

Лекция №9

КЛЕТКА. ОРГАНИЗАЦИЯ, СТРОЕНИЕ, ХИМИЧЕСКИЕ СОСТАВ, БИОЛОГИЧЕСКИЕ ФУНКЦИИ. БИОМЕМБРАНЫ. ЗОННО-БЛОЧНАЯ МОДЕЛЬ

Клетка (*cellula*) – микроскопическое образование, элементарная живая система, основная структурная единица организма, способная к самовоспроизведению, саморегуляции и самовозобновлению. Проявление свойств жизни, таких, как воспроизведение (размножение), обмен веществ и др. осуществляется на клеточном уровне и протекает при непосредственном участии белков — основных элементов клеточных структур.

Клетка была открыта английским микроскопистом Р. Гуком в 1665 году. Клетка – предмет изучения цитологии.

Величина ее от 10^{-6} до 10^{-4} м, достигает в длину 1,5 м (нейроны). Форма клеток также различна. В организме человека бывают: шаровидные, веретеновидные, чешуйчатые (плоские), кубические, звездчатые, столбчатые (призматические), отростчатые (древовидные).

Клетка - центр хранения генетической информации.

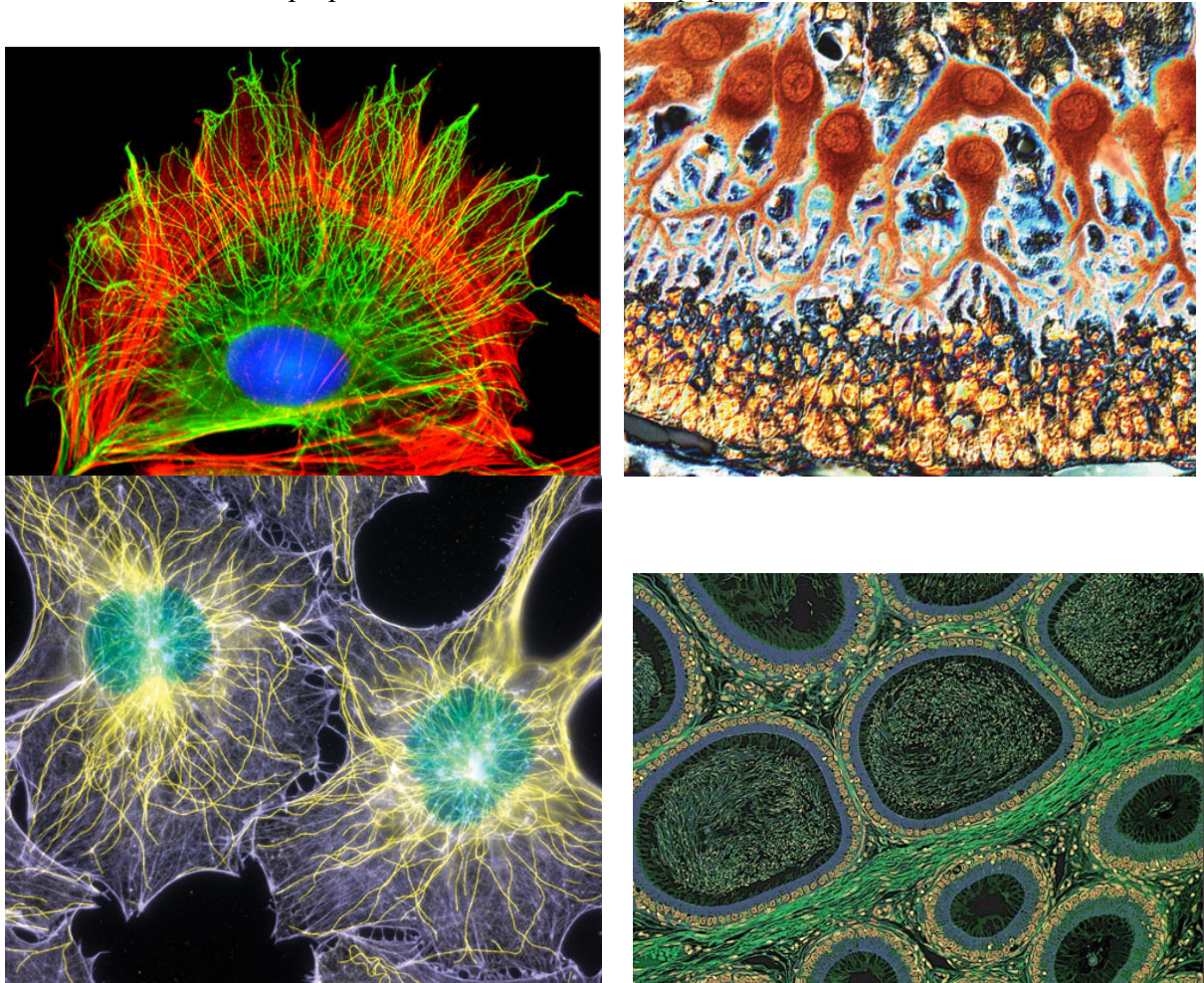


Рис. 1. Клетки животных: почка хомяка, мозг мыши, фибробласты* мыши, яичко крысы

* Основная клеточная форма соединительной ткани организма, вырабатывают волокна и основное вещество соединительной ткани.

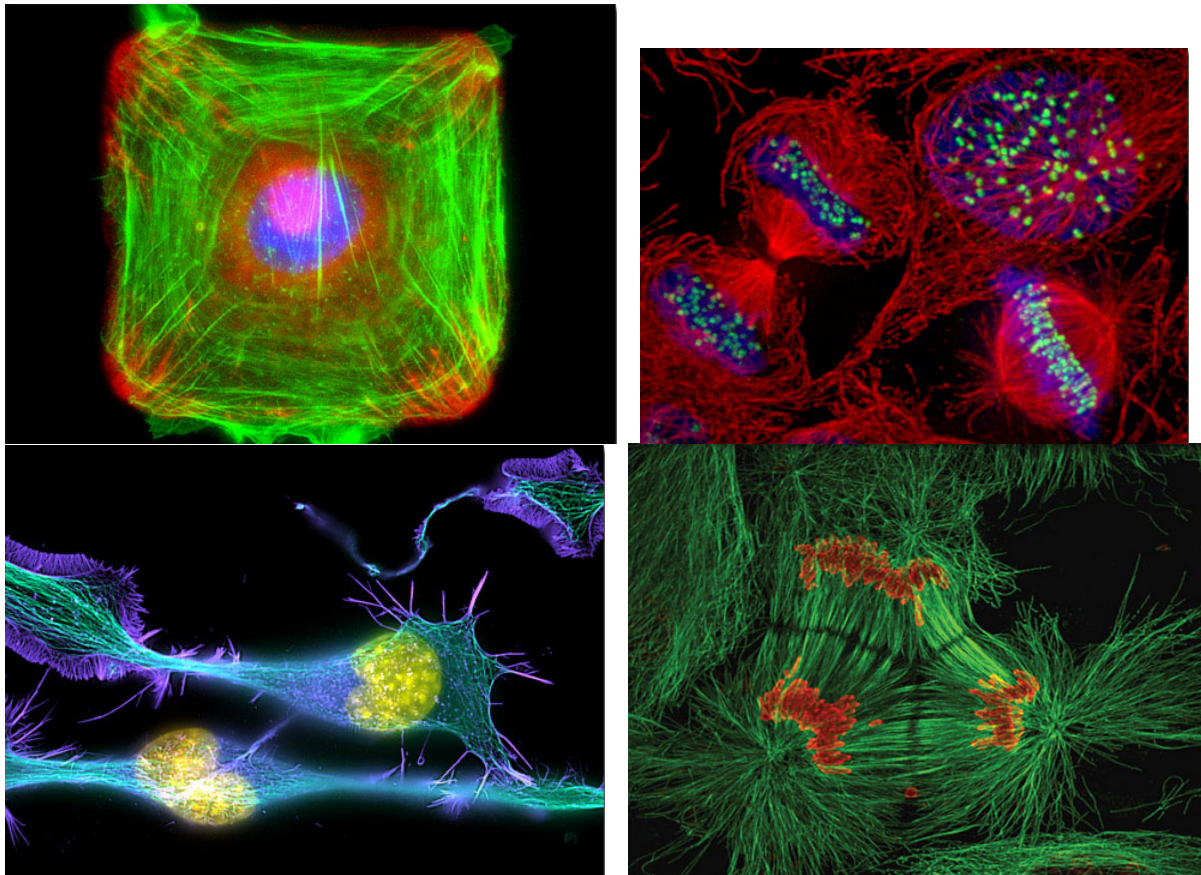


Рис. 2. Клетки человека: эндотелиальные^{*}, митотические^{**}, нейроны, деление
эпителиальных^{***} клеток

КЛЕТОЧНАЯ ТЕОРИЯ

Несмотря на сложность строения биологических макромолекул и их способность самостоятельно осуществлять многие функции, элементарными живыми системами, основными структурными и функциональными единицами всех живых организмов, способными к самообновлению, саморегуляции и самовоспроизведению, являются не макромолекулы, а КЛЕТКИ. Представление о клетках как о маленьких, окруженных мембраной полостях, заполненных концентрированным водным раствором химических веществ, устарело. Современные исследования показывают, что *специфические взаимодействия* макромолекул образуют и поддерживают структурные элементы клетки и образуют упорядоченные молекулярные конвейеры, делая клетку похожей скорее на машину, чем на химический реактор. Даже самые простые клетки значительно сложнее, чем обычно считают, и построены они куда более искусно, чем любой из до сих пор сконструированных компьютеров. Изложенный в этой и последующих лекциях материал является попыткой показать исключительную тонкость и гибкость биологической организации клеток, обеспечивающую их высокорациональное поведение.

Клетка была открыта Робертом Гуком (R. Hooke) в 1665 г., он же ввел сам термин "клетка" ("cellula"). Однако обобщение основных представлений о клеточном строении живых организмов, известное как *клеточная теория*, было сформулировано лишь в 1838-1839 гг. ботаником Маттиасом Шлейденом (M.J. Schleiden) и зоологом

* Эндотелий – специализированные клетки животных и человека, выстилающие внутреннюю поверхность кровеносных и лимфатических сосудов, а также полостей сердца.

** Делящиеся клетки. На рис изображены микрочанальцы, кинетохор (механические центр хромосомы, к которому прикрепляются нити веретена деления клетки) и ДНК.

*** Покровные клетки.

Теодором Шванном (Т. Schwann). Современная клеточная теория включает следующие положения: 1) клетка - основная единица строения и развития всех живых организмов, наименьшая единица живого; 2) клетки разных организмов сходны (гомологичны) по своему строению, химическому составу, основным проявлениям жизнедеятельности и обмену веществ; 3) размножение клеток осуществляется только путем деления (клетка от клетки); 4) в сложных многоклеточных организмах клетки специализированы и образуют ткани; они тесно связаны между собой и включены в единую систему нервной и гуморальной регуляции.

Существует два больших класса клеток - ПРОКАРИОТИЧЕСКИЕ и ЭУКАРИОТИЧЕСКИЕ. Наиболее просто устроенные мельчайшие прокариотические клетки имеют самое древнее происхождение: ископаемые остатки этих клеток, возраст которых составляет более 3 млрд. лет, были найдены в древних сланцах в Африке и в Австралии. Прокариотические клетки представлены различными видами одноклеточных микроорганизмов - *бактерий*. В прокариотической клетке генетический материал (ДНК) локализован в довольно неупорядоченном, не окруженном мембраной тельце, называемом *нуклеоидом*. Эукариотическая клетка, напротив, содержит высокоорганизованное, очень сложное ядро, окруженное ядерной оболочкой, состоящей из двух мембран. Эукариотические клетки, возникшие, вероятно, на 1 млрд. лет позднее прокариотических, отличаются также большими размерами и более сложной организацией. Из эукариотических клеток состоят все одноклеточные и многоклеточные растения, животные и грибы.

Клетки почти всегда имеют микроскопические размеры. Размеры прокариотических клеток составляют от 0,5 до нескольких мкм. Например, клетки наиболее распространенной и изученной бактерии *кишечной палочки (Escherichia coli)* имеют форму цилиндра высотой 2 мкм и диаметром 0,8 мкм. Средний диаметр животных клеток - 10-20 мкм, а растительных - 30-40 мкм. Такие размеры клеток являются следствием определенных ограничений. Самая маленькая из известных клеток - *Mycoplasma* - имеет диаметр около 0,33 мкм и не может быть намного меньше, чем она есть, просто из-за того, что молекулы, из которых она построена, имеют размеры, задаваемые размерами атомов углерода, водорода, кислорода и азота. Для обеспечения жизнедеятельности клетки необходимо, чтобы она содержала определенное число макромолекул, поэтому, если бы клетки были меньше, они должны были быть построены из более мелких атомов или молекул. С другой стороны, клетки, не могут быть намного больше, чем они есть, потому что в этом случае скорости химических реакций в клетках были бы ограничены скоростью диффузии молекул питательных веществ внутри клетки. Другое ограничение на большие размеры связано с существованием оптимального соотношения между площадью поверхности и объемом клеток. При увеличении размеров клеток объем возрастает гораздо быстрее, чем площадь поверхности, что приводит к резкому уменьшению числа молекул питательных веществ на единицу объема, проникших в клетку за единицу времени.

Существование диффузионных ограничений объясняет, почему эукариотические клетки крупнее, чем прокариотические: цитоплазма эукариотических клеток разделена мембранами на *компартменты* в значительной мере для того, чтобы облегчить возможность быстрых взаимодействий между специфическими молекулами за счет сокращения пути, который они преодолевают, прежде чем встречаются и вступают в реакцию друг с другом. Растительные клетки крупнее животных, во-первых, из-за присутствия крупной центральной вакуоли, которая сама является довольно химически инертным компартментом, тогда как объем цитоплазмы растительной клетки относительно невелик, и, во-вторых, из-за осуществления *циклоза* - постоянного активного (с затратой энергии) движения цитоплазмы со скоростью 0,2-0,4 мм/мин, снижающего диффузионные ограничения. Однако нередко встречаются особые случаи большого размера клеток. Это наблюдается в случаях, когда клетка не

осуществляет активные химические превращения, а служит просто как резервуар для запаса и хранения веществ, например, яйцеклетки (у птиц обычно несколько см в диаметре, рекорд - яйцеклетка сельдевой акулы диаметром 22 см) или клетки мякоти плодов (у citrusовых до 10 мм). Другой частый случай – увеличение размеров клеток благодаря многократному повторению внутренних элементов клеточной информационных РНК в цитоплазме и позволяет многоядерным клеткам быть крупнее одноядерных, поскольку снижает ограничения, связанные с диффузией РНК из ядра. Повторения внутренних структурных элементов часто приводят к увеличению длины клеток при сохранении их микроскопического диаметра (например, у животных мышечные клетки длиной до нескольких см, нервные клетки с отростками длиной до 1 м, а у растений клетки флоэмы длиной до 5 мм).

Число клеток в многоклеточных организмах различно. У примитивных беспозвоночных оно составляет от нескольких сотен до 10^4 , а в человеческом организме насчитывают порядка 10^{14} клеток. Такого же порядка число клеток в дереве. В слоне примерно в 6,5 раз больше клеток, чем в человеке. Получившиеся делением одной исходной клетки *зиготы*, клетки многоклеточного организма разнообразны по своему строению и функциям. Так, среди 10^{14} клеток человеческого организма выделяют более 1000 различных разновидностей. Процесс приобретения клетками стойких внутренних различий между собой, связанных с выполнением специфических функций, называется клеточной ДИФФЕРЕНЦИРОВКОЙ. Дифференцировка всегда связана с синтезом специфических белков. Например, клетки эпидермиса кожи синтезируют структурный белок коллаген, мышечные клетки - сократительный белок миозин, клетки сетчатки глаза - зрительный белок опсин и т.д. Возникает вопрос: имеют ли дифференцированные клетки одинаковый геном или утрачивают часть генетического материала в ходе делений?

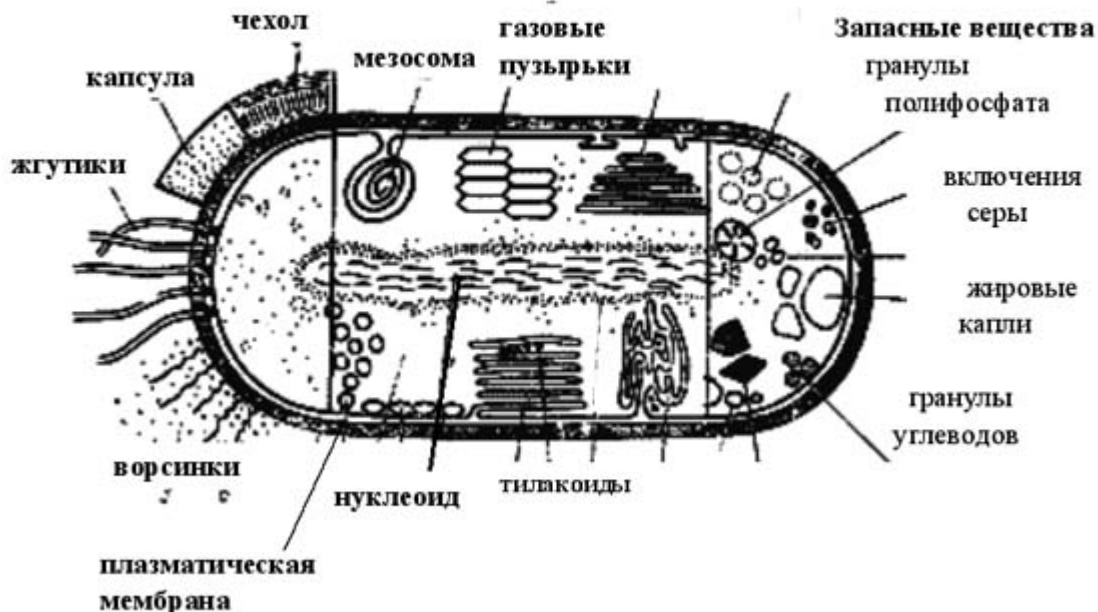
В 1958 г. Ф. Стюарт (F. Steward) впервые вырастил из одной единственной клетки флоэмы взрослой моркови целое нормальное растение с корнями, листьями, стеблем и цветками. В 1968 г. Дж.Б. Гёрдон (J.B. Gurdon) успешно пересадил ядра из клеток кишечника головастика в яйцеклетки лягушки, лишённые собственных ядер, и получил взрослых нормальных лягушек, самок и самцов, способных размножаться. Эти опыты показали, что любая клетка многоклеточного организма обладает одинаковым полным фондом генетического материала и потенциями для проявления этой генетической информации. Эквивалентность клеток многоклеточного организма по содержащейся в них генетической информации называется ТОТИПОТЕНТНОСТЬЮ клеток. Однако бывают и исключения. Так, при дроблении яиц аскариды клетки, дающие начало тканям тела, теряют часть генетического материала, содержащегося в клетках половых зачатков. Сходный процесс наблюдается и у насекомых-галлин. Однако подобные различия известны только между половыми и соматическими клетками; различий в наборе генов между разными клетками тела не обнаружено.

Таким образом, гены в ходе развития не утрачиваются, они просто переходят в репрессированное "выключенное" состояние. Измерено, что количество активно работающих генов значительно уменьшается (на 80%) в дифференцированных клетках. На этом фоне "выключенных" генов резко активизируется синтез специфических белков: коллагена в клетках кожи, миозина в клетках мышц, опсина в клетках сетчатки глаза и т.д. "Выключают" или, наоборот, "включают" гены специальные белки-репрессоры и белки-активаторы, которые синтезируются с регуляторных генов. По оценкам, в клетках высокоорганизованных организмов только 10% всех генов ответственны за синтез ферментов и структурных белков, а остальные 90% - это "административный аппарат" клетки.

Несмотря на большое разнообразие клеток, все они построены по единому плану. Детали их внутреннего строения можно наблюдать с помощью разнообразных методов световой и электронной микроскопии.

СТРОЕНИЕ ПРОКАРИОТИЧЕСКОЙ КЛЕТКИ

обобщенная схема



У прокариотических клеток есть цитоплазматическая мембрана, также как и эукариотических. У бактерий мембрана двуслойная (липидный бислой), у архей мембрана довольно часто бывает однослойной. Мембрана архей состоит из веществ, отличных от тех, из которых состоит мембрана бактерий. Поверхность клеток может быть покрыта капсулой, чехлом или слизью. У них могут быть жгутики и ворсинки.

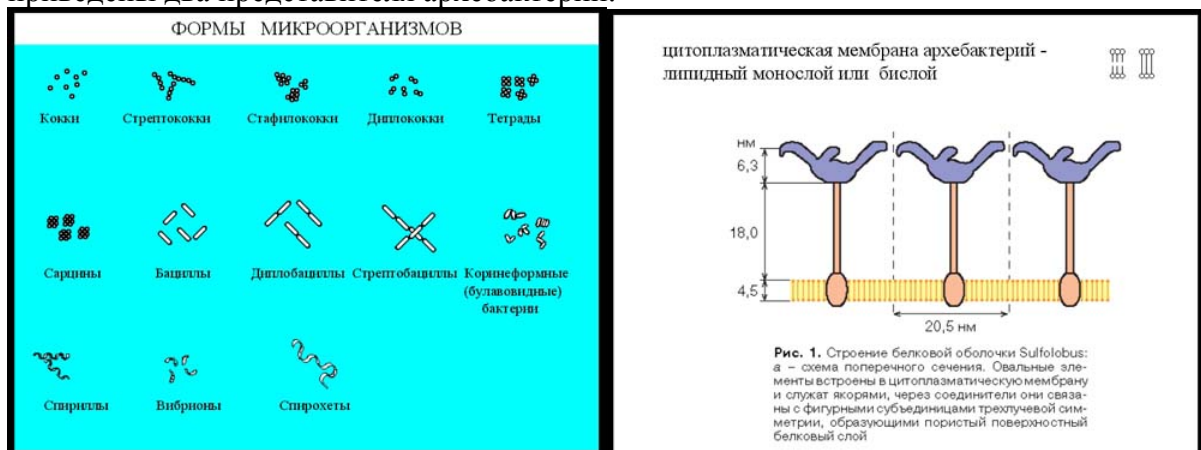
Клеточное ядро, такое как у эукариот, у прокариот отсутствует. ДНК находится внутри клетки, упорядоченно свернутая и поддерживаемая белками. Этот ДНК-белковый комплекс называется нуклеоид. У эубактерий белки, которые поддерживают, ДНК отличаются от гистонов, которые образуют нуклеосомы (у эукариот). А у архибактерий гистоны есть, и этим они похожи на эукариот. Энергетические процессы у прокариотов идут в цитоплазме и на специальных структурах - мезосомах (выростах клеточной мембраны, которые закручены в спираль для увеличения площади поверхности, на которой происходит синтез АТФ). Внутри клетки могут находиться газовые пузырьки, запасные вещества в виде гранул полифосфатов, гранул углеводов, жировых капель. Могут присутствовать включения серы (образующейся, например, в результате бескислородного фотосинтеза). У фотосинтетических бактерий имеются складчатые структуры, называемые тилакоидами, на которых идет фотосинтез. Таким образом, у прокариот, в принципе, имеются те же самые элементы, но без перегородок, без внутренних мембран. Те перегородки, которые имеются, являются выростами клеточной мембраны.

Размер различных представителей прокариотов представлен на схеме ниже. Самая маленькая бактерия – это паразитическая микоплазма (она живет внутри клеток эукариот). Она имеет размер 0,1 мкм. Самые большие представители прокариот видны невооруженным глазом (граница видимости – 70-80 мкм). Эта спирохета имеет длину 250 мкм. Типичный же представитель прокариот имеет размер 0,5 мкм в ширину и 2 мкм в длину. Для сравнения приведены размеры вируса герпеса – одного из самых крупных вирусов (имеет размер, сравнимый с размерами паразитической микоплазмы), и вируса желтой лихорадки – одного из самых маленьких вирусов, в пять раз меньше

вируса герпеса; а также размеры молекул глобулярных белков и эукариотических одноклеточных организмов (размеры них намного больше, чем у прокариот).

РАЗМЕРЫ МИКРООРГАНИЗМОВ	
Граница видимости невооруженным глазом — 70-80 мкм	
Объект	Размеры, мкм
Одноклеточные эукариоты	
Зеленая водоросль <i>Chlorella</i>	2-10
Клетка дрожжей <i>Saccharomyces</i>	6-10
Прокариотные организмы	
<i>Achromatium oxaliferum</i>	5-33 x 15-100
<i>Spirochaeta plicatilis</i>	0,5 x 250
<i>Escherichia coli</i>	0,5 x 2
<i>Rickettsia prowazeki</i>	0,3 x 0,8
<i>Mycoplasma mycoides</i>	0,1 x 0,25
Вirusы	
герпеса	0,12
желтой лихорадки	0,022
Толщина клеточной мембраны бактерии	0,01
Молекула глобулярного белка	0,004 - 0,013

Форма прокариотических клеток не так уж и разнообразна. Круглые клетки называются кокки. Такую форму могут иметь как археи, так и эубактерии. Стрептококки – это кокки, вытянутые в цепочку. Стафилококки – это «грозди» кокков, диплококки – кокки, объединенные по две клетки, тетрады – по четыре, и сарцины – по восемь. Палочкообразные бактерии называются бациллами. Две палочки – диплобациллы, вытянутые в цепочку – стрептобациллы. Еще выделяют коринеформные бактерии (с расширением на концах, похожим на булаву), спириллы (длинные завитые клетки), вибрионы (коротенькие загнутые клетки) и спирохеты (завиваются не так, как спириллы). Ниже проиллюстрировано все выше сказанное и приведены два представителя археобактерий.



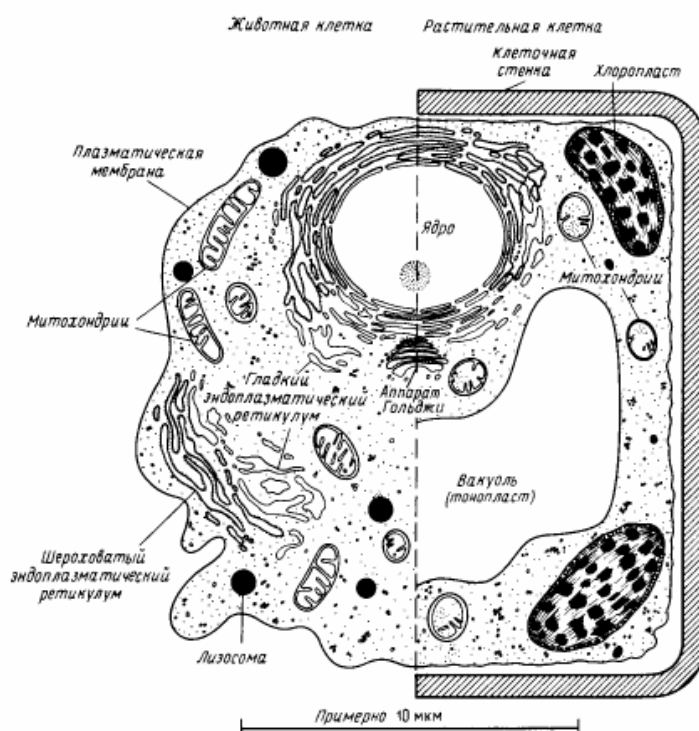
Хотя и археи, и бактерии относятся к прокариотическим (безядерным) организмам, строение их клеток имеет некоторые существенные отличия. Как уже было отмечено выше, бактерии имеют липидный бислой (когда гидрофобные концы погружены в мембрану, а заряженные головки торчат с двух сторон наружу), а археи могут иметь монослойную мембрану (заряженные головки имеются с двух сторон, а внутри единая целая молекула; эта структура может быть более жесткой, чем бислой). Ниже представлено строение клеточной мембраны археобактерии.

Бактерии и археи отличаются строением и размером РНК-полимеры. В состав бактериальных РНК-полимераз входит 4-8 белковых субъединиц, в состав эукариотических РНК-полимераз входит 10-14 белковых субъединиц, а у архей размер промежуточный: 5-11 субъединиц. Рибосомы бактерий меньше рибосом эукариот и меньше, чем рибосомы архей (которые также имеют промежуточные размеры).

По образу жизни археи отличаются от бактерий тем, что среди них нет паразитирующих организмов. Кроме того, археи часто живут в экстремальных условиях. Ниже представлен диапазон температур, в которых могут существовать прокариоты (от -10°C до 110°C). В зависимости от оптимальной температуры роста выделяют психрофилов (любителей холода), мезофилов (средний диапазон температур; к ним относятся все симбионты и паразиты человека) и термофилов (любителей тепла).

СТРОЕНИЕ ЭУКАРИОТИЧЕСКОЙ КЛЕТКИ

Строение животной и растительной клеток показано на рис. Основными составными частями ее являются оболочка, ядро и цитоплазма.



Каждая клетка представляет собой сложную систему, содержащую **ядро** и **цитоплазму** с включенными в нее **органеллами** (см. рис. 3)

Внутри клетки располагается **ядро** (nucleus), которое хранит генетическую информацию и участвует в синтезе белка. Обычно ядро круглое или овоидное. Ядро покрыто **ядерной оболочкой**, представленной наружной и внутренней **ядерными мембранами**, между которыми находится узкое **перинуклеарное пространство**. Заполнено ядро **нуклеоплазмой**, в которой содержатся **ядрышко** (одно или два) и **хроматин** в виде плотных зернышек или лентовидных структур. ЯДРО обеспечивает важнейшие метаболические и генетические функции клетки. Большинство клеток содержит одно ядро, изредка встречаются многоядерные клетки (некоторые грибы, простейшие, водоросли, поперечно-полосатые мышечные волокна и др.). Лишенная ядра клетка быстро погибает. Однако некоторые клетки в зрелом (дифференцированном) состоянии утрачивают ядро. Такие клетки либо живут недолго и заменяются новыми (например, эритроциты), либо поддерживают свою жизнедеятельность за счет притока метаболитов из тесно примыкающих к ним клеток-

"кормилец" (например, клетки флоры у растений). По форме ядро может быть шаровидным, овальным, лопастным, линзовидным и т.д. Размер, форма и структура ядер изменяются в зависимости от функционального состояния клеток, быстро реагируя на изменение внешних условий. Ядро обычно перемещается по клетке пассивно с током окружающей его цитоплазмы, но иногда оно способно самостоятельно передвигаться, совершая движения амебоидного типа.

Ядро окружено **цитоплазмой** (cytoplasm). Цитоплазма - жидкая плазма, состоящая в основном из воды. В состав цитоплазмы входят **гиалоплазма**, **органеллы** и **включения**. **Гиалоплазма** - основное вещество цитоплазмы. Это сложное бесструктурное полужидкое, полупрозрачное (от греч. hyalos - стекло) образование; содержит полисахариды, белки, нуклеиновые кислоты. Участвует в обменных процессах клетки. **ЦИТОПЛАЗМА** - это внутреннее содержимое клетки. Она пронизана густой сетью белковых волокон, составляющих цитоскелет, содержит органоиды и мембранную вакуолярную систему. Взаимодействие между ними осуществляется через полужидкую составляющую цитоплазмы - **ЦИТОЗОЛЬ**. Цитозоль - это своеобразная коллоидная система с упорядоченной субмикроскопической структурой. Цитозоль содержит 75 - 80% воды, 10 - 12% белков и аминокислот, 4 - 6% углеводов, 2 - 3% липидов и 1% неорганических и других веществ. Все эти вещества образуют полужидкую слизистую бесцветную массу, не смешивающуюся с водой. Она занимает в среднем около 54% общего объема типичной клетки (таблица 7). Цитозоль существенно *неоднороден*: например, цитозоль непосредственно окружающий аппарат Гольджи, не идентичен цитозолю, контактирующему с клеточным ядром. **ОРГАНОИДЫ** цитоплазмы являются обязательными структурными элементами эукариотической клетки: при их отсутствии клетка теряет способность к дальнейшему существованию. Органоидами цитоплазмы являются **РИБОСОМЫ**, **МИТОХОНДРИИ** и **ПЛАСТИДЫ**.

Таблица

Относительные объемы, занимаемые основными внутриклеточными компонентами в типичной животной клетке (гепатоците печени)

Внутриклеточный компонент	% от общего объема клетки	Число на клетку
Ядро	6	1
Цитозоль	54	1
Гранулярная эндоплазматическая сеть	9	1
Гладкая эндоплазматическая сеть + аппарат Гольджи	6	**
Митохондрии	22	1700*
Пероксисомы	1	400*
Лизосомы	1	300*

Органеллами называются постоянные части клетки, имеющие определенную структуру и выполняющие специфические функции. К органеллам относятся (см. рис. 2):

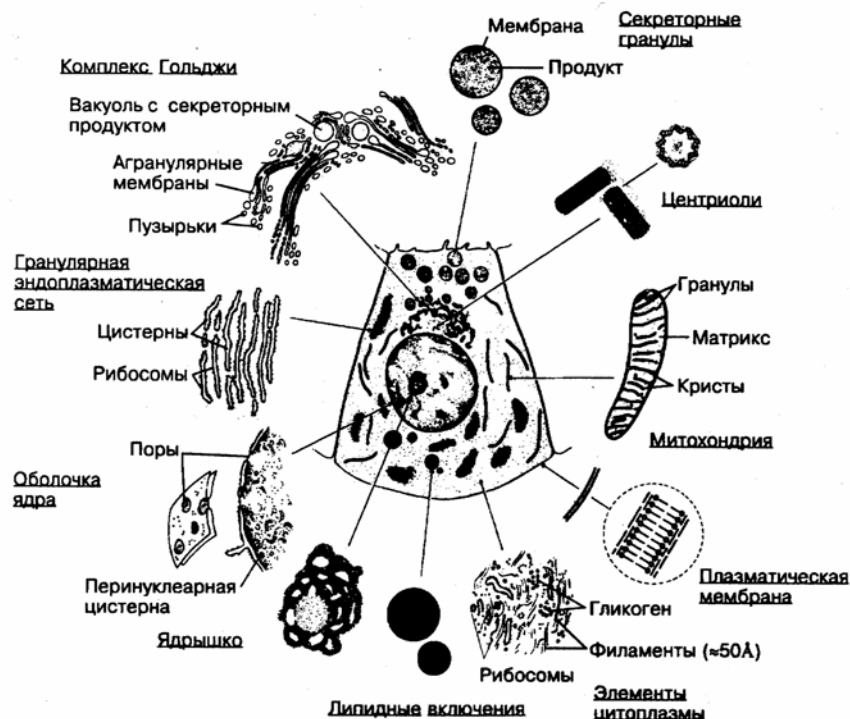
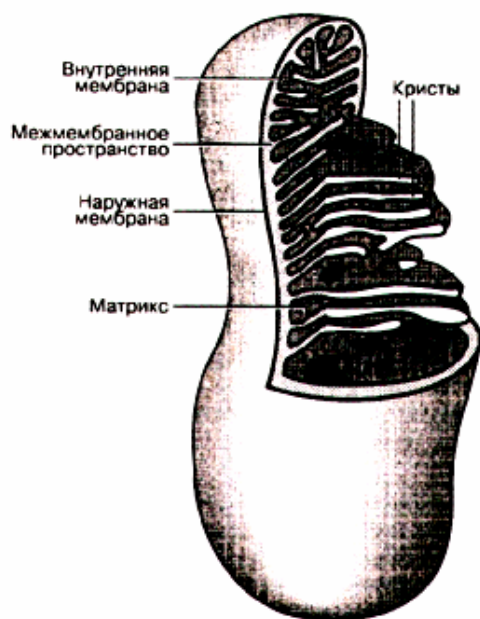


Рис. 3

- *клеточный центр*. Располагается обычно возле ядра или комплекса Гольджи. Содержит два плотных образования – центриоли, которые входят в состав веретена делящейся клетки и участвуют в образовании подвижных органов – жгутиков, ресничек;

- *митохондрии* – энергетические органы клетки, участвуют в процессах окисления, фосфорилирования. Имеют овоидную форму и покрыты двуслойной митохондриальной мембраной, которая образует впячивания внутрь в виде складок (гребешки) – кристы;



Их основная функция связана с окислением органических соединений и использованием освобождающейся при распаде этих соединений энергии на синтез аденозинтрифосфата (АТФ). Поэтому митохондрии поглощают из цитоплазмы органические вещества и кислород, а выделяют в цитоплазму - углекислый газ (конечный продукт распада углеродного "скелета" органических соединений) и АТФ. В связи с их функцией митохондрии называют "энергетическими станциями" клетки. Они есть у всех эукариотических клеток как автотрофных (у фотосинтезирующих растений), так и гетеротрофных (у животных и грибов) и отсутствуют у прокариотических клеток (бактерий).

Количество митохондрий в клетках значительно варьирует в зависимости от потребностей в энергии данного типа клеток. В клетках некоторых водорослей и простейших содержится лишь 1 митохондрия, в сперматозоидах различных видов животных - от 20 до 72, а в клетках тела млекопитающих - от 100 до нескольких тыс. митохондрий. Больше всего митохондрий содержится в клетках тканей, постоянно

использующих много энергии для выполнения своих функций - в мышцах, в печени и в почках. Митохондрии могут занимать от 2 до 48% от общего объема клетки, но в среднем эта величина составляет 18% (см. также таблицу 7). Митохондрии локализованы в клетке, как правило, либо в тех участках, где расходуется энергия, либо около скоплений субстрата (например, липидных капель), если таковые имеются.

Митохондрии бесцветны, поэтому для изучения их структуры эти органеллы обычно окрашивают различными способами после фиксации осмием. На обычных ультрамикроскопических срезах митохондрии бывают нитевидными, палочковидными, округлыми и гантелеобразными даже в пределах одной клетки с характерными размерами от 1 до 10 мкм. Однако исследования, в которых были получены объемные реконструкции митохондрий по сериям срезов, показали, что число митохондрий в клетках, по-видимому, значительно меньше, чем предполагалось ранее. Часто в клетках присутствуют крупные сильно разветвленные митохондрии, каждая из которых на срезе выглядит как группа отдельных мелких митохондрий. Кроме того, фазово-контрастная микроскопия и цейтраферная микрокиносъемка живых клеток показывают, что митохондрии являются очень динамичными структурами: они могут расти в длину, сжиматься, ветвиться или делиться за времена порядка нескольких минут.

Общий план строения митохондрий один и тот же у всех эукариот (рис. 36). Митохондрии имеют внешнюю и внутреннюю мембраны. Внешняя мембрана, отделяющая митохондрию от цитоплазмы, имеет ровные контуры, тогда как внутренняя образует многочисленные впячивания внутрь митохондрий. Такие впячивания называются *кристы*, они обычно имеют вид плоских гребней, расположенных перпендикулярно к длинной оси митохондрии, но иногда они могут ветвиться или образовывать пальцевидные отростки, изгибаться и не иметь выраженной ориентации. Роль крист заключается в увеличении площади поверхности внутренней мембраны митохондрий, поскольку именно она, как будет показано дальше, выполняет основную роль в функционировании митохондрий. Расстояние между внутренней и внешней мембранами и расстояние между мембранами в Кристе составляют 10 - 20 нм. Внутреннее содержимое митохондрии называется *матрикс*. В матриксе митохондрий содержатся также митохондриальная ДНК, рибосомы и различные включения (в основном отложения солей магния и кальция).

Митохондрии представляют собой обновляющиеся структуры с довольно коротким жизненным циклом (в клетках печени, например, митохондрии живут около 20 дней). Гибнущие митохондрии сменяются новыми. Этот процесс может иногда идти очень интенсивно, например, при адаптивных перестройках. Новые митохондрии образуются только в результате роста и деления ранее существовавших митохондрий. Деление их может происходить перетяжкой и отпочковыванием. Делению (репродукции) митохондрий предшествует репродукция собственной генетической системы - митохондриальной ДНК предшествует репродукция собственной генетической системы - митохондриальной ДНК. Репликация ДНК митохондрий при делении клеток происходит независимо от ядерной, обычно тогда, когда ядерная ДНК уже реплицировалась.

Кроме своей основной энергетической функции, митохондрии участвуют в специфических синтезах, например в синтезе стероидных гормонов в надпочечниках. Отработавшие митохондрии могут накапливать продукты экскреции. Наконец, в некоторых случаях митохондрии печени и почек способны аккумулировать вредные вещества и яды, попадающие в клетку, изолируя их от цитоплазмы и частично блокируя вредное действие этих веществ. Таким образом, митохондрии способны брать на себя функции других органоидов клетки, когда это требуется для полноценного обеспечения того или иного процесса в норме или в экстремальных условиях.

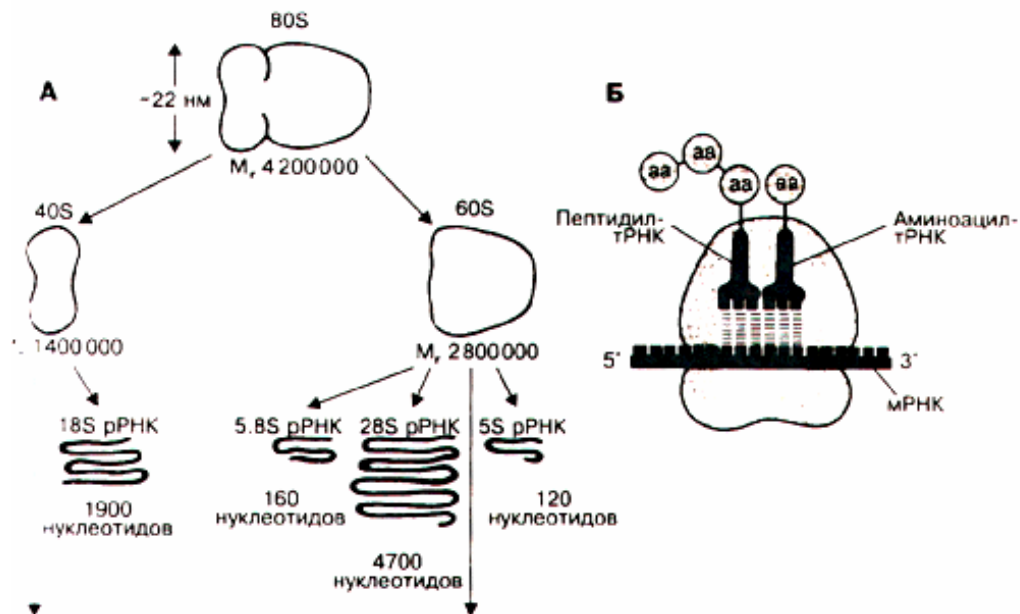
- комплекс

Гольджи (внутренний сетчатый аппарат) — имеет вид пузырьков, пластин и трубочек, располагающихся возле ядра. Он синтезирует полисахариды, вступающие во взаимосвязь с белками, участвует в выведении за пределы клетки продуктов ее жизнедеятельности;



- эндоплазматическая (цитоплазматическая) сеть — представлена в виде гладкой и зернистой эндоплазматических сетей. Первая образована мелкими цистернами и трубочками, участвующими в обмене липидов и полисахаридов. Гранулярная сеть состоит из цистерн, трубочек и пластинок, на стенках которых прилежат рибосомы. Эта сеть участвует в синтезе белка.

РИБОСОМЫ



Из-за малых размеров рибосомы видны лишь в электронный микроскоп как плотные сферические или грибовидные гранулы. Рибосомы являются немембранными надмолекулярными структурами, служащими исключительно для осуществления синтеза полипептидных цепей. Существует два типа рибосом - *прокариотического* и *эукариотического* типа. Оба типа рибосом устроены похоже, состоят из РНК (~ 65%) и белка (~ 35%), но различаются размерами. Каждая рибосома состоит из двух субчастиц неравного размера и может диссоциировать на субчастицы и вновь собираться, так что в клетке постоянно существует динамическое равновесие между диссоциированными и ассоциированными рибосомами. РНК, входящая в состав рибосом, называется рибосомальной РНК (рРНК) и выполняет, по-видимому, роль каркаса, на котором в строго определенном порядке крепятся белковые компоненты рибосомы.

Рибосомы прокариотического типа имеют средние размеры 21&29 нм, массу ~2,8 млн. Рибосомы прокариотического типа всегда присутствуют внутри митохондрий и пластид эукариотической клетки, тогда как в цитоплазме той же клетки находятся рибосомы эукариотического типа.

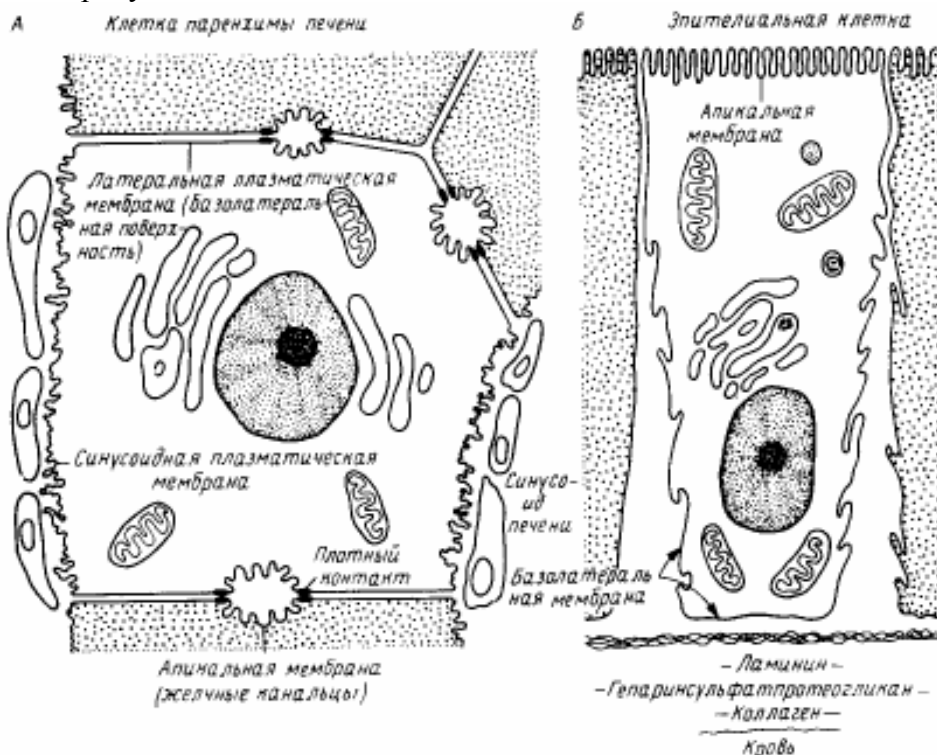
Рибосомы эукариотического типа имеют средние размеры 22&32 нм, массу ~4,5 млн. В цитоплазме эукариотической клетки насчитывается порядка 10 млн. рибосом эукариотического типа.

Новые рибосомы образуются в клетках в результате *самосборки* из новосинтезированных рибонуклеиновых и белковых компонентов. Несколько сложнее происходит сборка эукариотических рибосом, которая осуществляется в определенной более плотной и потому хорошо заметной в микроскоп области ядра, называемой **ЯДРЫШКОМ**. В составе ядрышка выявляются большие петли ДНК (*ядрышковые организаторы*), содержащие многократно повторенные гены рРНК, с которых с большой скоростью постоянно идет синтез РНК. В процессе созревания гигантские РНК-белковые комплексы постепенно теряют часть белков и последовательностей РНК и затем специфически расщепляются, образуя самостоятельные предшественники большой и малой рибосомных субъединиц. Заключительные стадии созревания эукариотических рибосом осуществляются только после выхода рибосомных субъединиц из ядра в цитоплазму.

В цитоплазме также постоянно находятся включения. Они могут быть представлены белковыми, жировыми, пигментными и другими образованиями.

Клетка мембранами разделена на отдельные отсеки, сообщающиеся друг с другом.

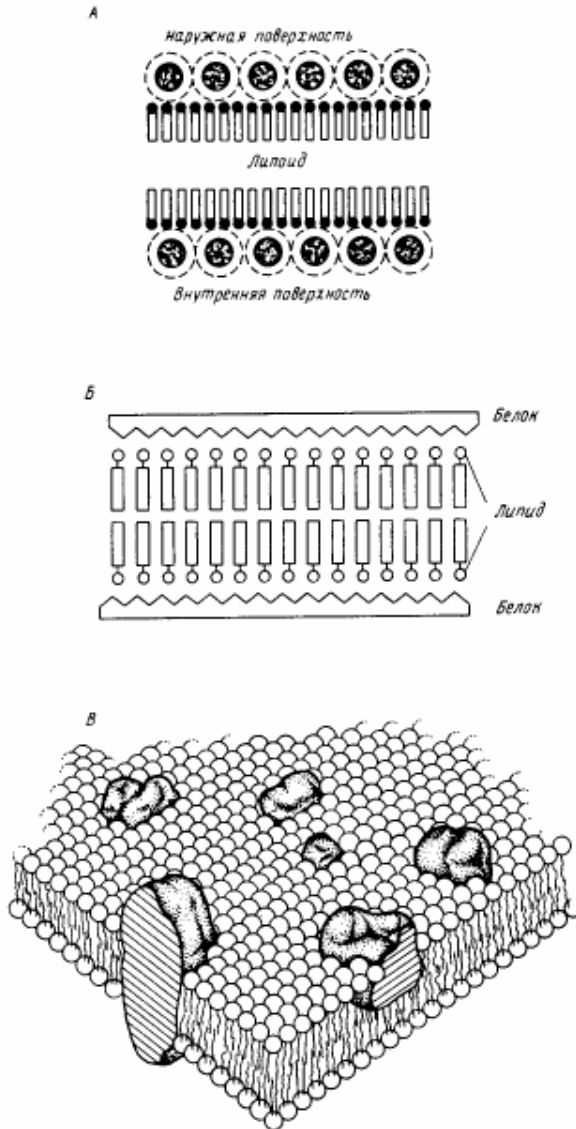
Внешняя клеточная **мембрана** – клеточная оболочка, плазмалемма, ограничивает содержимое клетки от внеклеточной среды, обладает рецепторными свойствами, регулирует воздействие на клетку со стороны внешней среды, определяет ответную реакцию клетки. Обладает избирательной проницаемостью. Является полупроницаемой биологической мембраной, состоящей из *наружной, промежуточной и внешней* пластинок. По своему составу мембрана представляет собой сложный липопротеиновый комплекс. Осуществляет барьерно-рецепторную и транспортную функции.



ОБОЛОЧКА клетки состоит из *плазматической мембраны, надмембранного комплекса* (гликокаликс или клеточная стенка) и *субмембранного опорно-сократительного аппарата*. Проявляя тесное функциональное единство, эти три компонента клеточной оболочки образуют *поверхностный аппарат* клетки,

выполняющий три универсальные для всех разновидностей клеток функции: барьерную, транспортную и рецепторную. Кроме того, у отдельных разновидностей клеток наряду с общими функциями он может выполнять и ряд специфических функций, присущих только данному типу клеток (например, механическая тургорная функция клеточной стенки у клеток растений).

МОДЕЛИ СТРУКТУРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ МЕМБРАН



Тот факт, что плазматическая мембрана, окружающая клетки, представляет собой вполне определенную структуру, был осознан в середине XIX столетия. На исходе этого столетия Овертон обратил внимание на корреляцию между скоростью, с которой небольшие молекулы проникают в растительные клетки, и их коэффициентом распределения между маслом и водой; это привело его к мысли о липидной природе мембран. В 1925 г. Гorter и Грендел предположили, что липиды в мембране эритроцитов образуют биомолекулярный слой (липидный бислой). В историческом плане эта работа имела большое значение, поскольку с тех пор концепция липидного бислоя как структурной основы биологических мембран стала доминирующей и на самом деле оказалась верной.

Концепция бимолекулярной липидной мембраны получила дальнейшее развитие в предложенной в 1935 г. модели Дэвсона—Даннелли, или модели «сэндвича», в которой предполагалось, что белки покрывают поверхность липидного бислоя (рис. 1.3). Это была необыкновенно удачная модель, но в течение последующих 30

лет многочисленные экспериментальные данные, особенно полученные с помощью дифракции рентгеновских лучей и электронной микроскопии, полностью подтвердили ее адекватность. Однако тогда же обнаружилось, что мембраны выполняют огромное множество функций, и чтобы объяснить этот феномен, исходная модель Дэвсона—Даниелли неоднократно подвергалась модификациям.

Быстрый прогресс в мембранологии, в результате которого сформировались современные представления, был достигнут в значительной мере благодаря успехам в изучении свойств мембранных белков. Электронно-микроскопические исследования с применением метода замораживания—скалывания показали, что в мембраны встроены глобулярные частицы. Тем временем биохимикам с помощью детергентов удалось диссоциировать мембраны до состояния функционально активных «частиц». Данные спектральных исследований указывали, что для мембранных белков характерно высокое содержание α -спиралей и что они, вероятно, образуют глобулы, а не

распределены в виде монослоя на поверхности липидного бислоя. Неполлярные свойства мембранных белков наводили на мысль о наличии гидрофобных контактов между белками и внутренней неполярной областью липидного бислоя. Тогда же были разработаны методы, позволившие выявить текучесть липидного бислоя. Сингер и Николсон свели воедино все эти идеи, создав жидкостно-мозаичную модель. В рамках этой модели мембрана представляется как текучий фосфолипидный бислой, в который погружены свободно диффундирующие белки. Прежняя модель Дэвсона—Даниелли была статичной и успешно объясняла имевшиеся в то время структурные данные, полученные с довольно низким разрешением. В то же время, начиная с 1970 г., большое внимание стало уделяться изучению динамических свойств и их взаимосвязи с мембранными функциями. В последние годы жидкостно-мозаичная модель тоже подверглась модификации, и этот процесс будет продолжаться. В частности, теперь стало ясно, что не все мембранные белки свободно диффундируют в жидком липидном бислое. Имеются данные о существовании латеральных доменов в самой мембране.

Состав мембран

Основными компонентами мембран являются белки и липиды. На долю углеводов может приходиться около 10% массы мембран при этом они всегда входят в состав гликолипидов или гликопротеинов. Соотношение между белками и липидами в мембранах значительно варьирует — от 20% (по массе сухого вещества) белка в миелине до 80% в митохондриях. В табл. 1.3 обобщены данные по составу ряда мембран. Плотность мембран прямо пропорциональна содержанию в них белка. Судя по данным центрифугирования, чем выше содержание белка в мембране, тем больше ее плотность.

Белковый состав мембраны зависит в какой-то степени от метода ее выделения. Некоторые белки непрочны связаны с мембраной и легко удаляются при промывании ее растворами с высокой или, напротив, с низкой ионной силой, щелочными растворами или растворами, содержащими хелатирующие агенты типа ЭДТА. Бывают и случаи, когда трудно сказать, является ли белок мембранным или цитоплазматическим, случайно связавшимся с мембраной в ходе ее выделения.

Таблица 1.3. Фосфолипидный состав субклеточных мембран печени крысы

	Доля от суммарного количества фосфолипидов					
	Митохондрии	Микросомы	Лизосомы	Плазм. мембрана	Ядерная мембрана	Мембраны Аппарата Гольджи
Кардиолипид	18	1	1	1	4	1
Фосфатидилэтаноламин	35	22	14	23	13	20
Фосфатидилхолин	40	58	40	39	55	50
Фосфатидилинозитол	5	10	5	8	10	12
Фосфатидилсерин	1	2	2	9	3	6
Фосфатидная кислота	-	1	1	1	2	<1
Лизофосфоглицериды	1	11	7	2	3	3
Сфингомиелин	1	1	20	16	3	8
Фосфолипиды (мг/мг белка)	0,175	0,374	0,156	0,672	0,5	0,825
Холестерол (мг/мг белка)	0,003	0,014	0,038	0,128	0,038	0,078

ВЫВОДЫ

Клетка - это самая элементарная единица, обладающая всеми признаками живого организма (движением, питанием, ростом, способностью к самовоспроизведению, раздражимостью и приспособляемостью к меняющимся условиям). Существуют еще более простые системы, способные к самовоспроизведению, - *вирусы* (надмолекулярные структуры, состоящие из молекулы ДНК или РНК и окружающей ее белковой оболочки) и *вирионы* (небольшие фрагменты нуклеиновой кислоты). Однако для их воспроизведения обязательно нужна живая клетка, которую они заставляют воспроизводить копии своей структуры в соответствии с содержащейся в их нуклеиновых кислотах генетической информацией. Вне сформировавших их клеток вирусы представляют собой просто неживые частицы, иногда даже способные кристаллизоваться.

Как прокариотические, так и более сложные эукариотические клетки построены по единому плану из однотипных "деталей" (мембраны, набор органоидов, микронити и микротрубочки). Тем не менее у разных организмов эти "детали" могут иметь различный молекулярный состав. Разнообразие клеток в многоклеточном организме достигается за счет специфического "выключения" одной группы генов и активации другой. Обратимость этого "переключения" позволяет клетке в экстренной ситуации сменить свою специализацию (дифференцировку) в соответствии с нуждами многоклеточного организма.

Клетка являясь частью целостного многоклеточного организма, выполняет свойственные всему живому функции; поддерживает жизнь самой клетки и обеспечивает ее взаимоотношения с внешней средой (обмен веществ). Клетки обладают также раздражимостью (двигательные реакции) и способны к размножению путем деления. Обмен веществ в клетке (внутриклеточные биохимические процессы, синтез белков, ферментов) осуществляется за счет затраты и освобождения энергии. Движение клеток возможно при участии появляющихся и исчезающих выпячиваний (амебоидное движение свойственно лейкоцитам, лимфоцитам, макрофагам), ресничек - плазматических выростов на свободной поверхности клетки, выполняющих мерцательные движения (эпителий, покрывающий слизистую оболочку дыхательных путей), или длинного выроста - жгутика, как, например, у сперматозоида. Гладкие мышечные клетки и поперечно-полосатые мышечные волокна могут сокращаться, изменяя свою длину.

Развитие и рост организма происходят за счет увеличения числа клеток (размножение) и их дифференцировки. Такими постоянно обновляющимися путем размножения клетками во взрослом организме являются эпителиальные клетки (поверхностный, или покровный, эпителий), клетки соединительной ткани, крови. Некоторые клетки (например, нервные) утратили способность размножаться. Ряд клеток, в обычных условиях не размножающихся, при определенных обстоятельствах приобретают это свойство (процесс регенерации).

Деление клеток возможно двумя путями. Непрямое деление - *митоз* (митотический цикл, кариокинез) - состоит из нескольких этапов, во время которых клетка сложно перестраивается. Прямое (простое) деление клеток - *амитоз* - встречается редко и представляет собой разделение клетки и ее ядра на две части, равные или неравные величине. Особым видом деления слившихся половых клеток является *мейоз* (мейотический тип), при котором происходит уменьшение вдвое числа хромосом, оказавшихся в оплодотворенной клетке. При таком делении наблюдается перестройка генного аппарата, клетки. Время от одного деления клетки до другого называют ее *жизненным циклом*. Клетки входят в состав **тканей**.

Клетка обладает всеми свойствами живой материи:

- 1)раздражимость(реакция на внешнее воздействие)
- 2)обмен веществ(усвоение поступающих веществ, их трансформация, разложение, усвоение с выделением энергии)
- 3)размножение

Все эти проявления жизни связаны с участием белков, составляющих основу клетки.

Литература

1. Гистология (введение в патологии) / Под ред. Э.Г. Улумбекова, Ю.А. Челышева. – М.: ГЭОТАР, 1977. – 960 с.
2. Большая Советская Энциклопедия (в 30 томах). Гл. ред. А.М. Прохоров. Изд. 3-е. М.: Советская энциклопедия, 1978.
3. <http://www.nikonsmallworld.com>
4. <http://bio.fizteh.ru/> Макеев А.В. Основы биологии.
5. Геннис Р. Биомембраны. -М.: Мир, 1997.