплексов. Специализированные структуры на основе микрофиламентов (микроворсинки эпителия и миофибриллы мышечных тканей).

Химический состав и ультраструктура микротрубочек. Тубулины и ассоциированные с ними белки. Клеточный центр, ультраструктура материнской и дочерней центриоли. Удвоение центриолей в клеточном цикле. Ахроматиновое веретено. Реснички и жгутики.

Особенности химического состава и супрамолекулярной структуры промежуточных филаментов. Классификация белков промежуточных филаментов. Роль промежуточных филаментов в поддержании размеров и формы клеток и внутриклеточных структур. Кератиновые волокна эпителиальных клеток.

Микротрабекулярная сеть.

2.12. **Рибосомы.** Химический состав и ультраструктура малой и большой субъединиц эукариотических рибосом. Белоксинтезирующая система. Центры связывания и катализа рибосомы. Особенности эукариотической иРНК, стартовый и терминирующие кодоны. Этапы биосинтеза белка – инициация, элонгация, терминация. Стадии элонгации полипептидной цепи – связывание, транспептидация, транслокация. Регулирующие трансляцию белки.

2.13. **Клеточное ядро.** Роль ядра в хранении, редупликации и транскрипции генов. Морфология, химический состав и архитектура клеточного ядра. Кариолимфа.

Ультраструктура нуклеолеммы. Различия химического состава и свойств наружной и внутренней мембран нуклеолеммы. Ламина. Поровые комплексы и их функции.

Химический состав и строение ядерного матрикса. Роль ядерного матрикса в поддержании размеров и формы ядра.

Хроматин как сложный комплекс нуклеиновых кислот и белков. Генетическая гетерогенность ДНК: уникальные и повторяющиеся последовательности нуклеотидов. Гистоны и негистоновые белки хроматина. Эухроматин и гетерохроматин. Уровни организации хроматина: нуклеосомы, нуклеомеры, фибриллы 30 нм, петлевые домены, хромомеры, хромономеры, хроматиды, хромосомы, хромосомные территории. Конфигурация Рабля.

Химический состав и функции ядрышка. Компоненты активного ядрышка: ядрышковый организатор (фибрилярный центр), плотный фибриллярный компонент, гранулярный компонент, околядрышковый гетерохроматин, белковый матрикс. Транскрипция и процессинг рибосомальной РНК.

Тельца Кахаля. Перихроматиновые и интерхроматиновые фибриллы и гранулы.

2.14. **Включения.** Экзогенные включения металлов и красителей. Эндогенные включения гликогена, липидов и пигментов (меланина, липофусцина и др.).

2.15. **Особенности организации растительной клетки.** Клеточная

стенка. Центральная вакуоль, сферосомы. Пластиды. Включения в клетках растений. Плазмодесмы.

2.16. Размножение и гибель клеток. Генетический контроль размножения соматических клеток (число Хейфлика). Модель клеточного цикла Говарда и Пелка. Пресинтетический, синтетический и постсинтетический периоды. Репликация ДНК и репликон.

Генетическая регуляция клеточного цикла. Митоз как основной способ размножения соматических клеток. Фазы митоза (профаза, метафаза, анафаза, телофаза). Мофрология митотических хромосом. Цитотомия (цитокинез). Пролиферативный пул. Генетическая и эпигенетическая регуляция клеточного цикла (циклины, факторы роста, митогены и др.). Эндомитоз и полиплоидия. Политения и политенные хромосомы. Амитоз.

Апоптоз как физиологическая гибель клеток. Морфологические признаки апоптоза (кариорексис, пикноз и др.). Молекулярные механизмы апоптоза (индукторы, каспазы, фрагментация ДНК). Отличия апоптоза от некроза.

2.17. Мейоз как способ деления клеток зародышевого пути при половом размножении организмов. Типы мейоза: зиготный, гаметный и спорный (промежуточный). Редукционное деление. Поведение хромосом в профазе I мейоза и ее стадии: лептотена, зиготена, пахитена, диплотена, диакинез. Конъюгация гомологичных хромосом (синапсис). Синаптонемальный комплекс, бивалент. Кроссинговер и рекомбинационные узелки. Хромосомы типа "ламповых щеток". Эквационное деление. Биологическое значение мейоза.

2.18. Дифференцировка клеток. Стволовые клетки эмбриона и взрослого организма. Полипотентность стволовых клеток и механизмы их коммитирования. Дифференциальная активность генов как основа функциональной специализации клеток. Понятие о диффероне – дифференцирующемся клеточном клоне, происходящем из стволовой клетки.

III. ГИСТОЛОГИЯ

Определение понятия "ткань". Принципы классификации тканей на основе их строения, функций, онтогенеза, степени обновления и эволюционного происхождения.

3.1. Эпителиальные ткани. Общая характеристика эпителиальных тканей. Морфологическая, физиологическая и гистогенетическая классификация эпителиев. Межклеточные контакты. Диффероны эпителия тонкого и толстого кишечника и эпидермиса кожи. Гистогенез, физиологическая и репаративная регенерация эпителиев. Железистый эпителий. Цитофизиология секреторной клетки. Типы секреции. Особенности гистоструктуры желез внутренней и внешней секреции. Морфологическая классификация желез внешней секреции. Гистофизиология молочной, поджелудочной и щитовидной желез.

3.2. Ткани внутренней среды. Общая характеристика, классификация и

функции.

Кровь и лимфа. Кровь как ткань. Химический состав плазмы и сыворотки крови. Классификация форменных элементов крови. Морфофизиологическая характеристика клеток крови. Формула крови и ее изменения при физиологических и патологических состояниях организма. Клеточный состав лимфы.

Стволовая кроветворная клетка и кроветворный дифферон. Эритропоэз, гранулоцитопоэз, тромбоцитопоэз и моноцитопоэз. Закономерности дифференцировки Т- и В-лимфоцитов. Иммунная система. Эмбриональный гистогенез крови.

Рыхлая соединительная ткань. Морфология и функции клеток рыхлой соединительной ткани. Химический состав и физические свойства коллагеновых эластических и ретикулярных волокон. Химический состав и свойства аморфного вещества. Формирование волокон и межклеточного вещества фибробластами.

Мезенхима как эмбриональная соединительная ткань. Гистогенез соединительной ткани, ее физиологическая и репаративная регенерация.

Взаимодействие соединительной ткани и крови в процессе воспалительной реакции.

Плотная соединительная ткань. Особенности строения и функции дермы, сухожилий, связок, фасций, апоневрозов. Их строение и функции.

Хрящевая ткань. Типы хрящевой ткани. Гиалиновый хрящ как орган. Строение и функции надхрящницы. Хондроциты и хондробласты. Химический состав и строение межклеточного вещества хряща. Гистогенез и регенерация хрящевой ткани.

Костная ткань. Osteocytes, osteoblasts and osteoclasts. Химический состав и структура межклеточного вещества кости. Грубоволокнистая и пластинчатая костная ткань. Строение трубчатой кости в районе диафиза. Osteons. Прямой и непрямой гистогенез костной ткани. Регенерация кости. Гормональный контроль минерализации и возрастные изменения костной ткани.

3.3. **Мышечные ткани.** Общая характеристика мышечных тканей, их морфофункциональная и гистогенетическая классификации.

Поперечно-полосатая мышечная ткань. Ультраструктура миона. Трофическая, опорная и сократительная системы миона. Миофибрилла и саркомер. Молекулярный механизм мышечного сокращения. Красные и белые мионы. Гистогенез и регенерация поперечно-полосатой мускулатуры.

Сердечная мышечная ткань. Строение миокарда. Ультраструктура рабочих, проводящих и секреторных кардиомиоцитов. Водитель ритма и проводящая система. Гистогенез и регенерация миокарда.

Гладкая мышечная ткань. Строение и функции гладкомышечной клетки. Локализация гладкой мышечной ткани в организме. Гистогенез и регенерация гладкой мышечной ткани.

3.4. **Нервная ткань.** Общая характеристика нервной ткани. Клеточный состав нервной ткани. Нейронная теория строения нервной системы.

Морфология нейрона, аксон и дендриты. Классификации нейронов по числу отростков и месту в рефлекторной дуге. Ультраструктура нейрона: тигроидное вещество, нейрофибриллы, сетчатый аппарат (комплекс Гольджи), особенности строения ядра и других органоидов. Механизм генерации нервного импульса. Восходящий и нисходящий транспорт веществ. Секреторные функции нейрона. Нейросекреторные клетки.

Классификация клеток нейроглии. Макро- и микроглия. Особенности структуры и функции эпендимоцитов, плазматических и волокнистых астроцитов, олигодендроцитов. Взаимоотношения нейроглии с нейронами.

Строение безмякотных и мякотных нервных волокон. Морфогенез миелиновой оболочки. Ультраструктура химических и электрических синапсов. Механизм синаптической передачи. Нейромедиаторы.

Микроскопическое строение эффекторных нервных окончаний (моторные бляшки).

Классификации и строение рецепторных нервных окончаний (осязательные мениски, тельца Фатера-Пачини и др.).

Гистогенез и регенерация нервной ткани.

3.5. Закономерности эволюции тканей. Первые теории эволюции тканей (теория гастреи Э. Геккеля, теория фагоцителлы И. Мечникова). Теория параллелизма в эволюции тканей А. Заварзина. Эволюция тканей с позиций теории дифферона.

Информационно-методическая часть

Перечень лабораторных работ

Ч.1 Цитология

- 1 Лабораторная работа № 1. Устройство и принцип работы светового микроскопа. Общая морфология клетки.
- 2 Лабораторная работа № 2. Гиалоплазма, клеточные включения.
- 3 Лабораторная работа № 3. Клеточная оболочка и ее дериваты.
- 4 Лабораторная работа № 4. Органоиды мембранного происхождения.
- 5 Лабораторная работа № 5. Органоиды не мембранного происхождения.
- 6 Лабораторная работа № 6. Строение ядра и его составных частей.
- 7 Лабораторная работа № 7. Жизненный цикл клетки. Репродукция прокариотических и эукариотических клеток.

Ч.2 Гистология

1. Лабораторная работа № 1. Эпителиальные ткани: покровный и выстилающий эпителий.
2. Лабораторная работа № 2. Эпителиальные ткани: железистый эпителий.
3. Лабораторная работа № 3. Собственно соединительные ткани.
4. Лабораторная работа № 4. Соединительные ткани: кровь и кроветворные ткани.
5. Лабораторная работа № 5. Соединительные ткани скелетообразующие: хрящевая, костная, ткани зуба.
6. Лабораторная работа № 6. Мышечные виды тканей: поперечно-полосатая скелетная, поперечно-полосатая сердечная, гладкая, миоэпителиальная, мионейральная.
7. Лабораторная работа № 8. Нервная ткань.

Формы контроля знаний

1. Коллоквиум по разделу «Цитология».
2. Контрольные работы.
3. Рефераты.

Темы рефератов

1. Достижения цитологии и гистологии в XX и XXI веках.
2. Закономерности эволюции тканей.

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКАЯ КАРТА
по цитологии и гистологии (дневная форма обучения)

Номер раздела, темы, занятия	Название раздела, темы, занятия; перечень изучаемых вопросов	Всего часов	Количество аудиторных часов				Материальное обеспечение занятия (наглядные, методические пособия и др.)	Литература	Формы контроля знаний
			лекции	практические (семинарские) занятия	лабораторные занятия	СУРС			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	Введение	4	2	-	-	2			
1	Цитология и гистология как наука 1 Предмет, задачи и методы цитологии и гистологии 2 Краткая история становления и развития цитологии как науки 3 Строение про- и эукариот 4 Клеточная теория	2	2	-	-	-	Плакаты, таблицы	[1, 2, 3]	
1.2	Достижения цитологии и гистологии в XX и XXI веках 1 Поляризационная, флуоресцентная и конфокальная микроскопия. 2 Электронная и атомно-силовая микроскопия 3 Методы количественного исследования клеток и тканей (морфометрия, цитофотометрия, цитофлуорометрия, проточная цитометрия). 4 Культуры клеток и тканей, микрохирургия. Способы витального микроскопического	2	-	-	-	2			Защита Рефератов

	исследования клеток								
2	Раздел 1 Цитология	36	22	-	14	-			
2.1	Биологические мембраны 1 Химический состав и модель организации биологической мембраны 2 Строение плазмалеммы 3 Активный и пассивный транспорт веществ в клетку 4 Дериваты плазмалеммы	4	2	-	2	-	Таблицы, препараты, атласы	[2, 3, 4]	Защита отчета по лаб. Работе
2.2	Цитоплазма 1 Химический состав гиалоплазмы 2 Экзогенные включения 3 Пигменты и секреты клетки	4	2	-	2	-	Таблицы, препараты	[1, 2, 3]	Защита отчета по лаб. Работе
2.3	Вакуолярная сеть 1 Строение гладкой и шероховатой ЭПР 2 Строение и функции аппарата Гольджи 3 Виды и функции лизосом 4 Вакуоли, секреторные пузырьки	4	2	-	2	-	Таблицы, препараты, атласы	[3, 4]	Защита отчета по лаб. работе
2.4	Двумембранные органоиды 1 Размеры, форма и функции митохондрий 2 Размеры, форма и функции пластид 3 Гипотезы происхождения митохондрий и пластид	4	2	-	2	-	Таблицы, препараты	[1, 2, 4]	Защита отчета по лаб. работе
2.5	<u>Цитоскелет</u> 1 Размеры, форма и функции цитоскелета 2 .Микрофиламенты, микротрубочки 3 Центриоли, клеточный центр, веретено деления	2	2	-	-	-	Атлас, таблицы	[2, 3, 4]	
2.6	Рибосомы 1 Химический состав и строение рибосомы прокариот	2	2	-	-	-	Атлас, таблицы	[1, 2]	

	2 Химический состав и строение рибосомы эукариот 3 Этапы биосинтеза белка								
2.7	Органоиды специального назначения 1 Строение базального тельца 2 Реснички и жгутики эукариот 3 Виды организации микрофибрилл	4	2	-	2	-	Таблицы, препараты	[1, 2, 3]	Защита отчета по лаб. работе
2.8	Клеточное ядро 1 Строение ядерной оболочки 2 Химический состав ядерного матрикса 3 Хроматин, уровни организации 4 Структура ядрышка	4	2	-	2	-	Атлас, таблицы, препараты	[3, 4, 6]	Защита отчета по лаб. работе
2.9	Размножение и гибель клеток 1 Митоз, характеристика фаз 2 Биологическое значение мейоза 3 Амитоз, апоптоз 4 Эндомитоз, полиплоидия, политения	4	2	-	2	-	Таблицы, препараты	[1, 2, 5]	Защита отчета по лаб. работе
2.10	Особенности организации растительной клетки 1 Строение клеточной стенки 2 Центральная вакуоль, тонопласт 3 Контакты клеток, плазмодесмы	4	2	-	-	-	Таблицы, атлас, препараты	[1, 3, 6]	Защита отчета по лаб. работе
2.11	Дифференцировка клеток 1 Стволовые клетки эмбриона 2 Стволовые клетки взрослого организма 3 Дифференциальная организация клеток	2	2	-	-	-	Таблицы, атлас	[1, 2, 6]	Коллоквиум
3	Раздел 2 Гистология	38	22	-	14	2			
3.1	Тканевые элементы 1 Тканевые элементы 2 Клетка, симпласт, синцитий 3 Строение аморфного вещества	2	2	-	-	-	Таблицы, атлас	[7, 8]	

3.2	Закономерности эволюции тканей 1 Первые теории эволюции тканей (теория гастреи Э. Геккеля, теория фагоцителлы 2 Теория параллелизма в эволюции тканей 3 Возрастные и репаративные изменения состава тканей 4 Эволюция тканей с позиций теории дифферона	2	-	-	-	2			Защита рефератов
3.3	Покровный и выстилающий эпителий 1 Классификация покровного и выстилающего эпителия 2 Строение и виды однослойного эпителия 3 Многорядный и многослойный эпителий	4	2	-	2	-	Таблицы, препараты	[2, 7, 9]	Защита отчета по лаб. работе
3.4	Железистый эпителий 1 Строение клетки железистого эпителия 2 Виды и способы хранения секрета 3 Способы выведения секрета из клеток	4	2	-	2	-	Таблицы, препараты	[1, 2, 11]	Защита отчета по лаб. работе
3.5	Железы секреции 1 Строение и классификация экзокринных желез 2 Строение и классификация эндокринных желез 3 Способы регенерации желез	2	2	-	-	-	Таблицы, атлас	[1, 2, 8]	
3.6	Собственно-соединительные ткани 1 Строение и функции рыхлой соединительной ткани 2 Строение, виды и функции плотной соединительной ткани 3 Регенерация РВНСТ, сухожилий, связок	4	2	-	2	-	Таблицы, препараты	[11, 12]	Защита отчета по лаб. работе
3.7	Кровь, лимфа, кроветворные ткани 1 Состав и функции крови	4	2	-	2	-	Таблицы, препараты	[7, 8]	Защита отчета по

	2 Состав и функции лимфы 3 Регенерация крови и лимфы								лаб. работе
3.8	Скелетообразующие ткани 1 Строение и виды костной ткани 2 Строение и виды хрящевой ткани 3 Ткани зуба 4 Кость как орган	4	2	-	2	-	Таблицы, препараты	[1, 2, 12]	Защита отчета по лаб. работе
3.9	Соединительные ткани со специальными свойствами 1 Строение ретикулярной ткани 2 Строение и виды жировой ткани 3 Пигментная ткань 4 Строение и функции мезенхимы	2	2	-	-	-	Таблицы, атлас	[1, 2, 6]	
3.10	Мышечные ткани 1 Строение поперечно-полосатой сердечной и скелетной мышечной ткани 2 Морфология гладкой мышечной ткани 3 Мышечные ткани эпидермального и нейрального происхождения	4	2	-	2	-	Таблицы, препараты	[7, 8, 11]	Защита отчета по лаб. работе
3.11	Нервная ткань 1 Нейрон как морфофункциональная единица нервной ткани 2 Классификация нейронов 3 Строение и функции клеток глии	4	2	-	2	-	Таблицы, препараты, атлас	[1, 2, 12]	Защита отчета по лаб. работе
3.12	Виды клеточных взаимодействий	2	2	-	-	-	Таблицы, препараты	[1, 2]	
	Итого	78	46		28	4			

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКАЯ КАРТА
по цитологии и гистологии (заочная форма обучения)

Номер раздела, темы, занятия	Название раздела, темы, занятия; перечень изучаемых вопросов	Всего часов	Количество аудиторных часов				Материальное обеспечение занятия (наглядные, методические пособия и др.)	Литература	Формы контроля знаний
			лекции	практические (семинарские) занятия	лабораторные занятия	СУРС			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1 курс, 2 семестр									
1	Введение	1	1						
1.1	Цитология и гистология как наука 1 Предмет, задачи и методы цитологии и гистологии 2 Краткая история становления и развития цитологии как науки 3 Строение про- и эукариот 4 Клеточная теория	1	1	-	-	-	Плакаты, таблицы	[1, 2, 3]	
2	Раздел 1 Цитология	9	5	-	4	-			
2.1	Биологические мембраны 1 Химический состав и модель организации биологической мембраны 2 Строение плазмалеммы 3 Дериваты плазмалеммы	2	1	-	1	-	Таблицы, препараты, атласы	[2, 3, 4]	Защита отчета по лаб. работе
2.2	Цитоплазма 1 Химический состав гиалоплазмы 2 Экзогенные включения	Самостоятельное изучение							

	3 Пигменты и секреты клетки									
2.3	Вакуолярная сеть 1 Строение гладкой и шероховатой ЭПР 2 Строение и функции аппарата Гольджи 3 Виды и функции лизосом, вакуолей	2	1	-	1	-	Таблицы, препараты, атласы	[3, 4]	Защита отчета по лаб. работе	
2.4	Двумембранные органоиды 1 Размеры, форма и функции митохондрий 2 Размеры, форма и функции пластид 3 Гипотезы происхождения митохондрий	Самостоятельное изучение								
2.5	<u>Цитоскелет</u> 1 Размеры, форма и функции цитоскелета 2 Микрофиламенты, микротрубочки 3 Центриоли, клеточный центр	С а м о с т о я т е л ь н о е и з у ч е н и е								
2.6	Рибосомы 1 Химический состав и строение рибосомы прокариот 2 Химический состав и строение рибосомы эукариот 3 Органоиды специального назначения	1	1	-	-	-	Атлас, таблицы	[1, 2]		
2.7	Клеточное ядро 1 Строение ядерной оболочки 2 Химический состав ядерного матрикса 3 Хроматин, уровни организации 4 Структура ядрышка	2	1	-	1	-	Атлас, таблицы, препараты	[3, 4, 6]	Защита отчета по лаб. работе	
2.8	Размножение и гибель клеток 1 Митоз, характеристика фаз 2 Биологическое значение мейоза 3 Амитоз, апоптоз 4 Эндомитоз, полиплоидия, политения	3	2	-	1	-	Таблицы, препараты	[1, 2, 5]	Защита отчета по лаб. работе	
2.9	Особенности организации растительной клетки 1 Строение клеточной стенки 2 Центральная вакуоль, тонопласт 3 Контакты клеток, плазмодесмы	Самостоятельное изучение								

2.10	Дифференцировка клеток 1 Стволовые клетки эмбриона 2 Стволовые клетки взрослого организма 3 Дифференная организация клеток	С а м о с т о я т е л ь н о е и з у ч е н и е							
3	Раздел 2 Гистология	10	6	-	4				
3.1	Тканевые элементы 1 Тканевые элементы 2 Клетка, симпласт, синцитий 3 Строение аморфного вещества	1	1	-	-	-	Таблицы, атлас	[7, 8]	
3.2	Покровный и выстилающий эпителий 1 Классификация покровного и выстилающего эпителия 2 Строение и виды однослойного эпителия 3 Многорядный и многослойный эпителий	2	1	-	1	-	Таблицы, препараты	[2, 7, 9]	Защита отчета по лаб. работе
3.3	Железистый эпителий 1 Строение клетки железистого эпителия 2 Виды и способы хранения секрета 3 Способы выведения секрета из клеток	С а м о с т о я т е л ь н о е и з у ч е н и е							
3.4	Железы секреции 1 Строение и классификация экзокринных желез 2 Строение и классификация эндокринных желез	С а м о с т о я т е л ь н о е и з у ч е н и е							
3.5	Собственно-соединительные ткани 1 Строение и функции рыхлой соединительной ткани, регенерация 2 Строение, виды и функции плотной соединительной ткани, регенерация	2	1	-	1	-	Таблицы, препараты	[11, 12]	Защита отчета по лаб. работе
3.6	Кровь, лимфа, кроветворные ткани 1 Состав и функции крови 2 Состав и функции лимфы	С а м о с т о я т е л ь н о е и з у ч е н и е							

3.7	Скелетообразующие ткани 1 Строение и виды костной ткани 2 Строение и виды хрящевой ткани 3 Ткани зуба, кость как орган	2	1	-	1	-	Таблицы, препараты	[1, 2, 12]	Защита отчета по лаб. работе
3.8	Соединительные ткани со специальными свойствами 1 Строение ретикулярной ткани 2 Строение и виды жировой ткани 3 Пигментная ткань	С а м о с т о я т е л ь н о е и з у ч е н и е							
3.9	Мышечные ткани 1 Строение поперечно-полосатой сердечной и скелетной мышечной ткани 2 Морфология гладкой мышечной ткани 3 Мышечные ткани эпидермального и нейрального происхождения	2	1	-	1	-	Таблицы, препараты	[7, 8, 11]	Защита отчета по лаб. работе
3.10	Нервная ткань 1 Нейрон как морфофункциональная единица нервной ткани 2 Классификация нейронов 3 Строение и функции клеток глии	1	1	-		-	Таблицы, препараты	[1, 2, 12]	Защита отчета по лаб. работе
3.11	Закономерности эволюции тканей 1 Теории эволюции тканей 2 Возрастные и репаративные изменения состава тканей 3 Дифференная организация тканей	С а м о с т о я т е л ь н о е и з у ч е н и е							
3.12	Виды клеточных взаимодействий	С а м о с т о я т е л ь н о е и з у ч е н и е							
	Итого за 2 семестр	20	12	-	8	-			
		2 курс 3 семестр							
	Итого за 3 семестр	контрольная работа, экзамен							
	ИТОГО	20	12	-	8	-			экзамен

доцент, кандидат биологических наук

Д.Н. Дроздов

ГЛОССАРИЙ

АДГЕЗИЯ (от лат. *adhaesio* – прилипание), способность клеток слипаться друг с другом и различным субстратом, обусловленная гликокаликсом и липопротеидами плазматической мембраны.

АКСОН (от греч. *axon* – ось), нейрит, осевой цилиндр, одиночный, редко ветвящийся, удлинённый (до 1 м) цитоплазматический отросток нейрона, проводящий нервные импульсы от тела клетки и дендритов к другим нейронам или эффекторным органам.

АМИТОЗ (от греч. *a* – отрицательная частица и *mitos* – нить), прямое деление интерфазного ядра путём перетяжки без образования хромосом, вне митотического цикла.

АПИКАЛЬНЫЙ (от лат. *apex* – верхушка) – прилагательное, указывающее на верхний полюс (поверхность) клетки.

АПОКРИНОВЫЕ ЖЕЛЕЗЫ (от греч. *apokrino* – отделяю), железы, у которых при образовании секрета отторгаются верхушечные части клеток.

АПОПТОЗ – генетически программируемый процесс гибели клеток, регулируемый особыми генами, обеспечивающими синтез веществ, разрушающих клетку.

БАЗАЛЬНЫЙ (от греч. *basis* – основа, основание), прилагательное, указывающее на то, что структура относится или обращена к основанию клетки.

БАЗАЛЬНАЯ МЕМБРАНА, неклеточная структура, расположенная на границе эпителиального пласта и подлежащей соединительной ткани, образованная филаментами и содержащая гликопротеины и белок, сходный с проколлагеном.

БАЗАЛЬНОЕ ТЕЛЬЦЕ, кинетосома (от лат. *corpusculum basale*), внутриклеточная структура эукариот, лежащая в основании ресничек и жгутиков и служащая для них опорой.

БАЗОФИЛИЯ (от греч. *basis* – основание и *filia* – [дружба](#) или [любовь](#)), способность клеточных структур окрашиваться основными (щелочными) красителями (азур, пиронин и др.), обусловленная кислотными свойствами окрашивающихся компонентов клетки, главным образом РНК.

БАЗОФИЛЫ, клетки, содержащие в протоплазме зернистые структуры, окрашиваемые основными красителями (например, гранулоцитов крови и клеток аденогипофиза).

БИВАЛЕНТ, (от лат. *bi*, в сложных словах – двойной, двоякий и *valens* – сильный), пара гомологичных хромосом, соединённых (конъюгирующих) между собой в мейозе.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ МЕМБРАНА (от лат. *membrana* – кожа, оболочка) – это структура, ограничивающая клетку и внутриклеточные органоиды (митохондрии, хлоропласты, лизосомы, ЭПС), состоящая из липидов, белков и гетерогенных макромолекул (гликопротеиды, гликолипиды).

ВАКУОЛИ (от франц. *vacuole* и лат. *vacuus* – пустой), полости в цитоплазме животных и растительных клеток, ограниченные мембраной и заполненные жидкостью.

ВЕРЕТЕНО ДЕЛЕНИЯ (ахроматиновое веретено) – это система микротрубочек в делящейся клетке, обеспечивающая расхождение хромосом в митозе и мейозе, формируется в прометафазе и распадается в телофазе.

ВКЛЮЧЕНИЯ КЛЕТКИ, компоненты цитоплазмы, представляющие собой отложения веществ, временно выведенных из обмена или конечных его продуктов.

ГАМЕТА (от греч. *gamete* – жена, *gametes* – муж), половая (репродуктивная) клетка животных и растений, обеспечивающая передачу наследств, информации от родителей потомкам.

ГАСТРУЛЯЦИЯ (от греч. *gastros* – желудок), процесс обособления двух первичных зародышевых листков (наружного – эктодермы и внутреннего – энтодермы) у зародышей всех многоклеточных животных.

...ГЕНЕЗ (от греч. *genesis* – происхождение, возникновение), часть сложных слов, означающая происхождение, процесс образования.

ГЕН – это участок ДНК (или РНК), кодирующий какой-либо белок или функциональную молекулу РНК. Ген обычно состоит из кодирующих и некодирующих участков. Некодирующие участки могут выполнять регуляторные функции (промоторы, сайты связывания транскрипционных факторов и др.), от них зависит, в каких обстоятельствах и с какой интенсивностью будет работать (транскрибироваться) данный ген.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОД, свойственная живым организмам единая система записи наследственной информации в молекулах нуклеиновых кислот в виде последовательности нуклеотидов, определяет последовательность включения аминокислот в синтезирующуюся полипептидную цепь в соответствии с последовательностью нуклеотидов ДНК гена.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ МАТЕРИАЛ, компоненты клетки, структурно-функциональное единство, которых обеспечивает хранение, реализацию и передачу наследств, информации при вегетативном и половом размножении.

ГЕНОМ (от нем. *genom*), совокупность генов, характерных для гаплоидного набора хромосом данного вида организмов; основной гаплоидный набор хромосом. Термин предложен Г. Винклером в 1920 году.

ГЕНОТИП (от *ген* и греч. *typos* – отпечаток), генетическая (наследственная) конституция организма, совокупность всех наследственных задатков данной клетки или организма.

ГЕНОФОНД (от *ген* и франц. *fond* – основание), совокупность генов, которые имеются у особей данной популяции, группы популяций или вида. Термин введён А.С. Серебровским в 1928 году.

ГЕПАТОЦИТЫ (от греч. *hepar* – печень и ...*цит*), железистые клетки печени, входящие в состав печёночной дольки.

ГЕТЕРОХРОМАТИН (от *гетеро.* и *хроматин*), участки хроматина, находящиеся в конденсированном (плотно упакованном) состоянии в течение всего клеточного цикла.

ГИАЛОПЛАЗМА (от греч. *hyalos* – стекло и *плазма*), основная плазма, матрикс цитоплазмы, сложная бесцветная коллоидная система в клетке, способная к обратимым переходам из золя в гель.

ГИАЛУРОНОВАЯ КИСЛОТА, кислый мукополисахарид, составной компонент соединительной ткани.

ГИСТИОЦИТЫ (от греч. *histon* – ткань и ...*цит*), клетки рыхлой соединительной ткани, разновидность макрофагов у позвоночных.

ГИСТОГЕНЕЗ (от греч. *histos* – ткань и ...*генез*), сложившаяся в филогенезе совокупность процессов, обеспечивающая в онтогенезе многоклеточных организмов образование, существование и восстановление тканей с присущими им органоспецифическими особенностями.

ГИСТОНЫ, белки, содержащиеся в ядрах клеток растений и животных, богатые остатками аргинина и лизина, определяющими их щелочные свойства.

ГЛИКОКАЛИКС (от греч. *glykys* – сладкий и лат. *callum* – толстая кожа), гликопротеидный комплекс, ассоциированный с наружной поверхностью плазматической мембраны в животных клетках.

ГЛИКОЛИЗ (от греч. *glykys* – сладкий и... *лиз*), путь Эмбдена – Мейергофа – Парнаса, ферментативный анаэробный процесс негидролитического распада углеводов (гл. обр. глюкозы) до молочной кислоты.

ГЛОБУЛЯРНЫЕ БЕЛКИ, белки, полипептидные цепи которых свёрнуты в компактные сферические или эллипсоидные структуры (глобулы).

ГОМЕО. (от греч. *homoios* – подобный, одинаковый), часть сложных слов, соответствующих по значению словам «сходный», «подобный», «тот же».

ГОМОЛОГИЧНЫЕ ХРОМОСОМЫ, содержат одинаковый набор генов, сходны по морфологическим признакам, конъюгируют в профазе мейоза.

ДЕНДРИТ, (от греч. *dendron* – дерево), короткий ветвящийся цитоплазматический отросток нейрона длиной до 700 мкм, проводящий нервные импульсы к телу нейрона (перикариону).

ДЕПОЛЯРИЗАЦИЯ мембраны, уменьшение разности потенциалов у находящейся в состоянии физиол. покоя клетки между её цитоплазмой и внеклеточной жидкостью, т.е. понижение потенциала покоя.

ДЕСМОЗИН, аминокислота, входящая в состав фибриллярного белка эластина. Обеспечивает поперечную сшивку молекул белка, образуя ковалентные мостики между полипептидными цепями, что обуславливает эластичность, а также нерастворимость эластина в воде и щёлочи.

ДЕСМОСОМЫ, (от греч. *desmos* – связь и *soma*), специализированные контактные участки шириной около 30 нм между животными клетками, распространенные в эпителиальных тканях.

ДЕТЕРМИНАЦИЯ, (от лат. *determinatio* – ограничение, определение), латентная дифференцировка, возникновение качеств, различий между частями развивающегося организма на стадиях, предшествующих появлению морфологически различимых закладок органов и тканей. Термин предложен К. Гайдером в 1900.

ДИКТИОСОМА, (от греч. *diktyon* – сеть и *soma*), структурно-функциональная единица комплекса Гольджи, представленная стопкой из 5-20 параллельных плоских мембранных мешочков (цистерн), расположенных на расстоянии 20-25 нм.

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ, цикл развития, совокупность всех фаз развития, пройдя которые, начиная от зиготы, организм достигает зрелости и становится способным дать начало следующему поколению.

ЖИРОВАЯ ТКАНЬ, (*textus adiposus*), разновидность соединительной ткани животного организма, состоящая из клеток, в цитоплазме которых содержатся жировые включения, служит энергетическим депо организма, предохраняющим его от потери тепла.

ЗАРОДЫШ у животных, или эмбрион (греч. *embryon*), организм в ранний (эмбриональный, зародышевый) период развития – от оплодотворения яйца до выхода из оболочек или рождения.

ЗАРОДЫШЕВОЕ РАЗВИТИЕ, эмбриональное развитие, эмбриогенез, развитие животного организма, происходящее внутри яйцевых оболочек вне материнского организма или внутри него в зародышевых оболочках.

ЗАРОДЫШЕВЫЕ ЛИСТКИ, (*folia embryonal*), зародышевые пласты, слои тела зародыша многоклеточных животных, образующиеся в процессе гастрюляции и дающие начало разным органам и тканям.

ЗАРОДЫШЕВЫЕ ОБОЛОЧКИ, (амнион, хорион, аллантаис) оболочки у зародышей некоторых беспозвоночных и всех высших позвоночных, обеспечивающие жизнедеятельность зародыша и защиту его от повреждений, образуются за счёт внезародышевых частей зародышевых листков и являются провизорными органами.

ЗИГОТА (от греч. *zygotos* – соединённая вместе), клетка, образующаяся в результате слияния гамет разного пола, оплодотворённое яйцо.

ИММУНИТЕТ (от лат. *immunitas* – освобождение, избавление от чего-либо), невосприимчивость, резистентность, сопротивляемость, способность организма защищать собственную целостность и биологическую индивидуальность.

ИММУНОКОМПЕТЕНТНЫЕ КЛЕТКИ (от иммунитет и лат. *competens*, род. падеж *competentis* – подходящий, соответствующий), клетки иммунной системы организма, способные специфически взаимодействовать с антигеном.

ИМПЛАНТАЦИЯ (от лат. *in* – в, внутрь и *plantatio* – сажание, пересадка) прикрепление зародыша к стенке матки у млекопитающих с внутриутробным развитием (сумчатых и плацентарных).

ИНТЕГРАЦИЯ (от лат. *integratio* – восстановление, восполнение, от *integer* – целый), целесообразное объединение и координация действий разных частей целостной системы.

ИНТЕРСТИЦИАЛЬНЫЕ КЛЕТКИ, общее название различных клеток, занимающих промежуточное положение в организме животных и человека, например клетки Лейдига.

ИНТЕРФАЗА (от лат. *inter* – между и греч. *phasis* – появление), в делящихся клетках часть клеточного цикла между двумя последовательными митозами или период от последнего митоза и до смерти клетки.

ИНТИМА (от лат. *intimus* – самый глубокий, внутренний), внутренняя оболочка стенки кровеносных сосудов (кроме капилляров).

ИОННЫЕ КАНАЛЫ, надмолекулярные системы мембран живой клетки и её органоидов, имеющие липопротеидную природу и обеспечивающие избирательное прохождение различных ионов через мембрану.

ИОННЫЕ НАСОСЫ, молекулярные структуры, встроенные в мембрану и осуществляющие транспорт ионов в сторону более высокого электрохимического потенциала; функционируют за счёт энергии гидролиза АТФ или энергии, высвобождающейся в ходе переноса электронов по дыхательной цепи.

КАРИОКИНЕЗ (от *карио*. и греч. *kinesis* – движение), деление клеточного ядра; устаревший синоним *митоза*.

КАРИОЛОГИЯ (от *карио* и *логия*), раздел цитологии, изучающий клеточное ядро, его эволюцию и отдельные структуры, в т.ч. наборы хромосом в разных клетках – кариотипы (цитология ядра).

КАРИОПЛАЗМА (от *карио.* и *плазма*), кариолимфа, ядерный сок, содержимое клеточного ядра, в которое погружены хроматин, ядрышки, а также различные внутриядерные гранулы.

КАРИОТИП (от *карио.* и греч. *typos* – образец, форма), совокупность признаков хромосомного набора, характерных для того или иного вида.

КЕРАТИНЫ, белки наружного слоя кожи и её производных (волос, шерстного покрова, перьев, когтей, копыт, рогов и т.п.), которые обуславливают механическую прочность кожи и кожных образований.

КЛЕТКА (*cellula, cytus*), основная структурно-функциональная единица всех живых организмов, элементарная живая система.

КЛЕТОЧНАЯ МЕМБРАНА, цитоплазматическая мембрана, плазматическая мембрана, плазмалемма (*cytolemma, plasmalemma*), мембрана, отделяющая цитоплазму клетки от наружной среды или от оболочки клетки.

КЛЕТОЧНАЯ ПЕРЕТЯЖКА, впячивание клеточной мембраны по экватору клетки, за счёт которого осуществляется цитотомия в клетках животных и некоторых растений.

КЛЕТОЧНЫЙ ЦИКЛ, жизненный цикл клетки, существование клетки от деления до следующего деления или смерти.

КЛОН (от греч. *clon* – отпрыск, ветвь), совокупность клеток или особей, произошедших от общего предка путем бесполого размножения.

КОЛЛАГЕН, фибриллярный белок, составляющий основу коллагеновых волокон соединительной ткани (кость, сухожилие, хрящ, связки и т.д.) и обеспечивающий её прочность.

КОМПЛЕКС ГОЛЬДЖИ, аппарат Гольджи, пластинчатый комплекс (*complexus lamellosus*), клеточный органоид, выполняющий ряд важных функций; открыт К. Гольджи (1898) в нервных клетках.

КОФЕРМЕНТЫ (от лат. *co* – вместе и – *ферменты*), коэнзимы, органические соединения небелковой природы, входящие в состав активного центра некоторых ферментов.

КРЕАЦИОНИЗМ (от лат. *creation* – создание), концепция постоянства видов, рассматривающая многообразие органического мира как результат его творения богом.

ЛЕЙКОПЛАСТЫ (от греч. *leukos* – белый и *plastos* – вылепленный), бесцветные пластиды в растительной клетке, различающиеся формой и функциями.

ЛЕЙКОЦИТЫ (от греч. *leukos* – белый и *...цит*), бесцветные, разнообразные по функции клетки крови животных и человека, способные к активному амебоидному движению, например против тока крови (реотаксис) или к очагу воспаления (хемотаксис).

ЛИЗИС (от греч. *lysis* – растворение, разложение) – процесс разрушения и растворение клеток, в том числе микроорганизмов под действием ферментов, содержащихся в лизосомах, или др. агентов, обладающих растворяющим (литическим) действием.

ЛИМФОКИНЫ, биологически активные вещества, синтезируемые и выделяемые всеми популяциями лимфоцитов под действием антигена или неспецифического активатора, осуществляющие кооперацию, координация и регуляция функции клеток, участвующих в иммунном ответе.

МАКРОГЛИЯ (от *макр.* и *глия*), основная форма нейроглии, включающая вспомогательные клетки нервной ткани – астроциты, эпендимоциты и олигодендроциты.

МАКРОФАГИ (от *макро* и *фаг*), клетки мезенхимного происхождения в животном организме, способные к активному захвату и перевариванию бактерий, остатков погибших клеток и др. чужеродных и токсичных для организма частиц. Термин введён И.И. Мечниковым (1892).

МАКРОЭРГИ, высокоэнергетические соединения, содержащие богатые энергией, или макроэргические связи, присутствующие во всех живых клетках, участвуют в накоплении и превращении энергии.

МЕГАЛОЦИТЫ (от *мегало...* и *...цит*), красные кровяные клетки зародышей высших позвоночных на поздних стадиях развития (первичные эритроциты), образующиеся в результате дифференцировки мегалобластов; обеспечивают дыхание и питание тканей зародыша.

МЕДИАТОРЫ (от лат. *mediator* – посредник), нейротрансмиттеры, физиологически активные вещества, посредством которых в нервной системе осуществляются контактные межклеточные взаимодействия; вырабатываются нервными и рецепторными клетками.

МЕЖКЛЕТОЧНОЕ ВЕЩЕСТВО, составная часть соединительной ткани животного организма, представленная плазмой крови, лимфой, волокнами (коллагеновые, эластические, ретикулярные) и основным веществом (матриксом).

МЕЖКЛЕТОЧНЫЕ КОНТАКТЫ, возникают в местах соприкосновения клеток в тканях и служат для межклеточного транспорта веществ и передачи сигналов.

МЕЗЕНХИМА (от *мезо.* и греч. *enchyma* – налитое; здесь – ткань), зародышевая соединит. ткань большинства многоклеточных животных и человека, не имеющая пластообразного строения.

МЕЗОДЕРМА (от *мезо* и *дерма*), мезобласт, средний зародышевый листок у многоклеточных животных.

МЕЗОСОМЫ (от *мезо.* и *сома*), внутрицитоплазматические мембранные структуры бактерий везикулярной и трубчатой формы, образующиеся путём впячивания плазматической мембраны внутрь цитоплазмы.

МЕЗОТЕЛИЙ (от *мезо* и *эпителий*), однослойный плоский эпителий серозных оболочек, выстилающих полость тела позвоночных.

МЕЛАНОСОМЫ (от греч. *melas*, род. падеж *melanos* – чёрный и *сома*), цитоплазматические структуры меланоцитов и меланофоров, на белковом матриксе которых синтезируются пигменты меланины и откладываются в виде меланопротеиновых комплексов.

МЕЛАНОЦИТЫ (от греч. *melas*, род. падеж *melanos* – чёрный и *..цит*), пигментные клетки животных и человека, синтезирующие меланины, обуславливающие окраску покровов и внутренних оболочек тела.

МЕРЦАТЕЛЬНЫЙ ЭПИТЕЛИЙ, реснитчатый эпителий, однослойный, одно- или многорядный эпителий, клетки которого на апикальном полюсе имеют подвижные реснички.

МЕХАНОЦИТЫ (от слова механический и *..цит*), собирательное название клеток животных, способных синтезировать коллаген.

МИЕЛОИДНАЯТ КАНЬ (от греч. *myelos* – костный мозг и *eidos* – вид), кроветворная ткань, образующая у позвоночных основной кроветворный орган – красный костный мозг.

МИЕЛОЦИТЫ (от греч. *myelos* – костный мозг и *..цит*), одна из форм клеток кроветворной (миелоидной) ткани красного костного мозга у позвоночных.

МИОБЛАСТЫ (от *мио.* и *..бласт*), молодые, одноядерные, веретеновидные мышечные клетки, в процессе зародышевого развития у позвоночных образующие – многоядерные поперечнополосатые мышечные волокна (симпласты).

МИОТОМ (от *мио.* и греч. *tome* – отрезок), зачаток скелетной мускулатуры, часть сомита у зародышей хордовых.

МИОФИБРИЛЛЫ (от *мио...* и *фибриллы*), сократимые нити в саркоплазме поперечнополосатых мышечных волокон, обеспечивающие мышечное сокращение.

МИТОЗ (от греч. *mitos* – нить), не прямое деление, основной способ деления эукариотных клеток.

МИТОХОНДРИЯ (от греч. *mitos* – нить и *chondnon* – зёрнышко, крупинка), органоид эукариотной клетки, обеспечивающий организм энергией.

МЫШЕЧНОЕ ВЕРЕТЕНО, сложный рецепторный орган в скелетных мышцах наземных позвоночных. Играет важную роль в организации движений, входит в систему проприоцепторов, участвует в формировании мышечного чувства.

НЕИРОГЛИЯ (от *нейро...* и греч. *glia* – клей), глия, совокупность вспомогательных клеток нервной ткани.

НЕЙРОБЛАСТЫ (от *нейро...* и *...бласт*), клетки – предшественники нейронов, от которых отличаются способностью к делению, малыми размерами, низким содержанием белка и РНК, отсутствием стабильных отростков.

НЕЙРОН (от греч. *neuron* – жила, нерв), нервная клетка, нейроцит, основная структурная и функциональная единица нервной системы, обладающая специфическими проявлениями возбудимости.

НЕИРОФИБРИЛЛЫ (от *нейро.* и *фибриллы*), нитчатые структуры цитоплазмы нейрона.

НЕЙРУЛЯЦИЯ, образование зачатка ЦНС – нервной пластинки и замыкание её в нервную трубку у зародышей хордовых

НЕЙРУЛА (от лат. *neurula*, уменьшительное от греч. *neuron* – нерв), зародыш хордовых в период неируляции.

НЕРВНОЕ ВОЛОКНО (от лат. *neurofibra*), отросток нейрона (аксон), покрытый оболочками и проводящий нервные импульсы от перикариона к нервному окончанию.

НЕРВНОЕ ОКОНЧАНИЕ (*terminatio nervi*), специализированное образование в конечном разветвлении отростков нейрона, лишённых миелиновой оболочки, которое служит для приёма или передачи сигнала.

НЕРВЫ (от лат. *nervus*, и греч. *neuron* – жила, нерв), тяжи нервной ткани, связывающие мозг и нервные узлы с другими тканями и органами тела.

НИССЛЯ ВЕЩЕСТВО (по имени Ф. Ниссля), тигроид, совокупность глыбок и зёрен в цитоплазме нейрона, которые соответствуют скоплениям трубочек и цистерн ЭПС, покрытых рибосомами, которые являются основным местом синтеза белка в нервной клетке.

НУКЛЕОИД (от лат. *nucleus* – ядро и греч. *eidos* – вид), ДНК-содержащая зона клетки прокариот.

ОНТОГЕНЕЗ (от греч. *ontos* – сущее и *...генез*), онтогения, индивидуальное развитие особи, вся совокупность её преобразований от зарождения до конца жизни или нового деления особи. Термин введён Э. Геккелем (1866).

ОРГАНОИДЫ (от греч. *organon* – орган и *eidos* – вид), постоянные клеточные структуры, клеточные органы, обеспечивающие выполнение специфические функций в процессе жизнедеятельности клетки.

ОСТЕО... (от греч. *osteon* – кость), часть сложных слов, указывающая на их отношение к костям, костной ткани (напр., *остеобласты*).

ОСТЕОБЛАСТЫ (от *остео.* и *бласт*), клетки, синтезирующие материал волокон и основного вещества костной ткани и регулирующие поток ионов кальция в очагах костеобразования.

ОСТЕОКЛАСТЫ (от *osteos* и греч. *klao* – ломаю, разбиваю), костедробители, обычно многоядерные крупные клетки, разрушающие (резорбирующие) костную ткань и обызвествленный хрящ с помощью выделяющихся из них гидролитических ферментов, сконцентрированных в многочисленных лизосомах и вакуолях.

ОСТЕОН (от греч. *osteon* – кость), гаверсова система, структурная единица компактного вещества кости.

ПАНЕТА КЛЕТКИ (по имени И. Панета), энтероциты с ацидофильной зернистостью, клетки, располагающиеся группами или поодиночке на дне крипт тонкого кишечника млекопитающих. Содержат большое количество лизосом, что связано, вероятно, с их функцией подавления бактериальной флоры кишечника.

ПАРЕНХИМА (от греч. *parenchyma* – налитое рядом) – это главная функционирующую ткань некоторых органов.

ПЕРИКАРИОН (от *peri...* и греч. *karyon* – орех, ядро) – это тело нейрона без отростков, центральное образование нервной клетки, содержащее ядро, окружённое веществом Ниссля, и клеточными органоидами.

ПЕРМЕАЗЫ (от лат. *permeo* – прохожу, проникаю), белки-переносчики, участвующие в активном транспорте веществ через мембраны.

ПЕРОКСИДАЗЫ, ферменты класса оксидоредуктаз; катализируют окисление полифенолов, аминов, жирных кислот, цитохрома (цитохромпероксидаза) и др. соединений с помощью перекиси водорода.

ПИГМЕНТНЫЕ КЛЕТКИ, хромафоры, свободные и эпителиальные клетки нейроэктодермального происхождения; синтезируют пигменты, которые обуславливают окраску кожных покровов и их производных (волос, перьев).

ПИНОЦИТОЗ (от греч. *pinō* – пью, впитываю и *цит*), захват клеточной поверхностью и поглощение клеткой жидкости.

ПЛАЗМА (от греч. *plasma* – вылепленное, оформленное), жидкая или гелеобразная часть биологических структур – крови, лимфы, клеток (цитоплазма) и др.

ПЛАЗМАГЕНЫ (от *плазма* и *ген*), гены, расположенные в ДНК органоидов цитоплазмы (митохондриях, хлоропластах) и др. внеядерных элементов.

ПЛАЗМОДЕСМЫ (от *плазма* и греч. *desmos* – связь), цитоплазматические нити, соединяющие протопласты соседних клеток.

ПОЛОВОЙ ХРОМАТИН, участки хроматина, определяющие различие интерфазных ядер у особей разных полов, связанные с особенностями структуры или функционирования половых хромосом.

ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ, различные формы размножения организмов, при которых новый организм развивается обычно из зиготы, образующейся в результате слияния женских и мужских половых клеток – гамет.

ПРОКАРИОТЫ (от лат. *pro* – перед, раньше, вместо и греч. *karyon* – ядро), организмы, клетки которых не имеют ограниченного мембранного ядра.

ПРОЛИФЕРАЦИЯ (от лат. *proles* – отпрыск, потомство и *fero* – несу) – это увеличение числа клеток путём митоза, приводящее к росту ткани, в отличие от других способов увеличения её массы, например вследствие отёка.

РАНВЬЕ ПЕРЕХВАТ (по имени Л. А. Ранвье), перехват узла, участок аксона, не покрытый миелиновой оболочкой, промежуток между двумя смежными шванновскими клетками, образующими миелиновую оболочку нервного волокна в периферической и ЦНС у позвоночных.

РЕТИКУЛЯРНАЯ ТКАНЬ (от лат. *reticulum* – сеточка), сетчатая ткань, разновидность соединительной ткани, составляющая основу кровеносных органов и входящая в состав миндалин, зубной мякоти, основы слизистой оболочки кишечника и некоторых других органов.

РИБСОМА (от «рибонуклеиновая кислота» и *soma*), органоид клетки, осуществляющий биосинтез белка.

СЕКРЕЦИЯ (от лат. *secretio* – отделение), образование и выведение веществ из клетки во внешнюю или внутреннюю среду.

СЕРТОЛИ КЛЕТКИ (по имени Э. Сертоли), sustentocytes, клетки фолликулярного эпителия извитых канальцев семенника у млекопитающих.

СИМПЛАСТ (от греч. *syn* – вместе и *plastos* – вылепленный, образованный), – это строение ткани, характеризующееся отсутствием границ между клетками и расположением ядер в сплошной массе цитоплазмы.

СИНАПСЫ (от греч. *synapsis* – соединение, связь), специализированные функциональные контакты между возбудимыми клетками (нервными, мышечными, секреторными), служащие для передачи и преобразования нервных импульсов. Термин ввёл Ч. Шеррингтон в 1897.

СИНЦИТИЙ (от греч. *syn* – вместе а ...*цит*) – это строение ткани, при котором клеточные границы не полностью отделяют клетки друг от друга, и обособленные участки цитоплазмы с ядрами связаны между собой цитоплазматическими перемычками.

СИНКАРИОН (от греч. *syn* – вместе и *karyon* – ядро), ядро дробления или ядро зиготы, образующееся в результате слияния мужских и женских пронуклеусов. Оболочки пронуклеусов в месте их контакта разрушаются, и их содержимое объединяется под общей ядерной оболочкой.

СОКРАТИТЕЛЬНАЯ ВАКУОЛЬ, постоянный или временный органоид, участвующий в выделении воды и растворённых веществ, а также в регуляции осмотического давления у одноклеточных организмов.

СОМА (от греч. *soma* – тело), совокупность клеток многоклеточного организма (кроме половых).

СОМИТЫ (от греч. *soma* – тело), первичные сегменты тела, парные метамерные образования, на которые разделяется в ходе зародышевого развития мезодерма, примыкающая к нервной трубке и хорде.

СПЕРМАТОГЕНЕЗ (от *сперма* и ... *генез*), превращение диплоидных первичных половых клеток в гаплоидные, дифференцированные мужские половые клетки – сперматозоиды, или спермии.

СПЕРМАТОГОНИИ (от *сперма* и *gonos* – рождение, плод, потомок), диплоидные мужские половые клетки 1-го периода сперматогенеза.

СПЕРМАТОЗОИД (от *сперма* и греч. *zoon* – живое существо), спермий, зрелая гаплоидная мужская половая клетка, открытая А. Левенгуком в 1677 в сперме млекопитающих. Термин введён К. М. Бэрром в 1827.

СТРОМА (от *stroma* – подстилка, ковёр), основа органов, состоящая из неоформленной соединительной ткани.

ТОНОПЛАСТ (от греч. *tonos* – натяжение и *plastos* – оформленный, вылепленный), мембрана, ограничивающая вакуоль растительной клетки.

ТОНОФИЛАМЕНТЫ (от греч. *tonos* — натяжение и *филаменты*), нитевидные структуры толщиной 10 нм в эпителиальных клетках, состоят, как правило, из белка прокератина.

ТОТИПОТЕНТНОСТЬ (от лат. *totus* – весь, целый и *potentia* – сила), свойство клеток реализовать генетическую информацию ядра, обеспечивающую их дифференцировку, а также развитие до целого организма.

ФАГОСОМА (от *фаго...* и *сома*), окружённый одинарной мембраной пузырёк с содержимым, поглощённым клеткой в результате эндоцитоза.

ФАГОЦИТОЗ, активное захватывание и поглощение микроскопических инородных живых объектов (бактерии, фрагменты клеток) и твёрдых частиц одноклеточными организмами или некоторыми клетками многоклеточных организмов. Явление обнаружено И. И. Мечниковым в 1882.

ФАГОЦИТЫ (от *фаго...* и ...*цит*), специализированные защитные клетки соединит, ткани животных и человека, способные к фагоцитозу.

ФАСЦИЯ (от лат. *fascia* – повязка, полоса), соединительнотканная оболочка, покрывающая внутренние органы и мышцы позвоночных.

ФЕРТИЛИЗИН (от лат. *fertilis* – оплодотворяющий), вещество, выделяемое яйцами многих животных и вызывающее агглютинацию сперматозоидов. Обнаружено Ф. Р. Лилли в 1912 г.

ФИБРИЛЛЫ (от лат. *fibrilla* – волоконец, ниточка), нитевидные структуры цитоплазмы, выполняющие в клетке двигательную или скелетную функции, состоят из протофибрилл, содержат белок – актин, специальные клетки имеют также миозин.

ФИБРОБЛАСТЫ (от лат. *fibra* – волокно и ...*бласт*), наиб., распространённая клеточная форма соединит, ткани животных организмов. Развиваются из мезенхимы.

ФИЛАМЕНТЫ (от лат. *filamentum* – нитевидное образование, нить), общее название внутриклеточных цитоплазматических фибриллярных (нитеподобных) белковых структур.

ФРАГМОПЛАСТ (от греч. *phragmos* – перегородка и *plastos* – вылепленный, оформленный), внутриклеточная пластинка, зачаток клеточной стенки, возникающий в делящихся клетках подавляющего большинства растений на стадии телофазы митоза.

ХОНДРИОМ (от греч. *chondrion* – зёрнышко, крупинка), совокупность генов, расположенных в ДНК митохондрий.

ХРОМАТИДА (от греч. *chroma, cromatos* – цвет, краска) – это структурный элемент хромосомы, формирующийся в интерфазе ядра клетки в результате удвоения хромосом.

ХРОМАТИН (от греч. *chroma, chromatos* – цвет, краска), – это нуклеопротеидные нити, из которых состоят хромосомы клеток эукариот. Термин введён В. Флеммингом в 1880 г.

ХРОМОМЕРЫ (от *хромо...* и греч. *meros* – часть), утолщённые, плотно спирализованные участки дезоксирибонуклеопротеидных нитей хромосомы, образующиеся в результате местного скручивания.

ХРОМОЦЕНТР, кариосома, гетерохроматиновый участок хромосомы, сохраняющий в интерфазном ядре клетки спирализованную структуру хромонемы.

ЦЕНТРИОЛЬ (от лат. *centrum*, греч. *kentron* – срединная точка, центр), органоид клеток животных и некоторых растений. Впервые описан В. Флеммингом в 1875 г.

ЦЕНТРОМЕРА (от лат. *centrum*, греч. *kentron* – срединная точка, центр и греч. *meros* – часть, доля), кинетохор, участок хромосомы, контролирующей её движение к разным полюсам клетки во время деления – митоза или мейоза; место прикрепления к хромосоме нитей.

ЦИТОЛИЗ (от *цито...* и ...*лиз*), полное или частичное растворение животной или растительной клетки.

ЦИТОЛИЗИНЫ, цитотоксины, антитела, вызывающие растворение различных клеток организма.

ЦИТОПЛАЗМА (от *цито...* и *плазма*), обязательная часть клетки, заключённая между плазматической мембраной и ядром, высокоупорядоченная многофазная коллоидная система – гиалоплазма с находящимися в ней органоидами.

ЦИТОТОМИЯ (от *цито...* и греч. *tome* – разрез, рассечение), цитокинез, разделение в телофазе митоза или мейоза тела материнской клетки на две дочерние.

ШВАННОВСКИЕ КЛЕТКИ, леммоциты, разновидность клеток олигодендроглии, образующих оболочки аксонов нейронов в периферических нервах и ганглиях. Описаны Т. Шванном в 1838 г.

ЭКВАЦИОННОЕ ДЕЛЕНИЕ (от лат. *aequatio* – уравнивание), широко употреблявшееся ранее название одного из двух делений *мейоза*.

ЭКВАТОРИАЛЬНАЯ ПЛАСТИНКА (от лат. *aequator* – уравниватель), фигура, образованная хромосомами делящейся клетки в экваториальной плоскости веретена деления на стадии метафазы.

ЭЛАСТИН (от греч. *elastos* – гибкий, тягучий), фибриллярный белок из группы склеропротеинов, основной компонент эластических волокон соединительной ткани, придающий ей упругость.

ЭЛАСТИЧЕСКИЕ ВОЛОКНА, разновидность волокон соединительной ткани позвоночных, состоящая из белка эластина и гликопротеидных микрофибрилл, определяющих форму и направление их формирования.

ЭКТОДЕРМА – это наружный зародышевый листок у многоклеточных животных.

ЭМАЛЬ (франц. *email*, от франц. *smeltan* – плавить) – это специализированная зубная эпителиальная ткань, покрывающая коронку зуба, которая вырабатывается клетками – адамантобластами.

ЭНДОМИТОЗ (от *эндо...* и *митоз*), удвоение числа хромосом внутри ядерной оболочки без разрушения ядрышка и без образования веретена деления клетки.

ЭНДОПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ СЕТЬ, эндоплазматический ретикулум (от *эндо...* и *плазма*), органоид эукариотической клетки. Открыт К. Портером в 1945 г в эндоплазме фибробластов.

ЭНТОДЕРМА (от *энто...* и *дерма*) – это внутренний зародышевый листок многоклеточных животных.

ЭУКАРИОТЫ (от греч. *eu* – хорошо, полностью и *karyon* – ядро), организмы, клетки которых содержат оформленные ядра (ядерные).

ЭУХРОМАТИН (от греч. *eu* – хорошо, полностью и *хроматин*), участки хромосом, сохраняющие деспирализованное состояние в покое ядре (в интерфазе) и спирализующиеся при делении клеток (в профазе); содержат большинство генов и потенциально способны к транскрипции.

ЯДЕРНАЯ ОБОЛОЧКА, кариолема (от греч. *karyon* – ядро, *lemma* – пластинка), структура, отграничивающая ядро клеток эукариот от цитоплазмы.

ЯДРЫШКО, нуклеола (*nucleolus*), плотное тельце внутри ядра большинства клеток эукариот, которое состоит из рибонуклеопротеидов (РНП) – предшественников рибосом.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф.С.С

ЛИТЕРАТУРА

Основная:

1. Афанасьев, Ю.И. Гистология, цитология и эмбриология / Ю.И. Афанасьев. М.: Медицина, 2004.
2. Волкова, О.В. Гистология, цитология и эмбриология. Атлас / О.В. Волкова, Ю.К. Елецкий, Т.К. Дубовая и др. М.: Медицина, 1996.
3. Глушен, С.В. Цитология и гистология. Конспект лекций / С.В. Глушен Мн.: БГУ, 2003.
4. Ченцов, Ю.С. Введение в клеточную биологию / Ю.С. Ченцов. М.: Академкнига, 2004.
5. Ченцов, Ю.С. Общая цитология / Ю.С. Ченцов М.: МГУ, 1995.

Дополнительная:

1. Альбертс, Б. Молекулярная биология клетки / Б. Альбертс, Д. Брэй, Дж. Льюис, М. Рэфф, К. Робертс. М.: Мир, 1993. Т. 1–3.
2. Быков, В.Л. Цитология и общая гистология (функциональная морфология клеток и тканей организма). / В.Л. Быков. СПб.: СОТИС, 2000.
3. Заварзин, А. А. Сравнительная гистология / А.А. Заварзин. СПб.: Изд-во С-Петербур. ун-та, 2000.
4. Данилов, Р.К. Гистология человека в мультимедиа. / Р.К. Данилов, А.А. Клишов, Т.Г. Боровая. СПб.: ЭЛБИ-СПб., 2004.
5. Уилсон Д., Хант Т. Молекулярная биология клетки. Сборник задач. М.: Мир, 1994.
6. Фаллер, Д.М. Молекулярная биология клетки / Д.М. Фаллер, Д. Шилдс. М.: БИНОМ-Пресс. 2003.
7. Улумбеков Э.Г. Гистология / Э. Г. Улумбеков, Ю.А. Чельшев. М.: Геотар Медицина, 2001.