

# **Цитологические основы наследственности**



## ВВЕДЕНИЕ

Клетка - это основная структурная и функциональная единица всех живых организмов, живая элементарная система, способная к самовоспроизведению. Живые организмы могут состоять из одной клетки (бактерии, одноклеточные водоросли и одноклеточные животные) или многих клеток.

Размеры клеток варьируют от 0,1-0,25 мкм (у некоторых бактерий) до 155 мм (яйцо страуса в скорлупе). Диаметр большинства клеток растений и животных находится в пределах 10-100 мкм. Форма клеток различна и обусловлена их функцией - от круглой (эритроциты) до древообразной (нервные клетки).

Несмотря на свои малые размеры, клетка представляет собой сложнейшую биологическую систему. Жизнедеятельность этой биологической системы поддерживается благодаря разнообразным биохимическим процессам, которые происходят под строгим генетическим контролем. Генетический контроль развития и функционирования клетки осуществляют материальные носители наследственности - гены. Они сосредоточены главным образом в ядре клетки, но некоторая их часть находится в других клеточных органоидах (митохондриях, пластидах, центриолях) и даже в цитоплазме (плазмиды).

Строение и функционирование генетических структур клеток на микроскопическом уровне, их количественную и качественную изменчивость изучает направление общей генетики, называемое цитогенетикой. В её недрах сформировалось ещё более специализированное направление - ветеринарная цитогенетика, которая изучает распространение у сельскохозяйственных животных хромосомных патологий, т.е. морфо-функциональных нарушений, обусловленных изменением структуры хромосом.

Представление о клетке как об элементарной структурнофункциональной единице живых организмов сложилось в результате цепи изобретений и открытий, сделанных в XVI-XIX вв. Основные из этих событий указаны ниже.

1590 - Янсен изобрёл микроскоп, в котором большое увеличение обеспечивалось соединением в тубусе двух линз.

1665 - Роберт Гук, пользуясь усовершенствованным микроскопом, изучил строение пробки и впервые употребил термин «клетка». 1650-1700 - Антони ван Левенгук при помощи хорошо отшлифованных простых линз (200<sup>x</sup>) наблюдал различные одноклеточные организмы, в том числе - бактерии.

1700-1800 - опубликовано множество рисунков тканей (преимущественно растительных).

1831-1839 - ботаник М.Я. Шлейден и зоолог Т. Шванн объединили идеи разных учёных и сформулировали клеточную теорию, согласно которой основной единицей структуры и функции живых организмов является клетка.

1840 - Чешский биолог Ян Эвангелиста Пуркинье (1787-1869) предложил термин «протоплазма» для клеточного содержимого, убедившись в том, что именно то содержимое (а не клеточные стенки, как считали ранее) представляет собой живое вещество.

1855 - Вирхов показал, что все клетки образуются из других клеток путём клеточного деления, и предположил, что значение имеют не их оболочки, а их содержимое - протоплазма и ядро.

1866 - Геккель экспериментально доказал, что хранение и передачу наследственных признаков осуществляет ядро.

1866-1888 - описано клеточное деление и описаны хромосомы. 1880-1883 - открыты пластиды и в частности, хлоропласты.

1890 - открыты митохондрии.

1898 - открыт аппарат Гольджи.

1890-1930 - совершенствование светового микроскопа, методов фиксации и окраски препаратов.

1928-1931 - создание электронного микроскопа М. Кноллем и Э. Руска (в 1986 г. удостоен Нобелевской премии).

1935 - создан первый растровый (сканирующий) электронный микроскоп (М. Кнолль).

1942 - разработана наиболее совершенная конструкция растрового (сканирующего) микроскопа (В.К. Зворинкин с сотрудниками, США).

с 1946 - интенсивное использование электронной микроскопии для исследования ультраструктуры клеток.

1965 - в Кембридже (Англия) установлена первая промышленно изготовленная модель растрового (сканирующего) электронного микроскопа для биологических исследований.

### **3.1. Клеточная теория**

Результатом длительного исследования строения клеток различных организмов стало создание клеточной теории. В современном её виде клеточная теория создана немецким ботаником Маттиасом Якобом Шлейденом (1804-1881) и немецким зоологом Теодором Шванном (1810-1882).

Т. Шванн в 1839 году опубликовал книгу («Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений»), содержащую обобщение результатов многочисленных исследований растительных и животных клеток. На основании этих исследований Т. Шванн сформулировал теорию, согласно которой клетки являются структурной и функциональной основой живых существ. В 1859 немецкий патолог Рудольф Вирхов (1821-1902) опубликовал свой основной труд «Целлюлярная патология», одним из важных выводов которого было заключение, что клетка может возникнуть только из ранее существовавшей клетки. Другим важным выводом Р. Вирхова было утверждение, что в жизнедеятельности клеток наибольшее значение имеют не их оболочки, а их содержимое - протоплазма и ядро.

В современном виде клеточная теория содержит три главных положения:

1) Жизнь в её структурном функциональном и генетическом отношении обеспечивается, в конечном счете, только клеткой.

2) На современном этапе эволюции жизни на Земле единственным способом возникновения новых клеток является деление ранее существовавших клеток.

3) Структурно-функциональными единицами многоклеточных организмов являются клетки.

Первое положение клеточной теории доказывает тот факт, что именно в клетке сохраняется и реализуется биологическая информация (даже у вирусов).

Иными словами - клетка - это элементарная единица живого и вне клетки нет жизни.

Второе положение клеточной теории базируется на предположении, согласно которому пути возникновения клеточной формы жизни были сходными. Именно на этом предположении было основано представление М. Шлейдена и Т. Шванна о гомологии разных типов клеток. Сходство путей, которыми возникли клеточные формы жизни, современная биология подтверждает тем, что все клетки одинаковым образом:

- 1) хранят биологическую информацию;
- 2) редуцируют генетический материал для его передачи из поколения в поколение;
- 3) используют информацию для осуществления своих функций на основе синтеза белка;
- 4) хранят и переносят энергию;
- 5) превращают энергию в работу;
- 6) регулируют обмен веществ.

Третье положение клеточной теории в настоящее время доказано со всей очевидностью. Вместе с тем, многоклеточный организм обладает свойствами, которые нельзя рассматривать как простую сумму свойств и качеств отдельных клеток. Третье положение клеточной теории является ярким примером проблемы соотношения части и целого, рассматриваемой кибернетикой и, в частности, теорией систем.

Таким образом, клетка является обособленной и организационно наименьшей структурой, для которой характерна вся совокупность свойств жизни и которая в соответствующих условиях окружающей среды способна поддерживать в себе эти свойства и передавать их следующим поколениям.

Многоклеточный организм современная клеточная теория рассматривает как сложно организованную интегрированную систему, состоящую из функционирующих и взаимодействующих клеток. Для этой системы характерны новые специфические черты, не сводимые только к свойствам составляющих её элементов.

### 3.2. Неклеточные формы жизни

Все многообразие живых существ должно быть разделено на две резко отличающиеся группы: а) неклеточные и б) клеточные формы жизни. Первая группа существ представлена вирусами.

Вирусы (от лат.: *virus* - яд) - это неклеточные формы жизни, способные проникать в определённые живые клетки и



размножаться только внутри этих клеток. Подобно всем другим организмам вирусы обладают собственным генетическим аппаратом, который кодирует синтез вирусных частиц. Однако новые частицы вирусов собираются из биохимических предшественников, находящихся в клетке-хозяине.

При этом вирусы используют биосинтетическую и энергетическую системы этой клетки. Таким образом, вирусы являются внутриклеточными паразитами на генетическом уровне.

Первым был открыт вирус табачной мозаики. Открытие было сделано в 1892 году российским физиологом растений и микробиологом Дмитрием Иосифовичем Ивановским (рис. 3.1). Термин «вирус» введён в 1899 г. нидерландским микробиологом Мартином Виллемом Бейеринком (1851-1931).

Вирусы распространены в природе повсеместно. Они поражают все группы живых организмов. Описано около 500 вирусов, поражающих теплокровных позвоночных, и более 300 вирусов, поражающих высшие растения. Вирусы, приспособившиеся к паразитированию в бактериальных клетках; получили название бактериофагов или коротко - фагов. По своему строению бактериофаги сложнее тех вирусов, которые паразитируют в клетках растений и животных.

Форма вирусных частиц может быть палочковидной, нитевидной и сферической. Размер вирионов 15-350 нм (длина некоторых нитевидных вирусов достигает 2000 нм). Наиболее мелкие вирусы (например, возбудитель ящура), лишь немного превышают молекулу яичного белка. Большинство вирусов видны только в электронный микроскоп. Бактериофаги в среднем в пятьдесят раз меньше бактерий. Однако есть вирусы (например, возбудитель оспы) которые видны в световой микроскоп [Слюсарёв, 1995].

Вирусы существуют в 2 формах: покоящейся, или внеклеточной (вирусные полностью сформированные инфекционные частицы, или вирионы) и репродуцирующейся (внутриклеточной).

Все вирусы условно разделяют на простые и сложные. Простые вирусы состоят из нуклеиновой кислоты и белковой оболочки - капсида. Оболочка вирусов часто бывает построена из идентичных повторяющихся субъединиц капсомеров. Из капсомеров образуются структуры с высокой степенью симметрии, способные кристаллизоваться. На ранних этапах развития вирусологии считалось, что белки капсида однотипны. В настоящее время установлено, что капсид большинства вирусов построен из полипептидных цепей более чем одного типа. Белки капсида защищают нуклеиновую кислоту и обуславливают ферментативные и антигенные свойства вируса. У сложных вирусов (например, вируса герпеса или вируса гриппа) белковый капсид окружён ещё одной оболочкой, которая кроме белков содержит и липиды. Эта дополнительная оболочка формируется вирусом в тот момент, когда он находится в плазматической мембране клетки-хозяина. Поэтому строение этой дополнительной оболочки очень сходно со строением оболочки той клетки, в которой паразитировал вирус. Благодаря указанному сходству дочерние вирусные частицы могут выходить из клетки наружу, отпочковываясь от плазматической мембраны клетки-хозяина. Отпочковывание позволяет потомству вируса покидать клетку, не нарушая её плазматической мембраны,

т.е. не убивая клетки [Алберте, т.2.с. 44]. Некоторые вирусы могут иметь в своей оболочке даже неструктурные белки - ферменты.

В вирусах всегда присутствует только один тип нуклеиновой кислоты (ДНК или РНК), которая является носителем наследственной информации. По этому признаку все вирусы делят на ДНК-содержащие и РНК-содержащие. Молекулярная масса вирусных ДНК около  $200 \cdot 10^6$ , вирусных РНК - от  $10^6$  до  $15 \cdot 10^6$ . Формы нуклеиновых кислот многообразны: наряду с двухцепочечными ДНК и одноцепочечными РНК встречаются одноцепочечные ДНК и двухцепочечные РНК. В вирусах ДНК могут иметь линейную и кольцевую структуры, РНК, как правило, линейны. У некоторых вирусов нуклеиновые кислоты могут быть представлены набором фрагментов, каждый из которых несёт определённую часть генетической информации, необходимой для репродукции вирионов.

Ниже приведены примеры строения некоторых вирусов.

У вируса табачной мозаики (ВТМ) РНК содержит около 6400 нуклеотидов и 2130 одинаковых белковых субъединиц. Белковые субъединицы вместе с нуклеиновой кислотой составляют единую целостную структуру - нуклеокапсид (рис. 3.2).

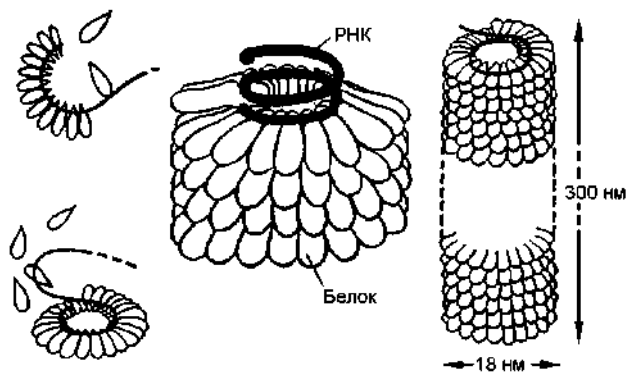


Рис. 3.2. Строение вируса табачной мозаики.

Диаметр ДНК-содержащих аденовирусов - 70-90 нм. Капсид имеет форму многогранника (икосаэдра) (рис. 3.3). Капсид состоит из 252 капсомеров, 12 находятся по углам икосаэдра, а 240 - на гранях и ребрах. Внутри капсида находится линейная двухцепочечная молекула ДНК (молекулярная масса 20-29 млн.). Липопротеидной оболочки нет.

Аденовирусы были выделены из клеток самых разных млекопитающих и птиц. Размножаются в клеточных ядрах. Аденовирусы поражают лимфоидную ткань и вызывают у человека различные респираторные заболевания. Могут вызывать образование опухолей. Эти вирусы распространяются без переносчиков.

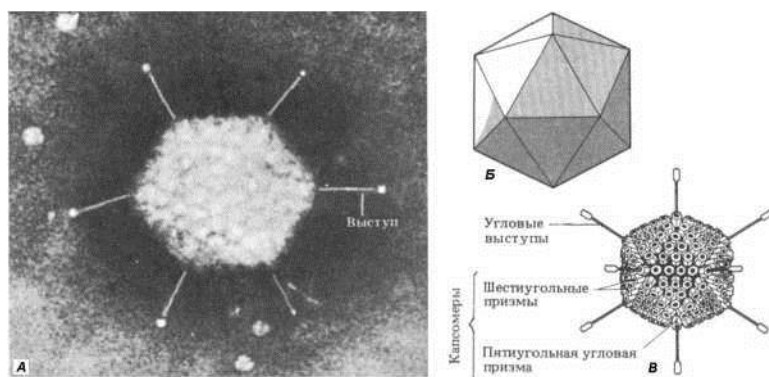


Рис. 3.3. Электронная микрофотография частица аденовируса в виде многогранника с угловыми шипами, увеличение 480000<sup>x</sup>.

У некоторых вирусов, размножающихся в бактериях, имеется явно выраженная многогранная головка, и хвост, который обладает спиральной симметрией (рис. 3.4).

Некоторые вирусы, например рабдовирусы и вирусы оспы, имеют ещё более сложное строение.

Все активные процессы вирусов протекают в клетках-хозяевах, причём одни вирусы размножаются в их ядре, другие - в цитоплазме, третьи - и в ядре, и в цитоплазме.

Различают 3 основных типа взаимодействия вируса и клетки: а) продуктивную инфекцию, б) abortивную инфекцию и в) вирогению. При продуктивной инфекции нуклеиновая кислота вириона индуцирует в заражённой клетке вирусспецифичные синтезы и это приводит к образованию нового поколения инфекционных вирусных частиц. При abortивной инфекции цикл репродукции прерывается на какой-либо промежуточной стадии и потомство не образуется. При вирогении нуклеиновая кислота вируса встраивается в ДНК клетки-хозяина и не способна к автономной репродукции. Частным случаем вирогении является лизогения - своеобразный симбиоз бактерий с некоторыми умеренными бактериофагами, которые могут присутствовать в клетке в виде особой, неинфекционной формы (профага). Бактерии, в которых «затаился» профаг, называются лизогенными. Это означает, что бактерия потенциально может лизироваться, но лизиса клеток не наблюдается до тех пор, пока фаг не возобновит свою деятельность.

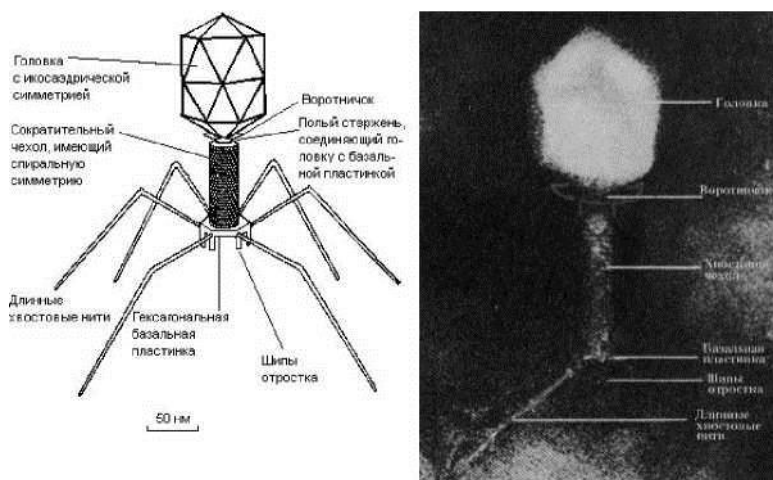


Рис. 3.4. Строение бактериофага. Электронная микрофотография бактериофага после негативного контрастирования частицы и схема его строения.

Проникновение вирусной частицы в клетку начинается с её адсорбции на клеточной поверхности (благодаря взаимодействию клеточных и вирусных рецепторов). Капсид претерпевает изменения, приобретает чувствительность к клеточным протеазам, разрушается, освобождая нуклеиновую кислоту. У многих вирусов животных нуклеиновая кислота высвобождается из капсида только после того, как вирус проникнет в клетку путём пиноцитоза. У некоторых бактериофагов в клетку проникает свободная нуклеиновая кислота. Фитопатогенные вирусы проникают через повреждения в клеточной стенке, после чего адсорбируются на клеточных рецепторах и высвобождают нуклеиновую кислоту. Попав внутрь клетки-хозяина, вирусы инактивируют её ДНК. Затем, используя свою собственную ДНК или РНК, вирусы изменяют биохимические процессы в клетке таким образом, что она начинает реплицировать вирусные нуклеиновые кислоты и синтезировать вирусспецифичные белки с участием матричных РНК. У одних вирусов матричные РНК входят в состав вирионов, а у других синтезируются в заражённых клетках на матрице нуклеиновой кислоты вириона. Сборка вирусных частиц у некоторых простых вирусов происходит в результате спонтанной агрегации макромолекул по типу кристаллизации. Из клеток вирионы выходят одновременно (при разрушении клеток) или постепенно (без разрушения клеток).

При продуктивном взаимодействии вируса и клетки могут возникать различные патологические изменения - угнетение синтеза клеточных макромолекул, повреждение клеточных структур ит. д. К серьезным заболеваниям животных можно отнести ящур крупного рогатого скота, рожистое воспаление у свиней, чуму птиц и миксоматоз кроликов. Известны реакции животной клетки, направленные на защиту от вирусного заражения (например, образование интерферона).

Вирусное заражение растений обычно приводит либо к появлению желтых крапинок на листьях (так называемой мозаики листьев), либо к морщинистости или карликовости листьев. Вирусы вызывают и задержку роста растений, что впоследствии приводит к снижению урожая. Ряд серьезных заболеваний вызывают вирусы желтой мозаики турнепса, табачной мозаики, карликовой



кустистости томатов и бронзовости томатов. Появление полосок на цветках некоторых сортов тюльпанов также обусловлено вирусом. По-видимому, все вирусы, поражающие растения, относятся к РНК-со держащим.

Пути и механизмы эволюции вирусов окончательно не установлены. О происхождении вирусов существует множество гипотез. Основные из них:

- вирусы возникли из микроорганизмов в результате их паразитической дегенерации по схеме: бактерии ^ риккетсии ^ хламидозоа ^ вирусы;
- вирусы развились из органоидов клеток - митохондрий, хлоропластов, эписом;
- вирусы - это часть генома нормальных клеток.

Много биологов последнюю гипотезу считают наиболее правдоподобной и приемлемой [см.: Грин Н. и др., 1990]. По этой гипотезе вирусы произошли из «беглой» нуклеиновой кислоты, т. е. нуклеиновой кислоты, «научившейся» реплицироваться независимо от ДНК той клетки, из которой она возникла. При этом подразумевается, что такая ДНК реплицируется с использованием структур этой или других клеток.

Таким образом, возможно, что вирусы, произошли от клеточных организмов, и их не следует рассматривать как примитивных предшественников клеточных организмов. Но, всё-таки ещё раз отметим, что это интересное предположение ещё не доказано.

Поскольку для филогенетической (эволюционной) классификации вирусов нет достаточных данных, их группируют на основании химических и морфологических свойств и особенностей репродукции. Вирусы объединяют в роды и семейства, для обозначения которых применяют латинские названия с окончаниями «*virus*» для рода (напр., *Enterovirus*) и «*viridae*» для сем. (напр., *Poxviridae*). Бинарные латинские наименования, применяемые для обозначения всех видов живых организмов, для вирусов не привились. Поэтому виды вирусов, как правило, имеют тривиальные названия, например «вирус табачной мозаики», «вирус полиомиелита», «бактериофаг фХ174» и др.

Вирусы резко отличаются от всех других форм жизни. По строению и организации они представляют собой нуклеопротеидные частицы, по способу репродукции являются внутриклеточными паразитами. Будучи автономными генетическими структурами, они обладают рядом атрибутов жизни, в т. ч. таким важным, как способность к эволюции. Иногда вирусы выделяют в особое царство живой природы - *Vira*. Вирусы являются объектом молекулярной биологии. Они используются при изучении генетических функций нуклеиновых кислот, расшифровке генетического кода и других механизмов работы генетического аппарата. Вирусы широко применяют в работах по генетической инженерии.

### **3.3. Типы клеточной организации**

Основную массу живых существ на Земле составляют организмы, имеющую клеточную структуру. Все эти организмы представлены клетками двух типов: прокариотическими клетками и эукариотическими клетками.

#### **3.3.1. Прокариотическая клетка**

К прокариотическим клеткам относят бактерии и синезелёные водоросли. Прокариоты - доядерные организмы, не имеющие типичного ядра, заключённого

в ядерную мембрану. Вместо ядра у них находится так называемый нуклеоид - ДНК-содержащая зона клетки прокариот (рис. 3.5).

Размеры прокариот. Подавляющее большинство бактерий имеет палочковидную форму. Прокариотические клетки характеризуются малыми размерами - от 0,1 мкм (некоторые паразитические бактерии) до 10 мкм (цианобактерии). Длина палочковидных бактерий в среднем составляет 5 мкм, диаметр - 1 мкм.

Генетический материал прокариот представлен одной нитью ДНК длиной около 1 мм (у *E. coli*), обычно замкнутой в кольцо. Молекулярная масса ДНК

прокариот составляет  $2,5 \cdot 10^9 \pm 0,5 \cdot 10^9$ , что соответствует примерно 2000 структурных генов. Прокариотическая ДНК не содержит гистоновых белков, но связана с небольшим количеством негистоновых белков. Этот комплекс ДНК и негистоновых белков и образует нуклеоид

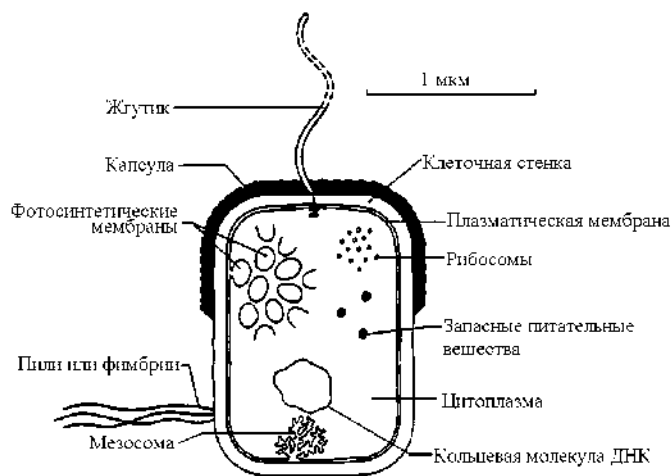


Рис. 3.5. Схема строения бактериальной клетки

Нуклеоид обычно располагается в центре клетки и имеет несколько большую оптическую плотность по сравнению с остальной цитоплазмой. ДНК нуклеоида закреплена в одной точке на внутренней стороне клеточной мембраны. Деление нуклеоида происходит после завершения репликации нити ДНК. Прокариотические клетки делятся только амитотически. Расхождение нуклеоидов обеспечивается ростом клеточной мембраны. Иногда ДНК нуклеоида называют бактериальной хромосомой, хотя структурно она существенно отличается от хромосом эукариот. Прокариоты содержат только одну хромосому и являются гаплоидами. Однако при интенсивной репликации ДНК очень часто бактериальная клетка не успевает делиться синхронно с репликацией. В результате этого в одной бактериальной клетке могут оказаться две и более бактериальные хромосомы (молекулы ДНК).

В цитоплазме бактерий кроме ДНК бактериальной хромосомы могут содержаться дополнительные молекулы ДНК, называемые плазмидами. Каждая плазида представляет собой автономную кольцевую молекулу ДНК. Плазмиды могут быть однокопийными и многокопийными. Однокопийные плазмиды представлены в клетке одной копией, многокопийные - несколькими копиями. ДНК каждой плазмиды может реплицироваться независимо от ДНК нуклеоида и ДНК других плазмид. Плазмиды выполняют важные биологические функции. Их

мы рассмотрим в других разделах курса.

**Клеточная мембрана.** Как у всех клеток, протоплазма бактерий окружена полупроницаемой **мембраной**. Г.Шлегель [1987, с. 45] предлагает представлять себе мембрану как очень мягкое, пластичное, почти жидкое образование. Изолированные мембраны стремятся образовать замкнутые со всех сторон пузырьки (везикулы). Фрагменты мембран сливаются краями друг с другом. По структуре и функциям плазматические мембраны бактерий не отличаются от мембран эукариотических клеток.

У некоторых бактерий плазматическая мембрана впячивается внутрь клетки и образует мезосомы и (или) фотосинтетические мембраны. **Мезосомы** - это складчатые мембранные структуры (рис. 3.5), на поверхности которых находятся ферменты, участвующие в процессе дыхания. Следовательно, мезосомы можно считать примитивными органеллами. Во время клеточного деления мезосомы связываются с ДНК. Это, вероятно, облегчает разделение двух дочерних молекул ДНК после репликации и способствует образованию перегородки между дочерними клетками. Подчеркнём, что мезосомы обнаружены не у всех бактерий.

У фотосинтезирующих бактерий в мешковидных, трубчатых или пластинчатых впячиваниях плазматической мембраны находятся фотосинтетические пигменты (в том числе бактериохлорофилл). Сходные мембранные образования участвуют и в фиксации азота. Поверх плазматической мембраны бактерий расположена клеточная стенка.

**Клеточная стенка** придает бактериям определенную форму и упругость. Она «не жёсткая как стальной панцирь, а тонкая и эластичная, как кожаная крышка футбольного мяча» [Шлегель Г., 1987]. Клеточная стенка бактерий препятствует осмотическому набуханию и разрыву клеток. Она имеет мелкие поры. Через них легко проникают вода, другие малые молекулы и разные ионы. Но крупные молекулы белков и нуклеиновых кислот не могут свободно проникать через клеточную стенку. Кроме того, клеточная стенка обладает антигенными свойствами, которые ей придают содержащиеся в ней белки и полисахариды.

По строению клеточной стенки бактерий разделяют на две группы. Одни окрашиваются по Грамму (т.е. по специальной методике окраски), и поэтому их называют грамположительными. Другие бактерии обесцвечиваются при отмывке красителя, и поэтому их называют грамотрицательными. В клеточной стенке и тех, и других есть особая жесткая решетка, состоящая из **муреина**. Молекула муреина представляет собой правильную сеть из параллельно расположенных полисахаридных цепей, сшитых друг с другом короткими цепями пептидов. Таким образом, каждая клетка окружена сетевидным мешком, составленным всего из одной молекулы. Если же по каким-то причинам полисахаридная основа муреина будет разрушена, то клеточная стенка разрывается. Если клетка находится в гипотоническом растворе, происходит ее лизис (клетка осмотически набухает и лопается).

У грамположительных бактерий, например у *Lactobacillus*, в муреиновую сетку встроены другие вещества, главным образом полисахариды и белки. В результате вокруг клетки создается сравнительно толстая и жесткая упаковка. У грамотрицательных бактерий, скажем у *Escherichia coli* или у *Azotobacter*,

клеточная стенка гораздо тоньше, но устроена она сложнее. Муреиновый слой у этих бактерий снаружи покрыт мягким и гладким слоем липидов. Это защищает их от лизоцима - фермента, который катализирует гидролиз определенных связей между остатками углеводов и таким образом расщепляет полисахаридную основу муреина. Кроме того, липидный слой придает клетке устойчивость и к пенициллину. Этот антибиотик препятствует образованию сшивок в клеточной стенке грамположительных бактерий, что делает растущие клетки более чувствительными к осмотическому шоку. У некоторых бактерий поверх клеточной стенки находится капсула или слизистый слой.

Капсулы и слизистые слои - это слизистые или клейкие выделения бактерий. Такие выделения хорошо видны после негативного контрастирования (когда окрашивают не препарат, а фон). Капсула представляет собой относительно толстое и компактное образование, а слизистый слой намного рыхлее. В некоторых случаях слизь служит для формирования колоний из отдельных клеток. И капсулы, и слизистые слои служат дополнительной защитой для клеток. Так, например, инкапсулированные штаммы пневмококков свободно размножаются в организме человека и вызывают воспаление легких. В то же время некапсулированные штаммы легко атакуются и уничтожаются фагоцитами и поэтому совершенно безвредны.

Жгутики. Многие бактерии подвижны, и эта подвижность обусловлена наличием у них одного, или нескольких жгутиков. Они обычно длиннее клетки. Жгутики у бактерий устроены проще, чем у эукариот, имеют меньший диаметр (10-60 нм) и не окружены цитоплазматической мембраной. По своей структуре они напоминают одну из микротрубочек эукариотического жгутика. Жгутик бактерии состоит из одинаковых сферических субъединиц белка флагеллина. Эти субъединицы расположены по спирали и образуют полый цилиндр диаметром около 10-20 нм.

Нить бактериального жгутика изогнута и состоит из 3-11 скрученных винтообразно фибрилл. Несмотря на волнистую форму жгутиков, они довольно жестки. Жгутики приводятся в движение посредством уникального механизма. Основание жгутика, по-видимому, вращается в мембране так, что жгутик как бы ввинчивается в среду, не совершая беспорядочных биений, и таким образом продвигает клетку вперед. Это, очевидно, единственная известная в природе структура, где используется принцип колеса. Источником энергии движения служит электрохимический градиент ионов водорода на бактериальной мембране.

Другая интересная особенность жгутиков - это способность отдельных субъединиц флагеллина спонтанно собираться в растворе в спиральные нити. Спонтанная самосборка очень важное свойство многих сложных

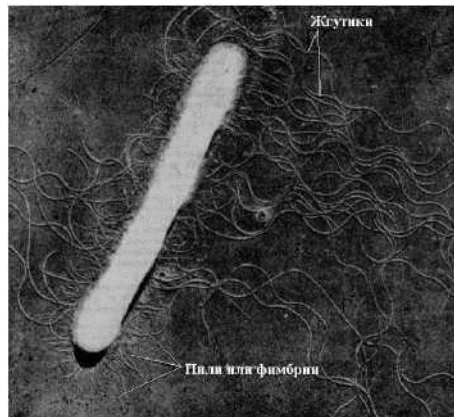


Рис. 3.6. Электронно-микроскопическая фотография бактерии с хорошо различимыми жгутиками и пилиями (фимбриями).

биологических структур. В данном случае самосборка целиком обусловлена аминокислотной последовательностью (первичной структурой) флагеллина.

#### **Пили или фимбрии -**

это тонкие выросты (палочковидные белковые выступы) на клеточной стенке некоторых грамотрицательных бактерий. (рис. 3.6). Число фимбрий варьирует у разных видов от одной до нескольких сотен, как, например, у *Escherichia coli*. Они короче и тоньше жгутиков и служат для прикрепления клеток друг к другу или к какой-нибудь поверхности, придавая специфическую «липкость» тем штаммам, которые ими обладают. Пили бывают разного типа. Наиболее интересны так называемые F-пили, которые кодируются специальной плазмидой и связаны с половым размножением бактерий.

**Рибосомы** - органоиды клетки, участвующие в синтезе белка. У прокариот они несколько мельче эукариотических. Подробнее с этими органоидами мы познакомимся позже.

Как уже указывалось, в клетке прокариот нет окружённого мембранной оформленного ядра. Кроме того, в прокариотических клетках отсутствуют митохондрии, центриоли, пластиды и развитая система мембран.

Отношение поверхность/объем у бактериальных клеток очень велико. Это способствует быстрому поглощению питательных веществ из окружающей среды за счет диффузии и активного транспорта. В благоприятных условиях бактерии растут очень быстро. Достигнув определенных размеров, бактерии переходят к бесполому размножению, т. е. начинают делиться с образованием двух дочерних клеток. Переход к делению диктуется отношением объема ядра к объему цитоплазмы. Перед клеточным делением происходит репликация ДНК, во время которой мезосомы удерживают геном в определенном положении. У самых быстрорастущих бактерий деление происходит через каждые 20 мин; интервал между делениями называется временем генерации.

#### 3.3.2. Эукариотическая клетка

Эукариотические клетки представлены двумя подтипами: клетками одноклеточных организмов, которые структурно и физиологически являются самостоятельными организмами и клетками многоклеточных организмов. Последние разделяют на растительные и животные клетки.

Самые мелкие эукариотические клетки имеют в диаметре всего 4 мкм, самые крупные - 155 мкм (яйцо страуса в скорлупе). Большинство эукариотических клеток имеют размеры от 10 до 100 мкм. Размеры клеток не зависят от размеров организма. Например, у лошади и мыши клетки печени или почек имеют примерно одинаковую величину.

### **3.3.2.1. Компартиментация объёма клетки**

Электронно-микроскопические исследования показали, что клетка имеет сложную и строго упорядоченную внутреннюю структуру. Упорядоченность внутренней структуры осуществляется благодаря компартиментации её объёма - т.е. подразделения этого объёма на более мелкие объёмы, имеющие различный химический состав. Компартиментация клеточного объёма осуществляется благодаря биологическим мембранам. Компартимент может быть представлен либо отдельным органоидом (например, лизосомой), либо его частью (например, пространством, отграниченным внутренней мембраной митохондрии). Компартиментация клеточного объёма позволяет клетке разделить жизненные функции между разными компонентами клетки.

В клетке могут быть выделены 4 группы структурных компонентов: 1) мембранная система, 2) клеточные органоиды, 3) цитоплазматический матрикс; 4) клеточные включения.

### **3.3.2.2. Мембранная система клетки**

Мембранную систему составляют: 1) клеточная плазматическая мембрана, 2) цитоплазматическая сеть и 3) пластинчатый комплекс Гольджи.

#### **3.3.2.2.1. Клеточная плазматическая мембрана**

Клеточная мембрана (плазматическая мембрана, плазмалемма) - это мембрана, отделяющая цитоплазму клетки от наружной среды или клеточной стенки (у растений). Клеточная мембрана выполняет три основные функции: 1) отграничивающую, 2) барьерную и 3) транспортную. Она играет важную роль в обмене веществ между клеткой и внешней средой, в движении клеток и в сцеплении клеток друг с другом. Толщина мембран различных типов варьирует в пределах 4-12 нм.

Клеточная мембрана имеет сложную структуру (рис. 3.7). Она состоит из бимолекулярного слоя липидов, содержащего белки и углеводы. На наружной поверхности клеточной мембраны животных клеток располагается гликокаликс - комплекс гликопротеинов и гликолипидов толщиной 10-20 нм. Непосредственно на мембране, или в покрывающем его гликокаликсе располагаются клеточные рецепторы. Здесь же (т.е. на мембране и в гликокаликсе) могут располагаться многочисленные ферменты клеточной мембраны и ферменты, выделенные клеткой из цитоплазмы. Они расщепляют на поверхности клетки белки и другие вещества (в случае внеклеточного пищеварения).

Итак, в гликокаликсе происходит внеклеточное пищеварение, в нём располагаются многие рецепторы клетки, с его помощью происходит адгезия клеток.

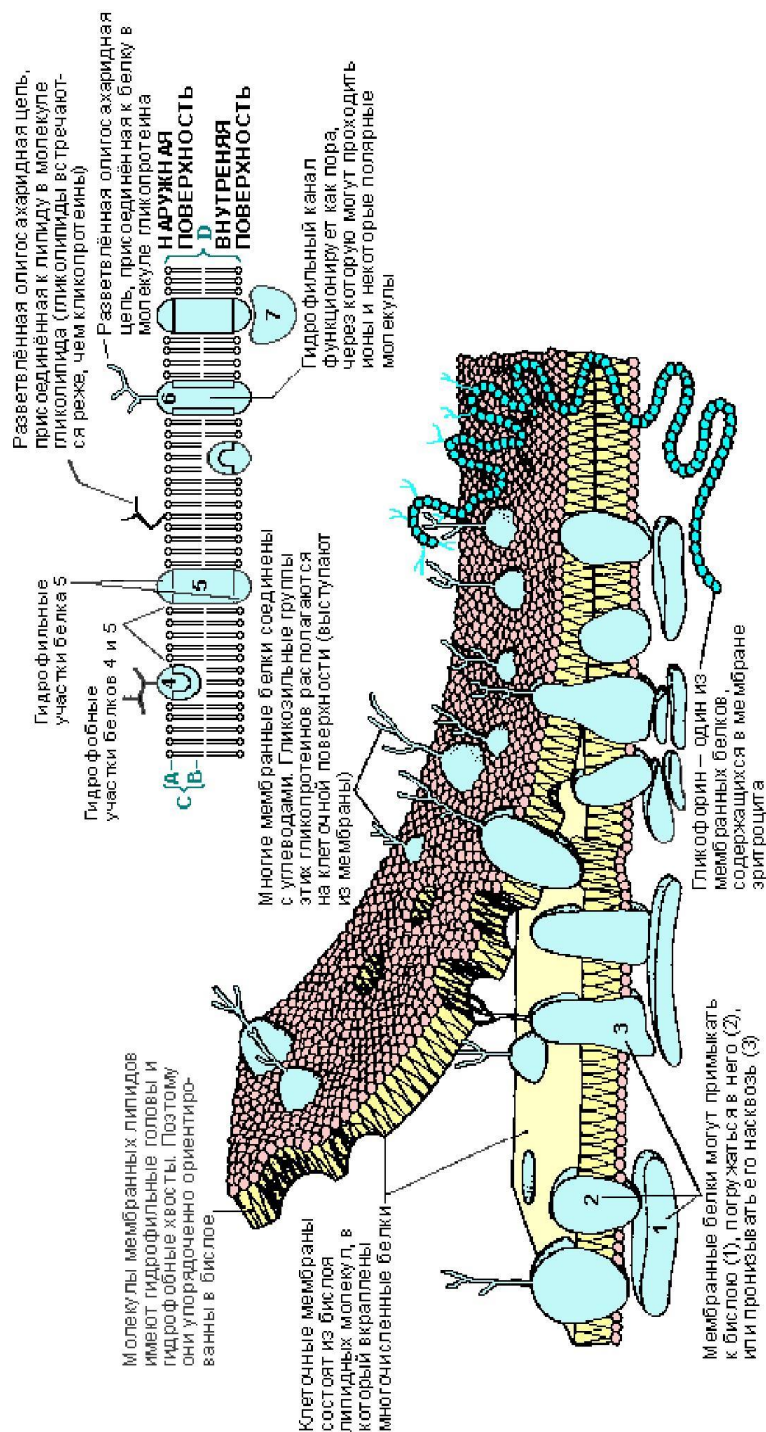


Рис. 3.7. Строение клеточной мембраны.

Липиды в мембранах представлены: 1) фосфолипидами; 2) гликолипидами и 3) стеролами.

Фосфолипиды - это несимметричные диэфиры фосфорной кислоты и многоатомных спиртов (глицерина, диолов, сфингозинов). Гликолипиды - это продукт соединения липидов с углеводами. Стероиды - это спирты из класса стероидов.

Электронно-микроскопические исследования показали, что белковые молекулы клеточной мембраны не просто примыкают к липидному бислою, а проникают в него. В некоторых случаях белковые молекулы могут пронизывать бислой насквозь.

Обычно в молекулах белков имеются и гидрофобные и гидрофильные участки. Гидрофобные участки взаимодействуют с липидами. Гидрофильные участки (на поверхности мембраны), вступают в контакт с водным содержимым клетки.

В клеточной мембране белки выполняют следующие функции:

- 1) структурную функцию;
- 2) функцию переносчиков (транспорт веществ через мембрану);
- 3) формирование каналов или пор в мембране, сквозь которые проникают полярные молекулы;
- 4) ферментную функцию;
- 5) функцию специфических рецепторов (например, иммунорецепторов).

Две стороны клеточной мембраны могут отличаться одна от другой и составом, и свойствами.

Изнутри к мембране примыкает кортикальный (корковый) слой цитоплазмы толщиной 0,1-0,5 мкм. В этом слое отсутствуют рибосомы, но в большом количестве встречаются микротрубочки и микро-филламенты, структурно связанные с мембранными белками. Сокращение этих структур позволяет животной клетке изменять свою форму. Клеточная мембрана способна осуществлять пино- и фагоцитоз и образовывать различные типы межклеточных контактов.

#### **3.3.2.2.2. Цитоплазматическая сеть**

Цитоплазму всех эукариотических клеток пронизывает сложная система мембран, получившая название цитоплазматической сети (эндоплазматической сети, эндоплазматического ретикулума (от лат.: *reticulum* - сеть)).

Эндоплазматическая сеть образована трубчатыми каналами, пузырьвидными расширениями и уплощёнными полостями, называемыми цистернами, которые отграничены от цитоплазмы мембранами (рис. 3.8). По эндоплазматической сети осуществляется перемещение веществ от места синтеза в зоны их диссимиляции или же в зону упаковки веществ в гранулы при их депонировании. Эндоплазматическую сеть разделяют на шероховатую и гладкую.



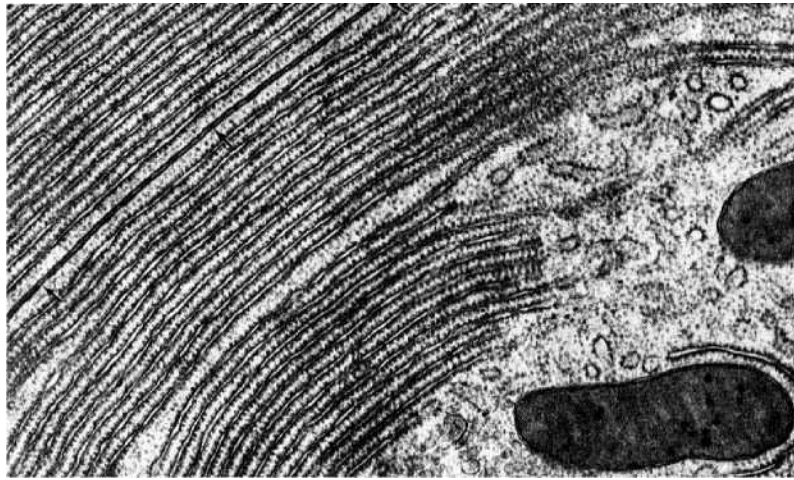


Рис. 3.8. Эндоплазматическая сеть клетки. Электронномикроскопическая фотография.

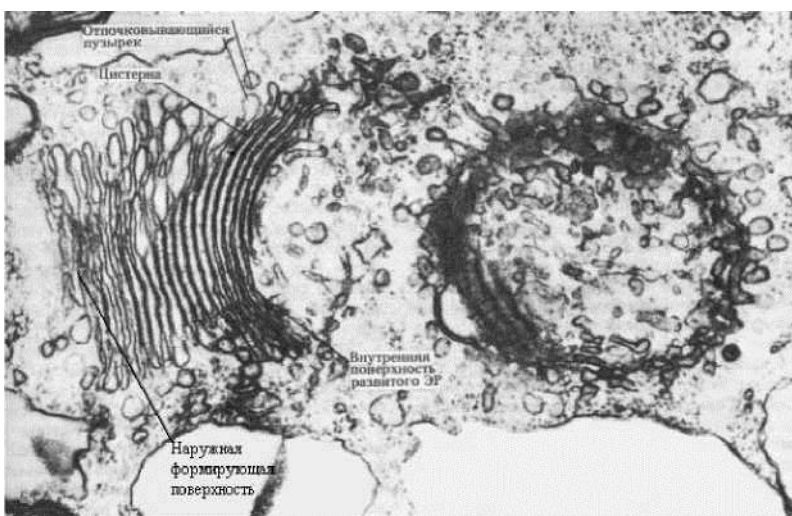
Шероховатая эндоплазматическая сеть образована мембранами и прикрепленными к ней рибосомами. Шероховатая эндоплазматическая сеть участвует в синтезе определенных белков, большая часть которых экскретируется из клетки. Кроме того, шероховатая эндоплазматическая сеть является местом синтеза и сборки белков и липидов цитоплазматических мембран. Именно здесь формируются элементы клеточной мембраны.

Гладкая эндоплазматическая сеть состоит только из мембран. Именно здесь формируются элементы клеточной мембраны. Гладкая эндоплазматическая сеть не имеет полисом. Главной функцией гладкой эндоплазматической сети является синтез жиров, стероидов, углеводов, и других веществ небелковой природы. Большое значение среди этих веществ играют гормоны.

#### 3.3.2.2.3. Пластинчатый комплекс Гольджи

Комплекс Гольджи обычно локализуется вблизи клеточного ядра. Он состоит из многочисленных групп цистерн, которые ограничены мембранами, имеющими гладкую поверхность (рис. 3.9).

Рис. 3.9. Электронно-микроскопическая фотография комплекса Гольджи



Каждая группа уплощённых дисковидных цистерн образует структуру, напоминающую стопку тарелок, называемую стопкой Гольджи или диктиосомой. Диаметр такой стопки составляет приблизительно 1 мкм. В типичном

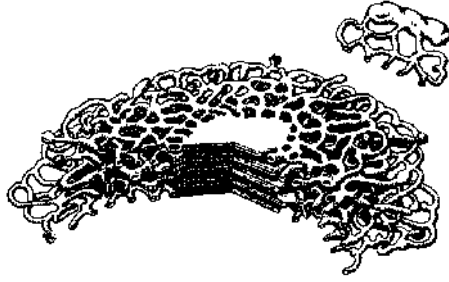


Рис. 3.10. Схема строения комплекса Гольджи.

случае одна стопка содержит 6 цистерн, хотя у низших эукариот их число в стопке может достигать 30 (рис. 3.10) (по другим данным в стопке может быть от 3 до 12 цистерн [Ярыгин, 1997]).

Со стопками Гольджи (диктиосомой) всегда ассоциирована масса мелких (диаметром около 50 нм), ограниченных мембраной, пузырьков или везикул. Они группируются на той стороне комплекса Гольджи, которая примыкает к эндоплазматической сети. Цитологи часто наблюдали, как такие окаймлённые пузырьки отпочковываются от цистерн комплекса Гольджи. Полагают, что окаймленные пузырьки играют главную роль в процессах внутриклеточной сортировки белков. Таким образом, одной из основных функций комплекса Гольджи является транспорт веществ и химическая модификация поступающих в него веществ. Другой важной функцией комплекс Гольджи является формирование лизисом

### 3.3.2.3. Клеточные органоиды

Клеточные органоиды (клеточные органеллы) - это постоянные дифференцированные клеточные структуры, имеющие определённые функции и строение. К клеточным органоидам относят ядро, центриоли, митохондрии, рибосомы, лизосомы, пероксисомы, пластиды, жгутики и реснички.

#### 3.3.2.3.1. Ядро клетки

Клеточное ядро является самым крупным органоидом. Оно имеет шаровидную или вытянутую форму. Диаметр шаровидных ядер равен 10 мкм, длина вытянутых ядер достигает 20 мкм.

Основная функция ядра - хранение наследственной информации. Значение ядра как хранилища генетического материала и его главная роль в определении фенотипических признаков были установлены давно. Немецкий биолог Хаммерлинг одним из первых продемонстрировал важнейшую роль ядра. Он выбрал в качестве объекта своих экспериментов необычайно крупную одноклеточную морскую водоросль *Acetabularia*. Существует два близко родственных вида - *A. mediterranea* и *A. crenulata*, различающихся только по форме «шляпки». В первой серии экспериментов Хаммерлинг отделял «шляпку» от нижней части «стебелька» (где находится ядро) и показал, что для нормального развития шляпки необходимо ядро. В дальнейших экспериментах он соединял нижнюю часть, содержащую ядро одного вида с лишенным ядра стебельком другого вида. У таких «гибридов» всегда развивалась шляпка, типичная для того вида, которому принадлежало ядро. Ядро состоит из ядерной

оболочки и расположенных под ней нуклеоплазмы, ядрышка и хроматина (рис. 3.11).

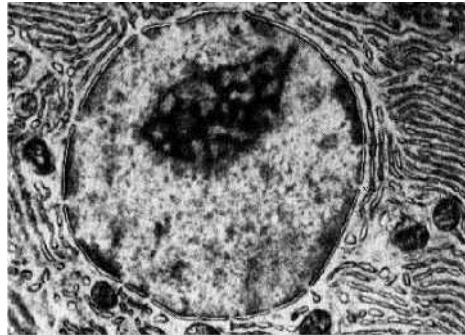


Рис. 3.11.

Электронномикроскопическая фотография клеточного ядра.

Нуклеоплазмой (кариоплазмой) называется содержимое клеточного ядра. Цитологи нуклеоплазму разделяют на два компонента - однородный, слабо окрашивающийся ядерный сок (кариолимфу) и сильно окрашивающийся хроматин. Нуклеоплазма отделена от цитоплазмы ядерной оболочкой

**Ядерная оболочка** образована двумя мембранами - наружной и внутренней. Они разделены пространством от 20 до 40 нм, которое называется **перинуклеолярным пространством**. Поскольку перинуклеолярное пространство сообщается с полостью эндоплазматической сети, то это пространство специалисты рассматривают как специализированный отдел эндоплазматического ретикулума.

Химический состав ядерной оболочки достаточно сложен. Основными химическими компонентами ядерных оболочек являются липиды (13-35%) и белки (50-75%). Кроме того, в их составе обнаруживают небольшие количества ДНК (0-8%) и РНК (3-9%). Состав липидов сходен с таковым в мембранах микросом или мембранах эндоплазматической сети. Ядерные оболочки характеризуются относительно низким содержанием холестерина и высоким - фосфолипидов, обогащенных насыщенными жирными кислотами. Белковый состав мембранных фракций очень сложен.

**Наружная ядерная мембрана** у большинства клеток образует различной величины выпячивания или выросты в сторону цитоплазмы. Она составляет единое целое с мембранами эндоплазматической сети и, подобно ей, может быть усеяна с внешней стороны рибосомами.

**Внутренняя ядерная мембрана** ограничивает снаружи содержимое ядра - нуклеоплазму. К внутренней мембране ядерной оболочки со стороны нуклеоплазмы примыкает электронноплотный слой, который называется **ядерной ламиной** (ядерной пластинкой, плотной пластинкой). Она состоит из специальных полипептидов и имеет различную толщину в различных клетках. Ядерная ламина присутствует практически во всех эукариотических клетках и играет ключевую роль: 1) в дезинтеграции и формировании ядерной оболочки в процессе митоза и 2) в пространственной организации расположенного в нуклеоплазме хроматина (рис. 3.12). Внутренняя поверхность ядерной ламины выполняет функцию структурного организатора хромосом.

Она контактирует с определёнными участками интерфазных хромосом и обеспечивает их связь с внутренней ядерной мембраной. Таким образом формируется пространственное размещение интерфазных хромосом в ядре.

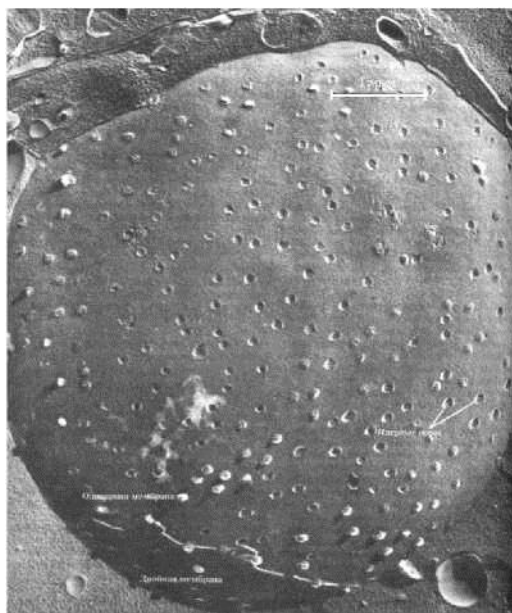


Рис. 3.12. Ядерная оболочка с ядерными порами. Фотография получена с помощью сканирующего электронного микроскопа.

Ядерная оболочка пронизана порами диаметром 80-90 нм (рис. 3.12). Поры в оболочке образуются за счет слияния двух ядерных мембран в виде округлых сквозных отверстий. Ядерная оболочка типичной животной клетки содержит 3-4 тыс. пор. Число ядерных пор зависит от метаболической активности клеток: чем выше синтетические процессы в клетках, тем больше пор на единицу поверхности клеточного ядра (табл. 3.1).

Каждая пора окружена поровым комплексом - кольцевой структурой, внешний диаметр которой достигает 100-120 нм. По обе стороны ядерной оболочки каждый поровый комплекс представлен 8 белковыми гранулами, равномерно распределёнными по окружности поры. Поровый комплекс формирует в каждой поре канал диаметром всего 9 нм. Через этот канал легко могут проникать молекулы с молекулярной массой до 5000. В то же время белки с молекулярной массой в 17000 и 44000 проникают в ядро в течение 2 и 30 мин. соответственно. Следовательно, ядерные поры обеспечивают избирательный транспорт крупных макромолекул и частиц из цитоплазмы в ядро.

Количество ядерных пор в различных объектах

Таблица 3.1.

Объект	Число ядерных	Число пор
Лягушка.	51.0	37.6-10 <sup>6</sup>
Лягушка.	10.1	3417
Крыса.	16.1	3816
Человек.	4.5	713
Мышь.	3.3	403

Известен и обратный процесс - перенос веществ из ядра в цитоплазму. Это в первую очередь касается РНК, синтезируемых исключительно в ядре. Существует еще один путь транспорта веществ из ядра в цитоплазму. Он

обусловлен образованием выростов ядерной оболочки, которые могут отделяться от ядра в виде вакуолей. После отделения от ядра и перемещения в нужное место их содержимое изливается или выбрасывается в цитоплазму.

Таким образом, из многочисленных свойств и функций ядерной оболочки следует подчеркнуть ее роль как барьера, отделяющего содержимое ядра от цитоплазмы и активно регулирующего транспорт макромолекул между ядром и цитоплазмой. Другой важной функцией ядерной оболочки следует считать ее участие в создании внутриядерной структуры, а именно - в фиксации хромосомного материала в трехмерном пространстве ядра.

В ядре интерфазной клетки при соответствующей окраске микропрепаратов можно обнаружить ядрышко. Ядрышко - это оптически плотное тельце внутри ядра большинства клеток эукариот. Оно не является самостоятельной структурой или органоидом. Ядрышко - это производное одного из локусов хромосомы или нескольких хромосом, активно функционирующее в интерфазе. Как и хромосомы, ядрышко состоит из рибонуклеопротеидов. Обычно в ядре находится одно ядрышко, реже - 2-3, ещё реже - много ядрышек (например, в ядрах растущих яйцеклеток рыб).

В ядрышке происходит синтез рибосомальных РНК (рРНК). Гены, кодирующие рРНК, занимают определённые участки одной или нескольких хромосом (в зависимости от видовой принадлежности организма). Эти участки хромосом называются ядрышковыми организаторами, поскольку в интерфазе именно в местах их локализации и формируются ядрышки. На метафазных хромосомах ядрышковые организаторы выглядят как сужения, называемые вторичными перетяжками. Изредка (например, в яйцеклетках, а также в макронулеусах инфузорий) ядрышко образуется на внехромосомных копиях ядрышкового организатора.

Концентрация РНК в ядрышках всегда выше концентрации РНК в других компонентах клетки. Например, концентрация РНК в ядрышке в 2-8 раз выше, чем в ядре, и в 1-3 раза выше, чем в цитоплазме.

Размер ядрышка зависит от его функциональной активности и может быть различным в разных клетках и в разные периоды клеточного цикла одной клетки. В покоящихся клетках его размеры очень малы, а в клетках, интенсивно продуцирующих белки, его объём может составлять 25% всего объёма ядра.

Внешний вид ядрышка сильно меняется в зависимости от фазы клеточного цикла. С началом митоза ядрышко уменьшается в размерах, а затем вовсе исчезает по мере того, как происходит конденсация хромосом и прекращается синтез всех типов РНК. В метафазной клетке ядрышко, как правило, не обнаруживается. В телофазе митоза, когда возобновляется синтез рибосомных РНК, участки хромосом, содержащие рибосомные гены, вновь образуют миниатюрные ядрышки.

Общее число ядрышек на ядро определяется числом ядрышковых организаторов и увеличивается соответственно ploидности ядра. Однако часто количество ядрышек на ядро бывает меньше числа ядрышковых организаторов потому, что ядрышки могут сливаться. Кроме того, в образовании одного ядрышка иногда участвует несколько орта - низаторов.

В изолированных биохимическими методами ядрышках обнаружено определенное количество ДНК. Содержание ДНК - 5-12% от сухого веса ядрышек и 6-17% от всей ДНК ядра. ДНК ядрышкового организатора - это та самая ДНК, на которой происходит синтез ядрышковой, т.е. рибосомальной РНК.

Изучая ядрышки ооцитов тритонов, исследователи столкнулись с интересным явлением - большой численностью ядрышек. У ооците шпорцевой лягушки во время его роста появляется до 1000 мелких ядрышек, не связанных с хромосомами. Вместе с этим в ядре ооцита увеличивается количество, ДНК, кодирующей рибосомальные РНК. Это явление получило название амплификации. Оно заключается в том, что происходит многократная репликация зоны ядрышкового организатора. Его многочисленные копии отходят от хромосом и становятся дополнительно работающими ядрышками. Такой процесс необходим для накопления в ооците огромного ( $10^{12}$ ) количества рибосом. Это обеспечит в будущем развитие эмбриона на ранних стадиях даже при отсутствии синтеза новых рибосом. После созревания ооцита сверхчисленные ядрышки исчезают.

Еще в 1934 г. работами М.С. Навашина было показано, что хромосомный локус, который в нормальных условиях образует крупное ядрышко, становится неактивным, когда после гибридизации в ядре появляется более «сильный» локус на другой хромосоме. Тот факт, что в определенных условиях может подавляться активность одних ядрышковых организаторов или же повышаться активность других, бывших до этого в латентном, скрытом состоянии, указывает на то, что в клетках поддерживается определенный баланс количества ядрышкового материала или, другими словами, регулируется «валовая» продукция, выдаваемая ядрышками.

У человека ядрышковые организаторы (гены, кодирующие рибосомальные РНК) локализованы на концах десяти хромосом 13-15 и 2122 пар. Поэтому сразу после митоза в клетке образуется 10 маленьких ядрышек. Их редко удаётся увидеть отдельно, так как они быстро растут и сливаются друг с другом в одно большое ядрышко. Таким образом, диплоидная клетка человека на стадии, предшествующей синтезу ДНК, имеет одно ядрышко, в состав которого входят 10 индивидуальных петель ДНК - по одной из каждой из 10 хромосом.

При наблюдении некоторых живых клеток, а также клеток после фиксации и окраски, внутри ядра выявляются зоны плотного вещества, названного хроматином. В интерфазных клетках хроматин может равномерно заполнять объем ядра или же отдельными сгустками (хромоцентрами). Часто он особенно четко выявляется на периферии ядра (пристеночный, примембранный хроматин) или образует внутри ядра переплетения довольно толстых (около 0,3 мкм) и длинных тяжей, образующих подобие внутриядерной цепи.

Хроматин - это нуклеопротеидные нити, состоящие из ДНК (30-45%), гистоновых (30-50%) и негистоновых (4-33%) белков. Их выявляют в ядре интерфазных клеток по способности к окрашиванию специальными основными красителями. Фактически хроматин представляет собой дисперсное состояние деконденсированных хромосом в интерфазе клеточного цикла. Степень такой деконденсации хромосом может быть различной в ядрах разных клеток. Когда

хромосома или ее участок полностью деконденсирован, тогда эти зоны называют диффузным хроматином (эухроматином). При неполном разрыхлении хромосом в интерфазном ядре видны участки конденсированного хроматина (называемого гетерохроматином). Показано, что степень деконденсации хромосомного материала в интерфазе может отражать функциональную нагрузку этой структуры. Чем более диффузен хроматин интерфазного ядра, тем выше в нем синтетические процессы. Падение синтеза РНК в клетках обычно сопровождается увеличением зон конденсированного хроматина. В отличие от эухроматина гетерохроматин остаётся конденсированным на протяжении всего клеточного цикла. Он не участвует в транскрипции.

Различают два подкласса гетерохроматина - конститутивный и факультативный гетерохроматин.

Конститутивный гетерохроматин образует те участки хромосом, которые конденсируются в гетерохроматин во всех клетках организма. Конститутивный гетерохроматин содержит ДНК, которая никогда и ни в одной клетке не транскрибируется. Конститутивный гетерохроматин по степени конденсации отличается от нормального гетерохроматина даже в сильно конденсированных митотических хромосомах. Конститутивный гетерохроматин находится в одних и тех же районах обеих гомологичных хромосом. Например, в митотических хромосомах человека он локализуется вокруг центромер и может быть обнаружен при помощи специального метода окрашивания. В интерфазе участки конститутивного гетерохроматина обычно агрегируют с образованием хромоцентров. У млекопитающих число и характер распределения хромоцентров варьируют в зависимости от типа клетки и стадии развития организма.

Факультативный гетерохроматин формирует такие участки хромосом, которые спирализуются в гетерохроматин лишь в определенных клетках. Термин «факультативный гетерохроматин» относится только к постоянно конденсированному хроматину, который присутствует не в обеих, а только в одной из двух гомологичных хромосом. Типичным примером факультативного гетерохроматина служит гетерохроматин, образующий в клетках так называемые тельца Барра в результате инактивации одной из двух половых хромосом на ранних этапах развития самок млекопитающих.

Весь хроматин максимально конденсирован во время митотического деления клеток, когда он обнаруживается в виде плотных телец - хромосом. В этот период хромосомы функционально не активны.

Таким образом, хромосомы клеток могут находиться в двух структурно-функциональных состояниях:

- в рабочем, частично или полностью деконденсированном, когда с их участием в интерфазном ядре происходят процессы транскрипции и репликации;
- в неактивном - в состоянии метаболического покоя при максимальной их конденсированности, когда они выполняют функцию распределения и переноса генетического материала в дочерние клетки.

### **3.3.2.3.2. Хромосомы**

**Хромосомы** - это самовоспроизводящиеся органоиды клеточного ядра,

являющиеся носителями генов и определяющие наследственные свойства клеток и организмов. Основная **функция хромосом** - хранение, воспроизведение и передача генетической информации при размножении клеток и организмов.

#### **3.3.2.3.2.1. Химический состав хромосом**

Хромосомы эукариотических клеток состоят в основном из ДНК и белков, которые образуют нуклеопротеиновый комплекс. Белки составляют значительную часть вещества хромосом. На их долю приходится около 65% массы этих структур. Все хромосомные белки разделяются на две группы: гистоновые и негистоновые белки.

**Гистоновые белки** или **гистоны** - это сильноосновные белки, богатые остатками аргинина и лизина, определяющими их щелочные свойства. Молекулярная масса гистоновых белков 11000-21000. Гистоновые белки представлены пятью типами:

- H1 - богатый лизином гистон с молекулярной массой 2100;
- H2A - умеренно богатый лизином гистон, массой 13 700;
- H2B - умеренно богатый лизином гистон, массой 14 500;
- H3 - богатый аргинином гистон, массой 15 300;
- H4 - богатый аргинином гистон, массой 11 300.

Гистоны присутствуют в ядрах в виде комплекса с ДНК. Они выполняют две важные функции - структурную и регуляторную. Структурная функция заключается в том, что они обеспечивают пространственную организацию ДНК в хромосомах, играют важную роль в её упаковке. Регуляторная функция гистоновых белков состоит в регуляции синтеза нуклеиновых кислот (как ДНК, так и РНК). Они прочно соединяются с молекулами ДНК и тем самым препятствуют считыванию заключенной в ней биологической информации. Видовая специфичность гистонов выражена слабо.

**Негистоновые белки** представлены большим количеством молекул, которые разделяют более чем на 100 фракций. Среди этих белков есть ферменты, ответственные за репарацию, репликацию, транскрипцию и модификации ДНК, ферменты модификации гистонов и других белков. Весьма вероятно, что часть негистоновых белков представляет собой специфические белки-регуляторы, узнающие определенные нуклеотидные последовательности в ДНК и выполняет регуляторную роль.

Помимо ДНК и белков в составе хромосом обнаружены небольшие количества РНК, липидов, полисахаридов и ионы металлов. Часть молекул РНК в хромосомах является продуктами транскрипции, еще не покинувшими место синтеза. Другая часть молекул РНК в хромосомах выполняет регуляторные функции. Эти молекулы РНК «запрещают» или «разрешают» считывание информации с молекулы ДНК.

Массовые соотношения ДНК : гистоны : негистоновые белки : РНК : липиды равны 1 : (0,95-0,97) : (0,2-0,5) : (0,1-0,15) : (0,01-0,03), соответственно. Другие компоненты встречаются в незначительном количестве [Ярыгин В.Н. и др. , 2001].

#### **3.3.2.3.2.2. Морфология метафазных хромосом**



Морфологию хромосом изучают во время митоза методом микроскопии. В этот период хромосомы максимально спирализованы. После окрашивания специальными ядерными красителями хромосомы можно различить по форме и относительным размерам. В первой половине митоза хромосомы состоят из двух

одинаковых по форме и структурных

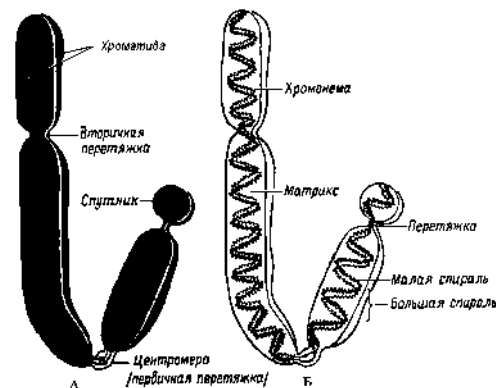


Рис. 3.13. Морфология и упрощённая схема строения метафазной хромосомы.

функциональных элементов, называемых **хроматидами** (рис. 3.13). Хроматиды формируются в S- периоде интерфазы в результате удвоения генетического материала. Хроматиды

соединены между собой в области первичной перетяжки. В месте первичной перетяжки расположена центромера. **Центромера** - это особым образом организованный участок хромосомы, общий для обеих сестринских хроматид. Во второй половине митоза происходит деление центромеры и отделение хроматид друг от друга. Из них образуются однонитчатые **дочерние хромосомы**, распределяющиеся между дочерними клетками. Положение центромеры строго постоянно для каждой хромосомы.

Тонкое строение центромеры пока остается невыясненным. Электронно-микроскопический анализ выявляет парные плотные структуры в области первичной перетяжки по одной на каждом плече или по две на хроматиде. Специальными методами окраски при исследовании в световом микроскопе удается получить пару окрашенных телец в хромосоме, т.е. по одному на каждой хроматиде [Восток К., Самнер Э., 1981]. Взаимоотношения между этими структурами пока не установлены.

Под влиянием различных факторов целостность хромосомы может нарушаться. В случае разлома хромосомы бесцентромерный ее участок (ацентрический фрагмент) способен репродуцироваться, но восстановить центромеру он не может. В силу отсутствия центромеры такой ацентрический фрагмент не перемещается к полюсам веретена деления и не включается в состав вновь формирующихся ядер. Позже он обычно утрачивается. Фрагмент сохранится лишь в случае, если он прикрепится к другому фрагменту или хромосоме, имеющим центромеру. Однако известны организмы с палочковидными хромосомами, к которым нити веретена могут прикрепляться по всей их длине. Такие хромосомы имеют диффузную центромеру. В этом случае фрагменты разорвавшейся хромосомы могут нормально расходиться в

анафазе. Природа этого явления остается пока малоисследованной.

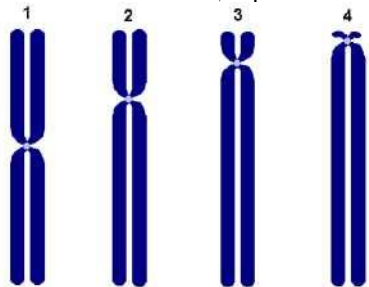
Местоположение центромеры в разных хромосомах может быть различным, но оно постоянно и типично для каждой хромосомы. Части хромосомы расположенные по обе стороны от центромеры называются плечами. В зависимости от соотношения длин плеч различают хромосомы четырёх форм [Орлов В.Н., Булатова Н.Ш., 1983] (рис. 3.14):

- 1) метацентрические или равноплечие (с центромерой посередине);
- 2) субметацентрические или неравноплечие (с центромерой, сдвинутой к одному из концов);
- 3) субтелоцентрические или резко неравноплечие хромосомы;
- 4) аacroцентрические или палочковидные (с центромерой, расположенной очень близко к концу хромосомы).

Существует более подробная классификация хромосом, разработанная А. Леваном, с сотр. [Levan et.al., 1964]. Она основана на соотношении большего и меньшего плеч хромосомы и различает шесть типов хромосом: 1 и 2) метацентрические хромосомы - М, соотношение плеч равно единице, и m, соотношение плеч 1,0-1,7; 3) субметацентрические хромосомы - sm, соотношение плеч 1,7-3,0; 4) субтелоцентрические хромосомы - st, соотношение плеч 3,0-7,0; 5) аacroцентрические хромосомы - t, соотношение плеч от 7,0 до бесконечности; 6) телоцентрические хромосомы - Т, короткое плечо отсутствует.

В некоторых учебных пособиях можно ещё встретить устаревшую классификацию хромосом, в соответствии с которой хромосомы разделяют на метацентрические, субметацентрические, аacroцентрические и телоцентрические. Такая классификация была создана в соответствии с предположением, что у телоцентрических хромосом центромера находится на одном из концов

единственного плеча. Однако существование таких хромосом многие цитогенетики отрицают из-за особенностей строения и функционирования самой центромеры. В настоящее время утвердилось мнение, что центромера не может нахо-



даться на самом конце хромосомы.

Рис. 3.14. Морфология метафазных хромосом в зависимости от расположения центромеры: метацентрические (1); субметацентрические (2); субтелоцентрические (3); аacroцентрические (4).

Концевые сегменты хромосом проявляют особые свойства и называются теломерами. Из цитогенетики известно, что если происходит разрыв хромосом, то их отдельные фрагменты могут вновь соединяться между собой. Последовательность, в которой фрагменты соединяются друг с другом, может быть различной, но соединения с теломерными концами никогда не происходит. Считают, что теломерные районы обладают определенной полярностью, что препятствует их соединению друг с другом или со свободными концами хромосом. Молекулярная модель теломеры предполагает, что в основе ее строения лежит короткий сегмент ДНК, содержащий особую (палиндромную) последовательность нуклеотидов. В такой последовательности две ее части зеркально подобны друг другу относительно центра. Эти палиндромные

последовательности могут соединяться друг с другом, образуя шпилькообразную структуру (стабильную теломеру) или же (в определённых случаях) с такими же последовательностями других хромосом (теломерное соединение). Строение палиндромных последовательности одинаково во всех хромосомах. Поэтому теломеры всех хромосом должны быть гомологичными друг другу.

При сравнении двух каких-либо участков хромосомы, тот из них, который, располагается ближе к центромере, называют проксимальным, а более отдаленный - дистальным.

В кариотипах многих видов организмов (например, у кур) обнаружены очень мелкие хромосомы, форму которых определить очень трудно. Такие хромосомы называют точковыми или микрохромосомами.

Некоторые участки хромосомы остаются деконденсированными (не спирализованными) на протяжении всего цикла деления клетки. Такова область первичной перетяжки - центромеры. Хромосомы могут иметь дополнительную, так называемую, вторичную перетяжку без центромеры (см. рис. 3.13).

Отсутствием сильной спи-

рализации в этих участках объясняется слабая окрашиваемость ядерными красителями указанных районов. Вторичная перетяжка является очень характерным признаком хромосом. Ее положение строго постоянно, хотя проявление (размер, присутствие на обоих гомологах или только на одном) может варьировать у разных животных одного вида и даже в разных клетках одного и того же организма. Это связано с различным функциональным состоянием участка ДНК, образующего вторичную перетяжку. С районами вторичной перетяжки обычно связаны ядрышковые организаторы, т.е. гены, участвующие в образовании ядрышка. Эти гены кодируют два типа рибосомной РНК: 28-S и 18-S-рРНК. Специальное окрашивание ядрышкового организатора позволяет обнаружить его у многих видов животных в зоне вторичной перетяжки хромосом (рис. 3.15). Вместе с тем, у некоторых видов животных ядрышковый организатор часто обнаруживают в хромосомах, не имеющих видимых вторичных перетяжек.

Разные виды организмов различаются по числу хромосом, несущих ядрышковые организаторы. Например, у человека ядрышковые организаторы локализованы в 5 парах акроцентрических хромосом (рис. 3.15). У куниц ядрышковые организаторы могут находиться в одной, двух или трех парах хромосом. У полёвок разных видов ядрышковые организаторы локализованы в 5-7 парах хромосом.

Вторичные перетяжки могут находиться как на длинных, так и на коротких плечах хромосом. Если вторичная перетяжка расположена недалеко от конца хромосомы, то дистальный её участок, ограниченный перетяжкой, называют спутником, а саму хромосому спутничной.

Хромосомы различаются не только по морфологии, но и по величине. Длина их варьирует от 0,2 до 50 мк. Вместе с тем, длина каждой определенной хромосомы относительно постоянна. Таким образом, каждая хромосома индивидуальна.

#### **3.3.2.3.2.3. Политенные хромосомы**

Хромосомы животных и растений обычно очень малы. Поэтому при

изучении их на стадии метафазы митоза определить их морфологию бывает достаточно сложно. Однако в некоторых секреторных клетках насекомых, а также некоторых видов растений и простейших, были обнаружены хромосомы, которые были в 100-200 раз крупнее обычных. Оказалось, что эти гигантские хромосомы возникают в результате взаимного притяжения гомологичных хромосом и многократной их репликации без последующего расхождения реплик. При этом число хромосом и составляющих их молекул ДНК увеличивается более чем в 1000 раз, что и ведет к увеличению диаметра и длины хромосом. Явление взаимного притяжения гомологичных хромосом в соматических клетках называется соматической конъюгацией хромосом. Соматическая конъюгация хромосом в клетках этих организмов является исключением из общего правила, так как обычно такого тесного сближения хромосом-гомологов в соматических клетках не происходит. Явление многократного увеличения числа реплик ДНК в ядре одной соматической клетки без последующего её деления и без расхождения реплицированных молекул ДНК получило название политении (от греч. *polys* - многочисленный и греч. *taenia* - лента). В результате политении образуются хорошо видимые в световой микроскоп много-нитчатые гигантские хромосомы, названные политенными хромосомами.

Поскольку следующие друг за другом циклы репликации проходят без разделения множества образовавшихся хроматид, хромосомы существуют на протяжении всего клеточного цикла, даже в интерфазе.

Политения наблюдается, например, в слюнных железах некоторых насекомых, гигантских нейронах моллюсков, трофобластах млекопитающих, эндосперме растений. Увеличение содержания ДНК в клетках этих тканей может быть очень значительным - до 256 раз у ячменя, до 2084 раз у настурции, до 4096 раз у крысы, до 32768 раз у личинок мотыля и даже до 524288 раз в шелкоотделительной железе тутового шелкопряда [Гершензон, 1979, с. 326].

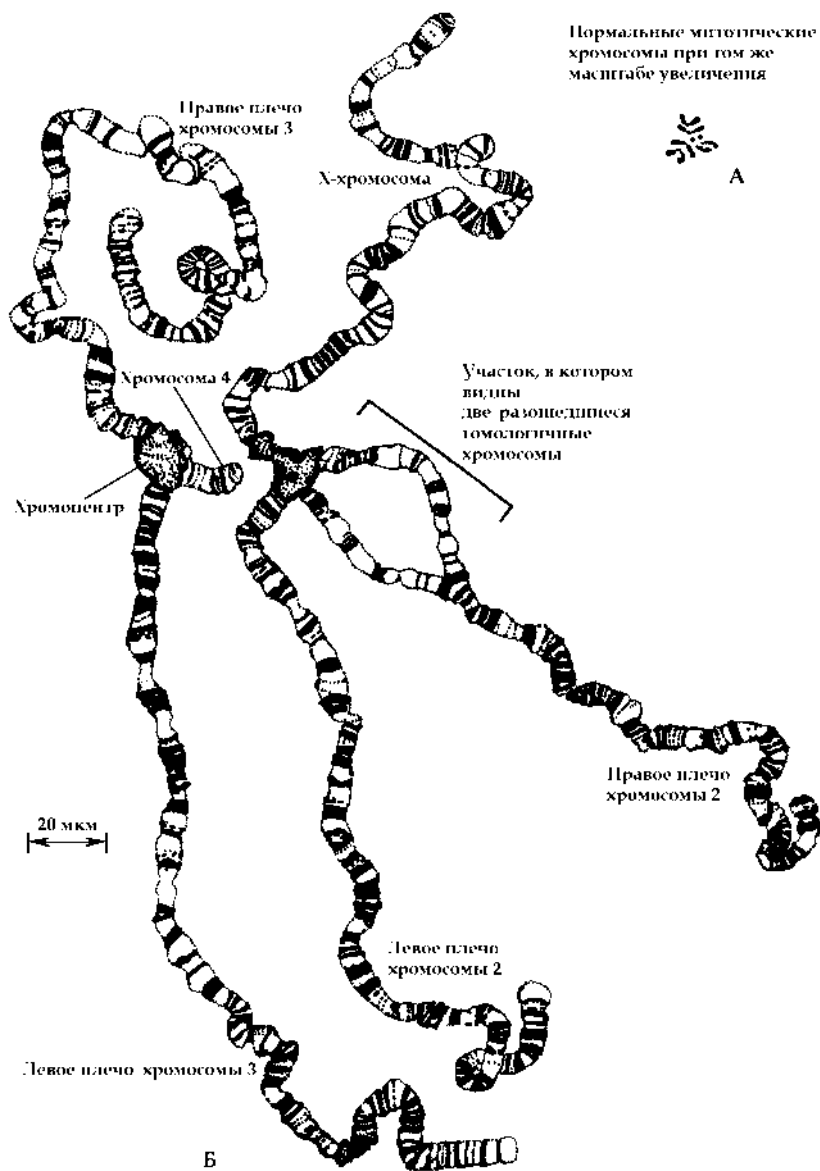


Рис. 3.16. Хромосомы дрозофилы: А - обычные; Б - политенные.

Лучше всего изучены политенные хромосомы из слюнных желез личинок плодовой мухи дрозофилы. В хромосомном наборе у дрозофилы 8 (4 пары) мелких хромосом (рис. 3.16, *A*). В клетках слюнных желёз ДНК реплицируется 10 раз подряд, в результате чего образуются политенные хромосомы, содержащие 1024 ( $2^{10}$ ) тесно прилегающие друг к другу индивидуальные хроматиновые нити.

У дрозофилы в клетках слюнных желез гомологичные политенные хромосомы находятся в состоянии соматической конъюгации (си-напсиса). Поэтому видно не 8, а 4 элемента (рис. 3.16, *B*).

При наблюдении окрашенных политенных хромосом в световой микроскоп хорошо видны перемежающиеся поперечные полосы: тёмные (диски) и светлые (междисковые участки). Во всём геноме дрозофилы насчитывают около 5000 дисков. Каждый из них, в зависимости от размера, содержит от 3000 до 300000 нуклеотидных пар.

Любой диск можно идентифицировать по его толщине и расположению в хромосоме. Он имеет свой номер, что позволяет быстро находить его на карте политенной хромосомы.

Главным результатом изучения политенных хромосом стала возможность связать расположение отдельных генов с определёнными участками этих гигантских хромосом - локусами. Как генетики определяют место расположения генов в хромосоме, мы узнаем при изучении кроссинговера.

#### **3.3.2.3.2.4. Хромосомы типа ламповых щёток**

Другой тип гигантских хромосом - хромосомы типа ламповых щёток представляют собой сильно удлинённые



Рис. 3.17. Хромосомы типа ламповых щёток из ооцитов амфибий.

хромосомы,

наблюдаемые цитологами в профазе I мейоза. Характерной особенностью этих хромосом является наличие боковых, симметрично расположенных петель (рис. 3.17).

Свое название хромосомы типа ламповых щёток получили из-за большого сходства со щётками, которыми раньше чистили стёкла керосиновых ламп. Правда, в отличие от ламповых щёток, у которых щетинки торчат во всех направлениях, петли хромосом типа ламповых щёток расположены по обе стороны от их оси.

Хромосомы типа ламповых щёток обнаруживаются, прежде всего, на диплотенной стадии в ооцитах амфибий, но существуют у многих других групп эукариот, как у самцов, так и у самок. Они хорошо видны в световой микроскоп,

хотя не являются ни политенными, ни очень конденсированными. Например, хромосомы в ооцитах тритона образуют до 20 тысяч таких петель. Вдоль каждой

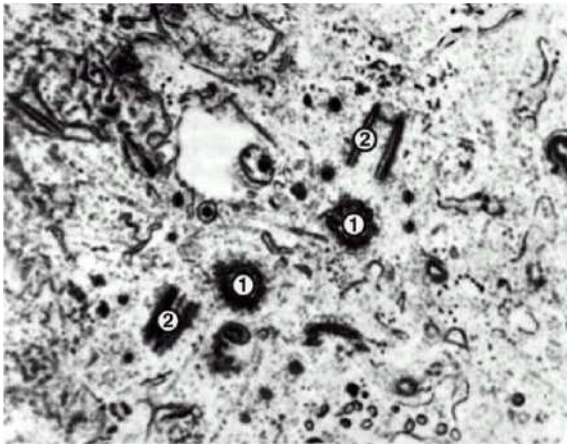


Рис. 3.18. Электронограмма клеточного центра (две центриоли в G<sub>2</sub> периоде клеточного цикла): 1 - центриоли в поперечном сечении; 2 - центриоли в продольном сечении.

### 3.3.2.3.3. Центриоли

В некоторых растительных клетках и всех животных клетках находится характерно окрашиваемая часть цитоплазмы, которую называют центросомой (клеточным центром, центросферой) (рис. 3.18). В состав центросомы входит пара центриолей, расположенных под прямым углом друг к другу. Каждая центриоль (при рассмотрении в электронный микроскоп) имеет вид полого цилиндра диаметром 0,15 мкм и длиной 0,3-0,5 мкм. Её стенка образована 27 микротрубочками, сгруппированными в 9 триплетов.

Удвоение центриолей происходит либо в синтетический период клеточного цикла, либо после него. Поэтому в диплоидной клетке часто наблюдают две пары центриолей. Пару центриолей иногда называют диплосомой. При удвоении центриоли слегка расходятся, затем у базального конца каждой материнской центриоли, перпендикулярно к ней, путем самосборки возникает дочерняя центриоль. Новообразованная центриоль содержит 9 одиночных микротрубочек. По-видимому, каждая из них служит матрицей при сборке триплетов, свойственных зрелой центриоли. В каждой диплосоме одна центриоль зрелая, материнская, другая - незрелая, дочерняя является уменьшенной копией материнской. В профазе митоза диплосомы расходятся к полюсам веретена деления клетки и вблизи них формируются микротрубочки веретена деления.

В клетках высших растений центриоли отсутствуют, хотя в митозе у них образуется веретено деления. Возможно, что в этих клетках имеются очень мелкие центры организации микротрубочек, неразличимые даже в электронный микроскоп.

В клетках, имеющих реснички или жгутики, находятся органоиды, по структуре очень похожие на центриоль. Их называют базальными тельцами. По одному базальному тельцу находится в основании каждого жгутика или реснички.

### 3.3.2.3.4. Митохондрии

Митохондрии - это органоиды эукариотической клетки, обеспечивающие

петли происходит синтез молекул РНК. По имеющимся данным, в этот период жизни ооцита примерно 5% генома деконденсированы и служат матрицей для синтеза мРНК.

Хромосомы типа ламповых щёток обнаружены в ооцитах человека на стадии диплотены профазы I мейоза [Карлсон, 1983.

т.1, с. 108]. Мы будем рассматривать функционирование этих хромосом при изучении регуляции экспрессии генов у эукариот и изменении экспрессии генов в онтогенезе.

организм энергией. Форма и размеры митохондрий очень разнообразны. Диаметр митохондрий обычно от 0,2 до 1 мкм; длина достигает 10-12 мкм. Митохондрии могут ветвиться, образуя сети (в мышечных волокнах, у некоторых простейших и водорослей). В некоторых клетках митохондрии постоянно движутся и меняют форму. Число митохондрий в различных клетках варьирует в широких пределах - от 1 до  $10^7$ . Митохондрии делятся путём перешнуровки. В результате их деления в разных клетках поддерживается определённое количество этих органоидов, например, около 1000 в гепатоците крысы и  $10^7$  в ооците лягушки.

Митохондрия имеет две мембраны - наружную и внутреннюю. Между ними находится межмембранное пространство (рис. 3.19).

Наружная мембрана - гладкая (без гребней), толщиной 6-7 нм, состоит из белков (15%), фосфолипидов (85%) и обладает неспецифической проницаемостью для большинства веществ с молекулярной массой менее 10 тыс.

Внутренняя мембрана состоит из белков (70%), фосфолипидов (20%) и других веществ. Она обладает строго специфической проницаемостью для различных веществ и специальными системами активного транспорта. Внутренняя мембрана образует впячивания - кристы (или гребни). На кристах митохондрий

расположены сферические тельца на «ножках» - АТФ-сомы.

Между наружной и внутренней мембранами находится пространство, называемое наружным матриксом.

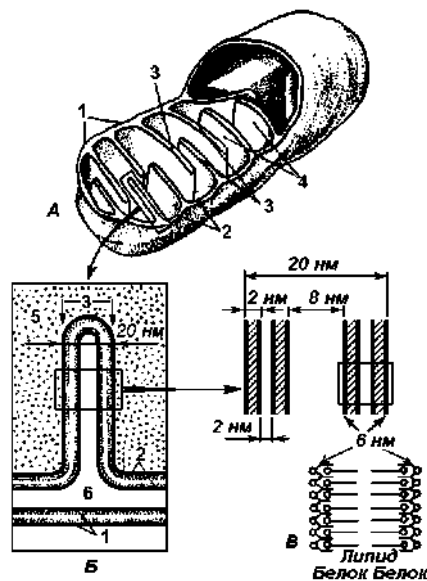


Рис. 3.19. Схема строения митохондрии.

Внутренняя мембрана ограничивает пространство, называемое внутренним матриксом. Во внутреннем матриксе митохондрий содержатся автономная система биосинтеза белка: кольцевые молекулы митохондриальной ДНК, специфические мРНК, тРНК и рибосомы прокариотического типа, отличающиеся структурой от цитоплазматических рибосом. Митохондриальная ДНК у млекопитающих обычно представляет собой кольцевой дуплекс. Он содержит не менее 2000 нуклеотидов. В каждой митохондрии может быть представлено 5-10 копий молекулы ДНК. В матриксе происходит автономный синтез белков, из которых строится внутренняя мембрана. Кроме того, в матриксе митохондрий происходит окисление и синтез жирных кислот.

Основная функция митохондрии - синтез АТФ (т.е. образование энергии -



около 95% в животной клетке и чуть меньше - в растительной), специфических белков и стероидных гормонов [Заяц Р.Г. и др., 2002].

#### **3.3.2.3.5. Рибосомы**

Рибосома - органоид клетки, осуществляющий биосинтез белка. Представляет собой рибонуклеопротеиновую частицу диаметром 2030 нм. В прокариотической клетке около 10 тыс. рибосом. В эукариотической клетке находится до 50 тыс. рибосом. Это самые мелкие и лёгкие органоиды клетки и при ультрацентрифугировании при 100000g они оседают последними в течение 1-2 часов. Рибосомы у эукариот образуются в ядрышке.

Рибосомы состоят из двух субчастиц - большой и малой. Различают два основных типа рибосом: рибосомы прокариотические (с константой седиментации 70 S) и рибосомы эукариотические (с константой седиментации 80 S). Строение малой субчастицы рибосом обоих типов одинаково: она состоит из 1 молекулы рРНК и 21 молекулы различных белков. Большие субчастицы рибосом про- и эукариот также имеют одинаковое количество белковых молекул - их 34, но различаются числом молекул рРНК. Большая субчастица прокариот содержит 2 молекулы рРНК, а эукариот - 3 молекулы рРНК.

В цитоплазме клетки рибосома связывается с мРНК и осуществляет синтез белка. Одну молекулу мРНК могут одновременно транслировать несколько рибосом, образуя при этом комплекс - полирибосому (полисому). В эукариотических клетках часть рибосом связана специальными белками большой субчастицы с мембранами эндоплазматической сети. Эти рибосомы синтезируют в основном белки, которые поступают в комплекс Гольджи и секретируются клеткой. Рибосомы, расположенные в гиалоплазме, синтезируют белки для собственных нужд клетки.

#### **3.3.2.3.6. Лизосомы**

Лизосома - органоид клеток животных и грибов, осуществляющий внутриклеточное пищеварение. Местом формирования лизосом является комплекс Гольджи. Лизосома представляет собой окружённый одинарной мембраной пузырёк диаметром 0,2-0,8 мкм с гомогенным содержимым. Внутри лизосом содержится более 20 различных ферментов (кислая фосфатаза, нуклеазы, катепсин, коллагеназа и др.). В клетке обычно находятся десятки лизосом.

Лизосомы различают первичные и вторичные. Первичные лизосомы неактивны. Из них формируются вторичные, активные лизосомы. Активные лизосомы подразделяются на гетеролизосомы, аутолизосомы, телолизосомы [Ярыгин, 1997].

Основные 4 функции лизосом:

- 1) переваривание материалов, поглощённых путём эндоцитоза;
- 2) автофагия;
- 3) выделение ферментов из клетки;
- 4) автолиз - саморазрушение клетки в результате высвобождения содержимого лизосом (например, при резорбции хвоста головастика).

Если лизосомы утрачивают какую-либо ферментативную систему, то это приводит к тяжёлым патологиям всего организма. Эти патологии получили название болезней накопления, так как связаны с накоплением в лизосомах

полноценных, но не переваренных веществ. Эти болезни могут проявляться в недостаточности развития скелета, внутренних органов, центральной нервной системы. Дефицит лизосомных ферментов может приводить к таким заболеваниям, как атеросклероз, ожирение и др. Патологически высокая активность лизосом может привести к разрушению жизненно важных структур [Слюсарёв, Жукова, 1995].

#### **3.3.2.3.7. Пероксисомы**

Пероксисомы - это обычные органоиды клеток. Они имеют форму округлых мешочков, диаметром 0,3-1,5 мкм, окружённых одинарной мембраной. Пероксисомы содержат фермент каталазу, которая разрушает пероксид водорода, возникающий как побочный продукт окислительных процессов, протекающих в клетке.

#### **3.3.2.3.8. Пластиды**

Пластиды - это органоиды эукариотической растительной клетки. Хорошо различимы в световой микроскоп. Каждая пластид ограничена двумя элементарными мембранами. Для многих пластид характерна более или менее сложная система внутренних мембран, погружённых в матрикс, или строму. Пластиды разнообразны по форме, размерам, строению, функции. По окраске различают пластиды зелёные - хлоропласты, желто-оранжевые и красные хромопласты и бесцветные - лейкопласты. Обычно в клетке встречается только один из указанных трёх типов. Но пластиды связаны между собой единым происхождением в онтогенезе от пропластид меристематических клеток. Поэтому возможны взаимные превращения пластид.

Для генетики пластиды интересны тем, что содержат в себе молекулы внеядерной ДНК. ДНК хлоропластов представлена кольцевой молекулой длиной около 40 мкм. Каждая клетка содержит несколько десятков хлоропластов, в каждом из которых находится 10-60 копий ДНК. Это составляет, например, у бобов около 0,15% от всей массы пластид клетки. Хлоропласты имеют свой белок-синтезирующий аппарат. Его составляют собственные пластидные ДНК, находящиеся в них гены рРНК и гены тРНК. Структурные гены пластидных ДНК кодируют до 80 различных белков. Эти белки играют важную роль в жизни самих хлоропластов и всей клетки.

#### **3.3.2.3.9. Жгутики и реснички**

Жгутик - органелла движения ряда простейших (класс жгутиконосцев), зооспор и сперматозоидов. В клетке бывает 1-4 жгутика, редко более. Жгутик эукариотической клетки - это вырост толщиной около 0,25 мкм и длиной до 150 мкм, одетый плазматической мембраной. Внутри жгутика находится аксонема - цилиндр, стенка которого построена из 9 пар микротрубочек, связанных между собой. В центре аксонемы располагаются 2 (реже 1, 3 или более) микротрубочки (так называемая структура 9 + 2). В основании жгутика лежат два взаимно перпендикулярных базальных тельца. Двигутся жгутики, в отличие от ресничек, волнообразно или воронкообразно. У некоторых многоклеточных жгутики создают циркуляцию внутренней среды.

Ресничка - органелла движения или рецепции у клеток животных и некоторых растений (у мужских гамет некоторых папоротников, цикадовых и

гинкго). Особенно характерны реснички для ресничных простейших (у инфузорий до 14 тыс. на особь), свободноплавающих личинок многих морских животных, а также для мерцательного эпителия многоклеточных (до 500 на клетку). Одиночные реснички имеют различные клетки (фибробласты, нервные, сердечной мышцы, почечного эпителия). Эти реснички неподвижны и лишены центральной пары микротрубочек. Ультраструктура подвижных ресничек и механизм их движения аналогичны таковым у жгутика, но реснички, как правило, короче (5-10 мкм) и имеют в основании одно базальное тельце. Двигаются реснички обычно маятникообразно. Биение ресничек в многоресничных клетках координировано, что позволяет им создавать ток воды или слизи либо двигать животное или клетку (инфузории, ресничные черви, гребневики, а также гаметы). Неподвижные реснички являются существенной частью рецепторных клеток.

#### **3.3.2.4. Цитоплазматический матрикс**

Цитоплазма клетки состоит из цитоплазматического матрикса (гиалоплазмы, основного вещества), органоидов (органелл) и включений.

Цитоплазматический матрикс (гиалоплазма) заполняет пространство между клеточной мембраной, ядерной оболочкой и другими внутриклеточными структурами. Химический состав гиалоплазмы разнообразен и зависит от выполняемых клеткой функций. Гиалоплазма образует внутреннюю среду клетки и объединяет все внутриклеточные структуры, обеспечивая их взаимодействие. Этому способствуют расположенные в гиалоплазме микрофиламенты и микротрубочки.

##### **3.3.2.4.1. Микротрубочки и микрофиламенты**

Микротрубочки - это полые цилиндрические структуры эукариотических клеток. Длина микротрубочек варьирует от 100 до 1 млн. нм при диаметре около 24 нм. Стенки микротрубочек трёхслойные, толщиной около 5 нм. Диаметр просвета микротрубочек составляет около 14 нм. Основной компонент микротрубочек - белок тубулин. Кроме тубулина в составе микротрубочек обнаружены ещё около 20 различных белков.

Микротрубочки образуют сетчатую структуру в интерфазных клетках, веретено деления клетки, входят в состав ресничек и жгутиков, базальных телец и центриолей.

Микротрубочки выполняют опорную функцию (т.е. функцию цитоскелета), участвуют в расхождении хромосом к полюсам веретена деления во время митоза и мейоза, во внутриклеточном транспорте веществ, перемещении органоидов, формировании клеточной стенки.

Микрофиламентами называют тонкие белковые нити, находящиеся в цитоплазме эукариотических клеток. Микрофиламенты построены из сократимых белков (актина и, в меньших количествах, миозина, тропомиозина, актинина) и других специфических белков (винкулин, фрагмин, филамин, вилин). Диаметр этих нитей - 4-7 нм. Различают несколько типов микрофиламентов, среди них актиновые микрофиламенты и промежуточные микрофиламенты.

Актиновые микрофиламенты располагаются в цитоплазме клетки и обеспечивают клеточные формы движения (амёбное, прикрепление к субстрату, эндоцитоз, циклоз). Вместе с микротрубочками они выполняют

каркасную роль и участвуют в перемещении клеточных органоидов в гиалоплазме.

Промежуточные микрофиламенты чаще обнаруживают под плазматической мембраной клетки, а также в околоядерной зоне, где они выполняют механическую и каркасную функции.

#### 3.3.2.4.2. Клеточные включения

Клеточные включения - это компоненты цитоплазмы, представляющие собой отложения веществ, временно выведенных из обмена, и конечных его продуктов. Наиболее распространены трофические включения (жировые капли, гранулы гликогена в животных клетках, крахмальные или алейроновые зерна в растительных клетках). К клеточным включениям относят секреторные зимогеновые гранулы (хранилища ферментов) в железистых клетках животных и кристаллы некоторых солей (главным образом оксалата кальция) в клетках растений. Особый вид клеточных включений - остаточные тельца - продукты деятельности лизосом.

#### 3.3.2.4.3. Различия прокариотической и эукариотической клеток

Изложенный выше материал свидетельствует о том, что клетки прокариотических организмов имеют существенные отличия от эукариотических клеток. Для возможности сравнения эти различия приведены в таблице 3.2.

Таблица 3.2.

Отличительные признаки прокариотических и эукариотических клеток

Характери	Прокариоты	Эукариоты
Размеры клеток	Диаметр в среднем составляет 0,5-5 мкм.	Диаметр обычно до 40 мкм; объем клетки, как правило, в 1000-10000 раз
Форма	Одноклеточные или нитчатые.	Одноклеточные, нитчатые или ис-
Генетический материал	Кольцевая ДНК находится в цитоплазме и ничем не защищена. Нет истинного ядра или хромосом. Нет ядрышка.	Линейные молекулы ДНК связаны с белками и РНК и образуют хромосомы внутри ядра. Внутри ядра нахо-
Способ	Простое (прямое) деление.	Непрямое деление.
Синтез белка	70S-рибосома (мельче). Эндоплазматического ретикулума нет. (Синтез белка характеризуется многими другими особенностями, в том числе чувствительностью к антибиотикам).	80S-рибосома (крупнее). Рибосомы могут быть прикреплены к эндоплазматическому ретикулуму.

<p>Органеллы</p>	<p>Органелл мало. Митохондрий, эндоплазматической сети, комплекса Гольджи, лизосомы отсутствуют. Ни одна из органелл не имеет оболочки (двойной мембраны). Внутренние мембраны встречаются редко; если они есть, то на них обычно протекают процессы дыхания или фотосинтеза.</p>	<p>Органелл много. Митохондрии, эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи, лизосомы есть. Некоторые органеллы окружены двойной мембраной, например ядро, митохондрии, хлоропласты. Большое число органелл ограничено одинарной мембраной, например аппарат Гольджи, лизосомы, вакуоли, микротельца, эндоплазматический ретикулум и т. д.</p>
<p>Клеточные стенки</p>	<p>Жесткие, содержат полисахариды и аминокислоты. Основной упрочняющий компонент - муреин.</p>	<p>У зеленых растений и грибов клеточные стенки жесткие и содержат полисахариды. Основной упрочняющий компонент клеточной стенки растений - целлюлоза, у грибов - хитин.</p>

Жгутики	Простые, микротрубочки отсутствуют. Находятся вне клетки (не окружены плазматической мембраной). Диаметр 20 нм.	Сложные, с расположением микротрубочек типа 9+2. Располагаются внутри клетки (окружены плазматической мембраной). Диаметр 200 нм.
Дыхание	У бактерий происходит в мезосомах; у сине-зеленых водорослей - в цитоплазматических мембранах.	Аэробное дыхание происходит в митохондриях. Мезосом нет.

Фотосинтез	Хлоропластов нет. Происходит в мембранах, не имеющих специфической упаковки.	В хлоропластах, содержащих специальные мембраны, которые обычно уложены в ламеллы или граны.
Фиксация молекулярного азота	Некоторые обладают этой способностью.	Ни один организм не способен к фиксации азота.

### 3.4. Кариотипы человека, животных и растений

Кариотипы различных видов организмов очень разнообразны. Число и морфология хромосом в них может сильно варьировать иногда даже в пределах одного рода. Вместе с тем, близкородственные виды обычно имеют сходные по морфологии и численности наборы хромосом. Специальные методы их окраски позволяют анализировать нарушения хромосом, ведущие к различным патологиям, а также эволюционные преобразования хромосом у растений и животных из природных популяций.

#### 3.4.1. Хромосомный набор соматической клетки - кариотип

Хромосомный набор соматической клетки млекопитающих диплоидный (2n) и состоит из двух гаплоидных наборов (n), один из которых вносится в зиготу женской, а другой - мужской гаметой. Поэтому хромосомы набора парные, т.е.

каждая хромосома имеет своего морфологического двойника, или гомолога. Такие парные, морфологически и генетически сходные хромосомы называются гомологичными. У млекопитающих хромосомы одной пары имеют непосредственное отношение к определению пола. Поэтому они называются половыми хромосомами (изредка в литературе встречаются другие термины, означающие половые хромосомы - гетерохромосомы, гоносомы). Самки млекопитающих имеют две одинаковые половые X-хромосомы, самцы - одну X-хромосому и одну Y-хромосому. Все остальные хромосомы набора называются аутосомами.

Совокупность признаков хромосомного набора, т.е. количество хромосом в соматической клетке, а также их форма для каждого вида специфичны и называются кариотипом. Основными признаками кариотипа являются диплоидное число хромосом, величина и форма отдельных хромосом и их плеч, наличие в них вторичных перетяжек, а также особенности дифференциальной окраски хромосом. Таким образом, кариотип - это диплоидный набор хромосом, свойственный соматическим клеткам организмов данного вида, являющийся видо-специфическим признаком и характеризующийся определённым числом и строением хромосом (рис. 3.20). В более узком смысле кариотипом называют также определённым образом систематизированный набор хромосом единичной клетки. Такой кариотип получают, вырезав из микрофотографии метафазной пластинки отдельные хромосомы и разложив их по группам в соответствии с величиной или формой. Систематизированный по размеру и форме диплоидный набор хромосом одной клетки правильнее называть кариограммой (рис. 3.21). С помощью отдельных хромосом и их частями называют идиограммой (от греч.: *idios* - особый и *грамма* - рисунок). На идиограммах отображают все особенности морфологической структуры хромосом (рис. 3.22). Сравнительный анализ идиограмм используется в кариосистематике для выявления и оценки степени родства между различными группами организмов на основании сходства и различия их хромосомных наборов.



Рис. 3.22. Идиограмма человека.

Число хромосом - один из наиболее известных признаков хромосомного набора. Число хромосом в наборе у различных видов значительно колеблется, но для каждого вида относительно постоянно. Максимальные числа хромосом обнаружены у некоторых радиолярий - 1000-1600. Рекордсменом среди растений по числу хромосом (около 500) является папоротник ужовник. Тутовое дерево имеет 308 хромосом. Клетки речного рака содержат 196 хромосом. Наименьшее количество хромосом (2 на диплоидный набор) наблюдается у одной из видов аскариды, а из растений - у сложноцветного *Nauploappus gracilis* - всего 4 хромосомы (2 пары). В основном диплоидные числа хромосом у каждого вида постоянны, однако в некоторых случаях они обнаруживают



внутрипопуляционную или индивидуальную изменчивость за счет хромосомных перестроек или вариации числа так называемых «добавочных» хромосом (мелких хромосом, имеющих у одних особей вида и отсутствующих у других).

Важной характеристикой кариотипа является **число плеч хромосом**, или **основное число** (NF, от фр.: *nombre fundamental*). В NF входит число плеч аутосом и двух X-хромосом. Иногда подсчитывают отдельно число плеч аутосом NF<sub>a</sub>. При определении MF акроцентрические хромосомы считают одноплечими. Так же поступают в случае мелких хромосом неясной морфологии.

#### 3.4.2. Методы изучения хромосом и кариотипов

Как уже указывалось ранее, для того чтобы хромосомы можно было увидеть в микроскоп, цитологические препараты окрашивают. В настоящее время цитологи и цитогенетики используют большое количество различных красителей и методов окраски препаратов клеток и хромосом, что позволяет решать самые различные аналитические задачи.

##### 3.4.2.1. Тотальное окрашивание хромосом

Наиболее простым является метод сплошной окраски хромосом. Её также называют простой, тотальной, рутинной окраской. Для этого чаще всего используют растворы таких красителей, как азур-эозин по Романовскому, уксуснокислый орсеин, гематоксилин и др. При окрашивании растворами этих красителей хромосомы окрашиваются равномерно по всей длине. На окрашенных таким образом препаратах можно подсчитать количество хромосом в клетке и, при наличии, обнаружить полиплоидные, анеуплоидные клетки, хромосомы с некоторыми типами aberrаций. Хромосомы, могут быть разделены на группы по их морфологии.

Тотальная окраска хромосом была единственным методом изучения хромосом вплоть до начала 70 годов. Дальнейшие исследования цитогенетиков позволили разработать методы дифференциальной окраски хромосом. Под дифференциальным окрашиванием хромосом понимают их способность к избирательному связыванию с красителем по их длине после некоторых специальных химических обработок.

##### 3.4.2.2. Дифференциальное окрашивание хромосом

Биохимические исследования хромосом, выполненные в конце 60-х - начале 70-х годов XX столетия, позволили установить их химический состав. Это, в свою очередь, позволило разработать методы обработки препаратов хромосом растворами специальных ферментов и солей, выполняемые перед их окрашиванием. В результате таких обработок различные участки каждой хромосомы окрашиваются с разной (дифференциальной) интенсивностью. Разные методы обработок выявляют различные аспекты цитологической неоднородности хромосомы. Это проявляется в неодинаковой интенсивности окрашивания различных участков (блоков или полос) хромосом. Для каждой пары гомологов картина расположения поперечных полос вдоль оси хромосомы индивидуальна. Индивидуальность окраски хромосом позволяет различать в кариотипах гомологичные хромосомы и более точно строить кариограммы.

Дифференциальное окрашивание хромосом послужило мощным стимулом для дальнейших исследований по цитогенетике организмов,

мутагенезу, генетике соматических клеток. Наиболее широко применяют четыре метода дифференциального окрашивания хромосом - G-, C-, NOR-методы и метод дифференциальной окраски сестринских хроматид.

#### **3.4.2.2.1. Q и G-окрашивание**

**Q-полосы и окраска.** Для получения этой окраски используют флуоресцентные красители. Красители акридинового ряда (акрихин, акрихин-иприт) выявляют тонкую поперечную исчерченность вдоль хромосомы, обусловленную чередованием ярко светящихся и бледных полос различной ширины (рис. 3.23). Считают, что эти полосы отвечают участкам ДНК, богатым АТ- и ГЦ-парами азотистых оснований соответственно.

С помощью флуоресцентных красителей возможна также цитологическая локализация некоторых типов гетерохроматина. Например, акрихин и акрихин-иприт дают особенно яркое свечение на крупном сегменте длинного плеча Y-хромосомы человека. Сходный феномен обнаружен у гориллы. У других приматов, как и у всех видов млекопитающих, Y-хромосома флуоресцирует слабо.

При использовании флуоресцентных красителей необходимы специальные микроскопы, в которых препарат освещается источником ультрафиолетового света. Кроме того флюоресценция окрашенных хромосом длится очень недолго. Спустя небольшой промежуток времени после окрашивания яркость и контрастность окраски разных районов по длине хромосомы уменьшаются. Это создаёт определённые трудности при работе. Поэтому усилия цитогенетиков были направлены на то, чтобы обеспечить дифференциацию окраски хромосом без флюоресцентных красителей. Такие методы были разработаны. Один из них - метод G-окрашивания - получил очень широкое распространение.

**G-полосы и G-окраска.** Дифференциальное G-окрашивание хромосом основными красителями (например, азур-эозином), получают, обрабатывая перед окрашиванием препараты хромосом растворами протеолитических ферментов, или некоторых солей. Исчерченность хромосом, обусловленную чередованием темных и светлых полос различной ширины и интенсивности, даёт обработка препаратов горячими растворами солей, протеолитическими ферментами и другими специально подобранными веществами.

При дифференциальной окраске метафазных хромосом в кариотипе человека можно выявить от 200 до 400 специфических участков (полос). Такова разрешающая возможность этого метода (рис. 3.24, 2.25). Если же вместо метафазных хромосом использовать прометафазные хромосомы, то общее число полос в кариотипе может быть увеличено до 800-1200.

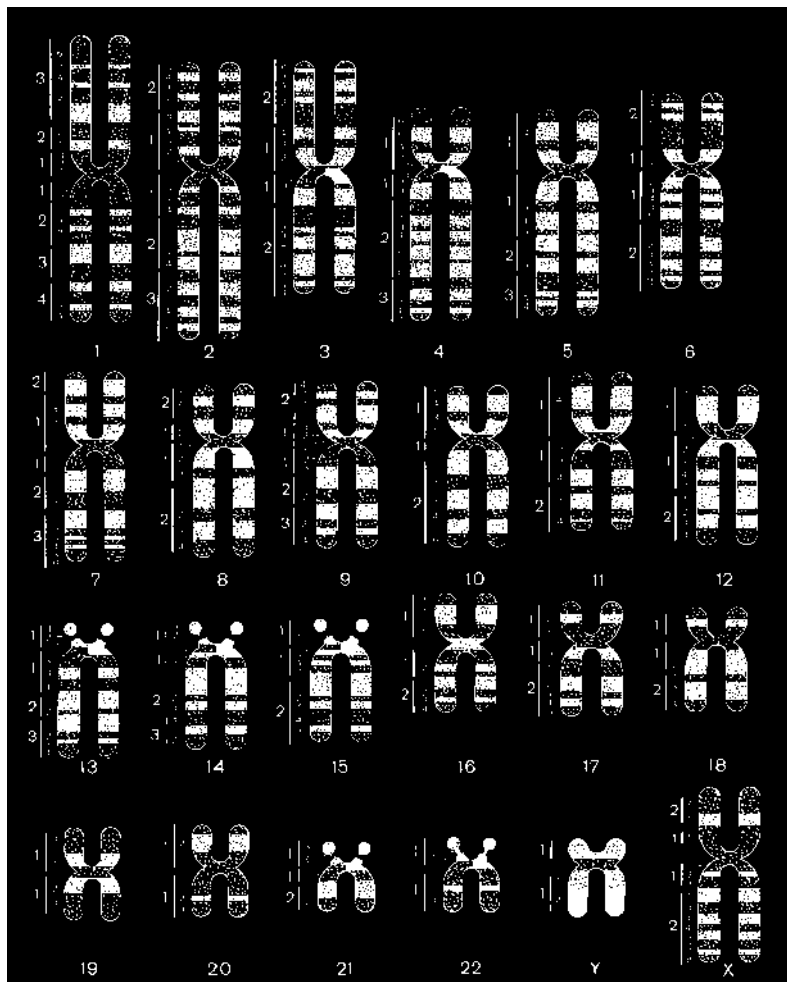


Рис. 2.23. Схема дифференциального Q-окрашивания хромосом человека.

Темноокрашенные G-диски или полосы обнаруживают соответствие с позднореплицирующимися участками хромосом. В них могут быть преимущественно локализованы повторяющиеся последовательности ДНК. Кроме того, распределение G-полос напоминает хромомерный рисунок мейотических (пахитенных) хромосом. Каждому G- диску, выявляемому с помощью световой микроскопии, соответствует несколько дисков на электронно-микроскопическом уровне. Соотношение цитологических и генетических характеристик G-исчерченности еще предстоит выяснить. Рисунки G-окраски и Q- окраски во многом совпадают, причем ярко светящимся Q-полосам отвечают темноокрашенные G-полосы. Лишь некоторые районы хромосом при Q- и G-окраске ведут себя по-разному, как, например, районы вторичных перетяжек, полиморфных гетерохроматиновых блоков и гетерохроматин Y-хромосомы у человека.

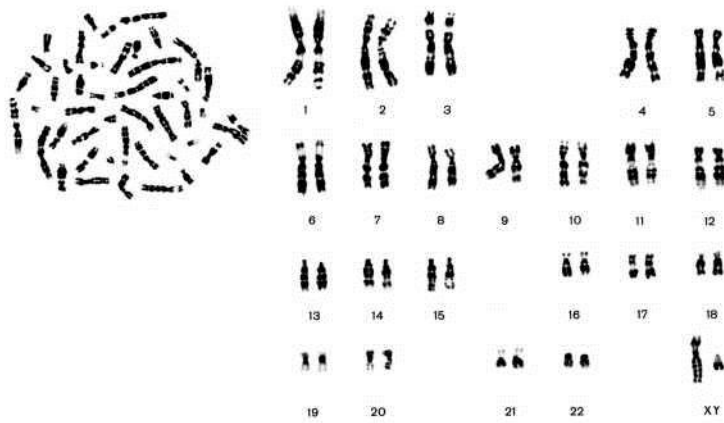


Рис. 2.24. Дифференциальное G-окрашивание хромосом человека.

В настоящее время для поиска гомологов дифференциально окрашенных хромосом и кариотипирования клеток используют современные световые микроскопы, в которые вмонтированы видеокамеры, сопряжённые с компьютером. Созданное микроскопом изображение дифференциально окрашенных хромосом видеокамера передаёт в компьютер. В компьютере специальная программа анализирует изображение каждой хромосомы, сравнивает его со стандартом и затем раскладывает в кариограмму.

При этом компьютерная программа может устранять на изображении различные неточности, обусловленные наложением хромосом на препарате, появлением различных загрязнений и др. Время, затрачиваемое на создание компьютером одной кариограммы несравненно меньше времени, затрачиваемого на эту же процедуру цитогенетиком

при кариотипировании обычным методом (микрофотографирование, печать фотографии, вырезание изображений хромосом, раскладка изображений вручную).

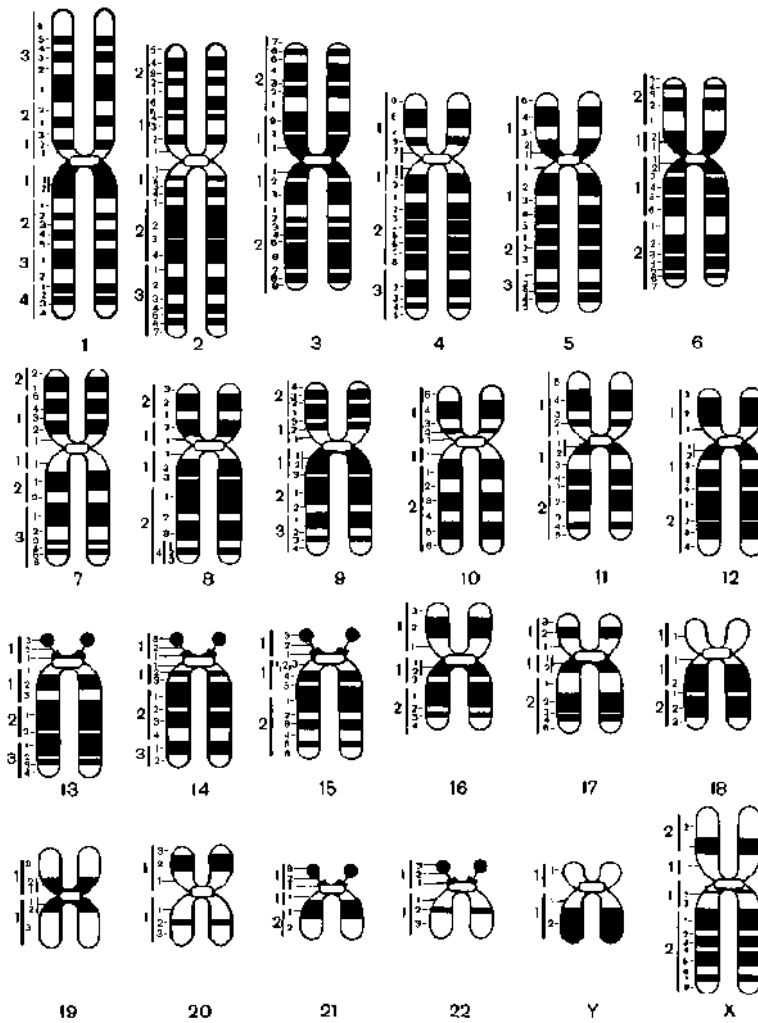


Рис.3.25. Схема дифференциального G-окрашивания хромосом человека: на стадии метафазы (200-400 полос).

### 3.4.2.2.2 С-окрашивание

С-полосы и окраска. Эта избирательная окраска красителем Гимза гетерохроматиновых участков хромосом достигается после специальных обработок, основанных на процедуре денатурации-ренатурации хромосомной ДНК. В большинстве случаев при использовании этого метода окрашиваются околоцентромерные блоки гетерохроматина, иногда части половых хромосом, X или Y, и реже - другие районы хромосом (рис. 3.26). Полосы, окрашиваемые при С-окраске, соответствуют расположению в хромосоме структурного (конститутивного), гетерохроматина. Его обозначают как С-гетерохроматин.

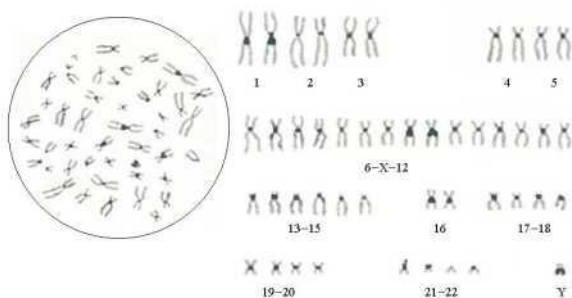


Рис. 3.26. Дифференциальная С-окраска хромосом человека (46, XY): метафазная пластинка (слева) и раскладка хромосом (справа).

### 3.4.2.2.3. NOR-окрашивание

Факультативный гетерохроматин (например, одной из двух X-хромосом у самок) при С-окраске не выявляется.

N-полосы или NOR-окраска. NOR-окраска позволяет выявить ядрышкообразующие районы хромосом. Напомним, что ядрышкообразующие районы - это те районы хромосом, в которых локализируются гены, участвующие в образовании ядрышка. Эти гены кодируют два типа рибосомной РНК: 28-S и 18-S-рРНК. Существует несколько модификаций этого метода окрашивания. В целом он состоит в обработке препаратов хромосом солями серебра при определённой температуре. После обработки препарата хромосомы окрашиваются в жёлтый или желтовато-оранжевый цвет, а в ядрышкообразующих районах хромосом чётко выделяются тёмно-коричневые или чёрные образования. Обычно в хромосоме это парные образования, соответственно двум хроматидам. Если на препарате видны спутничные нити (участки хромосом, соединяющие спутник с остальной частью хромосомы), то заметно, что тёмные образования находятся на этой нити. В акроцентрических хромосомах с короткой спутничной нитью окрашенные структуры лежат терминально, имитируя спутники. В этом случае тёмноокрашенные структуры могут выглядеть как тройные образования или же иметь ещё более сложную форму (рис. 3.27).

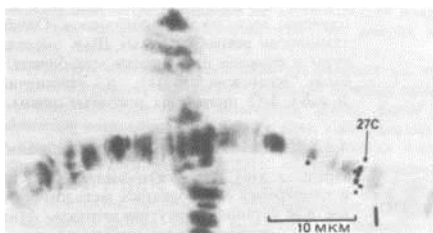


Рис. 3.27. Локализация одного из генов др озофилы с помощью гибридизации на препарате ДНК хромосомы с ДНК-зондом. На л окализацию гена указывает скопление радиоактивных зёрен.

Цитогенетики научились подвергать G- и NOR- окрашиванию один и тот же препарат хромосом. Это позволяет изучать полиморфизм организмов по ядрышкообразующим районам.

Биохимические механизмы NOR-окрашивания хромосом пока неизвестны. Однако уже установлено, что при этом окрашивании красится не ДНК рибосомных генов и не рРНК, а кислые белки. Предполагают, что эти белки входят в структуру ядрышка и связаны с рРНК. Именно

поэтому NOR-окрашивание выявляет не каждый ядрышковый организатор, а лишь функционировавший в интерфазе, предшествующей митозу, в котором были зафиксированы хромосомы.

#### 3.4.2.2.4. Метод молекулярной гибридизации ДНК *in situ*

Благодаря успехам в молекулярной генетике разработан принципиально новый метод изучения хромосом - метод молекулярной гибридизации *in situ* (лат.: на месте). Любой участок ДНК занимает в хромосоме строго определенное положение. На основании этого были разработан метод для локализации специфических последовательностей нуклеиновых кислот в изолированных хромосомах. Для этого используют ДНК- и РНК-зонды - одноцепочечные радиоактивные фрагменты ДНК (или РНК). При гибридизации фиксированные на предметном стекле хромосомы подвергают кратковременному воздействию раствора с очень высоким значением рН для разделения комплементарных пар ДНК, а затем гибридизуют с ДНК-зондом, меченым радиоактивными изотопами. Тщательно промыв препарат, методом радиоавтографии выявляют участки хромосом, связывающие радиоактивные зонды (рис. 3.30).

Разрешающую способность этого метода можно значительно повысить, если использовать специальный, так называемый, FISH-метод. Название метода

происходит от первых букв его английского названия (Fluorescence In Situ Hybridization). Этот метод основан на мечении ДНК-зондов флюоресцирующими красителями. В результате гибридизации зонда с комплементарным ему участком ДНК хромосомы этот участок при его облучении ультрафиолетовым светом начинает светиться.

### **3.4.2.3. Принципы классификации и номенклатуры хромосом человека и животных**

Попытки различать в кариотипе отдельные хромосомы и классифицировать их были предприняты практически сразу, как только были получены достаточные материалы по хромосомной изменчивости. Однако на первых порах развития цитогенетики учёным был известен только метод тотальной окраски хромосом. В этот период были разработаны детальные методики морфологического анализа хромосом и созданы классификации хромосом, основанные на точных расчётах различных хромосомных индексов (т.е. величин, отражающих отношение длин одних частей хромосом к длинам других частей или к суммарной длине всех хромосом гаплоидного набора). Эта кропотливая работа была полезной для понимания процессов спирализации (конденсации) хромосом в клеточном цикле, но оказалась малополезной для разработки классификации хромосом. Неудача объясняется тем, что на спирализацию хромосом могут влиять многие факторы и даже в одной клетке интенсивность спирализации разных хромосом может быть различной.

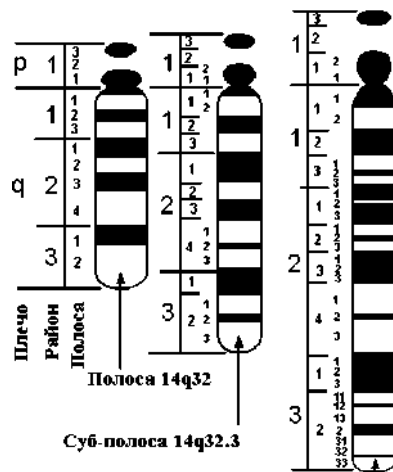
Морфологическая классификация хромосом была наиболее подробно разработана для человека и одомашненных животных.

Классификации и идентификации хромосом человека были посвящены специальные международные конференции в Денвере (1960 г.), Лондоне (1963 г.), Чикаго (1966 г.) и Париже (1971).

Открытие дифференциальной окраски хромосом позволило коренным образом усовершенствовать классификации хромосом человека и одомашненных животных. Последняя классификация, разработанная на Парижской конференции по стандартизации кариотипа человека (1971 г.) практически упразднила использование морфологических терминов, таких, как «метацентрические», «acroцентрические» и т.п. хромосомы. Взамен предлагается символика, в которой фигурируют обозначения плеч хромосом. В соответствии с решением Парижской конференции всем хромосомам набора:

- присваивается порядковый номер по порядку убывания их величины;
- в каждой хромосоме короткое плечо обозначают символом p, длинное плечо - символом q;
- каждое хромосомное плечо разделяют на районы, нумеруемые по порядку от центромеры к теломере; в зависимости от величины хромосомы и особенностей её окраски в плече может быть от 1 до 4 районов;
- участки плеч и G-полосы в каждом участке нумеруются арабскими цифрами по направлению от центромеры к теломерам;
- полосы внутри районов также нумеруются по порядку от центромеры.

В этом случае любой участок хромосомы может быть обозначен буквенноцифровым «кодом», включающим в себя номер хромосомы, плечо и номера районов и участков, выявляемых с помощью дифференциальной



Суб-полоса 14q32.33-----  
Рис. 3.28. Схема G-окрашивания 14 хромосомы человека на стадиях 400, 550 и 850 полос, иллюстрирующая использование парижской номенклатуры для обозначения плеч хромосом, районов, полос и субполос.

окраски.

Например, запись 1p36

означает, что рассматривается 6-я полоса (6-й участок) района 3 короткого плеча первой хромосомы.

Обработке и окрашиванию можно подвергнуть хромосомы, находящиеся на стадии профазы, а не мета фазы. Такие хромосомы менее спирализованы и некоторые окрашенные полосы в них могут разделяться на субполосы. При этом суммарное количество полос в хромосомах всего кариотип человека может увеличиться с 400 до 850 и даже 1200. В метафазных же хромосомах (более спирализованных) эти субполосы сливаются в единые полосы. Для обозначения субполос в номенклатурный индекс вводится точка. Нумерация субполос также идет от центромеры к теломере, например 14q32.3 и 14.32.33 (рис. 3.28).

В том случае, когда локализация гена внутри хромосомы известна, для ее обозначения используют индекс полосы. Например, локализация гена *ESD*, кодирующего у человека эстеразу D, обозначается 13p14 - четвертая полоса первого района короткого плеча тринадцатой хромосомы. Локализация генов не всегда известна с точностью до полосы. Так, «адрес» гена *Rbl* (ретинобластома-1) - 13q, что означает расположение в длинном плече тринадцатой хромосомы. Стрелка, объединяющая два участка хромосомы, используется в тех случаях, когда ген нельзя локализовать более точно. Так, расположение гена *ManA*, кодирующего аманнозидазу-A, обозначается 15q11—^ qter. Это означает, что ген находится в длинном плече пятнадцатой хромосомы между 1-й полосой 1-го района и терминальным районом [Айала, Кайгер, 1988]. Подобная система обозначений дает возможность точно указывать локусы (места расположения) генов в хромосоме, а также - детально описывать хромосомные аномалии и перестройки.

Принципы классификации и номенклатуры хромосом человека были положены в основу классификаций хромосом сельскохозяйственных животных. Эти классификации (для крупнорогатого скота, овцы, свиньи, лошади, козы, кошки, кролика) были приняты на международные конференции в Рединге (1976 г.) и детализированы на последующих международных коллоквиумах и конференциях.



### 3.4.3. Кариотип человека

На ранних этапах развития цитогенетики человека из полученных фотографий кариотипов исследователи вырезали отдельные хромосомы и раскладывали их изображения по мере убывания их длины. Точно расположить хромосомы по величине удавалось да - леко не всегда, так как некоторые пары хромосом имеют близкие размеры, а степень спирализации (конденсации) сильно варьирует. Поэтому на Международной конференции, состоявшейся в 1960 г. в Денвере была принята классификация хромосом, получившая название Денверской. Эта классификация помимо размеров хромосом учитывала их форму, положение центромеры, наличие вторичных перетяжек и спутников. Важным параметром этой классификации был центромерный индекс (ЦИ) хромосом. Центромерный индекс равен отношению длины короткого плеча хромосомы к длине всей хромосомы (в %). На основании длины и центромерного индекса 23 пары хромосом человека были разделены на 7 групп, обозначенных буквами от А до G (см. рис. 3.21).

К группе А были отнесены хромосомы 1-й, 2-й и 3-й пары.

Это большие, метацентрические и субметацентрические хромосомы, их центромерный индекс (далее - ЦИ) от 38 до 49.

Группа В (4 и 5 пары). Это большие субметацентрические хромосомы, ЦИ 24-30.

Группа С (6-12 пары). Хромосомы среднего размера, субметацентрические, ЦИ 27-35. К этой группе относят и X-хромосому.

Группа D (13-15 пары). Хромосомы акроцентрические, сильно отличаются от всех других хромосом человека, ЦИ около 15.

Группа E (16-18 пары). Относительно короткие, метацентрические или субметацентрические, ЦИ 26-40.

Группа F (19-20 пары): две короткие, субметацентрические хромосомы, ЦИ 36-46.

Группа G (21 и 22 пары): это маленькие акроцентрические хромосомы, ЦИ 13-33. К этой группе относят и Y-хромосому.

В основе Парижской классификации хромосом человека (1971 г.) лежат методы специальной дифференциальной их окраски. Принципы номенклатуры хромосом, в соответствии с этой классификацией были описаны выше. На рисунках 2.24, 2.26, 2.27 показаны фотография и схема дифференциального окрашивания хромосом человека.

### 3.4.4. Кариотип крупного рогатого скота

Кариотип крупного рогатого скота содержит 60 хромосом: 29 пар акроцентрических аутосом, постепенно уменьшающихся в размерах, крупной субметацентрической X-хромосомы (у коров две X-хромосомы, у быка - одна) и одной мелкой субметацентрической хромосомы (у быка) (рис. 3.29).

Схема дифференциальной окраски (рис. 3.30) и описание дифференциально окрашенных хромосом крупнорогатого скота приведены ниже. Поскольку все аутосомы крупнорогатого скота акроцентрические, все описания касаются только их длинного плеча хромосом.

1-я хромосома. Особенность 1-й пары хромосом - наличие широкой негативной полосы в центральной части аутосомы. Она поровну делит хромосому на проксимальный и дистальный участки. В проксимальном районе плеча четко

выделяются три тёмноокрашенных (позитивных) сегмента, отличные друг от друга по величине. В дистальном районе находятся три тёмных сегмента. Ближний к центральной части хромосомы сегмент меньше и светлее двух других.

2-я хромосома. В ней имеется всего 6 полос. Самая большая полоса находится вблизи от центромеры. В центральной и терминальных частях хромосомы расположены широкие светлые полосы.

3-я хромосома имеет 5 тёмноокрашенных сегментов с широкой светлой полосой в центральном районе хромосомы. Две большие темные полосы расположены диаметрально противоположно (одна вблизи центромеры, другая - на дистальном конце). За темной широкой прицентромерной полосой расположены две полосы средней величины. В дистальном участке располагается узкая темная полоса.

4-я хромосома. Имеется 6 темных сегментов, равномерно расположенных по длине хромосомы.

5-я хромосома. В ней выявляются 4 темные полосы (одна проксимальная,

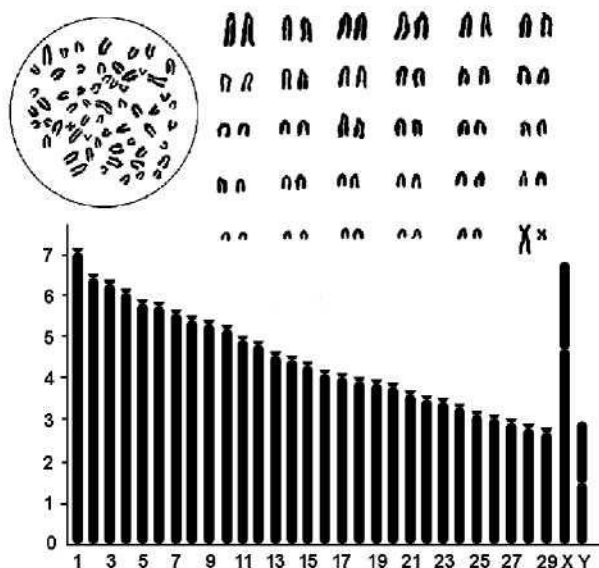


Рис. 3.29. Кариотип, карио-грамма и идио-грамма быка

две центральные, одна дистальная).

6-я хромосома имеет 6 полос расположенных попарно. Две полосы, расположенные в проксимальной части, отделены от дистально расположенной пары светлым широким районом.

7-я хромосома имеет 5 темных полос, две из которых занимают прицентромерную часть, две - дистальную.

8-я хромосома. Имеется проксимально расположенная темная полоса средней величины. В центральной части - интенсивно окрашенная полоса. Широкий светлый сегмент в дистальной половине. В дистальном конце расположены две темные полосы, которые могут сливаться в одну

9-я хромосома. В хромосоме выявляются 4 четких позитивных сегмента. Самый большой темный сегмент расположен в проксимальной части. В терминальном районе находятся две центральные полосы и одна широкая.

10- я хромосома. В ней можно обнаружить 4 темных полосы (из них две дистальные могут сливаться). В проксимальной части имеются две полосы, в центромерном районе расположен хорошо заметный темный сегмент.

11- я хромосома. В ней распознаются 4 позитивных сегмента. Из них один (довольно широкий) расположен вблизи центромеры, другой - узкий - в центральной части, третий - дистальный - более интенсивно окрашен.

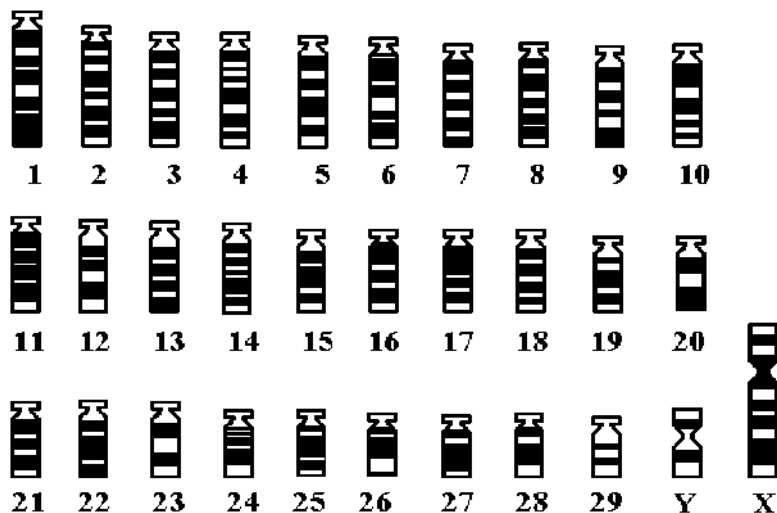


Рис. 3.30. Схема дифференциальной G-окраски хромосом крупнорогатого скота.

12- я хромосома имеет 3 сегмента: проксимальный широкий и хорошо окрашивающийся, центральный и дистальный - средней величины. В центральной части располагается широкий светлый сегмент.

13- я хромосома. Характерный признак этой хромосомы - темный центральный сегмент. Другой сегмент расположен в терминальном районе, а в проксимальном - один, реже - два сегмента (в зависимости от степени спирализации хромосомы).

14- я хромосома содержит 5 темных сегментов. В дистальном районе одна широкая и одна узкая полосы. В центральном районе лежит узкая позитивная полоса, в проксимальном - светлая широкая полоса, разделяющая два узких позитивных сегмента.

15- я хромосома имеет три позитивных сегмента. Вблизи центромеры лежит довольно широкий темный сегмент, в центральной части хромосомы - сегмент подобной величины, в терминальном районе - узкая позитивная полоса.

16- я хромосома имеет 4 сегмента. Характерная особенность этой аутосомы - наличие заметного светлого сегмента в центральной части. Позитивные сегменты примерно одинакового размера. Терминальный сегмент слабо окрашен.

17- я хромосома содержит три сегмента, один из которых простирается от центромеры до середины хромосомы. Два других позитивных сегмента расположены в дистальном районе хромосомы (они могут сливаться в сильно спирализованных хромосомах).

18- я хромосома имеет 4 сегмента. Широкий и хорошо окрашивающийся сегмент расположен в проксимальной части хромосомы. За ним, по направлению к терминальной части, лежат два достаточно темных сегмента и один позитивный, слабо окрашенный.

19- я хромосома. В ней всего три сегмента. В прицентромерном районе

имеется сегмент средней величины. В проксимальной части находится сегмент, несколько больший по размеру и интенсивнее красящийся, а ближе к терминальному району - узкий, но хорошо красящийся позитивный сегмент. В центральной части хромосомы хорошо заметен светлый широкий негативный сегмент.

20- я хромосома. Две темные полосы этой хромосомы разделены светлым широким сегментом в центральной части. Дистальная позитивная полоса в слабо спирализованных хромосомах может разделяться на две.

21- хромосома имеет три темных сегмента. Один из которых, наиболее широкий, располагается в прицентромерном районе. Два других сегмента лежат в центральной и дистальной частях хромосомы. Между центральным и дистальным сегментами заметна широкая светлая полоса.

22- я хромосома. В ней можно обнаружить 3-4 сегмента. Характерный признак этой аутосомы - широкая темная полоса в центральной части хромосомы.

23- я хромосома. Два широких сегмента расположены в прицентромерном и дистальном участках и разделены широкой негативной полосой в центральной части хромосомы.

24- я хромосома. Среднего размера, интенсивно красящаяся полоса расположена в прицентромерном районе. В центральной части - две узкие и слабоокрашенные полосы, в терминальном районе - сравнительно широкая темная полоса.

25- я хромосома. Имеется три сегмента, но один из них - прицентромерный выявляется не всегда. В центральной части хромосомы расположен широкий темный сегмент и третий сегмент в дистальном участке. Эту хромосому трудно отличать от аутосомы 27. Следует обращать внимание на относительную длину этих хромосом и на возможное присутствие небольшой и слабоокрашенной полосы в дистальном районе 25-й аутосомы.

26- я хромосома. Её дистальный район не окрашивается. В центральном районе имеется широкая и темная полоса. Другая позитивная полоса значительно меньшего размера находится в прицентромерном участке хромосомы.

27- я хромосома. Картина G-полос очень схожа с G-окраской 25-й хромосомы. В центральной части имеется широкий темный сегмент, в прицентромерном районе - узкий сегмент. Терминальный район хромосомы не окрашивается.

28- я хромосома. Широкая полоса занимает проксимальный и центральный район. В прицентромерной части имеется небольшая позитивная полоса. Дистальный район хромосомы не окрашивается.

29- я хромосома. Один-два проксимальных сегмента (в зависимости от степени спирализации). Прицентромерный и терминальный районы совсем не окрашиваются.

X-хромосома. Субметацентрическая хромосома с темной полосой в центромерном районе. В коротком плече - одна средней ширины полоса, которая может быть разделена на две полосы меньшего размера. В длинном плече обнаруживается не менее трех темных сегментов, один из которых (дистальный) значительных размеров, а два других расположены в центральном и проксимальном районах. Терминальная часть не окрашивается.

Y-хромосома. Эта хромосома является субметацентрической. В прицентромерном районе её короткого плеча имеется темная полоса. В центральной части длинного плеча расположен довольно широкий позитивный сегмент, который может быть разделен на два сегмента в менее спирализованных хромосомах.

Таким образом, G-окрашивание позволяет идентифицировать практически весь кариотип крупного рогатого скота. Следует иметь в виду, что степень спирализации сильно влияет на количество и характер расположения G-полос. В прометафазных хромосомах и в ранней метафазе удастся выявить гораздо больше полос, чем в хромосомах с обычной степенью спирализации. В сильно спирализованных наборах число G-полос в хромосомах будет небольшим.

Другим широко распространенным методом дифференциального окрашивания хромосом крупного рогатого скота является C-окраска, при помощи которой определяются локализация и количество структурного гетерохроматина. Как у большинства млекопитающих, C- сегменты крупного рогатого скота обнаруживаются в центромерных районах аутосом (рис. 3.31).

C-окраска с успехом используется при изучении хромосомных перестроек, а также для идентификации X-хромосомы - в ней C-блок в центромерном районе практически не выявляется.

Сведений о полиморфизме C-гетерохроматина у крупного рогатого скота ещё недостаточно. Имеются сведения о гетероморфизме гомологов 1-й пары аутосом по величине C-сегмента. Для некоторых видов животных и человека получены данные о том, что количество структурного гетерохроматина может быть связано с приспособления - ми организмов к экстремальным факторам внешней среды. Поэтому изучение состояния C-хроматина у крупного рогатого скота разводи - мого в регионах с различными экологическими условиями (в том числе - ив Орловской области), было бы весьма интересным.

#### 3.4.5. Кариотип свиней

В конце 50-х годов, было определено, что кариотип домашней свиньи состоит из 38 хромосом. Исследования кариотипа диких свиней из различных популяций показало, что у них две акроцентрические аутосомы могут находиться в центрическом слиянии, тогда у гетерозигот число хромосом составляет 37, а у гомозигот - 36. У домашней свиньи нормальный кариотип состоит из 38 хромосом (рис. 3.32).

После тотального окрашивания препаратов все аутосомы кариотипа можно разделить на 4 морфологических группы.

В первую группу (1-5) входит 5 пар самых крупных субметацентрических хромосом. Хромосомы первой пары имеют максимальную величину, остальные - средние по величине и характеризуются медиальным расположением центромеры.

Ко второй группе относятся две пары (6 и 7) субтелоцентрических хромосом, которые хорошо идентифицируются по размерам и положению центромеры.

Хромосомы третьей группы (8-12) имеют несколько меньшие размеры и медианное положение центромеры. В эту группу обычно при кариотипировании попадает и X-хромосома. Одна из хромосом этой группы (10) имеет ярко выраженную вторичную перетяжку. Кроме того, вторичная перетяжка небольшого размера иногда выявляется на хромосоме 8. Отличить X-хромосому от аутосом этой группы при сплошном окрашивании хромосом достаточно трудно.

Четвертую группу составляют шесть (13-18) акроцентрических хромосом. Хромосома 13 идентифицируется легко по большому размеру. Аутосомы 14 и 15 мало отличаются друг от друга. Хромосома 16 идентифицируется хорошо по размеру. Хромосомы 17-я и 18-я почти не различаются между собой по величине.

Y-хромосому легко определить - она самый малый в наборе мета-центрик.

Кариотипирование значительно легче проводить после дифференциальной G-окраски хромосом. Ниже приведены схема G-окрашивания (рис. 3.33) и краткое описание распределения полос в хромосомах свиней.

Хромосома 1. Короткое плечо (p) имеет 4 позитивных блока. Заметна широкая негативная полоса в центральной части плеча. Наиболее интенсивно окрашивается третий сегмент от центромеры.

Длинное плечо (q) содержит 6 основных полос. Два широких дистальных сегмента наиболее сильно окрашены. В менее спирализованных наборах эти сегменты могут быть разделены на ряд субсегментов.

Хромосома 2. Короткое плечо (p) имеет 2-3 полосы, которые могут сливаться в сильно спирализованных хромосомах. Поэтому часто наблюдается только один широкий и интенсивно окрашивающийся сегмент в центральной части плеча.

Длинное плечо (q) содержит 4 и более сегментов. Характерен широкий проксимальный сегмент. В центре плеча находится большой негативный сегмент. Тёмный сегмент в дистальной части плеча способен к разделению на субблоки.

Хромосома 3. Короткое плечо (p) имеет очень темный центральный блок, который может быть разделен на два субблока.

Длинное плечо (q) содержит 5 блоков равномерно распределённых по всей длине плеча. В сильно спирализованных наборах эти блоки могут сливаться и тогда наблюдается всего один сегмент.

Хромосома 4. Короткое плечо (p) имеет 2-3 сегмента. В сильно спирализованных хромосомах виден только один блок в центральной части плеча. Интенсивность его окрашивания очень высокая.

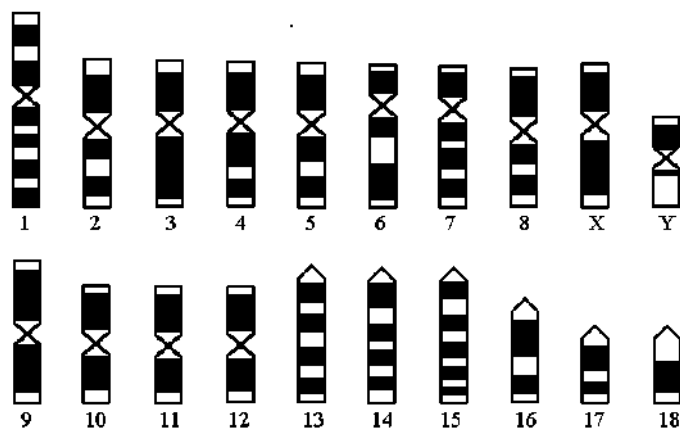


Рис. 3.33. Схема G-окрашивания хромосом свиней.

Длинное плечо (q) характеризуется наличием двух проксимальных и двух дистальных сегментов с широкой светлой полосой в центре плеча. Проксимальные сегменты более интенсивно окрашиваются, чем дистальные.

Хромосома 5. Короткое плечо (p) имеет два сегмента, расположенных в проксимальной части плеча. Сегмент с более дистальным положением имеет

интенсивную окраску.

Длинное плечо (q) содержит три сегмента, один из которых локализован недалеко от центра, другой, интенсивно окрашенный - в центральной части хромосомы и третий - более дистально. Обращает на себя внимание светлая полоса в проксимальной части плеча.

Хромосома 6. В центре короткого плеча (p) обычно обнаруживается большой темный сегмент. Два сегмента находятся в прицентромерном районе, 2-3 блока - в дистальном. Дистальный блок большой и интенсивно окрашен.

Хромосома 7. В коротком плече (p) этой хромосомы, так же, как и в коротком плече хромосомы 6, имеется большой, но менее интенсивно окрашенный сегмент в центральной части.

Длинное плечо (q) содержит 3-5 сегментов. В прицентромерном районе расположены два сегмента, которые могут сливаться в один. Два центральных сегмента также могут сливаться в один сегмент. В дистальной части плеча расположен средней величины блок. Наиболее интенсивно окрашивается блок, лежащий в центре плеча.

Хромосома 8. Короткое плечо (p) имеет 2-3 основных сегмента, один из которых, локализованный в центре плеча, имеет наиболее интенсивную окраску и может разделяться на два сегмента. Сравнительно небольшой сегмент расположен в дистальной части плеча.

Длинное плечо (q) имеет один широкий сегмент в проксимальной части плеча и два - в дистальной. Центральная часть занята широким светлым сегментом.

Хромосома 9. Короткое плечо (p) содержит 2-3 полосы - узкую проксимальную и широкую, более дистальную. Последняя может разделяться на две полосы.

Длинное плечо (q) имеет три основных сегмента равномерно распределённых по плечу. В слабо спирализованных хромосомах дистальный сегмент может быть разделен на две полосы.

Хромосома 10. Короткое плечо (p) содержит крупную вторичную перетяжку в прицентромерном районе. В проксимальной части плеча находится большая полоса; она может делиться надвое. Дистальная полоса средних размеров.

Длинное плечо (q) имеет два темных сегмента: один - проксимальный и другой - занимающий центральное положение.

Хромосома 11. Короткое плечо (p) имеет крупный и интенсивно окрашивающийся сегмент, расположен в проксимальной части плеча, и несколько дистальнее - узкую позитивную полосу.

Длинное плечо (q) содержит чрезвычайно темные сегменты, локализованные в проксимальной и дистальной его частях.

Хромосома 12 по морфологии G-полос очень сходна с хромосомой 11, однако по сравнению с ней, имеет несколько меньшие размеры и менее интенсивно окрашивающиеся полосы.

Короткое плечо (p) содержит две полосы, одна из которых крупная и лежит проксимально, а другая узкая - дистально.

Длинное плечо (q) содержит две полосы, локализованные в проксимальной и дистальной частях плеча.

Хромосома 13 - самая крупная акроцентрическая хромосома. Четыре

основных её сегмента равномерно распределены по длине хромосомы. Каждый сегмент состоит из двух, а дистальный - из 3-4 субсегментов. Наиболее интенсивно окрашивается дистальный сегмент.

Хромосома 14 содержит 4 основных сегмента. Проксимальный может делиться на три субсегмента, центральный - на два. В центре хромосомы располагается большая негативная полоса.

Хромосома 15 содержит 5 основных позитивных полос и достаточно заметную негативную полосу, локализованную в проксимальной части плеча. Центральная и дистальная полосы могут делиться на субсегменты. Наиболее крупная - дистальная полоса.

Хромосома 16. Три блока обычно не разделяются на субблоки. Наиболее крупный и интенсивно окрашивающийся сегмент расположен в проксимальной части. Почти вся центральная часть занята крупным негативным блоком и небольшим позитивным блоком. В дистальной части хромосомы локализован позитивный сегмент.

Хромосома 17 имеет два основных блока. Самый крупный из них расположен в проксимальной части хромосомы. Он может делиться на два субблока. Центральная часть хромосомы занята крупным негативным сегментом. В дистальном районе локализован небольшой позитивный сегмент.

Хромосома 18. По характеру G-окрашивания противоположна хромосоме 17. В центральной её части расположен крупный позитивный блок (в слабо спирализованных хромосомах он разделяется на 2-3 субблока).

X-хромосома. В коротком плече (p) центральную и проксимальную части занимают два блока. Центральный блок очень крупный, интенсивно окрашенный и может разделяться на два субблока. Проксимальный блок небольшого размера.

Длинное плечо (q) имеет три сегмента, расположенных в проксимальной, центральной и дистальной частях плеча. Проксимальный блок красится более интенсивно.

Y-хромосома. В коротком плече (p) большую часть занимает крупный и темный блок. Терминальная часть плеча красится негативно.

Длинное плечо (q) имеет узкий проксимальный блок. Остальное плечо почти не окрашивается.

Таким образом, тотальное окрашивание хромосом свиной позволяет разделить набор хромосом на группы и идентифицировать часть хромосом. Определение линейных индексов хромосом дает возможность идентифицировать большую часть хромосом в кариотипе свиной. Дифференциальное G-окрашивание, позволяет точно идентифицировать все хромосомы.

#### 3.4.6. Кариотип овец

Диплоидное число хромосом у современных пород овец равно 54. Из 26 пар аутосом три пары имеют метацентрическую форму (рис. 3.34), а остальные 23 пары - акроцентрики. X-хромосома представляет собой большой акроцентрик, а Y-хромосома - очень мелкий метацентрик.

При обычном способе окрашивания хромосом идентификация близких по форме и длине аутосом и подбор гомологов достаточно трудны. Особенно сложно дифференцировать гомологи среди средних и мелких хромосом. Поэтому при кариотипировании овец решающую роль играет дифференциальное окрашивание



хромосом.

Особое значение в кариотипировании овец имеет G-окрашивание препаратов хромосом. Стандарт распределения G-полос в хромосомах овец был принят в 1976 г. на международной конференции в Рединге (рис. 3.35). Ниже дано его краткое описание.

Хромосома 1. Короткое плечо (p) имеет большой темный сегмент, расположенный в проксимальной части плеча и два темных сегмента - в центральной части.

Длинное плечо (q) содержит крупный светлый сегмент, который находится в центральной части плеча. Терминальную часть плеча занимает большой темный сегмент.

Хромосома 2. Короткое плечо (p) содержит темный сегмент из нескольких линий в проксимальной части плеча, дистальнее расположена широкая светлая полоса. Длинное плечо (q) имеет не менее 6 темных полос. Характерно наличие светлой полосы в центральной части плеча, и такой же светлой полосы - в терминальном районе плеча.

Хромосома 3. В коротком плече (p) по всей его длине на равном расстоянии расположены один темный проксимальный, два центральных и один дистальный сегменты.

Длинное плечо (q) содержит четыре сегмента, которые находятся на равном расстоянии друг от друга. Третий от центромеры сегмент интенсивнее окрашен. Имеется терминальная темная полоса.

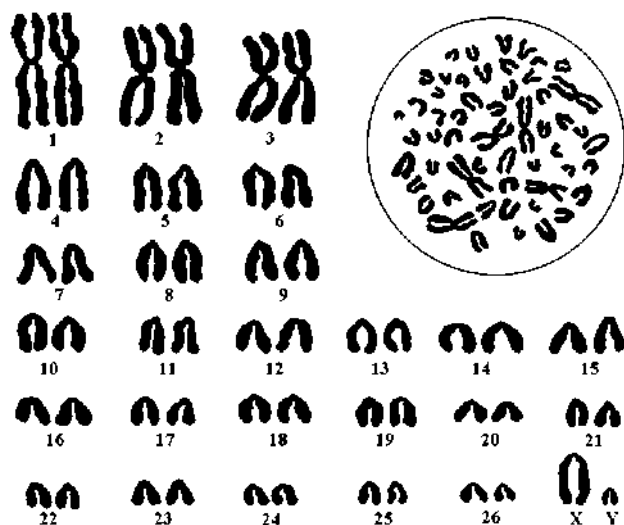


Рис. 3.34. Кариотип и кариограмма барана (тотальная окраска хромосом).

Хромосома 4 акроцентрическая. В ней хорошо различимы два темных сегмента в проксимальной части и два таких же сегмента в дистальном районе плеча, которые разделены довольно широкой светлой полосой в центре хромосомы. Картина G-полос похожа на характер G-окрашивания хромосомы 6.

Хромосома 5 имеет два темных сегмента в проксимальной части. Второй от центромеры сегмент отличается большим размером и темным окрашиванием. В дистальной части лежит темный сегмент.

Хромосома 6. Распределение G-полос в ней сходно с хромосомой 4.

Отличительная особенность - отсутствие второго дистального (терминального) сегмента.

Хромосома 7 имеет светлый проксимальный сегмент, за которым следуют две темные полосы. В дистальной части хромосомы расположен темный блок

Хромосома 8. К её центромерному району прилегает темный проксимальный сегмент. За ним следует светлый сегмент и далее - отчетливый темный центральный блок. Ещё дистальнее расположена светлая полоса. В терминальной части лежит темный сегмент.

Хромосома 9. Широкая темная полоса в проксимальной части хромосомы разделена светлым сегментом от отчетливого центрального позитивного блока. Центральный и дистальный районы разделены тремя темными блоками.

Хромосома 10. В проксимальной части хромосомы расположены темный и светлый сегменты. В дистальном районе находятся две широкие темные полосы.

Хромосома 11. Вся хромосома довольно светлая, кроме темного проксимального сегмента.

Хромосома 12 красится в темный цвет со светлым участком в центре хромосомы.

Хромосома 13. Её темные проксимальный и дистальный сегменты разделены светлой полосой.

Хромосома 14. В проксимальном районе лежит широкая темная полоса. За центральным темным сегментом следует дистальная светлая полоса и большой терминальный темный блок.

Хромосома 15. Около центромеры лежит темный проксимальный сегмент, за ним следуют отчетливая широкая светлая полоса и два темных сегмента в дистальной половине.

Хромосома 16. В проксимальной части хромосомы находится темный сегмент, который может (при слабой спирализации хромосомы) разделяться на два равных сегмента. Далее следует широкая светлая полоса с двумя темными сегментами (один в дистальном районе).

Хромосома 17 имеет один или два (в зависимости от степени конденсации хромосомы) проксимальных темных блока. В дистальной части располагается светлая полоса.

Хромосома 18 имеет два темных сегмента, которые разделены широкой светлой полосой.

Хромосома 19 содержит три сегмента, окрашенных с одинаковой интенсивностью. Два дистальных блока могут сливаться в один.

Хромосома 20 имеет три блока с одинаковой интенсивностью окрашивания. Они равномерно распределены по длине хромосомы.

Хромосома 21 содержит два проксимальных сегмента; они не отчетливо разделены. В терминальной части хромосомы находится яркий терминальный сегмент.

Хромосома 22 имеет два темных сегмента, которые разделены широкой светлой полосой.

Хромосома 23. В проксимальном районе лежат два сегмента с одинаковым окрашиванием. В дистальной части находятся светлый и темный блоки.

Хромосома 24 имеет темный блок только в проксимальной части.

Хромосома 25. Темный сегмент разделяет проксимальную и центральную часть этой хромосомы. Кроме того, виден отчетливый терминальный сегмент.

Хромосома 26. Картина её окрашивания подобна картине хромосомы 21, но в отличие от нее, в 26-й хромосоме отсутствует четкий темный терминальный сегмент.

X-хромосома имеет в центральном районе умеренно окрашенный позитивный сегмент, рядом лежит отчетливая светлая полоса. В проксимальном и дистальном районах обычно различимы по три темных сегмента.

Y-хромосома - очень мелкий метацентрик. К её центромерному району примыкает темный блок.

Таким образом, методы тотального окрашивания хромосом поз - воляют у овец надежно идентифицировать первые три пары метацентрических аутосом, X-хромосому (один из самых больших акроцен- триков) и Y-хромосому (очень мелкий метацентрик). Однако её форму не всегда удается отчетливо распознать из-за слишком малых размеров этой гомосомы.

C-окрашивание хромосом овец оказывает небольшую помощь при идентификации хромосом потому, что все C-блоки локализируются в центромерных районах хромосом. Вместе с тем, C-окрашивание может оказаться очень полезным для изучения полиморфизма хромосом.

G-окрашивание, бесспорно - самый надежный способ идентификации хромосом всего кариотипа овцы.

#### 3.4.7. Кариотип коз

У коз аутосомы всех 28 пар акроцентрического типа. X- хромосома представлена самой большой акроцентрической хромосомой, а Y-хромосома - очень мелким метацентриком (рис. 3.36).

C-блоки у коз локализованы только в центромерных районах аутосом, и они слабо проявляются в X-хромосоме. При G- окрашивании рисунок семнадцати козых хромосом, имеющих номера

1- 8, 10-13 и 15-19, поразительно похож на рисунок соответствующих хромосом крупного рогатого скота. G-сегменты распределяются в хромосомах следующим образом (рис. 3.37).

1- **я** хромосома имеет широкую негативную полосу в центральной части аутосомы. Она поровну делит хромосому на проксимальный и дистальный участки. В проксимальном районе плеча хорошо выделяются три тёмноокрашенных сегмента. В дистальном районе находятся также три тёмных сегмента. Ближний к центральной части хромосомы сегмент меньше и светлее двух других.

2- **я** хромосома имеет 6 полос. Самая большая полоса находится рядом с центромерой. В центральной и терминальных частях хромосомы расположены широкие светлые полосы.

3- **я** хромосома имеет 5 тёмноокрашенных сегментов с широкой светлой полосой в середине хромосомы. Две большие темные полосы расположены на противоположных концах (одна вблизи центромеры, другая - на дистальном конце). За темной широкой прицентромерной полосой расположены две полосы средней величины. В дистальном участке располагается узкая темная полоса.

4- **я** хромосома имеет 6 темных сегментов, равномерно расположенных по длине хромосомы.

5- **я** хромосома содержит 4 темные полосы - одну проксимальную, две центральные, одну дистальную.

6- **я** хромосома имеет 6 полос расположенных попарно. Две полосы, расположенные в проксимальной части, отделены от дистально расположенной пары светлым широким районом.

7- **я** хромосома имеет 5 темных полос, две из которых занимают прицентромерную часть, две - дистальную.

8- **я** хромосома имеет проксимально расположенную темную полосу средней величины. В центральной части находится интенсивно окрашенная полоса. Широкий светлый сегмент в дистальной половине. В дистальном конце расположены две темные полосы, которые могут сливаться в одну.

Хромосома 9. К центромерному району примыкает широкий темный блок, за ним следует заметный светлый сегмент. Центральный район довольно интенсивно окрашен,

а  
остальная часть  
разделена тремя  
темными  
сегментами.



Рис. 3.36. Кариограмма коз.

Хромосома 10  
имеет 4 темных  
полосы (из них две  
дистальные могут  
сливаться). В  
прокси

мальной части  
расположены две  
полосы, в цен-  
тромерном районе  
расположен хорошо  
заметный темный сегмент.

Хромосома 11 содержит 4 позитивных сегмента. Из них один расположен вблизи центромеры, другой - узкий - в центральной части.

Дистальный сегмент окрашен более интенсивно.

Хромосома 12 имеет 3 сегмента: проксимальный широкий и хорошо окрашивающийся, центральный и дистальный - средней величины. В центральной части располагается широкий светлый сегмент.

Другой темный сегмент расположен в терминальном районе, а в проксимальном лежит ещё один сегмент (реже в проксимальном районе при слабой спирализации хромосомы обнаруживаются два сегмента).

Хромосома 14 имеет в прицентромерной области очень темный сегмент. Центральный район интенсивно окрашен. Остальную часть хромосомы занимает очень темный сегмент.

Хромосома 13 имеет характерный признак - темный центральный

Хромосома 15 имеет три позитивных (тёмных) сегмента. Вблизи центромеры лежит довольно широкий темный сегмент, в центральной части хромосомы - сегмент подобной величины, в терминальном районе - узкая позитивная полоса.

Хромосома 16 имеет 4 сегмента. Характерная особенность этой аутосомы - наличие заметного светлого сегмента в центральной части.

Позитивные сегменты примерно одинакового размера. Терминальный сегмент слабо окрашен.

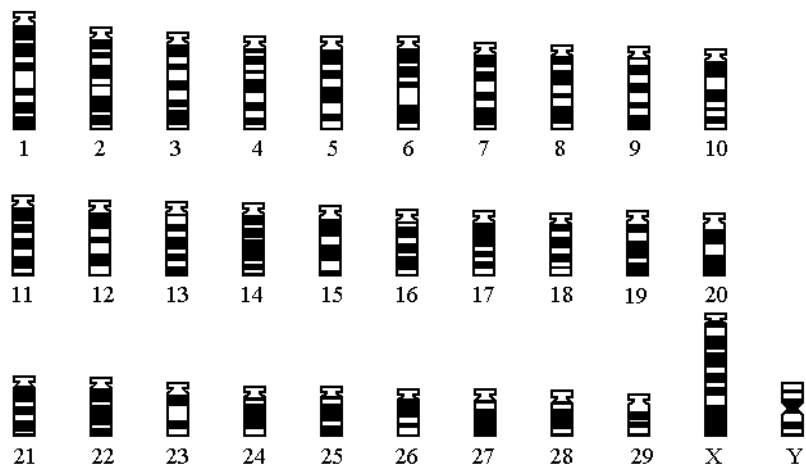


Рис. 3.37. Схема G-окрашивания хромосом у коз.

Хромосома 17 содержит три сегмента, один из которых простирается от центромеры до середины хромосомы. Два других позитивных сегмента расположены в дистальном районе хромосомы (они могут сливаться в сильно спирализованных хромосомах).

Хромосома 18 имеет 4 сегмента. Широкий и хорошо окрашивающийся сегмент расположен в проксимальной части хромосомы. За ним, по направлению к терминальной части, лежат два достаточно темных сегмента и один позитивный, слабо окрашенный.

Хромосома 19 имеет три сегмента. В прицентромерном районе расположен сегмент средней величины. В проксимальной части лежит сегмент, несколько больший по размеру и интенсивнее красящийся, а ближе к терминальному району - узкий, но хорошо красящийся позитивный сегмент. В центральной части хромосомы хорошо заметен светлый широкий негативный сегмент.

X-хромосома представлена акроцентриком. Центромерный район обычно красится умеренно. Темный центральный блок ограничен с двух сторон светлыми сегментами. Проксимальный и дистальный темные блоки могут разделяться на два или даже три сегмента.

Y-хромосома метацентрическая и очень малых размеров. Темный блок примыкает к центромерному району одного из плеч.

Таким образом, кариотип коз имеет много общего с особенностями морфологии и окраски хромосом крупного рогатого скота. Из-за большого сходства хромосом по размерам для их идентификации необходимо использовать G-окрашивание препаратов.

#### 3.4.8. Кариотип лошади

Интенсивные исследования кариотипа лошадей начались в 60-х годах, когда были разработаны эффективные методы культивирования клеток и приготовления препаратов хромосом. В результате этих исследований были установлены диплоидные наборы хромосом у разных видов рода *Equus* (табл. 3.3).

Таблица 3.3

Вид	Число хромосом, 2n
Лошадь Пржевальского ( <i>Equus</i> )	66
Домашняя лошадь ( <i>Equus caballus</i> )	64
Монгольский дикий осел ( <i>Equus</i> )	56
Персидский дикий осел ( <i>Equus</i> )	56
Домашний осел ( <i>Equus asinus</i> )	62
Сомалийская зебра ( <i>Equus grevyi</i> )	46
Африканская зебра ( <i>Equus eurhelli</i> )	44
Южноафриканская (капская) зебра	32

В кариотипе домашней лошади 64 хромосомы. Из 31 пары ауто-сом 10 пар (1-10) - субметацентрические крупные и средние по величине, 3 пары (11-13) - метацентрические средней величины и 18 пар (14-31) - акроцентрические средние по величине и мелкие хромосомы. X-хромосома - крупный субметацентрик, Y-хромосома - средней величины акроцентрик (рис. 3.38) [ Меркурьева, 1991].

При С-окрашивании препаратов С-сегменты наблюдаются в центромерных районах всех хромосом, за исключением хромосом 11 пары. В X-хромосоме выявляется два С-сегмента - в центромерном районе и проксимальной части длинного плеча.

По рисункам G-сегментации можно надежно идентифицировать все хромосомы домашней лошади. Краткое описание этой сегментации приведено ниже.

Хромосома 1. Короткое плечо (p) имеет широкий проксимальный сегмент, который может разделяться на две полосы (в слабо спирализованных хромосомах). В дистальном конце плеча находится большой темный сегмент.

Длинное плечо (q) имеет очень заметный центральный светлый сегмент. Два темных проксимальных сегмента, как и два дистальных, могут разделяться на четыре полосы.

Хромосома 2. Короткое плечо (p) содержит широкий темный сегмент, способный разделяться на две полосы.

Длинное плечо (q) включает в себя три темных сегмента, которые равно распределены по длине плеча.

Хромосома 3. Короткое плечо (p) окрашивается довольно слабо. У центромерного района выявляется широкий сегмент. В центре плеча расположен узкий сегмент.

Длинное плечо (q) имеет широкий проксимальный блок, который может разделяться на две полосы. В дистальном конце плеча расположены светлый сегмент и небольшая темная полоса.

Хромосома 4. Короткое плечо (p) окрашивается слабо. Три темных сегмента равномерно распределены по плечу. Заметен центральный сегмент.

Хромосома 5. Короткое плечо (p) этой хромосомы окрашивается слабо. Три темных сегмента равномерно расположены по длине плеча. Довольно хорошо заметен дистальный блок.

Длинное плечо (q) имеет два дистальных и два проксимальных блока, разделенных широкой светлой полосой.

Хромосома 6. Короткое плечо (p) содержит широкий темный блок, который в

центральной части может разделяться на две полосы.

Длинное плечо (q) содержит дистальный и проксимальный позитивные блоки. Проксимальный блок может разделяться на две полосы. Дистально лежит светлый и темный сегмент.

Хромосома 7. Короткое плечо (p) имеет темный сегмент, локализованный в прицентромерном районе. Другой такой же сегмент находится в дистальном районе плеча.

Длинное плечо (q) содержит один среднего размера темный сегмент, расположенный в проксимальной части плеча и два узких сегмента - в центре и дистально.

Хромосома 8. Короткое плечо (p) хромосомы окрашивается слабо. Средней величины сегмент лежит в центре плеча и узкий сегмент - дистально.

Длинное плечо (q) окрашивается интенсивно. Три темных полосы расположены на равном расстоянии. Проксимальный и центральный сегменты могут сливаться в один темный блок.

Хромосома 9. Короткое плечо (p) имеет заметный темный сегмент, который лежит в центромерном районе и узкий - в дистальном.

Длинное плечо (q) имеет темный сегмент, прилегающий непосредственно к центромере. В центре плеча находится широкая темная полоса. В дистальной части плеча имеется узкий сегмент.

Хромосома 10. Короткое плечо (p) окрашивается слабо. В центральной его части локализован один темный сегмент.

Длинное плечо (q) окрашивается слабо. Темный сегмент расположен в центромерном районе и узкая полоска - в дистальном.

Хромосома 11. Короткое плечо (p) имеет широкий сегмент: он занимает центральную часть плеча.

Длинное плечо (q) содержит широкий сегмент, который прилегает к центромере.

Хромосома 12. Короткое плечо (p) имеет интенсивно окрашивающийся широкий сегмент, который может разделяться на две полосы.

Длинное плечо (q) содержит широкую темную полосу: она занимает прицентромерный район.

Хромосома 13. Короткое плечо (p) имеет широкую темную полосу в центромерном районе.

Длинное плечо (q) содержит широкую темную полосу в прицентромерном районе, которая может разделяться на две полосы. Имеется два дистальных сегмента и довольно заметная центральная светлая полоса.

Хромосома 14 окрашивается интенсивно. Три проксимальных и три дистальных сегмента разделены широкой светлой полосой по центру.

Хромосома 16 окрашивается слабо. Пять основных сегментов расположены равномерно. Центральный сегмент может образовывать две узкие полосы.

Хромосома 17 окрашивается интенсивно. Её два сегмента в центромерном районе могут сливаться в один. Три сегмента распределены равномерно по дистальному району хромосомы. В центре заметна широкая светлая полоса.

Хромосома 18. Проксимальный участок этой хромосомы красится интенсивно. Непосредственно к центромере примыкает широкий темный сегмент.

В центральном районе лежат две темные полосы. Дистально расположены светлая полоса и заметный темный сегмент.

Хромосома 19. Из двух темных проксимальных сегментов один лежит непосредственно у центромеры. В дистальном районе находится светлая и широкая темная полосы. Дистальная темная полоса может разделяться надвое.

Хромосома 20. Её широкая проксимальная и дистальная темная полосы разделены широким светлым сегментом.

Хромосома 21 окрашивается интенсивно. В ней заметен центральный светлый сегмент довольно значительных размеров.

Хромосома 22. Широкий темный проксимальный сегмент этой хромосомы может разделяться на две полосы. В центральной и дистальной части хромосомы находятся два широких темных сегмента.

Хромосома 23. Широкий темный проксимальный блок может разделиться на два сегмента. В дистальной части находится большой темный сегмент.

Хромосома 24. В ней непосредственно к центромере прилегает широкий темный сегмент. Заметны большая светлая полоса в центре и большая темная полоса - в дистальной части хромосомы.

Хромосома 25. Проксимальная её часть окрашивается интенсивно, дистальная - слабо. Два темных блока занимают проксимальный участок. Имеется узкая дистальная полоса.

Хромосома 26. Широкая темная полоса прилегает к центромере. В центре находится темная полоса и одна узкая полоса расположена в дистальном районе.

Хромосома 27. Прицентромерный район этой хромосомы не окрашивается. Имеется два проксимальных сегмента.

Хромосома 28. Два очень темных сегмента занимают проксимальную часть этой хромосомы. Дистальный её участок, как правило, не окрашивается.

Хромосома 29. В её прицентромерном районе расположена широкая темная полоса. В дистальном конце лежит широкий темный сегмент.

Хромосома 30. Темный сегмент примыкает к её центромере. В дистальном районе находится узкая полоса.

Хромосома 31 окрашивается слабо. Темный проксимальный сегмент может образовать две полосы.

Таким образом, использование G-окрашивания дает возможность проводить кариотипирование с идентификацией всех хромосом.

### 3.5. Теории происхождения эукариотических клеток

Первые эукариотические клетки обнаруживают в геологических породах, возраст которых составляет 1-1,4 млрд. лет. В связи с тем, что они возникли позже прокариот, а также сходство биохимических процессов у разных прокариотических организмов позволяют предполагать, что эукариоты возникли от прокариотических организмов.

Широко известны две гипотезы происхождения эукариот: симбиотическая и инвагинационная (рис. 3.39).

Согласно симбиотической гипотезе в эволюции от прокариот к эукариотам основной клеткой (клеткой-хозяином) были анаэробные прокариоты, способные к амебоидному движению. Эволюции этих организмов способствовали 3 ключевых события. 1) Переход от анаэробного существования к аэробному, обусловленный



появлением митохондрий. Митохондрии возникли путём адаптивных изменений симбиотических аэробных бактерий, проникавших в анаэроба-хозяина и обитавших в нём. 2) Другие бактерии, имевшие жгутики и похожие на современных спирохет, проникая в анаэроба-хозяина, становились его симбионтами. Этот симбиоз обусловил появление у эукариот жгутиков и способность к активному передвижению. Кроме того, полагают, что базальные тельца, лежащие в основании жгутиков, могли в процессе эволюции митоза эволюционировать в центриоли. 3) Появление у эукариотических клеток хлоропластов и способности к фотосинтезу обусловлено проникновением в клетку-хозяина синезелёных водорослей, ставших симбионтами.

Внутриклеточные мембраны гладкой и шероховатой эндоплазматической сети, пластинчатого комплекса Гольджи, пузырьков и вакуолей эта гипотеза рассматривает как производные наружной мембраны ядерной оболочки, которая способна образовывать впячивания.

Однако этой гипотезе противоречат следующие факты.

1) Жгутики и реснички построены у прокариот из белка бациллина, у эукариот - из белка тубулина. Структура этих белков различна. Но если верно, что жгутики эукариот возникли в результате эволюции симбиоза двух разных прокариотических организмов, то структуры указанных двух белков должны быть сходными.

2) В эукариотических клетках жгутики, реснички, базальные тельца и центриоли имеют комбинации микротрубочек «9+2» или «9+0». Однако в подобных органоидах прокариотических клеток таких комбинаций микротрубочек не обнаружено.

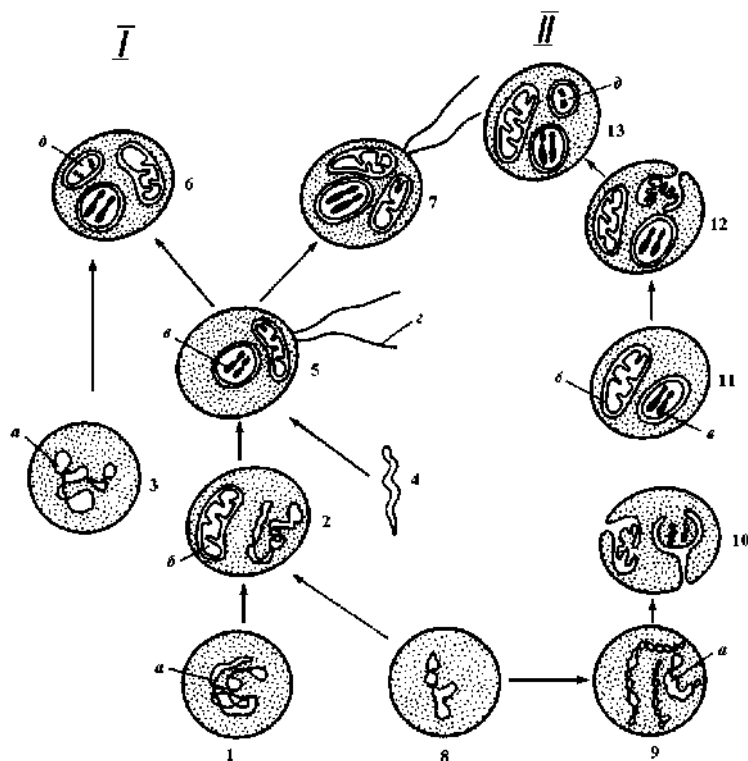


Рис. 3.39. Происхождение эукариотической клетки согласно симбиотической (I) инвагинационной (II) гипотезам: 1-анаэробный прокариот (клетка-хозяин); 2-прокариоты, имеющие митохондрии; 3-синезелёная водоросль (предполагаемый хлоропласт); 4-спирохетообразная бактерия (предполагаемый жгутик); 5-примитивный эукариот со жгутиком; 6-растительная клетка; 7-животная клетка со жгутиком; 8-аэробный прокариот (предполагаемая митохондрия); 9-аэробный прокариот (клетка родоначальница согласно гипотезе II); 10-инвагинации клеточной оболочки, давшие ядро и митохондрии; 11-примитивный эукариот; 12-впячивание клеточной оболочки давшее хлоропласт; 13-растительная клетка. а-ДНК прокариотической клетки; б-митохондрия; в-ядро эукариотической клетки; г-жгутик д-хлоропласт.

Симбиотическая гипотеза предлагает два возможных эволюционных пути возникновения ядра в эукариотической клетке. В соответствии с первым предположением ядро могло образоваться из клетки- симбионта. Количество ядерной ДНК в современных эукариотических клетках многократно превышает количество ДНК в митохондриях или хлоропластах. Это увеличение количества ядерной ДНК могло происходить постепенно путём перемещения части генетического материала из геномов симбионтов в ядро. В соответствии со вторым предположением увеличение количества ядерной ДНК происходило путем наращивания генома клетки-хозяина без участия геномов симбионтов.

Согласно инвагинационной гипотезе предком эукариотических клеток были аэробные прокариоты. Внутри такой клетки находилось несколько геномов, первоначально прикреплявшихся к клеточной оболочке. Ядро и органеллы, имеющие ДНК (митохондрии, центриоли, хлоропласты), возникли путём впячивания и отщуривания участков клеточной оболочки. Затем следовала функциональная специализация отделившихся участков, содержащих разные геномы, в ядро, митохондрии, хлоропласты, центриоли. Ядерный геном в процессе дальнейшей эволюции эукариот увеличивался в размерах и усложнялся. Одновременно усложнялась система цитоплазматических мембран. Инвагинационная гипотеза хорошо объясняет тот факт, что оболочки ядра, митохондрии и хлоропластов состоят из двух мембран. Однако инвагинационная гипотеза не может объяснить, почему у эукариот биосинтез белка в митохондриях и хлоропластах отличается от биосинтеза белка в цитоплазме и в то же время очень похож на биосинтез белка в прокариотических клетках.

Таким образом, каждая из двух гипотез логично объясняет одни черты строения и механизмы функционирования эукариотической клетки, но недостаточно удовлетворительно объясняет другие. Дальнейшее изучение механизмов жизнедеятельности про- и эукариотических клеток, вероятно, позволит прояснить путь эволюции эукариот.

Структура эукариотических клеток сложнее структуры клеток прокариотических. Поэтому у эукариот усложняется процесс регуляции жизнедеятельности клетки. На молекулярно-генетическом уровне это проявилось в увеличении относительного количества генов- регуляторов и усложнении структуры хромосом, которые у эукариот содержат большое количество белков. Это позволило эукариотам считывать генетическую информацию по частям с разных участков генома. При этом в разное время и в разных клетках сочетание считываемых участков может быть различным. Например, у человека в разных органах транскрибируется от 8% ( почка) до 44% (в головном мозге)

информации. В бактериальных клетках, весь геном считывается практически одновременно.

Использование биологической информации частями способствовало интенсивной эволюции многоклеточных организмов. Для возникновения многоклеточности большое значение имела эластичность клеточной оболочки эукариот. Эластичность клеточных оболочек способствовала образованию устойчивых клеточных комплексов.

Большое значение для интенсивной эволюции эукариот и происхождения

многоклеточности имело возникновение аэробного дыхания. Эукариотические клетки появились на Земле после того, как концентрация кислорода в атмосфере планеты достигла 1% - минимальной концентрации  $O_2$ , при которой возможно аэробное дыхание.

При усложнении структуры генома эукариот большое значение имело возникновение и эволюция митоза - механизма распределения генетического материала в последующих поколениях клеток. Возникновение мейоза способствовало эволюции полового размножения у эукариот, увеличению роли и возможностей комбинативной изменчивости, что способствовало ускорению эволюции.

### **Словарь новых терминов**

**Бактериофаги** - вирусы, приспособившиеся к паразитированию в бактериальных клетках.

**Бактериофаги вирулентные** - паразитирующие в клетках бактерий вирусы, всегда лизирующие бактерии.

**Бактериофаги умеренные** - паразитирующие в клетках бактерий вирусы, способные вызывать лизис клетки, но при определённых условиях превращающиеся в неинфекционную форму (в профаг).

**Вирусы** - неклеточные формы жизни, способные проникать в живые клетки и размножаться только внутри этих клеток.

**Гистоны** - белки, богатые основными аминокислотами и образующие комплекс с ДНК в хромосоме эукариот.

**Гликокаликс** - комплекс гликопротеинов и гликолипидов толщиной 10-20 нм, находящийся на наружной поверхности клеточной мембраны животных клеток.

**Дифференциальное окрашивание хромосом** - способность хромосом к избирательному связыванию с красителем по их длине после некоторых специальных химических обработок.

**Идиограмма** - схематическое обобщённое изображение кариотипа с соблюдением усреднённых количественных отношений между размерами отдельных хромосом и их частями.

**Капсид** - белковая оболочка вирусной частицы.

**Кариограмма** - систематизированный по размеру и форме диплоидный набор хромосом одной клетки.

**Кариотип** - диплоидный набор хромосом, свойственный соматическим клеткам организмов данного вида, являющийся видоспецифическим признаком и характеризующийся определённым числом и строением хромосом

**Клеточные органоиды** (клеточные органеллы) - постоянные дифференцированные клеточные структуры, имеющие определённые функции и строение.

**Компартментация** объёма клетки - подразделения этого объёма на более мелкие объёмы, имеющие различный химический состав.

**Лизогения** - своеобразный симбиоз бактерий с некоторыми умеренными бактериофагами, которые могут присутствовать в бактериальной клетке в виде особой, неинфекционной формы (**профага**).

**Митохондрии** - это органоиды эукариотической клетки, обеспечивающие

организм энергией.

**Нуклеоид** - ДНК-содержащая зона клетки прокариот.

**Нуклеоплазма** (кариоплазма) - содержимое клеточного ядра. Нуклеоплазму разделяют на два компонента - однородный, слабо окрашивающийся ядерный сок (**кариолимфу**) и сильно окрашивающийся хроматин.

**Плазида** - автономная кольцевая молекула ДНК в бактериальной клетке.

**Политения** - явление многократного увеличения числа реплик ДНК в ядре одной соматической клетки без последующего её деления и без расхождения реплицированных молекул ДНК

**Политенные хромосомы** - образующиеся в результате политении, хорошо видимые в световой микроскоп многонитчатые гигантские хромосомы.

**Прокариоты** - одноклеточные организмы, которые не имеют ограниченного мембранами ядра и органелл (бактерии и синезелёные водоросли)

**Рибосомы** - органоиды клетки, участвующие в синтезе белка.

**Теломеры** - концевые сегменты хромосом.

**Хроматиды** - две дочерние нити удвоившейся хромосомы, всё ещё соединённые одной центромерой

**Хроматин** - нуклеопротеидные нити, состоящие из ДНК (30-45%), гистоновых (30-50%) и негистоновых (4-33%) белков.

**Хромосома** - субклеточная структура, состоящая из конденсированной молекулы ДНК и белков и способная к самовоспроизведению с сохранением структурно-функциональной индивидуальности.

**Хромосома акроцентрическая** - хромосома, у которой центромера находится вблизи одного из концов, при этом одно из плеч хромосомы длинное, другое - короткое.

**Хромосома типа ламповой щетки** - гигантская хромосома, которая образуется в ядре ооцита на стадии диплотены. Почти от всех хромомер этой хромосомы отходят парные петли, которые являются участками активной работы генов.

**Хромосомы политенные** - гигантские хромосомы, состоящие из многих нитей ДНК, которые возникают в результате нескольких последовательных циклов её репликации

**Хромосомы половые** - хромосомы определяющие различие кариотипов особей разных полов у разнополых организмов.

**Центромера** - особым образом организованный участок хромосомы, общий для обеих сестринских хроматид.

**Ядрышко** - оптически плотное тельце внутри ядра большинства клеток эукариот.