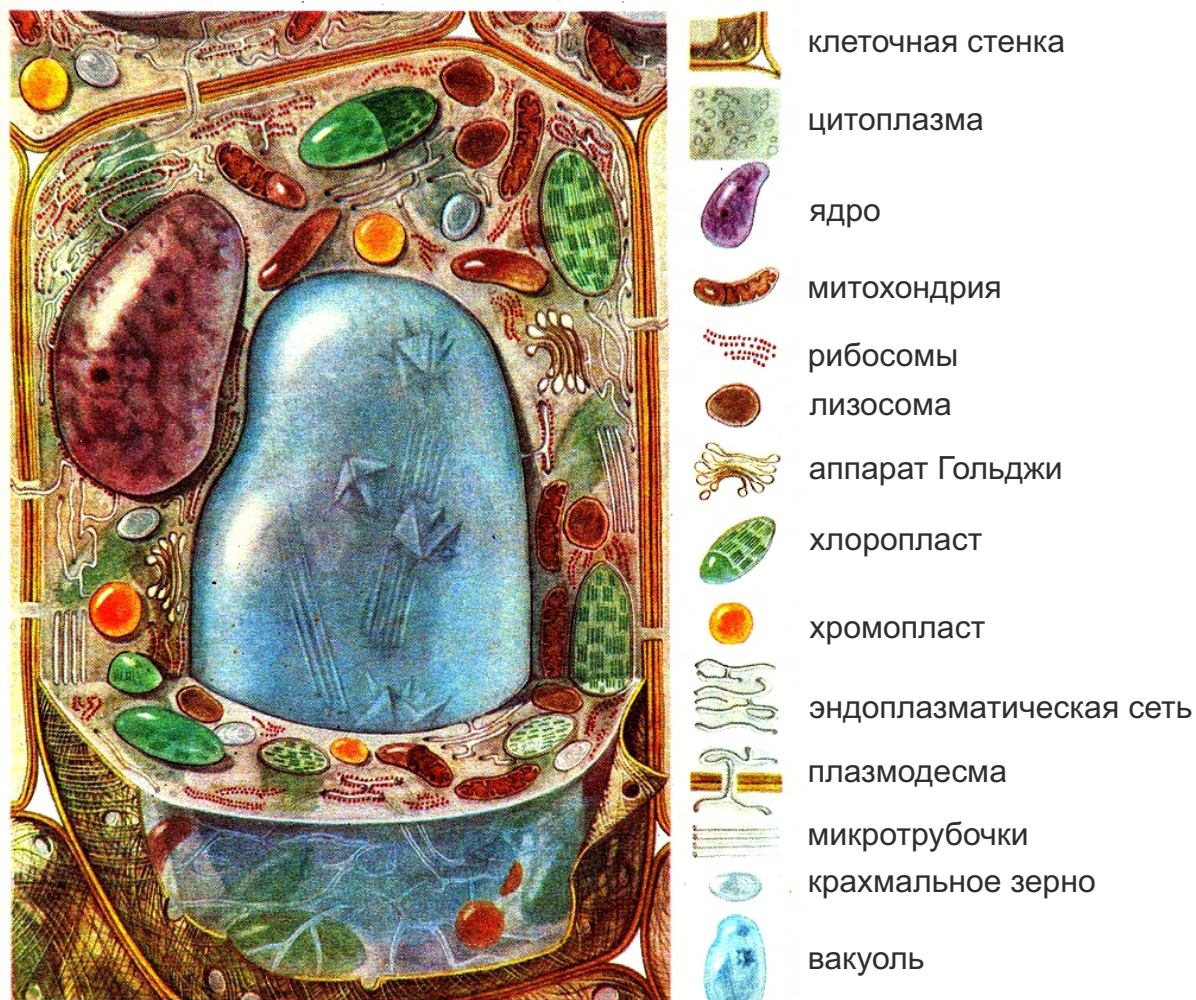


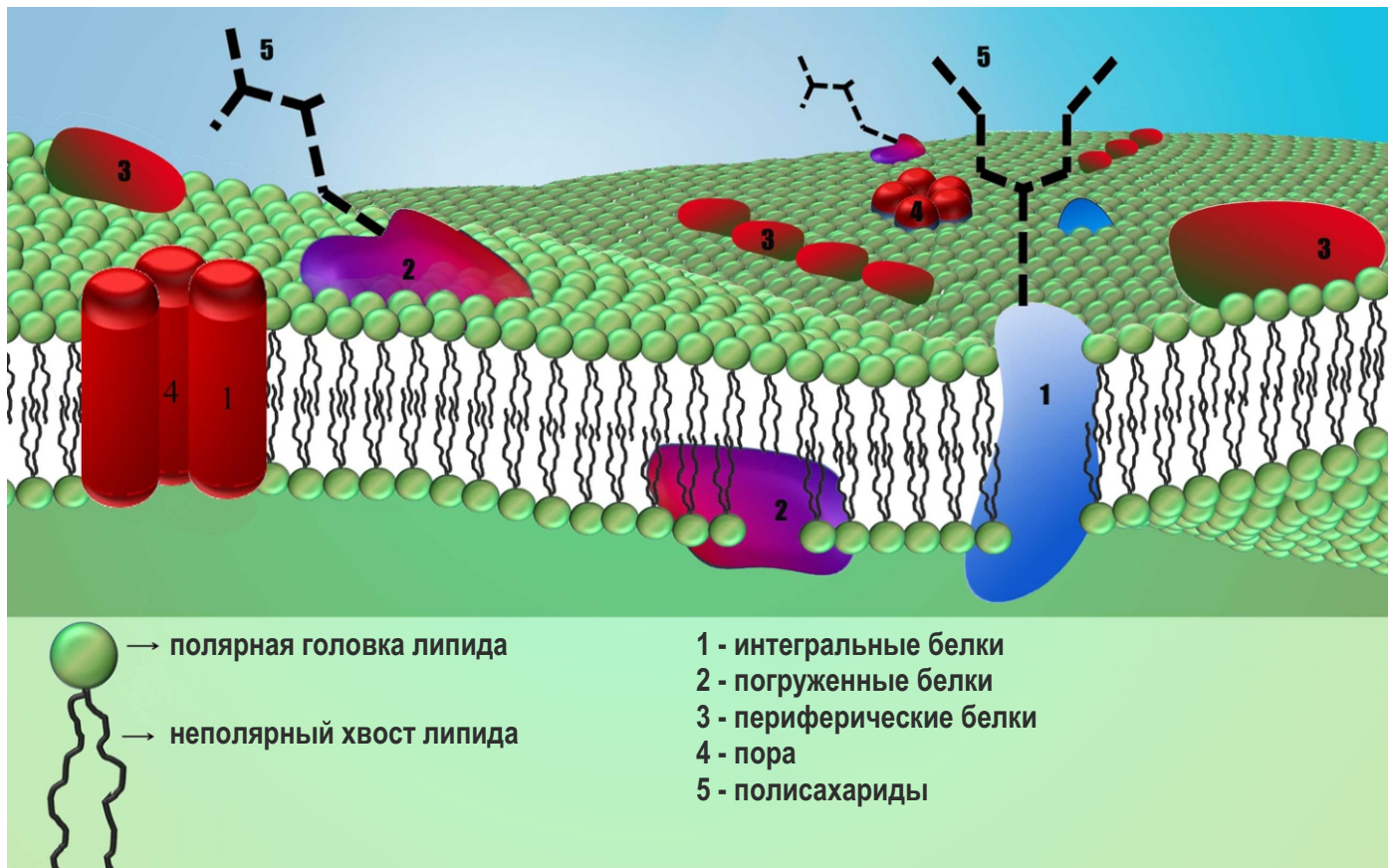
У многоклеточного организма содержимое клетки отделено от внешней среды **плазматической мембраной**, или **плазмалеммой 1**. Все содержимое клетки, за исключением ядра, носит название **цитоплазмы 2**. Она включает вязкую жидкость — **цитозоль** (или гиалоплазму), **мембранные и немембранные компоненты**. К мембранным компонентам клетки относятся **ядро 3**, **вакуолярная система** (**эндоплазматическая сеть 4**, **аппарат Гольджи 5**, **лизосомы 6**, **вакуоли** растительных клеток), **митохондрии 7** и **пластиды**.

К немембранным компонентам относятся **хроматин** (из которого перед делением клетки формируются хромосомы) **8**, **рибосомы 9**, **клеточный центр и центриоли 10**, реснички, и жгутики с базальными тельцами, микрофиламенты.

У растений, в отличие от животных, почти все клетки имеют клеточную стенку, лежащую снаружи от плазмалеммы. Клеточные стенки состоят из целлюлозы — полисахарида, мономером которого является простой сахар глюкоза. Жесткий каркас растения, составленный из клеточных стенок, во многих местах пронизан каналами, по которым цитоплазма одной клетки соединяется с цитоплазмой соседних клеток.

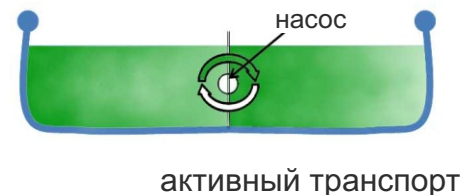
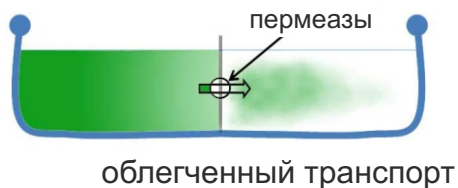
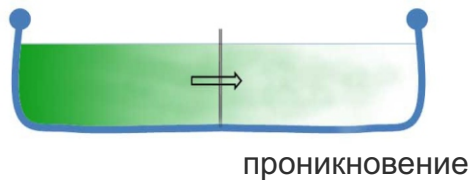
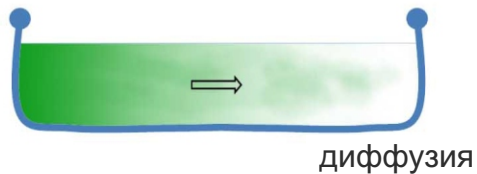


В основе строения мембраны лежит двойной слой липидов. Липиды — это водонерастворимые органические молекулы, имеющие полярные головки и длинные неполярные хвосты, представленные цепями жирных кислот. В наибольшем количестве в мембранах присутствуют фосфолипиды. В их головках содержится остаток фосфорной кислоты. В двойном слое хвосты липидных молекул обращены друг к другу, а полярные головки остаются снаружи, образуя гидрофильные поверхности. С заряженными головками благодаря электростатическим взаимодействиям соединяются белки, называемые периферическими мембранными белками. Другие белковые молекулы могут быть погружены в слой липидов за счет взаимодействия с их неполярными хвостами. Часть белков пронизывает мембрану насквозь (интегральные белки мембраны).



Важнейшее свойство плазмалеммы состоит в ее способности пропускать в клетку или из нее различные вещества. Функции мембраны выполняют благодаря избирательной проницаемости, т.е. способности ограничивать ту или иную систему от среды и пропускать все, что необходимо для жизнедеятельности этой системы. Транспорт через мембрану может происходить разными путями.

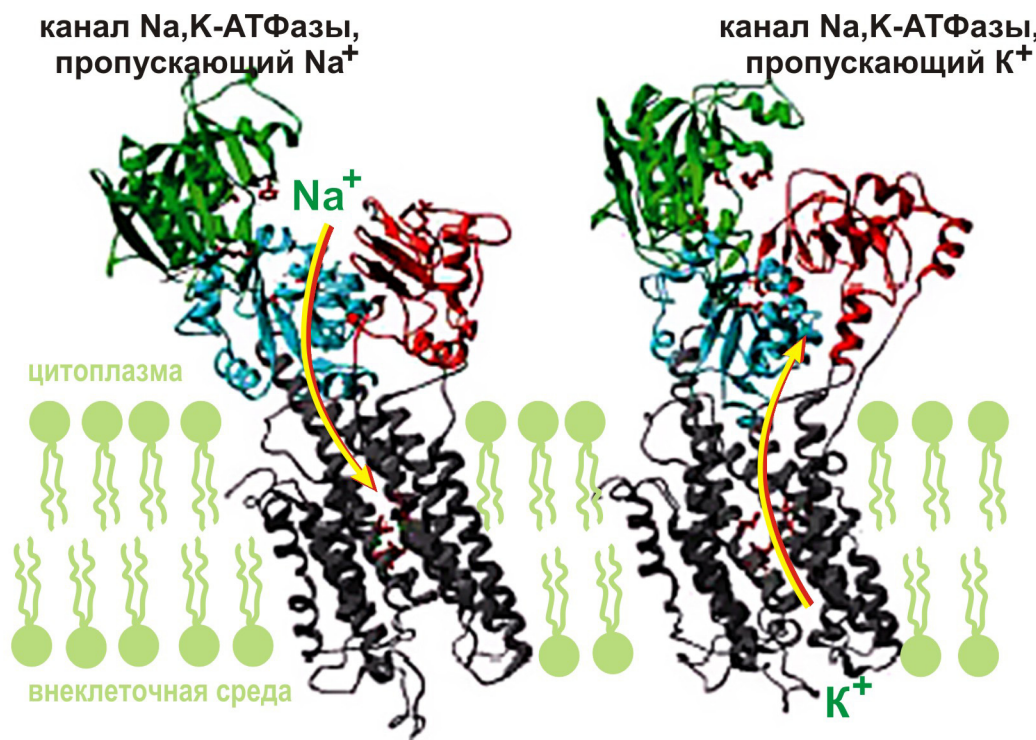
Типы молекулярного транспорта



Большое значение имеет направление транспорта веществ по градиенту концентрации, т.е. от большей концентрации веществ к меньшей, или против него. Транспорт в сторону меньшей концентрации носит название диффузии (если на пути нет преград) и переноса (если его путь преграждает барьер). Транспорт может быть облегченным, если ему способствует какой-нибудь переносчик или система переносчиков. Были выделены особые белки, делающие мембраны проницаемыми для сахаров и других водорастворимых веществ. Специальные вещества-переносчики, соединяясь с транспортируемыми молекулами, протаскивают их через мембраны. Такие белки часто называют пермеазами. Каждый из них обеспечивает перенос определенных молекул. Транспортные белки не вращаются в двойном липидном слое, а обеспечивают перенос, изменяя свою конформацию, в результате чего в мембране открываются «ворота», или каналы.

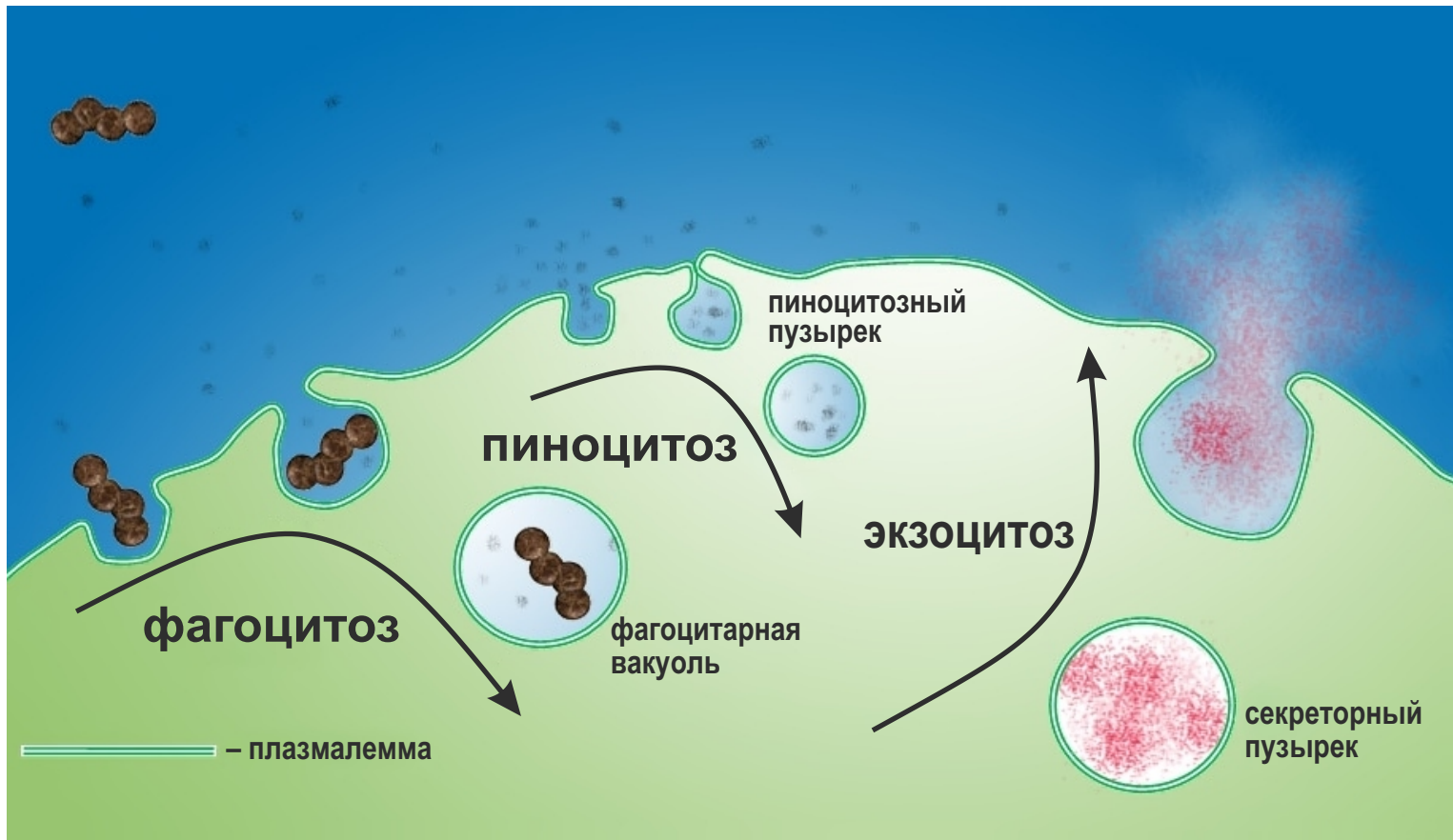
Среди примеров активного транспорта против градиента концентрации лучше всего изучен натрий-калиевый насос. Во время его работы происходит перенос трех положительных ионов  $\text{Na}^+$  из клетки на каждые два положительных иона  $\text{K}^+$  в клетку. Эта работа сопровождается накоплением на мембране разности электрических потенциалов. При этом расщепляется АТФ, давая энергию.

Установлено, что фермент, расщепляющий АТФ,— натрий-калиевая АТФ-аза расположен в мембранах и активируется при повышении концентрации ионов натрия внутри клетки или ионов калия в наружной среде. Система переноса представляет собой канал со «шлюзом». Связывание молекул «канального» белка с ионом натрия приводит к нарушению системы водородных связей, в результате чего меняется его форма. Обычная  $\alpha$ -спираль, в которой на каждый виток приходится 3,6 аминокислотного остатка, переходит

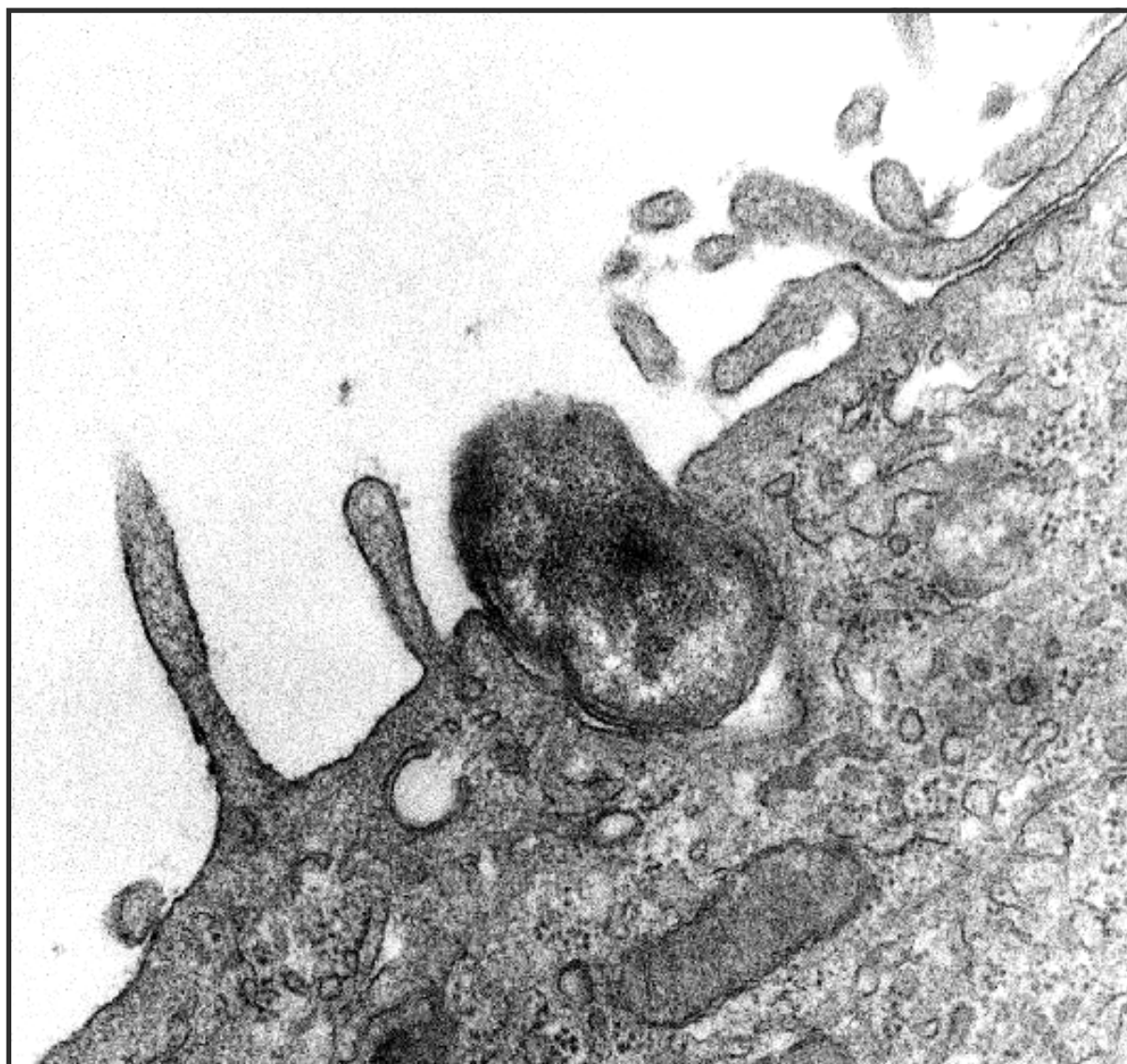


в более рыхлую  $\pi$ -спираль (4,4 аминокислотного остатка). В результате образуется внутренняя полость, достаточная для прохождения иона  $\text{Na}^+$ , но слишком узкая для иона калия. После прохождения  $\text{Na}^+$   $\pi$ -спираль переходит в тугую свернутую спираль (3 аминокислотных остатка на один виток и водородная связь у каждого десятого атома). При этом стенки канала раздвигаются, образуя полость, достаточно широкую для прохождения иона калия.

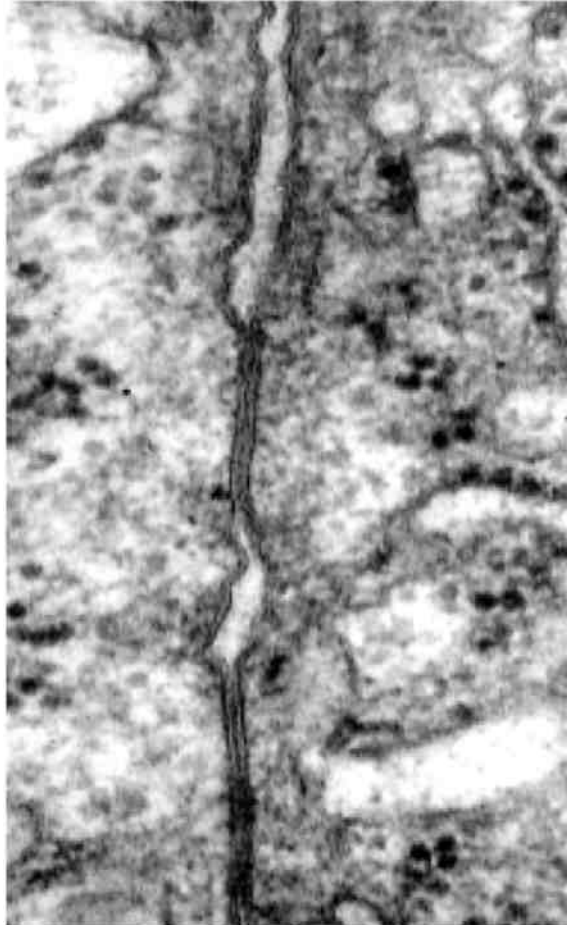
Крупные молекулы биополимеров практически не транспортируются через мембраны, и все же они могут попадать внутрь клетки в результате эндоцитоза. Его разделяют на фагоцитоз и пиноцитоз. Фагоцитоз (греч. phagos — пожирать и cytos — вместилище) — захват и поглощение клеткой крупных частиц (иногда даже целых клеток и их частей). Это явление впервые описал выдающийся русский ученый И.И.Мечников. Пиноцитоз (греч. pinō — пить) — процесс захвата и поглощения капелек жидкости с растворенными в ней веществами. Фагоцитоз и пиноцитоз протекают очень сходно, поэтому эти понятия отражают лишь различие в объемах поглощенных веществ. Общее для них то, что поглощенные вещества на поверхности клетки окружаются мембраной в виде вакуоли, которая перемещается внутрь клетки (или фагоцитозный, или пиноцитозный пузырек). Названные процессы связаны с затратой энергии; прекращение синтеза АТФ полностью их тормозит.



## Электронная фотография части фагоцитирующей клетки



Соединения между клетками в составе тканей и органов многоклеточных организмов могут образовываться специальными структурами, которые называют межклеточными контактами. Изучив соединения клеток, можно обнаружить следующие основные структуры, связывающие клетки друг с



**простой контакт**

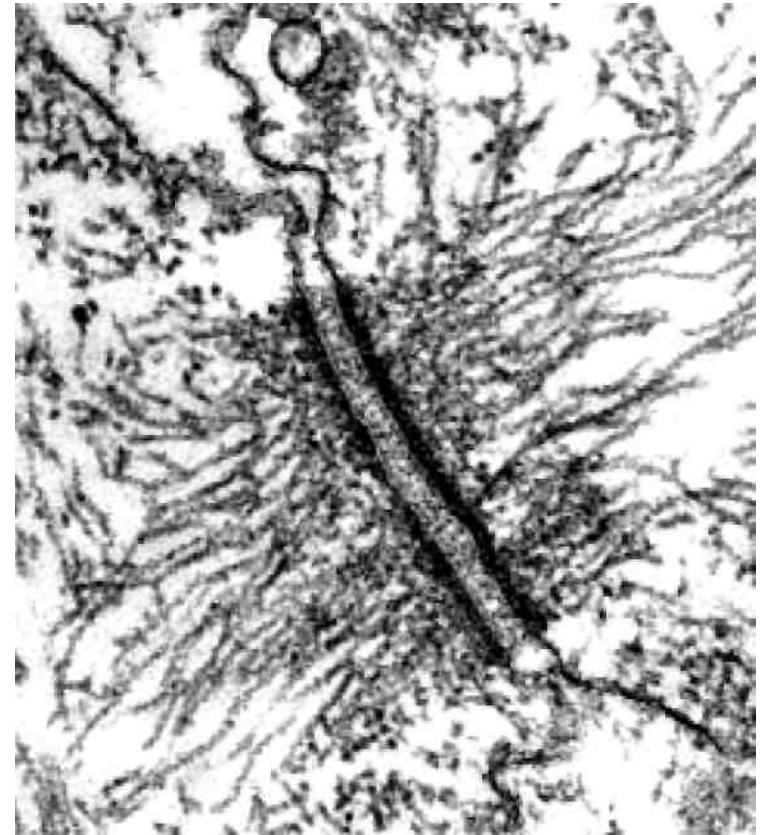
другом:

1. Простой контакт встречается среди большинства прилегающих друг к другу клеток различного происхождения.

Плазматические мембраны разделены узкой щелью 15 – 20 нм.

2. Соединение типа «замка» представляет собой впячивание плазматической мембраны одной клетки в другую. На срезе такой тип контакта напоминает плотный шов.

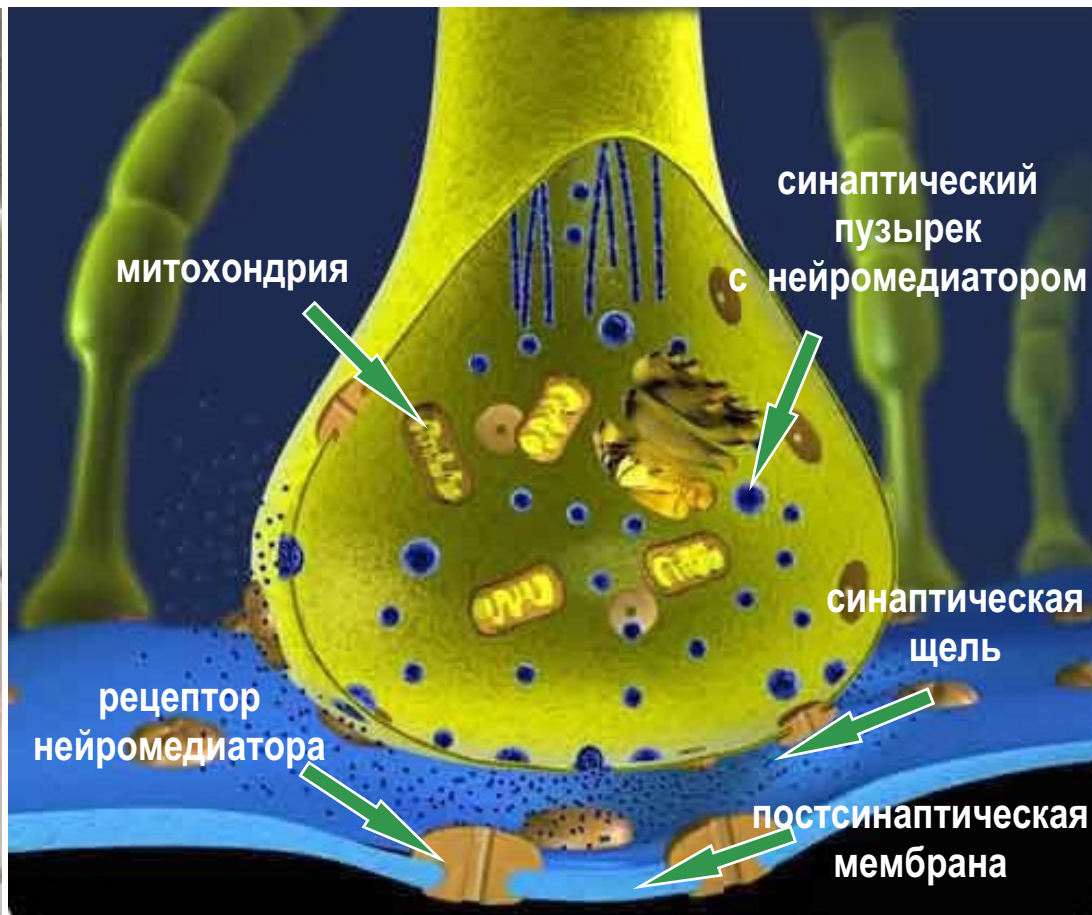
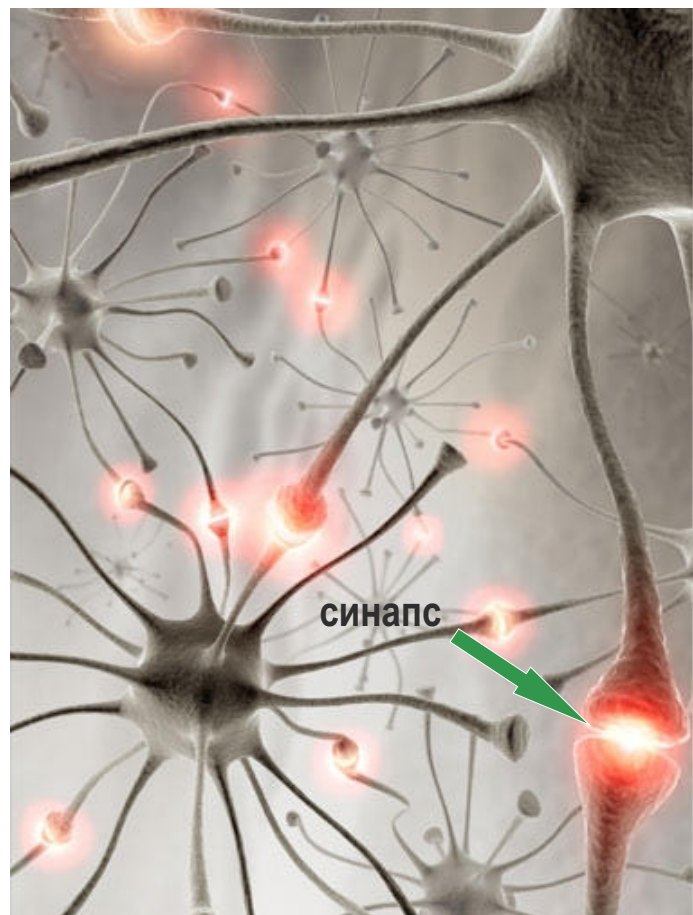
3. Наиболее прочными межклеточными контактами являются десмосомы, в которых мембраны соседних клеток «сшиты» пучками поперечных волокон, проникающих глубоко в их цитоплазму.



**десмосома**



Известны примеры межклеточных контактов, структура которых предполагает использование специальных посредников — медиаторов. Контакты между различными нервными клетками или между нервными и мышечными называют синапсами, они обеспечивают возможность общения клеток на электрическом и химическом «языке». Через синапсы передаются электрические и химические сигналы, несущие информацию о необходимом поведении руководимых нервными клетками органов и тканей.

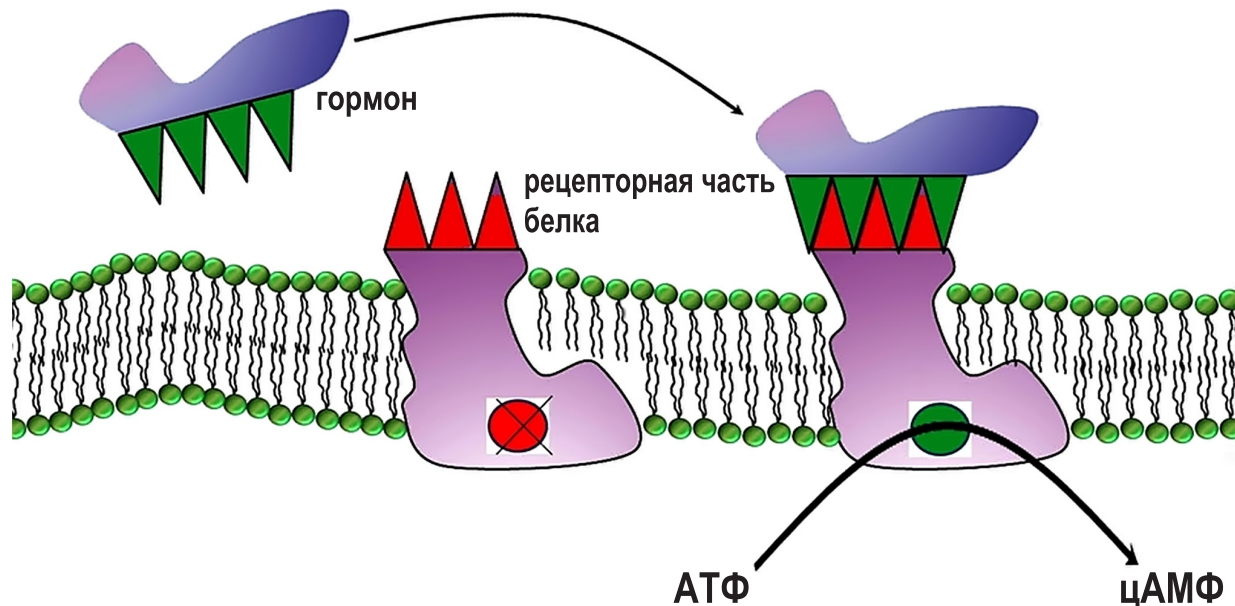


## СИНАПС

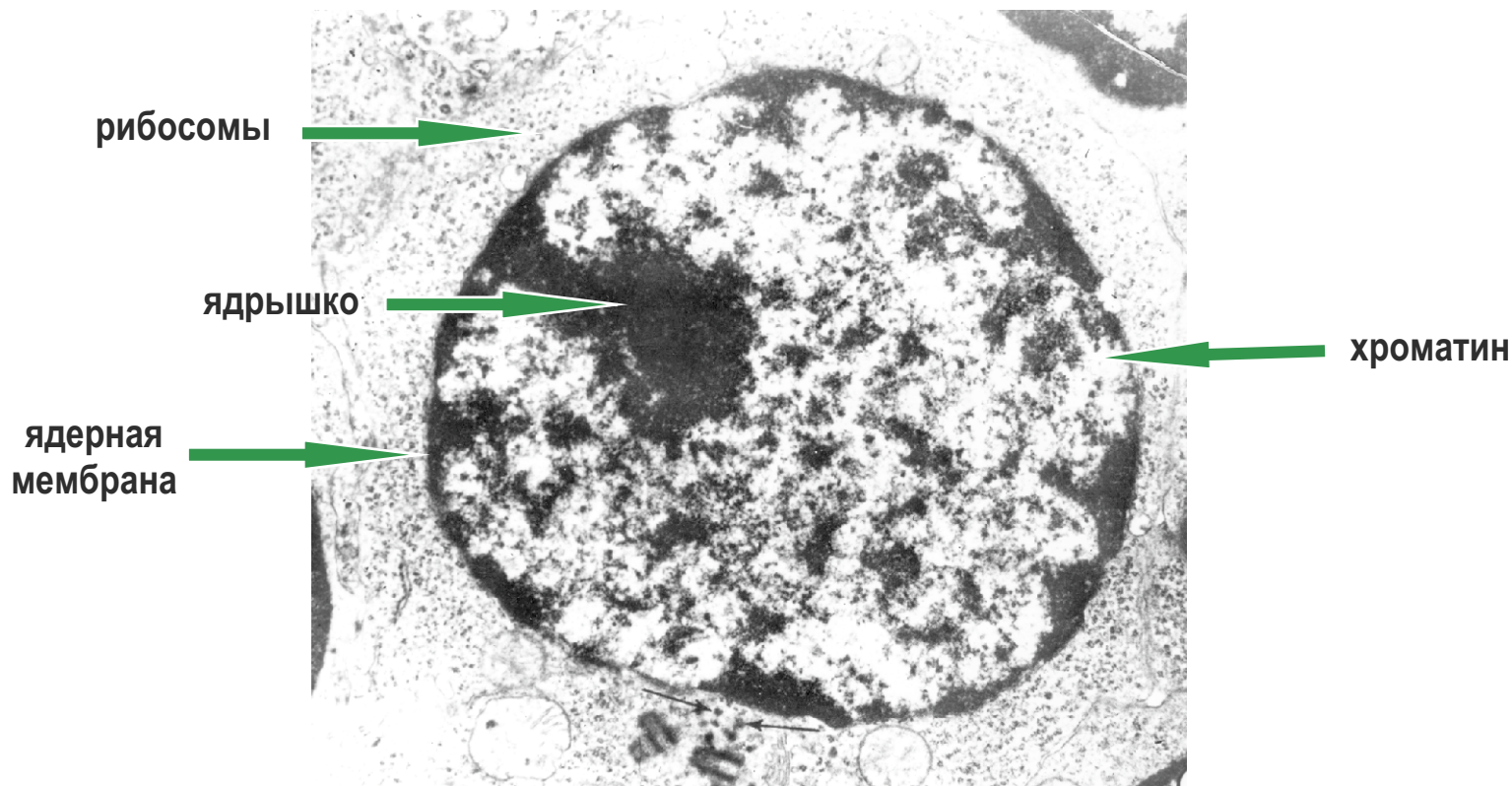
Рецепторная функция мембраны связана с локализацией на плазматической мембране специальных структур, которые «узнают» химические или физические факторы. Многие интегральные (пронизывающие мембрану) белки представляют собой гликопротеиды — с наружной стороны клетки они содержат полисахаридные боковые цепочки. Часть таких гликопротеидов, покрывающих клетку «лесом» молекулярных антенн, выполняет роль рецепторов гормонов. Когда определенный гормон связывается со «своим» рецептором, он изменяет структуру гликопротеида, что приводит к запуску клеточного ответа. Открываются каналы, по которым определенные вещества поступают в клетку или выводятся из нее.

### Схема работы аденилатциклазной системы

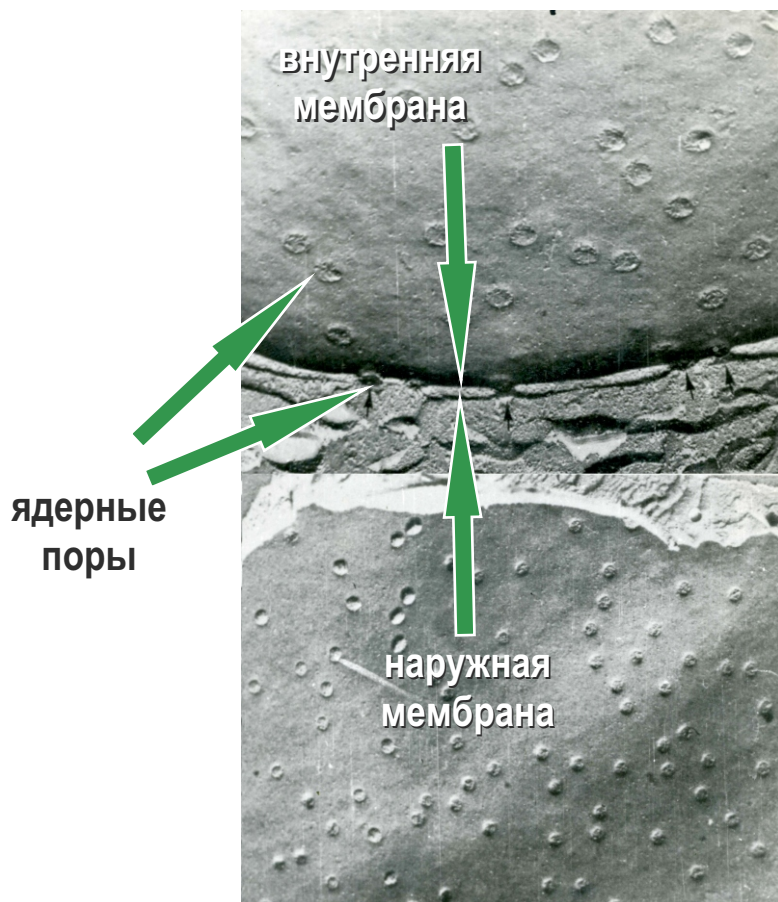
Рецептор к адреналину представляет собой белок, пронизывающий плазмалемму. При связывании гормона с рецепторной частью этого белка, его конформация (пространственное расположение отдельных аминокислот) изменяется, после чего возникает сигнал, передающийся на фермент аденилатциклазу. Функция этого фермента заключается в том, что он синтезирует из АТФ циклическую аденозинмонофосфорную кислоту (цАМФ), которая, в свою очередь, может регулировать скорость различных внутриклеточных процессов, вызывая активацию или подавление тех или иных ферментов клеточного метаболизма. Эффективность аденилатциклазной системы очень велика, синтез цАМФ, активируемой аденилатциклазой, приводит к десятикратному усилению сигнала гормона.



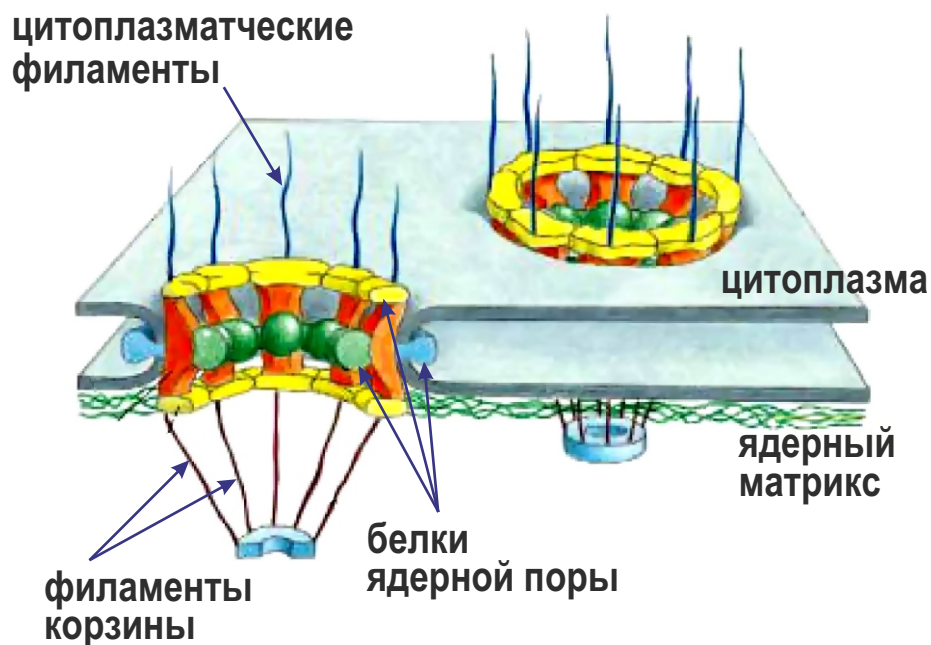
Ядро — самая крупная органелла эукариотической клетки, обычно в диаметре от 3 до 10 мкм. В ядре находятся молекулы ДНК, в которых хранится информация о подавляющем большинстве признаков клетки и организма в целом. ДНК образуют комплексы с гистонами — белками, содержащими большое количество лизина и аргинина. Такие комплексы — хромосомы — видны в световой микроскоп в период деления клетки. В неделящейся клетке хромосомы не видны — нити ДНК вытянуты и очень тонки. В ядре собираются рибосомы из рибосомных РНК, образующихся в ядре, и рибосомных белков, синтезирующихся в цитоплазме. Место сборки рибосом под микроскопом выглядит как округлое тельце диаметром около 1 мкм. Оно называется ядрышком. В ядре может быть одно или несколько ядрышек. Ядерный сок, или кариоплазма (греч. karyon—орех, ядро ореха), в виде бесструктурной массы окружает хромосомы и ядрышки. Вязкость кариоплазмы примерно такая же, как и гиалоплазмы, а кислотность выше. В ядерном соке содержатся белки и различные РНК.



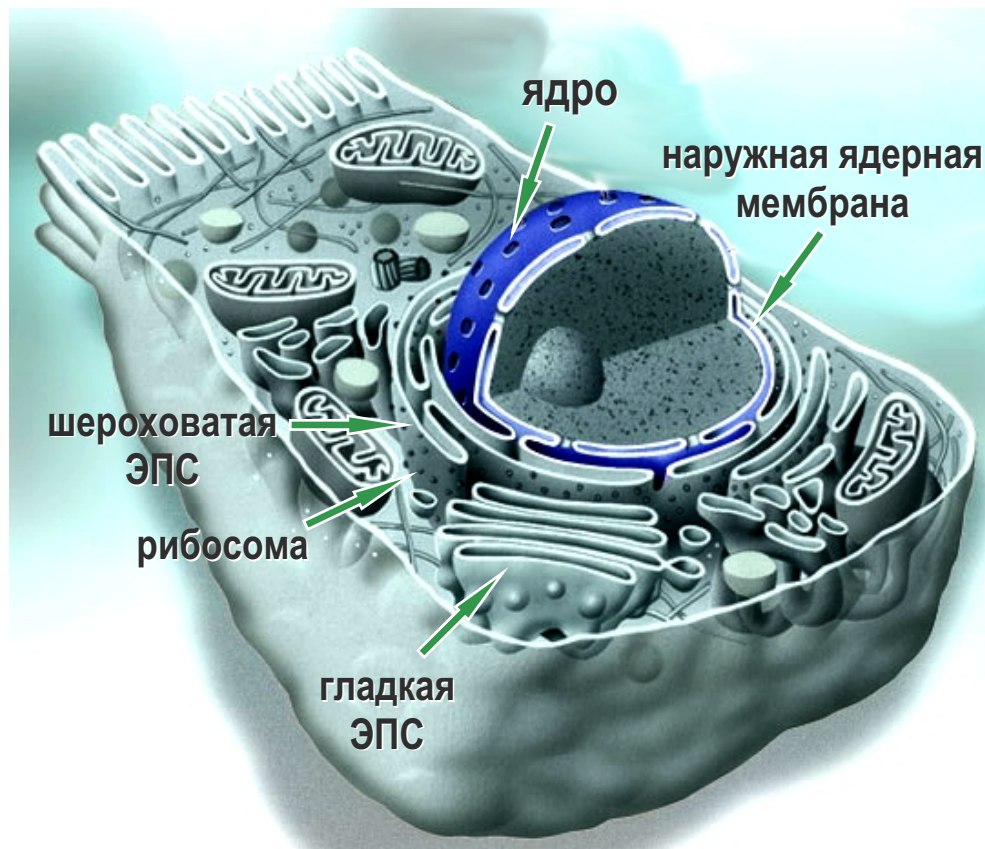
Содержимое ядра отделено от цитоплазмы ядерной оболочкой, состоящей из двух близко расположенных друг к другу мембран. Каждая мембрана толщиной 8 нм, расстояние между ними ~30 нм. Через определенные интервалы обе мембраны сливаются друг с другом, образуя отверстия диаметром 70 нм — ядерные поры. Число пор непостоянно, оно зависит от размеров ядер и их функциональной активности. Например, в крупных ядрах половых клеток может быть до  $10^6$  пор. Через поры происходит обмен различными веществами между ядром и цитоплазмой. Из ядра выходят молекулы и-РНК и т-РНК, участвующие в синтезе различных белков. В ядро проходят белки, взаимодействующие с молекулами ДНК.



### СХЕМА ЯДЕРНОЙ ПОРЫ



Эндоплазматическая сеть (ЭПС) — это система соединенных между собой канальцев и полостей различной формы и величины. Их стенки представляют собой мембраны, контактирующие со всеми органеллами клетки. ЭПС образует непрерывную структуру с наружной ядерной мембраной. Наружная сторона мембран шероховатой ЭПС покрыта рибосомами, которые вышли из ядра. Белки, синтезируясь на связанных с ЭПС рибосомах, проходят через мембрану внутрь полостей и по каналам ЭПС транспортируются к различным клеточным органеллам. Часть ЭПС, не содержащая прикрепленных рибосом, называется гладкой эндоплазматической сетью. В ее мембранах находятся ферменты синтеза и расщепления углеводов и липидов. Таким образом, ЭПС представляет собой структурно-функциональную систему, осуществляющую обмен и перемещение веществ внутри клетки.

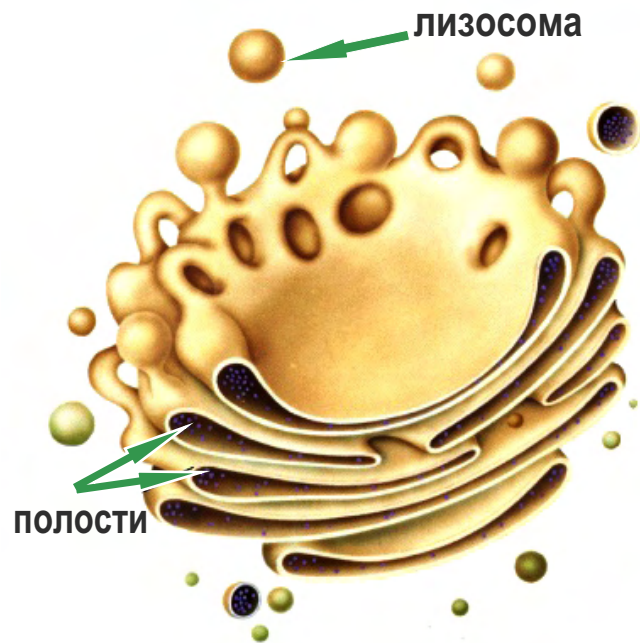


**Шероховатая ЭПС**

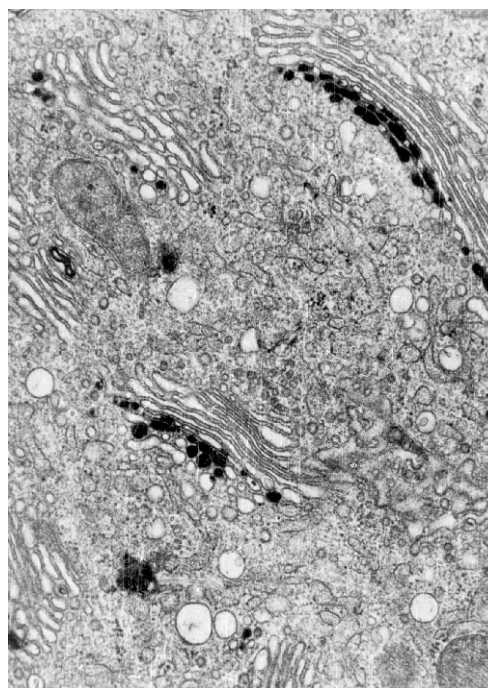


**Гепатоцит. Переход шероховатой ЭПС в гладкую ЭПС**

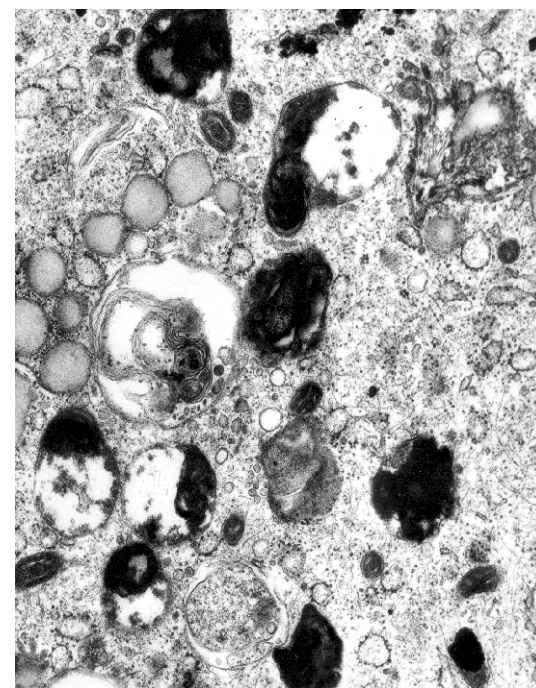
Часть образуемых в клетке белков, углеводов и липидов по каналам ЭПС поступают в специализированную органеллу, называемую аппаратом Гольджи. Аппарат Гольджи состоит из окруженных мембранами полостей, уложенных в стопку (диктиосома), в которых происходит сортировка и упаковка поступивших макромолекул. Вещества, необходимые клетке для внутреннего потребления, накапливаются в мелких мембранных пузырьках (50 нм), отпочковывающихся от полостей аппарата Гольджи, и разносятся по цитоплазме. Вещества, произведенные клеткой «на экспорт», получают в аппарате Гольджи «удостоверение» в виде присоединенных к ним полисахаридов и в таком виде выводятся из клетки. Еще одна функция аппарата Гольджи — участие в образовании лизосом. Лизосомы представляют собой пузырьки диаметром 0,5 мкм, содержащие гидролитические ферменты, способные расщеплять белки, углеводы, жиры и нуклеиновые кислоты. Лизосомы участвуют в расщеплении «старых» частей клетки, целых клеток и отдельных органов.



модель аппарата Гольджи

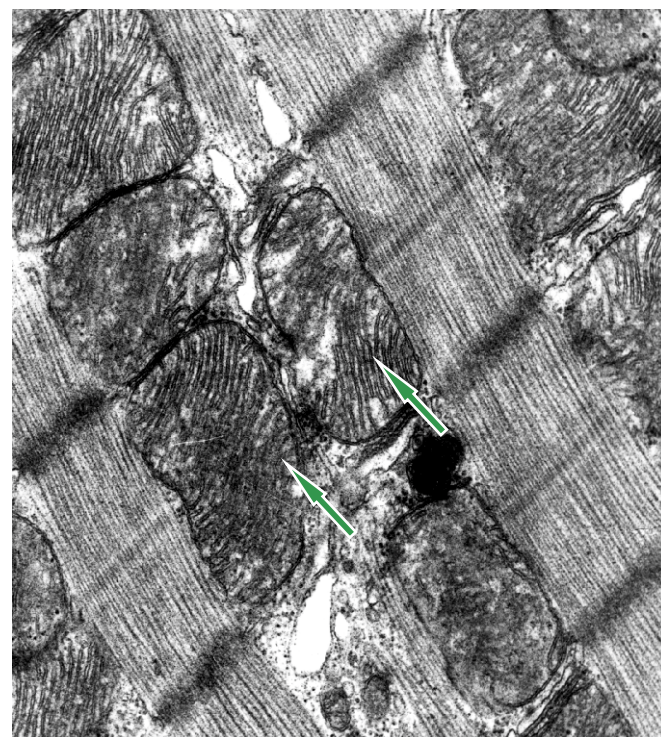
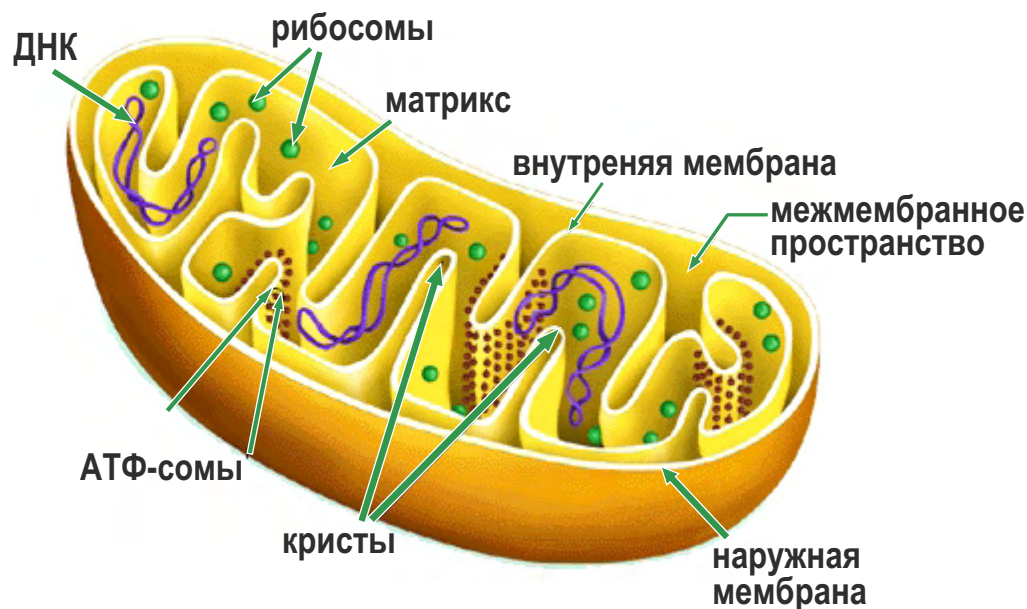


аппарат Гольджи клетки  
придатка семенника крысы



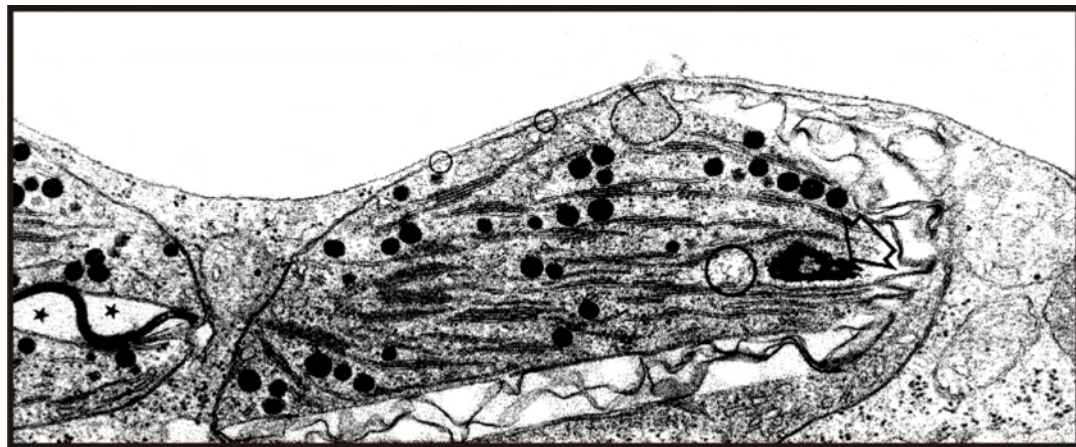
лизосомы в культуре трансформированных фибробластов

Митохондрии – нитевидные или шаровидные органеллы с диаметром около 1 мкм и длиной около 7 мкм имеют наружную гладкую мембрану и внутреннюю мембрану, образующую многочисленные складки — кристы. В кристы встроены ферменты, участвующие в преобразовании энергии питательных веществ, поступающих в клетку извне, в энергию молекул АТФ. Митохондрии ограничены двумя мембранами — внешней и внутренней. Толщина их около 8 нм. Между мембранами имеется пространство шириной около 10 — 20 нм. Характерная черта внутренней мембраны — способность образовывать выпячивания. Они имеют вид плоских гребней — крист. Внутреннее пространство митохондрий заполнено гомогенным веществом, носящим название матрикса. Вещество матрикса имеет более плотную консистенцию, чем окружающая митохондрию гиалоплазма. В матриксе выявляются тонкие нити ДНК и РНК, а также митохондриальные рибосомы, на которых синтезируются некоторые митохондриальные белки.



**митохондрии в сердечной мышце**

Только в растительных клетках присутствуют пластиды. Эти мембранные органеллы в зависимости от окраски можно разделить на лейко-, хромо- и хлоропласты. Бесцветные лейкопласты находятся в неосвещенных частях растения. Например, в клубнях картофеля лейкопласты накапливают зерна крахмала. Хромопласты — цветные пластиды, располагаются в клетках различных частей растения: цветках, плодах, стеблях, листьях. Именно хромопласты обеспечивают желтую, красную, оранжевую окраску этих частей и создают зрительную приманку для животных, способствуя тем самым опылению цветков и распространению семян. Зеленые хлоропласты способны переходить в хромопласты, поэтому осенью листья желтеют или краснеют, зеленые помидоры краснеют при созревании.



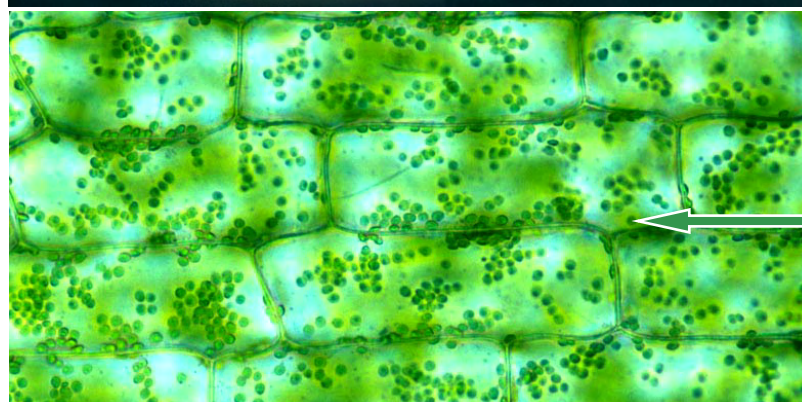
**хромопласт**



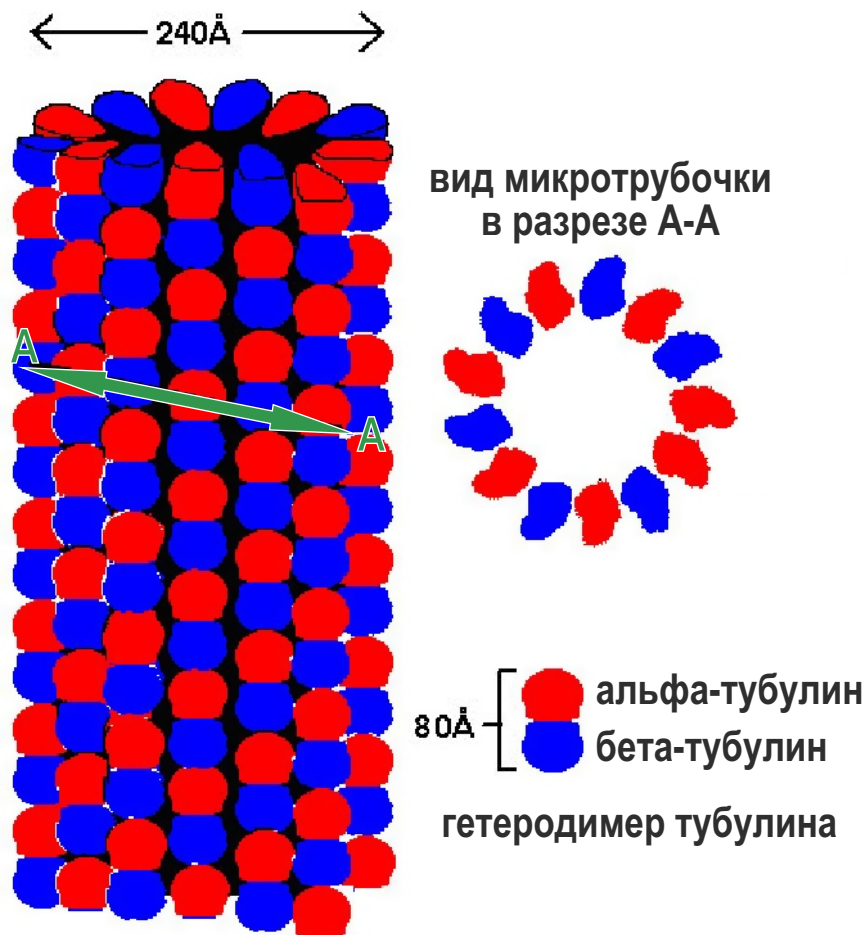
**хлоропласт**



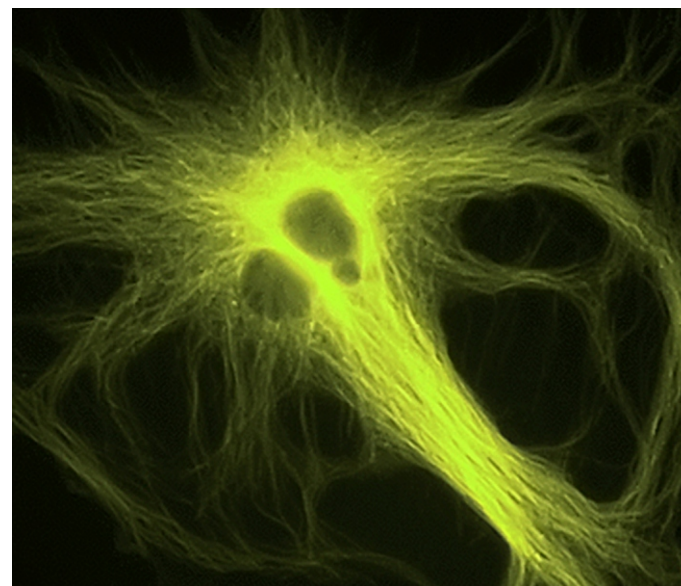
В хлоропластах протекает фотосинтез. Хлоропласты высших растений имеют размеры 5— 10 мкм. Под наружной гладкой мембраной располагается складчатая внутренняя мембрана. Между складками можно видеть пузырьки — тилакоиды, уложенные в стопку — грану. В каждом хлоропласте около 50 гран, расположенных в шахматном порядке. Такое расположение обеспечивает максимальную освещенность каждой грани. В мембраны тилакоидов, встроены пигменты, улавливающие солнечный свет, и ферменты, синтезирующие АТФ. В матриксе (внутренней среде) хлоропластов находятся ферменты, синтезирующие органические соединения с использованием энергии АТФ. В клетке высших растений содержится около 40 хлоропластов. Как и митохондрии, хлоропласты содержат собственную ДНК и рибосомы. Они способны к автономному размножению, не зависящему от деления клетки.



Клетки способны не только передвигаться с места на место, но и изменять свою форму и взаимоположение органелл. Этими свойствами клетки обязаны развитой сети белковых нитей — филаментов, образующих в их цитоплазме опорно-двигательную систему, называемую цитоскелетом. Цитоскелет включает в себя микрофиламенты, микротрубочки и промежуточные филаменты.

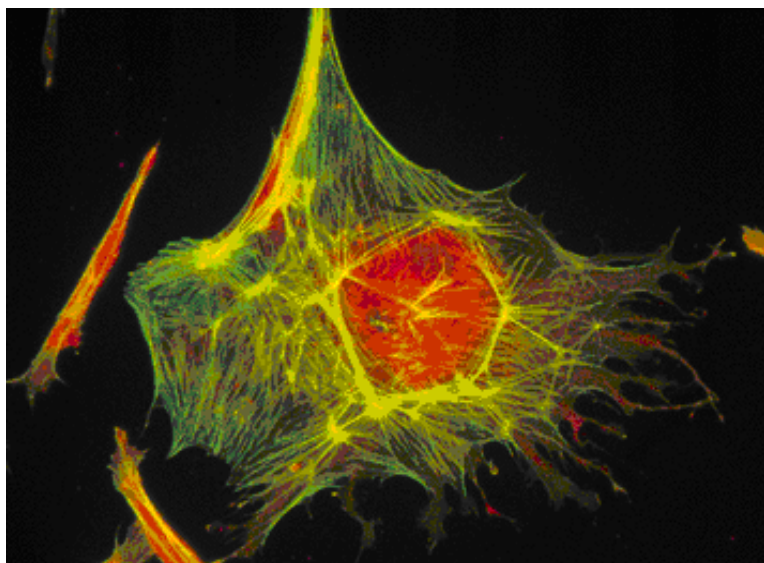


Микротрубочки пронизывают всю цитоплазму и представляют собой полые трубки диаметром 20-30 нм. Их стенки образованы специально закрученными нитями, построенными из белка альфа- и бета-тубулина. Сборка микротрубочек происходит в клеточном центре. Микротрубочки препятствуют растяжению и сжатию клетки, также они участвуют в переносе по цитоплазме некоторых веществ.

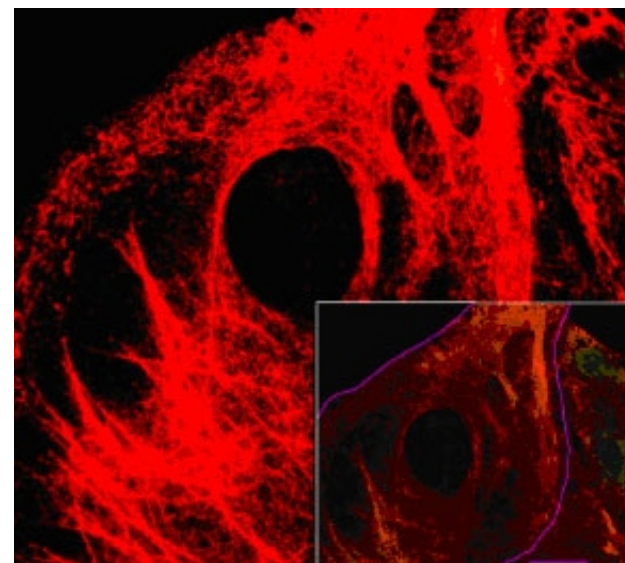


микротрубочки из эндотелиальных клеток крупного рогатого скота

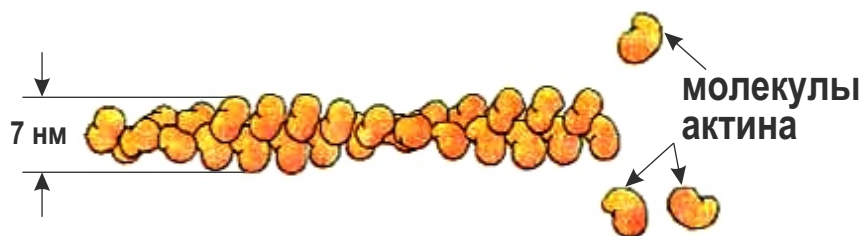
Микрофиламенты собраны из длинных цепочек (полимеров) белка актина. Диаметр этих нитей всего 4 нм. Микрофиламенты чаще всего располагаются около цитоплазматической мембраны и способны менять ее форму, что важно для процессов пино- и фагоцитоза. Промежуточные филаменты образованы различными белками и имеют толщину около 10 нм. Они образуют в клетках плотный каркас, поддерживая постоянную форму клетки, например, вета-кератин.



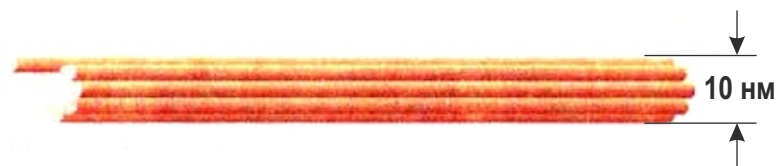
**актиновые фибриллы из эндотелиальных клеток крупного рогатого скота.**



**кератиновые промежуточные филаменты**



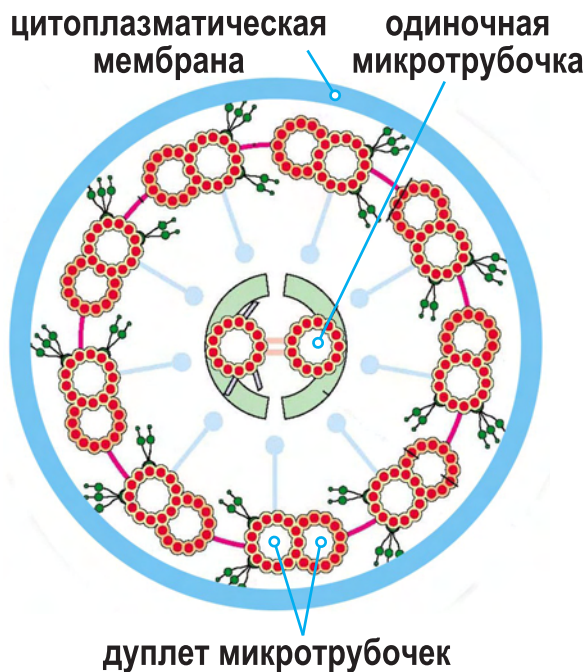
**фрагмент микрофиламента**



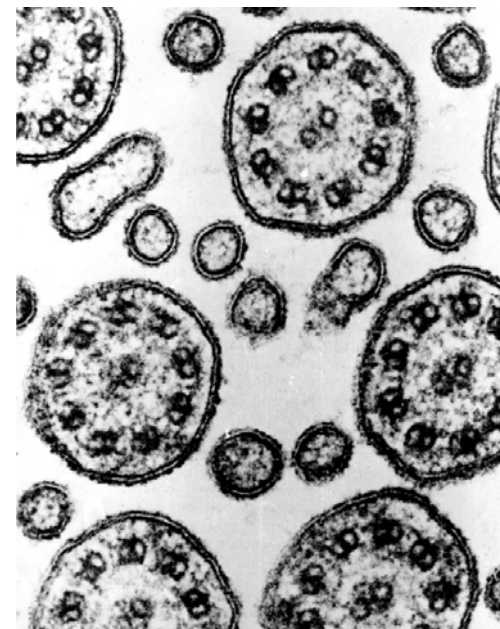
**промежуточное волокно цитокератина**

Реснички и жгутики — это выступающие из клетки органоиды, имеющие диаметр около 0,25 мкм и содержащие в середине пучок параллельно расположенных микротрубочек. Главная функция этих органоидов состоит в передвижении самих клеток или в продвижении вдоль клеток окружающей их жидкости и частиц. Реснички и жгутики имеются на поверхности клеток многих типов и встречаются у большинства животных и некоторых растений. У человека множество ресничек имеют клетки эпителия бронхов. Они заставляют постоянно двигаться вверх слой слизи с частицами пыли и остатками отмерших клеток. С помощью ресничек клеток яйцевода яйцеклетки продвигаются по нему. Жгутики отличаются от ресничек лишь длиной.

На всю длину реснички или жгутика тянутся микротрубочки — полые белковые цилиндры с внешним диаметром 25 нм. В ресничках и жгутиках они располагаются по системе 9 + 2; девять двойных микротрубочек (дуплетов) образуют стенку цилиндра, в центре которого находятся две одиночные микротрубочки. Дуплеты способны скользить друг относительно друга, что заставляет ресничку или жгутик изгибаться. Эти органеллы «заякорены» в цитоплазме базальными тельцами, внутриклеточными структурами, лежащими в основании ресничек и жгутиков и служащими для них опорой. Каждая из них представляет собой цилиндр, образованный девятью тройками микротрубочек. В центре базального тельца микротрубочек нет.



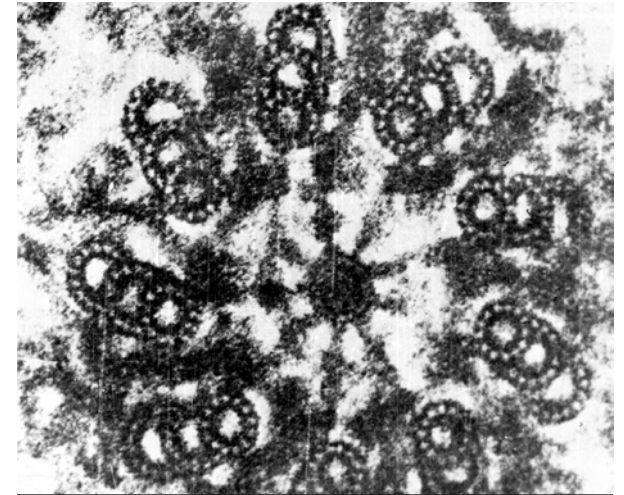
эпителий яйцевода человека



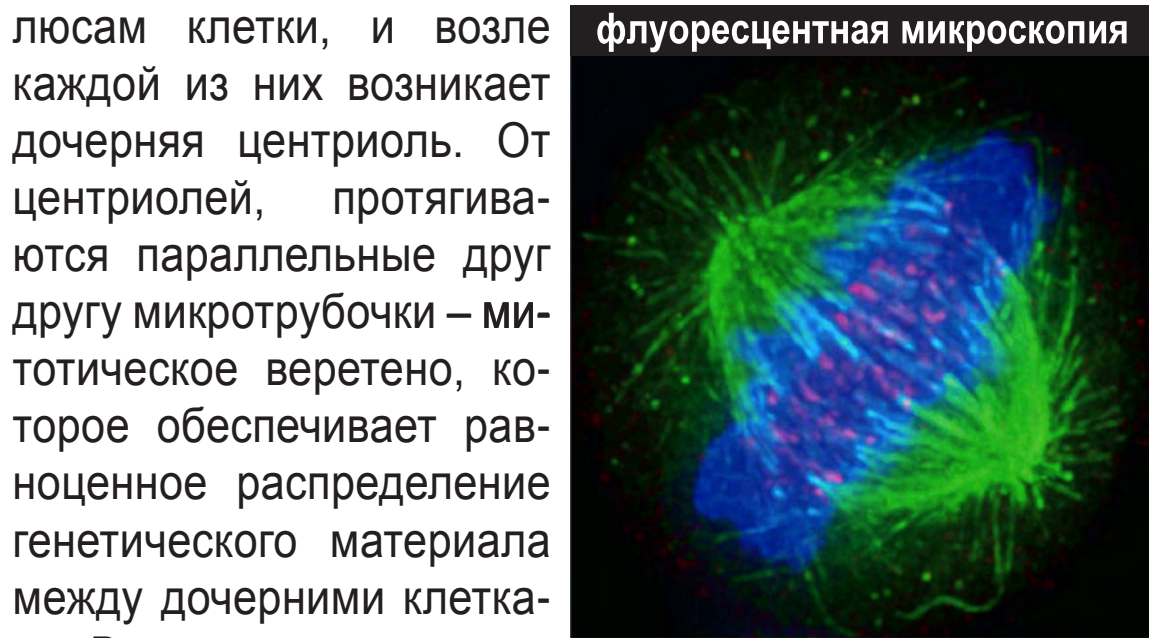
реснички и микроворсинки (поперечный срез)

Каждая центриоль – это цилиндр (длиной 250 нм и диаметром 500 нм), по окружности которого располагается девять триплетов микротрубочек, состоящих из тубулина. Центриоли расположены под прямым углом друг к другу. Они находятся в середине клеточного центра – центра организации микротрубочек. Клеточный центр играет ключевую роль в организации цитоскелета: многочисленные трубочки расходятся во все стороны именно из этой области.

Перед делением клетки центриоли расходятся к полюсам клетки, и возле каждой из них возникает дочерняя центриоль. От центриолей, протягиваются параллельные друг другу микротрубочки – митотическое веретено, которое обеспечивает равномерное распределение генетического материала между дочерними клетками. В клетках высших растений центриолей нет.

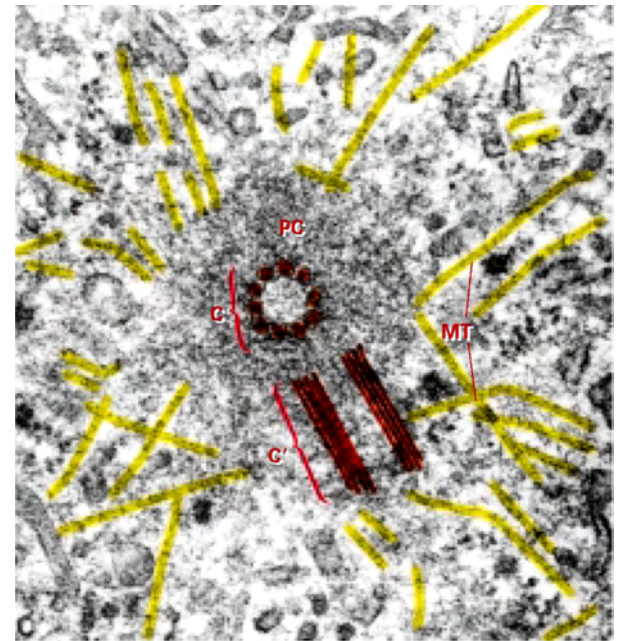


разрез центриоли



флуоресцентная микроскопия

микротрубочки веретена деления – зеленые, хромосомы – синие

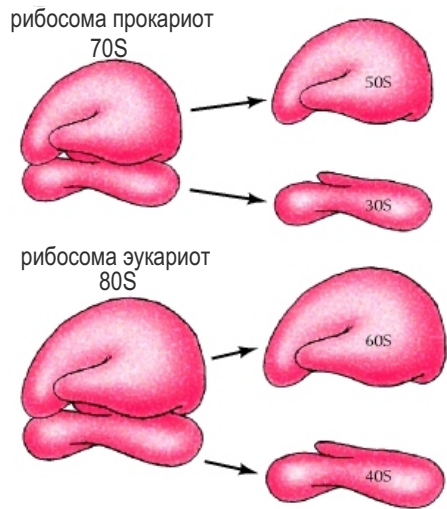


C; C' - центриоли  
MT - микротрубочки

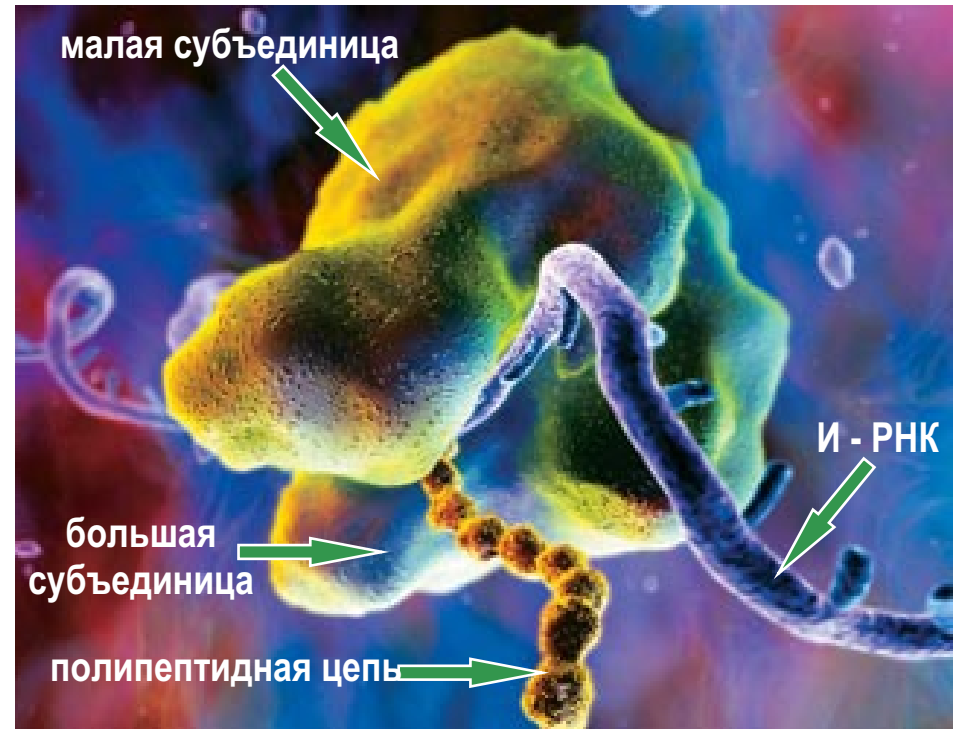
0.5 мкм

клеточный центр

Рибосомы — немембранные органеллы, на которых происходит синтез белка в клетке. Они представляют собой сферические структуры с диаметром около 20 нм. Каждая рибосома состоит из большой и малой субъединиц. У прокариот они названы соответственно 50S-и 30S-субъединицами. S — коэффициент седиментации (лат. *sedimentum* — осадок), он зависит от молекулярной массы и пространственной конформации частицы, осаждаемой при центрифугировании. 30S-субъединица содержит 21 белок и одну молекулу 16S рибосомной РНК. В состав 50S-субъединицы входят 34 молекулы белка и две молекулы рибосомных РНК (23S и 5S). В цитоплазме эукариотических клеток находятся рибосомы с коэффициентом седиментации 80S. Они состоят из двух субъединиц — большой 60S и малой 40S, каждая из которых содержит большее количество разных белков, чем соответствующие субъединицы бактериальных рибосом. В митохондриях и хлоропластах тоже содержатся рибосомы. Они больше похожи на 70S бактериальные рибосомы, чем на 80S цитоплазматические рибосомы эукариот.



**субъединицы рибосом  
эукариотических и  
прокариотических клеток**

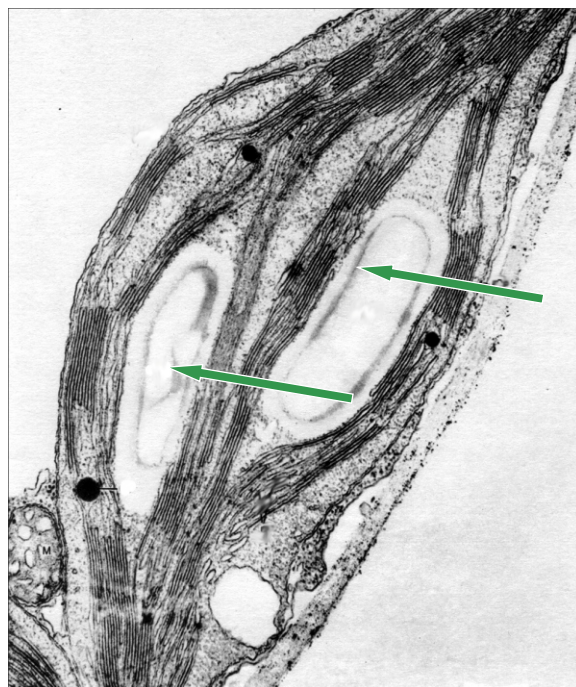


**схема работающей рибосомы**

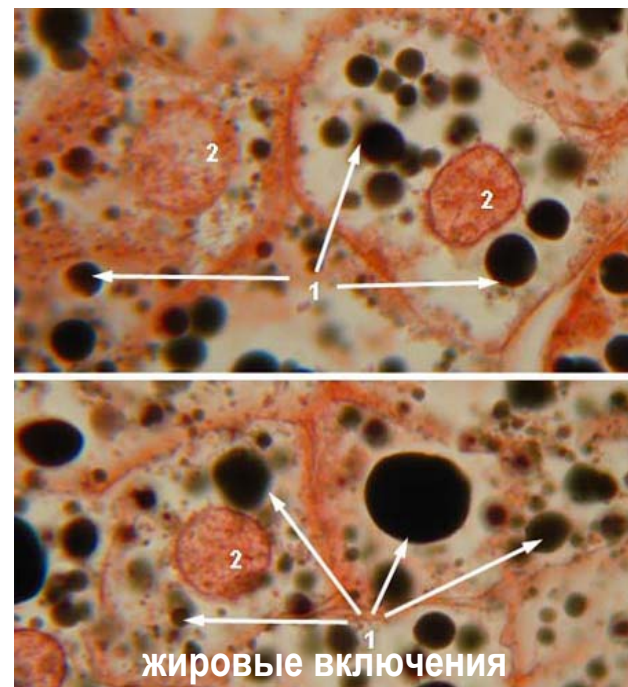
Клеточные включения – непостоянные образования, возникающие или исчезающие в процессе жизнедеятельности клетки. Основное место локализации включений — цитоплазма. Включения — это продукты клеточного метаболизма. Они накапливаются главным образом в форме гранул, капель и кристаллов. Липиды обычно откладываются в клетке в виде мелких капель. Часто значительное количество жировых включений откладывается в результате патологических процессов, например при жировом перерождении печени. Капли жира встречаются в клетках практически всех растительных тканей, очень много жира содержится в семенах некоторых растений. Включения полисахаридов имеют чаще всего форму гранул разнообразных размеров. У животных в цитоплазме клеток встречаются отложения гликогена. В клетках растений из полисахаридов наиболее часто откладывается крахмал в виде гранул. Каждая крахмальная гранула состоит из отдельных слоев, а каждый слой, в свою очередь, включает радиально расположенные кристаллы, почти невидимые в световой микроскоп. Белковые включения встречаются реже, чем жировые и углеводные. Белковыми гранулами богата цитоплазма яйцеклеток, где они имеют форму пластинок, шариков, дисков, палочек.



**включения гликогена в  
клетках печени**



**зерна крахмала**



**жировые включения  
в клетках печени**