

В.В. БАНИН

АТЛАС ЦИТОЛОГИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ УЛЬТРАСТРУКТУРА КЛЕТКИ

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

Министерство образования и науки РФ

Рекомендовано ФГАУ «Федеральный институт развития образования»
в качестве учебного пособия для использования в учебном процессе
образовательных организаций, реализующих программы высшего образования
по специальностям 31.05.01 «Лечебное дело», 31.05.02 «Педиатрия»,
32.05.01 «Медико-профилактическое дело»

Регистрационный номер рецензии 49 от 18 марта 2016 года

Рекомендовано Федеральным учебно-методическим объединением
в системе высшего образования по укрупненной группе специальностей
и направлений подготовки 36.00.00 «Ветеринария и зоотехния» в качестве
пособия для внутривузовского использования в учебных организациях,
реализующих программы высшего образования по специальности
36.05.01 «Ветеринария» и направлению подготовки 36.04.01
«Ветеринарно-санитарная экспертиза»

Регистрационный номер рецензии 2 от 17 марта 2016 года



Москва
ИЗДАТЕЛЬСКАЯ ГРУППА
«ГЭОТАР-Медиа»
2016

Клетка — наименьшая структурно-функциональная единица живого, воспроизводящая все его основные свойства.

Организм человека состоит из более чем 250 типов клеток, существенно различающихся по форме, размеру, выполняемым функциям и источнику развития. Например, размер клеток может варьировать от нескольких микрометров (диаметр малых лимфоцитов — около 7 мкм) до сотен микрометров (диаметр зрелой яйцеклетки — около 300 мкм). Размер тел мотонейронов, расположенных в спинном мозге и иннервирующих мышцы конечностей, невелик. Однако эти клетки имеют чрезвычайно длинные отростки, за счет чего суммарный объем мотонейрона может быть существенно больше, чем объем яйцеклетки.

Форма клеток также может быть разнообразной. Например, эритроцит человека имеет почти правильную форму тороида — двояковогнутого диска с утолщенными и закругленными краями; гладкие мышечные клетки — веретеновидную форму; эпителиальные клетки клубочка почки (подоциты) и некоторые ассоциативные нейроны центральной нервной системы — небольшие клетки с множеством ветвящихся отростков. Очень распространена округлая форма клеток. Клетки, выстилающие полость тела или просвет сосудов (мезотелиальные, эндотелиальные), — плоские, а высота клеток столбчатого реснитчатого эпителия крупных бронхов в несколько раз превосходит их толщину. Многие клетки имеют относительно гладкую поверхность;

рельеф поверхности других может быть очень сложным за счет многочисленных цитоплазматических выростов, складок, углублений (инвагинаций), микроворсинок и т.д.

Почти все клетки многоклеточного организма специализированы в отношении выполняемых функций, но имеют принципиально сходную ультраструктурную организацию. Тем не менее особенности их строения могут заметно различаться в зависимости от направления и степени дифференцированности (специализации) клеток и их функционального состояния. В соответствии со специализацией в клетках могут варьировать состав и выраженность **органелл** — структур, выполняющих те или иные задачи.

Традиционно в эукариотической клетке выделяют два основных компартмента (отсека) — ядро и цитоплазму. Они принципиально различны. Образно говоря (и, конечно, сильно упрощая), ядро знает, что нужно делать, и координирует действия, а цитоплазма и связанные с ней мембранные структуры эти действия выполняют.

Все истинные эукариотические клетки имеют **ядро**, которое содержит генетическую информацию и посредством ее реализации контролирует синтез белка. При делении клеток эта информация передается следующему поколению (дочерним клеткам). Вся совокупность генетической информации составляет генотип клетки. Пространство ядра называют также **нуклеоплазмой (кариоплазмой)**. Часть ядерного содержимого выделяют в каче-

стве ядрышка. Ядро занимает сравнительно небольшой объем клетки, например в клетках печени около 6%, в двигательных нейронах — почти в 1000 раз меньше. Большая часть клеточного объема занята **цитоплазмой**. В цитоплазме клетки содержатся **органеллы и включения** — продукты клеточной жизнедеятельности или вещества, попадающие в клетку извне и сохраняющиеся в ней (секреторные и пигментные гранулы, гликоген, липидные капли, некоторые кристаллы). Каждая клетка имеет *органеллы общего назначения*, которые обеспечивают ее нормальную жизнедеятельность (усвоение необходимых компонентов, клеточное дыхание, синтез собственных белков, размножение и т.д.). Многие клетки синтезируют белки, на основе которых строятся *органеллы специального назначения*, позволяющие клеткам выполнять специфические задачи в контексте многоклеточного организма. Синтез специфических белков (а также липидов и углеводов) и особенности клеточной морфологии, которые обеспечивают выполнение общих и специальных функций, определяют фенотип клетки.

Каждая клетка отграничена от внешней среды (*внеклеточного пространства*) **клеточной мембраной**, или **плазмолеммой**. Последняя обеспечивает целостность клетки, участвует в поддержании ее формы и осуществляет связь с внешней средой, в том числе и с другими клетками. Плазмолемма является важной клеточной органеллой. Многие органеллы клетки — мембранные органеллы, т.е. построены из **биологических мембран**. Строение внутренних мембран клетки принципиально такое же, как и строение внешней, клеточной, мембраны. К мембранным органеллам относятся: **митохондрии**, **эндоплазматическая сеть** (**эндоплазматический ретикулум**) — **гранулярная (ГЭС)** или **гладкая, агранулярная (АЭС)**, **комплекс Гольджи**, **эндосомы**, **лизосомы** и **пероксисомы**. Общая площадь внутриклеточных мембран может в 40–50 раз превосходить площадь плазмолеммы и достигать 100 000 мкм². В строении других, немембранных, органелл — **рибосом**, **центриолей**, **цитоскелета**, **миофибрилл** — мембраны не участвуют. Такие органеллы, как **реснички** и **жгутики**, также построены не из

мембран, однако заключены в выросты плазмолеммы.

Клеточное содержимое, которое не имеет отчетливой электронно-микроскопической структуры, принято обозначать как *матрикс*. **Цитоплазматический матрикс (цитозоль)** представляет собой сложный коллоидный раствор, содержащий различные биополимеры (белки, полисахара) и микромолекулы (ионы, простые органические и неорганические соединения). В *ядерном матриксе* присутствуют белки и нуклеиновые кислоты, которые участвуют в хранении, реализации и передаче генетической информации. Цитозоль относится к тиксотропным гелям, которые под воздействием внешних условий (температура, давление) или внутренних факторов (полимеризация-деполимеризация макромолекул) могут менять агрегатное состояние и переходить в менее вязкую фазу — золь.

В организме разные клетки постоянно взаимодействуют. Клетки с аналогичными чертами строения, общими функциями и, нередко, с общим источником развития формируют ткани (гл. 8). Определение ткани достаточно условно. Так, клетки соединительной ткани могут быть разного происхождения и разного фенотипа, но объединяться для выполнения общей поддерживающей и вспомогательной функции. Эпителиальная ткань может развиваться из различных источников — экто-, энто- и мезодермы. Однако и в организме в целом, и в пределах одной ткани характер взаимодействия клеток может быть различным. Клетки, разобщенные значительным расстоянием, взаимодействуют посредством сигнальных молекул через кровь или через межклеточное вещество (**внеклеточный матрикс**). Тесно прилегающие друг к другу клетки осуществляют связь посредством компонентов плазмолеммы (*молекул адгезии, рецепторов*), часто формируя специальные структуры — **клеточные соединения** или **контакты**. Клетки крови и фибробласты обычно живут как отдельные единицы, а эпителиальные клетки способны существовать только в составе многоклеточных структур — пластов или групп, в которых они связаны контактами с клетками-соседями. Одни клетки интенсивно делятся, другие очень быстро теряют эту способность к размножению.

Наверное, не будет большим преувеличением сказать, что многообразие клеток в многоклеточном организме позволяет найти любые мыслимые варианты строения и особенности функционирования. Однако при обсуждении этого многообразия следует принимать во внимание два принципиально важных момента. Во-первых, клетки не могут делать того, что противоречит законам термодинамики или природе составляющих их компонентов. Во-вторых, все многообразие функций и задач, которые выполняют клетки в составе многоклеточного организма, основано на некоторых ключевых или кардинальных функциях, которые можно обозначить как базовые функции. Без таких функций, присущих практически любому типу клеток, невозможно само существование клетки как единицы живого. К числу базовых функций можно отнести:

- взаимодействие клеток со средой;
- синтез белка;
- клеточное движение;
- производство энергии;
- размножение клеток.

Некоторые базовые функции (например, энергопродукция) необходимы для жизнедеятельности и поэтому осуществляются постоянно. Напротив, такая функция, как размножение, выполняется лишь в определенные периоды *жизненного цикла клетки* или в определенные периоды развития организма. Хотя осуществление базовых функций связано с преимущественной деятельностью какой-

либо органеллы или группы органелл, сами функции не являются элементарными. В каждом случае это сложный процесс, в который клетка вовлекается как целое и для участия в котором привлекаются все необходимые механизмы. Например, в клеточном движении участвуют не только компоненты сократительного аппарата (цитоскелет), развивающие необходимые усилия, но и плазмолемма, формирующая органеллы движения (ламеллоподии) и обеспечивающая прикрепление к субстрату, и митохондрии, снабжающие клетку энергией, и аппарат синтеза, поставляющий в необходимых случаях сократительные белки, и т.д. Тем не менее при обсуждении каждой базовой функции уместно сконцентрировать внимание на описании именно тех органелл, участие которых является решающим или безусловным.

Электронная микроскопия, особенно в ее современных модификациях, является действенным инструментом изучения не только морфологии клетки, но и ее функций. В любом случае анализ изображений служит той основой, на которой строятся заключения. Очевидно, что вопрос о том, как же получают эти изображения и как их можно интерпретировать, является одним из ключевых вопросов исследования или обучения. Поэтому мы сочли необходимым предварить конкретное описание функциональной морфологии клетки небольшой главой, в которой приводится краткое описание методов электронно-микроскопического анализа.