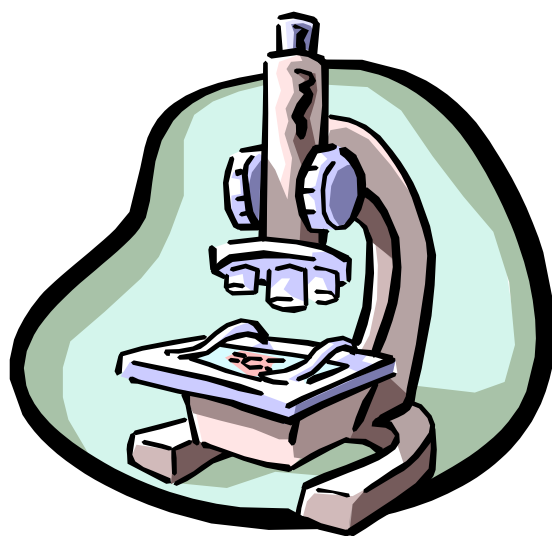


МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РФ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО ОБРАЗОВАНИЮ
ВЛАДИМИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ
УНИВЕРСИТЕТ

ОСНОВЫ ЦИТОЛОГИИ

(часть 1)

(методическая разработка для слушателей
подготовительного отделения)



Владимир
2005

ББК 28.903

Плышевская Е.В. Методическая разработка «Основы цитологии» (часть 1) - Владимир: ВГПУ, 2005. – 52 с.

Методическая разработка предназначена для слушателей подготовительного отделения на основе программы по биологии для поступающих на естественно-географический факультет, а также на факультеты коррекционной педагогики и специальной психологии, психологии, социальной педагогики.

Методическая разработка написано с учетом современных научных достижений и уровня знаний, необходимого для успешной сдачи вступительных экзаменов. Содержит достаточное количество иллюстраций и схем, повышающих уровень восприятия информации и помогающих успешному ее усвоению.

Методическая разработка может быть использовано абитуриентами в процессе подготовки к вступительным экзаменам и при прохождении студентами педагогической практики.

Составитель: Плышевская Е.В. – кандидат биол. наук, ассистент.

Ответственный редактор: Суворов В.В. – заслуженный работник высшей школы РФ, заведующий кафедрой анатомии, физиологии человека ВГПУ, доктор биол. наук, профессор.

Рецензент: Новикова С.И. – кандидат биол. наук, доцент.

Печатается по решению редакционно-издательского совета ВГПУ

© Владимирский государственный педагогический университет, 2005

Клеточная теория

Этапы становления клеточной теории

Годы	Ученые	Достижения
I этап – зарождение понятия «клетка»		
1609 г.	Г. Галилей	Изготовил первый микроскоп
1651 г.	В. Гарвей	Сформулировано положение: “Все живое из яйца”.
1661 г.	М. Мальпиги	Открыл капилляры, соединяющие артерии и вены; изучал анатомическое строение растений, открыл проводящие элементы (проводящие ткани) растений.
1674 г.	А. Левенгук	Совершенствовал микроскопическую технику; открыты бактерии и простейшие.
1676 г.	А. Левенгук	Описал пластиды растений и хроматофоры водорослей.
1677 г.	А. Левенгук	Впервые увидел сперматозоид человека.
1828 г.	К. М. Бэр	Открыл яйцеклетку млекопитающих; установил, что все многоклеточные организмы начинают свое развитие из одной клетки и этой клеткой является зигота; доказал, что клетка не только единица строения, но и единица развития; сформулировал закон зародышевого сходства.
1831 г.	Р. Броун	Описал клеточное ядро; сравнивал растительную и животную клетку и сделал вывод об общности строения.
II этап – возникновение клеточной теории		
1838 г.	М. Шлейден, Т. Шванн	Доказали, что ядро – обязательный компонент всех клеток; сделали выводы о единстве строения растительных и животных организмов; обобщили знания о клетке, сделав вывод, что «клетка – единица строения, функционирования, развития в живых организмах».
1839 г.	Т. Шванн	Сформулировал клеточную теорию.
III этап – дальнейшее развитие клеточной теории		
1858 г.	Р. Вирхов	Сформулировал положение: “Каждая клетка из клетки”; число клеток увеличивается в результате их деления, вне клетки жизни нет.

Современная клеточная теория включает следующие основные положения:

1. Клетка - основная единица строения и развития всех живых организмов, наименьшая единица живого.

2. Клетки всех одноклеточных и многоклеточных организмов сходны (гомологичны) по своему строению, химическому составу, основным проявлениям жизнедеятельности и обмену веществ.

3. Размножение клеток происходит путем их деления, т.е. каждая новая клетка образуется в результате деления исходной (материнской) клетки. Положения о генетической непрерывности относятся не только к клетке в целом, но и к некоторым из ее более мелких компонентов - к генам и хромосомам, а также к генетическому механизму, обеспечивающему передачу вещества наследственности следующему поколению.

4. В сложных многоклеточных организмах клетки специализированы по выполняемой ими функции и образуют ткани; из тканей состоят органы, которые тесно связаны между собой и подчинены нервным и гуморальным системам регуляции.

Значение клеточной теории:

- ✓ сыграла большую роль в формировании материалистического мировоззрения в области естествознания;
- ✓ обосновала единство клеточной организации и общности строения растений и животных;
- ✓ сыграла роль в развитии всех разделов биологии, в частности гистологии, эмбриологии, физиологии клетки, генетики, эволюционного учения;
- ✓ клеточная теория помогла понять основные закономерности живой природы.

Методы изучения клетки

Световая микроскопия. 1. *Фазово-контрастная микроскопия* – позволяет резко повысить контрастность изображения объекта.

2. *Поляризационная микроскопия* – в поле зрения поляризационного микроскопа в результате двойного лучепреломления («анизотропии») объекты оказываются ярко светящимися на темном фоне.

3. *Интерференционная микроскопия* – при микроскопии свет разделяется на два пучка. Один из них проходит через объект, другой – мимо него. Вследствие этого свет, прошедший через объект, испытывает фазовый сдвиг и изображение строится таким образом, что участки клетки, обладающие разной плотностью, будут отличаться друг от друга по степени контрастности.

4. *Микроскопия в темном поле* – изображение попадает в объектив в результате отражения света от объекта, благодаря чему мельчайшие частицы выглядят светящимися точками на темном фоне.

5. *Ультрафиолетовая микроскопия* – компоненты объекта, совершенно не поглощающие видимый свет, обладают специфическим поглощением УФ-лучей с определенной длиной волны, что позволяет выявить подобные вещества без всякого окрашивания.

6. *Флуоресцентная микроскопия* – метод позволяет изучить как собственную (первичную) флуоресценцию ряда веществ, так и «вторичную», вызванную окрашиванием клеточных структур флуорохромами.

Электронная микроскопия. 1. *Трансмиссионная электронная микроскопия* – изображение на флуоресцирующем экране электронного микроскопа создается при рассеивании пучка электронов объектом, причем, чем больше рассеивающая способность того или иного участка, тем более темным выглядит он на экране.

2. *Сканирующая (растровая) электронная микроскопия* – метод позволяет изучить трехмерную картину поверхности клетки в результате пробегания пучка электронов по поверхности объекта.

Метод фракционирования – дифференциальное ультрацентрифугирование. Метод основан на разделении субклеточных фракций соответственно их массе, поверхности и плотности после гомогенизации ткани или на разрушение клеточных границ различными механическими способами (рис. 1).

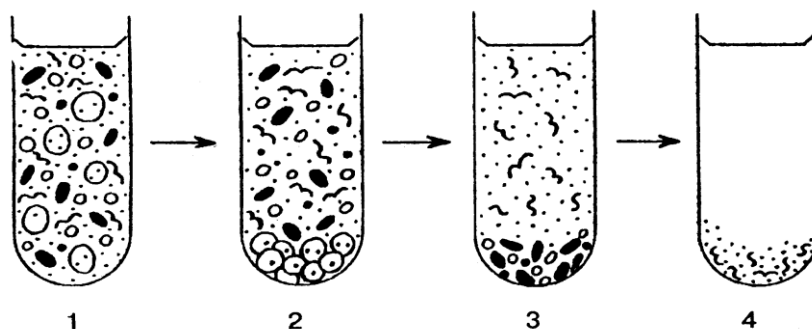


Рис. 1. Схема фракционирования клетки:

1 – гомогенат; 2 – осаждение ядер; 3 – осаждение макросомальной фракции (митохондрии, лизосомы); 4 – осаждение микросомальной фракции (мембран, микросом).

Рентгеноструктурный анализ. Позволяет изучить конфигурацию молекул белка, нуклеиновых кислот и т. д.

Витальное (прижизненное) изучение клеток. Объектом изучения являются свободноживущие простейшие организмы, клетки культуры ткани, а также клетки крови.

Изучение фиксированных клеток. Объектом являются клетки тканей, изучаемые с использованием специфической обработки и применением различных красителей.

1. *Цитохимические методы исследования* основаны на принципе специфического связывания красителей с определенными компонентами или веществами клетки.

2. *Метод авторадиографии* основан на регистрации веществ, меченных радионуклидами.

3. *Иммуногистохимические методы* применяются как для определения различных антигенов в клетках, так и для обнаружения тканевых антител.

4. *Цитоспектрофотометрия* основана на определении количества веществ в клетке и их составных элементов в зависимости от поглощения ими световых лучей определенной длины волны.

Микрохирургия. Метод позволяет выполнить с помощью специальных манипуляторов различные операции на клетке и ее органоидах.

Прижизненное окрашивание. Применяется для окрашивания живых клеток красителями в диапазоне концентраций, не вызывающих токсического эффекта.

Цитофизиологический метод. Позволяет изучить физиологические процессы на отдельных изолированных клетках — мышцы, нервные стволы, ганглии и т. д.

Метод культуры тканей. Дает возможность исследовать живые клетки, помещенные в соответствующую среду, в которой они способны к автономному росту.

Химический состав клетки

Все клетки животных и растительных организмов, а также микроорганизмов сходны по химическому составу. В клетке содержится несколько тысяч веществ, которые участвуют в разнообразных химических реакциях. Сходство в строении и химическом составе разных клеток свидетельствует о единстве их происхождения.

В химический состав клетки входят как неорганические, так и органические вещества.

Неорганические вещества клетки

В состав клетки входят более 80 химических элементов, из которых 27 выполняют определенные функции.

По количеству все химические элементы можно разделить на три группы:

1 группа – *макроэлементы* (99% всей массы клетки) – сюда относятся: водород, азот, кислород, углерод, натрий, калий, кальций, железо, фосфор, сера, хлор;

2 группа – *микроэлементы* (от 0, 0001 до 0, 0000001%) – это тяжелые металлы: кобальт, никель, цинк, молибден, а, кроме того, йод, бром;

3 группа – *ультрамикроэлементы* (менее 0,0000001%) – это радий, бериллий, цезий, золото.

Выделяют особую группу – *биогенные химические элементы* – элементы, входящие в состав клеток живых организмов и выполняющие определенные биологические функции:

Физиологическая роль минеральных ионов

Минеральные ионы	Физиологическая роль
Натрий	Участвует в процессе возбуждения клеток, в поддержании осмотического давления и рН среды, влияет на работу почек.
Кальций	Структурный компонент в тканях зубов и костей. Необходим при свертывании крови., синаптической передаче.
Калий	Необходим для возбуждения нервных клеток, проведения импульсов, сокращения мышц, в том числе, миокарда и других клеток.
Хлор	Участвует в поддержании рН желудочного сока, также играет роль в процессе возбуждения и торможения в нервных клетках.
Фосфор	Структурный компонент костей и зубов, входит в состав АТФ и клеточных мембран в виде фосфолипидов.
Железо	Структурный компонент гемоглобина крови, находится в составе ферментов окислительного фосфорилирования (цитохромы).
Йод	Необходим для нормальной деятельности щитовидной железы.
Медь	Играет роль в процессе всасывания железа, образовании гемоглобина.
Фтор	Структурный компонент зубной ткани.
Магний	Входит в состав коферментов, для функционирования мышечной, нервной и костной ткани.
Сера	Входит в состав аминокислот, белков (инсулин) и витаминов (В ₁ , Н).
Цинк	Важнейший компонент ферментов, необходим для нормального роста.
Кобальт	В составе витамина В ₁₂ .

Важнейшим компонентом является вода. Содержание воды в клетке в среднем 80%. Чем интенсивнее обмен веществ, тем больше воды в клетках. Например, в клетках эмбриона – 95%, в клетках ребенка – 80%, в клетках пожилых людей – 60%. Если организм теряет 20% воды, то насту-

пает смерть. Биологическая роль воды определяется особенностью ее молекулярной структуры, полярностью молекул воды. Молекула воды представляет собой диполь, где наиболее электроотрицательный атом кислорода перетягивает электроны водорода и других элементов, способствуя, таким образом, электростатическому притяжению (взаимодействию). Образуются водородные связи. Этим объясняется способность воды к ориентированию в электрическом поле и присоединению к различным молекулам и участкам молекул, несущим заряд, с образованием гидратов. Молекулы воды вызывают расщепление ряда водорастворимых веществ на катионы и анионы. В результате этого ионы быстро вступают в химические реакции. Таким образом, полярность воды и способность образовывать водородные связи делают воду хорошим растворителем для огромного количества органических и неорганических веществ.

Биологическое значение воды:

1. Вода – как растворитель. Реакционная способность растворенного вещества возрастает, поэтому все химические реакции в клетке идут только в растворах. Вещества проникают в клетку в растворенном виде.

Вещества, хорошо растворимые в воде, называются *гидрофильными* веществами (греч. “гидрос” - вода, “филео” - люблю). Жиры, клетчатка и другие вещества плохо или вовсе не растворяются в воде, их называют *гидрофобными* (греч. “гидрос” - вода, “фобос” - страх, ненависть). Гидрофильность объясняется наличием групп атомов, способных вступать с молекулами воды в электростатическое взаимодействие или образование с ними водородных связей. Гидрофильные вещества - это соли, углеводы, белки, низкомолекулярные органические соединения. Многие жиры – гидрофобны. Гидрофобные вещества входят в состав клеточных мембран, обуславливая их полупроницаемость.

Существуют также *амфипатические* соединения, например липиды. Это промежуточные соединения, которые содержат как гидрофильные (атомы кислорода сложноэфирной группировки, образующие связь между глицерином и жирной кислотой), так и гидрофобные (углеводородная цепь жирной кислоты) группы.

2. Вода – как реагент. Вода является непосредственным участником химических реакций, протекающих в клетке. Реакции гидролиза жиров, белков, углеводов происходят в результате взаимодействия их с водой.

3. Вода – терморегулятор. За счет хорошей теплопроводности и большой теплоемкости воды, при изменении температуры окружающей среды, внутри клетки температура остается неизменной или ее колебания оказываются значительно меньшими, чем в окружающей клетку среде.

4. Высокая теплота испарения воды – это способность молекул воды при испарении уносить с собой значительное количество тепла, охлаждая организм. Испарение наблюдается у растений при транспирации, у крокодилов – тепловая одышка, у млекопитающих – потоотделение.

5. Транспортная функция. Передвижение по организму воды с растворенными веществами позволяет переносить последние, доставляя их к различным частям организма (кровь у животных; флоэмный и ксилемный сок у растений). Вода принимает участие в удалении ненужных продуктов из организма.

Роль воды в жизни растений:

- поддержание осмотического давления клеток;
- среда, в которой происходит оплодотворение, размножение, развитие;
- распространение семян, плодов, гамет;
- участвует в фотосинтезе;
- обеспечивает транспирацию;
- обеспечивает прорастание семян.

Роль воды в жизни животных:

- опорная функция (гидростатический скелет);
- защитная функция (слезная жидкость, суставная жидкость);
- среда, в которой происходит оплодотворение, размножение, развитие.

Органические вещества клетки

Из органических веществ клетки на первом месте по количеству и значению стоят **белки**. В состав всех белков входят атомы углерода (50-55%), кислорода (19-22%), азота (15-19%), водорода (до 7%); во многие белки входят еще атомы серы (0,2-2,4%), а в некоторые – атомы металлов железа, цинка, меди.

Белки составляют 50-80% от сухой массы клетки. Белки обладают определенными свойствами:

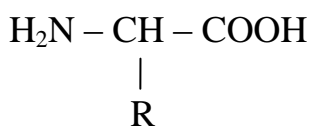
- большая молекулярная масса: молекулярная масса альбумина - одного из белков яйца – 36 000, гемоглобина – 152 000, миозина (одного из белков мышц) – 500 000.
- имеют большие размеры (макромолекулы); составлены из повторяющихся сходных по структуре низкомолекулярных соединений, ковалентно связанных между собой, которые называются мономерами. Поэтому белки являются полимерами.

Если обозначить мономер буквой А, то структуру полимера можно изобразить так: А-А-А-А-А. Это регулярные полимеры. Большинство природных и искусственных (полиэтилен, лавсан, капрон и др.) полимеров имеют такую структуру.

Белки же относятся к нерегулярным полимерам. Их структуру можно представить так: А-В-В-С-С-А-В. Мономерами белков являются аминок-

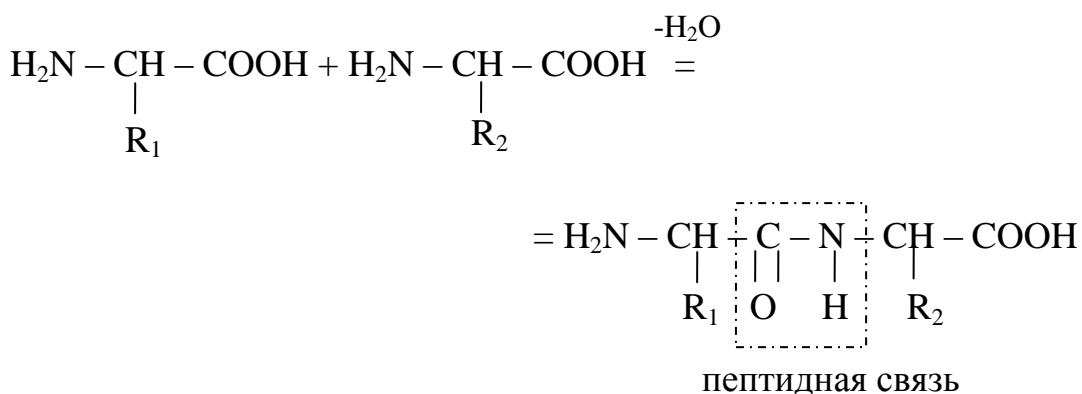
кислоты. Т.е. белки – это нерегулярные полимеры, мономерами которых являются аминокислоты.

Молекула аминокислоты имеет следующее строение:



где, NH_2 – аминогруппа, которая проявляет свойства оснований;
 COOH – карбоксильная группа, которая проявляет свойства кислот;
 R – радикал, у всех аминокислот разный.

Благодаря таким особенностям строения, аминокислоты проявляют амфотерные свойства. Этим обусловлена их способность взаимодействовать друг с другом. Соединяясь, молекулы аминокислот образуют связь между углеродом кислотной и азотом основной групп. Такие связи в данном случае будут называться пептидными.



Соединения двух аминокислот в одну молекулу называется дипептидом, трех аминокислот – трипептидом и т.д., из многих аминокислот - полипептидом.

Для белков характерна объемно-пространственная организация молекулы.

Первичная структура белка – это последовательность аминокислот в полипептидной цепи, связанных между собой пептидными связями.

Вторичная структура белка – закручивание первичной структуры за счет образования водородных связей между остатками карбоксильных и аминогрупп разных аминокислот. Может быть в виде спирали (α – структура) или складчатого слоя – «гармошки» (β – структура)

Третичная структура белка – пространственно-структурная укладка белковой молекулы с образованием шарика, или глобулы. Образуется благодаря взаимодействию радикалов, в частности радикалов аминокислоты цистеина, которые содержат серу. Атомы серы образуют так называемые

дисульфидные, или S-S, связи. Кроме этого образуются водородные, электростатические связи между электроотрицательными и электроположительными радикалами и др.

Четвертичная структура белка – функциональное объединение нескольких молекул белка, обладающих третичной структурной организацией (например, гемоглобин, инсулин, хлорофилл).

Белки термолабильны, т.е. проявляют свою активность в узких температурных рамках. При действии повышенной температуры, а также обезвоживания, изменения рН и других воздействий разрушается структурная организация белков. Вначале разрушается самая слабая структура – четвертичная, затем третичная, вторичная, и при более жестких условиях – первичная. Разрушение структурной организации белковой молекулы называется *денатурацией*.

Если изменение условий среды не приводит к разрушению первичной структуры молекулы, то при восстановлении нормальных условий среды полностью воссоздается структура белка и его функциональная активность. Такой процесс носит название *ренатурации*.

Классификация белков

I. По химическому составу:

- ✓ простые (протеины) – при расщеплении распадаются только на аминокислоты (например, альбумины, глобулины);
- ✓ сложные (протеиды) – при расщеплении распадаются на аминокислоты и на вещества небелковой природы – простетическую группу (например, гликопротеиды – белок + углевод, липопротеиды – белок + липид и др.).

II. По форме:

- ✓ глобулярные – состоят из молекулы белка, находящейся в третичной или четвертичной структуре (например гемоглобин);
- ✓ фибриллярные – белки, находящиеся во вторичной β – структуре (например, коллаген, актин, миозин).

Функции белков:

1. Пластическая (строительная) – белки участвуют в образовании всех клеточных мембран и органоидов клетки, а также внеклеточных структур.
2. Ферментативная (каталитическая). Все биологические катализаторы – ферменты – это вещества белковой природы, они ускоряют практически все биохимические реакции, протекающие в клетке.

С 1961 г. принята международная классификация, по которой все ферменты делят на однокомпонентные (состоят только из белка)

и двукомпонентные (состоят из белка - апофермента и небелкового компонента – кофермента).

Ферменты специфичны, т.е. катализируют только одну реакцию или один вид реакций. Каталитическая активность фермента определяется не всей молекулой, а только небольшим ее участком - активным центром фермента. Возможность сближения фермента и вещества происходит благодаря геометрическому соответствию структур активного центра фермента и молекулы вещества (они подходят друг к другу, как “ключ к замку”). При денатурации фермента его каталитическая активность исчезает, так как нарушается структура активного центра. Температура всегда влияет на скорость химических реакций. Для ферментативных реакций увеличение скорости реакции ограничено определенной (оптимальной) температурой. Дальнейшее повышение температуры вызывает изменения в структуре молекулы фермента, ее активность снижается, а затем прекращается. Однако некоторые ферменты микроорганизмов, обнаруженных в водах горячих природных источников, не только выдерживают температуры, близкие к точке кипения воды, но даже проявляют в этих условиях свою максимальную активность. Но и для них температурные рамки довольно узки и определяются температурой среды, в которой обитают микроорганизмы. Для большинства же ферментов температурный оптимум близок к 35-40° С.

Ферменты активны только при физиологических значениях кислотности раствора, только при такой концентрации ионов водорода, которая совместима с жизнью и нормальным функционированием клетки, органа или системы.

Ферменты могут в определенной последовательности располагаться на мембранах, катализируя определенную последовательность биохимических реакций. Они образуют так называемый ферментативный конвейер.

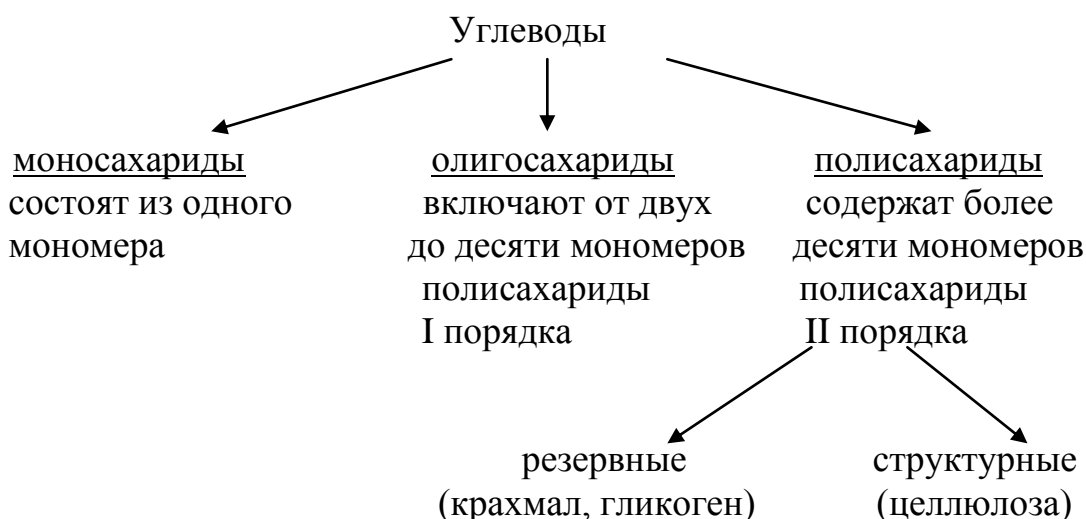
Ферменты могут узнавать конечный продукт реакции. Если его очень много, то активность начального фермента снижается, если продукта мало, то начальный фермент активизируется.

3. Двигательная функция обеспечивается специальными сократительными белками. Эти белки участвуют во всех видах движений, к которым способна клетка и организмы: мерцание ресничек и биение жгутиков у простейших, сокращение мышц у многих многоклеточных животных, движение листьев у растений и др.
4. Транспортная функция белков заключается в присоединении химических элементов (например, кислорода гемоглобином) или биологически активных веществ (гормонов) и переносе их к различным тканям и органам тела. Специальные транспортные белки перемещают РНК, синтезированные в клеточном ядре, в цито-

плазму. Широко представлены транспортные белки в наружных мембранах клеток; они переносят различные вещества из окружающей среды в цитоплазму.

5. Регуляторная функция белков заключается в том, что многие гормоны имеют белковую природу (например, гормоны гипофиза – соматотропный (гормон роста), адренкортикотропный гормон (АКТГ), инсулин). Белковые и небелковые гормоны способны изменять активность многих ферментов, усиливая или подавляя действие ферментов и тем самым, регулируя протекание физиологических процессов в организме.
6. Сигнальная функция. В поверхностную мембрану клетки встроены молекулы белков, способных изменять свою третичную структуру в ответ на действие факторов внешней среды. Так происходит прием сигналов из внешней среды и передача команд в клетку.
7. Защитная функция. Антитела, которые образуются при поступлении чужеродных веществ (антигенов) в организм являются по своей природе белками. Белки участвуют в свертывании крови (фибриноген, тромбин). В клетках человека и животных синтезируется противовирусный белок – интерферон.
8. Энергетическая функция. При полном расщеплении 1 г белка до конечных продуктов выделяется 17,6 кДж энергии. Однако в этом качестве белки используются редко.
9. Запасающая функция. Например, яичный альбумин, казеин (белок молока) используются зародышами и детенышами животных для питания.

Углеводы - органические вещества, в состав которых входит углерод, кислород, водород. Общая формула углеводов $C_n(H_2O)_m$. Отсюда и название – углеводы. По количеству они составляют самый большой процент органического вещества на Земле. Углеводы составляют около 1% массы сухого вещества в животных клетках (в клетках печени и мышц - до 5%). Растительные клетки очень богаты углеводами: в высушенных листьях, семенах, плодах, клубнях картофеля, например, их почти 90%.



Моносахариды - бесцветные вещества, хорошо растворимые в воде, обладают приятным сладким вкусом. В зависимости от числа углеродных атомов, входящих в молекулу углевода, различают триозы (содержат 3 атома углерода), тетрозы - 4 атома углерода, пентозы - 5 атомов углерода, гексозы - 6 атомов углерода. Из триоз имеют важное значение молочная и пировиноградная кислоты; из тетроз - эритроза (промежуточный продукт фотосинтеза); из пентоз - дезоксирибоза и рибоза, входящие в состав ДНК, нуклеиновых кислот и АТФ; из гексоз наиболее распространены глюкоза, фруктоза и галактоза (общая формула $C_6H_{12}O_6$). Глюкоза - виноградный сахар, чрезвычайно широко распространенный в природе; в свободном состоянии встречается как в растениях, так и в животных организмах. Также много в природе фруктозы - в плодах, меде, сахарной свекле, фруктах. Глюкоза входит в состав молочного сахара лактозы.

Из олигосахаров наибольшее значение имеют ди- и трисахариды (сахароза - тростниковый сахар, лактоза, мальтоза и др.). Они также хорошо растворимы в воде, обладают сладким вкусом. С увеличением числа звеньев растворимость полисахаридов уменьшается, сладкий вкус исчезает.

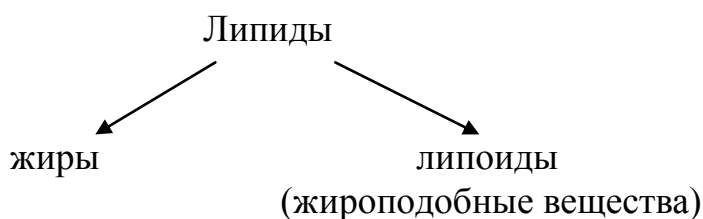
Самым распространенными полисахаридами являются крахмал (у растений), гликоген (у животных), клетчатка (целлюлоза). Древесина растений - почти чистая целлюлоза. Мономером этих полисахаридов является глюкоза. Крахмал - это резервный полисахарид растений, находящийся в виде зернышек; в холодной воде он нерастворим, в горячей образует коллоидный раствор. Гликоген содержится в животных клетках, а также в грибах, дрожжах и т.д. Он играет важную роль в превращениях углеводов в животном организме, накапливается в печени, мышцах, сердце и других органах, является поставщиком глюкозы в кровь. По структуре он напоминает крахмал, но сильнее разветвлен и лучше растворяется в воде. Молекула гликогена состоит примерно из 30 000 остатков глюкозы. Клетчатка - главный структурный полисахарид клеточных оболочек растений, нерастворима в воде, не имеет разветвлений. Мономерами целлюлозы являются

молекулы глюкозы (как в крахмале и гликогене). Однако в молекуле крахмала последовательные молекулы глюкозы соединены α -гликозидными связями, а в молекуле целлюлозы они соединены β -гликозидными связями и не расщепляются ферментами, переваривающими крахмал.

Функции углеводов:

1. Энергетическая. Углеводы подвергаются в клетке глубокому расщеплению и в результате превращаются в простые, бедные энергией соединения - оксид углерода (IV) и воду с высвобождением энергии. При расщеплении 1 г углевода выделяется 17,6 кДж.
2. Структурная. Углеводы входят в состав оболочек клеток и субклеточных образований.
3. Запасная функция выражается в накоплении крахмала клетками растений и гликогена клетками животных.
4. Опорная функция (у растений).
5. Защитная функция. Вязкие секреты (слизь), выделяемые различными железами, богаты углеводами и их производными (например, гликопротеидами). Они предохраняют пищевод, кишки, желудок, бронхи от механических повреждений, проникновения вредных бактерий и вирусов.

Липиды нерастворимы в воде, но хорошо растворяются в органических растворителях - спирте, эфире, хлороформе и др. Они содержатся во всех клетках животных и растений. Содержание жира в клетках невелико и составляет 5-15% сухой массы. Однако в клетках жировой ткани содержание жира составляет иногда 90% от сухой массы.



По химической структуре жиры представляют собой сложные соединения трехатомного спирта глицерина и высокомолекулярных жирных кислот. Жирные кислоты делятся на две группы: насыщенные, т.е. не содержащие двойных связей, и ненасыщенные (или непредельные), содержащие двойные связи. К насыщенным кислотам относятся, к примеру, пальмитиновая и стеариновая кислоты, а к ненасыщенным - олеиновая. Растительные жиры, или масла, богаты ненасыщенными жирными кислотами, поэтому в подавляющем большинстве случаев они являются легкоплавкими - жидкими при комнатной температуре. Животные жиры при комнатной температуре твердые, так как содержат главным образом на-

сыщенные жирные кислоты. Остаток глицерина, содержащийся в жире, обладает гидрофильными свойствами, остатки же жирных кислот - резко гидрофобны. Если на поверхность воды нанести каплю жира, она растекается по поверхности воды, образуя тончайший слой. В таком слое жира к поверхности воды обращены гидрофильные остатки глицерина, а из воды часто торчат вверх углеводородные цепи. Таким образом, расположение молекул жира в водной среде самопроизвольно упорядочивается и определяется молекулярной структурой жира.

Кроме жира в клетке обычно присутствует большое количество веществ, обладающих сильно гидрофобными свойствами, по химической структуре сходных с жирами (фосфолипиды, липопротеиды, гликолипиды, воска, половые гормоны человека и животных эстрадиол и тестостерон и др.). Это липиды или жироподобные вещества.

Функции липидов:

1. Структурная. Липиды принимают участие в построении мембран клеток всех органов и тканей, участвуют в образовании многих биологически важных соединений.
2. Энергетическая функция липидов заключается в обеспечении клеток необходимой энергией - на их долю приходится 25-30% всей энергии, необходимой организму. При полном распаде 1 г жира выделяется 38,9 кДж (9,3 ккал), что примерно в 2 с лишним раза больше по сравнению с углеводами и белками.
3. Запасающая функция. Единственной пищей новорожденных млекопитающих является молоко, энергоемкость которого определяется главным образом содержанием в нем жира. Животные и растения откладывают жир в запас и расходуют его в случае необходимости. Это важно для животных, впадающих в холодное время в спячку или совершающих длительные переходы через местность, где нет источников питания (верблюды в пустыне). Семена многих растений содержат жир, необходимый для обеспечения энергией развивающееся растение.
4. Терморегуляторная функция. Жиры являются хорошими теплоизоляторами вследствие плохой проводимости тепла. Они откладываются под кожей, образуя у некоторых животных огромные скопления. Например, у китов слой подкожного жира достигает толщины 1 м. Это позволяет теплокровному животному обитать в холодной воде.
5. Защитная функция. Жировая прослойка является механической защитой от ударов, сотрясений. Жироподобные соединения покрывают тонким слоем листья, предохраняя их от намокания во время дождя.

6. Регуляторы водного баланса. При окислении жиров образуется так называемая эндогенная вода (при окислении 100 г жира образуется 107 мл воды). Эта особенность используется, например, верблюдами при недостатке воды.

Нуклеиновые кислоты (от лат. "nucleus" – ядро) – природные высокомолекулярные соединения, обеспечивающие хранение и передачу наследственной (генетической) информации в живых организмах. Впервые они были выделены в 1869 г. швейцарским ученым Фридрихом Мишером из ядер клеток.

Существует два типа нуклеиновых кислот: дезоксирибонуклеиновая кислота - ДНК, содержащая дезоксирибозу, и рибонуклеиновая кислота - РНК, содержащая рибозу. ДНК содержится почти исключительно в ядре клетки, а РНК - и в ядре, и в цитоплазме. Содержание ДНК в ядрах клеток строго постоянно, содержание РНК колеблется. Нуклеиновые кислоты играют важную роль в синтезе белков клетки: они обеспечивают синтез белков той же структуры и того же состава, которые имеются у материнской клетки и передаются дочерним.

Изучение структуры нуклеиновых кислот, которую впервые установили американский биолог Дж. Уотсон и английский физик Ф. Крик (1953 г.), за что оба были удостоены Нобелевской премии. Это имеет исключительно важное значение для понимания наследования признаков у организмов и закономерностей функционирования как отдельных клеток, так и клеточных систем – тканей и органов.

Структурной единицей этих соединений является нуклеотид. Нуклеотиды ДНК и РНК несколько отличаются по составу, но схематически близки.

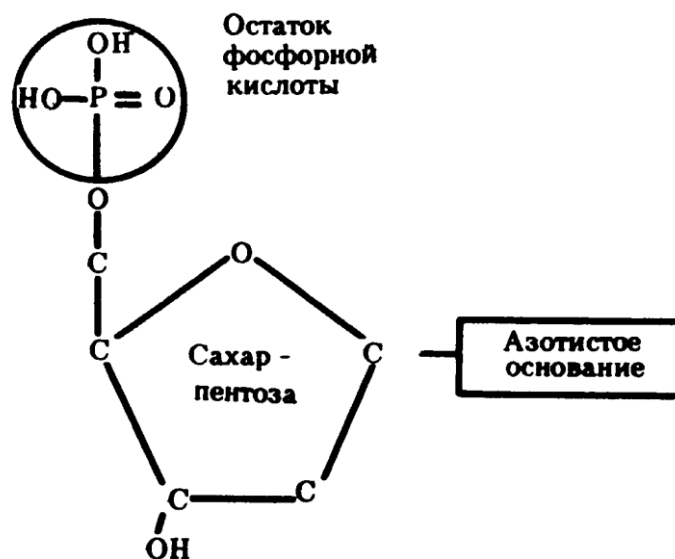


Рис. 2. Схема строения нуклеотида.

Размер одного нуклеотида равен 1,085 нм, расстояние между нуклеотидами в цепочке – 0,34 нм.

ДНК – биологический полимер, состоящий из двух полинуклеотидных цепей. ДНК – полимер с очень большой молекулярной массой. В одну молекулу могут входить 10^8 и более нуклеотидов.

В каждой цепи нуклеотиды соединяются между собой путем образования фосфодиэфирных связей между дезоксирибозой одного и остатком фосфорной кислоты последующего нуклеотида. Объединяются две цепи в единую молекулу при помощи водородных связей, возникающих между азотистыми основаниями, входящими в состав нуклеотидов, образующих разные цепи. Количество таких связей между разными азотистыми основаниями неодинаковое, и вследствие этого они могут соединяться только попарно: азотистое основание А одной цепи полинуклеотидов всегда связано с Т другой цепи, а Г – тремя водородными связями с азотистым основанием Ц противоположной полинуклеотидной цепочки. Такая способность к избирательному соединению нуклеотидов, в результате чего формируются пары А-Т и Г-Ц, называется *комплементарностью*. Если известна последовательность оснований в одной цепи (например, Т-Ц-А-Т-Т), то благодаря принципу комплементарности (дополнительности) станет известна и последовательность оснований противоположной цепи (А-Г-Т-А-Ц): число пуриновых оснований равно числу пиримидиновых, количество аденина равно количеству тимина, а гуанина - количеству цитозина (правила Чаргаффа).

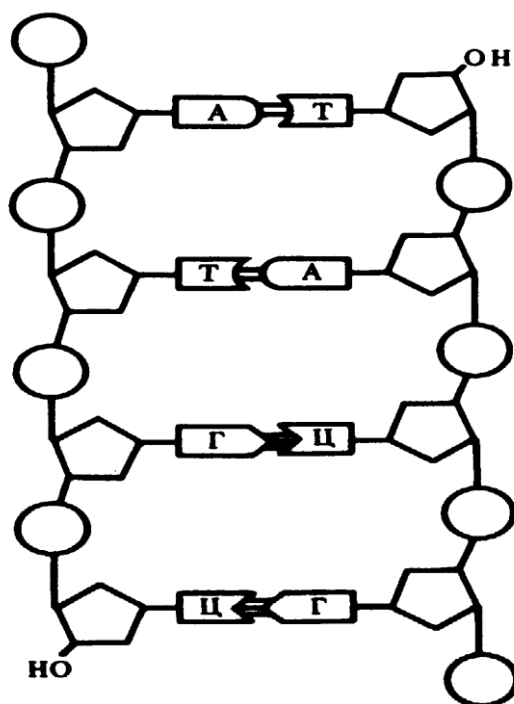


Рис. 3. Схема строения молекулы ДНК.

Цепи нуклеотидов образуют правозакрученные объемные спирали по 10 пар оснований в каждом витке. Последовательность соединения нуклеотидов одной цепи противоположна таковой в другой, т.е. цепи, составляющие одну молекулу ДНК, разнонаправлены, или *антипараллельны*. Сахаро-фосфатные группировки нуклеотидов находятся снаружи, а комплементарно связанные нуклеотиды – внутри. Цепи закручиваются друг вокруг друга, а также вокруг общей оси и образуют двойную спираль. Такая структура молекулы поддерживается в основном водородными связями.

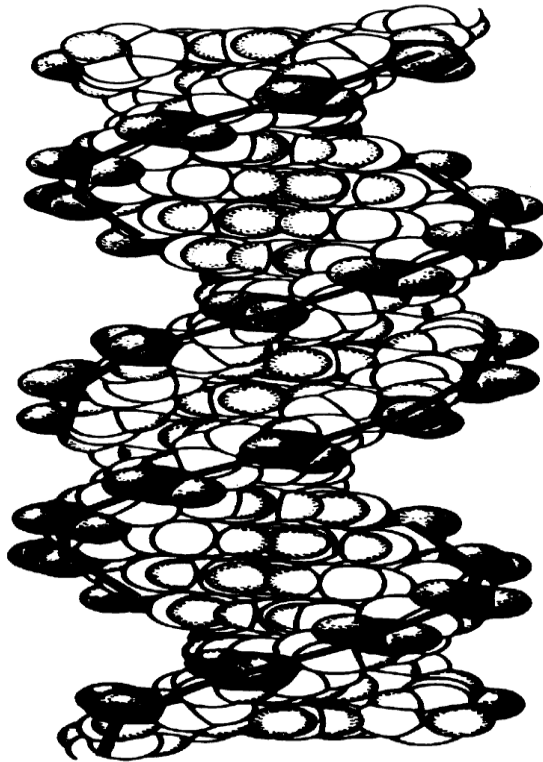


Рис. 4. Пространственная модель правозакрученной формы ДНК.

При соединении с определенными белками – гистонами – степень спирализации молекулы повышается. Молекула утолщается и укорачивается. В дальнейшем спирализация достигает максимума, возникает спираль еще более высокого уровня – *суперспираль*. При этом молекула становится различима в световой микроскоп как вытянутое, хорошо окрашиваемое тельце – *хромосома*.

Свойства ДНК:

1. Редупликация (удвоение ДНК) – передача наследственной информации. Осуществляется перед делением. Благодаря этому свойству, дочерние клетки получают такую же генетическую информацию, какая имела у исходной. Процесс ферментативный – фермент ДНК-полимераза. Построение новой цепи ДНК осуществляется из свободных нуклеотидов, находящихся в ядре.
2. Репарация – способность ДНК «исправлять» возникшие в ее цепях изменения. В этом процессе участвуют более 20 ферментов, ко-

торые узнают измененные участки, удаляют их, восстанавливают последовательность нуклеотидов и «сливают» фрагменты ДНК.

Функции ДНК:

1. Хранение наследственной информации, которая заключена в последовательности нуклеотидов одной из ее цепей.
2. Передача наследственной информации из поколения в поколение. Осуществляется благодаря репликации.
3. Участвует, в качестве матрицы, в процессе передачи генетической информации из ядра в цитоплазму к месту синтеза белка. При этом на одной из ее цепей по принципу комплементарности из нуклеотидов синтезируется молекула информационной (матричной) РНК.

РНК – также является полимером, мономерами которого являются нуклеотиды. РНК – однонитевая молекула, построенная так же, как и одна из цепей ДНК. Нуклеотидов в РНК тоже четыре, они состоят из азотистого основания, пентозы и фосфорной кислоты. Три азотистых основания такие же, как и в ДНК: А, Г и Ц, однако вместо Т у ДНК в РНК присутствует близкий к нему по строению пиримидин – урацил (У). РНК отличается от ДНК наличием углевода: вместо дезоксирибозы ДНК в РНК присутствует углевод рибоза. Связь между нуклеотидами осуществляется как и в одной из цепей ДНК, т.е. через углевод и остаток фосфорной кислоты. Содержание РНК в клетках сильно колеблется в отличие от содержания ДНК, которое относительно постоянно. При синтезе белка количество РНК более высокое в клетках.

По выполняемым функциям выделяют несколько видов РНК. Транспортные РНК (т-РНК) содержатся в основном в цитоплазме клетки. Их функция заключается в доставке аминокислот в рибосомы, к месту синтеза белка. Молекулы т-РНК – самые короткие и состоят из 80-100 нуклеотидов. На долю т-РНК приходится около 10% от общего содержания РНК в клетке.

Цепь т-РНК имеет четыре комплементарных друг другу участка, благодаря которым молекула приобретает форму листа клевера.

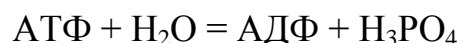
Рибосомная РНК (р-РНК) – самая крупная, состоит из 3-5 тыс. нуклеотидов, входит в состав рибосомы. На долю р-РНК приходится около 90% от общего содержания РНК в клетке.

Информационная РНК (и-РНК), или матричная (м-РНК), находится в цитоплазме и ядре. Ее функция – перенос информации о структуре белка от ДНК к месту синтеза белка в рибосомах. Ее длина зависит от длины участка ДНК, на котором она синтезировалась. На долю и-РНК приходится примерно 0,5-1% от общего содержания РНК в клетке.

В зависимости от локализации выделяют ядерные, цитоплазматические, митохондриальные РНК, РНК пластид. Все виды РНК синтезируются на ДНК, служащей своего рода матрицей.

Аденозинтрифосфорная кислота (АТФ) также является нуклеотидом. Она играет важную роль в энергетике клетки. АТФ содержится в каждой клетке животных и растений в виде соли. Количество АТФ колеблется и в среднем составляет 0,04%. Наибольшее количество АТФ содержится в скелетных мышцах – 0,2-0,5%.

АТФ состоит из азотистого основания (аденин), пентозы (рибоза) и фосфорной кислоты. АТФ отличается от других нуклеотидов тем, что содержит не одну, а три молекулы фосфорной кислоты. Это очень неустойчивая структура: под влиянием фермента в АТФ разрывается связь между фосфором и кислородом и к освободившимся связям присоединяется одна или две молекулы воды и отщепляется одна или две молекулы фосфорной кислоты. При отщеплении одной молекулы фосфорной кислоты АТФ переходит в АДФ (аденозиндифосфорную кислоту), а при отщеплении двух молекул фосфорной кислоты АТФ переходит в АМФ (аденозинмонофосфорную кислоту). Реакция отщепления каждой молекулы фосфорной кислоты сопровождается высвобождением энергии: при гидролитическом отщеплении двух концевых фосфатных групп выход свободной энергии на каждую из них составляет около 30,6 кДж, тогда как при отщеплении третьей фосфатной группы АТФ выделяется только 13,8 кДж. Поэтому принято говорить, что АДФ и АТФ содержат богатые энергией (высокоэнергетические) связи (их часто обозначают знаком ~). Эти связи еще называют макроэргическими. В АТФ имеется две макроэргические связи. Гидролиз АТФ под влиянием фермента происходит следующим образом:



Аденозинтрифосфат мобилен и может доставлять энергию в любую часть клетки. В реакциях с участием АТФ постоянно происходит отщепление фосфорного участка и его присоединение, т.е. АТФ является связующим звеном между дыханием и процессами, требующими затраты энергии; при этом фосфатные группы непрерывно отщепляются и заменяются новыми. Основной синтез АТФ происходит в митохондриях, на синтез АТФ из АДФ затрачивается энергии (поглощается) около 40 кДж на грамм/моль, т.е. энергия снова запасается в АТФ.

Строение эукариотической клетки

Плазматическая мембрана (плазмалемма).

Среди многочисленных моделей мембран, наиболее универсальной оказалась так называемая «жидкостно-мозаичная» модель, в которой существуют гидрофильно-гидрофобные взаимодействия не только между липидными молекулами, но и между липидами и белками. Основой является жидкостный билипидный слой, образованный строго ориентированными липидными молекулами. Двойной слой липидных молекул обращен друг к другу гидрофобными участками, а внешняя и внутренняя поверхности билипидного слоя образованы гидрофильными участками молекул. Белки, входящие в мембрану, не составляют сплошного слоя на внутренней и внешней поверхности билипидного слоя. Они представлены тремя разновидностями:

- ✓ периферические – располагаются на поверхности билипидного слоя и не позволяют ферментам изменять порядок расположения, и разорвать ферментативный конвейер;
- ✓ интегральные – пронизывают всю толщю мембраны, образуя поры;
- ✓ полуинтегральные – погружены в мембрану лишь наполовину, располагаются в определенной последовательности, образуя ферментативные конвейеры.

Кроме того, мембранные белки выполняют рецепторные функции, являются активными и пассивными переносчиками различных соединений.

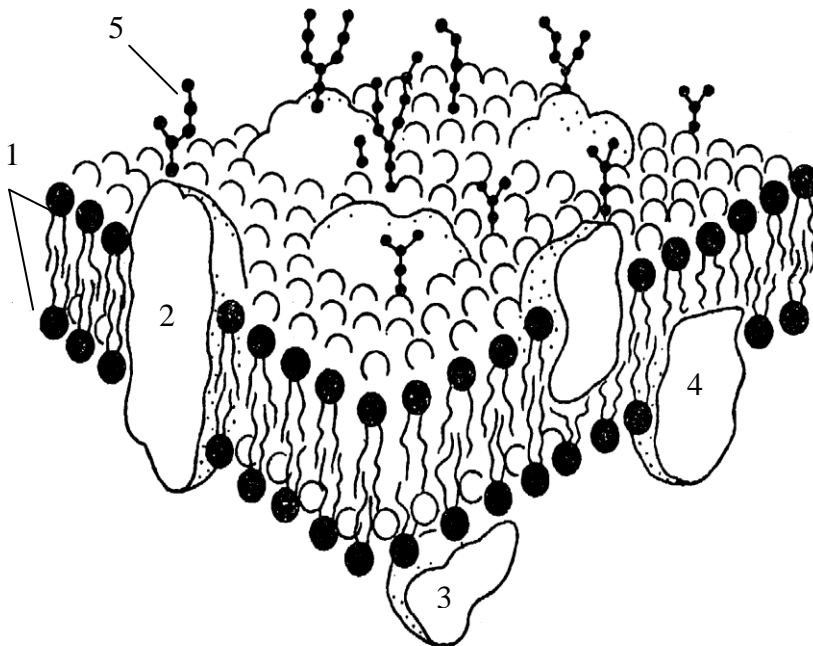
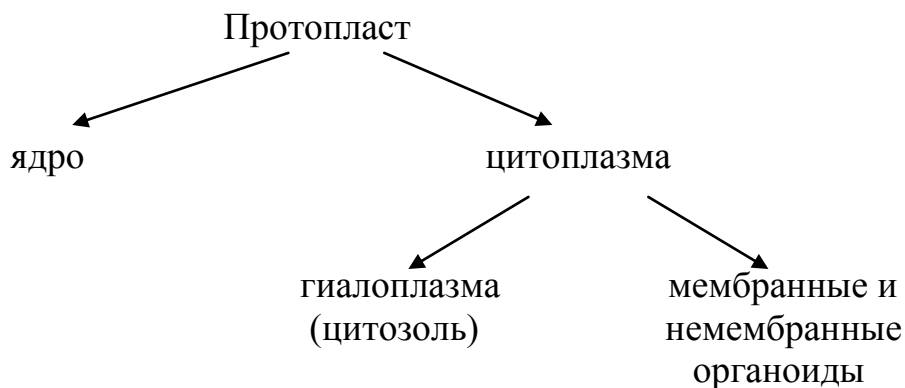


Рис. 5.
Мозаичная модель
клеточной мембраны:
1 – билипидный слой;
2 – интегральные белки;
3 – периферические белки;
4 – полуинтегральные белки;
5 – молекулы полисахаридов.

Функции плазматической мембраны:

1. Барьерная – осуществляет разделение веществ соседних клеток;
2. Транспортная – избирательная способность пропускать одни вещества и задерживать другие, поддерживая в клетке постоянство внутренней среды (гомеостаз). Представлена тремя категориями процессов:
 - ✓ пассивный транспорт, или облегченная диффузия;
 - ✓ активный или избирательный транспорт (осуществляется при участии АТФ и ферментов).
3. Рецепторная – определяется некоторыми структурами клеточной мембраны, которые способны воспринимать сигналы из внешней среды и передавать их во внутреннюю среду клетки.
4. Контактная – осуществляются межклеточные контакты. Существует четыре вида контактов между клетками:
 - ✓ щелевой
 - ✓ выпячивание – выросты клеток
 - ✓ десмосы
 - ✓ синапсы.

Все живое содержимое клетки называется протоплазма или протопласт.



Цитозоль основная и наиболее важная часть клетки, ее внутренняя среда. Состоит из 85% воды, 10% белков и 5% углеводов, липидов, нуклеиновых кислот, минеральных соединений, поэтому является коллоидным раствором, который не смешивается с водой, имеет более высокий показатель преломления и плотность.

Функции цитозоля:

1. Является местом хранения биомолекул;
2. Здесь протекают сложные метаболические процессы и синтез компонентов клетки.

Мембранные органоиды клетки.

Эндоплазматическая сеть (ЭПС) – представляет собой совокупность разветвленных канальцев, пузырьков, цистерн, трубочек разных размеров и формы. Пронизывает всю массу клетки.

Существует две разновидности ЭПС:

- ✓ шероховатая, или гранулярная, когда на мембранах ЭПС располагаются рибосомы;
- ✓ гладкая, или агранулярная, когда рибосомы отсутствуют.

Функции ЭПС:

1. Обеспечивает синтез белка;
2. Обеспечивает активный транспорт различных соединений;
3. Осуществляется синтез мембранных липидов;
4. Транспорт и накопление ионов в клетке, а также резервуар ионов кальция;
5. Синтез предшественников стероидных гормонов и других специфических соединений;
6. Детоксикация вредных продуктов метаболизма (особенно в гепатоцитах позвоночных);
7. Синтез протеолитических ферментов;
8. Первичный синтез секрета.

Комплекс Гольджи обнаружен Камилло Гольджи в 1898 году, отсюда и название. Он содержится почти во всех эукариотических клетках и представляет собой комплекс *диктиосом*, состоящих из стенок уплощенных цистерн, и связанную с ними систему пузырьков (пузырьки Гольджи). Диктиосомы характерны для растительных клеток. В животных клетках чаще встречается одна большая стопка. На одном конце стопки постоянно образуются новые цистерны путем слияния пузырьков, вероятно, отпочковывающихся от гладкой ЭПС. Эта «наружная», или формирующая, сторона стопки выпуклая. Другая, «внутренняя», где завершается созревание, имеет вогнутую конфигурацию. Стопка состоит из многих цистерн, которые, как полагают, постепенно перемещаются от наружной стороны к внутренней. В каждой цистерне работают свои группы ферментов. Перенос веществ осуществляется с помощью окаймленных пузырьков.

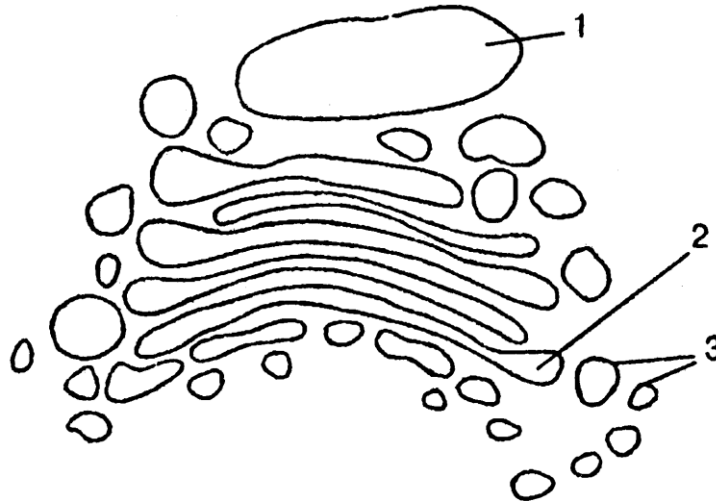


Рис. 6. Строение аппарата Гольджи:
1 – крупные цистерны; 2 – уплощенные цистерны; 3 – микровакуоли.

Функции комплекса Гольджи:

1. Формирование первичных лизосом;
2. Обезвоживание, накопление, упаковка и транспорт продуктов секреции;
3. Сборка и «рост» цитоплазматической мембраны;
4. Формирование особых структур – пероксисом, или микротелец;
5. Синтез структурных компонентов клетки, например, коллагена;
6. Участие в синтезе желтка яйцеклетки и синтезе полисахаридов.

Лизосомы имеются у большинства эукариотических клеток, но особенно много их в тех животных клетках, которые обладают способностью к фагоцитозу. Лизосомы представлены простыми мембранными мешочками, стенки которых состоят из одинарной мембраны. Мешочки наполнены гидролитическими (пищеварительными) ферментами.

Содержимое лизосом имеет кислую реакцию. Ферменты лизосом должны быть изолированы от всех компонентов клетки, иначе они их разрушат, что и происходит в погибшей клетке. В животных клетках лизосомы округлы и имеют диаметр от 0,2 до 0,5 мкм. В растительных клетках их роль выполняют крупные центральные вакуоли.

Морфологические типы лизосом:

1. *Первичные лизосомы* формируются из вакуолей комплекса Гольджи и заполнены протеолитическими ферментами, ранее синтезированные на гранулярной эндоплазматической сети.
2. *Вторичные лизосомы* представляют собой первичную лизосому, слившуюся с фагоцитарными или пиноцитозными вакуолями. Здесь происходит расщепление веществ до мономеров и транспорт этих мономеров через мембрану лизосомы в состав

цитозоля, где они включаются в различные синтетические и обменные процессы.

3. *Телолизосомы* или *остаточные тельца* возникают из вторичных, если переваривание микромолекул внутри лизосомы идет не до конца. Остаточные тельца содержат меньше протеолитических ферментов, в них происходит уплотнение содержимого и его отложение в виде сложных структур. Далее они либо выбрасываются из клетки путем экзоцитоза, либо остаются в клетке до ее гибели.
4. *Аутолизосомы* относятся к вторичным лизосомам, но в их состав включены фрагменты или даже целые цитоплазматические структуры. Они выполняют роль внутриклеточных чистильщиков, контролирующих дефектные структуры.

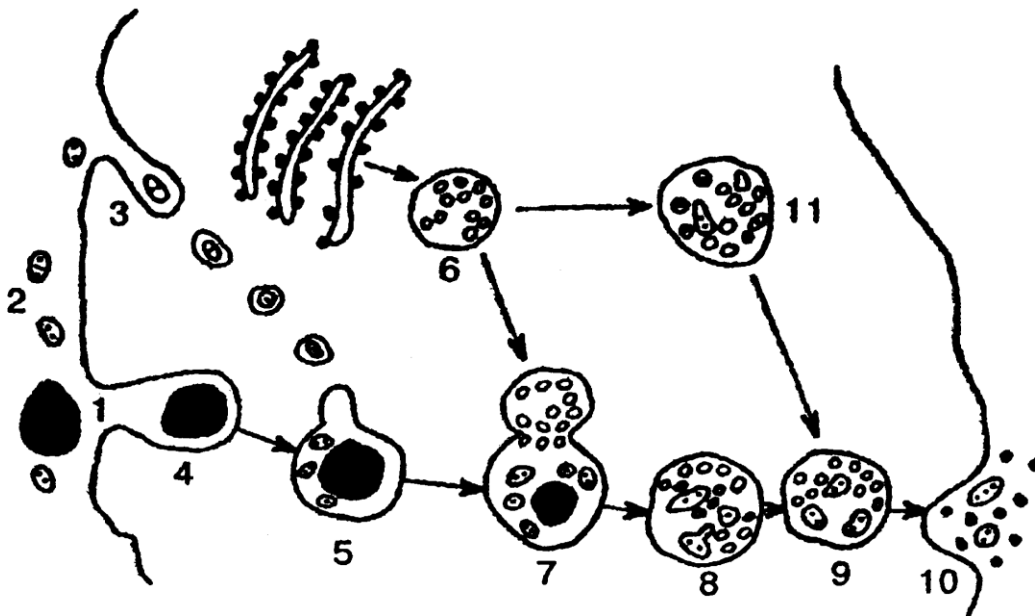


Рис. 7. Эндоцитоз:

- 1,2 – крупные и мелкие частицы в среде, окружающей клетку; 3,4 – захват частиц путем пиноцитоза и фагоцитоза; 5 – фагосома; 6 – возникновение лизосом (первичная лизосома); 7 – фаголизосома; 8 – пищеварительное тельце; 9 – остаточное тельце; 10 – выделение продуктов расщепления; 11 – аутолизосомы.

Функции лизосом:

1. Участие в гидролитической обработке чужеродных веществ, поступающих в клетку при фаго- и пиноцитозе;
2. Защитная – образование мощно развитой системы лизосомных аппаратов в свободных клеточных элементах, которые реализуют функции адаптивного иммунитета;
3. Участие во внутриклеточном пищеварении;

4. Функции эндогенного питания в условиях голодания многоклеточных организмов – переваривание с помощью лизосом части цитоплазматических структур и усвоение образующихся низкомолекулярных соединений на нужды энергетического обмена;
5. Специфическая аутофагия – при необходимости утилизация избытков секрета в клетке, а также как регулируемая деятельность лизосом в эмбриогенезе, в морфогенетических процессах и при дифференцировке клеток;
6. Полная клеточная аутофагия – при нарушении барьерной изоляции внутрилизосомальных протеолитических ферментов.

Микротельца или пероксисомы – это небольшие вакуоли с одинарной мембраной, ограничивающей гранулярный матрикс, в центре которого располагается сердцевина. Образуются из эндоплазматической сети клетки. В них обнаруживаются ферменты, связанные с метаболизмом перекиси водорода.

Функции микротелец:

1. Защитная – нейтрализация перекиси, которая является токсическим веществом для клеток;
2. Образование депо ряда ферментов, которые играют важную роль при превращении жиров в углеводы.

Вакуоли представляют собой мембранные мешочки, стенки которых состоят из одинарной мембраны. В животных клетках они сравнительно небольшие и выполняют совершенно отличные от растительных клеток функции. Сходство только внешнее, и название общее скорее традиционное, чем отражающее суть органеллы. Различают фагоцитозные, пищеварительные, автофагические и сократительные. У растительных клеток все иначе. Жидкость внутри вакуолей называют клеточным соком.

Функции растительных вакуолей:

1. Путем осмоса вода обычно поступает в концентрированный клеточный сок. В клетке развивается осмотическое давление (тургорное), и цитоплазма прижимается к клеточной стенке. Осмотическое поглощение воды важно при растяжении клеток во время их роста, а также в общем водном режиме растения;
2. Иногда в вакуоли присутствуют в растворе пигменты антоцианы (красно-синие) и некоторые родственные соединения, имеющие желтый или кремовый цвет. Они определяют окраску цветов и различные оттенки осенней окраски листьев. Окраска цветов в зависимости от способности к опылению меняется (особенно в ультрафиолетовом спектре), неся информацию для опылителей;

3. У растений иногда в вакуолях содержатся гидролитические ферменты, и вакуоли действуют подобно лизосомам. После гибели клетки эти ферменты высвобождаются из вакуолей, вызывая саморазрушение клеток (автолиз);
4. В вакуолях растений могут накапливаться отходы и некоторые вторичные продукты обмена. Известны такие отходы, как кристаллы солей щавелевой кислоты (оксалаты кальция). Алкалоиды и танины (вяжущие вещества) могут накапливаться и сохраняться в вакуолях. Иногда в них собирается млечный сок (латекс) — млечники каучуконосов;
5. Некоторые из компонентов клеточного сока играют роль запасных питательных веществ, при необходимости используемых цитоплазмой. Это сахароза (около 0,1%), инулин и минеральные соли.

Митохондрии имеются во всех клетках, за исключением прокариот (бактерий и сине-зеленых водорослей). Они также отсутствуют в зрелых эритроцитах. Диаметр митохондрий колеблется от 0,2 до 7,0 мкм, а форма как шаровидная, так и удлинённая (простые или разветвленные палочки).

Митохондрии ограничены двумя мембранами. Внешняя мембрана отделяет ее от гиалоплазмы. Обычно она не образует впячиваний или складок. Внутренняя мембрана ограничивает внутреннее содержимое митохондрии, ее матрикс – сложный комплекс органики. Характерной чертой внутренней мембраны являются складки, которые имеют вид плоских гребней, или *крист*. Большая площадь крист обеспечивает огромную поверхность для крепления АТФ-сом, где происходят основные процессы клеточного дыхания. В матриксе обнаружены рибосомы, ДНК, запасы высокоэнергетической органики и АТФ, а также другие соединения.

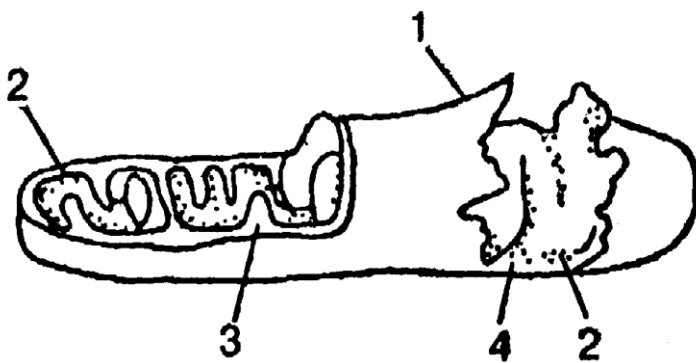


Рис. 8. Строение митохондрии:
 1 – внешняя мембрана; 2 – внутренняя мембрана; 3 – впячивания внутренней мембраны (кристы); 4 – место впячивания (вид с поверхности внутренней мембраны).

Функции митохондрий:

1. Осуществление синтеза АТФ;
2. Расщепление углеводов и жирных кислот, причем на наружной мембране и окружающей ее гиалоплазме идут процессы

анаэробного окисления (гликолиз), а на внутренней мембране происходит клеточное дыхание;

3. Осуществление синтеза белка.

Пластиды – это органеллы, которые связаны с процессом обмена в растительных клетках. Для них характерно наличие пигмента (хлорофилл и каротиноиды), а также способность синтезировать и накапливать запасные вещества (крахмал, жиры и белки).

В зависимости от местоположения в растении выделяют три типа пластид.

Хромопласты – нефотосинтезирующие окрашенные пластиды, содержащие красные, оранжевые и желтые пигменты (каротиноиды). Больше всего их в плодах и цветках, что привлекает животных — опылителей и распространителей семян.

Лейкопласты – бесцветные пластиды, не содержащие пигментов. Они приспособлены для хранения запасов питательных веществ. Их особенно много в запасяющих органах, корнях, семенах и молодых листьях. Различают амилопласты, запасящие крахмал, и липидопласты, запасящие липиды в виде масел или жиров. У некоторых семян запасаются белки – протеинопласты или белковые зерна в виде шариков (глобиды) или многогранников (кристаллоиды).

Хлоропласты – фотосинтезирующие окрашенные пластиды, содержащие главным образом хлорофилл и отчасти каротиноиды.

Этот органоид окружен мембраной и заполнен матриксом, или стромой. В строме располагаются внутренние мембраны, или ламеллы, хлоропласта, имеющие более сложное строение. Эти мембраны сливаются между собой. Многие из таких слившихся мембран уложены в стопки, или граны, соединяющиеся кое-где длинными одиночными мембранами.

Граны образуются путем наложения друг на друга отдельных замкнутых камер, называемых тилакоидами. Внутренняя мембранная система – это то место, где протекают световые реакции фотосинтеза. В строме происходят темновые реакции, в ней находятся растворимые ферменты, а также сахара и органические кислоты.

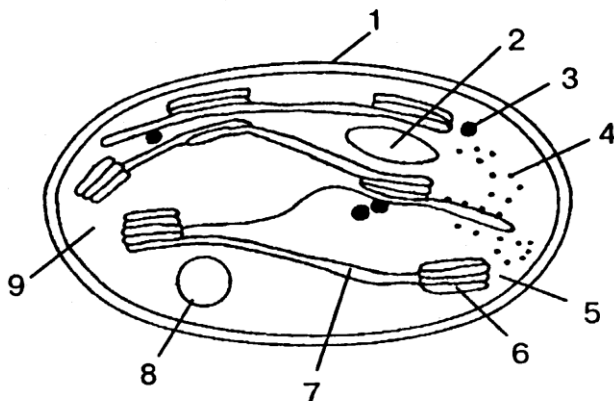


Рис. 9. Строение хлоропластов:

1 – наружная мембрана; 2 – крахмальное зерно; 3 – капля жира; 4 – рибосомы; 5 – стопка гран; 6 – тилакоид; 7 – ламелла между гранями; 8 – ДНК; 9 – строма.

Функция хлоропластов:

1. Фотосинтез.

Немембранные органоиды клетки.

Рибосомы – это сложные структуры, в состав которых входят белки и молекулы РНК примерно в равных весовых соотношениях. Работающая рибосома состоит из двух неравных субъединиц – большой и малой. Конфигурация субъединиц весьма сложная. Малая изогнута в виде телефонной трубки, а большая напоминает ковш.

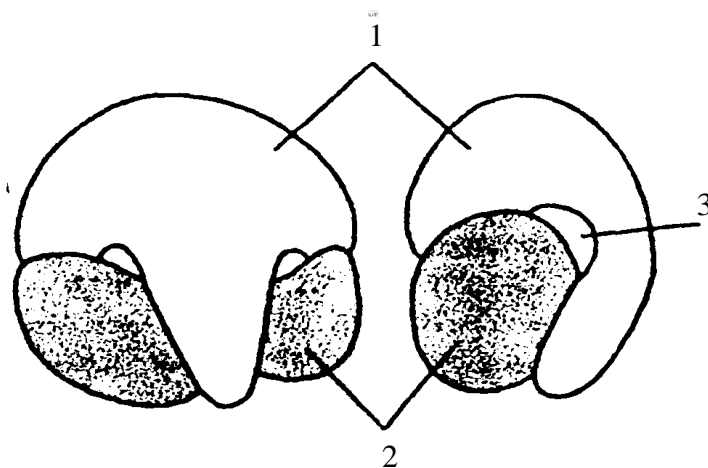


Рис. 10. Строение рибосомы:

- 1 – большая субъединица;
- 2 – малая субъединица; 3 – рибосомальная щель.

Белковый состав рибосом очень разнообразен. Белки большой и малой субъединиц резко отличаются по аминокислотному составу и молекулярной массе.

В субъединицах рибосом образуются белковые активные центры. На малой субъединице имеются два активных центра:

- а) и-РНК – связывающий участок;
- б) участок, удерживающий т-РНК.

На большой субъединице выделяют:

- а) аминокислотный центр;
- б) пептидный центр.

Функция рибосом:

1. Биосинтез белка.

Цитоскелет. Одной из отличительных особенностей эукариотической клетки является развитие в ее цитоплазме скелетных образований в виде микротрубочек и пучков белковых волокон.

Элементы цитоскелета тесно связаны с наружной цитоплазматической мембраной и ядерной оболочкой, образуют сложные переплетения в цитоплазме.

Опорные элементы цитоплазмы определяют форму клетки, обеспечивают движение внутриклеточных структур и перемещение всей клетки. В

некоторых типах клеток, например у простейших, элементы цитоскелета хорошо выражены на протяжении почти всего жизненного цикла. Они занимают постоянное место в цитоплазме и различимы при небольшом увеличении. В других случаях цитоскелет мобилен — легко перестраивается, например, у амёб и в клетках многоклеточных животных (лейкоциты), обеспечивая быстрое изменение формы клетки, образование ложноножек и т.д.

Функции цитоскелета:

1. Определяет форму клетки;
2. Обеспечивает двигательные функции;
3. Обеспечивает транспорт органелл;
4. Участвует в процессах деления клетки.

Жгутики и реснички. Это органоиды движения, характерные как для одноклеточных организмов (жгутиковые и инфузории), так и для некоторых клеток многоклеточных организмов (клетки некоторых эпителиев, сперматозоиды). Жгутики и реснички имеют общий план строения. Большая часть органоида, обращенная в сторону окружающей среды, представляет собой цилиндр, стенку которого образуют 9 пар микротрубочек; в центре расположены две осевые микротрубочки. Эта часть полностью или на большем протяжении покрыта участком наружной цитоплазматической мембраны.

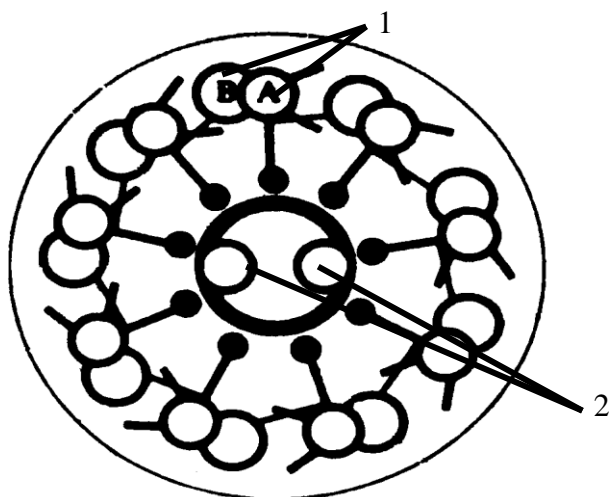


Рис. 11. Строение жгутика или реснички (поперечный разрез). Каждый дуплет состоит из микротрубочек А и В:
1 – дуплет микротрубочек; 2 – центральные микротрубочки.

В основании органоидов, в наружном слое цитоплазмы, расположено *базальное* (основное) *тельце*, в котором к каждой паре микротрубочек, образующих наружную часть жгутика или реснички, прибавляется еще одна короткая микротрубочка. Таким образом, базальное тельце оказывается образованным из девяти триад микротрубочек и имеет сходство с компонентом клеточного центра – центриолью. Движение жгутиков и ресничек обусловлено скольжением микротрубочек каждой пары друг относительно

друга, при котором затрачивается большое количество энергии в виде АТФ.

Функции жгутиков и ресничек:

1. Движение клетки;
2. Продвижение жидкости вдоль поверхности клеток.

Клеточный центр. Мелкие полые цилиндры длиной 0,3-0,5 мкм и около 0,2 мкм в диаметре. Они характерны для клеток животных и низших растений. Центриоли располагаются парами в характерно окрашиваемой области цитоплазмы (центрисома, или центросфера). Каждая центриоль построена из девяти триплетов микротрубочек. В начале деления ядра центриоли удваиваются и две новые пары центриолей расходятся к полюсам веретена деления. По экватору веретена выстраиваются перед своим расхождением хромосомы. Само веретено состоит из микротрубочек, при сборке которых центриоли играют роль центров организации. В клетках высших растений центриоли отсутствуют, хотя веретено в них при делении ядра образуется.

Центриоли относятся к самовоспроизводящимся органоидам цитоплазмы. Их воспроизведение, по-видимому, осуществляется путем самосборки из белковых субъединиц.

Функции клеточного центра:

1. Образование цитоплазматических микротрубочек;
2. Построение веретена деления;
3. Образование жгутиков и ресничек.

Клеточное ядро.

Рассмотрим строение ядра в интерфазе – рабочей фазе клеточного ядра, когда хромосомы функционируют. Как правило, в интерфазном ядре видны следующие структуры.

1. *Ядерная оболочка* обеспечивает компактизацию ядерного аппарата и формирует связь с мембранными компонентами цитоплазмы (ЭПС и комплекс Гольджи). Ядерная оболочка построена двумя мембранами, которые тесно сведены ядерными порами. Поры являются белковыми структурами, которые объединяют обе мембраны. Между мембранами имеется перинуклеарное пространство. Ядерная оболочка – часть мембранной системы клетки. Выросты внешней ядерной мембраны соединяются с каналами эндоплазматической сети, образуя единую систему сообщающихся каналов. Обмен веществ между ядром и цитоплазмой осуществляется двумя основными путями. Во-первых, с помощью пор, через которые происходит обмен молекулами между ядром и цитоплазмой. Поры занимают 25% всей поверхности ядра. Количество и расположение пор меняется в зависимости от активности клетки. Через эти поры проходят мелкие моле-

кулы, ионы, а также и макромолекулы (рибонуклепротеиды и др.). Во-вторых, вещества из ядра в цитоплазму и обратно могут попадать вследствие отщуривания впячиваний и выростов ядерной оболочки. Несмотря на активный обмен веществами между ядром и цитоплазмой, ядерная оболочка отграничивает ядерное содержимое от цитоплазмы, обеспечивая тем самым различия в химическом составе ядерного сока и цитоплазмы. Это необходимо для нормального функционирования ядерных структур.

2. *Кариоплазма* (нуклеоплазма), или *ядерный сок* заполняет все внутреннее пространство ядра между его компонентами. В живой клетке ядерный сок выглядит бесструктурной массой. В состав ядерного сока входят различные белки, в том числе большинство ферментов ядра, белки хроматина и рибосомальные белки. В ядерном соке находятся также свободные нуклеотиды, необходимые для построения молекул ДНК и РНК, аминокислоты, все виды РНК, а также продукты деятельности ядрышка и хроматина, транспортируемые затем из ядра в цитоплазму.

3. *Диффузный хроматин* представлен различными гранулярными и фибриллярными образованиями и является, в сущности, формой существования хромосом в интерфазном ядре до начала их организации и уплотнения перед следующим клеточным делением.

В делящихся клетках все хромосомы сильно спирализуются, укорачиваются и приобретают компактные размеры и форму. Форма хромосом зависит от положения так называемой первичной перетяжки, или *центромеры*, - области, к которой во время деления клетки (митоза) прикрепляются нити веретена деления. Центромера делит хромосому на два плеча. Расположение центромеры определяет три основных типа хромосом:

- 1) равноплечие (метацентрические) – с плечами равной или почти равной длины;
- 2) неравноплечие (субметацентрические) – с плечами неравной длины;
- 3) палочковидные (ацентрические) – с одним длинным и вторым очень коротким, иногда с трудом обнаруживаемым плечом;
- 4) телоцентрические – отрыв одного плеча хромосомы (в нормальном кариотипе не встречаются).

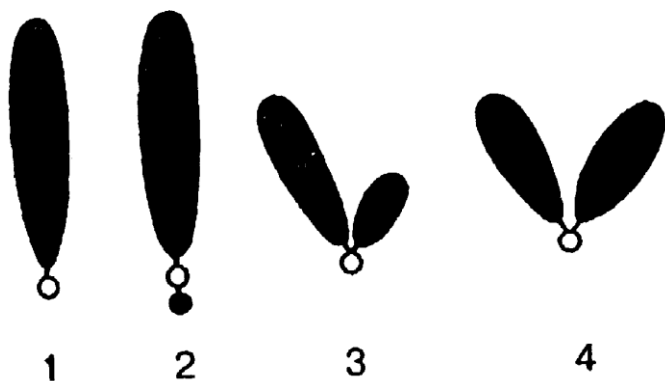


Рис. 12. Классификация хромосом:

1 – телоцентрические; 2 - палочковидные (ацентрические); 3 - неравноплечевые (субметацентрические); 4 - равноплечевые (метацентрические).

Выделяют еще точечные хромосомы с очень короткими плечами.

Изучение хромосом позволило установить следующие факты:

1. Во всех соматических клетках любого растительного или животного организма число хромосом одинаково;
2. Половые клетки всегда содержат вдвое меньше хромосом, чем соматические клетки данного вида организма;
3. У всех организмов, относящихся к одному виду, число хромосом в клетках одинаково.

Число хромосом не зависит от уровня организации и не всегда указывает на родство: одно и то же число их может быть у очень далеких друг от друга систематических групп и может сильно отличаться у близких по происхождению видов.

Таким образом, число хромосом не является видоспецифическим признаком. Однако характеристика хромосомного набора в целом видоспецифична, т.е. свойственна только одному какому-то виду организмов растений или животных.

Совокупность количественных (число и размеры) и качественных (форма) признаков хромосомного набора соматической клетки называют *кариотипом*.

Число хромосом в кариотипе большинства видов живых организмов четное. Это объясняется тем, что в соматических клетках находятся две одинаковые по форме и размеру хромосомы – одна из отцовского организма, вторая – из материнского. Хромосомы, одинаковые по форме и размеру и несущие одинаковые гены, называются *гомологичными*.

Хромосомный набор соматической клетки, в котором каждая хромосома имеет себе пару, носит название *двойного*, или *диплоидного*, и обозначается $2n$. Количество ДНК, соответствующее диплоидному набору хромосом, обозначают как $2c$.

Из каждой пары гомологичных хромосом в половые клетки попадает только одна, и поэтому хромосомный набор гамет называют *одинарным*, или *гаплоидным*. Кариотип таких клеток обозначается как $1n1c$.

4. *Ядрышко* – тельце, обычно округлой формы, сильно преломляющее свет. Ядрышко — не самостоятельная структура или органоид. Оно является производным хромосомы, одним из ее локусов, активно функционирующим в интерфазе. Образуется вокруг участка хромосомы, в котором закодирована структура р-РНК. Этот участок хромосомы – ген – носит название *ядрышкового организатора* (ЯО) и на нем происходит синтез р-РНК.

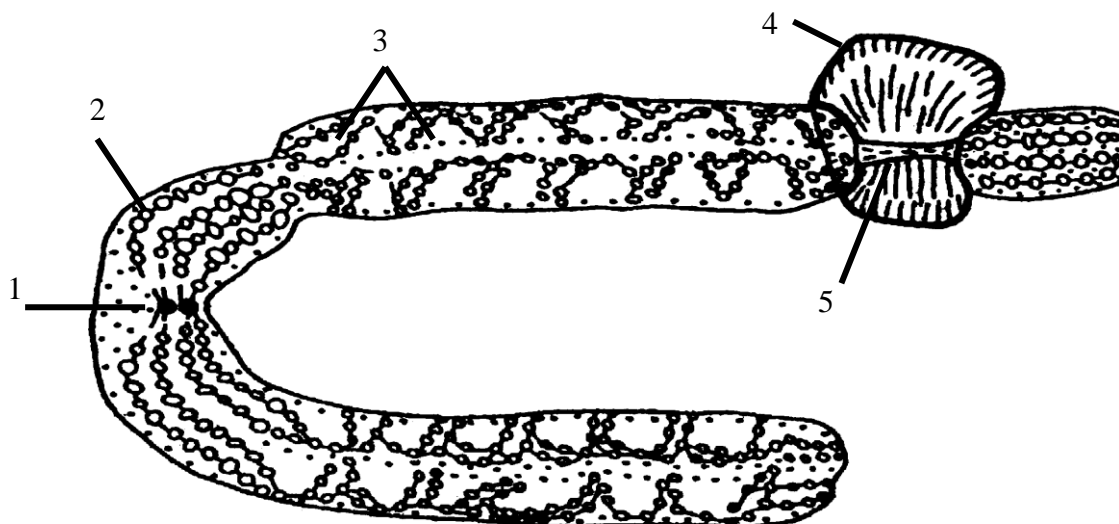


Рис. 13. Строение хромосомы:
 1 – центромера; 2 – оболочка; 3 – хроматида; 4 – ядрышко-
 вый организатор; 5 – вторичная перетяжка.

Кроме накопления р-РНК, в ядрышке формируются субъединицы рибосом, которые потом перемещаются в цитоплазму и объединяясь при участии катионов Ca^{2+} формируют целостные рибосомы, способные принимать участие в биосинтезе белка.

Таким образом, ядрышко - это скопление р-РНК и рибосом на разных этапах формирования. В основе лежит участок хромосомы, несущий ген — ядрышковый организатор, заключающий наследственную информацию о структуре р-РНК.

Способ записи генетической информации в молекуле ДНК Биологический код и его свойства

Совокупность реакций биологического синтеза (биосинтеза) органических веществ из неорганических, называется пластическим обменом, или ассимиляцией (лат. “симилис” - сходный, подобный). Из простых веществ образуются более сложные, из низкомолекулярных – высокомолекулярные. Синтезированные вещества используются для построения разных частей клетки, ее органоидов, секретов, ферментов, запасных веществ. Пластический обмен наиболее интенсивно идет в растущей клетке; во взрослой клетке постоянно происходит синтез веществ для замены молекул, израсходованных или разрушенных при повреждениях.

Первично все многообразие жизни обуславливается разнообразием белковых молекул, выполняющих в клетках различные биологические

функции. Структура белков определяется набором и порядком расположения аминокислот в их пептидных цепях. Именно эта последовательность аминокислот в пептидах зашифрована в молекулах ДНК с помощью биологического (генетического) кода.

Генетический код – это способ передачи информации с «языка» нуклеотидов на «язык» аминокислот. Это система записи информации о последовательности расположения аминокислот в белках с помощью последовательности расположения нуклеотидов в информационной (матричной) РНК.

Код обладает определенными свойствами:

1. Код триплетен, т.е. одна аминокислота шифруется тремя последовательно стоящими нуклеотидами. Три нуклеотида, которые кодируют одну аминокислоту, называются *кодонами* или *триплетами*.
2. Код вырожден (множественен) – каждая аминокислота кодируется более чем одним кодоном.
3. Код однозначен – каждый кодон шифрует только одну аминокислоту.
4. Между генами имеются «знаки препинания». Это специальные триплеты, которые не шифруют ни одну аминокислоту – нонсенс-триплеты (нонсенс-кодонами): УАА, УАГ, УГА. Каждый означает прекращение синтеза белка, находятся в конце каждого гена.
5. Внутри гена «знаков препинания» нет – код не перекрывается. Ни одно из оснований, входящее в данный триплет не является частью другого триплета. Если это свойство нарушается, то может полностью измениться генетическая информация, что приводит к различным мутациям.
6. Код универсален, т.е. един для всех живых организмов.
7. Код однонаправлен, т.е. считка генетической информации происходит только в одном направлении.

Биосинтез белка

В биосинтезе белка у эукариот выделяют четыре периода:

1. Транскрипция;
2. Процессинг или созревание и-РНК;
3. Трансляция;
4. Посттрансляционные преобразования белка.

Транскрипция. Для того чтобы синтезировать белки с заданными свойствами, к месту их построения поступает «инструкция» о порядке включения аминокислот в пептидную цепь. Эта инструкция заключена в нуклеотидной последовательности *информационных* или *матричных РНК* (и-РНК или м-РНК), синтезируемых на соответствующих участках ДНК. Процесс синтеза и-РНК называют *транскрипцией*.

Синтез и-РНК начинается с обнаружения РНК-полимеразой особого участка в молекуле ДНК, который указывает место начала транскрипции — *промотора*. После присоединения к промотору РНК-полимераза раскручивает прилежащий виток спирали ДНК. Две цепи ДНК в этом месте расходятся, и на одной из них фермент осуществляет синтез и-РНК (рис. 14). Сборка рибонуклеотидов в цепь происходит с соблюдением их комплементарности нуклеотидам ДНК, а также антипараллельно по отношению к матричной цепи ДНК. Антипараллельность соединения двух полинуклеотидных цепей в молекуле ДНК позволяет РНК-полимеразе правильно выбрать матрицу для синтеза и-РНК. Продвигаясь вдоль цепи ДНК, РНК-полимераза осуществляет постепенное точное переписывание информации до тех пор, пока она не встречает специфическую нуклеотидную последовательность — *терминатор* транскрипции. В этом участке РНК-полимераза отделяется как от матрицы ДНК, так и от вновь синтезированной и-РНК. Фрагмент молекулы ДНК, включающий промотор, транскрибируемую последовательность и терминатор, образует единицу транскрипции — *транскриптон*.

В процессе синтеза, по мере продвижения РНК-полимеразы вдоль молекулы ДНК, пройденные ею одноцепочечные участки ДНК вновь объединяются в двойную спираль. Образованная в ходе транскрипции и-РНК содержит точную копию информации, записанной в соответствующем участке ДНК.

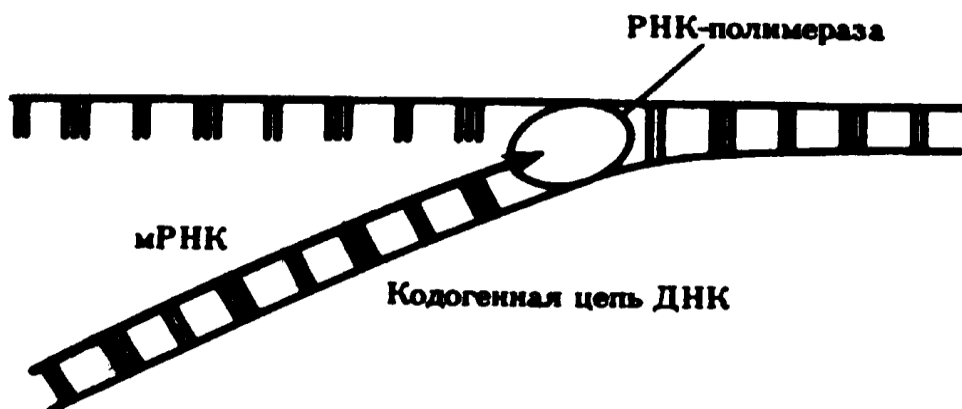


Рис. 14. Схема синтеза мРНК.

Особенности организации генетической информации у про- и эукариот

По химической организации материала наследственности и изменчивости эукариотические и прокариотические клетки принципиально не отличаются друг от друга. Генетический материал у них представлен ДНК. Общим для них является и принцип записи генетической информации, а также генетический код. Одни и те же аминокислоты шифруются у про- и эукариот одинаковыми кодонами. Принципиально одинаковым образом у

названных типов клеток осуществляется и использование наследственной информации, хранящейся в ДНК.

Значительные отличия имеются в молекулярной организации генов эукариотической клетки. В большинстве из них кодирующие последовательности *экзоны* прерываются *интронными* участками, которые не используются при синтезе т-РНК, р-РНК или пептидов. Количество таких участков варьирует в разных генах. Эти участки удаляются из и-РНК.

Процессинг эукариотических и-РНК. Созревание, или процессинг, и-РНК предполагает удаление из него некодирующих интронных участков с последующим соединением (*сплайсингом*) кодирующих последовательностей — *экзонов*.

Сплайсинг представляет собой механизм, который должен обеспечивать удаление из первичного транскрипта строго определенных интронных участков. Нарушение этого процесса может привести к сдвигу рамки считывания при трансляции и невозможности синтеза нормального пептида. Закономерность вырезания интронов, очевидно, обеспечивается благодаря наличию на их концах специфических нуклеотидных последовательностей, служащих сигналами для сплайсинга.

Трансляция. В рибосомах имеется две бороздки. Одна из них удерживает растущую полипептидную цепь, другая — и-РНК. Кроме того, в рибосомах выделяют два участка, связывающих т-РНК. В аминоацильном, А-участке размещается т-РНК, несущая определенную аминокислоту. В пептидильном, П-участке, располагается, обычно т-РНК, которая нагружена цепочкой аминокислот, соединенных пептидными связями. Образование А- и П-участков обеспечивается обеими субчастицами рибосомы.

Трансляция информации на «язык» аминокислот выражается в постепенном наращивании пептидной цепи в соответствии с инструкцией, заключенной в и-РНК. Этот процесс протекает на рибосомах, которые обеспечивают последовательность расшифровки информации с помощью т-РНК. В ходе трансляции можно выделить три фазы: инициацию, элонгацию и терминацию синтеза пептидной цепи.

Фаза инициации, или начало синтеза пептида, заключается в объединении двух находящихся до этого порознь в цитоплазме субчастиц рибосомы на определенном участке и-РНК и присоединении к ней первой т-РНК. Этим задается также рамка считывания информации, заключенной в и-РНК.

В молекуле любой и-РНК имеется участок, комплементарный р-РНК малой субчастицы рибосомы и специфически узнаваемый ею. Рядом с ним располагается иницирующий стартовый кодон АУТ, шифрующий аминокислоту метионин. Малая субчастица рибосомы соединяется с и-РНК таким образом, что стартовый кодон АУТ располагается в области, соответствующей П-участку. При этом только иницирующая т-РНК, несущая ме-

тионин, способна занять место в недостроенном П-участке малой субчастицы и комплементарно соединиться со стартовым кодоном. После описанного события происходит объединение большой и малой субчастиц рибосомы с образованием ее пептидильного и аминокцильного участков.

К концу фазы инициации П-участок занят т-РНК, связанной с метионином, тогда как в А-участке рибосомы располагается следующий за стартовым кодон.

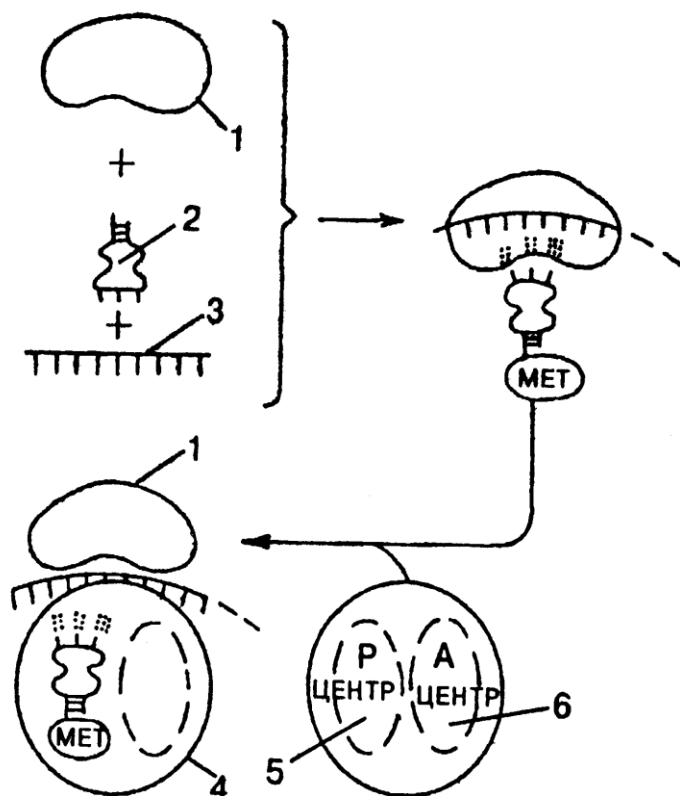


Рис. 15. Схема образования целой рибосомы (инициация биосинтеза): 1 – малая субъединица рибосомы; 2 – тРНК; 3 – мРНК; 4 – большая субъединица рибосомы; 5 – пептидильный центр; 6 – аминокцильный центр.

Фаза элонгации или удлинения пептида, включает в себя все реакции от момента образования первой пептидной связи до присоединения последней аминокислоты. Она представляет собой циклически повторяющиеся события, при которых происходит специфическое узнавание т-РНК очередного кодона, находящегося в А-участке, комплементарное взаимодействие между антикодоном и кодоном.

Аминокислота, транспортируемая т-РНК, располагается в А-участке, поблизости от ранее включенной аминокислоты, находящейся в П-участке. Между двумя аминокислотами образуется пептидная связь. Находящаяся в этот момент в П-участке т-РНК высвобождается и уходит в цитоплазму.

Перемещение т-РНК, нагруженной пептидной цепочкой, из А-участка в П-участок сопровождается продвижением рибосомы по и-РНК на шаг, соответствующий одному кодону. Теперь следующий кодон приходит в контакт с А-участком, где он будет специфически «опознан» соответ-

вующей т-РНК, которая разместит здесь свою аминокислоту. Такая последовательность событий повторяется до тех пор, пока в А-участок рибосомы не поступит кодон-терминатор, для которого не существует соответствующей т-РНК.

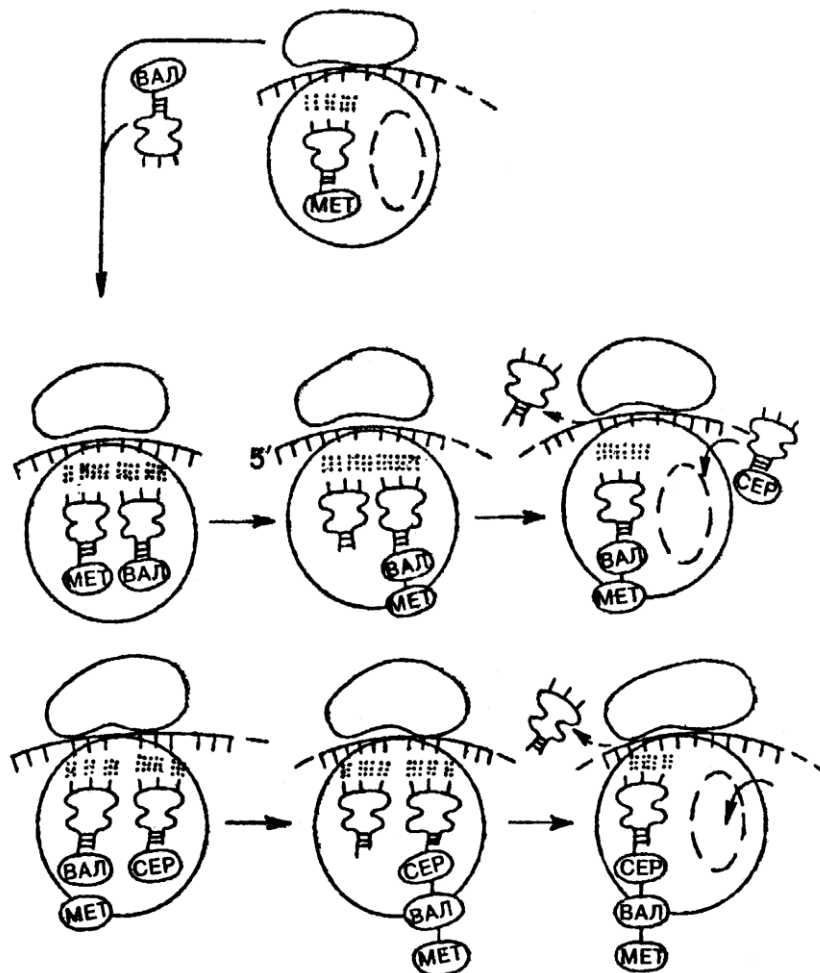


Рис. 16. Циклический процесс образования пептидной связи (элонгация биосинтеза).

Фаза терминации, или завершения синтеза полипептида, связана с узнаванием специфическим рибосомным белком одного из терминирующих кодонов (УАА, УАГ или УГА), когда тот входит в зону А-участка рибосомы. В результате законченная пептидная цепь теряет связь с рибосомой, которая распадается на две субчастицы.

Посттрансляционные преобразования белков. Синтезированные в ходе трансляции пептидные цепи на основе своей первичной структуры приобретают вторичную и третичную, а многие – и четвертичную организацию, образуемую несколькими пептидными цепями. В зависимости от функций, выполняемых белками, их аминокислотные последовательности

могут претерпевать различные преобразования, формируя функционально активные молекулы белка.

Многие мембранные белки синтезируются в виде *про-белков*, имеющих *лидерную последовательность*, которая обеспечивает им узнавание мембраны. Эта последовательность отщепляется при созревании и встраивании белка в мембрану.

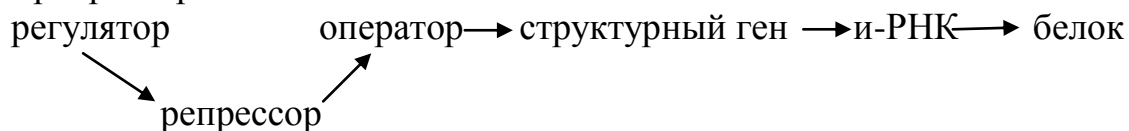
Некоторые белки сразу после трансляции несут дополнительные аминокислотные последовательности, определяющие стабильность предшественников активных белков. При созревании белка они удаляются, обеспечивая переход неактивного про-белка в активный белок.

Механизмы регуляции биосинтеза белка

Открыты в 1961 году французами Жакобом и Моно. Они предложили теорию оперона. Эта теория объясняла механизмы регуляции биосинтеза белка. Их две:

1. индукция (стимулирование, побуждение);
2. репрессия (подавление).

Оперон – это определенный участок молекулы ДНК, который включает несколько генов: регулятор, ген-оператор и структурный ген. Структурный ген содержит информацию о структуре белка. Работа структурного гена зависит от гена-оператора. Он может его блокировать или стимулировать. Оператор зависит от гена-регулятора. Эта зависимость не прямая, а через репрессор.



Индукция (на примере галактозидазы).

Биосинтез белка стимулируется тем субстратом, на который действует данный белок-фермент (на лактозу). Благодаря галактозидазе лактоза разрушается. Пока лактозы в клетке нет, белок не синтезируется. При поступлении лактозы она блокирует репрессор, он не действует на ген-оператор и он стимулирует структурный ген → синтез галактозидазы. Она расщепляет лактозу. По исчезновению лактозы репрессор освобождается и замыкает ген-оператор. Лактоза стимулирует работу структурного гена.

Репрессия (на примере синтеза фосфорорганических соединений).

Синтез белка-фермента подавляется конечным продуктом реакции, в которой участвует данный белок-фермент. Фосфатаза расщепляет фосфоорганические соединения. Репрессор не активен и фосфатаза синтезируется и расщепляет фосфоорганические соединения, появляется свободный фосфор в клетке. Он подавляет реакцию биосинтеза фосфатазы (до исчезновения фосфора).

Обмен веществ и превращение энергии в клетке

В цитоплазме клетки каждый момент идет процесс синтеза сложных веществ. В тоже время осуществляется распад сложных веществ до простых соединений. Все эти реакции идет с участием ферментов. Совокупность ферментативных химических реакций в клетке – *метаболизм*. В любой клетке метаболизм складывается из двух групп реакций:

- 1) Пластический обмен – реакции синтеза (анаболические реакции). Эти реакции идут с затратой энергии (синтез белков);
- 2) Энергетический обмен – реакции распада (катаболические реакции). Идут с высвобождением энергии.

Энергетический обмен

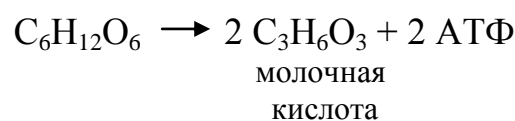
Освобождающаяся в ходе метаболизма энергия запасается в молекулах АТФ. Молекула АТФ образуется из АДФ + Ф. На это присоединение затрачивается 40 кДж энергии. Энергетический обмен в организме происходит в три этапа:

- 1) подготовительный этап;
- 2) гликолиз;
- 3) окислительное фосфорилирование или клеточное дыхание.

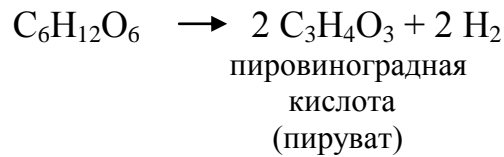
Подготовительный этап осуществляется в пищеварительной системе – это пищеварение. При этом с помощью ферментов в пищеварительном тракте идет разрушение макромолекулярных соединений до аминокислот, нуклеотидов и т.д. В виде более простых соединений они поступают в клетку. Когда эти вещества попадают в клетки, начинается второй этап – гликолиз (т.к. в первую очередь идет расщепление глюкозы). Третий этап тоже идет в клетке. Но гликолиз идет вне органоидов, в цитозоле, а окислительное фосфорилирование – в митохондриях.

Гликолиз идет в цитозоле. Это очень древний процесс. Он возник еще когда атмосфера была бедна кислородом (на начальных этапах эволюции). Гликолиз идет без участия кислорода. Это малоэффективный процесс (запасается всего 2 молекулы АТФ). В ходе гликолиза осуществляется 13 химических реакций превращения глюкозы $C_6H_{12}O_6$ и результат этих реакций – 2 молекулы молочной кислоты – $C_3H_6O_3$. Почему же этот процесс остался в эукариотических клетках? На это две причины:

1. Гликолиз служит как бы аварийным механизмом. Клетка выживает, если ей не хватает кислорода и энергии, тогда гликолиз идет параллельно с клеточным дыханием и до конца:



2. Гликолиз в клетках до конца не идет, а осуществляется только распад молекулы глюкозы до пировиноградной кислоты:



На образовании пирувата гликолиз останавливается. Пируват необходим для работы митохондрий и транспортируется в матрикс, где начинается третий этап: гликолиз сменяется клеточным дыханием. Смена гликолиза клеточным дыханием – эффект Пастера. Т.о. гликолиз готовит материал для клеточного дыхания. В этом и заключается связь между гликолизом и окислительным фосфорилированием.

Окислительное фосфорилирование. Пируват поступает в матрикс митохондрий, где находятся ферменты, осуществляющие цикл Кребса (цикл лимонной кислоты). В ходе реакций цикла Кребса происходит отщепление водорода, который потом доставляется на внутреннюю мембрану митохондрий, и образование углекислого газа. На внутренней мембране находятся ферменты, которые собраны в три крупных комплекса:

1. NAD дегидрогеназный комплекс – флавиновые ферменты;
2. Комплекс b-c₁ – цитохромные ферменты;
3. Комплекс a-a₃ – цитохромный комплекс ферментов.

Эти три комплекса – дыхательные ферменты – составляют дыхательную цепь. Между комплексами ферментов тоже есть переносчики: убихинон – переносит электрон от первого комплекса ко второму. От второго к третьему – с помощью цитохрома c.

Доставка водорода осуществляется с помощью переносчиков: NAD-H и ФАДН₂ (акцептор Н-рибофлавин). При этом водород находится в виде электрона и протона.

Электрон проходит по дыхательной цепи при этом растрчивает свою энергию.

В конце цепи электрон взаимодействует с молекулярным кислородом, а энергия идет на синтез АТФ. Таким образом, ферменты дыхательной цепи – внутренняя мембрана митохондрий является энергопреобразующим устройством. Она превращает энергию электрона в энергию фосфатных связей. Это уникальный инструмент. Уникальность дыхательной цепи еще и в том, что в тоже самое время, когда электрон доходит до конца электронной лестницы здесь оказывается и протон. В результате этого имеющиеся электрон, протон и кислород образуют молекулу воды. Протон нейтрализует отрицательный заряд электрона. Происходит фактически сжигание водорода. При этом выделяется энергия. В клетке, в отличие от физического процесса горения, эта реакция разбита на много этапов, и поэтому энергия высвобождается не одновременно, а постепенно и эта энергия

может переходить в связываемые формы, а не рассеиваться только в виде тепла. Поток электронов льется не непрерывно, а как вода на мельничьи колеса. В цитохромах есть гем содержащий железо. Железо легко восстанавливается и окисляется. То отдает электроны, то присоединяет их.

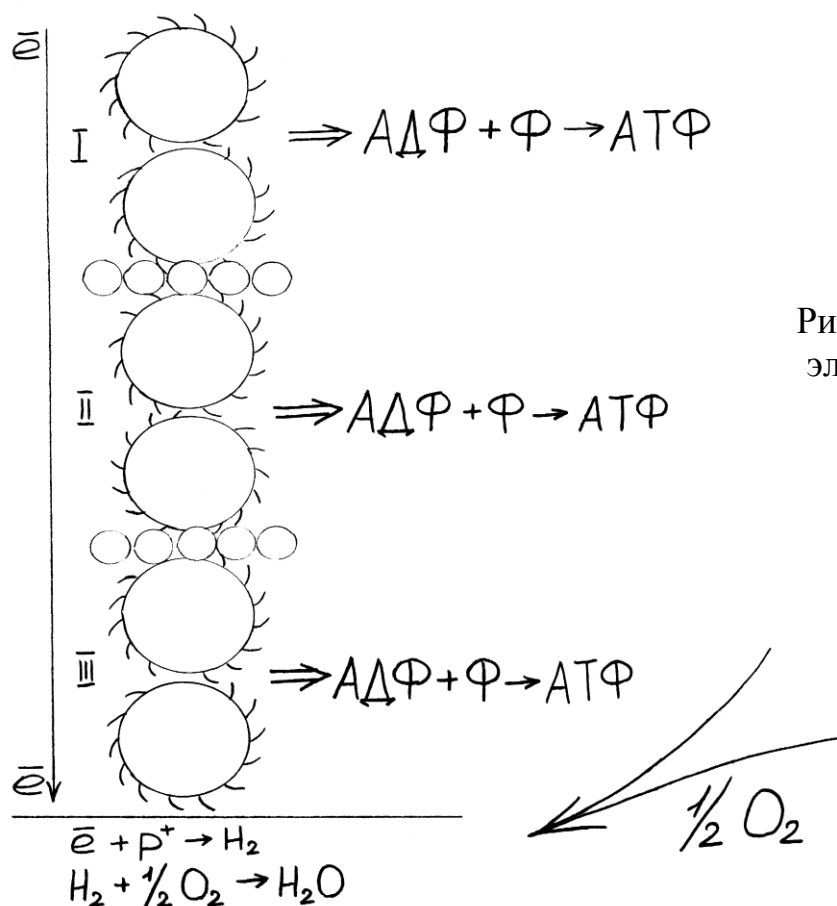
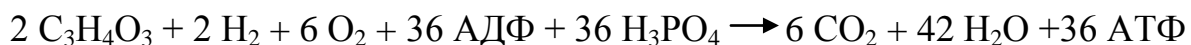


Рис. 17. Схема движения электрона по дыхательной цепи.

В отличие от электрона, протон идет другим путем. Ферменты, которые входят в состав дыхательной цепи, одновременно переносят протон водорода из матрикса, через внутреннюю мембрану митохондрий, в межмембранное пространство, где протоны накапливаются. Интактная внутренняя мембрана является непреодолимой для протонов, и сами вернуться в матрикс они не могут. Они могут вернуться только через протонные каналы, которые есть в мембране, но они закрыты. В межмембранном пространстве создается протонный резервуар. На внутренней мембране возникает электрический потенциал, который складывается из мембранного потенциала (160 мВ) и концентрационного градиента протонов – 60 мВ. В результате создается электронно-химический протонный градиент. Он достигает величины 220 мВ, тогда открываются протонные каналы и протоны через поры, которые представлены АТФ-синтетазой, начинают возвращаться в матрикс. Вся энергия потока протонов водорода преобразуется в энергию фосфатных связей, создается АТФ.

В ходе окислительного фосфорилирования создается 36 молекул АТФ. Это более молодой процесс, чем гликолиз. Оставшаяся не запасенная в АТФ энергия (45%) тоже используется организмом для поддержания постоянной температуры тела.

Окисление глюкозы на последнем этапе дыхательной цепи:

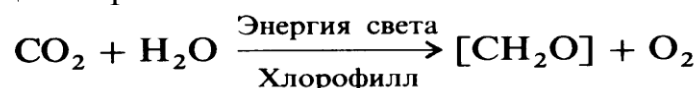


На гликолизе и окислительном фосфорилировании запасается всего 38 молекул АТФ. Гораздо большее количество АТФ синтезируется в хлоропластах (в 20 – 30 раз).

При нормальной работе митохондрий окисление и фосфорилирование обязательно идут параллельно и они сопряжены. В этом случае процесс клеточного дыхания эффективен.

Фотосинтез

Пластический и энергетический обмены в клетках растений и животных сходны. Однако в клетках растений, содержащих хлорофилл, кроме бескислородного и кислородного процессов, протекают специфические процессы, имеющие важное значение для живой природы. Растительные клетки способны синтезировать органические вещества из неорганических, используя энергию солнечного излучения. Превращение световой энергии в энергию химических связей путем синтеза органики из углекислого газа и воды, называется фотосинтезом. Суммарное уравнение фотосинтеза выражается следующим образом:



По современным представлениям сущность фотосинтеза заключается в превращении лучистой энергии солнечного света в химическую энергию в форме АТФ и восстановленного никотинамиддинуклеотидфосфата (НАДФхН₂).

Начало изучению фотосинтеза было положено в 1630 г., когда ван Гельмонт показал, что растения сами образуют органические вещества, а не получают их из почвы. В 1772 г. Джозеф Пристли установил, что растения (побег мяты) “исправляют” воздух, “испорченный” горячей свечой. Семь лет спустя Ян Ингенхауз обнаружил, что растения могут “исправлять” плохой воздух, только находясь на свету. В темноте же они выделяют воздух, “вредный для животных”. В 1804 г. Соссюр, взвешивая воздух и растения до и после фотосинтеза, установил, что увеличение сухой массы растения превышало массу поглощенной им из воздуха углекислоты. Соссюр пришел к выводу, что другим веществом, участвующим в увеличении массы, была вода. Еще

Я. Ингерхауз предположил, что роль света в фотосинтезе заключается в расщеплении углекислоты с выделением кислорода, а освободившийся “углерод” используется для построения растительных тканей. В 1887 г. С. Н. Виноградский открыл хемосинтезирующие бактерии - бесхлорофильные организмы, способные превращать в органические соединения углекислоту в темноте, а Энгельман в 1883 г. открыл пурпурные бактерии, осуществляющие своеобразный фотосинтез, не сопровождающийся выделением кислорода. Применение меченого углерода (1940 г.) показало, что все клетки - растительные, бактериальные и животные - способны ассимилировать углекислоту, различаясь только использованием источников, из которых они получают необходимую для ассимиляции энергию. В 1931 г. ван Ниль показал, что у бактерий фотосинтез может происходить в анаэробных условиях, не сопровождаясь выделением кислорода. Он высказал предположение о принципиальном сходстве фотосинтеза бактерий и зеленых растений.

В настоящее время существует мнение, что все реакции включения CO_2 в органические вещества могут протекать в темноте (“темновые реакции”), т.е., строго говоря, они не относятся к процессу фотосинтеза - это реакции как бы обратные процессу распада углеводов. К реакциям, зависящим от энергии света (“световым реакциям”), относятся такие процессы, при которых свет превращается в химическую энергию (такими веществами являются АТФ и НАДФ \times H $_2$).

Фотосинтез - сложный многоступенчатый процесс, в котором центральная роль принадлежит хлорофиллу - органическому веществу, преобразующему энергию солнечного света в энергию химических связей (в этом заключается основная роль хлорофилла в клетке). Молекулы хлорофилла встроены в мембранные структуры хлоропласта - граны - и находятся в окружении молекул белков, липидов и других веществ.

Молекула хлорофилла состоит из атомов углерода и азота, соединенных в сложное кольцо. Функциональной единицей фотосинтеза, как предполагают, являются повторяющиеся структуры, каждая из которых состоит примерно из 230 молекул хлорофилла каждая. Эти структуры получили название квантосом, они располагаются на гранях хлоропласта.

В растительной клетке имеются различные виды хлорофилла.

Хлорофилл а – фотосинтетический пигмент, представленный в наибольшем количестве; это единственный пигмент, имеющийся у всех фотосинтезирующих растений и играет у них центральную роль при фотосинтезе. Существует несколько форм этого пигмент, которые различаются своим расположением в мембране. Каждая форма отличается от других и по положению максимума поглощения в красной области спектра (например, этот максимум может быть при 670, 680, 690 и 700 нм).

Хлорофилл b – присутствует у высших растений и зеленых водорослей.

Хлорофилл с – есть у бурых и некоторых одноклеточных водорослей.

Хлорофилл d – у некоторых красных водорослей.

В настоящее время принято считать, что существует два типа фотосинтетических единиц, которые называются фотосистемами I и II.

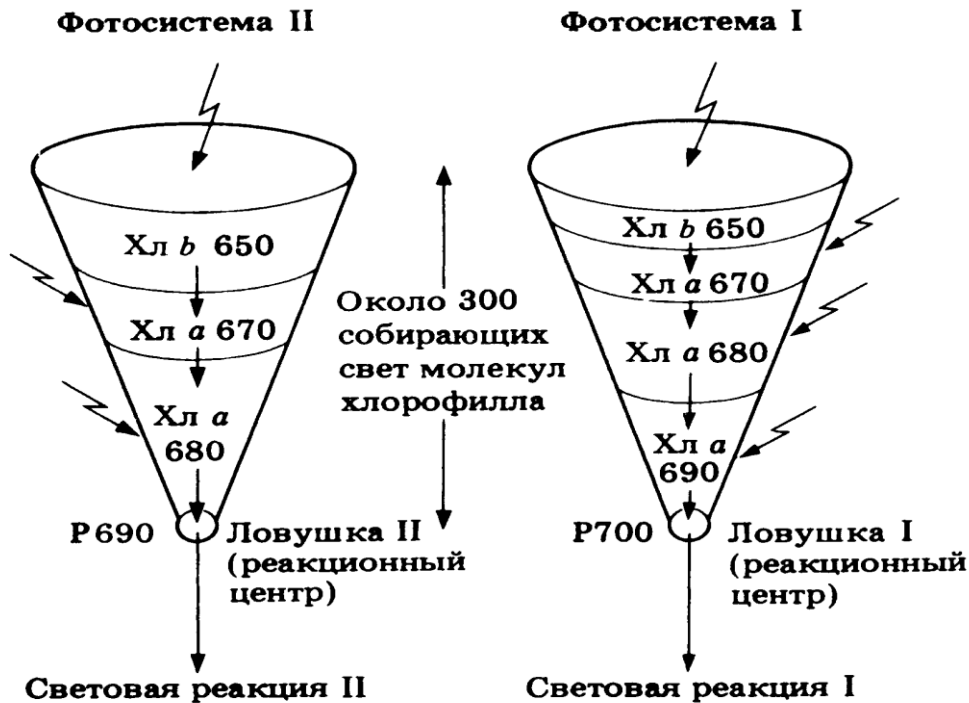


Рис. 18. Схематическое строение фотосистем I и II.

Условное обозначение:

⚡ - световая энергия; → - передвижение электронов (энергии);

Хл – хлорофилл; Хл а 670 – хлорофилл а с максимум поглощения при 670 нм; Р – пигмент, т.е. молекула хлорофилла.

Каждая из этих единиц состоит из набора молекул вспомогательных пигментов, передающих энергию на одну молекулу главного пигмента. Последний называется реакционным центром; в нем энергия света используется для осуществления химических реакций. Именно здесь происходит преобразование световой энергии в химическую, и именно оно является центральным событием фотосинтеза. Каждая фотосистема содержит около 300 молекул хлорофилла, в мембранах тилакоидов, имеются частицы двух типов: в фотосистеме I они мелкие, в фотосистеме II – крупные.

Световые реакции

В 1958 г. Арнон и его сотрудники установили, что углекислый газ может восстанавливаться до углеводов даже в темноте, при условии, что в среде присутствуют АТФ и НАДФхН₂. По-видимому, в этом состоит роль световых реакций. При фотосинтезе источником энергии служит свет, поэтому процесс назвали фотофосфорилированием.

Синтез АТФ при световых реакциях связан с переносом электронов от главных пигментов, а свет доставляет энергию для такого переноса. Путь переноса электронов иногда называют «Z-схемой», так как эта схема похожа на букву Z.

Путь электрона. Электрон из фотосистемы I или II поднимается на более высокий энергетический уровень, т.е. приобретает избыток энергии. Вместо того чтобы вернуться в фотосистему, возвратившись на свой исходный уровень с потерей энергии, такой электрон захватывается акцептором электронов (X или Y на рис.). Это очень важное превращение световой энергии в химическую. Акцептор электронов, таким образом, восстанавливается, а в фотосистеме остается положительно заряженный пигмент. Далее электрон мигрирует по нисходящей линии (в отношении своей энергии) и переходит от одного акцептора электронов к другому в ряде окислительно-восстановительных реакций. В результате такого переноса идет образование АТФ – как при циклическом, так и при нециклическом фотофосфорилировании; к тому же при нециклическом фотофосфорилировании происходит восстановление НАДФ.

Нециклические реакции

Иницируются светом, падающим на фотосистемы I и II. Возбужденный электрон пигмента фотосистемы I или II восстанавливает соответствующий акцептор электронов, т.е. X или Y. Фотосистемы становятся положительно заряженными. Электрон воды возвращает P690 в нейтральное состояние: они переносятся от воды по «нисходящей» линии на Z690 через переносчик электронов Z. В качестве побочного продукта образуется кислород.

P700 нейтрализуется электроном, движущимся «вниз» от X и далее по цепи переноса электронов. Их энергия используется для синтеза АТФ. В конце концов электроны доходят от Y до НАДФ и взаимодействуя с протоном образуют НАДФH₂.

Циклические реакции

Электроны от Y снова возвращаются на P700 по цепи переноса электронов. Энергия возбуждения электронов используется для синтеза АТФ. При циклических реакциях могут образовываться дополнительные количества АТФ. Эффективность преобразования энергии при световых реакциях очень высока и составляет около 39%.

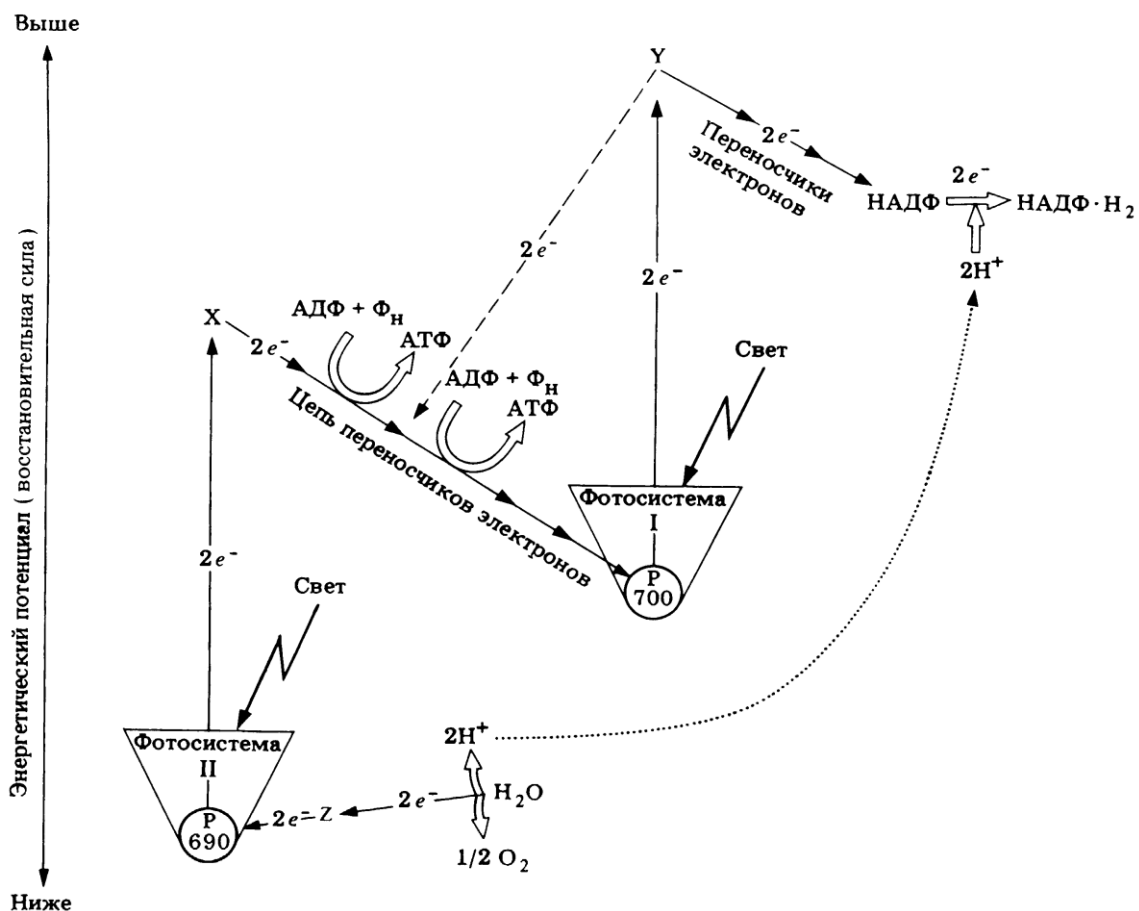


Рис. 19. Z-схема переноса электронов при циклических и нециклических реакциях.

Условные обозначения:

- - перенос электронов при нециклических реакциях; - - - ► - перенос электронов от Y на переносчики электрона при циклических реакциях;
 ⇨ - другие химические реакции; X, Y, Z – акцепторы электронов.

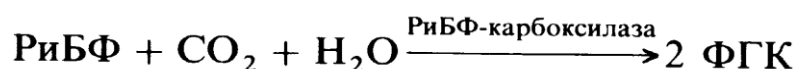
Сравним эти реакции:

	Нециклические реакции	Циклические реакции
Путь электрона	нециклический	циклический
Первый донор электронов	вода	фотосистема I
Последний акцептор электронов	НАДФ	фотосистема I
Продукты	АТФ, НАДФхН ₂ , побочные: кислород	АТФ
Фотосистемы	I и II	I

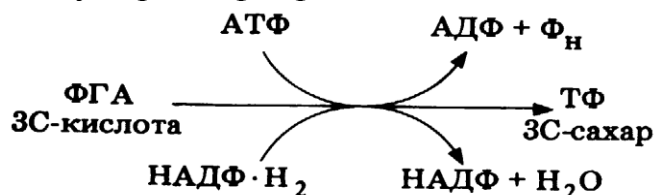
Темновые реакции

Реакции темнового синтеза углеводов протекают как на свету, так и в темноте. При участии ферментов углекислый газ включается в процесс синтеза углеводов. Темновые реакции синтеза носят циклический характер. Последовательность этих реакций была определена в США Кальвином, Бенсоном и Бэссемом.

Углекислый газ (CO_2) вступает в соединение с пятиуглеродным сахаром рибулозо-5-фосфатом, находящимся в клетке. Предварительно этот сахар фосфорилируется (за счет АТФ) с образованием рибулозобифосфата и уже рибулозобифосфат карбоксилируется путем присоединения CO_2 .



Образуется короткоживущее шестиуглеродное соединение, которое вследствие гидролиза (присоединения молекулы воды) распадается на две трехуглеродные молекулы фосфоглицериновой кислоты. Затем фосфоглицериновая кислота восстанавливается (в присутствии АТФ и НАДФ \cdot Н₂) с образованием 12 молекул триозофосфата.



Часть триозофосфата (10 молекул) идет на восстановление рибулозобифосфата, а другая (2 молекулы) – на синтез углеводов.

Некоторые виды бактерий также способны синтезировать органическое вещество. Кроме фотосинтезирующих бактерий, существуют и хемосинтезирующие бактерии. Хемосинтез осуществляется за счет энергии, выделяющейся при химических реакциях окисления различных неорганических соединений: водорода, сероводорода, аммиака, оксида железа (II) и др. Энергия окисления также запасается в виде АТФ (этот процесс открыл С. Н. Виноградский в конце XIX в.). Хемосинтез осуществляют серобактерии, железобактерии, нитрифицирующие бактерии, азотфиксирующие бактерии. Серобактерии обитают в водоемах, вода которых содержит сероводород. При окислении сероводорода выделяется свободная сера, которая накапливается в клетках бактерий в виде крупинок. При недостатке сероводорода в клетках бактерий происходит дальнейшее окисление содержащейся в них свободной серы до серной кислоты. Образовавшаяся энергия в обоих случаях используется для синтеза органического вещества из углекислого газа. Колоссальное количество серобактерий имеется в Чер-

ном море, в котором на глубине более 200 м (а в некоторых местах почти на поверхности) вода насыщена серобактериями.

Нитрифицирующие бактерии добывают себе энергию путем окисления аммиака и азотистой кислоты. Поэтому они играют большую роль в круговороте азота в природе. Нитрифицирующие бактерии обитают в почве и в различных водоемах. Аммиак, образующийся при гниении белков, окисляется нитрифицирующими бактериями сначала до азотистой кислоты, а затем (уже другой группой бактерий) - до азотной кислоты. Все эти процессы идут с выделением энергии, используемой для синтеза органических веществ.

В почве широко распространены водородокисляющие бактерии. Водород постоянно образуется при анаэробном (бескислородном) разложении органических остатков микроорганизмами почвы. Хемосинтезирующие бактерии, окисляющие соединения железа и марганца (как и нитрифицирующие бактерии), также открыл С.Н. Виноградский. Они чрезвычайно широко распространены как в пресных, так и в морских водоемах. Благодаря жизнедеятельности этих бактерий на дне болот и морей образуется большое количество отложений руд железа и марганца. Роль азотфиксирующих бактерий, обитающих в почве, весьма важна для повышения урожайности, так как в результате их жизнедеятельности азот (N_2), находящийся в воздухе, недоступный для усвоения растениями, превращается в аммиак (NH_3), который хорошо ими усваивается.

Методическая разработка по курсу
«Основы цитологии» (часть 1)
для слушателей подготовительного отделения

Редактор А.А. Масленникова

План университета 2005 г.
Позиция 38

Подписано в печать
Усл. п. л. – 3
Заказ

Формат 84x108 1/32
Уч.-изд. л. – 3
Тираж 50 экз.

Отпечатано в отделе оперативной полиграфии ВГПУ

600024, г. Владимир, ул. Университетская, 2, тел. 33-87-40