

## ВВЕДЕНИЕ

### ПРОИСХОЖДЕНИЕ КЛЕТКИ

(Презентация Введение.pdf)

Считается, что первые клетки образовались в ходе последовательных случайных событий. Вероятно, сначала в атмосфере Земли преобладали газы, выделяемые многочисленными в то время вулканами, в основном азот с довольно большим количеством углекислоты и водяного пара. Молекулы этих трех веществ содержат элементы углерод, кислород, водород и азот, из которых на 98% состоят ныне живущие организмы. Здесь же, по-видимому, присутствовали сероводород, аммиак и метан. Однако газообразного кислорода, который сейчас составляет 21% нашей атмосферы, не было до тех пор, пока не появились и не начали фотосинтезировать живые организмы. Таким образом, первые этапы эволюции живого связаны с анаэробной (бескислородной) средой.

Сквозь тонкий слой атмосферы Солнце обрушивало на жесткую голую поверхность юной Земли свет, тепло и ультрафиолетовую радиацию. Пока кора планеты остывала и стабилизировалась, над ней бушевали мощные ураганы, сопровождаемые вспышками молний и выделением электрической энергии. Энергию испускали и радиоактивные вещества, а расплавленные породы и кипящая вода извергались из глубин Земли на ее поверхность. В этом гигантском тигле простые молекулы атмосферных газов разрывались и превращались в более крупные и сложные молекулы. Ультрафиолет, заливающий поверхность планеты, разрушал и те и другие, вызывая образование новых соединений.

Согласно современным гипотезам, вещества, возникавшие в первичной атмосфере, в основном вымывались из нее ливнями и накапливались в океанах, размеры которых увеличивались по мере остывания Земли. Были проведены эксперименты с газами, предположительно входившими в состав этой атмосферы, в условиях, считающихся близкими к господствовавшим в то время (рис. 2). В этих экспериментах получены сложные органические молекулы, сходные с основными компонентами биологических структур. Земные океаны превращались во все более концентрированный раствор таких веществ.

Некоторые органические молекулы имеют тенденцию собираться вместе. В первичном океане эти скопления, вероятно, приобретали форму капель, похожих на образуемые маслом в воде. Такие капли, по-видимому, и были предшественниками примитивных клеток — первых форм живого. Согласно современным теориям, эти органические молекулы служили также источником энергии для первых организмов. Примитивные клетки или клеткоподобные структуры могли получать ее, используя имеющиеся в изобилии химические соединения. По мере развития и усложнения организмы становились все более самостоятельными, приобретая способность расти, размножаться и передавать свои признаки следующим поколениям.

Клетки, которые удовлетворяют свои энергетические нужды, потребляя органические соединения из окружающей среды, называются гетеротрофами. Соответственно гетеротрофным является организм, зависящий от внешнего источника органических молекул. К этой группе сейчас относятся все животные и грибы, а также многие одноклеточные, например большинство бактерий.

По мере увеличения численности примитивных гетеротрофов запас сложных молекул, от которых зависело их существование, накапливавшийся в течение миллионов лет, начал истощаться. Органики за пределами клеток становилось все меньше, и между ними началась

конкуренция. Под ее давлением клетки, которые могли эффективно использовать ставшие ограниченными источники энергии, получили по сравнению с другими больше шансов выжить. С течением времени в результате длительного медленного процесса вымирания (элиминации) наименее приспособленных возникли организмы, способные создавать собственные богатые энергией молекулы из простых неорганических веществ.

Они называются автотрофами, что означает по-гречески «самостоятельно питающиеся». Без появления этих первых автотрофов жизнь на Земле прекратилась бы. Наиболее преуспевающими оказались автотрофы, у которых появилась система для непосредственного использования солнечной энергии, т. е. фотосинтеза. Первые фотосинтезирующие организмы были намного проще современных растений, но уже значительно сложнее, чем примитивные гетеротрофы. Для поглощения и использования солнечной энергии потребовалась особая, улавливающая световую энергию пигментная система и сопряженная с ней система запасаания этой энергии в связях органических молекул.

Доказательства существования фотосинтезирующих организмов были найдены в породах возрастом 3,4 млрд. лет, т. е. на 100 млн. лет более молодых, чем те, в которых обнаружены первые ископаемые свидетельства жизни на Земле. Однако можно быть почти уверенным в том, что и жизнь, и фотосинтез появились значительно раньше. По-видимому, не приходится сомневаться и в более раннем возникновении гетеротрофов. С появлением автотрофов поток энергии в биосфере приобрел современные черты: лучистая энергия улавливается фотосинтезирующими организмами, а от них передается всем остальным живым существам.

До того как атмосфера стала аэробной, существовали только лишённые ядерных оболочек прокариотические клетки, генетический материал которых не организован в сложные хромосомы. Прокариот называют также «бактериями». Все виды организмов, жившие на Земле ранее примерно 1,5 млрд. лет тому назад, были гетеротрофными или автотрофными бактериями. Согласно палеонтологическим данным, увеличение концентрации свободного кислорода сопровождалось появлением первых эукариотических клеток, имеющих ядерные оболочки, особо устроенные хромосомы и ограниченные мембранами органеллы. Эукариотические организмы, отдельные клетки которых обычно значительно крупнее бактериальных, возникли около 1,5 млрд. лет назад, а многочисленными и разнообразными стали примерно 1 млрд. лет назад. Все живые существа, кроме бактерий, состоят из одной или многих эукариотических клеток. **Рис. Циферблат биологической эволюции.**

## ВОЗНИКНОВЕНИЕ КЛЕТОЧНОЙ ТЕОРИИ

В XVII в. английский врач Роберт Гук, используя микроскоп собственной конструкции, заметил, что пробка и другие растительные ткани состоят из маленьких ячеек, разделенных перегородками. Он назвал эти ячейки клетками. В современном значении это слово стали употреблять только 150 лет спустя. В 1838 г. немецкий ботаник Маттиас Шлейден пришел к выводу, что все растительные ткани имеют клеточное строение. На следующий год зоолог Теодор Шванн подтвердил наблюдение Шлейдена на тканях животных и предположил, что клетка — основа жизни. Создание клеточной теории — значительный успех биологии, поскольку она подразумевает единство всех живых систем и объединяет различные направления биологии, изучающие разнообразные организмы. В 1858 г. известный патолог Рудольф Вирхов сделал общее заключение, что клетки могут появляться только от других клеток: «Где существует клетка, там должна быть и предшествующая клетка, точно так, как животное происходит только от животного, а растение только от растения.

...Над всеми живыми формами, будь то организмы животных или растений, или их составные части, господствует вечный закон непрерывного развития». Концепция Вирхова с точки зрения эволюции приобретает еще большую значимость. Существует непрерывная связь между современными клетками — и организмами, в состав которых они входят, — и примитивными клетками, которые впервые появились на Земле по крайней мере 3,5 млрд. лет назад.

## **КЛЕТОЧНАЯ ТЕОРИЯ: ВЧЕРА И СЕГОДНЯ**

Хотя клетка была открыта во второй половине 17 века, особенно сильно изучение клетки развернулось во второй половине 19 века в связи с созданием клеточной теории. Клеточный уровень исследования сделался ведущим принципом важнейших биологических дисциплин. В биологии оформился новый раздел - цитология. Объектом изучения цитологии являются клетки многоклеточных организмов, а также организмы, тело которых представлено одной клеткой. Теоретической базой цитологии является клеточная теория. Клеточная теория была сформулирована в 1838 году Т. Шванном, хотя первые два положения клеточной теории принадлежат М. Шлейдену, который занимался изучением клеток растений. Т. Шванн - известный специалист по строению клеток животных в 1838 году, опираясь на данные работ М. Шлейдена и результаты своих собственных исследований, сделал следующие выводы:

1. Клетка это наименьшая структурная единица живых организмов.
2. Клетки образуются в результате деятельности живых организмов.
3. Клетки животных и растений имеют больше сходств, чем различий.
4. Клетки многоклеточных организмов связаны между собой структурно и функционально.

Дальнейшее изучение строения и жизнедеятельности позволило узнать о ней много нового. Этому способствовало совершенствование микроскопической техники, методов исследования и приход в цитологию многих талантливых исследователей. Было детально изучено строение ядра, проведен цитологический анализ таких важнейших биологических процессов как митоз, мейоз, оплодотворение. Стало известной микроструктура самой клетки. Были открыты и описаны органоиды клетки. Программа цитологических исследований 20 века поставила задачу выяснить и точнее разграничить свойства клетки. Отсюда особое внимание стало уделяться изучению химического состава клетки и механизма поглощения клеткой веществ окружающей среды. Все эти исследования позволили умножить и расширить положения клеточной теории, основные постулаты которой в настоящее время выглядят следующим образом:

1. Клетка - основная и структурная единица всех живых организмов.
2. Клетки образуются только из клеток в результате деления.
3. Клетки всех организмов сходны по своему строению, химическому составу, основным физиологическим функциям.
4. Клетки многоклеточных организмов образуют единый функциональный комплекс.
5. Клетки высших растений и животных образуют функционально связанные группы — ткани; из тканей сформированы органы, которые составляют организм.

## **КЛЕТОЧНЫЙ ЦИКЛ**

Живая клетка проходит ряд последовательных событий, составляющих клеточный цикл. Продолжительность цикла варьирует в зависимости от типа клетки и внешних факторов,

например температуры или обеспеченности питательными веществами. Цикл: интерфаза и 4 фазы митоза.

#### **Интерфаза (рис 4)**

Интерфазу, период между двумя последовательными митотическими делениями, когда-то рассматривали как «фазу покоя». Однако это оказалось не так. Интерфазу можно разделить на три периода, обозначаемые G1, S и G2. Период G1 (от англ. gap — промежуток) начинается после митоза; в это время увеличивается количество цитоплазмы, включая различные органеллы. Кроме того, согласно современной гипотезе, в период G1 синтезируются вещества, которые либо стимулируют, либо ингибируют период S и остальную часть цикла, определяя, таким образом, произойдет ли вообще деление клетки.

Период S (от англ. synthesis — синтез) следует за периодом G1 в это время происходит удвоение генетического материала (ДНК). В период G2, который следует за периодом S, формируются структуры, непосредственно участвующие в митозе, например компоненты нитей веретена.

Некоторые клетки проходят неограниченный ряд клеточных циклов. К ним относятся одноклеточные организмы и некоторые клетки зон активного роста (меристем). Ряд специализированных клеток после созревания теряет способность к размножению. Третья группа клеток, например образующих раневую ткань (каллус), сохраняет способность делиться только в специальных условиях.

## **РАЗМЕРЫ КЛЕТОК**

Клеткам присуща еще одна важная структурная особенность-все они относительно малы (иначе и не может быть). Обычно в лабораторных условиях химические реакции проводят в сосудах, объем которых составляет десятки миллилитров или даже литры. Содержимое таких реакционных сосудов должно постоянно тщательно перемешиваться, с тем чтобы скорость реакции не лимитировалась скоростью диффузии реагирующих молекул. В живых же клетках биохимические реакции протекают в компартментах («отсеках») микроскопически малого объема. Например, объем клетки бактерии *E.coli* составляет всего лишь  $2 \cdot 10^{-12}$  миллилитра. Для того чтобы ясно представить себе, какое значение имеет величина клетки с точки зрения химических аспектов ее жизнедеятельности, необходимо сначала познакомиться с размерами биомолекул и клеток. Как указано в **табл.1**, в качестве единиц длины при определении размеров клеток и их компонентов в настоящее время используются нанометр (нм) и микрометр (мкм). Хотя старые единицы, такие, как ангстрем или микрон, применяются все реже, их также следует знать. Многие бактериальные клетки достигают в длину 2 мкм, а большинство клеток высших животных - 20 или 30 мкм.

Может возникнуть вопрос: почему живые клетки имеют именно такие размеры? Почему нет клеток, которые были бы значительно меньше или значительно больше известных нам клеток? Оказывается, для этого есть важные причины. Самая маленькая жизнеспособная клетка-микроорганизм *Mycoplasma*-не может быть намного меньше, чем она есть, просто из-за того, что молекулы, из которых она построена, имеют фиксированную величину, задаваемую размерами атомов углерода, водорода, кислорода и азота. Для обеспечения жизнедеятельности клетки необходимо, чтобы она содержала хотя бы минимальное число различных биомолекул. Поэтому, если бы клетки были меньше, они должны были быть построены из более мелких атомов или молекул. С другой стороны, клетки, вероятно, не могут быть намного больше, чем они есть, просто потому, что в этом случае скорости метаболических процессов могли бы лимитироваться скоростью диффузии молекул питательных веществ внутри клетки, что ограничило бы возможности регуляции метаболизма. Максимальные размеры клеток зависят, таким образом, от основных законов физики, определяющих скорость диффузии молекул,

растворенных в водной среде. Действительно, в наиболее крупных клетках цитоплазма разделена на структуры меньших размеров, клеточные органеллы, в значительной мере для того, чтобы облегчить возможность быстрых взаимодействий между специфическими молекулами за счет сокращения пути, который они преодолевают, прежде чем сталкиваются и вступают в реакцию друг с другом. Вполне понятно, что одна из причин, по которой клетки имеют малые размеры, состоит в том, что им приходится обходиться без электрических или механических перемешивающих устройств. Другая причина связана с существованием оптимального соотношения между поверхностью и объемом клеток. Благодаря тому что площадь поверхности клетки относительно велика по сравнению с ее объемом, в клетку проникает большее число молекул питательных веществ в единицу времени. В результате несложных вычислений можно убедиться в том, что с увеличением диаметра сферы отношение площади ее поверхности к объему резко снижается.

## **ПРОКАРИОТИЧЕСКИЕ И ЭУКАРИОТИЧЕСКИЕ КЛЕТКИ**

Наиболее просто устроенные мельчайшие клетки, имеющие самое древнее происхождение, носят название прокариоты; они представлены различными видами одноклеточных микроорганизмов - бактерий. Прокариоты были первыми клетками, возникшими в процессе биологической эволюции: ископаемые остатки этих клеток, возраст которых составляет более 3 млрд. лет, были найдены в древних сланцах в Африке, а также в Австралии. Эукариотические клетки, возникшие, вероятно, на 1 млрд. лет позднее прокариот, характеризуются значительно большими размерами, более сложной организацией, необычным разнообразием и способностью к дифференцировке. Именно из таких клеток состоят все многоклеточные животные, растения и грибы. Термины «прокариот» и «эукариот» происходят от греческого слова *καρυον* («орех» или «зерно»). Прокариот означает «до ядра», а эукариот-с «хорошо оформленным ядром». В прокариотической клетке генетический материал локализован в довольно неупорядоченном, не окруженном мембраной ядерном тельце, или нуклеоиде. Эукариотическая клетка, напротив, содержит высокоорганизованное, очень сложное ядро, окруженное ядерной оболочкой, состоящей из двух мембран. Рассмотрим теперь прокариотические и эукариотические клетки несколько подробнее.

Типичные эукариотические клетки значительно крупнее, чем прокариоты. Например, гепатоциты, основные клетки печени высших животных, имеют диаметр 20-30 мкм, тогда как диаметр бактерий не превышает 1-2 мкм. Однако важен не столько линейный размер клеток, сколько их объем, который у большинства эукариотических клеток в 1000-10 000 раз больше, чем у бактерий. У некоторых эукариотических клеток, например у неоплодотворенного куриного яйца, размеры намного больше указанных выше, хотя почти весь объем такой клетки заполнен питательными веществами, необходимыми для роста эмбриона. Есть также необычайно длинные эукариотические клетки: так, длина отдельных двигательных нейронов человека может превышать 1 м. Однако наиболее характерная особенность эукариотических клеток-это наличие оформленного, окруженного парой мембран ядра со сложной внутренней структурой. Подобно прокариотам, эукариотические клетки также могут делиться неполовым путем, но это происходит с помощью значительно более сложного процесса, называемого митозом. Половые клетки (гаметы) эукариотических организмов способны к сложной половой конъюгации, сопровождаемой обменом генами. Еще одно важное различие между эукариотами и прокариотами состоит в том, что эукариотические клетки, кроме организованного ядра, содержат целый ряд других ограниченных мембранами внутриклеточных органелл, таких, как митохондрии,

эндоплазматический ретикулум и тельца Гольджи. Каждая из этих органелл выполняет специфические функции в метаболизме и жизнедеятельности клетки.

Все высшие животные, растения и грибы состоят только из эукариотических клеток. К эукариотам относятся также многие одноклеточные организмы – различные виды простейших, диатомовые водоросли, эвгленовые, дрожжи и миксомицеты.

Благодаря тому что эукариотические клетки содержат значительно больше генетического материала и часто претерпевают половую конъюгацию, при которой может происходить обмен генами, эукариотические формы жизни в большей степени способны к дифференцировке и специализации по сравнению с прокариотами. Именно этим объясняется тот факт, что существуют миллионы различных видов эукариотических организмов, тогда как число видов прокариот не превышает нескольких тысяч. С другой стороны, прокариотические организмы значительно лучше переносят изменения условий внешней среды и существенно быстрее размножаются, что позволяет им выживать в весьма неблагоприятных условиях.

Выше уже шла речь о том, что для клеток, как правило, выгодно иметь большую площадь поверхности (по отношению к объему) с тем, чтобы скорость протекающих в них метаболических процессов не лимитировалась скоростью поступления питательных веществ и кислорода внутрь клеток. В случае эукариот эта проблема решается путем комбинации двух факторов. Прежде всего, скорость метаболизма в большинстве эукариотических клеток значительно ниже, чем в прокариотических, поскольку для сохранения вида прокариотам требуется максимально возможная скорость роста и размножения клеток. Для роста необходима энергия, поступающая в клетку либо в виде питательных веществ, либо в форме поглощенной ею энергии света; поэтому для обеспечения максимальной эффективности усвоения питательных веществ или улавливания энергии света прокариоты должны иметь большую площадь поверхности клеточной мембраны по отношению к объему клетки. Что же касается эукариотических клеток, то у них нет такой настоятельной необходимости быстро расти и делиться, и потому их энергетические потребности обычно не столь велики.

Вместе с тем эукариотические клетки характеризуются специфическими структурными особенностями, обеспечивающими максимальное отношение площади поверхности клетки к объему. Так, нервные клетки, в которых интенсивность метаболизма относительно высока, имеют длинную и узкую форму и соответственно большую площадь поверхности. Форма других клеток может быть весьма разветвленной или звездообразной, однако чаще всего площадь поверхности клетки увеличивается благодаря образованию на ней многочисленных складок или пальцеобразных отростков (так называемых микроворсинок) клеточной мембраны.

Клеточная мембрана имеет отнюдь не гладкую, а весьма неровную поверхность. Микроворсинки есть у многих животных клеток и, в частности, у клеток, выстилающих внутренний просвет тонкого кишечника, по которому молекулы питательных веществ должны проходить с высокой скоростью в ходе усвоения переваренной пищи. **(Рис.5)**

С внешней стороны плазматической мембраны многие клетки животных тканей имеют тонкую гибкую клеточную оболочку. В ней содержится большое число разнообразных полисахаридных, липидных и белковых молекул, расположенных на наружной стороне плазматической мембраны. На поверхности клетки находится много различных молекулярных структур, принимающих и распознающих внешние сигналы. К их числу относятся участки распознавания клеток, при помощи которых однотипные клетки узнают друг друга и прикрепляются одна к другой, образуя структуру специфических тканей. На поверхности многих жи-

вотных клеток имеются также рецепторные участки, связывающие различные гормоны. Гормоны-это химические посредники, секретируемые определенными клетками в кровь; они

регулируют активность других клеток в каком-то ином месте организма. Связываясь с рецепторными участками на поверхности клетки-мишени, молекулы гормонов стимулируют определенный аспект клеточной активности. Другие специфические участки на поверхности животных клеток могут распознавать и связывать некоторые чужеродные для данных клеток белки. Связывание чужеродных белков с такими участками вызывает ответные реакции клеток, в результате чего развивается аллергия. Эти же специфические участки отвечают за отторжение чужеродных для данного реципиента тканей и органов после их хирургической пересадки. Таким образом, поверхность многих животных клеток представляет собой поистине сложную мозаику, составленную из различных чувствительных молекулярных «антенн», при помощи которых клетки общаются с внешним миром и отвечают на воздействие специфических агентов, присутствующих в окружающей среде. В клеточной оболочке содержатся олигосахаридные цепи различных типов. Клетки, выстилающие кишечник, окружены очень толстой, богатой углеводами оболочкой, получившей название гликокаликса, или пушистой оболочки. Олигосахариды таких клеточных оболочек относятся в основном к специфическим гликопротеинам клеточных мембран. Помимо гликопротеинов в этих мембранах имеются и другие гибридные молекулы с углеводными группами, а именно гликолипиды. К числу наиболее полно изученных мембранных гликопротеинов относится гликофорин, присутствующий в мембране эритроцитов. Гликофорин содержит около 50% углеводов в форме длинной полисахаридной цепи, ковалентно присоединенной к одному из концов полипептидной цепи. Полисахаридная цепь выступает наружу с внешней стороны клеточной мембраны, тогда как полипептидная цепь погружена внутрь мембраны. К мембранным гликопротеинам относится также фибронектин. Считают, что фибронектин способствует связыванию клеток друг с другом.

## ФУНКЦИИ МЕМБРАН

Сейчас уже ясно, что мембраны выполняют многочисленные сложные динамические функции и обладают рядом замечательных биологических свойств: следовательно, их нельзя рассматривать ни как простые инертные оболочки, ограничивающие содержимое клеток, ни как статичные, неизменяющиеся структуры. Большинство мембран содержит **ферменты** одни из которых взаимодействуют с субстратами, находящимися с наружной стороны мембраны, а другие – с субстратами внутри ограниченного мембраной пространства. Во внутренней мембране митохондрий и в тилакоидной мембране хлоропластов локализована сложная система из многочисленных ферментов и других белков. Как правило, в мембраны включены также транспортные системы, которые обеспечивают перенос специфических молекул питательных органических веществ, например глюкозы и позволяют определенным неорганическим ионам проникать внутрь клетки, а продуктам жизнедеятельности клетки – выходить из нее. Регулируя поток веществ внутрь клетки и из нее, такие транспортные системы способствуют поддержанию постоянства внутриклеточной среды. Поверхность мембран несет также электрически заряженные группы, которые помогают поддерживать разность электрических потенциалов на мембране. Это особенно важно в случае нервных клеток, способных передавать импульсы в форме очень быстрых волнообразных изменений электрических свойств мембраны вдоль вытянутого тела клетки или аксона. Мембраны клеток самопроизвольно восстанавливают свою целостность: если их проткнуть или механически разрушить, они автоматически в течение короткого времени вновь замыкаются («запечатываются»). На внешней поверхности мембран имеются специфические распознающие участки, функции которых состоят в распознавании определенных молекулярных сигналов. Например, именно посредством мембраны некоторые бактерии воспринимают незначительные изменения концентрации питательного вещества, что

стимулирует их движение к источнику пищи; это явление носит название хемотаксиса. На внешней поверхности мембран животных клеток есть также участки, узнающие другие клетки того же типа и тем самым способствующие связыванию клеток друг с другом в процессе формирования тканей. Распознающие участки еще одного типа служат специфическими рецепторами гормонов. Так, определенные участки на поверхности клеток печени и мышц распознают и связывают такие гормоны, как инсулин, глюкагон и адреналин. Связавшие гормон рецепторные участки передают через мембрану сигналы, которые поступают во внутриклеточные ферментативные системы и регулируют их активность. Кроме того, на поверхности клеток имеются особые участки, специфичные для данного индивидуума или вида – участки тканевой совместимости.