

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ЧЕРКАСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
ІМЕНІ БОГДАНА ХМЕЛЬНИЦЬКОГО

В. Л. Соколенко, С. В. Соколенко

Загальна цитологія з основами гістології.

**Навчально-методичний посібник для студентів
спеціальностей 091 Біологія та 014.05 Середня
освіта. Біологія та здоров'я людини**

2022

УДК 576.3(075.8)

ББК 28.05я73

З 14

Соколенко В. Л., Соколенко С. В. Загальна цитологія з основами гістології. Навчально-методичний посібник для студентів спеціальностей 091 Біологія та 014.05 Середня освіта. Біологія та здоров'я людини. Черкаси, 2022. 102 с.

Рецензенти:

Д.б.н., професор, професор кафедри біології людини, хімії та методики навчання хімії СумДПУ ім. А. С. Макаренка **Шейко В. І.**

к.б.н., доцент, завідувач кафедри клітинної біології та методики викладання біологічних дисциплін ЧНУ імені Богдана Хмельницького **Мельник Т. О.**

Навчально-методичний посібник охоплює основні теми, передбачені силабусом та робочою програмою курсу «Загальна цитологія та гістологія», розділений на три змістові модулі: Структури клітини (Компоненти клітини та їх функції); Клітинний цикл. Формування статевих клітин; Тканини. В межах модулів надаються основні компактні теоретичні дані до кожної теми, рекомендації щодо виконання самостійної роботи та практичних робіт в лабораторних умовах.

УДК 576.3(075.8)

ББК 28.05я73

З 14

**Затверджено Вченою радою
Черкаського національного університету імені Богдана Хмельницького
Протокол №8 від 20.06.2022 року**

Зміст

ЗМІСТОВИЙ МОДУЛЬ 1.

<i>Структури клітини(Компоненти клітини та їх функції)</i>	4
Тема 1. Історія розвитку цитології. Хімічний склад клітини.....	5
Тема 2. Поверхневі структури клітини.....	11
Тема 3. Вакуолярна система клітини.....	25
Тема 4. Цитозоль та цитоскелет.....	35
Тема 5. Мітохондрії та пластиди.....	50

ЗМІСТОВИЙ МОДУЛЬ 2.

<i>Клітинний цикл. Формування статевих клітин</i>	62
Тема 6-7. Спадковий апарат клітини. Клітинний цикл. Мітоз та мейоз.....	63

ЗМІСТОВИЙ МОДУЛЬ 3.

<i>Загальна гістологія</i>	80
Тема 8. Гістологія – наука про тканини.....	81
Тема 9. Міжклітинні контакти.....	85
Тема 10. Основні тканини організму.....	89

Рекомендована література	102
---------------------------------------	-----

ЗМІСТОВИЙ МОДУЛЬ 1
Структури клітини
(Компоненти клітини та їх функції)

Тема 1. Історія розвитку цитології.

Хімічний склад клітини

Освоєння теми передбачає ознайомлення з теоретичним матеріалом за темою, опрацювання завдань самостійної роботи та виконання практичної частини в робочому альбомі.

Теоретичний матеріал

Цитологія як наука. Історія розвитку цитології

Цитологія – наука про клітину, її будову, функціонування як елементарних одиниць живої системи. Цитологія вивчає функції окремих клітинних компонентів, процеси відтворення та відновлення (репарації) клітин, пристосування до умов середовища та багато інших процесів, що дозволяють визначати спільні для всіх клітин функції і властивості. Цитологія розглядає також властивості спеціалізованих клітин, етапи становлення їх особливих функцій і розвитку специфічних клітинних структур.

Світ клітин невидимий неозброєним оком. У **1665** році англійський фізик, біолог, інженер і лікар **Роберт Гук**, використовуючи мікроскоп власної конструкції, помітив, що пробка та інші рослинні тканини складаються з маленьких комірок, розділених перегородками. Ці відділи він назвав **клітинами**. Одним із сучасників Гука був голландець **Антоні Ван Левенгук**, що створив більше ніж 200 мікроскопів особливої конструкції. Він розглянув об'єкти в краплині води, замалював їх настільки детально, що сучасні дослідники можуть визначити вид багатьох із них. Назвав узагальнено **«анімункулюси»** (тваринки).

В 1827 році італійському фізику **Джованні Батисті Амічі** вдалося виправити основні оптичні **аберації** (похибки) лінз. Це дало можливість отримати дані, які лягли в основу **клітинної теорії**.

Основні принципи клітинної теорії були запропоновані у 1837-1839 роках німецьким ботаніком **Матіасом Шлейденом** і сформульовані у вигляді чітких положень зоологом **Теодором Шванном**.

Їх суть:

- **клітини є основними елементами життя – найдрібнішими частками, які ще можна назвати живими;**
- **всі організми складаються з однієї або багатьох клітин.**

У 1858 році патолог **Рудольф Віхров** доповнив теорію третім положенням:

- **усі клітини утворюються лише в результаті поділу інших клітин.**

Так закінчився перший етап вивчення клітин.

Другий етап характеризувався вивченням клітинних структур. У світловий мікроскоп не можна було побачити деталей, розміри яких були менші половини довжини світлової хвилі, проте, до початку 20 сторіччя вдалося виявити основні клітинні органоїди. З'ясували будову ядра (**Пуркінєс, Броун**) та закономірності клітинного поділу (**Чистяков**), розшифрували механізм

запліднення рослин (**Горожанкін**), подвійного запліднення рослин (**Навашин**) та процес мейозу (**Флемінг**).

Перевагу почали надавати спостереженням не над живими тканинами, а над фіксованими препаратами. Першими вирощувати клітини на поживних середовищах почали **Росс Гаріссон та Алексіс Каррель**.

Третій етап розвитку цитології почався в середині 40-50-х років 20 сторіччя. Електронна мікроскопія, хроматографія, фракціонування клітин з допомогою центрифугування і розвиток молекулярної біології дали можливість розшифрувати структуру більшості клітин. **Сучасний етап** (наше сторіччя) характеризується використанням у цитології молекулярно-біологічних методів. Значно розширено клітинну теорію. Серед основних доповнень варто зазначити наступні:

– клітини є **гомологічними**, тобто мають спільне походження і принцип будови;

– розвиток багатоклітинного організму починається із заплідненої яйцеклітини, кількість клітин зростає в результаті активного поділу шляхом мітозу (**проліферації**), клітини набувають спеціалізованих ознак у процесі **диференціювання**.

– клітини утворюють тканини, тканини – органи, органи об'єднуються у фізіологічні системи, фізіологічні системи – у функціональні системи, їх діяльність регулюється **імуноендокринною** системою підтримання гомеостазу.

Методи цитологічних досліджень

Основним методом цитологічних досліджень залишається світлова мікроскопія. Роздільна здатність світлового мікроскопа обмежується довжиною світлової хвилі. І максимальне збільшення від оптичного мікроскопа – приблизно у 1000 разів.

Для короткочасного спостереження за живими клітинами їх поміщають в рідке середовище на предметне скельце. Іноді використовують спеціальні камери для тривалого спостереження. При цьому необхідні спеціальні ростові середовища, в яких клітини можуть рости, розмножуватись і давати колонії.

Більша частина відомостей про структуру і властивості клітини була отримана на фіксованому матеріалі. Завдання **фіксації**

- вбити клітину, зупинити діяльність внутрішньоклітинних ферментів,
- запобігти розпаду клітинних компонентів
- перешкоджати появі структур, що відсутні в живій клітині.

Фіксатори бувають **фізичні** (заморожування, висушування) та **хімічні**.

Найчастіше для хімічної фіксації використовуються **альдегіди** (зокрема формальдегід, формалін) та їх суміші з іншими речовинами. Вони добре зв'язуються з білками, викликають денатурацію і інактивацію більшості ферментів. Поширеними фіксаторами є **спирти**.

Після фіксації об'єкти можна додатково обробляти, зокрема, використовувати певні барвники для оцінки різних структур клітини. Барвники бувають натуральними і синтетичними, якщо фарбування проводиться без

фіксації, називаються **вітальними** (прижиттєвими). Інша група барвників використовується **після фіксації**.

Вивчити найдрібніші компоненти клітини допоміг **електронний мікроскоп**, розроблений в 30-х роках 20 сторіччя. За принципом конструкції він схожий з оптичним, але замість джерела освітлення в ньому використовується катод електронної пушки, що дає потік електронів. Ці електрони можна фокусувати, пропускати через магнітне поле і проектувати на спеціальний екран. Електронний мікроскоп має роздільну здатність в 400 разів вищу ніж світловий (0,1-0,5 нм).

Важливими методами цитологічних досліджень стали **мічення ізотопами, імунологічні методи** (засновані на взаємодії антигену та антитіла), **фізико-хімічні методи** (засновані на аналізі хімічних реакцій певних речовин з певними компонентами клітин), методи **генної інженерії**. **Метод ізотопного мічення** широко використовується для аналізу біосинтетичних процесів. Радіоактивними ізотопами відбувається мічення молекул або їх частин без порушення загальної структури. Після цього дані молекули можна виділити від усіх споріднених.

Окремо виділяють методи **фракціонування: хроматографію, електрофорез та центрифугування**

Феномен хроматографії – утворення ореолу навколо плями внаслідок різної швидкості поширення барвників різних типів, використав російський фізіолог і біохімік Михайло Семенович Цвет.

Близьким до хроматографічного є метод **електрофорезу в гелі**, при якому не потік розчинника, а електрорушійна сила сприяє руху і розділенню електрично заряджених компонентів.

Метод центрифугування розроблено Альбером Клодом.

Неорганічні елементи клітини. Вода як основна неорганічна сполука клітини

З більше ніж 100 елементів періодичної системи в клітині було відмічено близько 60. Проте в безпосередніх життєво важливих реакціях приймає участь 20 хімічних елементів.

Чотири хімічні елементи (**O, N, H, C**) майже 98% усього складу клітини (**органогенні макроелементи**).

Вісім хімічних елементів складають близько 1,9% складу клітини і називаються **макроелементи: K, Mg, Na, Ca, Fe, S, P, Cl**.

Решта – **мікроелементи**.

Вода – головна неорганічна сполука всіх живих організмів. Здебільшого вода складає 2/3 ваги живої клітини. Своєрідна структура молекул води та їх здатність до утворення водневих зв'язків надають воді ряд унікальних, важливих для життя властивостей:

- вода розчиняє полярні та іонні речовини (реакції з ними називаються “гідролізом”);
- вода утворює поверхні розділу з неполярними речовинами;
- вода заповнює дрібні пори завдяки своїй капілярності;

- завдяки великій теплоємності вода легко забирає і віддає тепло. Тому забезпечує рівномірний розподіл тепла по всьому організму, сприяє охолодженню тіла, випаровуючись з його поверхні;

- вода володіє в рідкому стані більшою густиною, ніж у твердому.

Речовини, які добре розчиняються у воді, називаються **гідрофільними** (hydor – вода, phileo – любити). Існують речовини, які важко, або практично зовсім не розчиняються у воді – **гідрофобні** (hydor – вода, phobos – страх). В основному, це неполярні речовини – жири, ліпоїди, каучук, парафін.

Органічні сполуки клітини

У органічних молекул є карбоновий (вуглецевий) скелет. В живих організмах присутні **чотири головні групи** органічних сполук. Кожна з цих груп має свої мономерні одиниці, об'єднані в полімери.

Вуглеводи та ліпіди важливі для клітини, як **запасники енергії (енергетична функція)**, яка при необхідності звільняється при їх розщепленні. Серед вуглеводів важливу роль відіграє целюлоза, що несе опорні функції. Ліпіди – неполярні сполуки, нерозчинні у воді, тому є важливими компонентами всіх біологічних мембран. Тобто, вуглеводи та ліпіди виконують також важливі **структурні функції**. До ліпідів відносяться також деякі важливі гормони.

Білки та нуклеїнові кислоти виконують головні функції в регуляції росту, метаболізму і розмноження.

У білків провідною є функція **біокаталізаторів (ферментів, ензимів)**. За їх участю відбувається більшість хімічних реакцій у клітині. Важливе місце серед білків займають **структурні білки** (зокрема, білки **цитоскелета**), **гормони, токсини**.

***Самостійна робота:** знайти у мережі та запропонованій літературі матеріал, що стосується методів цитологічних досліджень. Орієнтуючись на демонстрації викладача під час практичної роботи та опрацьованому матеріалі, виконати завдання 1-5 практичної частини в альбомі. Ознайомитися з теоретичним матеріалом у посібнику та рекомендованих джерелах літератури, бути готовими відповідати на питання:*

1. Історія цитологічних досліджень.
2. Клітинна теорія.
3. Методи цитологічних досліджень.
4. Хімічні елементи, що входять до складу тканин живих організмів.
5. Вода як головний компонент живих організмів.
6. Властивості, що визначають біологічну роль води.
7. Органічні речовини клітини, їх мономерні та полімерні форми.
8. Функції білків, ліпідів, вуглеводів та нуклеїнових кислот.

Підготувати таблицю порівняння рослинної та тваринної клітин

Практична частина:

1. Описати підготовку до роботи світлового мікроскопа з власною системою освітлення.
2. Описати особливості аналізу препаратів на великому збільшенні з використанням імерсійного масла (імерсійну мікроскопію). Знайти на запропонованих препаратах зображення під імерсією, продемонструвати викладачеві.
3. Описати правила роботи з центрифугою.
4. Описати правила роботи з мікропіпеткою-дозатором.
5. Описати порядок підготування до роботи камери для електрофорезу. Навчитися заповнювати камеру робочим середовищем і вносити в лунки зразки дозатором.
6. Замалювати в робочий альбом зображення тваринної та рослинної клітин (рис. 1, 2). Підписати компоненти українською мовою.
7. Зробити висновок щодо освоєних цитологічних методів досліджень.

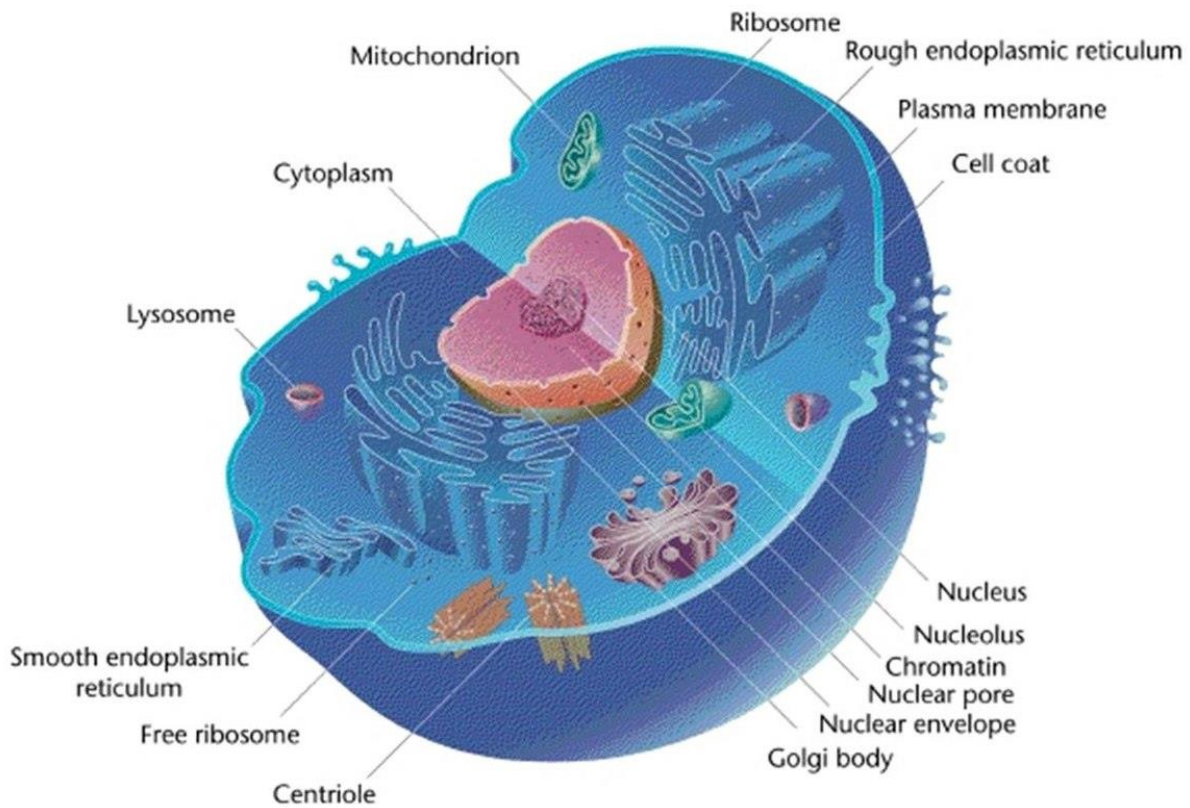


Рис. 1. Тваринна клітина

Джерело ілюстрації: <https://sciencetrends.com/3d-animal-cell-project-model/>

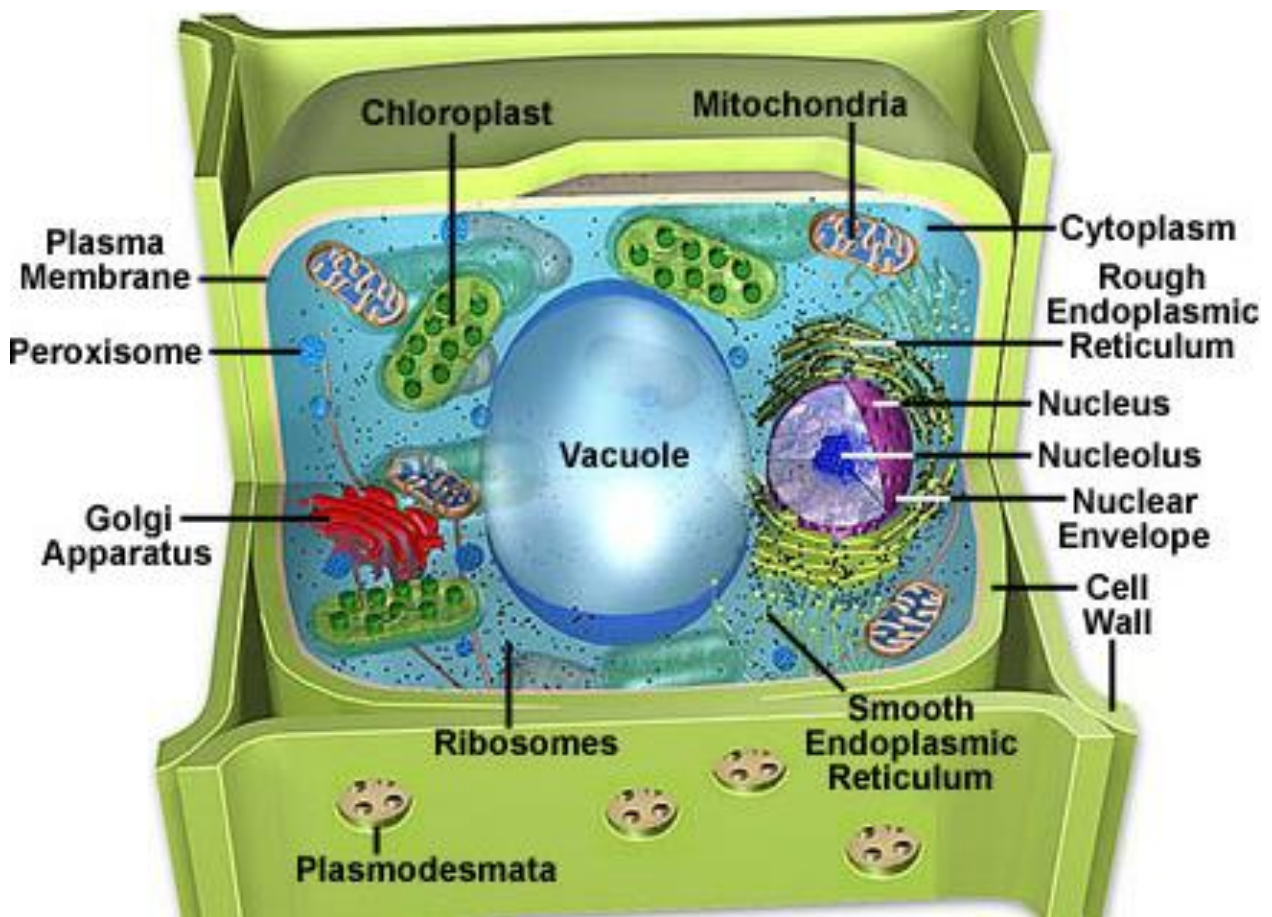


Рис. 2. Рослинна клітина

Джерело ілюстрації: <https://micro.magnet.fsu.edu/cells/plantcell.html>

Рекомендована література: [1-8]

Тема 2. Поверхневі структури клітини

Освоєння теми передбачає ознайомлення з теоретичним матеріалом за темою, опрацювання завдань самостійної роботи та виконання практичної частини в робочому альбомі.

Теоретичний матеріал:

Хімічний склад та функції клітинної стінки рослинної клітини.

Надмембранні структури особливо виражені у клітинах рослин та грибів, де вони формують неперервний жорсткий каркас, в якому кожна окрема клітина має свою камеру. Це клітинні оболонки або клітинні стінки. Вміст клітини під клітинною стінкою, включно з плазмалемою, називається **протопласт**.

Функції клітинних стінок:

- механічна, захист від фізичних навантажень, зокрема, від перенасичення водою;
- участь у біохімічних процесах.

Каркасным хімічним компонентом клітинної оболонки рослинної клітини є полісахарид целюлоза (полімер глюкози), клітини грибів – переважно хітин.

Целюлоза, завдяки кристалічній організації, формує волокна, подібні за міцністю до сталевих волокон аналогічної товщини.

Целюлозний каркас заповнюється молекулами **матриксу**, куди входять:

- 1) полісахарид геміцелюлоза;
- 2) пектинові речовини (пектини) хімічно подібні до геміцелюлози.
- 3) глікопротеїни.

Другий компонент оболонки – **лігнін**, полімер **коніферилового спирту** – є самим поширеним після целюлози полімером рослинних клітин. Підвищує жорсткість оболонки і міститься в клітинах, що виконують механічну, опорну функцію.

Жироподібні речовини: **кутин, суберин і віск** – відкладаються в оболонках захисних тканин; віск запобігає надмірній втраті води, кутин та суберин сприяють **окорковінню**. У матриксі можуть міститися неорганічні солі: **карбонати і силікати**, що надають додаткової міцності.

Структура клітинної стінки

Клітинна оболонка складається з таких структурних компонентів:

Серединна пластинка (міжклітинна речовина), складається переважно з пектинових речовин.

Первинна клітинна оболонка – характерна для вегетуючих клітин, відкладається до початку і під час росту клітини, містить целюлози, геміцелюлозу і пектин, глікопротеїни. Первинні оболонки мають тонкі ділянки – **первинні порові поля**, через які, зазвичай, проходять **плазмодесми**

(міжклітинні контакти рослинних клітин). Первинні порові поля сусідніх клітин збігаються. Середня товщина первинної оболонки 0,5 мкм.

Вторинні клітинні оболонки – відкладаються багатьма клітинами на внутрішню поверхню первинної оболонки. Зазвичай, це відбувається після припинення росту.

Вторинні клітинні оболонки необхідні спеціалізованим клітинам, що зміцнюють рослину і проводять воду. Протопласт у них, як правило, відмирає. Вторинна оболонка містить багато **лігніну**, проте пектинові речовини і глікопротеїни відсутні. Вторинна оболонка **не відкладається на порових полях**.

Між окремими клітинами існують різні типи контактів. Міжклітинні контакти рослин називаються **плазмодесми**. Це тонкі нитки цитоплазми, що зв'язують протопласти сусідніх клітин. Найчастіше зосереджені на первинних порових полях.

Хімічний склад базальної мембрани

У тваринних клітинах зовнішньоклітинними (надмембранними) структурами є **базальна мембрана та глікокалікс**. В базальній мембрані основним молекулярним компонентом є білок **колаген**. Сполучаючись з такими білками, як **ламівін** (*lamina* (лат.) – тонка пластинка) та **фібронектин** (*pecture* (лат.) – зв'язувати) та **протеогліканами**, колаген утворює еластичну пластинкоподібну речовину, з якої складаються так звані «**базальні мембрани**». Ламівін сполучає колаген з поверхнею клітини (через проміжні білки, які сполучаються з рецепторними білками поверхневої мембрани - **ентактинами**), фібронектин – з міжклітинним матриксом, утвореним протеогліканами.

Іноді протеоглікани називають «**основною речовиною**» базальної мембрани, а колаген – **волокнистою складовою**.

Зрідка базальні мембрани оточують окремі клітини, подібно до клітинних стінок рослин, але найчастіше оточують або підтримують багатоклітинні утвори різних форм і розмірів.

Функції базальної мембрани:

- 1) молекулярний фільтр речовин, що проникають з крові в тканини;
- 2) місце прикріплення клітини або групи клітин;
- 3) захист від фізичних навантажень завдяки пружному середовищу протеогліканів;
- 4) участь у диференціюванні клітини та біохімічних процесах шляхом затримки факторів росту, катіонів (завдяки негативному заряду), і впливу на їх активність. **Базальна мембрана** не вважається справжньою клітинною оболонкою, оскільки, зазвичай, не оточує окрему клітину.

Структура та функції глікокаліксу

Глікокалікс тваринної клітини – багата вуглеводами структура – (від *glycic* – солодкий та *callym* – товста шкіра (лат)). Її товщина варіює залежно від

типу клітини. З клітинною мембраною зв'язується досить слабкими силами. Іноді до складу глікокаліксу включають глікозильовані білки, що виступають над поверхнею клітини, у такому випадку глікокалікс є **глікопротеїновим** середовищем.

Функції глікокаліксу:

- 1) підтримує певне мікрооточення навколо клітин (своєрідна міжклітинна змазка);
- 2) захищає від окремих хімічних впливів;
- 3) допомагає розпізнавати комплементарні структури, встановлювати зв'язки з ними та із сполучнотканинними структурами (рецепторна функція);
- 3) бере участь в деяких біохімічних процесах, накопичуючи ферменти.

Не виконує помітної механічної чи структурної функції, тому **не вважається справжньою клітинною оболонкою.**

Поняття плазмалеми. Історія відкриття будови плазмалеми як типової біологічної мембрани

Більшість тваринних клітин характеризуються надзвичайно складно влаштованою поверхнею, специфічною для кожного типу клітин. Зазвичай, вирости (набухання) називаються **псевдоподіями** («podos» – нога), пальцеподібні вирости – мікрворсинками. Можуть бути також «війки». Ця поверхня дуже нестабільна і нагадує поверхню грязьового вулканчика. Проте, попри ці зміни, клітина завжди залишається охопленою пластичною **плазматичною мембраною - плазмалемою** («plasma» – форма, «lemma» – оболонка).

Товщина плазмалеми ≈ 10 нм. Сама вона не змогла б нести вагу вмісту клітини, з внутрішньої сторони їй допомагають ряд допоміжних структур, утворених компонентами цитоскелета.

Клітинну мембрану не видно в світловий мікроскоп, проте вже на початку 20 сторіччя Х. Обертон виявив, що швидкість проникнення багатьох речовин в еритроцити прямо пропорційна їх розчинності в ліпідах, тому зробив припущення, що клітинна мембрана містить велику кількість ліпідів – речовини проходять через мембрану, розчиняючись у ній.

У 1925 році Е. Гортер та Ф. Грейдел на клітинах еритроцитів встановили, що клітинна мембрана складається з подвійного (**бімолекулярного, бішару**) шару ліпідних молекул, крім того, в клітинній мембрані міститься також білок.

В 1931 році **Доусон та Даніелі** запропонували гіпотезу про «**бутербродну**» структуру мембрани – білок / ліпід / білок (модель «**сендвіч**»). Сучасні уявлення про плазмалему сформульовані у вигляді рідинно-мозаїчної моделі (автори – **Зінгер та Ніколсон**). Згідно неї, в основі мембрани лежить подвійний шар молекул **фосфоліпідів**, у якій частково або повністю занурені **білки**. Білки постійно переміщуються, формуючи змінну **мозаїку**.

Фосфоліпіди мають **велику гідрофільну головку**, зв'язану з негативно зарядженою групою фосфорної кислоти. Від неї відходить розгалужений **гідрофобний хвіст з двох ланцюгів жирних кислот**.

Молекули, що мають і гідрофільний і гідрофобний компоненти, називають **амфіпатичними (амфіфільними (люблять двох (грецьк.))**).

Структури, що можуть утворюватися амфіпатичними речовинами

Коли амфіпатичні структури змішуються з водою, їх молекули спонтанно займають конфігурацію, що задовольняє дві протилежні вимоги – гідрофільні головки занурюються у воду, а гідрофобні хвости контактують лише між собою, з маслом, повітрям і т.д.

Види мембранних білків

Важлива властивість ліпідного бішару – **непроникненість для молекул, розчинних у воді**. Роль транспортерів при цьому виконують білки. Вони утворюють рухливу динамічну мозаїку на плазмалемі, тому така модель називається **«рідинно-мозаїчною» (модель Зінгера-Ніколсона)**.

Білки, що прикріплюються на мембрані з будь-якого боку, але всередину бішару не проникають, називаються **периферичними, зовнішніми**. Вони зв'язуються з мембраною досить слабкими **іонними зв'язками** і можуть вимиватися навіть концентрованими буферними розчинами. Складають близько 30% від мембранних білків.

Білки, що ховають одну або кілька гідрофобних частин в ліпідний бішар, називаються **інтегральними**. Вони зв'язуються з мембраною сильними ковалентними зв'язками, вимиваються лише сильними розчинниками (наприклад, спиртами).

Якщо гідрофільні групи білків виступають з різних боків мембрани, білки називаються **трансмембранними**. Тобто, такі білки повністю проходять через мембрану. Вони є різновидом інтегральних білків і часто функціонують у якості транспортних каналів чи рецепторів, чутливих структур. Якщо трансмембранні рецептори один раз пронизують мембрану, вони називаються **монотопними**, якщо кілька разів – **політопними**.

Багато мембранних білків є **глікопротеїнами**, тобто містять олігосахаридні бокові ланцюги, утворені молекулами цукрів. Ці ланцюги покривають поверхню клітини і беруть участь у формуванні та діяльності рецепторів.

Структура та функції рецепторів

Рецептори – чутливі структури, що сприймають певні сигнали на поверхні клітини і передають їх всередину клітини.

Рецептори здатні зв'язувати певні структури, що підходять до них, ніби ключ до замка і викликають при цьому активацію рецептора. Такі структури називають **ліганди (ligare – зв'язувати (лат.))**. У рецепторі виділяють три відділи (**домени**): **ектодомен**, що сприймає сигнал з позаклітинного середовища, **трансмембранний домен**, що передає сигнал через плазмалему і **цитоплазматичний домен**, що запускає певні біохімічні реакції. Якщо ектодомен має вуглеводний відросток, рецептор називається **глікозилізованим**. Рецептори можуть бути **монотопними** й **політопними**. Рецептори, у яких

трансмембранний домен пронизує плазмалему кілька разів (зазвичай 7 разів), називаються **серпантинними**.

На поверхні клітини сотні тисяч рецепторів. Щохвилини один або кілька рецепторів разом зв'язують певні молекули, що пропливають біля клітини. Після цього може відбутися поглинання захопленого об'єкта.

Молекулярний транспорт речовин через плазмалему

Клітинна мембрана володіє вибірковою проникністю. Для того, щоб клітина залишилася живою, її хімічний склад повинен бути досить постійним. Водночас, клітина не може повністю ізолюватися від середовища. Існує кілька механізмів проходження речовин через клітинну мембрану. Серед них два основні – молекулярний транспорт та ендоцитоз. **Молекулярний транспорт** є і у рослинних, і у тваринних клітин, **ендоцитоз** **можливий** у тваринних клітинах.

Види молекулярного транспорту:

1. Дифузія. Молекули будь-якої речовини намагаються перейти з області вищої концентрації в область нижчої (**за градієнтом концентрації**). Такий рух називається **дифузія**. Шляхом дифузії в клітину проходять речовини, що добре розчиняються в ліпідах. Швидкість такого проникнення **повільна**. Відбувається спонтанно, **без витрат енергії**.

2. Полегшена дифузія (полегшений транспорт). Вид дифузії з використанням якого-небудь **спеціалізованого переносника**. На одному боці мембрани він сполучається з молекулою (переносник при цьому називається **пермеаза**) чи іоном (переносник називається **іонофор**), а на іншій віддає їх. Енергія при цьому не витрачається, крім енергії на утворення переносника. Транспорт іде за градієнтом концентрації, швидкість досить висока. Типовий приклад – проникнення в клітину глюкози і її виділення при необхідності (клітини печінки) – зворотний аналогічний транспорт. Роль транспортерів найчастіше виконують білки.

3. Активний транспорт – переміщення речовин проти градієнта концентрацій. Швидкість **висока**, проте необхідні **затрати енергії**. Системи, що здійснюють активний транспорт, зазвичай, називають помпами. Найважливішими є помпи, що перекачують позитивно заряджені іони K^+ , Na^+ , Ca^+ , H^+ .

Найбільш вивчена **натрій-калієва** помпа (Na^+/K^+ -помпа).

Існують різні гіпотези механізму роботи полегшеного та активного транспорту. В загальному, вони зводяться до того, що білки мембрани при зв'язуванні з молекулами, які необхідно транспортувати, змінюють конфігурацію, при цьому утворюються трансмембранні канали.

4. Проникнення – коли рух речовин іде за градієнтом концентрації, але мембрана є серйозною перешкодою. Швидкість руху при цьому дуже низька. Саме такою перешкодою мембрана є для води. Проникнення води через напівпроникну мембрану називається **осмос**. Частково це відбувається шляхом дифузії окремих молекул, частково через особливі білкові канали в мембрані - **аквапорини**. **Вода переходить з більш розбавленого розчину в більш**

концентрований. Осмотичний тиск в клітині чи вакуолі називається **тургором**. Клітина регулює надходження чи вивід води, змінюючи концентрацію іонів – поглинає їх для збільшення притоку води і навпаки.

Якщо в середовищі концентрація розчинених речовин вища, ніж в самій клітині, або якщо середовищем є сухе повітря, клітина втрачає воду і зморщується. Це явище називається **плазмоліз**. У рослинної клітини при цьому протопласт відокремлюється від целюлозної оболонки.

Якщо молекули розчиненої речовини проникають в клітину (що супроводжується надходженням води) або в сухому середовищі з'являється вода, клітина повертається до нормального стану – явище називається **деплазмоліз**.

Якщо тваринну клітину помістити в чисту воду або дуже розбавлений розчин, вона лопається (**лізується, процес – лізис**) внаслідок різкого накопичення води. У рослин такого не відбувається, оскільки клітинні стінки розтягуються лише до певної межі, після чого витісняють воду з такою ж швидкістю, з якою вона надходить.

Тваринні клітини, що постійно контактують з водою, мають пристосування, що запобігають поглинанню великої кількості води. Взагалі, цьому сприяє сама будова клітинної мембрани, слабко проникна для полярних речовин.

Ендоцитоз, його види

Клітинна мембрана може поглинати й виводити назовні не лише окремі молекули та іони, але й крупні частинки з кількох молекул. Рецептори на поверхні клітини з'єднуються з лігандом, після чого у даній ділянці утворюється ямка, що захоплює рецептори разом із зв'язаними компонентами. Цей процес називається **ендоцитозом** (ендо – всередину; цито – клітина).

Процес, зворотний ендоцитозу – **екзоцитоз**, при якому вміст мембранного пухирця виводиться в позаклітинне середовище.

Ендоцитоз може проявлятися у трьох формах.

1. **Піноцитоз** (клітинне пиття, (грецьк. *pinein* – пити)), або клатрин-незалежний ендоцитоз. Це поглинання клітиною рідни шляхом інвагінації плазмалеми, у якому, можливо, беруть участь білки цитоскелету. Вперше сростерігав на початку 20-х років ХХ сторіччя американський біолог Уоррен Льюїс.

2. Рецепторно-опосередкований ендоцитоз.

Зараз описано кілька видів рецепторно-опосередкованого ендоцитозу, але найвідомішим є **клатрин-залежний ендоцитоз**.

Відбувається, якщо **ліганди** невеликі, вони захоплюються рецепторами, в мембрані у цьому місці утворюється заглибина. На дні ендоцитарної ямки з внутрішнього боку плазмалеми формується структура, що нагадує сітку. Вона ніби втягує мембрану з комплексом рецептор-ліганд всередину і перетворює його у вакуолю. Ця сітка утворена білком **клатрином**. Ямки і вакуолі, оточені подібною білковою сіткою, називаються **окаймованими**. Ендоцитарна ямка збільшується і “проковтує” рецептори разом з лігандами.

3. **Фагоцитоз**, або клітинна їжа (грець. phagein - харчуватися). Вперше цей процес спостерігав Ілля Мечніков. Відбувається, якщо молекули лігандів прикріплені до поверхні **крупного об'єкту**, наприклад, бактерії. Сам процес «навантаження» об'єкту лігандами називається **опсонізація**. У ньому, на відміну від рецепторно-залежного ендоцитозу, бере участь **велика кількість рецепторів**. Після виникнення контакту рецепторів мембрани з лігандами, з сусідніх ділянок клітини підключаються додаткові рецептори, зв'язування яких викликає охоплення покритого лігандами об'єкту ділянкою плазматичної мембрани. Тобто, мембрана випинається для охоплення вгору, формуючи **псевдоподії**. Потім краї виростів змикаються і частинка залишається в мембранному міхурці. Міхурець відшнуровується і переміщується всередину клітини. На мембрані внаслідок рухливості, не залишається ніяких слідів. При формуванні псевдоподій бере участь білок **актин**, який полімеризується паралельними пучками і **виштовхує плазмалему назовні**.

Ендоцитоз – механізм харчування клітини. Причому, для багатьох одноклітинних – єдиний. Клітини вищих тварин у більшості випадків не мають необхідності у такому типі харчування – їм більше характерне харчування шляхом молекулярного транспорту речовин з крові та із міжклітинної рідини. Винятками є **фагоцити (нейтрофіли, моноцити)**. У рослинних клітин ендоцитоз неможливий унаслідок наявності клітинної стінки.

Самі везикули, утворені шляхом ендоцитозу, називаються різними термінами: фагосома, ендосома, рецептосома, фагоцитарна, піноцитарна чи ендоцитарна вакуоля.

ГКГС, як «паспортні» білки клітин

Плазматична мембрана виконує ще одну функцію, що вирізняє її на фоні інших біологічних мембран: є «документом особистості» клітини. Цьому сприяють ряд специфічних білкових груп, що називаються антигенами **гістосумісності**. Зараз відкрито велику кількість антигенів гістосумісності, які утворюють складну систему **ГКГС – головний комплекс гістосумісності**. Відшукати двох осіб з повністю ідентичним набором антигенів гістосумісності можна лише в однойцевих близнят. Дані антигени представлені на поверхні кожної клітини і постійно контролюються імунною системою.

***Самостійна робота:** проглянути відеоматеріал, вказаний у посиланнях до практичної частини, розібратися з візуалізованими структурами та процесами, підготуватися до виконання практичної частини роботи. Ознайомитися з теоретичним матеріалом у конспекті лекції, посібнику та рекомендованих джерелах літератури, бути готовими відповідати на питання:*

1. Загальна характеристика еукаріотичної клітини. Каркас та матрикс клітинних структур. Надмембранні структури.
2. Хімічний склад та функції клітинної стінки рослинної клітини.
3. Структура клітинної стінки.

4. Структура плазмодесми.
5. Загальна характеристика надмембранних структур тваринної клітини.
6. Хімічний склад базальної мембрани.
7. Колаген та еластин.
8. Структура та властивості протеогліканів.
9. Функції базальної мембрани.
10. Структура та функції глікокалікса.

Практична частина:

1. Замалювати в робочий альбом структуру клітинної стінки (рис. 3). Підписи до малюнка мають бути українською мовою.

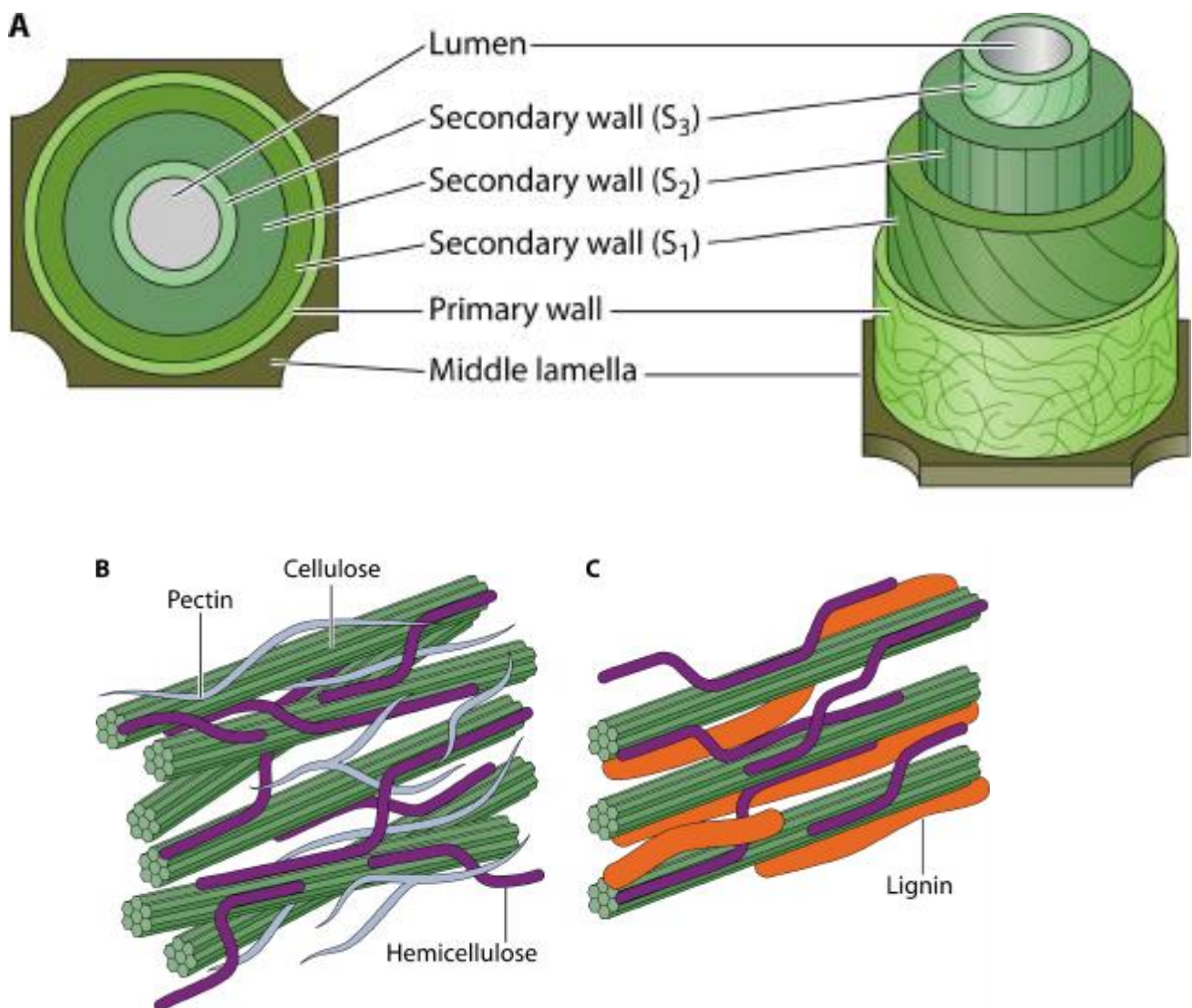


Рис. 3. Склад та структура клітинної стінки

Джерело ілюстрації: https://www.researchgate.net/figure/Simplified-model-of-plant-cell-wall-structure-A-The-structure-consists-of-three-main_fig1_268877877

2. Розглянути фото препарату щільної оформленої сполучної тканини (сухожилля) з гістологічного набору (рис. 4), знайти зображення препарату (об'єктив x40), показати викладачу.

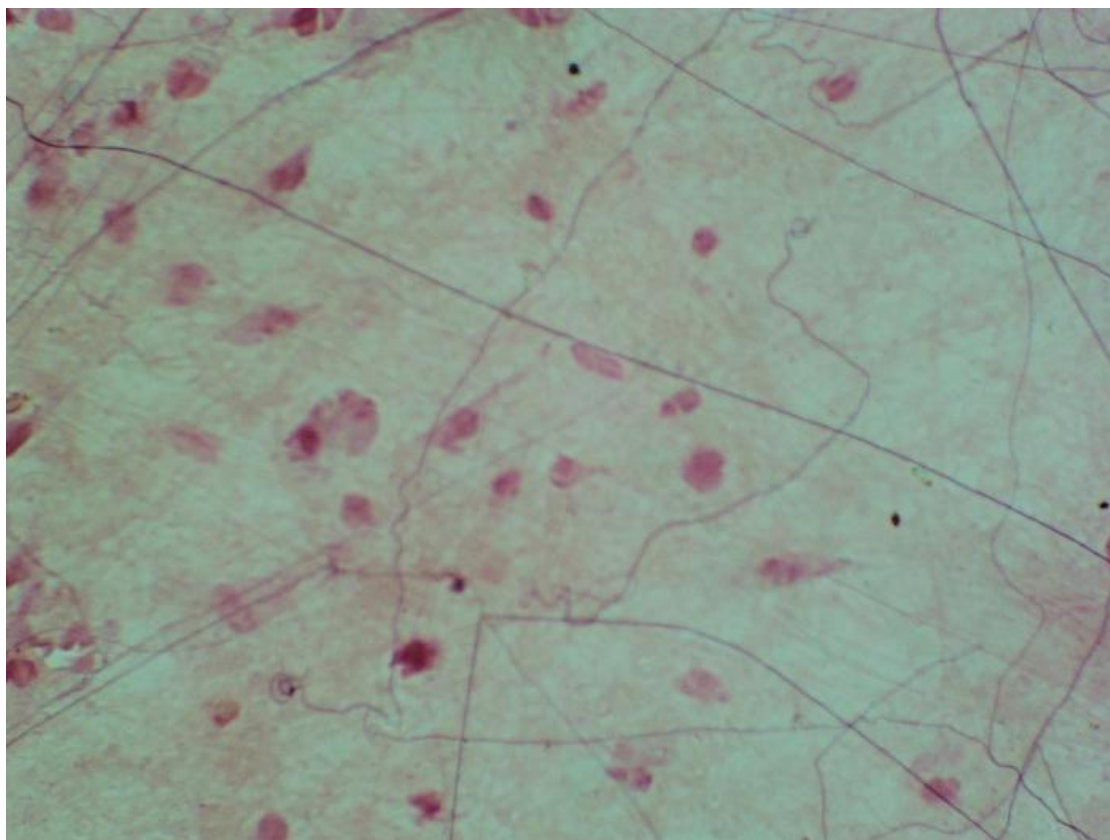


Рис. 4. Щільна оформлена сполучна тканина (сухожилля)
Джерело ілюстрації: власна мікроскопія (мікроскоп «MICROmed Evolution ES-4130», відеокамера-насадка «CCD 5.0 Mpix USB 2.0»).

3. Замалювати в робочий альбом структуру плазмалемі (рис. 5). Підписи до рисунка мають бути українською мовою.

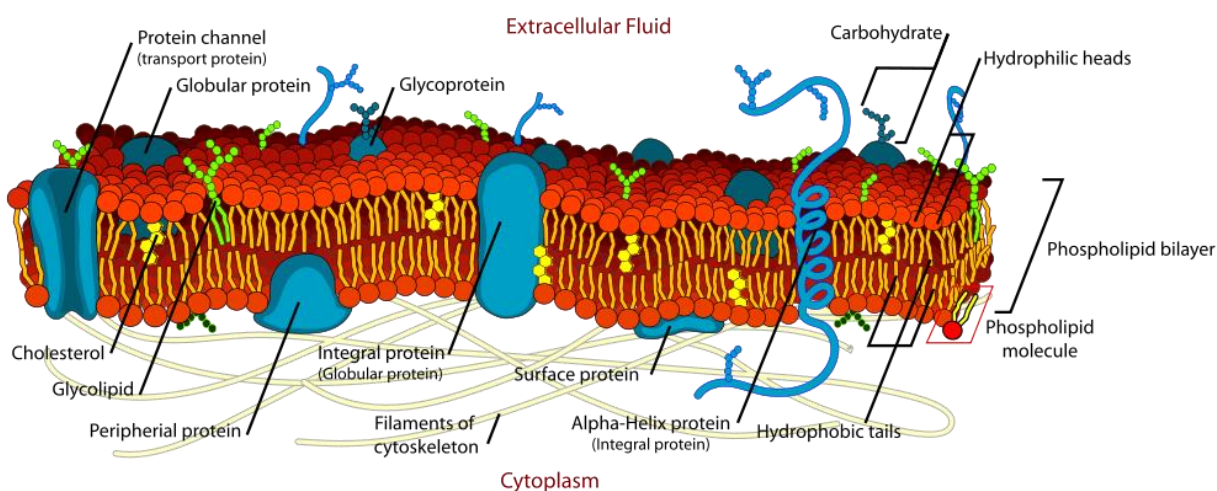


Рис. 5. Структура плазмалемі
Джерело ілюстрації: https://en.wikipedia.org/wiki/Cell_membrane

4. Розглянути рисунки, що характеризують різні види ендоцитозу (рис. 6). Заповнити пропуски, вказавши правильні терміни щодо зображених компонентів та явищ.

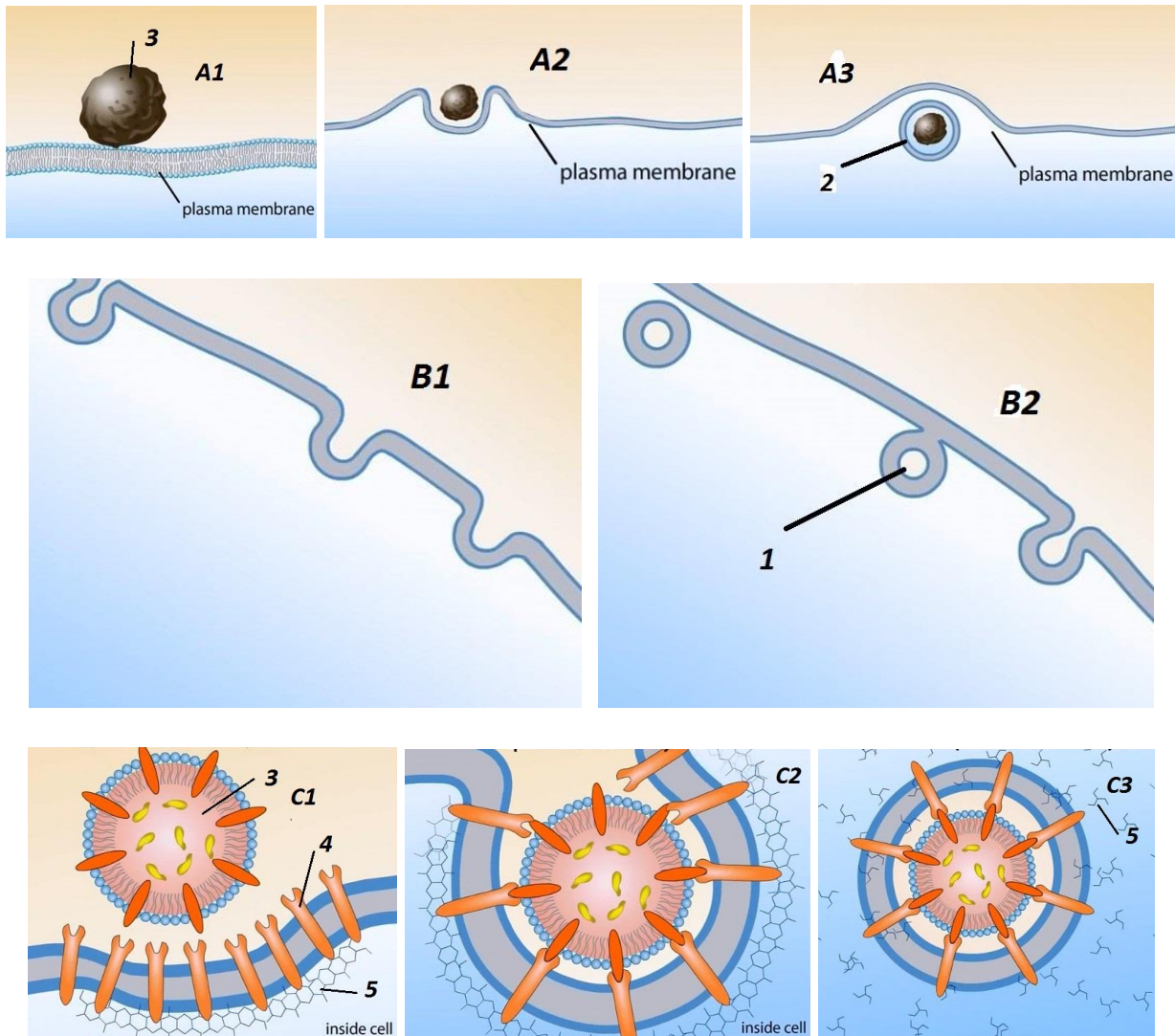


Рис. 6. Види ендоцитозу

A – зображено процес _____

B – зображено процес _____

C – зображено процес _____

1 - _____ **2** - _____

3 - _____ **4** - _____

5 - _____

Джерело ілюстрацій: <https://cutt.ly/xHrHUPW>

5. Розглянути рисунки, що характеризують поверхневі структури клітини (рис. 7). Заповнити пропуски, вказавши правильні терміни щодо зображених компонентів та явищ.

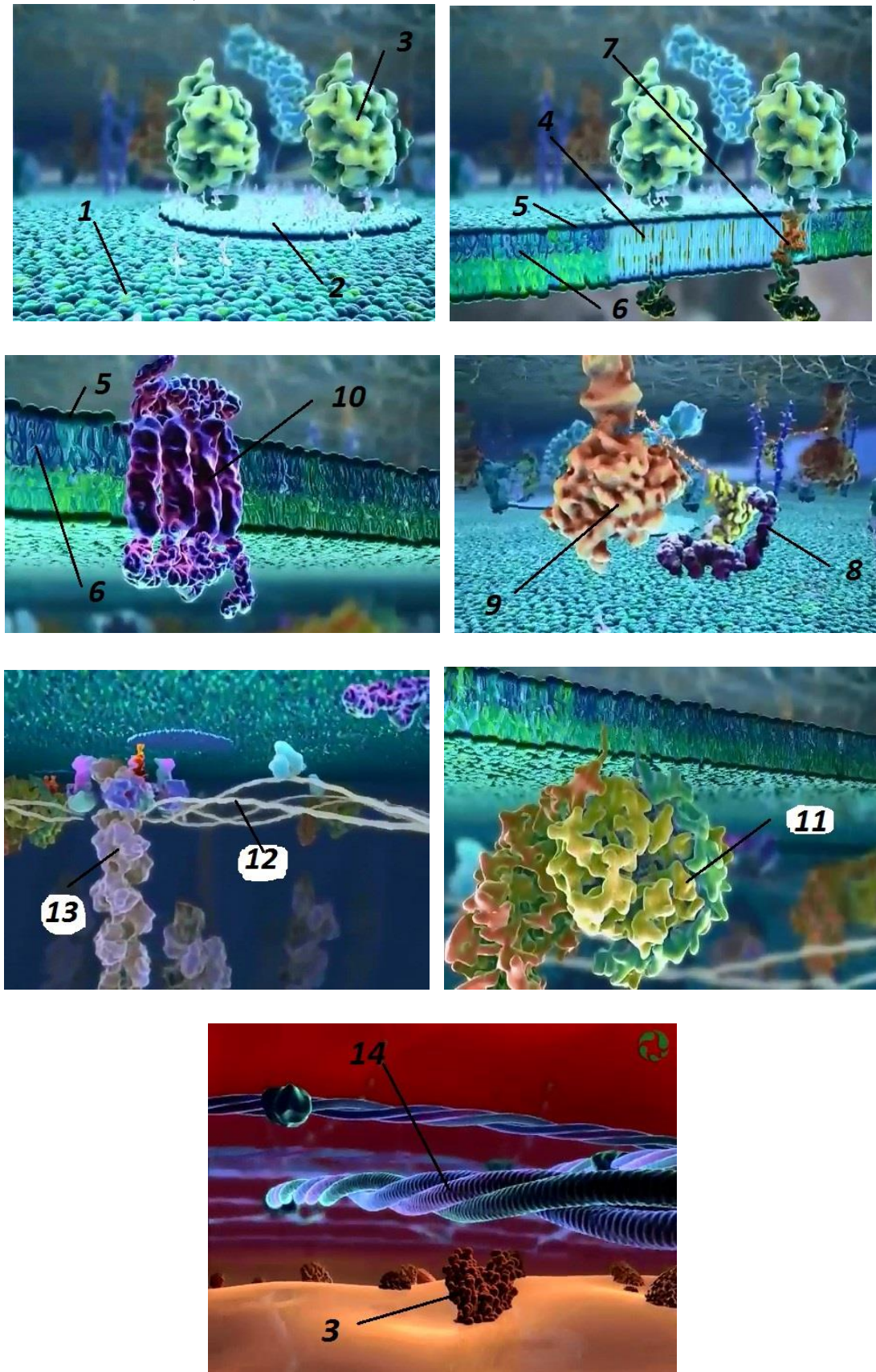


Рис. 7. Поверхневі структури клітини

Цифрами позначено:

- 1 - _____; 2 - _____; 3 - _____;
4 - _____; 5 - _____; 6 - _____;
7 - _____; 8 - _____; 9 - _____;
10 - _____; 11 - _____; 12 - _____;
13 - _____; 14 - _____

Джерела ілюстрацій:

https://www.youtube.com/watch?v=B_zD3NxSsD8

<https://www.youtube.com/watch?v=2KQbVr9kFO0>

6. Розглянути рисунки, що характеризують молекулярний транспорт речовин через плазмалему (рис. 8). Заповнити пропуски, вказавши правильні терміни щодо зображених компонентів та явищ.

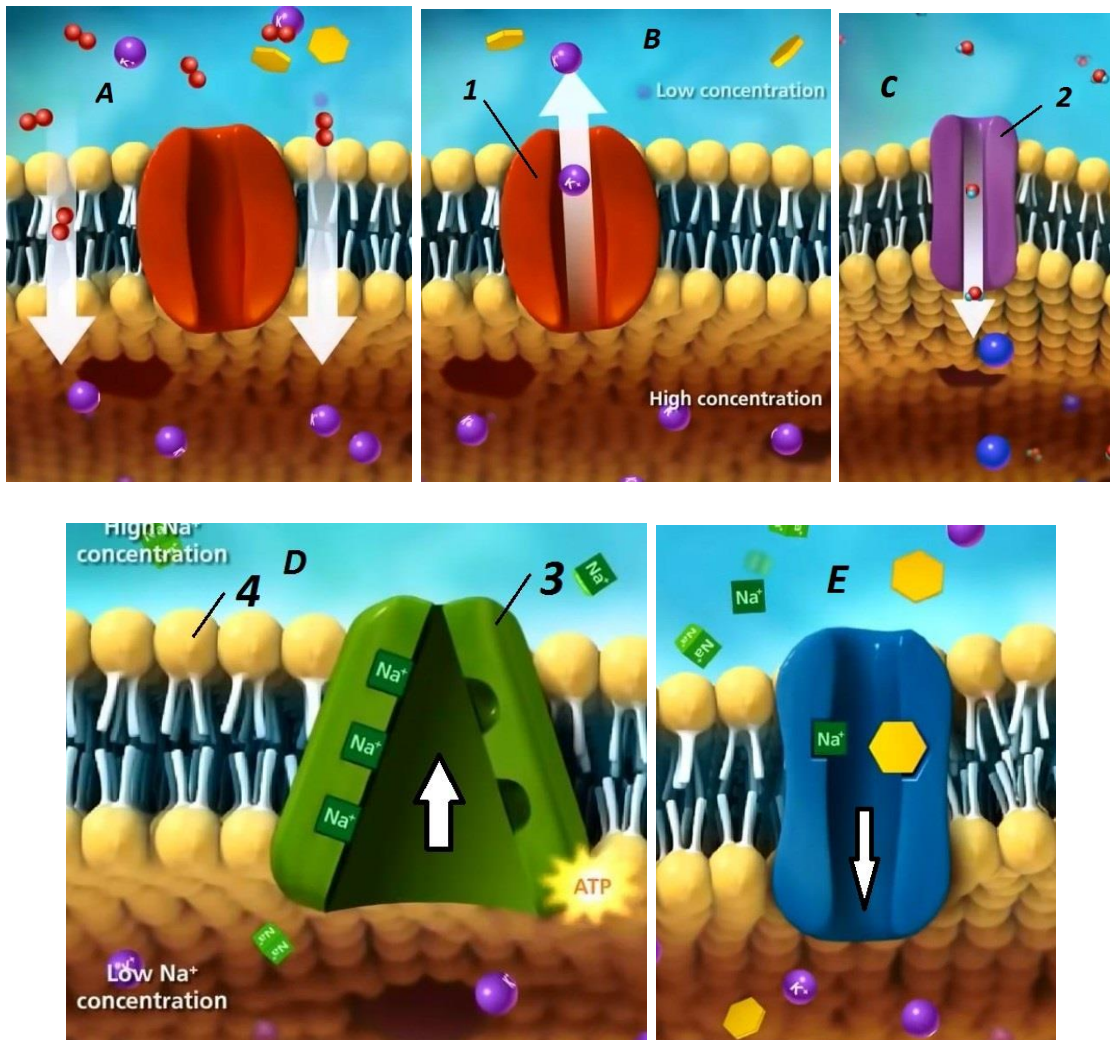


Рис. 8. Молекулярний транспорт речовин через плазмалему

Літерами позначено процес:

- A - _____
B - _____

C - _____
D - _____
E - _____

Цифрами означено структури:

1 - _____ ; 2 - _____ ;
3 - _____ ; 4 - _____

Джерело ілюстрацій: <https://www.youtube.com/watch?v=FZccM0B5PrE>

7. Проаналізувати зображення певних процесів у біологічній мембрані (рис. 9). Заповнити пропуски, вказавши правильні терміни щодо зображених компонентів та явищ.

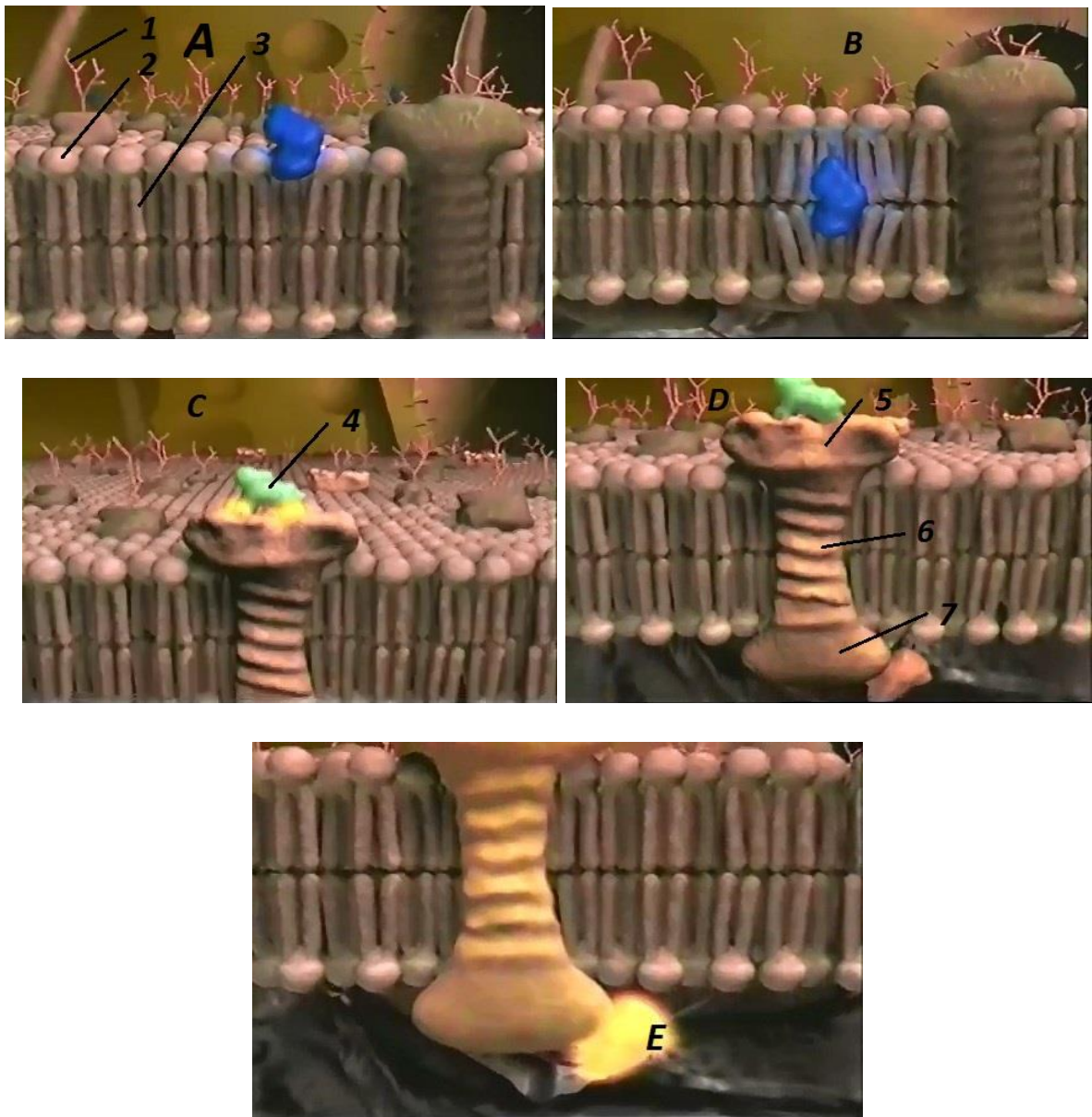


Рис. 9. Процеси у біологічній мембрані

Літерами А-В позначено процес:

Літерами С-Е позначено процес:

На рисунку С показано етап _____

На рисунку Е показано етап _____

Цифрами означено структури: 1 - _____; 2 - _____;

3 - _____; 4 - _____; 5 - _____;

6 - _____; 7 - _____;

Джерело ілюстрацій: <https://www.youtube.com/watch?v=GW0lqf4Fqpg>

8. Зробити загальний висновок з роботи.

Рекомендована література: [1-8]

Тема 3. Вакуолярна система клітини

Освоєння теми передбачає ознайомлення з теоретичним матеріалом за темою, опрацювання завдань самостійної роботи та виконання практичної частини в робочому альбомі.

Теоретичний матеріал

Загальна характеристика вакуолярної системи

Речовини, що проникають в клітину шляхом ендоцитозу, продовжують свій шлях іншими мембранними структурами. В клітині, крім плазматичної мембрани, є велика кількість мембранних структур, які можна розділити на дві групи. До першої належать: **різноманітні вакуолі (у тому числі ендосоми і лізосоми, транспортні везикули, рослинні вакуолі), апарат (комплекс) Гольджі (АГ) та ендоплазматичний ретикулум (ЕР) (другу утворюють мітохондрії та пластиди).** Разом вони утворюють **вакуолярну систему клітини, або вакуом.** Вакуолярна система забезпечує два процеси, які в загальному можна назвати роботою «на імпорт» (для себе) і роботою «на експорт» (для позаклітинних функцій). Іноді ендоплазматичний ретикулум називають «**відділом синтезу**», апарат Гольджі - «**відділом пакування**», різноманітні мембранні везикули – «**відділом доставлення**».

Ендосоми та лізосоми. Види та функції лізосом

Ендосоми – мембранні міхурці, що утворюються в процесі ендоцитозу, можуть зливатися між собою, мають кисле середовище ($pH \approx 4,7$; у цитозолі $pH \approx 7,0$ - середовище практично нейтральне). Після цього ендосома або кілька об'єднаних ендосом стикаються з органелою, яка називається **лізосома**. Об'єднання відбувається за принципом мильних міхурців – об'єднуються мембрани і вміст обох везикул.

Лізосоми (лізо – руйнувати), число яких в одній клітині досягає кількох сотень, утворюють фракцію міхурців розміром 0,2-0,4 мкм, оточених одинарною мембраною, з дуже різноманітним вмістом всередині. Вміст може бути гомогенним, містити вакуолі, фрагменти різних органел. Лізосоми були відкриті біохіміками в 1955 р. Спільною рисою є наявність **кислих гідролітичних ферментів (гідролаз)**, що здатні розщеплювати білки, нуклеїнові кислоти, полісахариди і ліпіди. **Це основна функція лізосом.**

Всього описано близько 50 видів гідролаз. Всі гідролази синтезуються в ЕР, де до них приєднується маркерний фрагмент **манозо-6-фосфат**, який при сортуванні визначає переміщення саме у первинну лізосому. Лізосоми характерні для **тваринних клітин**. Окремі вакуолі рослин можуть містити ферменти, але в них відсутня активна кисла фосфатаза, тому не вважаються справжніми лізосомами.

Виділяють три основні типи лізосом:

Первинні лізосоми – дрібні мембранні міхурці розміром ≈ 100 нм, що містять маркерний для лізосом фермент – **активну кислу фосфатазу**.

Формуються в АГ. Деякі науковці **не класифікують їх як справжні лізосоми**, вважають транспортними везикулами, що доставляють ферменти (оскільки процесів лізису у них не відбувається).

Вторинні лізосоми – утворюються після об'єднання первинної лізосоми з ендосоною, коли гідролази отримують доступ до субстрату і починають його розщеплювати. Найчастіше у вітчизняній літературі саме вторинну лізосому називають травною вакуолею. Вторинна лізосома може включати кілька первинних.

Вторинні лізосоми поділяються на дві групи – **гетеролізосоми та аутолізосоми**.

Гетеролізосоми розщеплюють компоненти, що надійшли в клітину при ендоцитозі.

Аутолізосоми (аутофагосоми) розщеплюють фрагменти або цілі цитоплазматичні структури власної клітини.

Остаточні тільця (телолізосоми) – лізосоми, що накопичили багато неперетравлених продуктів, вони містять мало гідролітичних ферментів, пігментні речовини. Якщо утворюються остаточні тільця, (при споживанні стійких до гідролаз речовин або внаслідок великої кількості), у найпростіших проходить своєрідна «дефекація» шляхом екзоцитозу, а в клітинах вищих тварин – своєрідний «клітинний забор» – вони не можуть викидати лізосоми і це іноді приводить до патологічних станів.

Кожна лізосома містить цілу колекцію гідролаз. Вони найкраще працюють в кислому середовищі (рН 3,5-5,0), яке підтримується за допомогою протонної помпи.

Дрібні молекули, утворені в процесі гідролізу, дифундують або переносяться в цитоплазму через лізосомальну мембрану, де їх використовують метаболічні системи клітини.

Лізосомальний простір не зазнає саморуйнування завдяки комплексу глікопротеїнів, що вистилають внутрішню поверхню мембрани лізосоми і їх зв'язки стають недоступними для дії гідролаз.

Не зовсім зрозуміло, чому гідролази, які є білками, не денатуруються в кислому середовищі лізосоми й не втрачають своєї активності протягом досить довгого часу.

Біологічна роль лізосом, крім травної, може включати інші прояви в ембріональному та постембріональному розвитку. Зокрема, у пуголовка лізосоми, що перебувають в клітинах хвоста, перетравлюють їх – хвіст зникає, утворені в результаті цього процесу речовини всмоктуються іншими частинами тіла (**апоптоз** клітин хвоста). Лізосоми беруть участь в імунних реакціях, розщеплюючи захоплені фагоцитами антигени з їх наступною **презентацією** на поверхні фагоцита для інших імунних клітин.

Загальна характеристика ендоплазматичного ретикулуму, функції його відділів

Ендоплазматична сітка або ендоплазматичний ретикулум (ЕПР, ЕР) було відкрито на початку розвитку електронної мікроскопії в 1945 році. К.

Портер при вивченні фібробластів курчат виявив більш інтенсивне забарвлення центральної частини клітини. Ця частина містила багато вакуоль, каналів, що утворювали щось подібне до сітки («ретікулуму» (лат.)). В кінці 50-х років виявили неоднорідність цієї структури. Це складна тривимірна мембранна система невизначеної протяжності. Починається від зовнішньої мембрани ядерної оболонки.

Виділяють два основні типи Е.Р. (шорсткий (ШЕР) та гладенький (ГЕР)), проте, цей поділ досить відносний, оскільки чіткого переходу між ними немає. Іноді виділяють проміжну сітку, саме від неї формуються транспортні міхурці, які рухаються до комплексу Гольджі.

Шорсткий (гранулярний) ендоплазматичний ретикулум (ШЕР). має вигляд плоских мішечків (**цистерн**), або вузьких каналів. Зовнішня поверхня (ендоплазматична) покрита дрібними частинами діаметром $\approx 20-25$ нм, які й дали назву цьому типу Е.Р. Їх візерунок постійно змінюється. Ці гранули називаються **рибосоми**, їх основна функція – синтез білка. **Рибосоми опускаються на ШЕР лише безпосередньо під час синтезу білка.**

Мембрана Е.Р. тонша, гладша і рухливіша, ніж плазматична чи мембрана лізосом. Фосфоліпіди в їх бішарі мають іншу будову, зв'язаний з ними холестерин практично відсутній. Білки у більшості випадків не мають бокових вуглеводних ланцюгів, тому мембрана не «щетинистого» вигляду. Проте, внутрішня поверхня мембрани покрита пучками тонких шовковистих ниток, що постійно змінюють довжину. Досягаючи певної довжини, вони відпадають і переносяться з током речовини. Це і є синтезовані білки. З внутрішнього боку рибосоми майже непомітні.

Синтез білка – перша функція ШЕР. Додатковими функціями є **первинна хімічна модифікація синтезованих білків та фолдинг (набуття певної просторової конформації), перевірка шаперонами та транспорт в інші компартменти клітини.**

Гладенький ендоплазматичний ретикулум (ГЕР) зазвичай, складається з компонентів трубчастої форми і чіткої межі з гранулярним не має (просто зникають рибосоми).

Функції ГЕР:

- синтез і транспорт ліпідів та стероїдів;
- синтез олігосахаридів;
- місце запасання вуглеводів. Виявлено тісний топографічний зв'язок ГЕР з відкладами **глікогену** (запасного внутрішньоклітинного полісахариду тварин і грибів) в гіалоплазмі.
- детоксикація організму, зокрема, руйнування токсичних полісахаридів;
- депо іонів Ca^{2+} в поперечносмугастих м'язах. Канали ГЕР (**саркоплазматичний ретикулум**) оточують кожну міофібрилу, депонують іони Ca^{2+} , що призводить до розслаблення м'язового волокна.

Ембріологічні дослідження та використання радіоізотопних міток показали, що ГЕР є похідним від ШЕР, що втратив рибосоми. Водночас, будь-яка ділянка ендоплазматичного ретикулуму може приєднувати або втрачати рибосоми, трансформуючись з одного виду в інший.

Загальна характеристика синтезу білка

Синтез білка відбувається на **рибосомах**. Рибосоми складаються з двох субодиниць різних розмірів, які формуються у **ядерці**. Велика субодиниця має сплюснену поверхню з того боку, де вона з'єднується з малою. У великій субодиниці розташований канал, що вміщує близько 30 амінокислот. Мала у місці контакту трохи ввігнута. При з'єднанні між субодиницями залишається вузька щілина. Рибосоми складаються з рівної кількості білка та рибосомальної РНК. Ця РНК участі в синтезі білка не бере й утворює стromу рибосоми. Таким чином, ШЕР поширений в клітинах, що синтезують та запасують білок.

Велика та мала субодиниці об'єднуються в ланцюжки по 10-20 (зрідка 5-70) на нитці матричної (інформаційної) РНК, утворюючи **полісома**. Полісома формується в цитоплазмі, коли на матричній РНК об'єднуються субодиниці рибосом. Після цього полісома або опускається на ШЕР, або синтез білка відбувається безпосередньо у цитозолі.

м-РНК рухається полісомою (чи, навпаки, рибосоми рухаються по м-РНК). Рибосоми зчитують інформацію з м-РНК. Амінокислоти для синтезу до рибосом підносять специфічні транспортні РНК (т-РНК). Чим більша протяжність трансльованої (прочитаної) нитки, тим довша синтезована нитка поліпептиду. Поліпептиди ростуть в областях своїх коренів (на рибосомах), а не на верхівках. Приблизно кожні 15 секунд остання, найдовша нитка ряду досягає повної довжини і відділяється від рибосоми. Після закінчення синтезу білка полісома розпадається на окремі рибосомальні субодиниці.

Загалом, синтез білка пов'язаний з ШЕР лише частково. Рибосоми зустрічаються у великій кількості в цитозолі клітин з активним метаболізмом. Білки, синтезовані в цитозолі, **ідуть на підтримання і забезпечення життєдіяльності даної клітини** (білки «домашнього» використання, зокрема, **структурні, білки цитоскелета, ферменти обміну речовин, мітохондріальні білки, білки пероксисом, білки-гістони**).

Більшість білків, синтезованих на ШЕР, ідуть **на «експорт»**, поза клітину, є біологічно активними речовинами. На ШЕР також синтезуються складні **інтегральні білки плазмалемі**. Лише частина білків-ферментів, синтезованих на ШЕР, іде на потреби клітини у складі **лізосом**.

І у цитоплазмі, і в цистернах ШЕР є група **білків-шаперонів**, що забезпечують правильний **фолдинг** синтезованих білків. Ново синтезовані білки мають лінійну форму, вони повинні набути спеціалізованої конформації. Неправильно сформовані білки зв'язуються шаперонами і надалі руйнуються протеасомами. Типовий приклад шаперонів – білки теплового шоку.

При синтезі в цитозолі лінійні пептиди виходять з каналу великої субодиниці рибосоми і зазнають **фолдингу**. Зазвичай, такі білки мають у складі **амінокислоти**, що визначають, куди далі рухаються білки.

При синтезі на ШЕР перша амінокислота в поліпептидному ланцюгу виконує роль **сигнального пептиду (SP)**. Як тільки **SP** з'являється з каналу великої субодиниці, з ним зв'язується білок **SRP** (частинка розпізнавання сигналу). Після цього ріст ланцюга тимчасово припиняється. Рибосома в складі полісоми рухається до поверхні цистерни ШЕР, де комплекс **SP-SRP**

приєднується до специфічних рецепторів. Рецептори передають комплекс на **транслокон** – трансмембранний канал на ШЕР. SRP відщеплюється і ріст поліпептидного ланцюга продовжується. Ланцюг росте в канал, утворюючи петлю (оскільки сигнальний пептид закріплений на поверхні транслокона). Після закінчення синтезу ланцюга ферменти відщеплюють сигнальний пептид, і ново синтезований білок рухається в цистерну ШЕР, де зазнає фолдингу.

Структура та функції комплексу Гольджі

Виведення (експорт) речовин, синтезованих в ендоплазматичному ретикулумі, відбувається за участю другої мембранної структури – **апарату Гольджі (АГ)**, характерного для всіх еукаріотичних клітин. Вперше АГ описаний італійським гістологом Каміліо Гольджі в 1898 році. Він виявив сітчасті структури, які, як встановлено зараз, є комплексом структурних одиниць – **діктіосом** («diction» – сітка (грецьк.)). У рослин діктіосоми розміщені дифузно і були виявлені лише з допомогою електронної мікроскопії. Іноді діктіосомами називають саме складові АГ в рослинних клітинах. В тваринних клітинах компоненти АГ розміщені відносно компактно.

Діктіосома є скупченням кількох сплюснених мембранних цистерн, тісно спресованих подібно у стопку. Кожна цистерна має змінну товщину, найменша в центрі, розширена на кінцях. Кількість цистерн в стопці 5-10, іноді до 20. Крім цистерн, в АГ містяться вакуолі різних розмірів. З боку ЕР вакуолі дрібні, утворюють губкоподібну структуру. Цю частину АГ називають по різному: **проксимальною, формуючою, ендоплазматичною**. Зазвичай, це випукла поверхня, але може бути і ввігнутою. Мембрани цієї частини дуже схожі з мембранами ЕР.

Чим далі від ядра, тим мембрани АГ стають товщими і грубішими, збільшується кількість холестерину в ліпідному бішарі і вуглеводних бокових ланцюгів в мембранних білках. Тобто, нагадують вони плазматичну мембрану. Ця частина називається **дистальною, дозріваючою, екзоплазматичною**. Тут бувають розміщені крупні вакуолі. В секретуючих клітинах АГ, як правило, поляризований – проксимальна частина повернута до цитоплазми і ядра, дистальна – до поверхні клітини.

Згідно з сучасними уявленнями, мембрани АГ, від яких від'єднуються транспортні везикули, називають **транс-полюсом**, до яких приєднуються – **цис-полюсом**. Сторона АГ, орієнтована до ЕР, називається **цис-сіткою**, до плазмалеми – **транс-сіткою**, між ними знаходиться **проміжна сітка**.

Основні функції АГ:

1. Сегрегація (відособлення, розподіл) і накопичення продуктів, синтезованих в ЕР.
2. Хімічна перебудова та дозрівання продуктів, синтезованих в ЕР.
3. Синтез полісахаридів та їх зв'язок з білками.
4. Формування первинних лізосом та приєднання до лізосомальних ферментів маркерного компонента **манозо-6-фосфату** (забезпечує надходження ферментів саме в лізосому).

Рух речовин у вакуолярній системі Гістохімічний аналіз показує, що в АГ містяться білки, ліпіди, полісахариди, глікопротеїни, різноманітні ферменти (кисла фосфатаза, пероксидаза, різні гідролази). Більшість з них потрапляють сюди з ЕР у складі транспортних міхурців-везикул. Щоб не відбулося повного переходу мембран ендоплазматичного ретикулуму в мембрани комплексу Гольджі, між органелами постійно відбувається рециркулювання: звільнені від транспортованих речовин везикули повертаються до ЕР. Напрямок транспортування визначається спеціальними транспортними білками – **коатомерами**. Сам процес транспортування здійснюють **моторні протеїни (молекулярні двигуни) – кінезини та динеїни**.

Рециркулювання та синтез мембран у клітинах

Кількість мембранних ділянок, що поглинаються клітиною, величезна. Протягом години клітина здатна поглинути мембрану площею вдвічі більшу, ніж поверхня плазматичної мембрани. Створювати нову мембрану з такою ж швидкістю клітини не можуть. Тому постійно відбувається **рециркулювання** мембрани – клітини повертають на поверхневу мембрану ділянки, не використані при ендоцитозі (згадайте відщеплення сплюснених везикул зі звільненими рецепторами від ендосоми), які приєднуються шляхом **екзоцитозу**. Рециркулювання мембран відбувається в основному за рахунок ендосом, але може продовжуватися певний час після злиття ендосоми з лізосоною. Частина мембран повертається через АГ.

Мембрани ніколи не утворюються «de novo». Вони завжди виникають з попередніх мембран шляхом додавання додаткових складових частин. Кожне покоління передає послідовному, в основному через яйцеклітину, запас раніше сформованих мембран, що й дають шляхом приросту всі мембрани організму.

Основним місцем біосинтезу мембран є ЕР, де утворюється більша частина фосфоліпідів і холестерину, білки плазмалеми. Інтегральні білки внутрішньоклітинних мембран синтезуються в цитозолі на вільних рибосомах. Інтегральні білки самого ретикулуму теж синтезуються на рибосомах ШЕР, після синтезу вони залишаються зануреними в ліпідний бішар. «Чужі» білки переміщуються мембраною шляхом латеральної дифузії і групуються на ділянках, призначених для везикулярного транспорту. У складі везикул вони досягають місця призначення, причому при переміщенні часто зазнають перебудови. Таким чином, внутрішні мембрани клітини (за винятком мембран мітохондрій і пластид) є одним цілим і беруть початок від ЕР. Нові цистерни діктіосом утворюються з ЕР через стадію проміжних везикул, а секреторні везикули, що відділяються від діктіосом, сприяють формуванню плазматичної мембрани.

Залишається винятковим факт, що при такій динамічності мембранних структур клітині вдається зберігати високодиференційовану організацію вакуому.

Осередок рециркулювання мембран у клітині називається **ГЕРЛ** (Гольджі, ЕР, лізосомальний комплекс), основним компонентом якого вважається **ендосома**. ГЕРЛ є центром формування любих вакуолярних структур.

Рослинні вакуолі та сферосоми

Рослинна вакуоля властива рослинним клітинам. Мембрана, що її оточує, називається **тонопластом**, вміст – **клітинним соком**. Основний компонент клітинного соку – вода.

Молода рослинна клітина містить багато дрібних вакуоль – похідних ЕР. Вони збільшуються і в міру старіння клітини зливаються в одну велику вакуолю, що займає до 90% об'єму клітини, і відтісняє цитоплазму з ядром і органелами до периферії клітини. Заповнюючи більшу частину клітини «дешевим» вакуолярним вмістом, рослини економлять цитоплазму, що поглинає азот, водночас її поверхня залишається великою. Збільшення розмірів рослинної клітини відбувається в основному за рахунок вакуолі.

Основні функції рослинної вакуолі:

1. Підтримання тургорного тиску і пружності тканини, оскільки розчинені в клітинному соку молекули визначають його осмотичну концентрацію.

2. Запасання солей, цукрів, іноді розчинних білків.

3. Підтримання активного транспорту іонів через тонопласт і накопичення в вакуолі деяких іонів. При високому вмісті окремих речовин у вакуолях можуть утворюватися кристали, наприклад **оксалату кальцію**. Оксалати і цитрати надають клітинному соку слабку, а іноді сильну кислу реакцію (рН від 2 до 5), як у лимона.

4. Накопичення продуктів метаболізму (особливо, отруйних, наприклад **кофеїн, алкалоїди, нікотин**), яблучної кислоти, запасних білків насіння. Деякі отруйні метаболіти можуть потім виділятися шляхом **екскреції**, тобто рослинні вакуолі можна віднести до експортних систем.

5. Відкладання пігментів. Пігменти групи **антоціанів** надають рослинним клітинам різноманітних кольорів, легко розчиняються у воді (на відміну від інших рослинних пігментів), надають червоного і голубого забарвлення овочам, фруктам (редис, капуста, вишні, сливи), квітам (тройнди, пеонії). Іноді антоціани маскують в листках хлорофіл (декоративний червоний клен). Забарвлюють осінні листя в яскраво-червоний колір у холодну сонячну погоду. Якщо цих пігментів немає, після руйнування хлорофілу листя стає жовто-оранжевим (прояв каротиноїдів хлоропластів).

6. Окремі вакуолі містять активні ферменти, і можуть діяти як лізосоми тварин. Це необхідно для розщеплення запасних білків при проростанні насіння. Деякі органоїди, потрапляючи в рослинні вакуолі (рибосоми, мітохондрії і пластиди) можуть там руйнуватися.

Сферосоми – дрібні міхурці, що зустрічаються в рослинних клітинах. Є похідними ЕР, їх ріст пов'язаний з накопиченням в них масла. По суті, це масляна краплина. Крім жирів, у них виявлені деякі білки, в тому числі фермент **ліпаза**. Проте, більшість даних показують, що мембрани у сферосоми, як вважалося раніше, немає, і їх не можна вважати органелами.

***Самостійна робота:** проглянути відеоматеріал, вказаний у посиланнях до практичної частини, розібратися з візуалізованими структурами та*

процесами, підготуватися до виконання практичної частини роботи. Ознайомитися з теоретичним матеріалом у посібнику та рекомендованих джерелах літератури, бути готовими відповідати на питання:

1. Основні компоненти вакуолярної системи.
2. Види ендоцитозу.
3. Лізосоми, їх біологічні функції
4. Шорсткий ендоплазматичний ретикулум.
5. Будова і функції рибосом.
6. Загальний механізм синтезу білка.
7. Особливості синтезу білків на рибосомах цитоплазми
8. Будова і функції гладенького ендоплазматичного ретикулума.
9. Будова та функції апарату Гольджі.
10. Принципи руху речовин у вакуолярній системі
11. Рослинні вакуолі та сферосоми.

Практична частина:

1. Розглянути рисунки з компонентами та явищами у вакуолярній системі (рис. 10-12). Заповнити пропуски, вказавши правильні терміни щодо зображених компонентів та явищ.

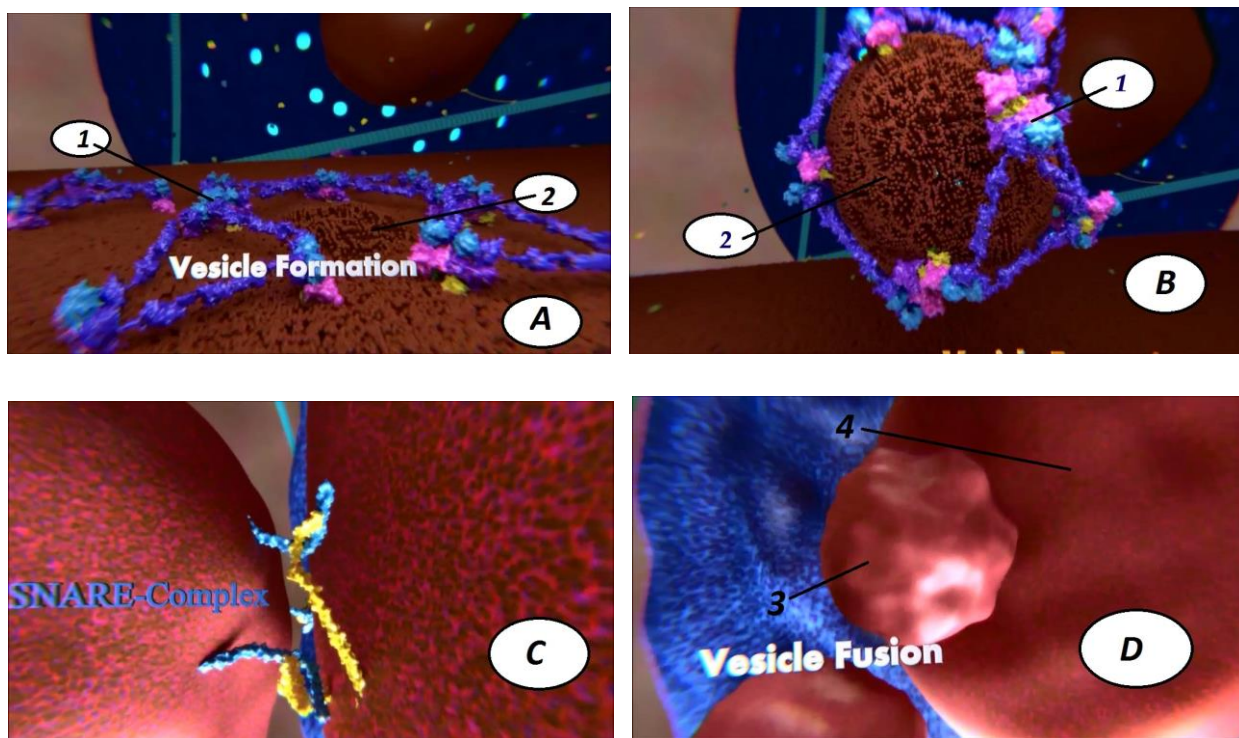


Рис. 10. Компоненти та явища у вакуолярній системі

На _____ рисунках _____ А-В _____ зображено _____; На _____ малюнку С _____ зображено процес _____; На _____ рисунку D _____ зображено процес _____

Цифрами позначено: 1 _____; 2 _____;
3 _____; 4 _____

Джерело ілюстрацій: <https://www.youtube.com/watch?v=ABGID1vQG3s>

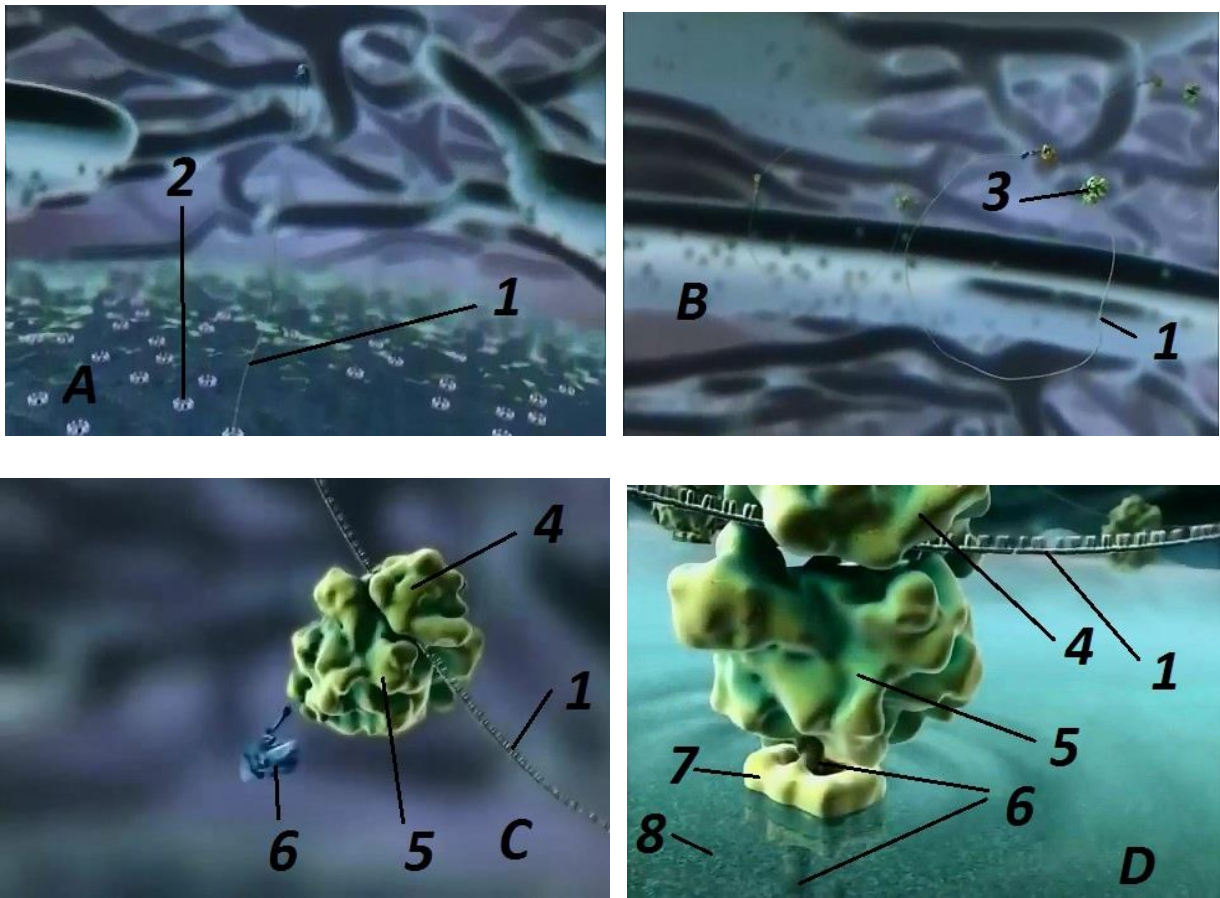


Рис. 11. Компоненти та явища у вакулярній системі

На рисунках А-Д зображено процес _____

Процес на рисунку С відбувається у _____

Процес на рисунку D відбувається на _____

Цифрами позначено: 1 - _____; 2 - _____;
3 - _____; 4 - _____;
5 - _____; 6 - _____;
7 - _____; 8 - _____

Джерело ілюстрацій: https://www.youtube.com/watch?v=B_zD3NxSsD8

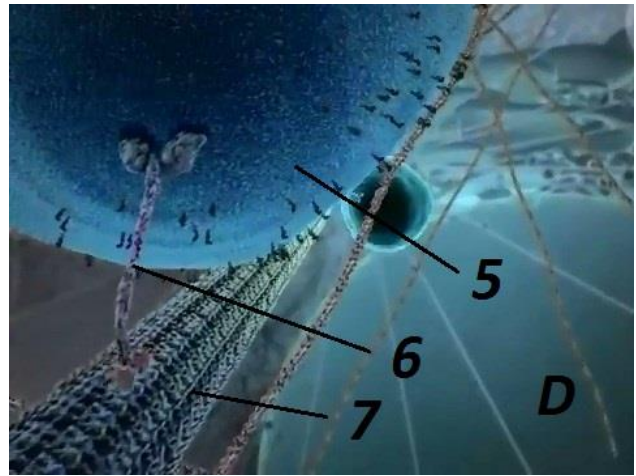
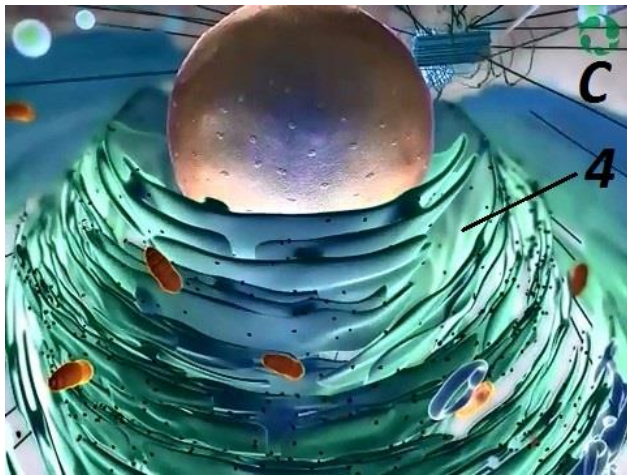
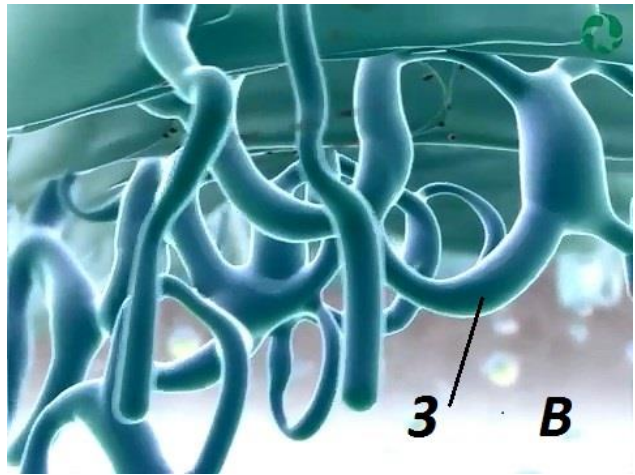
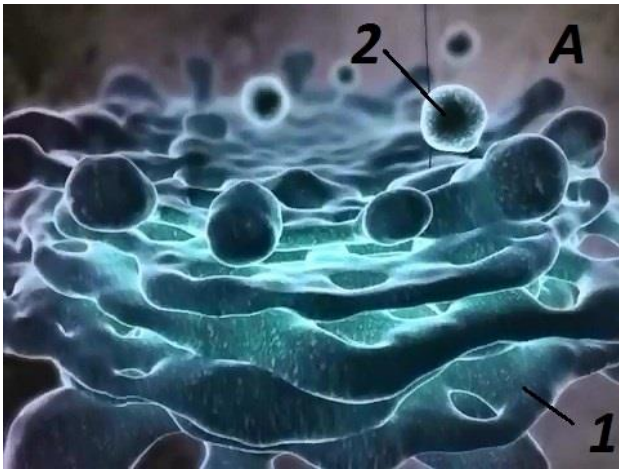


Рис. 12. Компоненти та явища у вакуолярній системі

На рисунках А-Д зображено компоненти (якої системи)

Цифрами позначено: 1 - _____; 2 - _____;

3 - _____; 4 - _____;

5 - _____; 6 – (вказати конкретний вид) _____;

7 - _____;

Джерела ілюстрацій:

<https://www.youtube.com/watch?v=2KQbVr9kFO0>

https://www.youtube.com/watch?v=B_zD3NxSsD8

2. Зробити загальний висновок з роботи.

Рекомендована література: [1-8]

Тема 4. Цитозоль та цитоскелет

Освоєння теми передбачає ознайомлення з теоретичним матеріалом за темою, опрацювання завдань самостійної роботи та виконання практичної частини в робочому альбомі.

Теоретичний матеріал

Структура та функції цитозолю. Ергастичні речовини

Внутрішнє середовище клітини називається **цитоплазма, гіалоплазма чи цитозоль**. У сучасній цитології термін цитоплазма застосовується для визначення всього внутрішнього вмісту клітини, за винятком ядра. Матрикс (наповнювач) цитоплазми у такому випадку буде **гіалоплазмою** (hyaline – прозорий). Іноді в гіалоплазмі виділяють світлішу **ектоплазму** і темнішу **ендоплазму**, що містить ендоплазматичний ретикулум.

Хімічна структура гіалоплазми: вода (близько 80 %), неорганічні компоненти (близько 2 %), решта - **глобулярні білки і ферменти цитоплазматичного матриксу**. Білки складають 20-25% загального вмісту білків в еукаріотичній клітині (у прокариот до 50%).

Функції гіалоплазми:

1. Об'єднання всіх клітинних структур і забезпечення хімічної взаємодії між ними.
2. Забезпечення транспортних процесів. Внаслідок постійного руху цитоплазми (**циклозу**) відбувається переміщення **амінокислот, жирних кислот, нуклеотидів, цукрів**.
3. Підтримання постійного потоку **іонів** до плазматичної мембрани та від неї, до мітохондрій, ядра і вакуоль. Є основним вмістилищем і зоною переміщення **АТФ**.
4. Цитозоль є осередком анаеробного вироблення енергії – **гліколізу**.
5. В цитозолі відбувається відкладання запасних продуктів: **глікогену, крохмалю, жирових краплин**.

Запасні речовини цитозолю називаються ергастичними (пасивні продукти протопласта): запасні полісахариди (зерна крохмалю у рослин і глікоген у тварин), кристали, антоціанові пігменти, ліпідні краплини. Ергастичні речовини можуть входити до складу клітинної оболонки і органел, зокрема вакуоль. Сюди ж належать **смоли, білкові тільця**.

Глікоген має вигляд накопичення білосніжних частинок розміром з рибосому. Кожна частинка – деревоподібна структура, відростки якої – ланцюги молекул глюкози. Глікоген є полісахаридом з гігантських макромолекул (тваринний крахмал). Глікогенові «дерева» утворюють справжні «ліси» чи «глікогенові озера», які як правило, концентруються біля сполучень ендоплазматичного ретикулуму з апаратом Гольджі. Глікоген утворюється з цукрів, не використаних у процесі дихання. У рослин це крохмаль.

Жирові краплини утворюються з надлишкових ліпідів, які також не розщепилися і не надійшли в мітохондрії як субстрат для дихання. Ліпідні краплини спочатку вважали за органели й називали сферосомами. Проте, останні дані показують, що у ліпідних краплин немає мембрани, хоча вони можуть бути покриті білком.

Цитозоль перебуває у стані динамічної рівноваги між справжнім (золь) та колоїдним (гель) білковим розчином, між ними постійно відбуваються зворотні фазові переходи. Такий перехід контролюється білками **гельзолінами**.

Поняття, складові та функції цитоскелета

У цитозолі міститься важливий структурний і функціональний компонент клітини – **цитоскелет**. Імунофлуоресцентний метод з використанням антитіл до білків цитоскелета виявив дивовижну мозаїку цитоскелету, що нагадує павутину, яка заповнила всю клітину, крім ядра. Реально це лише «стоп-кадри». В живій клітині цитоскелет не є нерухомим каркасом і навіть не зчленована система. Це гнучка структура, лише деякі складові якої є справжніми фіксаторами. Інші володіють дивовижною здатністю розпадатися на дрібні будівельні блоки й знову збиратися в структури різної форми. Це й забезпечує рухливість клітини, зберігаючи цілісність, чого не змогла б зробити самостійно плазмалема.

Складові цитоскелету є виключно різного роду **білковими молекулами**, що здатні взаємодіяти між собою.

Основними елементами цитоскелета є **порожнисті мікротрубочки (найбільші структури), проміжні філаменти або мікрофібрили (середні за розмірами) і мікрофіламенти (найменші структури)**.

Функції цитоскелета:

1. Підтримання певної форми клітини.
2. Зміна форми клітини.
3. Участь у русі органоїдів та речовин у клітині.
4. Участь у біохімічних реакціях шляхом накопичення у певних ділянках цитоскелета ферментів.
5. Участь у процесах клітинного поділу (зокрема, формування веретена поділу).
6. Участь у м'язових скороченнях.
7. Участь у формуванні міжклітинних контактів.
8. Утворення мікроворсинок і джгутиків у найпростіших.
9. Інтеграція компонентів цитозолю.

Проміжні філаменти. Кератин

Мікрофібрили зазвичай служать для створення опорного каркасу – статичної частини клітини і в різних типах клітин характеризуються різними властивостями. Найвідомішим представником є **кератин або цитокератин**.

Цитокератини («keras» – ріг (грецьк.)) – велика родина багатих сіркою фіброзних білків. Серед них виділяють кератини, що є основною складовою частиною шкіри, волосся, рогів, копит, пір'я. Вони називаються **важкими**

кератинами і формують **триниткові суперспіралі**, утворені товстими волокнами складної будови - **протофіламентами**.

Формуються кератини в **епітеліальних** клітинах, що утворюють глибокий шар під шкірою. В молодій епітеліальній клітині цитоплазма пронизана щільними волокнами кератину. Кератинові пучки утворюють рихлу тривимірну сітку, що оточує ядро корзиновидною структурою, натягнуту між пластинками прикріплення, розміщеними вздовж плазматичної мембрани.

Кератини беруть участь у формуванні міжклітинних контактів – **десмосомних та напівдесмосомних**, відходячи від дисків прикріплення всередину клітини товстими канатами - **тонофіламентами**.

У міру повільного руху від стовбурових клітин до поверхні шкіри епітеліальні клітини виробляють кератин у все більших. Одночасно кератинові волокна активно зв'язуються дисульфідними зв'язками між собою і з елементами матриксу. Клітини поверхні шкіри – інертні, зморщені, без ознак життя, проте надзвичайно щільні й утворюють захисний пласт. При відсутності злущування можливе утворення мозоля.

Крім цитокератинів, виділяють ще три класи білків проміжних філаментів: **віментиноподібні білки (віментин, десмін), нейрофіламенти, ламіни**.

Структура та полімеризація актину

Коли говорять про “м'язову” систему клітини, найчастіше мають на увазі мікрофіламенти, побудовані з білка **актину**. Проте насправді рухова система клітини утворена двома білками – **актином і міозином**.

Актинові філаменти, як правило, групуються в тонкі пучки, що тягнуться через всю цитоплазму ніби телефонні проводи або переплітаються у вигляді павутини, кабелю. Актин присутній і в рослинних, і в тваринних клітинах. М'язова система рослин є зазвичай пучками **мікрофіламентів** з актину, що відіграють певну роль у русі цитоплазми.

Актинові філаменти формуються з окремих глобул актину. Одна субодиниця називається **глобулярним, або G-актином**. Полімер – **фібрилярний, або F-актин**. Взаємоперетворення цих форм надає динамічності опорній структурі клітини й відбувається за участю АТФ. На одному кінці актинового філамента (+ (плюс) полюс) полімеризація відбувається дуже активно, на іншому (- (мінус) полюс) дуже повільно, або взагалі відбувається деполімеризація. До +полюса можуть приєднуватися певні білки (**цитохалазин, спектрин**) і припинити полімеризацію. Таке явище називається **кепування**.

Функції актину:

1. Участь у формуванні адгезивних контактів.
2. Участь у формуванні мікроворсинок на апікальній поверхні.
3. Участь у м'язових скороченнях при взаємодії з міозином.
4. Транспортна магістраль для моторного протеїну міозину.
5. Участь у процесах фагоцитозу (формування псевдоподій).
6. Участь у формуванні мікротрабекулярної решітки та переходах золь-гель.

Філоподії, ламелоподії, мікроворсинки та псевдоподії

Коли полімеризація проходить перпендикулярно до поверхні плазмалеми, на ній формуються виступи. Широкі виступи (коли полімеризується широкий пучок актинових філаментів) називаються **ламелоподії**, вузькі – **філоподії**.

Структура молекули міозину

Міозин («mys» – м'яз, (грецьк.)) є типовим для тваринних клітин. Це один з трьох головних молекулярних двигунів (інші два – динеїн та кінезин). Виділяють м'язові і нем'язові міозини. Молекула м'язового міозину (міозину II) має стрижневі та рухові ділянки (домени) і забезпечує складні скоротливі процеси, взаємодіючи з актином і утворюючи стрижневими доменами «міозинові дерева». Молекула нем'язового міозину (міозину I) має лише руховий домен, сприяє взаємному зміщенню структур клітини, взаємодіючи з актином. Є ще міозин V, який працює подібно до кінезину й динеїну, але переміщує транспортні міхурці по актинових ланцюгах. Має два рухові домени, стрижневий не утворює «дерев», а приєднує транспортну везикулу.

Міозин володіє унікальною здатністю викликати ковзання актинових філаментів вздовж свого рухового домену, викликаючи внутрішньоклітинні рухи. Рух актинових філаментів вздовж міозинового стрижня відбувається до того часу, доки присутні іони кальцію та АТФ.

Типові актин-міозинові структури

Актин-міозинові взаємодії сприяють руху органодів, зміні форми клітини, формуванню перетяжок між дочірніми клітинами при поділі.

Найбільш вираженим актин-міозиновим сполученням є саркомери клітин скелетних м'язів. Серед інших сполучень поширеними є адгезивні пояси, стресові волокна, перетяжки між дочірніми клітинами.

Структура та функції мікротрубочок

Мікротрубочки – виявлені практично у всіх еукаріотичних клітин, є тонкими циліндричними структурами діаметром ≈ 24 нм. Довжина варіює. Основна структурна одиниця – білок **тубулін**.

Тубулін – невеликий глобулярний білок. Існують **α і β -тубулін**, які мають практично однаковий амінокислотний склад, з'єднуються переважно між собою, цей зв'язок є досить стабільним, тому еквівалентом G-актину можна вважати α - β гетеродимер, а не мономер. Саме на цей димер розкладається мікротрубочка при руйнуванні. Субодиниці з'єднуються в лінійну молекулу, що називається **протофіламент (protos-перший)**. Ці нитки з'єднуються паралельно з сусідніми за тим же принципом компліментарності, α -тубулін завжди контактує з β -тубуліном. Утворюється **ступінчаста** структура, в якій α - β субодиниця межує з β - α . Мікротрубочка є об'єднанням **13 протофіламентів**. Раніше вважали, що мікротрубочка саме так і формується – утворюються окремі протофіламенти, які потім об'єднуються між собою. Зараз доведено, що утворюється початкова основа, замкнена в кільце, а подальша полімеризація тубуліну відбувається на кожному з протофіламентів, викликаючи їх ріст. На

мікротрубочках, як і на актинових філаментах, виділяють кінці з активною полімеризацією (+ полюси) та деполімеризацією (- полюси).

Перший етап формування мікротрубочки – **нуклеація** – об'єднання 13 α - β гетеродимерів у кільце; другий етап – **елонгація** – приєднання нових гетеродимерів по спіралі; третій етап – **стабільна концентрація**, коли на - полюсі починається деполімеризація; четвертий етап – **критична рівновага**, коли швидкість полімеризації й деполімеризації вирівнюються. В клітині постійно відбувається полімеризації і деполімеризації мікро трубочок, таке явище називається **динамічна нестабільність**.

Припинити полімеризацію на + полюсі може білок **колхіцин**, деполімеризацію – білок **таксол**.

Збірка мікротрубочок вимагає енергетичних затрат, що реалізуються за рахунок ГТФ-гідролізу. Як правило, основний скелет мікротрубочки потім обростає додатковими білками (**БАМ, білки, асоційовані з мікротрубочками, англ. MAPs**), що частково занурені в поздовжні жолобки, а частково вільно виступають у вигляді волосків і виростів. Серед цих білків найважливішу роль відіграють так звані молекулярні двигуни (**динейни, кінезини**), що сприяють взаємозв'язку між мікротрубочками та руху клітинних компонентів вздовж мікротрубочок.

Функції мікротрубочок:

1. Будівництво внутрішньоклітинних каркасів;
2. Підтримка напрямку цитоплазматичного транспорту;
3. Утворення ниток веретена поділу;
4. Мікротрубочки є важливим компонентом джгутиків і мікрворсинок.

Структура аксонем та базального тільця

Всі джгутики й війки мають схожу молекулярну структуру, що базується на моделі «9+2». В центрі знаходиться пара мікротрубочок, латерально з'єднаних поперечними містками.

Центральна пара огорнута в білкову оболонку і оточена циліндром з 9 паралельних **дуплетів мікротрубочок**, приєднаних до центральної оболонки радіальними білковими «спицями». Кожний дуплет складається з повної мікротрубочки (з 13 протофіламентів) та неповної (з 10 протофіламентів, зв'язок відбувається за рахунок 3-х спільних протофіламентів).

В утворенні всієї структури бере участь більше ніж сто різних білків. Вони об'єднуються в стрижень – **аксонему** товщиною 0,3 мкм.

Бокові ручки аксонем утворені білком **динейном**, який як і міозинові рухові домени, здатний каталізувати гідроліз АТФ і викликає почергове відносне переміщення двох з'єднаних динейном дуплетів мікротрубочок, що нагадує ковзання активних ниток вздовж міозинового стрижня. Це зумовлює згинання структури й, відповідно, дію війки чи джгутика.

У місці, де аксонема входить у цитоплазму, її структура змінюється – центральна пара мікротрубочок обривається і замінюється однією порожнистою білковою віссю. Периферичні дуплети більше не з'єднуються ручками, а набувають третю неповну трубочку. Триплети з віссю сполучаються

радіальними пластинками, а не «спицями», як в аксонемі. Ця структура називається «**базальне тільце або кінетосома**» («*kinein*» – рухатись (грецьк.)). Вона володіє дивовижною здатністю до організації: при відсіченні війки чи джгутика вирощує новий.

Структура та функції центріолі

Один з типових проявів базального тільця – **центріоля**, описана в 70-х роках ХІХ сторіччя. Центріолі виявлені у всіх тваринних клітин, у вищих рослин зустрічаються у вигляді слабо вираженої аморфної структури. Вважалося, що центріолі, розміщуючись на полюсах клітини, формують веретено поділу. Проте утворення веретена нормально проходить і в клітинах без виражених центріолей, тому остаточно функція не з'ясована. Загалом, центріоля організовує процес **полімеризації тубулінів** при утворенні мікротрубочок веретена клітинного поділу. Точно встановленою функцією центріолі є функціонування в ролі **базального тільця**.

Найчастіше в інтерфазі центріолі спостерігаються у вигляді **диплосоми** (у парі). Вони розміщені під прямим кутом одна відносно одної і називаються **материнською й дочірньою**. Навколо кожної центріолі утворюється **центросфера** – сукупність додаткових мікротрубочок, що має вигляд яскравого сльїва.

При поділі центріолі розміщуються **на полюсах клітин**, в інтерфазних клітинах – поряд з апаратом Гольджі, ядром або у вгинах ядра.

***Самостійна робота:** проглянути відеоматеріал, вказаний у посиланнях до практичної частини, розібратися з візуалізованими структурами та процесами, підготуватися до виконання практичної частини роботи. Ознайомитися з теоретичним матеріалом у посібнику та рекомендованих джерелах літератури, бути готовими відповідати на питання:*

1. Функції цитоплазми. Фазові переходи
2. Основні структури цитоскелета.
3. Функції цитоскелета
4. Структура і види проміжних філаментів.
5. Мікрофіламенти. Загальна характеристика актину
6. Будова мікроворсинок
7. Будова молекули міозину.
8. Структура клітин скелетних м'язів
9. Механізм м'язового скорочення
10. Будова мікротрубочок, їх функції
11. Молекулярні двигуни. Динеїн, кінезин
12. Структура та функції центріолі.

Практична частина:

Увага! Підписи до всіх малюнків мають бути українською мовою. За умови відсутності терміна з малюнка у конспекті лекції знайти і вказати функцію компонента чи що означає вказаний процес

1. Замалювати в робочий альбом загальну схему компонентів цитоскелета клітини (рис. 13).

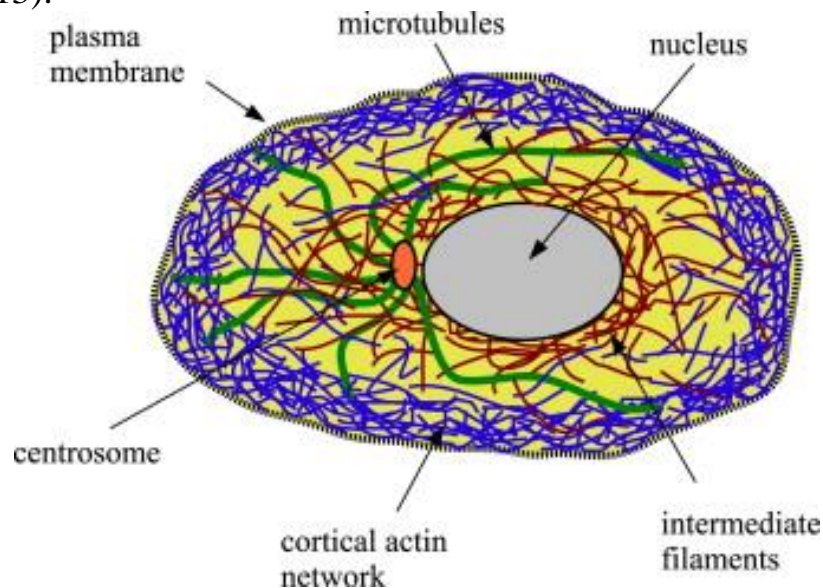


Рис. 13. Компоненти цитоскелета клітини

Джерело ілюстрації:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0370157307001305>

2. Замалювати в робочий альбом загальну структуру та розташування в клітині окремих компонентів цитоскелета (рис. 14).

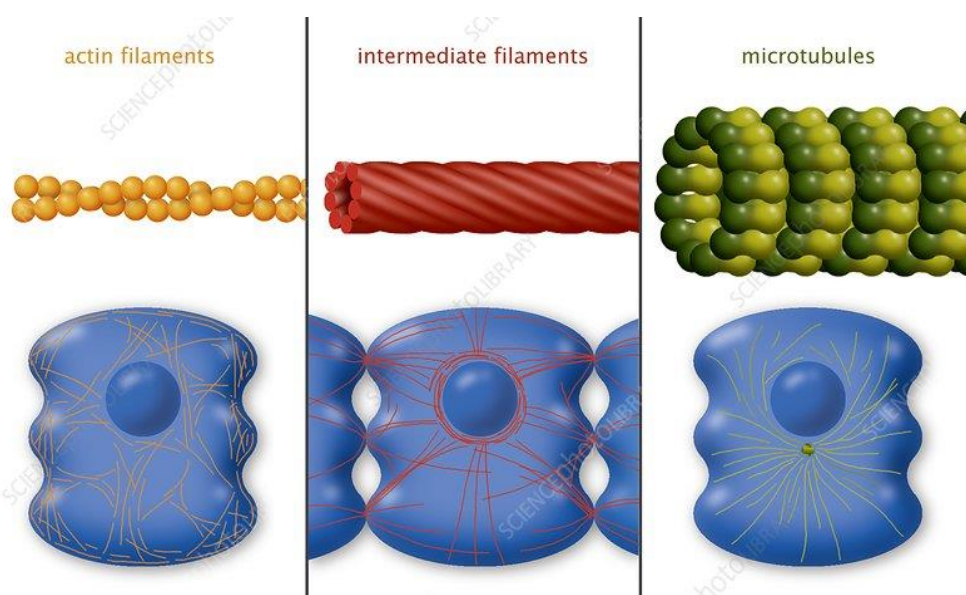


Рис. 14. Окремі компоненти цитоскелета

Джерело ілюстрації:

<https://quizlet.com/425368714/biol-34-cytoskeleton-flash-cards/>

3. Замалювати та підписати схему формування кератинового проміжного філамента (рис. 15).

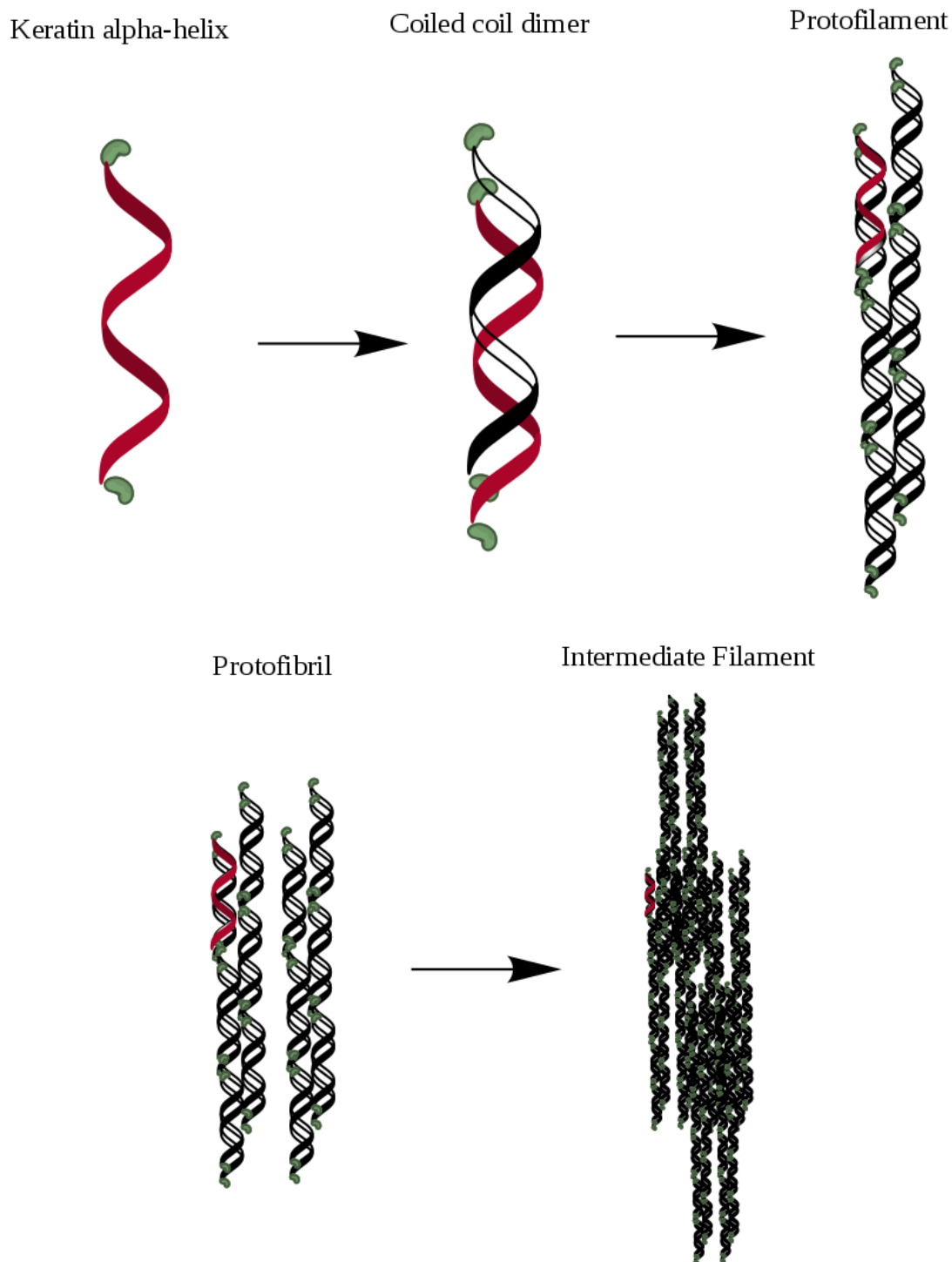


Рис. 15. Схема формування кератинового проміжного філамента

Джерело ілюстрації:

https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Alpha_Keratin_Basic_Structure.svg

4. Замалювати в робочий альбом процес полімеризації актину (рис. 16).

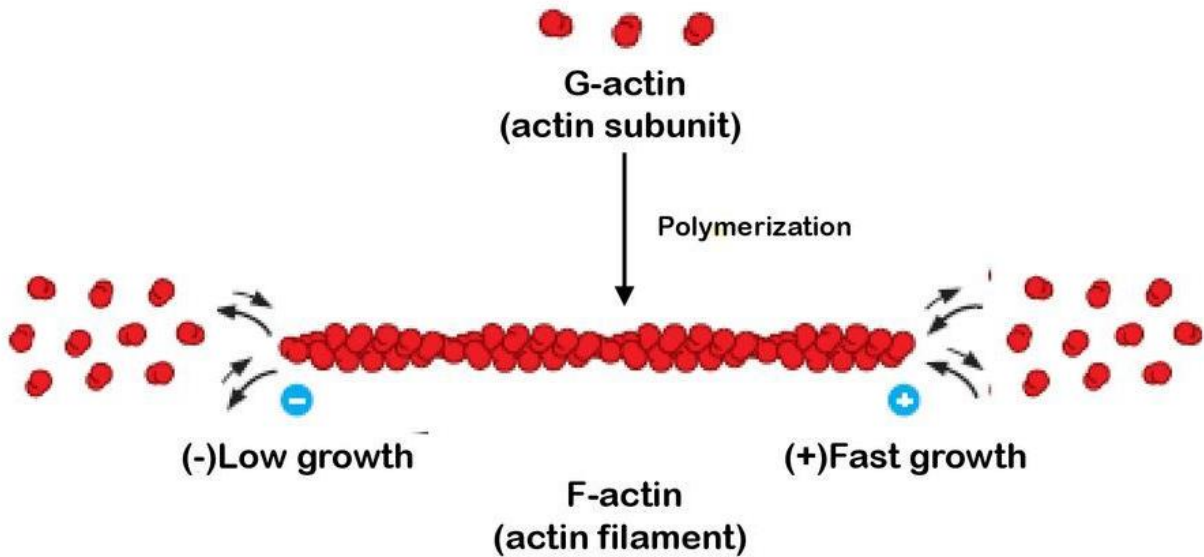


Рис. 16. Процес полімеризації актину

Джерело ілюстрації: <https://slideplayer.com/slide/14865840/>

5. Замалювати процес формування філоподії при русі клітини до вищої концентрації води (рис. 17).

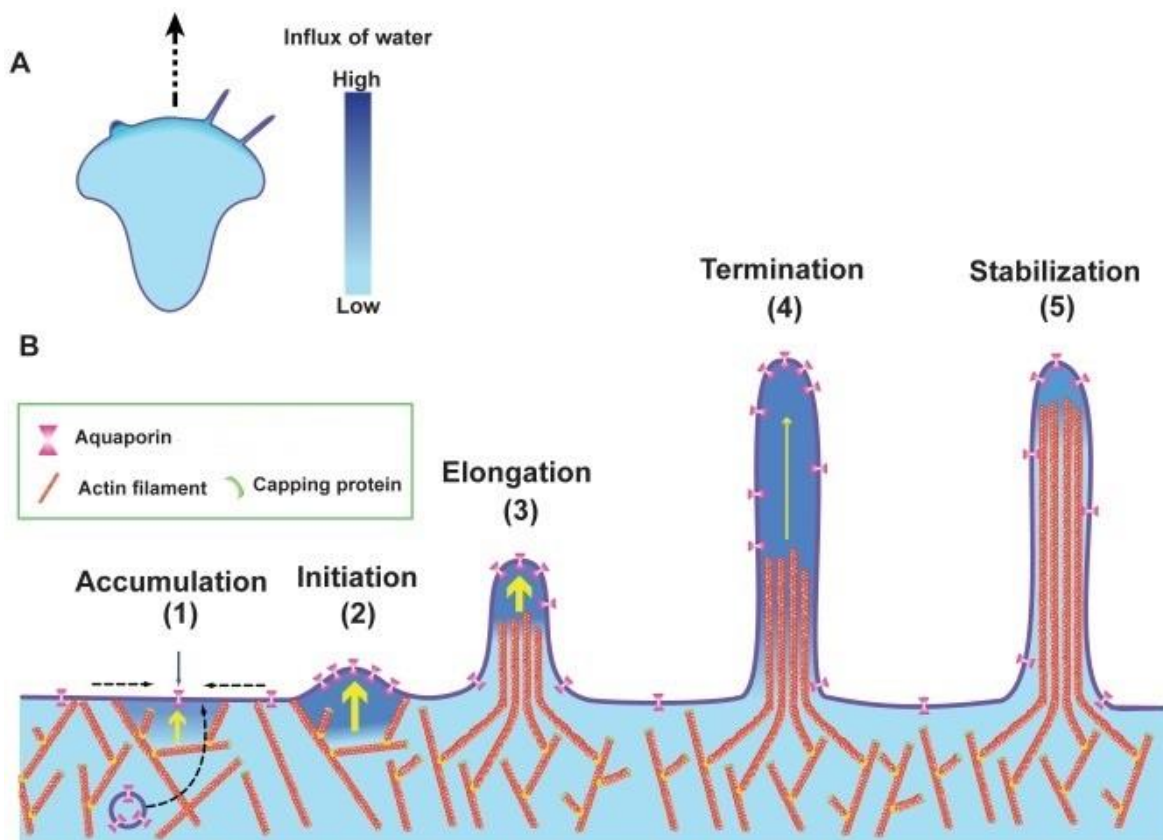


Рис. 17. Процес формування філоподії при русі клітини до вищої концентрації води

Джерело ілюстрації: <https://cutt.ly/GHр3niN>

6. Замалювати структуру мікроворсинки (рис. 18)

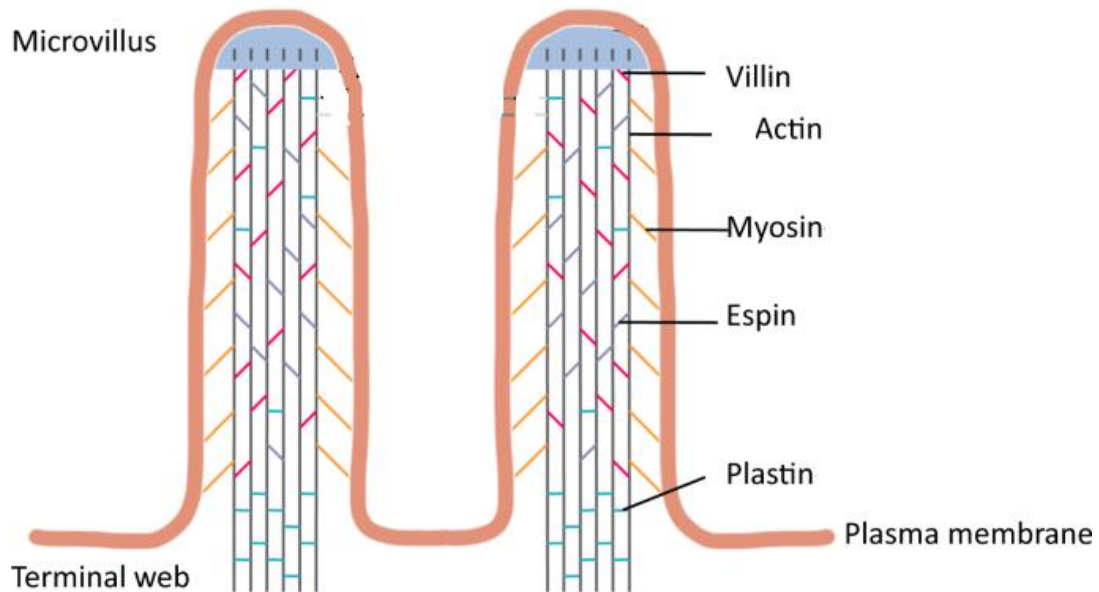


Рис. 18. Структура мікроворсинки

Джерело ілюстрації: <https://cutt.ly/WHp3ADL>

7. Замалювати в робочий альбом особливості актин-міозинових поєднань у саркомері скелетного м'яза (рис. 19).

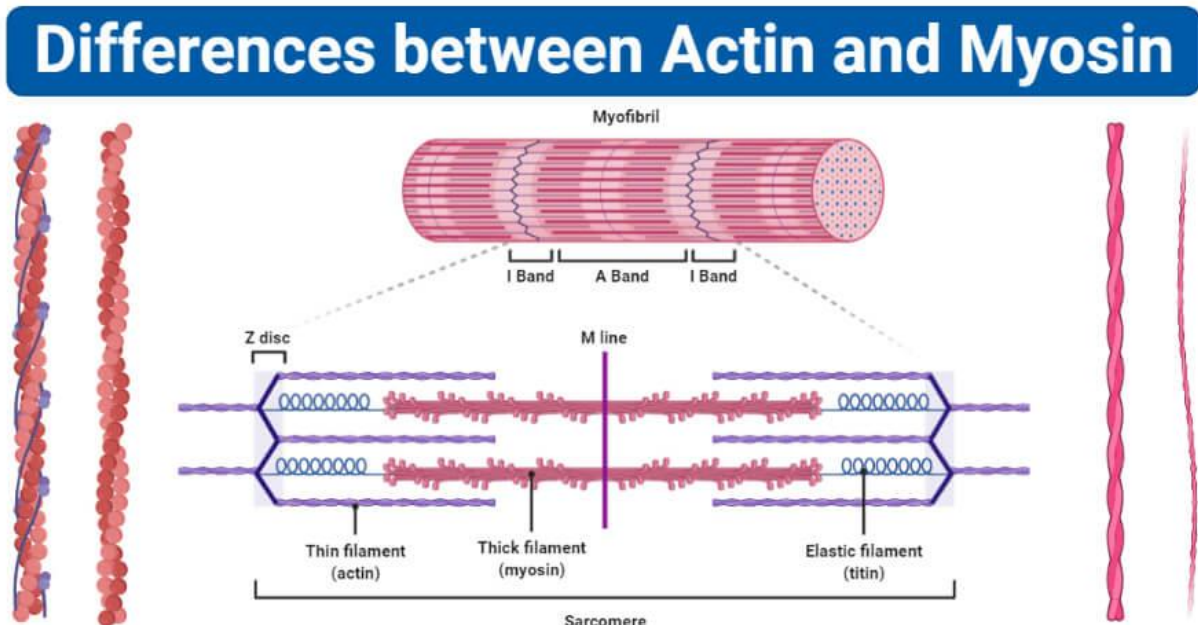


Рис. 19. Особливості актин-міозинових поєднань у саркомері скелетного м'яза

Джерело ілюстрації: <https://microbenotes.com/actin-vs-myosin/>

8. Замалювати в робочий альбом структуру молекули міозину та формування «міозинового дерева» (рис. 20).

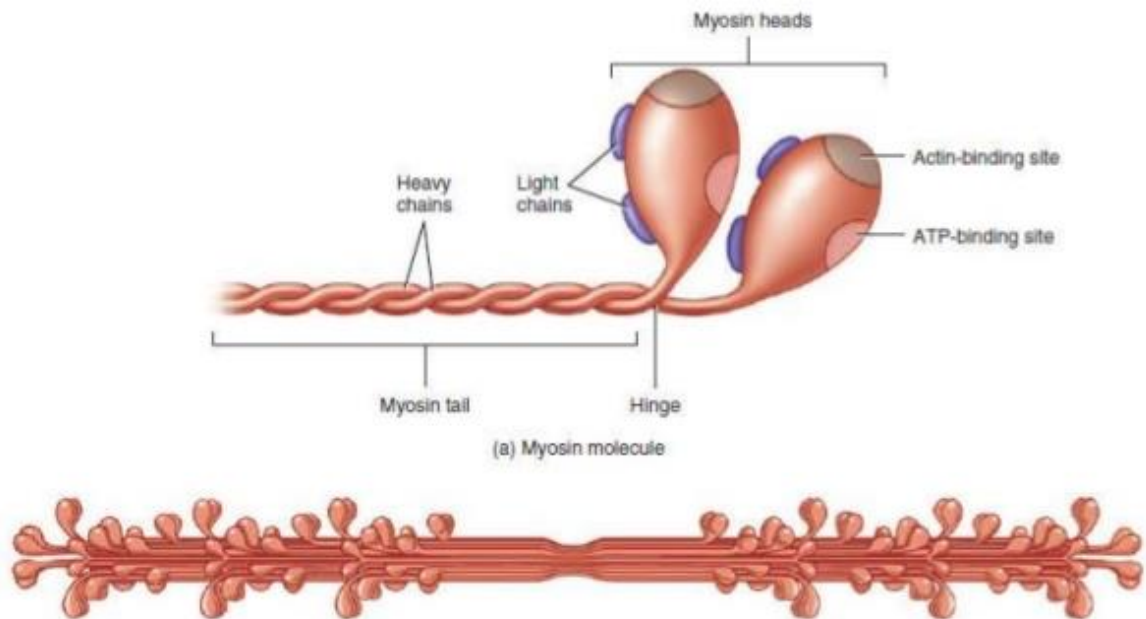


Рис. 20. Структура молекули міозину та формування «міозинового дерева»

Джерело ілюстрації: <https://cutt.ly/jHagKHS>

9. Замалювати та підписати схему взаємодії актину та міозину (рис. 21).

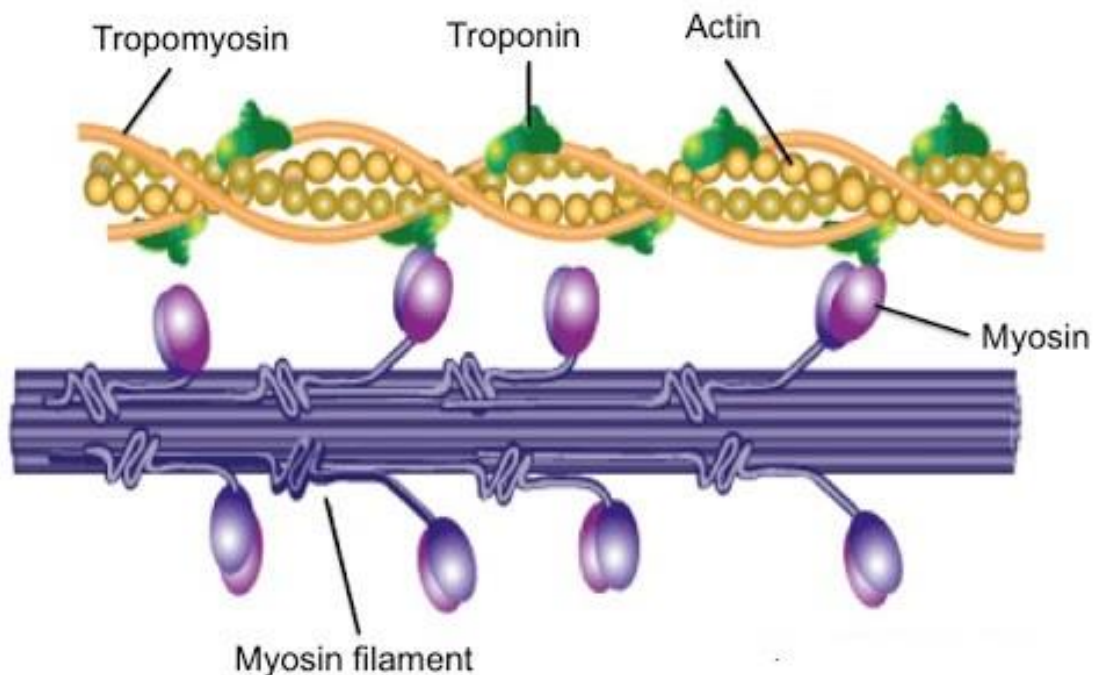


Рис. 21. Схема взаємодії актину та міозину

Джерело ілюстрації: <https://www.crossfitinvictus.com/blog/muscle-contraction-really-cool-protein-called-myosin/>

10. Замалювати в робочий альбом будову мікротрубочки (рис. 22).

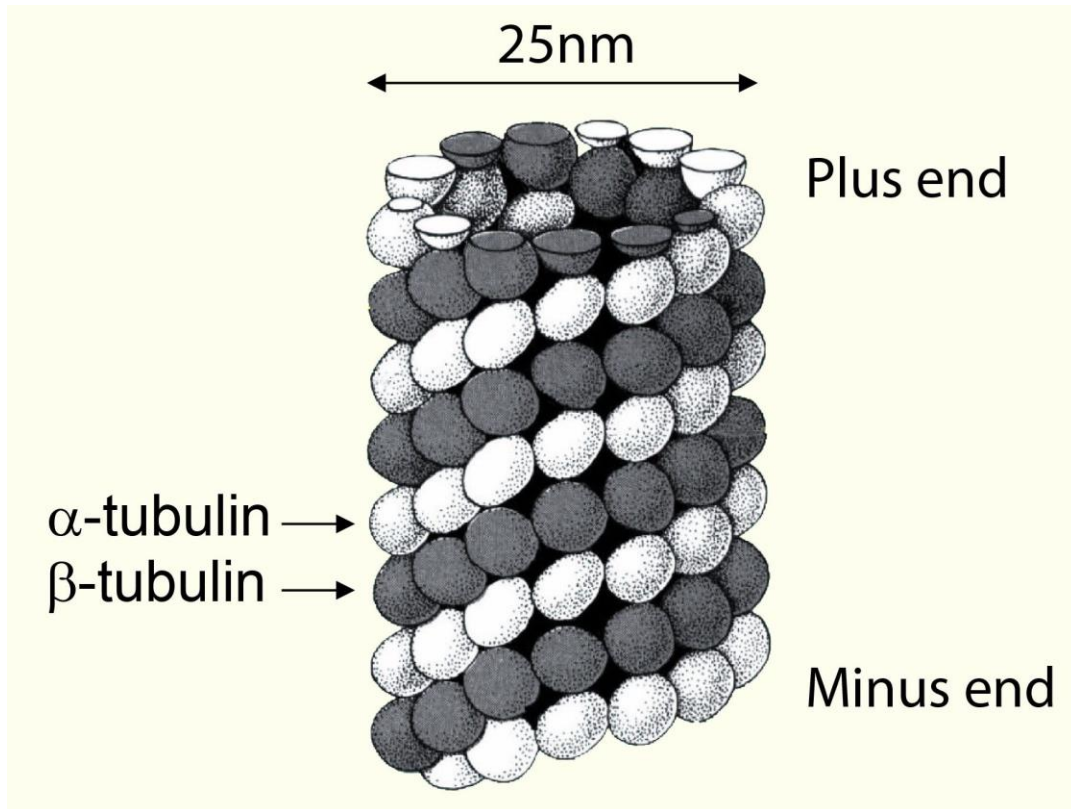


Рис. 22. Будова мікротрубочки

Джерело ілюстрації:
proteins/microtubules

<https://www.cytoskeleton.com/motor-proteins/microtubules>

10. Замалювати електронну мікрофотографію перерізу аксонем та її схему (рис. 23).

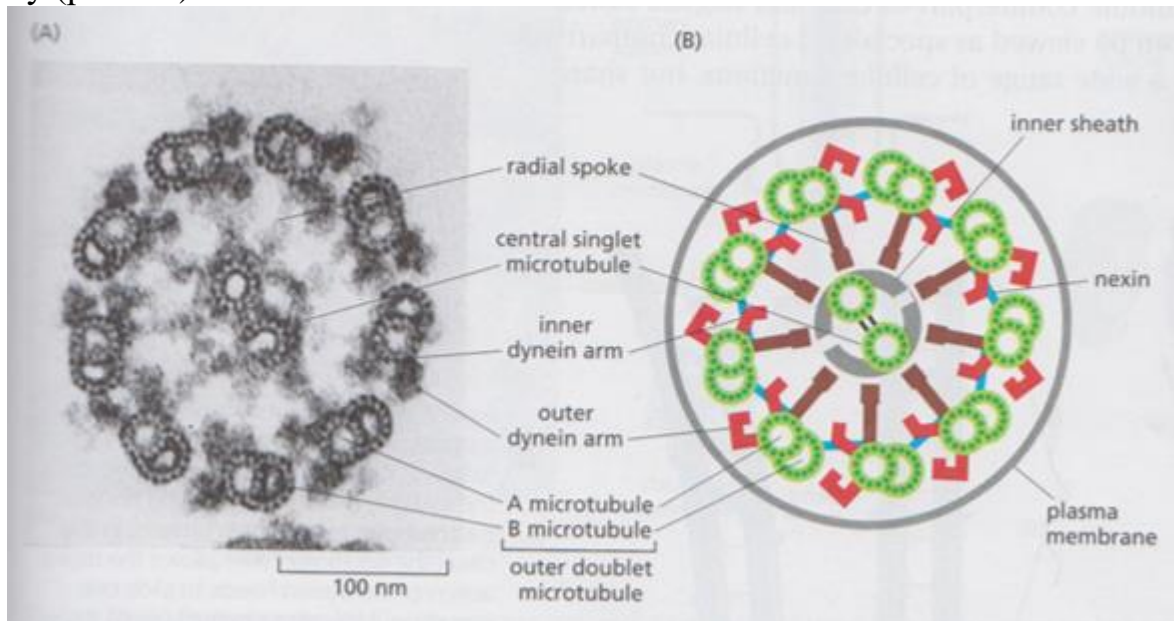


Рис. 23. Електронна мікрофотографія перерізу аксонем та її схема

Джерело ілюстрації: <https://teaching.ncl.ac.uk/bms/wiki/index.php/Cilia>

11. Замалювати схему організації різних центріоль у центросомі та схему їх взаємного розташування (рис. 24).

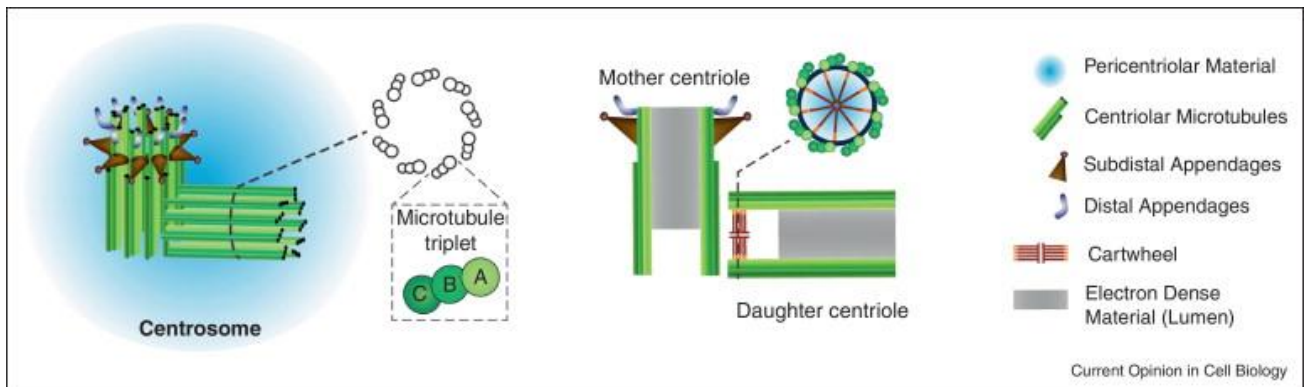


Рис. 24. Схеми організації різних центріоль у центросомі та схема їх взаємного розташування

Джерело ілюстрації:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S095506741200004X>

12. Розглянути препарат 16 (Багатошаровий плоский зроговілий епітелій шкіри пальця людини (епідерміс) (гематоксилін, еозин)) з гістологічного набору та його фотографію (рис. 25). Проаналізувати насичення епідермальних клітин кератином.

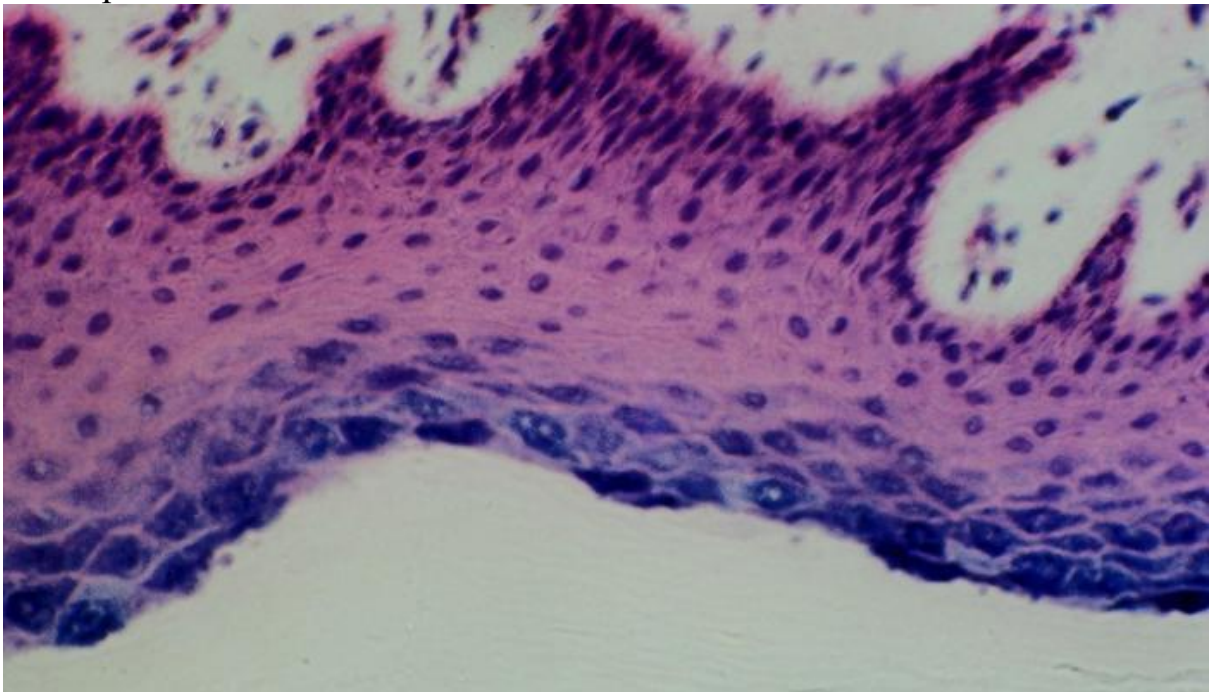
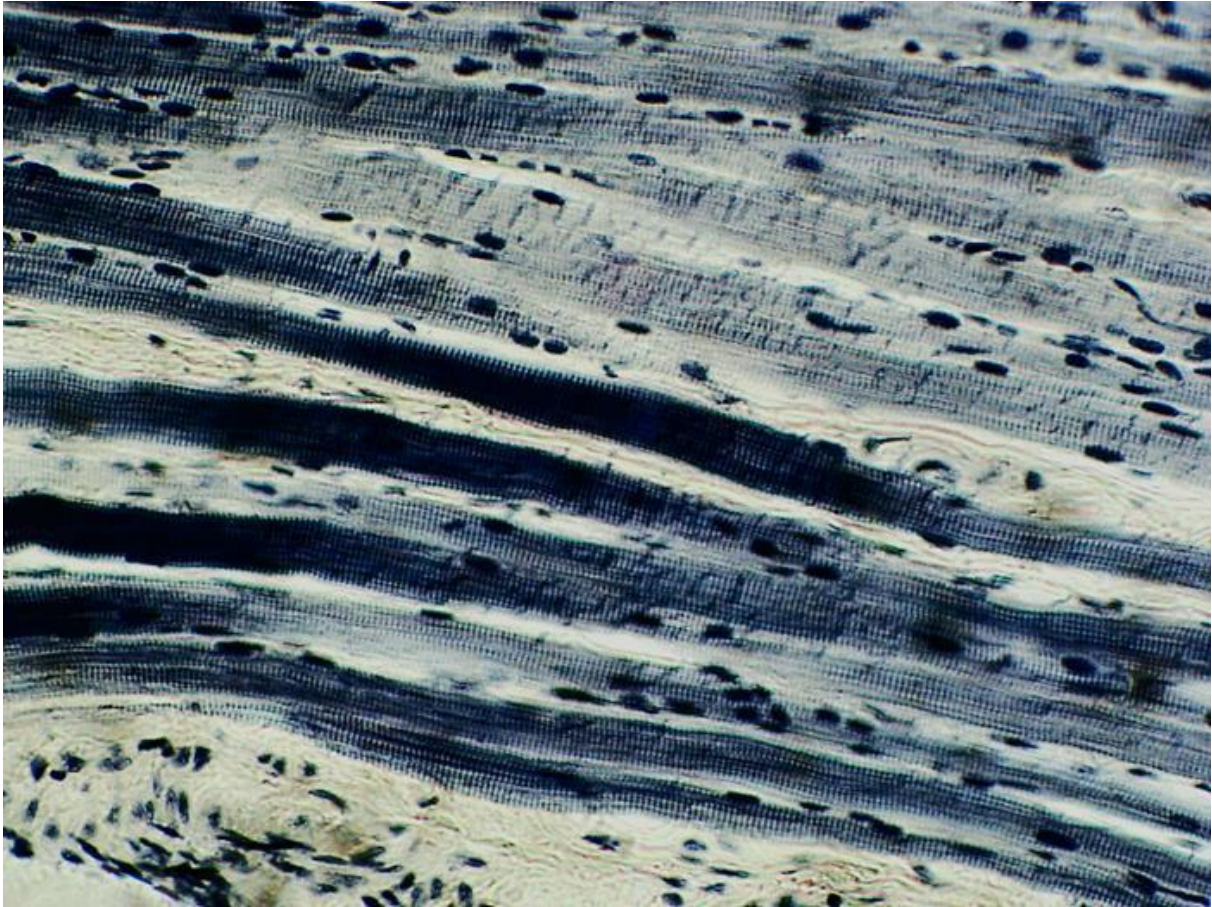


Рис. 25. Багатошаровий плоский зроговілий епітелій шкіри пальця людини (епідерміс) (гематоксилін, еозин)

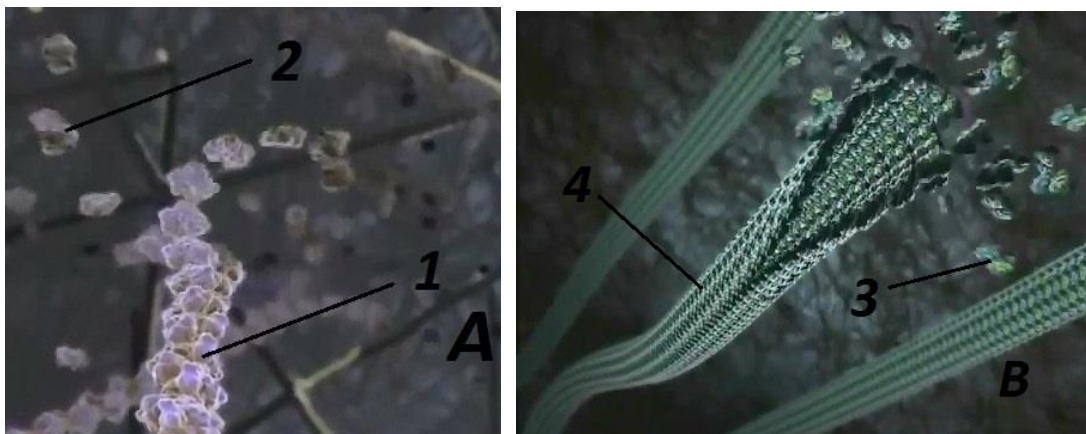
Джерело ілюстрації: власна мікроскопія (мікроскоп «MICROmed Evolution ES-4130», відеокамера-насадка «CCD 5.0 Mpix USB 2.0»).

13. Розглянути препарат поперечно-посмугової м'язової тканини з гістологічного набору та його фотографію (рис. 26). Проаналізувати особливості різних зон, сформованих актином та міозином.



*Рис. 26. Поперечно-посмугована м'язова тканина
Джерело ілюстрації: власна мікроскопія (мікроскоп «MICROmed Evolution ES-4130», відеокамера-насадка «CCD 5.0 Mpix USB 2.0»).*

14. Розглянути рисунки компонентів цитоскелета (рис. 27). Заповнити пропуски, вказавши правильні терміни щодо зображених компонентів та явищ.



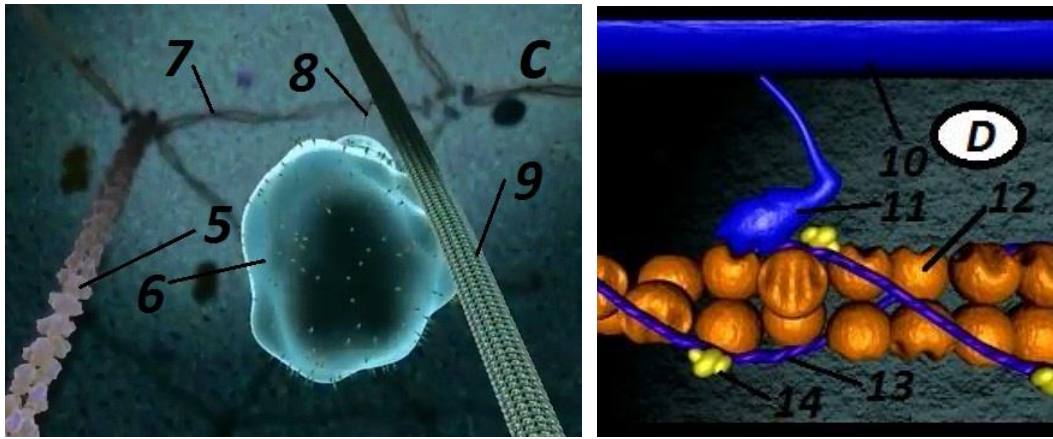


Рис. 27. Компоненти цитоскелета та їх взаємодії

На рисунках А-В зображено компоненти _____;
 З компонентом на рис. А взаємодіє молекулярний двигун (двигуни) _____;
 З компонентом на рис. В взаємодіє молекулярний двигун (двигуни) _____;
 Процес на рисунку В може заблокувати білок _____;
 Цифрами позначено: 1 - _____; 2 - _____;
 3 - _____; 4 - _____; 5 - _____;
 6 - _____; 7 - _____; 8 - _____;
 9 - _____; 10 - _____; 11 - _____;
 11 - _____; 12 - _____; 13 - _____;
 14 - _____;

Джерела ілюстрацій:

https://www.youtube.com/watch?v=B_zD3NxSsD8

<https://www.youtube.com/watch?v=gJ309LfHQ3M>

15. Зробити загальний висновок з роботи.

Рекомендована література: [1-8]

Тема 5. Мітохондрії та пластиди

Освоєння теми передбачає ознайомлення з теоретичним матеріалом за темою, опрацювання завдань самостійної роботи та виконання практичної частини в робочому альбомі.

Теоретичний матеріал

Метаболічні процеси в клітині

Сукупність хімічних процесів, що відбуваються в живому організмі, у тому числі й клітині, називається **метаболізм** («акт розкидування», «baelein» – кидати (грецьк.)). Метаболізм поділяється на процеси біосинтезу, тобто утворення речовин – **анаболізм** («ана» – вгору (грецьк.)), та процеси розпаду речовин – **катаболізм** («kata» – вниз, (грецьк.)). В процесах катаболізму утворюється енергія, яка значною мірою іде на підтримання анаболізму.

Всі тисячі метаболічних реакцій, що відбуваються в живих клітинах, неможливі без **ферментів (ензимів)** – природних каталізаторів. Ферментам, як правило, допомагають речовини, що називаються **кофакторами (коферментами)**. Одними з найважливіших коферментів енергоємнісних процесів є **НАД (нікотинамідаденіндинуклеотид) та АТФ (аденозинтрифосфорна кислота), ФАД (флавінаденіндинуклеотид)**.

АТФ – основне джерело енергії в клітині. Молекула АТФ має два **високоенергетичні фосфатні зв'язки**, при розриві яких виділяється більше енергії, ніж при розриві будь-яких інших ковалентних зв'язків. Як правило, клітина використовує енергію лише одного зв'язку АТФ. АТФ гідролізується з утворенням аденозиндифосфату, неорганічного фосфату (Фн) та енергії: $АТФ + Н_2О \rightarrow АДФ + ФН + енергія$.

Гліколіз, його недоліки

Енергетичну проблему живі одноклітинні організми почали вирішувати тоді, коли в атмосфері був дуже низький рівень **кисню**. Тому виник **анаеробний** («ана» – без, «аер» – повітря, (грецьк.)) механізм вироблення енергії, що і зараз відомий як **гліколіз**, або **бродиння**. Його суть – перероблення глюкози (цукру) в молочну кислоту в одному випадку (молочнокисле бродиння) або етиловий спирт і вуглекислий газ у другому (**спиртове бродиння**). В цій 12-етапній реакції на шостій стадії утворюється 2 молекули АТФ (на одну молекулу глюкози; взагалі, 4 молекули АТФ, але на сам процес гліколізу іде 2 молекули АТФ) і активні атоми водню. Водневі атоми приєднуються до **коферменту НАД⁺**, що переходить в свою відновлену форму **НАД•Н+Н⁺ (або просто НАД•Н)**. Багато бактерій, грибів та дрібних безхребетних здатні існувати тільки за рахунок АТФ, що виробляється в процесі гліколізу. Проте, в еволюції виникли дві проблеми:

- 1) В процесі гліколізу виробляється відносно дуже мало АТФ.

2) В атмосфері різко збільшився вміст O_2 , надзвичайно небезпечного окисника.

Проблема вирішилася дуже ефективно: живі організми “приручили” кисень, який став важливою ланкою масового утворення АТФ в спеціалізованих органелах клітини. Це відбувається у процесі **хіміо-осмосу**.

Загальні принципи хіміо-осмосу. Теорія Мітчелла

Хіміо-осмос (хеміо-осмос) – процес, що відбувається в мітохондріях під час клітинного дихання або в хлоропластах під час фотосинтезу. У ньому виділяється 2 етапи:

1. Накопичення енергії.
2. Використання цієї енергії для синтезу АТФ.

Енергія, що використовується при хеміо-осмосі – електрохімічна енергія, що залежить від присутності іонів – частинок, що несуть електричні заряди. Певні полярні речовини можна розділити на позитивно та негативно заряджені частинки. Електрохімічна енергія буде накопичуватись, якщо ці частинки розділити певним бар’єром, зокрема, напівпроникною мембраною. Протилежно заряджені частинки притягують одна одну і тому рухаються назустріч, створюючи на мембрані певний потенціал. Якщо ж дати частинкам можливість проходити через бар’єр, буде виконуватись робота, енергія якої акумулюватиметься в АТФ.

Бар’єром у хлоропластах і мітохондріях є спеціалізована внутрішня мембрана цих органел. Роль “палива” виконують **атоми водню**, що розділяються на протони водню (H^+) і електрони (e^-).

Реальний запас енергії визначається запасом іонів H^+ в об’ємі розчину, обмеженому спеціалізованою мембраною (протонному H^+ -резервуарі). Мембрана непроникна для іонів водню, але в ній є канали, по яким ці іони можуть проходити. З каналами зв’язані ферменти – **АТФ-ази (АТФ-синтази, аденозинтрифосфатази)**, що каталізують синтез АТФ. Енергія для синтезу отримується внаслідок виходу іонів H^+ з протонного резервуара через канали. В результаті хеміо-осмосу у чистому вигляді отримується ≈ 21 молекула АТФ на 1 молекулу глюкози.

На початку 60-х років Мітчелл сформулював хеміосмотичну теорію за яку в 1975 році отримав Нобелівську премію. В основі теорії такі положення :

1. Енергія, що звільняється при окисленні певної речовини, міститься у мітохондріях у вигляді протонів H^+ або електронів, що направляються у так званий електронотransпортний дихальний ланцюг.

2. Комплекси переносників електронів згруповані на внутрішній мітохондріальній мембрані. Енергія, що звільняється при русі електронів електронотransпортним ланцюгом, використовуються для руху протонів через напівпроникну мембрану і утворення протонного резервуара протонів з матриксу та утворення електрохімічного потенціалу на внутрішній мітохондріальній мембрані.

3. Мітохондріальна АТФ-синтаза (крупний білок, що складається кількох субодиниць) переносить протони з протонного резервуару назад у матрикс

через мембрану. При цьому завдяки роботі ферментів утворюється АТФ з АДФ та вільного фосфату.

4. Внутрішня мембрана непроникна для протонів та інших іонів. Відповідно, у мембрані знаходяться білки-переносники, що забезпечують вибірковий транспорт іонів та метаболітів без порушення електрохімічного градієнта на внутрішній мембрані.

Загальна характеристика мітохондрій

Мітохондрії («mitos» – нитка, «chondros» – зерно (грецьк.)) – органели, присутні у всіх еукаріотичних клітинах, крім еритроцитів та зрілих кератиноцитів. Форма мітохондрій різноманітна – **нитки, гілочки, яйцеподібні, шароподібні**. Іноді кілька мітохондрій утворюють дивовижні спіральні сплетення. Іноді одна мітохондрія має розгалужену структуру. Типовий вигляд мітохондрії на малюнках у підручниках зумовлений першими мікрофотографіями органел, отриманими з фіксованих зрізів клітин і, відповідно, поперечних зрізів через мітохондрію.

Середні розміри мітохондрій ≈ 1 мкм. Іноді у нитчастих форм довжина досягає 7-10 мкм. Середня товщина $\approx 0,5$ мкм.

Кількість мітохондрій у клітині теж варіює. У деяких клітин (трипаносоми, сперматогонії) одна гігантська мітохондрія гілястої структури, утворена очевидно, злиттям дрібніших.

Найбільше мітохондрій в клітинах великими енерговитратами (м'язові – скелетні, серцеві), клітинах підшлункової залози, де високий рівень синтезу секреторних білків, у рухових клітинах (напр. сперматозоїдах). Печінкова клітина містить ≈ 1000 мітохондрій. У попередників яйцеклітин - овоцитів – 300 тис., а у велетенської амеби 500 тис. мітохондрій.

Мітохондрії знаходяться у постійному русі. Вони повертаються, випинаються, зливаються одна з одною, діляться. Збираються, переважно, у тих районах клітини, де потрібна енергія. Функція мітохондрій – синтез АТФ.

Якщо плазмалема активно переносить речовини, мітохондрії розміщуються вздовж поверхні мембрани. У рухливих одноклітинних мітохондрії, як правило, накопичуються біля основ джгутиків.

Будова мітохондрії

Мітохондрія має дві мембрани.

Зовнішня мембрана напівпрозора, містить багато **специфічних рецепторів**, порину (білок, що формує водні канали) і проникна для будь-якихмолекул, молекулярна маса яких менш як 5000.

Внутрішня мембрана – спеціалізована, непроникна для іонів, яскраво-рожева, має численні гребні. Ці вирости безперервної, повністю замкнутої мембрани, що утворюють ряд неперервних перегородок з внутрішньої сторони мітохондріального тіла, називаються **кристи (crista – гребінь)**.

Зовнішня внутрішня мембрана гладенька, а всередині покрита дрібними вузликами *діаметром ≈ 9 нм*, що прикріплюється до мембрани короткими “ніжками”, ніби гриби. Кожна мікросфера складається з 15-20 різних видів

електронних носіїв. В одній мітохондрії міститься до 100 тис. таких мікросфер, або **дихальних ланцюжків**. Також внутрішня мембрана містить АТФ-азні канали складної будови.

Таким чином, мембрани крист включають:

1. Білки, що формують електронтранспортні ланцюжки;
2. АТФ-синтазний ферментний комплекс, що синтезує АТФ;
3. Транспортні білки, що регулюють проникнення метаболітів у матрикс і з нього.

Утворення крист – пристосування, що дозволяє збільшити поверхню мембрани без збільшення розмірів органоїда.

Порожнина, оточена щільною внутрішньою мембраною, заповнена рідиною – **мітохондріальною стромою чи матриксом**. Це багатий білками розчин, в основному містить **катаболічні ферменти**, що можуть здійснювати окислювальне розщеплення білків, жирів і вуглеводів, розчинені ферменти, що беруть участь у циклі лимонної кислоти.

У матриксі міститься примітивний генетичний апарат у вигляді замкненої у кільце подвійної суперспіралі ДНК, рибосоми та деякі транспортні РНК. Власна мітохондріальна ДНК має обмежені об'єми кодування. Багато мітохондріальних ферментів кодуються ядерною ДНК і після трансляції їх мРНК в цитоплазмі окремі поліпептиди переносяться в мітохондрію. Рибосоми мітохондрій схожі з бактеріями

Міжмембранний простір – відділ з унікальним набором ферментів, де міститься протонний H^+ -резервуар.

Структура електронтранспортних ланцюжків та АТФ-ази

Мембранна система транспорту електронів складається з 3-х основних білкових комплексів: флавінопротеїнів, цитохромів та хінонів. Флавінопротеїни та хінони, найважливіший з яких убіхінон, є пігментами. **Цитохроми** - білки, що містять гем. Загалом, до складу так званого дихального ланцюга входить 15 переносників електронів. Енергія електрону поступово втрачається в міру перенесення, проте, акцептори, що знаходяться далі у ланцюгу, мають більшу спорідненість до електронів. Останній акцептор – кисень у матриксі, має найбільшу спорідненість до електрону. Об'єднання проходить з утворенням води.

АТФ – синтаза, що використовує протонний градієнт для виробництва АТФ під час потоку H^+ з міжмембранного простору в мітохондріальний матрикс, є ферментативним комплексом, що розділяється на дві субодиниці F_0 та F_1 . Субодиниця F_1 виступає в матриксі і складається з 6 субодиниць (α і β , що чергуються між собою). Субодиниця F_0 складається з численних копій компонентів a , b , c і занурена в мембрану. F_0 комплекс забезпечує утворення H^+ - переносного каналу, F_1 – синтез АТФ на основі АДФ і фосфату.

Загальна схема синтезу АТФ у мітохондрії

У матриксі містяться протони та електрони, що утворилися у циклі лимонної кислоти. Електрони направляються в електронтранспортний ланцюг.

Вільна енергія, що виділяється при переході електронів з одного комплексу на інший, використовуються для перенесення протонів у міжмембранний простір через протонні канали. У міжмембранному просторі формується протонний резервуар.

Коли електрохімічний градієнт направляє протон назад у матрикс через АТФ-азні канали у внутрішній мембрані мітохондрії, енергія, що виділяється при проходженні протонів, використовується для синтезу АТФ з АДФ.

Побічним продуктом дихання є CO_2 , утворений в результаті перетворень пірувату.

Особливості енергоутворення у аутотрофів

Гетеротрофи отримують енергію з їжі. Проте, у природі існує велика група живих організмів, які відносяться до **аутотрофів** (самі харчуються). “Харчові продукти” аутотрофів надходять із світу мінералів. Все це – низькоенергетичні сполуки. Аутотрофам необхідні додаткові джерела енергії. Таким джерелом став процес **фотосинтезу**, в результаті якого рослини запасують енергію сонячного світла у молекулах **високоенергетичних поживних речовин**.

Механізм утворення АТФ при фотосинтезі зводиться до хеміо-осмосу. Особливістю цього процесу в аутотрофів є необхідність **високоенергетичних електронів** і спеціальних коферментів-переносників. Таким коферментом є фосфорильований (додана **фосфатна група**) похідний НАД – **НАДФ** – нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат. Цей кофермент діє у спеціалізованій структурі клітини – **хлоропласті**, одному із видів **пластид**, мембранних органоїдів.

Загальна характеристика та структура хлоропластів

Хлоропласти більші від мітохондрій (довжина 5-10 мкм, ширина 2-4 мкм). У зелених водоростей зустрічаються велетенські хлоропласти – хроматофори довжиною до 50 мкм. Як правило, клітина вищих рослин має 10-50 хлоропластів, проте число може варіювати від 1 (зелені водорості) до тисячі (махорка). В цитоплазмі хлоропласти орієнтуються паралельно до клітинної оболонки. Пластиди, як і бактерії, розмножуються поділом надвоє. В меристематичних клітинах поділ пластид, як правило, співпадає з поділом клітини. Проте, в зрілих клітинах, хоча у вищих рослин це відбувається і нечасто, більша частина пластид утворюється в результаті ділення зрілих пластид. **Функція хлоропласта – реалізація процесу фотосинтезу.**

Хлоропласти за структурою нагадують мітохондрії, мають **дві мембрани**, що мають приблизно однакову товщину.

Внутрішня мембрана, очевидно, початково утворювала складки, проте, на відміну від гран мітохондрій, зараз вони утворюють замкнені порожнини, ізольовані від внутрішньої мембрани. Дискподібні мішечки називаються **тилакоїдами**. Тилакоїди утворюють стопки, подібні до стовпців монет, що називаються **грані**. Тилакоїди матриксу, що розміщені між гранами, іноді називають **ламелами**. Ламели часто служать для об'єднання окремих гран і

самі входять до складу гран. Зовнішні поверхні тилакоїдів (і ламел) в грані тісно з'єднані між собою, проте, їх порожнини ніколи не об'єднуються. Число тилакоїдів на одну грану варіює: від кількох штук до 50. Кількість гран у хлоропласті $\approx 40-60$.

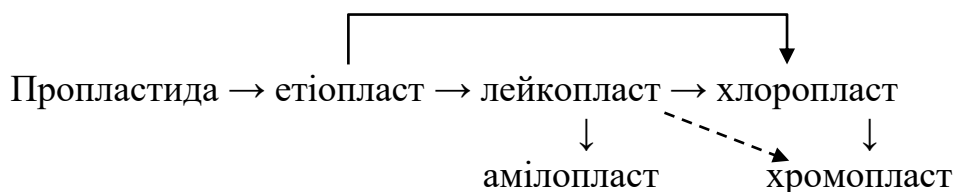
Система внутрішніх мембран строми утворює **фотосинтетичний апарат**.

Цей апарат включає електронно-транспортний ланцюг, що нагадує мітохондріальні мікросфери. **Протонний резервуар формується у тилакоїді**. Тилакоїдна мембрана містить також АТФ-синтазні канали та фотосинтетичний пігмент **хлорофіл**, (khloros – зелений, phyllon – лист, грець).

У матриксі хлоропластів містяться ферменти, рибосоми та примітивний генетичний апарат.

Види пластид

Всі форми пластид споріднені між собою, одна форма може бути попередником для іншої, проте, зворотного розвитку не буває. Весь процес розвитку пластид можна подати на схемі:



Пропластиди – дрібні безколірні або блідо-зелені недиференційовані пластиди, що знаходяться в **меристематичних** (тих, що діляться) клітинах коренів і пагонів. Є попередниками інших пластид. Якщо розвиток в більш диференційовані структури затримується через відсутність світла, в них з'являється одно або кілька **проламелярних тілець** – напівкристалічне скупчення трубчатих мембран. Такі пластиди називаються **етіопласти**. При освітленні клітин мембранні трубочки і міхурці швидко реорганізуються в систему ламел і тилакоїдів; одночасно проходить індукція синтезу хлорофілу і посилюється утворення ферментів фотосинтетичного процесу. Пропластиди можуть безпосередньо перетворюватись в хлоропласти, при цьому ламели і тилакоїди будуються на основі поздовжніх складок внутрішньої мембрани.

Лейкопласти – не пігментовані пластиди, зустрічаються в клітинах запасуючих тканин. Не мають чітко розвиненої **ламелярної системи**, тому їх важко відрізнити від пропластид і навіть мітохондрій. Проте, під дією світла формуються нормальні тилакоїди і утворюються хлоропласти.

В темноті лейкопласти можуть накопичувати в проламелярних тілах різні запасні речовини, а в стромі – **зерна крохмалю**. Причому, це запасання **істинне, а не транзиторне**, як у хлоропластів під час асиміляції CO_2 . Лейкопласти, що синтезують крохмаль і повністю накопичуються його гранами в стромі, називаються **амілопластами**. Амілопласти зустрічаються в **ендоспермі злаків, кореневищах і клубнях**. Іноді лейкопласти накопичують білки і називаються протеїнопласти або масла (називаються елайопласти).

Хромопласти є пігментованою формою пластид (chroma – грець, колір), проте, не мають хлорофілу. Синтезують і накопичують **каротиноїди**, що надають квіткам, плодам та старим листям жовтого, червоного та оранжевого забарвлення. Хромопласти листя, як правило, є дегенеруючою формою хлоропластів, в яких руйнується хлорофіл і накопичуються каротиноїди. Зрідка хромопласти утворюються з лейкопластів (корінь моркви). В осінніх листках при руйнуванні ламел хлоропластів виділяються ліпідні краплини, в яких добре розчиняються різні пігменти, утворюючи забарвлені глобули, що розростаються. Функції хромопластів невідомі, хоча, можливо, вони відіграють певну роль у принадженні комах та інших тварин.

Ендосимбіотична теорія

Існує теорія походження мітохондрій і пластид, що називається ендосимбіотична. Згідно з нею, примітивна фагоцитуюча клітина захопила аеробну бактерію (у випадку пластид – синьо-зелену водорість), проте не знищила з метою отримання їжі. Бактерія, своєю чергою, не знищила агресора, як це роблять патогенні бактерії. Виникло симбіотичне співжиття, що продовжується до нашого часу. Мітохондрії і пластиди можуть самостійно рости і ділитися, проте, на відміну від уявних бактеріальних попередників, вони виробляють мало своїх компонентів. Більшість мітохондріальних та пластидних білків синтезується цитоплазматичними рибосомами під контролем ядра. Проте мітохондрії та пластиди мають **власну генетичну систему (у пластид вона складніша)**, примітивну і рудиментарну, проте, здатну кодувати синтез деяких специфічних білків. Ця система може навіть зазнавати мутацій, що передаються через цитоплазму, а не ядро.

Докази ендосимбіотичної теорії:

- ДНК мітохондріального та пластидного генетичного апарату кільцева, нагадує бактеріальну, кільцеві молекули розміщені в одному чи кількох нуклеотидах;
- рибосоми менші від цитоплазматичних (особливо у мітохондріях тварин), майже такі за розмірами, як бактеріальні, мають схожі з ними властивості і відрізняються від цитоплазматичних.
- Внутрішня мембрана мітохондрій та пластид нагадує бактеріальні мембрани.

Прихильники **ендосимбіотичної теорії стверджують**, що утворення еукаріотичної клітини проходило через кілька етапів симбіозу з бактеріями – попередниками пластид і мітохондрій. Симбіонти давали перевагу перед іншими клітинами, а самі були захищені від несприятливих зовнішніх умов. У процесі формування ядра **частина генетичної інформації мітохондрій і пластид могла змінитись, перенестись в ядро чи втратитись**, що призвело до втрати їх автономії.

Мікротільця

Мікротільця мають функціональну спорідненість з мітохондріями. Мікротільця виявлені в різних рослинних і тваринних клітинах, проте це були

певні клітинні типи. Зокрема, у ссавців мікротільця зустрічаються переважно в печінці й нирках.

Зовнішній вигляд мікротілець завжди однаковий. Це нерівні **сферичні структури** діаметром 0,5-1,5 мкм, тобто дещо менші мітохондрій. Мембрана **одинарна**, оточує **компактний аморфний матрикс**.

Найпоширенішим видом мікротілець є **пероксисоми**. В печінці пацюків їх кількість досягає 70-100. Тривалий час пероксисоми вважалися похідними **вакуолярної системи**, оскільки мають одинарну мембрану. Проте останні дослідження не виявили пероксисомальних білків в цистернах ER. Всі вони синтезуються на вільних полісомах в **цитозолі**. Крім того, за деякими із своїх численних функцій вони більше схожі з мітохондріями.

Зокрема, при окислювальному метаболізмі амінокислот чи інших поживних речовин (проміжним продуктом якого є **перекис водню H_2O_2** , що й дав назву мікротільцям) в пероксисомах використовується кисень і в кінцевому результаті відбувається його відновлення до води. **Тобто, відбувається все те, що і в мітохондрії**. Різниця в тому, що цей ферментативний процес, більш компактний і енергія не запасується в АТФ, а розсіюється у вигляді тепла. Створюється враження, що **пероксисомальний тип дихання** виник задовго до мітохондріального. Можливо, це одна з самих ранніх адаптацій живих організмів до кисню.

Присутність пероксисом у різних представників живої природи може свідчити про спільність походження. Можливо, давня пероксисома була важливим захисником фагоцитів **від кисню**. Подібність деяких функцій до мітохондріальних може свідчити про **ендосимбіотичне походження**. Хоча пероксисоми не мають генетичного апарату, вони могли втратити автономність повністю, на 100%. Те, що пероксисоми збереглися в клітинах після виникнення мітохондрій, можна пояснити різноманітністю їх корисних функцій в різних тканинах.

***Самостійна робота:** проглянути відеоматеріал, вказаний у посиланнях до практичної частини, розібратися з візуалізованими структурами та процесами, підготуватися до виконання практичної частини роботи. Ознайомитися з теоретичним матеріалом у посібнику та рекомендованих джерелах літератури, бути готовими відповідати на питання:*

1. Поняття про метаболізм, анаболізм, катаболізм.
2. Механізм хіміо-осмосу
3. Будова мітохондрій
4. Загальна схема синтезу АТФ у мітохондрії
5. Будова хлоропласта
6. Особливості енергоутворення в аутотрофів
7. Ендосимбіотична теорія

Практична частина:

Увага! Підписи до всіх малюнків мають бути українською мовою. За умови відсутності терміна з малюнка у конспекті лекції знайти і вказати функцію компонента чи що означає вказаний процес

1. Замалювати в робочий альбом схему будови мітохондрії та фрагменту мембран мітохондрії з транспортними системами (рис. 28).

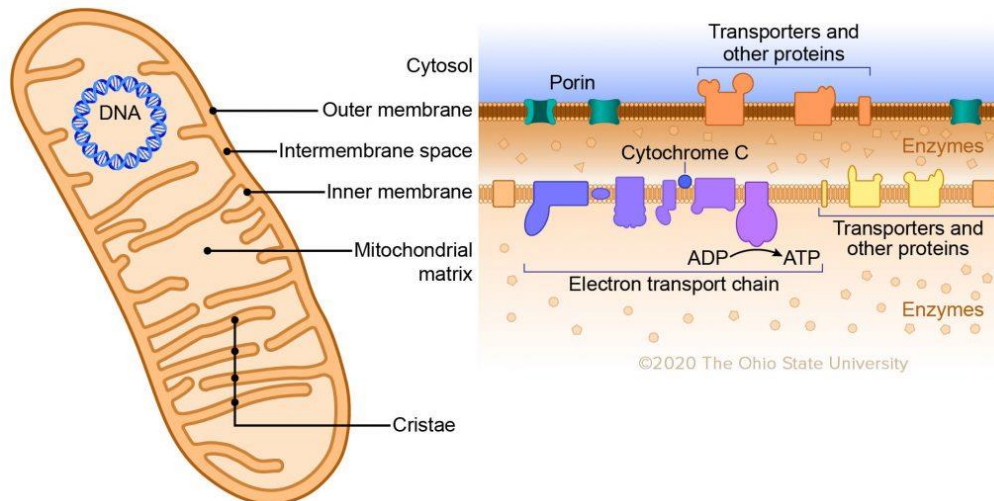


Рис. 28. Схема будови мітохондрії та фрагменту мембран мітохондрії з транспортними системами

Джерело ілюстрації: <https://ohiostate.pressbooks.pub/vethisto/chapter/1-mitochondria/>

2. Замалювати схему роботи АТФ-ази у внутрішній мембрані мітохондрії (рис. 29).

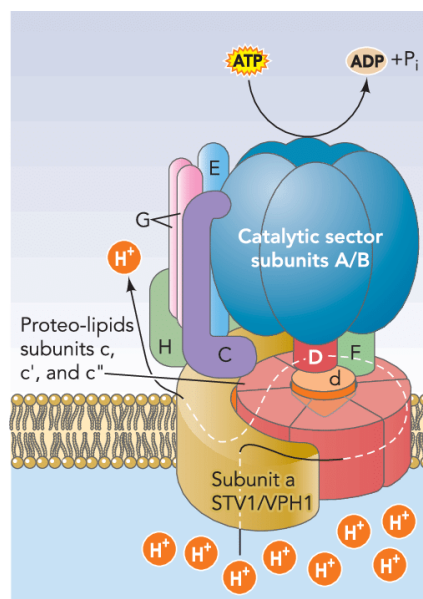


Рис. 29. Схема роботи АТФ-ази у внутрішній мембрані мітохондрії

Джерело ілюстрації:

https://www.researchgate.net/publication/6804922_The_Emerging_Structure_of_Vacuolar_ATPases

3. Розглянути на великому збільшенні препарат мітохондрій в клітинах печінки та його фото (рис. 30). Зробити висновок щодо кількості мітохондрій у цих клітинах.

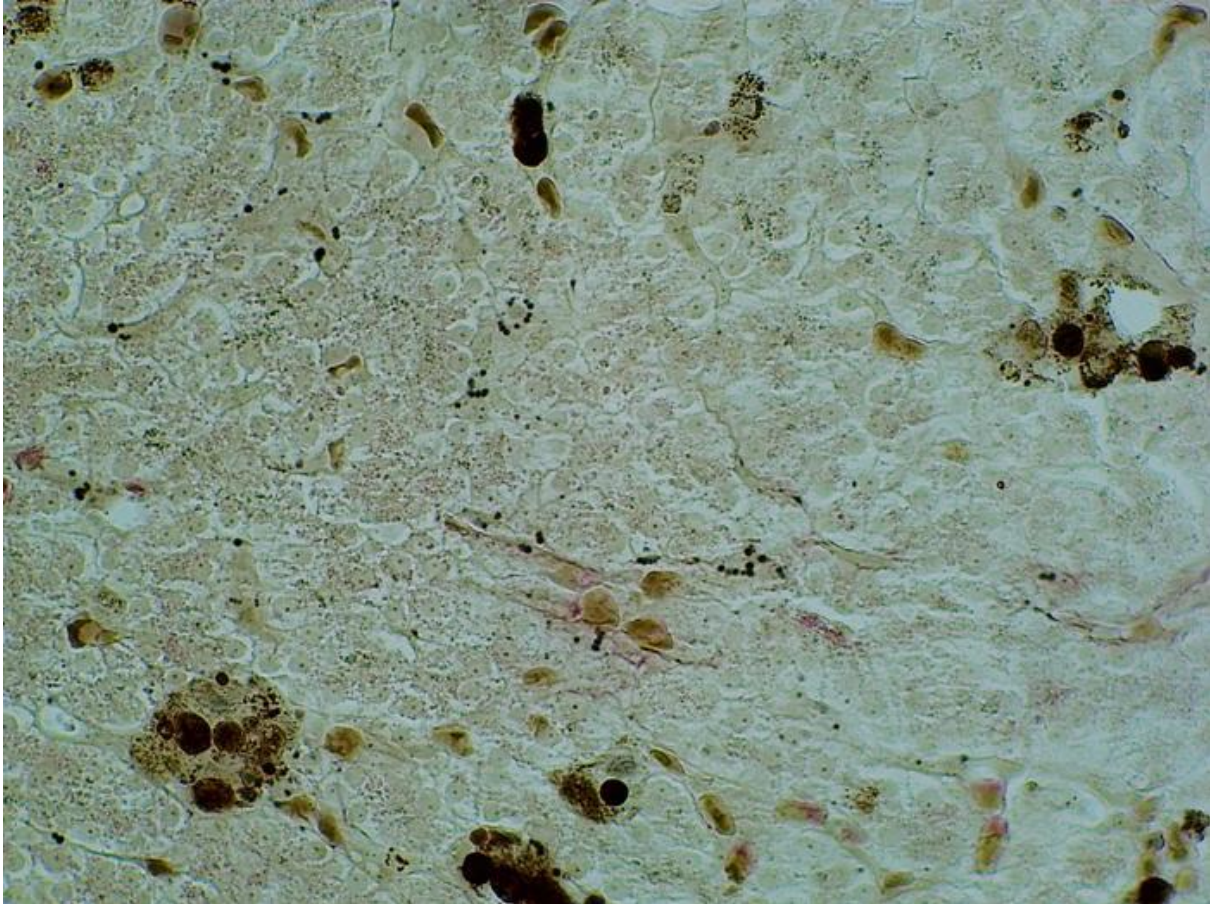
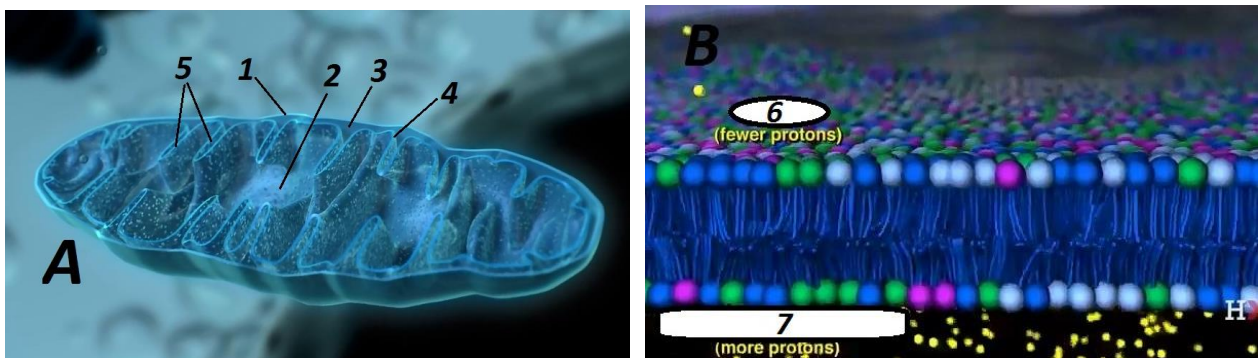


Рис. 30. Мітохондрії в клітинах печінки

Джерело ілюстрації: власна мікроскопія (мікроскоп «MICROmed Evolution ES-4130», відеокамера-насадка «CCD 5.0 Mpix USB 2.0»).

3. Розглянути ілюстрації будови мітохондрій та їх окремих структур (рис. 31). Заповнити пропуски, вказавши правильні терміни щодо зображених компонентів та явищ.



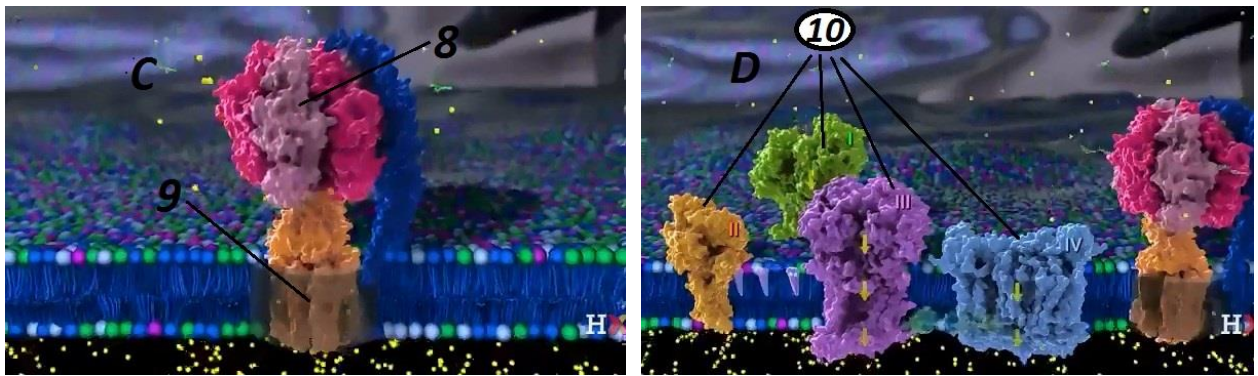


Рис. 31. Будова мітохондрій та їх окремих структур

На рисунках В-Д зображено процес _____, обґрунтований теорією _____; На рисунку В цифрою 6 позначено простір, що називається _____, цифрою 7 _____; Компоненти 8 і 9 на рисунку С разом утворюють структуру _____; Цифрами позначено: 1 - _____; 2 - _____; 3 - _____; 4 - _____; 5 - _____; 8 - _____; 9 - _____; 10 - _____

Джерела ілюстрацій:

<https://www.youtube.com/watch?v=39HTpUG1MwQ>

<https://www.youtube.com/watch?v=LQmTKxI4Wn4>

4. Замалювати схему будови хлоропласта (рис. 32).

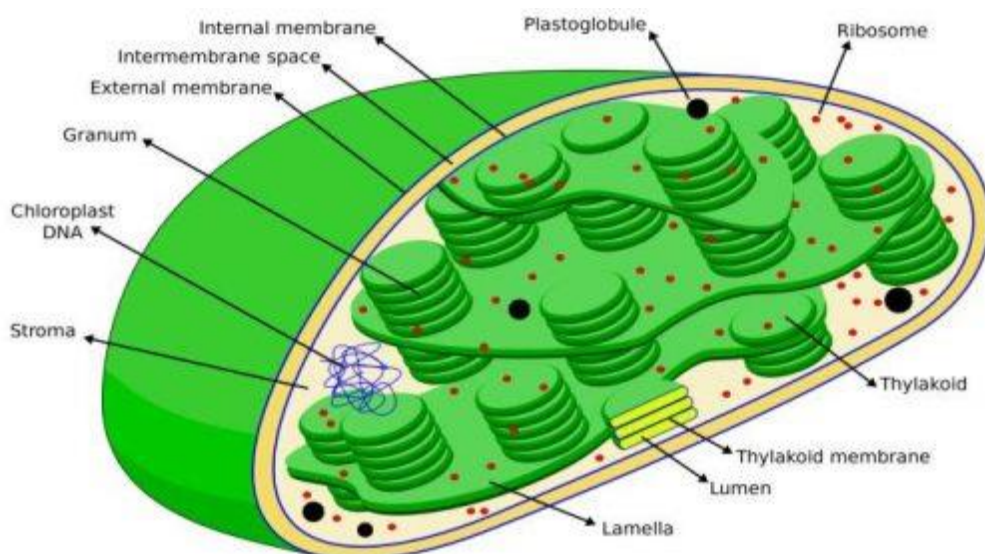


Рис. 32. Схема будови хлоропласта

Джерело ілюстрації:

https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Scheme_Chloroplast-es.svg

5. Зробити загальний висновок з роботи.

Рекомендована література: [1-8]

ЗМІСТОВИЙ МОДУЛЬ 2.
*Клітинний цикл. Формування статевих
клітин*

Тема 6-7. Спадковий апарат клітини. Клітинний цикл. Мітоз та мейоз

Освоєння теми передбачає ознайомлення з теоретичним матеріалом за темою, опрацювання завдань самостійної роботи та виконання практичної частини в робочому альбомі.

Теоретичний матеріал

Поняття успадкування, його види

Клітини повинні передавати інформацію про свою структуру від одного покоління іншому. Цей процес називається успадкуванням. Реалізується спадковим апаратом, основні функції якого:

- 1) зберігання та передача генетичної інформації з покоління в покоління;
- 2) забезпечення реалізації генетичної інформації у формі білкових синтезів.

Успадкування буває двох типів:

- 1) **ядерне** (гени знаходяться в хромосомах);
- 2) **цитоплазматичне** (гени знаходяться в ДНК органел, наприклад мітохондрій і пластид).

Своєю чергою, ядерне успадкування поділяється на **аутосомне** (гени в аутосомах (всі хромосоми, крім статевих)) та **зчеплене зі статтю** (гени містяться в статевих хромосомах).

Загальна характеристика ядра

Існують клітини, у яких спадковий генетичний матеріал міститься у сформованому органоді – **ядрі**. Термін «**ядро**» був введений Броуном у 1833 році для позначення кулястих постійних структур у клітинах рослин. М. Шлейден та Т. Шванн зробили припущення про центральну роль ядра в клітині, згодом це було підтверджено експериментально.

Зараз існують дві групи організмів, що відрізняються за наявністю оформленого ядра в клітині. Ядерні клітини називаються **еукаріоти** («еу» – добре, «каріон» – ядро). Клітини з відсутнім ядром – **прокаріоти** («про» – до, «каріон» – ядро) (бактерії, синьо-зелені водорості). Іноді окремо виділяють групи **мезокаріот**, що займають проміжний стан між двома попередніми групами, оскільки мезокаріоти хоча й мають поверхневий апарат ядра, ДНК міститься лише в формі хромосом, їх конденсація при мітозі незначна. Представники – **панцирні джгутикові**.

Для переважної більшості клітин еукаріот характерна наявність тільки одного ядра. У деяких клітин при дозріванні ядро втрачається (еритроцити ссавців), такі клітини живуть недовго. Інфузорії *Paramecium* мають 2 ядра, що виконують різні функції. У деяких організмів (гриби) багатоядерність зумовлена відсутністю поперечних клітинних стінок.

Будова ядра. Поверхневий апарат ядра

До складу ядра входять **поверхневий апарат, ядерце, хроматин (хромосоми), і ядерний матрикс.**

Поверхневий апарат ядра складається з **ядерної оболонки, порових комплексів і ламіни.** Основні функції:

1. Відмежовування вмісту ядра від цитоплазми.
2. Регуляція двобічного обміну між ядром і цитоплазмою.
3. Можливе джерело інших мембранних структур у клітині.
4. Участь в ініціації синтезу ДНК у найпростіших.
5. Місце фіксації неконденсованих хромосом в інтерфазі.

Ядерна оболонка складається із зовнішньої і внутрішньої **ядерної мембрани**, розподілених **перинуклеарним** простором. Ядерна оболонка містить ядерні пори. Взагалі, ядерна оболонка – порожнистий двошаровий мішок. За своєю будовою мембрани ядерної оболонки є типовими мембранами, що мають набір специфічних білків, зокрема, білків-рецепторів для мРНК.

Ламіна – волокниста нехроматинова структура, є різновидністю проміжних філаментів, прилягає до внутрішньої ядерної мембрани і тісно контактує з її похідними – **поровими комплексами**. Ламіна і порові комплекси зберігають ядро при м'якому руйнуванні ядерної оболонки. Ламіна разом з ядерним матриксом виконує складні функції при організації хроматину та його роботі в інтерфазному ядрі.

Порові комплекси є складними неоднорідними макромолекулярними білковими структурами, кількість яких змінюється в процесі життя клітини. При посиленні інтенсивності транспортних процесів між ядром і цитоплазмою кількість порових комплексів збільшується.

Порові комплекси – поєднання ядерних пор з каналцями, що відходять від них в цитоплазму і в ядро. Самі пори – діаметром ≈ 100 нм, їх контури нагадують восьмикутник. Вважають, що пори ніколи не бувають повністю відкриті, вони зтягнуті тонкою **діафрагмою**, від проникності якої залежить проникнення речовин в ядро та з нього.

Ядерце, його структура і функції

Ядерце – найбільш структурно оформлений компонент клітинного ядра, який можна спостерігати у світловий мікроскоп. Це округла щільна структура, добре заломлює світло, інтенсивно забарвлюється кислими барвниками. Кількість ядерць може бути більше ніж два і показує рівень функціональної активності клітини, зокрема рівень білкового синтезу. Кількість ядерць залежить від кількості працюючих в ядрі **ядерцевих організаторів**. Це ділянки хромосом в області **вторинної перетяжки**. Ядерця можуть зливатися, тобто в утворенні одного ядерця може брати участь не один ядерцевий організатор. В клітині існують неробочі (**латентні**) ядерцеві організатори, які починають функціонувати у випадку необхідності різкого збільшення субодиниць рибосом, наприклад, в період інтенсивного розмноження клітин.

Ядерце складається з 4-х основних структурних елементів:

- 1) **ядерцевий організатор;**

2) навколоядерцевий хроматин (неактивна ДНК), або слабкозабарвлена зона;

3) фібрилярна або центральна частина (складається з ниток рРНК);

4) гранулярна або периферична частина (майже сформовані субодиниці рибосом)

Хімічний склад ядерця - РНК (в основному рибосомальна), ДНК та білок (зокрема, ферменти, що беруть участь в формуванні субодиниць рибосом).

Основна функція ядерця – синтез субодиниць рибосом, з яких в цитоплазмі формуються структури, що синтезують первинний білок. Процес починається в фібрилярній (центральной частині), продовжується в гранулярній, порових комплексах і закінчується в цитоплазмі. Додаткові функції – синтез рРНК. Була також гіпотеза про синтез білків-гістонів, але вона не отримала підтвердження. Ультраструктура ядерця може змінюватися при функціональних навантаженнях.

Ядерний матрикс

Ядерний матрикс (каріоплазма) - є білковим розчином, що об'єднує компоненти ядра. Іноді до ядерного матриксу відносять ламіну, порові комплекси, фібрилярний компонент ядерця, внутрішньоядерну фібрилярно-гранулярну сітку.

Функції ядерного матриксу:

1. Підтримка загальної структури інтерфазного ядра.
2. Участь у різних регуляторних процесах в ядрі;

Структура і види хроматину

Хроматин та хромосоми – дві форми існування однієї й тієї ж спадкової інформації в ядрі еукаріот, які, взаємно перетворюючись у ході клітинного циклу, беруть участь у виконанні різних ядерних функцій. Вони мають єдиний хімічний склад і єдину структурну одиницю - фібрилу ДНП (дезоксирибонуклеопроїєн), побудовану з ДНК та білка. Модель ДНК запропонована в 1953 році американським біологом Дж. Уотсоном та англійським фізиком Ф. Кріком. Базисом для формування моделі став експериментальний матеріал, отриманий Розалінд Франклін.

Фібрила ДНП має кілька рівнів «пакування» в хроматин і хромосому. Перший рівень упаковки – нуклеосомна фібрила довжиною 4-40 нм, в основі якої лежить нуклеосома. Це шайба з 8 молекул гістонів, на яку накручено відрізок ДНК з 146 пар нуклеотидів. Ділянка ДНК, що зв'язує дві нуклеосоми, називається лінкерною. Нуклеосомна фібрила додатково укладається і утворює хроматин і потім хромосому. Таке пакування дозволяє вкоротити молекулу ДНК в 10^3 разів.

Білки складають 60-70% сухої маси хроматину. Вони поділяються на 2 групи.

- **Гістони, або основні білки.** Гістони беруть участь у структурному пакуванні й регуляції синтетичної активності ДНК. Вміст гістонів - 80% від білків ДНП.

- **Негістонові (кислі) білки** - ферменти синтезу ДНК та інших процесів, пов'язаних з хроматином.

Хроматин існує у вигляді довгих тонких ниток, які по суті, є хромосомами. Можна навіть сказати, що хроматин – матеріал, що міститься в хромосомах. В інтерфазному ядрі розрізняють дві форми хроматину – **еухроматин та гетерохроматин.** Гетерохроматин або **конденсований хроматин**, можна побачити в світловому мікроскопі у вигляді гранул, що інтенсивно зв'язуються з барвниками. Гранули є спіралізованими ділянками ниток хроматину. Гетерохроматин не бере участі в передачі інформації, що спрямовує синтез білка в інтерфазній клітині. Термін гетеро, відповідно, означає “другий”, (хроматин другого роду). Згідно з останніми даними, при переході ядра від стану метаболічного спокою до стану активності зменшується кількість гетерохроматинових ділянок і збільшується еухроматинових. У такому випадку конденсований гетерохроматин називається **факультативним.** Друга форма гетерохроматину – **структурний**, не може переходити в еухроматин. Гетерохроматин в хромосомі розміщується в **теломерних, центромерних ділянках**, іноді у внутрішніх частинах хромосом.

Особливою формою гетерохроматину є **тільца Барра**, що виявляються лише в клітинах жінок і є, по суті, неконденсованими в інтерфазі X-хромосомами. **Еухроматин, або неконденсований хроматин**, “хороший”, активний хроматин, містить весь основний комплекс генів клітини або організму в цілому. В міру диференціації клітини еухроматин в ядрі може переходити в гетерохроматин.

Таким чином, основна функція хроматину – **збереження спадкової інформації в період між клітинними поділами та участь в її реалізації у цей період у вигляді білкових синтезів.** Активною формою хроматину є еухроматин, пасивною – гетерохроматин.

Структура хромосоми

Хроматин – активна форма генетичного матеріалу, з якої може зчитуватися генетична інформація у період між поділами.

Хромосоми – неактивна форма генетичного матеріалу, зберігають спадкову інформацію у період клітинного поділу. Біологічне значення трансформації хроматину у хромосому – утворення структур, зручних для маніпуляцій при поділі клітини, що сприяє його рівномірному розподілу між дочірніми клітинами. На відміну від хроматину, хромосоми містять **матрикс мітотичних хромосом.** Це нехроматинові структури, що є скупченням тонких фібрил і гранул РНП (рибонуклеопротейд). Функція матриксу - **участь у конденсації хромосом.**

Матрикс мітотичних хромосом звільняється при деконденсації хромосом в телофазі і помітний у вигляді скупчення фібрил і гранул навколо кожної хромосоми.

Мітотична хромосома – паличкоподібна структура різної довжини з досить постійною товщиною. **Зона первинної перетяжки** ділить хромосому на двоє плеч. Хромосоми з рівними плечима називають **метацентричними**, з плечима різної довжини – **субметацентричними**. Паличкоподібні хромосоми з майже непомітним другим плечем називають **акроцентричними**.

В області первинної перетяжки (найбільш спіралізованої ділянки) міститься **центромера, в якій розміщений кінетохор**. До цієї зони під час мітозу підходять мікротрубочки клітинного веретена. Деякі хромосоми мають **вторинну перетяжку**, саме тут в інтерфазі проходить формування ядерця, тобто вони і є ядерцевими організаторами. Вторинні перетяжки розміщені біля дистального кінця хромосоми й відділяють маленьку ділянку, що називається **сателіт або супутник**.

Плечі хромосом закінчуються **теломерами**, кінцевими зонами, що є генетично неактивними спіралізованими ділянками. Вони запобігають з'єднанню хромосом між собою.

Сукупність числа, форми і розмірів хромосом називають **каріотипом**. Він є видовою ознакою організму. За кількістю хромосомних наборів виділяють **гаплоїдні** (з одним хромосомним набором) **статеві клітини і диплоїдні** (з двома наборами) **соматичні клітини**. Соматичні і статеві клітини не слід плутати з соматичними і статевими хромосомами: в диплоїдних клітинах людини 22 пари соматичних і одна пара статевих хромосом: **XУ у чоловіків XX у жінок**.

Поняття про клітинний цикл

Клітинний цикл – період від утворення клітини до її остаточного поділу на дві дочірні клітини. Клітинний цикл включає **інтерфазу** та безпосередньо поділ. Поділ складається з **каріокінезу** (розділення генетичного матеріалу ядра) та **цитокінезу** (розділення цитоплазми).

Поділ буває двох основних типів – **мітоз і мейоз**, процеси, що при цьому відбуваються, практично ідентичні, але приводять до дуже відмінних результатів.

Відхиленнями від основних поділів є ендомітоз та амітоз.

Ендомітоз – поділ, при якому реплікація генетичного матеріалу відбувається, а розділення на дочірні клітини – ні.

Амітоз – поділ, при якому клітина ділиться на дві без попередньої реплікації генетичного матеріалу.

Мітоз – це поділ клітинного ядра, при якому утворюється **два дочірніх ядра** з набором хромосом, **ідентичним** набором батьківської клітини. Біологічне значення:

- 1. Забезпечує генетичну стабільність у популяції,**
- 2. Забезпечує процеси росту і регенерації у вищих рослин і тварин,**
- 3. Є механізмом безстатевого розмноження в одноклітинних.**

Мейоз, або редукційний поділ («reductio» – зменшувати) – процес поділу клітинного ядра з утворенням **чотирьох дочірніх клітин**, кожна з яких містить удвічі менше хромосом (гаплоїдний набір), ніж вихідне ядро.

Відбувається лише при утворенні гамет у тварин та спор у рослин, для яких характерне чергування поколінь.

Біологічне значення:

1. Забезпечує збереження постійного числа хромосом у видів із статевим розмноженням протягом багатьох поколінь.

2. Забезпечує утворення статевих клітин.

3. Забезпечує генетичну мінливість внаслідок виникнення **нових генних комбінацій** при кросинговері.

Інтерфаза, її періоди

Інтерфаза – період між поділами. В інтерфазі відбувається інтенсивний синтез та ріст, тому назва «**період спокою**» для неї є неправильною. Включає три стадії:

- **Передсинтетична (постмітотична) (G₁)** – проходять інтенсивні процеси біосинтезу («grow» – рости), утворення нових мітохондрій, хлоропластів, ЕР, АГ, вакуоль. Спостерігається інтенсивний клітинний метаболізм, що контролюється ферментами. Клітина росте. Утворюються речовини, що пригнічують або стимулюють початок наступної фази.

- **Фаза синтезу (S)**, під час якої відбувається реплікація ДНК. Синтезуються гістони, з якими зв'язується кожна нитка РНК. Кожна хромосома представлена тепер **парою сестринських хромосом (їх ще називають хроматидами)**, сполучених між собою **центромерою**. Хроматиди кожної подвійної хромосоми **однакові** і мають повний набір **однакових генів**. Одинарні хромосоми рекомендують називати **s-хромосомами**, а подвійні (після подвоєння ДНК в S-періоді) – **d-хромосомами**.

- **Постсинтетичний (G₂)** період – проходять інтенсивні процеси біосинтезу, збільшуються енергетичні запаси клітини, діляться мітохондрії і хлоропласти. Реплікуються **центріолі** (там, де вони є), починає утворюватися веретено поділу.

Стадії мітозу

Мітоз включає чотири стадії.

1. Профаза – найдовша фаза клітинного поділу. Хроматини вкорочуються (до 4% своєї початкової довжини) і потовщуються в результаті спіралізації і конденсації. У тваринних клітинах і у нижчих рослин подвоєні центріолі попарно розходяться до полюсів клітини (їх розштовхують окремі мікротрубочки ниток веретена). Від кожної центролі у вигляді променів розходяться мікротрубочки, утворюючи «**зірку**» (**у вищих рослин центріолі практично не виражені, зірка не утворюється**). Ядерця зменшується, оскільки їх ДНК частково переходять у певні пари хроматид. До кінця профазы ядерна мембрана розпадається й утворюється **веретено поділу**.

2. Метафаза. Пари хроматид прикріплюються своїми кінетохорами до ниток веретена і переміщуються по веретену до того часу, доки їх центромери не вистроюються по екватору веретена перпендикулярно його вісі. **Від кожної центромери нитки веретена ідуть до обох полюсів.** Деякі нитки веретена

ідуть від полюса до полюса між хромосомами. Між нитками двох типів є **поперечні містки**, і нитки зміщуються одна відносно одної подібно міофібрилам у м'язових волокнах.

3. Анафаза. Дуже коротка фаза. Кожна центромера розщеплюється на дві і нитки веретена «відтягують» дочірні центромери до протилежних полюсів. Центромери тягнуть за собою від'єднанні одна від іншої хроматиди, що є s-хромосомами.

4. Телофаза. S-хромосоми досягають полюсів клітини, деспіралізуються, їх вже не можна чітко розрізнити. Нитки веретена руйнуються, центріолі реплікуються. Навколо хромосом на кожному полюсі утворюється ядерна оболонка. Знову з'являється ядрце. За телофазою відразу іде **цитокінез**.

Цитокінез

При цитокінезі клітинні органели рівномірно розподіляються по двох полюсах телофазної клітини. У тваринних клітинах плазматична мембрана під час телофази починає вгинатися на рівні екватору веретена, утворюючи **перетяжку**. Це відбувається під дією актин-міозинових мікрофіламентів. Клітинні мембрани злипаються, утворивши дві клітини.

У рослинних клітинах **перетяжка не утворюється**. Нитки веретена під час телофази зникають, але зберігаються в області екваторіальної пластинки. Вони зміщуються до периферії клітини, їх число збільшується і формується бочкоподібне тільце – **фрагмопласт**. В цю область зміщуються мікротрубочки, рибосоми, мітохондрії, ЕР та АГ. Секреція АГ сприяє формуванню з вмісту секреторних міхурців **серединної пластинки** в екваторіальній площині. Мембрани секреторних міхурців утворюють нові клітинні мембрани. Клітинні пластинки розростаються, об'єднуються зі стінкою батьківської клітини й повністю розділяють дві дочірні клітини.

Клітинні популяції, утворені від однієї батьківської клітини, називають клонами. У тварин мітози відбуваються в різних тканинах, у рослин в основному в меристематичних.

Регуляція клітинного циклу

Клітинний цикл – строго регульований процес. У клітинному циклі виділяють кілька моментів, коли, при виявленні порушень, цикл зупиняється. Такі моменти називають **регуляторними точками клітинного циклу**. Їх чотири.

1. Регуляторна точка фази G_1 – спрацьовує, коли виявлено пошкодження структури ДНК.

2. Регуляторна точка S-фази – спрацьовує, коли при реплікації ДНК виникають мутації.

3. Регуляторна точка фази G_2 – спрацьовує, коли ДНК не повністю реплікувалося.

4. Регуляторна точка мітозу – спрацьовує при неправильному формуванні веретена поділу.

Така регуляція забезпечується взаємодією **фактору стимуляції мітозу та інгібіторів росту**.

Фактор стимуляції мітозу (MPF – mitosis promoting factor) зумовлює перехід клітин від інтерфази до мітозу, його роль виконують так звані **цикліни (найважливіший – циклін В)**. Концентрацію циклінів, своєю чергою, контролюють **фактори росту** (стимулюють секрецію циклінів) та **інгібітори росту** (пригнічують секрецію циклінів). Найвища концентрація цикліну В досягається у ранній профазі.

При збоях у клітинному циклі чи при неконтрольованому надмірному поділі може активуватися процес **апоптозу** (грецьк. – опадання квіткових пелюсток – термін, вперше використаний у 1972 році) – генетично запрограмованого відмирання клітин. Його функція – самоліквідація неповноцінних клітин та запобігання їх розмноження. Існують так звані гени смерті, які активуються при виникненні у клітинах різних патологій.

Зараз термін **програмувана клітинна смерть** використовується лише для того виду апоптозу, що запускається при внутрішньоклітинній стимуляції. Інші види апоптозу запускаються сигналами з позаклітинного середовища. При апоптозі клітина може зберегти загальну цілісність і має такі ознаки:

1. Конденсація хроматину.
2. Руйнування ядра.
3. Горбкуватість плазмалеми.
4. Фрагментація клітини з утворенням кількох фрагментів.

Етапи мейозу

У процесі мейозу відбувається одноразове подвоєння хромосом (реплікація ДНК, як при мітозі), за яким ідуть два цикли клітинних і ядерних поділів (**перше і друге ділення мейозу**). Під час кожного ділення виділяються профазя, метафаза, анафаза і телофаза.

Інтерфаза подібна до інтерфази мітозу. Клітина збільшується в розмірах, реплікуються органели, гістони і ДНК. Хромосоми представлені двома хроматидами, з'єднаними центромерою. При забарвлюванні чітко виділяються ядерця.

У **профазі I**, яка теж є найдовшою фазою, відбуваються послідовні зміни хромосом: спочатку профазні d-хромосоми мають форму ниток. Гомологічні хромосоми з ядер материнської й батьківської гамет (однакової довжини, однакове положення центромери, однакове число і послідовність генів) наближуються і **кон'югують**. Кон'югацію називають також **синапсис**, вона відбувається по всій довжині хромосом. Пари кон'югованих гомологічних хромосом називають **бівалентами**.

Кон'югація проходить у кілька етапів:

Лептонема (лептотена) – хромосоми перебувають у нитчастому вигляді

Зигонема (зиготена) – початок зближення нитчастих хромосом

Пахінема (пахітена) – вкорочення і потовщення об'єднаних хромосом

Диплонема (диплотена) – найбільш виражений контакт і потовщення

Діакінез – початок розходження хромосом.

При наступному роз'єднанні гомологічних хромосом вони певний час залишаються з'єднані в кількох точках – **хіазмах**. У цих точках відбувається обмін ділянками хроматид, що називається **кросинговером**. Кросинговер відбувається обов'язково, хоча його вираженість може бути різною. Гомологічні хромосоми після кросинговеру не розходяться до анафази, але в кожній з них чітко виділяються хроматиди.

У профазі I також відбувається міграція **центріолей до полюсів, руйнування ядерця і ядерної мембрани, утворення ниток веретена**.

Метафаза I. Біваленти вистроюються в екваторіальній площині, утворюючи **метафазну пластинку**. Проте, на відміну від мітозу, нитки веретена ідуть від центромер гомологічних хромосом лише **до одного полюса клітини**. Внаслідок такого натягу центромери розміщуються не на екваторі, а на однаковій відстані від нього – зверху і знизу. Те ж саме стосується пар хроматид.

Анафаза I. Центромери сестринських хроматид не діляться, як при мітозі, нитки веретена відтягують центромери з парою хроматид до полюсів веретена. Хроматиди **не розходяться, як при мітозі**. Хромосоми розділяються на два диплоїдні набори (цей набір не можна назвати гаплоїдним, оскільки число d-хромосом зменшилося вдвоє, але число s-хромосом залишилося як у батьківській клітині), що потрапляють в дочірні клітини.

Телофаза I. Після розходження гомологічних завершується перший поділ мейозу. Веретена і їх нитки зникають, хроматиди деспіралізуються, навколо них формуються ядерні мембрани і утворене ядро вступає в інтерфазу. Потім у тварин ділиться цитоплазма, у рослин формуються клітинні стінки.

Інтерфаза II спостерігається у тваринних клітинах, тривалість варіює. **S-фаза відсутня**, подальша реплікація ДНК не відбувається. У рослин інтерфаза II відсутня.

Профаза II за тривалістю обернено-пропорційна до телофази I. Ядерце і ядерні мембрани руйнуються, хроматиди вкорочуються і потовщуються. Центріолі переміщуються до полюсів, з'являються нитки веретена. Нитки нового веретена перпендикулярні ниткам першого, а довгі вісі хроматид перпендикулярні всім при першому поділі мейозу.

Метафаза II. Центромери поводяться як подвійні структури (аналогічно мітозу). Вони організують нитки веретена і вистроюються по його екватору.

Анафаза II. Центромери діляться, нитки веретена відтягують їх до полюсів разом з хроматидами, що відділилися одна від одної і є **s-хромосомами**.

Телофаза II подібна з телофазою мітозу, за винятком диплоїдності й гаплоїдності наборів.

Утворення статевих клітин

Існують відмінності у мейозі для утворення чоловічих і жіночих статевих клітин. У тварин чоловічої статі дочірні клітини після мейозу втрачають зв'язок між собою і стають незалежними. Всі 4 продукти мейозу виживають, перетворюються в сперматиди, а потім у спермії.

У рослин внаслідок формування клітинних стінок дочірні клітини залишаються зв'язаними, утворюючи після першого поділу мейозу **діаду**, після другого – **тетраду**. Всі продукти мейозу виживають і перетворюються в **пилкові зерна**.

При формуванні **жіночих статевих клітин** з чотирьох продуктів мейозу виживає тільки **один**, що утворює **ядро яйцеклітини**.

У тварин перший поділ мейозу асиметричний, дає **овоцит другого порядку і полярне тільце**. При другому поділі овоцита утворюється **яйцеклітина і друге полярне тільце**. Перше полярне тільце теж ділиться на два полярні тільця, але всі полярні тільця **дегенерують**.

У рослин мейоз приводить до утворення 4-х ядер, що містяться в зародковому мішку. Три дегенерують, четверте дає початок **ядрам зародкового мішка і ядру яйцеклітини**.

***Самостійна робота:** проглянути відеоматеріал, вказаний у посиланнях до практичної частини, розібратися з візуалізованими структурами та процесами, підготуватися до виконання практичної частини роботи. Ознайомитися з теоретичним матеріалом у посібнику та рекомендованих джерелах літератури, бути готовими відповідати на питання:*

Теоретичні питання:

1. Успадкування, його види.
2. Функції спадкового апарату.
3. Будова ядра.
4. Поверхневий апарат ядра.
5. Будова, хімічний склад та функції ядерця.
6. Поняття про хроматин та хромосоми.
7. Еухроматин та гетерохроматин. Тільця Барра.
8. Будова хромосоми. Каріотип.
9. Етапи клітинного циклу
10. Мітоз, його біологічне значення.
11. Стадії інтерфази
12. Стадії мітозу
13. Мейоз, його біологічне значення.
14. Фази мейозу. Особливості профазі I.
15. Регуляція клітинного циклу

Практична частина:

Увага! Підписи до всіх малюнків мають бути українською мовою. За умови відсутності терміна з малюнка у конспекті лекції знайти і вказати функцію компонента чи що означає вказаний процес

1. Замалювати нуклеосомну фібрилу (рис. 33).

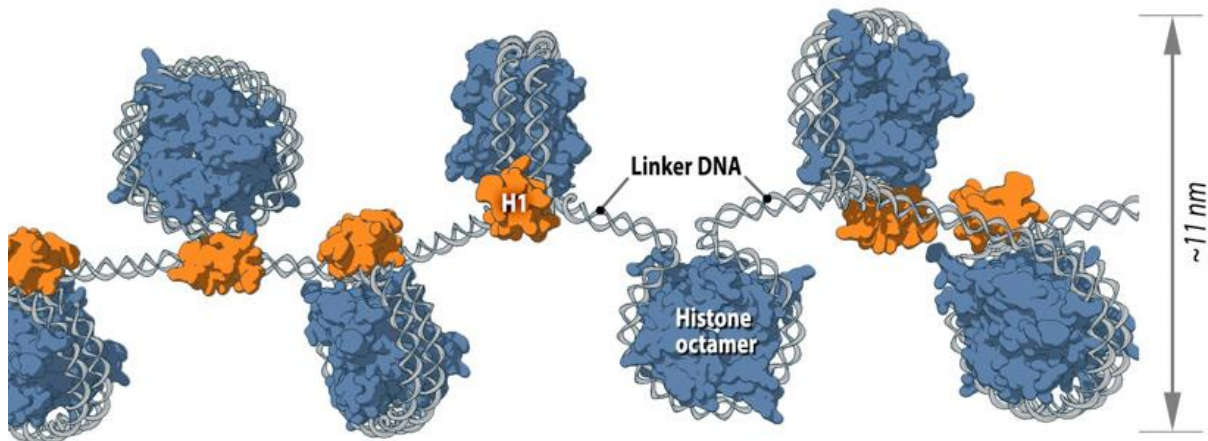


Рис. 33. Нуклеосомна фібрила

Джерело ілюстрації:

<https://www.mechanobio.info/genome-regulation/what-are-nucleosomes/>

2. Замалювати дві схеми послідовної компактизації хроматину (рис. 34, 35).

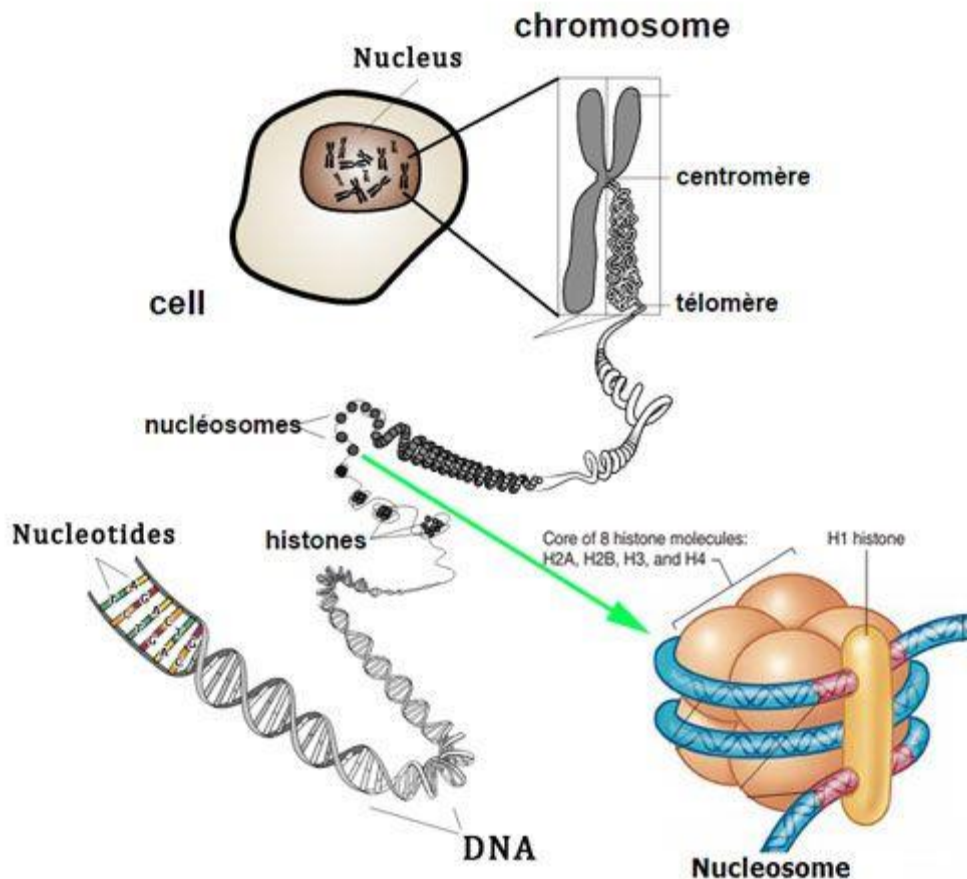


Рис. 34. Схема 1 послідовної компактизації хроматину

Джерело ілюстрації:

<https://www.biologyexams4u.com/2013/02/chromosome-ultra-structure.html>

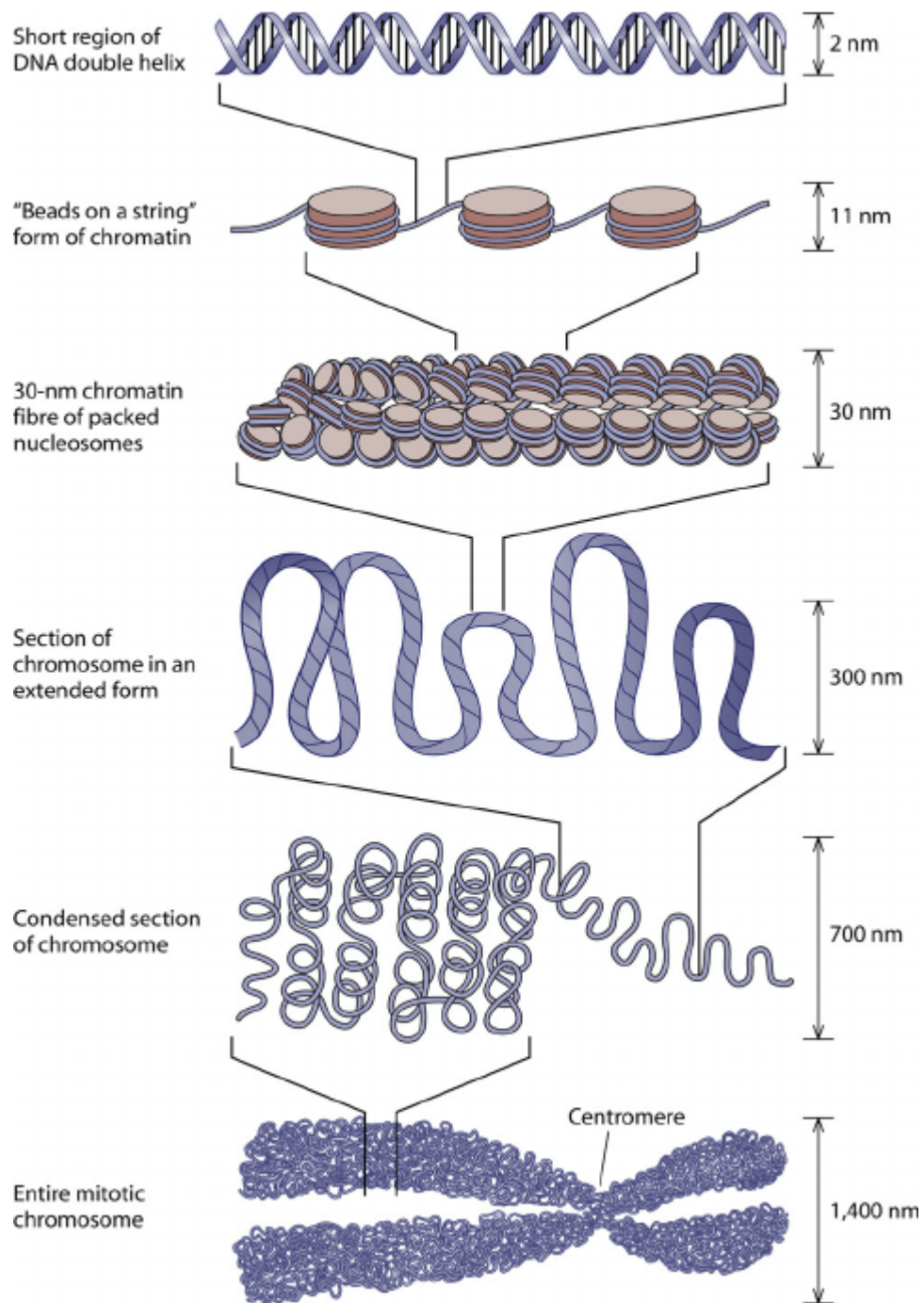


Рис. 35. Схема 2 послідовної компактизації хроматину

Джерело ілюстрації:

https://www.researchgate.net/publication/51196608_Nucleosome_Positionin_g_in_Saccharomyces_cerevisiae/figures?lo=1

3. Замалювати структуру одинарної й подвоєної субметацентричних хромосом (рис. 36) та морфологію подвоєної хромосоми із вторинною перетяжкою (рис. 37).

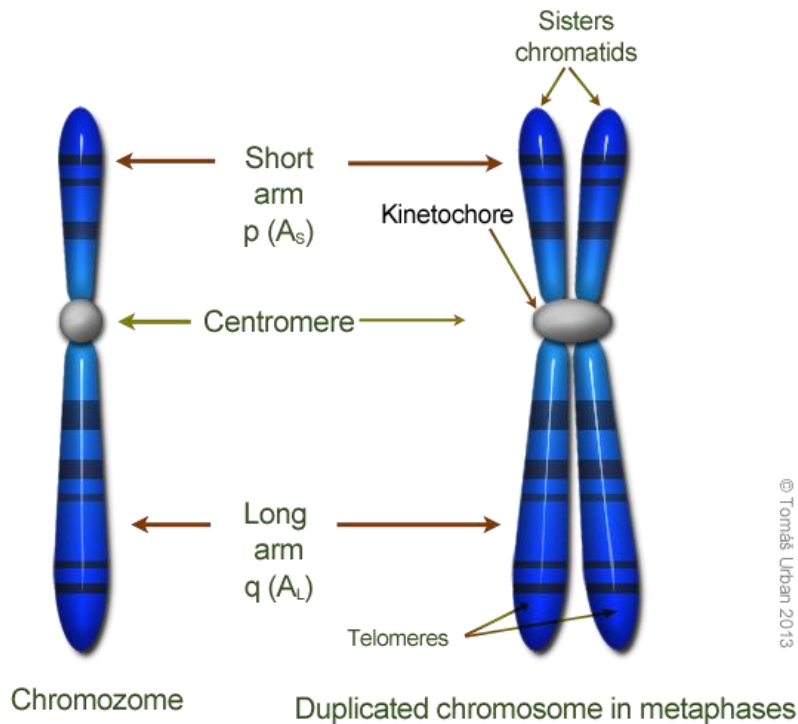


Рис. 36. Структура одинарної й подвоєної субметацентричних хромосом

Джерело ілюстрації: <https://microbenotes.com/chromosomes/>

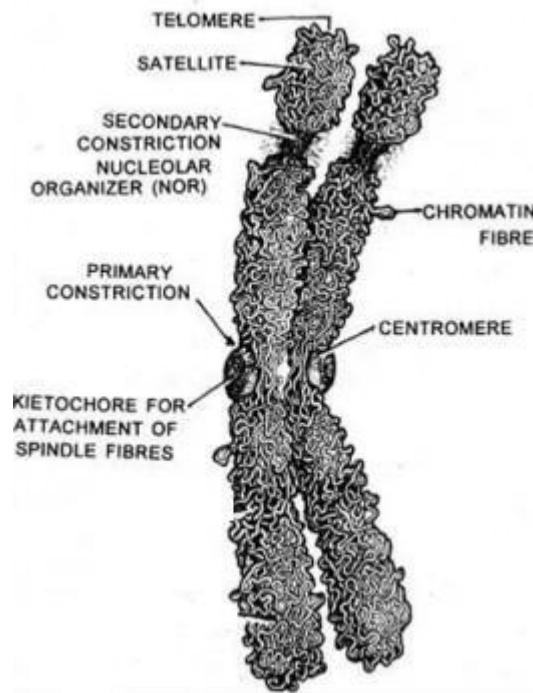


Рис. 37. Морфологія подвоєної хромосоми із вторинною перетяжкою

Джерело ілюстрації:

<https://www.biologyexams4u.com/2013/02/chromosome-ultra-structure.html>

4. Розглянути ілюстрації компонентів ядра, генетичних структур та етапів клітинного циклу (рис. 38). Заповнити пропуски, вказавши правильні терміни щодо зображених компонентів та явищ.

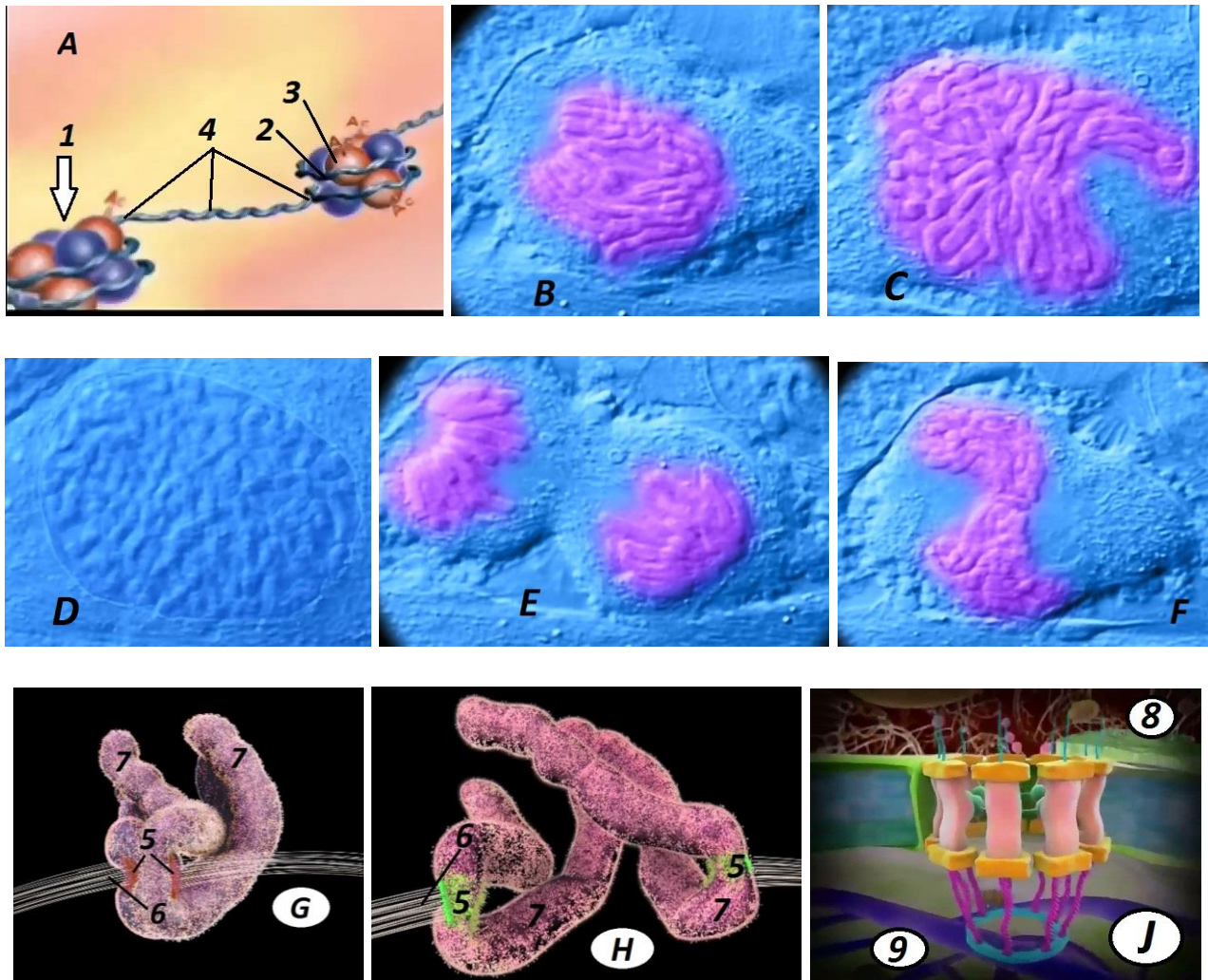


Рис. 38. Компоненти ядра, генетичних структур та етапів клітинного циклу

На рисунках В-Ф зображено процес _____;
 Фази процесу: В - _____; С - _____;
 D - _____; Е - _____; F - _____;
 На рисунку J зображено _____; Процес на рисунку G характерний для фази з рисунка _____; Процес на рисунку H характерний для фази з рисунка _____;
 Цифрами позначено: 1 - _____; 2 - _____;
 3 - _____; 4 (ділянка) - _____;
 5 - _____; 6 - _____;
 7 - _____; 8 (простір в клітині) _____;
 9 - (простір у клітині) _____;

Джерела ілюстрацій:

<https://www.youtube.com/watch?v=eYrQ0EhVCYA>

<https://www.youtube.com/watch?v=0JpOJ4F4984>

<https://www.youtube.com/watch?v=lAcY7D3-zS8>

5. Знайти етапи клітинного циклу на препараті 6 з гістологічного набору. Продемонструвати викладачеві. Знайти відповідні етапи на рис. 39.

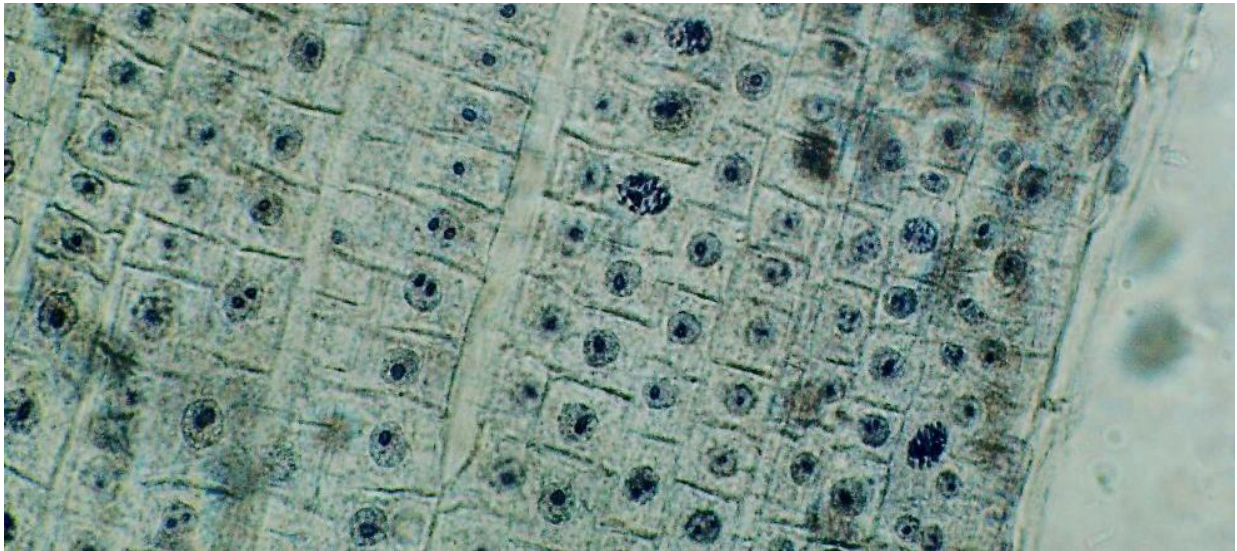


Рис. 39. Різні етапи клітинного циклу у шкірці цибулини

Джерело ілюстрації: власна мікроскопія (мікроскоп «MICROmed Evolution ES-4130», відеокамера-насадка «CCD 5.0 Mpix USB 2.0»).

6. Замалювати етапи мейотичного поділу (рис. 40).

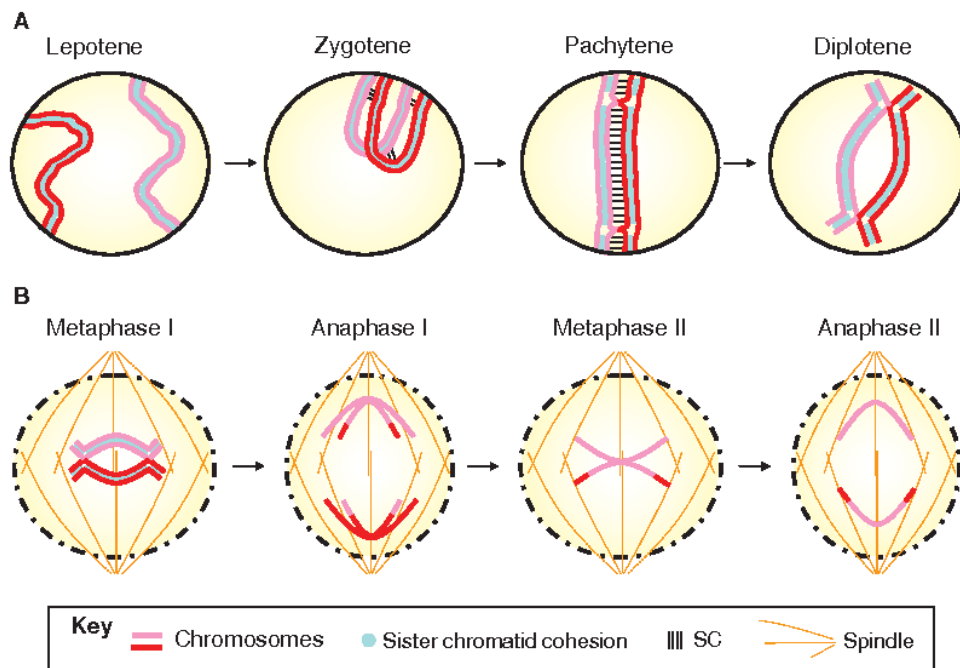


Рис. 40. Етапи мейозу

Джерело ілюстрації: <https://cutt.ly/ZH6Xx7o>

7. Замалювати процес кросинговеру (Рис. 41).

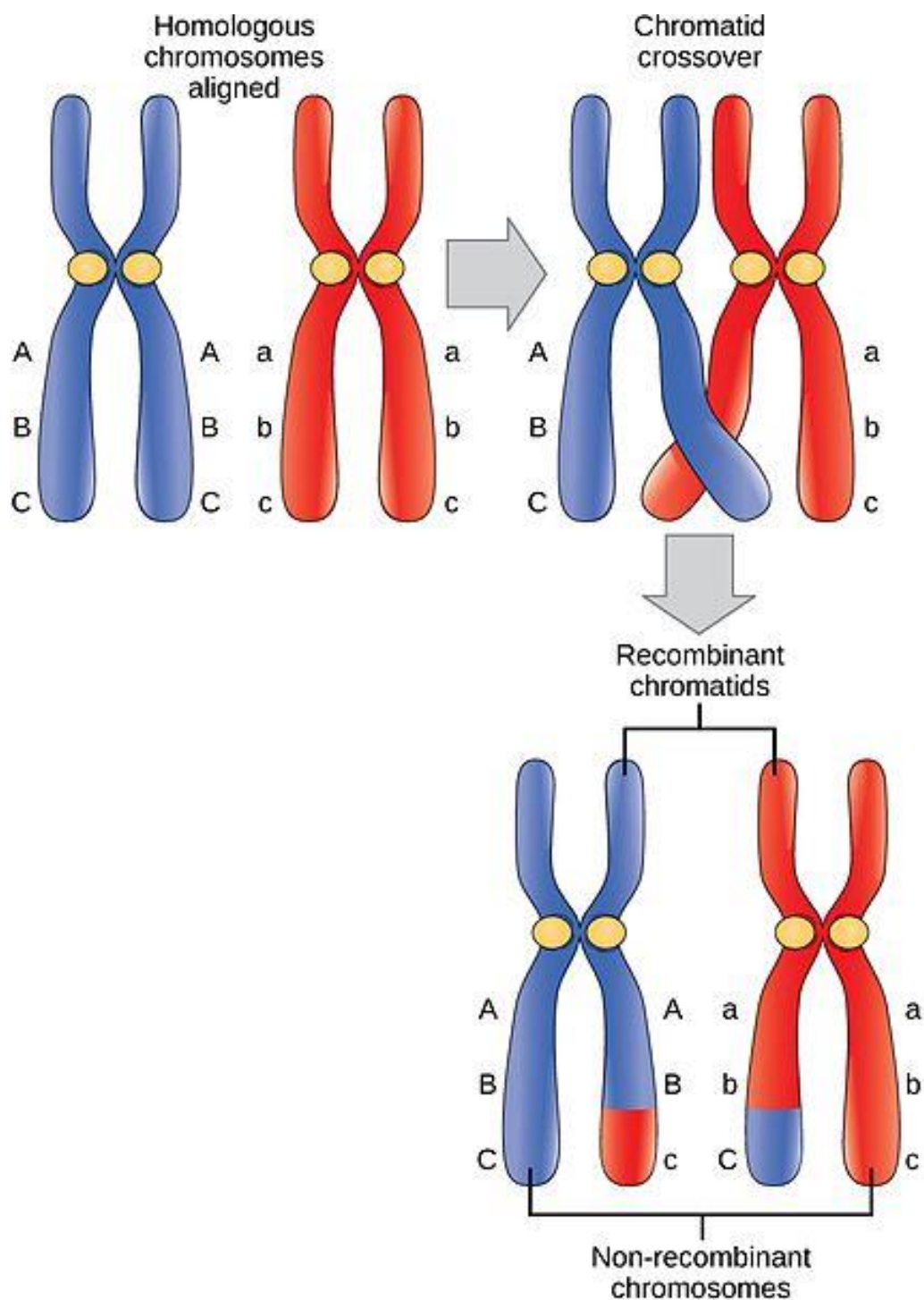


Рис. 41. Процес кросинговеру

Джерело ілюстрації:

https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Figure_11_01_02.jpg

8. Замалювати етапи формування статевих клітин (рис. 42).

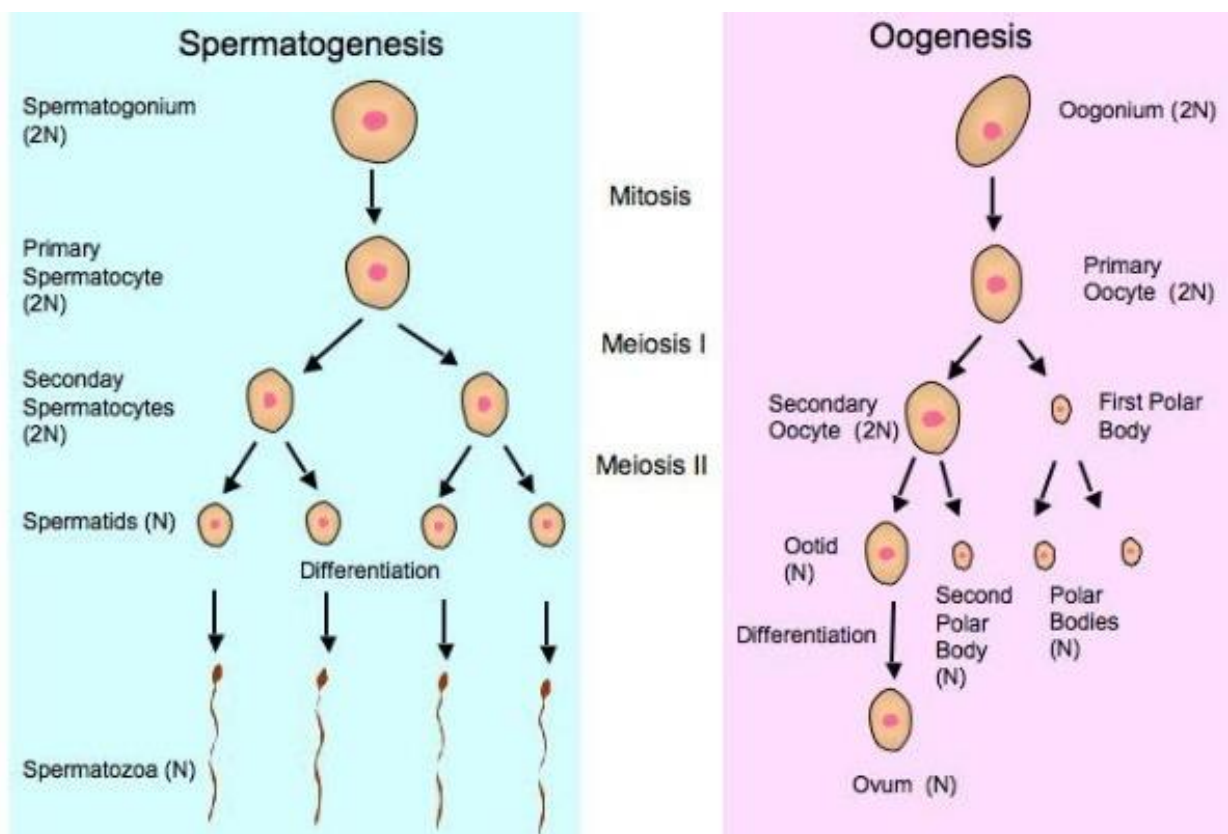


Рис. 42. Етапи формування статевих клітин

Джерело ілюстрації: <https://bestfunquiz.com/q/how-much-you-know-about-gametogenesis>

9. Зробити загальний висновок з роботи.

Рекомендована література: [1-8]

ЗМІСТОВИЙ МОДУЛЬ 3.
Загальна гістологія

Тема 8. Гістологія – наука про тканини

Освоєння теми передбачає ознайомлення з теоретичним матеріалом за темою, опрацювання завдань самостійної роботи та виконання практичної частини в робочому альбомі.

Теоретичний матеріал

Поняття тканин

Тканина – система гістологічних елементів (**гістос** – тканина), які об'єднані спільною структурою, функціями й походженням.

Тканинний рівень – це рівень клітинної організації, проміжний між клітинами та усім організмом. Тканинний рівень представлений тканинами, що об'єднують клітини певної будови, розмірів, розташування і подібних функцій. Тканини виникли в ході історичного розвитку разом з багатоклітинністю.

Органи утворюються функціональним об'єднанням тканин одного чи кількох видів.

Вивченням тканин займається наука **гістологія**, або ж, при наявності захворювань - **гістопатологія**.

Гістологія зародилася задовго до винайдення мікроскопа. Перші описи тканин зустрічаються в роботах Аристотеля, Галена, Авіценни, Везалія.

Гістологія (від грецького «гісто – тканина – та «логос» – слово, наука) – наука про будову, розвиток та життєдіяльність тканин багатоклітинних тварин та людини. Цю назву запропонував німецький вчений Р. Майєр у 1819 р.

Відкриття в клітинній біології та створення клітинної теорії стимулювали розвиток гістології

Тканини класифікують за двома принципами: **гістогенетичним** (за спільністю походження) та **морфофункціональним** (за подібністю функціональних ознак).

Морфофункціонально в організмі тварин та людини розрізняють 4 типи тканин:

- **Тканини внутрішнього середовища** (кров, лімфа і сполучна тканина (та її різновид – кісткова тканина), функції – гомеостатична, трофічна, захисна, опорна)
- **м'язова тканина** – забезпечення рухливості, опорна функція
- **нервова тканина** – здійснення інтегративних реакцій на основі генерації та проведення збудження
- **епітеліальна тканина** – бар'єрні (покривний епітелій) та регуляторні (залозистий епітелій) функції.

Тканини рослин є об'єктом вивчення гістології рослин.

При формуванні тканин і в ході її функціонування важливу роль відіграють процеси **адгезії (формування міжклітинних контактів)**

Структурні компоненти тканин. Гістологічні елементи

Структурно-функціональні одиниці, що утворюють тканини, називаються гістологічними елементами.

Клітина – головна одиниця, яка формує тканини і головний гістологічний елемент. Інші гістологічні елементи – **надклітинні комплекси (симпласт, синцитій), компоненти міжклітинної речовини** – похідні клітини.

Гістологічні елементи, об'єднуючись, утворюють тканини, органи і організм в цілому.

Гістологічні елементи поділяють на дві основні категорії – **клітинні** (клітина, симпласт, синцитій) і **неклітинні** (компоненти міжклітинної речовини).

- **симпласт** – багатоядерна структура, утворена при злитті однотипових клітин. Приклад симпластів: поперечно-посмуговане м'язове волокно скелетної мускулатури.

- **синцитій** – структура, що складається з клітин, з'єднаних цитоплазматичними містками. Приклади синцитіїв: сукупність робочих кардіоміоцитів – клітин серцевого м'яза.

- **Тканинний матрикс** (міжклітинна речовина) складається з основної речовини й волокон, які містяться в ньому (колагенові, еластинові). Структури тканинного матриксу побудовані з молекул, що виробляються і секретуються клітинами. Своєю чергою, компоненти тканинного матриксу впливають на клітини (наприклад, контролюють їх проліферацію і диференціювання).

Популяції клітин

«**Популяція клітин** – група клітин одного або декількох типів, яка може бути охарактеризована в поняттях простору і часу»

Диферон (гістогенетичний ряд) – сукупність клітинних форм, які складають ту або іншу лінію диференціювання. У дифероні розрізняють: стовбурові клітини, клітини-попередники та зрілі клітини, які досягли стану остаточного (термінального) диференціювання

- **Стовбурові клітини** – популяція клітин, які здатні диференціюватися в декількох напрямках і формувати різні клітинні типи. Так, стовбурові клітини ЦНС дають початок різним нейронам і гліоцитам. Стовбурові клітини володіють високими проліферативними потенціями, але, як правило, діляться рідко.

Серед стовбурових клітин виділяють **тотипотентні** (здатні давати початок будь-якому типу клітин), **плюрипотентні** (здатні давати початок майже всім клітинам, за винятком екстраембріональних (тобто, клітинам трьох зародкових листів), **поліпотентні або мультипотентні** (здатні давати початок не всім, але багатьом типам клітин (в межах одного зародкового листка)), **уніпотентні** (можуть розвиватися лише в одному напрямку). Перехід від тотипотентності – це обмеження в процесі ембріогенезу можливих напрямів розвитку клітин. Такий феномен називається **комітування чи комітація**. Тобто, комітування – вибір напрямку розвитку клітини.

У деяких джерелах стовбуровими вважають лише поліпотентні та уніпотентні клітини.

• **Клітини-попередники** – це клітини, які вже почали розвиватися по певному напрямку. Такі клітини зберігають здатність до поділу, хоча з їх диференціюванням проліферативні потенції поступово зменшуються.

Малодиференційовані клітини, здатні до проліферації, є джерелом поновлення тканин і називаються **камбіальними**.

Камбіальні клітини бувають 3-х типів:

- **локалізований камбій** – камбіальні клітини розташовані у певному відділі тканини;

- **дифузний камбій** – камбіальні клітини розсіяні по всій тканині;

- **винесений камбій** – камбіальні клітини перебувають поза межами тканини.

• **Зрілі клітини**. Ними закінчується гістогенетичний ряд. Зрілі клітини виділяють **кейлони** – інгібітори клітинних поділів, що гальмують поділ клітин-попередників при досягненні значної кількості зрілих клітин. При зменшенні кількості зрілих клітин вплив кейлонів послаблюється.

***Самостійна робота:** проглянути відеоматеріал, вказаний у посиланнях до практичної частини, розібратися з візуалізованими структурами та процесами, підготуватися до виконання практичної частини роботи. Ознайомитися з теоретичним матеріалом у посібнику та рекомендованих джерелах літератури, бути готовими відповідати на питання:*

1. Поняття тканин
2. Структурні компоненти тканин. Гістологічні елементи.
3. Загальна характеристика популяцій клітин
4. Стовбурові клітини
5. Типи клітинних популяцій
6. Класифікація тканин

Практичні завдання:

1. Виготовити мазок крові.

Мазки крові виготовляють для вивчення співвідношення формених елементів крові, для визначення їх форми, величини і особливості будови. Мазки необхідно готувати на чистих знежирених предметних скельцях.

Всі нові предметні скельця, а також ті, що були використаними, промийте гарячим мильним розчином, дезінфікуйте, після чого добре промийте у воді і сполосніть дистиллятом.

Скельця після висушування протріть спиртом, обгорніть папером та витримуйте в сушильній шафі при температурі 180 °C протягом однієї години.

Для виготовлення мазка крові використовуйте шліфувальне скельце. Чисте, сухе, знежирене предметне скельце прикладіть до краплини крові з проколотого пальця. Швидко переверніть скельце і кладіть на стіл так, щоб краплина була зверху. Зліва від краплини прикладіть ребром добре

відшліфоване скельце під кутом 45 градусів і з'єднайте його з краплиною. Чекайте кілька секунд, і, легко натискаючи, проведіть по скельцю смужку в бік, протилежний від краплини. Мазки мають бути не дуже товстим і напівпрозорим. Товсті мазки не придатні для дослідження, оскільки формені елементи у них розташовані в декілька шарів, що заважає їх огляду. Виготовлені мазки просушіть на повітрі протягом 30 хвилин.

2. Провести фарбування мазка крові методом Паппенгейма.

На нефіксований мазок налейте піпеткою 10-15 крапель готового барвника-фіксатора Мая-Грюнвальда, через 3 хвилини додайте по краплях стільки ж води і продовжуйте фарбування ще 1 хвилину, після чого барвник змийте водою і мазок висушіть на повітрі. Потім на висушений мазок налейте свіжо приготований водний розчин барвника Романовського на 8-15 хвилин залежно від температури в приміщенні, змийте фарбу водою і мазок висушіть на повітрі.

Знайдіть зображення на мазку шляхом імерсійної мікроскопії

3. Проаналізувати особливості забарвлення різних клітин крові. Зробити висновок з роботи.

Рекомендована література: [1-8]

Тема 9. Міжклітинні контакти

Освоєння теми передбачає ознайомлення з теоретичним матеріалом за темою та виконання практичної частини в робочому альбомі.

Самостійна робота: Ознайомитися з теоретичним матеріалом у рекомендованих джерелах літератури, бути готовими відповідати на питання:

1. Міжклітинна адгезія
2. Функції замикаючих контактів
3. Види прикріплюючих контактів
4. Напівдесмосомні контакти
5. Десмосомні контакти
6. Адгезивні контакти
7. Функції кадгеринів, інтегринів, катенінів
8. Щілинні (комунікаційні) контакти

Практична частина:

Увага! Підписи до всіх малюнків мають бути українською мовою

1. Замалювати та підписати пронумеровані компоненти міжклітинних контактів (рис. 43).

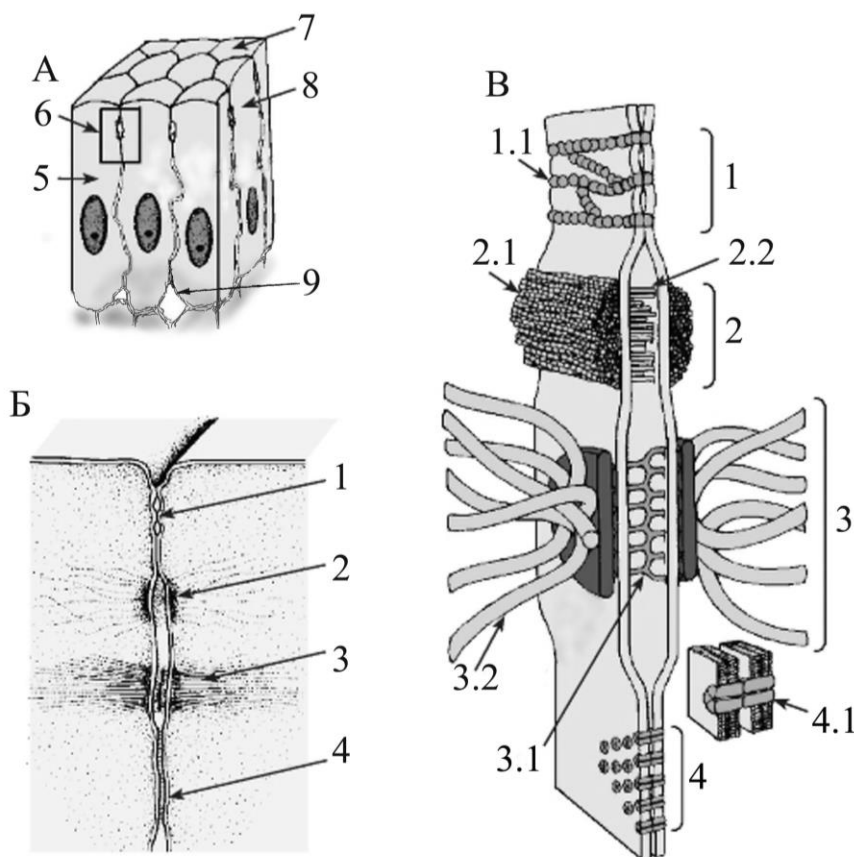


Рис. 43. Компоненти міжклітинних контактів

Джерело ілюстрації: <https://studfile.net/preview/6128251/page:13/>

2. Ознайомитися з переліком гістологічних препаратів, рекомендованих для наступних практичних робіт:

1. Загальна морфологія клітини (печінка аксолотля) (гематоксилін, еозин)
3. Кров амфібії (гематоксилін, еозин)
3. Пігментні клітини шкіри пуголовка (незбарвлений препарат)
4. Пластинчастий комплекс Гольджі в нейроцитах спинномозкового ганглію (тетраоксид осмію)
5. Жирові включення в клітинах печінки аксолотля (тетраоксид осмію, сафранін)
6. Включення глікогену в клітинах печінки аксолотля (кармін за Бестом, гематоксилін)
7. Мітоз рослинних клітин в корінці цибулі (залізний гематоксилін)
8. Дегенерація клітин сальної залози шкіри людини (гематоксилін, еозин)
9. Первинна смужка (зародок курки, 16 год інкубації) (гематоксилін)
10. Соміти, хорда, нервова трубка зародка курки (23 год інкубації) гематоксилін
11. Тулубова та амніотична складки зародка курки (72 год інкубації) (гематоксилін)
12. Поперечний зріз зародка курки (96 год інкубації) (гематоксилін, еозин)
13. Одношаровий плоский епітелій (мезотелій) (імпрегнація азотнокислим сріблом, гематоксилін)
14. Одношаровий кубічний і циліндричний епітелій каналців нирки (гематоксилін, еозин)
15. Одношаровий багаторядний війчастий епітелій (епітелій кишки беззубки) (залізний гематоксилін)
16. Багатошаровий плоский зроговілий епітелій шкіри пальця людини (епідерміс) (гематоксилін, еозин)
17. Кров дорослої людини (за Романовським-Гімзою)
18. Ретикулоцити в крові людини (діамантовий крезиловий синій)
19. Пухка волокниста сполучна тканина (залізний гематоксилін)
20. Щільна оформлена сполучна тканина (сухожилля) (гематоксилін, еозин)
21. Ретикулярна тканина строми лімфатичного вузла (гематоксилін, еозин)
22. Біла жирова тканина сальника (судан III)
23. Гіаліновий хрящ ребра (гематоксилін, еозин)
24. Еластичний хрящ вуха (орсеїн)
25. Волокнистий хрящ міжхребцевого диска (гематоксилін, еозин)
26. Поперечний зріз діяфізу трубчастої кістки (тіонін, пікринова кислота за Шморлем)
27. Розвиток кістки на місці мезенхіми (гематоксилін, еозин)
28. Розвиток кістки на місці хряща (гематоксилін, еозин)
29. Непосмугована (гладка) м'язова тканина сечового міхура (гематоксилін, еозин)
30. Поперечно-посмугована скелетна м'язова тканина (залізний гематоксилін)

31. Поперечно-посмугована серцева м'язова тканина (залізний гематоксилін)
32. Хроматофільна речовина в нейроцитах спинного мозку (толуїдиновий синій)
33. Нейрофібрили в нейроцитах спинного мозку (імпрегнація азотнокислим сріблом)
34. Астроцити великих півкуль головного мозку (імпрегнація азотнокислим сріблом)
35. Ізольовані нервові волокна сідничного нерва жаби (тетраоксид осмію)
36. Рухове нерве закінчення у скелетному м'язі (імпрегнація азотнокислим сріблом)
37. Інкапсульоване нерве закінчення в підшлунковій залозі (пластинчасте тільце Фатер-Пачіні) (гематоксилін, еозин)
38. Поперечний зріз спинного мозку (імпрегнація азотнокислим сріблом)
39. Поперечний зріз нервового стовбура (гематоксилін, еозин)
40. Чутливий ганглії (гематоксилін, еозин)
41. Вегетативний ганглії (гематоксилін, еозин)
42. Кора великих півкуль головного мозку (імпрегнація азотнокислим сріблом)
43. Кора мозочка (імпрегнація азотнокислим сріблом)
44. Меридіональний розріз кута ока (гематоксилін, еозин)
45. Рогівка (гематоксилін, еозин)
46. Задня стінка ока (гематоксилін, еозин)
47. Повіка (гематоксилін, еозин)
48. Аксіальний розріз завитки внутрішнього вуха (гематоксилін, еозин)
49. Спіральний (Кортіів) орган (гематоксилін, еозин)
50. Смакові бруньки сосочків язика (гематоксилін, еозин)
51. Шкіра пальця людини (гематоксилін, еозин)
52. Шкіра з волосом (гематоксилін, еозин)
53. Капіляри, артерії і венули м'якої мозкової оболонки (гематоксилін, еозин)
54. Артерія м'язового типу (гематоксилін, еозин)
55. Артерія еластичного типу (аорта) (орсеїн)
56. Стінка серця (гематоксилін, еозин)
57. Вена м'язового типу (гематоксилін, еозин)
58. Червоний кістковий мозок (гематоксилін, еозин)
59. Тимус гематоксилін, еозин
60. Лімфатичний вузол (гематоксилін, еозин)
61. Селезінка (гематоксилін, еозин)
62. Мигдалик (гематоксилін, еозин)
63. Гіпофіз (гематоксилін, еозин)
64. Щитоподібна залоза (гематоксилін, еозин)
65. Прищитоподібна залоза (гематоксилін, еозин)
66. Наднирник (гематоксилін, еозин)
67. Губа дитини (гематоксилін, еозин)

68. Ниткоподібні та грибоподібні сосочки язика (гемадоксилін, еозин)
69. Утворення зубного епітеліального органа (залізний гематоксилін)
70. Гістогенез тканин зуба (гемадоксилін, еозин)
71. Поздовжній шліф зуба (незабарвлений препарат)
72. Шліф кореня зуба (незабарвлений препарат)
73. Стравохід (гемадоксилін, еозин)
74. Дно шлунка (гемадоксилін, конго-червоний)
75. Тонка кишка (гемадоксилін, еозин)
76. Товста кишка (гемадоксилін, пікрофуксин)
77. Червоподібний відросток (гемадоксилін, еозин)
78. Привушна слинна залоза (гемадоксилін, еозин)
79. Під'язикова слинна залоза (гемадоксилін, еозин)
80. Підшлункова залоза (гемадоксилін, еозин)
81. Печінка свині (гемадоксилін, пікрофуксин)
82. Печінка людини (гемадоксилін, еозин)
83. Трахея (гемадоксилін, еозин)
84. Легеня (гемадоксилін, еозин)
85. Нирка щура (гемадоксилін, еозин)
86. Сечовід (гемадоксилін, еозин)
87. Сечовий міхур (гемадоксилін, еозин)
88. Яєчко (гемадоксилін, еозин)
89. Придаток яєчка (гемадоксилін, еозин)
90. Передміхурова залоза (гемадоксилін, еозин)
91. Яєчник (гемадоксилін, еозин)
92. Маткова труба (гемадоксилін, еозин)
93. Матка (гемадоксилін, еозин)
94. Молочна залоза в період лактації (гемадоксилін, еозин)
95. Плацента людини (гемадоксилін, еозин)

Проаналізувавши джерела літератури, вказати, на яких препаратах наявні зразки тканин, між клітинами яких наявні вивчені типи міжклітинних контактів. Висновок оформити у вигляді:

Щільні (замикаючі контакти) – препарати №.....

Адгезивні контакти – препарати №.....

Десмосомні контакти – препарати №.....

Напівдесмосомні контакти – препарати №.....

Комунікаційні (щільні) контакти – препарати №.....

Рекомендована література: [1-8]

Тема 10. Основні тканини організму

Освоєння теми передбачає ознайомлення з теоретичним матеріалом за темою та виконання практичної частини в робочому альбомі.

Самостійна робота: Ознайомитися з теоретичним матеріалом у рекомендованих джерелах літератури, бути готовими відповідати на питання:

1. Загальна характеристика епітеліальних тканин
2. Функції епітелію
3. Тканини внутрішнього середовища
4. Сполучні тканини
5. М'язові тканини
6. Нервова тканина

Практична частина:

Повторити теоретичний матеріал з теми 8, ознайомитися з рекомендованими джерелами літератури.

Підготувати коротку презентацію, в якій:

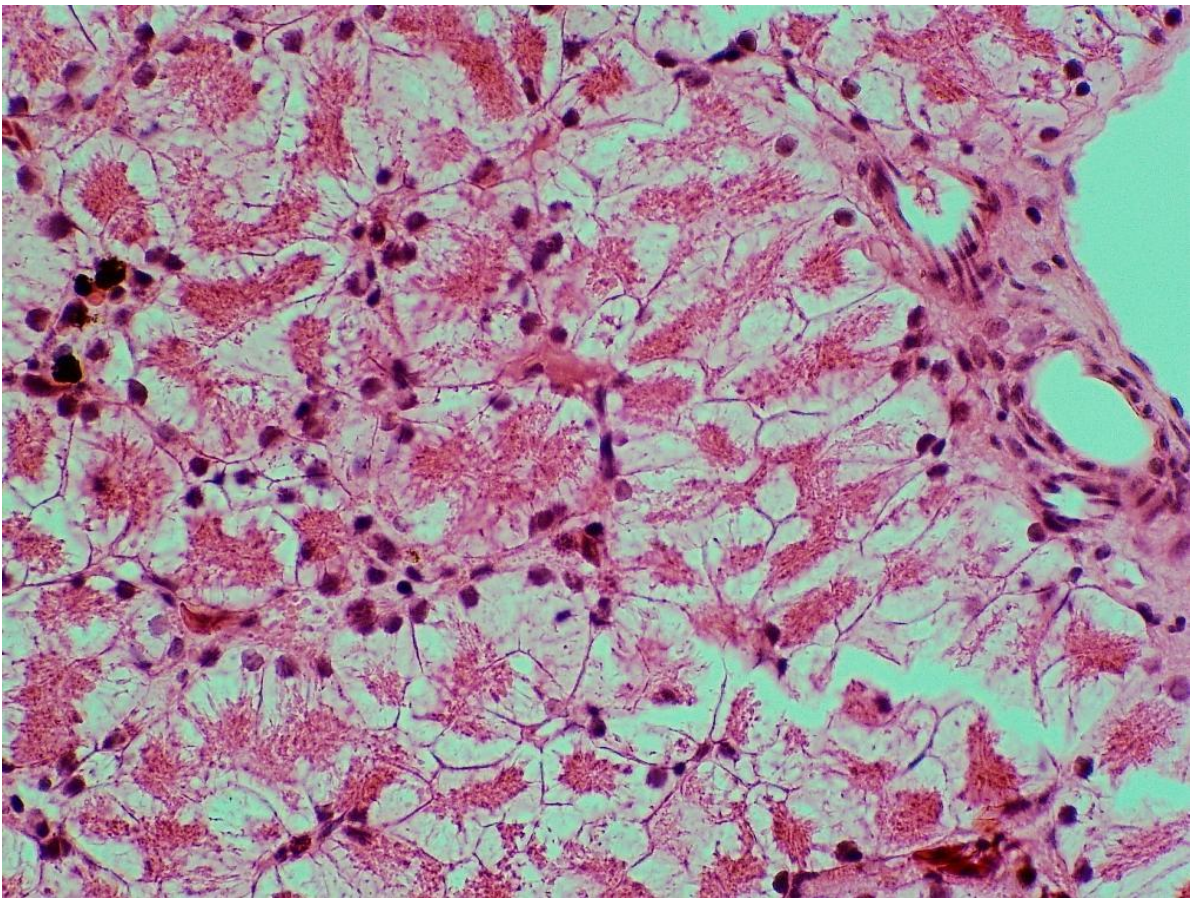
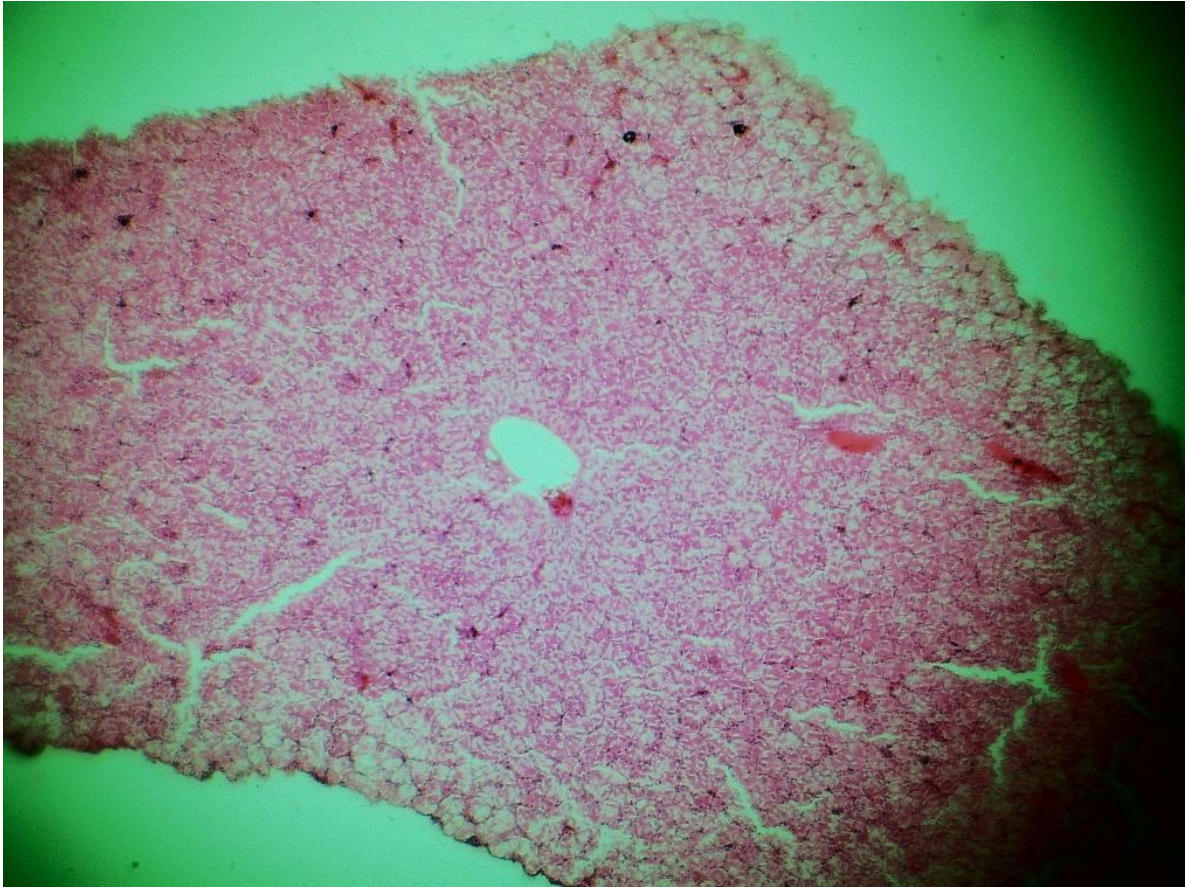
1. Знайти зображення, які ілюструють виділені червоним кольором у теоретичному матеріалі з теми 8 терміни. Надати посилання на джерела зображень, вони повинні мати науковий базис (популярні сповіщення не підходять): статті, наукові сторінки тощо.

2. Коротко охарактеризувати морфологічні особливості чотирьох типів тканин (тканини внутрішнього середовища; м'язова тканина; нервова тканина; епітеліальна тканина), за якими можна визначити, яка тканина зображена на тій чи іншій ілюстрації.

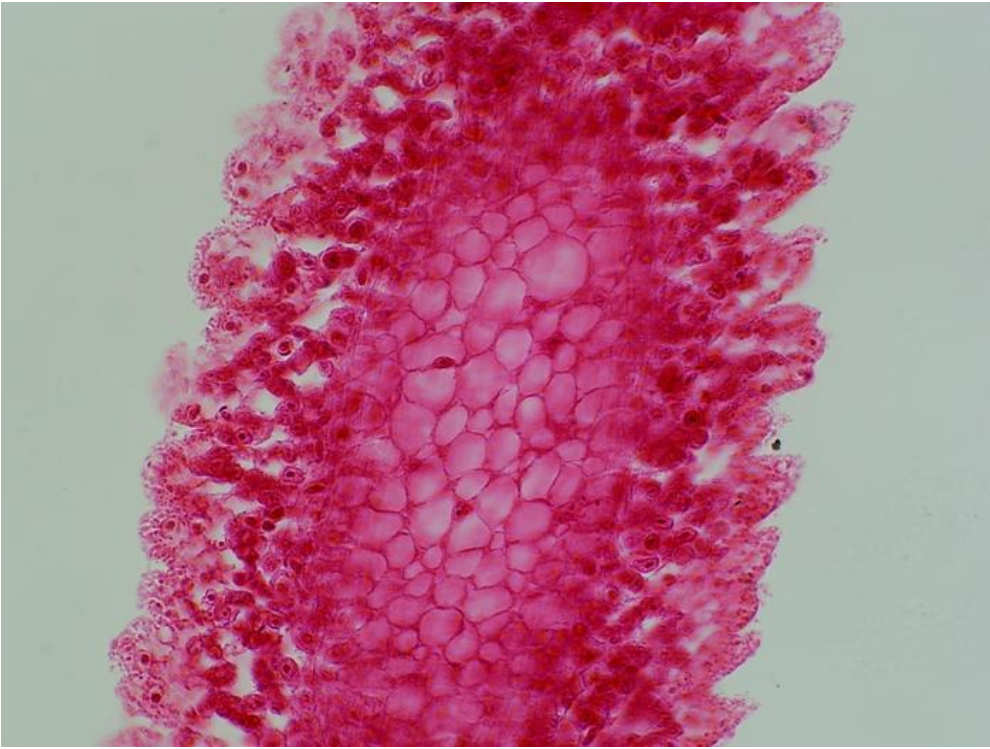
3. Розглянути на малому та великому збільшенні препарати основних типів тканин.

4. Розглянути запропоновані фотоілюстрації. Керуючись засвоєними теоретичними знаннями та порівнюючи ілюстрації з проглянутими препаратами, визначити зображені компоненти, підписати їх (рис 44-56).

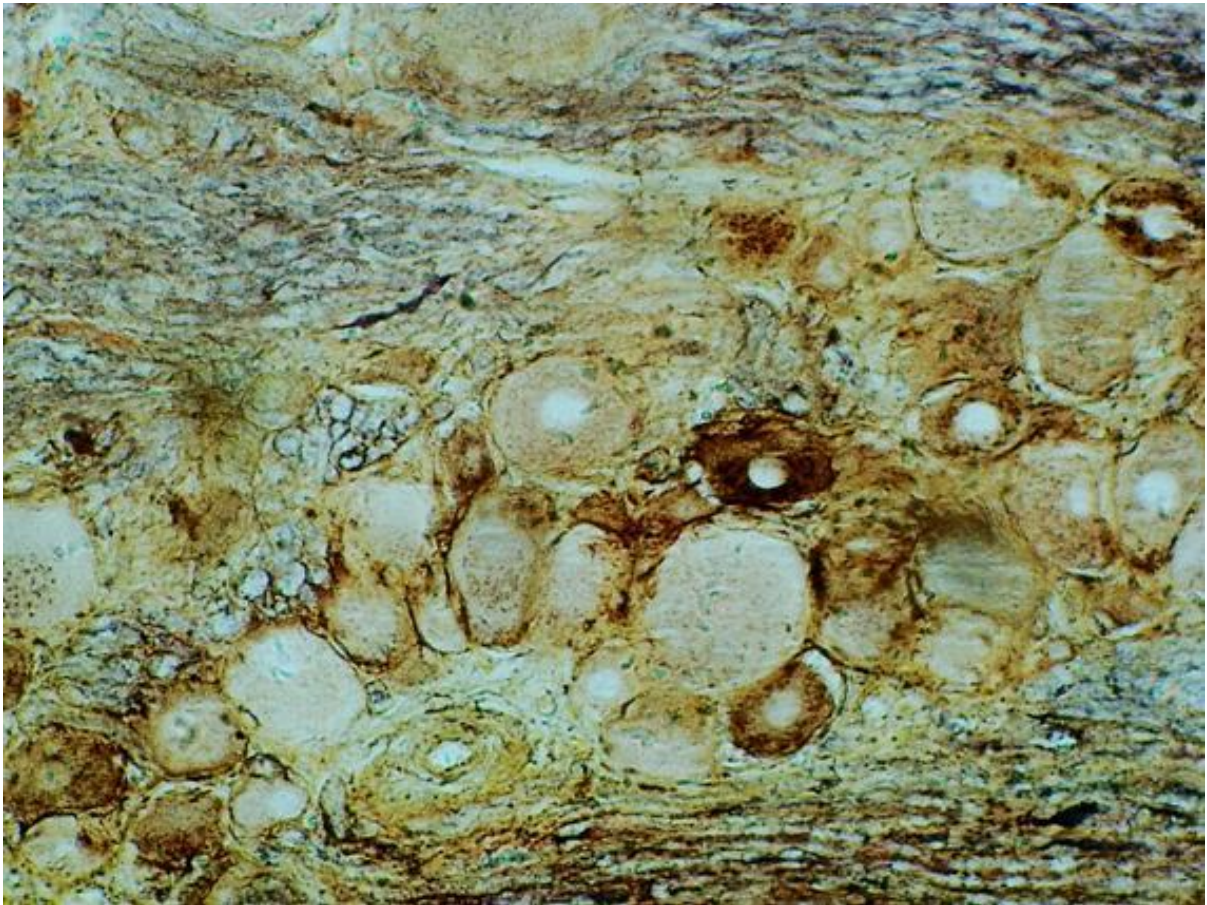
Фотоілюстрації з рис. 44-56 отримані шляхом мікроскопії гістологічних препаратів (мікроскоп «MICROmed Evolution ES-4130», відеокамера-насадка «CCD 5.0 Mpix USB 2.0»).



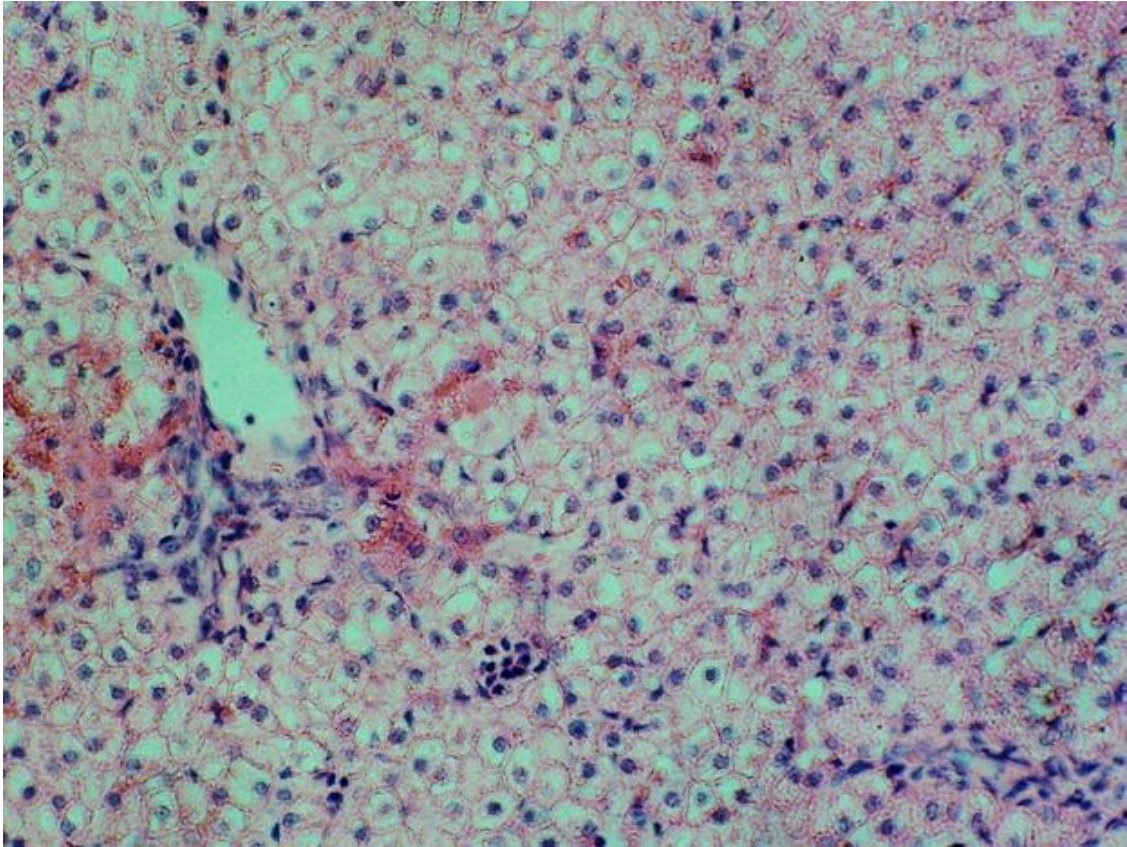
Puc. 44



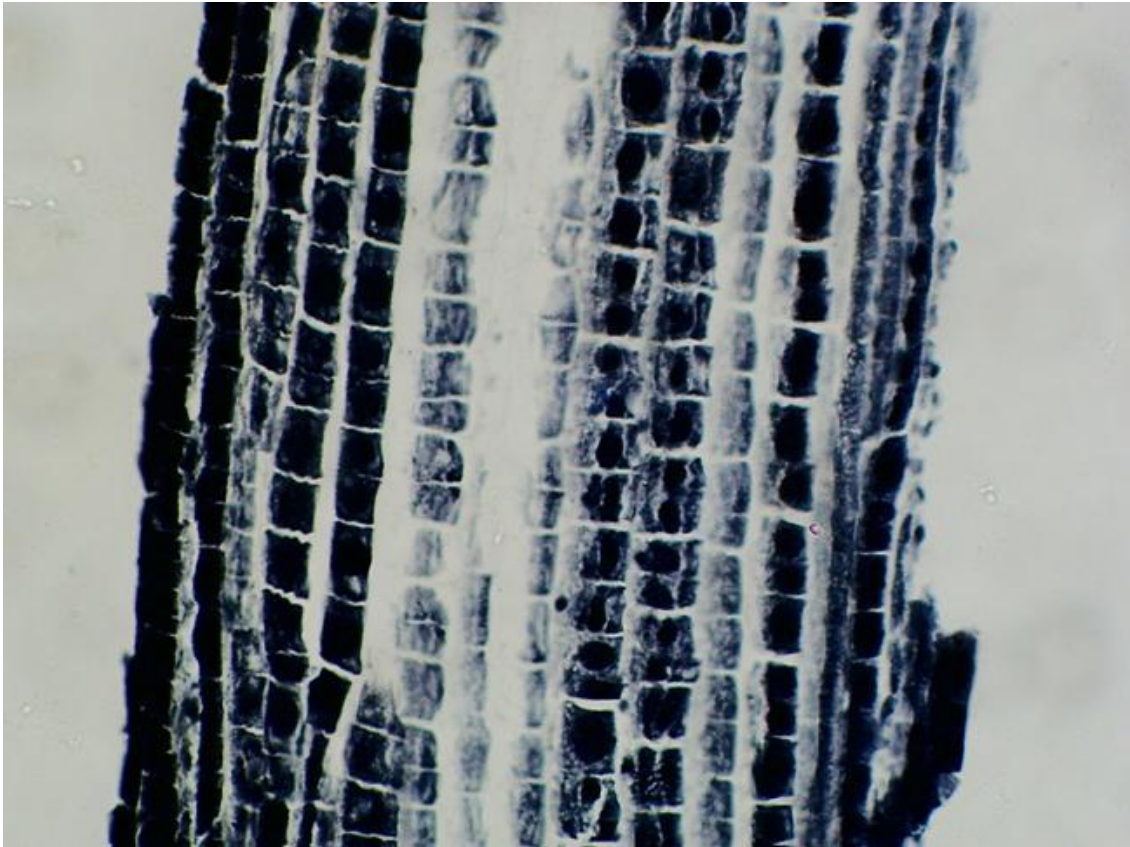
Puc. 45 _____



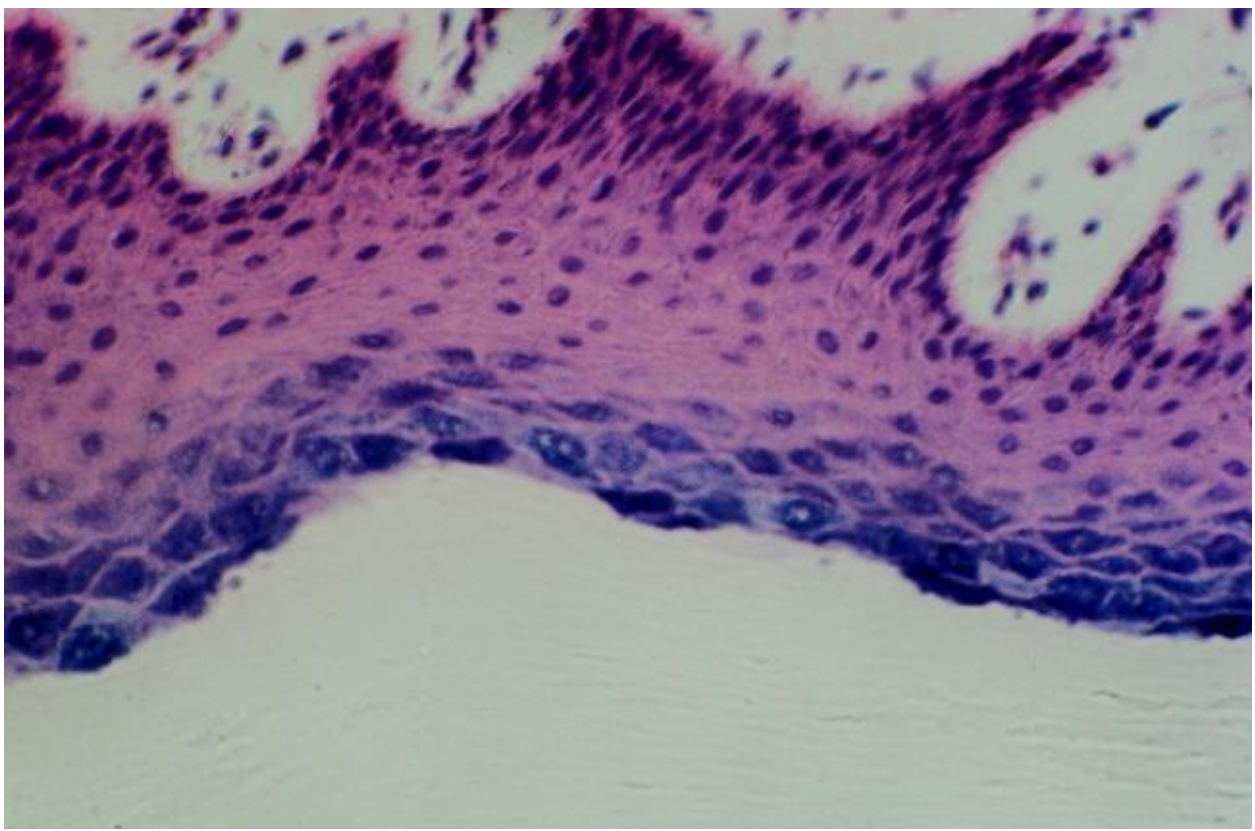
Puc. 46 _____



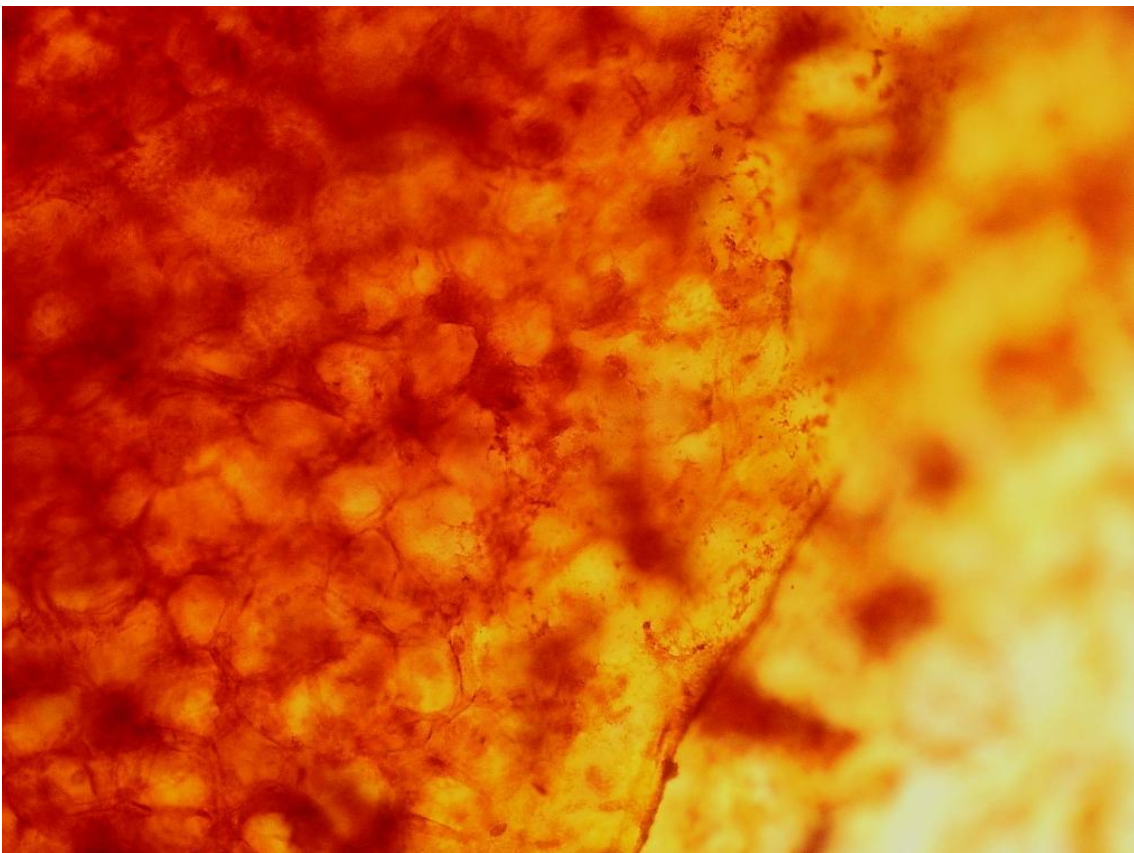
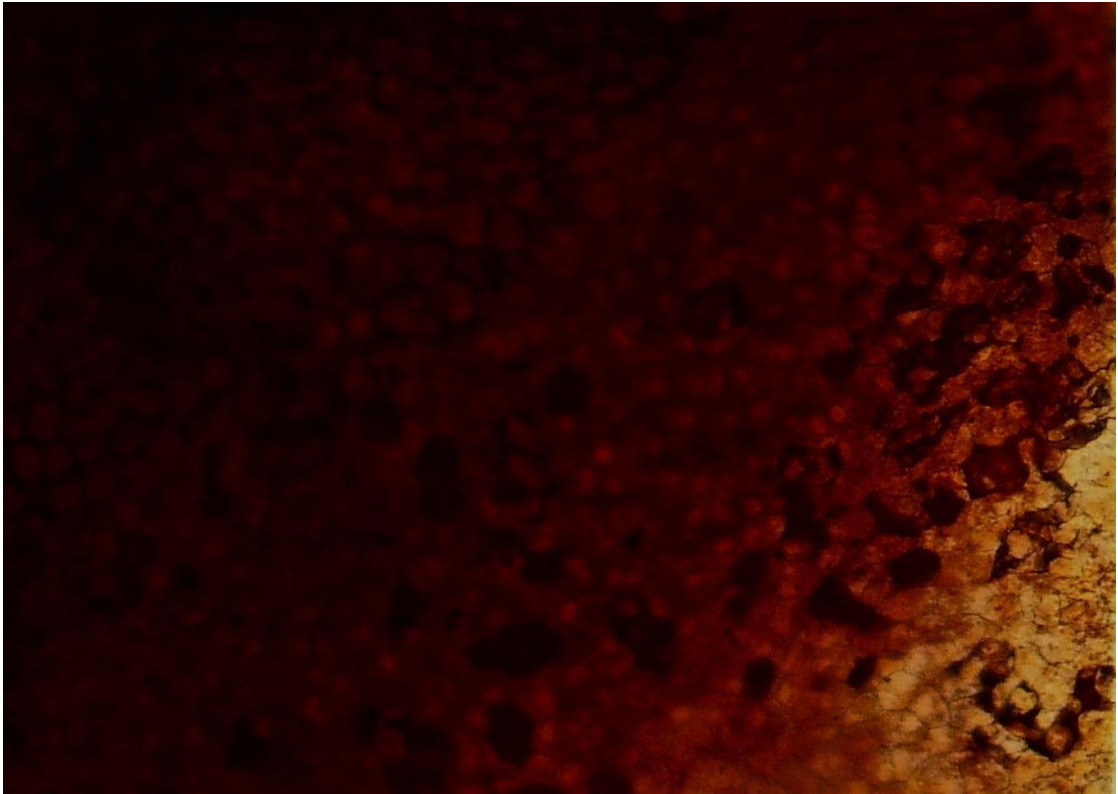
Puc. 47 _____



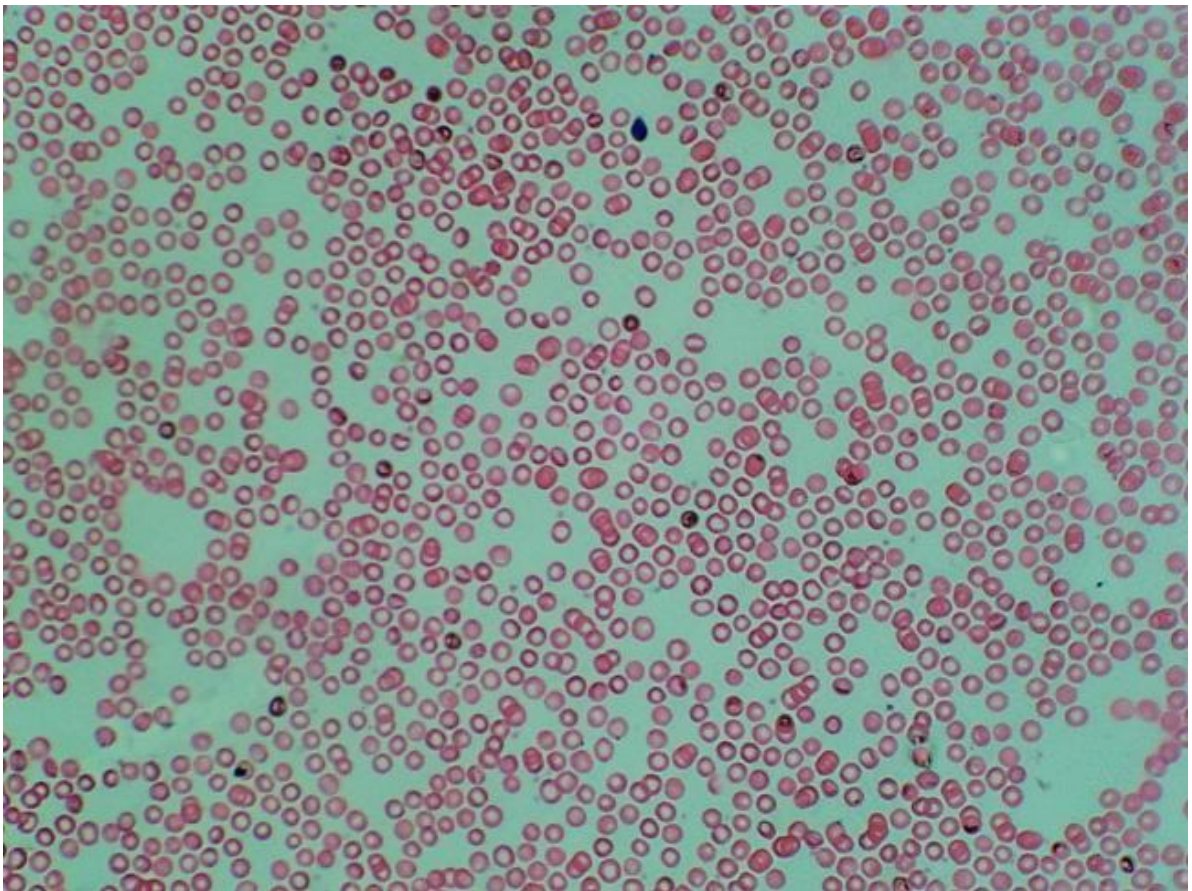
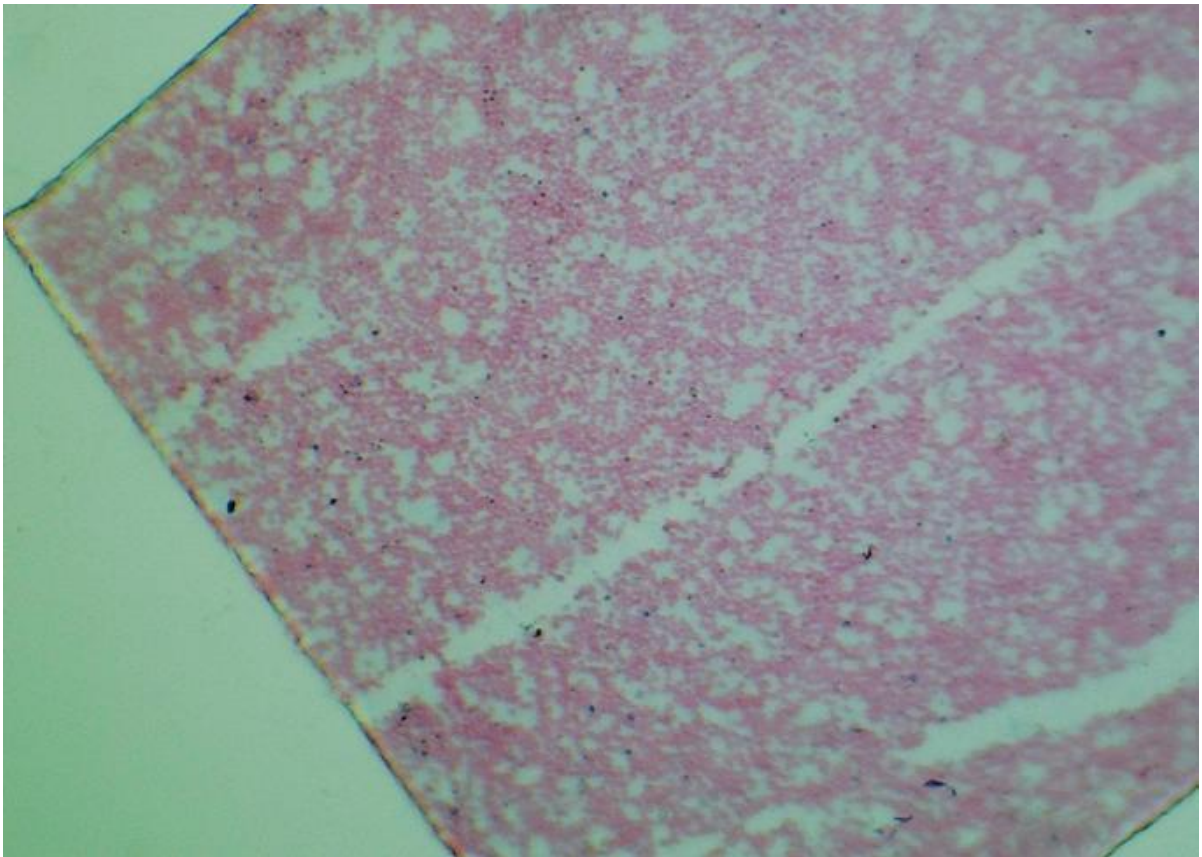
Puc. 48 _____



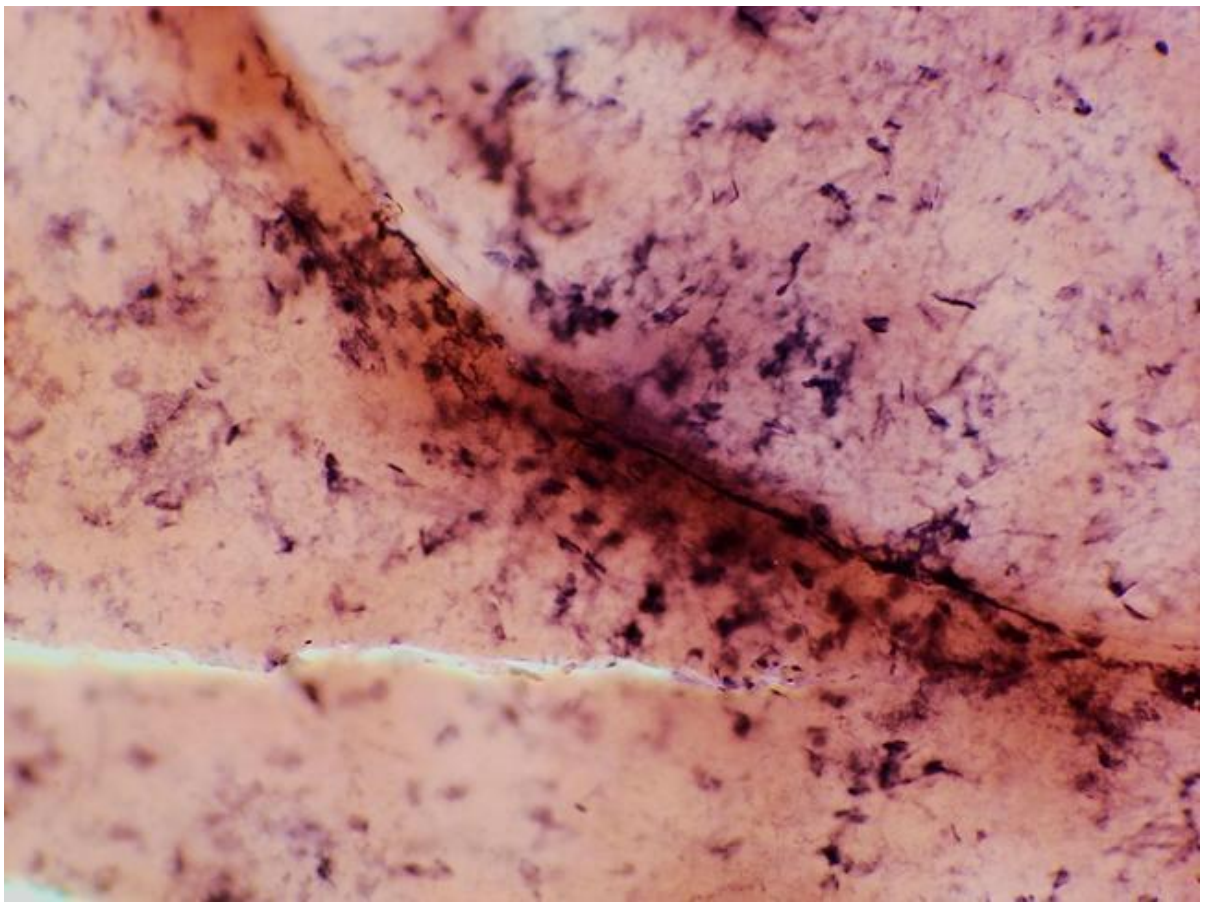
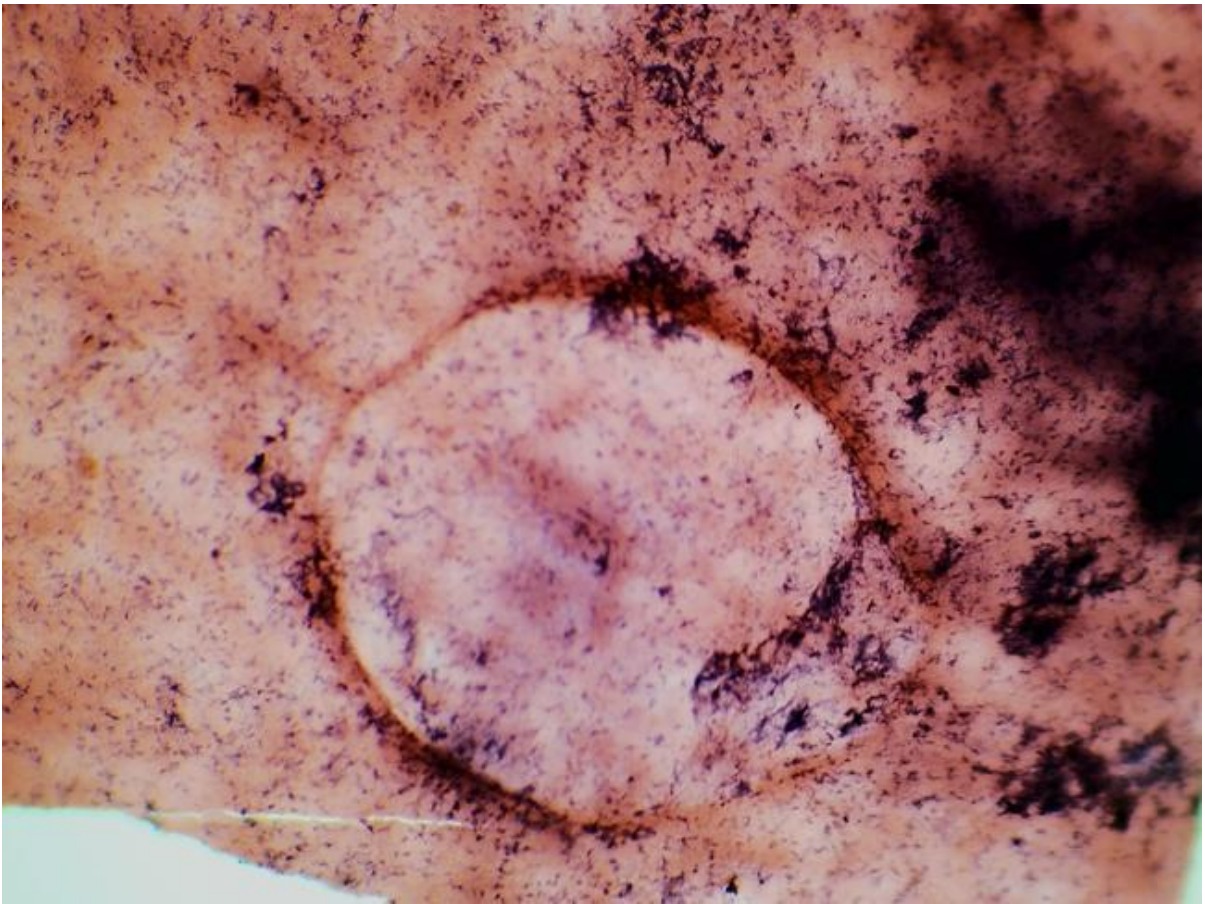
Puc. 49 _____



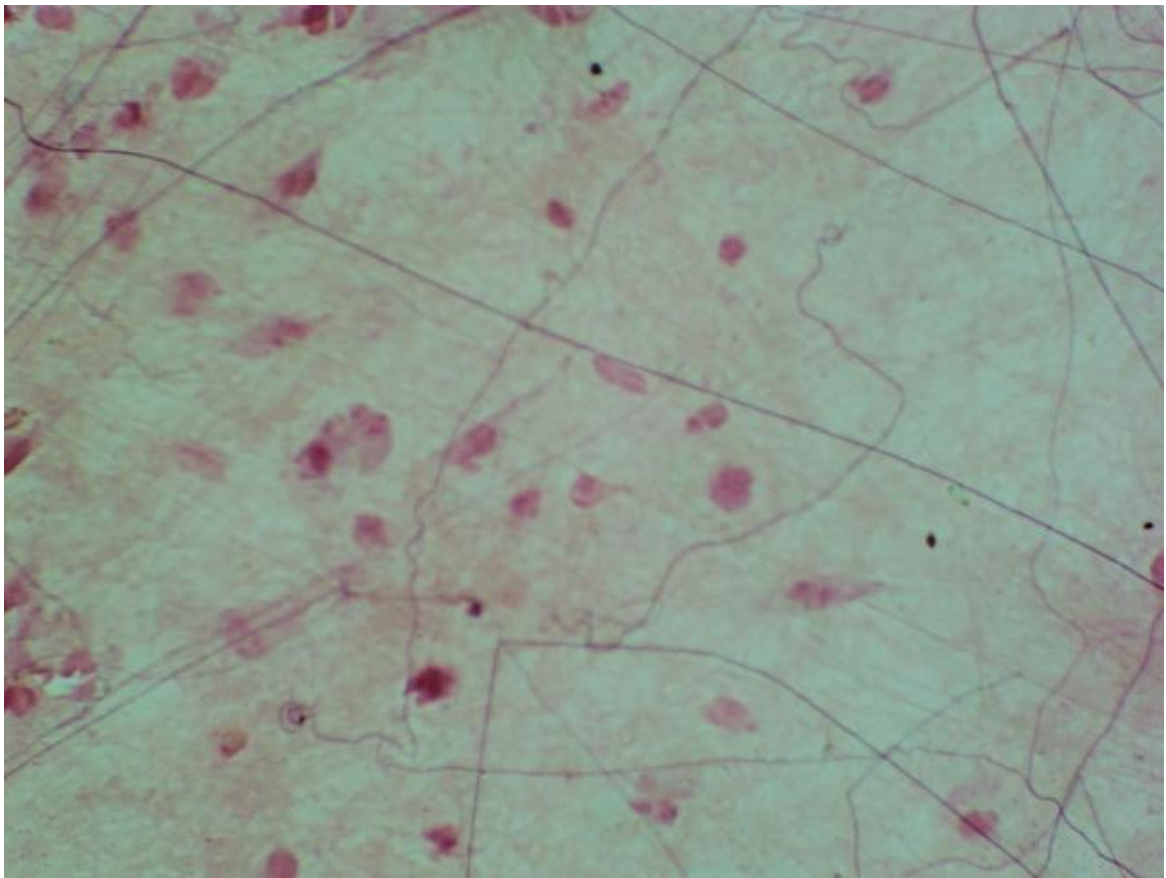
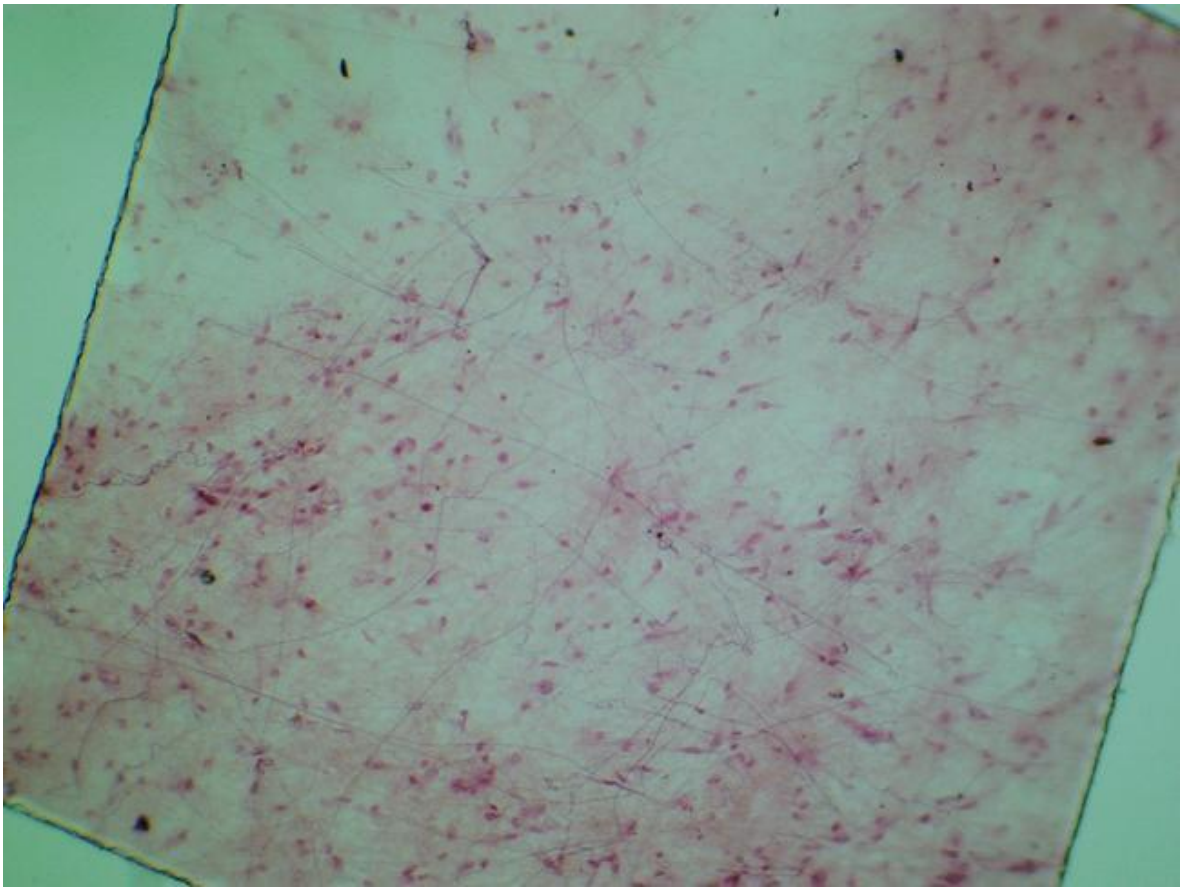
Puc. 50 _____



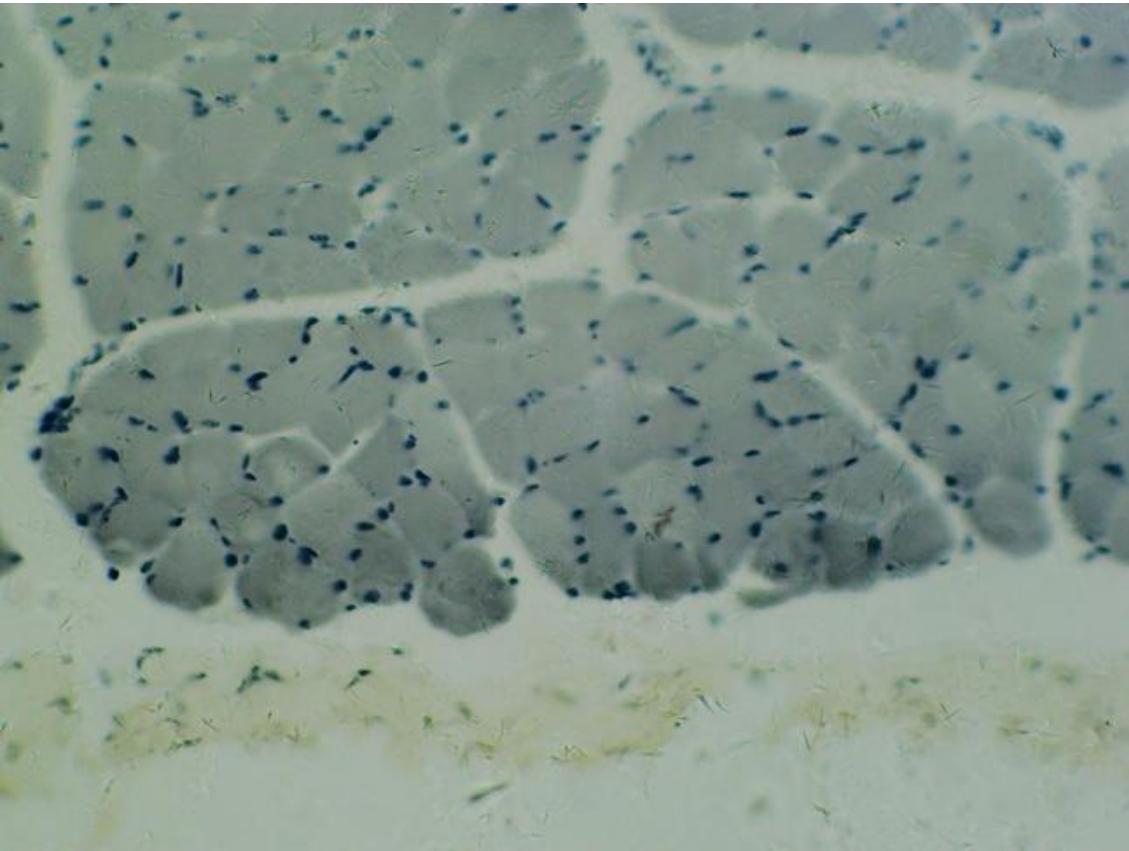
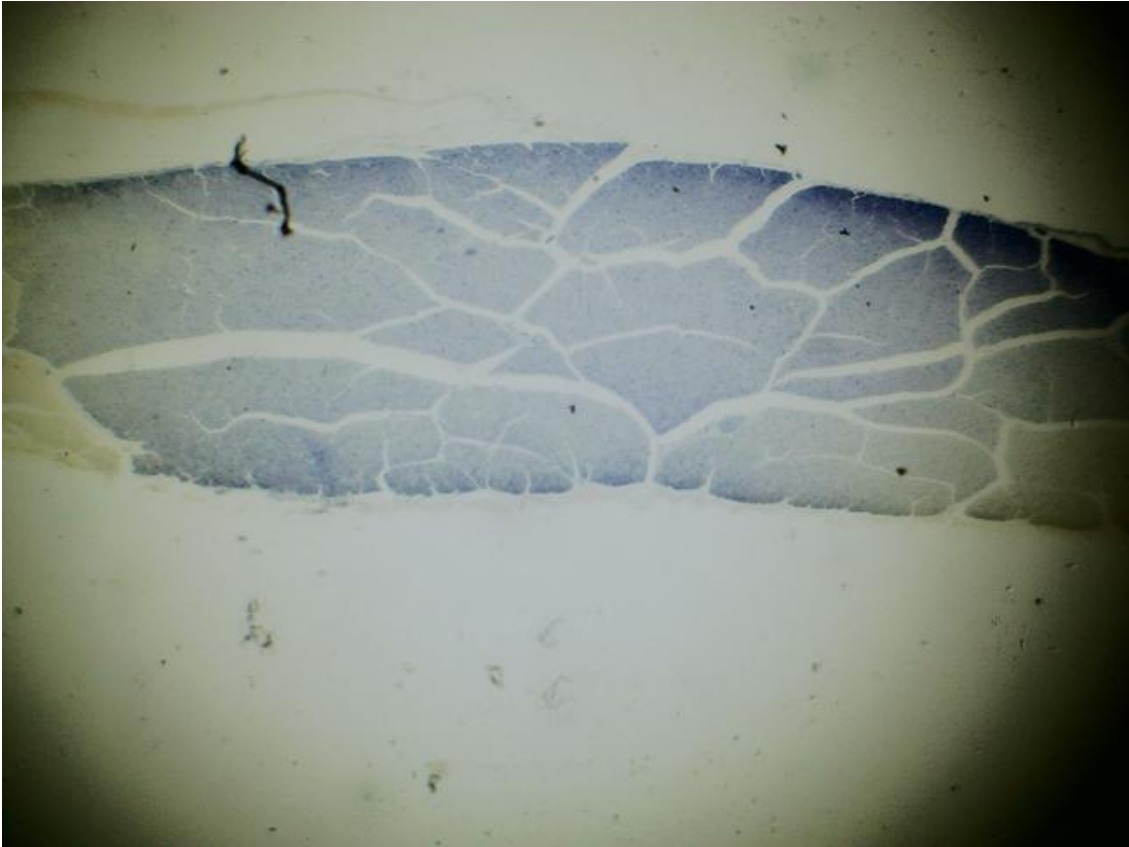
Puc. 51 _____



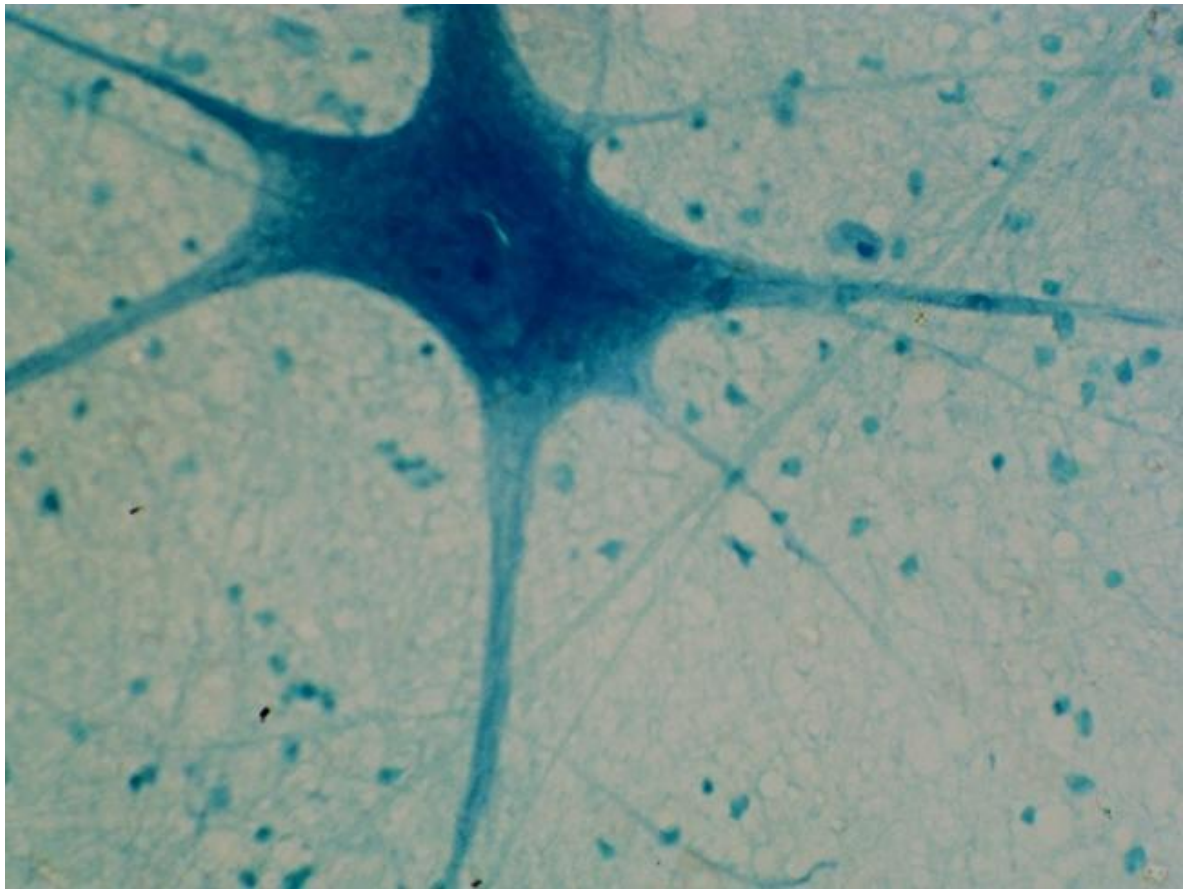
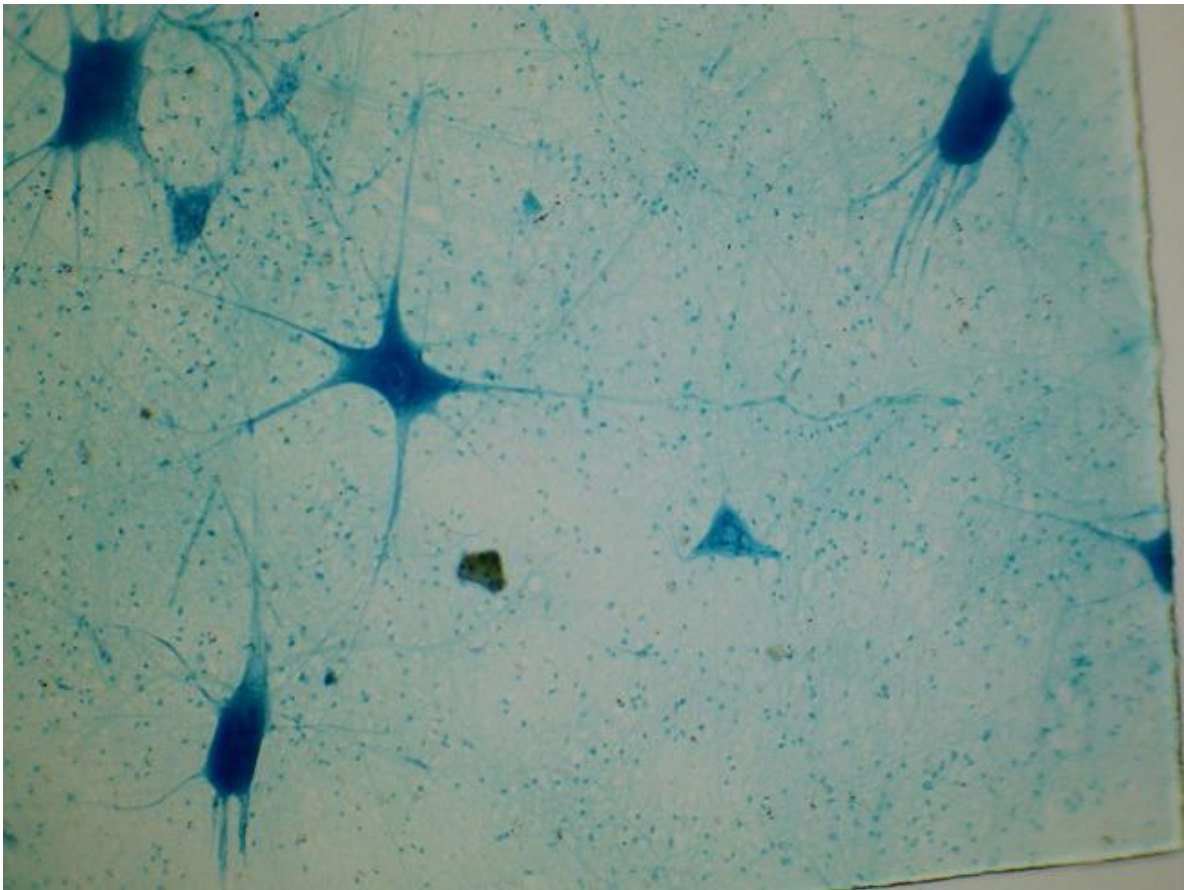
Puc. 52



Puc. 53 _____



Puc. 54 _____



Puc. 55 _____

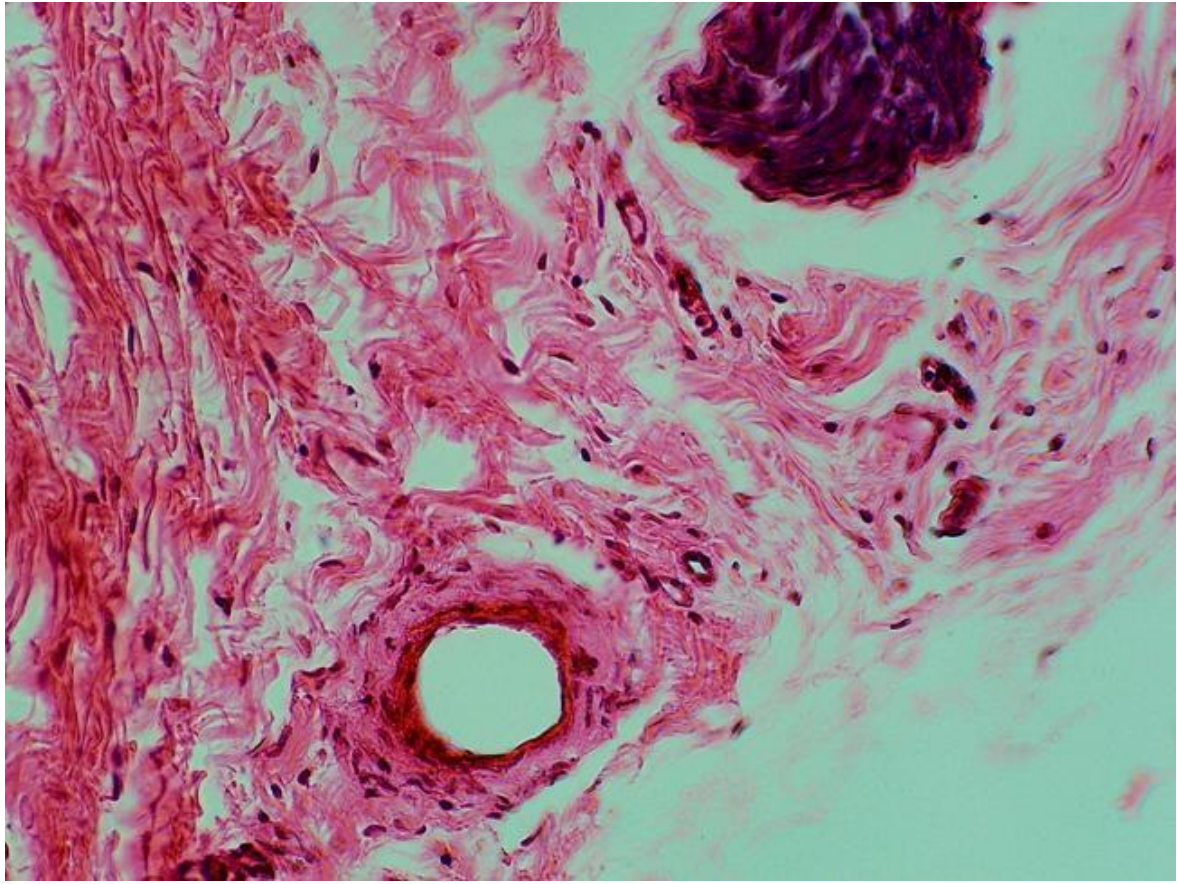


Рис. 56

Рекомендована література: [1-8]

Рекомендована література:

1. Варенюк І. М., Держинський М. Е. **Методи цито-гістологічної діагностики: навчальний посібник.** Київ: Інтерсервіс, 2019. 256 с. https://biology.univ.kiev.ua/images/stories/Kafedry/Cytologiya/Biblioteka/Metody_cytohistologichnoi_diaagnostiki.pdf
2. Держинський М. Е. та ін. **Загальна цитологія: підручник / Упорядкування Н. В. Скрипник.** Київ: ВПЦ «Київський університет», 2020. 640 с. https://drive.google.com/file/d/1OesLn-vj_TD9OTNCWGGDckv82WH7wa5M/view
3. Держинський М. Е. та ін. **Загальна цитологія і гістологія: підручник.** Київ: Видавничо-поліграфічний центр «Київський університет», 2010. 575 с. <https://biology.univ.kiev.ua/images/stories/Kafedry/Cytologiya/Biblioteka/Dzerzhynsky.pdf>
4. Держинський М. Е. та ін. **Альбом для лабораторних занять з курсу «Загальна цитологія»,** 2020. 76 с. https://biology.univ.kiev.ua/images/stories/Kafedry/Cytologiya/Biblioteka/Album_general_cytology_2020.pdf
5. Держинський М. Е. та ін. **Альбом для лабораторних занять з курсу «Гістологія»,** 2020. 50 с. <https://biology.univ.kiev.ua/institute-activity/educational/kafedry/kafedra-cytology/library-cytology/3014-albom-dlya-laboratornikh-zanyat-z-kursu-gistologiya.html>
6. Держинський М. Е. та ін. **Гістологія. Навчальний посібник. Практикум.** К. : Видавничо-поліграфічний центр "Київський університет", 2014. 207 с. https://biology.univ.kiev.ua/images/stories/Kafedry/Cytologiya/Biblioteka/BIR_ta_gistologiya/Gistologiya_praktikum_.pdf
7. Фаллер Дж. М., Шилдс Д, М. **Молекулярная биология клетки (руководство для врачей).** Бином, 2006. 256с. https://sciencedatabase.ucoz.net/load/knigi/molekuljarnaja_biologija/molekuljarnaja_biologija_kletki_faller_d_m_shilds_d/4-1-0-24
8. **Alberts B. et al. Molecular biology of the cell. 5th ed. 1. Cytology. 2. Molecular biology. Published by Garland Science, Taylor & Francis Group, LLC, New York NY 10016, USA, and 2 Park Square, UK.** <https://archive.org/details/MolecularBiologyOfTheCell5th>

Навчальне видання

**Соколенко Вадим Леонідович
Соколенко Світлана Вікторівна**

Загальна цитологія з основами гістології.

**Навчально-методичний посібник для студентів
спеціальностей 091 Біологія та 014.05 Середня
освіта. Біологія та здоров'я людини**

**Затверджено Вченою радою
Черкаського національного університету імені
Богдана Хмельницького
Протокол №8 від 20.06.2022 року**

Умовн. друк арк. 5.0