

Волинський національний університет імені Лесі Українки
Медичний факультет
Кафедра гістології та медичної біології

Я.А. Омельковець

ЗАГАЛЬНА ЦИТОЛОГІЯ Й ГІСТОЛОГІЯ

Навчальний посібник

Видання 2-е доповнене та перероблене

Луцьк – 2023

УДК 576.3:591.8(072)
ББК 28.65я73-9+28.666я73-9
О-57

*Рекомендовано до друку науково-методичною радою
Волинського національного університету імені Лесі Українки
(протокол № 9 від 22 травня 2023 року)*

Рецензенти:

Козачук Н. О., доктор біологічних наук, професор кафедри фізіології людини і тварин
Волинського національного університету імені Лесі Українки

Іванців В. В., кандидат історичних наук, доцент, завідувач кафедри екології Луцького
національного технічного університету

Омельковець Я. А.

О 57 **Загальна цитологія й гістологія:** навч. посіб. Видання 2-е доповнене та перероблене. – Луцьк: П.П. Іванюк В.П., 2023. – 328 с.

У посібнику подано силабус освітнього компонента “Загальна цитологія й гістологія”, методичні рекомендації щодо виконання лабораторних занять, стислий конспект лекцій, термінологічний словник, кількісні характеристики клітин і тканин, ілюстративний матеріал, ситуаційні задачі та тести для самоконтролю, зразок екзаменаційного білета.

Посібник стане у пригоді у пригоді студентам біологічних факультетів університетів.

УДК 576.3:591.8(072)

© Я.А. Омельковець, 2017

© Я.А. Омельковець, 2023

ПЕРЕДМОВА

Цитології та гістології поряд з ембріологією належить важлива роль у формуванні основних понять про морфологічні та фізіологічні особливості живого, адже саме на клітинному рівні вперше повною мірою проявляються всі його ознаки.

Як засвідчує практика викладання цитології та гістології, для успішного засвоєння студентом цього предмета необхідний стислий посібник, який є не альтернативою, а своєрідним доповненням базового підручника чи посібника, які цілісно охоплюють проблематику дисципліни. Особливо гостро таку потребу відчувають студенти заочної форми навчання, які повинні самотужки опанувати левову частку передбаченого навчальною програмою матеріалу і не завжди мають доступ до необхідних літературних джерел.

Запропонований посібник укладено відповідно до програми із загальної цитології й гістології для студентів біологічних спеціальностей вищих навчальних закладів III і IV рівнів акредитації. Укладач намагався стисло викласти основні терміни й положення цитології так, щоб вони відображали сучасний рівень знань про будову та функції клітини та її основних органел.

Текст посібника містить силабус освітнього компонента “Загальна цитологія й гістологія” з короткими методичними рекомендаціями щодо виконання лабораторних занять, стислий конспект лекцій, термінологічний словничок, кількісні характеристики клітини (подані у вигляді таблиць), ілюстративний матеріал та тести для самоконтролю, зразок екзаменаційного білета, список літературних джерел та інтернет-ресурсів.

Походження фотографій та схем, наведених у тексті посібника, вказано у підписах до рисунків. Частина цих ілюстрацій виконані автором, інші – взяті з підручників та посібників сучасних авторів та давніше опублікованих джерел. Авторство деяких рисунків не наводиться, оскільки вони трапляються в багатьох публікаціях та інтернет-виданнях. Укладач не наводить у тексті фотографій із навчального посібника-атласа “Ультраструктура клітин і тканин” К.С.Волкова та Н.В. Пасечко (1997), на які є покликання у завданнях лабораторних робіт навчальної програми, оскільки вищеназваний атлас є загальнодоступним і компіляція його не доцільна.

Тестові завдання до кожної теми диференційовані за двома рівнями складності. Кожен рівень охоплює тестові завдання різних форматів. Найрепрезентованішими є тестові завдання формату А, де студент повинен вибрати одну (найправильнішу) відповідь. Численними є й тести формату Х – де правильною може бути будь-яка кількість відповідей. У тестових завданнях формату N студент повинен обрати зазначену в умові кількість відповідей із запропонованого переліку їх варіантів. Для вирішення завдань формату К йому необхідно підібрати правильну послідовність варіантів відповідей, а при виконанні завдань формату R – знайти правильні відповідності (логічні пари).

Також, студентам пропонуються ситуаційні задачі, які потребують не лише визначення певного процесу чи структури клітини, але й обґрунтування правильності своєї відповіді.

Крім списку рекомендованої літератури у посібнику наводиться список інтернет-ресурсів, матеріалами яких студент зможе скористатися за допомогою інтернету.

Укладач сподівається, що матеріал цього посібника стане у пригоді студентам біологічних спеціальностей і допоможе їм досягнути кращого навчального результату.

1. **Силабус нормативного освітнього компонента «Загальна цитологія й гістологія»**

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
Волинський національний університет імені Лесі Українки
Медичний факультет
Кафедра гістології та медичної біології

СИЛАБУС
нормативного освітнього компонента
ЗАГАЛЬНА ЦИТОЛОГІЯ ТА ГІСТОЛОГІЯ
підготовки бакалавра
спеціальності 091 «Біологія»
освітньо-професійної програми «Біологія»

Луцьк – 2022

Силабус освітнього компонента «Загальна цитологія та гістологія» підготовки бакалавра, галузі знань 09 «Біологія», спеціальності 091 «Біологія», за освітньо-професійною програмою: «Біологія».

Розробник: Омельковець Я.А., кандидат біологічних наук, доцент кафедри гістології та медичної біології

Погоджено

Гарант освітньо-професійної програми: канд.біол.н., доц.  Теплюк В.С.

Силабус освітнього компонента затверджено на засіданні кафедри гістології та медичної біології.

Протокол № 1 від 31 серпня 2022 р.

Завідувач кафедри:



(доц. Степанюк Я.В.)

I. Опис освітнього компонента

Найменування показників	Галузь знань, спеціальність, освітня програма, освітній ступінь	Характеристика освітнього компонента
Денна форма навчання	09 «Біологія» 091 «Біологія» «Біологія» «Бакалавр»	Нормативний
Кількість годин/кредитів 210/7		Рік навчання 1-й
		Семестр 1-ий
ІНДЗ: немає		Лекції 64 год.
		Лабораторні 44 год.
		Самостійна робота 88 год.
		Консультації 14 год.
Форма контролю: екзамен		

II. Інформація про викладача

Омельковець Ярослав Адамович,
Кандидат біологічних наук,
Доцент,
доцент кафедри гістології та медичної біології,
+380661762112

Omelkovets.Yaroslav@vnu.edu.ua
gistolab@ukr.net

Дні занять: <http://194.44.187.20/cgi-bin/timetable.cgi>

Комунікація зі студентами: електронною поштою; через Viber; через форум для спілкування електронного освітнього ресурсу «Загальна цитологія й гістологія» (<http://194.44.187.60/moodle/course/view.php?id=613>), реєстрація на який відбувається на початку вивчення курсу; на заняттях згідно розкладу та за графіком консультацій.

III. Опис освітнього компонента

1. Анотація курсу

Загальна цитологія та гістологія вивчає загальні закономірності будови, розвитку та життєдіяльності клітини як універсального і найдрібнішого осередку життя та будову, розвиток і життєдіяльності тканин у складі тваринних організмів, тобто тканинний рівень організації живого. Вивчення курсу загальної цитології й гістології диктується необхідністю формування цілісного погляду на живу природу у спеціалістів біологів, набуття ними теоретичних знань та практичних навичок, необхідних у майбутній професійній діяльності.

Освітній компонент «Загальна цитологія й гістологія» має тісні зв'язки з такими дисциплінами як, біологія індивідуального розвитку тварин, ботаніка, зоологія, мікробіологія, порівняльна анатомія тварин, фізіологія людини і тварин, теорія еволюції, генетика та ін.

2. Пререквізити

Попередньо студент повинен прослухати шкільний курс з біології.

Постреквізити

Знання, уміння і навички, що здобуваються в процесі вивчення загальної цитології та гістології можуть бути використані під час вивчення ряду дисциплін, передбачених навчальними планами підготовки бакалавра вищеназваної спеціальності та майбутній професійній діяльності.

3. Мета і завдання освітнього компонента

Метою викладання освітнього компонента «Загальна цитологія та гістологія» є сформуванню у студентів уявлення про загальну цитологію й гістологію, як важливі складові біології, що вивчають структурно-функціональну організацію прокаріотичних та еукаріотичних клітин загалом та їх структурних компонентів зокрема, молекулярні механізми регуляції клітинних функцій, природи та передачу сигналів, які визначають онтогенез клітин і формування міжклітинних зв'язків, репродукцію, диференціювання та старіння клітин; будову та функції основних типів тваринних тканин; особливості взаємодії клітин та міжклітинної речовини, що складають ту чи ту тканину, філогенез та онтогенез тканин.

Основними завданнями вивчення освітнього компонента «Загальна цитологія й гістологія» є ознайомлення студентів із основними термінами та положеннями загальної цитології та гістології, розкриття закономірностей функціонування основних систем клітини – комплексів органел, які під контролем ядра забезпечують виконання її найважливіших життєвих функцій; виявлення закономірних змін, що відбуваються з клітиною протягом її життєвого циклу; вивчення еволюції тканин, становлення і розвитку їх в організмі; вивчення будови і функцій тканин, розкриття механізмів їх регенерації та регуляторних механізмів, які забезпечують функціональну цілісність клітинних комплексів, здобуття навичок гістологічних досліджень здобуття навичок мікроскопічних досліджень, уміння виготовляти тимчасові й постійні гістологічні препарати препарати, опанування елементів морфометрії.

4. Результати навчання (Компетентності)

Загальні компетентності (ЗК)	ЗК 07. Здатність вчитися і оволодівати сучасними знаннями.
Спеціальні (фахові) компетентності (СК)	СК 02. Здатність демонструвати базові теоретичні знання в галузі біологічних наук та на межі предметних галузей. СК 03. Здатність досліджувати різні рівні організації живого, біологічні явища і процеси. СК 07. Здатність до аналізу будови, функцій, процесів життєдіяльності, онто- та філогенезу живих організмів. СК 08. Здатність до аналізу механізмів збереження, реалізації та передачі генетичної інформації в організмі.
Програмні результати навчання (ПРН)	ПРН 08. Знати та розуміти основні терміни, концепції, теорії і закони в галузі біологічних наук і на межі предметних галузей. ПРН 12. Демонструвати знання будови, процесів життєдіяльності та функцій живих організмів, розуміти механізми регуляції фізіологічних функцій для підтримання гомеостазу біологічних систем. ПРН 16. Знати будову та функції імунної системи, клітинні та молекулярні механізми імунних реакцій, їх регуляцію, генетичний контроль; види імунітету та методи оцінки імунного статусу організму. ПРН 19. Застосовувати у практичній діяльності методи визначення структурних та функціональних характеристик біологічних систем на

	різних рівнях організації.
--	----------------------------

У процесі вивчення курсу студенти повинні **знати**: об'єкт, предмет, значення, загальні проблеми цитології та гістології, загальні принципи структурно-функціональної організації прокаріотних та еукаріотних клітин, особливості хімічної організації клітини, суть механізмів, що забезпечують проліферацію та диференціацію клітин, закономірності клітинного циклу; основні морфо-функціональні властивості епітеліальної, сполучної, м'язової та нервової тканин, принципи класифікації тканин, особливості філогенезу тканин, закономірності розвитку тканин в онтогенезі, їх репаративну та фізіологічну регенерацію.

Також вони повинні **вміти** розкривати закономірності функціонування клітини, розрізняти морфо-функціональні відмінності прокаріотних та еукаріотних, рослинних та тваринних клітин, виготовляти тимчасові та постійні препарати клітини, проводити морфометричні дослідження клітини; розкривати закономірності будови, функціонування та розвитку тканин різних типів, розрізняти тканини на мікропрепаратах за особливостями будови їх клітин, міжклітинної речовини, зафарбовування спеціальними барвниками, виготовляти тимчасові та постійні препарати тканин, проводити морфометричні дослідження клітин.

5. Структура освітнього компонента

Назви змістових модулів і тем	Кількість годин					Форма контролю / Бали
	Усього	у тому числі				
		Лек.	Лабор.	Самос. роб.	Конс.	
Змістовий модуль 1. Предмет і завдання загальної цитології. Клітина як елементарна одиниця життя. Плазмолема. Синтетичний апарат клітини та апарат внутрішньоклітинного травлення						
Тема 1. Предмет і завдання загальної цитології й гістології. Методи цитологічних та гістологічних досліджень	14	4	2	8	-	ВТЗ+ОР/2
Тема 2. Морфологія клітини. Клітинна теорія	10	2	2	6	-	ВТЗ+ОР/2
Тема 3. Гіалоплазма. Плазмолема	9	2	2	4	1	ВТЗ+ОР/2
Тема 4. Синтетичний апарат клітини	13	4	4	4	1	ВТЗ+ОР/4
Тема 5. Апарат внутрішньоклітинного травлення	9	2	2	4	1	ВТЗ+ОР/2
Разом за змістовим модулем 1	55	14	12	26	3	12
Змістовий модуль 2. Енергетичний апарат клітини. Включення. Ядро. Клітинний цикл. Основні функції клітин та закономірності їх формування та диференціації						
Тема 6. Енергетичний апарат клітини. Цитоскелет	11	4	2	4	1	ВТЗ+ОР/2

Тема 7. Включення	8	2	2	4	-	BT3+OP/2	
Тема 8. Ядро клітини	9	4	1	4	-	BT3+OP/2	
Тема 9. Клітинний цикл	8	2	1	4	1		
Тема 10. Основні функції клітини. Старіння та загибель клітини	7	4	-	2	1		
Тема 11. Статеві клітини	8	2	2	4	-	BT3+OP/2	
Тема 12. Порівняння будови прокариотних та еукариотних клітин	11	2	2	4	1	BT3+OP/2	
Тема 13. Загальні закономірності диференціації клітин та формування тканин в онтогенезі	8	2	2	4	-	BT3+OP/2	
Разом за змістовим модулем 2	68	22	12	30	4	12	
Змістовий модуль 3. Предмет і завдання гістології. Епітеліальні тканини. Кров і лімфа. Волокнисті сполучні тканини							
Тема 14. Загальні принципи організації і класифікації тканин. Епітеліальні тканини	10	4	3	2	1	BT3+OP/1	
Тема 15. Залози, їх будова і функції	5	2	1	2		BT3+OP/1	
Тема 16. Кров і лімфа	7	2	1	3	1	BT3+OP/2	
Тема 17. Клітинні основи імунних реакцій	5	2		3			
Тема 18. Кровотворення	5	2	1	2			
Тема 19. Волокнисті сполучні тканини	7	2	2	2	1	BT3+OP/2	
Тема 20. Сполучні тканини зі спеціальними властивостями	6	2	2	2		BT3+OP/2	
Разом за змістовим модулем 3	45	16	10	16	3	8	
Змістовий модуль 4. Скелетні сполучні тканини. М'язова та нервова тканини							
Тема 21. Хрящова тканина	9	2	2	3	1	BT3+OP/2	
Тема 22. Кісткова тканина	9	2	2	3	1	BT3+OP/2	
Тема 23. М'язова тканина	11	4	2	4	1	BT3+OP/2	
Тема 24. Нервова тканина	13	4	4	6	1	BT3+OP/2	
Разом за змістовим модулем 4	42	12	10	18	4	8	
Види підсумкових робіт						Бал	
Модульна контрольна робота						60	
Модульно-контрольна робота за змістовим модулем 1 (Тести)						15	
Модульно-контрольна робота за змістовим модулем 2 (Тести)						15	
Модульно-контрольна робота за змістовим модулем 3 (Тести)						15	
Модульно-контрольна робота за змістовим модулем 4 (Тести)						15	
Поточний контроль						40	
Усього годин / Балів		210	64	44	88	14	100

BT3+OP – виконання тестових завдань та оформлення лабораторної роботи

1. Завдання для самостійного опрацювання

1. Кількісна оцінка клітинних та тканинних структур (вимірювання профільних полів клітини, визначення ядерно-цитоплазматичного співвідношення та щільності клітин).
2. Методи вивчення клітин і тканин під електронним мікроскопом.
3. Організація робочого місця лаборанта гістолога (робочий стіл, лабораторна посуда, інструменти).
4. Забір матеріалу для фіксації.
5. Фіксуєчі суміші, особливості їх приготування та застосування. Складні фіксатори.
6. Заливка в целоїдин. Заливка в желатин
7. Будова, принцип роботи та обслуговування мікротома (санний мікротом, вертикальний заморожуючий мікротом). Заморожуючі столики.
8. Приготування парафінових та целоїдинових зрізів на мікротомі.
9. Виготовлення тотальних препаратів.
10. Техніка фарбування зрізів.
11. Монтування зрізів, приготування бальзаму
12. Фарбування препаратів гематоксилін-еозином
13. Фарбування залізним гематоксиліном за Гейденгайном.
14. Реакція на глікоген (метод Шабадаша)
15. Реакція на нейтральний жир (метод Дадді)
16. Приготування мазків крові та фарбування їх гематоксилін-еозином та азур II-еозином
17. Модифікований метод Колачова-Насонова для виявлення комплексу Гольджі
18. Методи виявлення мітохондрій.
19. Реакція Фельгена на ДНК.
20. Виявлення РНК. Реакція Браше.
21. Методи виявлення білків у клітині (виявлення білків бромфеноловим синім, виявлення білків реактивом Шиффа та хлораміном Т-реактивом Шиффа).
22. Виявлення полісахаридів.
23. Методи виявлення ферментів.
24. Особливості виготовлення препаратів епітеліальної тканини.
25. Виготовлення мазків крові та їх фарбування.
26. Підрахунок лейкоцитарної формули.
27. Специфіка виготовлення препаратів волокнистих сполучних тканин та сполучних тканин зі спеціальними властивостями.
28. Виготовлення препаратів хрящової тканини.
29. Виготовлення препаратів кістки.
30. Виготовлення препаратів поперечнопосмугованих скелетних м'язів, серцевого м'яза та гладеньких м'язів.
31. Імпрегнація нервової тканини азотнокислим сріблом.
32. Фарбування нервової тканини за методом Нісля.

IV. Політика оцінювання

При вивченні освітнього компонента студент мусить дотримуватися таких правил:

1. Не спізнюватися на заняття; перед початком заняття вимкнути звук засобів зв'язку (мобільний телефон, смарт-годинник тощо).
2. Не пропускати заняття без поважної причини, у разі відсутності прошу попередити та опрацювати матеріал самостійно.
3. Здійснювати попередню підготовку до лекційних та практичних занять згідно з переліком рекомендованої літератури.
4. Згідно з календарним графіком навчального процесу здавати всі види контролю.
5. Брати активну участь в навчальному процесі.
6. Бути терпимими, відвертими і доброзичливими до однокурсників та викладачів, а також відкритими до конструктивної критики.

7. У процесі навчання дотримуватись принципів академічної доброчесності.

Поточний контроль проводиться у вигляді тестування (проводиться за допомогою тестової підсистеми платформи Moodle (електронний освітній ресурс «Загальна цитологія й гістологія» (<http://194.44.187.60/moodle/course/view.php?id=613>)) усного або письмового опитування. Оцінка за кожну виконану лабораторну роботу включає 0,5 бала за виконання та оформлення роботи. Студенти заочної форми навчання виконують завдання лабораторних робіт, використовуючи методичні матеріали електронного освітнього ресурсу «Загальна цитологія й гістологія» (<http://194.44.187.60/moodle/course/view.php?id=613>), та тестуються онлайн відповідно до сценарію навчання цього ресурсу. Максимальна кількість балів, які може набрати студент – 40.

Самостійна робота включає в себе теоретичне вивчення питань, що стосується тем, які не ввійшли в теоретичний курс, або ж були розглянуті коротко. Завдання для самостійного опрацювання входять в структуру практичних занять та оцінюються в процесі лабораторних занять при виконанні навчальних завдань.

Формою проміжного контролю знань студентів за модуль є *модульні контрольні роботи* (МКР). МКР пишеться по завершенню вивчення всіх тем з модуля, на останньому занятті модуля. Форма проведення МКР є тестування. За одну МКР студент може отримати максимум 15 балів.

У випадку якщо здобувач освіти отримав знання у неформальній та інформальній освіті зарахування результатів навчання здійснюється згідно «ПОЛОЖЕННЯ про визнання результатів навчання, отриманих у формальній, неформальній та/або інформальній освіті у Волинському національному університеті імені Лесі Українки [1_Визнання_резул_татів_ВНУ_ім._Л.У._2_ред.pdf \(vnu.edu.ua\)](http://vnu.edu.ua) зокрема, якщо їх тематика відповідає змісту навчальної дисципліни (окремій темі або змістовому модулю).

В неформальній освіті:

- закінчення професійних курсів, семінарів або тренінгів, тематика яких відповідає змісту навчальної дисципліни (окремій темі або змістовому модулю), дозволяє набрати студенту 10 балів;

- підготовка конкурсної наукової роботи з біології - 10 балів;

- призове місце на Всеукраїнському конкурсі студентських наукових робіт: на I-у етапі - 10 балів, на II етапі - 20 балів.

Консультації в позааудиторний час відбуваються щовівторка (15:00–16:00, корп. С).

Студент може відпрацювати пропущені заняття:

- 1) під час проведення консультацій викладачем;
- 2) самостійно, використовуючи електронний освітній ресурс «Загальна цитологія і гістологія» (<http://194.44.187.60/moodle/course/view.php?id=613>);
- 3) консультуючись із викладачем онлайн.

Політика академічної доброчесності. Студенту необхідно дотримуватися морально-етичних правил: не пропускати аудиторних занять (у разі пропуску – причину підтвердити документально) не привласнювати чужу інтелектуальну працю; у разі цитування наукових праць, методичних розробок, результатів досліджень, таблиць, та ін., необхідно вказувати посилання на першоджерело. У творчих, дослідницьких, методичних роботах, при виконанні самостійної роботи, слід аргументовано доводити і висловлювати власну думку, спираючись на знання та уміння, здобуті у процесі навчання у ЗВО.

V. Підсумковий контроль

Підсумковий контроль – іспит (у вигляді тестів). Тестова база включає в себе теоретичні та практичні задачі і налічує понад 1000 завдань, які рівномірно охоплюють усі теми курсу.

Оцінювання знань студентів здійснюється за результатами поточного й модульного контролю. При цьому завдання із цих видів контролю оцінюються в діапазоні від 0 до 100

балів включно. Якщо підсумкова оцінка становить не менше 75 балів, то за згодою студента, вона може бути зарахована як підсумкова оцінка з навчальної дисципліни.

У випадку, якщо підсумкова оцінка менше 75 балів, або за бажання підвищити рейтинг, студент складе іспит у формі *тесту*. Якщо тестування проводиться письмово, студенту пропонується 20 теоретичних тестових завдань першого рівня складності, 10 теоретичних та 5 практичних завдань другого рівня складності та два практичні завдання третього рівня складності. При цьому на іспит вноситься *60 балів* (кожне питання першого рівня складності оцінюється максимум в 1,0 бал, другого – в 2,0 бали, третього – в 5 балів), а бали, набрані за результатами модульних контрольних робіт, анулюються. Якщо тестування відбувається за допомогою тестової підсистеми платформи Moodle, студенту пропонується 30 тестових завдань трьох рівнів складності. Задання першого рівня оцінюються в 1 бал, а другого й третього, відповідно, в 2 та 3 бали (разом *60 балів*).

Для складання іспиту потрібно набрати не менше 60 балів за 100-бальною шкалою.

VI. Шкала оцінювання

Оцінка в балах	Лінгвістична оцінка	Оцінка за шкалою ECTS	
		оцінка	пояснення
90–100	Відмінно	A	відмінне виконання
82–89	Дуже добре	B	вище середнього рівня
75–81	Добре	C	загалом хороша робота
67–74	Задовільно	D	непогано
60–66	Достатньо	E	виконання відповідає мінімальним критеріям
1–59	Незадовільно	Fx	Необхідне перескладання

VII. РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА ТА ІНТЕРНЕТ-РЕСУРСИ

Література

1. Гістологія. Цитологія. Ембріологія : підруч. для студентів / за ред. : О. Д. Луцика, Ю. Б. Чайковського . - Вінниця : Нова Кн., 2020. - 496 с.
2. Дзержинський М.Е. Альбом для лабораторних занять з курсу "Загальна цитологія" / Пазюк Л.М. Вороніна О.К., Варенюк І.М. Київ, 2020. – 76с.
3. Омельковець Я.А. Атлас із загальної гістології (методичні рекомендації). 2-е видання , доповнене / Я.А. Омельковець. – Луцьк: П.П. Іванюк В.П., 2017. – 100 с.
4. Омельковець Я.А. Загальна цитологія й гістологія: навч. посіб. / Я.А. Омельковець. – Луцьк: ПП. Іванюк В.П., 2017. – 334 с.
5. Павліна Войцех, Росс Майкл Г. Гістологія: підручник і атлас. З основами клітинної та молекулярної біології : пер. з англ. 8-го вид. : у 2 т. Т. 1 / наук. ред. перекладу : Олександр Степаненко, Юрій Чайковський. – К. : ВСВ «М едицина», 2021. – 462 с.
6. Павліна Войцех, Росс Майкл Г. Гістологія: підручник і атлас. З основами клітинної та молекулярної біології : пер. з англ. 8-го вид. : у 2 т. Т. 2 / наук. ред. перекладу : Олександр Степаненко, Юрій Чайковський. – К. : ВСВ «М едицина», 2021. – 606 с.

7. Степаненко О.Ю., Мірошніченко О.В., Зайченко Л.О., Деєва Т.В., Верещакіна В.В., Мар'єнко Н.І. Цитологія, гістологія та ембріологія. Атлас: навч. посіб. – Київ: ВСВ «Медицина», 2020. – 152 с.

Інтернет-ресурси

1. Електронні гістологічні атласи. – Режим доступу: <https://histologyknmu.wixsite.com/info/gistologichni-atlasi-onlajn>
2. Омельковець Я. А. Загальна цитологія і гістологія. Електронний освітній ресурс] (рекомендовано науково-методичною радою Східноєвропейського національного університету, протокол № 8 від 17 квітня 2019 р.) – Режим доступу: (<http://194.44.187.60/moodle/course/view.php?id=613>)

2. МЕТОДИЧНІ РЕКОМЕНДАЦІЇ ДО ЛАБОРАТОРНИХ ЗАНЯТЬ

1. Мікроскопічна техніка та методики морфометричних досліджень

Мета: ознайомитись з будовою мікроскопа, сітчастого окуляра-мікромметра, окулярного гвинтового мікромметра і правилами користування ними; методикою виготовлення тимчасових препаратів.

Обладнання: мікроскоп, сітчастий окуляр-мікромметр, окулярний гвинтовий мікромметр, піпетки, предметні та покривні скельця, скальпелі, препарувальні голки, пінцети.

Питання для перевірки знань студентів:

1. Світлова мікроскопія.
2. Методи світлової мікроскопії
3. Мікроскопія в темному полі,
4. Фазово-контрастна мікроскопія,
5. Люмінесцентна мікроскопія.
6. Скануючий електронний мікроскоп .
7. Трансмісійний електронний мікроскоп.

Методичні вказівки до лабораторного заняття

Робота 1. Будова мікроскопа та правила роботи з ним. Розгляньте основні частини мікроскопа на прикладі мікроскопа “Біолам” (рис.6.1; 6.4)¹: механічну та оптичну. До механічної частини належать: штатив, предметний столик, тубус, револьвер, макро- і мікрометричні гвинти. Оптична частина представлена окулярами та об’єктивами, дзеркалом, конденсором та діафрагмою.

Правила роботи з мікроскопом:

1. Поставте мікроскоп штативом до себе, предметним столиком від себе.
2. Приведіть в робоче положення об’єктив малого збільшення. Для цього повертайте револьвер до тих пір, поки потрібний об’єктив не займе серединне положення по відношенню до тубуса і предметного столика.
3. За допомогою макрогвинта підніміть об’єктив над столиком приблизно на 5-8 мм.
4. Конденсор підніміть у крайнє положення. Відкрийте діафрагму.
5. Дивлячись в окуляр , повертайте дзеркало в різних напрямках до тих пір, поки поле зору не буде освітлене яскраво і рівномірно.
6. Розмістіть препарат на предметному столику так, щоб об’єкт, який розглядають, був під об’єктивом. Закріпіть предметне скло клемками.
7. Переведіть погляд на об’єктив і повільно опустіть тубус, щоб об’єкт знаходився на відстані 2 – 4 мм від препарату.
8. Дивіться в окуляр і повільно піднімайте тубус з допомогою макрогвинта до тих пір, поки в полі зору не появиться зображення об’єкта. За допомогою мікрометричного гвинта зробіть зображення більш чітким.
9. Для того щоб перейти до розгляду об’єкта на великому збільшенні мікроскопа, насамперед. Помістіть в центр поля ту частину об’єкта, яка вивчатиметься.
10. Після закінчення розгляду об’єкта переведіть мікроскоп знову на мале збільшення і тільки потім зніміть препарат зі столика.

Пам’ятайте:

1. Якщо затискачі на предметному столику мікроскопа пружинні, то розміщуючи на ньому препарат не відпускайте різко затискач, а притримуйте рукою. Різко відпущений затискач нерідко викришує скалки з предметного скла, які можуть травмувати органи зору.
2. Препарат на предметному столику повинен лежати покривним склом вгору, оскільки фокусна відстань об’єктива великого збільшення (40^x) менша, ніж товщина покривного скла. Тому при неправильному положенні препарату ваші спроби навести різкість при великому збільшенні найімовірніше закінчатимуться пошкодженням препарату та об’єктива мікроскопа.

Робота 2. Будова приладів, що використовуються для морфометричних досліджень. Окулярний гвинтовий мікромметр кріпиться на місце окуляра мікроскопа (рис. 6.3). Він складається з корпусу, окуляра, та рухомого барабана. На барабан нанесена шкала, на якій налічується 100 поділок. У верхній частині поля зору є нерухома шкала, уздовж якої при обертанні барабана рухаються дві паралельні риски (рис. 6. 2). Вимірювання об’єктів можна здійснювати двома способами.

1. За допомогою нерухомої шкали. Для цього визначають ціну поділки нерухомої шкали за допомогою об’єкт-мікромметра і використовують нерухома шкалу як лінійку. Співпадання країв вимірюваного об’єкта з поділками нерухомої шкали досягають переміщеннями предметного

¹ Покликання вказує, що рисунки знаходяться у розділі 6 „Схеми та рисунки” під номером 1 та 3.

столика мікроскопа. У такий спосіб можна вимірювати порівняно великі об'єкти з незначною точністю.

2. За допомогою рухомої шкали барабана. Для цього, дивлячись в окуляр і обертаючи барабан мікрометра, підводять одну з паралельних рухомих рисок (наприклад першу) до переднього краю вимірюваного об'єкта. Після цього зчитують та записують покази рухомої шкали барабана. Потім повільно обертаючи барабан переміщують рухомі риси до заднього краю об'єкта і знову зчитують покази зі шкали барабана. Знаходять різницю останнього та першого відліків та множать її на ціну поділки рухомої шкали барабана. Ціна поділки рухомої шкали вихначається за допомогою об'єкт-мікрометра.

Знаючи поперечний та поздовжній діаметри клітини можна визначити її об'єм за формулою

$$V = \frac{\pi ab^2}{6}$$
, де a – поздовжній, а b – поперечний діаметри клітини. Аналогічно можна визначити й об'єм ядра.

Сітковий окулярний мікрометр являє собою скляну пластинку, яка вставляється в окуляр мікроскопа. На цю пластину нанесено сітку 16×16 клітинок, яка має вигляд квадрата. Довжину сторін квадрата визначають за допомогою об'єкт-мікрометра. Це потрібно для того, щоб можна було визначити площу квадрата. Визначаючи щільність клітин потрібно підрахувати в межах сітки клітини, на зрізі яких видно ядрце. Знаючи площу квадрата визначають кількість клітин в мм².

Визначення щільності клітин в одиниці об'єму тканини здійснюють за методом Вайбеля, згідно якого кількість (N_{vi}) певних структур i , які містяться в одиниці об'єму клітини може бути обчислена за зрізами. Кількість поперечних зрізів i , підрахованих на одиниці площі випадкового зрізу (N_{ai}) пропорційна N_{vi} . Якщо всі досліджувані клітини мають схожу форму і приблизно однаковий діаметр, то основні співвідношення між ними зберігаються: $N_{ai} = N_{vi} \times D_i$, де D_i – середній “тангенційний” діаметр клітини, а у випадку сферичних клітин – їх середній діаметр.

Звідси щільність клітин в одиниці об'єму: $N_{vi} = N_{ai} / D_i$.

Робота 3. Приготування тимчасового препарату зрізу епідерми з нижнього боку листка традесканції віргінської в і води. Для виготовлення препарату листок традесканції потрібно обгорнути довкола вказівного пальця лівої руки так, щоб нижній його бік (фіолетового кольору) був обернений назовні. Правою рукою за допомогою препарувальної голки надірвати епідерму над середньою жилкою в середній частці листа і пінцетом зняти її шматочок. При цьому мимоволі захоплюється і частка м'якоті листка (мезофіл), але зазвичай можна знайти тонку ділянку на периферії, що складається з одного ряду клітин підерми. Зірваний шматочок покласти на предметне скло в краплю води зовнішнім боком догори і накрити покривним склом. При малому збільшенні розглянути витягнуті клітини у вигляді шестикутників, безбарвні або забарвлені в блідо-фіолетовий колір завдяки присутності у вакуолях пігменту антоціану.

2. Плазмолема

Мета: вивчити особливості будови та функцій клітинної мембрани.

Обладнання: навчальний посібник-атлас “Ультраструктура клітин і тканин”², електронні мікрофотографії, схеми будови плазмолеми, препарати антенальної залози річкового рака, мікроскопи.

Питання для перевірки знань студентів:

1. Клітина, її компоненти.
2. Оболонки первинні та вторинні, відмінність оболонок тваринних та рослинних клітин.
3. Плазмолема, її функції.
4. Структура плазмолеми.
5. Мембранні білки.

² Волков К.С., Пасечко Н.В. Ультраструктура клітин і тканин (навчальний посібник-атлас). – Тернопіль: Укрмедкнига. – 1997. - 96 с. У тексті позначатиметься абрєвіатурою УКТ. Покликання на фотографії цього посібника матиме такий вигляд: (рис. 11 УКТ). Це означатиме рис. 11 з навчального посібника-атласу «Ультраструктура клітин і тканин».

6. Пасивний транспорт речовин.
7. Активний транспорт.
8. Полегшений транспорт.
9. Ендоцитоз.
10. Рецепторно-опосередкований ендоцитоз
11. Облямовані пухирці та ямки.
12. Мембранні рецептори.
13. Міжклітинні контакти.

Методичні вказівки до лабораторного заняття

Робота № 1. Користуючись схемою, зображеною на рисунку 11 УКТ та мікрофотографіями (рис. 12 УКТ), вивчіть склад та будову зовнішньої клітинної мембрани (плазмолемі). Знайдіть: зовнішній та внутрішній ліпідні шари, глікокалікс, гідрофільні головки та гідрофобні кінці молекул фосфоліпідів, периферійні білки. Зарисуйте схему будови плазмолемі.

Робота № 2. Розгляньте мікрофотографію, на якій зображено одну із стадій фагоцитозу (рис. 6.10; 13 УКТ). Знайдіть цитоплазму клітини, цитоплазматичний виріст, фагоцитований матеріал. Зобразіть цю та наступні стадії фагоцитозу на рисунку-схемі в альбомі.

Робота 3. Розгляньте мікрофотографії (рис. 6.11 та 14; 15 УКТ), на яких зафіксовані явища макро- та мікропіноцитозу в ендотеліоцитах кровоносного капіляра. Знайдіть цитоплазму ендотеліоцита, просвіт капіляра, мікроворсинки, вакуолі, кавеоли, піноцитозні міхурці. Знайдіть спільні та відмінні риси процесів макро- та мікропіноцитозу і запишіть їх у альбом, проілюструвавши схемами.

Робота № 4. При великому збільшенні мікроскопа розгляньте препарат антенальної залози річкового рака (гематоксилін-еозин). Зверніть увагу на пухирці з секретом, які виділяються з клітин секреторного епітелію (рис. 6.12).

Розгляньте мікрофотографію посібника-атласу, на якій зображено виділення секрету з келихоподібної клітини. Знайдіть апікальну та базальну частини клітини, секреторні гранули, місце виходу секрету назовні. Користуючись цією мікрофотографією, зобразіть схему екзоцитозу.

Робота № 5. Користуючись мікро-фотографіями 17, 18, 19, 20 УКТ та схемою (рис.6.13), ознайомтеся з різними типами міжклітинних контактів (простим, пальцеподібним, щільним замикаючим, десмосомним, вставним диском, синапсом). Зарисуйте схему простого контакту, щільного контакту, складного з'єднання.

Робота № 6. Ознайомтеся зі схемою перенесення речовин через плазмолему (рис.6. 7). Згадайте механізми, які забезпечують пасивний транспорт, полегшену дифузію та активний транспорт речовин через мембрану клітини.

Робота № 7. Коротко опишіть механізми процесу який зображений на схемі. Яке значення має цей механізм для життєдіяльності клітини? Як називається цей процес?

3. Мембранні органели (гранулярна та гладенька ендоплазматична сітка, комплекс Гольджі). Синтез білка у клітині

Мета: Вивчити особливості будови та функцій ендоплазматичної сітки, комплексу Гольджі, мітохондрій, пластид, лізосом та пероксисоми.

Обладнання: Навчальний посібник-атлас "Ультраструктура клітин і тканин", мікропрепарати, електронні мікрофотографії, препарат спинномозкового вузла ссавця, мікроскопи.

Питання для перевірки знань студентів

1. Агранулярна ЕПС, будова та функції.
2. Гранулярна ЕПС, будова та функції.
3. Транзитрна ЕПС.
4. Будова комплексу Гольджі.
5. Функції комплексу Гольджі.
6. Синтез білка, його основні етапи.
7. Особливості синтезу білка на вільних полісомах.
8. Синтез білка на мембранах гранулярної ЕПС.

Методичні вказівки до лабораторного заняття

Робота 1. Користуючись мікрофотографіями 21 та 22 УКТ або рисунком 6.19 виявіть особливості будови гранулярної та гладенької ендоплазматичної сітки. Замалюйте в альбом види ендоплазматичної сітки.

Робота № 2. Розгляньте препарат спинномозкового вузла (імпрегнація осмієвою кислотою) (рис. 6.22). На периферії вузла знайдіть округлі клітини зі світлими ядрами. При великому збільшенні розгляньте в цитоплазмі клітин структури комплексу Гольджі, які мають вигляд сітки, розміщеної навколо ядра.

Розгляньте мікрофотографію 23 УКТ (або рисунок 6.23 цього посібника), на якій зафіксовано комплекс Гольджі. Знайдіть цистерни, пухирці, вакуолі. Зарисуйте схему будови комплексу Гольджі.

Робота № 7. Заповніть таблицю.

Назва органел	Будова	Функції
Ендоплазматична сітка		
Комплекс Гольджі		
Мітохондрії		
Хлоропласти		
Ендосоми		
Лізосоми		
Пероксисома		

4. Мембранні органели (мітохондрії, хлоропласти, ендосоми, лізосоми, пероксисоми)

Мета: Вивчити особливості будови та функцій ендоплазматичної сітки, комплексу Гольджі, мітохондрій, пластид, лізосом та пероксисоми.

Обладнання: Навчальний посібник-атлас “Ультраструктура клітин і тканин”, мікропрепарати, електронні мікрофотографії, препарат спинномозкового вузла ссавця, мікроскопи.

Питання для перевірки знань студентів

1. Загальна характеристика мітохондрій, їх хімічний склад.
2. Будова мембран мітохондрій.
3. Матрикс мітохондрій.
4. Будова хлоропластів.
5. Ендосоми. Механізм переміщення речовин ендцитозним шляхом.
6. Ранні та пізні ендосоми.
7. Гідролазні міхурці.
8. Лізосоми (вторинні).
9. Пероксисоми.
10. Гетерофагія й автофагія, їх значення для життєдіяльності клітин.

Методичні вказівки до лабораторного заняття

Робота № 1. Користуючись мікрофотографією 24 УКТ (або рисунками 6.28, 6.29 цього посібника) ознайомтеся з особливостями будови мітохондрії. Побудуйте схему загальної організації мітохондрії, на якій позначте: 1) зовнішню мембрану, 2) внутрішню мембрану, 3) кристи, 4) мітохондріальний матрикс.

Робота № 4. Замалюйте схему будови хлоропласта (рис.6.24): а) зріз, б) схему трьохмірної будови. Позначте: 1) зовнішню мембрану, 2) внутрішню мембрану, 3) строму, 4) ламели, 5) грани, б) включення.

Робота № 5. Розгляньте мікрофотографію 25 УКТ та рисунок 6.26. Знайдіть первинні лізосоми, автофагосоми та залишкові тільця.

Робота № 6. Користуючись мікрофотографією 26 УКТ та рисунком 6.27 цього посібника, встановіть особливості будови пероксисоми. Знайдіть оточуючу мембрану, матрикс, щільну серцевину. Зарисуйте схему будови пероксисоми.

Робота № 7. Заповніть таблицю.

Назва органел	Будова	Функції
Мітохондрії		
Хлоропласти		
Ендосоми		
Лізосоми		
Пероксисома		

5. Немембранні органели (2 год)

Мета: Вивчити особливості будови та функцій рибосом, центросоми (клітинного центру), мікрофіламентів, мікротрубочок.

Обладнання: Навчальний посібник-атлас “Ультраструктура клітин і тканин”, електронні мікрофотографії, схеми.

Питання для перевірки знань студентів

1. Будова та функції рибосом.
2. Як відбувається синтез білка рибосоною?
3. Полісоми. Від чого залежить де буде синтезуватись білок (на вільних полісомах, чи ЕПС)?
4. Будова та функції цитоскелету.
5. Мікротрубочки, їх будова та функції.
6. Клітинний центр.
7. Війки та джгутики.
8. Мікрофіламенти, їх будова та функції.
9. Будова та функції проміжних філаментів.
10. Функції базального тільця.
11. Стерецилії.

Методичні вказівки до лабораторного заняття

Робота 1. Розгляньте мікрофотографію 27 УКТ та рисунки 6.15 та 6.16 посібника. Знайдіть рибосоми на поверхні мембрани гранулярної ендоплазматичної сітки, вільні рибосоми, полісоми. Замалюйте в альбом схему будови полісоми та синтезу білка на грЕПС.

Робота 2. Користуючись мікрофотографією 28 УКТ та рисунок 6.32 посібника, ознайомтесь з будовою центросоми. Знайдіть на фотографії диплосому, центріолу, центросферу. Зарисуйте триплети мікротрубочок центріолі.

Робота 3. Розгляньте мікрофіламенти в цитоплазмі епітеліальної клітини на мікрофотографії 29 УКТ. Згадайте яку функцію вони виконують.

Робота 4. Розгляньте мікротрубочки в цитоплазмі епітеліальної клітини. (рисунок 6.30 посібника). Згадайте з чого вони побудовані. Користуючись інформацією про будову мікротрубочок та рисунками 6.30; 6.31, зарисуйте схему їхньої будови.

Робота 5. Заповніть таблицю.

Назва органел	Будова	Функції
Рибосоми		
Мікротрубочки		
Клітинний центр		
Війки		
Мікрофіламенти		
Проміжні мікрофіламенти		

6. Органели спеціального призначення та включення цитоплазми (2 год)

Мета: Вивчити різновиди та біологічне значення включень, будову та функції війок та джгутиків.

Обладнання: Навчальний посібник-атлас “Ультраструктура клітин і тканин”, електронні мікрофотографії, схеми, мікропрепарат “Всмоктування жиру в тонкому кишечнику”, нефарбований препарат шкіри пуголовка, препарат бластомерів жаби.

Питання для перевірки знань студентів

1. Що таке включення цитоплазми? Їх різновиди.
2. Трофічні включення.
3. Секреторні та екскреторні включення.
4. Пігментні включення.
5. Мікротрубочки, їх будова та функції.
6. Які органели відносяться до органел спеціального призначення?
7. Будова війок та джгутиків.
8. Аксонема.
9. Базальне тільце.

Методичні вказівки до лабораторного заняття

Робота 1. Розгляньте препарат “Всмоктування жиру в тонкому кишечнику” (гематоксилін-еозин) (рис. 6.36). При великому збільшенні знайдіть у цитоплазмі епітеліальних клітин жирові включення, що мають вигляд чорних крапельок. Зарисуйте клітину, позначивши: 1 – включення жиру; 2 – цитоплазму; 3 – оболонку клітини.

Робота 2. Розгляньте нефарбований препарат шкіри пуголовка (рис. 6.37). При малому збільшенні знайдіть клітини зірчастої форми. На великому збільшенні помітно, що в центрі клітини є світла зона округлої чи овальної форми (це місце, де знаходиться незафарбоване ядро). Цитоплазма, у тому числі й відростки клітини заповнені зеленувато-коричневими гранулами пігменту. Докладніше їх можна розглянути на мікрофотографії 38 УКТ. Зарисуйте клітину й позначте: 1 – плазмолему; 2 – ядро; 3 – гранули пігменту.

Робота 3. Розгляньте препарат бластомерів жаби (забарвлення пірофуксином). На малому збільшенні помітні бластомери – великі клітини, що утворилися в результаті дроблення зиготи. При великому збільшенні при дещо опущеному конденсорі помітні включення білка (жовткові плавстини) – жовті структури, що мають овальну форму. Зарисуйте й позначте: 1 – бластомер; 2 – жовткові пластини.

Робота 4. Виготовіть препарат тонкого поперечного зрізу черешка бегонії комірцевої в краплі води. У клітинному соку клітин паренхіми знайдіть відкладення оксалату кальцію у вигляді одиночних кристалів - ромбоєдрів, або у вигляді зрощених численних дрібних кристалів - друз. Зарисуйте ці кристалічні включення.

Робота 5. Розгляньте мікрофотографію міофібрил у цитоплазмі кардіоміоцита (рис. 31 УКТ). Зарисуйте, позначивши: 1 – міофіламенти в складі міофібрил; 2 – мітохондрії.

Робота 6. Розгляньте мікропрепарат одношарового призматичного війчастого епітелію кишечника беззубки (рис. 6.33) та мікрофотографію поперечного перерізу джгутика сперматозоїда (рис. 34 УКТ). Користуючись рисунком 6.34 посібника, зарисуйте схему поперечного перерізу джгутика, позначивши 1 – центральну пару мікротрубочок, 2 – мікротрубочку А периферійної пари; 3 – мікротрубочку В периферійної пари; 4 – динеїнові ручки; 5 – радіальні спиці; 6 – нексинові містки; 7 – клітинну мембрану.

Робота 7. Заповніть таблицю.

Назва органел або включень	Будова	Функції
Трофічні включення		
Секреторні включення		
Екскреторні включення		
Пігментні включення		
Аксонема		
Базальне тільце		

7. Ядро клітини. Клітинний цикл (2 год)

Мета: Вивчити особливості будови ядра клітини та ознайомитися з основними етапами клітинного циклу.

Обладнання: Навчальний посібник-атлас “Ультраструктура клітин і тканин”, електронні мікрофотографії, схеми, препарати кінчика кореня цибулини та нейронів міжхребцевого ганглія ссавця, мікроскопи.

Питання для перевірки знань студентів

1. Що собою являє ядро клітини, які його функції?
2. Будова ядерної оболонки.
3. Що таке ядерні пори, яка їхня будова?
4. Що таке хроматин?
5. Рівні упакування хроматину в ядрі.
6. Ядерце.
7. Що таке клітинний цикл?
8. Пресинтетичний період інтерфази.
9. Синтетичний період інтерфази.
10. Премітотичний період інтерфази.
11. Що таке мітоз, яке біологічне значення мітозу?
12. Профаза.
13. Метафаза.
14. Анафаза.
15. Телофаза.
16. Атипові мітози.

Методичні вказівки до лабораторного заняття

Робота №1. Розгляньте ядро клітини на препараті “Нейрони міжхребцевого ганглія ссавця” (гематоксилін-еозин) (рис. 6.39) та рисунок 6.40 посібника. Знайдіть на препараті та зарисуйте: 1 – каріолему; 2 – ядерце; 3 – еухроматин; 4 – гетерохроматин; 5 – цитоплазму нейрона; 6 – плазмолему.

Робота №2. Розгляньте мікрофотографію 42 УКТ. Ознайомтеся зі структурою ядерця, відшукавши на фотографії фібрилярний компонент, гранулярний компонент, навколяядерцевий гетерохроматин, каріоплазму та каріолему. Зобразіть побачене схематично.

Робота №3. Розгляньте препарат кінчика кореня цибулини. Відомо, що кінцева частина кореня утворена кореневим чохликом, який складається з кількох шарів плоских клітин. За кореневим чохликом знаходиться зона поділу клітин (меристема). За нею іде зона росту, яка утворена клітинами кубічної форми, які розміщені поздовжніми рядами. Частина цих клітин знаходиться на стадії інтерфази, а решта – на різних стадіях мітозу. Уважно розглянувши препарат при великому збільшенні, зарисуйте клітини, що знаходяться на різних стадіях мітозу. При визначенні цих стадій можна скористатися рисунками 6.45 та 6.46 посібника.

Робота №5. Складіть і запишіть у таблицю характеристику основних фаз мітозу.

Фази	Основні процеси
Профаза	
Метафаза	
Анафаза	
Телофаза	

Робота № 4. Розглянувши схему клітинного циклу (рис.2), заповніть таблицю:

Умовні позначення	Назви періодів	Основні процеси
G ₁		
G ₀		
S		
G ₂		
D		

8. Статеві клітини (2 год)

Мета: Вивчити особливості будови та розвитку чоловічих та жіночих статевих клітин.

Обладнання: Мікроскопи, таблиці та прозирки зі схематичними зображеннями та фотографіями яйцеклітин та сперматозоїдів тварин різних видів, мікропрепарати статевих клітин, зрізу яєчника та сім'яника ссавця, схеми сперматогенезу та овогенезу.

Питання для перевірки знань студентів

1. Форми статевого процесу.
2. Будова сперматозоїда.
3. Будова яйцеклітини.
4. Класифікація яйцеклітин за кількістю та характером розміщення жовтка.
5. Сперматогенез.
6. Овогенез.
7. Відмінності між сперматогенезом та овогенезом.

Методичні вказівки до лабораторного заняття

Робота № 1. Сперматогенний епітелій звивистого каналця сім'яника миші (гематоксилін-еозин) (рис. 6.54). При малому збільшенні знайдіть переріз сім'яного каналця на препараті. При великому збільшенні ознайомтеся з будовою стінки звивистого каналця. Кожен каналець оточений власною сполучнотканинною оболонкою, всередині якої знаходиться сперматогенний епітелій на базальній мембрані. Розгляньте сперматогенний епітелій і знайдіть сперматогонії, сперматоцити I-го та II-го порядку, сперматиди, сперматозоїди та суспенцити (клітини Сертолі). Зарисуйте зріз звивистого каналця.

Позначте: звивисті сім'яні каналці; суспенцити; сперматогонії; сперматоцити I-го порядку; сперматоцити II-го порядку; сперматиди; сперматозоїди.

Робота № 2. Переріз яєчника кішки (гематоксилін-еозин) (рис. 6.50; 6.51). При малому збільшенні знайдіть на препараті білкову оболонку, що покриває яєчник, розгляньте кіркову речовину, в якій розміщені фолікули. При великому збільшенні вивчіть та зарисуйте примордіальний фолікул (ооцит, оточений одношаровим плоским епітелієм), фолікул, що росте (у ньому фолікулярний епітелій утворює зернистий шар, а навколо яйцеклітини формується блискуча оболонка), зрілий фолікул (з порожниною і яйценосим горбиком). Позначте: білкову оболонку; кіркову речовину; примордіальний фолікул; фолікул, що росте; ооцит I-го порядку; фолікулярний епітелій; зрілий фолікул; ооцит I-го порядку; блискучу оболонку; променистий вінець; зернистий шар (фолікулярний епітелій).

Робота № 3. Сперматозоїди морської свинки (гематоксилін) (рис. 6.48). При малому збільшенні мікроскопа знайдіть на препараті сперматозоїди. При великому збільшенні вивчіть будову однієї клітини та зарисуйте її. Позначте: гоовку; ядро; шийку; хвостик.

Робота № 4. Вивчення гаметогенезу у тварин. Нарисуйте порівняльну схему сперматогенезу та овогенезу. Позначте фази розвитку гамет і назвіть клітини, які при цьому утворюються.

9. Огляд мікроскопічної організації прокариотичних та еукариотичних клітин. Загальні особливості диференціації клітин в онтогенезі (4 год)

Мета: Вивчити особливості будови прокариотних і еукариотних клітин та неклітинних форм живої речовини.

Обладнання: навчальний посібник-атлас "ультраструктура клітин і тканин, електронні мікрофотографії, схеми будови клітин прокариот і еукариот, мікропрепарати.

Питання для перевірки знань студентів:

1. Які організми належать до прокариот, що вони собою являють?
2. Що собою являє оболонка прокариотної клітини?
3. Чим відрізняються клітинні стінки прокариот, грибів, рослин?
4. Що таке мезосоми, які функції вони виконують?
5. Що таке нуклеоїд?
6. Як відбувається поділ прокариотної клітини, чим він відрізняється від мітозу?
7. Які риси будови відрізняють рослинну клітину від тваринної?

8. Де вищий тургорний тиск – в прокаріотних чи еукаріотних клітинах?
9. Що таке міжклітинна реовина, у яких організмів вона є?
10. Які форми міжклітинної речовини вам відомі?
11. Детермінація та диференціація.
12. Стовбурові та напівстовбурові клітини.
13. Взаємодія процесів проліферації та диференціації клітин.
14. Камбіальні та стаціонарні клітини популяції.
15. Еволюційні ідеї в цитології

Методичні вказівки до лабораторного заняття

Робота № 1. Розгляньте мікрофотографію та препарат типової еукаріотної клітини (рис. 1 УКТ). Порівняйте її будову з будовою бактеріальної клітини, попередньо розглянувши її мікропрепарат та рисунки-схеми (рис. 6.57, 6.58). Заповніть таблицю “порівняння еукаріотних та прокаріотних клітин”.

Структура	Еукаріотна клітина	Прокаріотна клітина
Клітинна стінка		
Клітинна мембрана		
Ядро		
Хромосоми		
Ендоплазматична сітка		
Рибосоми		
Комплекс Гольджі		
Лізосоми		
Мітохондрії		
Вакуолі		
Війки і джгутики		

Робота № 2. Розгляньте мікрофотографію ворсинки хоріона (рис. 9 УКТ). Згадайте, що собою являє симпласт. Зарисуйте схематично ворсинку хоріона.

Робота № 3. Користуючись таблицями та мікропрепаратами ознайомтесь з особливостями будови рослинної та тваринної клітин. Спільні та відмінні риси відобразіть у вигляді таблиці. Зарисуйте схему рослинної та тваринної клітин.

10. Колоквіум на тему: «Загальні особливості диференціації клітин в онтогенезі» (2 год)

Мета: Вивчити особливості будови ядра клітини та ознайомитися з основними етапами клітинного циклу.

Обладнання: електронні мікрофотографії, схеми, мультимедійний проектор, таблиці.

Питання для перевірки знань студентів

1. Детермінація тканин.
2. Індукція.
3. Диференціація та диферон.
4. Камбіальні елементи.
5. Взаємодія процесів проліферації та диференціації клітин.
6. Ростучі, камбіальні та стаціонарні тканини тканини.
7. Теорія гастреї Е. Геккеля.
8. Теорія фагоцителі І.І. Мечнікова.
9. Еволюційні ідеї А.В. Рум'янцева.
10. Теорія дивергентного розвитку тканин М.Г. Хлопіна.
11. Теорія паралелізму тканинних структур О.О. Заварзіна.

11. Епітеліальні тканини. Залозистий епітелій (4 год)

Мета: Вивчити особливості будови та функції різних видів епітеліальних тканин та залоз.

Обладнання: мікроскопи, мікропрепарати різних видів епітелію та залоз, таблиці, атласи.

Питання для перевірки знань студентів

1. Дайте визначення терміну «тканина».
2. Ознаки епітеліальної тканини.
3. Функції епітеліальної тканини.
4. Будова та функції базальної мембрани.
5. Принципи класифікації епітелію.
6. Різновиди одношарового однорядного епітелію.
7. Одношаровий однорядний плоский епітелій.
8. Одношаровий однорядний призматичний мікроворсинчастий епітелій.
9. Одношаровий багаторядний перехідний епітелій.
10. Багатошаровий плоский незроговілий епітелій.
11. Багатошаровий плоский зроговілий епітелій.
12. Багатошаровий плоский слабозроговілий епітелій.
13. Секреторний цикл.
14. Екзокринні залози, їх класифікація за розміщенням.
15. Класифікація залоз за хімічним складом секрету.
16. Класифікація залоз за механізмом виведення секрету.
17. Ендокринні залози.
18. Зберігання секрету в залозах.

Методичні вказівки до лабораторного заняття

Робота № 1. Одношаровий плоский епітелій (мезотелій) сальника кроля (сріблення меж клітин). На малому збільшенні знайдіть найтоншу ділянку препарату, де чітко помітні полігональної форми клітини. При великому збільшенні розгляньте межі між клітинами, що мають вигляд звивистих ліній. Зарисуйте ділянку мезотелію. Позначте: 1 – цитоплазму; 2 – ядро клітини, 3 – межі клітин.

Робота № 2. Одношаровий однорядний кубічний епітелій нирки кроля (гематоксилін-еозин). При малому збільшенні мікроскопа знайдіть ділянку, де чітко простежуються поперечні перерізи ниркових каналців. Встановивши об'єктив великого збільшення, розгляньте будову епітелію, що вистилає ці каналці та зарисуйте його. Позначте: 1 – епітеліоцити; 2 – базальну мембрану; 3 – просвіт ниркового каналця.

Одношаровий однорядний призматичний (циліндричний) епітелій нирки кроля (гематоксилін-еозин). Цей епітелій відрізняється від попереднього тим, що висота його клітин значно перевищує їх ширину. Розгляньте одношаровий однорядний призматичний епітелій при великому збільшенні та зарисуйте. Позначте: 1 – базальну мембрану; 2 – епітеліоцити; 3 – просвіти ниркових каналців; 4 – ядра епітеліальних клітин.

Робота № 3. Одношаровий однорядний циліндричний мікроворсинчастий епітелій кишечника kota (гематоксилін-еозин). При малому збільшенні знайдіть ворсинку слизової оболонки кишечника. При великому збільшенні розгляньте будову епітелію, який її покриває та зарисуйте його. Позначте: 1 – ворсинки кишечника; 2 – епітеліальний пласт; 3 – ядра епітеліоцитів; 4 – облямівку, утворену мікроворсинками епітеліоцитів; 5 – бокалоподібні клітини.

Робота № 4. Одношаровий однорядний призматичний миготливий епітелій кишечника беззубки (залізний гематоксилін). При малому збільшенні знайдіть епітелій, який має вигляд тонкої темної смужки, що оточує просвіт кишечника. При великому збільшенні розгляньте будову та розміщення епітеліоцитів. Зарисуйте ділянку епітелію. Позначте: 1 – базальну мембрану, 2 – ядра клітин, 3 – миготливу (війчасту) облямівку, 4 – сполучну тканину.

Робота № 5. Одношаровий багаторядний призматичний війчастий епітелій трахеї свавця (гематоксилін-еозин). На малому збільшенні знайдіть ділянку трахеї з вертикальним перерізом стінки. При великому збільшенні розгляньте будову епітелію, звернувши увагу на те, що розміри його клітин неоднакові, а тому ядра розташовуються на різній висоті. Зарисуйте ділянку епітелію.

Позначте: 1 – базальну мембрану, 2 – клітини базального шару, 3 – клітини проміжного шару, 4 – війчасті клітини, 5 – ядра війчастих клітин, 6 – війки, 7 – сполучну тканину.

Робота № 6. Одношаровий багаторядний перехідний епітелій сечового міхура людини (гематоксилін-еозин). При малому збільшенні відшукайте епітеліальний пласт, що вистилає порожнину сечового міхура. При великому збільшенні розгляньте особливості будови клітин базального, проміжного та поверхневого шару. Зарисуйте ділянку перехідного епітелію. Позначте: 1 – базальну мембрану, 2 – клітини базального шару, 3 – клітини проміжного шару, 4 – клітини поверхневого шару, 5 – сполучну тканину.

Робота № 7. Багатошаровий плоский незроговілий епітелій рогівки ока великої рогатої худоби (гематоксилін-еозин). При малому збільшенні знайдіть епітеліальний пласт, що покриває рогівку ззовні. При великому збільшенні розгляньте особливості будови епітеліоцитів в різних шарах цього епітелію. Зарисуйте ділянку епітелію. Позначте: 1 – базальну мембрану, 2 – клітини базального шару, 3 – клітини шипуватого шару, 4 – клітини поверхневого шару, 5 – сполучну тканину.

Робота № 8. Багатошаровий плоский зроговілий епітелій шкіри пальця людини (гематоксилін-еозин). При малому зверніть увагу на нерівне з'єднання епітеліоцитів та сполучної клітини. При великому збільшенні ознайомтеся з особливостями будови клітин у різних шарах епітелію. Зарисуйте ділянку багатошарового плоского зроговілого епітелію. Позначте: 1 – базальну мембрану, 2 – базальний шар, 3 – шипуватий шар, 4 – зернистий шар, 5 – блискучий шар, 6 – зроговілий шар, 7 – сполучну тканину.

Робота № 9. Проста трубчаста нерозгалужена залоза (крипта) товстої кишки свині (гематоксилін-еозин). При малому збільшенні мікроскопа знайдіть крипту кишечника. Це заглиблення, що нагадує трубку. Розгляньте залозу при великому збільшенні та зарисуйте. Позначте: 1 – каймовий епітелій, 2 – кишкову крипту, 3 – бокалоподібні клітини, 4 – шийку залози, 5 – секреторний відділ.

Робота № 10. Антенальна залоза річкового рака (гематоксилін-еозин). При малому збільшенні відшукати просвіт секреторної одиниці залози. При великому збільшенні розгляньте будову секреторного епітелію, з якого складається секреторна одиниця, та зарисуйте його. Позначте: 1 – базальну мембрану, 2 – гландулоцити, 3 – порожнину секреторної одиниці, 4 – пухирці з секретом.

Робота № 11. Сальні залози шкіри свавців (гематоксилін-еозин) належать до альвеолярних розгалужених залоз. При малому збільшенні відшукайте перерізи сальних залоз, що відкриваються у волосяні сумки. При великому збільшенні схематично зарисуйте одну сальну залозу. Позначте: 1 – вивідну протоку, 2 – багатошаровий незроговілий епітелій протоки, 3 – альвеолярний секреторний відділ, 4 – базальні (росткові) клітини, 5 – залозисті клітини, 6 – базальну мембрану.

Робота № 12. Підшлункова залоза (гематоксилін-еозин). Підшлункова залоза належить до змішаних залоз, оскільки має екзокринну та ендокринну частину. При великому збільшенні можна помітити ацинозні екзокринні секреторні відділи, які відрізняються від острівців Лангерганса тим, що мають порожнину в центрі секреторної одиниці. Від цієї порожнини починається вивідна протока. Гландулоцити острівців Лангерганса виділяють свій секрет у кров. Зарисуйте ділянку зрізу залози. Позначте: 1 – міжчасткову сполучну тканину, 2 – секзокринний відділ, 3 – острівці Лангерганса.

Робота № 13. Схематично зарисуйте різновиди екзокринних залоз. Позначте залози: просту нерозгалужену трубчасту, просту розгалужену трубчасту, складну трубчасту, просту альвеолярну, просту розгалужену альвеолярну, складну альвеолярну, просту розгалужену трубчасто-альвеолярну, складну трубчасто-альвеолярну. Вивідні протоки зарисуйте світлішим кольором, а кінцеві відділи – темнішим.

12. Кров і лімфа. Кровотворення (2 год)

Мета: Вивчити морфо-функціональні особливості формених елементів крові та лімфи. Навчитися визначати гранулярні та гранулярні лейкоцити.

Обладнання: мікроскопи, мікропрепарати, таблиці, атласи.

Питання для перевірки знань студентів

1. Склад крові та її функції.
2. Будова та функції еритроцитів.
3. Будова та функції тромбоцитів.
4. Будова та функції нейтрофілів.
5. Будова та функції еозинофілів.

6. Будова та функції базофілів.
7. Лімфоцити, класифікація лімфоцитів за розміром.
8. Будова та функції моноцитів.
9. Імунітет. Неспецифічні (вроджені) захисні механізми.
10. Специфічні (набуті) захисні механізми.
11. Т-лімфоцити.
12. В-лімфоцити.
13. Плазмоцити.
14. Нульові лімфоцити.
15. Кровотворення в ембріогенезі (кровотворення в стінці жовткового мішка, печінці, селезінці, тимусі).
16. Кровотворення в постнатальному періоді.
17. Гемопоезисні тканини.
18. Характеристика стовбурових клітин крові.
19. мієлопоез
20. Лімфопоез.

Методичні вказівки до лабораторного заняття

Робота № 1. Розгляньте мазок крові риби (зафарбований за Романовським). При малому збільшенні знайдіть зображення й перейдіть на велике збільшення. Зверніть увагу на наявність ядер в еритроцитах та тромбоцитах та значну кількість трансформованих в макрофаги моноцитів. Зарисуйте виявлені формені елементи. Позначте: 1 – еритроцити, 2 – ядра еритроцитів, 3 – тромбоцити, 4 – трансформований моноцит.

Робота № 2. Мазок крові жаби (гематоксилін-еозин). При малому збільшенні знайдіть зображення й перейдіть на велике збільшення. Зверніть увагу на наявність ядер в еритроцитах. Зарисуйте еритроцити жаби. Позначте: 1 – цитоплазму, 2 – плазмолему, 3 – ядро.

Робота № 3. За допомогою гвинтового окулярного мікрометра виміряйте діаметри еритроцитів та їх ядер на мазках крові риби й жаби та визначте ядерно-цитоплазматичне співвідношення. Порівняйте отримані показники і дайте пояснення виявленим відмінностям.

Робота № 4. Мазок крові людини (азур II-еозин). При малому збільшенні знайдіть зображення й перейдіть на велике збільшення. Зверніть увагу на розміри, забарвлення та форму ядер, виявлених формених елементів та величину й забарвлення гранул у цитоплазмі гранулоцитів. Зарисуйте всі виявлені формені елементи в одному масштабі. Позначте: 1 – еритроцит, 2 – лімфоцит, 3 – моноцит, 4 – еозинофіл, 5 – базофіл, 6 – нейтрофіл, 7 – тромбоцит.

Робота № 5. Використовуючи підручники, посібники та матеріал лекцій, заповніть таблиці гемограми та лейкоцитарної формули здорової дорослої людини. Запам'ятайте константи цих таблиць.

Гемограма

Характеристики	Значення
Гематокрит (співвідношення – формені елементи/плазма)	
Гемоглобін (г %)	
Кількість еритроцитів (млн./мм ³)	
Лейкоцити (тис/мм ³)	
Тромбоцити (тис/мм ³)	
ШОЕ (швидкість осідання еритроцитів (мм/год))	

Лейкоцитарна формула

Еозинофіли (%)	Базофіли (%)	Нейтрофіли			Моноцити (%)	Лімфоцити (%)
		Юні (%)	Паличкоядерні (%)	Сегментоядерні (%)		

Робота № 6. Кровотворення в стінці жовткового мішка курки (залізний гематоксилін). При малому збільшенні мікроскопа знайдіть між ектодермою і вісцеральним листком мезодерми первинні кровоносні судини. При великому збільшенні знайдіть та зарисуйте ендотеліальні

клітини, первинні еритробласти та клітини мезенхіми, які оточують судину. Позначте: 1 – ендотеліальні клітини, 2 – первинні еритробласти, 3 – клітини мезенхіми.

Робота № 7. Розгляньте мазок червоного кісткового мозку (зафарбовано за Романовським-Гімза). При великому збільшенні (бажано використати імерсію) знайдіть клітини еритроцитарного та гранулоцитарного рядів. Зарисуйте ділянку мазка. Позначте: 1 – базofilний еритробласт, 2 – поліхроматофільний еритробласт, 3 – ацидофільний еритробласт, 4 – ретикулоцит, 5 – мієлобласт, 6 – мієлоцит, 7 – метамієлоцит, 8 – мегакаріоцит.

Робота № 8. За допомогою таблиць та матеріалу підручників і посібників побудуйте схему постембріонального гемоцитопоезу, позначивши клітини мієлопоезу та лімфопоезу.

13. Волокнисті сполучні тканини

Мета: Вивчити морфологічні та функціональні особливості волокнистих сполучних тканин. Навчитися розпізнавати різновиди волокнистих тканин.

Обладнання: мікроскопи, мікропрепарати, таблиці, атласи.

Питання для перевірки знань студентів

1. Загальна характеристика та класифікація власне сполучних тканин.
2. Резидентні клітини пухкої неоформленої сполучної тканини.
3. Блукаючі клітини пухкої неоформленої сполучної тканини.
4. Класифікація клітин пухкої неоформленої сполучної тканини за походженням.
5. Будова та функції фібробластів, фіброцитів та фіброкlastів.
6. Макрофаги та дендритні антиген-презентуючі клітини.
7. Тучні та адвентиційні клітини.
8. Міжклітинна речовина пухкої неоформленої сполучної тканини.
9. Запалення та його фази.
10. Щільна неоформлена сполучна тканина.
11. Щільна оформлена колагенова сполучна тканина.
12. Щільна оформлена еластична сполучна тканина.

Методичні вказівки до лабораторного заняття

Робота № 1. Мезенхіма зародка курки (гематоксилін-еозин). При малому збільшенні мікроскопа між щільним шаром ектодермального епітелію і зачатками органів знайдіть світлозабарвлені клітини мезенхіми. При великому збільшенні розгляньте клітини мезенхіми (округлі, зірчасті, веретеноподібні). Зарисуйте ділянку мезенхіми. Позначте: 1 – клітини мезенхіми, 2 – ядра клітин, 3 – міжклітинну речовину.

Робота № 2. Пухка волокниста неоформлена сполучна тканина підшкірної клітковини пацюка (гематоксилін-еозин). При малому збільшенні мікроскопа знайдіть ділянку, де волокна та клітини розміщені з найменшою щільністю. При великому збільшенні визначте та зарисуйте основні елементи міжклітинної речовини та типи клітини. Позначте: 1 – пучки колагенових волокон, 2 – еластичні волокна, 3 – основну речовину, 4 – фібробласти, 5 – фіброцити, 6 – макрофаги, 7 – лімфоцити, 8 – плазмоцити, 9 – тучні клітини.

Робота № 3. Щільна волокниста неоформлена сполучна тканина сітчастого шару шкіри пальця людини (гематоксилін-еозин). При малому збільшенні знайдіть сосочковий шар сполучної тканини, який прилягає до епідермісу. Глибше розміщений сітчастий шар, утворений щільною волокнистою неоформленою сполучною тканиною. При великому збільшенні розгляньте щільні пучки колагенових волокон, які йдуть в різних напрямках. Між ними помітні ядра сполучнотканинних клітин (переважно фіброцитів). Зарисуйте ділянку тканини. Позначте: 1 – пучки колагенових волокон, 2 – фіброцити.

Робота № 4. Щільна волокниста оформлена сполучна тканина сухожилля теляти (гематоксилін-еозин). При малому збільшенні розгляньте поздовжній та поперечний зріз сухожилля теляти. Зверніть увагу на пучкову будову сухожилля. Відшукайте ендотеноній та перитеноній. При великому збільшенні знайдіть пучки II і I порядку та трикутні щілини між останніми, в яких знаходяться сухожильні клітини. Зарисуйте ділянку сухожилля в поперечному та поздовжньому розрізі. Позначте: 1 – щільну оформлену сполучну тканину, 2 – яка утворює оболонку сухожилля, 3 – перитеноній, 4 – ендотеноній, 5 – сухожильні клітини.

Робота № 5. Еластична зв'язка великої рогатої худоби (пікрофуксин-гематоксилін). При малому збільшенні знайдіть ділянку поздовжньо перерізаних еластичних волокон на зрізі еластичної зв'язки. При великому збільшенні розгляньте еластичні волокна, які мають жовтуватий колір. Між ними розміщені тонкі рожеві волокна й щільні ядра фіброцитів (цитоплазма цих клітин помітна погано). Зарисуйте ділянку препарату. Позначте: 1 – еластичні волокна, 2 – колагенові волокна, 3 – фіброцити.

14. Сполучні тканини зі спеціальними властивостями

Мета: Ознайомитися з будовою та функціями сполучних тканин зі спеціальними властивостями.

Обладнання: мікроскопи, мікропрепарати, таблиці, атласи.

Питання для перевірки знань студентів

1. Жирова тканина, її функції та поширення в організмі.
2. Будова та функції білої жирової тканини.
3. Будова та функції бурої жирової тканини.
4. Морфологічна характеристика ретикулярної тканини.
5. Слизова тканина.
6. Пігментна тканина.

Методичні вказівки до лабораторного заняття

Робота № 1. Ретикулярна тканина лімфатичного вузла kota (гематоксилін-еозин). При малому збільшенні знайдіть в центральній частині зрізу найпрозорішу ділянку, в якій лімфоїдна тканина має вигляд темних тяжів, розділених світлими проміжками. При великому збільшенні у цих світлих проміжках помітні ретикулярні клітини з рожевою цитоплазмою, блідим ядром та довгими відростками. Серед них трапляються лімфоцити – клітини з малим щільним ядром, яке облямоване вузьким шаром базofilної цитоплазми. Зарисуйте ділянку препарату. Позначте: 1 – ретикулярні клітини, 2 – відростки ретикулярних клітин, 3 – ядра ретикулярних клітин, 4 – відростки ретикулярних клітин, 5 – лімфоцити.

Робота № 2. Біла жирова тканина сальника kota (судан-III та еозин). При малому збільшенні знайдіть оранжеві (або жовті) скупчення жирових клітин, які розташовані уздовж кровоносних судин. При великому збільшенні розгляньте будову однокрапельних ліпоцитів. Для цього знайдіть клітини, що залягають в один шар. Уся клітина заповнена однією великою оранжевою (або жовтою) краплею жиру. Цитоплазма бліда й утворює тонку облямівку на периферії, в якій можна помітити блідо-блакитне ядро. Зарисуйте ділянку препарату. Позначте: 1 – однокрапельну жирову клітину, 2 – краплю жиру, 3 – цитоплазму ліпоцита, 4 – ядро ліпоцита.

Робота № 3. Буря жирова тканина (гематоксилін-еози). При малому збільшенні знайдіть клітини бурої жирової тканини. При великому збільшенні розгляньте багато крапельний ліпоцит. Зверніть увагу на численні краплі жиру в його цитоплазмі. Зарисуйте ділянку препарату. Позначте: 1 – плазма лему ліпоцита, 2 – ядро, 3 – краплі жир

Робота № 4. Пігментна сполучна тканина шкіри пуголовка (нефарбований препарат). При малому збільшенні мікроскопа знайдіть скупчення пігментних клітин та зарисуйте його.

Робота № 5. Слизова тканина пупкового канатика (гематоксилін-еозин). При великому збільшенні розгляньте та зарисуйте фібробласти слизової тканини – блідо зафарбовані клітини з відростками і прозору гомогенну міжклітинну речовину між ними. Позначте: 1 – фібробласти, 2 – міжклітинну речовину.

15. Скелетні тканини (хрящові та кісткові) (4 год)

Мета: Ознайомитися з класифікацією, гістогенезом та морфо-функціональними особливостями скелетних тканин.

Обладнання: мікроскопи, мікропрепарати, таблиці, атласи.

Питання для перевірки знань студентів

1. Загальна характеристика скелетних сполучних тканин.
2. Хрящові тканини. Класифікація хрящових тканин.

3. Клітини хрящової тканини.
4. Гістогенез хрящових тканин.
5. Галінова хрящова тканина.
6. Еластична хрящова тканина.
7. Волокниста хрящова тканина.
8. Регресивні зміни хряща та його регенерація.
9. Загальна характеристика кісткових тканин.
10. Клітини кісткової тканини.
11. Класифікація кісткових тканин.
12. Незріла кісткова тканина.
13. Пластинчаста губчаста кісткова тканина.
14. Будова діафізу трубчастої кістки.
15. Прямий остеогенез.
16. Непрямий остеогенез.

Методичні вказівки до лабораторного заняття

Робота № 1. Гіаліновий хрящ ребра кроля. При малому збільшенні мікроскопа знайдіть надхрящ, що має рожевий колір. У ньому розрізняють волокнистий шар, який має кровоносні судини та хондрогенний, що містить хондробласти. Під надхрящем розміщені молоді хрящові клітини, веретеноподібної форми. У глибших зонах хряща хондроцити набувають овальної форми і утворюють ізогенні групи (по 2-3 клітини). Зарисуйте ділянку препарату. Позначте: 1 – надхрящ, 2 – хондробласт, 3 – молодий хондроцит, 4 – ізогенну групу хондроцитів, 5 – капсулу хрящової клітини, 6 – міжклітинну речовину.

Робота № 2. Еластичний хрящ вушної раковини свині (орсеїн). Розгляньте еластичний хрящ при малому збільшенні мікроскопа. Зверніть увагу, що загальний план його будови такий же, як і в гіалінового хряща. При великому збільшенні вивчіть надхрящ, хондробласти, хондроцити, ізогенні групи (в яких хондроцити розміщуються стовпчиками) та еластичні волокна червоно-коричневого кольору. Зарисуйте препарат. Позначте: 1 – надхрящ, 2 – хондробласт, 3 – молодий хондроцит, 4 – ізогенну групу хондроцитів, 5 – еластичні волокна.

Робота № 3. Волокнистий хрящ міжхребцевого диска ссавця (гематоксилін-еозин). При малому збільшенні на препараті виявляються ділянки як гіалінового, так і волокнистого хряща. У гіаліновому хрящі колагенові волокна непомітні, а у волокнистому – простежуються пучки колагенових волокон та ланцюжки хондроцитів між ними. Зарисуйте ділянку препарату. Позначте: 1 – волокнистий хрящ, 2 – пучки колагенових волокон, 3 – ланцюжки хондроцитів.

Робота № 4. Пластинчаста кісткова тканина діафізу трубчастої кістки собаки (зафарбовано за Шморлем). При малому збільшенні на препараті видно надкістя, яке має коричневий або жовтий колір. Під надкістям паралельно до нього лежать зовнішні оточуючі пластинки. Глибше розміщені остеони. Між ними помітні вставні пластинки. Із внутрішнього боку кістки помітні внутрішні оточуючі пластинки, які оточують кістково-мозковий канал. При великому збільшенні у будь-якій пластинці можна побачити остецити, відростки яких проходять у кісткових каналцях перпендикулярно напрямку пластинки. Зарисуйте ділянку діафізу. Позначте: 1 – надкістя, 2 – зовнішню оточуючу пластинку, 3 – пластинки остеона, 4 – центральний канал остеона, 5 – вставну пластинку, 6 – внутрішню оточуючу пластинку, 7 – остецити.

Робота № 5. Поздовжній переріз діафізу гомілкової кістки ссавця (зафарбовано за Шморлем). При малому збільшенні знайдіть канали остеонів, які розташовані поздовжньо, та їх анастомози (фолькманівські канали). Зверніть увагу на те, що кісткові пластинки йдуть паралельно каналам остеонів. Кісткові порожнини (в яких знаходяться тіла хондроцитів) утворюють характерні поздовжні ряди. При великому збільшенні розгляньте кісткові порожнини, звернувши увагу на їх зірчасту форму та сітку каналців, що пронизують щільний матрикс і відкриваються в канали остеонів. Зарисуйте ділянку препарату. Позначте: 1 – канал остеона, 2 – кісткові каналці, 3 – кісткові порожнини, 4 – кісткові пластинки остеона.

Робота № 6. Кісткові клітини зябрової кришки оселедця (нефарбований препарат). При малому збільшенні розгляньте кісткові порожнини, від яких відходять кісткові каналці, що пронизують тверду міжклітинну речовину. Зарисуйте ділянку препарату. Позначте: 1 – кісткові порожнини, 2 – кісткові каналці, 3 – міжклітинну речовину.

Робота № 7. Розвиток кістки з мезенхіми. Щелепа ембріона свині (гематоксилін-еозин). При малому збільшенні знайдіть острівець кістки, що розвивається. При великому збільшенні розгляньте острівці грубоволокнистої кісткової тканини, що забарвлені в рожевий колір. По периметру вони оточені остеобластами та остеокластами. Довкола острівців розташовані клітини мезенхіми. Зарисуйте ділянку кісткової тканини. Позначте: 1 – острівці грубоволокнистої кісткової тканини, 2 – клітини мезенхіми, 3 – остеобласти.

Робота № 8. Розвиток кістки з гіалінового хряща. Трубочаста кістка свині (гематоксилін-еозин). При малому збільшенні знайдіть, зарисуйте і позначте: 1 – надхрящ, 2 – зону гіалінового хряща, 3 – зону проліферації хондроцитів, 4 – зону гіпертрофії хондроцитів, 5 – зону резорбції хряща, 6 – ендохондральну кістку, 7 – червоний кістковий мозок.

Робота № 9. Використовуючи матеріал лекцій та підручника, заповніть таблицю:

Порівняння хрящової та кісткової тканини

Хрящова тканина	Кісткова тканина
<i>Подібні риси</i>	
_____	_____
_____	_____
_____	_____
<i>Відмінні риси</i>	
_____	_____
_____	_____
_____	_____

16. М'язова тканина (2 год)

Мета: Вивчити класифікацію, будову та механізм скорочення гладенької та поперечно посмугованих скелетної та серцевої м'язових тканин.

Обладнання: мікроскопи, мікропрепарати, таблиці, атласи.

Питання для перевірки знань студентів

1. Загальна характеристика та класифікація м'язових тканин.
2. Поперечносмугаста (скелетна) м'язова тканина.
3. Будова волокна скелетних м'язів.
4. Будова саркомера.
5. Механізм скорочення скелетних м'язів.
6. Ріст скелетних м'язів.
7. Серцева м'язова тканина.
8. Типи міоцитів серця
9. Гладенька м'язова тканина
10. Механізм скорочення гладеньких міоцитів

Методичні вказівки до лабораторного заняття

Робота № 1. Гладенька м'язова тканина сечового міхура жаби (гематоксилін-еозин). При малому збільшенні знайдіть м'язову оболонку сечового міхура, яка складається з пучків гладеньких міоцитів, між якими знаходяться прошарки сполучної тканини. При великому збільшенні ознайомтеся з особливостями будови та розміщення клітин. Міофібрили помітні лише на поперечних зрізах при опущеному конденсорі. Вони розміщуються по периферії клітини і мають вигляд рожевих точок. Зарисуйте ділянку препарату з поздовжньо та поперечно перерізними міоцитами. Позначте: 1 – цитоплазму міоцитів, 2 – ядра міоцитів, 3 – прошарки пухкої сполучної тканини.

Робота № 2. Поперечно-посмугована скелетна м'язова тканина язика кроля (залізний гематоксилін). При малому збільшенні знайдіть поздовжньо зрізані скелетні м'язові волокна. Це

симпласти – великі утворення з багатьма ядрами, які розміщені на периферії волокна (це особливо чітко простежується на поперечних зрізах). При великому збільшенні добре помітна поперечна посмугованість волокон, яка складається зі світлих ізотропних та темних – анізотропних дисків. Зарисуйте м'язові волокна в поздовжньому та поперечному розрізі. Позначте: 1 – м'язові волокна, 2 – плазмолему, 3 – саркоплазму, 4 – ядра міосимпласту, 5 – прошарки пухкої сполучної тканини

Робота № 3. Саркомер. Користуючись матеріалом лекцій, мікрофотографіями та таблицями, зобразіть схему будови саркомера та позначте його складові.

Робота № 4. Поперечно-посмугована серцева м'язова тканина міокарда свині (залізний гематоксилін). При малому збільшенні мікроскопа знайдіть серцеві м'язові волокна в поздовжньому та поперечному розрізі. При великому збільшенні помітно, що ці волокна складаються з окремих клітин – кардіоміоцитів, в центрі яких розташоване ядро. Щоб помітити вставний диск, який розділяє два кардіоміоцити, потрібно опустити конденсор і працювати мікрогвинтом. На світлооптичному рівні він має вигляд тонкої лінії, яка проходить поперек волокна. Зарисуйте ділянку препарату. Позначте: 1 – кардіоміоцити, 2 – вставні диски, 3 – анастомози, 4 – ядра, 5 – сполучну тканину.

17. Нервова тканина

Мета: Вивчити будову та розвиток нервової тканини. Ознайомитися з класифікацією, морфологічними і функціональними особливостями нейронів та нейроглії.

Обладнання: мікроскопи, мікропрепарати, таблиці, атласи.

Питання для перевірки знань студентів

1. Загальна характеристика нервової тканини та її походження..
2. Будова нейронів.
3. Класифікація нейронів.
4. Класифікація нейроглії.
5. Епендима.
6. Астроглія.
7. Олігодендроцити.
8. Мікроглія.
9. Нервові волокна, особливості будови м'якушевих та безм'якушевих волокон.
10. Синапси, особливості будови синапсів з хімічною, електричною передачею збудження та змішаних.
11. Ефекторні нервові закінчення.
12. Рецепторні нервові закінчення.

Методичні вказівки до лабораторного заняття

Робота № 1. Хроматофільна субстанція в мульти-полярних нейронах спинного мозку кроля (тіонін). При малому збільшенні знайдіть великі нейрони, зафарбовані в голубий колір. При великому збільшенні розгляньте світле міхуроподібне ядро, ядерце та брилки хроматофільної субстанції в перикаріоні та дендритах. Зверніть увагу на те, що в аксональному горбику та аксоні їх немає. Зарисуйте нейрон. Позначте: 1 – мультиполярний нейрон, 2 – ядро, 3 – ядерце, 4 – перикаріон, 5 – аксонний горбик, 6 – дендрити, 7 – хроматофільну субстанцію.

Робота № 2. Нейрофібрили в мультиполярних нейронах спинного мозку кроля (імпрегнація азотнокислим сріблом). При малому збільшенні мікроскопа знайдіть скупчення мультиполярних нейронів в передніх рогах спинного мозку. Серед них виберіть клітину з добре помітними відростками та світлим ядром, яку розгляньте та зарисуйте при великому збільшенні. Позначте: 1 – тіло нейрона, 2 – ядро, 3 – ядерце, 4 – нейроплазму, 5 – нейрофібрили, 6 – відростки.

Потрібно зауважити, що нейрофібрили – це артефакти, які утворюються під час фіксації нервової тканини внаслідок того, що нейрофіламенти склеюються в пучки, які забарвлюються солями срібла.

Робота № 3. Гліоцити спинномозкового ганглію собаки (гематоксилін-еозин). При малому збільшенні знайдіть великі округлі клітини зі світлим ядром, які розміщені гніздами на периферії вузла. Це псевдоуніполярні нейрони, відростки яких непомітні, оскільки препарат не зазнав

імпрегнації. При великому збільшенні зверніть увагу на те, що нейрони оточені оболонкою з дрібних мантійних гліоцитів, цитоплазма яких практично не помітна, а ядро щільне і добре зафарбоване. Зарисуйте ділянку препарату. Позначте: 1 – тіло псевдоуніполярного нейрона, 2 – ядро нейрона, 3 – ядрце, 4 – цитоплазму нейрона, 5 – ядра гліоцитів ганглія.

Робота № 4. Мієлінові волокна сідничного нерва жаби (осмієва кислота). При малому збільшенні знайдіть ізольоване мієлінове волокно. При великому збільшенні у волокні помітний блідо забарвлений центральний циліндр, оточений темним мієліновим шаром із вузловими перехватами та насічками, які мають вигляд вузьких косих щілин. Нейролема при дещо опущеному конденсорі помітна як блискуча смужка на периферії волокна. Зарисуйте волокно. Позначте: 1 – мієлінове волокно, 2 – осьовий циліндр, 3 – мієліновий шар, 4 – вузловий перехват, 5 – насічки мієліну, 6 – нейролему.

Розгляньте та зарисуйте також поперечний зріз сідничного нерва жаби. Позначте: 1 – епіневрій, 2 нервові волокна, 3 – мієлінові оболонки, 4 – осьові циліндри.

Робота № 5. Безмієлінові нервові волокна селезінкового нерва кроля (гематоксилін-еозин). При малому збільшенні знайдіть ізольовані нервові волокна. При великому збільшенні вони мають вигляд тонких рожевих тяжів, по ходу яких розміщені овальні ядра нейролемоцитів, що мають синьо-фіолетовий колір. Зарисуйте волокна. Позначте: 1 – безмієлінові нервові волокна, 2 – ядра нейролемоцитів.

Робота № 6. Чутливе інкапсульоване нервове закінчення шкіри пальця людини (гематоксилін-еозин). При малому збільшенні в сітчастому шарі шкіри знайдіть крупні тільця з шаруватою структурою. На поздовжньому зрізі вони мають овальну форму, а на поперечному – круглу. У центрі тільця помітна блідо зафарбована внутрішня колба, яка оточена капсулою з пластинчастої сполучної тканини. Зарисуйте тільце. Позначте: 1 – зовнішню сполучнотканинну капсулу, 2 – колагенові волокна в капсулі, 3 – ядра фібробластів, 4 – внутрішню гліальну колбу.

Робота № 7. Рухове нервове закінчення на поперечно-посмугованих скелетних м'язах (імпрегнація сріблом). При малому збільшенні знайдіть зафарбовані в жовтий колір м'язові волокна. До них підходять мієлінові нервові волокна чорного або темно-коричневого кольору, які дають термінальні розгалуження. У ділянці термінального галуження помітні ядра гліоцитів. Зверніть увагу на відсутність поперечної посмугованості в ділянці нервового закінчення. Зарисуйте нервове закінчення. Позначте: 1 – нервово-м'язове закінчення, 2 – мієлінове нервове волокно, 3 – кінцеві гілочки аксона, 4 – ядра лемоцитів, 5 – поперечнопосмуговане м'язове волокно.

3. КОРОТКИЙ КОНСПЕКТ ЛЕКЦІЙ ІЗ ЗАГАЛЬНОЇ ЦИТОЛОГІЇ Й ГІСТОЛОГІЇ

ЛЕКЦІЯ 1. ПРЕДМЕТ І ЗАВДАННЯ ЦИТОЛОГІЇ ТА ГІСТОЛОГІЇ

1. Предмет і завдання цитології та гістології.
2. Історія розвитку цитології та гістології.

1. Предмет і завдання цитології та гістології

Цитологія (від гр. cytos, чи kytos – клітина, порожнина й logos – учення, наука), або **біологія клітини** – наука про закономірності будови, розвитку та життєдіяльності клітини. На різних рівнях організації живого клітини надзвичайно мінливі за будовою. Вони можуть являти собою окремих організм, можуть об'єднуватись у колонії чи входити до складу багатоклітинних організмів.

Поділяється на загальну та прикладну.

Загальна цитологія вивчає найзагальніші структурно-функціональні та генетичні особливості, характерні для клітин усіх організмів.

Прикладна цитологія розглядає специфічні характеристики клітин конкретних тканин та органів, зумовлені особливостями їхнього розвитку, життєдіяльності та функцій.

Знання, отримані цитологією, необхідні для вирішення багатьох проблем біології, сільського господарства та медицини.

Гістологія (від гр. histos – тканина, logos – учення) – наука про тканини. Але це поняття охоплює цілу галузь людських знань. Гістологія – наука про розвиток, структурну організацію й функції клітин, тканин і органів у процесі історичного та індивідуального розвитку багатоклітинних організмів і цілеспрямоване управління цими процесами.

Предмет вивчення гістології – клітинні комплекси (тканини) у їх взаємодії один з одним, із міжклітинним та зовнішнім середовищем.

Завдання гістології полягають у вивченні еволюції тканин, становлення й розвитку їх в організмі; у вивченні будови й функцій клітин, тканин, органів і міжклітинної речовини. Вона також вивчає регенерацію тканин і регуляторні механізми, які забезпечують функціональну цілісність тканин.

Гістологію поділяють на:

- 1) **загальну гістологію** – вивчає основні принципи розвитку, будови й функції клітин і тканин;
- 2) **прикладну гістологію** – вивчає структуру й функції тканинних комплексів у складі органів тіла багатоклітинних організмів.

Напрямки сучасної гістології

1) **гістофізіологія** – вивчає біохімічні та фізіологічні функції й механізми життєдіяльності тканин і їх комплексів, їх взаємодію із зовнішнім середовищем;

2) **гістохімія** – вивчає хімічні компоненти тканин багатоклітинних тварин і людини;

3) **порівняльна гістологія** є основою еволюційної гістології, яка вивчає становлення й розвиток тканин у процесі історичного розвитку організмів;

4) **експериментальна гістологія** – вивчає будову й функції клітинних комплексів при спрямованій дії на них різних факторів: фізичних, хімічних, біологічних і т.ін.

Ми знаємо, що всі організми мають між собою багато схожого. Так, вони потребують поживних речовин, щоб існувати, рости, давати потомство. Але для того, щоб зрозуміти, як це відбувається, потрібно вивчати життя на рівні клітин.

2. Історія розвитку цитології та гістології

Цитологія як наука сформувалась наприкінці XIX століття, хоча перші уявлення про клітину склались ще в XVII ст. У цей час було винайдено мікроскоп (рис. 6. 1). Багато вчених вважає, що перший мікроскоп був сконструйований Г. Галілеєм (1609–1610). Інші приписують його створення братам Янсенам (1590), або німецькому дослідникові Й. Кеплеру (1617).

У 1665 р. Р. Гук уперше описав будову кори коркового дуба й увів у науку термін “клітина”. *“Взявши шматочок світлого корка, я відрізає від нього... гострим як бритва ножем ... дуже тонку пластинку. Коли потім я помістив цей зріз на чорне предметне скло ... і став розглядати його під мікроскопом, спрямувавши на нього світло за допомогою плоско-випуклого дзеркала, я дуже ясно побачив, що весь він пронизаний отворами й порами... Ці пори, або комірки, були не дуже глибокими, а склалися з дуже багатьох маленьких комірок, вичленених з однієї довгої безперервної пори особливими перегородками. Така будова властива не лише для корка. Я*

розглядав за допомогою свого мікроскопа серцевину бузини й різних дерев, а також внутрішній м'якуш порожнистого стебла тростини, деяких овочів та інших рослин... І виявив у всіх такий же план будови, що й у корка". Цими словами в 1665 р. Р. Гук уперше повідомив про існування клітин. Потрібно зауважити, що в корці він спостерігав не клітини, а лише порожні клітинні стінки, без їхнього живого вмісту.

У 1671–1682 рр. М. Мальпігі і Н. Грю повторили дослідження Р. Гука й описали мікроструктуру деяких органів рослин; Н. Грю також увів у науку термін **тканина**.

У період 1676–1719 рр. А. Левенгук відкрив червоні кров'яні тільця й чоловічі статеві клітини. Теорія преформації, що виникла в цей час, панувала протягом XVII – XVIII ст. Цей учений спостерігав також одноклітинні організми (інфузорії та бактерії).

Але в XVII ст. клітину ще не розглядали як структурну одиницю живого. Її вважали пустотілою порожниною, хоча ще Р. Гук звернув увагу на її вміст, назвавши його "клітинним соком".

Загалом у XVIII ст. відбулося зниження інтересу до вивчення клітини, пов'язане з недосконалістю мікроскопічної техніки. Добре вивченою була оболонка рослинної клітини, тоді як внутрішній вміст залишався невивченим.

Наприкінці XIX – на початку XX століття петербурзькими та голландськими майстрами були створені ахроматичні мікроскопи, які дозволили перейти до систематичних досліджень рослинних і тваринних клітин та тканин і ознаменували новий період у розвитку цитології та гістології.

У 1801 р. з'являється перша класифікація тканин тварин, запропонована М. Біша, якого вважають засновником гістології. Він уважав, що органи тварин утворюються шляхом комбінації різних тканин, яких налічив 21. Таку велику кількість, можна пояснити тим, що застосовувались макроскопічні методи дослідження, що й призвело до помилки.

У 1802 році Бауер дав перші зображення ядер рослинних клітин. У 1825 – 1827 рр. Я. Пуркінє описує ядро в яйцеклітинах курки, а згодом ядра клітин інших тваринних тканин. У 1831 р. Р. Броун описує ядро в клітинному соку епідермісу орхідних.

У 1834 р. російський учений П. Ф. Горянінов висловив думку про загальний план будови рослин і тварин. Але його книга була написана латинською мовою й тому не стала відома широкому загалу вчених. Лише через п'ять років Т. Шван (1839) видав свою книгу "Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений", у якій сформулював **клітинну теорію**. Опирався він на відкриття М. Шлейдена (1838) клітинної будови рослин і гомологічності походження клітин. Згідно із цією теорією:

1) клітини являють собою основні елементи життя – найдрібніші одиниці, які ще можна назвати "живими";

2) усі організми складаються з однієї або багатьох клітин.

У 1855 р. Р. Вірхов додав до цих тверджень ще одне:

3) усі клітини утворюються лише в результаті ділення інших клітин. Потрібно сказати, що Вірхов уважав клітину елементарною морфологічною одиницею живого, але неправильно розглядав організм як суму клітин. Неправильні уявлення були й у Шлейдена та Швана. Так, Шлейден створив теорію *цитобластеми*, згідно з якою клітини виникають із неклітинної речовини.

Уявлення про протоплазму сформувалося завдяки працям Г. де Барі (1850), Прінгхейма (1854), Л. С. Ценковського (1863), які показали, як саме відбуваються основні життєві процеси у рослинних та тваринних клітинах.

Говорячи про клітинну теорію, потрібно згадати й про кризу якої вона зазнала у XIX – XX ст. Це було пов'язано з тим, що, на думку деяких учених, ця теорія погано пояснювала будову вірусів, бактерій, синьо-зелених водоростей.

Пізніші дослідження Р. Келлікера (1844), К. Негелі (1846), та інших учених показали хибність теорії цитобластеми. Було доведено, що в ембріогенезі утворення клітин відбувається за рахунок ділення яйцеклітини. Згодом це було підтверджено дослідженнями Р. Ремарка (1852), який відкрив амітоз. Проаналізувавши роботи цих учених, Р. Вірхов у 1858 р. сформулював знамените положення: "*Omnis cellula e cellula*" ("всяка клітина – від клітини").

У 1857 Ф. Лейдиг запропонував розділити тканини тварин і людини на чотири типи: епітеліальну, сполучну, м'язову і нервову. Це мало велике значення для гістології, і ми ще й досі користуємося цією класифікацією.

Якщо амітоз був відкритий у 1852 р., то мітоз ще довгий час залишався невідомим. Важко сказати, хто саме відкрив цей процес. Багато вчених описували окремі фази мітозу. Це В. Гофмейстер (1849), О. Ковалевський (1871), Е. Руссов (1872) та інші. Але перший найбільш

систематичний опис мітозу належить Е. Страсбургеру (1875) – “Про клітиноутворення та клітинне ділення”. Цей учений довів, що мітоз у всіх рослин і тварин проходить однаково. Але Е. Страсбургер хибно вважав, що хроматинові нитки (тобто хромосоми) діляться поперек.

Нову інформацію про мітоз дали дослідження Флемінга (1883), який розділив мітотичний цикл на 5 стадій, опис яких відповідає сучасним уявленням. Він увів терміни: *мітоз*, *амітоз*, *хроматинова нитка*, *ахроматин*, *екваторіальна пластинка*. У 1884 р. Е. Страсбургер вводить терміни *профаза*, *метафаза*, *анафаза*. Термін *телофаза* був запроваджений 1894 року М. Гейденгайном.

У 1888 р. Т.Бовері доводить індивідуальність хромосом, які до цього часу вважались безперервною ниткою, й описує їх поздовжнє розщеплення. У цьому ж році Вальдеєр вводить термін *хромосома*, а О. Гертвіг формулює правило “*кожне ядро – з ядра*”.

У 1892 р. побачила світ монографія О. Гертвіга “Клітина й тканини”. У ній він узагальнив біологічні явища, виходячи з особливостей будови та функціонування клітин.

Довгий час загадковими були процеси розвитку статевих клітин та запліднення, хоча окремі дані, як уже було сказано, містились у працях Т. Швана і Р. Келікера. Але лише Е. ван Бенеден у 1870 р. встановив, що яйце – яйцеклітина, а в 1875 р. теоретично доводить утворення ядра зиготи зі злиття пронуклеусів. У 1883 р. І. М. Горожанкін дає точний опис запліднення у голонасінних, а С. Г. Навашин у 1898 р. – відкриває подвійне запліднення у покритонасінних. Після відкриття процесів запліднення на ядро клітини починають дивитись як на носія спадковості.

На початок ХХ століття були описані такі органоїди клітини: центросоми (Е. ван Бенеден, 1876; Т. Бовері, 1898), хондріосоми (Белда, 1894), апарат Гольджі (1898).

Перші цитофізіологічні праці належать таким ученим, як В. Ру (1884); Борн та Ж. Леб (1897). Але лише в 30-х роках ХХ століття цитологія перестала бути морфологічною наукою. Нині виділяють **цитоморфологію**, **цитохімію**, **цитофізіологію**, **цитогенетику**.

Проблеми цитології:

1. *Проблема еволюції клітини та її структури.*

2. *Проблема авторегуляції.*

3. *Проблема авторепродукції* (ріст, саморепродукція, генетичні особливості в нормі та патології).

Значний вплив на розвиток цитології та гістології мала праця “Походження видів” Ч. Дарвіна (1859).

Великий внесок у розвиток гістології зробили російські вчені. Із середини ХІХ ст. виходить серія робіт П. В. Овсянникова (1827 – 1906) та М. М. Якубовича (1817 – 1879), які вивчали морфологію нервової системи.

Після утворення самостійних кафедр гістології та ембріології в російських університетах у другій половині ХІХ ст. (у Петербурзькому в 1864 р., у Московському – в 1866, Харківському – в 1867, у Медико-хірургічній академії – в 1869) виникають провідні гістологічні школи. Серед них світове значення мала казанська неврогістологічна школа (К. А. Арнштейн, О. С. Догель, Д. О. Тимофеев та ін.). Від неї згодом відділилась петербурзька школа, яку очолив О. С. Догель. Представники московської школи – О. І. Бабухін та І. Ф. Огнев вивчали розвиток, будову та функції нервової тканини.

Дослідженнями гангліїчних клітин сечового міхура та регенерацією і дегенерацією нервових волокон після травми займався й М. Д. Лавдовський (Військово-медична академія). Після нього цю кафедру очолив О. О. Максимов, який займався дослідженням гістогенезу сполучної тканини, зокрема крові, і створив унітарну теорію кровотворення.

У другій половині ХІХ ст. з’являються класичні праці І. І. Мечникова та О. О. Ковалевського щодо порівняльного дослідження безхребетних та нижчих хребетних. Вони довели єдність тваринного світу і дали початок еволюційній гістології та ембріології.

У радянський час гістологія поповнилася працями О. О. Заварзіна та М. Г. Хлопіна, які вивчали загальні закономірності гістогенезу. О. О. Заварзін поклав в основу класифікації тканин функціональний принцип. Він показав, що у тварин різних систематичних груп тканини, які виконують схожі функції, мають подібну будову. Це явище отримало назву *закон паралельних рядів тканинної еволюції*. Хлопін показав, що тканини розвиваються у процесі історичного та індивідуального розвитку дивергентно, тобто шляхом розходження ознак, і цей розвиток іде в

нерозривному зв'язку з розвитком органів. Еволюційний напрямок розроблявся також О.М.. Северцевим, П. П. Ивановим, Д. П. Філатовим та В. О. Догелем.

ЛЕКЦІЯ 2. МЕТОДИ ЦИТОЛОГІЧНИХ ТА ГІСТОЛОГІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ

1. Дослідження живих клітин.
2. Дослідження фіксованих клітин, виготовлення препаратів.
3. Мікроскопія.

1. Дослідження живих клітин

Мікроскопічне дослідження живих клітин і тканин широко використовують у цитології. Для цього готують препарати. Дрібні одноклітинні організми переносять на предметне скло і досліджують їх. Живі клітини багатоклітинних організмів досліджувати складніше, оскільки їх потрібно виокремити із тканин, не пошкодивши, і забезпечити відповідні умови для підтримання життєдіяльності. Для цього були розроблені методи вивчення клітин та тканин *in vitro*. Клітини та тканини вирощуються поза організмом у скляних камерах із поживним середовищем. При цьому зберігається здатність клітин до руху, розмноження та диференціації. *Первинні культури* гинуть протягом кількох тижнів. Виведені *стабільні лінії* генетично змінених клітин можуть зберігатись у культурі десятки років.

2. Дослідження фіксованих клітин, виготовлення препаратів

Ряд цитологічних та гістологічних досліджень неможливо провести без використання фіксованих препаратів клітин. Препарат може являти собою *мазок* (наприклад, мазок крові, кісткового мозку), *відбиток* (напр., відбиток печінки чи селезінки), *плівку з тканини* (напр., пухка сполучна тканина), *тотальний препарат* органа (напр., очеревина, м'яка мозкова оболонка), *тонкий зріз*. У гістологічних дослідженнях основним методом є вивчення зафарбованих зрізів різних тканин і органів. Підготовка такого гістологічного препарату включає:

1. **Фіксацію матеріалу.** Для цього, найчастіше, шматочок тканини (блок) занурюють у фіксатор (формалін, спирт, пікринову кислоту тощо) – це *імерсійна фіксація*. Якщо ж фіксатор вводять через судинну систему – то це *перфузійна фіксація*. Найпоширеніший фіксатор – 4%-й розчин формаліну, забуферений до нейтрального рН. При фіксації можлива поява *артефактів*³.

2. **Проводка (зневоджування) матеріалу.** Здійснюється в спиртах зростаючої концентрації (50 %, 70 %, 95 %, абсолютний) для видалення води.

3. **Заливка (ущільнення) матеріалу** – здійснюється парафіном, целоїдином або спеціальними пластмасами. Перший її етап називається *просвітлення*. Він здійснюється в речовинах, що змішуються як із парафіном, так і зі спиртом (наприклад, ксилол). Переміщуючи блок через декілька порцій ксилолу добиваються повного заміщення спирту ксилолом. Потім блок поміщають у суміш ксилол-парафін, а згодом у парафін. У результаті блок стає достатньо щільним і його можна різати на мікротомі.

4. **Виготовлення зрізів.** Виконується на мікротомі особливими ножами – бритвами. При цьому отримують зрізи від 5 до 20 мкм, в оптимальному варіанті *серійні*⁴.

5. **Фарбування зрізів.** Зазвичай здійснюється після їх приклеювання до предметного скла й *депарафінування* (видалення парафіну). Оскільки барвники це водяні або спиртові розчини, то скло з наклеєними зрізами спершу поміщають у ксилол для видалення парафіну, а потім у спирти спадної концентрації для видалення ксилолу. Фарбування дозволяє виявити різні структурні компоненти тканин і клітин завдяки тому, що різні їх складники неоднаково забарвлюються різними барвниками.

Барвники поділяють на основні та кислі.

А. *Основні* (гематоксилін, метиленовий синій, толуїдиновий синій, тіонін, азур II тощо) активно зв'язуються зі структурами, які містять кислоти (ДНК, РНК) і мають негативний заряд. Здатність до забарвлення основними барвниками називається *базофілією*. У клітині базофільним є ядро

³ *Артефакти* (від лат. arte – мистецтво, і factum – продукт) – ознаки, які виникають в культурі клітин чи тканин унаслідок втручання дослідника на різних етапах обробки матеріалу і які відсутні в цих культурах за життя. Наприклад, стиснення клітин чи тканин при фіксації.

⁴ *Серійні зрізи* – ті, що йдуть один за одним у вигляді стрічки.

(тому що містить ДНК та РНК) і цитоплазма за умови високого вмісту рибосом та гранулярної ендоплазматичної сітки. При зв'язуванні основних барвників із деякими специфічними структурами (наприклад, гранули базofilів та тучних клітин) спостерігається метахромазія – зміна забарвлення.

Б. *Кислі барвники* (еозин, еритрозин, оранж G, ліхтрюн) зв'язуються з різними структурами, які мають позитивний заряд. Здатність зафарбовуватись такими барвниками називається *оксифілією*, або *ацидофілією*. Вона характерна для цитоплазми (якщо в ній багато мітохондрій і деяких секреторних білкових гранул), еритроцитів (через високий уміст гемоглобіну).

6. **Монтування зрізів.** Зрізи заключають у бальзам і покривають покривним скельцем.

Виготовлення заморожених зрізів

Виконується на заморожувальному мікромомі чи кріостаті. При цьому не потрібна заливка. Такий метод використовують у медицині для *експрес-діагностики*, зокрема, при проведенні операцій.

Фарбування нефіксованих тканин. Вітальне фарбування. Деякі барвники (трипановий синій, туш, літсвий кармін) являють собою не розчини, а завислі частки. При введенні в організм (напр., у кров) ці частинки захоплюються фагоцитуючими клітинами і накопичуються в них. Ці барвники нетоксичні й не руйнуються клітинами.

Цитохімічні та гістохімічні методи дослідження

Спрямовані на виявлення в клітинах та тканинах конкретних хімічних речовин (напр., заліза, кальцію, білків, ліпідів, нуклеїнових кислот, глікогену, ферентів) або хімічних груп. Ґрунтуються ці методи на специфічному зв'язуванні барвників з певними хімічними речовинами (напр., РНК, ДНК). Методи цито- та гістохімії застосовують при вивченні розподілу й оцінці вмісту в клітинах чи тканинах різних речовин.

Метод авторадіографії – ґрунтується на виявленні локалізації в тканинах уведених речовин, які помічені радіоізопами. Цей метод дозволяє простежити перебіг включення міченого попередника в макромолекули й транспорт цих макромолекул у клітинах та тканинах. За допомогою цього методу отримано дані про процеси синтезу та секреції різних речовин, локалізацію рецепторів, ділення клітин, кінетику клітинних популяцій.

Рентгеноструктурний аналіз застосовують із метою встановлення будови білків, нуклеїнових кислот та інших макромолекул.

Метод диференційованого центрифугування. Суть методу полягає в тому, що за великих швидкостей обертів ротора ультрацентрифуги створюється відцентрове прискорення, яке перевищує сили гравітації в 10^4 – 10^5 разів. Під дією таких значних відцентрових сил досягають диференційованого осідання (*седиментації*) різних структурних компонентів клітини. Після розділення їх можна вивчати. Седиментації піддаються навіть деякі високомолекулярні речовини.

У цитологічних дослідженнях широко використовують біохімічні методи, наприклад, *хроматографію* — адсорбційну, іонообмінну, розподільну, осадову, тонкошарову тощо. Процес хроматографування часто поєднується з електрофорезом. До біофізичних методів для цитологічних досліджень належать також потенціометричні, полярографічні та спектроскопічні методи аналізу.

3. Мікроскопія

Світлова мікроскопія

Препарат вивчається в *проникаючому світлі*. Світло збирається в *конденсорі*, пропускається крізь препарат і змінюється, оскільки структури, що утворюють препарат, мають різні властивості. Потім світло проходить через *об'єктив*, у фокальній площині якого формується зображення. *Окуляр* збільшує це зображення й спрямовує його в око (рис. 6.1; 6.4). Головні характеристики мікроскопа – *роздільна здатність*⁵ і *збільшення*⁶.

⁵ *Роздільна здатність* – це мінімальна відстань між двома точками об'єкта, на якій вони розрізняються як окремі. Вона зумовлюється об'єктивом і залежить від довжини світлової хвилі (збільшується з її вкороченням) і *числової апертури* (оптична характеристика об'єктива; роздільна здатність збільшується в міру її зростання). Теоретична роздільна здатність світлового мікроскопа – 0,2 мкм, практична, зазвичай – 0,4 мкм.

⁶ *Збільшення* – співвідношення між лінійними розмірами об'єкта, і його зображення в мікроскопі. Загальне збільшення світлооптичного мікроскопа дорівнює 2000 – 2500, але корисне – до 1500 разів.

Методи світлової мікроскопії

Мікроскопія в темному полі. Препарат за допомогою *спеціального конденсора* освітлюється *косими променями*. Якщо об'єкта немає – то поле зору здається темним. Цей метод дозволяє виявити структури, розміри яких знаходяться за межами роздільної здатності світлового мікроскопа. Може використовуватись для вивчення живих клітин.

Фазово-контрастна мікроскопія. Дозволяє вивчати живі клітини без фіксації та фарбування. Ґрунтується на неоднаковій зміні *фази* світлових променів при проходженні через різні структури об'єкта. За основу методу взято відмінності в показниках заломлення окремих ділянок прозорого об'єкта і навколишнього середовища, внаслідок чого змінюється швидкість проходження світла в ділянках із більшим і меншим заломленням. *Фазово-контрастний мікроскоп* перетворює невидимі для нашого ока фазові відмінності в амплітудні.

Люмінесцентна мікроскопія. За допомогою люмінесцентної, або флуоресцентної мікроскопії проводять вивчення живої клітини. Флуоресценція — світіння об'єкта, збуджуване поглинутою ним світловою енергією. Процес люмінесценції збуджується ультрафіолетовою, синьою й фіолетовою ділянками спектра.

Багато клітинних структур і речовин мають власну первинну флуоресценцію (хлорофіл, вітаміни А і В₁, деякі пігменти). Інші речовини клітин не спроможні до флуоресценції, але після попередньої обробки їх люмінесцентними барвниками починають світитися. До таких барвників належать флуоресцин, акридин оранжевий, берберин-сульфат, флоксин та ін.

Деякі із флуорохромів (загальна назва барвників) вибірково фарбують окремі клітинні структури й речовини. Так, акридин оранжевий забарвлює ДНК у зелений, а РНК — в оранжевий кольори, що використовується для вивчення локалізації нуклеїнових кислот у клітинах різних організмів.

За допомогою методу люмінесцентної мікроскопії можна вивчати зміни клітин та їхніх структур за різних функціональних станів.

Якщо джерелом флуоресценції є сині й фіолетові ділянки спектра, то апаратура складається зі звичайного біологічного мікроскопа, низьковольтної лампи (для мікроскопа) із синім світлофільтром, який пропускає промені світла з довжиною хвилі, що збуджує флуоресценцію, і жовтого світлофільтра, який поглинає зайве синє випромінювання. Для застосування як джерела флуоресценції ультрафіолетової частини спектра слід використовувати спеціальний флуоресцентний мікроскоп з оптикою із кварцу, який пропускає ультрафіолетове випромінювання.

Електронна мікроскопія. Цей метод досліджень клітини почав інтенсивно розвиватися після винайдення в 1931 – 1932 рр. електронного мікроскопа американськими вченими Є. Руска, М. Кнолем і Б. Боріссом.

В електронному мікроскопі замість світлового випромінювання використовується пучок електронів, який отримують від катодної лампи (рис. 6. 4). За допомогою електронного мікроскопа вивчають неживі об'єкти – препарати. Живі об'єкти вивчати не вдається, оскільки їх треба поміщати у вакуум, а у вакуумі електрони не розсіюються й потрапляють на об'єкт. Лінзами в електронному мікроскопі є електромагнітні поля.

Трансмійсний (просвічуючий) електронний мікроскоп (рис. 6.2). *Пучок електронів*, який випромінюється *електронною гарматою*, проходить через об'єкт (розміщений у колоні мікроскопа), спрямовується на *флуоресцентний екран* і створює плоске зображення, яке згодом фотографується на плівку чи пластинку (рис. 6.4). Електронний пучок фокусується електромагнітними лінзами. Теоретична роздільна здатність – 0,002 нм, практична 0,2 – 0,5 нм. Збільшення 100 – 500 тисяч разів.

Скануючий (растровий) електронний мікроскоп. Поверхня об'єкта сканується електронним пучком, що досягається завдяки його відхилення спеціальним пристроєм (дефлектором). Вторинні електрони, які розсіюються чи випромінюються поверхнею об'єкта, сприймаються детектором і фокусуються на екрані, формуючи тривимірне зображення. Роздільна здатність менша, ніж у трансмісійного, й становить приблизно 3 – 10 нм. Збільшення – 20 тисяч разів.

ЛЕКЦІЯ 3. МОРФОЛОГІЯ КЛІТИНИ. КЛІТИННА ТЕОРІЯ

1. Загальні принципи структурно-функціональної організації клітини.
2. Основні компоненти клітини.
3. Хімічний склад клітини.
4. Клітинна теорія.

1. Загальні принципи структурно-функціональної організації клітини

Клітина – елементарна структурна, функціональна й генетична одиниця, що входить до складу всіх організмів. Так, організм людини складається приблизно з 10^{13} клітин, які поділяються більш як на 200 різновидів. Уміст клітини відділений від навколишнього середовища та від інших клітин **плазматичною мембраною (плазмолемою)**.

2. Основні компоненти клітини

Усі еукаріотні клітини складаються із двох основних компонентів: **ядра й цитоплазми** (ці компоненти часто називають **протоплазмою**). В ядрі розрізняють хроматин (хромосоми), ядерну оболонку й нуклеоплазму (каріоплазму). Цитоплазма неоднорідна за своїм складом і включає в себе **гіалоплазму** (основну плазму), у якій знаходяться **органели та включення** (рис. 6.5).

Гіалоплазма (клітинний сік, цитозоль, клітинний матрикс) – внутрішнє середовище клітини, яке становить приблизно 55 % її загального об'єму.

Органели – структури, які постійно наявні в цитоплазмі й спеціалізовані на виконанні певних функцій. Поділяються на **органели загального значення** (наявні у всіх клітинах, оскільки забезпечують їхню життєдіяльність; це – мітохондрії, рибосоми, ендоплазматична сітка, комплекс Гольджі, лізосоми, пероксисоми, клітинний центр, компоненти цитоскелету, пластиди (у рослин)) і **спеціальні органели** (є лише в деяких клітинах і забезпечують виконання специфічних функцій; це – війки, джгутики, мікрворсинки, міофібрили, акросоми у сперматозоїдів).

Оскільки до складу багатьох органел входить елементарна біологічна мембрана, органели поділяють також на **мембранні** (мітохондрії, ендоплазматична сітка (ЕПС), комплекс Гольджі, лізосоми, пероксисоми) та **немембранні** (клітинний центр, рибосоми, війки, мікрворсинки, джгутики, компоненти цитоскелета).

Включення – тимчасові компоненти цитоплазми, утворені в результаті накопичення продуктів метаболізму клітин.

Функціональні системи (апарати) клітини – комплекси органел, які під контролем ядра забезпечують виконання найважливіших функцій клітини. Виділяють: 1) **синтетичний апарат**; 2) **енергетичний апарат**; 3) **апарат внутрішньоклітинного травлення**; 4) **цитоскелет**.

3. Хімічний склад клітини

Найбільш поширені в організмах елементи називаються **макроелементами**. Вони складають 99,9 % живої речовини. До цієї групи належать: С, N, O, H, S, P, K, Ca, Na, Mg, Fe, Cl. Частка йоду, бром, алюмінію марганцю, міді та інших елементів значно менша (0,1 %), тому їх називають мікроелементами.

Кальцію багато в протоплазмі клітин кісткової, хрящової тканини та крові. Велика кількість фосфору в клітинах зумовлена великим значенням цього елемента для анаеробного гліколізу (фосфатні зв'язки є джерелом енергії). Калію особливо багато в клітинах м'язів (300 мг/100 г сирової ваги). Також іони натрію та калію мають велике значення для проведення нервового імпульсу. Сірка входить до складу багатьох амінокислот. Крім того, SH-групи відіграють значну роль в утворенні зв'язків між амінокислотними залишками в білках.

Є дві групи речовин протоплазми: **неорганічні й органічні**.

Неорганічні речовини. Основну масу протоплазми становить вода (80 – 85 %). Вона є розчинником багатьох іонів і дисперсним середовищем, яке забезпечує колоїдний стан речовин у протоплазмі. Усі фізіологічні процеси відбуваються у водному середовищі. Водний баланс клітини поповнюється ззовні. Повне оновлення води відбувається в амеби за 7 днів, у верблюда – за 3 місяці, у черепахи – за рік, у кактуса – за 29 років, у людини за 4 тижні. Вода у протоплазмі є не лише у вільному стані, але й зв'язана водневими зв'язками з полярними групами білкових молекул.

Інші неорганічні речовини містяться в протоплазмі у вигляді солей або в поєднанні з органічними речовинами. Наприклад, деякі метали входять до складу складних білків (залізо – в гемоглобін, магній – у хлорофіл, мідь – у гемоціанін). Солі знаходяться в дисоційованому стані у вигляді позитивно заряджених катіонів (наприклад, Na^+) або негативно заряджених аніонів (Cl^-).

Протоплазма клітин різних тканин містить неоднакову кількість неорганічних речовин. Таким чином, у різних місцях організму їх концентрація може відрізнятися. Ця диференціальна концентрація називається **осмотичний градієнт**. Вона може зберігатися навіть між тілом водної тварини й навколишнім середовищем.

Органічні речовини

Білки. Відомо, що без білків та їх сполук з іншими речовинами життя неможливе. Як *структурні білки* вони беруть участь у побудові протоплазми, де становлять 80 % сухої маси. В обмінних процесах відіграють роль біологічних каталізаторів – *ферментів (ензимів)*. Білки антитіла захищають організм від чужорідних речовин.

Білки поділяють на *прості*, які складаються лише з амінокислот (наприклад, колаген, еластин, ретикулін); і *складні*, які є сполуками білків і небілкових речовин. До останніх належать *нуклеопротеїди* – сполука білка й нуклеїнової кислоти; *глікопротеїди* – сполука білка з вуглеводними групами (наприклад, слиз і слизоподібні речовини); *хромопротеїди* – сполука білка із залізовмісним комплексом (наприклад, гемоглобін); *ліпопротеїди* – сполука білка з жироподібними речовинами.

Нуклеїнові кислоти. ДНК і РНК. Відіграють важливу роль у збереженні, реалізації та передачі генетичної інформації.

Ліпіди. Дуже поширені в протоплазмі, без них нормальне існування клітин неможливе. До них належать *прості жири* та *ліпоїди* (жироподібні речовини).

Жири – сполуки жирних кислот із гліцерином, не мають вільних гідрофільних груп, а тому рідко вступають у хімічний зв'язок із білками протоплазми й перебувають в ній, переважно, у вигляді завислих крапель. Функція – енергетична.

Ліпоїди – речовини різної будови, схожі до жирів за властивостями розчинності. Беруть участь у побудові протоплазми, де, очевидно, знаходяться у вигляді ліпопротеїдів. Молекула ліпідів має *гідрофільний та гідрофобний полюси*.

Вуглеводи. Сполуки, у яких вуглець зв'язаний із воднем та киснем. Одна з основних функцій – енергетична. Поділяються на *прості* – моносахариди (наприклад, глюкоза) і *складні* – ди- та полісахариди. Особливо велике значення мають полісахариди. Так, целюлоза виконує будівельну функцію, крохмаль та глікоген – запасуючу. Найбільш важливими серед полісахаридів вважаються *кислі мукополісахариди*. Вони входять до складу мембран, які одягають висні клітини (наприклад, у кишечнику), а також входять до складу сполучної тканини (гіалуронова кислота, хондроїтинсірчана кислота, гепарин). Молекули цих речовин нагадують губку, у порях якої може накопичуватися й рухатися вода та дрібні молекули. Тому сполучна тканина, яка багата на кислі мукополісахариди, є водним депо організму.

4. Клітинна теорія

У минулій лекції ми ознайомилися з історією створення клітинної теорії, її основними положеннями на той час. Потрібно зауважити, що основні положення клітинної теорії не втратили свого значення й сьогодні. У наш час вони звучить так: 1) *клітина – це найменша одиниця живого*; 2) *клітини різних організмів схожі між собою*; 3) *розмноження клітин відбувається шляхом поділу вихідної клітини*; 4) *багатоклітинні організми являють собою складні ансамблі клітин та їх похідних, об'єднані в цілісні інтегровані системи тканин та органів, які підпорядковані й пов'язані між собою міжклітинною, гуморальною й нервовою формами регуляції*. Розглянемо коротко кожне із цих положень.

1. Клітина – найменша одиниця живого

Усім відоме сформульоване Ф. Енгельсом положення, що життя це спосіб існування білкових тіл. Нові знання, накопичені біологічними дисциплінами, поставили завдання нового визначення життя. Згідно з одним із них, *живі організми це відкриті (обмінюються із зовнішнім середовищем речовинами та енергією), здатні до саморегуляції та самовідтворення системи, найважливішими функціонуючими речовинами яких є білки та нуклеїнові кислоти*. Живому характерні такі ознаки: здатність до відтворення, використання та трансформація енергії, метаболізм, чутливість, адаптація, мінливість. *Сукупність цих ознак уперше можна виявити лише на клітинному рівні. Тому саме клітина є найменшою одиницею, яка має всі ознаки живого*.

У тварин, крім окремих клітин, трапляються т. зв. *симпласти* та *синцитії*. *Симпласти* – це великі утвори з багатьма ядрами, не розділені на окремі клітинні території (наприклад, м'язові волокна ссавців, зовнішній шар трофобласту плаценти). *Синцитії* характеризуються тим, що після поділу вихідної клітини дочірні залишаються зв'язаними за допомогою тонких цитоплазматичних перемичок (часто трапляються в тканинах вищих рослин, де клітини можуть бути зв'язані за допомогою цитоплазматичних містків – *плазмодесм*). Але дослідження розвитку таких “неклітинних форм” засвідчує, що вони виникають вторинно, за рахунок злиття окремих клітин, або ділення ядер без наступного поділу цитоплазми.

Відомі приклади без'ядерних клітин (наприклад, еритроцити та тромбоцити ссавців). Але це швидше не клітини, а оточені мембраною ділянки цитоплазми, які мають обмежені функціональні потенції, оскільки втратили ядро, і як наслідок – здатність до самовідновлення й саморепродукції.

Щодо міжклітинної речовини тваринних тканин, то вона є не самостійним утвором, а продуктом активності певних клітин.

2. Клітини різних організмів схожі між собою.

При вивченні будови клітин різних рослин та тварин впадає в очі разюча схожість не лише в загальному плані будови самих клітин, але й окремих їх компонентів. Ця схожість визначається єдністю загальноклітинних функцій, пов'язаних із підтриманням їх життєдіяльності.

Клітинні функції можна розділити на 2 групи: *обов'язкові* та *необов'язкові*. *Обов'язкові* спрямовані на підтримання життєздатності самої клітини й здійснюються обов'язковими структурами – *органелами (загального значення)*. Відмінність клітин багатоклітинних організмів пов'язана з розвитком органел спеціального значення. Так, у м'язових волокнах, крім загальноклітинних структур, у великій кількості трапляються фібрилярні структури (міофібрили), які забезпечують здатність таких волокон до скорочення.

Індивідуальний розвиток від однієї клітини до багатоклітинного організму можна розглядати як результат послідовного, вибіркового, “вмикання” роботи різних генів у різних клітинах. Це призводить до появи клітин із певними структурними та функціональними особливостями, тобто до диференціації.

Підсумовуючи сказане, можна зробити висновок, що *схожість у будові клітин визначається схожістю загальноклітинних функцій, спрямованих на підтримання життя самих клітин та їх розмноження, тоді як різноманітність у будові клітин є результатом функціональної спеціалізації*.

3. Розмноження клітин шляхом ділення вихідної клітини.

Т. Шван у своїх узагальненнях підкреслював однаковість принципу розвитку клітин як у тварин, так і в рослин. Сформульоване Р. Вірховим положення “всяка клітина від клітини” можна вважати біологічним законом. Розмноження клітин (і еукаріотних, і прокаріотних) відбувається шляхом поділу вихідної клітини, якому передують відтворення її генетичного матеріалу.

В еукаріотних клітин єдиним повноцінним способом поділу є мітоз (або мейоз при утворенні статевих). Цей тип поділу характерний і для рослинних, і для тваринних клітин.

Інший спосіб поділу – амітоз – трапляється при патологіях та при поділі поліплоїдних ядер. Але хоч би там як – це поділ. Інших способів утворення й розмноження клітин (крім поділу) не існує.

4. Клітини як частини цілісного організму.

Будь-який прояв діяльності цілого організму (реакція на подразнення, рух, імунні реакції й т. ін.) здійснюються спеціалізованими клітинами. Клітина є функціональною одиницею багатоклітинного організму. Але клітини об'єднані у функціональні системи, тканини, органи, які перебувають у взаємному зв'язку.

Багатоклітинні організми – це складні ансамблі клітин, об'єднані в цілісні інтегровані системи тканин та органів, які підпорядковані й пов'язані міжклітинною, гуморальною та нервовою формами регуляції. Тому організм це не конгломерат частин, а єдине ціле. Спеціалізація частин багатоклітинного організму, розчленованість його функцій дає йому великі пристосувальні можливості щодо збереження виду та розмноження окремих індивідів.

ЛЕКЦІЯ 4. ГІАЛОПЛАЗМА. ПЛАЗМОЛЕМА

1. Гіалоплазма.
2. Мембрани цитоплазми. Плазмолема, її структура.
3. Мембранні білки.
4. Мембранний транспорт.
5. Міжклітинні контакти.

1. Гіалоплазма

Гіалоплазма (від гр. *hyalos* – скло й *plasma* – оформлене) – цитозоль, основна плазма, або матрикс цитоплазми, який являє собою її справжнє внутрішнє середовище. В електронному мікроскопі матрикс цитоплазми має вигляд гомогенної або тонкозернистої речовини з низькою

електричною щільністю. Гіалоплазма являє собою складну *колоїдну систему*⁷. Ця система здатна переходити із золеподібного (рідкого) стану в гелеподібний і навпаки. У системі гіалоплазми окремі зони можуть змінювати свій агрегатний стан, залежно від умов або функціональної завдання; у безструктурній, на перший погляд, гіалоплазмі можуть виникати й розпадатись різноманітні фібрилярні або нитчасті комплекси білкових молекул.

До складу гіалоплазми входять переважно різні глобулярні білки, які складають 20 – 25 % усіх білків еукаріотної клітини. Найважливішими ферментами гіалоплазми є ферменти метаболізму цукрів, азотистих основ, амінокислот, ліпідів та інших важливих сполук. У гіалоплазмі розміщуються ферменти активації амінокислот, транспортні РНК та інші важливі для життєдіяльності клітини речовини.

Найважливіша роль гіалоплазми полягає в тому, що це напіврідке середовище об'єднує всі клітинні структури й забезпечує їхню взаємодію один з одним. Через неї здійснюється більша частина внутрішньоклітинних транспортних процесів (перенесення амінокислот, жирних кислот, нуклеотидів, цукрів). Тут відбувається відкладання запасних продуктів (глікогену, жирових крапель, деяких пігментів).

У протоплазмі клітини існує постійний рух, який отримав назву *циклоз*. Він є у всіх клітинах, і за ним можна судити жива клітина чи ні.

2. Мембрани цитоплазми. Плазмолема, її структура

Загальною властивістю всіх мембран клітини, зовнішньої плазматичної мембрани й усіх внутрішньоклітинних мембран та мембранних органел є те, що вони являють собою тонкі (6–10 нм) ліпопротеїдні пласти.

У 1925 році Е. Гортер та Ф. Грендел виділили ліпіди з мембран еритроцитів. Отримані ліпіди вони розподілили по поверхні води плівкою завтовшки в одну молекулу. Площа поверхні води, покритої ліпідами, виявилась удвоє більшою, ніж площа еритроцитів. Це навело дослідників на думку, що клітинна мембрана складається із двох шарів ліпідів. Подальші дослідження виявили в ній ще й білки.

Плазмолема (зовнішня клітинна мембрана, цитолема, плазматична мембрана) займає в клітині граничне положення й відіграє роль напівпроникного селективного бар'єру, який, з одного боку, відділяє клітину від оточуючого середовища, а з іншого – забезпечує її зв'язок із цим середовищем.

Функції плазмолеми:

1. *Розпізнавання даною клітиною інших клітин та прикріплення до них.*
2. *Розпізнавання клітиною міжклітинної речовини⁸ й прикріплення до її елементів (волокон, базальної мембрани).*
3. *Перенесення речовин і часточок у цитоплазму та з неї.*
4. *Взаємодія із сигнальними молекулами (гормонами, медіаторами, цитокінами) завдяки наявності на її поверхні специфічних рецепторів.*
5. *Рух клітини (утворення псевдо-, філо- та ламелоподій) завдяки зв'язку плазмолеми зі скоротливими елементами цитоскелету.*

Структура плазмолеми. Плазмолема найтовстіша із клітинних мембран (7,5 – 10 нм). Під електронним мікроскопом вона, як і інші клітинні мембрани, має вигляд тришарової структури. Остання представлена двома електронно-щільними шарами, котрі розділені світлим полем. Молекулярна будова плазмолеми описується рідинно-мозаїчною моделлю, згідно з якою вона складається з фосфоліпідного подвійного шару, у який занурені молекули білків (рис. 6.6).

Ліпідний бішар представлений переважно *молекулами фосфатиділхоліну (лецитину)* та *фосфатиділетаноламіну (цефаліну)*, які складаються з *гідрофільної (полярної) головки* та *гідрофобного (неполярного) хвоста*. Також до складу більшості мембран входить *холестерин (холестерол)*. Потрібно зауважити, що склад ліпідів у кожній половині бішару неідентичний. Ліпіди забезпечують основні фізико-хімічні властивості мембран, зокрема, *текучість* при температурі тіла.

За допомогою рентгеноструктурного аналізу та електронно-парамагнітного резонансу було з'ясовано, що білки й ліпіди в площині мембрани розміщені нерівномірно. Багато мембран мають

⁷ *Колоїдні системи* – це системи, що складаються з частинок, розміри яких становлять 1–500 нм. Є два типи колоїдів: 1) гідрофобні, які втрачають стійкість і легко осаджуються при додаванні електроліту, чи іншого колоїду, який несе протилежний електричний заряд; 2) гідрофільні, вони не осаджуються так як попередні.

⁸ *Міжклітинна речовина* – складник різних видів сполучної тканини тваринного організму. У рослин відсутня.

ділянки, на яких ліпіди розміщені бімолекулярним шаром без білків. Основна частина ліпідів (до 70 %) не зв'язана з мембранними білками.

3. Мембранні білки

Складають понад 50 % маси мембрани й утримуються в ліпідному бішарові за рахунок гідрофобних взаємодій із молекулами ліпідів. Вони забезпечують *специфічні властивості* мембрани (типи білків та їх уміст у мембрані відображають її функцію). Біологічне значення білків різноманітне – це *переносники, ферменти, рецептори, структурні молекули*.

За розміщенням щодо ліпідного бішару білки поділяються на інтегральні та периферійні (рис. 6.6).

Периферійні білки німічно зв'язані з поверхнею мембрани й зазвичай знаходяться поза ліпідним бішаром. *Інтегральні білки* або повністю (*власне інтегральні*), або частково (*напівінтегральні*) занурені в ліпідний бішар. Частина їх цілком пронизує всю мембрану (*трансмембранні білки*).

Та поверхня бішару, котра міститься ближче до цитоплазми, називається *P-поверхнею* (від англ. protoplasmic), а та, котра ближча до оточуючого середовища, – *E-поверхнею* (від англ. external).

Частина білкових частинок зв'язана з молекулами олігосахаридів (*глікопротеїди*), які виступають за межі зовнішньої поверхні плазмолемі. Інша частина білків має бічні ліпідні ланцюги (*ліпопротеїди*). Молекули олігосахаридів зв'язані також із ліпідами у складі *гліколіпідів*. Вуглеводні ділянки гліколіпідів та глікопротеїдів надають поверхні клітини негативного заряду й утворюють *глікокалікс*. Це глікопротеїдний комплекс, який входить до складу плазматичної мембрани тваринних клітин. Товщина глікокаліксу – декілька десятків нанометрів. У ньому відбувається позаклітинне травлення. Також вуглеводні ділянки (глікокалікс) відіграють роль *рецепторів*, які забезпечують розпізнавання клітиною сусідніх клітин та міжклітинної речовини, а також *адгезивні взаємодії* з ними⁹. У глікокаліксі містяться *рецептори гістосумісності* та деякі *ферменти*. Зазначимо, що частина цих ферментів може продукуватись не самою клітиною, а адсорбуватись на її поверхні. Також тут розміщені *рецептори гормонів*.

Білкові молекули розподілені по бішару ліпідів мозаїчно. Але вони не є жорстко зафіксовані, тобто можуть переміщатись у площині ліпідного бішару. За певних умов деякі білки можуть накопичуватись в окремих ділянках мембрани й утворювати агрегати. Переміщення білкових часточок, очевидно, не є довільним і контролюється внутрішньоклітинними механізмами, у яких задіяні мікрофіламенти цитоскелета.

4. Мембранний транспорт речовин

Перенесення речовин крізь плазматичну мембрану – це процес, що має велике значення для всіх живих клітин. Хоча товщина мембрани не перевищує 10 нм, вона все-таки є бар'єром для іонів і молекул, особливо полярних, таких як глюкоза, амінокислоти, оскільки неполярні фосfolіпіди мембран їх відштовхують.

Транспорт крізь мембрани має забезпечити підтримування в клітині відповідного рН і потрібної іонної концентрації, необхідних для роботи ферментів, а також надходження поживних речовин, які є джерелом енергії та „сировиною” для утворення клітинних компонентів. Від перенесення речовин залежить видалення з клітини токсичних продуктів обміну, секреція різних речовин, а також створення іонних градієнтів, потрібних для нервової та м'язової активності. Транспорт речовин крізь цитоплазматичну мембрану та крізь мембрани клітинних органел подібний. Він може включати односпрямоване перенесення молекули якоїсь речовини або спільний транспорт двох різних молекул в одному чи протилежних напрямках.

1. *Пасивний транспорт* включає *просту й полегшену дифузію* (рис. 6.7). Це процеси, які не потребують затрат енергії. *Проста дифузія* проходить зі швидкістю, яка пропорційна градієнту концентрації молекул, що переносяться з обох боків мембрани. Шляхом простої дифузії переміщуються O₂, H₂O, CO₂. Полегшена дифузія здійснюється через *іонні канали* та з допомогою *білків-переносників*. Як *іонні канали* виступають трансмембранні білки, що утворюють дрібні водяні пори, через які за електрохімічним градієнтом транспортуються дрібні водорозчинні молекули та іони. Білки-переносники теж належать до трансмембранних. З одного боку мембрани такий білок з'єднується з молекулою або іоном, а, з іншого – віддає їх. При цьому клітина не витрачає енергії (якщо не враховувати енергію, яка була витрачена на побудову самого білка-переносника). Потрібно зауважити, що білки-переносники можуть брати участь і в механізмах активного транспорту.

⁹ *Адгезія клітин* – їхня здатність злипатися одна з одною та з різними субстратами.

2. *Активний транспорт* відбувається із затратами енергії. Завдяки йому перенесення молекул білками-переносниками здійснюється проти електрохімічного градієнта. Прикладом механізму, який забезпечує протилежно спрямований транспорт іонів, може бути натрій-калієвий насос (представлений білком-переносником $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ -АТФазою). Завдяки цьому насосу іони Na^+ виводяться з цитоплазми, а іони K^+ одночасно переносяться в неї (рис. 6.7). Цей механізм забезпечує *постійність об'єму клітини* (шляхом регуляції осмотичного тиску), а також *мембранний потенціал*. Активний транспорт глюкози в клітину здійснюється білком-переносником і поєднується з односпрямованим перенесенням іона Na^+ .

Ендоцитоз. Перенесення макромолекул у клітину здійснюється за допомогою механізму *ендоцитозу*. Частинки, які знаходяться в позаклітинному просторі, захоплюються в ділянці впинання плазмолемі. При цьому краї впинань змикаються й формується *ендоцитозний пухирець*, або *ендосома*, який оточений мембраною (6.8). Згодом уміст ендосоми піддається внутрішньоклітинній обробці (*процесингу*). Різновидами ендоцитозу є піноцитоз та фагоцитоз.

Піноцитоз – захоплення й поглинання клітиною рідини та (або) розчинних речовин (6.11). Розрізняють *макропіноцитоз* (діаметр ендосом 0,2 – 0,3 мкм) та *мікропіноцитоз* (діаметр ендосом 70 – 100 нм). При піноцитозі на плазматичній мембрані клітини з'являються короткі тонкі вирости, які оточують крапельку рідини. Ця ділянка плазматичної мембрани впинається всередину, а потім відшнуровується всередину клітини у вигляді пухирця.

3. *Фагоцитоз* – захоплення й поглинання клітиною щільних і крупних (понад 1 мкм) частинок (6.10). Зазвичай супроводжується утворенням *псевдоподій*.

4. *Рецепторноопосередкований ендоцитоз*. Ефективність ендоцитозу істотно зростає, якщо він опосередкований мембранними рецепторами (рис. 6.9). Ці рецептори зв'язуються з молекулами речовини, яка поглинається, або молекулами, які перебувають на поверхні об'єкта, що фагоцитуються, – *лігандами*¹⁰ (від лат. ligare – зв'язувати). Згодом, після поглинання речовин, комплекс рецептор-ліганд розщеплюється, і рецептори можуть знову повернутись в плазмолему. Прикладом рецепторноопосередкованого ендоцитозу може бути фагоцитоз лейкоцитом бактерії. Оскільки на плазмолемі лейкоцита є рецептори до імуноглобулінів (антитіл), швидкість фагоцитозу різко зростає, якщо поверхня бактерії вкрита антитілами. Такі антитіла називаються *опсоніни* (від гр. orpson – приправа).

Облямовані пухирці та ямки. Рецептори макромолекул у плазмолемі можуть переміщуватися по поверхні клітини. При цьому вони здатні, зв'язуючи свої ліганди, накопичуватися в ділянках *ендоцитозних ямок*, які формуються (рис. 6.25). Часто навколо таких ямок та пухирців, що утворилися з них, із боку цитоплазми утворюється сіткоподібна оболонка з білка *клатрину*. На зрізах вона має вигляд щетинистої облямівки. У покритих клатриною оболонкою (облямованих) ямках рецепторні білки мембрани витісняють усі інші. Таким чином, *ямки діють як пристрій для накопичення й сортування молекул*.

Облямована ямка досягає свого максимального розміру (0,3 мкм) протягом 1 хв і перетворюється в облямований пухирець. Уміст цього пухирця буде підданий обробці лише після того як через декілька секунд втратить клатринову оболонку.

Екзоцитоз – процес обернений ендоцитозу. При ньому *екзоцитозні міхурці* наближаються до плазмолемі, зливаються з нею своєю мембраною й виділяють свій уміст у позаклітинний простір (6.12; 6.25).

Трансцитоз – процес, який поєднує ознаки ендо- та екзоцитозу. Характерний для деяких клітин (ендотеліоцитів, що вистилають капіляри). На одній з поверхонь такої клітини формується ендоцитозний міхурець, який переноситься до протилежної поверхні клітини й стає екзоцитозним пухирцем, який виділяє свій уміст у позаклітинний простір.

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

- 1) *регулюють проникність плазмолемі, змінюючи конформацію білків та іонних каналів;*
- 2) *регулюють надходження деяких молекул у клітину;*
- 3) *діють як датчики, перетворюючи позаклітинні сигнали у внутрішньоклітинні;*

¹⁰ Таким чином, *ліганди* – це молекули речовин, які поглинаються клітиною, або молекули, котрі знаходяться на поверхні об'єкта, що фагоцитуються.

4) зв'язують молекули позаклітинного матриксу з цитоскелетом; ці рецептори називаються інтегринами, вони відіграють важливу роль у формуванні контактів між клітинами, а також клітиною та компонентами міжклітинної речовини.

5. Міжклітинні контакти (рис. 6.13)

Для нормального функціонування організму активність його клітин повинна якимось чином координуватися. Комунікації між клітинами здійснюються за допомогою речовин-посередників (наприклад, гормонів), які проходять через міжклітинну речовину, або шляхом безпосередньої передачі тих чи інших речовин від однієї клітини до іншої.

У найпростішому випадку клітини, що утворюють пласт, контактують між собою без наявності будь-яких специфічних структур. У цьому разі в електронному мікроскопі видно мембрани двох сусідніх клітин та міжклітинний простір, що містить білки й вуглеводи, які відіграють роль цементуючої речовини. У місцях вигину поверхні однієї клітини її хід повторює сусідня клітина.

Цитоплазма сусідніх рослинних клітин з'єднана **плазмодесмами**. Це тонкі цитоплазматичні нитки, що з'єднують протопласти сусідніх клітин. Плазмодесми розміщуються в каналцях, які утворюються під час ділення клітин (у первинній перегородці залишаються субмікроскопічні отвори). Ці каналці пронизують первинну клітинну оболонку. У клітинах з вторинною оболонкою вони знаходяться лише в замикаючих плівках пор. Порожнина каналців вистелена зовнішньою мембраною – плазмолемою. Діаметр плазмодесм 18 – 68 нм, найчастіше – 30–40 нм. Кількість плазмодесм у різних клітинах різна.

Крім того, відомі й інші пристосування, що з'єднують клітини між собою. Це “**замки**” і **десмосоми**. „Замки” є складочками мембран двох сусідніх клітин, і ці складочки однаково повторюються між собою

Десмосоми – спеціалізовані контактні ділянки між тваринними клітинами. Найбільш розповсюджені в епітеліальних тканинах. Плазматичні мембрани двох контактуючих клітин у десмосомах ідуть паралельно одна одній і розділені простором, завширшки 30 нм, у якому розміщена тонка пластинка щільної речовини. У ряді випадків міжмембранний простір пронизаний поперечними перегородками, які з'єднують обидві мембрани. До внутрішнього шару кожної мембрани прилягає диск електроннощільної речовини завтовшки приблизно 0,1 мкм. Сусідні клітини сполучаються в ділянках десмосом міцним зв'язком за рахунок волокон, що відходять пучками від дисків електронно щільної речовини й проникають у цитоплазму. Ці волокна називаються **тонофіламентами**, або **протонофібрилами**. І диски, і цементувальна міжклітинна електронно-щільна речовина складаються з білків і глікозаміногліканів (мукополісахаридів). Діаметр десмосом – 0,2 – 0,5 мкм.

Щілинне з'єднання утворено сукупністю трубчастих трансмембранних структур – коннексонів, діаметр яких становить 9 – 11 нм. Вони пронизують плазмолему сусідніх клітин на ділянках діаметром 0,5 – 3 мкм і стикуються одна з одною в ділянці вузької міжклітинної щілини, яка має ширину 2 – 3 нм. Коннексони складаються з 4–6 субодиниць білка коннексину й пронизані каналом, діаметр якого 1,5–2 нм. Через цей канал відбувається обмін низькомолекулярними речовинами між сусідніми клітинами.

Щільне з'єднання (поясок замикання) є найтіснішим відомим з'єднанням клітин. Воно характерне для епітеліальних клітин і являє собою ділянку, у якій частково зливаються зовнішні частини плазмолем двох сусідніх клітин. Це блокує поширення речовин по міжклітинному простору й забезпечує бар'єрну функцію епітелію.

Існують контакти, що здійснюють зв'язок не між сусідніми клітинами, а з **базальною мембраною** (неклітинна структура, розміщена між пластом епітеліальних клітин та сполучною тканиною). Такі утвори клітин називаються **напівдесмосомами**, або **гемідесмосомами** (рис. 6.60). Вони мають половину цілої десмосоми – один диск і протонофібрилу.

Міжклітинні зв'язки тканин багатоклітинного організму не є абсолютно стабільними. Вони дуже гнучкі та динамічні. З'єднані клітини здатні до пересування, перевантаження, що є необхідною умовою існування будь-якого організму на різних стадіях його розвитку. Прикладом можуть бути пігментні клітини, які утворюються в процесі ембріонального розвитку тварин, у так званому нервовому гребінці. Ці пігментні клітини пізніше втрачають зв'язок з тканиною нервового гребінця, пересуваються до покривних тканин і зумовлюють характерне для кожної тварини забарвлення.

У кровотворних тканинах (кістковий мозок, селезінка, лімфатичні вузли) частина ретикулярних клітин постійно втрачає зв'язок з клітинами строми, відривається від них та утворює вільні клітини – попередники формених елементів крові. Ці клітини дозрівають і диференціюються, а потім надходять у кров'яне русло. Прикладів динамічності міжклітинних з'єднань у багатоклітинних організмів досить багато.

Важливою особливістю міжклітинних з'єднань є їх висока специфічність, тобто клітини певної тканини здатні з'єднуватися лише з клітинами тієї самої тканини. Якщо за участю ферментів досягти

роз'єднання клітин різних тканин й отримати суспензію клітин, а потім змішати клітини обох типів і культивувати, то можна спостерігати, що в суміші вони розподіляються й формують скупчення клітин однієї тканини.

ЛЕКЦІЇ 5-6. СИНТЕТИЧНИЙ АПАРАТ КЛІТИНИ

1. Рибосоми.
2. Регуляція біосинтезу білка в прокариотів
3. Ендоплазматична сітка (ЕПС).
4. Гранулярна ендоплазматична сітка.
5. Синтез білка на гранулярній ЕПС.
6. Агранулярна ЕПС. Функції аЕПС. Перехідна (транзиторна) ЕПС.
7. Комплекс Гольджі.
8. Пластиди.

Синтетичний апарат клітини включає органели, що беруть участь у синтезі різних речовин, які можуть надалі використовуватися самою клітиною чи виділятися нею в позаклітинний простір (рис. 6.14). Діяльність синтетичного апарату клітини, який розташовується в її цитоплазмі, контролюється ядром завдяки активності генів, що містяться в ньому. До синтетичного апарату входять *рибосоми, ендоплазматична сітка (ЕПС) і комплекс Гольджі, а в рослинних клітинах ще й пластиди (хлоропласти).*

1. Рибосоми

Рибосоми – дрібні (діаметр 15–30 нм) щільні немембранні органели (рис. 6.15), що забезпечують *синтез білка* шляхом з'єднання амінокислот у поліпептидні ланцюги. Інформація про синтез приноситься до рибосоми *інформаційною РНК (іРНК)*, яка утворюється в ядрі у ході зчитування (*транскрипції*) *фрагментів генетичної інформації з ДНК*. Синтетично активна клітина містить кілька мільйонів рибосом (наприклад, у клітині печінки їх 10^7), на які припадає близько 5 % її сухої маси.

Кожна рибосома складається з двох асиметричних *субодиниць*: *малої*, яка зв'язує РНК, і *великої*, яка каталізує утворення пептидних ланцюгів. За формою мала субодиниця нагадує слухавку, велика – ківш. Субодиниці утворені *рибосомальними РНК (рРНК)*, на які припадає приблизно 50 % їхньої маси, і особливими *білками* (до 80 різних видів). рРНК утворюються в ядерці, білки ж синтезуються в цитоплазмі, після чого переносяться в ядро, де зв'язуються з рРНК. Надалі субодиниці поодиночі через ядерні пори прямують із ядра в цитоплазму, де беруть участь у синтезі білка.

Рибосоми прокариотів відрізняються від рибосом еукаріотів за *коефіцієнтом седиментації*. *Коефіцієнт седиментації – це швидкість, віднесена до одиниці прискорення, вимірюється в одиницях Сведберга (S). Що більше значення S, то вища швидкість седиментації.*¹¹

Рибосоми можуть траплятися в цитоплазмі поодиночі (у цьому випадку вони функціонально неактивні) чи формувати скупчення, що називаються *полірибосомами (полісомами)*. У полісомах окремі рибосоми (у кількості від 3 до 30) утримуються загальною ниткою іРНК завтовшки 1,5 нм (6.16). Інформація, яку переносить іРНК, кодує послідовність амінокислот у білку відповідною послідовністю нуклеотидів. Рибосоми переводять (*транслюють*) цю генетичну інформацію в реальну послідовність амінокислот у ході білкового синтезу.

Функціонально неактивні (нетранслюючі) рибосоми постійно обмінюються своїми субодиницями; їхнє формування (утворення) відбувається на початку синтезу білка, а по завершенні синтезу одного поліпептиду вони знову обернено дисоціюють.

Синтез білка рибосоמוю починається зі зв'язування малої субодиниці з ділянкою іРНК; далі рибосома пересувається вздовж ланцюга іРНК, причому на кожному етапі відбувається специфічне приєднання до рибосоми молекули *транспортної РНК (тРНК)*, антикодон якої комплементарний відповідному кодону іРНК (рис. 6.17). У поліпептид включається близько 20 амінокислот за 1 с, тому білкова молекула середнього розміру синтезується лише за 20–60 с. Коли утворення білкового ланцюжка завершується, субодиниці дисоціюють, звільняючись від іРНК. Поки триває синтез білка даною рибосоמוю, нова займає на іРНК місце, яке звільнилося. З цієї причини активно транслювана іРНК перебуває в полісомах. Середня тривалість існування синтезованої

¹¹ Для порівняння: коефіцієнт седиментації рибосоми еукаріот становить 80 S, малої субодиниці – 40 S, а великої – 60 S.

білкової молекули варіює від декількох хвилин до декількох місяців і навіть років, становлячи в середньому близько 2 діб.

Білки, які після синтезу залишаються в гіалоплазмі клітини й згодом використовуються нею, звичайно синтезуються на *вільних полісомах*. Полісоми, котрі своїми великими субодинами *прикріплені до мембран ЕПС*, синтезують білки, які накопичуються в просвіті цистерн ЕПС і надалі або секретуються клітиною, або запасуються нею всередині гранул (наприклад, лізосомні ферменти). На полісомах, які зв'язані з мембранами ЕПС, синтезується також велика частина інтегральних мембранних білків. Чи буде білок синтезуватися на ЕПС, чи на вільних полісомах, залежить від характеру початкового відділу поліпептидного ланцюга (*сигнальної послідовності чи пептиду*).

Присутність значної кількості рибосом у цитоплазмі клітин, які активно синтезують білок, надає їй при дослідженні на світлооптичному рівні *базофілії*.

Білки визначають життєдіяльність клітини. Тому клітина має регулювати не синтез білків, а потрібний у цей час асортимент білків. Стимуляція біосинтезу білків, що супроводжується збільшенням їх кількості, називається *індукцією*, а пригнічення синтезу їх – *репресією*.

2. Регуляція біосинтезу білка в прокариоті

Уперше схему регуляції біосинтезу білків запропонували Ф. Жакоб і Ж. Моно в 1961 р. Вона була опрацьована на прикладі роботи лактозного оперона в бактерії кишкової палички. Механізм цієї регуляції такий (рис. 6.18). У бактерії є група білків, що називаються *репресорами*. Вони контролюють транскрипцію різних оперонів¹². Ділянка ДНК, що визначає структуру репресорів, називається *геном-регулятором* (або *цистрон-регулятором*), який може розміщуватися не поряд з промотором, а в іншій ділянці хромосомної ДНК бактерії.

Усі репресори зв'язуються з оператором оперона й блокують транскрипцію іРНК (білок не синтезується). Блокувати синтез іРНК і білка може тільки активний репресор. У неактивній формі репресор з опероном не з'єднується.

Речовини, які інактивують репресор, називаються *індукторами*, а речовини, які його переводять із неактивного стану в активний, – *корепресорами*. Отже, репресор має ділянки зв'язування корепресора й індуктора. Корепресорами й індукторами є поживні речовини, метаболіти, кінцеві продукти обміну, які через репресор подають сигнали про потребу збільшити чи послабити синтез білка клітиною.

За відсутності репресора потрібні позитивні регулятори, які допомагають РНК-полімеразі зв'язатися із промотором і запустити процес транскрипції. Цю роль може виконувати цАМФ, що зв'язується зі спеціальним білком (білком-активатором катаболічного гена – БАК). Комплекс цАМФ – БАК приєднується до промотора поряд із місцем зв'язування РНК-полімерази й полегшує початок транскрипції структурних генів.

В еукаріотів механізм регуляції синтезу білка вивчений менше, оскільки в них будова хроматину складніша, ніж у прокариотів. Хроматин оточений ядерною мембраною. Крім того, у нього ускладнений зворотний зв'язок цитоплазми з ядром.

Репресорів в еукаріотів не виявлено. Уважають, що хромосомні білки, зокрема гістони, крім структурної виконують і регуляторну функцію – полегшують чи сповільнюють транскрипцію певних генів (перший тип). Дуже різноманітні в ядрі й негістонні білки (їх близько 600 фракцій, другий тип). Можливо, вони також відіграють роль регуляторів. Ці білки легко зв'язуються із ДНК й очевидно, відіграють роль позитивних регуляторів.

Третім типом регуляторів синтезу білка в еукаріотів є молекули низькомолекулярної стабільної ядерної РНК (векторної РНК). Молекули в ядрі постійно перебувають у комплексі з білком. Такий рибонуклеопротеїд (РНП) вибірково вмикає гени в процесі комплементарної взаємодії з певними (акцепторними) ділянками транскриптонів. Регуляторна функція цих молекул ще вивчається.

Регуляція білкового синтезу в еукаріотів може здійснюватися на рівні транскрипції й трансляції. Регуляція на рівні трансляції більше впливає на швидкість синтезу окремих білків у рибосомах.

Уважають, що механізм дії індукторів є таким: індуктор (наприклад, гормон) надходить у ядро, взаємодіє з молекулами – регуляторами транскрипції (або активує їх модифікацію). Цим він включає певні гени під час інактивації репресорної дії гістонів або модифікації негістонових білків, або взаємодіє з векторною РНП. Це полегшує зв'язування РНК-полімерази з промотором та утворення РНК-копій транскриптона.

Після припинення дії індуктора модифікуючі групи відщеплюються від гістонів, які знову

¹² *Оперон* або *транскриптон* – це ділянка генетичного матеріалу, транскрипція якого здійснюється на одну молекулу іРНК під контролем одного білка-репресора.

з'єднуються із ДНК, припиняючи транскрипцію. Така сама картина спостерігається і з негістоновими білками.

На відміну від прокариотів, блокування транскрипції в еукаріотів не означає припинення синтезу білка. іРНК в еукаріотів стабільніша, й певний час синтез продовжується з використанням матриці, яка була синтезована раніше.

3. *Ендоплазматична сітка*

Ендоплазматична сітка (ЕПС) – органела, яка забезпечує синтез вуглеводів, ліпідів та білків, а також початкові посттрансляційні зміни останніх. Вона має мембранну будову й складається із системи сплосчених, подовжених, трубчастих і везикулярних утворів (рис. 6.19). Назва органели зумовлена характером зв'язку цих елементів один з одним. Вони утворюють у цитоплазмі безперервну тривимірну сітку, елементи якої лише на окремих зрізах можуть мати вигляд ізольованих структур. Мембрана ЕПС тонша, ніж плазмолема, й має вищу концентрацію білків, що пов'язано з наявністю в ній численних ферментних систем. Ступінь розвитку ЕПС і особливості її будови варіюють у різних клітинах і залежать від їхніх функцій. Виділяють два різновиди ЕПС: гранулярну ЕПС (грЕПС) і гладеньку, чи агранулярну ЕПС (аЕПС), які зв'язані одна з одною в ділянці переходу, котра називається *перехідною (транзитornoю) ЕПС*.

4. *Гранулярна ЕПС*

Гранулярна ЕПС забезпечує: 1) *біосинтез усіх мембранних білків і білків, призначених для експорту із клітини*; і 2) *початкове глікозилювання й посттрансляційні зміни білкових молекул*. Гранулярна ЕПС утворена сплосченими мембранними цистернами й трубочками, на зовнішній поверхні яких розташовуються рибосоми й полісоми. Вони надають мембранам зернистого (гранулярного) вигляду, що й відбито в назві органели. Мембрани грЕПС містять особливі білки, які забезпечують: 1) зв'язування рибосом; 2) сплоснення цистерн. Порожнина грЕПС містить пухкий матеріал помірної щільності (продукти синтезу) і сполучається з перинуклеарним простором (див. нижче). Завдяки грЕПС відбувається відділення (*сегрегація*) щойно синтезованих білкових молекул від гіалоплазми.

5. *Синтез білка на грЕПС*

Синтез білка на грЕПС починається на вільних полісомах, які надалі зв'язуються з мембранами ЕПС (рис. 6.20). На першому етапі взаємодії іРНК із рибосомами відбувається утворення особливого *сигнального пептиду* (завдовжки 20–25 амінокислот), який зв'язується з рибонуклеопротеїдним комплексом – *сигнал-розпізнавальною часткою (СРЧ)*. Приєднання СРЧ до сигнального пептиду пригнічує подальший синтез білка доти, доки комплекс СРЧ-полісома не зв'яжеться зі специфічним рецептором на мембрані ЕПС – “*білком-пристанню*” (docking protein в англомовній літературі). Після зв'язування з рецептором СРЧ відокремлюється від полісом, що розблоковує синтез білкової молекули. У мембрані грЕПС наявні інтегральні рецепторні білки *рибофорини*, які забезпечують прикріплення великих субодиниць рибосом. Ці білки самі не дифундують у цистерни аЕПС, а формують гідрофобні канали в їх мембранах, які служать для проникнення щойно синтезованого білкового ланцюжка в просвіт цистерн грЕПС. Це, разом із рибофоринами, сприяє втриманню рибосом на поверхні мембран грЕПС.

У просвіті грЕПС сигнальний пептид відщеплюється особливим ферментом – *сигнальною пептидазою*, який розташовується на внутрішній поверхні мембрани. У ході триваючої трансляції всередині цистерни грЕПС накопичується білок, котрий набуває вторинної й третинної структури, а також піддається початковим *посттрансляційним змінам* – *гідроксилюванню, сульфатуванню й фосфорилюванню*. Найбільш важливою з цих змін є *глікозилювання* – приєднання до білків олігосахаридів, яке призводить до утворення *глікопротеїдів*. Це відбувається перед секрецією чи транспортуванням більшості білків до інших ділянок усередині клітини (комплексу Гольджі, лізосом або плазмолем). На відміну від них, розчинні білки гіалоплазми не глікозилювані. Глікозилювання забезпечується зв'язаним з мембраною ферментом *глікозилтрансферазою*, який переносить олігосахарид.

Хоча грЕПС наявна у всіх клітинах (за винятком сперматозоїдів), ступінь її розвитку істотно варіює. Вона особливо добре розвинута в клітинах, що *спеціалізуються на білковому синтезі*, наприклад, в епітеліальних залозистих клітинах ацинусів підшлункової залози (виробляють травні ферменти), фібробластах (синтезують колаген і ряд інших білків), плазматичних клітинах (продукують імуноглобуліни). Для всіх цих клітин характерна *виражена базофілія цитоплазми* в ділянці розташування елементів грЕПС. У нейронах окремим компактним скупченням цистерн грЕПС на світлооптичному рівні відповідають ділянки базофільної цитоплазми, які в сукупності називаються *хроматофільною субстанцією, або тільцями Нісля* (рис. 6.21).

6. Агранулярна (гладенька) ЕПС

Агранулярна (гладенька) ЕПС являє собою тривимірну замкнуту сітку мембранних анастомозуючих трубочок, каналців, цистерн і пухирців діаметром 20–100 нм, на поверхні яких рибосоми відсутні, що й визначило її назву. Відповідно, на мембранах аЕПС відсутні рецептори, що зв'язують субодиниці рибосом (рибофори). Припускають, що аЕПС утворюється в результаті формування виростів грЕПС, мембрана яких втрачає рибосоми.

Функції аЕПС полягають у: 1) *синтезі ліпідів*, у тому числі мембранних (ферменти ліпідного синтезу розташовуються на зовнішній – повернутій убік гіалоплазми – поверхні мембрани аЕПС); 2) *синтезі глікогену*; 3) *синтезі холестерину*; 4) *детоксикації* ендogenous і екзогенних речовин; 5) *накопиченні іонів Ca^{2+}* ; 6) *відновленні каріолеми в телофазі мітозу* (ця функція заперечується тими вченими, котрі вважають, що каріолема відновлюється за рахунок мембранних пухирців, на які вона раніше розпалася). Крім зазначених основних функцій, у деяких типах клітин аЕПС виконує ряд додаткових. Так, наприклад, у мегакаріоцитах (гігантських клітинах кісткового мозку) її елементи утворюють *демаркаційні канали*, що розділяють тромбоцити, які формуються.

Здатність аЕПС до нагромадження іонів Ca^{2+} зумовлена наявністю: 1) *кальцієвого насоса в її мембрані*, який забезпечує перенесення цих іонів з гіалоплазми всередину цистерн аЕПС; 2) *білків, що зв'язують кальцій* (кальсеквестрину в м'язових клітинах, кальретикуніну – переважно в нем'язових та ін.), які у просвіті цистерн утворюють комплекс з іонами Ca^{2+} ; 3) *кальцієвих каналів у мембрані аЕПС*, які здійснюють виведення Ca^{2+} у гіалоплазму. Механізми дії кальцієвих каналів неоднакові в клітинах різних типів. Функція нагромадження іонів Ca^{2+} особливо виражена в м'язових клітинах, у яких спеціалізована аЕПС (називається *саркоплазматичною сіткою*) забезпечує м'язове скорочення шляхом накопичення й виділення значних кількостей іонів Ca^{2+} , які зв'язуються з особливими білками.

Звичайно, аЕПС у цитоплазмі займає менший об'єм, ніж грЕПС, але вона дуже добре розвинена в клітинах, що *синтезують стероїди, тригліцериди й холестерин*. Так, аЕПС займає значну частину об'єму цитоплазми в клітинах, котрі активно продукують стероїдні гормони: клітини коркової речовини наднирників, інтерстиційні гландулоцити яєчка (клітини Лейдіга), клітини жовтого тіла яєчника (лютеоцити) та ін. Вона також добре розвинута в клітинах печінки (гепатоцитах), де її ферменти беруть участь у процесах окислювання, кон'югації, забезпечують нейтралізацію й детоксикацію ряду гормонів і шкідливих речовин (алкоголю, інсектицидів та ін.).

Перехідна (транзиторна) ЕПС – ділянка переходу грЕПС в аЕПС біля поверхні комплексу Гольджі, що формується. У ділянці перехідної ЕПС трубочки розпадаються на окремі фрагменти, що утворюють облямовані транспортні пухирці, які переносять матеріал з ЕПС у комплекс Гольджі.

7. Комплекс Гольджі

Уперше цю органелу було виявлено в нервовій клітині в 1898 р. італійським ученим Камілло Гольджі в результаті застосування особливої методики фарбування препарату. Детально вивчити її вдалося тільки за допомогою електронного мікроскопа. Комплекс Гольджі міститься майже в усіх еукаріотних клітинах і являє собою стіс сплюснених мембранних мішечків, цистерн і зв'язану з ними систему пухирців (рис. 6.14; 6.23). У рослинних клітинах міститься багато окремих стосів, що називаються *диктіосомами*. У тваринних клітинах найчастіше можна виявити один великий стіс.

Комплекс Гольджі – мембранна органела зі складною будовою, яка утворена трьома основними елементами: 1) *стосом сплюснених мішечків (цистерн)*; 2) *пухирцями*; 3) *вакуолями, чи секреторними пухирцями*. Комплекс цих елементів називається *диктіосомою* (від гр. *diktyon* – сітка й *soma* – тіло). У деяких клітинах наявні множинні диктіосоми. Так, наприклад, у мотонейронах диктіосоми розташовуються довкола ядра (дрис. 6.22). У спеціалізованих секреторних клітинах комплекс Гольджі розташовується над ядром під апікальною частиною клітини, через яку відбувається виділення секрета шляхом екзоцитозу. Часто він залягає поблизу ядра біля центріолей, у деяких клітинах його компоненти розсіяні по всій цитоплазмі.

1. **Цистерни** мають вигляд вигнутих дисків чи тарілочок діаметром 0,5 – 5 мкм і утворюють стіс з 3 – 30 елементів, розділених простором 15 – 30 нм; випуклим боком стіс зазвичай повернутий до ядра, увігнутими – до плазмолемі. Кожна група цистерн усередині стосу відрізняється особливим складом ферментів, які визначають характер реакцій процесингу білків. Периферійні відділи цистерн трохи розширені, від них відшнуровуються пухирці й вакуолі. Механізм, що втримує стіс

у вигляді єдиного утвору, невідомий. За наявності в клітині множинних диктіосом їхні цистерни зв'язані одна з одною системою анастомозуючих і розгалужених трубочок.

2. *Пухирці* – сферичні, оточені мембраною елементи, що мають діаметр 40 – 80 нм. Утворюються шляхом відшнуровування від цистерн.

3. *Вакуолі* – великі (діаметр 0,1 – 1,0 мкм), оточені мембраною сферичні утвори, які відділяються від цистерн на зрілій поверхні комплексу Гольджі в деяких залозистих клітинах.

Комплекс Гольджі являє собою *поляризовану структуру*, у якій виділяють *дві поверхні*, котрі відрізняються структурними й функціональними особливостями:

а) *цис-* (від лат. *cis-* – поцейбіч), незрілу, яка формується, – *опуклої форми*, звернену до ЕПС і зв'язану із системою дрібних (транспортних) пухирців, які відщеплюються від ЕПС;

б) *транс-* (від лат. *trans* – потойбіч), *зрілу* – увігнутої форми, звернену до плазмолемі й зв'язану з вакуолями, що відокремлюються від цистерн. Між цистернами *цис-* і *транс-*поверхонь розташовуються цистерни медіальної частини комплексу Гольджі.

Перенесення речовин у комплексі Гольджі. Білки проникають у стіс цистерн комплексу Гольджі з транспортних пухирців збоку *цис-*поверхні, а виходять у вакуолях із *транс-*поверхні. Яким чином здійснюється їхнє перенесення всередині комплексу, під час якого відбувається їхній процесинг, залишається невідомим. Можливі шляхи цього транспорту описуються двома моделями:

1) *модель переміщення цистерн* стверджує, що за рахунок злиття транспортних пухирців на *цис-*поверхні безупинно відбувається *новоутворення* цистерн. Надалі ці цистерни *зміщуються* до *транс-*поверхні, а досягнувши її – розпадаються на вакуолі (“*зріла поверхня*”). Відповідно до цієї моделі, одні операції процесингу змінюються іншими при переміщенні самої цистерни в ході змін її складу. Транспорт речовин з однієї цистерни в іншу, відповідно до описаної моделі, відсутній;

2) *модель везикулярного транспорту* передбачає, що цистерни *не змінюють свого розташування* (залишаються постійно на своєму місці), а *продукти синтезу переносяться* від *цис-* до *транс-*поверхні в пухирцях (везикулах), що відбруньковуються від попередньої цистерни, зливаючись з наступною.

Функції комплексу Гольджі:

1) *синтез полісахаридів і глікопротеїдів* (глікокаліксу, слизу);

2) *процесинг молекул:* включення *вуглеводних компонентів у глікопротеїди*, які транспортуються з грЕПС (*термінальне глікозилування*), додавання фосфатних груп (*фосфорилування*), жирних кислот (*ацилювання*), сульфатних залишків (*сульфатування*), часткове розщеплення білкових молекул (*протеолітичне доопрацювання*). Кожен із зазначених етапів процесингу речовин усередині комплексу Гольджі здійснюється в топографічно визначеному його компоненті (*цис-*, медіальних чи *транс-*цистернах, а також сітці *транс-*Гольджі);

3) *конденсація секреторного продукту* (у вакуолях що конденсуються) й утворення секреторних гранул;

4) *забезпечення новостворених гранул мембраною* й упакування в неї секреторних продуктів; у процесі секреції ця мембрана вбудовується в плазмолему, збільшуючи площу її поверхні;

5) *сортування білків на транс-*поверхні (у сітці *транс-*Гольджі) перед їх остаточним транспортуванням. Напрямок руху визначається особливостями їх глікозилування, фосфорилування, сульфатування. Сортування здійснюється за допомогою мембранних рецепторних білків, які розпізнають сигнальні ділянки на макромолекулах і спрямовують їх у відповідні міхурці. Загалом транспортування з комплексу Гольджі здійснюється за трьома потоками: 1) в *гідролазні міхурці* (первинні лізосоми); 2) *плазмолему*; 3) в *секреторні гранули*.

8. Пластиди

Пластиди є в цитоплазмі лише рослинних клітин та найпростіших міксотрофів. Сукупність пластид називається пластидом. Розглядаються в даній лекції, оскільки деякі з них (хлоропласти) здатні до фотосинтезу.

Хлоропласти. Мають довжину 5 – 10 мкм, ширину 2 – 4 мкм. У клітинах вищих рослин їх налічується 15 – 50. Мають лінзоподібну або еліптичну форму (рис. 6.24). Значно різноманітніші у водоростей, де мають назву *хроматофори*. Причому у водоростей їхня кількість незначна (від одного до кількох).

Хлоропласти утворюються з невеликих диференційованих тілець, що називаються *пропластидами*. Вони містяться в клітинах меристеми (частина рослини під час росту) та оточені подвійною мембраною — майбутньою оболонкою хлоропласта.

Хлоропласти відділені від цитоплазми подвійною мембраною, яка має вибіркову проникність. Внутрішня її частина, врастаючи в матрикс (stroma), утворює систему основних структурних

одиниць, які мають вигляд сплюснених мішечків і називаються *тилакоїди*. У тилакоїдах локалізовано ферменти: основні – *хлорофіли* й допоміжні – *каротиноїди*. Групи дископодібних тилакоїдів зв'язуються один з одним таким чином, що їх порожнини виявляються безперервними й утворюють *грані* (схожі на стовпчики монет). Кількість гран у вищих рослин 40 – 60, іноді 150. Тилакоїди стромі зв'язують грані між собою. У стромі хлоропласта може відкладатися крохмаль та краплі жиру.

Хлоропласти містять рибосоми (70 S), ДНК, ферменти, і крім фотосинтезу здійснюють синтез АТФ з АДФ, синтез і гідроліз ліпідів, асиміляційного крохмалю та білків, які відкладаються в стромі. Завдяки власному генетичному апаратові є відносно автономними структурами. Уважають, що: 1) *хлоропласти утворилися із протопластид, які були здатні реплікуватися шляхом ділення*; 2) *що хлоропласти з'явилися шляхом виникнення симбіозу ціанобактерій з древніми ядерними гетеротрофними водоростями або найпростішими*.

ЛЕКЦІЯ 7. АПАРАТ ВНУТРІШНЬОКЛІТИННОГО ТРАВЛЕННЯ

1. Характеристика апарату внутрішньоклітинного травлення.
2. Мембрана ендосом та лізосом.
3. Ендосоми.
4. Гідролазні міхурці.
5. Лізосоми.
6. Пероксисоми.

1. Характеристика апарату внутрішньоклітинного травлення

Апарат внутрішньоклітинного травлення представлений системою особливих органел – *ендосом* (від гр. endo – всередині і soma – тіло) та *лізосом*, які забезпечують катаболічні процеси в цитоплазмі клітини (рис. 6.25). Ці органели являють собою мембранні пухирці з кислим вмістом. *Функція апарату внутрішньоклітинного травлення – регульоване внутрішньоклітинне розщеплення макромолекул позаклітинного та внутрішньоклітинного походження*.

Вміст ендосом та лізосом неоднаковий у клітинах різних типів. Максимальний він у тих клітинах, які активно здійснюють піноцитоз та фагоцитоз із наступним перетравлюванням захопленого матеріалу (наприклад, фагоцити, остеокласти).

Об'єднання ендосом та лізосом у єдину систему базується на наявності в їхній мембрані АТФ-залежного *протонного насоса*, який викликає закиснення середовища всередині цих органел. Низькі значення рН активують ферменти – кислі гідролази, які транспортуються особливими гідролазними міхурцями, котрі утворюються в комплексі Гольджі.

2. Мембрана ендосом та лізосом

Мембрана лізосом та ендосом має товщину приблизно 6 нм. Крім наявності протонного насоса, вона має ще й такі властивості: 1) *містить рецептори, які зумовлюють її зв'язування з мембраною гідролазних та транспортних пухирців, а також фагосом*; 2) *забезпечує вільну дифузію низькомолекулярних продуктів перетравлювання макромолекул в гіалоплазму*; 3) *у непошкодженому стані являє собою бар'єр, резистентний до дії літичних ферментів, який перешкоджає їх витоку в гіалоплазму*.

Ця мембрана стабілізується гормонами кортикостероїдами, а її пошкодження призводить до руйнування клітини внаслідок самоперетравлювання літичними ферментами.

3. Ендосоми

Ендосоми – мембранні пухирці з постійно закисаючим вмістом. Вони забезпечують перенесення макромолекул з поверхні клітини в лізосоми і частковий або повний гідроліз на стадіях, які передують лізосомному рівню деградації. Тому сукупність ендосом у наш час розглядається не просто як механізм перенесення речовин у клітині (як вважалося раніше), а як частина системи їх перетравлювання (“внутрішньоклітинного травного тракту”), до якої входять також лізосоми.

Процес перенесення речовин системою ендосом (ендоцитозним шляхом) у лізосоми може проходити: 1) з повним перетравлюванням макромолекул; 2) з їх частковим розщепленням; 3) без змін. Здатність ендосом перетравлювати забезпечується завдяки тому, що кислі гідролази вносяться в ендоцитозний шлях на найбільш ранніх його етапах.

Шлях і деградацію речовин у клітині можна описати такою послідовністю: рання (периферійна) ендосома – пізня (перинуклеарна) ендосома – лізосома. З кожною наступною ланкою цього шляху умови розщеплення стають дедалі жорсткішими. Ендосоми забезпечують найбільш м'який етап перетравлювання. А найбільша активність і ступінь деградації речовин характерні для лізосом.

Механізм переміщення речовин ендцитозним шляхом описується двома моделями.

1. *Модель човникових пухирців.* Базується на уявленні про те, що перенесення поглинутих речовин між стабільними органелами здійснюється за допомогою транспортних пухирців.

2. *Модель дозрівання.* Передбачає послідовне перетворення (“дозрівання”) однієї органели в іншу в межах вказаного шляху.

Ранні (периферійні) ендосоми є мембранними пухирцями на ранніх етапах після їх відокремлення від плазмолем (але уже після втрати клатринової оболонки) (рис. 6.25).

Вони розміщуються неподалік від плазмолем в периферійних відділах цитоплазми. У них в умовах слабкокислого середовища (рН=6,0) здійснюється обмежене і регульоване перетравлювання макромолекул протеазами, які були внесені в ендосому ще на етапі її формування. У ранній ендосомі відбувається відщеплення лігандів від рецепторів. Згодом відбувається сортування і повернення рецепторів у плазмолему для повторного використання (рециклювання). Так, наприклад, в ендосомі відбувається розщеплення комплексів *рецептор-гормон* (для пептидних гормонів), *рецептор-фактор росту*, *антиген-антитіло*, а також *обмежений протеоліз (процесинг) антигенів*, *інактивація* або *активація* ряду молекул. Тому ранню ендосому ще називають *компартамент для розділення рецепторів та лігандів*.

Пізнні (перинуклеарні) ендосоми називаються так тому, що вони утворюються пізніше, ніж ранні, і розміщуються в глибоких відділах цитоплазми поблизу ядра (6.25). Досягають діаметру 600 – 800 нм і характеризуються порівняно щільним матриксом. Вміст їх кислій, ніж у ранній ендосомі (рН=5,5), а рівень перетравлювання речовин – глибший. До них із ранній ендосомі надходять продукти, які повинні зазнати розщеплення. Більша частина цих продуктів, а також ферменти, надалі будуть спрямовані в лізосому. *Однак існує думка, що деякі макромолекули можуть рециркулюватися з пізньої ендосоми в ранню і навіть спрямовуватися в плазмолему.*

Потрібно зауважити, що в науковій літературі *пізнні ендосоми* деякі автори називають *ендолізосомами*, або *ранніми лізосомами*. Іноді ендолізосоми розглядають як останній самостійний передлізосомний компонент ендцитозного шляху.

Лізосоми раніше поділялися на первинні (неактивні) і вторинні (активні). Сьогодні у зв'язку з поглибленням знань про систему ендосом і лізосом використання цих термінів вважається більшістю авторів недоцільним.

4. Гідролазні міхурці

Раніше ці утвори називалися первинними лізосомами. Це круглі мембранні органели діаметром 200 – 400 нм з дрібнозернистим щільним матриксом (6.25). Містять літичні ферменти в неактивній формі. У більшості клітин мають дуже дрібні розміри (до 50 нм). У фагоцитах досягають більших розмірів (до 500 нм). Переміщення гідролазних міхурців у цитоплазмі контролюється мікротрубочками. Беруть участь у перенесенні літичних ферментів в ендцитозний шлях із сітки транс-Гольджі, у якій вони зазнають остаточних хімічних перетворень і упаковуються в мембрани.

Літичні ферменти гідролазних міхурців синтезуються і накопичуються в ЕПС, згодом переносяться в комплекс Гольджі. Тут вони модифікуються й упаковуються в мембранні міхурці, оточені клатриновою оболонкою, яка згодом зникає. Вони містять олігосахаридні ланцюжки, що мають маркер. Завдяки цьому вони прямують не по загальному секреторному шляху, а сегрегуються в гідролазних міхурцях. Сьогодні відомо 60 таких ферментів, які являють собою *кислі гідролази* (гідролітичні ферменти з оптимумом рН≈5). Сюди належать протеази, нуклеази, глікозидази, ліпази, фосфорилази, фосфатази, сульфатази. *Ферментний склад гідролазних міхурців відрізняється в клітинах різних типів, він може відрізнятися навіть в окремих ендосомах і лізосомах однієї клітини.* Приблизно 20 % літичних ферментів вбудовані в мембрану гідролазних міхурців і тимчасово інактивовані в ній завдяки зв'язку з ліпідами. Приблизно 80 % – знаходиться в матриксі і теж інактивовані внаслідок відсутності кислого середовища й наявності в їхній молекулі вуглеводів. Навіть якщо невелика кількість ферментів “утече” в гіалоплазму – руйнування останньої не відбудеться, тому що відсутнє кисле середовище.

5. Лізосоми (рис. 6.26)

Раніше їх називалися вторинними лізосомами. Ці органели беруть активну участь у завершальних етапах внутрішньоклітинного перетравлювання захоплених клітиною макромолекул. Це

забезпечується широким спектром літичних ферментів при низьких значеннях рН (5, 0 і нижче). Формуються вони за участю пізніх ендосом. Діаметр лізосом зазвичай становить 0,5 – 2 мкм. Їх форма і структура можуть істотно варіювати залежно від характеру матеріалу, який перетравлюється. Після перетравлювання вмісту низькомолекулярні речовини, які утворилися, дифундують через мембрану лізосоми в гіалоплазму.

Різновиди лізосом (рис. 6.25):

1. *Фаголізосома* – формується шляхом злиття пізньої ендосоми або лізосоми з *фагосомаю*. Фагосома являє собою мембранний мішечок з матеріалом, який клітина захопила ззовні і який потрібно внутрішньоклітинно перетравити. Процес руйнування цього матеріалу називається *гетерофагією*.

2. *Автофаголізосома* утворюється при злитті пізньої ендосоми або лізосоми з *автофагосомаю* (від. гр. autos – сам, phagein – поїдати і soma – тіло). Автофагосома – це мембранний пухирець, який містить власні компоненти клітини, які потрібно зруйнувати. Процес перетравлювання цього матеріалу називають *автофагією*.

3. *Мультивезикулярне тільце* (від лат. multi – багато і vesicula – міхурець) являє собою велику (діаметр 200 – 800 нм) круглу оточену мембраною вакуолю, яка містить дрібні (40 – 80 нм) міхурці, занурені в помірно щільний матрикс. Утворюється мультивезикулярне тільце в результаті злиття ранніх ендосом з пізньою. Дрібні міхурці формуються шляхом брунькування всередину від мембрани вакуолі. Матрикс тільця містить літичні ферменти і, очевидно, забезпечує поступове руйнування внутрішніх міхурців.

4. *Залишкові тільця* – лізосоми, які містять неперетравлений матеріал. Вони можуть довго перебувати в цитоплазмі або виділяти свій вміст за межі клітини. У людини з залишкових тілень особливо *поширені ліпофусцинові гранули*. Це мембранні міхурці діаметром 0,3 – 3 мкм, які містять погано розчинний пігмент *ліпофусцин*. У зв'язку з тим, що ліпофусцин накопичується в деяких клітинах (нейронах, кардіоміоцитах) під час старіння, його розглядають як “пігмент старіння”, або “зношування”.

Секреція лізосомальних ферментів за межі клітини спостерігається в остеокластів – клітин, які руйнують кісткову тканину, а також у фагоцитів (нейтрофіли, макрофаги) при позаклітинному перетравлюванні різних об'єктів.

Надлишкова секреція цих ферментів може призвести до пошкодження оточуючих тканин.

*Гетерофагія*¹³ відіграє дуже важливу роль у функціонуванні клітин усіх тканин та органів. Дефіцит тих чи інших лізосомних ферментів¹⁴ може призвести до розвитку багатьох хвороб, які викликані накопиченням у клітинах неперетравлених речовин (глікогену, гліколіпідів, глікозаміногліканів), котрі порушують їх функції (*хвороби накопичення*). При найпоширеніших захворюваннях цієї групи пошкоджуються нейрони, макрофаги, фібробласти, остеобласти. Це проявляється в різних за тяжкістю порушеннях будови скелету, нервової системи, селезінки, печінки.

У нирці в результаті гетерофагії клітини захоплюють білки з просвіту каналців і розщеплюють їх до амінокислот, які після цього повертаються у кров. Гетерофагія спостерігається також у *тіроцитах* – клітинах щитоподібної залози. Тут вона забезпечує відщеплення йодовмісних гормонів від білкової матриці і наступне всмоктування їх у кров. Порушення гетерофагії в цих органах призводить до тяжких захворювань.

Але особливо велике значення гетерофагія має для клітин, які здійснюють захисну функцію. Діяльність цих клітин базується на поглинанні і перетравлюванні часточок або речовин. Так, наприклад, *фагоцити (макрофаги, нейтрофіли)* захоплюють і перетравлюють мікроорганізми, які потрапляють у тканини організмів або на їхню поверхню (на слизисті оболонки). При відсутності чи недостатній активності лізосомних ферментів, які руйнують мікроорганізми, ці клітини не можуть ефективно захищати організм, що призводить до розвитку тяжких хронічних запальних хвороб.

Найхвороботворніші мікроби уникають пошкоджуючої дії фагоцитів різним чином. Так, наприклад, збудник *прокази стійкий до дії лізосомних ферментів*; інші мікроорганізми (наприклад, збудник туберкульозу) здатні пригнічувати *процес злиття фагосом з лізосомами*; деякі можуть уникати руйнування, *розриваючи мембрани фагосом або лізосом*.

¹³ *Гетерофагія* (від гр. heteros – інший, phagein – поїдати і soma – тіло) – захоплення клітиною матеріалу ззовні і наступне внутрішньоклітинне перетравлювання цього матеріалу.

¹⁴ Зазвичай такий дефіцит зумовлений спадковими порушеннями.

*Автофагія*¹⁵ забезпечує постійне оновлення (“омолодження”) клітинних структур. Це досягається перетравлюванням ділянок цитоплазми, мітохондрій, скупчень рибосом, фрагментів мембрани, знищення яких компенсується новоутворенням. У клітині цей процес дуже чітко і точно відрегульований. Кожен компонент клітини має певну тривалість життя. Так, у нейронах старої людини, які “працювали” декілька десятиріч, вік більшості органел не перевищує 1 місяць. У клітинах печінки більша частина цитоплазми руйнується менш ніж за тиждень. Одним із проявів автофагії є *кринофагія* (від гр. *krinein* – відділяю, секретую) – лізосомне руйнування надлишку невиведеного секрета в залозистих клітинах.

6. Пероксисоми

Пероксисоми, або *мікротільця*, за будовою схожі на лізосоми. Це мембранні сферичні або видовжені міхурці діаметром 0,05 – 1,5 мкм з дрібнозернистим матриксом. У цьому матриксі іноді виявляється більш щільна *серцевина* (*нуклеоїд*), яка має кристалічну будову і складається з фібрил та трубочок (6.27). Дрібні пероксисоми (мікропероксисоми) мають діаметр 0,05 – 0,25 мкм і трапляються у всіх клітинах. Великі (макропероксисоми) мають діаметр 0,3 – 1,5 мкм і трапляються в гепатоцитах¹⁶, макрофагах, клітинах проксимальних ниркових каналців. Кількість пероксисом варіює в клітинах різних типів (наприклад, у гепатоцитах їх приблизно 500, при цьому їх відносний об’єм 2 % об’єму клітини). Пероксисоми оновлюються кожних 5-6 днів.

Матрикс пероксисом містить приблизно 15 ферментів, найважливіші з яких пероксидаза, каталаза (на них припадає 40 % білків органели), оксидаза D-амінокислот і уратоксидаза. *Нуклеоїд* пероксисоми є областю конденсації ферментів.

Утворюються пероксисоми в ЕПС шляхом брунькування від елементів ЕПС. Їх ферменти частково синтезуються в грЕПС, а частково – в гіалоплазмі.

Функції пероксисом. Разом з мітохондріями пероксисоми є головним місцем утилізації кисню в клітині. Відомо, що в результаті окислення амінокислот, вуглеводів та інших речовин у клітині утворюється надзвичайно сильний окислювач – *перекис водню* (H_2O_2). Завдяки дії *каталази*, яку містять пероксисоми, ця речовина розпадається з виділенням кисню та води. Таким чином, пероксисоми захищають клітини від пошкоджуючої дії перекису водню.

Великі пероксисоми печінки і нирок відіграють велику роль у знешкодженні багатьох шкідливих речовин. Так, наприклад, в них окислюється приблизно 50 % поглинутого етилового спирту. Крім детоксикації ферменти пероксисом каталізують розщеплення жирних кислот, беруть участь в обміні амінокислот та інших речовин.

У ссавців окислення жирних кислот відбувається в мітохондріях і пероксисомах, а у дріжджів і рослин – лише в пероксисомах.

Сьогодні відомі спадкові хвороби, пов’язані з порушенням активності пероксисом. За наявності цих хвороб уражаються різні внутрішні органи, часто розвиваються порушення нервової системи, які викликають смерть у дитячому віці.

ЛЕКЦІЯ 8. ЕНЕРГЕТИЧНИЙ АПАРАТ КЛІТИНИ. ЦИТОСКЕЛЕТ

1. Мітохондрії.
2. Цитоскелет
3. Мікротрубочки.
4. Клітинний центр.
5. Війки та джгутики.
6. Мікрофіламенти, мікроворсинки, стереоцилії.
7. Проміжні філаменти.
8. Мікротрабекули.

1. Мітохондрії.

Являють собою напівавтономні мембранні органели, які забезпечують клітину енергією. Ця енергія отримується завдяки процесам окислення й накопичується у вигляді фосфатних зв’язків АТФ. Крім того, мітохондрії беруть участь у біосинтезі стероїдів, окисленні жирних кислот і синтезі нуклеїнових кислот.

Хімічний склад: білки (65 – 70 % сухої ваги), ліпіди (25 – 30 %), нуклеїнові кислоти (ДНК і РНК), вітаміни.

¹⁵ **Автофагія** – процес перетравлювання власних компонентів клітини, які підлягають знищенню.

¹⁶ *Гепатоцити* – клітини печінки.

Мітохондрії можуть мати еліптичну (рис. 6. 21), сферичну, паличкоподібну, ниткоподібну та інші форми, які протягом певного часу можуть видозмінюватись.

Розміри мітохондрій: 0,2 – 2 мкм у ширину й 2 – 10 мкм у довжину.

Кількість їх у клітині може коливатися в дуже широкому діапазоні: у найактивніших клітинах вона досягає 500 – 1000. Так, у клітинах печінки (гепатоцитах) їх кількість сягає 800, при цьому вони займають 20 % об'єму цитоплазми. При дослідженні спеціальними методами світлової мікроскопії мітохондрії мають вигляд дрібних зерен і ниток, що й зумовило їхню назву (від гр. *mitos* – нитка і *chondrion* – зерно).

У цитоплазмі мітохондрії можуть розміщуватися дифузно. Але зазвичай вони зосереджені в ділянках максимального поглинання енергії, наприклад, поблизу іонних насосів, скоротливих елементів (міофібрил у м'язових волокнах), органел руху (війки), компонентів синтетичного апарата (цистерни ЕПС).

Складаються мітохондрії із зовнішньої та внутрішньої мембран, які розділені міжмембранним простором. У середині мітохондрій міститься мітохондріальний матрикс, у який повернуті складки внутрішньої мембрани – *кристи* (рис. 6.28; 6.29).

Зовнішня мітохондріальна мембрана

За своєю будовою нагадує плазмолему. Вона характеризується високою проникністю для молекул, маса яких не перевищує 10 кілодальтон, які проникають із цитозолу в міжмембранний простір.

Зовнішня мембрана мітохондрій містить багато молекул спеціалізованих транспортних білків (наприклад, *порин*). Ці білки формують широкі гідрофільні канали і забезпечують її високу проникність. Також у мембрані наявна незначна кількість *ферментних систем*. На ній теж знаходяться рецептори, які здатні розпізнавати білки, що переносяться через обидві мембрани мітохондрії в *зонах злипання*. Зонами злипання називають місця контакту мітохондріальних мембран.

Внутрішня мембрана мітохондрії

Відділена від зовнішньої простором, який має ширину 10 – 20 нм, який містить невелику кількість ферментів. До складу мембрани входять білки трьох типів: 1) транспортні білки; 2) ферменти дихального ланцюга й сукцинатдегідрогеназа (СДГ); 3) комплекс АТФ-синтетази.

Кристи – складки внутрішньої мембрани, які мають товщину 20 нм. Розміщуються вони найчастіше перпендикулярно до поздовжньої осі мітохондрії. На кристах знаходяться *елементарні (грибоподібні) частки*, які іноді ще називають *оксисомами* або *F₁-частками*. Кількість цих часток досить значна: $\approx 10^4 - 10^5$. Складаються грибоподібні частки з *головки*, яка має діаметр 9 нм, і *ніжки*, товщина якої 3 нм. На них відбувається спрягання процесів окислення й фосфорилування. У ділянці круглої головки частки здійснюється синтез АТФ із АДФ. Роз'єднання метаболічних процесів окислення й фосфорилування призводить до утворення значної кількості тепла, замість накопичення енергії у вигляді хімічних зв'язків. Таке роз'єднання характерне для мітохондрій клітин бурої жирової тканини, яка спеціалізується на *термогенезі* (виділенні тепла). Роз'єднання зумовлюється наявністю спеціального білка *термогеніну*, або *роз'єднуючого* білка. Його різновиди виявлено в мітохондріях клітин різних тканин. Існує гіпотеза, що деякі хвороби (наприклад, ожиріння) можуть бути викликані порушеннями вироблення або функції цих білків.

За формою кристи ламелярні (пластинчасті), у деяких клітинах – тубуло-везикулярні (у вигляді трубочок та міхурців, наприклад у клітинах, які синтезують стероїдні гормони).

Матрикс мітохондрій. Гомогенна зерниста речовина, яка заповнює внутрішню камеру мітохондрії і містить декілька сотень ферментів. У матриксі наявні також *мітохондріальні рибосоми, мітохондріальні гранули й мітохондріальна ДНК*.

Мітохондріальні рибосоми мають вигляд дрібних щільних гранул. Білки, що їх утворюють, частково продукуються в самій мітохондрії.

Мітохондріальні гранули – частинки діаметром 20 – 50 нм, що мають дрібнозернисту або пластинчасту структуру (рис. 6. 21). Містять Ca^{2+} та Mg^{2+} , які необхідні для підтримання активності мітохондріальних ферментів.

Мітохондріальна ДНК утворює власний геном мітохондрій, на який припадає приблизно 1 % загального вмісту ДНК у клітині. Він включає 37 генів (у ядрі клітин людини приблизно 100 000 генів). Мітохондріальна ДНК має форму кільця. Вона складається із двох ниток завдовжки 5,5 мкм і завтовшки 2 нм. Мітохондріальна ДНК схожа на бактеріальну ДНК, хоча й має ряд відмінностей.

Життєвий цикл мітохондрій порівняно короткий (приблизно 10 діб). Руйнуються шляхом автофагії. Нові утворюються в результаті ділення (шляхом перешнуровування) уже існуючих.

2. Цитоскелет

Складна динамічна система мікрофіламентів, мікротрубочок, проміжних філаментів і мікротрабекул. Вони є немембранними органелами, які утворюють у клітині тривимірну сітку. Вони також входять до складу війок, джгутиків, мікроворсинок, клітинного центру та клітинних з'єднань (десмосом, напівдесмосом). Основні властивості цитоскелета: 1) підтримання та зміна форми клітини; 2) розподіл та переміщення компонентів клітини; 3) транспорт речовин у клітину і з клітини; 4) забезпечення рухливості клітини; 5) участь у міжклітинних з'єднаннях.

3. Мікротрубочки

Найбільші елементи цитоскелета. Це циліндричні утвори, завдовжки до кількох мікрометрів (рис. 6.30; 6.31). Діаметр – 24 – 25 нм, товщина стінки – 5 нм, діаметр просвіту – 14–15 нм. Стінка утворена зі спірально складених ниток (*протофіламентів*), завтовшки 5 нм, які складаються з білків α - та β -тубуліну.

Функції:

- 1) підтримання форми й полярності клітини, розподіл її компонентів;
- 2) забезпечення внутрішньоклітинного транспорту;
- 3) забезпечення руху війок та хромосом (під час мітозу формують ахроматинове веретено, необхідне для поділу клітини);
- 4) утворення основи інших органел (центріоль та війок).

Розміщуються мікротрубочки: а) у вигляді окремих елементів (які розкидані по всій цитоплазмі й утворюють сітку); б) в пучках – тут вони зв'язані тонкими поперечними містками (наприклад, у відростках нейронів, у складі мітотичного веретена і т. ін.); в) частково зливаючись одна з одною, при цьому вони утворюють пари (в аксонемі війок та джгутиків) та триплети (в базальному тільці та центріолі). Утворення мікротрубочок забезпечують спеціальні утвори – *сателіти*. Сателіти являють собою сферичні тільця (діаметром 75 нм) і містяться у базальних тільцях війок та в клітинному центрі.

4. Клітинний центр

Утворений двома порожнистими циліндричними утворами (*центріолями*), які мають довжину 0,3 – 0,5 мкм і діаметр 0,15–0,2 мкм. Розміщуються центріолі поблизу одна одної у взаємно перпендикулярних площинах (рис. 6.32). Кожна центріоль складається з 9 триплетів мікротрубочок, які частково злились і зв'язані між собою “ручками” (*білкові містки*).

У центральній частині центріолі мікротрубочок немає (хоча деякі автори говорять про наявність тут центральної нитки). Тому формула центріолі має такий вигляд $(9 \times 3) + 0$. Кожен триплет зв'язаний із сателітами. Мікротрубочки, які розходяться від них, утворюють *центросферу*.

У клітині, яка не ділиться, наявна одна пара центріолей (*диплосома*), що розміщується поблизу ядра. Перед поділом відбувається дуплікація центріолей. Дочірні центріолі формуються під прямим кутом до материнських. Незрілі центріолі складаються з 9 одиничних мікротрубочок, які пізніше перетворюються на триплети. Пари центріолей розходяться до полюсів клітини, а під час мітозу виконують роль центрів утворення мікротрубочок ахроматинового веретена поділу.

5. Війки та джгутики

Війки (рис. 6.33; 6.48) та джгутики є органелами спеціального призначення, виконують моторну функцію. Це вирости цитоплазми, основу яких становить каркас із мікротрубочок, що називається *осьовою ниткою*, або *аксонемою*. Довжина війок – 2 – 10 мкм. Кількість їх на одній клітині може сягати кількох сотень. Джгутики є в багатьох найпростіших та в сперматозоїдах. Довжина їх може бути різною, (наприклад, у сперматозоїді людини – 50–70 мкм).

Аксонема утворена дев'ятьма периферійними парами мікротрубочок і одною центрально розміщеною парою, (формула – $(9 \times 2) + 2$). У середині кожної периферійної пари за рахунок часткового злиття мікротрубочок одна з них (*A*) повна, а друга (*B*) – неповна (рис. 6.34).

Центральна пара мікротрубочок оточена центральною оболонкою, від якої до периферійних пар розходяться радіальні спиці. Периферійні дублети зв'язані один з одним містками нексину, а від мікротрубочки *A* до мікротрубочки *B* сусіднього дублета відходять “ручки”, утворені білком *динейном*.

Рух війки або джгутика забезпечується ковзанням сусідніх дублетів, яке, у свою чергу, забезпечується рухом динейнових ручок.

Базальне тільце

За будовою нагадує центріоль і лежить в основі війки або джгутика (рис. 6.34). Коли війки чи джгутики розвиваються воно відіграє роль матриці, на якій відбувається збирання компонентів аксонем.

6. Мікрофіламенти, мікроросинки, стереоцилії

Мікрофіламенти – це тонкі білкові нитки діаметром 5 – 7 нм. Можуть залягати поодиноці, або у вигляді сіток, чи пучками. У скелетних м'язах тонкі актинові мікрофіламенти залягають упорядкованими пучками і взаємодіють із товстими міозиновими мікрофіламентами.

У більшості клітин під плазмолемою наявна *кортикальна (термінальна) сітка* – це зона згущення мікрофіламентів. У цій сітці мікрофіламенти переплетені між собою і зв'язані (“зшиті”) між собою особливими білками (найпоширенішим з яких є філамін). Кортикальна сітка перешкоджає різкій, раптовій деформації клітини при механічних впливах.

Функції мікрофіламентів:

- 1) забезпечення скорочення м'язових клітин;
- 2) забезпечення функцій, які пов'язані з кортикальним шаром цитоплазми та плазмолемою (екзо- і ендцитоз, утворення псевдоподій і міграція клітини);
- 3) переміщення всередині цитоплазми органел, транспортних міхурців та інших структур;
- 4) забезпечення жорсткості клітини (за рахунок кортикальної сітки);
- 5) формування клітинної перетяжки при цитотомії, яка завершує поділ клітини;
- 6) утворення каркасу деяких органел (напр., мікроросинок);
- 7) участь у міжклітинних з'єднаннях.

Мікроросинки – це пальцеподібні вирости цитоплазми клітини діаметром 0,1 мкм і завдовжки 1 мкм, утворені актиновими мікрофіламентами (рис. 6.35). Вони багаторазово збільшують площу поверхні клітини, на якій відбувається розщеплення речовин та всмоктування.

Каркас мікроросинки утворений пучком із 40 мікрофіламентів, які залягають уздовж її поздовжньої осі. В апікальній частині мікроросинки пучок закріплений в аморфній речовині. Жорсткість пучка забезпечується поперечними зшивками з білків *фібрину* та *віліну*. Біля основи мікроросинки мікрофіламенти пучка влітаються в кортикальну сітку.

Стереоцилії – видозмінені довгі мікроросинки. Трапляються досить рідко. У деяких клітинах розгалужені. Будова така ж, як і в мікроросинок.

Проміжні філаменти. Це міцні й хімічно стійкі білкові нитки завтовшки ≈ 10 нм. Ця товщина є проміжною між товщиною мікротрубочок і мікрофіламентів. Трапляються в клітинах різних тканин. Залягають у різних ділянках цитоплазми у вигляді тривимірних сіток. Утворені ниткоподібними білковими нитками, які сплетені у вигляді каната.

Функції:

- 1) структурна (підтримуюча й опорна) – забезпечують розподіл органел по певних ділянках цитоплазми;
- 2) забезпечують рівномірний розподіл сил деформації між клітинами тканини й цим перешкоджають пошкодженню окремих клітин;
- 3) беруть участь в утворенні рогової речовини (є головними компонентами нігтів, кігтів, волосся);
- 4) підтримують форму відростків нейронів і фіксують трансмембранні канали;
- 5) підтримують мікрофібрили в м'язовій тканині й прикріплюють їх до плазмолем, що забезпечує їх скоротливу функцію.

Мікротрабекули – тонкі нитки (товщина 3-4 нм), які утворюють мікротрабекулярну сітку, об'єднують усі компоненти цитоскелету в єдину систему і впливають на в'язкість цитозолу. Найменш вивчена частина цитоскелету.

ЛЕКЦІЯ 9. ВКЛЮЧЕННЯ ЦИТОПЛАЗМИ

1. Трофічні включення.
2. Секреторні включення та екскреторні включення.
3. Пігментні включення.
4. Мінеральні речовини.

Клітинні включення – це тимчасові утвори. Вони локалізуються переважно в цитоплазмі, хоча іноді трапляються й у ядрі. Усі включення – це продукти метаболізму клітин, що накопичуються у формі гранул, крапель, вакуоль, іноді кристалів. За хімічним складом клітинні включення бувають різними. Це вуглеводи, жири, білки, пігменти, мінеральні речовини.

Включення поділяють на трофічні, секреторні, екскреторні та пігментні.

1. Трофічні включення

Поділяють відповідно до природи речовини, яка накопичується. *Жирові (ліпідні) включення* трапляються у вигляді ліпідних крапель, які іноді заповнюють майже всю клітину. Це так званий *лабільний, або нестійкий жир*. На нефарбованих препаратах їх виділяють за характерним блиском. Для виявлення цих включень застосовують барвники, які легко розчиняються в жирах (судан-III, судан-IV, судан чорний, нільський голубий). На звичайних препаратах, які виготовлені із застосуванням спирту, лабільний жир розчинений і на його місці залишаються пустоти.

У тварин жири переважно відкладаються в жирових клітинах, які утворюють особливу жирову тканину. Крім того, жир накопичується в інших клітинах і відкладається у вигляді дрібних крапель (рис. 6.36). В одних клітинах їх дуже мало, а в інших накопичується в досить великих кількостях (клітини епітелію печінки риб та амфібій). При деяких захворюваннях у тваринних клітинах може відкладатися значна кількість жирових включень. Це відбувається, наприклад, у разі жирового переродження печінки чи серцевого м'яза.

Процес відкладання жиру відбувається в цитозолі або *елайопластах* рослин, які є другим різновидом *лейкопластів*. У клітинах рослин жир – це одна з основних запасних речовин. У більшості видів рослин краплі жиру практично містяться в клітинах усіх тканин. Багато жиру є в насінні рослин, де вміст його може досягати 70 % сухої маси.

Вуглеводні трофічні включення у тваринних клітинах представлені переважно гранулами глікогену. *Глікоген* — тваринний крохмаль, який у клітинах є джерелом енергії. Він зосереджений у посмугованих м'язах, клітинах печінки, нейронах. Глікоген відкладається не тільки в цитоплазмі, а й у ядрах багатьох клітин. Гранули глікогену добре видно під світловим мікроскопом. Синтезується глікоген із глюкози на мембранах гладенької ендоплазматичної сітки. У клітинах глікоген знаходиться у вигляді *β -часток* (щільних гранул, діаметр яких 20 – 30 нм). Ці гранули утворюють скупчення (*роzetки*), які ще називають *α -частками*. Гранули глікогену часто розміщені поблизу аЕПС і використовуються як джерело енергії.

У клітинах рослин із вуглеводів найчастіше відкладається *крохмаль*. Включення крохмалю мають вигляд зерен різної форми і розмірів та відкладаються в одному з різновидів лейкопластів – амілопластах. У цих пластидах дуже слабо розвинені тилакоїди. Крохмаль утворюється в результаті полімеризації молекул моносахаридів, які надходять до строми пластиди. Моносахариди утворюються внаслідок гідролізу молекул первинного крохмалю, що синтезується в хлоропластах. Перші молекули крохмалю, які утворилися в лейкопласті, стають центром формування крохмального зерна. Навколо цього центру відкладаються нові шари крохмалю, заповнюючи всю строму пластиди.

У рослин родин Лілійних, Складноцвітих та Фіалкових запасується полісахарид інулін, що відкладається в бульбах. Він утворюється під час полімеризації залишків D-фруктози. Він легко засвоюється в організмі людини, тварин і тому є заміником крохмалю та глюкози при цукровому діабеті. Інулін використовують для отримання фруктози. Добувають його із цикорію або топінамбура.

З інших полісахаридів трапляється напівклітковина, або геміцелюлоза, яка відкладається в стінках клітин, і разом із лігніном виконує функцію цементувального матеріалу. Міститься в плодах багатьох рослин.

Білкові включення переважно містяться в цитоплазмі яйцеклітин та цитоплазмі клітин печінки багатьох хребетних тварин і найпростіших. У рослинних клітинах білок часто відкладається у вигляді алейронових зерен у протеїдопластах, які є третім різновидом лейкопластів. Алейронові зерна характерні для клітин ендосперму та зародків насіння й складаються із простих білків. Після дозрівання насіння вміст вакуоль твердіє і перетворюється на алейронове зерно, оточене мембраною вакуолярного походження. Алейронові зерна можуть бути простими й складними. Прості алейронові зерна мають гомогенну структуру, складні – містять включення у вигляді кристалічних та аморфних відкладень білка і глобоїдів, у яких містяться фосфорні сполуки.

Клітини сім'ядолі гороху складаються з досить великих круглих або овальних клітин, між якими знаходяться міжклітинники. Так, після фарбування препарату сім'ядолі гороху розчином Люголя в клітинах добре видно крохмальні зерна, що забарвлюються йодом у синій колір, та численні зерна запасного білка – алейрону, які заповнюють усю клітину і забарвлюються йодом у золотисто-жовтий колір. Поряд із жиром і полісахаридами включення білків є однією з основних форм запасання поживних речовин.

2. Секреторні та екскреторні включення

Секреторні включення зазвичай мають вигляд мембранних пухирців, які містять продукти секреції клітини. У мембранах таких пухирців можуть бути ферменти, які здійснюють остаточні перетворення продуктів у міру переміщення міхурця до плазмолемі. Надлишок невикористаного ферменту поглинається і руйнується в цитоплазмі клітини. Секреторні включення є в багатьох тваринних клітинах. Вони знаходяться у вигляді гранул, які виробляються в клітинах різних типів, і насамперед у залозистих клітинах. Секреторні гранули містять продукти, які при виведенні із клітини відіграють специфічну роль. Клітини залоз внутрішньої секреції виробляють гормони, які зосереджуються у включеннях і надходять безпосередньо в кров або лімфу. Клітини підшлункової залози, наприклад, містять секреторні гранули, де зосереджені ферменти, що беруть участь у перетравлюванні поживних речовин. За своєю природою секреторні включення можуть бути білками, полісахаридами чи іншими речовинами.

Екскреторні включення за будовою схожі на секреторні, містять шкідливі продукти метаболізму, які потрібно видалити із клітини.

Пігментні включення – це включення цитоплазми, які в природних умовах мають певний колір. Щоб побачити пігменти, їх не обов'язково фарбувати, хоча їх колір інколи змінюється або посилюється під дією барвників.

Пігменти тварин поділяють на дві групи – екзо- та ендогенні. Екзогенні пігменти – це пігменти, що утворилися поза організмом, а потім потрапили до нього, а ендогенні – це ті пігменти, що утворилися всередині організму з безбарвних компонентів.

До найпоширеніших *ендогенних* пігментів належить *гемоглобін*. Він розчинений у цитоплазмі еритроцитів і переносить кисень. Оскільки тривалість існування еритроцитів у крові не перевищує 4 міс, то в міру зношування вони фагоцитуються макрофагами в селезінці, печінці й кістковому мозку. У цитоплазмі цих великих клітин гемоглобін розщеплюється на гемосидерин (містить залізо) і білірубін (заліза не містить).

Гемосидерин – продукт обміну гемоглобіну, накопичується в макрофагах селезінки, печінки та кісткового мозку у вигляді дрібних щільних частинок – гранул *феритину*, діаметром 50 Å). Він має золотисто-коричневий колір. Однак при деяких захворюваннях його кількість може різко зростати й виявлятися навіть в інших клітинах.

Білірубін – це жовто-коричневий пігмент, який зумовлює забарвлення жовчі – рідини, що виробляється печінкою, накопичується в жовчному міхурі, потім надходить до кишок, де відіграє важливу роль у процесах перетравлювання жирів та їх всмоктування. Після окиснення білірубін перетворюється на зелений пігмент *білівердин*, якого багато міститься в жовчі деяких птахів.

Меланін синтезується в пігментних клітинах – *меланоцитах*; тут він накопичується й хімічно дозріває в оточених мембраною гранулах – *меланосомах*. Меланоцити мають фермент, при дії якого безбарвний попередник, що надходить із кров'ю або тканинною рідиною, перетворюється на меланін. Він має коричнево-чорний колір і трапляється зазвичай у шкірних покривах і їх похідних (рис. 6.37), а також у райдужній оболонці ока. У людей білої раси значна кількість меланіну з'являється в шкірі після перебування на сонці (при засмаганні). Меланін зумовлює темний колір шкіри в представників чорної раси. Карий колір очей також залежить від наявності меланіну. У глибших шарах сітківки ока меланін є матеріалом, що не пропускає світло, відіграючи таку саму роль, як і чорний папір чи фарба у фотографії.

Ліпофусцин – пігмент старіння (накопичується у вигляді мембранних гранул зі щільним умістом, у якому визначаються ліпідні краплі). Трапляється досить часто в серцевому м'язі, у нервових і печінкових клітинах. Колір його золотисто-коричневий.

Дуже важливу роль у клітинах рослин відіграють такі пігменти, як *хлорофіли*, *фікобіліни*, *антоціани* та ін. Хлорофіли здійснюють фотосинтез. Фікобіліни – це пігменти, які містяться в червоних водоростях і ціанобактеріях. Вони беруть участь у процесах фотосинтезу, поставляючи поглинуту енергію світла до молекул хлорофілу. Антоціани – пігменти, що містяться в клітинному соку квітів, плодів, листя й забарвлюють їх у червоний, фіолетовий, блакитний кольори та їх поєднання.

Велике значення мають екзогенні пігменти групи *каротиноїдів*. Сюди належить, насамперед, *каротин*, який отримав свою назву завдяки тому, що вперше був виділений із моркви (*Daucus carota*). Ці пігменти синтезуються рослинами (тобто для організму тварини вони є екзогенними). Тварини отримують їх із їжею й накопичують у своїх тканинах. Організм корів дуже багатий на ці пігменти. Вони адсорбуються на поверхні крапельок жиру в молоці й визначають колір масла

влітку. Каротиноїди мають різноманітне біологічне значення, зокрема, вони перетворюються в організмі у вітамін А.

Існує кілька видів каротинів. Так, каротин моркви – жовтого кольору, а *лікоптин* (каротиноїд помідорів) – майже червоний. Каротиноїди розчинні в жирах і добре засвоюються тваринними організмами з кормами, забарвлюючи деякі їх компоненти, що містять жир. Наприклад, забарвлення жовтка яйця зумовлене каротином, який курка отримує з рослинною їжею. Подібно до цього й жовтий колір вершкового масла залежить від умісту каротину, який корови отримують із кормом та який розчинний у жирі коров'ячого масла.

Деякі форми каротинів (наприклад, α - і β -каротин) є провітамінами, які здатні перетворюватися в організмі на вітамін А. Похідна вітаміну А разом з білком *опсином* утворюють *родопсин*, який є пігментом закінчень зорового нерва – паличок сітківки ока тварин і людини та відіграє важливу роль у фоторецепції.

У клітинах деяких галофільних бактерій виявлено *бактеріородопсин*, який бере участь у процесах фотосинтезу, перетворюючи енергію сонця на енергію макроергічних зв'язків АТФ.

Уживання з їжею свіжих овочів і соків збагачує організм необхідними пігментами. Однак слід пам'ятати, що вживання надмірних кількостей моркви чи помідорів може призвести до пожовтіння шкіри. Цей стан називається *каротинемією* (надлишок умісту каротину в крові).

До екзогенних пігментів можна віднести також різноманітні пилові частки, які проникають у дихальні шляхи. Вони можуть спричинити пігментацію різних частин дихальної системи, що має патологічний характер.

3. Мінеральні речовини рослинних клітин. У процесі життєдіяльності рослинних клітин утворюються органічні кислоти, але найбільше утворюється щавлевої кислоти. У великих кількостях вона отруйна для клітин. Щавлева кислота нейтралізується іонами кальцію, які надходять у рослину з ґрунту разом із живильним розчином. При цьому утворюються різної форми кристали щавелевокислого кальцію, які нерозчинні у воді (рис. 6.38). Кристали оточені плазматичними мембранами. У подальшому вони часто потрапляють до вакуолі й перебувають у ній у повільно рухомому стані. У результаті зростання із клітинною оболонкою кристали можуть бути оточені клітковиною. Моногідрати щавелевокислого кальцію часто мають великі поодинокі кристали призматичної або клиноромбічної форми. Дигідрати щавелевокислого кальцію утворюють друзи (групи кристалів), а тригідрати – більш-менш кубічні кристали.

Крім щавелевокислого кальцію, в рослинах часто трапляються відкладення вапна, яке інкрустує клітинну оболонку. З інших мінеральних речовин буває кремнезем, що міститься або в стінках клітин, або утворює прозорі тільця, що заповнюють порожнину клітини.

ЛЕКЦІЯ 10. ЯДРО КЛІТИНИ

1. Ядро, його функції та основні компоненти.
2. Ядерна оболонка.
3. Ядерні пори.
4. Хроматин.
5. Ядерце.

1. Ядро, його функції та основні компоненти

Це найважливіший компонент клітини, який містить її генетичний апарат.

Функції ядра:

1. Збереження генетичної інформації.
2. Реалізація генетичної інформації.
3. Відтворення та передача генетичної інформації (при поділі клітини).

Зазвичай у клітині є одне ядро, хоча трапляються й багатоядерні. Такі клітини утворюються внаслідок поділу клітини, який не супроводжується *цитотомією*, або злиття кількох одноядерних клітин (такі утвори правильніше називати симпластами).

Форма ядра може бути різноманітною (овальна, кругла, паличкоподібна, сегментована і т. ін.), але найчастіше вона відповідає формі клітини (в клітинах округлої або кубічної форми ядро сферичне; в призматичних – витягнуте або еліпсоподібне; у плоских клітинах – сплющене).

Розміщення ядра може варіювати в клітинах різних типів. Воно може залягати в центрі клітини, поблизу її базального полюсу, на периферії.

Розміри ядра відносно сталі для кожного типу клітин. При посиленні функціональної активності клітини вони збільшуються, а при її пригніченні – зменшуються.

Компоненти ядра. У ядрі інтерфазної клітини виділяють *каріолему (ядерну оболонку), хроматин, ядерце, каріоплазму (ядерний сік)* (рис. 6.39; 6.41). Потрібно зауважити, що хроматин і ядерце – не самостійні компоненти ядра, а морфологічні відображення хромосом.

2. Ядерна оболонка (каріолема)

У світловий мікроскоп помітна лише тоді, коли зрізана навкіс і інтенсивно зафарбована. Електронна мікроскопія дозволяє виявити в каріолемі дві мембрани – *зовнішню й внутрішню*. Ці мембрани розділені перинуклеарним простором (ширина 15 – 40 нм) і зникають лише в ділянках *ядерних пор* (рис. 6.41; 6.42).

Зовнішня мембрана складає єдине ціле з мембранами грЕПС. На її поверхні є рибосоми, а перинуклеарний простір відповідає порожнині цистерн грЕПС і може містити синтезовані речовини. З боку цитоплазми *зовнішня мембрана оточена пухкою сіткою проміжних (віментинових) філаментів*.

Внутрішня мембрана – гладенька, її інтегральні білки зв'язані з ядерною пластинкою – *ламіною*, яка являє собою шар, завтовшки 80 – 300 нм, який складається з переплетених проміжних філаментів (*ламінів*), котрі утворюють *каріоскелет*. Ламіна відіграє важливу роль у: підтриманні форми ядра; впорядкованому укладанні хроматину; структурній організації порових комплексів; формуванні каріолеми під час поділу клітини.

3. Ядерні пори

Займають 3 – 35 % поверхні ядерної оболонки. Їх кількість більша в клітинах, що активно функціонують, а в ядрах сперматозоїдів вони повністю відсутні. Пори містять два паралельних кільця (по одному з кожної поверхні каріолеми) діаметром 80 нм, які утворені *вісьмома білковими гранулами* (рис. 6.42). Від цих гранул до центру сходяться *фібрили*, які формують *перегородку (діафрагму)* завтовшки 5 нм. У середині перегородки залягає *центральна гранула (транспортер)*. Деякі вчені вважають, що центральна гранула являє собою субодиночку рибосоми, яка транспортується через пору, інші - що це функціональний компонент самої пори. До внутрішнього кільця пори прикріплений *ядерний кошик* - система філаментів, дистальні кінці яких (з боку нуклеоплазми) з'єднані *термінальним кільцем*. Сукупність структур, які пов'язані з ядерною порою, називається *комплексом ядерної пори*. Цей комплекс утворює водний канал діаметром 9 нм, по якому рухаються дрібні водорозчинні молекули та іони. Гранули порових комплексів структурно пов'язані з білками ядерної ламіни, яка бере участь у їхній організації.

Ядерна оболонка в клітинах тварин і людини містить до 2000 – 4000 порових комплексів. Через них із цитоплазми в ядро надходять синтезовані білки, у зворотному напрямку переносяться молекули РНК та субодиночки рибосом.

Функції комплексу ядерної пори:

1. Забезпечує регулювання вибіркового транспорту речовин між цитоплазмою та ядром.
2. Активне перенесення в ядро білків, які мають особливе маркування, і розпізнаються рецепторами порового комплексу.
3. Перенесення в цитоплазму субодиночок рибосом.

4. Хроматин

Це дрібні зернятка та брилки матеріалу, який виявляється у ядрі клітин і зафарбовується основними барвниками. Хроматин складається з комплексу ДНК і білка й відповідає хромосомам, які в інтерфазному ядрі представлені довгими тонкими перекрученими нитками і як окремі структури не розрізняються. Вираженість спіралізації кожної хромосоми неоднакова за довжиною. Відповідно розрізняють два види хроматину – *еухроматин* і *гетерохроматин* (рис. 6.39; 6.40).

Еухроматин відповідає сегментам хромосом, які *деспіралізовані й відкриті для транскрипції*. Ці сегменти не зафарбовуються й у світловий мікроскоп непомітні.

Гетерохроматин відповідає *конденсованим, щільно скрученим сегментам хромосом* (це робить їх недоступними для транскрипції). Він *інтенсивно зафарбовується* основними барвниками й у світловому мікроскопі має вигляд гранул.

Таким чином, за вмістом у ядрі *еу-* та *гетерохроматину* можна оцінити активність процесів транскрипції й, відповідно, синтетичної активності клітини. При підвищенні активності збільшується вміст еухроматину, при зниженні – гетерохроматину. У пошкоджених клітинах та тих, які гинуть, розміри ядра зменшуються, воно містить лише гетерохроматин і зафарбовується основними барвниками інтенсивно й рівномірно. Таке явище називається *каріопікнозом* (від гр. *karuon* – ядро й *pyknoisis* – ущільнення).

Розподіл гетерохроматину (топографія його частинок у ядрі) та співвідношення еу- і гетерохроматину відрізняються у клітинах різних типів, що дозволяє здійснювати їх ідентифікацію як візуально, так і за допомогою аналізаторів зображення.

Поряд із цим, існують загальні закономірності розміщення гетерохроматину в ядрі: його скупчення розміщуються під каріолемою, перериваючись у ділянках пор (що зумовлено його зв'язком із ламіною) і навколо ядерця (перинуклеолярний гетерохроматин), дрібніші брилки розкидані по всьому ядру.

Тільце Бара – скупчення гетерохроматину, яке відповідає одній Х-хромосомі в особин жіночої статі, яка в інтерфазі скручена й неактивна. У більшості клітин воно лежить поблизу каріолеми, а в гранулоцитах крові має вигляд маленької додаткової частки ядра (“барабанної палички”). Виявлення тільця Бара (зазвичай в епітеліальних клітинах слизової оболонки порожнини рота) використовується як діагностичний тест для визначення генетичної статі (обов'язковий для жінок – учасниць Олімпійських ігор).

Упаковка хроматину в ядрі

У деконденсованому стані довжина однієї молекули ДНК, яка утворює кожен хромосом, дорівнює в середньому 5 см, а загальна довжина всіх молекул ДНК у ядрі (діаметром 10 мкм) складає понад 2 м (в S-період інтерфази – понад 4 м). Це можна порівняти із вкладанням нитки, яка має довжину 20 км, у тенісний м'ячик діаметром 10 см. Таке компактне упакування забезпечується зв'язком молекул ДНК зі спеціальними гістоновими білками й, у свою чергу, забезпечує: *впорядковане розміщення* дуже довгих молекул ДНК у невеликому об'ємі ядра та *функціональний контроль активності генів* (унаслідок впливу характеру упакування на активність окремих ділянок геному).

Рівні упакування хроматину (рис. 6.43)

Початковий рівень упакування хроматину зумовлений намотуванням подвійної нитки ДНК (діаметром 2 нм) на блоки дископодібної форми, які складаються з 8-ми гістонових молекул (*нуклеосоми*). Цей рівень забезпечує утворення *нуклеосомної нитки* діаметром 11 нм.

Другий рівень також зумовлений гістонами й призводить до скручування нуклеосомної нитки та формування *хроматинової фібрили* діаметром 30 нм. В інтерфазі хромосоми утворені хроматиновими фібрилами, при цьому кожна хроматида складається з однієї фібрили. У подальшій упаковці хроматинові фібрили утворюють *петлі (петельні домени)* діаметром 300 нм, кожен з яких відповідає одному чи кільком генам. Петельні домени шляхом ще компактнішого укладання формують ділянки конденсованих хромосом, які стають помітні лише під час поділу клітини.

У хроматині ДНК поряд із гістоновими є також негістонові білки, які регулюють активність генів. Потрібно зауважити, що й гістони також можуть брати участь у регуляції активності генів, зокрема, обмежуючи доступність ДНК для інших ДНК-зв'язуючих білків.

5. Ядерце, каріоплазма

Утворене спеціальними ділянками (петлями) хромосом, які називаються *ядерцевими організаторами*. У людини такі ділянки є в п'яти хромосомах: 13-й, 14-й, 15-й, 21-й, 22-й. Тут розміщуються численні копії генів, які кодують рибосомальні РНК (рРНК). Ядерце зникає у профазі мітозу, коли ядерцеві організатори “розтягуються” під час конденсації відповідних хромосом. Знову ядерце формується в телофазі.

Функції ядерця – синтез рРНК й утворення з неї попередників рибосомних одиниць.

При *транскрипції генів ядерцевих організаторів* спочатку формується дуже велика молекула попередника рРНК, яка зв'язується з білками, котрі синтезуються у цитоплазмі й згодом надходять у ядро. Потім попередник розщеплюється на три види РНК, які виявляються в рибосомах. Два з них з'єднуються з додатковими білковими молекулами, утворюючи попередника *великої субодиниці рибосоми*, третій формує *попередника малої субодиниці рибосоми*.

Ядерце виявляється методами світлової мікроскопії в інтерфазному ядрі як дрібна гранула (діаметром 1 – 3 мкм), яка інтенсивно забарвлюється основними барвниками (рис. 6.39 – 6.41). Залягає воно в центрі ядра або ексцентрично, містить високі концентрації *рибонуклеопротеїдів* (РНП). Розміри та кількість ядерця збільшуються при підвищенні функціональної активності клітини.

Під електронним мікроскопом у ядерці виявляють три компоненти – фібрилярний, гранулярний і аморфний.

1. *Фібрилярний компонент* складається з багатьох тонких (діаметр 5–8 нм) ниток і розміщується переважно у внутрішній частині ядра. Він представлений переважно *сукупністю первинних транскриптів рРНК*.

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

3. *Аморфний компонент*, на відміну від попередніх, забарвлюється погано. Він містить ділянки розміщення ядерцевих організаторів.

Два перших компоненти ядра утворюють так звану *ядерцеву нитку (нуклеолонему)* завтовшки 60–80 нм, яка в межах ядра формує широкопетлисту сітку.

Ядро оточене *перинуклеолярним хроматином*, невелика кількість хроматину проникає всередину ядра (*інтрануклеолярний хроматин*).

ЛЕКЦІЯ 11. КЛІТИННИЙ ЦИКЛ

1. Інтерфаза.
2. Поділ клітини (мітоз).
3. Атипові мітози, каріотипування.
4. Ендомітоз та поліплоїдизація.
5. Регуляція клітинного циклу.

Клітинний цикл – сукупність явищ між двома послідовними поділами клітини або між її утворенням і загибеллю. У ході циклу забезпечується функція відтворення та передачі генетичної інформації.

Клітинний цикл складається із власне *мітотичного поділу* та *інтерфази* (періоду між поділами) (рис. 6.44).

1. Інтерфаза

Вона значно триваліша, ніж мітоз, і зазвичай займає не менше 90 % усього часу клітинного циклу. Інтерфаза поділяється на три періоди: *пресинтетичний (постмітотичний) (G_1)*, *синтетичний (S)* і *постсинтетичний (премітотичний) (G_2)*.

Пресинтетичний (постмітотичний) (G_1) починається відразу ж після мітотичного поділу клітини й характеризується активним ростом клітини та синтезом білка й РНК. Завдяки цьому клітина досягає нормальних розмірів і відновлює необхідний набір органел. G_1 -період триває у різних клітинах по-різному: від кількох годин – до кількох діб. Так, у зародка миші цикл багатьох клітин складає 11 год, з яких на постмітотичний період припадає 3,5 год. Протягом цього періоду синтезуються особливі “запускаючі” білки, або, як їх ще називають, *активатори S-періоду*. Вони забезпечують досягнення клітиною певного порогу (*точки R – реструкції, або обмеження*), після якого настає S-період. Завдяки контролю, який здійснюється на рівні точки R, обмежується можливість нерегульованого розмноження клітин.

Якщо ж клітина не досягає точки R, то вона виходить із циклу і вступає в *період репродуктивного спокою (G_0)*. Таке випадання з циклу може відбуватись для того, щоб: 1) диференціюватись для виконання специфічних функцій; 2) вижити в умовах недостатньої кількості поживних речовин та факторів росту; 3) здійснити репарацію пошкодженої ДНК. Клітини деяких тканин здатні після цього (після періоду G_0) повертатись у клітинний цикл, інші – втрачають цю здатність після диференціації.

Синтетичний період (S) характеризується *подвоєнням (реплікацією) ДНК* і *синтезом білків*, зокрема, гістонів, які надходять у ядро із цитоплазми. Ці білки забезпечують нуклеосомну упаковку щойно синтезованої ДНК. У результаті відбувається подвоєння кількості хромосом. Одночасно подвоюється й кількість центріолей. У більшості клітин S-період триває 8–12 год, хоча може бути й менший (у клітин мишачого зародка – 5,5 год).

Постсинтетичний, або премітотичний період (G_2)

Настає за S-періодом і триває аж до настання мітозу. Протягом цього періоду клітина здійснює безпосередню підготовку до поділу. Відбувається дозрівання центріолей, запасається енергія, синтезується РНК та білки (зокрема, тубулін), які необхідні для процесу ділення. Тривалість G_2 -періоду становить у середньому 2–4 год (у клітин мишачого зародка – 1 год). Раніше вважали, що клітини з G_2 -періоду можуть виходити в G_0 -період і згодом повертатись назад, але сьогодні більшість учених заперечує цю думку.

“Входження” клітини в мітоз контролюється двома протилежними факторами. Мітоз гальмується до моменту завершення реплікації ДНК так званим *М-затримуючим* (тобто *мітоз-затримуючим*) фактором та індукується *М-стимулюючим фактором*. Потрібно сказати, що дія М-стимулюючого фактора проявляється лише в присутності інших білків, які називаються *циклінами*. Ці білки синтезуються протягом усього циклу і розпадаються в середині мітозу.

2. Поділ клітин (мітоз)

Назва мітозу походить від грецького слова *mitos* – нитка. Також мітоз називають *каріокінезом*, або непрямим поділом клітини. Мітоз настає за G_2 -періодом і завершує клітинний цикл. Він триває 1–3 год і забезпечує рівномірний розподіл генетичного матеріалу в дочірні клітини. Нараховує чотири основні фази: *профазу, метафазу, анафазу і телофазу* (рис. 6.45 – 6.46).

Профаза. Починається з конденсації хромосом, які стають видимі у світловий мікроскоп як ниткоподібні структури. Кожна хромосома складається з двох сестринських хроматид, які залягають паралельно одна до одної і зв’язані в ділянці центромери. Ядерце і ядерна оболонка зникають до кінця профазу. При цьому ядерна оболонка розпадається на мембранні пухирці, які схожі з елементами ЕПС, а поровий комплекс і ламіна дисоціюють на субодиниці. Каріоплазма змішується з цитоплазмою. Центріолі мігрують до протилежних полюсів клітини і дають початок ниткам мітотичного (ахроматинового) веретена. У ділянці центромери утворюються особливі білкові комплекси – кінетохори. До них прикріплюються деякі мікротрубочки веретена (кінетохорні мікротрубочки). Кінетохори самі можуть індукувати збирання мікротрубочок і тому можуть бути центрами їхнього складання. Інші мікротрубочки веретена називаються полюсними, оскільки простягаються від одного полюсу клітини до іншого. Мікротрубочки, що лежать поза веретеном і розходяться від клітинних центрів до плазмолемі радіально – називаються астральними, або мікротрубочками (нитками) сядва.

Метафаза. Відповідає максимальному рівню конденсації хромосом. Вони вишиковуються в ділянці екватора мітотичного веретена, утворюючи екваторіальну (метафазну) пластинку (якщо дивитися збоку) або материнську зірку (якщо дивитися з боку того чи того полюсу). Хромосоми переміщуються в екваторіальну площину й утримуються в ній завдяки збалансованому натягу кінетохорних мікротрубочок. На кінець цієї фази сестринські хроматиди розділяються щільною, але продовжують утримуватися в ділянці центромери.

Анафаза. Починається з синхронного розщеплення всіх хромосом на сестринські хроматиди (в ділянці центромери) і синхронного руху дочірніх хромосом до протилежних полюсів клітини (рис. 6.47). Цей рух відбувається вздовж мікротрубочок веретена зі швидкістю 0,2 – 0,5 мкм/хв. Сигналом початку анафазу служить різке підвищення концентрації Ca^{2+} в гіалоплазмі. Механізм руху хромосом остаточно ще не відомий. Але встановлено, що в ділянці веретена є такі білки, як актин, міозин, динейн, а також ряд регуляторних білків та Ca^{2+} -АТФаза. Існує думка, що рух зумовлюється вкороченням (розбиранням) мікротрубочок, які прикріплені до кінетохорів. Анафаза характеризується видовженням мітотичного веретена за рахунок розходження полюсів клітини. Закінчується вона скупченням поблизу полюсів клітини двох ідентичних наборів хромосом, які утворюють фігури, подібні до зірок (стадія дочірніх зірок). У кінці анафазу завдяки скороченню актинових мікрофіламентів, які концентруються по периферії клітини (утворюючи т. зв. скоротливе кільце), починає утворюватися клітинна перетяжка.

Телофаза – кінцева стадія мітозу. У ній реконструюються ядра дочірніх клітин і завершується їх розмежування. Навколо конденсованих хромосом дочірніх клітин відновлюється каріолема (з аЕПС), із якою зв’язується ламіна, яка саме формується. Знову з’являються ядерця, які утворюються з ділянок відповідних хромосом. Ядра клітин поступово збільшуються. Хромосоми деспіралізуються і зникають. Одночасно поглиблюється клітинна перетяжка і клітини протягом певного часу залишаються зв’язані цитоплазматичним містком, який дедалі вузчає. Він містить пучок мікротрубочок (серединне кільце). У телофазі відбувається розподіл органел між дочірніми клітинами. Рівномірності цього розподілу сприяє те, що одні органели досить численні (напр., мітохондрії), а інші (напр., ЕПС і комплекс Гольджі) під час мітозу розпадаються на дрібні фрагменти і пухирці.

3. Атипові мітози, каріотипування

Виникають у результаті пошкоджень мітотичного апарату. Для них характерний нерівномірний розподіл генетичного матеріалу між клітинами – *анеуплоїдія*. У багатьох випадках зовсім відсутня цитотомія, що призводить до формування гігантських клітин. Атипові мітози характерні для злоякісних пухлин і опромінених тканин. Чим вища їх частота і більший ступінь анеуплоїдії – тим злоякісніша пухлина.

Порушення нормального мітотичного поділу можуть спричинятися *абераціями* хромосом (від лат. aberratio – відхилення). Прикладами аберацій є злипання хромосом, подвоєння їх окремих ділянок, розривання на фрагменти, випадання якоїсь ділянки, обмін фрагментами. Ці відхилення можуть виникати спонтанно або під впливом дії на клітину мутагенів.

Каріотипування – це діагностичне дослідження, яке має на меті оцінку каріотипу (набору хромосом). Здійснюється шляхом вивчення хромосом у метафазній пластинці. Для цього отримують культуру клітин і вводять до неї колхіцин (речовина, що блокує формування мітотичного веретена). З таких клітин виділяють хромосоми, які надалі зафарбовують та ідентифікують. У людини нормальний каріотип представлений 46 хромосомами (22 аутосоми + 2 статеві). Каріотипування дозволяє виявити ряд хвороб, що пов'язані з хромосомними аномаліями: синдроми Дауна (трисомія 21-ї хромосоми), Едвардса (трисомія 18-ї хромосоми), Кляйнфельтера (генотип – ХХУ), Турнера (генотип – ХО) і т. ін.

4. Ендомітоз і поліплоїдизація

Ендомітоз це різновид мітозу, при якому відбувається подвоєння кількості хромосом усередині ядерної оболонки без її руйнування й утворення веретена поділу. При повторних ендомітозах часто виникає *поліплоїдія* (*кратне збільшення кількості наборів хромосом*) і збільшення об'єму ядра. Явище поліплоїдії часто використовують при виведенні нових сортів рослин. При цьому отримують поліплоїдні сорти рослин (2n, 4n, 8n), які характеризуються підвищеною врожайністю та життєстійкістю. У природі поліплоїдія трапляється у рослин та найпростіших, а також у дощових черв'яків.

Схожі наслідки досягаються при утворенні двоядерних клітин унаслідок мітотичного поділу, який не супроводжується цитотомією. При наступному мітотичному поділі такої двоядерної клітини хромосомні набори ядер об'єднуються в метафазі, що призводить до утворення двох дочірніх поліплоїдних клітин. Наявність тетра- (4n) та октаплоїдних (8n) клітин – нормальне явище у печінці, епітелії сечового міхура, клітинах кінцевих відділів підшлункової та слинних залоз. Мегакаріоцити починають розпадатись на кров'яні пластинки лише досягнувши певного рівня поліплоїдії (16 – 32n).

У рослин та комах ендомітоз набуває форми *політенії*. При цьому *подвоєння молекул ДНК відбувається без розділення хроматид*. Так, наприклад, у клітинах слинних залоз комах виникають гігантські хромосоми, які досягають надзвичайно високого ступеня плоїдності (1024n). Уміст величезної кількості ДНК у таких ядрах зумовлює синтез таких же великих кількостей іРНК, що, у свою чергу, визначає посилене виділення білкового секрета.

5. Регуляція клітинного циклу

За рівнем оновлення клітин усі тканини організму поділяються на:

1) *стабільні (стаціонарні) клітинні популяції* – складаються з клітин, які не здатні до поділу (нейрони, кардіоміоцити). Кількість клітин у такій популяції стабілізується на початку їхньої диференціації; коли організм починає старіти – кількість клітин у такій популяції поступово зменшується, оскільки втрати клітин не заміщуються;

2) *ростучі популяції клітин* здатні не лише до оновлення, але й до росту і збільшення маси тканини за рахунок збільшення кількості клітин та їх поліплоїдизації. Довгоживучі клітини таких популяцій виконують спеціалізовані функції, але зберігають здатність при певній стимуляції знову вступати в цикл, щоб відновити свою нормальну кількість. Такі популяції клітин утворюють нирки, підшлункову та щитоподібну залози;

3) *клітинні популяції, що оновлюються (камбіальні)*, характеризуються постійним оновленням клітин. Загибель спеціалізованих клітин, які нездатні до поділу, врівноважується внаслідок ділення та наступної диференціації малодиференційованих камбіальних клітин. До таких популяцій належать епітелій кишки, епідерміс, клітини кісткового мозку.

Регуляція клітинного циклу в різних тканинах здійснюється складною системою механізмів, які є стимуляторами або інгібіторами клітинного поділу. Система регуляції отримує інформацію двох видів:

1) про вплив на клітину різних *зовнішніх факторів*, здатних активувати або гальмувати її поділ. Ця інформація обробляється й інтегрується у вигляді сигналів, які визначають, чи буде клітина вступати в мітотичний цикл, чи диференціюватися й перебувати в періоді репродуктивного спокою (G_0);

2) *про інтактність геному*. При пошкодженні геному клітини проходження нею циклу зупиняється й вмикається *система репарації ДНК*. При цьому зменшується ймовірність небажаної реплікації пошкодженої ДНК. Численні сигнали, які регулюють діяльність клітини, замикаються

на ген *p53*, який блокує проходження клітинного циклу доти, доки виявлене пошкодження не буде усунуто. Якщо ж це пошкодження надто серйозне, *p53* (разом з іншими регуляторами) запускає програму *апоптозу* – запрограмованої загибелі клітини.

Антионкогени – гени, продукти яких – супресори росту пухлин – пригнічують мітотичну діяльність клітин. Ген *p53* є одним із наймогутніших і універсальних антионкогенів (природний онкосупресор), який забезпечує підтримання стабільності генетичного апарату. Через це його часто називають “охоронцем” клітинного геному.

ЛЕКЦІЯ 12. ОСНОВНІ ВЛАСТИВОСТІ КЛІТИНИ. СТАРІННЯ ТА ЗАГИБЕЛЬ КЛІТИН

1. Обмін речовин. Подразливість.
2. Збудження.
3. Стрес. Стресорні білки.
4. Старіння клітин. Загибель клітин.
5. Некроз.
6. Апоптоз, його значення для розвитку тканин і тканинного гомеостазу.

Подразливість

Організм є відкритою системою, яка взаємодіє із довкіллям, залежить від нього й змушена пристосовуватися до змін у навколишньому середовищі. Такі зміни називаються *подразниками*, а здатність організму відповідати на них – *подразливістю*. Подразливість (хоча й неоднаковою мірою) характерна для кожної клітини. Її прояви можуть бути різноманітними, що залежить від різноманітності самих клітин. Але в подразливості можна знайти й спільні риси. Прикладом цього може бути невідповідність між енергією подразника й енергією, яку витрачає організм у відповідь на подразнення. Так, якщо завдати слабого удару по нерву, то зв'язаний із нервом м'яз відповість на це різким скороченням, сила якого в багато разів може перевищувати силу подразника. Отже, реакція на подразнення пов'язана із затратами енергії, тобто в клітині в цей час відбувається посилений розпад речовин, який компенсується асиміляцією, яка в цей час посилюється. Тобто клітина відповідає на подразнення посиленням обміну речовин. Із цим посиленням пов'язаний перехід клітини в стан *збудження*, під яким розуміють тимчасові зміни в протоплазмі, які стимулюють перехід клітини до діяльного стану. Реакція клітини на подразливість може проявлятися в посиленні обміну речовин, виділенні секрета, м'язовому скороченні тощо.

Велике значення має напрям дії подразника, оскільки він визначає спрямованість реакції. Вільноживучі клітини здатні наближатися до джерела подразнення (*позитивний таксис*) або віддалятися від нього (*негативний таксис*). Назви таксисів відповідають фізичній природі подразника. У рослин спостерігається схоже явище – *тропізм*.

Велика заслуга у вивченні подразливості належить І. І. Мечникову. Примітивну подразливість протоплазми він спостерігав на плазмодії міксоміцетів (слизистих грибів), які являють собою значну масу протоплазми з багатьма ядрами. Якщо помістити кристалик ляпісу на ту частину плазмодія, до якої в даний момент спрямована течія протоплазми (саме так плазмодій переміщається), то та частина протоплазми, яка опинилася біля ляпісу, – відмирає, а в іншій частині виникає спрямований рух, завдяки якому плазмодій відривається від омертвілої ділянки й віддаляється від подразника.

Зміни клітини під час подразнення починаються із плазмолемі. Відомо, що завдяки дії натрій-калієвого насоса іони Na^+ та Cl^- становлять 90 % від загальної кількості заряджених часточок, усередині на їх частку припадає менше 10 %. Таким чином, зовні Na^+ в 10 разів більше, ніж у цитоплазмі, зате концентрація K^+ у клітині в 30 разів більша, ніж у зовнішньому середовищі. Зовнішня поверхня плазмолемі заряджена позитивно, а цитоплазма й внутрішня поверхня – негативно. Різниця потенціалів на зовнішній та внутрішній поверхнях становить 60–90 мВ.

Під впливом подразника проникність плазмолемі клітини для іонів Na^+ різко зростає, і вони миттєво надходять у клітину. У цей же час іони K^+ , адсорбовані на частинках цитоплазми, у великій кількості виходять із клітини. Відбувається *деполяризація мембрани*. У нейроні в збудженій ділянці навіть змінюється знак заряду. Це збільшує проникність сусідньої ділянки плазмолемі, де також відбувається деполяризація. Виникає хвиля збудження – нервовий імпульс,

який поширюється по нерву зі швидкістю 100 м/с. Загалом деполаризація є головною ознакою збудження клітини.

Дія надмірних подразників призводить до порушень нормального процесу. Це проявляється в набуханні та руйнуванні мітохондрій і зміні клітинного дихання. Клітина починає задовольняти свої енергетичні потреби лише за рахунок гліколізу, що призводить до збільшення вмісту молочної кислоти та води в цитоплазмі. Зміщення реакції цитоплазми в кислий бік створює сприятливі умови для коагуляції білків, активації гідролітичних ферментів лізосом і переварювання власних білків клітини. Такий стан називається *паранекрозом* (від гр. *para* – біля, *necrosis* – відмирання). Якщо дія подразника буде припинена, то клітина повернеться до норми, якщо ні, то паранекроз переходить у *некробіоз* – стан повільного відмирання клітини.

Реакція клітин на стрес

У відповідь на дію *стресу* (підвищення температури, пригнічення енергетичного обміну, зараження вірусами, нестача кисню чи глюкози, пошкодження) усі клітини відповідають *стереотипною реакцією*, яка охоплює ядерний апарат і компоненти цитоплазми. В основі цієї реакції *лежить зміна характеру експресії генів*. Вона проявляється в *посиленні синтезу захисних стресорних білків* і пригніченні синтезу інших білків.

Стресорні білки вперше були виявлені при дослідженні реакцій клітини на підвищення температури. Тому їх назвали *білками теплового шоку*. Білки цієї групи діють на рівні ядра й окремих компонентів цитоплазми. Вони виконують роль *молекулярних супутників*, забезпечуючи *згортання, розгортання та упакування інших білків, їх взаємодію між собою та спрямований транспорт*. Вони *запобігають агрегації білків* їх пошкодженням в умовах порушеного метаболізму клітини, *сприяють розщепленню білкових агрегатів*, що виникли. Таким чином, *підвищення експресії стресорних білків захищає клітину від пошкоджень і перешкоджає їхній загибелі шляхом апоптозу*. Експресія головного стресорного білка – HSP70 – знижується з віком. Цікаво, що клітини пухлин часто продукують підвищені рівні HSP70, який захищає їх від загибелі.

Старіння клітин

Профункціонувавши певний час, клітина гине. Старіння й смерть завершують індивідуальне життя клітини та організму і є процесами неминучими та нездоланими. Водночас індивідуальне життя клітин, які не розмножуються, може бути значно збільшене.

У соматичних клітин є запрограмована межа можливостей поділу. Їх *проліферативний потенціал обернено пропорційний віку організму й прямо пропорційний максимальній тривалості життя особин даного виду*. Старіючи, клітина втрачає здатність до реплікації ДНК і затримується у фазі G₁ клітинного циклу, переходячи згодом у G₀ фазу. На відміну від нормальної клітини в стані спокою, на старіючу не діють мутагени.

Існує декілька гіпотез щодо біологічного змісту старіння клітин: гіпотеза помилок, теорія вільних радикалів, теорія поперечних зшивок, гіпотеза мозкової регуляції, автоімунна теорія.

Гіпотеза помилок стверджує, що старіння є результатом катастрофічного накопичення помилок біосинтетичних механізмів клітини. Клітини можуть “помилятися” під час утворення нових молекул ДНК, РНК, білків.

Різноманітні хімічні речовини можуть пошкоджувати молекули ДНК, РНК і білків. В організмі існують механізми відновлення, які складаються з набору ферментів, що здатні розпізнавати ці пошкодження та неповноцінні молекули й знешкоджувати їх або “виправляти”. Однак деякі помилки все-таки уникають контролю. Багато вчених вважають, що старіння — результат накопичення таких невиправлених помилок.

Дехто вважає, що основною причиною старіння є помилки в ДНК – мутації. Це призводить до того, що клітина синтезує змінені РНК, а це, у свою чергу, призводить до синтезу змінених білків — ферментів, які працюють гірше, ніж нормальні, або зовсім не працюють, унаслідок чого реакції обміну речовин припиняються й клітина перестає виконувати свої функції або навіть гине. Радіація, наприклад, спричиняє численні мутації ДНК і прискорює появу таких ознак старіння, як сивина чи ракові пухлини.

З'ясовано, що дія ферментів із культури клітин старих людей неповноцінна: 25 % таких ферментів мають певні вади.

Теорія вільних радикалів. Молекули ДНК, РНК і білків усередині клітини постійно зазнають атак із боку інших молекул – продуктів обміну або чужорідних речовин. При цьому утворюються особливі молекули, які називаються *вільними радикалами*. Це кінетично незалежні частинки (атоми, молекули), які мають неспарені електрони. У вільних радикалів висока реакційна здатність. Вони

можуть завдавати шкоди клітинним мембранам, молекулам ДНК і РНК. Це робить вільні радикали визначальним фактором біологічного старіння.

Теорія поперечних зшивок. У середині ХХ ст. Ю. Беркстен помітив, що желатин, який входив до складу копіювального паперу, “старіє”. Він звернув увагу на подібність цього процесу до старіння, що спостерігається в організмі, — хрящах і зв'язках. Обидва процеси пов'язані з реакціями в білках, що призводить до втрати еластичності. Скутість у м'язах і суглобах людей похилого віку нагадувала Ю. Беркстену процес дублення шкіри, за якого білки твердіють під дією певних хімікатів.

Під час дублення між молекулами білків утворюються своєрідні хімічні “містки”, що називаються *поперечними зшивками*. Виходячи із цього, Ю. Беркстен висловив думку про те, що старіння організму можна пояснити виникненням містків між білковими молекулами. Такі містки клітинні ферменти не можуть розірвати. Згодом Ю. Беркстен виявив наявність ще одного типу зшивок, зокрема, у молекулах ДНК. Зшивки між двома ланцюгами ДНК не можуть бути зруйновані клітиною. Такі містки заважають синтезу РНК на ДНК, а це порушує процеси утворення життєво необхідних білків. Крім того, зшивки заважають участі ДНК у поділі клітини.

Гіпотеза мозкової регуляції. Для нормального функціонування цілісного організму потрібна узгоджена робота всіх його частин (гомеостаз).

Основною умовою гомеостазу є скоординована діяльність двох головних регулювальних систем – ендокринної й нервової. Ендокринні залози постійно контролюють внутрішнє середовище організму й у разі появи відхилень виділяють у кров гормони, які нормалізують стан.

Головною залозою організму є гіпофіз. Він виділяє багато гормонів, які керують виділенням гормонів іншими залозами. Діяльність гіпофіза контролюється гіпоталамусом, який є центром регуляції гомеостазу тіла. Гіпоталамус керує багатьма життєво важливими функціями, серед яких сон, спрага, голод, статевий потяг, водно-сольовий баланс, температура тіла, кров'яний тиск, виділення гормонів.

Деякі вчені вважають, що старіння клітин і організмів зумовлюється поступовою втратою здатності зберігати гомеостаз. При цьому знижується контроль за утворенням гормонів, життєві процеси розбалансовуються. Це пов'язано з порушенням контролю гіпоталамуса над гіпофізом. Ця гіпотеза також має свої експериментальні докази.

Автоімунна теорія. Її прихильники вважають, що старіння є способом захисту від раку шляхом обмеження можливостей росту клітин. Відомо, що імунна система організму захищає його від різних хвороб. Головними компонентами імунної системи є лімфоцити двох типів – В та Т. В-лімфоцити спеціалізовані для боротьби з бактеріями, вірусами й раковими клітинами: вони виділяють білки – антитіла, які прикріплюються до хвороботворних організмів і сприяють їх руйнуванню. Т-лімфоцити атакують і руйнують чужорідні тіла, наприклад, ракові клітини і трансплантати.

Припускають, що з віком клітини обох типів функціонують дедалі слабше. Одночасно В- і Т-лімфоцити з віком починають нападати не лише на непотрібні, як-от ракові, клітини, а й на нормальні, здорові. Руйнування тіла його власною захисною системою називається *автоімунітетом*.

Зростання рівня автоімунітету в організмі, очевидно, є причиною старіння. Автоімунне старіння може бути сповільнене або припинене гормоном виличкової залози (тимуса) – *тимозином*, який відкрили в 1965 р. Цей гормон підтримує функціонування Т-клітин. Отже, нестача тимозину є причиною автоімунних захворювань (ревматизму, гломерулонефриту, ревматичного поліартриту та ін.) і навіть дегенеративних змін у похилому віці.

Автоімунне старіння деякою мірою можна затримати за допомогою дієти, зокрема суворими обмеженнями в їжі, яке не шкодить імунній системі, а навіть допомагає їй, затримуючи деградацію. Дослідження показали, що обмеження в їжі знижує активність імунної системи в молодих мишей, але підвищує активність В- та Т-лімфоцитів у старих мишей, що робить їх стійкішими проти хвороб. Вони мають менше ознак автоімунного старіння, ніж старі миші, які отримували стандартний раціон. Отже, якщо менше їсти, зберігаючи при цьому потрібну для життя кількість поживних речовин, то можна затримати темпи автоімунного старіння.

Морфологічні ознаки старіння такі: старіюча клітина зменшується в об'ємі, більшість її органел редукується, зростає вміст великих лізосом та елементів цитоскелета, накопичуються пігментні та жирові включення, зростає проникність мембран клітини, спостерігається вакуолізація цитоплазми та ядра.

З *фізико-хімічних змін* у старіючих клітинах спостерігається зменшення ступеня дисперсності колоїдів цитоплазми та ядра, збільшення в'язкості цитоплазми та каріоплазми, легше здійснюється коагуляція внутрішньоклітинних білків при дії на них реагентів, що осаджують білки.

З біохімічних змін особливо характерним є нагромадження в цитоплазмі оранжево-жовтого пігменту – *ліпофусцину*, – продукту окиснення ліпідів. У старіючих клітинах зменшується вміст води, знижується активність ферментів, зростає стійкість внутрішньоклітинних білків проти дії протеолітичних ферментів та вміст холестерину, зменшуються вміст лецитину та інтенсивність дихання, пригнічується синтез білка.

Зусилля багатьох учених спрямовані на пошук методів, які б дозволили запобігти старінню і смерті клітини. Такі дослідження мають важливе теоретичне та практичне значення, оскільки організм гине внаслідок смерті деякої невеликої групи життєво важливих клітин і після смерті його багато клітин залишається живими й функціонально повноцінними.

Загибель клітин

Кількість клітин в організмі регулюється механізмами гомеостазу і визначається *динамічною рівновагою* між їх утворенням та загибеллю. Загибель може здійснюватися шляхом *некрозу* та *апоптозу*.

Некроз (від гр. nekrosis – умирання).

Виникає внаслідок *різко виражених пошкоджуючих факторів* – перегрівання (гіпертермії), переохолодження (гіпотермії), нестачі кисню (гіпоксії), механічних травм, дії отрут і т. ін.

При некрозі *порушується вибіркова проникність плазмолем*, припиняється діяльність іонних насосів. Як наслідок спостерігається дисперсія рибосом, розширення цистерн ЕПС. Цитоплазма і мітохондрії набухають. Підвищується концентрація Ca^{2+} в цитоплазмі. Це призводить до активації фосфоліпаз, які руйнують фосфоліпідні мембрани клітини. *На пізніх стадіях некрозу руйнування клітини прискорюється внаслідок виділення літичних ферментів із пошкоджених лізосом*. Під дією лізосомної ДНКазы ДНК ядра розщеплюється на фрагменти різної довжини. Після цього спотерігається *каріонікноз* (від гр. karyon – ядро і ruyknosis – ущільнення): ядро зменшується, ущільнюється, розпадається¹⁷ і лізується (це явище називається *каріолізис*)¹⁸. Згодом спостерігається розривання мембран органел та плазмолем, втрата базofilії цитоплазмою, зникнення меж клітини і її розпадань. Продукти розпаду клітин приваблюють лейкоцити та макрофаги, які поглинають рештки клітин.

Апоптоз (від гр. apoptosis – листопад) – це фізіологічна (запрограмована) загибель клітин. *Апоптоз являє собою активний, контрольований генами процес загибелі клітини, який регулюється внутрішньою програмою, яка запускається зовнішніми факторами. Розвиток апоптозу індукується особливими генами (генами-кілерами), які забезпечують синтез речовин, котрі зумовлюють загибель клітини. Виявлені також “гени-рятувальники”, експресія яких протидіє розгортанню програми апоптозу.*

Сигналами, які запускають генетичну програму апоптозу, є:

1. *Порушення балансу регуляторних впливів*, які підтримують нормальну диференціацію та функціональну активність клітини. Такими сигналами можуть бути – *дефіцит стимулюючих факторів* (гормонів, факторів росту і т. ін.), *втрата контакту з іншими клітинами* чи *міжклітинною речовиною*, а також *сигнали, що виникають при старінні*.

2. *Вплив фізіологічних активаторів (індукторів) апоптозу*. Такими є ФНП (фактор некрозу пухлин), ІФН γ (інтерферон- γ), ТФР β (трансформуючого фактора росту- β), глікокортикоїдів та інших речовин. Цікаво, що в одних тканинах ці речовини індують апоптоз, а в інших – виконують роль *інгібіторів (факторів виживання)*.

3. *Вплив різноманітних пошкоджуючих фізичних та хімічних факторів*, які при більшій інтенсивності призводять до розвитку некрозу.

4. *Деякі інфекції, зокрема вірусні.*

Морфологічні та фізіологічні ознаки апоптозу

На найбільш ранніх стадіях апоптозу (до виникнення морфологічних змін у клітинах) у їхній цитоплазмі накопичуються ферменти, які необхідні для загибелі клітини (цей період триває 12 год). Зауважимо, що цю стадію проходить значно більше клітин, ніж гине. Частина їх виживає внаслідок активації “генів-рятувальників” і дії специфічних трофічних факторів.

Найпершим морфологічним проявом апоптозу, який виявляється методами світлової мікроскопії, є втрата клітинами спеціалізованих структур на їх поверхні (наприклад, мікроворсинок). Згодом *ущільнюється ядро*, у ньому накопичуються брилки хроматину. Відбувається *конденсація цитоплазми*, вона ущільнюється, зморщується і зменшується в

¹⁷ Розпад ядра називається *каріорексис* (від гр. karyon – ядро і ruyknosis – вибух).

¹⁸ Від гр. karyon – ядро і lysis – розрив.

розмірах¹⁹. Ущільнення цитоплазми призводить до дедалі компактнішого розміщення органел, які при апоптозі, на відміну від некрозу, зберігають свою цілісність.

При апоптозі відбувається *впорядковане розщеплення геномної ДНК* на окремі нуклеосомні сегменти. Хроматин у ядрі укладається у вигляді великих півмісяців, після цього ядро розпадається на фрагменти, які оточені мембраною. Таким чином, на відміну від некрозу, при апоптозі в ядрі відбуваються лише *каріопікноз і своєрідний каріорексис (без руйнування каріолеми)*. Каріолізу немає.

У міру прогресування апоптозу поряд із конденсацією цитоплазми відбувається зміна форми клітини. Поверхня її ніби закипає – утворюються здуття та випини, а також “кратери”. Випини, які містять життєздатні органели, та фрагменти ядра відшнуровуються і формують *апоптозні тіла*. Це крупні, оточені мембраною фрагменти круглої або овальної форми. Утворення пов’язане з перетвореннями цитоскелета. Так, перешнуровування цитоплазми здійснюється за участю актинових мікрофіламентів (якщо їх зруйнувати – хід апоптозу блокується). Апоптозні тіла швидко захоплюються сусідніми клітинами шляхом фагоцитозу і перетравлюються ними.

Сигнал, який запускає апоптоз, ініціює внутрішньоклітинну каталітичну реакцію, яка включає ряд етапів:

- 1) передача сигналу в ядро клітини (здійснюється за допомогою іонів Ca^{2+} , фосфоліпазою, протеїдкіназами та іншими хімічними речовинами);
- 2) активацію летальних генів (генів-убивць), які відповідають за розгортання програми апоптозу;
- 3) вмикання процесів транскрипції та трансляції, які забезпечують синтез апоптоз-специфічних білків;
- 4) активацію ряду ферментних систем, які викликають незворотні зміни в ядрі та цитоплазмі клітини.

Апоптоз є одним із фундаментальних і універсальних механізмів гомеостазу тканин. Тією чи іншою мірою він пов’язаний з усіма проявами життєдіяльності тканин як у нормі, так і при патології. Особливо велику роль він відіграє при таких процесах як:

1. *Ембріогенез.* Апоптоз в ембріогенезі проявляється в регресії частин ембріональних зачатків і закладок органів, зміні їх форми, утворення просвітів у трубчастих органах, інволюції провізорних органів, розриві плодових оболонок, знищенні надлишкових клітин (у ЦНС 40 – 85 % нейронів гине внаслідок апоптозу);

2. *Видалення старіючих клітин у зрілих тканинах.* Тривалість життя клітин визначена генетично. Старіння клітин завершується апоптозом.

3. *Інволюція зрілих тканин.* Апоптоз при цьому особливо чітко виражений у гормональнозалежних органах після припинення гормональної стимуляції. Він характерний для органів статевої системи, які атрофуються (передміхурова залоза, придатки яєчка, матка), та периферійних ендокринних залоз (теж при атрофії).

4. *Імунні реакції.* У клітинах імунної системи апоптоз забезпечує розвиток та перебіг найважливіших імунних реакцій. Так, наприклад, шляхом апоптозу гине більша частина лімфоцитів, які не пройшли селекції (тобто ті, котрі не мають необхідного набору рецепторів, що потрібні для нормального функціонування).

5. *Реакції тканин на дію шкідливих факторів.* Апоптоз розвивається при помірних пошкодженнях клітин різними факторами. Якщо дія цих чинників більш потужна, розвивається некроз. Апоптоз поряд з некрозом спостерігається при інфаркті міокарду. Більшість вражених клітин при інфаркті гине внаслідок некрозу. Але багато помірно вражених клітин гине внаслідок апоптозу і розширюють ділянку враження тканини міокарда.

6. *Розвиток дегенеративних та інфекційних хвороб.* Патологічна активація апоптозу в нейронах відіграє важливу роль при розвитку хвороб Альцгеймера, Паркінсона, Гентінгтона. Апоптоз може запускатися при зараженні клітин бактеріями та вірусами. Зокрема, зараження вірусом ВІЛ призводить до руйнування клітин імунної та нервової систем, клітин крові, що розвиваються.

7. *Ріст пухлин.* Одним із механізмів росту пухлин є пригнічення апоптозу. У клітинах пухлин часто інактивовані регуляторні фактори, які контролюють стан клітини і запускають програму апоптозу.

¹⁹ Через це апоптоз часто називають “некрозом, який зморщує”.

Клітини деяких пухлин здатні захищатись від лімфоцитів, індукуючи їхній апоптоз. На поверхні таких пухлинних клітин відкладається особливий ліганд, взаємодія якого з рецептором на поверхні лімфоцита призводить до загибелі лімфоцита. Тобто лімфоцити замість того щоб індукувати апоптоз у клітинах пухлин, самі стають їх жертвами.

ЛЕКЦІЯ 13. СТАТЕВІ КЛІТИНИ

1. Статеві клітини.
2. Будова гамет.
3. Овогенез.
4. Сперматогенез.

У природі існують різні **форми статевого процесу**:

а) *ізогамія* – гамети не розрізняються морфологічно, але мають різні біохімічні та фізіологічні властивості (у багатоклітинних не спостерігається);

б) *гетерогамія* – чоловічі й жіночі гамети відрізняються за формою та розмірами. У багатоклітинних спостерігається *оогамія*: яйцеклітина – велика нерухома, а сперматозоїд дуже дрібний, як правило – рухливий.

Будова статевих клітин. Сперматозоїди (від гр. *zoon* – тварина, *eidos* – вигляд). Розвиваються у великій кількості. Сім'яна рідина, що виділяється при еякуляції, містить кілька мільйонів або й мільярдів сперматозоїдів. Розміри: від 20 мкм у крокодила, до 500 мкм у тритона. У сперматозоїда розрізняють *головку*, *шийку*, *проміжну* (або *середню*) об'єднувальну *частину*, *головний відділ хвостика* і *кінцевий відділ хвостика* (рис. 6.48; 6.49).

Головка (лат. *caput spermatozoidi*) містить невелике щільне ядро, оточене тонким шаром цитоплазми. Передня половина ядра покрита "чохликом". Біля переднього полюса в ньому розміщена акросома (від гр. *akron* – верхівка, *soma* – тіло). Чохлик і акросома є похідними комплексу Гольджі. В акросомі міститься фермент гіалуронідаза. У тварин із зовнішнім заплідненням головка симетрична, а у тварин із внутрішнім заплідненням – асиметрична (це сприяє прямолінійному рухові).

Шийка сперматозоїда (лат. *collum spermatozoidi*) відділена від головки базальною мембраною. У шийці розміщуються опорні фібрили та дві центріолі. *Верхня*, або *проксимальна центріоль* розміщується під ядром і лежить поперек поздовжньої осі клітини. *Нижня (дистальна)* розміщена перпендикулярно до проксимальної. Вона виконує роль базального тільця – від неї починаються мікротрубочки джгутика. Її положення збігається з поздовжньою віссю сперматозоїда.

Проміжна (середня) частина сперматозоїда складається з осової нитки – мікротрубочок джгутика. Між цими мікротрубочками та плазмолемою залягає *мітохондріальна спіраль*, яка складається з великої кількості мітохондрій. Тут же сконцентровані АТФ та глікоген.

Головний відділ хвостика складається з мікротрубочок джгутика та опорних фібрил, які розміщені поблизу плазмолеми.

Кінцевий відділ хвостика містить окремі мікротрубочки джгутика. Опорні фібрили залягають тут безладно. Сам кінчик хвостика складається лише із плазмолеми.

Яйцеклітини, або **овоцити** (від лат. *ovum* – яйце). Дозрівають у значно меншій кількості, ніж сперматозоїди. Форма зазвичай кулеподібна, об'єм цитоплазми значно більший, ніж у сперматозоїдів (рис. 6.51, 6.52, 6.53). За розмірами перевищують інші клітини тіла. Після запліднення або партеногенетично здатні розвиватися в новий організм. Яйцеклітина містить ядро, цитоплазму (**ооплазму**), яка включає в себе жовток і оболонки. Велика кількість жовтка є характерною особливістю яйцеклітин. Власне, вона й визначає їх розміри. Найбільші яйцеклітини в птахів (у страуса $d=100$ мм) і риб (в оселедцевої акули $d=22$ см). Жовток у вигляді пластинок, гранул складається з жирів, фосфоліпідів, нейтральних жирів. У безхребетних та нижчих хордових жовток структурно менш відособлений від цитоплазми, ніж у костистих риб, плазунів і птахів. У зв'язку з великими розмірами та значними запасами жовтка яйцеклітини не здатні рухатися (рухливі лише в губок та кишковопорожнинних). У зовнішніх шарах цитоплазми жовтка менше, тут містяться численні мітохондрії та велика кількість гранул кислого мукополісахариду.

Яйцеклітина може мати до трьох оболонок: первинну, вторинну і третинну. Її плазмолема утворює складки або мікроворсинки – завширшки 0,05 – 1 мкм і завдовжки до 3 мкм. Плазмолему

яйцеклітини разом із речовиною, яка міститься між мікрворсинками, називають *первинною, жовтковою, або вітеліною* (від лат. vitellus – жовток) *оболонкою*.

Вторинна оболонка в плацентарних тварин і людини утворена фолікулярними клітинами, що залягають зовні від первинної оболонки. Відростки фолікулярних клітин, які контактують із плазмолемою яйцеклітини, – тонкі й прозорі. Через це частина вторинної оболонки, яка містить ці відростки, називається **світлою** або **блискучою зоною** (лат. zona pellucida). Та частина вторинної оболонки, де містяться ядра фолікулярних клітин, називається **променистим вінцем** (лат. corona radiata).

У ряду комах, риб, птахів яйцеклітина після виходу з яєчника втрачає зв'язок із фолікулярними клітинами. Тому вторинна оболонка в них представлена лише секретами цих клітин.

Товщина вторинної оболонки може бути різна. Так у птахів (рис. 6. 44) це досить потужний шар, який складається з білка *лізоциму* (руйнує бактерії), *кональбуміну* (білок, що зв'язує метали), *овідину* (білка, що перешкоджає проникненню мікробів). У цьому ж шарі містяться волокна *муцину* (білково-вуглеводна речовина). З обох кінців яйця ці волокна збираються в пучки, які, у свою чергу, утворюють два потужних тяжі – *халази* (від гр. chalasa – градина). Халази підтримують яйцеклітину в підвішеному стані у центрі яйця. У головоногих моллюсків, комах, осетрових та костистих риб у первинній та вторинній оболонках яйцеклітин наявний невеличкий отвір – *мікропіле* (mikros – малий і pyle – прохід), через який сперматозоїд проникає в яйце. Знаходиться він зазвичай у ділянці анімального полюса.

Третинна оболонка утворюється в деяких тварин при виході яйцеклітини з яєчника, під час проходження її через яйцепровід. До неї належать *драглиста оболонка* яйцеклітин земноводних, *пергаментна* та *шкаралупова оболонки* яйцеклітин плазунів, *підшкаралупова, шкаралупова* та *надшкаралупова оболонки* яйцеклітин птахів.

Класифікація яйцеклітин базується на кількості жовтка та його положенні в клітині. За кількістю жовтка яйцеклітини класифікують на:

1. *Алецитальні* (а – заперечна частка, lékithos – жовток) – безжовткові – не містять відособлених жовткових включень або мають незначну кількість жовтка. Трапляються в деяких паразитичних перетинчастокрилих (їздців-яйцеїдів).

2. *Оліголецитальні* (oligos – мало, lékithos – жовток) – маложовткові. Поділяються на **первинні** (у примітивних хордових, напр. у ланцетника) та **вторинні** (ссавці, крім яйцекладних та деяких сумчастих). У ссавців відбувається вторинна втрата жовтка, оскільки розвиток відбувається в тілі матері. У маложовткових яйцях включення жовтка розподілені в цитоплазмі рівномірно, такі яйцеклітини називаються *ізолецитальними*, або *гомалецитальними* (iso, homo – однаковий), – ланцетник, плацентарні ссавці.

3. *Мезолецитальні* (mesos – середній, lékithos – жовток) – із середньою кількістю жовтка. Властиві деяким рибам, земноводним (крім безногих), сумчастим ссавцям.

4. *Полілецитальні* (poly – багато, lékithos – жовток) – багатожовткові (у головоногих моллюсків, хрящових та костистих риб, безногих земноводних, плазунів, птахів, нижчих ссавців).

Жовток у мезо- та полілецитальних яйцеклітинах може бути сконцентрований поблизу одного полюса (*вегетативного*), а органели біля протилежного (*анімального*). Тому такі яйця називаються *телолецитальними* (thelos – кінець, lékithos – жовток). Вони трапляються в моллюсків, круглоротих, риб, земноводних, плазунів, птахів, нижчих ссавців. Лінія, яка з'єднує полюси яйцеклітини, називається *анімально-вегетативною віссю*.

Гомалецитальними (*ізолецитальними*) називаються яйця, в цитоплазмі яких жовткові включення розподілені більш-менш рівномірно. Зазвичай містять мало жовтка. Трапляються в багатьох безхребетних, ланцетника, ссавців.

Якщо ж жовток рівномірно розподілений по цитоплазмі, за винятком периферійного шару (*периплазма*) та острівця з ядром, то така яйцеклітина називається *центролецитальною*. Трапляються у деяких кнідарій (належать до кишковопорожнинних) та багатьох членистоногих. Завдяки розвитку в яйцевих трубочках такі яйця, зазвичай, мають еліпсоїдну форму. Полярність у них не виражена, тому замість анімального і вегетативного полюсів виділяють передній та задній.

Гаметогенез

Август Вейсман запропонував розмежування між *сомою* (тілом) та клітинами зародкового шляху (*гаметами*). *Зародковим шляхом* називають ряд поколінь клітин – від первинних статевих клітин до гамет. Поняття *зародкового шляху* було розроблене М. Нуссбаумом (1880) та А. Вейсманом (1885). На думку цих вчених, статеві клітини утворюються на найбільш ранніх

етапах розвитку зародка й у своїх ядрах містять зародкову плазму – носія спадкових властивостей організму (у той час про ДНК ще не знали).

Сьогодні *зародковою плазмою* називають масу клітин, що дають початок гаметам. У тих видів, в яких вона добре помітна (безхвості земноводні), вона простежується від чітко відмежованої ділянки в незаплідненому яйці через весь процес дроблення (у клітинах поблизу вегетативного полюсу) до певних ендодермальних клітин гастрюли. У зародків амніот на ранніх стадіях розвитку зародкова плазма непомітна. Але й у них майбутні гамети можна виявити серед ендодермальних клітин жовтка або жовткового мішка. Вони називаються *первинними статевими клітинами*. Відрізняються від інших великими розмірами і прозорою цитоплазмою та рядом біохімічних характеристик (у ссавців містять багато лужної фосфатази, а у птахів характеризується підвищеним вмістом глікогену).

Цікаво, що у хвостатих земноводних (напр., у саламандр) статеві клітини не ендодермального (як у безхвостих та амніот), а мезодермального походження.

Статеві клітини мігрують у гонади по двох основних шляхах. У ссавців вони здатні до амебоїдного руху і мігрують в гонади по дорзальній брижі. У птахів вони проникають в судини жовткового мішка і пасивно переносяться кров'ю в тіло зародка. Тут вони спочатку розподіляються випадковим чином, але згодом більшою мірою опиняються в гонадах. Там вони розмножуються і на кінець другого місяця ембріогенезу перетворюються на сперматогонії, або овогонії. Ті, що не потрапили в гонади, – гинуть або перетворюються на **тератоми** (пухлини, які можуть містити ділянки високодиференційованих тканин, іноді навіть волосся й зуби).

Чоловічі статеві залози. У плацентарних і людини розвиваються в черевній порожнині, але перед або невдовзі після народження виходять через паховий канал назовні і розміщуються у калитці. *Сім'яники*, або *тестикули*, покриті оболонкою з мезотелію та білкової оболонки. Сполучнотканинні перегородки, які відходять від білкової оболонки, ділять сім'яник на окремі часточки. Ці часточки заповнені *звивистими сім'яними каналцями* (рис. 6.54). Останні закінчуються *прямими каналцями*, котрі продовжуються в *сітку сім'яника*. Від сітки відходять виносні каналці, що переходять у канал придатка сім'яника. Стінки звивистих сім'яних каналців складаються з тонкої сполучнотканинної основи, *клітин Сертолі* та чоловічих статевих клітин, які перебувають на різних стадіях розвитку.

Клітини Сертолі, або *сустентоцити*, є клітинами фолікулярного епітелію звивистих каналців. Одним кінцем вони кріпляться до сполучнотканинної основи каналця, а іншим утворюють його просвіт. Забезпечують живлення статевих клітин, які розвиваються, та служать їм опорою (ці клітини вдавнені в клітини Сертолі). Статеві клітини розміщуються в стінці звивистого каналця у декілька шарів: наймолодші – *сперматогонії* (spermatos – сім'я, gonos – народження) – по периферії, зрілі – *сперматозоїди* – у центрі.

Яєчники. Парні органи, розміщені в черевній порожнині. Покриті одношаровим однорядним кубічним епітелієм, який є продовженням мезотелію очеревини. Під епітелієм залягає сполучнотканинна білкова оболонка. В яєчниках виділяють багатий судинами *мозковий* та *кірковий шари*. В останньому розміщена велика кількість *овоцитів*, які ростуть (рис. 6.50; 6.51). Вони оточені кількома шарами *фолікулярних клітин* (від. лат. folliculus – мішечок), які входять до складу їхньої вторинної оболонки. Овоцит разом із фолікулярними клітинами, що його оточують, називається *фолікулом*. Після настання статевої зрілості в яєчнику відбувається дозрівання статевих клітин.

Сперматогенез

Сперматогенезом називається процес перетворення первинних статевих клітин у зрілі сперматозоїди (рис. 6.55). Він поділяється на чотири періоди: розмноження, ріст, дозрівання, і формування.

1. **Період розмноження** чоловічих статевих клітин (**сперматогоній**) триває протягом усього життя і затухає під старість. Частина сперматогоній розмножується ще в ембріогенезі, але масове розмноження починається у статевозрілому віці. Сперматогонії зосереджені поблизу зовнішньої стінки сім'яних каналців.

Виділяють два типи, чи популяції, сперматогоній:

Тип А – являють собою популяцію стовбурових клітин, серед яких є темні клітини, які не діляться і, очевидно, є “довготерміновим резервом”. Окремі з них перетворюються на мітотично активні бліді клітини *тип В*. Ці клітини діляться мітозом. Деяка частина їх перестає ділитися і переходить в наступну стадію.

2. *Період росту*. Об'єм ядер і цитоплазми статевих клітин збільшується в 4 рази. Ці клітини відтісняються ближче до центру звивистого каналця. Сперматогонії, що закінчили період росту, називаються *первинними сперматоцитами*, або *сперматоцитами першого порядку*.

3. *Період дозрівання (мейоз)*. Відомо, що мейоз складається із двох послідовних поділів, між якими буває стадія інтеркінезу, і супроводжується зменшенням кількості хромосом (рис. 6.56).

Перший поділ мейозу характеризується дуже тривалою *профазою (профаза I)*, у якій налічується п'ять стадій.

Перша стадія – *лептонема*. У цей час хромосоми збираються в тонкі нитки, серед яких іноді можна виділити більш конденсовані статеві хромосоми.

На стадії *зигонемі* гомологічні хромосоми зближуються і розпочинається їх *кон'югація*²⁰, у результаті якої в людини утворюються 23 пари гомологічних хромосом (*біваленти*).

У *пахінемі* відбувається *кросинговер* – обмін генами між гомологічними хромосомами.

На стадії *диплонемі* гомологічні хромосоми, які прокон'югували, починають розходитися і з'являються *хіазми* – X-подібні структури. Оскільки кожна гомологічна хромосома складається із двох хроматид, то в кожній статевій клітині людини утворюється 23 пучки хроматид – по 4 хроматиди в кожному (*тетради*). Таким чином, загальна кількість хроматид – 92.

На стадії *діакінезу* хромосоми стають компактнішими, а кількість хіазм зменшується. Відбувається подальша спіралізація хромосом і зменшення кількості ядерць.

У *метафазі I* біваленти розміщуються по екватору веретена поділу й утворюють екваторіальну пластинку.

В *анафазі I* гомологічні хромосоми починають розходитися до протилежних полюсів клітини.

У *телофазі I* розходження хромосом завершується і формуються дві гаплоїдні клітини – *сперматоцити другого порядку*, або *вторинні сперматоцити*, що мають по 23 хромосоми, кожна з яких складається із двох хроматид.

Інтеркінез – період між першим та другим мейотичним поділом. Зазвичай він характерний лише для тваринних клітин. На відміну від інтерфази, у ньому немає S-фази, а тому не відбувається реплікації ДНК та подвоєння хромосом. Процеси, які проходять при другому поділі мейозу, нагадують мітоз і призводять до того, що кожна з 23 хромосом сперматоцита другого порядку розщеплюється на дві хроматиди, – виникає 46 хроматид, або дочірніх хромосом, які порівну розподіляються між дочірніми клітинами – *сперматидами*. Таким чином, у результаті двох мейотичних поділів кількість хромосом зменшується вдвоє, а ДНК – учетверо. Утворюються чотири гаплоїдні клітини.

5. *Період формування*, або *сперміогенез*, або *метаморфоз сперматид*. Сперматиди втрачають другорядні клітинні компоненти і перетворюються на сперматозоїди.

Овогенез

Розвиток жіночих статевих клітин (рис. 6.55). Буває *дифузний*, коли яйця утворюються в будь-якій ділянці тіла (у губок, деяких кишковопорожнинних та плоских червів), та *локалізований* – у яєчниках. Включає три періоди: розмноження, ріст, дозрівання.

1. *Період розмноження*. У людини він відбувається лише в ембріогенезі. Наприкінці 2-го місяця ембріогенезу завершується формування яєчника, первинні статеві клітини перестають розмножуватись і перетворюються на *оогонії*. Ембріон у цей час містить $\approx 600\,000$ статевих клітин. Їх кількість продовжує збільшуватись до 5-го місяця ембріогенезу і становить у п'ятимісячного зародка ≈ 7 млн оогоній. Під час подальшого зародкового розвитку оогонії перетворюються на овоцити. У цей час спостерігається масова *атрезія* (дегенерація) оогоній і кількість їх різко зменшується. У семимісячної дівчинки ≈ 1 млн овоцитів, у семирічній $\approx 300 - 400$ тис.

2. *Період росту*. Починається з 3-го місяця ембріогенезу. Оогонії, оточені шаром фолікулярних клітин, перестають ділитися і перетворюються на *овоцити першого порядку (первинні овоцити)*.

Виділяють дві фази росту: 1) *превітелогенез* (фаза повільного росту) – характеризуються збільшенням маси ядра і цитоплазми овоцита першого порядку; 2) *вітелогенез*, жовткоюутворення (фаза швидкого росту). Вітелогенез може проходити по-різному, залежно від типу овогенезу. При *солітарному овогенезі* жовткові білки синтезуються в гранулярній ендоплазматичній сітці овоцита (тобто ендогенно), а формування гранул жовтка відбувається в комплексі Гольджі, де до білків приєднуються вуглеводи. При *аліментарному овогенезі* більшість жовткових білків синтезується поза яєчником (екзогенно) і надходить в овоцит із гемолімфи чи крові шляхом піноцитозу.

²⁰ *Кон'югація* – попарне тимчасове зближення гомологічних хромосом, при якому можливий обмін їх гомологічними ділянками – *кросинговер*.

Жовткові гранули формуються з білка вітелогену в піноцитозних міхурцях, які зливаються один з одним та речовинами із комплексу Гольджі. У деяких моллюсків та земноводних частина жовткових гранул формується всередині мітохондрій, хоча джерело білків у цьому випадку невідоме.

На початку першої фази овоцит першого порядку разом зі сплосченими фолікулярними клітинами, які не повністю його покривають, називають *примордіальним фолікулом*. Пізніше фолікулярні клітини покривають його цілком і він називається *первинним фолікулом*. У цей час настає перший період зупинки його розвитку – стадія диплотени мейозу. В людини практично усі овоцити залишаються на цій стадії аж до настання статевозрілого віку, а деякі аж до його закінчення (45 – 50 р.).

У фазі вітелогенезу відбувається інтенсивний синтез жовтка, участь в якому беруть не лише фолікулярні клітини, а весь організм загалом (насамперед печінка), та накопичення рибосом. Спосіб накопичення жовтка у вітелогенезі залежить від типу овогенезу. Овоцити першого порядку поступово переміщуються в середину кіркового шару яєчника, клітини фолікулярного епітелію із плоских стають кубічними та циліндричними. Овоцит, оточений одним шаром таких клітин, називають *одношаровим фолікулом* (рис. 6.50). Згодом кількість фолікулярних клітин зростає, вони розміщуються у два шари – виникає *двошаровий фолікул*. У цей же час навколо яйцеклітини формується *блискуча зона* та *променистий вінець*. Збільшення кількості шарів фолікулярних клітин призводить до утворення *багатошарового фолікула*. Цей фолікул продовжує рости, між шарами фолікулярних клітин утворюються невеличкі порожнини, які згодом зливаються в одну велику **порожнину** (*antrum*), яка заповнена *фолікулярною рідиною*. Такий фолікул називають *вторинним*. В усіх цих процесах беруть участь гормони: *лютенізуючий (ЛГ)*, *фолікулостимулюючий (ФСГ)*, *естроген*. Стимульований гормонами багатошаровий фолікул перетворюється в *пухирчастий фолікул* (інші назви – *третинний*, *преовуляційний*, *граафів міхурець*).

Розміри фолікула продовжують зростати під дією ЛГ і ФСГ, збільшується об'єм фолікулярної рідини. Верхівка пухирчастого фолікула (стигма) випинається, розривається й овоцит першого порядку потрапляє в лійку яйцепроводу. Цей процес називають **овуляцією**. Фолікул, що розірвався, перетворюється на **жовте тіло**, яке починає виробляти гормон прогестерон. У людини з 300 – 400 тисяч овоцитів (у результаті атрезії) закінчують ріст і овулюють \approx 400. Овуляція відбувається 13 разів на рік, протягом \approx 30 рр.

Відмінності між спермато- та овогенезом

№	Сперматогенез	Овогенез
1	Сперматогоній дає початок 4-м сперматозоїдам.	3 овогонії утворюється 1-на яйцеклітина та 3 полярних тільця.
2	Під час обох поділів мейозу дочірні клітини отримують однакову кількість цитоплазми.	Одна дочірня клітина отримує більшу частину цитоплазми, а інша – зовсім мало.
3	Починається лише по досягненні статевої зрілості і триває усе життя.	1-й поділ мейозу починається ще в зародка, а завершується мейоз при настанні статевої зрілості, або безпосередньо перед менопаузою.
4	Перерв не буває, увесь процес триває трохи більше 2-х місяців.	Відбувається з тривалими перервами.
5	Сперматогенез проходить приблизно однаково у всіх хребетних.	Відрізняється у різних тварин за своїми структурними особливостями.
6	Сперматозоїд менший, ніж сперматогоній.	Яйцеклітина більша, ніж овогоній.
7	Практично не містять поживних речовин і джерел енергії (як джерело енергії використовують сім'яну рідину).	Значні запаси поживних речовин, РНК.
8	Сперматозоїдів протягом життя утворюється дуже багато.	Кількість обмежена.

3. *Період дозрівання*. У ссавців відбувається після овуляції. У людини і ряду тварин він починається лише після контакту яйцеклітини зі сперматозоїдом або навіть після запліднення – проникнення сперматозоїда в яйцеклітину. Після першого мейотичного поділу виникає дві клітини: велика, куди переходить весь жовток, – *овоцит другого порядку*, або *вторинний овоцит*, і маленька – *перше спрямовуюче (полярне) тільце*, або *полоцит*. Останнє містить ядро та невелику

кількість цитоплазми. Ці клітини мають по 23 хромосоми. Після другого мейотичного поділу з'являється *зріла яйцеклітина* (ооїда, оїда) та *друге полярне тільце*. У цей же час перше полярне тільце поділяється на два тільця. Загалом можна сказати, що в результаті мейозу з овоцита першого порядку утворюються яйцеклітина та три полярних тільця. Усі ці клітини мають гаплоїдний набір хромосом. Полярні тільця невдовзі розсмоктуються, їх роль полягала у тому, щоб яйцеклітина могла позбутися зайвих хромосом, одночасно зберігши більшість цитоплазми і жовток.

ЛЕКЦІЯ 14. ПОРІВНЯННЯ КЛІТИННОЇ ОРГАНІЗАЦІЇ ПРОКАРІОТ ТА ЕУКАРІОТ

1. Будова прокаріотної клітини.
2. Основні відмінності між прокаріотами й еукаріотами.
3. Особливості будови рослинних клітин.

Незважаючи на те, що клітини усіх організмів схожі між собою, між прокаріотними та еукаріотними клітинами існують суттєві відмінності.

Будова прокаріотної клітини. Клітинна оболонка

Прокаріотна клітина складається з *постійних* (клітинна оболонка, цитоплазматична мембрана, цитоплазма із включеннями, нуклеоїд) та *тимчасових* (капсула, джгутики, фімбрії та в деяких випадках ендоспори) структур (рис. 6. 57).

Зовні клітину оточує клітинна оболонка. На неї припадає 5 – 50 % маси (сухої речовини). Вона забезпечує сталість форми клітини, бере участь в обміні речовин у клітині, регулюванні росту, поділі бактерій. Товщина стінки 0,01 – 0,04 мкм.

За хімічним складом і будовою оболонка прокаріотів відрізняється від оболонки еукаріотів. Основний структурний компонент оболонок клітин – *пептидоглікан муреїн*, що є гетерополімером і складається з двох мономерів – N-ацетил-β-D-глюкозаміну та N-ацетилмурамової кислоти. Оболонка відіграє важливу роль у систематизації прокаріотів (фарбування за Грамом), їх поділяють на *грампозитивні* й *грамнегативні* (рис. 6.58). У грампозитивних прокаріотів товщина муреїнової стінки досягає 20 – 80 нм. Вона має гомогенну губчасту структуру, пронизану порами, щільно прилягає до цитоплазматичної мембрани. До складу муреїну входять теїхоеві кислоти (полімери трьохатомного спирту гліцерину або п'ятиатомного спирту рибіту, залишки яких сполучені фосфодієфірними зв'язками). Грамнегативні прокаріоти (рис. 6.58) мають товщину стінки 14 – 17 нм і за хімічним складом вона дещо відрізняється. Внутрішній шар утворений з муреїну, зовнішній (зовнішня мембрана) – із фосфоліпідів, ліпополісахаридів, ліпопротеїдів і білків. Структури клітинної стінки грамнегативних бактерій відмежовані від цитоплазматичної мембрани і розділені між собою *периплазматичним простором*, який заповнений ферментами. Після фарбування бактерій генціанвіолетом та розчином Люголя і подальшої обробки їх спиртом грампозитивні прокаріоти утримують фарбу, а грамнегативні – знебарвлюються.

Під клітинною оболонкою розміщена *плазмолема*. Вона є обов'язковим компонентом клітини. У перерахунку на суху масу клітини мембрана становить 8 – 18 %. За хімічним складом – це білково-ліпідний комплекс, у якому на білки припадає 50 – 75 %, а на ліпіди – 15 – 50 %. Плазмолема складається з трьох шарів: зовнішнього та внутрішнього білкових, між якими знаходиться подвійний шар ліпідів. Її товщина 5 – 10 нм. Це високоорганізований і високоспеціалізований утвір. Крізь мембрану за допомогою ферментів здійснюється перенесення речовин у клітину і виділення з неї продуктів обміну. На поверхні цитоплазматичної мембрани локалізовано різні ферменти, які беруть участь у багатьох синтезах та продукуванні енергії. У мембранах прокаріотів містяться високочутливі рецептори, за допомогою яких клітини розпізнають та опрацьовують інформацію, що надходить із навколишнього середовища. Часто цитоплазматична мембрана утворює випинання в середину клітини, які спричиняють утворення особливих тілець – *мезосом*. Мезосоми виконують функції мітохондрій вищих організмів – синтез АТФ. Крім того, мезосоми містять специфічні ферменти, що беруть участь у таких процесах, як фіксація вільного азоту з атмосфери, хемосинтез та ін. До того ж, вони разом із плазмолемою виконують й інші функції – синтез клітинної стінки, капсули, виділення екзоферментів, поділ і спороутворення. У клітинах фотосинтезуючих бактерій є внутрішньоцитоплазматичні мембранні утвори, що називаються *хроматофорами*. Тут локалізовано фотосинтезуючі пігменти – бактеріохлорофіли і каротиноїди, а також ферменти для перенесення електронів – цитохроми, убіхінони та ін. Хроматофори утворюють складну мембранну сітку у вигляді трубочок, пухирців, плоских дисків, що зберігають зв'язок з цитоплазматичною мембраною. Якщо фотосинтезуюча

прокаріотна клітина переходить на гетеротрофне живлення, то хроматофори можуть зникати і знову з'являтися на світлі.

Цитоплазма прокаріотів – це колоїдна система, що складається з води, білків, жирів, вуглеводів, мінеральних сполук. Цю частину цитоплазми називають *цитозолем*. Інша фракція цитоплазми містить такі структурні елементи: рибосоми, внутрішньоплазматичні включення та нуклеоїд. Рибосоми – субмікроскопічні органели діаметром 20–30 нм. Вони складаються з рибонуклеїнових кислот і білків. На рибосомах здійснюється синтез білків. У кожній прокаріотній клітині міститься від 5000 до 80 000 рибосом. Синтез білка відбувається на полісомі, яка налічує кілька десятків рибосом.

Нуклеоїд. Генетичним апаратом прокаріотів є молекула ДНК, зосереджена в обмеженому просторі цитоплазми. На відміну від еукаріотів, у прокаріотів відсутнє чітко сформоване ядро з оболонкою та ядерним соком. Тому ядерний апарат прокаріотів називається *нуклеоїдом*. Він розміщений усередині цитоплазми у вигляді переплетеної дволанцюгової нитки ДНК, що має форму замкнутого кільця. Нуклеоїд ще називають *бактеріальною хромосомою*.

Плазмід – позахромосомні генетичні структури бактерій, здатні автономно розмножуватися і існувати в цитоплазмі бактеріальної клітини. Виділяють автономні (не пов'язані з хромосомою бактерії) та інтегровані (вбудовані в хромосому) плазмід. Вони являють собою дрібні кільцеві молекули ДНК, що містять один або кілька генів

Включення цитоплазми прокаріотів поділяють на включення, оточені білковою мембраною, та на включення без мембрани. Включення бувають тверді, рідкі, газоподібні. Деякі з них є запасними поживними речовинами, інші – продуктами клітинного обміну, що відкладаються всередині клітин, а деякі з них мають пристосувальне значення. Прикладом включень з білковою мембраною є *аеросоми*, або *газові вакуолі*, які характерні для багатьох груп прокаріотів, що живуть у водоймах. Їх функція – підтримання клітини в завислому у воді стані. Одношаровою білковою мембраною оточені й інші включення цитоплазми – *хлоросоми*. У них локалізовано бактеріохлорофіли, які поглинають світлову енергію і виконують фотосинтетичну функцію. У клітинах ціанобактерій є *фікобілісоми*, що містять водорозчинні пігменти білкової природи – фікобіліпротеїди. У клітинах деяких фото- і хемотрофних бактерій та всіх ціанобактерій містяться *карбоксисоми (полідричні тіла)*. Вони оточені мембраною з білка, містять фермент, що прискорює фіксацію вуглекислого газу при фото- і хемосинтезі. До запасних речовин прокаріотної клітини належать поліфосфати, полісахариди, включення полі- β -оксималяної кислоти, відкладання сірки. Основною енергетичною запасною поживною речовиною прокаріотних клітин є поліфосфат *волютин*.

Слизова капсула – слизовий утвір, що розміщується зверху клітинної стінки деяких бактерій (наприклад, збудник чуми, туляремії, сибірської виразки, пневмококи). За хімічним складом капсули прокаріотів бувають або полісахаридами, або поліпептидами. Вони містять до 98 % води і створюють додатковий осмотичний бар'єр та захищають клітину від механічних пошкоджень, висихання та забезпечують їх стійкість до фагоцитозу й антитіл.

Джгутики і фімбрії. Джгутикові форми трапляються в усіх груп прокаріотів. У багатьох вони є тільки на певній стадії життєвого циклу. Кількість джгутиків у різних видів бактерій неоднакова: від одного до сотні. Товщина джгутика 10–20 нм, довжина – 3–15 мкм. Побудовані джгутики з білка флагеліну, молекули якого зібрані у спіральні ланцюжки, закручені навколо порожнинної серцевини. Джгутики прикріплюються до особливої структури – базального тільця, що розміщене під цитоплазматичною мембраною. Базальне тільце складається з центрального стрижня, який вставлений у систему кілець, що обертаються один відносно одного. Крім джгутиків клітини бактерій мають довгі тонкі нитки (*фімбрії*) 5–10 нм завтовшки та 0,3–4 мкм завдовжки. Вони коротші й тонші за джгутики, але досить численні. В одній клітині їх буває 100–200. Фімбрії побудовані з білка піліну. Відомо кілька типів фімбрій, що різняться за функціями. Найбільше вивчені функції фімбрій першого і другого типів. Фімбрії першого типу допомагають бактерії прилипати до субстрату, а фімбрії другого типу (статеві), які ще називають *пілі*, мають усередині канал, через який під час кон'югації передається генетичний матеріал між бактеріями.

Бактеріальні спори. Деякі бактерії (наприклад, бацили, клостридіум) утворюють спори, що формуються в клітині. Це складні утвори, покриті кількома оболонками. Центральна частина спори складається з білків і нуклеїнових кислот (50–60 % сухої маси спори). Серцевина містить рибосоми, ферменти, ліпіди, низькомолекулярні сполуки. Центральна частина спори оточена цитоплазматичною мембраною. Спори дуже стійкі проти дії несприятливих умов, особливо нагрівання і короткохвильового випромінювання. Утворення спор не пов'язано з розмноженням бактерій, оскільки одна вегетативна клітина утворює одну спору. При спороутворенні в клітині зменшується кількість вільної води, знижується ферментативна активність, протопласт стискається і покривається дуже

цільною оболонкою. Такі спори можуть існувати тривалий час (навіть до 1000 років) і, потрапивши у сприятливі умови, проростати.

Розмноження прокариотів

Прокариотні клітини розмножуються простим поділом (амітозом). У середній частині клітини утворюються заглиблення цитоплазматичної мембрани, які вростають в середину клітини. Ці заглиблення з'єднуються між собою, утворюючи перетинку, яка відділяє дочірні клітини одна від одної.

Основні відмінності між прокариотами й еукаріотами

Розглянемо основні відмінності у будові прокариотної та еукаріотної клітини (Із: Є.С. Трускавецький, 2004).

№	Характеристика	Прокариоти	Еукаріоти
1.	Генетичний матеріал	Кільцева ДНК розміщена в цитоплазмі. Відсутні справжнє ядро та хромосоми, ядерця. Нуклеоїд невідмежований мембраною від цитоплазми. Є одна хромосома	Лінійні молекули ДНК, сполучені з білками та РНК. Утворюють хромосоми в ядрі. В ядрі є ядерця. Ядро оточене подвійною мембраною і відмежоване від цитоплазми. Хромосом багато
2.	Поділ клітин	Мітоз не відбувається	Мітоз відбувається
3.	ДНК цитоплазми	Містить плазмідни	Локалізована в органелах (мітохондріях, хлоропластах)
4.	Органели	Органел мало. Жодна з них не оточена мембраною	Органел багато. Деякі оточені подвійною мембраною (ядра, мітохондрії, хлоропласти)
5.	Плазматичні мембранні системи	Внутрішні мембрани трапляються рідко, а якщо є, то на них відбуваються процеси дихання або фотосинтезу	Добре розвинений ендоплазматичний ретикулум. Велика кількість органел обмежена одинарною мембраною (комплекс Гольджі, лізосоми, вакуолі, мікротільця та ін.)
6.	Клітинні оболонки	Досить тверді. Містять полісахариди і амінокислоти. Основний упорядкований компонент — муреїн	У рослин і грибів оболонки тверді (у рослин вони побудовані з клітковини, у грибів – з хітину)
7.	Проникнення крізь цитоплазматичну мембрану	Фагоцитоз і піноцитоз відсутні	Фагоцитоз і піноцитоз спостерігаються
8.	Синтез білків	Відбувається на 70 S рибосомах у цитоплазмі. Чутливі до антибіотиків	Відбувається на 80 S рибосомах. За розмірами більші і можуть бути прикріплені до ендоплазматичного ретикулуму
9.	Розміри клітин	Діаметр у середньому 0,5 – 5 мкм	Діаметр до 40 мкм. Об'єм у 1000 – 10 000 разів більший, ніж у прокариот
10.	Джгутики	Прості. Побудовані з білка флагеліну. Не оточені цитоплазматичною мембраною (знаходяться поза клітиною), їх діаметр – 20 нм	Складні. Побудовані з тубулінових мікротрубочок, радіально розміщених дев'ятьма дуплетами навколо центральної пари. Оточені цитоплазматичною мембраною. Діаметр 200 нм
11.	Дихання	У бактерій відбувається в мезосомах, а у синьо-зелених водоростей – у цитоплазматичних мембранах	Аеробне дихання відбувається в мітохондріях
12.	Фотосинтез	Відбувається в мембранах, які не мають специфічного структурування. Хлоропласти відсутні	Відбувається в хлоропластах, що мають специфічні мембрани, які вкладені у грани

13.	Фіксація атмосферного азоту	Характерна для азотфіксуючих бактерій, які живуть у симбіозі з вищими рослинами, а також вільно в ґрунті	Жоден еукаріотний організм не здатний до фіксації азоту
14.	Суха маса клітин	$10^{-15} - 10^{-11}$ г	$10^{-11} - 10^{-7}$ г
15.	Спрямований рух цитоплазми	Не відбувається	Відбувається

Особливості будови рослинних клітин

У клітинах вищих рослин трапляються всі органели, які виявлені в тваринних клітинах, за винятком центріолей і лізосом. Слід зазначити, що клітини рослин мають свої особливі структури. До них належать клітинна оболонка, вакуолі та пластиди (рис. 6. 4).

Клітинна оболонка (клітинна стінка). Рослинна клітина, як і клітини прокариотів і грибів, оточена еластичною оболонкою. Однак за хімічним складом вона відрізняється від них. Клітинна оболонка рослин складається з клітковинних мікрофібрил, занурених у матрикс з інших складних полісахаридів. Велике значення має волокниста будова клітковини, структура якої надає їй міцності щодо розриву. Довгі волокнисті ланцюги сполучені між собою водневими зв'язками і зібрані в міцні пучки – мікрофібрили. Занурені в матрикс мікрофібрили утворюють каркас клітинної оболонки. Матрикс складається з пектинів і геміцелюлоз, які різняться між собою за розчинністю.

У меристематичних рослинних клітинах та тих, що ростуть, є так звані *первинні оболонки*. У клітин диференційованих рослинних тканин, у зв'язку з відкладанням на їхній поверхні різних речовин, утворюються *вторинні оболонки*. *Первинні* – досить тонкі (0,5 – 1 мкм), до їх складу входять лігнін, суберини, кутини, пектинові речовини, віск та целюлоза. Складаються вони з трьох шарів. Середній шар – *серединна пластинка* (складається з пектинів). Він скріплює два інших шари, які є первинними оболонками двох сусідніх клітин. По найтонших ділянках серединної пластинки проходять плазмодесмні каналці (*порові поля*), які забезпечують зв'язок між сусідніми клітинами. У міру росту та розвитку клітини формується *вторинна оболонка*, яка має значну товщину. Вона теж має пори в ділянках *порових полів*, де проходять плазмодесми. Вторинні оболонки можуть бути багат шаровими (може відкладатись до 25 шарів, завтовшки 0,4 мкм кожен). Шаруватість виникає у зв'язку з ритмічністю росту та чергуванням дня і ночі (у темний період доби ріст не відбувається). Пластинки вторинної оболонки складені переважно целюлозою.

Клітинна оболонка містить до 70 % води. У вільному просторі оболонки вода рухається без перешкод. Наявність води впливає на хімічні й фізичні властивості клітинної оболонки. Деякі клітини, наприклад, трахеї ксилеми, клітини склеренхіми, зазнають інтенсивної *лігніфікації* (здерев'яніння). Всі шари клітковини просочуються лігніном (складна речовина неуглеводної природи), який зміцнює волокна клітковини й утримує їх, одночасно зміцнюючи клітинну стінку та захищаючи її від несприятливих фізичних і хімічних впливів.

Через оболонку рослинних клітин проходять плазмодесми. *Плазмодесма* – це тонка цитоплазматична нитка, що з'єднує цитоплазми двох сусідніх клітин за допомогою тоненької пори в клітинній стінці. Пóra вистелена плазматичною мембраною. Крізь пору проходить десмотубула, яка на обох кінцях часто з'єднана з ендоплазматичним ретикуломом. Плазмодесма об'єднує протопласти сусідніх клітин у безперервну систему (симпласт), через яку відбувається транспорт речовин між клітинами.

Функціями клітинної оболонки є створення клітинам та рослинам належних міцності й опори. Відносна твердість оболонки та опір розтягуванню зумовлюють певний тургор клітин, якщо в них у результаті осмосу надходить вода. Оболонка клітин запобігає їх розриву в гіпотонічному середовищі.

Мікрофібрили обмежують і певною мірою регулюють ріст і форму клітин. Деякі видозмінені оболонки клітин зберігають запасні поживні речовини, наприклад, геміцелюлозу в насінні.

У тваринних клітинах клітинних оболонок немає, тому тургорний тиск у їхніх клітинах значно менший, ніж у рослин.

Вакуолі. Рослинні клітини, особливо дозрілі, мають одну велику центральну вакуолу. Її оточує мембрана – *тонопласт*. Рідина, що заповнює центральну вакуолу, називається *клітинним соком*. Це концентрований розчин, який містить мінеральні солі, цукри, органічні кислоти, кисень, вуглекислий газ, пігменти, продукти метаболізму.

Вакуолі рослинних клітин регулюють осмотичний тиск. Вода у результаті осмосу надходить у

клітинний сік, після чого створюється тургорний тиск і цитоплазма притискається до клітинної оболонки. Осмотичне поглинання води відіграє важливу роль при розтягуванні клітин під час їх росту.

Пігменти вакуолей (антоціани) зумовлюють забарвлення квітів, плодів, бруньок, листків.

У вакуолях рослинних клітин іноді локалізуються гідролітичні ферменти, і тоді вакуолі відіграють функції лізосом тваринних клітин. Тонoplast вакуолей має вибіркочу проникність.

У вакуолях рослинних клітин можуть накопичуватися продукти життєдіяльності, наприклад, кристали шавелевокислого кальцію або алкалоїди. Вважають, що вони виконують захисну функцію. Особливо часто в клітинних вакуолях трапляються таніни та інші речовини з характерним смаком. Деякі з компонентів вакуолей відіграють роль запасних поживних речовин, що можуть використовуватися цитоплазмою, наприклад, сахароза, мінеральні солі та ін.

Пластиди. У рослинних клітинах, на відміну від тваринних, є пластиди. У цитоплазмі клітин вищих рослин розрізняють такі типи пластид: хлоропласти, хромопласти, лейкопласти. Хлоропласти – зелені пластиди, в яких відбувається фотосинтез. Крім основного пігменту – хлорофілу – вони містять каротиноїди. *Хромопласти* – нефотосинтезуючі пластиди, забарвлені в червоний, оранжевий і жовтий кольори. *Лейкопласти* – безбарвні пластиди, в яких пігменти відсутні. Вони пристосовані для збереження запасних поживних речовин. Серед лейкопластів розрізняють амілопласти, ліпідопласти, протеїдопласти, які запасають відповідно крохмаль, ліпіди, білки.

Хлоропласти – розглядаються в лекції “Синтетичний апарат клітини”

ЛЕКЦІЯ 15. ЗАГАЛЬНІ ЗАКОНОМІРНОСТІ ДИФЕРЕНЦІАЦІЇ КЛІТИН ТА ФОРМУВАННЯ ТКАНИН В ОНТОГЕНЕЗІ

1. Загальні закономірності диференціації клітин та формування тканин в онтогенезі.
2. Розробка еволюційних ідей в гістології.

Загальні закономірності диференціації клітин та формування тканин в онтогенезі

Розвиток кожного виду тканин (гістогенез) зумовлюється процесами *детермінації тканин та диференціації* клітин.

Детермінація тканин (від лат. *determinatio* – визначення) відбувається під час їх розвитку з ембріональних зачатків і є процесом, який “закріплює” чи “програмує” властиві для кожної тканини напрямки розвитку. Вона забезпечується ступінчастим обмеженням потенцій клітин (*комітуванням*). Відомо, що всі клітини є генетично ідентичні. Але в різних клітинах активними стають різні ділянки геному (різні гени) і саме ця диференціальна активність забезпечує специфічність клітин. Регуляція активності генів у тканинах забезпечується різними регуляторними механізмами, зокрема специфічними білками²¹.

Синтез білків залежить від експресії генів, які умовно можна поділити на дві групи. До першої належать гени, що функціонують у всіх клітинах організму, забезпечуючи їхню індивідуальну життєдатність. Очевидно, вони є відносно нечутливими до дії чинників, які зумовлюють диференціацію. До другої групи належать гени, що керують синтезом тих білків, від яких залежить відмінність між клітинами. У період розвитку такі гени реагують на вплив цих чинників по-різному, внаслідок чого відбувається диференціація. Отже, диференціація не є наслідком втрати клітиною частини генетичної інформації. Адаже у личинок печерного протея, якщо їх вирощувати на світлі, розвиваються нормальні очі, хоча у представників цього виду, що мешкають в глибині печер, очі редуковані. Таким чином диференціація не змінює генетичні потенції клітини, а лише диференціює їх вираження, що значною мірою залежить від середовища, в якому перебуває клітина чи організм загалом.

Дуже важливим чинником у включенні генів, що відповідають за синтез особливих білків, якими клітини організму відрізняються одна від одної, є явище, що називається індукцією. *Індукція* — це дія будь-якого чинника, який безпосередньо оточує клітину і змушує її до певної міри диференціюватися. Диференціація, якщо не брати до уваги найбільш ранньої стадії ембріонального розвитку, є результатом індукції, тобто виникнення в клітинах під впливом їх

²¹ Див. лекцію “Синтетичний апарат клітини” (с. 37).

мікрооточення ефектів, які, будучи опосередковані цитоплазмою, спричиняють експресію певних генів, здатних реагувати на ці індуктивні чинники

У наукових колах здавна ведеться дискусія про те, чи є процес детермінації зворотним, чи ні. Більшість учених схиляється до думки, що детермінація є незворотним процесом і тому зміни у зрілих тканинах обмежені гістогенетичними потенціями кожної конкретної тканини. Таким чином, можливість справжньої *метаплазії*, тобто перетворення однієї зрілої тканини в іншу, заперечується. Однак останні дослідження з клонування, під час яких ядро зиготи заміняли ядром клітини зрілої тканини, змушують більш детально вивчати це питання.

Диференціація – процес, під час якого клітини певної тканини реалізують закріплені детермінацією потенції, тобто проходять ряд стадій розвитку, поступово набуваючи структурних та функціональних властивостей зрілих елементів. При цьому активується частина геному, яка забезпечує специфічність клітин.

Диферон – сукупність усіх клітин, які складають дану лінію диференціації, – від недиференційованих (стовбурових) до найбільш зрілих (диференційованих). Багато тканин містить декілька клітинних диферонів, що взаємодіють один з одним.

Стовбурові клітини – найменш диференційовані клітини тієї чи тієї тканини, які є джерелом розвитку інших її клітин. Під час ембріогенезу є у всіх тканинах, хоча в зрілих організмах є не в кожній тканині. Їх властивості:

- 1) утворюють популяцію, яка сама себе підтримує;
- 2) рідко діляться;
- 3) стійкі до дії пошкоджуючих факторів;
- 4) в деяких тканинах плюріпотентні, тобто можуть бути джерелом розвитку кількох видів клітин.

Напівстовбурові клітини виникають безпосередньо внаслідок диференціації стовбурових. Вони активно розмножуються і поступово перетворюються в *клітини-попередниці*, які дають початок диференційованим зрілим клітинам.

Сукупність стовбурових, напівстовбурових клітин та клітин-попередниць називається *камбієм* (*камбіальними елементами*). Камбій може бути *локалізований*, якщо його елементи зосереджені в різних ділянках тканини (наприклад, у багат шаровому епітелії камбій локалізований в базальному шарі), та *дифузний*, якщо його елементи розсіяні в тканині серед інших (диференційованих) клітин (наприклад, епітелій щитоподібної залози, гіпофізу, мезотелій, гладенька м'язова тканина). Інколи камбій може знаходитися за межами тканини (наприклад, камбіальні елементи хрящової тканини, які містяться в надхрящі). У такому випадку його називають *винесеним*.

Взаємодія процесів проліферації і диференціації клітин

Репродукція та диференціація клітин у тканинах являють собою два найважливіших аспекти їх життєдіяльності у складі тканинних систем.

Проліферація зумовлює збільшення кількості клітин, а диференціація – забезпечує їх морфофункціональну спеціалізацію.

Між цими процесами найчастіше існують антагоністичні, а інколи й конкурентні відносини, які почали формуватися з появою багатоклітинних.

У цитологічному плані репродукція клітин є не лише діленням материнської клітини. Дуже важливі процеси (синтез ДНК, подвоєння хромосом) відбуваються приблизно в середині інтерфази. Тому інтерфазу ділять на три періоди: G_1 , G_2 , G_3 , які разом з мітозом складають мітотичний цикл клітини. З точки зору проліферації найважливішими періодами клітинного циклу є синтез ДНК і мітоз. Тому ясно, що при дробленні в циклі клітин, які діляться, зазвичай відсутні періоди G_1 і G_2 . Поява цих періодів збігається з початком гетеросинтетичної активності клітин ембріональних зачатків та з початком синтезу в них специфічних макромолекул.

У процесах становлення клітин в онтогенезі при виражених антагоністичних відношеннях між гетеро- та автосинтетичною активністю є два способи поєднання процесів репродукції та диференціації:

- 1) усі процеси репродукції клітин можуть зосереджуватися в ембріогенезі, коли формується основний запас клітин, який необхідний для побудови даної тканини (це характерно для розвитку нервової системи вищих тварин);
- 2) створення постійного запасу малодиференційованих проліферуючих клітин, який і забезпечує безперервне надходження все нових і нових клітин на шлях специфічної диференціації.

Коли антагонізм між гетеро- та автосинтетичною активністю у тканині відсутній – збільшення їх кількості йде паралельно з диференціацією. Такі тканини отримали назву *ростучих* (наприклад, епітелій).

У нервовій тканині вищих тварин тривалість життя нейронів відповідає тривалості життя організму. Такі тканини називаються *стаціонарними*.

Особливу групу складають тканини, життєдіяльність яких базується на безперервному оновленні їх клітинного складу. Ці тканини називаються *камбіальними*. Тривалість життя диференційованих клітин у таких тканинах невелика.

Розробка еволюційних ідей в цитології та гістології

Інтенсивний розвиток гістології на науковій основі розпочався після відкриття клітин і формулювання клітинної теорії, котра встановила єдність організації і спільність походження живих істот. Спочатку гістологія розвивалася у рамках медичних наук та зоології і була переважно описовою наукою. У той же час органи уже вивчалися в еволюційному плані, тобто встановлювалися гомології та аналогії, зіставлялися органи тварин різних таксонів.

Першу спробу застосувати для аналізу тканинного рівня методи та підходи еволюційної морфології (тобто зіставити тканини за принципом гомології, використавши при цьому біогенетичний закон) зробив Е. Геккель. Йому належить теорія походження багатоклітинних від гіпотетичних примітивних двошарових – *теорія гастрей*. Згідно з цією теорією, цьому гіпотетичному предку відповідає стадія інвагінаційної гастрული сучасних організмів. Аналізуючи наступну диференціацію таких гаструл, Е. Геккель прийшов до висновку, що процеси, які при цьому відбуваються, рекапітують (повторюють) дивергентну диференціацію тканин у філогенезі багатоклітинних тварин. Виходячи з цього положення, він створив першу гістогенетичну схему тканин, узявши за основу своєї класифікації джерело розвитку тканин в онтогенезі.

Таким чином, базуючись на спрощеному трактуванні біогенетичного закону (онтогенез повторює філогенез), Геккель прийшов до висновку, що його гістогенетична система відображає історію походження тканин у філогенезі і є природною філогенетичною системою тканин.

Однак постулати Е. Геккеля не отримали підтримки ні у гістологів-зоологів, ні у гістологів-медиків. Медики прийняли класифікацію тканин, яку запропонували німецькі гістологи Ф. Лейдиг і Р. Келікер. В основу її, як відомо, були покладені морфофункціональні ознаки, за якими всі тканини поділяються на 4 основних типи: епітеліальну, кров та сполучну, м'язову, нервову.

З іншого боку, гістологи-зоологи були змушені звернути увагу на велику схожість у будові тканин в організмів, які досить далекі з філогенетичного погляду. Так, зокрема, під час порівняння тканин безхребетних та хребетних була виявлена значна подібність окремих тканин. Саме цей факт, на думку зоологів початку ХХ століття, вказував на неможливість застосування до тканинного рівня організації життя методів і підходів еволюційної морфології.

Найбільш біологічним виявився підхід до питання про походження багатоклітинних російського біолога І. І. Мечникова. Він показав, що предки багатоклітинних організмів споконвічно не мали травної порожнини і травлення у них здійснювалось внутріклітинно – шляхом фагоцитозу. За Мечниковим, предками багатоклітинних були кулясті колоніальні форми джгутикових. Зовнішні клітини такої колонії виконували переважно захисні та рухові функції (*кінетобласт*). Внутрішні клітини відповідали за внутрішньоклітинне травлення та розмноження (*фагоцитобласт*). Такий гіпотетичний предок багатоклітинних тварин був названий ученим *фагоцителю* (*паренхімелю*). На відміну від Геккеля (якому належить теорія гастрей), Мечников найпримітивнішим способом гаструляції вважав іміграцію, а не інвагінацію. І це дійсно так, адже у найпримітивніших багатоклітинних (наприклад, у кишковопорожнинних) гаструляція здійснюється шляхом іміграції. Велике значення для розвитку гістології, зокрема вчення про імунітет, мало відкриття І. І. Мечниковим фагоцитозу. Він показав, що історичною основою захисних фагоцитарних реакцій спеціалізованих клітин вищих організмів є філогенетично древній процес – фагоцитоз, який історично був пов'язаний з живленням та внутрішньоклітинним травленням.

На початку ХХ століття інтерес до еволюційної гістології знизився. Частково це було зумовлено розвитком медичної гістології, а частково тим, що нечисленні гістологи-зоологи не могли дати еволюційного трактування наявному матеріалу. Хоча, потрібно зауважити, така спроба була зроблена в 30-ті роки О.М. Северцевим, проте він був зоологом і не займався спеціально проблемою еволюції тканин.

Згодом подібну спробу здійснив А. В. Рум'янцев. Він розглядав з позицій філембріогенезу²² Северцева перетворення в еволюції хрящової та кісткової тканини. Рум'янцев прийшов до висновку, що стосовно цих конкретних тканин цілком виправдовують себе методи класичної еволюційної морфології Северцева. Але, на думку А. В. Рум'янцева, для більш широкого порівняння і в'яснення закономірностей змін тканин в еволюції потрібні були підходи та методи, які б враховували специфіку тканинного рівня організації.

До іншого висновку прийшов М. Г. Хлопін, який створив *теорію дивергентного розвитку тканин у філогенезі*²³. Згідно з нею еволюційні перетворення тканин, як і організмів загалом, відбуваються в результаті *дивергенції*. Крім традиційного аналізу джерел розвитку тканин в онтогенезі, Хлопін використав метод культивування тканин поза організмом. Він показав, що в багатьох випадках, за певних умов, характер росту тканини на периферії культивованого шматочка відображає її біологічні особливості і специфіку походження з певних ембріональних зачатків. За допомогою цього методу йому вдалося з'ясувати й уточнити класифікацію епітеліальної та м'язової тканин. Хлопін виявив походження в еволюції хребетних так званих *вторинних та третинних тканин*. Прикладом вторинних тканин може бути ціломічна м'язова *тканина*, що виникла з епітеліальної вистилки целому. Прикладом третинних (більш пізніх) тканин є так звані *нейральні м'язові* тканини, які у хребетних утворюють сфінктер та дилататор зиниці. Ці тканини за морфофункціональними ознаками подібні до соматичних і вісцеральних м'язів, але відрізняються від них певними особливостями.

М. Г. Хлопін повторив спробу Геккеля створити природну систему тканин і виявити закономірності їх змін в еволюції багатоклітинних. Загалом його гістогенетична система точніше відображає джерела розвитку тканин, ніж система Геккеля, і краще розкриває напрямки їх розвитку. Однак її можна застосувати лише до хребетних тварин, а не до багатоклітинних загалом. Крім того, Хлопін ділив тканини на типи шляхом аналізу процесів гістогенезу за відносно формальним критерієм – положенням клітин, які дають початок тій чи тій тканині. Це іноді призводило до помилок і протиріч. Так, еритроцити, ендотелій судин та лейкоцити, за Хлопіним, потрапили до складу різних тканин. Причиною цього було ще й те, що недостатньо враховувалися морфофункціональні особливості. *Хлопін вважав, що основною закономірністю еволюційних перетворень тканин є дивергентна диференціація*, а це справедливо лише загалом.

Сказане засвідчує, що прийоми еволюційної морфології важко застосовувати для вивчення еволюції тканин, для яких потрібні “свої” специфічні методи порівняльного аналізу. Такий метод був розроблений О.О. Заварзіним, який ввів *метод порівняння за принципом функціональної аналогії*. Це дозволило йому виявити принципову структурну схожість навіть у віддалених форм. О.О. Заварзін показав, що якщо органи розвиваються дивергентно, то для функціонально-аналогічних тканин характерний розвиток в одному загальному для усіх груп тварин напрямку. Його теорія отримала назву *теорії паралелізму тканинних структур*. Згідно з нею, причиною спрямованості перетворень тканин у ході еволюції тварин є: 1) спільне для даного типу тканин функціональне завдання (наприклад, для м'язів – скоротливість); 2) загальні закономірності організації еукаріотних клітин. На основі цих закономірностей у всіх тварин відбувається спеціалізація клітин у напрямку реалізації тієї чи тієї конкретної функції.

ЛЕКЦІЯ 16. ЕПІТЕЛІАЛЬНІ ТКАНИНИ

1. Загальна характеристика епітеліїв та клітин, що їх утворюють.
2. Морфологічна класифікація епітеліїв.
3. Будова різних видів епітелію.
4. Гістогенетична класифікація епітеліїв.

Тканина – це система клітин та їх похідних, спеціалізована на виконанні певних функцій. Тканини складаються з таких функціонально-структурних елементів:

- 1) *клітин*, які є основними елементами будь-якої тканини і джерелом утворення всіх інших її елементів;

²² *Філембріогенези* – це ембріональні зміни, пов'язані з філогенезом дорослого організму. Вони можуть здійснюватися шляхом архалаксису, девіації або анаболії.

²³ Основні положення цієї теорії відображені у його праці “Експериментальні й біологічні основи гістології” (1946).

- 2) *міжклітинної речовини* – продукт діяльності клітин тієї чи іншої тканини;
- 3) *постклітинних структур* – клітини, які під час диференціації, набуваючи здатності виконувати специфічні функції, втратили найважливіші ознаки клітин (наприклад, рогові луски епідермісу, еритроцити та тромбоцити ссавців);
- 4) *симпластів*;
- 5) *синцитіїв*.

Епітеліальна тканина розміщується на межі із зовнішнім середовищем, покриває поверхню тіла, вистилає порожнини²⁴, утворює слизові оболонки внутрішніх органів і більшість залоз.

Розрізняють три види епітеліїв: **покровні; залозисті; сенсорні**. Прикладом останніх можуть бути сенсорно-епітеліальні (волоскові) клітини органів рівноваги та слуху.

Функції епітелію:

1. *Розмежувальна (бар'єрна)*.
2. *Захисна*. Захист може бути двоякий: 1) протидія розриву та зношуванню; 2) захист від висихання (здійснюється багатошаровим епітелієм, зовнішній шар якого перетворився на кератин). У дихальних шляхах захист інший – зволоження (трахея й бронхи вистелені епітелієм, у якому багато залоз).
3. Дуже тонкі епітеліальні пласти подекуди здатні пропускати рідину і *служать діалізуючими мембранами*, які пропускають іони та воду, але не затримують макромолекул (напр., в альвеолах).
4. *Транспортна*. Проявляється в перенесенні речовин крізь пласти епітеліальних клітин або *по їх поверхні* (напр. транспорт слизу миготливим епітелієм дихальних шляхів або овоцита миготливим епітелієм яйцепроводу).
5. *Всисна*. Характерна, наприклад, для епітелію кишечника.
6. *Секреторна*.
7. *Екскреторна* – виведення з організму продуктів обміну (з сечею, потом, жовчю) або екзогенних речовин (напр., ліків).

Ознаки епітеліальної тканини (рис. 6.59)

1. Складається *лише з епітеліальних клітин (епітеліоцитів)*, які утворюють суцільні пласти, у яких відсутні інші форми живої речовини.
2. Займає *прикордонне положення*.
3. Клітинам характерна *полярна диференціація*.
4. *Вільна поверхня* клітин може бути *складно диференційована* (наявність війок, мікрворсинок та джгутиків, перистих відростків).
5. В епітеліальних пластах відсутні кровоносні судини, *живлення здійснюється шляхом дифузії* поживних речовин та кисню зі *сполучної тканини*.
6. Багатий на нервові закінчення.
7. Епітеліоцити щільно з'єднані між собою. З'єднання поділяються на два великих типи: а) *механічні* (забезпечують механічний зв'язок клітин одна з одною – щільні з'єднання, проміжні з'єднання, десмосоми); б) *комунікаційні з'єднання* – забезпечують хімічний (метаболічний, іонний, електричний зв'язок) між епітеліоцитами.

8. Епітеліоцити розміщуються на *базальній мембрані* (рис. 6.60), яка є похідною як епітелію, так і сполучної тканини. Базальна мембрана складається із трьох шарів: а) *світла пластинка (lamina rara)* – має товщину 30–50 нм. Вона прилягає до базальної поверхні епітеліоцитів. Містить *глікопротеїни, антиген пухирчатки* (сприяє прикріпленню епітеліоцитів), протеоглікани. Епітеліоцити кріпляться до неї за допомогою напівдесмосом; б) *щільна пластинка (lamina densa)*. Товщина 50–60 нм. Розміщена під світлою й повернута в бік сполучної тканини. У неї вплетені якірні фібрили (мають вигляд петель), через які пропущені колагенові фібрили лежачої нижче сполучної тканини; в) *ретиккулярна пластинка (lamina reticularis)* складається з колагенових волокон, які зв'язані з якірними фібрилами. Товстіша за обидві попередні разом узяті.

Функції базальної мембрани

1. Підтримання нормальної диференціації, цитоархітектоніки та полярності епітелію.
2. Забезпечення зв'язку епітелію зі сполучною тканиною.
3. Вибіркова фільтрація поживних речовин, що надходять з епітелію.
4. Забезпечення й регулювання росту й руху епітелію по сполучній тканині, що залягає нижче під час розвитку та регенерації.

²⁴ Термін *вистилка* вживається щодо порожнистих органів, які мають дві поверхні – зовнішню та внутрішню.

Існує три класифікації епітелію: *морфологічна, фізіологічна, генетична.*

Морфологічна класифікація базується на *кількості шарів, формі клітин, особливостях будови їх вільної поверхні* (рис. 6.61).

За кількістю шарів епітелій поділяють на *одношаровий* та *багатошаровий*. В одношаровому – всі клітини лежать на базальній мембрані, у багатошаровому на ній розміщений лише нижній шар клітин.

Одношаровий епітелій, у свою чергу, поділяється на *однорядний* та *багаторядний*.

Клітини *одношарового однорядного* епітелію розміщуються базальним кінцем на базальній мембрані, а верхнім (апикальним) контактують із зовнішнім середовищем. Оскільки всі вони однакового розміру, то їхні ядра лежать на одній лінії (в один ряд).

В *одношаровому багаторядному* епітелії всі клітини базальним кінцем контактують із базальною мембраною. Але, оскільки вони неоднакового розміру, то апикальні кінці не у всіх клітин досягають поверхні епітеліального пласта, а ядра розміщені в декілька рядів, на різних рівнях.

За *формою клітин* епітелій поділяють на *плоский, кубічний і призматичний (циліндричний)*. Потрібно зауважити, що при класифікації багатошарового епітелію до уваги береться лише *форма клітин поверхневого шару*. Крім того, багатошаровий епітелій класифікують за ступенем зроговіння.

При класифікації враховується також *наявність утворів на вільній поверхні* клітин (війки, джгутики, перисті відростки, мікроворсинки). Крім цього, враховується *поліморфність* клітин, яка пов'язана з функцією органа. Так, наприклад, клітини епітелію сечового міхура людини при сильному розтягуванні стінок міхура з кубічних стають плоскими (рис. 6.61).

Деякі форми епітелію (міоепітелій, занурений епітелій, епітеліальний симпласт) важко класифікувати.

Будова різних видів епітелію

I. Одношаровий епітелій.

1. *Одношаровий однорядний плоский (о. о. п.) епітелій* (рис. 6.61). Цей епітелій погано виявляється на зрізах, які зроблені під прямим кутом до його поверхні. Діаметр ядер клітин перевищує їхню ширину, тому на поверхні клітин утворюються характерні випини. Для клітин плоского епітелію *характерна диплазматична диференціація* цитоплазми (в ній можна виявити ендоплазму й *ектоплазму*²⁵). *Камбіальні клітини* в такому епітелії залягають дифузно. У ссавців і людини він вистилає альвеоли, серозні оболонки, серозні порожнини, покриває задню поверхню рогівки ока. Епітелій серозних оболонок і порожнин називають також *целомічним*. Інша його назва – *мезотелій* – вказує на його мезодермальне походження. У нижчих хордових він має риси покривного епітелію, має війки й називається *о. о. п. війчастим епітелієм*.

2. *О. о. кубічний епітелій* (рис. 6.61). Насправді його клітини не мають форми куба (так вони виглядають лише на зрізах, зроблених перпендикулярно до поверхні епітеліального пласта). Якщо ж дивитися на нього зверху, то форма клітин – гексагональна. У ссавців цей епітелій вистилає: каналці нирок, дрібні протоки печінки, підшлункової, слинних залоз, молочної залози, спостерігається в щитоподібній залозі, яєчниках, бронхіолах 1–3 порядків. У каналцях нирки і молочної залози він мікроворсинчастий (о. о. к. м. е.). У ембріонів хребетних трапляється о. о. к. війчастий епітелій.

3. *О. о. циліндричний (призматичний) епітелій* (рис. 6.61).

Поділяється на декілька різновидів. Усі вони характеризуються тим, що висота їхніх клітин більша, ніж ширина. Клітини з'єдані між собою щільними контактами. Зверху клітини мають гексагональний вигляд, тому дуже щільно прилягають одна до одної. Ядра залягають ближче до базальної мембрани і розміщуються в один ряд.

А) *Простий о. о. циліндричний (призматичний) епітелій* – трапляється там, де його головна функція полягає лише у захисті якоїсь вологої поверхні. При цьому він не виконує ні секреторної, ні всисної функцій. Усі його клітини схожі одна на одну. При фарбуванні гематоксилін-еозином їхня цитоплазма має блідий вигляд. Трапляється цей епітелій у протоках деяких залоз.

Б) *Секреторний о. о. призматичний епітелій*. Усі його клітини спеціалізовані на секреції слизу. Всі вони одночасно не можуть розбухнути (при наповненні секретом) і зберігають циліндричну форму. Цей епітелій утворює вистилку шлунку і шийки матки. Цитоплазма клітин такого епітелію має пінистий вигляд, бо заповнена слизовими секреторними міхурцями.

²⁵ Згадайте значення цих термінів – вони вивчалися в курсі шкільної зоології (будова найпростіших).

В) *О. о. п. мікрворсинчастий епітелій*. Складається із секреторних і всисних клітин. Він ідеально підходить для кишечника, тому що ефективно всмоктування можливе лише при товщині епітелію в одну клітину. До того ж, слиз, що виділяється *бокалоподібними клітинами* (які розміщені між всисними), захищає стінки кишечника від механічних пошкоджень. Коли клітини, що виробляють слиз, містяться між іншими клітинами, вони набувають форми бокала. Це пояснюється тим, що та частина клітини, котра заповнена міхурцями зі слизом, розтягується і набуває форми чаші, стискаючи цитоплазму сусідніх всисних клітин. Ядра розміщені у вузькій частині клітини – біля її основи. *Всисні клітини* мають щіткову облямівку, тобто покриті мікрворсинками. *Камбіальні клітини*, за рахунок яких епітелій відновлюється, не розсіяні по всій вистилці, а зосереджені в *криптах* (специфічні заглибини слизової між ворсинками). Епітеліальні клітини розмножуються в криптах і поступово витісняються вгору по складках і ворсинках кишки новими поколіннями клітин. Вони заміщують старі клітини, які злущуються в просвіт кишечника з верхніх частин складок і ворсинок. Під час свого руху по кишкових складках клітини диференціюються – стають або всисними, або бокалоподібними.

Г) *О. о. п. війчастий епітелій (миготливий)*. У поліптерусових риб є у кишковому каналі. У вищих ссавців і людини вистилає яйцепроводи і матку.

4. *О. о. занурений мікрворсинчастий епітелій*.

Спостерігається в сисунів і стьожкових червів. Ті частини клітин, які містять ядро і найважливіші органоїди, занурені в сполучну тканину, а верхні частини клітин можуть зливатися.

5. *О. о. епітеліальний мікрворсинчастий симпласт*.

Спостерігається у сисунів, стьожкових червів, коловороток, нематод. Плазмолемі бічних стінок епітеліальних клітин зникають і цитоплазма поверхневих клітин зливається в симпласт.

6. *О. багаторядний призматичний епітелій*.

Може бути: *війчастим* (у турбеларій), *немертин*, *поліхет*, *моллюсків*, *голкошкірих*, *напівхордових*; *джгутиковим* (у гнатостомулід); *перистим* – від апікальної поверхні клітини відходить по одному відростку перистої форми. Такий епітелій наявний на внутрішньому боці мигальної перетинки ока птахів (переважно зерноїдних).

7. *О. б. перехідний епітелій* (рис. 6.61).

У ссавців і людини вистилає сечоводи, миску нирки, сечовий міхур і головні вивідні протоки передміхурової залози. Донедавна його відносили до багатошарового епітелію. Але за даними електронної мікроскопії усі його клітини прикріплені до базальної мембрани. У ньому виділяють три ряди (термін “шари” тут не підходить) клітин: 1) *базальний* – його клітини дрібні, мають різноманітну (переважно трикутну форму) форму. Межі між ними нечіткі. Цитоплазма їх базофільна, через високий вміст РНК. Мало диференційовані, увесь час діляться мітозом; 2) *проміжний* ряд – цитоплазматичні відростки зв’язують клітини цього ряду з базальною мембраною. Форма клітин неправильна, близька до грушоподібної, вузький кінець спрямований до базальної мембрани. Цитоплазма втрачає базофілію, стає пінистою. Клітини щільно прилягають одна до одної (налягають одна на одну, як черепиця). Межі клітин помітні краще, ніж у попередньому ряду; 3) *поверхневий шар* утворений великими клітинами. Форма клітин пірамідна. Вершини цих “пірамід” повернуті до базальної мембрани, з якою клітини з’єдані тонкими цитоплазматичними відростками. Мають одне або кілька ядер (унаслідок амітотичного поділу). Трапляються *поліплоїдні клітини*, що виникли внаслідок *ендомітозу*. Клітини цього шару продукують слизоподібний секрет – *сіаломуцин*. Це кислий мукополісахарид, що захищає клітини від шкідливого впливу сечі і перешкоджає відкладанню солей. Клітини цього ряду поступово злущуються і заміщаються клітинами проміжного ряду.

II. Багатошаровий епітелій.

1. *Багатошаровий незроговілий плоский епітелій* (рис. 6.62). У плацентарних ссавців та людини вистилає зовнішню поверхню рогівки ока, порожнину рота, стравохід, піхву, задню частину прямої кишки. У ньому виділяють три шари клітин:

1) *базальний* – представлений призматичними (циліндричними) клітинами, які лежать на базальній мембрані, до якої прикріплені напівдесмосомами, й інтенсивно розмножуються мітозом;

2) *шипуватий шар* – середній. Складається з клітин багатокутної форми, що з’єдані між собою за допомогою тонких шипоподібних відростків, які мають десмосоми. Завдяки цьому утворюються широкі міжклітинні простори, в яких циркулює тканинна рідина, що забезпечує живлення. Клітини шипуватого шару продукують *міжклітинний цемент*. У клітинах зовнішніх відділів цього шару у вигляді дрібних гранул накопичується *кератогіалін*;

3) *поверхневий шар* – утворений сплюсненими клітинами, які містять пухко розподілені цитокератинові філаменти, які за своїм складом відрізняються від рогових лусочок зроговілого епітелію. У міру сплюснення клітин шипуватого шару гранули міжклітинного цементу виходять у міжклітинні простори і товстим шаром одягають клітини, перешкоджаючи витіканню тканинної рідини на поверхню епітеліального шару. Різновидами б. незроговілого епітелію є:

а) *б. н. кубічний епітелій*. Трапляється у травному каналі риб (на межі глотки й стравоходу), в стінках фолікулів яєчника птахів, у вивідних протоках жирових і потових залоз;

б) *б. н. призматичний (циліндричний) епітелій*. У плацентарних та людини вистилає придатки сім'яника, сім'япровід, кінцеві протоки привушної слинної залози, носову порожнину та матку деяких ссавців. У яйцепроводах і матці птахів та матці парнокопитних жуйних він складається з двох шарів клітин (*базального й апікального*) і має війки.

2. *Багат шаровий зроговілий плоский епітелій* (рис. 6.63).

У плацентарних ссавців та людини покриває шкіру, при цьому на долонях та підшвах налічує 5 шарів:

а) *базальний*
б) *шипуватий* } **Будова така ж, як і в багат шаровому незроговілому**

Оскільки за рахунок цих шарів відбувається оновлення епітелію, їх називають *ростковим шаром*;

в) *зернистий шар*. Його клітини набувають сплюсненої форми і розміщуються паралельно до поверхні епідермісу. У них з'являються дрібні гранули кератогіаліну;

г) *блискучий шар* являє собою *зону переходу* від живих клітин зернистого шару до мертвих лусочок рогового шару. Тут завершуються процеси зроговіння – гранули кератогіаліну зливаються в гомогенну масу;

г) *роговий (поверхневий) шар*. Тут відбувається перетворення кератогіаліну в *кератин*. Цей шар утворений плоскими *роговими лусочками*, які мають дуже потовщену плазмолему, не мають ні ядра, ні органел і заповнені сіткою товстих *кератинових філаментів*, занурених у щільний матрикс. Деякий час вони утримуються у складі епітеліального пласта, завдяки збереженим десмосомам та взаємопроникненню *борозенок та гребінців*, що утворюють ряди на поверхні сусідніх лусочок. У зовнішніх частинах десмосоми повністю руйнуються і лусочки злущуються у вигляді *лущи*.

3. *Багат шаровий слабозроговілий епітелій*.

Відрізняється від попереднього відсутністю блискучого шару. У людини покриває волосисту частину голови.

Гістогенетична класифікація епітелію (за Н. Г. Хлопіним)

Гістогенетичний тип епітелію	Ембріональні зачатки – джерела розвитку епітелію
1. Епідермальний (для нього характерні захисна функція, багат шаровість чи багаторядність)	Ектодерма, прехордальна пластинка (теж має ектодермальну детермінацію)
2. Ентодермальний (для нього характерні всмоктування або секреція та одно шаровість)	Кишкова ентодерма
3. Целонефродермальний (функції: секреція, екскреція, всмоктування; будова різноманітна)	Целомічна вистилка, нефротом
4. Ангіодермальний ²⁶	Ангіобласт
5. Епендимогіаліальний ²⁷	Нервова трубка

ЛЕКЦІЯ 17. ЗАЛОЗИ, ЇХ БУДОВА І ФУНКЦІЇ

1. Секреторний цикл.
2. Класифікація залоз.

²⁶ До ангіодермальних епітеліїв Хлопін відніс ендотелій, який вистилає кровоносні судини. Але сьогодні більшість гістологів відносить ендотелій до сполучних тканин.

²⁷ Епендима, на думку більшості вчених, належить до нервової тканини.

3. Ендокринні залози.
4. Екзокринні залози.

Залози виконують секреторну функцію. Більшість залоз утворені епітеліальною тканиною (залозистим епітелієм), хоча здатність до секреції тією чи іншою мірою мають усі тканини. Функція епітеліальних клітин у залозі полягає в утворенні та виділенні речовин, які необхідні для життєдіяльності організму.

Будова залозистих клітин, або *гландулоцитів* (від лат. glandula – залоза), засвідчує те, що в них активно проходять процеси синтезу (дуже добре розвинутий *синтетичний апарат*). Ядро гландулоцитів зазвичай велике, у ньому переважає *еухроматин* і міститься одне чи декілька ядерець. Положення ядра у клітині може змінюватися під час різних фаз секреторного циклу (напр., зміщуватися до базального полюсу, якщо в апікальній частині клітини накопичується секрет). Процеси синтезу вимагають значних затрат енергії, яка виробляється великою кількістю *мітохондрій*. Надлишок синтезованих продуктів часто видаляється шляхом *кринофагії*, що зумовлено добрим розвитком лізосомного апарата.

Секреторний цикл

Процес секреції в залозистих клітинах проходить циклічно і нараховує 4 фази:

1. *Фаза поглинання* вихідних речовин, які служать субстратами для синтезу секретів.
2. *Фаза синтезу* секрету. Пов'язана з процесами транскрипції та трансляції, діяльністю грЕПС та комплексу Гольджі (для білкових секретів), аЕПС і мітохондрій (для стероїдних речовин).
3. *Фаза накопичення* продуктів синтезу.
4. *Фаза виведення* секрету. Секрет виводиться шляхом *екзоцитозу* вмісту секреторних гранул. При цьому мембрани секреторних гранул зливаються з плазмолемою клітини, а синтезований продукт виділяється назовні. Згодом мембрани секреторних гранул шляхом ендоцитозу відділяються від плазмолемі всередину цитоплазми і повертаються в комплекс Гольджі для повторного використання (реутилізації, або рециркулювання). Інші речовини (напр., стероїдні гормони) можуть виділятися шляхом *дифузії*.

Класифікація залоз

Залози класифікують різними способами. Деякі з них ми розглянемо. Але завжди виділяють два головних типи **за місцем (напрямоком) виведення секрету** (рис. 6.64):

- 1) *екзокринні залози* – мають протоки, по яких секрет виводиться на поверхню тіла або в порожнину органів;
- 2) *ендокринні залози* – не мають вивідних проток, тому секрет виділяють у внутрішнє середовище організму (зазвичай у капіляри).

1. Екзокринні залози

Містять два основних епітеліальних компоненти: а) групу спеціалізованих клітин, що синтезують секрет, – *секреторну одиницю*; б) *трубчасті протоки*, через які синтезований секрет виводиться на поверхню епітеліального пласта.

Екзокринні залози **за розміщенням** поділяють на (рис. 6.65):

- 1) *екзоепітеліальні* (якщо комплекс залозистих клітин не лежить у межах епітеліального пласта, а занурений у сполучну тканину, напр., жирові, слинні, печінка);
- 2) *ендоепітеліальні* (якщо комплекс залозистих клітин міститься в межах епітеліального пласта, напр., слизисті клітини в епітелії надгортанника людини).

За кількістю клітин екзокринні екзоепітеліальні залози можуть бути *одноклітинними* (залози шкіри турбеларій, немертин, кільчаків, молюсків) та *багатоклітинними* (слинні, слізні, потові, жирові, печінка, екзокринна частина підшлункової залози).

За будовою секреторних відділів та проток екзокринні екзоепітеліальні багатоклітинні залози поділяють на *прості* та *складні* (рис. 6.66). Якщо залоза має одну нерозгалужену протоку, то вона *проста*. Якщо ж вона має розгалужену систему проток, то це *складна* залоза.

Секреторний відділ екзокринних екзоепітеліальних багатоклітинних простих залоз може бути *розгалужений* і *нерозгалужений*, а складних – завжди *розгалужений*. Складні залози більші за розмірами, ніж прості. Прикладом простої залози з добре помітною нерозгалуженою секреторною одиницею є потова залоза.

Багато складних залоз мають настільки великі розміри, що їх (зважаючи на **рівень організації**) називають органами (напр., печінка, підшлункова залоза).

Залежно від форми секреторних відділів екзокринні екзоепітеліальні багатоклітинні прості й складні, розгалужені й нерозгалужені залози поділяють на *ацинозні*, *трубчасті* та *альвеоларні*.

Якщо групи клітин, які складають одну чи декілька секреторних одиниць залози, утворюють трубку, то така залоза називається *трубчастою*. Але якщо секреторні одиниці мають більш округлу форму, то залоза називається *ацинозною*, або *альвеолярною*. Якщо ж залоза містить як трубчасті, так і альвеолярні секреторні одиниці, або її секреторні одиниці поєднують ознаки двох типів – то її називають *трубчасто-альвеолярною*.

Приклади простих і складних залоз:

- а) прості нерозгалужені трубчасті (крипти товстої кишки, залози дна шлунка, потові залози);
- б) прості нерозгалужені альвеолярні (залози шкіри земноводних);
- в) складні розгалужені трубчасто-альвеолярні (залози стравоходу птахів).

За хімічним складом секрету, який утворюється залози поділяють на *слизові*, *серозні* (білкові) і *змішані* (білково-слизові). *Слизовими* називаються залози, що виділяють в'язкий клейкий секрет. Секрет інших залоз відносно світлий, водянистий і схожий на сироватку – це *серозні залози*. Якщо залози виділяють як слизовий, так і білковий секрет, то вони називаються *змішаними*.

Білкові секреторні одиниці

При спостереженні в масляно-імерсійний мікроскоп поперечні зрізи білкових секреторних одиниць нагадують розрізаний на шматки торт. Кожен “шматок” такого “торта” відповідає зрізу однієї секреторної клітини, яка має приблизно трикутну форму. У центрі кожної секреторної одиниці, де сходяться верхівки секреторних клітин, є порожнина. В основі кожної клітини цитопlasма базофільна, оскільки містить вільні та зв'язані з ЕПС рибосоми. Округле ядро лежить поблизу основи клітини, але не впритул до неї. В апікальній частині цитопlasми можна побачити еозинофільні гранули.

Слизові секреторні одиниці

Поперечні зрізи слизових секреторних одиниць також нагадують торт. Але ядра секреторних клітин сплюснені, щільно притиснуті до основи клітин. Цитопlasма біля основи клітин менш базофільна, ніж у білкових секреторних одиницях. Між ядром та верхівкою клітини містяться, обмежені мембраною, міхурці зі слизом, через що клітини мають блідий та вакуолізований вигляд.

Змішані залози

Виділяють і білковий, і слизовий секрет. Секреторні одиниці цього типу складаються із слизових клітин, які на зрізі нагадують розрізаний торт. Поверх них розміщуються *білкові півмісяці* – скупчення білкових клітин, які нагадують серп місяця.

За допомогою спеціальних методів можна побачити, що секреторні одиниці як слизового, так і серозного типів лежать у просторому “кошику”, який утворений цитопlasматичними відростками особливих *міоепітеліальних клітин*. Ці клітини лежать між основами секреторних клітин і базальною мембраною. У міоепітеліальних клітинах виділяють *центрально ділянку*, яка містить ядро, і *багато цитопlasматичних відростків*, які оточують секреторну одиницю.

Епітеліальні компоненти залоз позначають терміном *паренхіма*, а сполучнотканинні компоненти (в які занурені секреторні одиниці і протоки) називають *стромою*. Строма виконує опорну функцію, в ній проходять кровоносні судини (залози дуже васкуляризовані, оскільки кров приносить до залози речовини, які необхідні для утворення секретів), нервові волокна. Опорою для залози служать сполучнотканинні перегородки, що відходять від неї. Великі сегменти залози називаються *частками*, а дрібні – *часточками*. Сполучнотканинні перегородки між частками називають *міжчастковими*, а між часточками – *міжчасточковими*. Відповідно, й протоки є *міжчасткові* і *внутрішньочасточкові*.

Залози також поділяють **за механізмом (способом) виведення секрету** (рис. 6.67):

1. *Мерокринові залози*. У них секреторні клітини схожі на бокалоподібні клітини. У залозах цього типу секрет утворюється всередині клітин і виводиться з них через плазмолему у вигляді оточених мембраною міхурців. При цьому цілісність плазмолем не порушується і втрачає цитопlasми не відбувається. Прикладом таких залоз є бокалоподібні клітини, клітини залоз шлунка, секреторні клітини екзокриної частини підшлункової залози.

2. *Голокринові залози*. Назва походить від грецького *holos* – усе. У процесі секреції відбувається руйнування та загибель усієї клітини. Такі залози трапляються рідко. Найпоширенішими серед них є *жирові залози шкіри*. Кожна така залоза являє собою мішечок, вистелений проліферуючими епітеліальними клітинами. Внаслідок проліферації в середину мішечка виштовхуються все нові і нові клітини. Одночасно їх цитопlasма наповнюється світлим жировим матеріалом (шкірним салом), який виробляється клітиною під час переміщення від стінки до внутрішньої частини мішечка. Тут клітина руйнується, утворюючи секрет.

3. *Апокринові залози*. При секреції такого типу секрет скупчується в апікальній частині клітини, внаслідок чого на її поверхні утворюються цитоплазматичні відростки найрізноманітнішої форми. Згодом вони відриваються, що призводить до зменшення висоти клітини, а отже, супроводжується втратами цитоплазми. Цей тип секреції характерний для епітеліальних клітин яйцепроводу птахів, потових залоз ссавців, молочних залоз.

На думку деяких авторів, які опираються на дані електронної мікроскопії, апокринової секреції не існує і ми маємо справу з мерокриновою секрецією.

II. *Ендокринні залози*

Побудовані простіше, ніж екзокринові, оскільки не мають вивідних проток (рис. 6.64). Оскільки кожна секреторна клітина виділяє свій секрет у капіляри, то всі вони повинні прилягати до кровоносних капілярів. Це досягається за рахунок того, що *клітини* розміщуються у вигляді правильних чи неправильних тяжів уздовж капілярів або ж утворюють невеликі скупчення, оточені капілярами.

Ендокринні залози теж поділяються на *екзо-* – та *ендоепітеліальні*. *Ендокринні екзоепітеліальні залози бувають:*

а) *одноклітинні*. Приклад – окремі клітини, котрі виробляють гормони і розміщуються в залозах шлунка та криптах тонкої кишки ссавців і людини. У залозах дна шлунка до таких клітин належать аргентафінні та ентерохроматофінні клітини, а в залозах присінка шлунка – клітини, які продукують гастрин, у криптах тонкої кишки – клітини, які продукують секретин;

б) до *ендокринних екзоепітеліальних багатоклітинних залоз* належить більшість залоз внутрішньої секреції: щитоподібна, паращитоподібна, вилочкова, гіпофіз.

Ендокринні ендоепітеліальні одноклітинні залози спостерігаються серед клітин поверхневого одношарового однорядного призматичного епітелію шлунка.

Зберігання секрету

Всі ендокринні залози зберігають певний запас свого секрету. У більшості випадків секрет накопичується всередині клітин. Секреторні гранули виявлено в клітинах багатьох ендокринних залоз, де вони тимчасово зберігаються в цитоплазмі до того як будуть виведені. Так, наприклад, β -клітини острівців Лангерганса підшлункової залози, які виробляють інсулін, містять цей секрет у такій кількості, що якби він весь раптово виділився в кров, то настала б раптова смерть (унаслідок різкого зниження рівня цукру).

В щитоподібній залозі виявлено позаклітинне зберігання секрету. В цьому випадку клітини виділяють секрет у позаклітинний простір, який знаходиться в центрі секреторної групи. Внаслідок цього клітини розсуваються, утворюючи *фолікули*.

Ендокринні залози теж покриті сполучнотканинними капсулами. Зазвичай вирости цих капсул проходять у середину залози у вигляді трабекул (невеликих балочок). Трабекули виконують опорну функцію і постачають залозу кровоносними судинами. Крім того, вони визначають дольчасту будову окремих ендокринних залоз. Трабекули у вигляді тонких шарів сполучної тканини розміщуються між тяжами або скупченнями секреторних клітин. Вони дуже васкуляризовані (багаті на кровоносні судини).

Більшість ендокринних залоз синтезує гормони. Однак будь-яку залозу можна назвати ендокринною (навіть якщо вона не виробляє гормонів), якщо її секрет виділяється безпосередньо в кров чи лімфу. Так, наприклад, печінка секретує цукор безпосередньо у кров і тому її теж можна відносити до ендокринних залоз.

III. *Змішаними залозами* називаються ті, які одночасно є і енто- і екзокринними (печінка, підшлункова залоза).

ЛЕКЦІЯ 18. КРОВ І ЛІМФА

1. Загальна характеристика і класифікація крові.
2. Плазма крові.
3. Еритроцити.
4. Тромбоцити.
5. Лейкоцити.

Загальна характеристика і класифікація крові

Кров це своєрідна рідка сполучна тканина, на частку якої припадає 6–8 % маси тіла людини. У людини з масою тіла 70 кг у тілі є 5,5–6 л крові. Функції: **транспортна** (дихальна, трофічна, екскреторна, регуляторна), **гомеостатична, захисна**.

Компоненти крові: 1) формені елементи (еритроцити, лейкоцити, тромбоцити) (рис. 6.68); 2) плазма (60–64 %) – рідка міжклітинна речовина.

Гематокрит – показник, який дозволяє оцінити частку об'єму крові, яка припадає на формені елементи (переважно еритроцити, оскільки лейкоцити та тромбоцити складають лише 1 %). У дорослих чоловіків він становить 40–50 %, у жінок – 35 – 45 %, у новонароджених – 45 – 60 %, у дітей до 10 р. – 35 %.

Плазма крові

Складається на 90 % з води, 9 % – органічних речовин, 1 % – неорганічних. Головні органічні компоненти – білки (понад 200 видів). Основні білки плазми:

Альбуміни – переносять ряд метаболітів, вітамінів, гормонів, іонів. За вмістом у 1,3 – 2,2 рази переважають над глобулінами.

Глобуліни (α й β) – переносять іони металів і ліпіди у формі ліпопротеїдів; **γ -глобуліни** являють собою реакцію **антитіл (імуноглобулінів)**.

Фібриноген – забезпечує згортання крові, перетворюючись у нерозчинний білок **фібрин** під впливом **тромбіну**.

Компоненти комплементу – беруть участь у неспецифічних захисних реакціях.

Білки плазми виробляються клітинами печінки (за винятком **γ -глобулінів**, які продукуються плазматичними клітинами).

Еритроцити (червонокривці)

Найчисленніші формені елементи крові. Їх у 500 – 1000 разів більше, ніж лейкоцитів. У 1 мм³ крові налічують \approx 5 млн. Утворюються в червоному кістковому мозку, звідки надходять у кров зі швидкістю $2,5 \times 10^{12}/\text{с}$.

Функції: 1) **дихальна**, здійснюється завдяки гемоглобіну (складає 33 % маси еритроцитів); 2) **регуляторні** і **захисні**, забезпечуються завдяки здатності еритроцитів переносити на своїй поверхні ряд біологічно активних речовин, у т. ч. імуноглобуліни, компоненти комплементу, імунні комплекси.

За формою еритроцити людини і ссавців являють собою двовігнутий диск (рис. 6.68). Завдяки цьому: 1) *збільшується їхня поверхня* (площа поверхні еритроцита в 1,63 рази перевищує площу поверхні сфери такого ж діаметру; загальна площа поверхні еритроцитів людини становить 3800 м², тобто в 2000 разів перевищує площу тіла); 2) *зменшується дифузна відстань*; 3) *є можливість збільшити об'єм* еритроцита без пошкодження плазмолемі; 4) *здатність до зворотної деформації*. Підтримання форми забезпечується внаслідок осмотичної рівноваги, яка досягається внаслідок роботи іонних насосів у плазмолемі та особливих елементів цитоскелету.

В інших класах хребетних еритроцити мають форму овоїда обертання і мають ядро.

Середній діаметр еритроцита 7,2 мкм. Еритроцити діаметром 9–12 мкм називаються **макроцитами**, а менше 6 мкм – **мікроцитами**. Різкі відмінності в розмірах еритроцитів у мазку крові називаються **анізоцитозом**.

Плазмолема еритроцитів товста (до 20 нм). Вона містить рецептори імуноглобулінів, компонентів комплементу та речовини. До її складу входить ряд інтегральних та периферійних білків, вона гнучка, міцна, здатна розтягуватися, стійка до окислення і протеолізу.

Цитоплазма оксифільна, має значну електронну щільність. Органели відсутні, зрідка трапляються поодинокі мембранні міхурці. Містить 66 % води, гемоглобін у вигляді гранул діаметром 4–5 нм (33 %), глюкозу, АТФ, ряд ферментів.

Гемоглобін людини має кілька різновидів: **ембріональний** (у зародків до трьох місяців), **фетальний (HbF)** (останніх 6 місяців ембріогенезу), **гемоглобін дорослих (HbA)** (замінює фетальний протягом першого року життя).

Еритроцити являють собою м'який гель, тому для збереження нормальної форми особливо важливим є його молекулярний склад. Так, зміни гемоглобіну можуть спричинити зміни форми еритроцитів (напр., серповидно-клітинна анемія). Гнучкість і здатність до зворотної деформації забезпечується особливою будовою **цитоскелету**, який складається з таких білків: **спектрин**, **глікофорин**, **анкірин**, **білки смуги 3 і смуги 4**.

Ретикулоцити – молоді еритроцити, що недавно надійшли в кров із червоного кісткового мозку. У крові становлять 0,7–1 % усіх еритроцитів.

Живуть еритроцити 120 діб. Після цього вони вилучаються з кровообігу макрофагами в печінці, селезінці та кістковому мозку. Коротке життя зумовлене відсутністю ядра та ряду важливих органел.

Тромбоцити

Це незрілі клітини, а фрагменти цитоплазми, покриті мембраною (рис. 6.68). Утворюються в кістковому мозку шляхом розпаду дуже великих клітин – **мегакаріоцитів**. Не містять компонентів ядра. В інших класах хребетних тромбоцити це зазвичай веретеноподібні дрібні клітини, більшу частину об'єму яких займає ядро. Щодо тромбоцитів людини, то їм краще підходить друга назва – **кров'яні пластинки**. Тривалість життя тромбоцитів 5–10 днів, після цього вони фагоцитуються макрофагами (переважно в селезінці та легенях). Кількість тромбоцитів – 250 000 – 350 000/мм³ крові.

Функції тромбоцитів:

- a) зупинка кровотечі при пошкодженні судин (основна функція);
- b) забезпечення згортання крові (гемокоагуляція) (здійснюється спільно з ендотелієм судин та плазмою крові);
- c) участь у реакціях заживання ран та запальних реакціях;
- d) забезпечення нормальної функції судин, зокрема їх ендотеліальної вистилки.

Плазмолема тромбоцитів покрита зовні товстим (до 150 – 200 нм) шаром клікокаліксу. Вона містить численні рецептори, які сприймають речовини, що активують та інгібують дію тромбоцитів, зумовлюють їх **адгезію** (прикріплення до ендотелію судин) та **агрегацію** (склеювання один з одним). При масляній імерсії в середині кров'яних пластинок помітні дві слабо відмежовані частини. Зовнішня – **гіаломер**, містить *систему каналців*, що зв'язані з поверхнею (забезпечують виведення й поглинання речовин) та більшу частину елементів цитоскелету. Внутрішня – **грануломер**, містить мітохондрії, частинки глікогену, окремі рибосоми, одиничні цистерни грЕПС, елементи комплексу Гольджі. Також тут є гранули: **α-гранули** (d=300 – 500 нм), матрикс яких містить фібриноген, фібронектин, тромбоспідін, тромбоглобулін, тромбоцитарний фактор росту, фактор Віллебранда (білок – переносник фактора VIII згортання); **δ-гранули** (d=250 – 300 нм) – матрикс містить пірофосфат, гістамін, серотонін; **λ-гранули** (d=200 – 250 нм) – містять гідролітичні ферменти, вважаються лізосомами.

При пошкодженні капілярів тромбоцити відіграють провідну роль у зупинці кровотечі. При цьому відбувається:

1. **Адгезія тромбоцитів** – прилипання до стінок судин; починається з країв зони пошкодження, швидко звужуючи та закриваючи дефект. Триває 3 – 10 с, опосередковується ламініном, фібронектином та фактором Віллебранда. Під час адгезії тромбоцити активуються.

2. **Агрегація** – злипання тромбоцитів один з одним та тромбоцитами, що прикріпились до пошкодженої судини. Призводить до формування **білого**, або **тромбоцитарного тромбу**, який формується протягом 1 – 3 хв. Цілком заповнює просвіт судини. Такий тромб ефективний при пошкодженні капілярів, але для крупніших судин його недостатньо. Тому наступною стадією в великих судинах є гемокоагуляція.

3. **Гемокоагуляція (згортання крові)** – призводить до утворення **фібринової пробки (червоного тромбу)** (рис. 6.69).²⁸

4. **Ретракція тромбу** – розвивається невдовзі після його утворення, полягає у зменшенні його об'єму до 10–15 % від вихідного, завдяки активності цитоскелета тромбоцитів.

5. **Руйнування тромбу** – відбувається після завершення регенерації стінки судин.

Лейкоцити (білокрівці) (рис. 6.68)

Ці клітини здатні проникати в кровоносну судину та виходити з неї, оскільки основні функції виконують у сполучній тканині. Для проникнення в судину лейкоцит зазвичай використовує псевдоподії. Перед цим він прилипає до ендотелію судини і закріплюється. Потім просовує псевдоподію між клітинами ендотелію і потрапляє в сполучну тканину.

Класифікація лейкоцитів базується на ряді ознак, головною з яких є наявність у цитоплазмі специфічних гранул. Це дає змогу розділити їх на **гранулоцити** та **агранулоцити**. Гранулоцити характеризуються наявністю в цитоплазмі *специфічних гранул*, які мають різне забарвлення (*базофільне, оксифільне, нейтрофільне*). Агранулоцити містять лише *неспецифічні азурофільні гранули*. **Лейкоцитарна формула людини:**

²⁸ Фази згортання крові повторити.

базофіли	еозинофіли	нейтрофіли				лімфоцити	моноцити
		мієлоцити	юні	паличко-ядерні	сегменто-ядерні		
0,5–1	2–5	–	0,5	3–5	60–65	20–35	6–8

Нейтрофіли. Складають 65–70 % усіх лейкоцитів. У нормі їх $\approx 3000 - 6000/\text{мм}^3$ крові. Діаметр 10 – 12 мкм. Ядро складається з 2–5 дольок, які повністю відділені одна від одної або зв'язані тонкою ниткою. Ці частки складаються зі щільно упакованого грубого хроматину. Тому ядерний матеріал добре фарбується в синій чи синювато-фіолетовий колір. У нейтрофілах жінок наявне тількице Бара. За ним ідентифікують хромосомну стать людини. Це невелика частка, що має вигляд барабанної палички і спостерігається в 1/38 нейтрофілів жінок. Дещо схожі тількиця були виявлені і в нейтрофілах чоловіків, але трапляються вони рідше (6/500).

Цитоплазма не має повного набору звичайних органел. Трапляються окремі елементи грЕПС, мітохондрії, вільні рибосоми, невеликий комплекс Гольджі, центріолі, гранули глікогену. Характерною особливістю є значна кількість гранул (50 – 200). Вони поділяються на:

1. **Первинні (азурофільні, або неспецифічні)**, названі так, оскільки першими з'являються в ході розвитку. Складають 10 – 30 % загальної кількості гранул. Діаметр – 400 – 800 нм. Вони є лізосомами клітини. Містять лізоцим, мієлопероксидазу, протеїнази, кислі гідролази, дефензини, бактеріцидні білки. Ці речовини забезпечують внутрішньоклітинне знищення мікробів.

2. **Вторинні (специфічні)** гранули з'являються пізніше. У клітині становлять 80 – 90 % від загальної кількості гранул. У світловий мікроскоп помітні погано, оскільки дуже малі ($d=100 - 300$ нм). Містять лізоцим, лужну фосфатазу, колагеназу та інші речовини. Коли нейтрофіл фагоцитують бактерію, специфічна гранула швидко зливається з фагосоною і виділяє туди лужну фосфатазу. Приблизно через 3 хв з фагосоною зливається азурофільна гранула і звільняє свої гідролітичні ферменти, в результаті чого бактерія руйнується. Приваблення нейтрофілів до пошкоджуючого агента здійснюється завдяки хемотаксису. Є дані, що вони приваблюються до місць, де антитіла утворюють комплекс із антигеном інфікуючого агента. Ці комплекси приваблюють нейтрофіли завдяки своїй здатності фіксувати так званий комплемент. Це група білків, які є у нормальній плазмі і активуються в момент зв'язування антитіл антигеном.

Функції: 1) знищення мікроорганізмів шляхом фагоцитозу (нейтрофіли – основні клітинні елементи неспецифічного захисту організму (Мечников називав їх **мікрофагами**); 2) руйнування і переварювання пошкоджених клітин і тканин (нейтрофіли першими перебувають у пошкоджену ділянку, пізніше цю функцію беруть на себе макрофаги); 3) регуляція діяльності інших клітин за рахунок виділення **цитокінів**.

Еозинофіли

Складають 1–4 % лейкоцитів у мазку крові. У нормі їх налічується $120-350/\text{мм}^3$ крові. Найбільше їх у крові вночі, найменше – вранці. Діаметр – 12–17 мкм. Ядро складається з 2-х, рідше 3-х, дольок, які бувають зв'язані ниткою. Грубі брилки хроматину упаковані не так щільно, як у нейтрофілів, тому зафарбовуються з меншою інтенсивністю. Характерною особливістю є наявність **специфічних гранул** (складають 95 % усіх гранул). Кількість їх у клітині досягає 200. Довжина цих гранул 0,5 – 1,5 мкм, а ширина – 0,3 – 0,5 мкм. Містять т. з. головний білок, що має антигельмінтну, антипротозойну та антибактеріальну дію і є отруйним для клітин інших тканин. Крім того, тут є еозинофільний катіонний білок (токсичний для мікробів та гельмінтів), еозинофільна пероксидаза, еозинофільний нейротоксин (токсичний для клітин нервової системи).

Азурофільні (неспецифічні гранули) становлять лише 5 %. Великі, довжина досягає 0,5 мкм. Вони є лізосомами і містять кислу фосфатазу, арісульфатазу та інші ферменти.

Функції еозинофілів. Покинувши кістковий мозок, 3 – 8 год. перебувають у крові, а потім ідуть в тканини. Рухливість та фагоцитарна активність менші, ніж у нейтрофілів. Еозинофіли – *найважливіший клітинний елемент у боротьбі з паразитами та найпростішими*. При цьому взаємодіють з базофілами, тучними клітинами, макрофагами, лімфоцитами, IgE і системою комплементу. *Імунорегуляторна функція* полягає в обмеженні ділянки імунної (зокрема алергічної) реакції, шляхом стримування розповсюдження антигенів та медіаторів запалення і знищення антигенів, а також у продукуванні медіаторів та цитокінів.

Базофіли

Складають лише 0,5 – 1 % лейкоцитів крові. Кількість – 20 – 80/мм³ крові. Діаметр – 10 – 12 мкм. Половину клітини займає ядро, що буває двочасткове, сегментоване або неправильної форми. Зафарбовується воно гірше, ніж у нейтро- чи еозинофілів. **Специфічні (базофільні)** гранули великі (d=0,5 – 2 мкм). Вони містять гепарин (антикоагулянт), хондроїтин, гістамін (розширяє судини, збільшує їхню проникність, викликає хемотаксис еозинофілів), ферменти, хемотаксичні фактори еозинофілів та нейтрофілів. **Азурофільні гранули** нечисленні, являють собою лізосоми.

Функції базофілів: 1) *регуляторна* (виділяють речовини, які впливають на скоротливість гладеньких м'язів у судинах та бронхах, проникність судин, згортання крові, секрецію залоз і мають хемотаксичну дію); 2) *захисна* (шляхом секреції хемотаксичних факторів та медіаторів запалення залучають інші клітини, найчастіше еозинофіли, до захисних реакцій).

Незернисті лейкоцити

Лімфоцити займають друге місце серед лейкоцитів, після нейтрофілів (20 – 35 %). Кількість – 1000 – 3000/мм³ крові. Це єдиний тип клітин крові, що зустрічається не лише в ній, але й у лімфі. Кров містить лише 2 % лімфоцитів, решта – 98 % міститься у тканинах. Тривалість життя різних субпопуляцій лімфоцитів варіює від кількох годин до багатьох років. 65 – 75 % лімфоцитів належать до клітин-довгожителів (вони живуть від 5 місяців до 5 років).

За розміром та функціональними особливостями лімфоцити поділяють на **малі, середні та великі**.

Малі лімфоцити (d=6 – 7 мкм) найчисленніші. Вони становлять 80 – 90 % усіх лімфоцитів. Це зрілі клітини, але при антигенній стимуляції вони здатні давати початок **бластним** клітинам (**бласттрансформуватися**). Ядро кругле, овальне чи бобоподібне, займає 90 % площі клітини. Цитоплазма різко базофільна, її небагато.

Середні лімфоцити (d=8–9 мкм) становлять 10 % лімфоцитів. Ядро у них світліше (містить менше гетерохроматину) і відносно менше, цитоплазма займає в клітині більший об'єм, ніж у малих лімфоцитах.

Великі лімфоцити (d=10 – 18 мкм) зазвичай відсутні в крові і наявні в лімфоїдній тканині. У їхньому ядрі переважає еухроматин. Ядро округле чи бобоподібне. Великі лімфоцити є бластними формами клітин лімфоїдного ряду, що розвиваються, – **лімфобластами** або **імунобластами**. Різновидом великих лімфоцитів є **великі гранулярні лімфоцити**. Вони складають 5 – 10 % лімфоцитів. Характерною особливістю цих клітин є наявність 30 – 50 великих азурофільних гранул, діаметром 0,5 – 2 мкм. Вони зосереджуються на протилежному від ядра полюсі. Речовини, що в них містяться, забезпечують *цитотоксичну активність* клітин. Великі гранулярні лейкоцити виконують функцію НК-клітин, або натуральних кілерів (природних убивць), які є особливим різновидом ефекторних клітин імунної системи.

За функціональними ознаками виділяють Т- і В-лімфоцити. Вони відрізняються: а) місцем диференціації; б) характером експресії інтегральних білків на плазмолемі; в) роллю в забезпеченні *клітинного* (Т-лімфоцити) чи *гуморального* (В-лімфоцити) імунітету; г) вмістом у крові; г) розподілом в органах імунної системи.

Функції: 1) забезпечення реакцій імунітету – специфічного захисту від чужорідних та змінених власних антигенів, що здійснюється завдяки продукуванню антитіл (**гуморальний імунітет**) або контактною взаємодією клітин-ефекторів імунної системи (**клітинний імунітет**); 2) регулювання діяльності клітин інших типів у процесах росту, диференціації і регенерації тканин, імунних реакціях шляхом контактних взаємодій та секреції цитокінів.

Моноцити

Становлять 2 – 8 % лейкоцитів (200 – 600/мм³ крові). Діаметр – 12 – 15 мкм. У мазках діаметр може досягати 20 мкм. Форма ядра може бути різною (овал, овал з виїмкою). У ядрі 1 – 2 ядерця. Цитоплазма займає значну частину клітини. У ній часто помітні дрібні азурофільні гранули (лізосоми). Специфічних гранул немає. Добре розвинутий апарат Гольджі. Наявна деяка кількість вільних рибосом і полірибосом, гранулярна ендоплазматична сітка й окремі мітохондрії.

Функція: це безпосередні попередники **макрофагів** сполучних тканин. При запальних реакціях у великій кількості мігрують з кров'яного русла в тканини і стають макрофагами. Тривалість життя в кров'яному руслі 3 дні. Беруть участь у специфічних та неспецифічних імунних реакціях, здійснюють фагоцитоз і перетравлювання старіючих і загиблих клітин, секрецію різних речовин, що впливають на стан міжклітинної речовини та проліферацію інших клітин. Крім того, в тканинах моноцити можуть перетворюватися на **антигенпрезентуючі клітини** (АПК). Ці клітини здатні представляти антигени лімфоцитам.

ЛЕКЦІЯ 19. КЛІТИННІ ОСНОВИ ІМУННИХ РЕАКЦІЙ

1. Неспецифічні та специфічні захисні механізми.
2. Характеристика клітин, які беруть участь у реакціях специфічного імунітету.
3. Антигенпрезентуючі клітини.
4. Т-лімфоцити.
5. В-лімфоцити і плазматичні клітини.
6. Нульові лімфоцити.
7. Рециркуляція лімфоцитів.

Імунітет – здатність організму захищати свою цілісність, що виробилася в процесі еволюції. Він забезпечується неспецифічними та специфічними механізмами.

Неспецифічні та специфічні захисні механізми

Неспецифічні (вроджені) захисні механізми – це сукупність усіх фізіологічних факторів, спрямованих на: а) *запобігання попаданню в організм чужорідних речовин і часточок*; б) *нейтралізацію і руйнування чужорідних речовин і часточок, що проникли в нього, а також власних видозмінених (пухлинних) клітин*.

Неспецифічні захисні механізми забезпечуються:

1. *Механічними факторами – епітелієм шкіри та слизових оболонок (злушування клітин, виділення слизу, рух війок та ін.)*
2. *Хімічними факторами – низькими рН більшості середовищ організму та присутністю в них протимікробних речовин (лізоцим, лактоферин, компоненти комплементу).*
3. *Діяльністю клітин – нейтрофілів, еозинофілів, моноцитів, макрофагів та НК-клітин, які знищують мікроорганізми фагоцитозом та нефагоцитарними механізмами.*

Специфічні (набуті) захисні механізми

Забезпечуються в результаті контакту організму з антигенами. При цьому відбувається специфічне розпізнавання чужорідних і власних змінених антигенів, яке індукує активацію клітин, що забезпечують:

- 1) **гуморальний імунітет**, здійснюється шляхом продукування *антитіл плазматичними клітинами* у відповідь на проникнення в організм бактеріальних антигенів;
- 2) **клітинний імунітет** – шляхом безпосередньої контактної взаємодії клітин ефektorів імунної системи з *клітинами-мішенями*, які несуть чужі чи видозмінені власні антигени. Ефektorами тут виступають *Т-лімфоцити та лімфоцити-кілери*.

Характеристика клітин, які беруть участь у реакціях специфічного імунітету

Функціональна класифікація імунокомпетентних клітин, базується на їх місці та ролі в імунних реакціях. Виділяють:

- 1) **антигенпрезентуючі клітини (АПК)**, які захоплюють антигени, переробляють їх і передають іншим імунокомпетентним клітинам;
- 2) **ефektorні клітини**, які безпосередньо здійснюють реакції імунітету;
- 3) **регуляторні клітини**, які забезпечують активацію або пригнічення окремих ланок імунної реакції;
- 4) **клітини пам'яті**, що зберігають інформацію про взаємодію з конкретним антигеном і сприяють активному розвитку імунної відповіді при повторному впливі цього ж антигену.

Морфологічна класифікація імунокомпетентних клітин:

- 1) **дендритні антигенпрезентуючі клітини (АПК)**, які захоплюють антигени і представляють їх лімфоцитам у переробленому вигляді, обумовлюючи цим “запуск” імунних реакцій;
- 2) **лімфоцити** – основні клітини, що забезпечують розвиток і перебіг імунних реакцій (або шляхом безпосередньої участі, або шляхом регуляторного впливу на інші клітини);
- 3) **макрофаги**, які поряд з участю в реакціях неспецифічного імунітету можуть виконувати функції АПК і ефektorних клітин імунних реакцій.

Здатність представляти антигени мають дендритні АПК, моноцити, макрофаги та В-лімфоцити.

Характеристика імунокомпетентних клітин

Лімфоцити

Диференціація Т-лімфоцитів відбувається в тимусі. Вона проходить у двох напрямках.

1. Одні *бласти* утворюють популяцію лімфоцитів, які мають спеціальні рецептори, що сприймають чужорідні антигени. Диференціація їх відбувається під впливом *індуктора диференціації*, який виробляється стромою тимуса. У результаті утворюються **антигенреактивні Т-лімфоцити**, які заселяють спеціальні Т-зони в периферійних лімфоїдних органах. Там, під впливом антигенів, вони можуть ділитися і диференціюватися в ефекторні клітини, які беруть участь у трансплантаційному імунітеті (**Т-кілери**) і гуморальному імунітеті (**Т-хелпери і Т-супресори**).

2. Друга група Т-бластів диференціюється так, що *має рецептори до антигенів власного організму*. Такі клітини небезпечні. Тому вони, а також тімоцити, які не мають необхідного набору рецепторів, знищуються шляхом апоптозу. Загалом вибраковується і гине понад 90 % Т-лімфоцитів, які утворилися в тимусі.

Т-хелпери (Тх) (помічники)

Відіграють *провідну роль* в діяльності імунної системи – розпізнаванні антигену, запускові реакцій клітинного та гуморального імунітету, регуляції взаємодії Т-лімфоцитів один з одним та Т-лімфоцитів з В-лімфоцитами. Основна їх функція – стимулюючий (хелперний) вплив на ефекторні клітини. На своїй поверхні вони мають **специфічні Т-клітинні рецептори (ТКР)** та поверхневі маркери CD4. **Поверхневі маркери** – це молекулярні комплекси, які забезпечують передавання сигналу з ТКР у цитоплазму лімфоцита після його взаємодії з антигеном.

Розпізнавання антигену, який знаходиться на поверхні АПК (дендритної АПК, макрофага чи В-лімфоцита), здійснюється ТКР та поверхневими маркерами на мембрані Т-хелпера. У результаті відбувається активація Тх, яка включає активацію ряду речовин в цитоплазмі Т-хелпера, посилення транскрипції генів, котрі кодують **цитокини**²⁹ та проліферацію відповідного клону Т-хелперів. Активовані Т-хелпери – (**Тх(а)**) – виділяють речовини, що підсилюють взаємодію між клітинами та регулюють діяльність макрофагів, Т- і В-лімфоцитів.

Виділяють декілька підкласів Т-хелперів, що відрізняються за характером цитокинів.

Тх₁ – *відповідають переважно за реакції клітинного імунітету та запалення і, частково, за деякі реакції гуморального імунітету*. Вони виділяють речовини, що *стимулюють макрофаги, посилюють проліферацію Тх і Тк, активують НК-клітини, В-лімфоцити*. Останні під впливом Тх переключаються на продукування *комплемент-зв'язуючих та опсонізуючих антитіл*, які підсилюють фагоцитоз.

Тх₂ – *стимулюють реакції гуморального імунітету* та беруть участь у ряді регуляторних механізмів. Виділяють *лімфокіни*, які *активують В-лімфоцити, посилюють їх проліферацію і диференціацію в плазмоцити*. Ряд цитокинів, які продукуються Тх₂, мають протизапальну дію. Тому Тх₂ *пригнічують реакції гострого та хронічного запалення*.

Співвідношення між Тх₁ і Тх₂ визначає характер перебігу і завершення різних інфекцій та інвазій, а також алергічних захворювань. Переважання Тх₁ сприяє високій ефективності клітинних захисних реакцій, а зростання вмісту Тх₂ часто є ознакою несприятливого перебігу хвороби.

У нормі у здорової людини Тх становлять приблизно 2/3 Т-лімфоцитів.

При СНІДі уражаються саме Тх. Припускають, що причиною дефіциту Тх при СНІДі є:

- 1) безпосереднє руйнування Тх вірусом;
- 2) індукція вірусом апоптозу Тх;
- 3) руйнування інфікованих Тх цитотоксичними лімфоцитами.

Т-супресори (Тс) (пригнічувачі)

Також мають на своїй поверхні ТКР та особливі поверхневі маркери CD8. Клітинами-мішенями Тс є В-лімфоцити, Тх і Тк. Функція Тс полягає в пригніченні активності імунних реакцій шляхом безпосереднього контактного впливу на ці клітини або секрецією пригнічувальних (супресорних) речовин. У результаті регулюється чисельність плазматичних клітин та антитіл, які виробляються цими клітинами.

Т-кілери (Тк), або цитотоксичні лімфоцити (ЦТЛ)

²⁹ Цитокини – регуляторні речовини.

За допомогою ТКР та молекули CD8 розпізнають антигени в комплексі з **МНС** (*молекули головного комплексу гістосумісності*). Цей комплекс розпізнається Тк на АПК або на клітинах-мішенях (клітини, заражені вірусом, або пухлинні). Це перший спосіб розпізнавання антигенів Т-кілерами.

Також вони можуть розпізнавати антигени під впливом цитокінів, які виділяються Тх, макрофагами і дендритними АПК.

Активовані Тк стимулюють представлення антигенів, активують клітини, що беруть участь у запаленні і знищують клітини-мішені. Крім того, вони відіграють провідну роль в протипухлинному та трансплантаційному імунітеті.

Аналізуючи *механізм контактного удару Тк по клітині-мішені*, можна сказати, що вона руйнується як ззовні, так і зсередини:

1. Утворення пор у клітині-мішені. Вступивши в контакт з клітиною-мішенню, Тк секретує в міжклітинний простір *перфорини*, які вбудовуються в її плазмолему й утворюють трансмембранні пори, розміри яких дедалі зростають (до 10 нм). Це призводить до порушення осмотичної рівноваги в клітині та її загибелі. Крім того, через пори в клітину проникають речовини, які викликають її руйнування зсередини.

2. Індукція апоптозу клітин-мішеней ферментами, які вводяться в її цитоплазму через пори в плазмолемі.

3. Індукція апоптозу клітин-мішеней, опосередкована поверхневими рецепторами на їхній плазмолемі.

Крім контактного удару, Тк можуть здійснювати і гуморальний токсичний вплив. Вона здійснюється шляхом секреції токсичних медіаторів (лімфотоксинів), пригніченням вироблення рецепторів, підвищенням концентрації вільних радикалів кисню.

В-лімфоцити

У птахів ці клітини розвиваються в фабрицієвій сумці (Bursa Fabricii) – звідси й назва, а у людини – в кістковому мозку. Звідси **молоді (наївні) В-лімфоцити** потрапляють у кров, де становлять 10 – 20 % циркулюючих лімфоцитів. З крові вони надходять у периферійні імунні органи і заселяють *В-залежні зони* цих органів. У цих зонах в результаті взаємодії з антигенами та Тх відбувається активація та проліферація В-лімфоцитів. Вона завершується їх дозріванням і перетворенням на **плазматичні клітини** (виробляють антитіла) та **В-клітини пам'яті**.

Є дані, що існує ще одна особлива субпопуляція В-лімфоцитів, яка подібно до Тс може гальмувати вироблення антитіл. Їх називають **В-супресорами**.

Цікаво, що взаємодія В-лімфоцитів з антигенами відбувається неоднаково і залежить від природи антигенів:

1. **Тимус-залежні антигени** не можуть активувати В-лімфоцити без сигналу виробленого Тх.

2. **Тимус-незалежні антигени** можуть активно стимулювати В-лімфоцити без участі другого (іншого) сигналу.

В-клітини пам'яті (Вп) – клітини-довгожителі, які забезпечують проліферацію та диференціацію В-лімфоцитів у плазмоцити при повторному контакті з антигенами.

Плазматичні клітини (плазмоцити) – малорухливі або нерухомі клітини, що живуть лише 2-3 доби і є кінцевим етапом розвитку В-лімфоцитів. *Забезпечують гуморальний імунітет шляхом вироблення антитіл*. За 1 с плазмоцит синтезує кілька тисяч молекул імуноглобулінів (понад 10 000 000/год). Ці імуноглобуліни належать до 5-ти класів. Цікаво, що *плазмоцити здатні переключатися з вироблення імуноглобулінів одного класу на другий*. Переключення відбувається приблизно з добовим інтервалом. Таким чином, одна клітина здатна синтезувати до трьох класів імуноглобулінів. Процес переключення регулюється цитокінами.

Діаметр плазмоцитів – 9 – 20 мкм (середній – 14 мкм). Форма округла. Ядро кругле, брилки хроматину розміщуються у вигляді спиць колеса. Цитоплазма базофільна.

Диференціація клітин плазматичного ряду проходить у декілька етапів: *активованій В-лімфоцит – плазмобласт – проплазмоцит – плазмоцит*.

Нульові лімфоцити (0-лімфоцити)

До цієї групи належать лімфоцити, які не мають маркерів Т- чи В-лімфоцитів і складають 5 – 10 % лімфоцитів крові. Сюди належать **НК-клітини** та *стовбурові клітини крові*.

НК-клітини (натуральні кілери) мають ознаки великих гранулярних лімфоцитів. Розвиваються в кістковому мозку, потім потрапляють у кров, а звідти – в селезінку. Живуть від кількох днів до кількох місяців.

Функції: Здатні здійснювати *безпосередній контактний лізис клітин-мішеней*. Забезпечують: а) *протиухлинний імунітет*; б) *протиінфекційний імунітет* (знищують клітини, заражені вірусами та деякими бактеріями, грибами, паразитами); беруть участь у *регуляції кровотворення* шляхом стимулюючого та інгібуючого впливу на клітини-попередниці різних формених елементів.

Важлива роль у вродженому та набутому імунітеті належить **макрофагам**. Вони здійснюють фагоцитоз, синтез травних ферментів, компонентів комплементу, агоцитину, лізоциму і т. д. (*вроджений імунітет*).

Крім того, передають антиген імунокомпетентним клітинам (Т- та В-лімфоцитам) та індукують специфічну відповідь на антигени (*набутий імунітет*).

ЛЕКЦІЯ 20. КРОВОТВОРЕННЯ

1. Що таке кровотворення?
2. Кровотворення в ембріогенезі.
3. Кровотворення в постнатальному періоді.
4. Мієлоїдна та лімфоїдна тканини.
5. Теорія кровотворення.
6. Основні властивості СКК.

Що таке кровотворення?

Процес виникнення й розвитку формених елементів крові називають **гемопоезом**, або **кровотворенням**. Потрібно наголосити, що як тканина кров формується в ембріогенезі, а в постнатальному періоді відбувається лише **фізіологічна регенерація крові**. Її забезпечують кровотворні (гемопоетичні) тканини. Ці тканини утворюються протягом ембріогенезу і активно функціонують протягом усього життя організму.

Кровотворення в ембріогенезі.

Здійснюється в різних місцях організму, які послідовно змінюються в міру його розвитку. Це: стінка жовткового мішка, печінка, селезінка, кістковий мозок і лімфоїдні органи.

Кровотворення в стінці жовткового мішка є позазародковим, оскільки він належить до провізорних позазародкових органів. Початок усім клітинам крові дають клітини мезенхіми. Вони набувають кулястої форми і перетворюються в **стовбурові клітини крові (СКК)**. Ці клітини виникають у зародка людини на початку 3-го тижня ембріогенезу в стінці жовткового мішка. Згодом, у результаті інтенсивного розмноження, ці клітини утворюють скупчення – **кров'яні острівці**. Клітини мезенхіми, які оточують ці клітини, сплющуються, розтягуються і перетворюються в **ендотеліальні клітини**, які утворюють стінку **первинних кровоносних судин**. Поступово кров'яні острівці сполучаються і дають початок системі кровоносних судин. У результаті вже на 4-му тижні ембріогенезу у зародка розвивається перший центр кровотворення (в стінці жовткового мішка). Цей період кровотворення називають **ангіобластичним**, оскільки воно відбувається в судинах.

Стовбурові кров'яні клітини в кров'яних острівцях діляться і диференціюються в **первинні еритробласти** (через великі розміри їх ще називають **мегабластами**), з яких утворюються **первинні еритроцити (мегацити)**. Поряд з утворенням первинних еритроцитів, у жовтковому мішку розвиваються **вторинні еритробласти**. Поступово, в міру накопичення фетального гемоглобіну (HbF), вони перетворюються в **поліхроматофільні й оксифільні еритробласти** і, згодом, – у **нормобласти**. Нормобласти розвиваються у зародка людини на 2–3-му місяці розвитку і дають початок **вторинним еритроцитам**. Ці еритроцити уже дуже схожі з еритроцитами дорослої людини.

Гранулоцити розвиваються поза кровоносними судинами (екстравакулярно) – в мезенхімі, яка оточує ці судини, мезенхімі підтримуючого стебельця та хоріону.

До кінця 2-го місяця ембріогенезу жовтковий мішок атрофується і кровотворення в ньому припиняється. З цього часу починається **власне ембріональне кровотворення**. З жовткового мішка стовбурові клітини крові мігрують у печінку та інші кровотворні органи.

Кровотворення в печінці починається в кінці 5-го – на початку 6-го тижня ембріогенезу і відбувається за межами капілярів. Максимальної інтенсивності воно досягає на 2-му місяці (80 % крові у цей час утворюється в печінці, а 20 % – у селезінці). Тут утворюються вторинні еритроцити, зернисті лейкоцити та мегакаріоцити. Кровотворення в печінці йде інтенсивно до

середини ембріогенезу (4,5 місяця). Потім печінка перетворюється в травну залозу і кровотворення в ній повністю затихає протягом перших двох тижнів після народження.

Кровотворення в селезінці відбувається екстравакулярно й починається з середини 3-го місяця, досягаючи максимальної активності з 4-го по 6-й місяці. Спочатку в селезінці утворюються всі типи клітин крові, але в другій половині ембріогенезу вона поступово перестає продукувати еритроцити й гранулоцити і посилено виробляє агранулоцити. Цікаво, що при *мієлопроліферативних захворюваннях*, коли червоний кістковий мозок не може забезпечити достатньої кількості формених елементів, гемопоєз у печінці та селезінці може виникнути знову.

Кровотворення в тимусі починається з 2-го місяця ембріогенезу і відбувається з утворенням Т-лімфоцитів, які надалі розселяються в лімфоїдні органи – селезінку та лімфатичні вузли.

Кровотворення в постнатальному періоді здійснюється в особливих **гемопоетичних тканинах – мієлоїдній та лімфоїдній**. Мієлоїдна тканина є функціонально-провідною тканиною **червоного кісткового мозку**, який до 3–4-х років розміщується в усіх порожнинах трубчастих та плоских кісток. На момент дозрівання скелета він зберігається лише в *плоских кістках* (хребці, груднина, ключиця, лопатки, ребра, кістки черепа і таза) та *епіфізах довгих трубчастих кісток*. Усі інші ділянки заміщуються жировою тканиною і перетворюються на **жовтий кістковий мозок**. Мієлоїдна тканина містить **СКК** і є *місцем утворення еритроцитів, гранулоцитів, моноцитів, тромбоцитів, В-лімфоцитів, попередників Т-лімфоцитів, НК-клітин*³⁰. Також у ній утворюються *попередники деяких клітин сполучної тканини*. За добу у людини вона виділяє в кров 2×10^{11} еритроцитів та $10^{10} - 10^{11}$ гранулоцитів.

Лімфоїдна тканина розміщується в лімфоїдних органах (органах лімфатичної системи). Її загальна маса досягає у дорослої людини 1,5–2 кг. У ній відбувається утворення В- та Т-лімфоцитів, а також плазматичних клітин.

Червоний кістковий мозок уперше з'являється у земноводних. У людини кровотворення в ньому починається на 4-му місяці ембріогенезу, а з 5-го місяця це основний центр кровотворення людини. У ньому не спостерігається утворення первинних еритробластів і первинних еритроцитів і кровотворення йде за **нормобластичним типом**. Спочатку в кістковому мозку клітини мезенхіми утворюють струму. Згодом на неї мігрують СКК і виникає вогнище кровотворення. Невдовзі строма, яка утворена мезенхімними клітинами, замінюється ретикулярними клітинами.

Доведено, що загальним джерелом розвитку всіх формених елементів є **плюріпотентна стовбурова клітина (СКК)**. Це положення вперше сформулював О. О. Максимов у розробленій ним **унітарній теорії кровотворення**. Згідно з нею, всі формені елементи походять з єдиної стовбурової клітини, популяція якої існує протягом усього життя організму.

Вміст СКК в червоному кістковому мозку незначний – 1 СКК припадає приблизно на 2000 клітин. У циркулюючій крові СКК становлять 0,0001 % від загальної кількості лейкоцитів, тобто 1/1 000 000. Циркулюючи в крові, СКК потрапляють в інші органи кровотворення.

Основні властивості СКК

1. Здатність до практично необмеженої проліферації.
2. Діляться рідко, але можуть бути залучені до проліферації при значних втратах крові та впливі факторів росту. Поділ СКК стимулюється **фактором стовбурових клітин (ФСК)**, який виробляється стромальними клітинами червоного кісткового мозку. Поділ може бути трьох типів: а) симетрично з утворенням двох дочірніх клітин, які ідентичні з материнською; б) симетрично з появою двох комітованих³¹ напівстовбурових клітин; в) асиметрично з утворенням однієї стовбурової і однієї напівстовбурової клітин.

3. **Плюріпотентність** (здатність утворювати всі види формених елементів крові).
4. Стійкість до дії пошкоджуючих факторів (більша, ніж у диференційованих клітин).
5. Розміщення в добре захищених місцях, які добре постачаються кров'ю.
6. Здатність циркулювати в крові і мігрувати в інші органи кровотворення.

Під час гемопоєзу СКК діляться і дають початок клітинам, проліферація яких призводить до дедалі більшого обмеження напрямків їх розвитку. Цей процес зумовлений послідовним **комітуванням і детермінацією** (вибором напрямків розвитку) кровотворних клітин, які на певних етапах супроводжуються набуттям певних структурних та функціональних ознак (**диференціацією**). Ці процеси зумовлені *внутрішньою програмою розвитку* гемопоетичних клітин, яка реалізується лише за умов певного *мікрооточення* (сукупності фізико-хімічних і

³⁰ НК- клітини – натуральні або природні кілери, які складають ліву частку нульових лімфоцитів.

³¹ Комітування – обмеження потенцій розвитку клітин, яке призводить до обмеження напрямків їх розвитку.

трофічних факторів) та впливом **гемопоетинів** (цитокінів, колоніестимулюючих факторів)³², 60 % СКК диференціюються в еритроцити, приблизно 30 % – у лейкоцити, 5 % – у мегакаріоцити.

Напрямок клітинної диференціації при кровотворенні визначається Т-лімфоцитами, які впливають на стовбурові кровотворні клітини. Цей процес взаємодії Т-лімфоцитів зі стовбуровими кровотворними клітинами є важливим механізмом регуляції кровотворення.

Диференціація СКК йде у двох напрямках. Одна група клітин дає початок еритроцитам, гранулоцитам, моноцитам і кров'яним пластинкам. У зв'язку з тим, що ці формені елементи розвиваються в червоному кістковому мозку, їх розвиток називають **мієлопоез** (від. *myelos* – кістковий мозок), а вихідні клітини називають **клітинами-попередницями мієлопоезу**.

Друга група клітин розвивається в червоному кістковому мозку, але здебільшого мігрує в лімфоїдні органи і дає початок лімфоцитам. Розвиток лімфоцитів називають **лімфопоезом**, а вихідні клітини – **клітинами-попередницями лімфопоезу**.

Клітини-попередниці мієлопоезу диференціюються в трьох напрямках:

- 1) в клітини, що дають початок еритроцитам (**еритропоедин-чутливі клітини**);
- 2) в клітини, що дають початок гранулоцитам і моноцитам (**клітини, що утворюють колонію в культурі клітин**);
- 3) в клітини, що дають початок мегакаріоцитам і їх похідним – кров'яним пластинкам (**тромбоцитопоединчутливі клітини**).

Клітини-попередниці лімфопоезу диференціюються в двох напрямках: клітини-попередниці В-лімфоцитів і плазмочитів; клітини-попередниці Т-лімфоцитів.

Еритропоез (утворення еритроцитів)

Із еритропоединчутливих клітин, які розмножуються шляхом мітозу, послідовно виникають: **еритробласти, пронормоцити і базофільні нормоцити**, в яких немає гемоглобіну. У наступній генерації клітин з'являється гемоглобін і вони називаються **поліхроматофільні нормоцити**. З подальшим зростанням вмісту гемоглобіну вони перетворюються в **оксифільні нормоцити**. Ядра їх зморщуються, зменшуються і підходять до плазмолемі. Потім вони з невеликою кількістю цитоплазми відокремлюються від клітини і фагоцитуються ретикулярними клітинами кісткового мозку. Клітина, яка втратила ядро, називається **ретикулоцитом**. За рахунок звільненого ядром місця на 20 % збільшується вміст гемоглобіну, після чого ретикулоцит стає **еритроцитом**.

Зернисті лейкоцити

Утворюються в червоному кістковому мозку. З **клітин-попередниць мієлопоезу** утворюються **клітини, що дають колонію в культурі**. Ці клітини диференціюються в трьох напрямках:

- 1) утворення базофілів;
- 2) утворення нейтрофілів;
- 3) утворення еозинофілів.

Відбувається це таким чином. З клітин-попередниць мієлопоезу виникають **мієлобласти**, які диференціюються в **промієлоцити**. У них з'являється специфічна зернистість у цитоплазмі і вони перетворюються на базофільні й еозинофільні **мієлоцити**. Наступне покоління – **метамієлоцити** – має поліморфне ядро, яке згодом набуває паличко- чи підковоподібної форми. Такі клітини називаються **паличкоядерними лейкоцитами**. Останні диференціюються в **сегментоядерні зернисті лейкоцити: базофіли, нейтрофіли, еозинофіли**.

Моноцитопоез

Відбувається в червоному кістковому мозку. **Клітини-попередниці мієлопоезу** дають початок **клітинам, які здатні утворювати колонію в культурі** (вони морфологічно не ідентифікуються). З останніх виникають кулеподібні великого розміру клітини, які називаються **монобластами**. Надалі ядро і цитоплазма монобласта дуже збільшуються, в периферійній зоні з'являються дрібні азурофільні зернятка. Такі клітини розміром 15 – 20 мкм називаються **промоноцитами**. Вони діляться. Ядро дочірніх клітин стає овальним чи бобоподібним, азурофільних зерняток стає більше – це вже **моноцит**. Незабаром після формування моноцити покидають кістковий мозок, у крові вони циркулюють від 8 год до 3–4 діб, а потім через стінку судин мігрують у тканини. У крові циркулює лише 5 % моноцитів організму.

Тромбоцитопоез

Клітини-попередниці мієлопоезу дають початок **тромбоцитопоединчутливим клітинам**. Останні збільшуються в розмірах до 25 – 40 мкм, їх цитоплазма утворює численні випини. Так

³² *Гемопоетини* – гемопоеичні фактори розвитку продукуються насамперед ретикулярними клітинами стромы, а також епітеліальними клітинами тимуса, макрофагами, Т-лімфоцитами, ліпоцитами, клітинами ендотелію та ін.

виникає **мегакаріобласт**. Згодом розміри клітини збільшуються до 40 – 80 мкм. Ядро стає надрізаним і мегакаріобласт перетворюється в **промегакаріоцит**. Промегакаріоцит збільшується в діаметрі до 5 – 100 мкм і перетворюється в **мегакаріоцит**.

Під час перетворення мегакаріобласта в мегакаріоцит у ядрі відбувається активна реплікація ДНК без мітозу. Таким чином виникають поліплоїдні клітини, які зазнають **ендомітозу**, що супроводжується утворенням численних дольок ядра, котрі зв'язані перемичками. Вміст ДНК в ядрі відповідає 4-128n (найчастіше 16 або 32n). Цитоплазма поділяється на три зони: 1) навколядерну (містить елементи грЕПС, комплекс Гольджі, мітохондрії, центріолі); 2) проміжну – найширша містить систему демаркаційних каналів; 3) периферійну – тут зосереджені елементи цитоскелета.

Згодом ядро мегакаріоцита сегментується, демаркаційні мембрани оточують майбутні кров'яні пластинки. Утворюються численні псевдоподії, які відшнуровуються і з них утворюються кров'яні пластинки.

Частина мегакаріоцитів потрапляє в кров'яне русло і “застрягає” у вузьких судинах (в нирках, селезінці, печінці, а найчастіше в легенях). Тут вони дають початок тромбоцитам, тому в крові, яка взята з легень, тромбоцитів більше, ніж у крові з легеневої артерії. Це т. з. тромбоцити позакістково-мозкового походження.

Лімфоцитопоез

Відбувається в червоному кістковому мозку, тимусі, селезінці та різних лімфоїдних органах і характеризується поетапною міграцією. **Клітини-попередниці лімфопоезу** зосереджені в ретикулярній тканині кісткового мозку і відрізняються від малих лімфоцитів більшими розмірами ядра. З них утворюються **клітини-попередниці Т-лімфоцитів**, вони мігрують з кісткового мозку в виличкову залозу і там диференціюються. Спершу утворюються **лімфобласти**. Вони розмножуються і дають початок **пролімфоцитам**, які незабаром перетворюються в **Т-лімфоцити**. Розвиток Т-лімфоцитів у тимусі регулюється їх контактними взаємодіями з епітеліальними клітинами строми цього органу та різними гемопоетинами.

Розвиток В-лімфоцитів

Клітини-попередниці лімфопоезу також диференціюються в **клітини-попередниці В-лімфоцитів**, з яких утворюються **В-лімфоцити**. Покинувши червоний кістковий мозок, зрілі В-лімфоцити, на поверхні яких експресуються IgM та IgD, циркулюють в крові і потрапляють у периферійні органи кровотворення та імуногенезу. Тут вони взаємодіють з **антигеном**, який за специфічністю відповідає їхнім рецепторам, а також з Т-хелперами, і зазнають трансформації. У результаті цієї трансформації за 1–2 доби вони перетворюються в **В-імунобласти**. Останні через 3–4 доби дають початок **В-клітинам пам'яті** та **плазмобластам**. З плазмобластів утворюються **проплазмоцити**, які дають початок **плазматичним клітинам**.

ЛЕКЦІЯ 21. ВОЛОКНИСТІ СПОЛУЧНІ ТКАНИНИ

1. Загальна характеристика волокнистої (власне сполучної тканини).
2. Пухка неоформлена волокниста сполучна тканина.
3. Запалення.
4. Щільна волокниста тканина, її різновиди.

Загальна характеристика волокнистої (власне сполучної) тканини

Загалом сполучна тканина характеризується переважанням міжклітинної речовини (аморфної й волокнистої) над клітинами.

Волокнисті сполучні тканини є найтипівішими представниками сполучної тканини. Тому їх і називають власне сполучними тканинами. Вони характеризуються значним розвитком міжклітинної речовини, в якій переважають волокна.

Серед **функцій** найважливішими є: 1) *трофічна*; 2) *регуляторна*; 3) *захисна*; 4) *опорна (механічна)*.

Якщо у власне сполучній тканині *відносно багато клітин та аморфної міжклітинної речовини і відносно мало волокон*, то це **пухка сполучна тканина**. Якщо ж *переважає волокниста міжклітинна речовина*, то це **щільна сполучна тканина**. Якщо *волокна в тканині залягають у різних напрямках* – вона називається **неоформленою**, а якщо *в одному* – **оформленою**.

Пухка неоформлена сполучна тканина (рис. 6.70)

Гістологічний термін **пухка неоформлена сполучна тканина** (ПНСТ) відповідає анатомічному терміну *клітковина*. Дуже поширена в організмі. Вона утворює строму внутрішніх органів (міжчасткові прошарки); зустрічається у вигляді тонкого прошарку між сусідніми

органами, які здатні зміщуватися один відносно одного; супроводжує нерви й судини, входить до складу шкіри й слизових оболонок.

Деякі клітини ПНСТ утворюються прямо з мезенхіми, інші, хоча й походять з мезенхіми, розвиваються в інших ділянках тіла, потім потрапляють в кровообіг, а звідти – в ПНСТ. **За ступенем присутності клітини ПНСТ можна розділити так:** 1) **осілі (фіксовані чи резидентні) клітини**, які постійно перебувають у цій тканині (це *адвентиційні клітини, фібробласти, фіброцити і жирові клітини*); 2) **блукаючі (імігранти)** – рухливі, надходять у ПНСТ переважно з крові (це *різні види гранулоцитів та агранулоцитів*). Щодо *макрофагів, плазмоцитів та тучних клітин*, то одні автори вважають їх осілими (оскільки вони постійно є в ПНСТ), інші – блукаючими (оскільки вони диференціюються з попередників, які циркулюють у крові).

За походженням клітини ПНСТ поділяють так: 1) **клітини лінії механоцитів** (*адіпоцити (жирові), перицити (адвентиційні)*³³, *фіброцити*) розвиваються з особливої стовбурової клітини, яка походить з мезенхіми; 2) **клітини – нащадки стовбурової клітини крові** (*макрофаги, дендритні АПК, плазматичні, тучні, лейкоцити*); 3) **клітини нейрального походження** (*пігментні*, які розвиваються з нервового гребеня).

Фібробласти (від лат. *fibra* – волокно і *blastos* – росток).

Найпоширеніші й функціонально провідні клітини ПНСТ. Виникають з клітин мезенхіми та перицитів. *Юні фібробласти здатні до спрямованої міграції*, що важливо при репаративних процесах. Вони здатні рухатися в місце пошкодження завдяки *хемотаксису* на речовини, які виділяються макрофагами, Т-лімфоцитами, тромбоцитами. **Зрілі фібробласти** – великі веретеноподібні ($d_{\text{макс}}=40 - 50$ мкм) клітини з відростками. Ядро забарвлюється слабо, ядрце – інтенсивно.

Функції: 1) продукування всіх компонентів міжклітинної речовини; 2) підтримання гомеостазу міжклітинної речовини (за рахунок збалансованих процесів його продукції, перебудови та руйнування); 3) регулювання діяльності макрофагів, моноцитів, лімфоцитів, гладеньком'язових клітин, епітеліоцитів.

Старі фібробласти називаються **фіброцитами**. Це вузькі веретеноподібні клітини, нездатні до проліферації з тонкими відростками. Їх ядра містять більше хроматину й інтенсивніше зафарбовуються лужними барвниками. **Функція** їх полягає у регуляції метаболізму та підтриманні стабільності міжклітинної речовини.

Фіброкласти (від лат. *fibra* – волокно і гр. *klasis* – руйнувати) є клітинами диферону фіброцитів³⁴, які спеціалізовані на руйнуванні міжклітинної речовини сполучної тканини. Ця функція в них переважає над синтетичною. Забезпечують перебудову та інволюцію сполучної тканини.

Макрофаги (гістіоцити)

За чисельністю стоять на другому місці після фібробластів. Вони є нащадками СКК і безпосередньо утворюються з моноцитів після їх міграції в ПНСТ. *Можуть перебувати в двох станах:* 1) у стані спокою (функціонально малоактивні); 2) блукаючі клітини (високоактивні). Форма округла або овальна. Ядро овальне чи бобоподібне, хроматин інтенсивно забарвлюється лужними барвниками, цитоплазма базofilьна. Добре розвинуті травні вакуолі, фагосоми, лізосоми. Плазмолема містить ряд рецепторів, які забезпечують взаємодію з іншими клітинами та міжклітинною речовиною. У вогнищі пошкодження можуть перетворюватися на **гігантські багатоядерні клітини**.

Функції: 1) розпізнавання, фагоцитоз та переварювання пошкоджених, пухлинних і мертвих клітин, компонентів міжклітинної речовини, чужорідних частинок та мікробів; 2) участь в індукції імунних реакцій (відіграють роль АПК³⁵); 3) регуляція діяльності клітин інших типів (фібробластів, лімфоцитів, тучних клітин, ендотеліоцитів).

Дендритні АПК

Ці клітини утворюються з моноцитів після їхньої міграції в сполучну тканину. Отже, вони є нащадками СКК. Мають численні відростки, які здатні до скорочення при переміщенні клітини. **Функції:** захоплення антигенів, переробка їх та презентування лімфоцитам.

Тучні клітини (тканинні базофіли, лаброцити, гепариноцити)

³³ За одними авторами перицити та адвентиційні клітини це одне й те ж (на користь цього свідчать схожі функції та потенції), за іншими – це різні клітини (ці автори вказують на відмінності у формі даних клітин).

³⁴ Тобто одним з різновидів, що виникає при диференціації.

³⁵ АПК – антиген-презентуючі клітини.

Це нащадки СКК і постійний компонент ПНСТ. Можуть траплятися в мигдаликах, печінці, стінці матки, молочних залозах, язикові, підслизовій оболонці травного каналу. Форма різноманітна. Цитоплазма утворює відростки лише під час амебоподібного руху. Ширина 14 мкм, а довжина приблизно 22 мкм. Інколи діаметр сягає 30 мкм. Ядро невелике, добре помітні одне чи декілька ядерець. Цитоплазма містить гранули, в яких знаходяться гепарин, гістамін, дофамін, хемотаксичні фактори еозинофілів та нейтрофілів, хондроїтинсірчана та гіалуронова кислоти, глікопротеїди, фосфоліпіди.

Функції: 1) **гомеостатична** (виділяють біологічно активні речовини, які здатні впливати на проникність і тонус судин та підтримання балансу в рідинах тіла); 2) **захисна та регуляторна** (виділяють медіатори запалення та хемотаксичні фактори, які забезпечують: а) *мобілізацію еозинофілів та інших ефекторних клітин*, які беруть участь у реакціях *пізньої фази*; б) вплив на ріст та дозрівання сполучної тканини в зоні запалення); 3) участь в алергічних реакціях, яка забезпечується наявністю в плазмолемі імуноглобулінів класу E (IgE).

Адвентиційні клітини (перипіцити або периваскулярні клітини)

Дрібні веретеноподібні клітини, які розміщуються по периферії кровоносних капілярів. Ядро темне, багате на хроматин. Цитоплазма базofilна, містить погано розвинуті органели; має відростки, які погано забарвлюються. Здатні перетворюватися в інші клітини сполучної тканини, а також в гладенькі міоцити, контролювати ріст судин.

Жирові клітини (ліпоцити, адіпоцити)

Згідно з сучасними уявленнями, ці клітини утворюються з малодиференційованих фібробластів (існують дані, що вони можуть утворюватися також з ретикулярних клітин, макрофагів та адвентиційних клітин). У таких клітинах простежується накопичення в цитоплазмі жирових крапель, які поступово зливаються, аж поки не заповнять її майже цілком. У міру накопичення жиру ендоплазматична сітка та комплекс Гольджі редукуються, цитоплазма і ядро відтісняються на периферію і клітина набуває форми, яка на поперечному розрізі нагадує перстень. Розміри клітини зростають до 120 мкм. Ліпоцити трапляються в ПНСТ групами, рідше – поодинокі, зазвичай поблизу кровоносних судин.

Пігментоцити (пігментні клітини)

Це клітини, які містять у своїй цитоплазмі меланін, колір якого може варіювати від коричнево-чорного до жовто-коричневого. Пігментоцити мають нейроектодермальне походження. Це нащадки клітин, які виселилися в ембріогенезі з нервового гребеня. Поділяються на два види: **меланоцити** (виробляють пігмент) і **меланофори** (здатні лише накопичувати його в цитоплазмі). У ПНСТ людини і тварин трапляються рідко. Підвищений вміст цих клітин характерний для навколоанальних ділянок шкіри, сосків, калитки. У нижчих хребетних є галузисті неправильної форми пігментні клітини **меланофори**. Вони можуть скорочуватись під впливом імпульсів з ЦНС, що призводить до зміни забарвлення.

Міжклітинна речовина

Міжклітинна речовина ПНСТ складається з **волокон та аморфної міжклітинної речовини**. Вона є продуктом діяльності клітин ПНСТ, насамперед фібробластів.

На непофарбованих препаратах можна побачити два типи волокон.

1. Більш широкі хвилясті волокна містять білок *колаген* і називаються **колагеновими**. При невеликому збільшенні нефіксовані колагенові волокна виглядають білими, при фарбуванні гематоксилін-еозином – мають рожевий колір. У ПНСТ розміщуються у всіх напрямках, у вигляді хвилеподібно вигнутих тяжів, ширина яких 1 – 3 мкм і більше (до 10 мкм). Складаються з пучків паралельно розміщених фібрил завтовшки 50 – 100 нм, які скріплені протеогліканами та глікозаміногліканами. Товщина колагенових волокон залежить від кількості фібрил. Колагенові волокна не розтягуються і характеризуються значною міцністю. Вони витримують навантаження до 6 кг на 1 мм² перерізу.

2. **Еластичні волокна** в ПНСТ трапляються рідше, ніж колагенові. Виняток становлять ділянки зі значною рухливістю. Товщина 0,2 – 10 мкм. Вони галузяться, анастомозують одне з одним, утворюючи тривимірну сітку. Пучків не утворюють. На 90 % складаються з еластину, який представлений глікопротеїновими молекулами, котрі в спокої мають вигляд скручених ниток. Забезпечують здатність ПНСТ до зворотної деформації.

3. **Ретикулярні волокна** дуже тонкі (0,1 – 2 мкм) та розгалужені. Зазвичай формують тривимірну сітку. Складаються з мікрофібрил. Основна функція опорна. Присутні там, де: а) ПНСТ

зв'язана з капілярами, нервовими та м'язовими волокнами; б) в кровотворних тканинах, де разом з ретикулярними клітинами утворюють струму для формених елементів, які розвиваються.

4. **Преколагенові волокна** – молоді колагенові волокна, які ще багаті мукополісахаридами.

Аморфна міжклітинна речовина

Заповнює проміжки між волокнами й оточує клітини. Характеризується базофілією та низькою електронною щільністю. Складається з *макромолекулярних гідратованих комплексів протеогліканів* та *структурних глікопротеїдів*. Протеоглікани складаються з пептидного ланцюга, зв'язаного з глікозаміногліканами. Основними глікозаміногліканами є гіалуронова кислота, хондроїтинсульфат, дерматансульфат, гепарансульфат, гепарин, кератансульфат. Глікозаміноглікани визначають властивості міжклітинної речовини, її проникність, здатність зв'язувати інші молекули. Протеоглікани взаємодіють з колагеновими волокнами, сприяють правильному укладанню фібрил у волокнах та молекул у фібрилах, забезпечують зв'язок між поверхнею клітин та міжклітинною речовиною, беруть участь у переміщенні електролітів та води, зв'язують, накопичують та виділяють фактори росту.

Запалення

Запалення – це сформована в еволюції стереотипна пристосувальна захисна реакція на місцеве пошкодження. Вона може бути викликана дією різних факторів – екзогенних (травма, інфекція, опік, гіпоксія та ін.) або ендогенних (осередок некрозу, відкладання солей, імунних комплексів). Суть його полягає в ліквідації або відмежуванні від здорової тканини вогнища пошкодження і патогенних агентів, які його викликали, та відновленні тканини з мінімальними пошкодженнями.

Гостре запалення – триває від кількох годин до кількох днів, характеризується накопиченням нейтрофілів і білкового ексудату в місці пошкодження.

Хронічне запалення – розвивається, якщо гостра реакція не забезпечила усунення пошкоджуючого агента. При цьому тканина інфільтрується моноцитами, макрофагами, лімфоцитами, відбувається проліферація фібробластів та ріст дрібних судин. *Регенерація* починається одразу після ліквідації пошкоджуючого агента.

Ознаки запалення: *почервоніння тканини, її припухлість, підвищення температури, біль і порушення функцій.*

Фази запалення:

1. **Фаза альтерації** (від лат. alteratio – зміна, порушення) характеризується *пошкодженням тканин і виділенням медіаторів запалення* (біологічно активні речовини, які відповідають з виникнення і підтримання запальних явищ).

2. **Фаза ексудації** (від лат. exsudatio – спітніння) включає в себе: *а) зміни мікроциркуляторного русла* (спершу спазм, а згодом розширення дрібних артерій та артеріол, що призводить до почервоніння тканини і підвищення температури); *б) формування рідкого (безклітинного) ексудату* (внаслідок збільшення проникності стінок судин, підвищення гідростатичного тиску в них та осмотичного тиску в вогнищі запалення); *в) формування клітинного ексудату* (внаслідок міграції лейкоцитів через стінки судин у вогнище запалення).

3. **Фаза проліферації (продуктивна фаза, або фаза репарації)** – макрофаги, лімфоцити та інші клітини, які інфільтруються у вогнище запалення, виділяють ряд біологічно активних речовин (напр., фібрoneктин), які викликають: *а) хемотаксис, проліферацію і стимуляцію синтетичної активності фібробластів; б) активацію утворення та росту судин (ангіогенез).*

Щільна сполучна тканина

Характеризується тим, що в ній волокниста речовина переважає над клітинами і аморфною речовиною. Залежно від розміщення волокон ділиться на **оформлену** та **неоформлену**. А залежно від того, які волокна складають основну масу тканини, щільна оформлена сполучна тканина поділяється на **колагенову** та **еластичну**.

Щільна неоформлена сполучна тканина у ссавців і людини утворює основу шкіри (глибокий – сітчастий – шар дерми). Оскільки механічна дія на цю клітину постійна і прикладається в різних напрямках, вона характеризується невпорядкованим розміщенням колагенових волокон, які утворюють тривимірну сітку. Крім них, є невелика кількість еластичних волокон, які розміщені в прошарках пухкої сполучної тканини між колагеновими волокнами. Серед клітин переважають фіброцити та фібробласти, є й інші клітини, які характерні для ПНСТ.

Щільна оформлена колагенова сполучна тканина (рис. 6.71)

Утворює сухожилля і зв'язки. Тут товсті пучки колагенових волокон розміщуються паралельно один до одного (в напрямку прикладання навантаження). Між ними можна виявити тонку сітку еластичних волокон. Між пучками зберігаються трикутні щілини, заповнені аморфною речовиною. У них рядами розміщуються фіброцити (їх ще називають **сухожилльні клітини, або тендіоцити**), які на поперечному зрізі мають трикутну форму. *Цитоплазма фіброцитів тонкими пластинками оточує пучки колагенових волокон першого порядку.* Пучки першого порядку об'єднуються в пучок другого порядку, який оточений прошарком ПНСТ – **ендотенонієм**. Пучки другого порядку об'єднуються в пучки третього порядку. Прошарки сполучної тканини навколо останніх потужніші і називаються **перитенонієм**. *Внутрішня частина перитенонію прилягає до колагенових волокон і продовжується в ендотеноній.* Вона представлена ПНСТ. *Зовнішня частина* складена щільною оформленою сполучною тканиною, волокна якої кільцем охоплюють сухожилля.

Щільна оформлена еластична сполучна тканина

У ссавців і людини утворює так звані жовті зв'язки (наприклад, *війна* та *голосові зв'язки*). Основним елементом цієї тканини є еластичні волокна. Еластичні волокна розділені прошарками ПНСТ, яка водночас їх об'єднує. У цих прошарках розміщені нечисленні колагенові волокна. Еластичні волокна ідуть в одному напрямку, але не так прямолінійно, як колагенові. Клітини представлені здебільшого фіброцитами. Але по ходу судин, які лежать між еластичними волокнами, спостерігаються клітини, що характерні для ПНСТ.

На відміну від колагенової тканини, жовті зв'язки не містять пучків різного порядку, оскільки елементи ПНСТ розподілені по всій еластичній сітці. Будову еластичної тканини можна порівняти з гумовою тасьмою, в якій розтяжні гумові нитки відповідають еластичним волокнам, а бавовняні чи шовкові нитки, що їх обплітають, – з колагеновими волокнами.

ЛЕКЦІЯ 22. СПОЛУЧНІ ТКАННИНІ ЗІ СПЕЦІАЛЬНИМИ ВЛАСТИВОСТЯМИ

1. Загальна характеристика жирової тканини.
2. Біла жирова тканина.
3. Бура жирова тканина.
4. Ретикулярна тканина.
5. Слизова тканина.
6. Пігментна тканина.

До сполучних тканин зі спеціальними властивостями належать: **жирова, ретикулярна, слизова і пігментна тканини.**

Жирова тканина

У окремих ділянках тіла тварин кількість ліпоцитів у ПНСТ зростає настільки, що вона перетворюється на **жирову тканину**. Така тканина досить поширена в організмі і складає в нормі 15–20 % маси тіла чоловіків і 20 – 25 % – у жінок. Абсолютна маса жирової тканини у здорової людини 10–20 кг. При *ожирінні* (ним страждає в розвинутих країнах до 30 % населення) вона зростає до 40–100 кг, а при *голодуванні* чи *нервовій анорексії* може знижуватися до 3 % від нормального рівня.

Функції жирової тканини:

- 1) енергетична;
- 2) опорна, захисна і пластична (пом'якшує удари, заповнює проміжки між органами, служить опорним та фіксує елементом, так наприклад, різке схуднення може призвести до зміщення нирок;
- 3) теплоізоляційна;
- 4) теплопродукує;
- 5) регуляторна (змінюючи свій об'єм, жирові клітини, які містяться в стромі червоного кісткового мозку, впливають на тиск усередині дрібних кісткових порожнин, що містять червоний мозок, і регулюють швидкість виходу дозрілих клітин крові в судини);
- 6) депонуюча (накопичення жиророзчинних вітамінів А, D, Е, К);
- 7) ендокринна – синтез естрогенів і гормону, що регулює споживання їжі (**лептин**).

Біла жирова тканина

В організмі розподілена нерівномірно, в чоловіків переважно у верхній частині тіла, а у жінок – в нижній. Утворює скупчення – *поверхневі* та *глибокі*. *Поверхневі* скупчення розміщуються здебільшого під шкірою (в нижній частині живота, на стегнах, сідницях, плечах), а *глибокі* (*вісцеральні*) – в ділянці сальника, брижі кишечника та заочеревинному просторі. Біла жирова тканина складається з **дольок** (*компактних скупчень ліпоцитів*), які розділені прошарками з ПНСТ. Жирові клітини всередині дольок тісно прилягають одна до одної. У вузьких проміжках між ними розміщені фібробласти, клітини-попередниці ліпоцитів, макрофаги, лейкоцити. Потрібно зауважити, що хоча жирові клітини складають основний об'єм *білої жирової тканини*, на них припадає лише 20 – 60 % кількості її клітин. Між жировими клітинами у всіх напрямках тягнуться тонкі сполучнотканинні волокна. У прошарках між частками розміщені нерви, кровonosні і лімфатичні капіляри. Кровonosні і лімфатичні капіляри тісно охоплюють своїми петлями частки жирової тканини або окремі групи жирових клітин.

Ліпоцити – великі клітини (їх діаметр коливається в межах від 25 – 50, до 150 – 200 мкм), що мають форму багатогранників. Ядро сплюснене, зміщене до краю клітини. Цитоплазма ліпоцитів БЖТ містить одну краплю жиру, яка займає 95 – 98 % її об'єму (рис. 6.72). Тому ліпоцити БЖТ називаються *однокрапельними*. Добре розвинута аЕПС, багато піноцитозних міхурців, невеликий комплекс Гольджі, невелика кількість мітохондрій та проміжних філаментів. Жир у жирових клітинах при температурі тіла перебуває в стані рідкого масла.

Функції білої жирової тканини

У БЖТ проходять активні процеси обміну жирних кислот, вуглеводів та утворення жиру, з вуглеводів при розпаді жирів виділяється значна кількість енергії (яка акумулюється в АТФ) і вивільняється велика кількість води.

Мобілізація жирів у жировій тканині здійснюється за допомогою нейральних та гуморальних механізмів. У результаті відбувається виділення жирних кислот та гліцерину в кров. При стимуляції тканини нейромедіаторами та гормонами здійснюється розщеплення жирів *гормональнозалежною ліпазою*, яка активується *аденілатциклазою*.

Об'єм ліпоцитів при голодуванні зменшується, хоча загальна кількість їх у тканині залишається сталою. При голодуванні краплі ліпідів усередині ліпоцитів розділяються на декілька дрібніших, які дедалі дрібнішають і, зрештою, зникають. Ліпоцити набувають схожості з фібробластами. При відновленні нормального харчування вони швидко накопичують ліпіди і відновлюють свій об'єм.

Крім цього, *біла жирова тканина синтезує й накопичує естрогени, виробляє лептин та нейропептид-У*, який підсилює споживання їжі, стимулює секрецію інсуліну та накопичення жиру в ліпоцитах.

Бура жирова тканина

Наявна у новонароджених дітей та тварин, котрі впадають у сплячку. Вона розміщується на шії, біля лопаток, за грудниною, вздовж хребта і між м'язами. У новонароджених складає 2 – 5 % маси тіла. У дорослих практично не виявляється, хоча є дані, що ця тканина повністю не зникає і її вміст може навіть збільшуватися у людей похилого віку та при деяких захворюваннях. Зокрема, вона служить джерелом розвитку *ліпом* – доброякісних пухлин жирової тканини.

Бура жирова тканина, як і біла, утворена частками, які складаються з ліпоцитів бурої жирової тканини. Ці клітини дуже густо обплетені гемокапілярами. Усередину дольок проходять численні симпатичні нервові волокна. Бурий колір тканини пояснюється її посиленням кровопостачанням та високим вмістом *цитохромів* (забарвлені окислювальні ферменти) в мітохондріях ліпоцитів.

Ліпоцити бурої жирової тканини відрізняються від аналогічних клітин білої жирової тканини. Вони мають менші розміри (до 60 мкм) і полігональну форму. *Ядро розміщене по центру клітини або ексцентричне* (але не зміщується до периферії), цитоплазма містить *багато жирових крапель* різних розмірів (рис. 6.72). Тому такі клітини називають **багатокрапельними ліпоцитами**. Комплекс Гольджі невеликий, порівняно слабо розвинута ЕПС, трапляються окремі рибосоми та включення глікогену. *Значну частину клітини займають численні мітохондрії*.

Функції. Окислювальна здатність бурих жирових клітин приблизно в 20 разів перевищує таку білих і майже у два рази вища, ніж окислювальна здатність серцевого м'яза. У мітохондріях бурих жирових клітин виявлено особливий білок – **термогенін**. Він *розділяє метаболічні процеси окислення і фосфорилування*. Тому результатом окислення жирів у цих клітинах є не накопичення енергії в макроергічних сполуках (АТФ), а утворення значної кількості тепла. Саме у зв'язку з

функцією **термогенезу**³⁶ бура жирова тканина добре розвинута у немовлят, терморегуляція у яких недосконала, та в **гібернантів** (тварини, що впадають у сплячку). Крім цього, бура жирова тканина відіграє роль депо жирів. *Фактором, який викликає мобілізацію ліпідів з бурої жирової тканини і термогенез, є стимуляція симпатичної нервової системи.*

Ретикулярна тканина (рис. 6.73).

Це спеціалізована тканина, яка як *строма* входить до складу *кровотворних тканин* – *мієлоїдної і лімфоїдної*. У цих тканинах її клітини та ретикулярні волокна утворюють тривимірну сітку, у вічках якої розвиваються клітини крові.

Привертає увагу значна *схожість* цієї тканини з *мезенхімою*, яка теж має вигляд сітки, утвореної клітинами, що мають відростки. Але, на відміну від мезенхіми, в ретикулярній тканині є волокна.

Ретикулярні клітини схожі до фібробластів. Вони характеризуються наявністю відростків, округлим світлим ядром, яке розміщене по центру клітини, та слабоокисильною цитоплазмою. Органели розвинуті помірно, добре виражений цитоскелет та включення глікогену.

Одним із різновидів ретикулярних клітин у мієлоїдній тканині є **адвентиційні клітини**. Вони зовні щільно прилягають до ендотелію венозних синусів червоного кісткового мозку і утворюють їх зовнішню оболонку – адвентицію. *Адвентиційні клітини високодиференційовані*. Тому не треба плутати їх з адвентиційними клітинами ПНСТ, які називаються так само, але є малодиференційованими. Адвентиційні в клітини регулюють міграцію зрілих формених елементів, створюючи своєрідний бар'єр на їх шляху.

Загалом ретикулярні клітини виконують такі функції:

- 1) опорну (підтримують формені елементи крові, що розвиваються);
- 2) створюють мікрооточення для формених елементів, які розвиваються, шляхом транспорту до них поживних речовин та секреції цитокінів;
- 3) синтетичну (щодо міжклітинну речовину – ретикулярні волокна та аморфну речовину);
- 4) фагоцитарну (відносно мертвих клітин та мікроорганізмів);
- 5) регуляторну (вже згадувалася).

Ретикулярні волокна продукуються ретикулярними клітинами. Утворюють тривимірну сітку, яка обплітає ретикулярні клітини. Їх ще називають **аргірофільними**, оскільки вони виявляються при імпрегнації азотнокислим сріблом.

Розрізняють *власне ретикулярні та преколагенові волокна*. **Власне ретикулярні волокна** – це дефінітивні структури, які складаються з колагену III типу. **Преколагенові волокна** являють собою початкову фазу утворення колагенових волокон (в ембріогенезі або під час запальної регенерації).

У ретикулярних волокнах спостерігається вища концентрація сірки, ліпідів і вуглеводів, ніж в колагенових. Складаються вони з *ретикулярних мікрофібрил* ($d=20 - 40$ нм), які покриті *оболонкою з глікопротеїнів та протеогліканів*.

Слизова тканина

Трапляється лише у зародків, де вона заповнює пупковий канатик і називається *вартоновим студнем*. Це видозмінена пухка волокниста сполучна тканина, у якій різко переважає міжклітинна речовина. Волокна розвинуті погано.

Клітинні елементи представлені переважно фібробластами, які містять у цитоплазмі значну кількість глікогену. Вони мають відростки, часто контактують одна з одною і синтезують здебільшого аморфну міжклітинну речовину. Через це тканина має желеподібну консистенцію, тому її ще називають *драглистою сполучною тканиною*.

Як уже було сказано, міжклітинна речовина дуже добре розвинута. Вона характеризується переважанням аморфної речовини. Нечисленні колагенові волокна дуже тонкі, їх кількість збільшується в міру розвитку ембріона. Міжклітинна речовина характеризується значною концентрацією гіалуронової кислоти, високою гігроскопічністю і великим вмістом води. Це надає їй значного тургору і перешкоджає стисканню пупкового канатика і судин, які в ньому проходять.

Пігментна тканина

Нагадує ПНСТ. Але на відміну від неї містить значно **більше пігментних клітин**. Ці клітини переважають над іншими. У пігментній тканині багато кровоносних судин. Найхарактернішими ділянками розміщення цієї тканини є райдужка і судинна оболонка ока.

³⁶ Термогенез – утворення тепла.

Крім пігментних клітин (меланоцити і меланофори) у пігментній тканині є фібробласти, фіброцити, гістіоцити, тучні клітини, лейкоцити.

Меланоцити – це галузисті клітини, які контактують з іншими клітинами та волокнами пігментної тканини. Ядро – подовжене, з численними вдавлуваннями каріолеми. Цитоплазма містить розвинутий синтетичний апарат і багато **меланосом** (гранули, які поступово заповнюються меланіном). Меланоцити присутні переважно в епітелії, а в сполучній тканині наявні здебільшого меланофори.

Меланофори – видовжені галузисті клітини. Синтетичний апарат у них розвинутий погано. У цитоплазмі багато зрілих меланосом. *Меланофори не здатні синтезувати меланін*; вони поглинають меланосоми, які виділяються меланоцитами (рис. 6.37).

Міжклітинна речовина пігментної тканини представлена колагеновими, еластичними, ретикулярними волокнами та аморфною речовиною.

ЛЕКЦІЯ 23. ХРЯЦОВА ТКАНИНА

1. Загальна характеристика скелетних сполучних тканин.
2. Хрящові тканини. Класифікація хрящових тканин.
3. Гістогенез хрящових тканин.
4. Галінова хрящова тканина.
5. Еластична хрящова тканина.
6. Волокниста хрящова тканина.
7. Регресивні зміни хряща та його регенерація.

До скелетних сполучних тканин належать **хрящова** та **кісткова** тканини. Для них характерне виконання *опорної функції, спільне джерело розвитку в ембріогенезі (мезенхіма), схожість у будові* (функціонально провідну роль у цих тканинах відіграє міжклітинна речовина, яка переважає над клітинами).

Для скелетних сполучних тканин характерні клітини трьох типів: 1) “*бласти*” (хондробласти, остеобласти) – клітини, які утворюють міжклітинну речовину; 2) “*цити*” (хондроцити, остецити) – клітини, які підтримують структурну організацію зрілих скелетних тканин; 3) “*класти*” (хондрокласти, остеокласти) – клітини, які руйнують скелетні тканини.

Міжклітинна речовина ССТ представлена волокнами та аморфною міжклітинною речовиною.

Хрящова тканина

У дорослому організмі людини хрящ можна виявити в дихальній системі (підковоподібні хрящові кільця трахеї, хрящові структури бронхів, хрящі гортані, носа) та в євстахієвій трубці. Також хрящі забезпечують з’єднання передніх кінців ребер із грудниною, що забезпечує міцність і водночас гнучкість грудної клітки. Крім цього, дуже важливу роль виконують суглобові хрящі, які забезпечують ковзання поверхні кісток у суглобах. Потрібно зауважити, що більшість кісток в ембріогенезі утворюються з **хрящових зачатків (хрящових моделей)**, тобто скелет спочатку є хрящовим (як відомо, у земноводних він значною мірою таким і залишається). Також хрящова тканина відіграє важливу роль у забезпеченні росту кісток.

70 – 80 % хрящової тканини становить вода, 10 – 15 % – органічні речовини, а 4 – 7 % – мінеральні солі. Складається хрящова тканина з клітин – **хондроцитів** і **хондробластів** – та **матриксу** (міжклітинної речовини). Матрикс утворений *волокнами* (колагеновими та еластичними) і *аморфною речовиною*. До складу аморфної речовини входять протеоглікани та глікопротеїни.

Усі хрящові тканини характеризуються: *відсутністю судин, здатністю до безперервного росту, порівняно низьким рівнем метаболізму, міцністю й еластичністю*.

За особливостями будови та біохімічного складу виділяють **гіалінову, еластичну і волокнисту (колагенову) хрящові тканини**.

Гістогенез хрящових тканин

Джерелом розвитку хрящової тканини в ембріогенезі є мезенхіма. У тих місцях, де має утворитися хрящовий зачаток, клітини мезенхіми посилено розмножуються, втрачають відростки і щільно упаковуються, створюючи певне напруження – *тургор*. Такі скупчення називаються **хондрогенними острівцями, скелетогенними зачатками або скелетогенною тканиною**. У цей час через об’єктив із малим збільшенням клітини важко розрізнити як окремі. У наступній стадії

клітини, які лежать у центрі такого зачатка, набувають округлої форми, збільшуються в розмірі і перетворюються в **молоді хондроцити**. Між ними з'являються тонкі прошарки міжклітинної речовини, яка представлена колагеновими білками. Це **первинна хрящова (прехондральна)** тканина. Згодом, у процесі диференціації хрящової тканини, молоді хондроцити починають синтезувати й виділяти в міжклітинну речовину не лише фібрилярні білки, але й глікозаміноглікани та протеоглікани. У місцях контакту молодих клітин хряща з міжклітинною речовиною проявляється блискучий шар – **капсула хрящових клітин**.

Клітини мезенхіми, які оточують хрящову закладку, залишаються щільно упакованими. Незабаром із них виникає відносно щільна оболонка, яка називається **надхрящ (перихондрій)**. Клітини внутрішнього шару цієї оболонки залишаються малодиференційованими і складають так званий **хондрогенний шар надхряща**. Вони називаються **прехондробластами**, здатні до проліферації і дають початок хондробластам. Клітини мезенхіми зовнішнього шару надхряща диференціюються у **фібробласти**, які продукують колаген. Таким чином, уся структура виявляється оточеною волокнистою тканиною, яка називається **волокнистим шаром надхряща**.

Існує два механізми росту хряща.

1. **Інтерстиціальний ріст** (від лат. *interstitium* – проміжний) – це ніби ріст хряща ізсередини. Він зумовлений збільшенням кількості та розмірів молодих клітин хряща і накопиченням міжклітинної речовини. Такий спосіб росту хряща характерний для ембріогенезу та для процесів його регенерації.

2. **Аппозиційний ріст** (від лат. *appositio* – нашарування) – ріст хряща ззовні. Він відбувається завдяки постійній диференціації прехондробластів хондрогенного шару надхряща в хондробласти, які виробляють матрикс і поступово перетворюються в хондроцити. Внаслідок цього на поверхні хряща відкладають дедалі новіші маси хрящових клітин і матриксу, що їх оточує. Здатність до аппозиційного росту виражена в ембріогенезі і під час росту хряща в дитинстві. У дорослих вона зберігається в латентному стані і спостерігається лише при пошкодженні хряща.

На проліферацію, диференціацію та біосинтетичну активність клітин хряща впливають різні речовини. Так, гормон росту, гормони щитоподібної залози, андрогени, фактор росту фібробластів стимулюють ці процеси, тоді як кортикостероїди та естрогени – пригнічують їх.

Галінова хрящова тканина (рис. 6.75)

Найпоширенішим різновидом хрящової тканини організму є галінова хрящова тканина. Вона утворює ембріональний скелет, вентральні кінці ребер, хрящі носа, хрящі гортані (частково), трахеї, великих бронхів, покриває суглоби. Свіжий галіновий хрящ являє собою перламутрово-білу речовину, подібну на матове скло. Звідси й назва – *гіаліновий* (від грецьк. *hyalos* – скло).

Зверху хрящ покритий надхрящем.

Функції надхряща:

1. *Трофічна* – надхрящ забезпечує живлення хряща, що відбувається шляхом дифузії з його судин, які розміщуються поблизу хрящової тканини. Сам хрящ, як уже було сказано, судин не має. Видалення або пошкодження надхряща на значній ділянці призводить до загибелі відповідної ділянки хряща внаслідок погіршення його живлення.

2. *Регенераторна* – камбіальні елементи надхряща (прехондробласти) здатні перетворюватися на хондробласти, які здатні продукувати міжклітинну речовину хряща і, відповідно, забезпечувати його регенерацію.

3. *Механічна (опорна)* – надхрящ забезпечує зв'язок хряща з іншими структурами організму (напр., сухожилками та зв'язками), які прикріплюються до нього.

Як уже говорилося, перихондрій включає два шари – волокнистий та хондрогенний.

Зовнішній волокнистий шар – товстий. Він утворений щільною волокнистою неоформленою сполучною тканиною, яка містить небагато клітин (фібробластів та фіброцитів). Цей шар забезпечує міцність надхряща і його зв'язок з іншими структурами.

Внутрішній хондрогенний шар – тонкий, він складається з пухкої сполучної тканини, яка містить багато клітин. У ньому розміщена густа сітка судин, котрі живлять хрящ. Також тут знаходяться камбіальні елементи – **прехондробласти**, які за певної стимуляції здатні перетворитися на хондробласти. За рахунок цього шару здійснюється аппозиційний ріст хряща.

Хондробласти зазвичай локалізуються в тих зонах хондрогенного шару надхряща, які примикають до хряща. Вони мають веретеноподібну форму, невеликі за розмірами і залягають паралельно до периметра надхряща. Ядро цих клітин овальне, бідне на хроматин. Цитоплазма базofilна через велику кількість рибосом. Розмножуючись мітозом, хондробласти витісняють частину клітин у периферійні зони хряща, де ті перетворюються на хондроцити.

Хондроцити є основним типом клітин хрящової тканини. Вони продукують міжклітинну речовину хряща, як аморфну, так і волокнисту. У результаті цього вони опиняються в невеличких порожнинах – **лакунах**, оточені цією речовиною. До моменту припинення хондроцитом секретії міжклітинної речовини лакуна, в якій він знаходиться, називається *первинною*. Однак такі хондроцити ще здатні до поділу, і коли це трапляється – дочірні клітини залишаються в тій же лакуні. Іноді кожна з них ще раз ділиться й утворюється **клітинне гніздо**, або **ізогенна група клітин**, яка може налічувати 4 – 12 клітин. Між клітинами в ізогенній групі існує прошарок з міжклітинної речовини, так що кожна з них лежить у своїй порожнині, яка називається **вторинною лакуною**. Таким чином, вторинні лакуни лежать у середині первинної. За життя хондроцити цілком заповнюють лакуни, а при фіксації стискаються і відділяються від її стінок. Ядра хондроцитів круглі або овальні, світлі (переважає еухроматин), з одним чи кількома ядрецями. Цитоплазма містить численні цистерни грЕПС, великий комплекс Гольджі, гранули глікогену, краплини ліпідів.

Молоді хондроцити зазвичай не мають правильної сферичної форми – вони сплюснені. Старі хондроцити – більші та кругліші.

Міжклітинна речовина хряща представлена такими компонентами:

1. **Колаген II типу**. Утворює тонкі (10 – 20 нм) фібрили, що збираються у волокна, напрямки залягання яких відповідають напрямкам навантажень, що прикладаються до хряща. Колагеновий каркас хрящового матриксу характеризується значною пружністю й міцністю. Він перешкоджає розтягуванню хряща і, меншою мірою, його стискуванню. Загалом колаген становить 50 – 70 % сухої маси міжклітинної речовини хряща.

2. **Протеоглікани** – головний компонент аморфної міжклітинної речовини хряща. На 10 – 20 % вони складаються з білків і на 80 – 90 % – із глікозаміногліканів.

3. **Інтерстиційна вода**. Характеризується тим, що переміщується в межах матриксу хряща. Вона витісняється з ділянки, яка зазнає тиску, і повертається до неї, коли тиск припиняється. Завдяки своїй “нестискуваності” вода забезпечує жорсткість хрящової тканини.

Розрізняють **територіальний** та **інтертериторіальний матрикси**. **Територіальним** називається матрикс, який безпосередньо оточує клітини чи ізогенні групи. Колагенові волокна цього матриксу орієнтовані по поверхні ізогенних груп. Переплітаючись, вони утворюють стінки лакун. **Інтертериторіальний** матрикс відповідає найстарішим ділянкам міжклітинної речовини. Колагенові волокна тут орієнтовані уздовж напрямків прикладання механічних сил до хряща.

Якщо живлення глибоких ділянок хряща погіршується – його матрикс кальцинується і хрящ гине.

Еластична хрящова тканина (рис. 6.75)

З неї побудований хрящ вушної раковини, зовнішнього слухового проходу, евстахієвої труби, надгортанника, деякі хрящі гортані. Побудована еластична хрящова тканина за тим же принципом, що й гіалінова. Але відрізняється від останньої тим, що непрозора (має жовтуватий колір) і в міжклітинній речовині крім колагенових фібрил *містить сітку товстих еластичних волокон*. Ізогенних груп клітин в еластичному хрящі менше, ніж у гіаліновому. Хондроцити залягають поодиноці або невеликими групами (до 4-х клітин).

Міжклітинна речовина більше ніж на 90 % складається з білка еластину. Цей білок утворює досить товсті (до 5 мкм) розгалужені еластичні волокна, які утворюють сітку.

Характерною особливістю еластичного хряща є те, що він ніколи не кальцинується (не вапняковіє).

Волокниста хрящова тканина (рис. 6.75)

Інші назви – *колагенововолокниста хрящова тканина, сполучнотканинний хрящ*. У людини й ссавців спостерігається в міжхребцевих дисках, круглій зв'язці стегна, сполученні лобкових кісток тазу, нижньощелепному суглобі, груднинно-ключичному суглобі, а також в тих місцях, де сухожилки й зв'язки переходять в гіаліновий хрящ, прикріплюючись до кісток. З одного боку волокниста хрящова тканина завжди переходить в гіалінову хрящову тканину, а з іншого – в щільну оформлену колагенову сполучну тканину. Колагенові волокна утворюють такі товсті пучки, що їх видно у світловий мікроскоп.

Хондроцити залягають у лакунах поодиноці, або невеликими ізогенними групами. Часто трапляються **колонки** клітин, розміщені уздовж пучків колагенових волокон.

Утворюється волокнистий хрящ із клітин мезенхіми на межі між волокнистим і хондрогенним шарами надхряща, які розвиваються. Відомо, що на ранніх стадіях розвитку клітини мезенхіми мають здатність диференціюватись або у фібробласти, або в хондроцити. У даному випадку вони, очевидно, реалізують обидві свої потенції.

Регресивні зміни хряща та його регенерація

Цих змін зазнає здебільшого гіаліновий хрящ, тоді як еластичний та волокнистий стійкіші до пошкоджень і мало змінюються при старінні.

Проявом регресивних змін є **зwapняковіння** (кальцинування), яке відбувається під час розвитку кісток та при старінні. До недавнього часу зwapняковіння розглядали як вторинне, цілком пасивне явище, пов'язане переважно з погіршенням живлення глибоких зон хряща. *Але на сьогодні є дані про активну участь у цьому процесі самих хондроцитів.*

Кальцинуванню передують характерні зміни матриксу та клітин. Матрикс втрачає базофілію, а клітини набухають і збільшуються в розмірах (що є наслідком змін осмотичної рівноваги). Такі клітини називаються **гіпертрофованими**, або **пухирчастими хондроцитами**.

Ядро гіпертрофованих хондроцитів спочатку набухає, а згодом ущільнюється. Цитоплазма цих клітин сильно вакуолізована, в ній спостерігаються значні скупчення глікогену, дуже розширені цистерни грЕПС, які містять синтезовані продукти. Ці клітини забезпечують кальцинування завдяки тому, що:

1) *продукують речовини* (крупні агрегати протеогліканів, С-пептид колагену II типу), які сприяють зв'язуванню кальцію і росту кристалів гідроксиапатиту; 2) *секретують матричні міхурці*.

Матричні міхурці – це дрібні (100–200 нм) круглі мембранні утвори, які відділяються від поверхні гіпертрофованих хондроцитів. Завдяки певному набору ферментів здатні зв'язувати та накопичувати кальцій, чим сприяють зwapняковінню хряща.

У міру росту кристалів гідроксиапатиту і злиття зwapняковілих ділянок матрикс хряща втрачає прозорість і стає твердим та крихким. Базофілія спочатку втрачається, а після зwapняковіння – підсилюється. Дифузія поживних речовин через мінералізований хрящ погіршується, що призводить до поступової загибелі хондроцитів. Зwapняковілий хрящ зазвичай руйнується **хондрокластами** – багатоядерними клітинами, схожими на остеокласти.

При пошкодженні хряща його регенерація здійснюється завдяки наявності камбіальних елементів у надхрящі. Прехондробласти, які тут містяться, активуються, проліферують і диференціюються в хондробласти. Хондробласти виробляють міжклітинну речовину хряща, яка поступово заповнює дефект. Але повноцінна регенерація хряща можлива при невеликих пошкодженнях у дитячому віці. У дорослих регенерацію хрящової тканини випереджає розвиток волокнистої сполучної тканини, яка походить із надхряща. Ця тканина швидко заповнює дефект і з часом перетворюється з пухкої волокнистої на щільну (*утворюється рубець*). Іноді в такій ділянці сполучної тканини розвивається кісткова тканина. Таке загоювання не можна вважати повноцінним, оскільки при навантаженні можливі повторні розриви хряща по лінії рубця.

ЛЕКЦІЯ 24. КІСТКОВА ТКАНИНА (КТ)

1. Загальна характеристика кісткових тканин.
2. Клітини кісткової тканини.
3. Класифікація кісткових тканин.
4. Будова кістки.
5. Гістогенез та регенерація кісткової тканини.

Цей вид сполучної тканини є у всіх хребетних, за винятком круглоротих та хрящових риб. Вона утворює скелет, який захищає внутрішні органи від пошкоджень і входить до складу локомоторного апарату. Є найважливішим депо мінеральних речовин організму (у людини містить ≈ 1200 г Са, що становить 99 % його запасів в організмі, та 530 г Р. КТ бере участь у жировому обміні, оскільки в рубчастих кістках міститься значна кількість жовтого кісткового мозку.

Утворена КТ клітинами та звапняковілим матриксом (речовиною кісткової тканини). Приблизно 67 % її маси припадає на мінеральні солі (забезпечують міцність) і 33 % – на органічні речовини (забезпечують еластичність).

Клітини кісткової тканини

До клітин КТ належать остеобласти, остеоцити та остеокласти. Остеокласти походять від стовбурової клітини крові, інші клітини розвиваються в такій послідовності: **остеогенні клітини-попередники → остеобласти → остеоцити**.

Остеогенні клітини-попередники – малодиференційовані клітини мезенхімного походження, які здатні диференціюватися в остеобласти. Дуже численні під час розвитку кісток у зародка. Мають вигляд галузистих клітин з великим світлим ядром. Трапляються також у сполучних тканинах дорослого організму. Тут вони мають дрібні розміри, веретеноподібну форму і погано розвинуті органели. Наявні також у периферійній крові.

Остеобласти – клітини, які утворюють кісткову тканину. Вони синтезують і виділяють немінералізовану міжклітинну речовину кістки (*остеоїд*) і беруть участь у її звапняковінні. Розрізняють активні та неактивні остеобласти. **Активні** покривають 2 – 8 % поверхні кістки, мають добре розвинутий синтетичний апарат (грЕПС, великий комплекс Гольджі). Форма кубічна або призматична. Тонкі відростки зв'язують клітину з сусідніми остеобlastами та остеоцитами. Ядро округле.

Неактивні остеобласти утворюються з активних. Вони покривають 80 – 95 % поверхні кістки. Плоскі клітини, завтовшки 0,1 – 1 мкм і діаметром до 50 мкм. Ядра – веретеноподібні. Органели синтезу – редуковані. Між ними і поверхнею кістки міститься **ендостальна мембрана**, яка захищає поверхню кістки від атаки остеокластів. Неактивні остеобласти, зберігаючи зв'язки один з одним та остеоцитами, утворюють систему, яка регулює мінеральний обмін кісткової тканини. Відіграють важливу роль в ініціації перебудови кісткової тканини.

Остеоцити – основний тип клітин зрілої кісткової тканини. Утворюються з остеобlastів, які в результаті синтезу матриксу та його звапняковіння виявилися замуrowаними в ньому. Сплюснені тіла остеоцитів знаходяться у вузьких порожнинах кістки – **лакунах**. Тут вони оточені колагеновими фібрилами та вузькою смужкою остеоїда. Їхні відростки (їх може бути декілька сотень) розміщені у вузьких кісткових каналцях і зв'язують сусідні клітини завдяки щільним контактам. Коли відростки вкорочуються, по каналах починає циркулювати міжклітинна рідина. Довжина остеоцитів – 20 – 55 мкм, ширина – 5 – 15 мкм. Ядро овальне, багате на хроматин. Є грЕПС, яка розвинута слабше, ніж в остеобlastів, мітохондрій мало, комплекс Гольджі розвинутий погано. Функція остеоцитів полягає у підтриманні нормального стану кісткового матриксу та балансу Са та Р в організмі. При цьому вони не лише виробляють компоненти матриксу, але й частково розчиняють його, що призводить до збільшення лакун. Остеоцити дуже чутливі до механічної напруги та електричних потенціалів. Сприймаючи їх, вони запускають локальний процес перебудови кістки у невеличкій ділянці скелета.

Остеокласти – багатоядерні гігантські клітини (точніше симпласти, які утворилися в результаті злиття моноцитів). Здійснюють руйнування (резорбцію) кісткової тканини. Розміщуються в утворених ними заглибинах на поверхні кісткової тканини (**резорбційні лакуни**, або **лакуни Хаушипа**). Розміри сягають 20 – 100 мкм, клітина може містити 20 – 50 ядер. У цитоплазмі багато лізосом, мітохондрій, диктіосом, наявний добре розвинутий комплекс Гольджі.

Матрикс кісткової тканини складають: колаген I типу (складає 90 % усіх білків, які синтезуються остеобlastами), колагени III, IV, XI, XIII типів (5 %), глікопротеїни матриксу, протеоглікани, цитокіни, фосфопротеїни, ферменти.

Класифікація кісткових тканин

1. Незріла кісткова тканина

Вміст клітин у ній більший, ніж у зрілій кістковій тканині. Буває двох типів: **грубоволокниста** та **сітчаста**. У **сітчастій** волокна матриксу при утворенні пучків колагену розміщені в різних напрямках. У міжклітинній речовині міститься більше глікопротеїдів, ніж у речовині зрілої кістки. **Грубоволокнисту** характеризує наявність товстих пучків колагенових волокон, які залягають паралельно. Між ними знаходяться остеоцити.

Майже вся незріла кістка в процесі онтогенезу заміщується зрілою. Зберігається вона лише в зубних альвеолах, поблизу черепних швів, у кістковому лабіринті внутрішнього вуха та біля місця прикріплення сухожилків і зв'язок. Але у всіх цих місцях вона чергується зі зрілою.

Зріла (пластинчаста) кістка

Утворює майже весь скелет дорослої людини. Її міжклітинна речовина складається з особливих кісткових пластинок, завтовшки 3 – 10 мкм, кожна з яких містить паралельно розміщені тонкі колагенові волокна. Волокна сусідніх пластинок залягають під кутом одне до одного, що сприяє рівномірному розподілу сил навантаження, які діють на них. Лакуни, в яких лежать тіла остеоцитів, розміщуються між пластинками, а кісткові каналці (в них розміщуються відростки остеоцитів) пронизують пластинки під прямим кутом.

Пластинчаста кісткова тканина може бути **губчастою і компактною**.

Пластинчаста губчаста кісткова тканина складається з кісткових пластинок, які розміщуються у різних напрямках. Вони утворюють перекладини, балки, трубочки, напрям залягання яких відповідає напрямку сил деформації. Характерна для епіфізів трубчастих кісток. Складає 20 % маси скелета дорослої людини.

Компактна кісткова тканина (кортикальна кістка) – відносно важка, щільна. Вона складає 80 % маси скелета. Складається з кісткових пластинок, які щільно прилягають одна до одної. Утворює діафізи трубчастих кісток.

Будова діафізу трубчастої кістки (рис. 6.76)

Зовні кістка покрита сполучнотканинною оболонкою – **надкістям (периостом)**. Цей шар покриває зовнішню поверхню кістки, за винятком зчленівних поверхонь суглобів. Периост складається з зовнішнього (волокнистого) і внутрішнього (остеогенного) шарів. Зовнішній шар утворений щільною волокнистою тканиною, у якій переважають волокна, що залягають паралельно до поверхні кістки. Остеогенний складений більш пухко розміщеними волокнами, між якими багато судин, нервів, фібробластів, фіброцитів, остеогенних клітин, остеобластів, перицитів. Також тут наявні еластичні волокна. У місцях, де до кістки прикріплюються сухожилки, надкістя міцно зростається з кістковою тканиною. Це відбувається шляхом проникнення в надкістя товстих пучків колагенових волокон сухожилків та зв'язок, які називаються **проникними, або шарпеевськими волокнами**. Функції надкістя: 1) *трофічна* (містить судини, які проникають з неї в кістку через особливі **фолькманівські (проривні) канали**; 2) *регенераторна* (містить у внутрішньому шарі остеогенні клітини, які здатні перетворюватися в остеобласти); 3) **механічна** – забезпечує зв'язок кістки з іншими структурами (сухожилками, зв'язками, м'язами).

Зовнішній шар діафізу кістки складається з кількох шарів кісткових пластинок, які залягають паралельно до зовнішнього периметра кістки. Називається ця частина **зовнішньою оточуючою пластинкою** (інша назва – **зовнішня генеральна пластинка**). За нею йдуть **остеони, або гаверсові системи** (рис. 6.77). Вони складають основну масу кістки і являють собою концентричні шари кісткових пластинок, які розміщуються навколо центрального (гаверсового) каналу остеону. Пластинки мають вигляд циліндрів, діаметром 100 – 500 мкм і завдовжки кілька сантиметрів. В остеоні їх від 3-х до 25-ти. Канал остеону має діаметр 20 – 120 мкм і містить дві дрібні кровоносні судини (артеріолу, венулу, або капіляр), оточені невеликою кількістю волокнистої сполучної тканини. У ній містяться остеогенні клітини-попередниці, остеобласти та остеокласти в стані спокою, нервові волокна та лімфатичні капіляри. Канали остеонів сполучаються один з одним, надкістям та кістково-мозковою порожниною за допомогою косо розміщених **фолькманівських каналів**. Зовнішньою межею остеона є спайна (цементуюча) лінія, завтовшки 1 – 2 мкм, яка утворена переважно основною речовиною і майже не містить волокон. Діаметр остеону не перевищує 0,4 мм. Очевидно, він обмежується відстанню, на якій можуть ефективно працювати системи каналців у пластинках остеону. Оскільки ефективна передача речовин шляхом дифузії по міжклітинній рідині, яка наявна у каналцях, можлива лише на відстань 0,1–0,2 мм, тому й діаметр остеона не перевищує 0,4 мм.

Між остеонами розміщуються **вставні (інтерстиційні) пластинки**. Це залишки колишніх остеонів, які були зруйновані у процесі перебудови кістки.

За вставними пластинками залягає **внутрішня оточуюча (генеральна) пластинка**. За нею розміщена тонка вистилка **ендост**, аналогічна надкістю. Вона складається з безперервного шару плоских клітин, містить також остеогенні клітини та остеокласти. У кістці, яка перебуває у стані спокою (не росте), ендост складається з неактивних остеогенних клітин і тонких колагенових волокон, які переходять в ретикулярні волокна строми кісткового мозку. Однак ендост ніколи не перебуває у повному спокої. Адаже у процесі росту кістки порожнина кісткового мозку постійно розширюється. У результаті цього безперервний шар остеогенних клітин розривається

остеокластами, які викликають резорбцію кісткового матриксу з внутрішнього боку стінки трубчастої кістки. Таким чином, кістково-мозкова порожнина збільшується.

Гістогенез та регенерація кісткової тканини

Розвиток кісткової тканини називається **остеогенезом**. В організмі він може відбуватися двома способами: 1) *безпосередньо з мезенхіми (прямий остеогенез; 2) на місці утвореної раніше хрящової моделі (непрямий остеогенез)*.

1. Прямий остеогенез

Цей тип остеогенезу характерний для плоских кісток черепа, ключиць, фаланг пальців.

Оскільки деякі ділянки мезенхіми, де почався остеогенез і де немає хрящових зачатків, за зовнішнім виглядом являють собою мембранні структури, то такий остеогенез називають *інтрамембранним*. Він спостерігається уже на першому місяці і включає три основні стадії:

1) *формування клітинного острівця* (відбувається шляхом скупчення в місці розвитку майбутньої кістки клітин мезенхіми, які активно розмножуються);

2) *диференціацію клітин остеогенного острівця і утворення органічного матриксу кістки (остеоїду)*. Клітини мезенхіми в середині острівця перестають ділитися і перетворюються на остеобласти, які утворюють органічний матрикс (остеоїд);

3) *званняковіння остеоїда*. Здійснюється остеобластами шляхом відкладання кристалів гідроксиапатиту вздовж фібрил колагену і секретії матричних міхурців. Замурувавшись у матриксі, остеобласти перетворюються на остецити. У результаті утворюються перекладини (трабекули) грубоволокнистої кістки. Згодом трабекули зливаються в єдину сітку, проміжки якої заповнені волокнистою сполучною тканиною. Сформована таким чином кістка утворена грубоволокнистою кістковою тканиною і називається **первинною губчастою кісткою**. Надалі вона заміщується пластинчастою кістковою тканиною і називається **вторинною губчастою кісткою** (у дорослих).

2. Непрямий остеогенез

Характерний для більшості кісток скелета: трубчастих, кісток таза, основи черепа, хребців.

Відбувається як в ембріональному, так і в постембріональному періодах розвитку. Включає такі етапи:

1) *утворення хрящової моделі кістки*. Відбувається з мезенхіми, відповідно з закономірностями гістогенезу хряща. Сформована модель за формою схожа до майбутньої кістки і відрізняється від неї лише відсутністю діафізарної порожнини. Утворена вона гіаліновим хрящем, який зовні покритий надхрящем і збільшується як за рахунок апозиційного, так і інтерстиційного росту;

2) *утворення перихондральної кісткової манжетки*. У надхрящ врастають кровоносні судини. У зоні діафізу перицити кровоносних судин та клітини мезенхіми диференціюються в остеобласти. У результаті формуються **трабекули з грубоволокнистої кісткової тканини**, які утворюють ажурну манжетку (**перихондральне кісткове кільце**). Вона має вигляд циліндра й охоплює діафіз хрящової моделі, розміщуючись перихондрально (від гр. *peri* – навколо і *chondros* – хрящ). Перихондральна кістка безупинно потовщується і розростається від центру діафізу – до епіфізів. Згодом вона зазнає перебудови – грубоволокниста тканина заміщується пластинчастою; навколо кровоносних судин, які врастають у хрящ і орієнтовані уздовж моделі кістки, формуються остеони;

3) *утворення ендохондральної (енхондральної) кістки в діафізі*. Стиснуті перихондральним кільцем, хрящові клітини розміщуються паралельними рядами, утворюючи **клітинні колонки**. Між ними знаходяться довгі тяжі старої міжклітинної речовини хряща – хрящові балки. Через перихондральне кільце в хрящ врастають кровоносні судини, оточені перицитами та клітинами мезенхіми. Ці клітини та моноцити крові диференціюються в остеокласти (правильніше – хондрокласти), які руйнують старий хрящ. Рухаючись разом з кровоносними судинами, остеокласти залишають за собою широкі канали – **лакуни**. У цих лакунах клітини мезенхіми та перицити диференціюються в остеобласти, які утворюють грубоволокнисту кісткову тканину по периферії капілярів усередині хряща. Це так зване внутрішньохрящове, або енхондральне скостеніння.

Згодом в епіфізі також виникає точка скостеніння, яке поширюється на весь епіфіз, за винятком суглобового хряща і **хрящової (епіфізарної) пластинки**. Ця пластинка розміщується між діафізом

та епіфізом і ще називається епіфізарною лінією, або хрящовою пластинкою росту. За рахунок неї кості ростуть у довжину. Костеніє вона лише на 23 – 25 році життя.

ЛЕКЦІЇ 25-26. М'ЯЗОВА ТКАНИНА

11. Загальна характеристика м'язових тканин.
12. Поперечносмугаста (скелетна) м'язова тканина.
13. Механізм скорочення скелетних м'язів.
14. Серцева м'язова тканина.
15. Гладенька м'язова тканина.

М'язова тканина є комплексною системою, оскільки окрім м'язових клітин містить також сполучнотканинний компонент. Останній потрібен з двох причин. По-перше, клітини м'язової тканини активно функціонують і тому потребують доброго постачання киснем і поживними речовинами. По-друге, сполучнотканинний компонент м'яза є передавальною системою, яка об'єднує тягнуче зусилля м'язів.

Характерною особливістю м'язових тканин є те, що:

- 1) їхні клітини та волокна мають витягнуту форму;
- 2) міофіламенти та міофібрили, які являють собою скоротливі структури м'язових клітин та волокон, розміщуються поздовжньо;
- 3) оскільки м'язова тканина потребує багато енергії, вона містить багато мітохондрій та трофічних включень;
- 4) деякі різновиди м'язової тканини містять міоглобін, що сприяє підвищенню окисних процесів;
- 5) добре розвинуті структури, які накопичують та виділяють Ca^{2+} (наприклад, аЕПС);
- 6) м'язові тканини характеризуються значною васкуляризацією (вони містять багато кровонесних судин).

М'язові тканини класифікують за особливостями їх будови та функцій (морфофункціональна класифікація) та за походженням (гістогенетична класифікація).

Розрізняють два види м'язової тканини:

I. **Поперечносмугаста.** Характеризується поперечною посмугованістю. Включає два різновиди:

1) **Скелетна (соматична), або довільна.** Назва зумовлена тим, що принаймні одним кінцем такі м'язи прикріплені до скелета. Скорочення цих м'язів контролюється вольовими зусиллями, отже вони довільні. Але навіть без вольового контролю вони постійно перебувають у стані часткового скорочення, яке називається **тонус** (наприклад, підтримання положення голови не вимагає від нас постійних вольових зусиль).

2) **Серцева м'язова тканина.** Складає більшу частину маси серця (міокард). Наявна також у стінці легеневої та верхньої порожнистої вен. Від інших поперечносмугастих м'язів відрізняється тим, що має певні морфологічні відмінності та не піддається вольовому контролю.

II. **Гладенька м'язова тканина.** Складається з клітин, які не мають поперечної смугастості. Входить до складу стінок внутрішніх органів (наприклад, судин, сечового міхура, матки, кишки, шлунка).

Гістогенетична класифікація виділяє такі типи м'язової тканини:

1. **Соматичний тип.** Розвивається з міотомів сомітів, утворює скелетні м'язи, характеризується поперечною смугастістю.

2. **Целомічний тип.** Розвивається з міоепікардіальної пластинки вісцерального листка спланхнотомы (целомічної вистилки шийної частини ембріона), утворює міокард.

3. **Мезенхімний тип.** Розвивається з мезенхіми, утворює м'язи внутрішніх органів та судин, гладенький.

Поперечносмугасті м'язи (рис. 6.78)

Зовні м'яз покритий товстою оболонкою із відносно щільної сполучної тканини, яка називається **епімізієм**. З епімізієм всередину м'яза входять сполучнотканинні перегородки, які тягнуться вглиб тканини й оточують пучки м'язових волокон. Ці перегородки утворюють **перимізієм** і також служать для проведення в м'яз лімфатичних судин та нервів. Від перимізію, у свою чергу, відходять тонкі прошарки (пластинки) сполучної тканини, яка містить окремі

фібробласти, невелику кількість аморфної міжклітинної речовини та окремі колагенові волокна. Ці пластинки утворюють сітку між усіма м'язовими волокнами, яка називається **ендомізієм**. Ендомізієм містить багато капілярів і нервові волокна, які іннервують м'язові клітини. Таким чином, поперечносмугасті м'язові волокна розміщені поздовжньо і оточені сіткою з ендомізієм, через яку отримують живлення та іннервацію. На обох кінцях м'яза сполучнотканинні елементи продовжуються за межі м'язових волокон і змішуються з міцною сполучною тканиною, яка прикріплює м'яз до тих структур, до яких прикладається тягуче зусилля. Так, м'яз може закінчуватися біля сухожилка, прикріплюватися **шарпеевськими волокнами** до кістки чи р'яца.

Загалом у скелетних м'язах людини міститься приблизно 300 млн м'язових волокон. Порівняно з клітинами інших тканин, волокна поперечносмугастих м'язів дуже великі, їх діаметр 10 – 100 мкм, а довжина – 10–30 см. Кожне волокно містить багато ядер, кількість яких залежить від об'єму волокна. Діаметр волокон різний у різних м'язах. Також він залежить від статі (у чоловіків м'язові волокна товстіші), віку, характеру живлення та виконуваної роботи.

Характерною ознакою м'язових волокон є посмугованість. На поздовжніх зрізах скелетних м'язів помітні прямі поперечні смуги. Одні з них, темні, виявляють подвійне заломлення світла (**анізотропність**) і отримали назву **анізотропних дисків (А-дисків)**. Світлі смуги – **ізотропні (І-смуги чи І-диски)** – не здатні до подвійного переломлення світла. Посередині кожної І-смуги проходить тонка лінія, яка називається **Z-лінією**, або **телофрагмою**. Посередині А-смуги помітна світла зона – **Н-зона** (від нім. helle – світлий). Через центр Н-зони проходить **М-лінія (мезофрагма)**.

У м'язових волокнах виділяють: **міосимпластичну частину**, яка обмежена сарколемою, та **міосателітоцити**.

Міосимпластична частина включає в себе ядра міосимпласту, які залягають під сарколемою, та **саркоплазму**, яка утворює центральну частину волокна. Вони сплюснені, мають овальну форму, 1-2 ядерця. Довжина ядер становить 10 – 20 мкм. Залягають на відстані 5 мкм одне від одного. При різкому скороченні волокна здатні деформуватися, вкорочуватися та штопороподібно скручуватися.

Саркоплазма міосимпласту містить усі органели загального призначення (за винятком центріолей) та деякі спеціальні органели й включення. У м'язовому волокні виділяють такі функціональні системи: скоротливу, опорну, передачі збудження, енергетичну, синтетичну, лізосомну.

Зовні м'язове волокно покрите плазматичною мембраною, яка називається **сарколемою**. Вона дуже тонка і тому непомітна в світловий мікроскоп. Але базальну пластинку, котра прилягає до сарколеми, у світловий мікроскоп можна помітити. Сарколема бере участь у проведенні нервових імпульсів, які стимулюють м'яз, як уздовж, так і всередину волокна. *Проведення імпульсів усередину волокна здійснюється за допомогою T-системи*. Це система поперечних трубочок, які утворилися в результаті впинання сарколеми через рівні проміжки всередину саркоплазми. Розгалуження сусідніх трубочок охоплюють кожен саркомер і з'єднуються одна з одною. Кінцеві ділянки T-трубочок заходять у проміжки між цистернами ендоплазматичної сітки й утворюють з ними особливі структури – **тріади**.

У центральній частині м'язового волокна розміщені **міофібрили**. На поперечних зрізах їх можна помітити як темні цятки на фоні блідої саркоплазми. Цікаво, що міофібрили розподілені по перерізу волокна нерівномірно – вони зібрані у групи, які отримали назву **поля Конгейма**. Діаметр міофібрил – 1-2 мкм, а довжина дорівнює довжині м'язового волокна, в якому вони перебувають. Кількість міофібрил у волокні може коливатися від кількох десятків до кількох тисяч. Міофібрили характеризуються поперечною посмугованістю. Оскільки у волокні вони залягають впорядковано, то ізотропні та анізотропні диски одних міофібрил розміщуються навпроти таких же дисків інших міофібрил, що й визначає посмугованість м'язового волокна загалом.

Елементарними скоротливими одиницями поперечносмугастих м'язів є **саркомери**. Це ділянки міофібрил між парами сусідніх Z-ліній. У розслабленому м'язі вони мають довжину 2–3 мкм, а окремі їхні ділянки співвідносяться так: $H:A:I = 1:3:2$. Під час скорочення м'яза саркомер вкорочується на половину своєї довжини. У міофібрилі завдовжки 5 см налічується приблизно 20 000 саркомерів.

Саркомер являє собою систему розміщених у певному порядку білкових ниток (**міофіламентів**), що бувають двох типів: тонкі (**актинові**) і товсті (**міозинові**) (рис. 6.81 А).

Більша щільність та анізотропність А-дисків пов'язана з тим, що вони утворені міозиновими міофіламентами. Діаметр цих філаментів становить 10 – 12 нм, а довжина – приблизно 1500 нм. У

центрі А-диска міозинові філаменти дещо потовщені. При малому збільшенні електронного мікроскопа ці потовщення зливаються в єдину лінію – **мезофрагму (М-лінію)**.

Міозинові міофіламенти (рис. 6.79) складаються з молекул білка **міозину**. На нього припадає приблизно 45 % усіх білків міофібрили. Кожна така молекула має подвійну головку, довгу хвостову ділянку та шийку, яка зв'язує головку з хвостовою частиною. За формою вона нагадує ключку. Головка і частина хвостової ділянки, яка примикає до неї, завдовжки 60 нм, утворюють компонент, який називають **важким мероміозином**. Інша ділянка, завдовжки 90 нм, називається **легким мероміозином**. Молекула міозину здатна згинатися в двох місцях: у місці сполучення важкого мероміозину з легким та в ділянці шийки. При цьому подвійна головка та проксимальна частина хвоста здатні повертатися, як на шарнірах.

У товстих (міозинових) міофіламентах молекули міозину залягають паралельно, утворюючи пучок. Половина їх повернута головками до одного кінця міофіламенту, а інша – до другого. На електронних мікрофотографіях головки міозинових молекул добре помітні й отримали назву **поперечних містків**. Під час скорочення м'язового волокна вони утворюють сполучення між товстими та тонкими міофіламентами. Головки міозинових молекул розміщені у товстих міофіламентах так, що утворюють шість поздовжніх рядів. Таким чином, кожен ряд головок лежить точно навпроти одного з шести тонких міофіламентів, які на поперечному зрізі саркомера утворюють шестикутник навколо товстого міофіламенту. Центрувати товстий філамент між двома Z-лініями допомагає білок **тїтин** (рис. 6.81 Б). Він відповідає заї розслаблення саркомера, діючи як пружина. Кожен тїтиновий філамент одним кінцем прикріплений до Z-лінії, а іншим – до М-лінії. До складу М-лінії входять білки **міомеозин** (знаходиться в М-лінії, зв'язує тїтин, прикріплює та вирівнює товсті філаменти) (рис. 6.81 Б), та **креатинфосфатаза**.

Ізотропні диски складені актиновими філаментами (рис. 6.80). Ці міофіламенти мають довжину 1000 нм і діаметр 4 – 8 нм. Від Z-лінії актинові філаменти проходять через половину І-диска в А-диск і розміщуються гексагонально навколо міозинових, утворюючи **зону перекриття А-диска** (ця зона є найтемнішою ділянкою саркомера, оскільки в ній присутні як міозинові, так і актинові міофіламенти). У цій зоні шість актинових філаментів оточують кожен міозиновий. Крім скоротливого білка **актину**, актинові міофіламенти містять два регуляторних білки – **тропонін** та **тропоміозин**. Актинові міофіламенти сусідніх саркомерів сполучаються один з одним у районі Z-лінії. Вона являє собою складну тривимірну сітку, складену з особливих тонких ниток (Z-філаментів), які залягають зигзагоподібно, під кутом 45° до осі саркомера й утворюють чотирикутну структуру, яка зв'язує актинові нитки сусідніх саркомерів. Молекули тропоміозину, які мають вигляд ниток, з'єднуються в районі Z-лінії і йдуть у напрямках сусідніх саркомерів по актинових міофіламентах, обвиваючи їх у вигляді спіралі.

Субодиниці тропонінового комплексу розміщені між молекулами тропоміозину на однаковій відстані одна від одної (через 40 нм) уздовж жолобків між тяжами актину. Комплекс тропоніну та тропоміозину діє як єдиний молекулярний пристрій, який не дозволяє молекулам актину взаємодіяти з міозиновими головками товстих міофіламентів. Актин тонких міофіламентів може бути "відчинений" лише іонами кальцію, які звільняються з порожнини ендоплазматичної (саркоплазматичної) сітки, при поширенні нервового імпульсу по Т-системі. Коли стимуляція м'язового волокна припиняється – іони кальцію знову повертаються в ендоплазматичну сітку. З такими філаментами асоційовані також білки тропомодулін та небулін. **Тропомодулін** - кріпиться до вільного кінця актинового міофіламенту і регулює його довжину в саркомері (рис. 6.81 Б). **Небулін** - працює як "молекулярна лінійка", регулюючи довжину актинової нитки.

Механізм скорочення скелетних м'язів

Згідно з **теорією ковзаючих ниток**, тонкі нитки зміщуються відносно товстих, що й призводить до скорочення саркомерів та м'яза загалом. Для скорочення м'яза необхідно, щоб головки міозину на товстих філаментах здійснювали коливальні рухи – приєднувались до послідовного ряду молекул актину в тонких філаментах і "підтягували" їх, змушуючи рухатись відносно товстих міофіламентів.

У нормі скорочення скелетного м'яза починається після того як на нервово-м'язове сполучення (кінцеву пластинку) надійде нервовий імпульс. Ацетилхолін, звільняючись із терміналі аксона, зв'язується з рецепторами мембрани м'язового волокна і збуджує її. При цьому виникає електричний імпульс, який поширюється по Т-системі. У результаті мембрани кальцієвих резервуарів ендоплазматичної сітки у волокні починають випускати іони кальцію, які зв'язуються

з тропоніном і “відмикають” **активні центри** на актинових міофіламентах³⁷. Після цього головки молекул міозину, зв’язані з молекулами АТФ, утворюють місточки між актиновими та міозиновими філаментами, які розміщені під кутом 90° до актинових філаментів (рис. 6.81). Менш ніж за 1 мс після цього під впливом актин-міозинового комплексу відбувається гідроліз АТФ. При цьому нахил місточка відносно поздовжньої осі міозинової нитки змінюється приблизно на 40°. Це призводить до зміщення тонких філаментів відносно товстих приблизно на 10 нм. Після цього з місточком з’єдується наступна молекула АТФ. Це призводить до того, що місток розмикається і повертається в попереднє положення відносно міозинової нитки. Тепер він може зімкнутися з наступним активним центром на актиновій нитці. Таким чином, кожне змикання-розмикання супроводжується розщепленням молекули АТФ і відбувається з дуже коротким інтервалом. Коли м’яз скорочується, то не всі місточки у саркомері замикаються одночасно – їх кількість зростає в міру скорочення м’яза.

Після смерті запаси АТФ у м’язах вичерпуються, місток не може розімкнутися і м’яз залишається у тому положенні, в якому він перебував на той момент, коли вичерпалися запаси АТФ. Такий стан називають заляканням трупа.

Таким чином, довжина саркомера змінюється внаслідок зміщення актинових ниток відносно міозинових.

Розслаблення м’яза. Кальцієві насоси, вмонтовані в мембрани кальцієвих резервуарів, постійно закачують кальцій назад. Якщо на кінцеву пластинку не надійде наступний нервовий імпульс і не викличе звільнення наступної порції іонів Ca²⁺, то їх концентрація у волокні швидко знизиться настільки, що скорочення стане неможливим і м’яз розслабиться. Це пов’язано з тим, що відщеплення іонів кальцію від тропоніну призводить до закриття активних центрів на актинових нитках і, відповідно, унеможливує утворення містків, а молекули тітину, діючи як пружини, ніби відштовхують Z-лінії від міозину.

Міосателітоцити (клітини-сателіти)

Міосателіти є характерним елементом м’язової тканини. Ці дрібні сплюснені клітини втиснуті у сарколему м’язових волокон і покриті разом з ними спільною базальною мембраною. Ядра в міосателітоцитів великі, вони займають майже всю клітину. На поперечних зрізах м’язових волокон ці ядра часто можна сплутати з ядрами самих м’язових волокон. Клітини-сателіти є камбіальними елементами скелетної м’язової тканини. Вони активуються при пошкодженні м’язових волокон і забезпечують їх репаративну регенерацію. Також беруть участь у гіпертрофії волокна при посиленому навантаженні. Кількість клітин-сателітів зменшується в міру постнатального розвитку. Так, у м’язових волокнах немовлят частка ядер міосателітоцитів становить 30 – 35 %, у дитинстві – 7 – 10 %, а в дорослих лише 5 %.

Виділяють три типи м’язових волокон:

- 1) **червоні** – повільні, тонічні, стійкі до втоми, з невеликою силою скорочення, окислювальні. Переважають у м’язах, які зазнають тривалих тонічних навантажень;
- 2) **білі** – швидкі, тетанічні, легко втомлюються, з великою силою скорочення, гліколітичні. Переважають у м’язах, які виконують швидкі рухи (наприклад, у м’язах кінцівок);
- 3) **проміжні** – швидкі, стійкі до втоми, з великою силою, окислювально-гліколітичні.

Ріст скелетних м’язів

У період постнатального росту м’язи повинні ставати довшими й товстішими, щоб зберігати пропорційність із скелетом, який збільшується в розмірах. Остаточні їхні розміри залежать від роботи (вправ), які вони виконують. Вважається, що після першого року життя подальший ріст м’язів повністю зумовлюється потовщенням окремих волокон (переважно білих), тобто являє собою **гіпертрофію**, а не **гіперплазію**. Гіпертрофія розвивається у відповідь на зростання навантаження. Потовщення м’язових волокон відбувається за рахунок того, що з білкових молекул, які синтезуються на рибосомах саркоплазми, будуються нові міофіламенти на поверхні вже існуючих міофібрил. Це відбувається в тому місці, де міофібрили контактують з саркоплазмою. Коли міофібрили досягають товщини, близької до максимальної, вони розщеплюються поздовж і кількість їх збільшується.

М’язові волокна подовжуються за рахунок злиття з клітинами-сателітами (міосателітоцитами). Крім того, в постнатальному онтогенезі можливе подовження міофібрил шляхом прибудови до

³⁷ Активними центрами називаються ділянки тонких філаментів, які здатні зв’язувати міозин.

їхніх кінців нових саркомерів. Це відбувається у тих місцях, де кінці м'язових волокон прикріплюються до щільної сполучної тканини.

Серцева м'язова тканина

До винайдення електронного мікроскопа вважали, що серцевий м'яз складається з розгалужених волокон, які не мають кінців, тобто що вони являють собою **синцитій** – безперервну сітку цитоплазми з багатьма ядрами. Однак пізніше було встановлено, що серцева м'язова тканина складається з окремих клітин (**кардіоміоцитів**), сполучених між собою за допомогою вставних дисків. Щілиноподібні простори між клітинами містять ендомізій, у якому проходять капіляри та лімфатичні судини (рис. 6.82).

Кардіоміоцити мають довжину 40–120 мкм, ширина 10 – 20 мкм. Мінімальні значення цих показників спостерігаються в передсердях. Деякі міоцити на кінцях роздвоюються і набувають вигляду букви **V**. У центральній частині клітини міститься одне або два ядра, які мають овальну форму. У ссавців двоядерними є понад 50 % кардіоміоцитів. Цікавою особливістю цих клітин є те, що для них характерна поліплоїдія. Найсильніше вона виражена в шлуночках серця, де кількість диплоїдних міоцитів незначна.³⁸

Кардіоміоцити поділяються на три типи: **робочі, провідні, секреторні**.

Міофібрили міоцитів розміщуються на периферії клітини, а не в центрі, як у поперечносмугастій скелетній м'язовій тканині. Скоротливий апарат найкраще розвинутий у робочих міоцитах, де становить до 70 % об'єму клітини. Утворений він поперечносмугастими міофібрилами, які схожі з міофібрилами скелетних м'язів. Саркомери в кардіоміоцитах дещо менші – приблизно 2 мкм. Міофібрили серцевих міоцитів часто зливаються одна з одною, утворюючи єдину структуру. Їх скоротливі білки мають деякі біохімічні відмінності від білків скелетних м'язів.

У клітинах серцевого м'яза дуже добре розвинутий енергетичний апарат. Тут дуже багато мітохондрій, вони лежать рядами між міофібрилами і займають до 40 % об'єму саркоплазми. Між мітохондріями часто трапляються гранули глікогену. Мітохондрії, глікоген, мішечки комплексу Гольджі та ліпідні краплинки зазвичай зосереджуються поблизу полюсів ядра. Саркоплазматична сітка розвинута гірше, ніж у скелетних волокнах, вона гірше накопичує кальцій і не утворює термінальних цистерн. Швидкість виділення іонів кальцію під час розслаблення серцевого м'яза незначна, що забезпечує автоматизм кардіоміоцитів.

Структурні елементи кардіоміоцитів оновлюються з великою швидкістю. Тому в них добре розвинуті ендосоми, лізосоми та залишкові тільця. Лізосоми розміщуються біля полюсів ядра. Вони займають приблизно 10 % об'єму саркоплазми. Залишкові тільця представлені ліпофусциновими крапельками. Їх особливо багато в старшому віці (тоді вони можуть складати до 20 % сухої маси міокарду).

У кардіоміоцитів дуже добре розвинута Т-система, яка дещо відрізняється від такої поперечносмугастих скелетних м'язів. Т-трубочки широкі, містять компоненти базальної мембрани і разом із елементами саркоплазматичної сітки утворюють **діади**³⁹, які розміщені в ділянці Z-ліній. Т-трубочки найкраще виражені в міоцитах шлуночків і майже не трапляються в міоцитах передсердь. Контактів між Т-трубочками та саркоплазматичною сіткою в серцевому м'язі менше, ніж у скелетному. Тому для його скорочення необхідне надходження кальцію ззовні (зокрема з міжклітинного простору). Відомо, що введення в кров солі кальцію підсилює роботу серця.

Міоцити міцно з'єднуються один з одним за допомогою **вставних дисків**, завдяки чому й утворюють єдину сітку. У з'єднанні міоцитів бере участь їхня сарколема, яка утворює в зоні вставного диска ряд вгинань у саркоплазму. Останні схожі на сосочки або на зубчики застібки "блискавка". У вставному диску розрізняють утвори типу **проміжних контактів, десмосом, замикаючих пластинок та смужок злипання**. Актинові філаменти прикріплюються до поперечних ділянок сарколеми вставного диска, оскільки їх топографія збігається з Z-лініями.

Типи міоцитів серця:

1. **Робочі** (про них уже говорилося) утворюють основну масу міокарда. Вони характеризуються добре розвинутим скоротливим апаратом.

³⁸ Серед тварин невідомо ні одного виду, який би мав повністю диплоїдні міоцити серцевої тканини.

³⁹ Ці утвори включають в себе одну Т-трубочку та одну цистерну саркоплазматичної сітки.

2. **Провідні міоцити або волокна Пуркінє, або атипові серцеві міоцити** здатні генерувати і проводити електричні імпульси. Вони утворюють вузли і пучки синовентрикулярної (провідної) системи серця. Серед них розрізняють декілька підтипів. На гістопрепаратах тяжі цієї тканини забарвлені набагато світліше, ніж робочі кардіоміоцити. Провідні міоцити оточені сполучнотканинною піхвою і лімфатичними судинами, які утворюють навколо міоцитів широкий перилімфатичний простір. Форма – видовжена, веретеноподібна, грушоподібна. Клітини містять одне, рідше два ядра. Міофібрили в саркоплазмі провідних міоцитів не мають чіткої лінійної орієнтації – часто вони перехрещуються під прямим кутом. Тому поперечна посмугованість у них виражена менше, ніж у робочих. Саркосом (мітохондрій) у провідних міоцитах дуже мало. Це свідчить про те, що окисні процеси в них ідуть слабо. Очевидно, тут відбувається безкисневе розщеплення глікогену. Гранулярна ендоплазматична сітка розвинута погано. Рибосом мало, Т-система відсутня. Тому, очевидно, що цей різновид серцевої тканини нездатний до активного скорочення.

3. **Секреторні (ендокринні) кардіоміоцити** розміщуються в передсердях (особливо в правому). Ці клітини мають відростки. Скоротливий апарат у них розвинутий погано. Поблизу полюсів ядра розміщуються гранули діаметром 200 – 300 нм, що містять гормон, який називається **передсердний натрійуретичний фактор**. Цей гормон викликає посилену втрату натрію та води з сечею, розширення судин, зниження артеріального тиску, зменшення секреції вазопресину та кортизолу. Під час ембріогенезу усі міоцити серця здатні виробляти цей гормон. Але згодом таку здатність зберігають лише окремі міоцити передсердь.

Серцевий м'яз іннервується волокнами симпатичної та парасимпатичної нервової системи. *Нервова система не зумовлює скорочення серцевого м'яза, а лише регулює його.* Цікаво, що нервові волокна, які підходять до кардіоміоцитів, не утворюють на них нервово-м'язових закінчень, а відділяються від міоцитів досить широкою щілиною.

Гладенька м'язова тканина

Входить до складу стінок бронхів, шлунка, кишок, матки, маткових труб, сечоводів, сечового міхура (**вісцеральна гладенька м'язова тканина**) та судин (**васкулярна гладенька м'язова тканина**). Також гладенька м'язова тканина трапляється у шкірі (тут вона утворює м'язи, які піднімають волосину) та в капсулах і трабекулах селезінки, яєчка.

Скорочується така тканина порівняно повільно, але здатна забезпечувати тривале тонічне скорочення.

Гладенька м'язова тканина складається з гладеньких міоцитів. Це веретеноподібні клітини, довжина яких 20 – 1000 мкм, а ширина – 2 – 20 мкм. Вони можуть скорочуватися на 20 % довжини. Максимальних розмірів досягають міоцити матки ссавців під час вагітності. Зовні міоцити покриті сарколемою, над якою знаходиться базальна мембрана.

У центрі клітини залягає видовжене паличкоподібне ядро, середня довжина якого становить 10 мкм, а ширина – 1–3 мкм. Хроматин ядра дрібнозернистий, спостерігається декілька ядерць.

Комплекс Гольджі та мітохондрії розміщені біля полюсів ядра, а центріолі спостерігаються поблизу одного з його полюсів. Саркоплазматична сітка розвинута гірше, ніж в поперечносмугастих м'язах.

Міоцити гладеньких м'язів не мають поперечної смугастості, оскільки їхні актинові та міозинові філаменти не знаходяться в певних просторових співвідношеннях один з одним – тобто вони не утворюють окремих саркомерів. Z-пластинок немає, а регуляторні білки (тропонін та тропоміозин) – є.

У цитоплазмі гладеньких міоцитів наявні тонкі – актинові (завтовшки 7 нм) та товсті – міозинові (завтовшки 17 нм) міофіламенти. Але на відміну від поперечносмугастих тканин, вони **не утворюють фібрил**. Тонкі філаменти переважають над товстими як за кількістю, так і за об'ємом. Крім **м'язового актину**, в них наявний також **цитоплазматичний актин**. Актинових філаментів у гладеньких міоцитах більше, ніж у скелетних м'язах. Розміщуються вони пучками з 10 – 20 філаментів. Ці пучки залягають паралельно або під кутом до поздовжньої осі клітини. Цікаво, що кінці актинових міофіламентів прикріплені не до Z-ліній, а до особливих утворів, які називаються **щільними тільцями** (рис. 6.83 А). Щільні тільця містять α -актин і мають довжину приблизно 1 мкм, а ширину – 0,35 мкм. Вони розкидані по цитоплазмі або прикріплені до сарколеми. Потрібно зауважити, що останній вислів не зовсім відповідає істині. Сучасні електронно-мікроскопічні дослідження показали, що лише на ультратонких зрізах щільні тільця, які прикріплені до сарколеми, виглядають дрібними окремими утворами. Насправді ж вони мають вигляд довгих ребер, які тягнуться паралельно одне до одного по внутрішній поверхні сарколеми,

вздовж поздовжньої осі клітини. Щільні тільця, які містяться в саркоплазмі, також не “розкидані” – вони залягають вздовж поздовжньої осі клітини у вигляді ланцюжків. Відстань між тільцями в ланцюжку становить приблизно 2 мкм. Вони з’єднуються одне з одним нитками цитоплазматичного актину. М’язовий актин заходить у щільні тільця під кутом, а проміжні філаменти оточують їх по периферії. Припускають, що щільні тільця є аналогами Z-ліній скелетних м’язових волокон.

Міозинові міофіламенти менш численні, ніж актинові (співвідношення 1/12). До того ж, вони значно коротші. Від міозинових філаментів поперечносмугастої м’язової тканини вони відрізняються такими особливостями: а) їх довжина може бути різною; б) вони не мають гладенької центральної ділянки, оскільки покриті міозиновими головками по всій довжині. За рахунок цього площа перекриття актинових та міозинових ниток збільшується і зростає сила скорочення.

Скорочення гладеньких м’язів відбувається згідно з теорією ковзаючих ниток. Але відбувається воно повільніше, ніж у скелетних м’язах, оскільки АТФ гідролізується з меншою швидкістю.

Механізм скорочення гладеньких міоцитів

Для скорочення гладеньких міоцитів також необхідні іони Ca^{2+} . Вони виділяються саркоплазматичною сіткою та **кавеолами**. Останні являють собою колбоподібні впинання сарколеми, які мають діаметр приблизно 70 нм. У клітині їх може бути до кількох тисяч, а їхня площа може становити 1/3 площі поверхні сарколеми. Вони містять великі концентрації кальцію і можуть транспортувати його як у саркоплазму, так і з неї.

Цікаво, що, на відміну від смугастих волокон скелетних м’язів, кальцій діє здебільшого не на актин, а на міозин гладеньких міоцитів. Під впливом кальцію активується особливий фермент (кіназа легких ланцюгів міозину), який фосфорилує легкий ланцюг міозину. Без цього взаємодія міозину з актином у гладеньких міоцитах неможлива.

Ми уже згадували, що Z-ліній у гладеньких міоцитах немає. Постає закономірне запитання до чого ж прикладається тягуче зусилля (сила скорочення)?

У цитоплазмі гладеньких міоцитів, крім тонких та товстих філаментів, були виявлені проміжні філаменти, завтовшки приблизно 10 нм. Вони закінчуються на щільних тільцях, які прикріплені до сарколеми та розкидані в цитоплазмі міоцитів (рис. 6.83 Б).

Очевидно, сила скорочення передається через проміжні філаменти на щільні тільця, які прикріплені до сарколеми. У результаті поздовжня вісь міоцита вкорочується. Ділянки клітини, які містяться між щільними тільцями можуть випинатися під час скорочення.

В організмі тварин та людини є клітини, які досить схожі на гладенькі міоцити, але, водночас, відрізняються від них певними особливостями.

Насамперед це клітини, про які ми уже згадували, коли вивчали секреторні відділи екзокринних залоз. Це **міоепітеліальні** клітини. Вони мають зірчасту форму, для них характерна наявність багатьох відростків, які утворюють “кошик” навколо секреторного відділу залози. У протоках залоз форма міоепітеліальних клітин може бути веретеноподібною. У відростках клітин добре помітні міофіламенти. У молочній залозі ці клітини скорочуються при введенні гормону окситоцину, така ж реакція на цей гормон характерна й для гладеньких міоцитів матки. Але, ці клітини походять не з мезодерми, а з ектодерми, що, власне, й відображає назва – **міоепітеліальні**.

Міоепітеліальні клітини утворюються з клітин зовнішнього шару очного бокалу (тобто мають нейральне походження). Вони утворюють м’язи райдужки.

Ендокринні гладенькі міоцити є видозміною гладеньких міоцитів. Вони входять до складу стінок артеріол нефронів. Скоротливий апарат таких клітин редукований, а синтетичний – навпаки – дуже добре розвинутий. Продукують **ренін** – фермент, який накопичується в цитоплазмі у вигляді покритих мембраною гранул, а згодом виводиться шляхом екзоцитозу.

Міофібробласти. Це видозмінені фібробласти сполучної тканини, які продукують волокна та аморфну речовину, але водночас здатні до скорочення. Різновидом міофібробластів є міоїдні клітини, які входять до складу стінки звивистого каналця яєчка.

Ріст гладеньких м’язів

Як і інші м’язи, гладенькі також відповідають на збільшення навантаження компенсаторною гіпертрофією. Але це не є єдина можлива реакція. Так, наприклад, під час вагітності збільшуються не лише розміри гладеньких міоцитів, але й їх кількість, тобто відбувається **гіперплазія**. Кількість гладеньких м’язових клітин може зростати й при деяких хворобах. Наприклад, вогнища проліферації гладеньких м’язових клітин можна виявити при атеросклерозі (хвороба, яка уражає артерії).

ЛЕКЦІЇ 27-28. НЕРВОВА ТКАНИНА

1. Загальна характеристика нервової тканини.
2. Нейрони.
3. Нейроглія.
4. Нервові волокна.
5. Нервові закінчення.
6. Гістогенез нервової тканини.

Для узгодження діяльності різних частин організму потрібна координаційна система відповідної складності. Такою системою є нервова система (НС). Вона сприймає явища навколишнього світу і забезпечує реакцію організму на них. Сприйняття інформації здійснюється за допомогою **рецепторів**. Розрізняють **екстерорецептори**, які сприймають сигнали про зміни в оточуючому середовищі, та **інтерорецептори**, які сигналізують про зміни що відбуваються в самому організмі. Відповідно до форм енергії, на які вони реагують, рецептори поділяють на: термо-, механо-, фото-, хемо- та електрорецептори.

В основі функцій нервової системи лежить **рефлекс** (reflexus – повернення назад). Він ґрунтується на відображенні об'єктивних явищ зовнішнього або внутрішнього середовища організму. Рефлекторна теорія розроблена І. П. Павловим та І. М. Сеченовим. Основні функції НС: відображення явищ зовнішнього світу і внутрішнього середовища організму, генерація і проведення нервових імпульсів та інтеграція діяльності усіх систем організму.

Нервова тканина є провідною тканиною нервової системи. Вона вважається найдосконалішою формою організації живої речовини на нашій планеті. Вона складається з клітин двох типів:

- 1) нейронів, які здатні продукувати та проводити нервовий імпульс;
- 2) гліоцитів (клітин нейроглії), які виконують допоміжні функції: опорну, трофічну, ізоляційну, захисну.

Сукупність гліоцитів утворює **нейроглію**. Клітини нейроглії поділяються на макрогліюцити і мікрогліюцити.

Нейрони та макроглія є похідними нейрального зачатка, а мікрогліюцити розвиваються з моноцитів (тобто походять з мезенхіми).

Нейрони (рис. 6.84)

Нервові клітини (нейрони) можуть мати різноманітні розміри. Їх діаметр може коливатися від 4–5 мкм – до 140 мкм. Загальна кількість нейронів у НС людини складає понад 100 мільярдів (10^{11}). За деякими оцінками, вона досягає одного трильйона (10^{12}). До моменту народження нейрони втрачають здатність до поділу, тому в постнатальному онтогенезі їх кількість не збільшується, а поступово зменшується. Загибель нейронів у дорослої людини невелика і здійснюється шляхом апоптозу, до якого нейрони стійкі, як і інші клітини, що не оновлюються. На старість загибель цих клітин значно прискорюється, що призводить до загибелі 20 – 40 % клітин в деяких ділянках головного мозку. Також загибель нейронів спостерігається при таких недугах, як хвороба Альцгеймера, Гентінгтона, Крейцфельда-Якоба, Паркінсона. У 90 % хворих на СНІД 40–50 % нейронів кори мозку гинуть шляхом апоптозу, що призводить до різноманітних захворювань.

Нейрон складається з тіла і відростків.

Та частина нейрона, в якій міститься ядро та найважливіші органоїди, називається **перикаріон (тіло нейрона)**. Перикаріон містить синтетичний апарат клітини. Його плазмолема (**нейрилема**) виконує рецепторні функції – на ній знаходяться численні нервові закінчення (**синапси**), які отримують гальмівні та збуджуючі сигнали від інших нейронів.

У центрі нейрона лежить кругле світле ядро, в якому мало хроматину. У нейронах деяких гангліїв вегетативної нервової системи є до 15 ядер. У ядрі є одне чи декілька ядерць. У жінок поблизу ядерць часто трапляється **тільце Барра**.

Цитоплазма багата на органели. Добре розвинута грЕПС. Її цистерни утворюють окремі комплекси, які складаються зі сплюснених елементів, що залягають паралельно один до одного. При фарбуванні аніліновими барвниками вони мають вигляд базофільних брилок, які називаються **тигroidною речовиною, тигroidом** або **речовиною Нісля**. Під час тривалого подразнення чи пошкодження нейрона комплекси грЕПС розпадаються на окремі елементи, що на світлооптичному рівні призводить до втрати тілець Нісля (**тигролізу**).

аЕПС нейрона являє собою тривимірну сітку, яка бере участь у внутрішньоклітинному перенесенні речовин та синтетичних процесах.

Добре розвинутий комплекс Гольджі, він складається з великої кількості диктіосом, які розміщені поблизу ядра.

У нейронах є багато мітохондрій, що свідчить про високу синтетичну активність. У нейронах спостерігається висока активність лізосом, які забезпечують постійне оновлення компонентів цитоплазми нейрона. Добре розвинутий цитоскелет, який складається з **мікротрубочок** (нейротрубочок) мікрофіламентів та проміжних філаментів (**нейрофіламентів**). Вони утворюють тривимірну опорно-скоротливу сітку, яка підтримує форму клітини, зокрема довгого відростка аксона. Під час фіксації нейрофіламенти склеюються в пучки, які забарвлюються солями срібла. На рівні світлової мікроскопії такі утвори відомі під назвою **нейрофібрил**⁴⁰ (діаметр 0,5 – 3 мкм).

У цитоплазмі нейрона спостерігаються вclusions. Це ліпідні крапельки та гранули **ліпофусцину**⁴¹, **нейромеланіну** (в нейронах чорної субстанції та блакитної плями).

Дендрити (від гр. dendron – дерево) – короткі відростки нейронів, що деревоподібно галузяться. Вони проводять імпульс до тіла нейрона і отримують сигнали від інших нейронів (через численні аксо-дендритні синапси). Ці синапси розміщені в ділянках **дендритних шипиків** (особливих випинів цитоплазми). У багатьох шипиках є особливий шипиковий апарат, який складається із 3-4 сплюснених цистерн, розділених ділянками щільної речовини. Шипики можуть руйнуватися і знову виникати. Їх кількість зменшується під час старіння та при зниженні функціональної активності нейронів.

Аксон (від гр. axis – вісь), або **неврит**, – довгий відросток нейрона, по якому імпульс іде від тіла клітини. Він має приблизно однакову товщину по всій довжині. У людини аксони мають довжину від 1 мм – до 1,5 м. Великі аксони містять до 99 % цитоплазми нейрона. Аксон відходить від потовщеної ділянки перикаріону, яка називається **аксонний горбик**. У цій ділянці генеруються нервові імпульси. Майже на всьому протязі він покритий оболонкою з гліальних клітин. У цитоплазмі аксона є пучки мікротрубочок, цистерни аЕПС, елементи комплексу Гольджі, мітохондрії, мембранні міхурці, сітка мікрофіламентів. Тигроїдної речовини в аксоні немає. Аксон може утворювати **колатералі** (відгалуження, що відходять від нього під кутом 90°). На кінці аксон часто розпадається на кущик тоненьких гілочок, які називаються **телодендрії**.

Переміщення по аксону різних речовин та органел називають **аксонним транспортом**. Речовини переносяться в цистернах аЕПС та міхурцях, які переміщуються вздовж аксона завдяки взаємодії з мікротрубочками цитоскелету. Виділяють: **антероградний** транспорт (з тіла по аксону) та **ретроградний** (з аксона в тіло).

У ЦНС дуже багато нейронів. Загальна довжина усіх провідних шляхів, які вони утворюють, складає 300 – 400 тисяч кілометрів (відстань від Землі до Місяця).

Існує морфологічна, функціональна та біохімічна класифікації нейронів.

Морфологічна враховує кількість відростків, згідно з нею виділяють (рис. 6.84):

1. **Уніполярні** нейрони (з одним відростком) у ссавців не трапляються.
2. **Біполярні** – мають два відростки (аксон та дендрит).
3. **Псевдоуніполярні** – різновид біполярних. Від перикаріону відходить один відросток, який незабаром ділиться на аксон та дендрит.
4. **Мультиполярні** – мають три і більше відростків, серед яких є один аксон, а решта – дендрити. Описано понад 80 різновидів таких клітин, які за формою перикаріона поділяють на веретеноподібні, зірчасті, пірамідні, кошикоподібні, грушоподібні тощо.

Функціональна класифікація (за функціями)

1. **Чутливі (рецепторні)** – передають імпульс до центральних відділів НС.
2. **Рухові** – передають збудження від ЦНС до робочих органів.
3. **Вставні (асоціативні)** – здійснюють зв'язки між нервовими клітинами (між чутливими та руховими нейронами).

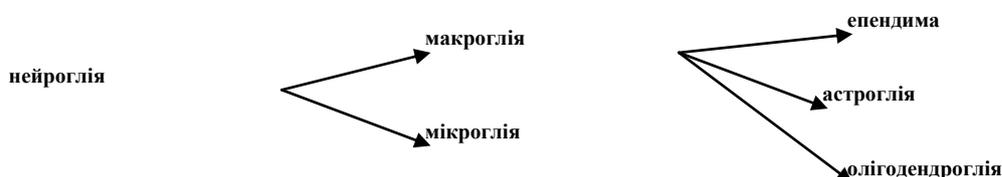
⁴⁰ Таким чином, нейрофібрили є *артефактами* – ознаками, які відсутні в тканинах під час життя і які виникли внаслідок втручання дослідника.

⁴¹ Це т. з. пігмент старіння. Але його можна виявити навіть у нейронах ембріонів.

Біохімічна класифікація нейронів (базується на хімічних особливостях нейромедіаторів, які використовуються нейронами у передачі нервових імпульсів. Виділяють: **холінергічні** (медіатор ацетилхолін), **адренергічні** (медіатор норадреналін), **дофамінергічні** (медіатор дофамін) і т. д.

Нейроглія (*neuron* – нейрон і *glia* – клей)

Надзвичайно важлива частина нервової тканини, яка забезпечує опорну, трофічну, ізоляційну, секреторну і захисну функції. Вона заповнює простір між нейронами і їхніми відростками та зв'язує їх в єдине ціле. Нейроглія поділяється на такі різновиди:



Епендима (ependyma – верхній одяг, вистилка)

Найдревніший вид макроглії. Її клітини – епендимоцити – мають кубічну або циліндричну форму (рис. 6.85). Епендима найкраще розвинута у нижчих хребетних. У вищих – вона добре розвинута на ранніх стадіях розвитку нервової системи, коли диференціюються клітини нервової трубки. У дорослих ссавців, зокрема людини, її клітини утворюють одношарові пласти, які вистеляють порожнини шлуночків головного мозку і центральний канал спинного мозку. Латеральні поверхні клітин зв'язані міжклітинними з'єднаннями.

Ядра епендимоцитів містять щільний хроматин, органели розвинуті помірно. На апікальній поверхні наявні війки, за рахунок руху яких переміщується спинномозкова рідина. Від базального полюсу відходить довгий відросток, який тягнеться до поверхні мозку і входить до складу поверхневої граничної гліальної мембрани. Виділяють дві групи епендимоцитів:

Хороїдні епендимоцити (від грец. *choroidea* – тканина, що містить судини) – містяться в ділянках *судинних сплетінь*, де утворюється спинномозкова рідина. Мають кубічну форму і покривають випини м'якої оболонки мозку, яка вдається в просвіт шлуночків головного мозку. Апікальні поверхні цих клітин містять численні мікрворсинки, а базальні – утворюють випини (**ніжки**), які, переплітаючись, утворюють **базальний лабіринт**. Епендимоцити лежать на базальній мембрані, під якою розміщена пухка сполучна тканина м'якої оболонки мозку. У цій оболонці дуже багато кровоносних капілярів. Стінки цих капілярів мають підвищену проникність (за рахунок наявності численних пор у цитоплазмі ендотеліальних клітин). Епендимоцити входять до складу **гематолікворного бар'єру** між кров'ю і спинномозковою рідиною. Через цей бар'єр відбувається ультрафільтрація крові, яка призводить до утворення спинномозкової рідини. Швидкість фільтрації – приблизно 500 мл/добу.

Таніцити – спеціалізовані епендимоцити, які знаходяться в латеральних ділянках стінки III шлуночка, інфундибулярної кишені та серединного підняття. Форма – кубічна. Апікальна поверхня містить мікрворсинки та окремі війки. Від базальної відходить довгий відросток, який закінчується на кровоносному капілярі, утворюючи розширення у вигляді пластинки. Таніцити поглинають речовини зі спинномозкової рідини і транспортують їх у просвіт судин.

Астроглія (*astra* – зірка, *glia* – клей)

Виникає пізніше, ніж епендима. У вищих хребетних виконує опорну та трофічну функції. Її клітини – **астроцити** – найбільші серед клітин нейроглії. Трапляються вони у всіх відділах НС. Містять світле овальне ядро, світлу цитоплазму (порівняно бідну на органели), численні гранули глікогену і проміжні філаменти. Мають численні радіальні відростки (6.86). На кінцях цих відростків є пластинчасті розширення – **ніжки**, які з'єднуються одне з одним у вигляді мембран і оточують судини або нейрони. Астроцити утворюють щільні з'єднання між собою, та з клітинами олігодендроглії й епендимоцитами.

Астроцити діляться на дві групи:

Протоплазматичні. Трапляються переважно у сірій речовині головного і спинного мозку. Відростки численні, розгалужені, порівняно короткі й товсті. Волокон не утворюють. Переплетінням своїх відростків формують каркас (**струму**), на якій розміщуються нейрони.

У білій речовині головного та спинного мозку трапляються переважно **волокнисті (фібрилярні)** астроцити. Вони менш численні, мають довгі й тонкі відростки, що утворюють

пучки волокон. Їхні відростки заповнюють простір між тілами й відростками нейронів і утворюють густу сітку, в якій лежать нейрони. Відростки цих астроцитів підходять до кровеносних судин і утворюють граничні гліальні периваскулярні мембрани (таким чином вони відділяють нейрони ЦНС від крові та здійснюють трофічну функцію). Також утворюють граничний шар на поверхні спинного і головного мозку – граничну мембрану м'якої оболонки мозку, яка прилягає до базальної мембрани. Здатні до фагоцитозу (захисна функція), можуть виступати в ролі антиген презентуючих клітин.

Олігодендроглія (від гр. oligo – мало, dendron – дерево, glia – клей, тобто глія з малою кількістю відростків).

Складається з клітин – **олігодендроцитів** (рис. 6.86). Вони наявні у сірій та білій речовині мозку та за межами ЦНС. Оточують тіла нейронів і входять до складу нервових волокон та нервових закінчень. Ядро клітини – темне, цитоплазма щільна, добре розвинутий синтетичний апарат, багато мітохондрій, лізосом, гранул глікогену.

Виділяють декілька різновидів клітин олігодендроглії:

Мантіїні клітини (клітини-сателіти) охоплюють тіла нейронів у спинному й головному мозку та вегетативних гангліях. Їх тіла сплюснені, ядро невелике, овальної чи круглої форми. Виконують бар'єрну функцію, регулюють метаболізм нейронів, захоплюють нейромедіатори.

Лемоцити (шванівські клітини) беруть участь в утворенні нервових волокон, ізолюючи відростки нейронів. До складу їхніх плазмолем входять **мієлін**, який є добрим ізолятором. У ЦНС їх називають – **олігодендроцити**.

Мікроглія (рис. 6.86)

Представлена **мікрогліоцитами**, або **клітинами Гортгега**. Це дрібні, видовжені зірчасті клітини, з відносно короткими розгалуженими відростками. Розміщуються переважно уздовж капілярів у ЦНС. Характерною особливістю цих клітин є переважання гетерохроматину в ядрах та велика кількість лізосом у цитоплазмі. Функція – захисна (в тому числі й імунна). Їх називають макрофагами ЦНС. Ці клітини мають значну рухливість. При запальних і дегенеративних захворюваннях НС вони активуються, кількість їх збільшується, вони стають круглими, втрачають відростки і фагоцитують залишки загиблих клітин та сторонні часточки. Виконують функцію дендритних АПК. При захворюванні на СНІД відіграють важливу роль в ураженні ЦНС. Їх вважають своєрідним “троянським конем”, який розносить ВІЛ по ЦНС. Крім того, при СНІДі вони виділяють велику кількість цитокінів та токсичних радикалів, які спричиняють посилену загибель нейронів.

Нервові волокна

Нервовими волокнами називають відростки нервових клітин, оточені плазмолемою гліоцитів (олігодендроцитів та шванівських клітин). Нервові волокна утворюють в ЦНС провідні шляхи, а на периферії – нерви.

Відомо два типи нервових волокон: **мієлінові (м'якушеві)** та **безмієлінові (безм'якушеві)**. Складовими частинами нервових волокон обох типів є **центральний циліндр** (відросток нейрона), який оточений плазмолемою шванівських клітин.

Безмієлінові нервові волокна

Поширені переважно у внутрішніх органах. Здебільшого вони входять до складу вегетативної нервової системи. Утворюються вони шляхом занурення осьового циліндра в плазмолему шванівської клітини. Плазмолема останньої при цьому прогинається й оточує відросток нейрона, утворюючи у місці його занурення подвійну складку (**мезаксон**) (рис. 6.87). Часто безмієлінове волокно може мати у своєму складі від 7 до 20 осьових циліндрів. Оскільки таке нервове волокно нагадує електричний кабель, його ще **називають волокном кабельного типу**. Поверхня волокна покрита базальною мембраною.

Оскільки відростки нервових клітин оточені плазмолемою шванівської клітини лише один раз, то імпульс при проходженні частково розсіюється і проходить по безм'якушевих волокнах у 10 разів повільніше, ніж по м'якушевих (0,5 – 2 м/с).

Коли ЦНС розвивається в ній трапляються так звані “голі” безмієлінові волокна, які не мають оболонки зі шванівських клітин.

Мієлінові нервові волокна

Мієлінові волокна товстіші, ніж безмієлінові. Їх центральні циліндри також мають більший діаметр. Швидкість проходження нервового імпульсу по мієлінових волокнах досить велика (5 – 120 м/с).

Формування мієлінових нервових волокон в периферійній нервовій системі. Цей вид волокон характерний як для ЦНС, так і для периферійної нервової системи. При його формуванні шванівська клітина утворює довгий мезаксон, який багато разів обмотується навколо одного аксона, що занурюється в неї (рис. 6.87). Цитоплазма та ядро шванівської клітини витісняються на периферію, а її плазмолема ніби забинтовує подвійним шаром відросток. При цьому спостерігається утворення **мієлінових пластинок**, які виникають унаслідок злиття двох плазмолем двох сусідніх витків. Центральний циліндр може бути оточений десятками таких пластинок. У міру того як кількість витків мезаксона збільшується, вони розміщуються дедалі щільніше. Проміжки між ними, які містять цитоплазму шванівської клітини, зберігаються лише в окремих ділянках, що отримали назву **насідки Шмідта-Лантермана**. Периферійна зона мієлінового волокна, яка містить ядро та цитоплазму шванівської клітини, називається **шванівською оболонкою**. Зверху мієлінові волокна покриті базальною мембраною.

Відросток нервової клітини має значну довжину. Тому він оточений не однією, а багатьма шванівськими клітинами, які розміщені послідовно одна за одною. У місцях їх контакту мієлінової оболонки немає, і осьовий циліндр покритий лише шванівською оболонкою (тобто цитоплазмою шванівської клітини). Такі місця називаються **вузловими перехватами (вузловими сегментами)**, або **перехватами Ранв'є**. Ці перехвати повторюються уздовж нервового волокна через 1–2 мм. У ділянці перехвату аксон часто розширюється, а в його плазмолемі наявні численні натрієві канали, яких немає під мієліновою оболонкою.

Утворення мієлінових волокон у ЦНС. Будова мієлінових волокон ЦНС та ПНС схожа. Але в головному та спинному мозку вони утворені олігодендроцитами і, частково, астроцитами та не мають базальної мембрани. Коли утворюється мієлінове волокно в ЦНС, осьовий циліндр не занурюється в цитоплазму олігодендроцита. Він обхоплюється плоским відростком олігодендроцита, який багато разів обертається навколо нього, втрачаючи цитоплазму. При цьому витки відростка перетворюються на мієлінові пластинки. На відміну від шванівських клітин, один олігодендроцит може утворити своїми відростками до 50 нервових волокон. Центральний циліндр у ділянці перехвату Ранв'є не покритий шванівською оболонкою.

Пошкодження мієлінової оболонки та порушення в її формуванні призводять до важких хвороб (наприклад, розсіяний склероз).

Відповідно до особливостей будови та швидкості проведення імпульсу нервові волокна поділяють на такі різновиди:

1. **Товсті мієлінові** – проводять імпульси зі швидкістю 15 – 120 м/с). Вузлові перехвати в таких волокнах розміщуються на значній відстані один від одного.

2. **Мієлінові волокна середньої товщини** – мають менший діаметр, та тоншу оболонку, ніж волокна попереднього типу. Швидкість проведення імпульсів 5 – 15 м/с.

3. **Тонкі безмієлінові** – проводять нервові імпульси з найменшою швидкістю (0,5 – 2 м/с).

Нервові закінчення

Нервовими закінченнями називають кінцеві апарати нервових волокон. Відповідно до функцій вони поділяються на три групи: 1) **міжнейронні контакти (синапси)** – забезпечують передачу імпульсів між нейронами; 2) **ефекторні закінчення** – передають сигнали з нервової системи на робочі органи (залози, м'язи); 3) **чутливі (рецепторні) закінчення** – наявні на дендритах, сприймають подразнення із внутрішнього та зовнішнього середовища.

Міжнейронні контакти (синапси) поділяються на три групи: а) **синапси з хімічною передачею збудження**; б) **синапси з електричною передачею збудження**; в) **змішані синапси**.

Синапси з хімічною передачею є найбільш поширеним типом синапсів у ссавців (рис.6.88). Вони складаються з **пресинаптичної частини (пресинапсу)**, **постсинаптичної частини (постсинапсу)**, **синаптичної щілини**.

Пресинаптична частина утворена аксоном і являє собою його кінцеве потовщення, чи бляшку аксона. Вона містить мітохондрії, аЕПС, нейрофіламенти та синаптичні міхурці з медіатором (діаметром 20 – 65 нм). Медіатором може бути ацетилхолін, норадреналін, серотонін, амінокислоти (гліцин, γ -аміномасляна, глутамінова, аспарагінгова). На внутрішньому боці пресинаптичної мембрани, яка повернута до синаптичної щілини, є **пресинаптичне ущільнення**. Воно утворене фібрилярною гексагональною сіткою, вічка якої сприяють рівномірному розподілу синаптичних міхурців по поверхні мембрани.

Постсинаптична частина представлена **постсинаптичною мембраною**, яка містить синаптичні рецептори, які здатні зв'язуватися з нейромедіаторами. Залежно від того, до якої

частини нейрона належить ця мембрана, синапси поділяють на аксо-дендритні, аксо-соматичні, аксо-аксональні.

Синаптична щілина має ширину 10 – 30 нм, через що характеризується великим опором, який перешкоджає безпосередньому проведенню нервового імпульсу через неї. Вона містить глікопротеїнові **інтрасинаптичні філаменти** (завтовшки 5 нм), які належать до глікокаліксу і забезпечують адгезивні зв'язки пре- та постсинаптичної мембран і спрямовану дифузію медіатора. Коли на пресинаптичну мембрану приходить нервовий імпульс, вона деполаризується і медіатор шляхом екзоцитозу викидається з синаптичних міхурців у синаптичну щілину. Діючи на рецептори постсинаптичної мембрани, він викликає її деполаризацію та виникнення постсинаптичного потенціалу дії й утворення нервового імпульсу, або її гіперполяризацію, що призводить до реакції гальмування. Після припинення взаємодії медіатора з рецепторами постсинаптичної мембрани більша частина його захоплюється шляхом ендоцитозу пресинаптичною частиною синапса, а решта розсіюється та захоплюється гліальними клітинами. Такі медіатори як ацетилхолін розщеплюються спеціальними ферментами на складові, які невдовзі захоплюються пресинаптичною частиною.

Синапси з електричною передачею найчастіше трапляються у тварин з примітивною нервовою системою, хоча вони виявлені й у ссавців, у тому числі приматів. Кількість їх зменшується в процесі ембріогенезу. Вони являють собою щілинні з'єднання (рис. 6.89). Пресинаптична і постсинаптична мембрани в таких синапсах розділені вузькою синаптичною щілиною (ширина 2 – 4 нм). Ця щілина пронизана **коннексонами**. Це трубочки, утворені білковими молекулами, через які дрібні молекули та іони можуть переноситися з однієї клітини в іншу. Коли потенціал дії досягає ділянки щілинного з'єднання, електричний струм пасивно протікає через синаптичну щілину від однієї клітини до іншої. Нервовий імпульс здатний передаватися через електричні синапси в обох напрямках.

Електричні синапси широко розповсюджені в серцевому м'язі, гладеньких м'язях, епітеліальній тканині, тоді як в ЦНС вищих тварин вони нечисленні.

Відмінності між хімічними та електричними синапсами:

1) у хімічних синапсах інтервал між приходом імпульсу в пресинапс і виникненням постсинаптичного потенціалу становить 0,2 – 0,5 мс, в електричних – синаптична затримка відсутня;

2) для хімічних синапсів характерне одностороннє проведення збудження (від пре- до постсинапсу), тоді як електричні здатні проводити імпульс в обох напрямках;

3) електричні синапси забезпечують лише збудження постсинаптичного нейрона, тоді як хімічні – і збудження, і гальмування;

4) хімічні синапси краще зберігають сліди попередньої активності;

5) хімічні синапси більш чутливі до змін температури, що важливо для нервової системи пойкилотермних тварин.

Ефекторні нервові закінчення

Залежно від природи органу, який іннервується, вони поділяються на рухові (у м'язях) та секреторні (в залозах).

Нервово-м'язове закінчення (моторна бляшка) – це рухове закінчення аксона рухового нейрона (мотонейрона) на волокнах поперечносмугастих м'язів. Воно складається з кінцевого розгалуження аксона (пресинаптична частина), спеціалізованої ділянки на м'язовому волокні (постсинаптична частина) та синаптичної щілини (рис. 6.90). У великих м'язях один мотонейрон може іннервувати сотні й тисячі м'язових волокон, тоді як у дрібних м'язях, що виконують точні рухи, – кожне волокно чи група волокон іннервується окремим аксоном. Мотонейрон разом з м'язовими волокнами, які він іннервує, складають **рухову одиницю**.

Пресинаптична частина має досить цікаву будову. Поблизу м'язового волокна аксон втрачає мієлінову оболонку і розгалужується на декілька гілочок, які зверху покриті сплющеними шванівськими клітинами та базальною мембраною. Остання переходить із м'язового волокна.

Постсинаптична частина утворена сарколемою м'язового волокна, яка утворює численні складки – **вторинні синаптичні щілини**. Останні збільшують площу щілини і заповнені матеріалом, який є продовженням базальної мембрани. У ділянці моторної бляшки м'язове волокно не має поперечної смугастості, містить багато мітохондрій, цистерни грЕПС, рибосоми та скупчення ядер.

Синаптична щілина має ширину приблизно 50 нм. Розрізняють *первинний* та *вторинний синаптичний простір*. Перший знаходиться між сарколемою та аксолемою (ближче до останньої),

а другий утворений глибокими складками сарколеми, які переходять у поперечні трубочки Т-системи поперечносмугастого волокна. Медіатором для передачі збудження служить ацетилхолін. Після проходження імпульсу він руйнується спеціальним ферментом – **ацетилхолінестеразою**, який є в синаптичній щілині.

Рецепторні нервові закінчення поділяються на **екстеро-** та **інтерорецептори**. Залежно від природи подразника, на який вони реагують, їх поділяють на *механорецептори, хеморецептори, терморецептори, больові рецептори (ноцицептори)*.

Згідно з морфологічною класифікацією, виділяють **вільні** та **невільні** чутливі нервові закінчення. Невільні в свою чергу поділяють на **капсульовані** та **некапсульовані**.

Вільні чутливі нервові закінчення складаються лише з термінальних відгалужень дендрита чутливого нейрона (рис. 6.91). Трапляються вони в епітелії та сполучній тканині. Проникаючи в епітеліальний пласт, нервові волокна втрачають мієлінову й шванівську оболонки, а базальна мембрана їхніх шванівських клітин зливається з епітеліальною. Такі закінчення сприймають температурні, больові та механічні сигнали.

Невільні чутливі нервові закінчення містять усі компоненти нервового волокна. Їх поділяють на **капсульовані** (ті, що мають сполучнотканинну капсулу) та **некапсульовані** (не мають капсули).

Невільні некапсульовані чутливі нервові закінчення складаються з розгалужень дендритів, які оточені шванівськими клітинами. Трапляються в дермі шкіри та сполучній тканині слизових оболонок.

Невільні капсульовані чутливі нервові закінчення дуже різноманітні. Їх основу складають розгалуження дендрита, які оточені шванівськими клітинами, а зверху покриті сполучнотканинною капсулою. Різновидами таких закінчень є:

1. **Тільця Фатер-Пачіні (пластинчасті тільця)**. Трапляються в сполучній тканині внутрішніх органів та шкіри. Це круглі утвори, діаметром 1 – 5 мм, які сприймають тиск та вібрацію. Вони складаються з таких частин: а) **внутрішньої колби**, яка утворена дендритом чутливого нейрона та видозміненими сплющеними шванівськими клітинами, що його оточують (входячи в колбу, дендрит втрачає мієлінову оболонку); б) **зовнішньої колби**, яка являє собою сполучнотканинну капсулу з фібробластів та колагенових волокон, які утворюють 10 – 60 концентричних пластин, розділених прошарками рідини (рис. 6.91).

2. **Тільця Мейснера (дотикові тільця)**. Розміщуються переважно в сосочковому шарі дерми. Мають еліпсоподібну форму (рис. 6.91). Розміри – 50 – 120 мкм. Внутрішня колба цих тілець утворена дендритом чутливого нейрона, який позбавлений мієлінової оболонки і розгалужується у вигляді плоскої спіралі. У площині цієї спіралі лежать численні гліальні клітини. Сполучнотканинна капсула тонка, переходить в периневрій.

3. **Тільця Гольджи-Мазоні**. Особливістю цих тілець є те, що кінцеві розгалуження дендритів не утворюють плоскої спіралі.

4. **Тільця Руфіні** містяться в сполучнотканинній основі шкіри та суглобах. Це барорецептори. Форма веретеноподібна. Довжина 1 – 2 мм. Внутрішня колба утворена гліальними клітинами, між якими розміщені численні розгалужені терміналі дендритів, що мають розширення на кінцях. Капсула добре виражена, вона утворена колагеновими волокнами.

5. **Колби Краузе** – дрібні (40 – 150 мкм) круглі тільця, що є терморецепторами (холодовими) та механорецепторами. Розміщені в сполучній тканині сосочкового шару дерми, слизових та серозних оболонок. Внутрішня колба утворена сплющеними гліальними клітинами, між якими тонкі гілочки дендрита утворюють сплетіння, схоже на клубок. Капсула складається з плоских клітин, які є продовженням периневрію (рис. 6.91).

6. **Тільця Догеля (генітальні тільця)**. Вперше виявлені в сполучній тканині статевих органів, потім знайдені і в інших частинах тіла. За будовою нагадують колби Краузе. Відрізняються тим, що в їх утворенні беруть участь кілька дендритів чутливих нейронів, а навколо капсули є багато дрібних кровоносних судин. Це механо- та барорецептори.

7. **Нервово-м'язові веретена** є рецепторами розтягнення волокон поперечносмугастих м'язів. Це складні утвори, для яких характерна як чутлива, так і рухова іннервація. Кількість їх більша у тих м'язах, що виконують точні рухи. Довжина нервово-м'язового веретена складає 0,5 – 7 мм. Воно розміщується паралельно до волокон м'яза. Зверху веретено покрито сполучнотканинною капсулою, яка є продовженням периневрію. Усередині капсули знаходяться тонкі поперечносмугасті **інтрафузальні м'язові волокна** двох видів. Перший вид – це **волокна з ядерною сумкою**, в центральній частині яких міститься скупчення ядер. У веретені їх від одного

до чотирьох. Волокна з ядерним ланцюгом – тонші, ніж попередні, ядра в них розміщуються ланцюжком. У веретені таких волокон може бути до 10.

Чутливі нервові волокна утворюють кільцево-спіральні закінчення на центральній частині інтрафузальних волокон обох типів та гроноподібні закінчення біля країв волокон з ядерними ланцюжками.

Рухові нервові волокна утворюють дрібні нервово-м'язові синапси по краях інтрафузальних волокон і забезпечують їх тонус.

4. ТЕРМІНОЛОГІЧНИЙ СЛОВНИК

Аберация [від лат. aberratio – відхилення] – індивідуальне відхилення в будові. А. хромосом – зміна кількості хромосом – поліплоїдія, гаплоїдія, анеуплоїдія (див. генетика).

Автоліз [від грец. autos – сам і lysis – розчинення, розкладання] – розчинення структурних компонентів клітини під дією власних протеолітичних ферментів.

Авторадіографія [від грец. autos – сам, лат. radius – промінь і grapho – пишу] – сучасний метод цитологічних досліджень, що ґрунтується на фотохімічній дії йонізуючих випромінювань; дозволяє вивчати розподіл у клітинах речовин, помічених радіоактивними ізотопами.

Акроцентрична хромосома [акроцентричний – від грец. akron – вершина і лат. centrum – осереддя] – паличкоподібні хромосоми з центромерою (кінетохорою) на кінці.

Амітоз [від грец. a – заперечна частка і mitos – нитка] – прямий спосіб поділу клітини, при якому зберігається внутрішня структура ядра і не виявляються хромосоми; А. здійснюється перетяжкою або утворенням перегородки в ядрі з наступним поділом його на дві частини, потім ділиться цитоплазма й утворюються дві дочірні клітини. А. характерний для лейкоцитів і клітин злоякісних пухлин.

Амфіастер [від грец. amphī – навколо, із обох боків і astron – зірка] – фігура при мітозі на стадії анафази, що містить на полюсах дві астросфери, сполучені між собою нитками ахроматинового веретена.

Амфінуклеус [від грец. amphī – навколо, з обох боків лат. nucleus – ядро] – ядерце, що складається з двох частин: щільної та сильно вакуолізованої.

Анаболізм [від грец. anabole – підйом] – внутрішньоклітинний обмін речовин, при якому відбувається асиміляція органічних речовин у клітині.

Анаплазія [від грец. ana – префікс, що означає рух вгору, підсилення, зміну і plasis – утворення] – стійка диференціація клітин злоякісної пухлини зі змінами їхньої структури і біологічних властивостей. Розрізняють А.: біологічну, яка проявляється у втраті всіх функцій, крім функцій розмноження; біохімічну, яка характеризується втратою клітиною частини ферментних систем, характерних для першопочаткових клітин; морфологічну, яка характеризується зміною внутрішньоклітинних структур, форм і розмірів клітин, пов'язаною зі зниженням рівня диференціації й утратою ними спеціалізації.

Анафаза [від грец. ana – префікс, що означає рух угору, підсилення, зміну і phasis – поява] – третя стадія ділення клітин, яка характеризується швидким розходженням хромосом до полюсів клітини з утворенням дочірніх фігур, які називаються “дочірні зірки”.

Анеуплоїдія [від грец. an – заперечна частка, eu – добре, ploos – кратний і eidos – вид] – втрата або додавання однієї чи більше хромосом в хромосомному наборі, що призводить до зміни кількості хромосом у клітинах. Виникає під впливом яких-небудь зовнішніх чи внутрішніх факторів, які призводять до нерозходження хромосом при мітозі й порушення збалансованої кількості хромосом у наборах. Залежно від кількості відсутніх або перевищуючих нормальну кількість хромосом у диплоїдному наборі розрізняють: нульсомики, моносомики, трисомики, полісомики.

Антигін [від грец. anti – проти, genes – той, що народжує] – високомолекулярна, переважно білкова речовина, здатна при надходженні в організм викликати утворення особливих глобулінів – антитіл, специфічно реагуючих з А.

Антигінна структура клітини – сукупність усіх антигенів, притаманних різним частинам клітини.

Антимітотична речовина [антимітотичний – від грец. anti – проти і mitos – нитка] – речовина, яка гальмує процес поділу клітини, що обумовлює їхню протипухлинну дію.

Антимутагін [від грец. anti – проти, лат. mutatio – зміна і гр. genes – той, що народжує] – біологічно активна речовина, яка наявна в клітині або введена в неї ззовні і має здатність запобігати дії мутагену.

Апарат Гольджі (комплекс Гольджі) [complexus lamellosus] – органоїд клітини, який являє собою постійну високо диференційовану частину цитоплазми і складається з кількох пакетів подвійних мембран, між якими розміщені порожнини (цистерни) і невелика кількість дрібних та крупних міхуроподібних вакуоль на периферії комплексу. Локалізується переважно навколо клітинного ядра; бере участь у секреторних процесах.

Аутоліз [від грец. autos – сам і lysis – розчинення, розкладання] – див. автоліз.

Аутолізосо́ма [від грец. autos – сам, lysis – розчинення, розкладання і soma – тіло] – лізосома, в якій відбувається руйнування відмерлих внутрішньоклітинних структур. А. бере участь у процесах фізіологічної внутрішньоклітинної регенерації, аутолізу і т.д.

Аутосо́ма [від грец. autos – сам і soma – тіло] – звичайна, тобто така, що має однакову будову в самця й самки соматична хромосома. У диплоїдному наборі клітин людини міститься 22 пари А. і 1 пара статевих хромосом.

Аутофа́гія [від грец. autos – сам і phagos – пожирач] – руйнування клітин лізосомами цих або інших клітинних елементів.

Ахромати́н [від грец. a – заперечна частка і chroma – колір, забарвлення] – речовина клітинного ядра, яка міститься в складі ядерної сітки брилками хроматину і неінтенсивно забарвлюється (на відміну від хроматину) ядерними барвниками.

Ахромати́нове веретенó – апарат поділу клітини, який складається зі слабо забарвлених білкових ниток двох типів. Одні, не перериваючись, прямують під час мітозу від одного полюсу клітини до іншого, з'єднуючи таким чином центріолі двох клітинних центрів. Інші сполучають центріолі з центромерами хромосом. Нитки беруть участь у переміщенні хромосом до полюсів клітини під час анафази.

Ацентри́чний фрагме́нт хромосо́ми [ацентричний – від грец. a – заперечна частка і лат. centrum – осереддя] – фрагмент хромосоми, який відділився від неї і позбавлений центромери. Під час мітозу такі фрагменти залишаються на екваторі клітини і не потрапляють у ядра дочірніх клітин.

Ба́зихроматин [від грец. basis – основа і chroma – колір, забарвлення] – хроматин, який забарвлюється основними (лужними) барвниками.

Базофілі́я [від грец. basis – основа і phileo – люблю] – властивість клітинних структур забарвлюватись лужними барвниками.

Бівале́нт [від лат. bi – подвійний і valens – сильний] – дві гомологічні хромосоми, з'єднані (кон'югуючі) між собою в мітозі.

Біло́к (протеї́н) – високомолекулярна органічна сполука, побудована із залишків 20 амінокислот, якій належить провідна роль у процесах життєдіяльності організмів.

Біологі́чна мембра́на [cytolemma, plasmalemma] – цитоплазматична мембрана, функціонально активна поверхнева структура клітин, яка обмежує цитоплазму і більшість внутрішньоклітинних структур, а також утворює внутрішньоклітинну систему каналців, складок і замкнутих порожнин.

Біоси́нтез білка́ [біосинтез – від грец. bios – життя і synthesis – сполука] – складний хімічний багатоступінчастий процес за участю системи ферментів, який включає в себе реплікацію, трансформацію, транскрипцію; здійснюється за принципом матричного синтезу за участю нуклеїнових кислот.

Вакуо́лізація́ [фран. vacuole, від лат. vacuus – порожній] – дистрофічний процес у клітині, який характеризується утворенням у цитоплазмі вакуоль різного розміру, круглої або овальної форми, які містять прозору рідину, що складається з води, глікогену або ліпиду. При злитті ядро вакуолізується, клітина набуває вигляду міхурця, наповненого рідиною. В. трапляється при різних патологічних станах, при надлишковому накопиченні рідини в тканинах.

Вакуо́ля [фран. vacuole, від лат. vacuus – порожній] – порожнина в протоплазмі клітини, заповнена клітинним соком із включеннями; виконує травну, видільну функції, регулює осмотичний тиск.

Вакуо́льна систе́ма – мембранна система цитоплазми, яка включає ендоплазматичний ретикулум і комплекс Гольджі.

Віта́льне забарв́лення [вітальне – від лат. vitalis – живий] – прижиттєве зафарбовування клітин спеціальними барвниками, при якому клітина не гине.

Включе́ння цитопла́зми – компоненти цитоплазми, що являють собою відклади речовин, тимчасово виведених з обміну або кінцевих його продуктів.

Внутрішньокліти́нна вода – вода, що міститься в клітинах органів і тканин організму.

Внутрішньокліти́нна ріди́на – рідка фаза гіалоплазми клітинного ядра.

Вста́вка нуклеоти́ду [нуклеотид – від лат. nucleus – ядро і eidos – вид, вигляд] – включення в ланцюг нуклеотидів молекули ДНК додаткового нуклеотиду, що обумовлює спотворення генетичної інформації в межах певного гена.

Гаме́та [від грец. gamete – жінка, gametes – чоловік] – статеві клітини (чоловіча або жіноча), для якої характерний гаплоїдний набір хромосом.

Гаметоге́нез [від грец. gamete – жінка, gametes – чоловік і genesis – виникнення] – процес формування статевих клітин, що відбувається в особливих органах – гонадах. Суть Г. полягає в

тому, що в період розвитку статевих клітин ділення здійснюється особливим способом, який називається мейозом і забезпечує утворення статевих клітин із гаплоїдним набором хромосом.

Гаметоцит [від грец. gamete – жінка, gametes – чоловік і kytos – клітина] – молода статеві клітина (сперматоцит та ооцит), що розвивається.

Гапліод [від грец. haploos – простий, одиничний і eidos – вид] – організм або клітина з гаплоїдним набором хромосом.

Гаплоїдія [від грец. haploos – простий, одиничний і eidos – вид] – одинарний набір хромосом, де кожна гомологічна хромосома представлена в єдиному екземплярі. Г. позначається символом n , диплоїдія – $2n$. Гаплоїдний набір у людини складає 23 хромосоми (22 аутосоми і 1 статеву хромосому).

Гетерокаріозис [від грец. heteros – інший і karyon – горіх, ядро горіха] – співіснування в цитоплазмі однієї клітини генетично різних ядер.

Гетерохроматин [від грец. heteros – інший і chroma – колір] – г ділянки хроматину, які залишаються суцільними в проміжках між поділами клітини, тобто в інтерфазі, та інтенсивно забарвлюються цитологічними барвниками. Ділянки Г. являють собою частини диспіралізованих хромосом, які відрізняються малим ступенем розкручування хромосом і великою щільністю міофібрил хромосомного матеріалу. Г. включає гістоподібні білки і, на відміну від еухроматину, інертний стосовно передачі спадкової інформації.

Гетерохромосома [від грец. heteros – інший, chroma – колір і soma – тіло] – див. Хромосома статеві.

Гетерохронія клітинна [гетерохронний – від грец. heteros – інший і chronos – час] – неодноразність розвитку клітин у складі тканини. Поряд із більш диференційованими у тканинах завжди є молоді малодиференційовані клітини. Завдяки гетерохронії клітинного розвитку здійснюється адаптація тканини до умов.

Гібридизація клітин – об'єднання в одній клітині генетичної інформації початкових батьківських клітин. Гібрид має в собі поряд із ознаками й властивостями батьків свої особливості, які є результатом конкретного поєднання генів.

Гіалоплазма [від грец. hyalos – скло і plasma – оформлене, виліплене] – (матрикс цитоплазми) – високоупорядкована колоїдна система, в якій розміщені внутрішньоклітинні структури – ядро та всі інші органоїди (органели).

Гібрид [від лат. hybrida, hybrida – помісь] – організм (клітина), отримані в результаті об'єднання генетичного матеріалу різних за генотипом організмів (клітин), тобто гібридизації.

Гігантська клітинна – велике, одно- або багатоядерне цитоплазматичне утворення, яке перевищує розміри звичайної клітини гемопоезу в декілька разів. Г.к. утворюються завдяки подвоєнню кількості хромосом без поділу цитоплазми, а також злиття одноядерних клітин. До Г.к. належать мегакаріоцити, остеокласти, клітини Березовського-Штернберга та ін., які характеризуються атиповою морфологією.

Гіпоплазія [від грец. hupo – під, внизу (вказує на зниження в порівнянні з нормою) і plasma – оформлене, виліплене] – недорозвиненість клітин у зв'язку з порушенням нормального розвитку органу.

Гіпотеза (модель) Уотсона-Кріка – подвійна спіраль, структурна модель будови ДНК, яка пояснює спосіб запису генетичної інформації у молекулах ДНК і можливі хімічні механізми самовідтворення цих молекул. Г. (м.) У.-К., запропонована у 1953 році, стимулювала експериментальні, теоретичні роботи, які започаткували молекулярну біологію.

Гіпотрофія [від грец. hupo – під, внизу (вказує на зниження в порівнянні з нормою) і trope – їжа] – зменшення об'єму клітин і тканин внаслідок погіршення їхнього живлення.

Гіпохромазія [від грец. hupo – під, внизу (вказує на зниження в порівнянні з нормою) і chroma – колір] – слабке забарвлювання клітинних структур барвниками.

Гістогенез [від грец. histos – тканина і genesis – походження, виникнення] – процес утворення, розвитку, існування і відновлення тканин тваринного організму з клітинного матеріалу з їхніми специфічними, в різних органах, властивостями. Для Г. характерні: тканинна детермінація – спадкове закріплення властивостей клітин; інтеграція – встановлення між клітинами міцного зв'язку і взаємообумовленості їхнього розвитку; гетерохронія – неодноразність диференціації клітин.

Гістологія [від грец. histos – тканина і logos – слово, вчення] – наука про будову, функції, розвиток і взаємодію тканин, які складають організм багатоклітинних тварин. Г. вивчає тканини й

клітини за допомогою світлової та електронної мікроскопії, обробляючи матеріал спеціальними методами гістологічної техніки.

Гістохімія [від грец. histos – тканина і лат. chemia, chymia] – розділ гістології, який вивчає локалізацію різних хімічних речовин у певних структурах органів, тканин і клітин.

Глікокалікс [від грец. glykys – солодкий і лат. callum – товста шкіра] – зовнішній шар клітини тваринного організму. Г. лежить під клітинною мембраною і безпосередньо пов'язаний із зовнішнім середовищем клітини. Г. складається з полісахаридів та білків.

Гліколізис (гліколіз) [від грец. glykys – солодкий і lysis – розчинення, розпад] – ферментативний анаеробний процес розщеплення вуглеводів у клітині, який завершується утворенням молочної кислоти. Після загибелі клітини Г. посилюється.

Гольджісома (син. Диктіосома) – фрагмент комплексу Гольджі, який являє собою міхуроподібну вакуолю, сполучену з пакетами подвійних мембран. У світловому мікроскопі має вигляд гранул.

Дегенерація [від лат. degenero – вироджуюсь] – атрофія та руйнування окремих клітин або органів у процесі їхнього розвитку або дії пошкоджувальних факторів. Продукти переродження клітини піддаються автолізу або фагоцитозу.

Дедиференціація клітин [від лат. de – префікс, що означає припинення, заперечення і differentia – різниця] – спрощення структури клітин, втрата ними специфічних властивостей з поверненням примітивної будови й функцій.

Дезоксирибонуклеаза (ДНКаза) – фермент, який каталізує гідроліз ДНК і належить до класу гідролаз, групи фосфатаз. Міститься в клітинах тварин, рослин і мікроорганізмів. Має широке застосування в біохімічних дослідженнях та генній інженерії.

Дезоксирибонуклеїнова кислотá (ДНК) – високомолекулярна природна сполука, що міститься у складі ядра клітин живих організмів і разом із білками-гістонами утворює речовину хромосом. ДНК – носій генетичної інформації.

Дейтоплазма [від грец. deuterios – інший, наступний і plasma – оформлене, виліплене] – частина цитоплазми клітин, яка представлена різноманітними включеннями (капельки жиру, жовток, секреторні гранули, пігментні зерна).

Деліція [від лат. deletio – знищення] – втрата якоїсь ділянки хромосоми, один із видів генних або хромосомних мутацій. Д. може бути наслідком розриву хромосоми або результатом нерівного кросинговеру.

Десмосома [від грец. desmos – зв'язок і soma – тіло] – субмікроскопічна спеціалізована структура, яка забезпечує зв'язок між клітинами у багатоклітинних тваринних організмів.

Детермінація клітин [від лат. determinatio – визначення, обмеження] – тканинна специфічність клітин, шляхи розвитку клітин у напрямку утворення певних тканинних структур.

Детрит клітинний [від лат. detritus – стертий] – продукт розпаду клітин.

Дикаріон [від грец. di – префікс, що означає подвійний, двічі і karyon – ядро горіха] – наявність двох ядер у клітині. Д. виникає у клітинах аскоміцет і базидальних грибів під час статевого процесу.

Диктіосома [від грец. diktyon – сітка і soma – тіло] – компонент пластинчастого комплексу Гольджі, на який він розпадається під час мітозу. Являє собою стовпчики з 5-20 паралельних плоских мішечків, відстань між якими 20-25 нм.

Диплоїд [від грец. díploos – подвійний і eidos – вид, вигляд] – клітина або особина з 2-ма гомологічними наборами хромосом, які утворилися в результаті запліднення або з незапліднених яйцеклітин, які не зазнали редукційного поділу. Диплоїдні спорофіти вищих рослин, переважна більшість тварин. Організм, всі клітини якого (крім гамет) диплоїдні, називається диплонтом.

Диплоїдія [від грец. díploos – подвійний і eidos – вид, вигляд] – наявність диплоїдного набору хромосом.

Дисиміліація [від лат. dissimilis – несхожий] – процес розпаду складних органічних сполук, які входять до складу органів і тканин живого організму, на більш прості.

Диференціація клітин [диференціація – від лат. differentia – різниця] – перетворення в процесі онтогенезу спочатку однакових, неспеціалізованих клітин у спеціалізовані клітини тканин і органів.

Диференціація @дер [диференціація – від лат. differentia – різниця] – виникнення відмінностей у метаболічній активності й потенційних можливостях до розвитку ядер клітин у процесі цитогенезу.

Діаплазма [від грец. di – префікс, що означає подвійний, двічі і plasma – оформлене, виліплене] – цитоплазма тваринних клітин, яка розділена за своєю структурою та властивостями на ендоплазму й ектоплазму.

Дрблення – в цитології – послідовний мітотичний поділ заплідненої яйцеклітини, який не супроводжується ростом утворених клітин (бластомерів) і зумовлює у тварин і людини утворення щільного комплексу бластомерів – морули.

Дуплікація [від лат. duplicatio – подвоєння] – різновид хромосомних перебудов, при яких яка-небудь ділянка хромосоми у гаплоїдному наборі виявляється представленою двічі.

Екваци́йний поділ [від лат. aequatio – вирівнювання] – вторинний поділ дозрівання, в результаті якого з вторинного сперматоциту утворюються дві сперматиди, а з вторинного ооциту – яйцеклітина і вторинний полоцит. Кількість хромосом не змінюється і дорівнює гаплоїдній.

Екзоцитоз [від лат. exo – поза і kytos – клітина] – екзоцитоз – вихід речовин із клітини у вигляді секреторних гранул або вакуоль, які називаються екзосомами. Ек. явище протилежне ендоцитозу.

Екскреторне включення [від лат. excretum – виділене] — зовнішні кінцеві продукти внутрішньоклітинного обміну речовин, які виділяються з організму.

Екскреція клітини [від лат. excretio – виділяю] – виведення з клітини кінцевих продуктів внутрішньоклітинного обміну.

Екстрацелюларне утворення [від лат. extra – поза, зовні і cellula – клітина] — позаклітинні похідні клітини.

Екструзія ядерця [від лат. extrusio – виштовхую] — виштовхування ядерця з ядер у цитоплазму або за її межі.

Ектоплазма [від грец. ektos – поза, зовні і plasma – виліплене] – периферійний шар цитоплазми, у якому наявні спеціалізовані цитоплазматичні структури, які виконують у клітині певні функції.

Ендоплазма [від грец. endon – всередині і грец. plasma – виліплене] – внутрішній шар цитоплазми, який прилягає до ядра, багатий структурними компонентами, які беруть активну участь у внутрішньоклітинному метаболізмі.

Ендоплазматична сітка – органоїд клітини, який являє собою розгалужену систему субмікроскопічних каналців, трубочок, округлих і поздовжніх міхурців і мішечків, обмежених мембранами. Е.с. виконує важливу роль у житті клітини, забезпечуючи транспорт речовин у цитоплазмі.

Ендосо́ма [від грец. endon – всередині і гр. soma – тіло] – вакуолі, які утворюються в цитоплазмі в результаті ендоцитозу.

Ендоцитоз [від грец. endon – всередині і kytos – клітина] – утворення в цитоплазмі вакуоль (ендосом) при надходженні речовин у клітину шляхом піноцитозу.

Енуклеація клітини [від лат. ex – з і гр. nucleus – ядро] – видалення з клітини ядра у процесі нормального клітинного розвитку, наприклад, видалення ядер з еритроцитів.

Еукаріоти [від грец. eu – добре, повністю і гр. karyon – ядро] – одноклітинні або багатоклітинні рослинні чи тваринні організми, клітини яких на відміну від клітин прокариот диференційовані на цитоплазму, а ядро відмежоване каріолею.

Жовткова оболонка – одна з яйцевих оболонок, яка утворюється в період оогенезу за участю ооциту; є в більшості тварин і людини.

Жовток – дейтоплазма, поживні речовини, які накопичуються в яйцеклітинах тварин і людини у вигляді гранул (рідше утворюють суцільну масу).

Запліднення – злиття статевих клітин (гамет), в результаті якого утворюється зигота.

Зародкова плазма – сукупність спадкових одиниць, наявних в ядрах статевих клітин.

Зигота [від грец. zygotos – з'єднаний разом] – клітина, яка утворюється в результаті злиття гамет різної статі; запліднене яйце.

Зчеплення генів – розміщення генів в одній і тій же хромосомі й успадкування їх разом, на відміну від незалежного розподілу ознак.

Ізохромосо́ма [від грец. isos – рівний, однаковий, chroma – колір і soma – тіло] – хромосома, яка виникає при поперечному, а не поздовжньому поділі центромери в мейозі і має подвоєне друге плече.

Імунокомпетентна кліти́на [від лат. immunis – звільнений, позбавлений чогось і competens – відповідний] — клітина, здатна специфічно розпізнавати антигени і відповідати на них імунною реакцією. Такими клітинами є Т- і β-лімфоцити, які під впливом чужорідних антигенів диференціюються в сенсibiliзований лімфоцит і плазматичну клітину.

Імуноцит [від лат. *immunis* – звільнений, позбавлений чогось і *kytos* – клітина] — імунокомпетентна фагоцитарна клітина, яка здійснює імунну відповідь. Утворюється в кістковому мозку і лімфоїдних органах.

Інверсія [від лат. *inversio* – перевертання] — внутрішньохромосомна перебудова, при якій в частині хромосоми порядок локусів замінюється на обернений.

Індуктор [від лат. *Inductio* – наведення, спонукання] – низькомолекулярна речовина, яка блокує дію репресора; викликає в клітині синтез редукованих ферментів; регуляція його здійснюється за допомогою двох станів оперону.

Інженерія генетична – розділ молекулярної генетики, пов'язаний з цілеспрямованою зміною програм статевих клітин з метою надання початковим формам нових властивостей або створення принципово нових форм організмів. Основний метод Г.і. – вилучення з клітин організму гена або групи генів, сполучення їх з певними молекулами нуклеїнових кислот і впровадження гібридних молекул у клітини іншого організму.

Інженерія клітинна – метод конструювання клітин нового виду на основі їх культивування, гібридизації й реконструкції. У вузькому розумінні К.і. означає злиття протопластів.

Інтеграція клітин [від лат. *integratio* – поповнення, відновлення] — функціональне об'єднання клітин у систему, встановлення між ними взаємозв'язків і взаємообумовленість у процесі їхнього розвитку.

Інтерфаза [від лат. *inter* – між і грец. *phasis* – поява] – стадія життєвого циклу клітини між двома послідовними мітотичними поділами.

Інтрацелюлярний [від лат. *inter* – між і *cellula* – клітина] – внутрішньоклітинний, той, що локалізується всередині клітини.

Інформосома [від лат. *informatio* – виклад, пояснення і грец. *soma* – тіло] – внутрішньоклітинна частка в еукаріотних організмів, яка бере участь у біосинтезі білка; складається з РНК і білка у співвідношенні 1:3.

Каріограма [від грец. *karyon* – ядро горіха і *gramma* – рисунок, лінія] – відтворений у всіх деталях (фотографія або замальовка) і систематизований набір хромосом однієї клітини.

Каріокінéz [від грец. *karyon* – ядро горіха і *kinesis* – рух] – мітотичний, непрямий поділ клітини.

Каріокінéz [від грец. *karyon* – ядро і *kinesis* – рух] – зморщування ядра клітини при дистрофічних змінах у ній.

Каріолéма [від грец. *karyon* – ядро і *lemma* – оболонка] – оболонка, яка обмежує вміст клітинного ядра від цитоплазми, яка його оточує; складається із зовнішнього й внутрішнього листків, розділених перинуклеарним простором.

Каріолізіс [від грец. *karyon* – ядро і *lysis* – розчинення] – дегенеративні зміни ядра клітини, які супроводжуються інтенсивним набуханням, втратою здатності до забарвлення хроматину і наступним розчиненням ядра в цілому.

Каріолімфа [від грец. *karyon* – ядро і *lympha* – волога, чиста вода] – рідка гомогенна речовина клітинного ядра, обмежена ядерною мембраною. Під час мітозу ядерний сік зміщується з цитоплазмою клітини, яка розподіляється. В телофазі поряд із утворенням дочірніх ядер концентрується їхній вміст – каріолімфа. Хімічними компонентами К. є нуклеотиди, гістони, низка ферментів та ін.

Каріологія [від грец. *karyon* – ядро і *logos* – вчення] – розділ цитології, який вивчає розвиток і функції клітинного ядра.

Каріомембрана [від грец. *karyon* – ядро і лат. *membrana*] – див. Ядерна мембрана.

Каріомéry [від грец. *karyon* – ядро і *meros* – частина] – дрібні міхуроподібні частини ядра, які утворюються навколо окремих хромосом, при деяких формах атипичних мітозів.

Каріометрія [від грец. *karyon* – ядро і *metreo* – міра] – сукупність методів вимірювання об'ємів ядер клітин.

Каріоплазма [від грец. *karyon* – ядро і *plasma* – виліплене, оформлене] – рідина, яка міститься в клітинному ядрі. Те саме, що й каріолімфа.

Каріорéксис [від грец. *karyon* – ядро і *rexis* – розрив] – процес розпаду на фрагменти ядра клітини при дистрофічних змінах у ній. Після розриву ядерної оболонки хроматинові брилки потрапляють у цитоплазму і там розсмоктовуються.

Каріосóми [від грец. *karyon* – ядро і *soma* – тіло] – великі, щільні брилки хроматину в ядрі клітини, які інтенсивно забарвлюються і нагадують за зовнішнім видом ядерця.

Каріосфéра [від грец. *karyon* – ядро і *sphaira* – куля] – компактне тільце у центрі ростучого ооциту, яке містить частково деспіралізовані хромосоми.

Картування [від грец. kartos – аркуш папірусу] — в генетиці – встановлення послідовності розміщення у лінійному порядку в хромосомах і відносної відстані між ними в морганідах.

Карцинемія [від грец. karkinos – рак, an – заперечна частка і emos – кров] – наявність у крові ракових клітин, які обумовлюють гематогенне метастазування пухлини.

Катаболізм клітїни [від грец. katabole – руйнування] – внутрішньоклітинний метаболізм, при якому обмінні реакції супроводжуються розпадом складних органічних сполук клітини.

Кейлони – речовини, які містяться в тканинах (прості білки або глікопротеїди) і разом із гормонами (адреналіном і гідрокортизоном) забезпечують гомеостаз клітинних популяцій. Діють за принципом зворотного зв'язку, гальмують поділ клітин і стимулюють їхню диференціацію.

Клазматоз – [від лат. klao – ламаю] – відривання дрібних шматочків цитоплазми від зовнішньої поверхні в процесі життєдіяльності деяких клітин.

Клітїна [cellula, cytos] — основна елементарна, функціонально-структурна одиниця живих багатоклітинних організмів, яка складається із ядра і цитоплазми, здатна до самостійного існування, самовідтворення і розвитку. К. входить у склад тканин, і є основою їхньої будови й життєдіяльності.

Клітина багато@дерна – клітина, що містить кілька ядер в одній єдиній цитоплазмі; утворюється при злитті одноядерних клітин або при аміотичному поділі ядер без наступної цитоплазматії.

Клітїна кісткова – клітина кісткової тканини – остеобласт (від грец. osteon – кістка, blastos – зародок) , остецити (від грец. osteon – кістка, kytos – клітина), остеокласти (від грец. osteon – кістка, klao – ламаю).

Клітїна мононуклеарна – одноядерна клітина.

Клітїна плазматїчна – клітина лімфоїдної тканини, яка продукує імуноглобуліни.

Клітїна поліморфна – клітина, яка має різноманітну форму.

Клітина соматична – всі клітини організму, за винятком статевих.

Клітинна лінія – клітина, яка утримується в культурі шляхом пасажів у стані розмноження.

Клітїнна попул@ція – сукупність однорідних клітин, які мають подібне походження.

Клітїнна теорія – теорія, згідно з якою основним структурним і функціональним елементом тваринних і рослинних організмів є клітина. Основна заслуга в створенні К.т. належить М. Шлейдену (1838), Т. Швану (1839), Р. Вірхову (1858).

Клітїнний центр – найважливіший органоїд клітини, який складається з двох центріолей і центросоми, яка їх оточує. Під час поділу клітини центріолі утворюють полюси веретена поділу – апарату, який розтягує хромосоми по двох дочірніх клітинах.

Клітїнний цикл – див. мітотичний цикл.

Клон клітїн [від грец. клон – гілка] — чиста лінія клітин, яка утворюється в результаті послідовного розмноження однієї початкової материнської клітини при вегетативному розмноженні. Встановлено, що всі пухлинні клітини являють собою клон, тобто потомство однієї зміненої клітини, яке згодом поширюється (метастазує) в усій кровоносній системі.

Комплекc Гольджи – органоїд, який являє собою постійну і високодиференційовану частину цитоплазми і бере участь у формуванні продуктів її життєдіяльності, в секретії, синтезі вуглеводів і виділенні води.

Корел@ція [від лат. correlatio – співвідношення] – структурна або функціональна залежність окремих клітин, органів і систем організму, яка забезпечує існування організму як єдиного цілого.

Культивування [від лат. cultivatio – обробіток] — вирощування тваринних і рослинних клітин, тканин або організмів у штучних умовах.

Культура клітїни і тканїни – ізольована клітина, шматочок тканини або органу, які вирощуються поза організмом, у штучно створених умовах, за яких підтримується їхня життєдіяльність або ріст зі збереженням диференціації клітин і тканин, структури і функції органу.

Лейкоцит [від грец. leicos – білий і kytos – клітина] – безбарвна клітина крові, яка виконує здебільшого захисну (фагоцитарну) функцію.

Лізосома [від грец. lysis – розчинення і soma – тіло] – субмікроскопічна частка в цитоплазмі, яка містить групу гідролітичних ферментів. Л. бере участь у процесі внутрішньоклітинного травлення (фагоцитоз і піноцитоз), а також в автолітичних і некротичних процесах.

Лімфоцит [від грец. lympho – волога, чиста вода і kytos – клітина] – одноядерна кругла, рідше овальна, зріла клітина лімфатичного руслу. Розрізняють два види Л.: Т-лімфоцити, які здійснюють клітинний імунітет і В-лімфоцити, які підтримують гуморальний імунітет. Вони відрізняються між собою антигенним складом, за наявністю на поверхні клітини імуноглобулінів.

Макромéри [від грец. makros – великий і meros – частина] – великі бластомери, які утворюються при нерівномірному дробленні ядра.

Макромолéкула [від грец. makros – великий, довгий і фран. molecule, від лат. moles – шматок] – молекула, молекулярна маса якої більша 1000. Має колоїдні властивості.

Макронúклеус [від грец. makros – великий і nucleus – ядро] – велике соматичне ядро інфузорій, дуже багате ДНК, яке контролює вегетативні й синтетичні процеси в клітині.

Малігніза́ція [від лат. malignus – шкідливий, згубний] — переродження нормальної або патологічно-зміненої клітини на злоякісну.

Ма́триця [від лат. matrix – основа] – “шаблон” для отримання відбитків, який складається з нуклеїнових кислот і обумовлює синтез видоспецифічних молекул, тобто містить інформацію про структуру цих молекул.

Ма́трична РНК (мРНК) – ма́трична РНК (мРНК) – і-РНК, високомолекулярна РНК, яка служить матрицею для синтезу певного білка, переносить генетичну інформацію з ДНК на полірибосоми.

Мацера́ція [від лат. maceratio – розмочую, пом’якшую] – роз’єднання рослинних або тваринних клітин у тканинах при розчиненні або руйнуванні міжклітинної речовини.

Мейóз [від грец. meiosis – зменшення] – мейóз – процес поділу дозріваючих статевих клітин (гамет), в результаті якого відбувається зменшення (редукція) кількості хромосом.

Мейоті́чний апа́рат – сукупність структур у клітині, яка ділиться, котрі беруть активну участь у мейотичному поділі і забезпечують рівномірний розподіл хромосом між дочірніми клітинами.

Мелано́ма [від грец. melas, melanos – чорний і onkos – пухлина, нарiст] – злоякісна пухлина, яка розвивається з клітин, що продукують чорний пігмент меланін.

Меланофóр [від грец. melas, melanos – чорний і phoros – несучий] – клітина, яка містить у своїй цитоплазмі включення пігменту меланіну, але не здатна до його синтезу, на відміну від меланоцитів.

Меланоцiт [від грец. melas, melanos – чорний і kytos – клітина] – пігментна клітина тварин і людини.

Мембра́на плазматична – тонка цитоплазматична оболонка, яка покриває зовні всю клітину.

Метаболі́зм клітiни – внутрішньоклітинний обмін речовин з моменту їхнього надходження до утворення кінцевих продуктів (білків, глюкози і т.д.).

Метаболі́т [від грец. metabole – зміна, перетворення] – речовина, яка у процесі проміжного обміну зазнає хімічних перетворень в організмі.

Метапла́зма [від грец. meta – між, після, через і plasma – виліплене, оформлене] – продукти життєдіяльності клітини, що знаходяться в цитоплазмі (зерна крохмалю, капельки жиру і т. д.).

Метафа́за [від грец. meta – між, після і fasis – поява] – друга стадія поділу клітини, під час якої оболонка ядра розчиняється, хромосоми розміщуються по екватору клітини.

Міжклітiнна речовина́ – складова частина сполучної тканини, яка складається з рідини, волокон і основних речовин; виконує опорну, трофічну і захисну функції.

Мікророрéнка [microvillus] – постійний субмікроскопічний вирiст цитоплазми на поверхні клітини, який збільшує активну поверхню всмоктування клітинної оболонки.

Мікролі́зосо́ма – дрібна піноцитозна вакуоля в цитоплазмі клітини, яка містить кислий гідролітичний фермент.

Мікрманіпул@́ція [від грец. mikros – малий і франц. manipulation – складний прийом у роботі, що потребує великої точності] – найтонша операція на живій клітині, яка здійснюється під мікроскопом за допомогою приладу мікрманіпулятора.

Мікроско́п [від грец. mikros – малий і skopeo – спостерігаю, розглядаю] – оптичний прилад для отримання збільшених зображень об’єктів або деталей структури, яких не видно неозброєним оком.

Мікросо́ма [від грец. mikros – малий і soma – тіло] – фрагмент ендоплазматичної сітки, який утворюється при руйнуванні рослинної і тваринної клітини у процесі гомогенізації тканини. Її розміри приблизно 100 нм.

Мікротру́бочки [mikrotubula] – трубчасті утвори у тваринних і рослинних клітинах, діаметром 15-29 нм. Розрізняють 2 основні види М.: цитоплазматичні і веретена поділу клітини. Перші виконують захисну функцію, здійснюють рух і скорочення клітини; другі беруть участь у побудові веретена поділу.

Мікроцéнтр [від грец. mikros – малий і лат. centrum – осереддя] – група центріолей у складі клітинного центру.

Мікрурґія [від грец. mikros – малий і chirurgia – дія рукою] – мікроскопічна операція на клітині за допомогою спеціального приладу мікроманіпулятора, із метою введення речовини, видалення або пересадки структурних компонентів клітини та ін.

Мітóz [від грец. mitos – нитка] – основний спосіб поділу клітини, який забезпечує розподіл генетичного матеріалу між утвореними дочірніми клітинами і забезпечує передачу хромосом у ряду клітинних поколінь.

Мітотічний індекс – відносна кількість клітин, які діляться мітозом із 1000, вивчених за допомогою гістологічного препарату.

Мітотічний цeнтр (див. **Клітинний центр**) – тільце в цитоплазмі, яке визначає напрям руху хромосом під час мітозу.

Мітотічний цикл (див. **Клітинний цикл**) – сукупність періодично-повторюваних процесів у клітині при підготовці її до поділу протягом власного мітозу.

Мітохóндрія [від грец. mitos – нитка і chondrion – зернятко] – важливий органoїд, який міститься в цитоплазмі клітин і є енергетичною системою та центром клітинного дихання.

Молекул@рна біолоґія – наука, завданням якої є пізнання природи, явищ життєдіяльності шляхом вивчення біологічних об'єктів на молекулярному рівні.

Мутахромосóмний фáктор – зовнішній фактор, який може викликати структурні зміни хромосом.

Мутóн [від лат. mutatio – зміна] – елементарна частинка генних мутацій, найменша ділянка ДНК, зміни якої обумовлюють появу генних мутацій.

НАД (**нікотинамідаденіндинуклеотид**) – речовина, яка складається з нікотинаміду, рибози і фосфатів. НАД служить первинним акцептором електронів водню в окисних реакціях, які відбуваються в клітині.

НАДФ – скорочена назва нікотинамідаденіндинуклеотидфосфату.

НАДФ*Н – відновлена форма коферменту НАДФ, один із основних продуктів світлових реакцій фотосинтезу.

Нейрón [від грец. neuron – жила, нерв] – нервова клітина, основна одиниця нервової системи, яка характеризується специфічними проявами збудливості.

Некробіóз – [від грец. nekros – мертвий і ... біоз] – незворотні фізіологічні чи патологічні зміни в клітині, що передують її смерті.

Нітка ахроматінова – мікротрубочка, яка входить до складу ахроматичного веретена клітини, при гістологічній обробці погано зафарбовується.

Нуклеáза – фермент класу гідролаз, який розщеплює нуклеїнові кислоти в живих організмах. Н. використовуються при дослідженні структури нуклеїнових кислот, у генній інженерії та для лікування деяких вірусних захворювань.

Нуклеозіди (**глікозиди**) – органічні речовини, молекули яких складаються із вуглеводів і неуглеводного компоненту, з'єднаних між собою так званим глікозидним зв'язком; до їх складу входять азотиста основа й вуглевод рибоза чи дезоксирибоза. Міститься у всіх живих організмах у нуклеїнових кислотах і нуклеотидах.

Нуклебід [від лат. nucleus – ядро і eidos – вигляд] – нуклебід – зона в прокаріотичній клітині, де міститься складна кільцеподібна молекула ДНК. Найчастіше розташована в центрі клітини, не відмежована мембранами.

Нуклеотід [від лат. nucleus – ядро] – фосфорний ефір нуклеозиду, який складається з азотистої основи (пуринової або піримідинової); вуглеводу (рибози – рибонуклеотиди або дезоксирибози – дезоксирибонуклеотиди) і залишку фосфорної кислоти.

Нуклепротеїд [від лат. nucleus – ядро, грец. protos – перший і eidos – вигляд] — комплекс білків із нуклеїновими кислотами (ДНК або РНК). Складають основу хроматину, який міститься в ядрах клітин. Н. утворюють рибосоми, інформосоми, віруси.

Нуліосóмія [від лат. nullus – ніякий, неіснуючий і soma – тіло] — тип генної мутації, який характеризується відсутністю в клітинах організму однієї або кількох пар хромосом, характерних для певного виду в нормі. У вищих тварин Н., як правило, приводить до загибелі організму.

Оболóнка клітїни [membrana cellulae] — полісахаридний шар ззовні від плазматичної клітинної мембрани, який охоплює всю клітину і вміщує її протопласт; надає клітині певної форми і регулюють водний обмін. О.К. є лише у прокаріот і рослин.

Овул@ція [від лат. ovulum – яєчко] – вихід яйцеклітин із яєчника в порожнину тіла. У більшості тварин – одна з форм статевого (естрального чи менструального) циклу.

Онтогенія клітїни [від грец. on, род відм. ontos – суще і genesis – походження] – розвиток клітини в період від одного мейотичного поділу до іншого.

Оогамія [від грец. oon – яйце і gamos – шлюб] — тип статевого розмноження, при якому беруть участь велика нерухома яйцеклітина і дрібний рухливий сперматозоїд.

Оогенез [від грец. oon – яйце і genesis – походження] – утворення жіночих статевих клітин (яйцеклітин) у рослин в оогоніях, архегоніях або зародковому мішку, у тварин в яєчнику.

Органели – [від грец. organon – орган, знаряддя і лат. зменш. суф. -ella] – диференційовані органоїди цитоплазми клітини, які мають характерну будову і виконують певні функції.

Організатор клітїни – цитоплазматична постійна структура клітини, яка виконує певну функцію.

Організатор ядрця – ділянки хромосом, де утворюються ядрця.

Органобіди [від грец. organon – орган, знаряддя і eidos – вигляд] – те ж, що й органели.

Остеобласт (остеобластоцит) [від грец. osteon – кістка, blastos – зародок, пагін і kytos – клітина] – малодиференційована одноядерна клітина, яка бере участь в утворенні кістки, має подовжену циліндричну форму з округлим, часто трохи овальним ядром.

Остеокласт (остеокластоцит) [від грец. osteon – кістка, klaon – ламаю і kytos – клітина] – гігантська багатоядерна клітина кісткової тканини; виникає з мезенхіми в процесі ембріогенезу або при репаративній і фізіологічній регенерації кісткової тканини.

Остеоцит [від грец. osteon – кістка і kytos – клітина] – малоактивна зріла клітина кісткової тканини, яка утворюється в процесі розвитку із остеобласта. Не ділиться.

Паранекроз [від грец. para біля, мимо, поза і nekros – мертвий] – оборотне пошкодження структури і функцій клітини, що спричиняється різними ушкоджувальними агентами. Характеризується перебудовою структурної організації клітини, яка перебуває на грані омертвіння.

Пахітена [від грец. pachis – великий, товстий] – третя стадія профазі-I мейозу, під час якої завершується кон'югація гомологічних хромосом. Останні, з'єднуючись попарно, утворюють біваленти.

Перикаріон [від грец. peri – навколо, біля і karion – ядро] – тіло нейрона без відростків, яке містить ядро, оточене речовиною Нісля й основні органоїди. Термін П. використовується і стосовно інших клітин, зокрема епітеліальних.

Перинуклеарний прбстір [від грец. peri – навколо, біля і лат. nucleus – ядро] — простір між зовнішнім і внутрішнім листками ядерної мембрани.

Пирогова-Лонхганса клітїна – багатоядерна гігантська клітина з периферійним розміщенням овальних ядер; трапляється при туберкульозі та інших інфекційних захворюваннях.

Пікноз [від грец. ruknos – щільний] – зменшення (зморщування) розмірів ядра клітини або всієї клітини у процесі її загибелі. В основі П. лежить ущільнення колоїдів ядерної речовини у зв'язку із втратою води.

Пінособа [від грец. pino – п'ю і soma – тіло] – вакуоля, яка утворюється в цитоплазмі клітини в результаті піноцитозу.

Піноцитоз [від грец. pino – п'ю і kytos – клітина] – всмоктування клітиною рідини з навколишнього середовища, формування в цитоплазмі піноцитових міхурців, які містять рідину, утворення піносом. П. відіграє значну роль у процесі надходження речовин у клітину і при внутрішньоклітинному травленні.

Піримідінова осноба – азотовмісна гетероциклічна шестичленна сполука, похідна піримідину (тимін, урацил, цитозин).

Піронінофілія [від назви барвника піронін і грец. phileo – люблю] — властивість елементів цитоплазми клітини забарвлюватись піроніном, яка обумовлена наявністю в них рибонуклеопротейдів.

Плазма [від грец. plasma – оформлене, виліплене] – плазма – рідка або гелеподібна частина крові, лімфи, клітин (цитоплазма).

Плазмолема [від грец. plasma – оформлене, виліплене і lemma – оболонка] – мембрана плазматична.

Плазмоліз [від грец. plasma – оформлене, виліплене і lysis – розчиняю] – розрідження протоплазми під впливом протеолітичних ферментів у стадії цитолізу; збезводнення клітин у гіпертонічному розчині з відшаруванням протоплазми від клітинної оболонки.

Плазмон [від грец. plasma – оформлене, виліплене] – сукупність усіх позахромосомних спадкових елементів клітини.

Плазмосо́ма [від грец. plasma – оформлене, виліплене і soma – тіло] – істинне ядрце клітинного ядра на відміну від несправжніх ядерець.

Плазмотомія [від грец. plasma – оформлене, виліплене і tome – відрізування] – розділення цитоплазми клітини в кінці мітотичного або амітотичного поділу з наступним утворенням двох або більше дочірніх клітин.

Плазмоціт [від грец. plasma – оформлене, виліплене і kytos – клітина] – зріла клітина плазматичного ряду, розмір якої коливається у великих межах; хроматин має грубобрилчасту структуру, яка надає ядру колесоподібного вигляду.

Поділ клітінни – процес репродукції клітин, в результаті якого з початкової материнської клітини утворюються нові, дочірні клітини. У багатоклітинних організмів Д.к. лежить в основі росту і розвитку, а також регенерації тканин і органів, а в одноклітинних – процес розмноження власне організму. Завдяки Д.к. забезпечується неперервність існування послідовних поколінь клітин і цілих організмів. Розрізняють Д.к.: амітотичне – див. Амітоз; мітотичне – див. Мітоз; множинне – див. Шизогонія.

Подразнення – дія факторів зовнішнього або внутрішнього середовища на клітину, яка проявляється морфологічними та іншими змінами. Розрізняють Р. пряме – у вигляді безпосередньої дії подразника на клітину і непряме – через іннервацію.

Поліморфізм [від грец. polymorphos – різноманітний] – наявність серед клітин, які мають спільне походження, різних варіантів будови, суттєво відмінних один від одного.

Поліплоїдія [від грец. polyplous – багатократний і eidos – вигляд] – наявність у клітинах збільшеної кількості хромосом, кратної гаплоїдному набору.

Полірибосо́ма [від грец. polys – численний і “рибосома”] – комплекс рибосом, сполучених за допомогою і-РНК, який бере участь у синтезі білка.

Політенія [від грец. polys – численний і лат. taenia – пов’язка, стрічка] – утворення гігантських хромосом у результаті множинної реплікації молекул ДНК без наступної цитотомії.

Поліхроматофілія [від грец. polys – численний, chromatous – колір і phileo – люблю] – здатність клітини зафарбовуватися як основними, так і лужними барвниками.

Прокаріоти [від лат. pro – перед, замість і грец. karion – ядро] – організми, клітини яких не мають оформленого ядра, тобто для них характерна відсутність ядерної оболонки (каріолеми). П. не мають розвинутої системи мембран, а генетичний апарат – єдина кільцева хромосома, позбавлена білків-гістонів. До П. належать бактерії та синьо-зелені водорості.

Проліферація (клітин) [від лат. proles – нащадок і fero – несу] – розростання клітин якої-небудь тканини, яке супроводжується діленням і збільшенням їхньої кількості.

Пронікність клітінни – здатність клітинної мембрани пропускати крізь себе ті чи інші речовини.

Протеї́д [від грец. protos – перший, найважливіший і eidos – вигляд] – складний білок, побудований із простих білків і речовин небілкової природи.

Протеї́н [фран. proteine, від грец. protos – перший] – простий білок, молекули якого містять лише білкові компоненти.

Протеолі́з [від грец. protos – перший і lysis – розчинення] – процес розщеплення білків клітини під впливом протеолітичних ферментів.

Протопла́зма [від грец. protos – перший і plasma – виліплене, оформлене] – речовина, із якої складаються всі живі частини клітини. Поняття П. вирає в себе каріоплазму (ядерну речовину) і цитоплазму (основну речовину).

Профа́г [від грец. pro – перед, раніше і phagos – пожирач] – прихована неінфекційна форма помірного бактеріофага, присутня в лізогенних бактеріях.

Псевдобіва́лент [від грец. pseudos – брехня, лат. bi – двічі і valens – сильний] – асоціація з двох хромосом, яка зовні нагадує бівалент, але не обумовлюється кон’югацією.

Псевдоміто́з [від грец. pseudos – брехня і mitos – нитка] – патологічний мітоз, який поєднує ознаки типового мітозу (наявність спіралізації хромосом) і амітозу (відсутність мітотичного апарату). Спостерігається при пошкодженні клітини.

Псевдопа́дія [від грец. pseudos – брехня і podos – нога] – пальцеподібний виріст цитоплазми клітин, із допомогою яких вони можуть рухатись.

Пурі́нова осно́ва [від лат. purus – чистий] – азотовмісна гетероциклічна сполука, похідна пурину, яка має аденін і гуанін.

Пу́фи хромо́сом [франц. pouf, англ. puff] – активні вибіркові ділянки гігантських хромосом, в яких здійснюється гігантський синтез і-РНК. При цьому набухлі хромосоми мають дископодібну

будову і набувають незвичайної форми (пуфи). Місця розміщення пуфів змінюються протягом ембріогенезу, що обумовлено включенням у дію різних генів.

Рак [cancer] – злоякісна пухлина з клітин, які трансформувались із епітелію шкіри, слизових оболонок внутрішніх органів; виникає в процесі онкогенезу.

Реактивіація [від лат. re – префікс, що означає зворотну чи протилежну дію і activus – діяльний] – відновлення життєздатності клітини після їхнього зворотного пошкодження, котре не супроводжувалось руйнуванням клітини або її частин.

Регенерація клітини [від лат. regeneratio – відродження, відновлення] – відновлення втрачених або пошкоджених частин клітини.

Редукція [від лат. reductio – повернення, відсування назад] – відновлення ультраструктур клітини після її зворотного пошкодження.

Рекреаторна речовина – речовина, яка виділяється із клітини без зміни її хімічного складу.

Рекреація клітини [від лат. recreatio – відновлення] – виділення із клітини речовин, які не змінюють своїх хімічних властивостей у процесі внутрішньоклітинного метаболізму.

Репарація клітини [від лат. reparatio – відновлення] – функція клітини, яка характеризується здатністю виправляти хімічні пошкодження і розриви у молекулах ДНК, які виникають у результаті дії різних агентів (хімічних, фізичних та ін.), а також у процесі життєдіяльності клітин при нормальному біосинтезі ДНК.

Реплікація ДНК [від лат. replicatio – повторення] – явище самовідтворення обох комплементарних полінуклеотидних ланцюгів, яке відбувається за матричним принципом в синтетичний період інтерфази.

Ретикулярні клітини [від лат. reticulum – сіточка] – клітини ретикулярної тканини, яка утворює строму кровотворних органів – червоного кісткового мозку, селезінки, лімфатичних вузлів.

Реферитоз – поглинання клітиною субмікроскопічних частинок і макромолекул із навколишнього середовища. При цьому утворюються дуже дрібні вакуолі.

Рибоза – рибоза – моносахарид, який входить у склад рибонуклеїнових кислот.

Рибосома [від “рибонуклеїнова кислота” і soma – тіло] – органоїд клітини, який є місцем синтезу клітинних білків і складається з РНК і білків у співвідношенні 1/1.

РНК (рибонуклеїнова кислота) – високомолекулярна органічна сполука, яка міститься в ядрі й цитоплазмі і являє собою ланцюг нуклеотидів, у склад яких входять рибоза, азотисті основи (аденін, гуанін, урацил, цитозин). В організмі РНК перебуває переважно у вигляді комплексу з білками – рибонуклеопротеїдів. Вони відіграють дуже важливу роль у всіх організмах, беруть участь в реалізації генетичної інформації й біосинтезі білків. Розрізняють рибосомальні (р-РНК), транспортні (т-РНК) та інформаційні або матричні (і-РНК або м-РНК).

Саркобласти [від грец. sarkos – м'ясо, плоть і blastos – зародок, пагін] – монобласти, малодиференційовані клітини, із яких розвивається поперечносмугасте м'язове волокно.

Сарколёма [від грец. sarkos – м'ясо, плоть і lemma – оболонка] – тонка оболонка м'язової клітини. Найчастіше термін С. вживається стосовно поперечносмугастих м'язових волокон.

Саркоплазма [від грец. sarkos – м'ясо, плоть і plasma – виліплене, оформлене] – цитоплазма м'язової клітини та волокна.

Секреторні вк%чення [від лат. secretio – відділення] – речовини, які накопичуються в цитоплазмі і виділяються з клітини в процесі секреції. Вони характеризуються строго специфічною дією на певні структури організму.

Секреція клітини [від лат. secretio – відділення] – процес внутрішньоклітинного утворення і наступного виділення за межі клітини потрібних організму специфічних речовин, що називаються секретами. В утворенні секретів беруть участь усі клітинні органоїди, із наступним формуванням секрету в порожнинах і цистернах комплексу Гольджі.

Селекція клітин [від лат. selectio – відбір] – переважний ріст і розмноження тих клітин та їх популяцій, які виявляються більш пристосованими до умов певної тканини.

Симпласт [від грец. syn – разом і plastos – виліплений, утворений] – одна з форм клітинних утворів, яка складається з оболонок цитоплазми і багатьох ядер. Виникає при злитті багатьох одноп'ядерних клітин, із збільшенням кількості ядер за рахунок амітозу без поділу цитоплазми.

Синцітій [від грец. syn – разом і kytos – клітина] – сіткоподібна форма клітинної будови, у якій відростки цитоплазми однієї клітини без видимої межі переходять у відростки цитоплазми іншої сусідньої клітини.

Систёма вакуол@рна – об'єднує цитоплазму клітин, вакуолі і каналці, а також ендоплазматичну сітку і пластичний комплекс.

Система імерсійна – простір між об'єктом дослідження (препаратом) і об'єктивом мікроскопа, заповнений спеціальною рідиною (кедровою олією), яка підвищує роздільну здатність мікроскопа.

Соба (соматичні клітини) [від грец. soma – тіло] – сукупність усіх клітин організму, за винятком репродуктивних.

Спадковість клітінна – спадкоємність, передача морфологічних, фізіологічних і біохімічних властивостей дочірнім клітинам від початкової материнської. В основі С.К. лежить авторепродукція ДНК і передача спадкової інформації при кожному поділі клітини.

Спадковість пластидна – успадкування особливостей пластид, яке здійснюється за участю пластома (тобто самих пластид, без участі ядра клітини).

Спадковість цитоплазматична – позаядерна спадковість за участю плазмону. Генетичний вплив цитоплазми проявляється не самостійно, а як наслідок взаємодії плазмону з ядерними генами. Експериментально доведено, що такий вплив мають і мітохондрії. Ознака, детермінована цитоплазмою, передається лише по материнській лінії.

Сперматогенез [від грец. spermatos – сім'я і genesis – походження виникнення] – розвиток чоловічих статевих клітин, при якому диплоїдні клітини звивистих каналців сім'яників перетворюються в гаплоїдні сперматозоїди.

Сперматозоїд [від грец. spermatos – сім'я і zoon – жива істота] – зріла чоловіча статеві клітина, яка містить гаплоїдний набір хромосом. Складається з головки, шийки й хвоста, за допомогою якого рухається.

Спермій [від грец. spermatos – сім'я] – у тварин те ж, що й сперматозоїд.

Спіралізація хромосоми – закручування в спіраль хромосом, з яких складається хромосома в момент їх підготовки до поділу клітини (мітозу й мейозу). С.х. відбувається послідовно і досягає найвищого ступеня в метафазі.

Спорогенез [від грец. spora посів, насіння і genesis – походження виникнення] – процес утворення спор. С. відбувається безстатевим шляхом – діленням клітини в органах безстатевого розмноження – спорангіях або зооспорангіях.

Статевий хроматін (див. тільки Барра) – ділянки хроматину, які визначають відмінність інтерфазних ядер в особин різних статей.

Таксис [від грец. taxis – будова, розташування по порядку] – рух мікроорганізмів, деяких рухливих клітин багатоклітинних організмів або клітинних органел, спрямований до подразника (позитивний Т.) або від нього (негативний Т.)

Теломери [від грец. telos – кінець і meros – частина] – спеціальні сегменти на вільних кінцях хромосом, які характеризуються певною полярністю. Т. запобігають злипанню хромосом.

Телофаза мітозу [від грец. telos – кінець і phasis – поява] – завершальна стадія непрямого поділу клітини, протягом якої відбувається реконструкція ядер, з'являються ядерця і ядерна оболонка, по екватору клітини утворюється кільцева перетяжка, яка призводить до розділення материнської клітини на дві дочірні. Обидві клітини вступають у стадію інтерфази.

Тетрада [від грец. tetrados – четвірка] – у генетиці – бівалент у першому діленні мейозу, що складається з 4-х хроматид.

Тетрасомія [від грец. tetras – чотири і soma – тіло] – полісомія, при якій наявні чотири гомологічні хромосоми. Спостерігається при окремих хромосомних захворюваннях людини.

Тимін [від грец. thymus – чебрець] – 5-метилурацил, похідна піримідину, яка входить до складу ДНК.

Тільки центральне – див. центріолі.

Трансверсія [від лат. transversus – повернутий вбік, відведений] – переміщення азотистих основ із одного полінуклеотидного ланцюга в інший, при якому пуринові основи (аденін, гуанін) заміщуються на піримідинові (тимін, цитозин) або навпаки. Т. обумовлює генні мутації.

Трансдукція [від лат. transductio – переміщення] – перенесення генетичного матеріалу від однієї бактерії (донора) до іншої (реципієнта) за допомогою помірного бактеріофага. Розрізняють Т. – абортивну, загальну (неспецифічну), специфічну (спеціалізовану)

Транскрипція [від лат. transcriptio – переписування] – перший етап реалізації генетичної інформації у клітині, внаслідок чого відбувається біосинтез молекул і-РНК на матриці ДНК.

Транслокація [від лат. trans – через і locatio – розміщення] – різновид хромосомних перебудов, при яких відбувається переміщення ділянок між гомологічними й негомологічними хромосомами, в результаті дії на клітину мутагенних факторів або у процесі кросинговеру.

Трансляція [від лат. translatio – передача] – переведення генетичної інформації в структуру специфічних білків у результаті взаємодії молекул ДНК та і-РНК за допомогою т-РНК і рибосом.

Транспорт іонів – перенесення іонів через біологічні мембрани в клітинах і тканинах живих організмів. Забезпечується пасивною проникністю біологічних мембран або за рахунок роботи так званих молекулярних насосів, вбудованих у мембрани клітини. Робота молекулярних насосів забезпечується енергією, яка виділяється при розщепленні АТФ.

Транспортна РНК (т-РНК) – низькомолекулярна рибонуклеїнова кислота, яка міститься в цитоплазмі в розчиненому стані. Має здатність приєднувати одну з амінокислот і транспортувати її на полірибосоми.

Трансформація [від лат. *transformatio* – перетворення, зміна] – перенесення інформації від однієї клітини до іншої, яке супроводжується введенням фрагментів ДНК хромосоми донора в хромосому-рецепієнт та їхньою рекомбінацією.

Трансформація клітини [від лат. *transformatio* – перетворення, зміна] – зміна форми й структури клітини у процесі диференціації, метаплазії або пухлинного росту.

Триплет [фран. *triplet* – потроювати, від лат. *triplex* – потрійний] – поєднання трьох азотистих основ, розміщених у певній послідовності в молекулі нуклеїнової кислоти, яке утворює кодон, за допомогою якого на молекулах нуклеїнових кислот записана інформація про амінокислоти, які входять до складу білка. Наприклад, Т, із трьох УУУ (урацилів) кодує амінокислоту – фенілаланін.

Трисомія [від грец. *tria* – три і *soma* – тіло] – явище, при якому до диплоїдних хромосомних наборів додається по одній зайвій хромосомі. Хромосомний склад трисомиків позначається 2п+1.

Ультрамікроскопія [від лат. *ultra* – зверх, понад, грец. *mikros* – малий і *skopeo* – спостерігаю] – метод цитологічного дослідження за допомогою ультрамікроскопа, у якому використовується бокове освітлення, а розглядання об'єктів здійснюється на фоні темного поля.

Ультрафагоцитоз [від лат. *ultra* – зверх, понад, грец. *phagos* – пожирач і *kytos* – клітина] – властивість клітин ретикулоендотеліальної системи поглинати найдрібніші колоїдні частинки.

Унівалент [від лат. *unus* – один і *valentis* – сильний] – одинарна неспарена хромосома в першому поділі мітозу. У. часто втрачається в процесі мітозу, що призводить до анеуплоїдії.

Уотсона-Кріка спіраль – модель молекули дезоксирибонуклеїнової кислоти у вигляді двох полінуклеотидних ниток, зорієнтованих за типом правобічного гвинта і об'єднаних водневими зв'язками між азотистими основами.

Урацил – 2,4-диоксипіримідин, гетероциклічна сполука, похідна піримідину. Входить до складу ДНК.

Фаг [від грец. *phagos* – пожирач] – те ж, що й бактеріофаг.

Фаголізосома [від грец. *phagos* – пожирач, *lysis* – розчинення, розкладання і *soma* – тіло] – різновид лізосоми, який виникає в результаті її злиття з фагосомою. Ф. виконує функцію руйнування речовин, які потрапили в клітину ззовні.

Фагосома [від грец. *phagos* – пожирач і *soma* – тіло] – вакуоля, яка утворюється з цитоплазми у процесі фагоцитозу. В середині Ф. містяться частинки, які підлягають перетравленню.

Фаготипування [від грец. *phagos* – пожирач і *typos* – слід, відбиток] – визначення належності виділеного бактеріального штаму до того чи іншого фаготипу; широко застосовується в епідеміології.

Фагоцит [від грец. *phagos* – пожирач і *kytos* – клітина] – захисна клітина тварин, здатна захоплювати й перетравлювати мікроорганізми, зруйновані клітини, а також чужорідні частинки.

Фагоцитоз [від грец. *phagos* – пожирач і *kytos* – клітина] – активне захоплення й поглинання мікроорганізмів, зруйнованих клітин та сторонніх частинок. Розрізняють Ф. завершений, що обумовлює внутрішньоклітинне травлення поглинутих мікроорганізмів і частинок, а також незавершений (див. Ендоцитобіоз), при якому поглинуті мікроорганізми не підлягають внутрішньоклітинному травленню, а зберігаються або розмножуються у фагоцитах.

Фельгена реакція – реакція для виявлення ДНК.

Феногенетика [від грец. *phaino* – являю і генетика] – розділ цитогенетики, який вивчає взаємодію гена і ознаки.

Фенотип клітини – сукупність всіх структурних та функціональних ознак клітини, які виникають на певних стадіях клітинного розвитку. Всі відмінності Ф.к. пов'язані з глибокими змінами генотипу, в результаті його взаємодії з навколишнім середовищем.

Фенотип хромосоми [від грец. *phaino* – являю і *typos* – слід, відбиток] – зміна загального малюнка хромомерів, яка залежить від умов розвитку й функціонування генів. При цьому склад хромосом залишається без змін, а змінюється лише ступінь активності генів.

Фібр [від лат. *fibra* – волокно] – складова частина складних генів, яка означає “той, що належить до волокнистої тканини”.

Фібробласт [від лат. *fibra* – волокно і грец. *blastos* – зародок] – клітина строми пухкої сполучної тканини, здатна під час диференціації своєї цитоплазми давати фібрилярні структури й аморфну міжклітинну речовину. Клітина з “хвостатою”, витягнутою біля полюсів цитоплазмою, при запальних процесах бере участь у закриванні ран і розвитку рубців.

Фіброцит [від лат. *fibra* – волокно і грец. *kytos* – клітина] – диференційована стромальна клітина сполучної тканини, яка походить із фібробластів і нездатна до поділу. Ф. розміщений у міжклітинній фібрилярній речовині.

Фітонцид [від грец. *phyton* – рослина і лат. *caedo* – убиваю] – біологічно активна речовина, яка утворюється рослинами. Ф. вбиває або пригнічує ріст і розвиток інших організмів.

Фотосинтез [від грец. *photos* – світло і *synthesis* – з'єднання] – творення складних органічних речовин із простих у клітинах рослин, із використанням енергії світла, яка поглинається хлорофілом та іншими фотосинтетичними пігментами.

Фотоцитометрія [від грец. *photos* – світло, *kytos* – клітина і *metreo* – вимірюю] – див. Цитоспектрофотометрія.

Фрагментація @дер [фран. *phragmentation*, від лат. *fragmentum* – уламок] – утворення цілої низки дрібних ядер в результаті аміотичного перешнуровування ядер клітин. Ф.я. характерна здебільшого для гігантських поліпептидних клітин.

Хеморецепція [від грец. *chemeia* – хімія і лат. *receptio* – прийняття] – процес сприйняття одноклітинними організмами або спеціалізованими клітинами (хеморецепторами) багатоклітинного організму змін концентрації тих чи інших речовин або їх іонів.

Хемосинтез [від грец. *chemeia* – хімія і *synthesis* – з'єднання] – тип живлення, властивий для певних бактерій, тобто синтез цими бактеріями органічних сполук із вуглекислого газу (CO₂) за рахунок енергії, отриманої при окисненні неорганічних сполук.

Хіазма [від грец. *chiasmus* – хрестоподібне розміщення] – розміщення у вигляді грецької букви Х (хі). У генетиці Х-подібна структура, яка утворюється в профазі мейозу внаслідок кон'югації і кросинговеру двох хроматид біваленту.

Хламідоспора [від грец. *chlamydos* – плащ і *spora* – сім'я] – велика клітина, оточена товстою оболонкою; виникає при безстатевому розмноженні певних грибів.

Хлоропласт [від грец. *chloros* – зелений і *plastos* – виліплений] – органела рослинної клітини, розміщена в середині клітини-пластиди, в якій здійснюється фотосинтез. Має зелене забарвлення, обумовлене наявністю в ньому основного пігменту фотосинтезу – хлорофілу.

Хлорофіл [від грец. *chloros* – зелений і *phileo* – люблю] – зелений пігмент рослин, із допомогою якого вони вловлюють енергію сонячного світла і здійснюють фотосинтез. В основі молекули хлорофілу – порфіриновий комплекс, наявні також різні замішувачі, наприклад, фітон та ін. Існує кілька типів хлорофілу (хлорофіл а, в, с), які відрізняються спектрами поглинання.

Хондріокінез [від грец. *chondrion* – зернятко і *kynetos* – рух] – переміщення хондріосом (мітохондрій) у цитоплазмі клітини, яка ділиться шляхом мітозу.

Хондріосома [від грец. *chondrion* – зернятко і *soma* – тіло] – див. мітохондрія.

Хондріосфера [від грец. *chondrion* – зернятко і *sphaira* – куля] – кулеподібний комплекс мітохондрій у цитоплазмі окремих клітин, який складається із внутрішньої ледь забарвленої (хромобної) речовини, оточеної хромобільною субстанцією.

Хроматіда [від грец. *chromatos* – колір, фарба] – одна із двох нуклеопротейдових ниток, які утворюються при подвоєнні хромосом у процесі поділу клітини. Після поділу Х. називають дочірніми хромосомами.

Хроматін [від грец. *chroma*, *chromatos* – колір, фарба] – речовина клітинного ядра, яка інтенсивно забарвлюється лужними барвниками. Х. – складний білок, до складу якого входить ДНК і гістони; відіграє важливу роль у зберіганні і передачі спадкової інформації. У процесі поділу клітини Х. конденсується, утворюючи компактні структури в хромосомах, які помітні в мікроскоп.

Хроматін статевий – невелике хроматинове тільце (тільце Барра), яке присутнє в 70-75% інтерфазних ядер соматичних клітин особин жіночої статі. Виникає при стійкій спіралізації – гіперхроматизації, гетеропікнотичних змінах лишніх Х-хромосом. Дослідження Х.п. мають діагностичне значення.

Хромомера [від грец. *chroma* – колір і *meros* – частина] – потовщення ділянки хромосом, які містять гетерохроматин. Мають вигляд чергування темних (гетерохроматинових) і світлих (еухроматинових) дисків, які чергуються.

Хромоне́ма [від грец. chroma – колір, фарба і nema – нитка] – нуклеопротейдні нитки, які являють собою субмікроскопічні поздовжні структурні субодиниці хромосом, які складаються з хромофібрил.

Хромосо́ма [від грец. chroma – колір, фарба і soma – тіло] – ниткоподібна або паличкоподібна структура ядра клітини, яка інтенсивно зафарбовується. Х. чітко виявляються під час мітозу; вони складаються з ядерного хроматину, головним хімічним компонентом якого є ДНК. У зв'язку з цим Х. служить в якості матеріального субстрату спадковості клітини.

Хромосо́мна ка́рта – зображення розміщення генів або їхніх ділянок по довжині хромосоми з вказівкою їхнього взаєморозміщення та відстані між ними.

Хромосо́мна спіра́ль паране́мічна – складається зі спіралізованих хромосом, які розташовані одна біля одної, не обвиваючись, і можуть вільно роз'єднуватися.

Хромосо́мна спіра́ль плектоне́мічна – відносна спіраль профазних хромосом, яка утворюється в тому випадку, коли дві хроматиди обвивають одна одну.

Хромосо́мна спіра́ль релікто́ва – залишкова спіраль хромосом при неповному розкручуванні в інтерфазному ядрі.

Хромосо́мна теорія спадко́вості – теорія, згідно з якою хромосоми, що містяться в ядрі клітини, є носіями генів і являють собою матеріальну основу спадковості. Виникла ця теорія на основі клітинної теорії і використанні гібридологічного аналізу для вивчення спадкових ознак організмів на початку ХХ ст.

Хромосо́мний набір – сукупність хромосом, які містяться в ядрі будь-якої клітини тіла рослини або тваринного організму. Фонд клітинної інформації кожного ядра – геном, розподілений між постійною кількістю хромосом. Для кожного біологічного виду характерна певна кількість хромосом (правило сталої кількості хромосом), певна їх величина і морфологічні особливості. Див. Каріотип

Хромосо́мні перебудови – див. мутації.

Хромосо́мні хвороби – захворювання, обумовлені зміною кількості або структури хромосом; передаються спадково.

Хромофібри́ла [від грец. chroma – колір, фарба і fibrilla – волоконце] – елементарна поздовжня одиниця хромосоми, помітна в електронний мікроскоп. Внаслідок редуплікації об'єднується попарно, утворюючи Х. більш високих порядків, а потім хромосому, хроматиду (дві хромонеми) і хромосому (дві хроматиди).

Центріо́ль [від лат. centrum, грец. kentron – серединна точка, центр] – складова частина органоїда клітини – клітинного центру. Ц. являє собою щільне хромофільне тільце, яке міститься в середині центросфери. При мітозі в інтерфазі відбувається редуплікація. Ц. розміщуються під прямим кутом стосовно одна до одної сполучаються між собою центросомою, а у профазі розходяться, визначаючи полюси клітини, яка ділиться.

Центродесма [від лат. centrum – центр і грец. desmos – зв'язок, зв'язка] – цитоплазматична нитка, яка сполучає центріоли клітинного центру, утворюється при поділі клітин у профазі.

Центросо́ма [від лат. centrum – центр і грец. soma – тіло] – органоїд клітини, який складається з двох центріолей, оточених центросферою. Функція Ц. пов'язана з клітинним поділом.

Центросфе́ра [від лат. centrum – центр і грец. sphaïra – куля] – ділянка вільної від включень цитоплазми, яка оточує з ними клітинний центр; при мітозі Ц. поділяється на дві частини, які розходяться до полюсів ахроматинового веретена.

Цикл ядра́ [від грец. kyklos – круг] – сукупність усіх послідовних стадій зміни структури клітинного ядра протягом клітинного циклу, тобто в період мітозу та інтерфазі.

Цикло́з [від грец. kyklocides – колоподібний, круглий] – внутрішньоклітинний рух цитоплазми, який відбувається без зовнішньої деформації клітини.

Циркуля́ційна борозна [від лат. circulus – коло] — перетяжка, яка утворюється при поділі цитоплазми клітини в телофазі мітозу.

Цис-транс-тест [від лат. cis – по цей бік, trans – через, за межами і test – випробування] – один із методів генетичного аналізу, який дозволяє визначити, чи належать дві рецесивні мутації, які мають однаковий фенотиповий прояв, одному або двом різним генам.

Цистро́н – генетична одиниця функції, яку можна виявити за допомогою цис-транс-тесту. Є синонімом терміна “ген”. Термін Ц. запропонований С.Бензером у 1957 р.

Цитогене́з [від грец. kytos – клітина і genesis – походження] – розвиток клітин. Соматичний Ц. являє собою довгий ланцюг клітинних циклів, які змінюють один одного протягом життя організму.

Цитогенéтика [від грец. kytos – клітина і genesis – походження] – розділ цитології, який вивчає закономірності спадковості і мінливості на клітинному й субклітинному рівні.

Цитоекологія [від грец. kytos – клітина, eikos – житло і logos – вчення] – розділ цитології, який вивчає закономірності адаптації клітини до умов зовнішнього середовища.

Цитóз – цитóз – надходження речовин у клітину (ендоцитоз) або вихід із неї (екзоцитоз) шляхом піноцитозу і фагоцитозу; підвищений вміст клітинних елементів у досліджуваному матеріалі.

Цитокіне́з [від грец. kytos – клітина і kinesis – рух] – процес розділення цитоплазми в телофазі мітозу з наступним утворенням двох або кількох відокремлених клітин. Ц. відбувається шляхом поглиблення циркуляційної перетяжки.

Цитолі́з [від грец. kytos – клітина і lysis – розчиняю] – повне або часткове розчинення (руйнування) структурних компонентів клітини під дією патологічних факторів.

Цитолі́зн [від грец. kytos – клітина і lysis – розчиняю] – цитотоксин, речовина, яка викликає розкладання або руйнування клітин.

Цитолі́зоба [від грец. kytos – клітина і lysis – розчинення] – утворена при цитолізі вакуоля, яка розміщена в цитоплазмі й містить залишки мітохондрій або інших структурних частин клітини.

Цитолі́мфа [від грец. kytos – клітина і lymphos – волога] – див. клітинний сік.

Цитоло́гія [від грец. kytos – клітина і logos – вчення] – наука, яка вивчає закономірності будови, функції й розвиток клітини тваринного організму з використанням мікроскопічного, субмікроскопічного, цитохімічного та інших методів у різні періоди життєдіяльності.

Цитомéра [від грец. kytos – клітина і meros – частина] – залишки клітин, які складаються лише з цитоплазми.

Цитоморфóз [від грец. kytos – клітина і morphosis – вид, образ] – зміни структури цитоплазми у процесі розвитку клітини.

Цитоморфоло́гія [від грец. kytos – клітина, morphe – форма і logos – вчення] – один з основних розділів цитології, який вивчає структуру клітини і її компоненти.

Цитопенія – знижений вміст клітинних елементів у досліджуваному об'єкті.

Цитопла́зма [від грец. kytos – клітина і plasma – оформлене] – найважливіша складова частина клітини, за винятком ядра. Основними елементами ультраструктурної організації Ц. є органоїди.

Цитоплазматі́чна спадко́вість – спадкоємність матеріальних структур і функціональних властивостей організму, передача яких обумовлюється факторами, які локалізуються в цитоплазмі. Сукупність цих факторів – плазмогенів складає плазмон. Розміщені плазмогени у самовідтворних органоїдах клітини – мітохондріях і пластидах. Передача плазмогенів здійснюється, головним чином, через жіночу статеву клітину.

Цитосóма [від грец. kytos – клітина і soma – тіло] – цитоплазматична маса клітини.

Цитоспектрофотометр́ія [від грец. kytos – клітина, лат. spectrum – видиме, грец. photos – світло і metreo – вимірюю] – метод вивчення хімічного складу клітини, який ґрунтується на вибіркового поглинанні тими чи іншими речовинами променів із певною довжиною хвилі.

Цитофізіоло́гія [від грец. kytos – клітина, physis – природа і logos – вчення] – розділ цитології, який вивчає життєдіяльність клітини та її органоїдів, а також взаємовідношення між ними.

Цитохі́мія [від грец. kytos – клітина і chemos – хімія] – розділ цитології, який вивчає хімічний склад клітини й окремих її компонентів, а також обмінні процеси, які лежать в основі життєдіяльності клітини.

Частотá гéна – частка певного алеля серед усіх інших алелей даного гена в популяції, який розглядається.

Частотá мута́цій – частка гамет, у яких виникли мутації в загальній кількості гамет певного покоління.

Частотá хіáзм – середня кількість хіазм, які припадають на бівалент, клітину або каріотип у певних умовах.

Частоті́ гамéт закон – біологічне явище, коли гени в гомозиготному стані не зміщуються і, залишаючись у “чистоті”, можуть проявлятися в наступних поколіннях. Гетерозиготний за будь-якою ознакою організм у ядрах соматичних клітин має в одній із гомологічних хромосом домінуючий алель гена, а в другій – рецесивний. У процесі мейозу в кожній гаметі буде лише одна з гомологічних хромосом із одним із алельних генів. Закономірно, що гетерозиготний організм продукує порівну два типи гамет. У нормі гамети завжди “чисті” від іншого компонента алельної пари.

Шизогонія (схізогонія) [від грец. schizo – розділяю, розщеплюю і goneia – зародження] – вид розмноження найпростіших класу споровиків, при якому відбувається багатократний поділ ядра і наступний розпад клітини на велику кількість дочірніх (мерозоїтів).

Штам [від нім. Stamm – стовбур, основа, сім'я, плем'я] – чиста культура організму, отриманого в результаті мутації.

Еволюція клітин – зміна структури і функції клітини у процесі філогенетичного розвитку тваринних і рослинних організмів.

Ядерна оболонка – див. Каріолема.

Ядерно-цитоплазматичне співвідношення – відношення об'єму ядра до об'єму цитоплазми.

Ядерце [nucleolus] – щільне округле тільце в середині клітинного ядра, яке складається з волокнистої основи й аморфної речовини. РНК ядерця бере участь в регуляції синтетичних процесів у цитоплазмі. Під час мітозу ядерце зникає і з'являється знову після поділу клітини.

Ядерце-ядерне відношення – відношення об'єму ядра до об'єму ядерця, яке відображає ступінь синтетичної активності ядерця, оскільки збільшення його розмірів характерне для клітин із високим рівнем синтезу РНК, які інтенсивно ростуть.

Ядро клітини [nucleus] – найважливіша складова живої клітини, яка керує біохімічними реакціями, регулює всі функції клітини і передає генетичну інформацію по спадковості. Я. займає в клітині центральне, або ексцентричне положення, оточене цитоплазмою. Субмікроскопічна структура ядра складається з хромосом, ядерця, ядерного соку і ядерної оболонки.

Яйцеклітина [ovum] — жіноча статеві клітина, яка в результаті запліднення її сперматозоїдом або рідше шляхом партеногенезу дасть початок зародку; містить гаплоїдний набір хромосом.

5. КІЛЬКІСНІ ХАРАКТЕРИСТИКИ КЛІТИН У ТАБЛИЦЯХ

Таблиця 1

Історична довідка

Дослідник, дата	Мікроскопічне дослідження, теорія
Роберт Гук (1665)	Спостерігав з допомогою збільшувальних лінз поділ корка (покривна тканина рослин) на "комірки" або "клітини".
М. Мальпігі (1671) Н. Грю (1671)	Підтвердили спостереження Р. Гука й показали, що різноманітні частини рослин складаються з тісно розміщених "міхурців" або "мішечків".
А. Левенгук (1677 - 1680)	Відкрив з допомогою мікроскопа одноклітинні організми і вперше описав клітини тварини (сперматозоїди й еритроцити).
Ф. Фонтана (1781)	Описав соматичні клітини тварин.
Я.Е.Пуркінє (1830)	Вважав, що головним в організмі клітин є не клітинна оболонка, а вміст самої клітини, її протоплазма.
Р. Броун (1831)	У процесі вивчення клітин епідермісу орхідних, описав ядро як постійний компонент клітини.
М. Шлейден, Т. Шванн (1838 - 1839)	Зробили узагальнення про те, що організми рослин і тварин складаються з клітин; клітини рослин і тварин принципово подібні (гомологічні); є творцями клітинної теорії.
Р. Вірхов (1858 - 1859)	Розробляв і узагальнював клітинну теорію; стверджував, що кожна клітина несе в собі повну характеристику життя; відкрив біологічний закон "будь-яка клітина від клітини".
І.Д. Чистяков (1874)	Описав ряд стадій (фаз) мітозу в спорах плаунів.
Е. Страсбургер (1876 - 1879) (1888)	Детально дослідив і описав мітоз у рослин; установив явище редукції кількості хромосом у рослинних клітинах під час мейозу.
В. Флеммінг (1882)	Детально описав мітоз у тварин; відкрив явище мейозу.
О. Гертвіг (1892)	У праці "Клітина і тканини" узагальнив біологічні явища відповідно до особливостей будови і функціонування клітин.
Е. Гортер, Ф. Грендел (1925)	На основі дослідження клітинної мембрани еритроцитів зробили висновок, що остання складається з подвійного шару ліпідів (бімолекулярного шару)

Таблиця 2

Міри довжини

1 м = 100 сантиметрам (см)
1 см = 10 міліметрам (мм)
1 мм = 10^{-3} м = 10^3 мікрометрів (мкм)
1 мкм = 10^{-6} м = 10^{-3} мм = 10^3 нанометрів (нм)
1 нм = 10^{-9} м = 10^{-6} мм

Префікс "санти" означає одну соту;

"мілі" – одну тисячну;

"мікро" – одну мільйонну;

"нано" – одну мільярдну

$$1/10 = 0,1 = 10^{-1}; 10^{-3} = 1/1000; 10^{-6} = 1/1000\ 000$$

Кількісна характеристика клітини

1	2
Діаметр елементарних хромосомних фібрил (хромонем)	20-25 нм
Співвідношення кількості ДНК і білка	1:1
Співвідношення кількості РНК і білка	3:2
Довжина молекули ДНК найбільшої першої хромосоми людини	до 7 см
Товщина молекули ДНК	2 нм ¹⁾
Сумарна довжина молекул ДНК у всіх хромосомах однієї клітини	прибл. 170 см
Маса ДНК у всіх хромосомах однієї клітини	6×10^{-12} г
Середній розмір (довжини) реплікона в хромосомах еукаріот	прибл. 30 мкм
Кількість репліконів у складі геному людини	понад 50 000
Кількість білків хроматину (у % від його сухої маси)	60-70 %
Кількість негістонових білків (у % від кількості гістонів)	20 %
Діаметр нуклеосоми	Прибл. 10 нм
Кількість молекул гістонів в 1-й нуклеосомі	8
Вкорочення довжини хромосомної фібрили в нуклеосомі (надспіралізація ДНК)	у 5 разів
Діаметр фібрил у нуклеосомі	10 нм
Діаметр основної елементарної фібрили хроматину	25 нм
Ізоелектрична точка хроматину (межі рН)	3-5
рН ядра	7,6-7,8

1) для порівняння - атом водню має діаметр 0,1 нм

Таблиця 4

Приблизний вміст чотирьох азотистих основ у різних організмів

Нуклеотиди, які містять дану основу¹⁾, %

Показник	А	Т	Г	Ц
1	2	3	4	5
Людина	30,9	29,4	19,9	19,8
Курка	28,8	29,2	20,5	21,5
Саранча	29,3	29,3	20,5	20,7
Пшениця	27,3	27,1	22,7	22,8
Дріжджі	31,3	32,9	18,7	17,1
Бактерії	24,7	23,6	26,0	25,7
Віруси (фаг Т7)	26,0	26,0	24,0	24,0

1) А - аденін; Г - гуанін; Ц - цитозин; Т - тимін.

Таблиця 5

Кількість хромосом у різних організмів

1	2
Горох	14
Кукурудза	20
Сосна	24
Спірогіра	24
Горила	48
Дрозofiла	8
Кішка	38
Собака	78
Тритон (р. Triturus)	24

1	2
Людина	46
Коза	60
Миша	40
Мунтжак (карликовий олень)	6
Камчатський краб	208

Таблиця 6

Ядерце

Діаметр ядерця	1-5 мкм
Розміри рибосоми	25x20x20 нм
Діаметр гранул ядерця	15-20 нм
Діаметр фібрил ядерця	6-8 нм
Діаметр нуклеолонеми	0,2 мкм
Товщина зони фібрил	5 -10 нм
Товщина зони гранул	10-20 нм

Таблиця 7

Інші структурні елементи ядра

Товщина перихроматинових фібрил	3-5 нм
Діаметр перихроматинових гранул	40-50 нм
Діаметр інтерхроматинових гранул	20-25 нм
Розміри штопороподібних "ядерних спіралей" в амеб	30-35x300 нм

Таблиця 8

Ядерна оболонка

Діаметр пор ядерної оболонки	80-90 нм
Діаметр центрального елемента пори	15-20 мкм.
Кількість рядів гранул у ділянці пори	3
Кількість гранул у кожному ряду	по 8 гранул
Діаметр гранул	25 нм
Кількість пор у ядерній оболонці	до 200 на 1 мкм ²
Кількість пор у ядерній оболонці в еритроblastів нижчих хребетних під час синтезу й накопичення гемоглобіну	30 пор на 1 мкм ²
Кількість пор у ядрах еритроцитів нижчих хребетних	до 5 на 1 мкм ²

Таблиця 9

Кількісна характеристика структурних елементів цитоплазми клітини та мембран цитоплазми

1	2
Кількість глобулярних білків у гіалоплазмі у % від загальної кількості білків	20-25%
Вміст води в протоплазмі у %	80-85%
Повне оновлення води :	Термін
амеба	7 днів

1	2
верблюд	3 місяці
черепаха	1 рік
кактус	29 років
людина	4 тижні
Товщина мембран клітини	6-10 нм
Хімічні компоненти мембрани	у %
- ліпіди	прибл. 40%
- білки	прибл. 60%
- вуглеводи (глікокалікс)	5-10%
Товщина полісахаридного шару (глікокаліксу) плазматичної мембрани	3-4 нм

Таблиця 10

Кількісна характеристика міжклітинних контактів, мікрроворсинок

Ширина відстані між плазматичними мембранами при простому контакті	15-20 нм
Діаметр площі, яку займає десмосома	до 0,5 мкм
Довжина протяжності щільного контакту	0,5-3 мкм
Ширина проміжку між плазматичними мембранами у ділянці щільного контакту	2-3 нм
Молекулярна маса молекул, які передаються від однієї клітини до іншої через щільний контакт	2×10 ³
Діаметр мікрроворсинок	прибл. 100 нм
Кількість мікрроворсинок на 1 мм ² поверхні кишкового епітелію	2×10 ⁸

Таблиця 11

Кількісна характеристика органел клітини

Ендоплазматична сітка	
1	2
Уперше описана Р.Р. Портером	у 1945 р.
Ширина порожнин цистерн ендоплазматичної сітки	
- найменша	прибл. 20 нм
- найбільша	кілька мкм
Діаметр вакуоль і каналців гладенької ендоплазматичної сітки	прибл. 50-100 нм
Пластинчастий комплекс апарат Гольджі	
Уперше описаний К. Гольджі	у 1898 р.
Кількість мембранних сплюснутих цистерн у диктіосомі	5-10
Відстань між цистернами	20-25 нм
Відстань між мембранами в центральних ділянках цистерни	до 25 нм
Лізосоми	
Лізосоми відкрив Де Дюв Христіан Рене	у 1955 р.
Товщина мембрани лізосом	прибл. 7 нм
Діаметр первинних лізосом	прибл. 100 нм
Пероксисоми	
Діаметр пероксисом	0,3-1,5 мкм

1	2
Вміст ферменту каталази у % від усіх білків в пероксисомах клітин печінки	40%
Мітохондрії	
Уперше описані К. Бенда	у 1897 р.
Довжина мітохондрій	від 1 до 10 мкм
Діаметр мітохондрій	прибл. 0,5 мкм
Кількість мітохондрій в одній клітині печінки	прибл. 1000
Об'єм, який займають мітохондрії, у % від об'єму цитоплазми	20%
Об'єм мітохондрій у % від загальної кількості білка в клітині	30 – 35%
Площа поверхні всіх мітохондрій клітини печінки в порівнянні з площею поверхні її плазматичної мембрани (оболонка клітини)	більша в 4-5 разів
Товщина мембрани мітохондрій	прибл. 7 нм
Відстань між мембранами в кристах мітохондрій	прибл. 10-20 нм
Діаметр тонких ниток молекул ДНК у матриксі мітохондрій	прибл. 2-3 нм
Діаметр гранул мітохондріальних рибосом у матриксі мітохондрій	прибл. 15-20 нм
Мікротрубочки	
Зовнішній діаметр мікротрубочки	прибл. 24 нм
Діаметр просвіту мікротрубочки	15 нм
Товщина стінки мікротрубочки	прибл. 5 нм
Діаметр субодиноць, щільно укладених у стінці мікротрубочки	прибл. 5 нм
Кількість субодиноць у стінці мікротрубочки, вишикуваних у вигляді одношарового кільця	13
Центріолі	
Уперше описали В. Флемінг, Е. ван Беден, О Гертвіг	у 1870-1876 рр.
Кількість триплетів мікротрубочок, які утворюють стінку повного циліндра центріолі	9
Діаметр циліндра (центріолі)	0,15 мкм
Довжина циліндра	0,3-0,5 мкм
Діаметр А-мікротрубочки (перша мікротрубочка триплета, розміщена ближче до центру)	прибл. 25 нм
Товщина стінки А-мікротрубочки	5 нм
Кількість глобулярних субодиноць в її стінці	13
Кількість глобулярних субодиноць у стінці В і С мікротрубочок	11
Діаметр центральної "втулки" серединної частини дочірньої центріолі	прибл. 25 нм
Кількість "спиць", які відходять від "втулки" і спрямовані по одній до А-мікротрубочок	9
Формула системи мікротрубочок центріолі	(9x3)+0, або 9+0
Війки і джгутики	
Довжина війок	5-10 мкм
Довжина джгутиків	до 150 мкм
Діаметр війок	200 нм
Діаметр аксонем (системи мікротрубочок) війки	прибл. 150 нм
Діаметр базального тільця	прибл. 150 нм
Формула системи мікротрубочок війки	(9x2)+2
Мікрофібрили	

1	2
Діаметр мікрофібрили	10 нм і більше
Мікрофіламенти	
Діаметр мікрофіламентів	5-7 нм

Таблиця 12

Клітинний цикл. Поділ клітин

Кількість ДНК у статевих клітинах менша, ніж у всіх інших клітинах організму	у 2 рази
Тривалість мітозу (середня)	1-2 год
Кількість мітозів під час дробіння зиготи за 1 год:	
- у дрозофіли (при 25°C)	7
- у тритона (при 18° 0С)	1
Тривалість інтерфази в культурах фібробластів	12-20 год
Середня тривалість профази в клітинах тканин людини	30-60 хв
Середня тривалість метафази в клітинах тканин людини	2-6 хв
Середня тривалість анафази в тканинах тварин	3-15 хв
Середня тривалість телофази в клітинах тварин	30-60 хв
Зменшення синтезу білка під час мітозу, у порівнянні з вихідним рівнем	До 25%
Редукція кількості рибосом і полісом у клітині (у профазі)	До 25%
Швидкість руху хромосом до полюсів в анафазі за хвилину	0,2-0,5
Довжина бокових петель хромосоми, яка ділиться	30 мкм

Таблиця 13

Кількісна характеристика статевих клітин

Статеві клітини	Кількісні дані
1	2
Сперматозоїди	
Довжина сперматозоїда людини	60 мкм
крокодила	20 мкм
тритона	5 мм
Ширина сперматозоїда людини	5 мкм
Маса сперматозоїда людини	5.10-9 г
Швидкість руху	1 - 5 мм за 1 хв
Протяжність життя	від кількох годин до кількох діб
Кількість хромосом у ядрі	23
Кількість сперматозоїдів з хромосоною Х	50%
Кількість сперматозоїдів з хромосоною У	50%
Яйцеклітини	
Розміри яйцеклітин у ряду хребетних	від кількох мкм до кількох см
Діаметр овоцита I порядку людини	130 мкм
Діаметр яйцеклітини людини	150 мкм
Маса яйцеклітини людини	3.10-6 г
Кількість хромосом у яйцеклітині	23

1	2
Кількість клітин фолікулярного епітелію навколо яйцеклітини (овоцити)	3-4 тис.
Кількість оогоній у яєчнику п'ятимісячного зародка	прибл. 7 млн.
Кількість овоцитів у яєчнику: новонародженої дівчинки	прибл. 1 млн.
семирічної дівчинки	300-400 тис.
3 них закінчують ріст і овулюють	прибл. 400

Таблиця 14

Порівняння мітозу та мейозу

Интерфаза (синтез ДНК, РНК, білків, подвоєння хромосом, в кожній з яких з'являються 2 хроматиди)	Профаза (спіралізація хромосом)	Метафаза (хромосоми шикуються в площині екватора)	Анафаза	Телофаза
МИТОЗ				
Необхідна перед кожним мітозом	Нетривала. В клітині – диплоїдний набір хромосом (кожна складається з двох хроматид)	Диплоїдний набір хромосом. Нитки веретена прикріплюються до єдиної центромери	Розходження до полюсів диплоїдних наборів хроматид (нових хромосом)	Формування двох клітин з набором хромосом 2n
МЕЙОЗ				
I поділ				
Відбувається тільки перед першим поділом	Дуже тривала. Зближення хроматид гомологічних хромосом	Диплоїдний набір хромосом. Нитки веретена прикріплюються до центромер здвоєних хромосом	Розходження до полюсів гаплоїдних наборів гомологічних хромосом (кожна складається з двох хроматид)	Формування двох клітин з набором хромосом 2n
II поділ				
Відсутня	Нетривала. Гаплоїдний набір хромосом (з 2 хроматид)	Гаплоїдний набір хромосом (кожна з двох хроматид). Нитки веретена поділу прикріплюються до центромер хромосоми	Розходження до полюсів гаплоїдних наборів хроматид (нових хромосом)	Формування чотирьох клітин з набором хромосом n

Кількісна характеристика прокариотичних клітин

Рикетсії	
Розміри рикетсій	0,2-0,6 мкм x 0,4-2,0 мкм
Бактерії	
Розміри бактерій	1,0-10 мкм x 0,2-1,0 мкм
Діаметр структурних одиниць оболонки бактерій	50-140 нм
Довжина молекули ДНК у звичайних бактерій	прибл. 1 мм
Кількість різних видів РНК	прибл. 3000
Кількість різних видів білків, з них:	прибл. 2500
структурних білків	прибл. 1/3
ферментів	прибл. 2/3

Таблиця 16

Хімічний склад звичайних бактерій (за винятком води) в проц. від загальної сухої маси

Малі молекули (неорганічні іони, мономери, коферменти)	10 %
Полісахариди і ліпіди	16%
ДНК	4%
РНК	20%
Білки	50%

Таблиця 17

Приблизний хімічний склад бактеріальної клітини та клітини ссавця

Хімічні сполуки	Частка від загальної маси клітини, %	
	бактерія	клітина ссавця
H ₂ O	70	70
Неорганічні іони (Na ⁺ , K ⁺ , Mg ²⁺ , Ca ²⁺ , Cl ⁻ та ін.)	1	1
Низькомолекулярні продукти обміну речовин	3	3
Білки	15	18
РНК	6	1,1
ДНК	1	0,25
Ліпіди	2	5,0
Полісахариди	2	2
Загальний об'єм клітини	2,10-12 см ³	4,10-9 см ³

Таблиця 18

Епітеліальні тканини

1	2
Початок розвитку епітелію із зародкових листків	3-4 тиждень
Кількість основних шарів у:	
- багат шаровому не зроговілому епітелії	3
- багат шаровому зроговілому епітелії	5
- багат шаровому слабо зроговілому епітелії	4
Товщина епітелію шкіри людини	0,035-0,12 мм
Товщина базальної мембрани, на якій розміщується епітелій	1 мкм
Оновлення епітелію шкіри	
- у пацюка	за 19 діб
- у людини	за 30 діб

1	2
Кількість війок на апікальній поверхні клітини миготливого епітелію	до 270
Кількість рухів війок миготливого епітелію за 1 секунду	16-1000

Таблиця 19

Розміри клітин деяких сполучних тканин

Клітини сполучних тканин	Розміри в мкм
Фібробласти	
- мало диференційовані	20-50
- диференційовані	
Плазматичні клітини	7-10
Тканинні базофіли (тучні клітини)	
- ширина	4-14
- довжина	до 22
Остеоцити	
- ширина	6-14
- довжина	22-55
Остеобласти	15-20
Остеокласти	90

Таблиця 20

Морфометрична характеристика формених елементів крові людини

1	2
Еритроцити	
Діаметр	7,16-7,98
Товщина в крайовій зоні	1,9-2,5 мкм
Товщина в центрі	1 мкм
Кількість нормоцитів, які мають вищевказані розміри	75 % від усіх еритроцитів
Товщина оболонки еритроцита	20 нм
Частка макроцитів	12,5%
Діаметр макроцитів	8,5 мкм
Діаметр мікроцитів	6 мкм і менше
Площа поверхні еритроцита	125 мкм ²
Об'єм еритроцита	90 мкм ³
Загальна поверхня еритроцитів, які циркулюють у крові	3500-3700 м ²
Діаметр гранул гемоглобіну	4-7 нм
Хімічний склад еритроцитів	
Вода	приблизно 60 %
Сухий залишок	40 %
- гемоглобін	95 %
- інші речовини	5 %
Нейтрофіли	
Діаметр у краплі свіжої крові	7-9 мкм
Діаметр у мазку крові	10-12 мкм
Частка специфічних гранул	80-90 %
Частка неспецифічних гранул (лізосом)	10-20 %
Діаметр специфічних гранул	0,2-0,5 мкм
Діаметр неспецифічних гранул	0,8 мкм
Кількість часток у ядрах зрілих нейтрофілів	2-3 та більше
Еозинофіли	
Діаметр у краплі свіжої крові	приблизно 9-10 мкм

1	2
Діаметр у мазку крові	12-17 мкм
Частка специфічних гранул	95 %
Частка неспецифічних гранул (лізосом)	5 %
Діаметр специфічних гранул	0,5-0,8 мкм
Діаметр (поздовжній) неспецифічних гранул	приблизно 5 мкм
Кількість часток у ядрах зрілих нейтрофілів	2 , рідше – 3
Базофіли	
Діаметр у краплі свіжої крові	9 мкм
Діаметр у мазку крові	10-12 мкм
Діаметр специфічних гранул	0,5-2,0 мкм
Лімфоцити	
Діаметр малих лімфоцитів	6-7 мкм
Діаметр середніх лімфоцитів	8-9 мкм
Діаметр великих лімфоцитів	10-18 мкм
Діаметр малих лімфоцитів	
Кількість лімфоцитів периферійної крові, які містять 0-антиген	50-90 %
Кількість лімфоцитів периферійної крові, які мають поверхневі імонуглобуліни	10 – 20 %
Моноцити	
Діаметр у краплі свіжої крові	9-12 мкм
Діаметр у мазку крові	18-20 мкм
Кров'яні пластинки	
Діаметр нормальних кров'яних пластинок	2-3 мкм
Діаметр гігантських кров'яних пластинок	від 4-6 до 6-9 мкм
Діаметр гранул	приблизно 0,2 мкм

6. СХЕМИ ТА РИСУНКИ

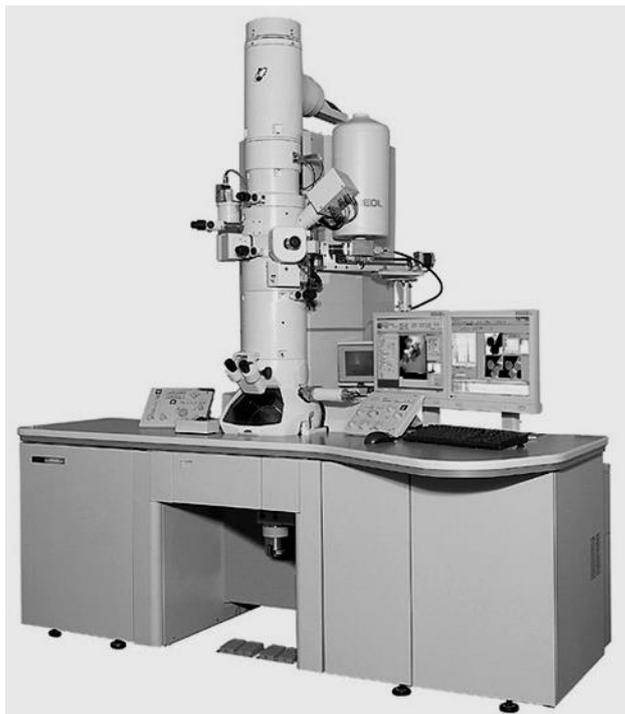
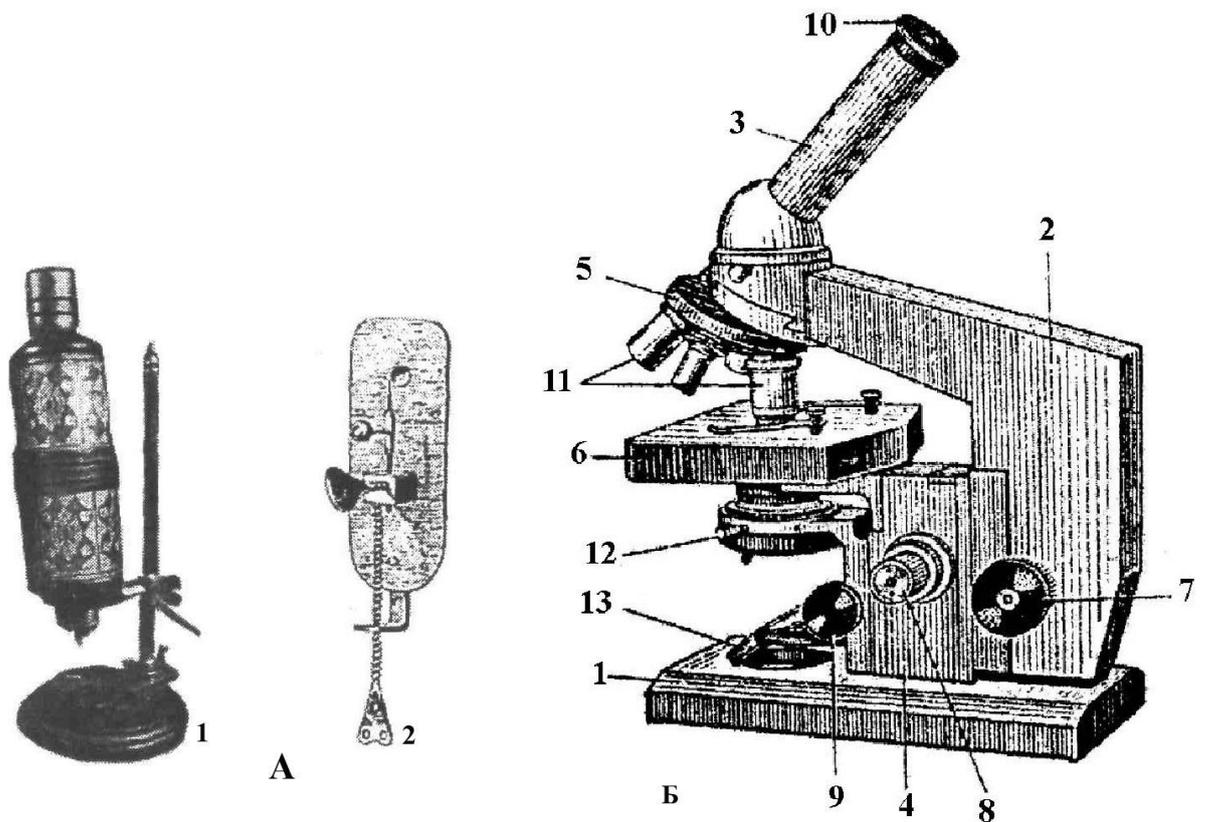


Рисунок 6.2. Трансмісійний електронний мікроскоп JEM-2100

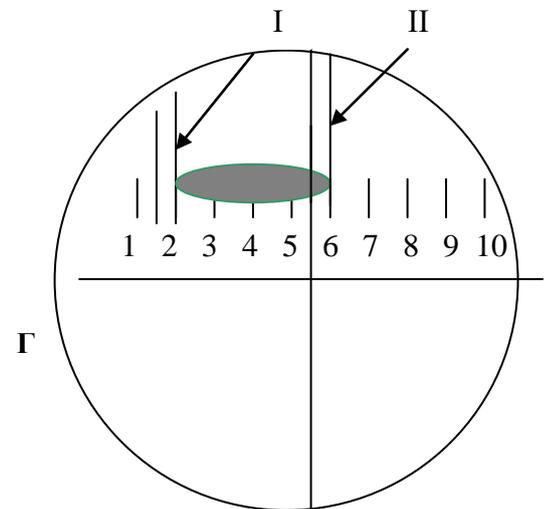
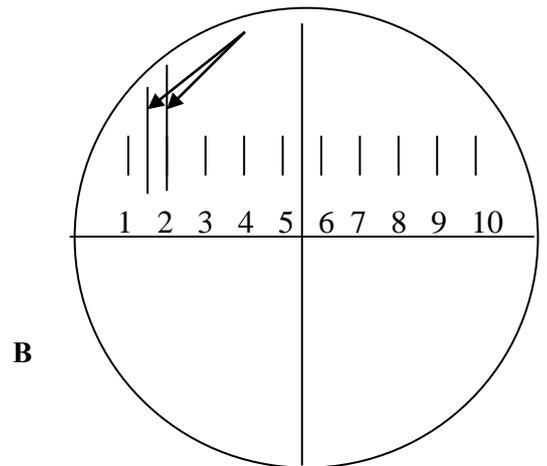


Рисунок 6.3. Окулярний гвинтовий мікрометр: А – окулярний гвинтовий мікрометр МОВ-16; Б — окулярний гвинтовий мікрометр, встановлений на мікроскоп Біолам Р-15; В – поле зору гвинтового окулярного мікрометра. Видно нумеровану нерухому шкалу та дві рухомі риски (вказані стрілками, що рухаються уздовж неї). У даному випадку передня рухома риска співпадає з поділкою “2” нерухомої шкали; Г – положення рисок ліній на початку вимірювання об’єкта – I, та в кінці – II.

ТРАНСМІСІЙНИЙ ЕЛЕКТРОННИЙ
МІКРОСКОП

СВІТЛОВИЙ МІКРОСКОП

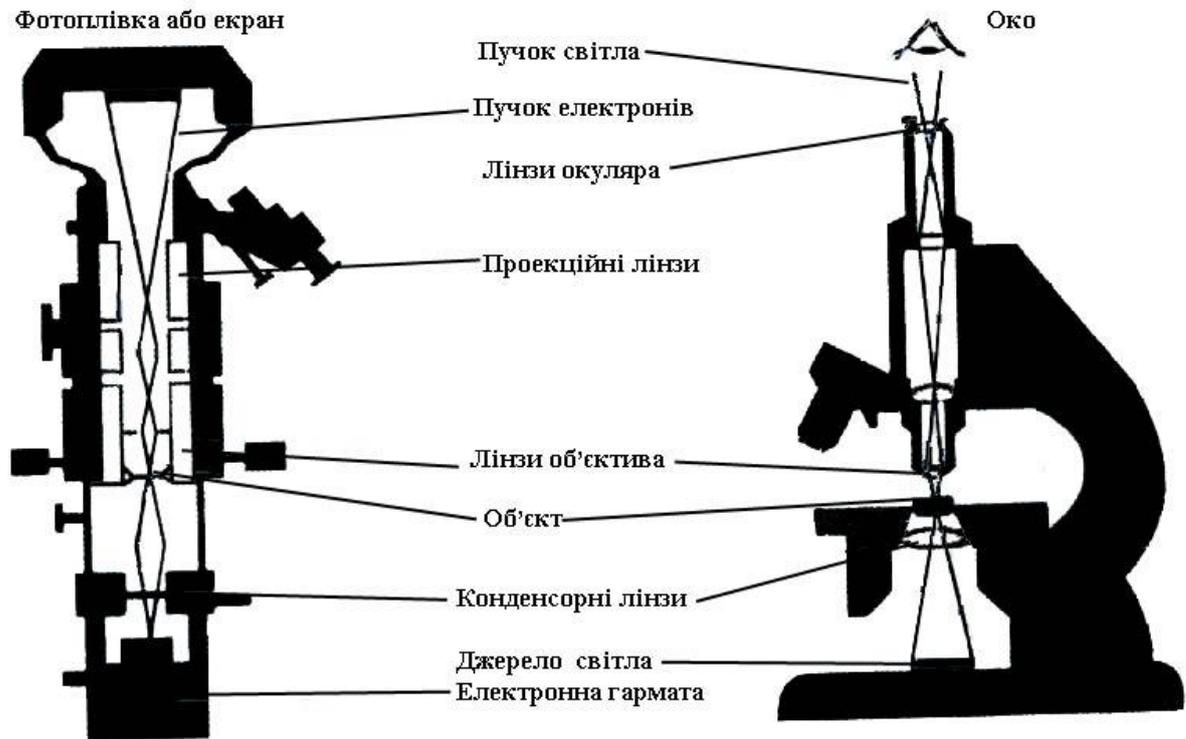


Рисунок 6.4. Порівняння будови електронного та світлового мікроскопів (Із: П. Кемп, К. Армс, 1988)

Трансмісійний (проникаючий) електронний мікроскоп має збільшення в 100-500 тисяч разів. Його роздільна здатність теоретично сягає 0,002 нм, але практично вона значно менша – 0,2-0,5 нм. Для більшості біологічних об'єктів цей показник становить 1-2 нм.

1. Для мікроскопування на електронному мікроскопі використовуються ультратонкі контрастовані зрізи тканин товщиною 30-50 нм.
2. Ці зрізи поміщують на спеціальну металічну сіточку і встановлюють в об'єктотримачі електронного мікроскопа.
3. За допомогою регулюючих гвинтів установлюють збільшення, фокус та освітленість об'єкта на люмінесцентному екрані.
4. Переміщуючи препарат, знаходять структуру, яка цікавить спостерігача.
5. Об'єкт фотографується на фотопластинки, фотоплівку або його зображення виводиться на монітор.
6. Отримані мікрофотографії досліджуються.

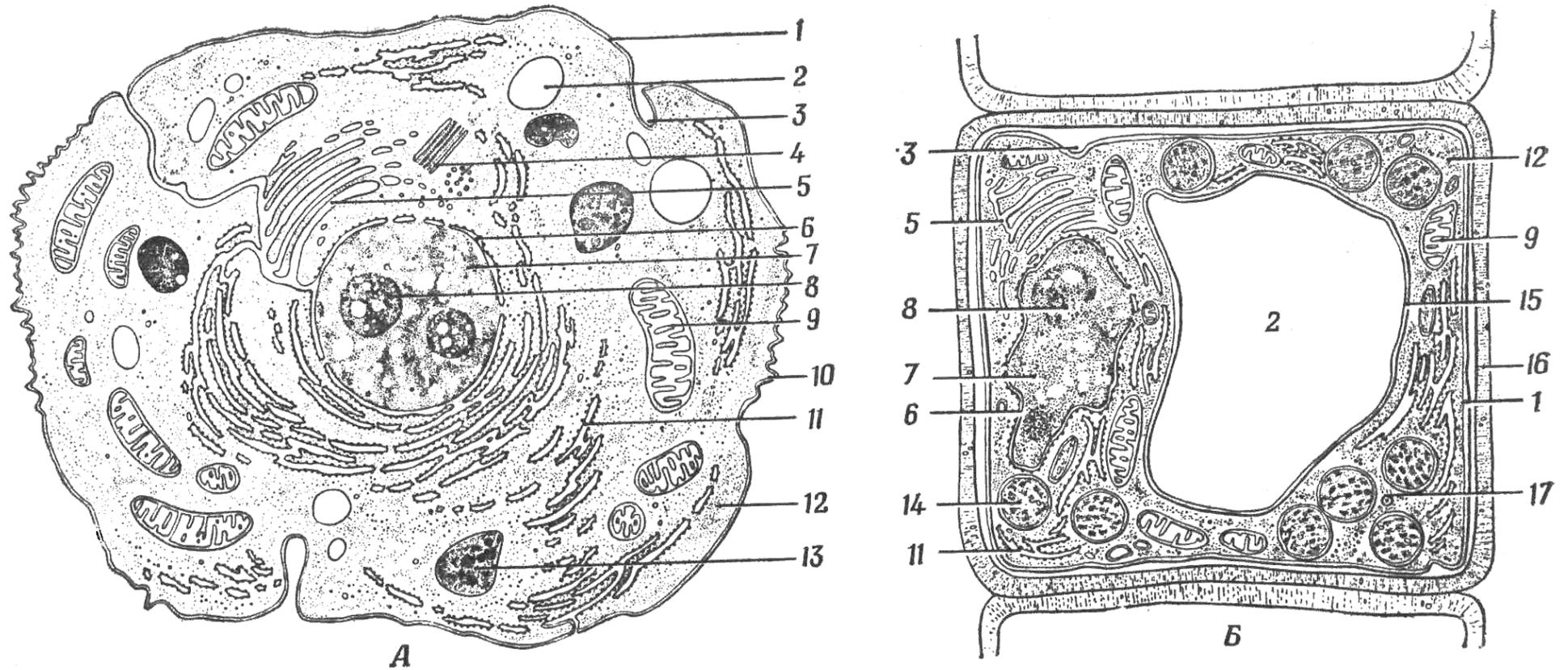


Рисунок 6.5. Схеми будови тваринної (А) та рослинної (Б) клітин (Із: К. Вилли, 1968). 1 – плазмолема, 2 – вакуоля, 3 – піноцитозний пухирець; 4 – центріоль; 5 – Комплекс Гольджі, 6 – каріолема, 7 – ядро, 8 – ядерце, 9 – мітохондрія, 10 – мікроворсинка, 11 – ендоплазматична сітка, 12 – цитоплазма, 13 – лізосома, 14 – хлоропласт, 15 – мембрана вакуолі, 16 – клітинна стінка, 17 – рибосома.

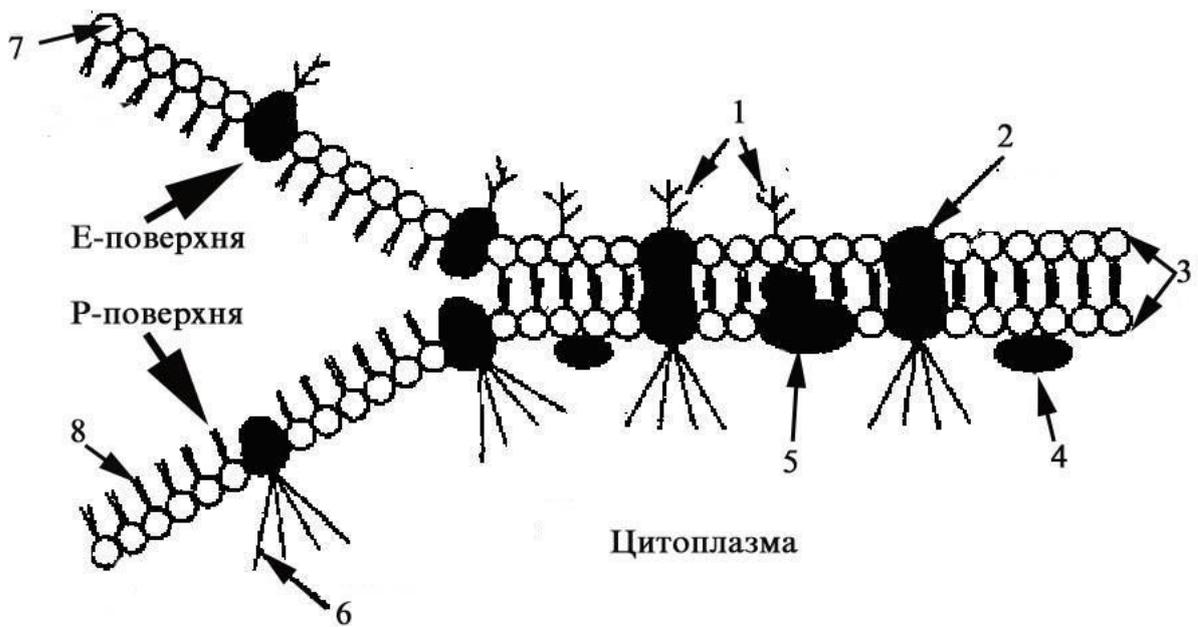


Рисунок 6.6. Схема будови плазмолемі (Із: В.Л. Быков, 1999). 1 - молекули олігосахаридів, зв'язані з білками та ліпідами, 2 - інтегральні білки, 3 – подвійний шар ліпідів, 4 - периферійні білки, 5 - напівінтегральні білки, 6 - актинові мікрофіламенти, зв'язані з білками плазмолемі, 7 - головки молекул ліпідів, 8 - хвости молекул ліпідів.

Трансміембранне перенесення речовин

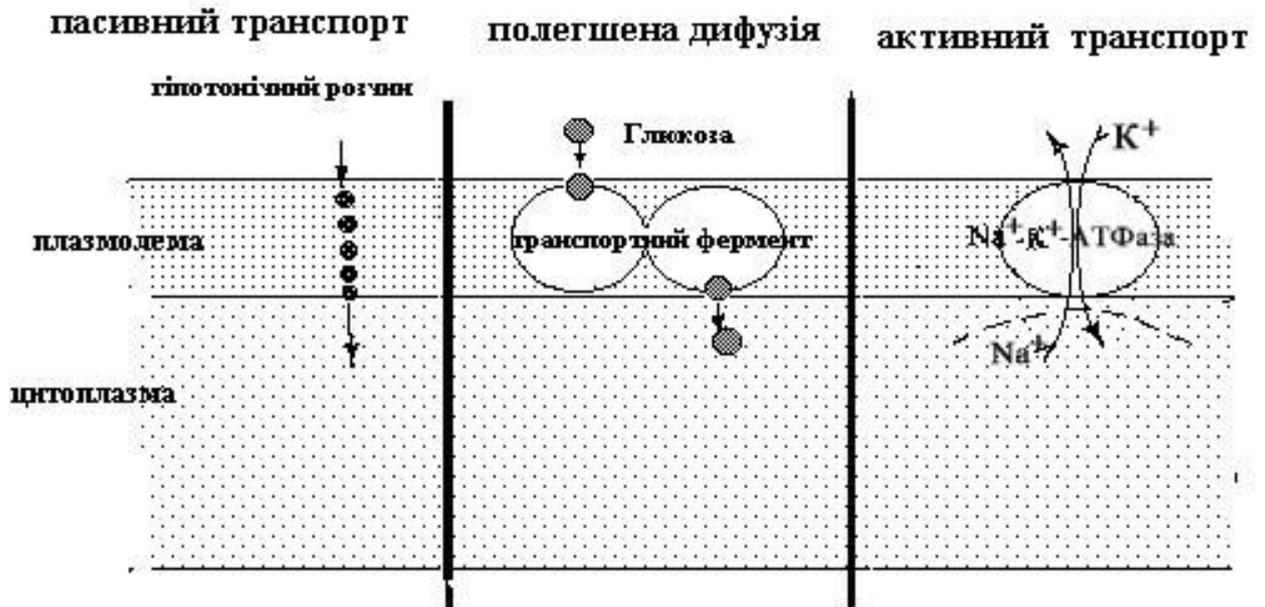


Рисунок 6.7. Схема перенесення речовин через плазмолему клітини



Рисунок 6.8. Ендоцитоз (Із: http://biolicey2vrn.ru/index/p_p/0-229). А – на мембрані клітини утворюється впинання, яке дедалі більше поглиблюється (Б), В – краї впинання змикаються і утворюється ендосома



Рисунок 6.9. Схема рецепторно-опосередкованого ендоцитозу (Із: Я.А. Омельковець, 2006).



Рисунок 6.10. Фагоцитоз амебою бактерії (Із: http://biolicey2vrn.ru/index/plazmaticheskaja_membrana/0-783): 1 — адгезія (прилипання) бактерії до плазмолеми; 2 — фагоцитоз; 3 — травна вакуоля з бактерією всередині



Рисунок 6.11. Послідовні стадії утворення пінозитозного пухирця клітиною ендотелію кровоносного капіляра (Із: <http://www.terra-aromatica.ru/mikrotsirkulyatsiya-chast-anatomiya-osnovnye-ponyatiya-i-79.html>): А – на плазмолемі клітини з'являється короткий тонкий виріст (1), який, збільшуючись, оточує крапельку рідини (Б); В – виріст зливається з плазмолемою і утворюється ендоцитозний пухирець (3)

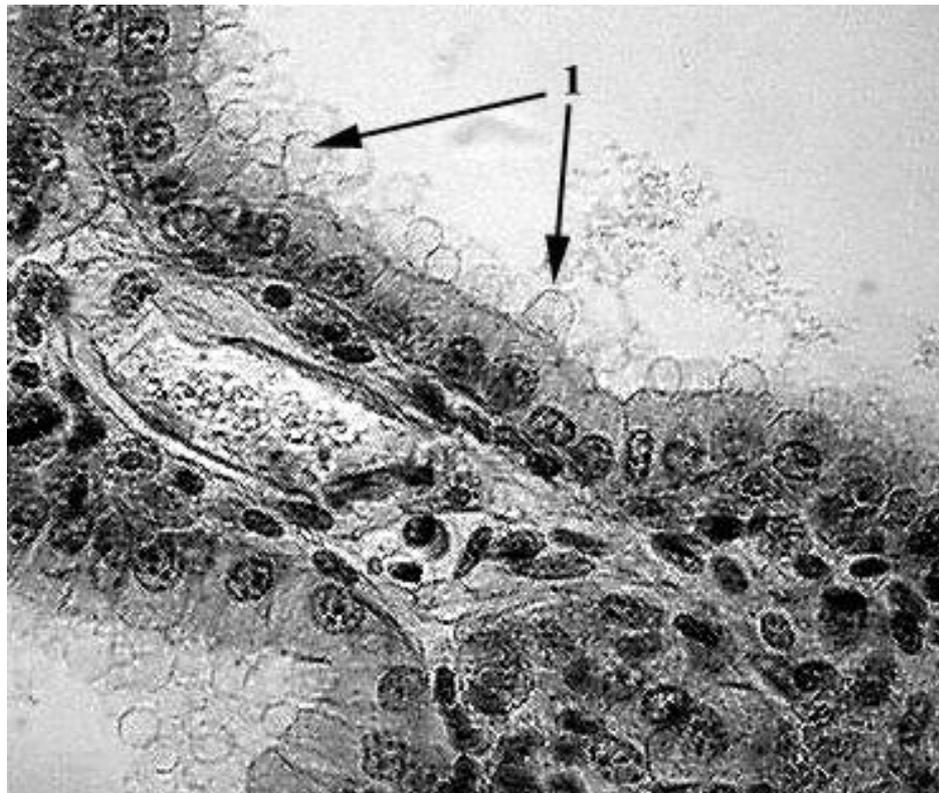


Рисунок 6.12. Міхурці з секретом (1), що виділяються епітеліальними клітинами антенальної залози річкового рака (Із: Я.А. Омельковець, 2005).

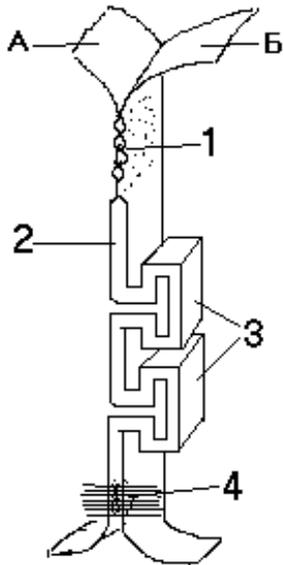


Рисунок 6.13. Схема міжклітинних з'єднань (Із: Я.А. Омельковець, 2006).

А, Б – плазмолеми двох сусідніх клітин; 1- щільний контакт; 2- простий контакт;
3- складне з'єднання (типу вставного диска кардіоміоцитів);
4 – десмосома

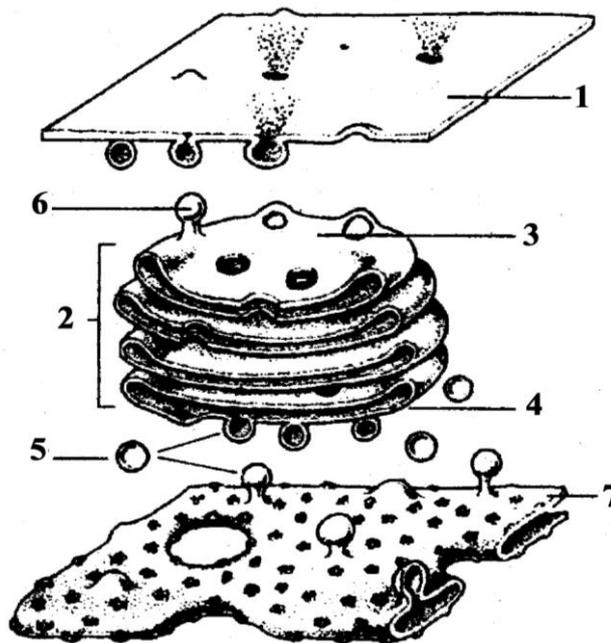


Рисунок 6.14. Схема синтетичного апарату клітини (Із: В.Л. Быков, 1999). 1 – плазмолема, 2 – комплекс Гольджі, 3 – зріла поверхня комплексу Гольджі, 4 – незріла поверхня комплексу Гольджі, 5 – транспортні пухирці, 6 – секреторні пухирці, 7 – гранулярна ендоплазматична сітка (грЕПС). грЕПС продукує білки, які переносяться транспортними пухирцями до незрілої поверхні комплексу Гольджі. Від зрілої поверхні комплексу Гольджі відщиплюються секреторні пухирці, які прямують до плазмолеми, зливаються з нею і виділяють свій вміст за межі клітини.

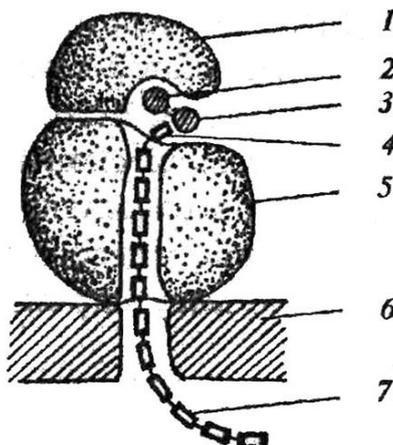


Рисунок 6.15. Схема будови рибосоми (Із: Н.А. Лемеза, Л.В. Камлюк, Н.Д. Лисов, 1998).

1 – мала субодиниця, 2 – іРНК, 3 – тРНК, 4 – амінокислота, 5 – велика субодиниця, 6 – мембрана гранулярної ендоплазматичної сітки, 7 – поліпептидний ланцюг, що синтезується.

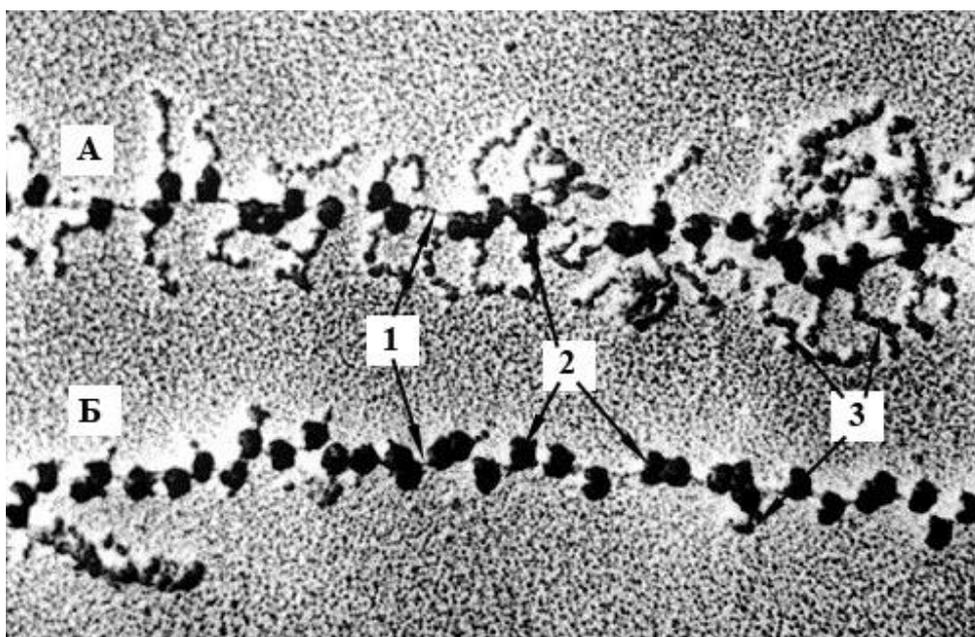


Рисунок 6.16. Полісоми (Із: <http://compulenta.computerra.ru/chelovek/biologiya/10009199/>): А, Б – полісоми; 1 – і-РНК; 2 – рибосоми; 3 – поліпептидні ланцюжки

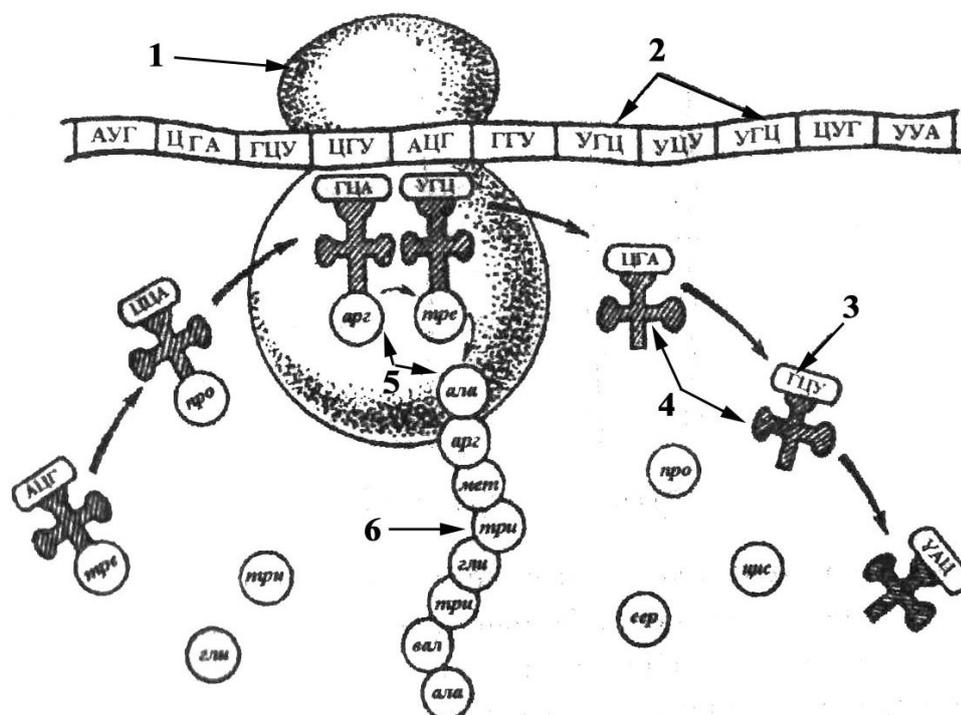


Рисунок 6.17. Схема синтезу білка рибосомою (Із: Н.А. Лемеза, Л.В. Камлюк, Н.Д. Лисов, 1998): 1 – рибосома, 2 – кодони іРНК, 3 – антикодони тРНК, 4 – тРНК, 5 – утворення пептидного зв'язку, 6 – поліпептидний ланцюг.

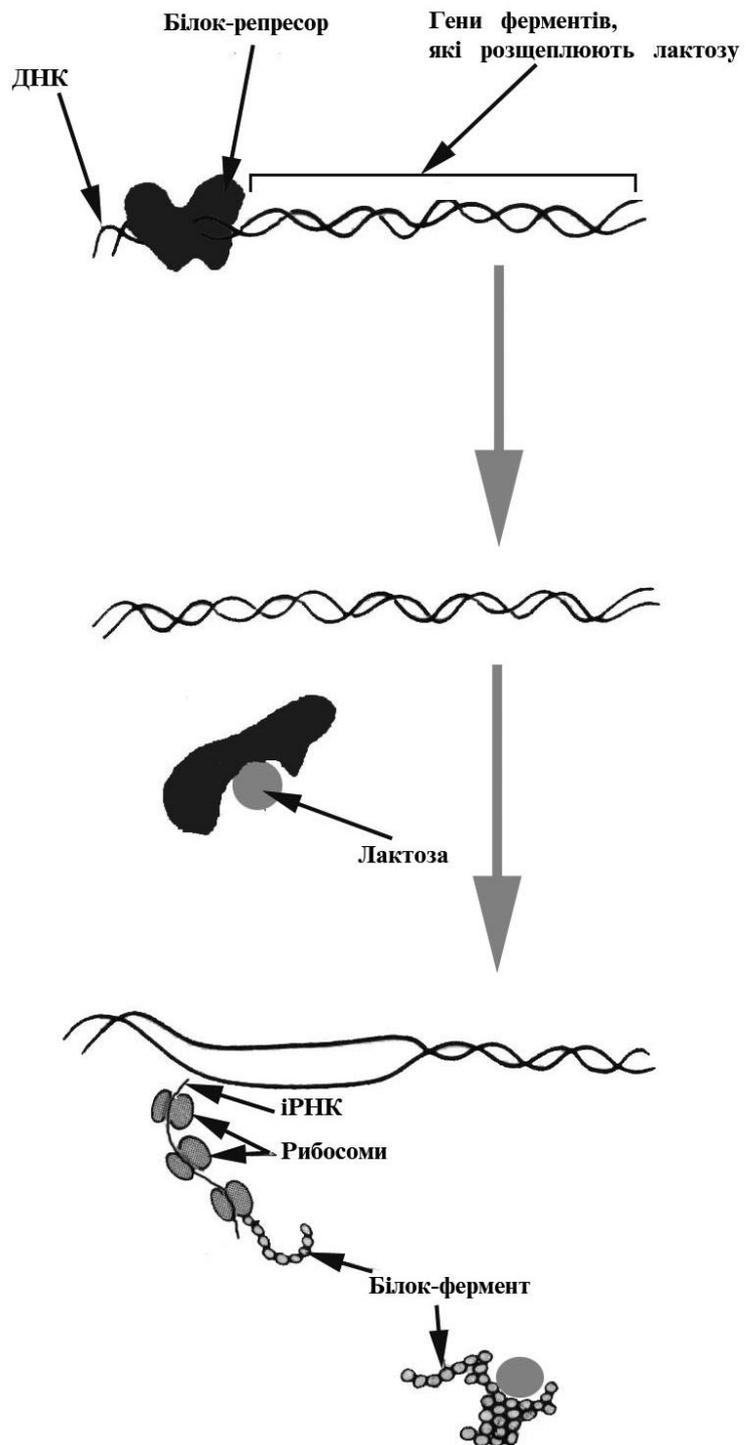


Рисунок 6.18. Регуляція синтезу білка в прокаріотів (Із: Кемп П., Армс К., 1988)

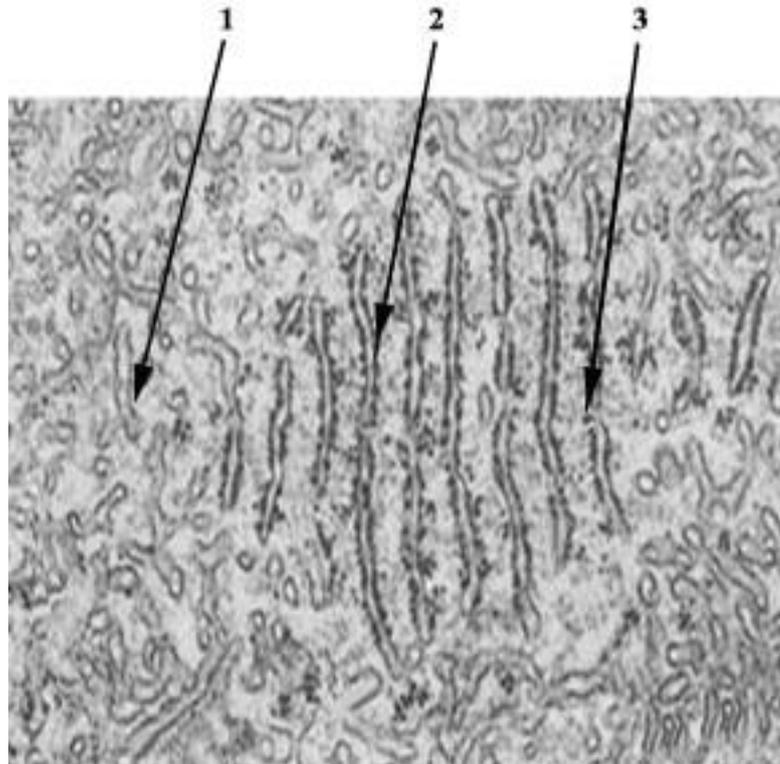


Рисунок 6.19. Ендоплазматична сітка. 1 – мембрана гладенької ендоплазматичної сітки, 2 – мембрана гранулярної ендоплазматичної сітки, 3 – рибосоми.

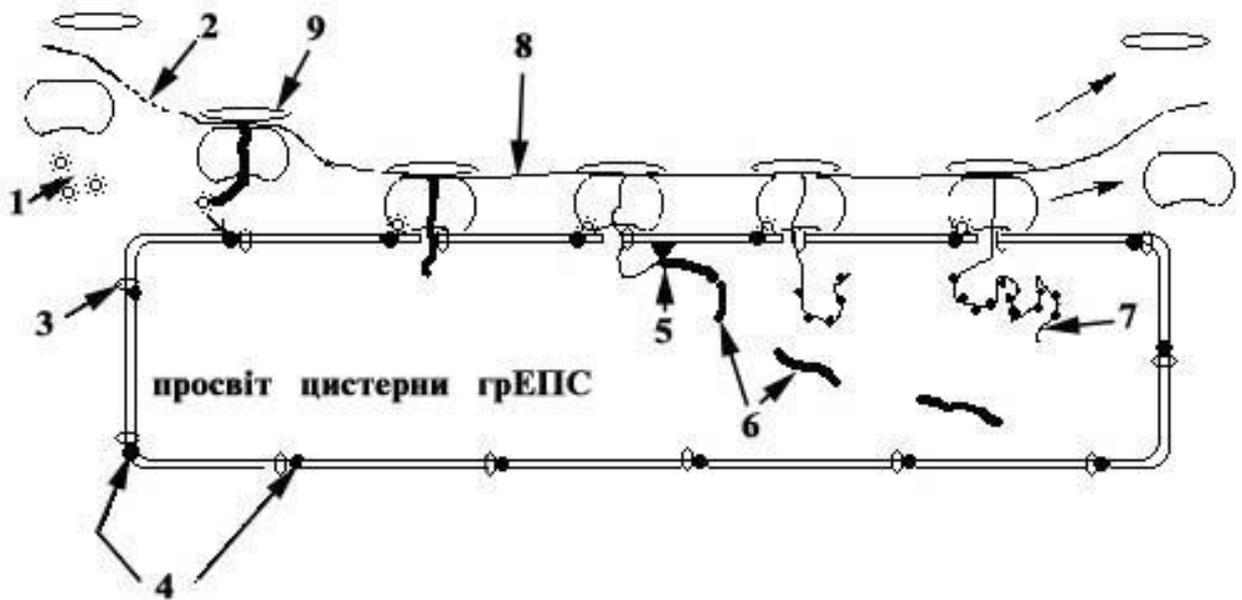


Рисунок 6.20. Схема синтезу білка на гранулярній ендоплазматичній сітці (Із: В.Л. Быков, 1999)
 1 – сигнал-розпізнавальна частка; 2 – сигнальні кодони; 3 – рибофорини, 4 – білок-пристань, 5 – сигнальна пептидаза, 6 – сигнальний пептид, 7 – поліпептидний ланцюг, 8 – іРНК, яка разом з рибосомами, що рухаються по ній, утворює полісому, 9 – рибосома.

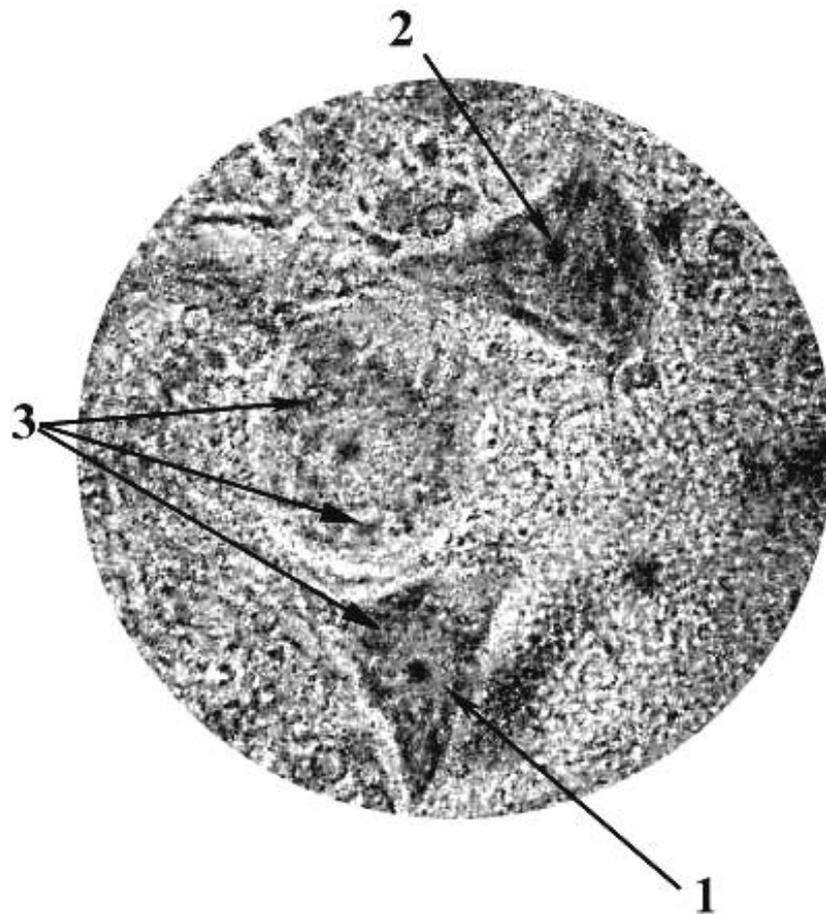


Рисунок 6.21. Хроматофільна субстанція у нейронах вестибулярного ядра бурозубки (Із:Я.А. Омельковець, 2005). 1 – ядро клітини, 2 – ядерце, 3 – хроматофільна субстанція.

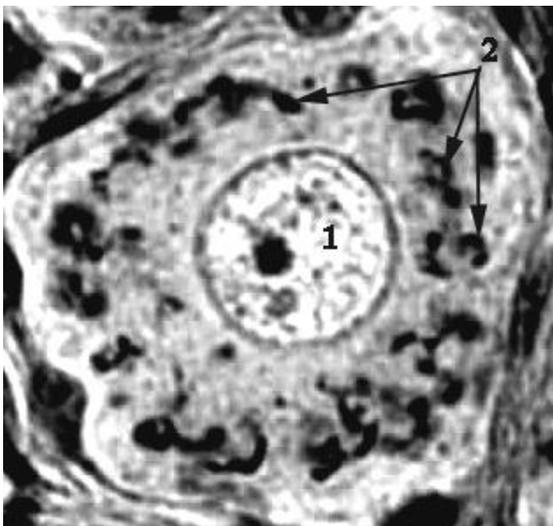


Рисунок 6.22. Компоненти комплексу Гольджі в нервовій клітині міжхребцевого ганглію ссавця. 1 – ядро клітини, 2 – компоненти комплексу Гольджі.

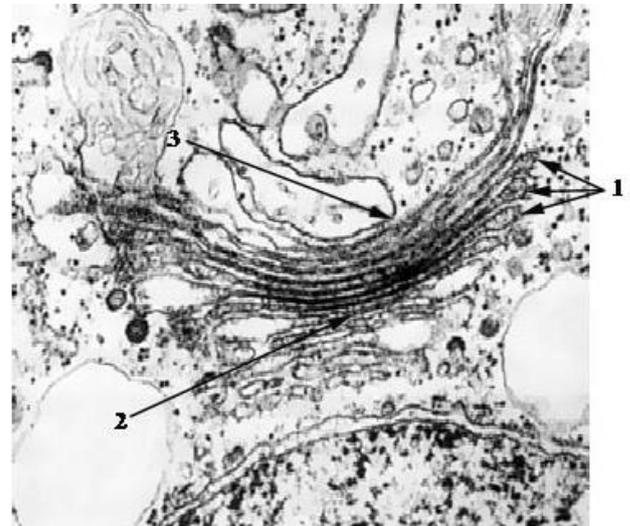
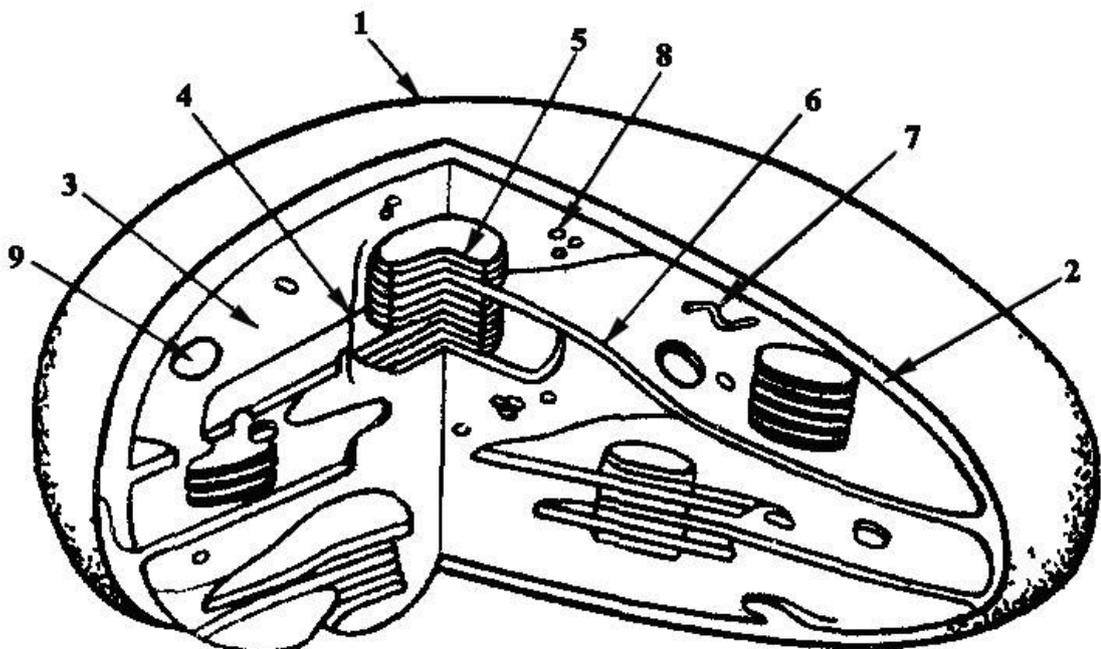


Рисунок 6.23. Мікробудова комплексу Гольджі. 1 – цистерни комплексу Гольджі, 2 – цис-поверхня комплексу Гольджі, 3 – транс-поверхня комплексу Гольджі



Б

Рисунок 6.24. Фотографія хлоропласта (Із: <http://www.cellbiol.ru/book/kletka/plastidy>); Б – схема будови хлоропласта. 1 – зовнішня мембрана, 2 – внутрішня мембрана, 3 – строма, 4 – грана, 5 – тилакоїд грани, 6 – тилакоїд строми, 7 – нитка пластидної ДНК, 8 – рибосоми хлоропласта, 9 – крохмальні зерна

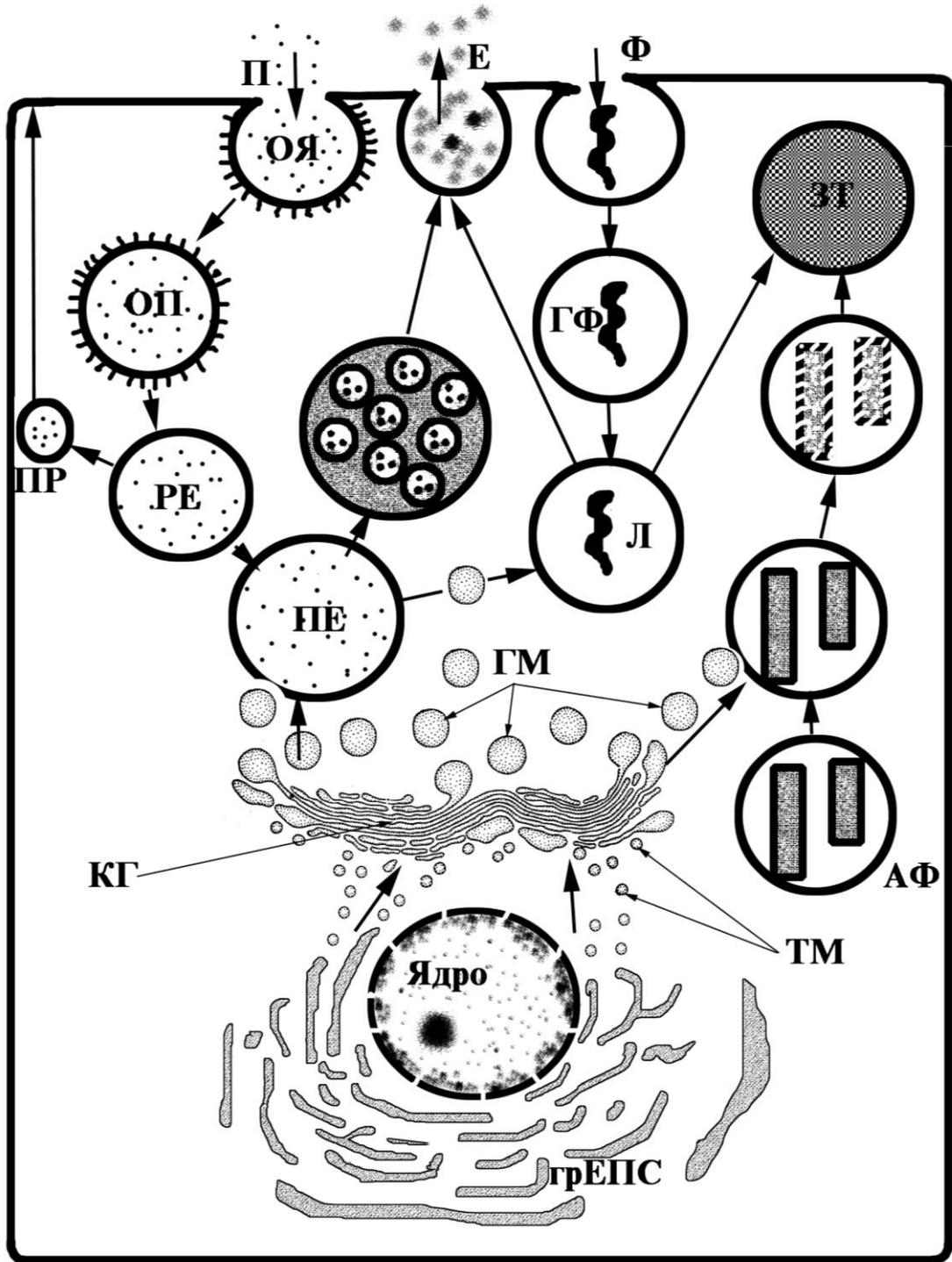


Рисунок 6.25. Схема апарату внутрішньоклітинного травлення. Тонкими стрілками вказані органели клітини, жирними – напрямки переміщення речовин та органел. П – піноцитоз, Ф – фагоцитоз, Е – екзоцитоз, КГ – комплекс Гольджі, ОЯ – облямована ямка, ОП – облямований пухирець, РЕ – рання ендосома, ПР – пухирець рециркуляції, ПЕ – пізня ендосома, ГМ – гідролізні міхурці, ГФ – гетерофагосома, Л – лізосома, АФ – автофагосома, ЗТ – залишкове тільце.

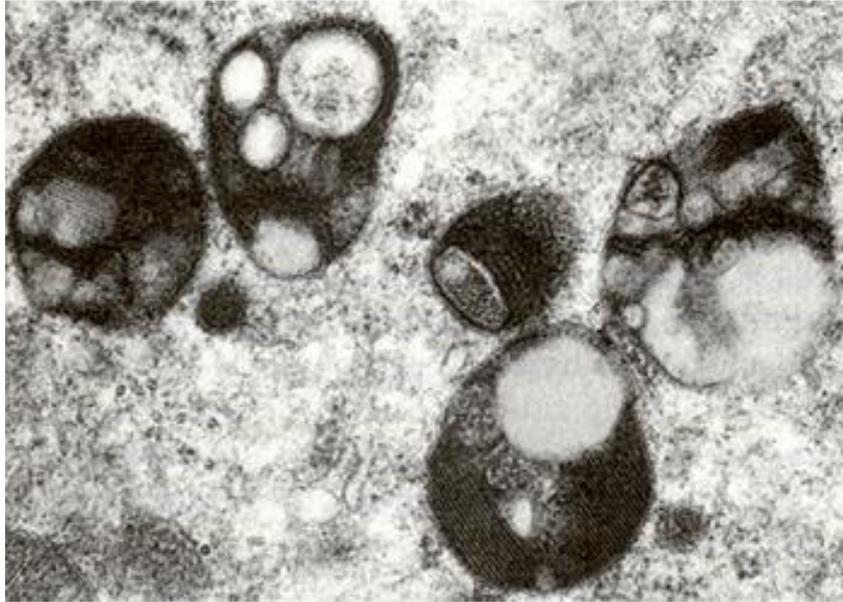


Рисунок 6.26 . Лізосоми (Із: <http://biology.ru/>)

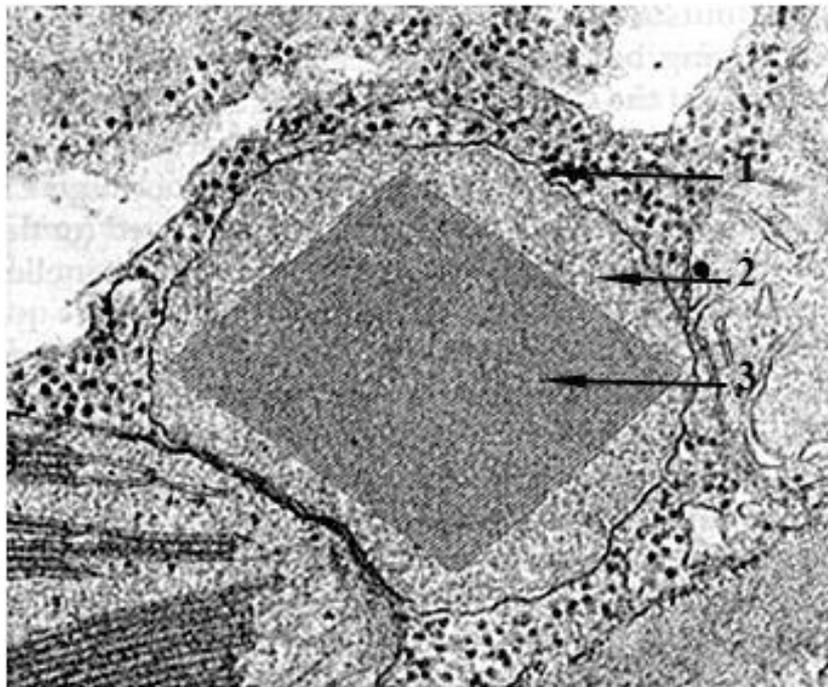


Рисунок 6.27. Пероксисома (Із: <http://www.cellbiol.ru/book/kletka/peroksisomy/>): 1 – мембрана органели; 2 – матрикс; 3 – серцевина

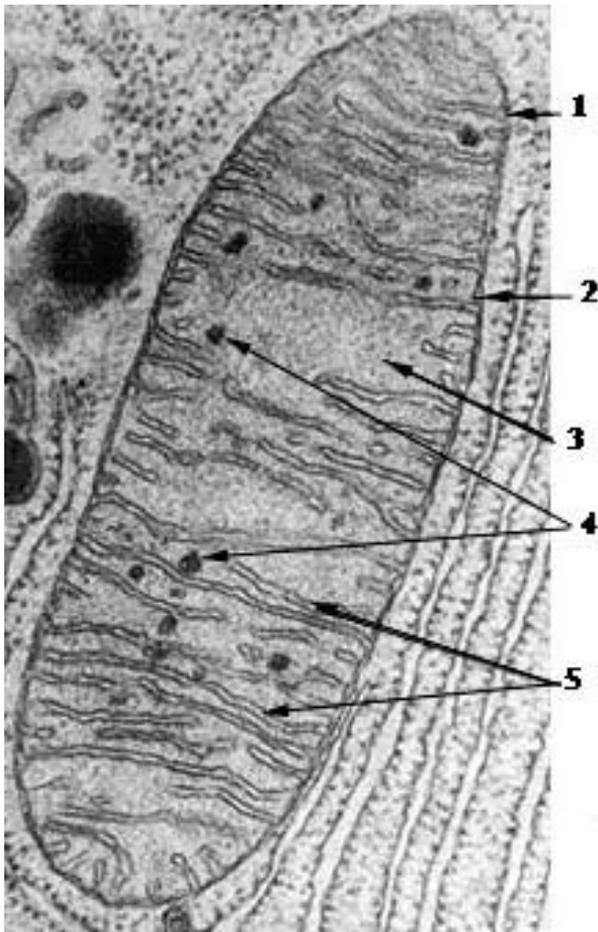


Рисунок 6.28. Мітохондрія. 1 – зовнішня мембрана, 2 – внутрішня мембрана, 3 – матрикс, 4 – мітохондріальні гранули, 5 – кристи.

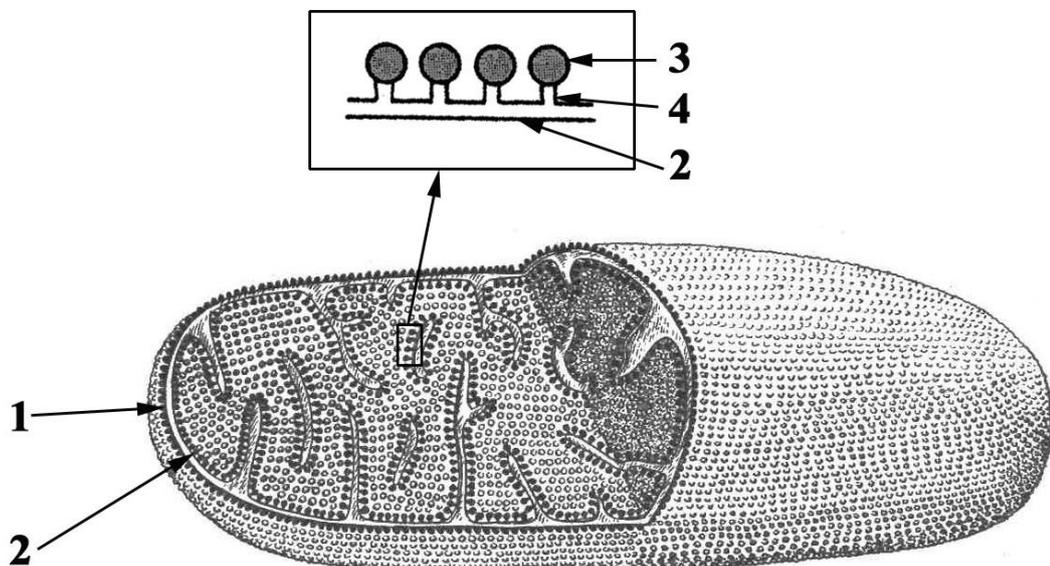


Рисунок 6.29. Схема будови мітохондрії (Із: И.Ф. Иванов, П.А. Ковальский, 1976). 1 – зовнішня мембрана, 2 – внутрішня мембрана, 3 – головка елементарної грибоподібної частки (оксисоми), 4 – ніжка елементарної грибоподібної частки.

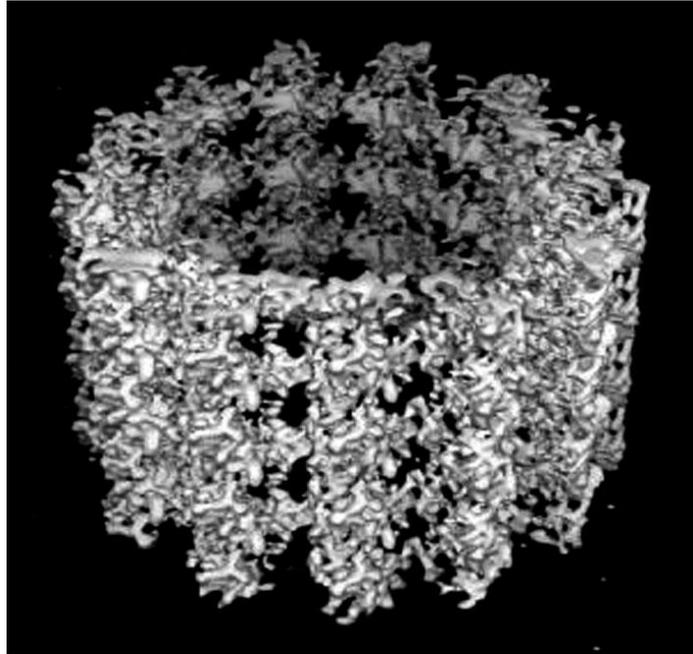


Рисунок 6.30. Фрагмент мікротрубочки (Із: Вікіпедія, 2008).

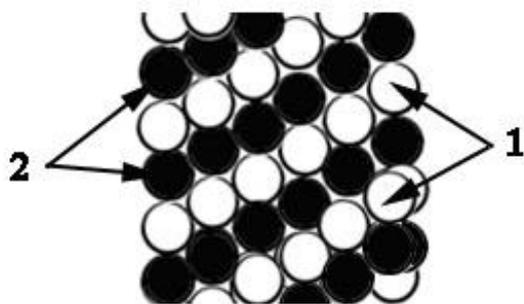


Рисунок 6.31. Схема будови стінки мікротрубочки. 1 – протофіламенти, що складаються з мономерів α -тубуліну, протофіламенти, що складаються з мономерів β -тубуліну.

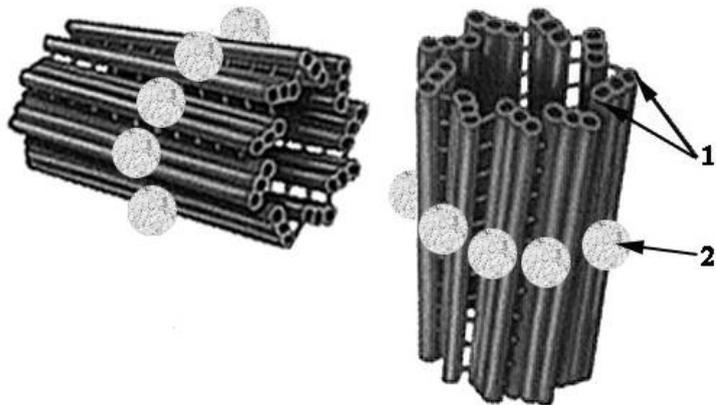


Рисунок 6.32. Схема будови клітинного центру. 1 – триплет мікротрубочок, 2 – сателіти.

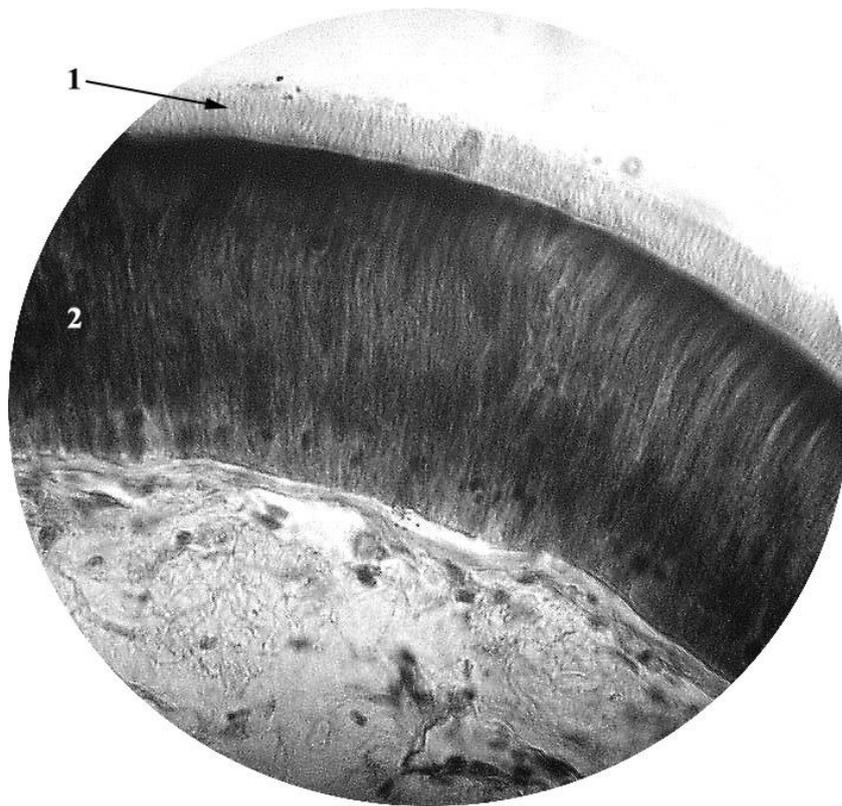


Рисунок 6.33. Одношаровий багаторядний призматичний війчастий епітелій кишечника беззубки (Із: Я.А Омельковець, 2005). 1 – війки, 2 – шар епітеліальних клітин.

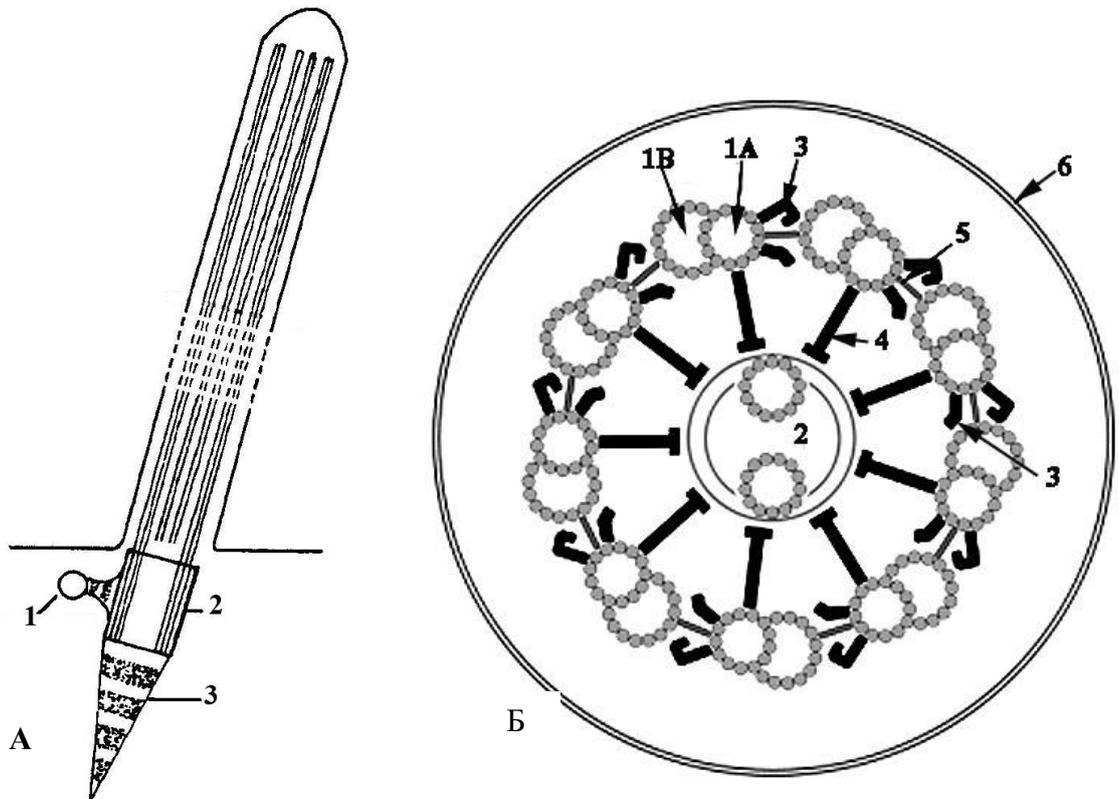


Рисунок 6.34. Схема будови війки. А – поздовжній переріз (Із: <http://studopedia.org/7-129128.html>): 1 – центр організації мікротрубочок; 2 – базальне тільце; 3 – базальний корінець; Б – поперечний зріз війки: 1А– мікротрубочка А периферійної пари, 1В – мікротрубочка В периферійної пари, 2 – центральна пара мікротрубочки, 3 – динеїнові ручки, 4 – радіальні спиці; 5 – нексинові містки, 6 – клітинна мембрана.

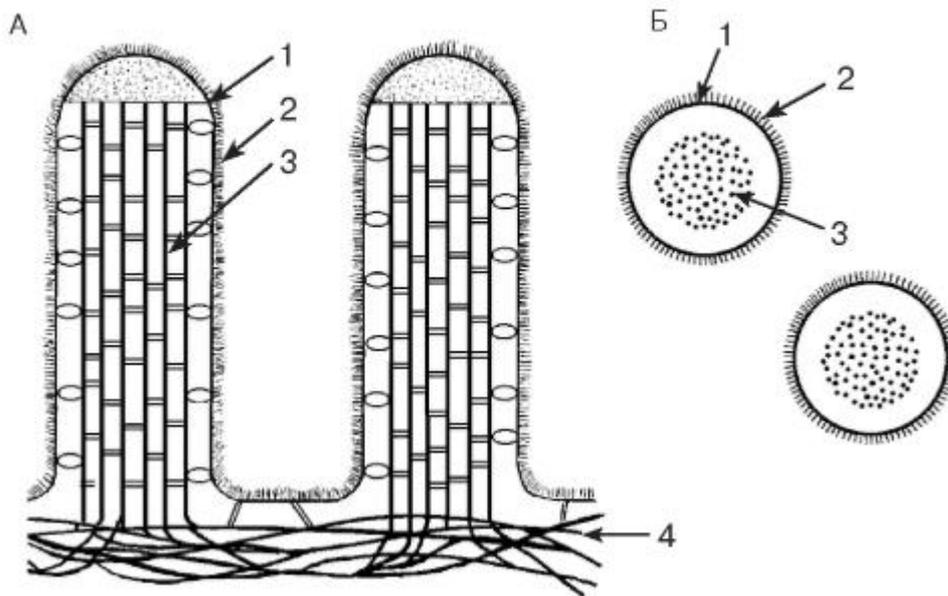


Рисунок 6.35. Схема будови мікрорсинки (Із: [http://vmede.org/sait/?page=7&id=Gistologiya atlas bikov ushk 2013&menu=Gistologiya atlas bikov ushk 2013](http://vmede.org/sait/?page=7&id=Gistologiya_atlas_bikov_ushk_2013&menu=Gistologiya_atlas_bikov_ushk_2013)). А - поздовжні зрізи мікрорсинок; Б - поперечні зрізи мікрорсинок: 1 - плазмолема; 2 - глікокалікс; 3 - пучок актинових мікрофіламентів; 4 - кортикальна сітка мікрофіламентів.

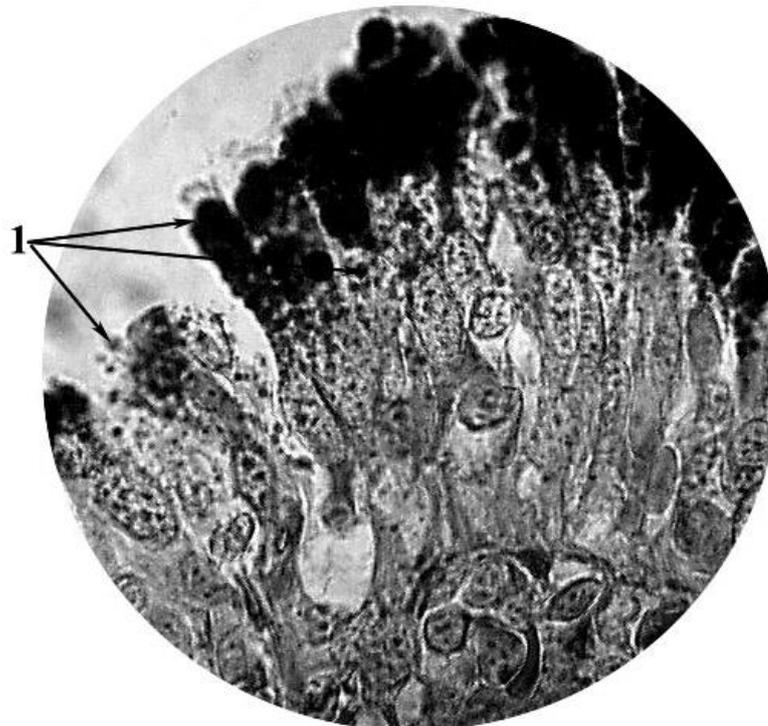


Рисунок 6.36. Всмоктування жиру в тонкому кишечнику (Із: Я.А. Омельковець, 2005). Крапельки емульгованого жиру (1) фагоцитуються мікрорсинчастими епітеліоцитами і добре помітні в їх цитоплазмі.

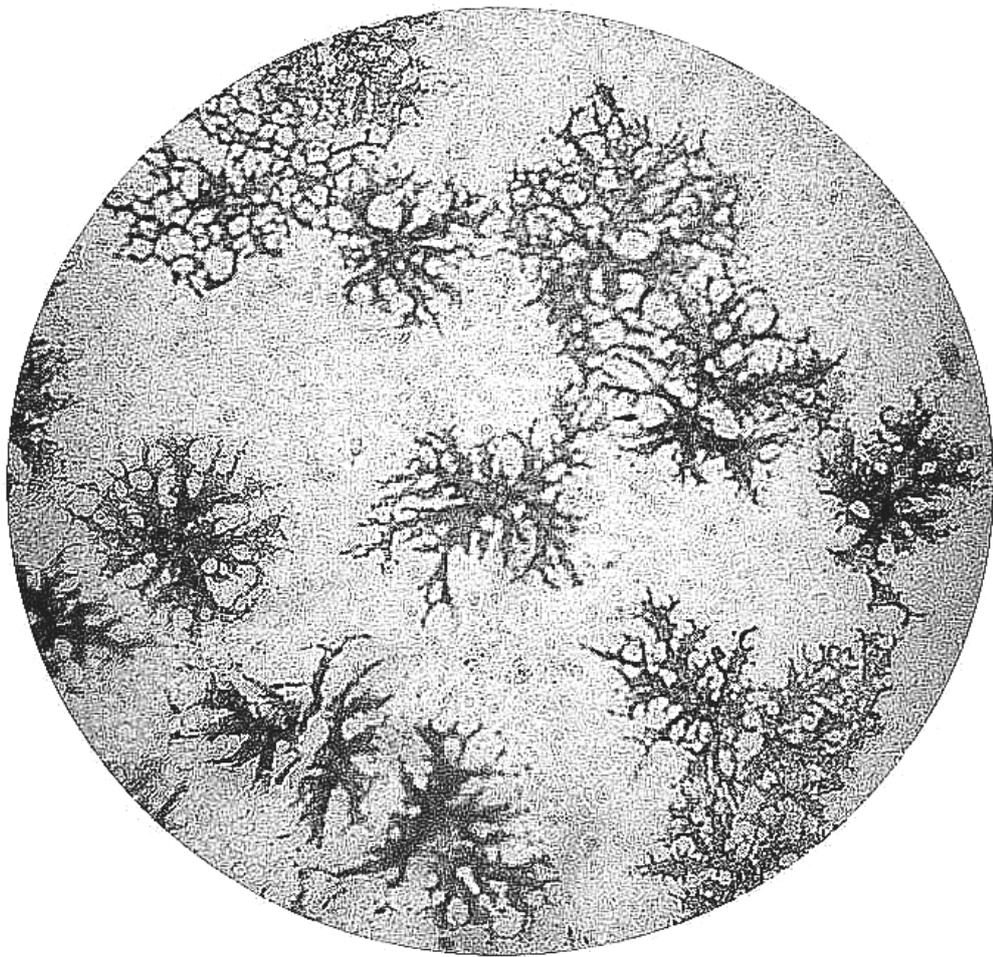


Рисунок 6.37. Пігментні включення у меланофорах шкіри пуголовка (Із: Я.А. Омельковець, 2005).

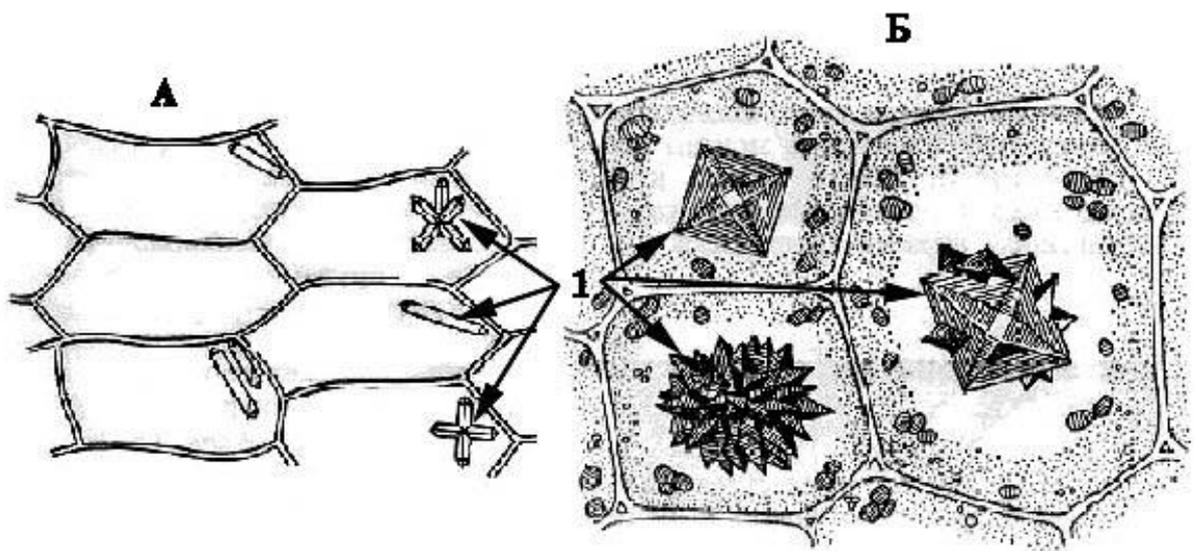


Рисунок 6.38. Кристалічні включення. Кристали щавелевокислого кальцію (1) в клітинах сухої луски цибулини (А) та череша бегонії борщовиколистої (Б).

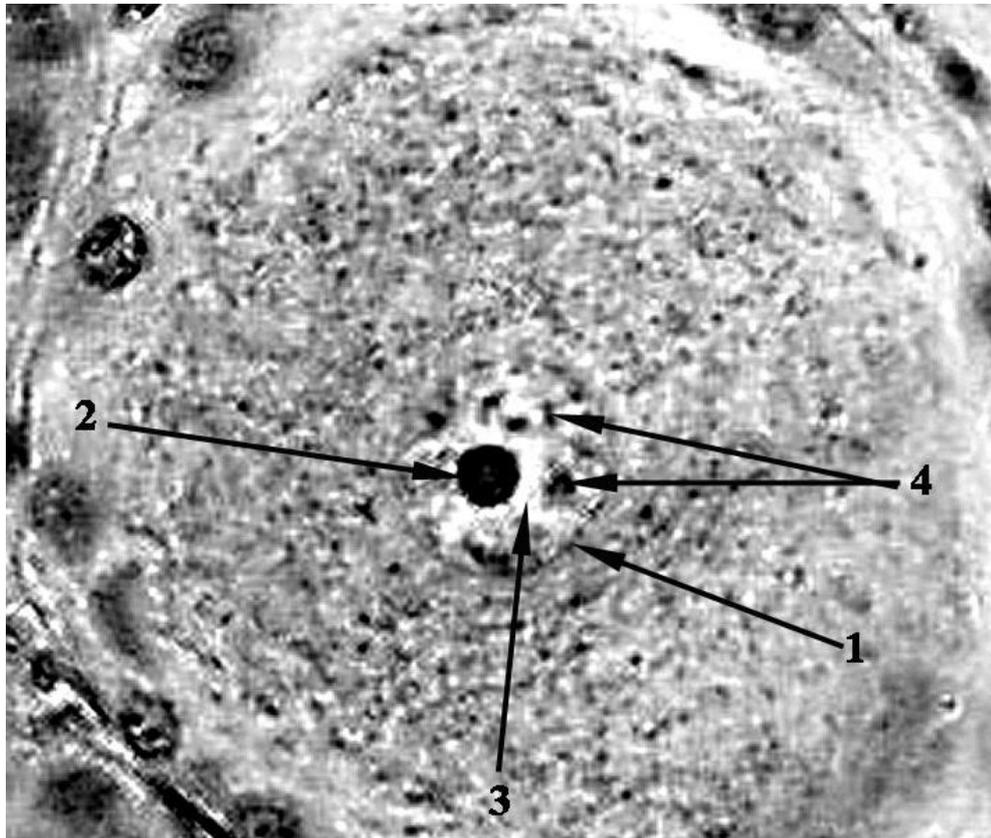


Рисунок 6.39. Ядро нейрона міжхребцевого ганглія ссавця (Із: Я.А. Омельковець, 2005).
 1 – каріолема, 2 – ядерце, 3 – еухроматин, 4 – гетерохроматин

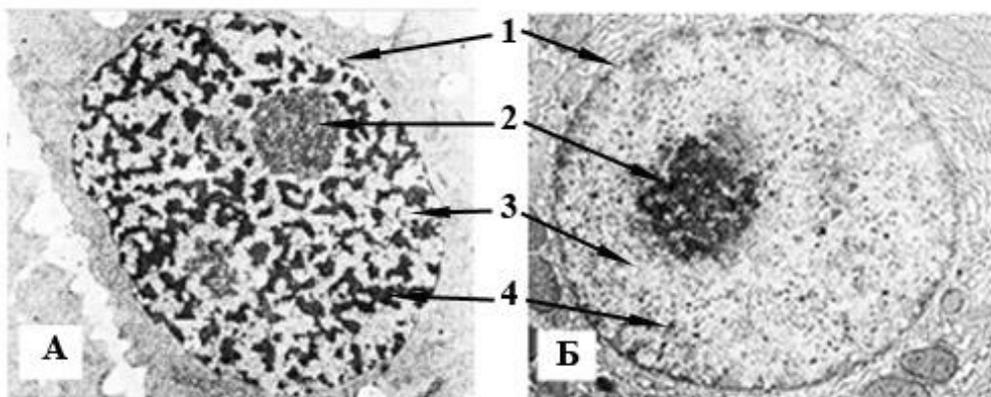


Рисунок 6.40 . Хроматин у інтерфазних ядрах клітин (Із: <http://sixtonem.appspot.com/shema-yadra-interfaznoy-kletki.html>): 1 – каріолема; 2 – ядерце; 3 – еухроматин; 4 – гетерохроматин. На рисунку А спостерігається переважання гетерохроматину, а на рисунку Б – еухроматину

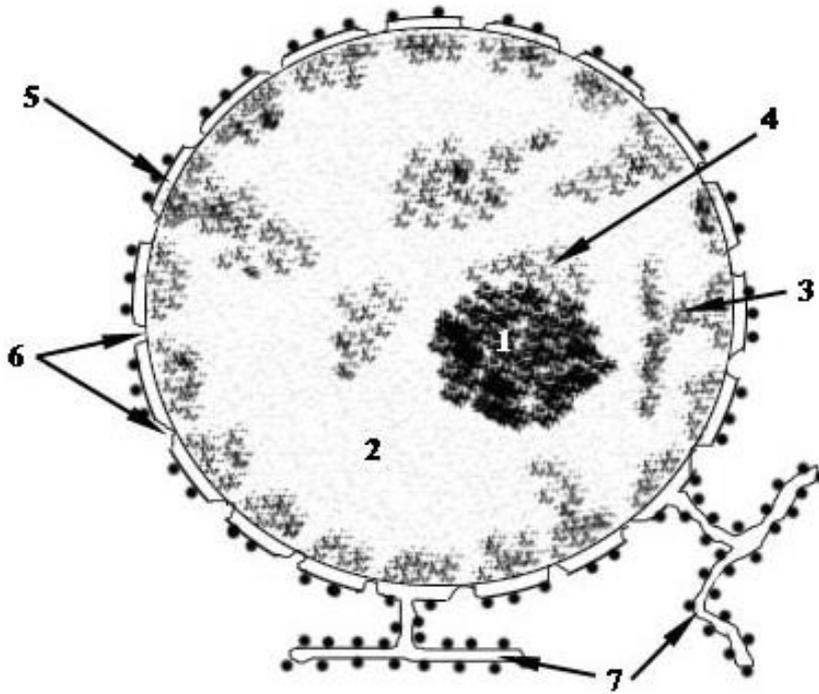


Рисунок 6.41. Схема будови ядра клітини. 1 — ядерце, 2 — еухроматин, 3 — гетерохроматин, 4 — перинуклеоларний гетерохроматин, 5 — каріолема, 6 — ядерні пори, 7 — цистерни грЕПС, сполучені з перинуклеарним простором .

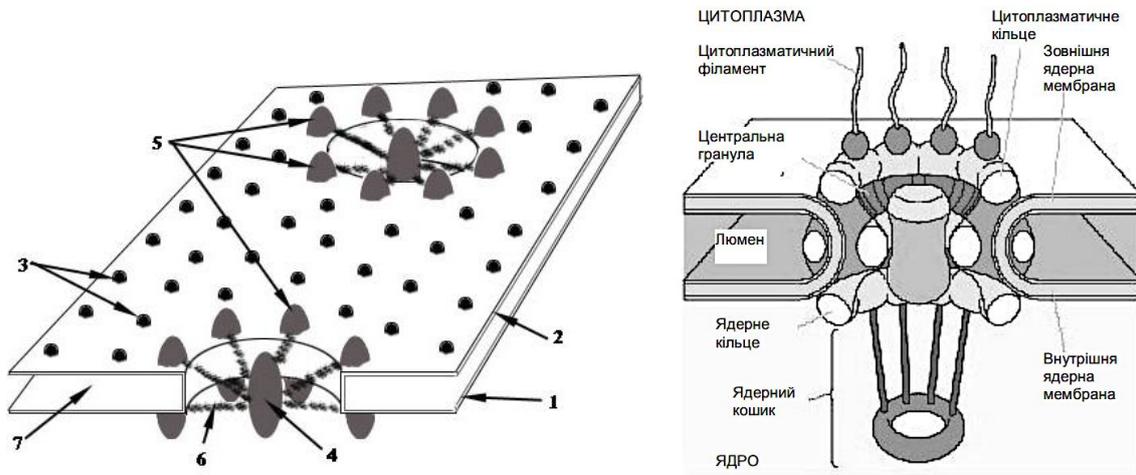


Рисунок 6.42. Ділянка каріолеми з комплексом ядерної пори. 1 – внутрішня мембрана, 2 – зовнішня мембрана, 3 – рибосоми, 4 – центральна гранула, 5 – периферійні гранули, 6 – білкові фібрили, 7 – перинуклеарний простір.

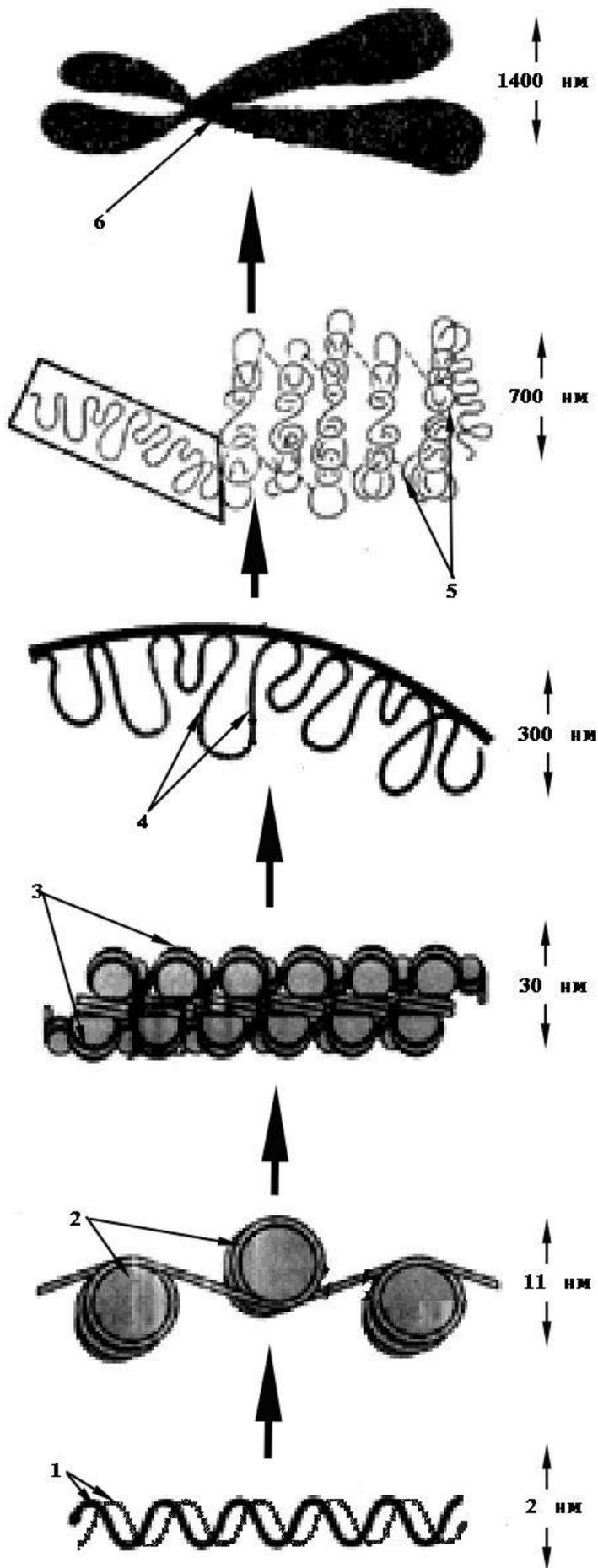


Рисунок 6.43. Упаковка хроматину в ядрі клітини (Із: О.Д. Лопина, 2008).
 1 – подвійна спіраль ДНК, 2 – нуклеосоми, що входять до складу нуклесомної нитки, 3 – хроматинова фібрила, що утворилася внаслідок скручування нуклесомної нитки, 4 – петельний домен, 5 – конденсована ділянка хромосоми, 6 – метафазна хромосома.

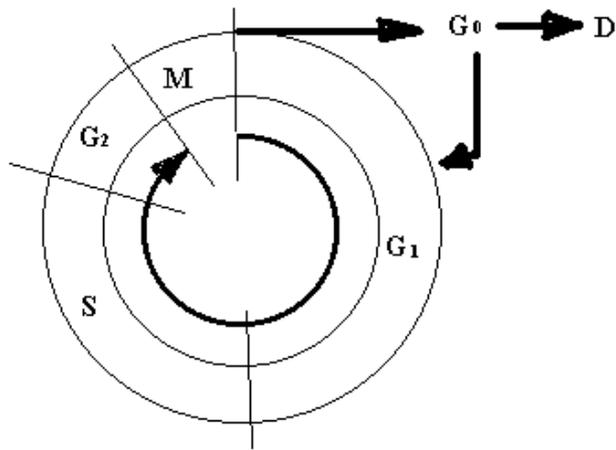


Рисунок. 6.44. Схема клітинного циклу (Із В.Л. Быков, 1999): G_1 , S , G_2 , G_0 – періоди інтерфази, M – мітоз, D – загибель клітини

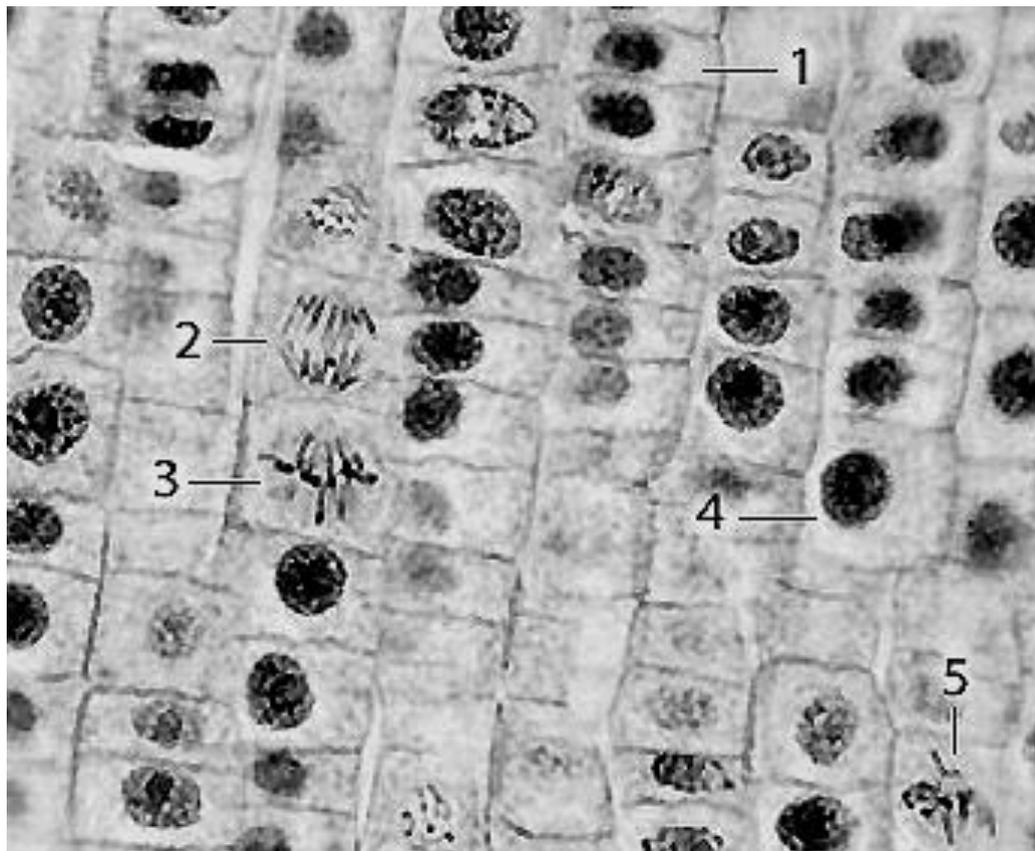


Рисунок 6.45. Мітоз в клітинах кінчика кореня цибулі (Із: <http://ru.convdocs.org/docs/index-170625.html>): 1 – телофаза; 2 – анафаза; 3 – метафаза; 4 – інтерфаза; 5 - профаза

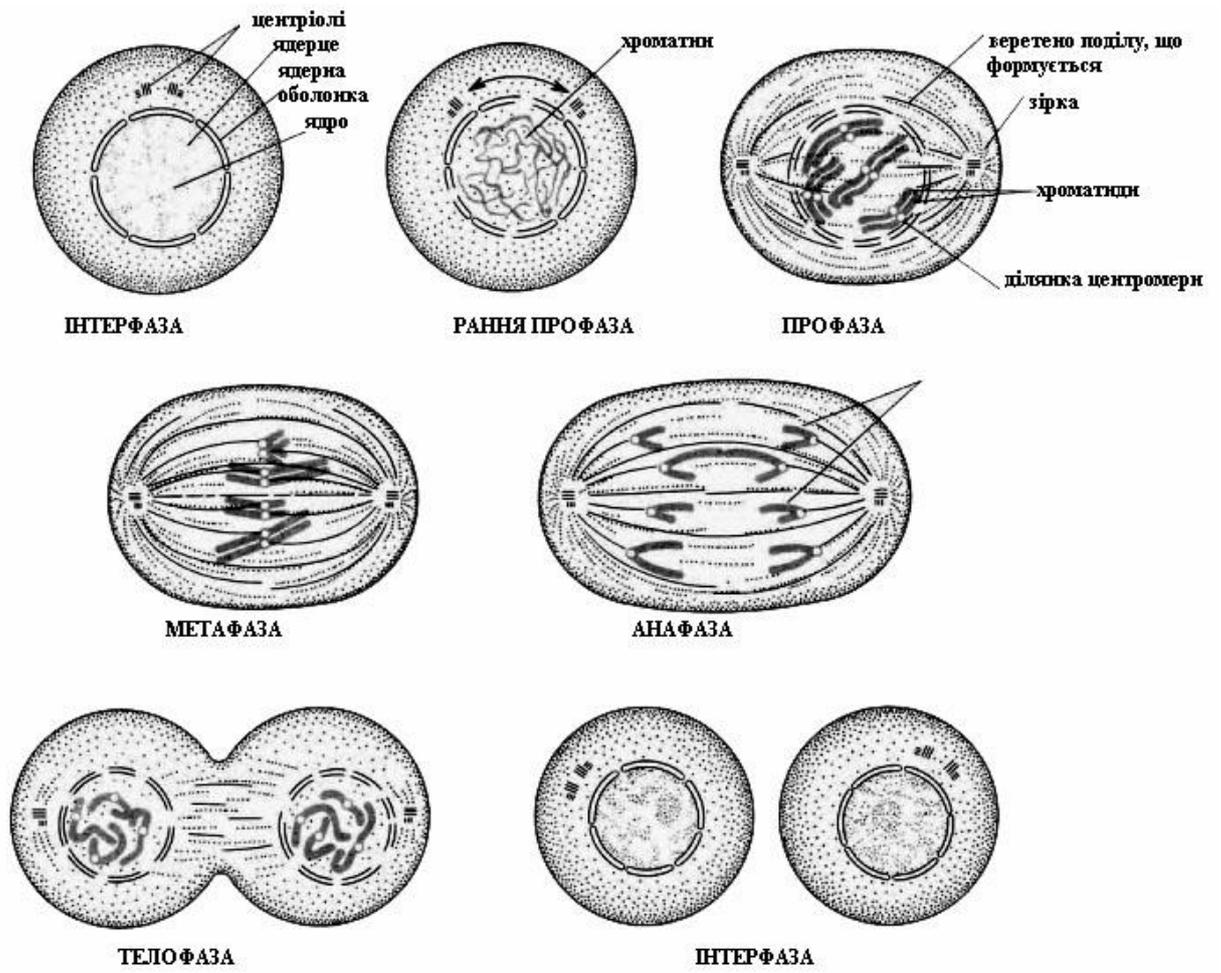


Рисунок 6.46. Схема мітозу.

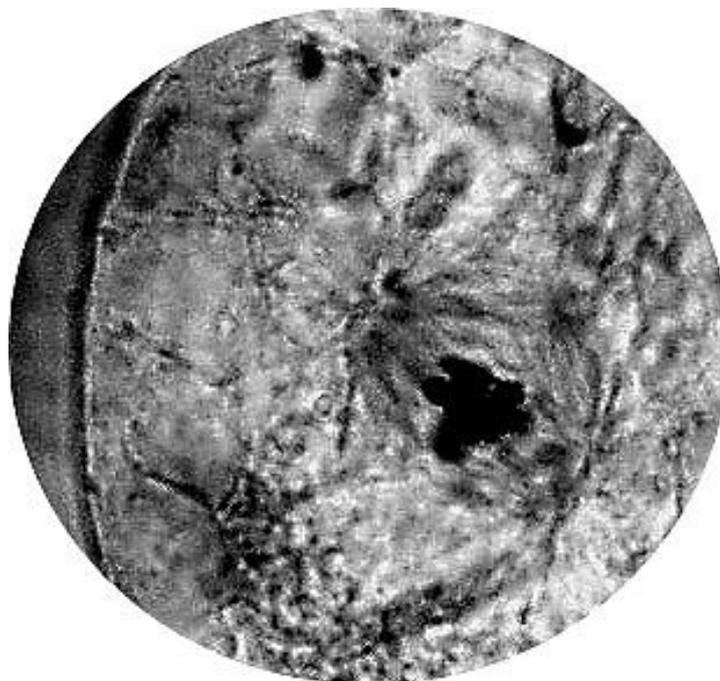


Рисунок 6.47. Мітоз в яйцеклітині аскариди.

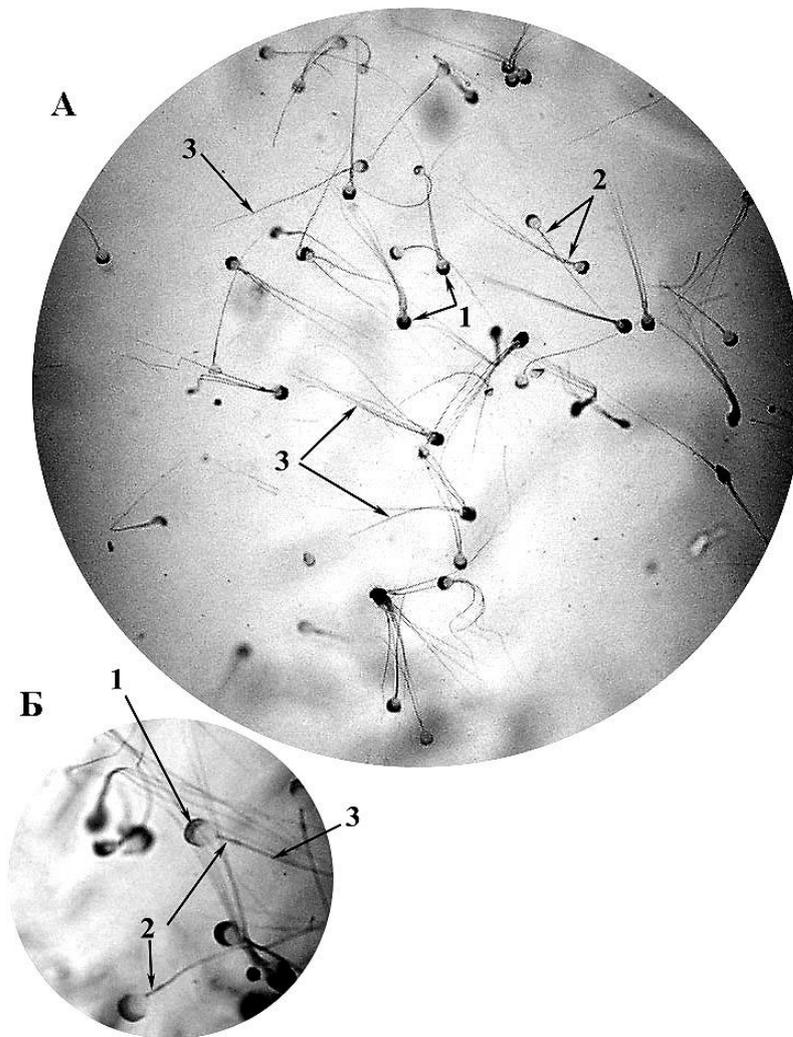


Рисунок 6.48. Сперматозоїди морської свинки (Із: Я.А. Омельковець, 2005). А – $\times 100$, Б – $\times 200$. 1 – головка сперматозоїда, 2 – середня частина, 3 – хвостик.

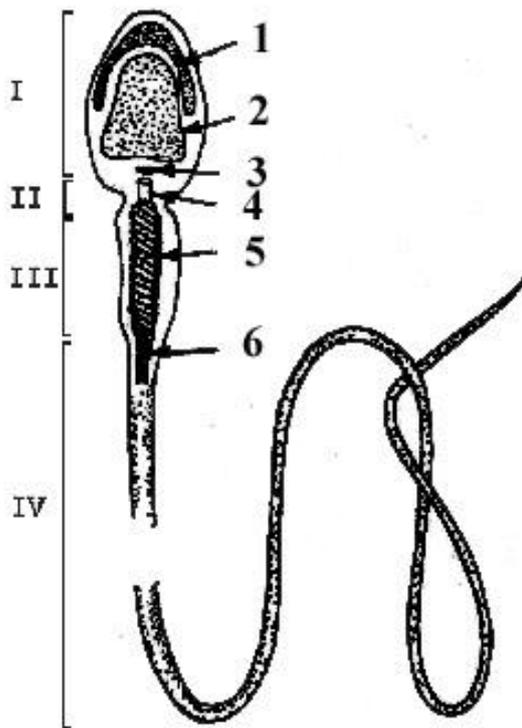


Рисунок 6.49. Схема будови сперматозоїда (Із: Н.А. Юриной, А.И. Радостиной, 1989). I – головка, II – шийка, III – проміжна частина, IV – хвостик. 1 – акросома, 2 – ядро, 3 – проксимальна центріоль, 4 – дистальна центріоль, 5 – мітохондріальна спіраль, 6 – осьова нитка хвостика.

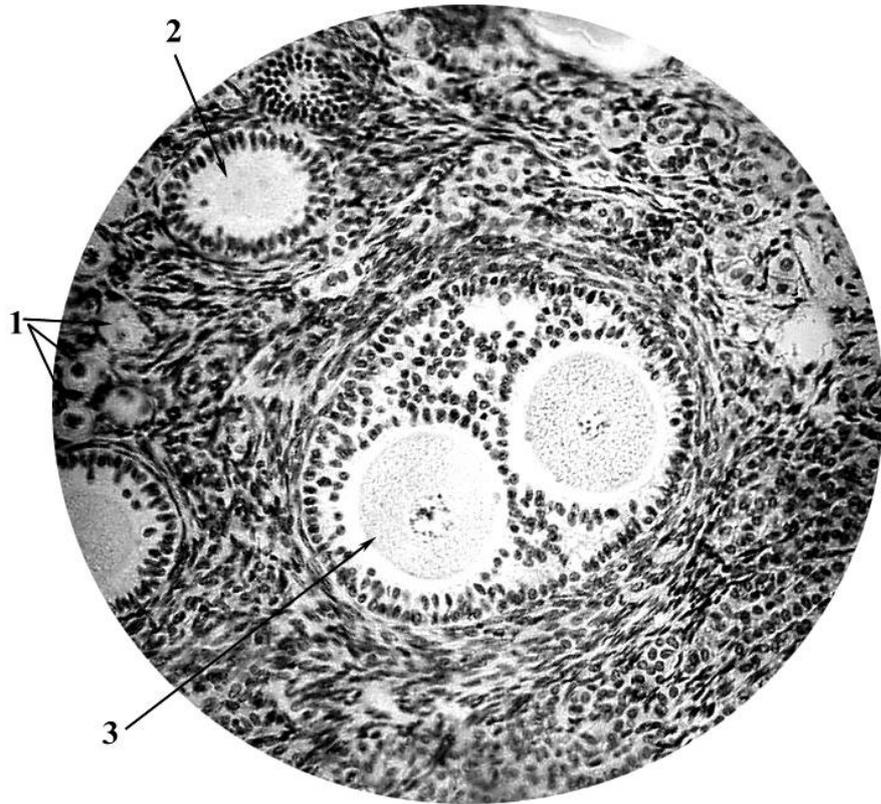


Рисунок 6.50. Фолікули яєчника кішки (Із: Я.А. Омельковець, 2005). 1 – примордіальні фолікули, 2 – одношаровий фолікул, 3 – багато-шаровий фолікул.

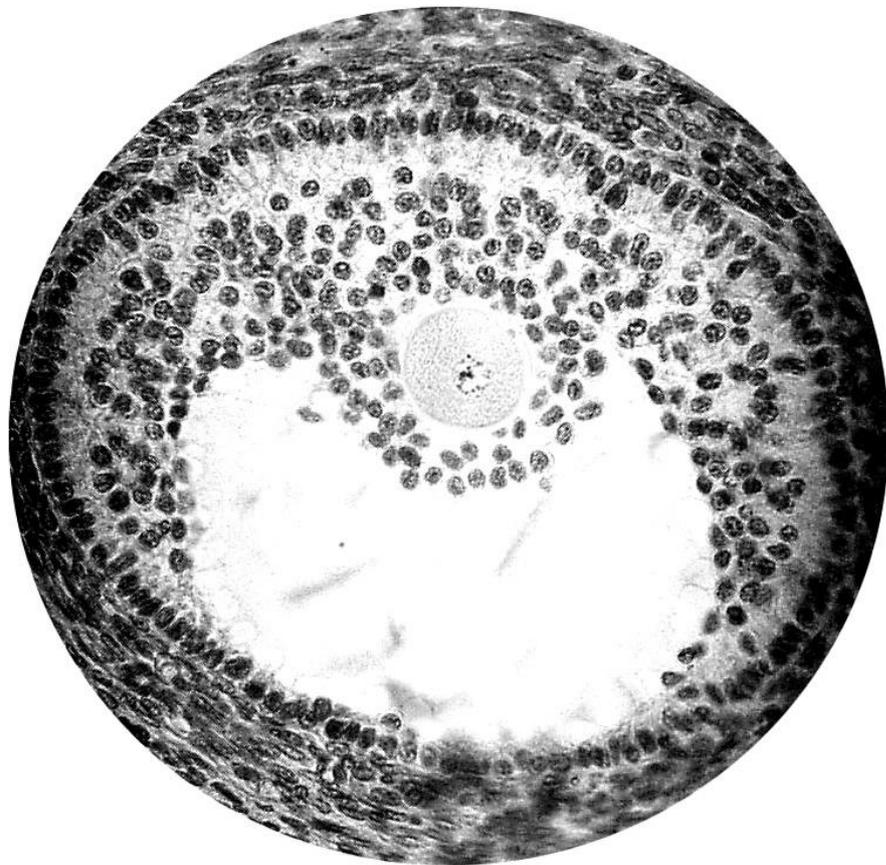


Рисунок 6.51. Майже дозрілий фолікул кішки (Із: Я.А. Омельковець, 2005).

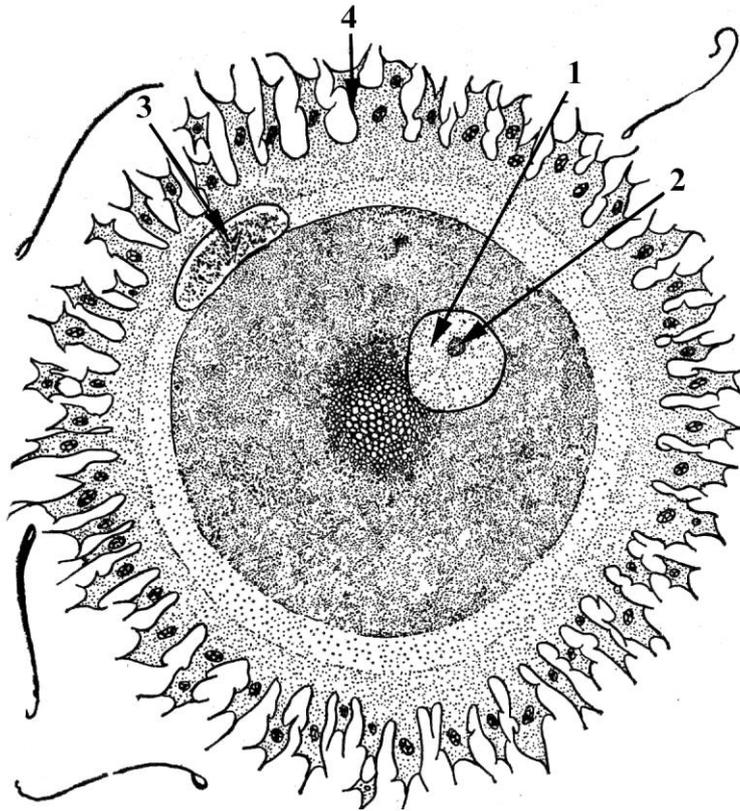


Рисунок 6.52. Схема будови яйцеклітини людини (Із: К.В. Вилли, 1968). 1 – ядро, 2 – ядерце, 3 – полярне тільце, 4 – променистий вінець.

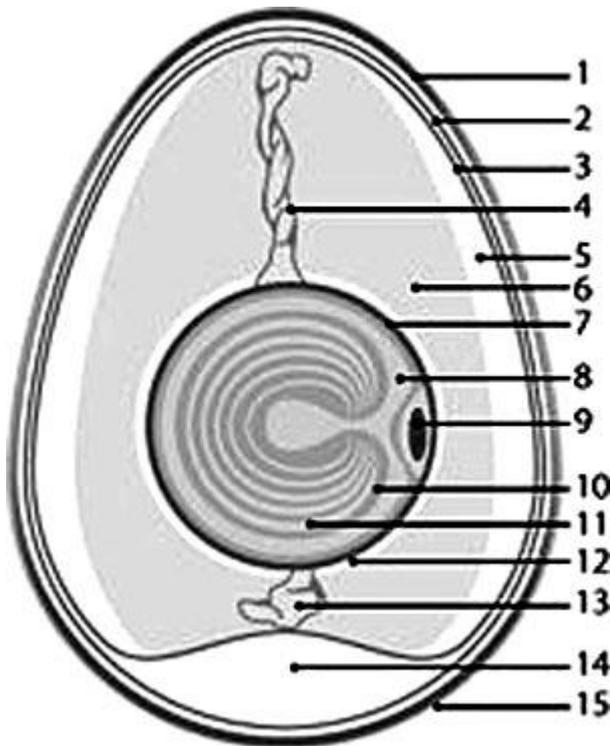


Рисунок 6.53. Схема будови яйця птаха (із: Вікіпедія, 2008). 1 – шкаралупова оболонка, 2, 3 – підшкаралупова оболонка, 4, 13 – халази, 5, 6, 12 – білок, 7 – жовткова оболонка, 8, 10, 11 – жовток, 9 – зародковий диск, 14 – повітряна камера, 15 – надшкаралупова оболонка.

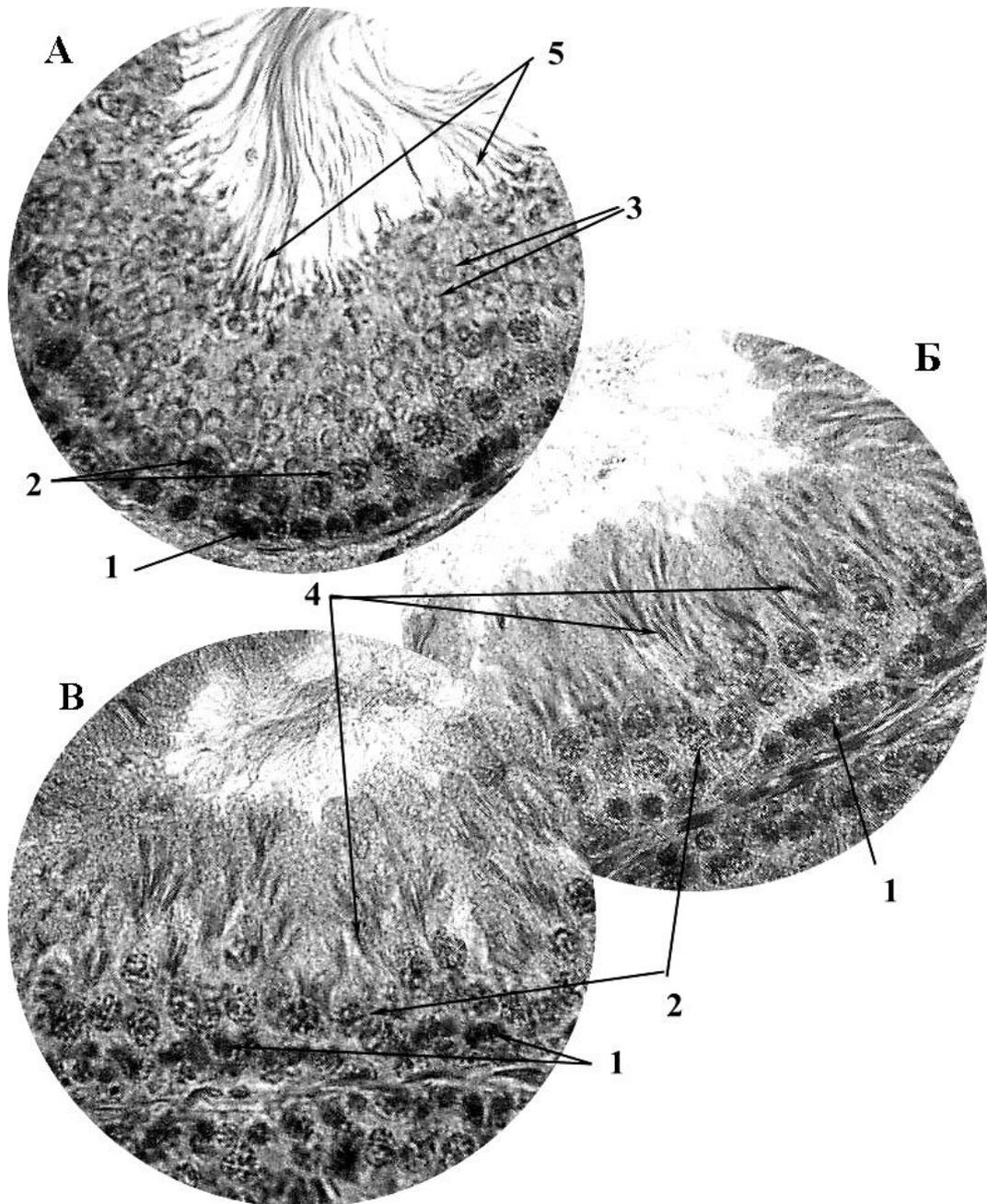


Рисунок 6.54. Звивистий каналець сім'яника ссавця (Із: Я.А. Омельковець, 2005). А, Б, В – зрізи сім'яних каналців з різними стадіями сперматогенезу. 1 – сперматогонії, 2 – сперматоцити першого порядку, 3 – сперматиди, 4 – сперматозоїди, що формуються, 5 – зрілі сперматозоїди.

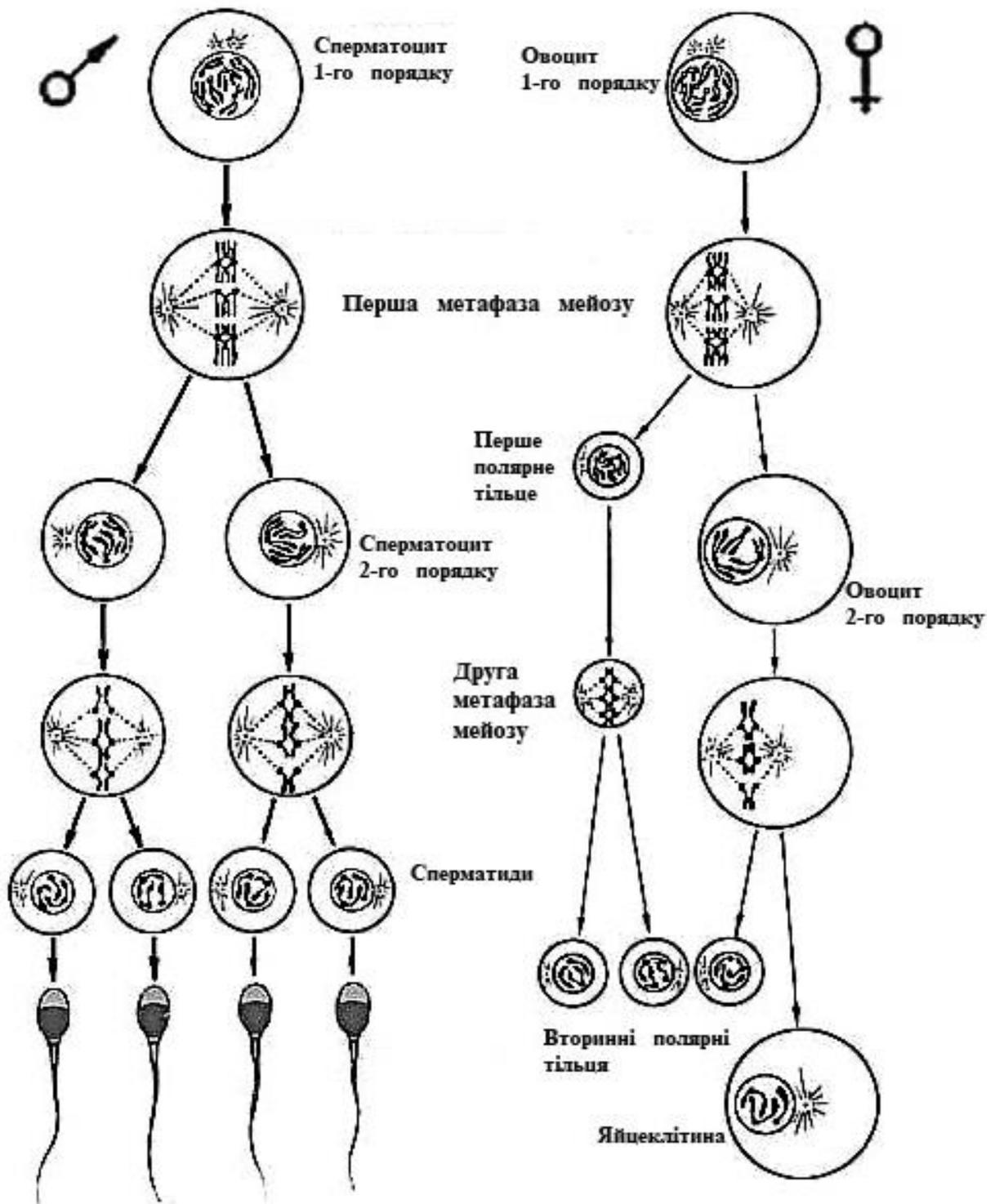


Рисунок 6.55. Схема гаметогенезу людини.

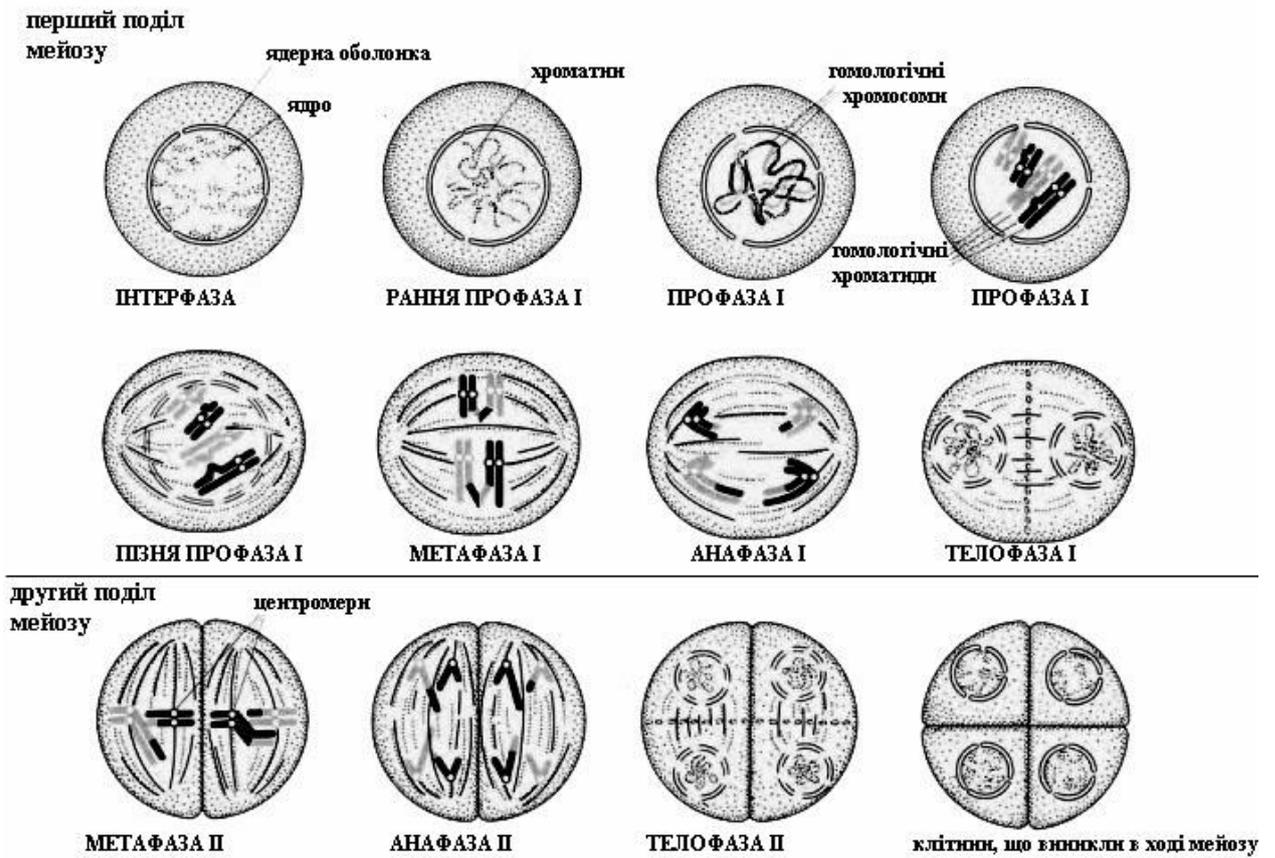


Рисунок 6.56. Схема мейозу.

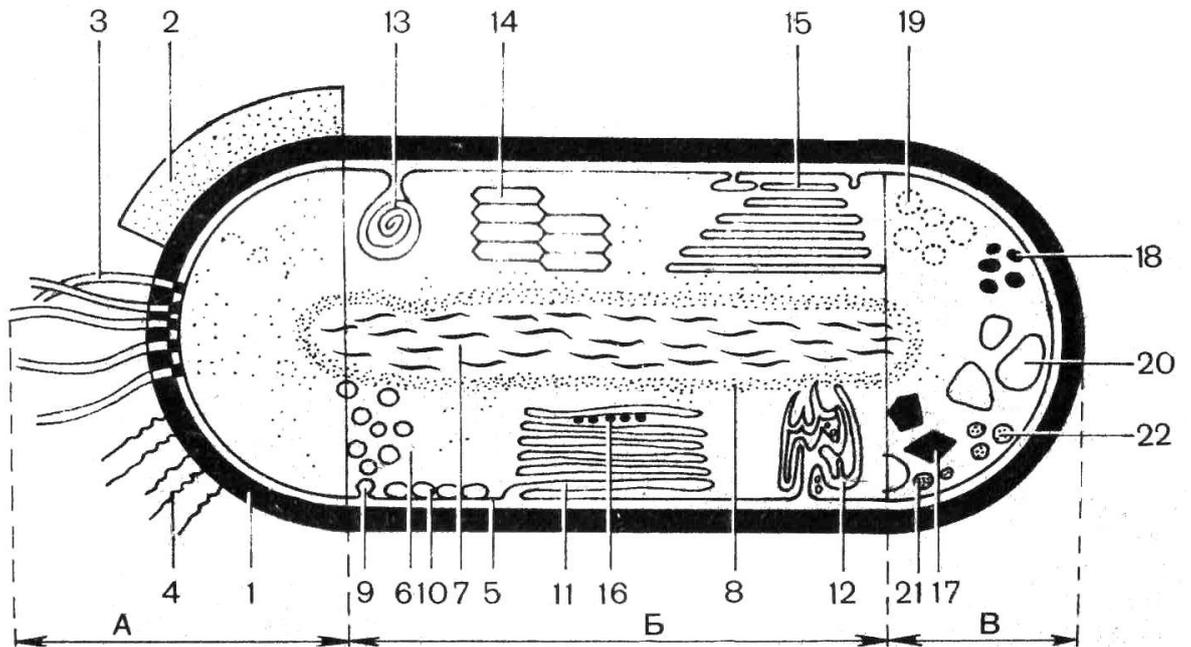


Рисунок 6.57. Схема будови клітини прокаріот (Із: К.А. Лукомская, 1987). А – поверхневі структури: 1 – клітинна стінка, 2 – слизова капсула, 3 – джгутики, 4 – фімбрії; Б – структури цитоплазми: 5 – плазмолема, 6 – рибосоми, 7 – нуклеоїд, 8 – рибосоми, 9 – хроматофори, 10 – везикули, 11 – пластинчасті тилакоїди, 12 – трубчасті тилакоїди, 13 – мезосоми, 14 – аеросоми, 15 – ламелярні структури, 16 – карбоксисоми; В – запасні речовини: 17 – поліфосфати, 18 – полісахариди, 19 – полі-β-оксимаєляна кислота, 20 – включення сірки, 21, 22 – жирові краплі.

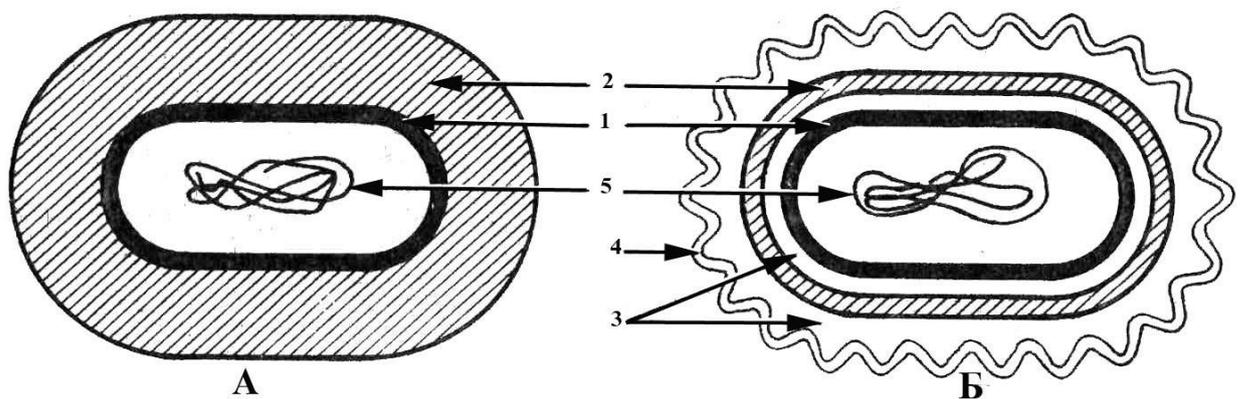


Рисунок 6.58. Схема будови клітинної стінки грам-позитивних (А) та грам-негативних (Б) бактерій (Із: К.А. Лукомская, 1987). 1 – плазмолема, 2 – муреїн, 3 – периплазматичний простір, 4 – зовнішня мембрана, 5 – нуклеоїд.

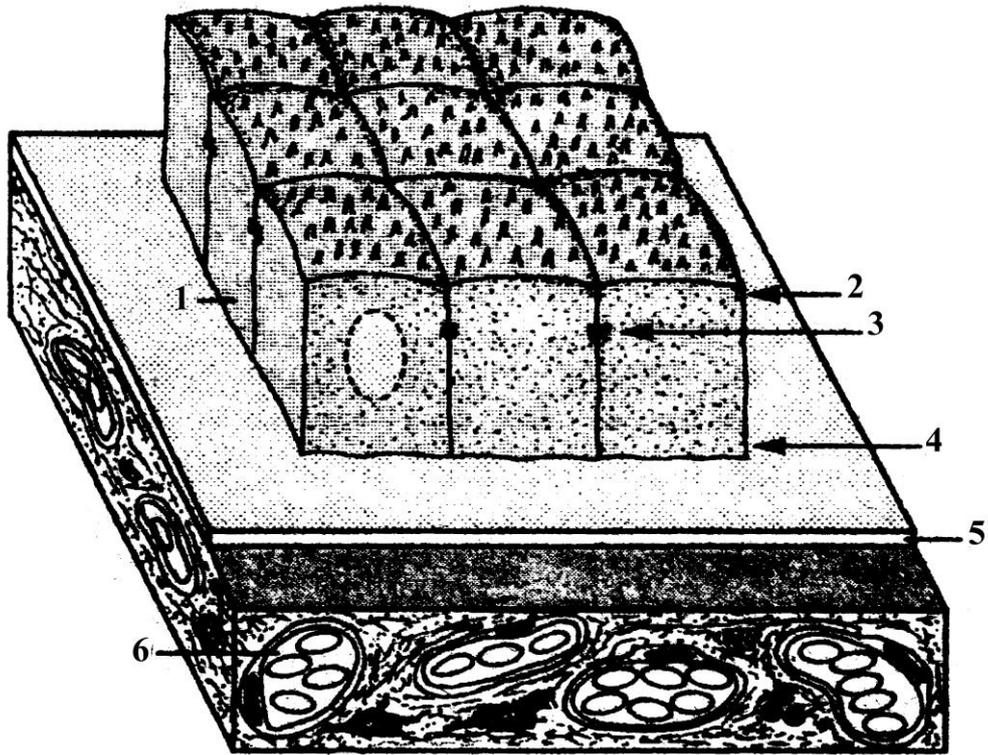


Рисунок 6.59. Ознаки епітеліальної тканини (Із: В.Л. Быков, 1999). 1 – епітеліоцит, 2 – апікальний полюс, 3 – міжклітинні з'єднання; 4 – базальний полюс, 5 – базальна мембрана; 6 – сполучна тканина.

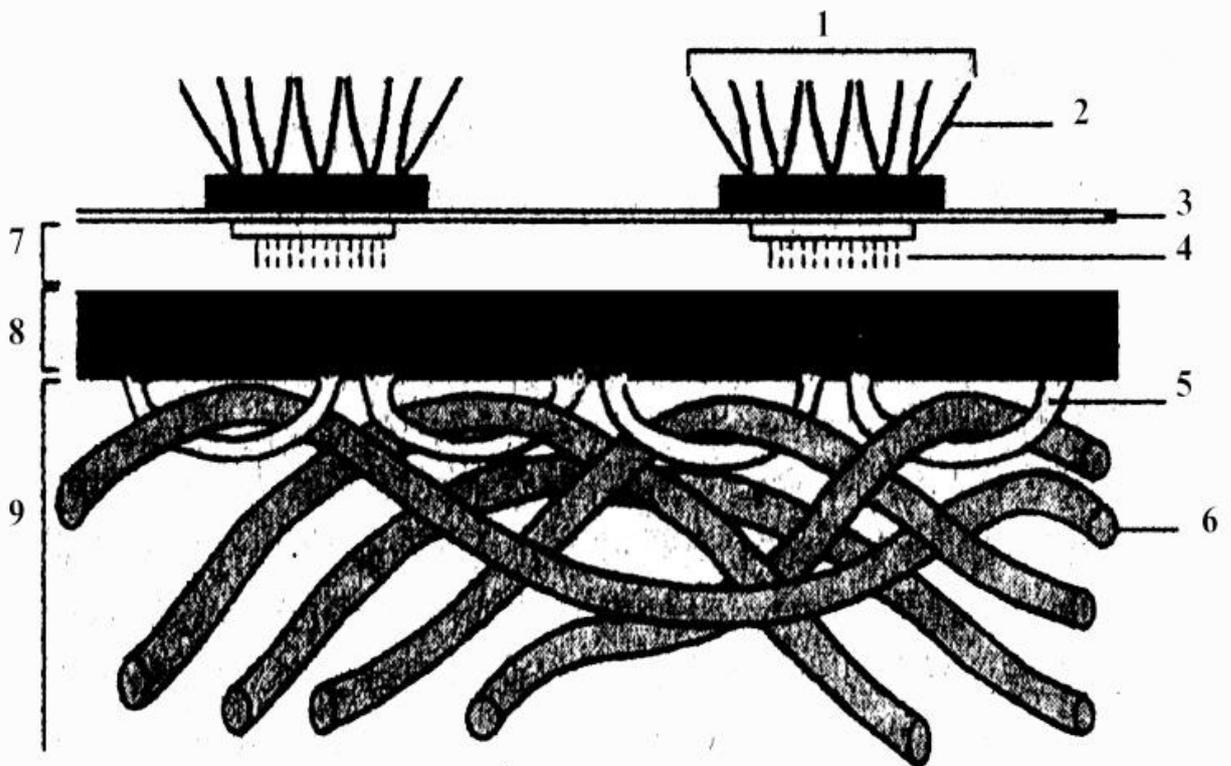


Рисунок 6.60. Будова базальної мембрани (Із: В.Л. Быков, 1999). 1 – напівдесмосома, 2 – проміжні філаменти, 3 – плазмолема, 4 – якірні філаменти, 5 – якірні фібрили, 6 – колагенові фібрили, 7 – світла пластинка, 8 – щільна пластинка, 9 – ретикулярна пластинка.

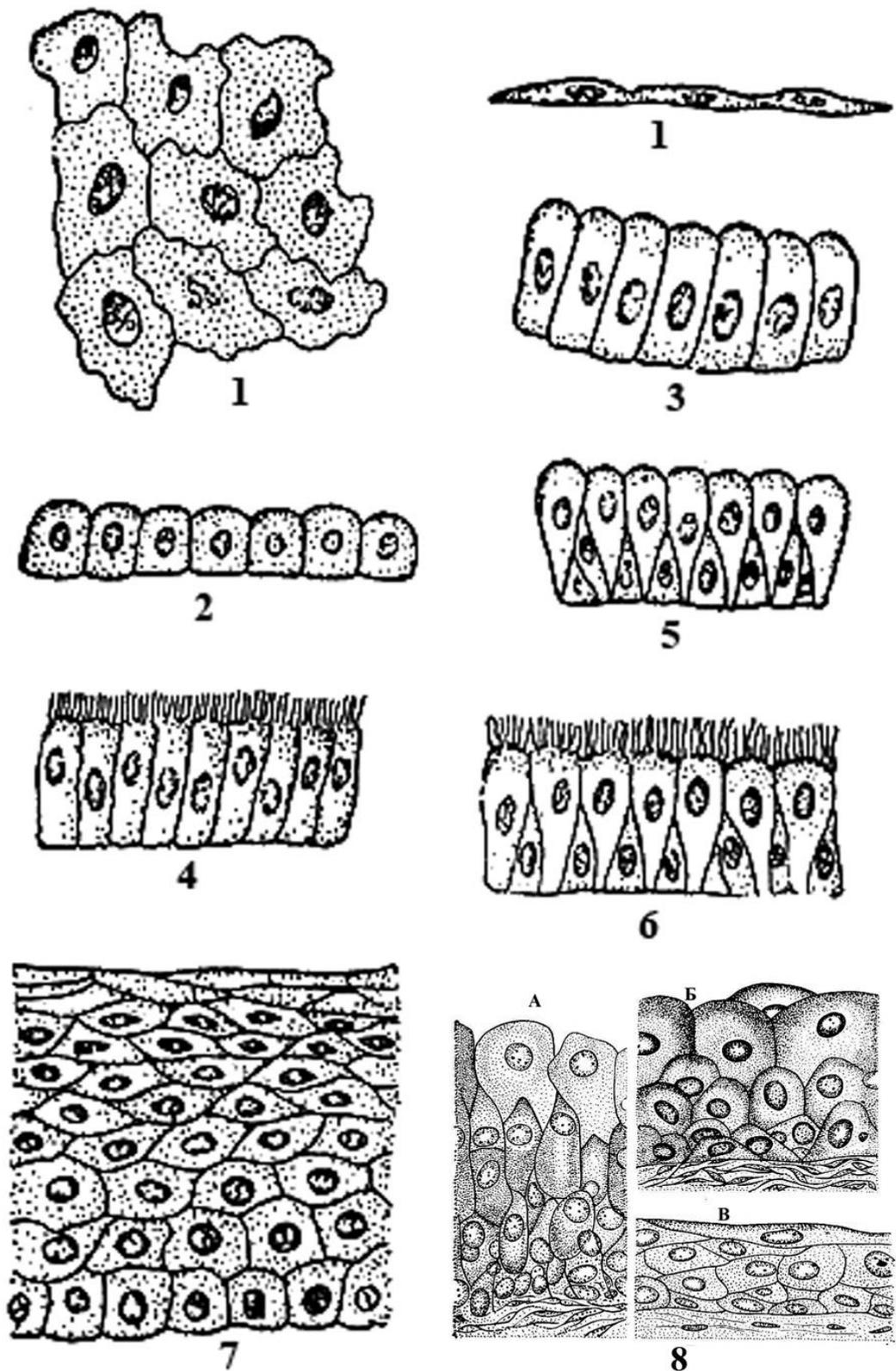


Рисунок 6.61. Різновиди епітелію (Із: <http://anfiz.ru/books/item/f00/s00/z0000002/st005.shtml> та І.В. Синько, 2001). 1 – одношаровий однорядний плоский епітелій, 2 – одношаровий однорядний кубічний епітелій, 3 – одношаровий однорядний циліндричний епітелій, 5 - одношаровий багаторядний циліндричний епітелій; 4 – одношаровий однорядний циліндричний миготливий епітелій, і 6 - одношаровий багаторядний циліндричний миготливий епітелій, 7 – багат шаровий плоский епітелій; 8 - одношаровий багаторядний перехідний епітелій (А, Б, В – клітини змінюють форму вміру наповнення сечового міхура сечю).

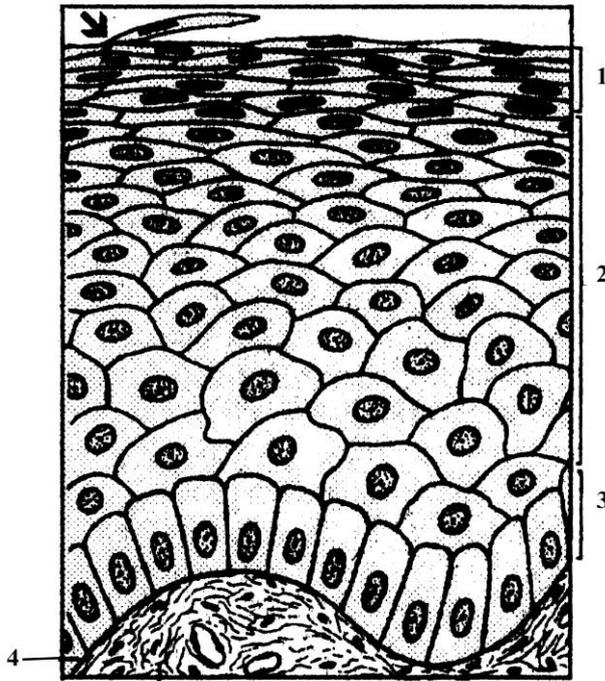


Рисунок 6.62. Багатошаровий плоский незроговілий епітелій (Із: В.Л. Быков, 1999). 1 – поверхневий шар, 2 – шипуватий шар; 3 – базальний шар, 4 – базальна мембрана.

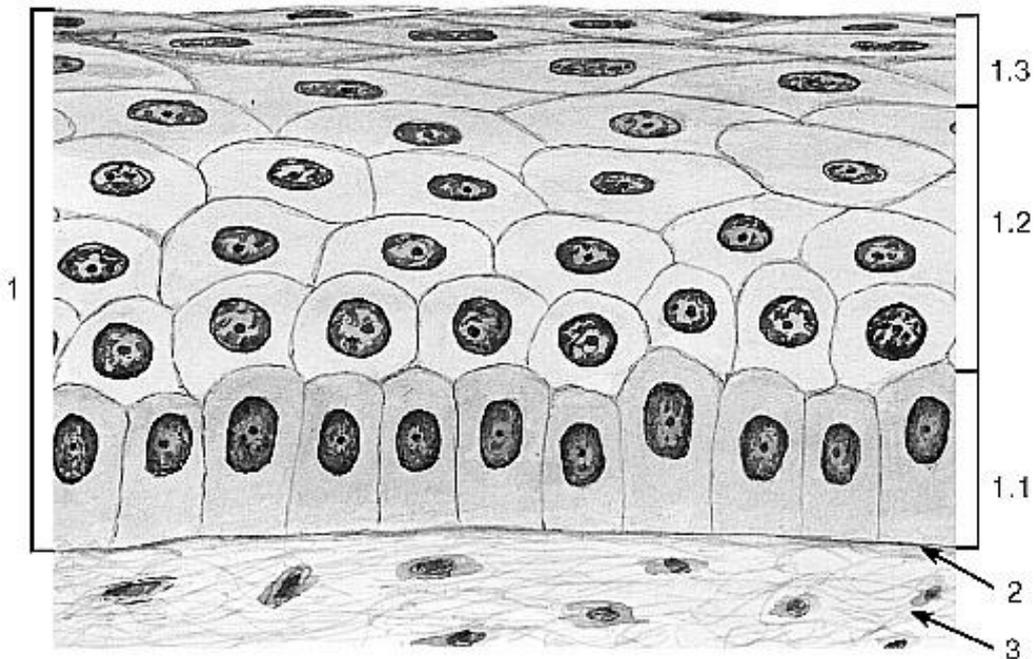


Рисунок 6.63. Багатошаровий плоский зроговілий епітелій (Із: http://vmede.org/sait/?page=7&id=Gistologiya_atlas_bikov_ushk_2013&menu=Gistologiya_atlas_bikov_ushk_2013). 1 – епітелій: 1.1 – базальний шар, 1.2 – проміжний шар, 1.3 – поверхневий шар; 2 – базальна мембрана; 3 – пухка волокниста сполучна тканина.

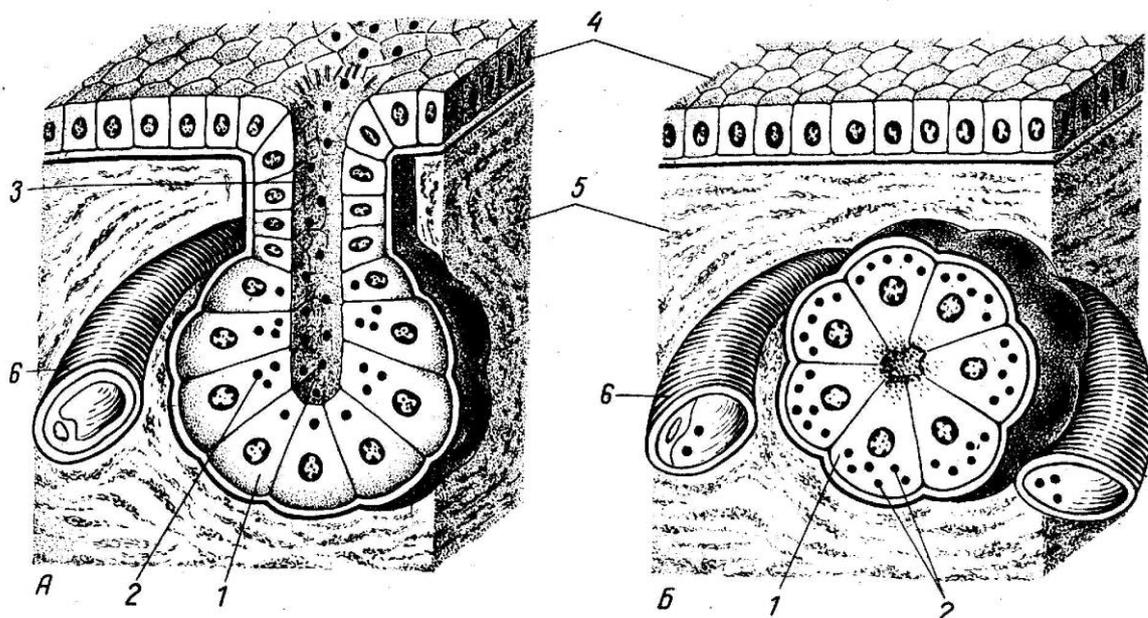


Рисунок 6.64. Схема будови залоз. А – екзокринна залоза, Б – ендокринна залоза (Із: <http://medbiol.ru/medbiol/anatomia/00089a32.htm>). 1 – кінцевий відділ, 2 – секреторні гранули, 3 – вивідна протока, 4 – покривний епітелій, 5 – сполучна тканина, 6 – кровоносна судина

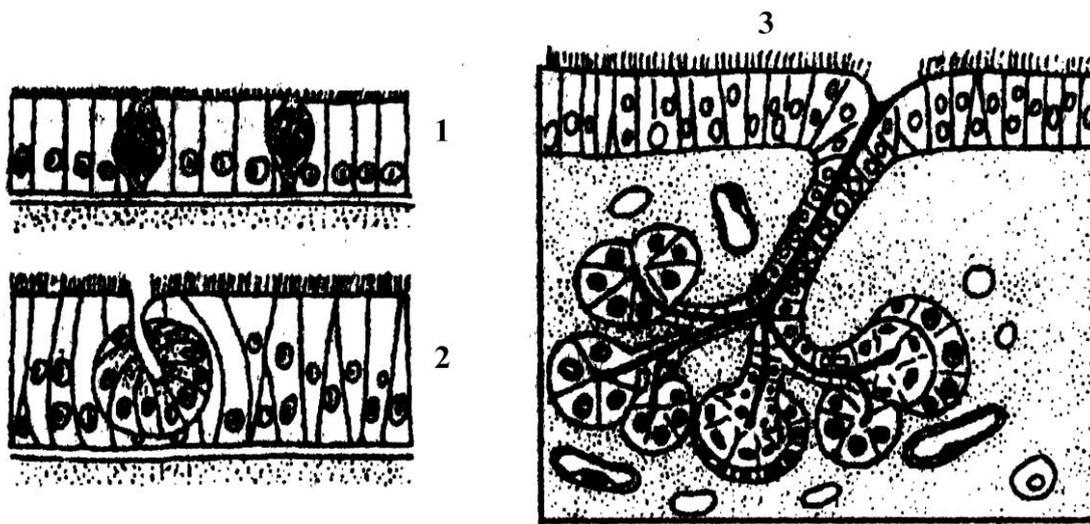


Рисунок 6.65. Класифікація залоз за кількістю клітин та розміщенням відносно епітеліального пласта (Із: В.Л. Быков, 1999). 1 – одноклітинні ендоепітеліальні залози (бокалоподібні клітини), 2 – багатоклітинна ендоепітеліальна залоза слизової оболонки носа, 3 – багатоклітинна екзоепітеліальна залоза слизової оболонки трахеї або бронхів.

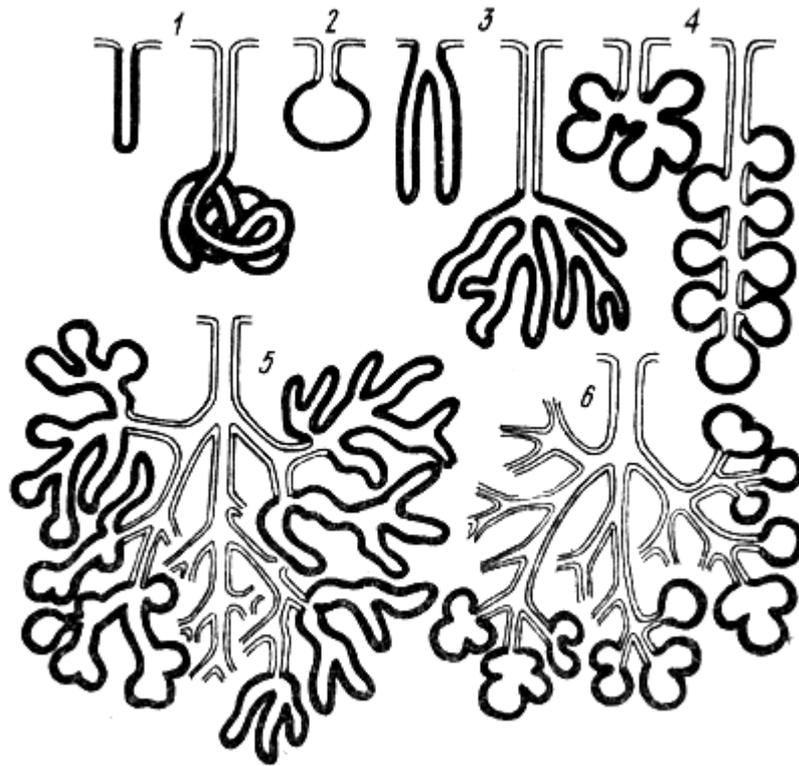


Рисунок 6.66. Різновиди екзокринних екзоепітеліальних багатоклітинних залоз (Із: <http://anfiz.ru/books/item/f00/s00/z0000014/st028.shtml>). 1 – прості трубчасті з нерозгалуженими секреторними відділами, 2 – проста альвеолярна нерозгалужена, 3 – проста трубчаста розгалужена, 4 – проста альвеолярна розгалужена, 5 – складна альвеолярно-трубчаста розгалужена, 6 – складна альвеолярна розгалужена.

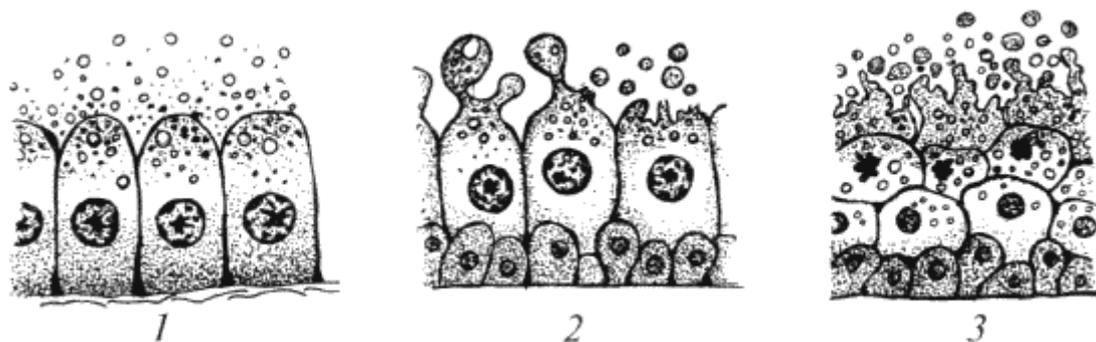


Рисунок 6.67. Типи залоз за механізмом (способом) виведення секрету (Із: <http://wolcha.ru/kozha-i-sherstnyj-pokrov-sobaki-nauchnyj-veterinar/3575-osnovnyie-funkcii-kozhi-sobaki.html>). 1 – мерокринові; 2 – апокринові; 3 – голокринові.



Рисунок 6.68. Формені елементи крові (Із: <https://keck.usc.edu/news/stem-cell-researchers-peek-around-for-blood-genes/>).



Рисунок 6.69. Гемокоагуляція (із: <http://www.myshared.ru/slide/1125787/>).

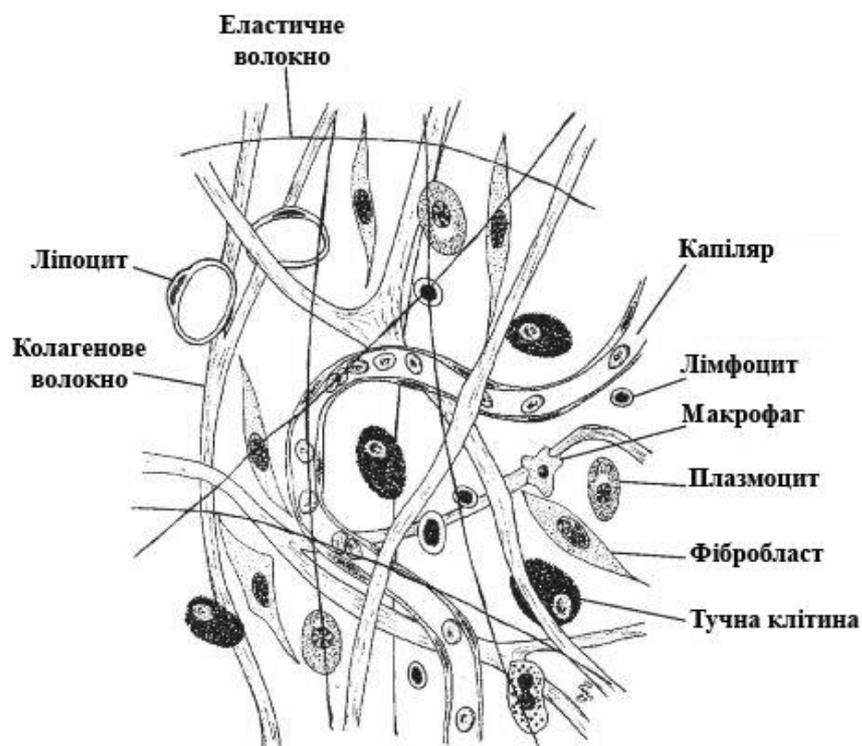


Рисунок 6.70. Пухка неоформлена волокниста сполучна тканина (Із: http://yamedik.org/?p=28&c=gistologiya_embriologiya_i_citologiya/gist_ulumb).

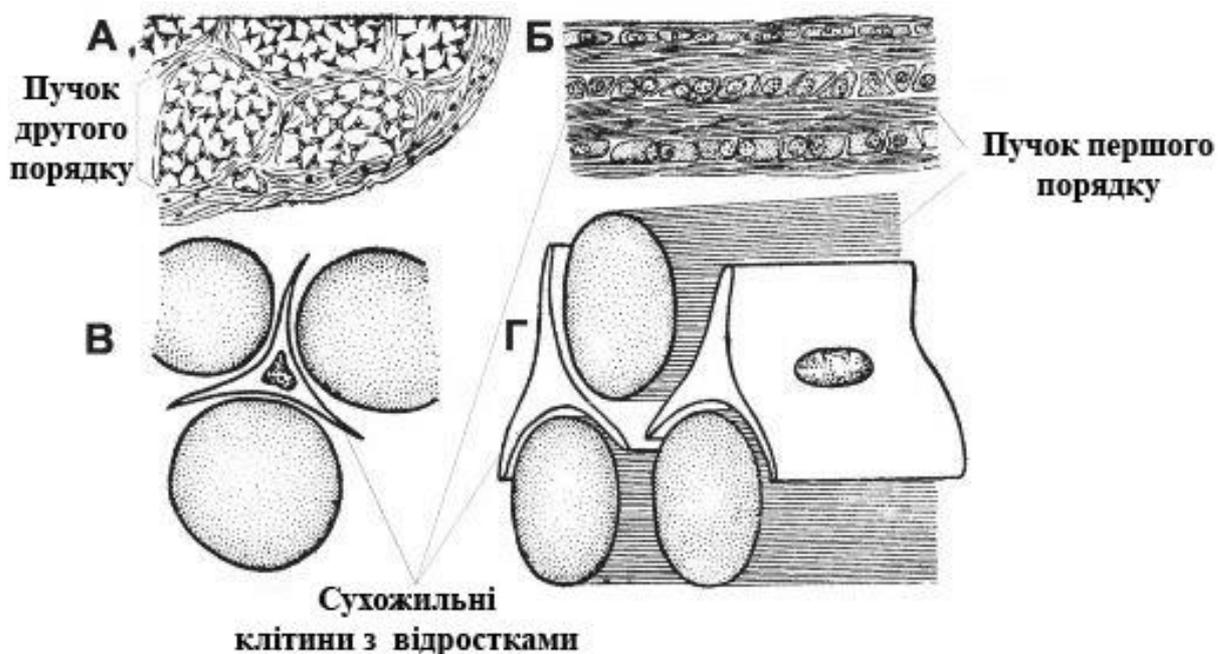


Рисунок 6.71. Щільна оформлена колагенова сполучна тканина. А - поперечний зріз. Б - поздовжній зріз. В і Г - схема будови сухожилля на поперечному і поздовжньому зрізах (Із: http://yamedik.org/?p=28&c=gistologiya_embriologiya_i_citologiya/gist_ulumb).

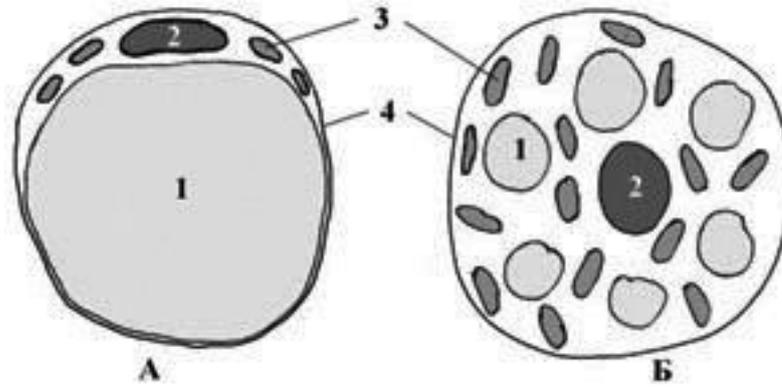


Рисунок 6.72. Ліпоцити білої (А) та бурої (Б) жирової тканини (Із: <http://obese.ru/physiology-obesity/adipose-tissue/>).

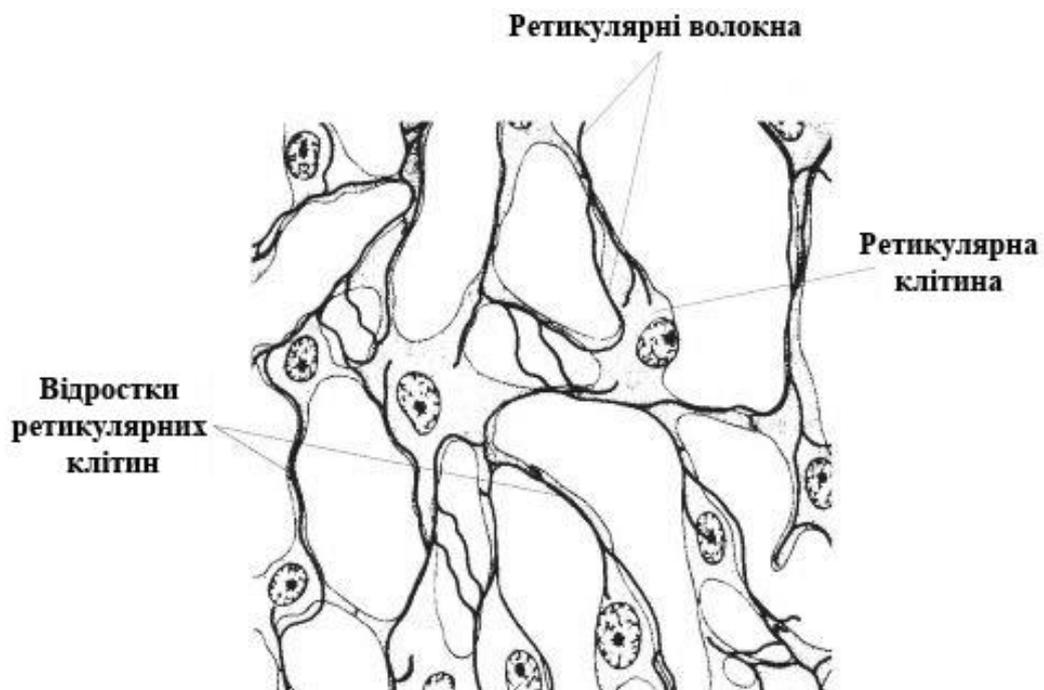


Рисунок 6.73. Ретикулярна тканина (Із: http://yamedik.org/?p=28&c=gistologiya_embriologiya_i_citologiya/gist_ulumb).

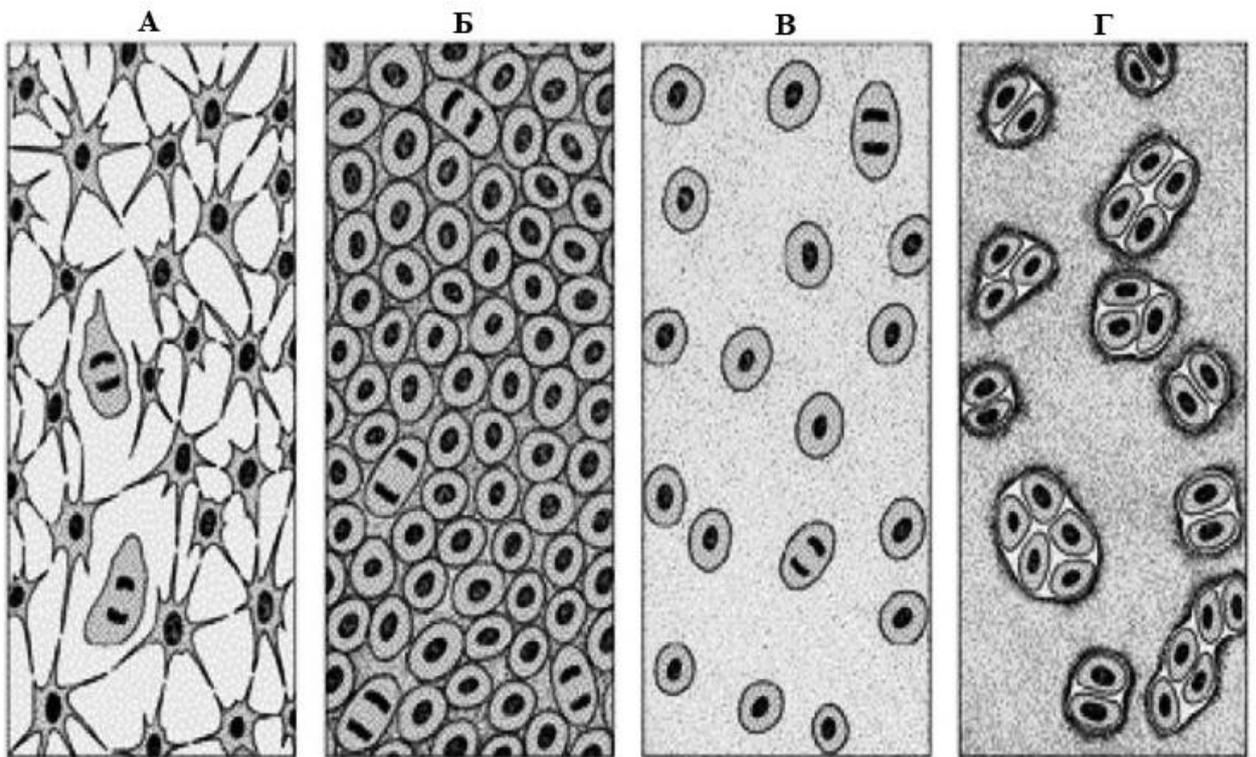


Рисунок 6.74. Схема гістогенезу хрящової тканини. А – мезенхіма, Б – хондрогенний острівцець, В – первинна хрящова тканина, Г – ізогенні групи хондроцитів гіалінового хряща (Із: <http://www.myshared.ru/slide/631600/>).

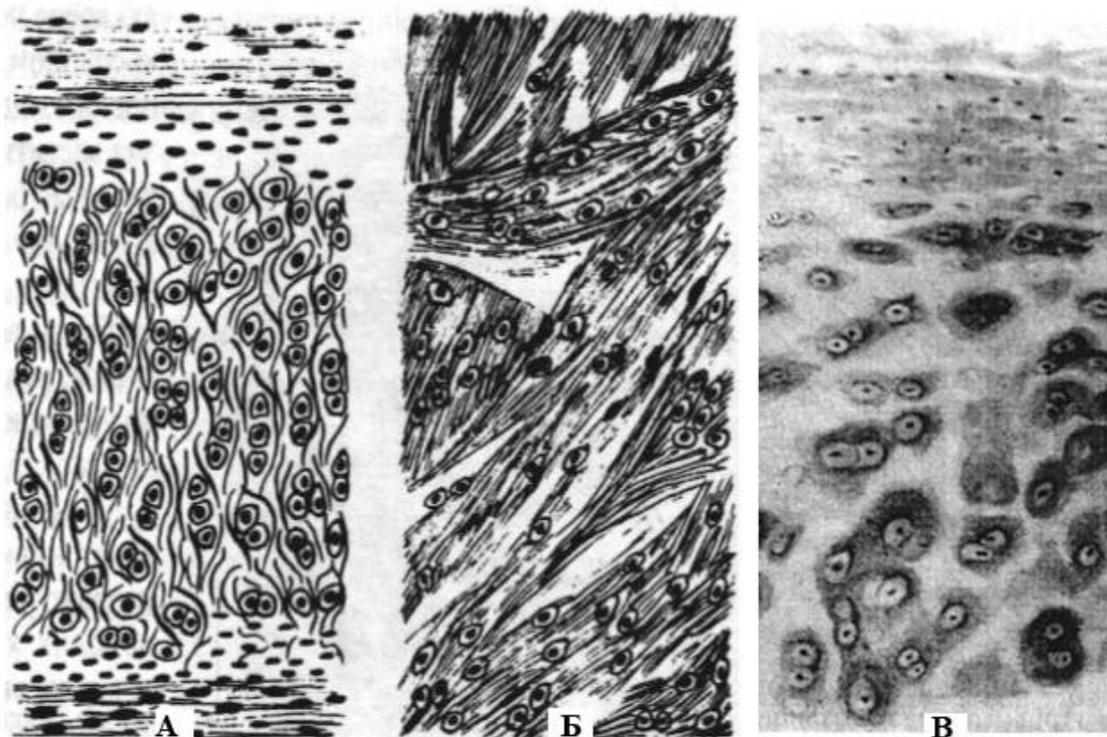


Рисунок 6.75. Різновиди хряща. А – еластичний хрящ, Б – волокнистий хрящ, В – гіаліновий хрящ (Із: <http://xreferat.com/10/2910-1-rozvitok-hryashovo-tkanini-v-ontogenez-bezhvostih.html>).

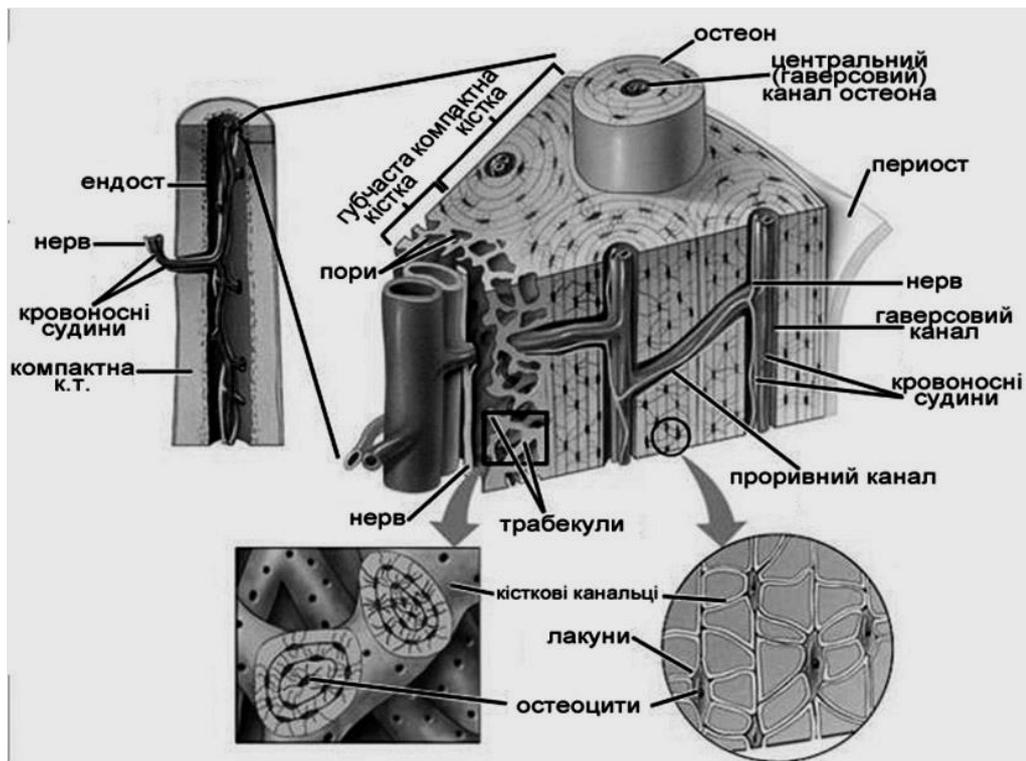


Рисунок 6.76. Схема будови діяфізу трубчастої кістки (Із: <http://www.majordifferences.com/2013/02/difference-between-bone-and-cartilage.html#.WKsi3PI57IU>).

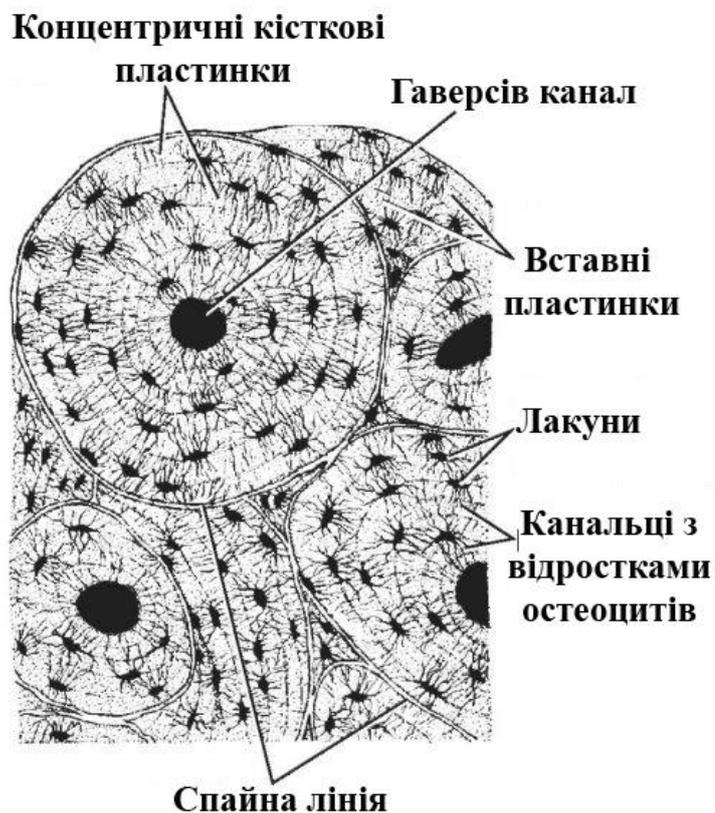


Рисунок 6.77. Остеони в компактній пластинчастій кістці (Із: http://yamedik.org/?p=28&c=gistologiya_embriologiya_i_citologiya/gist_ulumb).

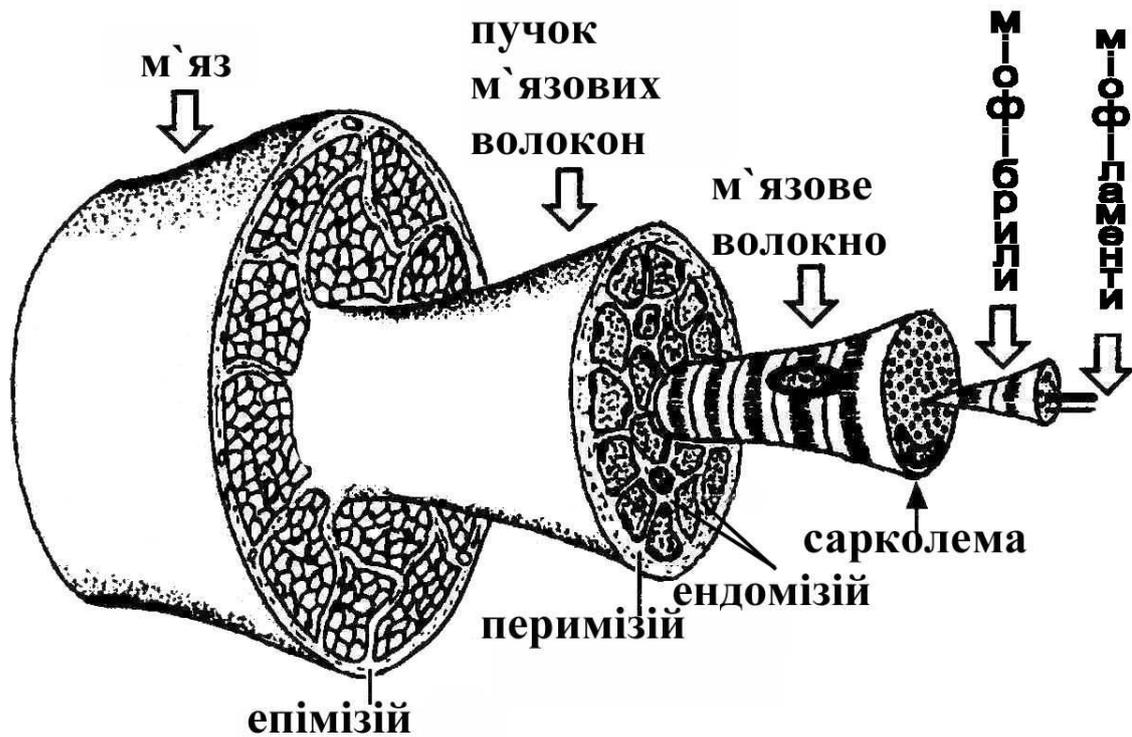


Рисунок 6.78. Структурна організація скелетного м'яза (Із: В.Л. Быков, 1999).

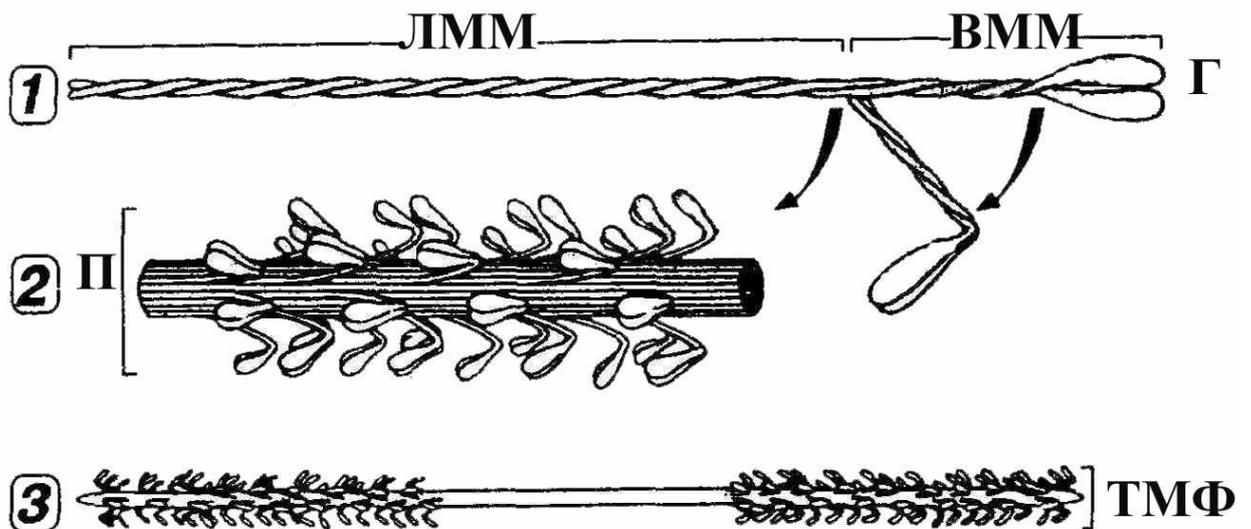


Рисунок 6.79. Будова товстих міофіламентів. 1 – молекула міозину має вигляд нитки з двома головками (Г) на одному кінці. Міозин включає легкий мероміозин (ЛММ), що утворює стрижневу частину молекули і важкий мероміозин (ВММ), який відповідає таким частинам, як головка (Г) і зв'язуюча шийка. Місця згину молекули міозину показані стрілками.

2 – стрижневі частини молекул міозину зібрані в пучки (П), ззовні яких розміщені міозинові головки (Г).

3 – товсті міофіламенти (ТМФ) утворені пучками (П) молекул міозину, які з'єднані кінцями один з одним. Центральна частина ТМФ – гладенька, периферійна – містить численні міозинові головки (Із: В.Л. Быков, 1999).

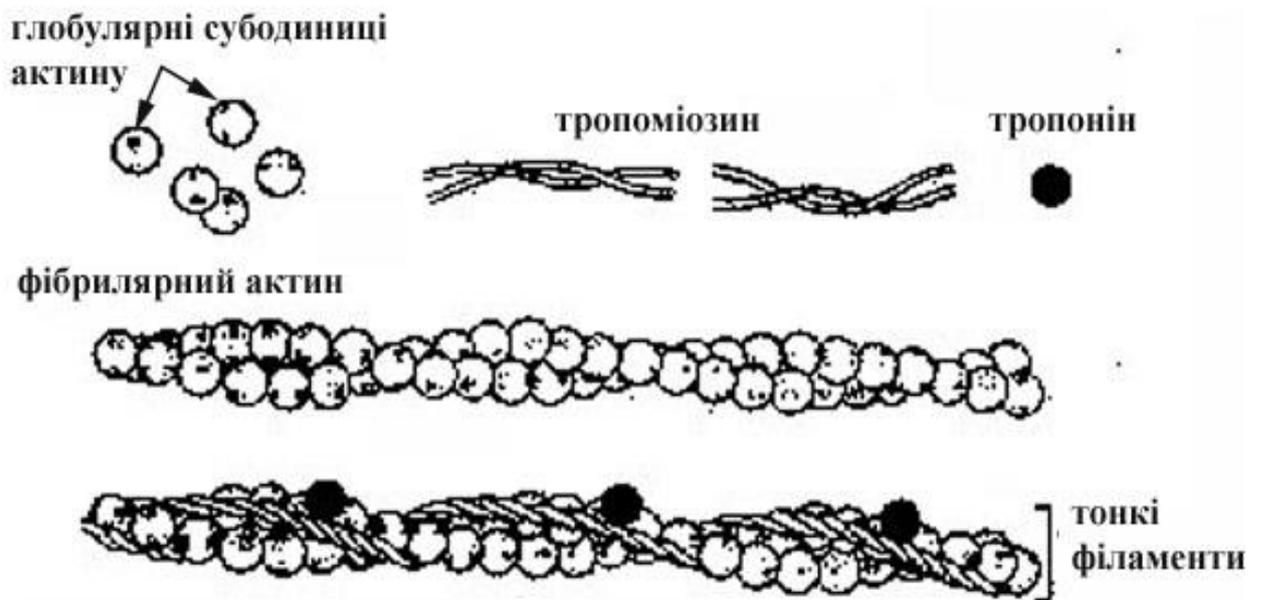


Рисунок 6.80. Будова тонких міофіламентів (Із: В.Л. Быков, 1999).

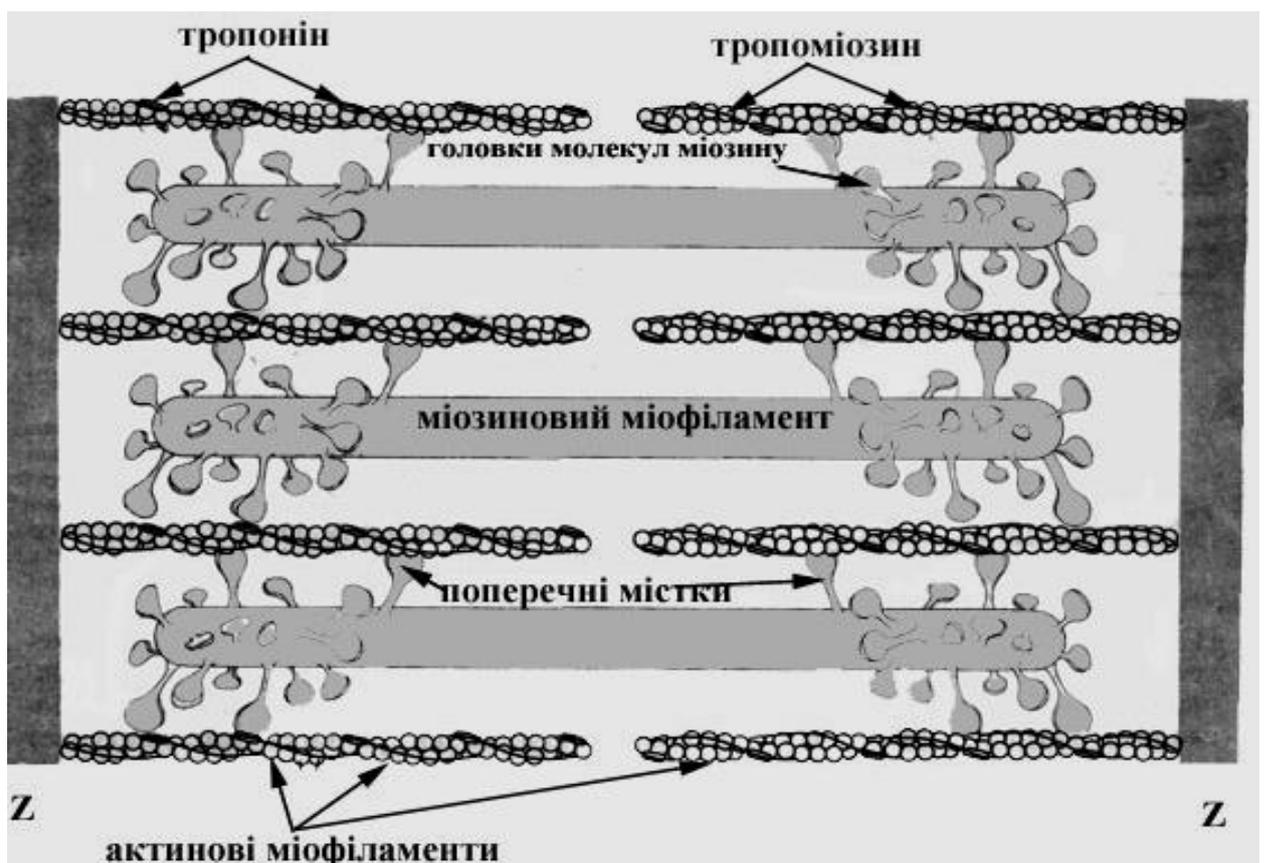


Рисунок 6.81 А. Саркомер (Із: П. Кемп, К. Армс, 1988).

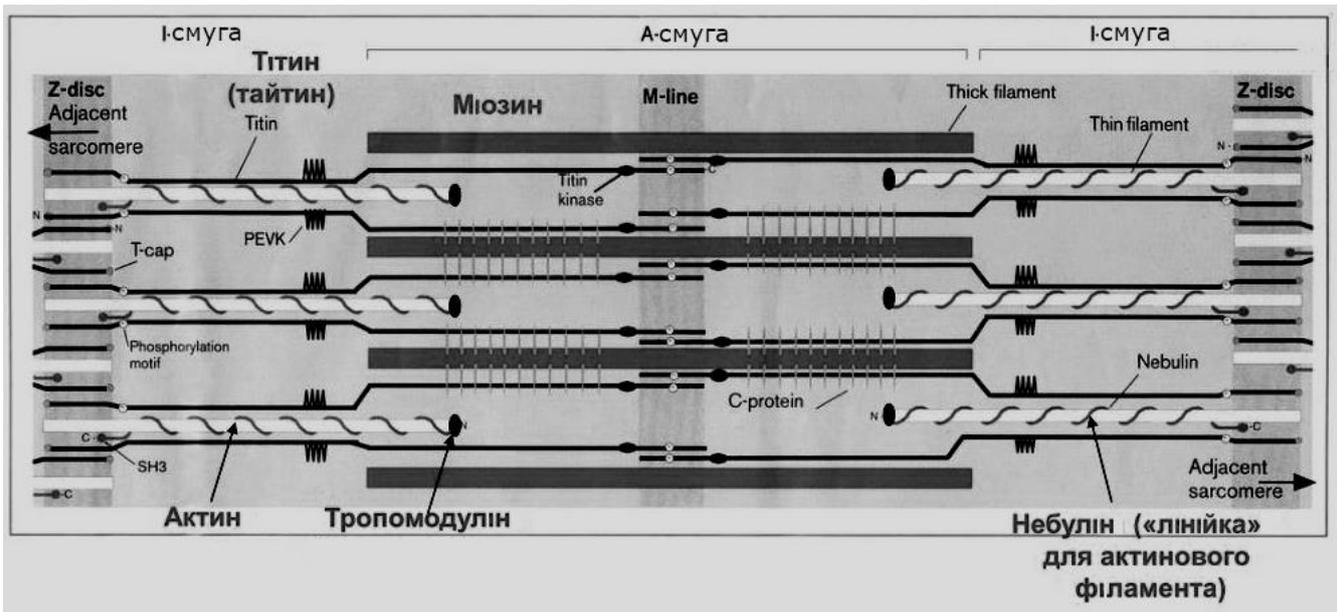


Рисунок 6.81 Б. Саркомер (Із: <https://m.cafe.daum.net/panicbird/OU7w/69>)

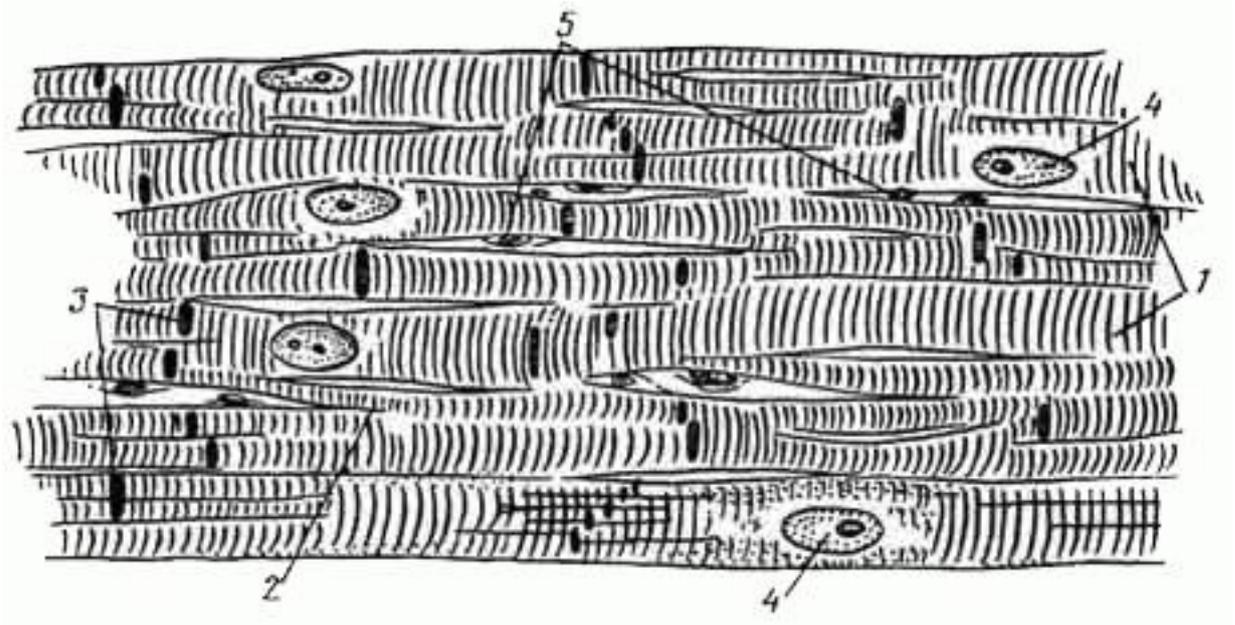


Рисунок 6.82. Робочі кардіоміоцити. 1 – міокардіоцити; 2 – анастомози; 3 – вставні диски; 4 – ядра міокардіоцитів; 5 – ядра ендотелію капілярів (Із: <http://histologybook.ru/serdce.html>).



Рисунок 6.83 А. Гладенький міоцит (Із: <http://www.myshared.ru/slide/309565/>).

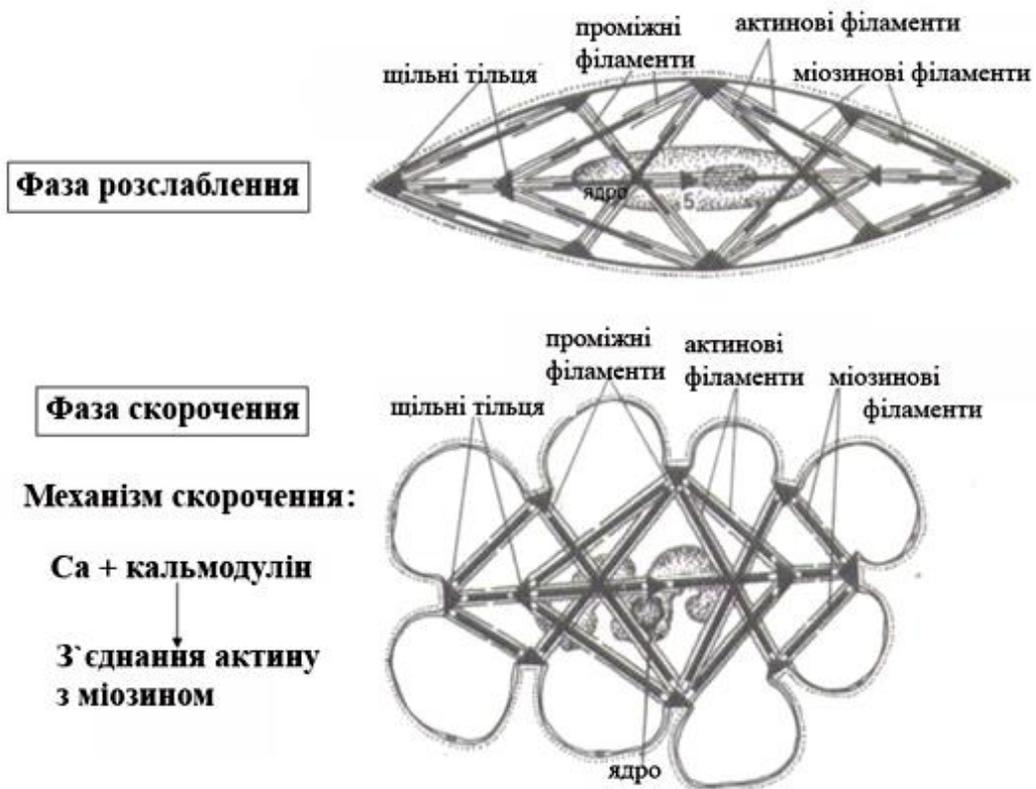


Рисунок 6.83 Б. Скорочення гладько міоцита

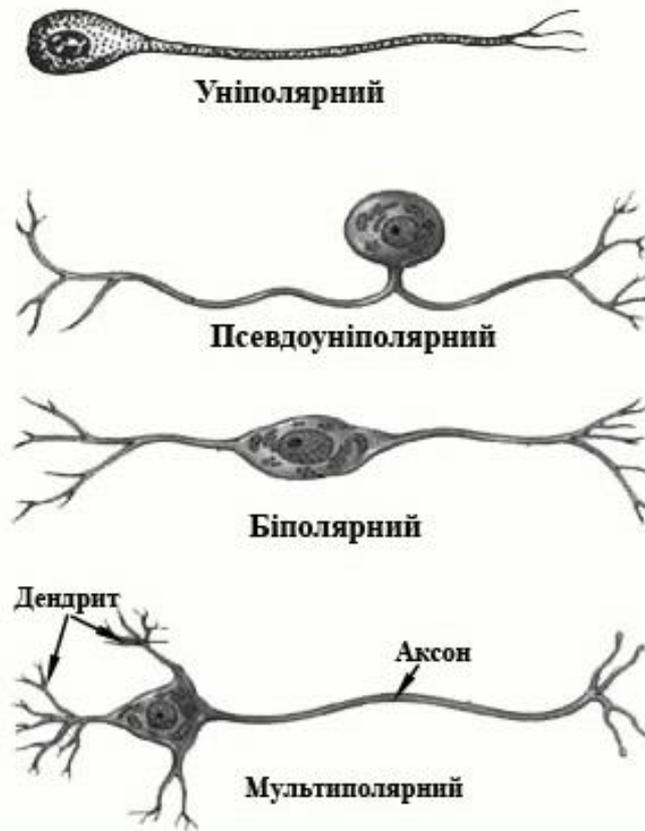


Рисунок 6.84. Типи нейронів.

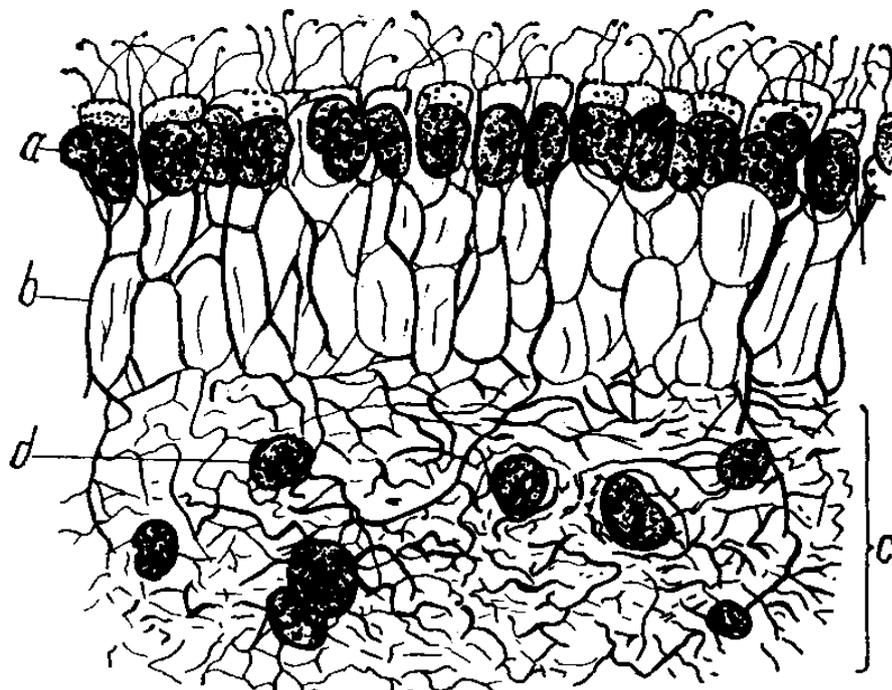


Рисунок 6.85. Епендима III мозкового шлуночка трирічної вівці: а – епендимні клітини з миготливими війками і базальними відростками (b); с – гліальна гранична мембрана, утворена астроцитами (d), з відростками яких переплітаються відростки епендимних клітин (Із: <http://histologybook.ru/nejroglija.html>).

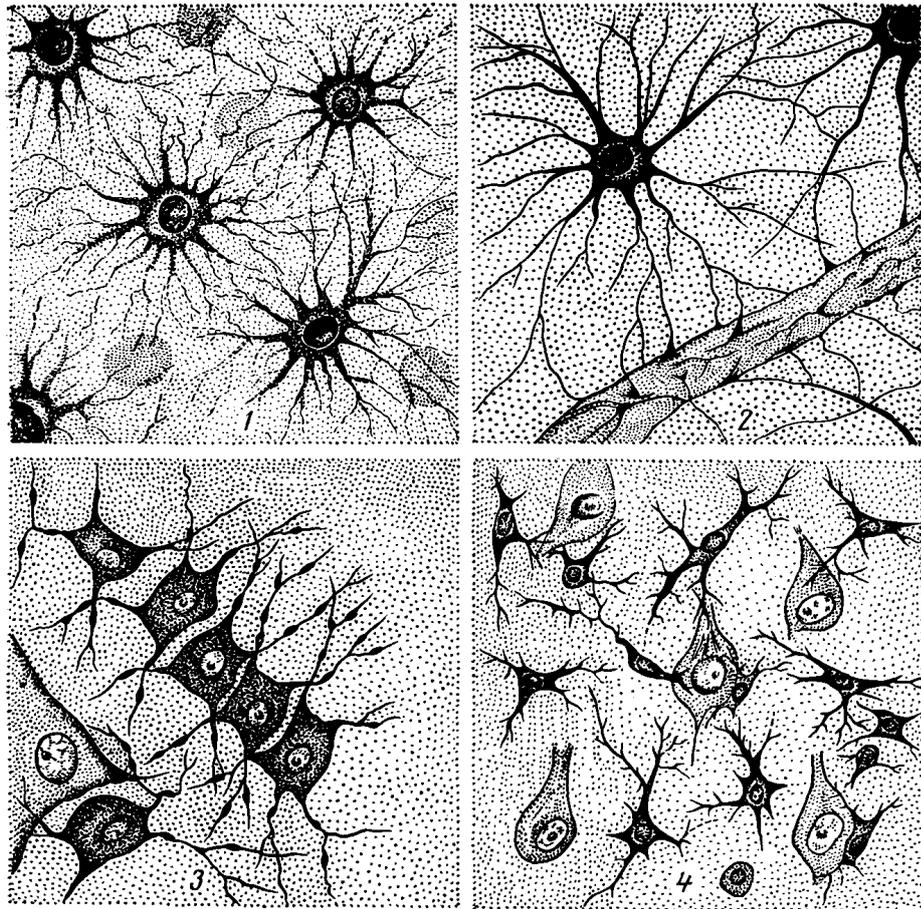


Рисунок 6.86. Види нейроглії. 1 – плазматичні астроцити; 2 – волокнисті астроцити; 3 – олігодендроцити; 4 – клітини мікроглії (клітини Гортгега) серед великих нейронів (Із: <http://veterinary.academic.ru/3346/%D0%9D%D0%95%D0%A0%D0%92%D0%9D%D0%90%D0%AF%D0%A2%D0%9A%D0%90%D0%9D%D0%AC>).

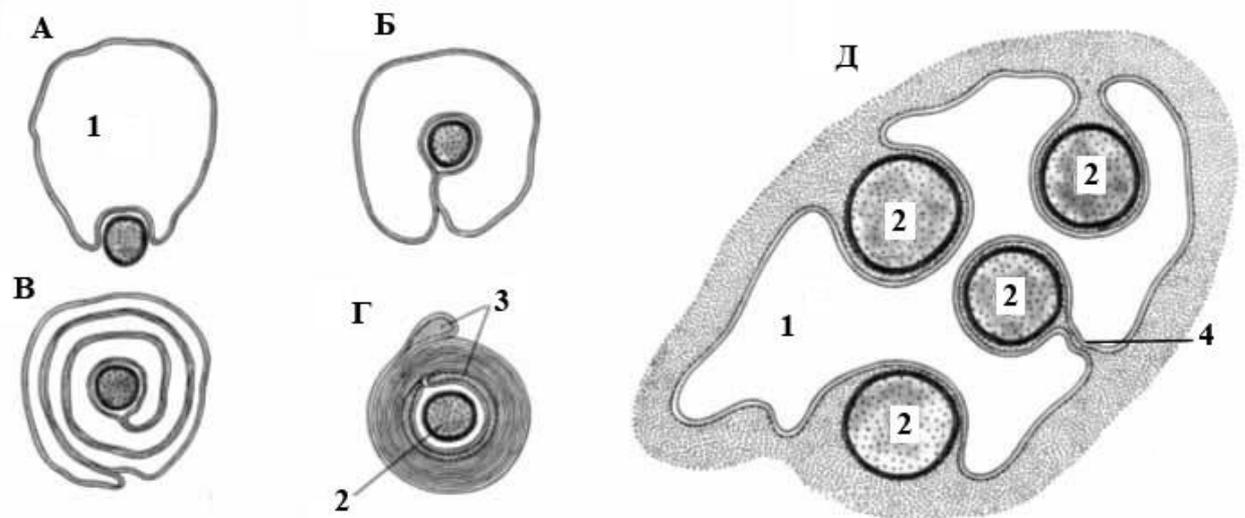


Рисунок 6.87. Мієлінове та безмієлінове нервові волокна. Формування мієлінової оболонки навколо аксона на різних стадіях розвитку мієлінового нервового волокна (А - Г); безмієлінове волокно (Д). 1 – шванівська клітина, 2 – осьовий циліндр, 3 – мієлінова оболонка, 4 - мезаксон (Із: http://www.bio.bsu.by/phha/04/04_text.html).

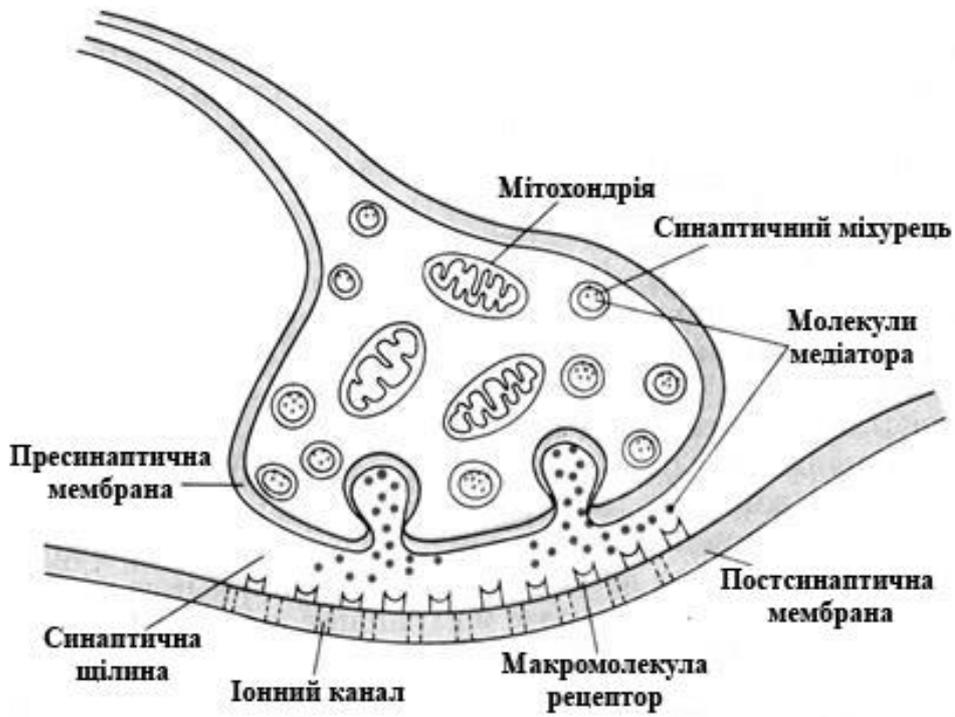


Рисунок 6.88. Синапс з хімічною передачею збудження (Із: П. Кемп, К. Армс, 1988).

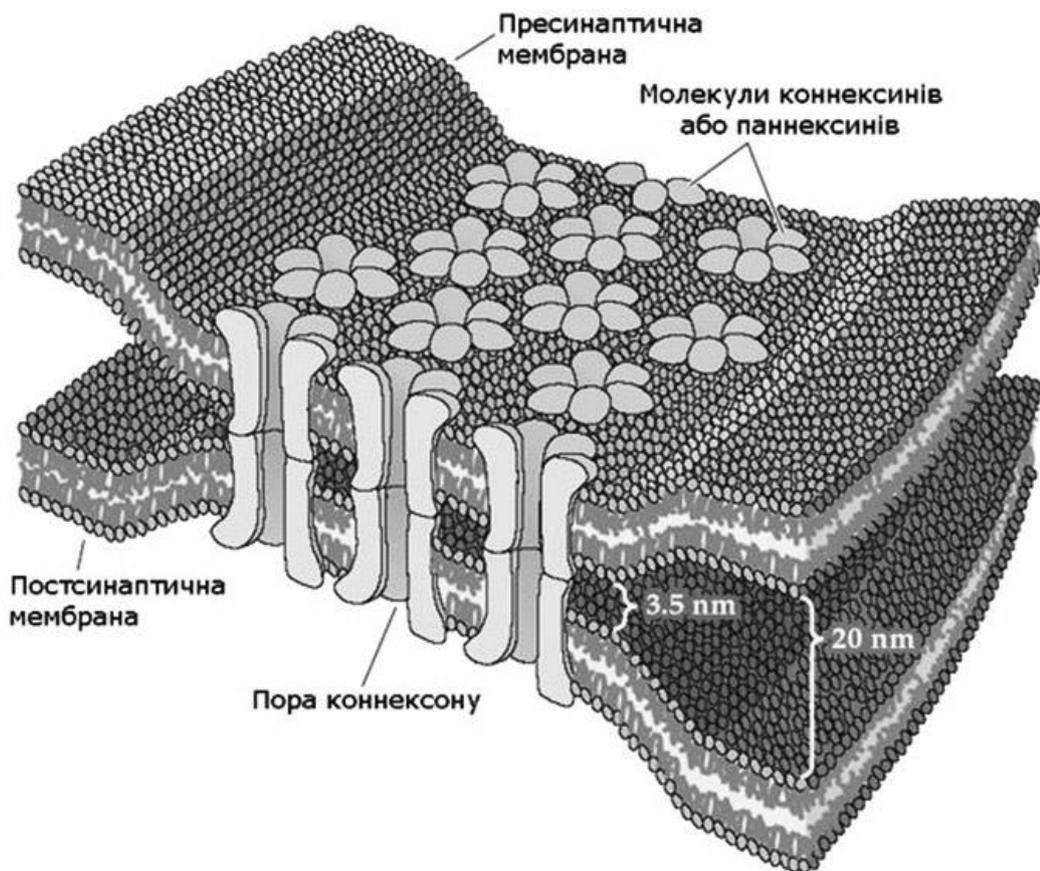


Рисунок 6.89. Синапс з електричною передачею збудження (Із: <http://www.keyword-suggestions.com/ZWx1Y3RyaWNhbCBzeW5hcHNI/>).

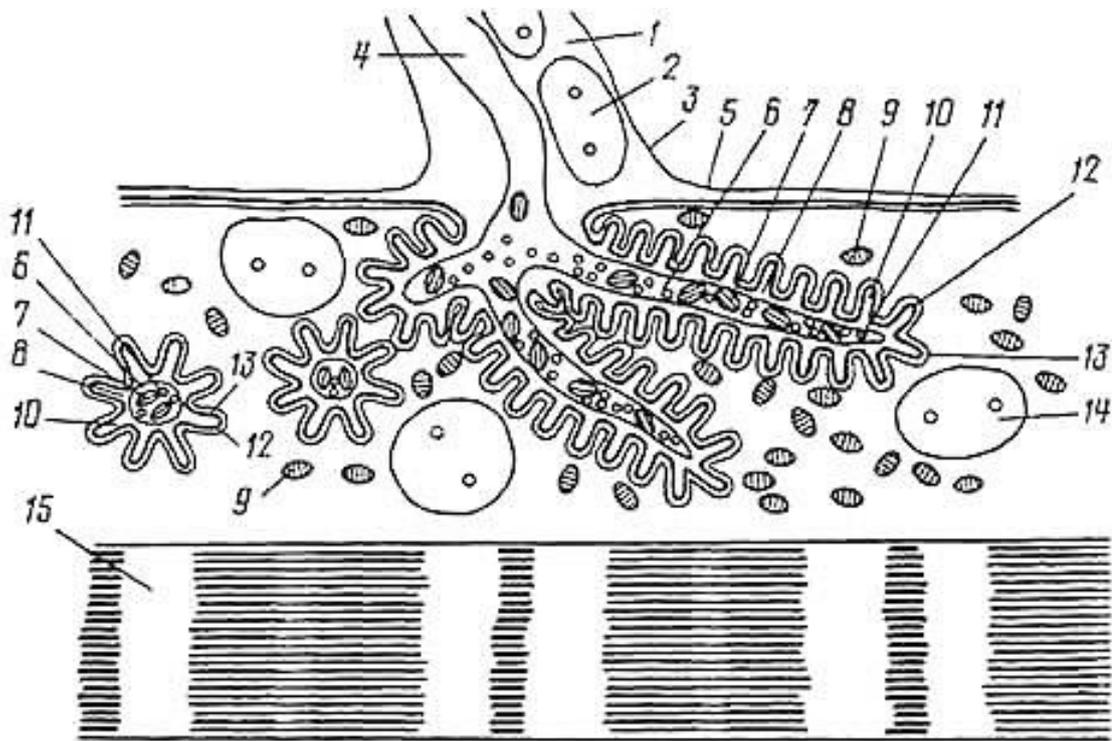


Рисунок 6.90. Схема субмікроскопічної будови моторної бляшки. 1 – цитоплазма лемоцита, 2 – ядро, 3 – неврилема, що переходить в зовнішній шар сарколеми, 4 – осьовий циліндр, 5 – сарколема, 6 – кінцева гілочка нервового волокна в поздовжньому і поперечному розрізах, 7 – мітохондрії, 8 – первинний синаптичний простір, 9 – саркосоми, 10 – 10 вторинний синаптичний простір, 11 – синаптичні міхурці, 12 – пресинаптична мембрана, 13 – постсинаптична мембрана, 14 ядро моторної бляшки, 15 міофібрила (Із: histologybook.ru/nervnye_okonchaniya.html).

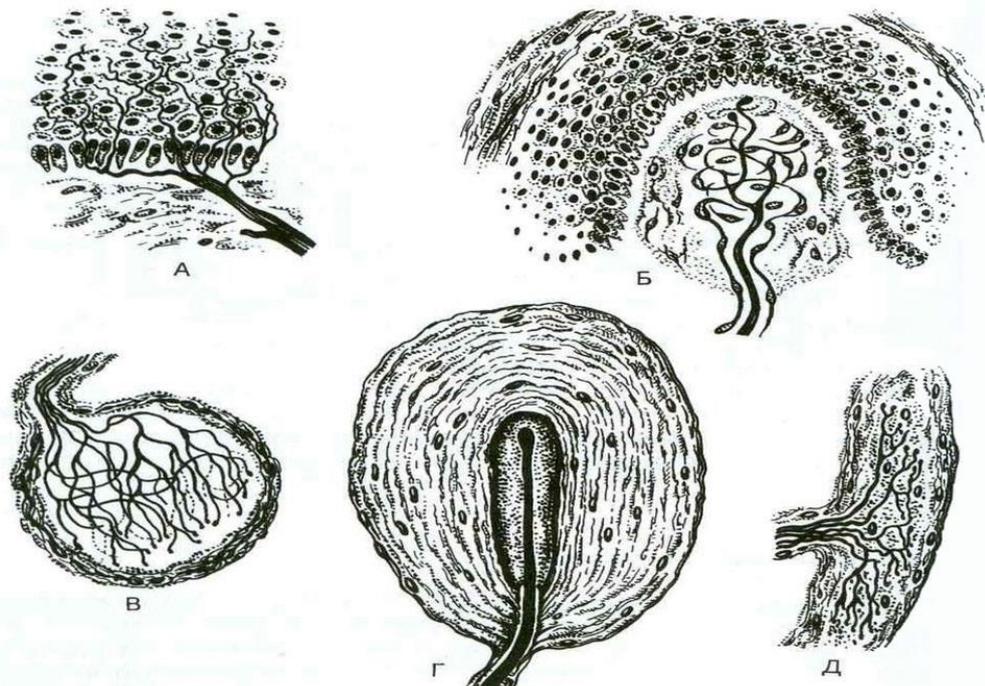


Рисунок 6.91. Рецепторні нервові закінчення (за Р.В. Кристичем): А - вільні нервові закінчення (больові), Б - тільце Мейснера, В - колба Краузе (холод), Г - тільце Фатер-Пачіні (тиск), Д - тільце Руффіні (із: <https://en.ppt-online.org/151273>)

7. ВИГОТОВЛЕННЯ МІКРОПРЕПАРАТІВ

Виготовлення тимчасового мікропрепарату

1. Вимити і ретельно витерти і покривне скельця. Щоб не зламати дуже крихке покривне скло, треба помістити його в складку серветки між великим і вказівним пальцями правої руки і обережно витерти круговими рухами пальців;

2. Нанести на скло піпеткою рідини (води, гліцерину, розчину, реактиву або);

3. Зробити зріз органу, що вивчається, за допомогою леза. Лезо має бути дуже гострим. Для виготовлення зрізів, дрібні об'єкти помістити між шматочками серцевини бузини або пінопласту. Лезом вирівняти верхню поверхню серцевини бузини разом із об'єктом. Потім зробити тонкий зріз, ведучи лезом до себе одним плавним і швидким рухом. При цьому об'єкт тримати вертикально, а лезо – горизонтально. Обидві руки мають бути абсолютн вільні. Не потрібно спиратися ними на стіл або притискати до грудей. Зробити відразу декілька зрізів. Лезо і об'єкт увесь мочувати.

4. Вибрати найтонший зріз, перенести його за допомогою препарувальної голки або тонкого пензлика в центр скла в рідині;

5. Закрити зріз покривним склом так, щоб під нього не потрапило повітря. Для цього покривне скло узяти двома пальцями за грані і підвести під кутом нижню грань до краю рідини і плавно його опустити;

6. Якщо рідини багато, і вона витікає з-під покривного скла, видалити її за допомогою фільтрувального паперу. Якщо ж під покривним склом залишилися місця, заповнені повітрям, то додати рідини, помістивши поряд з краєм покривного скла, а з протилежного боку – фільтрувальний папір.

Виготовлення постійного мікропрепарату

- 1. Фіксація матеріалу.** Блок тканини, шматочок об'ємом $0,5-1 \text{ см}^3$, на 1–3 доби занурюють у фіксатор (формалін, спирт, пікринову кислоту...) – імерсійна фіксація. Найпоширеніший фіксатор – 4 % розчин формаліну, забуферений до нейтрального рН.
- 2. Промивка блока.** Здійснюється в проточній воді протягом 24 год.
- 3. Проводка (обезводжування) матеріалу.** Здійснюється у спиртах зростаючої концентрації (50 %, 70 %, 95 %, 100 %). Тривалість – від 1 год до 1 доби в кожному, залежно від типу тканини та розмірів шматочка.
- 4. Просвітлення ущільнення та заливка:**
 - 1) витримування блоків у суміші рівних частин 100 % спирту та ксилолу (5–12 год);
 - 2) витримування в першій порції чистого ксилолу (1,5–5 год);
 - 3) витримування в другій порції чистого ксилолу до просвітлення шматочків тканини (1–1,5 год); контролювати візуально;
 - 4) помістити блок у насичений розчин парафіну в ксилолі на 12–24 год (в термостаті при 37°C);
 - 5) помістити блоки в першу порцію чистого парафіну (40 хв – 12 год у термостаті при $54-56^\circ\text{C}$);
 - 6) помістити блоки в другу порцію чистого парафіну, який містить 5 % чистого бджолиного воску (45 хв – 12 год у термостаті при $54-56^\circ\text{C}$);
 - 7) заливка блоків у парафін у формочках із фольги або паперу;
 - 8) охолодження формочок у проточній воді;
 - 9) наклеювання блоків, залитих у парафін, на дерев'яні кубики.
- 5. Виготовлення зрізів та наклеювання їх на предметні скельця:**
 - 1) виготовлення зрізів товщиною 5–20 мкм на санному мікромомі;
 - 2) розправлення зрізів на поверхні підігрітої дистильованої води;
 - 3) розміщення зрізів на предметному склі, яке змазане яєчним білком, і висушених в термостаті при температурі 37°C .
 - 4) висушування наклеєних зрізів у термостаті при 37°C .
 - 5) фарбування зрізів та заключення їх у бальзам.

8. ТЕСТОВІ ЗАВДАННЯ

Цитологія та гістологія як науки І рівень

Формат А

1. Цитологія – це наука про:
 - 1) спадковість та мінливість;
 - 2) тканини;
 - 3) однаклітинні організми;
 - 4) клітини;
 - 5) органели.
2. Вкажіть, хто ввів у науку термін "клітина":
 - 1) Г. Галілей;
 - 2) К. Вольф;
 - 3) А. Левенгук;
 - 4) Т. Шван;
 - 5) Р. Гук.
3. Термін "тканина" ввів у науку...
 - 1) Н. Грю;
 - 2) М. Мальпігі;
 - 3) Р. Гук;
 - 4) А. Левенгук;
 - 5) В. Гарвей.
4. Вкажіть ученого, який відкрив клітинну будову рослинних клітин:
 - 1) Антоні ван Левенгук;
 - 2) Р. Гук;
 - 3) М. Шлейден;
 - 4) Р. Броун;
 - 5) К. Бер.
5. Вкажіть ученого, який відкрив однаклітинних тварин, сперматозоїди та еритроцити:
 - 1) А. Левенгук;
 - 2) Р. Гук;
 - 3) Т. Шван;
 - 4) Р. Броун;
 - 5) Р. Вірхов.
6. Вкажіть, що вивчає прикладна гістологія:
 - 1) вивчає структуру й функції тканинних комплексів у складі органів тіла багатоклітинних організмів;
 - 2) вивчає основні принципи розвитку, будови й функції тканин;
 - 3) вивчає найзагальніші структурно-функціональні та генетичні особливості, характерні для клітин усіх організмів;
 - 4) специфічні характеристики клітин конкретних тканин та органів, зумовлені особливостями їхнього розвитку, життєдіяльності та функцій.
7. Вкажіть, що вивчає загальна гістологія:
 - 1) вивчає структуру й функції тканинних комплексів у складі органів тіла багатоклітинних організмів;
 - 2) вивчає основні принципи розвитку, будови й функції тканин;
 - 3) вивчає найзагальніші структурно-функціональні та генетичні особливості, характерні для клітин усіх організмів;
 - 4) специфічні характеристики клітин конкретних тканин та органів, зумовлені особливостями їхнього розвитку, життєдіяльності та функцій.
8. Вкажіть, що вивчає загальна цитологія:
 - 1) вивчає структуру й функції тканинних комплексів у складі органів тіла багатоклітинних організмів;
 - 2) вивчає основні принципи розвитку, будови й функції тканин;
 - 3) вивчає найзагальніші структурно-функціональні та генетичні особливості, характерні для клітин усіх організмів;

- 4) специфічні характеристики клітин конкретних тканин та органів, зумовлені особливостями їхнього розвитку, життєдіяльності та функцій.
9. Вкажіть, що вивчає прикладна цитологія:
- 1) вивчає структуру й функції тканинних комплексів у складі органів тіла багатоклітинних організмів;
 - 2) вивчає основні принципи розвитку, будови й функції тканин;
 - 3) вивчає найзагальніші структурно-функціональні та генетичні особливості, характерні для клітин усіх організмів;
 - 4) специфічні характеристики клітин конкретних тканин та органів, зумовлені особливостями їхнього розвитку, життєдіяльності та функцій.
10. Вкажіть напрямок сучасної гістології, який вивчає будову й функції клітинних комплексів при спрямованій дії на них різних факторів:
- фізичних, хімічних, біологічних та інших:
- 1) гістофізіологія;
 - 2) гістохімія;
 - 3) порівняльна гістологія;
 - 4) експериментальна гістологія.
11. Вкажіть напрямок сучасної гістології, який є основою еволюційної гістології, яка вивчає становлення й розвиток тканин у процесі історичного розвитку організмів:
- 1) гістофізіологія;
 - 2) гістохімія;
 - 3) порівняльна гістологія;
 - 4) експериментальна гістологія.
12. Вкажіть напрямок сучасної гістології, який вивчає біохімічні та фізіологічні функції й механізми життєдіяльності тканин і їх комплексів, їх взаємодію із зовнішнім середовищем;:
- 1) гістофізіологія;
 - 2) гістохімія;
 - 3) порівняльна гістологія;
 - 4) експериментальна гістологія.
13. Вкажіть напрямок сучасної гістології, який вивчає хімічні компоненти тканин багатоклітинних тварин і людини:
- 1) гістофізіологія;
 - 2) гістохімія;
 - 3) порівняльна гістологія;
 - 4) експериментальна гістологія.

II рівень

Формат А

14. Вкажіть, хто із названих вчених відкрив червоні кров'яні тільца:
- 1) М. Мальпігі;
 - 2) Н. Грю;
 - 3) Р. Гук;
 - 4) А. Левенгук;
 - 5) Р. Броун;
 - 6) П.Ф. Горянінов;
 - 7) Р. Вірхов;
 - 8) М. Шлейден;
 - 9) Т. Шван.
15. Вкажіть, хто із названих вчених вперше описав ядро клітини епідермісу орхідних:
- 1) М. Мальпігі;
 - 2) Н. Грю;
 - 3) Р. Гук;
 - 4) А. Левенгук;
 - 5) Р. Броун;
 - 6) П.Ф. Горянінов;

- 7) Р. Вірхов;
8) М. Шлейден;
9) Т. Шван.
16. Вкажіть, хто із названих вчених сформулював твердження “Omnis cellula e cellula” (“всяка клітина – від клітини”):
1) М. Мальпігі;
2) Н. Грю;
3) Р. Гук;
4) А. Левенгук;
5) Р. Броун;
6) П.Ф. Горянінов;
7) Р. Вірхов;
8) М. Шлейден;
9) Т. Шван.
17. Вкажіть вченого, якому належить сучасна класифікація тканин тварин, згідно якої усі вони поділяються на епітеліальну, сполучну, м’язову та нервову:
1) Ф. Лейдїг;
2) М. Біша;
3) І.І. Мечников;
4) М.Г. Хлопін;
5) Р. Келікер;
6) Т. Шван;
7) О.О. Заварзін.
18. Вкажіть, хто із названих вчених у 1834 році вперше висловив думку про єдність плану будови рослин і тварин:
1) М. Мальпігі;
2) Я. Пуркінє;
3) Р. Гук;
4) А. Левенгук;
5) Р. Броун;
6) П.Ф. Горянінов;
7) Р. Вірхов;
8) М. Шлейден;
9) Т. Бовері.
19. Вкажіть, хто із названих вчених відкрив явище амітозу:
1) Е. Руссов;
2) Я. Пуркінє;
3) В. Флемінг;
4) А. Левенгук;
5) Р. Броун;
6) П.Ф. Горянінов;
7) Р. Вірхов;
8) М. Шлейден;
9) Т. Бовері;
10) Р. Ремарк.
20. Вкажіть, хто із названих вчених розділив мітотичний цикл на 5 стадій:
1) М. Мальпігі;
2) Я. Пуркінє;
3) В. Флемінг;
4) А. Левенгук;
5) Р. Броун;
6) П.Ф. Горянінов;
7) Р. Вірхов;
8) М. Шлейден;
9) Т. Бовері;
10) Е. Страсбургер.
21. Вкажіть, хто із названих вчених довів індивідуальність хромосом:

- 1) М. Мальпігі;
 - 2) Я. Пуркінє;
 - 3) В. Флемінг;
 - 4) А. Левенгук;
 - 5) Р. Броун;
 - 6) П.Ф. Горянінов;
 - 7) Р. Вірхов;
 - 8) М. Шлейден;
 - 9) Т. Бовері;
 - 10) Е. Страсбургер.
22. Вкажіть, хто із названих вчених зробив перший найбільш системний опис мітозу:
- 1) М. Мальпігі;
 - 2) Я. Пуркінє;
 - 3) В. Флемінг;
 - 4) А. Левенгук;
 - 5) Р. Броун;
 - 6) О. Гертвіг;
 - 7) Р. Вірхов;
 - 8) М. Шлейден;
 - 9) Т. Бовері;
 - 10) Е. Страсбургер.
23. Вкажіть, хто із названих вчених теоретично довів, що ядро зиготи утворюється в результаті злиття ядер пронуклеусів:
- 1) Е. ван Бенеден;
 - 2) Н. Грю;
 - 3) С.Г. Навшин;
 - 4) А. Левенгук;
 - 5) Е. Страсбургер;
 - 6) П.Ф. Горянінов;
 - 7) Р. Вірхов;
 - 8) В. Гофмейстер;
 - 9) Т. Шван.
24. Вкажіть, хто із названих вчених відкрив подвійне запліднення у покритонасінних:
- 1) Е. ван Бенеден;
 - 2) Н. Грю;
 - 3) С.Г. Навшин;
 - 4) А. Левенгук;
 - 5) Е. Страсбургер;
 - 6) П.Ф. Горянінов;
 - 7) Р. Вірхов;
 - 8) В. Гофмейстер;
 - 9) Т. Шван.
25. Вкажіть вченого, який сформулював закон паралельних рядів тканинної еволюції:
- 1) Ф. Лейдїг;
 - 2) М. Біша;
 - 2) І.І. Мечников;
 - 3) М.Г. Хлопін;
 - 4) Р. Келікер;
 - 5) Е. Страсбургер;
 - 6) А.А. Заварзін.

Формат N

26. Вкажіть двох вчених, яким належать два перші твердження клітинної теорії:
- 1) М. Мальпігі;
 - 2) Н. Грю;
 - 3) Р. Гук;
 - 4) А. Левенгук;

- 5) Р. Броун;
- 6) П.Ф. Горянінов;
- 7) Р. Вірхов;
- 8) М. Шлейден;
- 9) Т. Шван.

Мікроскопічна техніка

І рівень

Формат А

1. Вкажіть номер відповіді, в якій у правильній послідовності наведено стадії виготовлення гістологічного препарату:
 - 1) виготовлення зрізів, фіксація матеріалу, проводка (зневоджування), заливка (ущільнення), фарбування зрізів, монтування зрізів;
 - 2) фіксація матеріалу, проводка (зневоджування), заливка (ущільнення), виготовлення зрізів, фарбування зрізів, монтування зрізів;
 - 3) фіксація матеріалу, виготовлення зрізів, фарбування зрізів, монтування зрізів, проводка (зневоджування), заливка (ущільнення).
2. Вкажіть, при якому методі мікроскопії препарат за допомогою спеціального конденсора освітлюється косими променями:
 - 1) електронна мікроскопія;
 - 2) мікроскопія темного поля;
 - 3) фазово-контрастна мікроскопія;
 - 4) люмінісцентна мікроскопія.
3. Вкажіть, який метод мікроскопії ґрунтується на неоднаковій зміні фази світлових променів при проходженні через різні структури об'єкта:
 - 1) електронна мікроскопія;
 - 2) мікроскопія темного поля;
 - 3) фазово-контрастна мікроскопія;
 - 4) люмінісцентна мікроскопія.
4. Вкажіть, який метод мікроскопії замість світлового випромінювання використовує пучок електронів, який отримують від катодної лампи:
 - 1) електронна мікроскопія;
 - 2) мікроскопія темного поля;
 - 3) фазово-контрастна мікроскопія;
 - 4) люмінісцентна мікроскопія.
5. Вкажіть мікроскоп, який дозволяє розгледіти основні компоненти і органели клітини:
 - 1) світловий;
 - 2) електронний;
 - 3) стереоскопічний.
6. Вкажіть, як називається збільшувальне скло, яке для зручності користування вставлено в оправу з ручкою:
 - 1) світловий мікроскоп;
 - 2) лупа;
 - 3) електронний мікроскоп;
 - 4) пенсне.
7. Вкажіть мікроскоп, який дозволяє розгледіти субмікроскопічну будову клітини:
 - 1) світловий;
 - 2) електронний;
 - 3) стереоскопічний.
8. Вкажіть мікроскоп, у якому пучок електронів з катодної лампи проходить крізь об'єкт і спрямовується на флуоресцентний екран:
 - 1) трансмісійний електронний;
 - 2) растровий електронний;
 - 3) люмінісцентний.
9. Вкажіть мікроскоп, у якому поверхня об'єкта сканується пучком електронів:
 - 1) трансмісійний електронний;

- 2) растровий електронний;
- 3) люмінісцентний.
- 10. Вкажіть, як потрібно обертати макрогвинт, щоб підняти тубус мікроскопа:
 - 1) на себе;
 - 2) від себе.
- 11. Вкажіть, як потрібно обертати макрогвинт, щоб опустити тубус мікроскопа:
 - 1) на себе;
 - 2) від себе.
- 12. Вкажіть, для чого служить макрогвинт у мікроскопі:
 - 1) для першочергового (грубого) фокусування на об'єкт при малому збільшенні;
 - 2) найчастіше для наведення різкості при великому збільшенні;
 - 3) для підняття чи опускання конденсора.
- 13. Вкажіть, для чого служить мікрогвинт у мікроскопі:
 - 1) для першочергового (грубого) фокусування на об'єкт при малому збільшенні;
 - 2) найчастіше для наведення різкості при великому збільшенні;
 - 3) для підняття чи опускання конденсора.
- 14. Вкажіть, для чого служить оптична система мікроскопа:
 - 1) збільшення зображення досліджуваного об'єкта;
 - 2) спрямування світлових променів на досліджуваний об'єкт;
 - 3) фіксації об'єкта на предметному столику.
- 15. Вкажіть, для чого служить освітлювальна система мікроскопа:
 - 1) збільшення зображення досліджуваного об'єкта;
 - 2) спрямування світлових променів на досліджуваний об'єкт;
 - 3) фіксації об'єкта на предметному столику.
- 16. Для визначення роздільної здатності (збільшення мікроскопа) потрібно цифри, які написані на окулярі і об'єктиві:
 - 1) додати;
 - 2) розділити;
 - 3) перемножити;
 - 4) відняти.
- 17. Вкажіть, у якому випадку використовується увігнута поверхня дзеркала:
 - 1) при слабкому і розсіяному освітленні, при роботі без конденсора з об'єктивами малих збільшень;
 - 2) при сильному і рівномірному освітленні, при роботі з конденсором і сильними об'єктивами.
- 18. Вкажіть, у якому випадку використовується плоска поверхня дзеркала:
 - 1) при слабкому і розсіяному освітленні, при роботі без конденсора з об'єктивами малих збільшень;
 - 2) при сильному і рівномірному освітленні, при роботі з конденсором і сильними об'єктивами.

Формат X

- 19. Вкажіть, за допомогою чого досягається підняття або опускання тубуса з об'єктивом у мікроскопі:
 - 1) револьвера;
 - 2) макрогвинта;
 - 3) мікрогвинта;
 - 4) гвинта конденсора.
- 20. Вкажіть основні системи світлового мікроскопа:
 - 1) оптична;
 - 2) освітлювальна;
 - 3) механічна.
- 21. Вкажіть методи цитології:
 - 1) світлова мікроскопія;
 - 2) фазово-контрастна мікроскопія;
 - 3) флуоресцентна мікроскопія;
 - 4) метод клітинних культур;

- 5) мікроскопія в темному полі;
 6) авторадіографія;
 7) цитохімічний метод.
22. Вкажіть складові механічної системи мікроскопа:
 1) основа;
 2) тубусотримач;
 3) предметний столик;
 4) тубус;
 5) револьвер;
 6) дзеркало;
 7) об'єктиви;
 8) мікрогвинт;
 9) макрогвинт;
 10) окуляр.
23. Вкажіть складові оптичної системи мікроскопа:
 1) основа;
 2) тубусотримач;
 3) предметний столик;
 4) тубус;
 5) револьвер;
 6) гвинт конденсора;
 7) об'єктиви;
 8) мікрогвинт;
 9) макрогвинт;
 10) окуляр.
24. Вкажіть правильний порядок дій при роботі з мікроскопом при великому збільшенні:
 1) з допомогою револьвера замінити об'єктив малого збільшення на об'єктив $\times 40$;
 2) об'єкт при малому збільшенні об'єктива встановити в центрі поля зору;
 3) підняти тубус;
 4) дивлячись збоку, опустити об'єктив майже впритул до препарата;
 5) дивлячись в окуляри і повертаючи макрогвинт, дуже повільно підняти тубус до появи зображення;
 6) отримати чітке зображення рухом мікрогвинта.
25. Вкажіть, що належить до механічної частини стереоскопічного мікроскопа:
 1) штатив;
 2) предметний столик;
 3) дзеркало;
 4) 2 тубуси;
 5) макрогвинт;
 6) мікрогвинт;
 7) гвинт для переключання збільшення об'єктива.
26. Вкажіть, що належить до оптичної системи стереоскопічного мікроскопа:
 1) окуляри;
 2) штатив;
 3) об'єктив зі змінними лінзами;
 4) освітлювач;
 5) гвинт для переключання збільшення об'єктива;
 6) дзеркало.
27. Вкажіть, що належить до освітлювальної системи стереоскопічного мікроскопа:
 1) окуляри;
 2) штатив;
 3) об'єктив зі змінними лінзами;
 4) освітлювач;
 5) гвинт для переключання збільшення об'єктива;
 6) дзеркало.

28. Вкажіть правильний порядок дій при роботі з мікроскопом при малому збільшенні:
- 1) покласти на предметний столик безпосередньо під об'єктивом препарат покритим скельцем вгору;
 - 2) привести мікроскоп в робоче положення;
 - 3) опустити з допомогою макрогвинта об'єктив на відстань 0,5 см від препарату;
 - 4) за переміщенням об'єктива спостерігати зліва і збоку;
 - 5) дивлячись в окуляри, поворотом макрогвинта до себе повільно підняти тубус до появи чіткого зображення об'єкта.

II рівень

Формат А

29. Вкажіть корисне збільшення світлооптичного мікроскопа:
- 1) 500;
 - 2) 1500;
 - 3) 2000;
 - 4) 250 000.
30. Вкажіть, яке збільшення забезпечує мікроскоп, у якого на окулярі знаходиться позначка $\times 8$, а на об'єктиві – $\times 40$:
- 1) 8;
 - 2) 40;
 - 3) 160;
 - 4) 320;
 - 5) 400;
 - 6) 500.
31. Вкажіть рідину, яка використовується при роботі з масляно-імерсійним об'єктивом:
- 1) вода;
 - 2) гліцерин;
 - 3) кедрове масло;
 - 4) соняшникова олія нерафінована;
 - 5) соняшникова олія рафінована.
32. Визначте, яке збільшення забезпечує мікроскоп, у якого на окулярі знаходиться позначка $\times 10$, а на об'єктиві – $\times 40$:
- 1) 10;
 - 2) 90;
 - 3) 9;
 - 4) 320;
 - 5) 400;
 - 6) 500.
33. Конденсор з діафрагмою – це система лінз, яка (знайдіть правильне продовження):
- 1) служить для збирання променів світла в пучок, що сходиться;
 - 2) спрямовує пучок променів світла на об'єктив;
 - 3) збільшує зображення об'єкта.
34. Вкажіть, яку операцію (операції) проводять для збереження цілісності структур при виготовленні постійного препарату:
- 1) Фіксацію;
 - 2) зневоднювання;
 - 3) декальцинацію;
 - 4) депарафінацію;
 - 5) Фарбування.
35. Вкажіть, яку операцію (операції) проводять для контрастування гістологічних структур при виготовленні постійного препарату проводять:
- 1) фіксацію;
 - 2) зневоднювання;
 - 3) декальцинацію;
 - 4) депарафінацію;
 - 5) фарбування.

36. Вкажіть структури клітини, які зафарбовуються базифільно:
- 1) хроматин, ядрце, цитоплазма (з високим вмістом рибосом);
 - 2) хроматин, ядрце, цитоплазма (з високим вмістом мітохондрій);
 - 3) хроматин, ядрце, цитоплазма (з високим вмістом ліпідів);
 - 4) хроматин, ядрце, цитоплазма (з високим вмістом основних білків);
 - 5) хроматин, ядрце, цитоплазма (з високим вмістом глікогену).
37. Вкажіть структури клітини, які зафарбовуються оксифільно:
- 1) хроматин, ядрце, цитоплазма (з високим вмістом рибосом);
 - 2) хроматин, ядрце, цитоплазма (з високим вмістом мітохондрій);
 - 3) хроматин, ядрце, цитоплазма (з високим вмістом ліпідів);
 - 4) цитоплазма (особливо з великим вмістом мітохондрій);
 - 5) хроматин, ядрце, цитоплазма (з високим вмістом глікогену).
38. Вкажіть, в основі якого методу (методів) лежить використання мічених атомів:
- 1) гістохімії й цитохімії;
 - 2) імуногістохімії й імуноцитохімії;
 - 3) фазово-контрастної мікроскопії;
 - 4) електронної мікроскопії;
 - 5) авторадіографії.
39. Вкажіть, в основі якого методу (методів) лежить використання маркірованих антитіл:
- 1) гістохімії й цитохімії;
 - 2) імуногістохімії й імуноцитохімії;
 - 3) фазово-контрастної мікроскопії;
 - 4) електронної мікроскопії;
 - 5) авторадіографії.
40. Вкажіть, при якому різновиді мікроскопії потік електронів пропускають крізь ультратонкий зріз:
- 1) скануючій електронній мікроскопії;
 - 2) трансмісійній електронній мікроскопії;
 - 3) Фазово-контрастній мікроскопії;
 - 4) Мікроскопії в темному полі;
 - 5) флуоресцентній мікроскопії.
41. Вкажіть, при якому різновиді мікроскопії потік електронів ковзає по поверхні об'єкта:
- 1) скануючій електронній мікроскопії;
 - 2) трансмісійній електронній мікроскопії;
 - 3) Фазово-контрастній мікроскопії;
 - 4) Мікроскопії в темному полі;
 - 5) флуоресцентній мікроскопії.
42. Вкажіть, у якому випадку здатність оптичної системи мікроскопа збирати світло підсилюється:
- 1) якщо між об'єктивом і покривним склом знаходиться повітря;
 - 2) якщо між об'єктивом і покривним склом знаходиться рідина;
 - 3) якщо між об'єктивом і покривним склом знаходиться додаткова лінза.

Формат X

43. Вкажіть кислі барвники: 1) гематоксилін;
- 2) еозин;
 - 3) метиленовий синій;
 - 4) тіонін;
 - 5) ліхтгрюн;
 - 6) еритрозин;
 - 7) азур II;
 - 8) оранж G.
44. Вкажіть основні барвники: 1) гематоксилін;
- 2) еозин;
 - 3) метиленовий синій;
 - 4) тіонін;
 - 5) ліхтгрюн;

- 6) еритрозин;
 - 7) азур II;
 - 8) оранж G.
45. Вкажіть, що зі сказаного правильно характеризує окуляр мікроскопа:
 - 1) це частина механічної системи мікроскопа;
 - 2) це частина оптичної системи мікроскопа;
 - 3) він повернутий до ока спостерігача;
 - 4) він повернутий до об'єкта;
 - 5) служить для збільшення зображення, яке дає об'єктив.
 46. Вкажіть, що зі сказаного про стереоскопічний мікроскоп правильне:
 - 1) дозволяє виконувати препарувальні роботи на дрібних біологічних об'єктах;
 - 2) дозволяє розглянути субмікроскопічну будову органел клітини;
 - 3) дає збільшення 3,5-87,5;
 - 4) дає збільшення 56-1350;
 - 5) дає збільшення 1500-20000.
 47. Вкажіть, яке зображення дає стереоскопічний мікроскоп:
 - 1) плоске;
 - 2) об'ємне;
 - 3) пряме;
 - 4) перевернуте;
 - 5) збільшене.

***Морфологія клітини. Клітинна теорія
І рівень***

Формат А

1. Вкажіть, що називають елементарною структурною, функціональною й генетичною одиницею всіх організмів:
 - 1) ДНК;
 - 2) РНК;
 - 3) білкову молекулу;
 - 4) клітину;
 - 5) тканину;
 - 6) орган.
2. Вкажіть правильне визначення органел:
 - 1) елементарні структурні, функціональні й генетичні одиниці, що входять до складу всіх організмів;
 - 2) структури, які постійно наявні в цитоплазмі й спеціалізовані на виконанні певних функцій;
 - 3) тимчасові компоненти цитоплазми, утворені в результаті накопичення продуктів метаболізму клітин;
 - 4) мембрани, що оточують клітину.
3. Органели, які наявні в усіх клітинах, оскільки забезпечують їх життєдіяльність, називаються:
 - 1) спеціальними органелами;
 - 2) органелами загального значення;
 - 3) включеннями.
4. Органели, які наявні лише в деяких клітинах, оскільки забезпечують виконання специфічних функцій, називаються:
 - 1) спеціальними органелами;
 - 2) органелами загального значення;
 - 3) включеннями.
5. Вкажіть правильне визначення функціональних систем (апаратів) клітини:
 - 1) елементарні структурні, функціональні й генетичні одиниці, що входять до складу всіх організмів;
 - 2) структури, які постійно наявні в цитоплазмі й спеціалізовані на виконанні певних функцій;
 - 3) тимчасові компоненти цитоплазми, утворені в результаті накопичення продуктів

- метаболізму клітин;
- 4) мембрани, що оточують клітину;
- 5) комплекси органел, які під контролем ядра забезпечують виконання найважливіших функцій клітини.
6. Вкажіть рівень організації життя, на якому вперше проявляють в сукупності здатність до відтворення, використання та трансформації енергії, метаболізм, чутливість, адаптація, мінливість:
- 1) молекулярний;
- 2) клітинний;
- 3) популяційно-видовий;
- 4) біогеоценологічний;
- 5) біосферний.
7. Вкажіть, як називаються тимчасові компоненти цитоплазми, утворені в результаті накопичення продуктів метаболізму клітин:
- 1) органели;
- 2) включення;
- 3) компартаменти;
- 4) функціональні системи;
- 5) макроелементи.

Формат Х

8. Вкажіть сучасні твердження клітинної теорії:
- 1) клітина – це найменша одиниця живого;
- 2) клітини різних організмів схожі між собою;
- 3) розмноження клітин відбувається шляхом поділу вихідної клітини;
- 4) багатоклітинні організми являють собою складні ансамблі клітин та їх похідних, об'єднані в цілісні інтегровані системи тканин та органів, які підпорядковані й пов'язані між собою міжклітинною, гуморальною й нервовою формами регуляції;
- 5) за сприятливих умов клітини можуть виникати з міжклітинної речовини або зароджуватися в середовищі багатому на амінокислоти, білки та вуглеводи.
9. Серед перелічених органел вкажіть мембранні:
- 1) мітохондрії;
- 2) клітинний центр;
- 3) ендоплазматична сітка;
- 4) комплекс Гольджі;
- 5) рибосоми;
- 6) лізосоми;
- 7) мікроворсинки;
- 8) пероксисоми;
- 9) війки;
- 10) джгутики.
10. Серед перелічених органел вкажіть немембранні:
- 1) мітохондрії;
- 2) клітинний центр;
- 3) ендоплазматична сітка;
- 4) комплекс Гольджі;
- 5) рибосоми;
- 6) лізосоми;
- 7) мікроворсинки;
- 8) пероксисоми;
- 9) війки;
- 10) джгутики.
11. Назвіть основні компоненти еукаріотної клітини:
- 1) включення;
- 2) ядро;
- 3) цитоплазма;
- 4) клітинна стінка.

12. Вкажіть, що входить до складу цитоплазми:
 - 1) органели;
 - 2) включення;
 - 3) гіалоплазма;
 - 4) плазматична мембрана.
13. Вкажіть, що із названого є універсальними властивостями живого:
 - 1) самовідтворення;
 - 2) саморегуляція;
 - 3) самозбереження.

II рівень

Формат А

14. Вкажіть, з чим пов'язані вімінності між клітинами в багатоклітинному організмі:
 - 1) з наявністю органел загального значення;
 - 2) з наявністю органел спеціального значення;
 - 3) з неоднаковим набором хромосом в клітинах різних тканин.
15. Серед наведених білків вкажіть складний:
 - 1) колаген;
 - 2) еластин;
 - 3) гемоглобін;
 - 4) ретикулін.
16. Вкажіть, до яких сполук належать глікопротеїди, та хромопротеїди:
 - 1) нуклеїнових кислот;
 - 2) амінокислот;
 - 3) вуглеводів;
 - 4) простих білків;
 - 5) складних білків;
 - 6) ліпідів.
17. Вкажіть, до яких сполук належать нуклеопротеїди, та ліпопротеїди:
 - 1) нуклеїнових кислот;
 - 2) амінокислот;
 - 3) вуглеводів;
 - 4) простих білків;
 - 5) складних білків;
 - 6) ліпідів.
18. Вкажіть, які речовини складають приблизно 80 % сухої маси протоплазми клітини:
 - 1) амінокислоти;
 - 2) ліпіди;
 - 3) білки;
 - 4) вуглеводи.
19. Вкажіть неорганічну речовину, яка становить 80-85 % маси протоплазми клітини:
 - 1) білок;
 - 2) дезоксирибонуклеїнова кислота;
 - 3) вода;
 - 4) хлорофіл;
 - 5) целюлоза;
 - 6) вуглекислий газ.
20. Вкажіть, як називаються сполуки, у яких вуглець зв'язаний з воднем та киснем і які відіграють у клітині переважно енергетичну функцію:
 - 1) білки;
 - 2) жири;
 - 3) вуглекислий газ;
 - 4) вода;
 - 5) нуклеїнові кислоти;
 - 6) вуглеводи.
21. Вкажіть, які білки складаються лише з амінокислот:
 - 1) прості;

- 2) кладні;
 - 3) білків, які б склалися лише з амінокислот неіснує.
22. Вкажіть, що таке компартаментация клітини:
- 1) наявність пухирців у цитоплазмі;
 - 2) поділ внутрішнього об'єму клітини на окремі комірочки;
 - 3) поділ на цитоплазму й органели;
 - 4) поділ на органели та включення.

Формат Х

23. Серед перелічених органел вкажіть органели спеціального призначення:
- 1) мітохондрії;
 - 2) акросоми (у сперматозоїдів);
 - 3) рибосоми;
 - 4) міофібрили;
 - 5) ендоплазматична сітка;
 - 6) мікроворсинки;
 - 7) комплекс Гольджі;
 - 8) джгутики;
 - 9) лізосоми;
 - 10) війки;
 - 11) пероксисоми;
 - 12) пластиди (у рослин);
 - 13) клітинний центр;
 - 14) компоненти цитоскелету.
24. Серед перелічених органел вкажіть органели загального призначення:
- 1) мітохондрії;
 - 2) акросоми (у сперматозоїдів);
 - 3) рибосоми;
 - 4) міофібрили;
 - 5) ендоплазматична сітка;
 - 6) мікроворсинки;
 - 7) комплекс Гольджі;
 - 8) джгутики;
 - 9) лізосоми;
 - 10) війки;
 - 11) пероксисоми;
 - 12) пластиди (у рослин);
 - 13) клітинний центр;
 - 14) компоненти цитоскелету.
25. Вкажіть органогенні елементи:
- 1) O;
 - 2) P;
 - 3) C;
 - 4) H;
 - 5) N;
 - 6) Co;
 - 7) I.
26. Вкажіть макроелементи:
- 1) O;
 - 2) P;
 - 3) C;
 - 4) H;
 - 5) K;
 - 6) Co;
 - 7) S.
27. Вкажіть макроелементи:
- 1) Cl;

- 2) S;
 - 3) N;
 - 4) Mg;
 - 5) Na;
 - 6) Cu;
 - 7) Fe.
28. Вкажіть мікроелементи:
- 1) I;
 - 2) P;
 - 3) C;
 - 4) H;
 - 5) K;
 - 6) Co;
 - 7) Mg.
29. Вкажіть ультрамікроелементи:
- 1) Mo;
 - 2) Ag;
 - 3) N;
 - 4) Mg;
 - 5) Na;
 - 6) Pb;
 - 7) Fe.
30. Серед введених речовин вкажіть полісахариди:
- 1) глюкоза;
 - 2) крохмаль;
 - 3) фруктоза;
 - 4) глікоген;
 - 5) целюлоза;
 - 6) рибоза;
 - 7) хітин.
31. Серед введених речовин вкажіть моносахариди:
- 1) глюкоза;
 - 2) крохмаль;
 - 3) фруктоза;
 - 4) глікоген;
 - 5) целюлоза;
 - 6) рибоза;
 - 7) хітин.

Гіалоплазма. Плазмолема

І рівень

Формат А

1. Вкажіть, що є матриксом цитоплазми:
 - 1) глікокалікс;
 - 2) компартаменти;
 - 3) гіалоплазма;
 - 4) волоконця целюлози;
 - 5) ендоплазма.
2. Знайдіть правильні твердження про циклоз:
 - 1) це те ж саме, що й цитозоль;
 - 2) так називають вуглеводні ділянки гліколіпідів та глікопротеїдів, що надають поверхні клітини негативного заряду;
 - 3) так називають подвійний шар ліпідів клітинної мембрани;
 - 4) так називають постійний рух, що характерний для протоплазми живої клітини;
 - 5) так називають постійний рух, що характерний для протоплазми мертвої клітини.
3. Молекулярна будова плазмолеми описується:
 - 1) моделлю дозрівання;

- 2) моделлю човникових пухирців;
 - 3) рідинно-мозаїчною моделлю;
 - 4) теорією фагоцителі;
 - 5) теорією гастрей.
4. Трансмембранними називаються ...(знайдіть правильне продовження):
 - 1) білки, що знаходяться поза ліпідним бішаром;
 - 2) білки, які частково занурені в ліпідний бішар;
 - 3) будь які білки, які знаходяться у плазмолемі клітини;
 - 4) білки, які пронизують мембрану наскрізь;
 - 5) глікокалікс;
 - 6) колаген та гемоглобін.
 5. Внутрішньоклітинна обробка речовин називається... 1) процесингом;
 - 2) полегшеним транспортом;
 - 3) ендоцитозом;
 - 4) фагоцитозом;
 - 5) лігандом;
 - 6) опсоніном.
 6. Вкажіть, які з названих речовин є структурною основою клітинної мембрани:
 - 1) білки;
 - 2) фосфоліпіди;
 - 3) нуклеїнові кислоти;
 - 4) вуглеводи.
 7. Вкажіть, які частини молекул фосфоліпідів проявляють гідрофільні властивості:
 - 1) заряджені головки;
 - 2) незаряджені хвости.
 8. Вкажіть, які частини молекул фосфоліпідів проявляють гідрофобні властивості:
 - 1) заряджені головки;
 - 2) незаряджені хвости.
 9. Вкажіть, які частини молекул фосфоліпідів розміщуються ззовні мембрани:
 - 1) головки;
 - 2) хвости.
 10. Вкажіть, які частини молекул фосфоліпідів розміщуються всередині мембрани:
 - 1) головки;
 - 2) хвости.
 11. Вкажіть, яка частина молекул фосфоліпідів визначає їх добру розчинність у жирах і органічних розчинниках:
 - 1) полярна головка;
 - 2) неполярний хвіст.
 12. Вкажіть, як називаються білки, які німічно зв'язані з поверхнею плазматичної мембрани і знаходяться поза ліпідним бішаром:
 - 1) периферійні;
 - 2) власне інтегральні;
 - 3) напівінтегральні;
 - 4) тансмембранні.
 13. Вкажіть, як називаються білки, які частково занурені в ліпідний бішар:
 - 1) периферійні;
 - 2) власне інтегральні;
 - 3) напівінтегральні;
 - 4) тансмембранні.
 14. Вкажіть, як називаються білки, які пронизують плазмолему наскрізь:
 - 1) периферійні;
 - 2) глікокалікс;
 - 3) напівінтегральні;
 - 4) тансмембранні.
 15. Вкажіть, якої з наведених сполук в організмі найбільше:
 - 1) вуглекислий газ;
 - 2) вода;

- 3) вуглеводи;
4) жири;
5) білки.
16. Вкажіть, як називається процес захоплення й поглинання клітиною щільних і крупних частинок:
1) процесинг;
2) піноцитоз;
3) глікокалікс;
4) фагоцитоз;
5) екзоцитоз.
17. Вкажіть, як називається процес захоплення й поглинання клітиною рідини та (або) розчинних речовин:
1) процесинг;
2) піноцитоз;
3) глікокалікс;
4) фагоцитоз;
5) екзоцитоз.
18. Вкажіть, як називається процес, при якому оточені мембраною міхурці наближаються до плазмолемі, зливаються з нею своєю мембраною й виділяють свій уміст у позаклітинний простір:
1) процесинг;
2) піноцитоз;
3) глікокалікс;
4) фагоцитоз;
5) екзоцитоз.
19. Вкажіть, що таке щільне з'єднання:
1) трубчасті трансмембранні структури діаметром 9-11 нм, які пронизують плазмолемі сусідніх клітин на ділянках діаметром 0,5 – 3 мкм і стикаються одна з одною в ділянці вузької міжклітинної щілини, яка має ширину 2 – 3 нм;
2) спеціалізовані контактні ділянки між тваринними клітинами, в яких сусідні клітини сполучаються міцним зв'язком за рахунок волокон, що відходять пучками від дисків електронно щільної речовини й проникають у цитоплазму;
3) тонкі цитоплазматичні нитки, що з'єднують протопласти сусідніх рослинних клітин;
4) ділянки, у яких частково зливаються зовнішні частини плазмолем двох сусідніх епітеліальних клітин, що блокує поширення речовин по міжклітинному простору й забезпечує бар'єрну функцію.
20. Вкажіть що таке ендосома:
1) оточений мембраною пухирець, який утворюється в результаті ендоцитозу;
2) тимчасовий компонент клітини, що містить продукти метаболізму;
3) зовнішній шар плазмолемі;
4) внутрішній шар плазмолемі;
5) здатність клітин злипатися одна з одною та з різними субстратами.

Формат X

21. Вкажіть, що зі сказаного про іонні канали правильне:
1) через них здійснюється полегшена дифузія;
2) вони складаються із власне транспортної системи та ворітного механізму;
3) через них у клітину потрапляють щільні та крупні (понад 1 мкм) частинки;
4) це те ж саме, що й облямовані ямки.
22. Вкажіть фактори, які спричиняють відкривання ворітного механізму іонних каналів:
1) зв'язування ліганду; 2) механічний вплив;
3) зміну мембранного потенціалу.
23. Виберіть правильні твердження про глікокалікс:
1) тут розміщені рецептори гормонів; 2) у глікокаліксі містяться рецептори гістосумісності; 3) завдяки наявності ферментів забезпечує позаклітинне травлення;
4) забезпечує зв'язок між клітинами.
24. Вкажіть механізми, які забезпечують перенесення речовин крізь плазматичну мембрану:

- 1) ендоцитоз;
 - 2) полегшений транспорт іонів;
 - 3) активний транспорт;
 - 4) пасивний транспорт;
 - 5) екзоцитоз.
25. Вкажіть, що зі сказаного правильно характеризує молекулу фосфоліпідів:
- 1) має гідрофільну (полярну) головку;
 - 2) має гідрофобну (неполярну) головку;
 - 3) має гідрофобний (неполярний) хвіст;
 - 4) має гідрофільний (полярний) хвіст.
26. Вкажіть функції плазмолемі:
- 1) розпізнавання даною клітиною інших клітин та прикріплення до них;
 - 2) розпізнавання клітиною міжклітинної речовини й прикріплення до її елементів;
 - 3) перенесення речовин і часточок у цитоплазму та з неї;
 - 4) взаємодія із сигнальними молекулами;
 - 5) рух клітини;
 - 6) детоксикація отруйних речовин;
 - 7) синтез АТФ.
27. Вкажіть загальний принцип рідинно-мозаїчної моделі елементарної клітинної мембрани:
- 1) подвійний шар молекул ліпідів, у який включені молекули білків;
 - 2) ліпіди складають основу мембрани, надаючи їй жорсткості, пружності, рухливості;
 - 3) подвійний шар білків, між якими розташовані молекули ліпідів;
 - 4) шар із мозаїчно розміщених молекул ліпідів та білків;
 - 5) ліпіди забезпечують, *текучість* клітинної мембрани при температурі тіла.
28. Вкажіть, що є матриксом цитоплазми: 1) глікокалікс; 2) компартаменти; 3) гіалоплазма; 4) волоконця целюлози; 5) ендоплазма.
29. Вкажіть двомембранні компоненти клітини:
- 1) ядро;
 - 2) цитоплазматична мембрана;
 - 3) хлоропласти;
 - 4) мітохондрії;
 - 5) апарат Гольджі;
 - 6) ендоплазматична сітка;
 - 7) лізосоми.
30. Вкажіть одномембранні компоненти клітини:
- 1) ядро;
 - 2) цитоплазматична мембрана;
 - 3) хлоропласти;
 - 4) мітохондрії;
 - 5) апарат Гольджі;
 - 6) ендоплазматична сітка;
 - 7) лізосоми.

Формат N

31. Вкажіть дві правильні назви матриксу цитоплазми (її внутрішнього середовища):
- 1) плазмолема;
 - 2) циклоз;
 - 3) гіалоплазма;
 - 4) каріолема;
 - 5) цитозоль.

II рівень

Формат А

32. Вкажіть, як називаються тонкі цитоплазматичні нитки, що з'єднують протопласти сусідніх рослинних клітин:
- 1) десмосоми;
 - 2) плазмодесми;

- 3) щільне з'єднання;
 4) коннексон;
 5) тонофіламенти.
33. Вкажіть, як називаються спеціалізовані контактні ділянки між тваринними клітинами, в яких сусідні клітини сполучаються міцним зв'язком за рахунок волокон, що відходять пучками від дисків електронно щільної речовини й проникають у цитоплазму:
 1) десмосоми;
 2) плазмодесми;
 3) щільне з'єднання;
 4) коннексон;
 5) тонофіламенти.
34. Вкажіть, як називається з'єднання клітин, утворене сукупністю коннексонів:
 1) тонофіламент;
 2) щільне з'єднання;
 3) щілинне з'єднання;
 4) десмосома;
 5) плазмодесма;
 6) гемідесмосома.
35. Вкажіть, що таке коннексони:
 1) трубчасті трансмембранні структури діаметром 9-11 нм, які пронизують плазмолему сусідніх клітин на ділянках діаметром 0,5 – 3 мкм і стикаються одна з одною в ділянці вузької міжклітинної щілини, яка має ширину 2 – 3 нм;
 2) спеціалізовані контактні ділянки між тваринними клітинами, в яких сусідні клітини сполучаються міцним зв'язком за рахунок волокон, що відходять пучками від дисків електронно щільної речовини й проникають у цитоплазму;
 3) тонкі цитоплазматичні нитки, що з'єднують протопласти сусідніх рослинних клітин;
 4) ділянки, у яких частково зливаються зовнішні частини плазмолем двох сусідніх епітеліальних клітин, що блокує поширення речовин по міжклітинному простору й забезпечує бар'єрну функцію.
36. Вкажіть правильне визначення ендоцитозу:
 1) здатність клітин злипатися одна з одною та різними субстратами;
 2) транспорт іонів через плазмолему клітини, опосередкований іонними каналами;
 3) процес поглинання клітиною речовин із навколишнього середовища, шляхом обволікання їх ділянками плазмолем, включає фагоцитоз (поглинання твердих частинок), піноцитоз (поглинання рідини) та рофеоцитоз (поглинання окремих макромолекул);
 4) постійний рух цитоплазми живої клітини;
 5) процес, при якому оточені мембраною міхурці наближаються до плазмолем, зливаються з нею своєю мембраною й виділяють свій уміст у позаклітинний простір.
37. Вкажіть, який зі способів перенесення речовин включає просту і полегшену дифузію:
 1) ендоцитоз;
 2) активний транспорт;
 3) пасивний транспорт;
 4) екзоцитоз.
38. Вкажіть, який з різновидів дифузії проходить зі швидкістю, яка пропорційна градієнту концентрації молекул, що переносяться з обох боків мембрани:
 1) проста;
 2) полегшена.
39. Вкажіть, який відсоток маси плазмолем складають білки:
 1) понад 75 %;
 2) понад 50 %;
 3) 25-50 %;
 4) 2-10 %.
40. Вкажіть, які з названих речовин є структурною основою клітинної мембрани:
 1) білки;
 2) фосфоліпіди;
 3) нуклеїнові кислоти;
 4) вуглеводи.

Формат Х

41. Вкажіть основні властивості усіх мембран:
 - 1) вибіркова проникність стосовно хімічних речовин;
 - 2) збудливість;
 - 3) пружність;
 - 4) в'язкість;
 - 5) нерухомість;
 - 6) здатність розтягуватися;
 - 7) здатність змінювати форму;
 - 8) здатність до росту та самозбирання.
42. Вкажіть, хто із перелічених вчених встановив (встановили), що клітинна мембрана складається з двох шарів фосфоліпідів:
 - 1) Е. Гorter;
 - 2) І.І. Мечников;
 - 3) О.О. Заварзін;
 - 4) М. Шлейден;
 - 5) Ф. Грендел;
 - 6) Т. Шван.
43. Вкажіть функції мембранних рецепторів:
 - 1) регулюють проникність плазмолем, змінюючи конформацію білків та іонних каналів;
 - 2) регулюють надходження деяких молекул у клітину;
 - 3) діють як датчики, перетворюючи позаклітинні сигнали у внутрішньоклітинні;
 - 4) зв'язують молекули позаклітинного матриксу з цитоскелетом, ці рецептори називаються інтегринами, вони відіграють важливу роль у формуванні контактів між клітинами, а також клітиною та компонентами міжклітинної речовини.
44. Знайдіть неправильні твердження про плазмолему клітини:
 - 1) основна частина ліпідів (до 70 %) зв'язана з мембранними білками;
 - 2) це найтовстіша із клітинних мембран;
 - 3) під електронним мікроскопом вона, як і інші клітинні мембрани, має вигляд двошарової структури;
 - 4) ліпідний бішар представлений переважно молекулами фосфатиділхоліну (лецитину) та фосфатиділетаноламіну (цефаліну).
45. Вкажіть, що зі сказаного про облямовану ямку неправильне:
 - 1) утворюється в результаті екзоцитозу;
 - 2) діє як пристрій для накопичення й сортування молекул;
 - 3) навколо таких ямок із боку цитоплазми утворюється сіткоподібна оболонка з білка клатрину;
 - 4) максимального розміру такі ямки досягають протягом 1 години.

Синтетичний апарат клітини

І рівень

Формат А

1. Вкажіть функції рибосом:
 - 1) накопичення енергії у вигляді фосфатних зв'язків АТФ;
 - 2) синтез ліпідів;
 - 3) синтез білків;
 - 4) синтез ДНК;
 - 5) розщеплення макромолекул.
2. Вкажіть, як називаються скупчення рибосом, що зв'язані загальною ниткою іРНК:
 - 1) великі субодиниці;
 - 2) полісоми;
 - 3) диктіосоми;
 - 4) лізосоми.
3. Вкажіть, де у клітині синтезується рибосомальна РНК (рРНК):
 - 1) в грЕПС;
 - 2) в аЕПС;

- 3) у ядерці;
4) в каріолемі.
4. Вкажіть, що таке полісома:
1) постійний комплекс рибосом, що транлює одночасно декілька молекул іРНК;
2) поодинокі рибосоми;
3) тимчасовий комплекс рибосом, що транлює одночасно одну молекулу іРНК.
5. Вкажіть, від чого залежить чи буде синтезуватися білок на ендоплазматичній сітці чи на вільних полісомах:
1) від розмірів білкової молекули;
2) від сигнального пептиду;
3) від швидкості транскрипції.
6. Вкажіть, як називається стимуляція біосинтезу білків: 1) апоптоз;
2) індукція;
3) репресія;
4) транскрипція;
5) трансляція.
7. Вкажіть, як називається пригнічення біосинтезу білків: 1) апоптоз;
2) індукція;
3) репресія;
4) транскрипція;
5) трансляція.
8. Вкажіть, що собою являє хроматофільна субстанція, або субстанція Нісля у нейронах:
1) спіралізовані хромосоми;
2) ядро;
3) компактні скупчення цистерн грЕПС;
4) компактні скупчення цистерн аЕПС⁴²;
5) елементи цитоскелету.
9. Вкажіть, як називається сукупність усіх компонентів комплексу Гольджі:
1) полісома;
2) диктіосома;
3) рибосома;
4) ендосома;
5) лізома.
10. Вкажіть, де у тваринній клітині зазвичай розміщений комплекс Гольджі:
1) у ядрі;
2) поблизу ядра;
3) біля цитоплазматичної мембрани.
11. Вкажіть, через яку поверхню в стіс цистерн комплексу Гольджі проникають білки:
1) бічну поверхню диктіосоми;
2) цис-поверхню;
3) транс-поверхню.
12. Диктіосома – це сукупність:
1) мембран;
2) мікротрубочок;
3) цистерн та міхурців;
4) мікрофіламентів.
13. Вкажіть клітини, у яких наявний комплекс Гольджі:
1) прокаріотичні;
2) лише тваринні;
3) лише рослинні;
4) усі еукаріотичні.
14. Вкажіть, через яку поверхню речовини покидають стіс цистерн комплексу Гольджі:
1) бічну поверхню диктіосоми;
2) цис-поверхню;

⁴² ЕПС – ендоплазматична сітка. аЕПС – агранулярна ендоплазматична сітка, грЕПС – гранулярна ендоплазматична сітка.

- 3) транс-поверхню.
15. У якій з названих органел внутрішня мембрана не утворює крист і не містить ланцюгів перенесення електронів:
- 1) хлоропласт;
 - 2) мітохондрія.

Формат X

16. Знайдіть складові рибосоми:
- 1) мікротрубочки;
 - 2) клітинна мембрана;
 - 3) велика субодинаця;
 - 4) цистерни;
 - 5) диктіосома;
 - 6) велика субодинаця.
17. Вкажіть, які речовини синтезуються на гранулярній ендоплазматичній сітці:
- 1) ліпіди;
 - 2) мембранні білки;
 - 3) білки, що після синтезу надходять в гіалоплазму клітини;
 - 4) білки, призначені для експорту з клітини;
 - 5) холестерин.
18. Вкажіть причини базофілії цитоплазми клітини:
- 1) велика кількість рибосом;
 - 2) велика кількість мітохондрій;
 - 3) добрий розвиток грЕПС;
 - 4) добрий розвиток аЕПС.
19. Вкажіть функції аЕПС:
- 1) початкове глікозилювання й посттрансляційні зміни білкових молекул;
 - 2) синтез ліпідів;
 - 3) відновленні каріолеми в телофазі мітозу;
 - 4) біосинтез усіх мембранних білків і білків, призначених для експорту із клітини;
 - 5) синтез глікогену;
 - 6) детоксикація ендогенних і екзогенних речовин;
 - 7) накопичення іонів кальцію;
 - 8) синтез холестерину.
20. Вкажіть функції комплексу Гольджі:
- 1) синтез полісахаридів і глікопротеїдів;
 - 2) процесинг молекул;
 - 3) конденсація секреторного продукту;
 - 4) забезпечення новостворених гранул мембраною;
 - 5) сортування білків на транс-поверхні;
 - 6) ендоцитоз;
 - 7) синтез ДНК.
21. Вкажіть, які хімічні процеси відбуваються в цистернах комплексу Гольджі:
- 1) включення вуглеводних компонентів у глікопротеїди;
 - 2) фосфорилування;
 - 3) часткове розщеплення білкових молекул;
 - 4) ацилювання;
 - 5) синтез АТФ.
22. Вкажіть напрямки транспортування речовин з комплексу Гольджі:
- 1) в гідролазні міхурці;
 - 2) в рибосоми;
 - 3) в плазмолему;
 - 4) в секреторні гранули.
23. Вкажіть типи пластид:
- 1) хлоропласти;
 - 2) лейкопласти;
 - 3) хромопласти.

24. Вкажіть характерні риси хлоропластів:
- 1) наявна внутрішня мембрана;
 - 2) наявна зовнішня мембрана;
 - 3) наявний міжмембранний простір;
 - 4) містять ДНК;
 - 5) містять рибосоми.
25. Вкажіть, що з названого входить до складу комплексу Гольджі:
- 1) велика субодиниця;
 - 2) мала субодиниця;
 - 3) стос сплосчених цистерн;
 - 4) секреторні пухирці;
 - 5) мікротрубочки;
 - 6) тилакоїди;
 - 7) грани.
26. Вкажіть чинники, які забезпечують можливість накопичення іонів кальцію аЕПС:
- 1) наявність у її мембрані кальцієвого насоса;
 - 2) здатність її мембрани захоплювати іони кальцію шляхом фагоцитозу;
 - 3) наявність у її цистернах білків, що зв'язують кальцій;
 - 4) наявність кальцієвих каналів у її мембрані.

Формат N

27. Вкажіть чотири органели синтетичного апарату рослинної клітини:
- 1) рибосоми;
 - 2) ендоплазматична сітка;
 - 3) комплекс Гольджі;
 - 4) хлоропласти);
 - 5) мітохондрії;
 - 6) пероксисоми.
28. Вкажіть три органели синтетичного апарату тваринної клітини:
- 1) рибосоми;
 - 2) ендоплазматична сітка;
 - 3) комплекс Гольджі;
 - 4) хлоропласти);
 - 5) лізосоми;
 - 6) клітинний центр.

II рівень

Формат A

29. Визначте, як інформація про первинну структуру білка потрапляє до рибосом:
- 1) її приносять транспортні міхурці;
 - 2) вона приноситься за допомогою ДНК;
 - 3) її приносить транспортна РНК;
 - 4) вона приноситься інформаційною РНК;
 - 5) надходить по мікротрубочках.
30. Вкажіть, що відбувається з кількістю рибосом при підвищенні синтетичної активності клітини:
- 1) залишається незмінною;
 - 2) зростає;
 - 3) зменшується.
31. Вкажіть, де синтезуються білки, які після синтезу залишаються в гіалоплазмі клітини:
- 1) на поодиноких рибосомах;
 - 2) на вільних полісомах;
 - 3) на полісомах, що прикріплені до гранулярної ендоплазматичної сітки;
 - 4) в цистернах агранулярної ендоплазматичної сітки.
32. Вкажіть, де синтезуються білки, які секретуються клітиною та лізосомні ферменти:
- 1) на поодиноких рибосомах;
 - 2) на вільних полісомах;

- 3) на полісомах, що прикріплені до гранулярної ендоплазматичної сітки;
4) в цистернах агранулярної ендоплазматичної сітки.
33. Вкажіть, як називаються речовини, що переводять білок-репресор бактерій із неактивного стану в активний:
- 1) корепресори;
 - 2) індуктори;
 - 3) транскриптони;
 - 4) оперони;
 - 5) опсоніни.
34. Вкажіть, як називаються речовини, що інактивують білок-репресор бактерій із неактивного стану в активний:
- 1) корепресори;
 - 2) індуктори;
 - 3) транскриптони;
 - 4) оперони;
 - 5) опсоніни.
35. Вкажіть, як називається ділянка генетичного матеріалу, транскрипція якого здійснюється на одну молекулу іРНК під контролем одного білка-репресора:
- 1) репресор;
 - 2) індуктор;
 - 3) оперон;
 - 4) пептид;
 - 5) нуклеотид.
36. Вкажіть органелу, яку називають саркоплазматичною сіткою і яка здатна накопичувати іони кальцію:
- 1) грЕПС в епітеліальних клітинах;
 - 2) аЕПС у нейронах;
 - 3) грЕПС у нейронах;
 - 4) грЕПС у м'язових клітинах;
 - 5) аЕПС у м'язових клітинах;
 - 6) комплекс Гольджі у нейронах;
 - 7) комплекс Гольджі в остеобластах;
 - 8) комплекс Гольджі у м'язових клітинах.
37. Вкажіть, як називається ділянка переходу грЕПС в аЕПС біля поверхні комплексу Гольджі, що формується:
- 1) транзиторна ЕПС;
 - 2) диктіосома;
 - 3) полісома;
 - 4) пластида.

Формат Х

38. Вкажіть речовини, що входять до складу рибосом:
- 1) білки;
 - 2) тРНК;
 - 3) рРНК;
 - 4) іРНК;
 - 5) фосфоліпіди;
 - 6) ДНК;
 - 7) целюлоза.
39. Вкажіть вчених, які вперше запропонували схему регуляції біосинтезу білків у прокариотів:
- 1) Ф. Жакоб;
 - 2) О.О. Заварзін;
 - 3) І.І. Мечников;
 - 4) Р. Гук;
 - 5) Ж. Моно;
 - 6) Т. Шванн.
40. Вкажіть, що зі сказаного про гранулярну ендоплазматичну сітку правильне? 1) забезпечує

- біосинтез усіх мембранних білків і білків, призначених для експорту з клітини;
- 2) здійснює синтез холестерину;
 - 3) здійснює початкове глікозилювання і посттрансляційні зміни білкових молекул;
 - 4) забезпечує синтез ліпідів;
 - 5) синтезує АТФ.
41. Вкажіть, що зі сказаного про гранулярну ендоплазматичну сітку неправильне? 1) забезпечує біосинтез усіх мембранних білків і білків, призначених для експорту з клітини;
- 2) здійснює синтез холестерину;
 - 3) здійснює початкове глікозилювання і посттрансляційні зміни білкових молекул;
 - 4) забезпечує синтез ліпідів;
 - 5) синтезує АТФ.
42. Знайдіть, що зі сказаного про рибосоми неправильне? 1) функціонально неактивні (нетрансляючі) рибосоми постійно обмінюються своїми субодинами;
- 2) складаються з двох субодинами;
 - 3) мала субодина рибосоми каталізує утворення пептидних ланцюгів;
 - 4) велика субодина рибосоми зв'язує РНК;
 - 5) субодинами рибосом складаються з рРНК та білків;
 - 6) належать до мембранних органел.
43. Вкажіть, що зі сказаного про рибосоми правильне? 1) функціонально неактивні (нетрансляючі) рибосоми постійно обмінюються своїми субодинами;
- 2) складаються з двох субодинами;
 - 3) мала субодина рибосоми каталізує утворення пептидних ланцюгів;
 - 4) велика субодина рибосоми зв'язує РНК;
 - 5) субодинами рибосом складаються з рРНК та білків;
- належать до мембранних органел.
44. Вкажіть, що зі сказаного про рибосоми не відповідає дійсності:
- 1) трансляють генетичну інформацію в послідовність амінокислот поліпептидного ланцюга;
 - 2) велика субодина зв'язує РНК;
 - 3) мала субодина каталізує утворення пептидного ланцюга;
 - 4) можуть формувати скупчення (полісоми);
 - 5) відсутні у прокариотів;
 - 6) складаються з двох субодинами.
45. Вкажіть, що зі сказаного про регуляцію синтезу білка у прокариотів відповідає дійсності:
- 1) контроль транскрипції різних оперонів здійснюють білки репресори;
 - 2) репресор блокує транскрипцію іРНК;
 - 3) блокування транскрипції не припиняє синтез білка;
 - 4) структуру репресорів визначає ген-регулятор.
46. Вкажіть, що зі сказаного про синтез білка на гранулярній ендоплазматичній сітці правильне:
- 1) синтез білка починається на вільних полісомах;
 - 2) після приєднання до сигнального пептиду сигнал-розпізнавальної частки синтез білка пригнічується;
 - 3) прикріплення великих субодинами рибосом до мембран ендоплазматичної сітки забезпечує фермент – сигнальна пептидаза;
 - 4) розблокування синтезу білка відбувається після приєднання комплексу сигнал-розпізнавальна частка-полісома до “білка-пристані”.
47. Вкажіть, що зі сказаного про комплекс Гольджі неправильне:
- 1) залягає поблизу ядра біля центріолей;
 - 2) зазвичай стіс цистерн повернутий увігнутим боком до ядра, а випуклим до плазмолемі;
 - 3) цистерни комплексу мають вигляд тарілочок, діаметром 0,5-5 мкм;
 - 4) комплекс гольджі є поляризованою структурою з двома функціонально та структурно-відмінними поверхнями;
 - 5) належить до немембранних органел.
48. Вкажіть, що зі сказаного про хлоропласти не відповідає дійсності:
- 1) належать до двомембранних структур;
 - 2) належать до апарату внутрішньоклітинного травлення;

- 3) основними структурними одиницями хлоропластів є тилакоїди;
 4) групи дископодібних тилакоїдів зв'язуються один з одним таким чином, що їх порожнини виявляються безперервними й утворюють грани;
 5) основними ферментами хлоропластів є каротиноїди, а допоміжними – хлорофіли.
49. виберіть правильні твердження про протопластиди:
 1) це дрібні (0,4-).1 мкм) двомембранні міхурці;
 2) мають зовнішню та внутрішню мембрани;
 3) трапляються в рослинних клітинах, що діляться;
 4) здатні до поділу;
 5) на світлі перетворюються в хлоропласти.
50. Виберіть правильні твердження про хлоропласти:
 1) зеленого кольору;
 2) безбарвні;
 3) зазвичай лінзоподібні;
 4) у клітинах вищих рослин їх налічується 15-50;
 5) у клітинах вищих рослин їх налічується 1-2;
 6) в них наявні каротини, хлорофіли, ксантофіли;
 7) це органели первинного синтезу вуглеводів, що відбувається з використанням світлової енергії;
 8) зазвичай розвиваються лише на світлі;
 9) двомембранні;
 10) одномембранні;
 11) матрикс містить ДНК, РНК, рибосоми, ферменти;
 12) матрикс містить лише ферменти.

Формат N

51. Вкажіть дві структури, на яких наявні рибосоми:
 1) грЕПС;
 2) аЕПС;
 3) комплекс Гольджі;
 4) зовнішня мембрана каріолеми;
 5) внутрішня мембрана каріолеми;
 6) зовнішня мембрана мітохондрій.

Формат К

52. Вкажіть правильну послідовність проходження майбутнім білковим секретом синтетично апарату клітини, починаючи з рибосоми:
 1) рибосома;
 2) транс-поверхня комплексу Гольджі;
 3) секреторна гранула;
 4) цистерна гЕПС;
 5) медіальні цистерни комплексу Гольджі;
 6) цис-поверхня комплексу Гольджі.

Апарат внутрішньоклітинного травлення ***І рівень***

Формат А

1. Вкажіть органелу, яка формується шляхом злиття пізньої ендосоми або лізосоми з фагосоною:
 1) автофагосома;
 2) мультивезикулярне тільце;
 3) фаголізосома;
 4) залишкове тільце;
 5) гідролазний міхурець;
 6) автофаголізосома.
2. Вкажіть органелу, яка формується шляхом злиття пізньої ендосоми або лізосоми з автофагосоною:
 1) фагофагосома;

- 2) мультивезикулярне тільце;
 - 3) фаголізосома;
 - 4) залишкове тільце;
 - 5) гідролазний міхурець;
 - 6) автофаголізосома.
3. Вкажіть функціональний апарат клітини, який здійснює регульоване внутрішньоклітинне розщеплення макромолекул позаклітинного та внутрішньоклітинного походження:
 - 1) синтетичний апарат;
 - 2) енергетичний апарат;
 - 3) апарат внутрішньоклітинного травлення;
 - 4) цитоскелет.
 4. Вкажіть, що є сновною функцією пероксисом:
 - 1) утворення гемоглобіну;
 - 2) накопичення ліпофусцину;
 - 3) синтез АТФ;
 - 4) синтез білків;
 - 5) синтез H_2O_2 ;
 - 6) розщеплення H_2O_2 .
 5. Вкажіть, що таке залишкові тільця:
 - 1) компоненти цитоскелету;
 - 2) складова комплексу Гольджі,
 - 3) ендосоми;
 - 4) різновид лізосом;
 - 5) органели, які знешкоджують H_2O_2 (пероксид водню).
 6. Вкажіть, як називається мембранна вакуоля, яка містить дрібні (40 – 80 нм) міхурці, що занурені в помірно щільний матрикс з літичними ферментами:
 - 1) фагофагосома;
 - 2) мультивезикулярне тільце;
 - 3) фаголізосома;
 - 4) залишкове тільце;
 - 5) гідролазний міхурець;
 - 6) автофаголізосома.
 7. Визначте, як називається органела, що містить неперетравлений матеріал:
 - 1) фагофагосома;
 - 2) мультивезикулярне тільце;
 - 3) фаголізосома;
 - 4) залишкове тільце;
 - 5) гідролазний міхурець;
 - 6) автофаголізосома.
 8. Вкажіть назву пігменту старіння:
 - 1) меланін;
 - 2) гемоглобін;
 - 3) хітин;
 - 4) ліпофусцин;
 - 5) білірубін;
 - 6) гемосидерин.
 9. Вкажіть, як називається процес захоплення клітиною матеріалу ззовні і наступне внутрішньоклітинне перетравлювання цього матеріалу:
 - 1) гетерофагія;
 - 2) автофагія;
 - 3) екзоцитоз;
 - 4) адгезія.
 10. Вкажіть, як називається процес перетравлювання власних компонентів клітини, які підлягають знищенню:
 - 1) гетерофагія;
 - 2) автофагія;
 - 3) екзоцитоз;

- 4) адгезія.
11. Вкажіть, як називається процес поглинання та перетравлювання макрофагом бактерії:
- 1) піноцитоз;
 - 2) автофагія;
 - 3) адгезія;
 - 4) кон'югація;
 - 5) гетерофагія;
 - 6) екзоцитоз.
12. Вкажіть, яке рН середовища має внутрішній вміст фаголізосом:
- 1) лужне;
 - 2) нейтральне;
 - 3) кисле.
13. Вкажіть, як називається лізосомне руйнування надлишку невиведеного секрета в залозистих клітинах:
- 1) гетерофагія;
 - 2) піноцитоз;
 - 3) процесинг;
 - 4) фагоцитоз;
 - 5) кринофагія.
14. Вкажіть, як називаються мембранні органели, які оберігають клітину від пошкоджуючої дії перекису водню:
- 1) автофаголізосоми;
 - 2) пероксидази;
 - 3) пероксисоми;
 - 4) перинуклеарні ендосоми;
 - 5) рибосоми;
 - 6) каталази.
15. Вкажіть, як називається щільна серцевина, яку іноді можна виявити в матриксі пероксисом і яка має кристалічну будову й складається з фібрил та трубочок:
- 1) ядро;
 - 2) нуклеоїд;
 - 3) ядерце;
 - 4) лізосома;
 - 5) каталаза;
 - 6) ліпофусцин.

Формат X

16. Серед наведених органел виберіть ті, що належать до апарату внутрішньоклітинного травлення:
- 1) пероксисоми;
 - 2) мітохондрії;
 - 3) рибосоми;
 - 4) ендосоми;
 - 5) залишкові тільця.
17. Серед наведених органел виберіть ті, що належать до апарату внутрішньоклітинного травлення:
- 1) центріолі;
 - 2) мультивезикулярні тільця;
 - 3) стереоцилії;
 - 4) автофаголізосоми;
 - 5) пероксисоми.
18. Вкажіть, звідки до лізосом та ендосом надходять кислі гідролази:
- 1) з ядра;
 - 2) з мітохондрій;
 - 3) з пероксисом;
 - 4) з комплексу Гольджі;
 - 5) з клітинного центру.

19. Вкажіть функції ендосом:
 - 1) перенесення макромолекул з поверхні клітини в лізосоми;
 - 2) розщеплення H_2O_2 ;
 - 3) синтез АТФ;
 - 4) розщеплення макромолекул;
 - 5) накопичення ліпофусцину.
20. Вкажіть ферменти лізосом:
 - 1) протеази;
 - 2) нуклеази;
 - 3) ліпази;
 - 4) кислі фосфатази.
21. Вкажіть, якої (яких) з наведених функцій пероксисоми не виконують:
 - 1) детоксикація шкідливих речовин;
 - 2) синтез ліпідів;
 - 3) утилізація кисню;
 - 4) розщеплення H_2O_2 ;
 - 5) фагоцитоз.
22. Вкажіть ознаки перинуклеарних ендосом:
 - 1) утворюються раніше, ніж периферійні;
 - 2) утворюються пізніше, ніж периферійні;
 - 3) рН = 5,5;
 - 4) рН = 6,0;
 - 5) рН = 5;
 - 6) розміщуються у глибоких відділах цитоплазми;
 - 7) розміщуються в периферійних відділах цитоплазми.
23. Вкажіть ознаки ранніх ендосом:
 - 1) утворюються раніше, ніж перинуклеарні;
 - 2) утворюються пізніше, ніж перинуклеарні;
 - 3) рН = 5,5;
 - 4) рН = 6,0;
 - 5) рН = 5;
 - 6) розміщуються у глибоких відділах цитоплазми;
 - 7) розміщуються в периферійних відділах цитоплазми.
24. Виберіть характерні ознаки гідролазних міхурців:
 - 1) утворюються шляхом ендцитозу;
 - 2) переносять літичні ферменти в ендцитозний шлях із сітки транс-Гольджі;
 - 3) їх діаметр здебільшого коливається в межах 200 – 400 нм;
 - 4) містять літичні ферменти в неактивній формі;
 - 5) містять власні компоненти клітини, які потрібно зруйнувати.
25. Вкажіть ознаки мультивезикулярного тільця:
 - 1) це вакуоля, діаметром діаметр 200 – 800 нм;
 - 2) утворюється в результаті злиття ранніх ендосом з пізньою;
 - 3) містить дрібні (діаметром 40 – 80 нм) міхурці;
 - 4) матрикс містить ферменти, що забезпечують поступове руйнування внутрішніх міхурців.
26. Вкажіть ознаки залишкових тілець:
 - 1) у людини найчастіше трапляються в клітинах епідермісу шкіри, де містять меланін;
 - 2) можуть довго перебувати в цитоплазмі або виділяти свій вміст за межі клітини;
 - 3) до них належать ліпофусцинові гранули кардіоміоцитів;
 - 4) містять неперетравлений клітиною матеріал.

Формат N

27. Вкажіть три ознаки периферійних ендосом:
 - 1) у них відбувається відщеплення лігандів від рецепторів;
 - 2) рН=5,5;
 - 3) рН=6,0;
 - 4) це мембранні міхурці на ранніх етапах після їх відокремлення від плазмолемми;

- 5) розміщуються в глибоких відділах цитоплазми поблизу ядра;
 - 6) досягають діаметру 600-800 нм.
28. Вкажіть три ознаки пізніх ендосом:
- 1) у них відбувається відщеплення лігандів від рецепторів;
 - 2) рН=5,5;
 - 3) рН=6,0;
 - 4) це мембранні міхурці на ранніх етапах після їх відокремлення від плазмолемми;
 - 5) розміщуються в глибоких відділах цитоплазми поблизу ядра;
 - 6) досягають діаметру 600-800 нм.

II рівень

Формат А

29. Вкажіть, у яких із названих клітин можна виявити пігмент старіння? 1) у нейронах;
- 2) епітеліоцитах;
 - 3) еритроцитах;
 - 4) кардіоміоцитах;
 - 5) нейтрофілах;
 - 6) кров'яних пластинках.
30. Вкажіть правильний шлях і деградацію речовин у клітині:
- 1) лізосома → перинуклеарна ендосома → периферійна ендосома;
 - 2) перинуклеарна ендосома → лізосома → периферійна ендосома;
 - 3) периферійна ендосома → перинуклеарна ендосома → лізосома;
 - 4) периферійна ендосома → лізосома → перинуклеарна ендосома.
31. Вкажіть, як називається мембранний пухирець, що утворився шляхом ендоситозу, після його відокремлення від плазмолемми та втрати клатринової оболонки:
- 1) периферійна ендосома;
 - 2) перинуклеарна ендосома;
 - 3) лізосома;
 - 4) залишкове тільце;
 - 5) пероксисома.
32. Вкажіть, які значення рН характерні для лізосом:
- 1) 6,0 та вище;
 - 2) 5,0 та нижче;
 - 3) 5,5 і вище.
33. Вкажіть, до чого призводить вихід ферментів лізосом у цитоплазму:
- 1) до самоперетравлювання клітини;
 - 2) до поділу клітини;
 - 3) до збільшення кількості лізосом.
34. Відомо понад 25 лізосомних захворювань або “хвороб накопичення”, що пов'язані з патологією лізосом, які викликані:
- 1) відсутністю ферментів, які розщеплюють накопичені в лізосомах шкідливі речовини;
 - 2) малою кількістю лізосом у клітинах;
 - 3) надлишковим надходженням шкідливих речовин у клітину.
35. Вкажіть біологічне значення автофагії:
- 1) забезпечує виробництво травних ферментів;
 - 2) лежить в основі діяльності фагоцитів;
 - 3) забезпечує виробництво енергії клітиною;
 - 4) забезпечує постійне оновлення клітинних структур.
36. Вкажіть, на чому ґрунтується об'єднання лізосом і ендосом в єдину функціональну систему:
- 1) на тому, що це мембранні органели;
 - 2) на тому, що в їхній мембрані наявний протонний насос, що викликає закисання внутрішнього середовища цих органел;
 - 3) на тому, що вони здатні до синтезу білків;
 - 4) на здатності цих органел до синтезу АТФ.

Формат Х

37. Серед наведених клітин виберіть ті, що містять макропероксисоми:
- 1) зроговілі клітини епідермісу шкіри;
 - 2) остеоцити;
 - 3) гепатоцити;
 - 4) макрофаги.
38. Вкажіть функції пероксисом клітин печінки та нирок:
- 1) окислюють етиловий спирт до ацетилальдегіду;
 - 2) утилізують 10% O₂, який надходить в печінку;
 - 3) Синтезують фосфоліпіди;
 - 4) каталізують розщеплення жирних кислот.
39. Вкажіть властивості мембрани лізосом та ендосом:
- 1) містить рецептори, які зумовлюють її зв'язування з мембраною гідролазних та транспортних пухирців, а також фагосом;
 - 2) забезпечує вільну дифузію низькомолекулярних продуктів перетравлювання макромолекул в гіалоплазму;
 - 3) утворює кристи, на яких зосереджені грибоподібні частки;
 - 4) у непошкодженому стані являє собою бар'єр, резистентний до дії літичних ферментів, який перешкоджає їх витоку в гіалоплазму;
 - 5) зверху покрита клітинною стінкою, що складається із целюлози.
40. Виберіть ознаки, які правильно характеризують ендосоми та лізосоми:
- 1) належать до апарату внутрішньоклітинного травлення;
 - 2) головною функцією є синтез білкових молекул;
 - 3) належать до одномембранних органел;
 - 4) є двомембранними органелами;
 - 5) їх внутрішнє середовище характеризується низькими значеннями рН.
41. Виберіть твердження, які неправильно характеризують гідролазні міхурці:
- 1) утворюються шляхом ендоцитозу;
 - 2) переносять літичні ферменти в ендоцитозний шлях із сітки транс-Гольджі;
 - 3) їх діаметр здебільшого коливається в межах 200 – 400 нм;
 - 4) містять літичні ферменти в неактивній формі;
 - 5) містять власні компоненти клітини, які потрібно зруйнувати.
42. Вкажіть, що зі сказаного про гідролазні міхурці неправильне:
- 1) утворюються шляхом злиття пізньої ендосоми з автофаголізосомою;
 - 2) літичні ферменти гідролазних міхурців синтезуються і накопичуються в ЕПС, згодом доопрацьовуються в комплексі Гольджі;
 - 3) приблизно 20 % літичних ферментів вбудовані в мембрану гідролазних міхурців;
 - 4) приблизно 20 % літичних ферментів гідролазних міхурців знаходяться у матриксі;
 - 5) приблизно 80 % літичних ферментів гідролазних міхурців знаходиться в матриксі;
 - 6) приблизно 80 % літичних ферментів вбудовані в мембрану гідролазних міхурців;
 - 7) містять літичні ферменти в активній формі;
 - 8) містять літичні ферменти в неактивній формі.
43. Вкажіть властивості мембрани лізосом та ендосом:
- 1) містить рецептори, які зумовлюють її зв'язування з мембраною гідролазних та транспортних пухирців, а також фагосом;
 - 2) забезпечує вільну дифузію низькомолекулярних продуктів перетравлювання макромолекул в гіалоплазму;
 - 3) утворює кристи, на яких зосереджені грибоподібні частки;
 - 4) у непошкодженому стані являє собою бар'єр, резистентний до дії літичних ферментів, який перешкоджає їх витоку в гіалоплазму;
 - 5) зверху покрита клітинною стінкою, що складається із целюлози.
44. Виберіть ознаки, які правильно характеризують ендосоми та лізосоми:
- 1) належать до апарату внутрішньоклітинного травлення;
 - 2) головною функцією є синтез білкових молекул;
 - 3) належать до одномембранних органел;
 - 4) є двомембранними органелами;
 - 5) їх внутрішнє середовище характеризується низькими значеннями рН.
45. Виберіть твердження, які неправильно характеризують гідролазні міхурці:

- 1) утворюються шляхом ендоцитозу;
 - 2) переносять літичні ферменти в ендоцитозний шлях із сітки транс-Гольджі;
 - 3) їх діаметр здебільшого коливається в межах 200 – 400 нм;
 - 4) містять літичні ферменти в неактивній формі;
 - 5) містять власні компоненти клітини, які потрібно зруйнувати.
46. Вкажіть, які з тверджень про пероксисоми відповідають дійсності:
- 1) належать до немембранних органел;
 - 2) трапляються у всіх клітинах;
 - 3) оновлюються кожних 5-6 днів;
 - 4) нуклеоїд пероксисоми є областю конденсації ферментів;
 - 5) утворюються в ядрі клітини;
 - 6) утворюються в ЕПС шляхом брунькування від її елементів;
 - 7) найважливішими ферментами цих органел є пероксидаза й каталаза;
 - 8) містять погано розчинний пігмент ліпофусцин.

Формат N

47. Вкажіть три неправильні твердження про пероксисоми:
- 1) належать до немембранних органел;
 - 2) трапляються у всіх клітинах;
 - 3) оновлюються кожних 5-6 днів;
 - 4) нуклеоїд пероксисоми є областю конденсації ферментів;
 - 5) утворюються шляхом ендоцитозу;
 - 6) утворюються в ЕПС шляхом брунькування від її елементів;
 - 7) однією з їх функцій є утилізація кисню в клітині;
 - 8) містять погано розчинний пігмент ліпофусцин.
48. Вкажіть чотири неправильні твердження про гідролазні міхурці:
- 1) утворюються шляхом злиття пізньої ендосоми з автофаголізосоною;
 - 2) літичні ферменти гідролазних міхурців синтезуються і накопичуються в ЕПС, згодом доопрацьовуються в комплексі Гольджі;
 - 3) приблизно 20 % літичних ферментів вбудовані в мембрану гідролазних міхурців;
 - 4) приблизно 20 % літичних ферментів гідролазних міхурців знаходяться у матриксі;
 - 5) приблизно 80 % літичних ферментів гідролазних міхурців знаходяться в матриксі;
 - 6) приблизно 80 % літичних ферментів вбудовані в мембрану гідролазних міхурців;
 - 7) містять літичні ферменти в активній формі;
 - 8) містять літичні ферменти в неактивній формі.
49. Вкажіть чотири характерні ознаки гідролазних міхурців:
- 1) утворюються шляхом злиття пізньої ендосоми з автофаголізосоною;
 - 2) літичні ферменти гідролазних міхурців синтезуються і накопичуються в ЕПС, згодом доопрацьовуються в комплексі Гольджі;
 - 3) приблизно 20 % літичних ферментів вбудовані в мембрану гідролазних міхурців;
 - 4) приблизно 20 % літичних ферментів гідролазних міхурців знаходяться у матриксі;
 - 5) приблизно 80 % літичних ферментів гідролазних міхурців знаходяться в матриксі;
 - 6) приблизно 80 % літичних ферментів вбудовані в мембрану гідролазних міхурців;
 - 7) містять літичні ферменти в активній формі;
 - 8) містять літичні ферменти в неактивній формі.

Енергетичний апарат клітини

І рівень

Формат A

1. Вкажіть розміри мітохондрій:
 - 1) 1 – 4 мкм у ширину й 20 – 40 мкм у довжину;
 - 2) 20 нм у ширину й 100-200 у довжину;
 - 3) 0,2 – 2 мкм у ширину й 2 – 10 мкм у довжину.
2. Вкажіть функцію білка порину:
 - 1) відіграє роль рецептора;
 - 2) утворює широкі гідрофільні канали і забезпечує високу проникність мембрани;
 - 3) відіграє роль фермента під час синтезу АТФ;

- 4) роз'єднує метаболічні процеси окислення та фосфорилування.
3. Вкажіть назву місць контакту мітохондріальних мембран:
- 1) зони злипання;
 - 2) пори;
 - 3) кристи;
 - 4) оксисоми.
4. Вкажіть, що таке кристи:
- 1) частинки діаметром 20 – 50 нм, що мають дрібнозернисту або пластинчасту структуру й містять Ca^{2+} та Mg^{2+} ;
 - 2) місця контакту мітохондріальних мембран;
 - 3) складки внутрішньої мембрани мітохондрій, які мають товщину 20 нм;
 - 4) грибоподібні частки, що складаються головки, яка має діаметр 9 нм, і ніжки, товщина якої 3 нм.
5. Вкажіть, що таке оксисоми:
- 1) частинки діаметром 20 – 50 нм, що мають дрібнозернисту або пластинчасту структуру й містять Ca^{2+} та Mg^{2+} ;
 - 2) місця контакту мітохондріальних мембран;
 - 3) складки внутрішньої мембрани мітохондрій, які мають товщину 20 нм;
 - 4) грибоподібні частки, що складаються головки, яка має діаметр 9 нм, і ніжки, товщина якої 3 нм.
6. Які функції грибоподібних часток (F_1 -часток):
- 1) вони здійснюють синтез білків;
 - 2) тут відбувається спрягання процесів окислення й фосфорилування;
 - 3) вони накопичують ліпофусцин;
 - 4) формують гідрофільні канали у внутрішній мембрані мітохондрій;
 - 5) формують гідрофільні канали у внутрішній мембрані мітохондрій.
7. Вкажіть функції білків термогенінів:
- 1) накопичують теплову енергію, яка виділяється при окислювальних процесах;
 - 2) роз'єднують метаболічні процеси окислення й фосфорилування, що призводить до утворення значної кількості тепла;
 - 3) сприяють синтезу АТФ;
 - 4) формують гідрофільні канали у зовнішній мембрані мітохондрій.
8. Вкажіть, яка з мітохондріальних мембран непроникна для більшості іонів:
- 1) зовнішня;
 - 2) внутрішня.
9. Вкажіть правильне твердження про ДНК мітохондрій:
- 1) дволанцюгова, замкнута в кільце;
 - 2) дволанцюгова лінійна;
 - 3) одностанцюгова, замкнута в кільце;
 - 4) одностанцюгова лінійна.
10. Вкажіть, яка зі статевих клітин передає свої мітохондрії нащадкам:
- 1) сперматозоїд;
 - 2) яйцеклітина;
 - 3) жодна з цих клітин.
11. Вкажіть, чи зберігається інформація мітохондріальної ДНК при статевому розмноженні:
- 1) так, зберігається інформація мітохондріальної ДНК сперматозоїдів;
 - 2) так, зберігається інформація мітохондріальної ДНК яйцеклітин;
 - 3) ні, не берігається.
12. Вкажіть клітинні органели, які відіграють провідну роль у дихальному обміні:
- 1) мітохондрії;
 - 2) рибосоми;
 - 3) комплекс Гольджі;
 - 4) лізосоми.
13. Вкажіть, що таке мітохондріальні гранули:
- 1) частинки діаметром 20 – 50 нм, що мають дрібнозернисту або пластинчасту структуру й містять Ca^{2+} та Mg^{2+} ;
 - 2) місця контакту мітохондріальних мембран;

- 3) складки внутрішньої мембрани мітохондрій, які мають товщину 20 нм;
 - 4) грибоподібні частки, що складаються з головки, яка має діаметр 9 нм, і ніжки, товщина якої 3 нм.
14. Мітохондріальна ДНК людини містить... 1) 100000 генів;
 2) 46 генів;
 3) 37 генів;
 4) 23 гени;
 5) правильної відповіді немає.
15. Вкажіть, де у мітохондріях відбувається синтез АТФ:
 1) на зовнішній мембрані;
 2) у міжмембранному просторі;
 3) у ділянці ніжки елементарної грибоподібної частки;
 4) у ділянці головки елементарної грибоподібної частки;
 у матриці.

Формат X

16. Серед наведених органел вкажіть напівавтономні:
 1) клітинний центр;
 2) хлоропласт;
 3) рибосома;
 4) лізосома;
 5) мітохондрія;
 6) комплекс Гольджі.
17. Вкажіть, яку форму можуть мати мітохондрії:
 1) еліптичну;
 2) сферичну;
 3) паличкоподібну;
 4) ниткоподібну.
18. Вкажіть функції мітохондрій:
 1) біосинтез стероїдів;
 2) окислення жирних кислот;
 3) синтез АТФ;
 4) синтез глютамінової кислоти.

Формат R

19. Вкажіть, як локалізовані мітохондрії в диференційованих (а) та недиференційованих (б) клітинах:
 1) розсіяні рівномірно по всій цитоплазмі;
 2) зосереджені поблизу ділянок інтенсивних витрат АТФ;
 3) розміщені поблизу плазматичної мембрани.

Прівень

Формат A

20. Що зі сказаного про елементарні (грибоподібні) частки неправильно? 1) знаходяться в тилакоїдах хлоропластів;
 2) знаходяться в тилакоїдах хромопластів;
 3) знаходяться на внутрішній мембрані аЕПС;
 4) знаходяться на кристах мітохондрій;
 5) складаються зі сплюснених цистерн та анастомозуючих трубочок;
 6) складаються з головки та ніжки;
 7) у ділянці головки грибоподібної частки здійснюється синтез АТФ з АДФ;
 8) у ділянці головки грибоподібної частки здійснюється синтез білків.
21. Що зі сказаного про мітохондрії правильне? 1) беруть участь в біосинтезі стероїдів;
 2) беруть участь в окисленні жирних кислот;
 3) беруть участь у синтезі нуклеїнових кислот;
 4) відповідають за синтез АТФ;
 5) усі відповіді правильні.

22. Вкажіть клітину, що не містять мітохондрій:
 - 1) яйцеклітина;
 - 2) сперматозоїд;
 - 3) еритроцит;
 - 4) клітини гладенької м'язової тканини.
23. Виберіть тканину, клітини якої характеризуються значним вмістом термогенінів у мітохондріях:
 - 1) багатошаровий зроговілий епітелій;
 - 2) кісткова тканина;
 - 3) кров;
 - 4) бура жирова тканина;
 - 5) біла жирова тканина.
24. Вкажіть, що відбувається з мітохондріями перед поділом клітини:
 - 1) їх кількість лишається сталою;
 - 2) їх кількість зростає вдвічі;
 - 3) їх кількість зменшується вдвічі;
 - 4) їх кількість зростає в три і більше разів.
25. Вкажіть, на які речовини припадає 65-70% сухої маси мітохондрій:
 - 1) білки;
 - 2) ліпіди;
 - 3) нуклеїнові кислоти;
 - 4) вітаміни;
 - 5) вуглеводи.
26. Вкажіть, на які речовини припадає 25-30% сухої маси мітохондрій:
 - 1) білки;
 - 2) ліпіди;
 - 3) нуклеїнові кислоти;
 - 4) вітаміни;
 - 5) вуглеводи.
27. Вкажіть, який (які) із названих білків виконує (виконують) транспортну функцію:
 - 1) гемоглобін;
 - 2) алейрон;
 - 3) порин;
 - 4) ліпаза;
 - 5) фосфатаза.
28. Вкажіть, де знаходяться мембранні АТФ-синтетази:
 - 1) на внутрішній мембрані мітохондрій;
 - 2) на зовнішній мембрані мітохондрій;
 - 3) у міжмембранному просторі;
 - 4) в центральній частині матрикса.
29. Вкажіть коефіцієнт корисної дії мітохондрій:
 - 1) 100%;
 - 2) 80%;
 - 3) 45-60%;
 - 4) 17%;
 - 5) 6%.

Формат Х

30. Складки внутрішньої мембрани мітохондрій, які називаються ..., несуть на собі(вставте пропущені слова):
 - 1) тилакоїди;
 - 2) струму;
 - 3) кристи;
 - 4) мікрофіламенти;
 - 5) елементарні грибоподібні частки;
 - 6) мікротрубочки;
 - 7) аксонему.

31. Що зі сказаного про елементарні (грибоподібні) частки правильне? 1) знаходяться в тилакоїдах хлоропластів;
 2) знаходяться в тилакоїдах хромопластів;
 3) знаходяться на внутрішній мембрані аЕПС;
 4) знаходяться на кристах мітохондрій;
 5) складаються зі сплосчених цистерн та анастомозуючих трубочок;
 6) складаються з головки та ніжки;
 7) у ділянці головки грибоподібної частки здійснюється синтез АТФ з АДФ;
 8) у ділянці головки грибоподібної частки здійснюється синтез білків.
32. Вкажіть організми, в клітинах яких наявні мітохондрії:
 1) рослини;
 2) тварини;
 3) гриби;
 4) бактерії.
33. Вкажіть клітини організму людини, які містять особливо багато мітохондрій:
 1) волокна скелетних м'язів;
 2) гепатоцити;
 3) клітини міокарда;
 4) епітеліальні клітини;
 5) сперматозоїди.
34. Вкажіть ознаки, яєі засвідчують ендосимбіотичне походження мітохондрій:
 1) будова ДНК схожа з будовою ДНК бактерій;
 2) мітохондріальні рибосоми менші, ніж цитоплазматичні і схожі за розмірами з бактеріальними;
 3) синтез білка в мітохондріях і бактеріях чутливий до хлорамфенілу та стрептоміцину, а в цитоплазмі еукаріотичних клітин – до циклогексаміду.
35. Вкажіть ознаки, характерні для зовнішньої мембрани мітохондрій:
 1) має високу проникність для молекул, маса яких не перевищує 10 кілодальтон;
 2) містить транспортні білки, ферменти дихального ланцюга, сукцинатдегідрогеназу та комплекс АТФ-синтетази;
 3) містить багато молекул спеціалізованих транспортних білків (наприклад порин);
 4) на ній знаходяться рецептори, які здатні розпізнавати білки, що переносяться через обидві мембрани мітохондрій;
 5) утворює кристи.
36. Вкажіть ознаки, характерні для внутрішньої мембрани мітохондрій:
 1) має високу проникність для молекул, маса яких не перевищує 10 кілодальтон;
 2) містить транспортні білки, ферменти дихального ланцюга, сукцинатдегідрогеназу та комплекс АТФ-синтетази;
 3) містить багато молекул спеціалізованих транспортних білків (наприклад порин);
 4) на ній знаходяться рецептори, які здатні розпізнавати білки, що переносяться через обидві мембрани мітохондрій;
 5) утворює кристи.
37. Вкажіть білки, що входять до складу внутрішньої мембрани мітохондрій:
 1) транспортні білки;
 2) ферменти дихального ланцюга й сукцинатдегідрогеназа (СДГ);
 3) комплекс АТФ-синтетази;
 4) пероксидаза;
 5) кислі гідролази.
38. Виберіть правильні твердження про кристи:
 1) утворюються на зовнішній мембрані мітохондрій;
 2) утворюються на внутрішній мембрані мітохондрій;
 3) їх товщина приблизно 20 нм;
 4) їх товщина приблизно 50 нм;
 5) на них знаходяться грибоподібні частки;
 6) найчастіше розміщуються паралельно до поздовжньої осі мітохондрій.
39. Виберіть неправильні твердження про кристи:
 1) утворюються на зовнішній мембрані мітохондрій;

- 2) утворюються на внутрішній мембрані мітохондрій;
- 3) їх товщина приблизно 20 нм;
- 4) їх товщина приблизно 50 нм;
- 5) на них знаходяться грибоподібні частки;
- 6) найчастіше розміщуються паралельно до поздовжньої осі мітохондрії.

Цитоскелет

І рівень

Формат А

1. Вкажіть, як називається система мікрофіламентів, мікротрубочок, проміжних філаментів і мікротрабекул, які утворюють у клітині тривимірну сітку:
 - 1) диктіосома;
 - 2) клітинний центр;
 - 3) ендоплазматична сітка;
 - 4) комплекс Гольджі;
 - 5) цитоскелет.
2. Вкажіть, яка структура клітини виконує перелічені функції: підтримання форми і полярності клітини, розподіл її компонентів, забезпечення внутрішньоклітинного транспорту, забезпечення руху війок та хромосом, утворення основи інших органел (центріоль та війок)?
 - 1) мітохондрії;
 - 2) рибосоми;
 - 3) ендоплазматична сітка;
 - 4) комплекс Гольджі;
 - 5) пероксисоми;
 - 6) цитоскелет;
 - 7) ендосоми.
3. Вкажіть, які із названих компонентів цитоскелета є найбільшими:
 - 1) мікротрубочки;
 - 2) мікрофіламенти;
 - 3) проміжні філаменти.
4. Вкажіть, що таке мікротрубочки:
 - 1) пучки мікрофіламентів, що мають товщину 10 нм;
 - 2) пучки мікрофіламентів, що мають товщину 5-7 нм;
 - 3) циліндричні утвори, діаметром 24-25 нм, утворені білками тубулінами;
 - 4) видозмінені мікроворсинки.
5. Вкажіть, як називають нитки утворені білками α - та β -тубуліном, з яких складається стінка мікротрубочки:
 - 1) стереоцилії;
 - 2) цетріолі;
 - 3) сателіти;
 - 4) протофіламенти;
 - 5) мікрофіламенти.
6. Вкажіть структуру, що має циліндричну форму і складається з 9 одиничних мікротрубочок:
 - 1) мікроворсинка;
 - 2) зріла центріоль;
 - 3) зріла аксонема;
 - 4) незріла центріоль;
 - 5) незріла аксонема.
7. Вкажіть, що називають осьювою ниткою або аксонемою:
 - 1) складові клітинного центру;
 - 2) каркас мікроворсинки, утворений мікрофіламентами;
 - 3) каркас війки, утворений мікротрубочками;
 - 4) відросток нейрона.
8. Вкажіть структуру, яка лежить в основі війки або джгутика:
 - 1) базальне тільце;
 - 2) центріоль;
 - 3) кортикальна сітка;

- 4) мітохондрія.
9. Вкажіть організм, у якого органелами руху є війки:
- 1) евглена зелена;
 - 2) вольвокс;
 - 3) інфузорія туфелька;
 - 4) амеба протей;
 - 5) лейшманія.
10. Вкажіть, що являє собою базальне тільце війки чи джгутика:
- 1) циліндричну структуру, стінка якої утворена 9 дуплетами мікротрубочок;
 - 2) циліндричну структуру, стінка якої утворена 9 триплетами мікротрубочок;
 - 3) 9 периферійними парами мікротрубочок і одною центрально розміщеною парою;
 - 4) пучок із 40 мікрофіламентів, розміщених паралельно.
11. Вкажіть, що таке цитоскелет:
- 1) система, що складається з філаментів та мікротрубочок;
 - 2) система внутрішньоклітинних мембран;
 - 3) матрикс.
12. Вкажіть, що таке мікрофіламенти:
- 1) циліндричні утвори діаметром 24-25 нм, складені з протофіламентів;
 - 2) тонкі нитки діаметром 5-7 нм, що складаються з білків актину та міозину;
 - 3) білкові нитки завтовшки 10 нм, що складаються з α -тубуліну;
 - 3) міцні й хімічно стійкі білкові нитки завтовшки 40 нм, утворені білковими нитками, які сплетені у вигляді каната.
13. Вкажіть, як називається зона згущення мікрофіламентів, яка наявна під плазмолемою більшості клітин:
- 1) базальне тільце;
 - 2) ламіна;
 - 3) кортикальна (термінальна) сітка;
 - 4) центросфера;
 - 5) аксонема.
14. Вкажіть, що таке мікроросинки:
- 1) пальцеподібні вирости цитоплазми клітини діаметром 0,1 мкм і завдовжки 1 мкм, утворені актиновими мікрофіламентами;
 - 2) вирости цитоплазми, основу яких становить каркас із мікротрубочок, що називається осьовою ниткою;
 - 3) циліндричні утвори діаметром 24-25 нм, складені з протофіламентів;
 - 4) дрібні війки інфузорій.

Формат X

15. Вкажіть основні функції, що виконуються цитоскелетом:
- 1) підтримання та зміна форми клітини;
 - 2) розподіл та переміщення компонентів клітини;
 - 3) транспорт речовин у клітину і з клітини;
 - 4) фотосинтез;
 - 5) забезпечення рухливості клітини;
 - 6) участь у міжклітинних з'єднаннях.
16. Вкажіть функції мікротрубочок:
- 1) це органели фотосинтезу;
 - 2) підтримання форми й полярності клітини, 3) розподіл компонентів клітини;
 - 4) забезпечення внутрішньоклітинного транспорту;
 - 5) забезпечення руху хромосом (під час мітозу формують ахроматинове веретено, необхідне для поділу клітини);
 - 6) утворення основи інших органел (центріоль та війок).
17. Вкажіть, які білки входять до складу мікротрубочок:
- 1) α -тубулін;
 - 2) колаген;
 - 3) β -тубулін;
 - 4) гемоглобін;

- 5) ретикулін.
18. Вкажіть складові клітинного центру:
- 1) гіалоплазма;
 - 2) пара центріоль, розміщених паралельно одна до одної;
 - 3) пара центріоль, розміщених у взаємоперпендикулярних площинах;
 - 4) центросфера;
 - 5) пучки мікрофіламентів.
19. Вкажіть, які з наведених органел виконують моторну функцію:
- 1) війки;
 - 2) мікроворсинки;
 - 3) стереоцилії;
 - 4) ендосоми;
 - 5) джгутики.
20. Вкажіть функції, які виконують мікрофіламенти:
- 1) забезпечення скорочення м'язових клітин;
 - 2) забезпечення функцій, які пов'язані з кортикальним шаром цитоплазми та плазмолемою (екзо- і ендцитоз, утворення псевдоподій і міграція клітини);
 - 3) переміщення всередині цитоплазми органел і транспортних міхурців;
 - 4) переміщення хромосом до полюсів клітини під час мітозу;
 - 5) забезпечення жорсткості клітини);
 - 6) формування клітинної перетяжки при цитотомії, яка завершує поділ клітини;
 - 7) утворення базального тільця джгутиків;
 - 8) утворення каркасу мікроворсинок;
 - 9) участь у міжклітинних з'єднаннях.
21. Вкажіть функції центріолей:
- 1)цитотомія;
 - 2) синтез α - та β -тубуліну;
 - 3) формування ахроматинового веретена поділу;
 - 4) розподіл хромосом до полюсів клітини.

II рівень

Формат А

22. Кожна центріоля складається із (знайдіть правильне продовження):
- 1) двох субодиниць рРНК;
 - 2) 9-ти периферійних пар мікротрубочок та центрально-розміщеної пари;
 - 3) 9-ти триплетів мікротрубочок;
 - 4) міофіламентів;
 - 5) міофібрил;
 - 6) 6-ти пар мікротрубочок;
 - 7) 6-ти триплетів мікротрубочок.
23. Вкажіть, із чого складається аксонема:
- 1) двох субодиниць рРНК;
 - 2) 9-ти периферійних пар мікротрубочок та центрально-розміщеної пари;
 - 3) 9-ти триплетів мікротрубочок;
 - 4) міофіламентів;
 - 5) міофібрил;
 - 6) 6-ти пар мікротрубочок;
 - 7) 6-ти триплетів мікротрубочок.
24. Вкажіть розміщення клітинного центру:
- 1) в ядрі;
 - 2) поблизу ядра;
 - 3) в плазмолемі;
 - 4) в комплексі Гольджі;
 - 5) лише в хлоропластах рослинних клітин.
25. Вкажіть, із чого складається центріоль:
- 1) з 9 мікротрубочок, складених у пучок;
 - 2) з 9 периферійних пар мікротрубочок, що утворюють циліндр, та однієї

- центральнорозміщеної пари;
3) з 9 триплетів мікротрубочок, які частково злилися і утворюють циліндр;
4) з 12 триплетів мікротрубочок, що частково злилися і утворюють циліндр.
26. Вкажіть, які з названих клітин містять центріолі:
1) клітини вищих рослин;
2) клітини нижчих рослин;
3) клітини нижчих грибів;
4) клітини найпростіших;
5) клітини тварин.
27. Вкажіть правильну формулу центріолі:
1) $(9 \times 3) + 0$;
2) $(9 \times 3) + 1$;
3) $(9 \times 2) + 1$;
4) $(9 \times 2) + 2$;
5) $(9 \times 2) + 0$.
28. Вкажіть правильну формулу аксонеми:
1) $(9 \times 3) + 0$;
2) $(9 \times 3) + 1$;
3) $(9 \times 2) + 1$;
4) $(9 \times 2) + 2$;
5) $(9 \times 2) + 0$.
29. Вкажіть, що становить основу війок та джгутиків:
1) пучок із 40 мікрофіламентів;
2) каркас із мікротрубочок;
3) кристи;
4) поодинокі мікрофіламенти.
30. Вкажіть, із чого складається аксонема:
1) з 9 мікротрубочок, складених у пучок;
2) з 9 периферійних пар мікротрубочок, що утворюють циліндр, та однієї центральнорозміщеної пари;
3) з 9 триплетів мікротрубочок, які частково злилися і утворюють циліндр;
4) з 12 триплетів мікротрубочок, що частково злилися і утворюють циліндр.
31. Виберіть клітину (клітини), органелою руху якої служить джгутик:
1) інфузорія;
2) евглена зелена;
3) сперматозоїд;
4) амеба протей.
32. Виберіть клітину (клітини) людського організму, які мають війки:
1) епітеліоцити яйцепроводу;
2) епітеліоцити шкіри;
3) епітеліоцити стравоходу;
4) епітеліоцити тонкого кишечника;
5) епітеліоцити трахеї.
33. Виберіть клітину (клітини) людського організму, які мають мікроворсинки:
1) епітеліоцити яйцепроводу;
2) епітеліоцити шкіри;
3) епітеліоцити стравоходу;
4) епітеліоцити тонкого кишечника;
5) епітеліоцити трахеї.
34. Вкажіть організми, що мають цитоскелет:
1) віруси;
2) прокаріоти;
3) еукаріоти.
35. Вкажіть структурні елементи міофібрил:
1) білки тубуліни (α і β);
2) пучки мікротрубочок;

- 3) видозмінені джгутики;
 - 4) комплекс із актинових та міозинових мікрофіламентів.
36. Вкажіть, яку функцію виконує кортикальна сітка:
- 1) збільшує площу поверхні клітини;
 - 2) утворює каркас війок та джгутиків;
 - 3) перешкоджає раптовій деформації клітини;
 - 4) підтримує форму ядра клітини.
37. Вкажіть видозміною яких органел є стереоцилії:
- 1) рибосом;
 - 2) джгутиків;
 - 3) війок;
 - 4) мікроворсинок;
 - 5) центріолей.
38. Вкажіть, коли відбувається подвоєння центріолей:
- 1) в інтерфазі;
 - 2) в метафазі;
 - 3) в телофазі;
 - 4) у профазі.

Формат X

39. Виберіть правильні твердження про мікротрубочки:
- 1) їх утворення забезпечують спеціальні утвори – сателіти;
 - 2) діаметр мікротрубочок становить 5-10 нм;
 - 3) товщина стінки мікротрубочок становить 5 нм;
 - 4) стінки мікротрубочок утворені спіральнокладеними протофіламентами;
 - 5) входять до складу мітотичного веретена.
40. Вкажіть структури, до складу яких входять мікротрубочки:
- 1) веретено поділу;
 - 2) рибосоми;
 - 3) мікроворсинки;
 - 4) аксонемі війок;
 - 5) центріолі.
41. Вкажіть, що зі сказаного про сателіти неправильне:
- 1) входять до складу рибосом;
 - 2) забезпечують зв'язування великих субодиниць рибосом з мембраною ЕПС;
 - 3) забезпечують утворення мікротрубочок;
 - 4) являють собою грибоподібні утвори, що знаходяться на кристах рибосом;
 - 5) сферичні тільця діаметром 75 нм, що містяться у базальних тільцях війок та клітинному центрі.
42. Вкажіть, які з тверджень про розміщення мікротрубочок правильні:
- 1) можуть розміщуватися у вигляді окремих елементів;
 - 2) можуть розміщуватися пучками, в яких вони зв'язані тонкими поперечними містками;
 - 3) можуть частково зливатися одна з одною, утворюючи при цьому пари та триплети.
43. Що з ісказаного про центріоль неправильне:
- 1) у її центральній частині мікротрубочок немає;
 - 2) складається з 9 триплетів мікротрубочок;
 - 3) складається з 9 дублетів мікротрубочок;
 - 4) кожен триплет зв'язаний із сателітами;
 - 5) у клітині, яка не ділиться, наявна одна пара центріолей;
 - 6) у клітині, яка не ділиться, наявна одна центріоль;
 - 7) дочірні центріолі формуються під прямим кутом до материнських.
44. Виберіть правильні твердження про аксонему:
- 1) утворена 12 периферійними парами мікротрубочок і однією центрально розміщеною парою;
 - 2) утворена 9 периферійними парами мікротрубочок і одною центрально розміщеною парою;
 - 3) центральна пара мікротрубочок оточена центральною оболонкою, від якої до периферійних пар розходяться радіальні спиці;

- 4) рух війки або джгутика забезпечується ковзанням сусідніх дублетів, яке, у свою чергу, забезпечується рухом динеїнових ручок;
- 5) у центральній частині аксонемі мікротрубочок немає;
- 6) усередині кожної периферійної пари за рахунок часткового злиття мікротрубочок одна з них (*A*) повна, а друга (*B*) – неповна; 7) периферійні дублети зв'язані один з одним мітками динеїну;
- 8) від мікротрубочки *A* до мікротрубочки *B* сусіднього дублета відходять “ручки”, утворені білком нексином.
45. Вкажіть клітину (клітини) організму людини, які здатні до амебоїдного руху:
- 1) макрофаги;
 - 2) яйцеклітини;
 - 3) еритроцити;
 - 4) нейтрофіли;
 - 5) первинні статеві клітини;
 - 6) епітеліальні клітини.
46. Виберіть правильні твердження про мікроворсинки:
- 1) це міцні й хімічно стійкі білкові нитки завтовшки ≈ 10 нм;
 - 2) вирости цитоплазми, основу яких становить каркас із мікротрубочок;
 - 3) пальцеподібні вирости цитоплазми клітини діаметром 0,1 мкм і завдовжки 1 мкм, утворені актиновими мікрофіламенатами;
 - 4) виконують локомоторну функцію;
 - 5) їх каркас утворений пучком із 40 мікрофіламентів, які залягають уздовж їх поздовжньої осі;
 - 6) збільшують площу поверхні клітини;
 - 7) в їх основі лежить базальне тільце.
47. Виберіть правильні твердження про проміжні філаменти:
- 1) це міцні й хімічно стійкі білкові нитки завтовшки ≈ 10 нм;
 - 2) вирости цитоплазми, основу яких становить каркас із мікротрубочок;
 - 3) пальцеподібні вирости цитоплазми клітини діаметром 0,1 мкм і завдовжки 1 мкм, утворені актиновими мікрофіламенатами;
 - 4) беруть участь в утворенні рогової речовини;
 - 5) їх каркас утворений пучком із 40 мікрофіламентів, які залягають уздовж їх поздовжньої осі;
 - 6) залягають у цитоплазмі у вигляді тривимірних сіток;
 - 7) в їх основі лежить базальне тільце.
48. Вкажіть які з наведених функцій проміжні філаменти не виконують:
- 1) опорна (забезпечують розподіл органел по певних ділянках цитоплазми);
 - 2) забезпечують розходження хромосом до полюсів клітини під час поділу;
 - 3) підтримують мікрофібрили у м'язовій тканині і прикріплюють їх до плазмолеми;
 - 4) формують клітинну перетяжку при цитотомії;
 - 5) підтримують форму відростків нейронів і фіксують трансмембранні канали;
 - 6) утворюють центріолі.

Включення цитоплазми

І рівень

Формат А

1. Вкажіть, як називаються запасні сполуки або продукти обміну речовин, які розташовані у цитоплазмі:
 - 1) рибосоми;
 - 2) включення; 3) цитоскелет;
 - 4) органели;
 - 5) компартаменти.
2. Вкажіть організми, у яких наявна жирова тканина:
 - 1) гриби;
 - 2) водорості;
 - 3) вищі рослини;
 - 4) тварини.

3. Серед наведених включень виберіть вуглеводне трофічне включення, що утворюється під час полімеризації залишків D-фруктози й відкладається у бульбах Лілійних, Складноцвітих та Фіалкових:
 - 1) крохмаль;
 - 2) глікоген;
 - 3) інουλін;
 - 4) меланін;
 - 5) алеронове зерно.
4. Вкажіть, яке з наведених включень є трофічним вуглеводним і у великій кількості міститься в бульбах картоплі:
 - 1) глікоген;
 - 2) меланін;
 - 3) ліпофусцин;
 - 4) гемосидерин;
 - 5) крохмаль.
5. Вкажіть, прикладом яких включень є гранули з травними пігментами, що містяться в цитоплазмі клітин екзокринної частини підшлункової залози:
 - 1) екскреторних;
 - 2) ендогенних пігментних;
 - 3) екзогенних пігментних;
 - 4) трофічних вуглеводних;
 - 5) трофічних білкових;
 - 6) секреторних.
6. Вкажіть, які включення називають екскреторними:
 - 1) ті, що містять шкідливі продукти метаболізму, які потрібно видалити із клітини;
 - 2) мембранні міхурці з секретами, що наявні в цитоплазмі залозистих клітин;
 - 3) ті, що містять запасні поживні речовини.
7. Виберіть правильну назву включень цитоплазми, які в природних умовах мають певний колір:
 - 1) секреторні;
 - 2) екскреторні;
 - 3) пігментні.
8. Вкажіть, як називаються пігменти, що утворилися всередині організму з безбарвних компонентів:
 - 1) екзогенні;
 - 2) ендогенні;
 - 3) мінеральні.
9. Вкажіть, як називаються пігменти, що утворилися поза організмом, а потім потрапили до нього:
 - 1) екзогенні;
 - 2) ендогенні;
 - 3) мінеральні.
10. Вкажіть, як називається пігмент, що розчинений у цитоплазмі еритроцитів і переносить кисень:
 - 1) гемоглобін;
 - 2) білірубін;
 - 3) гемосидерин;
 - 4) меланін;
 - 5) білівердин.
11. Вкажіть, як називається пігмент, який є продуктом обміну гемоглобіну і накопичується в макрофагах селезінки, печінки та кісткового мозку у вигляді дрібних щільних частинок – гранул феритину:
 - 1) гемоглобін;
 - 2) білірубін;
 - 3) гемосидерин;
 - 4) меланін;
 - 5) фікобілін.

12. Виберіть правильне визначення білірубіну:
- 1) розчинений у цитоплазмі еритроцитів пігмент, що переносить кисень;
 - 2) продукт обміну гемоглобіну, що накопичується в макрофагах селезінки, печінки та кісткового мозку у вигляді дрібних щільних частинок – гранул феритину;
 - 3) жовто-коричневий пігмент, який зумовлює забарвлення жовчі і відіграє важливу роль у перетравлюванні та всмоктуванні жирів;
 - 4) пігмент, що синтезується в меланоцитах і трапляється в шкірних покривах та їх похідних;
 - 5) пігмент старіння, що трапляється в клітинах серцевого м'яза.
13. Вкажіть пігмент, який утворюється в результаті окислення білірубіну:
- 1) лікоптин;
 - 2) білівердин;
 - 3) антоціан;
 - 4) гемосидерин;
 - 5) каротин.
14. Вкажіть, який з наведених пігментів називають пігментом старіння:
- 1) фікобілін;
 - 2) білівердин;
 - 3) каротин;
 - білірубін;
 - 4) бактеріородопсин;
 - 5) ліпофусцин.
15. Вкажіть, як називаються органели, в яких накопичується і дозріває меланін:
- 1) залишкові тільця;
 - 2) меланоцити;
 - 3) рибосоми;
 - 4) меланосоми;
 - 5) пероксисоми.
16. Вкажіть, як називаються органели, в яких накопичується ліпофусцин:
- 1) залишкові тільця;
 - 2) меланоцити;
 - 3) рибосоми;
 - 4) меланосоми;
 - 5) пероксисоми.
17. Вкажіть, як називаються пігменти, що містяться в клітинному соку квітів, плодів, листя й забарвлюють їх у червоний, фіолетовий, блакитний кольори та їх поєднання:
- 1) хлорофіли;
 - 2) фікобіліни;
 - 3) антоціани;
 - 4) кристали щавелевокислого кальцію.
18. Вкажіть пігмент паличок сітківки ока:
- 1) лікоптин;
 - 2) меланін;
 - 3) опсин;
 - 4) каротин;
 - 5) родопсин.
19. Вкажіть, як називається стан спричинений вживанням у їжу надмірних кількостей помідорів та моркви:
- 1) каротинемія;
 - 2) гіпервітаміноз;
 - 3) атаміноз;
 - 4) гіподинамія;
 - 5) рахіт.
20. Вкажіть назву каротину помідорів:
- родопсин;
 - 2) лікоптин;
 - 3) меланін;

- 4) фікобілін;
- 5) білірубін.

Формат Х

21. Виберіть, що зі сказаного правильно характеризує ліпофусцин:
 - 1) пігмент старіння;
 - 2) екзогенний пігмент;
 - 3) ендогенний пігмент;
 - 4) трофічне включення;
 - 5) екскреторне включення;
 - 6) пігментне включення.
22. До ендогенних пігментних включень належать:
 - 1) каротин;
 - 2) феритин;
 - 3) меланін;
 - 4) ліпофусцин;
 - 5) гемосидерин;
 - 6) усі відповіді правильні.
23. Серед наведених включень вкажіть вуглеводні трофічні:
 - 1) алейронові зерна;
 - 2) гемосидерин;
 - 3) інουλін;
 - 4) крохмаль;
 - 5) гемоглобін;
 - 6) лікоптин;
 - 7) білірубін;
 - 8) ліпофусцин;
 - 9) глікоген.
24. Серед наведених включень вкажіть ендогенні пігменти тварин:
 - 1) лікоптин;
 - 2) білірубін;
 - 3) гемосидерин;
 - 4) каротин;
 - 5) гемоглобін;
 - 6) фікобілін;
 - 7) антоціан;
 - 8) алейронові зерна;
 - 9) меланін;
 - 10) ліпофусцин;
 - 11) хлорофіл.

Формат N

25. Серед наведених включень вкажіть два екзогенні пігменти тварин:
 - 1) лікоптин;
 - 2) білірубін;
 - 3) гемосидерин;
 - 4) каротин;
 - 5) гемоглобін;
 - 6) фікобілін;
 - 7) антоціан;
 - 8) алейронові зерна;
 - 9) меланін;
 - 10) ліпофусцин;
 - 11) хлорофіл.
26. Вкажіть три пігменти, що здійснюють фотосинтез або беруть участь у його процесах:
 - 1) лікоптин;
 - 2) бактеріородопсин;

- 3) гемосидерин;
- 4) каротин;
- 5) гемоглобін;
- 6) фікобілін;
- 7) антоціан;
- 8) алейронові зерна;
- 9) меланін;
- 10) ліпофусцин;
- 11) хлорофіл.

II рівень

Формат А

27. Вкажіть, як виглядають жири вклучення на препаратах, які виготовлені із застосуванням спирту:
 - 1) забарвленими в жовтий колір;
 - 2) забарвленими в синій колір;
 - 3) забарвленими в рожевий колір;
 - 4) на їх місці лишаються пустоти.
28. Вкажіть органели рослин, в яких відкладається жир:
 - 1) рибосоми;
 - 2) хромопласти;
 - 2) елайопласти;
 - 3) хлоропласти;
 - 4) комплекс Гольджі;
 - 5) ядро.
29. Серед наведених клітин виберіть ті, у яких в значних кількостях накопичується жир:
 - 1) клітини епітелію печінки риб;
 - 2) клітини епітелію шкіри людини;
 - 3) волокна поперечносмугастих м'язів;
 - 4) еритроцити;
 - 5) тромбоцити.
30. Визначте, різновидом яких клітин є елайопласти:
 - 1) мітохондрій;
 - 2) рибосом;
 - 3) ендоплазматичної сітки;
 - 4) хлоропластів;
 - 5) хромопластів;
 - 6) лейкопластів.
31. Вкажіть правильне твердження про утворення крохмалю в клітині:
 - 1) утворюється внаслідок денатурації білків;
 - 2) утворюється в результаті полімеризації нуклеотидів;
 - 3) утворюється в результаті полімеризації моносахаридів;
 - 4) утворюється в результаті полімеризації дисахаридів.
32. Вкажіть, що відбувається з надлишком невикористаного ферменту, який знаходиться в секреторних вклученнях клітини:
 - 1) зберігається необмежено тривалий час;
 - 2) руйнується в цитоплазмі;
 - 3) надходить у ядро;
 - 4) повертається у комплекс Гольджі.
33. Виберіть правильне твердження про білірубін:
 - 1) розчинений у цитоплазмі еритроцитів пігмент, що переносить кисень;
 - 2) продукт обміну гемоглобіну, що накопичується в макрофагах селезінки, печінки та кісткового мозку у вигляді дрібних щільних частинок – гранул феритину;
 - 3) жовто-коричневий пігмент, який зумовлює забарвлення жовчі і відіграє важливу роль у перетравлюванні та всмоктуванні жирів;
 - 4) пігмент, що синтезується в меланоцитах і трапляється в шкірних покривах та їх похідних;

- 5) пігмент старіння, що трапляється в клітинах серцевого м'яза.
34. Виберіть правильне твердження про меланін:
- 1) розчинений у цитоплазмі еритроцитів пігмент, що переносить кисень;
 - 2) продукт обміну гемоглобіну, що накопичується в макрофагах селезінки, печінки та кісткового мозку у вигляді дрібних щільних частинок – гранул феритину;
 - 3) жовто-коричневий пігмент, який зумовлює забарвлення жовчі і відіграє важливу роль у перетравлюванні та всмоктуванні жирів;
 - 4) пігмент, що синтезується в меланоцитах і трапляється в шкірних покривах та їх похідних;
 - 5) пігмент старіння, що трапляється в клітинах серцевого м'яза.
35. Вкажіть, який з наведених пігментів тваринних організмів має золотисто-коричневий колір:
- 1) гемоглобін;
 - 2) ліпофусцин;
 - 3) білівердин.
36. Які з названих включень належать до мінеральних речовин рослинних клітин:
- 1) білірубін;
 - 2) родопсин;
 - 3) ліпофусцин;
 - 4) кристали щавелевокислого кальцію;
 - 5) алейронові зерна.

Формат Х

37. Виберіть неправильні твердження про клітинні включення:
- 1) це продукти метаболізму клітин, що накопичуються у формі гранул, крапель, вакуоль, іноді кристалів;
 - 2) структури, які постійно наявні в цитоплазмі й спеціалізовані на виконанні певних функцій;
 - 3) поділяються на трофічні, секреторні, екскреторні та пігментні;
 - 4) поділяються на включення загального значення та спеціальні;
 - 5) за хімічним складом це білки, жири, вуглеводи, мінеральні речовини;
 - 6) можуть містити шкідливі речовини, які потрібно видалити з клітини.
38. Вкажіть правильні твердження про жирові включення:
- 1) трапляються у вигляді ліпідних крапель, які можуть заповнювати всю клітину;
 - 2) для виявлення цих включень застосовують барвники, які легко розчиняються в спиртах;
 - 3) у тварин переважно відкладаються в жирових клітинах, які утворюють особливу жирову тканину;
 - 4) у рослин найбільший вміст жирів спостерігається у листках;
 - 5) у клітинах рослин жир – це одна з основних запасних речовин;
 - 6) належать до трофічних включень.
39. Вкажіть, що зі сказаного про глікоген не відповідає дійсності:
- 1) це основне трофічне вуглеводне включення рослин;
 - 2) це тваринний крохмаль, який є джерелом енергії у клітині;
 - 3) зосереджений у посмугованих м'язах, клітинах печінки, нейронах;
 - 4) трапляється у ядрах багатьох тваринних клітин;
 - 5) синтезується із глюкози на мембранах грЕПС;
 - 6) у клітинах глікоген знаходиться у вигляді β-часток, які утворюють скупчення (розетки);
 - 7) у клітинах відкладається у вигляді алейронових зерен.
40. Серед наведених тверджень про білкові трофічні включення знайдіть неправильні:
- 1) у хребетних тварин переважно містяться в цитоплазмі яйцеклітин та гепатоцитів;
 - 2) рослинних клітинах білок часто відкладається у вигляді алейронових зерен у протейдопластах;
 - 3) алейронові зерна характерні для клітин ендосперму та зародків насіння й складаються із простих білків;
 - 4) забарвлюються розчином Люголя в синій колір;
 - 5) прикладом таких включень у рослин є білірубін.

41. Серед наведених тверджень про алейронові зерна виберіть правильні:
- 1) наявні в ендоспермі насінини;
 - 2) можуть бути простими й складними;
 - 3) прості алейронові зерна містять включення у вигляді кристалічних та аморфних відкладень білка і глобоїдів;
 - 4) складні алейронові зерна мають гомогенну структуру;
 - 5) прості алейронові зерна мають гомогенну структуру ;
 - 6) складні алейронові зерна – містять включення у вигляді кристалічних та аморфних відкладень білка і глобоїдів;
 - 7) забарвлюються йодом у золотисто-жовтий колір.
42. Вкажіть правильні твердження про каротиноїди:
- 1) синтезуються рослинами;
 - 2) для організму тварини є ендогенними пігментами;
 - 3) тварини отримують їх із їжею й накопичують у своїх тканинах;
 - 4) адсорбуються на поверхні крапельок жиру в молоці й визначають колір масла влітку;
 - 5) деякі форми каротинів є провітамінами, які перетворюються в організмі у вітамін *B*;
 - 6) деякі форми каротинів є провітамінами, які здатні перетворюватися в організмі на вітамін *A*;
 - 7) прикладом каротиноїдів є меланін.
43. Виберіть правильні твердження про фікобіліни:
- 1) утворюються в меланосомах;
 - 2) містяться в червоних водоростях і ціанобактеріях;
 - 3) містяться в клітинному соку квітів, плодів, листя;
 - 4) поставляють поглинуту енергію світла до молекул хлорофілу;
 - 5) перетворюються в організмі у вітамін *A* та *K*;
 - 6) тапляються в клітинах міокарда і нейронах.

Ядро клітини

І рівень

Формат А

1. Вкажіть, що називають еухроматином:
 - 1) деспіралізовані і відкриті для транскрипції ділянки хромосом;
 - 2) конденсовані сегменти хромосом;
 - 3) запрограмовану загибель клітини;
 - 4) включення каротиноїдів у цитоплазмі клітини;
 - 5) ущільнення ядра у пошкоджених клітинах, які гинуть;
 - 6) правильної відповіді немає.
2. Вкажіть, що називають гетерохроматином:
 - 1) деспіралізовані і відкриті для транскрипції ділянки хромосом;
 - 2) конденсовані сегменти хромосом;
 - 3) запрограмовану загибель клітини;
 - 4) включення каротиноїдів у цитоплазмі клітини;
 - 5) ущільнення ядра у пошкоджених клітинах, які гинуть;
 - 6) правильної відповіді немає.
3. Вкажіть, що називають каріопікнозом:
 - 1) деспіралізовані і відкриті для транскрипції ділянки хромосом;
 - 2) конденсовані сегменти хромосом;
 - 3) запрограмовану загибель клітини;
 - 4) включення каротиноїдів у цитоплазмі клітини;
 - 5) ущільнення ядра у пошкоджених клітинах, які гинуть;
 - 6) правильної відповіді немає.
4. Вкажіть, як називається найважливіший компонент клітини, що містить її генетичний апарат:
 - 1) плазмолема;
 - 2) ядро;
 - 3) рибосома;
 - 4) Комплекс Гольджі;

- 5) лізосома.
5. Вкажіть, які клітини утворюються в результаті поділу материнської, який не супроводжується цитотомією:
 - 1) без'ядерні;
 - 2) одноядерні;
 - 3) двоядерні.
 6. Вкажіть, що називається ламіною:
 - 1) зовнішня мембрана каріолеми, на поверхні якої наявні рибосоми;
 - 2) шар переплетених проміжних філаментів, що утворюють каріоскелет;
 - 3) конденсовані сегменти хромосом, які недоступні для транскрипції;
 - 4) сіткоподібна оболонка з білка клатрину, що утворюється в ділянці едоцитозних ямок.
 7. Вкажіть клітину, основним компонентом якої є ядро:
 - 1) тромбоцит людини;
 - 2) кишкова паличка;
 - 3) нейрон.
 8. Вкажіть, у яку із названих структур переходить зовнішня мембрана ядра:
 - 1) глікокалікс;
 - 2) порожнину апарату Гольджі;
 - 3) порожнину ЕПС;
 - 4) мембрану ЕПС.
 9. Вкажіть, у яку із названих структур переходить перинуклеарний простір:
 - 1) глікокалікс;
 - 2) порожнину апарату Гольджі;
 - 3) порожнину ЕПС;
 - 4) мембрану ЕПС.
 10. Вкажіть, як називається скупчення гетерохроматину, яке відповідає одній X-хромосомі в особин жіночої статі, котра в інтерфазі скручена й неактивна:
 - 1) нуклеосома;
 - 2) каріолема;
 - 3) петельний домен;
 - 4) тільце Бара;
 - 5) мультивезикулярне тільце.
 11. Вкажіть, як називаються блоки дископодібної форми, що складаються з 8-ми гістонових молекул:
 - 1) нуклеосоми;
 - 2) петельні домени;
 - 3) хроматинові фібрили;
 - 4) тільця Бара.
 12. Вкажіть, як називаються ділянки хромосом, що утворюють ядерце:
 - 1) фібрилярні компоненти;
 - 2) ядерцеві організатори;
 - 3) петельні домени;
 - 4) перинуклеолярний хроматин.

Формат X

13. Вкажіть правильні твердження про ядерну пору:
 - 1) вона складається з глікокаліксу;
 - 2) вона складається з центральної гранула та трьох периферійних гранул;
 - 3) вона складається з центральної гранула та шести периферійних гранул;
 - 4) вона складається з центральної гранула та восьми периферійних гранул;
 - 5) комплекс ядерної пори утворює водний канал діаметром 15 мкм;
 - 6) комплекс ядерної пори утворює водний канал діаметром 9 нм;
 - 7) забезпечує перенесення у цитоплазму субодиниць рибосом;
 - 8) відповідає за адгезивні взаємодії клітини.
14. Вкажіть компоненти ядра, які можна виділити в ядрі інтерфазної клітини:
 - 1) плазмалема;
 - 2) мітохондрії;

- 3) каріолема;
 - 4) кристи;
 - 5) хроматин;
 - 6) цитоплазма;
 - 7) каріоплазма;
 - 8) ядерце.
15. Вкажіть чинники, від яких залежать розміри ядра:
- 1) кількість хромосом;
 - 2) стадії життєвого циклу клітини;
 - 3) розміри клітини;
 - 4) диференціація клітини.
16. Вкажіть хромосоми людини, що містять ядерцеві організатори:
- 1) 2-4;
 - 2) 9-12;
 - 3) 13-15;
 - 4) 16-20;
 - 5) 21-22;
 - 6) X-хромосома;
 - 7) Y-хромосома.

Прівень

Формат А

17. Вкажіть, яка з наведених функцій непрацює в ядрі клітини:
- 1) розпізнавання міжклітинної речовини;
 - 2) збереження генетичної інформації;
 - 3) реалізація генетичної інформації;
 - 4) відтворення та передача генетичної інформації.
18. Вкажіть, яка приблизно частка загального об'єму клітини припадає на ядро:
- 1) 1 %;
 - 2) 10 %;
 - 3) 60 %;
 - 4) 90 %.
19. Вкажіть чинник, від якого залежить структура ядра:
- 1) кількість хромосом;
 - 2) стадії життєвого циклу клітини;
 - 3) розміри клітини;
 - 4) диференціація клітини.
20. Вкажіть правильне твердження про клітину, яку штучно позбавили ядра:
- 1) продовжить функціонувати;
 - 2) загине протягом 1-2 діб;
 - 3) загине за 3-4 тижні;
 - 4) загине через 1-2 місяці.
21. Вкажіть діаметр нуклеосомної нитки:
- 1) 2 нм;
 - 2) 5 нм;
 - 3) 11 нм;
 - 4) 30 нм;
 - 5) 150 нм;
 - 6) 300 нм.
22. Вкажіть діаметр хроматинової фібрили:
- 1) 2 нм;
 - 2) 5 нм;
 - 3) 11 нм;
 - 4) 30 нм;
 - 5) 150 нм;
 - 6) 300 нм.
23. Вкажіть діаметр петельних доменів:

- 1) 2 нм;
 - 2) 5 нм;
 - 3) 11 нм;
 - 4) 30 нм;
 - 5) 150 нм;
 - 6) 300 нм.
24. Вкажіть вислів, що правильно характеризує фібрилярний компонент ядерця:
- 1) забарвлюється погано, містить ділянки розміщення ядерцевих організаторів;
 - 2) складається з багатьох тонких (діаметр 5 – 8 нм) ниток і розміщується переважно у внутрішній частині ядерця, він представлений переважно сукупністю первинних транскриптів рРНК;
 - 3) утворений скупченням щільних частинок діаметром 10 – 20 нм, які відповідають найбільш зрілим попередникам субодиниць рибосом.
25. Вкажіть вислів, що правильно характеризує гранулярний компонент ядерця:
- 1) забарвлюється погано, містить ділянки розміщення ядерцевих організаторів;
 - 2) складається з багатьох тонких (діаметр 5 – 8 нм) ниток і розміщується переважно у внутрішній частині ядерця, він представлений переважно сукупністю первинних транскриптів рРНК;
 - 3) утворений скупченням щільних частинок діаметром 10 – 20 нм, які відповідають найбільш зрілим попередникам субодиниць рибосом.
26. Вкажіть вислів, що правильно характеризує аморфний компонент ядерця:
- 1) забарвлюється погано, містить ділянки розміщення ядерцевих організаторів;
 - 2) складається з багатьох тонких (діаметр 5 – 8 нм) ниток і розміщується переважно у внутрішній частині ядерця, він представлений переважно сукупністю первинних транскриптів рРНК;
 - 3) утворений скупченням щільних частинок діаметром 10 – 20 нм, які відповідають найбільш зрілим попередникам субодиниць рибосом.

Формат Х

27. Вкажіть процеси, у яких важливу роль відіграє ламіна:
- 1) підтриманні форми ядра;
 - 2) впорядкованому укладанні хроматину;
 - 3) структурній організації порових комплексів;
 - 4) формуванні каріолеми під час поділу клітини;
 - 5) збереженні спадкової інформації;
 - 6) всі відповіді правильні.
28. Вкажіть, що зі сказаного про ядро клітини відповідає дійсності:
- 1) зберігає генетичну інформацію;
 - 2) при посиленні функціональної активності розміри ядра зменшуються;
 - 3) при посиленні функціональної активності розміри ядра збільшуються;
 - 4) при пригніченні функціональної активності розміри ядра зменшуються;
 - 5) при пригніченні функціональної активності розміри ядра збільшуються;
 - 6) форма ядра найчастіше відповідає формі клітини.
29. Вкажіть, правильні твердження про ядерну оболонку клітини:
- 1) інша її назва каріоплазма;
 - 2) у ній можна виділити зовнішню та внутрішню мембрани, що змикаються по всій своїй площі;
 - 3) у ній можна виділити зовнішню та внутрішню мембрани, що змикаються в ділянках ядерних пор;
 - 4) внутрішня мембрана має на своїй поверхні рибосоми;
 - 5) зовнішня мембрана має на своїй поверхні рибосоми;
 - 6) інтегральні білки зовнішньої мембрани зв'язані з ядерною пластинкою;
 - 7) інтегральні білки внутрішньої мембрани зв'язані з ядерною пластинкою.
30. Серед наведених клітин вкажіть дво- та багатоядерні:
- 1) інфузорія туфелька;
 - 2) зрілі еритроцити ссавців;
 - 3) еритроцити земноводних;

- 4) клітини епідермісу шкірки цибулі;
 - 5) клітини печінки;
 - 6) волокна поперечнопозмугованих скелетних м'язів;
 - 7) евілена зелена.
31. Вкажіть ознаки, які правильно характеризують еухроматин:
- 1) в інтерфазі деконденсований;
 - 2) завжди конденсований;
 - 3) зафарбовується слабо;
 - 4) зафарбовується інтенсивно;
 - 5) генетично активний;
 - 6) не транскрибується;
 - 7) транскрибується;
 - 8) реплікується на початку S-періоду;
 - 9) реплікується в кінці S-періоду;
 - 10) містить унікальні і помірні повтори нуклеотидів, що кодують білки, тРНК; рРНК;
 - 11) навіть незначна втрата його ділянок призводить до загибелі клітини;
 - 12) втрата його ділянок може не позначитися на життєдіяльності клітини.
32. Вкажіть ознаки, які правильно характеризують гетерохроматин:
- 1) в інтерфазі деконденсований;
 - 2) завжди конденсований;
 - 3) зафарбовується слабо;
 - 4) зафарбовується інтенсивно;
 - 5) генетично неактивний;
 - 6) не транскрибується;
 - 7) транскрибується;
 - 8) реплікується на початку S-періоду;
 - 9) реплікується в кінці S-періоду;
 - 10) містить унікальні і помірні повтори нуклеотидів, що кодують білки, тРНК; рРНК;
 - 11) навіть незначна втрата його ділянок призводить до загибелі клітини;
 - 12) втрата його ділянок може не позначитися на життєдіяльності клітини.
33. Розмістіть у правильному порядку послідовні стадії упакування хроматину у ядрі клітини:
- 1) скручування нуклеосомної нитки і формування хроматинової фібрили;
 - 2) намотування подвійної нитки ДНК на дископодібні блоки;
 - 3) утворення петельних доменів.

Формат N

34. Серед наведених тверджень про ядерну пору (ядерні пори) знайдіть три неправильні:
- 1) займають 3-35 % поверхні ядерної оболонки;
 - 2) займають 25-80 % поверхні ядерної оболонки;
 - 3) кількість ядерних пор більша у клітинах, що активно функціонують;
 - 4) пори містять два паралельних кільця (по одному з кожної поверхні каріолеми);
 - 5) пори містять чотири паралельних кільця (по одному з кожної поверхні внутрішньої та зовнішньої мембрани каріолеми);
 - 6) комплекс ядерної пори утворює водний канал діаметром 2 нм;
 - 7) комплекс ядерної пори утворює водний канал діаметром 9 нм;
 - 8) пори забезпечують перенесення в цитоплазму субодниць рибосом;
 - 9) пори забезпечують регулювання вибіркового транспорту речовин між цитоплазмою та ядром.

Клітинний цикл **І рівень**

Формат А

1. Вкажіть, що таке клітинний цикл:
- 1) сукупність явищ між двома послідовними поділами клітини або між її утворенням і

- загибеллю;
- 2) період поділу клітини;
 - 3) період підготовки клітини до наступного поділу;
 - 4) фізіологічна (запрограмована загибель клітини).
2. Виберіть правильне твердження про стабільні (стаціонарні) клітинні популяції:
 - 1) складаються з клітин, які не здатні до поділу;
 - 2) здатні не лише до оновлення, але й до росту, і збільшення маси тканини за рахунок збільшення кількості клітин та їх поліплоїдизації;
 - 3) характеризуються постійним оновленням клітин; існують лише *in vitro*;
 - 4) складаються з клітин, які мають незначну тривалість життя.
 3. Знайдіть правильне твердження про ростучі популяції клітин:
 - 1) складаються з клітин, які не здатні до поділу;
 - 2) здатні не лише до оновлення, але й до росту, і збільшення маси тканини за рахунок збільшення кількості клітин та їх поліплоїдизації;
 - 3) характеризуються постійним оновленням клітин; існують лише *in vitro*;
 - 4) складаються з клітин, які мають незначну тривалість життя.
 4. Виберіть правильний вислів про камбіальні клітинні популяції:
 - 1) складаються з клітин, які не здатні до поділу;
 - 2) здатні не лише до оновлення, але й до росту, і збільшення маси тканини за рахунок збільшення кількості клітин та їх поліплоїдизації;
 - 3) характеризуються постійним оновленням клітин;
 - 4) існують лише *in vitro*;
 - 5) складаються з клітин, які мають незначну тривалість життя;
 - 6) правильної відповіді немає.
 5. Вкажіть відповідь, яка правильно характеризує складові клітинного циклу:
 - 1) мітоз+інтерфаза;
 - 2) мітоз +анафаза;
 - 3) мейоз + телофаза;
 - 4) амітоз+мітоз.
 6. Вкажіть, що таке точка реструкції:
 - 1) поріг, після досягнення якого починається мітотичний поділ клітини;
 - 2) поріг, після досягнення клітиною якого починається синтетичний період інтерфази;
 - 3) поріг, після досягнення клітиною якого починається постсинтетичний період інтерфази;
 - 4) кінцева стадія мітозу.
 7. Вкажіть, як називаються білки, в присутності яких проявляється дія мітоз-стимулюючого фактора:
 - 1) активатори S-періоду;
 - 2) термогеніни;
 - 3) гістони;
 - 4) цикліни;
 - 5) тубуліни.
 8. Вкажіть тип поділу клітин, за рахунок якого відбувається ріст організму та розмноження більшості соматичних клітин:
 - 1) мейоз;
 - 2) мітоз;
 - 3) амітоз.
 9. Вкажіть, як називаються білкові комплекси, що формуються в ділянці центромер і можуть бути центрами складання мікротрубочок:
 - 1) опсоніни;
 - 2) цикліни;
 - 3) кінетохори;
 - 4) центріолі.
 10. Вкажіть, як називаються мікротрубочки, які лежать поза веретенем поділу і розходяться від клітинних центрів до плазмолеми радіально:

- 1) астральні;
 - 2) кінетохорні;
 - 3) полюсні;
 - 4) хромосомні.
11. Вкажіть, як називається період існування клітини між двома поділами:
 - 1) мітоз;
 - 2) мейоз;
 - 3) інтерфаза;
 - 4) клітинний цикл;
 - 5) пресинтетичний період.
 12. Вкажіть, звідки виникають нові клітини багатоклітинного організму:
 - 1) утворюються з безструктурної міжклітинної речовини;
 - 2) утворюються з волокнистої міжклітинної речовини;
 - 3) утворюються шляхом поділу материнської клітини;
 - 4) виникають у міжклітинних просторах, якщо туди потрапить вірус.
 13. Вкажіть, як називається процес, під час якого хромосоми обмінюються певними ділянками:
 - 1) кон'югація;
 - 2) профаза;
 - 3) амітоз;
 - 4) кросинговер;
 - 5) запліднення.
 14. Вкажіть найдавніший в еволюційному аспекті спосіб поділу клітини:
 - 1) мітоз;
 - 2) амітоз;
 - 3) мейоз.
 15. Вкажіть, як називається пучок мікротрубочок, що міститься в цитоплазматичному місткові, який зв'язує деякий час дочірні клітини в телофазі мітозу:
 - 1) базальне тільце;
 - 2) триплет;
 - 3) залишкове тільце;
 - 4) аксонема;
 - 5) серединне тільце.
 16. Вкажіть, як називається геномна мутація, яка полягає в зміні числа хромосом, що є некрратним гаплоїдному:
 - 1) цитотомія;
 - 2) некроз;
 - 3) поліплоїдія;
 - 4) анеуплоїдія;
 - 5) каріотипування.
 17. Вкажіть, як називаються зміни в каріотипі, прикладом яких є злипання хромосом, подвоєння їх окремих ділянок, розривання на фрагменти, випадання якоїсь ділянки, обмін фрагментами:
 - 1) ендомітоз;
 - 2) анеуплоїдія;
 - 3) аберації;
 - 4) каріотипування;
 - 6) поліплоїдія.
 18. Вкажіть, як називається діагностичне дослідження набору хромосом:
 - 1) каріотипування;
 - 2) цитогенетика;
 - 3) кон'югація;
 - 4) аберації хромосом;
 - 5) поліплоїдизація.
 19. Вкажіть, що таке ендомітоз:
 - 1) геномна мутація, яка полягає в зміні числа хромосом, що є некрратним гаплоїдному;

- 2) різновид мітозу, при якому відбувається подвоєння кількості хромосом усередині ядерної оболонки без її руйнування й утворення веретена поділу;
- 3) будь-яка зміна в каріотипі келітини;
- 4) різновид мейозу, при якому не відбувається зменшення числа хромосом.
20. Вкажіть нормальний каріотип людини:
- 1) 24 хромосоми;
 - 2) 23 хромосоми;
 - 3) 46 хромосом;
 - 4) 82 хромосоми;
 - 5) 12 хромосом.
21. Вкажіть скільки дочірніх клітин утворюється з одної материнської в результаті мітозу:
- 1) 1;
 - 2) 2;
 - 3) 4;
 - 4) 8.
22. Вкажіть, що таке поліплоїдія:
- 1) кратне збільшення кількості наборів хромосом;
 - 2) редукційний поділ клітини, при якому утворюються дочірні клітини з гаплоїдним набором хромосом;
 - 3) геномна мутація, яка полягає в зміні числа хромосом, що є некрatним гаплоїдному;
 - 4) будь-яка зміна в каріотипі клітини.
23. Вкажіть, що таке політенія:
- 1) геномна мутація, яка полягає в зміні числа хромосом, що є некрatним гаплоїдному;
 - 2) утворення гігантських хромосом у результаті множинної реплікації молекул ДНК без наступної цитотомії;
 - 3) редукційний поділ клітини, при якому утворюються дочірні клітини з гаплоїдним набором хромосом;
 - 4) діагностичне дослідження набору хромосом.
24. Вкажіть, що таке стабільні (стаціонарні) клітинні популяції:
- 1) це клітинні популяції, що характеризуються постійним оновленням клітин, загибель спеціалізованих клітин, які нездатні до поділу, врівноважується внаслідок ділення та наступної диференціації малодиференційованих камбіальних клітин;
 - 2) клітинні популяції, здатні не лише до оновлення, але й до росту і збільшення маси тканини за рахунок збільшення кількості клітин та їх поліплоїдизації;
 - 3) клітинні популяції, що складаються з клітин, які не здатні до поділу, кількість клітин у них стабілізується на початку їхньої диференціації.

Формат X

25. Вкажіть, що відбувається у пресинтетичному періоді інтерфази:
- 1) синтез білків активаторів S-періоду;
 - 2) синтез РНК;
 - 3) реплікація ДНК;
 - 4) конденсація хромосом;
 - 5) розщеплення хромосом на сестринські хроматиди.
26. Знайдіть правильні твердження про атипичний мітоз правильне? 1) для них характерна анеуплоїдія;
- 2) часто відсутня цитотомія;
 - 3) виникають в результаті пошкоджень мітотичного апарата;
 - 4) характерні для злоякісних пухлин.
27. Вкажіть правильні твердження про інтерфазу:
- 1) це період між поділами клітини;
 - 2) поділяється на два періоди (пресинтетичний та синтетичний);
 - 3) поділяється на три періоди пресинтетичний, синтетичний і постсинтетичний;
 - 4) поділяється на чотири періоди пресинтетичний, синтетичний, постсинтетичний та мітоз;
 - 5) займає не менше 90 % усього клітинного циклу.

28. Вкажіть причини, що спричиняють випадання клітини з циклу і вступання в період репродуктивного спокою:
- 1) необхідність диференціюватись для виконання специфічних функцій;
 - 2) виживання в умовах недостатньої кількості поживних речовин та факторів росту;
 - 3) здійснення репарації пошкодженої ДНК;
 - 4) необхідність здійснення реплікації ДНК.
29. Вкажіть структури, які беруть участь у формуванні веретена поділу:
- 1) центріолі;
 - 2) центромери хромосом;
 - 3) мікротрубочки;
 - 4) ядрце.
30. Вкажіть періоди та фази життєвого циклу клітини, під час яких хромосоми складаються з двох хроматид:
- 1) G₁-період;
 - 2) S-період;
 - 3) G₂-період;
 - 4) G₀-період;
 - 5) профаза;
 - 6) метафаза;
 - 7) анафаза;
 - 8) телофаза.
31. Вкажіть поділи, внаслідок яких утворюються клітини з диплоїдним набором хромосом:
- 1) мітоз;
 - 2) мейоз;
 - 3) ендомітоз;
 - 4) брунькування;
 - 5) множинний поділ.
32. Виберіть вислови, які правильно характеризують біологічне значення мітозу:
- 1) забезпечує однакову кількість хромосом у дочірніх клітинах;
 - 2) дочірні клітини генетично ідентичні між собою та материнською клітиною;
 - 3) забезпечує передачу генетичної інформації на клітинному рівні у всіх багатоклітинних організмів, що розмножуються статевим і безстатевим шляхом;
 - 4) забезпечує передачу генетичної інформації на організменному рівні у всіх організмів, що розмножуються безстатевим шляхом;
 - 4) лежить в основі розвитку, росту та регенерації.
33. Знайдіть правильні характеристики амітозу:
- 1) відбувається конденсація хромосом;
 - 2) не відбувається конденсації хромосом;
 - 3) утворюється веретено поділу;
 - 4) поділ ядра здійснюється перетяжкою або утворенням перегородки, з наступним поділом його на дві частини;
 - 5) характерний для лейкоцитів і клітин злоякісних пухлин.
34. Вкажіть ознаки, що характеризують стаціонарні клітинні популяції:
- 1) кількість клітин у такій популяції стабілізується на початку їхньої диференціації;
 - 2) коли організм починає старіти – кількість клітин у такій популяції поступово зменшується, оскільки втрати клітин не заміщуються;
 - 3) довгоживучі клітини таких популяцій виконують спеціалізовані функції, але зберігають здатність при певній стимуляції знову вступати в цикл, щоб відновити свою нормальну кількість;
 - 4) загибель спеціалізованих клітин, які нездатні до поділу, врівноважується внаслідок ділення та наступної диференціації малодиференційованих камбіальних клітин.

Формат N

35. Виберіть два правильні приклади стабільних (стаціонарних) клітинних популяцій:
- 1) епідерміс шкіри;
 - 2) нейрони;
 - 3) клітини підшлункової залози;

- 4) кардіоміоцити;
 - 5) епітелій тонкої кишки;
 - 6) клітини червоного кісткового мозку;
 - 7) усі відповіді правильні.
36. Виберіть три правильні приклади камбіальних клітинних популяцій:
- 1) епідерміс шкіри;
 - 2) нейрони;
 - 3) клітини підшлункової залози;
 - 4) кардіоміоцити;
 - 5) епітелій тонкої кишки;
 - 6) клітини червоного кісткового мозку;
 - 7) усі відповіді правильні.

II рівень

Формат А

37. Виберіть правильний приклад ростучих клітинних популяцій:
 - 1) епідерміс шкіри;
 - 2) нейрони;
 - 3) клітини щитоподібної залози;
 - 4) кардіоміоцити;
 - 5) епітелій тонкої кишки;
 - 6) клітини червоного кісткового мозку;
 - 7) усі відповіді правильні.
38. Вкажіть період інтерфази, під час якого синтезуються білки активатори S-періоду:
 - 1) постсинтетичний;
 - 2) синтетичний;
 - 3) постмітотичний.
39. Вкажіть, коли відбувається подвоєння кількості хромосом у клітині:
 - 1) у постмітотичному періоді інтерфази;
 - 2) у синтетичному періоді інтерфази;
 - 3) у постсинтетичному періоді інтерфази;
 - 4) у профазі мітозу;
 - 5) у телофазі мітозу.
40. Вкажіть, що зі сказаного правильно характеризує постсинтетичний період інтерфази:
 - 1) у ньому відбувається реплікація ДНК і синтез гістонів;
 - 2) протягом цього періоду синтезуються особливі білки – активатори S-періоду;
 - 3) у цьому періоді відбувається дозрівання центріолей, запасастся енергія, синтезується білок тубулін, який необхідний для процесу ділення;
 - 4) у цьому періоді формується мітотичне веретено;
 - 5) у цей період подвоюється кількість центріолей.
41. Вкажіть період інтерфази, в якому відбувається реплікація ДНК:
 - 1) G₁ 2) S;
 - 3) G₂;
 - 4) G₀.
42. Вкажіть фазу мітозу, в яку хромосоми розміщені в площині екватора клітини:
 - 1) телофаза;
 - 2) профаза;
 - 3) анафаза;
 - 4) метафаза.
43. Вкажіть фазу мітозу, в якій починається конденсація хромосом:
 - 1) телофаза;
 - 2) профаза;
 - 3) анафаза;
 - 4) метафаза.
44. Вкажіть фазу мітозу, в якій хромосоми розщеплюються на сестринські хроматиди і починають рухатися до протилежних полюсів клітини:
 - 1) телофаза;

- 2) профаза;
 - 3) анафаза;
 - 4) метафаза.
45. Вкажіть фазу мітозу, в якій відбувається розподіл органел між дочірніми клітинами:
- 1) телофаза;
 - 2) профаза;
 - 3) анафаза;
 - 4) метафаза.
46. Вкажіть фазу мітозу, в якій відбувається розмежування дочірніх клітин:
- 1) телофаза;
 - 2) профаза;
 - 3) анафаза;
 - 4) метафаза.
47. Вкажіть фазу мітозу, для якої характерна стадія дочірніх зірок:
- 1) телофаза;
 - 2) профаза;
 - 3) анафаза;
 - 4) метафаза.
48. Вкажіть фазу мітозу, в якій знову з'являються ядерця:
- 1) телофаза;
 - 2) профаза;
 - 3) анафаза;
 - 4) метафаза.
49. Вкажіть фазу мітозу, в якій завершується процес спіралізації хромосом і формування веретена поділу:
- 1) анафаза;
 - 2) метафаза;
 - 3) профаза;
 - 4) телофаза.
50. Вкажіть, наслідком якого з наведених явищ є трисомія:
- 1) кон'югації;
 - 2) поліплоїдизації;
 - 3) політенії;
 - 4) анеуплоїдії;
 - 5) кросинговеру.

Формат X

51. Вкажіть, які зміни відбуваються з клітиною при пошкодженні геному:
- 1) проходження клітиною циклу зупиняється;
 - 2) вмикається система репарації ДНК;
 - 3) ген p53 блокує проходження клітинного циклу доти, доки виявлене пошкодження не буде усунуто;
 - 4) якщо пошкодження усунути не вдалося, запускається програму апоптозу – запрограмованої загибелі клітини.
52. Вкажіть, які з наведених ознак неправильно характеризують пресинтетичний період інтерфази:
- 1) характеризується активним ростом клітини та синтезом білка й РНК;
 - 2) характеризується реплікацією ДНК і синтезом гістонів;
 - 3) починається відразу ж після мітотичного поділу;
 - 4) протягом цього періоду синтезуються особливі “запускаючі” білки, або, як їх ще називають, активатори S-періоду;
 - 5) у цьому періоді відбувається дозрівання центріолей, запасається енергія, синтезується білок тубулін, який необхідний для процесу ділення.
53. Вкажіть, які з наведених ознак правильно характеризують пресинтетичний період інтерфази:
- 1) характеризується активним ростом клітини та синтезом білка й РНК;
 - 2) характеризується реплікацією ДНК і синтезом гістонів;

- 3) починається відразу ж після мітотичного поділу;
 - 4) протягом цього періоду синтезуються особливі “запускаючі” білки;
 - 5) у цьому періоді відбувається дозрівання центріолей, запасається енергія, синтезується білок тубулін, який необхідний для процесу ділення.
54. Вкажіть, що зі сказаного правильно характеризує синтетичний період інтерфази:
- 1) у ньому відбувається реплікація ДНК і синтез гістонів;
 - 2) протягом цього періоду синтезуються особливі білки – активатори S-періоду;
 - 3) у цьому періоді відбувається дозрівання центріолей, запасається енергія, синтезується білок тубулін, який необхідний для процесу ділення;
 - 4) у цьому періоді формується мітотичне веретено;
 - 5) у цей період подвоюється кількість центріолей.
55. Вкажіть, що із названого відбувається в період G₁:
- 1) синтез РНК;
 - 2) утворюється веретено поділу;
 - 3) реплікація ДНК;
 - 4) синтез активаторів S-періоду;
 - 5) дозрівання центріолей.
56. Вкажіть, які з названих речовин інтенсивно синтезуються в період G₂:
- 1) РНК;
 - 2) ДНК;
 - 3) білки тубуліни;
 - 4) білки активатори S-періоду;
 - 5) АТФ.
57. Вкажіть, що зі сказаного правильно характеризує профазу мітозу:
- 1) центріолі мігрують до протилежних полюсів;
 - 2) ядерна оболонка розпадається на мембранні пухирці;
 - 3) ядерце зникає;
 - 4) починається з конденсації хромосом;
 - 5) починається з синхронного розщеплення всіх хромосом на сестринські хроматиди;
 - 6) хромосоми утворюють екваторіальну пластинку.
58. Вкажіть, що зі сказаного правильно характеризує метафазу мітозу:
- 1) хромосоми максимально конденсовані;
 - 2) мікротрубочки веретена поділу зв’язані з центромерами хромосом;
 - 3) контакт між хроматидами зберігається в ділянці центромери;
 - 4) хромосоми починають розходитися до полюсів клітини;
 - 5) хромосоми утворюють екваторіальну пластинку;
 - 6) це кінцева стадія мітозу.
59. Визначте, що зі сказаного правильно характеризує анафазу мітозу:
- 1) формується веретено поділу;
 - 2) вона починається із синхронного розщеплення всіх хромосом на сестринські хроматиди;
 - 3) дочірні хромосоми розходяться до протилежних полюсів клітини;
 - 4) сигналом до її початку служить різке підвищення концентрації Ca²⁺ в гіалоплазмі;
 - 5) в кінці цієї фази починає утворюватися клітинна перетяжка;
 - 6) відбувається розподіл органел між дочірніми клітинами.
60. Визначте, що зі сказаного правильно характеризує телофазу мітозу:
- 1) зникають ядерце і ядерна оболонка;
 - 2) реконструюються ядра дочірніх клітин;
 - 3) у кінці цієї фази починає формуватися клітинна перетяжка;
 - 4) хромосоми переміщуються в екваторіальну площину й утримуються в ній завдяки збалансованому натягу кінетохорних мікротрубочок;
 - 5) відбувається деспіралізація хромосом;
 - 6) відбувається розподіл органел між дочірніми клітинами.
61. Вкажіть клітини, для яких характерний амітотичний поділ:
- 1) відмираючі клітини епітелію;
 - 2) еритроцити;
 - 3) фолікулярні клітини яєчників;

- 4) клітини злоякісних пухлин.
62. Серед наведених клітин виберіть ті, що є прикладом стаціонарних клітинних популяцій:
- 1) нейрони;
 - 2) епітелій кишки;
 - 3) епідерміс;
 - 4) кардіоміоцити;
 - 5) клітини крові.
63. Серед наведених клітин виберіть ті, що є прикладом камбіальних клітинних популяцій:
- 1) нейрони;
 - 2) епітелій кишки;
 - 3) епідерміс;
 - 4) кардіоміоцити;
 - 5) клітини крові.

Формат N

64. Вкажіть чотири періоди життєвого циклу клітини, впродовж яких хромосоми транскрипційно неактивні:
- 1) G₁-період;
 - 2) S-період;
 - 3) G₂-період;
 - 4) профаза;
 - 5) метафаза;
 - 6) анафаза;
 - 7) телофаза.

Формат K

65. Знайдіть фази мітозу і розташуйте їх в хронологічному порядку:
- 1) постсинтетичний;
 - 2) анафаза;
 - 3) метафаза;
 - 4) пресинтетичний;
 - 5) профаза;
 - 6) телофаза;
 - 7) синтетичний.
66. Знайдіть періоди, що належать до інтерфази і розташуйте їх в хронологічному порядку:
- 1) постсинтетичний;
 - 2) профаза;
 - 3) метафаза;
 - 4) пресинтетичний;
 - 5) анафаза;
 - 6) телофаза;
 - 7) синтетичний.

Основні властивості клітини. Старіння та загибель клітин ***І рівень***

Формат A

1. Вкажіть як називається здатність живої клітини відповідати на вплив факторів внутрішнього і зовнішнього середовища зміною свого стану або діяльності:
- 1) тропізм;
 - 2) збудження;
 - 3) подразливість;
 - 4) подразник;
 - 5) подразнення.
2. Вкажіть як називається дія факторів зовнішнього або внутрішнього середовища на клітину, яка проявляється морфологічними та іншими змінами:
- 1) тропізм;
 - 2) збудження;

- 3) подразливість;
 - 4) подразник;
 - 5) подразнення.
3. Вкажіть, як називається фактор зовнішнього або внутрішнього середовища, який змінює стан клітини:
 - 1) тропізм;
 - 2) збудження;
 - 3) подразливість;
 - 4) подразник;
 - 5) подразнення.
 4. Вкажіть, як називається здатність вільноживучих клітин наближатися до джерела подразнення:
 - 1) негативний таксис;
 - 2) позитивний таксис;
 - 3) тропізм;
 - 4) апоптоз;
 - 5) некроз.
 5. Вкажіть, як називається здатність вільноживучих клітин віддалятися від джерела подразнення:
 - 1) негативний таксис;
 - 2) позитивний таксис;
 - 3) тропізм;
 - 4) апоптоз;
 - 5) некроз.
 6. Вкажіть, звідки починаються зміни клітини під час подразнення:
 - 1) з ядра;
 - 2) з цитоплазми;
 - 3) з плазмолемі;
 - 4) з гранулярної ЕПС;
 - 5) з рибосом.
 7. Вкажіть, як називається оборотне пошкодження структури і функцій клітини, що спричиняється різними ушкоджувальними агентами і характеризується перебудовою структурної організації клітини, яка перебуває на грані омертвіння. 1) паранекроз;
 - 2) некробіоз;
 - 3) анабіоз;
 - 4) циклоз.
 8. Вкажіть, як називається руйнування організму власною захисною системою:
 - 1) стрес;
 - 2) некроз;
 - 3) апоптоз;
 - 4) автоімунітет;
 - 5) таксис.
 9. Вкажіть, як називається процес випадкової або патологічної смерті живих клітин:
 - 1) апоптоз;
 - 2) некроз;
 - 3) паранекроз;
 - 4) каріолізис;
 - 5) каріопікноз.
 10. Вкажіть, як називається процес ущільнення ядра клітини при некрозі чи апоптозі:
 - 1) каріопікноз;
 - 2) каріорексис;
 - 3) каріолізис;
 - 4) циклоз.
 11. Вкажіть, як називається процес розчинення елементів ядра клітини при некрозі:
 - 1) каріопікноз;
 - 2) каріорексис;
 - 3) каріолізис;

- 4) циклоз.
12. Вкажіть, як називається фізіологічна (запрограмована) запрограмована загибель клітини:
- 1) некроз;
 - 2) апоптоз;
 - 3) каріопікноз;
 - 4) карорк西斯;
 - 5) цитотомія.
13. Вкажіть, як називається процес розпаду ядра клітини при некрозі:
- 1) каріопікноз;
 - 2) каріорексис;
 - 3) каріолізис;
 - 4) циклоз.

Формат X

14. Вкажіть чинники, які можуть стати для клітини причиною стресу:
- 1) механічне пошкодження;
 - 2) зараження вірусами;
 - 3) підвищення температури;
 - 4) нестача кисню.
15. Вкажіть, що зі сказаного про стереотипну реакцію клітини на дію стресу правильне:
- 1) в її основі лежить зміна характеру експресії генів;
 - 2) клітина починає посилено ділитися;
 - 3) посилюється синтез стресорних білків і пригнічується синтез інших;
 - 4) головним стресорним білком є білок HSP70;
 - 5) починається прискорена реплікація ДНК.
16. Серед наведених ознак старіння вкажіть морфологічні:
- 1) знижується активність ферментів;
 - 2) клітина зменшується в об'ємі;
 - 3) зменшується вміст води у клітині;
 - 4) більшість органел редукується;
 - 5) в цитоплазмі накопичується ліпофусцин;
 - 6) спостерігається вакуолізація цитоплазми та ядра;
 - 7) збільшується в'язкість цитоплазми та каріоплазми;
 - 8) зменшується ступінь дисперсності колоїдів цитоплазми та ядра;
 - 9) зростає вміст великих лізосом та елементів цитоскелета.
17. Вкажіть правильні твердження про проліферативний потенціал клітини:
- 1) він практично необмежений;
 - 2) він обернено пропорційний віку організму;
 - 3) він прямо пропорційний максимальній тривалості життя особин даного виду;
 - 4) він прямо пропорційний віку організму;
 - 5) він обернено пропорційний максимальній тривалості життя особин даного виду.
18. Вкажіть фактори, що можуть викликати некроз:
- 1) дія отрут;
 - 2) перегрівання;
 - 3) переохолодження;
 - 4) нестача кисню;
 - 5) механічні травми.
19. Вкажіть ознаки некрозу клітини:
- 1) порушується вибіркова проникність плазмолемі;
 - 2) посилюється синтетична активність клітини;
 - 3) припиняється діяльність іонних насосів;
 - 4) спостерігається дисперсія рибосом;
 - 5) розширюються цистерни ЕПС;
 - 6) клітина посилено ділиться.
20. Вкажіть морфологічні ознаки апоптозу:
- 1) втрата мікроворсинок;
 - 2) каріопікноз;

- 3) набухання цитоплазми;
 - 4) конденсація цитоплазми;
 - 5) руйнування органел;
 - 6) утворення здуттів та випинів на поверхні клітини.
21. Вкажіть, як називаються випини, що утворюються на поверхні клітини при її запрограмованій загибелі і містять життєздатні органели, та фрагменти ядра:
- 1) ендосоми;
 - 2) облямовані пухирці;
 - 3) мікроворсинки;
 - 4) апоптозні тіла;
 - 5) фагосоми.
22. Вкажіть органели, пошкодження яких прискорює руйнування клітини на пізніх стадіях некрозу:
- 1) рибосоми;
 - 2) лізосоми;
 - 3) клітинний центр;
 - 4) Агранулярна Ендоплазматична сітка.

Формат К

23. Розмістіть у хронологічному порядку такі процеси:
- 1) некробіоз;
 - 2) некроз;
 - 3) паранекроз.

II рівень

Формат А

24. Вкажіть, прикладом чого є рух евглени зеленої до освітленої ділянки водойми:
- 1) негативний фототаксис;
 - 2) негативний фототропізм;
 - 3) позитивний фототаксис;
 - 4) позитивний фототаксис;
 - 5) негативний хемотропізм;
 - 6) позитивний фототропізм.
25. Вкажіть період клітинного циклу в яку зазвичай переходить стара клітина, що втратила здатність до реплікації ДНК:
- 1) G₁-період;
 - 2) S-період;
 - 3) G₂-період;
 - 4) G₀-період.
26. Серед наведених гормонів вкажіть гормон тимуса, що сповільнює старіння:
- 1) тироксин;
 - 2) соматотропін;
 - 3) вазопресин;
 - 4) інсулін;
 - 5) тимозин.
27. Вкажіть, який з наведених чинників не є індуктором апоптозу:
- 1) фактор некрозу пухлин;
 - 2) інтерферон-γ;
 - 3) трансформуючого фактора росту-β;
 - 4) головний стресорний білок HSP70;
 - 5) глікокортикоїди.
28. Вкажіть зміни, що відбуваються у клітині при некрозі:
- 1) каріолізис;
 - 2) мітоз;
 - 3) каріопікноз;
 - 4) розривання органел та плазмолемі;
 - 5) конденсація цитоплазми;

- б) набухання цитоплазми.
29. Вкажіть висловлювання, що правильно характеризують апоптоз:
- 1) регулюється внутрішньою програмою, яка запускається зовнішніми факторами;
 - 2) індукується особливими генами-кілерами, які забезпечують синтез речовин, котрі зумовлюють загибель клітини активний;
 - 3) це контрольований генами процес загибелі клітини;
 - 4) відіграє важливу роль у підтриманні гомеостазу тканин;
 - 5) для запуску апоптозу дія пошкоджуючих фізичних та хімічних чинників повинна бути інтенсивніша ніж та, що спричиняє некроз.

Формат Х

30. Вкажіть правильні твердження про деполяризацію плазмолемі клітини при подразненні:
- 1) проникність плазмолемі клітини для іонів Na^+ різко зростає, і вони миттєво виходять з клітини;
 - 2) проникність плазмолемі клітини для іонів Na^+ різко зростає, і вони миттєво надходять у клітину;
 - 3) іони K^+ , адсорбовані на частинках цитоплазми, у великій кількості виходять із клітини;
 - 4) іони K^+ , що знаходилися в позаклітинному просторі, у великій кількості надходять у клітину.
31. Серед наведених ознак старіння вкажіть фізико-хімічні:
- 1) знижується активність ферментів;
 - 2) клітина зменшується в об'ємі;
 - 3) зменшується вміст води у клітині;
 - 4) більшість органел редукується;
 - 5) в цитоплазмі накопичується ліпофусцин;
 - 6) спостерігається вакуолізація цитоплазми та ядра;
 - 7) збільшується в'язкість цитоплазми та каріоплазми;
 - 8) зменшується ступінь дисперсності колоїдів цитоплазми та ядра;
 - 9) зростає вміст великих лізосом та елементів цитоскелета;
 - 10) зменшується ступінь дисперсності колоїдів цитоплазми й ядра.
32. Серед наведених ознак старіння вкажіть біохімічні:
- 1) знижується активність ферментів;
 - 2) клітина зменшується в об'ємі;
 - 3) зменшується вміст води у клітині;
 - 4) більшість органел редукується;
 - 5) в цитоплазмі накопичується ліпофусцин;
 - 6) спостерігається вакуолізація цитоплазми та ядра;
 - 7) збільшується в'язкість цитоплазми та каріоплазми;
 - 8) зменшується ступінь дисперсності колоїдів цитоплазми та ядра;
 - 9) зростає вміст великих лізосом та елементів цитоскелета.
33. Вкажіть, які з наведених чинників можуть служити сигналами, що запускають програму апоптозу:
- 1) дефіцит стимулюючих факторів (гормонів, факторів росту);
 - 2) сигнали, що виникають при старінні
 - 3) втрата контакту з іншими клітинами чи міжклітинною речовиною;
 - 4) вплив фізіологічних активаторів апоптозу;
 - 5) різноманітні пошкоджуючі фактори (фізичні, хімічні);
 - 6) вірусні інфекції.
34. Вкажіть ознаки апоптозу, які відрізняють його від некрозу:
- 1) регулюється внутрішньою програмою;
 - 2) призводить до загибелі клітини;
 - 3) спостерігається каріопікноз;
 - 4) органели зберігають свою цілісність;
 - 5) цитоплазма клітини набухає;
 - 6) відбувається каріорексис без руйнування каріолеми;
 - 7) наявний каріолізис.
35. Вкажіть спільні ознаки апоптозу та некрозу:

- 1) регулюється внутрішньою програмою;
 - 2) призводить до загибелі клітини;
 - 3) спостерігається каріопікноз;
 - 4) органели зберігають свою цілісність;
 - 5) цитоплазма клітини набухає;
 - 6) відбувається каріорексис без руйнування каріолеми;
 - 7) наявний каріолізис.
36. Вкажіть речовини, які передають у ядро клітини сигнал, що запускає апоптоз:
- 1) іони кальцію, 2) фосфоліпаза;
 - 3) молекули води;
 - 4) протеїдкінази;
 - 5) стресорний білок HSP70.
37. Серед наведених процесів, вкажіть ті, у яких значну роль відіграє апоптоз:
- 1) мбріогенез;
 - 2) видалення старіючих клітин у зрілих тканинах;
 - 3) інволюція зрілих тканин;
 - 4) імунні реакції;
 - 5) реакції тканин на дію шкідливих факторів;
 - 6) розвиток дегенеративних та інфекційних хвороб.
38. Вкажіть, що зі сказаного про старіючу клітину правильне:
- 1) вона втрачає здатність до реплікації ДНК;
 - 2) затримується в фазі G_1 клітинного циклу і згодом переходить в фазу G_0 ;
 - 3) вона активно проліферує;
 - 4) на неї в стані спокою не діють мутагени;
 - 5) вона чутливіша до дії мутагенів у стані спокою, ніж нормальна клітина;
 - 6) всі відповіді правильні.
39. Вкажіть, що зі сказаного про старіючу клітину неправильне:
- 1) вона втрачає здатність до реплікації ДНК;
 - 2) затримується в фазі G_1 клітинного циклу і згодом переходить в фазу G_0 ;
 - 3) вона активно проліферує;
 - 4) на неї в стані спокою не діють мутагени;
 - 5) вона чутливіша до дії мутагенів у стані спокою, ніж нормальна клітина;
 - 6) всі відповіді неправильні.

Формат N

40. Вкажіть три правильні твердження про плазмолему клітини:
- 1) зовні Na^+ в 10 разів більше, ніж у цитоплазмі, а концентрація K^+ у клітині в 30 разів більша, ніж у зовнішньому середовищі;
 - 2) 1) зовні K^+ в 10 разів більше, ніж у цитоплазмі, а концентрація Na^+ у клітині в 30 разів більша, ніж у зовнішньому середовищі;
 - 3) зовнішня поверхня плазмолемі заряджена позитивно, а цитоплазма й внутрішня поверхня – негативно;
 - 4) зовнішня поверхня плазмолемі заряджена негативно, а цитоплазма й внутрішня поверхня – позитивно;
 - 5) різниця потенціалів на зовнішній та внутрішній поверхнях становить 60–90 мВ;
 - 6) різниця потенціалів на зовнішній та внутрішній поверхнях становить 10-20 мВ;
 - 7) різниця потенціалів на зовнішній та внутрішній поверхнях становить 60-120 В.

Формат K

41. Розмістіть у правильному порядку етапи внутрішньоклітинної каталітичної реакції, яка викликана сигналом, що запускає апоптоз:
- 1) активація ферментних систем, які викликають незворотні зміни в ядрі та цитоплазмі клітини;
 - 2) передача сигналу в ядро клітини;
 - 3) вмикання процесів транскрипції та трансляції, які забезпечують синтез апоптоз-специфічних білків;
 - 4) активація летальних генів, які відповідають за розгортання програми апоптозу.

Формат B

42. Вкажіть причини старіння, якими пояснюють цей процес наступні гіпотези старіння - гіпотези помилок (А), теорії вільних радикалів (Б), теорії поперечних зшивок (В), гіпотези мозкової регуляції (Г), автоімунної теорії (Д):
- 1) причиною старіння є кінетично незалежні частинки (атоми, молекули), які мають неспарені електрони, характеризуються високою реакційною здатністю і можуть завдавати шкоди клітинним мембранам, молекулам ДНК і РНК;
 - 2) причиною старіння є мутації, які призводять до синтезу змінених РНК, а це, у свою чергу, призводить до синтезу змінених білків — ферментів, які працюють гірше, ніж нормальні, або зовсім не працюють;
 - 3) причиною старіння є виникнення “містків” між білковими молекулами та між ланцюгами в молекулах ДНК (в останньому випадку такі утвори перешкоджають синтезу РНК, а відтак і синтезу білків);
 - 4) причиною старіння є погіршення функціонування з віком В- та Т-лімфоцитів, що призводить до руйнування тіла власною захисною системою;
 - 5) старіння клітин і організмів зумовлюється поступовою втратою здатності зберігати гомеостаз, що пов'язано з порушенням контролю гіпоталамуса над гіпофізом.

Статеві клітини

І рівень

Формат А

1. Вкажіть, як називається форма статевого процесу, коли гамети не розрізняються морфологічно, але відрізняються біохімічними та фізіологічними властивостями:
 - 1) анеуплоїдія;
 - 2) гетерогамія;
 - 3) цитотомія;
 - 4) ізогамія;
 - 5) поліплоїдія.
2. Вкажіть, як називається форма статевого процесу, коли чоловічі й жіночі гамети відрізняються за формою та розмірами:
 - 1) анеуплоїдія;
 - 2) гетерогамія;
 - 3) цитотомія;
 - 4) ізогамія;
 - 5) поліплоїдія.
3. Вкажіть, що таке оогамія:
 - 1) різновид мітозу;
 - 2) різновид мейозу;
 - 2) різновид оогамії;
 - 4) різновид гетерогамії;
 - 5) різновид ендомітозу.
4. Вкажіть, як називають плазмолему яйцеклітини разом з речовиною, яка міститься між мікроворсинками, які вона утворює:
 - 1) первинна або жовткова оболонка;
 - 2) променистий вінець;
 - 3) вторинна оболонка;
 - 4) третинна оболонка;
 - 5) блискуча зона.
5. Вкажіть, що називають променистим вінцем:
 - 1) частину вторинної оболонки яйцеклітини птахів, яка містить відростки фолікулярних клітин;
 - 2) частину вторинної оболонки яйцеклітини плацентарних ссавців, яка містить відростки фолікулярних клітин;
 - 3) частину вторинної оболонки яйцеклітини птахів, яка містить ядра фолікулярних клітин;
 - 4) частину вторинної оболонки яйцеклітини плацентарних ссавців, яка містить ядра фолікулярних клітин;
 - 5) плазмолему яйцеклітини хребетних разом із речовиною, яка міститься між її

- мікрворсинками.
6. Вкажіть структури яйця птахів, які забезпечують таке положення зародкового диска, що він завжди знаходиться зверху жовтка на стороні повернутій до джерела тепла:
 - 1) зародок;
 - 2) жовткова оболонка;
 - 3) шкаралупа;
 - 4) халази.
 7. Вкажіть, як називається невеличкий отвір, що наявний у первинній та вторинній оболонках яйцеклітин головоногих моллюсків і комах:
 - 1) мікропіле;
 - 2) поровий комплекс;
 - 3) іонний канал;
 - 4) пилковхід.
 8. Вкажіть, які яйцеклітини називаються алецитальними:
 - 1) ті, що не містять відособлених жовткових включень;
 - 2) маложовткові;
 - 3) із середньою кількістю жовтка;
 - 4) багатожовткові.
 9. Вкажіть, які яйцеклітини називаються оліголецитальними:
 - 1) ті, що не містять відособлених жовткових включень;
 - 2) маложовткові;
 - 3) із середньою кількістю жовтка;
 - 4) багатожовткові.
 10. Вкажіть, які яйцеклітини називаються мезолецитальними:
 - 1) ті, що не містять відособлених жовткових включень;
 - 2) маложовткові;
 - 3) із середньою кількістю жовтка;
 - 4) багатожовткові.
 11. Вкажіть, які яйцеклітини називаються полілецитальними:
 - 1) ті, що не містять відособлених жовткових включень;
 - 2) маложовткові;
 - 3) із середньою кількістю жовтка;
 - 4) багатожовткові.
 12. Вкажіть, як називаються яйцеклітини, жовток яких рівномірно розподілений по цитоплазмі, за винятком периферійного шару (периплазма) та острівця з ядром:
 - 1) гомолецитальні;
 - 2) телолецитальні;
 - 3) центролецитальні.
 13. Вкажіть, що таке тератома:
 - 1) клітина фолікулярного епітелію звивистих каналців сім'яника;
 - 2) перша стадія профазі I мейотичного поділу;
 - 3) пухлина, яка може містити ділянки високодиференційованих тканин;
 - 4) період між першим та другим мейотичним поділом.
 14. Вкажіть правильне визначення терміну "сперматогенез":
 - 1) процес перетворення первинних статевих клітин у зрілі сперматозоїди;
 - 2) період між першим та другим мейотичним поділом;
 - 3) метаморфоз сперматид, коли вони втрачають другорядні клітинні компоненти і перетворюються на сперматозоїди;
 - 4) розвиток жіночих статевих клітин.
 15. Вкажіть правильне визначення терміну "сперміогенез":
 - 1) процес перетворення первинних статевих клітин у зрілі сперматозоїди;
 - 2) період між першим та другим мейотичним поділом;
 - 3) метаморфоз сперматид, коли вони втрачають другорядні клітинні компоненти і перетворюються на сперматозоїди;
 - 4) розвиток жіночих статевих клітин.
 16. Вкажіть правильне визначення терміну "сперматогенез":
 - 1) процес перетворення первинних статевих клітин у зрілі сперматозоїди;

- 2) період між першим та другим мейотичним поділом;
 3) метаморфоз сперматид, коли вони втрачають другорядні клітинні компоненти і перетворюються на сперматозоїди;
 4) розвиток жіночих статевих клітин.
17. Вкажіть правильне визначення терміну “сперміогенез”:
 1) процес перетворення первинних статевих клітин у зрілі сперматозоїди;
 2) період між першим та другим мейотичним поділом;
 3) метаморфоз сперматид, коли вони втрачають другорядні клітинні компоненти і перетворюються на сперматозоїди;
 4) розвиток жіночих статевих клітин.
18. Вкажіть, що таке мейоз:
 1) поділ клітин, у результаті якого кількість хромосом зменшується вдвічі й клітини переходять з диплоїдного стану в гаплоїдний;
 2) основний спосіб поділу еукаріотичних клітин, в результаті якого утворюється дві дочірні клітини з диплоїдним набором хромосом;
 3) поділ, за якого ядра перешнуровуються так, що хромосоми випадково розподіляються між дочірніми ядрами.
19. Вкажіть поділ клітини, при якому відбувається редукція кількості хромосом:
 1) мітоз;
 2) мейоз; 3) амітоз;
 4) ендомітоз.
20. Вкажіть, як називається процес, під час якого хромосоми обмінюються певними ділянками:
 1) кон'югація;
 2) профаза;
 3) амітоз;
 4) кросинговер; 5) запліднення.
21. Вкажіть стадію профазі I мейозу, коли хромосоми збираються у тонкі нитки, серед яких іноді можна виділити більш конденсовані статеві хромосоми:
 1) діакінез;
 2) лептонема;
 3) диплонема;
 4) зигонема;
 5) пахінема.
22. Вкажіть стадію профазі I мейозу, коли гомологічні хромосоми зближуються і розпочинається їх кон'югація:
 1) діакінез;
 2) лептонема;
 3) диплонема;
 4) зигонема;
 5) пахінема.
23. Вкажіть скільки бівалентів утворюється під час кон'югації в статевих клітинах людини:
 1) 64;
 2) 46;
 3) 23;
 4) 92.
24. Вкажіть стадію профазі I мейозу, коли відбувається кросинговер:
 1) діакінез;
 2) лептонема;
 3) диплонема;
 4) зигонема;
 5) пахінема.
25. Вкажіть стадію профазі I мейозу, коли гомологічні хромосоми, які прокон'югували, починають розходитися і з'являються хіазми:
 1) діакінез;
 2) лептонема;
 3) диплонема;

- 4) зигонема;
5) пахінема.
26. Вкажіть загальну кількість хроматид, яка характерна для статевих клітин людини на стадії диплонеми профазі 1 мейозу:
1) 64;
2) 46;
3) 23;
4) 92.
27. Вкажіть фазу мейозу, під час якої відбувається кон'югація хромосом:
1) профаза 1;
2) профаза 2;
3) метафаза 1;
4) метафаза 2;
5) анафаза 1;
6) анафаза 2;
7) телофаза 1;
8) телофаза 2.
28. Вкажіть, як називається період між першим та другим мейотичними поділами, характерний для тваринних клітин:
1) інтерфаза;
2) діакінез;
3) інтеркінез;
4) диплонема;
5) метаморфоз сперматид.
29. Вкажіть, як називається розвиток жіночих статевих клітин:
1) овуляція;
2) овогенез;
3) атрезія;
4) діакінез;
5) вітелогенез.
30. Вкажіть, як називають різновид овогенезу, коли яйця утворюються в будь-якій ділянці тіла:
1) аліментарний;
2) локалізований;
3) солітарний;
4) дифузний.
31. Вкажіть, як називають різновид овогенезу, коли яйця утворюються в яєчниках:
1) аліментарний;
2) локалізований;
3) солітарний;
4) дифузний.
32. Вкажіть, як називається масова дегенерація оогоній, що призводить до різкого зменшення їх кількості:
1) діакінез;
2) диплонема;
3) овуляція;
4) овогенез;
5) атрезія.
33. Вкажіть, як називається овоцит першого порядку разом зі сплюсненими фолікулярними клітинами, які не повністю його покривають:
1) примордіальний фолікул;
2) первинний фолікул;
3) одношаровий фолікул;
4) двошаровий фолікул;
5) вторинний фолікул.

34. Вкажіть, які з вказаних структур не входять до складу яйцеклітини:
- 1) ядро;
 - 2) акросома;
 - 3) дистальна центріоль;
 - 5) проксимальна центріоль;
 - 6) ооплазма;
 - 7) жовткова оболонка.
35. Вкажіть оболонки, які може мати яйцеклітина птахів:
- 1) первинна;
 - 2) вторинна;
 - 3) третинна;
 - 4) четвертинна.
36. Вкажіть, у чому полягає біологічне значення мейозу:
- 1) у забезпеченні точного розподілу носіїв спадкового матеріалу материнської клітини між двома дочірніми;
 - 2) у підтриманні сталості хромосомного набору організмів, які розмножуються статевим шляхом;
 - 3) у забезпеченні модифікаційної мінливості;
 - 4) у забезпеченні комбінативної мінливості;
 - 5) у виникненні мутацій;
 - 6) у забезпеченні поліплоїдії.
37. Вкажіть вчених, які розробили поняття зародкового шляху:
- 1) І.І Мечников;
 - 2) А.А. Максимов;
 - 3) М. Нусбаум;
 - 4) Ф. Грендел;
 - 5) А. Вейсман.
38. Вкажіть, які з названих структур належать до проміжної частини сперматозоїда:
- 1) акросома;
 - 2) мітохондріальна спіраль;
 - 3) чолик;
 - 4) проксимальна центріоль;
 - 5) осьова нитка.

Формат К

39. Розмістіть у правильній послідовності періоди сперматогенезу:
- 1) період росту;
 - 2) період розмноження;
 - 3) період формування;
 - 4) період дозрівання.
40. Розмістіть у правильному порядку частини сперматозоїда починаючи з головки:
- 1) шийка;
 - 2) проміжна частина;
 - 3) кінцевий відділ хвостика;
 - 4) головний відділ хвостика;
 - 5) головка.

II рівень

Формат А

41. Вкажіть ознаку статевих клітин властиву для оогамії:
- 1) яйцеклітина велика нерухома, а сперматозоїд дуже дрібний і зазвичай рухливий;
 - 2) яйцеклітина має невеликі розміри і здатна рухатися, а сперматозоїд великий і нерухомий;
 - 3) я сперматозоїд і яйцеклітина нерухомі і мають великі розміри;
 - 4) сперматозоїд і яйцеклітина не мають морфологічних відмінностей і розрізняються лише біохімічними та фізіологічними властивостями.
42. Вкажіть, похідними якої структури є акросома та чолик сперматозоїда:

- 1) гранулярної ЕПС;
 - 2) агранулярної ЕПС;
 - 3) пероксисом;
 - 4) комплексу Гольджі;
 - 5) мітохондрій.
43. Вкажіть, чим утворена вторинна оболонка плацентарних тварин:
- 1) складками плазмолемми та речовиною, що знаходиться між ними;
 - 2) фолікулярними клітинами;
 - 3) халазами;
 - 4) лише секретами фолікулярних клітин.
44. Вкажіть, як називається та частина вторинної оболонки яйцеклітини плацентарних ссавців, яка містить відростки фолікулярних клітин:
- 1) вітелінова оболонка;
 - 2) променистий вінець;
 - 3) блискуча зона;
 - 4) драглиста оболонка;
 - 5) акросома.
45. Вкажіть, до якої з названих структур належить драглиста оболонка яйцеклітин земноводних:
- 1) до первинної оболонки;
 - 2) до вторинної оболонки;
 - 3) до третинної оболонки.
46. Вкажіть, до якої з названих структур належить білкова оболонка яйцеклітин птахів:
- 1) до первинної оболонки;
 - 2) до вторинної оболонки;
 - 3) до третинної оболонки.
47. Вкажіть, до якої з названих структур належить надшкарлупова оболонка яйцеклітин птахів:
- 1) до первинної оболонки;
 - 2) до вторинної оболонки;
 - 3) до третинної оболонки.
48. Вкажіть, до якої з названих структур належить підшкарлупова оболонка яйцеклітин птахів:
- 1) до первинної оболонки;
 - 2) до вторинної оболонки;
 - 3) до третинної оболонки.
49. Вкажіть, до якої з названих структур належить шкарлупова оболонка яйцеклітин плазунів:
- 1) до первинної оболонки;
 - 2) до вторинної оболонки;
 - 3) до третинної оболонки.
50. Вкажіть структури яйця птахів, які забезпечують таке положення зародкового диска, що він завжди знаходиться зверху жовтка на стороні повернутій до джерела тепла:
- 1) зародок;
 - 2) жовткова оболонка;
 - 3) шкаралупа;
 - 4) халази.
51. Вкажіть тварину, яйцеклітини якої належать до первинних оліголецитальних:
- 1) їжак звичайний;
 - 2) ланцетник;
 - 3) качконіс;
 - 4) жаба озерна;
 - 5) перепілка.
52. Вкажіть тварину, яйцеклітини якої належать до вторинних оліголецитальних:
- 1) їжак звичайний;
 - 2) ланцетник;
 - 3) качконіс;

- 4) жаба озерна;
5) перепілка.
53. Вкажіть тварину, яйцеклітини якої належать до мезолецитальних:
1) їжак звичайний;
2) ланцетник;
3) качконіс;
4) жаба озерна;
5) перепілка.
54. Вкажіть, що собою являють клітини Сертолі:
1) стовбурові клітини, які дають початок первинним сперматоцитам;
2) незрілі жіночі статеві клітини;
3) різновид яйцеклітин;
4) клітини фолікулярного епітелію звивистих каналців сім'яника;
5) фолікулярні клітини кіркового шару яєчника.
55. Визначіть, які із названих структур не належать до яєчників ссавців:
1) білкова оболонка;
2) мозковий шар;
3) звивисті каналці;
4) кірковий шар.
56. Вкажіть загальну кількість пучків хроматид (тетрад), яка характерна для статевих клітин людини на стадії диплонеми профазі I мейозу:
1) 64;
2) 46;
3) 23;
4) 92.
57. Вкажіть тварину, яйцеклітини якої належать до гомолецитальних:
1) черепаха болотяна;
2) ланцетник;
3) качконіс;
4) жаба озерна;
5) перепілка.
58. Вкажіть як називаються чоловічі статеві клітини що утворюються в телофазі другого поділу мейозу, кожна з яких містить 23 хроматиди:
1) первинні сперматоцити;
2) сперматиди;
3) вторинні сперматоцити;
4) сперматозоїди.
59. Вкажіть як називаються чоловічі статеві клітини що утворюються в четвертому періоді спермогенезу:
1) первинні сперматоцити;
2) сперматиди;
3) вторинні сперматоцити;
4) сперматозоїди.
60. Вкажіть період овогенезу людини, коли утворюються овоцити першого порядку:
1) період розмноження;
2) період росту;
3) період дозрівання.

Формат Х

61. Вкажіть характерні ознаки спермогенезу, та сперматозоїдів ссавців і людини:
1) під час обох поділів мейозу дочірні клітини отримують однакову кількість цитоплазми;
2) дна дочірня клітина отримує більшу частину цитоплазми, а інша – зовсім мало;
3) починається лише по досягненні статевої зрілості і триває усе життя;
4) 1-й поділ мейозу починається ще в зародка, а завершується мейоз при настанні статевої зрілості, або безпосередньо перед менопаузою;
5) перерв не буває, увесь процес триває трохи більше 2-х місяців;
6) відбувається з тривалими перервами;

- 7) практично не містять поживних речовин і джерел енергії;
 - 8) значні запаси поживних речовин, РНК;
 - 9) протягом життя цих статевих клітин утворюється дуже багато;
 - 10) кількість цих статевих клітин обмежена.
62. Вкажіть характерні ознаки овогенезу, та яйцеклітин ссавців і людини:
- 1) під час обох поділів мейозу дочірні клітини отримують однакову кількість цитоплазми;
 - 2) дна дочірня клітина отримує більшу частину цитоплазми, а інша – зовсім мало;
 - 3) починається лише по досягненні статевої зрілості і триває усе життя;
 - 4) 1-й поділ мейозу починається ще в зародка, а завершується мейоз при настанні статевої зрілості, або безпосередньо перед менопаузою;
 - 5) перерв не буває, увесь процес триває трохи більше 2-х місяців;
 - 6) відбувається з тривалими перервами;
 - 7) практично не містять поживних речовин і джерел енергії;
 - 8) значні запаси поживних речовин, РНК;
 - 9) протягом життя цих статевих клітин утворюється дуже багато;
 - 10) кількість цих статевих клітин обмежена.
63. Вкажіть тварин з рухливими яйцеклітинами:
- 1) птахи;
 - 2) ссавці;
 - 3) губки;
 - 4) риби;
 - 5) кишквопорожнинні;
 - 6) плазуни.
64. Серед наведених речовин вкажіть білки, що входять до складу вторинної оболонки яйцеклітини птахів:
- 1) гемосидерин;
 - 2) кональбумін;
 - 3) ліпофусцин;
 - 4) білірубін;
 - 5) овідин;
 - 6) феритин;
 - 7) муцин.
65. Вкажіть тварин, яйцеклітини яких мають пергаментну та шкаралупову оболонку:
- 1) ропуха очеретяна;
 - 2) черепаха степова;
 - 3) карась сріблястий;
 - 4) тритон гребінчастий;
 - 5) крокодил нільський.
66. Вкажіть тварин, яйцеклітини яких мають білкову оболонку:
- 1) жаба озерна;
 - 2) черепаха болотяна;
 - 3) голуб сизий;
 - 4) тритон гребінчастий;
 - 5) крокодил нільський.
67. Вкажіть тварин, яйцеклітини яких належать до полілецитальних:
- 1) їжак звичайний;
 - 2) ланцетник;
 - 3) качконіс;
 - 4) жаба озерна;
 - 5) перепілка.
68. Вкажіть тварин, яйцеклітини яких належать до телolecитальних:
- 1) їжак звичайний;
 - 2) ланцетник;
 - 3) качконіс;
 - 4) жаба озерна;
 - 5) перепілка.
69. Вкажіть тварин, яйцеклітини яких ентодермального походження:

- 1) тритон альпійський;
 - 2) жаба озерна;
 - 3) плямиста саламандра;
 - 4) ящірка прудка;
 - 5) заєць русак.
70. Вкажіть тварин, яйцеклітини яких мезодермального походження:
- 1) тритон альпійський;
 - 2) жаба озерна;
 - 3) плямиста саламандра;
 - 4) ящірка прудка;
 - 5) заєць русак.
71. Вкажіть тварин, у яких первинні статеві клітини здатні до амебоїдного руху імігрують у гонади по дорзальній брижі:
- 1) пацюк сірий;
 - 2) горобець хатній;
 - 3) заєць русак;
 - 4) ворона сіра.
72. Вкажіть тварин, у яких первинні статеві клітини проникають у судини жовткового мішка і пасивно переносяться кров'ю в тіло зародка:
- 1) пацюк сірий;
 - 2) горобець хатній;
 - 3) заєць русак;
 - 4) ворона сіра.
73. Вкажіть неправильні твердження про будову головки сперматозоїда:
- 1) містить ядро;
 - 2) каріолема ядра сперматозоїда пронизана значною кількістю пор;
 - 3) передня половина ядра покрита чохлаком, в якому розміщена акросома;
 - 4) в акросомі міститься фермент гіалуронідаза;
 - 5) ядро оточене товстим шаром цитоплазмию.
74. Виберіть правильні твердження про будову головки сперматозоїда:
- 1) у тварин із внутрішнім заплідненням – асиметрична;
 - 2) у тварин із внутрішнім заплідненням – симетрична;
 - 3) у тварин із зовнішнім заплідненням головка симетрична;
 - 4) у тварин із зовнішнім заплідненням головка симетрична;
 - 5) будова головки сперматозоїда однакова у всіх тварин незалежно від способу запліднення.
75. Вкажіть, що зі сказаного про шийку сперматозоїда не відповідає дійсності:
- 1) вона відділена від головки базальною мембраною;
 - 2) у шийці розміщуються опорні фібрили;
 - 3) у шийці розміщуються дві центріолі;
 - 4) проксимальна центріоль розміщується під ядром і лежить уздовж поздовжньої осі клітини;
 - 5) дистальна центріоль розміщена перпендикулярно до проксимальної і лежить поперек поздовжньої осі клітини;
 - 6) проксимальна центріоль виконує роль базального тільця.
76. Вкажіть, що зі сказаного про сім'яники ссавців не відповідає дійсності:
- 1) зазвичай розміщуються у калитці;
 - 2) найчастіше розміщені в черевній порожнині;
 - 3) покриті оболонкою з мезотелію та білковою оболонкою;
 - 4) в сім'яниках виділяють мозковий та кірковий шари;
 - 5) вони поділені на окремі часточки, які заповнені звивистими сім'яними каналцями;
 - 6) в них розвиваються сперматозоїди.
77. Вкажіть, що зі сказаного про період розмноження чоловічих статевих клітин людини правильне:
- 1) це період в якому об'єм ядер і цитоплазми статевих клітин збільшується в чотири рази;
 - 2) набір хромосом у сперматогоній в цей період – $2n$;
 - 3) набір хромосом у сперматогоній в цей період – n ;

- 4) частина сперматогоній розмножується ще в ембріогенезі;
 5) у людини він відбувається лише в ембріогенезі;
 6) масове розмноження починається у статевозрілому віці;
 7) триває протягом усього життя і затухає під старість.
78. Вкажіть, що зі сказаного про період росту чоловічих статевих клітин людини правильне:
 1) клітини, що закінчили період росту, називаються первинними сперматоцитами;
 2) клітини, що закінчили період росту, називаються сперматогоніями;
 3) клітини, що закінчили період росту, називаються вторинними сперматоцитами;
 4) об'єм ядер і цитоплазми статевих клітин збільшується в 4 рази;
 5) об'єм ядер і цитоплазми статевих клітин збільшується в 2 рази;
 6) набір хромосом у чоловічих статевих клітинах у цей період гаплоїдний;
 7) набір хромосом у чоловічих статевих клітинах у цей період диплоїдний.
79. Вкажіть правильні твердження про сперматоцити другого порядку людини:
 1) формуються в анафазі 1 мейозу;
 2) формуються у телофазі 1 мейозу;
 3) формуються в анафазі 2 мейозу;
 4) формуються у телофазі 2 мейозу;
 5) їх утворюється 2 клітини;
 6) їх утворюється 4 клітини;
 7) їх набір хромосом n ;
 їх набір хромосом $2n$;
 8) кожна з хромосом такої клітини складається із 4 хроматид;
 9) кожна з хромосом такої клітини складається із 2 хроматид.
80. Вкажіть, що зі сказаного про період розмноження овогенезу людини не відповідає дійсності:
 1) у людини він відбувається лише в ембріогенезі;
 2) включає дві фази:
 превітелогенез та вітелогенез;
 3) починається з 3-го місяця ембріогенезу;
 4) починається лише після контакту яйцеклітини зі сперматозоїдом 5)наприкінці 2-го місяця ембріогенезу завершується формування яєчника, первинні статеві клітини перестають розмножуватись і перетворюються на оогонії.

Формат К

81. Розмістіть у правильній послідовності фази мейозу:
 1) профаза 1;
 2) профаза 2;
 3) метафаза 1;
 4) метафаза 2;
 5) анафаза 1;
 6) анафаза 2;
 7) телофаза 1;
 8) телофаза 2;
 9) інтеркінез. **Правильна відповідь: 135792468**
82. Розмістіть у правильній послідовності стадії профазі 1 мейозу:
 1) діакінез;
 2) лептонема;
 3) диплонема;
 4) зигонема;
 5) пахінема. **Правильна відповідь: 24531**
83. Розмістіть вказані структури (починаючи зі звивистих сім'яних каналців) у правильному порядку:
 1) звивисті сім'яні каналці;
 2) сітка сім'яника;
 3) канал придатка сім'яника;

- 4) виносні каналці;
- 5) прями каналці. **Правильна відповідь: 15243**

Порівняння клітинної організації прокариот та еукариот
І рівень

Формат А

1. Вкажіть, які прокаріотичні організми називають анаеробними:
 - 1) ті, що нездатні до фотосинтезу органічних сполук;
 - 2) ті, що використовують для синтезу органічних сполук енергію хімічних реакцій;
 - 3) ті, що отримують енергію за рахунок окиснення органічних сполук;
 - 4) ті, що отримують енергію за рахунок безкисневого розщеплення органічних сполук;
 - 5) гнильні бактерії.
2. Серед наведених органел вкажіть ті, що характерні для прокариот:
 - 1) нуклеоїд;
 - 2) комплекс Гольджі;
 - 3) газові вакуолі;
 - 4) травні вакуолі;
 - 5) рибосоми; 6) клітинний центр.
3. Вкажіть основний структурний компонент оболонки клітин прокариот:
 - 1) хітин;
 - 2) целюлоза;
 - 3) пептидоглікан муреїн;
 - 4) гемоглобін.
4. Вкажіть, що таке мезосоми:
 - 1) газові вакуолі прокариот, що підтримують клітину у воді в завислому стані;
 - 2) включення цитоплазми прокариот, що містять бактеріохлорофіли;
 - 3) включення цитоплазми прокариот, що містять водорозчинні пігменти білкової природи – фікобіліпротеїди;
 - 4) тільця, утворені впинанням цитоплазматичної мембрани в середину клітин прокариот, в яких синтезується АТФ;
 - 5) включення цитоплазми прокариот, які містять фермент, що прискорює фіксацію вуглекислого газу при фото- і хемосинтезі.
5. Вкажіть, що таке аеросоми:
 - 1) газові вакуолі прокариот, що підтримують клітину у воді в завислому стані;
 - 2) включення цитоплазми прокариот, що містять бактеріохлорофіли;
 - 3) включення цитоплазми прокариот, що містять водорозчинні пігменти білкової природи – фікобіліпротеїди;
 - 4) тільця, утворені впинанням цитоплазматичної мембрани в середину клітин прокариот, в яких синтезується АТФ;
 - 5) включення цитоплазми прокариот, які містять фермент, що прискорює фіксацію вуглекислого газу при фото- і хемосинтезі.
6. Вкажіть, що таке хлоросоми:
 - 1) газові вакуолі прокариот, що підтримують клітину у воді в завислому стані;
 - 2) включення цитоплазми прокариот, що містять бактеріохлорофіли;
 - 3) включення цитоплазми прокариот, що містять водорозчинні пігменти білкової природи – фікобіліпротеїди;
 - 4) тільця, утворені впинанням цитоплазматичної мембрани в середину клітин прокариот, в яких синтезується АТФ;
 - 5) включення цитоплазми прокариот, які містять фермент, що прискорює фіксацію вуглекислого газу при фото- і хемосинтезі.
7. Вкажіть, що таке фікобілісоми:
 - 1) газові вакуолі прокариот, що підтримують клітину у воді в завислому стані;
 - 2) включення цитоплазми прокариот, що містять бактеріохлорофіли;
 - 3) включення цитоплазми прокариот, що містять водорозчинні пігменти білкової природи – фікобіліпротеїди;
 - 4) тільця, утворені впинанням цитоплазматичної мембрани в середину клітин прокариот, в яких синтезується АТФ;

- 5) включення цитоплазми прокаріот, які містять фермент, що прискорює фіксацію вуглекислого газу при фото- і хемосинтезі.
8. Вкажіть, що таке карбоксисоми:
- 1) газові вакуолі прокаріот, що підтримують клітину у воді в завислому стані;
 - 2) включення цитоплазми прокаріот, що містять бактеріохлорофіли;
 - 3) включення цитоплазми прокаріот, що містять водорозчинні пігменти білкової природи – фікобіліпротеїди;
 - 4) тільця, утворені впинанням цитоплазматичної мембрани в середину клітин прокаріот, в яких синтезується АТФ;
 - 5) включення цитоплазми прокаріот, які містять фермент, що прискорює фіксацію вуглекислого газу при фото- і хемосинтезі.
9. Вкажіть, як називається матрикс цитоплазми прокаріот:
- 1) цитоплазма;
 - 2) цитозоль;
 - 3) циклоз;
 - 4) нуклеоїд.
10. Вкажіть, що називають нуклеоїдом:
- 1) газову вакуолю прокаріот, що підтримує клітину у воді в завислому стані;
 - 2) тільце, утворене впинанням цитоплазматичної мембрани в середину клітин прокаріот, в якому синтезується АТФ;
 - 3) ядерний апарат прокаріот;
 - 4) ядерний апарат еукаріот;
 - 5) ядерце еукаріот.
11. Вкажіть як називаються організми, клітини яких не мають ядра:
- 1) еукаріоти;
 - 2) прокаріоти;
 - 3) автотрофи;
 - 4) гетеротрофи
12. Вкажіть, скільки шарів нараховують первинні оболонки рослинних клітин:
- 1) 1;
 - 2) 2;
 - 3) 3;
 - 4) 4;
 - 5) 5.
13. Вкажіть, що таке лігніфікація:
- 1) постійний рух цитоплазми в живих клітинах еукаріот;
 - 2) здерев'яніння клітинних оболонок рослинних клітин.
 - 3) запрограмована загибель клітин, що контролюється внутрішніми механізмами;
 - 4) обмін гомологічних хромосом ділянками у мейозі;
 - 5) одна з фаз клітинного циклу.
14. Вкажіть, що таке грани:
- 1) складки внутрішньої мембрани хлоропластів;
 - 2) складки внутрішньої мембрани мітохондрій;
 - 3) сплюснені вакуолі або мішочки;
 - 4) група тилакоїдів, що нагадує стопку монет;
 - 5) група ламел, яка нагадує стопку монет.

Формат X

15. Вкажіть речовини, що входять до складу клітинної стінки прокаріот:
- 1) целюлоза;
 - 2) муреїн; 3) фосфоліпіди;
 - 4) білки;
 - 5) ліпополісахариди.
16. Вкажіть ознаки, які відрізняють грамнегативні бактерії від грампозитивних:
- 1) їхня стінка не забарвлюється специфічними барвниками;
 - 2) на них не діє пеніцилін;

- 3) у них є ядро;
 4) у них є додаткова зовнішня мембрана
 5) у них є мітохондрії;
 6) у них є комплекс Гольджі.
17. Серд наведених структур прокариотних клітин вкажіть постійні:
 1) клітинна оболонка;
 2) капсула;
 3) цитоплазматична мембрана;
 4) цитоплазма;
 5) джгутики;
 6) нуклеоїд;
 7) фімбрії.
18. Серд наведених структур прокариотних клітин вкажіть тимчасові:
 1) клітинна оболонка;
 2) капсула;
 3) цитоплазматична мембрана;
 4) цитоплазма;
 5) джгутики;
 6) нуклеоїд;
 7) фімбрії.
19. Вкажіть організми, які належать до еукариот:
 1) рослини;
 2) бактерії;
 3) тварини;
 4) ціанобактерії;
 5) гриби.
20. Вкажіть організми, які належать до прокариот:
 1) рослини;
 2) бактерії;
 3) тварини;
 4) ціанобактерії
 5) гриби.
21. Вкажіть, які способи розмноження властиві для бактерій:
 1) шляхом кон'югації;
 2) спорами;
 3) поділом клітини навпіл;
 4) за допомогою яйцеклітин та сперматозоїдів.
22. Вкажіть, які з наведених речовин входять до складу клітинної стінки рослин:
 1) муреїн;
 2) хітин;
 3) целюлоза;
 4) суберини;
 5) лігнін.
23. Вкажіть риси, що відрізняють грамнегативні бактерії від грампозитивних:
 1) відсутність ядра;
 2) менша товщина муреїнової стінки;
 3) більша товщина муреїнової стінки;
 4) наявність периплазматичного простору;
 5) муреїнова стінка тісно прилягає до цитоплазматичної мембрани;
 6) після фарбування розчином Люголя і подальшої обробки спиртом знебарвлюються.
24. Вкажіть правильні твердження про фімбрії прокариот:
 1) вони довші й товстіші, ніж джгутики;
 2) вони коротші й тонші, ніж джгутики;
 3) побудовані з білка піліну;
 4) побудовані з білка флагеліну;
 5) допомагають бактеріям прилипати до субстрату;
 6) виконують локомоторну функцію.
25. Вкажіть, які з наведених речовин входять до складу клітинної стінки рослин:
 1) муреїн;

- 2) хітин;
- 3) целюлоза;
- 4) суберини;
- 5) лігнін.

Прівень

Формат А

26. Вкажіть явище, що підвищує спадкову мінливість прокариот:
 - 1) розмноження нестатевим способом – поділом;
 - 2) брунькування;
 - 3) хемосинтез;
 - 4) спороутворення;
 - 5) кон'югація.
27. Вкажіть, який вигляд має нуклеоїд прокариот:
 - 1) лінійні хромосоми, що складаються з двох ниток ДНК та білків, оточені каріолемою;
 - 2) лінійні хромосоми, що складаються з двох ниток ДНК та білків, позбавлені каріолеми;
 - 3) одноланцюгова нитка ДНК, замкнута в кільце;
 - 4) переплетена дволанцюгова нитка ДНК, замкнута в кільце.
28. Вкажіть назву основної запасної речовини прокариотних клітин:
 - 1) крохмаль;
 - 2) волютин;
 - 3) інουλін;
 - 4) глікоген.
29. Вкажіть, для чого бактерії утворюють спори:
 - 1) для розмноження;
 - 2) для переживання несприятливих умов;
 - 3) у такому стані вони інтенсивніше живляться;
 - 4) для фотосинтезу.
30. Вкажіть, що утворюють бактерії і корені вищих рослин вступаючи в симбіотичні відносини:
 - 1) лишайники;
 - 2) мікоризу;
 - 3) бактеріоризу;
 - 4) цвіль;
 - 5) плодові тіла.
31. Вкажіть, яку функцію виконують у прокаріо пілі (фімбрії другого типу):
 - 1) локомоторну;
 - 2) формування веретена поділу;
 - 3) прилипання до субстрату;
 - 4) фагоцитарну;
 - 5) передачу генетичного матеріалу.
32. Вкажіть організми здатні фіксувати атмосферний азот:
 - 1) бульбочкові бактерії;
 - 2) яблуня;
 - 3) черепаха болотяна;
 - 4) пацюк сірий;
 - 5) білий гриб.
33. Вкажіть для яких організмів характерний поділ клітини на компартаменти:
 - 1) прокариот;
 - 2) еукариот;
 - 3) лише для грибів.
34. Вкажіть організми у живих клітинах яких відсутній спрямований рух цитоплазми:
 - 1) бактерії;
 - 2) рослини;
 - 3) тварини;
 - 4) грибию
35. Вкажіть, для клітин яких організмів характерні первинні оболонки, вторинні оболонки та

- серединна пластинка:
- 1) це складові плазмолеми прокариот;
 - 2) це складові клітинної стінки бактерій;
 - 3) це складові плазмолеми тваринних клітин;
 - 4) це складові клітинної стінки рослинних клітин.
36. Серед наведених типів пластид вкажіть той, що є кінцевим етапом їхнього розвитку:
- 1) лейкопласт;
 - 2) хлоропласт;
 - 3) хромопласт;пропластида.
37. Вкажіть, де у хлоропластах знаходяться хлорофіли та каротиноїди:
- 1) у матриксі;
 - 2) у міжмембранному просторі;
 - 3) у тилакоїдах;
 - 4) у ядрах;
 - 5) у рибосомах.

Формат X

38. Серед наведених організмів вкажіть ті, на зрізі джгутика яких помітні дев'ять подвійних мікротрубочок на периферії та ще дві в центрі:
- 1) носток;
 - 2) фотосинтезуюча бактерія;
 - 3) хламідомонада;
 - 4) євгена зелена;
 - 5) амеба протей.
39. Вкажіть організми, при поділі клітин яких НЕ утворюється веретено поділу:
- 1) жаба озерна;
 - 2) глеобактер;
 - 3) амеба протей;
 - 4) цибуля;
 - 5)
40. Вкажіть, що зі сказаного про плазмолему прокариот правильне:
- 1) є обов'язковим компонентом клітини;
 - 2) наявна лише у грампозитивних бактерій;
 - 3) складається з фосfolіпідного подвійного шару, у який занурені молекули білків;
 - 4) складається з трьох шарів: зовнішнього та внутрішнього білкових, між якими знаходиться подвійний шар ліпідів;
 - 5) це білково-ліпідний комплекс, у якому на білки припадає 15 – 50 %, а на ліпіди – 50 – 75 %;
 - 6) білково-ліпідний комплекс, у якому на білки припадає 50 – 75 %, а на ліпіди – 15 – 50 %.
41. Вкажіть, що зі сказаного про рибосоми прокариот відповідає дійсності:
- 1) складаються з рибонуклеїнових кислот і білків;
 - 2) це мембранні органели;
 - 3) функція – синтез білків;
 - 4) функція – синтез АТФ;
 - 5) коефіцієнт седиментації 70 S;
 - 6) коефіцієнт седиментації 80 S.
42. Вкажіть, що зі сказаного про джгутики прокариот неправильне:
- 1) кількість може коливатися від одного до сотні;
 - 2) вони є у всіх прокариот;
 - 3) побудовані з білка піліну;
 - 4) побудовані з білка флагеліну;
 - 5) прикріплені до базального тільця;
 - 6) основу джгутиків становить асонема, формула якої $(9 \times 2) + 2$.
43. Вкажіть неправильні твердження про спори бактерій:
- 1) спороутворення характерне для всіх бактерій;
 - 2) центральна частина спори складається з білків і нуклеїнових кислот;
 - 3) серцевина містить рибосоми, ферменти, ліпіди і низькомолекулярні сполуки;
 - 4) центральна частина спори оточена цитоплазматичною мембраною стійкої проти дії

- несприятливих умов;
 5) при спороутворенні у клітині збільшується кількість вільної води;
 6) здатні існувати сотні років і потрапивши в сприятливі умови проростати.
44. Вкажіть правильні твердження про слизову капсулу прокаріот:
- 1) наявна у всіх бактерій;
 - 2) наявна у деяких бактерій;
 - 3) містять до 40 % води;
 - 4) містять до 98 % води;
 - 5) за хімічним складом – поліпептиди або полісахариди;
 - 6) захищають клітину від висихання та механічних пошкоджень;
 - 7) забезпечують стійкість до антитіл та фагоцитозу;
 - 8) служать для розмноження бактерій.
45. Вкажіть, які з наведених ознак правильно характеризують прокаріот:
- 1) ДНК замкнута в кільце, міститься у цитоплазмі;
 - 2) лінійні молекули ДНК, сполучені з білками та РНК, утворюють хромосоми;
 - 3) відсутні мембранні органели;
 - 4) наявні мембранні органели;
 - 5) дихання відбувається в мезосомах;
 - 6) аеробне дихання відбувається в мітохондріях;
 - 7) джгутики з білка флагеліну, не оточені цитоплазматичною мембраною;
 - 8) джгутики з тубулінових трубочок, що утворюють осьову нитку, оточені цитоплазматичною мембраною.
46. Вкажіть, які з наведених ознак правильно характеризують еукаріот:
- 1) ДНК замкнута в кільце, міститься у цитоплазмі;
 - 2) лінійні молекули ДНК, сполучені з білками та РНК, утворюють хромосоми;
 - 3) відсутні мембранні органели;
 - 4) наявні мембранні органели;
 - 5) дихання відбувається в мезосомах;
 - 6) аеробне дихання відбувається в мітохондріях;
 - 7) джгутики з білка флагеліну, не оточені цитоплазматичною мембраною;
 - 8) джгутики з тубулінових трубочок, що утворюють осьову нитку, оточені цитоплазматичною мембраною.
47. Вкажіть, що зі сказаного про вакуолі рослинних клітин відповідає дійсності:
- 1) зазвичай зріла клітина має одну велику центральну вакуолю;
 - 2) це мембранні органели;
 - 3) заповнені клітинним соком;
 - 4) тонопласт вакуоль має вибіркову проникність;
 - 5) можуть накопичувати продукти життєдіяльності;
 - 6) беруть участь в регулюванні осмотичного тиску.

Формат N

48. Серед наведених морфологічних та функціональних ознак вкажіть три, які відрізняють прокаріот від еукаріот:
- 1) наявність плазматичної мембрани;
 - 2) наявність клітинної стінки;
 - 3) відсутність ядра;
 - 4) відсутність комплексу Гольджі;
 - 5) наявність глікокаліксу;
 - 6) відсутність ендоплазматичної сітки;
 - 7) гетеротрофне живлення;
 - 8) утворення веретена поділу під час ділення клітини на дві дочірні;
 - 9) відсутність рибосом;
 - 10) наявність запасних поживних речовин у цитоплазмі.

Загальні закономірності диференціації клітин та формування тканин в онтогенезі
I рівень

Формат A

1. Вкажіть, що таке детермінація тканин:
 - 1) процес, який “закріплює” чи “програмує” властиві для кожної тканини напрямки розвитку;
 - 2) дія будь-якого чинника, який безпосередньо оточує клітину і змушує її до певної міри диференціюватися;
 - 3) процес, під час якого клітини певної тканини реалізують закріплені детермінацією потенції, тобто проходять ряд стадій розвитку, поступово набуваючи структурних та функціональних властивостей зрілих елементів;
 - 4) сукупність усіх клітин, які складають дану лінію диференціації, – від недиференційованих (стовбурових) до найбільш зрілих (диференційованих);
 - 5) перетворення однієї тканини в іншу.
2. Вкажіть, що таке індукція:
 - 1) процес, який “закріплює” чи “програмує” властиві для кожної тканини напрямки розвитку;
 - 2) дія будь-якого чинника, який безпосередньо оточує клітину і змушує її до певної міри диференціюватися;
 - 3) процес, під час якого клітини певної тканини реалізують закріплені детермінацією потенції, тобто проходять ряд стадій розвитку, поступово набуваючи структурних та функціональних властивостей зрілих елементів;
 - 4) сукупність усіх клітин, які складають дану лінію диференціації, – від недиференційованих (стовбурових) до найбільш зрілих (диференційованих);
 - 5) перетворення однієї тканини в іншу.
3. Вкажіть, що таке диференціація:
 - 1) процес, який “закріплює” чи “програмує” властиві для кожної тканини напрямки розвитку;
 - 2) дія будь-якого чинника, який безпосередньо оточує клітину і змушує її до певної міри диференціюватися;
 - 3) процес, під час якого клітини певної тканини реалізують закріплені детермінацією потенції, тобто проходять ряд стадій розвитку, поступово набуваючи структурних та функціональних властивостей зрілих елементів;
 - 4) сукупність усіх клітин, які складають дану лінію диференціації, – від недиференційованих (стовбурових) до найбільш зрілих (диференційованих);
 - 5) перетворення однієї тканини в іншу.
4. Вкажіть, що таке диферон:
 - 1) процес, який “закріплює” чи “програмує” властиві для кожної тканини напрямки розвитку;
 - 2) дія будь-якого чинника, який безпосередньо оточує клітину і змушує її до певної міри диференціюватися;
 - 3) процес, під час якого клітини певної тканини реалізують закріплені детермінацією потенції, тобто проходять ряд стадій розвитку, поступово набуваючи структурних та функціональних властивостей зрілих елементів;
 - 4) сукупність усіх клітин, які складають дану лінію диференціації, – від недиференційованих (стовбурових) до найбільш зрілих (диференційованих);
 - 5) перетворення однієї тканини в іншу.
5. Вкажіть, що таке метаплазія:
 - 1) процес, який “закріплює” чи “програмує” властиві для кожної тканини напрямки розвитку;
 - 2) дія будь-якого чинника, який безпосередньо оточує клітину і змушує її до певної міри диференціюватися;
 - 3) процес, під час якого клітини певної тканини реалізують закріплені детермінацією потенції, тобто проходять ряд стадій розвитку, поступово набуваючи структурних та функціональних властивостей зрілих елементів;
 - 4) сукупність усіх клітин, які складають дану лінію диференціації, – від недиференційованих (стовбурових) до найбільш зрілих (диференційованих);
 - 5) перетворення однієї тканини в іншу.
6. Вкажіть, які клітини називаються стовбуровими:
 - 1) будь-які клітини циліндричної форми;

- 2) клітини центральної частини стебла дерев'янистих рослин;
 - 3) найменш диференційовані клітини тієї чи тієї тканини, які є джерелом розвитку інших її клітин;
 - 4) найбільш диференційовані (зрілі) клітини тієї чи іншої тканини.
7. Вкажіть, як називається сукупність стовбурових, напівстовбурових клітин та клітин-попередниць:
 - 1) стовбур;
 - 2) диферон;
 - 3) дерермінація;
 - 4) камбій.
 8. Вкажіть, як називається камбій якщо його елементи знаходяться за межами тканини:
 - 1) дифузним;
 - 2) локалізованим;
 - 3) винесеним.
 9. Вкажіть, як називається камбій якщо його елементи зосереджені в певних ділянках тканини:
 - 1) дифузним;
 - 2) локалізованим;
 - 3) винесеним.
 10. Вкажіть, як називається камбій якщо його елементи розсіяні в тканині серед диференційованих клітин:
 - 1) дифузним;
 - 2) локалізованим;
 - 3) винесеним.
 11. Вкажіть, що таке проліферація:
 - 1) процес, який “закріплює” чи “програмує” властиві для кожної тканини напрямки розвитку;
 - 2) дія будь-якого чинника, який безпосередньо оточує клітину і змушує її до певної міри диференціюватися;
 - 3) процес, під час якого клітини певної тканини реалізують закріплені детермінацією потенції, тобто проходять ряд стадій розвитку, поступово набуваючи структурних та функціональних властивостей зрілих елементів;
 - 4) збільшення кількості клітин шляхом поділу;
 - 5) перетворення однієї тканини в іншу.

II рівень

Формат А

12. Вкажіть, які клітини дають початок напівстовбуровим клітинам:
 - 1) зрілі диференційовані;
 - 2) стовбурові;
 - 3) клітини-попередниці;
 - 4) ніякі – вони утворюються з міжклітинної речовини.
13. Вкажіть, які клітини дають початок клітинам-попередницям:
 - 1) зрілі диференційовані;
 - 2) стовбурові;
 - 3) напівстовбурові;
 - 4) ніякі – вони утворюються з міжклітинної речовини.
14. Вкажіть тканину, камбій якої локалізований:
 - 1) епітелій щитоподібної залози;
 - 2) хрящова тканина;
 - 3) мезотелій;
 - 4) гладенька м'язова тканина;
 - 5) кісткова тканина;
 - 6) багатошаровий зроговілий епітелій шкіри.

Формат Х

15. Вкажіть ознаки характерні для стовбурових клітин тваринних тканин:
 - 1) під час ембріогенезу є у всіх тканинах;

- 2) у зрілих організмах є не у всіх тканинах;
 - 3) утворюють популяцію, яка сама себе підтримує;
 - 2) рідко діляться;
 - 3) стійкі до дії пошкоджуючих факторів;
 - 4) можуть бути джерелом розвитку кількох видів клітин.
16. Вкажіть тканини, камбій яких дифузний:
- 1) епітелій щитоподібної залози;
 - 2) хрящова тканина;
 - 3) мезотелій;
 - 4) гладенька м'язова тканина;
 - 5) кісткова тканина;
 - 6) багатошаровий зроговілий епітелій шкіри.
17. Вкажіть тканини, камбій яких винесений:
- 1) епітелій щитоподібної залози;
 - 2) хрящова тканина;
 - 3) мезотелій;
 - 4) гладенька м'язова тканина;
 - 5) кісткова тканина;
 - 6) багатошаровий зроговілий епітелій шкіри.
18. З'ясуйте, чому репродукція клітин та їхня диференціація найчастіше є антагоністичними процесами:
- 1) тому, що діляться зазвичай неспеціалізовані (недиференційовані) клітини, які неможуть виконувати певних функцій;
 - 2) тому, що високодиференційовані(спеціалізовані) клітини зазвичай нездатні до поділу;
 - 3) тому, що недиференційовані клітини нездатні до поділу, а диференційовані неможуть виконувати певних функцій.

Епітеліальна тканина

І рівень

Формат А

1. Укажіть, чим покрита волосиста частина голови людини:
 - 1) багатошаровим зроговілим плоским епітелієм;
 - 2) багатошаровим незроговілим призматичним епітелієм;
 - 3) багатошаровим незроговілим кубічним епітелієм;
 - 4) багатошаровим незроговілим плоским епітелієм;
 - 5) багатошаровим слабозроговілим плоским епітелієм.
2. Відсутність клітин інших тканин та неклітинних форм живої речовини, граничне положення, полярна диференціація клітин характеризують (знайдіть правильне продовження):
 - 1) нервову тканину;
 - 2) сполучну тканину;
 - 3) епітеліальну тканину;
 - 4) м'язову тканину.
3. Укажіть, які залози називаються екзокринними екзоепітеліальними:
 - 1) залози, комплекси залозистих клітин яких занурюються з епітелію в підлягаючу тканину;
 - 2) залози, комплекси залозистих клітин яких розміщуються в межах пласта епітеліальних тканин;
 - 3) усі дрібні екзокринні залози;
 - 4) екзокринні залози, секторні відділи яких мають епітеліальне походження;
 - 5) усі трубчасті залози.
4. Одношаровий однорядний плоский епітелій у ссавців вистилає (знайдіть правильне продовження):
 - 1) поверхню шкіри, шлунок;
 - 2) сечовий міхур, сечоводи;
 - 3) кишечник, шлунок;
 - 4) волосисту частину шкіри;

- 5) легеневі альвеоли, навколосерцеву сумку.
5. Виберіть, який епітелій вистилає кишечник ссавців:
 - 1) одношаровий багаторядний призматичний війчастий епітелій;
 - 2) одношаровий однорядний призматичний мікроросинчастий епітелій;
 - 3) одношаровий багаторядний перехідний епітелій;
 - 4) багатошаровий зроговілий плоский епітелій;
 - 5) багатошаровий незроговілий призматичний епітелій.
 6. Виберіть складні розгалужені трубчасті залози:
 - 1) сальні залози;
 - 2) залози дна шлунка;
 - 3) залози шкіри земноводних;
 - 4) слізні залози;
 - 5) потові залози.
 7. Укажіть, де трапляється однорядний епітеліальний симпласт:
 - 1) тонка кишка ссавців;
 - 2) середній відділ кишечника безхребетних;
 - 3) епідерміс стьожкових червів;
 - 4) рогівка ока зерноїдних птахів;
 - 5) вистилка сечового міхура людини.
 8. Вкажіть, яка називаються залози, у яких комплекси залозистих клітин занурюються з епітелію в підлягаючу тканину
 - 1) ендокринні;
 - 2) ендоепітеліальні;
 - 3) екзоепітеліальні;
 - 4) екзокринні;
 - 5) альвеолярні.
 9. Укажіть, яким епітелієм вистелені порожнина рота і рогівка ока плацентарних ссавців:
 - 1) багатошаровим незроговілим призматичним епітелієм;
 - 2) багатошаровим слабозроговілим епітелієм;
 - 3) багатошаровим зроговілим плоским епітелієм;
 - 4) одношаровим однорядним кубічним епітелієм;
 - 5) багатошаровим незроговілим плоским епітелієм.
 10. Визначте, чим вистелені внутрішня поверхня шлунка і кишечника людини:
 - 1) одношаровим однорядним призматичним епітелієм;
 - 2) міоепітелієм;
 - 3) одношаровим багаторядним призматичним епітелієм;
 - 4) одношаровим однорядним плоским епітелієм;
 - 5) мезотелієм.
 11. Вкажіть речовину, яку виділяють клітини поверхневого шару одношарового багаторядного перехідного епітелію:
 - 1) сіаломуцин;
 - 2) глікопептид муреїн;
 - 3) хітин;
 - 4) гепарин;
 - 5) гемоглобін.
 12. З'ясуйте, у якому випадку залози називаються ендоепітеліальними:
 - 1) якщо комплекси епітеліальних залозистих клітин розміщені в межах пласту епітеліальних клітин;
 - 2) якщо секрет залозистих клітин виділяється безпосередньо в кров, або лімфу;
 - 3) якщо комплекси епітеліальних залозистих клітин розміщені нижче пласту епітеліальних клітин - занурені в сполучну тканину;
 - 4) якщо комплекси епітеліальних залозистих клітин розміщені під ендотелієм;
 - 5) якщо секрет залозистих клітин виділяється по протоках в зовнішнє середовище.
 13. Вкажіть варіант відповіді, у якій фазі секреторного циклу розміщені в правильному порядку:
 - 1) фаза накопичення, фаза поглинання, фаза виведення секрету, фаза синтезу секрету;
 - 2) фаза поглинання, фаза синтезу секрету, фаза накопичення, фаза виведення секрету;

- 3) фаза виведення секрету, фаза накопичення, фаза синтезу секрету, фаза поглинання;
 4) фаза поглинання, фаза виведення секрету, фаза накопичення, фаза синтезу секрету.
14. З'ясуйте, клітини якого епітелію мають однакові розміри (їхні ядра лежать на одній лінії), розміщуються базальним кінцем на базальній мембрані, а верхнім (апикальним) контактують із зовнішнім середовищем:
- 1) одношарового однорядного;
 - 2) одношарового багаторядного;
 - 3) багатошарового незроговілого;
 - 4) багатошарового зроговілого.
15. Вставте пропущене слово у реченні:
 За формою клітин епітелій поділяють на плоский, і призматичний (циліндричний).
16. Вкажіть епітелій, який у плацентарних ссавців та людини вистилає зовнішню поверхню рогівки ока, порожнину прота, стравохід, вагіну, задню частину прямої кишки:
- 1) багатошаровий незроговілий плоский епітелій;
 - 2) одношаровий багаторядний перехідний епітелій;
 - 3) мезотелій;
 - 4) багатошаровий зроговілий плоский епітелій;
 - 5) багатошаровий слабозроговілий епітелій;
 - 6) одношаровий багаторядний призматичний епітелій.
17. Вкажіть епітелій, який у плацентарних ссавців та людини покриває шкіру, при цьому на долонях та підшвах налічує 5 шарів:
- 1) багатошаровий незроговілий плоский епітелій;
 - 2) одношаровий багаторядний перехідний епітелій;
 - 3) мезотелій;
 - 4) багатошаровий зроговілий плоский епітелій;
 - 5) багатошаровий слабозроговілий епітелій;
 - 6) одношаровий багаторядний призматичний епітелій.
18. Виберіть епітелій, який у людини покриває волосисту частину голови:
- 1) багатошаровий незроговілий плоский епітелій;
 - 2) одношаровий багаторядний перехідний епітелій;
 - 3) мезотелій;
 - 4) багатошаровий зроговілий плоский епітелій;
 - 5) багатошаровий слабозроговілий епітелій;
 - 6) одношаровий багаторядний призматичний епітелій.
19. Виберіть епітелій, який вистилає вторинну порожнину тіла тварин:
- 1) багатошаровий незроговілий плоский епітелій;
 - 2) одношаровий багаторядний перехідний епітелій;
 - 3) мезотелій;
 - 4) багатошаровий зроговілий плоский епітелій;
 - 5) багатошаровий слабозроговілий епітелій;
 - 6) одношаровий багаторядний призматичний епітелій.
20. Вставте пропущене слово у реченні:
 Залози, які мають протоки, по яких секрет виводиться на поверхню тіла, або в порожнину органів називаються
21. Вставте пропущене слово у реченні:
 Залози, які не мають вивідних проток і виділяють секрет у внутрішнє середовище організму (зазвичай у капіляри) називаються
22. Прикладом простої залози з добре помітною нерозгалуженою секреторною одиницею є:
- 1) печінка;
 - 2) підшлункова залоза;
 - 3) молочна залоза;
 - 4) потова залоза.
23. Вставте пропущене слово у реченні:
 За допомогою спеціальних методів можна побачити, що секреторні одиниці як слизистого, так і серозного типу лежать у просторому «кошику», який утворений цитоплазматичними відростками особливих клітин.
24. Вставте пропущене слово у реченні:

Епітеліальні компоненти залоз позначають терміном паренхіма, а сполучнотканинні компоненти (в які занурені секреторні одиниці і протоки) називають

25. Вставте пропущене слово у реченні:
Залози, секреторні клітини яких руйнуються в процесі секреції, називаються
26. Крипти товстої кишки, залози дна шлунку, потові залози належать до (знайдіть правильне продовження):
- 1) складних розгалужених трубчасто-альвеолярних залоз;
 - 2) простих нерозгалужених трубчастих залоз;
 - 3) простих нерозгалужених альвеолярних залоз;
 - 4) одноклітинних залоз.

Формат X

27. Вкажіть шари, з яких складається базальна мембрана:
- 1) клатринової оболонки;
 - 2) світлої пластинки;
 - 3) ретикулярної пластинки;
 - 4) мієлінової пластинки;
 - 5) щільної пластинки.
28. Укажіть характерні ознаки одношарового однорядного плоского епітелію:
- 1) він добре виявляється на зрізах, які зроблені під прямим кутом до його поверхні;
 - 2) у клітинах можна виявити ектоплазму та ендоплазму;
 - 3) камбіальні клітини залягають дифузно;
 - 4) він покриває поверхню шкіри у птахів та ссавців.
29. Визначте, наявність яких клітин характерна для одношарового однорядного циліндричного (призматичного) епітелію кишечника:
- 1) бокалоподібних;
 - 2) всмоктуючих;
 - 3) плоских зроговілих;
 - 4) клітин з перистими.
30. Виберіть правильні приклади екзоепітеліальних багатоклітинних:
- 1) клітини, що продукують секретин в криптах тонкої кишки;
 - 2) потові залози;
 - 3) жирові залози;
 - 4) залози, що виробляють вушну сірку;
 - 5) вилочкова залоза;
 - 6) молочна залоза;
 - 7) гіпофіз.
31. Вкажіть, які з наведених залоз належать до змішаних, тобто одночасно є і ендо- і екзокринними:
- 1) підшлункова залоза;
 - 2) потові залози;
 - 3) жирові залози;
 - 4) печінка;
 - 5) вилочкова залоза;
 - 6) молочна залоза;
 - 7) гіпофіз.
32. Вкажіть твердження, які правильно характеризують гландулоцити:
- 1) у ядрі переважає еухроматин;
 - 2) у ядрі переважає гетерохроматин;
 - 3) у ядрі ніколи не буває еухроматину;
 - 4) наявна велика кількість мітохондрій;
 - 5) мітохондрій у клітині небагато;
 - 6) надлишок синтезованих продуктів видаляється шляхом кринофагії.
33. Вкажіть способи виведення секрету із гландулоцитів:
- 1) ендоцитоз;
 - 2) екзоцитоз;
 - 3) дифузія;

4) каріопікноз.

Кров і кровотворення

І рівень

Формат А

1. Вкажіть номер відповіді, яка містить пропущені фрагменти речення:
Еозинофіли мають діаметр і виконують функцію

 - 1) діаметр 12-17 мкм, знешкодження гельмінтів;
 - 2) діаметр 11-12 мкм, забезпечення проникності судин для формених елементів крові;
 - 3) діаметр 1-12 мкм, лише фагоцитарну функцію;
 - 4) діаметр 7-7,5 мкм, визначення напрямку кровотворення;
 - 5) діаметр 2-3 мкм, забезпечення процесів згортання крові.

2. Вкажіть, що таке лімфопоез:
 - 1) розвиток лімфоїдної тканини;
 - 2) процес утворення лімфи;
 - 3) захворювання лімфатичних вузлів;
 - 4) те ж саме, що й лейкоцитарна формула;
 - 5) розвиток лімфоцитів.
3. Виберіть лейкоцитарну формулу здорової людини:
 - 1) базофіли - 1-5%, еозинофіли - 15%, нейтрофіли - 20-30%, лімфоцити - 25-35%, моноцити - 0,5-1%.
 - 2) базофіли - 0,5-1%, еозинофіли - 30-50%, нейтрофіли - 5-8%, лімфоцити - 50-60%, моноцити - 25-30%.
 - 3) базофіли - 5-10%, еозинофіли - 3-5%, нейтрофіли - 50-60%, лімфоцити - 5-8%, моноцити - 5-8%.
 - 4) базофіли - 0,5-1%, еозинофіли - 3-5%, нейтрофіли - 50-60%, лімфоцити - 25-35%, моноцити - 5-8%.
 - 5) базофіли - 50-60%, еозинофіли - 3-5%, нейтрофіли - 5-15%, лімфоцити - 25-35%, моноцити - 5-8%.
4. Укажіть, що таке мієлопоез:
 - 1) накопичення мієліну пігментними клітинами;
 - 2) утворення пігменту мієліну;
 - 3) розвиток еритроцитів, гранулоцитів, моноцитів, кров'яних пластинок
 - 4) розвиток нервової тканини;
 - 5) розвиток червоного кісткового мозку.
5. На частку крові в організмі людини припадає (знайдіть правильне продовження):
 - 1) 12-15%; 2) 20-25%; 3) 6-8%; 4) 30-35%; 5) 1-2%; 6) 3-5%.
6. З'ясуйте, як називається показник, який дозволяє оцінити частку об'єму крові, яка припадає на формені елементи:
 - 1) ШОЕ;
 - 2) лейкоцитарна формула;
 - 3) анізоцитоз;
 - 4) каріопікноз;
 - 5) гематокрит;
 - 6) ліганд.
7. У крові на плазму припадає приблизно (знайдіть правильне продовження):
 - 1) 30-40%; 2) 40-45%; 3) 40-50%; 4) 60-73%; 5) 60-64%.
8. 40-50% гематокрит складає у (знайдіть правильне продовження):
 - 1) дорослих чоловіків;
 - 2) у жінок;
 - 3) у дітей до 10 років;
 - 4) у новонароджених.
9. 35-45% гематокрит складає у (знайдіть правильне продовження):
 - 1) дорослих чоловіків;
 - 2) у жінок;
 - 3) у дітей до 10 років;
 - 4) у новонароджених.

10. 35% гематокрит складає у (знайдіть правильне продовження):
 - 1) дорослих чоловіків;
 - 2) у жінок;
 - 3) у дітей до 10 років;
 - 4) у новонароджених.
11. 45-60% гематокрит складає у (знайдіть правильне продовження):
 - 1) дорослих чоловіків;
 - 2) у жінок;
 - 3) у дітей до 10 років;
 - 4) у новонароджених.
12. У дорослих чоловіків гематокрит складає (знайдіть правильне продовження):
 - 1) 45-60%;
 - 2) 40-50%;
 - 3) 35%;
 - 4) 35-45%.
13. У дорослих жінок гематокрит складає (знайдіть правильне продовження):
 - 1) 45-60%;
 - 2) 40-50%;
 - 3) 35%;
 - 4) 35-45%.
14. У новонароджених гематокрит складає (знайдіть правильне продовження):
 - 1) 45-60%;
 - 2) 40-50%;
 - 3) 35%;
 - 4) 35-45%.
15. У дітей до 10 років гематокрит складає (знайдіть правильне продовження):
 - 1) 45-60%;
 - 2) 40-50%;
 - 3) 35%;
 - 4) 35-45%.
16. Укажіть, скільки відсотків плазми крові становлять органічні речовини:
 - 1) 0,19%; 2) 1%; 3) 3%; 4) 6%; 5) 7%; 6) 9%; 7) 20%; 8) 40%; 9) 65%; 10) 90%.
17. Укажіть, скільки відсотків плазми крові становлять неорганічні речовини:
 - 1) 0,19%; 2) 1%; 3) 3%; 4) 6%; 5) 7%; 6) 9%; 7) 20%; 8) 40%; 9) 65%; 10) 90%.
18. Укажіть, скільки відсотків плазми крові становить вода:
 - 1) 0,9%; 2) 1%; 3) 3%; 4) 6%; 5) 7%; 6) 9%; 7) 20%; 8) 40%; 9) 65%; 10) 90%.
19. З'ясуйте, якими клітинами виробляються гама-глобуліни:
 - 1) клітинами нейроглії;
 - 2) кардіоміоцитами;
 - 3) клітинами печінки;
 - 4) плазматичними клітинами;
 - 5) епітеліоцитами.
20. Укажіть скільки еритроцитів налічується в 1 мм кубічного крові людини в нормі:
 - 1) 120-350;
 - 2) 20-80;
 - 3) 1000-3000;
 - 4) 3000-6000;
 - 5) 250000-350000;
 - 6) 5000000;
 - 7) 6000000;
 - 8) 12000000.
21. Від 3,9 до 5,5 мільйонів еритроцитів налічується (знайдіть правильне продовження):
 - 1) в крові чоловіків;
 - 2) в крові жінок.
22. Від 3,7 до 4,9 мільйонів еритроцитів налічується (знайдіть правильне продовження):
 - 1) у крові чоловіків; 2) у крові жінок.
23. Вкажіть, скільки тромбоцитів налічується в 1 мм кубічного крові людини в нормі:

- 1) 120-350;
 - 2) 20-80;
 - 3) 1000-3000;
 - 4) 3000-6000;
 - 5) 250000-350000;
 - 6) 5000000;
 - 7) 6000000;
 - 8) 12000000.
24. Вкажіть, скільки нейтрофілів налічується в 1 мм кубічногму крові людини в нормі приблизно:
- 1) 120-350;
 - 2) 20-80;
 - 3) 1000-3000;
 - 4) 3000-6000;
 - 5) 250000-350000;
 - 6) 5000000;
 - 7) 6000000;
 - 8) 12000000.
25. Укажіть скільки еозинофілів налічується в 1 мм кубічногму крові людини в нормі:
- 1) 120-350;
 - 2) 20-80;
 - 3) 1000-3000;
 - 4) 3000-6000;
 - 5) 250000-350000;
 - 6) 5000000;
 - 7) 6000000;
 - 8) 12000000.
26. З'ясуйте скільки базофілів налічується в 1 мм кубічногму крові людини в нормі:
- 1) 120-350;
 - 2) 20-80;
 - 3) 1000-3000;
 - 4) 3000-6000;
 - 5) 250000-350000;
 - 6) 5000000;
 - 7) 6000000;
 - 8) 12000000.
27. Визначте, скільки лімфоцитів налічується в 1 мм кубічногму крові людини в нормі:
- 1) 120-350;
 - 2) 20-80;
 - 3) 1000-3000;
 - 4) 3000-6000;
 - 5) 250000-350000;
 - 6) 5000000;
 - 7) 6000000;
 - 8) 12000000.
28. Укажіть, який різновид гемоглобіну наявний протягом останніх шести місяців ембріогенезу в еритроцитах людини:
- 1) ембріональний гемоглобін;
 - 2) фетальний гемоглобін;
 - 3) дорослий гемоглобін;
 - 4) ректальний гемоглобін;
 - 5) правильної відповіді немає.
29. Вкажіть, як називається прилипання тромбоцитів до стінок судин:
- 1) адгезією;
 - 2) агрегацією;
 - 3) гемокоагуляцією;
 - 4) ретракцією;

- 5) гіаломером;
6) грануломером.
30. Вкажіть, як називається злипання тромбоцитів один з одним та тромбоцитами, що прикріпились до пошкодженої судини:
1) адгезією;
2) агрегацією;
3) гемокоагуляцією;
4) ретракцією;
5) гіаломером;
6) грануломером.
31. Вкажіть пропущені у реченні цифри:
Нейтрофіли складають від загальної кількості лейкоцитів у мазку крові.
1) 65-70%;
2) 0,5-1%;
3) 1-5%;
4) 20-35%;
5) 95%.
32. Вкажіть пропущені у реченні цифри:
Базофіли складають від загальної кількості лейкоцитів у мазку крові.
1) 65-70%;
2) 0,5-1%;
3) 1-5%;
4) 20-35%;
5) 95%.
33. Вкажіть пропущені у реченні цифри:
Еозинофіли складають від загальної кількості лейкоцитів у мазку крові.
1) 65-70%;
2) 0,5-1%;
3) 1-5%;
4) 20-35%;
5) 95%.
34. Вкажіть пропущені у реченні цифри:
Лімфоцити складають від загальної кількості лейкоцитів у мазку крові:
1) 65-70%;
2) 0,5-1%;
3) 1-5%;
4) 20-35%;
5) 95%.
35. Вкажіть клітини, в яких добре виявляється тільце Бара:
1) базофілах чоловіків;
2) у кардіоміоцитах;
3) у еозинофілах чоловіків;
4) у базофілах жінок;
5) в еозинофілах жінок;
6) у нейтрофілах чоловіків;
7) у нейтрофілах жінок;
8) у еритроцитах.
36. Вкажіть, що зі сказаного про первинні гранули нейтрофілів неправильне:
1) першими з'являються в ході розвитку;
2) складають 10-30% загальної кількості гранул клітини;
3) їх діаметр 100- 300 нм;
4) вони є лізосомами клітини;
5) містять лізоцим та бактеріцидні білки.
37. Вкажіть, що зі сказаного про специфічні гранули нейтрофілів неправильне:
1) першими з'являються в ході розвитку;
2) у клітині становлять 80-90% від загальної кількості гранул;
3) дуже малі (d=100-300 нм.);

- 4) містять лізоцим, лужну фосфатазу.
38. З'ясуйте, коли в крові спостерігається максимальна кількість еозинофілів:
- 1) вранці;
 - 2) ввечері;
 - 3) вночі;
 - 4) вдень;
 - 5) їх кількість у крові протягом доби не змінюється.
39. Антигельмінтна та антипротозойна дія є основною функцією (знайдіть правильне продовження):
- 1) еритроцитів;
 - 2) тромбоцитів;
 - 3) нейтрофілів;
 - 4) еозинофілів;
 - 5) базофілів;
 - 6) Т-хелперів;
 - 7) моноцитів.
40. Безпосередніми попередниками макрофагів сполучних тканин є:
- 1) нейтрофіли;
 - 2) базофіли;
 - 3) еозинофіли;
 - 4) плазмоцити;
 - 5) Т-хелпери;
 - 6) Т-кілери;
 - 7) моноцити;
 - 8) НК-клітини.
41. Вкажіть, що що зі сказаного про Т-кілери неправильне:
- 1) диференціюються в тимусі;
 - 2) здійснюють виключно гуморальний імунітет;
 - 3) здійснюють клітинний імунітет;
 - 4) вперше виявлені в бурсі Фабриціуса;
 - 5) здатні індукувати апоптоз у клітині-мішені;
 - 6) секретують лімфотоксини.
42. Укажіть, як називаються лімфоцити, які не мають маркерів Т- чи В-лімфоцитів і складають 5-10% усіх лімфоцитів крові називаються:
- 1) нейтрофілами;
 - 2) моноцитами;
 - 3) еозинофілами;
 - 4) нульовими лімфоцитами;
 - 5) плазмоцитами;
 - 6) Т-кілерами.
43. Процес виникнення і розвитку формених елементів крові називають:
- 1) анізоцитозом;
 - 2) каріопікнозом;
 - 3) гемопоезом 4) метаморфозом;
 - 5) адгезією;
 - 6) проліферацією.
44. Вкажіть, коли починається кровотворення в печінці зародка:
- 1) на 1-му тижні ембріогенезу;
 - 2) на 2-му тижні ембріогенезу;
 - 3) на початку 3-го тижня ембріогенезу;
 - 4) на 2-му місяці ембріогенезу;
 - 5) на 4-му тижні ембріогенезу;
 - 6) в кінці 5-го на початку 6-го тижня ембріогенезу;
 - 7) на 5-му місяці ембріогенезу;
 - 8) з середини 3-го місяця ембріогенезу;
 - 9) на 9-му місяці ембріогенезу.

45. Вкажіть, коли починається кровотворення в селезінці зародка:
- 1) на 1-му тижні ембріогенезу;
 - 2) на 2-му тижні ембріогенезу;
 - 3) на початку 3-го тижня ембріогенезу;
 - 4) на 2-му місяці ембріогенезу;
 - 5) на 4-му тижні ембріогенезу;
 - 6) в кінці 5-го на початку 6-го тижня ембріогенезу;
 - 7) на 5-му місяці ембріогенезу;
 - 8) з середини 3-го місяця ембріогенезу;
 - 9) на 9-му місяці ембріогенезу.
46. Вкажіть, коли починається кровотворення в тимусі зародка:
- 1) на 1-му тижні ембріогенезу;
 - 2) на 2-му тижні ембріогенезу;
 - 3) на початку 3-го тижня ембріогенезу;
 - 4) з 2-го місяця ембріогенезу;
 - 5) на 4-му тижні ембріогенезу;
 - 6) в кінці 5-го на початку 6-го тижня ембріогенезу;
 - 7) на 5-му місяці ембріогенезу;
 - 8) з середини 3-го місяця ембріогенезу;
 - 9) на 9-му місяці ембріогенезу.
47. Вкажіть, коли починається кровотворення в червоному кістковому мозку:
- 1) на 1-му тижні ембріогенезу;
 - 2) на 2-му тижні ембріогенезу;
 - 3) на початку 3-го тижня ембріогенезу;
 - 4) з 2-го місяця ембріогенезу;
 - 5) на 4-му тижні ембріогенезу;
 - 6) в кінці 5-го на початку 6-го тижня ембріогенезу;
 - 7) на 4-му місяці ембріогенезу;
 - 8) з середини 3-го місяця ембріогенезу;
 - 9) на 9-му місяці ембріогенезу;
 - 10) після народження.
48. Вкажіть, коли червоний кістковий мозок стає основним центром кровотворення:
- 1) на 1-му тижні ембріогенезу;
 - 2) на 2-му тижні ембріогенезу;
 - 3) на початку 3-го тижня ембріогенезу;
 - 4) з 2-го місяця ембріогенезу;
 - 5) на 4-му тижні ембріогенезу;
 - 6) в кінці 5-го на початку 6-го тижня ембріогенезу;
 - 7) з 5-го місяця ембріогенезу;
 - 8) з середини 3-го місяця ембріогенезу;
 - 9) на 9-му місяці ембріогенезу;
 - 10) після народження.
49. Вкажіть, як називається поступове обмеженням потенцій розвитку, яке спостерігається при проліферації стовбурових клітин крові:
- 1) диференціацією;
 - 2) комітуванням;
 - 3) детермінацією;
 - 4) проліферацією;
 - 5) адгезією;
 - 6) трансплантацією.
50. Вкажіть загальну масу лімфоїдної тканини у дорослої людини:
- 1) 0,5-1 кг;
 - 2) 1,5-2 кг;
 - 3) 2-3,5 кг;
 - 4) 4-5 кг;
 - 5) 100-200 г;
 - 6) 300-450 г.

51. Вкажіть, ким із названих учених створена унітарна теорія кровотворення:
- 1) Геккелем;
 - 2) Лейдінгом;
 - 3) Шлейденом та Шваном;
 - 4) Мечніковим;
 - 5) Максимовим;
 - 6) Вірховим;
 - 7) Заварзіним.
52. Визначте, коли у зародка людини вперше розвиваються нормобласти:
- 1) на 1-му тижні ембріогенезу;
 - 2) на 2-му тижні ембріогенезу;
 - 3) на початку 3-го тижня ембріогенезу;
 - 4) на 2-3-му місяці ембріогенезу;
 - 5) на 4-му тижні ембріогенезу;
 - 6) в кінці 5-го на початку 6-го тижня ембріогенезу;
 - 7) з 5-го місяця ембріогенезу;
 - 8) з середини 6-го місяця ембріогенезу;
 - 9) на 9-му місяці ембріогенезу;
 - 10) після народження.
53. З'ясуйте, який відсоток стовбурових клітин крові диференціюється в мегакаріоцити:
- 1) 1%;
 - 2) 3%;
 - 3) 5%;
 - 4) 10-15%;
 - 5) 30%;
 - 6) 40-55%;
 - 7) 60%;
 - 8) майже 90%.
54. З'ясуйте, який відсоток стовбурових клітин крові диференціюється в лейкоцити:
- 1) 1%;
 - 2) 3%;
 - 3) 5%;
 - 4) 10-15%;
 - 5) 30%;
 - 6) 40-55%;
 - 7) 60%;
 - 8) майже 90%.
55. З'ясуйте, який відсоток стовбурових клітин крові диференціюється в еритроцити:
- 1) 1%;
 - 2) 3%;
 - 3) 5%;
 - 4) 10-15%;
 - 5) 30%;
 - 6) 40-55%;
 - 7) 60%;
 - 8) майже 90%.
56. Укажіть, як називається розвиток еритроцитів, гранулоцитів, моноцитів і кров'яних пластинок:
- 1) анізоцитозом;
 - 2) каріопікнозом;
 - 3) лімфопоезом;
 - 4) метаморфозом;
 - 5) адгезією;
 - 6) проліферацією;
 - 7) мієлопоезом.

Формат X

57. Вкажіть функції крові:

- 1) гомеостатична;
 - 2) захисна;
 - 3) дихальна;
 - 4) трофічна;
 - 5) регуляторна.
58. Укажіть функції тромбоцитів:
- 1) зупинка кровотечі при пошкодженні судин (основна функція);
 - 2) забезпечення згортання крові (гемокоагуляція)(здійснюється спільно з ендотелієм судин та плазмою крові);
 - 3) участь в реакції заживання ран та запальних реакціях;
 - 4) забезпечення нормальної функції судин, зокрема їх ендотеліальної вистилки.
59. Функції нейтрофілів:
- 1) знищення мікроорганізмів шляхом фагоцитозу;
 - 2) руйнування і переварювання пошкоджених клітин і тканин;
 - 3) продукування антитіл;
 - 4) регуляція діяльності інших клітин за рахунок виділення цитокінів;
 - 5) перенесення кисню;
 - 6) забезпечення зсідання крові.
60. Виберіть правильні твердження про специфічні гранули еозинофілів:
- 1) складають 95% усіх гранул клітини;
 - 2) є лізосомами клітини;
 - 3) кількість їх у клітині досягає 200 штук;
 - 4) містять білок, що має антигельмінтну та антипротозойну дію;
 - 5) містять еозинофільний нейротоксин;
 - 6) складають 5% усіх гранул клітини.
61. Виберіть правильні твердження про азурофільні (неспецифічні) гранули еозинофілів:
- 1) складають 95% усіх гранул клітини;
 - 2) є лізосомами клітини;
 - 3) кількість їх у клітині досягає 200 штук;
 - 4) містять білок, що має антигельмінтну та антипротозойну дію;
 - 5) містять еозинофільний нейротоксин;
 - 6) складають 5% усіх гранул клітини.
62. Вкажіть, що зі сказаного про базофіли неправильне:
- 1) містять великі специфічні гранули ($d=0,5-2\text{мкм}$);
 - 2) мають діаметр приблизно 12-17 мкм;
 - 3) їхні специфічні гранули містять гістамін та гепарин;
 - 4) регулюють проникність стінок судин;
 - 5) є найчисленнішим різновидом лейкоцитів;
 - 6) належать до незернистих лейкоцитів.
63. Вкажіть правильні твердження про моноцити:
- 1) належать до гранулярних лейкоцитів;
 - 2) безпосередні попередники макрофагів;
 - 3) містять еозинофільний нейротоксин;
 - 4) мають діаметр приблизно 12-15 мкм;
 - 5) у кров'яному руслі живуть 3 дні;
 - 6) можуть перетворюватися на антиген-представляючі клітини.
64. Виберіть неправильні твердження про моноцити:
- 1) належать до гранулярних лейкоцитів;
 - 2) безпосередні попередники макрофагів;
 - 3) містять еозинофільний нейротоксин;
 - 4) мають діаметр приблизно 12-15 мкм;
 - 5) у кров'яному руслі живуть 3 дні;
 - 6) можуть перетворюватися на антиген-представляючі клітини.
65. Вкажіть, неспецифічні захисні механізми:
- 1) злищування клітин епітелію, виділення слизу, рух війок, який здійснює транспорт слизу по епітеліальних пластах;
 - 2) клітинний імунітет, який здійснюється шляхом безпосередньої контактної взаємодії

- клітин ефекторів імунної системи з клітинами-мішенями, які несуть чужі чи видозмінені власні антигени. Ефекторами тут виступають Т-лімфоцити та лімфоцити-кілери;
- 3) низькі рН більшості середовищ організму та присутність в них протимікробних речовин;
- 4) гуморальний імунітет, що здійснюється шляхом продукування антитіл плазматичними клітинами у відповідь на проникнення в організм бактеріальних антигенів;
- 5) діяльність клітин нейтрофілів, еозинофілів, моноцитів, макрофагів та NK клітин, які які знищують мікроорганізми фагоцитозом та нефагоцитарними механізмами.
66. Виберіть специфічні захисні механізми:
- 1) злущування клітин епітелію, виділення слизу, рух війок, який здійснює транспорт слизу по епітеліальних пластах;
 - 2) клітинний імунітет, який здійснюється шляхом безпосередньої контактної взаємодії клітин ефекторів імунної системи з клітинами-мішенями, які несуть чужі чи видозмінені власні антигени. Ефекторами тут виступають Т-лімфоцити та лімфоцити-кілери;
 - 3) низькі рН більшості середовищ організму та присутність в них протимікробних речовин;
 - 4) гуморальний імунітет, що здійснюється шляхом продукування антитіл плазматичними клітинами у відповідь на проникнення в організм бактеріальних антигенів;
 - 5) діяльність клітин нейтрофілів, еозинофілів, моноцитів, макрофагів та NK клітин, які які знищують мікроорганізми фагоцитозом та нефагоцитарними механізмами.
67. Вкажіть, що зі сказаного про Т-кілери правильне:
- 1) диференціюються в тимусі;
 - 2) здійснюють виключно гуморальний імунітет;
 - 3) здійснюють клітинний імунітет;
 - 4) вперше виявлені в бурсі Фабриціуса;
 - 5) здатні індукувати апоптоз у клітині-мішені;
 - 6) секретують лімфотоксини.
68. Вкажіть правильні твердження про Т-хелпери:
- 1) здійснюють стимулюючий вплив на ефекторні клітини;
 - 2) відіграють провідну роль у запускові імунної реакції;
 - 3) продукують антитіла;
 - 4) регулюють взаємодії Т-лімфоцитів один з одним та Т-лімфоцитів з В-лімфоцитами;
 - 5) на своїй поверхні мають Т-клітинні рецептори та маркери CD4;
 - 6) поділяються на два підкласи;
 - 7) відповідають за імунну пам'ять.
69. Вкажіть неправильні твердження про Т-хелпери:
- 1) здійснюють стимулюючий вплив на ефекторні клітини;
 - 2) відіграють провідну роль у запускові імунної реакції;
 - 3) продукують антитіла;
 - 4) регулюють взаємодії Т-лімфоцитів один з одним та Т-лімфоцитів з В-лімфоцитами;
 - 5) на своїй поверхні мають Т-клітинні рецептори та маркери CD4;
 - 6) поділяються на два підкласи;
 - 7) відповідають за імунну пам'ять.
70. Вкажіть, які клітини належать до нульових лімфоцитів:
- 1) нейтрофіли;
 - 2) стовбурові клітини крові;
 - 3) еозинофіли;
 - Т-супресори;
 - 4) В-лімфоцити;
 - 5) плазмоцити;
 - 6) Т-кілери;
 - 7) моноцити;
 - 8) NK-клітини.
71. Вкажіть, що зі сказаного правильно характеризує В-лімфоцити:
- 1) у птахів розвиваються в фабрицієвій сумці;
 - 2) перетворюються в плазмоцити;
 - 3) перетворюються в В-клітини пам'яті;
 - 4) тимус-залежні антигени нездатні активувати В-лімфоцити без сигналу виробленого Т-хелпером;

- 5) тимус-незалежні антигени можуть активно стимулювати В-лімфоцити без участі іншого сигналу.
72. Вкажіть, що зі сказаного про плазмоцити правильне:
- 1) малорухливі або нерухливі;
 - 2) є кінцевим етапом розвитку моноцитів;
 - 3) утворюються з В-лімфоцитів;
 - 4) виробляють антитіла;
 - 5) живуть приблизно 120 діб;
 - 6) їх діаметр коливається від 9 до 20 мкм.
73. Визначте, що зі сказаного про плазмоцити неправильне:
- 1) малорухливі або нерухливі;
 - 2) є кінцевим етапом розвитку В-лімфоцитів;
 - 3) продукують імуноглобуліни, які належать до п'яти класів;
 - 4) протягом життя можуть продукувати лише один клас імуноглобулінів;
 - 5) живуть 2-3 доби;
 - 6) цитоплазма оксифільна.
74. Вкажіть, що зі сказаного правильно характеризує стовбурові клітини крові:
- 1) вони здатні до практично необмеженої проліферації;
 - 2) дуже часто діляться;
 - 3) діляться рідко, але можуть бути залучені до проліферації при значних втратах крові;
 - 4) плюріопотентні;
 - 5) стійкі до дії пошкоджуючих факторів;
 - 6) розміщені в добре захищених місцях, які добре постачаються кров'ю;
 - 7) містяться в жовтому кістковому мозку;
 - 8) здатні циркулювати в крові і мігрувати в інші органи кровотворення.
75. Виберіть формені елементи, які розвиваються шляхом мієлопоезу:
- 1) базофіли;
 - 2) Т-лімфоцити;
 - 3) плазмоцити;
 - 4) моноцити;
 - 5) еритроцити;
 - 6) нейтрофіли;
 - 7) В-лімфоцити.
76. Виберіть формені елементи, які розвиваються шляхом лімфопоезу:
- 1) базофіли;
 - 2) Т-лімфоцити;
 - 3) плазмоцити;
 - 4) моноцити;
 - 5) еозинофіли;
 - 6) нейтрофіли;
 - 7) В-лімфоцити.

Формат К

77. Кровотворення в ембріогенезі відбувається в наступному порядку в таких органах:
- 1) стінці жовткового мішка, печінці, селезінці, кістковому мозку;
 - 2) печінці, кістковому мозку, стінці жовткового мішка, селезінці;
 - 3) тимусі, стінці жовткового мішка, кістковому мозку;
 - 4) стінці жовткового мішка, кістковому мозку, селезінці;
 - 5) печінці, кістковому мозку, селезінці.

Формат R

78. Вкажіть, коли у зародка виникають стовбурові клітини крові (А) і де вони виникають (Б):
- 1) на 1-му тижні ембріогенезу;
 - 2) на 2-му тижні ембріогенезу;
 - 3) на початку 3-го тижня ембріогенезу;
 - 4) на 2-му місяці ембріогенезу;
 - 4) в кінці 5-го на початку 6-го тижня ембріогенезу;
 - 5) на 5-му місяці ембріогенезу;
 - 6) у червоному кістковому мозку;

- 7) в печінці;
- 8) у стінці жовткового мішка;
- 9) у селезінці.

Волокнисті та скелетні сполучні тканини

І рівень

Формат А

1. Вкажіть ученого, що ввів у науку термін «тканина»:
 - 1) Н. Грю;
 - 2) М. Мальпігі;
 - 3) Р. Гук;
 - 4) А. Левенгук;
 - 5) В. Гарвей.
2. Вкажіть, яке з висловлювань про буру жирову тканину неправильне?
 - 1) бурий колір обумовлений густою сіткою кровоносних судин;
 - 2) при розщепленні жиру в мітохондріях її клітин утворюється мало АТФ і значна кількість енергії виділяється у вигляді тепла;
 - 3) жирові включення її клітин представлені дрібними краплями, які оточені мітохондріями;
 - 4) служить енергетичним резервом протягом життя людини;
 - 5) на відміну від білої жирової тканини її клітини мають менші розміри.
3. Визначте, яке з висловлювань про хрящову тканину неправильне:
 - 1) складається з хондробластів і хондроцитів;
 - 2) складає основну масу хрящів;
 - 3) розвивається з мезенхіми склеротома;
 - 4) багата кровоносними судинами;
 - 5) міжклітинна речовина її дуже щільна.
4. Остеокласти це (знайдіть правильне продовження):
 - 1) молоді клітини кісткової тканини;
 - 2) гаверсові системи (кісткові пластинки розміщені навколо центрального, або гаверсового, каналу) ;
 - 3) клітини, які руйнують старий хрящ та кісткову тканину;
 - 4) вставні кісткові пластинки;
 - 5) місця внутрішньохрящового скостеніння.
5. Лімфопоез це (знайдіть правильне продовження):
 - 1) розвиток лімфоїдної тканини;
 - 2) процес утворення лімфи;
 - 3) захворювання лімфатичних вузлів;
 - 4) те ж саме, що й лейкоцитарна формула;
 - 5) розвиток лімфоцитів.
6. Вкажіть, як називаються клітини, що створюють кісткову тканину:
 - 1) остеокласти;
 - 2) остеобласти;
 - 3) остецити;
 - 4) періцити;
 - 5) хондробласти.
7. З'ясуйте, як називають власне сполучну тканину, якщо у ній відносно багато клітин і відносно небагато волокнистої міжклітинної речовини:
 - 1) щільною сполучною тканиною;
 - 2) пухкою сполучною тканиною;
 - 3) ретикулярною тканиною;
 - 4) щільною неоформленою сполучною тканиною;
 - 5) бурою жировою тканиною.
8. Укажіть, які з перелічених тканин відносяться до сполучної тканини з більш вираженими трофічними і захисними функціями:
 - 1) хрящова, кісткова;
 - 2) власне сполучна, лімфа;
 - 3) мезотелій, ретикулярна тканина;

- 4) кров, ендотелій, ретикулярна тканина;
5) мезенхіма, волокнистий хрящ.
9. Вкажіть, які з перелічених тканин є найдревнішими:
- 1) м'язова і нервова;
 - 2) епітеліальна і сполучна;
 - 3) сполучна і м'язова;
 - 4) сполучна і нервова;
 - 5) усі тканини виникли одночасно.
10. Кровотворення в ембріогенезі відбувається в наступному порядку в таких органах: (знайдіть правильне продовження):
- 1) стінці жовткового мішка, печінці, селезінці, кістковому мозку;
 - 2) печінці, кістковому мозку, стінці жовткового мішка, селезінці;
 - 3) тимусі, стінці жовткового мішка, кістковому мозку;
 - 4) стінці жовткового мішка, кістковому мозку, селезінці;
 - 5) печінці, кістковому мозку, селезінці.
11. Вкажіть, що називають мієлопоезом:
- 1) накопичення мієліну пігментними клітинами;
 - 2) утворення пігменту мієліну;
 - 3) розвиток еритроцитів, гранулоцитів, моноцитів, кров'яних пластинок
 - 4) розвиток нервової тканини;
 - 5) розвиток червоного кісткового мозку.
12. Вкажіть, що утворює щільна оформлена еластична сполучна тканина в організмах ссавців і людини:
- 1) голосові зв'язки;
 - 2) сухожилля;
 - 3) сполучнотканинну основу шкіри;
 - 4) макрофагічну систему;
 - 5) суглобові поверхні.
13. Пучки колагенових волокон першого порядку в щільній оформленій колагеновій сполучній тканині оточені прошарком пухкої неоформленої сполучної тканини, яка називається(знайдіть правильне продовження):
- 1) перитенонієм;
 - 2) перихондрієм;
 - 3) ендотенонієм;
 - 4) ендостом;
 - 5) периостом.
14. Вкажіть, за рахунок чого відбувається ріст трубчастих кісток у довжину:
- 1) ендохондріального скостеніння;
 - 2) перихондріального скостеніння;
 - 3) епіфізарної лінії;
 - 4) остеокластів;
 - 5) вставних пластинок.
15. Потрапивши у вогнище запалення, гістіоцити збільшуються в розмірах, стають багатоядерними і перетворюються в (знайдіть правильне продовження):
- 1) гепариноцити;
 - 2) мегакаріобласти;
 - 3) базофіли;
 - 4) клітини Гортгега;
 - 5) макрофаги.
16. Вкажіть основні клітини пухкої неоформленої сполучної тканини:
- 1) гістіоцити;
 - 2) ліпоцити;
 - 3) тучні клітини;
 - 4) фібробласти;
 - 5) гепариноцити та пігментні клітини.
17. Вкажіть морфологічну дисципліну, який вивчає становлення і розвиток тканин в процесі історичного розвитку організмів:

- 1) гістофізіологія;
 - 2) порівняльна анатомія;
 - 3) порівняльна гістологія;
 - 4) еволюційна гістологія;
 - 5) експериментальна гістологія.
18. Основними продуцентами волокнистої міжклітинної речовини (колагенових та еластичних волокон) є (знайдіть правильне продовження):
- 1) тканинні базофіли і гепариноцити;
 - 2) ретикулоцити;
 - 3) фіброцити;
 - 4) фібробласти;
 - 5) періцити.
19. Укажіть, як називається вся сполучна тканина, що знаходиться в середині нервового пучка:
- 1) міжвузловим сегментом;
 - 2) епіневрієм;
 - 3) ендоневрієм;
 - 4) базальною мембраною;
 - 5) периневральною вагіною.
20. Укажіть, як називаються молоді еритроцити, що недавно надійшли в кров з червоного кісткового мозку:
- 1) мегакаріоцити;
 - 2) нормоцити;
 - 3) тромбоцити;
 - 4) нейтрофіли;
 - 5) хондроцити;
 - 6) остеоцити;
 - 7) ретикулоцити;
 - 8) епендимоцити.
21. Визначте клітини, які є безпосередніми попередниками макрофагів сполучних тканин:
- 1) моноцити;
 - 2) фібробласти;
 - 3) стовбурові клітини крові;
 - 4) нейтрофіли;
 - 5) еозинофіли;
 - 6) базофіли;
 - 7) Т-хелпери.
22. Вкажіть варіант відповіді, у якій фазі запалення перераховано у правильному порядку:
- 1) фаза альтерації, фаза ексудації, фаза проліферації;
 - 2) фаза альтерації, фаза проліферації, фаза ексудації;
 - 3) фаза проліферації, фаза ексудації, фаза альтерації;
 - 4) фаза поглинання, фаза синтезу секрету, фаза накопичення, фаза виведення секрету;
 - 5) профаза, анафаза, метафаза, телофаза.
23. Вкажіть, яка із названих функцій не характерна для ретикулярних клітин?
- 1) опорна;
 - 2) створюють мікрооточення для формених елементів, які розвиваються, шляхом транспорту до них поживних речовин та секретії цитокінів;
 - 3) синтетична (утворюють міжклітинну речовину - ретикулярні волокна та аморфну речовину) ;
 - 4) фагоцитарна;
 - 5) термогенна.
24. Укажіть клітини, які називаються багатокрапельними ліпоцитами:
- 1) клітини мезенхіми;
 - 2) бокалоподібні клітини одношарового однорядного мікрворсинчастого епітелію;
 - 3) клітини білої жирової тканини;
 - 4) зрілі клітини кісткової тканини;
 - 5) молоді клітини хрящової тканини;
 - 6) клітини бурої жирової тканини;
 - 7) клітини білої жирової тканини;

- 8) молоді зернисті лейкоцити.
25. Визначте, де в організмі дорослої людини трапляється вартонів студень:
- 1) у сполучнотканинній основі шкіри;
 - 2) у сухожиллях і зв'язках;
 - 3) лише в сухожиллях;
 - 4) у печінці;
 - 5) у щитоподібній залозі;
 - 6) у мигдаликах;
 - 7) у товстій кишці;
 - 8) у пупковому канатику.
26. Виберіть тканину, яка наявна у новонароджених, а у дорослих відсутня:
- 1) пігментна;
 - 2) епітеліальна;
 - 3) ретикулярна;
 - 4) бура жирова;
 - 5) біла жирова;
 - 6) нервова;
 - 7) пухка неоформлена волокниста;
 - 8) кісткова.
27. Відсутність судин, здатність до безперервного росту, порівняно низький рівень метаболізму, міцність та еластичність характеризують (знайдіть правильне продовження):
- 1) кров;
 - 2) лімфу;
 - 3) пухку неоформлену сполучну тканину;
 - 4) щільну оформлену колагенову сполучну тканину;
 - 5) гіалінову хрящову тканину;
 - 6) кісткову тканину;
 - 7) усі перелічені тканини.
28. Вкажіть, що називають фолькманівськими каналами:
- 1) канали в середині гаверсових систем;
 - 2) канали в середині остеонів;
 - 3) канали по яких судини проникають з надкістя в кістку;
 - 4) канали через які здійснюється живлення хряща;
 - 5) пори в плазмолемі клітини.

М'язова тканина

І рівень

Формат А

1. Визначте термін, який пропущено у реченні:
Навіть, без вольового контролю скелетні м'язи постійно знаходяться у стані часткового скорочення, яке називається
2. Визначте термін який пропущений у реченні:
Зовні м'яз одітий товстою оболонкою із відносно щільної сполучної тканини, яка називається
3. Визначте слово, яке пропущене у реченні:
З епімізію всередину м'яза входять сполучнотканинні перегородки, які тягнуться вглиб тканини і оточують пучки м'язових волокон; ці перегородки утворюють і також служать для проведення в м'яз лімфатичних судин та нервів.
4. Визначте слово, яке пропущене у реченні:
Від перимізію відходять тонкі прошарки (пластинки) сполучної тканини, яка містить окремі фібробласти, невелику кількість аморфної міжклітинної речовини та окремі колагенові волокна, вони утворюють сітку між усіма м'язовими волокнами, яка називається
5. Визначте слово, яке пропущене у реченні:
М'яз може закінчуватися біля сухожилля, прикріплюватися волокнами до кістки чи до хряща.
6. Проведення нервових імпульсів в середину поперечнопосмугованого м'язового волокна здійснюється за допомогою:

- 1) дендритів;
 - 2) аксонів;
 - 3) Z-ліній;
 - 4) фолькманівських каналів;
 - 5) T-системи;
 - 6) гаверсових каналів;
 - 7) нейрофібрил.
7. Вкажіть, як називаються темні смуги на поперечнопозмугованих м'язових волокнах:
 - 1) ендомізій;
 - 2) анізотропні диски;
 - 3) перимізій;
 - 4) ізотропні диски;
 - 5) Z-лінії;
 - 6) А-диски;
 - 7) мезофрагма;
 - 8) І-диски.
 8. Визначте термін, який пропущено у реченні:
Через центр Н-зони саркомера проходить
 9. Визначте термін, який пропущено у реченні:
У м'язових волокнах виділяють міосимпластичну частину, яка обмежена сарколемою та
 10. Визначте термін, який пропущено у реченні:
Зовні м'язове волокно покрите плазматичною мембраною, яка називається
 11. Визначте термін, який пропущено у реченні:
Проведення імпульсів в середину волокна здійснюється за допомогою
 12. Визначте термін, який пропущено у реченні:
Кінцеві ділянки T-трубочок поперечнопозмугованих скелетних м'язових волокон заходять у проміжки між цистернами ендоплазматичної сітки і утворюють з ними особливі структури, що називаються
 13. Визначте термін, який пропущено у реченні:
Міофібрили розподілені по перерізу поперечнопозмугованого скелетного волокна нерівномірно - вони зібрані у групи, які отримали назву
 14. Визначте термін, який пропущено у реченні:
Саркомер являє собою систему розміщених у певному порядку білкових ниток
 15. Визначте термін, який пропущено у реченні:
Головка і частина хвостової ділянки міозинової молекули, яка примикає до неї, довжиною 60 нм утворюють компонент, який називають
 16. Визначте термін, який пропущено у реченні:
Ділянка міозинової молекули, довжиною 90 нм, називається
 17. Визначте термін, який пропущено у реченні:
Ізотропні диски складені філаментами.
 18. Визначте терміни, які пропущено у реченні:
Крім скоротливого білка актину актинові міофіламенти містять два регуляторні білки -
 19. З'ясуйте, що зі сказаного про Z-лінію неправильне:
 - 1) являє собою складну тривимірну сітку, складену із Z-філаментів;
 - 2) молекули тропоміозину, які мають вигляд ниток, з'єднуються в районі Z-лінії;
 - 3) являє собою складну тривимірну структуру, складену із міозинових міофіламентів;
 - 4) є місцем з'єднання сусідніх саркомерів.
 20. Вкажіть, які волокна переважають у м'язах, які зазнають тривалих тонічних навантажень:
 - 1) білі волокна;
 - 2) червоні волокна;
 - 3) проміжні волокна;
 - 4) нейрофібрили.
 21. Вкажіть, які волокна переважають у м'язах, які виконують швидкі рухи:
 - 1) білі волокна;
 - 2) червоні волокна;
 - 3) проміжні волокна;
 - 4) нейрофіламенти.

22. Визначте термін, який пропущено у реченні:
Вважається, що після першого року життя подальший ріст м'язів повністю обумовлюється потовщенням окремих волокон (переважно білих), тобто являє собою, а не гіперплазію.
23. Визначте термін, який пропущено у реченні:
Кардіоміоцити поділяються на три типи: робочі,, секреторні.
24. Визначте термін, який пропущено у реченні:
Кардіоміоцити поділяються на три типи: робочі, провідні та
25. Визначте термін, який пропущено у реченні:
Т-трубочки кардіоміоцитів широкі, містять компоненти базальної мембрани і разом із елементами саркоплазматичної сітки утворюють, які розміщені в ділянці Z-ліній.
26. Визначте термін, який пропущено у реченні:
Т-трубочки кардіоміоцитів широкі, містять компоненти базальної мембрани і разом із елементами саркоплазматичної сітки утворюють діади, які розміщені в ділянці
27. Визначте термін, який пропущено у реченні:
Міоцити міокарда міцно з'єднуються один з одним за допомогою, завдяки чому й утворюють єдину сітку.
28. Визначте термін, який пропущено у реченні:
Гладенькі міоцити можуть скорочуватися на% своєї довжини.
29. Визначте термін, який пропущено у реченні:
У гладеньких міоцитах тонкі філаменти переважають над товстими як за кількістю, так і за об'ємом. Крім м'язового актину в них наявний також актин.
30. Визначте термін, який пропущено у реченні:
Кінці актинових міофіламентів гладеньких міоцитів прикріплені не до Z-ліній, а до особливих утворів, які називаються
31. Визначте термін, який пропущено у реченні:
Для скорочення гладеньких міоцитів також необхідні іони Ca, які виділяються саркоплазматичною сіткою та
32. Вкажіть кардіоміоцити, які характеризуються здатністю генерувати і проводити електричні імпульси:
1) однаковою мірою цією здатністю володіють усі міоцити серця;
2) ендокринні кардіоміоцити;
3) волокна Пуркінє;
4) робочі кардіоміоцити.
33. Укажіть, у якій з названих структур відсутні Z-пластинки:
1) у волокнах поперечносмугастих селетних м'язів;
2) у волокнах поперечносмугастих серцевих м'язів;
3) у волокнах поперечносмугастих м'язів;
4) в міоцитах гладеньких м'язів.
34. Визначте, що називається, саркомером:
1) зовнішня сполучнотканинна оболонка м'яза;
2) сполучнотканинна перегородка, що відходить від епімізію і оточує окремі пучки м'язових волокон;
3) окремий пучок поперечносмугастих м'язових волокон;
4) ділянка молекули скоротливого білка міозину. 5) ділянка міофібрили між парою сусідніх Z-ліній.
35. Вкажіть пропущений у реченні термін:
Поперечносмугасті м'язові волокна розміщені поздовжньо і оточені (кожне) тонким прошарком сполучної тканини, що називається
- 1) ендомізієм;
2) епімізієм;
3) перимізієм;
4) ендотенонієм;
5) перитенонієм.
36. Виберіть білки, які беруть участь у скороченні поперечносмугастих м'язових волокон:
1) міозин, гемоглобін, альбумін, колаген;
2) міозин, актин, тропоміозин, тропонін;

- 3) альбуміни, гама-глобуліни, бета-глобуліни;
 - 4) фібриноген, актин, міозин, ліпопротеїди;
 - 5) актин, міозин, фібрин, гемоглобін.
37. Визначте термін, який пропущено у реченні:
Сарколема поперечносмугастого м'язового волокна через рівні проміжки вп'ячується у вигляді трубочок в саркоплазму, утворюючи
- 1) саркомери;
 - 2) Z-пластинки;
 - 3) міофіламенти;
 - 4) T-систему;
 - 5) H-зону.
38. Виберіть правильне продовження речення:
Вставними дисками з'єднані між собою
- 1) гладенької м'язової тканини;
 - 2) волокна поперечносмугованої скелетної м'язової тканини;
 - 3) міоцити серцевої м'язової тканини;
 - 4) фіброblastи щільної оформленої сполучної тканини;
 - 5) нейрони;
 - 6) остецити компактної кісткової тканини.
39. Укажіть, як сполучаються між собою актинові філаменти сусідніх саркомерів:
- 1) в зоні перекриття A-диска;
 - 2) в зоні перекриття I-диска;
 - 3) в T-системах;
 - 4) в районі Z-ліній;
 - 5) в районі H-зони;
 - 6) в районі M-лінії;
 - 7) правильної відповіді немає.
40. Визначте, за допомогою чого здійснюється проведення нервових імпульсів в середину поперечносмугованого м'язового волокна:
- 1) дендритів;
 - 2) аксонів;
 - 3) Z-ліній;
 - 4) фолькманівських каналів;
 - 5) T-систем;
 - 6) гаверсових каналів;
 - 7) нейрофібрил.

Формат X

41. Виберіть характерні особливості м'язових тканин:
- 1) їхні клітини та волокна мають витягнуту форму;
 - 2) міофіламенти та міофібрили, які являють собою скоротливі структури м'язових клітин та волокон, розміщуються поздовжньо;
 - 3) оскільки м'язова тканина потребує багато енергії, вона містить багато мітохондрій та трофічних включень;
 - 4) деякі різновиди м'язової тканини містять міоглобін, що сприяє підвищенню окисних процесів;
 - 5) добре розвинуті структури, які накопичують та виділяють Ca²⁺;
 - 6) у м'язових тканинах практично немає кровоносних судин та сполучної тканини.
42. Визначте, що зі сказаного про поперечносмугасту серцеву м'язову тканину неправильне:
- 1) складає ендокард;
 - 2) складає більшу частину маси серця (міокард);
 - 3) не піддається вольовому контролю;
 - 4) складається з поперечносмугованих багатоядерних м'язових волокон, що мають веретеноподібну форму.
43. Вкажіть ознаки, які характерні для мезенхімного типу м'язової тканини:
- 1) розвивається з мезенхіми;
 - 2) розвивається з міотомів сомітів;
 - 3) відсутність посмугованості;

- 4) поперечна смугастість;
 5) утворює міокард;
 6) утворює м'язи внутрішніх органів та судин.
44. Визначте терміни, які пропущено у реченні:
 Елементарними скоротливими одиницями поперечносмугастих м'язів є Це ділянки міофібрил між парами сусідніх
45. Визначте терміни, які пропущено у реченні:
 Саркомер являє собою систему розміщених у певному порядку білкових ниток (міофіламентів). Ці міофіламенти бувають двох типів: тонкі і товсті
46. Визначте терміни, які пропущено у реченні:
 Актин тонких міофіламентів може бути "відчинений" лише, які звільняються з порожнини ендоплазматичної сітки, при поширенні імпульсу по
47. Визначте терміни, які пропущено у реченні:
 Серцева м'язова тканина складається з окремих клітин, які називаються, сполучених між собою за допомогою
48. Визначте, що зі сказаного про гладеньку м'язову тканину неправильне:
 1) скорочується порівняно повільно, але здатна забезпечувати тривале тонічне скорочення;
 2) саркоплазматична сітка розвинута краще, ніж в поперечносмугастих м'язах;
 3) складається з гладких міоцитів;
 4) її клітини веретеноподібні, довжина коливається від 20 - 1000 мкм, а ширина - від 2 до 20 мкм;
 5) гладенькі міоцити можуть скорочуватися на 50 % своєї довжини.
49. Виберіть, що зі сказаного про серцеву м'язову тканину правильне?
 1) складає більшу частину маси серця (міокард);
 2) її клітини з'єднуються між собою за допомогою вставних дисків;
 3) наявна у стінці легеневої вени;
 4) наявна у стінці верхньої порожнистої вени;
 5) піддається вольовому контролю;
 6) не піддається вольовому контролю;
 7) містить волокна Пуркіньє.

Нервова тканина

І рівень

Формат А

1. Вставте пропущене слово у реченні:
 Найбільшими клітинами нейроглії є
2. Вставте пропущене слово у реченні:
 Протоплазматичні астроцити трапляються переважно у речовині головного і спинного мозку.
3. Вставте пропущене слово у реченні:
 Фібрилярні астроцити трапляються переважно у речовині головного і спинного мозку.
4. Укажіть, про які гліоцити йдеться:
 Їхні відростки заповнюють простір між тілами й відростками нейронів і утворюють густку сітку, в якій лежать нейрони; відростки цих гліоцитів підходять до кровоносних судин і утворюють граничні гліальні периваскулярні мембрани (таким чином вони відділяють нейрони ЦНС від крові та здійснюють трофічну функцію):
 1) таніцити;
 2) хороїдні епендимоцити;
 3) клітини Гортега;
 4) шванівські клітини;
 5) волокнисті астроцити;
 6) олігодендроцити.
5. Укажіть, як називаються видовжені зірчасті, з короткими розгалуженими відростками клітини нервової тканини, які розміщуються уздовж капілярів в ЦНС, виконують захисну функцію, а при захворюванні на СНІД розносять ВІЛ по ЦНС? 1) нейрони;
 2) лемоцити;
 3) мікрогліоцити;

- 4) олігодендроцити;
 - 5) протоплазматичні астроцити;
 - 6) фібрилярні астроцити;
 - 7) хороїдні епендимоцити;
 - 8) таніцити.
6. Вставте пропущене слово у реченні:
Складовими частинами нервових волокон обох типів є, який оточений плазмолемою шванівських клітин.
 7. Вставте пропущене слово у реченні:
Безмієлінові нервові волокна утворюються шляхом занурення осьового циліндра в плазмолему шванівської клітини, яка (плазмолема) при цьому прогинається і оточує відросток нейрона, утворюючи у місці його занурення подвійну складку, яка називається
 8. Визначте, що називають волокном кабельного типу:
 - 1) колагенові волокна;
 - 2) мієлінові волокна;
 - 3) безмієлінові волокна;
 - 4) нейрофібрили;
 - 5) ретикулярні волокна.
 9. Вставте пропущене слово у реченні:
Периферійна зона мієлінового волокна, яка містить ядро та цитоплазму шванівської клітини називається
 10. Виберіть, що зі сказаного про мієлінове нерве волокно неправильне:
 - 1) швидкість проходження нервового імпульсу по них вища, ніж по безмієлінових;
 - 2) при їх формуванні шванівська клітина утворює довгий мезаксон, який багатократно обмотується навколо одного аксона, що занурюється в неї;
 - 3) центральний циліндр може бути оточений десятками мієлінових пластинок;
 - 4) може мати у своєму складі 7-20 осьових циліндрів;
 - 5) на ньому простежуються перехвати Ранв'є.
 11. Пресинаптичне ущільнення наявне (знайдіть правильне продовження):
 - 1) на внутрішньому боці пресинаптичної мембрани;
 - 2) на зовнішньому боці пресинаптичної мембрани;
 - 3) у синаптичній щілині.
 12. Вставте пропущене слово у реченні:
Пресинаптична і постсинаптична мембрани в синапсах з електричною передачею розділені вузькою синаптичною щілиною (ширина 2 - 4 нм). Ця щілина пронизана
Це трубочки, утворені білковими молекулами, через які дрібні молекули та іони можуть транспортуватися з однієї клітини в іншу.
 13. Знайдіть правильне продовження:
Мотонейрон разом з м'язовими волокнами, які він іннервує, складають
 14. Вставте пропущене слово у реченні:
Сукупність гліоцитів утворює
 15. Вставте пропущене слово у реченні:
Нейрони та макроглія є похідними нейрального зачатка, а мікрогліоцити розвиваються з
 16. Тільки Бара трапляється в нейронах (знайдіть правильне продовження):
 - 1) усіх людей, незалежно від статі;
 - 2) чоловіків;
 - 3) жінок;
 - 4) в нейронах його немає, воно характерне для нейтрофілів жінок.
 17. Вставте пропущене слово у реченні:
Та частина нейрона, в якій знаходиться ядро та найважливіші органоїди називається тіло, або
 18. Визначте, що таке тигроїдна речовина:
 - 1) гетерохроматин;
 - 2) еухроматин;
 - 3) елементи комплексу Гольджі;
 - 4) цистерни грЕПС;
 - 5) лізосоми.

19. Вставте пропущене слово у реченні:
Короткі відростки нейронів, що деревоподібно галузяться називаються
20. Вставте пропущене слово у реченні:
Довгий відросток нейрона, по якому імпульс іде від тіла клітини називається
21. Вкажіть пропущені терміни:
Короткі відростки нейронів проводять імпульс до тіла нейрона і отримують сигнали від інших нейронів (через численні аксо-дендритні синапси). Ці синапси розміщені в ділянках
22. Вставте пропущене слово у реченні:
Аксон може утворювати (відгалуження, що відходять від нього під кутом 90 градусів).
23. Вставте пропущене слово у реченні:
На кінці аксон часто розпадається на кущик тоненьких гілочок, які називаються
24. Вставте пропущене слово у реченні:
Переміщення по аксону різних речовин та органел називають
25. Вставте пропущене слово у реченні:
Нейрони з одним відростком, які у ссавців і людини не трапляються, називаються
26. Вставте пропущене слово у реченні:
Нейрони, від перикаріону яких відходить один відросток, який незабаром ділиться на аксон та дендрит, називаються
27. Вставте пропущене слово у реченні:
Нейрони, що мають три і більше відростки, серед яких є один аксон, а решта - дендрити, називаються
28. Холінергічними називаються нейрони у яких в якості медіатора для передачі збудження використовується:
 - 1) ацетилхолін;
 - 2) норадреналін;
 - 3) дофамін.
29. Адренергічними називаються нейрони у яких в якості медіатора для передачі збудження використовується (виберіть правільне продовження):
 - 1) ацетилхолін;
 - 2) норадреналін;
 - 3) дофамін.
30. Холінергічними називаються нейрони у яких в якості медіатора для передачі збудження використовується (виберіть правільне продовження):
 - 1) ацетилхолін;
 - 2) норадреналін;
 - 3) дофамін.
31. Вставте пропущене слово у реченні:
У ділянках судинних сплетінь, де утворюється спинномозкова рідина, знаходяться епендимоцити.
32. Вставте пропущене слово у реченні:
Спеціалізовані епендимоцити, які знаходяться в латеральних ділянках стінки III-го шлуночка, інфундибулярної кишені та серединного підняття, поглинають речовини із спинномозкової рідини і транспортують їх у просвіт судин, називаються
33. Виберіть найдревніший вид макроглії:
 - 1) остеокласти;
 - 2) нейрони;
 - 3) епендимоцити;
 - 4) фіброцити;
 - 5) фібрилярні астроцити;
 - 6) протоплазматичні астроцити;
 - 7) шванівські клітини;
 - 8) олігодендроцити.
34. Визначте, як називається вся сполучна тканина, що знаходиться в середині нервового пучка:
 - 1) міжвузловим сегментом;
 - 2) епіневрієм;
 - 3) ендоневрієм;

- 4) базальною мембраною;
 - 5) периневральною вагіною.
35. Вкажіть, що собою являють нервово-м'язеві веретена:
- 1) терморцептори і фоторцептори;
 - 2) механорецептори і фоторцептори;
 - 3) барорецептори;
 - 4) механорецептори і ефектори;
 - 5) ефектори та хеморецептори.
36. Вкажіть некапсульовані нервові закінчення:
- 1) тільця Фатер-Пачіні;
 - 2) кінцеві колби Краузе;
 - 3) генітальні тільця;
 - 4) диски Меркеля;
 - 5) тільця Догеля.
37. Вкажіть швидкість проходження нервового імпульса по мієліновому нервовому волокну:
- 1) 10 км/сек;
 - 2) 120 м/сек;
 - 3) 120 км/сек;
 - 4) 135 м/хв
 - 5) 200 м/хв.
38. Якщо шванівська клітина обвиває мезаксоном один відросток нервової клітини, утворюючи навколо нього багато витків, то таке нервово волокно називається:
- 1) перехватом Ранв'є;
 - 2) епіневрієм;
 - 3) безмієліновим;
 - 4) безм'якушевим;
 - 5) м'якушевим.

Формат Х

39. Що зі сказаного про астроцити неправильне:
- 1) мають численні радіальні відростки;
 - 2) на кінцях їхніх відростків є пластинчасті розширення - ніжки, які з'єднуються одне з одним у вигляді мембран і оточують судини або нейрони;
 - 3) до складу їхніх плазмолем входить мієлін;
 - 4) поділяються на протоплазматичні та фібрилярні;
 - 5) поділяються на хороїдні та таніцити;
 - 6) вистилають спинномозковий канал.
40. Визначте, як називаються клітини, що беруть участь в утворенні нервових волокон, ізолюючи відростки нейронів, оскільки містять у своїй оболонці мієлін:
- 1) перикаріони;
 - 2) фіброцити;
 - 3) клітини Гортгега;
 - 4) лемоцити;
 - 5) астроцити;
 - 6) епендимоцити;
 - 7) шванівські клітини.
41. Вставте пропущені слова у реченні:
Глікопротеїнові інтрасинаптичні філаменти (товщиною 5 нм) належать до і забезпечують адгезивні зв'язки пре- та постсинаптичної мембран і спрямовану дифузію
42. Вкажіть, що собою являють Колби Краузе:
- 1) терморцептори;
 - 2) фоторцептори;
 - 3) хеморецептори;
 - 4) механорецептори.
43. Визначте, що являють собою Тільця Догеля:
- 1) терморцептори;
 - 2) фоторцептори;
 - 3) хеморецептори;

- 4) механорецептори;
5) барорецептори.
44. Укажіть, що зі сказаного про тільця Фатер-Пачіні правильне:
1) трапляються в сполучній тканині внутрішніх органів та шкіри;
2) це хеморецептори;
3) сприймають тиск та вібрацію;
4) складаються із внутрішньої та зовнішньої колб.
45. Вставте пропущені слова у реченні:
Нервова тканина є провідною тканиною нервової системи. Вона вважається найдосконалішою формою організації живої речовини на нашій планеті. Вона складається з клітин двох типів:, які здатні продукувати та проводити нервовий імпульс та (клітин нейроглії), які виконують допоміжні функції: опорну, трофічну, ізоляційну, захисну.
46. Вкажіть функції клітин нейроглії:
1) опорна;
2) проведення збудження;
3) трофічна;
4) кровотворна;
5) ізоляційна;
6) захисна.
47. Вкажіть, що зі сказаного про аксони нейронів людини неправильне:
1) проводять імпульс до тіла нейрона і отримують сигнали від інших нейронів;
2) є місцем утворення дендритних шипиків;
3) по них імпульс іде від тіла клітини;
4) мають довжину від 1 мм - до 1,5 м;
5) містять до 99% цитоплазми нейрона;
6) відходить від потовщеної ділянки перикаріону, яка називається аксонний горбик;
7) деревоподібно розгалужуються.
48. Вставте пропущені слова у реченні:
Речовини переносяться в цистернах аЕПС та міхурцях, які переміщуються вздовж аксона завдяки взаємодії з мікротрубочками цитоскелету; виділяють транспорт (з тіла по аксону) і (з аксона в тіло).
49. Вкажіть, що зі сказаного про хороїдні епендимоцити правильне:
1) знаходяться в ділянках судинних сплетінь;
2) входять до складу гематолікворного бар'єру між кров'ю і спинномозковою рідиною, через який відбувається ультрафільтрація крові, що призводить до утворення спинномозкової рідини;
3) знаходяться в латеральних ділянках стінки III-го шлуночка, інфундибулярної кишені та серединного підняття;
4) їхні ніжки, переплітаючись, утворюють базальний лабіринт;
5) від їх базальної поверхні відходить довгий відросток, який закінчується на кровоносному капілярі, утворюючи розширення у вигляді пластинки;
6) поглинають речовини із спинномозкової рідини і транспортують їх у просвіт судин.
50. Виберіть, що зі сказаного про таніцити правильне:
1) знаходяться в ділянках судинних сплетінь;
2) входять до складу гематолікворного бар'єру між кров'ю і спинномозковою рідиною, через який відбувається ультрафільтрація крові, що призводить до утворення спинномозкової рідини;
3) знаходяться в латеральних ділянках стінки III-го шлуночка, інфундибулярної кишені та серединного підняття;
4) їхні ніжки, переплітаючись, утворюють базальний лабіринт;
5) від їх базальної поверхні відходить довгий відросток, який закінчується на кровоносному капілярі, утворюючи розширення у вигляді пластинки;
6) поглинають речовини із спинномозкової рідини і транспортують їх у просвіт судин.

9. СИТУАЦІЙНІ ЗАДАЧІ

1. В ділянці поранення з'являється велика кількість клітин, що містять гідролазні міхурці, велику кількість фагосом і лізосом. Вкажіть функцію цих клітин?
2. Відомо, що в живій клітині постійно відбувається переміщення органел у цитоплазмі. Вкажіть, які структурні елементи клітини беруть в цьому участь?
3. Відомо, що деякі клітини здатні рухатися. Вкажіть утвори клітинної поверхні, які забезпечують цей процес?
4. Відомо, що до складу клітини входять різні органічні речовини. Вкажіть, якими відомими вам методами можна визначити:
 - а) їх якісний склад;
 - б) їх кількісний склад.
5. Відомо, що клітини печінки депонують глікоген. Вкажіть, які органоїди розвинені в цих клітинах?
6. Внаслідок опромінення пласту клітин в їх цитоплазмі утворилася велика кількість пероксиду водню. Вкажіть органоїди, які візьмуть активну участь в детоксикації цієї речовини?
7. Демонструються два мазки крові. На першому – в нейтрофілах визначається статевий хроматин у вигляді барабанної палички на одному з сегментів ядра. У другому мазку статевий хроматин не виявлений. Вкажіть, який з цих мазків належить жінці?
8. Для дослідження узяли декілька клітин з епітелію ротової порожнини і після спеціальної обробки встановили, що ядра цих клітин не містять статевого хроматину. Особі якої статі належали досліджувані клітини?
9. Експериментальній тварині протягом довгого часу давали снодійну речовину. Вкажіть, яка органела в клітинах печінки активно функціонуватиме?
10. За допомогою маніпулятора з клітини видалили комплекс Гольджі. Вкажіть, як це відобразиться на її подальшій життєдіяльності?
11. За допомогою маніпулятора з клітини видалили центріоль з клітинного центру. Вкажіть, як це відобразиться на подальшій життєдіяльності клітини?
12. За межами плазмолемі і в цитоплазмі клітини знаходяться іони, концентрація яких в клітині більша, ніж зовні. Чи можливий транспорт цих іонів в клітину? Вкажіть, який механізм забезпечує їх транспорт?
13. Запропонована мікрофотографія клітини. На її апікальній поверхні виявлені численні пальцеподібні вирости цитоплазми, покриті зовні плазмолемою. Усередині виростів розташовані структури, що складаються з мікротрубочок. Назвіть ці структури і охарактеризуйте їх функціональне значення?
14. Запропоновані електронні мікрофотографії двох клітин. Поверхня однієї з них утворює численні вирости цитоплазми. Поверхня іншої – гладенька. В якій з цих клітин активніше відбувається ендоцитоз?
15. Клітини, що вистилають кишечник, мають щіткову облямівку. При деяких хворобах вона руйнується. Вкажіть, яка функція клітин при цьому порушується?
16. Клітину обробили речовинами, що порушують конформацію білків, які входять до складу плазмолемі. Вкажіть функції клітинної мембрани, які будуть порушені?
17. Людина потрапила в атмосферу, насичену отруйними випарами, що призвело до отруєння. Одним з морфологічних проявів цього процесу є порушення цілісності мембран лізосом у клітинах печінки. Вкажіть, що відбудеться з цими клітинами, якщо в них зруйновано велику кількість лізосом?
18. Методом електронної гістохімії встановлено, що в цитоплазмі клітин печінки в процесі життєдіяльності можуть з'являтися і зникати розеткоподібні структури, що містять глікоген. Вкажіть, як називаються ці структури?
19. Мікрохірургічним шляхом амебу розділили на два фрагменти: з ядром і без'ядерний. Вкажіть, що відбудеться з цими фрагментами і чому?
20. На вільній поверхні клітин виявлена висока активність ферменту лужної фосфатази. Вкажіть, як виглядатиме поверхня цих клітин під електронним мікроскопом?
21. На електронній мікрофотографії представлені поперечні зрізи мікротрубочок у вигляді триплетів і дуплетів. Вкажіть, яким структурам вони належать?
22. На електроннограмі представлено дві секреторні клітини: в одній добре розвинена гранулярна ендоплазматична сітка, апарат Гольджі, в цитоплазмі наявні численні полісоми. Для іншої – характерні розвинена гладенька ендоплазматична сітка і апарат Гольджі. Вкажіть, який секрет виробляє кожна з них?
23. На клітини, що знаходяться в стані мітозу, подіяли препаратом, що руйнує веретено поділу. До чого це призведе? Який набір хромосом матимуть клітини?

24. На одній мікрофотографії представлені структури, що складаються з великого об'єму цитоплазми з численними ядрами. На іншій – безліч клітин зірчастої форми з численними відростками, сполученими між собою. Назвіть ці структури.
25. На препараті (забарвлення: гематоксилін-еозин) видно клітини, цитоплазма яких:
 - а) базофільна;
 - б) оксифільна.
 Які речовини, присутні в цитоплазмі, обумовлюють це явище?
26. На препараті видно дві клітини. Ядро однієї з них містить багато інтенсивно забарвлених брилок хроматину. У іншій клітині ядро світле, хроматин розподілений дифузно. Вкажіть, який тип хроматину переважає в кожній з них, і чим вони відрізняються функціонально?
27. На препараті видно клітини кубічної, призматичної, округлої, веретеноподібної і галузистої форми. Вкажіть, яка з них виконує скоротливу функцію?
28. На препараті видно клітину з розташованими в ній хромосомами, що утворюють дві зіркоподібні фігури поблизу полюсів. Назвіть стадію мітозу.
29. На препараті видно клітину з розташованими в центрі хромосомами, що утворюють зіркоподібну фігуру. Назвіть стадію мітозу.
30. На препараті видно конденсовані хромосоми, що безладно розташовані в цитоплазмі. Назвіть стадію мітозу.
31. На трьох препаратах представлені клітини. В однієї добре розвинені мікроворсинки, у іншої – війки, третя має довгі відростки. Вкажіть, яка з цих клітин спеціалізується на всмоктуванні речовин?
32. Необхідно досліджувати структури, величина яких менше 0,2 мкм, але більше 100 нм. Вкажіть метод світлової мікроскопії, який можна застосувати для дослідження?
33. Необхідно описати структуру в клітині, розміри якої менше 0,1 мкм, але більше 100 нм. Вкажіть метод мікроскопії, який дозволить це зробити?
34. Переплутали препарати з кров'ю людини і горили. Клітини на одному з них мають 46 хромосом, а інші – 48. Вкажіть, які з цих клітин належать людині?
35. Під електронним мікроскопом в клітинах виявлено руйнування мембран лізосом і вихід ферментів в цитоплазму. Вкажіть, що станеться з цими клітинами?
36. Під електронним мікроскопом в клітинах виявлена велика кількість аутосом. Вкажіть, які процеси відбуваються в цих клітинах?
37. Під електронним мікроскопом у клітинах виявлена деструкція мітохондрій. Вкажіть, які процеси в клітинах будуть порушені?
38. Під плазмолемою клітини видно численні дрібні світлі бульбашки. Назвіть ці структури і вкажіть з яким процесом вони пов'язані?
39. Представлені дві активні біологічні мембрани. На одній з них є шар глікокаліксу, що складається з полісахаридів. На іншій – цього шару немає. Вкажіть, яка з цих мембран є плазмолемою?
40. При дослідженні під електронним мікроскопом ізольованої клітини на одній її поверхні були виявлені війки, а на іншій – десмосоми. Вкажіть, яка з поверхонь клітини вільна, а яка контактує з іншими клітинами (тканинами)?
41. При дослідженні різних клітин під мікроскопом було виявлено, що одні з них на своїй поверхні мають поодинокі мікроворсинки, інші – щіткову облямівку. Вкажіть, яке припущення можна зробити про функцію цих клітин?
42. У процесі життєдіяльності клітини різко збільшується кількість цистерн і каналців гладенької ендоплазматичної сітки. Вкажіть, синтез яких речовин активований в цій клітині?
43. У результаті мітозу виникли дві дочірні клітини. Одна з них вступає в стадію інтерфази клітинного циклу, друга – на шлях диференціювання. Вкажіть подальшу долю кожній з них?
44. У цитоплазмі клітин підшлункової залози в процесі секреторного циклу в апікальній частині з'являються і зникають гранули секрету. Вкажіть, до яких структурних елементів клітини належать ці гранули?
45. У цитоплазмі пігментних клітин під впливом сонячних променів з'являються гранули пігменту. Вкажіть, до яких структурних елементів клітини можна віднести ці гранули?
46. Ядро клітини обробили препаратами, що руйнує гістони. Вкажіть, яка структура клітини постраждає насамперед?

10. ЗРАЗОК ЕКЗАМЕНАЦІЙНОГО БІЛЕТА

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ

Волинський національний університет ім. Лесі Українки

Дисципліна: Загальна цитологія й гістологія

Спеціальність: «Біологія», «Середня освіта (Біологія)»

Семестр I

ЕКЗАМЕНАЦІЙНИЙ БІЛЕТ № 33

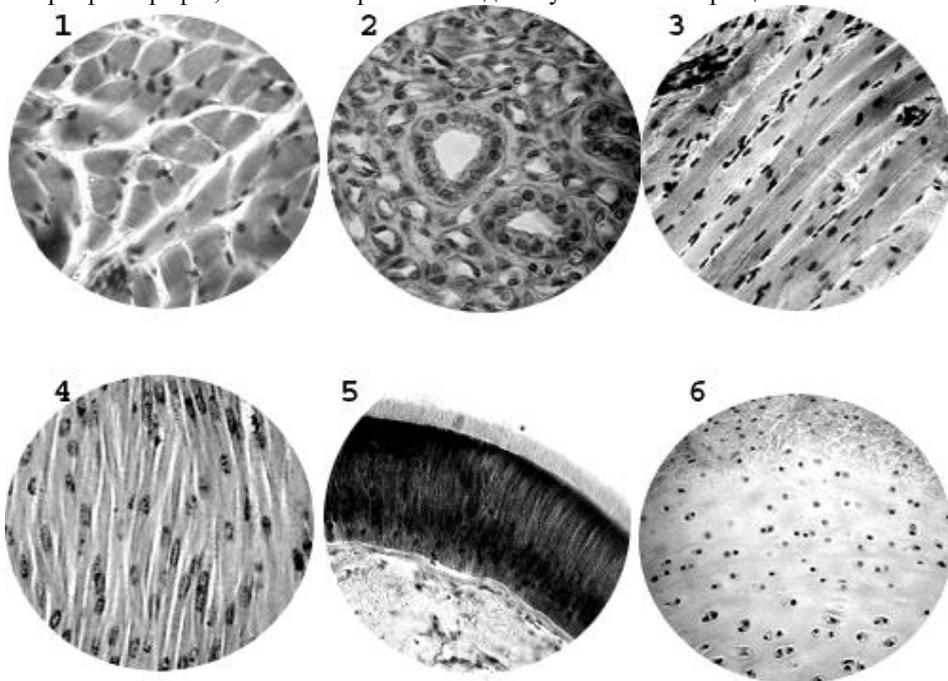
1. Серед наведених органел виберіть ті, що належать до апарату внутрішньоклітинного травлення: 1) пероксисоми; 2) мітохондрії; 3) рибосоми; 4) ендосоми; 5) залишкові тільця.
2. Вкажіть, як називаються запасні сполуки або продукти обміну речовин, які розташовані у цитоплазмі: 1) рибосоми; 2) вclusions; 3) цитоскелет; 4) органели; 5) компартаменти.
3. Вкажіть, яку форму можуть мати мітохондрії: 1) еліптичну; 2) сферичну; 3) паличкоподібну; 4) ниткоподібну.
4. Вкажіть, як називається камбій якщо його елементи зосереджені в певних ділянках тканини: 1) дифузним; 2) локалізованим; 3) винесеним.
5. Вкажіть ознаки, що характеризують стаціонарні клітинні популяції: 1) кількість клітин у такій популяції стабілізується на початку їхньої диференціації; 2) коли організм починає старіти – кількість клітин у такій популяції поступово зменшується, оскільки втрати клітин не заміщуються; 3) довгоживучі клітини таких популяцій виконують спеціалізовані функції, але зберігають здатність при певній стимуляції знову вступати в цикл, щоб відновити свою нормальну кількість; 4) загибель спеціалізованих клітин, які нездатні до поділу, врівноважується внаслідок ділення та наступної диференціації малодиференційованих камбіальних клітин.
6. Вкажіть, як називається діагностичне дослідження набору хромосом: 1) каріотипування; 2) цитогенетика; 3) кон'югація; 4) аберації хромосом; 5) поліплоїдизація.
7. Вкажіть, за допомогою чого досягається підняття або опускання тубуса з об'єктивом у мікроскопі: 1) револьвера; 2) макрогвинта; 3) мікрогвинта; 4) гвинта конденсора.
8. Органели, які наявні в усіх клітинах, оскільки забезпечують їх життєдіяльність, називаються: 1) спеціальними органелами; 2) органелами загального значення; 3) вclusions.
9. Вкажіть фактори, що можуть викликати некроз: 1) дія отрут; 2) перегрівання; 3) переохолодження; 4) нестача кисню; 5) механічні травми.
10. Вкажіть двомембранні компоненти клітини: 1) ядро; 2) цитоплазматична мембрана; 3) хлоропласти; 4) мітохондрії; 5) апарат Гольджі; 6) ендоплазматична сітка; 7) лізосоми.
11. Становлення і розвиток тканин в процесі історичного розвитку організмів вивчає: 1) гістофізіологія; 2) порівняльна анатомія; 3) порівняльна гістологія; 4) еволюційна гістологія; 5) експериментальна гістологія.
12. Основними продуцентами волокнистої міжклітинної речовини (колагенових та еластичних волокон) є : 1) тканинні базофіли і гепариноцити; 2) ретикулоцити; 3) фіброцити; 4) фібробласти; 5) періцити.
13. Волосиста частина голови людини покрита : 1) багат шаровим зроговілим плоским епітелієм; 2) багат шаровим незроговілим призматичним епітелієм; 3) багат шаровим незроговілим кубічним епітелієм; 4) багат шаровим незроговілим плоским епітелієм; 5) багат шаровим слабозроговілим плоским епітелієм
14. Залози, які не мають вивідних проток і виділяють секрет у внутрішнє середовище організму (зазвичай у капіляри) називаються *****.
15. *В 1 мм кубічногому крові людини в нормі нейтрофілів налічується приблизно: 1) 120-350; 2) 20-80; 3) 1000-3000; 4) 3000-6000; 5) 250000-350000; 6) 5000000; 7) 6000000; 8) 12000000.
16. *Еозинофіли мають діаметр... і виконують функцію: 1) діаметр 12-17 мкм; знешкодження гельмінтів. 2) діаметр 11-12 мкм; забезпечують проникність судин для формених елементів крові; 3) діаметр 1-12 мкм; основна функція фагоцитоз; 4) діаметр 7-7,5 мкм; визначають напрямок кровотворення; 5) діаметр 2-3 мкм; беруть участь у процесах згортання крові.
17. *Від перимізію, у свою чергу, відходять тонкі прошарки (пластинки) сполучної тканини, яка містить окремі фібробласти, невелику кількість аморфної міжклітинної речовини та окремі колагенові волокна, вони утворюють сітку між усіма м'язовими волокнами, яка називається *****.
18. У м'язах, які виконують швидкі рухи, переважають: 1) білі волокна; 2) червоні волокна; 3) проміжні волокна; 4) правильної відповіді немає.
19. Нейрони, від перикаріону яких відходить один відросток, який незабаром ділиться на аксон та дендрит, називаються *****.
20. У ділянках судинних сплетінь, де утворюється спинномозкова рідина, знаходяться ***** епендимоцити.

II рівень

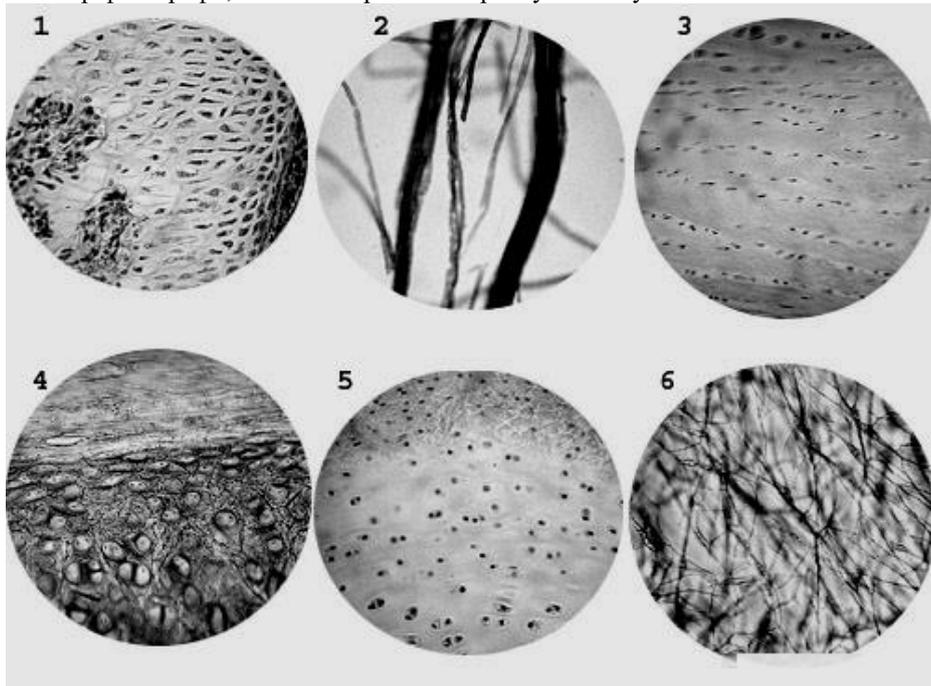
1. Вкажіть чотири неправильні твердження про гідролазні міхурці: 1) утворюються шляхом злиття пізньої ендосоми з автофаголізосомою; 2) літичні ферменти гідролазних міхурців синтезуються і накопичуються в ЕПС, згодом доопрацьовуються в комплексі Гольджі; 3) приблизно 20 % літичних ферментів вбудовані в мембрану гідролазних міхурців; 4) приблизно 20 % літичних ферментів гідролазних міхурців знаходяться у матриксі; 5) приблизно 80 % літичних ферментів гідролазних міхурців знаходиться в матриксі; 6) приблизно

- 80 % літичних ферментів вбудовані в мембрану гідролазних міхурців; 7) містять літичні ферменти в активній формі; 8) містять літичні ферменти в неактивній формі.
2. Вкажіть, як виглядають жирові включення на препаратах, які виготовлені із застосуванням спирту: застосуванням спирту: 1) забарвленими в жовтий колір; 2) забарвленими в синій колір; 3) забарвленими в рожевий колір; 4) на їх місці лишаються пустоти.
3. Вкажіть, що відбувається з мітохондріями перед поділом клітини: 1) їх кількість лишається сталою; 2) їх кількість зростає вдвічі; 3) їх кількість зменшується вдвічі; 4) їх кількість зростає в три і більше разів.
4. Вкажіть тканину, камбій якої локалізований: 1) епітелій щитоподібної залози; 2) хрящова тканина; 3) мезотелій; 4) гладенька м'язова тканина; 5) кісткова тканина; 6) багатошаровий зроговілий епітелій шкіри.
5. Вкажіть фазу мітозу, в якій хромосоми розщеплюються на сестринські хроматиди і починають рухатися до протилежних полюсів клітини: 1) телофаза; 2) профаза; 3) анафаза; 4) метафаза.
6. Вкажіть, в основі якого методу (методів) лежить використання маркірованих антитіл: 1) гістохімії й цитохімії; 2) імуногістохімії й імуноцитохімії; 3) фазово-контрастної мікроскопії; 4) електронної мікроскопії; 5) авторадіографії.
7. Вкажіть, що таке компартаментация клітини: 1) наявність пухирців у цитоплазмі; 2) поділ внутрішнього об'єму клітини на окремі комірочки; 3) поділ на цитоплазму й органели; 4) поділ на органели та включення.
8. Вкажіть правильні твердження про деполаризацію плазмолемі клітини при подразненні: 1) проникність плазмолемі клітини для іонів Na^+ різко зростає, і вони миттєво виходять з клітини; 2) проникність плазмолемі клітини для іонів Na^+ різко зростає, і вони миттєво надходять у клітину; 3) іони K^+ , адсорбовані на частинках цитоплазми, у великій кількості виходять із клітини; 4) іони K^+ , що знаходилися в позаклітинному просторі, у великій кількості надходять у клітину.
9. Вкажіть, хто із перчислених вчених встановив (встановили), що клітинна мембрана складається з двох шарів фосfolіпідів: 1) Е. Гортгер; 2) І.І. Мечников; 3) А.А. Заварзін; 4) М. Шлейден; 5) Ф. Грендел; 6) Т. Шван.
10. Вкажіть, яку функцію виконують у прокаріо пілі (фімбрії другого типу): 1) локомоторну; 2) формування веретена поділу; 3) прилипання до субстрату; 4) фагоцитарну; 5) передачу генетичного матеріалу.

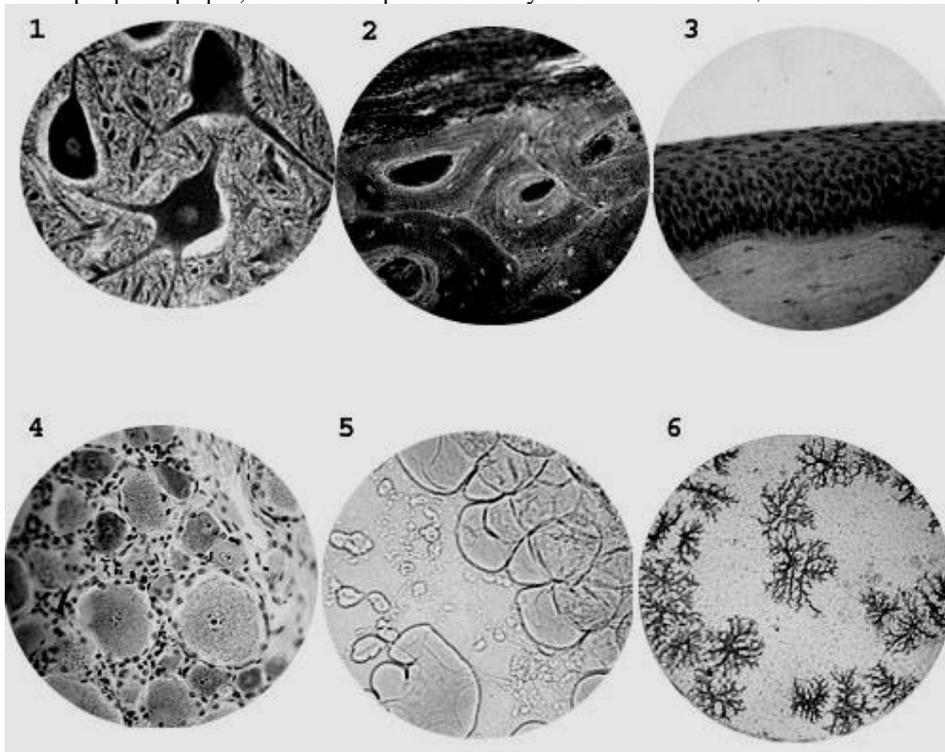
11. Вкажіть номери фотографій, на яких зображено гладеньку гіаліновий хрящ.



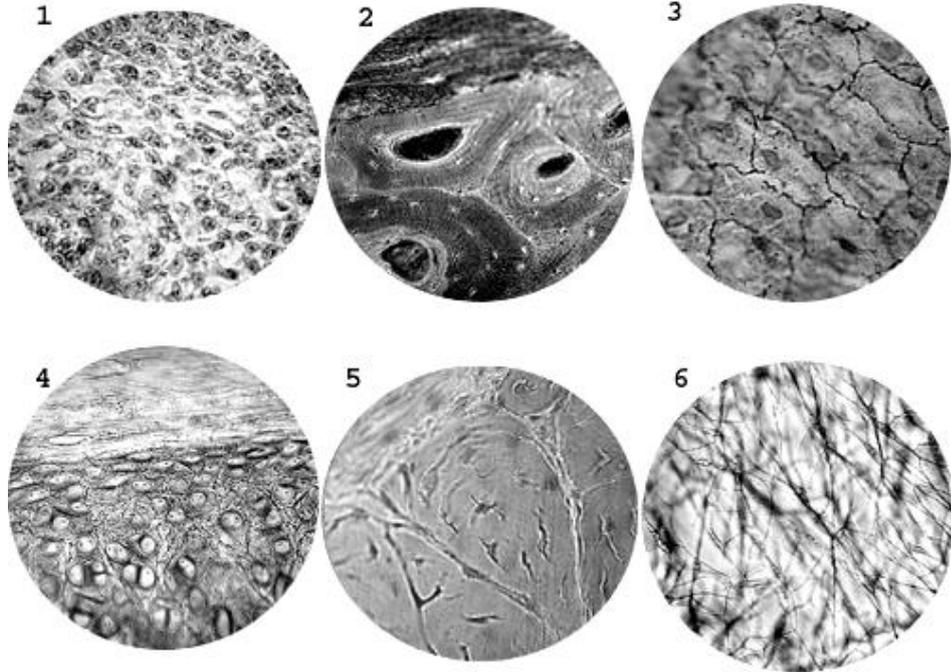
12 Вкажіть номер фотографії, на якій зображено нервову тканину.



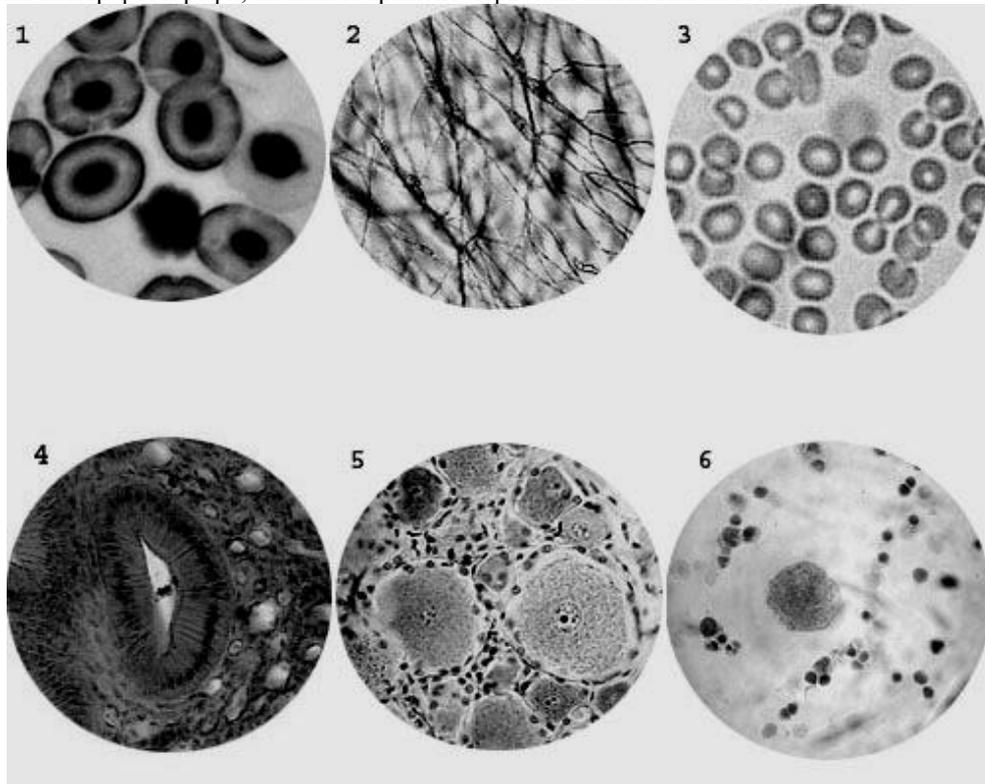
13 Вкажіть номери фотографій, на яких зображено сполучні тканини зі спеціальними властивостями.



14. Вкажіть номер фотографії, на якій зображено целомічний еластичний хрящ.

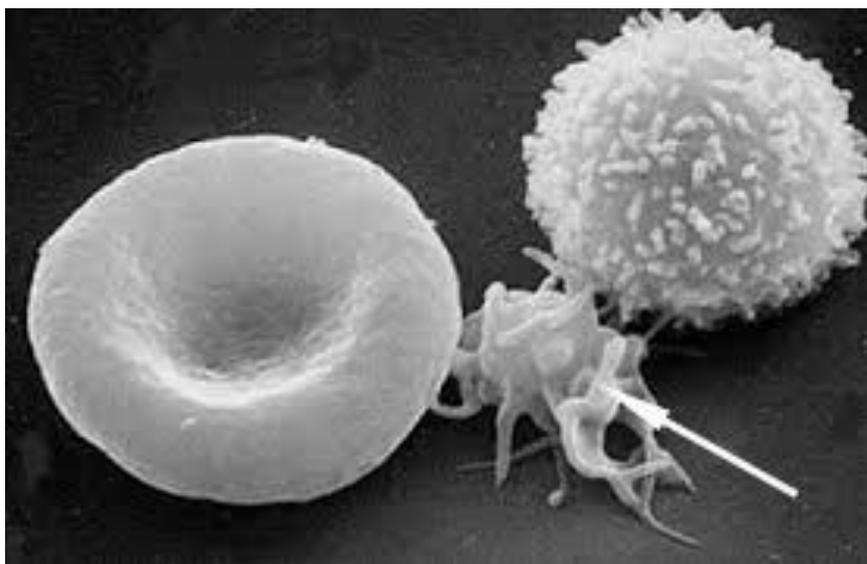


15. Вкажіть номер фотографії, на якій зображено червоний кістковий мозок.

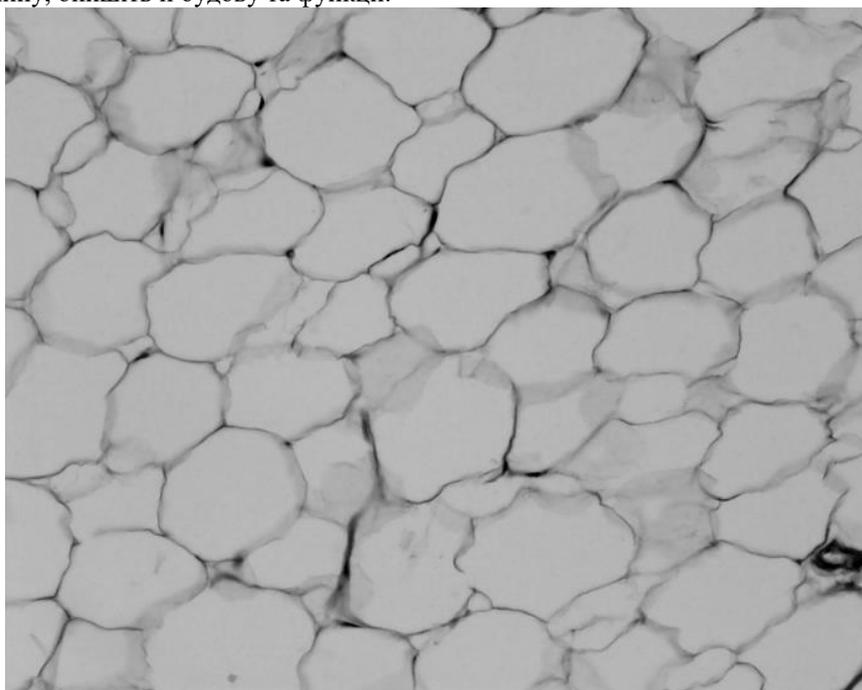


III рівень

1. Розгляньте фотографію. Визначте об'єкт, вказаний стрілкою. Опишіть його будову та функції.



2. Визначте тканину, опишіть її будову та функції.



Затверджено на засіданні кафедри зоології. Протокол № 2 від 31.08.17

Екзаменатор

Омельковець Я.А.

Завідувач кафедри

Сухомлін К.Б.

ЛІТЕРАТУРА ТА ІНТЕРНЕТ-РЕСУРСИ

Література

1. Гістологія. Цитологія. Ембріологія : підруч. для студентів / за ред. : О. Д. Луцика, Ю. Б. Чайковського . - Вінниця : Нова Кн., 2020. - 496 с.
2. Дзержинський М.Е. Альбом для лабораторних занять з курсу "Загальна цитологія" / Пазюк Л.М. Вороніна О.К., Варенюк І.М. Київ, 2020. – 76с.
3. Омельковець Я.А. Атлас із загальної гістології (методичні рекомендації). 2-е видання , доповнене / Я.А. Омельковець. – Луцьк: П.П. Іванюк В.П., 2017. – 100 с.
4. Омельковець Я.А. Загальна цитологія й гістологія: навч. посіб. / Я.А. Омельковець. – Луцьк: ПП. Іванюк В.П., 2017. – 334 с.
5. Павліна Войцех, Росс Майкл Г. Гістологія: підручник і атлас. З основами клітинної та молекулярної біології : пер. з англ. 8-го вид. : у 2 т. Т. 1 / наук. ред. перекладу : Олександр Степаненко, Юрій Чайковський. – К. : ВСВ «Медицина», 2021. – 462 с.
6. Павліна Войцех, Росс Майкл Г. Гістологія: підручник і атлас. З основами клітинної та молекулярної біології : пер. з англ. 8-го вид. : у 2 т. Т. 2 / наук. ред. перекладу : Олександр Степаненко, Юрій Чайковський. – К. : ВСВ «Медицина», 2021. – 606 с.
7. Степаненко О.Ю., Мірошниченко О.В., Зайченко Л.О., Деєва Т.В., Верещакіна В.В., Мар'єнко Н.І. Цитологія, гістологія та ембріологія. Атлас: навч. посіб. – Київ: ВСВ «Медицина», 2020. – 152 с.

Інтернет-ресурси

8. Електронні гістологічні атласи. – Режим доступу: <https://histologyknmu.wixsite.com/info/gistologichni-atlasi-onlajn>
9. Омельковець Я. А. Загальна цитологія і гістологія. Електронний освітній ресурс] (рекомендовано науково-методичною радою Східноєвропейського національного університету, протокол № 8 від 17 квітня 2019 р.) – Режим доступу: (<http://194.44.187.60/moodle/course/view.php?id=613>)

ЗМІСТ

Передмова	3
1. Силабус нормативного освітнього компонента «Загальна цитологія й гістологія»	4
2. Методичні рекомендації до лабораторних занять	14
3.Короткий конспект лекцій із загальної цитології та гістології	32
Лекція 1. Предмет і завдання цитології та гістології	32
Лекція 2. Методи цитологічних та гістологічних досліджень	35
Лекція 3. Морфологія клітини. Клітинна теорія	37
Лекція 4. Гіалоплазма. Плазмолема	40
Лекції 5-6. Синтетичний апарат клітини	45
Лекція 7. Апарат внутрішньоклітинного травлення	50
Лекція 8. Енергетичний апарат клітини. Цитоскелет	53
Лекція 9. Включення цитоплазми	56
Лекція 10. Ядро клітини	69
Лекція 11. Клітинний цикл	62
Лекція 12. Основні властивості клітини. Старіння та загибель клітин	65
Лекція 13. Статеві клітини	70
Лекція 14. Порівняння клітинної організації прокариот та еукаріот	75
Лекція 15. Загальні закономірності диференціації клітин та формування тканин в онтогенезі	79
Лекція 16. Епітеліальні клітини	82
Лекція 17. Залози, їх будова і функції	86
Лекція 18. Кров і лімфа	89
Лекція 19. Клітинні основи імунних реакцій	94
Лекція 20. Кровотворення	97
Лекція 21. Волокнисті сполучні тканини	100
Лекція 22. Сполучні тканини зі спеціальними властивостями	104
Лекція 23. Хрящова тканина	107
Лекція 24. Кісткова тканина	110
Лекції 25-26. М'язова тканина	114
Лекції 27-28. Нервова тканина	121
4.Термінологічний словник	129
5. Кількісні характеристики клітин і тканин у таблицях	147
Історична довідка	147
Міри довжини	147
Кількісна характеристика клітини	148
Приблизний вміст чотирьох азотистих основ у різних організмів	148
Кількість хромосом у різних організмів	148
Ядерце	149
Інші структурні елементи ядра	149
Ядерна оболонка	149
Кількісна характеристика структурних елементів цитоплазми клітини та мембран цитоплазми	149
Кількісна характеристика міжклітинних контактів, мікроворсинок	150
Кількісна характеристика органел клітини	150
Клітинний цикл. Поділ клітин	152
Кількісна характеристика статевих клітин	152
Порівняння мітозу та мейозу	153
Кількісна характеристика прокаріотичних клітин	154
Хімічний склад звичайних бактерій (за винятком води) в проц. від загальної сухої маси	154
Приблизний хімічний склад бактеріальної клітини та клітини ссавця	154
Епітеліальні тканини	154
Розміри клітин деяких сполучних тканин	155
Морфометрична характеристика формених елементів крові людини	155

6. Схеми та рисунки	157
Рисунок 6.1. Світлові мікроскопи	157
Рисунок 6.2. Трансмісійний електронний мікроскоп JEM-2100	157
Рисунок 6.3. Окулярний гвинтовий мікромметр	158
Рисунок 6.4. Порівняння будови електронного та світлового мікроскопів	159
Рисунок 6.6. Схеми будови тваринної та рослинної клітин	160
Рисунок 5.6. Схема будови плазмолеми	161
Рисунок 6.7. Схема перенесення речовин через плазмолему клітини	161
Рисунок 6.8. Ендоцитоз	162
Рисунок 6.9. Схема рецепторно-опосередкованого фагоцитозу	162
Рисунок 6.10. Фагоцитоз амебою бактерії	162
Рисунок 6.11. Послідовні стадії утворення піноцитозного пухирця клітиною ендотелію капіляра	163
Рисунок 6.12. Міхурці з секретом, що виділяються епітеліальними клітинами антенальної залози річкового рака	163
Рисунок 6.13. Схема міжклітинних з'єднань	164
Рисунок 6.14. Схема синтетичного апарату клітини	164
Рисунок 6.15. Схема будови рибосоми	164
Рисунок 6.16. Полісоми	165
Рисунок 6.17. Схема синтезу білка рибосомою	165
Рисунок 6.18. Регуляція синтезу білка в прокариотів	166
Рисунок 6.19. Ендоплазматична сітка	167
Рисунок 6.20. Схема синтезу білка на гранулярній ендоплазматичній сітці	167
Рисунок 6.21. Хроматофільна субстанція у нейронах вестибулярного ядра бурозубки	168
Рисунок 6.22. Компоненти комплексу Гольджі в нервовій клітині міжхребцевого ганглію ссавця	168
Рисунок 6.23. Мікробудова комплексу Гольджі	168
Рисунок 6.24. Схема будови хлоропласта	169
Рисунок 6.25. Схема апарату внутрішньоклітинного травлення	170
Рисунок 6.26. Лізосоми	171
Рисунок 6.27. Пероксисома	171
Рисунок 6.28. Мітохондрія	172
Рисунок 6.29. Схема будови мітохондрії	172
Рисунок 6.30. Фрагмент мікротрубочки	173
Рисунок 6.31. Схема будови стінки мікротрубочки	173
Рисунок 6.32. Схема будови клітинного центру	173
Рисунок 6.33. Одношаровий призматичний війчастий епітелій кишечника беззубки	174
Рисунок 6.34. Схема поперечного зрізу війки	174
Рисунок 6.35. Схема будови мікроворсинки	175
Рисунок 6.36. Всмоктання жиру в тонкому кишечнику	175
Рисунок 6.37. Пігментні включення у меланфорах шкіри пуголовка	176
Рисунок 6.38. Кристалічні включення	176
Рисунок 6.39. Ядро нейрона міжхребцевого ганглія ссавця	177
Рисунок 6.40. Хроматин у інтерфазних ядрах клітин	177
Рисунок 6.41. Схема будови ядра клітини	178
Рисунок 6.42. Ділянка каріолеми з комплексом ядерної пори	178
Рисунок 6.43. Упаковка хроматину в ядрі клітини	179
Рисунок 6.44. Схема клітинного циклу	180
Рисунок 6.45. Мітоз в клітинах кінчика кореня цибулі	180
Рисунок 6.46. Схема мітозу	181
Рисунок 6.47. Мітоз в яйцеклітині аскариди	181
Рисунок 6.48. Сперматозоїди морської свинки	182
Рисунок 6.49. Схема будови сперматозоїда	182
Рисунок 6.50. Фолікули яєчника кішки	183
Рисунок 6.51. Майже дозрілий фолікул кішки	183
Рисунок 6.52. Схема будови яйцеклітини людини	184
Рисунок 6.53. Схема будови яйця птаха	184

Рисунок 6.54. Звивистий каналець сім'яника ссавця	185
Рисунок 6.55. Схема гаметогенезу людини	186
Рисунок 6.56. Схема мейозу	187
Рисунок 6.57. Схема будови клітини прокариот	188
Рисунок 6.58. Схема будови клітинної стінки грампозитивних та грамнегативних бактерій	188
Рисунок 6.59. Ознаки епітеліальної тканини	189
Рисунок 6.60. Будова базальної мембрани	189
Рисунок 6.61. Різновиди епітелію	190
Рисунок 6.62. Багат шаровий плоский незроговілий епітелій	191
Рисунок 6.63. Багат шаровий плоский зроговілий епітелій	191
Рисунок 6.64. Схема будови залоз	192
Рисунок 6.65. Класифікація залоз за кількістю клітин та розміщенням відносно епітеліального пласта	192
Рисунок 6.66. Різновиди екзокринних екзоепітеліальних багатоклітинних залоз	193
Рисунок 6.67. Типи залоз за механізмом (способом) виведення секрету	193
Рисунок 6.68. Формені елементи крові	194
Рисунок 6.69. Гемокоагуляція	194
Рисунок 6.70. Пухка неоформлена волокниста сполучна тканина	195
Рисунок 6.71. Щільна оформлена колагенова сполучна тканина	195
Рисунок 6.72. Ліпоцити білої та бурої жирової тканини	196
Рисунок 6.73. Ретикулярна тканина	196
Рисунок 6.74. Схема гістогенезу хрящової тканини	197
Рисунок 6.75. Різновиди хряща	197
Рисунок 6.76. Схема будови діафізу трубчастої кістки	198
Рисунок 6.77. Остеони в компактній пластинчастій кістці	198
Рисунок 6.78. Структурна організація скелетного м'яза	199
Рисунок 6.79. Будова товстих міофіламентів	199
Рисунок 6.80. Будова тонких міофіламентів	200
Рисунок 6.81 А. Саркомер (Із: П. Кемп, К. Армс, 1988)	200
Рисунок 6.81 Б. Саркомер (Із: https://m.cafe.daum.net/panicbird/OU7w/69)	200
Рисунок 6.82. Робочі кардіоміоцити	201
Рисунок 6.83. Гладенький міоцит	202
Рисунок 6.84. Типи нейронів	203
Рисунок 6.85. Епендима	203
Рисунок 6.86. Види нейроглії	204
Рисунок 6.87. Мієлінове та безмієлінове нервові волокна	204
Рисунок 6.88. Синапс з хімічною передачею збудження	205
Рисунок 6.89. Синапс з електричною передачею збудження	205
Рисунок 6.90. Схема субмікроскопічної будови моторної бляшки	206
Рисунок 6.91. Різні типи рецепторів шкіри	206
7. Виготовлення мікропрепаратів	207
8. Тестові завдання	208
Цитологія й гістологія як науки	208
Мікроскопічна техніка	212
Морфологія клітини. Клітинна теорія	217
Гіалоплазма. Плазмолема	221
Синтетичний апарат клітини	226
Апарат внутрішньоклітинного травлення	232
Енергетичний апарат клітини	238
Цитоскелет	243
Включення цитоплазми	248
Ядро клітини	254
Клітинний цикл	258
Основні властивості клітини. Старіння та загибель клітин	266

Статеві клітини	272
Порівняння клітинної організації прокариот та еукариот	282
Загальні закономірності диференціації клітин та формування тканин в онтогенезі	287
Епітеліальні тканини. Залози, їх будова і функції	290
Кров і лімфа. Клітинні основи імунних реакцій. Кровотворення	294
Волокнисті та скелетні сполучні тканини	304
М'язова тканина	307
Нервова тканина	311
9. Ситуаційні задачі	316
10. Зразок екзаменаційного білета	318
Література та інтернет ресурси	323

Навчальне видання

Омельковець Ярослав Адамович

Загальна цитологія й гістологія

Навчальний посібник
Видання 2-е доповнене та перероблене

Друкується в авторській редакції