

ВВЕДЕНИЕ

БИОЛОГИЯ В СИСТЕМЕ НАУК

С момента своего появления человек был вынужден изучать окружающий его мир. Сначала от этого зависело само его существование. Он должен был знать, какие организмы можно употреблять в пищу, а какие из них ядовиты или опасны, что можно использовать для изготовления одежды, жилищ, в качестве лекарств и т. д. С развитием цивилизации человек позволил себе такую роскошь, как занятие наукой в познавательных целях. В настоящее время научные знания и исследования являются важнейшим условием существования и развития человеческой цивилизации.

Обобщенные знания, полученные в ходе научных исследований, составляют **научную картину мира**.

Разработкой *естественно-научной картины мира* занимается целый комплекс наук, среди которых можно выделить физику, химию и биологию. Все они, так или иначе, связаны друг с другом, что в ряде случаев позволяет взглянуть на одну и ту же научную проблему с разных точек зрения, а также попытаться решить ее с применением различных научных методов. Таким образом, взгляды ученых на современную *научную картину мира* постоянно развиваются и зависят от современного уровня научных знаний.

Биология (*др.-греч.* bios — жизнь и logos — наука) занимает особое место в формировании современной научной картины мира, так как изучает все проявления жизни: строение, функции, развитие и происхождение живых организмов, их взаимоотношения в природных сообществах со средой обитания и с другими объектами живой природы.

Биология — одна из древнейших наук, хотя сам термин «биология» для ее обозначения был предложен немецким ученым **Т. Рузом** (1771–1803) лишь в 1797 г. Общепринятым он стал лишь в начале XIX века (1802 г.) после того, как его стали употреблять в своих работах **Ж. Б. Ламарк** (1744–1829) и **Л. К. Тревиранус** (1779–1864).

Современная биология — комплексная наука, для которой характерно взаимопроникновение идей и методов различных биологических дисциплин, а также других наук — прежде всего химии, физики, математики.

В настоящее время условно можно выделить три направления в биологии.

Первое направление — это **классическая биология**, изучающая многообразие живой природы. Ее представляют ученые-натуралисты, которые наблюдают и анализируют все, что происходит в живой природе, изучают живые организмы в их естественной среде обитания. Многие считают, что в классической биологии уже все открытия сделаны. На самом деле, практически ежегодно ученые открывают и описывают не только новые виды, но и более крупные таксоны. Многие открытия заставили ученых по-новому взглянуть на историю развития живой природы.

Второе направление — это **эволюционная биология**. Эволюция — естественный процесс развития живой природы, который сопровождается изменениями генотипов особей, формированием адаптаций, видообразованием. В результате эволюции жизнь на Земле с момента ее зарождения пришла к тому состоянию многообразия видов, которое мы наблюдаем сегодня. И хотя в настоящее время человек знает об эволюции жизни на Земле довольно много, но и сейчас еще есть много нерешенных вопросов, ответы на которые ищут ученые-эволюционисты.

Третье направление — **физико-химическая биология**, изучающая живые организмы, применяя современные физические и химические методы исследования. Это быстро развивающееся направление биологии, важное как в теоретическом, так и в практическом отношении. Можно с уверенностью утверждать, что в этом направлении развития биологии нас ждут многие новые открытия, которые позволят решить многие проблемы, стоящие перед человечеством.

Биологические знания не только позволяют расширить представления о научной картине мира, но и используются в практических целях.

В настоящее время биологические знания используются во всех сферах человеческой деятельности: в промышленности, сельском хозяйстве, медицине, энергетике и др.

Биология включает в себя множество дисциплин, таких как ботаника, зоология, анатомия и физиология человека, цитология, молекулярная биология, генетика и др. Они составляют теоретическую основу для целого ряда прикладных направлений профессиональной деятельности человека: медицины, агрономии, ветеринарии,

зоотехнии, селекции, звероводства, рыбоводства, птицеводства, лесоводства и т. д.

Благодаря достижениям биологии стало возможно получать промышленным путем медицинские препараты, витамины, биологически активные вещества. Открытия, сделанные в генетике, анатомии, физиологии и биохимии, позволяют поставить больному человеку правильный диагноз и выработать эффективные пути лечения и профилактики различных болезней, в том числе тех, которые раньше считались неизлечимыми. Знание законов наследственности и изменчивости позволило ученым-селекционерам получить новые высокопродуктивные породы домашних животных и сорта культурных растений. На основе изучения взаимоотношений между организмами были созданы биологические методы борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур. Данные, полученные при изучении строения и принципов работы различных систем живых организмов, помогают найти оригинальные решения в технике и строительстве.

Благодаря достижениям биологии все большее значение приобретает новое направление материального производства — *биотехнология*. Уже сейчас она оказывает значительное влияние на решение таких глобальных проблем, как производство продуктов питания, поиск новых источников энергии, охрана окружающей среды и др.

Чрезвычайно важное значение имеют экологические исследования. Мы наконец стали осознавать, что незнание или игнорирование законов природы приводит к экологическим катастрофам, которые грозят гибелью всем живым организмам, в том числе человеку. Перед человечеством встала грандиозная задача: сохранение биосферы с целью поддержания условий существования и развития цивилизации. Без биологических знаний и специальных исследований решить ее невозможно. Таким образом, в настоящее время биология стала реальной производительной силой и научной основой рациональных отношений между человеком и природой.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ И ИХ СВОЙСТВА

Определение биологии как «науки о жизни» имеет смысл лишь в том случае, если мы представляем себе, что такое **жизнь**.

Учеными неоднократно делались многочисленные попытки дать определение жизни, отражающие всю многогранность данного процесса. Все определения в той или иной степени содержали следующие постулаты, отражающие сущность жизни:

- жизнь есть особая форма движения материи;
- жизнь есть обмен веществ и энергии в организме;

- жизнь есть жизнедеятельность в организме;
- жизнь есть самовоспроизведение организмов, которое обеспечивается передачей генетической информации от поколения к поколению;
- жизнь есть открытые саморегулирующиеся и самовоспроизводящие системы, построенные из биополимеров — белков и нуклеиновых кислот.

Попытки современных ученых дать полное определение жизни пока не увенчались окончательным успехом.

В настоящее время определение жизни чаще всего дают путем перечисления основных *критериев (признаков) живого* или **жизненных свойств**, отличающих живые объекты от неживых.

В самом общем смысле **жизнь** можно определить как *активное, идущее с затратой энергии, полученной извне, поддержание и самовоспроизведение специфических структур, представляющих собой открытые саморегулирующиеся и самовоспроизводящиеся системы, построенные из биополимеров — белков и нуклеиновых кислот.*

Вся живая природа представляет собой совокупность биологических систем (*греч.* systema — целое, состоящее из взаимосвязанных частей). Следует отметить, что свойства системы не сводятся к сумме свойств составляющих ее частей, т. е. для систем характерно такое свойство, как эмерджентность.

Эмерджентность, или **эмергѐнтность** (от *англ.* emergent — возникающий, неожиданно появляющийся) — наличие у какой-либо системы особых свойств, не присущих ее отдельным элементам, а также сумме каких-либо элементов, не связанных особыми системообразующими связями; т. е. несводимость свойств системы к сумме свойств ее компонентов (синоним: «системный эффект»).

Например, важные свойства популяции (соотношение полов и поколений, скорость размножения) не существуют на уровне отдельных организмов. Каждая особь популяции имеет свой генотип и фенотип, которые остаются неизменными на протяжении ее жизни. Популяция как биосистема объединяет генотипы всех образующих ее особей. Общий генофонд популяции может направленно изменяться под действием движущих сил эволюции, в результате чего образуются новые виды, в то время как отдельная особь популяции не эволюционирует. Более того, свойства системы и ее частей могут быть даже противоположными. Так, популяция, состоящая из смертных особей, теоретически, при благоприятных условиях, бессмертна.

Важными свойствами живых систем являются их *многоуровневость* и *иерархическая организация* (*греч.* hierarchia — порядок подчинения). Части биологических систем сами являются системами, состоящими, в свою очередь, из взаимосвязанных частей. Так, орга-

низм является частью популяции и может состоять из одной или нескольких клеток.

Ученые на основании особенностей проявления свойств живого выделяют несколько уровней организации биологических систем, в частности: *молекулярный, клеточный, организменный, популяционно-видовой, экосистемный и биосферный*. Однако следует заметить, что часто выделяют и другие уровни организации, например органов и тканей, клеточных органоидов и т. п. Их можно рассматривать как переходные уровни между шестью основными.

Все биологические системы находятся в непрерывном взаимодействии друг с другом. Всем им, независимо от уровня организации, присущи общие черты.

Биологические системы являются открытыми, т. е. способными к обмену веществ с окружающей средой и получающими энергию и питательные вещества из окружающей среды. Биологические системы реагируют на внешние воздействия; содержат передающуюся по наследству генетическую информацию, необходимую им для развития и размножения; приспосабливаются к определенной среде обитания и т. п.

На каждом уровне вследствие объединения систем низшего уровня возникает определенное новое качество.

На *молекулярном уровне* исследуется роль органических и неорганических молекул, входящих в состав живых систем, в росте и развитии организмов, хранении и передаче наследственной информации, обмене веществ и превращении энергии в живых клетках и других явлениях.

На *клеточном уровне* изучаются вопросы морфологической организации и процессы жизнедеятельности клетки, специализации клеток в ходе развития, функции органоидов, механизмы деления клеток.

На *организменном уровне* изучается организм как целое, со свойственными ему механизмами согласованного функционирования его органов в процессе жизнедеятельности, его адаптация и поведение в различных экологических условиях.

На *популяционно-видовом уровне* изучают факторы, влияющие на динамику численности особей и возрастного состава популяций, проблемы сохранения исчезающих видов, действие факторов микроэволюции и т. д.

На *экосистемном уровне* изучаются взаимоотношения организмов и среды, условия, определяющие продуктивность экосистем, их устойчивость, а также влияние на них деятельности человека.

Биосферный уровень — высшая форма организации живой материи, объединяющая все экосистемы планеты. В биосфере происходят глобальные биогеохимические циклы (круговороты веществ и потоки

энергии). Изучение механизмов их протекания, а также влияние на них деятельности человека в настоящее время имеют первостепенное значение для предотвращения глобального экологического кризиса.

МЕТОДОЛОГИЯ БИОЛОГИИ

Наука — одна из сфер человеческой деятельности, цель которой — изучение и познание окружающего мира.

Для каждой научной дисциплины характерны своя область и особенности исследования, отличающие ее от исследований в других научных областях, т. е. для нее характерна определенная **методология**.

Методология науки — это учение о методах и процедурах научной деятельности, на которые опирается исследователь в ходе получения и разработки новых знаний в рамках конкретной научной дисциплины.

Любую науку характеризуют, прежде всего, *объект* и *предмет*, а также *цели* и *методы исследования*.

В биологии **объектом исследования** является вся живая природа, а точнее, ее различные процессы или явления, протекающие в ней. Так как направлений биологической науки много, следовательно, и объекты, и предметы исследования в них разные.

Все объекты исследования в биологии реально существуют в природе вне зависимости от нас (т. е. людей в целом) как исследователей. При этом **предметами исследования** будут выступать различные проявления свойств живой материи (жизни) у конкретного объекта, на которые исследователь может так или иначе влиять для того, чтобы проверить имеющиеся у него научные предположения (гипотезы). После этого он строит новые теоретические обобщения. Новые открытия, сделанные учеными, могут привести к пересмотру некоторых положений в сложившейся системе взглядов на существующую научную картину мира.

Для методологии биологических исследований важное значение имеют методы научного познания, или научные методы.

Научный метод (*греч.* methodos — путь исследования) — это совокупность приемов и операций, используемых при построении системы научных знаний.

Главной задачей науки является построение системы достоверных знаний, основанных на фактах и обобщениях, которые можно подтвердить или опровергнуть. В науке не должны приниматься на веру какие-либо утверждения, даже если они исходят от авторитетных ученых. Только результаты, полученные в ходе повторных экспериментов, исключаяющие их субъективное толкование, могут считаться научным фактом.

Научным фактом (*греч.* factum — сделанное) является лишь тот, который можно воспроизвести и подтвердить.

Методы научных исследований принято делить на *общие* и *специальные*.

Общие методы научного познания используются на протяжении всего исследовательского процесса и в самых различных областях науки. Так как исследователь может получать знания либо опытным (эмпирическим) путем, либо в результате сложных логических операций, т. е. теоретически, то их делят на эмпирические и теоретические.

Таблица 1

Методы эмпирического и теоретического исследований

Методы эмпирического исследования	Методы теоретического исследования
наблюдение описание измерение сравнение сравнительно-исторический эксперимент	анализ и синтез идеализация индукция и дедукция моделирование абстрагирование восхождение от абстрактного к конкретному и др.

В биологических исследованиях для более полного и эффективно изучения живых систем, установления закономерностей их возникновения, развития и функционирования, а также выявления и оценки изменений в природе, связанных с влиянием различных экологических факторов, научные методы используются во многих сочетаниях друг с другом.

Вся история развития биологии наглядно свидетельствует о том, что она определялась разработкой и применением новых методов исследования.

В настоящее время у биологов имеются исключительные возможности в изучении жизни с использованием всего спектра научных методов, в том числе основанных на применении современного специализированного оборудования:

- 1) микроскопии различных типов, включая электронную, с техникой ультратонких срезов;
- 2) биохимических методов;
- 3) высокоразрешающего генетического анализа;
- 4) иммунологических методов;
- 5) разнообразных методов культивирования и прижизненного наблюдения в культурах клеток, тканей и органов;
- 6) маркировки эмбрионов;
- 7) оплодотворения в пробирке;

- 8) метода меченых атомов;
- 9) рентгеноструктурного анализа;
- 10) ультрацентрифугирования;
- 11) спектрофотометрии;
- 12) хроматографии;
- 13) электрофореза;
- 14) секвенирования;
- 15) конструкции биологически активных рекомбинантных молекул ДНК, а также многих других.

Использование научных методов в сочетании с системно-структурным подходом коренным образом изменили проведение научных исследований в биологии, расширив ее познавательные возможности и открыв новые пути для использования биологических знаний во всех сферах человеческой деятельности.

Научное исследование, как правило, состоит из нескольких этапов. На первом этапе проводится сбор фактов, на основании которых формулируется проблема. Затем для ее решения выдвигаются гипотезы и разрабатывается их экспериментальная проверка. Если факты, полученные в ходе эксперимента, противоречат гипотезе, она отвергается. Если гипотеза согласуется с фактами и позволяет делать верные прогнозы, то она может стать *теорией*. Однако даже верная теория по мере накопления новых фактов может пересматриваться и уточняться. В биологии таким наглядным примером может служить теория эволюции.

Некоторые теории заключаются в установлении связи между различными явлениями. Это *правила и законы*.

Из правил могут быть исключения, а законы действуют всегда. Например, закон сохранения энергии справедлив как для живой, так и неживой природы. Называя какое-либо положение законом, ученые как бы подчеркивают его универсальность, неоспоримость и большую достоверность.

ОСНОВЫ КЛАССИФИКАЦИИ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ

В настоящее время на нашей планете насчитывается примерно 1,5–2 млн видов живых организмов. Ученые считают, что в действительности Землю населяет значительно больше видов, чем зарегистрировано на сегодняшний день: их никак не меньше 4–5 млн. К сожалению, в наше время виды исчезают быстрее, нежели их успевают обнаружить и описать. Потеря любого вида является невосполнимой утратой для биосферы. Каждый из них неповторим и вносит свой уникальный вклад в формирование условий жизни на Земле, которые, в свою очередь, влияют и на наше собственное существование как биологического вида.

Живые организмы, возникнув на Земле около 4 млрд лет назад, постоянно развиваются, совершенствуются, приспосабливаясь к условиям жизни в окружающей их среде.

Таким образом, огромное многообразие организмов является результатом их приспособления к условиям жизни и продолжительным историческим развитием, т. е. эволюцией.

Люди давно обратили внимание на различия между окружавшими их живыми существами. Используя их, они пытались построить хоть какую-то систему живой природы. В древние времена при классификации организмов использовались не биологические принципы, основанные на возможности проследить естественные связи между организмами, а совершенно другие подходы. Животных, например, делили на полезных, вредных и безразличных для человека, а растения — на дающих плоды, волокно или древесину.

Чтобы разобраться во всем разнообразии организмов, ученые-биологи объединяют их в группы и присваивают каждой группе название, т. е. классифицируют их.

Классификация — распределение тех или иных объектов по классам (отделам, разрядам и т. п.) в зависимости от их общих признаков, фиксирующее закономерные связи между классами объектов в единой системе конкретной отрасли знания.

В процессе изучения новых объектов в отношении каждого из них исследователь должен сделать вывод: принадлежит ли он к уже установленным классификационным группам или нет. В некоторых случаях при этом обнаруживается необходимость перестройки существующей системы классификации.

Науку о разнообразии видов живых организмов называют систематикой (от *греч.* *systematikos* — упорядоченный, относящийся к системе).

Решающий вклад в создание современной системы классификации живых организмов внес **Карл Линней**. Благодаря работам Линнея укоренилось двойное, или **биномиальное**, название видов. Первое слово представляет собой имя рода, например «Собака» (*Canis*), второе — вида «Собака волчья» (*Canis lupus*), «Дуб красный» (*Quercus rubra*) и т. д. Такая система названий видов действует и ныне.

Ученые-систематики разработали правила классификации организмов, с помощью которых определяют их положение в системе живой природы и принадлежность к определенным систематическим единицам. Современные классификации объектов живой природы построены по *принципу родства*. Принято считать, что любой конкретный объект должен последовательно принадлежать ко всем выделяемым систематическим категориям, иметь свой определенный ранг. Для удобства описания была выработана иерархия таксономических единиц.

Основной систематической единицей является вид.

Вид — группа особей, сходных по особенностям строения, процессов жизнедеятельности и образу жизни, дающих при скрещивании плодovitое потомство и населяющих определенную территорию.

Близкородственные виды объединяются в *роды*. Близкие роды, имеющие родственное происхождение, в свою очередь, объединяются в *семейства*. *Близкие семейства объединяют в систематике растений в порядки, а в систематике животных — в отряды. Близкие порядки и отряды объединяются в классы. Классы объединяются в систематике растений в отделы, в систематике животных — в типы. Отделы и типы объединяются в царства.*

Иногда выделяют такие таксономические единицы как подвид, подрод, подсемейство, надсемейство и т. д.

Исторически сложились две иерархические системы: ботаническая и зоологическая, которые развивались параллельно. Это объясняется тем, что разработка этих систем началась в то время, когда ботаника и зоология были отдельными независимыми дисциплинами, а биология как единая наука появилась позже.

На схеме ниже представлено сравнение **традиционной** иерархии таксонов в ботанике и зоологии на примере тополя белого (серебристого) и кота камышового.

Таблица 2

Сравнительная характеристика таксонов в ботанике и зоологии

Царство	Растения (Plantae)	Царство	Животные (Animalia)
Отдел	Покрывосеменные (Angiospermae)	Тип	Хордовые (Chordata)
Класс	Двудольные (Monocots)	Класс	Млекопитающие (Mammalia)
Порядок	Мальпигиецветные (Malpighiales)	Отряд	Хищные (Carnivora)
Семейство	Ивовое (Salicaceae)	Семейство	Кошачьи (Felidae)
Род	Тополь (Pópulus)	Род	Кошки (Felis)
Вид	Тополь белый (Pópulus álba)	Вид	Камышовый кот (Felis chaus)

Современная система классификации учитывает признаки родства современных видов как с ныне живущими, так и с вымершими. Каждая таксономическая категория соответствует группе организмов,

будь то растения, животные или микроорганизмы, которые имеют общего предка. Такая система классификации отражает естественную общность организмов и поэтому называется *естественной*. Естественные классификации полезны, так как позволяют предсказывать наличие тех или иных свойств в зависимости от положения организма в системе живой природы.

Взаимоотношения между основными группами современных организмов, сложившиеся в процессе эволюции, представляют собой подобие ветвей могучего дерева. Родословное древо в целом и его ветвление как бы показывают общий характер макроэволюции: усложнение общей организации живых существ, дивергентный и приспособительный ход эволюции.

Древо, отражающее эволюционные связи между организмами, называется **филогенетическим**.

К сожалению, построение полных достоверных филогенетических деревьев — задача практически невыполнимая, так как мы не обладаем полной информацией о строении всех живых организмов, когда-либо живших на нашей планете. Наши знания о древних организмах, полученные на основании палеонтологических исследований, крайне фрагментарны. Установить однозначные эволюционные связи между ними и современными организмами практически невозможно, так как большая часть информации о них утеряна, неизвестны также практически все промежуточные переходные формы.

Еще одна причина, по которой возникают трудности в представлении эволюции в виде древа, связана с тем, что существуют два типа передачи генетической информации: вертикальный и горизонтальный. Построение древа возможно лишь в том случае, когда вертикальная передача генетического материала преобладает над горизонтальной. Если же в какой-то группе живых организмов наблюдается значительный уровень горизонтальной передачи информации, то картина эволюционных связей в этой группе будет больше напоминать **сеть**, чем древо. Следует отметить, что подобная ситуация характерна не только для прокариот, она наблюдается и у эукариот, в том числе у многоклеточных.

Тем не менее биологи стремятся построить древо, максимально близкое к филогенетическому. При этом используется самая разнообразная информация о строении организмов. В этом плане генетический материал предоставляет богатую информацию для воссоздания истории развития жизни на Земле. Однако интерпретировать эту информацию необходимо крайне осторожно.

Насколько изменились взгляды ученых на разнообразие живого, можно продемонстрировать на примере деления организмов на царства.

Еще в 40-е годы XX века все организмы делили на два царства: Растения и Животные. В царство растений включались также бактерии и грибы. В XX веке систематика, как и другие биологические науки, бурно развивалась. Ученые открывали особенности строения, жизнедеятельности и развития организмов. В результате из царства растений были выделены царства бактерий и грибов.

Согласно «классической» системе, прочно устоявшейся в школьных и ряде университетских учебников, органический мир делят на четыре царства — Дробянки (бактерии), Грибы, Растения и Животные. В целом такое деление достаточно обоснованно с эволюционной точки зрения.

В 1959 г. было предложено делить мир живых организмов на пять царств: Прокариоты (доядерные организмы), Протисты (Простейшие), Грибы, Растения и Животные. К протистам относятся все организмы, тело которых не образует настоящих тканей. В него включают весьма разнородные организмы: одноклеточные, колониальные и даже многоклеточные. По строению клеток, типам питания и передвижения, характеру жизненных циклов они могут напоминать и животных, и грибы, и растения. Среди растений к этой группе принадлежат водоросли. Гетеротрофные протисты представлены простейшими животными и грибоподобными организмами.

В настоящее время высшей единицей биологической систематики является **Империя**, имеющая одно значение — Жизнь. Империя объединяет два **надцарства**: доядерные организмы, или прокариоты, к которым относятся бактерии, цианобактерии, архебактерии и ядерные организмы, или эукариоты — протисты, растения, грибы и животные.

Исследования ученых показали, что прокариоты представляют собой две четко обособленные ветви, которые были не очень удачно названы Бактерии (*Bacteria*) и Археи (*Archaea*). Более глубокое изучение архей и эукариот показало, что геном архей имеет куда больше общего с ядерным геномом эукариот, чем с геномом бактерий. Поэтому можно предположить, что предок эукариот был ближе к современным археям и не относился к бактериям.

Более глубокое изучение различных групп организмов дает ученым-систематикам повод для создания новых классификаций организмов. Так, до недавнего прошлого считалось, что происхождение позвоночных животных изучено достаточно хорошо, но новые данные сравнительной анатомии, молекулярной филогенетики, а также новейшие палеонтологические находки вынуждают исследователей пересмотреть их эволюционные связи как внутри классов, так и всю систему позвоночных в целом.

Вирусы выделяют в отдельную группу организмов, некоторые ученые считают их отдельным самостоятельным царством. Вирусы

распространены в природе повсеместно, являются внутриклеточными паразитами и поражают все группы живых организмов.

Предлагаются и другие классификации живых организмов, в которых выделяется до двадцати и более царств.

Очевидно, потребуется еще немало времени, прежде чем ученые придут к общему мнению и разработают единую классификацию живых организмов.

Проверьте, как вы усвоили изученный материал

Тестовый контроль № 1

ЧАСТЬ А. Тестовые задания с одним правильным вариантом ответа из четырех возможных.

1. Биология — наука, изучающая:

- а) взаимодействия объектов живой и неживой природы;
- б) жизнь во всех ее проявлениях;
- в) взаимодействия объектов живой и неживой природы;
- г) рациональные пути использования природных ресурсов.

2. Главный признак, позволяющий отличить живое от неживого:

- а) форма и окраска объекта;
- б) рост и развитие во времени;
- в) открытая саморегулирующаяся и самовоспроизводящая система, построенная из биополимеров — белков и нуклеиновых кислот;
- г) разрушение объекта под действием окружающей среды.

3. Можно утверждать, что объект является живым организмом, если он:

- а) имеет клеточное строение и представляет собой саморегулирующуюся «открытую систему»;
- б) обладает обменом веществ и превращением энергии; растет, развивается, размножается;
- в) способен реагировать на изменения факторов окружающей среды; обладает наследственностью и изменчивостью; приспособлен к определенной среде обитания;
- г) имеет все перечисленные признаки одновременно.

4. Наука, занимающаяся классификацией организмов на основе установления их эволюционных связей:

- а) экология;
- б) палеонтология;
- в) систематика;
- г) сравнительная анатомия.

3. Обязательными составляющими научного исследования являются:

- а) обзор и анализ количественных и качественных данных;
- б) выдвижение и проверка гипотезы;
- в) доказательство верности гипотезы;
- г) использование соответствующих методов для проверки гипотезы;
- д) разработка и проведение эксперимента.

Ответы

№ задания	1	2	3
Ответ			

ЧАСТЬ С. Тестовые задания, требующие установления соответствия.**1. Расположите уровни организации живых систем в порядке их иерархии, начиная с низшего.**

- а) организменный;
- б) популяционно-видовой;
- в) биосферный;
- г) молекулярный;
- д) клеточный;
- е) экосистемный.

*Ответ:***2. Расположите таксономические единицы в соответствии с их иерархией, начиная с самой низшей для ботанической и зоологической систем классификации.**

- 1) вид;
- 2) семейство;
- 3) род;
- 4) класс;
- 5) порядок;
- 6) отдел;
- 7) царство;
- 8) отряд;
- 9) тип.

Ответ:

Ботаническая система:

Зоологическая система:

3. Распределите группы организмов в соответствии с их принадлежностью к прокариотам и эукариотам.

- 1) бактерии;
- 2) простейшие;
- 3) растения;
- 4) животные;
- 5) археи;
- 6) цианобактерии;
- 7) грибы.

Ответ:

Прокариоты:

Эукариоты:

КЛЕТОЧНАЯ ТЕОРИЯ

Развитие цитологии связано с созданием и усовершенствованием оптических устройств, позволяющих рассмотреть и изучить клетки. В 1609–1610 гг. **Галилео Галилей** сконструировал первый микроскоп, однако лишь в 1624 г. он его усовершенствовал так, что им можно было пользоваться. Этот микроскоп увеличивал в 35–40 раз. Через год **И. Фабер** дал прибору название «микроскоп».

В 1665 г. **Роберт Гук** впервые увидел в пробке ячейки, которым дал название cell — «клетка». В 70-х гг. XVII в. **Марчелло Мальпиги** описал микроскопическое строение некоторых органов растений.

Благодаря усовершенствованию микроскопа **Антоном ван Левенгуком** появилась возможность изучать клетки и детальное строение органов и тканей. В 1696 г. была опубликована его книга «Тайны природы, открытые с помощью совершеннейших микроскопов». Левенгук впервые рассмотрел и описал эритроциты, сперматозоиды, открыл дотолем неведомый и таинственный мир микроорганизмов, которые он назвал инфузориями. Левенгук по праву считается основоположником научной микроскопии.

В 1715 г. **Х. Г. Гертель** впервые использовал зеркало для освещения микроскопических объектов, однако лишь через полтора столетия **Э. Аббе** создал систему осветительных линз для микроскопа. В 1781 г. **Ф. Фонтана** первый увидел и зарисовал животные клетки с их ядрами. В первой половине XIX в. **Ян Пуркинье** усовершенствовал микроскопическую технику, что позволило ему описать клеточное ядро («зародышевый пузырек») и клетки в различных органах животных. Ян Пуркинье впервые употребил термин «протоплазма». **Р. Браун** описал ядро как постоянную структуру и предложил термин nucleus — «ядро».

В 1838 г. **М. Шлейден** создал теорию цитогенеза (клеткообразования). Его основная заслуга — постановка вопроса о возникновении клеток в организме. Основываясь на работах Шлейдена, **Теодор Шванн** создал клеточную теорию. В 1839 г. была опубликована его бессмертная книга «Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений».

Основными исходными положениями **клеточной теории** были следующие:

- все ткани состоят из клеток;
- клетки растений и животных имеют общие принципы строения, так как возникают одинаковыми путями;
- *каждая отдельная клетка самостоятельна, а деятельность организма представляет собой сумму жизнедеятельности отдельных клеток.*

Большое влияние на дальнейшее развитие клеточной теории оказал **Рудольф Вирхов**. Он не только свел воедино все многочисленные разрозненные факты, но и убедительно показал, что клетки являются постоянной структурой и возникают только путем размножения себе подобных — «каждая клетка из клетки» (*omnia cellula e cellulae*).

Во второй половине XIX в. возникло представление о клетке как элементарном организме (**Э. Брюкке**, 1861). В 1874 г. **Ж. Карнуа** ввел понятие «биология клетки», тем самым положив начало цитологии как науке о строении, функции и происхождении клеток.

В 1879–1882 гг. **В. Флемминг** описал митоз, в 1883 г. **В. Вальдейер** ввел понятие «хромосомы», через год **О. Гертвиг** и **Э. Страсбургер** одновременно и независимо друг от друга высказали гипотезу о том, что наследственные признаки заключены в ядре. Конец XIX в. ознаменовался открытием фагоцитоза **Ильей Мечниковым** (1892).

В начале XX в. **Р. Гаррисон** и **А. Каррель** разработали методы культивирования клеток в пробирке наподобие одноклеточных организмов.

В 1928–1931 гг. **Е. Руска**, **М. Кноль** и **Б. Боррие** сконструировали электронный микроскоп, благодаря которому было описано подлинное строение клетки и открыты многие ранее неизвестные структуры. **А. Клод** в 1929–1949 гг. впервые использовал для изучения клеток электронный микроскоп и разработал методы фракционирования клеток с помощью ультрацентрифугирования. Все это позволило по-новому увидеть клетку и интерпретировать собранные сведения.

Клетка является элементарной единицей всего живого, потому что ей присущи все свойства живых организмов: высокоупорядоченное строение, получение энергии извне и ее использование для выполнения работы и поддержания упорядоченности (преодоление энтропии), обмен веществ, активная реакция на раздражения, рост, развитие, размножение, удвоение и передача биологической информации потомкам, регенерация, адаптация к окружающей среде.

Клеточная теория в современной интерпретации включает следующие главные положения:

- клетка является универсальной элементарной единицей живого;
- клетки всех организмов принципиально сходны по своему строению, функции и химическому составу;

- клетки размножаются только путем деления исходной клетки;
- клетки хранят, перерабатывают и реализуют генетическую информацию;
- многоклеточные организмы являются сложными клеточными ансамблями, образующими целостные системы;
- именно благодаря деятельности клеток в сложных организмах осуществляются рост, развитие, обмен веществ и энергии.

В XX в. за открытия в области цитологии и смежных наук были присуждены **Нобелевские премии**. Среди лауреатов были:

в 1906 г. **Камилло Гольджи** и **Сантьяго Рамон-и-Кахаль** за открытия в области структуры нейронов;

в 1908 г. **Илья Мечников** и **Пауль Эрлих** за открытия фагоцитоза (Мечников) и антител (Эрлих);

в 1930 г. **Карл Ландштейнер** за открытие групп крови;

в 1931 г. **Отто Варбург** за открытие природы и механизмов действия дыхательных ферментов цитохромоксидаз;

в 1946 г. **Герман Меллер** за открытие мутаций;

в 1953 г. **Ханс Кребс** за открытие цикла лимонной кислоты;

в 1959 г. **Артур Корнберг** и **Северо Очоа** за открытие механизмов синтеза ДНК и РНК;

в 1962 г. **Френсис Крик**, **Морис Уилкинсон** и **Джеймс Уотсон** за открытие молекулярной структуры нуклеиновых кислот и их значения для передачи информации в живых системах;

в 1963 г. **Франсуа Жакоб**, **Андре Львов** и **Жак Моно** за открытие механизма синтеза белка;

в 1968 г. **Хар Гобинд Корана**, **Маршалл Ниренберг** и **Роберт Холли** за расшифровку генетического кода и его роли в синтезе белка;

в 1970 г. **Джулиус Аксельрод**, **Бернард Кац** и **Ульф фон Эйлер** за открытие гуморальных медиаторов нервных окончаний и механизма их хранения, выделения и инактивации;

в 1971 г. **Эрл Сазерленд** за открытие вторичного посредника цАМФ и его роли в механизме действия гормонов;

в 1974 г. **Кристиан де Дюв**, **Альберт Клод** и **Джордж Паладе** за открытия, касающиеся структурной и функциональной организации клетки (ультраструктура и функция лизосом, комплекса Гольджи, эндоплазматического ретикулума).

ПРОКАРИОТИЧЕСКИЕ И ЭУКАРИОТИЧЕСКИЕ КЛЕТКИ

В настоящее время различают **прокариотические** и **эукариотические организмы**. К первым принадлежат сине-зеленые водоросли, актиномицеты, бактерии, спирохеты, микоплазмы, риккетсии и хлами-

дии, ко вторым — большинство водорослей, грибы и лишайники, растения и животные. В отличие от прокариотической, эукариотическая клетка имеет ядро, ограниченное оболочкой из двух мембран, и большое количество мембранных органелл. Более детальные различия представлены в *табл. 3*.

Таблица 3

Признаки прокариотов и эукариотов

Признаки	Прокариоты	Эукариоты
Размер клеток	1–10 мкм	10–100 мкм
Вид метаболизма	Анаэробный или аэробный	Аэробный
ДНК	Кольцевая в цитоплазме	Не кольцевая, очень длинная, окружена ядерной оболочкой
Синтез РНК и белка	И то и другое — в цитоплазме	Синтез и процессинг РНК — в ядре, белка — в цитоплазме
Органеллы	Нет или мало	Многочисленны и разнообразны
Цитоскелет	Нет	Есть
Эндо- и экзоцитоз	Нет	Есть
Митохондрии	Нет	Есть
Эндоплазматическая сеть	Нет	Есть
Комплекс Гольджи	Нет	Есть
Рибосомы	Есть: 70 S	Есть: 70 S — в митохондриях, 80 S — в цитоплазме
Лизосомы	Нет	Есть
Внутриклеточное переваривание	Нет	Есть
Деление клеток	Бинарное	Митоз (у половых клеток — мейоз)

ХИМИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КЛЕТКИ

Из всех элементов периодической системы **Д. И. Менделеева** в организме человека обнаружено 86 постоянно присутствующих, из них 25 необходимы для нормальной жизнедеятельности, 18 из которых необходимы абсолютно, а семь полезны. Профессор **Д. Р. Вильямс** назвал их элементами жизни.

В состав веществ, участвующих в реакциях, связанных с жизнедеятельностью клетки, входят почти все известные химические элементы, причем на долю четырех из них приходится около 98% массы клетки. Это *кислород* (65–75%), *углерод* (15–18%), *водород* (8–10%) и *азот* (1,5–3,0%). Остальные элементы подразделяются на две группы: *макроэлементы* (около 1,9%) и *микроэлементы* (около 0,1%). К **макроэлементам** относятся *сера, фосфор, хлор, калий, натрий, магний, кальций* и *железо*, к **микроэлементам** — *цинк, медь, йод, фтор, марганец, селен, кобальт, молибден, стронций, никель, хром, ванадий* и др. Несмотря на очень малое содержание, микроэлементы играют важную роль. Они влияют на обмен веществ. Без них невозможна нормальная жизнедеятельность каждой клетки в отдельности и организма как целого.

Клетка состоит из неорганических и органических веществ. Среди неорганических преобладает *вода*, ее относительное количество составляет от 70 до 80%. Вода — универсальный растворитель, в ней происходят все биохимические реакции в клетке, при участии воды осуществляется ее терморегуляция. Вещества, растворяющиеся в воде (соли, основания, кислоты, белки, углеводы, спирты и др.), называются *гидрофильными*. *Гидрофобные* вещества (жиры и жироподобные) не растворяются в воде. Есть органические вещества с вытянутыми молекулами, у которых один конец гидрофилен, другой же гидрофобен; их называют *амфипатическими*. Примером амфипатических веществ могут служить фосфолипиды, участвующие в образовании биологических мембран.

Неорганические вещества (соли, кислоты, основания, положительные и отрицательные ионы) составляют от 1,0 до 1,5% массы клетки. Среди органических веществ преобладают белки (10–20%), жиры, или липиды (1–5%), углеводы (0,2–2,0%), нуклеиновые кислоты (1–2%). Содержание низкомолекулярных веществ в клетке не превышает 0,5%.

Молекула **белка** является полимером, который состоит из большого количества повторяющихся единиц (мономеров). Мономеры белка — аминокислоты (их 20) соединены между собой пептидными связями, образуя полипептидную цепь (первичную структуру белка). Она закручивается в спираль, представляющую, в свою очередь, вторичную структуру белка. Благодаря определенной пространственной ориентации полипептидной цепи возникает третичная структура белка, которая определяет специфичность и биологическую активность молекулы белка. Несколько третичных структур, объединяясь между собой, образуют четвертичную структуру.

Белки выполняют важнейшие функции. Ферменты — биологические катализаторы, увеличивающие скорость химических реакций в клетке в сотни тысяч — миллионы раз, являются белками. Белки,

входя в состав всех клеточных структур, выполняют пластическую (строительную) функцию. Они образуют клеточный скелет. Движения клеток также осуществляют специальные белки (актин, миозин, динеин). Белки обеспечивают транспорт веществ в клетку, из клетки и внутри клетки. Антитела, которые наряду с регуляторными выполняют и защитные функции, также являются белками. И, наконец, белки являются одним из источников энергии.

Углеводы подразделяются на моносахариды и полисахариды. Полисахариды, подобно белкам, построены из мономеров — моносахаридов. Среди моносахаридов в клетке наиболее важны глюкоза (содержит шесть атомов углерода) и пентоза (пять атомов углерода). Пентозы входят в состав нуклеиновых кислот. Моносахариды хорошо растворяются в воде, полисахариды — плохо. В животных клетках полисахариды представлены гликогеном, в растительных — в основном, растворимым крахмалом и нерастворимыми целлюлозой, гемицеллюлозой, пектином и др. Углеводы являются источником энергии. Сложные углеводы, соединенные с белками (гликопротеины) и (или) жирами (гликолипиды), участвуют в образовании клеточных поверхностей и взаимодействиях клеток.

К **липидам** относятся жиры и жироподобные вещества. Молекулы жиров построены из глицерина и жирных кислот. К жироподобным веществам относятся холестерин, некоторые гормоны, лецитин. Липиды, являющиеся основным компонентом клеточных мембран (они описаны ниже), выполняют тем самым строительную функцию. Они являются важнейшим источником энергии. Так, если при полном окислении 1 г белка или углеводов освобождается 17,6 кДж энергии, то при полном окислении 1 г жира — 38,9 кДж.

Нуклеиновые кислоты являются полимерными молекулами, образованными мономерами — нуклеотидами, каждый из которых состоит из пуринового или пиримидинового основания, сахара пентозы и остатка фосфорной кислоты. Во всех клетках существует два типа нуклеиновых кислот: дезоксирибонуклеиновая (ДНК) и рибонуклеиновая (РНК), которые отличаются по составу оснований и сахаров (табл. 4, рис. 1).

Таблица 4

Состав нуклеиновых кислот

Кислота	Сахар	Азотистые основания	
		пуриновые	пиримидиновые
РНК	Рибоза	Аденин (А) Гуанин (G)	Цитозин (С) Урацил (U)
ДНК	Дезоксирибоза	Аденин (А) Гуанин (G)	Цитозин (С) Тимин (Т)

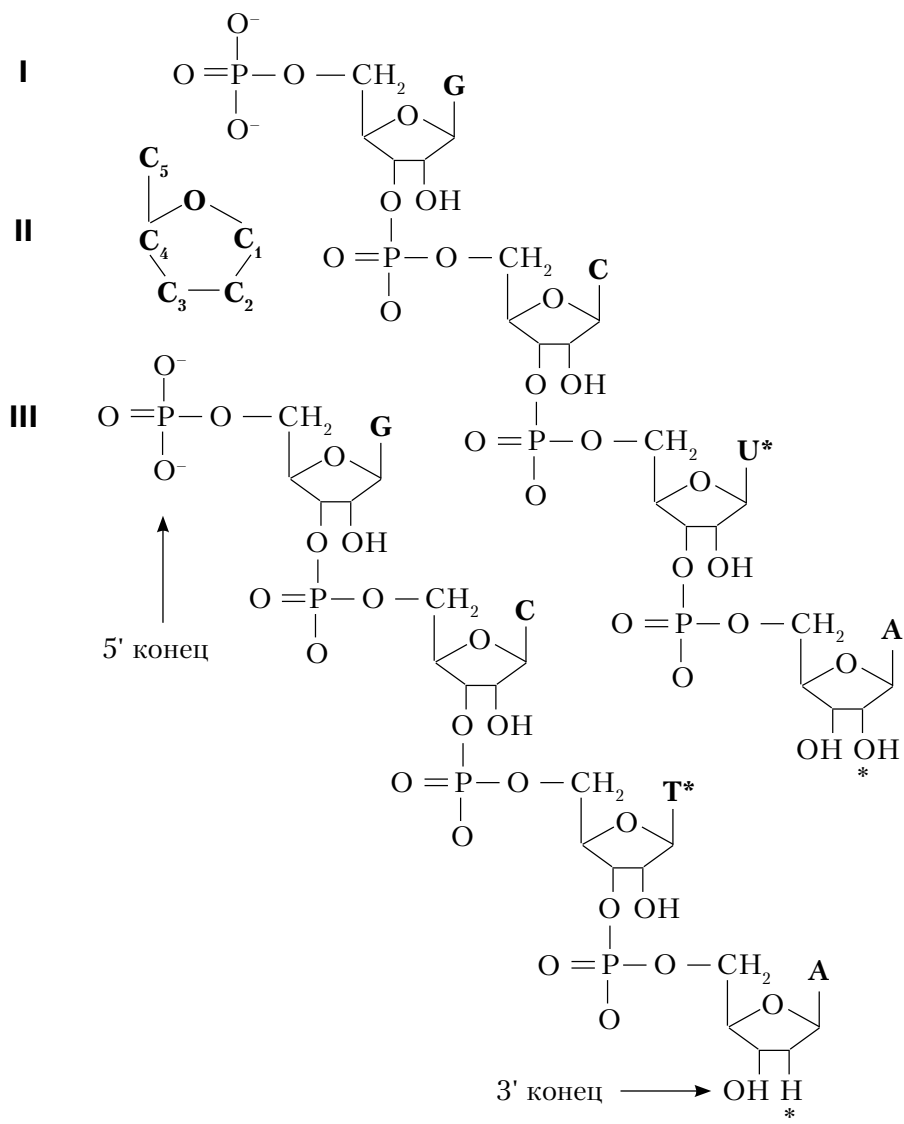


Рис. 1. Строение молекул нуклеиновых кислот:

I — РНК, II — нумерация атомов углерода в цикле пентозы, III — ДНК

Звездочкой (*) отмечены различия в строении ДНК и РНК. Валентные связи показаны упрощенно. А — аденин, Т — тимин, С — цитозин, Г — гуанин, Ц — урацил

Молекула **РНК** образована одной полинуклеотидной цепью (рис. 2).

Молекула **ДНК** состоит из двух разнонаправленных полинуклеотидных цепей, закрученных одна вокруг другой в виде двойной спирали. Каждый нуклеотид состоит из азотистого основания, сахара и остатка фосфорной кислоты. При этом основания расположены внутри двойной

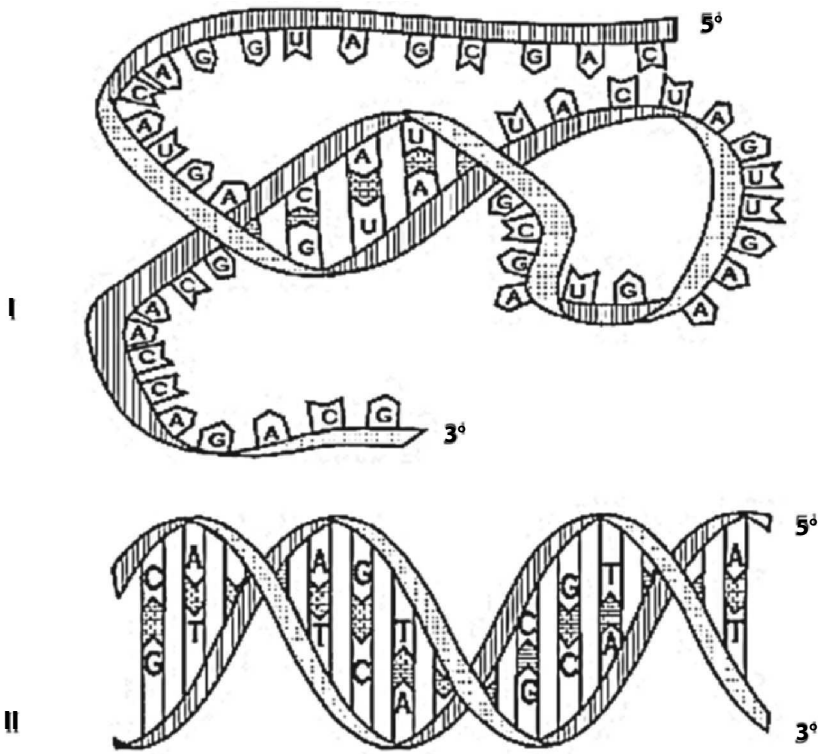


Рис. 2. Пространственная структура нуклеиновых кислот:
 I — РНК, II — ДНК; ленты — сахарофосфатные остовы, А, С, Г, Т, Ц — азотистые основания, решетки между ними — водородные связи (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)

спирали, а сахарофосфатный скелет — снаружи. Азотистые основания обеих цепей соединены между собой комплементарно водородными связями, при этом **аденин соединяется только с тиминном, а цитозин с гуанином (A=T, G≡C)**. В зависимости от номера атома по отношению к связи с основанием концы цепи обозначают как 5 и 3 (см. рис. 1 и 2).

ДНК несет в себе генетическую информацию, закодированную последовательностью азотистых оснований. Она определяет специфичность синтезируемых клеткой белков, т. е. последовательность аминокислот в полипептидной цепи. Вместе с ДНК дочерним клеткам передается генетическая информация, определяющая (во взаимодействии с условиями среды) все свойства клетки. ДНК содержится в ядре и митохондриях, а у растений и в хлоропластах.

Все биохимические реакции в клетке строго структурированы и осуществляются при участии высокоспецифических биокатализаторов — **ферментов**, или **энзимов** (от *греч.* *en* — в, *zyme* — брожение, закваска) — белков, которые, соединяясь с биологическими молекулами — субстратами, снижают энергию активации, необходимую для

осуществления той или иной реакции (энергия активации — это минимальное количество энергии, необходимое молекуле для вступления в химическую реакцию). Ферменты ускоряют реакцию на 10 порядков (в 10^{10} раз).

Названия всех ферментов складываются из двух частей. Первая содержит указание либо на субстрат, либо на действие, либо на то и другое. Вторая часть — окончание, оно всегда представлено буквами «аза». Так, название фермента «сукцинатдегидрогеназа» означает, что он воздействует на соединения янтарной кислоты («сукцинат-»), отнимая от них водород («-дегидроген-»).

По общему типу воздействия ферменты подразделяются на шесть классов. Оксиредуктазы катализируют окислительно-восстановительные реакции, трансферазы участвуют в переносе функциональных групп, гидролазы обеспечивают реакции гидролиза, лиазы — присоединение групп по двойным связям, изомеразы осуществляют перевод соединений в другую изомерную форму, а лигазы (не путать с лиазами!) связывают молекулярные группировки в цепи.

Основа любого фермента — белок. Вместе с тем есть ферменты, которые не обладают каталитической активностью, пока к белковой основе (апоферменту) не присоединится более простая по строению небелковая группировка — *кофермент*. Иногда коферменты имеют собственные названия, иногда их обозначают буквами. Нередко в состав коферментов входят вещества, называемые теперь витаминами. Многие витамины не синтезируются в организме и должны поэтому поступать с пищей. При их недостатке возникают заболевания (авитаминозы), симптомы которых, по сути дела, — это проявления недостаточной активности соответствующих ферментов.

Некоторые коферменты играют ключевую роль во многих важнейших биохимических реакциях. В качестве примера можно привести кофермент А (КоА), который обеспечивает перенос группировок уксусной кислоты. Кофермент никотинамидадениндинуклеотид (сокращенно — НАД) обеспечивает перенос ионов водорода в окислительно-восстановительных реакциях; таковы же и никотинамидадениндинуклеотидфосфат (НАДФ), флавинадениндинуклеотид (ФАД) и ряд других. Кстати, никотинамид — один из витаминов.

СТРОЕНИЕ КЛЕТКИ

Клетка является основной структурной и функциональной единицей живых организмов, осуществляющей рост, развитие, обмен веществ и энергии, хранящей, перерабатывающей и реализующей генетическую информацию. Клетка представляет собой сложную систему биополимеров, отделенную от внешней среды плазматической мем-

браной (цитолеммой, плазмалеммой) и состоящую из ядра и цитоплазмы, в которой располагаются органеллы и включения.

Французский ученый, лауреат Нобелевской премии **А. Львов**, основываясь на достижениях современной цитологии, писал: «Рассматривая живой мир на клеточном уровне, мы обнаруживаем его единство: единство строения — каждая клетка содержит ядро, погруженное в цитоплазму; единство функции — обмен веществ, в основном, сходен во всех клетках; единство состава — главные макромолекулы у всех живых существ состоят из одних и тех же малых молекул. Для построения огромного разнообразия живых систем природа использует ограниченное число строительных блоков». Вместе с тем различные клетки имеют и специфические структуры. Это связано с выполнением ими специальных функций.

Размеры клеток человека варьируют от нескольких микрометров (например, малые лимфоциты — около семи) до 200 мкм (яйцеклетка). Напомним, что один микрометр (мкм) = 10^{-6} м, 1 нанометр (нм) = 10^{-9} м, 1 ангстрем (Е) = 10^{-10} м. Форма клеток разнообразна. Они могут быть шаровидными, овоидными, веретенообразными, плоскими, кубическими, призматическими, полигональными, пирамидальными, звездчатыми, чешуйчатыми, отростчатыми, амебовидными и др.

Основными функциональными структурами клетки являются ее *поверхностный комплекс, цитоплазма и ядро (рис. 3).*

Поверхностный комплекс включает в себя *гликокаликс, плазматическую мембрану (плазмалемму) и кортикальный слой цитоплазмы*. Нетрудно видеть, что резкого отграничения поверхностного комплекса от цитоплазмы нет.

В **цитоплазме** выделяют *гиалоплазму (матрикс, цитозоль), органеллы и включения.*

Основными структурными компонентами **ядра** являются *кариолемма (кариотека), нуклеоплазма и хромосомы*; петли некоторых хромосом могут переплетаться, и в этой области образуется *ядрышко*. Нередко к структурным элементам ядра относят хроматин. Однако, по определению, хроматин — это вещество хромосом.

Плазмалемма, кариолемма и часть органелл образованы *биологическими мембранами.*

БИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕМБРАНЫ

Наиболее полно строение биологических мембран отражает жидкостно-мозаичная модель, первоначальный вариант которой был предложен в 1972 г. **Г. Николсоном** и **С. Сингером**. Мембрана состоит из двух слоев амфипатических молекул липидов (билипидный слой,

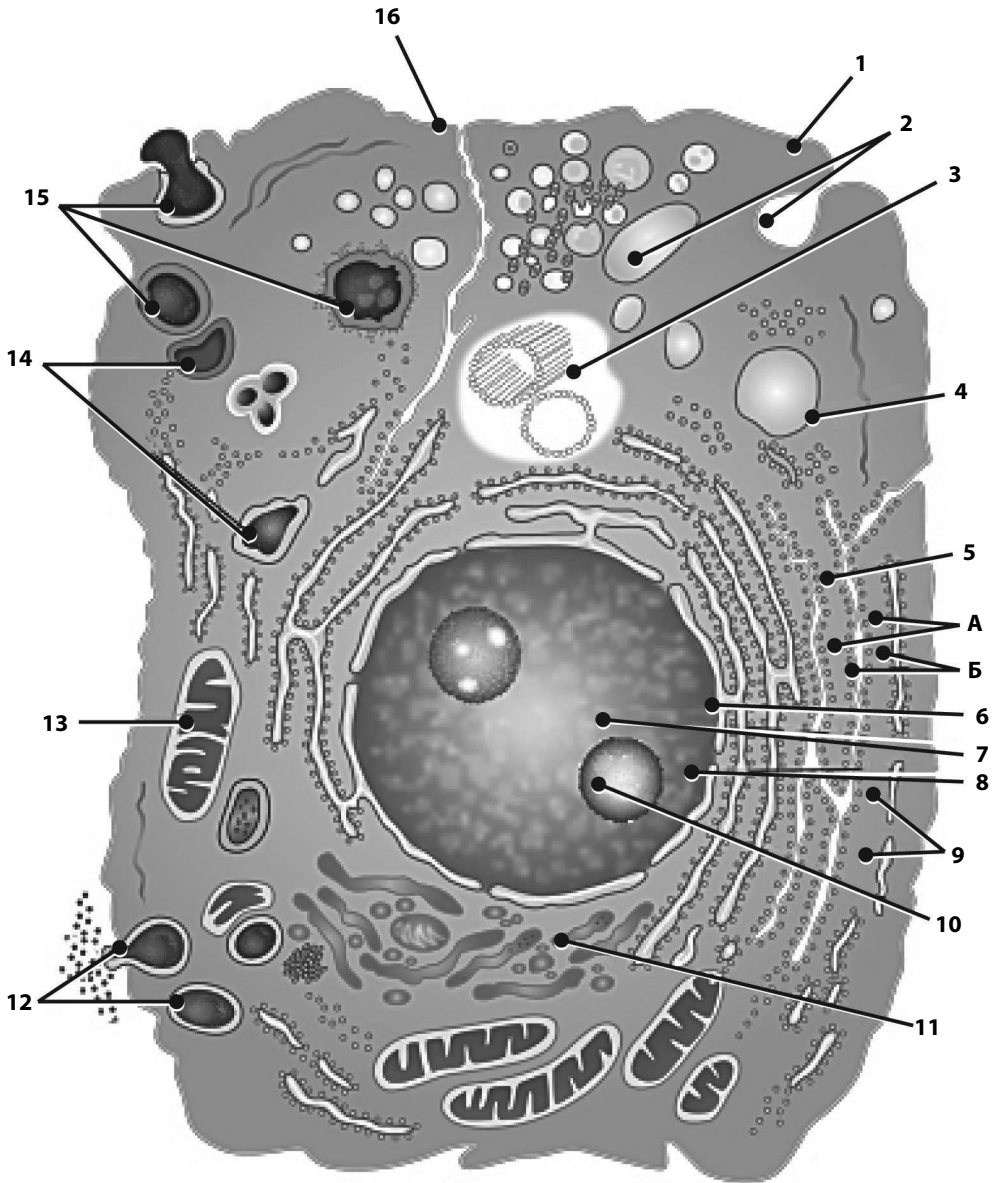


Рис. 3. Ультрамикроскопическое строение клетки:

1 — цитолемма (плазматическая мембрана), 2 — пиноцитозные пузырьки, 3 — centrosoma, клеточный центр (цитоцентр), 4 — гиалоплазма, 5 — эндоплазматическая сеть: А — мембрана зернистой сети, Б — рибосомы, 6 — связь перинуклеарного пространства с полостями эндоплазматической сети, 7 — ядро, 8 — ядерные поры, 9 — незернистая (гладкая) эндоплазматическая сеть, 10 — ядрышко, 11 — внутренний сетчатый аппарат (комплекс Гольджи), 12 — секреторные вакуоли, 13 — митохондрия, 14 — липосомы, 15 — три последовательные стадии фагоцитоза, 16 — связь клеточной оболочки (цитолеммы) с мембранами эндоплазматической сети

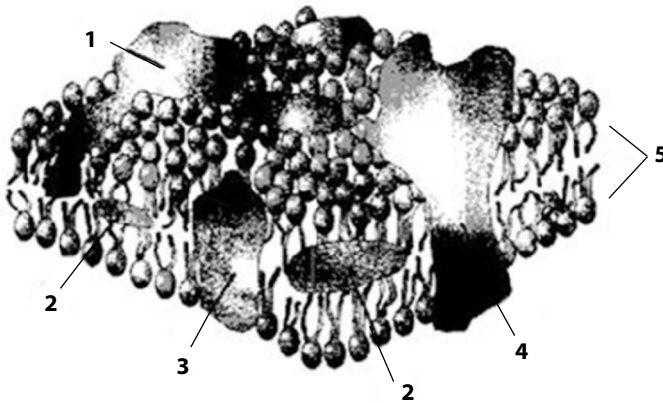


Рис. 4. Структура биологической мембраны:

1 — внешние белки, 2 — белок в толще мембраны, 3 — внутренние белки,
4 — интегральный (трансмембранный) белок, 5 — фосфолипиды билипидного слоя

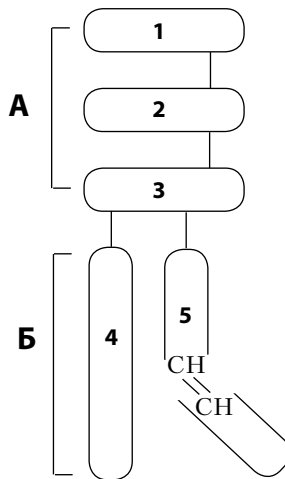


Рис. 5. Молекула фосфолипида фосфатидилхолина:

А — полярная (гидрофильная) головка: 1 — холин, 2 — фосфат, 3 — глицерол;
Б — неполярный (гидрофобный) хвост: 4 — насыщенная жирная кислота,
5 — ненасыщенная жирная кислота, $\text{CH}=\text{CH}$ — цисдвойная связь

или бислоем). Каждая такая молекула имеет две части — головку и хвост. Хвосты гидрофобны и обращены друг к другу. Головки, напротив, гидрофильны и направлены кнаружи и внутрь клетки. В билипидный слой погружены молекулы белка (рис. 4).

На рис. 5 схематически представлена молекула фосфолипида фосфатидилхолина. Одна из жирных кислот — насыщенная, другая — ненасыщенная. Молекулы липидов способны быстро диффундировать в боковом направлении в пределах одного монослоя и крайне редко переходят из одного монослоя в другой.

Химический состав цитолеммы эу- и прокариотических клеток существенно отличается (*табл. 5*).

Билипидный слой ведет себя как жидкость, обладающая значительным поверхностным натяжением. Вследствие этого он образует замкнутые полости, которые не спадаются.

Таблица 5

Состав липидов клеточных мембран эукариот и прокариот

Липид	Эукариоты	Прокариоты
Холестерол	Имеется	Отсутствует ¹
Фосфатидилэтаноламин	Имеется	Имеется в больших количествах
Фосфатидилсерин	Имеется	Имеется в следовых количествах
Фосфатидилхолин	Имеется	Отсутствует
Сфингомиелин	Имеется	Отсутствует
Гликолипиды	Имеются ²	Отсутствуют
Жирные кислоты	Насыщенные и ненасыщенные (моно- и поли-)	Только насыщенные или мононенасыщенные ³

¹ У микоплазм в состав мембран входят экзогенные стерины.

² У растений преобладают гликолипиды из глицерола.

³ У некоторых цианобактерий имеются полиненасыщенные жирные кислоты.

Некоторые белки проходят через всю толщю мембраны, так что один конец молекулы обращен в пространство по одну сторону мембраны, другой — по другую. Их называют *интегральными (трансмембранными)*. Другие белки расположены так, что в околосмембранное пространство обращен лишь один конец молекулы, второй же конец лежит во внутреннем или в наружном монослое мембраны. Такие белки называют *внутренними*, или, соответственно, *внешними* (иногда те и другие называют полуинтегральными). Некоторые белки (обычно переносимые через мембрану и временно находящиеся в ней) могут лежать между фосфолипидными слоями.

Концы белковых молекул, обращенные в околосмембранное пространство, могут связываться с различными веществами, находящимися в этом пространстве, поэтому интегральные белки играют большую роль в организации трансмембранных процессов. С полуинтегральными белками всегда связаны молекулы, осуществляющие реакции по восприятию сигналов из среды (молекулярные *рецепторы*) или по передаче сигналов от мембраны в среду. Многие белки обладают ферментативными свойствами.

Бислой асимметричен: в каждом монослое располагаются различные липиды, гликолипиды обнаруживаются только в наружном монослое так, что их углеводные цепи направлены кнаружи. Молекулы холестерина в мембранах эукариот лежат во внутренней, обращенной

к цитоплазме половине мембраны. Цитохромы располагаются в наружном монослое, а АТФ-синтетазы — на внутренней стороне мембраны.

Подобно липидам, белки также способны к латеральной диффузии, однако скорость ее меньше, чем у липидных молекул. Переход из одного монослоя в другой практически невозможен.

Из мембранных белков прокариот лучше всего изучен транспортный белок бактериородопсин, который содержится в «пурпурной мембране» (*Halobacterium halobium*). L-спираль бактериородопсина пересекает липидный бислой 7 раз (рис. 6).

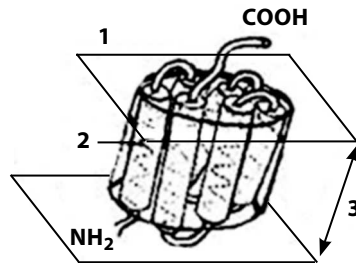


Рис. 6. Структура молекулы бактериородопсина и ее расположение в липидном бислое:

1 — цитоплазма, 2 — спираль, 3 — липидный бислой (по Б. Албертсу и соавт.)

Бактериородопсин представляет собой полипептидную цепь, состоящую из 248 аминокислотных остатков и простетической группы — хромофора, поглощающего кванты света и ковалентно связанного с лизином. Под влиянием кванта света хромофор возбуждается, что приводит к конформационным изменениям полипептидной цепи. Это вызывает перенос двух протонов с цитоплазматической поверхности мембраны на ее внешнюю поверхность, в результате чего в мембране возникает электрический потенциал, вызывающий синтез АТФ. Среди мембранных белков прокариот различают пермеазы — переносчики, ферменты, осуществляющие различные синтетические процессы, в том числе синтез АТФ.

Концентрация веществ, в частности ионов, по обе стороны мембраны неодинакова, поэтому каждая сторона несет свой электрический заряд. Различия в концентрации ионов создают соответственно и разность электрических потенциалов.

Поверхностный комплекс

Поверхностный комплекс обеспечивает взаимодействие клетки с окружающей ее средой. В связи с этим он выполняет следующие основные функции: разграничительную (барьерную), транспортную, рецепторную (восприятие сигналов из внешней для клетки среды),

а также функцию передачи информации, воспринятой рецепторами, глубоким структурам цитоплазмы.

Основой поверхностного комплекса является биологическая мембрана, называемая **наружной клеточной мембраной** (иначе — **плазмалеммой**). Ее толщина около 10 нм, так что в световом микроскопе она неразличима. О строении и роли биологических мембран как таковых сказано ранее, плазмалемма же обеспечивает, в первую очередь, разграничительную функцию по отношению к внешней для клетки среде. Естественно, она выполняет при этом и другие функции: транспортную и рецепторную (восприятия сигналов из внешней для клетки среды). Плазмалемма, таким образом, обеспечивает поверхностные свойства клетки (рис. 7).

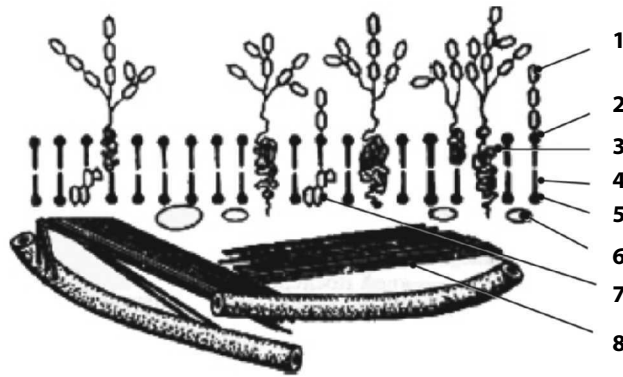


Рис. 7. Строение клеточной мембраны, схема: 1 — углеводные цепи, 2 — гликолипид, 3 — гликопротеид, 4 — углеводородный «хвост», 5 — полярная «головка», 6 — белок, 7 — холестерин, 8 — микротрубочки (по А. Хэму и Д. Кормаку)

Наружный и внутренний электронно-плотные слои плазмалеммы имеют толщину около 2–5 нм, средний электронопрозрачный слой — около 3 нм. При замораживании — скалывании мембрана разделяется на два слоя: слой А, содержащий многочисленные, иногда расположенные группами крупные частички размерами 8–9,5 нм, и слой В, содержащий примерно такие же частички (но в меньшем количестве) и мелкие углубления. Слой А — это скол внутренней (цитоплазматической) половины мембраны, слой В — наружной.

В билипидный слой плазмалеммы погружены молекулы белка. Некоторые из них (интегральные, или трансмембранные) проходят через всю толщину мембраны, другие (периферические или внешние) лежат во внутреннем или наружном монослоях мембраны. Некоторые интегральные белки связаны нековалентными связями с белками цитоплазмы. Подобно липидам, белковые молекулы также являются амфипатическими: их гидрофобные участки окружены аналогичными «хвостам» липидов, а гидрофильные обращены наружу или внутрь клетки.

Белки осуществляют большую часть мембранных функций: многие из них являются рецепторами, другие — ферментами, третьи — переносчиками. Подобно липидам, белки также способны к латеральной диффузии, однако скорость ее меньшая, чем у липидных молекул. Переход молекул белка из одного монослоя в другой практически невозможен. Так как в каждом монослое содержатся свои белки, бислоем асимметричен. Несколько белковых молекул могут образовать канал, через который проходят определенные ионы или молекулы.

Одной из важнейших функций биологических и, в том числе, плазматической мембраны является **транспорт**. Напомним, что обращенные друг к другу «хвосты» липидов образуют гидрофобный слой, препятствующий проникновению полярных водорастворимых молекул. Как правило, внутренняя цитоплазматическая поверхность плазмалеммы несет отрицательный заряд, что облегчает проникновение в клетку положительно заряженных ионов.

Малые (18 Да) незаряженные молекулы воды быстро диффундируют через мембраны, так же быстро диффундируют малые полярные молекулы (например, мочевины, CO_2 , глицерол), гидрофобные молекулы (O_2 , N_2 , бензол), крупные незаряженные полярные молекулы вообще не способны диффундировать (глюкоза, сахароза). В то же время через цитолемму указанные вещества диффундируют легко благодаря наличию в ней мембранных транспортных белков, специфических для каждого химического соединения. Эти белки могут функционировать по принципу унипорта (перенос одного вещества через мембрану) или котранспорта (перенос двух веществ). Последний может быть в виде симпорта (перенос двух веществ в одном направлении), либо антипорта (перенос двух веществ в противоположных направлениях (рис. 8).

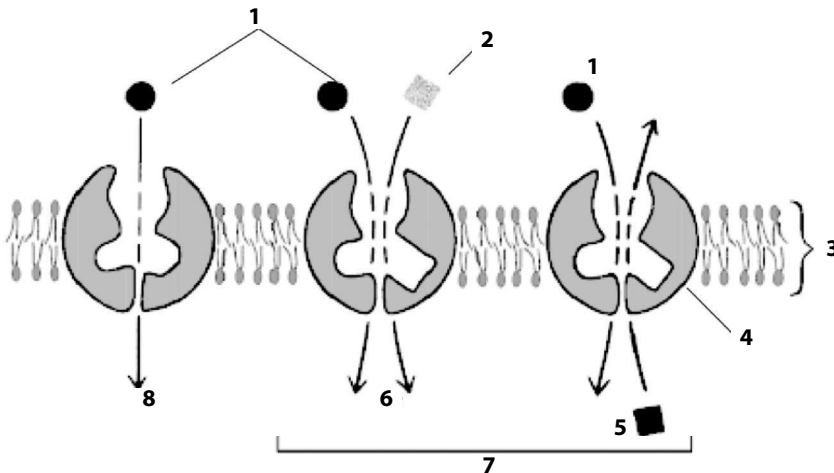


Рис. 8. Схема функционирования транспортных белков:

- 1 — транспортируемая молекула, 2 — котранспортируемая молекула,
3 — липидный бислой, 4 — белок-переносчик, 5 — антипорт, 6 — симпорт,
7 — котранспорт, 8 — унипорт (по Б. Албертсу и соавт.)

При транспорте вторым веществом является H^+ . Унипорт и симпорт являются основными способами переноса в прокариотическую клетку большей части веществ, необходимых для ее жизнедеятельности.

Различают два типа транспорта: *пассивный* и *активный*. Первый не требует затрат энергии, второй — энергозависимый (рис. 9). **Пассивный транспорт** незаряженных молекул осуществляется по градиенту концентрации, транспорт заряженных молекул зависит от градиента концентрации H^+ и трансмембранной разности потенциалов, которые объединяются в *трансмембранный градиент H^+* , или *электрохимический протонный градиент* (рис. 10). Как правило, внутренняя цитоплазматическая поверхность мембраны несет отрицательный заряд, что облегчает проникновение в клетку положительно заряженных ионов.

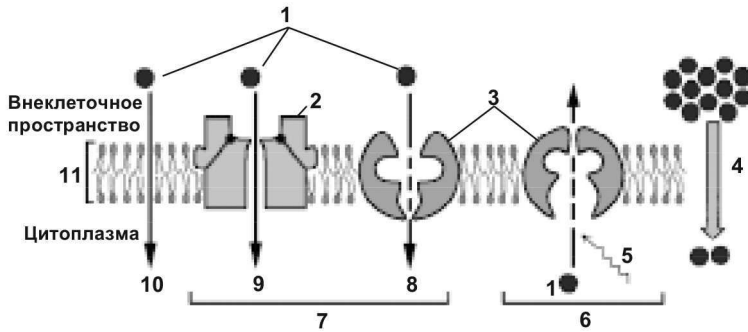


Рис. 9. Схема пассивного транспорта по электрохимическому градиенту и активного транспорта против электрохимического градиента:
 1 — транспортируемая молекула, 2 — каналобразующий белок, 3 — белок-переносчик, 4 — электрохимический градиент, 5 — энергия, 6 — активный транспорт, 7 — пассивный транспорт, 8 — облегченная диффузия, 9 — простая диффузия, 10 — липидный бислой (по Б. Албертсу и соавт.)

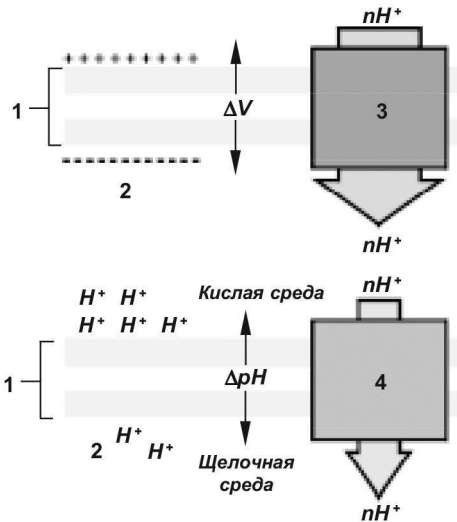


Рис. 10. Электрохимический протонный градиент.
 Составляющие градиента:
 1 — внутренняя митохондриальная мембрана, 2 — матрица, 3 — протондвижущая сила, обусловленная мембранным потенциалом, 4 — протондвижущая сила, обусловленная градиентом концентрации протонов (по Б. Албертсу и соавт.)

Диффузия (от *лат.* diffusio — распространение, растекание) — это переход ионов или молекул, вызванный их броуновским движением, через мембраны из зоны, где эти вещества находятся в более высокой концентрации, в зону с более низкой концентрацией до тех пор, пока концентрации по обе стороны мембраны выравняются. Диффузия может быть *нейтральной* (незаряженные вещества проходят между липидными молекулами или через белок, формирующий канал) или *облегченной* (специфические белки-переносчики связывают вещество и переносят его через мембрану). Облегченная диффузия протекает быстрее, чем нейтральная. На *рис. 11* показана гипотетическая модель функционирования белков-переносчиков при облегченной диффузии.

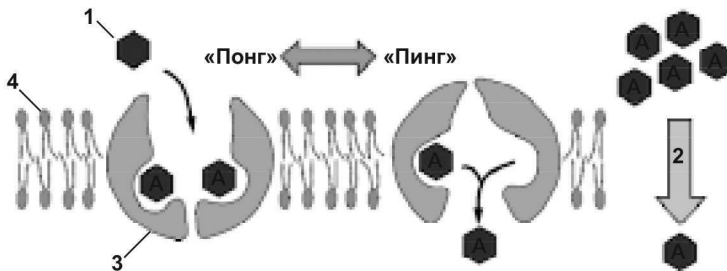


Рис. 11. Схема функционирования белков-переносчиков:
1 — транспортируемое вещество, 2 — градиент концентрации, 3 — транспортный белок, осуществляющий облегченную диффузию, 4 — липидный бислой
(по Б. Албертсу и соавт.)

Вода поступает в клетку путем **осмоса** (от *греч.* osmos — толчок, давление). В настоящее время математически доказывается наличие в цитолемме мельчайших временных пор, возникающих по мере необходимости.

Активный транспорт осуществляют белки-переносчики, при этом расходуется энергия, получаемая вследствие гидролиза АТФ или протонного потенциала. Активный транспорт происходит против градиента концентрации.

В транспортных процессах прокариотической клетки основную роль играет электрохимический протонный градиент, при этом перенос идет против градиента концентрации веществ. На цитолемме эукариотических клеток с помощью натриево-калиевого насоса поддерживается мембранный потенциал. Этот насос, функционирующий как антипорт, накачивающий против градиентов концентрации K^+ в клетку, а Na^+ во внеклеточную среду, является ферментом АТФазой (*рис. 12*). При этом в АТФазе происходят конформационные изменения, в результате которых Na^+ переносится через мембрану и выводит-

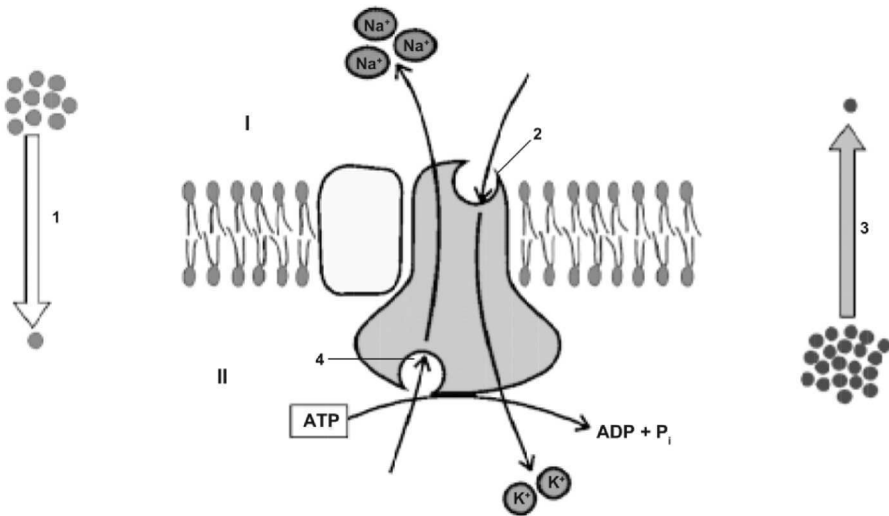


Рис. 12. $(\text{Na}^+\text{K}^+)\text{ATP}$ фаза:

- 1 — градиент концентрации ионов натрия, 2 — участок связывания калия,
 3 — градиент концентрации ионов калия, 4 — участок связывания натрия.
 I — внеклеточное пространство, II — внутриклеточное пространство
 (по Б. Албертсу и соавт.)

ся во внеклеточную среду, а K^+ переносится внутрь клетки. Процесс напоминает модель облегченной диффузии, изображенной на рис. 11.

ATPаза осуществляет также активный транспорт аминокислот и сахаров. Аналогичный механизм присутствует в цитолемме аэробных бактерий. Однако у них фермент вместо гидролиза АТФ осуществляет его синтез из АДФ и фосфата, используя протонный градиент. Таким же образом функционирует описанный выше бактериородопсин. Иными словами, один и тот же фермент осуществляет и синтез, и гидролиз АТФ.

В связи с наличием суммарного отрицательного заряда в цитоплазме прокариотической клетки ряд незаряженных молекул переносится по принципу симпорта с H^+ , источником энергии является трансмембранный электрохимический градиент H^+ (например, глицин, галактоза, глюкоза), отрицательно заряженные вещества переносятся по принципу симпорта также с H^+ за счет градиента концентрации H^+ , транспорт Na^+ осуществляется по принципу антипорта с H^+ , который переносится в клетку также за счет градиента концентрации H^+ ; механизм аналогичен (Na^+K^+) насосу эукариот. Положительно заряженные вещества поступают в клетку по принципу унипорта за счет трансмембранной разности электрических потенциалов.

Внешняя поверхность плазмалеммы покрыта **гликокаликсом** (рис. 13). Толщина его различна и колеблется даже в разных участках поверхности одной клетки от 7,5 до 200 нм. Гликокаликс представляет собой совокупность молекул, связанных с белками мембраны.

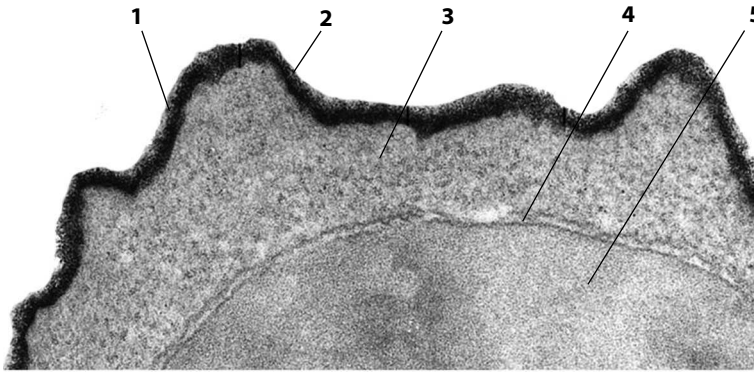


Рис. 13. Гликокаликс:

- 1 — гликокаликс, выявленный специальным красителем (рутениевым красным),
 2 — плазмалемма (часть гликокаликса на этом участке удалена), 3 — цитоплазма,
 4 — кариотека, 5 — хроматин (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)

По составу эти молекулы могут представлять собой цепочки полисахаридов, гликолипидов и гликопротеинов.

Многие из молекул гликокаликса функционируют в качестве специфических молекулярных рецепторов. Концевой свободный отдел рецептора обладает уникальной пространственной конфигурацией. Поэтому с ним могут объединяться только те молекулы, находящиеся вне клетки, которые обладают также уникальной конфигурацией, но зеркально симметричной по отношению к рецептору. Именно благодаря существованию специфических рецепторов на поверхности клетки могут закрепляться так называемые сигнальные молекулы, в частности молекулы гормонов.

Чем больше конкретных специфических рецепторов находится в гликокаликсе, тем активнее клетка реагирует на соответствующие сигнальные вещества. Если в гликокаликсе нет молекул, специфически связывающихся с внешними веществами, клетка на последние не реагирует. Таким образом, *гликокаликс наряду с самой плазмалеммой обеспечивает и барьерную функцию поверхностного комплекса.*

К глубокой поверхности плазмалеммы примыкают поверхностные структуры цитоплазмы. Они связываются с белками плазмалеммы и осуществляют передачу информации глубинным структурам, запуская сложные цепи биохимических реакций. Они же, изменяя свое взаимоположение, меняют конфигурацию плазмалеммы.

Межклеточные соединения

При контакте клеток друг с другом их плазмалеммы вступают во взаимодействия. При этом образуются особые объединяющие структуры — *межклеточные соединения (рис. 14)*. Они формируются

при образовании многоклеточного организма во время эмбрионального развития и при образовании тканей. Межклеточные соединения подразделяются на простые и сложные. В **простых соединениях** плазмалеммы соседних клеток формируют выросты наподобие зубцов, так что зубец одной клетки внедряется между двумя зубцами другой (*зуб-*

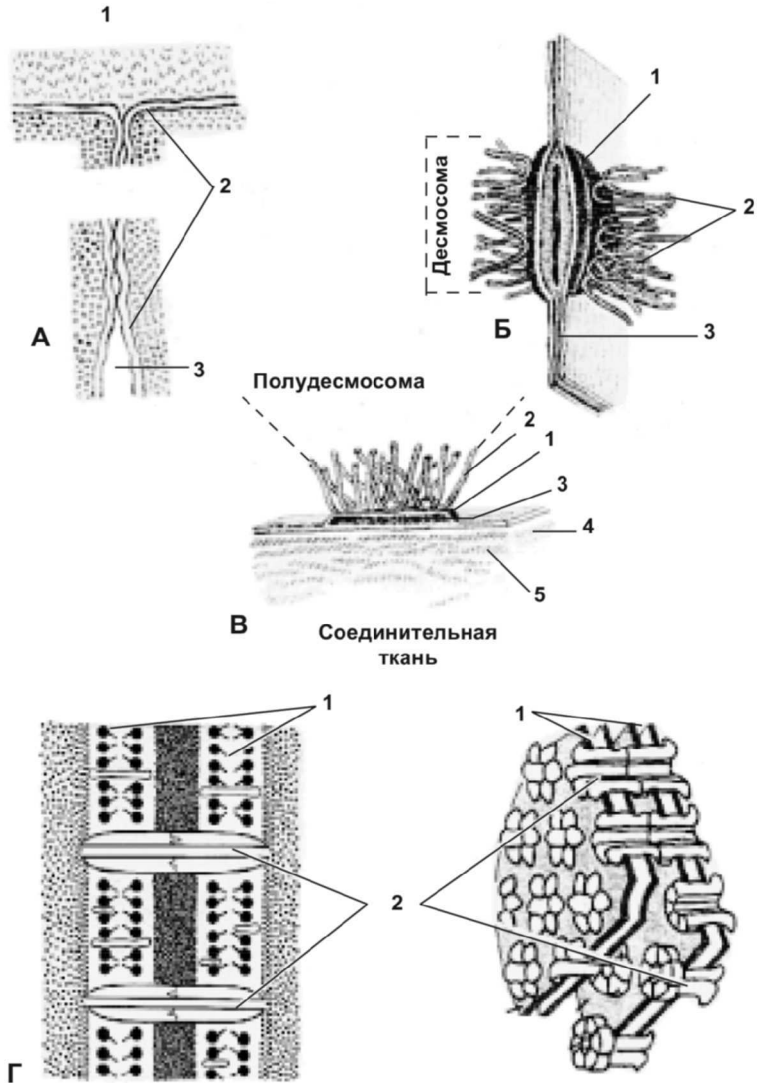


Рис. 14. Межклеточные соединения:

А — плотное соединение, Б — десмосома, В — полудесмосома, Г — нексус (щелевидное соединение); 1 — плазмалеммы смежных клеток, 2 — зоны слипания, 3 — электронно-плотные пластинки, 4 — промежуточные филаменты (тонофиламенты), закрепленные в пластинке, 5 — межклеточные филаменты, 6 — базальная мембрана, 7 — подлежащая соединительная ткань, 8 — коннексоны, каждый из которых состоит из шести субъединиц с цилиндрическим каналом (по А. Хэму и Д. Кормаку и по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)

чатое соединение) или переплетающихся между собой интердигитаций (*пальцевидное соединение*). Между плазмалеммами соседних клеток всегда сохраняется межклеточная щель шириной 15–20 нм.

Сложные соединения, в свою очередь, подразделяются на адгезионные, замыкающие и проводящие. К адгезионным соединениям относятся *десмосома*, *полудесмосома* и *поясок сцепления* (*лентовидная десмосома*). **Десмосома** состоит из двух электронно-плотных половин, принадлежащих плазмалеммам соседних клеток, разделенных межклеточным пространством размерами около 25 нм, заполненным тонкофибриллярным веществом гликопротеинной природы. К обращенным к цитоплазме сторонам обеих пластинок десмосомы прикрепляются кератиновые тонофиламенты, напоминающие по форме головные шпильки. Помимо этого, через межклеточное пространство проходят межклеточные волокна, соединяющие обе пластинки.

Полудесмосома, образованная лишь одной пластинкой с входящими в нее тонофиламентами, прикрепляет клетку к базальной мембране. **Поясок сцепления**, или *лентовидная десмосома*, представляет собой «ленту», которая огибает всю поверхность клетки вблизи ее апикального отдела. Ширина межклеточного пространства, заполненного волокнистым веществом, не превышает 15–20 нм. Цитоплазматическая поверхность «ленты» уплотнена и укреплена сократительным пучком актиновых филаментов.

Плотные соединения, или *запирающие зоны*, проходят через апикальные поверхности клеток в виде поясков шириной 0,5–0,6 мкм. В плотных контактах между плазмалеммами соседних клеток практически нет межклеточного пространства и гликокаликса. Белковые молекулы обеих мембран контактируют между собой, поэтому через плотные контакты молекулы не проходят. На плазмалемме одной клетки имеется сеть гребешков, образованных цепочками белковых частиц эллиптической формы, расположенных во внутреннем монослое мембраны, которым на плазмалемме соседней клетки соответствуют углубления, бороздки.

К проводящим соединениям относятся **нексус**, или **щелевидный контакт**, и **синапс**. Через них из одной клетки в другую проходят водорастворимые малые молекулы с молекулярной массой не более 1500 Да. Такими контактами соединены очень многие клетки человека (и животных). В нексусе между плазмалеммами соседних клеток имеется пространство шириной 2–4 нм. Обе плазмалеммы соединены между собой *коннексами* — полыми гексагональными белковыми структурами размером около 9 нм, каждая из которых образована шестью белковыми субъединицами. Методом замораживания и скальвания показано, что на внутренней части мембраны имеются гексагональные частички размерами 8–9 нм, а на наружной — соот-

ветствующие им ямки. Щелевые контакты играют важную роль в осуществлении функции клеток, обладающих выраженной электрической активностью (например, кардиомиоциты). Синапсы играют важную роль в осуществлении функций нервной системы.

Микроворсинки

Микроворсинки обеспечивают увеличение клеточной поверхности. Это, как правило, связано с осуществлением функции всасывания веществ из внешней для клетки среды. Микроворсинки (рис. 15) являются производными поверхностного комплекса клетки. Они представляют собой выпячивания плазмалеммы длиной 1–2 и диаметром до 0,1 мкм. В гиалоплазме проходят продольные пучки актиновых микрофиламентов, поэтому длина микроворсинок может изменяться. Это один из способов регуляции активности поступления в клетку веществ. У основания микроворсинки в поверхностном комплексе клетки происходит объединение ее микрофиламентов с элементами цитоскелета.

Поверхность микроворсинок покрыта гликокаликсом. При особой активности всасывания микроворсинки так близко располагаются друг к другу, что их гликокаликс сливается. Такой комплекс называют **щеточной каймой**. В щеточной кайме многие молекулы гликокаликса обладают ферментативной активностью.

Особо крупные микроворсинки длиной до 7 мкм называют **стереоцилиями** (см. рис. 15). Они имеются у некоторых специализированных клеток (например, у сенсорных клеток в органах равновесия и слуха). Их роль связана не со всасыванием, а с тем, что они могут отклоняться от своего первоначального положения. Такое изменение конфигурации поверхности клетки вызывает ее возбуждение, последнее воспринима-

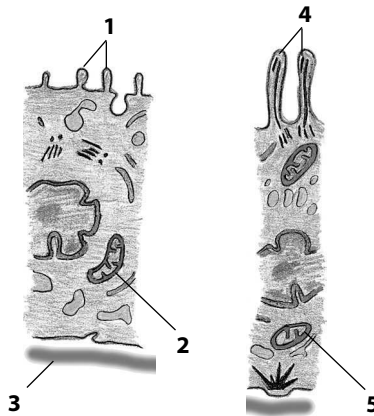


Рис. 15. Микроворсинки и реснички:
1 — микроворсинки, 2 — митохондрии, 3 — базальная мембрана,
4 — реснички, 5 — митохондрии

ется нервными окончаниями, и сигналы поступают в центральную нервную систему. Стереоцилии можно рассматривать как специальные органеллы, развившиеся путем модификации микроворсинок.

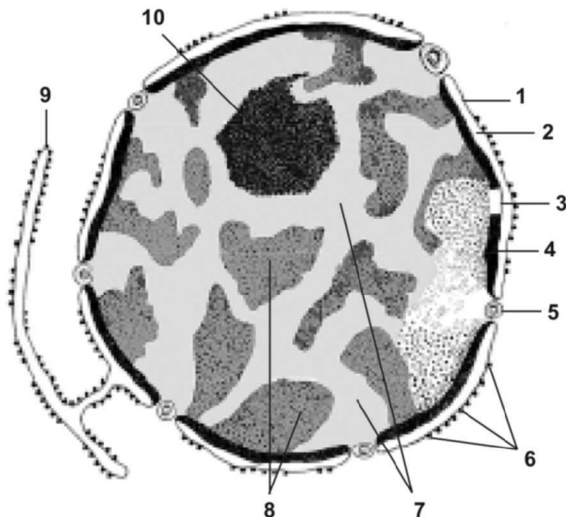
Биологические мембраны разделяют клетку на отдельные области, имеющие свои структурные и функциональные особенности — *компарменты*, а также отграничивают клетку от окружающей ее среды. Соответственно и мембраны, связанные с этими компарментами, имеют свои характерные черты.

Ядро

Оформленное ядро клетки (*рис. 16*) имеется только у эукариот. У прокариот тоже имеются такие ядерные структуры, как хромосомы, но они не заключены в особом компарменте. У большинства клеток форма ядра шаровидная или овоидная, однако встречаются ядра и другой формы (кольцевидные, палочковидные, веретеновидные, бобовидные, сегментированные и др.). Размеры ядер колеблются в широких пределах — от 3 до 25 мкм. Наиболее крупным ядром обладает яйцеклетка. Большинство клеток человека имеет одно ядро, однако имеются двухъядерные (например, некоторые нейроны, клетки печени, кардиомиоциты). Двух-, а иногда и многоядерность иногда связана с полиплоидией (от *греч.* *polyploos* — многократный, *eidos* — вид). Полиплоидия — это увеличение числа хромосомных наборов в ядрах клеток.

Иногда многоядерными клетками называют структуры, которые образовались не вследствие полиплоидизации исходной клетки, а в результате слияния нескольких одноядерных клеток. Такие структуры

Рис. 16. Ядро клетки:
1 — наружная мембрана кариотеки (наружная ядерная мембрана), 2 — перинуклеарное пространство, 3 — внутренняя мембрана кариотеки (внутренняя ядерная мембрана), 4 — ядерная ламина, 5 — поровый комплекс, 6 — рибосомы, 7 — нуклеоплазма (ядерный сок), 8 — хроматин, 9 — цистерна гранулярной эндоплазматической сети, 10 — ядрышко (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)



имеют специальное название — *симпласты*; они встречаются, в частности, в составе скелетных поперечнополосатых мышечных волокон.

У эукариот хромосомы сосредоточены внутри ядра и отделены от цитоплазмы ядерной оболочкой, или **кариотекой**. Кариотека образуется за счет расширения и слияния друг с другом цистерн эндоплазматической сети. Поэтому кариотека образована двумя мембранами — внутренней и наружной. Пространство между ними называют **перинуклеарным пространством**. Оно имеет ширину 20–50 нм и сохраняет сообщение с полостями эндоплазматической сети. Со стороны цитоплазмы наружная мембрана нередко покрыта рибосомами.

Местами внутренняя и наружная мембраны кариотеки сливаются, а в месте слияния образуется **пóра**. Пóра не зияет: между ее краями упорядоченно располагаются белковые молекулы, так что в целом формируется поровый комплекс.

Комплекс **пóры** (*рис. 17*) представляет собой сложную структуру, которая состоит из двух рядов связанных между собой белковых гранул, каждая из которых содержит по 8 гранул, располагающихся на равном расстоянии друг от друга по обе стороны ядерной оболочки. Эти гранулы по размерам превосходят рибосомы. Гранулы, расположенные на цитоплазматической стороне поры, обуславливают осмиофильный материал, окружающий пору. В центре отверстия поры иногда имеется крупная центральная гранула, связанная с гранулами, описанными выше (возможно, это частицы, транспортирующиеся из ядра в цитоплазму). Отверстие поры закрыто тонкой диафрагмой. По-видимому, в поровых комплексах имеются цилиндрические каналы диаметром около 9 нм и длиной около 15 нм.

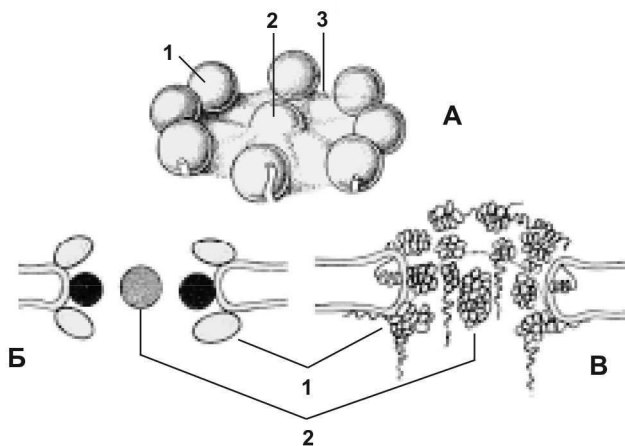


Рис. 17. Поровый комплекс:

А — пространственная реконструкция, Б — схема основных структур, Б' — схема молекулярной организации; 1 — периферические гранулы, 2 — центральная гранула, 3 — диафрагма поры (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)

Через поровые комплексы осуществляется избирательный транспорт молекул и частиц из ядра в цитоплазму и обратно. Поры могут занимать до 25% поверхности ядра. Количество пор у одного ядра достигает 3000–4000, а их плотность составляет около 11 на 1 мкм² ядерной оболочки. Из ядра в цитоплазму транспортируются в основном разные виды РНК. Из цитоплазмы в ядро поступают все ферменты, необходимые для синтеза РНК, для регуляции интенсивности этих синтезов и, в ряде клеток, молекулы гормонов, которые тоже регулируют активность синтезов РНК.

Внутренняя поверхность кариотеки связана с многочисленными промежуточными филаментами (см. раздел «Цитоскелет»). В совокупности они образуют здесь тонкую пластинку, называемую **ядерной ламиной** (рис. 18 и 19). К ней прикреплены хромосомы. Ядерная пластинка связана с поровыми комплексами и играет главную роль

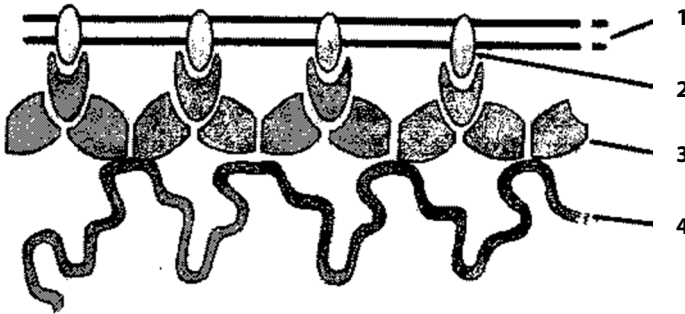


Рис. 18. Поверхностные структуры ядра:
1 — внутренняя ядерная мембрана, 2 — интегральные белки,
3 — белки ядерной ламины, 4 — хроматиновая фибрилла (часть хромосомы)
(по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)

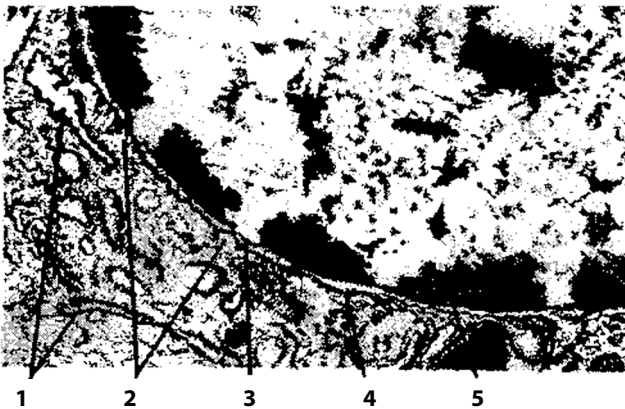


Рис. 19. Ядро и околоядерная область цитоплазмы:
1 — гранулярная эндоплазматическая сеть, 2 — поровые комплексы, 3 — внутренняя
ядерная мембрана, 4 — наружная ядерная мембрана, 5 — ядерная ламина
и субмембранный хроматин (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)

в поддержании формы ядра. Она построена из промежуточных филаментах особой структуры.

Нуклеоплазма представляет собой коллоид (обычно в форме геля). По ней транспортируются различные молекулы, она содержит множество разнообразных ферментов, в нее поступают с хромосом РНК.

В живых клетках нуклеоплазма (кариоплазма) внешне гомогенна (кроме ядрышка). После фиксации и обработки тканей для световой или электронной микроскопии в кариоплазме становятся видны два типа хроматина (от *греч.* *chroma* — краска): хорошо окрашивающийся электронно-плотный гетерохроматин, образованный осмиофильными гранулами размером 10–15 нм и фибриллярными структурами толщиной около 5 нм, и светлый эухроматин.

Гетерохроматин расположен в основном вблизи внутренней ядерной мембраны, контактируя с ядерной пластинкой и оставляя свободными поры, и вокруг ядрышка. Эухроматин находится между скоплениями гетерохроматина. По сути дела, хроматин — это комплексы веществ, которыми образованы хромосомы — ДНК, белок и РНК в соотношении 1:1,3:2. Основа каждой хромосомы образована ДНК, молекула которой имеет вид спирали. Она упакована различными белками, среди которых различают гистоновые и негистоновые. В результате ассоциации ДНК с белками образуются дезокси-нуклеопротеиды (ДНП).

Хромосомы и ядрышки

В хромосоме (*рис. 20*) молекула ДНК (см. *рис. 1 и 2*) упакована компактно. Так, информация, заложенная в последовательности 1 млн нуклеотидов при линейном расположении заняла бы отрезок длиной 0,34 мм. В результате компактизации она занимает объем 10^{-16} см³. Длина одной хромосомы человека в растянутом виде около 5 см, длина всех хромосом около 170 см, а их масса $6 \cdot 10^{-12}$ г.

ДНК ассоциирована с белками-гистонами, в результате чего образуются нуклеосомы, являющиеся структурными единицами хроматина. Нуклеосомы, напоминающие бусины диаметром 10 нм, состоят из 8 молекул гистонов (по две молекулы гистонов Н2А, Н2Б, Н3 и Н4), вокруг которых закручен участок ДНК, включающий 146 пар нуклеотидов. Между нуклеосомами располагаются линкерные участки ДНК, состоящие из 60 пар нуклеотидов, а гистон Н1 обеспечивает взаимный контакт соседних нуклеосом. Нуклеосомы — это лишь первый уровень укладки ДНК.

Хроматин представлен в виде фибрилл толщиной около 30 нм, которые образуют петли длиной около 0,4 мкм каждая, содержащие

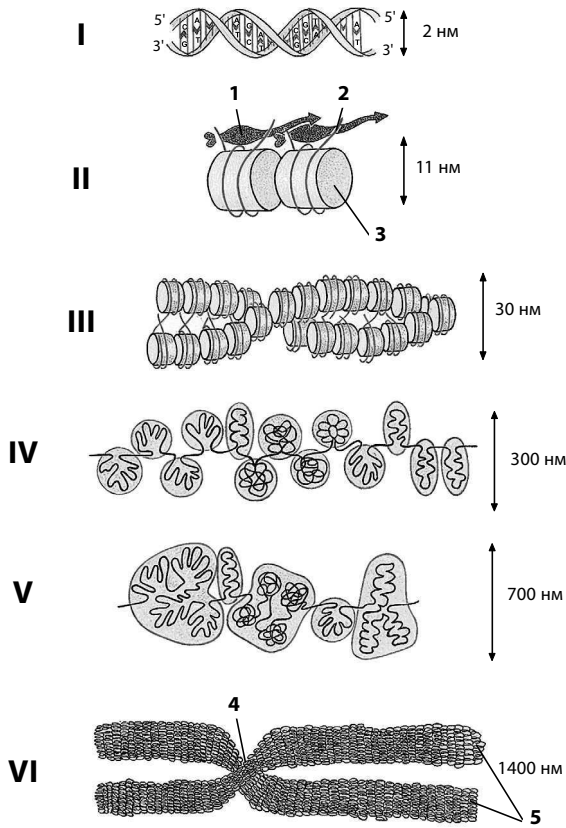


Рис. 20. Уровни упаковки ДНК в хромосоме:

I — двойная спираль молекулы ДНК, II — нуклеосомная нить, III — хроматиновая фибрилла, IV — серия петельных доменов, V — конденсированный хроматин в составе петельного домена, VI — метафазная хромосома; 1 — гистон H1, 2 — ДНК, 3 — прочие гистоны, 4 — центромера, 5 — сестринские хроматиды (по Б. Албертсу и др., с изменениями)

от 20 000 до 30 000 пар нуклеотидов, которые, в свою очередь, еще больше компактизируются, так что метафазная хромосома имеет средние размеры $5 \times 1,4$ мкм.

В результате суперспирализации ДНК в делящемся ядре хромосомы (от *греч.* *chroma* — краска, *zoma* — тело) становятся видимыми при увеличении светового микроскопа. **Каждая хромосома образована одной длинной молекулой ДНК.** Они представляют собой удлинённые палочковидные структуры, имеющие два плеча, разделенные центромерой. В зависимости от ее расположения и взаимного расположения плеч выделяют три типа хромосом: метацентрические, имеющие примерно одинаковые плечи; акроцентрические, имеющие одно очень короткое и одно длинное плечо; субметацентрические, у которых одно

длинное и одно более короткое плечо. Некоторые акроцентрические хромосомы имеют спутники (сателлиты) — мелкие участки короткого плеча, соединенные с ним тонким неокрашивающимся фрагментом (вторичная перетяжка). В хромосоме имеются эу- и гетерохроматиновые участки. Последние в неделящемся ядре (вне митоза) остаются компактными. Чередование эу- и гетерохроматиновых участков используют для идентификации хромосом.

Метафазная хромосома состоит из двух соединенных центромерой сестринских хроматид, каждая из которых содержит одну молекулу ДНК, уложенную в виде суперспирали. При спирализации участки эу- и гетерохроматина укладываются закономерным образом, так что по протяжению хроматид образуются чередующиеся поперечные полосы. Их выявляют при помощи специальных окрасок. Поверхность хромосом покрыта различными молекулами, главным образом рибонуклеопротеинами (РНП). В соматических клетках имеются по две копии каждой хромосомы, их называют гомологичными. Они одинаковы по длине, форме, строению, расположению полос, несут одни и те же гены, которые локализованы одинаково. Гомологичные хромосомы могут различаться аллелями генов, содержащихся в них. *Ген — это участок молекулы ДНК, на котором синтезируется активная молекула РНК* (см. раздел «Синтез белков»). Гены, входящие в состав хромосом человека, могут содержать до двух миллионов пар нуклеотидов.

Итак, хромосомы представляют собой двойные цепи ДНК, окруженные сложной системой белков. С одними участками ДНК связаны гистоны. Они могут прикрывать их или освобождать. В первом случае данная область хромосомы не способна синтезировать РНК, во втором же синтез происходит. Это один из способов регуляции функциональной активности клетки путем дерепрессии и репрессии генов. Существуют и иные способы такого управления.

Некоторые участки хромосом остаются окруженными белками постоянно и в данной клетке никогда не участвуют в синтезе РНК. Их можно называть блокированными. Механизмы блокирования разнообразны. Обычно такие участки очень сильно спирализуются и покрываются не только гистонами, но и другими белками с более крупными молекулами.

Деспирализованные активные участки хромосом не видны под микроскопом. Лишь слабая гомогенная базофилия нуклеоплазмы указывает на присутствие ДНК; их можно выявить также гистохимическими методами. Такие участки относят к *эухроматину*. Неактивные сильно спирализованные комплексы ДНК и высокомолекулярных белков выделяются при окрасках в виде глыбок *гетерохроматина*. Хромосомы фиксированы на внутренней поверхности кариотеки к ядерной ламине.

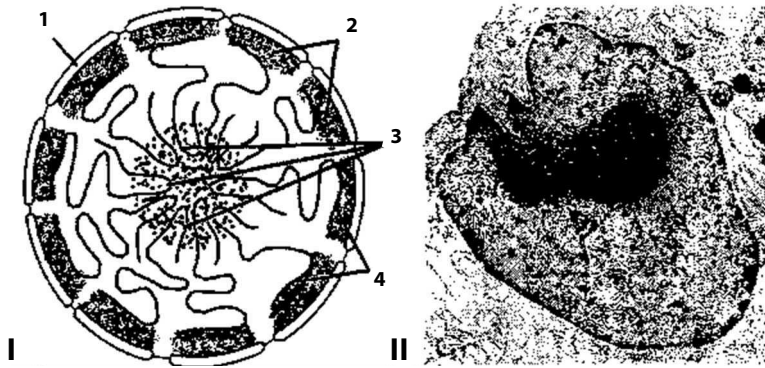


Рис. 21. Строение ядрышка:

I — схема, II — ядрышко в ядре клетки (электронно-микроскопическая фотография);
 1 — кариотека, 2 — ядерная ламина, 3 — ядрышковые организаторы хромосом,
 4 — концы хромосом, связанные с ядерной ламиной
 (по Б. Албертсу и соавт., с изменениями)

В целом хромосомы в функционирующей клетке обеспечивают синтез РНК, необходимой для последующего синтеза белков. При этом осуществляется считывание генетической информации — ее **транскрипция**. Не вся хромосома принимает в ней непосредственное участие.

Разные участки хромосом обеспечивают синтез различных РНК. Особенно выделяются участки, синтезирующие рибосомные РНК (рРНК); ими обладают не все хромосомы. Эти участки называют *ядрышковыми организаторами*. Ядрышковые организаторы образуют петли. Вершины петель разных хромосом тяготеют друг к другу и встречаются вместе. Таким образом формируется структура ядра, именуемая *ядрышком* (рис. 21). В нем различают три компонента. Слабоокрашенный компонент соответствует петлям хромосом, фибриллярный — транскрибированной рРНК и глобулярный — предшественникам рибосом.

Ядрышки видны и в световом микроскопе. В зависимости от функциональной активности клетки в образование ядрышка включаются то меньшие, то большие участки организаторов. Иногда их группировка может совершаться не в одном, а в нескольких местах. В этих случаях в клетке обнаруживается несколько ядрышек. Области, в которых ядрышковые организаторы активны, выявляют не только на электронно-микроскопическом уровне, но и светооптически при специальной обработке препаратов (особые методы импрегнации серебром).

От ядрышка предшественники рибосом перемещаются к поровым комплексам. При прохождении пор происходит дальнейшее формирование рибосом.

Хромосомы являются ведущими компонентами клетки в регуляции всех обменных процессов: любые метаболические реакции возможны

только с участием ферментов, ферменты же всегда белки, белки синтезируются только с участием РНК.

Вместе с тем хромосомы являются и хранителями наследственных свойств организма. Именно *последовательность нуклеотидов в цепях ДНК определяет генетический код*. Совокупность всей генетической информации, хранящейся в хромосомах, называют **геномом**. При подготовке клетки к делению геном удваивается, а при самом делении поровну распределяется между дочерними клетками. Все проблемы, связанные с организацией генома и закономерностями передачи наследственной информации, излагаются в курсе генетики.

Кариотип

Метафазное ядро можно выделить из клетки, раздвинуть хромосомы, сосчитать их и изучить их форму. Клетки особей каждого биологического вида имеют одинаковое количество хромосом. Каждая хромосома во время метафазы имеет свои особенности строения. Совокупность этих особенностей обозначается понятием «кариотип» (рис. 22). Знание нормального кариотипа необходимо, чтобы выявлять возможные отклонения. Такие отклонения всегда служат источником наследственных заболеваний.

Нормальный кариотип (набор хромосом) (от *греч.* *karyon* — ядро ореха, *typos* — образец) человека включает 22 пары аутосом и одну пару половых хромосом (либо XX у женщин, либо XY у мужчин).

В 1949 г. **М. Барр** обнаружил в ядрах нейронов кошек особые плотные тельца, которые отсутствовали у самцов. Эти тельца имеют-

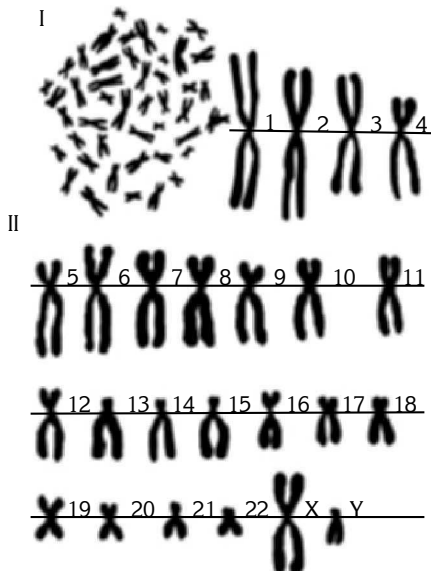


Рис. 22. Кариотип человека (здорового мужчины):
 I — кариотип, общий вид,
 II — метафазные хромосомы
 (по Б. Албертсу и соавт.)

ся и в интерфазных ядрах других соматических клеток особой женского пола. Они были названы тельцами полового хроматина (тельцами Барра). У человека они имеют диаметр около 1 мкм и лучше всего идентифицируются в нейтрофильных сегментоядерных лейкоцитах, где выглядят в виде «барабанной палочки», связанной с ядром. Различимы они хорошо и в эпителиоцитах слизистой оболочки щеки, взятых путем соскоба. Тельца Барра представляют собой одну инактивированную конденсированную X-хромосому.

ЦИТОПЛАЗМА

Основными структурами цитоплазмы являются гиалоплазма (матрикс), органеллы и включения.

Гиалоплазма

В физико-химическом отношении гиалоплазма (от *греч.* *hyalos* — стекло) представляет собой коллоид, состоящий из воды, ионов и многих молекул органических веществ. Последние принадлежат ко всем классам — и к углеводам, и к липидам, и к белкам, а также к комплексным соединениям типа гликолипидов, гликопротеинов и липопротеинов. Многие из протеинов обладают ферментативной активностью. В гиалоплазме протекает ряд важнейших биохимических реакций, в частности осуществляется гликолиз — филогенетически наиболее древний процесс выделения энергии (от *греч.* *glykys* — сладкий и *lysis* — распад), в результате чего шестиуглеродная молекула глюкозы распадается на две трехуглеродные молекулы пировиноградной кислоты с образованием АТФ (см. раздел «Основные реакции тканевого обмена»).

Молекулы гиалоплазмы, конечно, взаимодействуют между собой весьма упорядоченно, но характер ее пространственной организации пока недостаточно ясен, поэтому можно говорить лишь в общих чертах, что гиалоплазма структурирована на молекулярном уровне.

Именно в гиалоплазме взвешены органеллы и включения.

Органеллы

Органеллами называют элементы цитоплазмы, структурированные на ультрамикроскопическом уровне и выполняющие конкретные функции клетки; органеллы участвуют в осуществлении тех функций клетки, которые необходимы для поддержания ее жизнедеятельности. Сюда относятся обеспечение ее энергетического обмена, синтетических процессов, обеспечение транспорта веществ и т. п.

Органеллы, присущие всем клеткам, **называют органеллами общего назначения**, присущие же некоторым специализированным

видам клеток — **специальными**. В зависимости от того, включает структура органеллы биологическую мембрану или нет, различают **органеллы мембранные** и **немембранные**.

Органеллы общего назначения

Немембранные органеллы

К немембранным органеллам относятся цитоскелет, клеточный центр и рибосомы.

Цитоскелет

Цитоскелет (клеточный скелет), в свою очередь, образован тремя компонентами: *микротрубочками*, *микрофиламентами* и *промежуточными филаментами*.

Микротрубочки (*рис. 23*) пронизывают всю цитоплазму клетки. Каждая из них представляет собой полый цилиндр диаметром 20–30 нм. Стенка микротрубочки имеет толщину 6–8 нм. Она образована 13 нитями (протофиламентами), скрученными по спирали одна над другой. Каждая нить, в свою очередь, складывается из димеров белка тубулина. Каждый димер представлен α - и β -тубулином. Синтез тубулинов происходит на мембранах гранулярной эндоплазматической сети, а сборка в спирали — в клеточном центре.

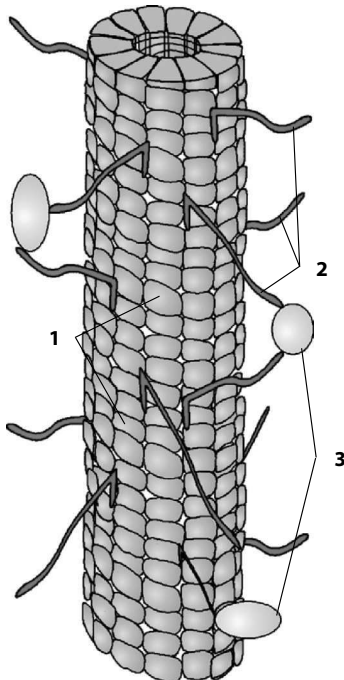


Рис. 23. Строение микротрубочки:

- 1 — тубулиновые субъединицы,
- 2 — ассоциированные белки,
- 3 — перемещаемые частицы

Соответственно, многие микротрубочки имеют радиальное направление по отношению к центриолям. Отсюда они распространяются по всей цитоплазме. Часть из них расположена под плазмалеммой, где они вместе с пучками микрофиламентов участвуют в образовании терминальной сети.

Микротрубочки прочны и образуют опорные структуры цитоскелета. Часть микротрубочек располагается в соответствии с силами сжатия и натяжения, которые испытывает клетка. Особенно хорошо это заметно в клетках эпителиальных тканей, которые разграничивают разные среды организма.

Микротрубочки участвуют в транспорте веществ внутри клетки. Со стенкой микротрубочки одним из своих концов связаны (ассоциированы) белковые молекулы в виде коротких цепочек, которые способны в соответствующих условиях изменять свою пространственную конфигурацию (*конформация белка*). В нейтральном положении цепочка лежит параллельно поверхности стенки. При этом свободный конец цепи может связываться с частицами, которые находятся в окружающем гликокаликсе.

После связывания частицы белок изменяет конфигурацию и отклоняется от стенки, тем самым перемещая за собой и блокированную частицу. Отклоненная цепочка передает частицу той, что свисает над ней, та тоже отклоняется и передает частицу далее. *В связи с наличием конформируемых наружных цепей микротрубочки обеспечивают основные потоки внутриклеточного активного транспорта.*

Структура стенки микротрубочек может меняться при различных воздействиях на них. В подобных случаях может нарушаться внутриклеточный транспорт. К числу блокаторов микротрубочек и, соответственно, внутриклеточного транспорта относится, в частности алкалоид колхицин.

Промежуточные филаменты толщиной 8–10 нм представлены в клетке длинными белковыми молекулами. Они тоньше микротрубочек, но толще микрофиламентов, за что и получили свое название (*рис. 24*).



Рис. 24. Промежуточные филаменты в клетке (по К. де Дюву, с изменениями)

Белки промежуточных филаментов принадлежат к четырем основным группам. Некоторые их характеристики приведены в *табл. 6*. Каждая группа, в свою очередь, включает в себя по несколько белков (так, известно более 20 видов кератинов).

Таблица 6

Виды промежуточных филаментов (по Б. Албертсу и соавт.)

Тип филаментов	Образующие полипептиды и их молекулярная масса (кД)	Некоторые структуры, в которых встречаются данные филаменты
I	Кислые, нейтральные и основные кератины (40–70)	Эпителиальные клетки и их производные (волосы, ногти и др.)
II	Виментин (53)	Клетки мезенхимного происхождения
	Десмин (52)	Мышечные клетки
	Глиальный фибриллярный кислый белок (45)	Астроциты и лимфоциты (шванновские клетки)
III	Белки нейрофиламентов (60, 100, 130)	Нейроны
IV	Ядерные ламины А, В и С (65–75)	Ядерная ламина во всех клетках

Каждый белок является антигеном, так что к нему можно создать соответствующее антитело. Если каким-либо образом маркировать антитело (например, прикрепив к нему флуоресцирующую метку), то, вводя его в организм, можно обнаружить локализацию данного белка. Белки промежуточных филаментов сохраняют свою специфичность даже при значительных изменениях клетки, в том числе при ее малигнизации. Поэтому, используя специфические меченые антитела к белкам промежуточных филаментов, можно установить, какие клетки были первичным источником опухоли.

Микрофиламенты — это белковые нити толщиной около 4 нм. Большинство из них образовано молекулами *актинов*, которых выявлено около 10 видов. Кроме того, актиновые филаменты могут группироваться в пучки, образующие собственно опорные структуры цитоскелета.

Актин в клетке существует в двух формах: мономерной (глобулярный актин) и полимеризованной (фибриллярный актин). Кроме непосредственно актина, в построении микрофиламентов могут принимать участие и другие пептиды: тропонины и тропомиозин (*рис. 25*).



Рис. 25. Актиновый микрофиламент:
1 — глобулы актина,
2 — тропомиозин,
3 — тропонины
(по Б. Албертсу и соавт.,
с изменениями)

Филаменты актина способны образовывать комплексы с полимерными же молекулами белка *миозина*. Когда миозин присутствует в гиалоплазме в виде мономеров, он не вступает в комплекс с актином. Для полимеризации миозина необходимы ионы кальция. Связывание его происходит с участием тропонина С (по названию элемента кальция), освобождение — с участием тропонина I (ингибиторная молекула), комплексирование с тропомиозином — с участием тропонина Т. После того как возникает актино-миозиновый комплекс, актин и миозин становятся способными смещаться в нем продольно относительно друг друга. Если концы комплекса скреплены с какими-либо другими внутриклеточными структурами, последние сближаются. Это лежит в основе мышечного сокращения.

Микрофиламентов особенно много в области цитоплазмы, относящейся к поверхностному комплексу. Будучи соединенными с плазмалеммой, они способны менять ее конфигурацию. Это важно для обеспечения поступления веществ в клетку посредством пиноцитоза и фагоцитоза. Этот же механизм используется клеткой при образовании выростов ее поверхности — ламеллоподий. Клетка может закрепиться ламеллоподией за окружающий субстрат и переместиться на новое место.

Клеточный центр

Клеточный центр (*рис. 26*) образован двумя *центриолями (диплосомой)* и *центросферой*. Свое название органелла получила, так как она обычно находится в глубоких отделах цитоплазмы, нередко вблизи ядра или около формирующейся поверхности комплекса Гольджи. Обе центриоли диплосомы расположены под углом друг к другу. Основная функция клеточного центра — сборка микротрубочек.

Каждая центриоль представляет собой цилиндр, стенка которого, в свою очередь, состоит из девяти комплексов микротрубочек длиной около 0,5 и диаметром около 0,25 мкм. Каждый комплекс состоит из трех микротрубочек и поэтому называется *триплетом*. Триплеты, расположенные по отношению друг к другу под углом около 50°, состоят из трех микротрубочек (изнутри кнаружи): полной А и неполных В и С диаметром около 20 нм каждая. От трубочки А отходят две ручки. Одна из них направлена к трубочке С соседнего триплета, другая — к центру цилиндра, где внутренние ручки образуют фигуру звезды или спиц колеса. Каждая микротрубочка имеет типичное строение (см. ранее).

Центриоли расположены взаимно перпендикулярно. Одна из них упирается концом в боковую поверхность другой. Первая называется дочерней, вторая — материнской. Дочерняя центриоль возникает вследствие удвоения материнской. Материнская центриоль окружена

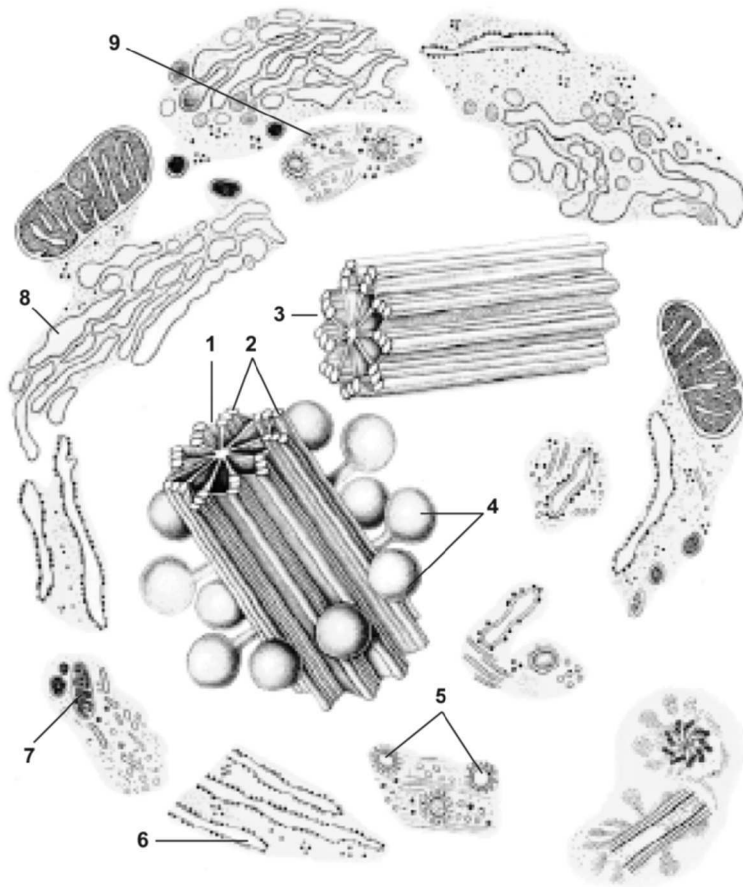


Рис. 26. Клеточный центр и другие структуры цитоплазмы:
 1 — центросфера, 2 — центриоль на поперечном срезе (триплеты микротрубочек, радиальные спицы, центральная структура «колеса телеги»), 3 — центриоль (продольный разрез), 4 — сателлиты, 5 — окаймленные пузырьки, 6 — зернистая эндоплазматическая сеть, 7 — митохондрия, 8 — внутренний сетчатый аппарат (комплекс Гольджи), 9 — микротрубочки (по Р. Крстичу, с изменениями)

электронно-плотным ободком, образованным шаровидными *сателлитами*, соединенными плотным материалом с наружной стороной каждого триплета. Средняя часть материнской центриоли может быть также окружена комплексом фибриллярных структур, называемым *гало*. Триплеты микротрубочек объединяются у основания материнской центриоли электронно-плотными скоплениями — корешками (придатками).

К концу сателлитов и к области гало по цитоплазме транспортируются тубулины, и именно *здесь происходит сборка микротрубочек*. Будучи собранными, они отделяются и направляются в разные участ-

ки цитоплазмы, чтобы занять свое место в структурах цитоскелета. Возможно, сателлиты являются и источником материала для образования новых центриолей при их репликации. Область гиалоплазмы вокруг центриолей и сателлита называется *центросферой*.

Центриоли являются саморегулирующимися структурами, которые удваиваются в клеточном цикле (см. раздел «Клеточный цикл»). При удвоении вначале обе центриоли расходятся, и перпендикулярно к базальному концу материнской возникает мелкая процентриоль, образованная девятью одиночными микротрубочками. Затем к каждой из них путем самосборки из тубулина присоединяются еще две. Центриоли участвуют в образовании базальных телец ресничек и жгутиков и в образовании митотического веретена.

Рибосомы

Рибосомы (рис. 27) представляют собой тельца размерами 20×30 нм (константа седиментации 80). Рибосома состоит из двух *субъединиц* — большой и малой. Каждая субъединица представляет собой комплекс рибосомной РНК (рРНК) с белками. Большая субъединица (константа седиментации 60) содержит три различные молекулы рРНК, связанных с 40 молекулами белков; малая содержит одну молекулу рРНК и 33 молекулы белков. Синтез рРНК осуществляется на петлях хромосом — ядрышковых организаторах (в области ядрышка). Сборка рибосом осуществляется в области пор кариотеки.

Основная функция рибосом — сборка белковых молекул из аминокислот, доставляемых к ним транспортными РНК (тРНК). Между субъединицами рибосомы имеется щель, в которой проходит молекула информационной РНК (мРНК), а на большой субъединице — бороздка, в которой располагается и по которой сползает формирующаяся белковая цепь. Сборка аминокислот производится в соответствии с чередованием нуклеотидов в цепи мРНК. Таким способом осуществляется **трансляция** генетической информации.

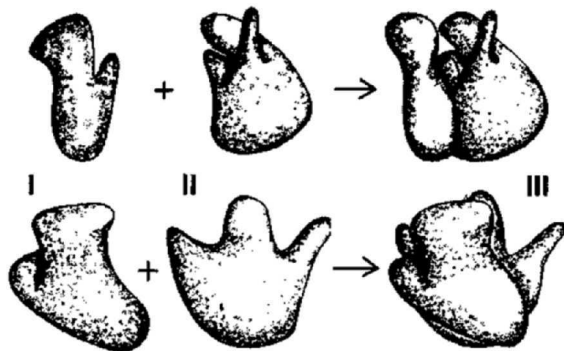


Рис. 27. Рибосома:
 I — малая субъединица,
 II — большая субъединица,
 III — объединение субъединиц;
 верхний и нижний ряды —
 изображения в разных проекциях
 (по Б. Албертсу и соавт.,
 с изменениями)

Рибосомы могут находиться в гиалоплазме поодиночке либо группами в виде розеток, спиралей, завитков. Такие группы называют *полирибосомами (полисомами)*. Таким образом, молекула мРНК может протягиваться по поверхности не только одной, но и нескольких рядом лежащих рибосом. Значительная часть рибосом прикреплена к мембранам: к поверхности эндоплазматической сети и к наружной мембране кариотеки. *Свободные рибосомы синтезируют белок, необходимый для жизнедеятельности самой клетки, прикрепленные — белок, подлежащий выведению из клетки.*

Количество рибосом в клетке может достигать десятков миллионов.

Мембранные органеллы

Каждая мембранная органелла представляет структуру цитоплазмы, ограниченную мембраной. Вследствие этого внутри нее образуется пространство, отграниченное от гиалоплазмы. Цитоплазма оказывается таким образом разделенной на отдельные отсеки со своими свойствами — **компарменты**. *Наличие компарментов — одна из важных особенностей эукариотических клеток.*

К мембранным органеллам относятся *митохондрии, эндоплазматическая сеть (ЭПС), комплекс Гольджи, лизосомы и пероксисомы*. Некоторые авторы относят к общим органеллам также *микроворсинки*. Последние иногда причисляют к органеллам специальным, но фактически они встречаются на поверхности любой клетки и будут описаны вместе с поверхностным комплексом цитоплазмы. **К. де Дюв** объединил ЭПС, комплекс Гольджи, лизосомы и пероксисомы понятием вакуум (см. раздел «Комплекс Гольджи»).

Митохондрии

Митохондрии участвуют в процессах клеточного дыхания и преобразуют энергию, которая при этом освобождается, в форму, доступную для использования другими структурами клетки, поэтому за ними закрепилось ставшее тривиальным образное название «энергетические станции клетки».

Митохондрии, в отличие от других органелл, обладают собственной генетической системой, необходимой для их самовоспроизведения и синтеза белков. Они имеют свои ДНК, РНК и рибосомы, отличающиеся от таковых в ядре и в других отделах цитоплазмы собственной клетки. В то же время митохондриальные ДНК, РНК и рибосомы весьма сходны с прокариотическими. Это послужило толчком для разработки симбиотической гипотезы, согласно которой митохондрии (и хлоропласты) возникли из симбиотических бакте-

рий. Митохондриальная ДНК, кольцевидная (как у бактерий), на нее приходится около 2% ДНК клетки.

Митохондрии (и хлоропласты) способны размножаться в клетке путем бинарного деления. Таким образом, *они являются самовоспроизводящимися органеллами*. Вместе с тем генетическая информация, содержащаяся в их ДНК, не обеспечивает их всеми необходимыми для полного самовоспроизведения белками; часть этих белков кодируется ядерными генами и поступает в митохондрии из гиалоплазмы, поэтому митохондрии в отношении их самовоспроизведения называют полуавтономными структурами. *У человека и других млекопитающих митохондриальный геном наследуется от матери: при оплодотворении митохондрии спермия в яйцеклетку не проникают*. Такое, казалось бы, отвлеченное, чисто теоретическое положение в последние годы нашло сугубо практическое применение: исследование последовательности компонентов ДНК в митохондриях помогает выявлять генеалогические связи по женской линии. Это бывает существенным для идентификации личности. Любопытными оказались и историко-этнографические сопоставления. Так, в древних монгольских сказаниях утверждалось, что три ветви этого народа произошли от трех матерей; исследования митохондриальных ДНК действительно подтвердили, что у представителей каждой ветви они обладают такими особыми чертами, которых нет у других. Основные свойства митохондрий и функции их структурных компонентов обобщены в *табл. 7*.

Таблица 7

Морфофункциональная организация митохондрий

Структуры митохондрий	Состав	Функция
Наружная мембрана	Около 20% всего белка митохондрий. Ферменты липидного обмена	Транспорт. Превращение липидов в промежуточные метаболиты
Межмембранное пространство	Ферменты, использующие АТФ для фосфорилирования других нуклеотидов	
Внутренняя мембрана	Ферменты дыхательной цепи, цитохромы, сукцинатдегидрогеназа. Трансбелки	Создание электрохимического протонного градиента. Перенос метаболитов в матрикс и из него
Субмитохондриальные частицы	АТФ-синтетаза	Синтез и гидролиз АТФ
Матрикс	Ферменты (кроме сукцинатдегидрогеназы). ДНК, РНК, рибосомы, ферменты, участвующие в экспрессии генома митохондрий	Цикл лимонной кислоты, превращение пирувата, аминокислот и жирных кислот в ацетилкоэнзим А. Репликация, транскрипция, трансляция

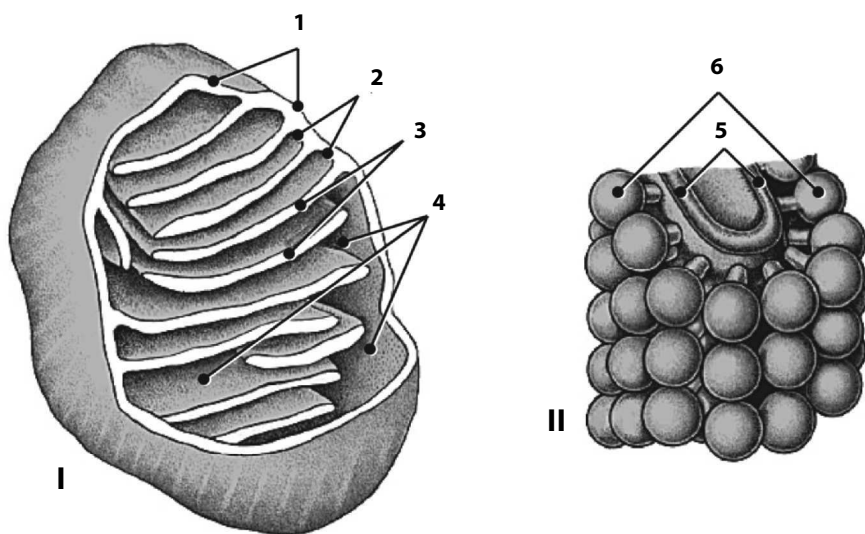


Рис. 28. Митохондрия:

I — общая схема строения: 1 — наружная мембрана, 2 — внутренняя мембрана, 3 — кристы, 4 — матрикс; II — схема строения кристы: 5 — складка внутренней мембраны, 6 — грибовидные тельца (по Б. Албертсу и др.; по К. де Дюву, с изменениями)

В световом микроскопе митохондрии выглядят в виде округлых, удлинённых или палочковидных структур длиной 0,3–5 и шириной 0,2–1 мкм. Каждая митохондрия образована двумя мембранами — *внешней* и *внутренней* (рис. 28).

Между ними расположено *межмембранное пространство* шириной 10–20 нм. Внешняя мембрана ровная, внутренняя же образует многочисленные *кристы*, которые могут иметь вид складок и гребней. Иногда кристы имеют вид трубочек диаметром 20–60 нм. Это наблюдается в клетках, которые синтезируют стероиды (здесь митохондрии не только обеспечивают процессы дыхания, но и участвуют в синтезе этих веществ). Благодаря кристам площадь внутренней мембраны существенно увеличивается.

Пространство, ограниченное внутренней мембраной, заполнено коллоидным *митохондриальным матриксом*. Он имеет мелкозернистую структуру и содержит множество различных ферментов. В матриксе также заключен собственный генетический аппарат митохондрий (у растений, кроме митохондрий, ДНК содержится также в хлоропластах).

Со стороны матрикса к поверхности крист прикреплено множество электронно-плотных субмитохондриальных элементарных частиц (до 4000 на 1 мкм² мембраны). Каждая из них имеет форму гриба (см. рис. 28). Круглая головка диаметром 9–10 нм посредством тонкой нож-

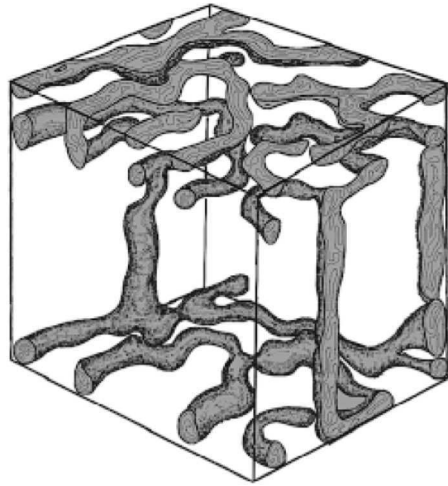


Рис. 29. Гигантская митохондрия.
Реконструкция по серийным
электронно-микроскопическим
фотографиям срезов мышечного волокна
(по Ю. С. Ченцову, с изменениями)

ки диаметром 3–4 нм прикрепляется к внутренней мембране. В этих частицах сосредоточены АТФазы — ферменты, непосредственно обеспечивающие синтез и распад АТФ. Эти процессы неразрывно связаны с циклом трикарбоновых кислот (циклом лимонной кислоты, или циклом Кребса, см. раздел «Основные реакции тканевого обмена»).

Количество, размеры и расположение митохондрий зависят от функции клетки, в частности от ее потребности в энергии и от места, где энергия расходуется. Так, в одной печеночной клетке их количество достигает 2500. Множество крупных митохондрий содержится в кардиомиоцитах и миосимпластах мышечных волокон. В спермиях богатые кристами митохондрии окружают аксонему промежуточной части жгутика. Есть клетки, в которых митохондрии имеют чрезвычайно большие размеры. Такая митохондрия может ветвиться и образовывать трехмерную сеть. Это показано путем реконструкции структуры клетки по отдельным последовательным срезам. На плоском срезе видны лишь части этой митохондрии, что и создает впечатление их множественности (рис. 29).

Эндоплазматическая сеть

Эндоплазматическая сеть (ЭПС), или, как ее нередко называют, эндоплазматический ретикулум (ЭР), представляет собой единый непрерывный компартмент, ограниченный мембраной, образующей множество инвагинаций и складок (рис. 30). Поэтому на электронно-микроскопических фотографиях эндоплазматическая сеть выглядит в виде множества трубочек, плоских или округлых цистерн, мембранных пузырьков. На мембранах ЭПС совершаются многообразные первичные синтезы веществ, необходимых для жизнедеятельности

клетки. Первичными их можно условно назвать потому, что молекулы этих веществ будут подвергаться дальнейшим химическим превращениям в других компартментах клетки.

Большинство веществ синтезируется на наружной поверхности мембран ЭПС. Затем эти вещества переносятся через мембрану внутрь компартмента и там транспортируются к местам дальнейших биохимических превращений, в частности к комплексу Гольджи. На концах трубочек ЭПС они накапливаются и затем отделяются от них в виде транспортных пузырьков. Каждый пузырек окружен, таким образом, мембраной и перемещается в гиалоплазме к месту назначения. Как всегда, в транспорте принимают участие микротрубочки.

Среди продуктов, синтезируемых на мембранах ЭПС, особо отметим те вещества, которые служат материалом для сборки мембран клетки (окончательная сборка мембран осуществляется в комплексе Гольджи).

Различают два типа ЭПС: *гранулярную* (зернистую, шероховатую) и *агранулярную* (гладкую). Обе они представляют собой единую структуру.

Наружная, обращенная к гиалоплазме, сторона мембраны **гранулярной ЭПС** покрыта рибосомами. Поэтому при световой микроскопии гранулярная эндоплазматическая сеть выглядит в виде базофиль-

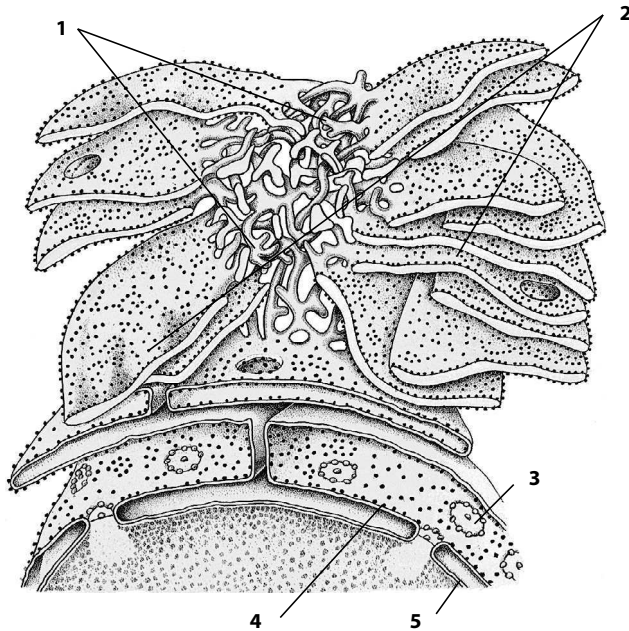


Рис. 30. Эндоплазматическая сеть: 1 — трубочки гладкой (агранулярной) эндоплазматической сети, 2 — цистерны шероховатой гранулярной сети, 3 — поровый комплекс, 4 — наружная ядерная мембрана, покрытая рибосомами, 5 — внутренняя ядерная мембрана (по Крстичу, с изменениями)

ного вещества, дающего положительную окраску на РНК. Здесь осуществляется синтез белков. В клетках, специализирующихся на синтезе белков, гранулярная эндоплазматическая сеть выглядит в виде параллельных окончатых (фенестрированных), сообщающихся между собой и с перинуклеарным пространством ламеллярных структур, между которыми лежит множество свободных рибосом.

Поверхность **гладкой ЭПС** лишена рибосом. Сама сеть представляет собой множество мелких трубочек диаметром около 50 нм каждая. Между трубочками часто расположены гранулы гликогена. В некоторых клетках гладкая сеть образует выраженный лабиринт (например, в гепатоцитах, в клетках Лейдига), в других — циркулярные пластинки (например, в ооцитах).

На мембранах гладкой сети синтезируются углеводы и липиды, среди них — гликоген и холестерин. Она принимает участие и в синтезе стероидных гормонов (в клетках Лейдига, в корковых эндокриноцитах надпочечника). Гладкая ЭПС принимает участие также в выделении ионов хлора в париетальных клетках эпителия желез желудка. Будучи депо ионов кальция, гладкая эндоплазматическая сеть участвует в сокращении кардиомиоцитов и волокон скелетной мышечной ткани. Она же разграничивает будущие тромбоциты в мегакариоцитах. Чрезвычайно важна ее роль в детоксикации гепатоцитами веществ, которые поступают из полости кишки по воротной вене в печеночные капилляры.

По просветам эндоплазматической сети синтезированные вещества транспортируются к комплексу Гольджи (но просветы сети не сообщаются с просветами цистерн последнего). К комплексу Гольджи вещества поступают в пузырьках, которые сначала отшнуровываются от сети, транспортируются к комплексу и, наконец, сливаются с ним. От комплекса Гольджи вещества транспортируются к местам своего использования также в мембранных пузырьках. Следует подчеркнуть, что одной из важнейших функций эндоплазматической сети является синтез белков и липидов для всех клеточных органелл.

Комплекс Гольджи

Комплекс Гольджи (аппарат Гольджи, внутриклеточный сетчатый аппарат, КГ) представляет собой совокупность цистерн, пузырьков, пластинок, трубочек, мешочков. В световом микроскопе он выглядит в виде сеточки, реально же представляет собой систему цистерн, канальцев и вакуолей.

Чаще всего в КГ выявляются три мембранных элемента: уплощенные мешочки (цистерны), пузырьки и вакуоли (*рис. 31*). Основные элементы комплекса Гольджи — диктиосомы (от *греч.* *dyction* — сеть). Число их колеблется в разных клетках от одной до нескольких сотен.

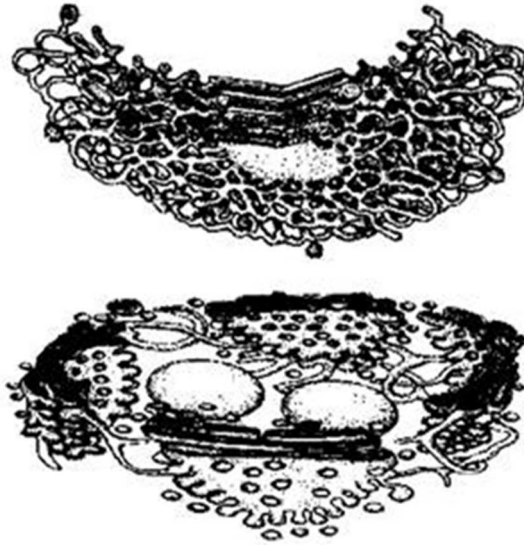


Рис. 31. Различные формы комплекса Гольджи
(по Б. Албертсу и соавт. и по Р. Крстичу, с изменениями)

Диктиосомы связаны между собой каналами. Отдельная диктиосома чаще всего имеет чашеобразную форму. Она имеет диаметр около 1 мкм и содержит 4–8 (в среднем 6) лежащих параллельно уплощенных цистерн, пронизанных порами. Концы цистерн расширены. От них отщепляются пузырьки и вакуоли, окруженные мембраной и содержащие различные вещества.

Множество мембранных пузырьков (в том числе окаймленных) имеет диаметр 50–65 нм. Более крупные секреторные гранулы имеют диаметр от 66 до 100 нм. Часть вакуолей содержит гидролитические ферменты, это предшественники лизосом.

Наиболее широкие уплощенные цистерны обращены в сторону ЭПС. Транспортные пузырьки, несущие вещества — продукты первичных синтезов, присоединяются к этим цистернам. В цистернах продолжается синтез полисахаридов, образуются комплексы белков, углеводов и липидов, иначе говоря, приносимые макромолекулы модифицируются. Здесь происходит синтез полисахаридов, модификация олигосахаридов, образование белково-углеводных комплексов и ковалентная модификация переносимых макромолекул.

По мере модификации вещества переходят из одних цистерн в другие. На боковых поверхностях цистерн возникают выросты, куда перемещаются вещества. Выросты отщепляются в виде пузырьков, которые удаляются от КГ в различных направлениях по гиалоплазме.

Сторону КГ, куда поступают вещества от ЭПС, называют *цисполлюсом* (формирующаяся поверхность), противоположную — *транс-поллюсом*