

# Часть II

## СТРОЕНИЕ И ХИМИЯ КЛЕТОЧНОГО ЯДРА

### Глава 4

## Морфология ядерных структур

### 1. Роль ядерных структур в жизнедеятельности клетки

Когда мы рассматриваем клетку как единую систему функциональных единиц, то каждая из них представляет, в свою очередь, новую систему или морфофункциональную подсистему. Так, ядро среди других структур клетки — многокомпонентная система хранения, воспроизведения и реализации генетической информации, состоящая из хромосом (интерфазный хроматин), продуктов их активности, ядерной оболочки, ядерного белкового матрикса и дополнительных (но обязательных) компонентов.

Понимание роли ядра в жизнедеятельности клетки было получено не сразу. Клеточное ядро как обязательная структура было описано в работах ботаника Р. Брауна (1833) еще до полного формулирования клеточной теории Т. Шванна. Вначале ядру приписывалась роль некоего центра, вокруг которого конденсируется «зернистая масса», что и приводит к образованию клетки (теория «цитобластемы» М. Шлейдена). Однако уже в 1858 г. Р. Вирхов, противник самозарождения живого и клетки в том числе, выдвинул тезис о том, что «ядро в клетке играет роль чрезвычайно важную, ... и притом не столь важную для отправления, для специальной работы клетки, сколько для сохранения и размножения ее как живого элемента». Первая часть этого тезиса в дальнейшем получила полное подтверждение, т. к. теперь точно знаем, что все «специальные работы клетки» определяются белками, свойства которых генетически детерминированы ядерными хромосомными компонентами. Вторая часть утверждения Вирхова имеет огромное значение до сего дня: ядро является структурой хранения и воспроизведения генетической информации.

Приведенный в главе 2 краткий обзор основных процессов, связанных с синтезом белка, в принципе одинаковых у всех форм живого, указывает на особое

значение клеточного ядра. Ядро осуществляет две группы общих функций: одну, связанную собственно с хранением генетической информации, другую — с ее реализацией, с обеспечением синтеза белка.

В первую группу входят процессы, связанные с поддержанием наследственной информации в виде неизменной структуры ДНК. Эти процессы связаны с наличием так называемых репарационных ферментов, ликвидирующих спонтанные повреждения молекулы ДНК (разрыв одной из цепей ДНК, часть радиационных повреждений), что сохраняет строение молекул ДНК практически неизменным в ряду поколений клеток или организмов. Далее, в ядре происходит воспроизведение или редупликация и разъединение (сегрегация) молекул ДНК, что дает возможность двум клеткам получить совершенно одинаковые и в качественном и количественном смысле объемы генетической информации. В ядре эукариот происходят процессы изменения и рекомбинации генетического материала, что наблюдается во время мейоза (кроссинговер). Наконец, ядра непосредственно участвуют в процессах распределения молекул ДНК при делении клеток.

Другой группой клеточных процессов, обеспечивающихся активностью ядра, является создание собственного аппарата белкового синтеза. Это не только синтез, транскрипция на молекулах ДНК разных информационных РНК, но также транскрипция всех видов трансферных РНК и рибосомных РНК. В ядрах эукариотических клеток происходит «созревание» (процессинг, сплайсинг) первичных транскриптов. В ядре эукариот происходит также образование субъединиц рибосом путем комплексования синтезированных в ядрышке рибосомных РНК с рибосомными белками, которые синтезируются в цитоплазме и переносятся в ядро. Таким образом, ядро представляет собой не толькоместилище генетического материала, но и место, где этот материал воспроизводится и функционирует. Поэтому выпадение или нарушение любой из перечисленных выше функций губительно для клетки в целом. Так, нарушение репарационных процессов будет приводить к изменению первичной структуры ДНК и автоматически к изменению структуры белков, что непременно скажется на их специфической активности, которая может просто исчезнуть или измениться так, что не будет обеспечивать клеточные функции, в результате чего клетка погибает. Нарушения редупликации ДНК приведут к остановке размножения клеток или к появлению клеток с неполноценным набором генетической информации, что тоже губительно для клеток. К такому же результату приведет нарушение процессов распределения генетического материала (молекул ДНК) при делении клеток. Выпадение в результате поражения ядра или в случае нарушений каких-либо регуляторных процессов синтеза любой формы РНК автоматически приведет к остановке синтеза белка в клетке, или к грубым его нарушениям.

Все это указывает на ведущее значение ядерных структур в процессах, связанных с синтезом нуклеиновых кислот и белков — основных функционеров в жизнедеятельности клетки.

Однако необходимо еще раз подчеркнуть, что функционирование ядра как системы хранения и реализации генетической информации сопряжено,



неразрывно связано с другими функциональными системами клетки, которые обеспечивают работу ядра специальными белками, потоком предшественников, энергией и пр.

## 2. Ядерные компоненты прокариот

Как уже говорилось, клетки царства прокариотических, или «доядерных», организмов не имеют обособленного клеточного ядра. Однако у всех прокариотических клеток есть аналог ядра эукариот, который носит название **нуклеоид**, или

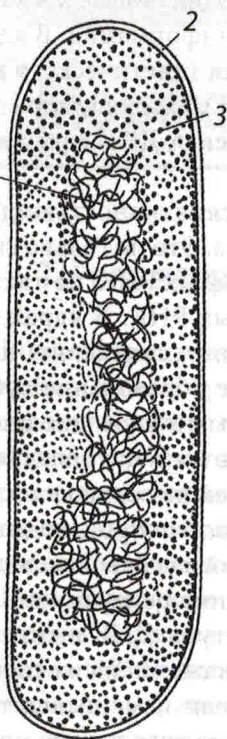
**нуклеоплазма**. Нуклеоид прокариот можно отнести к собственно ядерным структурам из-за того, что он содержит ДНК. Нуклеоид достаточно четко выявляется в световом микроскопе после специфической окраски на ДНК по методу Фельгена или при окраске флуорохромами. Его можно наблюдать и с помощью фазово-контрастного устройства у крупных бактерий или синезеленых водорослей, как темное и более контрастное образование в срединной части клетки. На ультратонких срезах зона нуклеоида представлена тонкими рыхлыми сетями фибрилл толщиной 2–7 нм (рис. 4.1). Эта зона **нуклеоида**, или **нуклеоплазмы**, на ультратонких срезах свободна от других структур и выглядит более светлой по сравнению с окружающей цитоплазмой, заполненной рибосомами, различными гранулами и мембранами. Иногда на срезах можно наблюдать контакты фибрилл нуклеоида с плазматической мембраной, с ее выростами.

Нуклеоиды бактерий можно выделить, их состав и структура изучены довольно подробно, они на 80% состоят из ДНК, кроме которой обнаруживаются различные белки (20%) и РНК.

Количество ДНК в прокариотических клетках значительно меньше, чем в клетках эукариот. Например, бактерия *E. coli* содержит  $5 \cdot 10^{-3}$  пг<sup>1</sup>, или  $4,2 \cdot 10^6$  п.н. ДНК, которая кодирует около 2000 генов, в то время как в ядре клетки человека содержится около 6 пг ( $7 \cdot 10^9$  п.н. ДНК,

что соответствует огромному ( $10^5$ ) числу генов.

С помощью метода адиауторграфии меченых молекул ДНК в световом микроскопе было обнаружено, что бактериальные ДНК представляют собой замкнутые циклы (рис. 4.2). У *E. coli* периметр такого кольца составляет около



**Рис. 4.1.** Бактериальный нуклеоид на срезе клетки *Propionibacterium shermanii*:

1 — нуклеоид; 2 — плазматическая мембрана; 3 — рибосомы

<sup>1</sup> Единицы измерения ДНК: пг —  $1 \cdot 10^{-12}$  г; Да —  $1,67 \cdot 10^{-24}$  г; 1 нуклеотидная пара (н.п.) —  $1 \cdot 10^3$  Д, величина н.п.  $\sim 0,34$  нм.

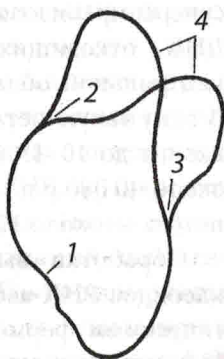


Рис. 4.2. Репликация хромосомы *E. coli*:

1 — исходная ДНК кольцевой хромосомы;  
2, 3 — вилки репликации; 4 — вновь синтезированные участки

1,6 м и считается, что на клетку приходится одна гигантская циклическая молекула ДНК, одна бактериальная хромосома или генофор с молекулярной массой  $4 \cdot 10^9$  Д. Самая маленькая бактериальная хромосома обнаружена в клетках микоплазмы — 0,25 мм (для сравнения, длина ДНК на одну хромосому эукариотической дрожжевой клетки составляет около 4,6 мм, а у человека — 40 мм (!) в 1 хромосоме).

У ряда бактерий, например у *B. subtilis*, имеется от 2 до 9 одинаковых молекул ДНК и соответственно несколько нуклеоидов. В других случаях (*Azotobacter vinelandii*) около 40 хромосом организованы в один нуклеоид.

С помощью автордиографической методики было также обнаружено, что репликация такой кольцевой хромосомы у *E. coli* начинается на одной исходной (*origin*) точке репликации, образуются две репликационные вилки, которые по мере синтеза ДНК движутся вдоль молекулы до терминальной, конечной точки (рис. 4.3). Тем самым вся такая гигантская молекула ДНК представляет единицу репликации — **репликон**. Скорость репликации у бактерий составляет около 30 мкм/мин, что согласуется со временем удвоения клеток, равным около 40 мин.

Бактериальные хромосомы всегда связаны с плазматической мембраной через специфические мембранные белки, которые взаимодействуют с ДНК в зоне старта ее синтеза. В процессе клеточного деления существенных изменений в компактности нуклеоплазмы не наблюдается, в отличие от эукариотических хромосом.

Такие кольцевые молекулы ДНК бактерий были получены при полном удалении белков (депротеинизация). Если же изучать выделенные целые нуклеоиды бактерий, то они представляют собой тела, состоящие из многочисленных

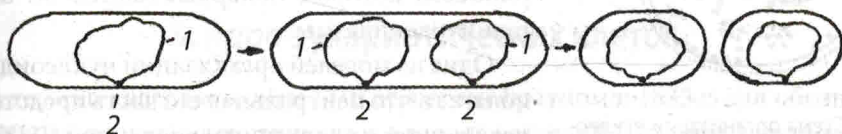
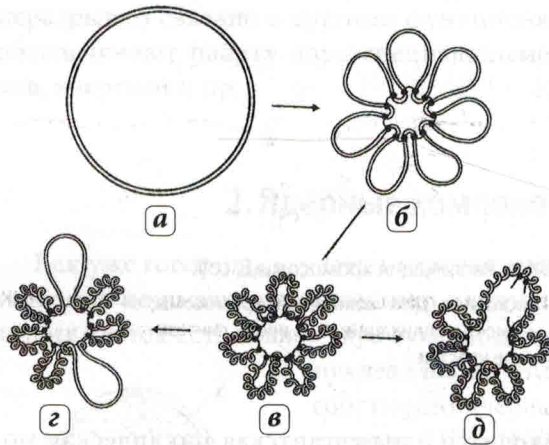


Рис. 4.3. Хромосома бактериальной клетки связана с плазматической мембраной в точке начала репликации в течение всего клеточного цикла:

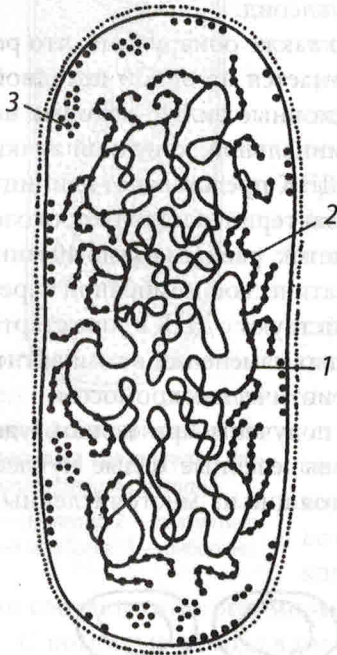
1 — ДНК хромосомы (нуклеоида); 2 — точки начала репликации





**Рис. 4.4.** Модель конденсации бактериальной хромосомы:

**а** — кольцевая хромосома; **б** — боковые сшивки образуют петлевые домены; **в** — сверхспирализация доменов, **г** и **д** — различные формы деконденсации нуклеоида



**Рис. 4.5.** Схема организации нуклеоида бактериальной клетки:

**1** — петлевые домены ДНК; **2** — рибосомы на вновь синтезированных молекулах иРНК; **3** — рибосомы цитоплазмы

суперспирализованных петель ДНК, отходящих от плотной центральной области (рис. 4.4). В одну такую петлю, или домен, входит до 10–15 мкм ДНК, или около 40 000 н.п., а всего таких петель — около 120.

Обработка выделенных нуклеоидов РНК-азой и протеолитическими ферментами приводит к разрушению центральной области нуклеоидов, а короткая обработка ДНК-азой — к снятию сверхспирализации петель, и декомпактизации всего нуклеоида. Таким образом, было показано, что компактизация нуклеоида связана с наличием связок, содержащих РНК и не-

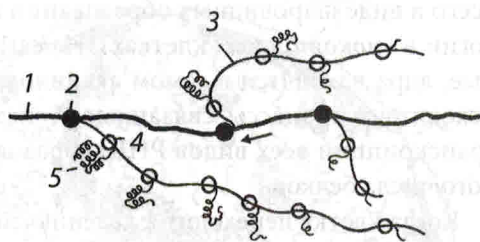
которые белки. Тем самым гигантская кольцевая молекула — хромосома с помощью РНК и белков многократно складывается, образуя многочисленные петли, ДНК которых подвергается сверхспирализации, что приводит к значительной компактизации всего комплекса, который и представляет собой нуклеоид. Степень компактизации ДНК в нуклеоиде бактерий достигает 1000 крат, а концентрация ДНК доходит до 10 мг/мл (!).

Необходимо подчеркнуть, что часть ДНК нуклеоида связана с небольшим числом специальных основных белков, отличных от гистонов эукариот. Одна молекула одного из таких белков (Н-NS) приходится на 400 н.п. ДНК.

С петлями ДНК нуклеоида связано большое число молекул различных синтезируемых РНК и рибосом, которые обнаруживаются по периферии нуклеоплазмы.

Одна из моделей организации нуклеоида предполагает, что центральная его часть представлена неактивной и сверхспирализованной ДНК, тогда как по его периферии расположены деспирализованные петли, на которых происходит синтез различных РНК (рис. 4.5).

Отличительная черта ядерных структур прокариот в том, что у них синтез РНК и синтез белка может происходить одновременно: рибосомы связываются с еще не до конца синтезированными молекулами иРНК и производят на них синтез белка. Таким образом возникает тройственный синтетический комплекс: ДНК — синтезирующая цепь РНК — рибосомы с синтезируемой полипептидной цепочкой (рис. 4.6). Такая ситуация возможна лишь в том случае, когда образующаяся молекула иРНК не подвергается дальнейшей модификации типа процессинга, характерного для эукариотических клеток (см. ниже). У прокариотов, таким образом, процессы транскрипции и трансляции не разобщены территориально, в то время как у эукариотических клеток эти процессы протекают в двух разных компартментах, разделенных специальной ядерной оболочкой.



**Рис. 4.6.** Одновременная транскрипция иРНК и синтеза белка на участке бактериального нуклеоида:

1 — ДНК; 2 — РНК-полимераза; 3 — иРНК; 4 — рибосома; 5 — полипептид

Отличается поведение ядерного материала прокариотов от такового эукариот при делении клетки и в течение клеточного цикла.

**Клеточный цикл** — это время существования клетки от деления до деления. Как уже указывалось, деление всех типов клеток происходит только после удвоения ДНК. У бактерий часто сам процесс разделения тела клетки, цитотомия, не связана с окончанием синтеза ДНК, т.к. до наступления клеточного деления может начаться второй или даже третий раунд репликации ДНК. В результате такого непрерывного синтеза ДНК в быстро растущих культурах на каждую разделившуюся клетку приходится одна кольцевая хромосома на промежуточных стадиях ее дальнейшего удвоения, т.е. каждая дочерняя клетка сразу после деления уже содержит частично реплицированный геном.

При делении бактериальных клеток не происходит особой конденсации ДНК в составе нуклеоида. По мере роста клетки в длину зона нуклеоида после синтеза ДНК увеличивается, а затем делится с помощью специального механизма. Обособление и разъединение двух дочерних хромосом связано с расхождением мест прикрепления хромосом к плазматической мембране (см. ниже).

### 3. Ядро эукариотических клеток

Сам термин «ядро» впервые был применен Брауном в 1833 г. для обозначения шаровидных постоянных структур в клетках растений. Позднее такую же структуру описали во всех клетках высших организмов.

Однако ядра как таковые не всегда видны в клетках. Это зависит от стадии развития клетки и от стадии клеточного цикла (см. ниже). Ядра выявляются чаще



# Глава 12

## Общие свойства биологических мембран – липопротеидных комплексов

Все без исключения клеточные мембраны построены по общему принципу: это тонкие липопротеидные пленки, состоящие из двойного слоя липидных молекул, в который включены молекулы белка. В весовом отношении в зависимости от типа мембран на долю липидов приходится 25–60%, на долю белков 40–75%. В состав многих мембран входят углеводы, количество которых может достигать 2–10%.

### 1. Структурной основой мембран является двойной слой липидов

К липидам относится большая группа органических веществ, обладающих плохой растворимостью в воде (гидрофобность) и хорошей растворимостью в органических растворителях (липофильность). Состав липидов, входящих в мембраны клетки, очень разнообразен (рис. 12.1). Характерные представители липидов,

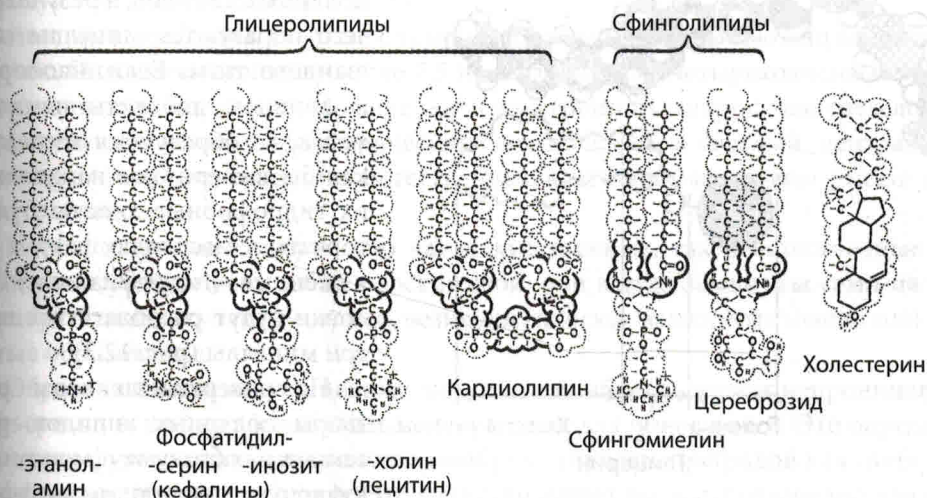


Рис. 12.1. Структурные формулы некоторых важнейших липидов

встречающиеся в клеточных мембранах, — **фосфолипиды** (глицерофосфатиды), **сфингомиелины** и из стероидных липидов — **холестерин**.

Глицерофосфатиды, или глицеролипиды, представляют собой сложные эфиры трехатомного спирта глицерина с двумя жирными кислотами и с фосфорной кислотой, которая в свою очередь может быть связана с различными химическими группами (холин, серин, инозит, этаноламин и др.). Например, в структуру наиболее часто встречающегося в мембранах глицеролипида лецитина входят участки двух жирных кислот, глицерина, фосфорной кислоты и холина.

Другая группа мембранных липидов называется сфингомнелиновой, в ней глицерин замещен аминокислотой сфингозином.

Из липидов, относящихся к стероидам, больше всего в мембранах холестерина. В растительных клетках холестерин не обнаружен, его там заменяют фитостерины. У бактерий стерины отсутствуют.

Характерной особенностью липидов мембран является разделение их молекулы на две функционально различные части: неполярные (не несущие зарядов) хвосты, состоящие из жирных кислот, и заряженные полярные головки (рис. 12.2). Полярные головки несут на себе отрицательные заряды или могут быть нейтральными (в случае, если они имеют одновременно положительные и отрицательные заряды). Наличие неполярных хвостов липидов объясняет их хорошую растворимость в жирах и органических растворителях.

Если полярные липиды смешать с водой, то образуется эмульсия, состоящая из мицелл. При этом незаряженные (гидрофобные) хвосты будут стремиться образо-

вывать однородную фазу в центре мицеллы, и заряженные, гидрофильные, головки будут торчать в водную фазу. Холестерин сам по себе мицелл не образует, но легко включается в мицеллы полярных липидов, в результате чего образуются мицеллы смешанного типа. Если, наоборот, к липидам добавить немного масла, то образуются мицеллы, как бы вывернутые наизнанку: их гидрофобные хвосты будут торчать в масляную фазу, а заряженные (гидрофильные) головки будут располагаться внутри мицеллы (рис. 12.3).

На поверхности воды растворы полярных липидов, растекаясь, образуют мономолекулярную пленку, в которой в водную фазу будут направлены

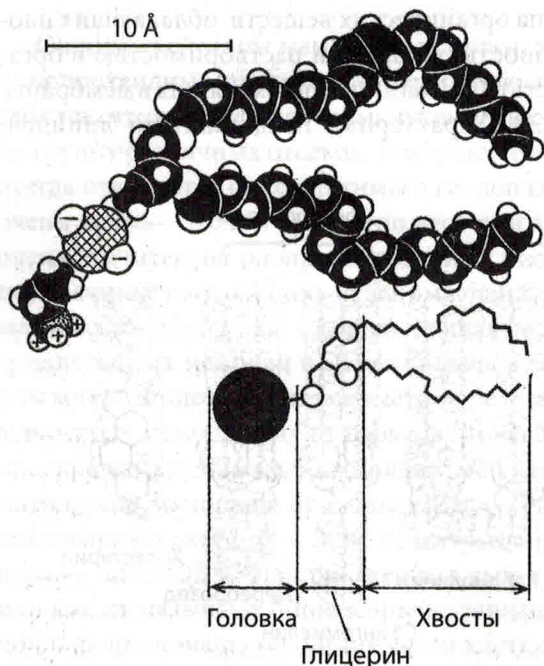


Рис. 12.2. Схема строения молекул фосфолипидов



заряженные (гидрофильные) головки, а неполярные хвосты будут обращены в сравнительно гидрофобную воздушную фазу. Смешивая с водой экстрагированные из мембран липиды или беря смеси разных липидов, можно получить бимолекулярные слои или мембраны толщиной около 7,5 нм, где периферические зоны слоя, смотрящие в водную фазу, будут содержать исключительно полярные головки, а незаряженные хвосты будут образовывать общую гидрофобную центральную зону такой образованной мембраны (рис. 12.4).

Эта способность липидов самопроизвольно образовывать мембранные структуры определяется свойствами самих липидов, а именно наличием в их структуре полярных головок и неполярных хвостов.

В таких искусственных системах липидные мицеллы и мембраны могут взаимодействовать с белками своими полярными зонами или гидрофобными хвостами, при этом образуются искусственные липопротеидные мембраны, сходные с теми мембранами, которые можно выделить из клеток. Они имеют толщину около 7,5 нм. При окраске четырехокисью осмия искусственные мембраны обнаруживают в электронном микроскопе трехслойную структуру: два темных периферических слоя по 2,5 нм и светлый, центральный, примерно такой же толщины. Естественные клеточные мембраны имеют такое же строение.

Необходимо подчеркнуть, что как искусственные, так и естественные мембраны не представляют собой плоские слои, они всегда **замкнуты сами на себя**, образуя полые вакуоли, пузырьки, везикулы, плоские замкнутые мешки или трубчатые образования.

Образовавшиеся искусственные липидные мембраны служат непроницаемым барьером для любых заряженных молекул, даже для ионов солей. Это определяет основное функциональное свойство мембран – служить преградой для свободной диффузии через слой липидов. Это свойство может быть использовано для практических целей. Так при смешивании липидов в водной среде образуется масса

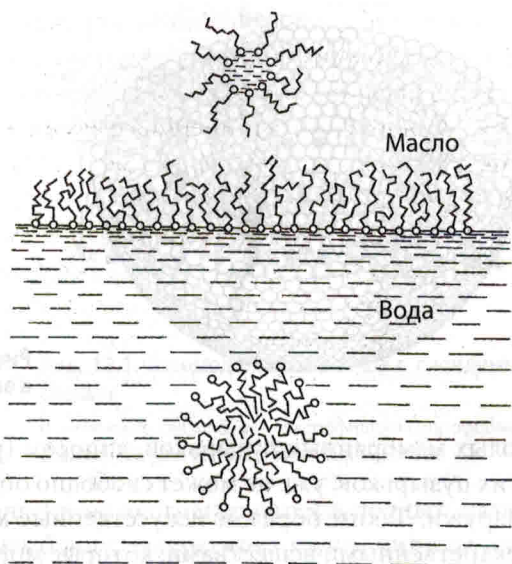


Рис. 12.3. Мономолекулярный слой липидов на поверхности раздела фаз вода–масло и мицеллы липидов в масле и воде

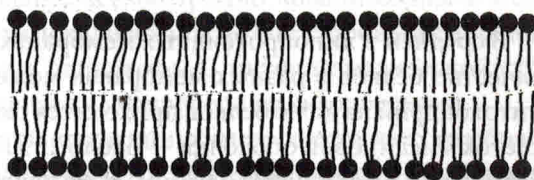
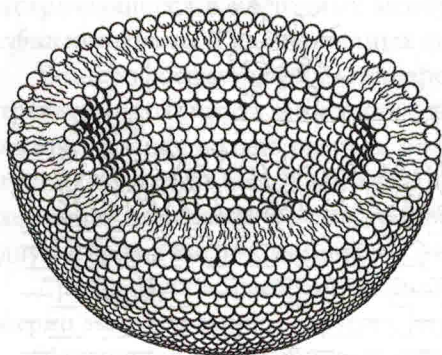


Рис. 12.4. Сплошной билипидный слой, образующийся в воде при высокой концентрации липидов



**Рис. 12.5.** Липосома: замкнутый билипидный слой в виде вакуоли

полых мембранных пузырьков, липосом (рис. 12.5). Жидкость, попавшая внутрь этих пузырьков, уже не может свободно обмениваться с жидкостью, находящейся снаружи. Таким образом искусственные мембраны липосом можно «загрузить» лекарственными веществами, которые могут в нужных концентрациях поступать к клеткам.

## 2. Мембранные белки встроены в билипидный слой

В среднем в липопротеидных мембранах белки по весу составляют 50%. Но количество белков в разных мембранах может быть различным. Так, в мембранах митохондрий на долю белков приходится около 75%, а в плазматической мембране клеток миелоидной оболочки — около 25%. Но так как липидные молекулы имеют небольшой размер (около 0,5 нм) и молекулярный вес, их число по отношению к числу белковых молекул выше в 50 раз. Поэтому белковые молекулы как бы вкраплены в билипидный слой мембраны. Часть из них связана с липидными головками с помощью ионных (солевых) связей и поэтому легко экстрагируется из мембран растворами солей. Другие образуют солевые связи с полярными участками липидов через взаимодействие с ионами  $Mg^{2+}$  или  $Ca^{2+}$ , такие белки экстрагируются с помощью хелатных соединений, таких, как версен (ЭДТА). Такие легко экстрагируемые белки большей частью расположены на мембранах со стороны цитоплазмы. В цитоплазматической мембране эти белки тесно связаны с белковыми структурами цитоскелета.

Большая часть белков взаимодействует с липидами в составе мембран на основе гидрофобных связей. Оказалось, что многие мембранные белки состоят как бы из двух частей: из участков, богатых полярными (несущими заряд) аминокислотами, и участков, обогащенных неполярными аминокислотами (глицином, аланином, валином, лейцином). Такие белки в липидных слоях мембран располагаются так, что их неполярные участки как бы погружены в «жирную» часть мембраны, где находятся гидрофобные участки липидов (рис. 12.6). Полярная (гидрофильная) же часть таких белков взаимодействует с головками липидов и обращена в сторону водной фазы (рис. 12.7), поэтому такие белки, связанные с липидами путем



## Митохондрии — строение и функции

Митохондрии как органеллы синтеза АТФ характерны, за малым исключением, для всех эукариотических клеток как аутотрофных (фотосинтезирующие растения), так и гетеротрофных (животные, грибы) организмов. Их основная функция связана с окислением органических соединений и использованием освобождающейся при распаде этих соединений энергии в синтезе молекул АТФ. Поэтому митохондрии часто называют энергетическими станциями клетки.

### 1. Общая морфология

Митохондрии или хондриосомы (Мевес, 1910) (от греч. *mitos* — нить, *chondrion* — зернышко, *soma* — тельце) представляют собой гранулярные или нитевидные органеллы, присутствующие в цитоплазме простейших, растений и животных (рис. 18.2). Митохондрии можно наблюдать в живых клетках, так как они обладают достаточно высокой оптической плотностью. В живых клетках митохондрии могут двигаться, перемещаться, сливаться друг с другом. Особенно хорошо митохондрии выявляются на препаратах, окрашенных различными способами после осмиевой фиксации, которая хорошо стабилизирует липиды. Наиболее широко распространен метод окраски по Альтману, который описал эти клеточные органеллы в конце позапрошлого века, называя их «биобластами».

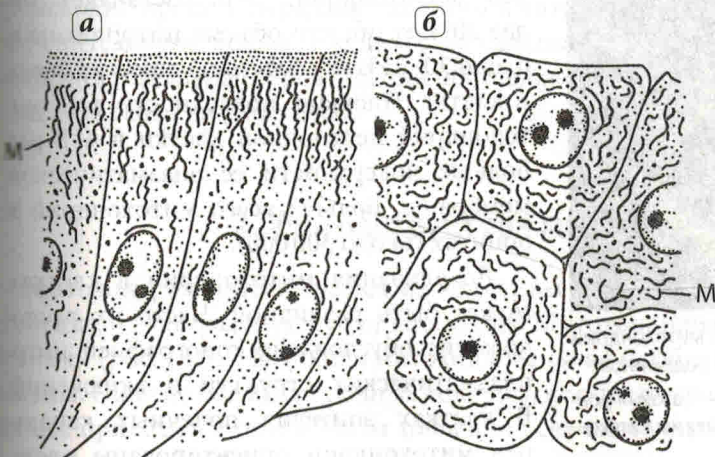


Рис. 18.2. Разнообразие митохондрий в клетках кишечника лягушки (а), гепатоцитах зародыша свиньи (б)

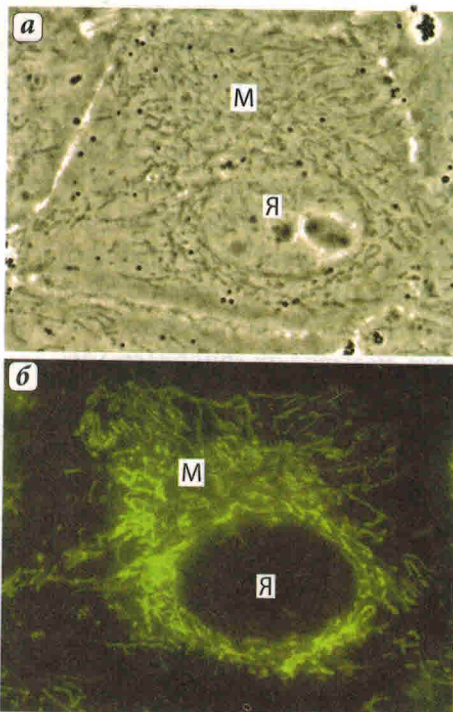
Размеры митохондрий очень непостоянны у разных видов, так же как и изменчива их форма (см. рис. 18.2). Все же у большинства клеток толщина этих структур относительно постоянна (около 0,5 мкм), а длина колеблется, достигая у нитчатых форм до 7–60 мкм. Надо сказать, что изучение величины митохондрий — не простое дело. В световом микроскопе на окрашенных препаратах не всегда можно проследить за реальными размерами митохондрий. Изучение митохондрий в электронном микроскопе на ультратонких срезах, трудно решить вопрос об истинной длине митохондрий, так как на срез попадает только незначительный объем данной митохондрии. Более того, на срезе одна извитая митохондрия может быть представлена несколькими сечениями (3–5), и только пространственная трехмерная реконструкция, построенная на изучении серийных срезов, может решить вопрос, имеем ли мы дело с 3–6 отдельными митохондриями или же с одной изогнутой или разветвленной. Выделенные митохондрии обычно повреждаются и фрагментируются, что также ограничивает использование этого метода для решения вопроса о величине и числе митохондрий.

Длинные ветвящиеся митохондрии были описаны в клетках культуры тканей млекопитающих, в клетках многих растений как в нормальных, так и в анаэроб-

ных условиях. В последнее время стал широко применяться для изучения свойств митохондрий флуорохром родамин. Этот краситель обладает способностью люминисцировать в фиолетовом свете, если он связывается с мембранами активных митохондрий. При этом в люминисцентном микроскопе видна единая митохондриальная система — митохондриальный ретикулум (рис. 18.3).

Обычные же подсчеты показывают, что на печеночную клетку приходится около 200 митохондрий. Это составляет более 20% от общего объема цитоплазмы и около 30–35% от общего количества белка в клетке. Площадь поверхности всех митохондрий печеночной клетки в 4–5 раз больше поверхности ее плазматической мембраны. Больше всего митохондрий в ооцитах (около 300 000).

Локализация митохондрии в клетках может быть различной. Часто их расположение обусловлено топографией цитоплазматических структур и включений. В клетках эпителия почечных канальцев митохондрии ориентированы вдоль



**Рис. 18.3.** Флуоресцирующие митохондрии в клетке культуры при окраске родамином:

Я — ядро; М — митохондрии; А — фазовый контраст; Б — прижизненная окраска тех же митохондрий родамином 123



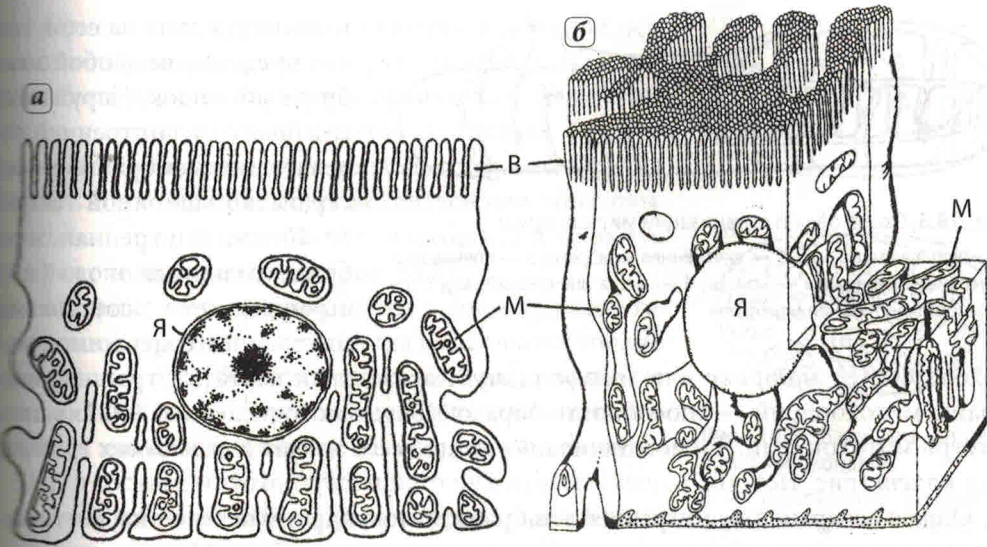


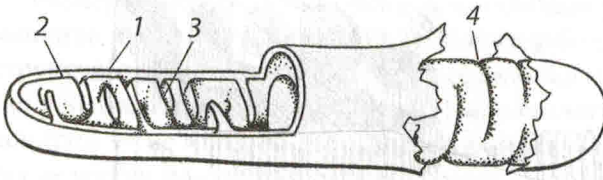
Рис. 18.4. Митохондриальный ретикулум в базальной части клетки извитого канальца почки крысы:  
 а — на срезе; б — трехмерная реконструкция

продольной оси клетки. Это связано с тем, что они располагаются между глубокими впячиваниями плазматической мембраны в базальной области клеток (рис. 18.4).

Обычно митохондрии скапливаются вблизи тех участков цитоплазмы, где возникает потребность в АТФ, образующейся в митохондриях. Так, в скелетных мышцах митохондрии находятся вблизи миофибрилл. В сперматозоидах митохондрии образуют спиральный футляр вокруг оси жгутика; это связано с необходимостью использования АТФ для движения хвоста сперматозоида. В других клетках, снабженных ресничками, митохондрии локализируются непосредственно под клеточной мембраной у основания ресничек, для работы которых необходим АТФ. В аксонах нервных клеток митохондрии располагаются около синапсов, где происходит процесс передачи нервного импульса. В секреторных клетках, которые синтезируют большие количества белков, митохондрии тесно связаны с зонами эргастоплазмы; вероятно, они поставляют АТФ для активации аминокислот и синтеза белка на рибосомах.

## 2. Ультраструктура митохондрий

Митохондрии независимо от их величины или формы имеют универсальное строение, их ультраструктура однообразна. Митохондрии ограничены двумя мембранами (рис. 18.5). Наружняя митохондриальная мембрана отделяет ее от гиалоплазмы. Обычно она имеет ровные контуры, не образует впячиваний или складок. На нее приходится около 7% от площади всех клеточных мембран. Ее толщина около 7 нм, она не бывает связана ни с какими другими мембранами цитоплазмы



**Рис. 18.5.** Схема общей организации митохондрии:

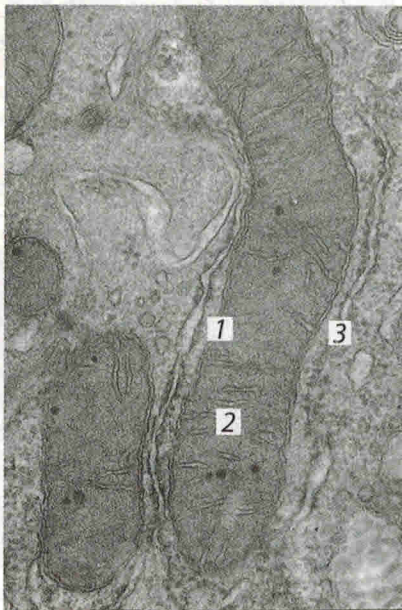
1 — внешняя мембрана; 2 — внутренняя мембрана; 3 — впячивания внутренней мембраны — кристы; 4 — места впячиваний, вид с поверхности внутренней мембраны

и замкнута сама на себя, что представляет собой мембранный мешок. Наружная мембрана от внутренней мембраны отделяет межмембранное пространство шириной около 10–20 нм. Внутренняя мембрана (толщиной около 7 нм) ограничивает собственное внутреннее содержимое митохондрии.

Характерная черта внутренней мембраны митохондрий — способность образовывать многочисленные впячивания внутрь митохондрий. Такие впячивания чаще всего имеют вид *плоских гребней* или *крист* (рис. 18.6, 18.7).

Общая поверхность внутренней мембраны митохондрии в печеночной клетке составляет примерно треть поверхности всех клеточных мембран. Митохондрии клеток сердечной мышцы содержат втрое больше крист, чем печеночные митохондрии. Это может отражать различия в функциональных нагрузках митохондрий разных клеток. Расстояние между мембранами в кристе составляет около 10–20 нм.

Митохондриальные кристы, отходящие от внутренней мембраны и простирающиеся в сторону матрикса, обычно не полностью перегораживают полость митохондрии, не нарушают непрерывности заполняющего ее матрикса.



**Рис. 18.6.** Э.м. митохондрий на срезе клетки печени:

1 — внешняя и внутренняя мембраны; 2 — кристы; 3 — ЭПР



**Рис. 18.7.** Митохондрия в клетках печени, видна бислойность мембран (фото Бакеевой Л.Е.)