

# 1. СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ КЛЕТКИ

Структуру клетки можно представить в виде маленькой порции воды, содержащей растворенные и взвешенные частицы, окруженные мембраной, определяющей границу клетки. Размер клетки измеряется в микрометрах и может быть от одного до нескольких десятков микрометров в диаметре (в зависимости от типа). Диаметр большинства человеческих клеток составляет около 10–20 мкм. Бактериальная клетка еще меньше и имеет размер около 1–5 мкм.

В клетке содержатся дискретные внутриклеточные или субклеточные структуры – органеллы. Органеллу можно определить как отдельную субклеточную структуру, выполняющую некоторые специфические функции. Среди органелл выделяют ядро, митохондрии, хлоропласт, эндоплазматический ретикулум (ЭПР), аппарат Гольджи, лизосомы и пероксисомы. Среду, в которой находятся органеллы, называют цитоплазмой. Водная часть цитоплазмы составляет цитозоль (рис. 1, табл. 1).

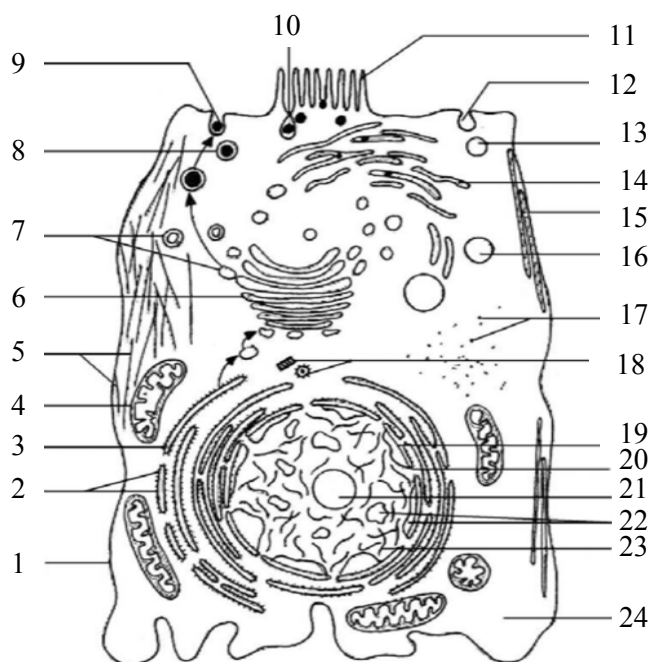


Рис. 1. Ультраструктура обобщенной животной клетки:  
1 – плазматическая мембрана; 2 – рибосомы, связанные с ЭПР;  
3 – шероховатый ЭПР; 4 – митохондрия; 5 – микрофибриллы;  
6 – аппарат Гольджи; 7 – пузырьки Гольджи; 8 – секреторный пузырек;  
9 – экзоцитоз секретированного продукта; 10 – поглощение или секреция  
у микроворсинок; 11 – микроворсинки; 12 – формирование  
пиноцитозного пузырька; 13 – пиноцитозный пузырек; 14 – гладкий ЭПР;  
15 – микротрубочки; 16 – лизосома; 17 – свободные рибосомы;  
18 – центриоли; 19 – ядерная оболочка; 20 – ядерная пора; 21 – ядрышко;  
22 – гетерохроматин; 23 – эухроматин; 24 – цитоплазма

Таблица 1

## Основные органеллы клетки

Органеллы	Строение	Функции
Наружная клеточная мембрана	Ультрамикроскопическая пленка, состоящая из бимолекулярного слоя липидов. Цельность липидного слоя может прерываться белковыми молекулами – порами. Кроме того, белки лежат мозаично по обе стороны мембраны, образуя ферментные системы	Изолирует клетку от окружающей среды, обладает избирательной проницаемостью, регулирует процесс поступления веществ в клетку; обеспечивает обмен веществ и энергии с внешней средой, способствует соединению клеток в ткани, участвует в пиноцитозе и фагоцитозе; регулирует водный баланс клетки и выводит из нее конечные продукты жизнедеятельности
Эндоплазматическая сеть (ЭПС), ЭПР	Ультрамикроскопическая система мембран, образующих трубочки, каналцы, цистерны, пузырьки. Строение мембран универсальное и сходно с наружной мембраной. Вся сеть объединена в единое целое с наружной мембраной ядерной оболочки и наружной клеточной мембраной. Гранулярная ЭПС несет рибосомы, гладкая ЭПС лишена их	Обеспечивает транспорт веществ как внутри клетки, так и между соседними клетками. Делит клетку на отдельные секции, в которых одновременно происходят различные физиологические процессы и химические реакции. Гранулярная ЭПС участвует в синтезе белка. В каналах ЭПС молекулы белка приобретают вторичную, третичную и четвертичную структуры, синтезируются жиры, транспортируется аденозинтрифосфат (АТФ)
Рибосомы	Ультрамикроскопические органеллы округлой или грибовидной формы, состоящие из двух частей – субъединиц. Они не имеют мембранного строения и состоят из белка и рРНК. Субъединицы образуются в ядрышке. Объединяются вдоль молекулы иРНК в цепочки – полирибосомы – в цитоплазме	Универсальные органеллы всех клеток животных и растений. Находятся в цитоплазме в свободном состоянии или на мембранах ЭПС; кроме того, содержатся в митохондриях. В рибосомах синтезируются белки по принципу матричного синтеза; образуется полипептидная цепочка – первичная структура молекулы белка

Продолжение табл. 1

Органеллы	Строение	Функции
Митохондрии	Микроскопические органеллы, имеющие двухмембранное строение. Внешняя мембрана – гладкая, внутренняя мембрана образует различной формы выросты – кристы. В матриксе митохондрии (т.е. полужидком веществе) находятся ферменты, рибосомы, ДНК, РНК. Размножаются делением	Универсальная органелла, являющаяся дыхательным и энергетическим центром. В процессе кислородного (окислительного) этапа диссимиляции в матриксе с помощью ферментов происходит расщепление органических веществ с освобождением энергии, которая идет на синтез АТФ (на кристах).
Аппарат Гольджи (диктиосома)	Микроскопические одномембранные органеллы, состоящие из стопочки плоских цистерн, по краям которых ответвляются трубочки, отделяющие мелкие пузырьки. Имеет два полюса: строительный и секреторный	В общей системе мембран любых клеток – наиболее подвижная и изменяющаяся органелла. В цистернах накапливаются продукты синтеза, распада и вещества, поступившие в клетку, а также вещества, которые выводятся из клетки. Упакованные в пузырьки, они поступают в цитоплазму: одни используются, другие выводятся наружу
Лизосомы	Микроскопические одномембранные органеллы округлой формы. Их число зависит от жизнедеятельности клетки и ее физиологического состояния. В лизосомах находятся лизирующие (растворяющие) ферменты, синтезированные в рибосомах. Обособляются от диктиосом в виде пузырьков	Переваривание пищи, попавшей в животную клетку при фагоцитозе. Защитная функция. В клетках любых организмов осуществляют автолиз (саморастворение органелл), особенно в условиях пищевого или кислородного голодания
Клеточный центр	Ультрамикроскопическая органелла немембранного строения. Состоит из двух центриолей. Каждая имеет цилиндрическую форму, стенки образованы девятью триплетами трубочек, а в середине находится однородное вещество. Центриоли расположены перпендикулярно друг другу	Принимает участие в делении клеток животных. В начале деления (в профазе) центриоли расходятся к разным полюсам клетки. От центриолей к центромерам хромосом отходят нити веретена деления. В анафазе эти нити притягивают хроматиды к полюсам. После окончания деления центриоли остаются в дочерних клетках, удваиваются и образуют клеточный центр

Органеллы	Строение	Функции
Органоиды движения	Реснички – многочисленные цитоплазматические выросты на поверхности мембраны	Удаление частичек пыли (реснитчатый эпителий верхних дыхательных путей)
	Жгутики – единичные цитоплазматические выросты на поверхности клетки	Передвижение (сперматозоиды)
	Ложные ножки (псевдоподии) – амебовидные выступы цитоплазмы	Характерны для лейкоцитов крови, а также клеток энтодермы кишечника
	Миофибриллы – тонкие нити длиной до 1 см и более	Служат для сокращения мышечных волокон

## 2. НАДМОЛЕКУЛЯРНЫЕ СТРУКТУРЫ. БИОМЕМБРАНЫ

Все живые клетки отделены от окружающей среды поверхностью, называемой клеточной мембраной. Кроме того, для эукариотов характерно образование внутри клеток нескольких компартментов. Они представлены рядом субклеточных органелл, ограниченных мембранами (например, ядро и митохондрии). Мембраны не только представляют собой статически организованные поверхности раздела, но и включают активные биохимические системы, отвечающие за такие процессы, как избирательный транспорт веществ внутрь и наружу клетки, связывание гормонов и других регуляторных молекул, протекание ферментативных реакций, передача импульсов нервной системы и т.д.

Биомембраны – надмолекулярные образования, способные к самосборке и состоящие главным образом из молекул фосфолипидов и белков (рис. 2).

Главная роль биомембран – служить барьером и поддерживать неравновесную концентрацию веществ в цитоплазме.

Назначение мембран определяется их типом и строением, но существуют и общие функции:

- 1) отделение клетки от окружающей среды;
- 2) транспорт компонентов между клеткой и окружающей средой;
- 3) преобразование внешней энергии в полезную форму;
- 4) работа ферментов;
- 5) обеспечение функционирования органелл.

Мембраны состоят из липидных и белковых молекул, относительное количество которых варьируется у разных мембран.

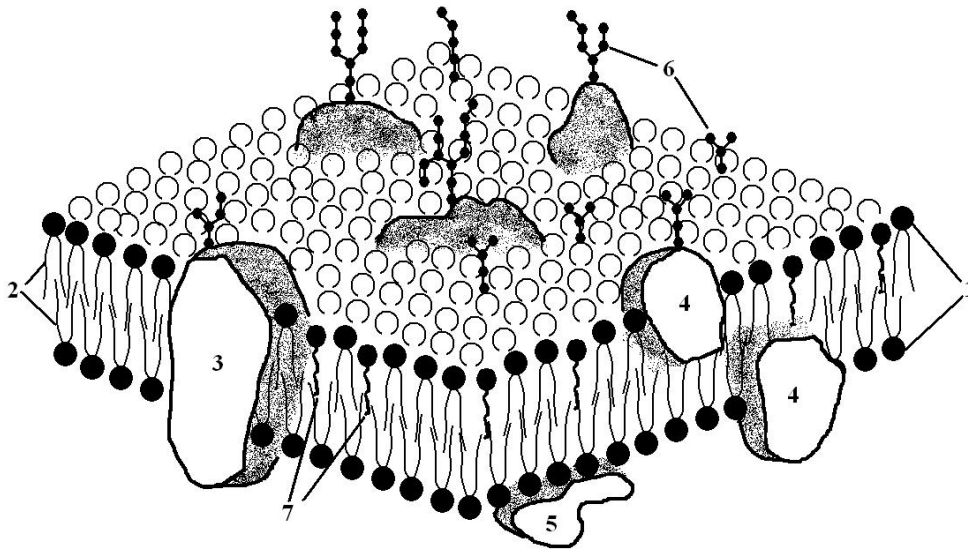


Рис. 2. Структура биомембраны: 1 – гидрофильная головка липидов;  
 2 – гидрофобный хвост липидов; 3 – интегральный белок;  
 4 – периферический белок; 5 – поверхностный белок;  
 6 – гликозидный рецептор; 7 – липидный бислой

Липиды мембран образуют двухслойную структуру, в формировании которой участвуют фосфо- и гликолипиды. Фосфолипиды (за счет амфифильного характера) могут формировать бислой, замыкающиеся на себя и способные образовывать компартменты – отсеки. Бислой непроницаем для гидрофильных молекул, но могут проходить маленькие гидрофобные молекулы. Каждый слой состоит из сложных липидов, расположенных таким образом, что неполярные гидрофобные «хвосты» молекул находятся в тесном контакте друг с другом. Так же контактируют гидрофильные части молекул. Все взаимодействия имеют нековалентный характер. Два монослоя ориентируются «хвост к хвосту» так, что образующаяся структура двойного слоя имеет внутреннюю неполярную часть и две полярные поверхности. При «биологических» температурах мембранные липиды находятся в жидкостно-кристаллическом состоянии, характеризующемся частичной упорядоченностью структуры. Мембрана – это анизотропный жидкий кристалл. В нормальном к поверхности направлении она ведет себя как твердое тело, а в латеральном – как липидная жидкость. «Жидкая» структура мембран обеспечивает определенную свободу молекул белков, что является необходимым для осуществления процессов транспорта электронов и веществ через мембрану. Это же свойство обуславливает высокую эластичность мембран: они легко сливаются друг с другом, растягиваются и сжимаются.

Фосфолипиды поддерживают необходимую конформацию белков – расположение белковой молекулы в пространстве. В зависимости от

расположения в мембране и характера связи с липидным слоем мембранные белки условно можно разделить на три группы (см. рис. 2):

интегральные,  
периферические,  
поверхностные.

Интегральные белки полностью погружены в мембрану, а иногда пронизывают ее насквозь. Периферические белки частично погружены в гидрофобную область. Поверхностные находятся вне ее. Они располагаются чаще на внутренней стороне мембраны. На поверхности интегральных белков часто расположены молекулы олигосахаридов (до 10 остатков моносахаридов), выполняющие функцию «антенн», которая связана с распознаванием внешних сигналов. Различают белки-каналы, белки-рецепторы, белки-насосы и белки-ферменты.

Интегральные белки, служащие для транспорта гидрофильных молекул через мембрану, могут находиться в двух конформациях: закрытый канал и открытый (рис. 3). Каналы открываются на очень короткие промежутки времени (доли секунды). Перемещение по ним происходит благодаря диффузии по градиенту концентрации вещества. Часто белок-канал совмещает и функции рецептора.

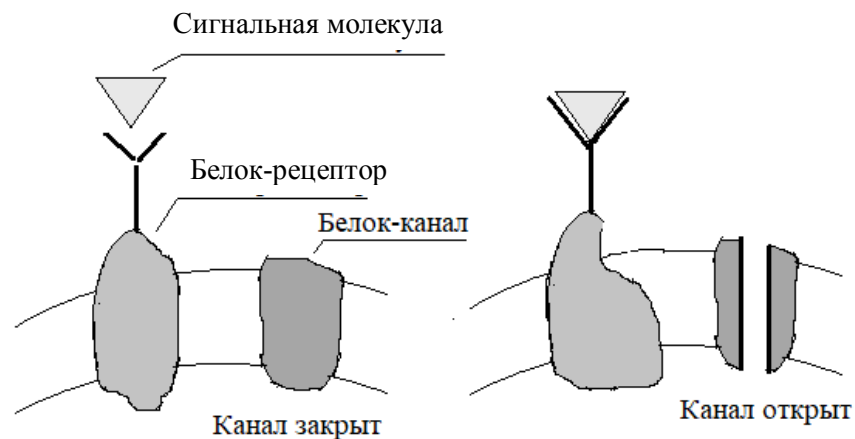


Рис. 3. Схема работы белка-канала

Белки-рецепторы – информационный вход клетки. Информационные сигналы – химические вещества. Связывание белком-рецептором сигнальной молекулы происходит либо в связывающем центре фермента, либо с помощью олигосахаридной «антенны». Присоединение сигнальной молекулы приводит к изменению конформации белка (см. рис. 3). Это, в свою очередь, приводит к изменению проницаемости мембраны, открыванию – закрыванию канала, изменению активности ферментов.

Есть три основных типа рецепторов, интегрированных во внешнюю клеточную мембрану:

- 1) сопряженные с G-белками;
- 2) ионные каналы;
- 3) ассоциированные с ферментативной активностью.

Белки-насосы – интегральные белки. Здесь происходит транспорт веществ через мембрану против градиента концентрации. Работа насосов должна обеспечиваться энергией (например, АТФ). Пример белка-насоса –  $K^+$ - $Na^+$ -насос. При работе этого белка из клетки выкачиваются ионы натрия, а закачиваются ионы калия. При этом на три иона натрия приходится всего два иона калия (рис. 4). Таким образом, на мембране клетки образуется разность потенциалов (трансмембранная разность потенциалов): на внешней поверхности мембраны – «+», а на внутренней – «-».

Работа  $K^+$ - $Na^+$ -насоса осуществляется следующим образом:

1. Когда белок находится в состоянии  $E_1$ , он способен взаимодействовать с ионами натрия и АТФ с внутренней стороны мембраны. В результате фосфорилирования белка образуется  $E_1-P$ , а аденозиндифосфат (АДФ) высвобождается из активного центра и возвращается в цитоплазму.

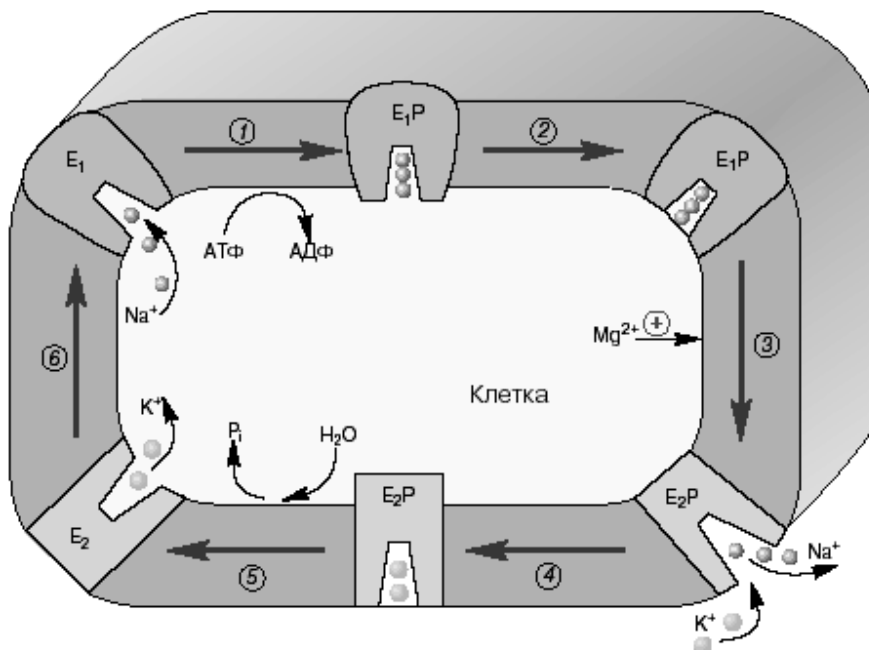


Рис. 4. Схема работы Na-K-насоса

2. Фосфорилированный белок переходит в состояние, при котором ионы натрия не способны высвободиться ни по внутреннюю, ни по внешнюю стороны мембраны – они недоступны для обмена (окклюдируются).

3. Переход белка из конформации  $E_1$  в конформацию  $E_2$  существенно активируется ионами магния. Синхронно с данным конформационным

переходом осуществляется перенос через мембрану ионов натрия. Вследствие этого конформационного перехода центр связывания ионов становится более гидрофобным, и ионы натрия диссоциируют с белка по другую сторону мембраны, где с этим же центром связываются ионы калия.

4. Калий подвергается такой же окклюзии, что и натрий. В ходе этого процесса осуществляется переход ионов калия через мембрану.

5. Комплекс  $E_2-P$  отличается от своего предшественника тем, что окружение фосфатной группировки становится более гидрофильным. Фосфат оказывается доступным для атаки молекулой воды. Происходит водный гидролиз  $E-P$  и высвобождение неорганического фосфата во внутриклеточную среду.

6. Ионы калия высвобождаются в цитоплазму. Их место занимают ионы натрия. Одновременно белок из конформации  $E_2$  переходит в конформацию  $E_1$ . Этот процесс ускоряется АТФ, повышающим сродство белка к натрию и калию.

Белки-ферменты могут быть как поверхностными, так и интегральными. Белки-ферменты (холоферменты), как правило, состоят из белковой части (апофермента) и небелковой добавки (кофермента). Часто в состав кофермента входят витамины, макро- и микроэлементы (например,  $Cu$ ,  $Mn$ ,  $Co$ ,  $Mg$ ,  $Zn$  и др.). Подробнее действие ферментов описано в разделе 4.

Мембранами обеспечивается транспорт веществ внутрь и наружу клетки, а также между цитоплазмой и различными субклеточными органеллами (митохондриями, ядром и т.д.). Транспортные свойства мембраны характеризуются полупроницаемостью: одни соединения могут проникать через нее, а другие – нет. Выделяют 4 типа транспортных систем:

- пассивная диффузия,
- облегченная диффузия,
- активный транспорт,
- перенос химически модифицированных молекул.

Движущей силой пассивной диффузии служит градиент концентрации вещества по обе стороны мембраны. Это процесс, который не требует затрат энергии и протекает спонтанно. На скорость диффузии в первую очередь влияют три фактора:

1. Крутизна диффузионного градиента (например, в легких увеличение крутизны диффузионного градиента можно достичь за счет усиления тока крови, проходящей через них, или за счет усиленного дыхания);

2. Площадь поверхности мембраны, через которую диффундирует вещество (чем она больше, тем быстрее диффузия – некоторые клетки для увеличения площади поверхности снабжены микроворсинками);



3. Расстояние, на которое переносится вещество (скорость диффузии быстро снижается с увеличением расстояния – она обратно пропорциональна квадрату расстояния).

При облегченной диффузии большинство гидрофильных веществ поступает в клетку за счет функционирования систем, в состав которых входят специальные переносчики (транслоказы, или пермеазы). Связываясь с субстратом, пермеазы подвергаются конформационным изменениям и вследствие этого приобретают способность к перемещению субстрата с одной стороны цитоплазматической мембраны на другую. Перенос веществ в этом случае происходит по градиенту их концентрации и не требует энергетических затрат. У белков-каналов форма фиксирована. У белков-переносчиков форма претерпевает быстрые изменения – до 100 циклов в секунду. Они существуют в двух состояниях, и механизм их действия напоминает игру «пинг-понг». На рис. 5 показано, как функционирует этот механизм. Связывающие участки белка-переносчика в одном состоянии («пинг») обращены наружу, а в другом («понг») – внутрь клетки. Чем выше концентрация растворенных веществ, тем больше шансов на то, что они окажутся связанными. Если концентрация растворенного вещества снаружи выше, чем в клетке, то реальный поток этого вещества будет направлен внутрь, и оно будет поступать в клетку. Перемещение такого рода имеет все характерные признаки диффузии, хотя оно и облегчается участием белка.

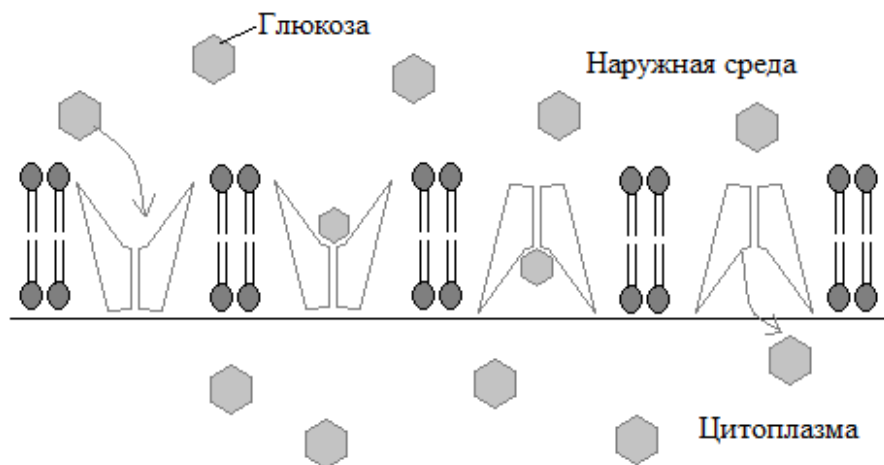


Рис. 5. Облегченная диффузия с участием белка-переносчика

Активный транспорт, так же как и облегченная диффузия, протекает при участии переносчиков белковой природы. Однако, в отличие от облегченной диффузии, активный транспорт требует затрат метаболической энергии для движения против электрохимического градиента. Источником энергии для активного транспорта служит АТФ – соединение, образующееся в процессе дыхания и выполняющее в клетке роль носителя энергии. Таким образом, в отсутствие дыхания активный

транспорт идти не может. Примером может служить натрий-калиевый насос.

Активный транспорт осуществляется всеми клетками, но в некоторых случаях он играет особо важную роль. В нервных и мышечных клетках натрий-калиевый насос обеспечивает возникновение в плазматической мембране разности потенциалов, называемой потенциалом покоя. В мембранах саркоплазматического ретикулума мышечных клеток действует кальциевый насос. В этом случае в саркоплазматический ретикулум (специализированную форму ЭПР) из окружающей его цитоплазмы активно накачивается кальций. Мышечное сокращение наступает в ответ на быстрое высвобождение кальция, вызванное нервным импульсом.

У некоторых прокариот известны системы транспорта, с помощью которых осуществляется поступление в клетку ряда сахаров. При этом процесс их переноса через мембрану сопровождается химической модификацией молекул.

Через плазматическую мембрану транспортируются и макромолекулы. Процесс, с помощью которого клетки захватывают крупные молекулы, называется эндоцитозом. Выход крупных молекул из клетки называется экзоцитозом. Общим для этих видов транспорта является то, что транспортируемое вещество окружено плазматической мембраной и находится в виде пузырька или везикулы (рис. 6).

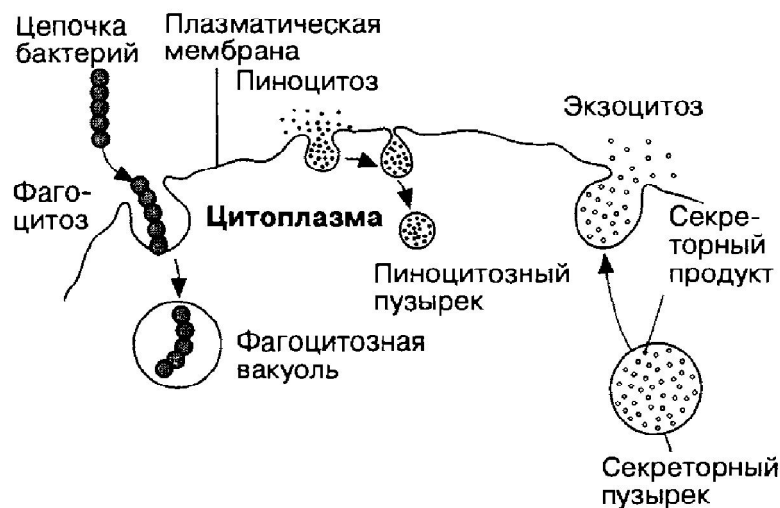


Рис. 6. Эндоцитоз и экзоцитоз

При эндоцитозе плазматическая мембрана образует впячивания или выросты, которые затем, отшнуровываясь, превращаются в пузырьки.

Различают два типа эндоцитоза:

1. Фагоцитоз – поглощение твердых частиц. Специализированные клетки, осуществляющие фагоцитоз, называются фагоцитами. Мембран-

ный мешочек, обволакивающий поглощаемую частицу, называют фагоцитозной вакуолью.

2. Пиноцитоз – поглощение жидкого материала (раствора, коллоидного раствора, суспензии). Пузырьки, которые при этом образуются, часто бывают очень мелкими. В таком случае говорят о микропиноцитозе и пузырьки называют микропиноцитозными. Яйцеклетки человека именно этим способом поглощают питательные вещества из окружающих фолликулярных клеток. В щитовидной железе гормон тироксин запасается в форме тиреоглобулина в особых полых структурах (фолликулах). Когда возникает потребность в тироксине, фолликулярные клетки поглощают тиреоглобулин путем пиноцитоза. Здесь он превращается в тироксин, который затем поступает в кровь.

3. Экзоцитоз – процесс, обратный эндоцитозу. Таким способом различные материалы выводятся из клеток: из пищеварительных вакуолей удаляются оставшиеся неперевавшими плотные частицы, а из секреторных клеток путем экзоцитоза выводится секрет. Именно так секреторируются ферменты поджелудочной железы.