

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ПОЛТАВСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ АГРАРНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

Завдання для самостійної роботи з дисципліни

БІОЛОГІЯ КЛІТИНИ І ТКАНИН
(факультетська вибіркова навчальна дисципліна) для
здобувачів вищої освіти ЗС(ННІАСЕ)бд. 2021 (ФК)

Полтава
2023-2024р.р.

Завдання для самостійної роботи з навчальної дисципліни: «Біологія клітин і тканин» (факультетська вибіркова навчальна дисципліна) для здобувачів вищої освіти ЗС(ННІАСЕ)бд. 2021 (ФК) вищих аграрних навчальних закладів III-IV рівнів акредитації //Полтава: Полтавський державний аграрний університет. 2023. 123 с.

Укладач:

Крикунова Валентина Юхимівна, професор кафедри біотехнології та хімії, кандидат хімічних наук, доцент

Рецензенти:

Шиян Надія Іванівна – доктор педагогічних наук, професор, завідувач кафедри хімії та методики викладання хімії Полтавського державного педагогічного університету ім.В.Г.Короленка.

Схвалено на засіданні кафедри біотехнології та хімії

Протокол. № 1 від 02. 09 2023р.

Самостійна робота №1.

Тема: Вступ. Предмет, основні поняття та етапи еволюції клітинної форми життя. Методи цитології. Будова і функції клітини. Прокаріоти і еукаріоти. Неклітинні форми життя Світловий мікроскоп

Коротка характеристика змісту навчального матеріалу

Біологія – система наук про живі організми, їхню будову, процеси життєдіяльності, взаємозв'язки між собою та із середовищем існування, про їхню різноманітність та закономірність поширення на планеті.

Біологія тепер — складна система наукових дисциплін, кожна з яких має свої завдання, свої методи й об'єкти дослідження. Поділ біології на окремі наукові дисципліни визначається передусім місцем організмів у системі.

Мікроскопічне дослідження будови клітин привело до розвитку клітинної біології — науки про будову, хімічний склад, фізіологічні властивості та розвиток цієї основної структурної одиниці живих істот. **Морфологічні науки тісно переплітаються з фізіологією, яка вивчає життєві функції організмів, тобто процеси їхньої життєдіяльності (рух, харчування, дихання, кровообіг, виділення, передачу нервового збудження тощо).** З фізіологією близько споріднена біохімія, або фізіологічна хімія, яка досліджує хімічні процеси, що лежать в основі обміну речовин, провадить хімічний аналіз тканин та різних виділень організму. Взаємовідношення і взаємодію організму та зовнішнього середовища вивчає екологія. Важливим її розділом є ценологія, яка вивчає біоценози. З даних екології і ценології виходить у своїх висновках біогеографія, яка поділяється на фітогеографію (географія рослин) і зоогеографію (географія тварин). Закономірності ембріонального розвитку вивчає ембріологія, яка, природно, поділяється на ембріологію рослин та ембріологію тварин і людини.

Усі живі організми складаються з клітин – з однієї (одноклітинні організми) або багатьох (багатоклітинні). Наука,

що вивчає будову, хімічний склад, процеси життєдіяльності і розмноження клітин, називається *цитологією*.

Предметом цитології є клітини багатоклітинних грибів, рослин і тварин, а також одноклітинних організмів (бактерій, одноклітинних грибів і водоростей, найпростіших). Вивченню підлягають головні аспекти життєдіяльності клітин – морфологія, фізіологія, біохімія, генетика.

Клітина – основна структурно-функціональна одиниця всіх живих організмів, оточена мембраною, для якої характерний власний метаболізм; найпростіша жива система, яка (на відміну від вірусів) здатна самостійно відтворюватися.

На клітинному рівні повністю проявляються всі основні риси життя: обмін речовин і енергії, здатність до розмноження, збереження і передача спадкової інформації нащадкам тощо.

Одноклітинний організм є водночас і самостійним цілісним організмом. *Колоніальні організми* складаються з багатьох клітин одного чи кількох типів. Кожна з цих клітин здебільшого функціонує незалежно від інших (живлення, розмноження тощо).

У *багатоклітинних організмах* клітини тісно взаємодіють між собою: вони відрізняються за будовою та функціями (*спеціалізація клітин*) й утворюють тканини, органи та системи органів. Багатоклітинний організм діє як єдине ціле, а клітини є його елементарними складовими частинами (компонентами).

ІСТОРІЯ ВИВЧЕННЯ КЛІТИНИ

Будову і функції клітини вивчає наука *цитологія*. Історія цієї науки тісно пов'язана з винаходом мікроскопа. До сьогодні немає єдиного погляду на те, хто ж винайшов цей прилад: дехто вважає винахідниками мікроскопа батька й сина Янсенсів (кінець XVI сторіччя), інші – Галілео Галілея (початок XVII сторіччя).

Історія вивчення клітини пов'язана з іменами таких учених, як Роберт Гук (вперше застосував мікроскоп для дослідження тканин і на зрізі корку і серцевини бузини побачив комірочки, які назвав *клітинами*), Антоні ван Левенгук (вперше побачив клітини при збільшенні в 270 разів), Матіас Шлейден і Теодор Шванн (вони стали творцями клітинної теорії). У праці «Мікроскопічні дослідження про відповідність у структурі і зростанні тварин і рослин» (1839) Т. Шванн сформулював основні положення клітинної теорії, які потім неодноразово доповнювались і уточнювались.

На сучасному етапі розвитку цитології клітинна теорія включає такі положення:

- 1) клітина - елементарна одиниця будови і розвитку всіх живих організмів;
- 2) клітини всіх одноклітинних і багатоклітинних організмів подібні за походженням, будовою, хімічним складом, основними процесами життєдіяльності;
- 3) кожна нова клітина утворюється тільки в результаті розмноження материнської клітини;
- 5) у багатоклітинних організмів, які розвиваються з однієї клітини (спори, зиготи тощо), різні типи клітин формуються завдяки їхній спеціалізації протягом індивідуального розвитку особини і утворюють тканини;
- 6) із тканин формуються органи, які тісно пов'язані між собою.

Цитологія (від грец. *kytos* — осередок, клітина) — **наука про клітину, наука про клітинний рівень організації життя**. При цьому в цитології поєднуються два основні методологічні підходи до вивчення клітини. Перший підхід — дискретний аналіз окремих клітинних компонентів, аналіз субклітинного рівня, його універсальності для усіх клітин органоїдного рівня. Тим самим цитологія поєднується з молекулярною біологією та генетикою — молекулярно-генетичним рівнем організації життя. Другий підхід — аналіз клітини як елементарної цілісної системи живої матерії, універсальності основних процесів її життєдіяльності, їх регуляції. У цьому вона межує з вищими рівнями організації життя: тканинним, органним, організменним рівнями.

Мета цитології (фізіології клітини) — пізнати життєдіяльність організмів на клітинному рівні. Основне завдання біології клітини — пізнати які особливості структури, морфології складових частин клітини визначають, детермінують їхню функцію і біологію клітини в цілому.

Цитологія - це наука яка вивчає будову, розвиток і життєдіяльність клітин і є основною біологічною дисципліною. В системі біологічних наук вона займає особливе місце. Цитологія поряд з генетикою, біохімією і еволюційним вченням відноситься до загальнобіологічних дисциплін, що вивчають загальні властивості, характерні для всього живого. Більшість

загальнобіологічних дисциплін розглядають свій предмет з якої небудь однієї сторони. Так, *біохімія* вивчає процеси обміну, *генетика* - закономірності спадковості і мінливості, *еволюційне вчення* - закономірності історичного розвитку організму. *Цитологія* ж вивчає всі сторони свого предмету: розвиток, структуру, хімію і функції клітини. В зв'язку з цим грані між цитологією і іншими загальнобіологічними дисциплінами нерідко стираються: кожна із них має цитологічні аспекти, цитологія використовує методи і успіхи цих наук. Цитологія тісно зв'язана з іншими біологічними науками, такими як фізіологія, ембріологія, гістологія, молекулярна біологія та інші. Всеоб'ємлюючий характер цитології, різносторонність завдань і різноманітність методів дослідження привели до диференціації в ній спеціальних напрямків. Основними із них є цитоморфологія, цитофізіологія, цитохімія і цитогенетика.

Значення клітинної теорії в розвитку науки полягає в тому, що завдяки їй стало зрозуміло, що клітина – найважливіша складова частина всіх живих організмів, їх головний будівельний компонент. Клітина є ембріональною основою багатоклітинного організму, оскільки розвиток організму починається з однієї клітини – зиготи. Клітина – основа фізіологічних і біохімічних процесів в організмі, оскільки на клітинному рівні відбуваються всі фізіологічні і біохімічні процеси. Клітинна теорія дала змогу дійти висновку про подібність хімічного складу всіх клітин і ще раз підтвердила єдність всього органічного світу.

Усі досягнення науки про клітину пов'язані з удосконаленням приладів і розвитком фізичних та хімічних методів досліджень.

Системи живої природи цих двох вчених стали підґрунтям для розвитку європейської біологічної науки та істотно не змінювались аж до VIII ст. н. е. У період середньовіччя (V-XV ст. н. е.) біологія розвивалася здебільшого як описова наука. Накопичені факти в ті часи часто були спотвореними. Приміром, трапляються описи різних міфічних істот, як-от «морського монаха», що ніби з'являвся морякам перед штормом, або морських зірок з обличчям людини тощо. В епоху Відродження швидкий розвиток промисловості, сільського господарства, видатні географічні відкриття поставили перед наукою нові завдання, чим стимулювали її розвиток. Так, з винайденням

світлового мікроскопа пов'язане становлення цитології.

Світловий мікроскоп з окуляром та об'єктивом з'явився на початку XVII ст. А 1665 року, вивчаючи за допомогою вдосконаленого власноруч мікроскопа тоненькі зрізи корка бузини, моркви та ін., Роберт Гук відкрив клітинну будову рослинних тканин і запропонував сам термін клітина. Приблизно в цей самий час голландський натураліст Антоні ван Левенгук виготовив унікальні лінзи з 150-300- кратним збільшенням, через які вперше спостерігав одноклітинні організми (одноклітинні тварини й бактерії), сперматозоїди, еритроцити та їхній рух у капілярах

Методи цитологічних досліджень. Мікроскопія (від грецьк. mikros - малий та skopeo - спостерігаю) – вивчення під мікроскопом – є основним методом цитологічних досліджень.

Методи дослідження за допомогою світлового (оптичного) мікроскопа називають світловою мікроскопією.

Так можна вивчати загальний план будови клітин та їхні окремі органели, розміром не менше ніж 200 нм. Сучасний світловий мікроскоп забезпечує збільшення об'єктів у 2-3 тис. разів. З його допомогою можна побачити великі органели (мітохондрії, хлоропласти). Клітинні структури дрібніших розмірів (наприклад, рибосоми) відкрито й досліджено за допомогою електронного мікроскопа, винайденого у першій половині XX століття. Електронний мікроскоп дає збільшення в сотні тисяч разів (до 500 000 і більше) і дозволяє вивчати ультраструктуру клітин – найдрібніші деталі їхньої будови. Виготовлення препаратів для світлової та електронної мікроскопії – досить складна процедура (тимчасові й постійні препарати). Крім звичайної мікроскопії у видимих променях використовується також флуоресцентна (люмінесцентна) і ультрафіолетова мікроскопія. При цьому препарати освітлюють синьо-фіолетовими або

ультрафіолетовими променями, які зумовлюють свічення (флуоресценцію) багатьох органічних речовин клітини (пігментів, вітамінів, алкалоїдів та ін.). Застосовують також специфічні барвники - флуорохроми, які утворюють



флуоресціюючі сполуки з тими речовинами клітин, що не мають здатності до природної флуоресценції. такі флуоресціюючі препарати розглядають в мікроскоп і виявляють розташування і кількість окремих компонентів клітин, такі деталі і тонкощі будови, які не спостерігаються при звичайній мікроскопії. Завдяки флуоресцентній мікроскопії можна досліджувати живі, не зафіксовані або злегка забарвлені клітини в препаратах.

Теоретичні відомості **Можливості людського ока обмежені природою.** Його роздільна здатність – 0,2 мм (на відстані 25 см від об'єкту). Тобто людське око здатне формувати зображення двох точок окремо, якщо вони знаходяться на відстані не менш, ніж 0,2 мм. Для того, щоб збільшити роздільну здатність людського ока, люди здавна почали використовувати збільшувальне скло (лінзи). Фактично, це були перші найпростіші мікроскопи. Вони надавали можливість розгледіти нові деталі, які не було видно неозброєним оком.

Лупи, що являють собою просто двоопуклу лінзу в оправі, використовуються і зараз (наприклад, зоологами, щоб розгледіти будову комахи, ботаніками та в інших подібних випадках, коли необхідно розгледіти більш крупні, ніж мікроорганізми, об'єкти). Щоб дістати велике збільшення, застосовують мікроскоп, який у принципі являє собою комбінацію двох оптичних систем – об'єктива і окуляра, – розділених значною відстанню.

Світловий мікроскоп 1 – підставка; 2 – коробка з механізмом мікрометричного фокусування; 3 – рукоятка мікрогвинта; 4 – предметний столик; 5 – гвинт для фіксування диску предметного столика; 6 – регулюючі гвинти; 7 – тубусотримач; 8 – рукоятка макрогвинта; 9 – головка тубуса; 10 – насадок; 11 – гвинт для закріплення насадки; 12 – револьвер; 13 – гвинт фіксування револьвера; 14 – кронштейн конденсора; 15 – рукоятка конденсора; 16 – циліндрична гільза конденсора; 17 – гвинт; 18 – додаткова лінза; 19 – дзеркало. Рис. 2. Будова світлового мікроскопа МБР-1. 11 Мікроскоп складається з двох частин – механічної та оптичної (рис.2). Механічна частина мікроскопа складається зі штатива, предметного столика і тубуса. Під предметним столиком на штативі закріплений кронштейн конденсора, який пресується в межах 20 мм за допомогою спеціального гвинта.

Верхня частина штатива (тубусотримач) може рухатися за допомогою макрометричного і мікрометричного гвинтів, призначених для грубого і точного фокусування. При обертанні гвинтів за годинниковою стрілкою тубус опускається в напрямку до препарату, при обертанні проти неї – від препарату. Предметний столик, на який поміщають препарат, може рухатися у взаємоперпендикулярних площинах за допомогою гвинтів. В його центрі знаходиться отвір для освітлення препарату.

На столику вмонтовані два затискачі для закріплення препарату. Оптична частина мікроскопа складається з освітлювального апарату, об'єктивів і окуляра. До освітлювальної системи, яка знаходиться під предметним столиком, входять дзеркало і конденсор. Один бік дзеркала плоский, інший – увігнутий. Конденсор призначений для фокусування паралельних променів, які йдуть від джерела світла, в площині препарату. Тому при роботі з конденсором слід користуватись тільки плоским дзеркалом. Увігнутим дзеркалом користуються при роботі без конденсора з об'єктивами малих збільшень. Лінзи конденсора вмонтовані в металеву оправу, сполучену з механізмом, який дозволяє рухати конденсор по вертикалі. Для регулювання інтенсивності освітлення в конденсор вмонтована ірисова (пелюсткова) діафрагма, яка складається зі сталевих серпоподібних пластинок.

Для отримання чіткішого зображення досліджуваного об'єкту важливо відрегулювати ступінь розкриття діафрагми. Зафарбовані препарати краще розглядати при майже повністю відкритій діафрагмі, незафарбовані – при зменшеному отворі діафрагми. Об'єктив мікроскопа це багатолінзова короткофокусна система. Зовнішня лінза, яка обернена до препарату плоским боком, називається фронтальною. Вона забезпечує збільшення. Інші лінзи об'єктива переважно відповідають за корекцію оптичних недоліків, які виникають під час дослідження препаратів. Об'єктиви бувають сухими та імерсійними. Під час роботи із сухими об'єктивами між фронтальною лінзою об'єктива і об'єктом дослідження знаходиться повітря. При роботі з імерсійною системою об'єктив занурюється у краплю рідкого однорідного середовища. Працюючи із сухим об'єктивом частина світлових променів відхиляється і не потрапляє в око спостерігача внаслідок різниці

показника заломлення скла (1,52) та повітря (1,0). Використання імерсійної системи дає можливість збільшити показник заломлення середовища на межі з фронтальною лінзою і наближає його до показника заломлення скла ($H_2O - 1,3$, гліцерин – 1,47, кедрова олія – 1,52), що підвищує розрізняючу здатність мікроскопа. Імерсійні об'єктиви мають на оправі чорне кільце. 12 На оправі також є позначення збільшення об'єктива. Крім того, кожен об'єктив характеризується певною величиною робочої відстані. Так, у об'єктивів з малим збільшенням відстань від фронтальної лінзи об'єктива до препарата більша, ніж у об'єктивів з великим збільшенням. В залежності від цього необхідно пильно слідкувати яким гвинтом макрометричним чи мікрометричним слід користуватись при фокусуванні об'єктива.

Об'єктиви зі збільшенням $8\times$, $40\times$, $90\times$ відповідно мають робочі відстані 13,8; 0,6 та 0,12 мм. У об'єктивів з малими збільшеннями не тільки більші робочі відстані, але й більші поля зору. Тому дослідження препарату рекомендується починати з невеликого збільшення. Основними технічними характеристиками мікроскопа є збільшуюча та розрізняюча здатності. Коефіцієнт збільшення мікроскопа визначається добутком величини збільшення окуляра та збільшення об'єктива. Теоретично мікроскоп може давати збільшення в $2000\times$ та більше разів. Проте слід розрізняти корисне збільшення та безкорисне. Межі корисного збільшення зазвичай становлять $1400\times$. При перевищенні цих меж виникає дифракція та інші явища, зумовлені хвильовою природою світла, що є непомітними в межах корисного збільшення, але спричиняють оптичні помилки при перевищенні цих меж. Тому слід правильно підбирати об'єктиви та окуляри. Наприклад, для об'єктиву $40\times$ треба брати окуляр $15\times$, щоб отримати загальне збільшення в межах корисного. Які би при цьому сильніші окуляри не використовувались, виявити тонші структури не вдасться. Крім того, використання окуляра з великим збільшенням призведе до зменшення кількості світла, яке потрапляє до спостерігача, і виникнення спотворень. Збільшення, які виходять за межі корисного, можуть використовуватись тільки при підрахунку дрібних частинок у полі зору, якщо при цьому не вимагається вивчення їхньої структури.

Розрізняюча здатність мікроскопа визначається найменшою відстанню між двома точками на препараті, які можна побачити окремо. Якщо збільшувальна здатність мікроскопа залежить від об'єктива та окуляра, то розрізняюча здатність визначається об'єктивом і конденсором. Мікроскопія в темному полі В основі методу лежить явище Тиндаля – освітлення об'єкта косими променями світла (рис. 3). Рис. 3. Хід променів при мікроскопії у темному полі: об – об'єктив, п – препарат, мі – масляна імерсія, лк – лінза конденсора, дт – діафрагма темного поля, пс – предметне скло. Ці промені, не потрапляючи в об'єктив, залишаються невидимими для ока, тому поле зору виглядає темним. В той же час оптично неоднорідні клітини, що знаходяться в полі зору і потрапляють в зону проходження променів, відхиляють їх так, що промені попадають в об'єктив. Оскільки промені світла ідуть саме від об'єктів, спостерігач бачить їх в темному світлі такими, що інтенсивно світяться. Метод використовується при дослідженні живих клітин мікроорганізмів. Особливо він корисний для функціонально-морфологічного вивчення великих об'єктів, таких як дріжджі.

Фазово-контрастна мікроскопія Людське око розрізняє тільки довжину (колір) і амплітуду (інтенсивність, контрастність) світлової хвилі, але не вловлює фазових відмінностей (хроматичної та сферичної аберації). Суть хроматичної аберації полягає у тому, що складне біле світло, проходячи через лінзу, яку можна уявити як систему призм, розкладається на спектр, завдяки чому зображення, що формується, стає кольоровим. Сферична аберація полягає в тому, що промені світла, потрапляючи на різні частини лінзи, заломлюються неоднаково, в залежності від товщини лінзи. В результаті проекція (зображення) точки виникає не у вигляді точки, а у вигляді шару розсіяння. Метод фазово-контрастної мікроскопії розроблено для спостереження за прозорими об'єктами. Він ґрунтується на перетворенні невидимих для людського ока фазових змін світлової хвилі, які відбуваються при її проходженні через об'єкт, у видимі амплітудні з допомогою спеціального оптичного пристрою. Об'єктиви для фазового контрасту мають пластинку у вигляді кільця, яку отримують в результаті розпилення спеціальної речовини, що утворює шар у кілька десятих мікрометра. На конденсорі теж вмонтовують діафрагму, яка має

затемнене і світле кільце. При цьому світле кільце має такі розміри, щоб зображення, яке передається через конденсор, повністю вкладалося на фазове кільце об'єктива

Центрування кільцевої діафрагми і фазової пластинки: 1. зображення джерела світла; 2. фазова пластинка; а – неправильне положення; б – правильне положення.

Метод застосовують для дослідження живих клітин мікроорганізмів, контрастність яких досягається оптичним шляхом без втручання в фізіологічні процеси об'єктів, що вивчаються. 14 Люмінесцентна або флуоресцентна мікроскопія Деякі біологічні об'єкти здатні поглинати світло і потім випромінювати промені з іншою довжиною хвилі. При цьому клітини немов би світяться жовто-зеленим або оранжевим світлом. Це так звана власна, або первинна, люмінесценція. Нелюмінесцентні об'єкти можна обробити спеціальними флуорохромами (акридином жовтим, акридином оранжевим, аураміном, примуліном, тіофлавіном, конго червоним, тетрацикліном) і також спостерігати люмінесценцію. Це, так звана, наведена або вторинна люмінесценція.

Люмінесцентна мікроскопія у порівнянні зі звичайною дозволяє: поєднувати кольорове зображення і контрастність об'єктів; вивчати морфологію живих і мертвих клітин мікроорганізмів у живильних середовищах і тканинах тварин та рослин; досліджувати клітинні мікроструктури, які вибірково поглинають різні флуорохроми; визначати функціонально-морфологічні зміни клітин; використовувати флуорохроми при імунологічних реакціях і підрахунку бактерій в зразках з невисоким їх вмістом. Електронна мікроскопія За схемою будови електронний мікроскоп аналогічний світловому, але на досліджуваній об'єкт подається не світло, а потік електронів. Роздільна здатність сучасних електронних мікроскопів – 0,2-0,4 нм, робоче збільшення в середньому – 100 000 разів. Розрізняють трансмісивний та скануючий електронні мікроскопи. У трансмісивному джерелом електронів слугує так звана «електронна гармата», що являє собою вольфрамовий термокатод, який при нагрівання до 3000 0С при подачі постійної напруги 100 кВ випускає вільні електрони. В якості «лінз», що фокусують електрони, використовують електромагнітні котушки, що формують електромагнітне поле. Промені електронів, що

проходять через досліджуваний об'єкт, відхиляються під різними кутами в результаті різної товщини та електронної щільності різних ділянок мікроскопічного об'єкта і потрапляють в об'єктивну лінзу (де формується перше корисне збільшення об'єкта), а потім проміжні лінзи, що служать для плавного збільшення зображення. Зображення направляється на флуоресціюючий екран. Скануючий, або растровий, електронний мікроскоп дає об'ємне зображення досліджуваного об'єкта. Контрастність забезпечується напиленням об'єкта важкими металами (хромом, золотом, паладієм) чи обробкою контрастуючими речовинами типу фосфорно-вольфрамової кислоти і ураніацетату. В скануючих мікроскопах рухомий тонкий електронний промінь дуже швидко і послідовно обігає поверхню досліджуваного зразка по квадратному растру і передає отриману інформацію на електронно-променеув трубку, покриту люмінофором, який світиться під дією електронів 15

Практичне завдання: Розглянути морфологію готов

Світлова мікроскопія ґрунтується на тому факті, що крізь прозорий або напівпрозорий об'єкт досліджень проходять промені світла, які потім потрапляють на систему оптичних лінз об'єктива і окуляра, що збільшують його. Кратність збільшення можна визначити як добуток збільшень об'єктива та окуляра. Наприклад, якщо окуляр збільшує об'єкт в 10 разів, а об'єктив у 40, то кратність збільшення об'єкта становитиме 400. Сучасні світлові мікроскопи мають кратність збільшення у 2-3 тис. разів.

В разі *електронної мікроскопії* роль світлового променя виконує пучок електронів, який фокусується не лінзами, а магнітами.

В *трансмісійному електронному мікроскопі* електрони проходять крізь об'єкт дослідження як промені світла в світловому мікроскопі. Але при цьому повинен підтримуватись високий вакуум. За таких умов зменшується до мінімуму розсіювання електронів під час стикання з частинками повітря. Для вивчення в електронному мікроскопі необхідно використовувати тільки дуже тонкі зрізи, тому що великі об'єкти можуть поглинати електронний пучок. Складові частини об'єкта, які мають відносно велику щільність, поглинають електрони і тому на сформованому зображенні будуть більш темними. Зрізи, призначені для електронної мікроскопії, забарвлюються солями

важких металів (Pb, Os тощо), атоми яких розсіюють електрони і збільшують контрастність зображення. Пучок електронів, що пройшов крізь об'єкт, спрямовують на флуоресцентний екран, на якому відтворюється чорно-біле зображення. Для отримання фотознімка екран прибирають, а пучок електронів спрямовують на фотоплівку. Такий фотознімок називають *електронною мікрофотографією*.

У *скануючому електронному мікроскопі* пучок електронів поступово переміщується від однієї точки до іншої по поверхні об'єкта, а відбиті від неї електрони збираються і формують зображення, яке нагадує зображення на екрані телевізора.

У будь-якому мікроскопі зображення одержують завдяки тому, що одні частинки досліджуваного об'єкта поглинають або відбивають більше світла чи електронів, ніж інші. У світловій мікроскопії використовують барвники, для трансмісійного мікроскопа замість барвників використовують напилення платиною або золотом, які здатні відбивати електрони. Зображення, одержані за допомогою растрового (різновид скануючого) мікроскопа, – тривимірні і зручні для вивчення структури сканованої поверхні. Для скануючого мікроскопа матеріал часто заморожують, щоб одержати поверхню вкриту льодом.

Біологічні об'єкти можна досліджувати як живими, так і фіксованими.

Живі клітини досліджують методом *прижиттєвого вивчення*. Під світловим мікроскопом спостерігають загальну будову клітин або певні процеси їхньої життєдіяльності (рух клітини, переміщення цитоплазми, поділ тощо).

В іншому випадку матеріал для більш детального вивчення можна розділити на частини і обробити рядом різних барвників, для того щоб виявити і ідентифікувати різні структури.

Метод центрифугування застосовують для вивчення окремих клітинних структур. Клітини попередньо подрібнюють, центрифугують і вивчають окремі фракції, що утворились. Оскільки різні клітини мають неоднакову щільність, вони при дуже швидких обертах центрифуги осідатимуть шарами: щільні органели – швидше, і тому опиняться внизу, а менш щільні – зверху. Ці шари розділяють і вивчають окремо.

Метод мічених атомів призначений для вивчення місця перебігу тих чи інших біохімічних процесів у клітині. Заміщення радіоізотопом одного з атомів певного клітинного елемента дає змогу простежити за допомогою приладів за міграцією, локалізацією і перетворенням цих речовин у клітині.

Метод культури клітин і тканин – вирощування з однієї клітини, яку вміщують у живильне середовище, багатоклітинних організмів або тканини.

ВІРУСИ – НЕКЛІТИННІ ФОРМИ ЖИТТЯ

Поряд з одно- та багатоклітинними організмами в природі існують й інші форми життя. Це віруси, які не мають клітинної будови. Вони являють собою перехідну форму між живою та неживою природою.

У 1852 р. Російський ботанік Д.І. Івановський вперше одержав екстракт з рослин тютюну, які були вражені мозаїчною хворобою. Коли екстракт пропустили крізь фільтр, який затримував бактерії, то відфільтрована рідина зберігала інфекційні властивості. У 1898 р. голандський дослідник Бейерінг ввів у науковий обіг нове слово «вірус» (з латини означає «отрута»). Подальші дослідження показали, що віруси за хімічною природою є нуклеопротеїдами, але через дуже малі розміри їх не можна було побачити у світловий мікроскоп. Тому систематичне вивчення вірусів почалося лише в 30-ті роки ХХ ст. – після винаходу електронного мікроскопа.

Віруси – неклітинні форми життя, які становлять автономні генетичні системи, нездатні до самостійного існування поза організмом або клітиною хазяїна, тобто є облігатними внутрішньо клітинними паразитами. Віруси займають прикордонне положення між живою та неживою матерією.

Віруси здатні жити і розмножуватись тільки в клітинах інших організмів. Поза клітинами живих організмів вони не виявляють жодних проявів життя.

Основні риси, що відрізняють віруси від живих організмів:

- 1) відсутність клітинної будови;
- 2) відсутність власної білкосинтезуючої системи;
- 3) геном вірусів може бути представлений не лише ДНК, але й РНК;
- 4) деякі віруси можуть формувати всередині клітини кристали.

Водночас, як і всі живі об'єкти, віруси здатні до:

- 1) розмноження;
- 2) успадкування ознак;
- 3) генотипової та фенотипової мінливості;
- 4) адаптації щодо умов навколишнього середовища.

Зрілі вірусні частинки (*віріони*) складаються з нуклеїнової кислоти, яка оточена білковою або ліпопротеїновою (білок в комплексі з ліпідами) оболонкою.

До складу вірусів входить один із двох видів нуклеїнової кислоти – ДНК або РНК; ця ознака лежить в основі їхньої класифікації на *ДНК-вмісні* та *РНК-вмісні*. У свою чергу, обидві групи поділяються на *одноланцюгові* та *дволанцюгові*.

Білки є переважаючою в кількісному відношенні частиною вірусної частинки. Низькомолекулярні білки зв'язуються з нуклеїновою кислотою, утворюючи чохол – *капсид*. Багато вірусів мають ще одну оболонку, розташовану зовні капсида, – *пеплос*. Пеплос складається з високомолекулярних білків, організованих у вирости – *пепломери*, які слугують для розпізнавання клітин – мішеней. Крім білків до складу пеплоса входять ліпіди та вуглеводи. Білки капсида і пеплоса виконують такі функції:

- 1) стабілізують і захищають нуклеїнову кислоту;
- 2) є ферментами, що беруть участь у відтворенні вірусної частинки;
- 3) розпізнають відповідну клітину-мішень.

Розмноження вірусів включає декілька етапів:

- 1) розпізнавання клітини-мішені та прикріплення до неї;
- 2) проникнення в клітину;
- 3) збирання вірусних частинок;
- 4) вихід з клітини.

У процесі еволюції кожний вид вірусу пристосовувався до паразитування в клітинах певного типу. Вірус здатний розпізнавати білки, що розташовані на плазмалемі, за допомогою особливих білків пеплоса або капсида. Віріон прикріплюється до поверхні клітини-мішені й проникає в цитоплазм. Далі вірус вивільняється від білків капсида; цей процес називається *депротеїнізацією*. Депroteїнізація в більшості випадків відбувається в цитоплазмі, хоча у деяких вірусів вона закінчується тільки в ядрі. Вивільнення нуклеїнової кислоти

здійснюється за допомогою клітинних ферментів. Після цього вірус здатний до розмноження.

В даний час відповідно до біологічної класифікації все живе на Землі поділяють на **2 імперії**: *клітинні та неклітинні форми життя*. **Неклітинні форми життя представлені вірусами**, яких вітчизняний вірусолог, академік Жданов В.М. (1970) запропонував об'єднати в царство *Vira*, тобто Вірусів.

За пропозицією вітчизняного вченого, академіка Вірменської ССР Армена Левонтовича Тахтаджана, ботаніка і систематика (1972), **клітинну форму життя згрупувати в 4 царства, об'єднаних у 2 надцарства — надцарство прокаріот і надцарство еукаріот**.

1. *Надцарство прокаріот включає одне царство Дробянки, або Монери* із зарубіжної класифікації. Дробянки підрозділяють на підцарство бактерій і підцарство ціанобактерій (ціаном, або синьо-зелені «водорості» за старою назвою).

2. *Серед надцарства еукаріотів виділяють 3 царства: рослини, гриби, тварини*. Царство рослин ділять на 3 підцарства: багрянки (червоні «водорості» за старою номенклатурою); справжні водорості, вищі рослини. Царство грибів ділять на 2 підцарства: нижчих і вищих грибів. Царство тварин, найчисельніше із еукаріот, включає в себе понад 2-х млн. видів. Їх поєднують у 2 підцарства — одноклітинні тварини та багатоклітинні тварини.

Порівняльна характеристика клітин про- і еукаріот

Порівняння загального плану будови клітинних форм життя підцарств про- і еукаріот. Загальний принцип будови про- і еукаріот дозволяє виявити схожість усіх клітинних форм життя, дати їм оцінку в еволюції органічного світу.

Прокаріоти або доядерні не мають оформлених ядер. ДНК у вигляді однієї єдиної хромосоми у формі кільця знаходиться в цитоплазмі, не обмежена мембраною. Такий тип генетичного апарату називають **нуклеоїдом**. ДНК не пов'язана з білками – гістонами. Тому її гени здебільшого вільні для транскрипції та активні. Молекула ДНК утворює петлі, у вигляді розетки, які утримуються в середині кислими білками (виконують функції гістонів, гістони — білки з основними властивостями). **Нуклеоїд не має ядра**.

До еукаріот належить переважна більшість клітинних організмів. Вони мають морфологічно оформлене ядро, відокремлене від цитоплазми подвійною ядерною мембраною. У ядрі окремі молекули ДНК організовані в хромосоми, до складу яких входять кислі і основні білки (гістони). Але не тільки наявністю або відсутністю ядра відрізняються ці типи клітин. Вони також мають різну загальну організацію. Так, прокаріотичні клітини влаштовані значно простіше, ніж еукаріоти, у яких наявні різноманітні мембранні комплекси, органели, специфічні структури.

Конкретні основні відмінності:

1. Розмір клітин: у прокаріот діаметр в середньому становить 0,5-5 мкм; у багатоклітинних еукаріот зазвичай 10-12 мкм — у тварин і 40-60 мкм — у рослин.

2. Число клітин: (1) перші — одноклітинні або колоніальні (нитчасті), (2) другі — одноклітинні і багатоклітинні.

3. Рибосоми: 1 — 70 S і менше, вільні від цитоплазматичних мембран; 2 — 80 S рибосоми (більші), більша частина приєднана до ендоплазматичного ретикулуму.

4. Органели — у 1 — окрім рибосом, відсутні; у 2 є набір спеціалізованих органел.

5. Поверхневі, тобто цитоплазматичні мембрани, мають подібний принцип будови, але внутрішні мембрани у 1 розвинені значно слабкіше, ніж у 2; немає двомембранних органел.

6. Клітинні стінки (оболонки): 1 — жорсткі, не здатні до фагоцитозу та піноцитозу. Основний компонент містить муреїн, що складається з паралельно розташованих полісахаридних ланцюгів, зшитих між собою короткими ланцюгами пептидів. Цей мережевий комплекс являє собою одну молекулу. 2 — у рослин і грибів полісахаридні комплекси (целюлоза або хітин). У тварин — більшість клітин не має оболонок.

7. Джгутики: 1 — прості, мікротрубочки відсутні. Знаходяться поза клітиною і не покриті плазматичною мембраною, діаметр 20 нм. 2 — складні, з упорядковано розташованими, в структурі типу 9+2, оточені мембраною, діаметр 200 нм.

8. Дихання: 1 — у бактерій у мезосомах — багатоскладчастих втисненнях цитоплазматичної мембрани всередину цитоплазми. У ціаней — в цитоплазматичних мембранах. 2 — аеробне дихання відбувається в мітохондріях.

9. Фотосинтез: 1 — хлоропластів немає. Відбувається у фотосинтезуючих прокаріот в мембранах, що не мають специфічної упаковки. 2 — у хлоропластах, мембрани яких укладені в грани або ламели.

клітин найпростіших 10. Фіксація азоту: 1— деякі володіють цією здатністю. 2 — жоден організм не здатен до фіксації азоту.

Про- і еукаріотичні організми відрізняються за типом організації геному, будовою гену та регуляцією гена. У прокаріот відсутні інтрони, є оперонна організація гена, ДНК не пов'язана з білком та ін.

Однак, не дивлячись на значні структурні та функціональні відмінності, вони мають **спільні риси будови**, що дозволяють віднести їх до єдиної філогенетично пов'язаної клітинної форми життя:

- по-перше, мембранний принцип будови; вони мають зовнішні і внутрішні плазматичні мембрани, що забезпечують компартменталізацію протоплазми;
- по-друге, в загальних рисах подібний потік енергії через цикл трикарбонових кислот (цикл Кребса), а у фотосинтетиків — процес фотосинтезу;
- по-третє, єдиний принцип потоку інформації від нуклеїнових кислот до білка: ДНК — РНК — білок.

Загальний план будови усередненої еукаріотичної клітини

Предметом курсу цитології є в основному еукаріотичні клітини. Аналіз їх загального принципу будови дозволить простежити етапи еволюції еукаріотичної клітини.

Будь-яка клітина відокремлена від зовнішнього середовища плазматичною мембраною або плазмолемою (від грец. *lemma* — оболонка). Назовні від плазмолемі екстрацелюлярно розташовується клітинна оболонка (зовнішній скелет клітини), добре виражена у рослин, грибів, найпростіших. У тварин вона слабо виражена у вигляді тонкого шару 10-12 нм глікокаліксу — комплекс гліколіпідів і глікопротеїдів. Весь внутрішній вміст клітини об'єднується загальною назвою — протопласт або протоплазма. Протоплазма ділиться на цитоплазму і каріоплазму, тобто ядро. Цитоплазма також неоднорідна. Вона ділиться на гіалоплазму (цитозоль) (від лат. *gialin* — прозорий), або ж матрикс і структурні компоненти. Структурні компоненти цитоплазми або

як їх ще називають, органоїди і включення діляться на дві групи: мембранні — обмежені від гіялоплазми біомембранами, і немембранні — розташовані безпосередньо в гіялоплазмі. Мембранні структури цитоплазми являють собою замкнуті, закриті, об'ємні зони, відсіки, які мають свій власний вміст. Ці відсіки називаються компартментами або купе.

. Ендосимбіотична теорія еволюції еукаріотичних клітин

Відповідно до теорії послідовних ендосимбіозів еукаріотичні клітини виникли в результаті кооперації спочатку незалежних елементарних біологічних одиниць — прокаріотичних клітин. Партнери цього симбіозу мали вузьку спеціалізацію і згодом перетворились на органоїди. **Перший ендосимбіонт** — **нуклеоцитоплазма** — основна «хазяйська» частина еукаріотичної клітини, є залишком одного з прокаріотичних організмів, другий ендосимбіонт — **мітохондрії** — похідні аеробних бактерій, третій ендосимбіонт — **пластиди**, походять від фотосинтезуючих бактерій, четвертий ендосимбіонт — **ЦОМТ_u** та їх похідні (мікротрубочки цитоплазми, веретена поділу, центріолі, центромери, базальні тільця і ундулоподії) — залишки бактерій — спіроплазм.

З інтеграцією взаємозалежних ендосимбіонтів: нуклеоцитоплазми, мітохондрій, ундулоподій завершилося створення тригеномної еукаріотичної клітини. На початку цього були гетеротрофні організми — мікроорганізми. Подальша еволюція цих клітин призвела до появи різноманіття тварин і грибів.

Остання еволюційна подія в серії послідовних ендосимбіозів — **надбання еукаріотами здатності до фотосинтезу**. Спочатку гетеротрофні еукаріоти фагоцитарно «захоплювали» фотосинтезуючих прокаріот з метою харчування, але не перетравлювали їх остаточно. Такий спосіб симбіозу описаний у деяких сучасних інфузорій, гідр. Наприклад, *Paramecium bursaria* захоплює хлорели — зелені одноклітинні водорості.

Біологічні потенції до прогресивної еволюції про- і еукаріотичних клітин

Філогенетичний потенціал прокаріот значно вужче, ніж еукаріот. Філогенетичний шлях прогресивної еволюції найпростіших привів до колоніальної багатоклітинності. Колонія Вольвокса не є багатоклітинним організмом. Всі клітини цієї

колонії однакові за будовою та функцією, тобто не диференційовані. Їх структурне і функціональне об'єднання відбулося за рахунок диференціювання внутрішньоклітинних структур: цитоплазматичні містки, виділення безструктурної міжклітинної речовини і т. д. Еволюційною перевагою об'єднаних колоній є переваги в харчуванні, захисті, розмноженні. Подальша диференційовка призвела до появи багатоклітинних тварин. У цьому випадку поліфункціональна еукаріотична клітина має значно більшу кількість варіантів для еволюції, у порівнянні з можливостями до модифікації внутрішньоклітинних структур. Тому прогресивна еволюція шляхом диференціювання окремих клітин у багатоклітинному організмі стала домінуючою в філогенезі тварин, а також рослин і грибів.

Положення клітинної теорії, можуть бути зведеними до чотирьох:

1) всі живі організми -тварини і рослини- складаються з клітин;

2) клітина - незалежний організм (індивідум) – елементарна одиниця живих істот;

3) клітина - простір, обмежений вегетативною мембраною (оболонкою), що містить слизисту рідину і ядро; головним компонентом є оболонка, так як в ній здійснюються основні метаболічні процеси;

4) всі клітини виникають шляхом цитогенезу.

Слід зазначити, що на час створення клітинної теорії в таких природничих науках, як астрономія, фізика і хімія уже були зформульовані важливі принципи і закони, створені загальні теорії. Книга Шванна ніби виводила біологію на цей високий загальнонауковий рівень.

Отже створення клітинної теорії стало величезною подією в біології, одним з вирішальних доказів єдності всієї живої природи.

Завдання самостійної роботи:

- ознайомитися з основними методами дослідження у біології та цитології,
- законспектувати основні поняття в дисципліні.
- ознайомитися з порівняльно характеристикою клітин про- і еукаріот,

- ознайомитися з основними методами дослідження у **біології клітин** і тканин,
- законспектувати основні положення клітинної теорії,

Питання для самоконтролю

1. Предмет біології та цитології в становленні дисципліни.
2. Поясніть основні методи дослідження клітин.
3. Обґрунтуйте суть будови та роботи *світлового мікроскопа*.
4. Сформулюйте основні положення клітинної теорії
5. Макросистема форм життя на Землі
6. Відкриття вірусів, як неклітинної форми життя.
7. Порівняльна характеристика клітин про- і еукаріот.
8. Біологічні потенції до прогресивної еволюції про- і еукаріотичних клітин.
9. Клітина — елементарна одиниця життя
10. Обґрунтувати суть клітинної теорії

Форма контролю за виконання самостійного завдання:
оцінювання письмового виконання завдань самостійної роботи
(конспект)

Рекомендовані джерела інформації

1. О. А. Біда, С. І. Дерій, Л. М. Ілюха, Л. І. Прокопенко Біологія: довідник для абітурієнтів та учнів загальноосвітніх навчальних закладів: навчально-методичний . К. : Література ЛТД, 2013. – 672 с.
2. Новак В.П., Бичков Ю.П., Пилипенко М.Ю. Цитологія, гістологія, ембріологія : підручник (2-е вид., змін. і доп.) К.: Дакор, 2008.512 с.
3. Польський Б.Т. Основи біології: Різноманітність життя на доорганізмених рівнях: навчальний посібник. Суми : Університетська книга, 2009. 288 с.
4. Сиволоб А.В. Молекулярна біологія : підручник.К.: Видавничо-поліграфічний центр «Київський університет», 2008 – 384 с.
5. Шаламов Р.В. Біологія. Комплексний довідник / Р. В. Шаламов, Ю. В. Дмитрієв, В. І. Подгорний. Х.: Веста: Вид-во «Ранок», 2011. 624 с.

Самостійна робота № 2

Тема 2. Мембрани клітини. Транспорт речовин через мембрани

Коротка характеристика змісту навчального матеріалу

Третину чи навіть половину всієї маси клітини складають **мембрани**. Загальною рисою всіх мембран клітини, зовнішньої плазматичної мембрани, внутріклітинних мембран, мембран органоїдів є те, що вони представляють собою тонкі (6-10 нм) плівки ліпопротейної природи.

Хімічний склад і молекулярна організація

Основними хімічними компонентами клітинних мембран є ліпіди і білки, співвідношення між якими по масі коливається від 4:1 до 1:4. В деяких мембранах знайдено вуглеводи.

Ліпіди представлені фосфоліпідами, гліколіпідами, холестерином, який у рослинних клітин замінений фітостерином. Різні мембрани клітини можуть відрізнятися одна від іншої по кількості ліпідів. Так плазматична мембрана містить 35 - 40% ліпідів, а мембрана мітохондрій - 27-29%.

Холестерин - це один із основних компонентів ліпідного матрикса, від якого в значній мірі залежить текучість мембран та їх міцність. На одну молекулу фосфоліпіда в мембрані приходиться приблизно одна молекула холестерину. Певним чином вклинюючись між фосфоліпідними молекулами, холестерин не дає змоги кристалізуватися вуглеводневим ланцюгам і гальмує фазовий перехід ліпідів при зміні температури, тобто дякуючи йому ми уникаємо різкого зменшення текучості мембран при похолоданні.

Значна частина холестерину, який використовується організмом для побудови мембран, синтезується в клітинах печінки і звідси з током крові переноситься в інші клітини. Оскільки молекули холестерину нерозчинні у водному середовищі, вони переносяться із кров'ю у вигляді великих комплексів, які називаються ліпопротейновими часточками. Кожна така часточка є везикулою (мішечком), всередині якої знаходиться не менше 1500 молекул холестерину.

Для здорових людей надлишок холестерину, пов'язаний з нерозумною дієтою та переїданням, несе значну небезпеку. Було показано, що коли в клітині накопичується багато холестерину вона рятує себе викликаючи захворювання всього організму. Щоб цього не трапилося слід дотримуватися дієти і обмежити добове вживання холестерину до 300 мг, позбутися лишньої ваги, зайнятися фізкультурою.

Дуже відрізняються мембрани набором білкових молекул. За біологічним значенням мембранні білки можна розділити на три групи: ферменти, рецепторні білки, структурні білки. В різних мембранах існує характерний набір ферментів, в плазматичній мембрані клітин печінки таких ферментів виявилось понад 25. Білки-рецептори служать для пізнання поверхні сусідніх клітин, гормонів, вірусів і т.д. Структурні білки беруть участь в стабілізації мембран.

Вуглеводний компонент мембран представлений глікопротеїнами - молекулами білків ковалентно зв'язаними з вуглеводами.

В 1935 році Даніелі і Даусон запропонували першу, так звану "*бутербродну*" модель організації мембрани. Згідно цієї моделі мембрани клітини побудовані по типу тришарового пирога (білок-ліпід-білок). Ліпідний шар у центрі - це бімолекулярний шар в якому гідрофобні кінці молекул ліпідів направлені один до іншого, а гідрофільні-до білкових шарів, що лежать по обидві сторони від ліпідного шару. Ця модель одержала своє підтвердження з допомогою електронного мікроскопа. Так, зокрема, на мембрані мієлінової оболонки нервів добре видно, що вона тришарова: два темних шари по 2,5 нм кожний і більш широкий світлий шар між ними. На основі цих спостережень на початку 60-х років Робертсоном була висунута гіпотеза про "елементарну мембрану", згідно якої всі мембрани клітини побудовані по типу тришарового пирога і в зв'язку з цією властивістю можуть взаємно переходити одна в іншу.

Але через декілька років почали накопичуватися факти, які вступали в протиріччя з існуючою моделлю і висунутою гіпотезою. Зокрема, з'ясувалося, що чітку тришарову структуру мають не всі мембрани, мало того - в таких мембранах була знайдена глобулярна структура. Намагання екстрагувати білки з мембрани для їх вивчення привело до того, що основна їх маса виявилася важко екстрагованими, а це може бути лише у тому випадку, якщо білки з ліпідами будуть зв'язаними не електростатичними, а більш міцними хімічними зв'язками.

Ці, а також інші факти, що не узгоджувалися з "*бутербродною* моделлю" дали поштовх до створення нових моделей. Одна з них "*мозайчна*" модель організації мембрани. Згідно цієї моделі білки, що входять до складу мембрани не утворюють суцільного шару на внутрішній і зовнішній поверхні ліпідного шару. Вони можуть бути трьох різновидностей: інтегральні, напівінтегральні та периферійні.

Інтегральні і напівінтегральні білки мають глобулярну структуру і виконують основну роль в організації мембрани. З ліпідною фазою вони зв'язані гідрофільно-гідрофобною взаємодією. Глобули інтегральних білків пронизують всю товщину мембрани, напівінтегральних - входять в мембрану лише наполовину, виступаючи з однієї або з другої сторони. Периферійні білки розміщуються на поверхні біліпідного шару і зв'язані з ліпідними молекулами електростатичними взаємодіями. Ці білки ніколи не утворюють суцільного шару.

Дякуючи такій будові мембрані властиві динамічність і лабільність, тобто для мембран характерні перебудови, які приводять до зміни їх функціональних властивостей. Показано також, що інтегральні і напівінтегральні білки мембран здатні до переміщення, тобто вони ніби плавають в площині мембрани в горизонтальному і вертикальному напрямках.

Особливе місце серед різних клітинних мембран займає плазматична мембрана або **плазмалема**. Принцип організації плазматичної мембрани такий як і інших мембран клітини. Товщина її близько 10 нм, тобто ця мембрана є найтовщою порівняно з іншими мембранами. Хімічний склад: 35-40% -ліпіди, 60%-білки, близько 1% вуглеводи. Плазмалема порівняно з іншими мембранами більш багата холестерином, склад білків її дуже різноманітний, що обумовлено різноманітністю її функцій. Вуглеводи представлені глікуроновою кислотою, фукозою, сіаловою кислотою, гексозаміном. Ці вуглеводи утворюють довгі розгалужені ланцюги полісахаридів, що зв'язані з білками мембран, утворюючи так званий глікопротеїновий комплекс - **глікокалікс**. Цей зовнішній полісахаридний шар має желеподібну консистенцію і може служити своєрідним міжклітинним "мастилом".

Основні функції плазматичної мембрани

Плазматична мембрана виконує цілий ряд важливих клітинних функцій. **Головна її функція - транспортна.**

Самий простий і неспецифічний механізм переносу речовин через мембрану - **звичайна дифузія**. Цим шляхом клітина обмінюється з навколишнім середовищем киснем, вуглекислим газом, водою. Таким же способом в цитоплазму проникає і чимало синтетичних речовин, зокрема медикаменти. Так, наприклад, якщо концентрований розчин цукру контактує з водою, то спостерігається переміщення молекул цукру із області з їх високою концентрацією в область низької концентрації. При цьому чим більша різниця в

концентраціях між двома розчинами (градієнт концентрації), тим швидше відбувається дифузія. Істотний вплив на дифузію здійснює плазматична мембрана. Транспорт через мембрану здійснюється значно повільніше, ніж дифузія в розчинах, так як мембрана являє собою досить серйозну перешкоду для більшості типів молекул.

В кінці минулого століття Овертон помітив, що швидкість проникнення тієї чи іншої речовини в клітину залежить від її розчинності в ліпідах. Своїми дослідженнями Овертон показав, що речовини розчинні в ліпідах, краще проникають в клітину.

Роботи послідовників Овертона підтвердили одержані ним результати, але при цьому з'ясувалося, що правило відносної розчинності в ліпідах не підходить до досить малих молекул, таких як вода, метанол, формамід, інші. Ці малі молекули проникають в клітину значно швидше, чим можна було б пояснити, виходячи з їх розчинності в ліпідах. В зв'язку з цим було зроблено припущення, що в мембрані є *пори*, яке й було підтверджено з допомогою електронного мікроскопа. Діаметр пор - 0,8 нм, їх загальна площа на клітинній поверхні - 0,06%. Через ці отвори і проходять вільно молекули і іони розміри яких не перевищують діаметр пор.

Дифундувати через мембрану молекули чи іони можуть і *шляхом розчинення їх в біліпідному шарі*.

Особливо легко проходять плазматичну мембрану гідрофобні молекули. Такі молекули відносно без перешкод входять в фосфоліпідний матрикс мембрани.

Механізм дифузії полярних гідрофільних речовин через гідрофобний бар'єр бішару також пояснюють сьогодні з позицій динамічної структури біологічних мембран. Фосфоліпіди організовані в мембрані в динамічні комплекси - **кластери**, які відрізняються орієнтацією молекул і більш щільною їх упаковкою. Звичайно кластери включають до 20-30 молекул фосфоліпідів. Живуть вони недовго - близько 10^{-7} с, вони постійно розпадаються і утворюються заново, переміщуючись в бішарі. Таким чином, кластери представляють собою лабільні структурні дефекти в бішарі. Невеликі гідрофільні молекули можуть дифундувати через ці дефекти із значною швидкістю.

Таким чином, швидкість дифузії різних молекул через бішар визначається, двома факторами. *По-перше*, різницею концентрацій речовини, що переноситься по обидві сторони мембрани, *по-друге*, здатністю цієї речовини розчинятися в речовинах, що утворюють

бішар. При переміщенні іонів значний вплив на процес дифузії виявляє також різниця електричних потенціалів, що виникає при надлишковому накопиченні заряджених часточок.

Таким чином, при звичайній дифузії речовини можуть проникати в клітину або через пори або внаслідок розчинення їх у жирах.

Процеси вибіркового переносу речовин, що забезпечуються спеціалізованими структурами в мембрані, називають **транспортом**.

Транспорту речовин через мембрани розділяють на **пасивний і активний**.

Пасивний транспорт - це рух молекул через мембранний бар'єр за градієнтом концентрації, що не вимагає затрат енергії. На відміну від дифузії цей процес високо специфічний. Крім того, швидкість пасивного транспорту набагато вища, ніж можна цього очікувати виходячи із законів звичайної дифузії. Таке збільшення швидкості досягається присутністю в мембрані особливих білків, які здійснюють перенесення речовин і які називають **переносниками**. До речі, такий транспорт називають *опосередкованим*. Переносники це високомолекулярні білки, що вбудовані в ліпідний матрикс мембрани і певним чином орієнтовані в ньому. Ці білки, з'єднуючись з речовиною, яку потрібно транспортувати і яка самостійно пройти через мембрану не може, ніби перетягують її через біліпідний шар. Для функціонування такого білка, необхідне дотримання певних умов: речовина, що транспортується може пересікати мембрану лише в комплексі з ним, молекула білка-переносника повинна з'єднуватися з молекулою, що транспортується. З допомогою білків-переносників транспортуються аміно- і органічні кислоти, моносахариди, нуклеотиди.

Надходження іонів і поживних речовин через мембрану пасивною дифузиею, що опосередкована білками-переносниками, - один із основних механізмів в функціонуванні самих різних клітин організму. Найкраще вивчені такі білки в еритроцитів людини. Їх мембрана містить набір різноманітних спеціалізованих транспортних систем, відносний вміст яких, незначний. Так, кількісний вміст білка, що здійснює процес перенесення глюкози в клітини еритроцитів складає 10^5 молекул на один еритроцит - це всього лише 2% мембранних білків цієї клітини. І все ж ефективність дії цієї системи дуже висока. Білок-переносник збільшує швидкість процесу в 10^5 - 10^6 разів.

Встановлено, що білок, який переносить глюкозу - це інтегральний білок, що пронизує мембрану еритроциту і утворює в ньому пору.

Інший приклад таких білків з мембрани еритроцитів - це система транспорту аніонів. На відміну від інших клітин організму вона найбільше розвинута саме в еритроцитах. Вміст білків, що переносять аніони в бішарі значно вищий ніж тих, що переносять глюкозу,- близько 30% маси інтегральних білків. Система забезпечує трансмембранне переміщення різних аніонів, не відрізняючись при цьому високою вибірковою здатністю. Білок може зв'язувати і переносити через мембрану Cl^- , HCO_3^- , HPO_4^{2-} .

Переміщення речовин проти їх концентраційного градієнту здійснюється в клітині системами **активного транспорту**. Таке переміщення вимагає затрат енергії, тому процеси активного переносу спряжені безпосередньо з реакціями гідролізу багатих енергією сполук (**первинно-активний транспорт**), або використовують енергію накопичену дякуючи іншим транспортним процесам (**вторинно-активний транспорт**). Таким чином, основою класифікації різних видів активного транспорту служить відмінність в природі рушійної сили переносу речовин.

Універсальні переносники першого типу - системи транспорту іонів. Це селективні **іонні насоси** - інтегральні білки клітинних мембран. Іонні насоси широко розповсюджені в різних по спеціалізації мембранах. Вони акумулюють або виділяють іони в напрямку протилежному їх електрохімічним градієнтам, при цьому утилізують енергію гідролізу АТФ. Тому іонні насоси одночасно є також і ферментами, що здійснюють гідроліз АТФ - аденозинтрифосфатазами. Основна функція транспортних АТФаз - не просто каталіз реакцій гідролізу, а використання енергії, що при цьому вивільняється для переміщення іонів.

Транспортні АТФази, що функціонують в живій клітині, можна розділити на два великих класи. До першого відносяться протонні насоси -H^+ -АТФази мітохондрій, хлоропластів і бактерій, що спеціалізуються на перенесенні іонів водню через гідрофобний матрикс мембрани. Інший клас транспортних АТФаз включає Na , K - АТФазу клітин тварин, Ca -АТФазу мембран саркоплазматичної сітки і АТФазу, що переносить протони у грибів і водоростей.

Більшість досліджених іонних насосів електрогенні, вони переносять не лише часточку, але і електричний заряд через мембрану, створюючи таким чином мембранний потенціал.

Функціональне призначення біологічних насосів - підтримування всередині клітини постійного іонного складу. Нерівномірний розподіл іонів між клітиною і зовнішнім середовищем характерне для переважної більшості тканин. Наприклад, іони калію і натрію локалізовані в живій клітині таким чином, що перший із них є основним катіоном в цитоплазмі, а другий - в позаклітинному середовищі. Завдання натрієвого насоса - видалення з клітини іонів натрію, що туди пасивно прооникають, і накопичення іонів калію за рахунок використання енергії АТФ. Тому натрієвий насос локалізований виключно в плазматичній мембрані і є її специфічною міткою - маркером. Спостерігається кореляція між інтенсивністю іонного транспорту і вмістом фермента в мембрані. В клітинах, які функціонують без іонних градієнтів, відсутня і Na , K - АТФаза. Наприклад - еритроцити кішки чи собаки. На відміну від еритроцитів інших тварин, вони містять іони натрію чи калію у відношеннях, що характерні для плазми крові, і тому не мають потреби мати спеціальний насос для перекачування цих іонів.

Сьогодні Na , K - АТФаза виділена в гомогенному стані. Вважається, що ферментативну і насосну функцію виконує один білок. В мембрані молекули АТФази орієнтовані так, що іонзв'язуючі центри на зовнішній поверхні клітини мають спорідненість до іонів K , а на внутрішній до іонів Na . Гідролітичний центр розміщений на цитоплазматичній стороні мембрани, і субстратом для ферменту служить лише внутрішньоклітинний АТФ. Така топографія молекули забезпечує міцне спряження процесів транспорту і гідролізу. Кількісні взаємовідносини в АТФазній реакції такі: при розщепленні однієї молекули АТФ у зовнішнє середовище переноситься три іони натрію, а в цитоплазму поступають два іони калію. Звідси видно, що із клітини викидається більше позитивно заряджених часточок, ніж акумулюється в ній. Це створює надлишковий негативний заряд всередині клітини і мембранний потенціал на її поверхні.

Для життєдіяльності клітини велике значення має функціонування ще однієї системи активного транспорту - кальцієвого насоса. Дякуючи йому клітина забезпечує строгий контроль за концентрацією іонів кальцію. Найменші зміни тут є пусковим механізмом для багатьох життєво важливих процесів:

м'язового скорочення і розслаблення, секреції, клітинного ділення, міжклітинних взаємодій та ін. Аналогічно натрієвому насосу, кальцієвий виконує також функцію фермента, Са-АТФази, каталізуючи розщеплення АТФ. В залежності від виконуваної роботи існує два типи кальцієвих насосів: насос плазматичних мембран, відповідальний за видалення Са⁺ із клітини в зовнішнє середовище, і насос внутрішньоклітинних мембран, який забезпечує накопичення цього іону у внутрішньоклітинних депо.

Енергія, яка була накопичена в процесах активного транспорту іонів, може бути використана клітиною для перенесення через мембрану необхідних їй метаболітів. Цей процес, що називається **вторинно-активним транспортом** повністю залежить від первинного переносу. Необхідна умова роботи вторинно-активного транспорту - спряження потоків різних речовин таким чином, що лише в одному із них витрачається енергія, яка запаслася у вигляді концентраційного градієнту іншої сполуки, що переноситься. Якщо потоки речовин, що транспортуються просторово об'єднані, спрямовані в одну сторону і зв'язані постійним відношенням, то процес, що при цьому спостерігатиметься носить назву **контраспорт або симпорт**, у випадку ж зустрічних потоків - **противотранспортом або антипортом**.

В клітинах тварин у більшості випадків джерелом енергії вторинно-активного транспорту служить градієнт іонів натрію, що виникає в результаті роботи електрогенного натрієвого насосу. В мембранах бактерій і бактероїдних органоїдів (мітохондрій і хлоропластів) рух багатьох органічних речовин зв'язаний з потоком іонів водню.

Великі молекули біополімерів можуть проникати в клітину різними шляхами. Один з них зв'язаний з розщепленням їх до мономерів за межами клітини чи на її поверхні, і проникненням таких мономерів через мембрану шляхом активного транспорту.

В деяких випадках макромолекули або їх агрегати чи навіть великі часточки попадають в клітину в результаті процесу ендцитозу, тобто дякуючи транспорту за **рахунок конформаційних змін мембрани**. Ендцитоз розділяють на **піноцитоз** і **фагоцитоз**. Назва піноцитоз походить від грецьких слів пінео-пити, цитоз-клітина, і означає явище, при якому клітина дійсно ніби "п`є". Гнучка плазматична мембрана утворює при цьому заглибину у вигляді каналця. Цей каналець заповнюється рідиною (з зовнішнього

середовища). Після цього такий каналець відшнуровується і переміщується в цитоплазму, де його мембранні стінки перетравлюються, а вміст вивільняється. Дякуючи такому процесові клітини можуть поглинати як великі молекули, так і різні іони, які не можуть проникнути через мембрану. У одноклітинних організмів піноцитоз - це спосіб поглинання їжі, що відіграє досить важливу роль. Часто спостерігається піноцитоз також і в клітинах, функція яких зв'язана з всмоктуванням, наприклад в клітинах епітелію кровоносних капілярів. Ці клітини поглинають речовини з крові, включаючи їх в піноцитозні міхурці, транспортують ці міхурці до своєї протилежної стінки і тут виділяють їх в міжклітинний простір шляхом "піноцитозу навпаки", тобто шляхом злиття мембрани міхурця з плазматичною мембраною.

При фагоцитозі (від грецьких слів "їсти" та "клітина") вирости мембрани захоплюють крапельки рідини, що містять які-небудь часточки, наприклад, бактерії і втягують їх в товщу цитоплазми, де гідролітичні ферменти переварюють поглинутий матеріал, розкладаючи до таких фрагментів, які можуть бути засвоєними клітиною. Це явище вперше описано російським вченим І.І.Мечніковим.

Процес фагоцитозу відіграє також важливу роль в реакції організму на інфекцію. До бактерій, що потрапляють в організм прямують спеціалізовані лейкоцити (фагоцити), які поглинають їх і з допомогою своїх ферментів розкладають. Фагоцитоз зустрічається у багатьох вільно живучих клітин і у деяких клітин тварин. Через існування клітинної стінки він не можливий для клітин рослин і бактерій.

Плазматична мембрана бере участь у виділенні речовин з клітини. Так, різні білки, мукополісахариди, жирові каплі і т.д. виводяться з клітини з допомогою екзоцитозу, процесу зворотного піноцитозу. В цьому випадку внутріклітинні продукти, заключені у вакуолі або міхурці і обмежені від гіалоплазми мембраною підходять до плазматичної мембрани. В місцях контактів плазматична мембрана і мембрана вакуолі зливається і вміст міхурця виливається в оточуюче середовище.

Такі аспекти поведінки мембрани, як ендо- та екзоцитоз, ще раз демонструють нам її динамічну природу, так як ми познайомилися з різними видами перетворення мембрани: злиття, заміщення, оновлення і т.д.

Досить важливою функцією плазматичної мембрани є **рецепторні функції**, які зв'язані з локалізацією на мембрані спеціальних структур, які мають здатність специфічно пізнавати або хімічні або фізичні фактори. Так, наприклад, на поверхні бактеріальних клітин існує обмежена кількість місць, з якими можуть зв'язуватися вірусні часточки, причому різні віруси зв'язуються з різними ділянками клітинної периферії, а тому одна і та ж бактеріальна клітина може мати на поверхні декілька різних типів рецепторів.

Різноманітність і специфічність наборів рецепторів на поверхні клітин дозволяє відрізнити свої клітини від чужих. Подібні клітини вступають одна з одною у взаємодію (кон'югація у найпростіших і бактерій, утворення тканинних комплексів з клітин), клітини ж які відрізняються набором рецепторів, в таку взаємодію не вступають. У вищих тварин такі клітини знищуються в результаті імунологічних реакцій.

Роль багатьох клітинних рецепторів заключається в передачі сигналів з поверхні всередину клітини.

Роль плазматичної мембрани в міжклітинних контактах

Плазматична мембрана бере активну **участь в міжклітинних контактах**. В зародкових, ембріональних тканинах, клітини зв'язані одна з іншою за рахунок здатності їх поверхні злипатися. Механізм цих зв'язків до кінця не розкритий, а тому припускають, що він забезпечується взаємодією між ліпопротеїдами і глікокаліксом плазматичних мембран. При такій міжклітинній взаємодії ембріональних клітин між плазматичними мембранами завжди залишається щілина шириною близько 20 нм, заповнена глікокаліксом. Якщо обробити таку тканину ферментами, що порушують цілісність глікокалікса, то це приведе до відокремлення клітин одна від іншої, тобто до їх дисоціації. Якщо ж такий фактор видалити, то клітини знов можуть утворювати комплекси.

З'єднання між клітинами в складі тканин може здійснюватися і більш складними спеціальними структурами такими як: простий контакт, з'єднання типу "замка", щільний контакт, десмосомний контакт та ін.

При **простому контакті** плазматичні мембрани контактуючих клітин розділені простором 15-20 нм. З боку цитоплазми ця зона мембрани не має більш ніяких додаткових структур.

При з'єднанні типу “замка” плазматична мембрана однієї клітини в певному місці вгнута, а іншої вигнута.

При **щільному контакті** зовнішні шари двох плазматичних мембран максимально зближені і зливаються в загальний шар товщиною 2-3 нм. Злиття мембран відбувається не по всій площі щільного контакту, а маленькими діляночками (крапинкове злиття). Даний тип контакту зустрічається між усіма типами епітелію.

Десмосомний контакт - невелика ділянка діаметром до 0,5 мкм, де між мембранами розміщена зона з високою електронною щільністю, яка утворена потовщеннями клітинної поверхні обох сусідніх клітин. В цьому місці мембрани ніколи не зливаються і між клітинами видно щілиноподібний проміжок близько 10-15 нм. Зсередини до потовщення прилягає частина, утворена великою кількістю тонесеньких фібрил, розміщених перпендикулярно і паралельно клітинній поверхні. Ці фібрили знаходяться лише в половинках десмосом і з однієї половинки в іншу ніколи не проникають. Таким чином, в межах десмосом немає якихось структур, які б механічно з'єднували обидві половинки десмосом. Вони залишаються морфологічно відокремленими, але разом з тим саме в ділянці десмосом клітини значно міцніше сполучені між собою, ніж там де їх немає. Причини цього явища поки що не з'ясовані.

У рослин зустрічається такий тип міжклітинних зв'язків як плазмодесми, що являють собою тоненькі трубчаті цитоплазматичні канали діаметром до 50 нм, що з'єднують дві сусідні клітини тобто гіалоплазму цих клітин. З допомогою плазмодесм забезпечується міжклітинна циркуляція розчинів, що містять поживні речовини, іони і інші сполуки.

Спеціалізовані структури мембрани

Плазматична мембрана може утворювати на своїй поверхні різні спеціалізовані структури. Це **мікроросинки, джгутики, війки**.

Мікроросинки є виростами цитоплазми, що обмежені плазматичною мембраною і мають форму циліндра товщиною 100 нм із закругленою верхівкою. Мікроросинки найбільш характерні для клітин епітелію, так в кишечному епітелії на 1 мм² поверхні нараховується до 2×10^8 мікроросинок, що приведе до різкого збільшення площі поверхні клітини. Число і товщина мікроросинок різна у різних типів клітин.

Війки і джгутики також покриті плазматичною мембраною, але містять систему мікротрубочок, що зв'язані з базальним тілом. Діаметр цих структур 200 нм, довжина може бути до 2 мм. Кількість війок на одну клітину може бути різною, якщо ж вона одна то її називають джгутиком. Війки і джгутики широко розповсюджені в тваринних клітин (інфузорії, війчастий епітелій, сперматозоїди). У рослин вони зустрічаються в чоловічих статевих клітин, в зооспор, в вегетативних клітин деяких водоростей. В голонасінних і покритонасінних війки і джгутики відсутні.

Функції війок і джгутиків зв'язані з рухами.

Завдання самостійної роботи:

- ознайомитися з порівняльно характеристикою клітин про- і еукаріот,
- ознайомитися з основними методами дослідження у **біології клітин** і тканин,
- законспектувати основні положення клітинної теорії,
- цитологія як наука.

Питання для самоконтролю

1. Хімічний склад і молекулярна організація.
2. Пояснити, що таке піноцитоз та фагоцитоз.
3. Назвати основні види організації мембран.
4. Суть основних функції плазматичної мембрани.
5. Пояснити суть перинно-активного транспорту.
6. Пояснити суть вторинно-активного транспорту плазматичних мембран.
7. Значення дифузії у транспортній функції мембран.
8. Пояснити важливістю є *рецепторні функції* плазматичної мембрани.
9. Роль плазматичної мембрани в міжклітинних контактах.
10. Спеціалізовані структури мембрани.

**Форма контролю за виконання самостійного завдання,
оцінювання конспекту.**

Рекомендовані джерела інформації

1. Албертс Б., Брей Д., Льюис Дж., Рэфф М., Робертс К., Уотсон Дж. Молекулярная биология клетки: В 3-х т. — М.: Мир, 1994.
2. Атабекова А.И., Устинова Е.И. Цитология растений.-М.: Колос, 1980.
3. Вельш У., Шторх Ф. Введение в цитологию и гистологию животных. М.: Мир, 1976.-
4. Вермель Е.М. История учения о клетке.-М.,Наука, 1970.
5. Де-Дюв К. Путешествие в мир живой клетки. — М.: Мир, 1987.
6. Заварзин А.А., Харазова А.Д. Основы общей цитологии.-Л.: 1982. 240 с.
7. Заварзин А.А., Харазова А.Д., Молитвин М.Н. Биология клетки. М.: Высш. шк., 1992.
8. История биологии /сначала XX века до наших дней./ М.: Наука, 1975.- 660 с.
9. Лабораторные занятия по курсу "Гистология, цитология и эмбриология" (Под ред. Ю.И. Афанасьева). — М.: Высш. шк., 1990.
10. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М.: Агропромиздат, 1988.- 271 с.

Самостійна робота № 3.

Тема: Цитоплазма і її структурні компоненти. Загальна характеристика органодів, місце локалізації їх в клітині. Вакуолі рослинних клітин. Мітохондрії Морфологічна характеристика. Пластиди клітин рослин.

Коротка характеристика змісту навчального матеріалу

Познайомившись із загальними принципами будови прокаріотичних та еукаріотичних клітин, зупинимося більш детально на будові та функціях структур клітини.

Клітини складаються з двох основних частин: ядра і цитоплазми, оточені плазматичною мембраною, а у рослинних клітин мембраною і клітинною стінкою або оболонкою. Весь внутрішній вміст клітини, за виключенням ядра, носить назву *цитоплазми*. Цитоплазма в свою чергу складається з *гіалоплазми* або *цитозоля* та *мембранних і немембранних* компонентів.

Гіалоплазма, цитозоль, матрикс або основна речовина цитоплазми має вигляд гомогенної складної колоїдної системи до складу якої входять: вода (80-85%), Са, Р, К, S та інші елементи, білки, нуклеїнові кислоти, полісахариди та ін. Ця система може міняти свій колоїдний стан, переходячи з гелю в золь і навпаки. До складу білків гіалоплазми входять глобулярні білки і ферменти серед яких ферменти метаболізму, гліколізу, ферменти активації амінокислот при синтезі білка та ін.

Основна роль гіалоплазми - це об'єднання різних клітинних структур в єдине ціле і забезпечення їх взаємодії.

Цитоплазма та її компоненти

Цитоплазма відмежована від зовнішнього середовища або від сусідніх клітин клітинною оболонкою (плазмалемою).

Цитоплазма, в свою чергу, складається з гіалоплазми та організованих структур, до яких належать органели і включення.

Органели – постійні клітинні структури. Кожна із органел виконує певні функції, забезпечуючи ті чи інші процеси життєдіяльності клітини (живлення, рух). Особливості будови тієї чи іншої органели тісно пов'язані з виконуваними нею функціями. На відміну від органел, включення – непостійні структури, тобто можуть з'являтися у процесі життєдіяльності клітини, зникають і знову утворюватись. Це здебільшого запасні сполуки чи кінцеві продукти обміну речовин у вигляді краплин, зерен. Залежно від рівня організації клітин організми діляться на прокаріотів та еукаріотів.

У клітинах еукаріот є вкриті подвійною мембраною органели – мітохондрії та пластиди. Вони містять власні ДНК та білоксинтезуючий апарат і розмножуються поділом, тобто мають певну автономію в клітині.

Органела — частина еукаріотичної клітини, яка зазвичай вільно плаває в цитоплазм

Органела — частина еукаріотичної клітини, яка зазвичай вільно плаває в цитоплазмі й виконує специфічну функцію. Органели були виявлені за допомогою різноманітних форм мікроскопії або завдяки клітинному фракціонуванню.

Рецептори та інші дрібні, молекулярного рівня, структури органелами не називають. Кордон між молекулами й органелами дуже нечіткий. Так, рибосоми, які зазвичай однозначно відносять до органел, можна вважати і складним молекулярним комплексом. Ступінь постійності клітинної структури теж ненадійний критерій її віднесення до органел. Так, веретено поділу, хоча й не постійно, але закономірно наявне в усіх еукаріотичних клітинах, зазвичай до органел не відносять, а везикули, які постійно з'являються і зникають у процесі обміну речовин, відносять. Багато в чому набір органодів, що перераховується в навчальних посібниках, визначається традицією.

Органели розрізняють:

- немембранні: *центріолі, війки, джгутики, ядерце, рибосоми;*
- мембранні: *ядро, мітохондрії, вакуолі, пероксисома, апарат Гольджі, ендоплазматичний ретикулум, лізосоми, пластиди.*

Одномембранні органели, їх функції та будова. До одномембранних органел клітини належить: *ендоплазматична сітка, комплекс Гольджі, лізосоми, різні типи вакуолей.*

Ендоплазматична сітка Ендоплазматична сітка – це система мембранних каналів. Розрізняють два види ендоплазматичної сітки: гранулярну (шорстка) і агранулярну (гладеньку). **Гранулярна ендоплазматична сітка** – система плоских мембран з рибосомами на зовнішній поверхні. ункція: синтез білка для клітини і на експорт компонент єдиної вакуолярної системи цитоплазми, система **плоских мембранних мішків або трубчастих утворів**, з яких формується своєрідна мембранна сітка всередині цитоплазми всіх клітин. Є **гранулярна й агранулярна ендоплазматичні сітки**. Гранулярна представлена замкненими мембранами, які утворюють сплющені мішечки, цистерни або мають вигляд трубочок. З боку гіалоплазми її мембрани вкриті рибосомами. **Агранулярна** ендоплазматична сітка має подібну будову, але не має рибосом. Ендоплазматична сітка швидко реагує на найменші uszkodження клітини, бере участь у синтезі білка, виконує транспортну роль (по ній пересуваються й розподіляються синтезовані органічні речовини), забезпечує зв'язок між внутрішньоклітинними структурами тощо. Гранулярна

ендоплазматична сітка є місцем утворення як самих мембран вакуольної системи, так і плазматичної мембрани. У посмугованих м'язах агранулярна ендоплазматична сітка (саркоплазматичний ретикулум) оточує кожну міофібрилу й депонує іони Кальцію. Ендоплазматична сітка (ЕПС) міститься в усіх еукаріотичних клітинах, становить більш ніж половину загальної кількості клітинних мембран. Це система мембранних трубочок, каналців та їх потовщень (бульбашок, цистерн), сполучених із зовнішньою цитоплазматичною мембраною і зовнішньою ядерною оболонкою. Створює безперервну поверхню, що оточує єдину замкнену порожнину.

синтез білків (на шорсткій ЕПС);• дозрівання і накопичення білків;• синтез ліпідів, гормонів ліпідної природи і вуглеводів (на гладенькій ЕПС);• відбуваються процеси обміну глікогену (на гладенькій ЕПС);• транспортування речовин сприяє перенесенню поживних речовин у клітину;• розщеплення токсинів (на мембранах гладенької ЕПС клітин печінки);• розслаблення міофібрил після м'язового скорочення (гладенька ЕПС м'язових клітин поглинає йони Кальцію із цитоплазми).

Комплекс Гольджі —

найбільш рухливий та мінливий органоїд, що складається з пучків (по 3-12 штук) мембранних мішечків (диктіосом) і пов'язаних з ними трубочок з пухирцями на кінцях.

Диктіосоми полярні: до одного з їх полюсів постійно надходять пухирці з ендоплазматичної сітки та зливаються з їх вмістом, а від другого полюса відходять уже дозрілі пухирці, які транспортуються в інші ділянки клітини та виводяться з неї. Кількість диктіосом у клітині коливається від однієї до десятків і сотень, залежно від типу клітини та фази її розвитку. Комплекс Гольджі міститься навколо клітинного ядра.

Комплекс Гольджі звичайно локалізується поблизу клітинного ядра. **Комплекс Гольджі**, або **внутрішній сітчастий апарат**, в світловому мікроскопі має вигляд сітки або зігнутих паличкоподібних тілець, які лежать навколо ядра.

За електронної мікроскопії комплекс Гольджі утворений гладенькими мембранами, які розташовуються паралельно одна одній і утворюють систему трубочок з міхурцями різного розміру на кінцях.

Основна функція комплексу Гольджі — виведення синтезованих клітиною речовин, синтез лізосом.

Функції комплексу Гольджі:

- 1) нагромадження і модифікація синтезованих макромолекул;
- 2) утворення складних секретів і секреторних везикул;
- 3) синтез і модифікація вуглеводів, утворення глікопротеїдів;
- 4) КГ відіграє важливу роль у відновленні цитоплазматичної мембрани шляхом утворення мембранних везикул і наступного злиття з клітинною оболонкою;
- 5) утворення лізосом;
- 6) утворення пероксисом.

Лізосоми беруть участь у перетравлюванні речовин, які надходять у клітину ззовні та компонентів самої клітини, а також таких сторонніх об'єктів як віруси та бактерії. Лізосоми знайдені в усіх еукаріотичних клітинах. За походженням та функціональними особливостями розрізняють: о первинні лізосоми, які щойно утворилися і містять лише гідролітичні ферменти; о вторинні лізосоми – результат злиття первинних лізосом з везикулами, що містять матеріали, які потрібно розщепити. Ці везикули можуть утворюватися внаслідок захвату мембранами фрагментів як ззовні, так і всередині клітини. У разі перетравлення частин самої клітини (автоліз) їх називають аутофагосомами.

Лізосоми можуть брати участь у видаленні цілих клітин і міжклітинної речовини (резорбція хвоста в пуголовка, утворення кістки на місці хряща, розм'якшення тканин у зоні запалення). Клітини-фагоцити крові використовують лізосоми для розщеплення поглинутих бактерій, передаючи здобуту інформацію про особливості чужорідних молекул іншим клітинам імунної системи. **Пероксисоми** — маленькі сферичні тільця, покриті мембраною. Виявляються майже в усіх клітинах еукаріотів. Містить переважно ферменти для руйнування пероксиду водню. Він утворюється в результаті окиснення деяких органічних речовин, має токсичні для клітини властивості, тому негайно руйнується каталазою. *Пероксисоми беруть участь також у процесі окиснення жирних кислот.*

Лізосоми (рис. 5) – дрібні органели діаметром близько 1 мкм., видимі лише в електронний мікроскоп. Вони вкриті щільною мембраною і містить до 60 різних ферментів, здатних розщеплювати білки, жири і вуглеводи.

Функція лізосом полягає у перетворенні речовин, які потрапили в клітину при фаго- або піноцитозі, а також у руйнуванні окремих органелів або клітин при їх відмиранні.

Двомембранні органели, їх функції та будова.

Мітохондрії — двомембранні органели клітин еукаріотів, органели синте

Цитолема займає в клітині пограничне положення і відіграє роль напівпроникного селективного бар'єра, який з одного боку відділяє цитоплазму від навколишнього середовища, а з другого—забезпечує її зв'язок із цим середовищем.

Функції плазмолем (цитолем):

- вибіркова проникливість;
- ендоцитоз;
- екзоцитоз;
- розпізнавання інших клітин та прикріплення до них;
- транспорт речовин в цитоплазму і з неї;
- взаємодія із сигнальними молекулами (гормонами, медіаторами, цитокінами та іншими) за допомогою рецепторів, які розміщені на її поверхні;
- рух клітини.

Плазмолема— найтовща із клітинних мембран, в електронному мікроскопі має 3-х шарову будову, два- із яких є електроннощільними і розділені світлим шаром. Її молекулярна будова описується згідно мозаїчної моделі. Це щільна плівка із ліпідів (в основному фосфоліпідів) і білків. Молекули ліпідів розташовані впорядковано – перпендикулярно до поверхні, у два шари так, що частина їхньої молекули, які активно взаємодіють з водою (гідрофільні), спрямовані назовні, а частини, які інертні до води (гідрофобні) – в середину мембрани. Молекули білка розташовані не суцільним шаром на поверхні ліпідного каркаса з обох його боків. За своїм розміщенням відносно ліпідного бішару мембранні білки діляться на такі 2 групи: інтегральні та периферійні.

Периферійні білки – німічно зв'язані з поверхнею мембрани і, зазвичай, локалізуються поза ліпідним шаром.

Інтегральні білки або повністю занурені, або частково в ліпідний шар, частина білків (трансмембранні) цілком пронизують всю мембрану (рис. 2).

Мембрана покрита глікокаліксом, який складається із олігосахаридів, ковалентно зв'язаних з глікопротеїнами і гліколіпідами плазмолем. Основними функціями глікокаліксу є: - міжклітинне впізнавання; - міжклітинна взаємодія - пристінкове травлення.

Ендоцитоз – поглинання клітиною речовин, яке здійснюється шляхом: піноцитозу (поглинання рідини); фагоцитозу (захоплення твердих частинок).

Екзоцитоз – виділення секреторних гранул з клітини (секреція).

Зовнішні мембрани різних клітин суттєво відрізняються як за хімічним складом своїх ліпідів і білків, так і за їх відносним вмістом. Саме ці особливості і визначають різноманітність у фізіологічній активності мембран різних клітин та їхню роль у життєдіяльності клітин і тканин.

До мембранних органел відносять: - ендоплазматичну сітку; - мітохондрії; комплекс Гольджі; - лізосоми;- пластиди.

До немембранних органел належать: - рибосоми; - центріоліклітинного центру.

В світловому мікроскопі цитоплазма має однорідний вигляд, проте в електронному мікроскопі було виявлено складні системи мембран, які формують *структуру органел*.

Рибосоми – побудовані із великої і малої субодиниць, які містять різні типи РНК і білок. Рибосоми діляться на вільні і зв'язані із гранулярною ендоплазматичною сіткою. Комплекс декількох рибосом називається полірибосоми (полісома). Основна функція – синтез білка. **Рибосоми: хімічний склад, будова і функції.** **Клітинний центр.** Рибосоми – невеликі гранулоподібні сферичні тільця, розміром від 15 до 35 нм. Рибосоми складаються із двох субодиниць, розташовані в цитоплазматичному матриксі або зв'язані з мембранами ендоплазматичної сітки. Рибосома – рибонуклеопротейдний комплекс, який складається із двох субодиниць. Якщо з однією молекулою ІРНК з'єднуються кілька рибосом, то утворюються полісоми, що містять від 5 до 70 рибосом.

Мітохондрії – органели, які можна бачити у світловому мікроскопі у вигляді палочок, зерен, ниточок. Функція мітохондрій полягає в здійсненні окисно-відновних процесів, у наслідок яких виділяється енергія, яка акумулюється у вигляді молекул АТФ. Нагромадження АТФ робить мітохондрії своєрідними акумуляторами енергії клітини. Синтезована в мітохондріях АТФ вільно виходить у цитоплазму й далі направляється до ядра та органел, де забезпечує їх енергією.

Вакуолі – це порожнини в цитоплазмі, оточені мембраною та заповнені рідиною. В еукаріотичних клітинах є різні типи вакуоль.

Вакуолі можуть виникати з пухирців, які відокремлюються від ендоплазматичної сітки, або комплексу Гольджі. Вони заповнені водним розчином органічних і неорганічних сполук, серед них – продуктів обміну або пігментів. Вакуоля відмежована від цитоплазми мембраною — тонопластом. Функції вакуоль різноманітні: вони підтримують тургорний тиск, зберігають поживні речовини і накопичують продукти обміну. Скоротливі вакуолі одноклітинних тварин регулюють осмотичний тиск у клітині, беруть участь у виведенні продуктів обміну, а також сприяють надходженню в клітину води.

Нині відомо близько 40 ферментів, які містяться у лізосомах

Вакуолі рослинних клітин

Рослинний організм не має спеціальної видільної системи, яка є у тварин (нирки, артеріальна кров, сечові протоки і т.п.). Тому кожна клітина рослини повинна обзаводитися власним санітарним господарством, окремим контейнером для скидання непотрібних чи шкідливих для неї речовин чи відходів метаболізму. Таким контейнером і є вакуоль, яка займає більшу частину клітинного об'єму і оточена спеціальною вакуолярною мембраною - *тонопластом*. **При цьому завідомо непотрібні чи шкідливі для рослини іони (такі як Na^+) будуть похованими під вакуолярною мембраною практично безповоротно. Іони потрібні, але такі що зараз у надлишку, будуть здатні на збереження тимчасово.** Таким чином вакуолі - це мішечки, заповнені водянистим розчином, що називається клітинним соком. Вакуолі можуть займати до 90% внутрішнього простору клітини, витісняючи компоненти цитоплазми і ядро, які виявляються притиснутими до плазматичної мембрани і клітинної стінки. **Вакуолі підтримують тургор в рослинних клітинах і забезпечують середовище для накопичення розчинних у воді речовин, зокрема, неорганічних солей, цукрів, органічних кислот і їх солей, низькомолекулярних, а також деяких високомолекулярних сполук.**

Вакуоль може служити місцем де відкладаються запасні продукти, а також накопичуються кінцеві продукти обміну рослинної клітини. Крім цього вакуолі можуть використовуватися для екскреції, тобто для видалення з клітини метаболітів, про що мова йшла вище.

Мітохондрії

Мітохондрії (МХ) належать до органодів, які є в усіх клітинах, за виключенням бактерій і синьо-зелених водоростей; відсутні вони і в

зрілих еритроцитах. Форма і число МХ залежить від типу клітини в якій вони знаходяться. Діаметр МХ варіює від 0,2 до 7,0 мкм, а форма буває кулеподібною, паличковидною, нитчатою і т.п. У одноклітинній зеленої водорості *Microsterias* в клітинах знаходиться всього лише по одній МХ, тоді як у гігантської амеби число їх може досягати 500 000. У ссавців в клітинах печінки нараховується до 1000 МХ, в клітинах нирок 300. В рослинних клітинах число МХ менше ніж у тваринних. У тваринних клітинах МХ знаходяться в безперервному русі. Мітохондріальна ДНК має у людини розмір 16569 п.н. і кодує 13 білків системи окислювального фосфорилування, 2 тРНК і 2 рРНК. (РЖ Генетика человека, 1991, 4я5402). Матрикс МХ має тонкозернисту гомогенну будову. В хімічному відношенні він вивчений недостатньо, але з існуючих даних відомо, що в матриксі МХ знаходяться молекули мітохондріальної ДНК, рибосоми, значна кількість білків і багато інших органічних сполук.

Основною функцією мітохондрій є **синтез АТФ**. Відбувається цей процес в результаті окислення органічних речовин, в першу чергу вуглеводів, і фосфорилування АДФ.

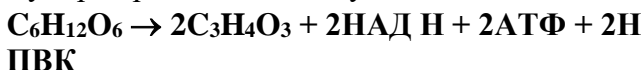
Початкові етапи окислення вуглеводів протікають в гіалоплазмі без участі кисню, а тому таке окислення називається анаеробним або гліколізом. Головним субстратом при анаеробному окисленні є гексози і у першу чергу глюкоза, рідше пентози, амінокислоти і жирні кислоти.

При повному окисленні глюкози виділяється 680 ккал енергії на 1 моль (тобто на 180 г глюкози) згідно слідуєчої реакції:



В процесі ж гліколізу глюкоза або якийсь інший субстрат окислюється не до кінця. Зокрема, глюкоза розпадається до тріоз і при цьому клітина отримує лише 2 молекули АТФ, так як на цей процес тратиться 2 молекули АТФ, а синтезується лише 4.

Сумарна реакція гліколізу має такий вигляд:



Піровиноградна кислота може в анаеробних умовах за участю НАД Н (нікотинамідаденіндинуклеотид-відновлена форма) відновиться до молочної кислоти, оцтового альдегіду або етилового спирту.

Недивлячись на низький енергетичний вихід, гліколіз широко використовується в природі, зокрема, він є основним поставщиком енергії в клітинах мікроорганізмів і деяких найпростіших, для клітин

вищих організмів на ранніх стадіях ембріонального розвитку. Еритроцити ж ссавців не маючи мітохондрій, одержують необхідну їм енергію за рахунок гліколізу.

Дальший процес окислення вже протікає не в гіалоплазмі, а у мітохондріях. Утворена при гліколізі піровиноградна кислота за участю кисню та енергії, що виділяється в результаті розщеплення жирів, білків і вуглеводів включається в так званий цикл лимонної кислоти (цикл Кребса), де вона втрачає молекулу CO_2 і окислюється до ацетата (двовуглецевої сполуки), який сполучається з коферментом А. Утворений ацетил-коензим А, з'єднуючись з чотирьохвуглецевою сполукою оксалацетатом, утворює шестивуглецеву лимонну кислоту (цитрат). Лимонна кислота знову окислюється до оксалацетату, а останній зв'язується з ацетил-коензимом А, після чого цикл повторюється. При цьому окисленні виділяються дві молекули CO_2 , а електрони, що звільнюються переносяться на акцепторні молекули коферментів НАД, з допомогою яких вони попадають в дихальний ланцюг (ланцюг переносу електронів). Тут вони з'єднуються з молекулярним киснем, утворюючи молекули води. Дихальний ланцюг - головна система перетворення енергії в мітохондріях. До нього входять два ферменти сукцинат дегідрогеназа і НАД-дегідрогеназа і 4 елементи (цитохроми, негемінове залізо, мідь і кофермент Q). Тут відбувається їх послідовне окислення і відновлення в результаті чого вивільняється невеликими порціями енергія. Дякуючи цій енергії в трьох точках дихального ланцюга із АДФ і фосфату утворюється АТФ, тобто відбувається фосфорилування. Це фосфорилування, як ми впевнилися зв'язано з окисленням (перенесення електронів), а тому називається воно окислювальним фосфорилуванням. Таким чином, в циклі Кребса відбувається повне окислення продуктів гліколізу, а енергія яка при цьому виділяється іде для синтезу АТФ.

Елементи ланцюга переносу електронів локалізовані у внутрішній мембрані мітохондрій. Зовнішня мембрана мітохондрій не має здатності здійснювати окислювальне фосфорилування.

Такий розподіл різних ланцюгів характерний для еукаріотичних клітин, а у прокаріот, зокрема бактерій, елементи циклу трикарбонових кислот локалізовані прямо в цитоплазмі, а ферменти дихального ланцюга і фосфорилування - на виростах плазматичної мембрани, що називаються мезосомами. Таким чином, у бактерій плазматична мембрана виконує роль, аналогічну внутрішній мембрані мітохондрій еукаріотичних клітин.

Так же, як і інші органоїди цитоплазми, мітохондрії можуть збільшуватися в кількості. Особливо добре це стає помітно під час поділу клітини і при її функціональних навантаженнях. Експериментальні дані свідчать про те, що **утворюються мітохондрії шляхом їх росту і послідуючого поділу, найчастіше з допомогою перетяжки.**

1. Мітохондрії схожі з бактеріями по формі і розмірах, містять ДНК, синтезують білок і розмножуються поділом.

2. Молекула мітохондріальної ДНК має форму кільця, що теж характерно і для бактеріальних клітин.

3. Мітохондрії містять рибосоми, які дрібніші клітинних рибосом і більше нагадують рибосоми бактерій.

4. Синтез білка в мітохондріях подавляється хлорамфеніколом (в бактеріях теж), який не впливає на синтез білка у високоорганізованих клітинах, що проходить поза мітохондріями.

5. У бактерій система переносу електронів локалізується в плазматичній мембрані, яку можна порівняти з внутрішньою мембраною мітохондрій.

6. У деяких бактерій від плазматичної мембрани відходять вирости, утворюючи так звані мезосоми. Ці вирости схожі з кристами мітохондрій.

В процесі еволюції «союз» між клітиною-хазяїном і мітохондріями закріпився, відбулися певні перебудови, при яких мітохондрії втратили частину генетичного матеріалу і перетворилися в структури з обмеженою автономією. Зокрема, зараз точно доказано, що значна частина білків мітохондрій знаходиться під генетичним контролем з боку ядра і синтезується за межами мітохондрій.

Аналіз деяких сучасних організмів вказує на можливість такої еволюційної події. Існує декілька сот видів одноклітинних еукаріот, які нагадують гіпотетичний предковий еукаріотичний організм тим, що живуть в умовах дефіциту кисню (наприклад, в кишечнику тварин) і зовсім не мають мітохондрій. Один із таких представників, амеба *Pelomyxa palustris*, хоча і не має мітохондрій все ж здійснює окислювальний метаболізм, «надавши житло» в своїй цитоплазмі аеробним бактеріям і встановивши з ними постійні симбіотичні відношення.

Пластиди

Пластиди (ПЛ) - органоїди, які зустрічаються лише у рослинних організмів. В клітинах вищих рослин можна знайти декілька видів ПЛ.

Це хлоропласти, лейкопласти (безбарвні), амілопласти (безбарвні, але містять крохмаль), хромопласти. Кожен із перелічених видів ПЛ може переходити в інший.

Найважливішою ПЛ рослинних клітин є хлоропласт. Хлоропласти - це структури кулеподібної, яйцевидної, дисковидної або гантелевидної форми. Кількість хлоропластів в клітинах різних рослин різна і разом з тим більш-менш постійна. При недостатчі число їх збільшується шляхом розмноження, при надлишку-зменшується, шляхом дегенерації. У водоростей може бути лише один хлоропласт, який називається хроматофором. В середньому ж на клітину вищих рослин приходить 20-30 хлоропластів, хоча зустрічаються і такі рослини в яких знайдено до 1000 хлоропластів на одну клітину.

Розміри хлоропластів досить сильно варіюють в залежності від умов середовища і генетичних особливостей рослин. Так, у рослин, що виростили у тіні хлоропласти крупніші, крупніші вони і у поліплоїдних клітин, ніж в аналогічних диплоїдних. Довжина хлоропластів 5-10 мкм, ширина 2-4 мкм. Хроматофори можуть мати довжину до 50 мкм.

Хлоропласти оточені двома мембранами, які розділені перипластидною порожниною шириною 100-300 А. Простір хлоропласта заповнений матриксом або строною, яка пронизана системою плоских міхурців - **тилакоїдів**. Основним пігментом, що зафарбовує хлоропласт в зелений колір є хлорофіл; інші пігменти, що відносяться до групи каротиноїдів - каротини і ксантофіли - проявляються лише восени, коли вміст хлорофілу в них зменшується. Із чотирьох відомих форм хлорофілу а, b, c, d найбільш поширеним є хлорофіл а, який властивий автотрофним організмам. Серед інших хімічних сполук в хлоропластах знайдені РНК і ДНК, велика кількість ферментів, що контролюють процес фотосинтезу, а також ферменти, що синтезують білки, жирні кислоти і фосфоліпіди. Крім цього хлоропласти містять деякі цитохроми, вітаміни К і Е, атоми Fe, Cu, Mn, Zn, та ін. В матриксі хлоропластів знайдені рибосоми; там же відкладається запасний полісахарид крохмаль, у вигляді крохмальних зерен.

Сумарна реакція фотосинтезу слідує:



Ця реакція являє собою складний ланцюг процесів, що протікають у дві фази: світлову і темнову. Під час **світлової фази** кванти світла поглинаються електроном в молекулі хлорофілу. В результаті один з

електронів збагачується великим запасом енергії і покидає хлорофіл. Ця енергія використовується для синтезу АТФ і відновлення НАДФ. «Дірка» в молекулі хлорофілу заповнюється електроном, який поступає в результаті фотолізу води - розкладу води на іон водню (H^+) і іон гідроксиду (OH^-). Таким чином, іон гідроксиду віддає свій електрон (e^-) хлорофілу, а радикали OH утворюють воду і кисень: $4OH \rightarrow 2H_2O + O_2$

Саме цей кисень і виділяється зеленими рослинами в атмосферу Землі.

Темнова фаза фотосинтезу зв'язана з використанням макроергічних речовин (АТФ, НАДФ Н і ін.) для відновлення атмосферного CO_2 і з'єднання його з воднем, що приводить до утворення вуглеводів. Цей процес багатоетапний і в ньому бере участь велика кількість ферментів. Починається він з приєднання CO_2 до рибульозодифосфату (5 вуглецева сполука) і утворення короткоживучої шестивуглецевої сполуки, яка зразу ж розпадається на дві молекули фосфогліцеринової кислоти (С3). В результаті послідовних перетворень з фосфогліцеринової кислоти утворюються різні гексози і пентози і регенерується рибульозодифосфат, який знову бере участь в зв'язуванні CO_2 . В кінцевому результаті в хлоропласті з шести молекул CO_2 утворюється одна молекула глюкози і для цього процесу витрачається 12 молекул НАДФ Н, які поступають із світлових реакцій фотосинтезу.

Вивчення локалізації хімічних речовин у хлоропластах показало, що всі пігменти фотосинтезу і ферменти світлових реакцій локалізовані в гранах. Мембрани тилакоїдів є тим місцем де безпосередньо вловлюється світло. Ферменти, що беруть участь в темнових реакціях містяться в матриксі пластид.

Пластиди є носіями спадкових задатків, що було встановлено ще на початку 20 століття. Сукупність пластид клітини, як структур, що передають спадкову інформацію була названа **пластидомом**.

Розмножуються пластиди шляхом поділу, з утворенням перегородки або перетяжки, що розділяє пластиди на дві частини. Цей процес строго упорядкований, як і поділ хромосом і включає стадію росту дочірних пластид. Зрозуміло, що весь цей процес контролюється ядром. **Розвиваються пластиди** з так званих пропластид - безбарвних утворів довгастої форми, без певної внутрішньої будови, обмежених зовні подвійною мембраною. Пропластиди дуже схожі за своєю будовою з лейкопластами. Хлоропласти також як і мітохондрії мають

ряд властивостей, які дозволяють розглядати їх як напівавтономні або симбіотичні організми, що живуть в рослинних клітинах. Такими властивостями є ті, що були характерні і для мітохондрій: циклічна або лінійна ДНК, рибосоми прокариотичного типу, особливий синтез білка, який відрізняється від такого в клітині і ряд інших. На основі цього появилася ідея, що хлоропласти виникли за рахунок об'єднання клітин гетеротрофів з прокариотичними синьо-зеленими водоростями. Що такий симбіоз можливий сумнівів бути не може, так як відомі багаточисленні факти істинного ендосимбіозу синьо-зелених водоростей з клітинами нижчих рослин і найпростіших, де вони функціонують і забезпечують клітину-хазяїна продуктами фотосинтезу.

Рибосоми

Рибосоми (РБ) - органоїди, що входять до складу гранулярної ЕПС з допомогою молекул і РНК зв'язані в комплекси із 5-70 РБ, що називаються полісомами і мають вигляд грон. РБ - це складні рибонуклеопротейди, в склад яких входять білки і молекули РНК, приблизно в рівних вагових співвідношеннях. За розмірами і по молекулярній масі всі РБ можна розділити на дві групи. До першої відносяться найбільш дрібні РБ прокариотичних клітин, розміри яких у висушеному стані 20:17:17 нм. До другої групи відносяться крупніші РБ клітин тварин і рослин з розмірами 25:20:20 нм. У водному середовищі лінійні розміри РБ на 20-40% більші, ніж у сухому стані. Досліди показали, що у відсутності іонів магнію РБ дисоціюють на дві нерівні субчасточки або субдиниці.

У РБ бактерій, на будові яких ми зупинимося, так як вивчені вони найкраще, більша субдиниця називається 50S, а менша - 30S. Разом вони утворюють 70S рибосому. Позначення 30S, 50S і 70S - це константи седиментації, що характеризують швидкість з якою ці часточки осаджуються в центрифuzі при певних стандартних умовах. Досліди показали, що саме великими субчасточками РБ прикріплюються до мембран ендоплазматичної сітки.

Кожна субдиниця побудована з єдиного рибонуклеопротейдного тяжа, де рРНК взаємодіє з різними білками і утворює тіло РБ. 30S субдиниця містить одну молекулу рРНК довжиною приблизно 1500 нуклеотидів, а 50S - дві молекули РНК, одну в 100, а другу в приблизно 3000 нуклеотидів. Рибосомні білки в 70S рибосомі представлені 55 індивідуальними молекулами, які не повторюються. Кожна з цих молекул має строго специфічне місце вздовж молекули РНК.

Рибонуклеопротейдний тяж субодиниць зігнутий таким чином, що утворюється компактна часточка.

Місцем утворення РБ є ядрце. **Основна функція РБ - синтез білкових молекул.** Встановлено, що в РБ відбувається конденсація активованих амінокислот і укладка їх в поліпептидний ланцюг у відповідності з генетичною інформацією, яка одержана з ядра через інформаційну РНК. Ця РНК включається в РБ і на їх поверхні відбувається взаємодія між комплексом амінокислот і транспортною РНК з комплементарною нуклеотидною послідовністю інформаційної РНК. Ця РНК функціонує на РБ одноразово і після синтезу поліпептидного ланцюга руйнується, а новосинтезований білок накопичується в РБ. В синтезі білка беруть участь лише важкі РБ, тобто ті, що знаходяться в асоційованому стані, причому одночасно працює лише 10% активних РБ.

Мікротрубочки

Мікротрубочки (МТ) можна зустріти в цитоплазмі всіх клітин за виключенням прокариот. Вони можуть знаходитися вільно або бути в складі таких структур як веретено поділу, центріолі, базальне тіло, війки та джгутики. Хімічний склад МТ досить однорідний і подібний в МТ різного походження; вони утворюються в результаті полімеризації молекул **тубуліну** - димерного білка. Саме ці димери і являють собою субодиниці, що утворюють стінки МТ. В складі тубулінів завжди можна знайти велику кількість ГДФ, який необхідний для побудови МТ.

МТ лежать в основі будови **веретена поділу**, яке бере участь в розходженні хромосом до полюсів і після чого зникає. У веретені можна умовно виділити декілька типів волокон: **неперервні**, що ідуть від полюса до полюса; **хромосомні**, які з'єднують хромосоми з одним із полюсів; **міжхромосомні**, що появляються між групами хромосом, що розходяться; **неповні неперервні**, що ідуть від одного полюса, але до другого не доходять. Утворюються всі ці волокна в результаті полімеризації тубулінів в зоні центріолей і біля кінетохорів, що знаходяться в області первинних перетяжок хромосом.

У вищих рослин утворення веретена поділу відбувається без участі центріолей. Центрами індукції утворення МТ тут виступають, крім кінетохорів хромосом мембранні структури, що знаходяться на полюсах.

Функції МТ волокон веретена поділу до кінця не з'ясовані. Вважають, що вони якимось чином беруть участь в розходженні

хромосом до полюсів. Більшість вчених вважає, що цей рух здійснюється за рахунок взаємодії мікротрубочок сусідніх ниток (хромосомних і неперервних). На думку інших вчених в процесі руху хромосом відбувається укорочування тягучих МТ за рахунок відщеплення субодиноць з одного кінця. Розходження хромосом може здійснюватися і за рахунок розходження полюсів.

В гіалоплазмі еукаріотичних клітин можна знайти довгі нерозгалужені мікротрубочки. Це **цитоплазматичні МТ**. Основне їх призначення - підтримування форми клітини.

Існують тісні зв'язки між цитоскелетом і органоїдами, які оточені мембранами. При спостереженні за живою клітиною видно, що мітохондрії і лізосоми швидко переміщуються по цитоплазмі. Цей рух стрибкоподібний, іде якби по невидимих траєкторіях з різкими зупинками, поворотами і навіть поверненням по тому ж шляху назад. Якщо зруйнувати мікротрубочки чи проміжні філаменти, переміщення мітохондрій і їх розміщення в цитоплазмі порушується.

Малорухливий апарат Гольджі після руйнування сітки мікротрубочок розпадається на велику кількість дрібних везикул. Навіть в такому вигляді він продовжує переробку, сортування та транспорт різноманітних молекул до мембрани клітини. Порушується лише одне - втрачається адреса: молекули рівномірно включаються в мембрану натомість щоб концентруватися в певних місцях, як це має місце, коли сітка мікротрубочок не пошкоджена.

Таким чином, впорядкований розподіл і переміщення внутріклітинних компонентів залежить від структур цитоскелету, які діють в тісному взаємозв'язку і тонко регулюються. Для структури, що зв'язує в єдине ціле всі внутріклітинні утворення був запропонований термін - **цитопласт**, який передбачає існування деякого плану клітинної архітектури, руху і розвитку.

Проміжні та актинові філаменти

Проміжні філаменти (Мікрофібрили) характерні для тваринних клітин, де вони входять до складу десмосом чи вільно знаходяться в гіалоплазмі. Вони мають товщину близько 10 нм і можуть утворювати пучки по декілька сот фібрил. Побудовані мікрофібрили з білків. Так, в клітинах покривного епітелію таким білком є **α -кератин**. В порівнянні з МТ ці структури більш стійкі, але функція їх подібна - опорно-каркасна.

Основою хімічної організації міофібрил є специфічні **білки актин** і **міозин**. Міозин має ферментативні властивості і здатний відщеплювати фосфат від АТФ. Вивільнена енергія використовується для здійснення скоротливого процесу, який виконується комплексом актину і міозину при доступі молекул АТФ.

В цитоплазмі деяких рослинних клітин (де здійснюється циклоз), в псевдоподіях амеб, в мікроворсинках кишечного епітелію, в плазмодіях слизневих грибів знайдено тоненькі нитки, які називаються **мікрофіламенатами**. Ці нитки беруть участь в рухах, що здійснюється в цитоплазмі цих клітин або ж в рухах самих клітин. В основу цих рухів покладено той же принцип, що і в міофібрилах.

Клітинний центр

Клітинний центр був відкритий у 1875 році і виявлений в усіх клітинах тварин і клітинах деяких рослин за виключенням вищих рослин, нижчих грибів і деяких найпростіших. Складається клітинний центр з **центріолей** (Ц), навколо яких розміщений безструктурний або тонковолокнистий матрикс. Тут же можна знайти цілий ряд додаткових структур: фокуси сходження мікротрубочок, мікротрубочки і т.д., які утворюють особливу зону, що називається **центросферою**. Ця зона має вигляд променистості, яку утворюють мікротрубочки.

Хімія Ц вивчена не достатньо, але відомо що в складі клітинного центра є РНК, а після обробки клітинного центра РНК-азою він втрачає свої функції.

Функції Ц до кінця не з'ясовані. Вважають, що вони регулюють або визначають появу і ріст волокон веретена клітинного ділення. Але і у тих клітин де Ц відсутні, цей процес відбувається не менш злагоджено і точно. Тому реальне функціональне призначення Ц не зрозуміло.

Вивчення мітозу в тваринній клітині показало, що від центросфери полюсу веретена відходять пучки мікротрубочок, що формують веретено поділу. Припускають, що мікротрубочки цитоплазми утворюються за рахунок активності Ц.

Інша функція Ц вивчена більш детально. Полягає вона в тому, що Ц у вигляді базального тіла беруть участь в утворенні і функціонуванні війок і джгутиків. Базальне тіло знаходиться в основі війок і джгутиків і по своїй структурі повністю подібне з центріоллю. Воно також складається з 9 триплетів мікротрубочок, має колесоподібну структуру. Часто в основі війки знаходиться два базальних тіла, розміщених під прямим кутом одне до одного, чим нагадують диплосому.

Війки представлені плазматичною мембраною, яка оточує аксонему. Аксонема на відміну від базального тіла чи центріолі складається з 9 груп мікротрубочок по 2, які утворюють зовнішню стінку аксонемі. Подібність в будові Ц і базальних тіл війок послужило основою для теорії згідно якої ці структури є гомологічними або ідентичними утворами. По цій теорії Ц можуть служити почергово для утворення ниток веретена і для утворення війок і джгутиків, стаючи базальним тілом. При цьому війка розвивається за рахунок якоїсь активації Ц, яка індукує ріст аксонемі і стає базальною частиною війки, що розвивається.

Аналогічно війці побудований **джгутик**. В ньому міститься та ж структура $9 \times 2 + 2$, те ж базальне тіло в основі, ті ж білки. Тільки джгутик набагато довший, його рух називають квасисинусоїдальною хвилею. Цікаво, що якщо з допомогою лазерного променя відрізати джгутик від клітини, він буде продовжувати битися як ні в чому не бувало. Рух його не припиниться навіть після видалення мембрани - голій аксонемі потрібні лише АТФ та іони магнію або кальцію. Якщо ж аксонему обробити ферментами, що руйнують білки, які зв'язують мікротрубочки між собою, то при додаванні АТФ битися вона уже не буде.

Роль окремих компонентів аксонемі інтенсивно вивчають з допомогою мутантів. Наприклад, хламідомонада, яка активно плаває у воді дякуючи двом джгутикам, досить часто в результаті мутацій втрачає рухливість. Серед таких мутантів зустрічаються особини, у яких немає лише динеїна, або двох центральних мікротрубочок, або ще якого-небудь невеликого поліпептиду в аксонемі.

Цитоплазматичні включення

Для клітин рослин і тварин характерні утвори, які в процесі життєдіяльності то зникають то виникають. Це включення. Основне місце їх локалізації - цитоплазма, але іноді вони бувають і у ядрі. Являючись продуктами клітинного метаболізму, включення в основному нагромаджуються у формі гранул, крапель, кристалів, вакуолей. Хімічний склад їх може бути різноманітним, але в основному вони складаються з **білків, жирів, вуглеводів**. До включень також належать **пігменти і секрети**.

Вуглеводи. В цитоплазмі найпростіших та багатоклітинних зустрічаються відклади **глікогену**. Багаті на глікоген клітини поперечно - смугастих м'язів, клітини печінки, нейрони. Внаслідок розщеплення глікогену вивільняється енергія необхідна для скорочення

м'язів, дихання та інших процесів клітинного метаболізму. У рослин вуглеводи відкладаються у вигляді **крохмалю**, форма зерен якого специфічна для кожного виду рослин. На крохмаль багата цитоплазма бульб картоплі, зерен злаків, бобових рослин.

Жири. Відкладаються в цитоплазмі у вигляді дрібних крапельок. Багаті на жири жирові клітини сполучної тканини, клітини епітелію печінки риб і амфібій, насіння рослин.

Білкові включення. Зустрічаються рідше ніж жири та вуглеводи. Особливо багаті на білкові включення яйцеклітини, цитоплазма печінки, а в рослин білкову природу мають алейронові зерна. Форма білкових включень різноманітна (кульки, пластинки, диски, палички і т.ін.).

Пігменти. Нагромаджуються в клітині в процесі її життєдіяльності і особливо у міру старіння клітин та при різноманітних дистрофічних процесах. Серед таких пігментів слід виділити **жовті** та **червоні ліпохроми, ретинін - зоровий пігмент, ліпофусцин - жовтий або коричневий пігмент** та інші.

Іншу групу пігментів становлять такі наявність яких зв'язана з виконанням певних функцій. Це **гемоглобін** - червоний дихальний пігмент, та темно-коричневий або чорний пігмент **меланін**.

У вигляді включень у багатьох тваринних клітинах є **гранули секретів**, що виробляються різними клітинами, але найчастіше залозистими. Ці включення за своєю природою можуть бути білками, полісахаридами, ліпопротеїдами, глікопротеїдами та ін. У клітинах залоз внутрішньої секреції секреторні включення являють собою гормони. Клітини залоз травної системи містять ферменти, а секреторними включеннями в клітинах сальної залози є дрібненькі краплинки жиру. Секреторні включення є не лише в тваринних клітинах, а й у клітинах рослин. Досить часто вони представлені ефірними маслами з сильним запахом і високою леткістю. Серед кристалічних включень необхідно виділити оксалати кальцію, що зустрічаються у клітинах багатьох рослин і відклади пігментів (наприклад, антоціан).

Завдання самостійної роботи:

- надати морфологічну характеристику пластидам, вакуолям у клітинах рослин

- законспектувати основні реакції фотосинтезу та ЦТК
- ознайомитися з **загальною характеристикою органоїдів, місце їх локалізації їх в клітині**
- законспектувати основні поняття та визначення по темі

.Питання для самоконтролю

1. Пояснити функції цитоплазми та її компонентів
2. Гіалоплазма, цитозоль, матрикс або основна речовина цитоплазми
3. Ендоплазматична сітка як це система мембранних каналів.
4. Функції комплексу Гольджі:Лізосоми. Плазмолема
5. Рибосоми: хімічний склад, будова і функції. Клітинний центр
6. Пояснити значення вакуолей рослинних клітин
7. Обґрунтувати значення пластид як органоїдів, рослин.
8. Пояснити механізм синтезу АТФ,цикл три карбонових кислот. Значення мітохондрі в процесі біологічного окислення.
9. Пояснити стадії фотосинтезу у клітині рослин.
10. Мікротрубочки. Проміжні та актинові філаменти. Пояснити будову клітинного центру.
Війки представлені плазматичною мембраною.Цитоплазматичні включення.

***Форма контролю за виконання самостійного завдання:
оцінювання письмового виконання завдань самостійної роботи
(конспект)***

Рекомендовані джерела інформації

- 1.Албертс Б., Брей Д., Льюис Дж., Рэфф М., Робертс К.,

Уотсон Дж. Молекулярная биология клетки: В 3-х т. — М.: Мир, 1994.

2. Атабекова А.И., Устинова Е.И. Цитология растений.-М.: Колос, 1980.

3. Вельш У., Шторх Ф. Введение в цитологию и гистологию животных. М.: Мир, 1976.-

4. Вермель Е.М. История учения о клетке.-М.,Наука, 1970.

5. Де-Дюв К. Путешествие в мир живой клетки. — М.: Мир, 1987.

6. Заварзин А.А., Харазова А.Д. Основы общей цитологии.-Л.: 1982. 240 с.

7. Заварзин А.А., Харазова А.Д., Молитвин М.Н. Биология клетки. М.: Высш. шк., 1992.

8. История биологии /сначала XX века до наших дней./ М.: Наука, 1975.- 660 с.

9. Лабораторные занятия по курсу "Гистология, цитология и эмбриология" (Под ред. Ю.И. Афанасьева). — М.: Высш. шк., 1990.

Самостійна робота № 4

Тема: Вакуолі рослинних клітин. Мітохондрії Морфологічна характеристика. Пластиди клітин рослин.

Визначення **Тканина** — це група клітин, які мають спільне походження та функції та подібну будову.

Відповідно до будови, рослини поділяють на вищі та нижчі.

Визначення **Нижчі рослини** — це ті рослини, які не мають тканин, тіло яких не поділено (не диференційовано) на органи. До нижчих рослин належать водорості. **Вищі рослини** — це ті рослини, в яких з'являються тканини, органи. До вищих рослин належать наземні рослини.

Тканини рослин поділяються на постійні та твірну (меристему).

Твірна тканина (меристема) побудована з клітин з великими ядрами та тонкими стінками. Це клітини, які постійно діляться. Твірна тканина дає початок усім іншим тканинам та забезпечує регенерацію рослин. Вона розташована на верхівках кореня, пагона або всередині цих органів.

Тканини рослин

Табл. 1: Постійні тканини

Назва тканини

Функції

Покривна

Основна функція покривної тканини полягає у захисті рослини від несприятливих впливів навколишнього середовища: висихань, коливань температури, механічних ушкоджень тощо. Клітини покривних тканин щільно прилягають одна до одної для того, щоб краще забезпечити захист рослини від зовнішніх впливів. Виділяють три типи покривних тканин (до цього згадувалося лише 2): Шкірка (епідерма) – первинна покривна тканина, яка побудована з живих клітин. Шкірка вкриває листки та має продихи. Корок – вторинна покривна тканина, яка формується на поверхнях дворічних стебел. Кірка – вторинна покривна тканина, яка формується замість корку. Побудована з мертвих клітин.

Основна (паренхіма)

Основна тканина займає більшу частину рослинного організму. Виділяють такі основні тканини: Асиміляційна (фотосинтезуюча) побудована з клітин, які містять велику кількість хлоропластів. Ця тканина розташована в листках та зелених стеблах, у ній відбувається фотосинтез. Запасаюча тканина не містить хлоропластів, у ній відкладаються такі поживні речовини, як крохмаль, олії, цукор тощо. Запасаюча тканина розташована у серцевині стебел, насінні, бульбах, цибулинах, плодах тощо. Повітроносна тканина (аеренхіма) має заповнені повітрям міжклітинники, завдяки яким відбувається газообмін. Аеренхіма наявна у болотних і водних рослин. Водоносна тканина побудована з клітин, які містять велику кількість води. Така тканина наявна в рослин посушливих місцевостей.

Механічна

Механічна тканина надає рослинам пружності та міцності. Існує два види механічної тканини: коленхіма та склеренхіма. Коленхіма побудована із живих клітин, а склеренхіма – із мертвих.

Провідна

По провідних тканинах відбувається висхідний (від кореня до стебла, листків) та низхідний (від листків до кореня) рух речовин. Розрізняють такі провідні тканини: Ксилема (деревина) побудована із мертвих клітин, які утворюють судини (трахеї та трахеїди). По ній

неорганічні речовини рухаються вгору (висхідний рух). Флоема (луб) побудована із живих клітин, які утворюють ситоподібні трубки. По флоемі органічні речовини, утворені під час фотосинтезу, транспортуються від листків до кореня.

Виберіть тканину, яка відсутня в рослинному організмі: Провідна М'язова Твірна Асиміляційна Коленхіма та склеренхіма належать до: провідних тканин покривних тканин механічних тканин основних тканин Механічна тканина надає рослинам пружності та міцності. Існує два види механічної тканини: коленхіма та склеренхіма. Коленхіма побудована із живих клітин, а склеренхіма – із мертвих.

Співвіднесіть тканини та функції: Механічна Захист рослини від несприятливих впливів навколишнього середовища Фотосинтез, запасання поживних речовин, газообмін Пружність і міцність рослини Проведення нервових імпульсів Транспорт органічних та неорганічних рослин по рослинному організму Покривна Захист рослини від несприятливих впливів навколишнього середовища Фотосинтез, запасання поживних речовин, газообмін Пружність і міцність рослини Проведення нервових імпульсів Транспорт органічних та неорганічних рослин по рослинному організму

Основна Захист рослини від несприятливих впливів навколишнього середовища Фотосинтез, запасання поживних речовин, газообмін Пружність і міцність рослини Проведення нервових імпульсів Транспорт органічних та неорганічних рослин по рослинному організму

Провідна Захист рослини від несприятливих впливів навколишнього середовища Фотосинтез, запасання поживних речовин, газообмін Пружність і міцність рослини Проведення нервових імпульсів Транспорт органічних та неорганічних рослин по рослинному організму Нервові імпульси у рослин відсутні (зайвий варіант).

***Форма контролю за виконання самостійного завдання,
оцінювання конспекту.***

Список рекомендованої літератури

1. Албертс Б., Брей Д., Льюїс Дж., Рэфф М., Робертс К., Уотсон Дж. Молекулярная биология клетки: В 3-х т. — М.: Мир, 1994.

2. Атабекова А.И., Устинова Е.И. Цитология растений.-М.: Колос, 1980.
3. Вельш У., Шторх Ф. Введение в цитологию и гистологию животных. М.: Мир, 1976.-
4. Вермель Е.М. История учения о клетке.-М.,Наука, 1970.
5. Де-Дюв К. Путешествие в мир живой клетки. — М.: Мир, 1987.
6. Заварзин А.А., Харазова А.Д. Основы общей цитологии.-Л.: 1982. 240 с.
7. Заварзин А.А., Харазова А.Д., Молитвин М.Н. Биология клетки. М.: Высш. шк., 1992.
8. История биологии /сначала XX века до наших дней./ М.: Наука, 1975.- 660 с.
9. Лабораторные занятия по курсу "Гистология, цитология и эмбриология" (Под ред. Ю.И. Афанасьева). — М.: Высш. шк., 1990.
10. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М.: Агропромиздат, 1988.- 271 с.

Самостійна робота №5

Тема: Нуклеїнові кислоти ДНК і РНК. Будова нуклеотидів. Їх структурна організація. Фізико-хімічні властивості. Рибосоми. Клітинний центр. Опорно-рухова система.

Коротка характеристика змісту навчального матеріалу

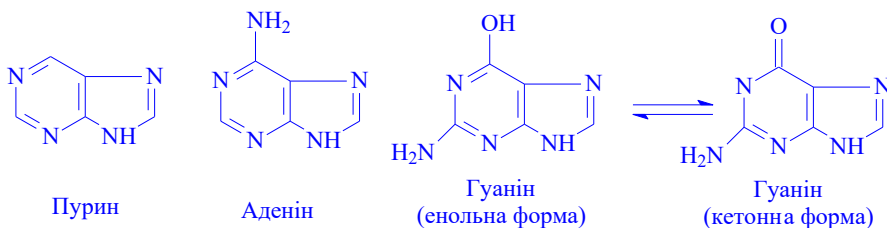
Нуклеїнові кислоти були відкриті швейцарським ученим Ф. Мішером у 1869 р. в ядрах лейкоцитів. У зв'язку з тим що вони вперше були виявлені в ядрах клітин, то спочатку їх називали нуклеїном (nucleus – ядро). Пізніше в нуклеїні була відкрита фосфорна кислота і його стали називати нуклеїновою кислотою. Ще пізніше було встановлено, що нуклеїнова кислота міститься не тільки в ядрах лейкоцитів, а й в ядрах різних клітин. Потім нуклеїнова кислота (дещо відмінна від тієї, що міститься в ядрах) була знайдена і в цитоплазмі клітин. Так було доведено, що нуклеїнові кислоти

містяться в усіх клітинах організмів і відіграють важливу біологічну роль, зокрема є основними носіями передачі спадковості та беруть безпосередню участь у синтезі білків в організмі.

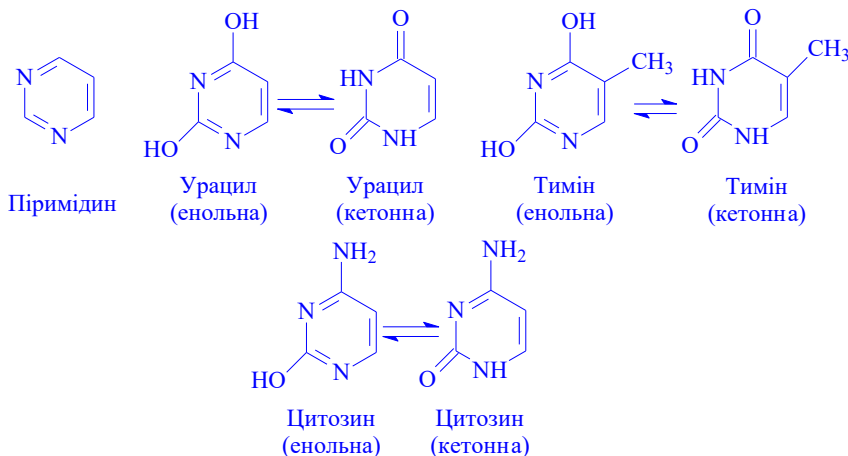
Хімічний склад і будова нуклеїнових кислот

Нуклеїнові кислоти, як і білки, є високомолекулярними сполуками. Вони побудовані з великої кількості структурних одиниць, які називаються нуклеотидами, тобто нуклеїнові кислоти – полінуклеотиди.

Нуклеотиди – це трикомпонентні сполуки. Вони складаються з пуринових або піримідинових основ, пентоз і фосфорної кислоти. З пуринових основ до складу нуклеотидів входить в основному аденін (6-амінопурин) або гуанін (2-аміно-6-оксипурин):

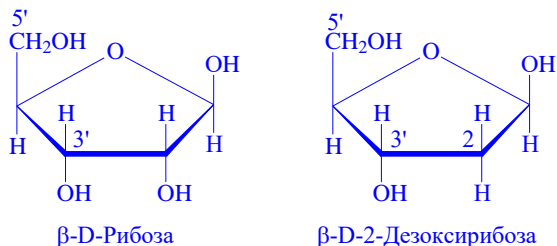


З піримідинових основ у складі нуклеотидів виявлені переважно урацил (2,4-дигідроксипіримідин), тимін (2,4-дигідрокси-5-метилпіримідин) і цитозин (2-гідрокси-4-амінопіримідин):



Крім основних азотистих основ у складі нуклеїнових кислот в невеликих кількостях містяться так звані мінорні (рідкісні) основи як пуринового, так і піримідинового ряду. Прикладом їх можуть бути 1-метиладенін, 1-метилгуанін, дигідроурацил, 3-метилурацил, 5-гідроксиметилцитозин, псевдоуридин (нуклеозид) та ін.:

Із вуглеводних компонентів – пентоз – до складу нуклеотидів входить в β -D-рибофуранозній формі рибоза або дезоксирибоза:



Встановлено, що в складі окремих фагових ДНК крім рибози і дезоксирибози виявлена також глюкоза.

Як уже зазначалося, компонентом нуклеотидів є фосфорна кислота:

Азотисті основи, сполучаючись з пентозою, утворюють дещо простіші за нуклеотиди сполуки – нуклеозиди. У нуклеозидних пуринові або піримідинові основи зв'язуються з рибозою або дезоксирибозою β -N-глікозидним зв'язком. Існують два види глікозидних зв'язків – α і β . Вони визначаються природою вуглеводного компонента. У складі нуклеїнових кислот є лише β -глікозидні зв'язки, оскільки до їх складу входить рибоза або дезоксирибоза в β -формі. В зв'язку з цим N-глікозидний зв'язок має β -конформацію. В утворенні N-глікозидного зв'язку в пуринових основах бере участь азот N-9, в піримідинових – N-1, а в пентозах – вуглець C-1:

Назва нуклеозидів походить від назви азотистої основи. Так, сполуки аденіну з рибозою називають аденозином, цитозину з рибозою – цитидином. Якщо в їх складі замість рибози була б дезоксирибоза, то нуклеозиди мали б назву відповідно дезоксиаденозин і дезоксицитидин. Нуклеозиди, приєднуючи до себе фосфорну кислоту, утворюють основну структурну одиницю нуклеїнових кислот – нуклеотиди. Отже, нуклеотиди містять у своєму

складі азотисту основу, пентозу і залишок фосфорної кислоти (табл. 1).

Таблиця 1.

Компоненти нуклеїнових кислот і їх позначення

Азотиста основа	Нуклеозид	Рибонуклеотидфосфат			Дезоксирибонуклеотидфосфат		
		мо-но-	ди-	три-	мо-но-	ди-	три-
Аденін (А)	Аденозин	МФ	ДФ	ТФ	АМФ	АДФ	АТФ
Гуанін (Г), (G)	Гуанозин	МФ	ДФ	ТФ	МФ	ГДФ	ГТФ
Цитозин (Ц), (C)	Цитидин	МФ	ДФ	ТФ	ЦМФ	ЦДФ	ЦТФ
Тимін (Т)	Тимідин	—	—	—	МФ	ТДФ	ТТФ
Урацил (У), (U)	Урацидин	МФ	ДФ	ТФ	—	—	—

Назва нуклеотидів походить від назви основ, що входять до їх складу, або від назви нуклеозиду. Так, якщо нуклеотид містить азотисту основу аденін, то він називається аденіловою кислотою, або аденозинмонофосфорною кислотою (АМФ); якщо азотистою основою є цитозин, то нуклеотид називається цитидиловою кислотою, або цитидинмонофосфорною кислотою (ЦМФ):

Аналогічний принцип назви властивий і для нуклеотидів, які замість рибози містять дезоксирибозу. Відмінність полягає тільки в тому, що до назви нуклеотиду додається префікс *дезокси-* (д):

Нуклеотиди, до складу яких входить рибоза, називаються рибонуклеотидами, а якщо до складу входить дезоксирибоза – дезоксирибонуклеотидами. Як видно з наведених вище прикладів, фосфорна кислота зв'язана з п'ятим вуглецевим атомом пентози.

Необхідно зазначити, що приєднання фосфорної кислоти до залишку пентози може проходити в другому або третьому положенні.

Встановлено, що нуклеотиди входять не тільки до складу нуклеїнових кислот, а можуть перебувати у вільному стані або бути складовими частинами ферментних систем, наприклад аденозинфосфорних кислот – АМФ, АДФ і АТФ: Аденозинмонофосфорна кислота, приєднуючи до залишку фосфорної кислоти ще один або два таких залишки, утворює аденозиндифосфорну (АДФ) або аденозинтрифосфорну (АТФ) кислоту. Ці аденозинфосфорні кислоти відіграють важливу роль в обмінних процесах організму. Зокрема, АТФ бере участь в енергетичному обміні організму і є однією з основних макроергічних сполук. При відщепленні від АТФ однієї або двох молекул фосфорної кислоти, які зв'язані між собою макроергічним зв'язком (~), виділяється 32,8 – 42 кДж/моль енергії, тоді як енергія звичайного фосфорного зв'язку 8 – 12 кДж/моль.

В обміні речовин та енергії беруть участь й інші фосфорильовані нуклеотиди, зокрема ті, які містять гуанін, цитозин і урацил. Проте у процесах обміну речовин і енергії основна роль належить АТФ.

Аденозинтрифосфорна кислота при каталітичній дії ферменту аденілатциклази може відщеплювати два залишки фосфорної кислоти й утворювати аденозин-3',5'-монофосфорну кислоту, тобто циклічну АМФ:

Циклічна АМФ (цАМФ) відіграє важливу роль у регуляції каталітичної дії ферментів та цілого ряду метаболічних процесів в організмі. Крім цАМФ відомо ще два циклічних нуклеотиди – циклічна гуанозинмонофосфорна (цГМФ) і циклічна цитидинмонофосфорна (цЦМФ) кислоти. цГМФ міститься у багатьох тканинах організму. Вона діє так, як і цАМФ, проте викликає зовсім протилежний ефект. Якщо цАМФ є активатором цілого ряду ферментів, то цГМФ пригнічує їх активність. Біологічна роль цГМФ вивчена мало.

Будова нуклеїнових кислот

Окремі нуклеотиди, які побудовані з пуринових або піримідинових основ, рибози або дезоксирибози і залишку фосфорної кислоти, сполучаючись між собою, утворюють ди-, три-, тетра-, пента- гекса- і полінуклеотиди, тобто нуклеїнові кислоти. До складу нуклеїнових кислот входять сотні і тисячі окремих нуклеотидів. Вони з'єднані між собою за допомогою фосфоестерного зв'язку, який

утворюється внаслідок взаємодії гідроксильної групи, що знаходиться біля 3'-го атома вуглецю пентози одного нуклеотиду з залишком фосфорної кислоти, який знаходиться біля 5'-го атома вуглецю пентози наступного нуклеотиду.

На кінцях полінуклеотидного ланцюга знаходяться пентози. Один ланцюг містить вільну групу ОН в положенні 3' а другий – фосфорильовану групу ОН в положенні 5'. Початок ланцюга позначається фосфатом при 5'-вуглеці пентози, а кінець ланцюга – гідроксильною групою при 3'-вуглеці пентози. Скорочено напрямок ланцюга позначається 5'→3'.

Нуклеїнові кислоти залежно від хімічного складу, структури і біологічної ролі поділяють на дві групи: рибонуклеїнові кислоти (РНК) і дезоксирибонуклеїнові кислоти (ДНК).

Рибонуклеїнові кислоти побудовані з рибонуклеотидів, які крім залишку фосфорної кислоти містять вуглеводний компонент (рибозу) і азотисті основи (аденін, гуанін, урацил і цитозин).

До складу дезоксирибонуклеотидів входять нуклеотиди, у яких вуглеводний компонент не рибоза, а дезоксирибоза та азотисті основи – аденін, гуанін, цитозин і замість урацилу – тимін.

Отже, РНК і ДНК відрізняються між собою за хімічним складом тим, що перша містить рибозу і урацил, а друга – дезоксирибозу і тимін. Нижче подано будову фрагментів полінуклеотидних ланцюгів РНК і ДНК (рис. 1).

Дезоксирибонуклеїнові кислоти (ДНК)

ДНК є основним генетичним матеріалом живих систем. У організмах, за винятком вірусів і бактерій, вона сконцентрована в ядрах клітин. Невелика кількість ДНК міститься в мітохондріях, хлоропластах та в деяких інших включеннях клітин.

Характерною ознакою ДНК є висока її молекулярна маса. Вона коливається в досить широких межах і залежить насамперед від того, з якого організму виділена. Зараз найкраще вивчена молекулярна маса ДНК вірусів і фагів. Вона вимірюється десятками і сотнями мільйонів. Так, молекулярна маса бактеріофагу Фd становить 1,9 млн., аденовірусу – 21 млн., а бактеріофагу Т₄ – 111–131 млн. Молекулярна маса ДНК еукаріот, очевидно, ще вища. Про це може свідчити молекулярна ДНК плодової мушки дрозофіли, яка становить

40×10^9 . Для ДНК, як і для білків, властиві кілька рівнів структур: первинна, вторинна і третинна.

Первинна структура – це порядок (певна послідовність) розміщення мононуклеотидів у полінуклеотидних ланцюгах ДНК. Вивчення цієї структури становить певні труднощі, оскільки різні види ДНК побудовані з великої кількості мононуклеотидів – сотень і навіть тисяч. Крім того, послідовність розміщення чотирьох різних мононуклеотидів у полінуклеотидних ланцюгах різних видів ДНК неоднакова. Унікальність кожної ДНК визначається саме послідовністю розміщення мононуклеотидів в її молекулі. Виходячи з цього, дослідження первинної структури ДНК якісного складу, кількісного вмісту та порядку чергування мононуклеотидних ланок у полінуклеотидних ланцюгах є досить важливою проблемою, над вирішенням якої працювали вчені різних країн, починаючи з початку ХХ ст.

Тривалий час первинну структуру ДНК вивчали на основі другорядних даних: локалізації пуринових і піримідинових блоків, фізико-хімічних властивостей, розподілу мінорних основ тощо. Переломним етапом у цих дослідженнях стало впровадження та вдосконалення нових методів, таких як електрофорез у поліакриламідному гелі, рентгеноструктурний аналіз, радіоавтографія та відкриття ферментів рестриктаз. Дані ферменти мають точно визначену субстратну специфічність і можуть здійснювати секвенування полінуклеотидних ланцюгів за місцем локалізації певних мононуклеотидів пуринового та піримідинового ряду з утворенням фрагментів з відомими кінцевими послідовностями мононуклеотидів (залежно від виду рестриктаз). Утворені фрагменти, завдяки наявності в них негативного заряду (за рахунок дисоційованих фосфатних груп), розділяють методом електрофорезу в поліакриламідному гелі. Даний метод виявився досить чутливим і дає змогу розділяти фрагменти ДНК, які відрізняються за довжиною на одну мононуклеотидну ланку.

Чергування мононуклеотидних ланок в утворених коротких фрагментах ДНК визначають за допомогою методів, в яких використовують радіоактивний фосфор (P^{32}) та секвеначію за участю хімічних реагентів (дифенілсульфату, гідразину тощо), які забезпечують розривання міжнуклеотидних зв'язків за місцем локалізації одного з чотирьох нуклеозидмонофосфатів (А, Т, Г, Ц).

Потім зразки розділяють методом гель-електрофорезу. За даними радіоавтограм, електрофореграм визначають первинну структуру коротких фрагментів ДНК. Чергування мононуклеотидів у всій молекулі ДНК визначають по перекриванню послідовностей мононуклеотидів, добутих внаслідок використання рестриктаз, що мають різну субстратну специфічність.

Даний метод вивчення первинної структури ДНК було розроблено в другій половині 70-х років. Він дістав назву методу секвенування Свердлова-Максама-Гілберта. Дещо раніше (1975 р.) В. Гілберт запропонував метод вивчення первинної структури ДНК на основі одержання РНК-вих копій певних її ділянок за участю ферменту РНК-полімерази з наступним розшифруванням їхньої структури. Застосування цих методів дало змогу розшифрувати первинну структуру ДНК різних організмів: вірусу SV-40, бактеріофагів ψ X-174, а також окремих ділянок ДНК-еукаріот – гена гормону соматостатину, гена тирозинової тРНК, гена γ -глобуліну людини тощо. Нині вчені багатьох країн світу працюють над програмою „геном людини”, метою якою є розшифрування первинної структури всієї ДНК організму – геному (сукупності генів, у яких закодована генетична інформація).

При вивченні первинної структури ДНК певний інтерес становило дослідження щодо співвідношення окремих нуклеотидів у полінуклеотидних ланцюгах. Американським ученим Е. Чаргаффом та його співробітниками було виконано комплекс досліджень і на основі добутих даних виведено ряд важливих правил, які дістали назву **правил Чаргаффа**:

1. Сума пуринових нуклеотидів дорівнює сумі піримідинових нуклеотидів:

$$(Пур = Пір, \text{ або } \frac{Пур}{Пір} = 1).$$

2. Молярний вміст аденіну (А) дорівнює молярному вмісту тиміну (Т):

$$(A = T, \text{ або } \frac{A}{T} = 1).$$

3. Молярний вміст гуаніну (Г) дорівнює молярному вмісту цитозину (Ц):

$$(\Gamma = \text{Ц, або } \frac{\Gamma}{\text{Ц}} = 1).$$

4. Відношення суми молярних концентрацій Γ і Ц до суми молярних концентрацій A і T у різних видів ДНК відрізняється між собою.

5. В одних видах ДНК, зокрема виділених з організму тварин, вищих рослин і багатьох мікроорганізмів, нуклеотиди, що містять аденін і тимін, переважають над нуклеотидами, що містять гуанін і цитозин ($A + T > \Gamma + \text{Ц}$). Такі дезоксирибонуклеїнові кислоти називаються ДНК АТ-типу.

В інших ДНК, виділених із мікроорганізмів і бактерій, нуклеотиди, які містять гуанін і цитозин, переважають над нуклеотидами, які містять аденін і тимін ($\Gamma + \text{Ц} > A + T$). Такі ДНК утворюють ГЦ-тип дезоксирибонуклеїнових кислот.

У природі переважають ДНК АТ-типу.

Значний внесок у вивчення хімічного складу нуклеїнових кислот зробили також академіки А.М. Білозерський і О.С. Спірін. Одержані ними дані дали змогу виявити видову специфічність ДНК у рослин і тварин.

Вивчення нуклеотидного складу ДНК різних організмів показало, що він коливається у мікроорганізмів, водоростей, грибів і особливо у бактерій. Специфічний склад ДНК у них настільки виражений, що може бути однією з надійних систематичних ознак. Нуклеотидний склад ДНК у тварин і вищих рослин, на відміну від мікроорганізмів, коливається в значно менших межах. Так, якщо у бактерій коефіцієнт специфічності ДНК, тобто відношення $\frac{\Gamma + \text{Ц}}{A + T}$, змінюється від 0,45 до 2,8 (у 6 разів), то у вищих рослин і різних видів тварин він становить 0,54 – 0,94 (змінюється лише в 2 рази).

При вивченні первинної структури ДНК прокариот і еукаріот були встановлені закономірності, які стосуються чергування мононуклеотидів у полінуклеотидних ланцюгах.

ДНК прокариот:

1. У молекулах ДНК, виділених з бактеріофагів, майже всі послідовності нуклеозидмонофосфатів унікальні (зустрічаються лише один раз). Вони несуть інформацію про первинну структуру іРНК і

виконують роль матриць під час синтезу білків з суворо генетично детермінованою первинною структурою.

2. У молекулах ДНК бактерій унікальні послідовності мононуклеотидів перериваються послідовностями, що повторюються. Так, у геномі *E. coli* зустрічається шість ідентичних ділянок, які кодують рибосомальні РНК (рРНК).

3. Серед коротких послідовностей, що повторюються в хромосомах бактерій, знаходяться IS-елементи (мігруючі елементи ДНК).

Деякі характерні особливості та закономірності нуклеотидного складу було встановлено і для ДНК еукаріот. Так, на структурі ДНК еукаріот виявлено кілька видів послідовностей нуклеозидмонофосфатів.

ДНК еукаріот:

1. Послідовності, які складають 64 % геному і включають ділянки ДНК, що містять структурні гени або цистрони. Вони несуть інформацію про синтез молекул іРНК.

2. Послідовності, що повторюються і кодують переважно тРНК та сполуки, що необхідні організму в значних кількостях. Дані послідовності утворюють так звані тандемні повтори.

3. Послідовності, що часто повторюються (сотні тисяч і мільйони разів). Вони складають так звану сателітну ДНК (від лат. *satelles* – супутник). Таку назву вона дістала в зв'язку з тим, що її можна відділити методом центрифугування в градієнті концентрацій хлориду цезію.

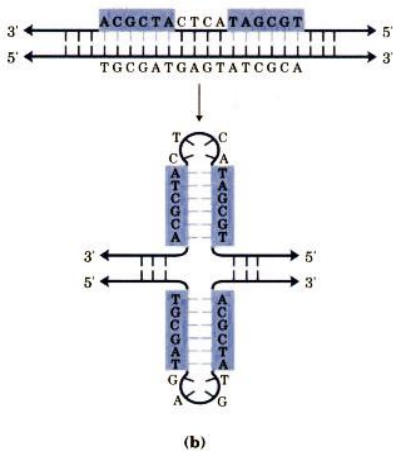
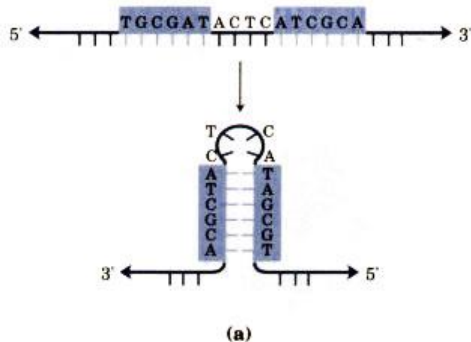
Сателітна ДНК мишей містить послідовності 5'–AAAAAGГAA–3' 3'–ТГТТТАЦГ–5', які повторюються більше 300 разів. Особливістю сателітних ДНК є наявність в їхньому складі чергування комбінацій з трьох, а не чотирьох нуклеозидмонофосфатів.

У людини виявлено чотири сателітні ДНК, які становлять 4% хромосомної ДНК. Сателіти, як правило, знаходяться в центромерному гетерохроматині і беруть участь у спарюванні та розходженні хромосом.

4. Зворотні повтори – паліндроми (від грец. *Palindromos* – перевертень, той, що вертається). Паліндроми – послідовності мононуклеотидів, що повторюються в зворотньому порядку. При цьому послідовності нуклеозидмонофосфатів в одному з ланцюгів

паліндрому співпадають з послідовностями нуклеозидмонофосфатів у другому ланцюгу, якщо зчитувати його в протилежному напрямку.

Паліндроми, як правило, мають різну довжину. Вони не впливають на формування вторинної структури, однак при формуванні вищих рівнів структури довгі паліндроми можуть утворювати хрестоподібні структури (а і б), які відіграють певну роль у розпізнаванні окремих ділянок ДНК відповідними ферментами та білковими факторами, що забезпечують регуляцію діяльності генів:



Дослідження первинної структури ДНК є досить важливим тому, що властивості і функції ДНК зумовлені послідовністю чергування мононуклеотидних залишків у полінуклеотидному ланцюгу. Основною біологічною функцією ДНК є збереження генетичної інформації. Оскільки у прокаріот уся ДНК хромосоми використовується для кодування структури іРНК, що виконує роль матриці при синтезі білків з специфічною структурою, генетична

інформація на структурі ДНК прокаріот, локалізована на певних ділянках, дістала назву **оперону** (від лат. *oregon* – працюю, дію).

Оперон – ділянка ДНК, обмежена промотором і термінатором, яка містить цистрони або структурні гени (кодують первинну структуру іРНК, які забезпечують синтез білків-ферментів одного метаболічного циклу) і знаходиться під регуляторним впливом гена-регулятора. У прокаріот відомі оперони, до складу яких входить кілька структурних генів або цистронів, що кодують структуру ферментів одного метаболічного ланцюга (поліцистронні іРНК).

Оперон складається з промотора, гена-оператора, структурних генів, або цистронів, та гена-термінатора. Промотор – місце початку транскрипції, є короткою послідовністю мононуклеотидів ДНК, з якою зв'язується фермент ДНК-залежна-РНК-полімераза. Ген-оператор – це ділянка ДНК, що безпосередньо прилягає до структурних генів і регулює їхню функціональну активність за участю білка репресора, синтез якого кодується геном-регулятором. Ген-регулятор може знаходитись поряд чи на певній відстані від оперона. Завершується оперон геном-термінатором, який сигналізує про закінчення транскрипції.

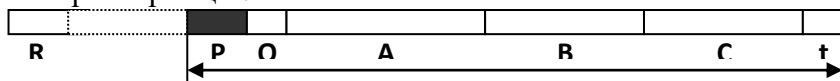
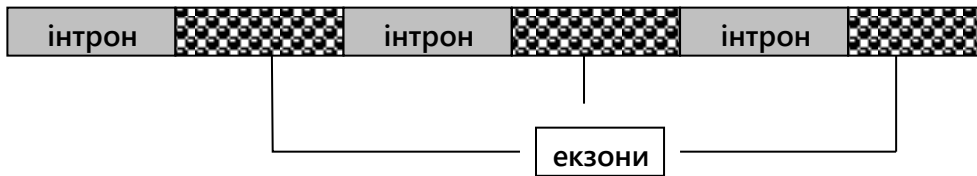


Рис. 2. Будова оперону (транскриптону) прокаріот: R – ген-регулятор; P – промотор; O – оператор; A, B, C – структурні гени; t – термінатор.

Для ДНК еукаріот характерним є те, що лише 2 % її є носієм генетичної інформації, решта виконує регуляторні та інші функції, тобто, на відміну від прокаріот, немає суворої відповідності первинної структури ДНК і первинної структури закодованих на ній білків тому, що порушено принцип колінеарності (відповідності – первинної структури ДНК, первинної структури білка). В зв'язку з цим поняття оперон для еукаріот має відносне значення, оскільки гени, що детермінують структуру ферментів одного метаболічного циклу, не обов'язково розміщені поряд і можуть бути локалізовані на різних ділянках ДНК і навіть різних хромосомах. На структурі оперона еукаріот інформативні ділянки – екзони – чергуються з неінформативними – інтронами:



Для структурних генів еукаріот характерними є не поодинокі регуляторні ділянки, а цілі їх серії; відрізняються також ферментні системи, що забезпечують зчитування інформації та модифікацію продуктів транскрипції. Значних успіхів у з'ясуванні первинної структури ДНК досягнуто в останні десятиріччя. Використання різних методів дослідження дало змогу повністю встановити первинну структуру деяких ДНК, окремих фрагментів ДНК, а також структуру багатьох генів. Так, з'ясовано первинну структуру ДНК мітохондрій людини, яка побудована з 16 659 нуклеотидних пар (нп), вивчено первинну структуру ДНК вірусу SV-40, яка складається з 5224 нп. Досліджено первинну структуру генів: яєчного альбуміну (7564 нп), гормону росту людини (2600 нп), інсуліну людини (1430 нп), цитохрому щурів (960 нп) тощо. Значну роботу по вивченню первинної структури нуклеїнових кислот проводили дослідники на чолі з академіками О.О. Б *Будова гена. Поняття про геном.*

Ген – елементарна структурно-функціональна одиниця спадковості, яка визначає розвиток певної ознаки клітини чи організму.

1865 р. Г. Мендель вперше стверджував про одиницю спадковості і назвав її «спадковим чинником».

1909 р. Йогансен ввів термін ген, для позначення локуса (одиниці спадковості) у хромосомі.

1948 р. Тейт і Дж. Бідлі запропонували гіпотезу «один ген – один білок».

Гени – це ділянки ДНК, які кодують синтез певної РНК.

Більша частина генів клітини знаходиться в неактивному (репресованому) стані і лише 5-10 % генів активні. Геном людини містить $3,5 \times 10^9$ нуклеотидних пар, яких достатньо для утворення 1,5 млн. генів. Проте організм людини має 35-40 тис. генів, це свідчить, що ми з вами використовуємо лише 1 % записаної інформації.

Гени в ДНК розташовані у лінійному порядку. Кожен ген має своє місце розташування (**локус**).

Функціональні характеристики гена:

1. Ген є ділянкою ДНК.

2. Певний ген кодує синтез одного білка.
3. Дія гена специфічна, тому що ген може кодувати тільки одну амінокислотну, послідовність і регулює синтез одного конкретного білка.
4. На активність гена може впливати як зовнішнє, так і внутрішнє середовище.
5. Конститутивні гени – це гени, які постійно експресуються, бо білки, які ними кодуються, необхідні для постійної клітинної діяльності.
6. Неконститутивні гени – це неактивні гени, які експресуються лише тоді, коли білок, які вони кодують, необхідні клітині.
7. Мобільні гени – забезпечують рухливість генів і включають ген в роботу.

Мобільні гени є: важливим чинником біологічної еволюції; утворюють новий генетичний матеріал, впливають на мінливість організму, порушують роботу генетичного апарату і можуть приводити до новоутворень (пухлин).

Геном – сукупність всієї спадкової інформації організму. На сьогодні, під геномом розуміють сумарну ДНК гаплоїдного набору хромосом.

Функції цитоскелету.

1. **Підтримка об'єму і форми клітин.** Основну роль у цьому відіграє фібрилярна сітка, що вкриває зсередини мембрану (кортекс). Ця сітка спеціальним білком (онкерін) прикріплена до цитолемі. До цієї сітки приєднані нитки мікрофіламентів і мікротрубочок, що значною мірою стабілізує форму клітини.

2. **Зміна форми клітин.** Система білкових фібрил здатна до скорочення або розтягування. За рахунок цього може відбуватися зміна форми клітин (наприклад, формування псевдоподій у лейкоцитах).

3. **Утворення мультиферментних компонентів.** У місцях переплетення кількох фібрил цитоскелета створюються сприятливі умови для розміщення комплексу ферментативних білків. Це забезпечує структурну єдність ферментів та певний метаболічний процес.

4. **Утворення веретена поділу під час мітозу.** Веретено поділу утворене сіткою мікротрубочок, що "збираються" за участі центріоль і чітко впорядковано розташовуються в цитозолі.

5. Утворення ворсинок і джгутиків у найпростіших.

6. Забезпечення скорочувальної функції м'язових волокон.

Актинові філаменти є однією з головних частин скорочувального актиноміозинового комплексу.

Завдання самостійної роботи:

- ознайомитися з основними методами дослідження нуклеїнових кислот та їх структурною організацією і хімічними зв'язками,
- законспектувати основні поняття, визначення, будову азотистих основ та будову нуклеотидів, фізико-хімічні властивості.

Питання для самоконтролю

1. Де локалізуються в клітині хромосоми із чого вони побудовані?
2. Яка будова ДНК за Дж. Уотсоном і Ф. Кріком?
3. Назвіть етапи (кроки) потоку інформації в клітині.
4. Види РНК і їх функції.
5. Коли і ким вперше була виявлена ДНК.
6. Дати визначення, що таке ДНК.
7. Будова ланцюга ДНК.
8. Реплікація ДНК і значення
9. Дати визначення генетичного кода.
10. Основні характеристики генетичного кода ДНК. Будова гена. Функціональна характеристика гена.

Форма контролю за виконання самостійного завдання:
оцінювання письмового виконання завдань самостійної роботи
(конспект)

Рекомендовані джерела інформації

1. Кучеренко М.Є. та ін. Біохімія. Програмований контроль знань із застосуванням ЕОМ. -
2. К.: Либідь, 1993.-203с.
3. Кучеренко Н.Е. Деловые игры и ситуационные задачи. - К.: Лыбидь, 1992. - 190с.

4. Основы биохимии / Под ред. А.А. Анисимова. - М.: Высш. школа, 1986. - 547 с.
5. Филиппович Ю.Б. Основы биохимии. - М.: Высш. школа, 1985. - 503с.
6. Филиппович Ю.Б. и др. Практикум по общей биохимии. - М.: Просвещение, 1982,- 318с.
7. Филиппович Ю.Б., Севастьянова Г.А., Щеголева Л.И. Упражнения и задачи по 8. биологической химии. - М.: Просвещение, 1986. ..

Самостійна робота № 6

Тема: Интерфазне ядро. Ядерна оболонка. Ядерний сік. Хроматин. Функціональна активність інтерфазних і мітотичних хромосом. Репродукція хромосом . Ядерце.

Коротка характеристика змісту навчального матеріалу

Ядро було відкрито Р. Броуном в 1833 році в клітинах тичинкових ниток традесканції. Це обов'язковий компонент всіх рослинних і тваринних клітин, крім прокаріотичних. Існують клітини, наприклад ситовидні трубки вищих рослин або еритроцити ссавців, у яких протягом більшої частини їх життя ядро відсутнє, хоча воно і було в той період, коли клітина ще не повністю диференційована. Такі безядерні клітини не здатні до ділення і живуть порівняно не довго. Для переважної більшості клітин характерне лише одне ядро, але у деяких, особливо у нижчих рослин, можуть існувати і навіть переважати двоядерні клітини (дикаріони у грибів), а також багатоядерні. В більшості випадків ядро має округлу форму і займає центральну частину клітини. В рослинних клітинах, де вся центральна частина нерідко зайнята великою вакуолею, а ядро притиснуте до клітинної стінки, воно може бути сплюснене і по формі нагадувати лінзу. В лейкоцитах деяких типів, а також в клітинах павутинних залоз деяких комах і павуків, ядра бувають неправильної форми -

багатолопатевої. В процесі життєдіяльності форма ядра може змінюватися.

У вищих організмів діаметр ядра в середньому складає від 10 до 30 мкм, у нижчих він значно менший. Виключення складають ядра ризоїдів харових водоростей та гігантські ядра слизевиків (500-600 мкм діаметром).

Вивчення хімічного складу ядра показало, що його основна маса (70-96% складається з простих і складних білків. Прості білки бувають двох типів: основні (гістони і протаміни) і кислі (глобуліни). Складні білки - це сполуки простих білків з нуклеїновими кислотами (нуклеопротеїди, нуклеогістони). Крім названих білків, в склад ядра входять ліпіди у вигляді крапель жиру або в поєднанні з протеїдами утворюють ліпопротеїди. Загальна кількість ядерних білків в різних тканинах помітно варіює. Така ж мінлива ця величина і в процесі онтогенезу однієї і тієї ж клітини. Не залишається незмінним і склад ядерних білків.

ЯДЕРНА ОБОЛОНКА

Кожне ядро, якою б не була його форма, відділене від цитоплазми подвійною мембраною або так званою ядерною оболонкою. Ядерна оболонка відсутня лише протягом короткого часу в період клітинного ділення. Між двома мембранами ядерної оболонки лежить *перинуклеарний* простір, ширина якого від 20 до 60 нм. Зовнішня мембрана ядерної оболонки часто переходить, не перериваючись в мембрани ЕПС, тому вона часто покрита рибосомами, що підкреслюють подібність і взаємозв'язок між ядерною оболонкою і ЕПС. Внутрішня мембрана контактує з хромосомним матеріалом ядра. Мембрана ядерної оболонки в морфологічному відношенні не відрізняється від інших внутріклітинних мембран.

Характерною особливістю ядерної оболонки є наявність на її поверхні особливих **пор**, що мають вигляд округлих наскрізних отворів діаметром 80-90 нм. Кількість пор дуже варіює і залежить від розмірів ядра і від функціональної активності клітини. У деяких ядер пори можуть займати більше 10% всієї поверхні ядра.

Пора характеризується октагональною симетрією. По межі округлого отвору в ядерній оболонці розміщується три ряди гранул, по 8 штук в кожному: один ряд лежить з боку ядра, інший - з боку цитоплазми, третій розміщений в центральній частині пори. Розмір гранул 25 нм. Від них відходять фібрилярні відростки, які

можуть сходитися в центрі пори, утворюючи ніби перегородку. В центрі отвору пори часто можна бачити центральну гранулу.

В складі ядерних оболонок знайдені невелика кількість ДНК (0-8%), РНК (3-9%), але основними хімічними компонентами є ліпіди (13-35%) і білки (50-75%), що характерно для всіх клітинних мембран. Серед білків мембрани значна кількість ферментів, які спільні з ЕПС, виявлена також активність багатьох окислювальних ферментів, що беруть участь в окислювальному фосфорилуванні на ядерних мембранах. Цей процес забезпечує енергією процеси, що відбуваються в клітинному ядрі. Більша частина РНК ядерної оболонки приходить на рРНК, що входять до складу рибосом на зовнішній ядерній мембрані.

Функції ядерної оболонки полягають у відмежуванні вмісту ядра від цитоплазми і в регуляції переміщення речовин з ядра в цитоплазму і навпаки. На виділених ядрах було показано, що ядерні оболонки повністю проникні для іонів, для молекул з малою молекулярною масою, таких як цукри, амінокислоти, нуклеотиди. Велика кількість білків теж вільно проникає в ядро. З ядра в цитоплазму транспортується РНК і РНП-часточки (рибосоми). Як здійснюються всі ці види транспорту до кінця не з'ясовано.

Вивчення хімічного складу ядра **Ядерний сік** або каріоплазма це рідина, що знаходиться в ядрі і заповнює проміжки між хроматиновими структурами і ядрцем. Вона має приблизно таку ж в'язкість як і в'язкість гіалоплазми, але трохи вищу кислотність. В каріоплазмі виявлені ферменти, які зумовлюють редуплікацію ДНК, синтез РНК і ядерних білків, і ферменти, що забезпечують гліколіз та фосфорилування, тобто синтез АТФ. Гранулярна частина каріоплазми включає гранули РНП тобто майбутні рибосоми.

Ядро після фіксації в кислому середовищі легко зафарбовується основними барвниками. При цьому в ньому виявляється сітка тонких ниток між якими розміщуються більш щільні маси зафарбованого матеріалу. Цей матеріал за свою здатність зафарбовуватися основними (лужними) барвниками був названий **хроматином**. Ця здатність вказує на кислотні властивості хроматину, які визначаються тим, що в його склад входить ДНК в комплексі з білком. У середньому в хроматині 40% припадає на ДНК і біля 60% на білки, серед яких специфічні ядерні білки-гістони складають від 40 до 80% усіх білків, що входять до складу

виділеного хроматину. У структурному відношенні хроматин являє собою нитчасті комплексні молекули дезоксирибонуклеопротейду (ДНП), що складаються з ДНК, асоційованої з гістонами. Виявлено, що в складі хромосом довжина індивідуальних лінійних молекул ДНК може досягати сотень мікрометрів і навіть декількох сантиметрів. Було показано, що максимальна молекулярна маса молекули ДНК дрозофіл дорівнює 41×10^9 , що відповідає довжині біля 2 см.

В складі хроматину також знайдено фосфоліпіди, вуглеводи та деякі інші речовини, але, можливо, вони є компонентами ядерних мембран з якими хроматин тісно зв'язаний. Найбільш гетерогенна і найменш вивчена фракція хроматину - негістонові білки. Сюди належать ферменти транскрипції, репарації і синтезу нуклеїнових кислот, ферменти, що здійснюють метаболізм гістонів, рецептори гормонів і т.п. Негістонових білків по даних деяких авторів, більше 100 фракцій.

Структурна організація хроматину одне із самих важливих і не до кінця розв'язаних питань. З допомогою значного числа досліджень було встановлено, що в основі будови хроматину лежить елементарна хромосомна фібрила, молекула ДНП. Вивчення фібрили ДНП показало, що білки, а це переважно гістони, розміщені по довжині неперервної молекули ДНК не рівномірно, а у вигляді груп. В одну таку групу входять вісім молекул білків: по дві молекули гістонів H_2A , H_2B , H_3 , H_4 , які утворюють своєрідну серцевину, що отримала назву **гістоновий кор**. По поверхні гістонового кору розташовується ДНК, утворюючи 1,75 оберти (146 нуклеотидних пар). Такий комплекс з гістонового кору і фрагмента молекули ДНК отримав назву **нуклеосома**, розмір якої близько 10 нм (відкриті в 1974 році). ДНК, що знаходиться між нуклеосомами названа **лінкерною**. Вона різної довжини (середня ~ 10 нм). Тут міститься близько 60 нуклеотидів. Отже не вся ДНК зв'язана з нуклеосомами, 10-13% її довжини вільна від нуклеосом.

Лінкерна ДНК зв'язана з гістоном H_1 . Вважається, що гістон H_1 відповідає за укладання нуклеосомної нитки в складі хроматинової фібрили. Молекула цього білка має центральну глобулярну частину і витягнуті N-C-кінцеві ділянки. Центральна глобула гістону H_1 приєднується до специфічної ділянки на

поверхні нуклеосоми, а витягнуті «плечі» прилягають з одного боку до лінкерної ДНК в місці її контакту з нуклеосомною часточкою, а з другого боку до гістонового кору сусідньої нуклеосоми. Таким чином, гістон H_1 якби стягує сусідні нуклеосоми одна з одною.

Таким чином, нуклеосоми - основні структурні одиниці хроматину.

Кількість нуклеосом величезна. Розраховано, що на гаплоїдний набір у людини припадає до $1,5 \times 10^7$ нуклеосом.

Нуклеосомний, це *перший* рівень компактизації хроматину, що зустрічається як у інтерфазних, так і в мітотичних хромосомах. При цьому утвориться хроматинова фібрила, у якій ДНК первинно компактизована з щільністю упакування, рівній 6 - 7 (146 нуклеотидних пар ДНК довжиною в 68 нм вкладені в глобулу діаметром 10 нм). Проте в багатьох електронномікроскопічних дослідженнях було знайдено, що як у мітотичних, так і в інтерфазних ядрах виявляються фібрили хроматину з діаметром 25 - 30 нм. Було показано, що 25-нанометрова фібрила хроматину може повертатися до свого попереднього діаметру, стаючи фібрилою із товщиною 10 нм.

Щодо характеру упакування нуклеосом у складі 25-нанометрової фібрили хроматину існують, принаймні, дві точки зору. Одна з них захищає так званий соленоїдний тип укладки нуклеосом. Відповідно до цієї моделі, нитка щільно упакованих нуклеосом діаметром 10 нм утворює у свою чергу спіральні витки з кроком спіралі біля 10 нм. На один виток такої суперспіралі припадає 6 - 7 нуклеосом.

Згідно з іншою точкою зору 25-нанометрова фібрила хроматину складається ніби зі зближених глобул того ж розміру, які назвали **нуклеомери** (у закордонній літературі такі 25-нанометрові глобули, або нуклеомери, одержали назву "зверхнамистин".) До складу одного нуклеомера входить відрізок ДНК, що відповідає 1600 парам основ або 8 нуклеосомам. Основна 25 нм фібрила хроматину являє собою лінійне чергування нуклеомерів уздовж компактизованої молекули ДНК.

Нуклеомерний, тобто *другий* рівень укладки хроматину, забезпечує сорокакратне ущільнення ДНК. Як нуклеосомний, так і нуклеомерний рівні компактизації ДНК хроматину здійснюються

за рахунок гістонових білків, що беруть участь не тільки в утворенні нуклеосом, але й у їхньому кооперативному об'єднанні у вигляді фібрил ДНП, де ДНК зазнає додаткову зверхспіралізацію. Всі інші рівні компактизації пов'язані з характером укладання 25-нанометрових фібрил у нові компактизаційні рівні, де провідну роль грають негістонові білки.

Сорокакратне ущільнення ДНК, що досягається при зверхспіральному характері її компактизації, ще недостатньо для одержання реального (1×10^4) рівня ущільнення ДНК. Отже, повинні існувати більш високі рівні компактизації ДНК, які в кінці кінців приведуть до утворення хромосом. Такі вищі рівні організації хроматину виявлені при штучній його деконденсації, коли було знайдено, що підтримка їх пов'язана з негістоновими білками. У цьому випадку специфічні білки зв'язуються з особливими ділянками ДНК, яка у місцях зв'язування утворює великі петлі, або домени. Таким чином, наступні більш високі рівні компактизації ДНК пов'язані не з її додатковою спіралізацією, а з утворенням поперечної петельної структури, що йде уздовж інтерфазної, або мітотичної, хромосоми. Надалі, петлі фібрил ДНП, об'єднавшись скріпками з негістонових білків ядерного матриксу, або остова, до складу яких можуть входити як ферменти реплікації ДНК, так і транскрипції, утворюють компактні тіла (0,1 - 0,2 мкм), названі **хромомерами**. Хромомери при штучній деконденсації дадуть розетковидні структури. Електронномікроскопічне дослідження показало, що ці структури складаються з багатьох петель 25-нанометрових фібрил, з'єднаних у загальному щільному центрі.

Така петельно-домenna структура хроматину забезпечує не тільки компактизацію хроматину, але й організує функціональні одиниці хромосом - реплікони і гени, що транскрибуються.

Розмір окремої петлі збігається з розміром середніх репліконів і може відповідати одному або декільком генам. На хромосому в середньому припадає більше 2000 таких петельних доменів ДНК.

Хромомери пов'язані одна з одною ділянками нуклеосомного хроматину, так що в цілому видно ланцюжок розетковидних структур. Подібні розетковидні петельні структури, хромомери, можна бачити також при розпушенні мітотичних хромосом як

тварин, так і рослин. Отже, хромосомні 25-нанометрові фібрили, що складаються з ДНК і гістонів, упаковуються у вигляді петельних розетковидних структур, зазнаючи ще додаткову компактизацію.

Розташування петельних доменів, хромомерів, може бути нерівномірним: ділянки тіла мітотичної хромосоми, збагачені ними, можуть відповідати смугам при диференціальному зафарбуванні хромосом.

Третій рівень структурної організації хроматину отримав назву **хромомерного**.

Четвертий рівень, названий **хромонемним**, виникає дякуючи зближенню у лінійному порядку хромомер, які утворюють товсті (0,1 - 0,2 мкм) нитки, видимі у світловому мікроскопі.

Існує декілька **типів хроматину**. Після закінчення клітинного поділу ХР втрачають свою компакту форму, розрихляються і деконденсуються. Ступінь такої деконденсації ХР може бути різним в ядрах різних клітин. Коли ХР або її ділянка повністю деконденсована, тоді ці зони називають **дифузним еухроматином** або еухроматином. При неповній деконденсації в інтерфазному ядрі можна знайти окремі згустки, що називаються конденсованим хроматином або гетерохроматином. Гетерохроматинові ділянки найчастіше розміщуються в теломерних, центромерних, біляядерцевих районах ХР. Невеличкі ділянки гетерохроматину також розкидані серед маси еухроматинових районів ХР.

У більшості клітин 90% хроматину транскрипційно неактивні, тобто менше 10% нуклеотидів є смисловими.

Розрізняють **структурний** і **факультативний гетерохроматин**. Під факультативним розуміють хроматин, що тимчасово перейшов в конденсований стан. На таких ділянках може зовсім або частково припинитися синтез іРНК. Але такий стан може бути тимчасовим і гетерохроматин перейде в еухроматин. З структурним гетерохроматином подібних перетворень відбутися не може. Його зони неактивні у відношенні синтезу РНК. Функціональне значення структурного гетерохроматину не зрозуміле. Припускають, що він є місцем прикріплення хроматину до ядерної оболонки, місцем пізнавання і

асоціації гомологічних ХР при мейозі, бере участь в регуляції генної активності.

В 1949 році М.Бар і Ч.Бертрам при вивченні нейронів кішки помітили, що в інтерфазному ядрі міститься інтенсивно зафарбоване деякими барвниками тільце. Причому присутнє воно лише у ядрах клітин самок і відсутнє у самців. Виявилось, що зустрічається таке тільце у багатьох тварин і завжди зв'язане із статтю. Ця структура у ядрі клітини одержала назву **статевого хроматину**, або «тільця Бара».

Статевий хроматин знаходиться частіше всього під оболонкою ядра. Знайдений у різних тканинах (нервова, епітеліальна, гладенька м'язова) і органах (печінка, серце) хребетних тварин, в т. ч. людини, в безхребетних і навіть у рослин. Виявлено, що у хребетних він появляється в онтогенезі не раніше стадії гастрული, але до того як закладаються гонади. Важливою особливістю статевого хроматину є те, що між кількістю тілець Бара і кількістю Х хромосом в ядрі існує прямий зв'язок. Статевий хроматин в інтерфазних ядрах обумовлений спіралізацією однієї з Х хромосом, інактивація якої є механізмом, що вирівнює баланс генів статевих хромосом в особин жіночої і чоловічої статі. Якщо у жінок в ядрі клітини декілька Х-хромосом, то в клітинах декілька тілець Бара і активною залишається лише одна Х-хромосома. ХХХ - два тільця Бара; ХХХУ - два тільця Бара. Х-хромосома інактивується не вся. Частина короткого плеча залишається генетично активною.

По наявності чи відсутності тільця Бара можна діагностувати деякі випадки спадкових захворювань.

Хромосоми - це один з основних компонентів клітинного ядра, які мають складну організацію, здатні до реплікації і передачі генетичної інформації в ряду клітинних поколінь. Перші описи хромосом (ХР) відносяться до періоду відкриття мітотичного поділу клітини (Чистяков, 1873; Страсбургер, 1879; Флемінг, 1882). Назва «хромосома» (грецьк. хромо-фарба, сома - тіло) була запропонована Вальдейером в 1888 році на основі її здатності під час мітозу інтенсивно зафарбовуватися основними барвниками.

В зв'язку з важливою роллю хромосом в передачі спадкових ознак, в мінливості і в мутаційному процесі ці структури давно стали предметом вивчення спеціальних цитологічних дисциплін - цитогенетики і молекулярної генетики.

Структура хромосом в інтерфазі і мітозі.

ХР мають вигляд прямих або вигнутих паличок, яка залежить від розташування так званої первинної перетяжки. Первинна перетяжка є звуженою ділянкою ХР, яка майже позбавлена ДНК. У цій ділянці розташована **центромера** де знаходиться **кінетохор** - динамічний центр ХР. До цієї зони під час поділу підходять мікротрубочки клітинного веретена. Частіше всього ХР має лише одну центромеру, але зустрічаються і такі, хоча і дуже рідко, що мають дві (дицентричні) чи декілька (поліцентричні) центромер. Такі ХР прикріплені до ниток веретена всією поверхнею. Функції центромери зв'язані з рухами ХР під час клітинного поділу.

Центромера поділяє ХР на дві частини, які називаються плечами. Залежно від місця розташування центромери ХР бувають **рівноплечими** (метацентричними) - у яких центромера розташована посередині; **нерівноплечими** (субметацентричними) - у яких центромера розташована ближче до одного з кінців; **паличковидними** (ахроцентричними) - які мають центромеру дуже близько до одного з кінців хромосоми.

Крім первинних перетяжок деякі ХР мають також **вторинні перетяжки**. Як і первинні перетяжки, вторинні - це звужені ділянки ХР. Розташування і глибина вторинних перетяжок у різних ХР варіюють, але сталі для кожної із них. Вторинна перетяжка звичайно розташована поблизу дистального кінця хромосоми і відокремлює маленьку ділянку, яка називається **спутником** або **сателітом**. Хромосоми, що несуть ці ділянки мають назву **спутничних**. Вторинні перетяжки називають, крім того, **ядерцевими організаторами**, тому що саме на цих ділянках хромосом у інтерфазі відбувається утворення ядерця. Тут же локалізована ДНК, відповідальна за синтез рРНК. Звичайно в кожному ядрі є дві ХР, які відрізняються від інших цією особливою ознакою, внаслідок чого вони називаються **ядерцевими хромосомами**. Ядерцеутворюючі хромосоми містять рибосомні гени, продуктом активності яких і є ядерця.

Плечі хромосом закінчуються кінцевими ділянками - **теломірами**. Теломірні кінці хромосом не здатні з'єднуватися з іншими хромосомами або їхніми фрагментами. Якщо теломіра зруйнована, пошкоджена, то до неї можуть приклеюватися фрагменти ХР. Дві ХР можуть з'єднуватися, якщо обидві мають пошкоджені теломіри.

Розміри ХР у різних організмів варіюють в широких межах. Так, довжина їх може коливатися від 0,2 до 50 мкм. Дуже дрібні ХР у грибів, деяких найпростіших, льону; і навпаки досить довгі - у деяких комах, у амфібій, в лілійних. Довжина ХР людини 1,5-10 мкм.

Число Хр у різних видів теж досить широко варіює, але характерне для кожного виду тварин чи рослин. Найменшу кількість ХР - 2 в соматичній клітині має одна із аскарід, в той час як у деяких радіолярій їх понад 1500.

Сукупність кількісних і морфологічних ознак диплоїдного набору ХР називається **каріотипом**. Його можна уявити як метафазну пластинку. Якщо ж ХР каріотипу уявити у вигляді схеми будови кожної ХР і морфологічні пари розташувати рядами в порядку зменшення розмірів, то така схема називається **ідіограмою**. Ідіограма - це схематичне зображення набору ХР, що відбиває їх відносний розмір та морфологію. Використовують ідіограми при хромосомному аналізі, наприклад, коли необхідно порівняти каріотиби двох близьких видів. В останній час в практиці хромосомного аналізу почали широко використовувати методи диференційного зафарбування ХР. Суть його полягає в тому, що ХР фарбують в спеціальних барвниках, найпопулярнішим з яких є суміш по Гімза (метилен-азур, метиленовий фіолетовий, метиленовий синій, і еозин). При розгляді таких ХР в мікроскоп добре видно, що їх тіло має поперечну смугастість, причому розміщення смуг характерне для кожної ХР. Дякуючи цьому метод диференційного зафарбування дає можливість чітко відрізнити морфологічно подібні ХР одна від іншої. Молекулярні механізми такого специфічного зафарбування ще не зрозумілі, але більшість вчених вважає, що в його основі лежать хімічні відмінності між ділянками ХР. Значна кількість спостережень говорить про те, що вибіркоче зафарбування зв'язано з локалізацією гетерохроматину.

Субмікроскопічна і молекулярна організація хромосом.

Яка ж субмікроскопічна та молекулярна організація мітотичних ХР? Процес утворення мітотичних ХР починається з конденсації елементів хромосомних фібрил, будову і склад яких ми вивчали. В результаті цього процесу утворюються товсті нитчасті утвори з середнім діаметром 0,2-0,3 мкм. Такі нитчасті хроматинові структури в складі ядер і ХР ще на початку 20 століття одержали назву **хромонем**. Слід зазначити, що з

хромонемами зв'язаний ще один вид структур - так звані **хромомери**, які добре видно на стадії профазы мейозу і ранньої профазы мітозу, у вигляді почергово розміщених потовщень або вузликів. Розміщення хромомер для кожної даної ХР відносно постійне. Вважають, що хромомери, це щільно спіралізовані ділянки хромонемної нитки.

Після утворення хромонем відбувається їх подальша конденсація і ущільнення в результаті чого і виникає кінцева структура, яку ми називаємо хромосоною.

Довгий час було дискусійним питання про те, скільки молекул ДНК входить до складу хромосоми. Згідно **теорії полінемної організації хромосом** вона складається з 32 елементарних ниток ДНП, які розміщуються вздовж хромосоми і організовані по типу вірьовки, скрученої з багатьох ниток. Ці уявлення піддалися критиці, так як не узгоджувалися з даними генетики, зокрема, якщо ці нитки з точки зору набору генів однакові, то не зрозуміло, яким чином можуть реалізуватися генні мутації, якщо різні, то як це узгодити з менделюванням ознак, з процесом кросинговеру, з принципом лінійного розміщення генів вздовж хромосом. В зв'язку з цими неузгодженнями і появилася **теорія уніемної організації хромосом**.

Згідно цієї теорії ХР повинна складатися з однієї гігантської молекули ДНК. З допомогою фізико-хімічних методів, зовсім недавно, було показано, що ХР ряду видів складаються лише з однієї молекули ДНК, тобто була доказана уніемна теорія організації ХР. Що стосується гіпотези про полінемію ХР, то або ж спостереження, що лежать в її основі є артефактами або ж вони неправильно пояснені. Не виключено і те, що є декілька різних принципів організації ХР еукаріотичних організмів.

Середня хромосома людини має 1 молекулу ДНК довжиною близько 150 млн. пар нуклеотидів.

В кожній окремій хромосомі людини міститься від 50×10^6 до 250×10^6 нуклеотидних пар.

Досить важливим є з'ясування питання, як в ХР упакована молекула ДНК, розміри якої можуть бути просто гігантськими. Так наприклад, довжина подвійної спіралі ДНК в першій хромосомі

людини складає 70 000 мкм (7 см), а середня довжина ДНК хромосом людини 3 см. Тобто загальна довжина ДНК в ядрі людини дорівнює $46 \times 3 = 138$ см. (За деякими даними 180 см). Якщо врахувати, що діаметр ядра не перевищує 5-6 мкм ($5-6 \times 10^{-4}$ см) тоді закономірним буде запитання про те, яким же чином такі гігантської довжини нитки упаковуються в хромосомах. Зрозуміло, що ДНК в таких ХР повинна бути упакована досить щільно. Це питання пояснюється вченими по різному, в зв'язку з чим появилось чимало різних моделей ХР.

Репродукція хромосом.

Даючи характеристику ХР ми вказували на те, що однією з властивостей цих важливих структур ядра є їх здатність до редуплікації або реплікації. Відбувається цей процес в інтерфазі, яка в більшості випадків передує мітозу чи мейозу, по так званому напівконсервативному механізму, який був постульований Уотсоном і Кріком. Згідно цієї гіпотези редуплікація молекул ДНК обумовлена розривом водневих зв'язків між поліуклеотидними ланцюгами і звільненням пуринових і піримідинових основ. При цьому два поліуклеотидних ланцюги розкручуються і кожний з них стає матрицею, на яку за принципом комплементарності притягуються з навколишнього середовища вільні основи. В результаті кожна із одностандартних молекул ДНК стає дволанцюговою і замість однієї вихідної молекули ДНК появляються дві, будова яких в точності повторює будову вихідної. Здійснюється цей процес за участю ферментів ДНК полімераз. Дана гіпотеза була підтверджена працями багатьох вчених. Зокрема, біохімічні аналізи клітин еукаріот методом міченого фосфору ^{32}P показали, що заново формується лише одна половина ДНК, інша зберігається від попереднього поділу.

Вивчення процесу реплікації в про- та еукаріот виявило певні відмінності. Так у *E.coli*, в якій ДНК представляє собою одну гігантську циклічну молекулу, швидкість синтезу ДНК складає близько 30 мкм в хвилину, що співпадає з часом подвоєння клітинної популяції (20-30 хв). На молекулі такої ДНК є лише одна точка реплікації, яка по мірі проходження синтезу рухається вздовж молекули від місця початку реплікації до її кінця. Іншими словами, молекула ДНК *E. coli* є одиницею реплікації (**репліконом**). Проведені розрахунки показали, що для того, щоб реплікація відбулася з швидкістю 30-40 мкм/хв бактеріальна ДНК

повинна обертатися з швидкістю лабораторної центрифуги, здійснюється цей процес за участю фермента, що гідролізує АТФ, який одержав назву ДНК-гіраза.

Швидкість редуплікації ДНК у людини 50 нуклеотидів в секунду.

Вивчення реплікації у еукаріот показало, що ДНК еукаріотичних хромосом являють собою лінійні молекули, які складаються з розміщених один за одним репліконів різного розміру. Середній розмір реплікону близько 30 мкм. Тому в складі геному людини повинно зустрічатися більше 50 000 репліконів, тобто ділянок ДНК, які синтезуються незалежно. Як і в прокариот ці реплікони мають початкову і кінцеву (термінальну) точку синтезу ДНК. Наявність такої великої кількості репліконів забезпечує можливість швидкого синтезу величезної кількості ДНК. Якби ДНК еукаріот синтезувалася як один реплікон, то при швидкості синтезу 0,5 мкм/хв, яка відома для клітин людини, редуплікація першої ХР з довжиною ДНК близько 7 см повинна зайняти 140 000 хв, або близько 3-х місяців. Насправді, дякуючи полірепліконній будові молекул ДНК весь процес реплікації займає 7-12 годин.

Слід зазначити, що синтез ДНК серед ХР відбувається асинхронно, в тому розумінні, що розпочинається і закінчується він не в усіх ХР одночасно. Крім того, і в окремих ХР різні ділянки реплікуються теж не одночасно.

Синтез іншого основного компонента інтерфазних ХР, гістонів відбувається одночасно з синтезом ДНК, і гістони ХР, так же як і ДНК, передаються із однієї генерації клітин до наступної. Показано, що у взаємодії між гістонами і ланцюгами ДНК, синтезованими в різний час, не спостерігається ніякої специфічності і, що гістони розподіляються між ними випадково.

Необхідно підкреслити, що процес редуплікації хромосом є ланцюгом загального внутріклітинного обміну.

Функціонування хромосом.

Виконання ХР тієї чи іншої функції залежить від її стану, тобто від ступеня спіралізації. Розглядаючи метафазну ХР ми говорили, що вона представляє собою компактну структуру. На цій стадії ДНК знаходиться в стані метаболічного спокою і не використовується в якості матриці ні для аутокаталітичного

(редуплікація) ні для гетерокаталітичного (синтез РНК і білка) синтезу. Така ДНК найбільш зручна для переміщення в майбутнє ядро однієї з двох дочірніх клітин. Тобто на даному етапі ХР виконують функцію розподілу і переносу генетичного матеріалу в дочірні клітини.

Як показали дослідження найбільш метаболічно активна ДНК в інтерфазі, де вона служить матрицею для своєї власної реплікації в ході підготовки до наступного клітинного поділу, а також для синтезу іРНК.

Багаточисленними дослідженнями показано, що ступінь деконденсації хромосомного матеріалу, хроматину, в інтерфазі може вказувати на функціональне навантаження цієї структури. Чим більш дифузний хроматин інтерфазного ядра, тим активніші в ньому синтетичні процеси. Падіння синтезу РНК в клітині супроводжується збільшенням зон конденсованого хроматину. З допомогою радіоактивних ізотопів було показано, що в клітинах кожного типу в якості матриці для синтезу РНК використовується одночасно не вся ДНК і, що в клітинах різного типу на різних стадіях розвитку синтезуються різні типи РНК. Диференційну активність ділянок ХР можна безпосередньо спостерігати на хромосомному рівні в деяких клітинах личинок двокрилих комах. Особливо великі ХР містяться в клітинах слинних залоз личинок; ці ХР утворюються в результаті багаторазової послідовної реплікації хромосомного матеріалу без його розходження. Називаються такі ХР політенними або гігантськими. Ці ХР мають характерну поперечну смугастість, яка специфічна для даного виду. Такі смужки називають дисками; утворені вони поздовжньо з'єднаними між собою хромомерами. Вважають, що розміщення дисків відображає лінійну послідовність генів в ХР.

Саме на політенних ХР вчені і спостерігали диференційовану активність ділянок ХР. Перш за все було виявлено, що на певних стадіях розвитку деякі до того нормальні диски набувають вигляд пухких і набухлих здуттів, які назвали «пуфами». Дослідження пуфів під електронними мікроскопом показало, що їх характерний вигляд обумовлений локальним випрямленням тисячі паралельних щільно скручених подвійних спіралей ДНК, вкритих білком, із яких побудована гігантська ХР. На таких пуфах відбувається транскрипція, тобто синтез РНК і тому вони є ділянками генної активності.

Реєструючи розміщення пуфів в політенній ХР, можна вивчити динаміку диференційованого вираження генів. Результат цієї роботи може бути зображений у вигляді схеми, яка показує наявність або відсутність пуфів в певних ділянках ХР 4 хірономуса на послідовних стадіях метаморфозу (перетворення личинки в лялечку).

Характер виникнення пуфів відрізняється строгою часовою послідовністю.

Слід зазначити, що характер формування пуфів в різних тканинах різний, що свідчить про тканинну специфічність деяких пуфів.

Таким чином, гігантські ХР дозволяють впевнитися, що на ранніх стадіях розвитку і в різних тканинах проявляють активність різні гени.

Подібні до політенних ХР і хромосоми типу «лампових щіток», які зустрічаються в ооцитах деяких хвостатих амфібій. Ріст цих ХР відбувається за рахунок збільшення розміру хромосом. Ці ХР мають велику кількість тонких бокових петлеподібних виростів, які надають їм вигляд «йоршиків» або лампової щітки. Ці петлеподібні вирости і нагадують собою пуфи політенних ХР. Коли синтетична активність в петлі припиняється, вона зникає.

Хромосоми і спадковість.

Всі розглянуті функції ХР служать забезпеченню такої важливої функції живого як спадковість. Реалізується ця властивість дякуючи генам, які містяться в ХР і які є не чим іншим, як частинами гігантської молекули ДНК. Кожен ген контролює синтез одного з білків або поліпептидів складних білків живої клітини і тим самим бере участь у формуванні ознаки або властивості організму. Однією з таких ознак є стать.

Вивчення цитогенетичних механізмів визначення статі показало, що стать визначається хромосомами Х і У. Ці ХР було названо статевими, в той час як інші ХР каріотипу - аутосомами. Слід сказати, що Х і У хромосоми між собою несхожі і легко ідентифікуються.

Вивчення статевих ХР показало, що вони відрізняються від аутосом не лише генетично, а й цитологічно. Статеві ХР багаті неактивними ділянками, які називаються гетерохроматином. Редуплікація їх відбувається асинхронно з аутосомами. В мейозі вони часто сильно спіралізовані.

Велика група організмів, в тому числі ссавці, мають так званий лігеус-тип визначення статі (за назвою роду клопа, в якого вперше знайдено даний тип визначення статі). При цьому організми жіночої статі мають набір статевих ХР ХХ і є гомогаметними, бо утворюють гамети 100% яких мають Х хромосому. Організми чоловічої статі мають набір статевих хромосом ХУ і є гетерогаметними, бо утворюють гамети, 50% яких мають Х хромосому, а 50% - У хромосому. Тому такий тип визначення статі можна ще назвати типом - ХУ при гетерогаметності чоловічої статі. Існує і такий тип визначення статі, як ХУ при гетерогаметності жіночої статі. Він характерний для птахів, метеликів, плазунів. В цьому випадку організми жіночої статі мають набір статевих ХР ХУ, а чоловічої - ХХ.

Існує ще один тип визначення статі - названий теж по імені роду клопа в якого він був вперше відкритий - протенор тип. Організми з цим типом визначення статі втратили в процесі еволюції У хромосому, тому у клопів самців в кожній клітині було по 21 ХР, а у самок по 22. Для даного типу характерне те, що гетерогаметною може бути як чоловіча так і жіноча стать.

Статеві ХР у рослин вперше були описані у печіночних мохів. Відомі вони і у покритонасінних рослин: конопель, щавлю, хмелю та ін., причому у перелічених рослин гетерогаметною є чоловіча стать. Існують також види рослин з гетерогаметною жіночою статтю, наприклад деякі види суниці. Таким чином, у рослин гетерогаметною може бути як чоловіча так і жіноча стать.

Чіткий зв'язок між окремими ХР і успадкуванням ознак виявляється також в явищах анеуплоїдії. Анеуплоїдія це таке явище, холи в хромосомному наборі не хватає однієї або декількох ХР або є лишні ХР. Виникає вона у випадках багаторазової редуплікації окремих ХР або в результаті порушень мітозу та мейозу.

Організм з набором $2n+1$ називається трисоміком, а $2n-1$ - моносоміком. В деяких рідкісних випадках одна й таж пара ХР може мати додатково не одну ХР, а дві ($2n+2$) - тетрасомік, три ($2n+3$) - пентасомік і т.д. Організми в диплоїдному наборі яких невістачає пари гомологічних ХР називаються нулісоміками.

Такі організми в яких відмічена анеуплоїдія мають цілий ряд патологічних змін біохімічного, фізіологічного та морфологічного

характеру. При цьому порушення парності гомологічних ХР для кожної пари характеризується специфічністю патологічних змін.

Відсутність або наявність зайвої ХР, як правило, значно знижує життєздатність організмів, в деяких випадках зумовлює навіть летальність зигот або організмів та їх безплідність. У моносоміків пониження життєздатності і плодовитості виражено більш різко ніж у трисоміків, а життєздатність нулісоміків ще нижча і вони виживають тільки у виключних випадках. У одного і того ж диплоїдного виду різні трисоміки істотно відрізняються один від іншого, причому ці відмінності залежать головним чином від того, як з ХР основного набору є в потрібній кількості. Як правило, ознаки, що визначаються генами в трисомічних ХР, виражені сильніше, і це дозволяє скласти уявлення про те, які гени розміщені в трисомічних ХР.

До патологічних змін можуть привести і такі якісні зміни ХР при нормальній їх кількості як транслокації, делеції, дуплікації, інверсії та кільцеві хромосоми.

Транслокації - обмін ділянками між двома негомологічними ХР або об'єднання двох негомологічних ХР в одну.

Делеція - випадання частини ХР.

Дуплікація - подвоєння будь-якої ділянки ХР.

Інверсія - поворот окремих ділянок ХР на 180° .

Кільцеві хромосоми - з'єднання ХР кінцями в кільце. Всі вони об'єднуються під назвою хромосомних перебудов або хромосомних аберацій.

Як анеуплоїдія так і хромосомні аберації характерні для рослинних і тваринних організмів в т. ч. і для людини в якій вони викликають різні хромосомні хвороби.

Не всі вказані хромосомні аберації поєднані з життям людини. Багато носіїв хромосомних аберацій або гинуть на ранніх стадіях розвитку, або, якщо доживають, стають безплідними. Тому хромосомні аберації не накопичуються з покоління в покоління, а виникають заново в кожному поколінні.

Серед хромосомних хвороб людини, які зв'язані з анеуплоїдією аутосом найбільш широко відома і поширена хвороба Дауна. Рідше зустрічаються синдром Патау та синдром Едвардса.

З аномалій каріотипу за статевими хромосомами відомі такі як синдром Тернера (X0 у жінок), синдром Клайнфельтера (XXY у чоловіків), синдром трисомії X у жінок та ін.

Приклад хвороб людини, що обумовлені хромосомними абераціями є синдром «крику кішки».

ЯДЕРЦЕ

В кожному ядрі може бути від одного до декількох тілець округлої форми, які сильно переломлюють світло. Це ядерця. Його не можна вважати самостійною структурою або органоїдом, тому, що ядерце є похідним ХР, однієї з її ділянок, що активно функціонує в інтерфазі. Така ділянка, як вказувалося раніше, має назву організатора ядерця. Під його контролем синтезується нуклеїновокислотна частина матеріалу ядерця і відбувається організація цього матеріалу в щільне тільце. Тип ядерця залежить від типу клітини і від її метаболічного стану; більші і щільніші ядерця характерні для клітин, що відрізняються високою активністю, а саме для ембріональних клітин і для клітин, що здійснюють синтез білка. Загальна кількість ядерців на ядро визначається кількістю ядерцевих організаторів і збільшується із збільшенням плоідності ядра. Показано, що в деяких ядрах ядерцеві буває менше ніж число ядерцевих організаторів. Причиною цього може бути те, що ядерця можуть зливатися або ж в утворенні одного ядерця можуть брати участь декілька організаторів ядерцеві.

Згідно із сучасною термінологією в складі ядерця виділяють такі основні компоненти: фібрилярні центри, щільний фібрилярний компонент, гранулярний компонент, ядерцеві вакуолі, а також асоційований із ядерцем хроматин. Фібрилярні центри – це структури, утворені рихло вкладеними фібрилами товщиною 7-10 нм. Щільний фібрилярний компонент утворює шар щільно укладених фібрил на поверхні фібрилярних центрів. Гранулярний компонент ядерця утворений гранулами діаметром близько 20 нм (Цитологія, т.35,№5, 1993)

Значення ядра в життєдіяльності клітини і в передачі спадкової інформації від материнської клітини до дочірньої дуже велике.

Уявлення про важливе значення ядер для життєдіяльності клітин одержало експериментальне обґрунтування ще в 70-80-их

роках минулого століття на основі спостережень над деякими простішими. Було встановлено, що якщо розрізати війчасту інфузорію на дві половинки так, щоб непошкоджене ядро залишилося в одній із них, то послідує поведінка обох половинок буде неоднаковою; та частина, що містить ядро регенерує і повністю відновлює початкову форму інфузорії, без'ядерна ж гине. Цікаво те, що фрагмент, який містить ядро, має здатність до регенерації навіть в тому випадку, якщо його об'єм не перевищує $1/64$ нормального розміру тварини. Досить істотними є спостереження, які показали, що фрагменти деяких простіших, що не мали ядер, довгий час залишалися життєздатними, причому вони можуть захоплювати їжу, здійснювати нормальні характерні рухи, реагувати на подразнення. Але в них не відбувається перетравлювання їжі, вони не здатні до секреції речовин, необхідних для побудови нової раковини чи слизу, з допомогою якого вони прикріплюються до субстрату.

Про значення ядер в життєдіяльності клітин свідчать і такі спостереження: опромінення амеб, що містять ядро з допомогою пучка ультрафіолетових променів, викликає тяжкі порушення життєдіяльності таких організмів. Якщо ж після опромінення амебу енукліювати і замість видаленого пересадити в неї неопромінене ядро, то ознаки враження цитоплазми зникнуть.

Привертає увагу той факт, що без'ядерна клітина або без'ядерний фрагмент гинуть не відразу, а лише через певний час. Для пояснення цього явища була висунута теорія заміщення (Мезія, 1952) згідно якої ядро знаходиться в стані безперервної активності, весь час продукує в цитоплазму ряд речовин. Після енуклеації ці ядерні продукти втрачаються не відразу, а поступово, використовуючись в процесі синтезу і формоутворення. Цитоплазма існує доти, доки витратяться ядерні продукти, а потім гине. Таким чином, для нормального синтезу в цитоплазмі необхідне нормально функціонуюче ядро. Тому ядро можна з повним правом розглядати в якості центрального «пульту управління» і координації всієї сукупності синтезів, що відбуваються в цитоплазмі. Ця функція ядра забезпечується перш за все ДНК, що в ньому міститься, в якій закодована послідовність амінокислот, характерна для білків відповідних клітин. Різні види організмів, а також клітини різних тканин певного організму значно відрізняються обміном речовин, тобто метаболізмом,

якісним і кількісним складом речовин, що синтезуються - білків, жирів, вуглеводів, нуклеїнових кислот тощо. Метаболізм є основою життя, бо з припиненням метаболізму клітина гине, гине організм. Всі реакції метаболізму відбуваються за допомогою білків, тобто ферментів. Такі важливі функціональні системи клітини, як скорочувально-руховий апарат, побудовані з білків. Ліпіди, нуклеїнові кислоти функціонують у взаємодії або в сполуках з білками. Білки виконують захисну і гормональну функції. Синтез у тваринних організмів запасного вуглеводу глікогену, а у рослинних - крохмалю також залежить від якісного складу білків-ферментів, що регулюють якість і швидкість біохімічних реакцій.

Отже, спадкова інформація - це інформація про склад і будову всіх білків, що синтезуються у процесі життя клітини. Зберігачем спадкової інформації є ДНК. Склад і будова ДНК визначає склад і будову всіх білків. У цьому полягає провідна роль ядра, бо ДНК зосереджена в основному в ядрі.

Передача спадкової інформації від материнської клітини до дочірньої відбувається під час поділу ядра з яким ми познайомимося в наступній лекції.

Завдання самотійної роботи:

- ознайомитися з *будовою інтерфазного ядра, ядерної оболонки, функціональною активністю інтерфазних і мітотичних хромосом, репродукцією хромосом*.
- законспектувати основні поняття, визначення, будови хромосом, їх структуру, фізико-хімічні властивості.

Питання для самоконтролю

1. З'ясувати хімічний склад ядра
2. Значення ядерного соку
3. Обґрунтувати нуклеосомний, та нуклеомерний рівень компактизації хроматину
4. Пояснити третій рівень структурної організації хроматину - хромомерного.
5. Пояснити четвертий рівень структурної організації хроматину - хромономний

6. Субмікроскопічна і молекулярна організація хромосом.
7. Хромосоми і спадковість Репродукція хромосом.
8. Обґрунтувати склад ядра
9. Значення ядра в життєдіяльності клітини
10. Пояснити механізм спадкової інформації

***Форма контролю за виконання самостійного завдання:
оцінювання письмового виконання завдань самостійної роботи
(конспект)***

Рекомендовані джерела інформації

1. Біологія: довідник для абітурієнтів та учнів загальноосвітніх навчальних закладів: навчально-методичний посібник. / О. А. Біда, С. І. Дерій, Л. М. Ілюха, Л. І. Прокопенко [та ін.]. К. : Література ЛТД, 2013. 672 с.
2. Новак В.П., Бичков Ю.П., Пилипенко М.Ю. Цитологія, гістологія, ембріологія : підручник (2-е вид., змін. і доп.) / За заг. ред. В.П. Новака К.: Дакор, 2008. 512 с.
3. Польський Б.Т. Основи біології: Різноманітність життя на доорганізмених рівнях: навчальний посібник / Б.М. Польський, В.М. Торяник. – Суми : Університетська книга, 2009. 288 с.
4. Сало Т.О. Загальна біологія: Навчальний посібник. / Т. О. Сало Х.: Гімназія; Країна мрій, 2002. – 196 с.
5. Сиволоб А.В. Молекулярна біологія: підручник.К.: Видавничо-поліграфічний центр «Київський університет», 2008 . 384 с.
6. Хімія: довідник для абітурієнтів та учнів загальноосвітніх навчальних закладів : навчально-методичний посібник / М. В. Гриньова, Н. І. Шиян, Ю. В. Самусенко [та ін.]. К. : Літера ЛТД, 2013. 464 с.

Тема : клітинний цикл. Мітоз. Мейоз. Основні особливості морфології і функціональної активності чоловічих і жіночих статевих клітин.

Одне із найважливіших положень клітинної теорії говорить про те, що клітини не виникають заново, а утворюються шляхом розмноження клітин, що вже існують. Розмноження, відтворення собі подібного – одна із основних властивостей живої матерії. Всі ті мільярди клітин, з яких побудований організм дорослої людини є результатом послідовних циклів клітинного поділу, починаючи від єдиної клітини - зиготи, яка утворилася при заплідненні яйцеклітини сперматозоїдом. Послідовні ділення приводять до появи нових клітин, які потім диференціюються і утворюють різні структури багатоклітинного зародка. Зародок продовжує рости за рахунок розмноження клітин і їх диференціювання – процесів скоординованих, які й приводять до розвитку дорослого організму.

Швидкості розмноження клітин в процесі розвитку організму, локалізація цього процесу, в нормі знаходяться під строгим контролем, який визначає виникнення характерної форми, що властива представникам даного виду. Розмноження клітин продовжується протягом всього життя організму з швидкостями, які відповідають його внутрішнім потребам, а також в залежності від умов його внутрішнього і зовнішнього середовища. Необмежений ріст рослин є результат неперервного утворення нових клітин в певних ділянках, таких як верхівкова меристема за рахунок якої відбувається ріст кореня і пагонів у довжину, і камбій, за рахунок якого вони збільшуються у товщину. На відміну від рослин у більшості тварин ріст обмежений, і після досягнення пропорцій, характерних дорослому організму, збільшення загального числа клітин не відбувається. Ділянки активного розмноження клітин, що знаходяться в кістках, шкірі, кишечному епітелії та в деяких залозах, забезпечують лише заміщення клітин, що загинули чи втрачені, а не збільшують їх загальне число в даному організмі.

Більшість клітин рослин і тварин не репродукуються, тобто не діляться, проте у них можуть зберігатися потенційні здатності до розмноження, які реалізуються у певних умовах. Наприклад, утворення рубцевої тканини, коли заживають рани як у рослин, так і у тварин зв'язаний з розмноженням клітин, які в звичайних умовах не ділилися б. Розвиток же злоякісних новоутворень – це

результат неконтрольованого розмноження клітин, які вийшли з-під влади тих обмежень, які діють на них в нормі.

Таким чином, ми можемо зробити висновок, що в основі росту і регенерації організму лежить процес репродукції клітин.

Розрізняють кілька типів репродукції – **мітоз** /непрямий поділ/, **ендорепродукція** /ендомітоз і політенія/, **амітоз** /прямий поділ/, **мейоз**.

МІТОЗ – найбільш поширений спосіб репродукції соматичних клітин. Універсальність цього способу репродукції зв'язана з тим, що він забезпечує утворення генетично рівноцінних клітин і зберігає спадкоємність хромосом в ряду клітинних поколінь. В мітозі це досягається дякуючи поєднанню в ньому двох основних процесів: репродукції генетичного матеріалу /редуплікації хромосом/ і рівномірного розподілу його між дочірними клітинами.

Перші спостереження мітозу були зроблені російським вченим І.Д.Чистяковим у 1874 році в спорах плавуну. Пізніше його спостерігали й інші вчені, але опис загального ходу процесу ділення клітини даний Флемінгом у 1882 році, лежить в основі сучасних уявлень про мітоз. Ним же була запропонована і основна термінологія, зв'язана з цим процесом.

Підготовка до мітозу. Життєвий цикл клітин, що мають здатність до мітозу, складається з мітозу і проміжного періоду між двома діленнями – інтерфази. Інтерфаза займає не менше 90% часу всього клітинного циклу. Складається інтерфаза з трьох періодів або стадій. Після мітозу настає постмітотична, або пресинтетична стадія /**G₁**/, після неї – синтетична, або синтезу ДНК /**S**/, і на кінець – премітотична або постсинтетична /**G₂**/.

У **постмітотичній** /пресинтетичній/ фазі /**G₁**/ клітина росте і готується до синтезу ДНК. При цьому накопичуються нуклеозидтрифосфати /АТФ, ГТФ, ЦТФ і ТТФ/, з яких в наступному періоді утворюються молекули ДНК, а також білки, ферменти і аденозинтрифосфорна кислота.

Дослідження проведені на мутантних клітинах дріжджів показали, що до початку синтезу ДНК необхідне подвоєння структури, що знаходиться на ядерній оболонці, – полярного кільця веретена, аналогом якого у тварин є центріолі.

У періоді S (синтетичному) ДНК і хромосоми реплікуються. У кінці періоду кожна хромосома складається з двох ідентичних хроматид, що пояснюється принципом комплементарності реплікації ДНК.

У періоді G₂-премітотичному, або постсинтетичному, накопичуються білки, необхідні для утворення мітотичного апарату, а також активно накопичується енергія АТФ.

У деяких організмів більша частина макромолекул (за виключенням ДНК), необхідних для утворення перших 10³–10⁴ клітин ембріону, міститься в незаплідненій яйцеклітині, маса якої в момент запліднення досить велика. Тому, наприклад, в яйці жаби після першого поділу наступні 12 проходять з 30 хвилинними інтервалами (процес дробіння). В результаті дробіння на стадії середньої бластули утворюється всього 8000 клітин (2¹³). З кожним поділом клітини стають все дрібнішими, доки не досягнуть розмірів клітин дорослої тварини. Тридцятихвилинний цикл у таких клітин складається лише із фаз S і M, які слідуєть одна за одною.

Морфологічні зміни у мітозі відбуваються в закономірній послідовності і мають чотири фази, що поступово змінюються одна за одною: ПРОФАЗА, МЕТАФАЗА, АНАФАЗА, ТЕЛОФАЗА.

ПРОФАЗА – це стадія конденсації хромосом і формування мітотичного апарату. Під час цієї стадії відбувається збільшення ядра і його реорганізація, що приводить до утворення мікроскопічно видимих хромосом, які формуються із елементарних хромосомних ниток, що піддаються спіралізації. При цьому хромосоми потовщуються і вкорочуються ≈ до 1/25 вихідної довжини, утворюючи фігури щільного і рихлого клубка. Так як, редуплікація хромосом відбулася ще в інтерфазі, то на стадії профазі в ядрі знаходяться хромосоми, що складаються з двох сестринських хроматид, які на послідуєть етапах мітозу будуть розходитися до полюсів.

Характерними для профазі є руйнування ядерця. Існує ряд точок зору на значення цього процесу. Це переміщення речовини ядерця до хромосом і перехід разом з ними в дочірні ядра; участь в утворенні веретена; обмін рибонуклеопротейдами з цитоплазмою. В дослідах з нейробластами коника було показано, що якщо

пошкодити ядрце пучком ультрафіолетових променів від пізньої телофази до середньої профазі – мітоз зупиняється. Опромінення ж інших частин клітини, веде лише до затримки мітозу. Це свідчить про важливе значення ядрця в мітотичному поділі.

Для кінця профазі характерне розчинення ядерної оболонки, але тут є виключення: у деяких організмів на всьому протязі мітозу ядерна оболонка зберігається. Про них ітиме мова нижче. Цілий ряд дослідів показав, що ядерна оболонка розчиняється лише в окремих місцях, розпадаючись на фрагменти. Під час мітозу фрагменти ядерної оболонки не зникають, а перетворюються в мембрани ЕПС. В кінці мітозу із мембран ЕПС утворюється оболонка дочірніх ядер. В профазі здійснюється формування мітотичного апарату, матеріал якого синтезувався в інтерфазі. Припускають, що в зв'язку з тим, що в профазі багаточисленні цитоплазматичні мікротрубочки, що входять в склад цитоскелету розпадаються, утворюючи при цьому велику кількість вільних молекул тубуліну, то ці молекули і використовуються для побудови головного компоненту мітотичного апарату – мітотичного веретена. В профазі центріолі розходяться до протилежних полюсів клітини і між ними утворюється веретено. У рослин, які не мають центріолей орієнтація веретена також визначається полярністю клітини. Центром організації мікротрубочок веретена служить погано відмежована область слабо зафарбованого матеріалу, який видно в електронний мікроскоп на полюсах як клітин з центріолями так і без них.

МЕТАФАЗА - стадія мітозу яка починається з того моменту, коли хромосоми розміщуються в області екватора веретена ділення. Рух хромосом до веретена завершується прикріпленням їх центромер до хромосомних або тягучих ниток мітотичного апарату. Цей рух хромосом називається **метакінезом**. Численні дослідження вказують на те, що хромосоми переміщуються за рахунок активності кінетохору, який ніби тягне за собою всю хромосому.

В результаті метакінезу хромосоми виявляються розміщеними перпендикулярно до ниток веретена на однаковій віддалі від обох полюсів – в екваторіальній площині, утворюючи так звану екваторіальну пластинку. Для метафази характерно розміщення кінетохорів в одній площині - точно посередині між полюсами. В кінці метафази, при її переході в наступну стадію

мітозу починається роз'єднання сестринських хроматид.

АНАФАЗА - це стадія мітозу під час якої відбувається два процеси: завершується роз'єднання сестринських хромосом і здійснюється їх рух до протилежних полюсів мітотичного апарату. Зовні роз'єднання хромосом і їх розходження нагадує відштовхування сестринських хромосом.

В більшості випадків анафазний рух хромосом відбувається синхронно, відставання хромосом спостерігається лише при порушенні мітозу. Є дані про те, що швидкість руху хромосом сягає від 0,2 до 5 мкм/хв, причому рухаються хромосоми кінетохорами вперед.

Рух хромосом в анафазі відбувається при взаємодії двох процесів, що протікають одночасно: з одного боку, вкорочення хромосомних ниток, що зв'язують хромосоми з полюсами, з другого - подовження центральних ниток веретена, що зв'язують обидва полюси. Останній процес пояснюється подовженням самої клітини. Для пояснення механізму руху хромосом було висунуто декілька припущень (електричні і магнітні сили, токи цитоплазми, зміна колоїдного стану веретена ділення, скорочувальні механізми і т.д.). Найбільш поширеним є уявлення згідно якого хромосомні нитки мітотичного апарату вкорочуючись, розтягують хромосоми до полюсів. Навіть припускалося, що мітотичний апарат побудований так як м'язи, але з'ясувалося, що білки ізольованого мітотичного апарату мають дуже малу подібність з актином і міозином, хоча по амінокислотному складові білки мітотичного апарату подібні з актином і містять фермент, що розщеплює АТФ. Цей факт узгоджується з гіпотезою, згідно якої біологічні системи, що здійснюють рух, мають цю ферментативну активність. Таким чином, механізм розходження хромосом в анафазі ще не з'ясований.

ТЕЛОФАЗА - заключна стадія мітозу під час якої відбувається реконструкція дочірніх ядер, розділення тіла клітини і руйнування мітотичного апарату. В хромосомах розміщених біля полюсів, починаються структурні перетворення і біля них формується оболонка дочірніх ядер. Реконструкція дочірніх ядер зв'язана з деспіралізацією хромосом, які набувають структуру типову для інтерфазного ядра. В цей період поділу появляються ядерця. Матеріал ядерця синтезується хромосомами, але не виключено, що ядерце частково формується і за рахунок матеріалу

старих ядерць, який на початку мітозу містився на хромосомах. Всі ці процеси зв'язані з організатором ядерця.

Розділення тіла клітини відбувається різними способами в рослинних і тваринних клітинах. Цей процес називається **цитокінезом** або **цитотомією**. Рослинні клітини розділяються шляхом утворення клітинної перегородки. В тваринних клітинах цитотомія відбувається шляхом утворення перетяжки - борозни ділення (починає формуватися ще в анафазі). Одночасно з цитотомією руйнується мітотичний апарат.

Цитокінез може відбуватися незалежно від ядра, веретена, центріолей, фази, але ця незалежність не абсолютна і в нормально функціонуючій клітині всі процеси взаємозумовлені.

Тривалість мітозу в різних організмів різна. Найбільш повільно протікає мітоз в рослинних клітинах, в яких його середня тривалість складає близько 2-3 годин. В тварин 30-60 хвилин. Звичайно є виключення як в бік зменшення так і в бік збільшення тривалості.

Тривалість різних стадій мітозу неоднакова. Найбільш протяжні, це стадії, які зв'язані з процесами реорганізації і реконструкції ядер: профаза /2-270 хв/ і телофаза /1,5-400 хв/. Швидше протікають процеси зв'язані з рухом хромосом: метафаза /0,3- 175 хв/ і анафаза /0,3 - 122 хв/.

Темпи ділення клітини залежать від різних факторів. Найбільш вивчено вплив на швидкість мітозу температури. Підвищення її в фізіологічних межах збільшує швидкість мітозу. При цьому різні стадії мітозу змінюються в різній степені. Найбільш значно пришвидшується протікання профази і телофази. В найменшій степені змінюється швидкість метафази.

Метаболізм клітини, що ділиться. Мітотичний апарат не функціонує автономно, а зв'язаний з усією клітиною в цілому. Так, в період мітозу спостерігається зміна інтенсивності дихання. Посилення дихальних процесів відмічається в період підготовки ділення і в ті фази мітозу, коли хромосоми знаходяться всередині ядра.

Під час поділу дуже занижена фізіологічна активність клітини, в зв'язку з цим і біосинтез. Наприклад, не спостерігається збільшення сухої ваги клітини. Це тому, що на процеси синтезу значний вплив мають зміни ядра в мітозі.

Мітоз зв'язаний з істотними змінами фізичного стану

цитоплазми, що виражається в зміні в'язкості, а саме у зменшенні її у метафазі і в підвищенні в про-, ана- і телофазі. По різному ведуть себе органоїди клітини. Так мітохондрії перебуваючи за межами мітотичного апарату переміщуються до полюсів у приблизно рівних кількостях /хондріокінез/. Подібно ведуть себе пластиди. В деяких випадках спостерігали ділення самих пластид перед профазою.

Комплекс Гольджі розпадається на діктіосоми і теж рівномірно відходить до полюсів. ЕПС на початку поділу втрачає значну частину своєї структури і відновлюється після телофазі.

Мітотичний цикл

У наш час весь комплекс процесів, в результаті яких з однієї клітини утворюється дві нових, прийнято називати мітотичним або клітинним циклом. Він включає інтерфазу (тобто періоди G_1 , S , G_2) і мітоз. Схематично мітотичний цикл позначається замкнутою кривою лінією. Тривалість мітотичного циклу складає для різних клітин від 8 годин до 100 днів і більше.

Основна різниця між клітинами, які діляться швидко і повільно полягає в тривалості часу, який вони проводять у фазі клітинного циклу. Деякі клітини діляться дуже повільно, залишаючись у G_1 багато днів і навіть роки. Напроти, час від початку фази S до кінця мітозу дивно постійний і не корелює з темпом ділення.

У різних клітинах кістки період G_2 коливається в межах 1-2 год, S - 8 год., мітоз - 1,5-2,5 год., а G_1 -25-102 год.

Теорії, що пояснюють причини мітозу

Найменш вивчені і найбільш загадкові **причини вступу клітини у мітоз**. Було запропоновано ряд гіпотез. На думку **Гертвіга**, початок ділення клітини визначається ядерно-плазменним відношенням на користь цитоплазми. При такому зміщенні ядерно-плазменного відношення створюється напруга, яка й знімається діленням клітини. Ця гіпотеза дає досить загальне пояснення. Звичайно не можна заперечувати зв'язків між ядерно-плазменним відношенням і клітинним діленням, але для вирішення питання необхідно пізнати процеси, що обумовлюють цей зв'язок.

Габерландт запропонував у свій час гормональну теорію згідно якої поділ клітин викликається особливими гормонами. Заслуговує на увагу теорія мітогенетичних променів, запропонована (радянським) вченим **Гурвічем**. Згідно цієї теорії, в

організмі рослин і тварин в результаті екзотермічних реакцій, особливо ферментативних, виникає випромінювання, яке по своїй природі подібне до ультрафіолетового. Це випромінювання стимулює мітотичний поділ клітин. В зв'язку з цим воно і було названо мітогенетичним.

Більшість вчених вважає, що перехід клітин до поділу визначається багатьма взаємозв'язаними явищами, що готують поділ (синтез ДНК і білків, репродукція хромосом і створення запасу енергії).

Типи мітозу

Існують два типи мітозу. Це **ортомітоз і плевромітоз**. При ортомітозі центри організації мікротрубочок (центріолі чи полярні тільця веретена) розміщуються в цитоплазмі. Саме вони і індукують утворення веретена ділення. Відомо *три форми ортомітозу*: відкритий (звичайний мітоз), напівзакритий і закритий. При **напівзакритому ортомітозі** ядерна оболонка повністю не руйнується, а зберігається протягом всього мітозу, за виключенням полярних зон. Ця форма мітозу зустрічається у зелених, бурих та червоних водоростей, деяких нижчих грибів.

При **закритому ортомітозі** повністю зберігається ядерна оболонка, під якою утворюється справжнє веретено. Зустрічається у деяких найпростіших в т.ч. інфузорій.

При **плевромітозі** у якості центрів організації мікротрубочок беруть участь не центріолі, а так звані центриольні пластинки - структури, які містяться на внутрішній стороні ядерної мембрани. Центриольних пластинок дві. Під час підготовки до поділу вони розходяться і не втрачаючи зв'язку із ядерною оболонкою утворюють два напівверетена до яких прикріплюються хромосоми. Як процес утворення веретена ділення так і розходження хромосом здійснюється під ядерною оболонкою. *Плевромітоз буває закритим і напівзакритим.* При **закритому плевромітозі** ядерна оболонка не руйнується; при **напівзакритому** - вона руйнується лише на полюсах. Широко розповсюджений плевромітоз серед грибів (оомицети, зигомицети, аскомицети, міксомицети). Зустрічається і серед найпростіших.

Ендомітоз заключається в редуплікації хромосом без руйнування ядерної оболонки і без розподілу клітинного тіла. Таким чином, в результаті ендомітозу подвоюється кількість хромосом і виникають поліплоїдні ядра. Повторні ендомітози

приводять до утворення гігантських ядер, що інколи містять більше тисячі хромосомних наборів. Відповідно до збільшення плоідності ядер наростає маса цитоплазми.

Ендомітози зустрічаються в різних тканинах нематод, комах, ракоподібних і в корінцях деяких рослин.

Зважають, що ендомітоз виникає в процесі еволюції як один з варіантів мітозу. Слід сказати, що початкові стадії ендомітозу аналогічні мітозу і лише в G_2 , визначається напрямок, по якому піде процес репродукції: чи по шляху мітозу, коли в періоді G_2 синтезується матеріал мітотичного апарату, чи ендомітотичним шляхом, при якому мітотичний апарат не утворюється.

Амітоз, або прямий поділ, відрізняється від мітотичного ділення тим, що при цьому способі ділення не відбувається перетворення хромосом і ядро ділиться простим перешнуровуванням. При амітозі не відбувається рівномірне розходження сестринських хромосом до полюсів, і це ділення не забезпечує утворення генетично рівноцінних ядер і клітин.

Початком амітозу вважається зміна ядра, яке довшає і перешнуровується на два, після чого виникає цитотомія і утворюються дві клітини. Але цитотомія може і не відбутися тоді утворюються двоядерні клітини. При амітозі також може відбуватися брунькування і фрагментація ядер.

У рослин амітотичний поділ досить часто зустрічається в ендоспермі, в пиляках (їх вистилаючих шарах), в деяких клітинах корінців і в клітинах запасуючих тканин. У тварин амітоз описаний у інфузорій лейкоцитів, клітин різних залоз, печінки, нирок, рогівки ока і т.д.

Більшість вчених вважає, що амітоз як форма репродукції клітини не існує і, що амітотичний поділ зв'язаний з необоротними змінами у клітині. До поділу без мітотичного апарату приводить опромінення, дистрофія, дія різних агентів, які порушують вступ клітин у мітоз. Ми звичайно, не заперечуємо амітоз і вважаємо, що він в нормі здійснюється дуже рідко і пов'язаний з диференціацією.

Мейоз складається із двох послідовних клітинних поділів, перший із яких продовжується майже скільки ж, скільки весь мейоз. Перший поділ називається **мейозом 1**, або **редукційним**, бо клітини, що утворюються після його закінчення мають редуковану кількість хромосом, тобто не подвійний набір $2n$, а гаплоїдний

набір п. Триває цей поділ майже скільки часу, скільки весь мейоз. Другий поділ - **мейозом 2**, або **екваційним** /рівномірним/ в основних рисах подібним з мітозом.

Перший поділ відрізняється рядом унікальних особливостей. Наприклад, реплікація ДНК під час фази S, інтерфази, що йому передує, як правило займає значно більше часу, ніж при мітозі. Крім того, клітини можуть перебувати в стадії мейотичної профазі декілька днів, місяців, і навіть років в залежності від виду організму і типу утворюваних гамет. Ядерна оболонка весь цей час залишається цілісною і зникає лише тоді, коли розпочинається формування ниток веретена, тобто коли профаза 1 переходить в метафазу 1.

Таким чином, хромосоми в мейоз вступають подвоєними. Як і при мітозі, при 1 мейотичному поділі розрізняють чотири фази: профазу, метафазу, анафазу і телофазу. Останні три фази швидко відбуваються одна за одною, а перебіг профазу, як вказувалося, значно довший і вимірюється годинами, днями і навіть тижнями, а в оогенезі ссавців - навіть роками. Велика тривалість профазу залежить від того, що відбувається вона у тварин під час росту ооцитів, а також супроводиться кон'югацією і кросинговером, що в цілому потребує значної затрати часу. Хромосоми в профазі проходять ряд стадій, що мають такі назви: **Пролептонема, Лептонема, Зигонема, Пахінема, Диплонема, Діакінез**.

У **ПРОЛЕПТОНЕМНИЙ** період хромосоми перетворюються в довгі тонкі і звивисті нитки, в якому б стані спіралізації вони не перебували.

ЛЕПТОНЕМА - фаза тонких ниток. Хромосоми, які появляються в ядрі мають вигляд довгих і тонких ниток, набагато тонших ніж на ранній профазі мітозу. По всій довжині хромосом можна спостерігати численні хромомери. Хромосоми часто розміщуються в ядрі вільно, без певного порядку, іноді мають своєрідну орієнтацію, при якій кінці їх направлені до центріолі, а центромерні ділянки до середини ядра. Загальне число ниток хромосом в цій фазі дорівнює диплоїдному числу даного виду.

ЗИГОНЕМА- фаза ниток, що об'єднуються попарно. Такими нитками є гомологічні хромосоми. Попарне об'єднання цих хромосом називається **синапсисом**, а комплекс, який при цьому утворюється називається **синаптонемним комплексом (СК)**. Цей комплекс утримує гомологічні хромосоми разом, скріплюючи їх

по всій довжині. Вважають, що він необхідний для здійснення кросинговеру. СК являє собою довге білкове утворення, що нагадує драбину з вірвовки, до протилежних сторін якої щільно прилягають два гомологи, так що одержується довга і вузька пара хромосом (**бівалент**). Сестринські хроматиди кожного гомолога залишаються тісно зближеними, а їх ДНК утворюють багаточисленні петлі по ту ж сторону від білкової «драбини». Таким чином, хоча гомологічні хромосоми в СК зближені по всій довжині, материнські і батьківські хроматиди, які згодом будуть обмінюватися ділянками, залишаються по різні сторони від «драбини», причому відстань, що їх розділяє перевищує 100 нм.

Сьогодні ще не відомо, що заставляє гомологічні ділянки хромосом точно орієнтуватися одна проти іншої на стадії зигонеми. Оскільки в СК хроматин одного гомолога розміщений досить далеко від хроматину іншого, було зроблено припущення, що специфічність спарювання визначається білковими нитками. Згідно однієї з гіпотез, білки цих ниток можуть спочатку приймати конформацію, яка в точності відповідає структурі хроматину вздовж кожної хромосоми. Якщо нитки після цього з'єднуються між собою по принципу "подібне з подібним", то їх спарювання може побічним чином зв'язувати гомологічні області прикріплених до них хромосом, локальні структури яких точно відповідають одна іншій. Синаптонемний комплекс забезпечує структурну основу, необхідну для рекомбінацій, але він сам, мабуть, безпосередньо участі не бере. Як вважають, важливу роль в цих подіях відіграють рекомбінаційні вузлики, які можуть бути сферичними, еліпсоїдальними або у вигляді стержня білковими комплексами величиною близько 90 нм. Рекомбінаційні вузлики-«сидять» на деяких відстанях один від іншого на «драбині» СК між двома гомологічними хромосомами. Вважається, що це місця розміщення крупних мультиферментних «рекомбінаційних апаратів», які підтягують один до одного локальні ділянки ДНК материнської і батьківської хроматид через область СК шириною 100 нм.

Про таку функцію рекомбінаційних вузликів говорять деякі непрямі дані:

1. Загальна кількість вузликів приблизно дорівнює загальній кількості хіазм, що спостерігаються пізніше у профазі.
2. Вузлики розміщені вздовж СК таким же чином як і

перехрести; наприклад, подібно хіазмам, вузлики відсутні у тих областях, де СК з'єднує ділянки гетерохроматину. Крім того, генетичні і цитологічні дослідження показують, що кросинговер, який відбувся, є бар'єром для іншого кросинговеру в близько розміщеній ділянці хромосоми. Точно так же і вузлики, як правило, не розміщуються один біля іншого.

3. Деякі мутації у дрозоділі приводять до аномального розміщення перехрестів по довжині хромосом і до різко зниженої частоти рекомбінацій; при цьому у мух виявляється менше рекомбінаційних вузликів і їх розміщення вздовж хромосоми змінено так же, як і розподіл перехрестів. Така кореляція є вагомим підтвердженням того, що кожний кросинговер визначається локалізацією одного вузлика.

Оскільки рекомбінаційних вузликів буває приблизно скільки ж, стільки відбувається перехрестів, можна думати, що ці вузлики досить ефективно викликають рекомбінацію між хроматидами двох гомологічних хромосом. На жаль, про структуру рекомбінаційних вузликів і механізм їх дії на сьогодні нічого не відомо.

ПАХІНЕМА - стадія товстих ниток. Одержала цю назву через те, що після попарної кон'югації хромосом вони стали товщими, правда число цих потовщених хромосом рівне гаплоїдному набору.

На цій стадії відбувається надзвичайно важлива подія мейозу - **кросинговер** - обмін гомологічними ділянками гомологічних хромосом, і в результаті цього процесу здійснюється перекомбінація генетичного матеріалу.

Кросинговер не лише сприяє перетасуванню генів, але мабуть, відіграє також важливу роль при розходженні двох гомологів в дочірні ядра. Справа в тому, що саме хіазми вдержують разом материнські і батьківські гомологи до анафази 1, виконуючи тут ту ж функцію, що й центромери а звичайному мітозі.

У мутантів з відсутніми хіазмами в метафазі 1, хромосоми не здатні нормально розходитися. В результаті значна доля утворених гамет містить занадто багато або занадто мало хромосом.

В пахінемі розпочинається активація транскрипційних процесів в хромосомах.

ДИПЛОМЕМА - стадія подвійних ниток. На цій стадії

гомологи починають відштовхуватися один від одного, але пари сестринських хроматид кожної гомологічної хромосоми залишаються з'єднаними між собою в центромерних районах і по всій довжині. По мірі відштовхування хромосом в бівалентах добре видно хіазми - місця перехресту і зчеплення хромосом. Розміщення хіазм може бути різним у різних видів на різних хромосомах. В диплонемі спостерігається вкорочування і конденсація хромосом, дякуючи чому добре видно їх 4-нитчасту структуру. В місцях хіазм помітно, що в перехресті беруть участь лише дві хроматиди із чотирьох - по одній від кожного гомолога.

Для диплонеми характерна значна транскрипційна активність хромосом. Активізація транскрипції в пахінемі і особливо в диплонемі часто співпадає з ростом формуючихся статевих клітин, що особливо характерно для ооцитів. Саме в цей час з клітинах інтенсивно синтезуються і запасуються білки, необхідні для забезпечення ранніх стадій розвитку зародка. Для цього на ядерцях синтезується величезна кількість рибосом, а на деспіралізованих ділянках /хромомерах/ хромосом і-РНК.

ДІАКІНЕЗ- стадія при якій зменшується число хіазм і спостерігається їх терміналізація, а також відбувається вкорочення бівалентів і зникнення ядерець, клітина переходить до поділу.

В **метафазі 1** біваленти розміщуються в екваторіальній площині веретена і нитки веретена поділу прикріплюються до центромер гомологічних хромосом.

В **анафазі 1** відбувається розходження гомологічних хромосом до полюсів. При мітозі до полюсів розходилися сестринські хроматиди. Особливо слід відзначити, що **розходяться гомологи цілком випадково**, тому це приводить до перекомбінації хромосом із різних гомологічних пар.

На сьогодні зрозуміло, що існує принаймі дві важливих різниці між механізмами розходження хромосом в звичайному мітозі і при 1 поділі мейозу:

1/ якщо при мітозі нитки веретена, прикріплені до кінетохорів сестринських хроматид, відходять в протилежних напрямках, то в метафазі 1 мейозу ці нитки в обох сестринських хроматид відходять в одному і тому ж напрямку.

2/ при мітозі розходження хроматид до полюсів викликається відділенням один від одного сестринських кінетохорів, тоді як в анафазі 1 мейозу цей рух, вірогідно,

починається в результаті того, що зникають сили, які утримують плечі сестринських хроматид і в тісно зближеному стані, що в свою чергу веде до розпаду хіазм, які зв'язують материнські і батьківські гомологічні хромосоми.

У **телофазі 1** утворюються дочірні ядра, кожне з яких одержує лише по одній хромосомі від кожного бівалента, тобто лише половину тієї кількості хромосом, що була в клітині під час про- і метафази.

Після закінчення першого ділення мейозу у двох дочірніх ядер знову утворюються оболонки і починається коротка **інтерфаза**. Тривалість цього періоду змінюється в широких межах. В одних випадках навколо телофазних ядер першого поділу навіть не утворюється мембрана і хромосоми, що повністю зберігають свою будову, безпосередньо приступають до другого поділу. Частіше навколо хромосом утворюється ядерна мембрана, проте самі вони змінюються мало. При тривалій інтерфазі хромосоми можуть деспіралізуватися, але через деякий час вони знову конденсуються і починається профаза II.

Слід вказати, що в інтерфазі між двома мейотичними поділами не відбувається редуплікація ДНК і клітини приступають до **другого поділу мейозу**.

Профаза II у всіх організмів коротка: ядерна оболонка руйнується, коли формується нове веретено, після чого, швидко змінюючи одні одну, відбуваються **метафаза II, анафаза II і телофаза II**. Так же як і при мітозі, у сестринських хроматид утворюються кінетохорні нитки, які відходять від центромер в протилежних напрямках. В метафазній пластинці дві сестринські хроматиди утримуються разом до анафази, коли вони розділяються дякуючи раптовому розходженню їх кінетохорів. Таким чином, другий поділ мейозу подібний до звичайного мітозу. Єдина істотна відміна полягає в тому, що тут є по одній копії кожної хромосоми, а не по дві як в мітозі.

Мейоз закінчується утворенням ядерних оболонок навколо чотирьох гаплоїдних ядер, утворених в телофазі II.

В результаті всього процесу мейозу після двох поділів із однієї клітини утворюється чотири гаплоїдних, кожна із яких відрізняється генетично одна від інших.

Типи мейозу

В залежності від, положення в миттєвому циклі організмів

виділяють три типи мейозу: зиготний, гаметний, проміжний,

ЗИГОТНИЙ /вихідний/ тип. Мейоз відбувається зразу ж після запліднення, в зиготі. Зустрічається у аскоміцетів, базидіоміцетів, деяких водоростей, споровиків та інших організмів у життєвому циклі яких переважає гаплоїдна фаза.

ГАМЕТНИЙ тип. Відбувається під час дозрівання гамет. Зустрічається у тварин /багатоклітинних/, серед найпростіших та деяких нижчих рослин. В життєвому циклі таких організмів переважає диплоїдна фаза.

ПРОМІЖНИЙ /споровий/ тип мейозу зустрічається у вищих рослин. Він відбувається під час спороутворення, вклинаючись між стадіями спорофіту і гаметофіту.

ГАМЕТОГЕНЕЗ У ТВАРИН ТА РОСЛИН

Всім добре відомо, що розмноження як рослинних так і тваринних організмів може здійснюватися статевим шляхом, тобто з допомогою спеціалізованих статевих клітин - гамет, а саме яйцеклітини і сперматозоїда. Розвиток статевих клітин є тривалим процесом, який починається ще під час ембріонального розвитку. Одна із двох бластомер, крім соматичного зачатка, має зачаток майбутніх статевих клітин. Ця клітина називається **протогоноцитом**. Після ряду її поділів виникають клітини, що називаються **гоноцитами**. Гоноцити утворюють первинні гонади, або зачатки статевих залоз. Через деякий час, наприклад, у ембріона людини в 12-ти тижневому віці, первинні гонади диференціюються в сім'яники або яєчники і стать ембріона вже легко розпізнати.

Статеві залози мають первинні ембріональні клітини, що є потомками гоноцитів. Первинні ембріональні клітини розмножуються мітотичним поділом, в результаті чого виникають **гонії** (оогонії, або сперматогонії). Після розмноження гонії ростуть і перетворюються в **ооцити першого порядку і сперматоцити першого порядку**. Подальший розвиток чоловічих і жіночих статевих клітин значно розрізняється.

СПЕРМАТОГЕНЕЗ, тобто розвиток чоловічих статевих гамет відбувається таким чином. Сперматоцити першого порядку мейотично діляться. Після першого поділу мейозу утворюються **сперматоцити другого порядку**, які вже мають гаплоїдне число хромосом. Другий поділ мейозу завершується утворенням **чотирьох сперматид**, кожна з яких дає початок сперматозоїду.

Ядро сперматиди перетворюється в головку **сперматозоїда**, структура органлідів міняється і вони перетворюються в елементи, що забезпечують рух сперматозоїда і його проникнення в яйцеклітину. Цитоплазма у сперматозоїда представлена дуже тонким пристінним шаром. По морфології сперматозоїди дуже різноманітні і типові для кожного виду.

ООГЕНЕЗ, або розвиток жіночих гамет, в загальних рисах подібний з сперматогенезом, але має свої характерні особливості. **Ооцити першого порядку** ростуть більш інтенсивно, ніж сперматоцити першого порядку. В цей період в них накопичується значна кількість поживних речовин. Потім ооцити переходять до мейозу. Після першого ділення мейозу кожний ооцит першого порядку утворює ооцит другого порядку і полярне тільце, яке значно менше ооцита другого порядку. Другий поділ мейозу завершується утворенням великої яйцеклітини і трьох вторинних полярних тілець. Полярні тільця досить швидко руйнуються і залишається одна велика яйцеклітина, з значним запасом поживних речовин. Таким чином, утворюються гамети у тварин. Мейотичний поділ при утворенні статевих клітин у тварин часто називають **діленням дозрівання**.

По іншому відбувається **утворення гамет у рослин**. У рослин утворення пилкових зерен /мікроспор/ в пиляках називають **мікроспорогенезом**, а утворення макроспор /мегаспор/ в насінному зачатку маточки - **макро- чи мегаспорогенезом**.

МІКРОСПОРОГЕНЕЗ у покритонасінних відбувається так. Субепідермальна тканина молодого пиляка диференціюється в спеціальну спорогенну тканину **археспорій**, клітини якої перетворюються в материнські клітини мікроспор. Далі відбувається два послідовних ділення мейозу, після чого кожна археспоріальна клітина дає **чотири гаплоїдних мікроспори**, **тетраду мікроспор**. Тетради розпадаються на окремі мікроспори, розпочинається формування пилкових зерен і процес **мікрогаметогенезу**. Перш за все утворюються дві оболонки: еластична внутрішня **інтина** і досить вільна зовнішня **екзина**. Ядро мікроспори двічі послідовно мітотичне ділиться. Після першого поділу утворюються дві клітини: **генеративна** і **вегетативна**. Вегетативна більше не ділиться, а генеративна ще раз поділившись дасть **два спермії** тобто чоловічих гамет.

МЕГАСПОРОГЕНЕЗ у вищих рослин відбувається в

нуцелусі насінного зачатка, де обособляється **археспорій**, який може бути одно - чи багатоклітинним. Археспоріальна клітина є материнською клітиною мегаспор. Вона мейотично ділиться, даючи **тетраду гаплоїдних мегаспор**, три з яких відмирають, а одна дає початок зародковому мішку /жіночому гаметофіту/.

МЕГАГАМЕТОГЕНЕЗ зв'язаний з трьома мейотичними поділами гаплоїдного ядра мегаспори. Утворюється восьмиядерний молодий зародковий мішок, в ході диференціації якого біля мікропілярного полюса утворюється **яйцевий апарат** /яйцеклітина і дві синергіди/, **два полярних ядра** /в центрі/ і біля халазального полюса три клітини **антипод**, які в нормі швидко відмирають. Такий зародковий мішок вже здатний брати участь в заплідненні. Ми розглянули найбільш типовий спосіб утворення зародкового мішка, що характерний для 70% покритонасінних. Бувають і інші способи, але кінцевий результат один і той же - утворення яйцевого апарату.

В розвитку статевих клітин у рослин і тварин можна виділити такі загальні риси цього складного процесу:

1. На певних етапах розвитку рослинного і тваринного організму

відбувається обособлення статевих клітин.

2. Важливим моментом в розвитку статевих клітин є мейоз, в ході якого здійснюється перехід від диплоїдного стану до гаплоїдного.

3. Процес завершується утворенням чоловічих і жіночих гамет, здатних зливатися в процесі запліднення, утворюючи зиготу.

Завдання самостійної роботи:

- ознайомитися з основними етапами мітозу та мейозу
- законспектувати основні поняття в поділі клітини

1. Пояснити суть значення поділу клітин.

2. Обґрунтувати чотири фази мітозу: профаза, метафаза, анафаза, телофаза.

3. Підготовка до мітозу.

4. З'ясувати суть першого поділу називається мейозу 1, або редуційний,

5. Другий поділ - мейозом 2, або еквацийним.
6. З'ясувати суть стадій, що проходять хромосоми в профазі і мають такі назви: Пролептонема, Лептонема, Зигонема, Пахінема, Диплонема, Діакінез
7. Що таке профаза II, анафаза II і телофаза II
8. Пояснити три типи мейозу: зиготний, гаметний, Проміжний.
9. Обґрунтувати суть гаметогенезу у тварин.
10. Загальні риси гаметогенезу.

Форма контролю за виконання самостійного завдання:
оцінювання письмового виконання завдань самостійної роботи
(конспект)

Рекомендовані джерела інформації

7. Біологія: довідник для абітурієнтів та учнів загальноосвітніх навчальних закладів: навчально-методичний посібник. / О. А. Біда, С. І. Дерій, Л. М. Ілюха, Л. І. Прокопенко [та ін.]. К. : Література ЛТД, 2013. 672 с.
8. Новак В.П., Бичков Ю.П., Пилипенко М.Ю. Цитологія, гістологія, ембріологія : підручник (2-е вид., змін. і доп.) / За заг. ред. В.П. Новака К.: Дакор, 2008. 512 с.
9. Польський Б.Т. Основи біології: Різноманітність життя на доорганізмених рівнях: навчальний посібник / Б.М. Польський, В.М. Торяник. – Суми : Університетська книга, 2009. 288 с.
10. Сало Т.О. Загальна біологія: Навчальний посібник. / Т. О. Сало Х.: Гімназія; Країна мрій, 2002. – 196 с.
11. Сиволоб А.В. Молекулярна біологія: підручник. К.: Видавничо-поліграфічний центр «Київський університет», 2008 . 384 с.
12. Хімія: довідник для абітурієнтів та учнів загальноосвітніх навчальних закладів : навчально-методичний посібник / М. В. Гриньова, Н. І. Шиян, Ю. В. Самусенко [та ін.]. К. : Літера ЛТД, 2013. 464 с.

Самостійна робота № 8

Тема: Молекулярні механізми специфічності біосинтезу білків. Процес біосинтезу білка, генетичний код.

Коротка характеристика змісту навчального матеріалу

Обмін білків- центральна ланка всіх біохімічних процесів, які лежать в основі існування живого організму. Інтенсивність обміну білків характеризується **балансом азоту**, оскільки основна маса азоту організму доводиться на білки. При цьому враховується азот їжі, азот організму і азот продуктів виділення. Баланс азоту може бути позитивним (відбувається надбавка у масі і затримка азоту в організмі), рівним нулю або спостерігатися азотна рівновага (з організму виводиться стільки ж азоту, скільки й поступає) і негативним (розпад білків не компенсується білками їжі). Це слід враховувати при складанні раціонів. Баланс азоту характеризується білковим мінімумом- найменшою кількістю білка в харчовому раціоні, яка необхідна для збереження в організмі азотної рівноваги.

Білки раціону ділять на *повноцінні і неповноцінні*. Повноцінний білковий раціон містить залишки незамінних амінокислот, які не можуть синтезуватися організмом людини і тварин: валін, ізолейцин, лейцин, лізин, метіонін, треонін, триптофан і фенілаланін. До умовно незамінних амінокислот відносять гістидин (частково синтезується мікрофлорою в харчовому каналі). Решта амінокислот- замінні і можуть синтезуватися в організмах: аланін, аспарагінова і глутамінова кислоти, серин. П'ять амінокислот вважають частково замінними - аргінін, гліцин, тирозин, цистин і цистеїн. Імінокислоти пролін і оксипролін можуть синтезуватися в організмі людини і тварин.

У різних харчових продуктах міститься неоднакова кількість білків, у %: боби гороху - 26; дріжджі - 16; боби сої- 35; зерно пшениці - 13; картопля 2,0- 5; кукурудза - 9,5; капуста- 1,1- 1,6; рис - 7,5; морква - 0,8- 1; буряк- 1,6. Багаті повноцінними білками продукти тваринництва, у %: яловичина- 21,5; баранина- 19,8- 25; сир- 20- 36; яйця- 12,6; свинина - 16,5; молоко коров'яче - 3,5; риба - 19 - 20; масло коров'яче - 0,5.

Еталоном повноцінного білка є казеїн, що містить всі незамінні амінокислоти. При складанні раціонів слід враховувати амінокислотний склад білків.

У харчовому каналі білки піддаються розщепленню до амінокислот, які потім засвоюються організмом.

У ротовій порожнині їжа, що містить білки, механічно подрібнюється, змочується слиною і перетворюється на харчову грудку, яка по стравоходу поступає в шлунок (у жуйних - в передшлунок і сичуг, у птахів- в залозистий і м'язовий шлунки). У складі слини немає ферментів, здатних гідролітично розщеплювати білки корму.

Пережовані харчові маси поступають у шлунок (у жуйних в сичуг), перемішуються і просочуються шлунковим соком.

Шлунковий сік- біологічна рідина, яка синтезується залозами слизової оболонки шлунку. Це безбарвна і злегка опалесціюча речовина $p=1,002-1,010$. У людини протягом доби утворюється близько 2 л, великої рогатої худоби - 30, коней - 20, свиней - 4, собак - до 3 л шлункового соку. Виділення шлункового соку в першій (складно-рефлекторній) фазі визначається видом, запахом і смаком їжі, у другій (нейрогуморальній) - її хімічним складом і механічним роздратуванням рецепторів слизової оболонки. До складу шлункового соку входить 99,5% води і 0,5% нерозчинного залишку. Він включає ферменти- пепсин, ренін, гастрин, желатиназу, ліпазу; білки- сироваткові альбуміни і глобуліни, мукопротеїни слизу, фактор Касла; з мінеральних речовин- кислоти (в основному соляну) і солі.

У шлунку відбувається гідролітичне розщеплення більшості білків. Так, нуклеопротейди під впливом соляної кислоти і пепсину розпадаються на нуклеїнові кислоти і прості білки. Тут же відбувається розщеплення і інших протеїнів. Під впливом ферментів шлункового соку (пепсину, реніну й ін.) прості білки розщеплюються до складових частин. Так, під впливом пепсину розриваються пептидні зв'язки по краях білкових молекул. Найлегше розриваються пептидні зв'язки, утворені ароматичними і дикарбоновими кислотами. Пепсин легко розщеплює білки тваринного походження (казеїн, міоглобін, міоген, міозин) і деякі рослинні білки, побудовані в основному з моноамінодикарбонових кислот (гліадин і глутелін злаків). Пепсин розщеплює більшість білків, за винятком кератинів шерсті, фіброїнів шовку, муцинів слизу, овомукоїдів, деяких білків

кісток і хрящів.

Перетравлювання білків відбувається в порожнині кишок і на поверхні слизової оболонки (пристінне травлення). В порожнині кишок відбувається розщеплення білкових молекул, а на поверхні слизової оболонки (і між мікроборсинками)- їх „уламків”: поліпептидів, трипептидів і дипептидів. Таким чином, під впливом травних соків білки розщеплюються до амінокислот і складових частин- простетичних груп.

Білки і їх похідні, які не розклалися в тонкій кишці у товстій кишці піддаються гнильним процесам. Гниття - багатоступінчастий процес, на різних етапах якого беруть участь різні мікроорганізми: анаеробні і аеробні бактерії роду *Bacillus* *Pseudomonas*, інфузорії та ін. Під впливом бактерійних пептидгідролаз складні білки розщеплюються на протеїни і простетичні групи. Протеїни, у свою чергу, гідролізуються до поліпептидів, дипептидів і амінокислот. Амінокислоти піддаються складним біохімічним перетворенням: дезамінуванню, декарбоксилуванню, внутрішньомолекулярному розщепленню, окисленню, відновленню, метилюванню, деметилюванню і т.д. Виникає ряд отруйних продуктів, які всмоктуються через слизову оболонку кишок у кровоносну і лімфатичну системи і розносяться по всьому організму, отруюючи його органи, тканини і клітини. Частина цих речовин знешкоджується в печінці з утворенням продуктів кінцевого обміну, які виводяться з організму.

Білки всмоктуються у вигляді амінокислот, низькомолекулярних пептидів (частково) і складових частин простетичних груп. У новонароджених всмоктуються частина нерозщеплених білків молозива і молока. Місце всмоктування- мікроборсинки ворсинок епітелію слизової оболонки тонкої кишки. Основна маса продуктів всмоктуються в кінці дванадцятипалої, на початку тонкої і клубової кишок. Амінокислоти проникають в клітину через субмікроскопічні каналці мікроборсинок і екзоплазматичну мембрану завдяки процесам дифузії, осмосу, за допомогою білкових переносників проти концентраційного і електрохімічного градієнтів. Перш за все, амінокислота з'єднується з переносником. Це полівалентний іон, який

має чотири ділянки для скріплення з нейтральними, кислими і основними амінокислотами, а також з іоном Na. Пройшовши мембрану, амінокислота відщеплюється від переносника і по ендоплазматичній сітці та пластинчатому комплексу поступово переміщується від апікального краю до базальної ділянки ентероцита (рис. 1).

Продукти всмоктування білків через систему ворітної вени поступають у печінку. Амінокислоти, що залишилися в крові після проходження через печінку, з печінкової вени потрапляють у велике коло кровообігу і розносяться до окремих органів, тканин і клітин. Деяка частина амінокислот з міжклітинної рідини поступає в лімфатичну систему - лімфатичні капіляри ворсинок, підепітеліальну і підслизову сітку судин тонкої кишки, брижові вузли, грудну лімфатичну протоку і краніальну порожнисту вену.

Основна маса амінокислот витрачається на біосинтез білків, частина - на біосинтез біологічно активних речовин (небілкових гормонів, пептидів, амінів та ін.), частина, дезамінуючись, використовується як енергетична сировина і матеріал для біосинтезу ліпідів,

вуглеводів, нуклеїнових кислот та ін.

Біосинтез білків. Проблема біосинтезу білка є однією з основних проблем біохімії. Вона має важливе теоретичне і практичне значення, тісно пов'язана з найактуальнішими питаннями сучасної біологічної науки: вивченням законів спадковості і мінливості, керуванням ростом і розвитком організмів, розкриттям причин виникнення і розробкою методів профілактики та лікування багатьох спадкових захворювань тощо.

Біосинтез білка протікає у всіх органах, тканинах і клітинах. Найбільша кількість білка синтезується в печінці. Синтез білка здійснюють рибосоми. За хімічною природою рибосоми - нуклеопротеїди, що складаються з РНК (50- 65%) і білків (35 - 50%). У процесі біосинтезу білка рибосоми здійснюють функції:

- 1) специфічного скріплення і утримання компонентів білок-синтезуючої системи;
- 2) каталітичної підстанції (при утворенні пептидного зв'язку і

гідролізі ГТФ);

3) транслокатора (при механічному переміщенні і- і тРНК).

Рибосоми утворюються самочинно із заздалегідь синтезованих рРНК і білків. Вони є складовими частинами гранулярної ендоплазматичної сітки, яка є своєрідною транспортною системою клітини, де відбувається біосинтез і переміщення синтезованих молекул білка.

Рибосоми в клітині знаходяться у вигляді скупчень від 3 до 100 одиниць **полісом** (полірибосом, ергосом). Рибосоми сполучені між собою своєрідною ниткою, видимою під електронним мікроскопом, - іРНК (рис. 2). Кожна рибосома здатна синтезувати самостійно один поліпептидний ланцюг, група - декілька таких ланцюгів і молекулу білка. Прикладом великої полірибосомної системи є полісоми м'язової тканини, які синтезують міозин. Полісома складається з 60- 100 рибосом і здійснює біосинтез молекули білка, який складається з 1800 амінокислотних залишків.

Оскільки ДНК знаходиться в ядрі, а біосинтез білка відбувається на рибосомах, то ДНК передає інформацію щодо процесу синтезу білка через іРНК, яка синтезується на певній ділянці (гені) одного з нуклеотидних ланцюгів ДНК.

В основі передачі інформації лежить *принцип комплементарності*. У синтезованій іРНК послідовність нуклеотидів відповідає послідовності нуклеотидів в одному з полінуклеотидних ланцюгів ДНК. Відмінність полягає лише в тому, що замість тимідинового нуклеотиду в іРНК міститься уридиновий нуклеотид. Процес копіювання даної інформації з ДНК на іРНК називається *транскрипцією*.

Далі іРНК, доставши інформацію від ДНК, виходить з ядра і переміщується до рибосом. На рибосомах іРНК реалізує цю інформацію в процесі синтезу білка. Іншими словами, на іРНК як на матриці відбувається синтез білка, первинна структура якого визначається інформацією, що іРНК отримала від ДНК. Процес передачі інформації з іРНК, яка закодована в певній послідовності нуклеотидів в її молекулі, на процес розміщення залишків амінокислот у білкових молекулах називається *трансляцією*. Отже,

передачу інформації від ДНК на синтез білка можна подати схемою:
ДНК Транскрипція - Трансляція

Для синтезу білків використовуються активовані форми амінокислот, які перебувають у зв'язаному стані з відповідними тРНК. Останні переносять їх до місця біосинтезу білка - рибосом. Процес сполучення амінокислот із „своїми” тРНК за участю ферменту аміноацил- тРНК - синтетази називають **рекогніцією** (від англ. recognise - пізнавати).

Ця реакція відбувається на поверхні ферменту, що каталізує її, і утворений аміноациладенілат не переходить у розчин, а залишається в комплексі з ферментом. У молекулі аміноациладенілату залишок амінокислоти сполучається з залишком АМФ макроергічним зв'язком, який посилює реакційну здатність амінокислоти.

На наступному етапі комплекс аміноациладенілату з ферментом взаємодіє з тРНК, специфічною для кожної амінокислоти. При цьому аміноацильна група з аміноациладенілату переходить до тРНК з утворенням нового комплексу - аміноацил-тРНК і виділяються АМФ та фермент:

Залишок амінокислоти приєднується до третього атома вуглецю рибози кінцевого нуклеотиду тРНК, макроергічний зв'язок зберігається. Реакцію каталізує той самий фермент, що й реакцію активації амінокислоти- аміноацил-тРНК-синтетаза. У молекулі даного ферменту є дві специфічні ділянки, завдяки яким він здатний „впізнавати”, з однієї сторони, „свою” амінокислоту, а з другої- „свою” тРНК.

Деякі аміноацилсинтетази (наприклад, валінова, лейцинова, ізолейцинова) побудовані з одного поліпептидного ланцюга, інші- з двох, чотирьох і більшої кількості поліпептидних ланцюгів (наприклад, серинова аміноацилсинтетаза складається з двох субодиниць, метіонінова- з чотирьох). Молекулярна маса кожної субодиниці становить 45000. Виявлено аміноацилсинтетази, побудовані з двох і більшої кількості різних субодиниць. Наприклад, гліцинова аміноацилсинтетаза складається з чотирьох субодиниць, дві з яких мають молекулярну масу по 33000, а дві інші - по 80000.

Аміноацилсинтетази виявляють високу специфічність. Для

кожної з 20 амінокислот, що входять до складу білків, є своя, і притому лише одна аміноацилсинтетаза. Водночас кожна з них „впізнає” всі тРНК, специфічні для однієї амінокислоти.

Трансляція. Трансляція включає три основні етапи- ініціацію, елонгацію і термінацію.

Ініціація синтезу поліпептидного ланцюга- це утворення ініціюючого комплексу і формування функціонально активної рибосоми. Розміри рибосом характеризують константами седиментації (виражають одиницями Сведберга S). Чим більші розміри мають часточки, тим швидше вони осідають під час ультрацентрифугування і тим вища константа їх седиментації.

Кожна рибосома складається з двох субодиниць- малої і великої. У прокариот 70S рибосоми побудовані з малої (30S) і великої (50S) субодиниць. Мала субодиниця містить молекулу 16S-РНК і 21 молекулу білків з різною молекулярною масою. 16S-РНК виконує в субодиниці структурну роль, вона необхідна для контакту рибосом з іРНК. Для контакту з іРНК у цій самій субодиниці є зона, в якій розміщена спеціальна акцепторна ділянка (Аср- ділянка) для зв'язування тРНК, яка доставляє активовані амінокислоти. 50S субодиниця містить дві молекули РНК: 23S-РНК, 5S-РНК і 34 молекули різних білків. 23S-РНК виконує структурну роль, а 5S-РНК необхідна для взаємодії субодиниці з тРНК. Отже, іРНК сполучається як з малою, так і з великою субодиницею рибосоми.

На 50S субодиниці рибосоми є дві ділянки- пептидильна, або П-ділянка, і аміноацильна, або А-ділянка; П-ділянка призначена для розміщення поліпептидного ланцюга, що синтезується, а в А-ділянку поступають аміноацил-тРНК.

Рибосоми еукаріот 80S побудовані з малої (40S) і великої (60S) субодиниць. Мала субодиниця містить молекулу 18S-РНК і близько 30 молекул різних білків. До складу великої субодиниці входять молекули 28S-РНК і 5S-РНК, а також близько 50 молекул різних білків. Для ініціації синтезу білка крім рибосом і рибонуклеїнових кислот важливим є наявність формілметіоніл-тРНК (тРНК^{МЕТ}), факторів ініціації (1F-1, 1F-2, 1F-3), ГТФ, іонів магнію тощо.

Елонгація (ріст) поліпептидного ланцюга у момент закінчення

ініціації формілметіонін- тРНК розміщена в П-ділянці рибосоми, а А-ділянка вільна і може приймати наступну аміноацил-тРНК.

Перший етап елонгації полягає в доставці аміноацил-тРНК до рибосоми і сполученні її з відповідним кодоном іРНК, розміщеним поряд з початковим (ініціюючим) кодоном АУГ. У цьому процесі беруть участь ГТФ і фактори елонгації EF-Tu, EF-Ts і EF-G (рис. 4). Спочатку перший фактор елонгації взаємодіє з ГТФ і аміноацил-тРНК з утворенням потрійного комплексу EF-Tu-ГТФ-аміноацил-тРНК. Далі цей комплекс доставляється в А-ділянку рибосоми, де й відбувається його дисоціація. Аміноацил-тРНК залишається зв'язаною з рибосомою, а ГТФ гідролізує до ГДФ і відщеплюється від рибосоми у вигляді ГДФ-EF-Tu. Під впливом другого фактора елонгації (EF-Ts) цей комплекс розкладається й обидва фактори знову включаються в доставку наступної молекули аміноацил-тРНК в А-ділянку рибосоми. Джерелом енергії служить нова молекула ГТФ.

Термінація (закінчення синтезу) поліпептидного ланцюга. Термінація поліпептиду розпочинається при появі певних сигналів, якими є триплети УАА, УАГ, УГА.

Оновлення білків в організмі. Білки знаходяться в динамічному стані і піддаються постійним процесам синтезу і розпаду. У ході життєдіяльності білки поступово „зношуються”- руйнуються їх четвертна, третинна, вторинна і первинна структури. Інактивуються білкові функціональні групи і руйнуються зв'язки в білковій молекулі. Виникає необхідність в заміні „зношених білкових молекул” новими.

Швидкість оновлення білків різних органів і тканин неоднакова. Білки організму людини в цілому оновлюються протягом 135- 155 діб. Білки печінки, підшлункової залози, стінки кишок і плазми крові оновлюються протягом 10 діб, м'язів- 30, колаген- 300 діб. Синтез

молекули білка в клітині протікає швидко- протягом 2 - 5 с. За 1 с в тілі людини руйнується близько 3 млн. еритроцитів, а один еритроцит містить близько 280 млн. молекул гемоглобіну. В організмі дорослої людини щодоби синтезується 90- 100 г білка (1,3 г на 1 кг маси). Ступінь оновлення зменшується при старінні, хворобах і т.д.

Обмін білків порушується при багатьох інфекційних, інвазивних і незаразних хворобах. Часто причиною порушень білкового обміну є

неправильно складений раціон, недотримання режиму прийому їжі та ін.

Генетичний код, його основні властивості.

Генетичний код ДНК. Унікальність кожної клітини полягає в унікальності її білків. Інформація про синтез свого специфічного білка записана у вигляді особливої послідовності азотистих основ (нуклеотидів) у ДНК і називається **генетичним кодом**. Порядок нуклеотидів у іРНК, що побудована у відповідності до матриці ДНК, визначає порядок зв'язування амінокислот у синтезованому поліпептиді. Встановлено, що **кожна амінокислота кодується послідовністю трьох азотистих основ (триплетом, або кодоном)**.

Генетичний код є не чим іншим як послідовністю триплетів у молекулі ДНК, що контролює порядок розташування амінокислот у молекулі білка.

Чотири азотистих основи в комбінаціях по три, тобто 4^3 , можуть утворити 64 різних кодони. Кодони розташовуються один за одним безперервно. Кожний триплет кодує тільки одну певну амінокислоту, що свідчить про його специфічність. Встановлено кодони для всіх 20 амінокислот. Послідовність триплетів у ДНК визначає порядок розташування амінокислот у молекулі білка. Численними дослідженнями встановлена універсальність генетичного коду. Це свідчить, що в усіх живих організмів (від бактерій до рослин, тварин і людини) той самий триплет кодує ту ж саму амінокислоту.

Отже, генетичний код ДНК має такі фундаментальні характеристики: 1) триплетність (три сусідні азотисті основи називаються кодоном і кодують одну амінокислоту); 2) специфічність (кожен окремий триплет кодує тільки одну певну амінокислоту); 3) не перекривність; 4) відсутність розділових знаків між триплетами; 5) універсальність; 6) відповідність гени – поліпептиди (клітина може мати стільки поліпептидів, скільки має генів).

Патології білкового обміну виявляються у різних формах. *Білкове голодування*. Розрізняють два види білкового голодування: первинне, коли в їжі немає достатньої кількості незамінних амінокислот, і вторинне, викликане захворюваннями харчового каналу, печінки, підшлункової залози. *Порушення обміну складних білків*. Найчастіше це виявляється у вигляді порушень нуклеїнового і порфіринового обміну. В останньому випадку порушується обмін гемоглобіну, міоглобіну і інших залізовмісних білків. Так, при різних

ураженнях печінки (гепатитах, фасціольозі, ін.) виникає гіпербілірубінемія, при якій вміст білірубіну в крові зростає до 0,3 - 0,35 г/л. Сеча стає темною, оскільки в ній з'являються великі кількості уробіліни, виникає уробілінурія. Іноді спостерігається порфірія - різке збільшення в крові і тканинах вмісту порфіринів. Це приводить до порфінурії і сеча стає червоною.

Завдання самотійної роботи:

- ознайомитися з основною класифікацією білків та їх хімічною будовою,
- законспектувати основні поняття прогцяхи метаболізму обміну білків,
- розглянути схему синтезу білків та основи генетичного коду в синтезі поліпептидів білків,,
- написати механізм синтезу білка: транскрипцію, трансляцію, елонгацію. Написати формулу активної рибосоми, значення і-РНК в синтезі білка.

Питання для самоконтролю

1. Дати визначення білкам. Розповсюдження їх в природі. Причини різноманітності білків.
2. Пояснити механізм перетравлення білків. Ферменти що беруть участь у перетравленні. Гормони що регулюють перетравлення.
3. Обґрунтувати шляхи транскрипція у біосинтезі білка.
4. Пояснити шляхи зв'язування аміаку в організмі.
5. Написати відповідні рівняння реакцій утворення амінів та вкажіть ферменти, що прискорюють ці процеси.
6. З'ясувати шляхи всмоктування амінокислот. Теорія Майстера
7. Написати рівняння реакцій, що протікають відповідно схемам:
8. аспарагінова кислота (гідролітичне дезамінування)—»...?...-^- (внутрішньомолек. дегідратація)—»...?...—» (пряме амінування)-»...?...—» (внутрішньомол. дезамінув.)—»...?..
9. Написати дезамінування амінокислот. Механізм окислювального дезамінування. Які метаболіти утворюються в результаті окислювального дезамінування глутамінової, аспарагінової кислот, аланіну..

10. Пояснити етапи реплікації в біосинтезі білка - ініціація.

Форма контролю за виконання самостійного завдання:

оцінювання письмового виконання завдань самостійної роботи

(конспект)

Рекомендовані джерела інформації

13. Біологія: довідник для абітурієнтів та учнів загальноосвітніх навчальних закладів: навчально-методичний посібник. / О. А. Біда, С. І. Дерій, Л. М. Ілюха, Л. І. Прокопенко [та ін.]. К. : Література ЛТД, 2013. 672 с.
14. Новак В.П., Бичков Ю.П., Пилипенко М.Ю. Цитологія, гістологія, ембріологія : підручник (2-е вид., змін. і доп.) / За заг. ред. В.П. Новака К.: Дакор, 2008. 512 с.
15. Польський Б.Т. Основи біології: Різноманітність життя на доорганізмених рівнях: навчальний посібник / Б.М. Польський, В.М. Торяник. Суми : Університетська книга, 2009. 288 с.
16. Сало Т.О. Загальна біологія: Навчальний посібник. / Т. О. Сало Х.: Гімназія; Країна мрій, 2002. – 196 с.
17. Сиволоб А.В. Молекулярна біологія: підручник.К.: Видавничо-поліграфічний центр «Київський університет», 2008 . 384 с.
18. Хімія: довідник для абітурієнтів та учнів загальноосвітніх навчальних закладів : навчально-методичний посібник / М. В. Гриньова, Н. І. Шиян, Ю. В. Самусенко [та ін.]. К. : Літера ЛТД, 2013. 464 с.