

Міністерство освіти і науки України
Сумський державний університет
Медичний інститут

Цитологія в питаннях і відповідях

Навчальний посібник

Рекомендовано вченою радою Сумського державного університету



Суми
Сумський державний університет
2016

УДК 611.018.1(075.8)
ББК 28.05я73
Ц74

Авторський колектив:

Л. В. Васько, кандидат біологічних наук;
Л. І. Кіптенко, кандидат біологічних наук;
О. М. Гортинська, кандидат медичних наук;
Н. Б. Гринцова, кандидат біологічних наук

Рецензенти:

Л. М. Сокурєнко – доктор медичних наук, професор кафедри гістології та ембріології Київського національного медичного університету ім. О. О. Богомольця;
В. Ю. Гарбузова – доктор медичних наук, професор кафедри фізіології та патофізіології Сумського державного університету

Рекомендовано до видання вченою радою Сумського державного університету як навчальний посібник (протокол № 2 від 8 жовтня 2015 року)

Цитологія в питаннях і відповідях : навч. посіб. /
Ц74 Л. В. Васько, Л. І. Кіптенко, О. М. Гортинська, Н. Б. Гринцова.
– Суми : Сумський державний університет, 2016. – 95 с.

Навчальний посібник дає можливість студентів конкретизувати завдання теми, визначити основні моменти теми, навчити студента давати стисло і в той самий час ґрунтовну відповідь, що засвідчує розуміння значення тих чи інших структур клітини.

УДК 611.018.1(075.8)
ББК 28.05я73

© Васько Л. В., Кіптенко Л. І.,
Гортинська О. М., Гринцова Н. Б., 2016
© Сумський державний університет, 2016

ЗМІСТ

С.

ПЕРЕДМОВА.....	4
МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ У ГІСТОЛОГІЇ, ЦИТОЛОГІЇ ТА ЕМБРІОЛОГІЇ. МІКРОСКОП. МІКРОСКОПІЧНА ТЕХНІКА.....	5
КЛІТИННА ОБОЛОНКА (ПОВЕРХНЕВИЙ АПАРАТ).....	16
ОРГАНЕЛИ ЗАГАЛЬНОГО ПРИЗНАЧЕННЯ.....	29
ОРГАНЕЛИ СПЕЦІАЛЬНОГО ПРИЗНАЧЕННЯ. ЦИТОСКЕЛЕТ.....	42
ОПОРНО-РУХОВА СИСТЕМА КЛІТИНИ (ЦИТОСКЕЛЕТ).....	49
СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ ЯДРА.....	56
РЕПРОДУКЦІЯ КЛІТИН. СТАРІННЯ І СМЕРТЬ КЛІТИН.....	78
ТЕСТОВІ ЗАВДАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ.....	90
СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ.....	94

ПЕРЕДМОВА

Гістологія з цитологією та ембріологією, як і інші біологічні науки, вирішують головне завдання – в'яснення структурної організації процесів життєдіяльності і в зв'язку з цим – можливості цілеспрямованого впливу на них.

Цитологія – наука про будову, розвиток і життєдіяльність клітин. Тому ця наука вивчає закономірності структурно-функціональної організації першого (клітинного) рівня організації живої матерії. Клітина – найменша одиниця живої матерії, що володіє самостійною життєдіяльністю і здатністю до самовідтворення.

Цитологія становить необхідну частину гістології, так як клітини є основою розвитку, будови і функції тканин. У розділі загальної цитології розглядаються загальні принципи будови і фізіології клітинних структур. Спеціальна гістологія вивчає особливості спеціалізованих клітин у різних тканинах та органах. Цитологія в останні роки збагатилася багатьма науковими відкриттями, які внесли великий вклад у розвиток біологічних і медичних наук та в практику охорони здоров'я. Нові дані про структуру ядра, його хромосомний апарат покладені в основу цитодіагностики спадкових захворювань, пухлин, хвороб крові і багатьох інших хвороб. Розкриття особливостей ультраструктури і хімічного складу клітинних мембран є основою для розуміння закономірностей взаємодії клітин у тканинних системах, захисних реакціях та інше. У медичній практиці широко використовується цитодіагностика. Клітини здорового й хворого організму вивчаються в мазках крові і кісткового мозку, цереброспінальній рідині, слині, сечі, у зразках різних органів, взятих при біопсії.

Головним завданням гістології як навчального предмета є виклад знань про мікроскопічну та ультрамікроскопічну (електронно-мікроскопічну) будову клітин, тканин, органів і систем здорової людини в нерозривному зв'язку з їх розвитком і виконуваними функціями. Це необхідно для подальшого вивчення фізіології людини, патологічної анатомії, патологічної фізіології та фармакології. Знання цих дисциплін формує клінічне мислення.

Наступне, до чого ми прагнули – поєднати стислість і доступність викладеного матеріалу з необхідною повнотою висвітлення кожної теми. Так, у кожній темі наводиться не лише теоретичний матеріал, а й короткий опис препаратів, які вивчаються на практичному занятті. А в темах із спеціальної гістології, крім того, спочатку подаються анатомо-фізіологічні відомості, щоб студент мав уявлення про ту чи іншу систему, про гістологічну структуру. Велику увагу приділено ілюстративному матеріалу.

Сучасна гістологія, цитологія та ембріологія вносять істотний вклад у розроблення теоретичних і прикладних аспектів сучасної медицини та біології.

Таким чином, гістологія з цитологією та ембріологією займає важливе місце в системі медичної освіти, що вирішує основний науковий структурно-функціональний підхід в аналізі життєдіяльності організму людини в нормі і при патології.

МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ У ГІСТОЛОГІЇ, ЦИТОЛОГІЇ ТА ЕМБРІОЛОГІЇ. МІКРОСКОП. МІКРОСКОПІЧНА ТЕХНІКА

1. Які рівні організації живої матерії та їх рівні вивчення ви знаєте?

Розрізняють такі рівні організації живої матерії: 1) клітинний; 2) тканинний; 3) структурно-функціональні одиниці органа; 4) органний; 5) системний; 6) на рівні організму; 7) популяційно-видовий та інші рівні.

Біологічні об'єкти можна вивчати на тканинному, клітинному, субклітинному і молекулярному рівнях.

2. Дайте визначення об'єктів дослідження.

Об'єктами дослідження слугують живі й фіксовані клітини та тканини, їх зображення, отримані у світлових й електронних мікроскопах, або на телевізійному екрані дисплея. Існує ряд методів, що дозволяють проводити аналіз зазначених об'єктів.

3. Які основні методи вивчення біологічних мікрооб'єктів вам відомі?

Основними методами вивчення біологічних мікрооб'єктів є світлова й електронна мікроскопія, що широко використовуються в експериментальній та клінічній практиці.

4. Світлова мікроскопія.

Для вивчення гістологічних мікрооб'єктів застосовують звичайні світлові мікроскопи та їх різновиди, в яких використовуються джерела світла з різними довжинами хвиль. У звичайних світлових мікроскопах джерелом освітлення слугує природне або штучне світло. Мінімальна довжина хвилі видимої частини спектра дорівнює приблизно 0,4 мкм. Отже, для звичайного світлового мікроскопа найменша відстань розділення дорівнює приблизно 0,2 мкм ($d_0 = \lambda / 2 = 0,4 \text{ мкм} / 2 = 0,2 \text{ мкм}$), а загальне збільшення (добуток збільшення об'єктива на збільшення окуляра) може бути 1 500–2 500. Таким чином, у світловому мікроскопі можна бачити не лише окремі клітини розміром від 4 до 150 мкм, а й їх внутрішньоклітинні структури – органели, включення. Для посилення контрастності мікрооб'єктів застосовують їх фарбування різними барвниками.

5. Яка схема будови світлового мікроскопа?

Схема будови світлового мікроскопа і хід променів у ньому подані на рисунках 1,2.

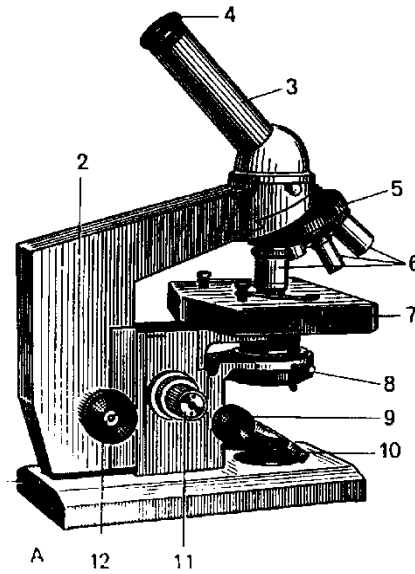


Рисунок 1 – Світловий біологічний мікроскоп «Біолам -С»

А – світловий біологічний мікроскоп «Біолам - С»: 1 – підставка-основа; 2 – тубусотримач; 3 – похилий тубус; 4 – окуляр; 5 – револьвер; 6 – об’єктиви; 7 – столик; 8 – конденсор з ірисовою діафрагмою; 9 – гвинт конденсора; 10 – дзеркало; 11 – мікрометричний гвинт; 12 – мікрометричний гвинт

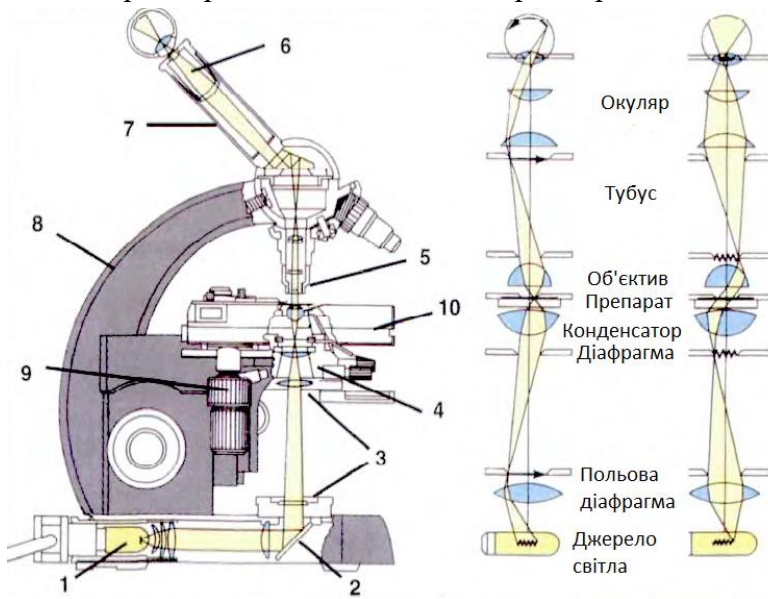


Рисунок 2 – Світловий мікроскоп і хід променів у мікроскопі (за М. Росс і Е. Рейтх)

Освітлювальна система: 1 – джерело світла; 2 – дзеркало; 3 – діафрагма; 4 – конденсор.

Оптична система: 5 – об’єктив; 6 – окуляр.

Механічна система: 7 – тубус; 8 – штатив; 9 – колонка; 10 – предметний столик

6. Які правила роботи з мікроскопом?

1. Перенести мікроскоп на робочий стіл, тримаючи його однією рукою за утримувач тубуса і підтримуючи іншою рукою за основу.
2. Установити дзеркало мікроскопа в напрямку до джерела світла.
3. У робочому положенні, навпроти отвору в предметному столику, знаходиться об'єктив малого збільшення (8x). В іншому випадку повернути головку револьверної насадки в зазначене положення, що супроводжується клацанням.
4. Установити об'єктив на відстань 5–7 мм від поверхні предметного столика, обертаючи макрогвинт мікроскопа.
5. Дивлячись в об'єктив і повертаючи дзеркало, досягти рівномірного освітлення поля зору мікроскопа.
6. За допомогою гвинта конденсора встановити оптимальну освітленість поля зору мікроскопа.
7. Покласти на предметний столик гістологічний препарат покривним склом догори. Зріз досліджуваної тканини або органа, при цьому повинен перебувати під об'єктивом.
8. Обертаючи макрогвинт на себе й піднімаючи об'єктив, установити чітке зображення об'єкта, що вивчається, при малому збільшенні.
9. Під час вивчення препарату для отримання чіткого зображення його окремих елементів використовувати тільки мікрогвинт.
10. За необхідності вивчення препарату на великому збільшенні попередньо необхідно перевірити, що об'єкт чітко видно в мікроскоп на малому збільшенні. Не змінюючи положення макро- і мікрогвинтів, повернути револьверний пристрій і встановити в робоче положення об'єктив (40x). Для отримання найбільш чіткого зображення об'єкта необхідно використовувати тільки мікрогвинт.
11. За необхідності вивчення препарату на більш великому збільшенні використовують об'єктив 90x і масляну імерсію.
12. Після закінчення вивчення препарату перевірити, що в робочому положенні знаходиться об'єктив малого збільшення. В іншому випадку, повертаючи револьверний пристрій, установити його в необхідне положення.
13. Зняти препарат з предметного столика, протерти об'єктиви та окуляр мікроскопа спеціальною м'якою серветкою. Закрити мікроскоп захисним футляром або чохлам. Препарати помістити в спеціальний футляр для зберігання.

7. Назвіть різновиди світлової мікроскопії.

7.1. Ультрафіолетова мікроскопія – це різновид світлової мікроскопії, в якій використовують більш короткі ультрафіолетові промені з довжиною хвилі близько 0,2 мкм.

7.2. Флуоресцентна (люмінесцентна) мікроскопія. У флуоресцентного мікроскопа як джерело світла для порушення флуоресценції застосовують ртутні або ксенонові лампи надвисокого тиску, що володіють високою яскравістю в області спектра 0,2–0,4 мкм (ближні ультрафіолетові промені) і 0,4–0,5 мкм (синьо-фіолетові промені). Розрізняють власну, або

первинну, і наведену, або вторинну, флуоресценцію. Будь-яка клітина живого організму володіє власною флуоресценцією, проте вона часто буває надзвичайно слабкою. Первинною флуоресценцією володіють серотонін, катехоламіни (адреналін, норадреналін), що містяться в нервових, тучних та інших клітинах, після фіксації тканин в парах формальдегіду при 60–80 °С (метод Фалька). Вторинна флуоресценція виникає під час обробки препаратів спеціальними барвниками – флуорохромами (акридин помаранчевий, родамін, флюоресцеїн та ін.) Наприклад, під час обробки препаратів найчастіше вживається флуорохром акридиновий помаранчевий. У цьому разі ДНК та її сполуки в клітинах мають яскраво зелене, а РНК і її похідні – яскравочервоне свічення.

7.3. Фазово-контрастна мікроскопія. Цей метод використовують для отримання контрастних зображень прозорих і безбарвних живих об'єктів, не видимих при звичайних методах мікроскопії. Різновидом методу фазового контрасту є метод фазово-темнопольного контрасту, що дає негативний порівняно з позитивним фазовим контрастом зображення.

7.4. Мікроскопія у темному полі. У темнопольному мікроскопі лише світло, що дає дифракцію структур в препараті, досягає об'єктива. Метод використовується для вивчення живих об'єктів, авторадіографічних об'єктів, наприклад, зерен срібла, які виглядають світлими на темному полі. У клініці його застосовують для вивчення кристалів у сечі (сечова кислота, оксалати), для демонстрації спірохет, зокрема *treponema pallidum*, що викликає сифіліс тощо.

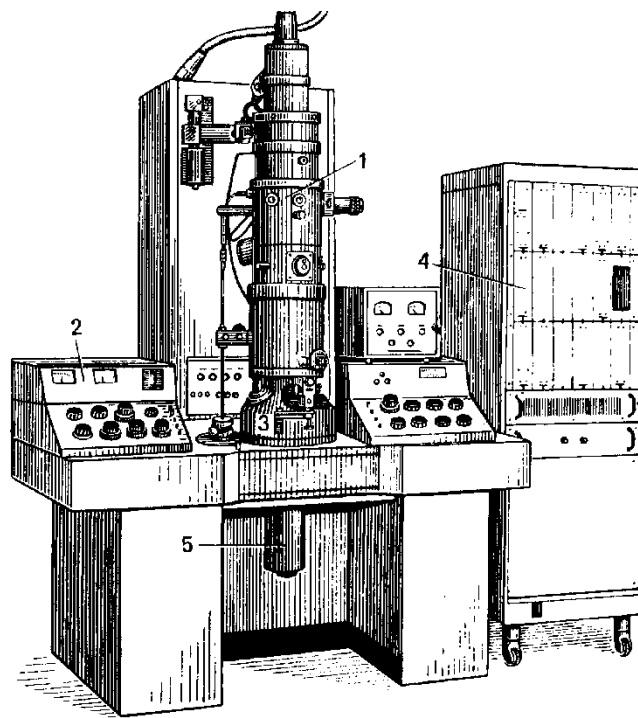
7.5. Інтерференційна мікроскопія. Різновидами фазово – контрастного мікроскопа є інтерференційний мікроскоп, який призначений для кількісного визначення маси тканини, і диференційний інтерференційний мікроскоп (з оптикою Номарського), який спеціально використовують для вивчення рельєфу поверхні клітин та інших біологічних об'єктів. Фазово-контрастний та інтерференційний мікроскопи дозволяють вивчати живі клітини. У них використовується ефект інтерференції, що виникає під час комбінації двох наборів хвиль, який створює зображення мікроструктур. Перевагою фазово-контрастної, інтерференційної і темнопольної мікроскопії є можливість спостерігати клітини в процесі руху і мітозу. При цьому реєстрація руху клітин може проводитися за допомогою цейтраферної (покадрової) мікрокінозйомки.

7.6. Поляризаційна мікроскопія. За допомогою поляризаційного мікроскопа вивчають структури, що містять поздовжньо орієнтовані молекули (колаген, мікротрубочки, мікрофіламенти), і кристалічні структури (в клітинах Лейдіга).

8. Яка схема пристрою електронного мікроскопа? Схема будови електронного мікроскопа і хід променів у ньому показані на таких фотографіях (див. нижчеподані рисунки).



А



Б

Рисунок 3 – Загальний вигляд електронного мікроскопа (А). Електронний мікроскоп ЕМВ – 100АК з автоматизованою системою обробки зображень (Б):

1 – колонка мікроскопа; 2 – пульт керування; 3 – камера з люмінесцентним екраном; 4 – блок аналізу зображень; 5 – датчик відеосигналу

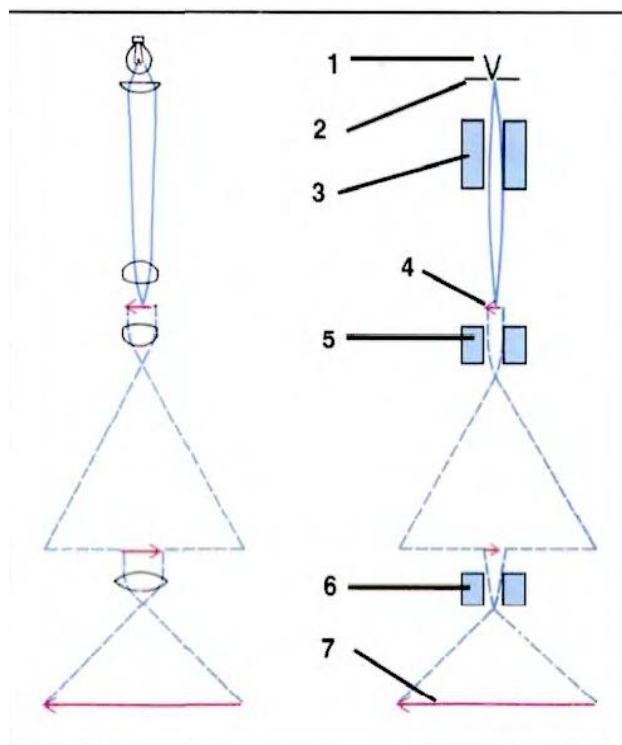


Рисунок 4 – Хід променів у світловому (ліворуч) та електронному (праворуч) мікроскопах (за М. Ross та Е. Nath)

Компоненти електронного мікроскопа:

- 1 – катод;
- 2 – анод;
- 3 – електромагнітна котушка-конденсор;
- 4 – зразок;
- 5 – електромагнітна котушка-об'єктив,
- 6 – електромагнітна котушка-окуляр;
- 7 – люмінесцентний екран.

9. Електронна мікроскопія

Великим кроком уперед у розвитку техніки мікроскопії було створення й застосування електронного мікроскопа. В електронному мікроскопі використовується потік електронів і більш короткими, ніж у світловому мікроскопі, довжинами хвиль. Теоретично розраховано, що відстань розділення в цих умовах може бути близько 0,002 нм, або 0,000002 мкм, тобто в 100 000 разів менше, ніж у світловому мікроскопі. Практично в сучасних електронних мікроскопах відстань розділення становить близько 0,1–0,7 нм.

На сьогодні широко використовують трансмісійну, растрову електронну мікроскопію, електронну мікроскопію за методом заморожування – сколювання застосовується для вивчення деталей артефактів, спричинених фіксацією. Методи контрастування солями важких металів дозволяють досліджувати в електронному мікроскопі окремі макромолекули: ДНК, великих білків (наприклад, міозин).

Методи надвисоковольтної мікроскопії. Використовують електронні мікроскопи з прискорювальною напругою до 3 000 000 В.

Рентгеноструктурний аналіз. Для вивчення структури макромолекул на атомарному рівні застосовують методи з використанням рентгенівських променів, що мають довжину хвилі близько 0,1 нм (діаметр атома водню).

10. Які види фіксованих гістологічних препаратів ви знаєте?

Види фіксованих гістологічних препаратів:

1) мазок (наприклад, мазок крові, кісткового мозку, слини, цереброспінальної рідини); 2) відбиток (наприклад, селезінки, тимуса, печінки); 3) плівковий з тканини (наприклад, сполучної або очеревини, плеври, м'якої мозкової оболонки); 4) зішкріб (зішкріб слизової оболонки трахеї, шлунку); 5) тонкий зріз – найбільш часто вживаний спосіб приготування для вивчення тканини або органу; 6) тотальний препарат органу (наприклад, очеревина, м'яка мозкова оболонка); 7) суспензія клітин (наприклад, клітин крові).

Якщо тканина має рідку консистенцію (наприклад, кров, кістковий мозок), то препарат виготовляють у вигляді мазка на предметному склі, який потім також фіксується, забарвлюється і вивчається.

Із ламких паренхіматозних органів виготовляють препарати у вигляді відбитка органа, проводять розлом цього органа, потім до місця розлому прикладають предметне скло, на яке приклеюються вільні клітини. Після цього препарат фіксується і вивчається.

Із деяких органів (наприклад, брижі, м'якої мозкової оболонки), або з пухкої волокнистої сполучної тканини виготовляють плівкові препарати шляхом розтягування або роздавлення між двома стеклами тканини з подальшою фіксацією і заливкою у смоли.

11. Як виготовити гістологічний препарат для світлової та електронної мікроскопії?

Процес виготовлення гістологічного препарату для світлової та електронної мікроскопії містить такі основні етапи: 1) взяття матеріалу та його фіксація; 2) ущільнення матеріалу; 3) приготування зрізів; 4) фарбування або контрастування зрізів. Для світлової мікроскопії необхідний ще один етап – укладання зрізів у бальзам або інші прозорі середовища.

1. Взяття матеріалу – шматочка тканини або органа. При заборі матеріалу необхідно виконувати такі правила:

1) забір матеріалу повинен проводитися якомога раніше після смерті або забою тварини, при можливості від живого об'єкта, щоб якомога краще зберегти структуру досліджуваних клітин;

2) забір матеріалу повинен проводитися гострим інструментом (гострими ножицями, або лезом), щоб не травмувати тканини;

3) товщина шматочка не повинна перевищувати 5 мм, довжиною не більше 10 мм, щоб фіксуєчий розчин зміг проникнути на всю глибину тканини;

4) обов'язково необхідно зробити маркування шматочка, при цьому вказуються найменування органа, номер тварини та прізвище людини, дата забору.

2. Фіксація матеріалу. Цей етап проводиться для того, щоб зупинити обмінні процеси в клітині й зберегти її від розпаду. Для цього взятий на дослідження шматочок тканини занурюють у фіксуєчий розчин.

12. Дайте визначення простим і складним фіксуєчим рідинам.

Розчин може бути простим – складається з одного діючого компонента (етиловий, метиловий спирт, формалін, слабкі кислоти – оцтова, пікринова, ацетон, солі важких металів).

Складний фіксатор являє собою сумішшю декількох фіксуєчих речовин (розчин Карнуа, фіксатор Цинкера).

Фіксатор викликає денатурацію білків і зберігає структуру клітин в стані, близькому до прижиттєвого. Фіксацію можна проводити також шляхом заморожування – охолодженням рідким азотом або струменем вуглекислого газу. Фіксація призводить до ущільнення та зменшення обсягу шматочків, а також до поліпшення подальшого забарвлення клітин і тканин.

13. Назвіть етапи приготування гістологічних препаратів.

1. Ущільнення шматочків, необхідне для приготування зрізів, проводиться шляхом просочування попередньо зневодненого матеріалу парафіном, целоїдином, органічними смолами, або методом заморожування шматочків, наприклад, у рідкій вуглекислоті.

2. Приготування зрізів на мікротомі або ультрамікротомі за допомогою спеціальних ножів. Після цього зрізи для світлової мікроскопії приклеюються на предметні скельця, а для електронної – монтуються на спеціальні сіточки.

Приготування зрізів (парафінових і целоїдинових) проводять за допомогою спеціальних приладів – мікротомів (санні та ротаційні) із заморожених шматочків – за допомогою кріотомів. Парафінові, целоїдинові та заморожені зрізи мають товщину 4–20 мкм, напівтонкої – 1–2 мкм, ультратонкі – 400–800 нм.

3. Фарбування зрізів (у світловій мікроскопії), або напилення їх солями металів (в електронній мікроскопії) застосовують для збільшення контрастності зображення окремих структур при розгляданні їх у мікроскопі. Методи забарвлення гістологічних структур дуже різноманітні і вибираються залежно від завдань дослідження.

Імпрегнація – метод виявлення структур клітин і тканин, заснований на різній їх здатності утримувати або відновлювати солі важких металів (срібло, свинець, осмій, золото).

4. Заключення зрізів дозволяє тривалий час зберігати препарат, його забарвлення, прозорість і структуру. Зазвичай зрізи укладають в канадський бальзам, попередньо провівши зневоднення у спиртах зростаючої концентрації.

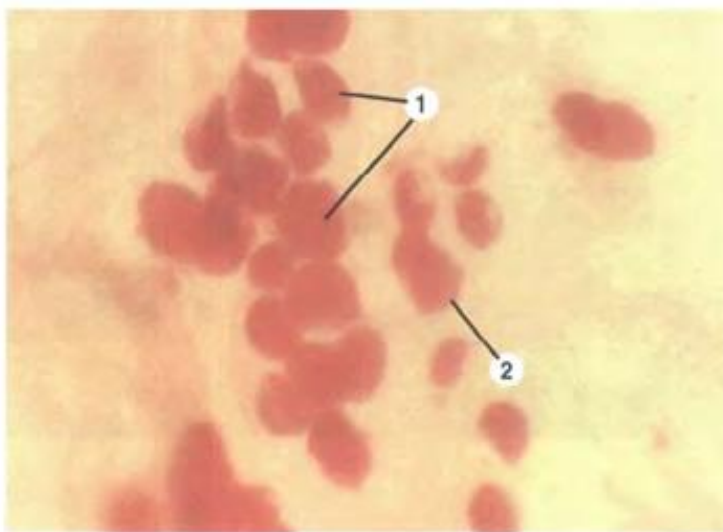
Зразки гістологічних препаратів
Фарбування гематоксиліном і еозином



- 1 – кишкові ворсинки;
- 2 – ядра клітин:
базофільні й тому
зафарбовані в
фіолетовий колір;
- 3 – цитоплазма клітин:
оксифільна й тому
зафарбована еозином у
рожевий колір.

**Рисунок 5 – Зріз тонкої
кишки собаки**

Тотальний препарат сальника
(ділянка сальника
розтягнутого на предметному
склі). Фарбування суданом III,
гематоксиліном



**Рисунок 6 – Біла жирова
тканина:**

- 1 – округлі краплини жиру,
що заповнює клітини та
зафарбовані суданом III у
помаранчевий колір;
- 2 – клітинні ядра, віднесені до
периферії клітин і слабо
зафарбовані гематоксиліном

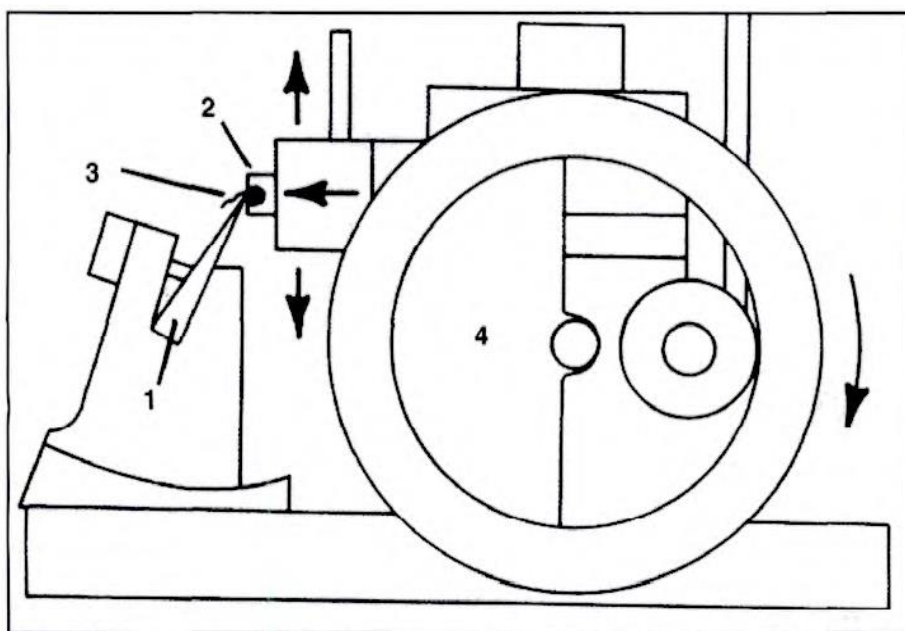


Рисунок 7 – Мікротом (прилад для приготування зрізів) за RV Kristic:

- 1 – ніж;
- 2 – парафіновий блок з укладеним у нього зразком;
- 3 – зріз;
- 4 – подаючий пристрій

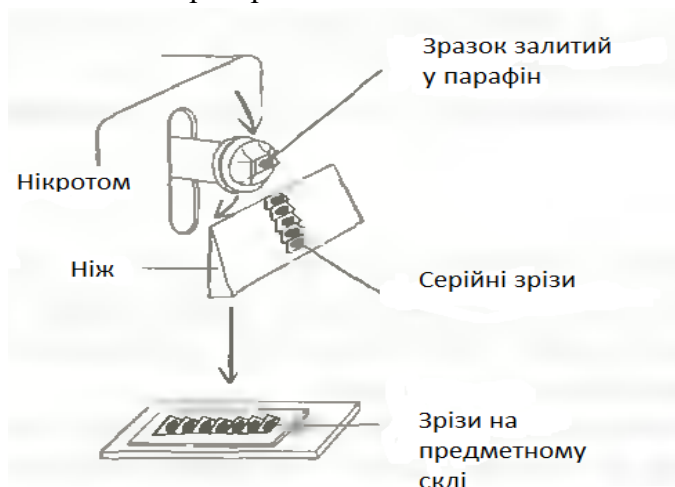


Рисунок 8 – Ротаційний мікротом

Блоки, що містять шматочки органа, закріплюють у рухомому об'єктотримачі. При його опусканні на ніж залишаються серійні зрізи, їх знімають з ножа і монтують на предметне скло для подальшої обробки та мікроскопії.

Фарбування зрізів дозволяє виявляти різноманітні мікроструктури клітин і тканин, підвищувати їх контрастність. Мікроструктури, що відрізняються за своїми фізико-хімічними властивостями, по-різному сприймають барвники.

14. Які ви знаєте види барвників?

Гістологічні барвники поділяють на кислі, основні та нейтральні. **Основні барвники** – це **основні солі** (гематоксилін, метиловий синій, толуоїдиновий синій, азури, тіонін та ін) зв'язуючись з кислотними сполуками гістологічних структур, викликають їх контрастування фарбниками в синій колір. Структури, що сприймають основні барвники, називають базофільними.

Кислі барвники (пікринова кислота, еозин, еритрозин, конгорот, оранж і т. д.) зв'язуючись з основними сполуками гістологічних структур, викликають їх контрастування в кольори барвника (червоного, жовтого, помаранчевого і зеленого). Структури, що сприймають кислі барвники, називають оксифільні.

Нейтральні барвники містять як основні, так і кислі забарвлюючі компоненти. Структури, що сприймають нейтральні барвники, називають нейтрофільними.

Структури, що добре забарвлюються кислими барвниками, називаються оксифільними (ацидофільними, еозинофільними), а ті, що забарвлюються основними, – базофільними.

Структури, що сприймають як кислі, так і основні барвники, є нейтрофільними (гетерофільними).

Пофарбований препарат зазвичай зневоднюють в спиртах зростаючої міцності і прояснюють у ксилолі, бензолі, толуолі або деяких маслах. Для тривалого збереження зневоднений гістологічний зріз укладають між предметним і покривним стеклами в канадський бальзам або інші речовини. Готовий гістологічний препарат може бути використаний для вивчення під мікроскопом протягом багатьох років. Для електронної мікроскопії зрізи, отримані на ультрамікротомі, поміщають на спеціальні сітки, контрастують солями марганцю, кобальту та ін., після чого переглядають у мікроскопі і фотографують. Отримані мікрофотографії служать об'єктом вивчення поряд з гістологічними препаратами.

15. Назвіть методи дослідження живих клітин і тканин.

Вивчення живих клітин і тканин дозволяє одержати найбільш повну інформацію про їх життєдіяльність – простежити рух, процеси розподілу, руйнування, росту, диференціювання та взаємодії клітин, тривалість їх життєвого циклу, реактивні зміни у відповідь на дію різних факторів.

До таких методів належать: 1) прижиттєве дослідження клітин в організмі (*in vivo*); 2) вітальне і суправітальне фарбування; 3) дослідження живих клітин і тканин у культурі (*in vitro*); 4) клітинні гібриди; 5) гібридоми; 6) технологія рекомбінантних ДНК.

16. Назвіть методи дослідження хімічного складу та метаболізму клітин і тканин.

Для вивчення хімічного складу біологічних структур – локалізації речовин, їх концентрації та динаміки в процесах метаболізму застосовують спеціальні методи

дослідження. До таких методів належать такі якісні методи: 1) цито- і гістохімічні методи. Ці методи дозволяють виявляти локалізацію різних хімічних речовин в структурах клітин, тканин і органів – ДНК, РНК, білків, вуглеводів, ліпідів, амінокислот, мінеральних речовин, вітамінів, активність ферментів; 2) радіоактивні ізотопи; 3) метод радіоавтографії; 4) методи імунофлуоресцентного аналізу, застосування антитіл; 5) розподіл на фракції клітинного вмісту.

17. Назвіть кількісні методи дослідження хімічного складу та метаболізму клітин і тканин.

На сьогодні поряд з якісними методами розроблені й застосовуються кількісні гістохімічні методи визначення вмісту різних речовин у клітинах і тканинах. Особливість кількісно – гістохімічних (на відміну від біохімічних) методів дослідження полягає в можливості вивчення концентрації і вмісту хімічних компонентів у конкретних структурах клітин і тканин.

До зазначених методів належать такі кількісні методи:

Цитоспектрофотометрія – метод кількісного вивчення внутрішньоклітинних речовин за їх абсорбційними спектрами.

Цитоспектрофлуориметрія – метод кількісного вивчення внутрішньоклітинних речовин за спектрами їх флуоресценції, або за інтенсивністю флуоресценції на одній заздалегідь обраній хвилі (цитофлуориметрія).

Сучасні мікроскопи–цитофлуориметри дозволяють виявити в різних структурах малі кількості речовини (до 10^{14} - $10 \sim 16$ г) і оцінити локалізацію досліджуваних речовин в мікроструктурах.

Інтерферометрія. Цей метод дозволяє оцінити суху масу і концентрацію щільних речовин в живій та фіксованого клітинах. За допомогою цього методу, наприклад, можна встановити сумарний вміст білків у живих і фіксованих клітинах.

18. Які методи аналізу зображення клітинних і тканинних структур ви знаєте?

Отримані зображення мікрооб'єктів у мікроскопі, на телевізійному екрані дисплея, на електронних мікрофотографіях можуть піддаватися спеціальному аналізу – виявлення морфометричних, денситометричних параметрів і їх статистична обробка.

Таким чином, застосування нових методів досліджень в гістології, цитології та ембріології дозволяє з'ясувати загальні закономірності організації тканин і клітин, структурні основи біохімічних процесів, що визначають функцію конкретних структурних компонентів клітини.

КЛІТИННА ОБОЛОНКА (ПОВЕРХНЕВИЙ АПАРАТ)

Організм людини і тварин є цілісною системою, в якій можна виділити ряд ієрархічних рівнів організації живої матерії: клітини – тканини – органи – системи органів. Кожен рівень структурної організації має морфофункціональні особливості, що відрізняють його від інших рівнів.

Вивченням загальних ознак будови і функціонування клітин займається наука цитологія.

Що ж таке «клітина»?

Клітина – елементарна структурна, функціональна і генетична одиниця у складі всіх рослинних і тваринних організмів, яка складає основу їх життєдіяльності і має всі ознаки живого: подразливість, збудливість, скоротливість, обмін речовин і енергії, зберігання генетичної інформації та передача її в ряді поколінь (здатність до розмноження). Кількість клітин у дорослому організмі людини – 10^{13} , які можна поділити на 200 типів.

Яку будову мають клітини?

Загальна структурна організація клітини

1. Ядро (ядерна оболонка, хроматин, каріоплазма, ядерце, ядерний матрикс).
2. Цитоплазма:
 - а) гіалоплазма (цитозоль, структурований матрикс);
 - б) органели:
 - мембранні (мітохондрії, апарат Гольджі, лізосоми, гладка ЕПС, гранулярна ЕПС, пероксисоми);
 - немембранні (рибосоми, мікротрубочки, центріолі, війки, джгутики, мікрофіламенти, проміжні філаменти);
 - в) включення (трофічні, секреторні, пігментні, екскреторні).
3. Клітинна мембрана (плазмолема).

Яка є класифікація клітин?

Клітини, які мають ядро, називаються еукаріотичними, а клітини, які не мають ядра, називаються прокаріотичними.

Плазмолема

Плазмолема – це клітинна мембрана, яка, з одного боку, відокремлює цитоплазму клітини від оточуючого середовища, а з іншого – забезпечує її зв'язок з цим середовищем.

Який хімічний склад плазмолем?

Основними хімічними компонентами клітинних мембран є ліпіди (40 %) і білки (60 %); крім того, в багатьох мембранах виявлені вуглеводи (5–10 %).

Яку будову має плазмолема?

Будова плазмолем

1. Надмембранний комплекс (глікокалекс).
2. Елементарна біологічна мембрана (білково-ліпідний комплекс).
3. Підмембранний комплекс (кортикальний шар).

Структура плазмолем. Плазмолема – найтовща з клітинних мембран. Вона має тришарову будову. Середній шар представлений елементарною біологічною мембраною, побудованою з подвійного шару молекул ліпідів, між якими розміщуються молекули білків.

До ліпідів належить велика група органічних речовин, які погано розчиняються у воді (гідрофобність) і гарно розчиняються в органічних розчинниках і жирах (ліпофільність). Склад ліпідів у різних мембранах неоднаковий. Наприклад, плазматична мембрана на відміну від мембран ендоплазматичної сітки і мітохондрій збагачена холестерином.

Характерними представниками ліпідів, що трапляються в клітинних мембранах, є фосфоліпіди (гліцерофосфатиди), сфінгомієліни, а із стероїдних ліпідів – холестерин.

Особливістю ліпідів є розділення їх молекул на дві функціонально різні частини: гідрофобні неполярні, такі, що не несуть зарядів «хвости» і складаються з жирних кислот, та гідрофільні, заряджені полярні «голівки». Це визначає здатність ліпідів мимоволі утворювати двошарові (біліпідні) мембранні структури товщиною 5–7 нм. У мембрані гідрофобні ланцюги повернені всередину бішару, а гідрофільні голівки – назовні. Ліпіди забезпечують основні фізико-хімічні властивості мембран, зокрема їх плинність при температурі тіла.

Мембранні білки утримуються в ліпідному бішарі за рахунок гідрофобних взаємодій із молекулами ліпідів. Вони забезпечують специфічні властивості мембрани (типи білків та їх вміст у мембрані відображають її функцію). Згідно з біологічною функцією, білки мембран поділяють на білки-ферменти, транспортні, рецепторні й структурні білки. За розміщенням щодо ліпідного бішару мембранні білки поділяються на дві основні групи – інтегральні та периферичні.

Периферичні білки неміцно зв'язані з поверхнею мембрани і зазвичай знаходяться поза ліпідним бішаром.

Інтегральні білки або повністю (власне інтегральні білки), або частково (напівінтегральні білки) занурені в ліпідний бішар; частина білків цілком пронизує всю мембрану (трансмембранні білки).

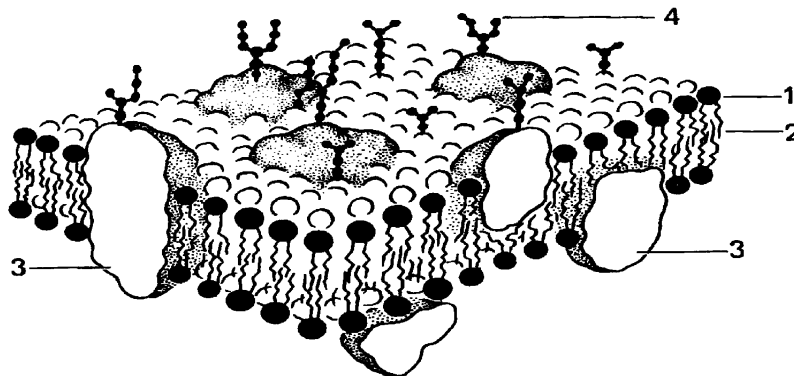


Рисунок 9 – Будова клітинної мембрани (схема):

1 – ліпіди; 2 – гідрофобна зона бішару ліпідних молекул; 3 – інтегральні білки мембрани; 4 – полісахариди глікокалікса

Яку будову має надмембранний шар плазмолемі?

Зовні від плазмолемі розміщується надмембранний шар – глікокалікс. Товщина цього шару близько 3–4 нм, він виявлений практично у всіх тваринних клітин, але міра його вираженості різна. Глікокалікс – це асоційований із плазмолемою глікопротеїновий комплекс, до складу якого входять різні вуглеводи. Вуглеводи утворюють довгі, такі, що галузяться, ланцюжки полісахаридів, зв'язані з білками, – глікопротеїни, а якщо з ліпідами, – гліколіпіди. Усі вони входять до складу плазмолемі. Вуглеводні ділянки гліколіпідів і глікопротеїнів додають поверхні клітини негативного заряду. Ці ділянки відіграють роль

рецепторів, що забезпечують розпізнавання клітиною сусідніх клітин і міжклітинної речовини, а також адгезивні взаємодії з ними.

До складу глікокаліксу, окрім вуглеводних компонентів, входять периферичні мембранні білки і напівінтегральні білки, функціональні ділянки яких знаходяться в надмембранній зоні (наприклад, імуноглобуліни). У глікокаліксі знаходяться рецептори гістосумісності, деякі ферменти, рецептори гормонів.

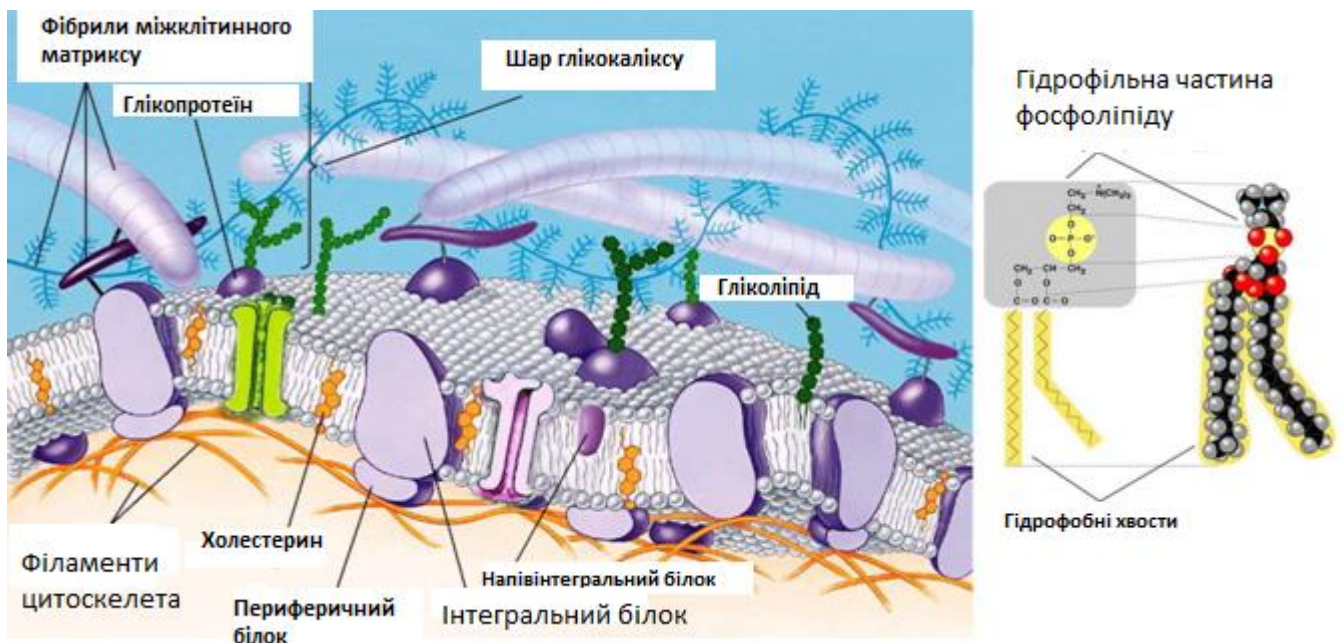
Яку будову має третій шар плазмолемі?

Третій шар плазмолемі називається кортикальним шаром. Підмембранний комплекс утворений спеціалізованою периферичною частиною цитоплазми, що прилягає до плазмолемі і містить елементи цитоскелета, переважно мікрофіламенти. Більш глибоко розміщуються проміжні філаменти, мікротрубочки і периферичні білки. Завдяки скороченню мікрофіламентів, зв'язаних із білками плазмолемі, відбуваються зміни форми клітини та її окремих ділянок, формування псевдоподій, виростів, переміщення клітини в просторі.

Які функції виконує плазмолема?

Функції плазмолемі:

1. Рецепторна – взаємодія з гормонами, медіаторами та іншими хімічними чинниками.
2. Транспортна – транспорт речовин у середину клітини називається ендоцитозом, а з клітини – екзоцитозом.
3. Утворення міжклітинних контактів.



Мембранні рецептори є переважно глікопротеїнами, що розміщені на поверхні плазмолемі клітин і мають здатність зв'язуватися зі своїми лігандами. Вони виконують ряд функцій:

- 1) регулюють проникливість плазмолемі, змінюючи конформацію білків та іонних каналів;
- 2) регулюють потрапляння деяких молекул у клітину;

3) діють як датчики, перетворюючи позаклітинні сигнали на внутрішньоклітинні;

4) пов'язують молекули позаклітинного матриксу з цитоскелетом. Ці рецептори називають інтегринами. Вони відіграють важливу роль у формуванні контактів між клітинами, клітиною і компонентами міжклітинної речовини.

Рецептори, зв'язані з каналами, взаємодіють із сигнальною молекулою (нейромедіатора), яка тимчасово відкриває або закриває зворотний механізм, унаслідок чого ініціюється або блокується транспорт іонів через канал.

Каталітичні рецептори вміщують позаклітинну частину (власно рецептор) і цитоплазматичну частину, що функціонує як протейніназа (за допомогою таких рецепторів на клітині впливають інсулін і деякі чинники росту).

Рецептори, зв'язані з G-білками, – це трансмембранні білки, асоційовані з іонним каналом або ферментом, що складаються з рецептора, яким взаємодіє із сигнальною молекулою (перший посередник), і G-білка (зв'язуючого регуляторного білка), який передає сигнал на зв'язаний із мембраною фермент (аденілатциклазу) або іонний канал, унаслідок чого активується другий внутрішньоклітинний посередник – частіше за все циклічний АМФ (цАМФ) або Ca^{2+} . Близько 80 % усіх гормонів і нейромедіаторів діють через рецептори, зв'язані з ефекторними механізмами за допомогою G-білків.

У складі плазмолемі знаходяться клітинні адгезивні молекули (КАМ) – трансмембранні білки, що є рецепторами для позаклітинних фібрилярних макромолекул – фібронектину і ламініну. Фібронектин зв'язується з клітинами й молекулами позаклітинного матриксу (колагеном, гепарином, фібрином). Таким чином, фібронектин відіграє роль адгезивного містка між клітиною і компонентами міжклітинної речовини. Проте внутрішньоклітинна частина молекули через ряд інших білків зв'язана з цитоскелетом.

Яким буває транспорт речовин?

Транспорт малих молекул

1. Пасивний (за градієнтом концентрації):

- а) проста дифузія;
- б) полегшена дифузія (мембранні канали і транспортні білки).

2. Активний транспорт (проти градієнта концентрації).

Транспорт макромолекул і частинок (ендо- та екзоцитоз)

1. Ендоцитоз:

- а) фагоцитоз;
- б) піноцитоз.

Мембранний транспорт речовин може включати односпрямоване перенесення молекули якоїсь речовини або спільний транспорт двох різних молекул в одному або протилежних напрямках.

Пасивний транспорт включає просту і полегшену дифузію – процеси, що не вимагають витрати енергії. Механізмом простої дифузії здійснюється перенесення дрібних молекул (наприклад, O_2 , H_2O , CO_2); цей процес проходить зі швидкістю, пропорційною градієнту концентрації транспортованих молекул по обидва боки мембрани. Полегшена дифузія здійснюється через канали або транспортні білки, що мають специфічність щодо транспортованих молекул. Іонними каналами є трансмембранні білки, що утворюють дрібні

водні пори, через які транспортуються дрібні водорозчинні молекули та іони. Транспортні білки також є трансмембранними білками, які зазнають зворотних змін конформації, що забезпечує транспорт специфічних молекул через плазмолему. Вони функціонують у механізмах як пасивного, так і активного транспорту.

Активний транспорт є енергоємним процесом, завдяки якому перенесення молекул здійснюється за допомогою транспортних білків проти електрохімічного градієнта. Прикладом механізму, що забезпечує протилежно спрямований активний транспорт іонів, є натрієво-калієвий насос (представлений транспортним білком Na^+ , K^+ , АТФ-азою), завдяки якому іони Na^+ виводяться з цитоплазми, а іони K^+ одночасно переносяться в неї. Цей механізм забезпечує підтримання сталості об'єму клітини (шляхом регуляції осмотичного тиску), а також мембранного потенціалу. Активний транспорт глюкози в клітину здійснюється транспортним білком і поєднується з односпрямованим перенесенням іона Na^+ .

Транспорт макромолекул

Ендоцитоз. Транспорт макромолекул у клітину здійснюється за допомогою механізму ендоцитозу. Матеріал, що знаходиться у позаклітинному просторі, захоплюється в ділянці впинання (інвагінації) плазмолемі, краї якої змикаються з формуванням ендоцитозного пухирця або ендосоми – дрібного сферичного утвору, герметично оточеного мембраною. Далі вміст ендосоми піддається внутрішньоклітинному переробленню (процесингу). Зокрема, в ендосомі в умовах закислення середовища відбувається відділення ліганду від рецептора (останній у подальшому використовується повторно). Різновидами ендоцитозу є піноцитоз і фагоцитоз.

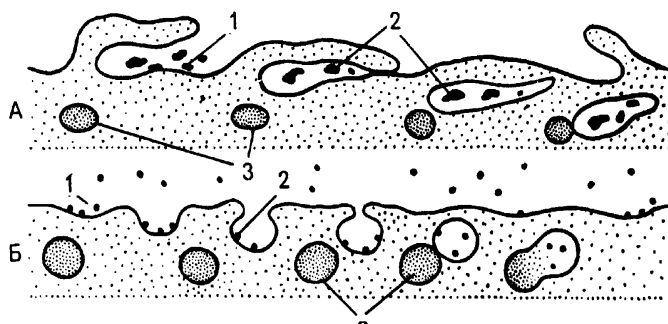


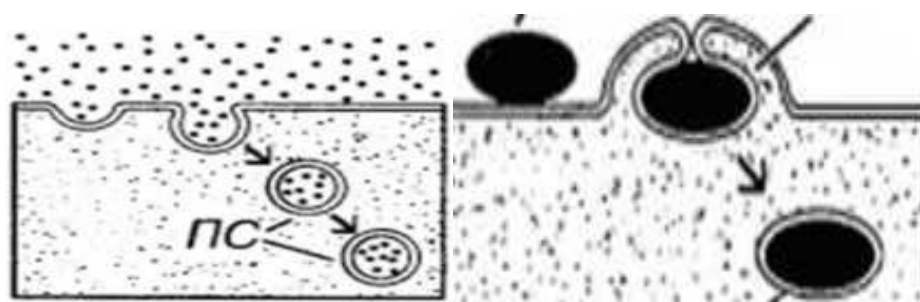
Рисунок 10 – Ендоцитоз. Різні типи утворення піноцитозних пухирців (А, Б) (схема): 1 – сорбція частинок на поверхні плазматичної мембрани; 2 – занурення частинок у цитоплазму; 3 – первинні лізосоми

Піноцитоз – захоплення і поглинання клітиною рідини або різних розчинних речовин, поділяють на макропіноцитоз (діаметр ендосом – 0,2–0,3 мкм) і мікропіноцитоз (діаметр ендосом – 70–100 нм).

Фагоцитоз – захоплення і поглинання клітиною щільних, зазвичай великих (розміром більше 1 мкм) частинок, супроводжується утворенням випинань цитоплазми – псевдоподій, що охоплюють об'єкт фагоцитозу і змикаються над ним.

ОФ

ПП



ФС

Рисунок 11 – Піноцитоз (1) і фагоцитоз (2) (схема): ПС – піносоми; ОФ – об'єкт фагоцитозу; ПП – псевдоподії; ФС – фагосома

Який механізм ендоцитозу?

Рецепторно-опосередкований ендоцитоз. Ефективність ендоцитозу істотно збільшується, якщо він опосередкований мембранними рецепторами, що зв'язуються з молекулами поглиняваної речовини або молекулами, що знаходяться на поверхні фагоцитованого об'єкта – лігандами. У подальшому (після поглинання речовини) комплекс рецептор-ліганд розщеплюється, і рецептори можуть знову повернутися до плазмолемі.

Прикладом рецепторно-опосередкованої взаємодії може бути фагоцитоз лейкоцитом бактерії. Оскільки на плазмолемі лейкоцита є рецептори до імуноглобулінів (антитіл), швидкість фагоцитозу різко зростає, якщо поверхня бактерії покрита антитілами (опсонінами).

Облямовані пухирці та ямки. Рецептори макромолекул у плазмолемі, переміщаючись латерально по клітинній поверхні, можуть зв'язувати свої ліганди та накопичуватися в місці, де формуються ендоцитозні ямки. Дуже часто навколо таких ямок та утворюваних із них пухирців із боку цитоплазми збирається оболонка з білка клатрину. В покритих клатриновою оболонкою (облямованих) ямках рецепторні білки мембрани витісняють усі інші; таким чином, ямки діють як пристосування для накопичення і сортування молекул. Цим механізмом досягається значна економія в ході процесу ендоцитозу: для поглинання певної кількості молекул ліганду потрібно значно менше пухирців, ніж було б у разі дифузного розподілу комплексів рецептор-ліганд.

Облямована ямка досягає свого максимального розміру (близько 0,3 мкм) впродовж 1 хв і перетворюється в облямований пухирець. Його вміст може піддаватися процесингу лише після того, як через кілька секунд він втратить клатринову оболонку. Якщо вона зберігається, то пухирець не здатний зливатися з іншими структурами (аналогічними пухирцями, лізосомами), і його вміст залишається незмінним. Облямовані ендоцитозні пухирці транспортують імуноглобуліни, білки жовткових включень (у цитоплазму овоцитів), фактори росту, ліпопротеїни низької щільності (ЛНЩ). Деякі транспортні мембранні пухирці в цитоплазмі оточені неклатриновою білковою оболонкою.

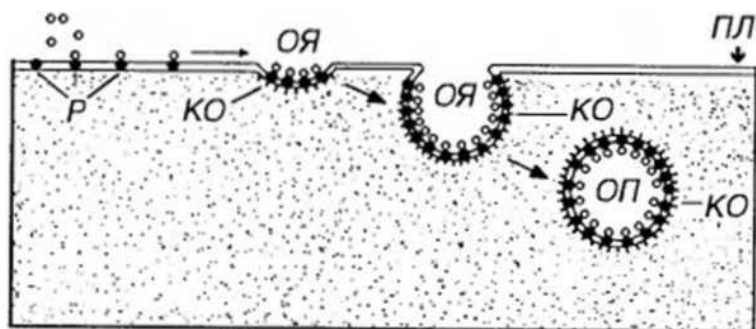


Рисунок 12 – Рецепторно-опосередкований ендоцитоз (схема): ПЛ – плазмолемма; Р – рецептори; ОЯ – облямована ямка; ОП – облямований пухирець; КО – клатринова оболонка

Що може відбуватися при порушенні ендоцитозу?

Порушення транспорту ЛНЩ призводить до спадкового захворювання – сімейної гіперхолестеринемії, що обумовлена відсутністю або наявністю дефектних рецепторів ЛНЩ, здатних зв'язувати ліганд або накопичуватися в облямованих ямках. При цьому поглинання клітинами холестерину, що надходить з ЛНЩ, ослаблено, а його рівні в крові різко підвищені, що викликає швидкий розвиток атеросклерозу і смерть хворих у молодому віці від ішемічної хвороби серця.

Який механізм екзоцитозу?

Екзоцитоз – процес, протилежний ендоцитозу, при якому мембранні екзоцитозні пухирці наближаються до плазмолемми та зливаються з нею своєю мембраною, яка вбудовується в плазмолему. При цьому вміст пухирців (продукти власного синтезу клітини або транспортовані нею молекули, неперетравлені або шкідливі речовини та ін.) виділяється в позаклітинний простір.

Доля виділюваних екзоцитозом синтезованих клітиною молекул неоднакова:

1) прикріплюючись до клітинної поверхні, вони можуть ставати периферичними білками (наприклад, антигенами);

2) вони можуть увійти до складу міжклітинної речовини (наприклад, колаген і глікозаміноглікани);

1) потрапляючи у позаклітинну рідину, вони можуть відігравати роль сигнальних молекул (гормони, цитокіни).

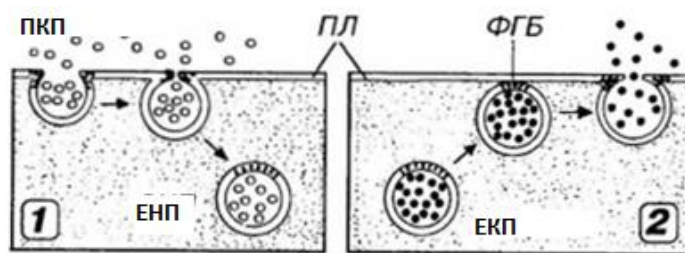


Рисунок 13 – Ендоцитоз (1) та екзоцитоз (2) (схема): ПКП – позаклітинний простір; ПЛ – плазмолемма; ЕНП – ендоцитозний пухирець; ЕКП – екзоцитозний пухирець; ФГБ – фузогенні білки

Трансцитоз – процес, характерний для деяких типів клітин, що поєднує ознаки ендоцитозу та екзоцитозу. На одній поверхні клітини формується ендоцитозний пухирець, що переноситься до протилежної поверхні клітини та, стаючи екзоцитозним пухирцем, виділяє свій вміст у позаклітинний простір. Процеси трансцитозу проходять дуже активно в цитоплазмі плоских клітин, які вистилають судини (ендотеліоцитах), особливо у капілярах. У цих клітинах пухирці, зливаючись, можуть утворювати тимчасові трансцелюлярні канали, через які транспортуються водорозчинні молекули.

Процес утворення ендоцитозних пухирців опосередковується особливими фузогенними мембранними білками, які концентруються в ділянках інвагінації плазмолеми. Ці ж білки при екзоцитозі сприяють злиттю мембрани пухирця з плазмолемою. Важливу роль у процесах ендоцитозу та екзоцитозу відіграють елементи цитоскелета, зокрема мікрофіламенти і мікротрубочки.

Як досягається баланс процесів ендоцитозу та екзоцитозу?

Баланс процесів ендоцитозу та екзоцитозу. Ендоцитоз унаслідок постійного відшнуровування пухирців із поверхні плазмолеми повинен приводити до зменшення її площі при одночасному збільшенні об'єму клітини. Так, наприклад, у макрофагах за 1 год за рахунок ендоцитозу вноситься до 25 % об'єму цитоплазми, а за 0,5 год загальна площа поверхні ендоцитозних пухирців становить 100 % площі плазмолеми. При екзоцитозі, навпаки, постійно відбувається збільшення площі плазмолеми внаслідок вбудовування в неї мембрани екзоцитозних пухирців. Так, у секреторній клітині ацинуса підшлункової залози сукупна площа мембрани секреторних гранул у 30 разів більша, ніж поверхня плазмолеми.

Разом із тим у дійсності активні процеси ендоцитозу та екзоцитозу не приводять до істотних змін площі поверхні плазмолеми, оскільки вони врівноважуються формуванням екзоцитозних та ендоцитозних пухирців. Ці явища відображають у клітині кругообіг мембран, що постійно відбувається і отримав назву «мембранного конвеєра».

Як відбувається утворення міжклітинних контактів?

Плазмолема багатоклітинних тваринних організмів бере активну участь в утворенні спеціальних структур – міжклітинних контактів або з'єднань, що забезпечують міжклітинні взаємодії. Розрізняють кілька типів таких структур. Загальним для цих клітин є те, що на їх поверхні розміщуються спеціальні вуглеводні частини інтегральних білків, глікопротеїдів, які взаємодіють і з'єднуються з відповідними білками на поверхні сусідніх клітин.

Як класифікуються міжклітинні контакти?

Міжклітинні з'єднання поділяють на:

- 1) прості;
- 2) складні:
 - а) замикальні (ізолювальні);
 - б) зчіплювальні;
 - в) комунікаційні (об'єднувальні).

Прості міжклітинні з'єднання – зближення плазмолем сусідніх клітин на відстань 15–20 нм. При цьому відбувається взаємодія шарів глікокаліксу сусідніх клітин. Глікопротеїди сусідніх клітин при утворенні простого контакту «впізнають» клітини одного типу. Наявність білків-рецепторів (кадгеринів, інтегринів та ін.) характерна для певних тканин. Вони реагують лише з відповідними їм клітинами. Наприклад, E-кадгерини беруть участь в утворенні контактів лише між епітеліальними клітинами та забезпечують їх з'єднання практично по всій поверхні контактуючих клітин.

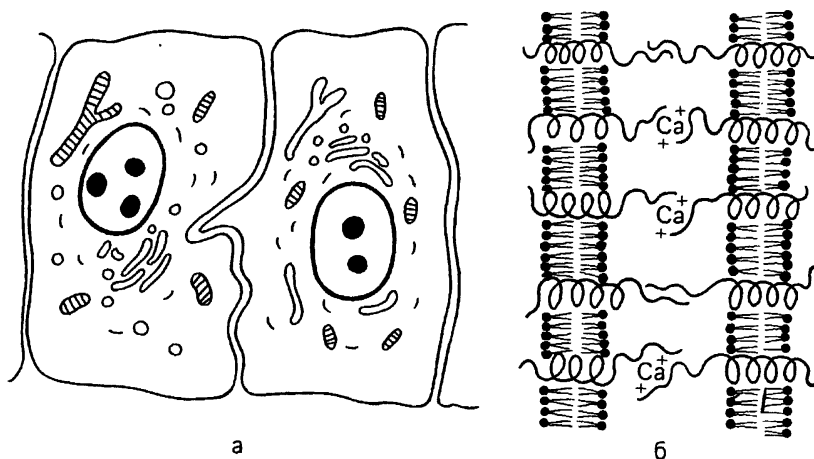


Рисунок 14 – Просте міжклітинне з'єднання (схема):

а – просте з'єднання двох епітеліальних клітин; б – зв'язування інтегральними глікопротеїдами (інтегринами і кадгеринами) плазматичних мембран сусідніх клітин

Характеристика складних міжклітинних контактів

До замикальних (ізолювальних) належить щільний контакт. У цьому контакті беруть участь спеціальні інтегральні білки, що розміщені на поверхні сусідніх клітин та утворюють подібність коміркової сітки. Ця коміркова сітка оточує у вигляді пояска весь периметр клітини та з'єднується з такою самою сіткою на поверхні сусідніх клітин. Ця ділянка непрониклива для макромолекул та іонів, і, отже, вона замикає, відмежовує міжклітинні щілини (та разом із ними власне внутрішнє середовище організму) від зовнішнього середовища. Цей тип з'єднань характерний для клітин одношарового епітелію та ендотелію.

До зчіплювальних з'єднань відносять **адгезивний** (що зчіплює) поясок та **десмосоми**. Спільним для цієї групи з'єднань є те, що до ділянок плазматичних мембран із боку цитоплазми підходять фібрилярні елементи цитоскелета, які ніби занурюються на їх поверхні.

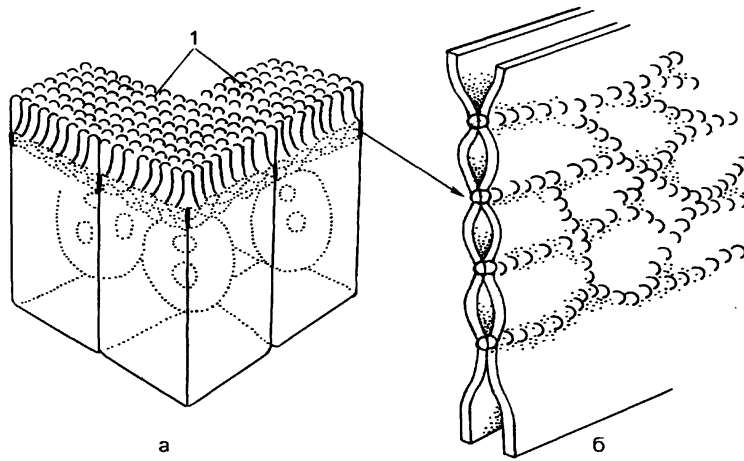


Рисунок 15 – Щільне з'єднання (схема):

а – розташування щільного з'єднання (вставна пластинка) на клітинах кишкового епітелію;
 б – тривимірна схема ділянки щільного з'єднання; 1 – мікрворсинки

Адгезивний (зчіплювальний) поясок – парне утворення у вигляді стрічки, що оточує апікальну частину клітини одношарового епітелію. Тут клітини пов'язані одна з іншою інтегральними глікопротеїдами, до яких із боку цитоплазми і тієї й іншої клітини примикає шар примембранних білків, що включають характерний білок вінкулін. До цього шару приєднується пучок актинових мікрофіламентів. Спільне скорочення актинових мікрофіламентів у багатьох сусідніх клітинах може призвести до зміни рельєфу всього епітеліального пласта.

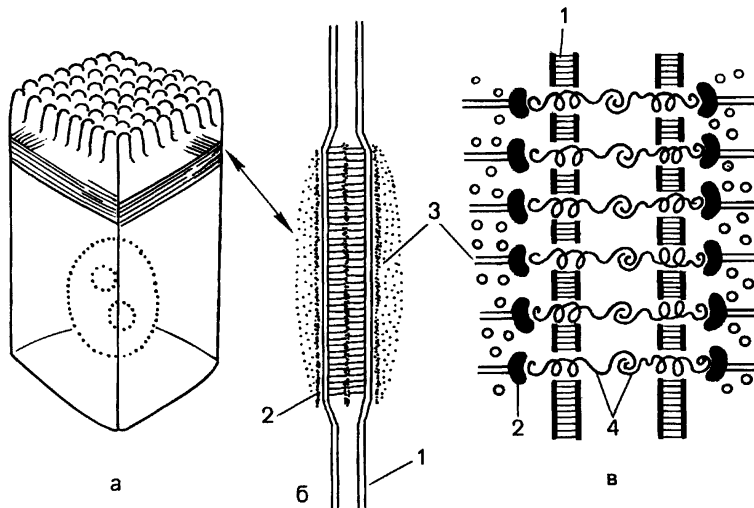


Рисунок 16 – Адгезивний (зчіплювальний) поясок (схема):

а – розміщення його в клітині; б – вигляд на зрізі; в – схема молекулярної організації;
 1 – плазмолема; 2 – шар білків зчеплення; 3 – актинові мікрофіламенти; 4 – лінкерні глікопротеїди

До зчіплюваних сполук може бути віднесений так званий фокальний контакт, характерний для фібробластів. У цьому випадку клітина з'єднується не з сусідньою клітиною, а з елементами позаклітинного субстрату. В утворенні фокального контакту також беруть участь актинові мікрофіламенти. До зчіплюваних міжклітинних з'єднань відносять і **десмосоми**. Це теж парні структури, що являють собою невелику ділянку або пляму діаметром близько 0,5 мкм. Із боку цитоплазми до плазматичної мембрани прилягає шар білків, до складу якого входять десмоплакїни. У цей шар занурюються пучки цитоплазматичних проміжних філаментів. Із зовнішнього боку плазмолем сусідніх клітин, у місці утворення десмосом, з'єднання відбувається за допомогою трансмембранних доменів білків – десмоглеїнів. Кожна клітина епідермісу шкіри може мати до декількох сотень десмосом.

Функціональна роль десмосом полягає головним чином у механічному зв'язку між клітинами. Десмосоми – зв'язки, що знаходяться в різних типах епітелію, серцевих і гладких м'язах. Напівдесмосоми зв'язують епітеліальні клітини з базальною мембраною.

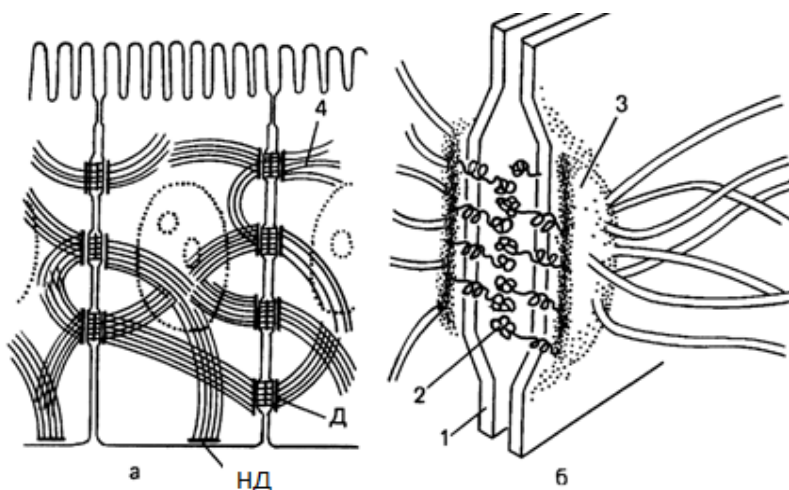


Рисунок 17 – Десмосома (схема): а – розташування в клітині; б – схема ультраструктури; 1 – плазмолема; 2 – десмоглеїновий шар; 3 – шар десмоплакїну; 4 – проміжні філаменти; Д – десмосома; НД – напівдесмосома

Комунікаційні з'єднання в клітинах тварин представлені так званими **щілинними контактами і синапсами**.

Щілинне з'єднання, або нексус, являє собою ділянку протяжністю 0,5–3 мкм, де плазмолемі розділені проміжком 2–3 нм. З боку цитоплазми ніяких спеціальних примембранних структур у даній ділянці не виявляється, але в структурі плазмолем сусідніх клітин один проти одного розміщуються спеціальні білкові комплекси (конексони), що утворюють канали з однієї клітини в іншу. Цей тип з'єднання спостерігається у всіх групах тканин.

Функціональна роль щілинного з'єднання полягає в перенесенні іонів і дрібних молекул від клітини до клітини. Так, у серцевому м'язі збудження, в основі якого лежить процес зміни іонної проникливості, передається від клітини до клітини через нексус.

Синаптичні з'єднання, або синапси. Цей тип з'єднань характерний для нервової тканини і спостерігається в спеціалізованих ділянках контакту між двома нейронами, між нейроном і яким-небудь іншим елементом, що входить до складу рецептора або ефектора (наприклад, нервово-м'язові, нервово-епітеліальні синапси).

Синапси – ділянки контактів двох клітин, спеціалізованих для односторонньої передачі збудження або гальмування від одного елемента до іншого.

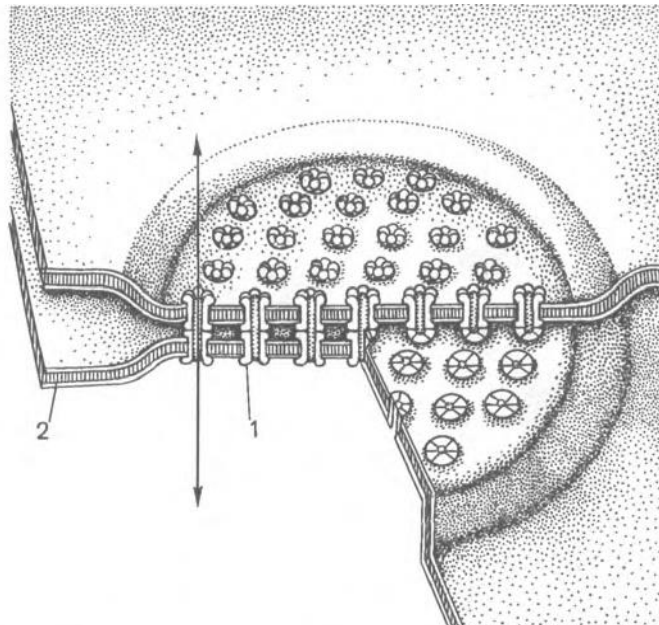


Рисунок 18 – Щілинне (комунікаційне) з'єднання (схема):

1 – конексон; 2 – плазмолема

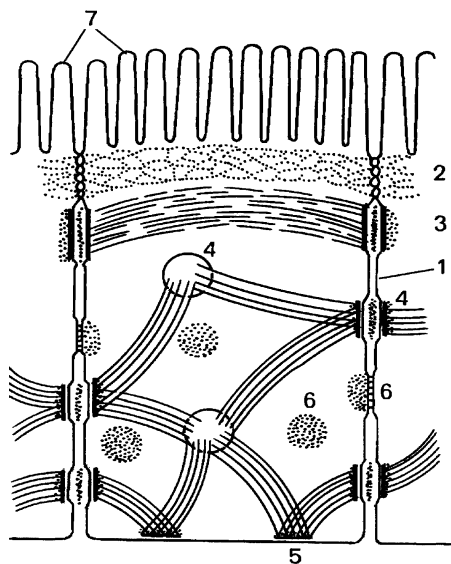


Рисунок 19 – Розміщення різних міжклітинних з'єднань у клітинах кишкового епітелію (схема): 1 – просте з'єднання; 2 – щільне з'єднання (ізолювальне); 3 – адгезивний поясок; 4 – десмосома; 5 – напівдесмосома; 6 – щілинне (комунікаційне) з'єднання;

7 – мікроросинки

ОРГАНЕЛИ ЗАГАЛЬНОГО ПРИЗНАЧЕННЯ

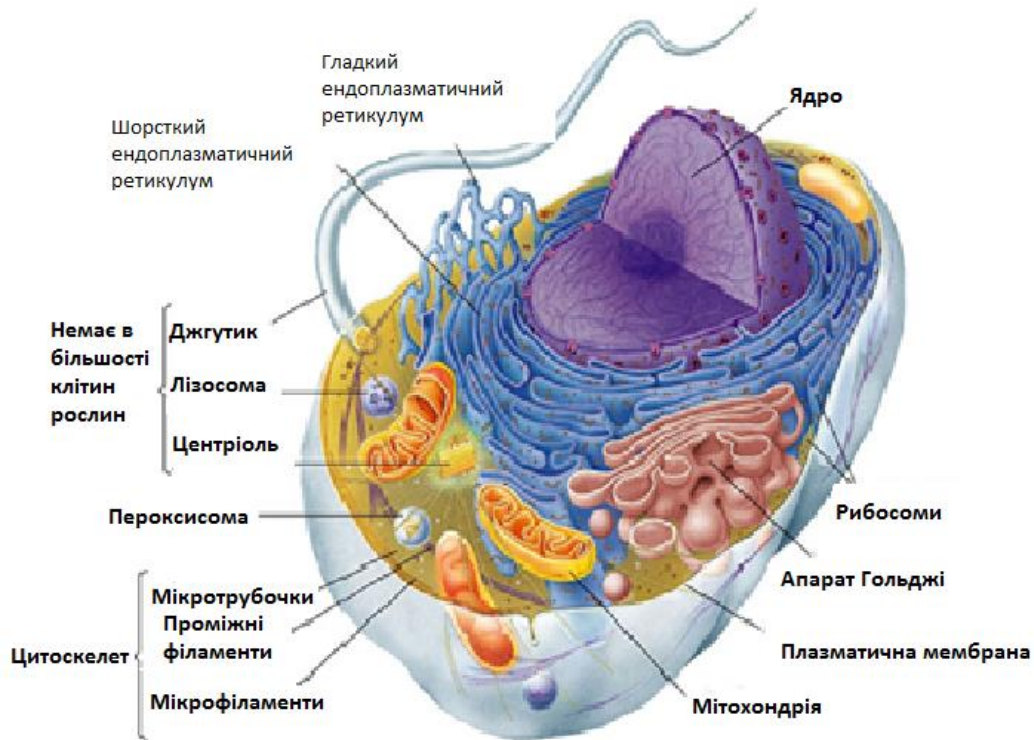


Рисунок 20 – Загальна будова клітини

Органели – постійні структурні елементи цитоплазми клітини, що мають специфічну будову і виконують певні функції.

1. Класифікація органел

Загальні органели, властиві усім клітинам і забезпечують різні сторони життєдіяльності клітини. Їх, у свою чергу, *поділяють* на:

- мембранні органели: мітохондрії, ендоплазматична сітка, комплекс Гольджі, лізосоми, пероксисоми;
- немембранні органели: рибосоми, клітинний центр, мікротрубочки, мікрофібрили, мікрофіламенти.

Спеціальні органели, наявні в цитоплазмі лише певних клітин і виконують специфічні функції цих клітин. Спеціальні органели поділяють на:

- цитоплазматичні – міофібрили, нейрофібрили, тонофібрили;
- органели клітинної поверхні – війки, джгутики.

Функціонально розрізняють органели:

- системи синтезу і транспорту біополімерів (ЕПР, комплекс Гольджі, рибосоми);
- апарату внутрішньоклітинного переварювання (ендосоми, лізосоми);

- опорно-рухового апарату (цитоскелета): мікротрубочки, мікрофіламенти, проміжні філаменти;
- системи енергозабезпечення клітини (мітохондрії).

2. Загальна характеристика мембранних органел

Усі різновиди мембранних органел мають загальний принцип будови:

- ✓ це замкнені та ізольовані ділянки в гіалоплазмі (компарменти), що мають своє внутрішнє середовище;
- ✓ стінка їх складається з біліпідної мембрани і білків подібно до плазмолемі.

Однак біліпідні мембрани органел мають і деякі особливості:

- ✓ товщина біліпідних мембран органел менша (7 нм), ніж у плазмолемі (10 нм);
- ✓ мембрани відрізняються за кількістю і якістю білків, убудованих у мембрани.

Однак той факт, що мембрани мають загальний принцип будови, дозволяє мембранам, органелам і плазмолемі взаємодіяти одна з одною, вбудовуватися, зливатися, роз'єднуватися, відшнуровуватися. Цим досягається рециркуляція мембран. Загальний принцип будови мембран пояснюється тим, що всі вони утворюються в ендоплазматичній сітці, а їх структурна і функціональна спеціалізація відбувається здебільшого в комплексі Гольджі.

3. Основні структурні компоненти, що утворюють гранулярний ендоплазматичний ретикулум:

- 1) система плоских мембранних мішечків – цистерн;
- 2) рибосоми, прикріплені до зовнішньої поверхні мембрани (зв'язані рибосоми).

3.1. Особливості будови гранулярного ендоплазматичного ретикулума

У мембрану вбудовані ферменти, що каталізують приєднання та відщеплення вуглеводів від білків, розщеплюють пептидні зв'язки; транспортні білки, що регулюють надходження молекул білків і вуглеводів у порожнину ретикулума.

3.2. Функції ЕПР

1. Синтез білків рибосомами (експортних і мембранних).
2. Модифікація синтезованого білка (відщеплення та приєднання вуглеводів, відщеплення шматочків поліпептидного ланцюга).
3. Транспорт білків до комплексу Гольджі.

3.3. Основні структурні компоненти, що утворюють агранулярний ендоплазматичний ретикулум

Представлений цистернами, більш широкими каналами й окремими везикулами, на зовнішній поверхні яких відсутні рибосоми.

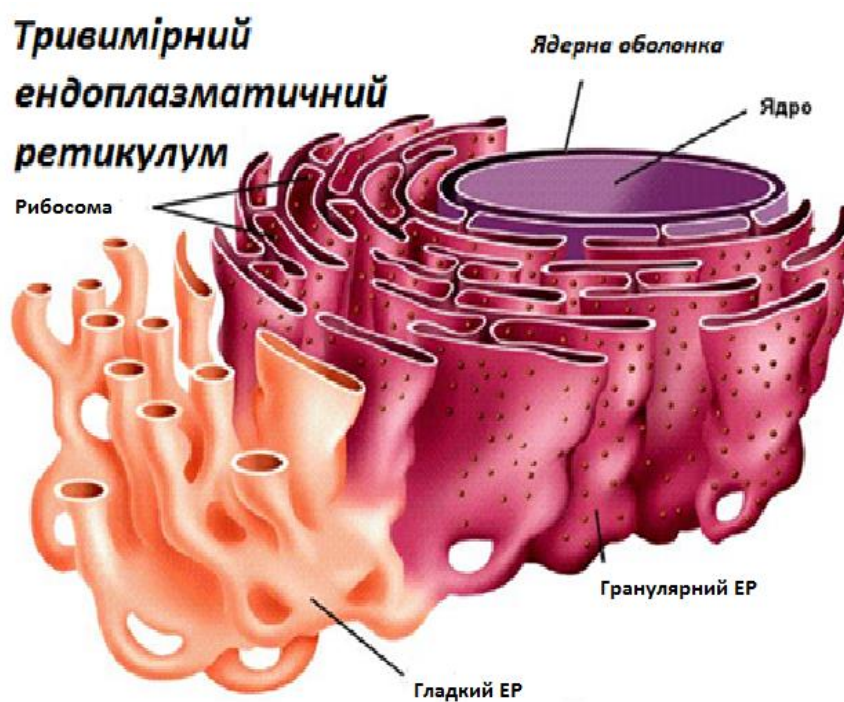
3.4. Особливості будови агранулярного ЕПР

У мембрану вбудовані білки синтезу ліпідів, руйнування ряду речовин, транспортні білки, що забезпечують надходження речовин у порожнину і з порожнини ретикулума, регуляторні білки, що регулюють роботу транспортних білків.

3.5. Функції агранулярного ЕПР

1. Синтез ліпідів.
2. Участь у синтезі глікогену.
3. Знешкодження деяких токсинів.
4. Депо іонів кальцію (переважно в м'язовій тканині).

Необхідно пам'ятати, що названі два різновиди не є самостійними формами ендоплазматичної сітки, оскільки можна простежити перехід гранулярної ендоплазматичної мережі в гладку і навпаки.



Рибосоми

Рисунок 21 – Загальна будова ЕПР

4. Рибосоми

4.1. Структурно-молекулярна організація рибосом

Це складний комплекс, побудований із РНК і білків рибонуклеопроїдів (що утворюються в ядерці). Складається з 2 субодиниць – малої (1 молекула рРНК і 33 молекули

білків) і великої (3 молекули рРНК і 40 білків). Збирання субодиниць в єдину рибосому здійснюється в цитоплазмі.

4.2. Розміщення рибосом у гіалоплазмі

1. Вільні рибосоми знаходяться в гіалоплазмі.
2. Невільні, або зв'язані, з'єднані з мембранами ендоплазматичного ретикулума.

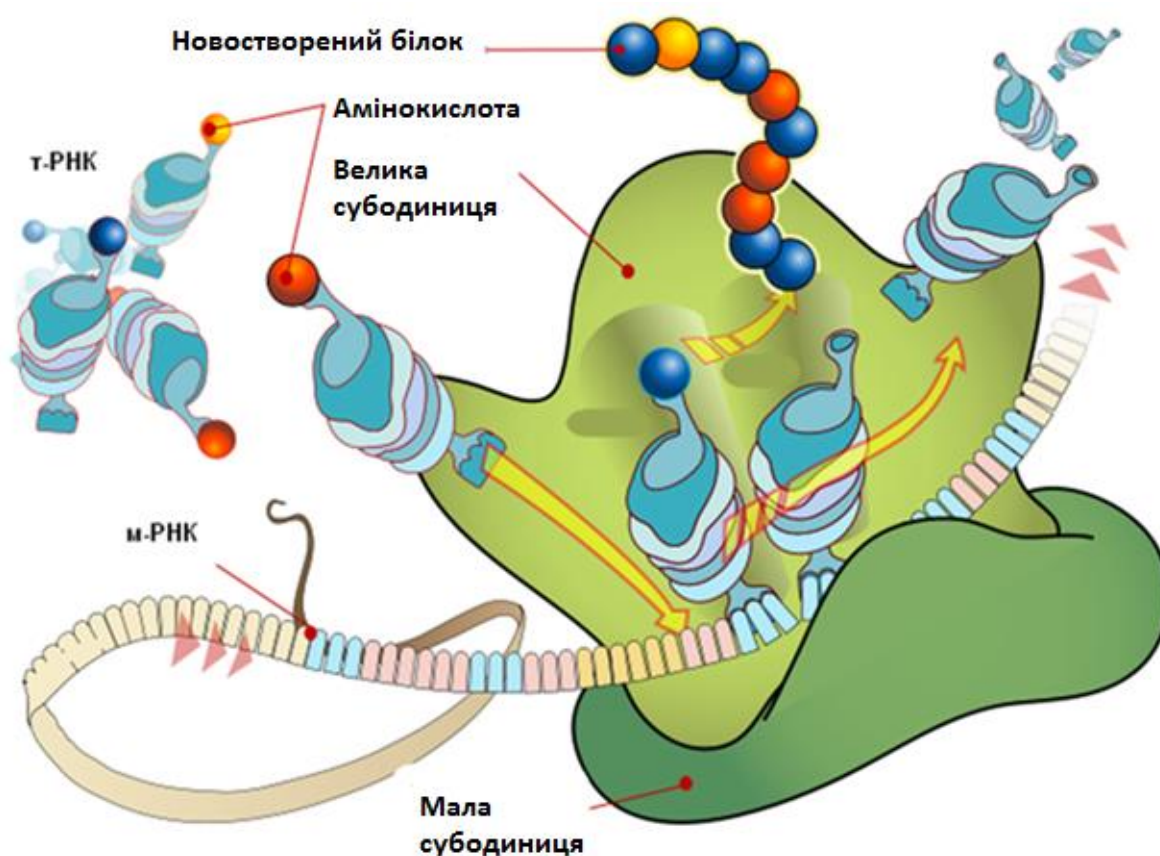
Вільні й прикріплені рибосоми, крім відмінності в їх локалізації, відрізняються певною функціональною специфічністю: вільні рибосоми синтезують білки для внутрішніх потреб клітини (білки-ферменти, структурні білки), прикріплені синтезують білки «на експорт».

4.3. Полісома

Для синтезу білка окремі рибосоми за допомогою матричної або інформаційної РНК об'єднуються в ланцюжки рибосом – полісоми.

4.4. Функція рибосом

Біосинтез білка.



Комплекс Гольджі

Рисунок 22 – Загальна схема функціонування рибосом

5. Основні структурні компоненти, що утворюють комплекс Гольджі

Система плоских мембранних мішечків, складених на зразок стопи тарілок та асоційованих із ними пухирців.

5.1. Диктіосома

Пластинчастий комплекс поділяють на субодиниці – диктіосоми. Кожна диктіосома – це стопа сплюснених цистерн, по периферії яких локалізуються дрібні пухирці. При цьому в кожній цистерні периферична частина розширена, а центральна – звужена. Їх у клітині може бути від однієї до сотні. Повернений до ядра бік диктіосоми називається незрілою поверхнею (цис-бік), а до цитомембрани – зрілою (трансбік).

У диктіосомі розрізняють два полюси:

- цис-полюс – спрямований поверхнею до ядра;
- трансполюс – спрямований у бік цитолеми.

Установлено, що до цис-полюса підходять транспортні вакуолі, що несуть до пластинчастого комплексу продукти, синтезовані у гранульованому ендоплазматичному ретикулумі. Від трансполюса відшнуровуються пухирці, що несуть секрет до плазмолеми для його виведення з клітини (секреторні пухирці). Однак частина дрібних секреторних пухирців, заповнених білками-ферментами, залишається в цитоплазмі й має назву первинних лізосом.

5.2. Напрямок руху речовин у комплексі Гольджі

Речовини потрапляють у комплекс Гольджі з незрілого боку і просуваються до зрілого, де відбувається їх сортування і упакування в секреторні пухирці.

5.3. Функції комплексу Гольджі

- транспортна – виводить із клітини синтезовані в ній продукти;
- конденсація та модифікація речовин, синтезованих у гранульованому ендоплазматичному ретикулумі;
- утворення лізосом (спільно із зернистою ендоплазматичною сіткою);
- участь в обміні вуглеводів;
- синтез молекул, що утворюють глікокалікс цитолеми;
- синтез, накопичення та виведення муцину (слизу);
- модифікація мембран, синтезованих в ендоплазматичній сітці та перетворення їх на мембрани плазмолеми.

Серед численних функцій пластинчастого комплексу перше місце займає транспортна функція. Саме тому його нерідко називають транспортним апаратом клітини.



Рисунок 23 – КОМПЛЕКС ГОЛЬДЖІ (модель об'ємної реконструкції)

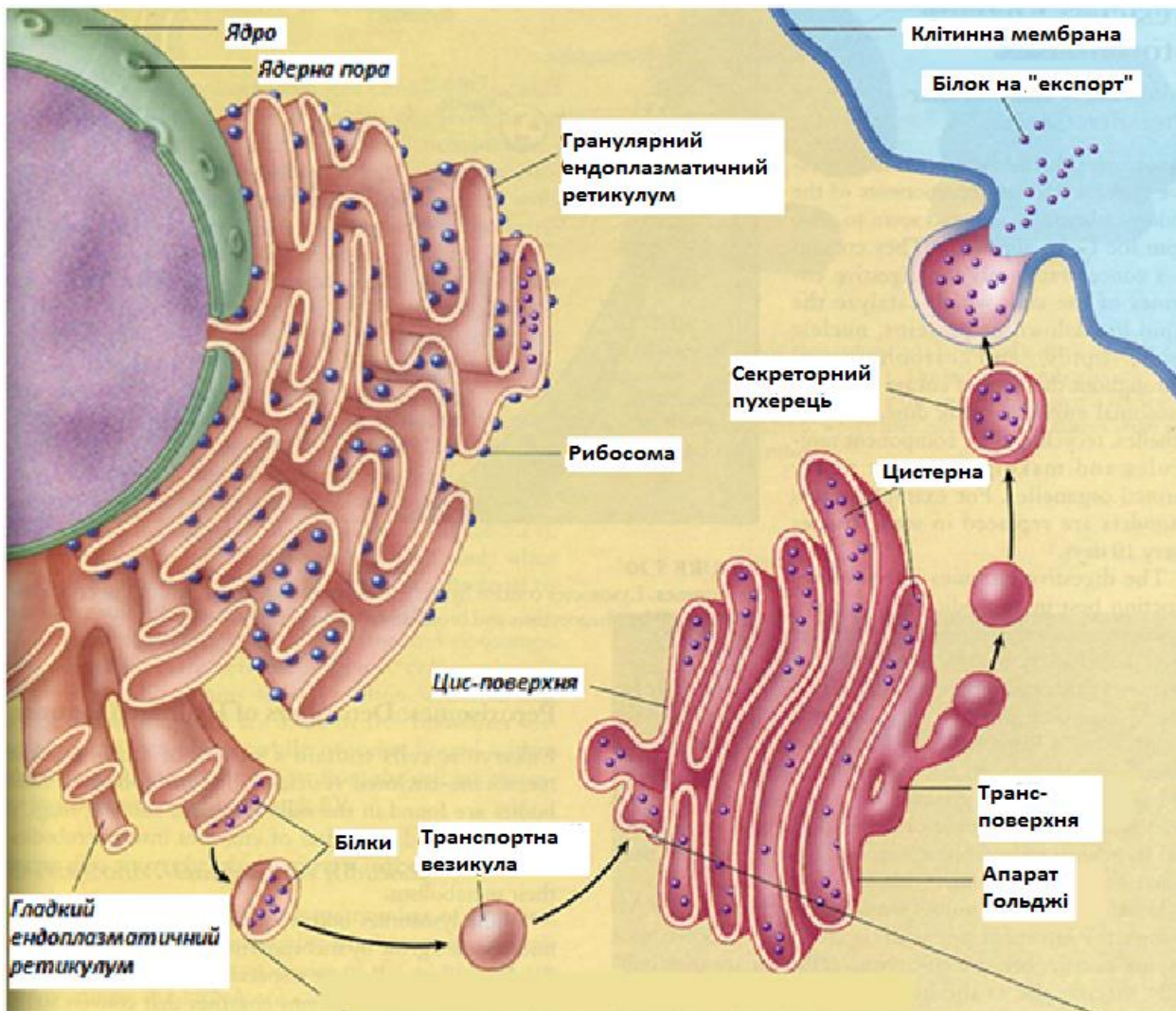


Рисунок 24 – Взаємодія органел

6. Мітохондрії

6.1. Основні структурно-функціональні характеристики мітохондрій

Мітохондрії – це мішечки округлої або витягнутої форми, стінка яких складається з двох мембран. Зовнішня мембрана гладка, має звичайну проникність. Внутрішня мембрана має вибірну проникність, у ній є випинання – кристи, в них вбудовані ферменти дихального ланцюга, ферментний комплекс АТФ-синтезу, транспортні білки.

Порожнина мітохондрії заповнена матриксом, що складається з безлічі ферментів (цикл Кребса, бета-окиснення ліпідів та ін.), рибосом, ДНК, РНК, проміжних продуктів розпаду жирних кислот і вуглеводів.

6.2. Особливості будови мітохондрій

Мітохондрії – найбільш відокремлені структурні елементи цитоплазми клітини, які здебільшого існують самостійно. Є навіть точка зору, що мітохондрії в історичному розвитку спочатку були самостійними організмами, а потім проникли в цитоплазму клітин, де й вели сапрофітне існування. Про це свідчить, зокрема, той факт, що в мітохондріях є самостійний генетичний апарат (мітохондріальні ДНК) і синтетичний апарат (мітохондріальні рибосоми). Однак зараз уже достовірно встановлено, що частина мітохондріальних білків синтезується в клітині.

6.3. Функції мітохондрій

Синтез молекул АТФ

Джерелом утворення енергії в мітохондрії (її «паливом») є пірвіноградна кислота (піруват), що утворюється з вуглеводів, білків і ліпідів у гіалоплазмі. Окиснення пірвату відбувається в мітохондріальному матриксі в циклі трикарбонових кислот, а на кристах мітохондрій здійснюються перенесення електронів, фосфорилування АДФ й утворення АТФ. АТФ, що утворюється в мітохондріях, є єдиною формою енергії, що використовується клітиною для виконання різних процесів.

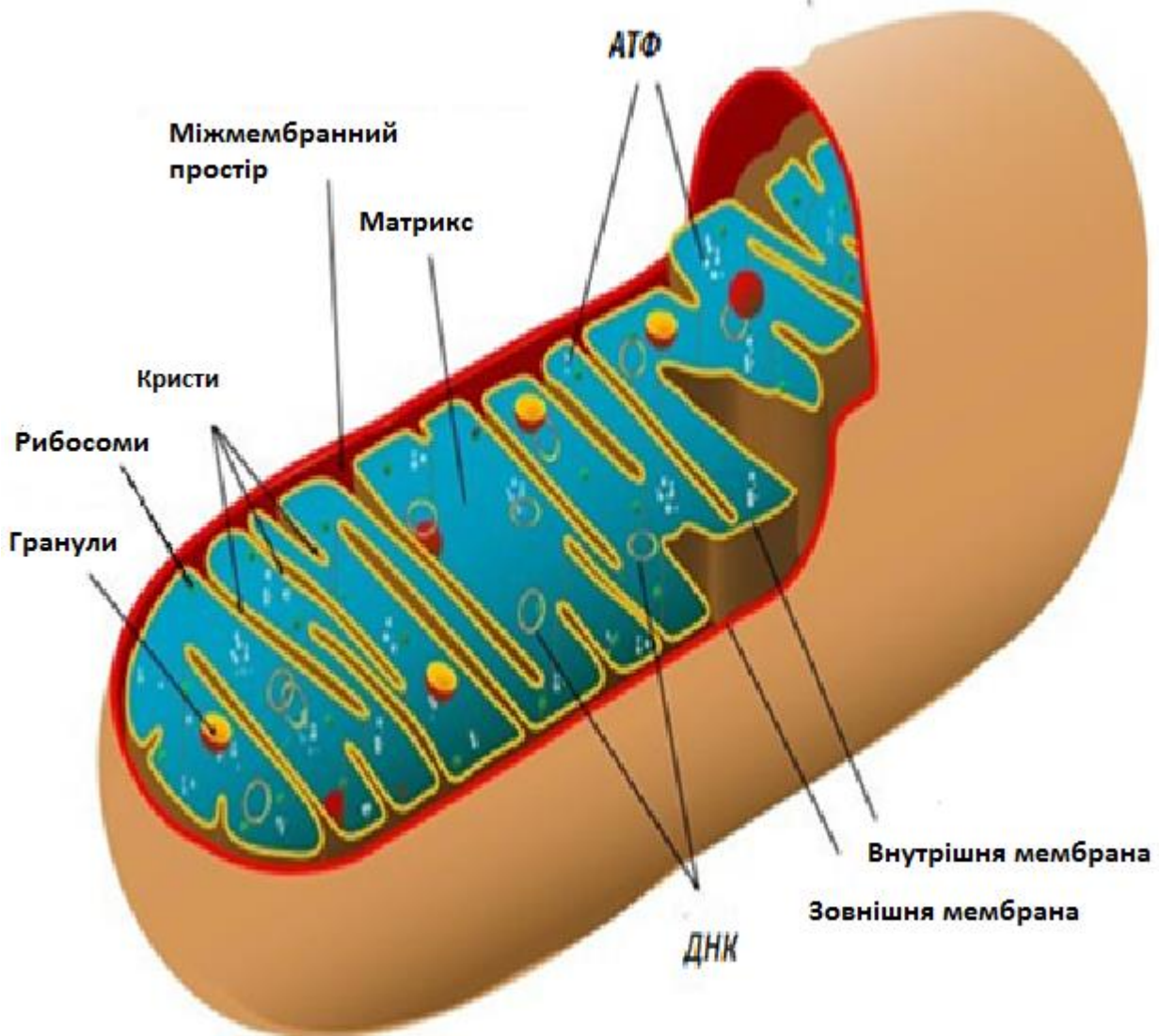


Рисунок 25 – Мітохондрія (модель об'ємної реконструкції)

7. Лізосоми

7.1. Основні структурно-функціональні характеристики лізосом

Мішечки, стінка яких складається з мембрани, всередині знаходяться гідролітичні ферменти (протеази, нуклеази, глікозидази, ліпази, фосфоліпази, сульфатази – більше 40 ферментів), що руйнують макромолекули – білки, вуглеводи і жири до низькомолекулярних продуктів, які можуть через мембрану дифундувати в цитозоль. Маркерним ферментом лізосом є кисла фосфатаза.

Усередині лізосом підтримується кисле рН, оскільки ферменти активні в кислому середовищі.

7.2. Види лізосом та функції, що вони виконують

1. Первинні лізосоми (електроннощільні тільця) – неактивні.
2. Вторинні лізосоми – фаголізосоми, зокрема аутофаголізосоми (активні, що розщеплюють органічні речовини).
3. Третинні лізосоми, або залишкові тільця, що містять неперетравлені продукти. Надалі видаляються з клітини екзоцитозу.

7.3. Травна функція лізосом

Травна функція лізосом починається лише після злиття лізосоми з фагосоною (тобто фагоцитованої речовини, що оточена біліпідною мембраною). При цьому утворюється єдиний пухирець – фаголізосома, в якій змішуються фагоцитований матеріал і ферменти лізосоми. Після цього починається розщеплення (гідроліз) біополімерних сполук фагоцитованого матеріалу на мономерні молекули (амінокислоти, моноцукри і так далі). Ці молекули вільно проникають через мембрану фаголізосоми в гіалоплазму і потім утилізуються клітиною, тобто використовуються або для утворення енергії, або на побудову біополімерних структур. Але не завжди фагоцитовані речовини розщеплюються повністю.

Доля решти речовин може бути різною. Деякі з них можуть бути виведені з клітини за допомогою екзоцитозу за механізмом, зворотним фагоцитозу. Деякі речовини (насамперед ліпідної природи) не розщеплюються лізосомальними гідролазами, а накопичуються й ущільнюються у фаголізосомах. Такі утворення називаються третинними лізосомами, або залишковими тільцями. У процесі фагоцитозу та екзоцитозу здійснюється регуляція мембран у клітині: в процесі фагоцитозу частина плазмолеми відшнуровується й утворює оболонку фагосоми, у процесі екзоцитозу ця оболонка знову вбудовується в плазмолему. Встановлено, що деякі клітини упродовж години повністю оновлюють плазмолему.

Крім розглянутого механізму внутрішньоклітинного розщеплення фагоцитованих екзогенних речовин, таким самим способом руйнуються ендogenousні біополімери – пошкоджені або застарілі власні структурні елементи цитоплазми. Спочатку такі органели або цілі ділянки цитоплазми, оточені біліпідною мембраною, і утворюють вакуолю аутофаголізосоми, в якій здійснюється гідролітичне розщеплення біополімерних речовин, як і в фаголізосомах.

7.4. Клітини, що містять багато лізосом

Необхідно зазначити, що всі клітини містять у цитоплазмі лізосоми, але в різній кількості. Є спеціалізовані клітини (макрофаги), в цитоплазмі яких міститься дуже багато первинних і вторинних лізосом. Такі клітини виконують захисні функції в тканинах, вони поглинають велику кількість екзогенних частинок (бактерій, вірусів), а також розпадаються на власні тканини.

7.5. Будова і функції пероксисом

Пероксисоми – мікротільця цитоплазми, подібні за будовою з лізосомами, але відрізняються від них тим, що в їх матриксі містяться кристалоподібні структури, а серед

білків-ферментів міститься каталаза, що руйнує перекис водню, який утворюється при окисненні амінокислот.

7.6. Функція

Розщеплення фагоцитованого матеріалу.

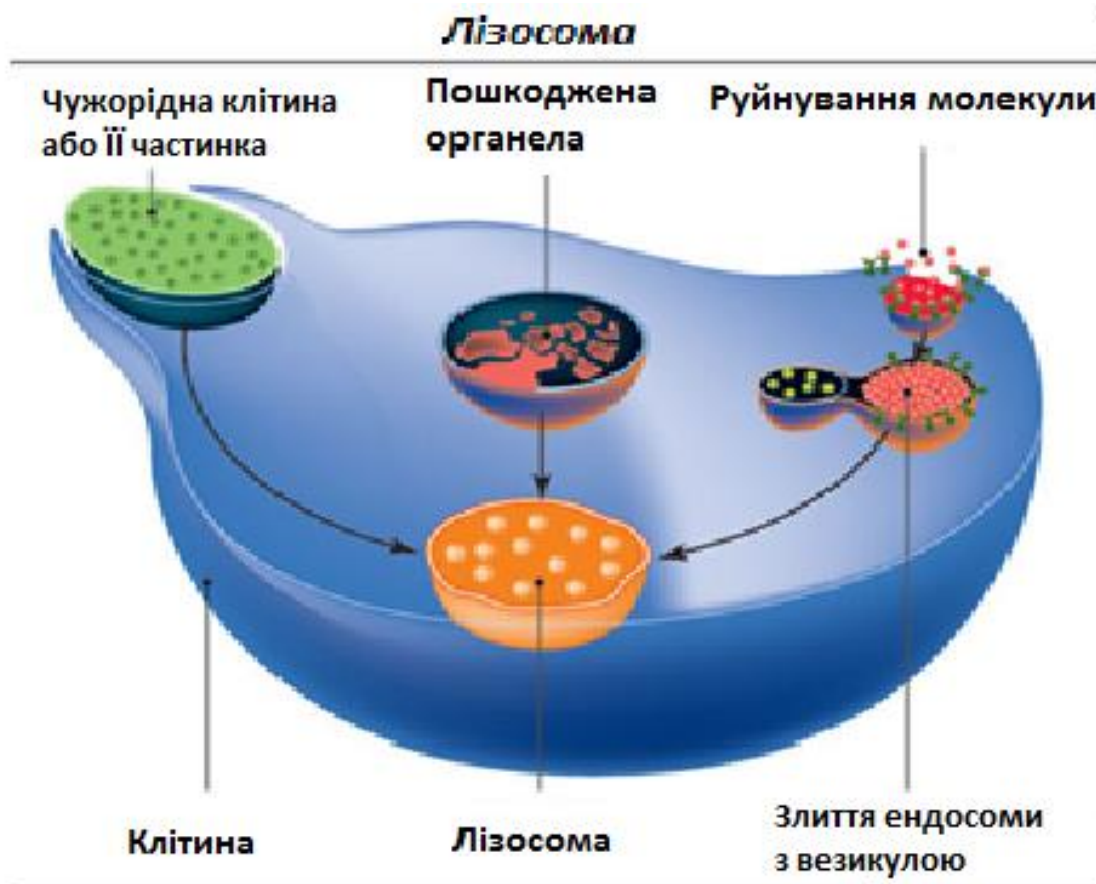


Рисунок 26 – Загальна схема розщеплення фагоцитованого матеріалу

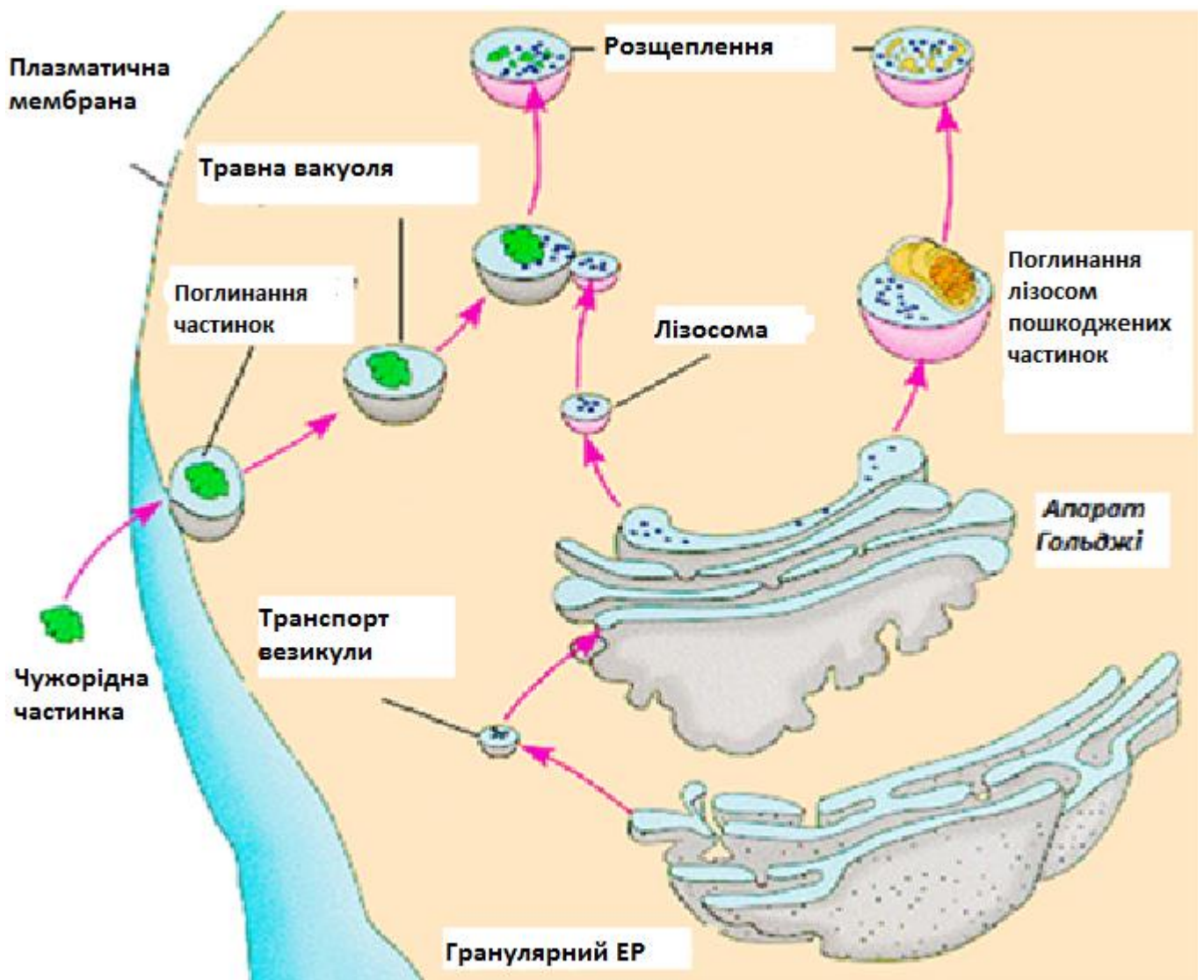


Рисунок 27 – Схема фагоцитозу

7.7. Вакуолярна система

Вакуолярна система, що складається з одномоембранних різноманітних за будовою і функціями органел (ендоплазматичний ретикулум, апарат Гольджі, лізосоми, ендосоми, секреторні вакуолі), виконує загальну функцію синтезу, перебудови (модифікації), сортування та виведення (експорту) з клітини біополімерів, в основному білків – глікопротеїдів, а також функцію синтезу мембран цієї системи і плазматичної мембрани.

Необхідно відзначити, що синтез основної маси клітинних білків проходить на полісомах у цитозолі. Особливістю білкового синтезу в цитозолі є те, що залежно від типу іРНК синтезуються різні білки, що прямують строго до своїх внутрішньоклітинних компонентів. Це пов'язано з тим, що різні за призначенням білки мають певні «сигнальні» послідовності амінокислот, наче адреси, за якими різні білки розподіляються в клітині. Так, ядерні білки мають NLS-сигнальну послідовність, білки мітохондрій так само, як і білки

цитозоля, цитоскелета, пластид і пероксисом, – свою сигнальну послідовність. Характерним є те, що всі типи перелічених білків починають і закінчують синтез у цитозолі і потім посттрансляційно за допомогою внутрішньоклітинних білкових комплексів переносяться «за адресами».

На відміну від цих типів білків білки експортного призначення та білки мембран синтезуються на рибосомах, розміщених на мембранах ендоплазматичного ретикулума, і потрапляють усередину вакуолей у міру синтезу поліпептидного ланцюга, котрансляційно. Потім ці білки вже всередині вакуолей або у складі мембран вакуолей транспортуються всередину клітини.

Загальна схема функціонування вакуолярної системи

На рисунку 28 подані мембранні везикулярні компоненти, об'єднані в єдину функціональну систему. Всі вони мають загальну властивість: вони являють собою одномембранні компартменти, що мають єдине загальне джерело утворення (гранулярний ЕПР). Для всієї вакуолярної системи характерні кооперативність її функціонування, взаємозв'язок і послідовність етапів утворення, перебудови, транспорту та експорту синтезованих білків. Стисло функції окремих компонентів полягають у такому:

1. Гранулярний ЕПР: котрансляційний синтез розчинних внутрішньовакуолярних білків (секреторні білки, гідролази лізосом та ін.); котрансляційний синтез нерозчинних білків, що входять до складу всіх мембран вакуолярної системи; первинна модифікація розчинних і нерозчинних (мембранних) білків, їх з'єднання з олігосахаридами – первинне глікозилування синтезованих білків, утворення глікопротеїдів; синтез мембранних ліпідів та їх вбудовування в мембрану – «збирання мембран».
2. Відділення вакуолей, що містять новостворені продукти, та їх перехід у цис-зону апарату Гольджі (ЕПР-АГ-комплекс).
3. Цис-зона апарату Гольджі: вторинна модифікація глікопротеїдів; синтез полісахаридів (геміцелюлоза рослин) і гексозаміногліканів.
4. Проміжна зона апарату Гольджі: додаткові модифікації глікопротеїдів, трансглікозилування.
5. Транс-Гольджі-сітку: сортування секреторних і лізосомних білків; відділення вакуолей.
6. Екзоцитоз (секреція).
7. Екзоцитоз постійний.
8. Відділення первинних лізосом із гідролазами.

9. Ендоцитоз.
10. Вторинна лізосома.
11. Рециклізація рецепторів гідролаз.
12. Рециклізація рецепторів плазматичної мембрани.
13. Гладкий ендоплазматичний ретикулум: синтез і конденсація ліпідів, депонування іонів Ca^{2+} , синтез і ресорбція глікогену та ін.
14. Транспорт до зони апарату Гольджі.
15. Транспорт від апарату Гольджі до ендоплазматичного ретикулума.

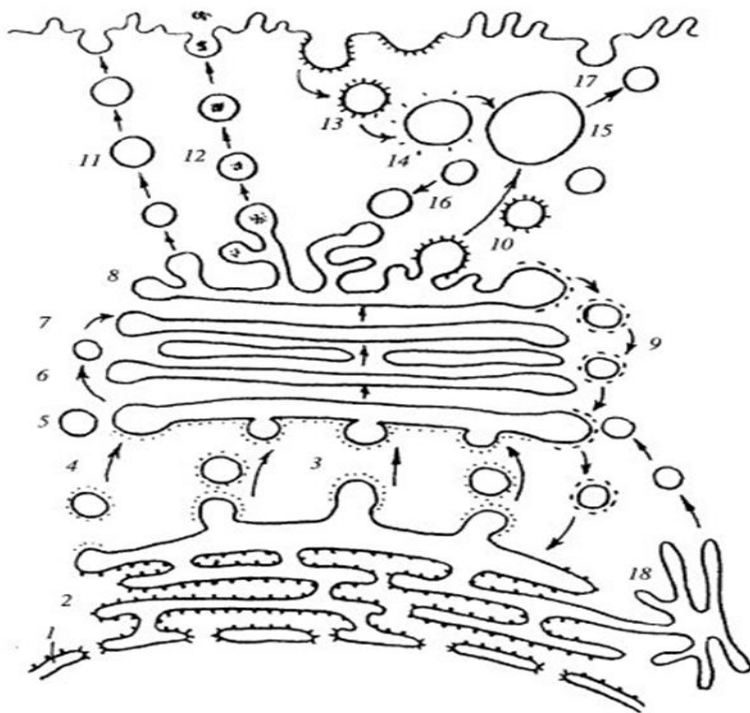


Рисунок 28 – Загальна схема вакуолярної системи клітини

1 – ядерна оболонка; 2 – шорсткий ЕПР (ЕПР); 3 – перехідна зона (ЕПР-АГ-комплекс); 4 – перенесення від ЕПР до апарату Гольджі (АГ); 5 – проксимальні ділянки (цис) АГ; 6 – середня частина (мед) АГ; 7 – дистальна (транс) частина АГ; 8 – транс мережа АГ (TGN); 9 – зворотний шлях вакуолей АГ; 10 – відділення первинних лізосом; 11 – постійна екскреція (секреція); 12 – сигнальна секреція; 13 – ендоцитоз; 14 – ендосоми; 15 – вторинна лізосома; 16 – повернення лізосомних мембран в TGN; 17 – повернення рецепторів до плазматичної мембрани; 18 – гладкий ендоплазматичний ретикулум

ОРГАНЕЛИ СПЕЦІАЛЬНОГО ПРИЗНАЧЕННЯ. ЦИТОСКЕЛЕТ

Органели спеціального призначення

Війки

Які структури входять до складу війок?

Це тонкі вирости клітини товщиною 0,25 мкм, від основи до самої верхівки вкриті плазматичною мембраною. Всередині виросту розміщена аксонема, складна структура, що вміщує мікротрубочки. В аксонемі мікротрубочки утворюють пучок, в якому є периферичні (9 пар) і центральні (дві, що окремо стоять). У периферичних дуплетах розрізняють А-мікротрубочки, які містять 13 субодиниць тубуліну, і мікротрубочки, що містять лише 11 субодиниць. В аксонемі з мікротрубочками пов'язано багато інших білкових структур. Найважливіші з них - короткі бічні виступи («ручки»), що відходять від кожного дуплету А-мікротрубочок зовнішнього кільця до сусіднього дуплету. Складаються вони з білка динеїну, для якого виявлена АТФ-азна активність, необхідна під час руху війок.

За допомогою білка нексину А-мікротрубочки з'єднуються з В-мікротрубочками сусіднього дуплету. Від А-мікротрубочок до центру аксонемі відходить радіальна зв'язка, або спиця, яка закінчується голівкою на центральній муфті, що оточує центральну пару мікротрубочок немає.

Всередині клітини війки закінчуються базальним тільцем, що має форму короткого циліндра. Кожен із 9 пар периферичних дуплетів аксонемі продовжується у базальне тільце, де до нього приєднується третя неповна мікротрубочка. Таким чином, у базальному тільці по колу розміщені 9 триплетів мікротрубочок. У центрі базального тільця мікротрубочок немає.

Діаметри аксонемі і базального тільця однакові. Від кожного базального тільця до сусіднього відходить короткий бічний відросток, а в глибину цитоплазми – поперечно посмугований корінець (періодичність посмугованості дорівнює 65 нм).

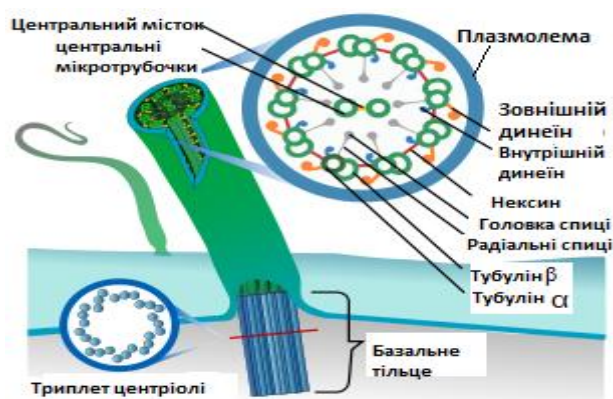


Рисунок 29 – Будова війки

Де і як утворюються війки?

Війки є похідними не лише поверхневого комплексу клітини, а й клітинного центру. На початку їх розвитку відбувається багаторазова редуплікація центріолей. Нові центріолі парами мігрують до поверхні клітини. Тут відбувається їх модифікація. Одна з центріолей (проксимальна) розміщується в основі майбутньої війки. Інша центріоль (дистальна) розміщується між нею та плазмолемою. Триплети мікротрубочок дистальної центріолі стають дуплетами, а в проксимальній центріолі триплети зберігаються. У клітинному центрі з димерів тубуліну збираються мікротрубочки і, прямуючи до дистальної центріолі, збільшуються в довжині.

Як функціонують війки?

Усі війки клітини здійснюють координовані коливання. Це досягається шляхом ковзання дуплетів мікротрубочок один до одного та обумовлене змінами конфігурації молекул динеїну, для якого характерна АТФ-азна активність. При гідролізі АТФ виділяється вільна енергія, за рахунок якої динеїнові ручки випрямляються, контактуючи із сусіднім дуплетом мікротрубочок, і зрушують його у напрямку до верхівки війки. При регенерації АТФ ручки відокремлюються від сусіднього дуплету і спускаються вниз до основи війки.

Всі війки клітини здійснюють коливальні рухи координовано. Вони подібні до рухів рук плавця брасом. Спочатку війки різко нахилиються над поверхнею клітини. При цьому слиз, яким покрита поверхня, проходить у напрямку нахилу. Потім нахилені війки здійснюють поворот на 180° і знову випрямляються та просувають слиз. Далі починається новий цикл.

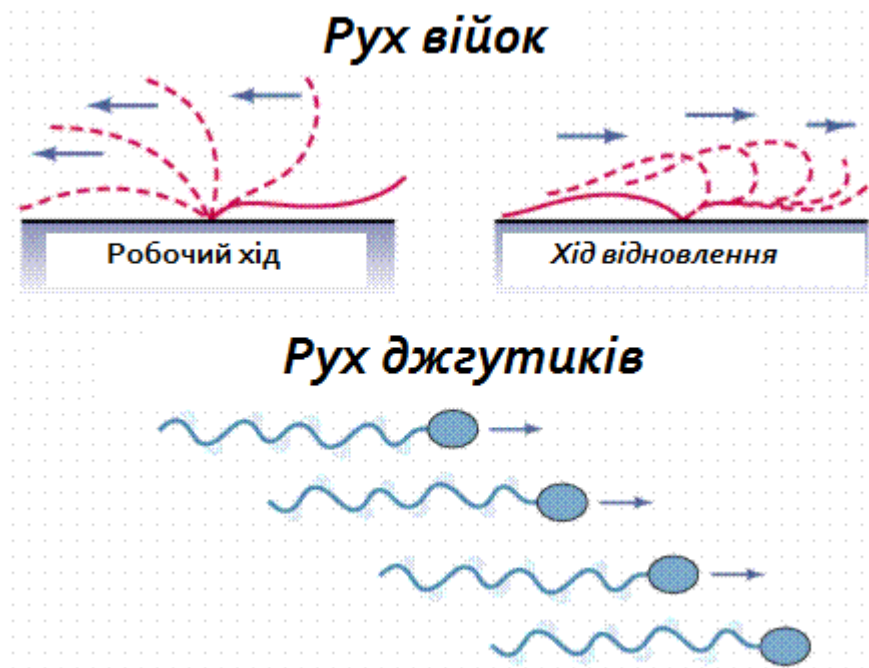


Рисунок 30 – Рух війок та джгутиків

Де в організмі локалізуються війки?

Кількість війок на одній клітині досягає декількох сотень. Так, до 250 війок завдовжки 5–15 мкм і діаметром 0,15–0,25 мкм покривають апікальну поверхню війчастих епітеліоцитів верхніх дихальних шляхів, маткових труб, сім'яносних каналів.

Мікроворсинки

Які структури утворюють мікроворсинки?

Це пальцеподібні вирости цитоплазми довжиною близько 1 мкм і діаметром 0,1 мкм, вкриті плазмолемою. Стрижень мікроворсинки складається приблизно із 40 актинових філаментів, що тягнуться паралельним пучком по всій її довжині. На самій верхівці мікроворсинки ці філаменти закріплені у згусток аморфного матеріалу, а біля основи вони входять у густе сплетення, утворене здебільшого актиновими філаментами, яке називають термінальною сіткою. Термінальна сітка містить також міозин, який, можливо, створює певний тонус, необхідний для того, щоб мікроворсинки розміщувалися прямо.

Актинові філаменти в мікроворсинці мають однакову орієнтацію, що була визначена за зв'язуванням з ними міозину, а до того ж кінці закріплені на верхівці мікроворсинки. Така орієнтація є звичайною для актинових філаментів, що прикріплюються до мембран, вона

також збігається з орієнтацією актинових ниток, які прикріплюються до Z-дисків у скелетних м'язах. Філаменти зв'язані з мембраною мікрворсинки не лише на її верхівці, а й по всій довжині, для цього служать бічні містки.

Жорсткість усього пучка забезпечують поперечні зшивання між сусідніми актиновими філаментами. Важливим компонентом цих поперечних зшивань є білок фібрин, який є в інших актиновмісних виступах клітинної поверхні. Крім фібрину, до складу мікрворсинок входить багато інших білків, пов'язаних з актином, із них найбільш вивчений вілін, однак його функції не з'ясовані.

Де локалізовані мікрворсинки і яке їх значення?

Мікрворсинки забезпечують багаторазове збільшення площі поверхні клітини, на якій відбуваються розщеплення і всмоктування речовин. На апікальній поверхні деяких клітин, що активно беруть участь у зазначених процесах (в епітелії тонкої кишки і ниркових каналцях), знаходиться до декількох тисяч мікрворсинок, які в сукупності утворюють щіткову облямівку.

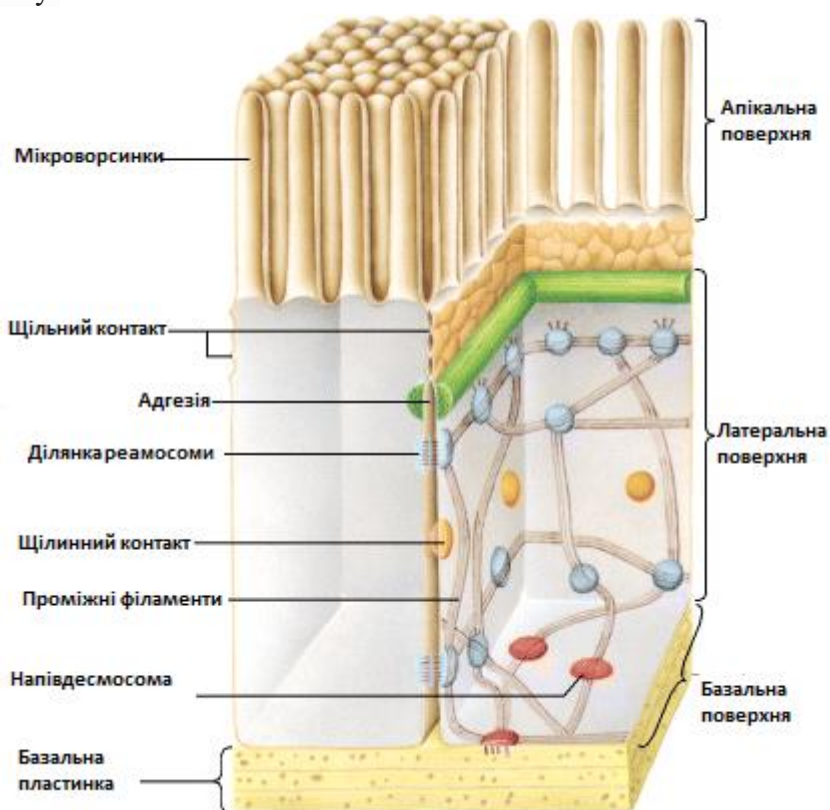


Рисунок 31 – Будова стереоцилій

Стереоцилії

Як утворена стереоцилія?

Це видозмінені довгі мікрворсинки. У стереоцилії, як і в мікрворсинці, утворюють серцевину актинові філаменти, в той час як справжні цилії містять мікротрубочки. Стереоцилії – це жорсткі утворення циліндричної форми, звужені біля основи. Стереоцилії здатні згинатися лише біля основи.

Які клітини мають стереоцилії та яке їх значення?

Стереоцилії знаходяться на апікальній поверхні волоскових клітин органа слуху і рівноваги. Коливання стереоцилій перетворюються у клітині в електричні сигнали, що потім передаються у мозок. Особливі механічні властивості стереоцилій, такі як жорсткість і здатність згинатися лише біля основи, необхідні для тонкої вибіркової чутливості волоскових клітин, завдяки чому вони можуть, наприклад, реагувати на звуки певної висоти, виділяючи їх серед шуму в тисячі разів більшої інтенсивності. Існує думка, що ці механічні властивості стереоцилій залежать від розміщення поперечних зшивань між актиновими філаментами, що складають її стрижень.

Включення

До яких видів структур клітини відносять включення?

Клітинні включення – це структуровані на ультрамікроскопічному рівні скупчення речовин у клітині, що виникають як продукти метаболізму. Нерідко включеннями називають структури, наявні в клітині тимчасово (непостійні). Це неправильно. Гемоглобін, наприклад, наявний в еритроцитах постійно, так само постійні гранули меланіну – в пігментних клітинах. Як включення розглядають і залишкові тільця, що з'являються після активних процесів фагоцитозу та автофагії, які зберігаються в клітині до її смерті. Зовсім чітку межу між органелами та включеннями провести неможливо.

Включення локалізуються переважно у цитоплазмі, хоча іноді трапляються і в ядрі. Усі включення – це продукти метаболізму клітин, які накопичуються у формі гранул, крапель, вакуолей, іноді кристалів. Включення можуть активно використовуватися клітиною, але це здійснюється завдяки ферментним системам, які є в гіялоплазмі та органелах. Зокрема, включенням ферментативна активність не характерна.

Як класифікують включення?

Традиційно їх поділяють на трофічні, секреторні, екскреторні та пігментні.

Що входить до складу трофічних включень і яке їх значення?

Із трьох основних поживних речовин (вуглеводів, білків і жирів) лише вуглеводи й жири депонуються в клітинах як включення.

Вуглеводи депонуються переважно у печінці та меншою мірою – у м'язових та інших клітинах. У всіх випадках вони депонуються в гіалоплазмі вільно у вигляді гранул глікогену. Останні мають діаметр 20–30 нм (бета-частинки), які разом зібрані в розетки (альфа-частинки). Гранули глікогену розміщуються поблизу агранулярної ЕПС і використовуються як енергія.

Жири депонуються здебільшого в клітинах, відомих під назвою жирових. Ці клітини утворюють спеціальну жирову тканину. Жирові включення мають вигляд крапель, що розміщуються окремо або зливаються одна з одною. На гістологічних препаратах, забарвлених оглядовим методом (гематоксилін-еозином) вони мають вигляд світлих «порожніх» вакуолей, оскільки при цьому методі забарвлення ліпіди розчиняються. Ліпідні краплі є джерелом речовин, що використовуються як енергетичні субстрати, а також у деяких клітинах (клітини надниркових залоз) можуть містити субстрати для подальшого синтезу (наприклад, стероїдних гормонів).

Які клітини мають секреторні включення?

Секреторні включення містять клітини, що продукують той чи інший секрет для організму. До них відносять величезну кількість екзокриноцитів організму, наприклад: головні клітини стінки шлунка (виділяють секретують) у порожнину шлунка фермент пепсин), слизові клітини слинних залоз, клітини потових і сальних залоз шкіри. Секреторні включення містять різні ендокриноцити, наприклад: клітини мозкової речовини надниркових залоз, що продукують гормон адреналін; клітини щитоподібної залози, що виробляють гормон тироксин. Секреторні гранули зазвичай мають вигляд мембранних пухирців, що містять продукт секреції.

Які види пігментних включень знаходяться в організмі людини і яке їх значення?

Для лікаря важливе значення мають знання про нормальне забарвлення різних частин організму людини, а також обумовленість того чи іншого забарвлення. У клінічній діагностиці багатьох хвороб важливим, а іноді й основним критерієм служить зміна забарвлення тієї чи іншої частини організму. Для патологоанатома забарвлення має ще більше значення, ніж для клініциста. Так, при описі загального вигляду пошкоджених органів під час операцій або на розрізах значне місце відводиться саме опису змін в їх

забарвленні.

Природні забарвлення тканини залежать головним чином від типу і кількості пігменту, який у ній міститься. При деяких захворюваннях певні пігменти, що в нормі містяться лише у клітинах, можуть з'являтися й у міжклітинних просторах.

Пігменти поділяють на 2 групи: екзогенні та ендогенні.

Екзогенні – це ті, що утворюються поза організмом. До них відносять ліпохроми (від грец. ліпосом – жир, хром – колір), що розчиняються у жирах і тому їх забарвлюють. Найбільш відомим є каротин – пігмент, що забарвлює моркву в яскраво-оранжевий колір. Деякі форми каротину є провітаміном, які в організмі людини перетворюються на вітамін. За надмірного вживання каротину (каротинемія – надлишок каротину в крові) люди на перший погляд нагадують хворих жовтяницею. У дорослих цього майже не буває, а у немовлят, яким дають багато соків, може спостерігатися.

Ендогенні. Найбільш важливим можна вважати гемоглобін – залізовмісний пігмент еритроцитів, що служить в організмі переносником кисню. Тривалість існування еритроцитів у крові не перевищує 4 місяців, у міру зношення вони фагоцитуються макрофагами в селезінці, печінці та кістковому мозку. В цитоплазмі цих великих клітин гемоглобін розщеплюється на гемосидерин (золотисто-коричневого кольору) (містить залізо) і білірубін (без вмісту заліза). Білірубін – це жовто-коричневий пігмент, що зумовлює забарвлення жовчної рідини, яка виробляється печінкою, накопичується і концентрується в жовчному міхурі, потім надходить у кишку, де відіграє важливу роль у процесах перетравлення жирів та їх всмоктування. Після окиснення білірубін перетворюється на зелений пігмент – білівердин, якого багато міститься у жовчі деяких птахів.

Історична довідка. Перший вагомий факт, що свідчив про походження білірубіну від гемоглобіну, був отриманий знаменитим патологоанатомом Вірховим більш ніж 100 років тому. Він звернув увагу на кристали жовтого кольору у тих тканинах, де спостерігалися крововиливи. Цей пігмент, що кристалізується серед старих еритроцитів, Вірхов назвав гематоїдином і дійшов висновку про його походження від гемоглобіну. Хімічний аналіз показав, що це той самий пігмент, який забарвлює жовч (білірубін). Але ще десятки років походження білірубіну від гемоглобіну не було прийнятим.

Меланін – це коричнево-чорний пігмент, який міститься головним чином у шкірі та її похідних, а також в очах. Він є у substantia nigra головного мозку. У представників білої раси меланін з'являється в шкірі після перебування на сонці. Меланін обумовлює темний колір шкіри у представників чорної раси. Карий колір очей також залежить від наявності меланіну. В глибоких шарах сітківки меланін є матеріалом, що не пропускає світло, відіграючи таку саму роль, як і чорний папір або фарба у фотографії. Меланін – азотовмісна речовина, яка в чистому вигляді не містить ні сірки, ні заліза. Клітини, що продукують меланін, називаються

меланоцитами. У них є фермент, під дією якого безбарвний попередник, що доставляється кров'ю або тканинною рідиною, перетворюється на меланін.

Ліпофусцин – це пігмент, який містить ліпід і тому забарвлюється барвниками на жир. Колір самого ліпофусцину золотисто-коричневий, він утворює скупчення, що називаються гранулами. Цей пігмент часто виявляється у серцевому м'язі, нейронах і клітинах печінки. Він накопичується у великих кількостях у залишкових тільцях під час старіння та зношення клітин і тому його називають пігментом старіння.

ОПОРНО-РУХОВА СИСТЕМА КЛІТИНИ (ЦИТОСКЕЛЕТ)

Які структури утворюють опорно-рухову систему клітини?

Цитоплазма – це не просто гелеподібна маса, в якій розкидані ядро та інші органели, вона має розвинену структуру. Простір між ядром і внутрішньою поверхнею плазматичної мембрани заповнений філаментами (нитками), що має назву «клітинний матрикс», або «опорно-рухова система». Це система мікротрубочок, мікрофіламентів, проміжних філаментів та мікротрабекул.

Які функції виконують структури цитоскелета?

Визначають форму клітини та її складну внутрішню будову або її структурованість. Відповідальні за рухові реакції в клітині, а саме:

- а) зміну форми клітини;
- б) рух хромосом до полюсів клітини;
- в) рухи клітинної поверхні, що обумовлюють такі процеси, як ендо- і екзоцитоз;
- г) внутрішньоклітинний транспорт везикул та органел;
- д) процеси обміну, зумовлені потоками цитоплазми;
- е) скорочення м'язових клітин, що призводить до руху різних органів та організму в цілому.

Яка класифікація структур цитоскелета?

Уперше вчені виявили нитки у цитоплазмі деяких клітин ще у 19-му сторіччі. У 1950–60 рр. за допомогою електронного мікроскопа вдалося виявити 3 різні системи нитчастих

структур. Біохімічні та імунологічні дослідження дозволили ідентифікувати білки, властиві для кожної із цих систем.

Класифікація компонентів. Три системи філаментів розрізняють як за хімічним складом, так і за своєю ультраструктурою. Так, за діаметром розрізняють:

1. Тонкі нитки-мікрофіламенти, діаметр яких 6 нм. Їх основний хімічний компонент – білок актин.
2. Мікротрубочки мають діаметр 22 нм, що складаються з білка тубуліну.
3. Проміжні філаменти, діаметр яких становить 7–11 нм, вони різні за білковим складом.

	Структури	Субодиниці	Функції
Актинові філаменти (мікротрубочки)	<p>Подвійна закручена нитка</p>  <p>7 nm</p> <p>- кінець + кінець</p>	<p>Актин</p> 	<ul style="list-style-type: none"> • підтримання форми клітини; • рух клітини за рахунок м'язового скорочення; • ділення клітин на дві; • рух органел та цитоплазми
Проміжні філаменти	<p>Товщина волокна</p>  <p>10 nm</p>	<p>Кератин або віментин</p> 	<ul style="list-style-type: none"> • підтримання форми клітини; • фіксація ядер та деяких органел
Мікротрубочки	<p>Порожнистий циліндр</p>  <p>25 nm</p> <p>- кінець + кінець</p>	<p>α- та β-тубулінові димери</p> 	<ul style="list-style-type: none"> • підтримання форми клітини; • рух клітин за допомогою джгутиків та війок; • рух хромосом під час ділення; • рух органел; • забезпечення міжклітинного транспорту

Рисунок 32 – Типи філаментів

Як розміщені у клітині структури цитоскелета?

За допомогою імуофлуоресцентної мікроскопії можна вивчати порядок розміщення компонентів опорно-рухового апарату клітини. Актинові мікрофіламенти були виявлені у вигляді пучків, паралельних клітинній поверхні. Мікротрубочки не сконцентровані у плазматичній мембрані, а розходяться від розташованого біля ядра клітинного центру і тягнуться до плазматичної мембрани. Проміжні філаменти розміщені по-різному в клітинах різних тканин.

Названі три системи філаментів не є абсолютно окремими і незалежними елементами цитоскелета. Обговорюється гіпотеза, що три системи філаментів утворюють загальну сітку, з якої можуть зв'язуватися не лише органели, а й ферменти та розчинні білки. Деякі дослідники вважають, що три системи філаментів об'єднуються четвертою системою. Цю роль відводять для так званої «мікротрабекулярної сітки», яку можна спостерігати на

мікрофотографіях за допомогою високовольного електронного мікроскопа. Вона виглядає як система ниток різної товщини (від 2 до 10 нм).

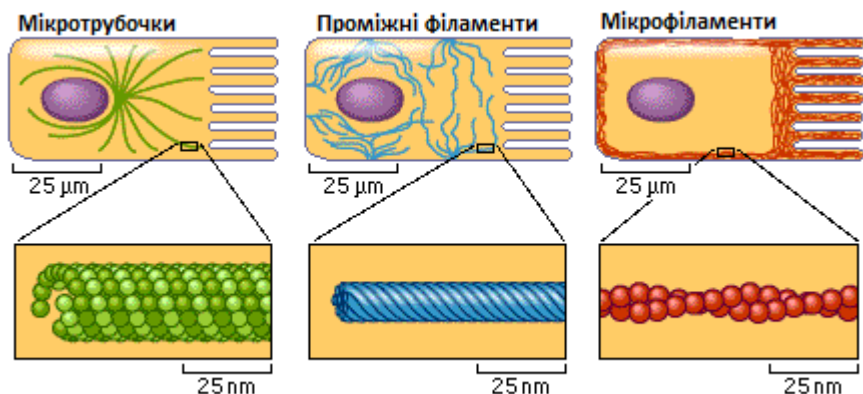


Рисунок 33 – Структура філаментів

Які структурно-функціональні особливості характерні для мікрофіламентів?

Це тонкі білкові нитки діаметром 5–7 нм, розміщені у цитоплазмі поодинокі, у вигляді сітки та пучками.

Складаються з глобулярного білка – G-актину, який за наявності цАМФ і Са, полімеризується у довгі ланцюги – F-актину. Такий полімерний ланцюг має вигляд двох спірально закручених ниток. У мікрофіламентів актин взаємодіє з рядом актинзв'язувальних білків (кілька десятків видів). Деякі з них регулюють ступінь полімеризації актину, інші, наприклад, філамін у кортикальному шарі або фібрин і вілін у мікрворсинках сприяють зв'язуванню окремих філаментів у системи.

Таким чином, актинові мікрофіламенти – лабільні структури, тобто можуть полімеризуватися і деполімеризуватися. Прикладом швидкої полімеризації мономерів актину може бути утворення відростків у кров'яних пластинках (тромбоцитах). Це фрагменти клітин, які не мають ядра і рибосом, але здатні швидко змінювати свою форму і виділяти у кров певні речовини у відповідь на пошкодження судини. У процесі цієї реакції кров'яні пластинки утворюють багато тонких відростків, що відіграють важливу роль у формуванні й з'єднанні кров'яного згустка. Ці вирости містять велику кількість актинових мікрофіламентів, що швидко утворюються із фракції розчинного актину.

Функції мікрофіламентів:

1. Забезпечення рухових реакцій плазмолемі, а саме ендо- і екзоцитоз, амебоїдні рухи та міграції клітин.

2. Транспорт органел, везикул та інших структур.
3. Забезпечення певної міцності клітини.
4. Утворення каркасу для мікроворсинок і стереоцилій.
5. Беруть участь в організації структури міжклітинних контактів.
6. Формують скорочувальну перетинку біля цитотомії.
7. Забезпечують скорочення м'язових клітин під час взаємодії з міозином.

Які структурні особливості характерні для мікротрубочок?

Мікротрубочки – найбільш великі компоненти цитоскелета. Це циліндричні структури, що мають форму трубочок, довжиною до декількох мікрометрів (у джгутику – 50 нм), діаметром близько 24–25 нм, з товщиною стінки 5 нм і діаметром провіту 14–15 нм. Стінка мікротрубочки складається зі спіралеподібно розташованих ниток – протофіламентів товщиною 5 нм, утворених димерами з білкових молекул альфа- і бета-тубуліну.

Мікротрубочки є лабільною системою, в якій спостерігається рівновага між полімеризацією і деполімеризацією. У мікротрубочці можна виділити 2 кінці: один кінець закріплений, а інший – вільний, що може подовжуватися або деполімеризуватися.

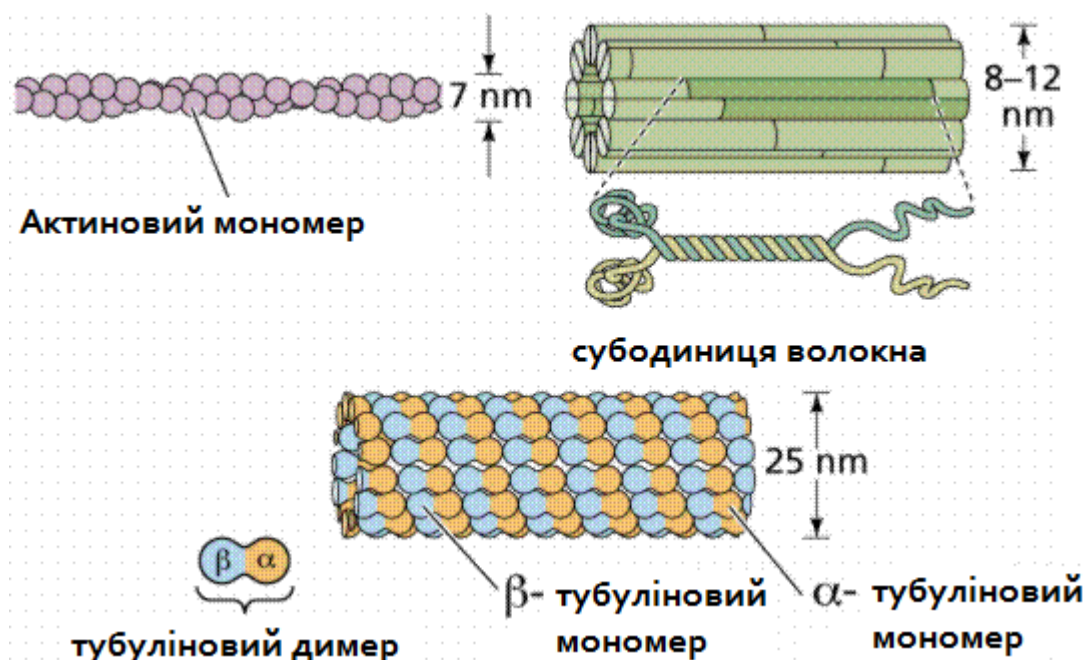


Рисунок 34 – Будова мікротрубочок

Де утворюються мікротрубочки?

Утворення мікротрубочок відбувається у сферичних тільцях-сателітах клітинного центру або базальних тільцях, а також у центромерах хромосом. Швидкість росту мікротрубочок – 1 мкм/хв, а вся цитоплазматична сітка відновлюється за півтори години.

Як відбувається регуляція утворення мікротрубочок?

Пригнічення полімеризації мікротрубочок викликають інгібітори мітозу: колхіцин, вінбластин, вінкрисдин. Тому ці речовини успішно використовують для хіміотерапії пухлин. Блокатори полімеризації мікротрубочок порушують також транспортні процеси в цитоплазмі, призводять до зміни форми клітини і дезорганізації її структури та розподілу органел.

Як розміщені мікротрубочки в клітині?

Відомо декілька систем:

1. У вигляді окремих елементів, що формують сітку.
2. У пучках, де вони пов'язані поперечними містками (нейрони, манжетки сперматиди, периферичне кільце тромбоцитів).
3. У вигляді пар (дуплетів в аксонемі війок і джгутиків) і триплетів (у базальних тільцях та центріолях).

Які функції виконують мікротрубочки?

1. Підтримання форми й полярності клітини, розподіл її компонентів.
2. Забезпечення внутрішньоклітинного транспорту.
3. Забезпечення руху війок, хромосом під час мітозу.
4. Утворення основи інших органел (центріолей, війок).

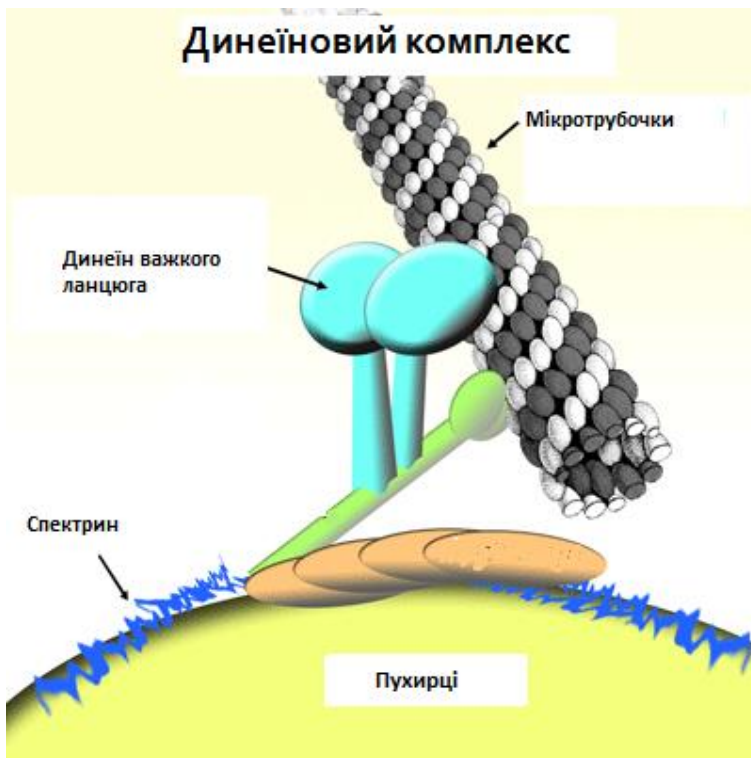


Рисунок 35 – Динеїновий комплекс

Які структурні особливості характерні для проміжних філаментів?

Це міцні та стійкі в хімічному відношенні білкові нитки товщиною близько 10 нм. Вони зустрічаються в клітинах різних тканин і розміщені у вигляді тривимірних сіток у різних ділянках цитоплазми, що оточують ядро, входять до складу десмосом і напівдесмосом епітеліальних клітин, які лежать по всій довжині відростків нейронів. Проміжні філаменти – стабільні структури, що становлять фібрилярні білкові нитки, сплетені у вигляді каната.

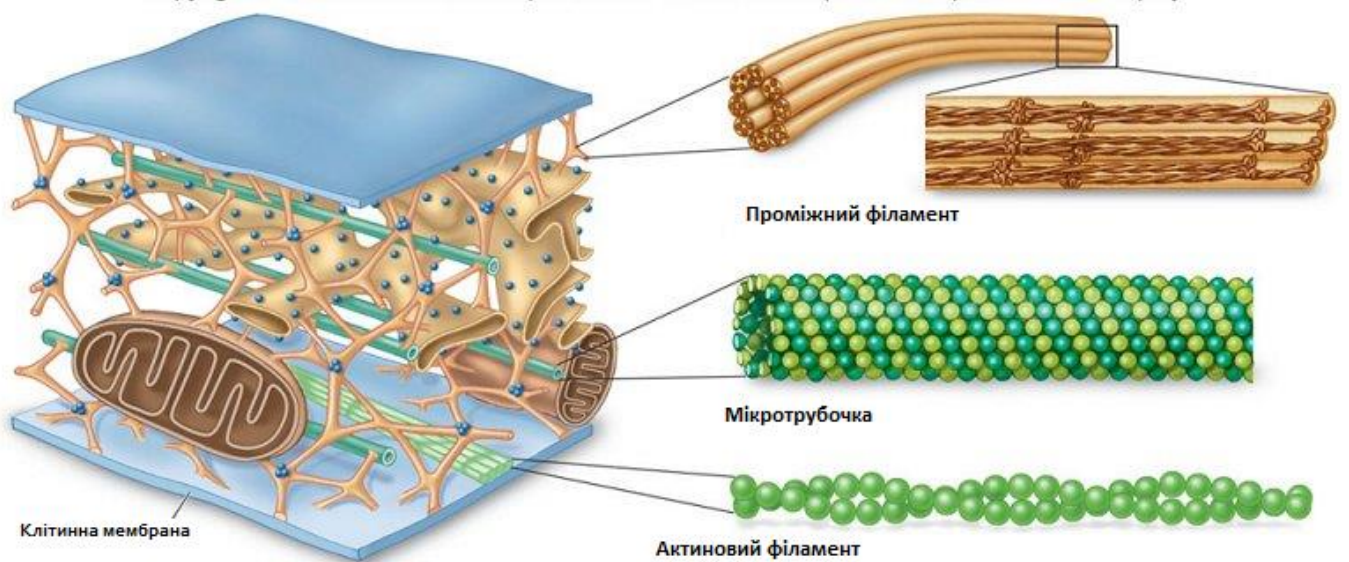


Рисунок 36 – Локалізація філаментів у клітині

Які відомі види проміжних філаментів?

За хімічним складом розрізняють 6 класів проміжних філаментів:

1. Кератинові (тонофіламенти), що локалізуються в епітелії.
2. Десмінові – у м'язових тканинах.
3. Віментинові – в різних клітинах мезенхімного походження і гладкі м'язові клітини.
4. Нейрофіламенти – в нейронах.
5. Гліальні – в гліальних клітинах (астроцити, олігодендроцити).
6. Ламіни – в ядрі (каріоскелет) – всі типи клітин.

Які функції виконують проміжні філаменти?

1. Структурно-підтримувальна, забезпечення розподілу органел.
2. Забезпечення рівномірного розподілу сил деформації між клітинами тканини.
3. Участь в утворенні рогового шару в епітелії шкіри.

4. Підтримання форми відростків нейронів.
5. Фіксація міофібрил у м'язових тканинах і прикріплення їх до плазмолеми.
6. У пошкодженій клітині проміжні філаменти збираються біля ядра, концентруються і тим самим зв'язують між собою пошкоджені органели для внутрішньоклітинного перетравлення.

Яке значення для клінічної практики мають знання про проміжні філаменти?

У клінічній практиці важливе значення має ідентифікація класів проміжних філаментів. Так, ідентифікація проміжних філаментів має значення в діагностиці пухлинних клітин для виявлення клітинної приналежності, може визначити вибір лікування і прогноз. Найбільше діагностичне значення має виявлення цитокератинів, десміну і гліального фібрилярного кислого білка, які є маркерами пухлин епітеліального, м'язового і гліального походження.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ ЯДРА

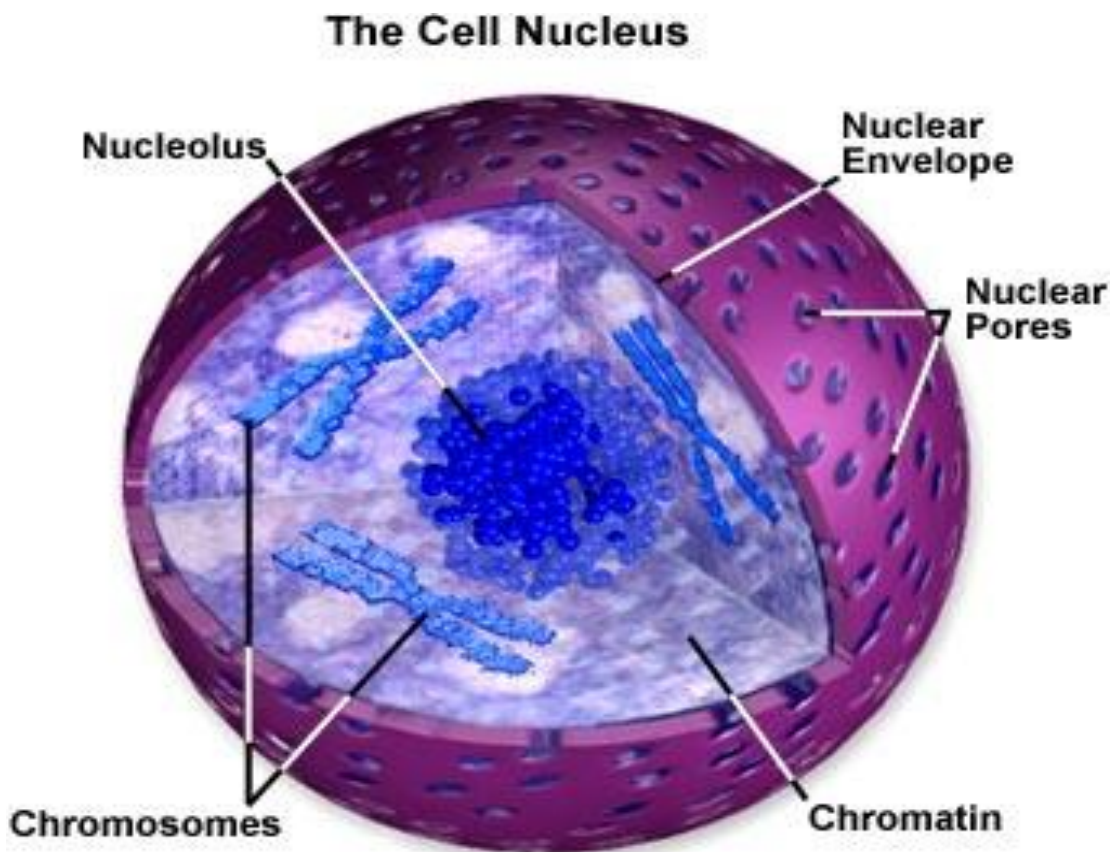


Рисунок 37 – Будова ядра

1. Дайте визначення поняття «ядро клітини»

Ядро (nucleus) клітини – структура, що забезпечує генетичну детермінацію і регуляцію білкового синтезу.

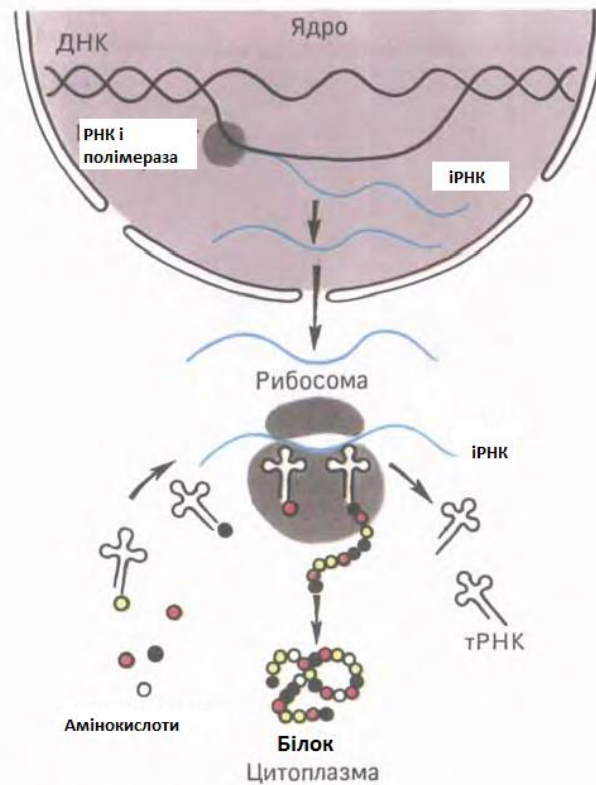


Рисунок 38 – Білковий синтез у клітині (схема)

Ядро є важливою складовою частиною клітини. Разом із цитоплазмою ядро утворює єдину інтегровану систему, що перебувають у стані динамічної рівноваги. Клітина не може довго існувати без ядра і швидко гине у разі його видалення (енуклеації).

2. Яка кількість ядер та їх форма в клітині?

В організмі людини містяться тільки еукаріотичні (ядерні) типи клітин. Без'ядерні структури (еритроцити, тромбоцити, рогові лусочки) є вторинними утвореннями, оскільки вони утворюються з ядерних клітин унаслідок їх специфічного диференціювання.

Більшість клітин містить одне ядро, лише рідко трапляються двоядерні (клітини печінки) і багатоядерні клітини (остеокласти – клітини кісткової тканини).

Форма ядра найчастіше округла (сферична) або овальна. У зернистих лейкоцитах ядро поділяється на сегменти.

Перелічуємо основні форми ядер, що зустрічаються в клітинах.

1. Округла (клітини епітеліальної, нервової, сполучної тканини, кров).

2. Овальна (клітини епітеліальної, нервової, сполучної тканини, поперечно-смугаста м'язова тканина).
3. Паличкоподібна (клітини гладкої м'язової тканини).
4. Підковоподібна (сегментовані лейкоцити).
5. Кільцеподібна (сегментовані лейкоцити).
6. Сегментована (сегментовані лейкоцити).
7. Лопатева (сегментовані лейкоцити).

3. Яка локалізація ядра в клітині?

У клітині ядро зазвичай локалізується в центрі клітини (центральне розміщення ядра). Зміщення ядра від центру клітини називається ексцентричним розміщенням ядра. У клітинах епітеліальної тканини, що мають циліндричну форму, ядро може бути зміщеним до базального полюса (базальне положення ядра).

4. Які розміри ядер у клітинах?

Залежно від виду тканини і регіональної приналежності клітин, розміри їх ядер варіюють від 4 до 40 мкм.

5. Дайте визначення клітин цитоплазматичного та ядерного типу. Індекс Гертвіга

Кожен тип клітин має своє постійне співвідношення між обсягом ядра і цитоплазми. Ця константа має назву індексу Гертвіга. Великий індекс Гертвіга мають клітини ядерного типу, малий – клітини цитоплазматичного типу.

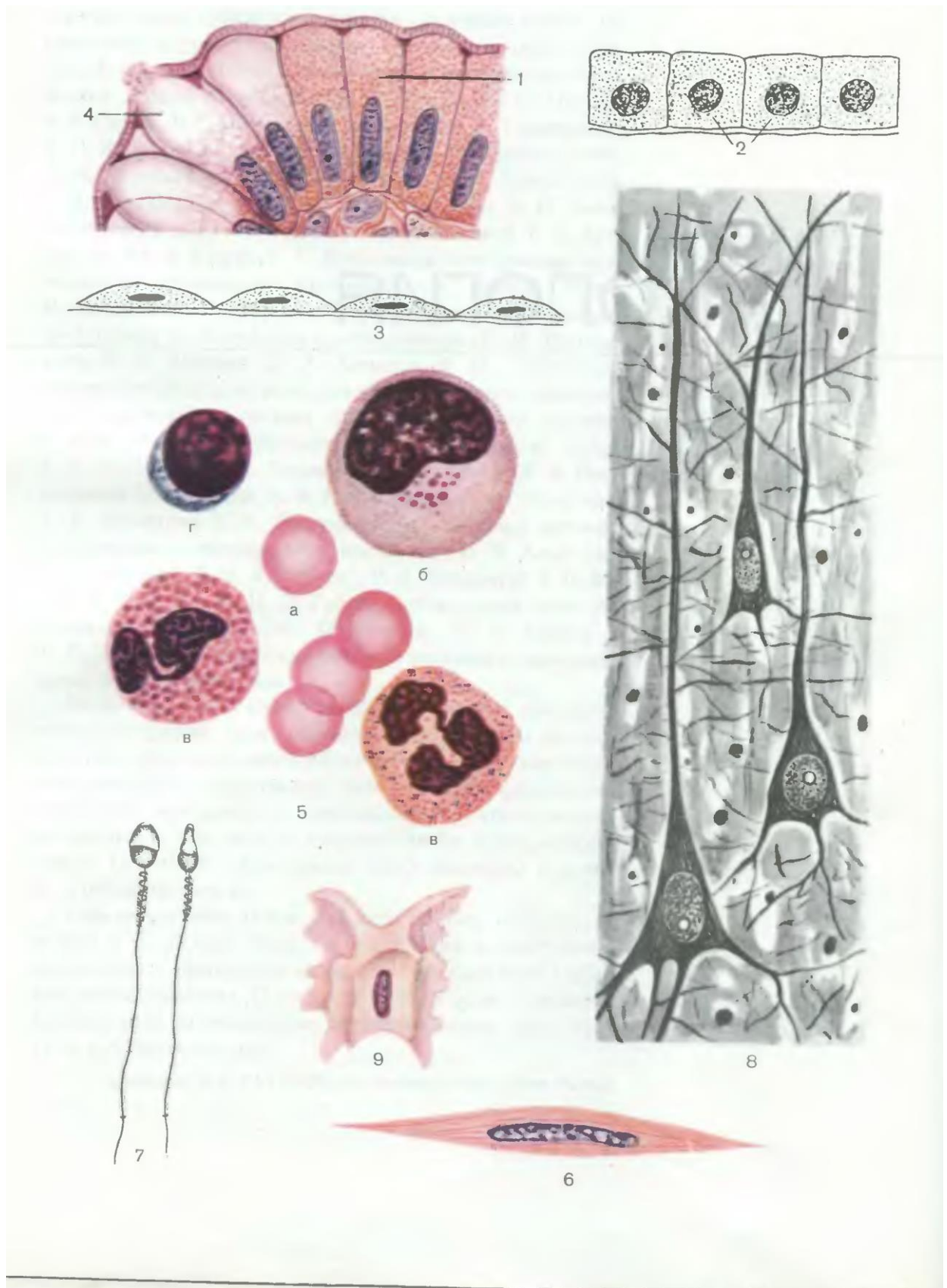
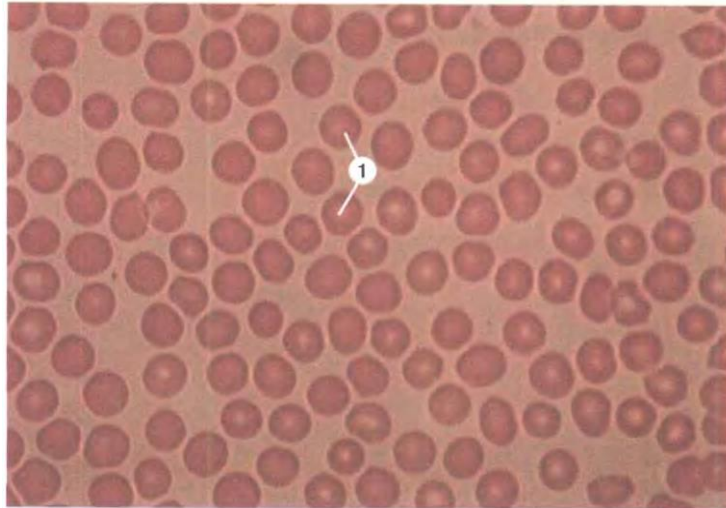
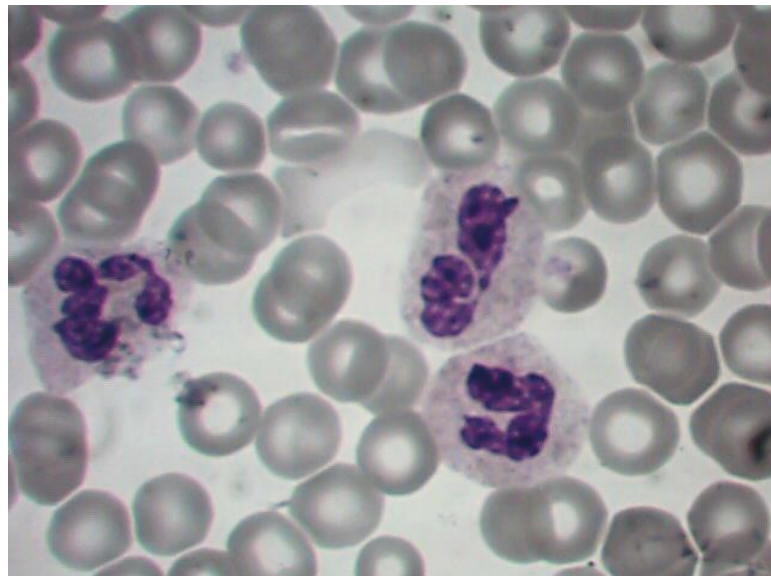


Рисунок 39 – Форми ядер, що зустрічаються в клітинах організму людини (мікрофотографії)



**Рисунок 40 – Мазок крові людини. Забарвлення за Романовським-Гімзою.
x 100. Без'ядерні клітини:**

1 – еритроцити (форма двояковвігнутих дисків із невеликими просвітами у центрі)



**Рисунок 41 – Мазок крові людини. Забарвлення за Романовським – Гімзою.
x 1000. Клітини і сегментованими ядрами: 1 – сегментовані нейтрофіли**

6. Перелічіть основні структурні елементи ядра. До структурних елементів ядра належать: 1) хроматин; 2) ядерце; 3) каріоплазма; 4) каріолема (ядерна оболонка); 5) ядерний матрикс.

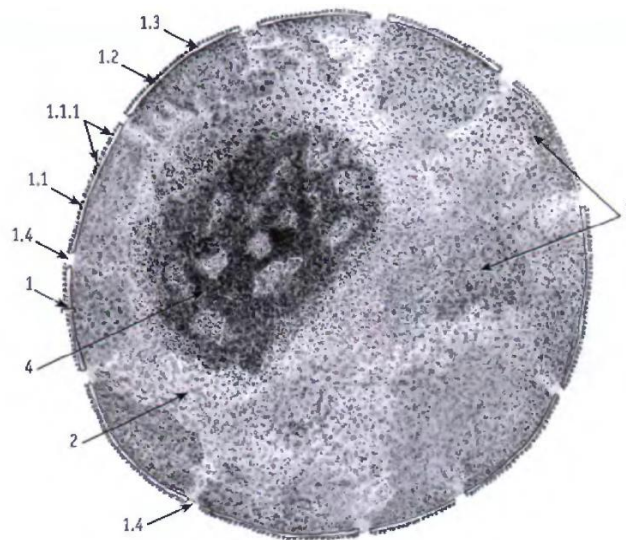


Рисунок 42 – Структура ядра

7. У який період клітинного циклу найбільш помітно структурні елементи ядра?

Інтерфазне ядро.

Ядро може бути у двох станах: мітотичному (під час поділу) та інтерфазному (між поділами) або ж метаболічному, що підкреслює його функціональний стан.

Структурні елементи ядра чітко виражені лише в певний період клітинного циклу – в інтерфазу. У період поділу клітини (мітозу або мейозу) відбуваються виразні зміни структур клітин: одні зникають, інші значно перетворюються.

8. Яка роль ядерних структур у життєдіяльності клітини ?

Ядро забезпечує дві групи загальних функцій: одну, пов'язану власне зі зберіганням і передачею генетичної інформації, іншу – з її реалізацією, із забезпеченням синтезу білка.

Зберігання та підтримання спадкової інформації у вигляді незмінної структури ДНК, пов'язані з наявністю так званих репараційних ферментів, що ліквідують спонтанні пошкодження молекул ДНК. У ядрі відбувається відтворення або редуплікація молекул ДНК, що дає можливість під час мітозу двом дочірнім клітинам одержати абсолютно однакові в якісному і кількісному відношеннях обсяги генетичної інформації.

Іншою групою клітинних процесів, що забезпечуються активністю ядра, є створення власне апарату білкового синтезу. Це не лише синтез, транскрипція на молекулах ДНК різних інформаційних РНК (іРНК), а й транскрипція у всіх видів транспортних і рибосомних РНК (тРНК, рРНК). У ядрі відбувається також утворення субодиниць рибосом шляхом комплексування синтезованих у полісомах рРНК з рибосомними білками, що синтезуються в цитоплазмі і переносяться в ядро.

Таким чином, ядро є не тільки вмістищем генетичного матеріалу, а й місцем, де цей матеріал функціонує і відтворюється. Ось чому випадання або порушення будь-якої з перелічених вище функцій згубне для клітини в цілому. Все це свідчить про провідне значення ядерних структур у процесах синтезу нуклеїнових кислот, що визначають синтез білків.

9. Які функції ядер соматичних клітин?

Відповідь: 1) зберігання генетичної інформації, закодованої в молекулах ДНК; 2) репарація (відновлення) молекул ДНК після їх пошкодження за допомогою спеціальних репаративних ферментів; 3) редуплікація (подвоєння) ДНК у синтетичному періоді інтерфази; 4) передача генетичної інформації дочірнім клітинам під час мітозу; 5) реалізація генетичної інформації, закодованої в ДНК, для синтезу білка і небілкових молекул: утворення апарату білкового синтезу (інформаційної, рибосомальної і транспортних РНК).

В організмі савців і людини розрізняють такі типи клітин:

- 1) клітини, що часто діляться (епітелій кишківника);
- 2) клітини, що рідко діляться (клітини печінки);
- 3) клітини, що не діляться (нервові клітини).

10. Які функції ядер статевих клітин?

Відповідь: 1) зберігання генетичної інформації; 2) генетичної інформації при злитті жіночих і чоловічих статевих клітин.

11. Яка структура і хімічний склад клітинного ядра?

Ядро складається з хроматину (хромосом), ядерця та інших продуктів синтетичної активності (перихроматинових гранул та фібрил, інтерхроматинових гранул) ядерного білкового матриксу, каріоплазми (нуклеоплазми) та ядерної оболонки, що відділяє ядро від цитоплазми.

12. Дайте визначення хроматину ядра.

Хроматин (від грец. Chroma – колір, фарба) – це зони щільної речовини ядра клітини (хроматинові фібрили, товщиною 20–25 нм), що добре сприймають різні барвники, особливо основні. Хроматин виявляється під час спостереження як живих, так і фіксованих клітин. Такі самі властивості мають і хромосоми, які чітко видно як щільні зафарбовані тільця під час мітотичного поділу клітин. В інтерфазних клітинах хроматин, що виявляється у світловому мікроскопі, може більш-менш рівномірно заповнювати обсяг ядра, або ж розташовуватись окремими брилками.

Ультрамiкроскопiчна будова рiзних форм ядер iнтерфазної клiтини

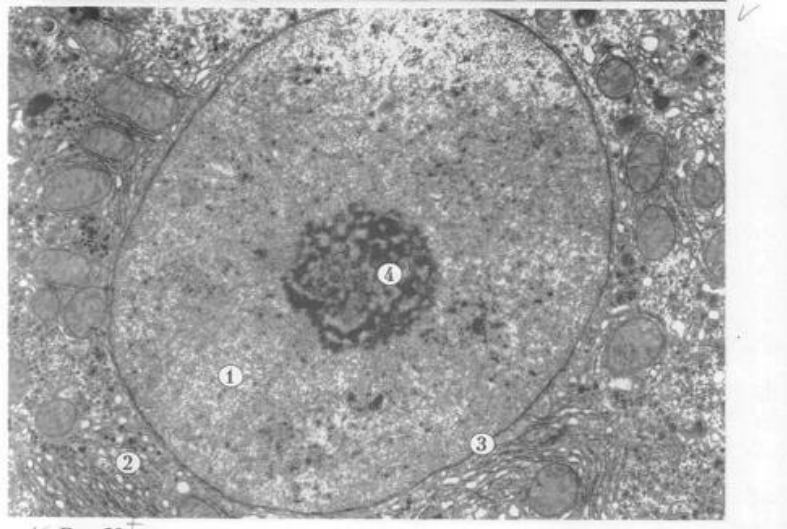


Рисунок 43 – Ядро круглої форми, х 17 000:

- 1 – каріоплазма;
- 2 – цитоплазма;
- 3 – ядерна оболонка;
- 4 – ядерце

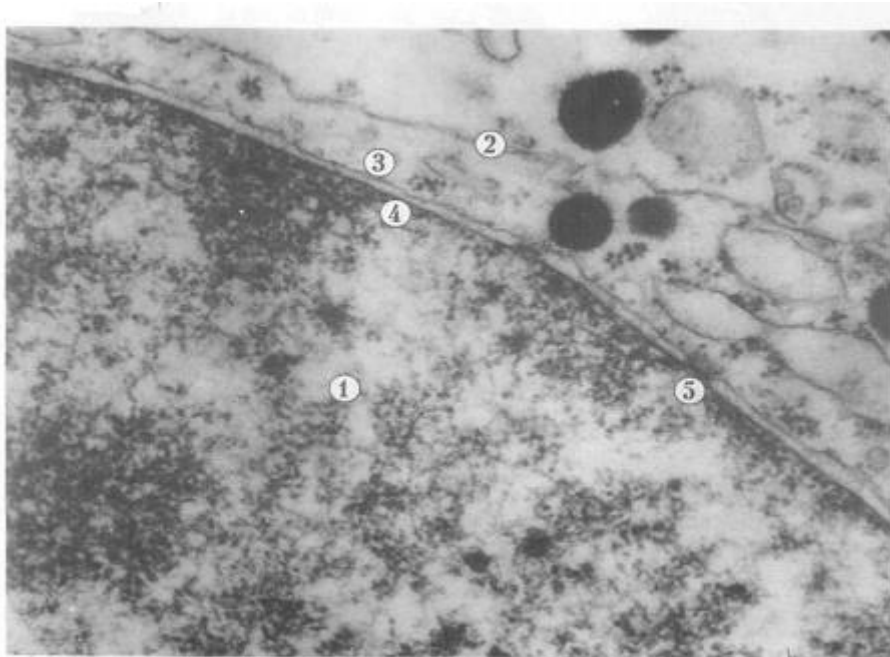


Рисунок 44 – Фрагмент ядра, х 91 000:

- 1 – каріоплазма;
- 2 – цитоплазма;
- 3 – зовнiшня мембрана каріолеми;
- 4 – внутрiшня мембрана каріолеми;
- 5 – ядерна пора

Хроматинові фібрили можуть розміщуватися в ядрі пухко або компактно.

До складу хроматину входить НК у комплексі з білками. За хімічною будовою хроматин складається з: 1) дезоксирибонуклеїнової кислоти (ДНК); 2) білків; 3) рибонуклеїнової кислоти (РНК).

Під час підготовки клітини до поділу в ядрі відбувається спіралізація хроматинових фібрил і перетворення хроматину в хромосоми. Після поділу в ядрах дочірніх клітин відбувається деспіралізація хроматинових фібрил.

13. Які основні види хроматину ви знаєте залежно від його функціонального стану?

Хроматин (хромос) в інтерфазних ядрах – це хромосоми, що втрачають свою компактну форму, розпушуються, деконденсуються.

Хроматин може розташовуватися в ядрі пухко або компактно. Під час підготовки клітини до поділу в ядрі відбувається спіралізація хроматинових фібрил і перетворення хроматину в хромосоми. Після поділу в ядрах дочірніх клітин відбувається деспіралізація хроматинових фібрил, і хромосоми знову перетворюються в хроматин. Таким чином, хроматин і хромосоми є різними станами однієї і тієї самої речовини, ступінь деконденсації хромосом може бути різним.

На цій підставі можна виділити еухроматин – пухкий (або неконденсований) хроматин (euchromatinum), слабо забарвлений основними барвниками, і гетерохроматин (heterochromatinum) – компактний (або конденсований) хроматин, що добре забарвлюється основними барвниками. У функціональному стані еухроматин – це активний хроматин, а гетерохроматин – неактивний хроматин.

Ступінь деконденсації хромосомного матеріалу – хроматину в інтерфазі може відображати функціональне навантаження цієї структури. Чим дифузніше розподілений хроматин в інтерфазному ядрі, тим інтенсивніші в ньому синтетичні процеси. На хроматинових фібрилах у S-періоді інтерфази здійснюється редуплікація ДНК. Ці процеси можуть проходити також і в гетерохроматині, але значно довше.

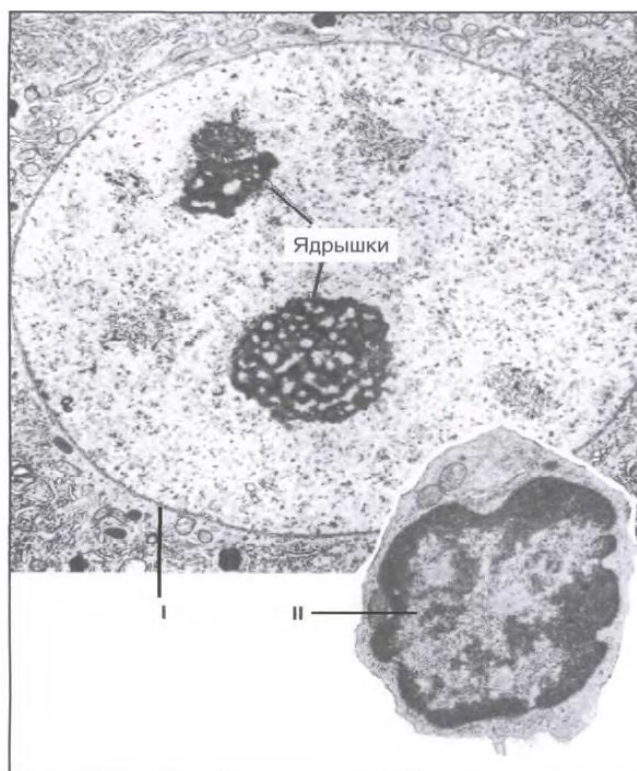


Рисунок 45 – Стан хроматину в різних клітинах. Електронні мікрофотографії (за М. Росс): I – ядро нервової клітини (гетерохроматину дуже мало. Ядро і клітина в цілому функціонують дуже активно);

II – лімфоцит (у ядрі переважає гетерохроматин, що корелює з малим об'ємом цитоплазми. Процеси синтезу РНК і білків проходять тут із невеликою швидкістю)

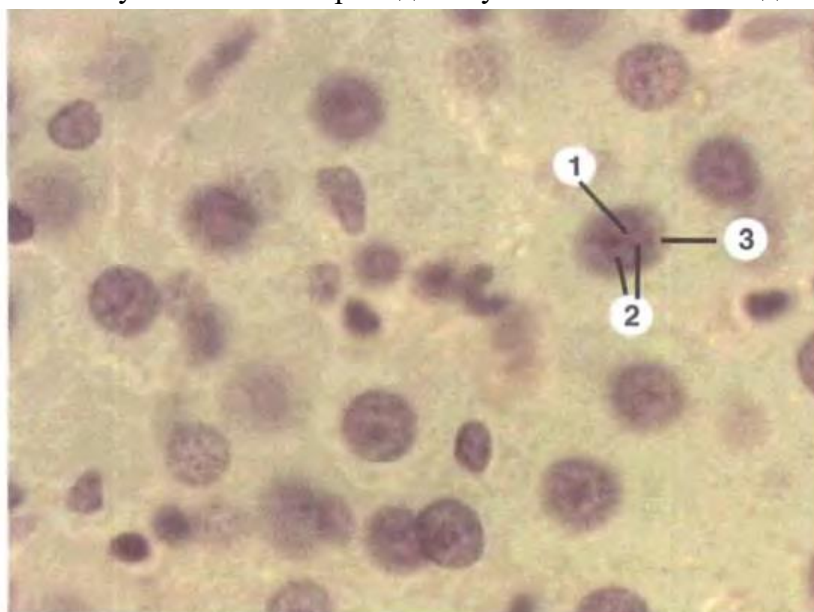


Рисунок 46 – ДНК в ядрі клітин. Забарвлення за методом Фельгена, х 400;

1 – хроматин у ядрах (пофарбований у вишневий колір завдяки високому вмісту ДНК);

2 – ядерця (містять мало ДНК і тому мають темно-зелений колір);

3 – цитоплазма (теж пофарбована в зелений колір)

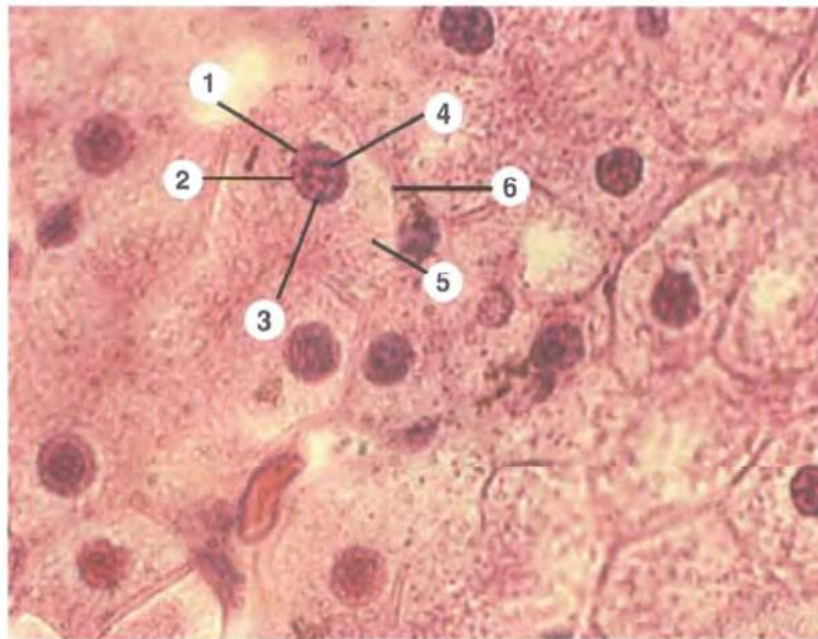


Рисунок 47 – Структура ядра (клітини печінки). Забарвлення гематоксиліном і еозином, х 400:

1 – ядра клітин печінки (мають округлу форму і пофарбовані гематоксиліном у фіолетовий колір;

2 – ядерна оболонка;

3 – грудочки хроматину;

4 – ядерця (теж округлої форми) ;

5 – цитоплазма;

6 – межі клітин

Хроматин і ядра знаходяться в ядерному соку (нуклеоплазмі).

14. Які хімічний склад хроматину і його морфологічна будова за даними електронної мікроскопії ?

Хроматин в інтерфазному ядрі або виділених мітотичних хромосомах, як і в складі ядра на ультратонких зрізах, складається з елементарних хромосомних фібрил товщиною 20–25 нм.

У хімічному відношенні фібрили хроматину є складними комплексами дезоксирибонуклеопротейдів (ДНП), до складу яких входять ДНК і спеціальні хромосомні білки – гістонові та негістонові. У складі хроматину виявляється також РНК. Кількісні відношення ДНК, білка і РНК становлять 1:1, 3:0,2 .

Так, у кількісному співвідношенні хроматин складається із:

1) дезоксирибонуклеїнової кислоти (ДНК) – 40 %;

2) білків – близько 60 %;

3) рибонуклеїнової кислоти (РНК) – 1 %.

Ядерні білки представлені двома формами:

1) лужними (гістоновими) білками – 80–85 %;

2) кислими білками – 15–20 %

15. Дайте визначення хромосоми.

Хромосоми – максимально конденсований хроматин під час мітотичного поділу клітин. Це щільні паличкоподібні, або нитчасті тільця, що добре фарбуються основними барвниками і мають діаметр 0,2–2 мкм і довжину 1,5–10 мкм.

У цей період хромосоми не виконують ніяких синтетичних функцій, у них не відбувається залучення попередників ДНК і РНК. Хромосоми клітин можуть перебувати у двох структурно-функціональних станах: активному, робочому, частково або повністю деконденсованому, коли за їх участі в інтерфазному ядрі відбуваються процеси транскрипції та редуплікації, і неактивному – в стані метаболічного спокою за максимальної їх конденсованості, коли вони виконують функцію розподілу і перенесення генетичного матеріалу в дочірні клітини.

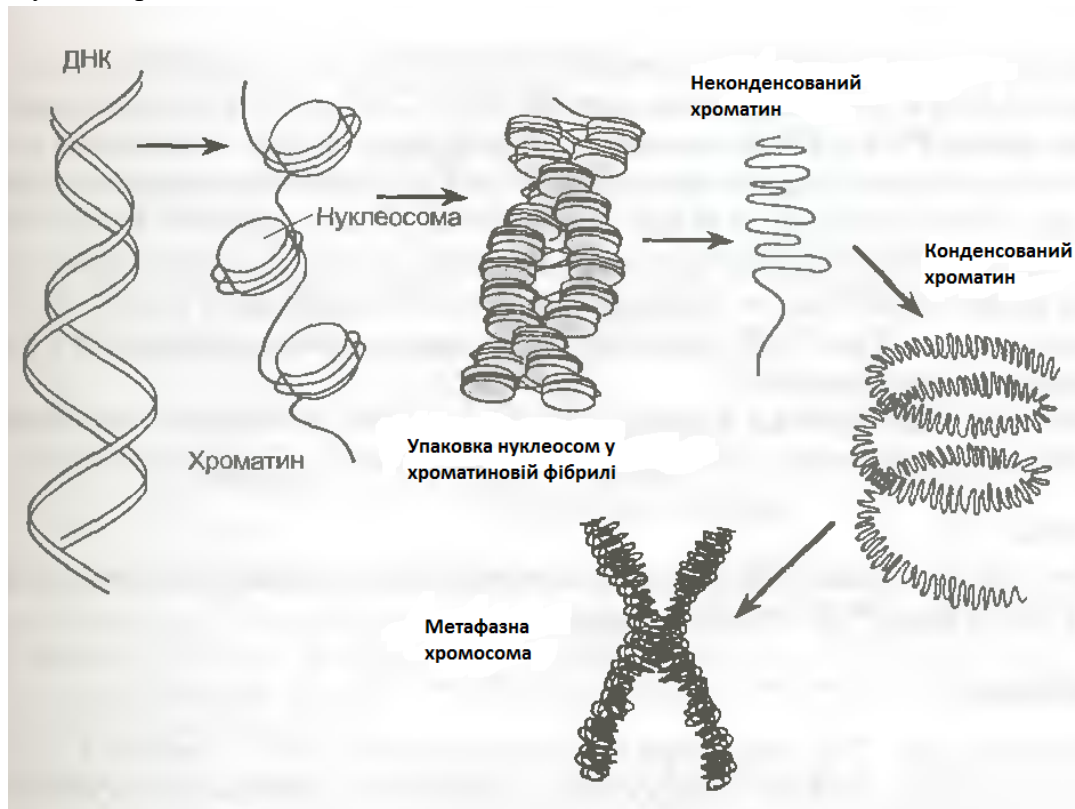


Рисунок 48 – Організація хроматину

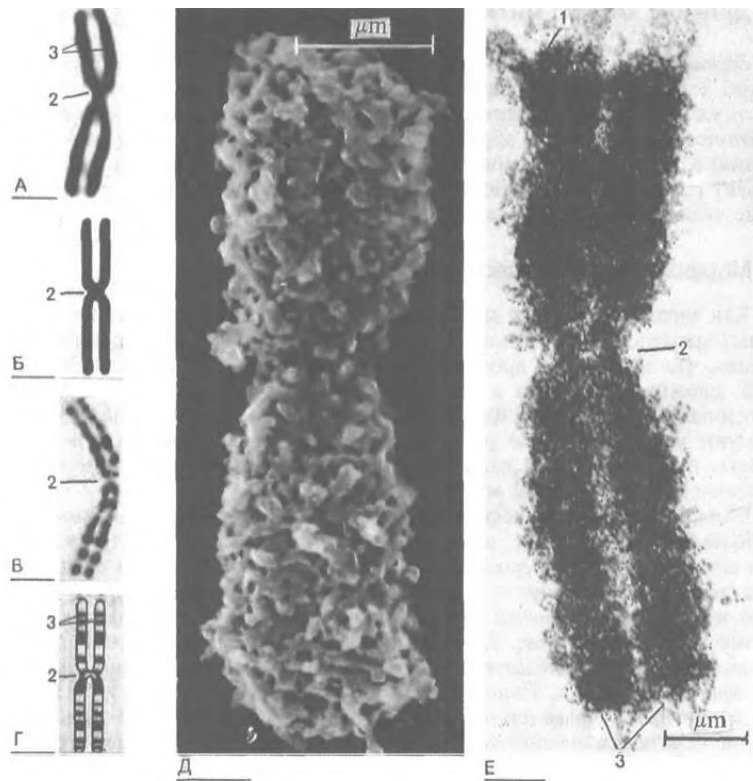


Рисунок 49 – Будова хромосоми

16. Яка будова та морфологія хромосом?

Хромосома у світловому мікроскопі (А) та її схематичне зображення (Б); хромосома при диференційному забарвленні (В) та її схематичне зображення (Г); Д – хромосома в сканувальному електронному мікроскопі; Е – хромосома в трансмісійному мегавольтному електронному мікроскопі; 1 – теломери; 2 – центромери; 3 – плечі хромосоми.

Морфологію мітотичних хромосом найкраще вивчати в момент їх найбільшої конденсації, в метафазі та на початку анафази.

Первинна перетяжка хромосоми (центромера) ділить хромосому на два плеча.

Хромосоми з рівними або майже рівними плечима називають метацентричними, з плечима неоднакової довжини – субметацентричними. Паличкоподібні хромосоми з дуже коротким, майже непомітним другим плечем, називають аероцентричними. В ділянці первинної перетяжки розташований кінетохор – складна білкова структура, що має форму овальної пластинки, зв'язаної з ДНК центромерного району хромосоми. Деякі хромосоми мають, крім того, вторинні перетяжки, що розташовуються поблизу одного з кінців хромосоми і відокремлюють маленьку ділянку – супутник хромосоми.

Плечі хромосом закінчуються тіломірами – кінцевими ділянками.

За спеціальних методів забарвлення хромосоми нерівномірно сприймають барвники: уздовж їх довжини спостерігається чергування забарвлених і нефарбованих ділянок – диференційна неоднорідність хромосоми. Важливо те, що кожна хромосома має свій, неповторний малюнок такого диференційного забарвлення. Застосування методів диференційного забарвлення дозволило детально вивчити будову хромосом. Хромосоми

людини прийнято поділяти за їх розмірами на 7 груп (A, B, C, D, E, F, G). Якщо при цьому легко відрізнити великі A2) хромосоми від дрібних A9, 20), метацентричні від акроцентричних A3), то всередині груп важко відрізнити одну хромосому від іншої. Так, у групі C6 і C7 хромосоми подібні між собою, як і з X-хромосомою. Диференційне фарбування дозволяє чітко відрізнити ці хромосоми одна від одної.

Як інтерфазні, так і мітотичні хромосоми складаються з елементарних хромосомних фібрил – молекул ДНП (складні комплекси дезоксирибонуклеопротейди). Останнім часом прийнято вважати, що на кожен хромосому припадає одна гігантська фібрила ДНП, складно укладена у відносно коротке тільце – власне мітотичну хромосому. Фібрили хроматину в мітотичній хромосомі утворюють численні розеткоподібні домени (хромомери), які при подальшій конденсації хроматину утворюють помітну у світлооптичному мікроскопі мітотичну хромосому.

17. Дайте визначення каріотипу.

Каріотипом даного виду називається сукупність кількості, розмірів і особливостей будови хромосом. Розміри хромосом, як і їх число, у різних організмів варіюють у широких межах. Каріотип людини характеризується наявністю 23 пар хромосом, серед яких – 22 пари аутосом і одна пара статевих хромосом (гоносом). Серед статевих хромосом розрізняють X- і Y-хромосоми.

18. Дайте визначення репліконів.

Реплікони – це певні ділянки хроматинових фібрил, на яких здійснюється транскрипція з ДНК на різні РНК, за допомогою чого в подальшому відбувається синтез білкових молекул. Процеси траскрипції в ядрі здійснюються лише на вільних хромосомних фібрилах, тобто на еухроматині. У конденсованому хроматині ці процеси не здійснюються, тому гетерохроматин і називають неактивним хроматином.

У хромосомах існує безліч місць незалежної реплікації, тобто подвоєння ДНК. ДНК еукаріотичних хромосом – це лінійні молекули, які побудовані з тандемно (один за одним) розташованих репліконів різного розміру. Середній розмір реплікона близько 30 мкм. У складі геному людини має бути більше 50 000 репліконів, ділянок ДНК, які синтезуються як незалежні одиниці. Синтез ДНК як на ділянках окремої хромосоми, так і серед різних хромосом проходить неодночасно, асинхронно.

19. Дайте визначення нуклеосом.

Білки хроматину – гістони становлять 60–70 % від його сухої маси. До них належить так звані гістони й негістонові білки. Гістони – лужні білки, збагачені основними амінокислотами (здебільшого лізином та аргініном). Гістони забезпечують специфічну укладку хромосомної ДНК і мають значення в регуляції транскрипції. Гістони розташовані по довжині молекули ДНК не рівномірно, а у вигляді блоків. До одного такого блока входять 8 молекул гістонів, утворюючи так звану нуклеосому. Розмір нуклеосоми близько 10 нм.

Під час утворення нуклеосом відбувається компактизація, надспіралізація ДНК, що призводить до укорочення довжини хромосомної фібрили приблизно в 7 разів. Сама ж

хромосомна фібрила має вигляд низки намистин або чоток, де кожна намистина – нуклеосома. Такі фібрили товщиною 10 нм додатково поздовжньо конденсуються й утворюють основну елементарну фібрилу хроматину товщиною 25 нм.

20. Які рівні упаковки хроматину ви знаєте?

Розрізняють декілька рівнів упаковки хроматину:

- 1) нуклеосомний (8 молекул гістонів, 2,5 оборота ДНК, діаметр – 11 нм);
- 2) хроматинова фібрила (діаметр – 30 нм);
- 3) пительні домени (діаметр – 300 нм);
- 4) метафазна хромосома (діаметр – 1400 нм).

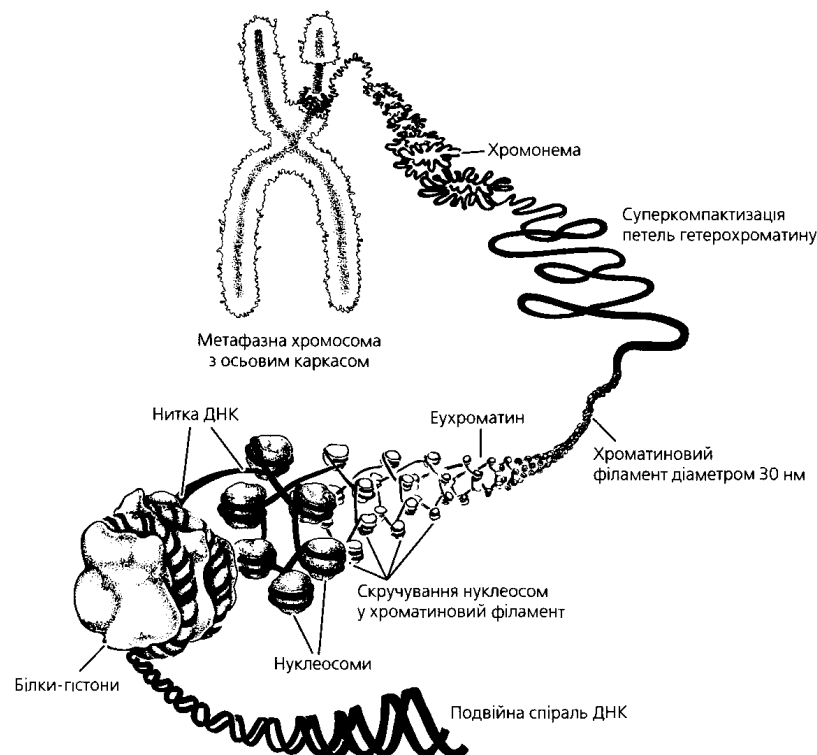


Рисунок 50 – Взаємозв'язок між структурою хроматину та організацією хромосом

21. Дайте визначення статевому хроматину. Які його морфологічні ознаки?

Одна з X-хромосом у жінок має особливості реплікації, яка є пізнішою порівняно з аутосомами. Установлено, що пізно редуплікується X-хромосома у жінок і є спіралізованою і генетично неактивною X-хромосомою, що формує в інтерфазному ядрі компактне тіло статевому хроматину (тільце Барра). Одна з X-хромосом у соматичних клітинах жіночого організму підлягає гетерохроматизації на початкових етапах ембріогенезу (під час дроблення) і не функціонує. Уперше цей хроматин був описаний М. Барром і Л. Бертрамом у 1949 році. При цьому в неактивному стані може знаходитися як материнська, так і батьківська X-хромосома. Той факт, що статевий хроматин є не чим іншим, як

гетерохроматизованою, однією з X-хромосом, уперше встановила англійська дослідниця Мері Лайон, а процес переходу X-хромосоми в неактивний стан – лайонізацією.

Морфологічно, в різних клітинах організму статевий хроматин має різний вигляд. Так, у клітинах різних тканин і органів організму статевий хроматин має вигляд гомогенного темного тільця гетерохроматину, що локалізується біля внутрішньої ядерної мембрани, має розміри 1–1,5 мкм, забарвлюється основними барвниками (за Фельгеном, азур-еозином за Романовським – Гімзою). Форма статевого хроматину може бути різною. Так, найбільш часто зустрічаються напівкругла, овальна, трикутна і плоска форми.

Статевий хроматин у ядрах сегментованих лейкоцитів крові має вигляд виростів у вигляді «барабаних паличок» (Девідсон, Сміт, 1954 р.). Виявлені утворення мають вигляд гомогенних утворень хроматину округлої, або краплеподібної форми, з чіткими контурами розмірами 1,5–2 мкм.

22. Яке значення клітин, що мають статеві ознаки, в практичній медицині?

Визначення статевого хроматину застосовують для встановлення генетичної статі людини (в судовій медицині, акушерстві), а також для встановлення кількості X-хромосом у каріотипі індивіда (медична генетика).

Морфологічні ознаки статевого хроматину



Рисунок 51 – Тільце Барра в ядрах поперечно-смугастої м'язової мускулатури людини. Забарвлення за Романовським – Гімзою, х 1000

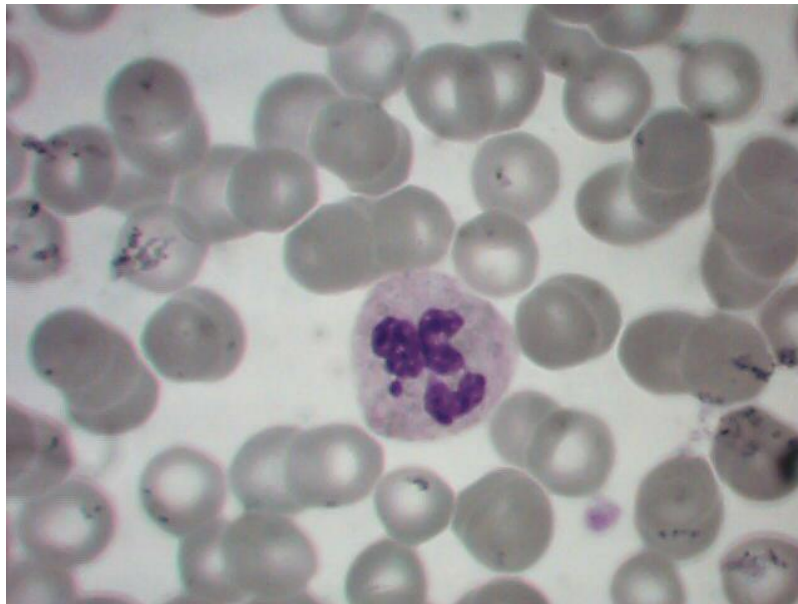


Рисунок 52 – Статевоспецифічний виріст у ядрі сегментованого лейкоцита людини. Забарвлення за Романовським – Гімзою, х 1 000

23. Структурна організація та функції ядра

Ядерце – сферичне утворення (1–5 мкм у діаметрі), що є практично у всіх живих клітинах еукаріотичних організмів. У ядрі помітно одне або декілька зазвичай округлої форми тілець сильно заломлюваних світло, – це ядерце, або нуклеола (nucleolus). Ядерце добре сприймає основні барвники і розміщується серед хроматину. Базофілія ядерця визначається тим, що ядерця багаті РНК. Ядерце – найщільніша структура ядра – є похідним хромосоми, одним із її локусів із найбільш високою концентрацією й активністю синтезу РНК в інтерфазі. Утворення ядерців і їх кількість пов'язані з активністю і кількістю певних ділянок хромосом – ядерцевих організаторів, розміщених здебільшого у зонах вторинних перетяжок, воно не є самостійною структурою або органелою. У людини такі ділянки є в 13, 14, 15, 21 і 22-й парах хромосом.

Функція ядерців – синтез рРНК та утворення субодиниць рибосом.

Ядерце неоднорідне за своєю будовою: у світловому мікроскопі можна бачити його тонковолокнисту організацію. В електронному мікроскопі виявляються два основні компоненти: гранулярний і фібрилярний. Діаметр гранул близько 15–20 нм, товщина фібрил – 6–8 нм.

Гранулярний компонент локалізується у периферійній частині ядерця і є скупченням субодиниць рибосом.

Фібрилярний компонент локалізується в центральній частині ядерця і є нитками рибонуклеопротеїда попередників рибосом.

Ультраструктура ядерців залежить від активності синтезу РНК: при високому рівні синтезу рРНК у ядерці виявляється велика кількість гранул, за припинення синтезу кількість гранул знижується, ядерця перетворюються на щільні фібрилярні тілця базофільної природи.

Схему участі ядерців у синтезі цитоплазматичних білків можна подати таким чином:

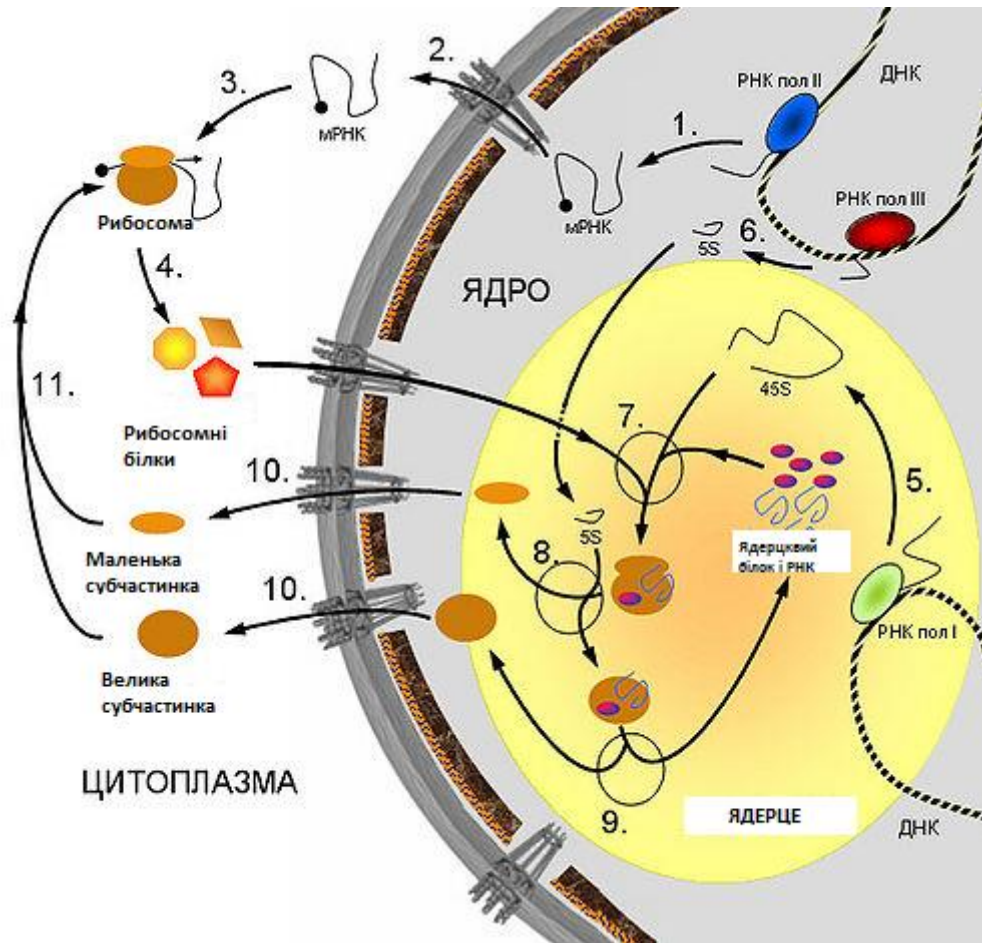
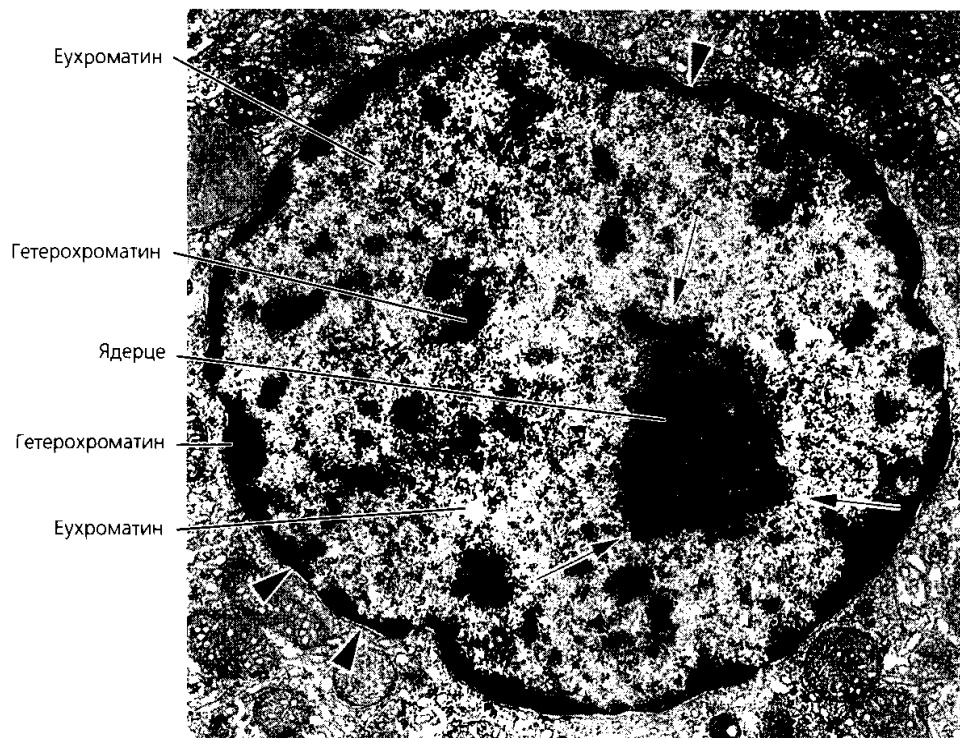


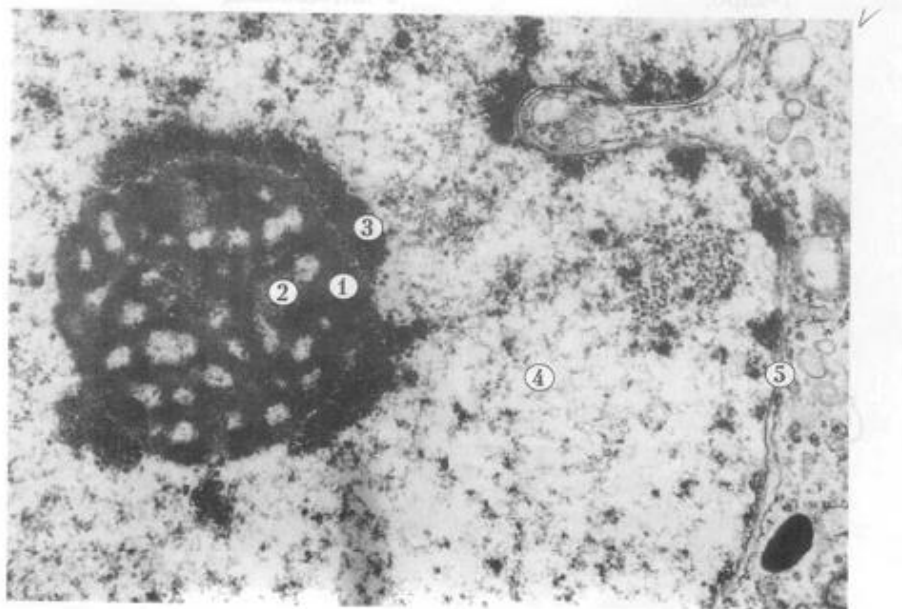
Рисунок 53 – Схема синтезу рибосом у клітинах еукаріотів:

1 – синтез мРНК рибосомних білків РНК полімеразою II; 2 – експорт мРНК з ядра; 3 – впізнавання мРНК рибосомою; 4 – синтез рибосомних білків; 5 – синтез попередника рРНК (45S-попередник) РНК-полімеразою I; 6 – синтез 5S рРНК РНК полімеразою III; 7 – утворення великої рибонуклеопротеїдної частинки, що містить 45S-попередник, імпортовані із цитоплазми рибосомні білки, а також спеціальні ядерцеві білки та РНК, що беруть участь у дозріванні рибосомних субчастинок; 8 – приєднання 5S рРНК, нарізування попередника і відділення малої рибосомної субчастини; 9 – дозрівання великої субчастини, вивільнення ядерцевих білків і РНК; 10 – вихід рибосомних субчастинок з ядра; 11 – залучення їх до трансляції

Мікрофотографії ядра (за даними електронної мікроскопії)

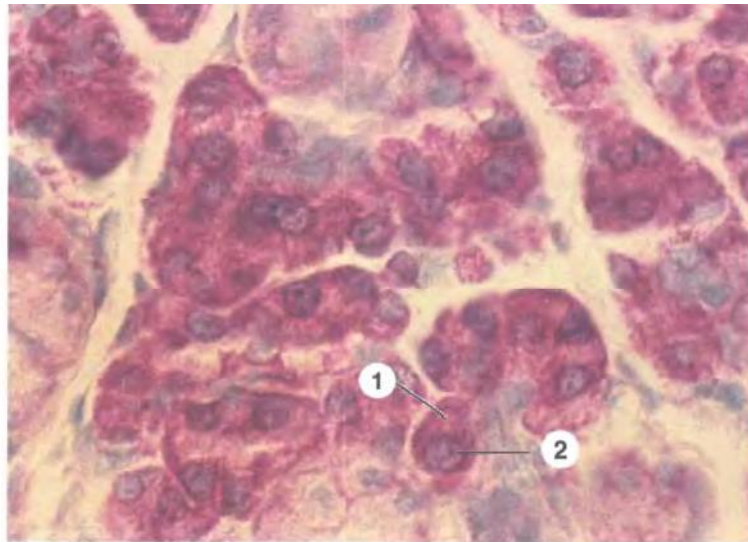


**Рисунок 54 – Електронна мікрофотографія ядра з ядерцем,
x 26 000**



**Рисунок 55 – Електронна мікрофотографія ядра з ядерцем,
x 71 000:**

1 – фібрилярний компонент; 2 – гранулярний компонент; 3 – навколоядерцевий гетерохроматин; 4 – каріоплазма; 5 – ядерна мембрана



**Рисунок 56 – РНК у цитоплазмі та ядерцях клітин підщелепної залози.
Забарвлення за Браше, х 400: 1 – цитоплазма; 2 – ядерця**

Обидві ці структури багаті РНК (здебільшого за рахунок рРНК-вільної або у складі рибосом) і тому при забарвленні за Браше фарбуються в малиновий колір.

24. Яка структурна організація та функціональна роль ядерного матриксу ?

Негістонові білки інтерфазних ядер утворюють всередині ядра структурну мережу, що називається ядерним білковим матриксом.

Ядерний білковий матрикс є основою, що визначає морфологію і метаболізм ядра. Ядерний білковий матрикс добре виявляється в інтерфазних ядрах після розчинення хроматину, екстракції ДНК і РНК. Він представлений периферичним фібрилярним шаром. Крім того, матрикс утворює внутрішньоядерну мережу, до якої кріпляться фібрили хроматину.

Функціональна роль матриксу полягає в підтриманні загальної форми ядра, в організації не лише просторового розміщення в ядрі численних і неконденсованих хромосом, а й і в організації їх активності. На елементах ядерного матриксу розміщені ферменти синтезу РНК і ДНК. Білки ядерного матриксу беруть участь у подальшій компактизації ДНК в інтерфазних і мітотичних хромосомах.

25. Опишіть будову та функції ядерної оболонки.

Ядерна оболонка (nucleomembrana), або каріолема, оболонка, що відокремлює вміст ядра від цитоплазми (бар'єрна функція), забезпечує регульований обмін речовин між ядром і цитоплазмою (транспорт макромолекул, зокрема й білків, субодиниць рибосом між ядром і цитоплазмою), бере участь у фіксації хроматину, забезпечення регуляції вибіркового транспорту.

Ядерна оболонка складається із двох біліпідних мембран, у морфологічному відношенні не відрізняються від інших внутрішньоклітинних мембран. Це:

- 1) зовнішня ядерна мембрана (m. nuclearis externa);
- 2) внутрішня мембрана (m. nuclearis interna);

- 3) перинуклеарним простором шириною 20–100 нм;
- 4) численні ядерні пори (pori nucleares) діаметром 80–90 нм.

У ділянці пор зовнішня і внутрішня ядерні мембрани переходять одна в одну, а перинуклеарний простір виявляється замкнутим. Просвіт пори закривається спеціальним структурним утворенням – комплексом пори, що складається з фібрилярного і гранулярного компонентів. Гранулярний компонент представлений білковими гранулами діаметром 25 нм, що розміщені по краю пори в 3 ряди. Від кожної гранули відходять фібрили і з'єднуються в центральній гранулі, що розміщується в центрі пори. Комплекс пори відіграє роль діафрагми, що регулює її проникність. Розміри пори стабільні для даного типу клітини, але кількість пор може змінюватися при її диференціюванні. У ядрах сперматозоїдів пори відсутні. На зовнішній поверхні ядерної мембрани можуть локалізуватися прикріплені рибосоми. Крім того, зовнішня ядерна мембрана може переходити в канали ЕПС. Кількість ядерних пор залежить від метаболічної активності клітин: чим інтенсивніші синтетичні процеси в клітинах, тим більше пор на одиницю поверхні клітинного ядра.

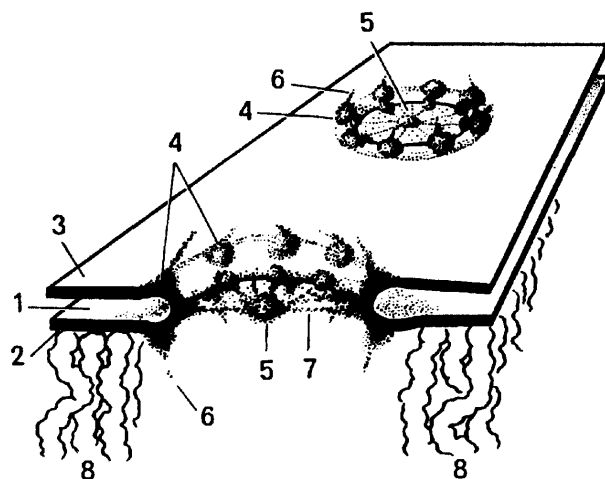


Рисунок 57 – Будова комплексу пори (схема):

- 1 – перинуклеарний простір;
- 2 – внутрішня ядерна мембрана;
- 3 – зовнішня ядерна мембрана;
- 4 – периферичні гранули;
- 5 – центральна гранула;
- 6 – фібрили, що відходять від гранул;
- 7 – діафрагма пор;
- 8 – фібрили хроматину

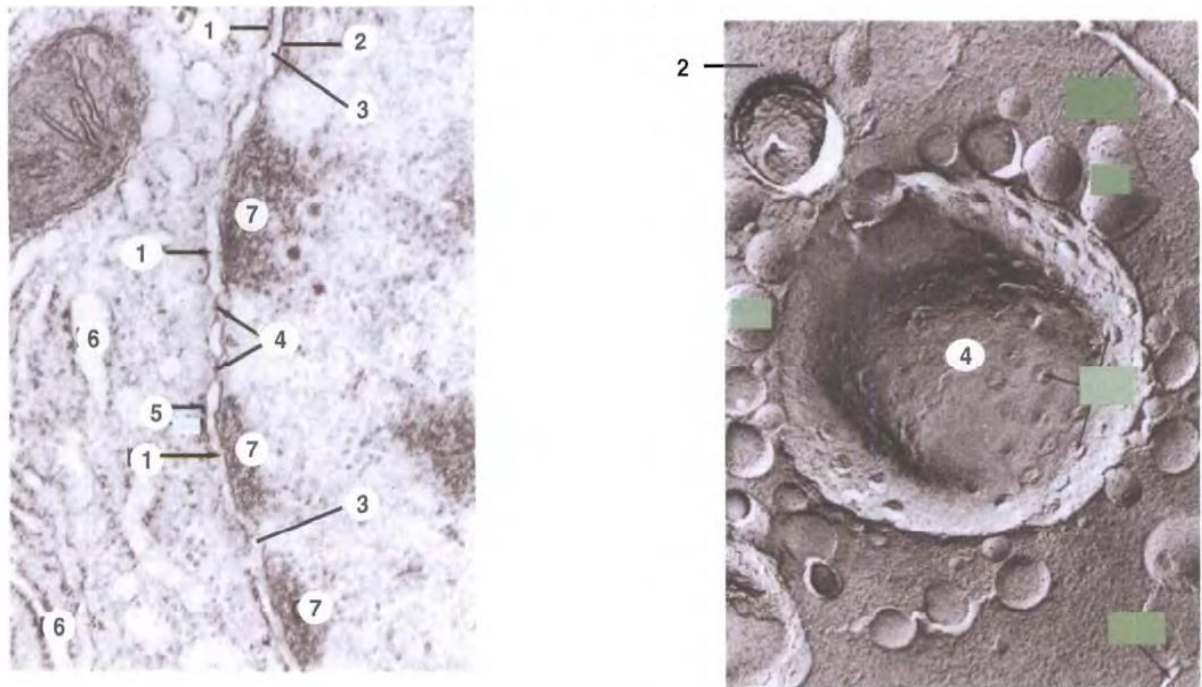


Рисунок 58 – Ядерна оболонка

Електронні мікрофотографії (зліва – звичайний спосіб приготування препарату; праворуч – метод заморожування і сколювання за Н. G. Burkitt, В. Young, J. W. Heath):

1 – зовнішня ядерна мембрана (з боку гіалоплазми з нею пов'язані рибосоми E. Ця мембрана є частиною ЕПР F);

2 – внутрішня ядерна мембрана (з неї в суворо визначених місцях кріпляться кінці всіх хромосом G);

3 – перинуклеарний простір (знаходиться між двома ядерними мембранами);

4 – ядерні пори (у них вбудовані так звані комплекси пор – білкові гранулярно-фібрилярні структури).

Електронна мікрофотографія, x 91 000

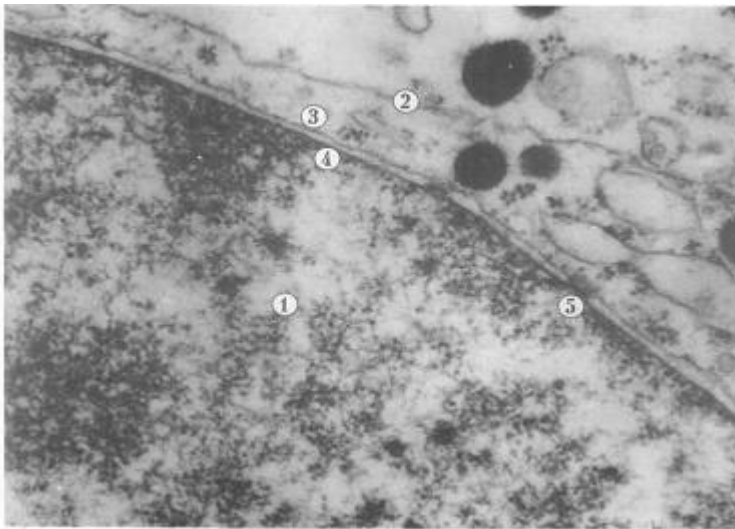


Рисунок 59 – Ядерна оболонка (фрагмент ядра):

- 1 – каріоплазма;
- 2 – цитоплазма;
- 3 – зовнішня ядерна мембрана;
- 4 – внутрішня ядерна мембрана;
- 5 – ядерна пора

РЕПРОДУКЦІЯ КЛІТИН. СТАРІННЯ І СМЕРТЬ КЛІТИН

1. Дайте визначення клітинного циклу.

Клітинний (або життєвий) цикл клітини – час існування клітини від поділу до наступного поділу або від поділу до смерті (*cyclus cellularis*).

2. Які особливості клітинного циклу в різних тканинах організму вищих хребетних?

Для різних типів клітин клітинний цикл різний. В організмі савців і людини розрізняють такі типи клітин, що локалізуються в різних тканинах та органах:

1. Клітини, що часто діляться (малодиференційовані клітини епітелію кишківника, базальні клітини, кровотворні тканини).

У таких тканинах існує частина клітин, що постійно діляться, замінюючи відпрацьовані або загиблі клітинні типи (наприклад, клітини базального шару покривного епітелію, клітини крипт кишківника, кровотворні клітини кісткового мозку). Багато клітин, не розмножуються у звичайних умовах, а набувають знову цю властивість під час процесів репаративної регенерації органів та тканин.

2. Клітини, що рідко діляться (клітини печінки – гепатоцити).

3. Клітини, що не діляться (нервові клітини центральної нервової системи, меланоцити та ін.) Ці популяції клітин повністю втратили властивість ділитися. Це здебільшого спеціалізовані, диференційовані клітини.

Відтак і життєвий цикл у цих клітинних типів різний.

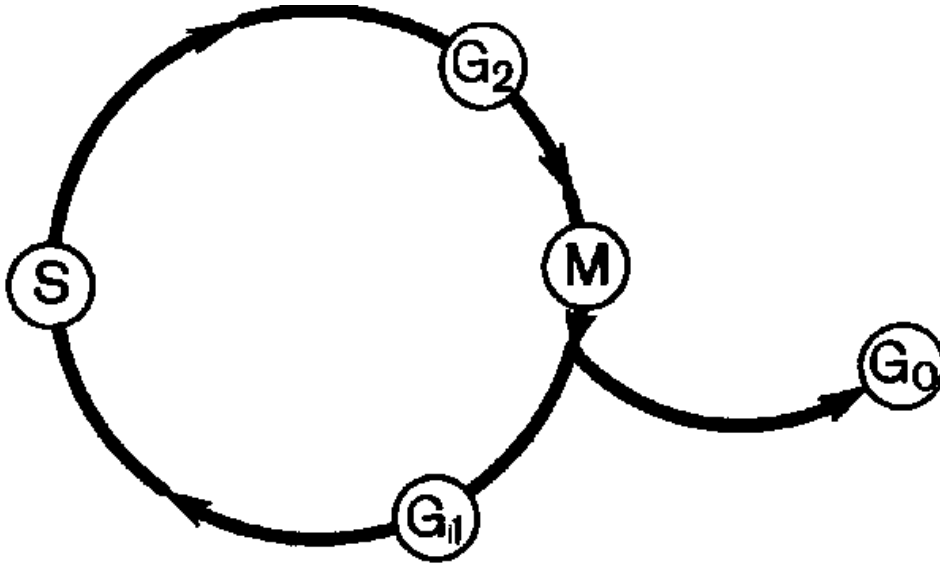


Рисунок 60 – Клітинний цикл (схема) (пояснення в тексті)

3. Опишіть періоди життєвого циклу у клітин, що часто діляться. Що таке мітотичний цикл?

Життєвий цикл у клітин, що часто діляться, – це час їх існування від початку поділу до наступного поділу. Життєвий цикл таких клітин нерідко називають мітотичним циклом.

4. Які етапи мітотичного циклу?

Мітотичний цикл поділяється на два основні періоди:

1) мітоз (або період поділу). Складається із 4 відрізків часу: власне мітозу (M), пресинтетичного (G_t), синтетичного (S) і постсинтетичного (G₂) періодів інтерфази (рис. 60).

2) інтерфази (проміжок життя клітини між двома поділами).

5. Опишіть способи розмноження (репродукції) клітин.

Виділяють два основні способи розмноження (репродукції) клітин.

1. **Мітоз (каріокенез)** – непрямий поділ клітин, властивий здебільшого соматичним клітинам. При цьому конденсовані й у вже редульковані хромосоми переходять у компакту форму мітотичних хромосом, утворюється веретено поділу, що бере участь у сегрегації і перенесенні хромосом (ахроматиновий мітотичний апарат), відбувається розбіжність хромосом до протилежних полюсів клітини і ділення тіла клітини (цитокінез, цитотомія).

2. Мейоз (редукційний поділ) характерний лише для статевих клітин.

Є описи і третього способу ділення клітин – амітозу (або прямого поділу), що здійснюється шляхом перетяжки ядра і цитоплазми з утворенням двох дочірніх клітин або однієї двоядерної. Проте на сьогодні вважають, що амітоз характерний для старих і дегенеруючих клітин і є відображенням патології клітини.

6. Які фази мітозу?

Мітоз поділяється на 4 фази або періоди: 1) профазу; 2) метафазу; 3) анафазу; 4) телофазу.

7. Дайте характеристику пресинтетичного (G₁), синтетичного (S) і постсинтетичного (G₂) періодів інтерфази клітинного циклу.

Інтерфазу поділяють на три періоди:

- 1) I - G₁ (або пресинтетичний період);
- 2) II - S (або синтетичний);
- 3) III - G₂ (або постсинтетичний період).

У пресинтетичному періоді в клітині відбуваються такі процеси:

- 1) посилене формування синтетичного апарату клітини – збільшення кількості рибосом і різних видів РНК (транспортної, інформаційної, рибосомальної);
- 2) посилення синтезу білка, необхідного для росту клітини;
- 3) підготовка клітини до синтетичного періоду – синтез ферментів, необхідних для утворення нових молекул ДНК.

Для синтетичного періоду характерне подвоєння (редуплікація) ДНК, що призводить до подвоєння плоідності диплоїдних ядер і є обов'язковою умовою для подальшого мітотичного поділу клітини.

Постсинтетичний період характеризується посиленням синтезом інформаційної РНК і всіх клітинних білків, особливо тубулінів, необхідних для формування веретена поділу.

7. Яка динаміка мітозу?

Профаза характеризується морфологічними змінами ядра і цитоплазми. У ядрі відбуваються такі перетворення:

- 1) конденсація хроматину та утворення хромосом, що складаються з двох хроматид;
- 2) зникнення ядерця; 3) розпад каріолеми на окремі бульбашки.

У цитоплазмі відбуваються такі зміни:

- 1) редуплікація (подвоєння) центріолей і розбіжність їх до протилежних полюсів клітини;
- 2) формування з мікротрубочок веретена поділу;
- 3) редукція зернистої ендоплазматичної сітки і також зменшення числа вільних і прикріплених рибосом.

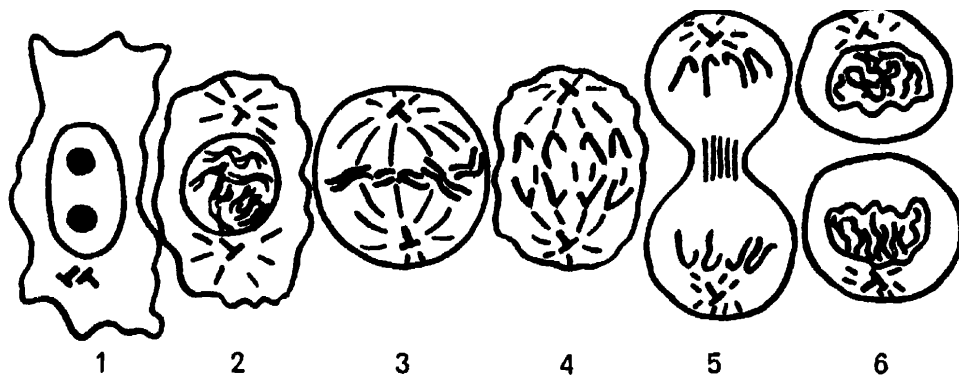
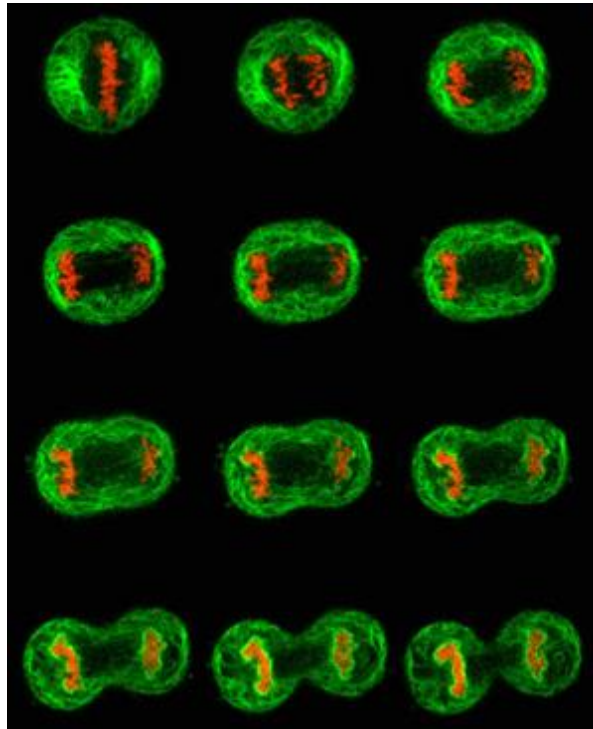


Рисунок 61 – Мітоз клітини (схема):

1 – інтерфаза; 2 – профаза; 3 – метафаза; 4 – анафаза; 5 – телофаза;
6 – рання інтерфаза

У **метафазі** відбувається таке: 1) утворення метафазної пластинки (або материнської зірки); 2) неповне відокремлення сестринських хроматид одна від одної.

Для **анафаз** характерні: 1) повна розбіжність хроматид та утворення двох рівноцінних дипольних наборів хромосом; 2) розбіжність хромосомних наборів до полюсів мітотичного веретена і розбіжність самих полюсів.

Для **телофази** характерні: 1) деконденсація хромосом кожного хромосомного набору; 2) формування з бульбашок ядерної оболонки; 3) цитотомія (перетяжка двоядерної клітини на дві дочірні самостійні клітини); 4) поява ядерця у дочірніх клітинах.

8. Дайте характеристику мейозу, поліплодії.

Мейоз – спосіб поділу клітин, при якому відбувається зменшення кількості хромосом у дочірніх клітинах удвічі, характерний для статевих клітин. У цьому способі поділу відсутня редуплікація ДНК.

Крім мітозу й мейозу, виділяють також ендорепродукцію, що не приводить до збільшення кількості клітин, проте сприяє збільшенню кількості працюючих структур і посиленню функціональної здатності клітини. Для зазначеного способу характерно, що після мітозу клітини спочатку вступають у J1, а потім у S-період. Однак такі клітини після подвоєння ДНК не вступають у J2-період, а потім у мітоз. Унаслідок цього кількість ДНК стає збільшеною удвічі – клітина перетворюється в поліплоїдну. Поліплоїдні клітини можуть знову вступати в S-період, унаслідок чого вони збільшують свою плоїдність.

У поліплоїдних клітинах збільшуються розміри ядра та цитоплазми, клітини стають гіпертрофованими. Деякі поліплоїдні клітини після редуплікації ДНК вступають у мітоз, однак він не закінчується цитотомією, оскільки такі клітини стають двоядерними. Таким чином, під час ендорепродукції не відбувається збільшення кількості клітин, але збільшується кількість ДНК і органел, отже, і функціональна здатність поліплоїдної клітини.

Здатність до ендорепродукції мають не всі клітини. Найбільш характерна ендорепродукція для печінкових клітин, особливо зі збільшенням віку (наприклад, у старості 80 % гепатоцитів людини є поліплоїдні), а також для ацинозних клітин підшлункової залози та епітелію сечового міхура.

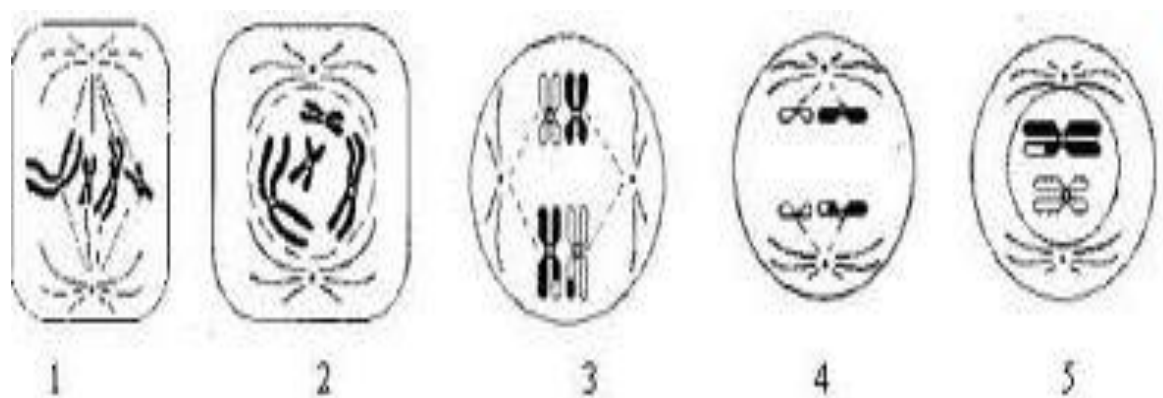


Рисунок 62 – Мітоз

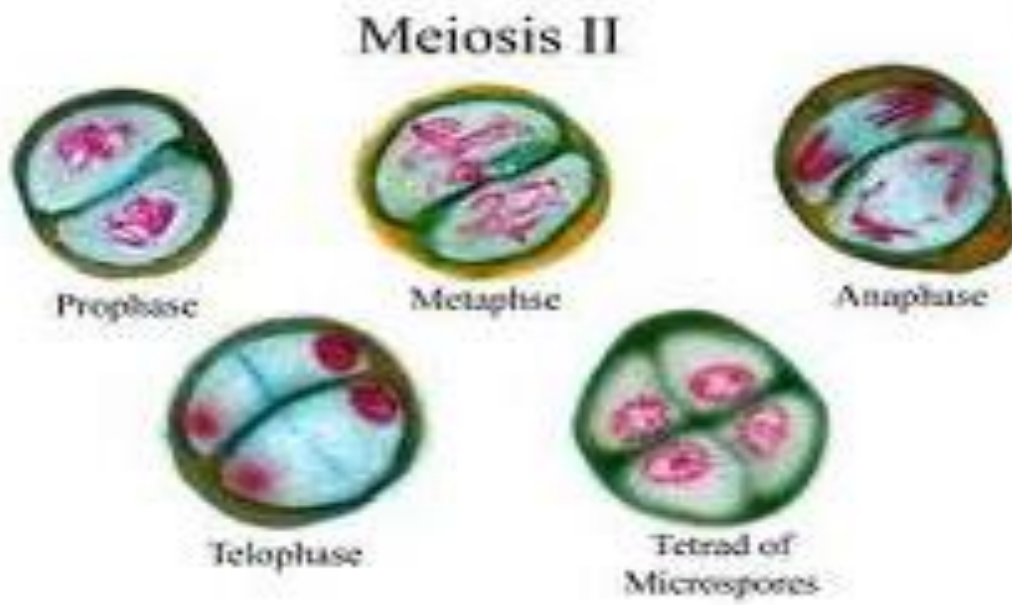


Рисунок 63 – Мейоз

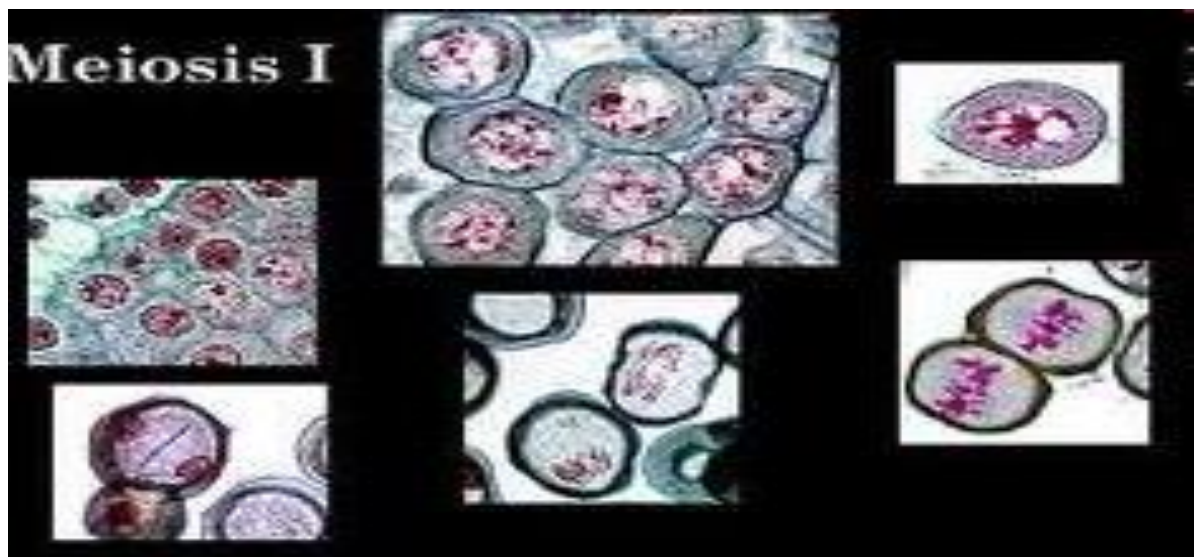
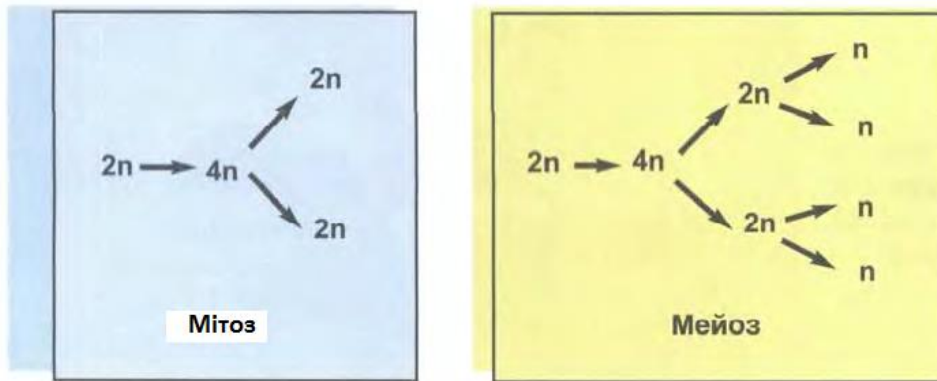


Рисунок 64 – Відмінності між мітозом і мейозом

Схеми мітозу і мейозу, де n -гаплоїдна кількість ДНК



Мітоз – дві стадії: а) перед поділом – подвоєння кількості ДНК у ядрах: з диплоїдного $2n$ до тетраплоїдного $4n$; б) у процесі поділу – утворення двох диплоїдних клітин $2n$.

Мейоз – услід за першим поділом майже відразу відбувається другий, без попереднього подвоєння кількості ДНК. Тож у результаті, з однієї диплоїдної клітини $2n$ утворюються чотири гаплоїдні (n).



9. Яка реакція клітин на вплив зовнішнього середовища?

Морфологія клітин при впливі чинників зовнішнього середовища не є стабільною і постійною. При впливі на організм різних несприятливих факторів зовнішнього середовища в будові клітини відбуваються різні зміни. Організм і його клітини постійно піддаються

впливу найрізноманітніших хімічних, фізичних чи біогенних факторів. Залежно від факторів впливу зміна клітинних структур відбувається неоднаково у клітинах різних органів і тканин.

10. Які зміни клітинних структур ви знаєте?

Зміни клітинних структур можуть бути пристосувальними та оборотними, або дезадаптивними, незворотними (патологічними). Визначити межу між оборотними та необоротними змінами не завжди можливо, оскільки адаптивні зміни можуть перейти в дезадаптивні при подальшій дії фактора зовнішнього середовища.

11. Які зміни ядра ви знаєте під час дії факторів зовнішнього середовища:

Зміни в ядрі під час дії факторів зовнішнього середовища:

- 1) набухання ядра і зміщення його на периферію клітини;
- 2) розширення перинуклеарного простору;
- 3) утворення інвагінацій каріолеми (входження в середину ядра окремих ділянок його оболонки);
- 4) конденсація хроматину;
- 5) пікноз (зморщування ядра і ущільнення (коагуляція хроматину));
- 6) каріорексис (розпад ядра на фрагменти);
- 7) каріолізис (розчинення ядра).

12. Які зміни цитоплазми ви знаєте під впливом факторів зовнішнього середовища?

Зміни в цитоплазмі :

- 1) ущільнення, а потім набухання мітохондрій;
- 2) дегрануляція зернистої ЕПС (злуцвання рибосом і фрагментація каналців на окремі вакуолі);
- 3) розширення цистерн і розпад на вакуолі пластинчастого комплексу Гольджі;
- 4) набухання лізосом та активація їх гідролаз;
- 5) збільшення кількості аутофагосом;
- 6) розпад веретена розподілу і розвиток патологічного мітозу в процесі мітозу.

13. Чим можуть бути обумовлені зміни цитоплазми?

Зміни цитоплазми можуть бути обумовлені:

- 1) структурними змінами плазмолем, що призводить до посилення її проникності та гідратації гіалоплазми;
- 2) порушенням обміну речовин, що призводить до зниження кількості АТФ;
- 3) зниженням розщеплення або збільшенням синтезу включень (глікогену, ліпідів) та їх надмірним накопиченням.

14. Що відбувається з клітиною після усунення несприятливих факторів зовнішнього середовища?

Після усунення несприятливих факторів зовнішнього середовища адаптивні зміни структур зникають і морфологія клітини повністю відновлюється. Під час розвитку неадаптивних змін навіть після усунення дії несприятливих факторів зовнішнього середовища зміни продовжують наростати і клітина гине.

15. Які теорії старіння ви знаєте?

Існує кілька теорій старіння:

1. Гіпотеза помилок (мутації ДНК).
2. Теорія вільних радикалів (молекули з високою реакційною здатністю, що пошкоджують мембрани, ДНК, РНК).
3. Теорія поперечних зшивок (між молекулами білків, нуклеїнових кислот, які не можуть бути пошкодженими).
4. Гіпотеза мозкової регуляції (втрата здатності зберігати гомеостаз).
5. Автоімунна теорія (В- і Т-лімфоцити ушкоджують власні клітини).

16. Які ознаки старіння ви знаєте?

Існує кілька ознак старіння:

1. Морфологічні (каріопікноз, зникнення меж між клітинами, вакуолізація цитоплазми).
2. Фізико-хімічні (зменшення ступеня дисперсності колоїдів цитоплазми та ядра, збільшення в'язкості цитоплазми й каріоплазми, збільшення ступеня коагуляції білків).
3. Біохімічні (накопичення ліпофусцину, зменшення вмісту води, зниження активності ферментів, збільшення активності холестерину, пригнічення біосинтезу білка).

17. Які форми смерті клітин ви знаєте?

Розрізняють дві форми смерті клітин – некроз та апоптоз.

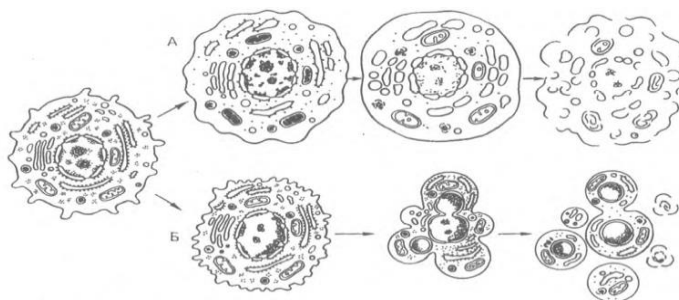


Рисунок 65 – Шляхи клітинної загибелі:
А – некроз; Б – апоптоз

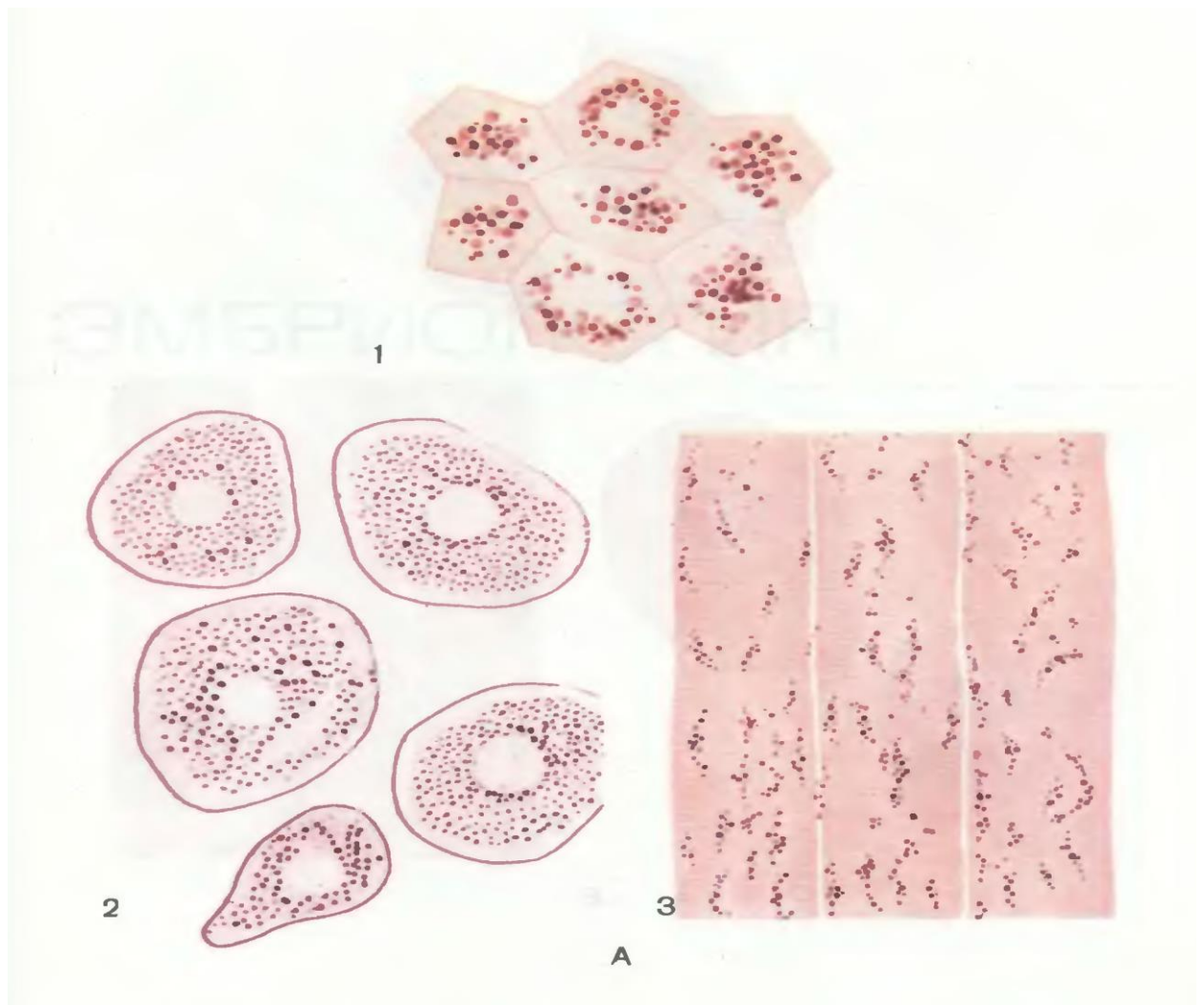


Рисунок 66 – Реакція клітини на дію різних подразників
Реакція живої протоплазми на дію різних подразників
(вчення Д. Н. Насонова про паранекроз).
Прижиттєве забарвлення, х 400

18. Дайте визначення некрозу.

Некроз («смерть від нещасного випадку») викликають переважно різні зовнішні фактори – хімічні або фізичні, що прямо чи опосередковано впливають на проникність мембран або на клітинну енергетику. До цих факторів можна віднести гіпертермію, гіпотермію, гіпоксію, ішемію, метаболічні отрути, хімічні препарати, механічну травму та ін.

У клітині відбувається зміна іонного складу, спостерігаються набухання мембранних компартаментів, припинення синтезу АТФ, білків, нуклеїнових кислот, деградація ДНК, активація лізосомних ферментів, що в кінцевому підсумку призводить до розчинення клітини – лізису. ДНК розщеплюється на фрагменти різної довжини, в ядрі з'являється

велика кількість тілець гетерохроматину, спостерігаються пікноз ядра, каріорексис і лізис ядра).

19. Дайте визначення апоптозу.

Апоптоз – це фізіологічна, запрограмована смерть клітини. Це активний, генетично контрольований процес, регульований внутрішньою програмою. При цьому внаслідок впливу різних стимулів відбувається активація в ядрі деяких генів, відповідальних за самознищення клітини. Це гени ніби запрограмованої загибелі клітини. Програма такого самознищення може включатися внаслідок впливу на клітину сигнальних молекул (часто це різні білкові фактори або різні гормони).

20. Які причини апоптозу?

Причинами апоптозу можуть бути порушення балансу регуляторних впливів, деякі інфекції, дія пошкоджувальних факторів помірної інтенсивності, вплив фізіологічних активаторів апоптозу-молекул FAS, глюкокортикоїдів).

21. Які структурно-функціональні зміни при апоптозу?

Процес апоптозу значно відрізняється від некрозу. На ранніх його стадіях відбувається зростання рівня кальцію в цитоплазмі, але при цьому мембранні органели не змінюються, синтез РНК і білка не падає.

Пізніше в ядрі відбувається активація спеціальних ендонуклеаз, відбувається розщеплення ДНК на нуклеосомні фрагменти, хроматин характерно конденсується, утворюючи грубі скупчення по периферії ядра. Ядра починають фрагментуватися, розпадатися на «мікроядра», кожне з яких покрите ядерною оболонкою. Потім або одночасно з цим цитоплазма також починає фрагментуватися. Від клітини відшнуровуються великі фрагменти, що часто містять «мікроядра». Це так звані апоптичні тільця. При цьому клітина ніби розсипається. Апоптичні тільця в нормі поглинаються фагоцитами або ж зазнають вторинних некротичних змін і зрештою лізуються.

A1 – початок апоптозу; втрата клітиною сполучення із сусідніми інтактними клітинами і її відділення від них;

A2 – тиснення ущільнення цитоплазми та ядра, зміна форми клітини, розподіл гетерохроматину у вигляді півмісяців під каріолемою;

A3 – наростання стиснення й ущільнення клітини, утворення здуття і виростів на її поверхні, каріопікноз;

A4 – розпад клітини на фрагменти, оточені плазмалемою та їх фагоцитоз сусідніми контактними клітинами.

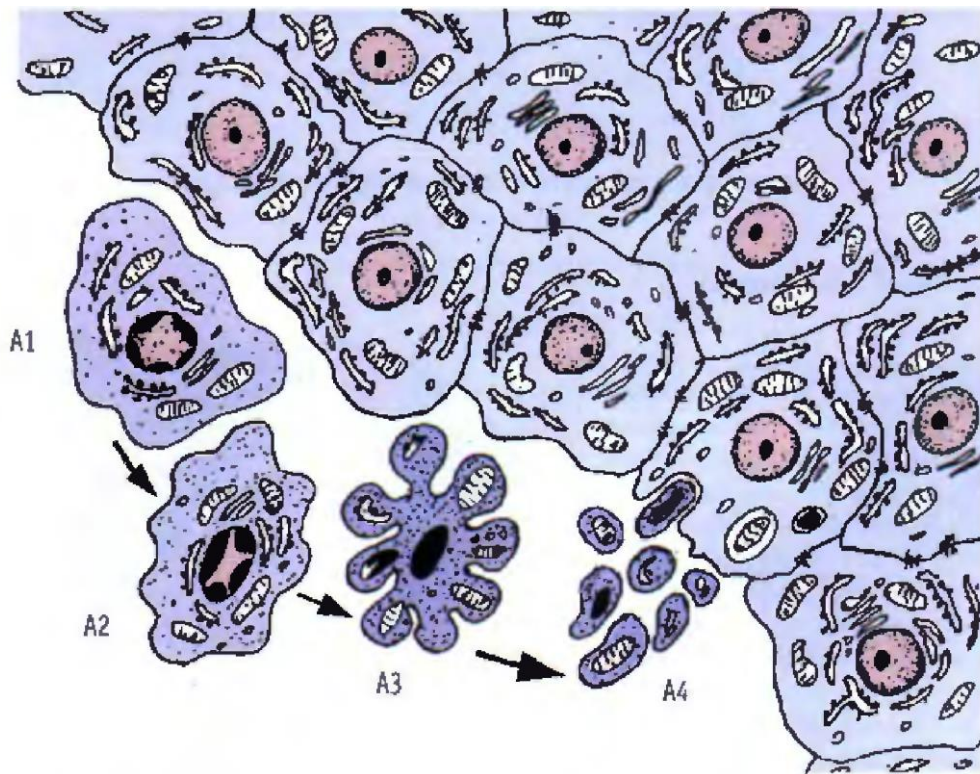


Рисунок 67 – Апоптоз. Морфологічні зміни клітин при апоптозі (схема)

ТЕСТОВІ ЗАВДАННЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ

1. Що являє собою гіалоплазма:

- а) #клітинний матрикс;
- б) органела спеціального призначення;
- в) органела загального призначення;
- г) мембранна структура?

2. Які основні особливості структурної організації цитолеми:

- а) #бімолекулярний шар ліпідів, який містить білки;
- б) два шари білків, між ними шар ліпідів;
- в) білки розміщені в мономолекулярному шарі ліпідів;
- г) білки, пов'язані з полісахаридами та ліпідами?

3. Які структурні елементи клітини із перелічених беруть активну участь у виконанні внутрішньоклітинного транспорту:

- а) #мікротрубочки;
- б) ендоплазматична сітка;
- в) мікрофіламенти;
- г) лізосоми?

4. Локалізація війок в організмі:

- а) #дихальні шляхи;
- б) орган слуху;
- в) ниркові каналці;
- г) епітелій тонкої кишки.

5. До якого типу барвників належить судан III:

- а) #спеціальних барвників;
- б) основних або катіонних барвників;
- в) кислих або аніонних барвників;
- г) нейтральних або поліхроматофільних барвників?

6. На чому базується люмінісцентна або флюорисцентна мікроскопія:

- а) #здатності живих структур світитися;
- б) використанні радіоактивних ізотопів і помічених ними з'єднань;

- в) використанні спеціального темнопольового конденсатора;
- г) видозмінненні фазових змін світла?

7. Ультратонкі зрізи з блоків для електронної мікроскопії готують:

- а) на ультрамікротомі;
- б) гострим скальпелем;
- в) за допомогою леза;
- г) на мікротомі.

8. Ядро на латині:

- а) #nucleus;
- б) cellula;
- в) plasmolemma;
- г) cytoplasma.

9. Каріоплазма за визначенням – це:

- а) #рідка частина ядра, в якій містяться ядерні структури;
- б) похідна хромосом, що містить ядерцеві органели;
- в) це основна структура інтерфазного ядра;
- г) єдина з ядром інтегрована система, що перебуває у стані рівноваги.

10. Які функції виконує ядро:

- а) #збереження та реалізація генетичної інформації;
- б) транспорт метаболітів, примембранний метаболізм;
- в) сприйняття від мікрооточення хімічних сигналів;
- г) утворення необхідної енергії та нагромадження її у складі АТФ?

11. Апоптоз – це:

- а) #запрограмована смерть клітини;
- б) стан на межі життя і смерті;
- в) стан поділу клітини;
- г) стан тривалого життя людини.

12. Ендомітоз – це:

- а) #утворення клітин зі збільшеним вмістом ДНК;
- б) своєрідна форма клітинної репродукції, яка характерна для процесу утворення статевих клітин;
- в) перехід Х-хромосоми у стан гетерохроматину;

г) універсальний спосіб розмноження клітин або непрямий поділ.

13. Що собою являє гіалоплазма:

- а) #клітинний матрикс;
- б) органела спеціального призначення;
- в) органела загального призначення;
- г) мембранна структура?

14. Скільки відсотків маси мембрани становлять білки:

- а) #50 %;
- б) 20 %;
- в) 25 %;
- г) 10 %?

15. Який із перелічених контактів не існує:

- а) #транспортний;
- б) інвагінаційний;
- в) адгезивний;
- г) нексус?

16. Які структурні компоненти не входять до складу кортикального шару цитоплазми:

- а) #каріолема;
- б) мікрофіламенти;
- в) периферичний шар цитозоля;
- г) мікротрубочки?

17. Які білки цілком пронизують мембрану:

- а) #власне інтегральні;
- б) периферичні;
- в) напівінтегральні;
- г) трансмембранні?

18. Що таке екскреція:

- а) #видалення шкідливих продуктів метаболізму;
- б) видалення клітиною продуктів її синтетичної діяльності;
- в) видалення за межі клітини окремих її структурних компонентів;
- г) видалення з клітини речовин, які не змінюють своєї хімічної структури?

19. Яку функцію виконують хромосоми:

- а) #зберігання спадкової інформації, синтез ДНК та РНК;
- б) зберігання спадкової інформації, синтез РНК та АТФ;
- в) зберігання спадкової інформації, синтез РНК та АТФ;
- г) зберігання спадкової інформації, синтез РНК та АТФ?

20. Які функції виконує каріотека:

- а) #розмежувальну та транспортну;
- б) синтез і – РНК;
- в) зберігання спадкової інформації;
- г) синтез р-РНК?

Примітка: правильні відповіді на тестові завдання позначено #.

Список використаної літератури

1. Барінов Е. Ф. Цитологія і загальна ембріологія : навчальний посібник / Е. Ф. Барінов, Ю. Б. Чайковський. – Км – 1. – Київ : Медицина, 2010.
2. Ганонг В. Фізіологія людини / В. Ганонг. – Львів : БаК, 2002.
3. Гістологія людини / О. Д. Луцик, А. Й. Іванова, К. С. Кабак, Ю. Б. Чайковський. – 4-е вид. – Київ : Книга плюс, 2010.
4. Пішак В. П. Гістологія з основами гістологічної техніки / В. П. Пішак. – Київ : Кондор, 2008.
5. Чайковський Ю. Б. Енциклопедія клітини. Тлумачний словник цитологічних термінів / Ю. Б. Чайковський, О. І. Дельцова, С. Б. Геращенко. – Івано-Франківськ, 2007.
6. Чайковський Ю. Б. Гістологічна термінологія: міжнародні терміни з цитології та гістології людини (лат. – укр. – англ. – рос.) / Ю. Б. Чайковський, О. Д. Луцик. – Київ : Медицина, 2010.
7. Чайковський Ю. Б. Гістологія, цитологія та ембріологія (атлас для самостійної роботи студентів) / Ю. Б. Чайковський, Л. М. Сокурєнко. – Луцьк, 2006.
8. Кузнецов С. Л. Атлас по гистологии, цитологии и эмбриологии / С. Л. Кузнецов, И. И. Мушкамбаров. – Москва : МИА, 2002.
9. Kashchenko S. A. Histology, cytology, embryology / I. V. Bobrysheva. – Lugansk, 2011.
10. Kierszenbaum A. L. L. Histology and cell biology. An introduction to pathology / A. L. L. Kierszenbaum – 3rd ed. – Philadelphia : Elsevier/Saunders, 2012.

Навчальне видання

Васько Людмила Віталіївна,
Кіптенко Людмила Іванівна,
Гортинська Олена Миколаївна,
Гринцова Наталія Борисівна

Цитологія в питаннях і відповідях

Навчальний посібник

Художнє оформлення обкладинки О. М. Гортинської
Редактори: Н. А. Гавриленко, Н. М. Мажуга
Комп'ютерне верстання О. М. Гортинської

Формат 60×84/8. Ум. друк. арк. 11,16. Обл.-вид. арк. 8,18. Тираж 300 пр. Зам. №

Видавець і виготовлювач
Сумський державний університет,
вул. Римського-Корсакова, 2, м. Суми, 40007
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 3062 від 17.12.2007.