

## ЦИТОЛОГИЯ Лекция № 2 (продолжение)

● **Цитоплазма** – внутреннее содержимое клетки между ядром и цитолеммой

**А. Структурный компонент: 1. Органеллы 2. Включения**

**Б. Бесструктурный компонент - Гиалоплазма**

**ОРГАНЕЛЛЫ** - постоянные структурные компоненты цитоплазмы, выполняющие в клетке определенные функции.

**Классификации**

**Функциональная** 1. Общего значения – во всех клетках

2. Специального

**Морфологическая** 1. Мембранные

2. Немембранные

К мембранным органеллам относятся: *митохондрии, эндоплазматическая сеть (шероховатая и гладкая), комплекс Гольджи (сетчатый комплекс), лизосомы, пероксисомы*. В их составе присутствует биомембрана.

К немембранным органеллам относятся: *рибосомы* (свободные, связанные с ЭПС, полисомы), *цитоскелет* (трехмерная сеть микротрубочек и микрофиламентов), *центросома* (комплекс центриолей и центросферы), *базальные тельца*.

• Все перечисленные мембранные и немембранные органеллы находятся во всех клетках, поэтому они называются *органеллами общего значения*.

• В высоко дифференцированных клетках дополнительно к этим структурам имеются еще *органеллы специального значения*. Они определяют возможность выполнения клеткой специализированных функций. К таким органеллам относятся: *миофибриллы* (в мышечных клетках), *нейрофибриллы и синаптические пузырьки* (в нервных клетках), *тонофибриллы* (в эпителиальных клетках) и *акросомы* (в сперматозоидах).

**Структура и функции органелл – учебник и таблицы**

**ВКЛЮЧЕНИЯ**

**Включения** – непостоянные структурные компоненты цитоплазмы, образующиеся в процессе клеточного метаболизма Их количество зависит от функционального состояния клетки.

**Среди включений различают:**

- **1. Трофические** (капли липидов, корпускулы белков, гранулы, глыбки гликогена)
- **2. Пигментные** (гемоглобин, билирубин, меланин, липофусцин),
- **3. Секреторные** (гранулы с синтезированными клеткой биологически активными веществами, подлежащими экзоцитозу с целью регуляции жизнедеятельности других клеток и тканей),
- **4. Экскреторные** (конечные продукты клеточного метаболизма, подлежащие выведению с целью нейтрализации или уничтожения)

**Гиалоплазма** – коллоидный *аморфный (бесструктурный)* матрикс цитоплазмы. Её характеристики:

▶ **Состоит** из связанной (структурированной) *воды и биополимеров* белковой, липидной и углеводной природы.

▶ **Создает** специфическое микроокружение для клеточных структур.

▶ **Обеспечивает** их внутриклеточное взаимодействие

▶ **Способна** менять своё агрегатное состояние, т.е. становиться более жидкой или более вязкой в зависимости от состояния жизнедеятельности клетки.

**Цитоплазма** – внутреннее содержимое клетки, расположенное между плазмолеммой и ядерной оболочкой.

Цитоплазма состоит из структурных (*органеллы, включения*) и неструктурного (*гиалоплазма*) компонентов.

**Органеллы** – постоянные структурные компоненты цитоплазмы, выполняющие в клетке определенные функции.

Согласно морфологической классификации все органеллы делятся на **мембранные и немембранные**.

К мембранным органеллам относятся: *митохондрии*, *эндоплазматическая сеть* (шероховатая и гладкая), *комплекс Гольджи* (сетчатый комплекс), *лизосомы*, *пероксисомы*. В их составе присутствует биомембрана.

К немембранным органеллам относятся: *рибосомы* (свободные, связанные с ЭПС, полисомы), *цитоскелет* (трехмерная сеть микротрубочек и микрофиламентов), *центросома* (комплекс центриолей и центросферы), *базальные тельца*.

Все перечисленные мембранные и немембранные органеллы находятся во всех клетках, поэтому они называются **органеллами общего значения**.

В высоко дифференцированных клетках дополнительно к этим структурам имеются еще **органеллы специального значения**. Они определяют возможность выполнения клеткой специализированных функций. К таким органеллам относятся: *миофибриллы* (в мышечных клетках), *нейрофибриллы* и *синаптические пузырьки* (в нервных клетках), *тонофибриллы* (в эпителиальных клетках) и *акросомы* (в сперматозоидах).

**Митохондрии** – уникальные органеллы, имеющие в клетке статус относительной автономии. Они обладают собственным генетическим аппаратом и рибосомами, осуществляют белковые и небелковые синтезы, способны к делению.

Форма митохондрий самая разнообразная (шаровидная, палочковидная, спиральная и т.д.). Размеры митохондрий (от 0,5 до 10 мкм и более) позволяют наблюдать их в световом микроскопе. С помощью электронного микроскопа установлено, что от гиалоплазмы они отграничиваются *двумя мембранами*. Внутренняя мембрана образует впячивания (*кristы*), которые разделяют внутреннее содержимое митохондрии (*матрикс*) на щелевидные отсеки. В матриксе определяются нитчатые образования (митохондриальные *нуклеиновые кислоты*) и мелкие гранулы (митохондриальные *рибосомы*). На кристах митохондрий адсорбируются ферменты, которые катализируют процессы синтеза аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ) – биохимического соединения, аккумулирующего внутриклеточные запасы энергии.

Основные **функции** митохондрий связаны с внутриклеточными окислительными процессами («клеточное дыхание») и связанным с ними внутриклеточным энергетическим метаболизмом (аккумуляция энергии в молекулах АТФ и ее высвобождение при расщеплении АТФ). По образному выражению митохондрии являются «энергетическими станциями» клетки.

Располагаются митохондрии в цитоплазме повсеместно (рис.1), занимая в среднем до 20% её объёма. При увеличении клеткой своих энергозатрат (активизация функции, деление, усиление процессов внутриклеточной регенерации, внутриклеточного транспорта, передвижения в пространстве и др.) количество митохондрий в ней увеличивается. Они скапливаются в тех участках цитоплазмы, где возникает увеличение потребности в АТФ. Ферментативное расщепление АТФ, поставляемой с митохондрий на рабочие структуры клетки, приводит к высвобождению и полезному использованию энергии «на месте». При распаде митохондрий образуется бурый пигмент *липофусцин*, который с ходом времени накапливается в клетке – поэтому называется «пигмент старения». Митохондрии выделяют в цитоплазму факторы апоптоза – низкомолекулярные вещества, регулирующие генетически запрограммированную (естественную) смерть клетки (см.ниже).

**Эндоплазматическая сеть (ЭПС)** – внутриклеточная система анастомозирующих мембранных канальцев и цистерн (рис.1).

Если к мембранам ЭПС со стороны гиалоплазмы примыкают рибосомы, то такая ЭПС называется *гранулярной* (шероховатой). В свою очередь ЭПС без рибосом называется *гладкой*.

Основные **функции** гранулярной ЭПС связаны с синтезами секретируемых клеткой белков («на экспорт»), структурных белков клеточных мембран и ферментов лизосом. В просветах канальцев происходит трехмерная пространственная упаковка белковых молекул и присоединение к ним молекул углеводов и липидов.

Основные **функции** гладкой ЭПС сопряжены с небелковыми синтезами (липиды, холестерин, гликоген и др.), накоплением кальция, обезвреживанием ядовитых продуктов эндо- и экзогенного происхождения.

По каналам ЭПС осуществляется поступление синтезированных веществ в комплекс Гольджи для их накопления и модификации в транспортные формы.

Усиление внутриклеточной синтетической активности клетки сопряжено с увеличением количества и расширением цистерн и канальцев ЭПС.

**Комплекс Гольджи** представляет собой интеграцию мембранных структур (пакеты уплощенных цистерн, большие и малые вакуоли, секреторные гранулы) в околоядерной зоне клетки (рис.1). Его отдельные компоненты можно наблюдать в световой микроскоп (фото 2).

Комплекс Гольджи выполняет в клетке ряд важных **функций**. Главные из них: *накопление, упаковка в гранулы* (гранулообразование) и *выведение* из клетки веществ, синтезированных на ЭПС; *мембраногенез* (сборка новых биологических мембран для внутриклеточной регенерации); *образование лизосом*.

Комплекс Гольджи особенно хорошо развит в секреторных клетках. При функциональной активизации клетки в комплексе Гольджи происходит расширение цистерн, увеличение количества вакуолей и секреторных гранул.

**Лизосомы** представляют собой мембранные пузырьки диаметром 0,2-0,4 мкм (рис.1), заполненные ферментами - катализаторами гидролитического расщепления белков, жиров и углеводов. Эти ферменты синтезируются на шероховатой ЭПС. Сами лизосомы компонуется в комплексе Гольджи. Их стенка устойчива к действию собственных ферментов.

**Функции** лизосом связаны с процессами *внутриклеточного пищеварения*. Сливаясь с *пищеварительными вакуолями*, они обеспечивают поступление в них пищеварительных ферментов и расщепление продуктов эндоцитоза. Отдельная популяция лизосом, *аутолизосомы*, выделяя свои ферменты в гиалоплазму или сливаясь с измененными органеллами инициируют процессы аутолиза (ферментативное растворение собственных структур клетки) и аутофагии<sup>1</sup>. Некоторые клетки (например, *макрофаги*) выделяют лизосомальные ферменты в межклеточное пространство для разрушения остатков погибших клеток и тканей собственного организма, а также внедрившихся микроорганизмов.

Количество лизосом в клетке крайне изменчиво. Число аутолизосом возрастает при усилении процессов, сопряженных с разрушениями клеточных структур (активизация внутриклеточной регенерации, повреждения клетки и др.). При старении клетки имеет место увеличение количества аутолизосом с пониженной ферментативной активностью. Это приводит к накоплению в клетке недопереваренных продуктов эндоцитоза и аутофагии, которые называются *остаточными тельцами*, т.е. происходит «замусоривание» клетки.

**Пероксисомы** – мембранные пузырьки с электронно-плотной сердцевиной диаметром 0,3-1,5 мкм (рис.1). Они заполнены ферментами, определяющими метаболизм перекиси водорода в клетке. Эти органеллы отшнуровываются от расширенных участков канальцев ЭПС.

**Функции** пероксисом связаны с образованием перекиси водорода – сильнейшего окислителя, который используется в целях *дезинтоксикации* (обезвреживания) конечных продуктов клеточного метаболизма. Сама перекись водорода обладает токсическим действием на клетку, поэтому в пероксисомах имеется набор ферментов, разрушающих «избытки» этого соединения. Особенно многочисленны пероксисомы в клетках печени и почек, где активно протекают процессы дезинтоксикации.

**Рибосомы** – немембранные органеллы (рис.1). Функционирующие рибосомы состоят из двух связанных *субъединиц* (большой и малой), образованных рибонуклеопротеидами. Размер рибосом не превышает 25 нм. Часть рибосом может располагаться непосредственно в гиалоплазме -

<sup>1</sup> Аутофагия (греч. autos – само + phago – пожираю) – переваривание фрагментов собственных структур и целых органелл внутри лизосом

*свободные рибосомы*, другие связываются с мембранами шероховатой ЭПС - *связанные рибосомы*. Некоторые рибосомы объединяются в комплексы – *полисомы*. Кроме того, рибосомы находятся на наружной мембране кариолеммы (ядерная оболочка *см.ниже*).

Свободные рибосомы осуществляют генетически запрограммированный *синтез белка* для «внутреннего потребления» клеткой, связанные – «на экспорт». Рибосомы кариолеммы «специализируются» на синтезе структурных белков ядра.

Образуются субъединицы рибосом в ядрышке, а их сборка происходит в цитоплазме. Кроме *цитоплазматических рибосом* имеются *митохондриальные рибосомы*, которые кодируются митохондриальной ДНК.

**Центросома** (клеточный центр) – комплексный немембранный органоид, обладающий значительной динамичностью структуры в процессе митотического цикла клетки. В неделящейся (интерфазной) клетке он состоит из двух *центриолей* и *центросферы* (рис.1). Центриоли (материнская и дочерняя) составляют *диплосому* и представляют собой цилиндры (длина 0,3 мкм и диаметр 0,1 мкм), расположенные перпендикулярно друг к другу. Стенку каждого цилиндра составляют девять триплетов микротрубочек, построенных из тубулиновых белков. От материнской центриоли в гиалоплазму отходят микротрубочки, которые формируют *центросферу*. Центриоли являются центрами индуцирования полимеризации тубулиновых белков и сборки микротрубочек. В интерфазной клетке центросома расположена около ядра вблизи комплекса Гольджи. При подготовке клетки к митотическому делению происходит матричное удвоение (дубликация) и расхождение центриолей по полюсам клетки. Здесь формируются новые диплосомы, центриоли которых участвуют в образовании микротрубочек *веретена деления*, которое обеспечивает распределение хромосом между дочерними клетками.

**Цитоскелет** – внутриклеточный трехмерный пространственный структурный комплекс (рис.1), состоящий из *микротрубочек* и фибриллярных структур – *микрофиламентов* и *промежуточных филаментов*.

Микротрубочки представляют собой полые неветвящиеся цилиндры, стенки которых построены из молекул тубулиновых белков. Их сборка осуществляется в центросоме. Микротрубочки обладают выраженной пространственной динамичностью за счет постоянно текущих процессов полимеризации и деполимеризации тубулинов.

Микрофиламенты построены из молекул сократительных белков (преимущественной из актина). Они расположены в цитоплазме повсеместно в виде пучков или сетей. Особенно много микрофиламентов в плазматическом кортексе (см.выше). В последнем случае они прикрепляются к структурно-опорным («якорным») белкам плазмолеммы.

Промежуточные филаменты построены из опорных (несократительных) фибриллярных белков. Эти белки обладают тканевой специфичностью. В окооядерной области промежуточные филаменты формируют сети, от которой в виде пучков отходят на периферию клетки.

Цитоскелет осуществляет в клетке *локомоторную функцию*. Она заключается, с одной стороны, в создании опорного клеточного *каркаса* и постоянных межклеточных контактов, в поддержании и изменении формы клетки, с другой стороны, в обеспечении *внутриклеточных транспортов и структурных перемещений*.

**Включения** – непостоянные структурные компоненты цитоплазмы, образующиеся в процессе клеточного метаболизма (фото 3). Их количество зависит от функционального состояния клетки.

Среди включений различают: **трофические** (капли липидов, белковые гранулы, глыбки гликогена), **пигментные** (гемоглобин, билирубин, меланин, липофусцин), **секреторные** (гранулы с синтезированными клеткой биологически активными веществами, подлежащими экзоцитозу с целью регуляции жизнедеятельности других клеток и тканей), **эксекреторные** (конечные продукты клеточного метаболизма, подлежащие выведению с целью нейтрализации или уничтожения).

**Гиалоплазма** – коллоидный аморфный матрикс цитоплазмы, создающий специфическое микроокружение для клеточных структур и обеспечивающий их взаимодействие. Она состоит из связанной воды и биополимеров белковой, липидной и углеводной природы. Гиалоплазма способна

менять своё агрегатное состояние, т.е. становиться более жидкой или более вязкой в зависимости от состояния жизнедеятельности клетки.

Основные функциональные назначения гиалоплазмы связаны с созданием постоянства внутриклеточной среды, внутриклеточным транспортом, интеграцией органелл в функциональные комплексы и обменными процессами с внутриядерным и межклеточным веществом.

**Ядро** – одна из основных структурных частей эукариотической клетки. Ядро содержит основной объем ДНК, которая является ключевым субстратом генетического аппарата.

Как целостная структура ядро существует в клетке в период интерфазы. Для каждого типа клеток имеется характерное ядерно-цитоплазматическое объемное отношение. В протокариотической клетке ядра нет.

Основные функции ядра связаны с процессами *хранения, воспроизведения, передачи и реализации* наследственной информации.

Ядро состоит из структурных (*кариолема, ядерный белковый матрикс, хроматин, ядрышко*.) и неструктурного (*кариоплазма*) компонентов.

**Кариолема** – ядерная оболочка. Образована двумя (*наружной и внутренней*) биомембранами, разделенными *перинуклеарным пространством*. В областях локальных слияний этих мембран имеются *ядерные поры*. Они представляют собой сквозные туннели, соединяющие цитоплазму с содержимым ядра. Их диаметр составляет 90 нм. Они заполнены сложно организованными в пространстве глобулярными и фибриллярными белками. Ядерные поры обеспечивают поступление молекул РНК и субъединиц рибосом из ядра в цитоплазму. В обратном направлении через них происходит активный транспорт синтезированных белков. В среднем на одно ядро приходится несколько тысяч пор (до 30% площади поверхности кариолеммы). Их число в клетке непостоянно – оно зависит от метаболической активности клетки.

На наружной мембране кариолеммы, которая является частью ЭПС, имеются *рибосомы*. К внутренней мембране со стороны кариоплазмы плотно прикрепляется *ламина* (ядерная пластинка), построенная из промежуточных филаментов.

Ламина составляет периферическую часть **ядерного белкового матрикса**, который в центральных частях ядра представлен микрочаеистой фибриллярной сетью. Ядерный белковый матрикс имеет важное значение в поддержании формы ядра, в создании пространственной организации ядерных пор и хроматина, в адсорбции ферментов синтеза нуклеиновых кислот, в восстановлении кариолеммы после деления клетки.

**Хроматин** – это материальный субстрат хромосом в интерфазном ядре. Состоит из комплекса ДНК и хромосомных белков, которые регулируют степень спирализации, компактности и функциональной активности хроматина. Хроматин может присутствовать в двух структурных формах: *гетерохроматин (спирализованный или конденсированный)* и *эухроматин (деспирализованный или деконденсированный)*, которые могут переходить одна в другую. Их объемное соотношение в интерфазном ядре постоянно изменяется.

Гетерохроматин является плотно упакованным транскрипционно неактивным хроматином. Он выявляется в световом микроскопе в виде базофильных глыбок преимущественно на периферии ядра или вокруг ядрышек. Этот хроматин специализирован на хранении генетической информации. Его количество максимально увеличивается к началу митоза. Эухроматин практически невидим в световом микроскопе. С него происходит считывание (транскрипция) генетической информации для последующей реализации в цитоплазме в виде активизации синтетических процессов. Поэтому эухроматин называется «функциональным». Его максимальное количество приходится на пресинтетический период интерфазы.

При клеточном делении (митозе или мейозе) хроматин полностью спирализуется и образует плотно упакованные петлеобразные структуры – *хромосомы*.

Во всех соматических клетках генетически женского организма одна из половых X-хромосом характеризуется стойкой конденсацией (спирализацией) в интерфазе. Она составляет X-половой хроматин. Он обнаруживается в ядре с помощью светового микроскопа при окрашивании клеток щелочными красителями и называется *тельцем Барра*. Микроскопическое выявление телец Барра имеет значение в судебно-медицинской практике для определения генетического пола.

**Ядрышко** – базофильное образование интерфазного ядра, которое располагается в его центре или несколько эксцентрично. Ядрышко не является самостоятельной структурой. Оно образовано специализированными участками некоторых хромосом, которые называются ядрышковыми организаторами. Функции ядрышка заключаются в синтезе рибосомальной РНК и в формировании субъединиц рибосом. Последние выходят через ядерные поры в цитоплазму и попарно соединяясь образуют рибосомы. Количество и размеры ядрышек зависят от уровня метаболизма и функциональной активности клетки.

**Кариоплазма** (ядерный сок) – коллоидная субстанция, создающая микроокружение структурных компонентов ядра.

## ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ КЛЕТОК

Воспроизведение (размножение, репродукция) клеток происходит в ходе их деления. Время жизни клетки от одного деления до следующего деления или от деления до ее смерти называется **клеточным циклом**.

Универсальным способом размножения соматических клеток является **митотическое деление** (*митоз*). Период жизни клетки от одного митоза до другого называется **митотическим циклом**, приблизительно 10% которого занимает собственно митоз, а 90% – интерфаза.

**Интерфаза** состоит из *пресинтетического* (G1), *синтетического* (S) и *премитотического* (G2) периодов и знаменуется подготовкой клетки к очередному митотическому делению.

В *пресинтетический* период клетка восстанавливает количество органелл и ядерно-цитоплазматическое отношение. В ней синтезируется РНК и ферменты, необходимые для удвоения ДНК в S – период интерфазы. Клетка растет за счет интенсивных синтезов структурных белков и достигает размеров материнской клетки до ее деления. В конце этой фазе выделяют *точку рестрикции (R)*, пройдя которую клетка обязательно войдет в синтетический период. Продолжительность периода (G1) для различных клеток неодинаков – он может длиться от нескольких часов до нескольких суток. В некоторых случаях пресинтетический период может удлиняться (иногда на неограниченное время). В этом случае он называется **G<sub>0</sub> – периодом репродукционного покоя**. В нем происходит дифференцировка клеток, которые на этот период утрачивают способность к делению. Некоторые клетки возвращаются обратно в цикл (например клетки печени). Другие теряют эту способность и приобретают статус высокодифференцированных неделящихся клеток (например нейроны и сократительные кардиомиоциты). Они активно функционируют и восстанавливают свою структуру внутриклеточно, т.е. путем *внутриклеточной регенерации*. В периоде G<sub>0</sub> клетка стареет и подвергается *апоптозу* – генетически запрограммированной физиологической смерти.

В *синтетическом* и *премитотическом* периодах клетка последовательно готовится к митотическому делению. Она снижает свою функциональную активность. В S – периоде в ядре происходит редубликация ДНК, удвоение числа хромосом, в цитоплазме – удвоение центриолей. Этот период длится в среднем 8 – 12 часов. В G2 периоде имеет место увеличение количества свободных рибосом, активизируется синтез тубулиновых белков и РНК, запасается АТФ на митохондриях.

**Митоз** – непосредственное деление клетки. Митоз протекает в четыре последовательные фазы: *профаза*, *метафаза*, *анафаза* и *телофаза*. В ходе этих фаз происходит разделение и перемещение компонентов цитоплазмы, а также равномерное распределение хромосом и, следовательно, всего генетического материала между двумя дочерними клетками. Телофаза завершается формированием двух дочерних ядер по полюсам веретена деления и *цитокинезом* – разделением цитоплазмы бывшей материнской клетки. В результате образуются две дочерние генетически и структурно идентичные диплоидные клетки, каждая из которых вступает в свою интерфазу.

В типичных случаях митоз заканчивается формированием дочерних гомологичных ядер и цитотомией (разделение цитоплазмы). Если цитотомии не произошло, то образуется двуядерная, а в некоторых случаях и многоядерная клетка. Незавершение отдельных этапов митоза, а также *эндомитоз* ( удвоение числа хромосом внутри ядра без разрушения кариолеммы) приводит к

формированию крупных *полиплоидных ядер* с кратным увеличенным количеством ДНК. В этих ядрах интенсифицирована транскрипция матричной РНК, что вызывает усиление синтетических процессов в цитоплазме. Полиплоидия характерна для неделящихся активно функционирующих клеток. Такое явление характерно для клеток печени, мышечной оболочки сердца (миокарда) и ряда других органов, в которых часть рабочих клеток имеют полиплоидные ядра.

Универсальным способом *восстановления* структуры клеток (в т.ч. и *без деления*) является **внутриклеточная регенерация**. Внутриклеточное восстановление базируется на двух полярных процессах – разрушения отживших структур аутолизосомами и образования новых согласно генетической программе. Внутриклеточная регенерация в клетках идет постоянно. На некоторых этапах их жизнедеятельности (например после интенсивного функционирования) процессы внутриклеточной регенерации могут активизироваться.

## СТАРЕНИЕ И СМЕРТЬ КЛЕТКИ

После определенного периода активной жизнедеятельности клетка умирает. Смерть клетки может быть естественной генетически запрограммированной – это **апоптоз**. В физиологических условиях число клеток регулируется гомеостатическими механизмами, определяющими балансные отношения между процессами размножения клеток и их уничтожением. Апоптоз является одним из ключевых факторов обеспечения нормальной жизнедеятельности организма в его различные возрастные периоды.

Гибель клетки может быть «насилованной», т.е. результатом чрезмерного повреждающего действия факторов внешней или внутренней среды – это **некроз**.

Апоптозу нередко предшествует особый период жизни клетки – **старение**. При старении клетка утрачивает способность к репликации ДНК. Она уменьшается в объеме за счет редукции большинства органелл. Одними из первых изменяются митохондрии – их количество сокращается, кристы укорачиваются, матрикс просветляется. Замедляются процессы внутриклеточного энергетического метаболизма. Усиливается распад митохондрий и, в следствие этого, образование «пигмента старения» - липофусцина (см. выше). Аутолизосомы постепенно снижают свою литическую активность - поэтому в цитоплазме накапливаются жировые и пигментные включения (клетка «замусоривается»). В комплексе Гольджи затормаживаются процессы мембраногенеза и гранулообразования. Цитоплазма и ядро вакуолизируются. Клетка значительно и необратимо снижает свои функциональные и регенераторные способности. Она не преодолевает точку рестрикции и задерживается в пресинтетическом периоде интерфазы.

При апоптозе клетка утрачивает поверхностные специализированные структуры плазмолеммы (микроворсинки, микрореснички, компоненты межклеточных контактов). В ядре появляются массы уплотненного хроматина. Ядро и цитоплазма резко сморщиваются и фрагментируются. На поверхности клетки появляются выпячивания и вздутия («вскипание клетки»), она изменяет свою форму. Отшнуровавшиеся выпячивания окружены фрагментами плазмолеммы и нередко содержат жизнеспособные органеллы и отдельные структуры ядер. Эти образования называются **апоптозными тельцами**. Они фагоцитируются соседними клетками данной ткани при этом признаки воспаления отсутствуют.

При некрозе быстро развивается набухание цитоплазмы, которое сопровождается деформирующими изменениями органелл. Разрушение клеточных структур резко прогрессирует в следствие действия ферментов из поврежденных лизосом. Ядро резко уплотняется, распадается на фрагменты и лизируется. Распадающиеся структурные остатки клетки фагоцитируются макрофагами. Некроз сопровождается воспалительной защитной реакцией.