

ПЕРМСКИЙ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
НАЦИОНАЛЬНЫЙ
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
УНИВЕРСИТЕТ

ПРАКТИКУМ ПО ЦИТОЛОГИИ



МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение высшего образования
«ПЕРМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»

ПРАКТИКУМ ПО ЦИТОЛОГИИ

*Допущено методическим советом
Пермского государственного национального
исследовательского университета в качестве
учебно-методического пособия для студентов,
обучающихся по направлениям подготовки бакалавров
«Биология», «Педагогическое образование»,
«Педагогическое образование (с двумя профилями подготовки)»
«Биотехнология»*



Пермь 2024

УДК 576.3(075.8)

ББК 42.1я73

П691

Практикум по цитологии [Электронный ресурс] : учебно-методическое пособие / составители Н. Л. Шибанова, М. А. Данилова, Н. Л. Колясникова ; Пермский государственный национальный исследовательский университет. – Электронные данные. – Пермь, 2024. – 4,02 Мб ; 97 с. – Режим доступа: <http://www.psu.ru/files/docs/science/books/uchebnie-posobiya/SHibanova-Danilova-Kolyasnikova-Praktikum-po-citologii.pdf>. – Заглавие с экрана.

ISBN 978-5-7944-4195-6

Пособие предназначено для студентов бакалавриата биологического факультета, обучающихся по направлениям подготовки 06.03.01 Биология, 44.03.01 Педагогическое образование, 44.03.05 Педагогическое образование (с двумя профилями подготовки), 19.03.01 Биотехнология.

Структура пособия соответствует дисциплине «Цитология». В каждой теме кратко изложен необходимый минимум теории. Дано описание постоянных и временных препаратов, электронных микрофотографий, используемых на лабораторных занятиях. По каждой теме даны вопросы и примеры тестовых заданий для более глубокого усвоения материала.

УДК 576.3(075.8)

ББК 42.1я73

*Издается по решению ученого совета биологического факультета
Пермского государственного национального исследовательского университета*

Рецензенты: кафедра ботаники и фармацевтической биологии Пермской государственной фармацевтической академии Минздрава России (рецензенты: профессор кафедры, д-р фарм. наук, доцент **Т. В. Бомбела**, ст. преподаватели кафедры **Т. А. Ягонцева**, **А. Г. Анисимова**);

доцент кафедры биологии, экологии и генетики Пермского государственного медицинского университета им. ак. Е. А. Вагнера Минздрава России, канд. биол. наук **Е. А. Логинова**

© ПГНИУ, 2024

© Шибанова Н. Л., Данилова М. А.,

Колясникова Н. Л., составление, 2024

ISBN 978-5-7944-4195-6

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	4
Тема 1. Методы цитологии. Работа со световым микроскопом. Общий план строения клеток прокариот и эукариот	5
Тема 2. Поверхностный аппарат клетки. Плазмалемма. Оболочка растительной клетки.....	21
Тема 3. Органоиды и включения животной клетки	32
Тема 4. Пластиды – органоиды растительной клетки.....	47
Тема 5. Включения в цитоплазме растительной клетки	56
Тема 6. Ядерный аппарат клетки. Строение хромосомы. Типы хромосом. Деление клеток: митоз и амитоз	68
Тема 7. Мейоз – редукционное деление клеток	83
Заключение	94
Список рекомендуемой литературы	95
Библиографический список	95

ВВЕДЕНИЕ

Цитология (от греческих слов κύτος – «ячейка», «клетка» и λόγος – «учение», «наука») относится к фундаментальным разделам биологии, т.к. она исследует и описывает элементарную единицу всего живого на Земле – клетку. Изучение клетки имеет важное значение для развития других биологических наук, таких как физиология, гистология, генетика, молекулярная биология.

Предметом цитологии являются клетки живых организмов во всем их разнообразии: прокариот и эукариот; животных, растений и грибов; одноклеточных и многоклеточных организмов, а в пределах последних – клетки разных направлений специализации. Цитология также изучает строение и функции ядерно-цитоплазматических комплексов, не разделенных на клетки (симпласты, плазмодии). В общей цитологии ставится цель – выявить общие закономерности организации клеточных структур и внутриклеточных процессов, универсальных для всех клеток, а также общие закономерности организации регуляторных интегративных механизмов целостности клетки.

Современная цитология имеет большое значение для медицины, т.к. любые заболевания в своей основе имеют патологию конкретных клеток или их групп. Это важно для понимания развития болезни, ее диагностики и для выбора методов лечения и профилактики.

Цель данного учебного пособия – дать представление об основных принципах современных методов исследования, структурно-функциональных особенностях клеток, а также обеспечение эффективности проведения самостоятельной работы обучающихся, повторения и закрепления изучаемого материала по разделам дисциплины. Учебное пособие включает введение, семь основных разделов, заключение, список рекомендуемой литературы. Задания по выполнению лабораторных работ позволят эффективнее подготовиться к занятиям. Примеры тестовых заданий и контрольные вопросы по каждому разделу помогут систематизировать и закрепить полученные знания.

ТЕМА 1. МЕТОДЫ ЦИТОЛОГИИ.

РАБОТА СО СВЕТОВЫМ МИКРОСКОПОМ.

ОБЩИЙ ПЛАН СТРОЕНИЯ КЛЕТОК ПРОКАРИОТ И ЭУКАРИОТ

Клетки очень малы по размерам и сложно устроены, поэтому становление и развитие цитологии тесно связано с созданием современных методов микроскопии, молекулярной биологии, биохимии, биофизики, генетики.

Главным методическим приемом в цитологии является визуальное наблюдение объекта. Это определяет своеобразие цитологии как науки, использующей главным образом методы изучения клетки непосредственно глазом, вооруженным увеличивающими оптическими системами. Основными методами изучения объектов на клеточном уровне являются различные варианты микроскопии: световая, флуоресцентная, фазово-контрастная, компьютерная интерференционная и электронная.

Методы изучения клеток

1. Световая микроскопия – оптическая система, в которой для получения изображения объекта используется световой луч, позволяющий получить максимальное увеличение в 1500 раз.

2. Флуоресцентная микроскопия основана на том, что некоторые вещества обладают способностью светиться (флуоресцировать, люминесцировать) при поглощении ими световой энергии. Данный метод можно использовать, добавляя клеткам флуорохромы (флуоресцирующие вещества), которые избирательно связываются с определенными структурами клетки, вызывая их вторичную люминесценцию.

3. Фазово-контрастная микроскопия – оптическая система, которая позволяет изучать живые клетки без фиксации или замораживания. Прохождение света через живую клетку сопровождается изменением фазы световой волны. Возникает рекомбинация двух наборов волн, которые создают изображение клеточных структур.

4. Компьютерная интерференционная микроскопия представляет собой сочетание световой микроскопии с электронно-компьютерной обработкой изображения. Изображение, созданное световым микроскопом, подвергается обработке в видеокамере.

5. Электронная микроскопия – оптическая система, в которой для получения изображения объекта используется пучок электронов, обеспечивающий увеличение в десятки тысяч раз.

6. Метод «замораживания-скалывания» используется для изучения структуры мембранных компонентов клетки. Он имеет два преимущества: изучение

реплик со сколов нативных образцов; исследование рельефа поверхности мембран клетки, что невозможно при других методах.

7. Методы микрохирургии – оперативное воздействие на клетки. С помощью прибора микроманипулятора клетки разрезают, извлекают из них части, вводят вещества (микроинъекция).

8. Гистохимические или цитохимические методы – приемы окрашивания, направленные на выявление специфических химических веществ.

9. Метод иммунофлуоресценции используется для выявления специфических белков, отдельных последовательностей нуклеотидов в ДНК с использованием флуоресцирующих антител.

10. Метод контрастирования корпускулярных объектов, к которым относятся выделенные клеточные компоненты (рибосомы, мембраны, вакуоли). Наиболее распространенным способом является отложение металлами.

11. Метод цитофотометрии используется для определения конечного продукта цитохимической реакции. Основу его составляет определение количества химических веществ по поглощению ими света определенной длины волны.

12. Метод радиоавтографии (метод меченых атомов) – регистрация веществ, меченых изотопами. В среду с находящимися в ней клетками вводится предшественник одного из макромолекулярных соединений, один из атомов которого замещен радиоактивным изотопом.

13. Фракционирование клеток – разделение клеток на отдельные фракции на высокоскоростных центрифугах в градиенте плотности сахарозы. При высокой скорости центрифугирования компоненты клеток опускаются в слои раствора сахарозы, плотность которых равна их собственной.

14. Метод клеточных культур – размножение клеток в культуре *in vitro* (в «стекле», пробирке) на специальных питательных средах.

15. Методы клеточной инженерии позволяют получать гибридные клетки, например, «мышь – человек», или конструировать клетки из разных по происхождению ядер и цитоплазмы.

Световая микроскопия

Микроскоп – это прибор, увеличивающий изображение предмета в несколько сотен и даже тысяч раз. Очень важная его характеристика – предельное разрешение, позволяющее наблюдать два объекта в отдельности. Оно зависит от волновой природы света и апертуры использованной системы линз. Апертура – это характеристика оптического прибора, описывающая его способность собирать свет и противостоять дифракционному размытию деталей изображения. Теоретически возможный предел составляет 0,2 мкм (при длине волны 0,4 мкм и апертуре 1,4). Это значит, что два объекта, если они разделены расстоянием менее 0,2 мкм, будут выглядеть как одно целое.

Главная часть светового микроскопа – увеличительные стекла или линзы, вставленные в тубус. Тубус – это трубка, по которой свет идет от объектива к окуляру. В верхнем конце тубуса находится окуляр, состоящий из оправы и двух увеличительных стекол – линз. Окуляр создает реальное изображение; увеличивает, но не искажает изображение, получаемое в линзах объектива. В окуляр может быть вставлена измерительная сетка, если необходимо определить размеры объекта. На нижнем конце тубуса помещается объектив, состоящий из оправы и нескольких линз, он, так же, как и окуляр, увеличивает изображение. Обычно микроскоп оснащен несколькими объективами для малого и большого увеличения. К малому увеличению относятся объективы $\times 8$ и $\times 10$. Для большого увеличения используются объективы $\times 40$ и $\times 100$. Последний объектив называется также иммерсионным, т.к. требует дополнительной среды между линзой объектива и покровным стеклом препарата. В качестве такой среды обычно используется вода или специальное иммерсионное масло.

Тубус прикреплен к штативу. На штативе для фокусировки изображения имеются два винта: макро- и микровинт. Макровинт используется для грубой, а микровинт – точной настройки изображения. Микровинт следует поворачивать не более, чем на $\frac{1}{2}$ оборота в одну или другую сторону. К штативу прикреплен предметный столик с отверстием в центре, около которого имеются зажимы для фиксации препарата в определенном положении.

Под отверстием предметного столика последовательно располагаются ирисовая диафрагма, конденсор, зеркало или осветитель. Конденсор фокусирует лучи от осветителя на объекте исследования. Также существуют темнопольные конденсоры, средняя часть которых затемнена, поэтому на препарат попадают только боковые лучи, которые проходят под углом. Ирисовая диафрагма позволяет регулировать величину светового потока к объекту. Зеркало имеет две стороны – плоскую и вогнутую. Их используют соответственно для рассмотрения объекта при нормальном освещении и рассеянном свете.

В микроскопии важное внимание уделяется освещению. От источника света, прежде всего, зависит получаемое изображение исследуемого объекта, а также результаты микрофотосъемки. Для искусственного освещения используются точечные лампы, устанавливаемые на специальных осветительных устройствах. Система осветительного устройства ОИ-32 состоит из корпуса, оправы с коллектором и патрона с лампой. Патрон с лампой может перемещаться в корпусе и зажимается в нужном положении винтом (рис. 1).

На занятиях будут использоваться постоянные и временные препараты (табл. 1).

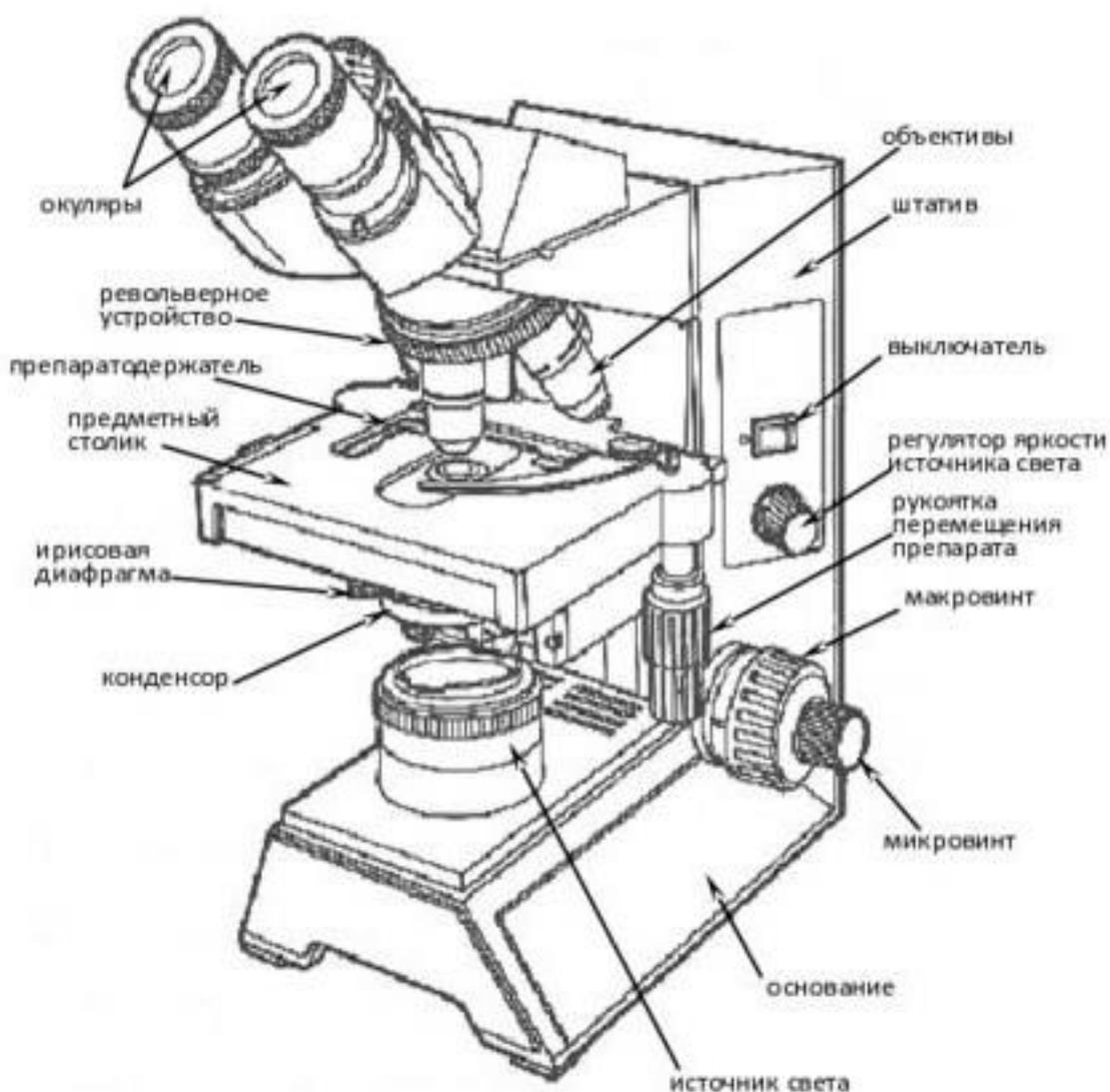


Рис. 1. Устройство светового микроскопа

Таблица 1

Сравнение временных и постоянных препаратов

Постоянные препараты	Временные препараты
Длительный срок хранения (при качественных материалах и хорошем исполнении – более 100 лет)	Долго не хранятся
Разнообразные варианты окрашивания	Большое разнообразие методов, подходящих для изучения определенных структур
Долгое и дорогостоящее изготовление	Быстро и дешево изготавливать
Возможно повреждение некоторых структур	Возможно повреждение некоторых структур
Закрывающая среда – бальзам	Закрывающая среда – вода, глицерин

Общие требования к препарату для микроскопии: предметное стекло толщиной около 1 мм, покровное стекло толщиной 0,16–0,17 мм, общая толщина препарата 1,2 мм. Особенно важны требования к толщине препарата при работе с иммерсионными объективами и темнопольными конденсорами.

Временные препараты изготавливаются непосредственно во время занятия студентами. Для этого используются предметные и покровные стекла, свежий или зафиксированный материал, препаровальные иглы. Для дифференциации отдельных структур могут использоваться специальные красители. Материал заключается в воду или иную среду, предусмотренную методикой изготовления. Временные препараты не предназначены для длительного хранения (срок хранения зависит от предварительной обработки и среды, в которую заключен материал). В постоянных препаратах подготовленный материал заключен в канадский бальзам или синтетическую смолу, такие препараты могут храниться долго. Предварительная обработка материала в данном случае тоже длительная и сложная. Основная сложность связана с тем, что изготовление срезов на микротоме, окрашивание и хранение требуют разного состояния объекта. Самый распространенный вариант подготовки к резке на микротоме заключается в последовательном замещении воды в тканях спиртом, ксилолом и парафином, после чего твердый объект в парафине может быть нарезан. Но для окрашивания парафин из среза необходимо удалить (повторяется обратная процедура). После окрашивания срезы снова последовательно проводятся через спирт, ксилол и парафин. Только после этого их можно заключить в канадский бальзам. Весь процесс занимает более месяца.

В изготовлении временных и постоянных препаратов есть несколько сходных моментов: фиксация материала, окрашивание, заключение в среду.

Фиксация материала

Фиксация необходима для резкой остановки жизненных процессов в объекте исследования и сохранения максимально неповрежденной внутренней структуры объекта. В качестве фиксаторов используются различные химические соединения, например, этиловый спирт, формалин или фиксатор Кларка, в состав последнего входят этиловый спирт и ледяная, т.е. концентрированная, уксусная кислота. Фиксация необходима, если предполагается длительное хранение материала. Для многих временных препаратов она не нужна, т.к. их можно готовить из свежего, незафиксированного материала.

Окрашивание

Для детального изучения отдельных клеток и клеточных структур удобно, если они будут дифференцированно окрашены. Также существуют специ-

фические цитохимические реакции на присутствие определенных веществ, например, при взаимодействии крахмала с йодом появляется синяя окраска.

Процесс окрашивания основан на избирательной растворимости красителя в различных веществах клеточных структур, адсорбции красителя, различной скорости диффузии специфических красителей внутрь оболочек и химическом сродстве красителей к разнообразным структурам. На избирательной растворимости основано окрашивание жирорастворимыми красителями, выявляющее структуры, содержащие неполярные вещества (липиды, смолы и др.). На химическом сродстве основано действие большинства цитологических окрасок. Часто используют водорастворимые красители. В зависимости от того, какой ион окрашен, красители делят на кислые (окрашенный анион, бесцветный катион) и основные (окрашенный катион, бесцветный анион). Кислые красители имеют сродство с основными структурами клеток (неодревесневшие оболочки, цитоплазма). Основные красители имеют сродство к кислым клеточным структурам (одревесневшие оболочки, ядерные вещества) (табл. 2).

Таблица 2

**Некоторые распространенные красители,
используемые в цитологических исследованиях**

Гематоксилин	Один из самых распространенных, универсальных красителей. Относится к основным. Изготавливается из экстракта древесины кампешового дерева. Окрашивает структуры в фиолетовый или синий цвет. Часто используется совместно с эозином, который, являясь кислым красителем, создает необходимую контрастность при изучении клеточных структур. Такая комплексная окраска называется обзорной
Эозин	Кислый краситель, который окрашивает цитоплазму, оболочку клеток и межклеточное вещество в розовый цвет. Он настолько распространен, что структуры, окрашиваемые эозином и подобными ему кислыми красителями, называются эозинофильными
Кармин	Является основным красителем. Широко применяется в окрашивании ядерных структур
Судан-3	Его действие основано на избирательной растворимости. Судан хорошо окрашивает жировые включения в оранжевый цвет
Осмиевая кислота	Специфично действует на жировые включения, окрашивая их в черный цвет

Обычно красители нельзя смешивать, но можно окрашивать препарат разными красителями в несколько этапов. При работе с некоторыми красителями необходимо использовать протравы, т.е. вещества, которые способствуют лучшему поглощению и удержанию красителя элементами тканей. Для кислых

красителей используют железоаммонийные квасцы, уксуснокислую медь. Для основных красителей используют танин и гетерополикислоты.

Для временных препаратов могут быть использованы особенные красители – витальные. Такие красители используют для прижизненного окрашивания клеток, т.к. они обладают минимальной токсичностью и легко проникают через оболочку. К витальным красителям относится нейтральный красный.

Среды для препаратов

Это основной момент, по которому постоянные и временные препараты радикально отличаются. Для постоянных препаратов в качестве сред используют канадский бальзам и полистирол. Для временных препаратов вариантов сред довольно много, часто используется вода или глицерин. В некоторых случаях, когда временный препарат желательно сохранить в течение нескольких недель, можно использовать глицерин-желатиновую среду.

Клетка – элементарная единица живого

Элементарной единицей структуры и функции всех живых организмов является клетка. По своему химическому составу клетки всех живых существ очень сходны, однако изучение тонкого строения различных типов клеток позволило выявить заметные различия между археями и бактериями с одной стороны, и растениями, животными и грибами – с другой. Различия между теми и другими настолько глубоки, что эти две группы организмов противопоставляются друг другу как прокариоты и эукариоты (табл. 3).

Таблица 3

Сравнительная характеристика прокариотической и эукариотической клеток

Структура	Прокариотическая клетка	Эукариотическая клетка
Ядро	Имеется нуклеарная область, содержащая ДНК, (нуклеоид), мембраной не окружена. Транскрипция и синтез белка проходят почти одновременно	Окружено двумя мембранами. Синтез белка и транскрипция отделены друг от друга по времени и пространственно
Хромосомы	Имеется одна кольцевая так называемая бактериальная хромосома; ДНК в ней не образует комплекса с гистонами; часть ДНК находится в виде замкнутых в кольцо самореплицирующихся элементов – плазмид	Линейные; представляют собой комплекс ДНК с щелочными белками – гистонами; основной структурной единицей является нуклеосома; содержат преобладающую часть генома клетки
Отделенные мембранами органеллы	Отсутствуют; компартментализация выражена слабо	Имеются; компартментализация выражена сильно

Структура	Прокариотическая клетка	Эукариотическая клетка
Клеточная стенка	Имеется (отличается по химическому составу от клеточной стенки растений – содержит муреин, а не целлюлозу)	Отсутствует у животных, имеется у растений (содержит целлюлозу) и у грибов (содержит хитин)
Рибосомы	70S	80S
Реснички и жгутики	У некоторых бактерий имеются жгутики, но они отличаются по строению (белок флагеллин) и механизму движения от жгутиков эукариот; сократительной активностью не обладают	Имеются у всех организмов, включая высшие растения. Составляют из субъединиц белка тубулина; обладают сократительной активностью
Синтез энергии в клетке	Мезосомы – внутренние складки мембраны (аналог митохондрий). У фотосинтезирующих бактерий – еще и фотосинтезирующие мембраны (аналог хлоропласта)	У животных – митохондрии, у растений – митохондрии и хлоропласты

Прокариотическая клетка является более древней, она первой появилась в ходе эволюции. Позже на основе прокариотической клетки сформировалась эукариотическая. Главные отличия между двумя типами клеток: организация ДНК, наличие и сложность внутренних мембранных структур, тип рибосом, особенности энергетического обмена.

В свою очередь, в строении клеток растений и животных также имеются существенные различия (табл. 4).

Таблица 4

Отличия в строении растительной и животной клеток

№	Структура	Растительная клетка	Животная клетка
1	Пластиды	Имеются	Отсутствуют
2	Синтез АТФ	В митохондриях и хлоропластах	В митохондриях
3	Расщепление АТФ	В хлоропластах и тех частях клетки, где необходима энергия	В тех частях клетки, где необходима энергия
4	Клеточная стенка	Имеется, содержит целлюлозу	Отсутствует
5	Центриоли	Имеются только у водорослей	Имеются у всех организмов
6	Вакуоль	Имеется, заполнена клеточным соком	У животных, как правило, имеются только небольшие вакуоли, выполняющие пищеварительную функцию
7	Реснички и жгутики	Отсутствуют у высших растений, за исключением некоторых специализированных клеток	Имеются
8	Запасные углеводы	Крахмал	Гликоген

Клетка отделена от внешней среды и других клеток плазматической мембраной. Все содержимое клетки, включая ядро, называется протоплазмой. Она делится на кариоплазму (субстанция ядра) и цитоплазму (все остальное внутреннее содержимое клетки). Цитоплазма может занимать у разных типов клеток разные объемы. Например, у лимфоцитов ее объем примерно равен объему ядра, у гепатоцитов, наоборот, ядро занимает всего около 6% от общего объема клетки. Примерный химический состав клетки следующий: вода – 85%, белок – 10, ДНК – 0,4, РНК – 0,7, липиды – 2, неорганические соли – 1 и органические соединения – 1%.

Формально структуру цитоплазмы подразделяют на три части: органоиды (органеллы), включения и гиалоплазма. Органоиды – это функционально и структурно обособленные компоненты клетки. Различают органоиды мембранного и немембранного происхождения. К органоидам мембранного происхождения относятся: митохондрии, пластиды, эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи и лизосомы. К органоидам немембранного происхождения относятся: микротрубочки, центриоли, миофибриллы, рибосомы, реснички и жгутики. Включения – необязательные компоненты, которые представляют собой отложения запасных веществ (гликоген, желточные гранулы) или скопления продуктов метаболизма (пигменты, кристаллы солей).

Гиалоплазма (цитозоль) – жидкая фаза цитоплазмы клетки, в которую погружены органоиды и включения. В ней находятся ферменты, участвующие в синтезе аминокислот, нуклеотидов, жирных кислот, в метаболизме сахаров. В гиалоплазме происходит синтез и отложение запасного полисахарида гликогена, накопление запасных жировых капель. Также здесь осуществляются процессы гликолиза и синтез части АТФ. В гиалоплазме на рибосомах и полирибосомах, не связанных с мембранами, синтезируются белки, необходимые клеткам для поддержания ее жизнедеятельности, для построения ее органоидов. В цитозоле происходит модификация ферментов (например, фосфорилирование), приводящая к их активации или инактивации, происходит расщепление белков с помощью специфических протеиназ.

Гель гиалоплазмы относится к тиксотропным гелям, которые под воздействием внешних условий (температура, давление) или внутренних факторов (факторов стабилизации или деполимеризации) могут менять свое агрегатное состояние и переходить в менее вязкую, более жидкую фазу – в золь (раствор). Например, при высоких гидростатических давлениях цитоплазма не уплотняется, а обратимо разжижается.

ЗАДАНИЯ ДЛЯ ЛАБОРАТОРНОЙ РАБОТЫ

Познакомиться с общим планом строения эукариотической клетки на примере растительной и животной клеток. Обратить внимание, что любая эукариотическая клетка включает три компонента: плазматическую мембрану (плазмалемму), цитоплазму (гиалоплазму с заключенными в ней органоидами) и ядро. Выделить отличительные особенности растительной клетки: клеточная оболочка; крупная вакуоль, составляющая до 90% от объема клетки; зеленые пластиды – хлоропласты.

Препарат 1. Клетки печени аксолотля (постоянный препарат)

Клетки печени имеют многоугольную форму, их центральную часть занимают крупные овальной формы ядра. В ядрах хорошо видны глыбки хроматина и ядрышки. Среди печеночных клеток расположены кровеносные капилляры с тонкими стенками, образованные веретеновидными клетками (рис. 2).

Задание: рассмотреть клетки печени при увеличении микроскопа 15х40, зарисовать 2–3 клетки.

Отметить: плазматическую мембрану (1), цитоплазму (2), ядро (3), ядрышки (4), хроматин (5).

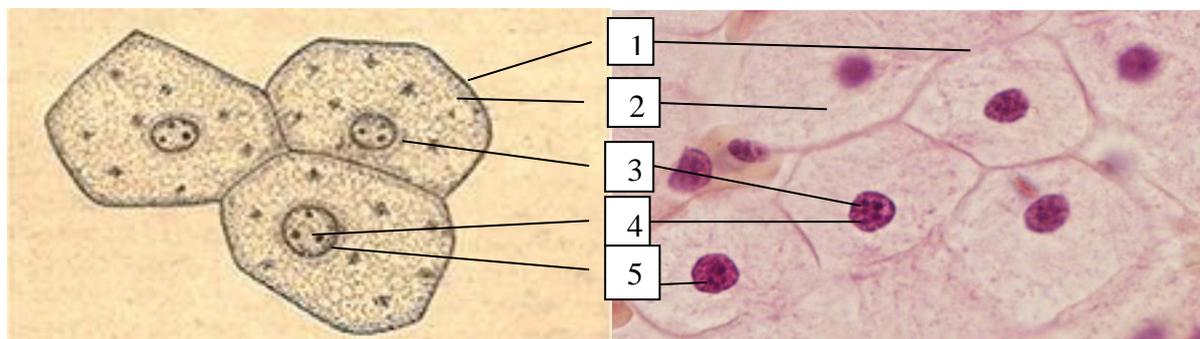


Рис. 2. Клетки печени аксолотля

Знаете ли вы, что аксолотль – это неотеническая личинка хвостатых земноводных, относящихся к семейству Амбистом (Ambystomatidae). Личиночная особь обладает развитой половой системой, т.е. способна к половому размножению, при этом сохраняя все остальные признаки личинки. В случае с аксолотлями подобным признаком, например, являются жабры. Развитие большинства представителей семейства Амбистом зависит от температуры и глубины водоемов, в которых они обитают. Обитатели теплых и мелких водоемов проходят полный цикл развития, и взрослые особи выходят на сушу. Обитатели холодных и глубоких водоемов предпочитают оставаться на стадии неотенической личинки и успешно размножаются. Установлено, что задержка метаморфоза связана со снижением активности гормона щитовидной железы – тироксина.

Препарат 2. Клетки плоского эпителия полости рта человека (временный препарат)

Клетки плоского эпителия (буккальный эпителий) являются высокодифференцированными, синтетические процессы в которых практически затухают, поэтому в ядре нет ядрышек или они мелкие. На препарате видны отдельные плоские клетки с округлыми ядрами; оболочка ядра четко выражена.

Если соскоб эпителиальных клеток взят у женщин, то в ядрах интерфазных клеток можно увидеть тельце Барра (половой хроматин). Одна из двух X-хромосом конденсируется и образует гетерохроматин. Такие конденсированные хромосомы видны в световом микроскопе. Тельце Барра представляет собой хроматиновую глыбку диаметром около 1 мкм, располагающуюся под ядерной оболочкой, имеющую овальную или треугольную форму (рис. 3).

Задание: сделать соскоб с внутренней поверхности слизистой оболочки рта человека. Соскоб (беловатый налет) распределить на предметном стекле, нанести одну-две капли ацетоорсеина или ацетокармина и накрыть покровным стеклом, рассмотреть при увеличении микроскопа 15х40.

Отметить: плазматическую мембрану (1), цитоплазму (2), ядро (3), тельце Барра (4).

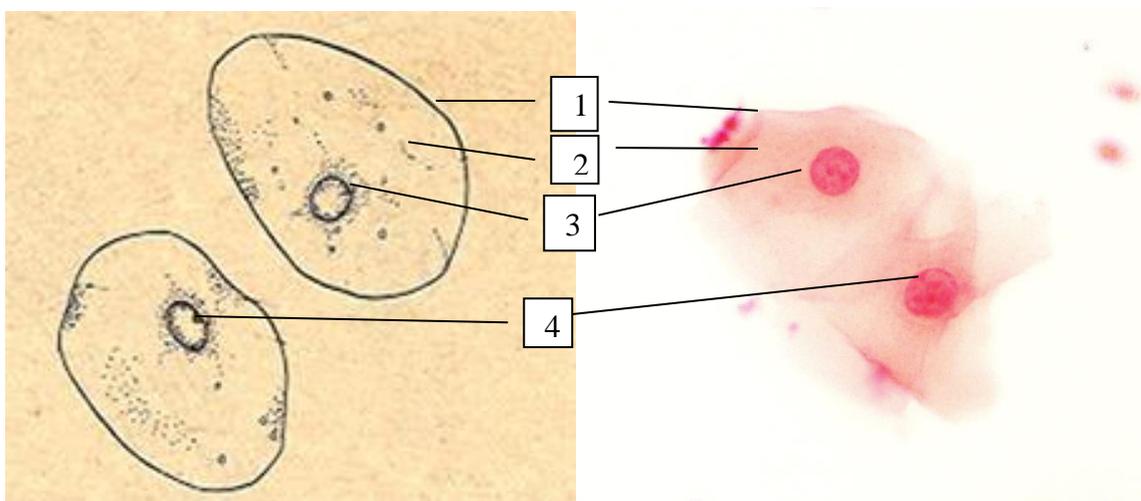


Рис. 3. Клетки плоского эпителия полости рта человека

Знаете ли вы, что половой хроматин встречается в 20–60% интерфазных ядер у женщин, а у мужчин практически отсутствует. Это является одним из цитологических методов определения пола, а также некоторых генетических аномалий, таких как синдром Кляйнфельтера.

Препарат 3. Клетки листа мха Мниум (временный препарат)

Клетки в листьях расположены почти на всем протяжении в один слой и поэтому прозрачны. Клетки паренхимные, содержат хлоропласты. Жилка листа многослойная, состоит из прозенхимных клеток. По краям листа вытянутые клетки, более светлые, содержат меньше хлоропластов, имеют толстые стенки, и концы их клинообразно заострены (рис. 4).

Задание: положить лист мха Мниум на предметное стекло в каплю воды и накрыть покровным стеклом, зарисовать при увеличении микроскопа 15х40 по 2–3 паренхимные и прозенхимные клетки.

Отметить: оболочку (1), срединную пластинку (2), цитоплазму (3), хлоропласты (4).

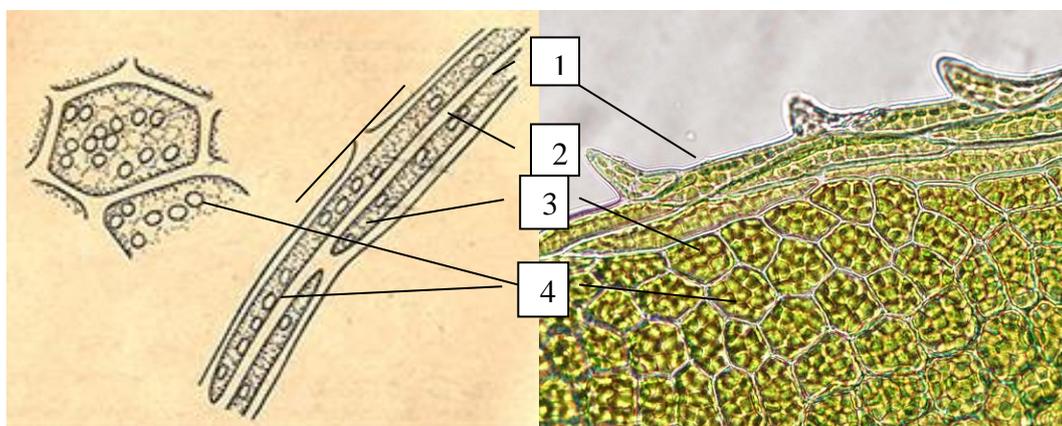


Рис. 4. Клетки листа мха Мниум

Знаете ли вы, что по форме растительные клетки делятся на два типа. Паренхимные – клетки, диаметр которых примерно одинаковый по всем направлениям, обычно живые в зрелом состоянии. Их форма наиболее разнообразна: округлая, овальная, многогранная, дисковидная, звездчатая и др. Прозенхимные – клетки, сильно вытянутые в одном направлении, с заостренными концами, обычно мертвые в зрелом состоянии. Они образуют главным образом проводящие и механические ткани растений.

Препарат 4. Клетки кожицы чешуи лука репчатого (постоянный препарат)

Клетки кожицы лука репчатого многоугольные, с тонкими оболочками. В некоторых местах оболочки пересечены порами. Центральная часть клеток заполнена крупной вакуолью. Цитоплазма располагается тонким слоем вдоль стенок. Во многих клетках хорошо заметно ядро с ядрышком. Оно находится в постенном (париетальном) слое цитоплазмы, иногда в центре клетки. Во втором случае ядро окружено тонким слоем цитоплазмы, образующим ядерный цитоплазматический кармашек, соединенный тяжами с постенным слоем цитоплазмы. Тяжи цитоплазмы пересекают вакуоль в разных направлениях (рис. 5). Они видны лучше при максимально закрытой диафрагме конденсора.

Задание: рассмотреть препарат на малом и большом увеличении, зарисовать 2 клетки.

Отметить: ядро (1), ядерный цитоплазматический кармашек (2), оболочку (3), цитоплазму (4), вакуоль (5).

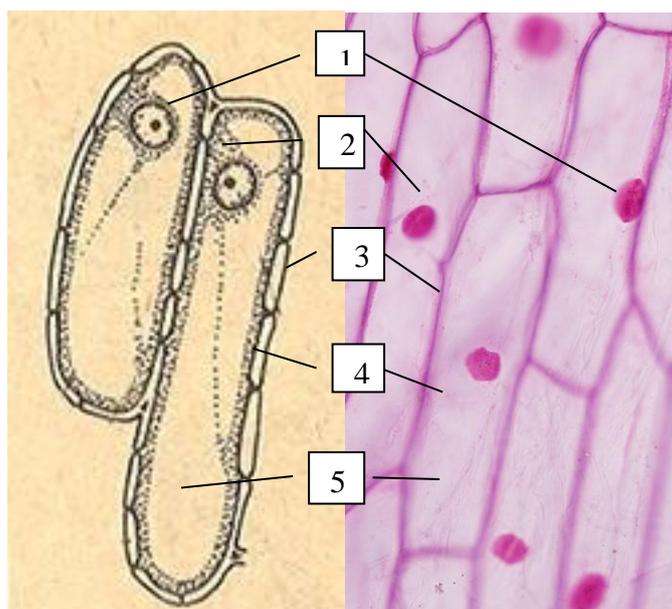


Рис. 5. Клетки кожицы чешуи лука репчатого

Знаете ли вы, что клетки растений содержат те же внутриклеточные отделы, что и животные клетки. Но вместе с тем в растительных клетках есть два особых типа компартментов, окруженных мембраной, – это вакуоли и пластиды. Вакуоли развиваются с момента образования клетки после деления и развиваются из мелких пузырьков, отделившихся от эндоплазматической сети.

ЗАДАНИЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ

Примеры тестовых заданий для подготовки по теме «Общий план строения клеток прокариот и эукариот»

1. Сходство клеток эукариот заключается в наличии у них:
 - а) органоидов движения
 - б) клеточного центра
 - в) оболочки
 - г) плазматической мембраны

2. Ядерная область, содержащая ДНК, в прокариотических клетках называется:
 - а) нуклеотид
 - б) нуклеоид
 - в) нуклеоплазма
 - г) нуклеус

3. В клетках высших растений, в отличие от животных, имеются:
 - а) митохондрии и лизосомы
 - б) пластиды и клеточный центр
 - в) клеточная стенка из целлюлозы и запасной углеводов крахмал
 - г) пищеварительные и сократительные вакуоли

4. Производное плазматической мембраны – гликокаликс имеется на поверхности клеток:
 - а) грибов
 - б) животных
 - в) растений
 - г) бактерий

5. В клетках растительных организмов, в отличие от животных, содержатся:
 - а) хлоропласты
 - б) митохондрии
 - в) нуклеоид
 - г) вакуоль с клеточным соком

6. Для прокариотических клеток характерно наличие:

- а) нуклеоида
- б) митохондрий и аппарата Гольджи
- в) гликаликса
- г) рибосом

7. В состав любой эукариотической клетки входят следующие компоненты:

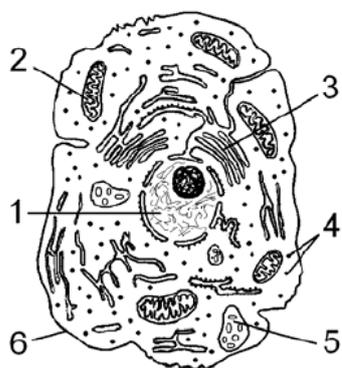
- а) оболочка
- б) нуклеоид
- в) морфологически оформленное ядро
- г) гиалоплазма с расположенными в ней органоидами

8. Установите соответствие между характеристиками и типами клеток.

	Тип клетки		Характеристики
1	Бактериальная	А	Двумембранные органоиды – пластиды и митохондрии
2	Растительная	Б	Наличие гликокаликса
3	Животная	В	Клеточная стенка, содержащая хитин
4	Грибная	Г	Ядерная область, содержащая кольцевую молекулу ДНК

9. – клетки, для которых характерен аэробный или анаэробный обмен веществ, бинарное деление.

10.



Выписать цифровые обозначения:

- А) митохондрия
- Б) лизосома
- В) ядро
- Г) мембрана
- Д) эндоплазматическая сеть
- Е) цитоплазма

***Вопросы для подготовки по теме «Работа со световым микроскопом.
Общий план строения клеток прокариот и эукариот»***

1. Какие типы микроскопов вы знаете, и какое они дают увеличение?
2. Оптический узел микроскопа.
3. Механический узел микроскопа.
4. Расчетная формула увеличения микроскопа.
5. Этапы приготовления препарата для световой микроскопии.
6. Сравнительная характеристика прокариот и эукариот.
7. Сравнительная характеристика растительной и животной клеток.

Аннотация к Теме 1

Основные методы изучения клеток следующие: световая микроскопия; электронная микроскопия; микрохирургия; метод меченных атомов; цитофотометрия; цитохимические методы; разделение клеток на отдельные фракции; метод клеточных культур; клеточная инженерия.

По строению все клетки делятся на две группы – прокариотические, которые не имеют оформленного ядра, и эукариотические, имеющие ядро. К прокариотам относятся археи и бактерии, эукариоты – растения, животные, грибы. Прокариотические клетки имеют нуклеарную область, содержащую кольцевую молекулу ДНК (нуклеоид), нет мембранных органоидов, рибосомы мелкие (70S). Наружная мембрана образует складки – мезосомы (аналог митохондрий), у фотосинтезирующих бактерий имеются фотосинтезирующие мембраны (аналог хлоропласта).

Эукариотические клетки имеют более сложное строение. Основным отличием является наличие морфологически обособленного ядра, которое отделено от цитоплазмы оболочкой, состоящей из двух мембран. Хромосомы линейные, находятся в ядре и представляют собой комплекс ДНК с белками гистонами. Характерен большой и сложный набор немембранных и мембранных органоидов. Основные отличия растительной клетки от животной следующие: клеточная оболочка; крупная вакуоль, заполненная клеточным соком; пластиды.

ТЕМА 2. ПОВЕРХНОСТНЫЙ АППАРАТ КЛЕТКИ. ПЛАЗМАЛЕММА. ОБОЛОЧКА РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

Между клеткой и окружающей ее средой всегда существует хорошо очерченная граница – плазматическая мембрана, которая: определяет размер клетки; обеспечивает существенные отличия между тем, что находится в клетке и за ее пределами; определяет транспорт веществ, действуя избирательно, пропуская одни вещества и задерживая другие; участвует в соединении клеток друг с другом (адгезия); содержит набор химических веществ – рецепторов, создающих «паспорт» клетки и обеспечивающих узнавание клетками друг друга. Оболочка растительной клетки – результат деятельности мембраны, что позволяет говорить о поверхностном аппарате клетки.

Все клеточные мембраны построены по общему принципу – это тонкие липопротеидные пленки толщиной 7–10 нм, состоящие из двойного слоя липидных молекул, в который включены молекулы белка. По своему строению мембраны бактериальных, животных и растительных клеток очень сходны. Это дает основание говорить об универсальной «элементарной мембране». В весовом отношении в зависимости от типа мембран на долю липидов приходится 25–60%, на долю белков – 40–75%. В состав многих мембран входят углеводы, количество которых может достигать 2–10%.

Липиды – это низкомолекулярные соединения, относящиеся к жироподобным веществам. Они не растворяются в воде, но хорошо растворяются в органических растворителях (пентол, ксилол, толуол). Все липиды – амфипатические соединения, молекулы которых состоят из гидрофильной головки, несущей электрический заряд, и двух гидрофобных хвостов, не несущих зарядов, состоящих из жирных кислот. В мембране животных клеток наиболее распространенными являются три типа липидов – фосфолипиды, гликолипиды и холестерин. В растительных клетках холестерин не обнаружен, его там заменяют фитостерины. У бактерий стерины отсутствуют.

Белки в составе мембраны по функциям делятся на 3 группы: ферменты, рецепторные и структурные, последние из которых составляют остов мембраны и по способам связи с липидным бислоем различают трансмембранные, интегральные и периферические белки. Некоторые белки часто погружены в мембрану, образуя гидрофильный канал – пору. Некоторые выполняют еще и функцию переносчика, транспортируя через мембрану определенные вещества.

Углеводы не являются самостоятельными молекулами, т.к. всегда образуют связь с липидами и белками. Они представлены в виде полисахаридных и олигосахаридных цепей. Эти цепи присоединяются к мембранным белкам (гли-

копротеины и протеогликаны) или к липидным молекулам (гликолипиды). Углеводные цепи этих соединений всегда расположены на наружной стороне мембраны. На свободных поверхностях гликопротеинов находятся гликозильные группы – разветвленные олигосахаридные цепи, напоминающие антенны. Функции «антенн» – распознавание внешних сигналов, сцепление клеток в ткани, иммунный ответ.

В 1975 г. Николсоном и Сингером была предложена жидкостно-мозаичная структура мембран. Мембрана состоит из двойного слоя липидов (билипидного слоя) с плавающими в них молекулами белка, а на ее наружной поверхности имеется слой, обогащенный углеводами, – гликокаликс в животной клетке, и клеточная стенка – в растительной клетке.

Клеточная стенка растений формируется при участии плазматической мембраны и является внеклеточным многослойным образованием, защищающим поверхность клетки. Она состоит из двух компонентов – аморфного гелеобразного матрикса с высоким содержанием воды и опорной фибриллярной системы. Часто для придания свойств жесткости и несмачиваемости в состав оболочек входят дополнительные полимерные вещества и соли. В химическом отношении главные компоненты – структурные полисахариды (целлюлоза, гемицеллюлоза, пектин). В состав клеточных оболочек также входят дополнительные компоненты, придающие им особые свойства. Инкрустация (включение внутрь) оболочек лигнином приводит к одревеснению клеточных стенок, повышению их прочности. На поверхности клеточной оболочки могут скапливаться адкрузирующие вещества, например, кутин и суберин, приводящие к опробковению клеток. В клетках эпидермиса на поверхности клеточных оболочек откладывается воск, который образует водонепроницаемый слой, препятствующий потере клеткой воды.

ЗАДАНИЯ ДЛЯ ЛАБОРАТОРНОЙ РАБОТЫ

Познакомиться со структурами на свободной поверхности клеток (микроворсинки) и смежной поверхности клеток (межклеточные контакты). Рассмотреть строение оболочки растительной клетки на примере клеток покровной ткани (эпидермис), механической ткани (склереиды) и пыльцевого зерна.

Препарат 1. Ультраструктура «исчерченной каемки» эпителия кишечника мыши (электронная микрофотография)

На апикальной поверхности клеток всасывающего эпителия находится структура, получившая название «исчерченная каемка» (рис. 6). Она состоит из большого числа микроворсинок, которые представляют собой выросты плазмалеммы. Благодаря микроворсинкам всасывающая поверхность эпителия увеличивается в несколько десятков раз.

Задание: зарисовать фрагмент электронной микрофотографии.

Отметить: микроворсинки (1), пиноцитозные вакуоли (2), пиноцитозные карманы (3), остаточные тельца (4).

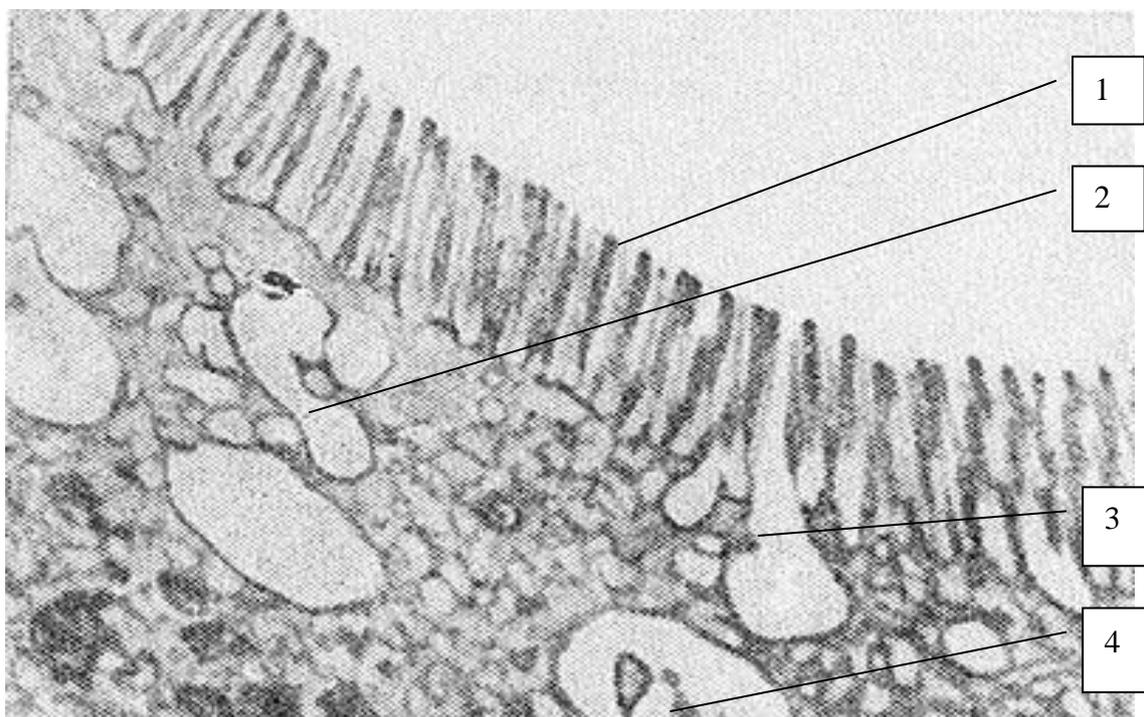


Рис. 6. Ультраструктура «исчерченной каемки» эпителия кишечника мыши (источник: Большая медицинская энциклопедия, 1982).

Знаете ли вы, что микроворсинки представляют собой тонкие (0,1 мкм) и длинные (около 1 мкм) выросты, тесно расположенные друг около друга, смотрящие в просвет кишечника. На каждой клетке кишечного эпителия насчитывается несколько тысяч микроворсинок, которые увеличивают всасывающую поверхность в десятки раз. Внутри каждой микроворсинки располагается плотный пучок из 20–30 актиновых микрофиламентов. Жесткость всего пучка определяется рядом белков, связывающих актин поперечными связками – фимбрином и фасцином. Также в составе микроворсинок обнаруживается миозин I, головки которого связываются с актиновыми филаментами и могут вызывать укорочение или удлинение.

Препарат 2. Зубчатый контакт клеток мерцательного эпителия бронха крысы (электронная микрофотография)

На большем своем протяжении связь между клетками осуществляется путем простых контактов. Помимо них существуют специальные приспособления, скрепляющие клетки друг с другом. В некоторых местах мембрана клетки образует складки, и изгиб поверхности одной клетки повторяется поверхностью соседней клетки (рис. 7). Этот тип контакта называется зубчатый или «замок».

Задание: рассмотреть электронную микрофотографию и зарисовать зубчатый контакт.

Отметить: зубчатый контакт (1), цитоплазму контактирующих клеток (2), плазмалеммы контактирующих клеток (3), межклеточное пространство (4).

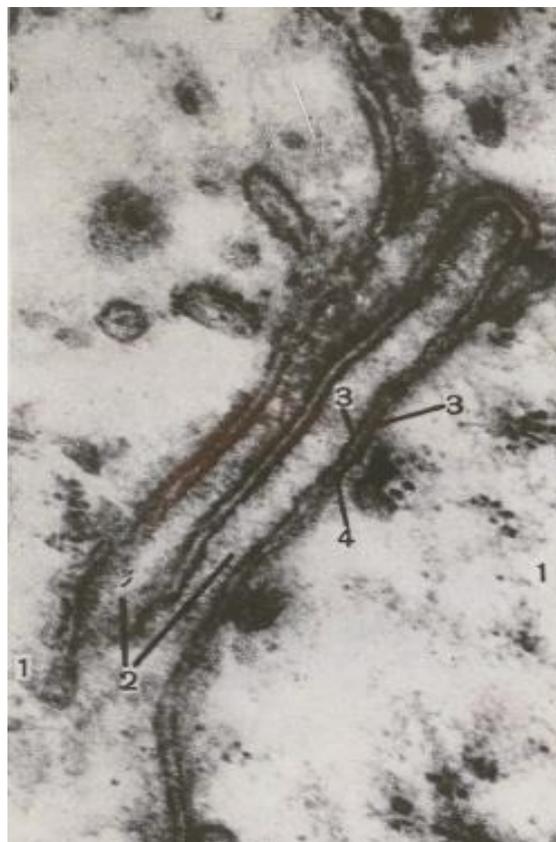


Рис. 7. Зубчатый контакт клеток мерцательного эпителия бронха крысы

Знаете ли вы, что смежные клетки эпителиев часто образуют отростки и зубцы, сцепляющие (подобно зубчатым колесам и шестерням) с такими же отростками и зубцами соседней клетки. Данный тип контакта служит не только для укрепления связи между клетками, но и для увеличения их поверхности. Это особенно заметно на клетках, участвующих во всасывании или выделении больших количеств воды и солей. Плазмалемма таких клеток образует множество складок, хорошо выраженных в солевых железах морских птиц, черепах и многих рыб.

Препарат 3. Ультраструктура десмосом эпителиальных клеток кожи (электронная микрофотография)

Десмосомы – прикрепительные контакты, которые подобно заклепкам соединяют клетки друг с другом. На определенном участке контакта двух клеток со стороны цитоплазмы к плазмалемме прилегают плотные структуры – диски, от которых отходят промежуточные филаменты. В межклеточном пространстве на данном отрезке поверхности клеток формируется слоистое цементирующее вещество (рис. 8).

Задание: зарисовать строение десмосомы с электронной микрофотографии.

Отметить: промежуточные филаменты (1), прикрепительные пластинки (2), электронноплотный слой десмосомы (3), плазмалеммы контактирующих клеток (4).



Рис. 8. Ультраструктура десмосом эпителиальных клеток кожи

Знаете ли вы, что роль десмосом выявляется при некоторых формах потенциально смертельного кожного заболевания, при котором у больных образуются антитела к собственным десмосомным линкерным гликопротеинам. Разрушение десмосом приводит к разрыхлению эпителия, просачиванию через него тканевой жидкости, образованию многочисленных пузырей.

Препарат 4. Оболочка клеток эпидермиса листа аспидистры высокой (временный препарат)

Клетки эпидермиса многоугольные, вытянутые вдоль листа, плотно соединены между собой. В цитоплазме клеток иногда можно видеть ядро. В смежных оболочках клеток хорошо видны поры – небольшие каналы, пересеченные посередине поровыми мембранами (рис. 9). Ширина канала одинакова по всей длине. Такую пору называют простой.

Задание: сделать срез с нижней стороны листа и положить его в каплю воды на предметное стекло, накрыть покровным стеклом. При увеличении микроскопа 15х40 зарисовать две соседние клетки.

Отметить: ядро (1), простые поры (2), вакуоль (3), цитоплазму (4), первичную (5) и вторичную (6) оболочки.

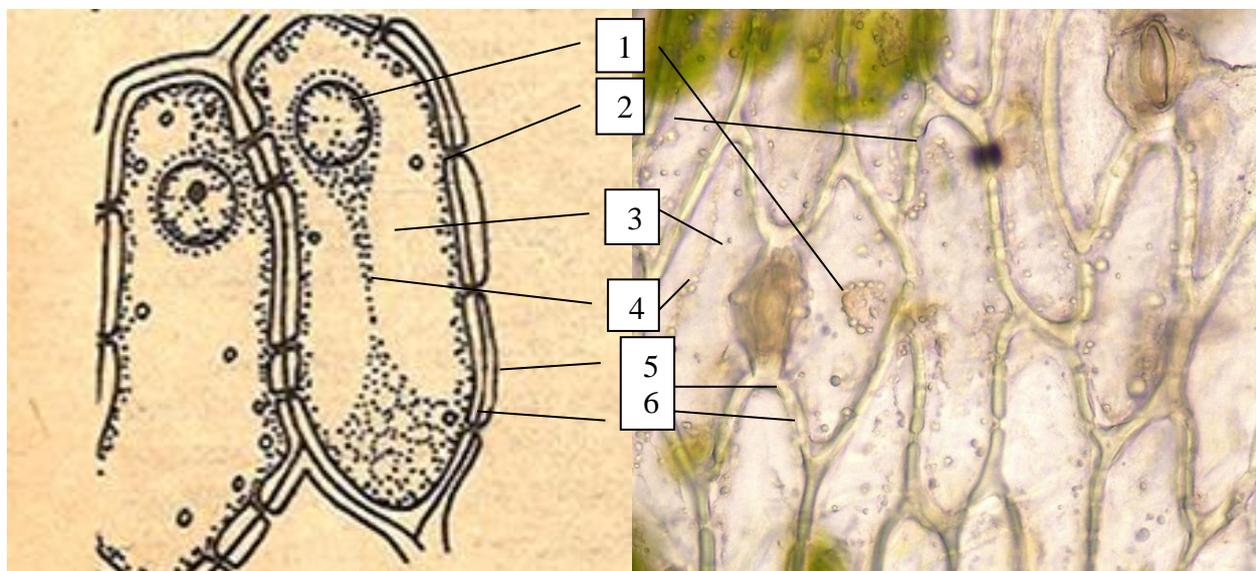


Рис. 9. Оболочка клеток эпидермиса листа аспидистры высокой

Знаете ли вы, что клеточная стенка защищает клетку от излишнего набухания в результате поступления воды. Растительная клетка, лишенная стенки, осмотически нестабильна. Это означает, что при помещении в воду или гипотонический раствор она набухает и лопается. Клетка, снабженная оболочкой, набухает до тех пор, пока давление содержимого клетки на ее стенку не уравновесится. В клетке создается внутреннее напряжение, сравнимое с напряжением, которое производит внутренняя камера, накаченная воздухом, подпирющая крышку велосипедной шины. Избыточное гидростатическое давление внутри клетки называется тургорным. При падении этого давления растение увядает.

Препарат 5. Одревесневшие оболочки каменных клеток околоплодника груши (временный препарат)

Каменные клетки (склереиды) с сильно утолщенными слоистыми одревесневшими вторичными оболочками имеют многочисленные поровые каналы. Группы таких клеток встречаются в мякоти плодов груши. Полости их очень малы, содержимого в них нет, это мертвые клетки. Оболочки окрашены в желтый цвет (рис. 10). Твердость оболочек обусловлена наличием в них лигнина, вызывающего одревеснение.

Задание: сделать тонкий срез околоплодника груши, положить в каплю воды на предметное стекло. На срез нанести каплю сернокислого анилина.

Отметить: поровые каналы (1), полость клетки (2), первичную (3) и вторичную (4) оболочки.

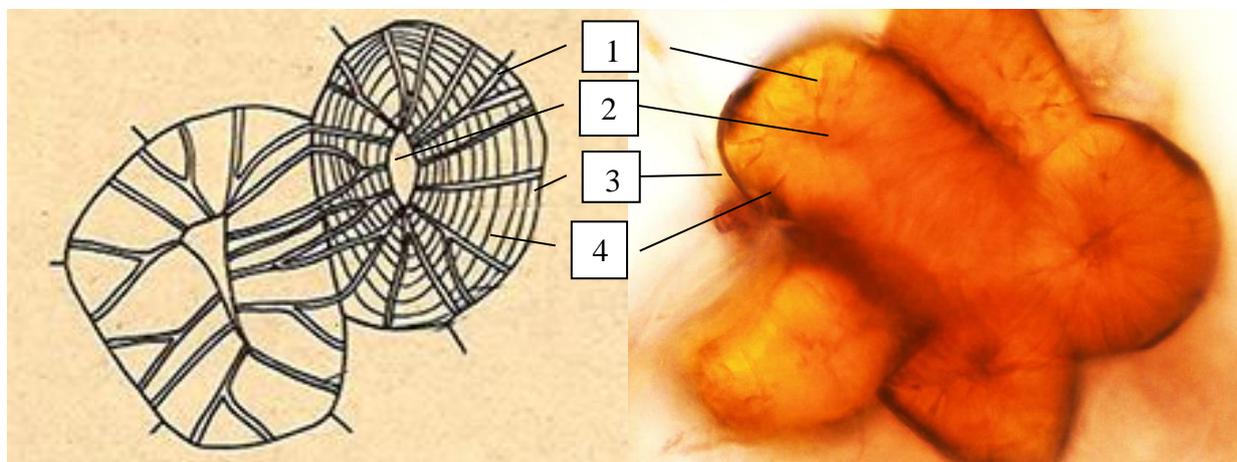


Рис. 10. Одревесневшие оболочки каменных клеток околоплодника груши

Знаете ли вы, что самое распространенное изменение химического состава клеточной оболочки – одревеснение. При одревеснении оболочка инкрустируется лигнином – ароматическим соединением, основным структурным компонентом которого служит оксигидроконифероловый спирт. Он накапливается преимущественно в срединной пластинке и первичной оболочке, во вторичной оболочке его значительно меньше. Лигнин откладывается в межфибриллярных пространствах оболочки, в ее матриксе.

Препарат 6. Оболочки пыльцевых зерен мальвы (временный препарат)

Пыльцевое зерно мальвы очень крупное, диаметром до 0,5 мм, шаровидное. Его оболочка включает толстую наружную многослойную экзину и тонкую внутреннюю интину. Поверхность экзины покрыта шиповидными выростами. В экзине также имеются небольшие отверстия – поры, через которые впоследствии прорастают пыльцевые трубки (рис. 11).

Задание: взвесь пыльцевых зерен перенести на предметное стекло в каплю лактофенола для просветления. Зарисовать при увеличении микроскопа 15x40 общий вид пыльцевого зерна.

Отметить: экзину (1), шиповидные выросты (2), поры (3).

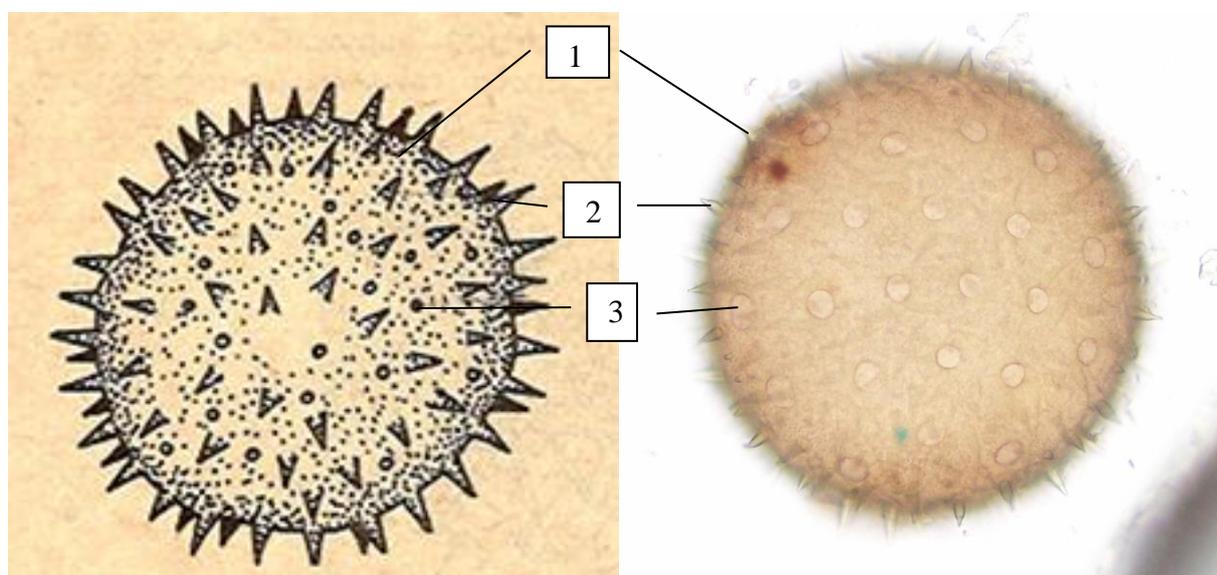


Рис. 11. Оболочки пыльцевых зерен мальвы

Знаете ли вы, что экзина благодаря спорополленину (высокомолекулярное вещество, которое вырабатывается в клетках внутреннего слоя спорангия путем окислительной полимеризации каротиноидов и их эфиров) характеризуется необычайной стойкостью. Экзина не растворяется в кислотах и щелочах, выдерживает температуру до 300°C и сохраняется миллионы лет в геологических отложениях. В ней имеются эластичные, гибкие, чаще тонкие или перфорированные места, служащие для выхода пыльцевой трубки, – апертуры. Интина представляет собой внутренний слой оболочки пыльцевого зерна. Она облегает его содержимое и служит материалом, образующим пыльцевую трубку. У многих ветроопыляемых растений верхний слой интины под апертурами образует своеобразные подушечки, известные под названием онкусов.

ЗАДАНИЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ

Примеры тестовых заданий для подготовки по теме «Поверхностный аппарат клетки. Плазмалемма. Оболочка растительной клетки»

1. Клеточная мембрана состоит из двойного слоя:
 - а) белков, снаружи покрытых фосфолипидами
 - б) белков, между которыми находится один слой фосфолипидов
 - в) фосфолипидов, между которыми располагается один слой белка
 - г) фосфолипидов и мозаично встроенных молекул белков

2. Способность плазматической мембраны окружать твердую частицу пищи и перемещать ее внутрь клетки лежит в основе процесса:
 - а) диффузии
 - б) осмоса
 - в) фагоцитоза
 - г) пиноцитоза

3. Коммуникационным контактом растительных клеток является:
 - а) десмосома
 - б) плазмодесма
 - в) щелевой контакт
 - г) синапс

4. Прикрепительный контакт между двумя соседними клетками, в образовании которого участвуют актиновые филаменты, называется:
 - а) зубчатый контакт
 - б) десмосома
 - в) фокальный контакт
 - г) адгезивная лента

5. К коммуникационным относятся контакты:
 - а) десмосома
 - б) щелевой контакт
 - в) замыкающий контакт
 - г) синапс
 - д) плазмодесма
 - е) зубчатый контакт

6. В мембранах животных клеток наиболее распространенными являются следующие типы липидов:

- а) гликолипиды
- б) сфинголипиды
- в) протеогликаны
- г) фосфолипиды
- д) холестерол
- е) фитостерины

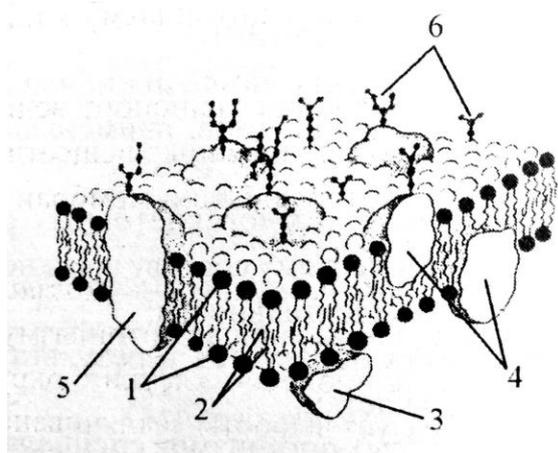
7. Установите соответствие между характеристиками и компонентами плазматической мембраны.

Компонент мембраны		Характеристики	
1	Холестерол	А	Пронизывает полностью мембрану, обладает амфипатическими свойствами
2	Гликолипид	Б	Погружен на глубину монослоя и образует ковалентную связь
3	Трансмембранный белок	В	Расположен только в наружном монослое мембраны
4	Интегральный белок	Г	Содержит гидроксильную группу, которая примыкает к головкам фосфолипидов и ограничивает их перемещение

8. – поглощение клеткой жидкости и растворенных в ней веществ.

9. – прикрепительный контакт, который подобно заклепкам соединяет клетки в эпителиальных тканях.

10.



Выписать цифровые обозначения:

- А) интегральные белки
- Б) полисахаридные цепи
- В) гидрофобные углеводородные хвосты
- Г) трансмембранные белки
- Д) гидрофильные головки липидных молекул
- Е) периферические белки

***Вопросы для подготовки по теме «Поверхностный аппарат клетки.
Плазмалемма. Оболочка растительной клетки»***

1. Химический состав плазматической мембраны.
2. Жидкостно-мозаичная модель строения мембраны.
3. Функции мембраны.
4. Пиноцитоз и фагоцитоз.
5. Специфический эндоцитоз.
6. Схема действия натрий-калиевого насоса.
7. Типы межклеточных контактов.
8. Строение первичной оболочки растительной клетки.

Аннотация к Теме 2

Все клеточные мембраны построены по общему принципу – это тонкие липопротеидные пленки, состоящие из двойного слоя липидных молекул, в который включены молекулы белка. Липиды – это низкомолекулярные соединения, относящиеся к жироподобным веществам. Молекулы липидов состоят из гидрофильной, несущей электрический заряд, головки и двух гидрофобных, не несущих зарядов, хвостов. В мембране наиболее распространенными являются три типа липидов – фосфолипиды, гликолипиды и холестерин.

Структурные белки в составе мембраны делятся на три группы – транс-мембранные (пронизывающие), интегральные (погруженные) и периферические. Углеводы представлены в виде полисахаридных и олигосахаридных цепей, которые присоединяются к мембранным белкам или липидам. Углеводные цепи этих соединений всегда расположены на наружной стороне мембраны и образуют обогащенный углеводами слой – гликокаликс (животная клетка) или клеточную оболочку (растительная клетка).

Клеточная стенка растений формируется при участии плазматической мембраны и является внеклеточным многослойным образованием, защищающим поверхность клетки. В химическом отношении главные компоненты – структурные полисахариды (целлюлоза, гемицеллюлоза, пектин). В состав клеточных оболочек могут входить дополнительные компоненты, придающие им прочность, – лигнин, кутин, суберин.

ТЕМА 3. ОРГАНОИДЫ И ВКЛЮЧЕНИЯ ЖИВОТНОЙ КЛЕТКИ

Клетка состоит из оболочки, цитоплазмы и ядра. Эти структуры постоянно взаимодействуют между собой. Цитоплазма – это многокомпонентное образование, включающее три отдельные части: органоиды, гиалоплазму и включения. Гиалоплазма представляет собой жидкую фазу цитоплазмы, ее также называют цитозолем. Органоиды относятся к обязательным компонентам клетки, они могут быть немембранными и мембранными. Немембранные органоиды – это рибосомы, цитоскелет, а также клеточный центр в животных клетках. К мембранным органоидам относятся эндоплазматический ретикулум, комплекс Гольджи, лизосомы, вакуоли, митохондрии, хлоропласты. Мембранные органоиды, в свою очередь, подразделяются на одномембранные и двумембранные. Таким образом, каждый мембранный органоид представляет собой структуру цитоплазмы, ограниченную мембраной. Вследствие этого внутри нее образуется пространство, внутреннее содержимое которого отличается от гиалоплазмы. Цитоплазма оказывается, таким образом, разделенной на отдельные отсеки со своими свойствами – компартменты. Наличие компартментов – одна из важных особенностей эукариотических клеток.

Эндоплазматический ретикулум (ЭПР, эндоплазматическая сеть) – это структура сетевидного строения, состоящая из цистерн, стенка которых образована мембраной. Эндоплазматическая сеть структурно и функционально связана с аппаратом Гольджи, лизосомами и другими элементами вакуолярной или мембранной сети клетки, а также с внешней мембраной ядра. Различают два типа эндоплазматической сети – агранулярный (гладкий), деятельность которого связана с метаболизмом липидов и внутриклеточных углеводов, и гранулярный (шероховатый), на нем находятся рибосомы, благодаря чему осуществляется синтез белков. Во время трансляции синтезированный полипептид транспортируется в полость цистерны ЭПР и там происходит его дальнейшая сборка: образуются вторичные и третичные структуры. Также с ЭПР связано движение веществ внутри клетки (транспортная функция), выделение ферментов и синтез клеточных мембран. Гладкий эндоплазматический ретикулум отличается от гранулярного отсутствием рибосом на поверхности. Его основная функция – участие в метаболизме липидов и полисахаридов. Функции гладкого ЭПР связаны с синтезом гликогена и стероидных гормонов, деградацией токсинов в печени.

Нарушения работы эндоплазматического ретикулума могут быть обусловлены как мутациями, так и пролонгированным ЭР стрессом. Этот вид стресса обычно связан с внешними условиями: нарушением кислотно-

щелочного баланса, сильными колебаниями концентрации ионов кальция, избыточным синтезом белков. В итоге мембрана эндоплазматического ретикула не способна осуществлять транспорт первичных продуктов трансляции в полость ЭР в полном объеме и в клетке начинают скапливаться нефункциональные белки. Это достаточно обычная ситуация, для решения которой запускается сигнальный путь UPR (unfolded protein response) или ответ на ЭР стресс, который приводит к общему подавлению трансляции в клетке и деградации избыточных нефункциональных белков.

В тех случаях, когда внешнее воздействие слишком продолжительное или сильное, ответ на ЭР стресс приводит к инициации апоптоза – программируемой клеточной смерти. Это явление наблюдается при многих заболеваниях, например, атеросклерозе, диабете 2 типа, онкологических заболеваниях.

Аппарат Гольджи представляет собой стопку уплощенных мембранных мешочков, так называемых цистерн, и связанную с ними систему пузырьков, называемых пузырьками Гольджи. Отдельное скопление цистерн и пузырьков представляет собой функциональную единицу – диктиосому. Формирующийся участок диктиосомы называется проксимальным или цис-участком, а зрелый – дистальным или транс-участком. К дистальному участку примыкают многочисленные мелкие вакуоли, представляющие собой окаймленные пузырьки. Эта зона называется транс-сетью аппарата Гольджи. Аппарат Гольджи транспортирует вещества из эндоплазматической сети (белки, гликопротеины, углеводы, липиды). Эти вещества накапливаются в полостях комплекса и подвергаются химической модификации (процессингу), благодаря чему активизируются. Модифицированные вещества упаковываются в пузырьки Гольджи, которые выбрасываются клеткой в виде секретов и могут использоваться клеткой (лизосомы). К функциям аппарата Гольджи относятся модификация белков, сегрегация (сортировка) и секреция продуктов биосинтеза и модификации, преобразование олигосахаридных компонентов гликопротеинов и образование лизосом.

Ретроградный перенос пузырьков представляет собой возврат вакуолей, содержащих рецепторные белки, которые отщепились от вторичных лизосом и должны вернуться в транс-зону аппарата Гольджи. Также идет поток вакуолей от транс-зоны в цис-зону и от цис-зоны к эндоплазматическому ретикулуму.

Лизосомы представляют собой простые одномембранные мешочки округлой формы, наполненные гидролитическими (пищеварительными) ферментами – кислыми гидролазами. Заключенные в лизосомах ферменты синтезируются на шероховатом эндоплазматическом ретикулуме и транспортируются к аппарату Гольджи. Формирование лизосом связано с наличием у кислых гидролаз специфического маркера – маннозо-6-фосфата. В цис-компоненте комплекса Гольджи расположены рецепторы, чувствительные к этому маркеру.

Таким образом, участки мембраны с этими рецепторами формируют специальные транспортные пузырьки. Такие пузырьки называются первичными лизосомами. При слиянии с фагоцитозной или пиноцитозной вакуолью они образуют вторичные лизосомы, в которых происходит переваривание материалов, поступивших в клетку путем эндоцитоза. Разновидностью вторичных лизосом являются аутофагосомы, которые переваривают структурные элементы самой клетки (органойды). При неполном расщеплении и переваривании органических веществ во вторичных лизосомах образуются остаточные тельца (телосомы). Функция лизосом – трофическая или литическая.

Мембрана лизосом необычна. Так, она содержит особые транспортные белки, которые выводят из лизосомы продукты расщепления макромолекул. Кроме того, в мембранах лизосом находится специальный белок, использующий энергию АТФ для накачки в лизосому протонов. Протоны необходимы, чтобы поддерживать рН внутренней среды около 5, т.к. именно при такой кислотности гидролазы обладают наибольшей эффективностью. Структурные белки лизосом сильно гликозилированы, что защищает их от действия внутренних протеаз.

Митохондрии состоят из двумембранной оболочки и основного вещества (матрикс). Матрикс митохондрии содержит ферменты цикла Кребса, играющего важную роль в обмене веществ. Во время этого процесса происходит окисление субстрата и освобождаются электроны, которые переносятся на акцепторные молекулы коферментов НАД и НАДФ. В матриксе также находится собственная митохондриальная кольцевая ДНК, рибосомы 70S и запасные питательные вещества. Митохондриальная ДНК кодирует небольшое число белков и РНК, большая часть белков митохондрий кодируется ядерным геномом. ДНК собрана в отдельную зону – нуклеоид, причем у крупных митохондрий может быть до 10 нуклеоидов. Митохондрии способны к авторепродукции. При делении митохондрии от нее отделяется участок, содержащий нуклеоид, но иногда может наблюдаться просто фрагментация, при этом отделившийся участок своей ДНК не содержит. Кроме того, митохондрии могут сливаться друг с другом.

Внутренняя мембрана митохондрий имеет многочисленные складки – кристы и содержит компоненты электронно-транспортной цепи, ответственной за синтез АТФ в ходе окислительного фосфорилирования. Основное значение крист – увеличение площади внутренней мембраны. АТФ синтезируется на особых белковых комплексах АТФ-синтетазах. Эти комплексы расположены на внутренней мембране и обращены в матрикс.

Основной функцией митохондрий является синтез АТФ. Аденозинтрифосфорная кислота выполняет роль переносчика химической энергии в клетке.

Энергия выделяется при гидролизе АТФ, когда отщепляется концевая фосфатная группа. Подобные связи называются высокоэнергетическими. Выделяющаяся энергия тратится на другие реакции, которые должны быть сопряжены с гидролизом АТФ.

Наряду с синтезом АТФ, в митохондриях происходит большая часть клеточных процессов окисления. Вместе с синтезом и транспортом АТФ происходит транспорт метаболитов. Совокупность всех митохондрий в клетке называется хондриом. Количество митохондрий в клетке непостоянно и связано с функциями и активностью клетки. В клетке митохондрии располагаются в участках, где расходуется энергия, или возле скоплений субстрата. Различают три основных типа расположения митохондрий в клетке: диффузное, полярное и околоядерное.

Включения – непостоянные компоненты клеток, различные по химическому составу. Они тесно связаны с жизнедеятельностью клеток, в зависимости от которой они могут присутствовать в разном количестве или совсем отсутствовать. При делении клетки они могут исчезать, а потом накапливаться во вновь образовавшихся клетках. Подробнее включения будут рассмотрены в Теме 5.

ЗАДАНИЯ ДЛЯ ЛАБОРАТОРНОЙ РАБОТЫ

Ознакомиться со строением мембранных органоидов клетки на постоянных препаратах и фотографиях, зарисовать их и обозначить структурные части на рисунках. Ознакомиться с наиболее распространенными типами включений в животной клетке на постоянных препаратах, зарисовать клетки с включениями и обозначить на рисунках структурные части.

Препарат 1. Аппарат Гольджи в нервных клетках спинномозгового узла котенка (постоянный препарат)

Спинномозговой узел окружен соединительнотканной капсулой. Центральная часть узла занята продольными пучками нервных волокон. Внутри узла находятся округлой формы нервные клетки. В центре нервных клеток находится большое бледно окрашенное ядро с ядрышком. Зерна хроматина немногочисленные, благодаря чему ядро нервной клетки имеет вид светлого пузырька. Вокруг ядра в цитоплазме клетки в виде изогнутых палочек и кружочков видна сеть комплекса Гольджи (рис. 12).

Задание: рассмотреть и зарисовать при увеличении микроскопа 15х40 1–2 нервные клетки.

Отметить: мембрану (1), цитоплазму (2), ядро (3), аппарат Гольджи (4).

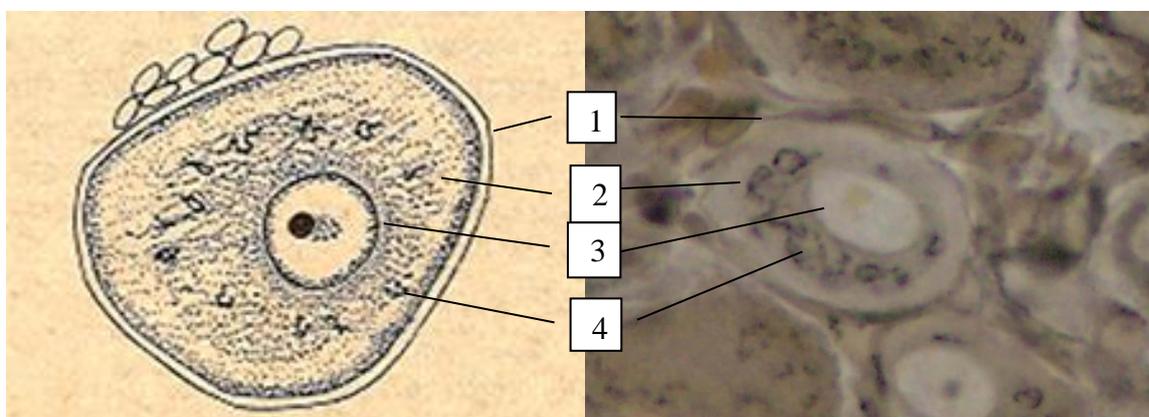


Рис. 12. Аппарат Гольджи в нервных клетках спинномозгового узла котенка

Знаете ли вы, что еще в 1999 г. было установлено (а затем неоднократно подтверждено), что в клетках млекопитающих аппарат Гольджи представляет собой гигантскую объединенную структуру, называемую также лентой Гольджи. Эта структура расположена вокруг ядра, ее формирование связано сначала со сборкой мембран вокруг «скелета» из микротрубочек, а затем деполимеризация этих микротрубочек освобождает диктиосомы в цитоплазме. Сейчас считается, что эта структура специфична для всех позвоночных и дает преимущество при интенсивном синтезе белка.

Препарат 2. Ультраструктура диктиосом в клетках клещевины (электронная микрофотография)

Основной структурной единицей аппарата Гольджи является диктиосома, которая представляет собой стопку уплощенных цистерн, образованных гладкими мембранами, с которыми связана система пузырьков. Диктиосома ориентирована относительно ядра, у нее есть проксимальная (цис-) и дистальная (транс-) стороны. К проксимальной стороне примыкает система мембранных полостей, которая, возможно, является переходной зоной между ЭПР и аппаратом Гольджи. С дистальной стороны можно наблюдать трубчатые элемент, напоминающие окаймленные пузырьки. Это транс-сеть аппарата Гольджи, в которой происходит разделение и сортировка секретируемых продуктов (рис. 13).

Задание: зарисовать одну диктиосому.

Отметить: цистерны (1), пузырьки (2).



Рис. 13. Ультраструктура диктиосом в клетках клещевины

Знаете ли вы, что у клеток растений преобладает диффузный тип организации аппарата Гольджи, когда каждый отдельный его участок представлен диктиосомой. В среднем на клетку приходится около 20 диктиосом. В клетках животных часто с зоной мембран аппарата Гольджи ассоциированы центриоли; между радиально отходящими от них пучков микротрубочек лежат группы стопок мембран и вакуолей, которые concentрически окружают клеточный центр. Эта связь, вероятно, отражает участие микротрубочек в движении вакуолей.

Препарат 3. Митохондрии в клетках почечных канальцев крысы (постоянный препарат)

Почечные канальцы в сечении имеют округлую или овальную форму с просветом внутри. Их стенка выстлана одним слоем кубических эпителиальных клеток, ядра которых смещены к дальней от просвета канальцев стороне. Митохондрии локализованы вокруг ядра (рис. 14).

Задание: рассмотреть и зарисовать при увеличении микроскопа 15х40 почечный каналец.

Отметить: просвет почечного каналца (1), ядро (2), околядерное расположение митохондрий (3), цитоплазму (4), щеточную каемку (5).



Рис. 14. Митохондрии в клетках почечных канальцев крысы

Знаете ли вы, что на апикальной поверхности клеток почечных канальцев находятся микроворсинки, увеличивающие поверхность всасывания, они формируют «щеточную каемку». В целом тут происходит до 85% всего объема реабсорбции. Большое количество митохондрий необходимо для энергозатратного процесса реабсорбции, они обеспечивают работу калий-натриевых насосов для активного транспорта ионов натрия через базальную поверхность клетки.

Препарат 4. Ультраструктура митохондрий в клетках яичников хомячка (электронная микрофотография)

Митохондрии окружены двумя мембранами (темные линии), между которыми заключено межмембранное пространство. Внутренняя мембрана образует кристы – складки, которые вдаются в матрикс митохондрий. Кристы ориентированы поперек оси митохондрий, параллельно друг другу, не перегораживая полностью пространство матрикса (рис. 15). Внутренняя мембрана содержит три основные группы белков: белки, катализирующие окислительные реакции в дыхательной цепи; белки из ферментного комплекса АТФ-синтетазы; транспортные белки, которые регулируют перенос метаболитов в матрикс и из него.

Задание: зарисовать строение отдельной митохондрии.

Отметить: наружную и внутреннюю мембраны и межмембранное пространство (1), матрикс (2), кристы (3).

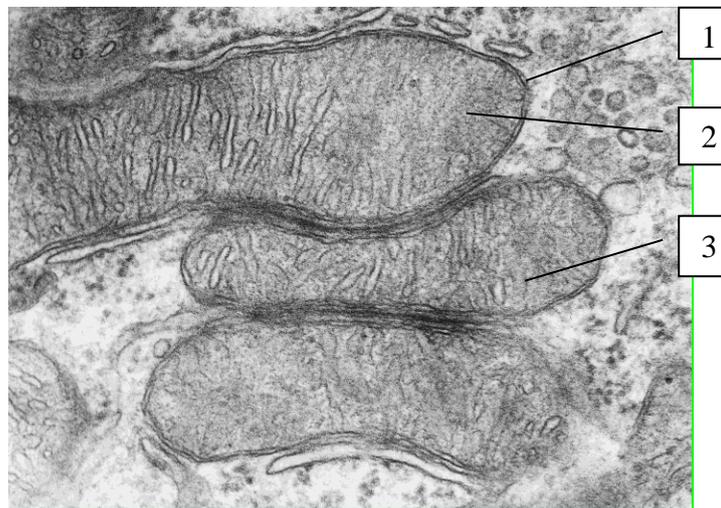


Рис. 15. Ультраструктура митохондрий в клетках яичников хомячка
(источник: SynapseWeb <https://synapseweb.clm.utexas.edu/7116>)

Знаете ли вы, что число крист, а следовательно, площадь внутренней мембраны, зависит от специализации клетки. Например, в митохондриях печени совокупность внутренних мембран составляет одну треть всех клеточных мембран. А в митохондриях сердечной мышцы площадь крист в три раза выше, чем в клетках печени. Кристы – это очень лабильные структуры, их форма может изменяться, или вообще они могут пропадать в анаэробных условиях, как, например, это происходит у дрожжей.

Препарат 5. Гликоген в клетках печени аксолотля (постоянный препарат)

В печени постоянно идут процессы синтеза и распада гликогена. Гликоген – это внутриклеточная форма запасания глюкозы, его молекула состоит из белкового ядра (гликогенин) и двух разветвленных цепей из остатков глюкозы. Он является аналогом крахмала, но с более компактной молекулой. Гликоген печени служит для поддержания уровня глюкозы в крови. В организме взрослого человека запасается порядка 400 г. гликогена, самое большое количество находится в мышцах (хотя гликоген составляет только 1% от массы мышечной ткани), в печени находится около 100 г. (5–10% от массы печени), ничтожные количества гликогена находятся также в тканях мозга, в крови и в почках.

Глыбки гликогена концентрируются с одной стороны клеток, что вызвано направленным проникновением фиксатора в клетки ткани при изготовлении препарата. В цитоплазме клеток, свободных от гликогена, иногда видны пустые вакуоли. Это полости, оставшиеся на месте жировых включений после растворения жира (рисунок 16).

Задание: зарисовать несколько клеток при большом увеличении микроскопа (15x40).

Отметить: мембрану (1), цитоплазму (2), ядро (3), глыбки гликогена (4).

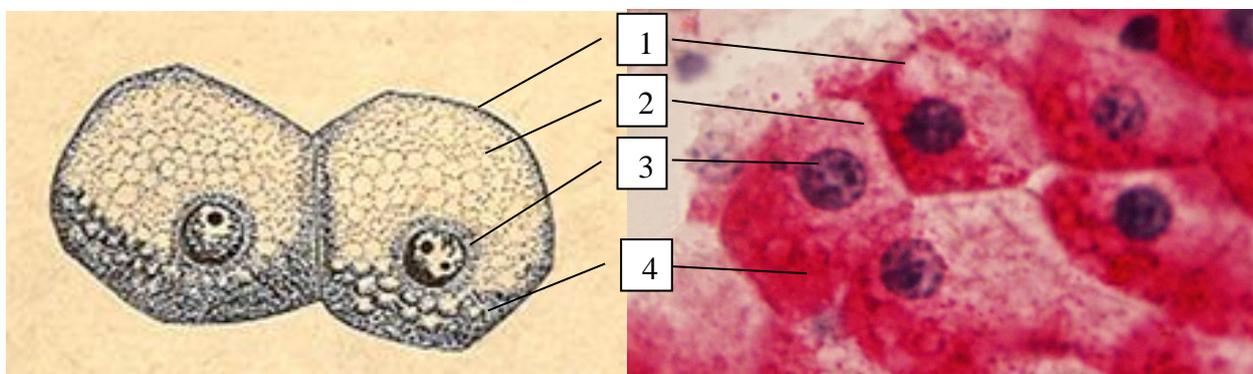


Рис. 16. Гликоген в клетках печени аксолотля

Знаете ли вы, что при проведении реакции на гликоген в клетках печени обнаруживается большое число глыбок гликогена, окрашенных в красный цвет. Это окрашивание по методу Беста. Немецкий врач Ф. Бест предложил в 1906 г. окрашивать срезы аммиачным раствором кармина. Сначала срезы стандартно окрашивают гематоксилином, затем окрашивают раствором Беста и дифференцируют. В результате гликоген становится ярко-красным, а ядра – синевioletовыми.

Препарат 6. Жировые капли в клетках печени аксолотля (постоянный препарат)

При обработке ткани печени четырехокисью осмия с последующей подкраской сафранином видно, что в цитоплазме клеток печени много черных жировых капель. Черный цвет приобретается за счет поглощения осмия, а другие клеточные структуры сафранин окрашивает в красный и розовый цвета. Размер и число жировых капель сильно варьирует (рис. 17).

Задание: зарисовать несколько клеток при большом увеличении микроскопа (15x40).

Отметить: мембрану (1), капли жира (2), ядро (3), цитоплазму (4).

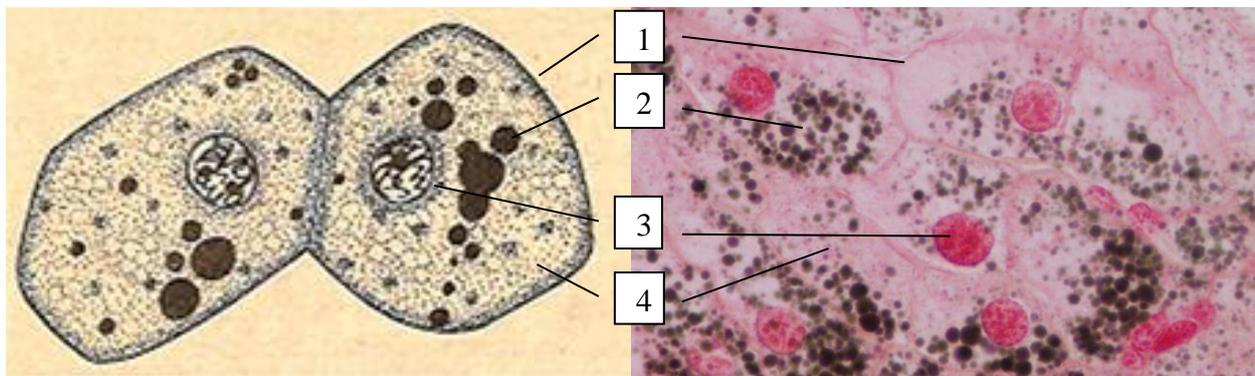


Рис. 17. Жировые капли в клетках печени аксолотля

Знаете ли вы, что жирные кислоты запасаются в цитоплазме многих клеток в виде капель триацилглицеролов (триглицеридов). Молекулы триацилглицеролов состоят из трех цепей жирных кислот, каждая из которых присоединена к молекуле глицерола. Жировые включения иногда заполняют всю клетку. Это так называемый лабильный или нестойкий жир (запасной), расходуемый организмом по мере необходимости. Для их выявления существуют специальные красители, легко растворимые в жирах (судан III, IV, судан черный, нильский голубой и др.). На препаратах, приготовленных с применением спирта, лабильный жир растворен, на его месте остаются пустоты.

Препарат 7. Слизь в одноклеточных железах кожи аксолотля (постоянный препарат)

При малом увеличении микроскопа видны многоугольные клетки покровного эпителия. Среди них на некотором расстоянии друг от друга располагаются одноклеточные железы (клетки Лейдига) – это одиночные железистые клетки, вырабатывающие слизь, увлажняющую поверхность кожи аксолотля. Клетки Лейдига крупные, овальной формы с ярко окрашенным в фиолетовый цвет ядром. Вся полость клетки заполнена пузырьками со слизью (рис. 18).

Задание: рассмотреть при большом увеличении микроскопа (15x40) препарат, найти слой эпителиальных клеток и одиночные железы. Зарисовать несколько клеток Лейдига и расположенных между ними эпителиальных клеток.

Отметить: ядра эпителиальных клеток (1), ядро клетки Лейдига (2), клетки Лейдига (3), пузырьки со слизью (4).

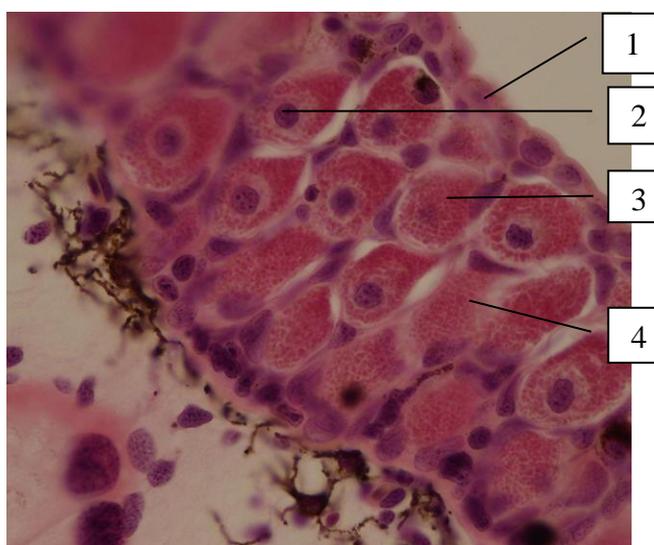


Рис. 18. Слизь в одноклеточных железах кожи аксолотля

Знаете ли вы, что клетки Лейдига были описаны в семенниках млекопитающих в 1850 г. У эмбрионов и взрослых в клетках Лейдига экспрессируются разные гены и производятся разные гормоны. Эмбриональные клетки Лейдига деградируют после рождения, во взрослом состоянии они дифференцируются заново, но уже с другими функциями. У взрослых млекопитающих они продуцируют тестостерон. В эмбриональном периоде клетки Лейдига принимают участие в формировании мужского фенотипа, производя два гормона: андроген и INSL3.

Препарат 8. Пигмент в клетках кожи головастика (постоянный препарат)

У моллюсков и пойкилотермных позвоночных обнаружены разнообразные пигментные клетки (хроматофоры), у птиц и млекопитающих – только меланоциты. На препарате среди эпителиальных клеток кожи головастика видны одиночные клетки, окрашенные в коричневый цвет – меланофоры. Они имеют длинные ветвистые отростки. Ядро располагается в центре клетки. Вся цитоплазма заполнена пигментными зернами (эумеланин) (рис. 19). Эпителиальные клетки кожи, окружающие клетки-меланофоры, почти бесцветны, границы клеток просматриваются с трудом. Несколько лучше видны слегка голубоватые ядра этих клеток.

Задание: зарисовать при большом увеличении микроскопа клетку-меланофор.

Отметить: клетку-меланофор (1), цитоплазму (2), ядро (3), гранулы меланина (4).

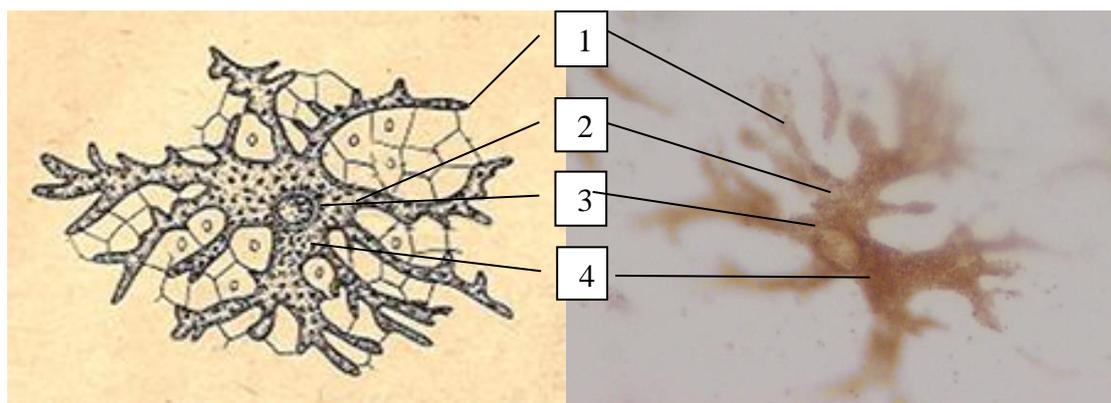


Рис. 19. Пигмент в клетках кожи головастика

Знаете ли вы, что в 1984 г. Ф. Ни с соавторами установили, что у рыжеволосых людей в эпителии волосяных фолликулов находятся два разных типа меланоцитов. Одни синтезируют эумеланосомы, которые имеют эллипсоидную форму с пластинчатым содержимым, а другие синтезируют меланосомы сферической формы с полосовидной исчерченностью – феомеланосомы, которые содержат пигмент феомеланин. Феомеланин содержит много серы, имеет оранжевый цвет и присутствует исключительно в волосяных фолликулах. Таким образом, меланоциты могут синтезировать два типа пигментов, это одно из их отличий от меланофоров амфибий, которые способны только к синтезу эумеланина.

ЗАДАНИЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ

Примеры тестовых заданий для подготовки по теме «Органоиды и включения животной клетки»

1. Стопка уплощенных одномембранных цистерн, составляющая основу аппарата Гольджи, называется:
 - а) мезосома
 - б) диктиосома
 - в) хондриосома
 - г) эндосома

2. Лизосомы содержат ферменты:
 - а) щелочные липазы
 - б) кислые гидролазы
 - в) основные амилазы
 - г) ядерные полимеразы

3. Ветви меланоцита называются:
 - а) дендриты
 - б) аксоны
 - в) псевдоподии
 - г) лучи

4. Главной функцией гранулярного ЭПР является:
 - а) формирование ядерной оболочки
 - б) формирование лизосом;
 - в) биосинтез, транспортировка и начальная модификация белков
 - г) биосинтез липидов и полисахаридов

5. Внутриклеточные структуры, которые не являются ее обязательными компонентами, называются:
 - а) органоидами
 - б) вакуолями
 - в) экскретами
 - г) включениями

6. В состав рибосомы входят:

- а) рРНК и белки
- б) ДНК и белки
- в) ДНК и РНК
- г) рРНК и липиды

7. Установите соответствие между органоидами клетки и их описаниями:

Органоиды		Описание	
1	Лизосомы	А	Там происходит биосинтез липидов и полисахаридов
2	Аппарат Гольджи	Б	Содержание собственной ДНК, всех типов РНК и рибосом
3	Митохондрии	В	Участие в формировании пищеварительных вакуолей
4	Агранулярный ЭР	Г	Накопление, модификация и сортировка продуктов биосинтеза

8. Все вновь синтезированные белки (независимо от их назначения) вначале поступают в Там белок претерпевает ряд изменений. Он приобретает третичную и четвертичную структуру.

9. представляет собой одномембранный органоид, заполненный гидролазами. Мембрана необычна. В частности, она содержит особые транспортные белки, которые выводят из органоида продукты расщепления макромолекул, и большое количество протонных помп.

10. Расположите в правильном порядке элементы дыхательной цепи:

- А) цитохромоксидазный комплекс
- Б) НАД-Н-дегидрогеназный комплекс
- В) b-c комплекс

**Вопросы для подготовки по теме
«Органоиды и включения животной клетки»**

1. Строение и функции эндоплазматического ретикулума.
2. Что собой представляет ЭР стресс?
3. Ультраструктура и функции аппарата Гольджи.
4. Общая характеристика строения лизосом
5. Функции лизосом.
6. Рибосомы: структура, функции.
7. Митохондрии. Число, морфология, авторепродукция. Хондриом.
8. Ультраструктура митохондрии.
9. Функции митохондрий.

Аннотация к Теме 3

Эндоплазматический ретикулум (ЭР) или эндоплазматическая сеть представляет собой складчатую мембранную структуру. Известно два функциональных типа ЭР: гранулярный (шероховатый) и гладкий. Гранулярный ЭР отвечает за синтез белка, на мембранах гранулярного ЭР расположено множество рибосом. На гладком ЭР происходит синтез липидов.

Мембранная система эндоплазматического ретикулума тесно связана с мембранным органоидом клетки – аппаратом Гольджи (АГ). Между ЭР и АГ идет постоянный обмен веществом. К функциям АГ относятся модификация белков и секреция продуктов биосинтеза и модификации. АГ участвует в формировании лизосом. Лизосома представляет собой одномембранный органоид, заполненный гидролазами – пищеварительными ферментами. Основные функции лизосом – трофическая и литическая.

Митохондрии имеют две мембраны: наружную и внутреннюю, межмембранное пространство и матрикс. В матриксе находятся митохондриальная ДНК и 70S рибосомы. Внутренняя мембрана образует складки – кристы, на которых расположены белковые комплексы, участвующие в окислительном фосфорилировании. Основной функцией митохондрий является синтез АТФ, в форме которой в клетке запасается энергия на осуществление процессов жизнедеятельности.

ТЕМА 4. ПЛАСТИДЫ – ОРГАНОИДЫ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

Пластиды – это двумембранные органоиды, свойственные только фотосинтезирующим эукариотическим организмам. В пластидах осуществляется первичный синтез органических веществ. У высших растений в клетках обнаружено большое количество разнообразных пластид. Предположение о том, что пластиды являются потомками цианобактерий, живущих в эукариотических клетках, было высказано в начале XX века К. С. Мережковским и А. С. Фаминцыным. Позже, в 1983 г. Линн Маргелис разработала теорию эндосимбиогенеза, которая объясняла происхождение пластид и митохондрий. Так, была возможна передача пластид через вторичные и третичные эндосимбиозы (когда эукариотическая клетка захватывала фотосинтезирующую водоросль, содержащую пластиды) и потеря пластид. Первичный симбиоз предка водорослей и цианобактерии произошел в раннем или среднем протерозое.

Пластиды сохранили собственную ДНК и рибосомы. В ходе длительной совместной эволюции произошел перенос большей части генов из бактериального генома эндосимбионта в ядерный геном хозяина. Следов обратного переноса генов пока не обнаружено. В ДНК современных пластид сохранилось от 15 до 273 генов, кодирующих белки. Самый большой пластом (геном пластид) сохранился в пластидах корейской кедровой сосны и красных водорослей. В геноме пластид остались гены домашнего хозяйства (репликации, трансляции и транскрипции), а также часть генов, связанных с фотосинтезом. Одна из гипотез, объясняющая, почему не все гены пластид перешли в ядро, заключается в гидрофобности белков, которые кодируются этими генами. Гидрофобные белки было бы сложно транспортировать в пластиду из цитоплазмы клетки. Согласно другой гипотезе, пластиды должны самостоятельно контролировать экспрессию генов электрон-транспортной цепи для поддержания окислительно-восстановительного потенциала.

Самая простая классификация пластид высших растений – деление их на три группы: хлоропласты, лейкопласты, хромопласты. Многие типы пластид способны изменяться, превращаться в другие типы. Самые примитивные структуры называются пропластиды. Они окружены двойной мембраной, но их ультраструктура очень проста, складки внутренней мембраны развиты слабо. Пропластиды появляются в меристемах растений – тканях, которые состоят из делящихся клеток. Дальнейшее развитие пропластид зависит от расположения ткани, где они находятся, и условий освещения. На свету пропластиды превращаются в хлоропласты, они увеличиваются в размерах, система внутренних мембран развивается.

Хлоропласты осуществляют фотосинтез в клетке, преобразуют энергию фотонов в энергию химических связей. Этот тип пластид содержит хлорофилл и каротиноиды, в них происходит накопление углеводов и запасание энергии в виде АТФ в процессе фотосинтеза. Хлоропласт, как любая пластида, окружен двумя мембранами. Внутренняя имеет выросты в виде уплощенных трубочек, которые образуют мембранную систему хлоропласта. Вся мембранная система состоит из множества плоских заполненных жидкостью мешков – тилакоидов, уложенных в стопки (граны). Граны соединены одиночными удлиненными цистернами – ламеллами. Фотосинтетические мембраны окружены стромой – основным веществом хлоропласта. В строме находятся рибосомы 70S, собственная кольцевая ДНК, а также запасные питательные вещества: зерна крахмала, капли жира.

Основной функцией хлоропласта является фотосинтез. При фотосинтезе происходит поглощение фотона света, которое приводит к изменению структуры молекулы хлорофилла. Такая активированная форма хлорофилла способна через несколько промежуточных стадий передать энергию для синтеза АТФ и восстановлению НАДФ-Н. Далее они будут использованы для связывания углекислого газа и синтеза углеводов.

Суммарная реакция фотосинтеза:



Также в строме хлоропластов происходит восстановление нитритов до аммиака за счет энергии электронов, активированных светом. Этот аммиак в дальнейшем служит источником азота при синтезе аминокислот и нуклеотидов.

Лейкопласты обычно встречаются в запасающей ткани, в их строме происходит активное формирование вторичного крахмала. Внутренняя мембранная складчатость у лейкопластов развита слабо. Лейкопласты могут превращаться в хлоропласты.

Хромопласты образуются из хлоропластов, реже – из лейкопластов. При формировании хромопласта в нем постепенно исчезает хлорофилл, ламеллы и тилакоиды разрушаются, в строме накапливаются липидные капли, в которых находятся каротиноиды. Хромопласты – это дегенерирующие формы пластид.

ЗАДАНИЯ ДЛЯ ЛАБОРАТОРНОЙ РАБОТЫ

Ознакомьтесь со строением разных типов пластид растительных клеток на временных препаратах и фотографиях, зарисовать их и обозначить структурные части на рисунках.

Препарат 1. Хлоропласты в клетках мезофилла листа аспидистры высокой (временный препарат)

Клетки мезофилла листа имеют удлиненную форму и расположены перпендикулярно бесцветным, лишенным хлоропластов, клеткам эпидермиса. Центральная часть клеток занята вакуолью. В парietальном (постенном) слое цитоплазмы расположены в один ряд хлоропласты овальной формы (рис. 20). Фотосинтетические функции хлоропластов связаны с присутствием специфических зеленых пигментов – хлорофиллов.

Задание: с нижней стороны листа сделать продольный срез, поместить его в каплю воды, накрыть покровным стеклом. Зарисовать при увеличении микроскопа 15х40 несколько клеток.

Отметить: цитоплазму (1), вакуоль (2), хлоропласты (3), оболочку (4).

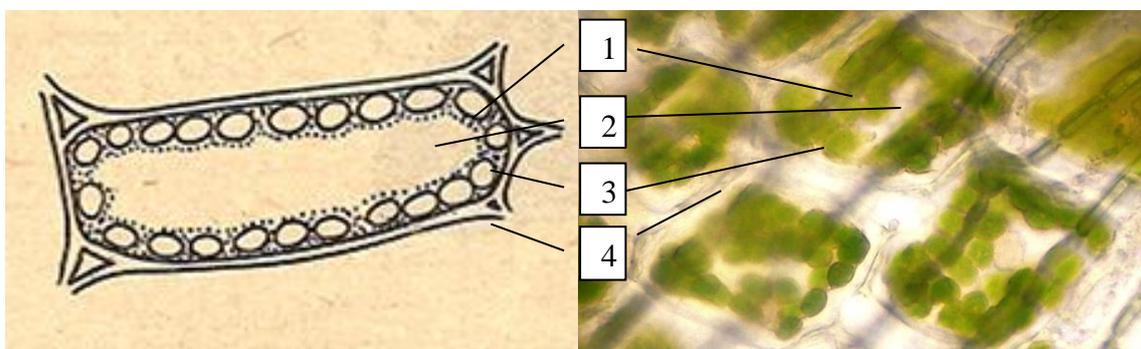


Рис. 20. Хлоропласты в клетках мезофилла листа аспидистры высокой

Знаете ли вы, что удалось полностью расшифровать всю последовательность нуклеотидов в составе циклической молекулы ДНК хлоропластов высших растений. Эта ДНК может кодировать до 120 генов, среди которых гены 4 рибосомных РНК, 20 рибосомных белков хлоропластов. Интересно, что сходный набор генов в ДНК хлоропластов обнаружен у таких далеко отстоящих представителей высших растений, как табак и печеночный мох.

Препарат 2. Ультраструктура хлоропласта в клетках листа кукурузы (электронная микрофотография)

Тело хлоропласта состоит из стромы, содержащей в основном протеины и липиды, а также пигменты и минеральные элементы, и ограничено двумя липопротеидными мембранами, которые отделены друг от друга межмембранным пространством в 20–30 нм. Толщина каждой мембраны составляет 7 нм. Внутренняя мембрана образует складчатые выпячивания внутрь стромы в виде плоских протяженных полых мешков, ориентированных параллельно длинной оси хлоропласта. Эти складчатые пластинчатые образования, возникшие из внутренней мембраны, получили название ламеллы стромы. Кроме них в стро-ме хлоропласта имеются еще плоские замкнутые мембранные мешки в виде дисков, названные тилакоидами, расположенными стопками и образующими граны. В состав граны, помимо тилакоидов, входят ламеллы стромы, связывающие их между собой (рис. 21).

Задание: рассмотреть и зарисовать электронную микрофотографию хлоропласта.

Отметить: наружную и внутреннюю мембраны, межмембранное пространство, строму (1), ламеллы (2), тилакоиды (3), граны.

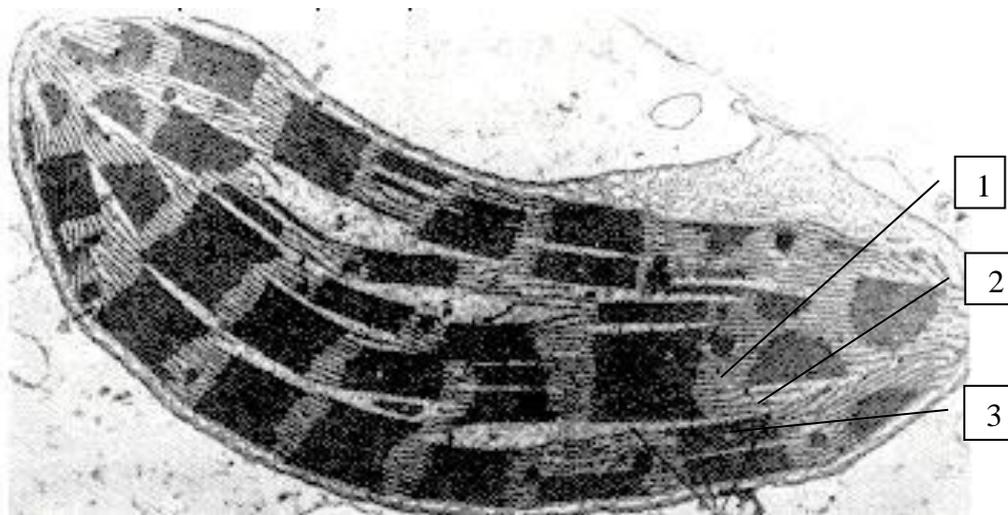


Рис. 21. Ультраструктура хлоропласта в клетках листа кукурузы

Знаете ли вы, что каждые 200 лет весь запас атмосферной CO_2 «пропускается» через растения. Таким образом, хлорофилл – важнейший источник жизни на Земле.

Препарат 3. Лейкопласты в клетках кожицы листа традесканции виргинской (временный препарат)

Клетки эпидермиса тонкостенные, прозрачные, с крупным ядром, расположенным в середине клетки и окруженным цитоплазматическим кармашком. Вокруг ядра и в тяжах цитоплазмы сосредоточены мелкие шаровидные лейкопласты (рис. 22).

Задание: с нижней стороны молодого листа традесканции снять пленку эпидермиса и поместить в раствор сахарозы (для того, чтобы лейкопласты сильно не набухали), зарисовать при увеличении микроскопа 15х40 фрагмент эпидермиса с устьицами.

Отметить: основные клетки (1), замыкающие клетки устьица (2), устьичную щель (3), сопровождающие клетки (4), оболочку (5), цитоплазму (6), ядро (7), лейкопласты (8), хлоропласты (9).

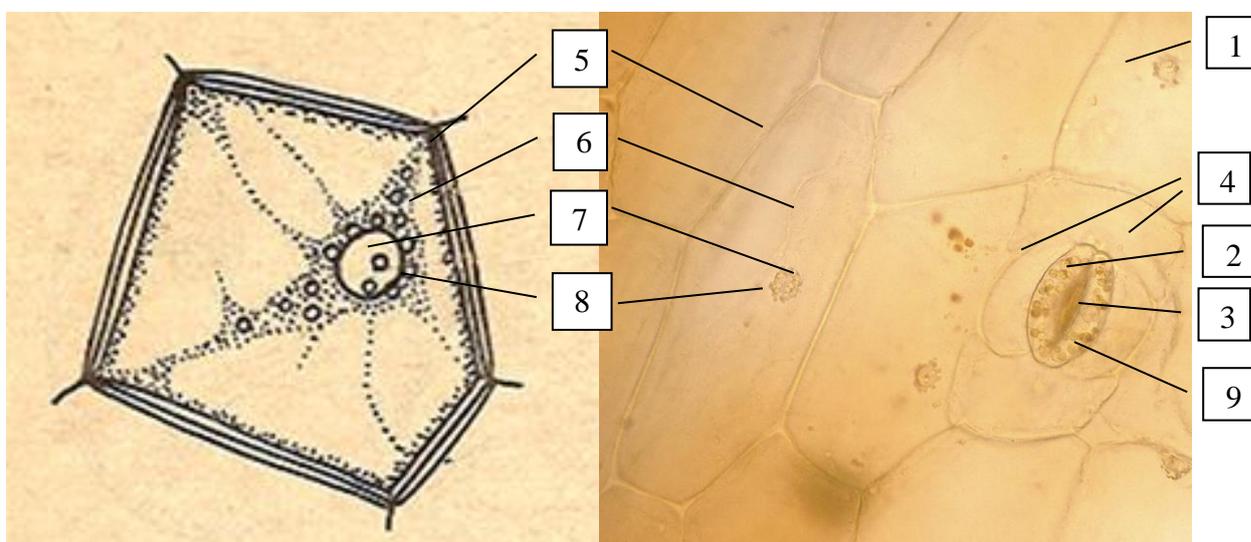


Рис. 22. Лейкопласты в клетках кожицы листа традесканции виргинской

Знаете ли вы, что форма лейкопластов чаще всего почти шаровидная, она изменяется только в случае, если в них содержатся продолговатые крахмальные зерна или выкристаллизовавшийся белок. Запасной крахмал синтезируется в лейкопластах из притекающей в них глюкозы под действием фермента амилосинтазы. При этом крахмал может накапливаться в таком большом количестве, что строма превращается в тонкую пленку, окружающую крахмальное зерно.

Препарат 4. Хромопласты в клетках околоплодника зрелых плодов ландыша, рябины, шиповника и других растений (временный препарат)

При созревании плодов составляющие их клетки разъединяются, вследствие разрушения пектиновых веществ, склеивающих оболочки клеток, происходит естественная мацерация клеток. Поэтому на препарате видны не только группы, но и одиночные, свободно лежащие тонкостенные клетки (рис. 23).

В клетках околоплодника рябины ядра не заметны, хромопласты – игольчатой формы, оранжевого цвета. В хромопластах шиповника много изомера каротина – ликопина. Кристаллизуясь, он образует многочисленные кристаллы, которые сильно растягивают пластиду в разных направлениях, придавая ей неправильную форму. Паренхимные клетки мякоти томата крупные и округлые, хромопласты могут быть оранжевыми и красными, в незрелых плодах – округлые. В зрелых плодах пигменты, как и у шиповника, кристаллизуются и превращаются в игольчатые структуры.

Задание: разрежьте или надорвите кожицу плодов. Перенесите немного мякоти препаровальной иглой на предметное стекло в каплю воды, накройте покровным стеклом, рассматривайте при увеличении микроскопа 15х40. Зарисовать хромопласты в клетках плодов двух-трех видов растений.

Отметить: оболочку (1), цитоплазму (2), ядро (3), вакуоль (4), хромопласты (5).

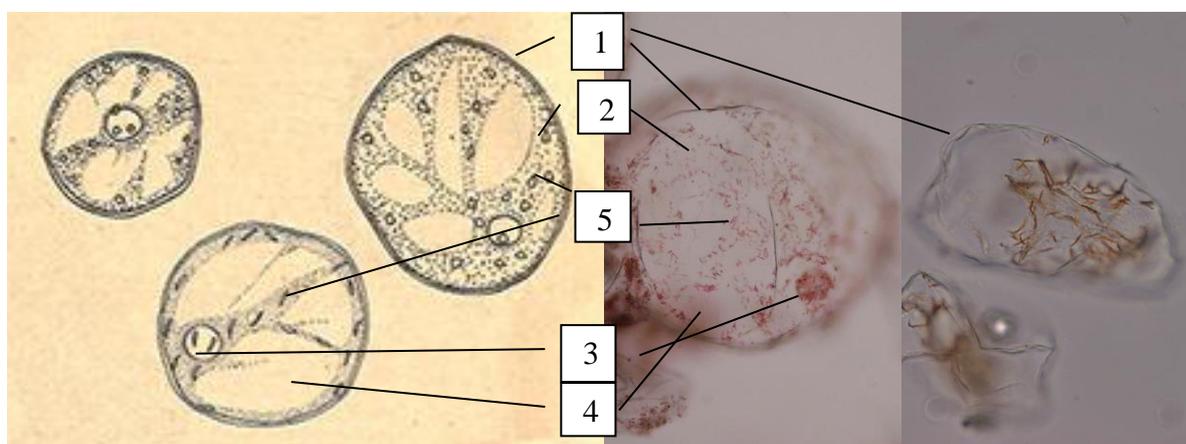


Рис. 23. Хромопласты в клетках околоплодника зрелых плодов ландыша, рябины, шиповника и томата

Знаете ли вы, что форма хромопластов шиповника зависит от степени созревания плодов и расположения клеток: в наружных клетках они более или менее округлые, в клетках глубже лежащих слоев – угловатые.

ЗАДАНИЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ

Примеры тестовых заданий для подготовки по теме «Пластиды – органоиды растительной клетки»

1. К пластидам относятся:

- а) хлоропласты и митохондрии
- б) хлоропласты и диктиосомы
- в) вакуоли, митохондрии и хлоропласты
- г) лейкопласты, хромопласты и хлоропласты

2. Полуавтономные органоиды, которые содержат собственные ДНК, все типы РНК, рибосомы и способны синтезировать некоторые белки, – это:

- а) только митохондрии
- б) только пластиды
- в) только хлоропласты
- г) митохондрии и пластиды

3. Пигменты в хлоропластах локализуются:

- а) в стромах хлоропласта
- б) в наружной мембране хлоропласта
- в) во внутренней мембране хлоропласта
- г) в мембранах тилакоидов

4. Органоиды, окруженные двойной мембраной, содержащие пигменты-каротиноиды:

- а) амилопласты
- б) олеопласты
- в) хромопласты
- г) хлоропласты

5. Установите соответствие между элементами структуры хлоропласта и их описаниями.

Элемент хлоропласта		Описание	
A1	Ламеллы	аА	Плоские, дисковидные вакуоли
22	Граны	бБ	Внутренние мембраны в виде удлинённых плоских мешков и каналов
33	Строма	ыВ	Столпа мембранных структур
44	Тилакоиды	гГ	Внутреннее студенистое содержимое хлоропласта

Вопросы для подготовки по теме
«Пластиды – органоиды растительной клетки»

1. Ультраструктура хлоропласта.
2. Схематическое описание фотосинтеза.
3. Разнообразие, развитие и превращения пластид.
4. Доказательства эндосимбиотического происхождения митохондрий и пластид.

Аннотация к Теме 4

Пластиды относятся к специфическим органоидам растительной клетки. Это двумембранные органоиды, самореплицирующиеся, выполняющие функции энергообмена. Пластиды имеют собственную ДНК и 70S рибосомы. Пластиды, как и митохондрии, появились в результате эндосимбиоза древних прокариот.

Пластиды очень разнообразны, это связано с их функциональными особенностями. Основные типы пластид: хлоропласты, лейкопласты, хромопласты. Разные типы пластид способны превращаться друг в друга: например, хлоропласты могут превращаться в хромопласты.

Хлоропласты осуществляют фотосинтез в клетке, преобразуют энергию фотонов в энергию химических связей. Фотосинтетические функции хлоропластов связаны с присутствием специфических пигментов – хлорофиллов. Ультраструктура хлоропластов наиболее сложная.

Лейкопласты и хромопласты обладают упрощенной структурой. Лейкопласты бесцветны, они могут накапливать запасные питательные вещества. Хромопласты представляют собой дегенерирующую форму хлоропластов. Они содержат желто-оранжевые пигменты – каротиноиды.

ТЕМА 5. ВКЛЮЧЕНИЯ В ЦИТОПЛАЗМЕ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

По характеру все включения – это продукты клеточного метаболизма. Они накапливаются главным образом в форме гранул, капель и кристаллов. Химический состав включений очень разнообразен. Включения в цитоплазме растительной клетки имеют свою специфику. Это компоненты клетки, представляющие собой отложения веществ, временно выведенных из обмена, или конечные его продукты. Большинство включений можно изучать с помощью светового микроскопа, они располагаются либо в цитоплазме и органоидах, либо в вакуоли. Существуют жидкие и твердые включения. К образованию включений ведет избыточное накопление веществ. Очень часто в виде включений откладываются запасные питательные вещества.

Включения могут быть трофическими – запасами питательных веществ; экскреторными – продуктами обмена веществ, подлежащих выделению; секреторными – веществами, необходимыми организму; специфическими – выполняющими различную роль.

Трофические включения по химической природе делятся на белковые, жировые и углеводные. Белковые включения встречаются реже, чем жировые и углеводные. Белковыми гранулами богата цитоплазма яйцеклеток, где они имеют форму пластинок, шариков, дисков, палочек. Белковые включения встречаются в цитоплазме клеток печени, клеток простейших и многих других животных. В растительных клетках белковые включения можно обнаружить преимущественно в эндосперме или семядолях в виде алейроновых зерен. Если алейроновые зерна не имеют заметной внутренней структуры, их называют простыми. Иногда же в алейроновых зернах среди аморфного белка заметны один или несколько кристаллоподобных структур (кристаллоидов), способных, в отличие от настоящих кристаллов, набухать в воде. Помимо кристаллоидов, в алейроновых зернах встречаются блестящие бесцветные тельца округлой формы – глобоиды. Алейроновые зерна, содержащие кристаллоиды и глобоиды, называют сложными. У каждого вида растений они, подобно зернам крахмала, имеют определенную структуру.

Жировые включения находятся во всех клетках в виде капель разной величины. Это запасной энергетический материал. Большое количество жировых капель встречается в цитоплазме ряда простейших, например, инфузорий. У млекопитающих жировые капли находятся в специализированных жировых клетках, в соединительной ткани. Часто значительное количество жировых включений откладывается в результате патологических процессов, например, при жировом перерождении печени. Капли жира встречаются в клетках прак-

тически всех растительных тканей, очень много жира содержится в семенах некоторых растений.

Углеводные включения имеют чаще всего формулу гранул разнообразных размеров. У многоклеточных животных и простейших в цитоплазме клеток встречаются отложения гликогена. Гранулы гликогена хорошо видны в световом микроскопе. Особенно велики скопления гликогена в цитоплазме поперечнополосатых мышечных волокон и в клетках печени, в нейронах. В клетках растений из полисахаридов наиболее часто откладывается крахмал. Первичный ассимиляционный крахмал образуется только в хлоропластах. Ночью, когда фотосинтез прекращается, ассимиляционный крахмал ферментативно гидролизуется до сахаров и транспортируется в другие части растения.

В особом типе лейкопластов – амилопластах – часть сахаров откладывается в виде зерен вторичного крахмала. Рост крахмальных зерен происходит путем наложения новых слоев крахмала на старые, поэтому они имеют слоистую структуру. Если имеется один центр, вокруг которого откладываются слои крахмала, то возникает простое зерно; если два и более, то образуется сложное зерно, состоящее как бы из нескольких простых. Полусложное зерно формируется в тех случаях, когда крахмал сначала откладывается вокруг нескольких точек, а затем после соприкосновения простых зерен вокруг них возникают общие слои. Расположение слоев может быть концентрическим или эксцентрическим, что также определяет особенности строения крахмальных зерен. Форма крахмальных гранул специфична для каждого вида растений и для определенных тканей. Отложениями крахмала богата цитоплазма клубней картофеля, зерен злаков.

Секреторные вещества – продукты жизнедеятельности клеток железистого эпителия. По химическому составу выделяют секреты белковой природы – ферменты, гормоны; жировой – жировые капли в клетках сальных и молочных желез; углеводной – слизи, хитин, клейкие вещества; неорганические вещества – соляная кислота обкладочных клеток эпителия желудка.

К специфическим включениям относятся пигменты – окрашенные вещества, обуславливающие цвет клетки. Большое значение для животной клетки имеет пигмент меланин (коричневый или черный пигмент). Он служит светофильтром от повышенных доз инсоляции. Кроме меланина в животных клетках распространены и другие пигменты, например, желтый и коричневый пигмент липофусцин, круглые гранулы которого накапливаются в процессе жизнедеятельности клеток, особенно по мере их старения. Пигменты желтого и красного цвета – липохромы, которые накапливаются в виде мелких капель в клетках коркового вещества надпочечников и в некоторых клетках яичников. Пигмент ретинин входит в состав зрительного пурпура сетчатки глаза. Присутствие не-

которых пигментов связано с выполнением этими клетками особых функций. Например, красный дыхательный пигмент гемоглобин в эритроцитах крови.

В растительных клетках содержатся пигменты разнообразной окраски – хлорофилл (зеленый), каротин или ксантофилл (желтый, оранжевый), антоциан (красный или синий).

Растения нередко накапливают конечные продукты жизнедеятельности клетки в виде солей оксалата или карбоната кальция. В процессе жизнедеятельности растительных клеток образуются органические кислоты. Наиболее распространена щавелевая кислота. В больших концентрациях она ядовита для клетки. Нейтрализация ее осуществляется взаимодействием с ионами кальция. Образуется нерастворимый в воде оксалат кальция. Его кристаллы откладываются исключительно в вакуолях. Наиболее типичны кристаллы в виде призм, пирамидок (одиночные удлиненные кристаллы называются стилоиды), иногда образуются сростки кристаллов – друзы, могут быть игольчатые кристаллы, собранных пачками – рафиды. Скопления множества мелких кристаллов образуют кристаллический песок. Форма кристаллов нередко специфична для определенных таксонов и иногда используется для их микродиагностики.

К кристаллическим включениям близки цистолиты. Они чаще всего состоят из карбоната кальция или кремнезема и представляют собой гроздевидные образования, возникающие на выступах клеточной оболочки, вдающейся внутрь клетки. Цистолиты характерны для растений семейств крапивных, тутовых и др.

ЗАДАНИЯ ДЛЯ ЛАБОРАТОРНОЙ РАБОТЫ

Познакомиться со строением включений в растительных клетках на временных препаратах, зарисовать клетки с разными типами включений и обозначить их структурные части на рисунках.

Препарат 1. Крахмальные зерна в клетках клубня картофеля клубненосного (временный препарат)

Клетки мякоти клубня картофеля пяти-шестиугольные с толстыми оболочками. В них встречаются простые, сложные и полусложные крахмальные зерна. Большинство зерен округлые, овальные или угловатые. Чаще можно видеть простые зерна с одним центром образования и концентрической слоистостью. Центры образования крахмальных зерен имеют вид сильно преломляющих свет блестящих точек. Иногда на препарате видны зерна с двумя и большим числом центров образования – это сложные зерна. Полусложные зерна имеют кроме нескольких центров образования также общие слои, окружающие эти зерна (рис. 24).

Задание: сделать соскоб мякоти клубня картофеля, положить в каплю воды на предметное стекло, накрыть покровным стеклом. Зарисовать при увеличении микроскопа 15х40 три типа крахмальных зерен – простые, сложные и полусложные.

Отметить: центры образования крахмального зерна (1), общую слоистость (2).

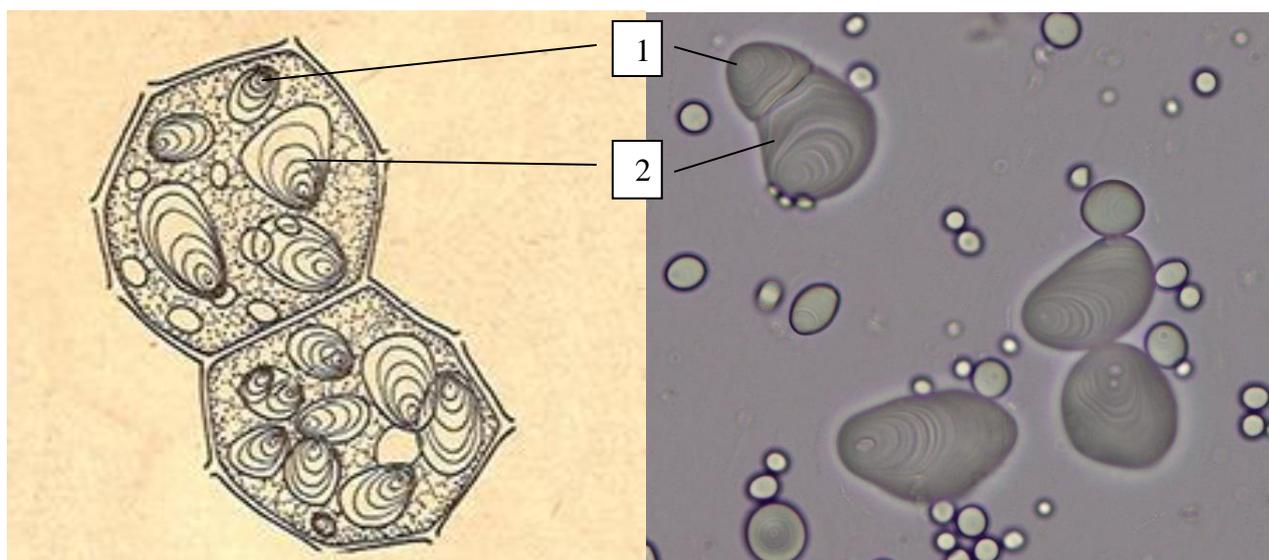


Рис. 24. Крахмальные зерна в клетках клубня картофеля клубненосного

Знаете ли вы, что крахмальные зерна клубней картофеля имеют четко выраженную слоистость, которая объясняется чередованием слоев крахмала, более или менее богатых водой. Первые образуются ночью, вторые – днем.

Препарат 2. Сложные крахмальные зерна в клетках эндосперма овса посевного (временный препарат)

В клетках эндосперма зерновки овса внутри пластид возникают многочисленные центры образования, вокруг которых откладывается крахмал. Слои крахмала в зернах обычно не видны. Сложные крахмальные зерна овса округло-овальные, состоят из мелких многоугольных простых зерен, на которые они легко распадаются (рис. 25).

Задание: каплю взвеси крахмальных зерен из размоченных в воде зерновок овса перенести пипеткой на предметное стекло, накрыть покровным стеклом. Зарисовать сложное крахмальное зерно.

Отметить: границы между простыми зёрнами.



Рис. 25. Сложные крахмальные зерна в клетках эндосперма овса посевного

Знаете ли вы, что по происхождению крахмал различают трех видов – ассимиляционный, транзиторный и запасной. Ассимиляционный (первичный) крахмал образуется в хлоропластах в процессе фотосинтеза. Транзиторный крахмал образуется временно на пути передвижения сахаров и существует недолго. С помощью превращения «сахар – крахмал» поддерживается необходимая разность концентраций по пути тока сахаров. Запасной крахмал (вторичный) накапливается в больших количествах в специальных запасующих тканях и органах: в эндосперме и семядолях семян, в коре и сердцевине стебля многолетних растений, в клубнях, луковицах, корневищах.

Препарат 3. Алейроновые зерна в клетках семядолей гороха посевного (временный препарат)

Семядоли гороха состоят из крупных округлых клеток, между которыми видны межклетники. В клетках при проведении йодной реакции хорошо видны сине-фиолетовые округлые крахмальные зерна и золотисто-бурые угловатые зерна запасного белка (алеяроны) (рис. 26).

Задание: сняв семенную кожуру с размоченных семян гороха, сделать тонкий срез, положить в раствор сахарозы на предметное стекло, капнуть одну-две капли раствора йода в растворе йодида калия. Накрыть покровным стеклом. Зарисовать клетки семядолей гороха при увеличении 15x40.

Отметить: оболочку клетки (1), крахмальные (2) и алейроновые (3) зерна.

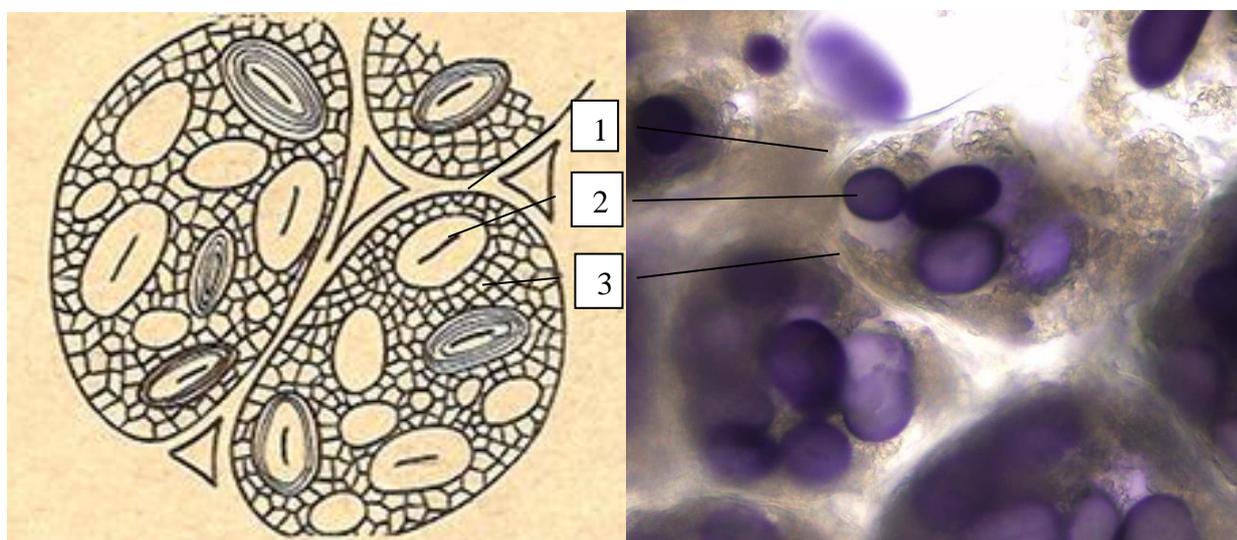


Рис. 26. Алейроновые зерна в клетках семядолей гороха посевного

Знаете ли вы, что при созревании семян, сопровождающимся обезвоживанием, вакуоли высыхают и часть белка выкристаллизовывается, превращаясь в кристаллоид алейронового зерна. В процессе обезвоживания калиево-кальциево-магниевая соль инозитгексафосфорной кислоты выделяется на алейроновом зерне в виде шарика. Этот шарик называется глободом. Зерна с глобоидами характерны для семян бобовых и злаковых, зерна с глобоидами и кристаллоидами встречаются в семенах льна и клецвины, зерна с кристаллами оксалата кальция – в семенах зонтичных и винограда.

Препарат 4. Кристаллы оксалата кальция в клетках наружных чешуй лука репчатого (временный препарат)

Большое количество кристаллов оксалата кальция находится в клетках сухих пленчатых чешуй, окружающих снаружи луковицу. Чешуя состоит из нескольких слоев клеток, которые могут иметь разную форму. Клетки, содержащие кристаллы, нередко удлинены, кристаллы в них призматические, одиночные, иногда сросшиеся по два или три (двойниковые или тройниковые кристаллы) (рис. 27).

Задание: кусочек чешуи лука, предварительно несколько дней выдержанный в глицерине, накрыть покровным стеклом. Зарисовать при увеличении микроскопа 15х40 две-три клетки с кристаллами оксалата кальция.

Отметить: оболочку (1), цитоплазму (2), вакуоль (3), одиночный (4) и двойниковый кристаллы оксалата кальция.

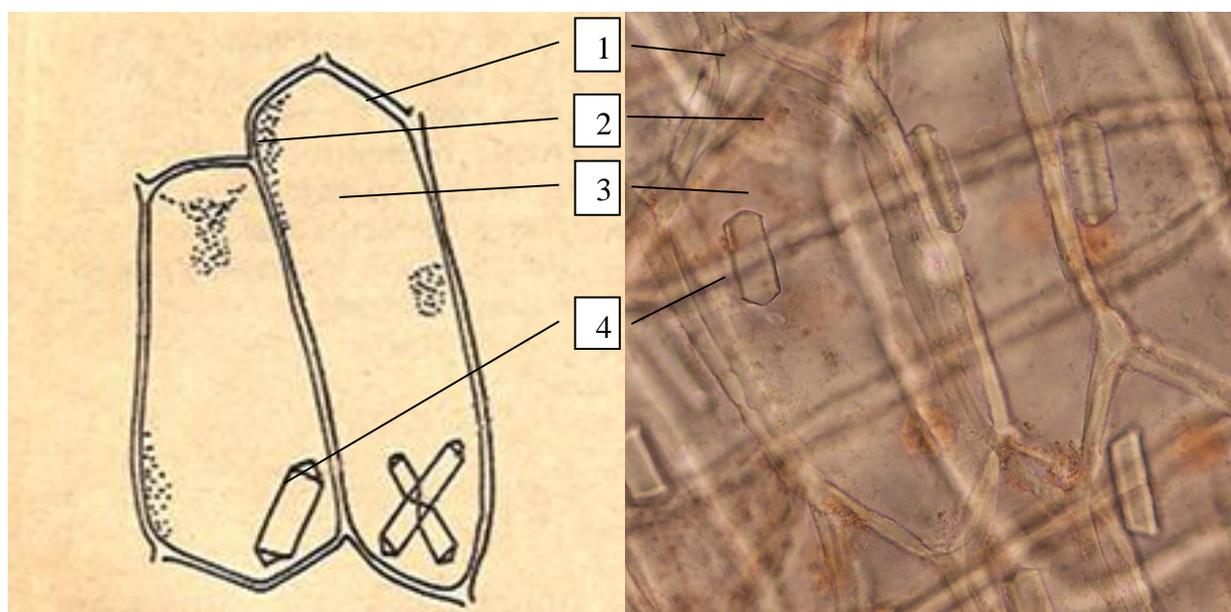


Рис. 27. Кристаллы оксалата кальция в клетках наружных чешуй лука репчатого

Знаете ли вы, что кристаллы встречаются как в обычных паренхимных клетках, так и в специальных кристаллоносных клетках (идиобластах), отличающихся по форме (большой частью округлой) или по расположению (например, кристаллоносные обкладки из паренхимных клеток вокруг проводящих пучков у некоторых растений).

Препарат 5. Друзы оксалата кальция в клетках черешка листа бегонии (временный препарат)

Кристаллоносные клетки черешка бегонии обычно округлые или округло-многоугольные, тонкостенные, с постенным слоем цитоплазмы, содержат немногочисленные хлоропласты. В вакуолях клеток можно встретить разные стадии формирования друз: от одиночных кубических до крупных сростков многочисленных кристаллов звездчатой формы (рис. 28).

Задание: со свежего черешка листа любого вида бегонии сделать тонкий поперечный срез, поместить его в каплю воды. Рассмотреть и зарисовать при увеличении микроскопа 15х40 клетки с кристаллами.

Отметить: оболочку (1), цитоплазму (2), друзу оксалата кальция (3).

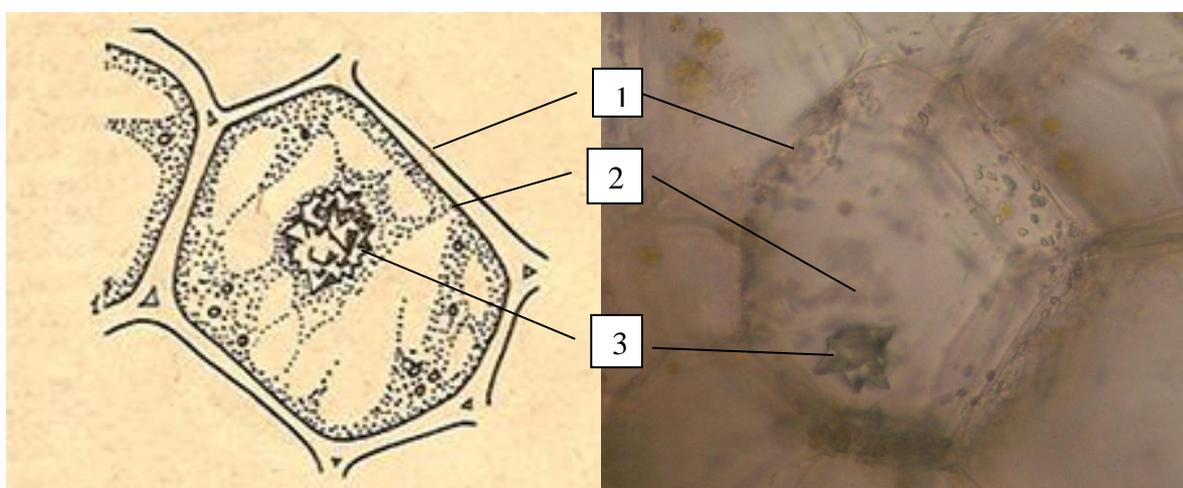


Рис. 28. Друзы оксалата кальция в клетках черешка листа бегонии

Знаете ли вы, что значение оксалата кальция в растении разнообразно. Он может быть отбросом клетки и не принимает участие в обмене веществ, как, например, в стареющих листьях перед их опадением. В других случаях кристаллы оксалата кальция играют активную роль в общем обмене веществ, накапливаясь и растворяясь в клетках. Возможно экспериментальное воздействие на процесс образования оксалата кальция, например под действием ультрафиолетовых лучей в клетках некоторых растений происходит его активное образование.

Препарат 6. Рафиды в клетках листа алоэ древовидного (временный препарат)

Клетки мякоти листа округлые, крупные, бесцветные. Оболочка клеток тонкая, легко сминается при приготовлении среза, поэтому часто клетки имеют неправильную форму, разорваны. Игольчатые кристаллы оксалата кальция (рафиды) располагаются по одному или несколько кристаллов вместе (рис. 29).

Задание: сделать тонкий поперечный срез листа алоэ, поместить его в каплю воды на предметное стекло. Накрыть покровным стеклом. Зарисовать при увеличении микроскопа 15х40 клетки с рафидами.

Отметить: кристаллы оксалата кальция игольчатой формы (1), оболочку (2).

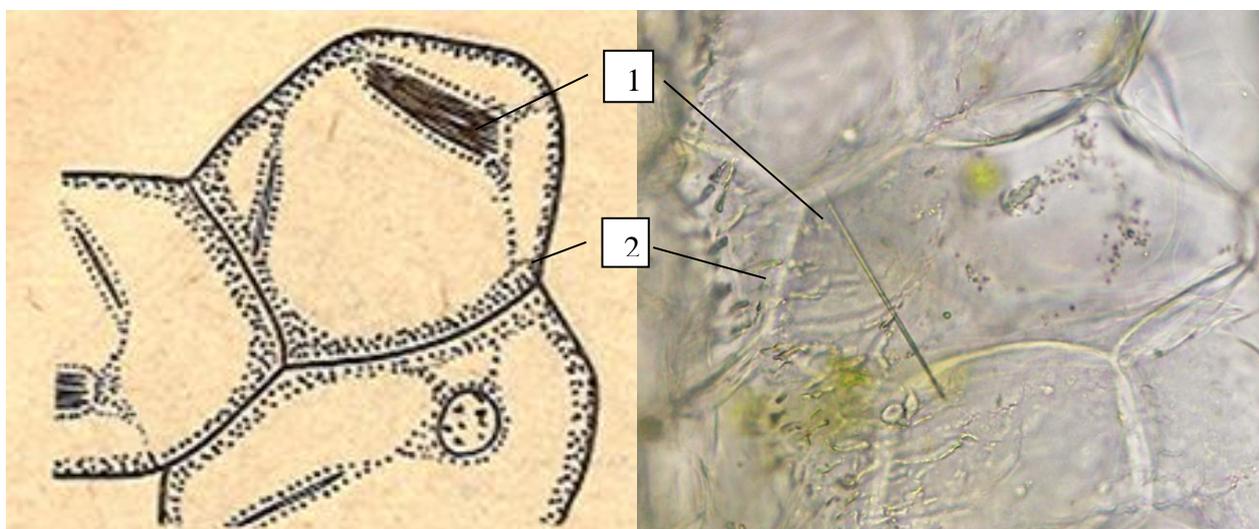


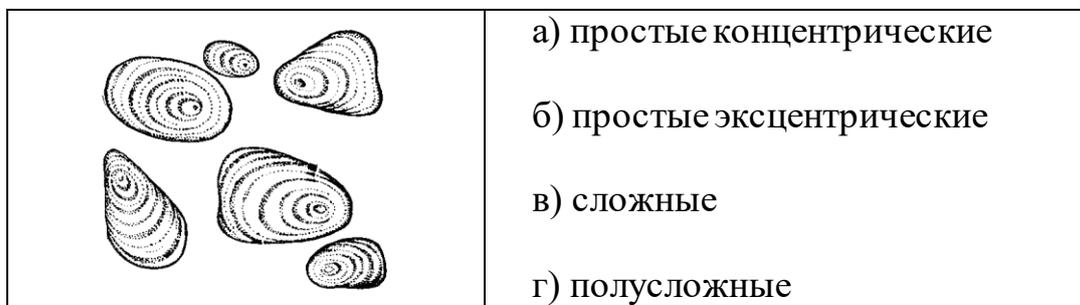
Рис. 29. Рафиды в клетках листа алоэ древовидного

Знаете ли вы, что в растительных клетках кроме оксалата кальция редко может встречаться карбонат кальция, преимущественно не в виде кристаллов, а прорастывая своеобразные целлюлозные выросты клеточной оболочки, называемые цистолитами; они встречаются у некоторых растений в особых крупных клетках основной паренхимы и эпидермы.

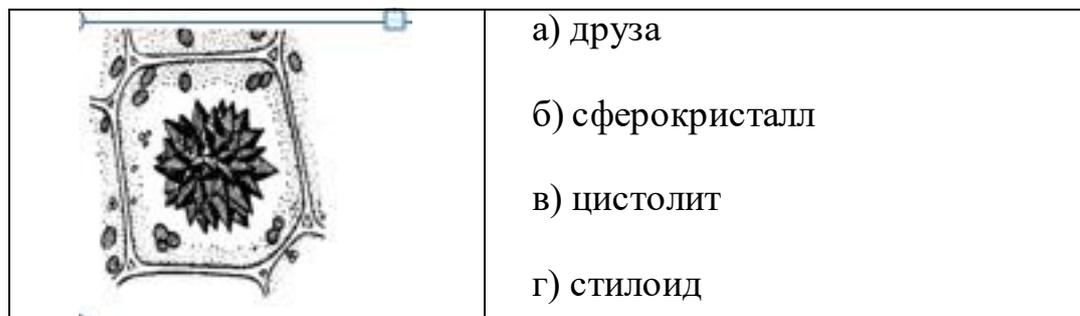
ЗАДАНИЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ

Примеры тестовых заданий для подготовки по теме «Включения в цитоплазме растительной клетки»

1. На рисунке крахмальные зерна:



2. На рисунке кристаллическое включение растительной клетки:



3. Игольчатые кристаллы оксалата кальция, расположенные параллельно друг другу в виде пучка, называются:

- а) рафиды
- б) друзы
- в) палочковидные кристаллы
- г) цистолиты

4. Основным запасным углеводом животных является:

- а) сахароза
- б) крахмал
- в) гликоген
- г) глюкоза

5. Включения растительной клетки, образованные запасными веществами:

- а) друзы
- б) алейроновые зерна
- в) рафиды
- г) цистолиты

6. В растительной клетке алейроновые зерна образуются:

- а) в вакуолях
- б) в пластидах
- в) в цитоплазме
- г) в ядре

7. Установите соответствие между клеточными включениями и их функциями:

8.

Клеточные включения		Функция	
1	Трофические	А	Вещества яркого цвета, содержатся только в некоторых клетках организма
2	Пигментные	Б	Вещества, выполняющие вспомогательную роль, являющиеся балластными продуктами метаболизма клетки
3	Секреторные	В	Вещества, которые клетка может использовать в экстренных случаях, содержатся во многих клетках организма
4	Экскреторные	Г	Они построены из ферментов, присутствуют только в специализированных клетках

8. Вторичный крахмал в растительных клетках откладывается:

- а) лейкопластах
- б) хлоропластах
- в) хромопластах
- г) оболочке

9. Непостоянные образования, то возникающие, то исчезающие в процессе жизнедеятельности клетки:

- а) митохондрии
- б) микротрубочки
- в) включения
- г) пластиды

10. Отложениями крахмала богата цитоплазма клеток:

- а) клубней картофеля
- б) зерновки пшеницы
- в) семянки подсолнечника
- г) чешуи лука

Вопросы для подготовки по теме
«Включения в цитоплазме растительной клетки»

1. Общая классификация включений в животной клетке.
2. Общая классификация включений в растительной клетке.
3. Запасные питательные вещества, их химическая природа и локализация в клетках растений.
4. Форма отложения запасного крахмала, строение крахмальных зерен.
5. Алейрон, его химическая природа, форма отложений и локализация в клетке.
6. Форма и место отложений минеральных соединений в растительной клетке.

Аннотация к Теме 5

Все включения – это продукты клеточного метаболизма. Они накапливаются в форме гранул, капель и кристаллов. Химический состав включений очень разнообразен. Очень часто в виде включений откладываются запасные питательные вещества. Включения могут быть трофическими – запасами питательных веществ; экскреторными – продуктами обмена веществ, подлежащих выделению; секреторными – веществами, необходимыми организму; специфическими – выполняющими различную роль. Трофические включения по химической природе делятся на белковые, жировые и углеводные. К специфическим включениям относятся пигменты, а для растений характерны соли оксалата (кристаллы) или карбоната (цистолиты) кальция.

ТЕМА 6. ЯДЕРНЫЙ АППАРАТ КЛЕТКИ. СТРОЕНИЕ ХРОМОСОМЫ. ТИПЫ ХРОМОСОМ. ДЕЛЕНИЕ КЛЕТОК: МИТОЗ И АМИТОЗ

Ядро является центром, управляющим жизнедеятельностью клетки и координирующим ее. Оно несет генетическую наследственную информацию, заключенную в ДНК. В неделящейся клетке (интерфазе) ядро занимает приблизительно 10–20% ее объема.

Ядро окружено ядерной оболочкой, пронизанной порами, через которые осуществляется обмен веществ между ядром и цитоплазмой клетки. Ядерная оболочка состоит из двух мембран – наружной и внутренней. Они разделены между собой перинуклеарным пространством (20 нм).

Ядро заполнено ядерным соком (кариоплазма, нуклеоплазма), который содержит хроматин – деспирализованные (развернутая спираль) хромосомы. Хромосома (спирализованная нить хроматина) – ДНП (дезоксинуклеопротеид), который представляет собой комплекс ДНК с белками – гистонами (щелочные белки). Хромосомы видны только во время деления клетки.

Ядрышки – тельца, связанные с рибосомами, содержат большое количество рибонуклеиновой кислоты (РНК). В них происходит синтез одной из РНК клетки, а именно рибосомной, образование рибосом, а также они участвуют в начальном этапе сборки рибосом. Количество ядрышек колеблется от 1 до 10 в зависимости от периода жизни клетки. В образовании ядрышек принимает участие ядрышковый организатор – вторичная перетяжка хромосом.

Хромосома – постоянный компонент ядра, отличающийся особой структурой, индивидуальностью, функцией и способностью к самовоспроизведению, что обеспечивает их преемственность, а тем самым и передачу наследственной информации от одного поколения растительных и животных организмов к другому.

Хромосома состоит из двух сестринских хроматид, объединенных первичной перетяжкой (центромерой). Концевые участки хромосомы называют теломерами. Некоторые хромосомы имеют вторичную перетяжку (ядрышковый организатор). Спутник – это хромосомный сегмент, чаще всего гетерохроматический, расположенный дистально от вторичной перетяжки.

В соответствии с местом расположения центромеры выделяют основные формы хромосом: метацентрические хромосомы отличаются тем, что плечи у них одинаковой или почти одинаковой длины; субметацентрические хромосомы имеют плечи разной длины; у акроцентрических хромосом центромера расположена близко к одной из теломер.

Хроматин – основной компонент клеточного ядра. В среднем в хроматине 40% приходится на ДНК и около 60% – на белки. Способность к дифференци-

альному окрашиванию легла в основу выявления двух фракций хроматина – гетеро- и эухроматина. Эухроматин более активен, в нем есть гены, отвечающие за жизненно важные функции организма.

В интерфазном ядре каждая хромосома занимает определенный постоянный участок, который называется хромосомной территорией. Это явление было описано еще в начале XX века Теодором Бовери. Как правило, гомологичные хромосомы локализованы далеко друг от друга. Стабильность хромосомных территорий обеспечивается белками ядерной ламины. Ядерная ламина представляет собой слой особенных белков между внутренней ядерной мембраной и нуклеоплазмой. Белки ламины образуют связи с хроматином, участвуя в репликации ДНК и расположении интерфазных хромосом в определенной локации ядра – хромосомной территории. У некоторых живых организмов, например, дрожжей, ламина отсутствует, и организация хроматина в ядре обеспечивается другими механизмами.

При анализе морфологии хромосом принимают во внимание следующие признаки: длину плеч, положение центромеры, наличие вторичной перетяжки или спутника.

Длинные хромосомы обозначаются буквой L (от английского слова long), средние – M, короткие – S. При срединном положении центромеры у метацентрических хромосом говорят о медианной центромере (m); у субметацентрических хромосом центромера субмедианная (s); положение центромеры у акроцентрических хромосом сдвинуто к одному из коротких плеч и обозначается буквой a.

Характеристика хромосомы записывается в виде заглавной буквы, обозначающей ее размер, и малой буквы в виде нижнего индекса, отмечающей положение центромеры. Наличие вторичной перетяжки (c) указывается в виде верхнего индекса заглавной буквы. Цифры перед заглавной буквой указывают на число пар сходных хромосом в гаплоидном наборе хромосом.

Например, формула кариотипа *Polygonatum humile* (Купена приземистая) $2n=20$ следующая:

$$1L_m + 1M_m^c + 3M_s + 1M_a^c + 1S_m + 2S_s + 1S_a.$$

Период времени от образования клетки до конца ее деления называется клеточным циклом (или жизненным циклом клетки). Весь клеточный цикл состоит из четырех временных отрезков:

- | | | |
|----------------------------------|---|------------------------------------|
| 1. Пресинтетический период (G1) | } | Период покоя клетки
(интерфаза) |
| 2. Синтетический период (S) | | |
| 3. Постсинтетический период (G2) | | |
| 4. Деление (митоз или мейоз) | | |

Клетки могут выходить из цикла, переходить в стадию покоя, или в G₀-стадию. В таких клетках не происходит репликация ДНК и клеточное деление не наступает. В многоклеточных организмах многие клетки теряют способность к размножению. К таким клеткам относятся нейроны, кардиомиоциты, клетки хрусталика и др. Существуют также органы с редко делящимися клетками. Например, клетки печени могут входить в клеточный цикл через несколько месяцев покоя. Быстро размножающиеся клетки взрослых организмов, такие как кроветворные, или базальные клетки эпидермиса и тонкой кишки, могут входить в клеточный цикл каждые 12–36 ч. Самые короткие клеточные циклы, около 30 мин., наблюдаются при быстром дроблении яиц низших организмов (иглокожие, земноводные). В экспериментальных условиях короткий (20 ч) клеточный цикл имеют многие линии клеточных культур.

Регуляция клеточного цикла – сложный процесс, в основе которого лежат три контрольные точки или чекпойнта. Успешный переход из одного периода в другой возможен только при прохождении чекпойнта. Если на этих стадиях выявляются проблемы, то они могут быть исправлены, иначе запустятся механизмы клеточной гибели. Первая контрольная точка должна быть пройдена перед началом синтетического периода, проверяется готовность клетки к репликации ДНК. Вторую контрольную точку клетка проходит в постсинтетическом периоде, здесь проверяются готовность к делению и правильность репликации. Третья контрольная точка относится к периоду деления, перед вступлением клетки в анафазу.

В регуляции клеточного цикла ключевую роль играют комплексы циклинов и циклинзависимых киназ. Их открыли Тимоти Хант, Лиланд Хартуэлл и Пол Нерс, за что были удостоены Нобелевской премии в 2001 году. Циклинзависимые киназы существуют в клетке постоянно, а специфические циклины синтезируются в определенные периоды клеточного цикла. Циклины не обладают собственной каталитической активностью, они только регулируют активность циклинзависимых киназ, формируя с ними комплексы. Таким образом, в определенные моменты времени в клетке появляются фосфорилирующие комплексы, избирательно действующие только на определенные субстраты.

Митоз

Основой бесполого размножения является митоз. Митоз – это деление клетки, при котором образуются две дочерние клетки с хромосомным набором, идентичным материнскому.

Биологическое значение митоза:

1. Митотическое деление клеток приводит к увеличению их числа, обеспечивая процессы роста функционирующего многоклеточного организма.

2. Митоз обеспечивает замещение клеток истощенных или поврежденных тканей.

3. При этом процессе в ряду поколений сохраняется постоянный набор хромосом. Дочерние клетки имеют идентичные наборы хромосом (т.е. обладают равноценной наследственной информацией) и функционируют как гармоничная часть ткани, органа, организма.

4. Служит механизмом бесполого размножения, при котором создается потомство, генетически идентичное родителям.

Патология митоза может носить функциональный и органический характер. Функциональные нарушения – гиперактивность вступающих в митоз клеток (обнаружено в опухолях) заключается в снижении реакции клеток на влияние физиологических регуляторов. Органические нарушения возникают при повреждении структур (хромосом, митотического аппарата, клеточной поверхности), участвующих в делении и связанных с этими структурами процессов (репликация ДНК, поляризация делящейся клетки, движение хромосом, цитокинез).

В нормальных тканях организма и в культуре ткани *in vitro* патологические митозы встречаются редко (в эпителии гортани человека – 2%). Увеличению патологических митозов предшествует стимуляция митотической активности. Патология митоза может быть связана с повреждением хромосом. Фрагментация хромосом с образованием единичных, парных или множественных фрагментов часто наблюдается в клетках опухолей, при воздействии на клетки вирусов, ионизирующего излучения и других мутагенов. Большинство образовавшихся фрагментов лишены центромеры (ацентрические фрагменты). Поэтому они инертны и не участвуют в движении хромосом в метафазе и при расхождении к полюсам в анафазе.

Пульверизация хромосом – массовая фрагментация хромосом с образованием чрезвычайно мелких частиц, которые беспорядочно рассеяны по всей цитоплазме или сосредоточены в области веретена. При завершении митоза ацентрические фрагменты могут попасть в одно из дочерних ядер, резорбироваться или образовать микроядра.

Следствием фрагментации хромосом являются хромосомные и хроматидные мосты, которые образуются при воссоединении фрагментов, содержащих центромеры. В результате образуется дицентрическая хромосома, которая, растягиваясь между группами анафазных и телофазных хромосом, образует мост, нередко задерживая наступление цитокинеза. Эта форма патологии митоза устойчива и мосты могут сохраняться в ряду клеточных поколений (12–15 митотических циклов).

Отставание хромосом в метафазе и при расхождении к полюсам возникает при повреждении хромосом в области кинетохора и часто встречается

в клетках культуры ткани и в опухолевых клетках. На стадии телофазы хромосомы с поврежденным кинетохором оттесняются цитоплазматической перетяжкой в одно из дочерних ядер или образуют добавочное микроядро. В дальнейшем микроядра подвергаются пикнозу, разрушаются и выводятся из клетки или, как и вся клетка, проходят полный клеточный цикл и, следовательно, в клетке сохраняется материал поврежденной хромосомы.

Другая группа патологий митоза связана с повреждением митотического аппарата. Задержка митоза на стадии метафазы обусловлена нарушением в структуре митотического аппарата: отсутствие в части метафаз астральных и межполюсных микротрубочек; неактивность отдельных centrosом (часть центриолей, окруженных гало, не участвуют в организации микротрубочек); присутствие в клетке нечетного числа центриолей; значительная вариабельность размеров центриолей.

К-митозом (колхициновым митозом) называют митотические клетки, в которых конденсированные хромосомы не образуют метафазной пластинки, они беспорядочно располагаются в цитоплазме, собраны в клубок или образуют полюю сферу. Многополюсными митозами называют такие, митотический аппарат которых имеет более двух полюсов, хромосомы организованы в несколько метафазных пластинок, имеющих общую форму за счет объединения пластинок или отдельных полюсов. В анафазе хромосомы расходятся к полюсам и могут образовывать несколько дочерних ядер. Число дочерних клеток не зависит от числа полюсов, а определяется характером цитокинеза. Чаще образуется несколько одноядерных клеток, редко – одна многоядерная клетка, если нарушен цитокинез.

ЗАДАНИЯ ДЛЯ ЛАБОРАТОРНОЙ РАБОТЫ

Познакомиться со строением ядра клетки и хромосом, обозначить их структурные части на рисунках. Рассмотреть фазы митоза.

Препарат 1. Политенные хромосомы личинки хирономуса (постоянный препарат)

Политенные хромосомы способны к синтетической деятельности. Они приобрели гигантские размеры и стали видны в световом микроскопе благодаря серии многократных редупликаций (рис. 30). У хирономуса хромосом всего 4, что соответствует гаплоидному набору, т.к. помимо политенизации происходит соматическая конъюгация, гомологичные хромосомы объединяются попарно.

Задание: рассмотреть и зарисовать при большом увеличении микроскопа политенные хромосомы хирономуса.

Отметить: диски (1), междисковые пространства (2).

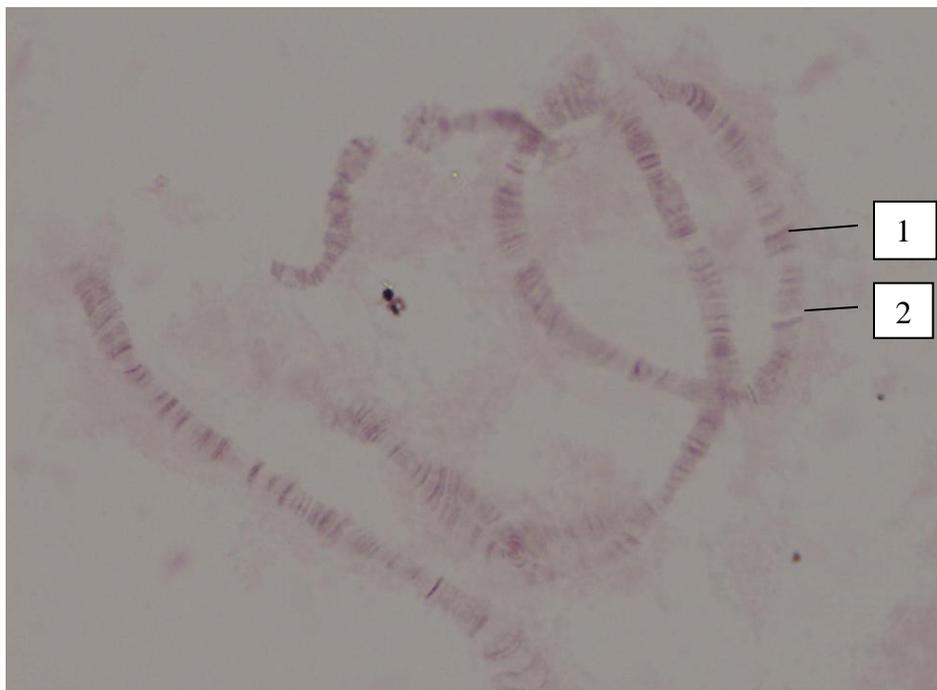


Рис. 30. Политенные хромосомы личинки хирономуса

Знаете ли вы, что некоторые пуфы (самые крупные) имеют особое название – кольца Бальбиани. С них синтезируется РНК белков слюнного секрета. Своеобразие колец Бальбиани заключается в том, что хроматиновые нити, деспирализуясь, образуют крупные петли типа ламповых щеток. При этом область кольца Бальбиани четко ограничена с обеих сторон соседними дисками, структура которых неизменна.

Препарат 2. Политенные хромосомы дрозофилы (электронная микрофотография)

На препарате видны клубочки, состоящие из 4 хромосом, или разбросанные и расправленные отдельные хромосомы. Хромосомы отличаются большой степенью политении (толщины). Они имеют вид лент со вздутиями и поперечной исчерченностью. Темные полосы – это диски, светлые – междисковые пространства. Вздутия называются пуфами (рис. 31). В каждой хромосоме число и ширина дисков и междисков, а также число, положение и величина пуфов строго специфичны для данной стадии развития личинки.

Задание: рассмотреть и зарисовать электронную микрофотографию.

Отметить: диски (1), междисковые пространства (2), хромоцентр (3), пуф (4).

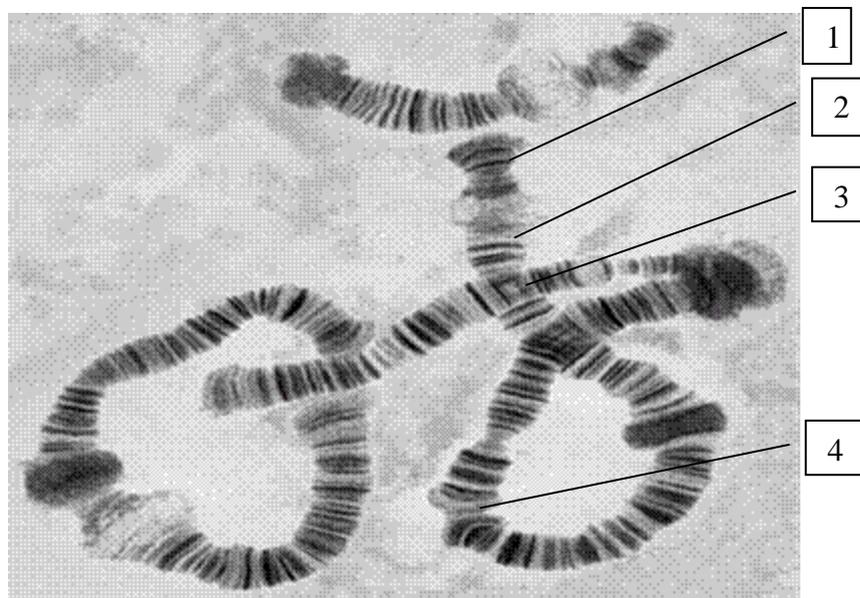


Рис. 31. Политенные хромосомы дрозофилы

Знаете ли вы, что фиксированное положение дисков и междисковых участков в политенных хромосомах дрозофилы позволило высказать предположение о том, что каждый диск соответствует определенному гену. Генетический анализ показал, что число жизненно важных генов у дрозофилы составляет примерно 5000, т.е. столько же, сколько дисков в хромосомах. Однако последующими исследованиями выявлено, что в междисковых участках, вероятно, тоже располагаются отдельные гены.

Препарат 3. Колхициновый митоз в клетках хомячка (постоянный препарат)

Колхицин – препарат, повреждающий нити веретена деления, при этом деление клетки останавливается в метафазе. Хромосомы под действием колхицина спирализуются сильнее, выявляются перетяжки хромосом (первичные и вторичные), хорошо видно хроматидное строение (рис. 32).

Задание: рассмотреть и зарисовать при большом увеличении микроскопа часть набора хромосом хомячка. Определить число хромосом. Нарисовать строение метацентрической хромосомы (рис. 33).

Отметить: метацентрические, субметацентрические, акроцентрические хромосомы. У метацентрической хромосомы обозначить: хроматиды, плечи, центромеру, теломеры.

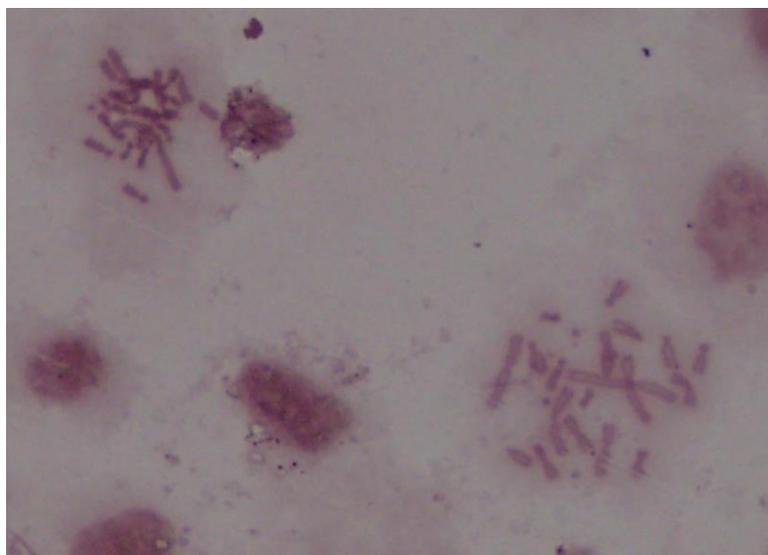


Рис. 32. Колхициновый митоз в клетках хомячка

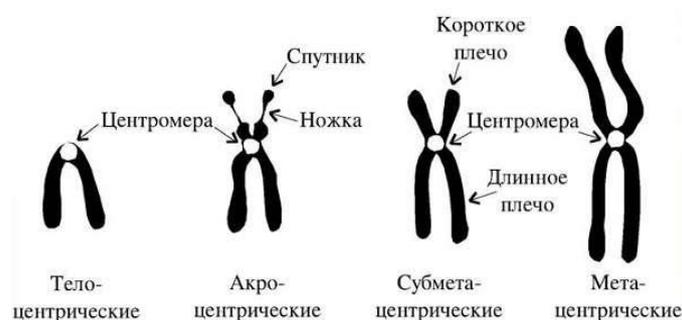


Рис. 33. Типы хромосом

Знаете ли вы, что колхицин подавляет динамическую нестабильность микротрубочек, присоединяясь к молекуле тубулина и «разделяя» димер, в результате димеры не могут формировать микротрубочку. Колхицин крайне токсичен, его летальная доза для человека 1 мг/кг.

Препарат 4. Клеточный центр в дробящихся яйцеклетках лошадиной аскариды (постоянный препарат)

На препарате видны яйцеклетки, находящиеся на разных стадиях дробления. Каждая яйцеклетка окружена толстой гомогенной оболочкой. Митотический аппарат деления четко виден в метафазе, он состоит из веретена и лучистого сияния, которые образованы микротрубочками, отходящими от центриолей (рис. 34). В зависимости от вида аскариды в экваториальной плоскости видны две или четыре хромосомы, имеющие вид изогнутых палочек.

Задание: рассмотреть и зарисовать при большом увеличении микроскопа метафазу в дробящихся яйцеклетках аскариды.

Отметить: хромосомы (1), клеточный центр (центриоли, центросфера, астросфера) (2), веретено деления (3).

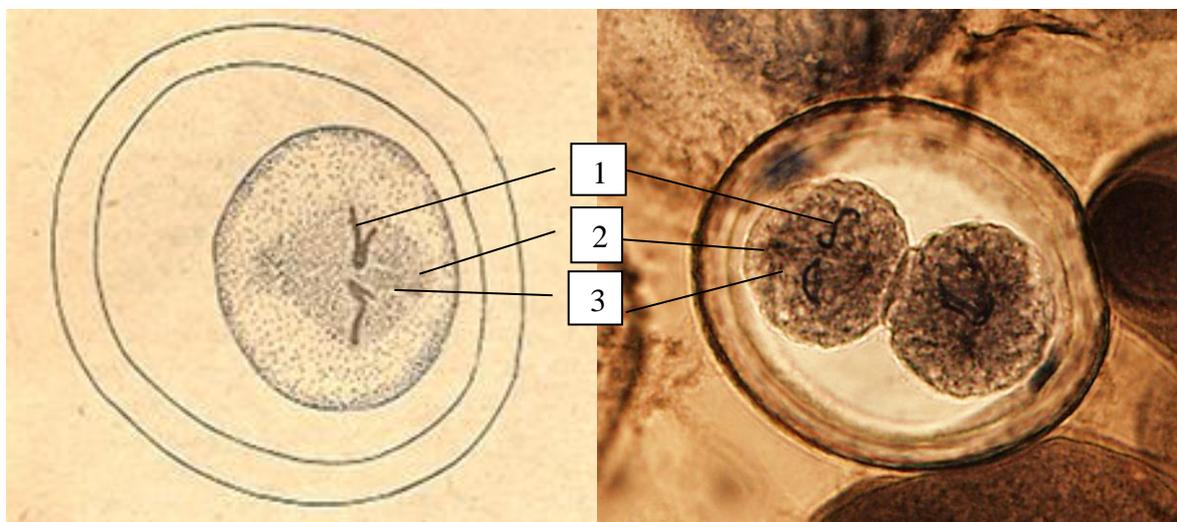


Рис. 34. Клеточный центр в дробящихся яйцеклетках лошадиной аскариды

Знаете ли вы, что нарушения центриолярного цикла могут приводить к появлению многополюсных митозов. Так, при действии β -меркаптоэтанола происходит блокада нормального митоза. При этом диплосомы расходятся на отдельные центриоли. При отмывании от этого вещества клетки снова приступают к делению, но в этом случае каждая центриоль активизируется и образует полюс веретена. Таким образом, возникают трех- или четырехполюсные митозы, обуславливающие неравномерное распределение хромосом между дочерними клетками, что приводит к изменению числа хромосом (анеуплоидия), которое часто вызывает гибель клетки.

Препарат 5. Амитоз в клетках мочевого пузыря мыши (постоянный препарат)

В некоторых клетках мочевого пузыря мыши видны ядра с перетяжкой. Встречаются клетки с двумя ядрами, которые расположены близко друг от друга или уже отошли на некоторое расстояние (рис. 35).

Задание: рассмотреть и зарисовать на большом увеличении микроскопа двуядерные клетки и клетки, у которых ядро с перетяжкой.

Отметить: ядро с перетяжкой (1), двуядерную клетку (2).

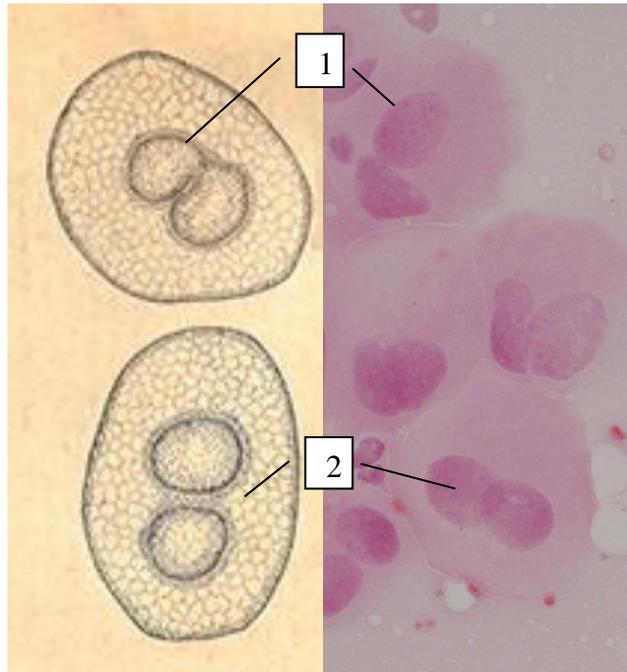


Рис. 35. Амитоз в клетках мочевого пузыря мыши

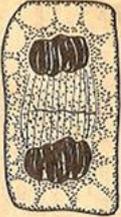
Знаете ли вы, что амитоз – прямое деление клетки, у которой ядро находится в интерфазном состоянии. При этом не происходит конденсации хромосом и образования веретена деления, часто не наблюдается деления цитоплазмы и формируются двух- или многоядерные клетки. В норме амитоз встречается у животных в зародышевых оболочках и фолликулярных клетках яичника, у растений – в клетках стенки завязи, паренхимы клубней, нуцеллусе и эндосперме. Амитоз наблюдается при патологических процессах: воспаление, регенерация, злокачественный рост.

Препарат 6. Митоз в клетках корешка лука репчатого

При малом увеличении микроскопа можно различить в корешке три зоны: корневого чехлика, зону деления и зону роста или растяжения. Деление клеток происходит только во второй зоне. При большом увеличении микроскопа в этом участке корешка можно найти как интерфазные, так и митотически делящиеся клетки (табл. 5, рис. 36).

Таблица 5

Описание фаз митоза

Фаза	Рисунок
<u>Профаза</u> Увеличиваются размеры ядра. Более отчетливо видны укорачивающиеся и уголщающиеся хромосомы. В цитоплазме клетки начинает формироваться веретено деления	
<u>Метафаза</u> Виден митотический аппарат деления, состоящий из тонких нитей, тянущихся от одного полюса к другому. В широкой части веретена деления располагаются хромосомы. Их центромеры ориентированы строго в экваториальной плоскости, плечи хромосом могут быть направлены в разные стороны	
<u>Анафаза</u> Дочерние центромеры делятся, хроматиды отделяются друг от друга. Они движутся к полюсам клетки	
<u>Телофаза</u> Хромосомы разошлись к полюсам, они утратили свое плотное строение. Появляются ядрышки и ядерная оболочка. Новые сформировавшиеся ядра отличаются от исходных ядер меньшими размерами и эллипсоидальной формой	
<u>Цитокинез</u> Происходит деление цитоплазмы клетки, образование перегородки (фрагмопласта), которая растет от центра к периферии	

Задание: при большом увеличении микроскопа найти и зарисовать профазу (1), метафазу (2), анафазу (3), телофазу (4), цитокинез (5).

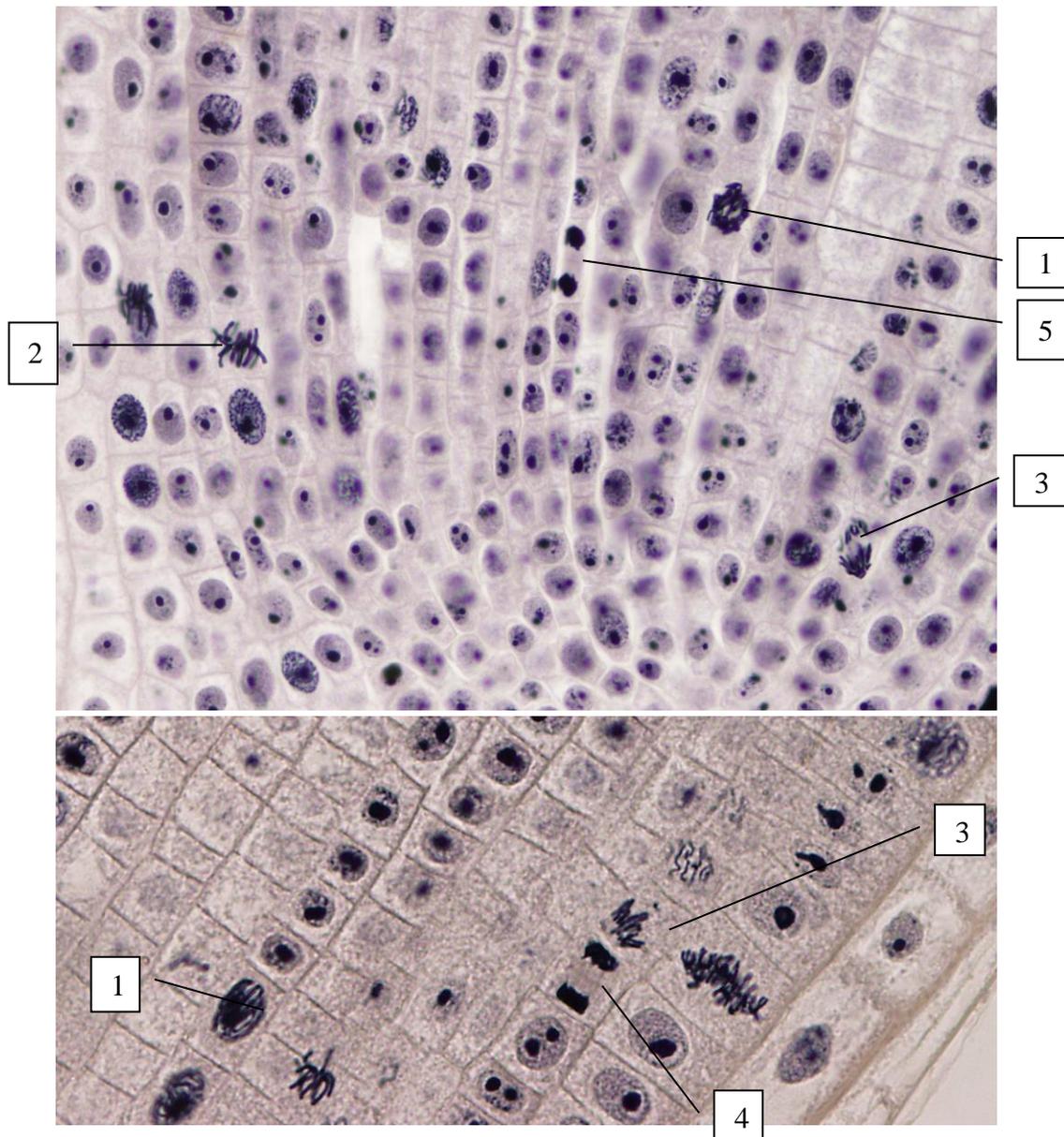


Рис. 36. Митоз в клетках корешка лука репчатого

Знаете ли вы, что митотическое деление клеток высших растений имеет ряд характерных особенностей. В интерфазных клетках меристем микротрубочки располагаются в кортикальном подмембранном слое цитоплазмы, образуя кольцевые пучки микротрубочек. Митотическая перестройка элементов цитоскелета происходит в начале профазы, когда в экваториальной зоне клетки возникает кольцевидный пучок микротрубочек – препрофазное кольцо, в которое входит более 100 микротрубочек. Функцией препрофазного кольца является маркировка плоскости деления, где будет происходить формирование фрагмопласта.

ЗАДАНИЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ

*Примеры тестовых заданий для подготовки по теме
«Ядерный аппарат клетки. Строение хромосомы. Типы хромосом.
Деление клеток: митоз и мейоз»*

1. В профазе митоза не происходит:

- а) растворения ядрышек
- б) формирования веретена деления
- в) удвоение ДНК
- г) конденсации хромосом

2. Образование из одной материнской клетки двух клеток с диплоидным набором хромосом характерно для процесса:

- а) митоза
- б) кроссинговера
- в) созревания яйцеклетки
- г) мейоза

3. Клеточный центр в клетке:

- а) принимает участие в митотическом делении
- б) отвечает за биосинтез белка
- в) является центром матричного синтеза рибосомной РНК
- г) участвует в окислении органических веществ

4. Митоз лежит в основе:

- а) гаметогенеза
- б) роста и развития
- в) обмена веществ
- г) процессов саморегуляции

5. Для телофазы митоза характерны следующие признаки:

- а) деспирализация хромосом
- б) выстраивание хромосом по экватору клетки
- в) расхождение сестринских хроматид к полюсам клетки
- г) восстановление ядерной оболочки
- д) движение хромосом к экватору клетки
- е) разрушение веретена деления

6. Установите последовательность процессов, происходящих в митозе:

- а) деспирализация хромосом
- б) разрушение ядерной оболочки
- в) выстраивание хромосом на экваторе клетки
- г) спирализация хромосом
- д) цитокинез – деление цитоплазмы клетки
- е) расхождение хроматид (сестринских хромосом) к полюсам клетки

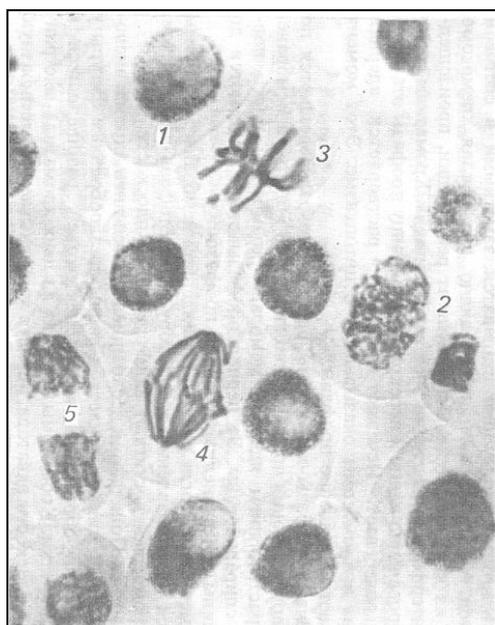
7. Установите соответствие между характеристиками и фазами митоза:

Фазы митоза		Характеристики	
1	Профаза	А	Хромосомы выстраиваются на экваторе клетки
2	Метафаза	Б	Сестринские хромосомы расходятся к полюсам клетки
3	Анафаза	В	Восстанавливаются ядрышко и ядерная оболочка
4	Телофаза	Г	Происходит спирализация хромосом

8. – фаза митоза, которая характеризуется направленным к полюсам клетки движением хромосом, связанным с укорочением микротрубочек веретена деления.

9. – совокупная характеристика хромосом организма, включающая число, размер и морфологию хромосом.

10.



4

Выписать цифровые обозначения:

- А) метафаза
- Б) интерфаза
- В) анафаза
- Г) профаза

**Вопросы для подготовки по теме
«Ядерный аппарат клетки. Строение хромосомы. Типы хромосом.
Деление клеток: митоз и амитоз»**

1. Строение и функции ядра.
2. Хромосомы. Структура, функции.
3. Характеристика клеточного цикла.
4. Интерфаза. Подразделение на периоды, характеристика.
5. Митоз. Определение, стадии, биологическое значение.
6. Амитоз. Его характеристика.

Аннотация к Теме 6

Ядро состоит из ядерной оболочки (кариотека), ядерного сока (кариоплазма, нуклеоплазма), хроматина, ядрышка. Снаружи ядро окружено ядерной оболочкой, состоящей из двух мембран, пронизанной порами, через которые осуществляется обмен веществ между ядром и цитоплазмой клетки. Основным компонентом ядра является хроматин, состоящий из ДНК и белков гистонов. Ядрышко – тельце, связанное с рибосомами, содержит большое количество РНК.

Хромосомы – форма хранения наследственной информации, в максимальной степени конденсированный хроматин, функционирующий только в период деления. Хромосома состоит из двух сестринских хроматид, объединенных первичной перетяжкой (центромера), которая делит их на плечи. Концевые участки хромосомы называют теломерами. Некоторые хромосомы имеют вторичную перетяжку (ядрышковый организатор). В зависимости от расположения центромеры выделяют три основные морфологические группы хромосом – метацентрические (равноплечие), субметацентрические (неравноплечие), акроцентрические (одно плечо значительно короче другого).

Митоз – это деление клетки, при котором образуются две дочерние клетки с хромосомным набором, идентичным материнскому. Выделяют следующие фазы: профаза, метафаза, анафаза, телофаза, цитокinesis. В профазе происходит спирализация хромосом, разрушаются ядрышко и ядерная оболочка; в цитоплазме клетки формируется веретено деления. В метафазе хромосомы выстраиваются на экваторе клетки. В анафазе хроматиды (сестринские хромосомы) расходятся к полюсам клетки. В телофазе происходит деспирализация хромосом, восстанавливаются ядрышко и ядерная оболочка. При цитокинезе делится цитоплазма и образуются две дочерние клетки.

ТЕМА 7. МЕЙОЗ – РЕДУКЦИОННОЕ ДЕЛЕНИЕ КЛЕТОК

Мейоз – это форма ядерного деления, сопровождающаяся уменьшением числа хромосом с диплоидного до гаплоидного и изменением генетического материала. Результат мейоза – образование клеток с гаплоидным набором хромосом.

Биологическое значение мейоза:

1. Благодаря редукции числа хромосом в результате мейоза в ряду поколений при половом размножении обеспечивается постоянство числа хромосом.
2. Независимое распределение хромосом обеспечивает рекомбинацию генов, относящихся к одной группе сцепления (находящихся в одной хромосоме).
3. Кроссинговер в Профазе I мейоза обеспечивает рекомбинацию генов, относящихся к одной группе сцепления (находящихся в одной хромосоме).
4. Случайное сочетание гамет при оплодотворении вместе с вышеперечисленными процессами способствует генетической изменчивости.

Считается, что в ходе эволюции мейоз возник на базе митоза. Действительно, у этих типов клеточных делений много общего, включая описание и последовательность основных фаз. Мейоз состоит из двух последовательных делений, первое из которых называется редукционным, а второе – эквационным.

Интересна Профаза I деления мейоза, которая имеет ряд особенностей. Во-первых, эта стадия занимает большой отрезок времени (от суток до нескольких лет). Профаза сперматоцита I порядка у самцов мыши продолжается 12 суток, у человека – 24 дня (и еще около двух месяцев требуется до полного созревания сперматозоида). Среди женских половых клеток Профаза I у тритона обыкновенного длится около 1 года, у мыши – от 4 месяцев до 3 лет, у человека – начинается на третьем месяце внутриутробного развития и может продолжаться до 50-летнего возраста женщины.

Во-вторых, Профаза I состоит из нескольких четко различимых при микроскопии структурно-функциональных фаз: лептотены, зиготены, пахитены, диплотены, диакинеза.

В-третьих, особенностью этой стадии является сохранение хромосомами ряда функциональных нагрузок: они способны к синтезу РНК и частичному синтезу ДНК.

Также в этот период происходят конъюгация гомологичных хромосом и кроссинговер или рекомбинация, в процессе которых синтезируется примерно 1,5% хромосомной ДНК. Конъюгация и кроссинговер – сложные процессы, на их выполнение клетка тратит значительное количество ресурсов, в этот период происходит значительная доля мутаций. Осуществление этих процессов возможно благодаря образованию сложного и многокомпонентного комплекса белков – синаптонемного комплекса. Синаптонемный комплекс был открыт

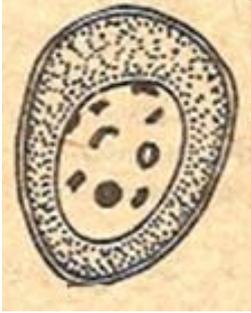
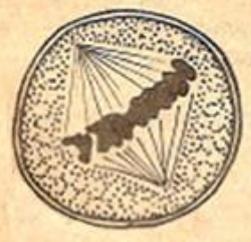
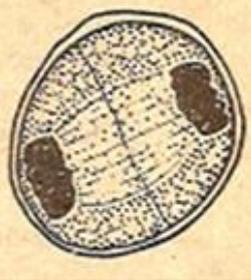
в 1956 г. Монтроузом Мозесом, он не виден в световой микроскоп и может быть обнаружен в Профазу I мейоза у большинства живых организмов. Он выполняет три основные функции: конъюгация гомологичных хромосом, возможность расхождения гомологичных хромосом (иначе каждое деление мейоза приводило бы к образованию политенных хромосом, а не гаплоидных клеток), образование хиазм, т.е. рекомбинация – обмен участками гомологичных хромосом. Именно хиазмы удерживают биваленты вместе после деградации синаптонемного комплекса во время Метафазы I.

В таблице 6 представлено описание разных стадий мейоза.

Таблица 6

Описание фаз мейоза

Фаза 1	События 2	Морфологическое описание 3
<p>ПРОФАЗА I Лептотена</p> 	<p>Стадия тонких нитей. Сетчатая структура интерфазного ядра исчезает. Происходит конденсация ДНК с образованием хромосом в виде тонких нитей</p>	<p>В ядре имеются тонкие нити, расположенные неупорядоченно</p>
<p>Зиготена</p> 	<p>Стадия двойных нитей. Гомологичные хромосомы притягиваются друг к другу сходными участками. Соединение их в пары (конъюгация) происходит чаще с концов. Пара гомологичных хромосом образует структуру, которая называется бивалентом или тетрадой</p>	<p>В ядре имеются тонкие нити, расположенные попарно</p>
<p>Пахитена</p>	<p>Стадия толстых нитей. Стадия завершённой или полной конъюгации хромосом. Происходит утолщение и укорочение хромосом в составе бивалента за счет их спирализации. Гомологичные хромосомы перекрещиваются, между ними возникают хиазмы</p>	<p>В ядре имеются толстые нити, расположенные попарно</p>
<p>Диплотена</p>	<p>Между гомологичными хромосомами в составе бивалента происходит кроссинговер – обмен участками. Происходит частичная деконденсация хромосом, при этом часть генов может работать, происходят процессы транскрипции (образование РНК), трансляции (синтез белка); гомологичные хромосомы остаются соединенными между собой</p>	<p>В ядре имеются толстые нити, расположенные неупорядоченно</p>

1	2	3
<p>Диакинез</p> 	<p>ДНК снова максимально конденсируется, исчезает ядерная оболочка и ядрышки; гомологичные хромосомы остаются соединенными между собой; центриоли расходятся к полюсам клетки и начинают формировать веретено деления</p>	<p>Ядро исчезает, на его месте – клубок толстых нитей, расположенных неупорядоченно</p>
<p>МЕТАФАЗА I</p> 	<p>Биваленты выстраиваются в экваториальной плоскости клетки; центриоли находятся на полюсах и формируют нити веретена деления, которые присоединяются к центромерам хромосом</p>	<p>Клетка становится округлой, ядра нет, биваленты в виде парных толстых нитей собираются у экваториальной пластинки</p>
<p>АНАФАЗА I</p> 	<p>Происходит разделение бивалентов, веретено деления растягивает гомологичные хромосомы к противоположным полюсам клетки</p>	<p>Клетка округлой или вытянутой формы, ядра нет, хромосомы в виде толстых нитей расположены у противоположных полюсов клетки</p>
<p>ТЕЛОФАЗА I</p> 	<p>Очень короткая по продолжительности; происходит разделение цитоплазмы и образование двух дочерних клеток, формирование ядерной оболочки и ядрышек. Число хромосом у каждого полюса в два раза меньше, чем у материнской клетки</p>	<p>Две более мелкие по размерам дочерние клетки, ядра с толстыми нитями внутри или с большими глыбами хроматина</p>
<p>ИНТЕРКИНЕЗ</p>	<p>Синтетический период отсутствует, репликации (удвоения) ДНК не происходит</p>	<p>Клетка имеет присущую ей форму, в ядре выявляется хроматин в виде зерен, глыбок; имеется ядрышко</p>
<p>ПРОФАЗА II</p> 	<p>Происходит конденсация хроматина с образованием хромосом, исчезает ядерная оболочка, ядрышко, центриоли расходятся к полюсам клетки</p>	<p>Клетка начинает терять нормальную форму, на месте ядра имеется клубок толстых нитей – хромосом</p>

1	2	3
<p>МЕТАФАЗА II</p> 	<p>Хромосомы выстраиваются в экваториальной плоскости, к их центромерам прикрепляются нити веретена деления</p>	<p>Клетка становится округлой, ядра нет, хромосомы в виде толстых нитей собираются у экваториальной пластинки</p>
<p>АНАФАЗА II</p> 	<p>Центромера разрывается и сестринские хроматиды нитями веретена деления растягиваются к противоположным полюсам</p>	<p>Клетка округлой или вытянутой формы, ядра нет, хромосомы в виде толстых нитей расположены у противоположных полюсов клетки</p>
<p>ТЕЛОФАЗА II</p> 	<p>Происходит процесс реконструкции интерфазного ядра: появляется ядерная оболочка, ядрышко, хромосомы деконденсируются. В итоге из одной диплоидной материнской клетки в результате мейоза образуются четыре дочерние клетки с гаплоидным набором хромосом</p>	<p>Четыре более мелкие по размерам дочерние клетки, ядро с толстыми нитями внутри или с большими глыбами хроматина</p>

Знаете ли вы, что у дрозофил в результате мутации был утрачен ген одного из ключевых белков синаптонемного комплекса. Таким образом, у самцов дрозофил мейоз происходит без кроссинговера, синаптонемный комплекс не образуется. Гомологичные хромосомы удерживаются вместе благодаря волокнистым белковым структурам – коллахорам. У самок дрозофил произошло функциональное замещение утраченного белка, вместо него в синаптонемный комплекс включается белок, контролируемый геном, который находится в X-хромосоме, поэтому кроссинговер проходит нормально. У самцов доза этих генов недостаточна для такого замещения. Таким образом, баланс числа X-хромосом и наборов аутосом влияет не только на пол дрозофилы, но и на возможность формирования синаптонемного комплекса и нормального протекания мейоза.

Конъюгация гомологичных хромосом возможна благодаря временному соединению двух молекул ДНК с помощью гетеродуплекса – гибридной молеку-

лы из полинуклеотидных нитей, принадлежащих ранее разным молекулам. Такая структура называется соединением Холлидея. Соединение Холлидея возникает также в ходе репарации ДНК. Предполагается, что мейоз возник на основе репарации разрывов ДНК при споруляции в неблагоприятных условиях.

Еще одной интересной особенностью мейоза является униполярность центромера в (редукционном) делении. В результате этого деления к полюсам клетки в Анафазу I расходятся гомологичные хромосомы. Это возможно благодаря тому, что сестринские хроматиды каждой хромосомы во время первого деления остаются соединенными в области центромеры и их кинетохоры приобретают униполярность, т.е. связаны только с одним полюсом веретена деления. Для разных живых организмов механизмы униполярности хорошо описаны. Они незначительно отличаются, в них могут быть задействованы разные гены. Например, у дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* такая «склеенность» возникает благодаря репрессии гена *CDC31*, который контролирует гидролиз когезинов – белков, соединяющих сестринские хроматиды. Репрессия происходит за счет белка шугошина, продукта гена *SG01*. Шугошин полностью расходуется в ходе первого деления мейоза, поэтому во втором делении мейоза репрессия гена *CDC31* снимается. Фенотипическое сходство этих процессов у разных видов при задействовании совершенно разных, неродственных генов является хорошим примером конвергенции фундаментальной клеточной функции. В результате сестринские хроматиды не могут разойтись к полюсам клетки, как это происходит во время митоза, вместо них расходятся гомологичные хромосомы, каждая из которых содержит две сестринские хроматиды. Происходит редукция числа хромосом.

ЗАДАНИЕ ДЛЯ ЛАБОРАТОРНОЙ РАБОТЫ

На постоянных препаратах рассмотреть разные стадии и фазы мейоза в клетках пыльников растений.

Препарат. Мейоз в клетках пыльников лилии Тунберга (постоянный препарат)

Мейоз можно наблюдать при образовании микроспор в пыльниках высших растений. На самых ранних стадиях в пыльцевых гнездах находятся диплоидные материнские клетки микроспор. Затем они вступают в мейоз, последовательно проходя через все его этапы. В итоге формируется тетрада гаплоидных микроспор, соединенных вместе общей каллозной оболочкой. Далее тетрада распадается на отдельные микроспоры, из которых формируются пыльцевые зерна. На срезах пыльников, сделанных на разных стадиях их развития, видны разные фазы мейоза (рис. 37, 38). Встречается асинхронность в стадиях в соседних гнездах одного пыльника, т.е. одновременно можно наблюдать различные этапы развития у разных клеток.

Задание: рассмотреть и зарисовать на большом увеличении все стадии микроспорогенеза и пыльцевое зерно.

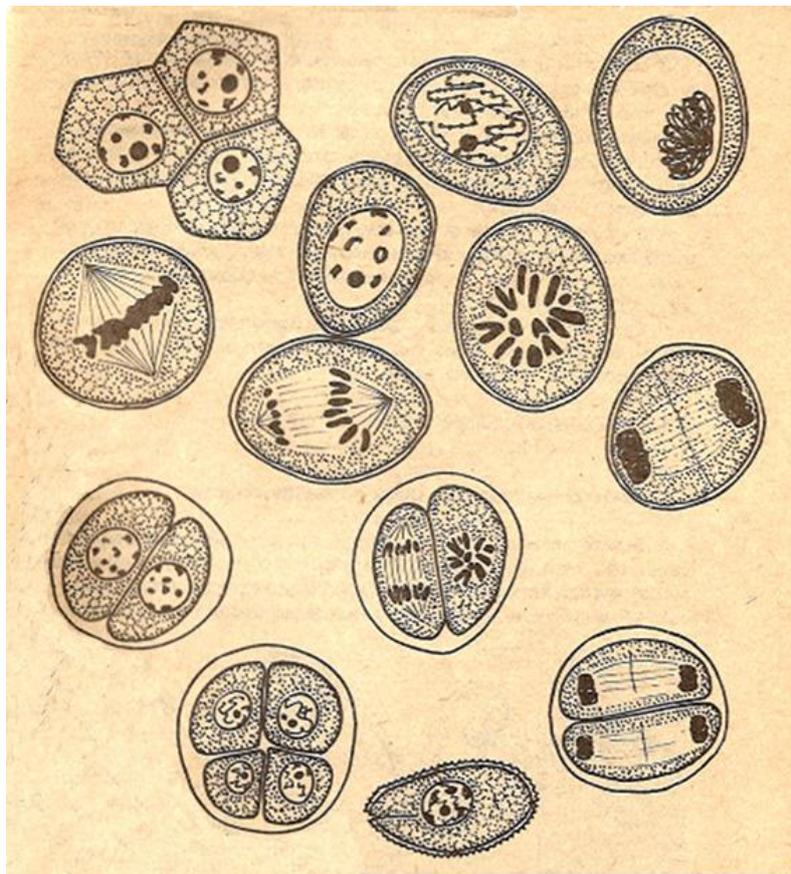


Рис. 37. Фазы мейоза в клетках пыльников лилии Тунберга

Знаете ли вы, что мейоз в растительных клетках впервые наблюдал немецкий ученый Э. Страсбургер в 1889 г. Одним из первых описал мейоз и сделал рисунки В. И. Беляев в 1894 г., изучая формирование пыльцы лиственницы.

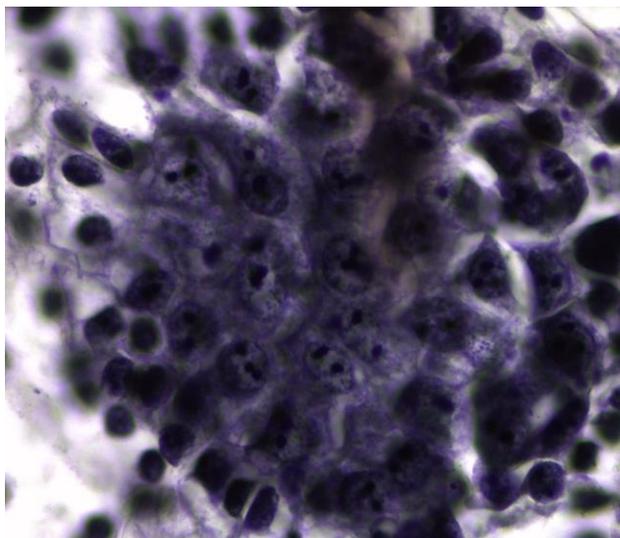


Рис. 38. а) Материнские клетки микроспор

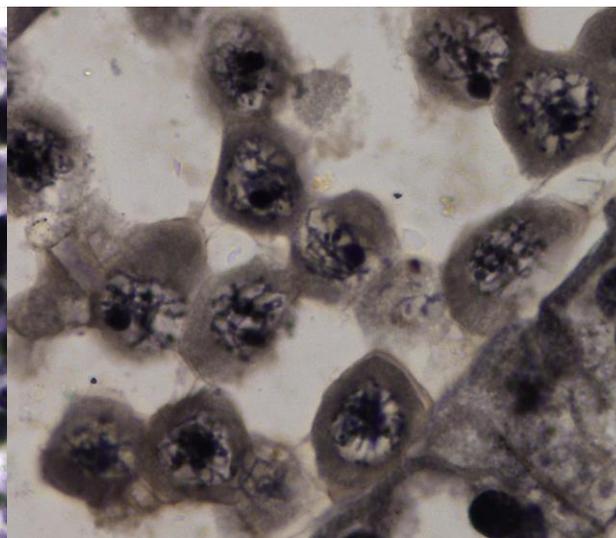


Рис. 38. б) Лептотена

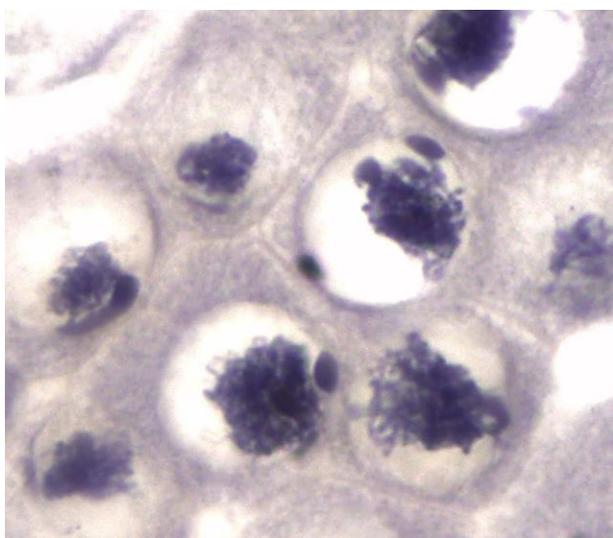


Рис. 38. в) Зиготена

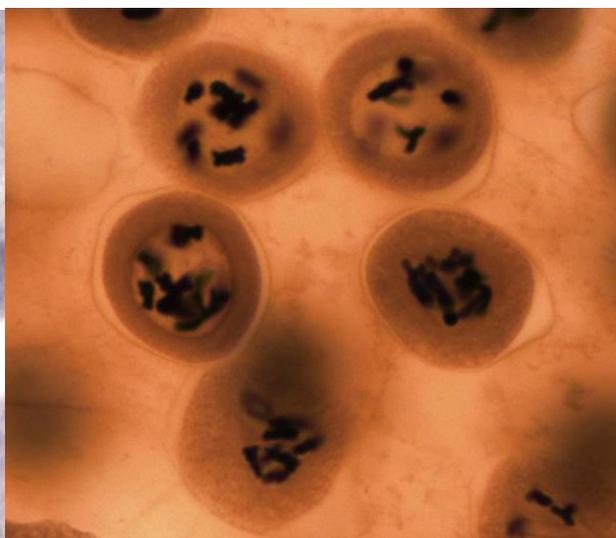


Рис. 38. г) Диакинез

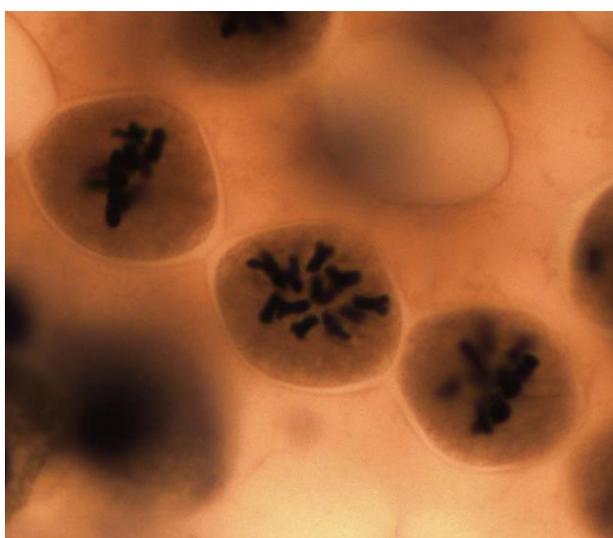


Рис. 38. д) Метафаза I

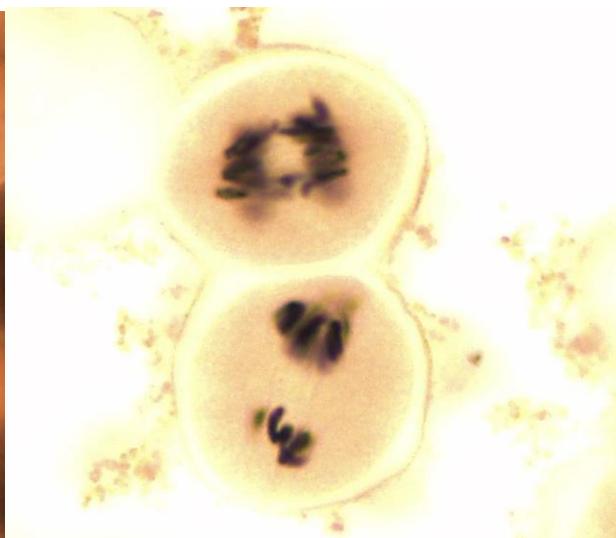


Рис. 38. е) Анафаза I

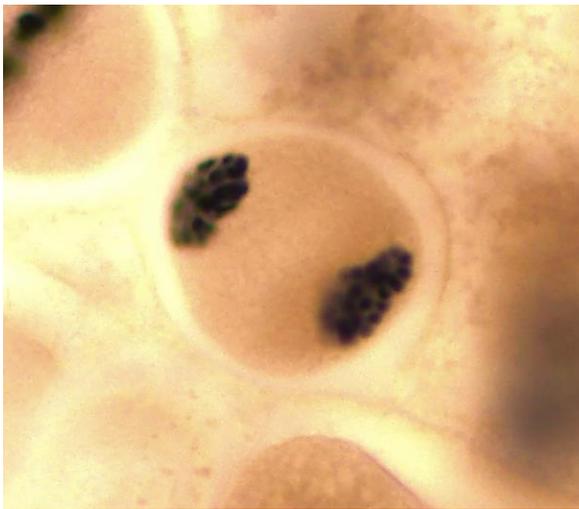


Рис. 38. ж) Телофаза I



Рис. 38. з) Профаза II

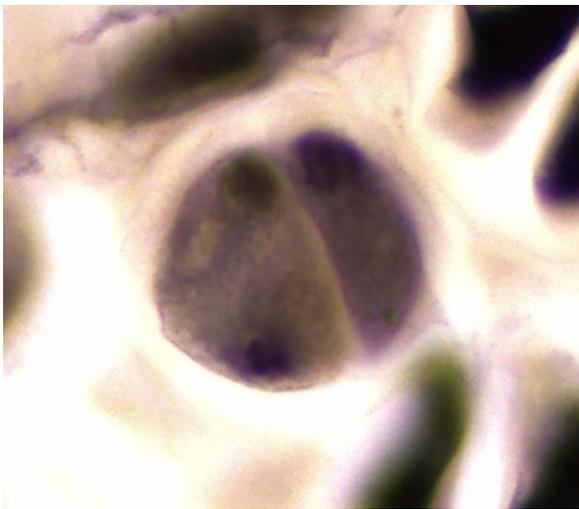


Рис. 38. и) Телофаза II

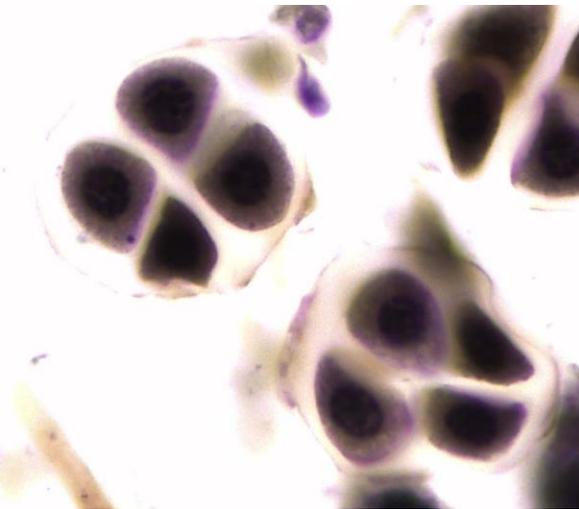


Рис. 38. к) Тетрада микроспор

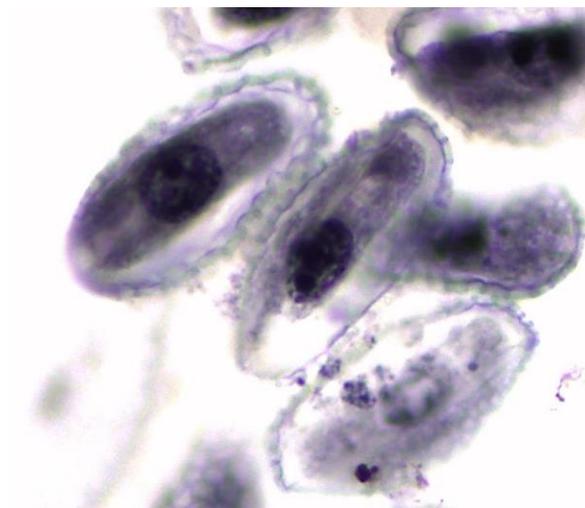


Рис. 38. л) Пыльцевое зерно

Рис. 38. Фазы формирования пыльцевого зерна

Заполните таблицу сравнения митоза и мейоза (табл. 7).

Таблица 7

Сравнительная характеристика митоза и мейоза

Признак	Митоз	Мейоз
Биологическое значение		
Количество делений		
Набор хромосом у дочерних клеток		
Особенности Профазы I		
События Метафазы I		
События Анафазы I		
Особенности интерфазы между делениями		
Конечный продукт		

ЗАДАНИЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ

Примеры тестовых заданий для подготовки по теме «Мейоз – редукционное деление клеток»

1. Для первой фазы мейоза характерен процесс:

- а) биосинтеза белка
- б) кроссинговера
- в) репликации
- г) синтеза АТФ

2. В процессе мейоза гомологичные хромосомы расходятся к разным полюсам клетки в:

- а) метафазе первого деления
- б) метафазе второго деления
- в) анафазе первого деления
- г) анафазе второго деления

3. Конъюгация хромосом характерна для процесса:

- а) метафазы второго деления мейоза
- б) анафазы митоза
- в) профазы первого деления мейоза
- г) профазы второго деления мейоза

4. Мейоз происходит на стадии гаметогенеза:

- а) размножения
- б) роста
- в) созревания
- г) формирования

5. В профазе первого деления мейоза происходит:

- а) спирализация хромосом
- б) выстраивание хромосом на экваторе клетки
- в) конъюгация гомологичных хромосом
- г) расхождение сестринских хромосом к полюсам клетки
- д) кроссинговер – обмен участками гомологичных хромосом
- е) деспирализация хромосом

6. В процессе мейоза происходит:

- а) образование половых клеток
- б) уменьшение числа хромосом вдвое
- в) формирование прокариотических клеток
- г) сохранение диплоидного набора хромосом
- д) образование двух дочерних клеток
- е) формирование четырех гаплоидных клеток

7. Установите соответствие между характеристиками и стадиями профазы первого деления мейоза:

Стадии профазы I		Характеристики	
1	Лептотена	А	Происходит кроссинговер
2	Зиготена	Б	Проявляются тонкие хромосомные нити, начинается их конденсация
3	Пахитена	В	Происходит конъюгация гомологичных хромосом с образованием бивалентов
4	Диплотена	Г	Происходит терминализация хиазм, биваленты достигают наивысшей степени компактизации
5	Диакинез	Д	Синаптонемный комплекс распадается, гомологичные хромосомы отталкиваются

8. Установите последовательность процессов, происходящих в мейозе:
- А) расхождение целых, двуххроматидных хромосом к полюсам клетки
 - Б) образование четырех гаплоидных клеток
 - В) выстраивание хромосом на экваторе клетки
 - Г) конъюгация и кроссинговер
 - Д) выстраивание бивалентов (пары гомологичных хромосом) на экваторе клетки
 - Е) расхождение однохроматидных хромосом к полюсам клетки
9. – обмен участками гомологичных хромосом.
10. – пары гомологичных хромосом, которые формируются в профазе первого деления мейоза.

***Вопросы для подготовки по теме
«Мейоз – редукционное деление клеток»***

1. Мейоз. Определение, биологическое значение.
2. Два деления мейоза. Общая характеристика фаз.
3. Характеристика Профазы I мейоза, ключевые события.
4. Место мейоза в жизненном цикле организмов.
5. В чем принципиальные отличия процесса мейоза от митоза?
6. Какие процессы обеспечивают большое разнообразие гамет у каждого организма?

Аннотация к Теме 7

Мейоз – это тип деления, при котором из одной диплоидной клетки образуется четыре гаплоидные клетки. Он включает два последовательных деления: редукционное (уменьшительное) и эквационное (уравнительное). В каждом делении выделяют 4 стадии – профазу, метафазу, анафазу, телофазу.

Первое деление мейоза отличается от митоза. В профазе I происходит конъюгация (объединение) гомологичных хромосом с образованием бивалентов (пары гомологичных хромосом) и кроссинговер (обмен участками гомологичных хромосом). В метафазе I биваленты выстраиваются на экваторе клетки. В анафазе I к полюсам клетки расходятся целые гомологичные хромосомы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В последние десятилетия все более актуальной становится проблема изучения действия экологических факторов на живые организмы. Данные о структурно-функциональных особенностях клеток, определяющих функции тканей и органов, позволяют понять основные механизмы патогенеза многих болезней, их течение и исходы; выявить структурные основы коррекции и лечения, ход и длительность реабилитации.

Изучение строения хромосом, процессов митоза, мейоза и оплодотворения позволяет легче понять, как происходит преемственность свойств клеток и организмов в ряду поколений.

В данном пособии представлены только основные разделы различных аспектов биологии клетки. Цитология включает гораздо более широкий круг проблем, чем отражено в данном учебном пособии, что делает необходимым изучение лекционного материала, а также изучение рекомендуемых источников информации. Использование данного учебного пособия позволит обучающимся структурировать полученные знания, интерпретировать необходимую информацию по дисциплине «Цитология». Теоретический материал, размещенный в каждом разделе, является основой для выполнения лабораторных работ, реализуемых во время изучения дисциплины.

СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ И ИНТЕРНЕТ-РЕСУРСОВ

1. Верещагина В. А. Цитология: учебник для студ. учреждений высш. проф. образования. М.: Академия, 2012. 176 с.
2. Ченцов Ю. С. Введение в клеточную биологию: учебник для вузов. М.: Академкнига, 2004. 495 с.
3. Ченцов Ю. С. Введение в клеточную биологию: учебник для вузов. М.: Альянс, 2015. 495 с.
4. Атлас микрофотографий [Электронный ресурс]. URL: <https://a-gunin.ru/histol/atlas/content-ru.htm>.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

5. Алов И. А. Цитофизиология и патология митоза. М.: Медицина, 1972. 264 с.
6. Балалаева И. В., Сергеева Е. А., Катичев А. Р. Оптическая микроскопия в исследовании структуры и функций биологических объектов. Часть 1 / Широкопольная оптическая микроскопия: учеб.-метод. пособие. Нижний Новгород: Нижегородский госуниверситет, 2012. 58 с.
7. Богданов Ю. Ф. Эволюция мейоза одноклеточных и многоклеточных эукариот. Ароморфоз на клеточном уровне // Журнал общей биологии. 2008. Т. 69, № 2. С. 102–117.
8. Большая медицинская энциклопедия: в 30-ти т. Т. 19. М.: Советская энциклопедия, 1982. 526 с.
9. Верещагина В. А. Цитология: учеб. для студ. учреждений высш. проф. образования. М.: Академия, 2012. 176 с.
10. Киселева Н. С. Анатомия и морфология растений. Курс лекций. Минск: Высшэйшая школа, 1971. 320 с.
11. Молекулярная биология клетки: в 3-х т., 2-е изд., перераб. и доп. Т. 1 Пер. с англ. М.: Мир, 1994. 517 с.
12. Молекулярная биология клетки: в 3-х т., 2-е изд., перераб. и доп. Т. 2 Пер. с англ. М.: Мир, 1993. 539 с.
13. Мухина В. С. Возникновение и эволюция пластид // Журнал общей биологии. 2014. Т. 75, № 5. С. 329–352.
14. Паушева В. П. Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1981. 250 с.

15. Плюшкина А. С. и др. Мочевая система: учеб.-метод. пособие. Казань: Издательство КФУ, 2018. 40 с.
16. Пухальский В. А., Соловьев А. А., Юрцев В. Н. Цитология и цитогенетика растений. М.: МСХА, 2004. 118 с.
17. Разин С. В., Быстрицкий А. А. Хроматин: упакованный геном. М.: БИНОМ, 2013. 172 с.
18. Световая микроскопия в биологии. Методы / под ред. А. Лейсли. М.: Мир, 1992. 286 с.
19. Цаценко Л. В., Бойко Ю. С. Цитология. Ростов-на-Дону: Феникс, 2009. 185 с.
20. Ченцов Ю. С. Введение в клеточную биологию: учебник для вузов. М.: Академкнига, 2004. 495 с.
21. Ченцов Ю. С. Введение в клеточную биологию: учебник для вузов. М.: Альянс, 2015. 495 с.
22. Raouneskou D., Jantsch V. Meiotic chromosome movement: what's lamin got to do with it? // Nucleus. 2019. P. 2–6.
23. SynapseWeb. URL: <https://synapseweb.clm.utexas.edu/7116>.
24. Zirkin B., Papadopoulos V. Leydig cells: formation, function and regulation // Biol. Reprod. 2018. Vol. 99 (1). P. 101–111.

Учебное издание

Составители:

Наталья Леонидовна Шибанова
Мария Александровна Данилова
Надежда Леонидовна Колясникова

Практикум по цитологии

Учебно-методическое пособие

Редактор *А. С. Беляева*
Корректор *Л. И. Семицетова*
Компьютерная верстка: *Н. Л. Шибанова*

Объем данных 4,02 Мб
Подписано к использованию 28.12.2024

Размещено в открытом доступе
на сайте www.psu.ru
в разделе НАУКА / Электронные публикации
и в электронной мультимедийной библиотеке ELiS

Управление издательской деятельности
Пермского государственного
национального исследовательского университета
614068, г. Пермь, ул. Букирева, 15