

В. А. ВЕРЕЩАГИНА

ОСНОВЫ ОБЩЕЙ ЦИТОЛОГИИ

Допущено

*Министерством образования и науки Российской Федерации
в качестве учебного пособия для студентов
высших учебных заведений, обучающихся по специальности
и направлению подготовки «Биология»*

3-е издание, стереотипное



Москва
Издательский центр «Академия»
2009

УДК 576.3(075.8)
ББК 28.59я73
В317

Рецензенты:

д-р биол. наук, проф. *В. М. Аксенова* (зав. кафедрой биологии и физиологии животных Пермской государственной сельскохозяйственной академии);
д-р мед. наук *А. Б. Виноградов* (зав. кафедрой биологии и экологии Пермской государственной медицинской академии);
д-р мед. наук, проф. *В. А. Четверных* (зав. кафедрой гистологии Пермской государственной медицинской академии)

Верещагина В. А.

В317 Основы общей цитологии : учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений / В. А. Верещагина. — 3-е изд., стер. — М. : Издательский центр «Академия», 2009. — 176 с.
ISBN 978-5-7695-5856-6

В учебном пособии изложена характеристика структурно-функциональных особенностей клеток на основе данных световой, электронной микроскопии и других методов исследования с привлечением сведений из биохимии и молекулярной биологии. Освещены главные закономерности строения и функций, общие для клеток, вне зависимости от их органного, тканевого или видового происхождения.

Для студентов высших учебных заведений, обучающихся по специальности и направлению подготовки «Биология». Может быть полезно студентам медицинских вузов.

УДК 576.3(075.8)
ББК 28.59я73

Оригинал-макет данного издания является собственностью Издательского центра «Академия», и его воспроизведение любым способом без согласия правообладателя запрещается

© Верещагина В. А., 2007
© Образовательно-издательский центр «Академия», 2007
© Оформление. Издательский центр «Академия», 2007
ISBN 978-5-7695-5856-6

ПРЕДИСЛОВИЕ

Содержание учебного пособия отражает современный уровень знаний о клетке эукариот — ее морфологии и функциональных особенностях. В ходе изложения материала проводится сравнение клеток эукариот и прокариот.

Основной идеей курса цитологии всегда была простая мысль, высказанная в свое время выдающимся генетиком Ж. Моно: «Что верно для бактерии, то верно для слона». Новейшие данные молекулярной биологии показали замечательное единство структурных элементов и единство принципов функционирования, наблюдающихся в живых клетках самых разных организмов. Это было обнаружено благодаря созданию специальных методов, краткое описание которых дано в настоящем учебном пособии. Тем не менее даже такие краткие сведения убеждают нас в том, что изучение тонкого строения клеток стало возможным в результате применения и последующего усовершенствования светового микроскопа. Наличие электронного микроскопа и фракционирование клеток открыли затем возможность проникновения на субклеточный и молекулярный уровень их организации. За невероятно короткое время после 50-х годов XX в. была не только изучена ультраструктура уже известных клеточных органелл, но и открыты и описаны новые.

Согласно учебному плану, курс цитологии читается студентам младших курсов высших учебных заведений. В связи с тем что при изучении функций клеточных структур требуется привлечение данных по биохимии, автор счел возможным дополнить учебное пособие сведениями о химических компонентах клетки, химических связях и свойствах молекул тех веществ, которые образуют клетку. Эта справочная часть книги должна быть полезной для студентов. Последующее изучение других разделов биологии, спецкурсы и практикумы расширят материал курса цитологии, поскольку стремительный поток информации по биологии клетки не снижается.

Текст учебного пособия иллюстрирован рисунками и схемами из изданий, указанных в списке литературы.

ПРЕДМЕТ ЦИТОЛОГИИ

Цитология — наука о клетке (*cytos* — ячейка, клетка; *logos* — учение, наука). Она исследует строение, основы жизнедеятельности и воспроизведение клеток — элементарных живых систем, определяет роль и место клеток в многоклеточных организмах, строение и функции отдельных клеточных компонентов, изучает как общие свойства большинства клеток, так и работу специфических клеточных структур в норме и при патологических изменениях.

Первобытные клетки возникли в первичном бульоне миллиарды лет назад. Одна из них, пережив своих конкурентов, положила начало клеточному делению и процессу эволюции. Ее потомки стали быстро делиться и с легкостью заняли невообразимое множество экологических ниш. Они и сейчас составляют половину всей биомассы Земли. Около 1,5 млрд лет назад произошел переход от мелких, сравнительно просто устроенных клеток — прокариот, к сложно устроенным — эукариотам. Некоторые из эукариот вступили в симбиотические отношения с аэробными прокариотами, создав надежные ассоциации. Появился ряд приспособлений для объединения клеток в колонии, а затем в многоклеточные организмы. Эволюция первобытных эукариот привела к дивергенции, возникли линии растений, животных и грибов. В конечном итоге образовался зеленый покров Земли, изменился состав атмосферы и планета стала родиной человека разумного. Эволюционное родство клеток разных организмов доказано различными методами, в том числе изучением их метаболизма и нуклеотидных последовательностей ДНК и РНК.

Эволюционный принцип является главным при изучении биологии, он лежит в основе исследования клетки.

Клетки по размеру очень малы и сложно устроены. Трудно рассмотреть их строение, установить молекулярный состав, узнать, как работают их отдельные элементы. Поэтому развитие цитологии тесно сопряжено с созданием новейших методов микроскопии, молекулярной биологии, биохимии, биофизики и генетики. Из множества фактов рождается объяснение ранее загадочных явлений, обнаруживаются изящество и экономичность клеточных процессов, замечательное единство принципов их действия.

КЛЕТОЧНАЯ ТЕОРИЯ

Клеточная теория — одно из крупнейших биологических обобщений. Она воплощает идеи об общности происхождения и единстве принципов строения растительных и животных организмов, единстве всего живого в его эволюционном развитии. Клеточная теория — одно из трех величайших открытий: в XIX в. наряду с законом сохранения энергии и эволюционной теорией она обеспечила прогресс естествознания. Это открытие убедило ученых, что развитие и рост всех высших организмов совершаются по одному общему закону; показав способность клеток к изменению, оно наметило путь, ведущий к видовым изменениям организмов, вследствие которых они могут совершенствовать процесс развития, представляющий собой нечто большее, чем развитие индивидуальное.

Открытие и описание разных типов клеток и создание клеточной теории исторически не совпадают.

Хронология событий в истории изучения клеток, приведших к созданию клеточной теории

- 1665 г. Роберт Гук, английский ученый, секретарь Лондонского королевского общества, обнаружил правильно расположенные замкнутые пустоты в тонких срезах пробки, сердцевины бузины, камыша, укропа, репейника и стеблей других растений, которые он охарактеризовал в сочинении «Микрография, или некоторые описания мельчайших тел, сделанные посредством увеличительных стекол». Гук назвал эти образования *клетками*. Он сделал микроскоп инструментом научных исследований.
- 1671 г. Марчелло Мальпиги, итальянский ученый-натуралист, анатом, врач, и Неемия Грю, английский ботаник и врач, подтвердили наблюдения Гука и показали, что разнообразные части растений состоят из «пузырьков» и «мешочков». Грю ввел понятие *ткань*.
- 1680 г. Антон ван Левенгук, голландский натуралист, основоположник научной микроскопии, открыл мир *одноклеточных организмов* и впервые увидел клетки животных (эритроциты).

- 1830 г. Ян Пуркинье, чешский биолог, и его ученики разработали методы микроскопической техники (изобретение микротомы, окраска и просветление тонких срезов) и описали *клетки тканей животных* (спинной мозг, мозжечок, железы желудка, миокард, кости и хрящи). Главным стало считаться содержимое клетки, а не ее оболочка. Введен термин *протоплазма*.
- 1831 г. Роберт Броун, английский ботаник, в наблюдениях над орхидеями описал *ядро* растительной клетки как ее постоянный компонент.
- 1838 г. Маттиас Шлейден, немецкий ботаник, сделал вывод о том, что *клетка является основной структурой растительных организмов*. Он также привлек внимание к ядру, считая его цитобластом — образователем клетки.
- 1839 г. Теодор Шванн, немецкий физиолог и цитолог, опубликовал сочинение «Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений», тем самым сформулировав суть клеточной теории. Так было положено начало клеточной биологии.
- 1848 г. Одноклеточные организмы — простейшие — *признаны свободно живущими клетками*.
- 1858 г. Рудольф Вирхов, немецкий врач и патологоанатом, в книге «Целлюлярная патология» показал, что причину патологических изменений в организме следует искать в клетке. Он также обратил внимание на ведущую роль ядра в клетке и провозгласил *принцип образования клеток путем деления «omnis cellula a cellula»* — каждая клетка от клетки, дополнив им клеточную теорию Шлейдена — Шванна.

В последующее время было получено огромное количество данных, открывающих тайны структуры, жизнедеятельности, развития и воспроизводства клеток. Тем не менее основные положения клеточной теории сохранили свое значение и получили дальнейшее развитие.

Клеточная теория включает четыре основных положения, или постулата (1.1 — 1.4).

1.1. Клетка — элементарная единица живого

Представление о клетке как о самостоятельной единице жизнедеятельности было сформулировано еще Т. Шванном и поддержано Р. Вирховом. Характеристика клетки — элементарной единицы живого — может быть раскрыта, если мы определим, что такое жизнь.

Жизнь есть высшая форма существования материи, высшая по сравнению с физической и химической формами существования

материи. Живые объекты отличаются от неживых обменом веществ, способностью к росту и размножению. Они могут активно регулировать свой обмен и функции различными формами движения, раздражимостью, приспособляемостью к среде.

Основные законы жизни были сформулированы Ч. Дарвином в завершающей части его книги «Происхождение видов...»: «Это законы в самом широком смысле — *рост* и *воспроизведение*, *наследственность*, почти необходимо вытекающая из воспроизведения, *изменчивость*, зависящая от прямого или косвенного действия жизненных условий». Данные законы жизни реализуются только на клеточном уровне. Некоторые компоненты клетки могут обладать отдельными свойствами жизни. Например, выделенные рибосомы в присутствии необходимых веществ могут синтезировать белок *in vitro*, в пробирке. Вне клетки могут работать многие ферменты, участвующие в процессах синтеза и распада сложных биоорганических молекул. Однако в совокупности, в полном объеме законы жизни работают только в клетке, и только клетка отвечает определению «живое».

Теперь обратимся к вопросу о том, что такое сама клетка.

Среди живых организмов существуют два типа клеток: эукариотические и прокариотические. Эукариотические клетки по определению и в отличие от прокариотических имеют ядро (греч. *карион*). Однако это не единственное отличие (см. табл. 1).

Прокариотические организмы, по всей вероятности, близки к самым ранним клеткам-прародительницам. Несмотря на сравнительную простоту строения, клетки прокариот весьма разнообразны в биохимическом отношении. У бактерий, например, обнаруживаются все основные метаболические пути, включая процесс получения энергии. Многие из них способны синтезировать все необходимые вещества из нескольких простых соединений. Они успешно адаптировались к разнообразным условиям среды.

Приблизительно 1,5 млрд лет назад произошел переход от прокариот к большим по размеру и значительно более сложно устроенным эукариотическим клеткам, подобным современным клеткам животных и растений. Эукариотические клетки больше по размеру и сложнее их организация и функции. Они содержат соответственно больше ДНК и различных компонентов, обеспечивающих их функции, что в конечном итоге способствовало развитию многоклеточности и эволюции многоклеточных организмов.

Несмотря на многочисленные и четкие различия, прокариотические и эукариотические клетки имеют много общего. Это позволяет отнести их к единой клеточной организации живого и предложить определение клетки, которое привлекает своей четкостью и лаконичностью. Оно принадлежит В. Я. Бродскому, профессору Московского государственного университета, и вошло в БСЭ (1973, т. 12, с. 879):

Сравнение прокариотических и эукариотических организмов

Отличительный признак	Прокариоты	Эукариоты
	Бактерии и цианобактерии	Грибы, растения, животные
Обычный линейный размер клеток	1 — 10 мкм	10 — 100 мкм
Метаболизм	Анаэробный или аэробный	Аэробный
Органеллы	Немногочисленны или отсутствуют	Ядро, митохондрии, хлоропласты, эндоплазматическая сеть и др.
ДНК	Кольцевая ДНК в цитоплазме	Длинная ДНК организована в хромосомы и окружена ядерной мембраной
РНК и белки	РНК и белки синтезируются в одном компартменте	Синтез РНК происходит в ядре, синтез белков — в цитоплазме
Цитоплазма	Нет цитоскелета, нет движения цитоплазмы, эндо- и экзоцитоза	Цитоскелет из белковых волокон, есть движение цитоплазмы, эндо- и экзоцитоз
Деление клеток	Бинарное деление перетяжкой	Митоз или мейоз
Клеточная организация	Преимущественно одноклеточные	Преимущественно многоклеточные с клеточной дифференцировкой

«Клетка — это элементарная живая система, способная к самостоятельному существованию, самовоспроизведению и развитию; основа строения и жизнедеятельности всех животных и растений».

1.2. Гомологичность клеток

Гомология (греч. *homologia*) — соответствие, сходство органов по основным, коренным свойствам; они имеют единый план строения и развиваются из одинаковых зачатков, при этом могут морфологически отличаться. Так, гомологичны рука человека, ласт кита, крыло птицы. Гомологичны луковица тюльпана и клубень картофеля: то и другое — видоизмененные побеги. При всем раз-

нообразии подобны друг другу и едины по происхождению и клетки разных организмов, как животных, так и растительных.

Природа создала неисчислимое множество разнообразных организмов из одного и того же набора материалов и стандартных деталей на основе нескольких оптимальных принципов.

Живая клетка состоит из ограниченного набора химических элементов, шесть из них — *углерод, водород, кислород, азот, фосфор, сера* — составляют 90 % ее общей массы. Соединение, которое в наибольшем количестве содержится во всех живых клетках, — это *вода*, на ее долю приходится около 70 % массы клетки; большинство внутриклеточных реакций протекает в водной среде.

Все клетки используют всего лишь четыре основных типа молекул, четыре группы органических соединений — *простые сахара, жирные кислоты, аминокислоты и нуклеотиды*. Эти соединения относятся к малым органическим молекулам, они представляют собой соединения углерода с молекулярной массой от 100 до 1 000 дальтон* (Да).

Из малых молекул строятся макромолекулы — *полисахариды, липиды, белки, нуклеиновые кислоты* с молекулярной массой от 10 тыс. до 1 млн.

Наследственный материал всех клеток — *дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК)*.

В прокариотических и эукариотических клетках протекают сходные процессы, обеспечивающие транспорт веществ в клетку и из нее, синтез белка и ДНК, энергетику клетки. При всем разнообразии прокариотических и эукариотических клеток они обнаруживают единый генетический код и удивительное сходство в строении, объясняемое сходством общеклеточных функций.

Эукариотические клетки имеют хорошо развитую систему внутренних мембран, которые делят внутреннее пространство клетки на отделы — *компарменты*. Они содержат стандартный набор клеточных органелл — ядро, эндоплазматическую сеть, рибосомы, аппарат Гольджи, лизосомы, митохондрии. Все это свидетельствует о гомологичности клеток живущих на Земле организмов и общности их происхождения.

Гомологичностью клеток объясняется и явление их тотипотентности. *Тотипотентность* — потенциальная возможность развития клетки в разных направлениях, из которых в организме реализуется только одно.

На этом свойстве построены биотехнологические схемы клонирования растений и животных, когда из соматической клетки можно вырастить полноценный живой организм со всеми органами.

* Дальтон — единица массы, равная $1,66 \cdot 10^{-27}$ кг, 1/12 часть массы нейтрального атома углерода ^{12}C .

1.3. Клетка от клетки

Клетка от клетки — положение клеточной теории, которое было сформулировано Рудольфом Вирховом и стало биологическим законом.

Р. Вирхов (R. Virchow, 1821—1902) — основатель современной патологической анатомии и теории клеточной патологии. Окончил медицинский факультет Берлинского университета, позднее возглавлял специально учрежденную для него кафедру патологической анатомии. Считал, что любой патологический процесс является суммой нарушений, происходящих в клетке. Классический пример клеточной обусловленности развития болезни — сахарный диабет. Его причина — нарушение работы лишь одной группы клеток в поджелудочной железе — островков Лангерганса. Вирхов дал патологоанатомическую характеристику и объяснил механизм развития многих заболеваний человека (опухоли, туберкулез, воспаления, восстановление тканей). Основал всемирно известный журнал «Архив патологической анатомии, физиологии и клинической медицины», названный позднее «Вирховский архив» и издающийся поныне.

Деление прокариотических клеток бинарное. Это означает, что клетка делится надвое перегородкой, без участия какого-либо специального аппарата. Эукариотические клетки формируют особый аппарат деления клетки — клеточное веретено, с помощью которого происходит точное распределение ранее удвоившихся хромосом по двум дочерним клеткам.

Деление эукариотических клеток возможно без участия аппарата деления. Это так называемое прямое деление клетки, или *амитоз*. Амитоз встречается в клетках, образующих кратковременно функционирующие, а затем дегенерирующие ткани (эпителий), в запасающих тканях (крахмалоносные клетки клубня картофеля, эндосперм, перисперм) и в патологически измененных клетках. Амитоз — деление клетки перед смертью, при этом делении не происходит равного и точного распределения генетического материала между дочерними клетками.

В любом случае нет иного пути образования новых клеток, как только путем деления.

1.4. Клетка и организм

Вопрос о связях и отношениях клеток внутри организма возник с момента создания клеточной теории. Т. Шванн придавал большое значение решению этого вопроса. Его суждения об организации многоклеточных организмов носили механистический характер. Ученый считал, что организм представляет собой сумму

жизнедеятельных клеток. Это утверждение подверглось серьезной критике. Р. Вирхов расширил представления Шванна, рассматривая организм как клеточное государство, т.е. распространил свои представления о социальном устройстве общества на биологическую систему. Однако законы развития общества и законы биологии специфичны, между ними нельзя ставить знак равенства.

Лишь в середине XX в. сформировалась концепция о взаимоотношениях клеток в многоклеточном организме. Было установлено, что такой организм представляет собой сложную систему клеток, объединенных в ткани и органы; связь между тканями и органами осуществляется по-разному.

В процессе индивидуального (онтогенез) и исторического развития (филогенез) возникновение многоклеточности неизбежно приводит к интеграции клеток. *Интеграция клеток* — это образование клеточных комплексов, в пределах которых клетки специализируются на выполнении ограниченной работы и действуют как единое целое, как единая система (например, почечный клубочек, легочный пузырек, долька печени). Такая система (обозначим ее системой первого порядка) отличается рядом особенностей. Во-первых, в ней сильны межклеточные контакты, и на этом этапе интеграции они играют первостепенную роль. Во-вторых, в системе появляются такие свойства, как эффект взаимодействия клеток. Эти новые свойства, отсутствующие у отдельных клеток и возникающие в их системе, называются *эмерджентными* (лат. *emerge* — появляюсь, возникаю). Так, легочный пузырек способен осуществлять газообмен, в почечном клубочке происходит очистка крови от шлаков. В ряде случаев интеграция клеток носит временный характер, например при взаимодействии лимфоцитов и макрофагов.

Лимфоциты — разновидность белых кровяных клеток. Макрофаги — клетки, способные к фагоцитозу, т.е. захвату и перевариванию бактерий, остатков погибших клеток и других чужеродных частиц.

Системы клеток первого порядка объединяются в ткани — системы второго порядка. Ткани формируют органы. На каждой новой ступени возникают новые эмерджентные свойства систем, не вытекающие из особенностей одной отдельно взятой клетки. Например, способность чувствовать длину дня присуща только растению в целом, этим свойством не обладают отдельные клетки, ткани и даже срезанные растения. Свойство засухоустойчивости не имеет выражения на клеточном уровне и проявляется только на тканевом.

Биологические системы особенно сильны своими эмерджентными свойствами. Эти свойства как бы «подхватываются» естественным отбором, вовлекаются в процесс эволюции, закрепляя

и совершенствуя надклеточные уровни организации. Особенно сильны эмерджентные эффекты на уровне сознания и мышления.

Кроме появления эмерджентных свойств усложняются связи между системами, на помощь межклеточным контактам приходят гуморальные и нервные связи.

Таким образом, клетка в многоклеточном организме всегда должна рассматриваться с двух сторон — как морфологическая и физиологическая единица, с одной стороны, и как интегрированная часть целого — с другой. Клетку следует рассматривать в той системе, в которую она включена, учитывая новые качественные изменения, происшедшие в интегрированной системе.

- Цитология исследует строение, основы жизнедеятельности и воспроизведение клеток; роль и место клеток в многоклеточных организмах, строение и функции отдельных клеточных компонентов.

- Клеточная теория исходит из общности происхождения и единства всего живого в его эволюционном развитии.

- Существующие клетки подразделяются на два типа — прокариотические и эукариотические, которые различаются комплексом признаков.

- Клетки всех живых существ построены из четырех групп углеродсодержащих молекул — это простые сахара, жирные кислоты, аминокислоты и нуклеотиды.

- Все клетки образуются путем деления — бинарного (прокариоты) или с образованием веретена деления (эукариоты).

- Эволюция многоклеточных организмов обусловлена способностью эукариотических клеток функционировать сообща. В совместно функционирующих системах клеток возникают новые свойства (эмерджентные) как эффект клеточных взаимодействий, которые вовлекаются в процесс эволюции.