

ОГЛАВЛЕНИЕ

Авторский коллектив	9
Список сокращений и условных обозначений	10
Введение	13

ЧАСТЬ I. БИОЛОГИЯ

Глава 1. Клетка — структурная и функциональная единица живого	17
1.1. Строение прокариотической клетки	19
1.2. Строение эукариотической клетки	21
1.2.1. Одномембранные органеллы клетки	22
1.2.2. Двумембранные органеллы клетки	26
1.2.3. Немембранные органеллы клетки	28
1.2.4. Включения	31
1.3. Клеточная мембрана	31
1.3.1. Межклеточные взаимодействия	33
1.3.2. Транспорт веществ через клеточную мембрану	37
1.4. Значение цитологии для медицины	40
Вопросы и задания для самоконтроля	42
Глава 2. Структура и функции нуклеиновых кислот	43
2.1. Доказательства генетической роли нуклеиновых кислот	43
2.2. Структура нуклеиновых кислот	45
2.2.1. Строение и номенклатура нуклеотидов	45
2.2.2. Первичная структура нуклеиновых кислот	48
2.2.3. Вторичная структура ДНК	48
2.2.4. Денатурация и ренатурация ДНК	54
2.2.5. Нуклеотидный состав ДНК организмов разных видов	54
2.2.6. Структура и функции РНК	55
2.2.7. Денатурация и ренатурация РНК	57
2.2.8. Типы молекул РНК и их функции	58
2.3. Генетический код и его характеристики	58
2.4. Репликация ДНК	60
2.4.1. Репликация в клетках прокариот	62
2.4.2. Особенности процесса репликации в клетках эукариот	67
2.5. Мутации ДНК	70
2.5.1. Действие мутагенных факторов	
Молекулярные механизмы генных мутаций	72
2.6. Репарация ДНК	75
2.6.1. Прямая репарация	76

2.6.2. Эксцизионная репарация	76
2.6.3. Пострепликативная (рекомбинационная) репарация	79
2.6.4. SOS-репарация	82
2.6.5. Наследственные болезни человека, связанные с нарушениями системы репарации ДНК	82
Вопросы и задания для самоконтроля	84
Глава 3. Механизмы реализации генетической информации	85
3.1. Транскрипция	85
3.2. Процессинг РНК.	96
3.3. Трансляция	104
3.4. Регуляция экспрессии генов	117
3.4.1. Регуляция транскрипции у прокариот	118
3.4.2. Регуляция транскрипции у эукариот	122
3.4.3. Регуляция активности генов с помощью молекул РНК.	124
Вопросы и задания для самоконтроля	131
Глава 4. Структурная и генетическая организация наследственного материала	132
4.1. Организация генетического материала вирусов	132
4.2. Хромосомная ДНК прокариот	134
4.3. Плазмиды бактерий	135
4.4. Хромосомы эукариот	138
4.5. Структурно-генетическая организация митохондриальной ДНК.	143
4.6. Мобильные генетические элементы	145
Вопросы и задания для самоконтроля	149
Глава 5. Размножение как свойство живого. Типы деления клеток. Митотический цикл клетки и его регуляция	150
5.1. Митоз	155
5.2. Регуляция клеточного цикла.	161
5.2.1. Сверочные (контрольные) точки.	169
5.3. Мейоз	170
5.3.1. Первое мейотическое деление (мейоз I).	171
5.3.2. Второе мейотическое деление (мейоз II)	173
Вопросы и задания для самоконтроля	174
Глава 6. Основы классической генетики.	175
6.1. Основные понятия современной генетики	175
6.1.1. Формы взаимодействия аллельных генов	176
6.1.2. Формы взаимодействия неаллельных генов	177
6.2. Основы наследственности.	178

6.2.1. Закон расщепления	181
6.2.2. Закон независимого наследования	186
6.2.3. Генетическое определение пола. Наследование пола	192
6.2.4. Наследование, сцепленное с полом	194
6.2.5. Наследование, ограниченное полом. Зависимое от пола наследование	197
6.2.6. Сцепленное наследование. Закон Т. Моргана	198
6.3. Принципы генетического анализа эукариотических организмов. Генетическое картирование	202
6.4. Принципы генетического анализа прокариотических организмов. Составление генетических карт прокариот	203
Вопросы и задания для самоконтроля	205
Глава 7. Изменчивость	207
7.1. Формы изменчивости.	207
7.2. Мутации	211
7.3. Мутагены	215
7.4. Хромосомные мутации.	219
7.5. Генные мутации	225
7.6. Экстрахромосомная (цитоплазматическая, внехромосомная) изменчивость	227
Вопросы и задания для самоконтроля	227
Глава 8. Генетика человека с основами медицинской генетики	229
8.1. Характеристика генома человека	230
8.2. Методы изучения наследственности человека	241
8.2.1. Цитогенетические методы	241
8.2.2. Молекулярно-цитогенетические методы.	245
8.2.3. Клинико-генеалогический метод	246
8.2.4. Близнецовый метод	250
8.2.5. Популяционно-статистический метод	251
8.2.6. Молекулярно-генетические методы	252
8.3. Медицинская генетика	258
8.3.1. Наследственные болезни	260
8.3.2. Диагностика наследственных болезней	287
8.3.3. Принципы лечения наследственных болезней	288
8.3.4. Профилактика наследственных болезней	290
8.3.5. Экологическая генетика человека. Фармакогенетика.	293
Вопросы и задания для самоконтроля	303
Глава 9. Индивидуальное развитие организмов.	305
9.1. Эмбриогенез.	306
9.1.1. Полиэмбриония (близнецовость) у человека	321

9.1.2. Нарушения развития организма	324
9.2. Постнатальное развитие человека	326
9.3. Старение и смерть	330
Вопросы и задания для самоконтроля	333
Глава 10. Основы экологии. Человек и биосфера	334
10.1. Экология как наука	334
10.2. Организм и среда. Экологические факторы и их характеристика	335
10.2.1. Абиотические факторы и их характеристика	335
10.2.2. Биотические факторы и их характеристика	337
10.2.3. Экологическая ниша	339
10.3. Закономерности действия экологических факторов	340
10.4. Адаптации организмов к окружающей среде	343
10.5. Биогеоценозы и экосистемы: структуры и связи	344
10.6. Экологические сукцессии	349
10.7. Биосфера — живая оболочка Земли. Развитие представлений о биосфере	351
10.8. Границы и состав биосферы	351
10.9. Живое вещество биосферы, его свойства и функции	354
10.10. Круговорот веществ и превращение энергии в биосфере	357
10.11. Эволюция биосферы	364
10.12. Воздействие человека на биосферу	365
10.12.1. Загрязнение атмосферы токсическими веществами	366
10.12.2. Загрязнение гидросферы токсическими веществами	368
10.13. Влияние антропогенного загрязнения окружающей среды на здоровье человека	370
Вопросы и задания для самоконтроля	371
Глава 11. Эволюционное учение. Антропогенез	373
11.1. Понятие о микроэволюции. Концепция вида	375
11.2. Учение о макроэволюции	387
11.2.1. Основные концепции макроэволюции	391
11.3. Формы эволюции групп организмов	393
11.4. Основные направления (пути) эволюции	394
11.5. Эволюция онтогенеза	396
11.6. Этапы и факторы антропогенеза	398
11.6.1. Этапы антропогенеза	400
Вопросы и задания для самоконтроля	408

ЧАСТЬ II. ПАРАЗИТОЛОГИЯ

Глава 12. Медицинская паразитология	411
12.1. Паразитология как комплекс наук. Медицинская паразитология.	411
12.2. Паразитарные болезни.	416
12.3. Основные понятия паразитологии.	418
12.4. Паразитизм как форма биотических связей.	421
12.5. Классификация паразитов и форм паразитизма	423
12.6. Взаимоотношения в системе «паразит-хозяин»	425
12.7. Закономерности циркуляции возбудителей заболеваний в природе	430
12.8. Эволюция паразитизма	434
Вопросы и задания для самоконтроля	438
Глава 13. Принципы классификации (систематики) организмов	439
13.1. Систематика живых организмов как наука	439
13.2. История систематики.	440
13.3. Таксономия. Принципы классификации организмов	444
13.4. Классификация животных	447
Вопросы и задания для самоконтроля	449
Глава 14. Медицинская протозоология	450
14.1. Подцарство <i>Protozoa</i> (простейшие, или одноклеточные).	450
14.2. Тип <i>Sarcostigophora</i> (саркомастигофоры)	453
14.3. Подтип <i>Sarcodina</i> (саркодовые), класс <i>Rhizopoda</i> (корненожки)	454
14.3.1. Свободноживущие саркодовые	455
14.3.2. Паразитические саркодовые.	456
14.3.3. Саркодовые — факультативные паразиты человека.	461
14.4. Подтип <i>Mastigophora S. Flagellata</i> (мастигофора, или жгутиковые).	462
14.4.1. Класс <i>Phytomastigophorea</i> (растительные жгутиконосцы)	463
14.4.2. Класс <i>Zoomastigophorea</i> (животные жгутиконосцы)	464
14.5. Тип <i>Apicomplexa</i> (апикомплекса), класс <i>Sporozoa</i> (споровики)	484
14.6. Тип <i>Ciliophora</i> (инфузории)	499
14.6.1. Свободноживущие инфузории	501
14.6.2. Паразитические инфузории	502
Вопросы и задания для самоконтроля	505
Глава 15. Медицинская гельминтология	506
15.1. Тип <i>Plathelminthes</i> (плоские черви).	509

15.2. Класс <i>Turbellaria</i> (ресничные черви)	511
15.3. Класс <i>Trematoda</i> (сосальщики)	512
15.3.1. Трематоды, паразитирующие у человека	515
15.3.2. Церкариозы	537
15.4. Класс <i>Cestoda</i> (ленточные черви)	538
15.4.1. Цестоды, для которых человек является основным хозяином	541
15.4.2. Цестоды, для которых человек — основной и промежуточный хозяин	551
15.4.3. Цестоды, для которых человек является промежуточным хозяином	558
15.5. Тип <i>Nemathelminthes</i> (круглые, или первичнополостные, черви)	562
15.6. Класс <i>Nematoda</i> (собственно круглые черви, или нематоды)	563
15.7. Круглые черви — паразиты человека	569
15.7.1. Геогельминты	569
15.7.2. Биогельминты — паразиты человека	596
15.7.3. Гельминтозы, вызываемые мигрирующими личинками паразитов животных (<i>Larva migrans</i>).	622
Вопросы и задания для самоконтроля	633
Глава 16. Медицинская арахноэнтомология.	635
16.1. Тип <i>Arthropoda</i> (членистоногие)	635
16.2. Подтип <i>Branchiata</i> (жабродышащие), класс <i>Crustacea</i> (ракообразные)	639
16.2.1. Подкласс <i>Branchiopoda</i> (жаброногие ракообразные)	640
16.2.2. Подкласс <i>Maxillopoda</i> (максиллоподы)	641
16.2.3. Подкласс <i>Malacostraca</i> (высшие ракообразные)	641
16.3. Подтип <i>Chelicerata</i> (хелицеровые), класс <i>Arachnida</i> (паукообразные)	643
16.3.1. Класс <i>Arachnida</i> (паукообразные)	644
16.4. Подтип <i>Tracheata</i> (трахейные)	660
16.4.1. Надкласс <i>Myriapoda</i> (многоножки)	660
16.5. Класс <i>Insecta</i> (насекомые)	661
16.5.1. Подкласс <i>Entognatha</i> (скрыточелюстные насекомые)	664
16.5.2. Подкласс <i>Ectognatha</i> (открыточелюстные, или настоящие, насекомые)	664
Вопросы и задания для самоконтроля	688
Список рекомендуемой литературы	690
Предметный указатель	693

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

- ♣ — торговое наименование лекарственного средства и/или фармацевтическая субстанция
- ® — лекарственное средство не зарегистрировано в Российской Федерации
- АМФ — аденозинмонофосфат
- АТФ — аденозинтрифосфат
- ВОЗ — Всемирная организация здравоохранения
- ГДФ — гуанозиндифосфат
- ГТФ — гуанозинтрифосфат
- ДНК — дезоксирибонуклеиновая кислота
- мРНК — матричная рибонуклеиновая кислота
- мтДНК — митохондриальная дезоксирибонуклеиновая кислота
- п.н. — пары нуклеотидов
- ПЦР — полимеразная цепная реакция
- РНК — рибонуклеиновая кислота
- РНК-полимераза — полимеразы рибонуклеиновой кислоты
- рРНК — рибосомная рибонуклеиновая кислота
- тРНК — транспортная рибонуклеиновая кислота
- ЭПР — эндоплазматический ретикулум
- APC (от англ. anaphase-promoting complex) — комплекс, стимулирующий анафазу
- Cdk (от англ. cyclin-dependent kinase) — циклин-зависимая киназа
- MELAS (от англ. mitochondrial encephalopathy, lactic acidosis, and stroke-like episodes) — митохондриальная энцефалопатия с лактат-ацидозом и инсультоподобными эпизодами
- MPF (от англ. mitosis-promoting factor) — митоз-стимулирующий фактор
- pH — водородный показатель

Часть I

БИОЛОГИЯ

ВВЕДЕНИЕ

Жизнь на Земле удивительно разнообразна и представляет собой сложную систему связей на множестве уровней: атомы соединяются, образуя молекулы, молекулы объединяются в клетки, клетки взаимодействуют, формируя ткани, а ткани объединяются в органы и далее — в организм. Взаимодействие продолжается и за пределами организма, поскольку индивиды образуют популяции, популяции населяют экосистемы, а совокупность экосистем формирует окружающий нас мир. Таким образом, можно выделить ряд *уровней организации живого*: молекулярный, клеточный, организменный, популяционно-видовой, биогеоценотический, биосферный. Несмотря на разнообразие объектов на макроскопическом уровне, где отличительные особенности организмов легко увидеть невооруженным глазом, существуют общие признаки, позволяющие отнести объект к живой природе — так называемые *свойства (критерии) живого*: наследственность, изменчивость, метаболизм, размножение, рост и развитие, раздражимость, саморегуляция.

Наука о живой природе получила название «**биология**» (от греч. *bios* — жизнь, *logos* — учение). Данный термин был предложен в начале XIX в. французским натуралистом Ж.-Б. Ламарком и немецким ботаником Г. Тревиранусом.

На этапе становления биология была описательной наукой, но это не помешало античным ученым Гиппократу (460—370 гг. до н.э.), Аристотелю (384—322 гг. до н.э.) и Теофрасту (372—288 гг. до н.э.) внести значительный вклад в развитие представлений о строении тела человека и животных, а также о биологическом разнообразии животных и растений. Тем самым были заложены основы анатомии и физиологии человека, ботаники и зоологии. Однако систематичное научное исследование природы началось с эпохи Возрождения. Первый микроскоп был изобретен голландским мастером очков Х. Янсенем и его сыном З. Янсенем в 1590 г. Применение и совершенствование микроскопической техники привело к открытию клеток и тканей живых организмов (Р. Гук, А. ван Левенгук). С накоплением конкретных знаний о природе и многообразии организмов возникла идея единства всего живого, воплотившаяся в ряде научных теорий, прежде всего в клеточной теории Т. Шванна, М. Шлейдена и Р. Вирхова (1839 г., 1858 г.). К. Бэр разработал закон зародышевого сходства (1828), свидетельствующий об общности происхождения хордовых и заложивший основу

для научного объяснения закономерностей эмбрионального развития. Открытие законов наследственности, справедливых для эукариотов, размножающихся половым путем, принадлежит Г. Менделю (1865) и Т.Х. Моргану (1910–1916). Ч. Дарвин предложил теорию, объясняющую естественными причинами эволюцию живого мира и окружающее нас биологическое разнообразие (1858).

В современном естествознании биология продолжает занимать одно из ведущих мест, и текущее столетие многие называют веком биологии. Следует отметить, что начиная с середины XX в. биологические исследования преимущественно направлены на изучение жизни на молекулярном уровне.

Предметом биологии как учебной дисциплины служит жизнь во всех ее проявлениях: строение, физиология, поведение, индивидуальное (онтогенез) и историческое (эволюция, филогенез) развитие организмов, их взаимоотношения друг с другом и с окружающей средой. Основные *задачи* биологии — изучение закономерностей, лежащих в основе функционирования живых систем, и систематизация многообразия организмов.

Биология подразделяется на ряд самостоятельных наук и направлений в зависимости от изучаемых объектов и уровней организации живого, методов исследования, практического использования биологических знаний.

По *предмету исследования* среди биологических наук выделяют вирусологию, бактериологию, микологию, ботанику, зоологию. Каждую из перечисленных биологических наук, в свою очередь, можно подразделить на морфологию, анатомию, физиологию, биохимию, эмбриологию, генетику и систематику. По изучаемому *уровню организации живой природы* выделяют молекулярную биологию, цитологию, гистологию, органологию, биологию организмов и надорганизменных систем (биогеографию и экологию). По *преобладающим методам исследования* различают описательную, экспериментальную и теоретическую биологию.

Биология служит фундаментом для многих наук и областей деятельности человека, включая медицину и сельское хозяйство, так как основные закономерности проявления жизни на разных уровнях ее организации характерны для всех организмов. Биологические науки формируют теоретическую основу медицины. Знание биологии — необходимая предпосылка для понимания сущности патологического процесса, в основе которого лежат общебиологические закономерности.

сти. Генетические данные позволяют разрабатывать базирующиеся на персонафицированном подходе методы ранней диагностики, лечения и профилактики заболеваний человека. Для борьбы с паразитарными и инфекционными болезнями необходимо знание закономерностей размножения и распространения болезнетворных бактерий, вирусов, простейших, червей. Широкие перспективы для производства лекарств и биологически активных соединений открывает развитие генной инженерии и биотехнологии.

Вместе с тем следует отметить, что ни одна из биологических дисциплин никогда не переживала такого взрыва роста и популярности, какой сейчас переживает молекулярная биология. Гигантские темпы, с которыми развивается современная инструментальная база, позволяют совершать революционные открытия не только фундаментального, но и прикладного характера, о чем свидетельствует приведенный ниже перечень лауреатов Нобелевской премии по химии и Нобелевской премии по физиологии и медицине последних двух десятилетий и их достижений: Т. Хант, П. Нерс, Л. Хартвелл (открытие ключевых регуляторов клеточного цикла, 2001), С. Бреннер, Р. Хорвиц, Д. Салстон (генетическое регулирование развития органов и механизмов апоптоза, 2002), П. Агре, Р. Маккинон (исследование ионных каналов, открытие водного канала, 2003), А. Гершко, И. Роуз (открытие убиквитин-опосредованной деградации белка, 2004), Р. Корнберг (исследование молекулярных основ транскрипции у эукариот, 2006), Э. Файер, К. Мелло (открытие РНК-интерференции¹, 2006), Т. Стейц, А. Йонат (исследование структуры и функций рибосомы, 2009), Э. Блэкберн, К. Грейдер, Д. Шостак (открытие механизмов защиты хромосом теломерами и фермента теломеразы, 2009), Э. Бетциг, У. Мернер (создание флуоресцентной микроскопии высокого разрешения, 2014), П. Молдрич, А. Санджар, Т. Линдаль [исследование репарации дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК), 2015], Д. Холл, М. Росбаш, М. Янг (открытие молекулярных механизмов, управляющих циркадным ритмом, 2017), Э. Шарпантье, Д. Дудна (разработка метода редактирования генома, 2020).

В связи с наблюдаемым в биологии в настоящее время устойчивым смещением фокуса с макрообъектов на микроуровень (клеточный и молекулярный) возникла необходимость некоторого пересмотра материала, изучаемого в рамках медицинской биологии.

¹ РНК — рибонуклеиновая кислота.

В представленном учебнике значительное внимание уделено рассмотрению молекулярных основ наследственности и механизмов реализации наследственной информации, знание которых абсолютно необходимо не только для формирования современного естественнонаучного мировоззрения врача, но и для разработки биомедицинских технологий и стратегий персонифицированного лечения заболеваний.

Глава 1

КЛЕТКА — СТРУКТУРНАЯ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ЕДИНИЦА ЖИВОГО

Клетка — основная структурно-функциональная единица всех живых организмов, элементарная живая система. Клетка может существовать как отдельный организм (бактерии, простейшие, некоторые водоросли и грибы), а также и в составе тканей многоклеточных организмов: животных, растений, грибов.

Период накопления знаний о строении одноклеточных и многоклеточных организмов продолжался более 300 лет. В 1665 г. Р. Гук при помощи увеличительных линз впервые наблюдал «ячейки», или «клетки», в ткани пробки. Эти наблюдения послужили толчком к изучению растительных тканей. М. Мальпиги и Н. Грю (1671) подтвердили, что различные ткани растений состоят из расположенных рядом «пузырьков» или «мешочков». А. Левенгук (1680) впервые увидел эритроциты животных и открыл мир одноклеточных организмов. Проведенные в дальнейшем многочисленные исследования подтвердили существование клеток животных и растений, но не привели к пониманию универсальности клеточного строения живых организмов. Представление о клетке как элементарной единице живых организмов, известное как *клеточная теория*, складывалось постепенно в XIX в. в результате усовершенствования оптических методов исследования. К этому времени изменились представления о строении клеток, был описан основной компонент клетки — ядро (Р. Броун, 1833). Многочисленные исследования и развитие микроскопических методов позволили зоологу Т. Шванну и ботанику М. Шлейдену в 1838—1839 гг. сделать ряд обобщений, касающихся клеточного строения живых организмов. Им принадлежит положение о принципиальном сходстве строения клеток животных и растений, их гомологии. Дальнейшее развитие клеточная теория получила в работах Р. Вирхова (1858). Он сформулировал положение о появлении новых клеток только путем деления исходной клетки. Ранее предполагали, что

новые клетки могут образовываться из зернистой массы в недрах клетки (теория цитобластемы). Работы Р. Вирхова также имеют большое значение для понимания роли отдельных клеток в структуре многоклеточного организма. Современная клеточная теория дополняется знаниями о строении и функциях генетического материала.

Таким образом, **клеточная теория** — это обобщенные представления о строении клеток как единиц живого, об их делении и роли в формировании многоклеточных организмов.

Современная клеточная теория включает следующие *положения*.

- ▶ Все живые организмы состоят из клеток. Клетка — структурная и функциональная единица живого, единица строения и развития всех живых организмов, элементарная единица живого.
- ▶ Клетки разных организмов сходны по своему строению и химическому составу.
- ▶ Новые клетки появляются путем деления материнской клетки.
- ▶ В многоклеточных организмах специализированные клетки объединяются в системы тканей и органов, которые взаимосвязаны между собой и подчинены гуморальным и нервным системам регуляции.
- ▶ В клетке содержится вся генетическая информация о строении и функциях организма.

Создание клеточной теории стало важнейшим событием в биологии, одним из решающих доказательств единства живой природы.

Различают два *типа клеточной организации* — прокариоты и эукариоты.

Основные признаки прокариотического и эукариотического типов организации клеток представлены в табл. 1.1. К прокариотам относятся бактерии, археи и цианобактерии.

Таблица 1.1. Различия клеток прокариот и эукариот

Признак	Прокариоты	Эукариоты
Размеры клеток	Диаметр 0,5–5 мкм	Диаметр — около 40 мкм. Объем клетки в 1000–10 000 раз больше, чем у прокариот
Ядро	Нет	Есть
Ядерная мембрана	Нет	Есть
Хромосомная ДНК	Кольцевая, находится в цитоплазме	Линейная, организована в хромосомы, находится в ядре

Окончание табл. 1.1

Признак	Прокариоты	Эукариоты
Экстрахромосомная ДНК	Плазмиды	ДНК митохондрий и пластид
Система внутренних мембран	Нет	Есть
Рибосомы	Есть (70 ед. Сведберга —70S)	Есть (80S)
Митохондрии	Нет	Есть
Эдоплазматический ретикулум (ЭПР)	Нет	Есть
Комплекс Гольджи	Нет	Есть
Лизосомы	Нет	Есть
Клеточный центр	Нет	Есть
Цитоскелет	Нет	Есть
Внутреннее движение цитоплазмы (циклоз)	Нет	Есть
Органеллы движения	Жгутики, образованные белком флагеллином	Реснички и жгутики, состоящие из микротрубочек, построенных из белка тубулина
Наружная клеточная мембрана	Есть	Есть
Клеточная стенка	Жесткая, содержит полисахариды, основной — муреин (пептидогликан)	У растений содержит целлюлозу, у грибов — хитин, у животных отсутствует
Деление	Прямое (бинарное)	Митоз, мейоз

1.1. СТРОЕНИЕ ПРОКАРИОТИЧЕСКОЙ КЛЕТКИ

Прокариоты — организмы, в клетках которых отсутствует ядро. Его функции выполняет *нуклеоид*, что переводится как «подобный ядру». В отличие от ядра нуклеоид не имеет собственной оболочки и представляет собой участок цитоплазмы, в котором расположена единственная кольцевая хромосома прокариотической клетки. Бактериальная хромосома представляет собой, как правило, кольцевую двухцепочечную су-

перспирализованную молекулу ДНК. Длина бактериальной хромосомы составляет в среднем 4,7 млн нуклеотидных пар, или приблизительно 1,6 мм. Структура хромосомы поддерживается с помощью основных белков и РНК. Точка прикрепления бактериальной хромосомы к *мезосоме* (складке плазмалеммы) является *точкой начала репликации ДНК (OriC)*. Бактериальная хромосома удваивается перед делением клетки, и сестринские копии распределяются по дочерним клеткам предположительно с участием мезосомы.

Прокариоты, как правило, представляют собой одноклеточные организмы, однако при неполном расхождении делящихся клеток возникают нитчатые и колониальные формы. Большинство бактерий имеют размеры 0,2–10 мкм.

В клетках прокариот отсутствует не только ядро, но и все мембранные органеллы: пластиды и митохондрии, эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы, вакуоли (рис. 1.1). Их функции выполняют *мезосомы* — внутренние складки плазматической мембраны (плаз-

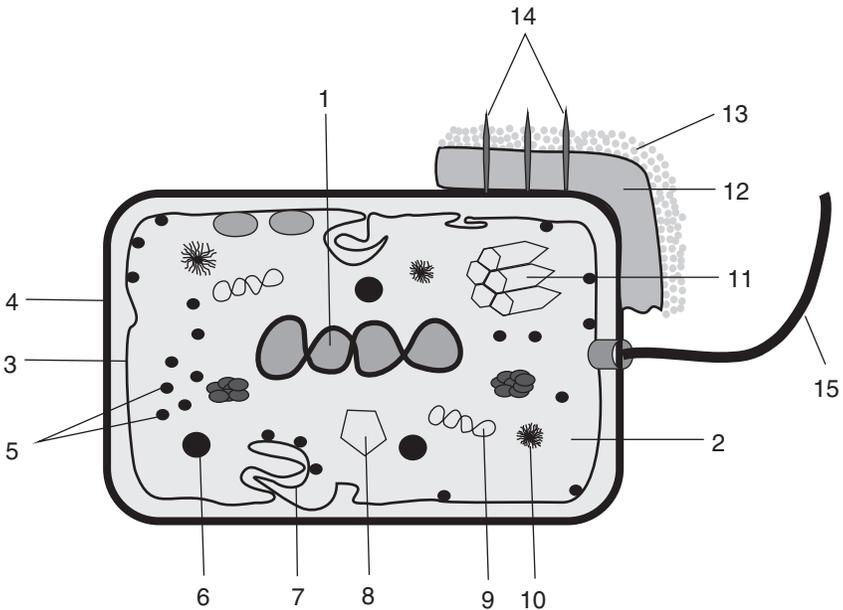


Рис. 1.1. Общая схема строения бактериальной клетки: 1 — нуклеоид; 2 — цитоплазма; 3 — плазматическая мембрана; 4 — клеточная стенка; 5 — рибосомы; 6 — включения (капли жира); 7 — мезосома; 8 — карбоксисома; 9 — плазмиды; 10 — включения (волютин); 11 — азросомы (газовые вакуоли); 12 — капсула; 13 — слизь; 14 — пили; 15 — жгутик

малеммы), которые находятся в цитоплазме прокариотической клетки. Вместе с тем существует мнение, что мезосомы могут быть артефактами, образующимися при фиксации клеток. В цитоплазме клеток прокариот присутствуют многочисленные рибосомы (70S), плазмиды и включения. *Плазмиды* — дополнительные суперспирализованные кольцевые молекулы ДНК, которые способны к самостоятельной репликации и содержат гены, обеспечивающие дополнительные свойства бактериальной клетки (устойчивость к антибиотикам и солям тяжелых металлов, синтез специфических токсинов).

Снаружи от плазмалеммы клетка прокариот покрыта клеточной стенкой, основой которой служит специфическое вещество — *муреин (пептидогликан)*, однако у некоторых прокариот муреин отсутствует. Пространство между плазматической мембраной и клеточной стенкой представляет собой резервуар протонов при фотосинтезе и аэробном дыхании. У ряда бактерий клеточную стенку покрывает слизистая *капсула*. У подвижных бактерий есть жгутики, основой которых служат белки *флагеллины*.

1.2. СТРОЕНИЕ ЭУКАРИОТИЧЕСКОЙ КЛЕТКИ

Эукариотическая клетка состоит из двух основных компонентов — ядра и цитоплазмы. Цитоплазма отделена от внешней среды плазматической мембраной и содержит органеллы и включения, погруженные в цитоплазматический матрикс, называемый также гиалоплазмой (рис. 1.2).

В состав *гиалоплазмы* входят вода, минеральные соли, растворимые белки, РНК, полисахариды, липиды и другие органические вещества.

Органеллы — постоянные клеточные структуры, которые имеют определенное строение и выполняют специфические функции. Различают мембранные и немембранные органеллы (рис. 1.3). Мембранные органеллы, в свою очередь, подразделяются на одномембранные и двумембранные. К одномембранным органеллам относятся эндоплазматический ретикулум (ЭПР), аппарат Гольджи, лизосомы, пероксисомы, вакуоли. Двумембранные структуры — митохондрии, пластиды и клеточное ядро. Мембран не содержат рибосомы, клеточный центр и элементы цитоскелета (микротрубочки и микрофиламенты).

Включения представляют собой непостоянные компоненты цитоплазмы, которые образуются в результате накопления продуктов метаболизма клеток.

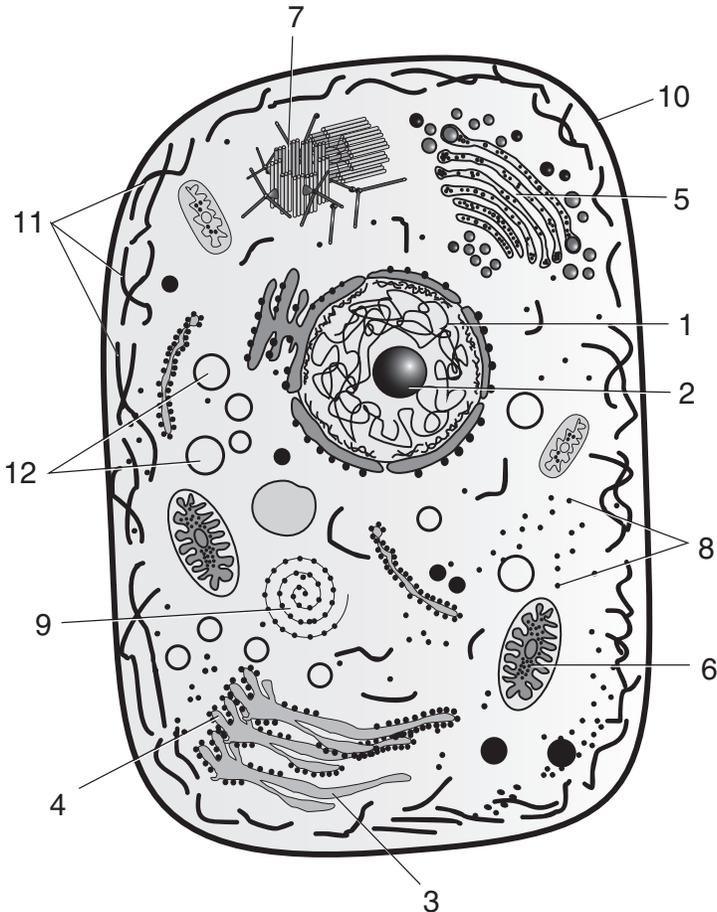


Рис. 1.2. Строение эукариотической клетки: 1 — ядро; 2 — ядрышко; 3 — агранулярный эндоплазматический ретикулум; 4 — гранулярный эндоплазматический ретикулум; 5 — комплекс Гольджи; 6 — митохондрии; 7 — клеточный центр; 8 — рибосомы; 9 — полирибосомы; 10 — плазматическая мембрана; 11 — цитоскелет; 12 — лизосомы

1.2.1. Одномембранные органеллы клетки

ЭПР представляет собой систему уплощенных мембранных мешочков, канальцев и цистерн, образующих единое целое с наружной мембраной ядерной оболочки и плазмалеммой. Выделяют два типа ЭПР: гранулярный (шероховатый) и агранулярный (гладкий). Мембраны