

Міністерство освіти і науки України
Дніпровський національний університет імені Олеся Гончара

Кафедра загальної біології та водних біоресурсів

Загальна цитологія

Навчальний посібник

Дніпро
2022

Рецензенти:

Ананьєва Т. В. - кандидатка біологічних наук, доцентка, Дніпровського державного аграрно-економічного університету;

Ліхолат Ю.В. - доктор біологічних наук, професор, Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара.

Навчальний посібник розглянуто і рекомендовано до друку на засіданні Ради біолого-екологічного факультету Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара (Протокол № .2022 р.)

© ДНУ, 2022

Зміст

Вступ	5
1. Цитологія як наука	6
2. Клітина як елементарна структурно-функціональна одиниця живого	8
3. Створення та основні положення клітинної теорії	9
1) Будова і функції клітини	11
2) Типи клітинної організації	15
4. Поверхневий апарат клітини	17
1) Цитоплазматична мембрана	17
2) Надмембранний комплекс поверхневого апарату клітини: глікокалікс	24
3) Постійні міжклітинні контакти	25
5. Опорно-рухова система клітини (цитоскелет)	29
1) Будова і функції цитоскелету	29
2) Мікротрубочки	29
3) Мікрофіламенти	32
4) Проміжні філаменти	35
5) Центросома (клітинний центр)	36
6. Ендоплазматична мережа	38
7. Апарат Гольджі	41
8. Лізосоми	45
9. Центральна вакуоль рослинної клітини та інші мембранні бульбашки	48
1) Центральна вакуоль рослинної клітини	48
2) Сферосоми	49
3) Пероксисоми	49
10. Мітохондрії	51
11. Пластиди	54
12. Рибосоми	58
13. Клітинне ядро	62

14. Загальна характеристика клітинного ядра	62
1) Ядерна мембрана	64
2) Хроматин ядра	65
3) Ядро	67
15. Розподіл клітин	70
1. Клітинний цикл	70
2. Мітоз	71
3. Мейоз	79
Список літератури	83

Вступ

Даний посібник являє собою короткий курс лекцій з дисципліни «Загальна цитологія та гістологія» включає теоретичний матеріал, а також питання для самостійної роботи. В кожній темі наводяться короткі історичні відомості та детально розглядаються питання, що стосуються будови та функцій клітинних органел. У посібнику є ілюстрації, які полегшують розуміння та засвоєння матеріалу.

Відомості про клітину (як елементарної одиниці будови, функціонування, розвитку та відтворення всіх живих організмів) має важливе значення для розвитку молекулярної біології, фізіології, генетики та інших біологічних наук. В ході викладу матеріалу використовується системний підхід в аналізі різних клітинних компонентів, що дозволяє розглядати їх в цілісній сукупності; розширений та оновлений матеріал про клітинне ядро, мембранної вакуолярної системи, цитоскелету.

Вивчення мікроструктур ведеться на молекулярному, субклітинному, клітинному рівнях за допомогою мікроскопування в системах світлооптичних та електронних мікроскопів, методів цито- та гістохімії, авторадіографії, біометрії.

Цитологія – це наука, що вивчає мікроскопічні структури на субклітинному, клітинному і тканинному рівнях, а також розглядає їх розвиток та структурні основи функцій. Цитологія вивчає еукаріотичні клітини багатоклітинних тварин, рослин, грибів, ядерно-цитоплазматичні комплекси, які не розчленовані на клітини (симпласти, синцитії та плазмодії), одноклітинні організми, а також клітини прокаріотів. На тканинному рівні розуміють філогенетично обумовлені комплекси клітин і міжклітинної речовини, подібні за будовою та функціями елементів, що до них належать.

Структура посібника передбачає логічну безперервність у вивченні окремих розділів предмета.

Цитологія як наука

У сучасній науці важливу роль грають молоді дисципліни, що сформувалися в самостійні розділи тільки в останнє сторіччя. Завдяки новітній апаратурі і сучасним науковим методам, все більше об'єктів і структур стають доступними для вивчення. Це дозволяє регулярно отримувати нові дані в самих різних областях біології. У засобах масової інформації постійно звучать повідомлення про відкриття в області цитології, генетики та молекулярної біології. Ці суміжні дисципліни зараз переживають справжній розквіт, і безліч наукових проектів безперервно поставляють свіжу інформацію для аналізу.

Однією з нових і надзвичайно перспективних розділів біології є цитологія. Вона має найтісніші зв'язки з іншими біологічними науками: ботаніки, зоології, фізіологією, вченням про еволюцію органічного світу, а також з молекулярною біологією, хімією, фізикою, математикою. Цитологія - одна з відносно молодих біологічних наук: її вік всього близько 100 років, хоча саме поняття клітини було відомо ученим набагато раніше.

Цитологія (від грец. Kytos (cytos) - осередок, клітина; logos - вчення, наука) - наука про клітину. Предметом її вивчення є клітина як елементарна, структурна і функціональна одиниця живого.

Основними завданнями цитології є: вивчення будови і функцій клітин та їх компонентів (мембран, органоїдів, включень, ядра), їх хімічного складу, взаємовідносин між клітинами багатоклітинного організму, ділення клітин та можливостей їх пристосування до змін умов навколишнього середовища.

Для вирішення перерахованих завдань в цитології застосовуються різні *методи дослідження*.

Метод світлової мікроскопії. Для вивчення дрібних структур застосовують оптичні прилади - мікроскопи. Роздільна здатність мікроскопів становить 0,13-0,20 мкм, тобто приблизно в тисячу разів вище роздільної здатності людського ока. За допомогою світлових мікроскопів, в яких використовується сонячний або штучне світло, вдається виявити багато деталей внутрішньої будови клітини - окремі органели, клітинну оболонку.

За допомогою *методу електронної мікроскопії* вивчають ультратонку будову клітинних структур. В електронних мікроскопах замість світлових променів використовується пучок електронів. Роздільна здатність сучасних електронних мікроскопів становить 0,1 нм, тому з їх допомогою виявляють дуже дрібні деталі. В електронному мікроскопі видно біологічні мембрани товщиною 6-10 нм, рибосоми діаметром близько 20 нм, мікротрубочки товщиною близько 25 нм та інші структури.

Метод диференціального центрифугування дозволяє виділити окремі компоненти клітини (мітохондрії, лізосоми та ін.) Для подальшого вивчення.

Метод рентгеноструктурного аналізу дає можливість досліджувати просторову конфігурацію та деякі фізичні властивості макромолекул (наприклад, ДНК), що входять до складу клітинних структур.

За допомогою *гістохімічних методів* можна встановлювати локалізацію різних хімічних компонентів (білків, ДНК, РНК, ліпідів) в клітинах.

Для вивчення клітин органів та тканин рослин і тварин, процесів ділення, а також їх диференціації та спеціалізації використовують *метод клітинних культур* – вирощування цілих організмів з окремих клітин на поживних середовищах в стерильних умовах.

Процеси матричного синтезу і ділення клітин вдається вивчити за допомогою *методу авторадіографії* - введення в клітину радіоактивних ізотопів і подальше вивчення їх включення в синтезовані кліткою речовини.

Біохімічні методи дослідження дозволяють вивчати хімічний склад клітин та біохімічні реакції, що протікають в них.

Для дослідження живих клітин та з'ясування функцій окремих органел застосовують *метод мікрохірургії* – оперативний вплив на клітину, пов'язаний з видаленням або імплантуванням окремих органел, їх пересадкою з однієї клітини до іншої, введенням у клітину великих макромолекул.

Вивчення клітини має велике значення для розгадки причин та характеру протікання багатьох захворювань. Саме в клітинах починають розвиватися зміни, що призводять до виникнення патологічних станів. Наприклад, причиною одного з серйозних захворювань людини – цукрового діабету, є недостатня діяльність групи клітин підшлункової залози, що виробляють

гормон інсулін, який бере участь у регуляції вуглеводного обміну. Ось чому вивчення будови, хімічного складу, обміну речовин та всіх проявів життєдіяльності клітин необхідно сучасному біологу.

Незважаючи на те, що багато біологічних відкриттів вже давно використовуються в повсякденному житті, найбільш значимі з них, швидше за все, тільки належить зробити, а вже наявні дані придбають вид реально функціонуючих розробок ще через роки. У цьому сенсі саме цитологія, що представляє собою фактичну базу для розвитку інших наук, є на даний момент однією з найперспективніших біологічних наук.

Питання для самоперевірки

1. Що вивчає цитологія, які її цілі і завдання?
2. З якими науками пов'язана цитологія?
3. Яке значення цитології для розвитку медицини і сільського господарства?
4. Перерахуйте основні методи цитології.
5. На чому заснований метод радіографії?

Клітина як елементарна структурно-функціональна одиниця живого

Створення та основні положення клітинної теорії

Клітинна теорія – одне з трьох найбільших відкриттів: у XIX столітті поряд з законом збереження енергії та еволюційної теорії вона забезпечила прогрес природознавства. Саме створення клітинної теорії переконало вчених у тому, що розвиток та зростання всіх вищих організмів відбуваються за одним загальним законом. Показавши здатність клітин до зміни, ця теорія вказала шлях, що веде до розуміння мінливості організмів не тільки на індивідуальному, але і на видовому рівні. У той же час необхідно відзначити, що відкриття та опис різних типів клітин і створення клітинної теорії історично не збігаються.

Основні етапи історії вивчення клітин, які були до створення клітинної теорії:

1665 р - Роберт Гук, англійський вчений, секретар Лондонського королівського товариства, виявив правильно розташовані замкнуті порожнечі на тонких зрізах пробки і серцевини бузини, очерету, кропу, а також стебел інших рослин, які він охарактеризував в творі «Мікрографія». Гук назвав ці структури клітинами, хоча фактично він побачив не власне клітини, а їх оболонки. Саме Роберт Гук зробив мікроскоп інструментом наукових досліджень.

1671 г. - Марчелло Мальпігі, італійський вчений-натураліст, анатом, лікар, та Неємія Грю, англійський ботанік і лікар, підтвердили спостереження Гука, що різноманітні частини рослин складаються з «бульбашок» та «мішечків». На підставі цих спостережень Грю вперше ввів поняття про тканину.

1680 р - Антуан Ван Левенгук, голландський натураліст, засновник наукової мікроскопії, відкрив світ одноклітинних організмів і вперше побачив клітини тварин (еритроцити).

1830 р - Ян Пуркінє, чеський біолог, та його учні вперше використали прилад та назвали «мікротом», розробили такі методи мікроскопічної техніки, як забарвлення та просвітлення тонких зрізів. Їм належать перші описи клітин тканин тварин: спинного мозку, мозочка, желіз шлунка, міокарда, кістки та хряща. Ці відкриття показали, що основною частиною клітини є її вміст, а не оболонка. Для позначення вмісту живої клітини Ян Пуркінє ввів спеціальний термін - протоплазма.

1831 р - Роберт Броун, англійський ботанік, на підставі вивчення орхідей описав ядро рослинної клітини як її постійний компонент.

1838 р - Маттіас Шлейден, німецький ботанік, зробив висновок про те, що клітина є основною структурою рослинних організмів. Він також привернув увагу до ядра, вважаючи його цитобластом – утворювачем клітини.

1839 р - Теодор Шванн, німецький фізіолог і цитолог, опублікував твір «Мікроскопічні дослідження про відповідність у структурі і зростанні тварин та рослин» і тим самим сформулював суть клітинної теорії. Так було покладено початок клітинної біології.

1848 р - Одноклітинні організми – найпростіші – визнані вільно живучими клітинами.

1858 р - Рудольф Вірхов, німецький лікар та патологоанатом, у книзі «Целюлярна патологія» показав, що причина патологічних змін в організмі слід шукати в клітині. Він також звернув увагу на провідну роль ядра в клітині та проголосив принцип утворення клітин шляхом поділу «*omnis cellula a cellula*» - кожна клітина від клітини, доповнивши їм клітинну теорію Шлейдена-Шванна.

Основні положення клітинної теорії зберегли своє значення і на сьогоднішній день, хоча більш ніж за сто п'ятдесят років були отримані нові відомості про структуру, життєдіяльності та розвитку клітин. В даний час *клітинна теорія постулює:*

1. Клітина - елементарна одиниця живого: поза клітиною немає життя.
2. Клітина - єдина система, що складається з безлічі закономірно пов'язаних один з одним елементів, що представляють собою певне цілісне утворення, що складається з пов'язаних функціональних одиниць - органел або органів.
3. Клітини подібні – гомологічні – за будовою та за основними властивостями.
4. Клітини збільшуються в числі шляхом ділення вихідної клітини після подвоєння її генетичного матеріалу (ДНК): клітина від клітини.
5. Багатоклітинний організм являє собою нову систему, складний ансамбль з безлічі клітин, об'єднаних та інтегрованих в системи тканин та органів, пов'язаних один з одним за допомогою хімічних чинників, гуморальних і нервових (молекулярна регуляція).
6. Клітини багатоклітинних організмів тотипотентні, тобто здатні з однієї клітини багатоклітинного організму давати початок цілому новому організму шляхом поділу, мають генетичні потенції всіх клітин даного організму. Вони рівнозначні за генетичною інформацією, але відрізняються одна від одної різною експресією (роботою) окремих генів, що призводить до їх морфологічних та функціональних різноманітностей – до диференціювання.

Створення клітинної теорії стало найважливішою подією в біології, одним з вирішальних доказів єдності всієї живої природи. Вона послужила основою

для встановлення особливостей індивідуального розвитку, пояснення спорідненого взаємозв'язку всіх живих організмів та сучасного розуміння життя в цілому.

Будова і функції клітини

Всі живі організми складаються з клітин. За кількістю клітин організми діляться на одноклітинні (бактерії, багато водорості, гриби) та багатоклітинні (рослини, тварини).

Перші наукові дані про будову клітини належать секретарю Лондонського королівського наукового товариства Роберту Гуку (1635-1703).

Результати своїх мікроскопічних досліджень він опублікував у 1665 року в монографії «Мікрографія або фізіологічний опис найдрібніших тіл, досліджених за допомогою мікроскопа». Р. Гук вивчав у числі багатьох інших об'єктів і тонкі зрізи рослин. Вивчаючи зрізи пробки, Гук виявив замкнуті бульбашки - осередки і назвав їх «клітинами». Роберт Гук задався питанням - наскільки широко поширено пористу будову, і чи не є воно «схемою», принципом, що поширюється на всіх рослин. Він почав вивчати зрізи стебел різних рослин і виявив аналогічні осередки, розмежовані перегородками. Відмінність цих осередків від осередків пробки полягало в тому, що вони не були порожніми, а були заповнені соком. Таким чином, Р. Гук сформулював уявлення про клітину, як про бульбашку, повністю замкнутому з усіх боків, а також встановив факт широкого поширення клітинної будови рослинних тканин.

Клітина – це обмежена активною мембраною, упорядкована, структурована система біополімерів (білків, нуклеїнових кислот) та їх макромолекулярних комплексів, що беруть участь в єдиній сукупності метаболічних та енергетичних процесів, що здійснюють підтримку та відтворення всієї системи в цілому.

Клітина – це самопідтримувальна та самовідтворювальна система біополімерів. Це визначення дає опис основних властивостей «живого» - відтворення подібного собі з неподібного собі.

Форма і розміри клітин

Клітини різних тканин та організмів надзвичайно різноманітні за формою та розмірами. Серед різноманіття клітин можна виділити: кулясті (коки), паличкоподібні (власне бактерії - *E. coli*), зірчасті (остеоцитів), витягнуті (міоцити), покручені (спірили, вібріони). Настільки ж мінливі розміри клітин. Найдрібніші з них (деякі бактерії) не перевищують 0,5 мкм. Величина клітин багатоклітинних організмів коливається від декількох мікрометрів (діаметр лейкоцитів людини 3-4 мкм, діаметр еритроцитів – 8 мкм) до величезних розмірів (відростки однієї нервової клітини людини мають довжину понад 1 м). Діаметр більшості клітин рослин та тварин коливається від 10 до 100 мкм.

Незважаючи на різноманітність форм та розмірів, всі живі клітини будь-якого організму подібні за багатьма ознаками внутрішньої будови (Рис.1).

Схема будови еукаріотичної клітини

Клітинна стінка еукаріотичної клітини, на відміну від клітинної стінки прокаріот, складається головним чином з полісахаридів. У грибів основним є азотвмісний полісахарид *хітин*. У дріжджів 60-70% полісахаридів представлені *глюканом*, який пов'язаний з білками та ліпідами. Функції клітинної стінки еукаріот полягають в тому, що вона регулює надходження в клітину води та інших речовин, забезпечує тургор і служить каркасом, що підтримує постійну форму клітини.

Цитоплазматична мембрана (ЦПМ) являє собою комплекс, що складається з подвійного ліпідного шару, у який включені молекули білків. До складу багатьох біологічних мембран входять також вуглеводи. ЦПМ регулює процеси обміну речовин клітини та забезпечує її зв'язок із зовнішнім середовищем.

У еукаріот ЦПМ здатна захоплювати з навколишнього середовища великі краплі, що містять вуглеводи, ліпіди та білки. Це явище називається *піноцитозом*. ЦПМ еукаріотичної клітини здатна також захоплювати з

середовища тверді частинки (*явище фагоцитозу*). Крім того, ЦПМ відповідальна за викид в середу продуктів обміну.

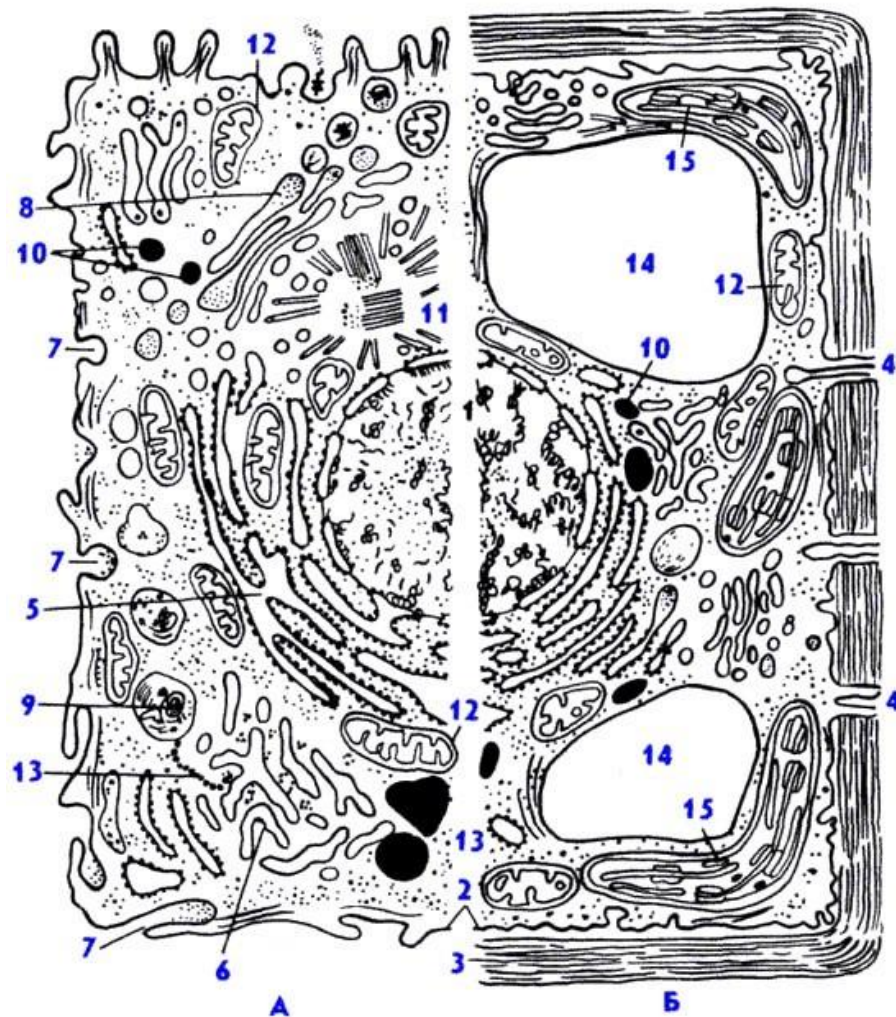


Рис. 1. Комбінована схема будови еукаріотичної клітини.

А – схема клітин тваринного організму; Б – схема клітин рослин: 1 – ядро, що містить хроматин і ядерце, 2 – плазматична мембрана, 3 – щільна клітинна оболонка, 4 – плазмодесми, 5 – гранулярна ендоплазматична сітка (з прикріпленими до неї «еукаріотичними» рибосомами), 6 – гладка (гладкий) ендоплазматична сітка, 7 – піноцитозні вакуолі, 8 – апарат Гольджі, 9 – лізосоми, 10 – включення жиру, 11 – центріоль і мікротрубочки, 12 – мітохондрії, 13 – полірибосоми, 14 – вакуолі, 15 – хлоропласти.

Ядро відокремлене від цитоплазми подвійною ядерною мембраною, в якій є численні пори. Пори служать головним чином для транспорту з ядра в цитоплазму попередників рибосом, інформаційної та транспортної РНК. У нуклеоплазмі ядра розташовуються хромосоми, що складаються з двох ниткоподібних ланцюгових молекул ДНК, що утворюють комплекс з білками. В ядрі є також ядерце, багате р-РНК та пов'язане з ділянкою ядерцевого організатора специфічної хромосоми.

Основними функціями ядра є участь у розмноженні клітини та регуляція її життєдіяльності.

У еукаріотичної клітці ядро – найважливіший, але не єдиний носій спадкової інформації. Частина такої інформації міститься в ДНК мітохондрій та хлоропластів.

Мітохондрії – мембранні структури, які мають дві мембрани - зовнішню і внутрішню. На внутрішньої сильно складчастої мембрані зосереджені окислювально-відновні ферменти. Основною функцією мітохондрії є постачання клітини енергією (утворення АТФ). Мітохондрія - саморепродукуюча система, так як в ній є власна кільцева ДНК, вона здатна до самостійного поділу без участі клітинного ядра.

Ендоплазматична мережа (ЕПМ) - мембранна структура, що складається з каналців, які пронизують цитоплазму клітини, з'єднуючись з цитоплазматичною мембраною з одного боку і мембраною клітинного ядра - з іншого. ЕПМ буває гладкою та шорсткою. На поверхні шорсткою ЕПМ розташовуються рибосоми, більші, ніж рибосоми прокаріотів. На мембранах гладкої ЕПМ розташовані ферменти, які здійснюють синтез ліпідів. ЕПМ також виконує функцію транспорту речовин в клітині.

Комплекс Гольджі - стопки сплюснених мембранних цистерн та пухирців, в яких здійснюється посттрансляційна обробка, упаковка та транспорт білків усередині клітини. У комплексі Гольджі відбувається також синтез гідролітичних ферментів, це місце утворення лізосом.

У **лізосомах** зосереджені гідролітичні ферменти. З їх допомогою відбувається розщеплення органічних речовин (білків, жирів, вуглеводів).

Вакуолі відокремлені від цитоплазми мембранами. У вакуолях містяться запасні поживні речовини клітини, а в шлакових - непотрібні продукти обміну та токсичні речовини.

У клітині здійснюються:

1. Метаболізм – сукупність повторюваних, оборотних, циклічних процесів (хімічних реакцій).

2. Оборотні фізіологічні процеси (надходження і виділення речовин, подразливість, рух).

3. Необоротні процеси (розвиток), що реалізуються в ході розмноження і диференціювання.

Клітина є найменшим рівнем організації, найменшої одиницею, яка має всі властивості живого.

Типи клітинної організації

Залежно від локалізації і організації генетичної інформації клітин, розрізняють прокаріотичні та еукаріотичні організми. До прокаріотів відносяться бактерії і синьо-зелені водорості, до еукаріотів - рослини, гриби, тварини. Основні відмінності між прокаріотичними та еукаріотичними клітинами перераховані в таблиці 1.

Таблиця 1

Порівняльна характеристика прокаріотичної та еукаріотичної клітини

№ п/п	ознака	прокаріоти	еукаріоти
1	2	3	4
1	Звичайний лінійний розмір клітин	1 - 10 мкм	10 - 100 мкм
2	метаболізм	Анаеробний або аеробний	аеробний
3	плазматична мембрана	є	є
4	Структурно оформлене ядро	відсутній	є

Продовження табл. 1

1	2	3	4
5	ДНК	Кільцеві не зв'язані з білками ДНК	Лінійні пов'язані з білками ядерні ДНК і кільцеві не пов'язані з білками ДНК мітохондрій і пластид
6	РНК і білки	РНК та білки синтезуються в одному компартменті	Синтез РНК відбувається в ядрі, синтез білків - в цитоплазмі
7	цитоплазма	Немає цитоскелета, немає руху цитоплазми, ендо- та екзоцитозу	Цитоскелет з білкових волокон, є рух цитоплазми, ендо- та екзоцитоз
8	Мембранні органели: мітохондрії, ендоплазматична сітка, апарат Гольджі, лізосоми, вакуолі	відсутні	є
9	рибосоми	70 - S	80 - S типу в цитоплазмі і 70 - S в мітохондріях і пластидах
10	джгутики	Чи не обмежені мембраною	Обмежені мембраною, усередині мікротрубочки: 1 пара в центрі і 9 пар по периферії
11	розподіл клітин	Бінарний розподіл перетяжкою	Мітоз або мейоз
12	клітинна організація	переважно одноклітинні	Переважно багатоклітинні з клітинної диференціюванням

Всі три основні групи організмів – тварини, рослини та гриби – є еукаріотами. Однак будова їх клітин неоднакова. Ці відмінності поряд з особливостями харчування лягли в основу поділу над царства еукаріот на три царства (табл. 2).

Таблиця 2

Порівняльна характеристика основних форм еукаріотичної клітини

№ п / п	ознака	рослинна клітина	клітка грибів	тваринна клітина
1	2	3	4	5
1	клітинна стінка	Щільний шар целюлози та інших полісахаридів	Складається з хітину	Клітина оточена цитоплазматичною мембраною, яка покрита тонким шаром глікокаліксу (Комплекс полісахаридів і білків)

1	2	3	4	5
2	Центральна вакуоль	Є (велика)	є	відсутній
3	Пластида	Хлоропласти, хромопласти і лейкопласти	відсутні	відсутні
4	Центриоли клітинного центру	Клітини вищих рослин не містять	Деякі види грибів мають	Клітинний центр складається з двох центріолей
5	резервний вуглевод	Крохмаль у вигляді зерен	глікоген	глікоген

Питання для самоперевірки

1. Назвіть передумови виникнення та основні положення клітинної теорії.
2. Що таке клітина? Чому її називають структурною та функціональною одиницею живого?
3. Дайте порівняльну характеристику прокаріотів та еукаріотів. Які організми належать до тієї й іншої групи?
4. Назвіть основні компоненти еукаріотичної клітини і перерахуйте їх функції.
5. Чим відрізняється рослинна клітина від тваринної? Чому форма тварин клітин більш різноманітна, ніж рослинних?

Поверхневий апарат клітини

Цитоплазматична мембрана

Цитоплазматична мембрана, або плазмалема (лат. Membrana - шкірка, плівка) – займає в клітині прикордонне положення і відіграє роль напівпроникного селективний бар'єр. Вона відокремлює цитоплазму від зовнішнього середовища і в той же час забезпечує зв'язок клітини з цим середовищем.

Моделі будови цитоплазматичної мембрани

1. *Бутербродна модель (модель сендвіча)*

У 1935 р англійські вчені *Даніелі* і *Доусон* висловили ідею про пошаровому розташуванні в мембрані молекул білків та ліпідів. Відповідно до цієї моделі, видимі в електронний мікроскоп темні шари залягають зовні і складаються з білків, а світлий шар, розташований між ними, складається з молекул ліпідів. Тривалий час існувало уявлення про єдину тришарову будову всіх біологічних мембран.

При детальному вивченні мембрани за допомогою електронного мікроскопа виявилось, що світлий шар насправді представлений двома шарами фосфоліпідів – це *біліпідний шар*, причому водорозчинні його ділянки – *гідрофільні головки* – спрямовані до білкового шару, а нерозчинні (залишки жирних кислот) – *гідрофобні хвости* звернені один до одного (рис. 2).

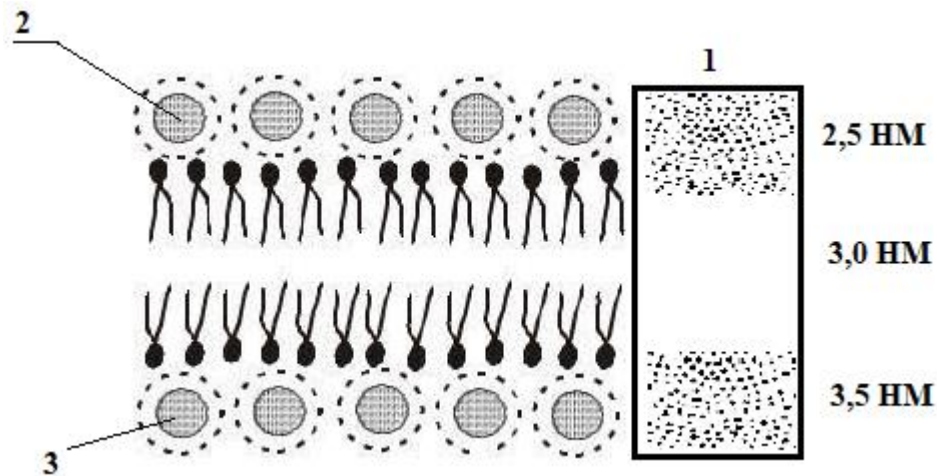


Рис. 2. Бутербродна модель будови цитоплазматичної мембрани.

1 - біліпідний шар; 2, 3 - білкові шари.

Однак, вже з середини 60-х років почали накопичуватися факти, що суперечать унітарній «бутербродній» моделі. Зокрема, за одними даними, у повному обсязі мембрани мали чітку тришарову структуру при електронно-мікроскопічному дослідженні; за іншими – значна частина мембранних білків мала глобулярну структуру, а не ламелярну, як у постулованій моделі. Нарешті, серед численних моделей мембран, запропонованих у середині 60-х років, почали виділятися ті, у яких доводилося наявність гідрофобно-гідрофільних взаємодій не тільки між ліпідними молекулами, але також між ліпідами та білками.

2. Рідинно-мозаїчна модель

У 1972 р Зінгер і Ніколсон описали модель мембрани, яка отримала широке визнання. Відповідно до цієї моделі молекули білків не були у вигляді суцільного шару, а занурені до біполярного ліпідного шару на різну глибину та утворюють у ньому подобу мозаїки (Рис. 3).

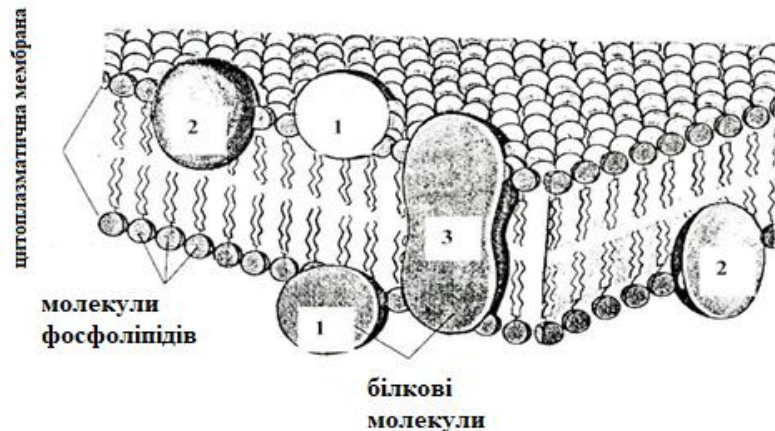


Рис. 3. Рідинно-мозаїчна модель будови цитоплазматичної мембрани.

1 - периферичні білки; 2 - полуінтегральні білки; 3 - інтегральні білки.

Глобули білкових молекул, подібно айсбергам, занурені в «океан» ліпідів: одні знаходяться на поверхні біліпідного шару - *периферичні білки*, інші занурюються в нього наполовину - *полуінтегральні білки*, треті - *інтегральні білки* - пронизують його наскрізь, формуючи гідрофільні пори. Периферичні білки, перебуваючи на поверхні біліпідного шару, пов'язані з головками ліпідних молекул електростатичними взаємодіями. Але вони ніколи не утворюють суцільного шару та не є білками власне мембрани, а пов'язують її з надмембранною або субмембранною системою поверхневого апарату клітини.

Основну роль в організації власне мембрани відіграють інтегральні та полуінтегральні білки, що мають глобулярну структуру та пов'язані з ліпідною фазою гідрофільно-гідрофобними взаємодіями. Молекули білків, як і ліпіди, мають амфіпатичні (подвійні) властивості та своїми гідрофобними ділянками взаємодіють з гідрофобними хвостами біліпідного шару, а гідрофільні ділянки звернені до водного середовища і утворюють з водою водневі зв'язки.

3. Білково-кристалічна модель (модель лінопротеїнового килимка)

Мембрани утворені переплетенням ліпідних та білкових молекул, які об'єднуються між собою на основі гідрофільно-гідрофобних взаємодій (рис. 4).

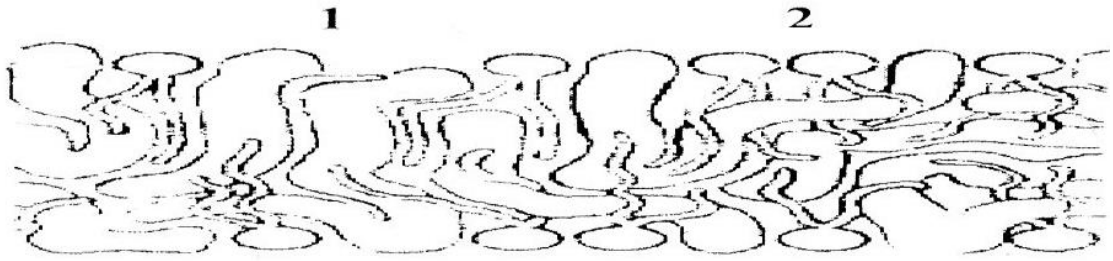


Рис. 4. Білково-кристалічна модель будови цитоплазматичної мембрани
1 - складні білкові глобули; 2 - ліпіди.

Білкові молекули, як штифти, пронизують шар ліпідів та виконують в складі мембрани функцію каркаса. Після обробки мембрани жиророзчинними речовинами білковий каркас зберігається, що доводить взаємозв'язок між молекулами білків у мембрані. Ймовірно, ця модель реалізується лише в окремих спеціальних ділянках деяких мембран, де потрібна жорстка структура і тісні стабільні взаємини між ліпідами і білками (наприклад, в області розташування ферменту *Na-K-АТФ-ази*).

Однією з універсальних моделей, що відповідають термодинамічним принципам (принципам гідрофільно-гідрофобних взаємодій), морфобіохімічним та експериментально-цитологічним даним, є рідинно-мозаїчна модель. Однак всі три моделі мембран не виключають одна одну і можуть зустрічатися на різних ділянках однієї й тієї ж мембрани в залежності від функціональних особливостей даної частини.

Склад, властивості та функції цитоплазматичної мембрани

Склад цитоплазматичної мембрани

Цитоплазматична мембрана – це найтонша плівка (7-10 нм), яка відмежовує внутрішній вміст клітини від довкілля та видно тільки в електронний мікроскоп.

За *хімічної організації* плазмалема представляє ліпопротеїдний комплекс, що складається з молекул *ліпідів* та *білків*.

Основою мембрани є *ліпідний бішар*, що складається головним чином з фосфоліпідів. У мембранах також присутні гліколіпіди та холестерол. Всі вони мають амфіпатичні властивості, тобто мають гідрофільні («люблять воду») та гідрофобні («бояться води») ділянки. Гідрофільні полярні «голівки» ліпідних молекул звернені назовні мембрани, а гідрофобні неполярні «хвости» (залишки жирних кислот) - одна до одної, утворюючи біполярний ліпідний шар. Молекули ліпідів рухливі та можуть переміщатися всередині свого моношару, а також рідко - з одного моношару в інший. Процес переміщення ліпідів з одного моношару в інший отримав назву шльопанці. Він йде дуже повільно, оскільки гідрофільна голівка ліпіда дуже повільно долає гідрофобну частину бішару.

Зовнішній та внутрішній моношари ліпідів мають асиметричність, тобто відрізняються за складом, що надає специфічності мембранам навіть у межах однієї клітини. Наприклад, у зовнішньому монослої знаходяться ліпіди з більш насиченими жирними кислотами, тому шар менш текучий. У внутрішньому монослої – навпаки. Крім того, гліколіпіди завжди розташовуються тільки в зовнішньому монослої.

Другим обов'язковим компонентом плазмалемі є *білки*. Більшість мембранних білків здатні переміщатися в площині мембрани або обертатися навколо своєї осі, але не можуть переходити з одного боку бішару ліпідів на інший.

Ліпіди забезпечують основні структурні особливості мембрани, а білки - її функції. Функції мембранних білків різні: підтримка структури мембран, отримання та перетворення сигналів з навколишнього середовища, транспорт деяких речовин, каталіз реакцій, що відбуваються на мембранах.

Властивості цитоплазматичної мембрани

1. Здатність до *самозбірки*. Після руйнівних впливів мембрана здатна відновити свою структуру, при цьому молекули ліпідів на основі своїх фізико-хімічних властивостей збираються в біполярний шар, у який потім вбудовуються молекули білків.

2. *Плинність*. Мембрана не є жорсткою структурою, велика частина входить до її складу білків та ліпідів може переміщатися в площині мембрани, вони постійно флюктують за рахунок обертальних та коливальних рухів. Це визначає велику швидкість протікання хімічних реакцій на мембрані.

3. *Напівпроникність*. Мембрани живих клітин пропускають, крім води, лише певні молекули та іони розчинених речовин. Це забезпечує підтримку іонного та молекулярного складу клітини.

4. Мембрана не має *вільних кінців*. Вона завжди замикається в бульбашки.

5. *Асиметричність*. Склад зовнішнього та внутрішнього шарів як білків, так і ліпідів різний.

6. *Полярність*. Зовнішня сторона мембрани несе позитивний заряд, а внутрішня – негативний.

Функції цитоплазматичної мембрани

1. *Бар'єрна* – плазмалема відмежовує цитоплазму та ядро від зовнішнього середовища. Крім того, мембрана ділить внутрішній вміст клітини на відсіки (компарменти), у яких часто протікають протилежні біохімічні реакції.

2. *Рецепторна (сигнальна)* – завдяки важливій властивості білкових молекул – денатурації, мембрана здатна реагувати на різні зміни в навколишньому середовищі. Так, при впливі на мембрану клітини різних факторів (фізичних, хімічних, біологічних), білки, що входять до її складу, змінюють свою просторову конфігурацію, що служить своєрідним сигналом для клітини. Це забезпечує зв'язок клітини з зовнішнім середовищем, розпізнавання клітин, їх орієнтацію при формуванні тканин та ін. З цією функцією пов'язана діяльність різних регуляторних систем та формування імунної відповіді.

3. *Обмінна* – до складу мембрани входять не тільки структурні білки, які утворюють її каркас, а й ферментативні, є біологічними каталізаторами. Вони розташовуються на мембрані у вигляді «каталітичного конвеєра» та визначають інтенсивність і спрямованість реакцій метаболізму.

4. *Транспортна* – молекули речовин, діаметр яких не перевищує 50 нм, можуть проникати шляхом *пасивного та активного* транспорту через пори до структур мембрани. Великі речовини потрапляють до клітини шляхом

ендоцитозу (транспорт у мембранній упаковці), що має витрати енергії. Його різновидами є *фаго-* та *піноцитоз*.

Транспорт речовин через мембрану клітини

Трансмембранний транспорт являє собою односпрямоване перенесення молекули речовини або спільний транспорт двох різних молекул в одному або протилежних напрямках через мембрану клітини.

Пасивний транспорт – вид транспорту, при якому перенесення речовин здійснюється за градієнтом хімічної або електрохімічної концентрації без витрати енергії АТФ. Виділяють два види пасивного транспорту: проста та полегшена дифузія.

Дифузія – це перенос іонів або молекул із зони вищої їх концентрації в зону більш низької концентрації, тобто за градієнтом концентрації.

Проста дифузія – іони солей та вода проникають через мембрану за градієнтом концентрації.

Полегшена дифузія – специфічні білки-переносники зв'язують речовину і переносять її через мембрану. Таким способом через мембрану проходять цукри та амінокислоти. Швидкість такого транспорту значно вище, ніж швидкість простої дифузії. Крім білків-переносників, у полегшеній дифузії беруть участь деякі антибіотики - наприклад, граміцидин та ванкоміцин. Оскільки вони забезпечують транспорт іонів, їх називають *іонофори*.

Активний транспорт – це вид транспорту, при якому витрачається енергія АТФ, і який йде проти градієнта концентрації. В активному транспорті беруть участь ферменти АТФ-ази, які знаходяться в зовнішній клітинній мембрані. Вони здійснюють перенесення іонів проти градієнта концентрації, це явище називається іонним насосом, прикладом якого є натрій-калієвий насос. У нормі в клітині більше іонів калію, у зовнішньому середовищі - іонів натрію. Тому за законами простої дифузії калій прагне вийти з клітини, а натрій – увійти до клітини. На противагу цьому натрій-калієвий насос накачує проти градієнта концентрації в клітину іони калію, а іони натрію виносить у зовнішнє середовище. Це дозволяє підтримувати сталість іонного складу в клітині та її

життєздатність. У тваринній клітині одна третина АТФ витрачається на роботу натрій-калієвого насоса.

Різновидом активного транспорту є транспорт у мембранній упаковці - *ендоцитоз*. Великі молекули біополімерів не можуть проникати через мембрану, вони надходять до клітини в мембранній упаковці. Розрізняють фагоцитоз та піноцитоз.

Фагоцитоз – захоплення клітиною твердих частинок.

Піноцитоз – захоплення клітиною рідких частинок. У цих процесах виділяють наступні стадії:

1. впізнавання рецепторами мембрани речовини;
2. впинання (інвагінація) мембрани з утворенням везикули (Бульбашки);
3. відрив бульбашки від мембрани, злиття її з первинною лізосоною та відновлення цілісності мембрани;
4. виділення неперетравленого матеріалу з клітини (екзоцитоз).

Ендоцитоз є способом харчування найпростіших. У ссавців та людини є ретикуло-гісто-ендотеліальна система клітин, здатна до ендоцитозу - це лейкоцити, макрофаги, клітини Купфера в печінці.

Надмембранний комплекс поверхневого апарату клітини: глікокалікс та клітинна стінка

Зовнішня клітинна мембрана тваринних клітин покрита шаром олігосахаридних ланцюгів. Це вуглеводне покриття мембрани називають *глікокаліксом*. Глікокалікс тваринної клітини має товщину 10-20 нм. Вуглеводи утворюють комплекси з мембранними білками та утворюють глікопротеїди; рідше утворюються комплекси з ліпідами, звані ліпопротеїдами.

Виступаючі розгалужені частини глікокалікса забезпечують:

1. індивідуальність клітини;
2. зв'язок із зовнішнім середовищем;
3. імунологічну індивідуальність клітини (грають роль антигенів);
4. з'єднання клітин при утворенні тканин.

У рослинних клітинах поверх зовнішньої клітинної мембрани розташовується щільний *целюлозний шар* з порами, через які здійснюється

зв'язок між сусідніми клітинами за допомогою цитоплазматичних містків. Цей шар являє собою *клітинну стінку*.

Клітинна стінка утворена полісахаридами, що не розчиняються у воді, лугах, та в багатьох кислотах. Вона виконує опорну (підтримує форму клітини) та захисну функції.

Постійні міжклітинні контакти

Постійні міжклітинні контакти виникають та набувають значення при формуванні тканин у багатоклітинних організмів.

Види міжклітинних контактів:

1. *Замикаючі або прикінцеві контакти* характерні для одношарових епітеліїв. При цьому зовнішні шари двох плазматичних мембран максимально зближені та часто стає видно три шари мембрани: два зовнішніх осмофільних шари обох мембран як би зливаються в один загальний шар товщиною 2-3 нм. Злиття мембран відбувається не на всій площі щільного контакту, а являє собою ряд точкових зближень мембран. Замикаючі контакти зустрічаються між усіма типами одношарового епітелію (ендотелій, мезотелій, епендима).

2. *Заякоренні (механічні) контакти*. За своєю структурою такі контакти зчеплюють не тільки плазматичні мембрани сусідніх клітин, але і зв'язуються з фібрилярні елементами цитоскелету. Механічні контакти здійснюються за допомогою актинових або проміжних філаментів. Філаменти з'єднують клітини одну з одною або клітини з позаклітинним матриксом (базальна мембрана епітелію, позаклітинні структурні білки сполучної тканини).

У тому випадку, якщо в з'єднанні беруть участь *актинові* філаменти, такі сполуки називаються *адгезійними* контактами. Якщо адгезійний контакт, який з'єднує клітини одну з одною, утворюється на невеликій ділянці мембрани, він називається *точковим*. Якщо ж такий контакт утворюється на всю клітину, то він називається *адгезійний пояс*.

Адгезійні контакти також утворюються між клітинами та позаклітинним матриксом. В такому випадку вони називаються *фокальними* контактами.

Фокальні контакти або *бляшки зчеплення* зустрічаються у багатьох клітин і особливо добре вивчені у фібробластів. Вони побудовані за загальним планом

з адгезійними поясами, але виражені у вигляді невеликих ділянок - бляшок на плазмалемі. В цьому випадку трансмембранні лінкерні білки-інтегрини специфічно зв'язуються з білками позаклітинного матриксу, наприклад з фібронектином. З боку цитоплазми ці ж глікопротеїди пов'язані з примембранними білками, куди входить і вінкулін, який пов'язаний з пучком актинових філаментів.

Функціональне значення фокальних контактів полягає в закріпленні клітини на позаклітинних структурах та в створенні механізму, що дозволяє клітинам переміщатися.

Якщо в з'єднанні клітин беруть участь *проміжні* філаменти, то утворюються *десмосоми* та *полудесмосоми*.

Десмосоми – структури у вигляді бляшок або кнопок з'єднують клітини між собою. У міжклітинному просторі видно щільний шар, представлений взаємодіючими інтегральними мембранними кадгерінов - десмоглеїнами, які в залежності від іонів Ca^{2+} зчіплюють клітини одну з одною. З цитоплазматичної сторони до плазмалеми прилягає шар білка-десмоплакіна, з яким пов'язані проміжні філаменти цитоскелету. Десмосоми зустрічаються найчастіше в епітелії, в цьому випадку проміжні філаменти містять кератин. У серцевому м'язі клітини кардіоміоцити містять десмінові фібрили в складі десмосом. В ендотелії судин до складу десмосом входять віментинові проміжні філаменти.

Полудесмосоми – з'єднання клітин з міжклітинними структурами. У епітелію лінкерних глікопротеїдів (інтегрини) десмосоми взаємодіють з білками базальної мембрани, куди входять колаген, ламінін, протеоглікани та ін.

Функціональна роль десмосом та полудесмосом - механічна. Вони зчеплюють клітини одну з одною та з такими, що є позаклітинним матриксом міцно, що дозволяє епітеліальним пластам витримувати великі механічні навантаження. Десмосоми міцно пов'язують клітини серцевого м'яза, що дозволяє їм виконувати величезне механічне навантаження, залишаючись пов'язаними в єдину скорочувальну структуру.

На відміну від щільного контакту всі типи зчеплювальних контактів проникні для водних розчинів та не грають ніякої ролі в обмеженні дифузії.

3. *Комунікаційні (хімічні)* контакти включають у себе три основних типи контактів.

1) *Щілинні контакти* - комунікаційні з'єднання клітин, які беруть участь в прямій передачі хімічних речовин з клітини в клітину. Це може відігравати велику фізіологічну роль не тільки при функціонуванні спеціалізованих клітин, а й забезпечувати міжклітинні взаємодії при розвитку організму, при диференціюванні клітин. Для цього типу контактів характерно зближення плазматичних мембран двох сусідніх клітин на відстань 2-3 нм. Саме ця обставина довгий час не дозволяло на ультратонких зрізах відрізнити даний вид контакту від щільного окремого (замикає) контакту.

Зони щілинних контактів (розміром від 0,5 до 5 мкм) усяні частками 7-8 нм у діаметрі, розташованими гексагонально з періодом 8-10 нм і мають в центрі канал близько 2 нм шириною. Ці частинки отримали назву *коннексонів*. У зонах щілинного контакту може бути від 10-20 до кількох тисяч коннексонів в залежності від функціональних особливостей клітин. Вони складаються з шести субодиниць білка коннектина. Об'єднуючись між собою, коннектини утворюють циліндричний агрегат - коннексон, в центрі якого розташовується канал.

Через щілинні контакти можуть транспортуватися речовини з молекулярною масою не більше 1-1,5 тис. І розміром не більше 1,5 нм (у комах через щілинний контакт можуть проходити речовини з молекулярною масою до 2 тис.), це різні іони, амінокислоти, нуклеотиди, цукру, вітаміни, стероїди, гормони, цАМФ. Білки та нуклеїнові кислоти через щілинні контакти проходити не можуть.

2) *Синаптичні контакти (синапси)* - контакти двох клітин, спеціалізовані на односторонній передачі збудження або гальмування від одного елемента до іншого. Цей тип контактів характерний для нервової тканини і зустрічається як між двома нейронами, так і між нейроном та будь-яким іншим елементом - рецептором або ефектором. Прикладом синаптичного контакту є також нервово-м'язове закінчення. Передача імпульсу може здійснюватися і іншими типами контактів (наприклад, щілинним контактом в серцевому м'язі). Однак, у синаптичному зв'язку досягається висока ефективність в реалізації нервового

імпульсу. Синапси утворюються на термінальних ділянках відростків нервових клітин (нейронів) - на дендритах та аксонах. Міжнейронні синапси мають вигляд грушовидних розширень (бляшок). Синаптичні бляшки можуть контактувати як з тілом іншого нейрона, так і з його відростками.

3) *Плазмодесми*. Цей тип міжклітинних контактів зустрічається у рослин. Плазмодесми - це тонкі трубчасті цитоплазматичні канали, що з'єднують дві сусідні клітини. Діаметр цих каналів становить 20-40 нм. Обмежує ці канали мембрана безпосередньо переходить в плазматичні мембрани сусідніх клітин. Плазмодесми проходять крізь клітинну стінку, що розділяє клітини. Таким чином, у деяких рослинних клітин плазмодесми з'єднують гіалоплазму сусідніх клітин, тому формально тут немає повного розмежування, відділення тіла однієї клітини від іншої.

Функціональна роль плазмодесм дуже велика. З їх допомогою забезпечується міжклітинна циркуляція розчинів, що містять поживні речовини, іони та інші сполуки.

Питання для самоперевірки

1. Які моделі будови біологічних мембран існують в даний час?
2. За яким принципом побудована плазмалема?
3. Перерахуйте функції та властивості плазматичної мембрани.
4. Які типи білків присутні в структурі мембрани?
5. Які способи транспорту речовин через плазмалему вам відомі?
6. Що таке фагоцитоз та піноцитоз?
7. Чим полегшена дифузія через мембрани відрізняється від простої?
8. Які речовини входять до складу глікокаліксу?
9. Які основні функції глікокаліксу?
10. Назвіть типи клітинних контактів. Яка їхня будова та функціональне значення?

Опорно-рухова система клітини (цитоскелет)

Будова і функції цитоскелету

Цитоскелет являє собою динамічну систему мікротрубочок, мікрофіламентів, і проміжних філаментів. Ці компоненти є немембранні органеллами, кожен з них утворює в клітині тривимірну мережу з характерним розподілом, яка взаємодіє з мережами з інших компонентів. Вони входять до складу ряду інших більш складно організованих органел (війок, джгутиків, мікроворсинок, клітинного центру) та клітинних з'єднань (десмосом, полудесмосом, оперізують десмосом).

Функції цитоскелета:

1. Підтримка і зміна форми клітини.
2. Розподіл переміщення компонентів клітини.
3. Транспорт речовин в клітку і з неї.
4. Забезпечення рухливості клітини.
5. Участь в міжклітинних з'єднаннях.

Мікротрубочки

Мікротрубочки – немембранні органели, які представляють собою порожні циліндричні утворення, що мають форму трубочок довжиною до декількох мікрометрів та діаметром близько 24-25 нм. Товщина стінки мікротрубочки становить 5 нм, а діаметр просвіту 14-15 нм. Стінка мікротрубочки складається зі спірально покладених ниток - протофіламентів товщиною 5 нм, яким на поперечному розрізі відповідають 13 субодиниць, утворених дімерами з білкових молекул α - та β -тубуліну (рис. 5).

Розташування мікротрубочок

Мікротрубочки присутні в цитоплазмі в складі кількох систем:

1. У вигляді окремих елементів, розкиданих на всій поверхні цитоплазми та формують мережі.

2. У пучках, де вони пов'язані тонкими поперечними містками (у відростках нейронів, в складі мітотичного веретена, манжетки сперматиди, периферичного «кільця» тромбоцитів).

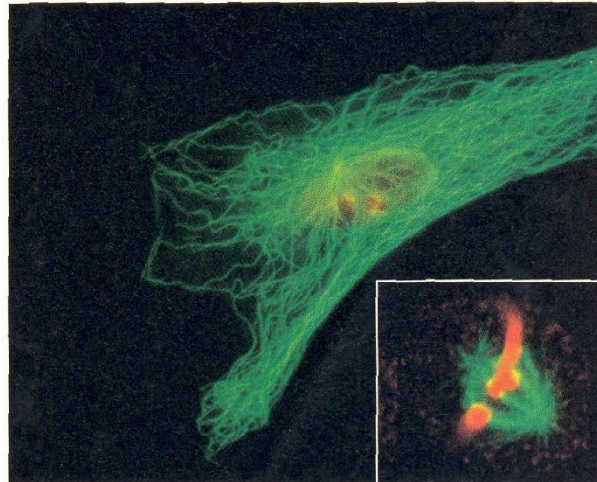


Рис. 5. Мікротрубочки в інтерфазній клітині що ділиться.
Зелене світіння – бетатубулін, помаранчеве – ДНК.

3. Частково зливаючись з формуванням пар або дублетів (в аксонах війок та джгутиків) та триплетів (в базальне тільце та центріолі) (рис. 6).

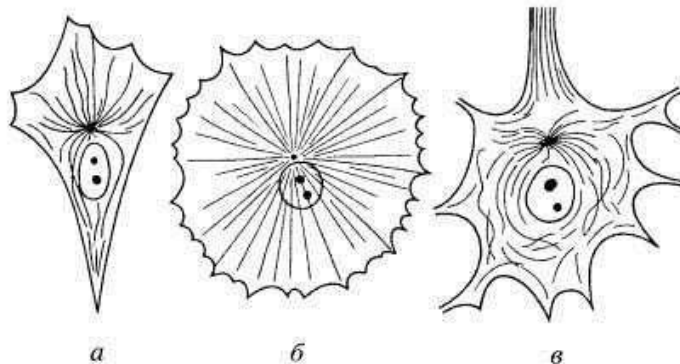


Рис. 6. Розташування мікротрубочок у цитоплазмі фібробластів (а), меланоцитів (б) та нейрона (в)

Створення та руйнування мікротрубочок

Мікротрубочки представляють собою динамічну систему, в якій зберігається рівновага між їх постійним складанням та дисоціацією. Кожна мікротрубочка має позитивний-кінець і негативний-кінець. На позитивному-

кінці переважає збірка мікротрубочок, а на негативному-кінці – розбирання. У більшості мікротрубочок негативний-кінець закріплений і служить точкою опори.

Структурами, що забезпечують закріплення та зростання мікротрубочок, служать дрібні сферичні тільця - сателіти (центри організації мікротрубочок). Сателіти містяться в базальних тільцях війок та клітинному центрі. Після повного руйнування мікротрубочок в цитоплазмі вони відростають від клітинного центру зі швидкістю близько 1 мкм/хв, а їх мережа знову відновлюється менш ніж за півтори години.

Зв'язок мікротрубочок з іншими структурами клітини і між собою здійснюється за допомогою ряду білків, що виконують різні функції. Мікротрубочки за допомогою допоміжних білків прикріплені до інших клітинних компонентів. За своєю довжиною мікротрубочки утворюють численні бічні вирости, які складаються з білків, асоційованих з мікротрубочками довжиною до декількох десятків нанометрів. Завдяки тому, що такі білки послідовно та зворотно зв'язуються з органелами, транспортними бульбашками, секреторними гранулами та іншими утвореннями, мікротрубочки (які самі не володіють скороченням) забезпечують переміщення зазначених структур у цитоплазмі. Деякі білки, асоційовані з мікротрубочками, стабілізують їх структуру, а зв'язуючись з їх вільними кінцями, перешкоджають деполімеризації.

Пригнічення самозбірки мікротрубочок за допомогою ряду речовин, які є інгібіторами мітозу (колхіцин, вінбластин, вінкрестин), викликають виборчу загибель клітин, що швидко діляться. Блокатори мікротрубочок порушують транспортні процеси в цитоплазмі, зокрема, секрецію, аксоплазматичний транспорт в нейронах. Руйнування мікротрубочок призводить до змін форми клітини та дезорганізації її структури та розподілу органел.

Функції мікротрубочок

1. Підтримка форми та полярності клітини, розподіл її компонентів.
2. Забезпечення внутрішньо-клітинного транспорту.
3. Забезпечення руху війок, хромосом в мітозі (формують веретено поділу).
4. Утворення основи інших органел (центріолей, війок).

Мікрофіламенти

Мікрофіламенти - тонкі білкові нитки діаметром 5-7 нм, що лежать в цитоплазмі поодинокі, у вигляді мереж або пучками.

Актин – основний білок мікрофіламентів. Існує три основних типи актину:

- 1) α -актин присутній в м'язових клітинах і забезпечує скоротливу функцію;
2. β -актину міститься в нем'язових клітинах;
3. γ -актину входить до складу стрес-фібрил, які утворюються в ході прикріплення клітини до субстрату.

Актин існує в клітині в мономерній формі (*глобулярні актин* або *G-актин*), яка здатна в присутності цАМФ та іонів Ca^{2+} полімеризуватись у довгі ланцюги (*фібрилярний актин* або *F-актин*). Фібрилярний актин має вигляд двох спірально закручених ниток (рис. 7).



Рис. 7. F-актин. Поверхнева репрезентація повторюваного фрагменту із 13 субодиниць (модель Кена Голмса)

Мікрофіламенти полярені за рахунок плюсового та мінус-кінця. На плюс-кінці переважає збірка (полімеризація), а на мінус-кінці - розбирання (деполімеризація) фібрили. Основна властивість мікрофіламентів - тредмілінг.

Тредмілінг - це «рух» глобул актину по філаментам за рахунок того, що з мінус-кінця скидається, а на плюс-кінець сідає такаж кількість глобул. Залежно від концентрації G-актину і F-актину в цитоплазмі швидкість збирання та розбирання варіює. Якщо концентрація G-актину висока, то переважає збирання, якщо низька – розбирання. Коли вміст G-актину досягає критичних

показників, збирання та розбирання йдуть з однаковою швидкістю і філамент має постійну довжину.

У Мікрофіламентів актин взаємодіє з актин-зв'язуючими білками, які виконують різні функції. Деякі з них регулюють ступінь полімеризації актину, інші (наприклад, філамін в кортикальній мережі або фімбрін та валлін в мікроворсинках) сприяють зв'язуванню окремих мікрофіламентів у системі. В скелетному м'язі мікрофіламенти утворюють впорядковані пучки, взаємодіючи з більш товстими міозиновими філаментами. У нем'язових клітинах на актин припадає 5-10% вмісту білка, лише близько половини його організовано в філаменти. Мікрофіламенти більш стійкі до фізичних та хімічних впливів, ніж мікротрубочки (рис. 8).

Кортикальна (термінальна) мережа - зона згущення мікрофіламентів під плазмалемою. У цій мережі мікрофіламенти переплетені між собою та «зшиті» один з одним за допомогою особливих білків, найпоширенішим з яких є філамін. Кортикальна мережа перешкоджає різкій деформації клітини при механічних впливах і забезпечує плавні зміни її форми шляхом перебудови, яка полегшується актин-розчинювальними ферментами.

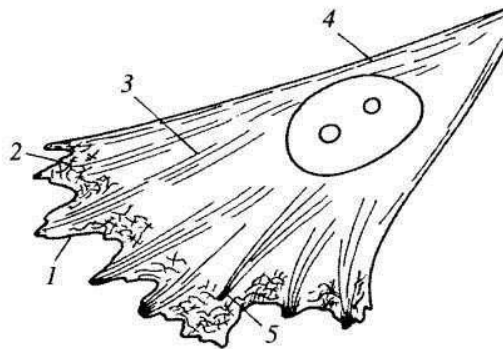


Рис. 8. Мікрофіламенти поляризованого рухомого фібробласта.

1 - ламелоподії рухомого краю, 2 - мережа актинових філаментів ламели, 3 - пучки мікрофіламентів, 4 - мікрофіламенти кортикального шару, 5 - фокальний контакт.

Прикріплення мікрофіламентів до плазмалеми здійснюється завдяки їх зв'язку з її інтегральними білками (інтегрини) - безпосередньо або через ряд

проміжних білків - талін, вінкулін та α -актин. Актинові мікрофіламенти прикріплюються до трансмембранних білків в особливі ділянки плазмалеми, званих адгезійними сполуками, або фокальними контактами, які пов'язують клітини одну з одною або клітини з компонентами міжклітинної речовини.

Функції мікрофіламентів

1. Забезпечення скоротливості м'язових клітин (при взаємодії з міозином).
2. Забезпечення функцій, пов'язаних з кортикальним шаром цитоплазми і плазмалемою (екзо та ендоцитоз, утворення псевдоподій та міграцій клітини).
3. Переміщення органел, транспортних бульбашок та інших структур в цитоплазмі за рахунок взаємодії з деякими білками (наприклад, мініміозином), пов'язаними з поверхнею цих структур.
4. Забезпечення певної жорсткості клітини за рахунок наявності кортикальної мережі, яка перешкоджає деформації, але сама, перебудовуючи, сприяє змінам клітинної форми.
5. Формування скоротливості перетяжки при цитотомії, завершенні клітинного розподілу.
6. Утворення основи, «каркаса» деяких органел (мікроворсинок, стереоцилій).
7. Участь в організації структури міжклітинних з'єднань (наприклад, оперізують десмосом).

Мікроворсинки – пальцевидні вирости цитоплазми клітини діаметром 0,1 мкм і довжиною 1 мкм, основу яких утворюють актинові мікрофіламенти. Мікроворсинки забезпечують збільшення площі поверхні клітини, на якій відбувається розщеплення та всмоктування речовин. На апікальній поверхні деяких клітин, є до кількох тисяч мікроворсинок, що утворюють щіткову облямівку. Каркас кожної мікроворсинки утворений пучком, що містить близько 40 мікрофіламентів, що лежать уздовж її довгої осі. В апікальній частині мікроворсинки цей пучок закріплений в аморфній речовині. Його жорсткість обумовлена поперечними зшивками з білків фібрин та валіна. З середини пучок прикріплений до плазмалеми мікроворсинки білковими містками – молекулами мініміозина. У підставі мікроворсинки мікрофіламенти пучка влітають в термальну мережу, серед елементів якої є міозинові

філаменти. Взаємодія актинових та міозинових філаментів термінальної мережі, обумовлює тонус та конфігурацію мікроворсинки (рис. 9).

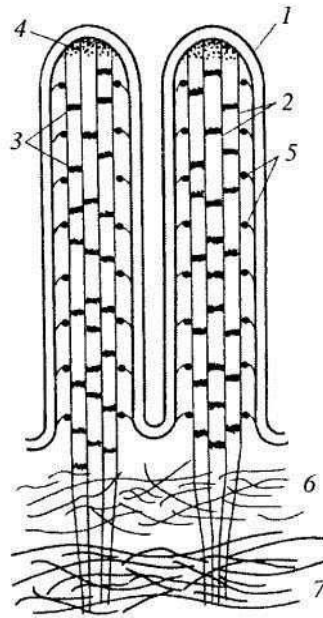


Рис. 9. Будова мікроворсинок.

1 - плазматична мембрана; 2 - актинові мікрофіламенти; 3 - білки, що зв'язують актин в пучки (фібрин, фасцин); 4 - аморфна «шапочка»; 5 - латеральні ручки, мініміозин; 6 - спектринова термінальна мережа; 7 - шар проміжних філаментів.

Проміжні філаменти

Проміжні філаменти - міцні та стійкі в хімічному відношенні білкові нитки товщиною близько 10 нм. На відміну від двох попередніх типів, білки проміжних філаментів мають фібрилярну структуру. Вони також здатні до полімеризації, проте деполімеризація їх відбувається тільки ферментативним шляхом. Проміжні філаменти мають тканеву специфічність, клітини різних тканин мають проміжні філаменти, що складаються з різних білків. Різні типи проміжних філаментів утворюють тривимірні сітки в різних ділянках цитоплазми: вони оточують ядро, входять до складу десмосом та полудесмосом епітеліальних клітин, лежать на всій довжині відростків нейронів (рис. 10).

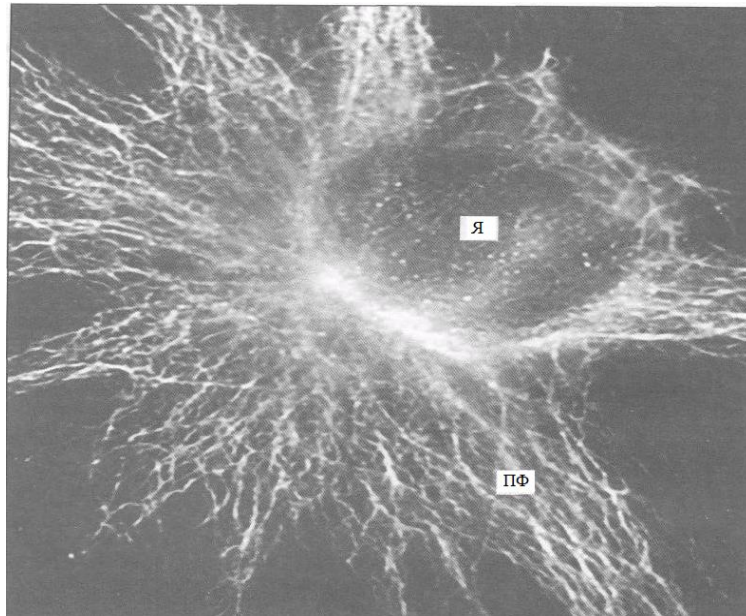


Рис. 10. Проміжні філаменти (ПФ) фібробласта в культурі тканини, пофарбовані флуоресціюючими антитілами до віментину, Я - ядро.

Функції проміжних філаментів

1. Структурна, опорна - забезпечення розподілу органел на певні ділянки цитоплазми.
2. Забезпечення рівномірного розподілу сил деформації між клітинами тканини, що перешкоджає пошкодженню окремих клітин, завдяки зв'язку проміжних філаментів з трансмембранними білками десмосом та полудесмосом.
3. Участь в утворенні рогової речовини в епітелії шкіри.
4. Підтримка форми відростків нервових клітин та фіксація трансмембранних білків.
5. Утримання міофібрил в м'язовій тканині та прикріплення їх до плазмалеми, що забезпечує їх скоротливу функцію.

Центросома (клітинний центр)

Центросома або *клітинний центр* – це немембранний органоїд. Його виявлено майже у всіх клітинах тварин (крім деяких видів найпростіших) та деяких клітинах нижчих рослин. Центросома відсутня у квіткових рослин та нижчих грибів.

У клітині, центросома знаходиться самому центрі клітини, поруч з ядром або комплексом Гольджі. Вона складається з центросфери і двох циліндричних центріолей, розташованих перпендикулярно один одному. Стінки центріолей утворені дев'ятьма триплетами з трьох злитих мікротрубочок (9 по 3, усього 27), з'єднаних системою зв'язок (рис. 11).

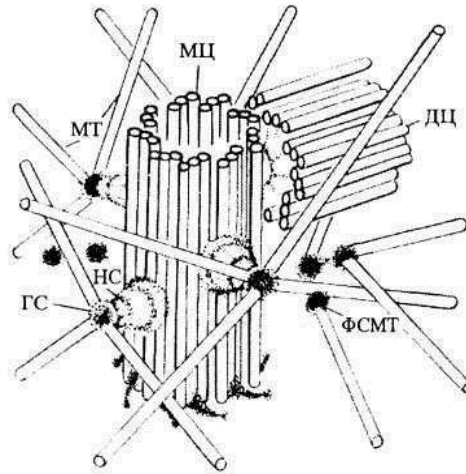


Рис. 11. Схема будови діплосоми: МЦ - материнська центріоль; ДЦ - дочірня центріоль; НС - ніжка сателіта; ГС - головка сателіта; МТ - мікротрубочки; ФСМТ - фокуси сходження мікротрубочок; ПР - придатки на дистальному кінці материнської центріолі.

Центросфера – щільний шар цитоплазми навколо центросоми, в якому часто містяться мікротрубочки, розташовані променями (Рис. 12).

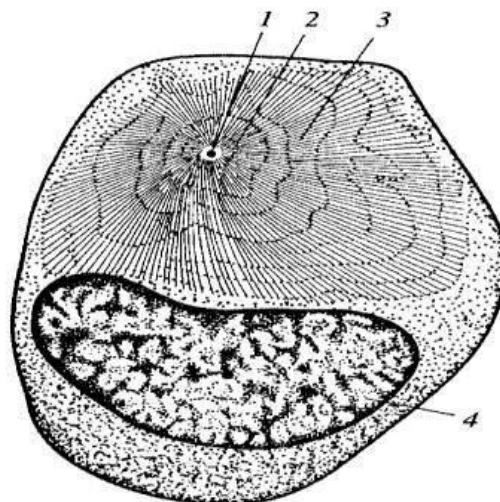


Рис. 12. Клітинний центр в сперматогонії саламандри.

1 - центріоль; 2 - прилегла до центріолі ділянка цитоплазми (перичентріольярна ділянка), 3 - центросфери, 4 ядро.

Центросоми здатні до реплікації в період інтерфази, при цьому кожна дочірня клітина отримує одну центріоль материнської клітини.

Функції центросом

1. Беруть участь в утворенні веретена поділу (ахроматинового або мітотичного).

2. Беруть участь в орієнтації веретена поділу.

3. Сприяють розбіжності хромосом при поділі клітини.

4. Утворюють базальні тільця війок та джгутиків.

У вищих рослин веретено поділу утворюється без участі центріолей.

Питання для самоперевірки

1. Які елементи входять до складу цитоскелета?

2. Що таке мікротрубочки та які їхні функції?

3. Які білки входять до складу мікрофіламентів?

4. Яку роль відіграють мікрофіламенти в клітині?

5. Що таке проміжні мікрофіламенти?

6. Якими особливостями володіють проміжні мікрофіламенти?

7. Що являє собою клітинний центр та яка його роль у клітині?

Ендоплазматична мережа

Ендоплазматична мережа (ЕПМ) була відкрита в 1945 році К. Портером в фібробластах курчат за допомогою електронної мікроскопії. У 1950 році при використанні ультратонких зрізів була з'ясована структура та різновиди ЕПМ. ЕПР є практично у всіх клітині. Вона відсутня в цитоплазмі зрілих еритроцитів, в клітинах синьо-зелених водоростей і в клітинах бактерій.

Ендоплазматична мережа (ЕПМ, ендоплазматичний ретикулум або ЕПР, цитоплазматична мережа) – це одномоембранний органоїд, що включає складну взаємопов'язану систему розгалужених каналів та порожнин різної форми (трубочки, сплюснені мембранні мішечки, цистерни, бульбашки). ЕПР пронизує всю цитоплазму клітини та контактує з зовнішньою клітинною (цитоплазматичною) мембраною, ядерною мембраною та іншими мембранними структурами клітини.

Мембрани ендоплазматичної мережі мають рідинно-мозаїчну структуру товщиною 5-7 нм. Вони звивисті і утворюють безперервну поверхню з численними складками та вигинами, яка обмежує єдиний внутрішній простір - порожнина ЕПР – від цитозолу (рис. 13). Похідними ендоплазматичної мережі є мікротільця, а в рослинних клітинах – вакуолі.

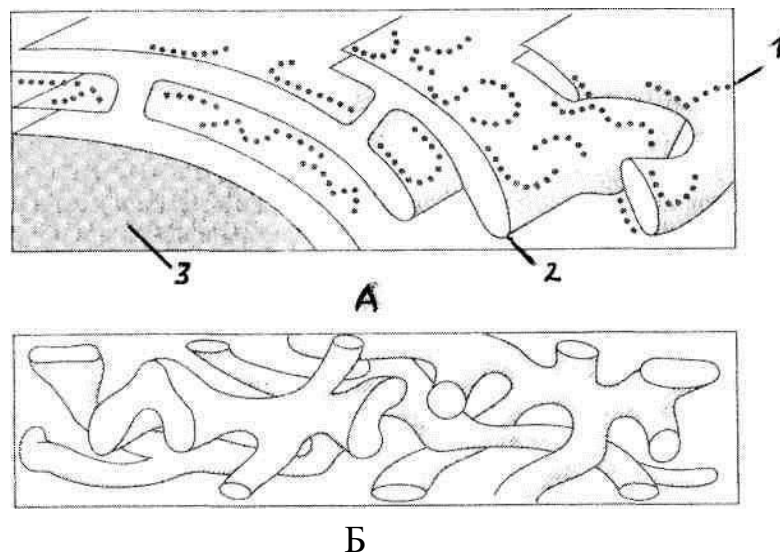


Рис. 13. Ендоплазматичний ретикулум:

А - шорсткий ЕПР, як система плоских цистерн; сторона цистерн, звернена до цитоплазми, покрита рибосомами; Б - гладкий ЕПР, має трубчасту будову, рибосоми відсутні.

1 - рибосоми, 2 - каналці, 3 - ядро.

Розрізняють гранулярну, гладку та перехідну ендоплазматичну мережу.

Гранулярна (шорстка) ендоплазматична мережа - це система плоских шарів та цистерн, часто розташованих паралельно одна одній і покритих 80S

рибосомами. Просвіт порожнин гранулярної ендоплазматичної мережі становить від 20 до 30 нм.

Гранулярна ендоплазматична мережа може бути представлена двома формами:

- а) рідкісними розрізненими цистернами (характерні для слабо спеціалізованих клітин або для клітин з низькою метаболічною активністю);
- б) локальними скупченнями мережами - тільця Берна - у печінці, ергастоплазма в клітинах підшлункової залози.

Функції гранулярного ЕПР

- 1. Участь в процесі біосинтезу білка.
- 2. Запасаюча (має здатність накопичувати в каналах, вакуолях і цистернах продукти синтезу).
- 3. Ізолююча (здатна накопичувати шкідливі речовини).
- 4. Транспортна (транспорт різноманітних речовин у цитоплазмі).

Агранулярний (гладкий) ЕПР – це система розгалужених трубочок діаметром від 30 до 60 нм, позбавлена прикріплених рибосом. Вона є похідним гранулярної (шорсткої) ендоплазматичної мережі, у деяких випадках їх мембрани безпосередньо переходять одна в одну. Агранулярний ЕПР мобільний, може сильно розростатись та редукувати. У порівнянні з гранулярним ЕПР, агранулярний мультифункціональний та утворює численні скупчення.

Функції гладкого ЕПР

- 1. Синтез всіх типів ліпідів (фосфоліпіди, холестерол) та стероїдних гормонів (клітини сім'яників та сальні залози).
- 2. Запасаюча (запасає жири або глікоген)
- 3. Участь у метаболізмі вуглеводів (в клітинах тварин та грибів).
- 4. Транспортна.
- 5. Ізолююча.
- 6. Детоксикація (знешкодження отруйних речовин в печінці).
- 8. Скорочувальна (рухова) за рахунок зв'язування та вивільнення іонів кальцію, що забезпечують м'язове скорочення.

Перехідна (транзиторна) ендоплазматична мережа – сукупність цистерн, позбавлених рибосом (рис. 14).

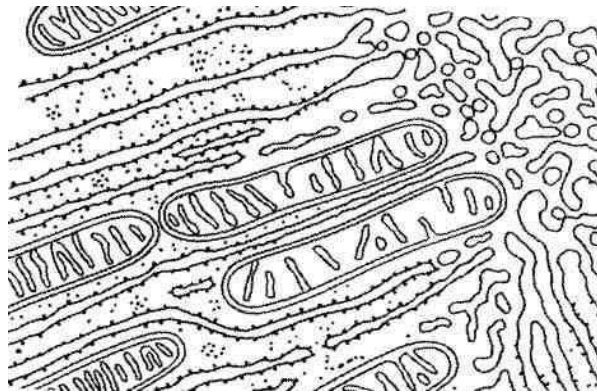


Рис. 14. Перехід гранулярного ЕПР в гладкий у печінковій клітині.

Функції перехідного ЕПР

1. Зв'язок гранулярного та гладкого ЕПР.
2. Транспортна.
3. Утворення транспортних бульбашок, що переносять білки і ліпіди до апарату Гольджі.

Ендоплазматична мережа забезпечує функціональний взаємозв'язок всіх органоїдів клітини між собою та з зовнішнім середовищем. Вона з'єднує всі клітинні мембранні структури в єдину систему, є поверхнею, на якій відбуваються всі внутрішньоклітинні процеси, а також просторово розділяє клітку на відсіки. За системою каналів ЕПМ здійснюється транспорт речовин.

Питання для самоперевірки

1. Коли і ким була відкрита ендоплазматична сітка?
2. Назвіть основні типи ЕПР та їх відмінності.
3. Які функції різних типів ЕПР?

Апарат Гольджі

У 1898 році італійський вчений К. Гольджі, використовуючи властивості зв'язування важких металів (осмій та срібло) з клітинними структурами, виявив

у нервових клітинах сітчасті утворення, які назвав «внутрішнім сітчастим апаратом» (рис. 15). Подальше вдосконалення методу забарвлення металами (імпрегнації) дало можливість переконатися в тому, що сітчасті структури (апарат Гольджі) зустрічається у всіх клітинах.

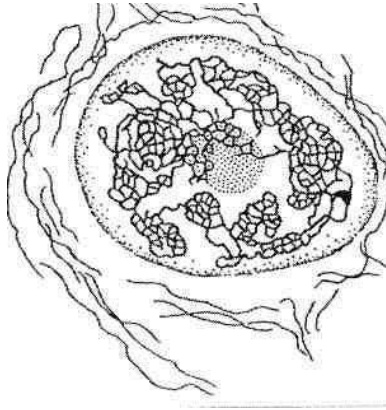


Рис. 15. Внутрішньо-клітинний сітчастий апарат Гольджі.

Апарат Гольджі (комплекс Гольджі, пластинчастий комплекс) - це одномембранный органоїд метаболічного апарату клітини. Зазвичай він розташовується поблизу ядра. Клітина може мати один або кілька комплексів Гольджі.

Типи апарату Гольджі

1. *Сітчастий* - зустрічається в клітинах кишкового епітелію. У різних клітинах будова апарату Гольджі такого типу сильно варіює в різні періоди функціонування однієї клітини він має вигляд сітки. Інша назва цього апарату «пластинчастий комплекс». У багатьох клітинах цей органоїд має форму мережі, що оточує ядро. Іноді його мережева структура набуває вигляду шапочки, розташованої над ядром.

2. *Дифузний* - виявляється в клітинах безхребетних тварин та рослин. Апарат Гольджі дифузного типу представлений у вигляді окремих елементів, що мають форму округлих, серповидних або паличковидних тілець, які називаються диктіосомами (рис. 16).

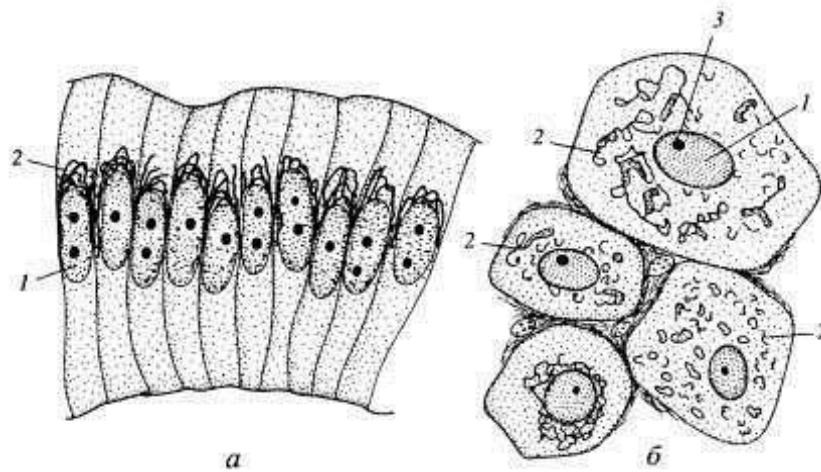


Рис. 16. Типи апарату Гольджі:

а - сітчастий в клітинах кишкового епітелію; б - дифузний в клітинах спинального ганглія. 1 - ядро, 2 - апарат Гольджі, 3 - ядерце.

Комплекс апарату Гольджі включає в себе наступні частини:

1. Сплюснені мембранні мішечки (цистерни, трубочки та пов'язані з ними бульбашки), які мають вигляд дископодібних порожнин, розташованих групами у вигляді стопок - диктіосоми.
2. Великі вакуолі, які утворюються в результаті розширення цистерн.
3. Кілька тисяч дрібних вакуолей, які відшнуровуються від країв цистерн.

Диктіосоми – це стопки з 3-15 дископодібних замкнутих цистерн комплексу Гольджі діаметром від 0,2 до 0,5 мкм. Їх число коливається від декількох сотень до тисяч на клітину.

У диктіосомі розрізняють два полюси:

1. *Цис-полюс* (проксимальна ділянка) - спрямований підставою до ядра. До нього підходять транспортні вакуолі, що несуть у пластинчастий комплекс продукти, синтезовані в зернистій ендоплазматичній мережі.

2. *Транс-полюс* (дистальна ділянка) - спрямований у бік плазмалемі. Від нього відшнуровуються бульбашки, які містять зрілі білки, вони призначені для виведення з клітини (рис. 17).

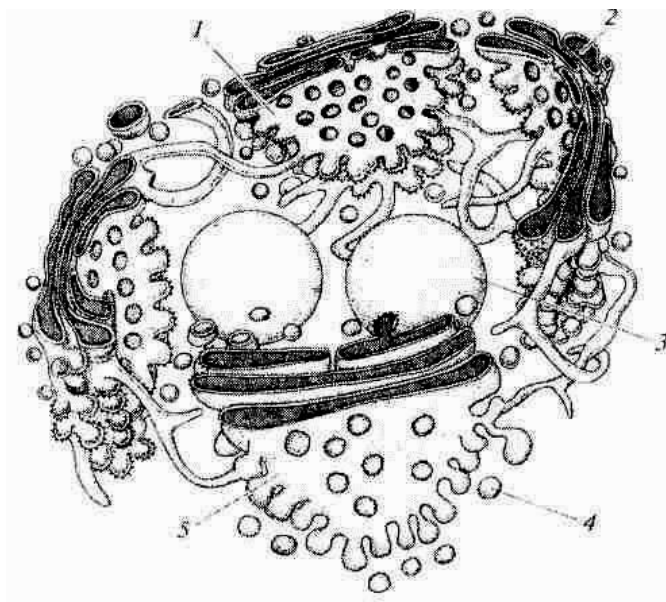


Рис. 17. Реконструкція апарату Гольджі з тваринної клітини, створена на основі електронних мікрофотографій: 1 - транс-полюс, 2 - внутрішній компартмент, 3 - секреторна бульбашка, 4 - бульбашка апарату Гольджі, 5 - цис-полюс.

Однак, частина дрібних бульбашок, заповнених білками-ферментами, залишається в цитоплазмі і носить назву *лізосом*.

Функції апарату Гольджі

1. *Посттрансляційна обробка* білків та інших речовин (глікозилювання та фосфолування)

2. *Синтез оліго- та полісахаридів* для побудови надмембранного комплексу клітини: у рослин таким чином утворюються клітинна стінка та фрагмопласт, а у тварин - елементи глікокалікса.

3. *Формування лізосом.*

4. *Утворення та упаковка різних секретів.*

5. *Транспорт* речовин у секреторних бульбашках:

- лізосомний потік;

- потік постійної секреції (конститутивний) – будь-яка клітина повинна постійно відновлювати та оновлювати мембрани своєї поверхні, які беруть участь в ендоцитозі, і мембрани своїх органів.

○потік регульованою секреції (у клітині відбувається накопичення секреторних гранул, поки не буде отримано позаклітинний сигнал, а потім за цим сигналом - їх вивільнення з клітини).

Питання для самоперевірки

1. Яка історія відкриття та вивчення апарату Гольджі?
2. Опишіть будову та перерахуйте функції апарату Гольджі.
3. Назвіть основні типи апарату Гольджі.

Лізосоми

Лізосоми як мембранні бульбашки були вперше відкриті в 1955 р Де Дювом при вивченні клітин печінки щурів. Автором було особливо відзначено наявність ферментів в складі лізосом. Пізніше за допомогою електронного мікроскопа вдалося встановити, що лізосоми присутні у всіх клітинах.

Лізосоми – одномоембранні органели, що мають форму пухирців різноманітної форми та діаметром до 2 мкм. Вони розсіяні в цитоплазмі та містять комплекс гідролітичних ферментів.

Характерні риси лізосом:

1. Містять близько 40 гідролітичних ферментів: протеази, нуклеази, глікозидази, ліпази, фосфоліпази, фосфатази та сульфатази.
2. Найбільшу активність ферменти виявляють при рН 5. Кисле середовище в лізосомах (рН 5) підтримується за допомогою протонної помпи, яка, використовуючи енергію АТФ, накачує іони H^+ до лізосоми.
3. Захист від саморуйнування лізосом досягається наявністю в мембрані олігосахаридів та нейтральної рН у первинних лізосомах.
4. Маркерним ферментом лізосом є кисла фосфатаза.

Будова мембрани лізосом є комбінацією ділянок побудованих за пластинчастим та міцелярним типом. Міцели знаходяться в динамічній рівновазі з пластинчастими ділянками - це рівновага залежить від умов середовища. Полярні групи фосфоліпідів утворюють поверхню міцели, а

неполярні ділянки звернені всередину. Простір між молекулами ліпідів зайнято водою. Міцелярні ділянки містять довгі пори. Ці пори заповнені водою і можуть закриватися полярними групами ліпідів. Подібна організація мембрани забезпечує проникність не тільки для гідрофільних, а й для гідрофобних речовин (рис. 18).

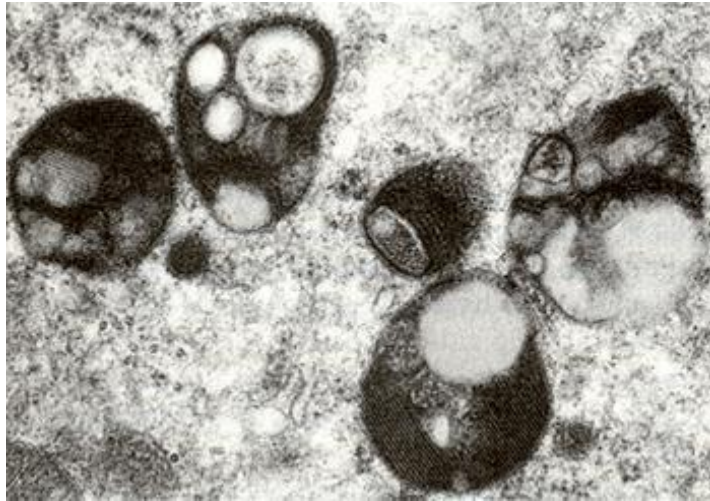


Рис. 18. Лізосоми.

Функції лізосом

1. Внутрішньоклітинне травлення (гідролітичні розщеплення білків, нуклеїнових кислот, вуглеводів та ліпідів).
2. Участь у позаклітинних процесах (запліднення, линька у комах).
3. Знищення пошкоджених органоїдів клітини (автофагії).
4. Транспортна.
5. Ізольююча.
6. Запасаюча.

Класифікація лізосом

1. *Первинні* лізосоми – дрібні мембранні пухирці розміром близько 0,1 мкм. Вони заповнені безструктурним речовиною, яке містить неактивні ферменти, синтезовані рибосомами та накопичені в ендоплазматичній мережі. Ці ферменти надходять до апарату Гольджі, який упаковує їх у мембранні пухирці.

2. *Вторинні* лізосоми (травні вакуолі) - виникають як результат з'єднання первинної лізосоми з поглинутим кліткою (шляхом фагоцитозу та піноцитозу)

чужорідним матеріалом або власними компонентами клітини, призначеними для розщеплення. Матеріал поступово перетравлюється під дією гідролаз, що надійшли до фагосоми, а перетравлені речовини проходять через мембрану фагосоми та включаються до складу клітини.

3. *Залишкові тільця* – містять неперетравлені вторинними лізосомами поживні речовини. У найпростіших залишкові тільця виділяються в зовнішнє середовище - «дефекація». В інших випадках вони можуть тривалий час зберігатися в клітині та викликати різні патологічні процеси (у людини відомо близько 12 вроджених захворювань, при яких відзначається дисфункція лізосом).

4. *Цитолізосоми* (аутолізосоми) - утворюються при з'єднанні первинної лізосоми з компонентами самої клітини (наприклад, мітохондрій або ділянок ендоплазматичної мережі). Вони утворюються в ході різних фізіологічних (наприклад, регенерація) або патологічних процесів (Рис. 19).

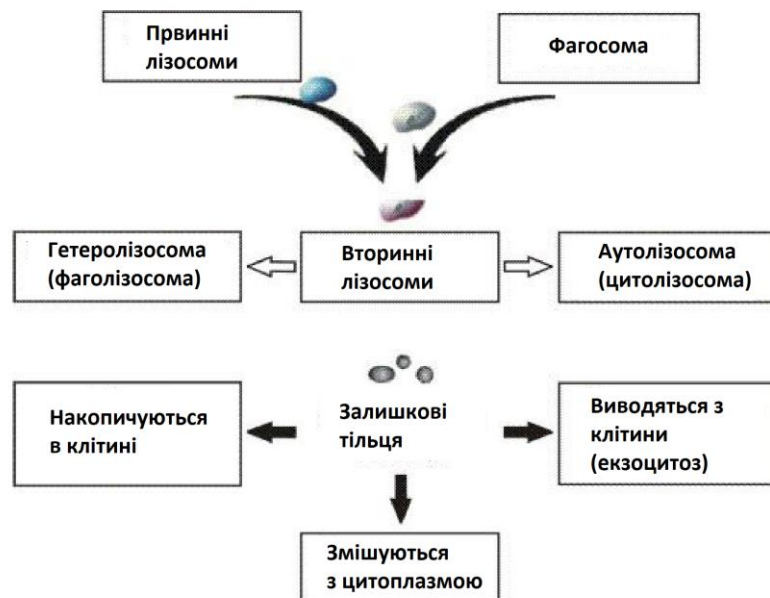


Рис.19. Види лізосом.

Питання для самоперевірки

1. Що таке лізосоми?
2. Коли і ким були відкриті лізосоми?

3. Перелічіть основні відмінності лізосом.
4. Яка будова та функції лізосом?
5. Назвіть основні види лізосом.

Центральна вакуоль рослинної клітини та інші мембранні бульбашки

Центральна вакуоль рослинної клітини

Вакуолі – одномембранні органели, які мають вигляд мішечків, заповнених водними розчинами органічних та неорганічних речовин. В утворенні вакуолей беруть участь ЕРМ і апарат Гольджі. Молоді рослинні клітини містять багато дрібних вакуолей, які в міру зростання та диференціювання клітини зливаються одна з одною та утворюють одну велику центральну вакуоль. Центральна вакуоль у клітині може займати до 95% обсягу зрілої клітини; ядро і органели відтісняються при цьому до клітинної оболонці (рис. 20). Від цитоплазми центральна вакуоль відділена мембраною, яка називається *тонопластом* володіє виборчої проникністю. Рідина, що заповнює центральну вакуоль, називається *клітинним соком*. До складу клітинного соку входять водорозчинні органічні та неорганічні солі, моносахариди, дисахариди, амінокислоти, кінцеві або токсичні продукти обміну речовин (глікозиди, алкалоїди), деякі пігменти (антоціани).

Функції центральної вакуолі

1. Накопичення та зберігання води.
2. Регуляція водно-сольового обміну.
3. Підтримка тургорного тиску.
4. Накопичення водорозчинних метаболітів, запасних поживних речовин.
5. Забезпечення забарвлення квіток і плодів деяких рослин.

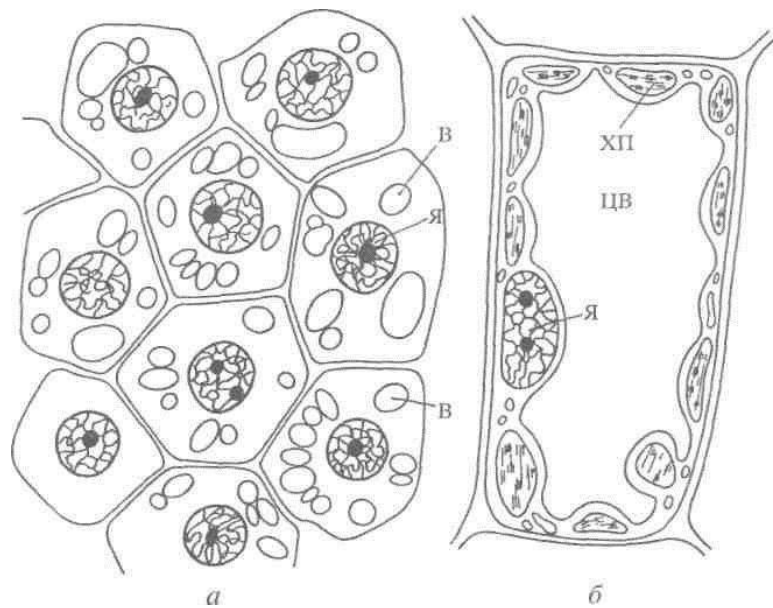


Рис. 20. Центральні вакуолі (ЦВ) у клітині меристеми кореня (а) та в мезофілі листа (б); Я - ядро; В - вакуолі; ХП - хлоропласти.

Сферосоми

Сферосоми – дрібні мембранні пухирці рослинних клітин. Сферосоми утворюються з ЕПР. На кінці цистерни ЕРМ накопичується осмофільний матеріал, після чого ця ділянка відшнуровується та утворюється невеликий пухирець, що досягає діаметра 0,1-0,5 мкм. Зростання сферос та перебудова їх вмісту пов'язані з накопиченням в них масла, тому вони поступово перетворюються в масляні краплі. Відкладення ліпідів починається між осмофільними шарами мембрани. Крім жирів у складі сферос виявляють білки та фермент ліпазу, що розщеплює ліпіди.

Функція сферос – накопичення та запасання масла (масляна крапля).

Пероксисоми

Пероксисоми (мікротільця) – одномембранні сферичні або подовжені вакуолі діаметром 0,05-1,5 мкм з помірно щільним однорідним або дрібнозернистим вмістом (матриксом), у якому іноді виявляється більш щільна серцевина (нуклеоїд), що має кристалічну будову та складається з фібрил та трубочок (рис. 21).

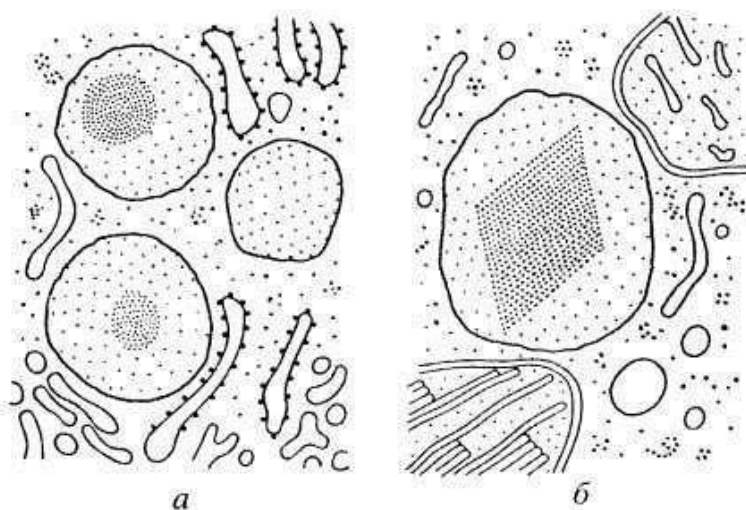


Рис. 21. Будова пероксисом в клітинах печінки (а) та листа тютюну (б).

Дрібні пероксисоми (мікропероксисоми) діаметром 0,05-0,25 мкм зустрічаються у всіх клітинах, великі (макропероксисоми) діаметром 0,3-1,5 мкм – у гепатоцитах, макрофагах, клітинах проксимальних ниркових каналців. Число пероксисом варіює в клітинах різних типів: у гепатоцитах воно становить у середньому 500, а займаний ними відносний обсяг - близько 2% об'єму клітини.

Пероксисоми оновлюються кожні 5-6 днів.

Матрикс пероксисом містить до 15 ферментів (пероксидаза, каталаза, оксидаза D-амінокислот, уратоксидаза), склад яких може варіювати. Нуклеоїд пероксисоми відповідає області конденсації ферментів.

Утворення пероксисом відбувається в ендоплазматичній мережі шляхом відбруньковування від елементів агранулярного ЕПР. Ферменти пероксисом синтезуються частково в гранулярних ЕПР, частково в гіялоплазмі. Пероксисоми утворюються в результаті розщеплення раніше існуючих, що ростуть завдяки постійному надходженню ферментів. Мембрана пероксисоми високо проникна для іонів та низькомолекулярних субстратів.

Функції пероксисом

1. Перетворення жирів у вуглеводи.
2. Метаболізм перекису водню.
3. Накопичення специфічних білків для подальшої самореплікації.

Ендоплазматична мережа, апарат Гольджі, лізосоми та вакуолі утворюють єдину вакуолярну мережу клітини, окремі елементи якої можуть переходити одна в одну.

Питання для самоперевірки

1. Яка будова і функції центральної вакуолі рослинної клітини?
2. Яке значення в клітині мають сферосоми та як вони влаштовані?
3. Яка будова і функції пероксисом?
4. Де відбувається утворення пероксисом?

Мітохондрії

Термін «мітохондрія» був введений у 1897 р К. Бенда для позначення зернистих та нитчастих структур в цитоплазмі різних клітин. *Мітохондрії або хондріосоми* (грец. *Mitos* - нитка, *chondrion* - зернятко, *soma* - тільце) - двомембранні органели, що забезпечують клітину енергією, одержуваної в процесі окислення та запасання у вигляді фосфатних зв'язків АТФ. Мітохондрії присутні у всіх клітин.

Форма, величина та кількість мітохондрій у клітині постійно змінюються. Мітохондрії можуть мати еліптичну, сферичну, нитковидну, паличкоподібну та інші форми, які можуть змінюватися протягом певного часу. Їх розміри складають від 0,5 до 7-60 мкм в ширину, а кількість у різних типах клітин може варіювати: в ооцитах до 300 000 мітохондрій, а гігантська амеба має до 500 000 мітохондрій.

Місцезнаходження мітохондрій в клітині

У цитоплазмі мітохондрії можуть розташовуватися дифузно, а можуть бути зосереджені в ділянках максимального споживання енергії: наприклад, поблизу іонних насосів, скоротних елементів (міофібрил), органел руху (війок), компонентів синтетичного апарату (цистерн ЕПР).

Будова мітохондрій

Мітохондрії оточені двома мембранами, між якими розташовується міжмембранний простір. Зовнішня мембрана – гладка, володіє високою проникністю для залишків фосфорної кислоти, АДФ, піровиноградної кислоти. Внутрішня мембрана - утворює велику кількість складок - *крист*, на яких локалізуються ферменти окисно-відновних реакцій (клітинне дихання), а також ферменти, що беруть участь в синтезі АТФ. Форма крист може бути пластинчастою або трубчастою. Вони розташовуються паралельно довгої осі мітохондрії (аксони нервових клітин, поперечно-смугасті м'язи) або перпендикулярно їй (клітини печінки, нирок). На поверхні крист знаходяться грибоподібні тіла, що складаються з головки діаметром 9 нм та ніжки товщиною 3 нм. На них відбувається поєднання процесів окислення та фосфорилування – здійснюється синтез АТФ з АДФ. При роз'єднанні цих сполук утворюється значна кількість тепла замість накопичення енергії в формі макроергічних сполук.

Матрикс мітохондрій має тонкозернисту гомогенну будову, в якій виявляються тонкі зібрані в клубок нитки близько 2-3 нм - молекули ДНК або гранули близько 15-20 нм - мітохондріальні рибосоми (70 S). Матрикс містить висококонцентровану суміш сотень різних ферментів: розчинні ферменти циклу Кребса, ферменти білкового синтезу, ферменти беруть участь в окисленні жирних кислот, а також мітохондріальні рибосоми, мітохондріальні гранули мітохондріальну ДНК. Рибосоми мають вигляд дрібних щільних гранул, які іноді прикріплюються до внутрішньої мембрани або утворюють полісомні ланцюжки (рис. 22).

Життєвий цикл мітохондрій

Життєвий цикл мітохондрій порівняно короткий (близько 10 діб): їх руйнування відбувається шляхом аутофагії, а гинуть органели замінюються новими, які формуються шляхом перешнуровки преіснуючих.

Генетика мітохондрій

Мітохондрії мають мітохондріальну ДНК та власний білок-синтезуючий апарат. Реплікація мітохондріальної ДНК відбувається в S-фазі клітинного циклу незалежно від реплікації ядерної ДНК. ДНК мітохондрій є дволанцюгова

замкнута структура. У мітохондрії може бути від 1 до 20 000 ДНК. Обсяг інформації, закованої в геномі мітохондрій, невеликий. Мітохондріальний геном містить матриці для синтезу власних т-РНК, високомолекулярних р-РНК, деяких субодиниць ферментів дихального ланцюга та АТФ-синтазного комплексу.

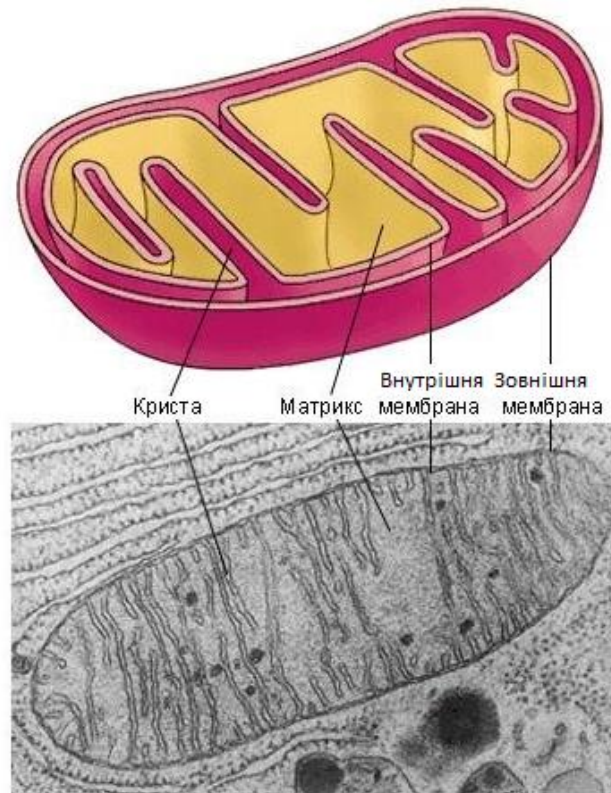


Рис. 22. Схема будови мітохондрії.

Функції мітохондрій

1. Синтез АТФ в процесі клітинного дихання (енергетичні станції клітини);
2. Синтез стероїдних гормонів та амінокислот (глутамінової кислоти);
3. Активне накопичення іонів (Ca^{2+}).

Питання для самоперевірки

1. Яка будова і функції мітохондрій?
2. Від чого залежить локалізація мітохондрій у клітинах?
3. Чому в тваринних клітинах мітохондрій більше, ніж у рослинних?

4. Чим відрізняються зовнішня та внутрішня мембрани мітохондрій?
5. Як називається внутрішній вміст мітохондрій?
6. Які ферменти в складі мітохондрій забезпечують основні функції цього органоїда?
7. Чому мітохондрії називають напівавтономними органоїдами?

Пластиди

Пластиди (грец. Plastides - будують, що утворюють) – двомембранні органели, що зустрічаються у фотосинтезуючих еукаріотичних організмів (вищі рослини, нижчі водорості, деякі одноклітинні організми). Всі пластиди розвиваються зі своїх попередників - пропластид.

Пропластиди – дрібні органели, присутні в клітинах меристеми, доля яких визначається потребами диференційованих клітин. Виділяють три основні типи пластид, що мають спільне походження та взаємопов'язані між собою: *хлоропласти* (зеленого кольору), *лейкопласти* (безбарвні) та *хромопласти* (жовтого, оранжевого або червоного кольору) (рис. 23).

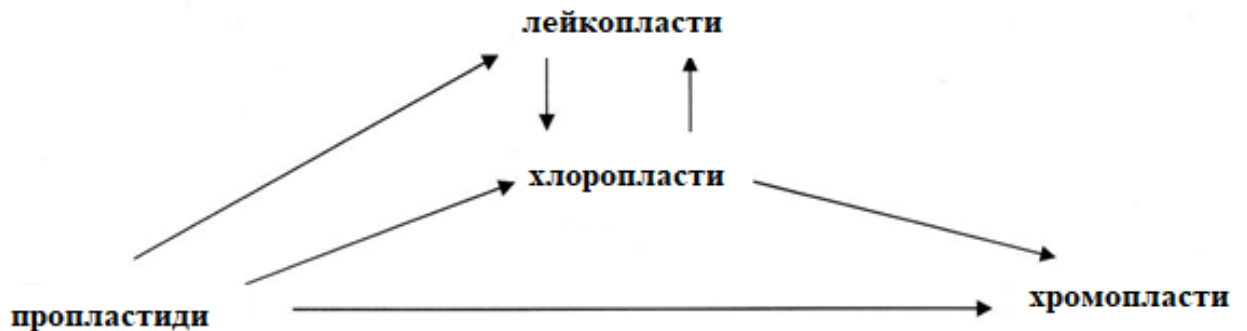


Рис. 23. Розвиток пластид.

Хлоропласти – двомембранні органели подовженої форми шириною 2-4 мкм і довжиною 5-10 мкм. Вони містять зелений пігмент *хлорофіл* (рис. 24). Кількість хлоропластів в клітині різних рослин дуже сильно варіює: у клітинах

вищих рослин міститься від 10 до 30 хлоропластів, у зелених водоростей - 1, а в гігантських клітинах палісадні махорки - близько 1000.

Будова хлоропластів

Зовнішня мембрана – гладка, товщиною близько 7 мкм. Внутрішня мембрана – складчаста, утворює грани та ламели.

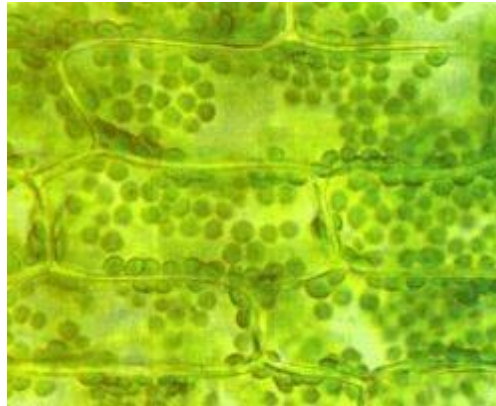


Рис. 24. Хлоропласти в рослинних клітинах.

Грани – це стопки накладених одна на одну камер (*тилакоїд* - впинання або мішечки), число яких коливається від кількох до 50 та більше. Мембрани тилакоїдів містять ферменти, що забезпечують світлову фазу фотосинтезу. Грани з'єднані між собою системою звивистих каналців або пластинок (ламел).

Строма – безбарвна гомогенна речовина, що заповнює простір, обмежений мембраною. Вона містить кільцеву ДНК, РНК, рибосоми 70 S, зерна крохмалю та ферменти циклу Кальвіна, необхідні для темної фази фотосинтезу (рис. 25).

Пігменти хлоропластів:

1. хлорофіл *a* та хлорофіл *b* ;
2. каротиноїди: каротини (оранжево-червоні) та ксантофіли (жовті, рідше червоні); часто маскуються хлорофілом.

Функції хлоропластів

1. Фотосинтез – утворення органічних речовин з неорганічних за рахунок енергії сонячного світла (щорічно синтезується близько 145 млрд. Т-вуглеводів з виділенням кисню).
2. Синтез деяких амінокислот та жирних кислот.

3. Тимчасове зберігання запасів крохмалю.

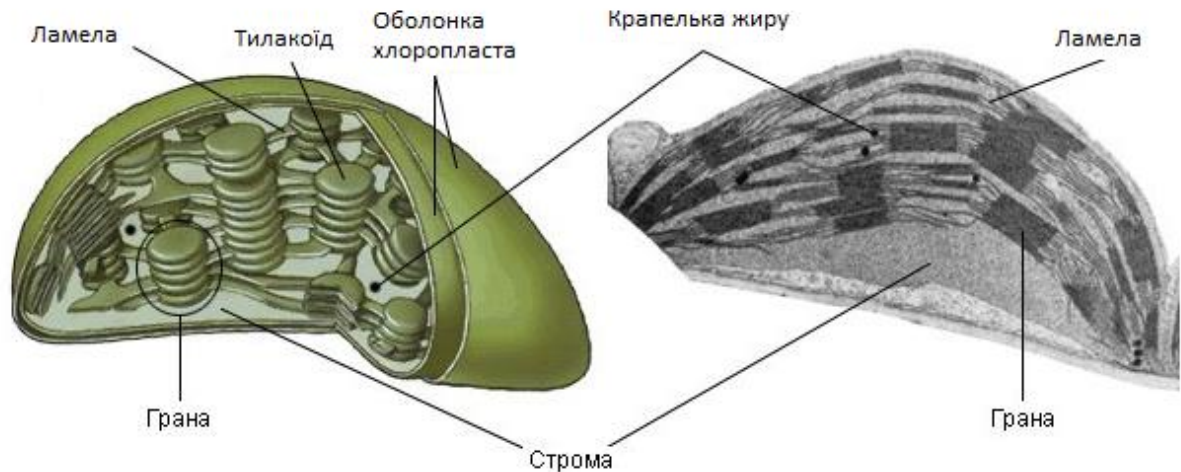


Рис. 25. Будова пластид на прикладі хлоропласта.

Добре видно містять хлорофіл грани, зібрані зі стосу тилакоїдних мембран.

Праворуч - електронна фотографія.

Лейкопласти – безбарвні пластиди, округлої форми, розмір яких становить 2-4 мкм. Пігменти в них відсутні. Зустрічаються в нефарбованих підземних частинах рослин (коріння, бульба, кореневище), насінні, епідермісі, серцевині стебла.

Будова лейкопластів

Лейкопласти оточені оболонкою, що складається з двох мембран. Зовнішня мембрана гладка, а внутрішня утворює нечисленні тилакоїди. В стромі лейкопластів є рибосоми 70S типу, кільцева ДНК, ферменти синтезу та гідролізу запасних поживних речовин (Рис. 26).

Функції лейкопластів

Акумуляція поживних речовин. У лейкопластах одних клітин запасуються зерна крохмалю – це *амінопласти* (наприклад, в бульбах картоплі); в інших – жири – це *ліпідопласти* (в горіхах, соняшнику) або білки – *протеїнопласти* (у деякому насінні).

В одному і тому ж лейкопласті можуть накопичуватися різні речовини.

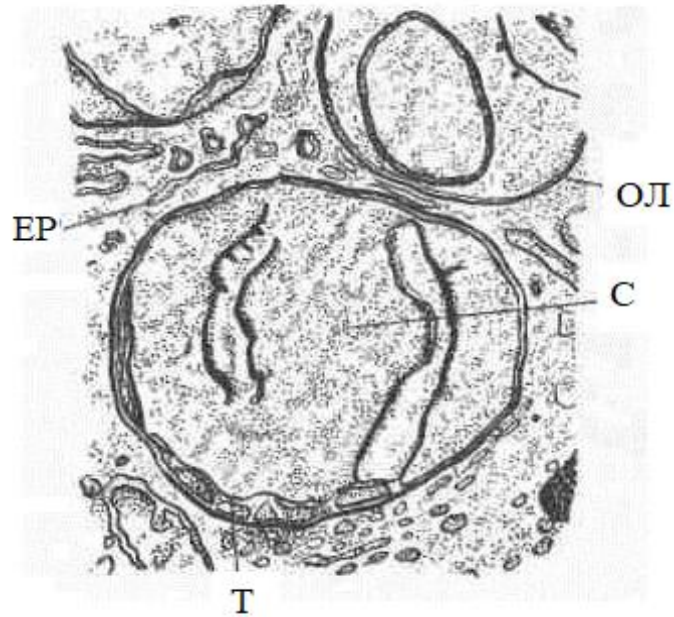


Рис. 26. Лейкопласти в клітині диференціюються. Трахеїди сосни під електронним мікроскопом.

ОЛ - оболонка лейкопластах, С - строма, Т - тилакоїди,
ЕР – ендоплазматичний ретикулум.

Хромопласти – жовто-оранжеві пластиди округлої або чечевице образної форми. Вони позбавлені хлорофілу і тому не здатні до фотосинтезу. Зустрічаються в цитоплазмі клітин квіток, стебла, плодів, листя, надаючи їм відповідне забарвлення.

Будова хромопластів

Зовнішня мембрана хромопластів гладка, а внутрішня або гладка, або утворює поодинокі тилакоїди. В стромі є кільцева ДНК та пігменти - каротиноїди, які надають хромопластам забарвлення (жовту, червону, коричневу або помаранчеву) (рис. 27).

Функція хромопластів – забезпечення забарвлення квіток, плодів, насіння. Хромопласти вважаються кінцевою стадією розвитку пластид.

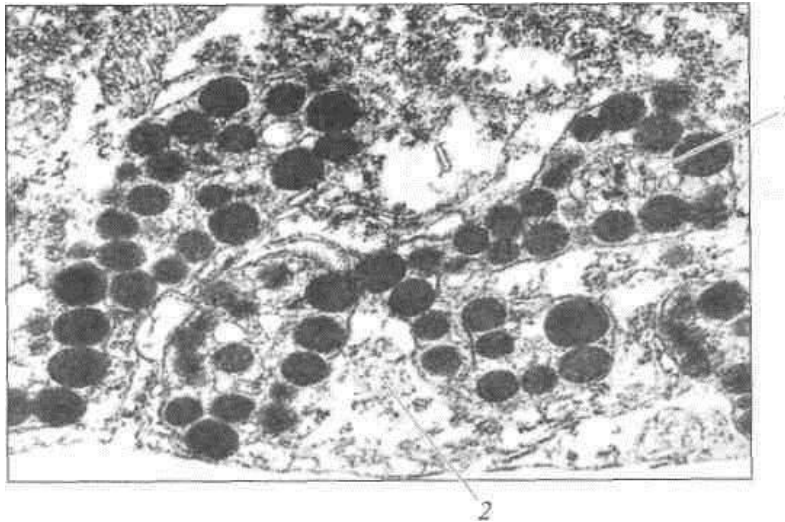


Рис. 27. Хромопласти в клітині пелюстки жовтцю:
1 - хромопласти; 2 - цитоплазма.

Питання для самоперевірки

1. Перерахуйте основні типи пластид.
2. Яка будова і функції хлоропластів?
3. Яка будова і функції хромопластів?
4. Яка будова і функції лейкопластів?
5. Яка роль пластид у рослинній клітині?

Рибосоми

Рибосоми - дрібні (діаметром 15-30 нм) щільні немембранні клітинні органели сферичної або грибоподібної форми. Вони зустрічаються у всіх типах клітин (включаючи і прокаріотичні). Число рибосом у клітині коливається в залежності від типу, фізіологічного стану та віку з десятків тисяч до мільйонів. Найбільше число рибосом виявлено в меристематичних клітинах рослин, клітинах зародків, що регенерують та проліферуючих клітинах.

Локалізація рибосом у клітині

1. Вільно розташовуються в цитоплазмі (синтезують білки для власних потреб клітини).

2. Об'єднуються за допомогою молекули і-РНК в групи - *полісоми* (полірибосоми).

3. Знаходяться в деяких органелах (мітохондріях, хлоропластах, центросома).

4. З'єднуються з мембранами ендоплазматичної мережі та ядра.

Будова рибосом

Рибосоми прокаріотів та еукаріотів за своїми розмірами та молекулярним характеристикам відрізняються, хоча мають загальні принципи організації та функціонування. До теперішнього часу методом рентгеноструктурного аналізу з високою роздільною здатністю повністю розшифрована структура рибосом.

Рибосома, складається з двох нерівних субодиниць, які легко можна зупинити дисоціюють на велику та малу субодиниці. Розмір повної *прокаріотичної рибосоми* становить 20x17x17 нм. Вона має коефіцієнт седиментації 70S та дисоціює на дві субодиниці: 50S і 30S. Розмір повної *еукаріотичної рибосоми* - 25x20x20 нм. Вона має коефіцієнт седиментації 80S та дисоціює на 60S і 40S субодиниці.

Форма і детальні обриси рибосом різноманітних організмів про- та еукаріот схожі, хоча мають деякі відмінності.

Мала рибосомна субодиниця має паличкоподібну форму з декількома невеликими виступами. Її довжина становить близько 23 нм, а ширина - 12 нм. До складу малої субодиниці входить одна молекула РНК. Вона виконує функцію прикріплення до і-РНК.

Велика рибосомна субодиниця нагадує півсферу з трьома виступами що стирчать. До складу великої субодиниці входить кілька молекул РНК: у прокаріотів - 2 молекули, а у еукаріот - 3 молекули. Вона виконує функцію збірки поліпептидного ланцюга (рис. 28).

При асоціації в повну 70S рибосому мала субчастина лягає одним кінцем на один з виступів 50S частки, а іншим у її жолобок.

Характеристики молекулярної композиції рибосом дані в табл. 3.

До складу еукаріотичної рибосоми входять чотири молекули РНК різної довжини: 28S РНК містить 5000 нуклеотидів, 18S РНК - 2000, 5,8S РНК - 160, 5S РНК - 120. Рибосомні РНК мають складну вторинну та третинну структуру,

утворюючи петлі та шпильки на комплементарних ділянках, що призводить до самоупакування та самоорганізації цих молекул у складне за формою тіло.

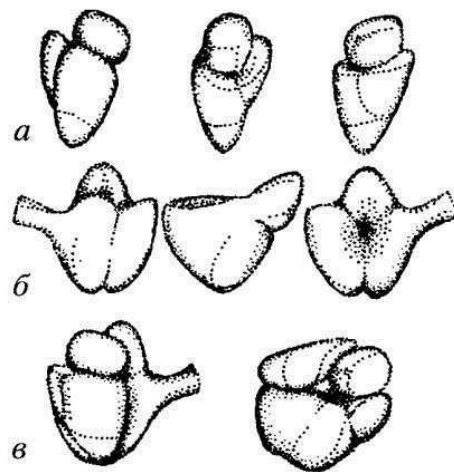


Рис. 28. Рибосоми бактерій у різних проекціях.

а- мала субодиниця, б - велика субодиниця, в - повна 70S рибосома
(вид зверху та збоку).

Під дією низьких іонних сил, особливо при видаленні іонів магнію, щільні рибосомні субодиниці можуть розгортатися в пухкі рибонуклеопротейдні тяжі, де можна спостерігати кластери окремих білків. Однак правильних структур типу нуклеосом не утворюється, тому що немає груп, що складаються з подібних білків: у рибосомі всі 80 білків різні.

Для утворення рибосом необхідна наявність всіх рибосомних білків. Збірка рибосом може відбуватися спонтанно *in vitro*, якщо послідовно додавати до РНК білки в певній послідовності.

Отже, для біосинтезу рибосом необхідний синтез безлічі спеціальних рибосомальних білків. *Функція рибосом* – синтез первинної структури білкових молекул з амінокислот.

Таблиця 3

Молекулярна характеристика рибосом

об'єкт	Коефіцієнт седиментації повної рибосоми і її субодиниць	Кількість молекул РНК на субодиницю	Молекулярна маса РНК,	коефіцієнт седиментації РНК	кількість білкових молекул на субодиницю
рибосоми прокаріотів	 70S 30S 50S	1	$0,56 \times 10^6$	16S	21
		2	$1,2 \times 10^6$ $4,0 \times 10^4$	23S 5S	34
рибосоми еукаріот	80S 40S 60S	1 3	$0,6 \times 10^6$ $1,6 \times 10^6$ $4,0 \times 10^4$ $4,5 \times 10^4$	 18S 28S 5S 5,8S	Всього близько 80

Питання для самоперевірки

1. Де локалізовані рибосоми клітини?
2. Яка будова і функції рибосом?
3. Де формуються субодиниці рибосом?
4. Перерахуйте відмінності прокаріотичних та еукаріотичних рибосом.
5. Які умови необхідні для утворення рибосом?

КЛІТИННЕ ЯДРО

Загальна характеристика клітинного ядра

У 1833 р Р. Браун опублікував результати своїх мікроскопічних спостережень над орхідеями. В їх клітинах він виявив і описав постійні кулясті структури, які позначив терміном «ядро».

Пізніше ядра були знайдені у всіх еукаріотичних клітинах.

Ядро (грец. *Karion* - ядро, лат. *Nucleus* - ядро) є найважливішим компонентом клітини, що містить її генетичний апарат. Зазвичай у клітині є тільки одне ядро, однак зустрічаються багатоядерні клітини, які утворюються внаслідок поділу клітин, що не супроводжується цитотомією, або в результаті злиття кількох одноядерних клітин. Ядра однієї клітини можуть відрізнятися за будовою та функціями: наприклад, вегетативне та генеративне ядро інфузорій. *Форма ядра* різних клітин неоднакова: зустрічаються клітини з округлим, овальним, бобоподібним, паличкоподібним та сегментованим ядром. Нерідко на поверхні ядра є вдавлення та вирости. Найчастіше форма ядра в цілому відповідає формі клітини: воно зазвичай сферичне в клітинах округлої або кубічної форми, витягнуте або еліпсоїдне в призматичних клітинах, сплюснене - в плоских. *Розташування ядра* варіює в різних клітинах. Воно може лежати в центрі клітини (в клітинах округлої, плоскою, кубічної або витягнутої форми), у її базального полюса (в клітинах призматичної форми) або на периферії (в жирових клітинах).

Величина ядра відносно постійна для кожного типу клітин, однак воно може змінюватися в певних межах, збільшуючись при посиленні функціональної активності клітини та зменшуючись при її пригніченні.

Компоненти ядра. В клітині що не ділиться (інтерфаза) виявляються ядерна мембрана, хроматин, ядерця та ядерний сік (нуклеоплазма або каріоплазма) (рис. 29).

Ядерний сік (каріоплазма, нуклеоплазма) становить основну внутрішню масу ядра і представлена гелеподібним матриксом, який заповнює простір між

структурами ядра та містить різні білки, ферменти, вільні нуклеотиди, амінокислоти, солі, іони, метаболіти.

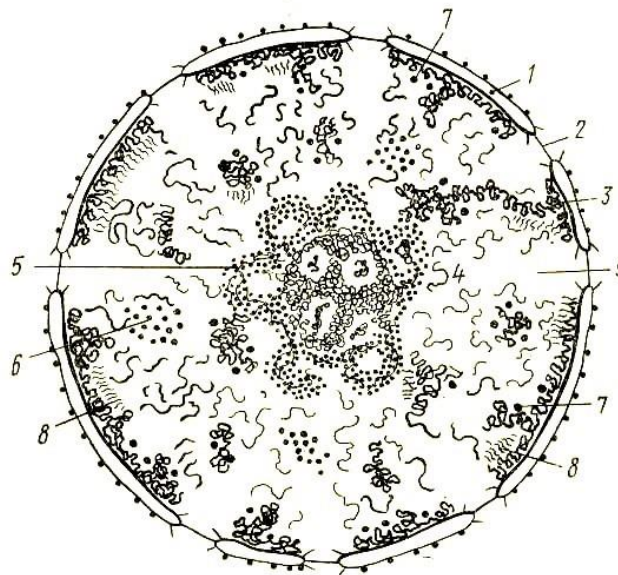


Рис. 29. Будова ядра.

1 - ядерна мембрана; 2 - ядерна пора; 3 - конденсований хроматин; 4 - дифузний хроматин; 5 - ядерце (гранулярний і фібрилярний компоненти, в світлих центральних зонах знаходиться р-ДНК); 6 - інтерхроматіновіє гранули (РНП); 7 - періхроматіновіє гранули (РНП); 8- періхроматіновіє фібрили (РНП); 9 - каріоплазма (ядерний сік).

Функція каріоплазми полягає в тому, що вона утворює внутрішнє середовище, яке забезпечує взаємозв'язок внутрішньоядерних структур ядра та бере участь у функціонуванні спадкового матеріалу.

Функції ядра

1. Зберігання генетичної інформації (в молекулах ДНК, які перебувають в хромосомах).
2. Реалізація генетичної інформації, яка контролює здійснення різноманітних процесів в клітині: від метаболізму до запрограмованої загибелі (апоптозу).
3. Відтворення і передача генетичної інформації (при діленні клітини).

Ядерна мембрана

Ядерна мембрана. Вона складається з зовнішньої і внутрішньої мембрани, розділених перінуклеарним простором шириною 15-40 нм та змикаються в області ядерних пір.

Зовнішня мембрана становить єдине ціле з мембранами гранулярних ЕРМ: на її поверхні є рибосоми, а перинуклеарне є продовженням порожнин цистерн гранулярних ЕРМ і може містити синтезований матеріал. З боку цитоплазми зовнішня мембрана оточена пухкою мережею проміжних філаментів.

Внутрішня мембрана гладка, її інтегральні білки пов'язані з ядерною пластинкою - *ламіною*. Ламіна є фіброзний шар ядерної оболонки товщиною 80-300 нм, який складається з проміжних філаментів та утворює каріоскелет. Білки проміжних філаментів, які входять до її складу, називаються ламіни і відносяться до трьох типів: ламіна А, ламіна В та ламіна С. Ламіна грає важливу роль у підтримці форми ядра, впорядкованого укладання хроматину, структурної організації порових комплексів та формуванні каріолеми в процесі ділення клітини.

Ядерні пори займають 3-35% поверхні ядерної оболонки. Вони більш численні в ядрах інтенсивно функціонуючих клітин і відсутні в ядрах спермійів. Пори містять два паралельних кільця (одне з кожної поверхні каріолеми) діаметром 80 нм, які утворені 8 білковими гранулами. Від цих гранул до центру сходяться фібрили, які з'єднують зовнішнє та внутрішнє кільця, утворюючи третє кільце - кільце спиць. У центрі кільця спиць розташовується так званий центральний транспортер – це вантаж, що транспортується через пору. Сукупність структур, пов'язаних з ядерною часом, називається *ядерним комплексом*. Ядерна оболонка в клітинах тварин та людини містить до 2000 - 4000 порових комплексів. В ядро з цитоплазми через них надходять синтезовані білки, а в зворотному напрямку переносяться молекули РНК та субодиниці рибосом.

Функції порового комплексу

1. Регуляція виборчого транспорту речовин між цитоплазмою та ядром.
2. Активний перенос до ядра білків.

3. Перенесення до цитоплазми субодиниць рибосом, які занадто великі для вільного проходження через пори; їх транспорт супроводжується зміною конформації порового комплексу.

Хроматин ядра

Хроматин (від грец. *Chroma* - фарба) являє собою дрібні зернятка та грудочки матеріалу, які виявляються в ядрі клітин і складаються з комплексу ДНК та білка. Хроматин відповідає хромосомам, які в інтерфазному ядрі представлені довгими, тонкими перекрученими нитками. Виразність спіралізації кожної з хромосом неоднакова на всій їх довжині.

Розрізняють два види хроматину: еухроматин та гетерохроматин.

Еухроматин (*дифузний хроматин*) виявляється в сегментах хромосом, які деспіралізовані та відкриті для транскрипції. Ці сегменти не фарбуються й не видно в світловий мікроскоп.

Гетерохроматин (*конденсований хроматин*) відповідає конденсованими, щільно скрученим сегментам хромосом, що робить їх недоступними для транскрипції. Він інтенсивно забарвлюється основними барвниками та має вигляд гранул.

За співвідношенням вмісту еухроматина та гетерохроматина можна оцінити активність процесів транскрипції та синтетичної функції клітини. При підвищенні активності це співвідношення змінюється на користь еухроматину, а при зниженні зростає вміст гетерохроматина. При повному придушенні функції ядра воно зменшується в розмірах, містить тільки гетерохроматин, забарвлюється основними барвниками інтенсивно та рівномірно. Таке ущільнення ядра називається каріопікнозом.

Упаковка хроматину в ядрі

У деконденсованому стані довжина однієї молекули ДНК, що утворює кожен хромосом, дорівнює в середньому, близько 5 нм, загальна довжина молекул ДНК всіх хромосом в ядрі діаметром близько 10 мкм становить понад 2 м, а в S-період інтерфази - більше 4 м. Компактна упаковка молекул ДНК в

клітинному ядрі здійснюється завдяки їх зв'язку зі спеціальними основними *гістонові білками*. Компактна упаковка ДНК забезпечує впорядковане розташування довгих молекул ДНК у невеликому обсязі ядра та функціональний контроль активності генів за рахунок впливу характеру упаковки на активність окремих ділянок геному.

Рівні упаковки хроматину

Перший рівень упаковки хроматину, що забезпечує утворення нуклеосомної нитки діаметром 11 нм, обумовлений намотуванням подвійної нитки ДНК діаметром 2 нм на блоки дископодібної форми, що складаються з 8 гістонових молекул. В результаті цього процесу утворюються *нуклеосоми*. Вони відокремлені одна від одної короткими ділянками вільної ДНК.

На другому рівні упаковки нуклеосомна нитка скручується і утворює хроматинову фібрилу діаметром 30 нм. В інтерфазі хромосоми утворені саме хроматиновими фібрилами. При цьому кожна хроматида складається з однієї фібрили.

Третій рівень обумовлений подальшим пакуванням хроматинових фібрил, які утворюють петлі (петельні домени) діаметром 300 нм, кожна з яких відповідає одному або декільком генам.

Четвертий рівень. Більш щільно упаковані петельні домени утворюють ділянки конденсованих хромосом діаметром 700 нм, що є частиною метафазної хромосоми розміром близько 1400 нм (Рис. 30).

В хроматині ДНК пов'язана із негістоновими білками, які регулюють активність генів.

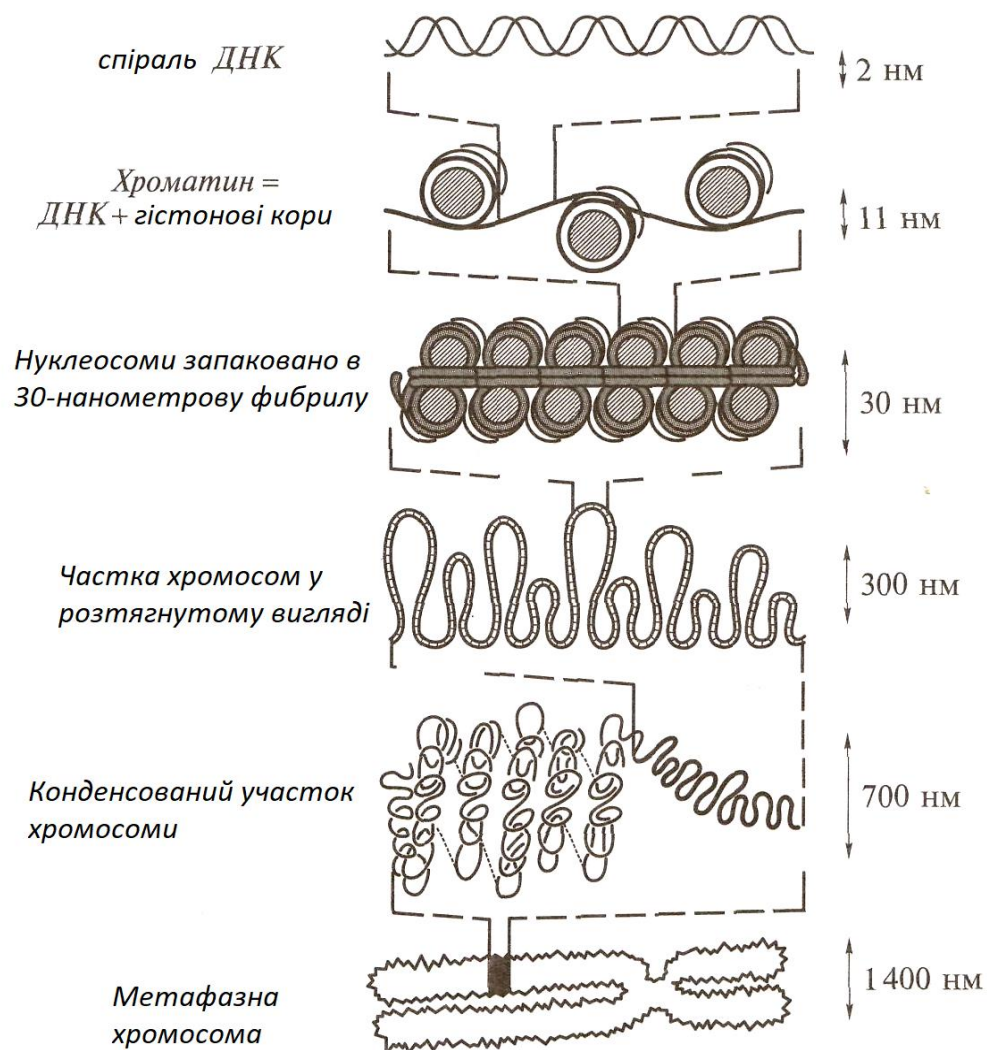


Рис. 30. Рівні компактизації хроматину.

Ядерце

Ядерце – це ущільнене тільце округлої форми, позбавлене мембрани і утворене спеціалізованими ділянками хромосом, які називаються ядерцевими організаторами. У людини такі ділянки є в 5 хромосомах - 13-15 та 21-22. Ядерце зникає в профазі мітозу, коли ядерцеві організатори «розтягуються» в ході конденсації відповідних хромосом, знову формуючись у телофазі.

Компоненти ядерця

1. Фібрилярний компонент складається з безлічі тонких (діаметром 5-8 нм) ниток і розташовується у внутрішній частині ядерця. Він представлений сукупністю первинних транскриптів *p-RНК*.

2. Гранулярний компонент утворений скупченням щільних частинок діаметром 10-20 нм, які відповідають найбільш зрілим попередникам субодиниць рибосом.

3. Аморфний компонент містить ділянки розташування ядерцевих організаторів зі специфічними РНК-зв'язуючими білками та великими петлями ДНК, активно беруть участь в транскрипції рибосомальної РНК (р-РНК).

Фібрилярний та гранулярний компоненти ядерця утворюють ядерцеву нитку товщиною 60-80 нм, яка в межах ядерця формує широко петлясту мережу, що виділяється більшою щільністю на тлі менш щільного матриксу.

Функція ядерця – синтез рибосом. Ядро є центром утворення рибосом, тому що тут здійснюється синтез р-РНК та з'єднання її з рибосомальними білками. Таким чином формуються окремі субодиниці, які потім надходять у цитоплазму, де відбувається збірка рибосоми.

Питання для самоперевірки

1. Яке значення ядра в клітині?
2. Які основні компоненти можна виділити в складі ядра?
3. З яких основних частин складається ядерна мембрана?
4. Які структури входять до складу порового комплексу?
5. В яких формах існує хроматин ядра?
6. Назвіть та охарактеризуйте рівні упаковки хроматину в ядрі.
7. Яку будову має ядерце та де воно утворюється?

РОЗПОДІЛ КЛІТИН

Клітинний цикл

Клітинний цикл – це сукупність явищ, що відбуваються в клітині в період між двома послідовними поділами або між її утворенням та загибеллю.

Клітинний цикл включає власне розподіл та інтерфазу - проміжок між поділами (рис. 31).

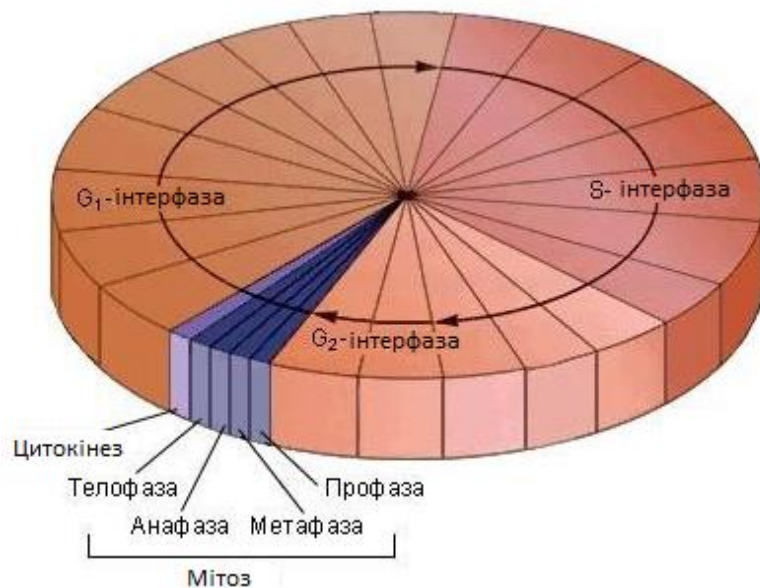


Рис. 31. Клітинний цикл.

Інтерфаза більш тривала за часом, ніж мітоз та підрозділяється на три періоди (рис. 32):

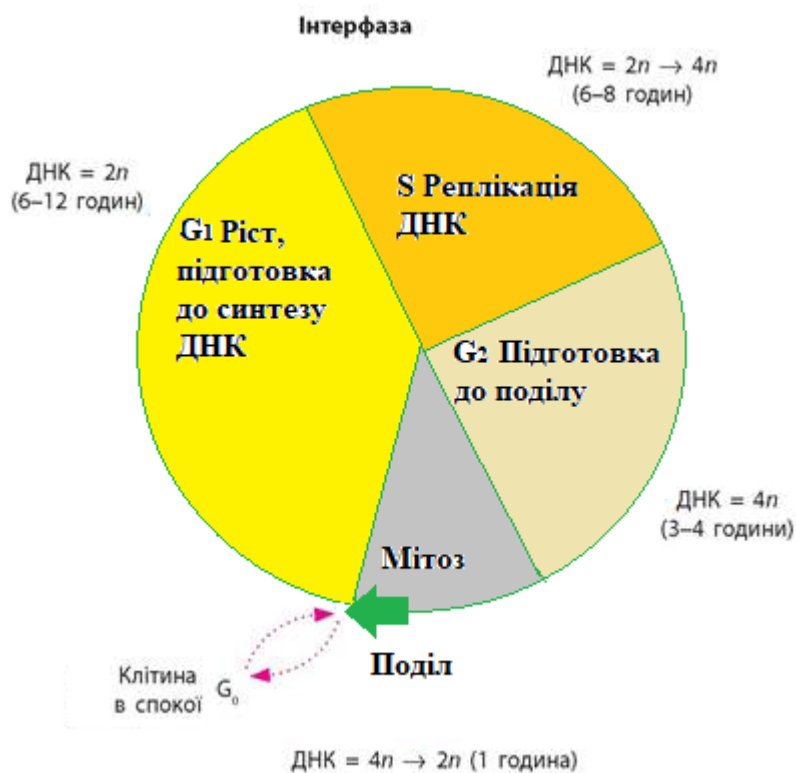


Рис. 32. Схема життєвого циклу клітини.

1. *Пресинтетичний (G_1)* період настає після мітотичного поділу клітини і характеризується активним ростом клітини, синтезом РНК та білків. Клітина досягає нормальних розмірів та відновлює необхідний набір органел. Період G_1 триває від декількох годин до декількох днів. Протягом цього періоду синтезуються особливі «запускаючі» білки або активатори S-періоду. Вони забезпечують досягнення клітиною певного порогу (точки R-обмеження), після якого вона вступає в S-період. Контроль, здійснюваний на рівні точки R (при переході з G_1 до S), обмежує можливість нерегульованого розмноження клітин. Проходячи цю точку, клітина переключається на подальшу регуляцію клітинного циклу внутрішніми факторами, що забезпечує завершення її поділу. Якщо клітина не досягає точки R, то вона виходить з циклу і вступає в період репродуктивного спокою (G_0). Цей період призначений для того щоб клітина могла успішно диференціюватися та виконувати свої специфічні функції, а також вижити в умовах недостатності поживних речовин або факторів росту, або здійснювати репарацію пошкодженої ДНК. Клітини одних тканин при

відповідній стимуляції здатні повертатися з періоду (G_0) у клітинний цикл, а клітини інших тканин втрачають цю здатність у міру диференціювання.

2. *Синтетичний період* характеризується реплікацією ДНК та синтезом білків гістонів, які надходять у ядро з цитоплазми та забезпечують нуклеосомну упаковку знову синтезованої ДНК.

В результаті відбувається подвоєння числа хромосом. У цей період також відбувається подвоєння центріолей. S-період триває близько 8-12 годин.

3. *Постсинтетичний період* (G_2) триває до початку мітозу. Протягом цього періоду клітина здійснює підготовку до поділу. При цьому відбувається дозрівання центріолей, запасається енергія, синтезуються РНК та білки (наприклад, тубулін), необхідні для процесу розподілу. Тривалість (G_2) становить 2-4 години.

Мітоз

Мітоз - це процес поділу клітини, при якому хромосомний набір материнської клітини зберігається. Мітоз слідує за G_2 періодом і завершує клітинний цикл. Він триває 1-3 години та забезпечує рівномірний розподіл генетичного матеріалу між дочірніми клітинами (рис. 33).

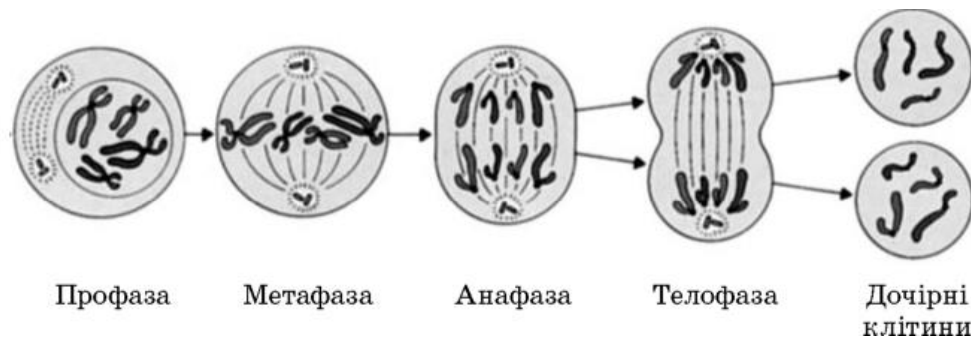


Рис. 33. Схема стадій мітозу.

Основні фази мітозу

1. *Профаза* починається з конденсації хромосом, які стають видимими в світловий мікроскоп як ниткоподібні структури. Кожна хромосома складається з двох паралельно лежачих сестринських хроматид, пов'язаних в області

центромери. Ядро і ядерна оболонка до кінця профазі зникають. Каріолема при цьому розпадається на мембранні пухирці, схожі з елементами ЕПМ, а порові комплекси та ламіна дисоціюють на субодиниці. Каріоплазма змішується з цитоплазмою. Центріолі мігрують до протилежних полюсів клітини і дають початок ниткам мітотичного (ахроматинового) веретена. В області центроемери утворюються особливі білкові комплекси – *кінетохори*, до яких прикріплюються деякі мікротрубочки веретена (кінетохорні мікротрубочки). Відомо, що кінетохори самі здатні індукувати збірку мікротрубочок і тому можуть служити центрами організації мікротрубочок. Решта мікротрубочок веретена називаються *полюсними*, так як вони простягаються від одного полюса клітини до іншого. Мікротрубочки що лежать поза веретена розходяться радіально від клітинних центрів до плазмалеми, отримали найменування *астральних* або мікротрубочок (ниток) саява.

2. У *метафазі* завершується утворення веретена поділу, яке складається з мікротрубочок двох типів: хромосомних, які зв'язуються з центромерами хромосом та центросомних (полюсних), які тягнуться від полюса до полюса клітини. Кожна подвійна хромосома прикріплюється до мікротрубочки веретена поділу. Хромосоми як би виштовхуються мікротрубочками в область екватора клітини, розташовуються на рівній відстані від полюсів. Вони лежать в одній площині та утворюють екваторіальну або *метафазну пластинку*. У метафазі чітко видно подвійну будову хромосом, з'єднаних тільки в області центроемери. У цей період легко підраховувати число хромосом та вивчати їх морфологічні особливості.

3. У *анафазі* дочірні хромосоми за допомогою мікротрубочок веретена поділу розтягуються до полюсів клітини. Під час руху дочірні хромосоми згинаються на зразок шпильки кінці якої спрямовані в бік екватора клітини. Таким чином, в анафазі подвоєні хромосоми розходяться до різних полюсів клітини. У цей момент в клітині знаходяться два диплоїдних хромосомних наборів.

4. У *телофазі* починається деспіралізація (розкручування) хромосом. Вони набухають і стають погано видимими під мікроскопом. Навколо хромосом у кожного полюса з мембранних структур цитоплазми формується ядерна

оболонка, в ядрах виникають ядерця. Руйнується веретено поділу. Після цього відбувається поділ цитоплазми (цитотомія) з утворенням двох клітин. Цитотомія протікає неоднаково в клітинах тварин та рослин. У клітинах тварин плазматична мембрана вигинається всередину клітини в районі екватора. В результаті цього процесу утворюється безперервна борозна, що оперує клітину на екваторі і поступово розділяє одну клітину на дві. У клітинах рослин в області екватора із залишків ниток веретена поділу виникає бочковидне утворення – *фрагмопласт*. У цю область з боку полюсів клітини спрямовуються численні бульбашки комплексу Гольджі, які зливаються одна з одною. Вміст пухирців утворює клітинну пластинку, яка ділить клітину на дві дочірні, а мембрана пухирців Гольджі формує відсутні цитоплазматичні мембрани цих клітин. Згодом на клітинну пластинку з боку кожної з дочірніх клітин відкладаються елементи клітинних оболонок. В результаті мітозу з однієї клітини виникають дві дочірні з тим же набором хромосом, що і в материнській клітині.

Біологічне значення мітозу полягає в строго однаковому розподілі матеріальних носіїв спадковості – молекул ДНК, що входять до складу хромосом, між дочірніми клітинами. Завдяки рівномірному розподілу реплікованих хромосом відбувається відновлення органів та тканин після пошкодження. Мітотичний поділ клітин є також основою цитологічного розмноження організмів.

Зміни мітотичного циклу. Анеуплоїдні клітини

У мітотичному циклі можуть виникати зміни причинами яких є:

1. зниження температури або вплив колхіцина;
2. збільшення кількості центросом;
3. хромосомна аберація.

Зниженні температури та впливу колхіцина викликає розпад веретена поділу клітини. Збільшення кількості центросом супроводжується збільшенням кількості веретен поділу та утворенням 3 і більше дочірніх клітин з

анеуплоїдним набором хромосом. Хромосомна аберація виникає при впливі на тканину ультрафіолетовим або радіоактивним промінням. Під час анафази мітозу частина такої пошкодженої хромосоми може відокремитись від її плеча і після телофази опиниться в одній із дочірніх клітин. Цей уламок хромосоми оточений нуклеолею і є "мікроядро". Хромосомна аберація може виявлятися у тому, що сестринські хромосоми можуть склеїтися одна з одною. У такому разі при розбіжності дочірніх хромосом вторинна перетяжка однієї з них зміщуватиметься до одного полюса, друга – до іншого. Внаслідок цього при розходженні дочірніх зірок ця пара хромосом займе положення вздовж осі веретена поділу. У такому разі дочірні зірки будуть з'єднані "містком". У всіх випадках хромосомної аберації вміст хромосом в ядрі буде анеуплоїдним.

Амітоз.

Цей тип розподілу характеризується тим, що спочатку утворюється перетяжка ядра, яка ділить ядро не обов'язково на абсолютно рівні частини, потім перетяжкою поділяється цитоплазма. При амітозі хромосомний матеріал ядра материнської клітини може розподілятися нерівномірно між дочірніми клітинами. Цим амітоз принципово відрізняється від мітозу. Прямим розподілом поділяються клітини, які не можна вважати нормальними. Такий поділ теж вважається ненормальним.

Поліплоїдія. Ендорепродукція

Поліплоїдія – це процес збільшення кількості хромосом у ядрі клітини. Внаслідок цього процесу утворюються поліплоїдні клітини. У процесі поліплоїдії задіяні 2 механізми:

1. блокування однієї із фаз мітозу;
2. порушення цитотомії під час телофази.

При блокуванні однієї із фаз мітозу періоду G_2 , профазі або метафазі клітина, що не розділилася, вступає в період G_1 з тетраплоїдним набором хромосом ($4n$), потім у період S , після якого в ній буде $8c$ ДНК та $8n$ хромосом. Далі ця клітина входить у профазу, потім метафазу. У метафазі «метафазна зірка» буде $8n$. Далі під час анафазі в дочірніх зірках, що розходяться, буде по $4n$ хромосом. Після телофазі у дочірніх клітинах будуть тетраплоїдні ядра.

При порушенні цитотомії під час телофазі спостерігається утворення поліплоїдних клітин після того, як відбулась анафаза і клітина вступила в телофазу, сформувалися ядра, але цитотомії материнської клітини не відбулося. У кожному з 2 ядер клітини, що не розділилася, міститься по $2n$ та $2c$. Коли ця клітина вступить у період G_1 , потім у період S , то в його кінці в кожному ядрі клітини, що не розділилася, виявиться по $4n$ та $4c$. Потім ця клітина входить у профазу та метафазу. У «материнську зірку», що формується, від кожного ядра надійде по $4n$ хромосом, тобто. у «материнській зірці» буде $8n$. При розбіжності дочірніх зірок під час анафазі у кожній такій зірці буде по $4n$ хромосом. Після телофазі в кожній дочірній клітині буде тетраплоїдне ядро, тобто в кожному ядрі буде утримуватися $4n$ хромосом.

Поліплоїдні клітини зустрічаються у клітинах печінки – гепатоцитах, мегакаріоцитах червоного кісткового мозку, у гландулоцитах ацинусів слинних залоз, підшлункової залози, у пігментному шарі сітківки ока. При цьому ядро може містити $4n$, $8n$, $16n$, $32n$. Різко виражена поліплоїдія є особливо характерною для мегакаріоцитів червоного кісткового мозку. У соматичних клітинах поліплоїдизація зустрічається на термінальних ділянках шляху розвитку клітин, тканин, органів. Поліплоїдизація характерна для спеціалізованих, диференційованих клітин і не зустрічається при генеративних процесах – утворення статевих клітин та ембріогенез.

Ендорепродукція – це послідовне багаторазове подвоєння ДНК у результаті збільшення набіру хромосом, всі хромосоми пов'язані тонкими нитками. В

результаті реплікації та нерозбіжності хромосомних ниток утворюється багатониткова, політенна структура хромосоми інтерфазного ядра. Ці структури називаються політенами, характерними для клітин плаценти. Гігантські політенні хромосоми ніколи не беруть участь у мітозі, це інтерфазні хромосоми, що беруть участь у синтезі ДНК та РНК.

Реакція клітини на зовнішні впливи

При несприятливих впливах зовнішніх хімічних, фізичних та біологічних факторів на клітину, у ній виникають структурні та функціональні порушення. Залежно від інтенсивності, тривалості та характеру впливу така клітина може або адаптуватися до нових умов і повернутися у вихідний стан, або загинути.

Зміни у цитоплазмі ушкодженої клітини. Цитоплазма втрачає здатність до гранулоутворення. У нормальній клітині частинки фарби, що надійшли до її цитоплазми, збираються у гранули. Цитоплазма та каріоплазма при цьому залишаються світлими. При втраті здатності до гранулоутворення гранули не утворюються, а цитоплазма та каріоплазма дифузно забарвлюються.

Зміни у ядрі. У ядрі починається набряк перинуклеарного простору, його розширення. Хроматин конденсується в грубі глибки, коагулюється. Це називається пікнозом. Порушується регулювання білкового синтезу. Надалі ядро розривається на фрагменти. Це називається каріорексисом. Зрештою ядро піддається лізису – каріолізис.

Зміни мітохондрій. На початковому етапі мітохондрії стискаються, потім набухають, округляються, їх кристи коротшають та редукуються, знижується синтез АТФ. Зрештою мембрани мітохондрій розриваються, матрикс поєднується з гіалоплазмою.

Зміни ЕПС. Цистерни гранулярної ЕПС фрагментуються та розпадаються на вакуолі. Кількість рибосом, що лежить на поверхні мембран зменшується, синтез білка знижується.

Зміни комплексу Гольджі. Комплекс Гольджі може зазнати розпаду в результаті фрагментації його цистерн.

Зміни лізосом. Кількість первинних лізосом та автофагосом зростає. Мембрани первинних лізосом розриваються. Виділяються ферменти лізосом та здійснюють самоперетравлювання (лізис) клітини.

Внаслідок порушення проникності клітинних мембран, структури та функції органел порушується метаболізм клітини, що може супроводжуватися накопиченням у цитоплазмі ліпідів (жирова дистрофія), глікогену (вуглеводна дистрофія) та білків (білкова дистрофія).

При слабкій інтенсивності та короткочасному впливі ушкоджуючих факторів цитофізіологічні зміни клітини можуть бути оборотними. При цьому в одних випадках структура та функція клітини повністю відновлюються. Така клітка продовжує нормально функціонувати. В інших випадках цитофізіологія клітини відновлюється неповністю. Після цього клітина протягом деякого часу продовжує функціонувати, але невдовзі гине без видимих причин.

Злоякісне переродження клітини. У деяких випадках у клітині порушуються регуляторні процеси. Це може призвести до порушення її диференціювання, в основі якої лежать зміни генів ДНК хромосом. У результаті цього клітина набуває відносної автономії, здатності до нестримного поділу, метастазування. Дочірні клітини, що знову утворилися, успадкують вищезазначені властивості. Пухлина починає швидко зростати.

Некроз та апоптоз клітин

Некроз клітини відбувається у процесі її незапрограмованої загибелі та спостерігається після її пошкодження. При цьому порушується проникність клітинних мембран, розширюються компартменти, пошкоджується структура і порушується функція ЕПС, комплексу Гольджі, мітохондрій, збільшується кількість аутофагосом і зрештою все завершується лізисом клітини.

Апоптоз клітини – це запрограмована загибель клітини. Така загибель клітини пов'язані з тим, що у ДНК хромосом є гени, у яких закодована програма загибелі клітини. Ця програма запускається у двох випадках: 1) при впливі на клітину деяких білків чи гормонів; 2) якщо на клітину не надходять регулюючі сигнали.

При впливі на клітину деяких білків або гормонів у її цитоплазмі синтезується сигнальна молекула (цАМФ або кальмодулін), яка запускає програму загибелі клітини. Приклад: глюкокортикоїди кори надниркових залоз при їх підвищеному вмісті в крові захоплюються рецепторами зовнішньої мембрани каріолеми лімфоциту і через сигнальну молекулу запускають програму саморуйнування клітини.

За відсутності регулюючих функцію клітини сигналів також синтезується сигнальна молекула, яка активує ген, що містить програму загибелі клітини.

Наприклад:

1) у насіннику виробляються сигнали, що регулюють функції клітин передміхурової залози; якщо каструвати самця, то припиняється надходження регулюючих сигналів, що супроводжується саморуйнуванням клітин передміхурової залози;

2) у гіпофізі виробляються гормони, що регулюють розвиток та функцію жовтого тіла яєчників; коли ж припиняється виділення цих гормонів із гіпофіза, починається саморуйнування клітин жовтого тіла, внаслідок чого воно повністю зникає.

Характер змін у клітині при апоптозі. Після активації генів саморуйнування клітини починається розподіл ДНК хромосом на нуклеосомні фрагменти. Хроматин ядра конденсується, утворюються грубі глибокі хроматину, що належать до нуклеолеми. Ядро розпадається на фрагменти – мікроядра. Кожне таке ядро оточене нуклеоломою. Разом з цим фрагментується і цитоплазма з подальшим утворенням мікроклітин – апоптичних тілець, до

складу яких входять мікроядра. Апоптичні тіลця потім фагоцитуються макрофагами або піддаються лізису.

Мейоз

Мейоз – це особливий спосіб поділу клітин, в результаті якого відбувається редукція (зменшення) числа хромосом удвічі.

Мейоз включає два ділення, які швидко йдуть одне за одним. Перед початком мейозу кожна хромосома реплікується (подвоюється в синтетичному періоді інтерфази). Протягом деякого часу дві її утворених копії залишаються пов'язаними одна з одною центромерою. Отже, в кожному ядрі, в якому починається мейоз, міститься еквівалент чотирьох наборів гомологічних хромосом ($4c$). Другий поділ мейозу слідує за першим практично відразу і синтез ДНК в проміжку між ними не відбувається. Таким чином між першим та другим поділом інтерфаза відсутня.

Основні фази мейозу

Перший мейотичний розподіл називається *редукційним* і призводить до утворення з диплоїдних клітин ($2n$) гаплоїдних клітин (n) (рис. 33).

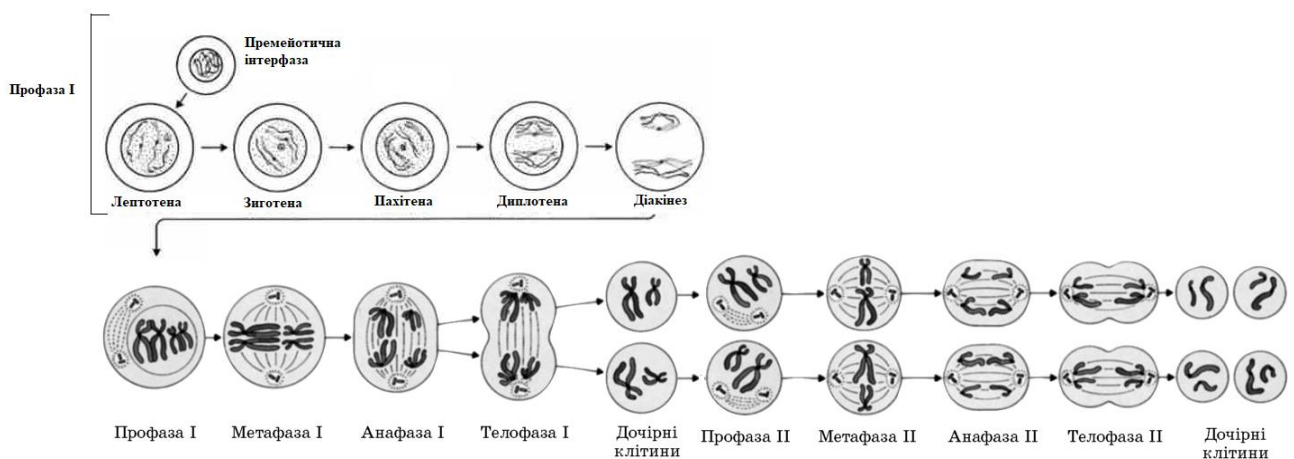


Рис. 34. Схема мейотичного розподілу клітини.

Профаза I. У цей період здійснюється упаковка спадкового матеріалу (спіралізація хромосом). Одночасно відбувається зближення гомологічних (парних) хромосом своїми однаковими ділянками. Цей процес називається *кон'югація* і відбувається тільки в мейозі. В результаті кон'югації утворюються хромосомні пари - *біваленти*. Кожна хромосома, вступаючи в мейоз, має подвійний вміст спадкового матеріалу і складається з двох хроматид, тому бівалент складається з 4 ниток. Коли хромосоми вже знаходяться в кон'югованому стані, все ще триває їх подальша спіралізація. При цьому окремі хроматиди гомологічних хромосом переплітаються та перехрещуються між собою. На наступному етапі гомологічні хромосоми відштовхуються одна від одної. В результаті цього процесу в місцях переплетення хроматид може відбуватися їх розрив, і в процесі з'єднання розривів хроматид гомологічні хромосоми обмінюються відповідними ділянками. Таким чином, хромосома, яка прийшла до даного організму від батька, включає в себе ділянку материнської хромосоми, і навпаки.

Перехрест гомологічних хромосом – *кросинговер*. Після кросинговеру до полюсів клітини розходяться вже змінені хромосоми, тобто з іншим поєднанням генів. Будучи процесом закономірним, кросинговер призводить кожен раз до обміну різними за величиною ділянками та забезпечує таким чином ефективну рекомбінацію матеріалу хромосом у гаметах. Біологічне значення кросинговеру велике, оскільки генетична рекомбінація дозволяє створювати нові, які раніше не існували, комбінації генів та підвищує виживання організмів.

У *метафазі I* завершується формування веретена поділу. Його нитки прикріплюються до кінетохор хромосом, об'єднаних у біваленти. В результаті цього процесу нитки, пов'язані з кінетохорами гомологічних хромосом, встановлюють біваленти в площині екватора веретена поділу.

У *анафазі I* гомологічні хромосоми відділяються одна від одної та розходяться до полюсів клітини. При цьому до кожного полюсу відходить гаплоїдний набір хромосом, але кожна хромосома складається з двох хроматид.

У *телофазі I* біля полюсів клітини збирається одиночний, гаплоїдний набір хромосом, в якому кожен вид хромосом представлений вже не парою, а однією хромосомою, що складається з двох хроматид.

У короткій за тривалістю *телофазі I* відновлюється ядерна оболонка, а материнська клітина ділиться на дві дочірні.

Таким чином, значення бівалентів при кон'югації гомологічних хромосом у профазі I мейозу створює умови подальшої редукції числа хромосом. Формування гаплоїдного набору в гаметах забезпечується розбіжністю в анафазі I хроматид, як у мітозі, а гомологічних хромосом, які раніше були об'єднані в біваленти.

Слідом за телофазою I слідує коротка інтерфаза, у якій ДНК не синтезується, і клітини приступають до чергового ділення, яке схоже зі звичайним мітозом і називається *екваціонним*.

Профаза II за часом досить нетривала. На цьому етапі ядерця та ядерна оболонка руйнуються, а хромосоми коротшають та товщають. Центріолі, якщо вони присутні, переміщуються до протилежних полюсів клітини і з'являються нитки веретена поділу.

У *метафазі II* хромосоми вишиковуються в екваторіальній площині.

У *анафазі II* центромери діляться і хромосоми розділяються на хроматиди. Кожна хроматида стає самостійною хромосомою. За допомогою ниток веретена поділу хромосоми розтягуються до полюсів клітини.

Телофаза II характеризується зникненням ниток веретена поділу, відокремленням ядер та цитокінезом, що завершується утворенням з двох гаплоїдних клітин чотирьох гаплоїдних клітин. В цілому, після мейозу (I та II) з однієї диплоїдної клітини утворюються 4 клітини з гаплоїдний набором хромосом.

Редукційний розподіл є механізмом, що перешкоджає безперервному збільшенню числа хромосом при злитті гамет. В іншому випадку при статевому розмноженні число хромосом подвоювалося б у кожному новому поколінні.

Значення мейозу

1. Підтримує певне та постійне число хромосом у всіх поколіннях будь-якого виду рослин, тварин та грибів.
2. Забезпечує різноманітність генетичного складу гамет, як в результаті кросинговеру, так і в результаті різного поєднання батьківських та материнських хромосом при їх незалежній розбіжності в анафазі I мейозу. Це в свою чергу забезпечує появу різноманітного та різноякісного потомства при статевому розмноженні організмів.

Питання для самоперевірки

1. Що таке життєвий цикл клітини?
2. Перелічіть фази клітинного циклу та розкажіть про значення цих фаз.
3. На якій стадії клітинного циклу відбувається подвоєння кількості ДНК?
4. Назвіть та охарактеризуйте фази мітозу.
5. Яка стадія мітозу є найкоротшою за часом?
6. На якій стадії мітозу утворюється веретено поділу?
7. Яка біологічна роль мітозу?
8. Перелічіть фази мейозу та назвіть його відмінності від мітозу.
9. Які процеси відбуваються в профазі I мейозу?
10. Яка біологічна роль мейозу?

Список літератури

1. Загальна цитологія і гістологія: навч. посіб. / [М.Е. Дзержинський, Н.В. Скрипник, Г.В. Островська та ін.]. – Київ: ВПЦ "Київський університет", 2010.– 575 с.
2. Гістологія. Цитологія. Ембріологія: підручник / за ред: О.Д. Луцика, Ю.Б. Чайковського. – Вінниця: Нова книга, 2018. -592с
3. Хомич В. Лекції з цитології, ембріології та гістології свійських тварин: Посібник (2-е вид.) – К.: ТОВ “Аграр Медіа Груп”, 2013. – 296 с.
4. Цитологія, гістологія, ембріологія: Підручник (2-е вид., змін. і доп.) / За заг. ред. В.П. Новака. – К.: Дакор, 2008. – 522 с.
5. Цитологія і загальна ембріологія. Е.Ф. Барінов, Ю.Б. Чайковський, О.Г. Ніколаєнко та ін. Київ: ВСВ «Медицина» 2010. – 216 с.
6. Безкровна Н.І. Методичні вказівки до вивчення дисципліни «Цитологія» / Н.І. Безкровна, О.В. Федоненко, Т.С. Шарамок. Дніпропетровськ РВВ ДНУ 2008. - 40 с.
7. Федоненко О.В. Гістологія: навч. посіб./О.В. Федоненко, Т.В. Ананьєва, О.М. Маренков. Дніпропетровськ ДНУ 2015. – 127 с.

Додаткова:

1. Альбертс Б., Брей Д., Льюис Дж. и др. Молекулярная биология клетки.– в 3 х томах.– М.: Мир, 2013.
2. Волков К.С., Пасечко Н.В. Ультраструктура клітин і тканин (навчальний посібник – атлас з цитології і загальної гістології) – Тернопіль: Укрмедкнига, 1997.
3. Молекулярная биология клетки: в 3 томах. / Б.Альбертс, А.Джонсон, Д.Льюис и др. – М.-Ижевск: «Регулярная и хаотичная динамика», Институт компьютерных исследований, 2013.

Укладач: Дрегваль І.В. Загальна цитологія: Навчальний посібник з курсу "Загальна цитологія" / І.В. Дрегваль - Дніпро: ДНУ імені Олеся Гончара. 2022. - 84 с.

Навчальний посібник містить лекційний матеріал, а також питання для самостійної роботи. Посібник розроблено на підставі базової програми з дисципліни "Загальна цитологія та гістологія" та для студентів, які вивчають курс в межах спеціальності "Біологія".