

# К Л Е Т К А

основная форма организации живой  
материи

50 мкм



# История систем органического мира

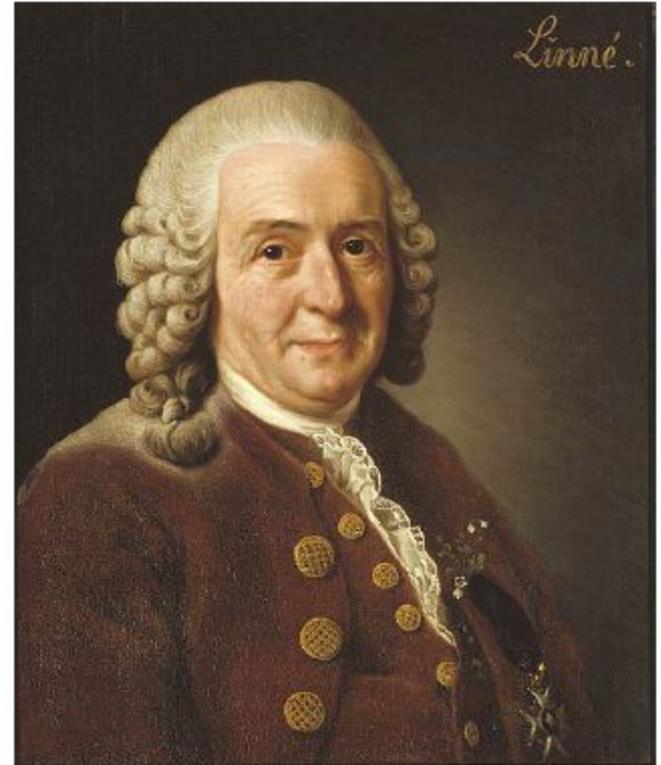
Carolus Linnaeus, 1735, 1758

**2 царства**

Животные (Animalia)

Растения (Vegetabilia), включая  
водоросли

- *Systema naturæ sive regna tria naturæ systematice proposita per classes, ordines, genera, & species.* Lugduni Batavorum [Leyden]: apud Theodorum Haak. 1735.
- *Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis.* Editio decima, reformata. Holmiæ [Stockholm]: impensis direct. Laurentii Salvii. 1758. [4] Bl., S. 6-823.



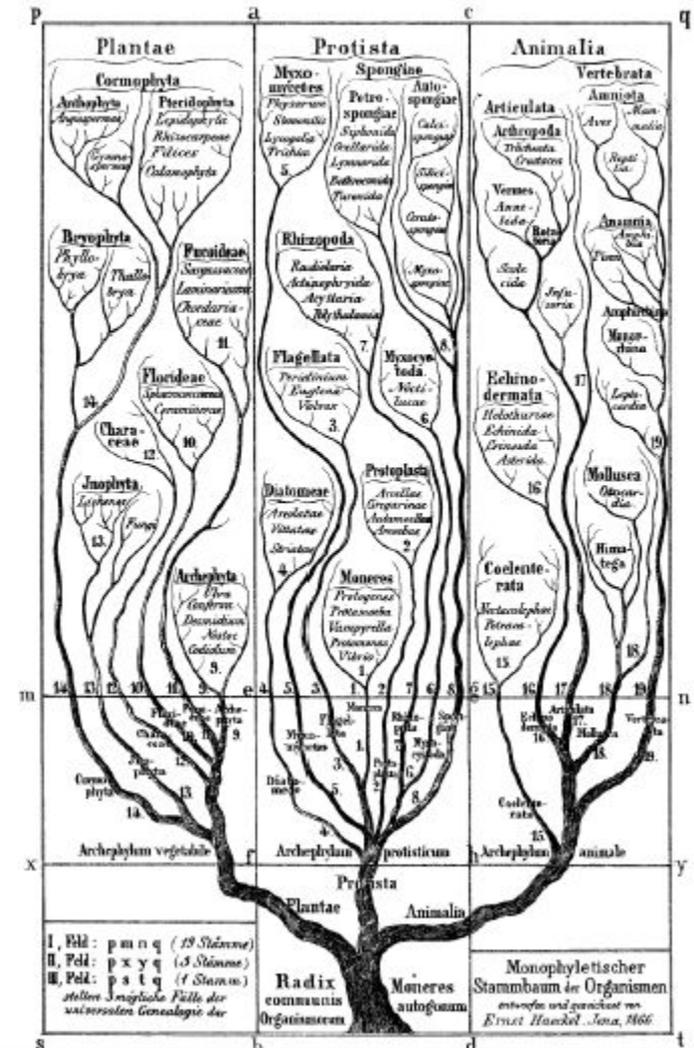


Ernst Haeckel, 1866

### 3 царства

- Простейшие (Protista), включая бактерии, простейшие, некоторые водоросли, грибы
- Животные (Animalia)
- Растения (Plantae)

«*Generelle Morphologie d. Organismen*»  
(2 изд., 1866)



- Robert Whittaker, 1969

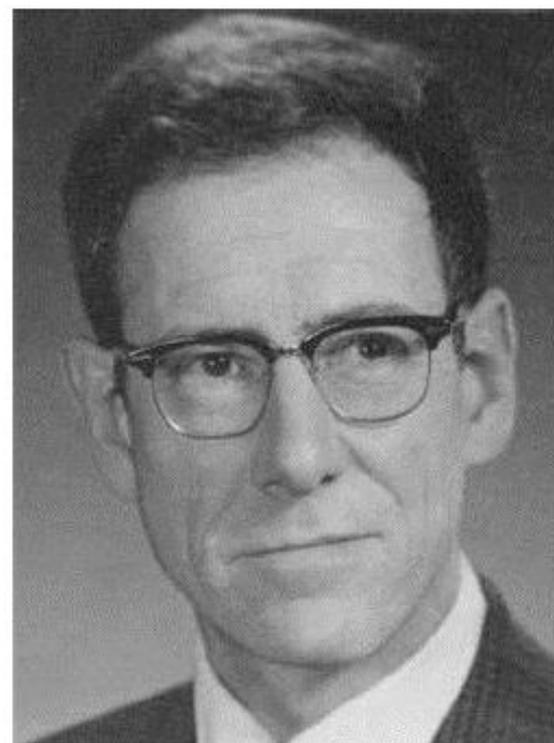
## 5 царств

1. Бактерии (Monera)
2. Грибы (Fungi)
3. Простейшие (Protista)
4. Растения (Plantae)
5. Животные (Animalia)

В основу системы положены различия  
в питании и строении  
(многоклеточные и одноклеточные)

*The kingdoms of the living world.*  
1957. *Ecology*, 38:536—38.

*New concepts of kingdoms of organisms.*  
1969. *Science*, 163:150-60.



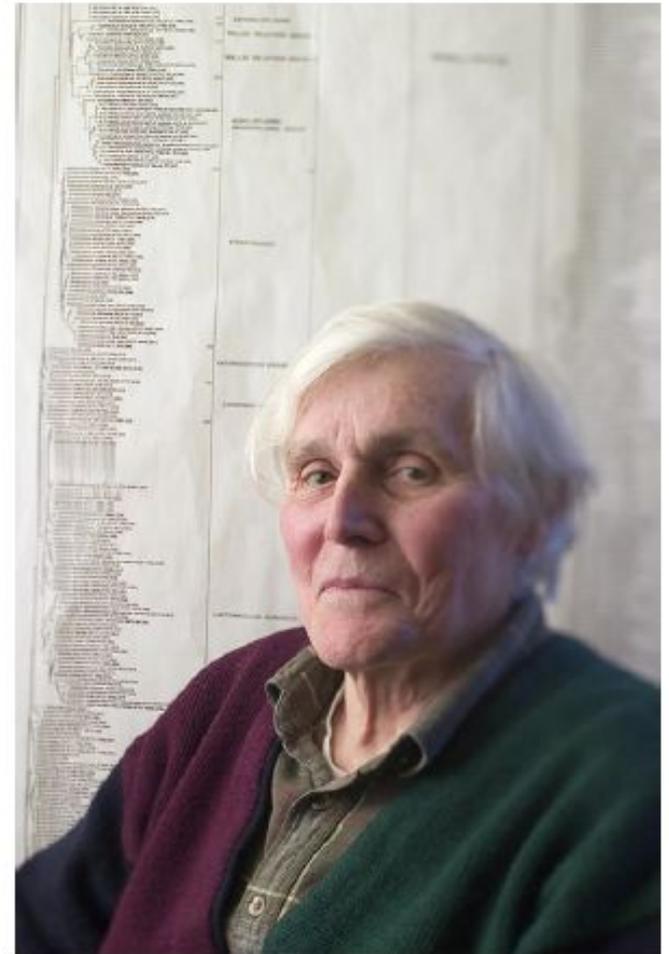
A handwritten signature in black ink, appearing to read 'R. Whittaker', written over a white background.

- Woese et al., 1977

## 6 царств

1. Эубактерии (Eubacteria)
2. Археи (Archaebacteria)
3. Грибы (Fungi)
4. Простейшие (Protista)
5. Растения (Plantae)
6. Животные (Animalia)

Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms. **Woese CR, Fox GE**  
Proc Natl Acad Sci U S A. 1977 Nov; 74(11):5088-90.



# Современная многоцарственная система органического

мира

**Принцип консерватизма клеточных структур**

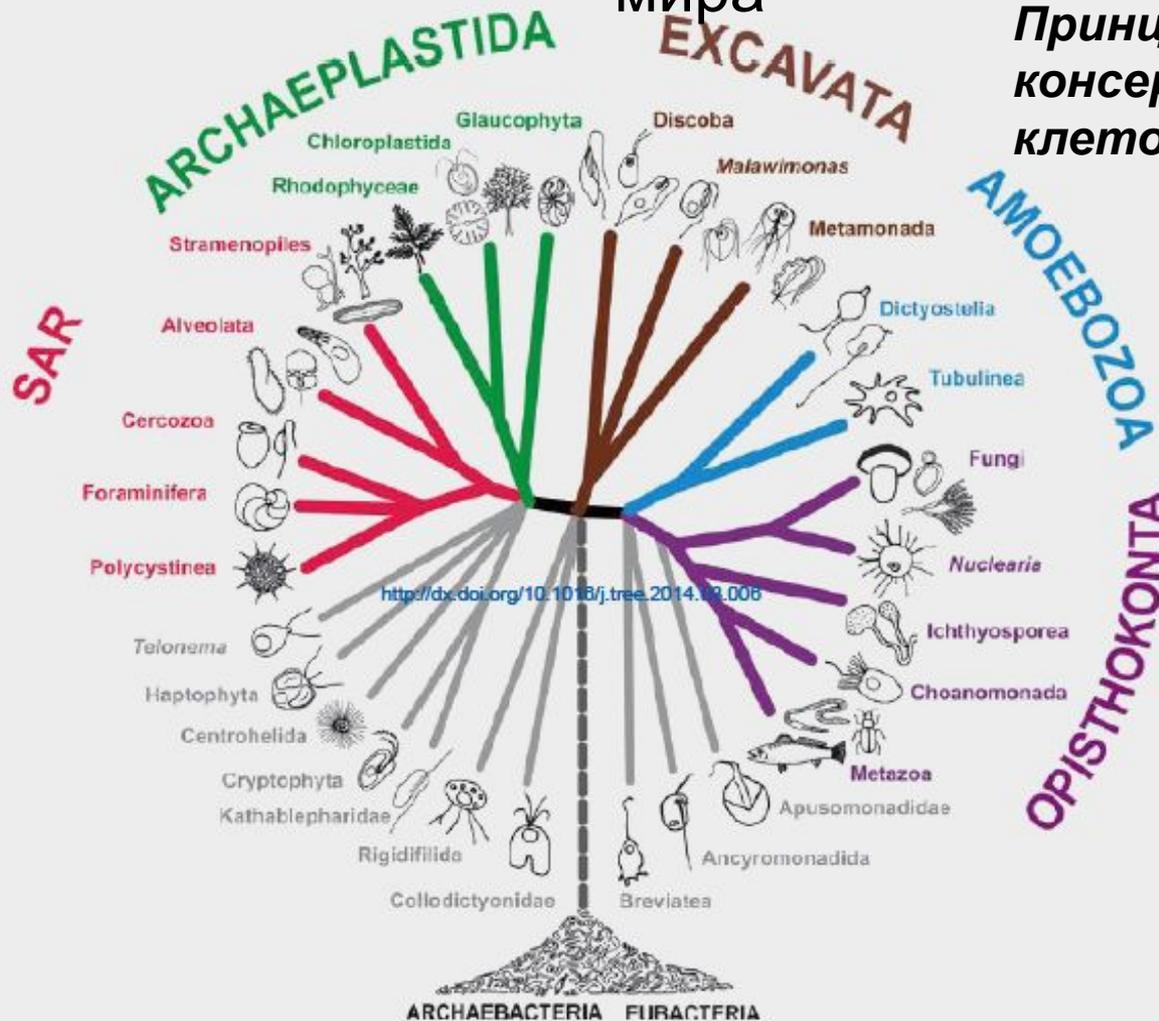
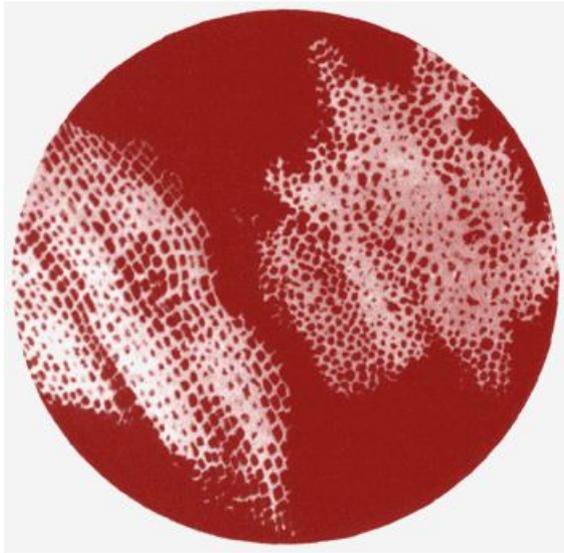


Fig. 1. A view of eukaryote phylogeny reflecting the classification presented herein.

Каждому крупному монофилетическому таксону свойственен определённый план строения клеток и сходство основных субклеточных систем.

# История открытия и исследования клеток

Впервые клеточное строение организмов открыл Роберт Гук, исследуя под микроскопом срез пробки в XVII в. Он обнаружил, что пробка состоит из ячеек, которые он назвал клетками – cellula. В дальнейшем клеточное строение многих растений наблюдал Марчело Мальпиги и Неемия Грю, однако то, что они видели, сейчас мы называем клеточной стенкой клеток растений. В 1675 году А. Левенгук впервые с помощью простого микроскопа увидел живые одноклеточные организмы. В 1825 году Ян Пуркинье увидел и описал внутреннее содержимое клетки, назвав его протоплазмой, а в 1831 году англичанин Роберт Броун обнаружил клеточное ядро.



Клеточное строение пробки, которое увидел Р. Гук



Роберт Гук (1635-1703)

Важнейшим этапом в изучении клеток явились работы, обеспечившие фактическую основу для создания клеточной теории. В 1838 году ботаник М. Шлейден пришёл к выводу, что ткани растений состоят их клеток. Через год зоолог Т. Шванн пришёл к аналогичному выводу, изучая строение клеток животных. Опираясь на данные о том, что клетки растений и животных содержат ядра М. Шлейден и Т. Шванн сформулировали клеточную теорию, содержащую ряд важнейших положений, а именно:

Все организмы состоят из клеток и продуктов их жизнедеятельности, причём клетки являются главной структурной единицей растений и ЖИВОТНЫХ.

Размножение клеток лежит в основе роста животных и растений.



Матиас Якоб Шлейден

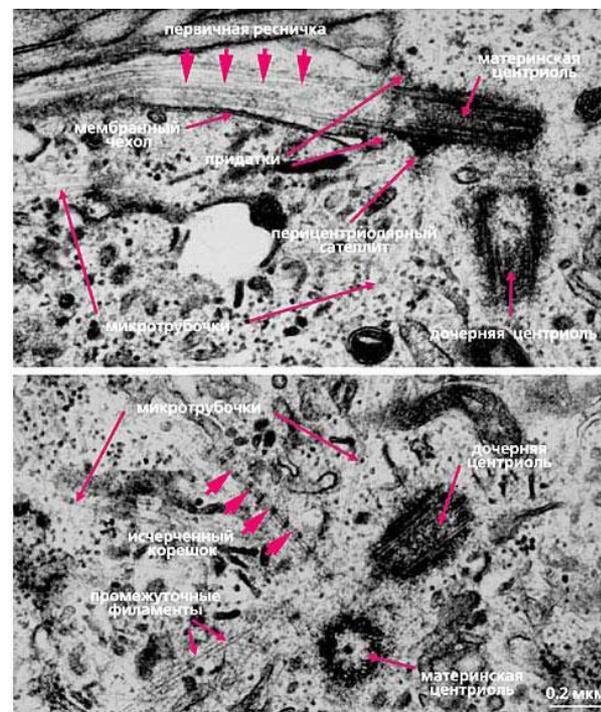


Теодор Шванн

Выдающийся вклад в развитие клеточной теории принадлежит Рудольфу Вирхову, сформулировавшему в 1855 году очень важное положение *cellula ex cellula* – каждая клетка из клетки. Это положение означало, что каждая клетка может возникнуть только из клетки и других путей появления клеток не существует. Это постулат положил начало разработке основ клеточной патологии.

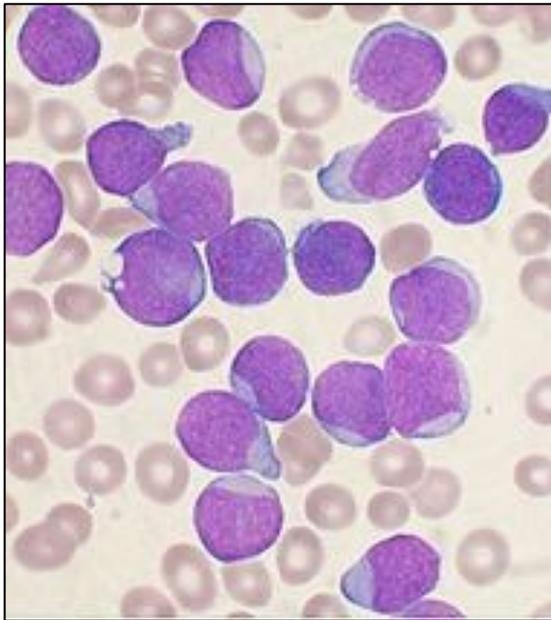


Рудольф Вирхов (1821-1902)



Патологические изменения в клетках

Вирхов разъяснил нормальное строение многих органов и отдельных тканей; показал присутствие живых и деятельных клеток в соединительной ткани разных типов; нашёл, что патологически изменённые органы и новообразования состоят из обыкновенных типов тканей, установил сократительность лимфатических и хрящевых клеток; выяснил строение слизистых оболочек и промежуточной ткани нервной системы; доказал возможность новообразования серого вещества мозга, разъяснил зависимость формы черепа от сращения швов и проч.

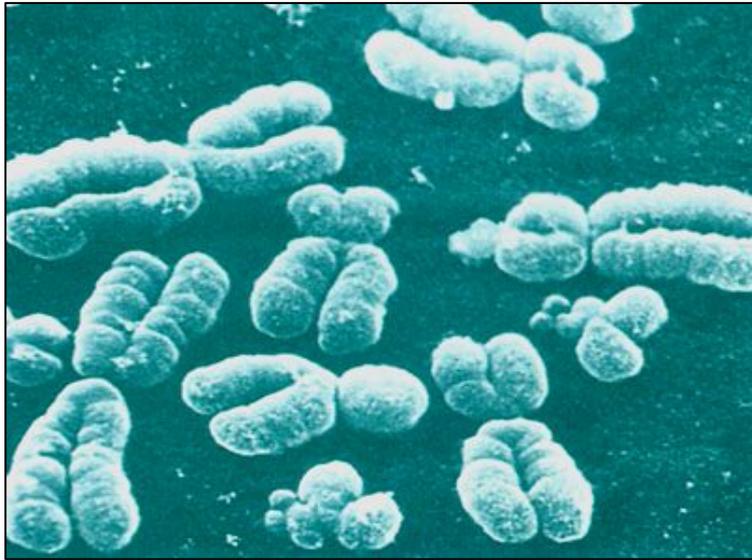


Клеточная картина крови при лейкозе

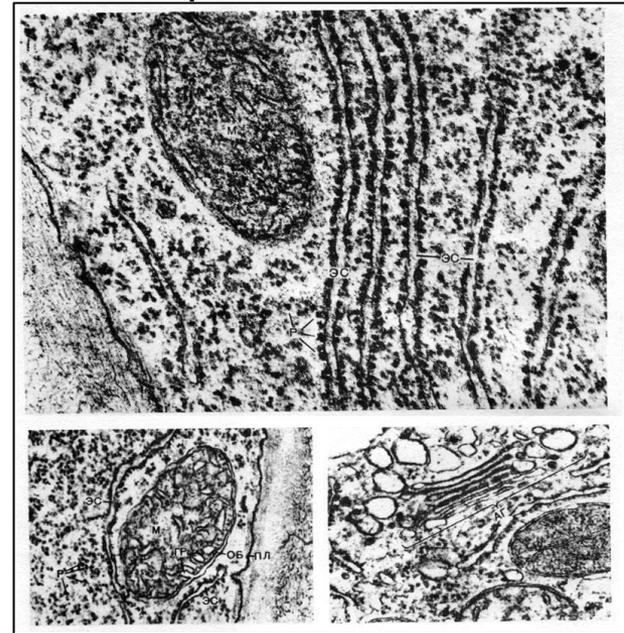
Как патологоанатом, и в особенности гистолог, Вирхов самостоятельно впервые установил гистолого-физиологическую сущность весьма многих болезненных процессов, например, белокровия, тромбоза, эмболии, амилоидного перерождения органов, большей части новообразований, трихиноза и проч.

# Хромосомы. Митоз

Важнейший вклад в развитие клеточной теории является открытие хромосом и процесса деления клетки путём митоза (В. Флеминг, В. Рут). Уже к концу XIX века были описаны хромосомы, определено их число у гаплоидных и диплоидных организмов, а также описаны фазы митоза. Тогда же состоялся синтез цитологии и генетики и сформировалось самостоятельное биологическое направление «Биология клетки». Но особый прогресс в изучении клетки был обеспечен развитием фазово-контрастной и электронной микроскопии, а затем и метода меченных атомов. Уже в 1950 году были получены электронно-микроскопические изображения почти всех структур клетки.

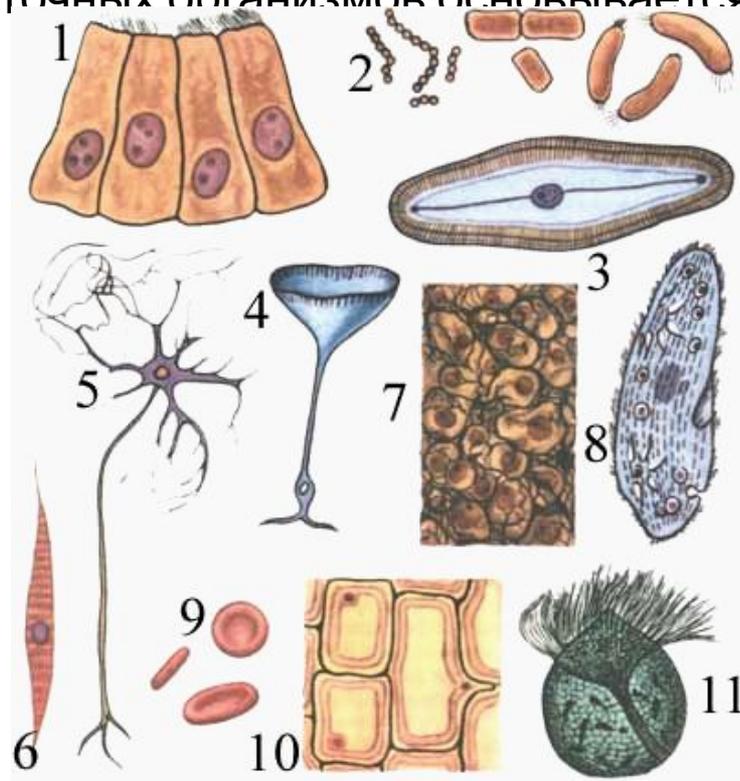


Хромосомы в сканирующем эл. микроскопе



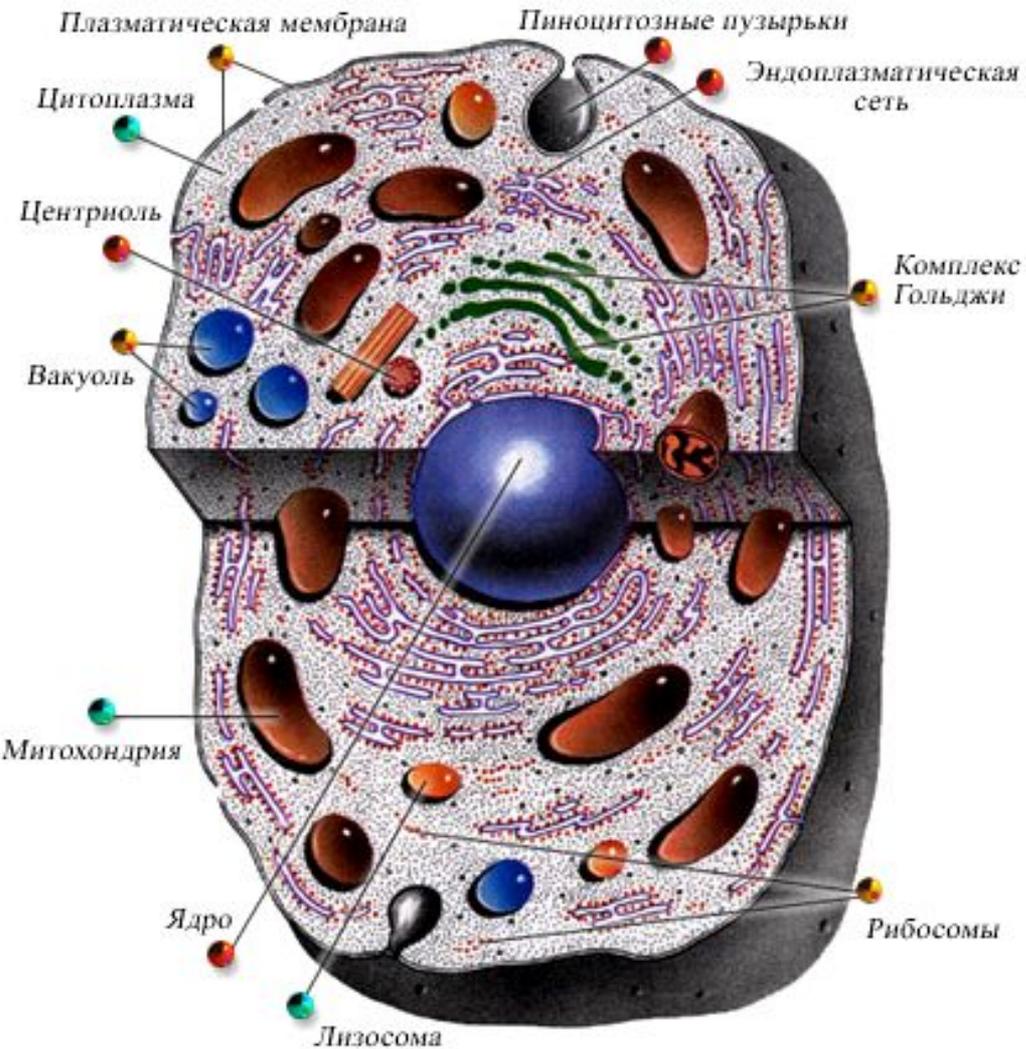
Клеточные органеллы в эл. микроскопе

Современный этап в развитии клеточной теории характеризуется дальнейшим обоснованием её положения на основе результатов изучения тонкого строения клеток. Установлено, что активность организмов зависит от активности их клеток и что рост и дифференцировка тканей зависят от образования новых клеток. Через клетки проходит поглощение, превращение, запасание и использование вещества и энергии. Размножение клеток обеспечивает основу генетической непрерывности между родительскими и дочерними клетками. Сейчас с уверенностью можно сказать, что жизнь многоклеточных организмов основывается на жизни их клеток.

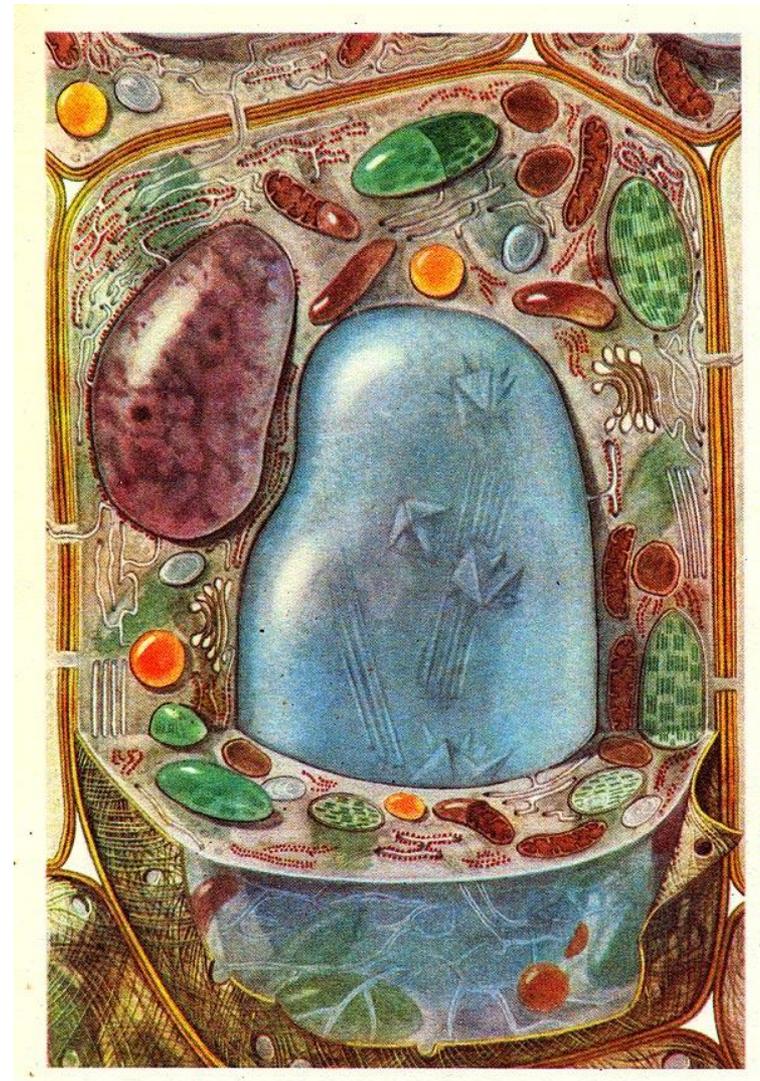


## Разнообразие клеток

# Современные представления о клетке



Животная клетка



Растительная клетка

# Методы изучения клеток

1 Микроскопические методы. Используются методы фазово-контрастной, люминесцентной, ультрафиолетовой и электронной микроскопии.

2 Цитохимические методы. Эта группа методов основана на том, что разные красители избирательно окрашивают химические соединения цитоплазмы и органелл клетки.

3 Авторадиография. При введении в клетки радиоактивных изотопов фосфора, углерода и водорода их можно обнаружить в разных органеллах.

4 Для выделения клеточных компонентов используют дифференциальное центрифугирование, а для разделения биологических молекул – хроматографию и электрофорез.

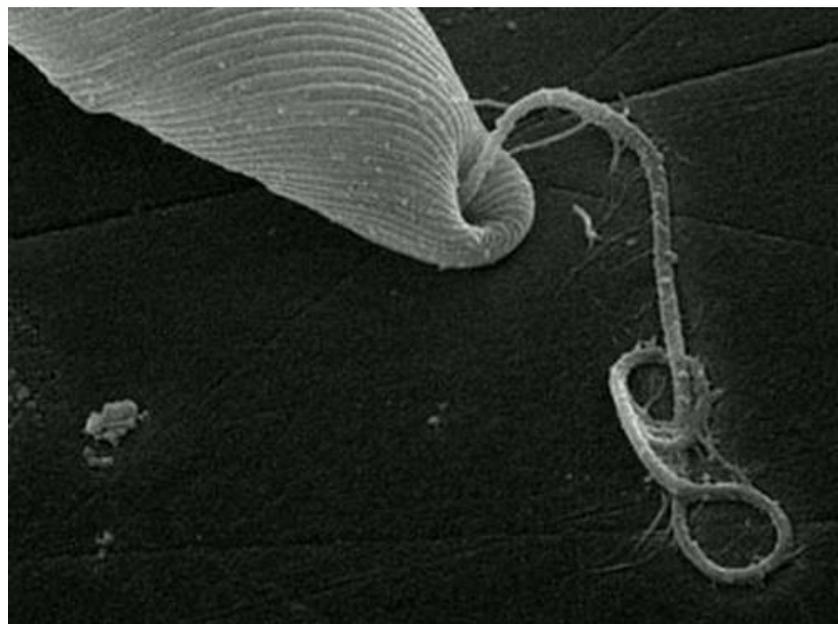
5 Для изучения клеток используют биохимические, генетические и иммунологические методы в сочетании с культивированием клеток на искусственных питательных средах.

# Электронная микроскопия

1. Просвечивающая электронная микроскопия (ПЭМ)
2. Растровая электронная микроскопия (РЭМ)
3. Электронно-зондовый микроанализ



Современный электронный микроскоп фирмы  
Joel



Пелликула и жгутик эвглены зелёной

# Дифференциальное центрифугирование

Метод основан на различиях в скоростях седиментации частиц, отличающихся друг от друга размерами и/или плотностью. Разделяемый материал, например, гомогенат ткани, центрифугируют при ступенчатом увеличении центробежного ускорения, которое выбирается так, чтобы на каждом этапе на дно пробирки осаждалась определенная фракция. В конце каждой стадии осадок отделяют от надосадочной жидкости (супернатант) и несколько раз промывают, чтобы в конечном итоге получить чистую осадочную фракцию

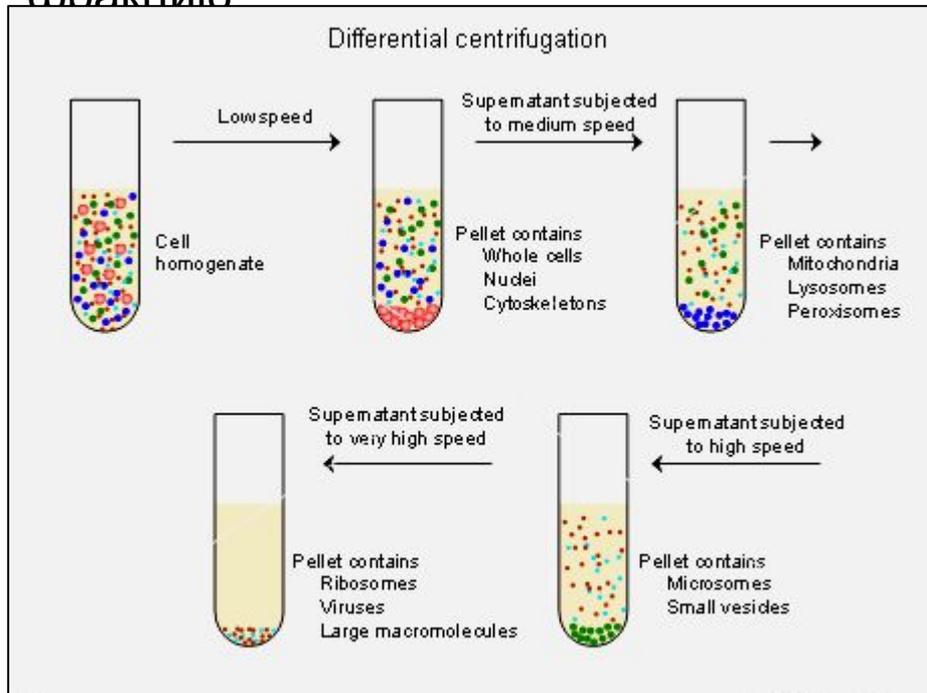


Схема дифференциального центрифугирования



Настольная рефрижераторная **центрифуга** Allegra X-15R

# Культивирование клеток методом in vitro



Сосуд для культивирования клеток в монослое

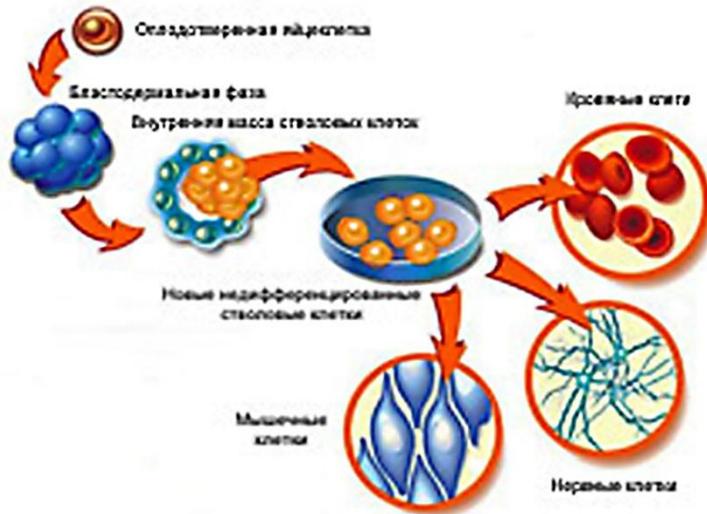
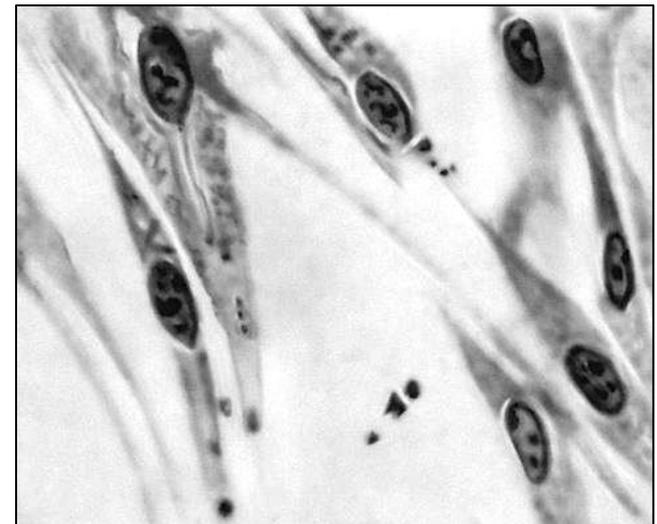


Схема получения и культивирования стволовых клеток



# Прокариотическая клетка

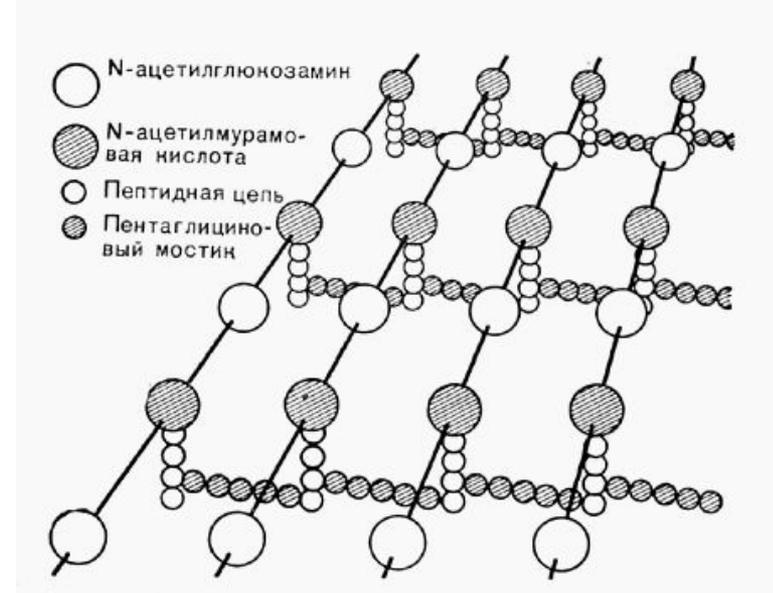
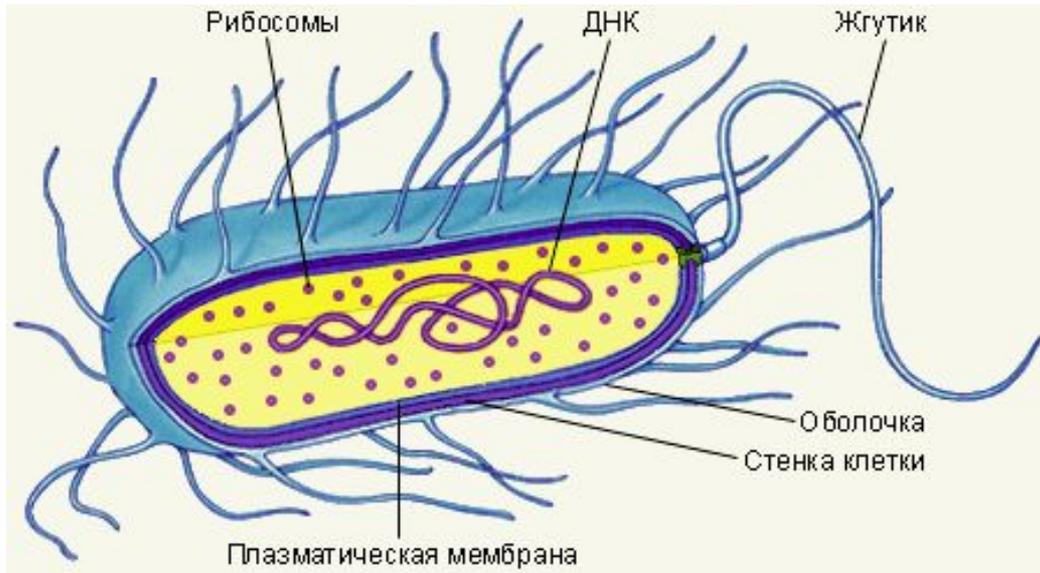
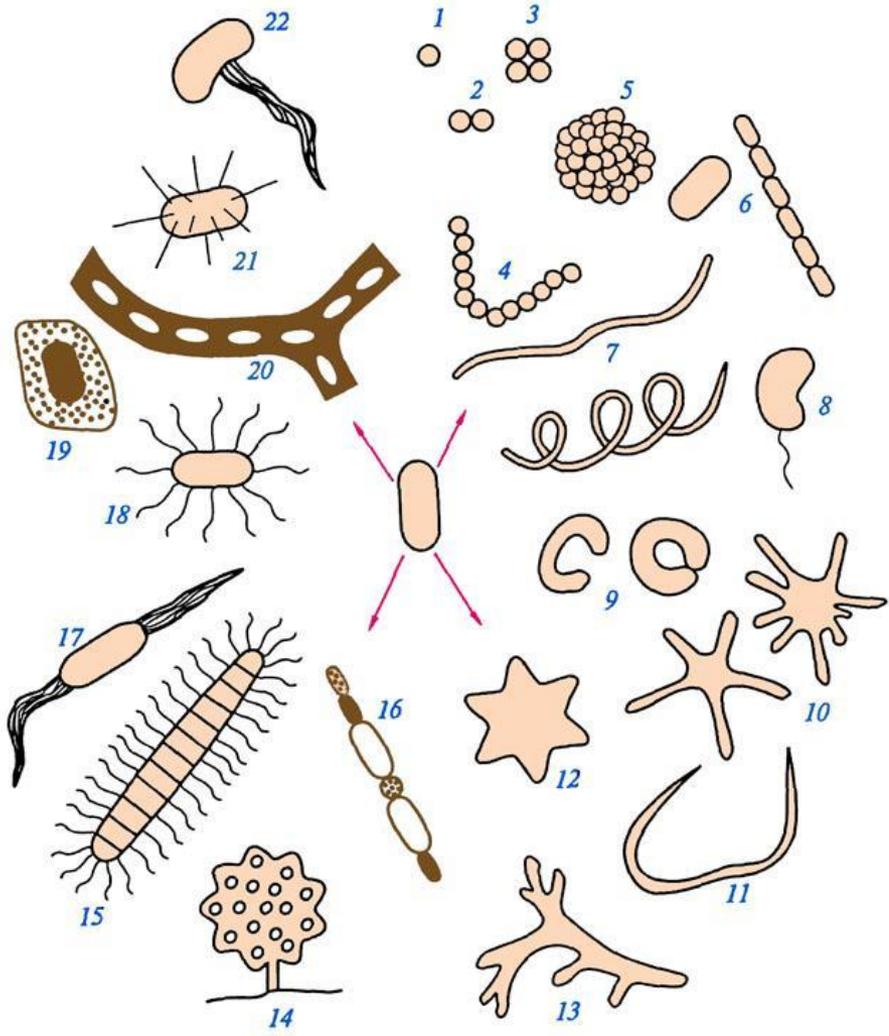


Схема строения клеточной стенки

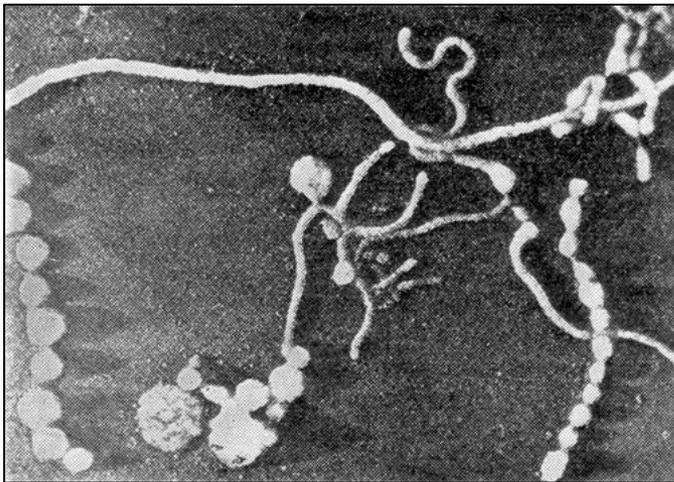
Бактериальная клетка окружена трёхслойной оболочкой, представляющей собой мешок. Внешняя поверхность наружной мембраны состоит из липополисахаридов и белка. Внутренняя мембрана состоит из молекул белков включённых фосфолипидный слой. Между мембранами находится клеточная стенка, представляющая собой мешковидную молекулу пептидогликана. Внутренняя мембрана может образовывать впячивания – **мезосому**, на которой происходит репликация ДНК. Все биохимические процессы, синтез белка, АТФ, фотосинтез, фиксация атмосферного азота, происходят на внутренней мембране.

# Морфологическое разнообразие клеток прокариот

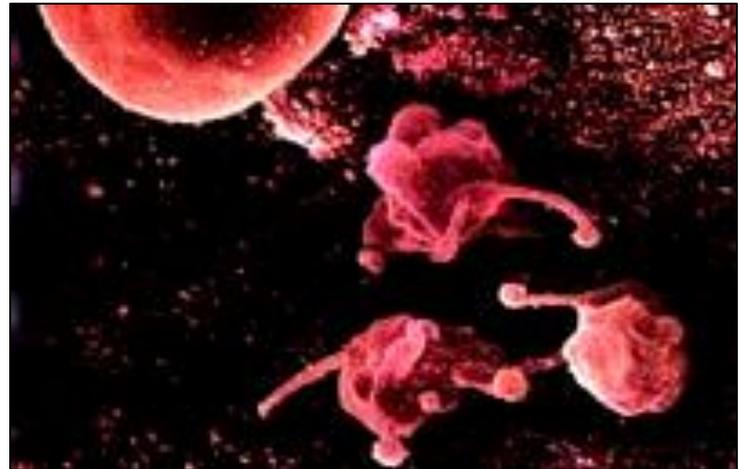


1. Кокки
2. Диплококки
3. Тетракокки
4. Стрептококки
5. Стафилококки
6. Палочки
7. Спириллы
8. Вибрионы
9. Кольцевые клетки
10. Простекобактерии
11. Фузобактерии
12. Звёздчатые бактерии
13. Актиномицеты
14. Миксобактерии
15. Многоклеточные бактерии
16. Цианобактерии
17. (18) Бактерии с разными типа жгутикования
19. Капсульные бактерии
20. Бактерии в чехлах
21. Бактерии с щипами
22. Железобактерии рода Gallionella

Геномы прокариот, вопреки простоте, характеризуются уникальностью. Например, *Mycoplasma gallinarum* обладает геномом всего в 580 килооснований, тогда как геном *Haemophilus influenzae* составляет 1,8 мегаоснований, но геномы этих прокариот функционально различны. У *H. influenzae* 10% ДНК приходится на контроль метаболизма, 17% ДНК – на транскрипцию и трансляцию, 12% ДНК – на транспорт веществ, 8% ДНК – на синтез клеточной стенки. В противоположность *H. influenzae*, у которой биосинтез аминокислот кодируется 68 генами, у *M. gallinarum* весь биосинтез аминокислот контролируется всего одним геном. Микоплазмы не имеют генов для синтеза цитохромов и ферментов ЦТК, но обладают рядом генов кодирующих адгезин, позволяющий им прикрепляться к соматическим клеткам животных, в организмах которых они паразитируют.

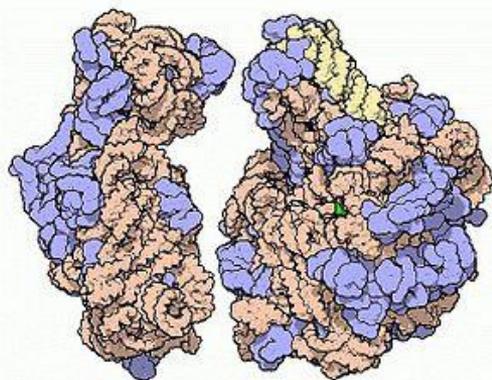


*Mycoplasma mycoides*



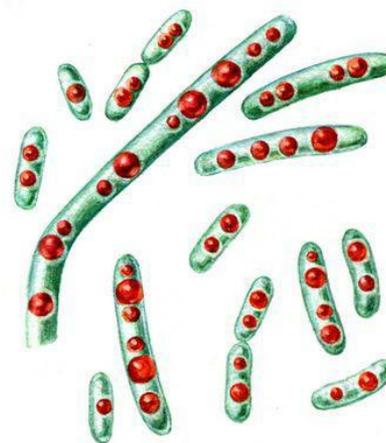
*Mycoplasma gallinarum*

В цитоплазме прокариот очень много рибосом. Их количество составляет от 1000 до 15000 на клетку. Масса каждой бактериальной рибосомы составляет  $2-7 \times 10^6$  дальтон, а состав определяется 65% рибосомной РНК и 35% белками. В цитоплазме содержатся также и различные включения в виде гранул жира, гликогена, липидов, серы, поли – бета - оксимаслянной кислоты и высокополимерной фосфорной кислоты.



Две субъединица  
рибосомы

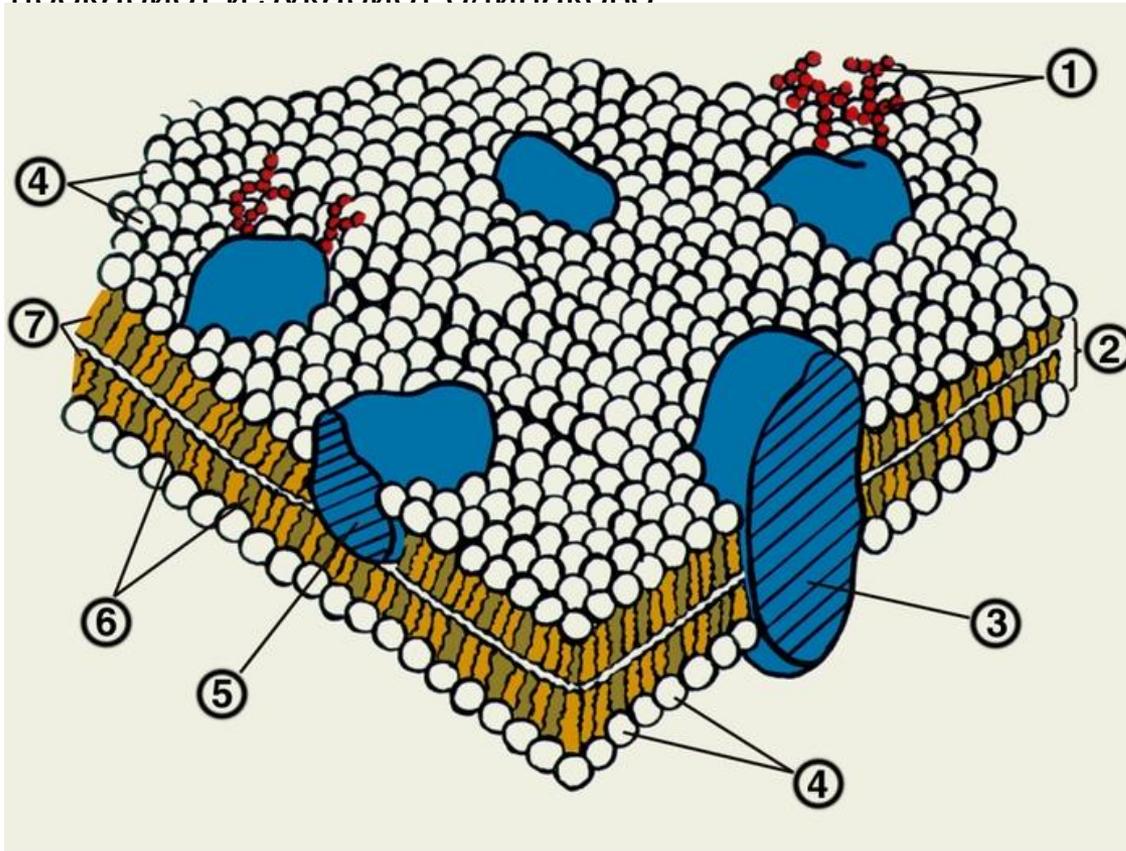
Клетки  
метилотрофных  
бактерий с  
включениями  
полифосфата



Клетки *Bacillus  
megaterium* с  
капельками жира

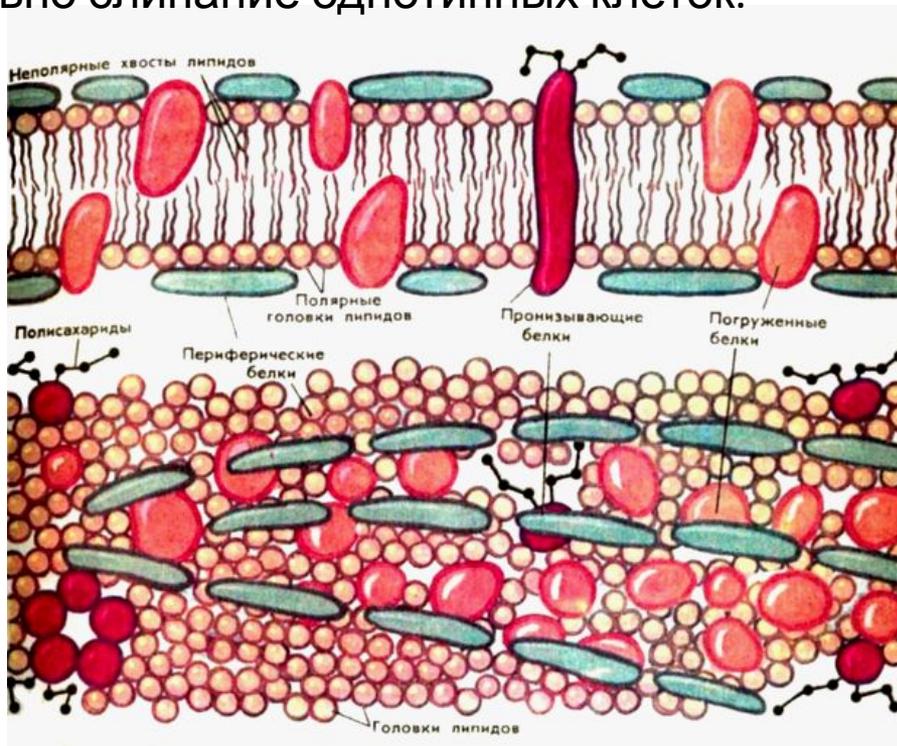
# Цитоплазматическая мембрана

Биологическая мембрана – это активный молекулярный комплекс, способный осуществлять обмен веществ и энергии. Цитоплазматическая мембрана (плазмалемма) осуществляет контакт клетки с окружающей средой. Она принимает участие в различных функциях клетки: адгезии, рецепции, транспорте веществ. Основными структурными компонентами мембраны являются белки и фосфолипиды. Строение мембран у прокариот и эукариот одинаково.



- 1 – полисахариды,
- 2 – липидный слой,
- 3 – пронизывающая молекула белка,
- 4 – полярные головки молекул липидов,
- 5 – погружённые белки,
- 6 – неполярные хвосты липидов,
- 7 – неполярный слой мембраны

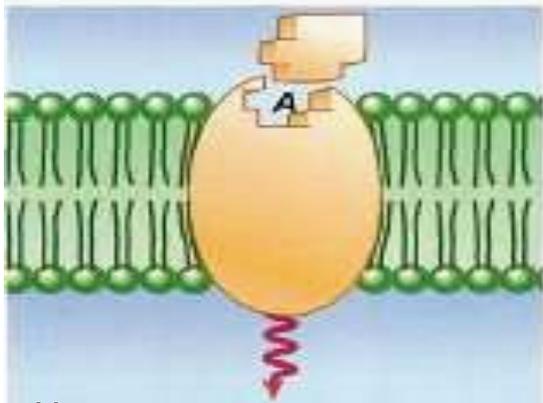
Плазматическая мембрана является полупроницаемой структурой. Через неё в клетку входят питательные вещества и выходят отходы. Она создаёт барьер проницаемости. В результате этого плазматическая мембрана регулирует обмен различными веществами между клеткой и окружающей средой. На поверхности мембраны находятся электрически заряженные группы, которые поддерживают разность электрических потенциалов на внешней и внутренней стороне мембраны. На поверхности мембраны обнаружены гликопротеиды, ответственные за индивидуальную тканевую совместимость. Гликопротеиды обеспечивают также адгезивную способность клеток в тканях, и, следовательно слипание однотипных клеток.



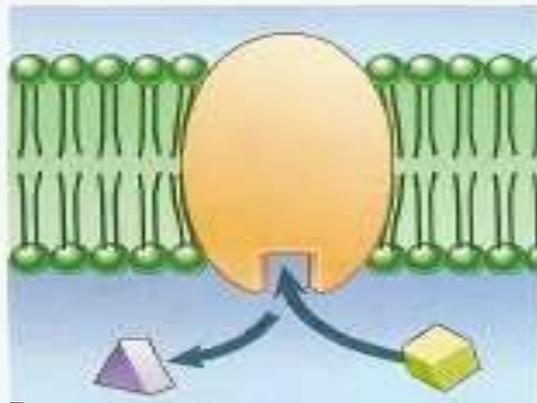
← Вид с боку

← Вид с верху

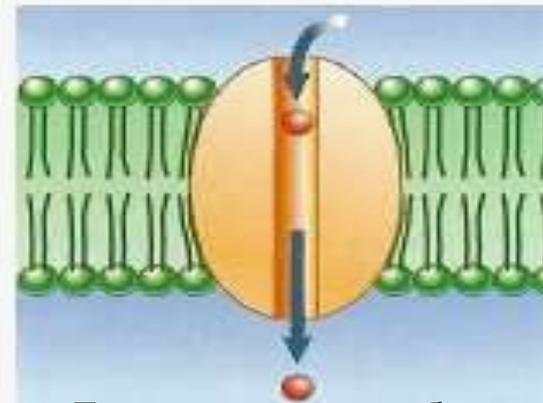
# Функции белков клеточной мембраны



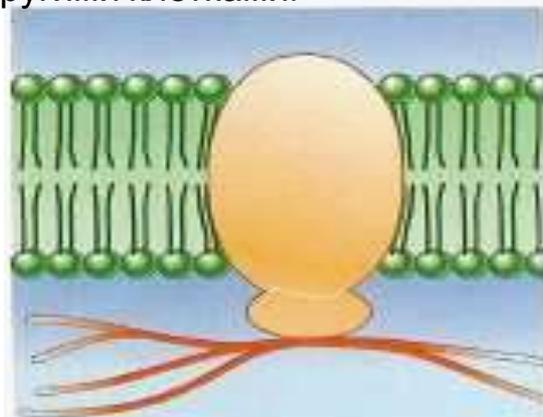
На наружном полюсе некоторых белков образуется центр связывания для химических в-в, выделяемых другими клетками.



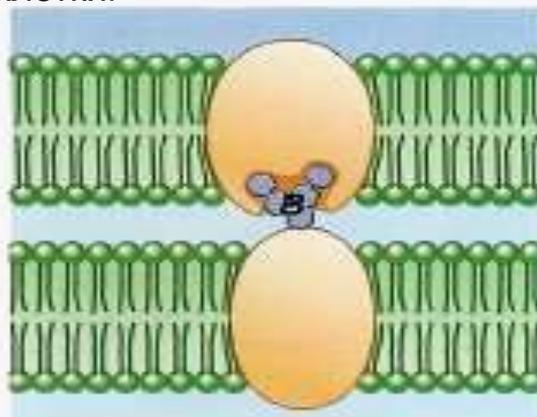
Внутренний полюс некоторых белков выступает в роли фермента, ускоряющего реакции, протекающие внутри клетки.



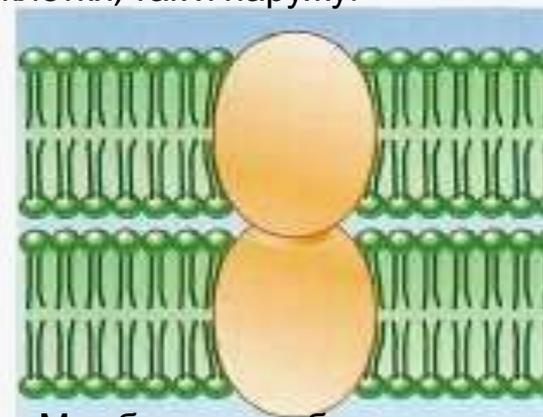
Транспортные белки проникают сквозь всю толщу мембраны, создавая в ней щели для прохода как внутрь клетки, так и наружу.



Внутренний остов клетки (цитоскелет) прикрепляется к внутренней поверхности мембранных белков.

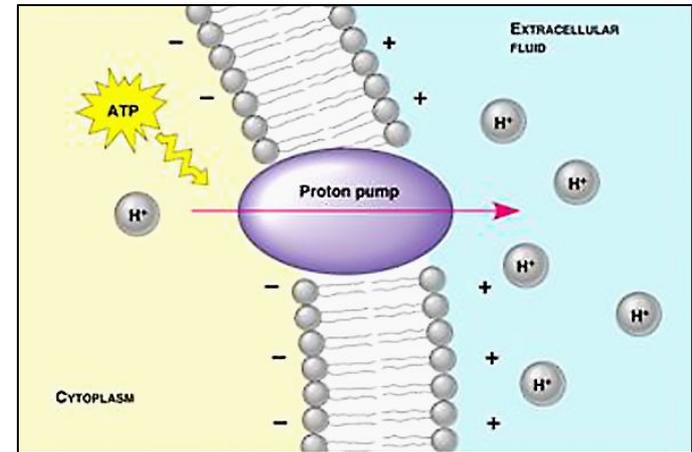
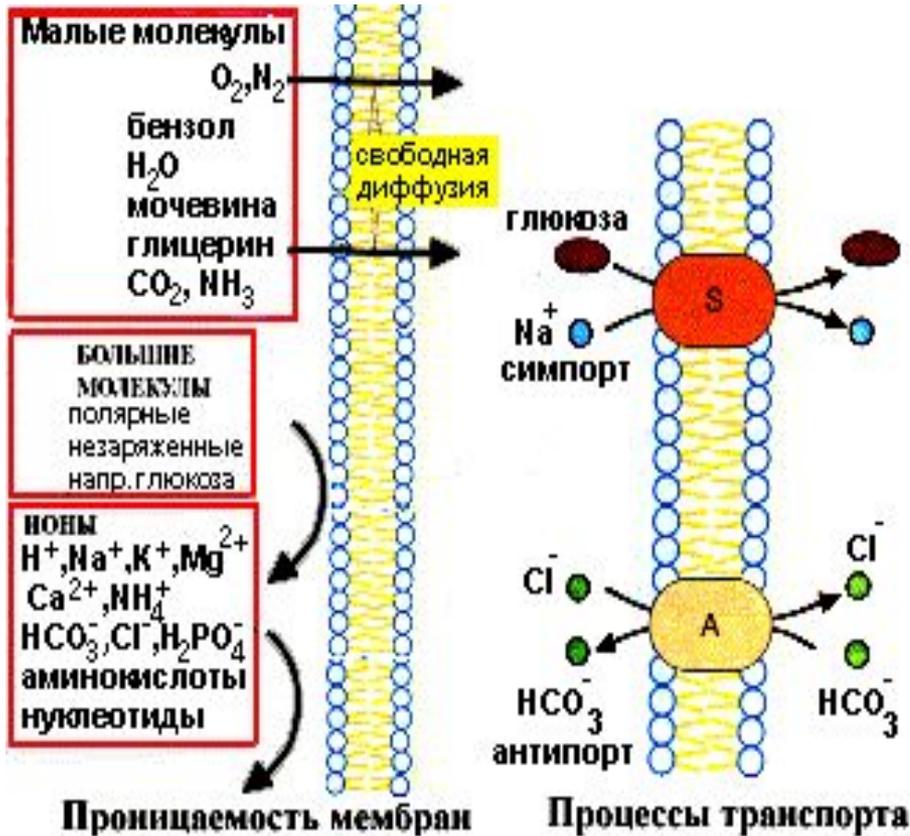


Некоторые гликопротеины выполняют специфическую функцию «опознавательного знака».

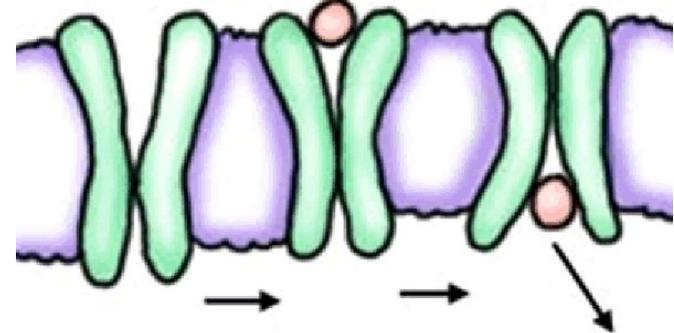


Мембранные белки рядом расположенных клеток контактируют между собой, обеспечивая разные виды межклеточных взаимодействий.

# Пассивный и активный транспорт веществ через мембрану



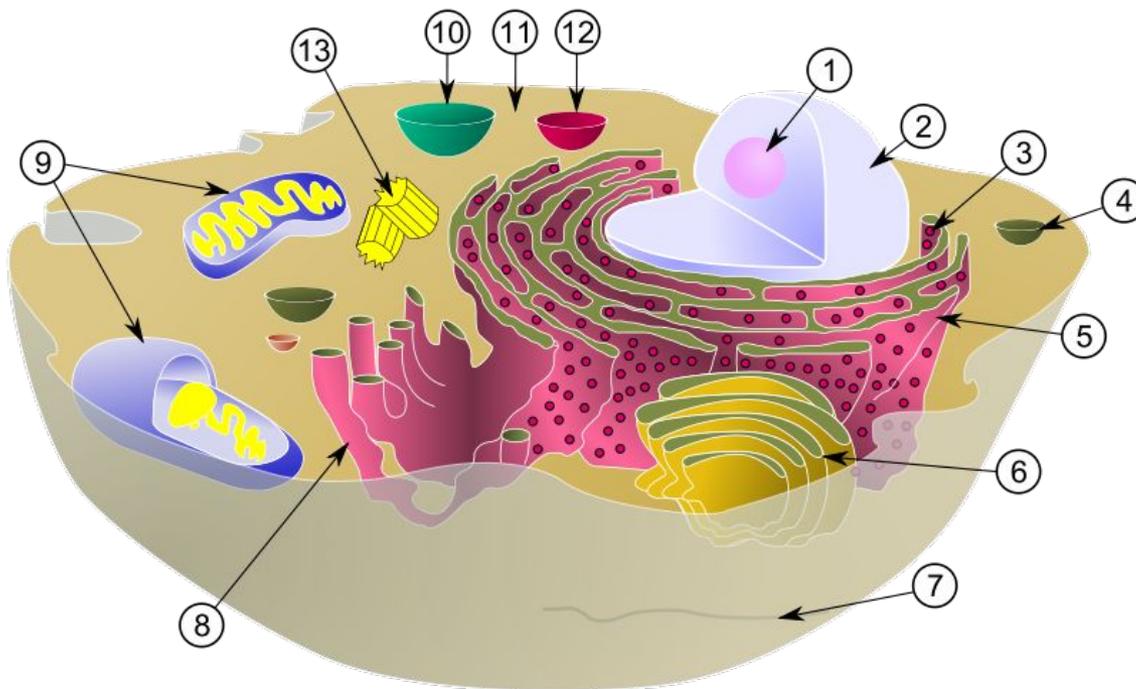
Транспорт протонов через мембрану обеспечивается протонной помпой. Этот транспорт требует затрат энергии АТФ.



Транспорт крупных молекул через поры в мембране, обеспечиваемый белками - поринами

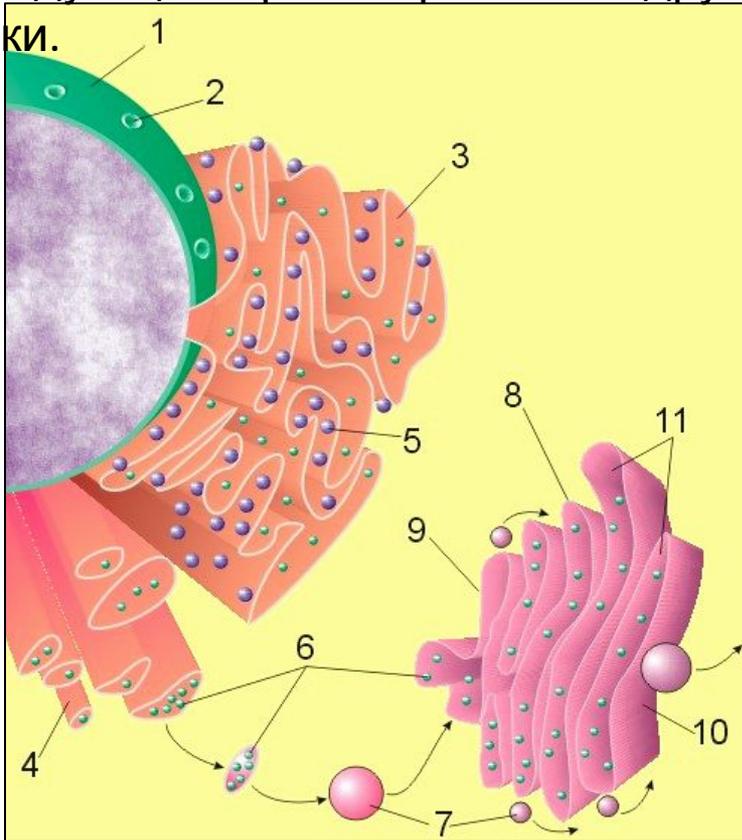
# Эукариотическая клетка

**Эндоплазматический ретикулум (ЭПР).** Мембраны образуют в эукариотических клетках различные структуры, например, ЭПР, комплекс Гольджи, диктиосомы. ЭПР представлена однослойными мембранными полостями разных размеров, заполненных белковыми гранулами. Он впервые был открыт К. Портером в 1945 г. Различают шероховатый и гладкий ЭПР. Шероховатый ЭПР выстлан множеством рибосом, количество которых зависит от интенсивности белкового синтеза. ЭПР без перерыва соединён с цитоплазматической мембраной, ядерной мембраной и комплексом Гольджи. Это позволяет синтезируемым белкам проходить в комплекс Гольджи, откуда после специальной обработки они выводятся из клетки или идут на построение лизосом.



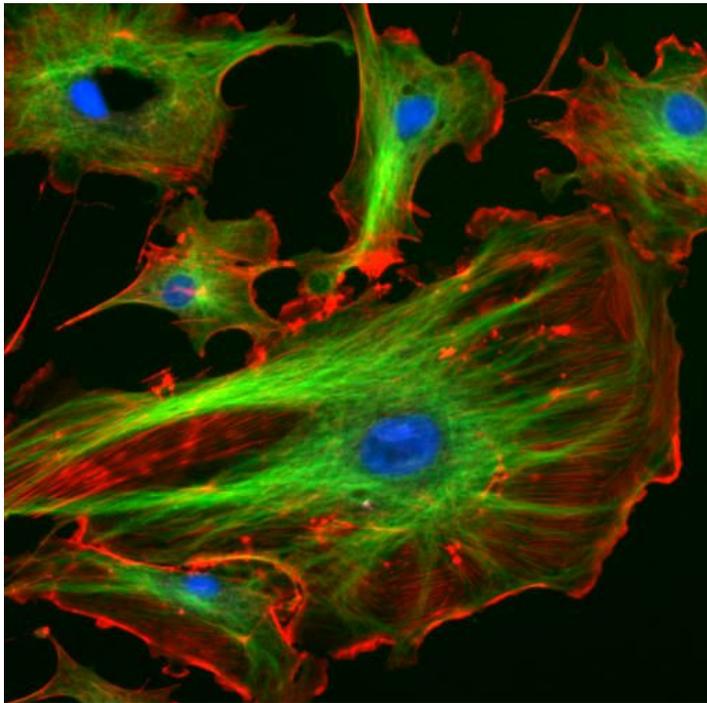
- (1) Ядрышко
- (2) Ядро
- (3) Рибосома (маленькие точки)
- (4) Везикула
- (5) Шероховатый  
эндоплазматический ретикулум  
(ER)
- (6) Аппарат Гольджи
- (7) Цитоскелет
- (8) Гладкий эндоплазматический  
ретикулум
- (9) Митохондрия
- (10) Вакуоль
- (11) Цитоплазма
- (12) Лизосома
- (13) Центриоль и Центросома

**Комплекс Гольджи.** Впервые был открыт итальянцем Камило Гольджи ещё в 1898 году. Он присутствует во всех клетках, кроме эритроцитов и сперматозоидов, и представляет собой систему дискообразных однослойных мембран, локализирующихся рядом с гладким ЭПР. Часто в клетках обнаруживается несколько таких комплексов и тогда их называют диктиосомами. Основная функция комплекса Гольджи заключается в том, что он является местом упаковки белков, поступающих с рибосом, а также присоединения к белкам углеводов, а к полисахаридам – сульфатных групп с последующим транспортом их к другим клеточным структурам или за пределы клетки.

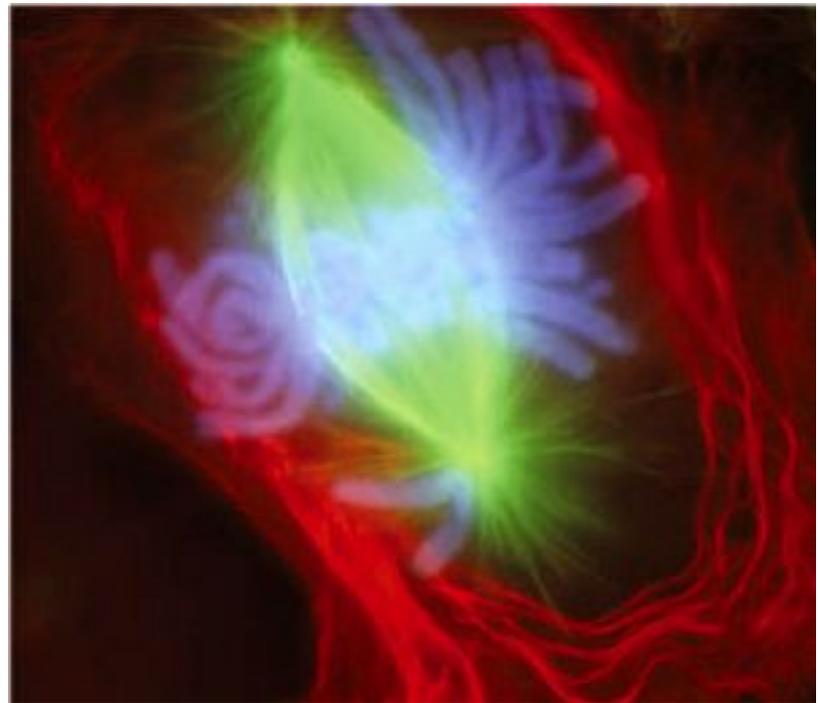


- (1) Ядро клетки.
- (2) Пores ядерной мембраны.
- (3) Гранулярный эндоплазматический ретикулум.
- (4) Агранулярный эндоплазматический ретикулум.
- (5) Рибосомы на поверхности гранулярного эндоплазматического ретикулума.
- (6) Транспортируемые белки.
- (7) Транспортные везикулы.
- (8) Комплекс Гольджи.

**Цитоплазматический матрикс или цитоскелет.** Это клеточный каркас или скелет, находящийся в цитоплазме живой клетки. Это динамичная, изменяющаяся структура, в функции которой входит поддержание и адаптация формы клетки ко внешним воздействиям, экзо- и эндоцитоз, обеспечение движения клетки как целого, активный внутриклеточный транспорт и клеточное деление. Цитоскелет образован белками. В цитоскелете выделяют несколько основных систем, либо по их морфологии (микрофиламенты, промежуточные филаменты, микротрубочки), либо по основным белкам, входящим в их состав (актин-миозиновая система, кератины, тубулин-динеиновая система).

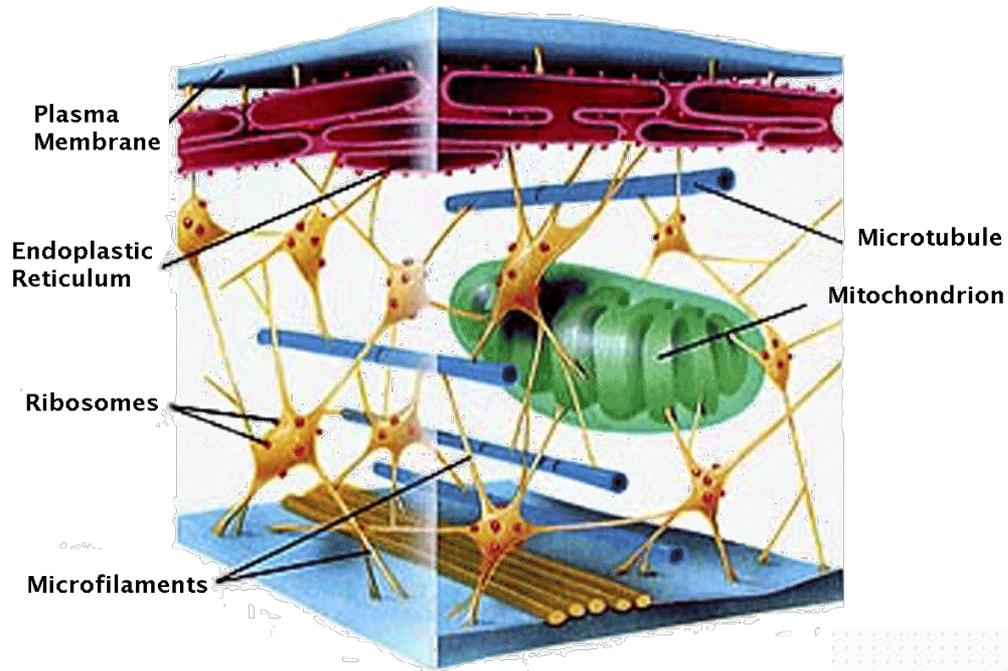


Микрофиламенты (цитоскелет)

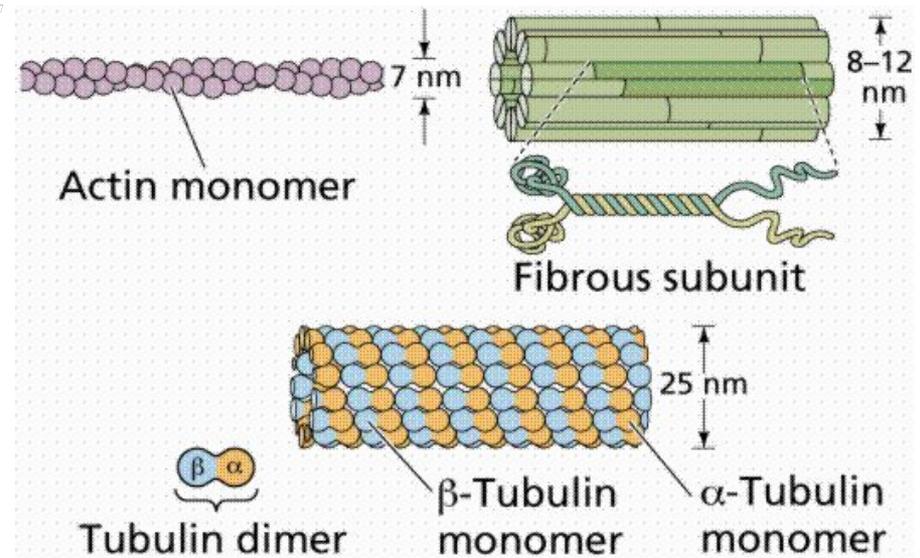


Веретено деления образуемое цитоскелетом

# Схема цитоскелета эукариотической клетки

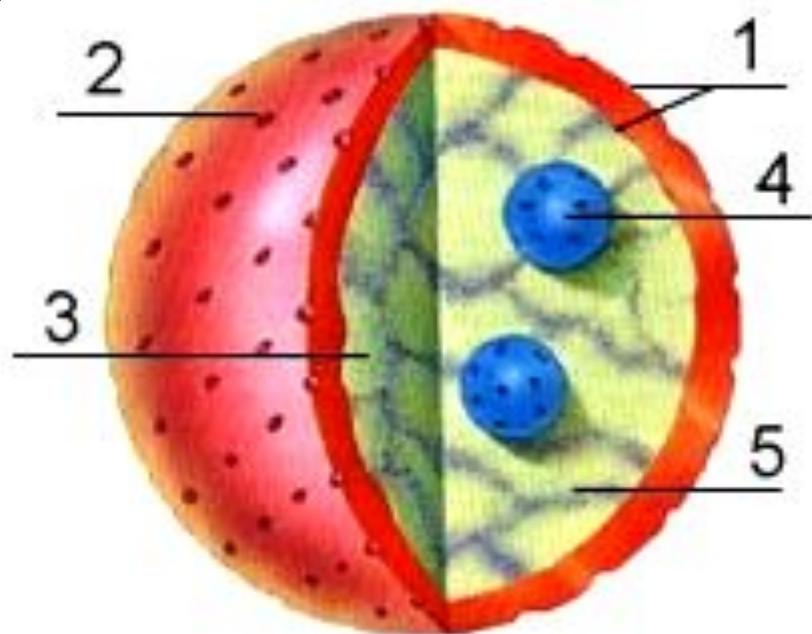


## Элементы цитоскелета



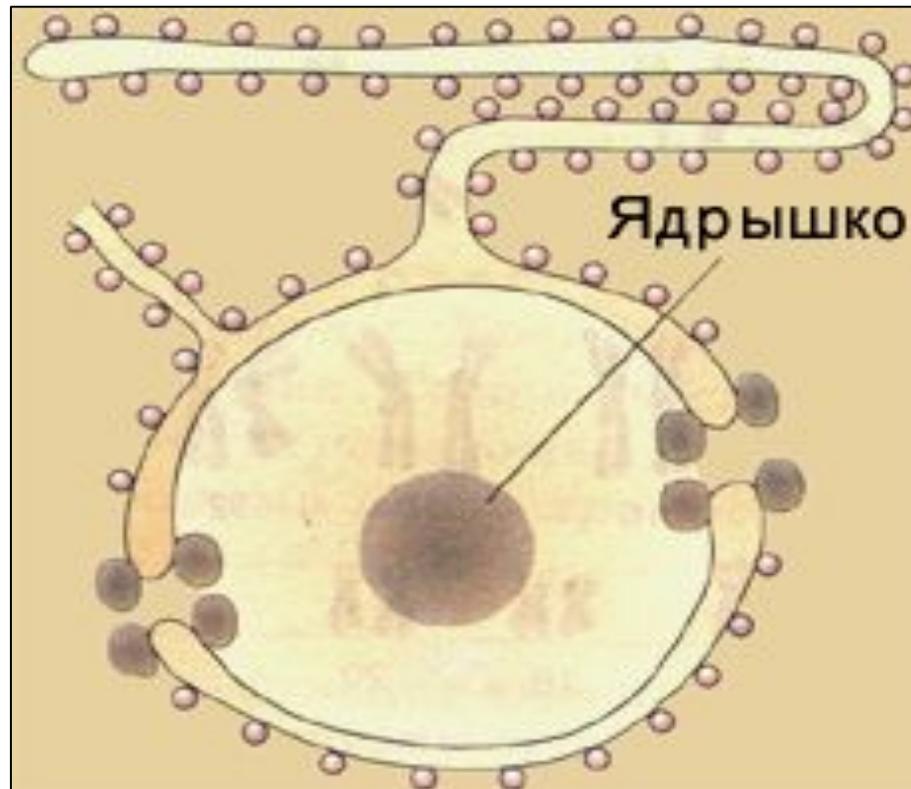
**Клеточные органеллы.** Эти структуры представлены ядром, ядрышком, центриолями, митохондриями, рибосомами и лизосомами. Они характерны как для клеток животных, так и для клеток растений.

Ядро является самой важной органеллой, которое содержит наследственную информацию для роста и размножения клеток. В клетках эукариот содержится, как правило, по одному ядру, реже по два и более. В зрелом состоянии эритроциты и клетки ситовидных трубок растений лишены ядер, тогда как клетки скелетных мышц позвоночных являются многоядерными. Для инфузорий характерно наличие двух ядер – макронуклеуса и микронуклеуса.



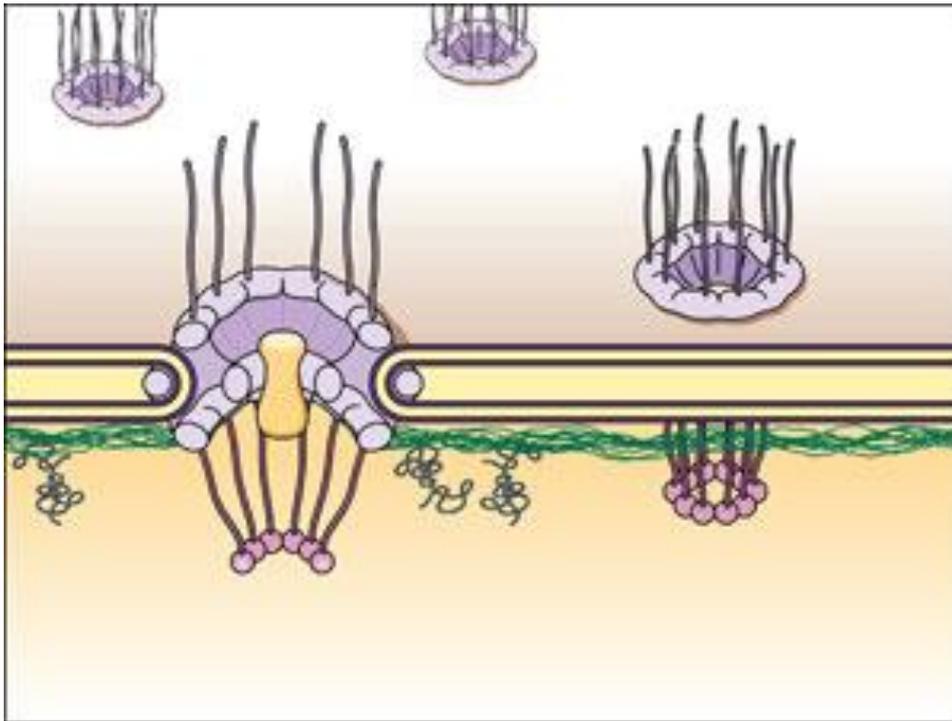
- 1 – двухслойная ядерная мембрана.
- 2 – поры в мембране ядра.
- 3 – кариоплазма.
- 4 – ядрышко.
- 5 - хроматин.

Ядро имеет округлую, палочковидную, вытянутую и другие формы. Строение ядра принципиально одинаково в клетках всех эукариот. Содержимое ядра, называемое кариоплазмой, отделено от цитоплазмы ядерной мембраной, построенной из двух слоёв. Одной из важных функций ядерной мембраны следует считать ее участие в создании внутриядерного порядка — в фиксации хромосомного материала в трехмерном пространстве ядра. Важнейшая функция ядра заключается в том, что оно является центром управления в клетке, в нём происходит синтез ДНК, РНК и ядерных белков.

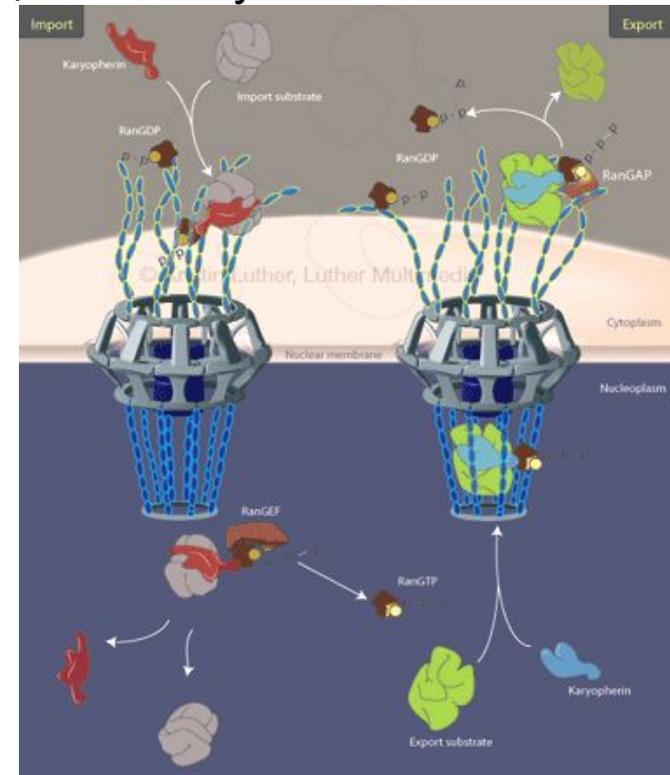


Связь ядерной мембраны с ЭПР

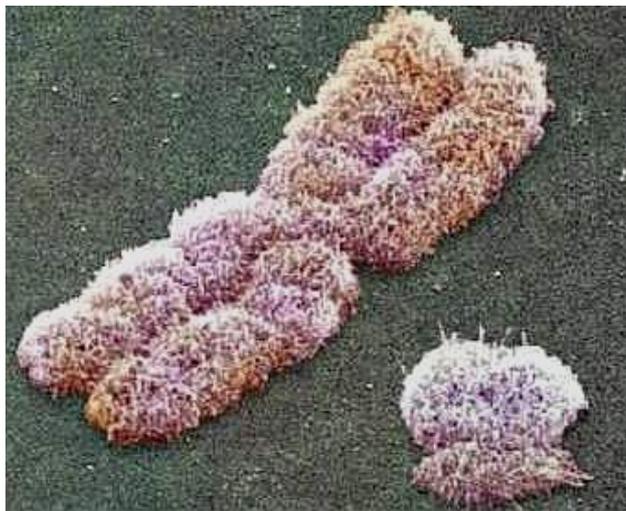
Наиболее характерными структурами ядерной оболочки являются **ядерные поры**. Они образуются за счет слияния двух ядерных мембран. Формирующиеся при этом округлые сквозные отверстия поры (*annulus pori*) имеют диаметр около 80—90 нм. Эти отверстия в ядерной оболочке заполнены сложноорганизованными глобулярными и фибриллярными структурами. Совокупность мембранных перфораций и этих структур называют комплексом поры. Через ядерные поры, синтезируемые в ядре, РНК и рибосомальные белки выходят в цитоплазму.



Строение ядерной поры



Транспорт РНК и белков через ядерную пору



**Хромосомы.** Они располагаются в ядре и имеют форму палочек, нитей или петель. Каждая из митотических индивидуальных хромосом состоит из двух сестринских хроматид, удерживаемых центромерой. В зависимости от локализации центромер различают телоцентрические (1), акроцентрические (2), субметацентрические (3) и метацентрические (4). Количество хромосом в ядрах в ядрах соматических клеток, где они находятся в парах, постоянно. Диплоидный набор хромосом называется кариотипом.

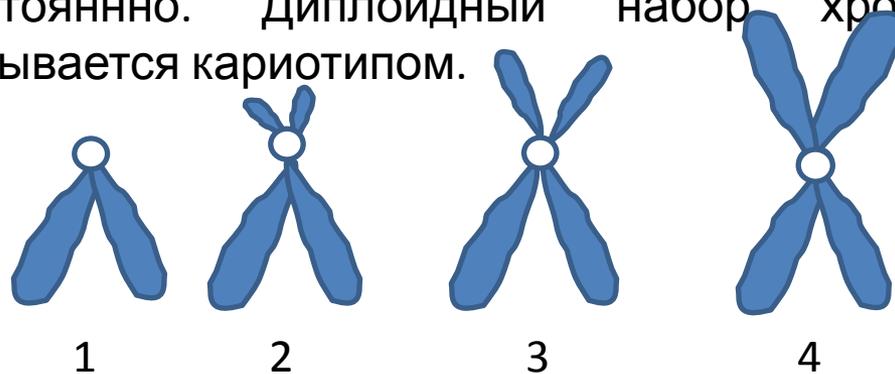
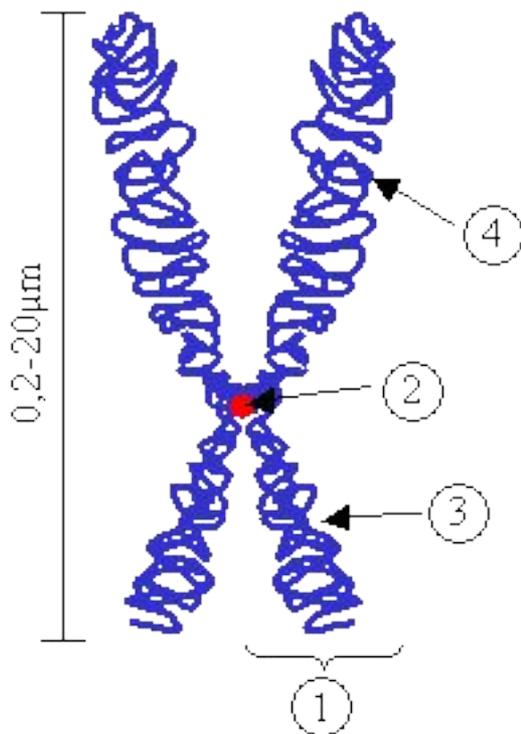


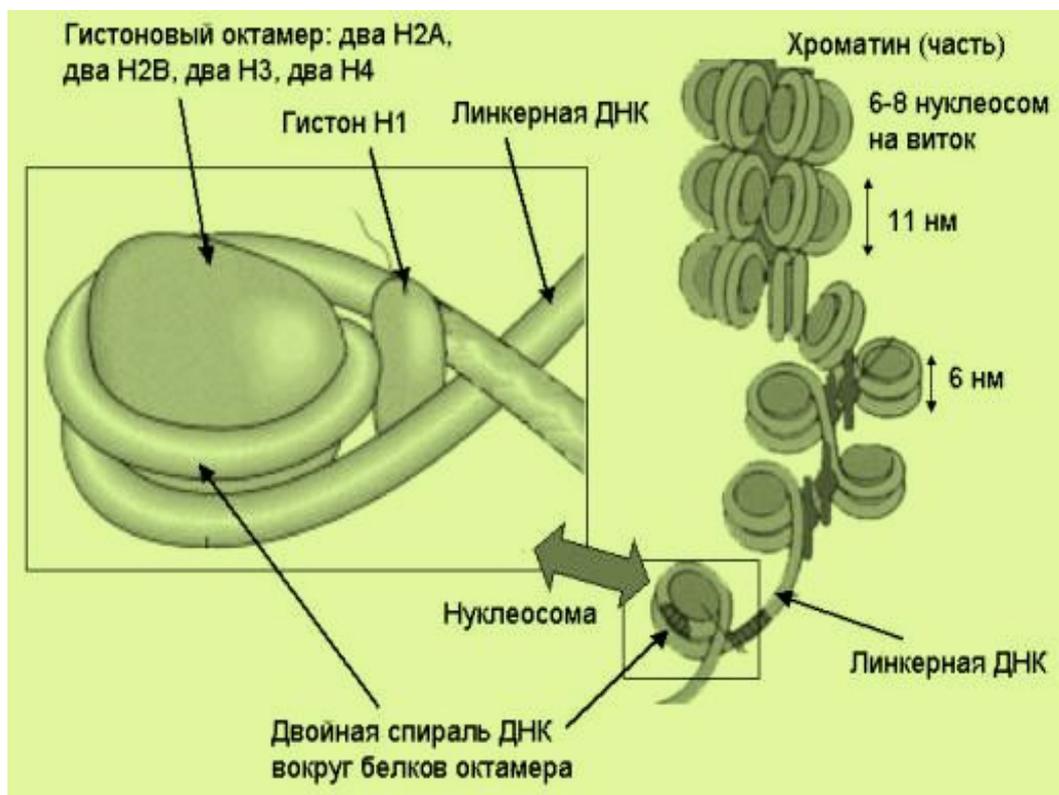
Схема строения хромосомы в поздней профазе — метафазе митоза. 1—хроматида; 2—центромера; 3—короткое плечо; 4—длинное плечо.



Для разных организмов характерны разные по количеству диплоидные наборы хромосом. Это является видовым признаком и никак не зависит от места организма на эволюционной лестнице.

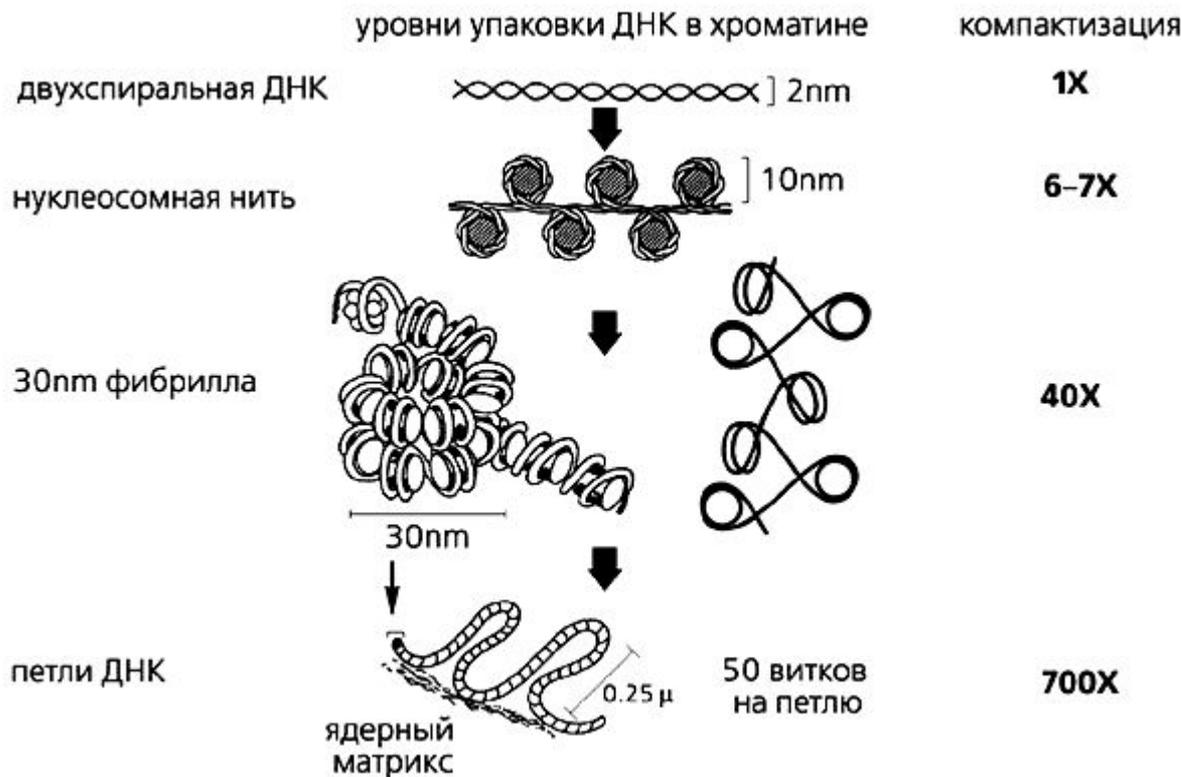
Виды животных и растений	Название	Количество хромосом, 2n
Малярийный плазмодий	<i>Plasmodium malariae</i>	2
Плодовая мушка	<i>Drosophila melanogaster</i>	8
Человек	<i>Homo sapiens</i>	46
Кролик	<i>Lepus cuniculus</i>	44
Голубь	<i>Columba livia</i>	80
Картофель	<i>Solanum tuberosum</i>	48
Рожь	<i>Secale cereale</i>	20

Хромосомы состоят из вещества – хроматина. Химический состав хроматина довольно прост – ДНК – 15%, белок – 75%, РНК – 10%. Различают хромосомные белки двух типов: основные белки (положительно заряженные при рН7), называемые гистонами и гетерогенные кислые белки – негистоновая фракция. Гистоны объединяются с отрицательно заряженной ДНК и образуют комплексы ДНК-гистоны. Общее количество ДНК и гистонов в хроматине эквивалентно. Связанные с ДНК, гистоны принимают участие в формировании основных структурных единиц хромосом – нуклеосом.



Каждая нуклеосома представлена сегментом ДНК, намотанной 1,8 раз вокруг гистонового стержня. Нуклеосома закручена в сложную нить 2 раза при участии гистона Н1 в качестве кросслинкера, что даёт структуру с упаковочным отношением 25:1 близким к интерфазному хроматину.

Чтобы сформировалась митотическая хромосома из нити длиной 30 нм, необходима дальнейшая компактизация с помощью специфических негистоновых белков, приводящих к формированию скелета хромосомы. Установлено, что нуклеосомы являются репрессорами инициации транскрипции в эукариотических клетках. Нарушение структуры нуклеосом ведёт к освобождению транскрипции от репрессии. Для хромосом характерно наличие отдельных сайтов, которые определяют их хрупкость, что создаёт условия для нарушения структуры хромосом, сопровождающихся хромосомными мутациями.



# Общие выводы

1. Изучение клеток началось ещё в 17 веке с исследований Р. Гука, который впервые предложил термин – клетка.
2. Основным этапом в биологических исследованиях клетки явилось создание клеточной теории Шлейдена и Шванна.
3. Важнейшим компонентом всех клеток является структурно-молекулярный комплекс – биологическая мембрана.
4. Основными компонентами эукариотических клеток, которые представляют собой комплексы мембран, являются эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи.
5. Самой важной органеллой в эукариотических клетках является ядро. Оно содержит генетический материал клетки.
6. Генетический материал клетки содержится в особых структурах хромосомах. Важную роль в упаковке ДНК в хромосомы играют особые белки – гистоны.
7. Белки-гистоны и ДНК называются нуклеосомами. Они стабилизируют структуру ДНК и определяют её структуру в организации хромосом.

