

ВОСТОРЖЕННЫЕ ОТЗЫВЫ ПОЛЬЗОВАТЕЛЕЙ

ОТ УЧАЩИХСЯ:

"Совершенно замечательная книга! Мне очень нравится, как темы в книге разделены на подразделы, так что читатели могут точно найти интересующие их главы, в которых они испытывают затруднения... Она идеально подходит для студента, изучающего физиологию".

Трейси Муллауэр, Колледж Калвер-Стоктон (штат Миссури)

"Изобилие аналогий в тексте и удивительно эффективные иллюстрации... точнее объясняют концепции, которые логично запоминаются и которые легко понять, чем в использованном мной учебнике анатомии и физиологии. Стиль изложения сочетает в себе аналогии, примеры и подробную информацию в очень удобном для чтения формате... Простые, запоминающиеся и просто красивые рисунки – одна из наиболее сильных сторон данной книги".

Джон Позар, колледж общины Чемекита (штат Орегон)

"Объем книги является наиболее приемлемым по причине краткости изложения... Я ценю краткость этого стиля и предпочитаю «голые факты» тем учебникам, которые отличаются «повышенным дружелюбием», но на самом деле переливают из пустого в порожнее".

Жаклин Тилли, колледж общины Меца (штат Аризона)

"Атлас-раскраска по физиологии предлагает более полные объяснения, чем принстонская «Рабочая тетрадь по физиологии», слишком упрощенная и с диаграммами, которые являются слишком абстрактными. Эта книга определенно воспринимается как более авторитетная и академическая".

Питер Кэй, колледж общины Брукдейл (штат Нью-Джерси)

"Картинки достаточно эффективно запоминаются, а иллюстрированные аналогии забавляют, например, этот супермен, работающий с ионным насосом... Эта книга динамичная, увлекательная и веселая".

Мередит Блоджет, технологический колледж общины Мидлсекс (штат Кентукки)

ОТ ПРЕПОДАВАТЕЛЕЙ:

"Атлас-раскраска по физиологии по-новому, в инновационном ключе раскрывает представленные темы. Она точно и эффективно акцентирует внимание на основных вопросах физиологии. Книга ценна для студентов, аспирантов, изучающих врачебное дело, будущих медсестер и стоматологов, а также для других, заинтересованных в базовых биологических и клинических науках".

Томас Адамс, Мичиганский государственный университет

"Абсолютно превосходно, кратко, с четкими объяснениями многих основных физических принципов, которые имеют важное значение для физиологии, но часто вводят в заблуждение студентов... Иллюстрации отличные".

Терри Махен, Калифорнийский университет в Беркли

"Одной из сильных сторон этого текста является его удивительная доходчивость при таком кратком рассмотрении различных тем. Текст основан на базовой информации для облегчения понимания".

Джим Херман, Техасский Университет механизации сельского хозяйства

"Отличная графика держит сознание в четких визуальных рамках для иллюстрирования концепций. В то же время, хорошо написанный текст описывает подробности... Книга намного превосходит упрощенную линию серийного издания Принстонского обзорника и намного богаче в подаче материала".

Стив Уиклер, Калифорнийский государственный политехнический университет в Помоне

"Я думаю, что книга занимательна и является полезным учебным пособием для студентов".

Марк Нельсон, Университет штата Иллинойс, Урбана-Шампейн

"Я рассмотрел ряд книг с наглядными раскрасками прежде, чем остановиться на этой. Я выбрал ее из-за моего знакомства с книгой «Анатомия человека: атлас-раскраска» тех же авторов. Мне понравились иллюстрации, текст и цена... Такая книга, на мой взгляд, является неотъемлемой частью процесса обучения".

Стэнли Ирвин, Колледж Восточной Юты

ОБ АВТОРАХ:

У. КЭПИТ

Уинн Кэпит – оформитель книги "Физиология человека: атлас-раскраска". Он также иллюстрировал чрезвычайно популярные книги "Анатомия человека: атлас-раскраска" и "География: атлас-раскраска". "Анатомия человека: атлас-раскраска" стоит у истоков нового жанра научной книги и стала классикой с более чем 2,5 миллионным тиражом. Мистер Кэпит получил степень бакалавра биологических наук, бакалавра права в Университете Майами и степень магистра гуманитарных наук в Калифорнийском университете в Беркли.

Р. МЕЙСИ

Роберт Мейси – заслуженный профессор кафедры молекулярной и клеточной биологии Калифорнийского университета в Беркли, профессор физиологии и заведующий кафедрой физиологии и анатомии в Беркли. Доктор Мейси – автор многочисленных исследовательских статей и обзоров, посвященных мембранному транспорту, а также статей по физиологии человека. Он получил докторскую степень в Чикагском университете.

Э. МЕЙСАМИ

Эсмаил Мейсами – профессор кафедры молекулярной и интегративной физиологии в Университете штата Иллинойс в Урбана-Шампейне. Он автор и редактор раздела по биологии, физиологии, человеческому росту и развитию, а также по развитию нервных функций, является автором множества научных работ по сенсорным системам и участию гормонов в развитии мозга. Он получил докторскую степень в области физиологии в Калифорнийском университете в Беркли.

Другие учебники-раскраски издательства Benjamin/Cummings Science:

Анатомия в картинках, второе издание, Винн Капит и Лоуренс Элсон

Микробиология в картинках, И. Эдвард Алкамо и Лоуренс Элсон

ВТОРОЕ ИЗДАНИЕ

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА: АТЛАС-РАСКРАСКА

Уинн Кэпит

Дизайнер и иллюстратор

Роберт И. Мейси

Почетный профессор

физиологии

Калифорнийского университета

в Беркли

Эсмаил Мейсами

Профессор физиологии

Университета штата Иллинойс

Отдельный бренд АО "Addison Wesley Longman"

Первый издатель – "HarperCollins Publishers College"

Сан-Франциско • Ридинг, Массачусетс • Нью-Йорк • Харлоу, Англия • Дон-Миллс, провинция Онтарио, Канада • Сидней • Мехико • Мадрид • Амстердам

Издатель: Дэрил Фокс

Редактор-поручитель: Эми Фолсом

Менеджер по маркетингу: Лорен Харп

Ответственный редактор: Венди Эрл

Выпускающий редактор: Дэвид Новак

Литературный редактор: Джилл Бридон

Напечатано типографией: The TypeStudio,

Санта-Барбара, штат Калифорния

Copyright © 2000 АО "Addison Wesley Longman"

Данный бренд принадлежит Benjamin/Cummings.

Все права защищены. Никакая часть данной публикации не может быть воспроизведена, сохранена в поисковой системе или передана в любой форме или любыми средствами, электронными, механическими, путем копирования, записи или с помощью иных средств массовой информации или вариантов, известных в настоящее время или в будущем, без предварительного письменного разрешения издателя. Произведено в Соединенных Штатах Америки. Одновременно опубликовано в Канаде.

Benjamin/Cummings Science Publishing

1301 Sansome Street

Сан-Франциско, штат Калифорния 94111

Предисловие

Введение

КЛЕТОЧНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ

- 1 Строение клетки
- 2 Эпителиоциты
- 3 Репликация ДНК и деление клетки
- 4 Экспрессия генов и синтез белка
- 5 Метаболизм: роль и производство АТФ
- 6 Метаболизм: клеточное дыхание и цикл Кребса
- 7 Строение клеточных мембран
- 8 Теория растворов
- 9 Пути мембранного транспорта
- 10 Натрий-калиевый насос
- 11 Мембранные потенциалы
- 12 Взаимодействие клеток (ч. I: G белки/цикло-АМФ)
- 13 Взаимодействие клеток (ч. II: G белок/IP₃, Ca⁺⁺ и каналы)
- 14 Взаимодействие клеток (ч. III: каталитические рецепторы)

НЕРВ, МЫШЦА И СИНАПС

- 15 Нервный импульс
- 16 Контроль ионных каналов через мембранный потенциал
- 17 Ионы как основа таких явлений, как пороговый потенциал, принцип "все или ничего" и период рефрактерности
- 18 Передача нервных импульсов
- 19 Синаптическая передача
- 20 Нервно-мышечный синапс
- 21 Аксонный транспорт, микротрубочки и молекулярные двигатели
- 22 Строение мышц и теория скользящих нитей
- 23 Миозиновые двигатели и актиновые филаменты
- 24 Внутриклеточный Ca – "спусковой крючок" сокращения мышц
- 25 Отношение натяжения мышцы к ее длине
- 26 Суммирование сокращений и задействование моторных клеток
- 27 Источники энергии для работы мышц
- 28 Гладкие мышцы
- 29 Автономная нервная система (АНС)
- 30 АНС: медиаторы и рецепторы

КРОВООБРАЩЕНИЕ

- 31 Введение в кардиологию
- 32 Потенциал действия сердца
- 33 ЭКГ и проведение импульса в сердце
- 34 Электромеханическое сопряжение в сердечной мышце
- 35 Нейроконтроль сердца
- 36 Сердечные циклы: сердце-насос
- 37 Физика кровотока
- 38 Артериальное давление и его измерение
- 39 Строение капилляров и диффузия растворов
- 40 Фильтрация и реабсорбция в капиллярах
- 41 Лимфатическая система
- 42 Вены как депо крови и пути ее возвращения к сердцу
- 43 Локальный и системный контроль микрокровотока
- 44 Контроль и измерение минутного объема
- 45 Барорецепторные рефлекс и контроль кровяного давления
- 46 Геморрагии и перераспределение крови при изменении положения тела
- 47 Регуляторы кровяного давления

ДЫХАНИЕ

- 48 Строение дыхательных путей
- 49 Механика дыхательных движений
- 50 ПАВ, поверхностное натяжение и растяжимость легких
- 51 Дыхательные объемы и вентиляция
- 52 Диффузия O₂ и CO₂ в легких
- 53 Функции гемоглобина

- 54 Перенос кислорода кровью
- 55 Транспорт CO₂, H⁺ и O₂
- 56 Контроль дыхательных движений
- 57 Гипоксия

ПОЧКИ

- 58 Введение в нефрологию
- 59 Фильтрация, реабсорбция и секреция
- 60 Функции проксимального канальца
- 61 Измерение фильтрации, реабсорбции и секреции
- 62 Регуляция скорости клубочковой фильтрации
- 63 Введение в кислотно-щелочной баланс
- 64 Регуляция кислотно-щелочного баланса почками
- 65 Регуляция калия дистальным нефроном
- 66 Водосбережение и антидиуретический гормон (АДГ)
- 67 Противоточный множитель петли Генле
- 68 Кровяное русло мозгового вещества почки как противоточный обменник
- 69 Регуляция воды в межклетниках: АДГ и альдостерон
- 70 Регуляция воды в межклетниках: механизм ангиотензин-ренин

ПИЩЕВАРЕНИЕ

- 71 Строение и функции пищеварительной системы
- 72 Пищеварение в ротовой полости: жевание, слюна и глотание
- 73 Физиология желудка
- 74 Гуморальная регуляция пищеварения
- 75 Нейрорегуляция пищеварения
- 76 Пищеварительная функция поджелудочной железы
- 77 Роль печени и желчи в пищеварении
- 78 Структура и подвижность тонкой кишки
- 79 Механизмы всасывания в тонкой кишке
- 80 Роль толстой кишки
- 81 Нарушения и заболевания пищеварительной системы

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

- 82 Функциональная организация нервной системы
- 83 Структуры и общие функции головного мозга
- 84 Организация спинного мозга
- 85 Периферическая нервная система
- 86 Строение и функция периферических нервов
- 87 Механизмы возбуждения и торможения
- 88 Синапсы центральной нервной системы
- 89 Типы сенсорных рецепторов
- 90 Рецепторы и передача сенсорных сигналов
- 91 Входные нейроны, рецептивные поля и тактильные ощущения
- 92 Соматические сенсорные пути
- 93 Организация и функции сенсорной коры
- 94 Физиология боли и ее восприятия
- 95 Рефлексы
- 96 Произвольный моторный контроль
- 97 Роль базальных ганглиев и мозжечка в моторном контроле
- 98 Оптические функции глаза
- 99 Роль сетчатки в фототрансдукции и обработке изображения
- 100 Головной мозг и зрение
- 101 Звуки и ухо
- 102 Различение звуков; центральный отдел звукового анализатора
- 103 Чувство равновесия
- 104 Чувство вкуса
- 105 Чувство обоняния
- 106 ЭЭГ, сон/бодрствование и ретикулярная формация
- 107 Гипоталамус и внутренний контроль
- 108 Эмоции, инстинкт и лимбическая система
- 109 Физиология обучения и памяти
- 110 Биогенные амины, поведенческие функции и ментальные расстройства

- 111 Латеральность, язык (с лингвистической точки зрения) и кортикальная специализация
- 112 Влияние черепномозгового метаболизма и кровотока на функции головного мозга

ЖЕЛЕЗЫ ВНУТРЕННЕЙ СЕКРЕЦИИ И ГУМОРАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ

- 113 Эндокринная система и формы гормональной связи
- 114 Действие гормонов на клеточном уровне
- 115 Механизмы гуморальной регуляции
- 116 Гипофиз, гипоталамус и нейросекреция: нейрогипофиз
- 117 Аденогипофиз и его контроль со стороны гипоталамуса
- 118 Гормон роста: ростовые и метаболические эффекты
- 119 Действие гормонов щитовидной железы
- 120 Паращитовидные железы и гуморальная регуляция плазматического кальция
- 121 Костные структуры и их рост
- 122 Эндокринная функция поджелудочной железы: синтез и секреция инсулина
- 123 Функции инсулина и глюкагона
- 124 Последствия недостатка инсулина: диабет
- 125 Мозговое вещество надпочечников: регуляция катехоламинов и их действие
- 126 Корковое вещество надпочечников: регуляция альдостерона и его действие
- 127 Корковое вещество надпочечников: действие кортизола
- 128 Половые гормоны надпочечников; нарушения в коре надпочечников
- 129 Гормоны, выделяемые непосредственно тканями: простагландины

Физиология метаболизма

- 130 Физиология обмена углеводов
- 131 Нейрорегуляция уровня сахара в крови
- 132 Гуморальная регуляция уровня сахара в крови
- 133 Обмен жиров
- 134 Регуляция обмена жиров

- 135 Физиология холестерина и липопротеинов
- 136 Белки: обмен и регуляция
- 137 Окисление питательных веществ, метаболическое тепло и уровень метаболизма
- 138 Регуляция аппетита, пища как топливо и энергетический баланс
- 139 Тучность и как ее избежать
- 140 Температура тела, производство тепла и теплопотери
- 141 Терморегуляция

КРОВЬ И ЗАЩИТА ОРГАНИЗМА

- 142 Кроветворение, строение и функции крови
- 143 Красные кровяные тельца
- 144 Физиология агглютинации как основа феномена групп крови
- 145 Гемостаз и физиология свертывания крови
- 146 Белые клетки крови и их защитные функции
- 147 Приобретенный иммунитет: В-лимфоциты и гуморальный иммунитет
- 148 Т-лимфоциты и клеточный иммунитет

РАЗМНОЖЕНИЕ

- 149 Общий обзор человеческой половой системы
- 150 Функция яичек: образование спермы
- 151 Функции спермы и ее доставка; рефлекс эрекции и эякуляции
- 152 Действие тестостерона и гуморальная регуляция работы яичек
- 153 Функции яичников: формирование яйцеклетки и овуляция
- 154 Функции яичников: секреция и действие женских половых гормонов
- 155 Гуморальная регуляция активности яичников
- 156 Физиология спермы, яйцеклетки и оплодотворения
- 157 Раннее развитие, имплантация и взаимоотношения матери и плода
- 158 Регуляция беременности и родов
- 159 Регуляция роста млечных желез и лактации
- 160 Регуляция определения пола и полового развития
- 161 Фертильность и контрацепция

Указатель терминов

В новом издании *«Физиологии человека: атлас-раскраска»* наши подходы и идеи остаются по существу неизменными. Мы представляем автономный, современный краткий обзор физиологии человека. Материал подается с азов: информация преподносится по принципу последовательного усложнения и подходит как для учащихся колледжей и студентов-медиков, так и для занимающихся самообразованием непрофессионалов. Для достижения поставленных целей в рамках 161 раздела мы используем уникальные педагогические подходы, основанные на активном запоминании в процессе раскрашивания. Таким образом, мы представляем вашему вниманию нестандартную книгу, которая может стать альтернативой или дополнением к наиболее часто используемым учебникам.

Каковы же эти особенности, и как они применимы к физиологии? В случае с анатомией достоинства раскраски очевидны. Классическая анатомия — визуальная наука о четко определенных структурах. Раскрашивание иллюстраций представляет собой процесс, заслуживающий потраченного времени, эффективный потому, что этого нельзя сделать без личного внимания к деталям. Во многих отношениях раскрашиваемые структуры несколько похожи на рисунки. Это развивает оценку форм и относительных пропорций, и что, возможно, более важно, формирует мышечное чувство, поскольку движения рук интегрированы с визуальными стимулами. Кроме того, использование цветового кода повышает осведомленность о взаимосвязях и упрощает сложные рисунки, что вряд ли достижимо другими способами. Фактически, использование цветов ассоциативной связи со структурами организма делает из студента искушенного профессионала.

Поскольку функция напрямую зависит от строения, обучение физиологии посредством постижения структур имеет несомненные преимущества. Тем не менее, описание статических анатомических объектов является лишь отправной точкой. Отличительной особенностью физиологии является то, что она имеет дело с динамическими процессами. Это находит отражение в преобладании схем для описания сил, химических реакций, потоков, стационарных состояний, сигналов и обратной связи. Поскольку эти понятия абстрактны, они не были стандартизированы в общепринятом смысле, и потому их освоение представляет значительные трудности для начинающих студентов. В нашей книге эти трудности решаются несколькими способами.

В первую очередь, при помощи свободного использования иллюстраций и даже мультяшных персонажей, которые привносят «живые» движения в диаграммы, что позволяет студентам связать процесс с местом действия или с другими хорошо знакомыми объектами. Вдобавок, с помощью цвета термины связываются со структурами и процессами, обеспечивая целостное понимание осваиваемой научной лексики. Кроме того, использование цветовых кодов позволяет легко понять общие элементы в сложных схемах (например, ионы H^+ в кислотно-щелочном балансе). Но самое важное то, что процесс закрашивания обеспечивает крайне необходимую для первых встреч со сложными явлениями фокусировку внимания. Нередко новички в отчаянии бросают изучение, в то время как более опытный студент разделит эту проблему на более мелкие задачи и постепенно соберет все вместе. Само раскрашивание побуждает обучающегося осваивать сложную схему за один раз, что позволяет новичку чувствовать себя гораздо увереннее в состоянии незнания в течение более длительных периодов, так что усвоение

материала становится более эффективным. И, наконец, самостоятельный выбор цветов делает проект более индивидуальным и развлекательным, что отличается от стереотипного обучения, в котором долгие часы тратятся на поглощение информации. Мы сами с интересом провели время, создавая эту книгу, и надеемся, что вы тоже потратите время с пользой.

Хотя главы размещены в линейной последовательности, не всегда необходимо изучать их в представленном порядке. Некоторые читатели могут посчитать вводные разделы слишком абстрактными при первом знакомстве и преуспеют, начиная с одной из систем органов в последующих разделах книги, а позже, по мере необходимости вернуться к более ранним разделам. В любом случае, крайне желательно прочесть «Введение» (и вернуться к нему), в нем мы объясняем определенные коды и символы, используемые на протяжении всей книги.

При подготовке нового издания мы переработали текст и внешний вид практически каждого раздела, внесли исправления и улучшили педагогические аспекты, внедрили последние разработки. Мы также добавили девять новых разделов. Наши попытки изобразить физиологические явления в свободном изложении неизбежно привели к компромиссу: так, некоторые темы освещены более глубоко в ущерб другим разделам. Мы заинтересованы в мнении читателей по этим вопросам, а также были бы признательны за замечания, указывающие на какие-либо неточности.

Мы благодарны ряду наших коллег за экспертные оценки первого издания, а также рекомендованные изменения и дополнения. Мы благодарим Томаса Адамса, Мичиганский государственный университет; Союю Конуэй, Университет Северного Иллинойса; Джона Форта, Калифорнийский университет в Беркли; Джима Хермана, Техасский Университет механизации и сельского хозяйства; Матильду Хольцварт, Иллинойский университет в Урбана-Шампейн; Стэнли Р. Ирвина, Колледж Восточной Юты; Джона Лепри-мл., Университет Северной Каролины в Принсборо; Джона Ловелла, Кентский государственный университет; Терри Макэна, Калифорнийский университет в Беркли; Энни Нардулли, Иллинойский университет в Урбана-Шампейн; Марка Э. Нельсона, Иллинойский университет в Урбана-Шампейн; Шелию Л. Тейлор, технический колледж общины Озарк; а также Стива Виклера, Калифорнийский государственный политехнический университет. Кроме того, мы были рады предложениям наших перспективных студентов, а также их обзорам: Мередит Блуджет, Сьюзанн Клик, Дорисли Джексон, Питеру Кэю, Трейси Муллауэр, Тэми Платише, Джону Позару и Джеки Тилли. Кроме того, мы благодарим Джил Бридон, нашего замечательного литературного редактора, и Джерри Ичикаву, TypeStudio, Санта-Барбара, за неоценимый вклад в наше издание.

Особая благодарность Лорен Кэпит, Кристе Зевгинцов и Нушин Мейсами за их терпение, а также ценные советы по литературным и художественным вопросам. И, наконец, мы благодарим Эми Фолсом, нашего редактора-поручителя в Benjamin Cummings, за ее энтузиазм, вдохновение и любезность, а также за ее твердую руку руководителя.

У. Кэпит
Р. Мейси
Э. Мейсами

ВВЕДЕНИЕ

(Просто несколько полезных советов)

СКОЛЬКО НУЖНО ЦВЕТОВ

У вас должно быть, по меньшей мере, 10 цветных ручек или карандашей (только не пастельных). Карандаши более податливы, так что вы можете сильнее или послабее заштриховать картинку. С другой стороны, ручки ярче закрашивают, так что ваша картинка в итоге будет более привлекательна.

Что бы вы ни использовали, чем больше цветов у вас будет, тем больше удовольствия вы получите и тем лучше будут результаты усвоения. Если будете покупать цветные ручки отдельно (если, например, в магазине не продаются наборы), постарайтесь найти как можно более контрастные цвета и не забудьте приобрести серый и черный.

КАК РАСКРАШИВАТЬ

Очень просто: на каждой иллюстрации отдельные части имеют темный контур и маркировку буквами (А, В, С и т.д.). Кроме того, каждая из этих картинок снабжена определенной прозрачной подписью и таким же ярлычком. Закрашивайте абрис иллюстрации и подписи к ней одним и тем же цветом. Там, где подпись — просто заголовок, не относящийся к какой-то определенной структуре, ярлычки отмечаются дефисом (А-, В-), закрашивайте только наименование.

Не окрашивайте в один цвет разные буквенные ярлычки на одной странице, кроме случаев, когда само задание требует больше цветов, чем у вас есть: тогда поневоле придется повторяться.

Некоторые иллюстрации под разными буквами настолько тесно взаимосвязаны, что требуют окрашивания в один цвет. В таких случаях одна буква имеет разный индекс (А¹, А² и т.д.), а цвет необходим одинаковый. На титуле вы можете ознакомиться с примером оформления.

Если прозрачные подписи и контуры структур помечены звездочкой (*), заштриховывайте их серым. Если они снабжены символом «не закрашивать», выглядящим вот так (≠), оставьте их не закрашенными.

СТРУКТУРА КНИГИ

Книга поделена на темы: «Дыхание», «Пищеварение» и т.д. В каждой теме несколько разворотов. У каждого разворота слева — текст, справа — иллюстрация. Текст описывает и вкратце характеризует то, что изображено.

Обычно для каждого разворота своя тема, так что при работе с одним вам не придется обращаться к предыдущему или к следующему.

ПОДХОД К КАЖДОМУ РАЗВОРОТУ

Сами для себя решите, читать ли вначале текст, а потом раскрашивать, или наоборот. А может быть, вы посчитаете наиболее полезным вначале читать, потом раскрашивать, а потом еще раз перечитывать. Но даже если вы будете сразу раскрашивать, есть краткие характеристики непосредственно в блоке иллюстраций.

Прежде, чем раскрашивать, обратите внимание на заметки на каждой текстовой странице внизу, справа. Они не имеют ничего общего с заданиями по самоконтролю, а просто подсказывают, на чем следует акцентировать внимание, и т.п.

ОТКУДА НАЧИНАТЬ

Не обязательно идти по книге от начала до конца, желательно лишь начинать в каждом разделе с его начала.

Вы можете работать не только со всей книгой, но и просто улучшать свои знания по какому-то определенному вопросу; тогда досконально раскройте все по этой теме. Каждый разворот самодосточен и автономно организован в плане текста и картинок с целью наилучшего освоения материала.

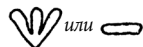
СИМВОЛЫ, ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ В КНИГЕ

Эти символы используются для экономии места в пространственных объяснениях, описаниях процессов, чтобы доступно истолковать сложные физиологические явления.

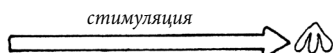
Необязательно запоминать их, ведь они станут понятны по ходу работы над книгой. Но если вы вдруг забудете, что они означают, вы всегда можете заглянуть в этот раздел. Их можно и не закрашивать; все зависит от того, какую роль они играют в конкретной части книги.



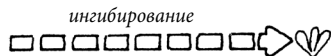
Любые структуры, вещества или процессы, помеченные этими символами, увеличивают свои количественные или качественные показатели.



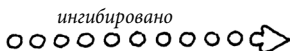
Эти символы означают обратное: снижение интенсивности или уменьшения в размере.



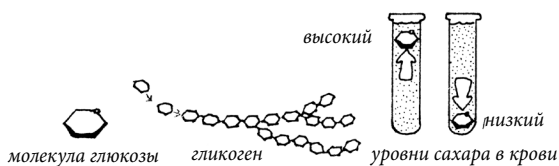
Длинная жирная стрелка обозначает стимуляцию или активацию.



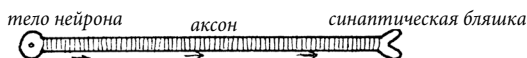
Длинная пунктирная стрелка обозначает ингибирование какого-либо процесса.



Стрелка из точек означает, что данный процесс заингибирован или остановлен.



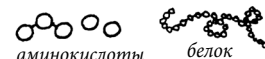
Молекула глюкозы (сахара); преобразование таких молекул в гликоген; пробирки для обозначения высокого или низкого уровней глюкозы (сахара).



Обычное изображение нервной клетки.



Обычная молекула жира (триглицерида) и ее глицериновые и жирнокислые составляющие.



Отдельные аминокислотные остатки и их соединение в белки.



Градиентный символ, представляющий движение веществ из зоны высокой концентрации в зону низкой.



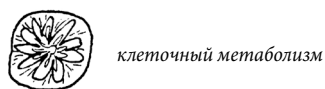
Символы для различных биокатализаторов и их воздействия: разбивание, членение или раскладка молекул.



Сверхактивная молекула АТФ и энергия, высвобождаемая при ее разложении до более "вялой" молекулы АДФ.



Различные механизмы движения веществ через мембрану клетки.



Символ для обозначения внутриклеточного обмена веществ.

Живые существа состоят из одной клетки или более.
Каждая клетка может жить обособленно от остальных.
Всякая клетка – из клетки.

Эти три положения отражают клеточную теорию, подразумевающую, что те части нашего тела, которые считаются функционирующими – едят, дышат, перемещаются и воспроизводятся – делают это с помощью клеток, составляющих приблизительно две трети веса нашего тела. Коль скоро физиология стремится объяснить, как работают "живые машины", она должна это сделать с помощью понимания функций отдельных клеток.

Клетки имеют различные размеры, форму и строение. Клетки печени отличаются от клеток головного мозга, отличающихся, в свою очередь, от клеток крови. Все клетки содержат структуры, названные *органеллами*, каждая из которых специализируется на выполнении строго определенной функции. Несмотря на то, что клетка, изображенная на первом развороте, не может дать представление обо всех клетках, она содержит все структуры и органеллы, которые обычно присутствуют в большинстве клеток.

Клеточная мембрана. Эта внешняя граница клетки состоит из тонкого двойного слоя (всего 4–5 нм) жировых (липидных) молекул со встроеным белком. В дополнение к структурным, некоторые мембранные белки обеспечивают транспорт веществ в клетку и из нее. Другие служат рецепторами для химических сигналов от других клеток. Более того, некоторые мембранные белки выполняют функции ферментов, в то время как другие функционируют как антигены, определяющие уникальность организма каждого человека.

Ядро. Самая значимая клеточная органелла, ядро содержит генетический материал: гены, ДНК и хромосомы. Информация, хранящаяся в генах, используется в повседневной жизни клетки и в ее воспроизводстве. Ядро также содержит меньшее тельце, ядрышко, состоящее из компактизированных хромосом вместе со специфическим белком и несколькими тяжами РНК. Ядрышко инициирует формирование рибосом – структур, необходимых для синтеза белка. Ядро окружено двойной мембраной, пронизанной порами, вовлеченными в транспорт веществ между ядром и остальной частью клетки.

Цитоплазма (Цитозоль). Занимающая пространство ядром и плазматической мембраной, цитоплазма содержит мембраносвязанные органеллы, рибосомы для синтеза белков и сложную сеть нитей и трубочек, названную цитоскелетом. Та часть цитоплазмы, которая находится в состоянии золь, промежуточной среды для всех этих структур, так и называется цитозоль, и содержит много белков-ферментов (клеточных катализаторов биохимических реакций).

Митохондрии. Эти "электростанции" клетки являются структурами, где химическая энергия, содержащаяся в молекулах питательных веществ, будет уловлена и сохранена посредством синтеза молекул АТФ. АТФ, в свою очередь, служит энергетической "валютой", необходимой для выполнения клетками работы, поставляя энергию, требуемую для движения, секреции и синтеза сложных структур.

Эндоплазматическая сеть. Эндоплазматическая сеть (ЭПС) является сетью трубочек и сглаженных мешочков, сформированных мембранами, которые буквально вездесущи в цитоплазме. Некоторая часть ЭПС (шероховатая ЭПС) имеет зернистый вид из-за находящихся на её поверхности рибосом. Это места синтеза белков, предназначенных для органелл, для компонентов клеточной мембраны или для секреции из клетки во внешнюю среду (например, гормонов). Гладкая ЭПС не имеет рибосом. Она обычно вовлечена в метаболизм липидов, но может также служить для детоксикации различных веществ и деактивации стероидных гормонов. В мышечных клетках гладкая ЭПС (саркоплазматическая сеть) содержит большее количество кальция, необходимое для мышечного сокращения.

ЗАДАНИЯ: Наиболее светлым закрасьте А и G.

1. Сначала в верхнем левом углу закрасьте название, пример структуры и соответствующую структуру на центральной иллюстрации, где изображена клетка. По мере работы

Аппарат Гольджи. Стопку мембранных структур, представляющих собой сглаженные заполненные жидкостью мешочки, сложенные как блины, называют аппаратом Гольджи, вовлеченным в трансформацию, сортировку и упаковку белков для поставки другим органеллам или для секреции из клетки. Вокруг аппарата Гольджи часто находятся многочисленные пузырьки (везикулы). Они нередко являются переносчиками веществ между аппаратом Гольджи и другими органеллами клетки (например, получая загруженные белком вакуоли от шероховатой ЭПС или поставляя другие везикулы плазматической мембране).

Эндо- и экзоцитозные везикулы. Эти мембранные пузырьки, движущиеся из плазматической мембраны (и к ней), являются важными переносчиками белков из клетки в клетку. Экзоцитоз (секреция) представляет собой фактически слияние мембраны везикулы с плазматической мембраной, позволяя содержимому пузырька высвободиться (секретироваться) во внеклеточное пространство. В эндоцитозе (пиноцитоз, фагоцитоз) происходит обратное: плазматическая мембрана охватывает внеклеточный материал; тогда пузырек (содержащий материал и окружающую жидкость) отпочковывается внутрь клетки.

Лизосомы. Эти мембрано-ассоциированные пузырьки содержат множество ферментов для переваривания клеточных продуктов или поврежденных органелл, а также бактерий, захваченных клеткой с помощью эндоцитоза. Смертельная болезнь Тея-Сакса является результатом врожденного отсутствия лизосомальных ферментов, которые должны разрушать компоненты нейронов (гликолипиды). Гликолипиды накапливаются в нервных клетках, что приводит к их раздуванию и дегенерации.

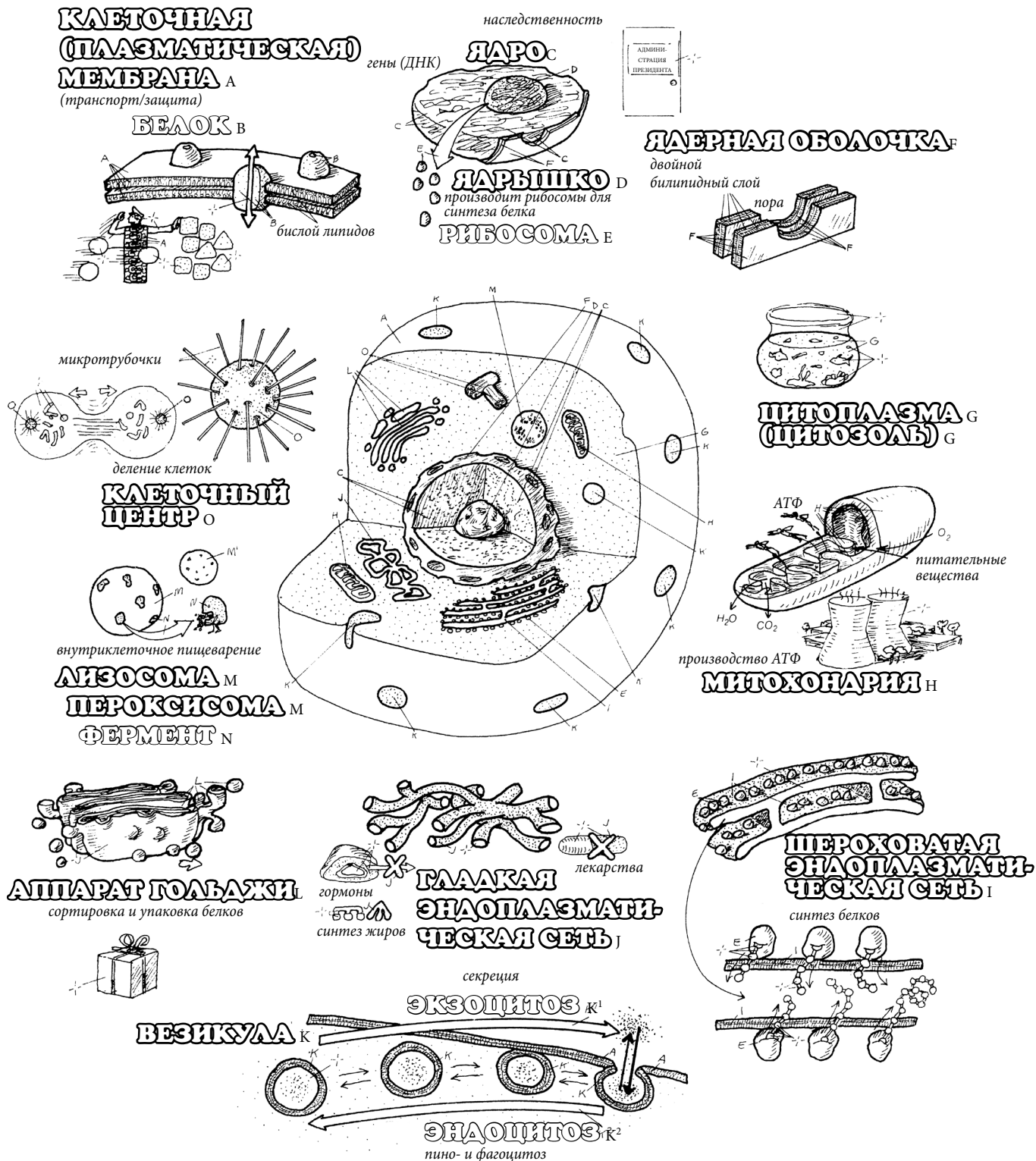
Пероксисомы. Также мембрано-ассоциированные пузырьки, содержащие пищеварительные ферменты, которые расщепляют длинноцепочечные жирные кислоты, а также некоторые токсичные вещества. Генетические дефекты в мембранном транспорте пероксисом вызывают смертельный синдром Целльвегера и сцепленную с X-хромосомой адренолейкодистрофию.

Цитоскелет. Цитоскелет состоит из множества белковых нитей, формирующих сети в пределах цитозоля, придавая клетке форму. Эти нити также формируют каркас, необходимый для движения всей клетки, а также входящих в ее состав органелл и белков. Тремя главными типами нитей цитоскелета являются микротрубочки (диаметром 25 нм), филаменты актина (25 нм – см. следующий разворот) и промежуточные филаменты (10 нм – см. следующий разворот). Промежуточные филаменты являются очень стабильными структурами, защищающими клетки от механического давления. Микротрубочки претерпевают частые изменения, растут или укорачиваются с помощью процессов дестройки или, напротив, отщепления стандартных молекулярных блоков (тубулин). Они обычно растут из организационных центров, например, клеточный центр, центриоль (эта структура играет важную роль во время клеточного деления). Когда они растут в направлении наружу, то формируют систему внутриклеточных путей, используемых для транспортировки везикул, органелл и других клеточных компонентов в различные компартменты (части) клетки. Такое перемещение опосредовано специализированными моторными молекулами (динеин, кинезин). За счет тонких структурных изменений эти моторные молекулы могут последовательно связаться, отпустить, а затем снова прикрепиться к нитям цитоскелета так, чтобы моторная молекула "шла" по филаменту. Другой конец моторной молекулы может быть присоединен к перемещаемому грузу (веществу, органелле, везикуле). Несмотря на то, что нити актина нередко формируют жесткие постоянные структуры, как и микротрубочки, они могут также вырасти и отсоединиться, поэтому они вовлечены в осуществление

по часовой стрелке на всей странице сделайте все точно так же. Имейте в виду, что межмембранное пространство в шероховатой эндоплазматической сети (I) не раскрашивается на правом примере, а только на центральной иллюстрации, для контрастности.

движений клетки, включая ее ползание, фагоцитоз и сокращение мышечного волокна (последнее не является отдельной клеткой, а объединением нескольких клеток – синцитием). Много различных

белков могут связываться с филаментами. Функции конкретных нитей определяются связанными с ними белками. Так, белок, называемый миозином, является моторной молекулой (разворот 21).



Клетки различных органов высоко специализированы, и их функция часто отражается на их структуре. Хотя условная клетка, изображенная выше, не встречается в природе нигде, она хорошо демонстрирует все основные структуры, имеющиеся у большинства живых клеток. Все клетки окружены плазматической мембраной, дискретной оболочкой, состоящей из билипидного слоя со встроенными белками. Похожие мембраны формируют набор отделений, или внутренних компартментов клетки. В целом все клетки имеют

ограниченное двойной мембраной ядро, содержащее информацию о признаках (гены). Реализуя задатки признаков, зашифрованных в генах, ядро управляет повседневной жизнью клеток и их размножением. Между плазматической мембраной и ядром все заполнено цитоплазмой. Мембранные органеллы, а также филаменты и микротрубочки, образующие цитоскелет, погружены в основное вещество цитоплазмы, находящееся в состоянии зольа и поэтому получившее название "цитозоль".

Несмотря на то, что существует много различных видов клеток, они могут быть отнесены к четырем основным типам ткани: (1) мышечные клетки, необходимые для генерации механической силы и движения; (2) нервные клетки, необходимые для быстрой коммуникации; (3) соединительные и опорные клетки, т.е. соединительные ткани, включая кровь и лимфу; а также (4) эпителиальные клетки (эпителиоциты), служащие для защиты, избирательной секреции и поглощения. Этот разворот посвящен эпителиальным клеткам и иллюстрирует, как группы этих клеток связаны друг с другом, чтобы сформировать плотные покровные ткани, и как специализированные структуры – микроворсинки и реснички – выполняют специальные функции. Другие типы клеток обсуждаются более подробно в главах, посвященных определенным органам.

СЛОИ ЭПИТЕЛИАЛЬНЫХ КЛЕТОК ДЕЛЯТ ТЕЛО НА КОМПАРТМЕНТЫ

Эпителиоциты прилегают друг к другу, создавая слои с очень небольшим пространством между клетками. Они образуют покровы тела или стенки трубчатых или полых структур. Таким образом, эпителиальные клетки имеются в коже, почках, железах, а также в выстилке легких, желудочно-кишечного тракта, мочевого пузыря и кровеносных сосудов. Эпителиальные слои часто формируют границы между различными компартментами тела, регулируя обмен веществами между ними. Фактически все вещества, проникающие в организм или выходящие из него, должны пересечь по крайней мере один эпителиальный слой. Например, тонкая кишка формирует полый цилиндр, внутренний покров которого образован несколькими типами эпителиоцитов: одни секретируют пищеварительные ферменты, вторые всасывают питательные вещества, другие секретируют защитную слизь. В каждом случае эпителиальные клетки призваны транспортировать вещества только в одном направлении: либо от кровеносных сосудов (в пределах стенок кишечника) в просвет (полость) цилиндра в случае секреции, либо из полости в кровь – в случае поглощения. Таким образом, клетка должна обладать "умением ориентироваться"; она должна "знать" различие между стороной, обращенной в полость, и стороной, обращенной к кровеносному сосуду. Функциональная асимметрия клетки отражена в ее асимметричной, или полярной, структуре.

Структурная асимметрия, проявляющаяся и в форме клетки, и в положении органелл, формируется и поддерживается определенным образом сконфигурированным цитоскелетом. Кроме того, ярко выражены отличия в структуре плазматической мембраны различных сторон клетки. Принято выделять три поверхности эпителиоцитов: (1) апикальная, или поверхность слизистой оболочки, находящаяся в контакте с внешней средой или полостью определенного органа; (2) базальная поверхность, находящаяся на противоположной от полости стороне, на той, что находится ближе всего к кровеносным сосудам; (3) боковая сторона, граничащая с другими эпителиоцитами. Каждая из этих мембранных поверхностей содержит различные белки и структуры, необходимые для нормального функционирования.

ЭПИТЕЛИАЛЬНЫЕ КЛЕТКИ ПРИМЫКАЮТ К СОСЕДНИМ ВНУТРИ СЛОЯ И ВЗАИМОДЕЙСТВУЮТ С НИМИ

Боковые поверхности эпителиоцитов должны примыкать друг к другу, чтобы поддерживать структуру слоя и обеспечивать непроницаемую изоляцию, предотвращающую перемещение растворенного вещества и воды между соседними клетками. Если вещества действительно преодолевают эпителиальный слой, это обычно происходит потому, что они селективно транспортируются самими клетками. Дискретные структуры кольцевидной формы, десмосомы, формируют собой основную структуру такой спайки. Они лежат близко к мембране или в ее пределах и связывают клетки в местах их соприкосновения. Другие специализированные места контакта (плотные контакты) необходимы для предотвращения потенциальных утечек; тогда как другие (щелевые контакты) используются для межклеточной коммуникации. В целом такие места контакта называют межклеточными контактами.

ЗАДАНИЯ: Наиболее светлым закрасьте А и G.

Для плазматической мембраны (F) используйте тот же цвет, что использован вами на развороте 1.

1. Начните с трехмерного изображения эпителиальных клеток справа. Завершив каждую структуру, переходите к соответствующей структуре на схеме поперечного разреза слева.

ЭПИТЕЛИАЛЬНЫЕ КЛЕТКИ

ДЕСМОСОМЫ ОБЕСПЕЧИВАЮТ ПЛОТНЫЙ КОНТАКТ

Десмосомы являются областями жесткой спайки между клетками, придающими ткани структурную целостность. В десмосоме весьма небольшое пространство между двумя клеточными мембранами, которое заполнено плотно упакованным нитевидным материалом, вероятно, цементирующим эти две клетки вместе. Существует два типа десмосом: опоясывающие десмосомы (непрерывные зоны примыкания мембран, окружающие клетку) и точечные десмосомы (примыкания мембран с небольшими областями контакта, часто сравниваемые с "точечными сварными швами").

ПЛОТНЫЕ КОНТАКТЫ ПРЕДОТВРАЩАЮТ ВЗАИМОПРОНИКНОВЕНИЕ ВЕЩЕСТВ И СОХРАНЯЮТ ПОЛЯРНОСТЬ КЛЕТОК

Плотные контакты формируют очень плотное примыкание между соседними клетками, не оставляя фактически пространства между ними. Эти соединения простираются вокруг всей окружности клетки, предотвращая утечку жидкостей и веществ. Они также сохраняют асимметрию клетки, препятствуя перемещению клеточных мембрано-ассоциированных белков в мембране вдоль окружности клетки, с одной стороны на другую.

ЩЕЛЕВЫЕ КОНТАКТЫ ОБЕСПЕЧИВАЮТ ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ

Щелевые контакты необходимы для связи между смежными клетками. Они состоят из шести цилиндрических белковых субъединиц, охватывающих плазматическую мембрану и внедряющихся на небольшое расстояние во внеклеточное пространство. Субъединицы связаны своими продольными осями, параллельными друг другу, формируя открытое пространство или канал приблизительно 1,5 нм шириной по всей длине структуры. Эти каналы действуют как поры, протягивающиеся тоннелем через мембрану, но не открывающиеся во внеклеточное пространство. Вместо этого каждая структура присоединяется к подобной структуре в смежной клетке, формируя общий тоннель с входом в одной клетке и выходом в смежной клетке. Эти тоннели достаточно широки, чтобы позволить проникать маленьким частицам растворенных веществ и основным ионам. Таким образом, щелевые контакты предусматривают прохождение электрических и химических сигналов между клетками, позволяя им функционировать одновременно. При определенных обстоятельствах (например, при повышении внутриклеточного кальция) каналы закрываются, отделяя данную клетку от других. Щелевые контакты особенно важны в координации работы сердечной и гладких мышц, а также активности эпителиальных клеток.

МИКРОВОРСИНКИ СУЩЕСТВЕННО УВЕЛИЧИВАЮТ ПОВЕРХНОСТЬ КЛЕТКИ

Микроворсинки являются мельчайшими пальцевидными выростами, которые нередко встречаются на апикальной поверхности эпителиальных клеток. Ими наиболее изобилуют ткани, функция которых состоит прежде всего в транспорте молекул через эпителиальный слой. Микроворсинки выгодны, потому что они значительно увеличивают площадь поверхности, доступную для транспорта (например, в кишечнике – в 25 раз). Нити актина, фиксирующиеся в основании клетки покровной ткани, в виде волокон протягиваются по всей длине микроворсинок, обеспечивая поддержку и вертикальное положение этих структур.

РЕСНИЧКИ ПЕРЕМЕЩАЮТ ЖИДКОСТИ И ИНЫЕ ВЕЩЕСТВА ВДОЛЬ ПОВЕРХНОСТИ КЛЕТОК

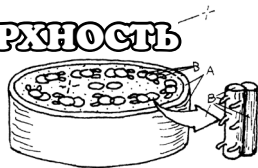
Реснички – очень длинные структуры, простирающиеся от апикальной поверхности, вовлечены в транспортировку веществ вперед (т.е. в тангенциальном направлении) по эпителиальной поверхности, а не через нее. Ими изобилуют дыхательные пути, маточные трубы и сама матка. Они функционируют путем "биения" (т.е. подобными кнуту движениями механически продвигаящими жидкости и некоторые частицы вперед по клеточной поверхности, но на самом деле они не бьют, а скорее проглаживают, поэтому часто говорят также о мерцании). Множество микрофиламентов управляют каждой ресничкой, обеспечивая эти движения.

Последняя содержит дополнительные структуры, которые тоже нужно будет раскрасить. Обратите внимание: A, D, L – все это части плазматической мембраны (F), раскрываемые, однако, разными цветами.

2. В списке названий обратите внимание на функции структур H-N в скобках и раскрасьте их серым.

АПИКАЛЬНАЯ ПОВЕРХНОСТЬ

РЕСНИЧКИ^А
 МИКРОТРУБОЧКА^В
 КИНЕТОСОМА^С
 МИКРОВОРСИНКИ^Д
 МИКРОФИЛАМЕНТ^Е (актин)



ЛАТЕРАЛЬНАЯ ПОВЕРХНОСТЬ

ЛАТЕРАЛЬНАЯ ПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ
 МЕМБРАНА^Г
 ПЛОТНЫЙ КОНТАКТ (НЕПРОНИЦАЕ-
 ЕМЫЙ)^Ж
 ДЕСМОСОМЫ:
 ОПОЯСЫВАЮЩАЯ^Н
 (ПРИМЫКАНИЕ КЛЕТКИ К КЛЕТКЕ)^К
 ТОЧЕЧНАЯ^Л
 ЩЕЛЕВОЙ КОНТАКТ^М
 (ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ КЛЕТОК)^П

БАЗАЛЬНАЯ ПОВЕРХНОСТЬ

ГЕМИДЕСМОМА^К (СЦЕПЛЕНИЕ)^Л
 БАЗАЛЬНАЯ ПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ
 МЕМБРАНА^Л

ТЕРМИНАЛЬНЫЙ УЗЕЛ^М

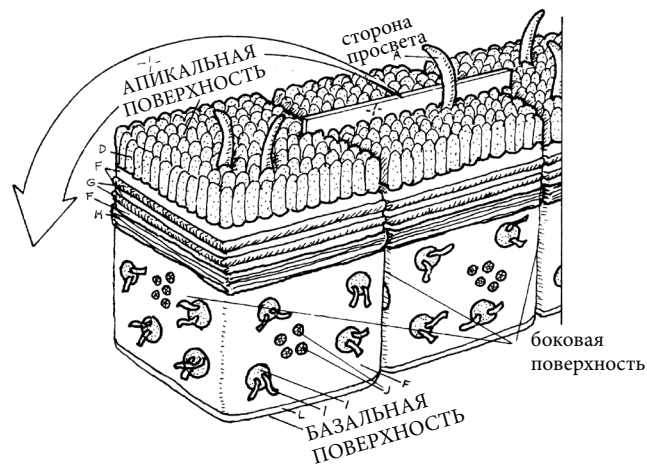
ЦИТОСКЕЛЕТ^Н (промежуточные филаменты)
 ВНЕКЛЕТОЧНОЕ ПРОСТРАНСТВО^О
 ПИТАТЕЛЬНЫЕ ВЕЩЕСТВА
 И МЕТАБОЛИТЫ^Р

ЩЕЛЕВЫЕ КОНТАКТЫ. Эпителиальные клетки буквально слеплены вместе, формируя слой покровной ткани тела или на полых органах, стенки органов и трубчатых или полых структур (кожа, почки, железы, а также внутренняя поверхность легких, пищеварительной системы, мочевого пузыря и кровеносных сосудов). У всех этих органов фактически 3 поверхности: (1) апикальная, направленная во внешнюю среду или в полость органа, (2) базальная, направленная ко кровотоку, а также (3) боковые, или латеральные, поверхности, которыми эпителиальные клетки отделяются друг от друга.

АПИКАЛЬНАЯ ПОВЕРХНОСТЬ иногда имеет микроворсинки и реснички. Микроворсинки увеличивают площадь апикальной поверхности в несколько раз. Активные филаменты, закорючающиеся в терминальном сцеплении и идущие по всей длине микротрубочек, обеспечивают жесткое положение эпителиоцита. Реснички участвуют в тангентальном транспорте веществ – вдоль поверхности эпителиальной клетки и, благодаря биению микротрубочек, вдоль эпителиального слоя по всей длине органа или полой трубки. Эти движения обеспечиваются микротрубочками, которые составляют каждую ресничку в формате 9 + 2 (9 пар микротрубочек в виде большой трубочки вокруг центральной пары). Каждая ресничка начинается с кинетосомы. Сгибается ресничка благодаря согласованному наклону-распрямлению микротрубочек, как волна бегущих на футбольном стадионе.

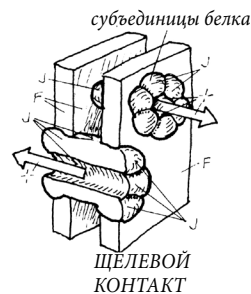
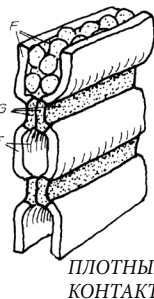
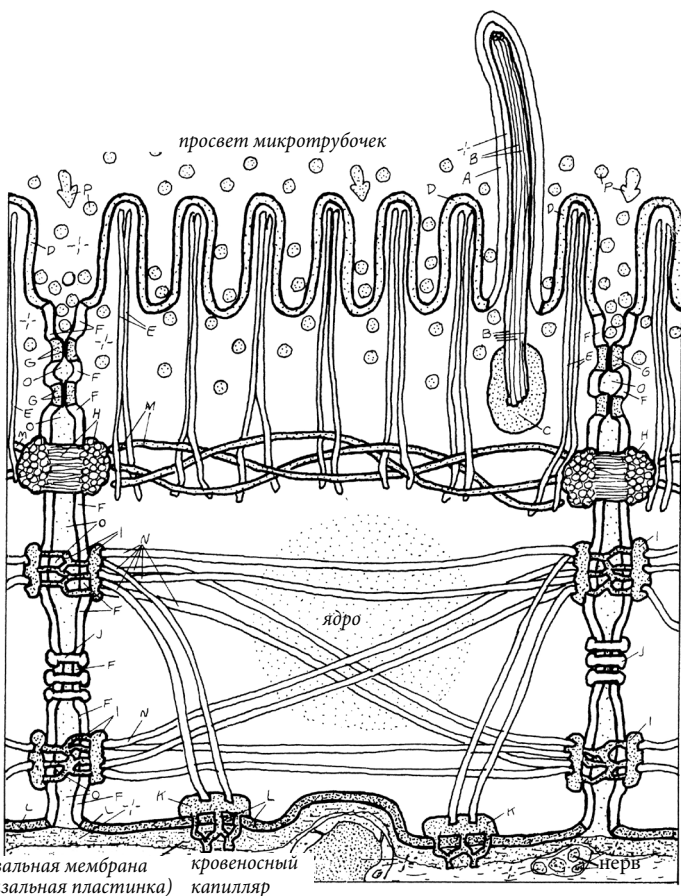
БОКОВАЯ ПОВЕРХНОСТЬ имеет 3 типа соединений:

1. десмосомы, плотно соединяющие соседние клетки,
2. плотные контакты, имеющие поры между клетками и, наконец,
3. щелевые контакты, обеспечивающие возможность клеток обмениваться электрическими и химическими сигналами.



Точечные десмосомы цементируют клеточные массы, в противном случае живые ткани были бы слишком рыхлыми. Между клетками имеются взаимопроницающие пучки филаментов, и эта часть цитоскелета обеспечивает механическую прочность. Опоясывающие десмосомы окружают всю клетку цементом филаментов. Внутри же клетки из опоясывающей десмосомы проникает пучок цилиндрических актиновых филаментов (показаны в срезе), не слишком плотно соединяющих соседние мембраны клеток.

БАЗАЛЬНЫЕ ПОВЕРХНОСТИ плазматических мембран соединены с базальной мембраной (базальной пластинкой), пористой структурой, содержащей коллаген и гликопротеины, которая отделяет эпителиальные клетки от подлежащей соединительной ткани, нервов и кровеносных сосудов. Соединение усилено гемидесмосомами (фактически это половинки точечных десмосом).



Ни одна клетка не живет вечно. За немногими исключениями (нервные и мышечные клетки), клетки вашего тела не являются теми же, что были всего несколько лет назад. "Старые" клетки изнашиваются, отмирают и все время заменяются новыми. В среднем клетки кишечника живут лишь 36 часов, лейкоциты – 2 дня, эритроциты – 4 месяца; в то время, как клетки головного мозга могут жить в течение 60 лет или больше. Рост организма также требует производства новых клеток. Когда размер клетки увеличивается, она становится менее эффективной, потому что расстояние от плазматической мембраны до более глубоких структур клетки увеличивается, делая транспорт таких важных веществ, как O_2 и CO_2 в клетку и из клетки более сложным. Этого не происходит, поскольку рост осуществляется прежде всего путем увеличения числа клеток, а не размера самих клеток.

ДЕЛЕНИЕ КЛЕТОК

При клеточном делении одна родительская делится на две дочерних, новых клетки. Несмотря на то, что некоторые характеристики (например, вес) дочерних клеток могут отличаться от родительских, клетки идентичны по самому важному показателю: они обе несут тот же фундаментальный набор генетических инструкций, управляющих их действиями и воспроизводством. Этот набор команд, генетический код, обеспечивается подробной структурой ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота) – молекулы, упакованной в ядре клетки. Репликация молекул ДНК и их распределение к каждой дочерней клетке гарантирует постоянство характеристик клетки после каждого деления. Процессы, вовлеченные в клеточный цикл, протекают в три фазы.

1. **Интерфаза:** Увеличивается масса клетки – это происходит посредством синтеза различных молекул, включая точную копию ДНК. Ту часть интерфазы, в которой происходит синтез ДНК, называют периодом S; этому предшествуют и два сопроводительных "промежуточных" периода под названием G1 и G2 соответственно (см. иллюстрацию). Во время периода центриоли также дублируются.

2. **Митоз:** ДНК реплицируется и распределяется между будущими дочерними клетками – после G2 клетка входит в стадию митоза, на которой реплицированные ДНК будут растянуты к противоположным концам клетки при подготовке к заключительным этапам, в которых клетка разделяется надвое (соответствуют диаграммам в иллюстративной части разворота). Митоз начинается, когда молекулы ДНК, раскрученные во время интерфазы, становятся сильно конденсированными и уплотняются в палочковидные тельца, известные как хромосомы. На данном этапе каждая хромосома разделяется продольно на две идентичных половины, называемые хроматидами. Каждая хроматида содержит копию дублированной ДНК вместе с определенными белками, обеспечивающими как бы строительные леса для длинных молекул ДНК и помогающими регулировать активность ДНК. Между тем, ядерная оболочка начинает разрушаться, а вне ядра центриоли мигрируют к противоположным концам клетки, чтобы сформировать структуру из определенным образом сконфигурированных микротрубочек, называемую веретеном деления. Каждая хромосома, связанная с этими микротрубочками, выстраивается в линию на экваторе клетки таким образом, что две хроматиды присоединяются к микротрубочкам, идущим к противоположным концам клетки. Микротрубочки в определенный момент натягивают хроматиды, перемещая их к противоположным полюсам клетки. Наконец, хроматиды на обоих полюсах клетки начинают раскручиваться, деконденсироваться, в то время как вокруг каждого из наборов хроматид формируется новая ядерная оболочка.

3. **Цитокинез:** Клетка делится – это заключительный этап. Происходит разделение цитоплазмы, формируется борозда деления, становясь все более и более глубокой, пока изначальная клетка не перетянется надвое, а ядра дочерних клеток, сформированные во время митоза, не окажутся в отдельных клетках. В этот момент дочерние клетки входят в стадию G1 интерфазы, замыкая цикл.

РЕПЛИКАЦИЯ ДНК

Если ДНК является носителем наследственной информации, возникают два важных вопроса. Во-первых, как ДНК тиражируется так, чтобы передаваться в неизменном виде из поколения в поколение? Во-вторых, каким образом ДНК несет информацию, необходимую для регуляции функций клеток? Ответы на оба вопроса касаются информации о химической структуре ДНК.

ДНК формирует двойную спираль – Молекула ДНК содержит две чрезвычайно длинных цепочки "остова" из множества молекул пятиуглеродного сахара (дезоксирибозы), соединенных фосфатной связью (т.е. сахар-фосфат-сахар-фосфат...). Как ноги лестницы, эти цепочки остова идут параллельно друг другу. Они равномерно связаны между собой азотистыми основаниями, формирующими "ступеньки" лестницы. Требуется два основания, чтобы покрыть расстояние между ногами; основания связаны между собой в центре слабыми химическими связями – водородными связями. Наконец, ноги лестницы сворачиваются в спиральную структуру с одним полным оборотом на каждые десять "ступеней" лестницы. Так как каждая нога лестницы формирует свой завиток, ДНК является двойной спиралью.

Пары оснований А-Т и Г-Ц комплементарны. Определенные основания, формирующие ступеньки и их относительное размещение в пределах структуры лестницы, являются ключевыми в структуре ДНК. Только четыре разновидности азотистых оснований входят в состав ДНК: аденин (сокращенно А), гуанин (Г), цитозин (Ц) и тимин (Т). Для формирования каждой поперечины лестницы требуется два из них, но не любые два. Два основания, как частички в пазле, должны иметь строго определенный размер и форму, чтобы иметь возможность соединиться (образовать водородные связи) в пределах данной структуры. Анализ структуры ДНК показывает, что ступеньки могут быть сформированы комбинацией А с Т (А-Т) или Г с Ц (Г-Ц), а все другие возможные комбинации, такие как А-А, А-Ц или Г-Т, не будут работать. А-Т и Г-Ц называются комплементарными парами азотистых оснований.

Репликация требует разделения и восстановления связей пар оснований. Представьте, что вы и другой человек захватываете ногу лестницы и тянете в разные стороны. Она сломается "по швам", т.е. в центре ступенек, где комплементарные пары азотистых оснований скрепляются относительно слабыми водородными связями. Каждый из вас берет одну половину структуры, состоящую из одной длинной ноги с одним основанием из пары на каждой ступеньке, после чего отдельно друг от друга начинаете воссоздавать другую половину. Восстановление недостающей ноги не является проблемой; это всегда та же последовательность дезоксирибозы и фосфата. Но основания также четко определены: к каждому А на нити вы присоединяете Т, к каждому Т – А, к каждому Г – Ц, а к каждому Ц – Г. Итак, вы восстановили точную копию оригинальной ДНК – точнее не бывает. И ваш партнер – тоже. Теперь вместо оригинала у вас имеется две копии – произведена точная последовательная репликация ДНК. Подобный процесс имеет место и в клетке, только здесь нити отделяются постепенно и синтез новой ДНК чуть-чуть запаздывает относительно клеточного деления. Этот процесс осуществляется с помощью специальных ферментов – ДНК-полимераз. Обсуждением нашего второго вопроса, каким образом ДНК несет наследственный материал, мы займемся на развороте 4.

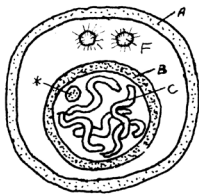
ЗАДАНИЯ: Для D используйте темный цвет.

1. Начните с верхнего изображения клеток, затем переходите по фазам клеточного цикла, изображенным непосредственно под верхней иллюстрацией.

2. Раскрасьте фазы клеточного цикла, начиная с интерфазы, изображенной недалеко от верхнего левого угла, и заканчивая митозом и цитокинезом.

3. Закрасьте схематическое изображение репликации молекулы ДНК справа. Отметьте, что основания гуанин (Г) и цитозин (Ц) помечаются поперечной штриховкой.

ИНТЕРФАЗА C

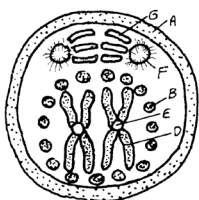


Во время интерфазы: 1. Раскрученная ДНК (в виде хроматина) реплицируется. 2. После репликации ДНК активно управляет РНК и белковым синтезом, поскольку это нужно для деления клетки. 3. Клеточный центр удваивается.

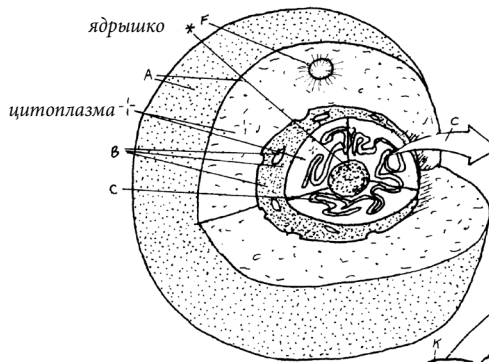
ПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ МЕМБРАНА А
 ЯДЕРНАЯ ОБОЛОЧКА В
 ХРОМАТИН С
 ХРОМОСОМА (46) D
 КИНЕТОСОМА Е
 ЦЕНТРИОЛЬ F
 ВОЛОКНА ВЕРЕТЕНА ДЕЛЕНИЯ G

РЕПАЛИКАЦИЯ ДНК C²

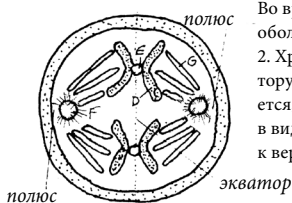
МИТОЗ D' ПРОФАЗА D-



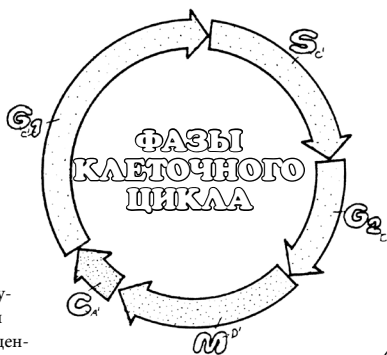
Во время профазы: 1. Ядерная оболочка начинает разрушаться. 2. Две копии ДНК начинают скручиваться все сильнее и сильнее, благодаря чему формируются хромосомы. 3. Центриоли теперь две, и они отходят каждая к своему полюсу клетки (на этой иллюстрации полюса расположены справа и слева). 4. Клеточные центры образуют микротрубочки, за счет чего формируется митотический аппарат (веретено деления).



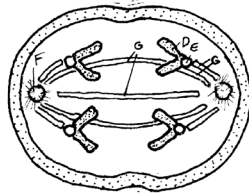
МЕТАФАЗА D'



Во время метафазы: 1. Ядерная оболочка и ядрышко исчезли. 2. Хромосомы выстроены по экватору клетки (он лишь подразумевается, и на иллюстрации изображен в виде линии от низа страницы кверху).

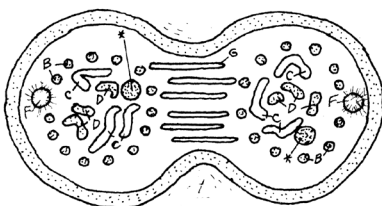


АНАФАЗА D'



Во время анафазы: 1. Микротрубочки прикрепляются к белкам (кинетохорам), отходящим от центрального участка (центромеры) хроматиды. 2. Сестринские хроматиды тянутся микротрубочками веретена деления к противоположным полюсам клетки.

ТЕЛОФАЗА D'

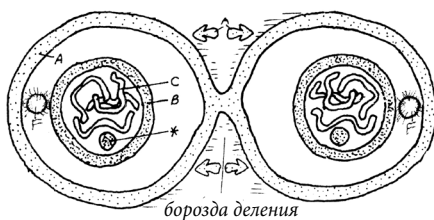


Во время телофазы: 1. Новая ядерная оболочка формируется вокруг набора хромосом каждого полюса, появляются новые ядра и ядрышки. 2. Хромосомы раскручиваются, формируя хроматин. 3. Волокна веретена деления исчезают.

ИСХОДНАЯ НИТЬ C² ОСНОВАНИЯ:

АДЕНИН А, ТИМИН Т
 ГУАНИН, ЦИТОЗИН Г
 ВОДОРОДНАЯ СВЯЗЬ
 ДНК-ПОЛИМЕРАЗА К
 НОВАЯ НИТЬ
 ОСТОВ МАКРОМОЛЕКУЛЫ L

ЦИТОКИНЕЗ A-



Во время цитокинеза две дочерние клетки обособляются. Борозда деления, сужаясь, формирует перетяжку по экватору и в конце концов расщепляет клетку надвое. При этом борозда деления намечается еще в анафазу.

Репликация – это процесс, при котором молекула ДНК полностью копируется. Дублированная двуцепочечная ДНК разворачивается, постепенно уничтожая даже те немногочисленные места соединения двух макромолекул, что оставались после репликации (а каждая из них, напротив, не делится надвое, поскольку водородные связи между основаниями – аденином, тиминном, гуанином и цитозином – прочно удерживают комплементарные нити спирали). Каждая спираль представлена остовом (ноги лестницы) и азотистыми основаниями (ступеньки лестницы). Такие ферменты, как ДНК-полимеразы, позволяют осуществлять сбоку каждой макромолекулы по точной копии. Биополимер ДНК состоит из мономеров – нуклеотидов (каждый из них представляет собой основание, сахар и фосфат). Точность копирования достигается за счет комплементарности оснований. А именно, аденин всегда присоединяет тимину (и наоборот); гуанин – всегда только к цитозину (и наоборот).

Чтобы понять, как ДНК управляет клеткой, мы должны начать с упоминания о том, что такие процессы, как рост, воспроизводство, секреция и подвижность, могут быть осуществлены в конечном итоге путем последовательных химических реакций. Из большого числа структур, которые теоретически могли бы сформироваться из химических веществ, содержащихся в клетке, только некоторые производятся самой клеткой. Эти продукты "отобраны" влиянием ферментов – катализаторов, придающих нужную скорость определенным биохимическим реакциям. Представленные самим себе, большинство потенциальных реакций происходят слишком медленно, чтобы что-то дать клетке. Наличие специфического фермента "включает" определенную реакцию путем её ускорения. Таким образом, ферменты управляют химическими реакциями и активностью клеток. Но что управляет самими ферментами? Они сделаны из белка и синтезируются в каждой клетке. Из этого следует, что то, что контролирует синтез белка, контролирует и то, какие ферменты присутствуют и активны в данный момент, и поэтому управляет всей клеткой. ДНК играет ключевую роль в этих процессах, поскольку содержит подробные планы относительно каждого синтезирующегося белка. Это определяет рост и развитие отдельных клеток, тканей, а потому – и всего организма.

БЕЛКИ СОСТОЯТ ИЗ АМИНОКИСЛОТ

Белки являются гигантскими молекулами, построенными путем соединения большого числа аминокислот друг с другом в цепочку посредством специальных химических связей – пептидных связей. Существует только 20 различных видов аминокислот, и, поскольку белки нередко содержат мономеров, один и тот же вид аминокислотных остатков должен появиться больше, чем в одном положении на протяжении пептидной цепочки. Мы можем сравнить аминокислоты с буквами алфавита, а молекулы белка – с огромными словами. Как слово определяется точной последовательностью букв, так же белок (и его свойства) – определенной последовательностью аминокислот внутри цепочки. Из этого следует, что, если ДНК содержит "проекты" белкового строительства, она должна содержать последовательность аминокислот этого белка. Но как?

КАЖДАЯ АМИНОКИСЛОТА КОДИРУЕТСЯ ТРИПЛЕТОМ ОСНОВАНИЙ

ДНК (разворот 3) состоит из большого числа стандартных блоков, азотистых оснований, и свойства двухцепочечной молекулы ДНК определяются последовательным размещением этих оснований как "ступенек" в лестнице. Каждая ДНК также похожа на огромное слово с основаниями, представляющими буквы. Однако несмотря на то, что белки кодируются 20-буквенным "алфавитом" (20 аминокислот), ДНК имеет только четыре основания: аденин (А), гуанин (Г), цитозин (Ц), и тимин (Т). Так или иначе, последовательность всего четырех различных видов оснований вдоль ДНК предоставляет код для описания 20 различных видов аминокислот в белковой цепочке. Не может быть непосредственного соответствия букв в этих двух алфавитах, поскольку, если бы каждое основание соответствовало единственной аминокислоте, то ДНК была бы в состоянии закодировать только те белки, что содержат самое большее четыре различных аминокислоты. Вместо этого, чтобы закодировать каждую аминокислоту, используется последовательность из трех оснований – триплет. Например, когда основания Ц, Ц, Г, расположены одно непосредственно после другого в лестнице ДНК, то это – код для аминокислоты глицина; последовательность А, Г, Т кодирует аминокислоту серин. Последовательность Ц, Ц, Г, А, Г, Т является кодом части белка, где серин следует за глицином. При помощи троек оснований, где каждое используется один раз, можно сформировать 64 уникальных комбинации (например, ААА, ААГ...ЦЦА, ЦЦГ, ЦЦТ... ТТЦ... и т.д.), т.е. намного больше, чем необходимо, чтобы закодировать 20 аминокислот.

ЭКСПРЕССИЯ ГЕНОВ И СИНТЕЗ БЕЛКА

ИНФОРМАЦИОННЫЕ И ТРАНСПОРТНЫЕ РНК

Как же клетки переводят код с языка нуклеиновых кислот на язык аминокислот и строят белки? ДНК всегда остается в ядре, а белки синтезируются в цитоплазме. Первый шаг должен включать копирование "проектов" и транспортировку их в цитоплазму в процессе, называемом транскрипцией. Транскрипт (копия) генетического кода является молекулой, называемой информационной рибонуклеиновой кислотой (иРНК), перемещающейся в цитоплазму, где она связывается с частицами, названными рибосомами – местами сборки белков. Между тем, другие молекулы РНК, тРНК (транспортные рибонуклеиновые кислоты), специфически связывают в цитоплазме свободные аминокислоты, готовые к использованию. Каждая молекула тРНК с определенной аминокислотой мигрирует к рибосомам, где ее аминокислота будет использоваться в правильной последовательности, она отделится от тРНК и присоединится к растущей белковой цепочке.

ТРАНСКРИПЦИЯ: иРНК НЕСЕТ "ИНФОРМАЦИЮ"

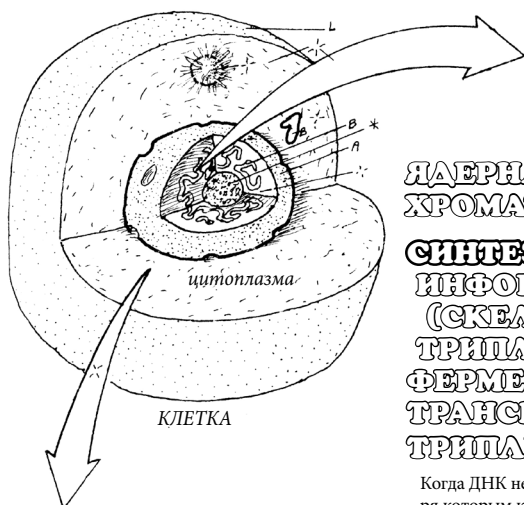
Учитывая этот сценарий, возникают две проблемы. Первой является транскрипция: как "проекты" – фрагменты ДНК – копируются на РНК? Второй является трансляция: как код используется так, чтобы аминокислоты были связаны в белке в надлежащей последовательности? В основе ответов на оба вопроса – близкая структура РНК и ДНК. Они отличаются лишь тем, что (1) у них в остове – разные сахара (дезоксирибоза и рибоза); (2) РНК является обычно одноцепочечной, содержащей только одну ногу лестницы вместе с азотистыми основаниями, формирующими половины "ступенек" вдоль ее длины; и (3) если и ДНК, и РНК содержат А, Г и Ц, то Т заменяется в РНК на очень похожий нуклеотид – урацил (У). Таким образом, РНК является аналогичной ДНК молекулой "с четырехбуквенным алфавитом": А, Г, Ц и У. Вся РНК, но в особенности иРНК, сформирована на матрице ДНК таким же образом, как происходит репликация ДНК. Двухцепочечная ДНК сама себе чуть-чуть "растягивает молнию", и одна из ног служит шаблоном для строительства РНК. Как и в синтезе ДНК, последовательность оснований в РНК комплементарна последовательности в матрице ДНК, сформировавшей ее. Часть ДНК с последовательностью АГАЦГТЦТ, например, сформирует фрагмент РНК с последовательностью УЦУАГААЦА. Каждую триплет (три буквы) в иРНК называют кодоном. Проблема транскрипции решена путем строительства нити РНК, не дублирующей последовательность оснований исходной ДНК, а скорее содержащей комплементарную последовательность оснований, таких как кодоны.

ТРАНСЛЯЦИЯ: взаимодействие иРНК и тРНК

Молекулы тРНК имеют форму трилистника. Стебель такого трилистника содержит место связывания аминокислоты, а петля – определенный набор трех оснований (названный антикодоном), являющийся кодом для аминокислоты, которая будет связана с этой тРНК. Поскольку кодоны иРНК содержат дополнительные основания по сравнению с ДНК и, следовательно, к коду аминокислоты, то иРНК и тРНК имеют комплементарные наборы оснований и легко создадут свободные водородные связи. Транспортные РНК выстраиваются в линию вдоль иРНК, как это показано на рисунке, так, чтобы аминокислоты были теперь в нужной последовательности и могли быть соединены между собой пептидной связью. Фактически, рибосома протаскивает через себя нить иРНК и, как на иллюстрации, взаимодействует одновременно только с двумя аминокислотами. После того, как пептидная связь между этими двумя аминокислотами сформирована, тРНК отделяется, оставляя свободное положение для связи со следующей тРНК (и соответственно, переносимой ею аминокислоты) с комплементарным антикодом. Таким образом, белковая цепочка растет, пока заключительные один—два кодона на иРНК (так называемые стоп-кодона) не просигнализируют об окончании биосинтеза белка. После процесса трансляции белки часто видоизменяются путем сворачивания, сокращения или добавления углеводов в процессе, названном *посттрансляционной модификацией*.

ЗАДАНИЯ: Для Е используйте темный цвет, а для Г – светлый. Для упаковки ядра (А), хроматина (В) и мембраны клетки (Л) используйте те же цвета, что на предыдущем развороте. Имейте в виду, что триплеты кодонов (Е) и антикодонов (Н) должны быть разных цветов для контрастности, хотя они являются комплементарными основаниями.

1. Начните с верхней иллюстрации клетки.
2. Начните с раскраски "поведения" клеточного ядра (изображено справа).
3. Раскрасьте схему синтеза белка на нижней трети разворота.



ТРАНСКРИПЦИЯ ДНК → РНК
(В ЯДРЕ)

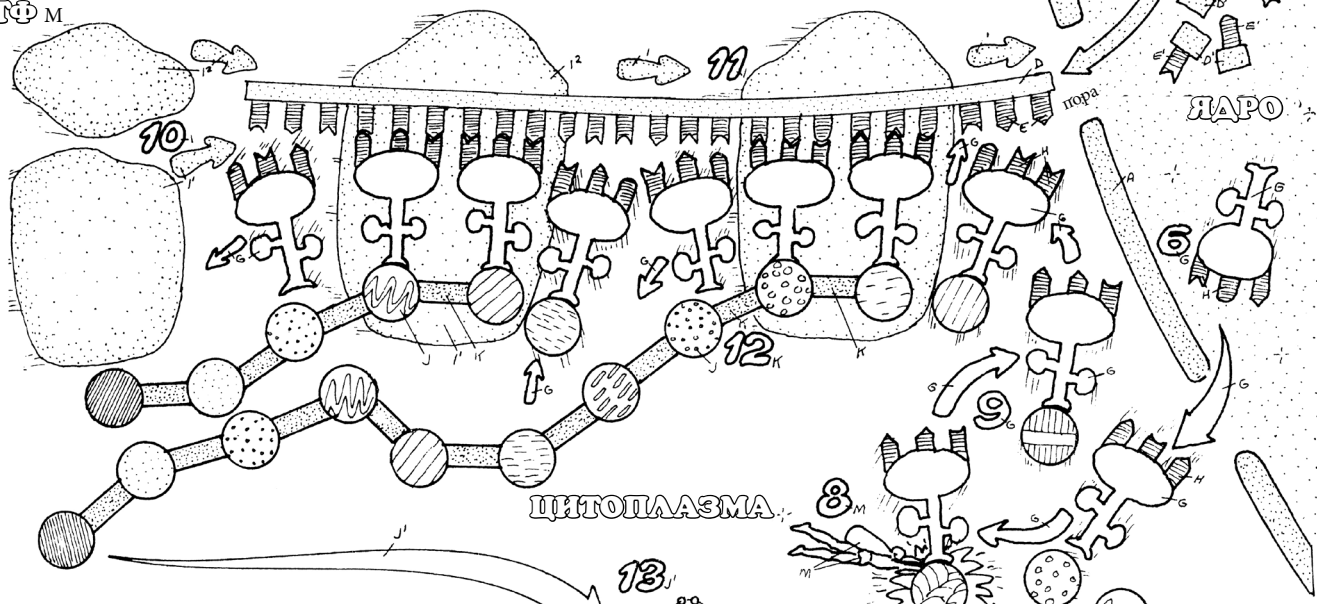
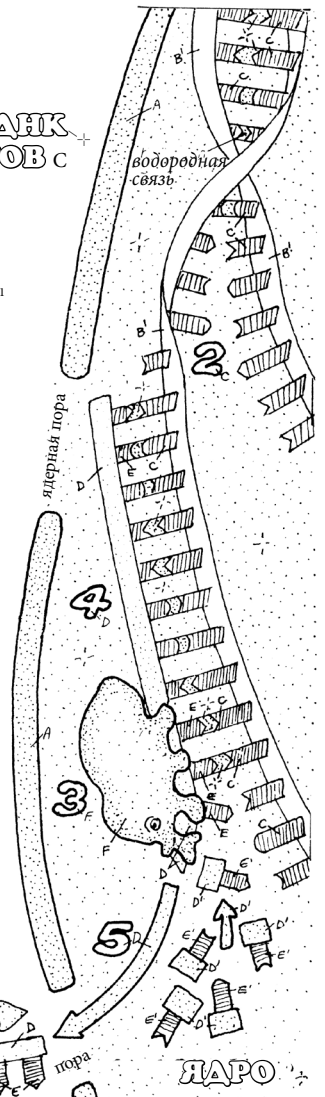
ЯДЕРНАЯ ОБОЛОЧКА А
ХРОМАТИН В

СПИРАЛЬ ДНК
ОСНОВ С

СИНТЕЗ РНК:
ИНФОРМАЦИОННАЯ РНК
(СКЕЛЕТ МАКРОМОЛЕКУЛЫ) D'
ТРИПЛЕТЫ КОДОНОВ (ОСНОВАНИЯ) E'
ФЕРМЕНТЫ РНК-ПОЛИМЕРАЗЫ F
ТРАНСПОРТНАЯ РНК (тРНК) G
ТРИПЛЕТЫ АНТИКОДОНОВ H

ТРАНСКРИПЦИЯ ДНК → БЕЛОК
(В ЦИТОПЛАЗМЕ)

РИБОСОМА Г
БОЛЬШАЯ Г'
СУБЪЕДИНИЦА Г''
МАЛАЯ
СУБЪЕДИНИЦА
АМИНОКИСЛОТА I
ПОЛИПЕПТИДНАЯ
ЦЕПОЧКА J'
ПЕПТИДНАЯ СВЯЗЬ K
КЛЕТОЧНАЯ
МЕМБРАНА L
АТФ M



ПОСТТРАНСЛЯЦИОННАЯ МОДИФИКАЦИЯ ПОЛИСАХАРИД

Часто завершение синтеза полипептида (когда говорят: "трансляция завершена") требует формирования более сложной белковой структуры (13) или разделения на более мелкие молекулы (14), иначе белок не выполняет своей функции. В некоторых случаях добавляются полисахариды (15).