

Количественная и структурно-функциональная характеристика клеток

А. А. Чиркин, профессор кафедры химии и естественнонаучного образования факультета химико-биологических и географических наук Витебского государственного университета имени П. М. Машерова, доктор биологических наук, профессор

Аннотация. В статье изложены современные количественные и структурно-функциональные характеристики клеток прокариот и эукариот. Рассмотрены клетки кишечной палочки (*Escherichia coli*), дрожжей (*Saccharomyces cerevisiae*) и человека (*Homo sapiens*). Для клеток эукариот представлены количественные характеристики органелл. Использование количественных оценок предназначено для оптимизации формирования современных знаний о жизни. Поэтому школьникам и студентам необходимо прививать навыки быстрой ориентации в размерах биологических объектов на шкалах длины, объёма и времени.

Ключевые слова: прокариоты, эукариоты, клетки, органеллы, количественные характеристики.

Введение. Выделяют два типа клеток живых организмов. Прокариоты, или доядерные, — одноклеточные живые организмы, не обладающие оформленным клеточным ядром и другими внутренними мембранными органоидами, за исключением плоских цистерн у фотосинтезирующих видов (у цианобактерий). Прокариоты не развиваются и не дифференцируются в многоклеточную форму. Некоторые бактерии растут в виде волокон, плёнок или клеточных масс, но каждая клетка в ко-

лонии одинакова и способна к самостоятельной жизни. К прокариотам относят бактерии и археи. Эукариоты, или ядерные, — домен (надцарство) живых организмов, клетки которых содержат ядро и комплекс мембранных структур. К эукариотам относят животных, растения и грибы. Вирусы и вирионы не относятся ни к прокариотам, ни к эукариотам; вопрос, считать ли их живыми организмами, является дискуссионным. Шкала клеток и биомолекул представлена на рисунке.

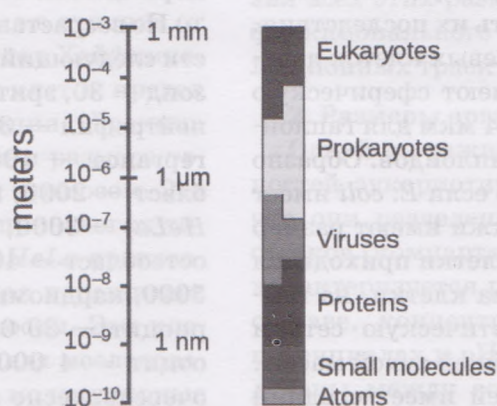


Рисунок — Размеры прокариотических и эукариотических клеток по сравнению с вирусами и биомолекулами в логарифмическом масштабе (Википедия)

Целью работы явилось обобщение данных о количественных и структурно-функциональных характеристиках клеток прокариот и эукариот для преподавателей, школьников и студентов первой ступени высшего образования для оптимизации изучения соответствующих разделов биологии, гистологии и биологической химии.

1. Размеры клеток.

Клетки кишечной палочки *E. coli* рассматриваются как модельные клетки для прокариот [1]. Размеры этих клеток, определённые методами световой и электронной микроскопии, служат также условным стандартом для шкал длины в молекулярной и клеточной биологии: диаметр около ≈ 1 мкм, длина ≈ 2 мкм и

об'єм $\approx 1 \text{ мкм}^3$ (1 фл, фемто = 10^{-15} л). Поскольку форма клетки представляется цилиндром с полусферическими колпачками, используют более точную оценку объёма $\approx 1,3 \text{ мкм}^3$. Если предположить, что клетка *E. coli* имеет ту же плотность, что и вода, то её масса будет ≈ 1 пг (10^{-12} г). С учётом других компонентов (белки, липиды и др.) характеристическая плотность клеток превышает плотность воды в 1,3 раза, а это повысит массу клетки примерно на 10 %. Существует эмпирическое правило бактериологии, согласно которому при сокращении времени генерации (удвоения) масса клеток увеличивается: при времени генерации 100, 60, 40, 30 и 24 мин масса клеток составляет 150, 260, 430, 640 и 870 фг (10^{-15} г) соответственно [2].

Клетки дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* рассматриваются как модельные клетки для эукариот [1]. В 1996 году был полностью секвенирован геном этих дрожжевых клеток. Дрожжевые клетки являются удобными модельными клетками для генетиков из-за их двойного образа жизни — гаплоидного или диплоидного. Гаплоидные клетки имеют только одну копию каждой хромосомы, как в яйцеклетке или сперматозоиде, тогда как диплоидные клетки имеют по две копии каждой хромосомы, как в соматических клетках тканей человека. Существование гаплоидов и диплоидов у почкующихся дрожжей позволяет учёным легко переносить мутации и изучать их последствия. При оценке размеров дрожжевых клеток делается допущение, что они имеют сферическую форму диаметром примерно 4 мкм для гаплоидов и примерно 6 мкм для диплоидов. Образно можно представить себе, что если *E. coli* имеет размер человека, тогда дрожжи имеют размер слона. На ядро дрожжевой клетки приходится около 10 % от общего объёма клетки, на клеточную стенку, эндоплазматическую сеть и вакуоль — около 10–25 % общей сухой массы. Гаплоидный штамм дрожжей имеет средний объём клеток $42 \pm 2 \text{ мкм}^3$, или ≈ 30 –60 фл. Диплоидная клетка почти вдвое больше своих гаплоидных предшественников и составляет $\approx 82 \text{ мкм}^3$. Это отражает общее правило клеточной биологии, согласно которому средний размер клетки имеет тенденцию к увеличению пропорционально ploидности (содержанию ДНК). Помимо общего содержания ДНК, средний объём клеток может отличаться более чем в два раза в разных штаммах *S. cerevisiae*, которые эволюционировали в разных регионах мира, а в

последнее время — в различных отраслях промышленности, в которых они используются. Наконец, как и у *E. coli*, средний размер клеток дрожжей коррелирует с ростом: чем лучше условия окружающей среды и темпы роста, тем больше клетки. Остаётся открытым вопрос: является ли эволюционным преимуществом изменения размера клеток в зависимости от условий окружающей среды? В последние годы выявлена тесная связь между регуляцией размера клеток и экспрессией критических генов [2].

По последним оценкам, человек — это совокупность $3,7 \pm 0,8 \times 10^{13}$ клеток плюс микробиом. Микробиом человека представляет собой совокупность всех микробов, населяющих организм человека, включая такие его участки, как кожа, молочные железы, половые органы, лёгкие, слизистые оболочки, биологические жидкости, желчевыводящие пути и желудочно-кишечный тракт. Микробиом человека включает в себя бактерии, археи, грибы, протисты и вирусы. В контексте геномики термин «микробиом человека» иногда используется для обозначения коллективных геномов резидентных микроорганизмов. Однако термин «метагеном человека» имеет то же значение.

В тканях человека обнаружено более 200 различных типов клеток, которые выполняют огромное количество функций. Формы и размеры клеток очень разнообразны.

По возрастанию объёма в мкм^3 можно привести следующий ряд клеток человека: сперматозоид — 30, эритроцит — 100, лимфоцит — 200, нейтрофил — 300, бета-клетка островков Лангерганса — 1000, энтероцит — 1400, фибробласт — 2000, клетки шейки матки (культура *HeLa*) — 3000, волосяная клетка уха — 4000, остеобласт — 4000, альвеолярный макрофаг — 5000, кардиомиоцит сердца — 15 000, мегакариоцит — 30 000, жировая клетка — 60 000, ооцит — 4 000 000. Размер и форма, в свою очередь, тесно связаны с функциями каждого типа клеток. Эритроцитам необходимо протискиваться через узкие капилляры, а их небольшой размер и двояковогнутая форма диска позволяют этого добиться. Эти клетки имеют характерную форму диска с впадиной, в которой ядро утрачено при созревании, имеют диаметр 7–8 мкм, соизмеримый с просветом капилляров. При этом также достигается высокое отношение площади поверхности к объёму. Нейроны должны транспортировать сигналы, например аксоны мотонейронов передних

рогов спинного мозга для управления ногами могут быть длиной более метра, но диаметром всего около 10 мкм. Клетки, которые служат для хранения важных макромолекул (жировые клетки и ооциты), имеют очень большие размеры. Клетки также различаются по форме. Например, лейкоциты системы иммунитета имеют приблизительно сферическую форму, в то время как прикрепленные тканевые клетки к предметному стеклу микроскопа напоминают «жареную яичницу» с ядром, аналогичным желтку. Зрелые женские яйцеклетки являются одними из самых крупных типов клеток с диаметром ≈ 120 мкм. К другим типам крупных клеток относятся мышечные клетки (которые сливаются вместе, образуя синцитии, где в одной клетке находится много ядер) и мегакариоциты (клетки костного мозга, ответственные за производство тромбоцитов). Оба этих типа клеток могут достигать 100 мкм в диаметре.

Некоторые клетки человека были переведены в культуры клеток для роста и размножения вне организма. Наиболее широко распространены и используются более 70 лет клетки, называемые культурой *HeLa*. Линия была получена 8 февраля 1951 года из раковой опухоли шейки матки пациентки по имени Генриетта Лакс (Henrietta Lacks), умершей от этого заболевания 4 октября того же года. Клетки *HeLa* называют «бессмертными», они способны делиться неограниченное число раз в отличие от обычных клеток, имеющих предел Хейфлика. Для большинства человеческих клеток предел Хейфлика составляет 52 деления. Граница Хейфлика связана с сокращением размера теломера, участков ДНК на концах хромосом. Это происходит потому, что, как и при многих типах раковых опухолей, клетки *HeLa* производят фермент теломеразу, которая наращивает теломеры на концах ДНК хромосом. Эти клеточные линии использовались для исследований по таким проблемам, как молекулярные основы передачи сигналов и молекулярные механизмы клеточного цикла. Эти клетки имеют объём в среднем 2000 мкм^3 с диапазоном $500\text{--}4000 \text{ мкм}^3$. Клетка *HeLa* прикрепляется к внеклеточному матриксу, а на предметном стекле микроскопа расплывается до диаметра ≈ 40 мкм, но толщиной всего в несколько мкм. В многоячейковых лабораторных планшетах эти клетки уплотняются до диаметра ≈ 20 мкм, так что в одном из лунок 96-луночного планшета они создают монослой из $\approx 100\,000$ клеток [2].

Как у бактерий и дрожжей, средний размер клеток может изменяться в зависимости от условий роста. В случае клеток *HeLa* объём уменьшается более чем в два раза. Продолжая образность обсуждаемой проблемы размеров клеток, отметим, что если кишечная палочка имеет размер человека, то клетка *HeLa* будет размером с синего кита.

Завершая этот раздел статьи, следует отметить, что клетки живых организмов демонстрируют удивительное разнообразие форм и размеров. Мы рассмотрели «модельные» типы клеток: кишечная палочка, почкующиеся (печкарские) дрожжи и некоторые линии раковых клеток человека. Эти модельные системы помогают развивать точное чувство размера, формы и содержимого клеток. Тем не менее чрезмерное внимание к модельным организмам может дать глубоко искажённое представление о разнообразии жизни. Так, микробные клетки обычно имеют размер в несколько микрон, но существование гигантской *Tiomargarita namibiensis* опровергает такое утверждение. Точно так же, хотя эукариоты обычно охватывают диапазон от 30 до 5000 микрон, они имеют гораздо более широкий диапазон размеров: до 155 мм яйцо страуса в скорлупе и аксоны клеток нервной системы длиной более метра. Одна из самых интересных проблем разнообразия всех этих размеров и форм: понимание их функционального значения и выяснение эволюционных траекторий, породивших их [2; 3].

2. Размеры органелл клеток эукариот.

Одной из важнейших структурных особенностей эукариотических клеток является то, что они разделены на множество отдельных отсеков (компарментов), каждый из которых характеризуется различиями в молекулярном составе, концентрациях ионов, мембранных потенциалах и pH. В частности, эти отсеки отделены между собой и окружающей средой (то есть цитоплазмой или внеклеточным раствором) мембранами, которые сами обладают большим разнообразием липидных и белковых молекул, а плазматические мембраны — и углеводов, входящих в состав рецепторов. Многообразие структур олигосахаридных элементов рецепторов обозначено как углеводный код, который имеет намного больше возможностей кодирования информации по сравнению с четырёхбуквенным генетическим кодом. Учитывая центральную роль геномов в живой

матэрыі, ёсць некалькі органел, столь жа важных, як эукарыотычнае ядро, дзе знаходзіцца хромасомная ДНК, якая адрознівае адзін арганізм ад другога, напрыклад мітахондрыі і хлоропласты. Выкарыстоўваючы святловую і электронную мікраскопію, можна вызначыць змяненні памераў ядраў з тыповымі дыяметрамі ў дыяпазоне ад 2 да 10 мікронаў, хоць у выключальных выпадках, напрыклад у ооцитах, ядзерныя памеры значна большыя [4].

Рассмотрим размеры ядер клеток. Одной из особенностей размеров органелл является их изменчивость. Выше рассмотрены диапазоны размеров дрожжевых клеток. Здесь добавим, что для гаплоидных дрожжевых клеток средний объём ядра равен 3 мкм^3 . При длине генома 12 млн пар оснований ДНК занимает объём примерно 0,3 % ядра. Мы можем прийти к этой оценке, основываясь на том, что пара оснований имеет объём $\approx 1 \text{ нм}^3$, и в этом случае ДНК занимает объём примерно $0,01 \text{ мкм}^3$. Аналогичное значение найдено для диплоидных дрожжей. Но для спор дрожжей объём ядра составляет на порядок величины меньше, а именно $0,3 \text{ мкм}^3$, или около 3 % объёма ядра, что указывает на гораздо более плотную упаковку геномной ДНК. Эти оценки ядерной доли ДНК не зависят от более высокого уровня структурной организации хроматина. На первом этапе компактизации (упаковки) ДНК образуются нуклеосомы. В нуклеосомах 147 пар оснований ДНК обернуты примерно в 1,67 раза вокруг октамера гистоновых белков (2 H2A, 2 H2B, 2 H3 и 2 H4), образуя нуклеосомный диск диаметром примерно 10 нм. Суперспираль ДНК вокруг нуклеосомы левозакрученная, хотя сама спираль ДНК правозакрученная. Последовательность нуклеосом, соединённая гистоновым белком H1, формирует нуклеофиламент, или иначе нуклеосомную нить. На этом уровне компактизации ДНК около шести нуклеосом упакованы в шахматном порядке, в результате чего упорядочена структура ДНК, состоящая примерно из 1000 п. н. Можно оценить общий объём, занимаемый геномной ДНК дрожжей в этой конструкции путём умножения площади эффективного круглого сечения на высоту конструкции, в результате чего $V = \pi(15 \text{ нм})^2 \times (10 \text{ нм}/1000 \text{ п. н.}) \times (10^7 \text{ п. н.}) \approx 108 \text{ нм}^3 = 0,1 \text{ мкм}^3$. На следующем этапе компактизации ДНК формируется 30-нм волокно, которое затем формирует петлевые структуры на

скаффолде хромосомы. Учитывая объём ядра дрожжей примерно 4 мкм^3 , это означает, что доля упаковки $\approx 2 \%$, что согласуется с оценкой, основанной на объёме пары оснований. Вопросы о размере ядра у эукариот систематически исследованы на других организмах, кроме дрожжей. Было высказано предположение, что существует линейная зависимость между средним диаметром растительных меристематических клеток (растительная ткань, состоящая из недифференцированных клеток, из которых происходит рост) и диаметром их ядер. При анализе 14 видов покрытосеменных растений была установлена простая зависимость: $V \text{ нис (объём нуклеиновых кислот)} \approx 0,2 V \text{ cell (объём клетки)}$. Необходимо отметить, что относительно стабильное соотношение — это наблюдение, а не общий закон. В клетках млекопитающих это соотношение может сильно различаться между типами клеток. Например, у покоящихся лимфоцитов ядро занимает почти всю клетку, а у макрофагов или жировых клеток отношение ядра к объёму клетки намного меньше [2–4].

Оценим размеры эндоплазматического ретикулаума клеток (ЭР). ЭР является крупнейшей органеллой эукариотической клетки. Структура ЭР представлена единой непрерывной мембранной системой, часто распространяющей свои цистерны и каналы по всей цитоплазме. Через ЭР проходит $\approx 20\text{--}30 \%$ всех клеточных белков в процессе их модификации и созревания. Например, В-лимфоцит может секретировать в сутки иммуноглобулины массой, соответствующей массе продуцирующей клетки. В ЭР синтезируются липиды для клеточных мембран. Цистерны ЭР являются основным местом хранения кальция. Следовательно, ЭР можно рассматривать как важный компонент различных внутриклеточных сигнальных путей, в результате чего его размер сопряжён с состоянием клеток. Как оценить «размер» ЭР? 1. Можно сравнить общую площадь мембраны ЭР, сравнив её с площадью плазматической мембраны. 2. Оценить объём органеллы относительно общего объёма клетки. На долю ЭР приходится до 60 % площади мембранных структур клетки. Доля внутриклеточных мембранных структур зависит от функциональной активности клеток. Далее приведём процентное содержание мембранных структур в гепатоците (числитель) и

экзокринной клетке поджелудочной железы (знаменатель): плазматическая мембрана $\frac{2}{5}$, шероховатый эндоплазматический ретикулум $\frac{35}{60}$, гладкий эндоплазматический ретикулум $\frac{16}{< 1}$, аппарат Гольджи $\frac{7}{10}$, наружная мембрана митохондрий $\frac{7}{4}$, внутренняя мембрана митохондрий $\frac{32}{17}$, ядро $\frac{0,2}{0,7}$, секреторные везикулы $\frac{-}{3}$, лизосомы $\frac{0,4}{-}$, пероксисомы $\frac{0,4}{-}$ и эндосомы $\frac{0,4}{-}$. Теперь приведём процент от общего объёма клетки, приходящийся на каждый её компартмент: цитозоль — 50–60, митохондрии — 20, цистерны шероховатого эндоплазматического ретикулума — 19, цистерны гладкого эндоплазматического ретикулума + аппарат Гольджи — 6, ядро — 6, пероксисомы, лизосомы и эндосомы — по 1.

Насколько велики митохондрии? Митохондрии известны как «энергетические фабрики» эукариотических клеток. В настоящее время считается, что митохондрии в эукариотических клетках появились в какой-то предковой клетке, которая поглотила фотосинтезирующий прокариот посредством эндоситоза или фагоцитоза. Поглотившая клетка не уничтожила добычу, а предпочла мирное сосуществование, в результате которого эти бывшие бактерии стали обеспечивать энергетику клетки. От прежней свободной жизни в митохондриях сохранились небольшой митохондриальный геном и белоксинтезирующие элементы, которые имеют большее сходство с их прокариотическими предшественниками, чем со своими эукариотическими хозяевами. Помимо увлекательного происхождения, митохондрии также провокационны из-за своего разнообразия, как по размеру, так и по форме. Известны митохондрии овальной формы, в форме древовидных структур, протяжённых на десятки микрон ламелярных структур и в виде ретикулярной митохондриальной сети. В

существующих учебниках, как правило, митохондрии описываются как цилиндры с полусферическими крышками длиной примерно два микрона и диаметром примерно один микрон. Эти органеллы имеют наружную и внутреннюю мембраны, между ними — межмембранное пространство и внутри — матрикс, представляющий собой объём, ограниченный внутренней мембраной. В клетках дрожжей содержатся примерно 10^1 митохондрий, а в клетках млекопитающих — порядка 10^3 – 10^4 . Однако эти величины существенно зависят от состояния клетки и наличия питательных веществ. Кроме продукции АТФ методом окислительного фосфорилирования, в митохондриях возможно образование свободных радикалов, а протяжённые митохондрии могут служить для целенаправленной доставки энергии в определённую зону клетки [2–4].

Каковы размеры хлоропластов? Хлоропласты играют ключевую роль в энергетике клеток, несущих их. Хлоропласты менее изучены, чем их митохондриальные аналоги, хотя они обычно намного крупнее и обеспечивают производство восстановленных соединений в процессе фотосинтеза (глюкоза, затем дисахариды, олигосахариды и крахмал), а также в хранении энергии, которая затем освобождается в митохондриях. Хлоропласты играют ключевую роль в биосфере в связывании неорганического мира (CO_2) с органическим миром (углеводы). Хлоропласты позволяют длительное время сохранять «мимолётную» солнечную энергию в углеводах и её контролируемое высвобождение в виде энергетических валют, таких как АТФ и НАДФН. Хлоропласты сосудистых растений овальной или линзовидной формы имеют диаметр ≈ 4 – 6 мкм со средним объёмом ≈ 20 мкм³. У водорослей они также могут быть чашевидными, трубчатыми или даже образуют сложные сети. Хотя хлоропласты во много раз крупнее большинства бактерий, по своему составу они могут быть гораздо более однородными в соответствии с их функциональной ролью, которая сосредоточена на фиксации углерода. Внутренняя часть хлоропласта состоит из стопок мембран в виде тилакоидов. Тилакоиды укомплектованы аппаратурой све-

тоулавлівання, фотосистемамі I і II, а такжэ супутваючымі комплектамі. Остальная часта органеллы почти полностью упакована одним доминирующим белком, а именно Rubisco, служащим для фиксации CO₂ в цикле фиксации углерода. Rubisco — это фермент рибулозо-1,5-бисфосфаткарбоксилаза / оксигеназа, который участвует в первой крупной стадии фиксации углерода, процесса, посредством которого атмосферный углекислый газ превращается растениями и другими фотосинтетическими организмами в богатые энергией молекулы, такие как глюкоза. С химической точки зрения он катализирует карбоксилирование рибулозо-1,5-бисфосфата (также известного как RuBP). Это, вероятно, самый распространённый фермент на Земле. Катализ этой реакции фиксации углерода относительно медленный, что требует высокого содержания этого белка-фермента [4]. Количество хлоропластов на клетку значительно различается между организмами. Даже в пределах одного вида это число может существенно меняться в зависимости от условий роста. В модельных водорослях *Chlamydomonas reinhardtii* на клетку приходится только один чашевидный хлоропласт, тогда как в типичной фотосинтезирующей клетке листа (мезофилле) растений у резуховидки Таля (*Arabidopsis thaliana*) и пшеницы (*Triticum*) приходится по 100 хлоропластов на клетку. Каждый хлоропласт имеет от десятков до сотен копий генома хлоропластов, что составляет ≈100 т. п. н. Это создаёт увлекательную проблему, как сбалансировать экспрессию генов, закодированных в хлоропластном геноме в тысячи копий генов на клетку, с экспрессией генов, имеющих единственную копию в основном ядерном геноме. В некоторых случаях (белок Rubisco) они образуют комплекс при стехиометрическом соотношении один к одному! Многие данные указывают на то, что хлоропласты, как и митохондрии, возникли в процессе эндосимбиоза, т. е. изначально они были свободноживущими клетками (вероятно, фотосинтезирующими цианобактериями), которые были поглощены (или поработаны) миллиард лет назад клетками, которые стали их новыми хозяевами. Со временем эти изначально отдельные клетки создали тесное сотрудни-

чество, в котором большинство генов переносится из поглощённой клетки в ядро хозяина таким же образом, как митохондриальный геном приобрёл свои крошечные размеры, отдав основные гены в ядро. Из геномов, которые, вероятно, изначально содержали более 3000 генов, осталось только около 130 генов в хлоропластах современных растений. Эти процессы поглощения с последующей адаптацией ещё можно наблюдать и сегодня. С помощью процесса, известного как клептопластия, различные организмы (от динофлагеллят до морских слизней) способны переваривать водоросли, сохраняя при этом хлоропласты этих водорослей неповреждёнными. Захваченные пластиды функционируют месяцами и используются для сбора «солнечной энергии» этими организмами. В целом хлоропласты — органеллы необычайной красоты и сложности. Их интригующая эволюционная история раскрывается в компактных геномах. Конструктивно их многослойные мембранные системы представляют собой критическую систему для улавливания света для использования его энергии в синтезе углеводов, которые находятся в центре пищевых цепочек на Земле [2].

Каковы количественные характеристики синапса? Синапс — место контакта между двумя нейронами или между нейроном и получающей сигнал эффекторной клеткой. Служит для передачи нервного импульса между двумя клетками, причём в ходе синаптической передачи амплитуда и частота сигнала могут регулироваться. Передача импульсов осуществляется химическим путём с помощью медиаторов или электрическим путём посредством прохождения ионов из одной клетки в другую. Синапс состоит из пресинаптического окончания на аксоне передающего нейрона и постсинаптического терминала принимающей клетки с синаптической щелью шириной 10–50 нм между ними. Общее число таких синапсов в мозге находится в диапазоне 10¹³–10¹⁵. На каждый кубический миллиметр коры головного мозга приходится около миллиарда таких синапсов. Чтобы получить представление о масштабе, вспомним, что бактерия имеет объём ≈1 мкм³, поэтому размер каждого из этих синапсов примерно

равен одной бактерии. По аксону нейромедиаторы перемещаются вдоль микротрубочек в везикулах с помощью молекулярных моторов динеинов и кинезинов. В 90 % синапсов нейромедиатором является глутамат (глутаминовая кислота). Кроме того, используются ацетилхолин, гамма-аминомасляная кислота (ГАМК) и некоторые другие, упакованные в высокой концентрации 100–200 мМ в синаптических пузырьках. Каждый пузырёк имеет объём около 10^{-5} мкм³. Если учесть, что концентрация 1 нМ в 1 мкм³ примерно соответствует наличию 1 молекулы, то тогда одна везикула будет содержать около 1000 молекул нейромедиатора. При деполяризации пресинаптической терминали открываются потенциалчувствительные кальциевые каналы, ионы кальция входят в пресинаптическую терминаль и запускают механизм слияния синаптических пузырьков с мембраной. Высвобождение везикул требует 10^2 – 10^4 ионов Ca²⁺. Энергия, затрачиваемая на высвобождение везикул, оценивается примерно в 10^5 АТФ/везикула. В результате нейромедиатор выходит в синаптическую щель и присоединяется к белкам-рецепторам постсинаптической мембраны, которые делятся на метаботропные и ионотропные. Первые связаны с G-белком и запускают каскад реакций внутриклеточной передачи сигнала. Вторые связаны с ионными каналами, которые открываются при связывании с ними нейромедиатора, что приводит к изменению мембранного потенциала. Медиатор действует в течение очень короткого времени, после чего разрушается специфическим ферментом. Следует отметить, что синапсы сбрасываются в течение примерно 1 мс, подготавливая почву для следующей связи. Быстрая «очистка» необходима, потому что

возбуждение нейронов может достигать более «100 выстрелов в секунду», хотя «средняя скорострельность» оценивается в 1–10 раз в секунду в коре головного мозга. Следствием такой структуры синапса является одностороннее проведение нервного импульса. Существует так называемая *синаптическая задержка* — время, нужное для передачи нервного импульса. Её длительность составляет около 0,5 мс. Задержка, создаваемая временем, которое требуется нейротрансмиттеру для диффузии через синаптическую щель, является частью времени реакции человека на любой стимул рефлекторной или врождённой природы. В среднем для преодоления сигнала синаптической щели требуется менее 1 мс [2; 3].

Заключение. Учитывая всё более широкое внедрение методов компьютеризации и цифровизации в биологии и химии, следует активнее представлять количественные материалы в преподавании и изучении этих дисциплин. В статье в основном использованы количественные характеристики из монографии R. Milo, Philips R., O. Nigel, отобранные с помощью идентификатора BioNumbers (BNID). Как и PMID — уникальный идентификатор, присваиваемый опубликованным статьям биологического и медицинского характера, BNID служит уникальным идентификатором различных количественных биологических данных. Использование таких количественных оценок предназначено для оптимизации формирования современных знаний о жизни. Поэтому школьникам и студентам необходимо прививать навыки быстрой ориентации в размерах биологических объектов по шкалам длины, объёма и времени.

Список использованных источников

1. Karp, G. Cell and molecular biology. Concepts and experiments. 7 Ed. / G. Karp. — John Wiley and Sons, 2013. — 780 p.
2. Milo, R. Cell biology by the numbers / R. Milo, R. Philips, O. Nigel. — 2016. — Garland Science. Taylor and Francis Group. — 278 p.
3. Gromley, Z. Biochemistry, Cell and Molecular Biology, and Genetics / Z. Gromley, F. Gromley. — An Integrated Textbook, 2021. — Thieme. — 475 p.
4. Чиркин, А. А. Биологическая химия : учебник / А. А. Чиркин, Е. О. Данченко. — Минск : Вышэйшая школа, 2017. — 431 с.