

РАЗДЕЛ 1. КЛЕТКА КАК ЦЕЛОСТНАЯ, ДИНАМИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

Занятие 2. Клетка как целостная живая система.

- Строение биологической мембраны. Взаимодействие органических молекул в клеточной мембране.
- Трехмерная организация системы клеточных мембран – компартменты.
- Роль цитоскелета в формировании клеточной мембраны.
- Взаимодействие клеточных мембран с водой, эффекты эпитакии и исключенного объема.

Клеточные мембрана - динамические и эластические молекулярные структуры, состоящие из белков и липидов. Также в них присутствуют углеводы, неорганические соли, вода а в некоторых мембранах обнаружены следы РНК (до 0,1%).

Наружная клеточная мембрана (плазмалемма) состоит из трех частей

- Собственно мембрана;
- Надмембранный слой – гликокаликс;
- Субмембранный (подмембранный) слой.

**Волокна
внеклеточного
матрикса (ECM)**

Сахара

**Внеклеточная
жидкость**

Гликопротеины

Гликолипиды

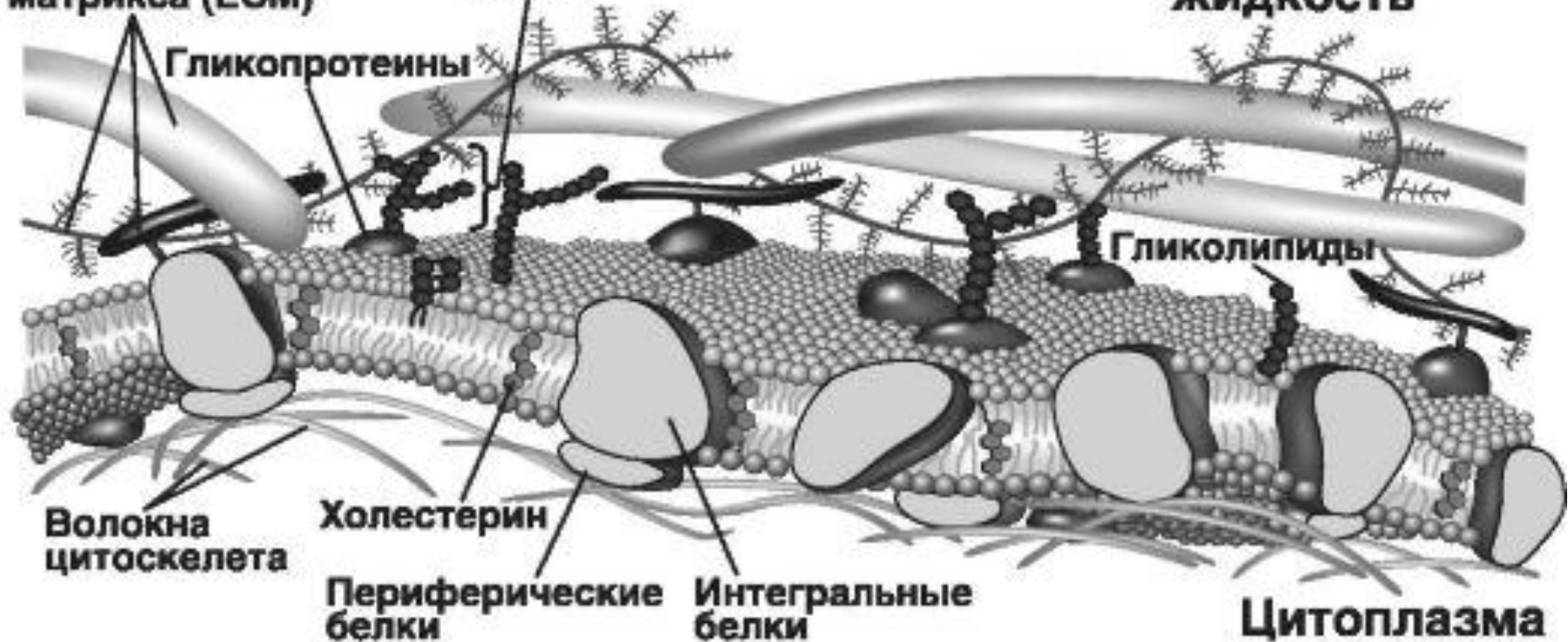
**Волокна
цитоскелета**

Холестерин

**Периферические
белки**

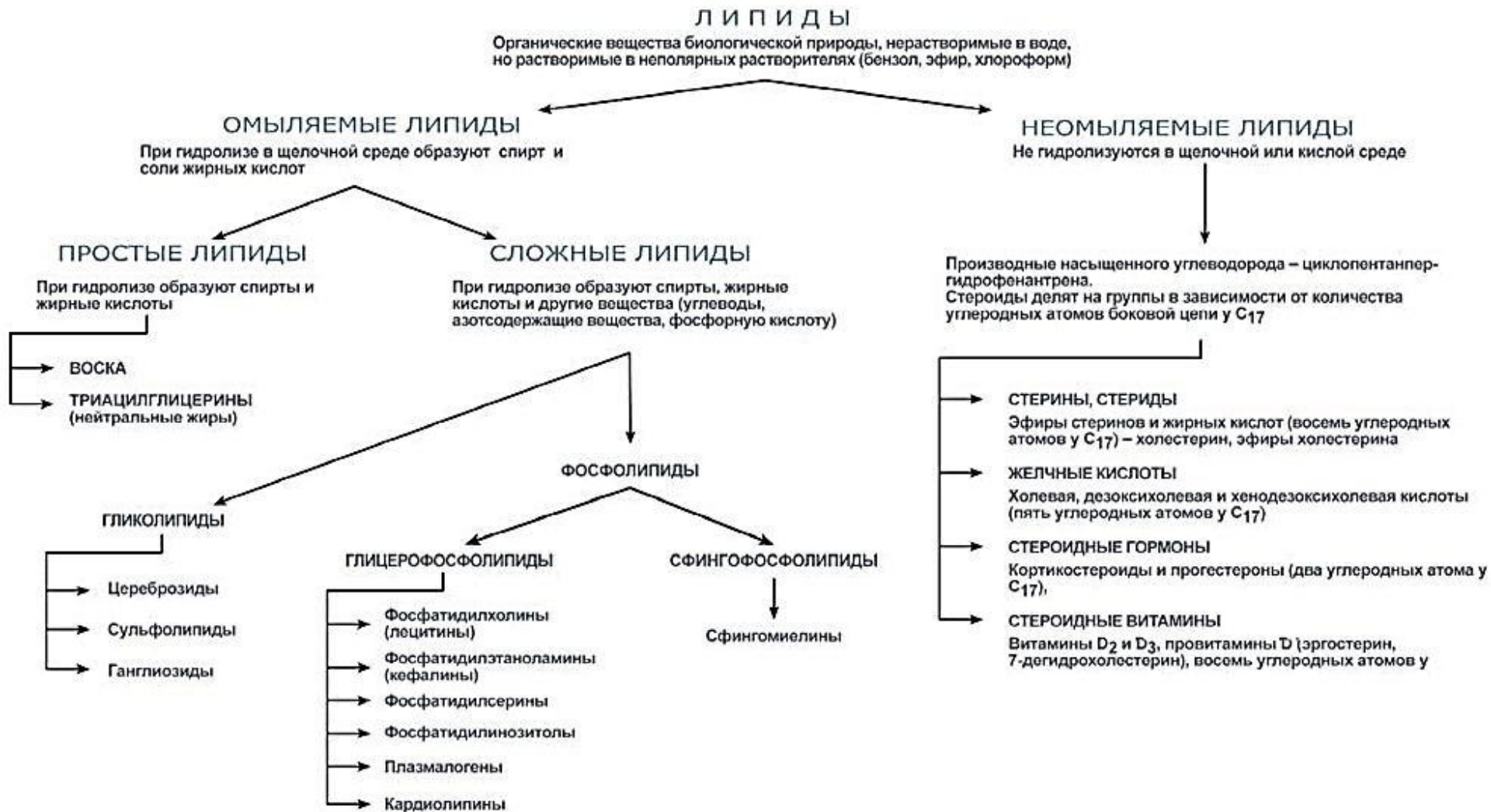
**Интегральные
белки**

Цитоплазма



Химический состав клеточной мембраны

Классификация липидов



Собственно мембрана (плазмалемма)

Липидный слой плазмалеммы состоит из четырех классов соединений: 1) фосфолипидов, 2) нейтральных липидов (жиров), 3) гликолипидов и 4) холестерина.

Фосфолипиды с разным строением полярных головок	Доля от суммарного количества фосфолипидов, %				
	митохондрии	лизосомы	ядерная мембрана	мембрана аппарата Гольджи	плазматическая мембрана
Кардиолипин	18	1	4	1	1
Фосфатидилэтаноламин	35	14	13	20	23
Фосфатидилхолин	40	40	55	50	39
Фосфатидилинозитол	5	5	10	12	8
Фосфатидилсерин	1	2	3	6	9
Фосфатидная кислота	–	1	2	1	1
Сфингомиелин	1	20	3	8	16

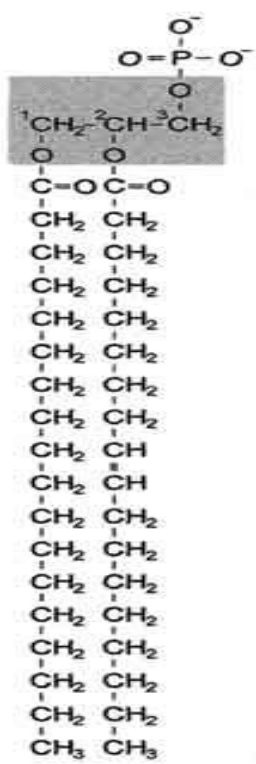
Обратите внимание, что % содержание фосфолипидов в разных мембранах сильно различается.

- В каждой эукариотической клетке присутствует более 1000 разновидностей липидов — что обеспечивается возможностью комбинации различных **полярных «головок»** и **гидрофобных «хвостов»**.
- Распределение липидов и белков в плоскости мембраны неоднородно, а, напротив, обладает характерной структурой, — это принято называть *латеральной гетерогенностью*, достигаемой самоорганизацией, обеспечивающей сортировку мембранных белков в различные компартменты в пределах одной и той же поверхности.
- Функциональное состояние мембраны существенно *неравновесно*. Оно может быть *стационарным* (когда концентрации разных липидов сохраняются примерно на одном уровне), но обязательно включает непрерывный обмен веществом (регенерация и «отпочковывание» участков мембраны).

Каждая мембрана клетки *замкнута*, т.е. имеет внутреннюю и внешнюю поверхности, различающиеся по липидному и белковому составу – эту особенность мембран называют **трансмембранной** (поперечной) **асимметрией**. Поскольку мембрана замкнута сама на себя – она представляет собой двумерную поверхность.

Липидная асимметрия возникает прежде всего потому, что липиды с более объёмными **полярными «головками»** стремятся находиться в наружном монослое, поскольку там площадь поверхности, приходящаяся на полярную «головку», больше.

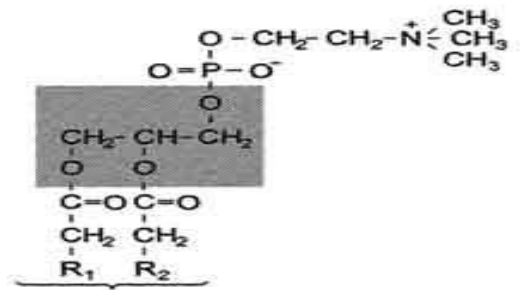
Фосфатидилхолины и сфингомиелины локализованы преимущественно в **наружном** монослое, а **фосфатидилэтаноламины и фосфатидилсерин** в основном во **внутреннем**.



Полярная «головка»

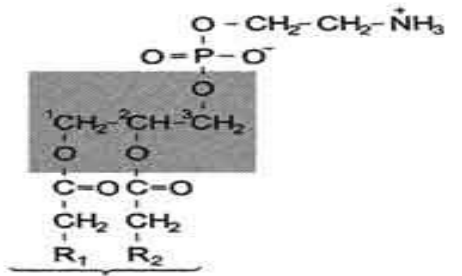
Гидрофобный «хвост»

Фосфатидная кислота



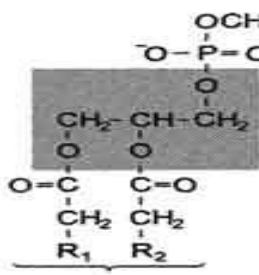
Длинные алифатические цепи

Фосфатидилхолин



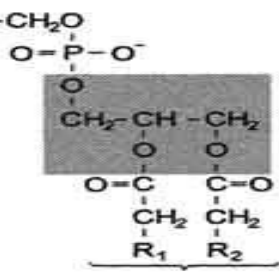
Длинные алифатические цепи

Фосфатидилэтаноламин



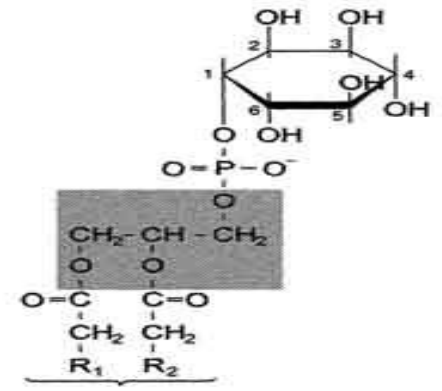
Длинные алифатические цепи

Кардиолипин



Длинные алифатические цепи

Фосфатидинозитол



Латеральная гетерогенность обеспечивает существование липидов в мембране в двух фазах:

- **Твердая фаза (гель)** — S_0 (от “solid ordered”). Характерна высоко упорядоченным состоянием липидных «хвостов», приблизительно параллельных друг другу. Толщина бислоя, состоящего из липидов в этом состоянии, будет максимальной, а площадь, приходящаяся на молекулу, — минимальной. Проще всего гелевую фазу себе представить, вспомнив маргарин;
- **Жидкая (жидкокристаллическая) фаза** — L (от “liquid”). В биологических мембранах и сложных смесях существует две *разные* (и *взаимно несмешивающиеся*) жидкие фазы:

Жидкие фазы:

Упорядоченная жидкая фаза — L_o (от “liquid ordered”). Она отличается достаточно высокой упорядоченностью липидных «хвостов», большей толщиной состоящих из нее липидных доменов, и меньшей площадью, приходящейся на одну молекулу липида). При всем при том, L_o -фаза обладает высокой латеральной подвижностью (за счет малого размера рафтов в мембране), что помещает ее примерно посередине между жидкостью и твердой фазой (так называемая «мезофаза»);

Неупорядоченная фаза — L_d (от “liquid disordered”). Это настоящая, свободно перемешивающаяся в двух измерениях жидкость (поскольку в третье измерение фактически отсутствует). Липидные «хвосты» в этой фазе максимально **неупорядоченны**, и площадь на одну молекулу липида в связи с этим **максимальна**. Проще всего жидкую фазу L_d себе представить, посмотрев на **масляное пятно**, на поверхности которого переливаются радужные узоры.

Твердая фаза (S) образует мембранные рафты — это маленькие (10–200 нм), гетерогенные участки плотно-упакованного липида являются динамичными липидными кластерами (или домены), обогащенные холестеролом и сфинголипидами, и принимающие участие в клеточной компарментализации. В некоторых случаях рафты могут стабилизироваться за счет белок-белковых и белок-липидных взаимодействий, формируя более крупные «рафтовые платформы» и даже рафтовую фазу.

Рафты участвуют в:

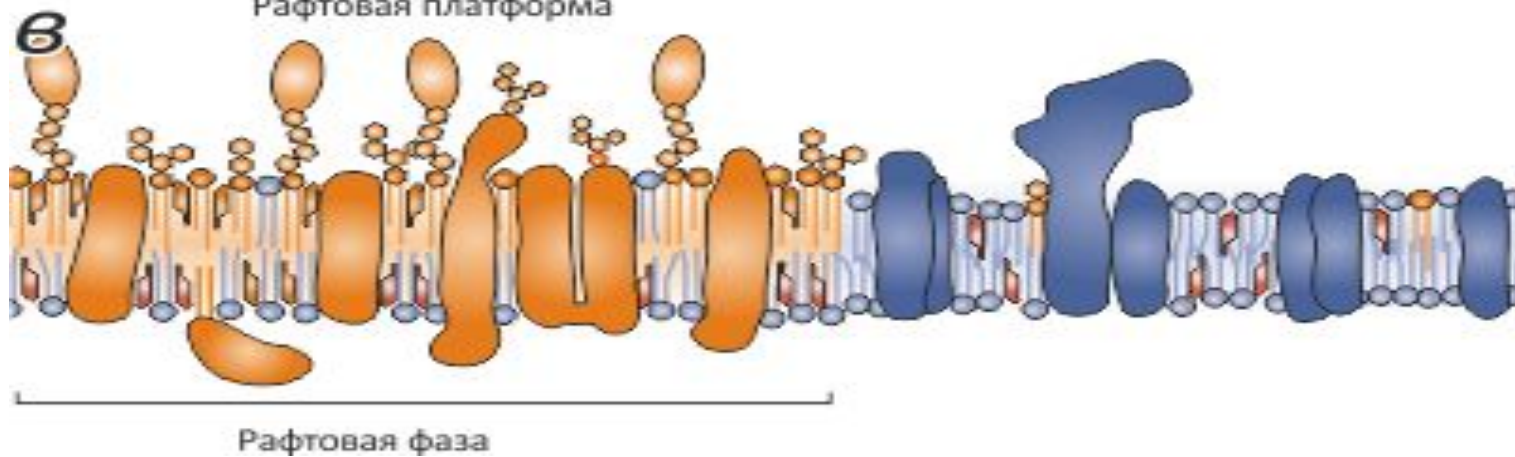
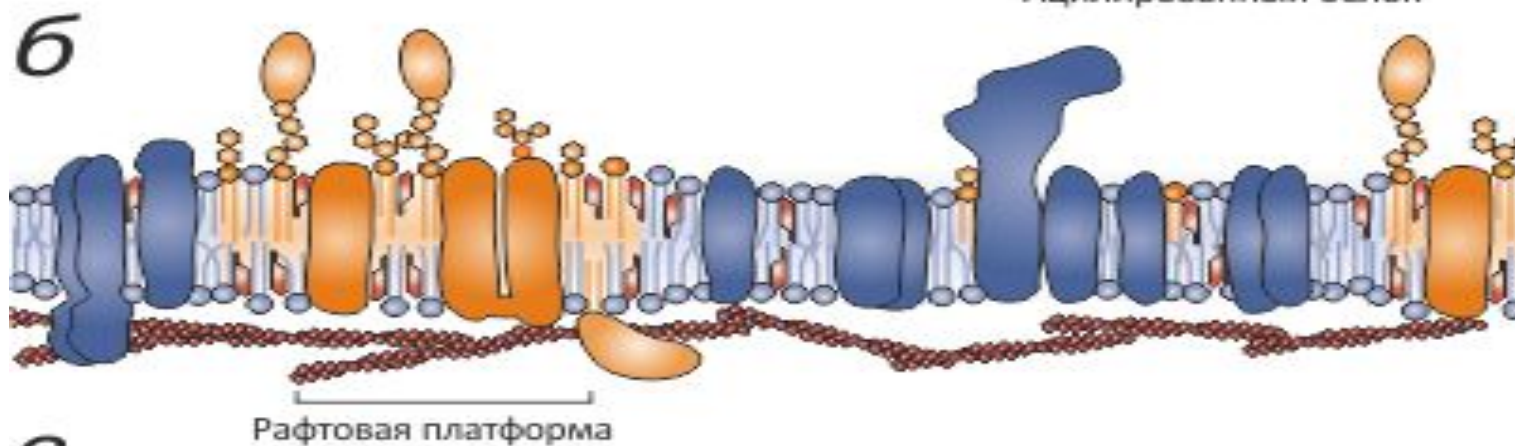
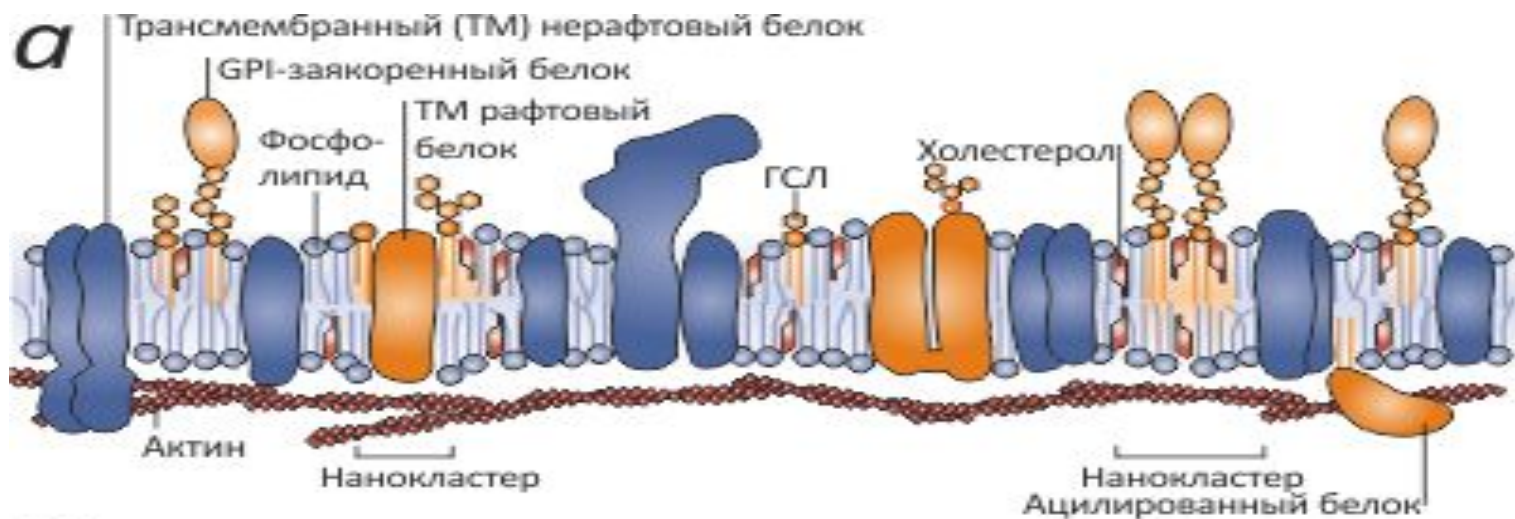
передаче сигналов при дифференциации Т-лимфоцитов в результате распознавания **антигеном** главного комплекса гистосовместимости в **рафтовой фазе**, и дополнительного скрепления актиновыми нитями со стороны цитоплазмы.

Рафты участвуют в:

«почковании» вирусных частиц. Многие вирусы, покидая зараженную ранее клетку, облачаются в липидную оболочку — часть мембраны клетки-хозяина «отпочковываясь» от рафтовых участков мембраны, что приводит к тому, что вокруг их собственного нуклеокапсида образуется липидная «скорлупа», состоящая целиком из рафтовых липидов.

мембранном транспорте — секреция и доставка мембранных белков начинаются с эндоплазматического ретикулума с «промежуточной остановкой» в комплексе Гольджи. В этом транспорте и играют роль рафты, обеспечивающие к апикальным поверхностям эпителиальных клеток направленный транспорт пузырьков, несущих строго определенные белки.

Некоторые рафтовые липиды являются «троянскими конями» для бактериальных токсинов и вирусов — обеспечивают их связь с мембраной и транспорт внутрь клетки.



Ассоциация с рафтами может быть решающим фактором, определяющим активность интегральных мембранных белков, в том числе ионных каналов.

В липидных рафтах присутствуют кальциевые каналы, возможно играют ключевую роль во внутриклеточном транспорте белка, активности рецепторов и липидов.

В липидных рафтах заякорены такие белки, как коннексины, CD38, CD19, CD59 и другие.

Гликокаликс

Гликокаликс содержит полисахариды, рецепторные белки, ферменты. Гликокаликс представляет собой связанный с двойным слоем липидов гликопротеиновый комплекс. Его толщина составляет около 50 нм.

Углеводы в нем образуют длинные, ветвящиеся цепочки полисахаридов, связанные с белками и липидами, входящими в состав плазмолеммы. Углеводы не образуют самостоятельных молекул, а связаны с белками (гликопротеины) или жирами (гликолипиды).

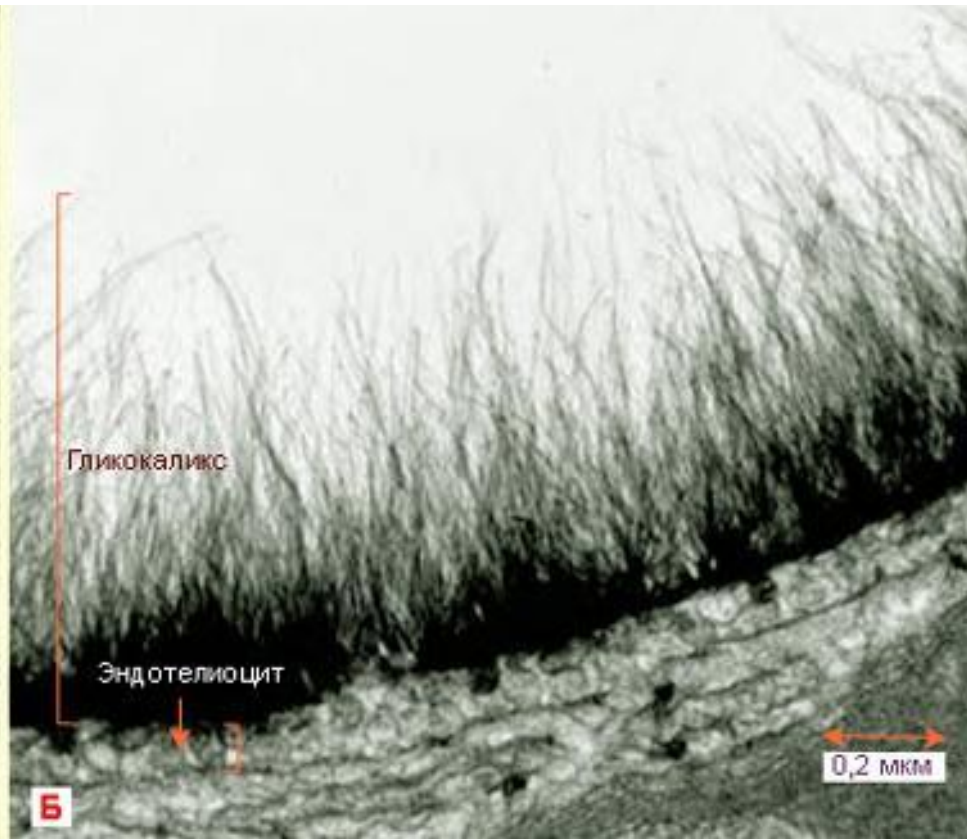
Гликопротеины имеют высокую видовую, индивидуальную и тканевую специфичность, например интегрины. Интегрины - характеризуются общностью протеиновых цепей, антигенных свойств и функции. Они принимают участие во взаимодействии клетки с клеткой и клетки с субэндотелиальным матриксом.

Благодаря способности образовывать связи со многими белками интегрины участвуют в процессах распознавания, адгезии, миграции клеток на матриксе, репаративных, иммунных и других реакциях.

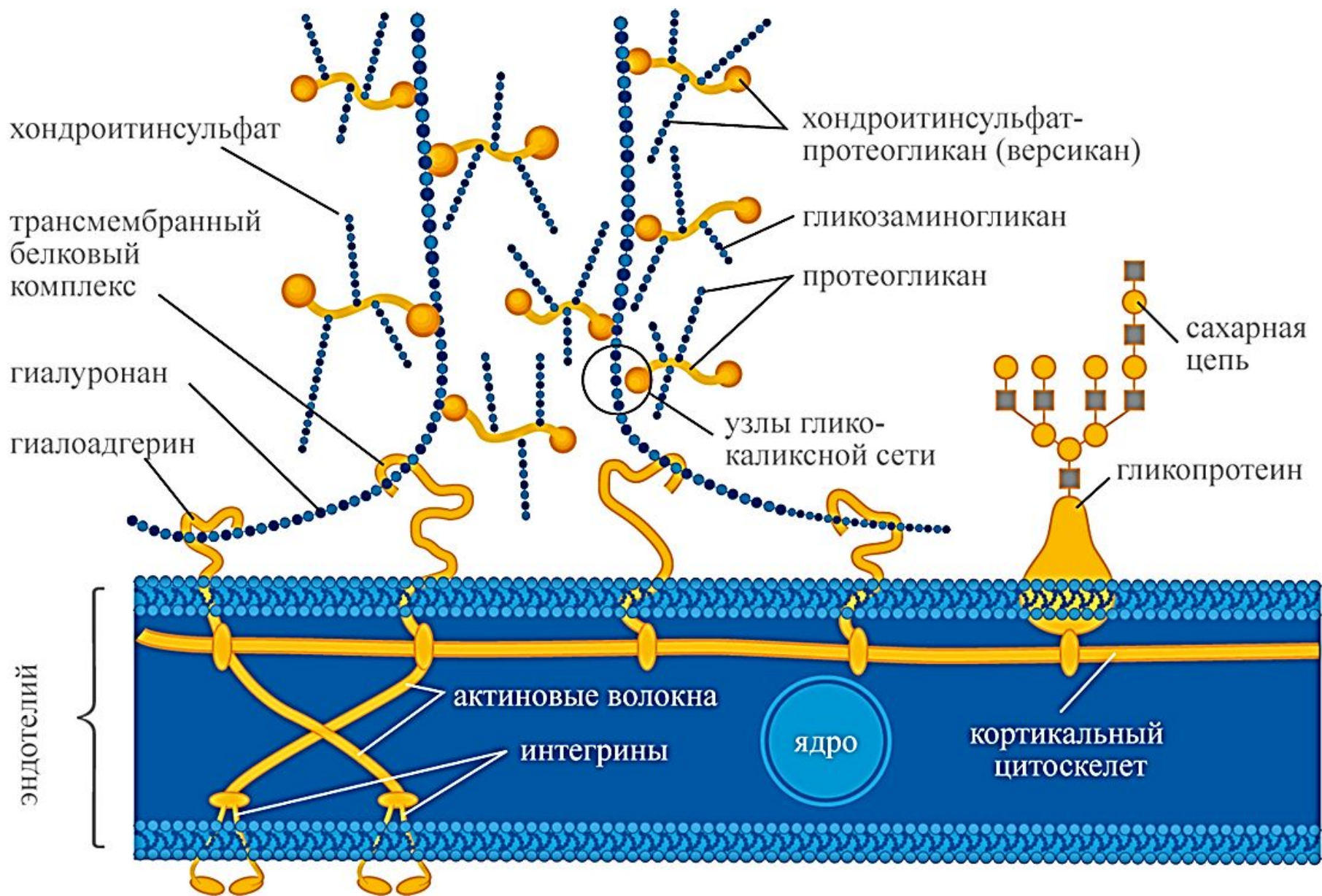
Интегрины способны распознавать характерную аминокислотную последовательность RGD (трипептид Arg-Gly-Asp), имеющуюся в лигандах. Эта последовательность присутствует во всех адгезивных белках крови, белках α -гранул тромбоцитов, фибриногене, факторе Виллебранда, фибронектине, витронектине, ламинине. Для соединения интегринов с лигандами типична зависимость от двухвалентных катионов Ca^{2+} и Mg^{2+} .

В гликокаликсе могут присутствовать белки, не связанные непосредственно с двойным слоем липидов. Как правило, это белки-ферменты, участвующие во **внеклеточном** расщеплении различных веществ (углеводов, белков, жиров и др.).

Гликокаликс

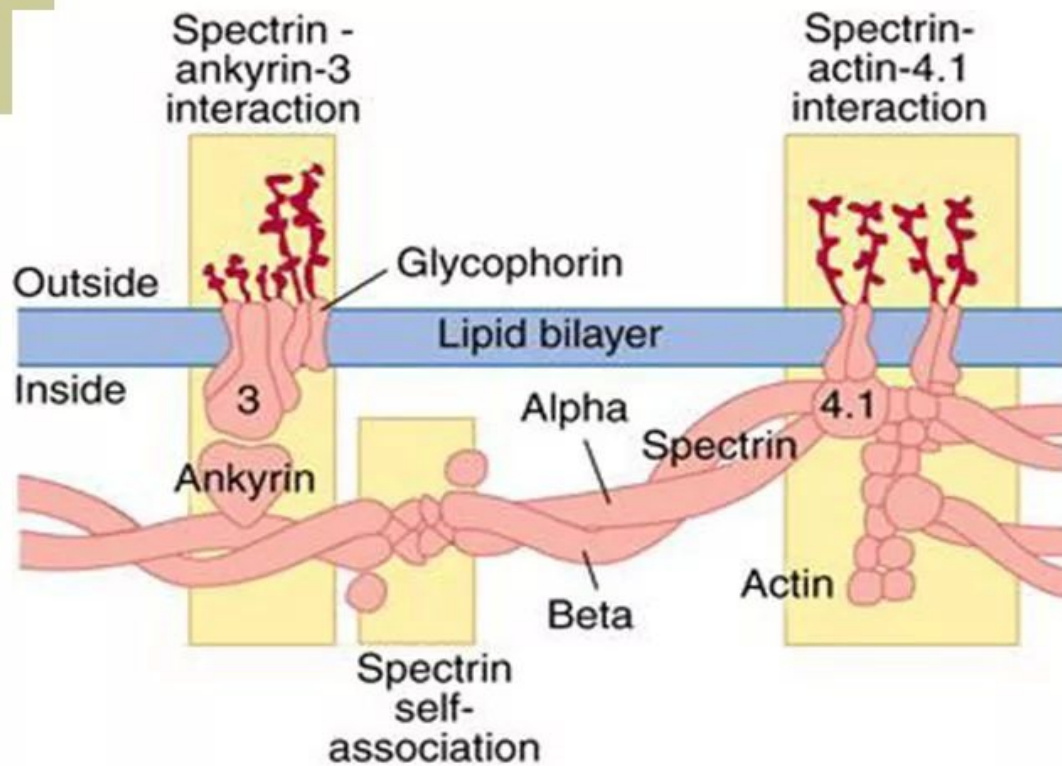


Гликокаликс

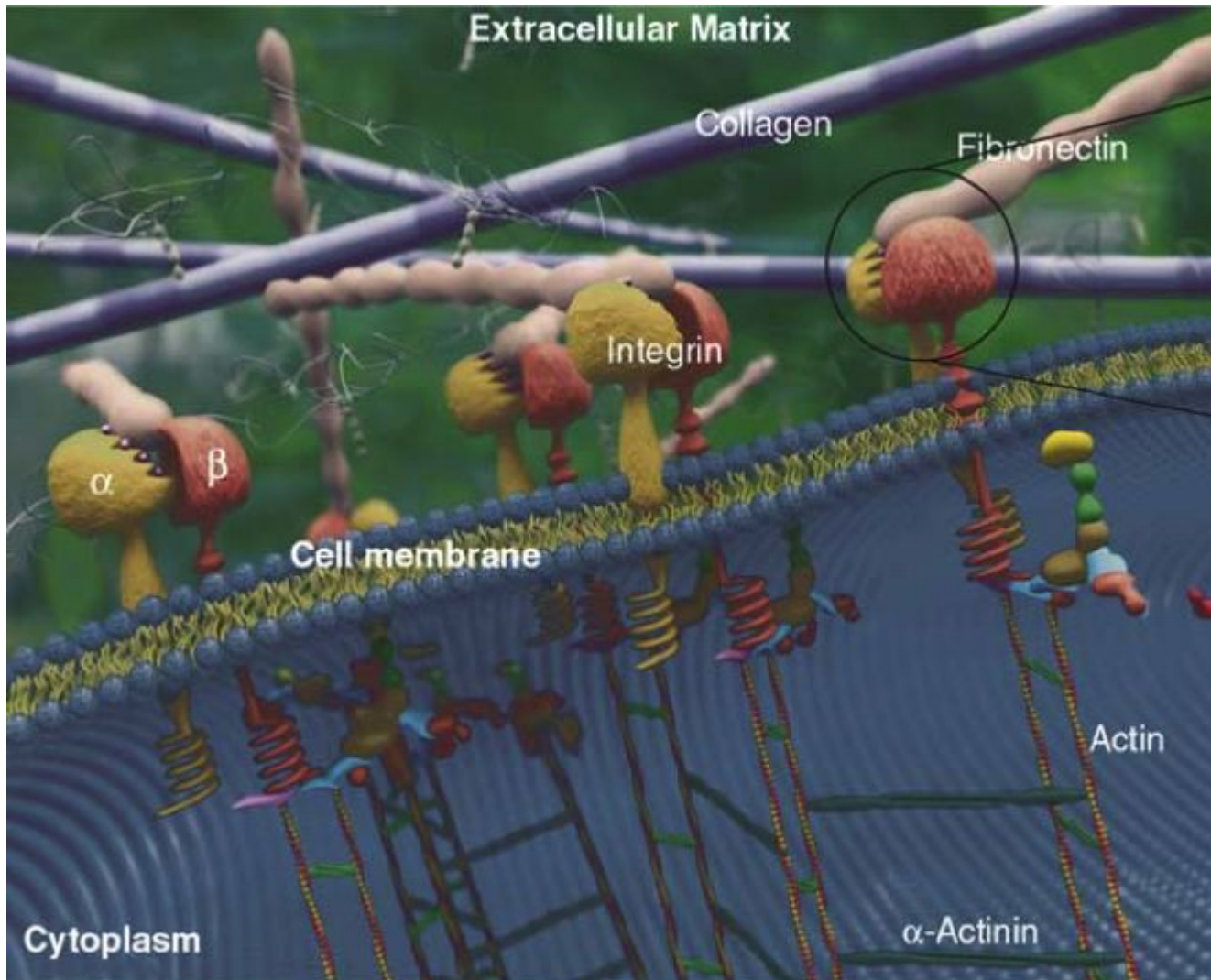


Подмембранный слой

Представлен элементами цитоскелета, образующими сеть на внутренней поверхности плазмалеммы и прикрепленными к ней при помощи особых якорных белков, содержит ферменты, обеспечивающие образование вторичных посредников для передачи внешнего сигнала. Здесь же расположен слой внутриклеточной упорядоченной воды, толщиной от 10 до 100 нм. Например **спектрин** – белок цитоскелета, формирует длинные молекулы структурной сетки и играет важную роль в поддержании целостности клеточной мембраны. Соединение спектринового цитоскелета с внутриклеточной стороной клеточной мембраны осуществляется опосредованно, через взаимодействие с трансмембранными белками 4.1 и **анкирином**. Мутации в генах, ответственных за данные белки приводят к развитию наследственных заболеваний.



Подмембранный слой



Разновидности клеточных мембран

Мембрана эритроцитов состоит из белков (50%), липидов (40%) и углеводов (10%). Липиды включают до 48 % холестерина, 17-28 % – фосфотидилхолина, 13-25 % – сфингомиелина и ряд других фосфолипидов.

Фосфотидилхолин мембраны эритроцитов несет нейтральный заряд обеспечивая тем самым атромбогенность эритроцитов. С возрастом соотношение холестерина/фосфолипиды увеличивается снижая пластичность эритроцитов. Мембрана эритроцитов содержит интегральный гликопротеин *гликофорин*, выполняющий рецепторную функцию для вирусов гриппа, фитогемагглютининов, ряда гормонов. Гликофорины – определяют отрицательный заряд, способствующий отталкиванию эритроцитов друг от друг и от эндотелия сосуда. Пластичность эритроцитов связано и с фосфорилированием периферических белков. Внутренний слой мембраны эритроцита, содержит белки спектрин и актин.

Разновидности клеточных мембран

Миелиновые мембраны, окружающие аксоны нейронов, многослойны, в них присутствует большое количество липидов (около 80%, половина из них – фосфолипидов). Белки этих мембран важны для фиксации лежащих друг над другом мембранных слоев, которые образованы клеточной мембраной Шванновских клеток. Участвуют в быстрой передаче электрической волны возбуждения в нервах.



Белки составляют до 20% сухой массы миелина. Они бывают двух видов: белки, расположенные на поверхности, и белки, погруженные в липидные слои или пронизывающие мембрану насквозь. Всего описано более 29 белков миелина. Основными белками миелина (ОБМ), протеолипидный белок (ПЛП), миелин-ассоциированный гликопротеин (МАГ) составляют до 80% массы белка. Они выполняют структурную, стабилизирующую, транспортную функции, обладают выраженными иммуногенными и энцефалитогенными свойствами. Среди мелких белков миелина особое внимание заслуживает миелин-олигодендроглиальный гликопротеин (МОГ) и ферменты миелина, имеющие большое значение в поддержании структурно-функциональных взаимоотношений в миелине. С миелиновой мембраной связано несколько наследственных заболеваний, обусловленных нарушением обмена компонентов мембраны

Разновидности клеточных мембран

Мембраны митохондрий. Митохондрии имеют две бислойных мембраны. Гладкая внешняя мембрана полностью окружает всю митохондрию, содержит белки **порины**, образующие поры для веществ с молекулярной массой до 10 кДа. Внутренняя мембрана инвагинирует внутрь митохондриального матрикса, образуя складки – крипты. Внутренняя мембрана односторонне проницаема для O_2 , H_2O , H^+ , CO_2 , содержит большое количество белков (до 75%!), участвующих в процессе кислородного дыхания. Липидный состав внутренней мембраны сильно отличается тем, что до 20% фосфолипидов приходится на кардиолипин, необходимый для обеспечения функционирования белков кислородного дыхания. Митохондрия обеспечивает сопряжение всех метаболических путей организма в **многопетлевые гиперциклы**, а также восстановление H^+ до H_2O в процессе кислородного дыхания. **Нервные клетки митохондриями обмениваются (астроциты -- нейроны).** Хондриом.

Разновидности клеточных мембран

Внутренняя (цитоплазматическая) мембрана бактерий по структуре сходна с внутренними мембранами хлоропластов и митохондрий. В ней локализованы ферменты дыхательной цепи, активного транспорта; ферменты, участвующие в образовании компонентов мембраны. Преобладающим компонентом бактериальных мембран являются белки: соотношение белок/липид (по массе) равно 3:1. Наружная мембрана грамотрицательных бактерий по сравнению с цитоплазматической содержит меньшее количество различных фосфолипидов и белков. Обе мембраны различаются по липидному составу. Во внешней мембране находятся белки, образующие поры для проникновения многих низкомолекулярных веществ. Характерным компонентом наружной мембраны является также специфический липополисахарид. Ряд белков наружной мембраны служит рецепторами для фагов.

Структурные компоненты клетки



Постоянные



Выполняют
специфические
жизненно-важные
функции



Органоиды



Непостоянные



Могут появляться
или исчезать в
процессе
жизнедеятельности
клетки



Включения,
рецепторы, ионные
каналы

Классификация органелл

Одномембранные

- Плазмалемма
- Эндоплазматический ретикулум (ШЕР и ГЭР)
- Аппарат Гольджи
- Лизосомы
- Эндосомы (фагосомы, пиносомы и опушенные везикулы)
- Секреторные вакуоли и гранулы
- Пероксисомы (микротельца)
- Глиоксисомы (микротельца)
- Сферосомы (олеосомы)
- Вакуоли
- Включения

Немембранные

- Цитоскелет – микрофиламенты, микротрубочки и промежуточные филаменты (микроворсинки, реснички и жгутики)
- Рибосомы
- Клеточная стенка

Двумембранные

- Митохондрии
- Пластиды (хлоропласты)
- Клеточное ядро

Клеточное ядро

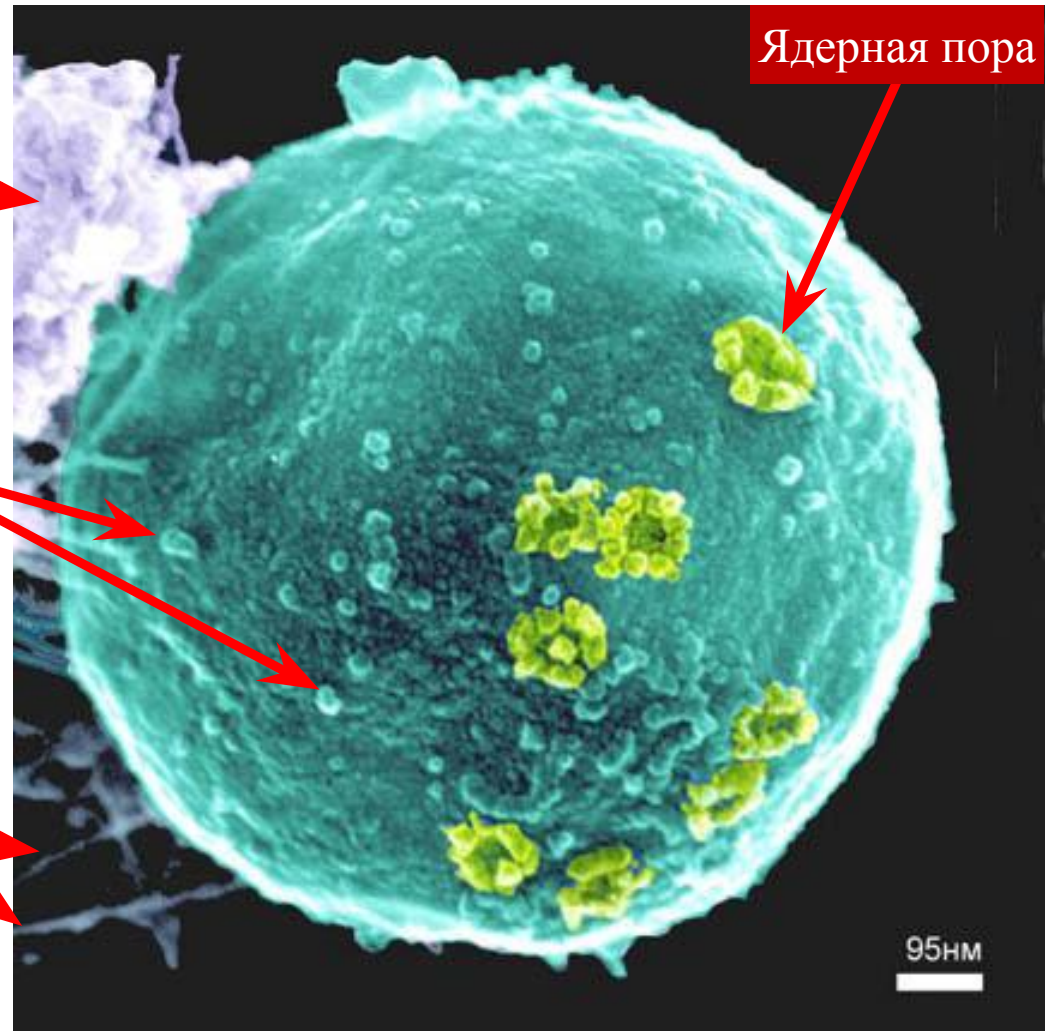
основной компонент эукариотической клетки, содержащий её генетический материал.

Участок эндоплазматической сети

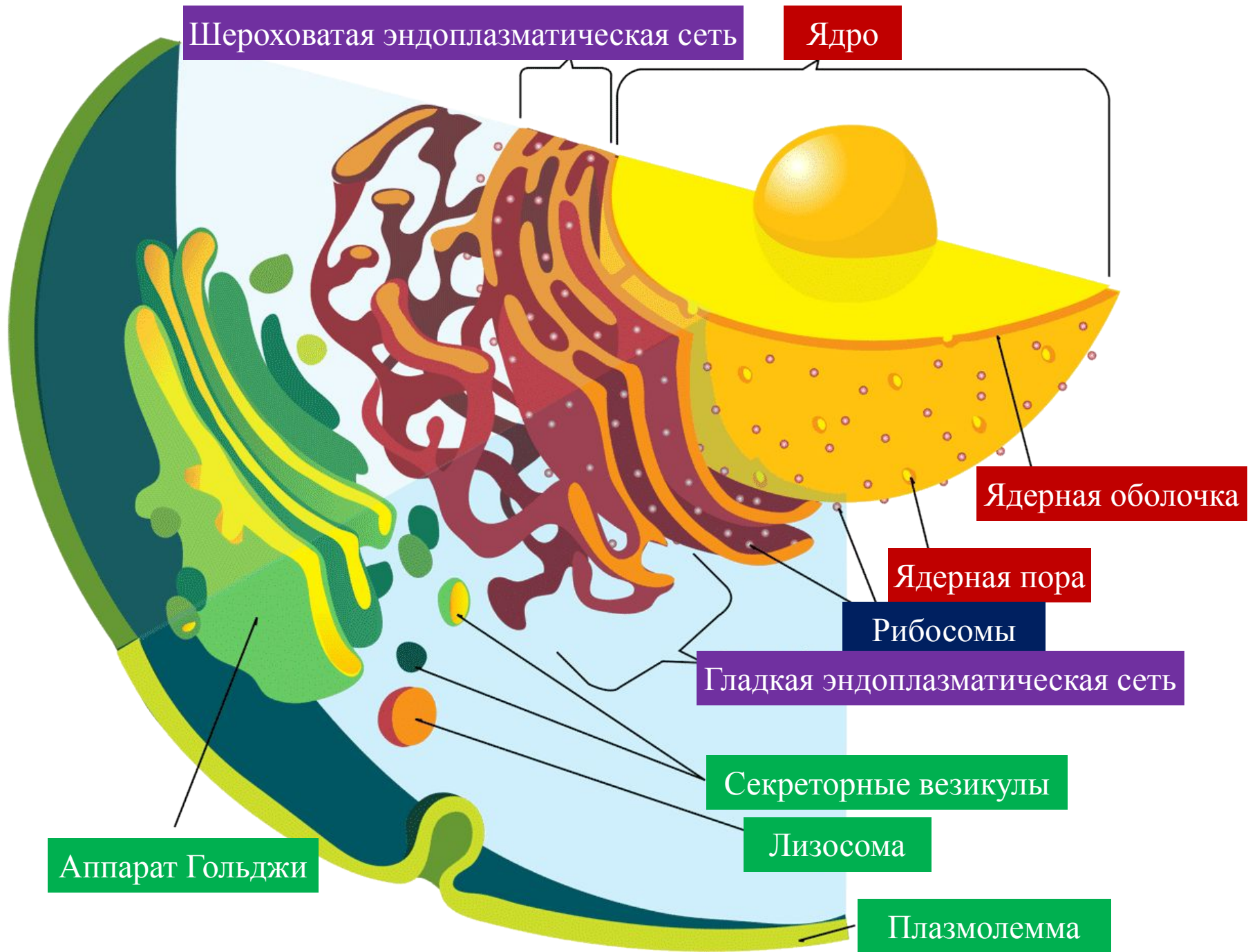
Рибосомы

Тубулиновые микрофиламенты

Ядерная пора



95nm



Ядро эукариотической клетки

Функция ядра заключается: в хранении и реализации генетической информации (для синтеза белков) и равнонаследственном распределении ДНК при делении клеток.

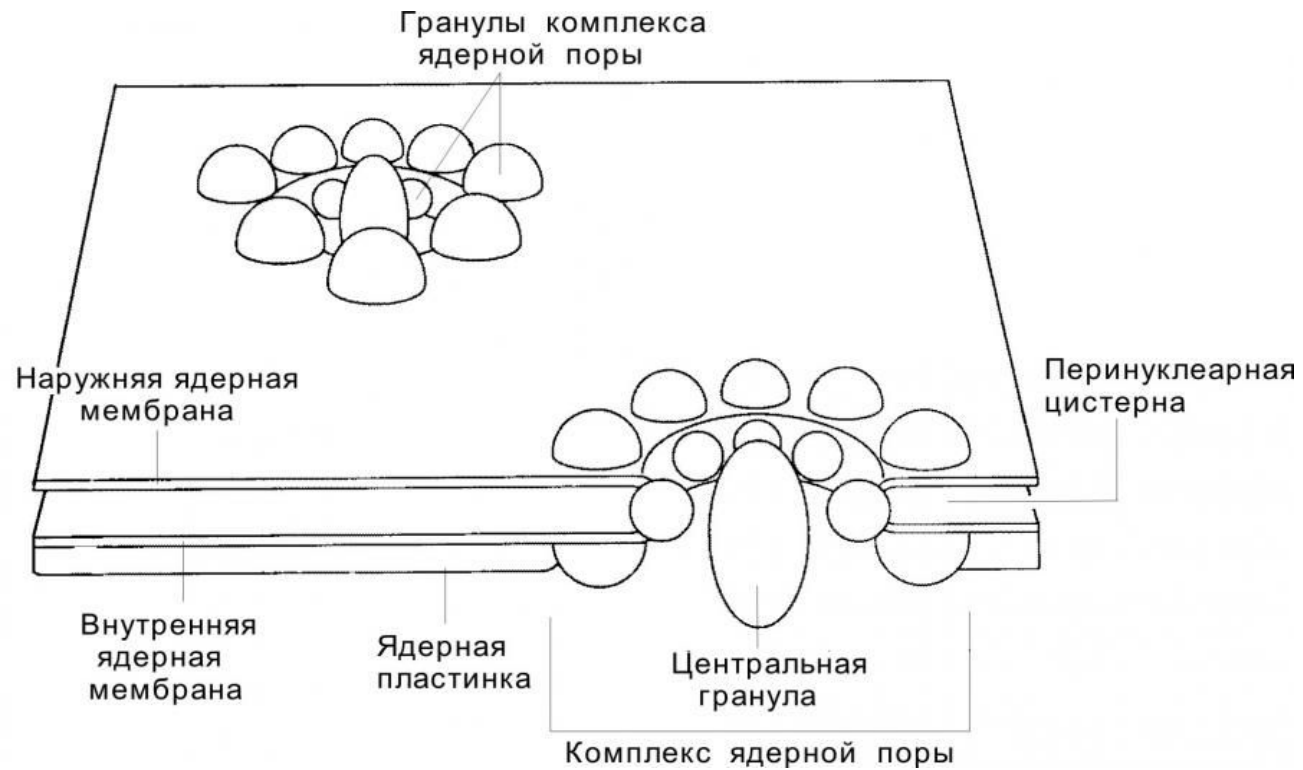
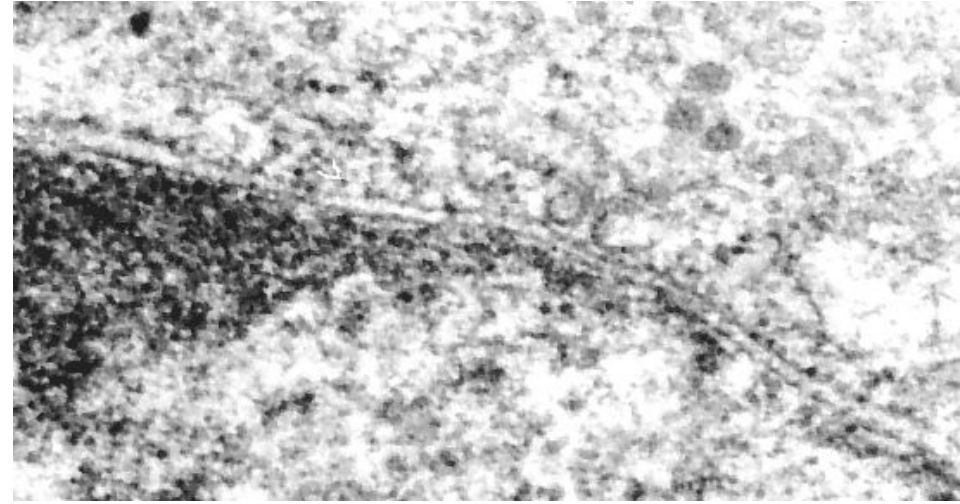
Размеры, количество и форма ядер в различных клетках варьируют в широких пределах.

Ядро неделящейся (интерфазной) клетки состоит из:

1. Кариолеммы (ядерная оболочка)
2. Хроматина
3. Ядрышек
4. Ядерного сока (кариоплазма)

Кариолемма

Кариолемма состоит из двух биологических мембран (наружной и внутренней) толщиной 6 - 7,5 нм, которые разделены полостью (перинуклеарное пространство) шириной 12 - 100 нм.

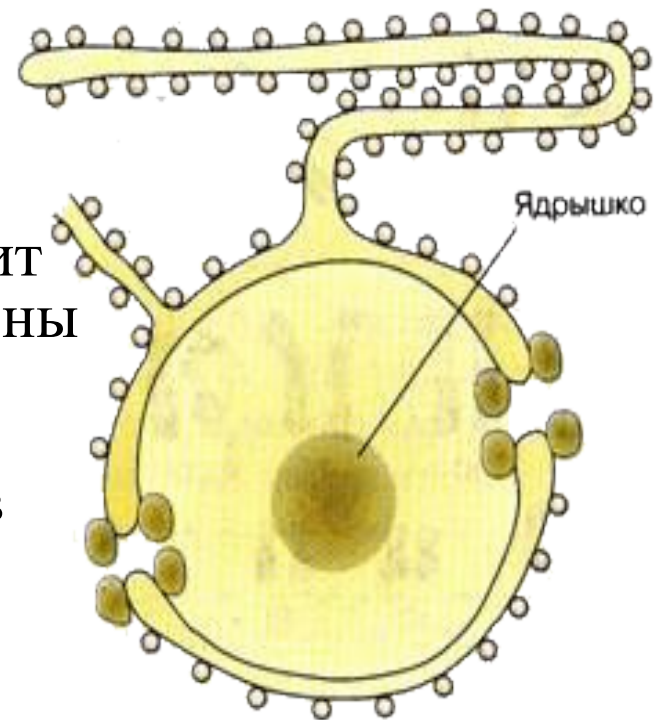


Кариолемма

Наружная ядерная мембрана составляет единое целое с мембранами эндоплазматической сети, часто несет на себе рибосомы, а так же может открываться в межклеточное пространство.

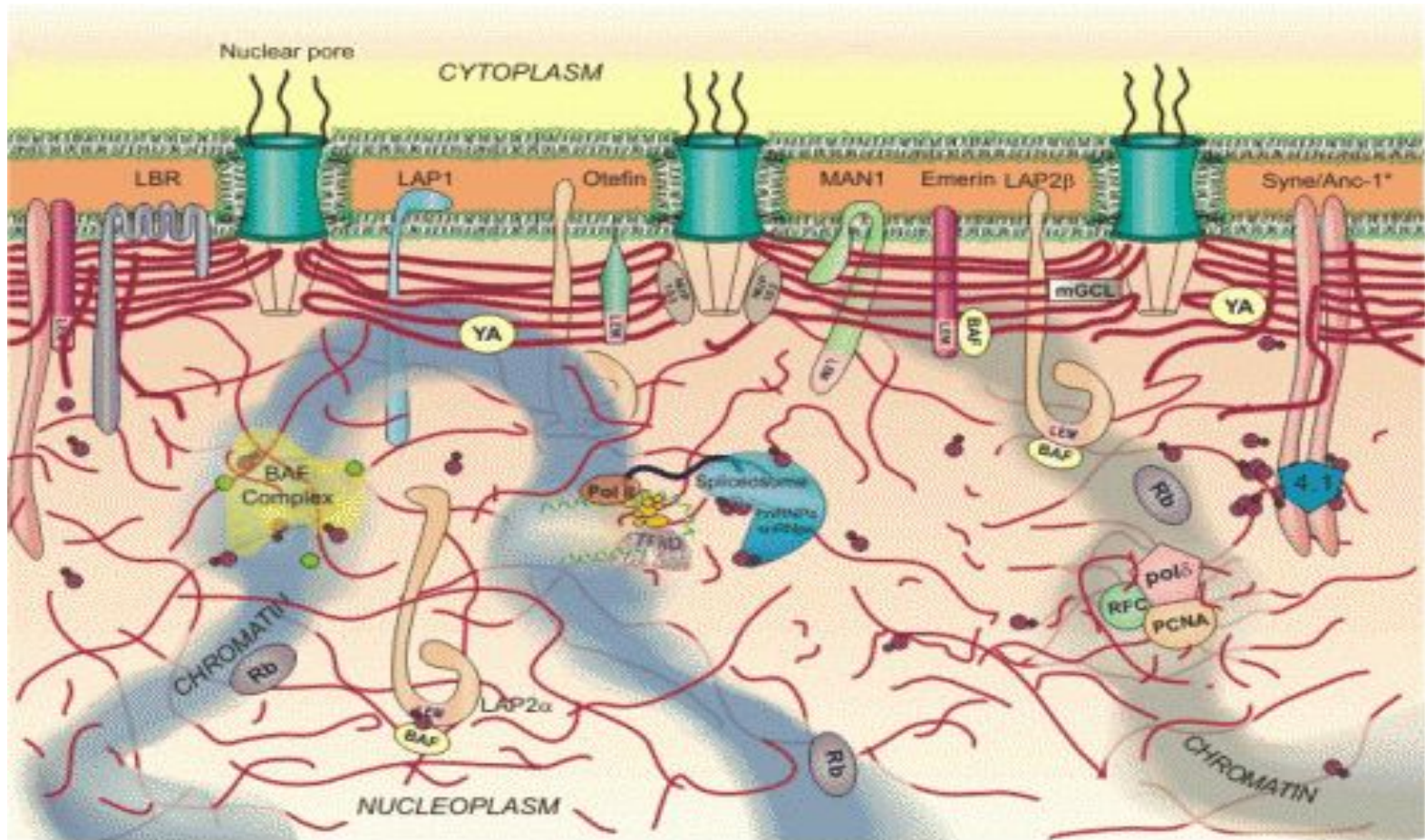
Перинуклеарное пространство (люмен) переходит в полости ЭПС. Со стороны цитоплазмы наружная ядерная мембрана окружена сетью промежуточных филаментов.

Внутренняя мембрана гладкая (не содержит рибосом). В большинстве клеток, со стороны ядра, к ней может прилегать ядерная пластина (**лами́на**) толщиной 80 - 300 нм, состоящая из промежуточных филаментов (белки - ламины А, В, С), формирующих кариоскелет, а также участвующих в формировании гетерохроматина и в восстановлении ядерной мембраны в телофазу митоза.



Внутренняя мембрана кариолеммы

ядерная ламина (80-300 нм) – структура, образованная белками-ламинами, к которой прикреплены нити хроматина.

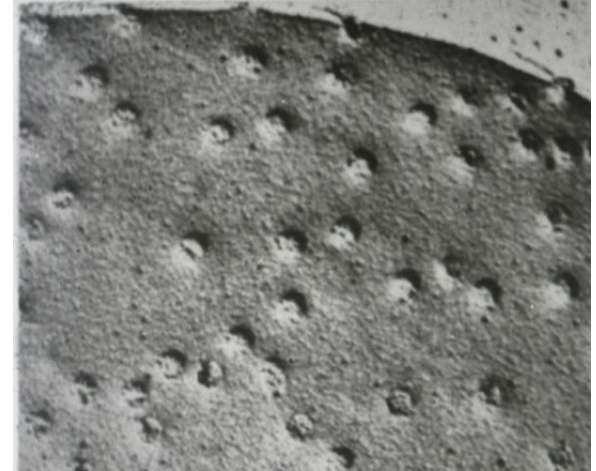


Функции ламины

- Поддерживает форму ядра.
- Участвует в формировании порового комплекса.
- Отвечает за упорядоченное расположение хроматина в интерфазном ядре (хромосомная территория).

Кариолемма

В отличие от других органелл, кариолемма содержит поровые комплексы, состоящие из пор и белковых компонентов.



Количество поровых комплексов может изменяться в широких пределах, в среднем 10 - 20 на 1 мкм площади ядерной мембраны.

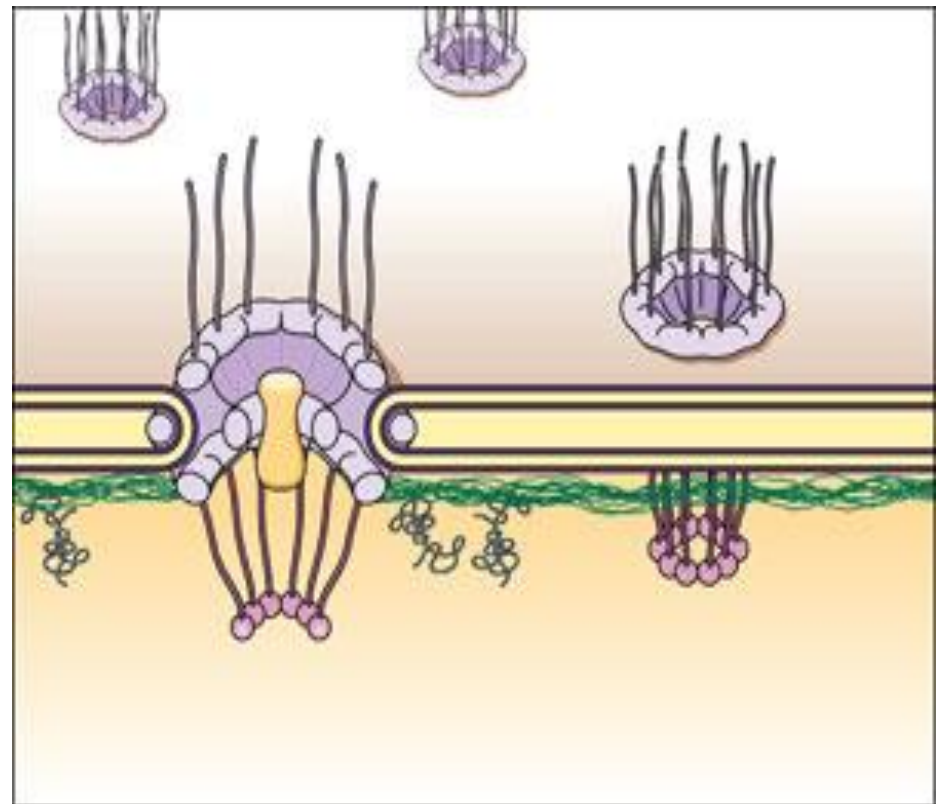
Функция комплекса ядерной поры – обеспечение избирательного транспорта веществ между ядром и цитоплазмой в обоих направлениях.

Ядерные поры (2000-4000 пор)

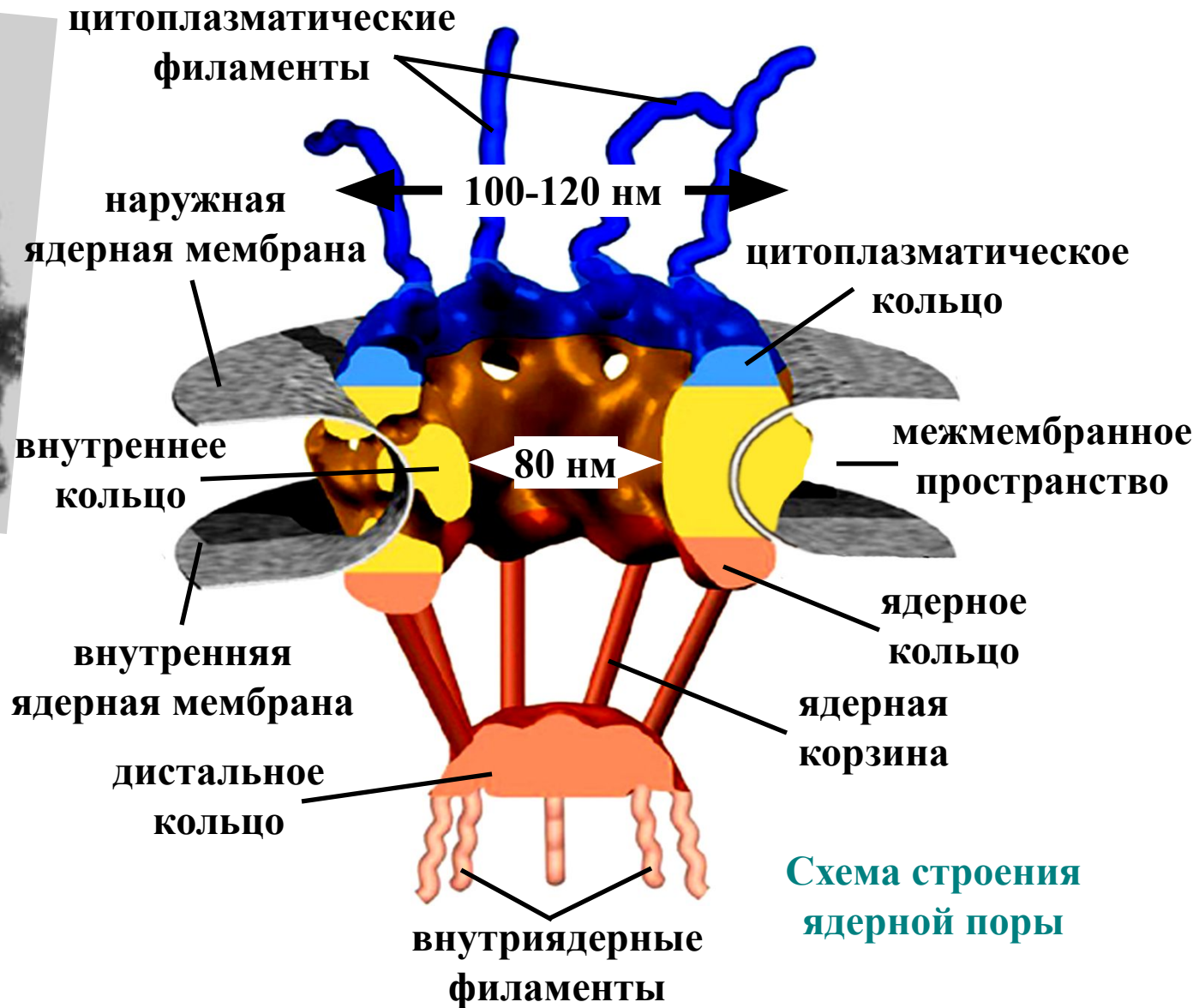
Области перехода внутренней мембраны кариолеммы в наружную. В поре расположен комплекс ядерной поры:

Два *параллельных белковых кольца* (8 глобул), от которых к центру отходят белковые фибриллы (формируют *диафрагму поры*) и центрально расположенная белковая глобула (*центральная гранула*).

Отсутствуют в ядрах спермиев.



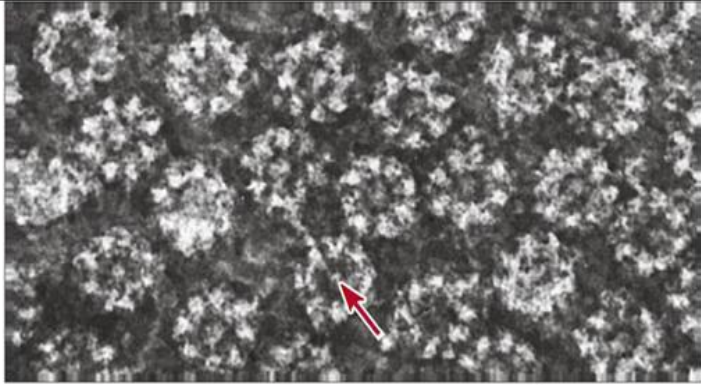
Комплекс ядерной поры (поровый комплекс)



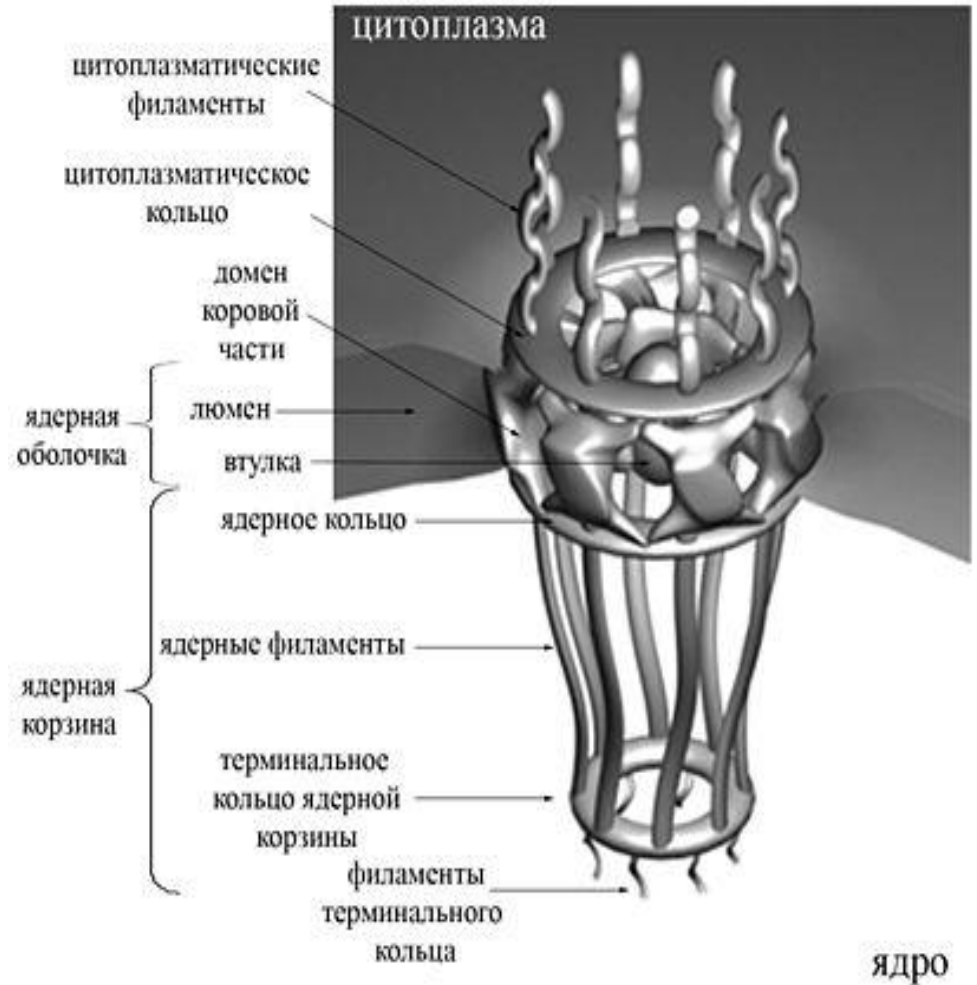
Электронная микрофотография ядерных пор

Схема строения ядерной поры

Комплекс ядерной поры

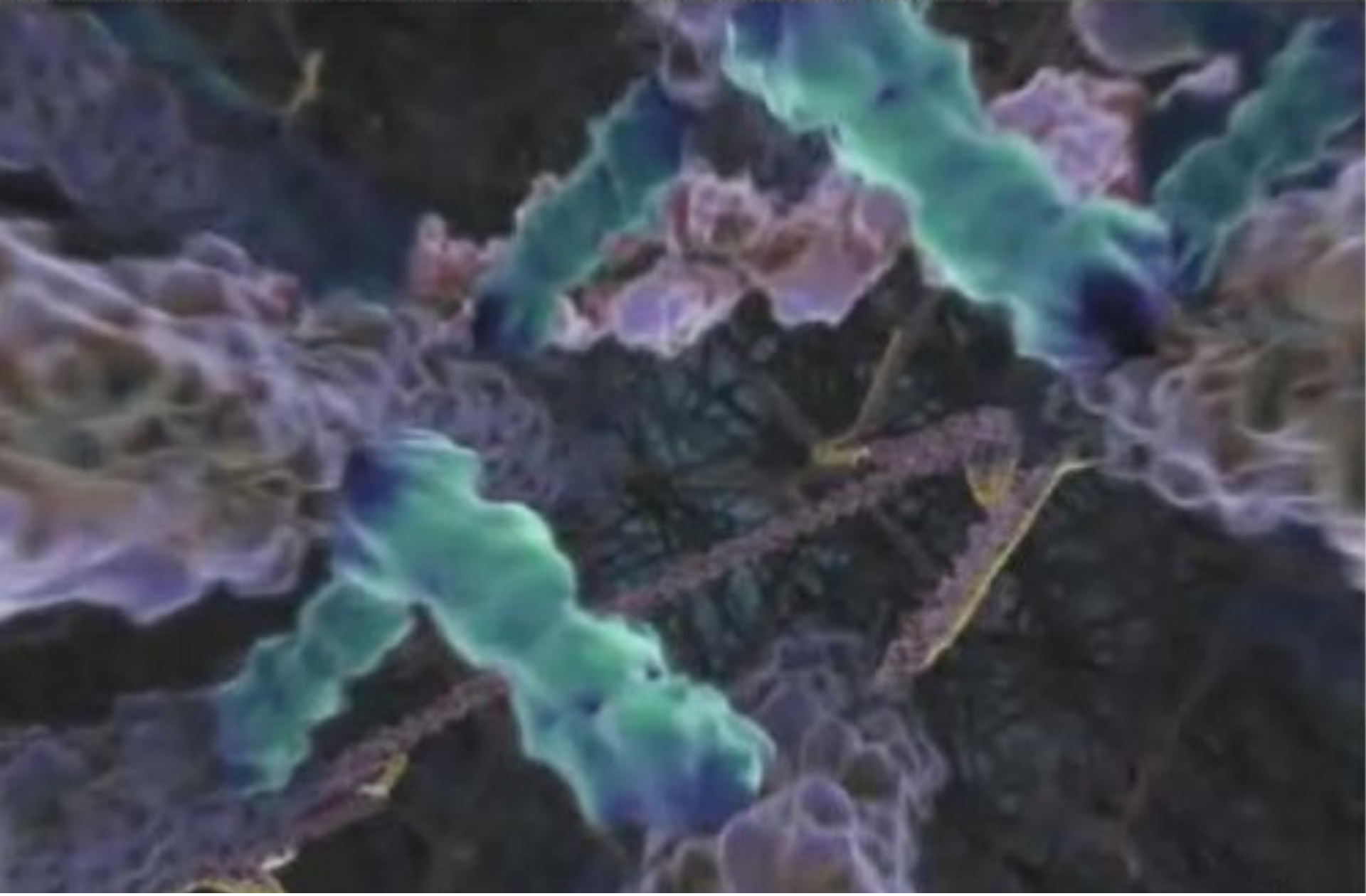


0,25 мкм



Цитоскелет

- Это сложная динамичная (лабильная), трехмерная цитоплазматическая сеть немембранных волокнистых и трубчатых структур различного типа.
- Элементы цитоскелета способны к самосборке, обратимой полимеризации и деполимеризации и состоят из глобулярных и фибриллярных белков (тубулин, динеин, динамин, актин, миозин, виментин, кератин, спектрин, десмин и др.).
- Структуры цитоскелета прикрепляются к различным органеллам и плазмолемме, а так же соединяются между собой через систему якорных белков (анкирин, винкулин, и др.).
- В целом цитоскелет ответственен за поддержание и изменение формы клеток, за все способы внутриклеточного движения и транспорта, за движение клеток в пространстве, образование контактов и прикрепление клеток к межклеточному веществу и передачу сигнала от мембранного рецептора внутрь клетки.



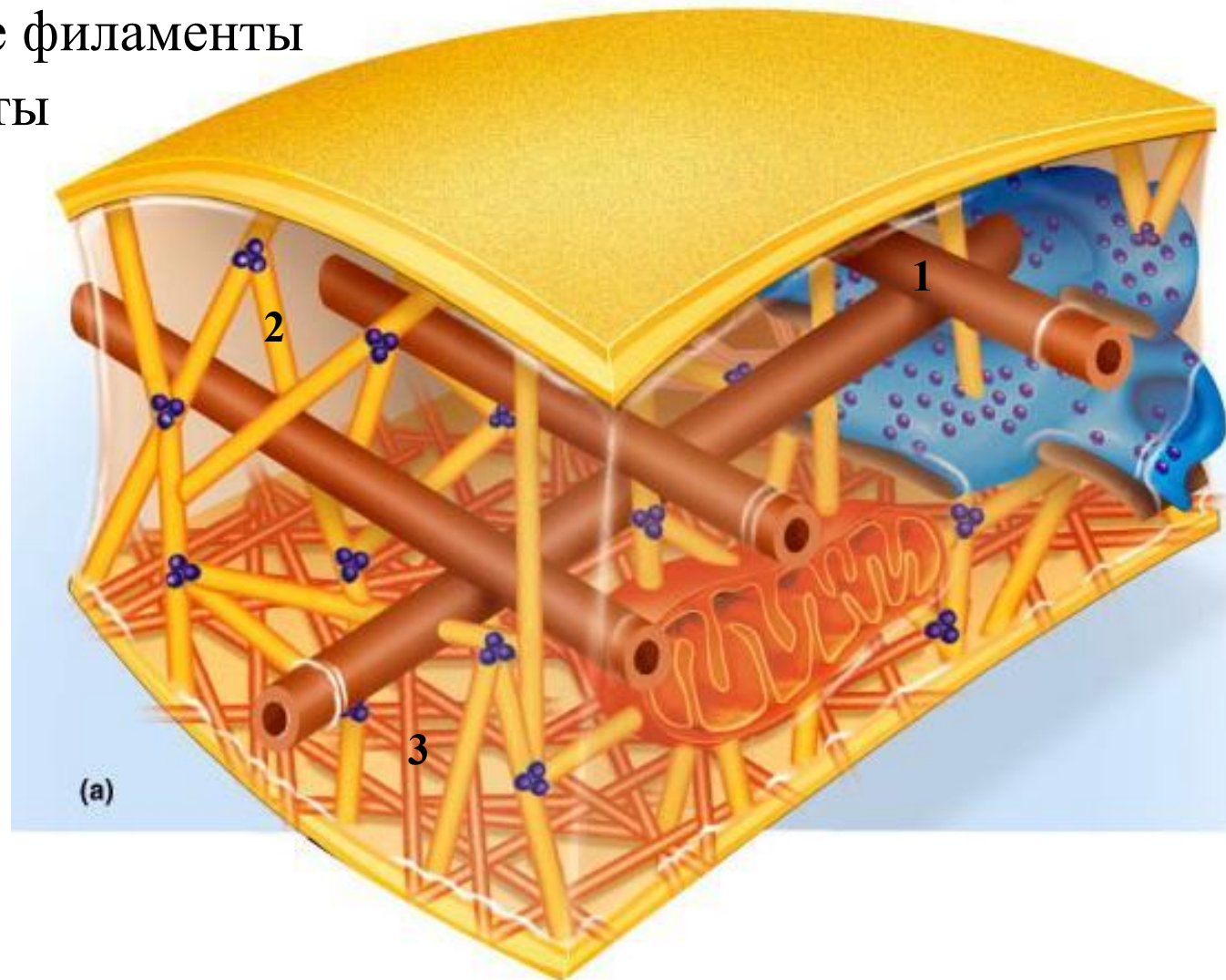
Цитоскелет

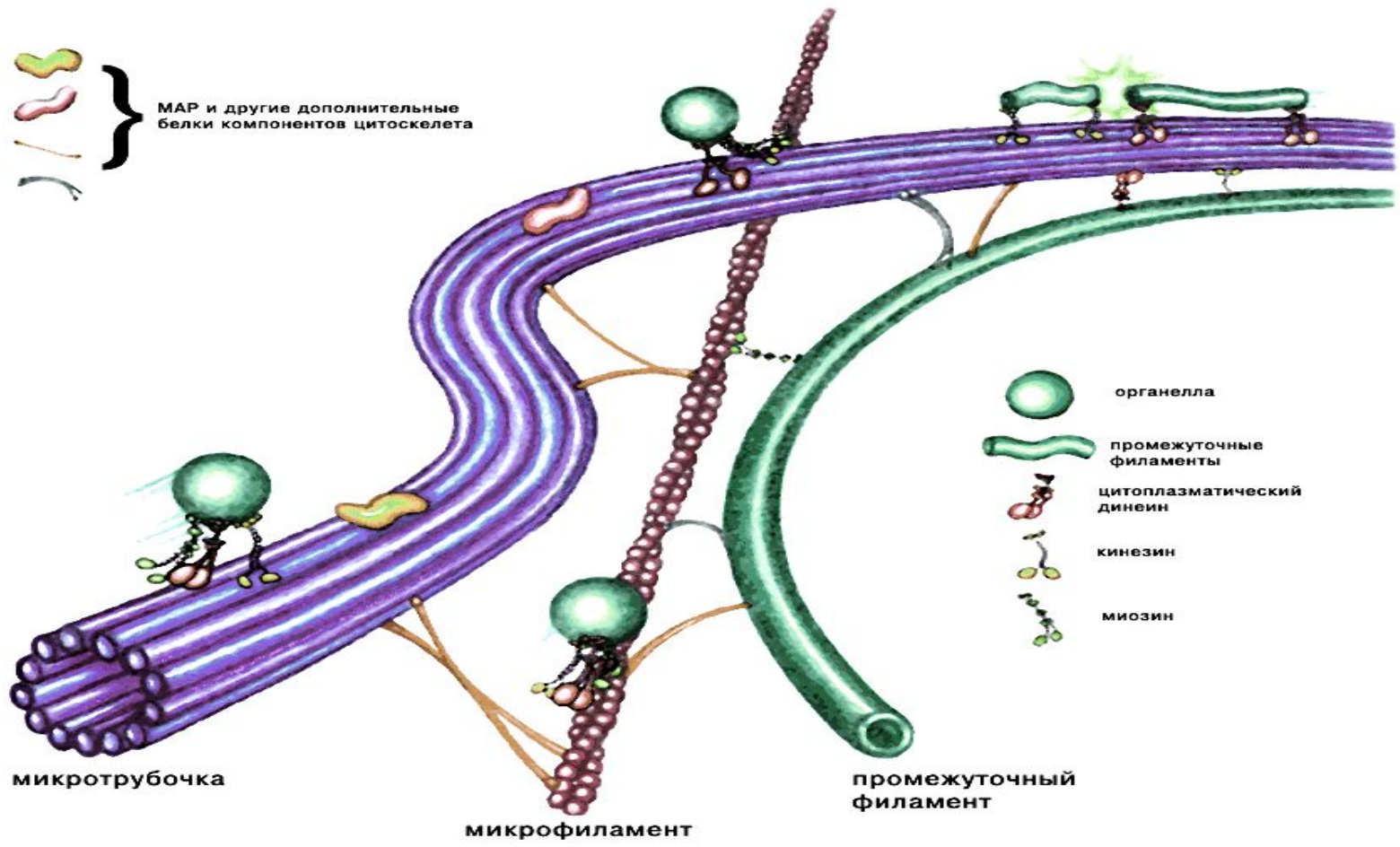
Компоненты цитоскелета

1 Микротрубочки

2 Промежуточные филаменты

3 Микрофиламенты

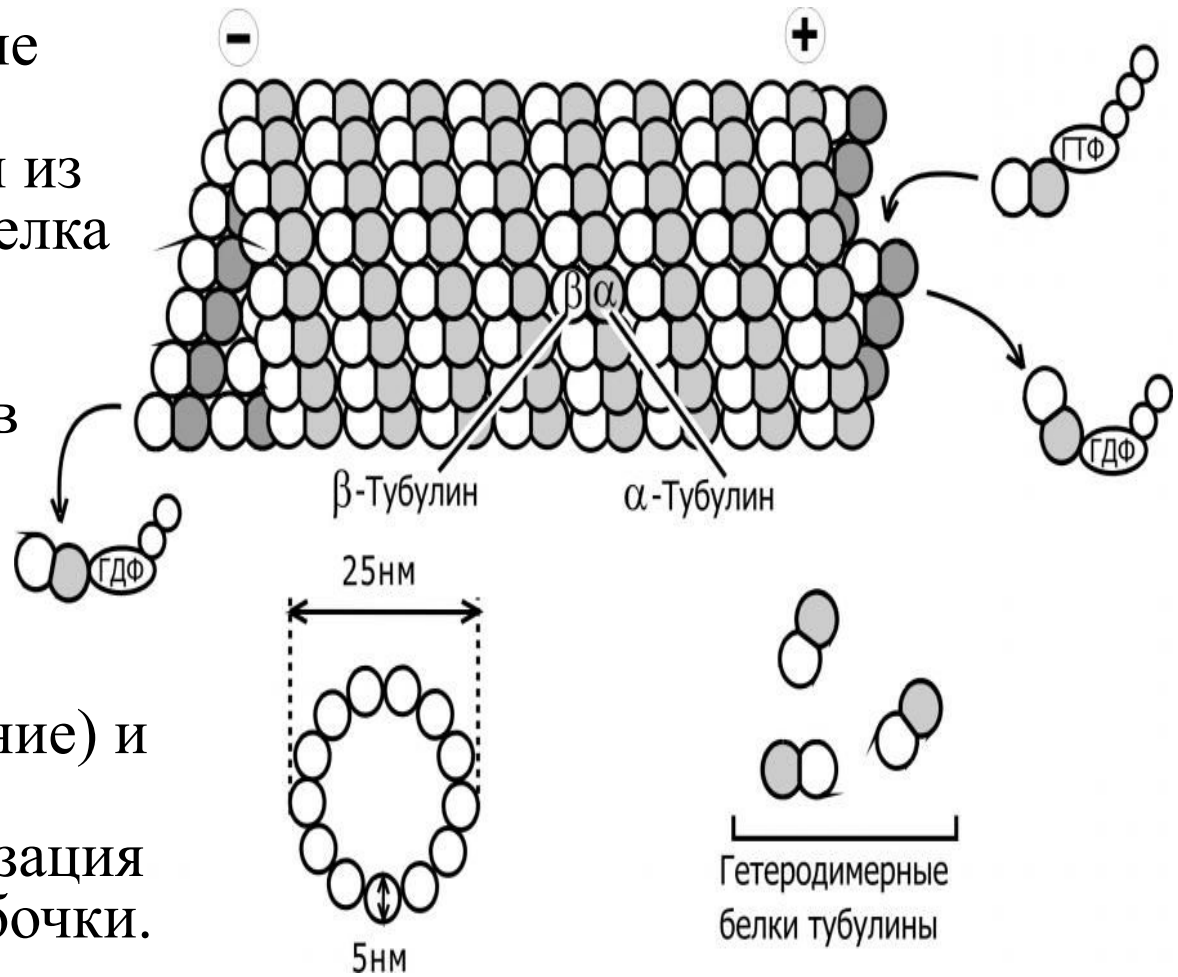




Микротрубочки

Микротрубочки – самые крупные элементы цитоскелета. Построены из димеров глобулярного белка тубулина (13 глобул по периметру, а в длину в зависимости от размеров клетки).

Являются полярными структурами, имеют "+" конец, на котором идет полимеризация (удлинение) и "-" конец на котором происходит деполимеризация (разрушение) микротрубочки. Наружный диаметр микротрубочек 24 - 25 нм, диаметр просвета 14 - 15 нм.



Лабильность микротрубочек

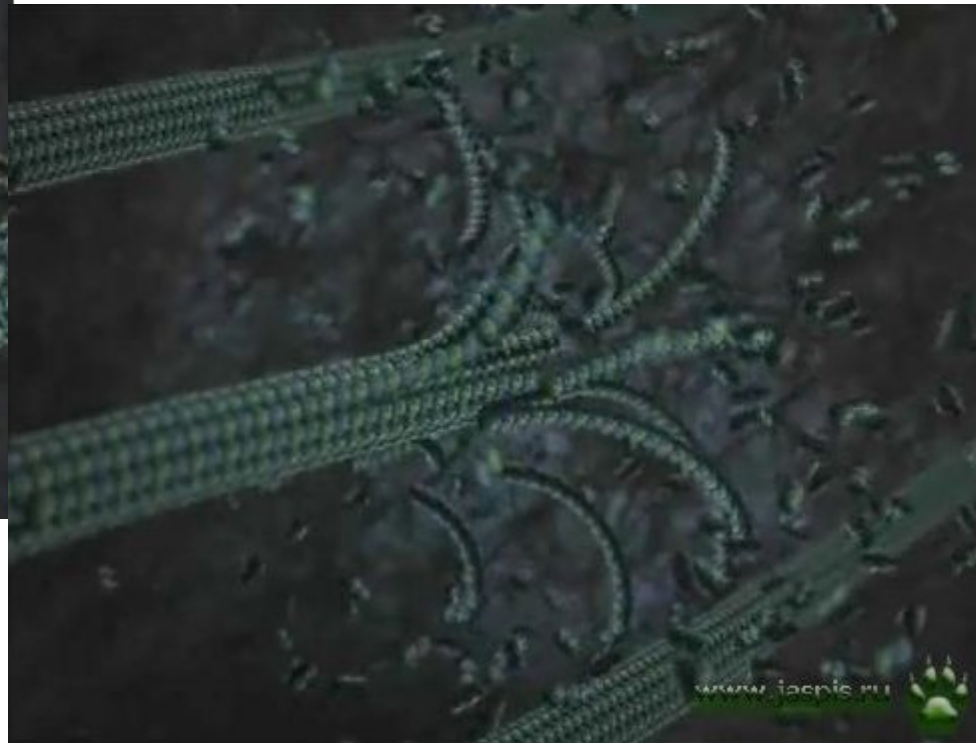
РАЗБИРАЕТСЯ

заряд –



СОБИРАЕТСЯ

заряд +



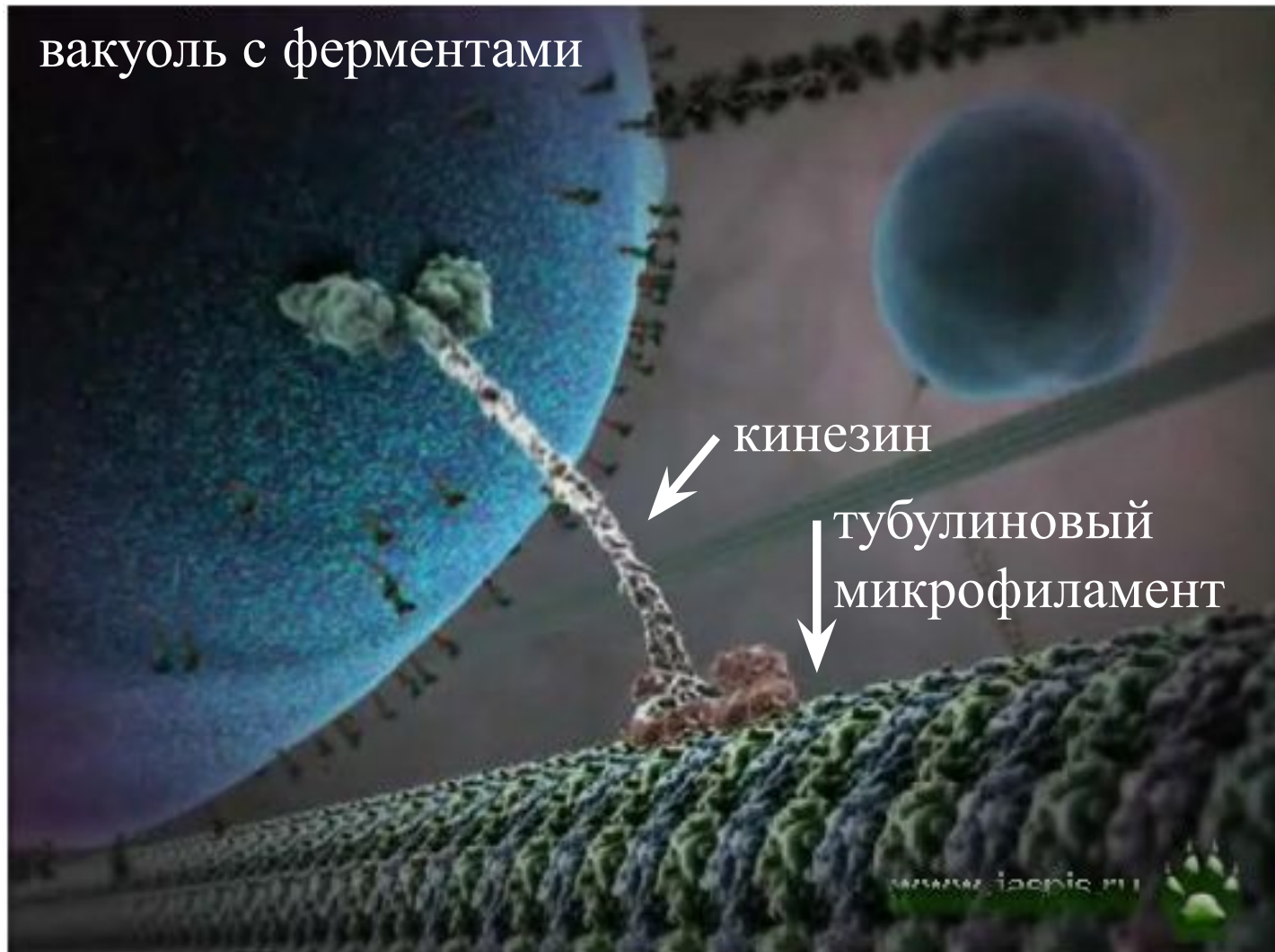
«–» конец связан с белками ЦОМТ.

«+» конец свободный, участвует в процессах полимеризации / деполимеризации.

Микротрубочки

- Работа микротрубочек регулируется специальными белками (динеин, кинезин, MAP-белки, и др.).
- MAP-белки (*Microtubule-associated protein, MAP*) регулируют процессы полимеризации – деполимеризации, направления микротрубочек к определенному месту в клетке, связывание микротрубочек между собой, опосредование взаимодействия микротрубочек с другими белками.

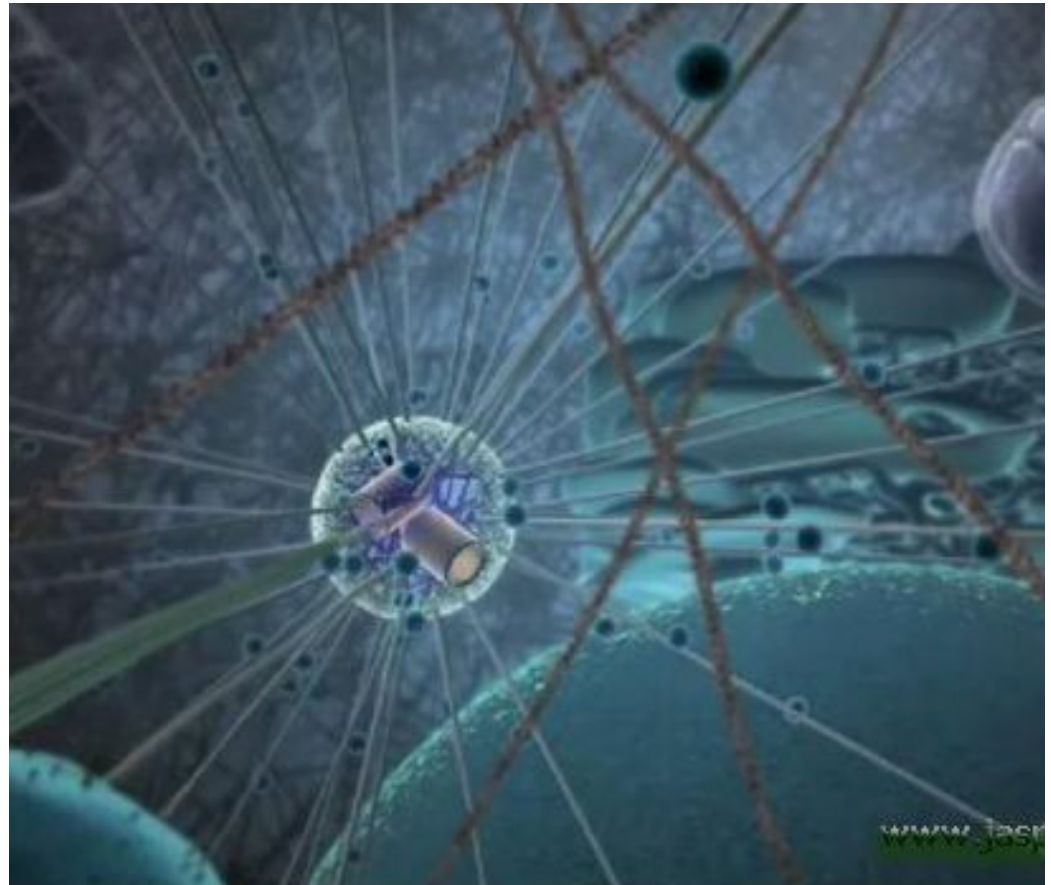
вакуоль с ферментами



Динеин и кинезин обеспечивает скольжение микротрубочек относительно друг друга и перемещение мембранных органелл вдоль по поверхности микротрубочки.

Центр организации микротрубочек

ЦОМТ, связанный с клеточным центром.



Микротрубочки могут образовываться в цитозоле и вне связи с ЦОМТ, но скорость полимеризации тубулина низкая.

Комплексы микротрубочек

□ В клетке микротрубочки могут формировать комплексы, выполняющие специфические функции.

□ К комплексам, построенным из микротрубочек относят:

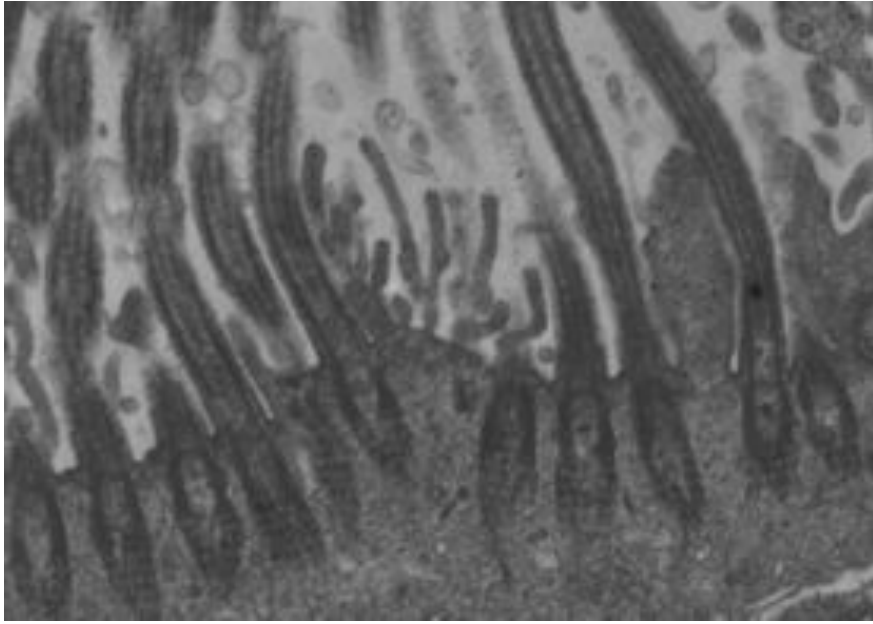
1. Аксонему (каркас реснички, жгутика),

2. Базальное тельце,

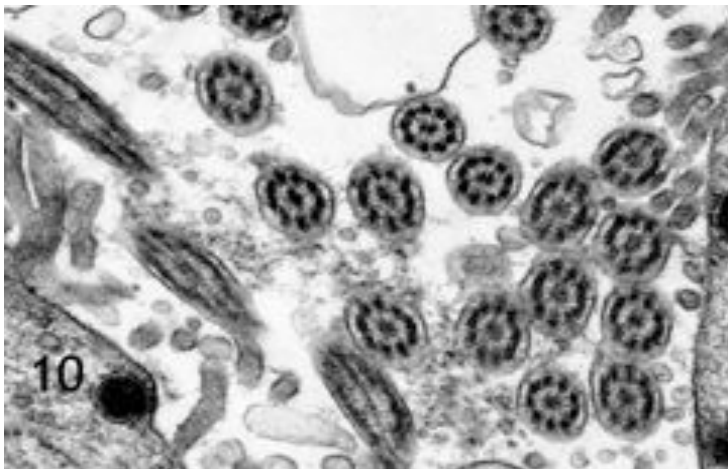
3. Центриоли, образующие клеточный центр.

□ Комплексы состоят из микротрубочек объединенных в дублеты (в аксонеме), либо в триплеты (базальное тельце, центриоль). В таких комплексах одна из микротрубочек является полной, а другие неполными, т.к. заимствуют у полной часть тубулинов

Ресничка



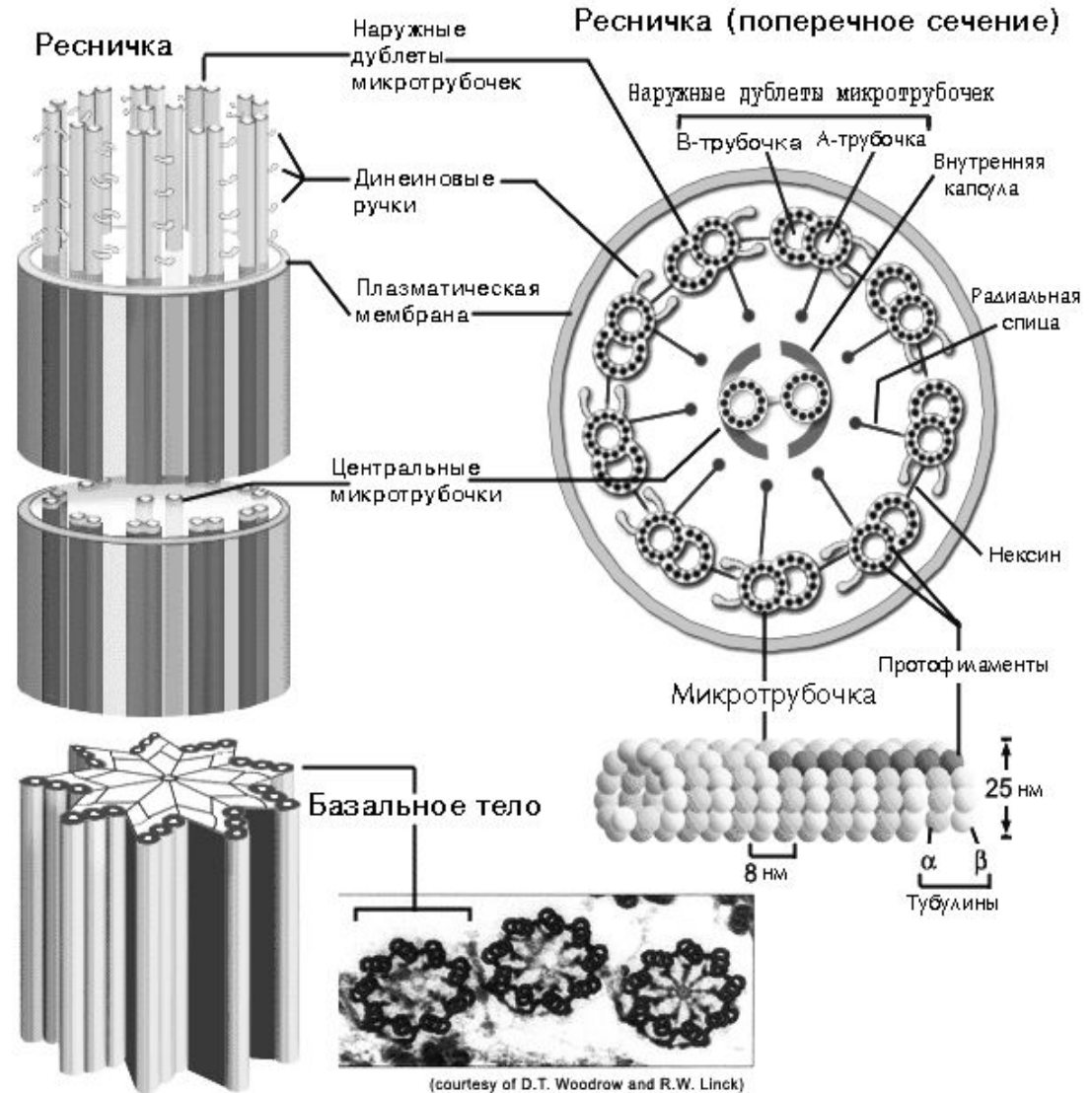
На вертикальном разрезе ресничка состоит из корешка, базального тельца (в цитоплазме) и собственно реснички (над клеткой окружена биологической мембраной).



На поперечном срезе видны девять дублетов микротрубочек по периметру и две микротрубочки в центре $(9 \times 2) + 2$. Базальное тельце состоит из девяти триплетов микротрубочек по периметру $(9 \times 3) + 0$ и является матрицей, на которой происходит сборка компонентов аксонемы.

Ресничка

Строение ресничек и жгутиков одинаково — это цилиндрические выросты цитоплазмы, основу которых составляет каркас из микротрубочек (аксонема).



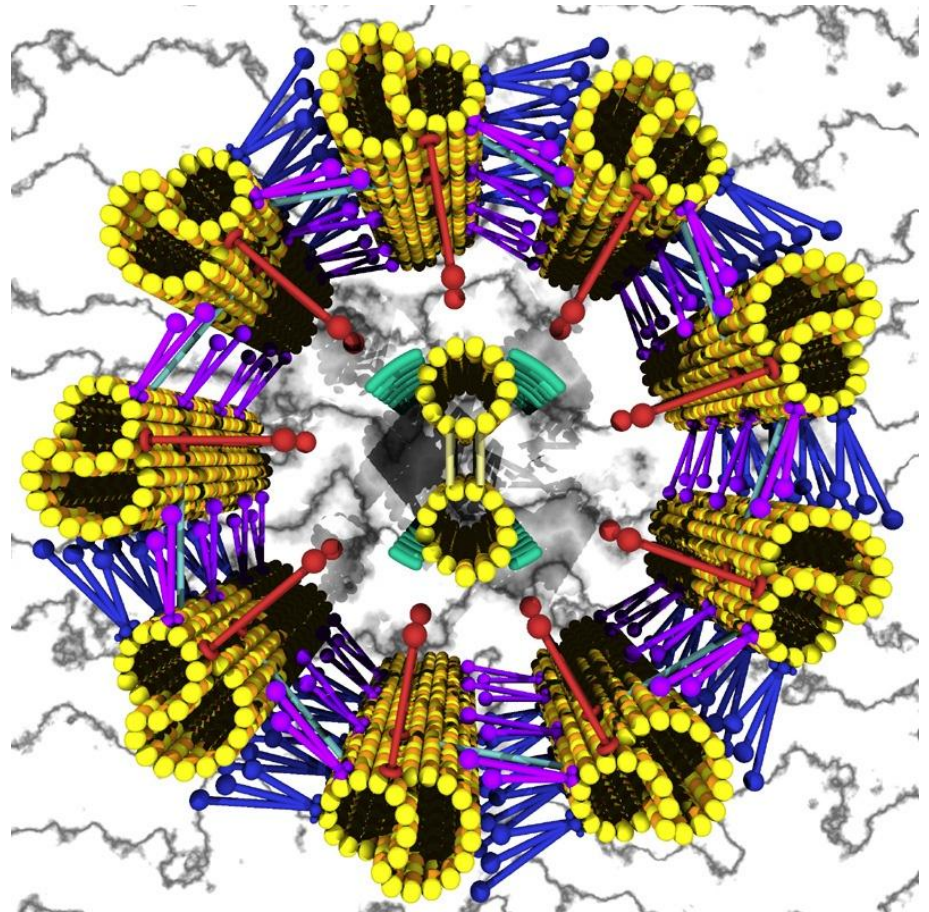
Реснички

Вторичные

Первичные

- Подвижные – кинетоцилии
- Длина реснички=2-10 мкм
- Длина жгутика=50-70 мкм

- Неподвижные
- Все типы клеток (кроме клеток крови, мышечных клеток) в G_0 -периоде формируют первичные реснички.
- Рост аксонемы начинается от материнской центриоли.
- Аксонема не имеет пары центральных микротрубочек.



Клеточный центр (диплосома) в 1888 г. Теодор Бовери

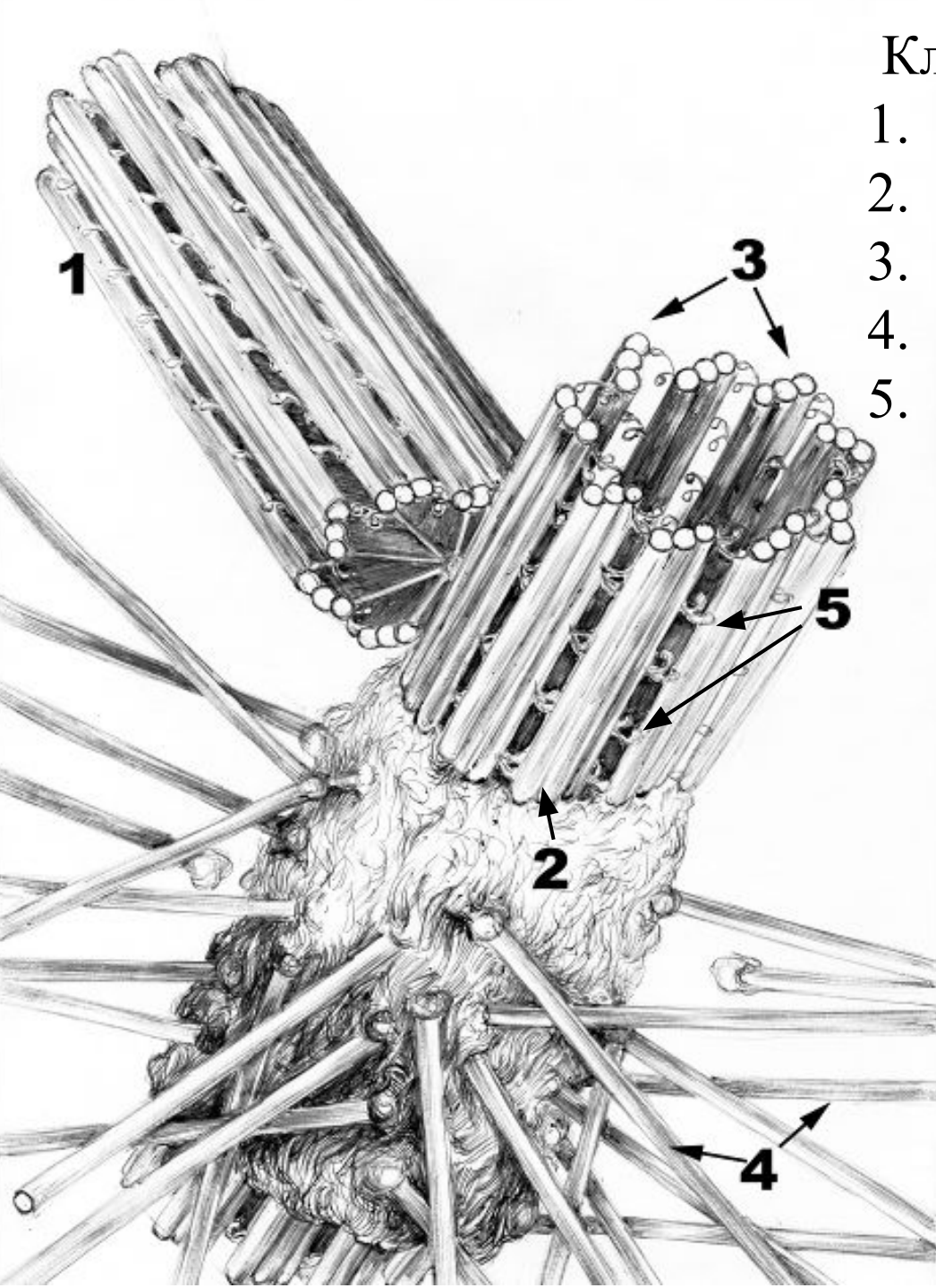
Универсальный немембранный органоид всех эукариотических клеток, органелла клеточного деления.

В интерфазе клеточного цикла centrosомы ассоциированы с кариолеммой промежуточными филаментами.

Клеточный центр образован двумя перпендикулярно расположенными центриолями и центросферой. Центриоли имеют цилиндрическую форму. Их поперечный диаметр составляет около 150 нм, а длина – 500 нм. Выделяют дочернюю и материнскую центриоли. Вокруг материнской центриоли формируется центросфера из бесструктурного тонковолокнистого матрикса, в который входят концы микротрубочек.

Центриоли составлены триплетами микротрубочек. Соседние триплеты взаимодействуют между собой с помощью ручек, образованных молекулами белка динеина. Динеин обладает АТФ-азной активностью и способен вызвать смещение (скольжение) одного триплета микротрубочек по отношению к другому, обеспечивая движение.

Клеточный центр в интерфазной клетке организует ее компартменты, участвует в циклозе (двидении цитоплазмы). При митотическом и мейотическом делении в животной клетке центриоли обеспечивают равномерное расхождение генетического и цитоплазматического материала делящейся клетки, участвуют в формировании веретена деления. Во время деления центриоли расходятся к полюсам, формируя новые клеточные центры клеток. Центриоли способны индуцировать синтез новых центриолей, до нескольких десятков или даже сотен на одну клетку.

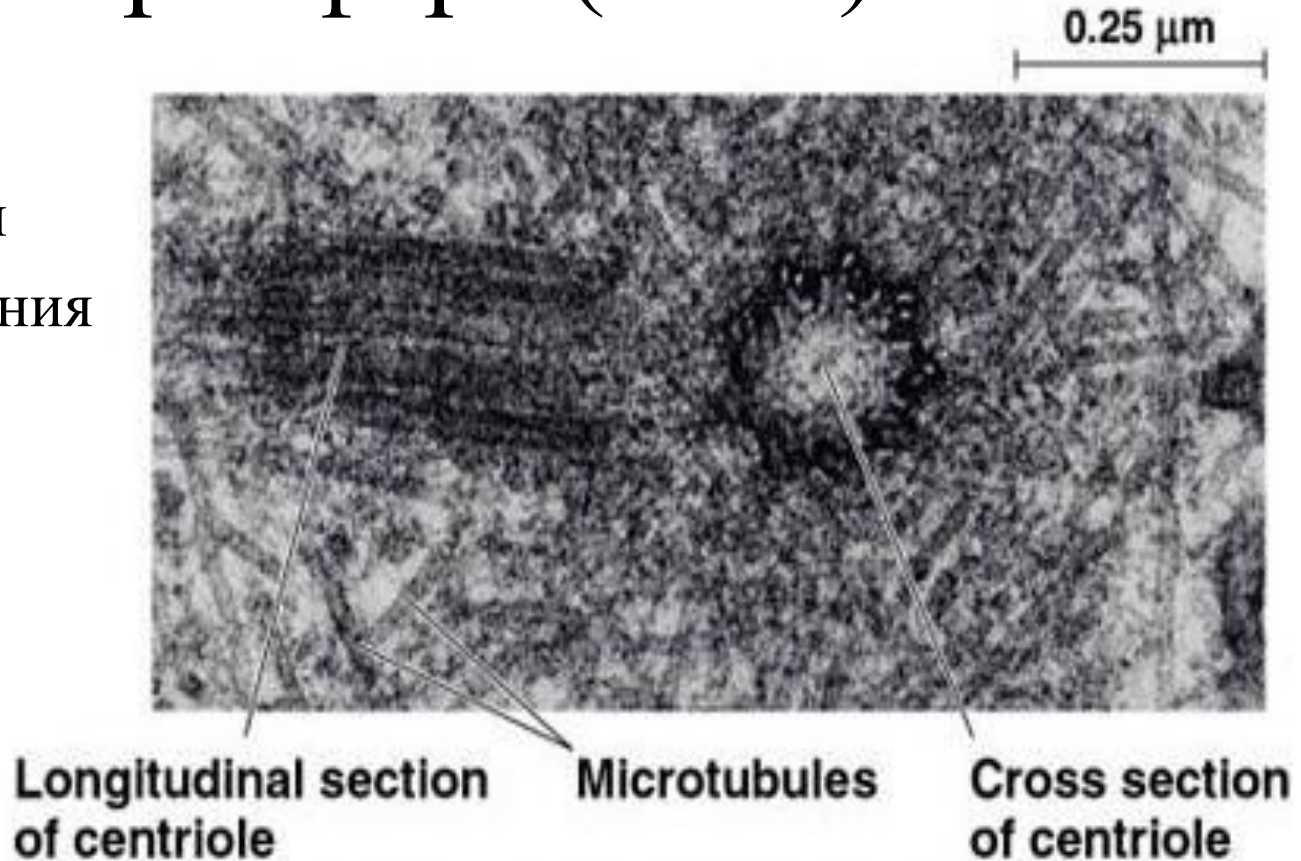


Клеточный центр

1. Дочерняя центриоль.
2. Триплеты микротрубочек
3. Материнская центриоль
4. Центросфера
5. Молекулы динеина.

Центросфера (сома)

- Сателлиты/гало
- Микротрубочки
- Фокусы схождения микротрубочек



Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

Сателлиты – ЦОМТ (Центры Организации МикроТрубочек), состоящие из белковой головки и фибриллярной ножки, которая связывает его с триплетом.

Фокусы схождения микротрубочек – не связанные с центриолями тельца (20-40 нм), являющиеся ЦОМТ.

Центросомный цикл

M-фаза: две диплосомы на полюсах клетки, от них отходят нити ахроматинового веретена деления. Материнская центриоль окружена гало (ЦОМТ). В конце телофазы гало и центросфера исчезают.

G1: появляются сателлиты, образуется центросфера.

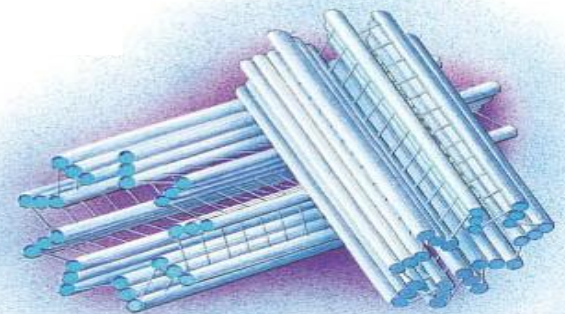
G0: функционируют как ЦОМТ, формируют ресничку.

S: дупликация диплосомы. Перпендикулярно к существующим закладывается процентриоль (9 синглетов).

G2: сателлиты исчезают, диплосомы расходятся к полюсам, на материнских центриолях

диплосом формируются гало.

Микротрубочки цитоплазмы деполимеризуются, формируется ахроматиновое веретено деления.



Базальное тельце (кинетосома)

Состоит из 9 триплетов микротрубочек, имеет центральную белковую фибриллу и спицы идущие к триплетам. От триплетов базального тельца снаружи расположены придатки, которые связывают его с мембраной. Две микротрубочки каждого триплета продолжают в аксонему. Имеет ЦОМТ. На дистальном конце базального тельца имеется аморфная пластинка - ЦОМТ, от неё растут две центральные микротрубочки и центральная муфта аксонемы.

При формировании множественных ресничек происходит репликация диплосом.

Базальные тельца формируются в цитоплазме при помощи дейтеросом – белковых электронноплотных гранул.

Клетки с множеством ресничек не способны к делению.

Исчерченные корешки – пучки белковых фибрилл, идут от основания базального тельца к ядру. Исчерченный корешок входит в состав и центросомы, прикрепляя её к ядру.

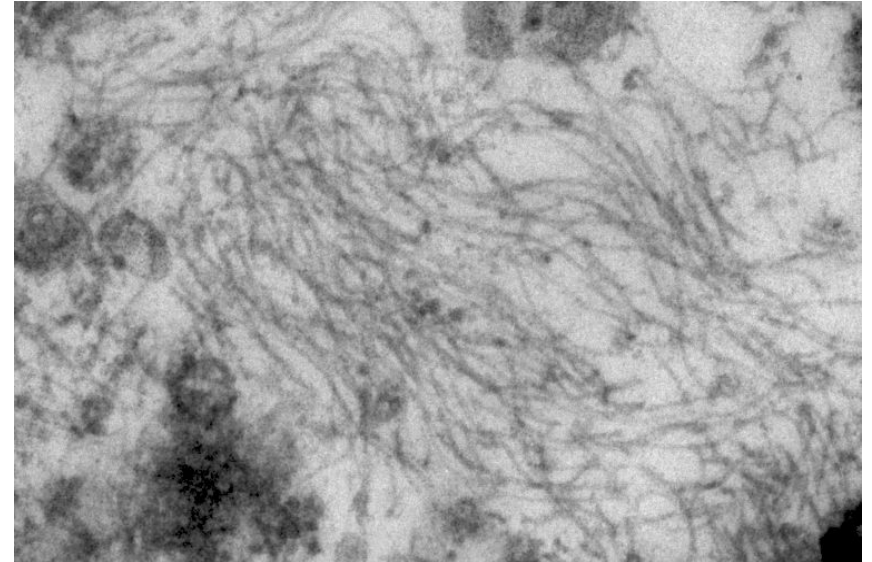
Функции микротрубочек

- Поддержание формы клетки
- Обеспечение внутриклеточного транспорта
- Формирование органелл
- Обеспечение подвижности клетки
- Формирования веретена деления

Промежуточные филаменты

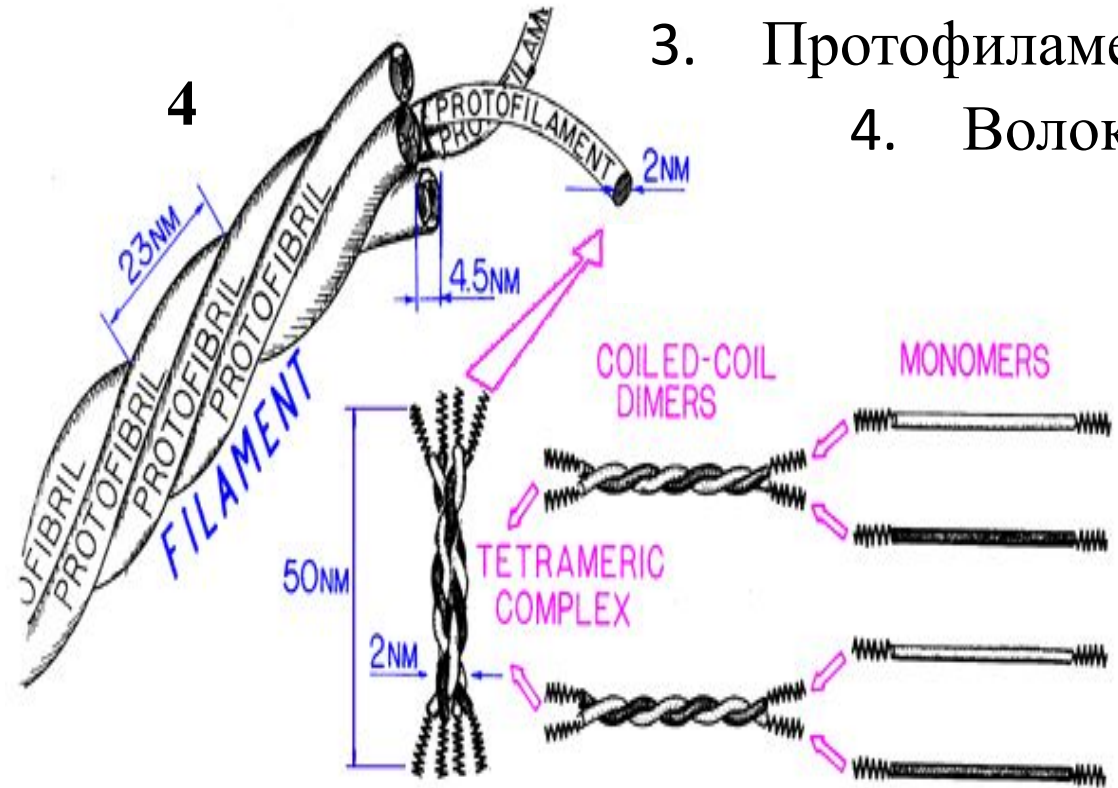
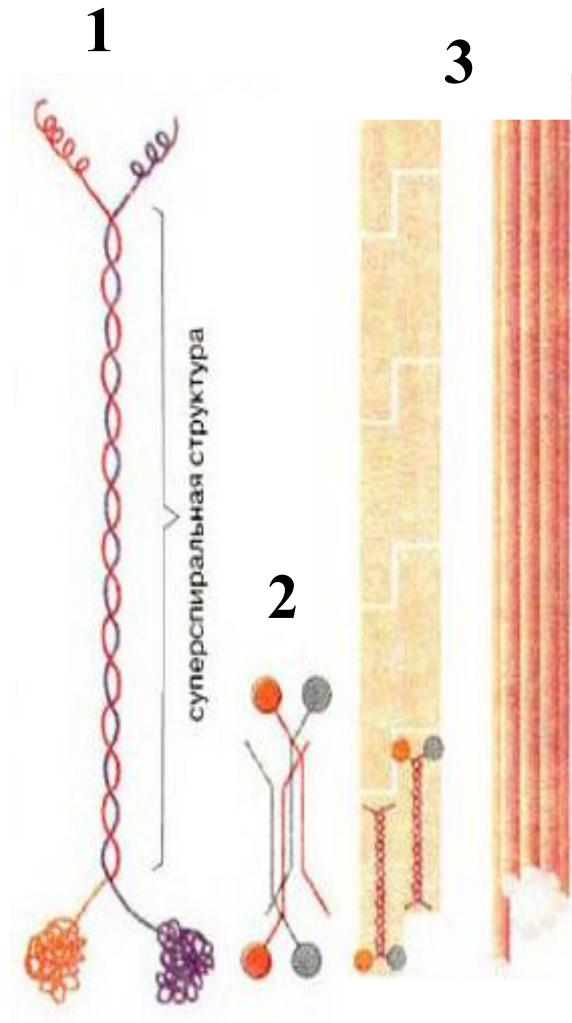
Прочные устойчивые стабильные и самые долгоживущие компоненты цитоскелета.

Представляют собой неполярные нити (фибриллы) толщиной 8 - 10 нм, состоящие из белков, специфичных для каждой ткани.



В соединительных тканях это **виментины**, в эпителиальных — **кератины**, в мышечных — **десмины**, в ядрах всех типов клеток — **ламины**.

Строение промежуточных филаментов



1. Димер
2. Тетрамер
3. Протофиламент
4. Волокно

Классы промежуточных филаментов

- Тонофиламенты (кератины);
- Десминовые филаменты (десмин);
- Виментиновые филаменты (виментин);
- Нейрофиламенты (NF-L, NF-M, NF-H);
- Глиальные филаменты (GFAP);
- Ламины (ламины А, В, С).

Функции промежуточных филаментов

- Поддержание формы клетки;
- Распределение органелл в цитоплазме;
- Формирование рогового вещества;
- Формирование остова отростков нейронов;
- Прикрепление миофибрилл к плазмолемме;
- Вместе с микрофиламентами участвуют в геле-зольных переходах гиалоплазмы;
- Участвуют в подвижности немышечных клеток, в процессах эндо- и экзоцитоза;
- Формирование кариоскелета.

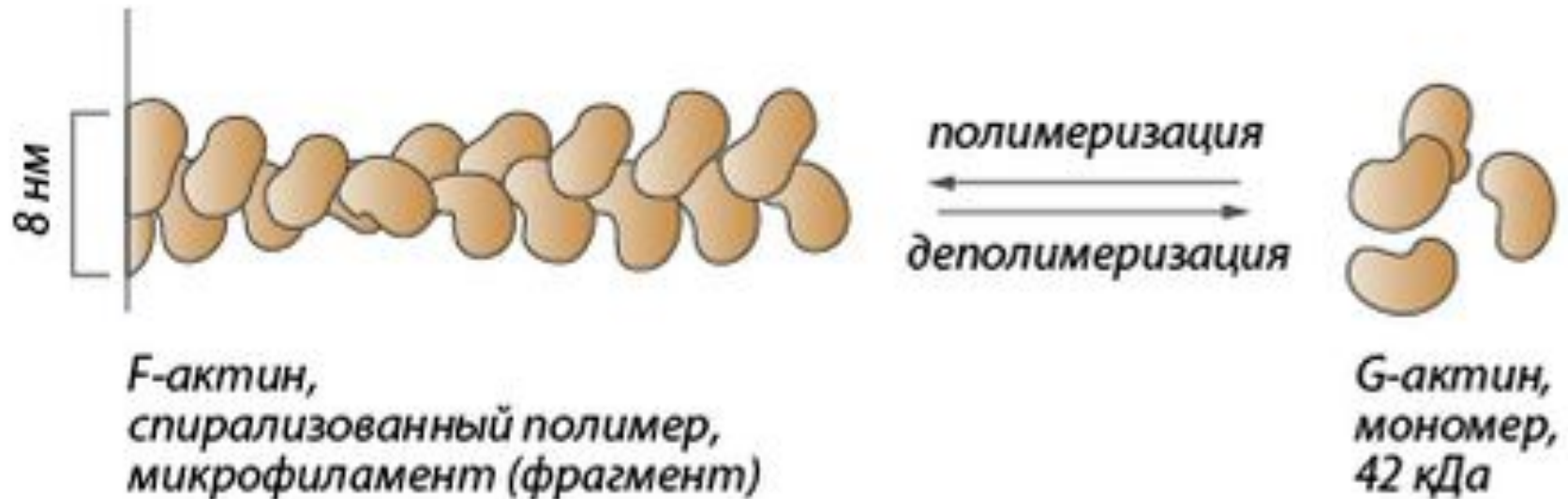
Микрофиламенты

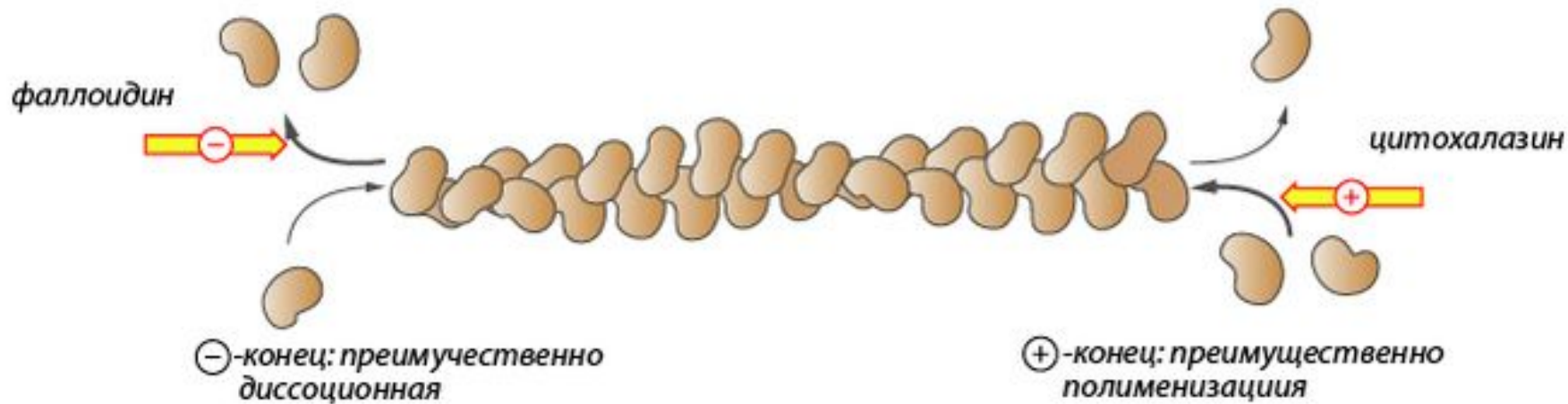
- Тонкие белковые полярные нити диаметром 5-7 нм, расположенные в цитоплазме поодиночке, пучками или в виде сетей.
- Основной белок микрофиламентов - F и G актин,
- Дополнительные, актин-связывающие белки - тропомиозин, тропонины, миозин и его разновидности, филамин, фимбрин, виллин, и т. д. до нескольких десятков видов.

Белки микрофиламентов

Актин – глобулярный мономерный белок (G-актин), способный к полимеризации (F-актин).

Молекула актина имеет вид двух спирально закрученных нитей F-актина.





Микрофиламенты



АКТИН-СВЯЗЫВАЮЩИЕ БЕЛКИ

- ингибирующие полимеризацию актина (профиллин, ДНКаза I);
- стабилизирующие белки (тропомиозины);
- кэпактины (гельзолин/вилин, фрагмин/северин)
- сшивающие актиновые филаменты (фасцин, фимбрин, синапсин I, белок полосы 4.9);
- регуляторные белки (кальдесмон);
- миозины;
- связывающие актин с мембранными липидами (гельзолин, калпакин, миозин I);
- связывающие актин с интегральными белками (α -актинин, талин-винкулин, спектрин,
- белок полосы 4.1, анкирин, филамин).

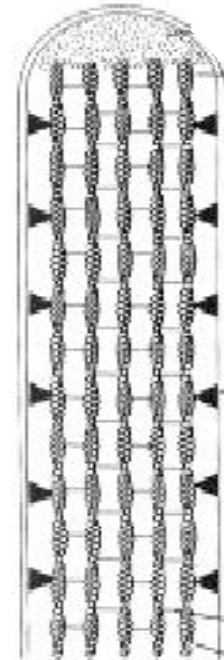
Микроворсинки

Выросты цитоплазмы, окруженные плазмолеммой, каркас которых образован пучком микрофиламентов.

У основания микроворсинки пучок микрофиламентов переходит в терминальную сеть.

Щеточная каемка - совокупность микроворсинок. Известно

врожденная атрофия микроворсинок (синдром Дэвидсона)



Функции микрофиламентов

- Обеспечение сокращения клеток
- Обеспечение движения клеток.
- Обеспечение мембранных функций.
- Перемещение в цитозоле органелл, макромолекул.
- Обеспечение формы клетки.
- Формирование некоторых органелл.
- Участие в цитотомии.

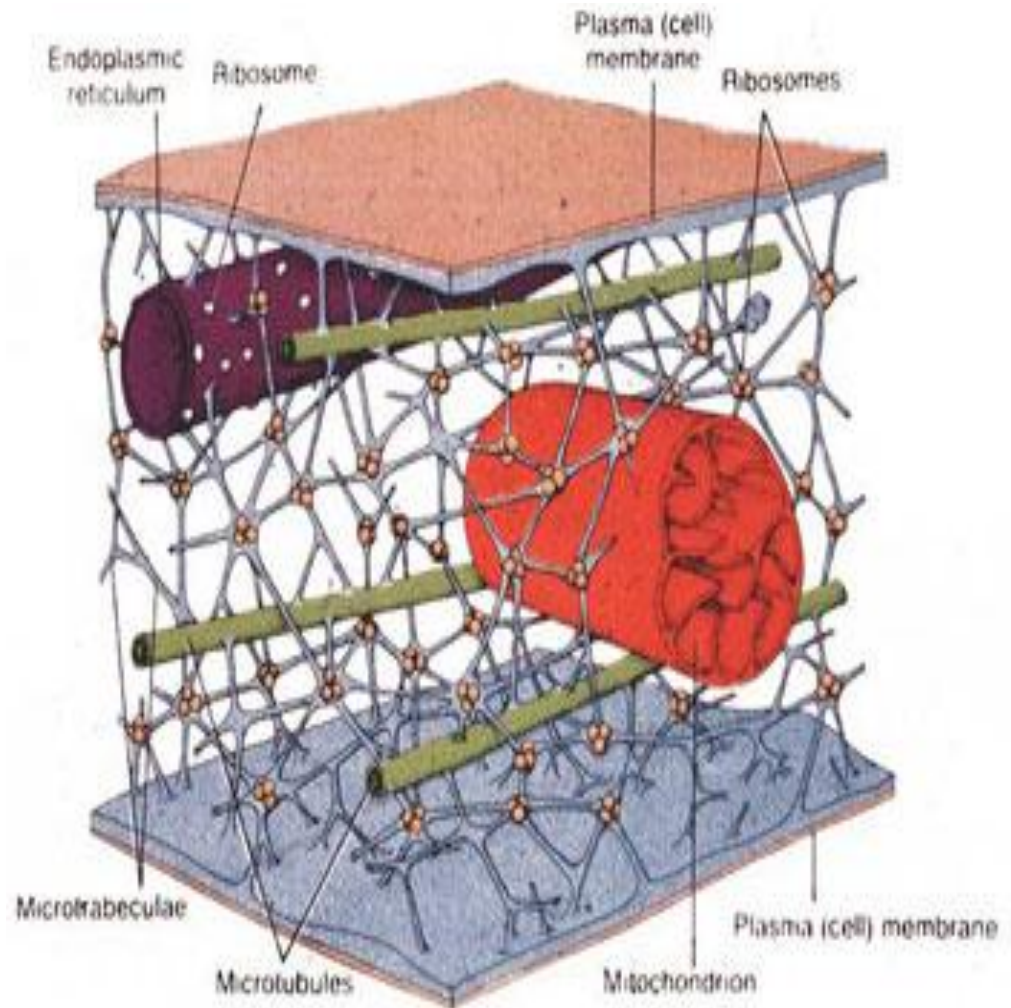
Микротрабекулы

- Наименее изученная часть цитоскелета.
- Выявляются только высоковольтной (мегавольтной) трансмиссионной электронной микроскопией в виде сети нитей неравномерной толщины (2 - 3 нм).
- Белок микротрабекул не идентифицирован, предполагается, что они объединяют три вышеописанные системы цитоскелета и участвуют в гель-зольных переходах цитоплазмы.
- Многие авторы считают, что микротрабекулы это артефакт, возникающий в ходе приготовления препарата.

Микротрабекулы

Система тонких белковых нитей, пересекающих цитоплазму в различных направлениях.

С микротрабекулярной системой связаны микротрубочки и микрофиламенты.



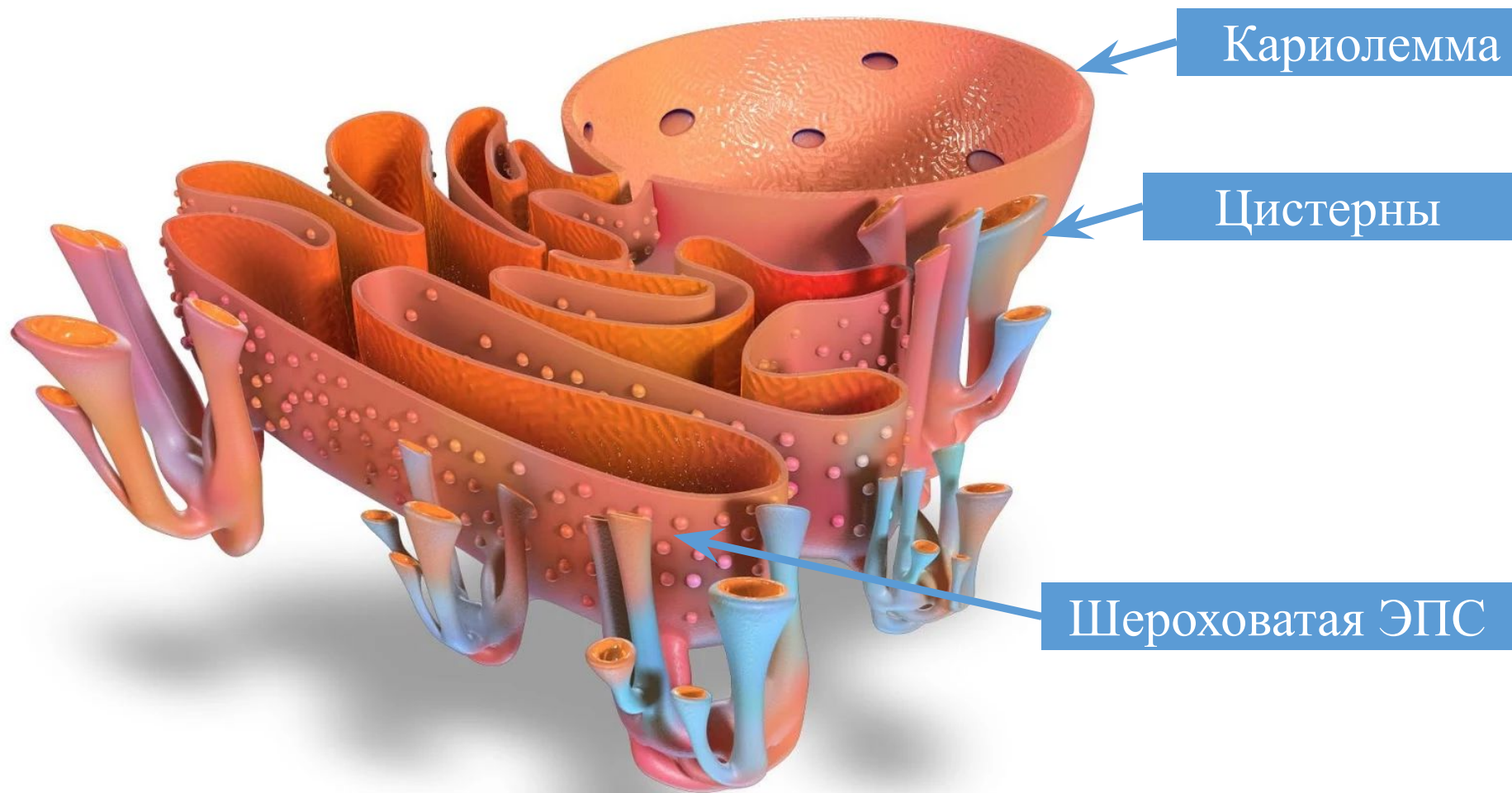
ВЕЗИКУЛЯРНАЯ СИСТЕМА КЛЕТКИ

1. Гранулярная эндоплазматическая сеть.
2. Агранулярная эндоплазматическая сеть.
3. Аппарат Гольджи.
4. Лизосомы (первичные лизосомы, вторичные лизосомы, аутолизосомы, остаточные тельца).
5. Эндосомы (фагосомы, пиносомы, опущенные везикулы).
6. Экзосомы (секреторные везикулы, секреторные гранулы).
7. Пероксисомы.
8. Сферосомы.
9. Центральная вакуоль.

Эндоплазматическая сеть

Эндоплазматическая сеть представлена трубочками, цистернами, мембранами, пузырьками. Большинство веществ синтезируется на наружной поверхности мембран. Затем вещества переносятся внутрь каналов эндоплазматической сети. На конце каналов эндоплазматической сети вещества накапливаются, а затем отделяются в виде транспортных пузырьков. Если образуются вещества для обновления мембран, то сборка мембран происходит в комплексе Гольджи, там же образуются лизосомы. Доказано наличие конвейера в воспроизводстве веществ в клетке. Первым блоком этого конвейера является эндоплазматическая сеть, а вторым комплекс Гольджи. Эти блоки взаимосвязаны.

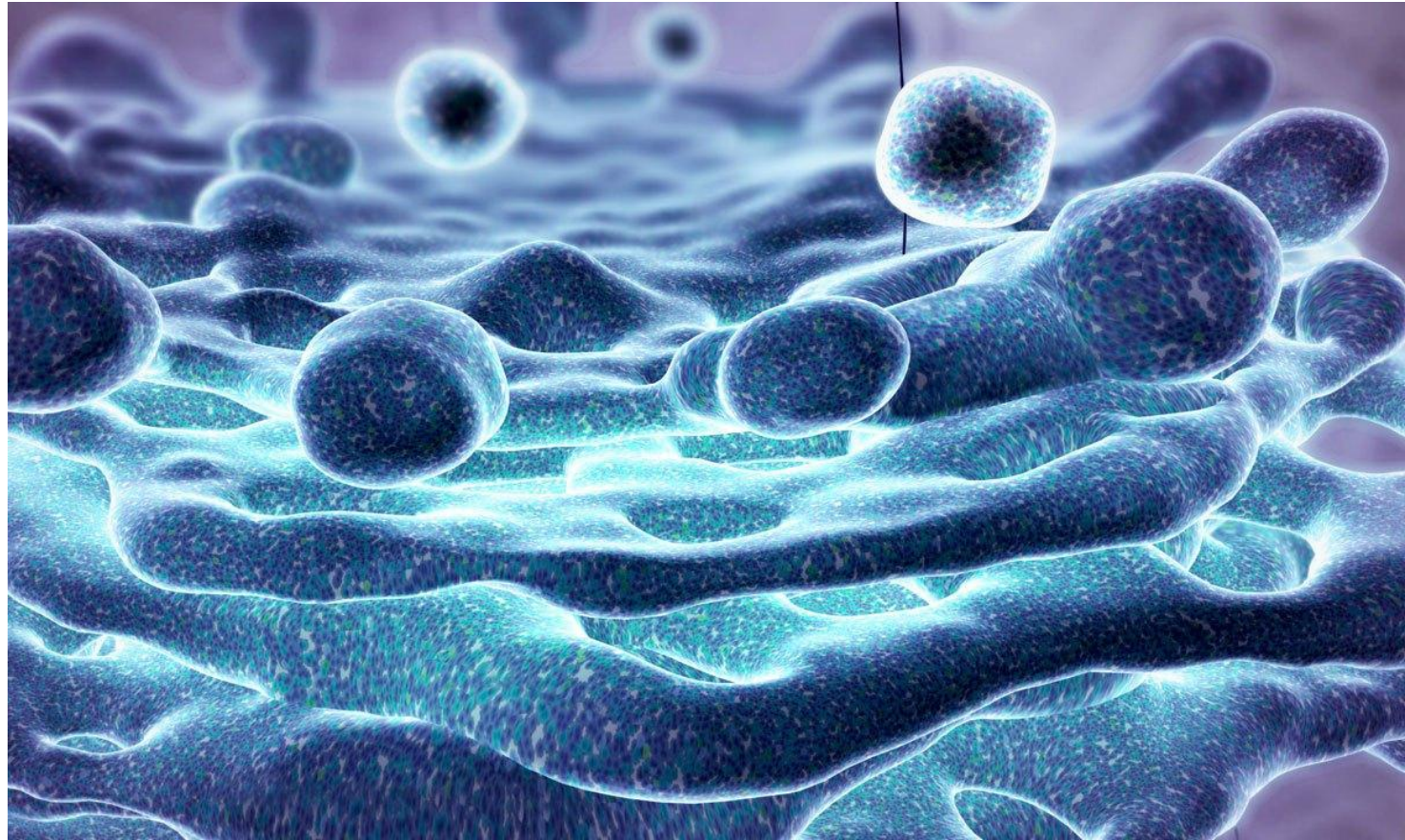
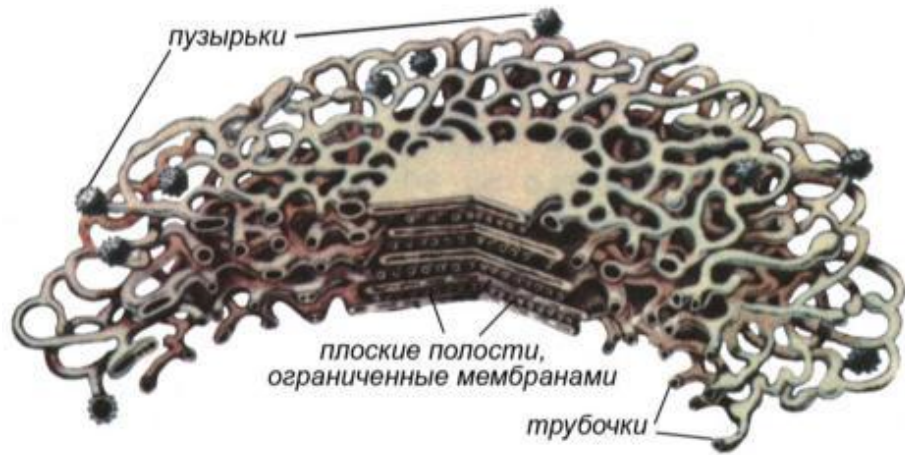
Эндоплазматическая сеть



Комплекс Гольджи

Является местом конденсации и накопления продуктов секреции, вырабатываемых в других участках клетки, в основном, в эндоплазматической сети. При электронной микроскопии комплекс Гольджи состоит из скоплений плоских цистерн (диктиосом) и пузырьков. Наиболее широкие уплощенные цистерны обращены в сторону эндоплазматической сети. Транспортные пузырьки от эндоплазматической сети переходят к цистернам (цис-полюс) комплекса Гольджи и там происходит их дальнейшая трансформация: образуются комплексы белков с углеводами и липидами. Образованные вещества переходят из одних цистерн в другие. На белковых концах цистерн (транс-полюс) образуются выпячивания, которые отщепляются в виде пузырьков и направляются в гиалоплазму или к плазмолемме для выведения, а в комплекс Гольджи поступают новые порции продуктов, синтезированных в гранулярной эндоплазматической сети.

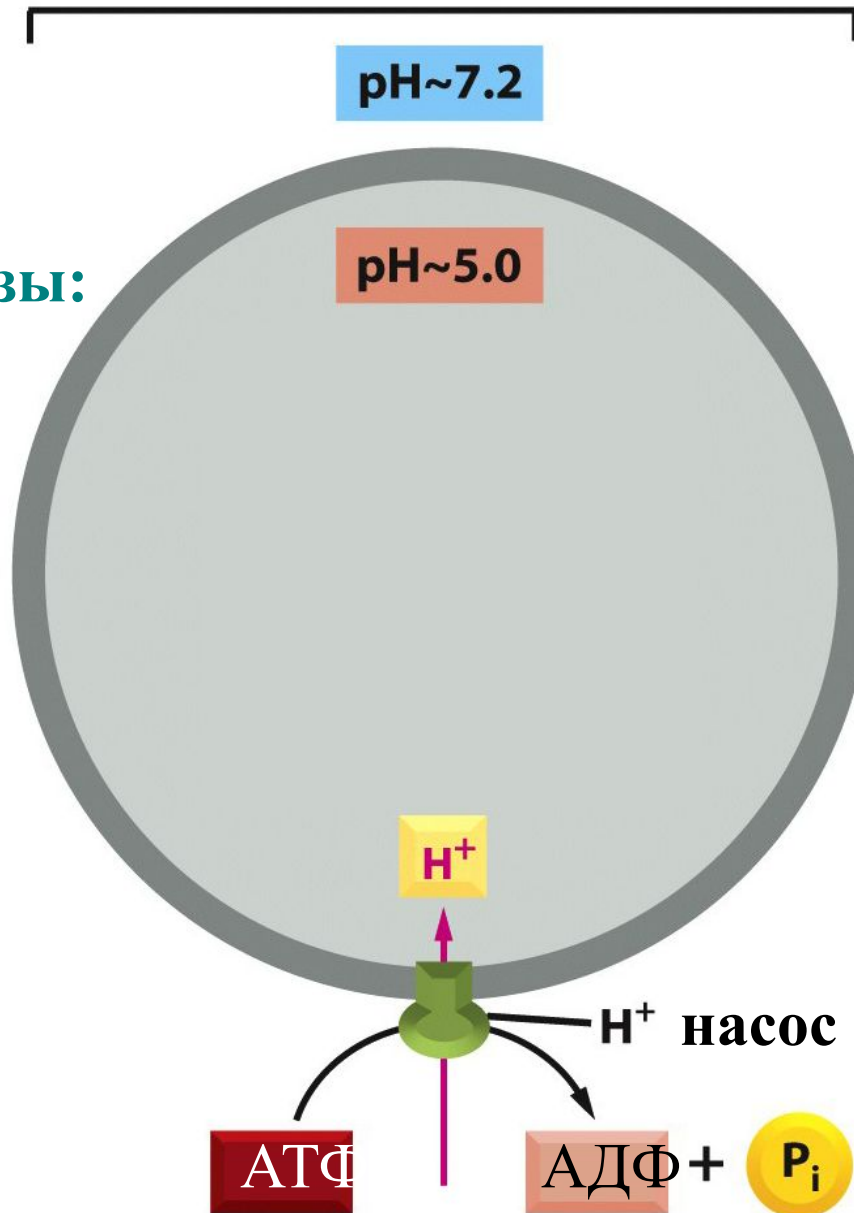
СХЕМА СТРОЕНИЯ АППАРАТА ГОЛЬДЖИ



ЛИЗОСОМЫ

Ферментный состав внутреннего содержимого

0,2-0,5 мкм



Кислые гидролазы:

нуклеазы

протеазы

гликозидазы

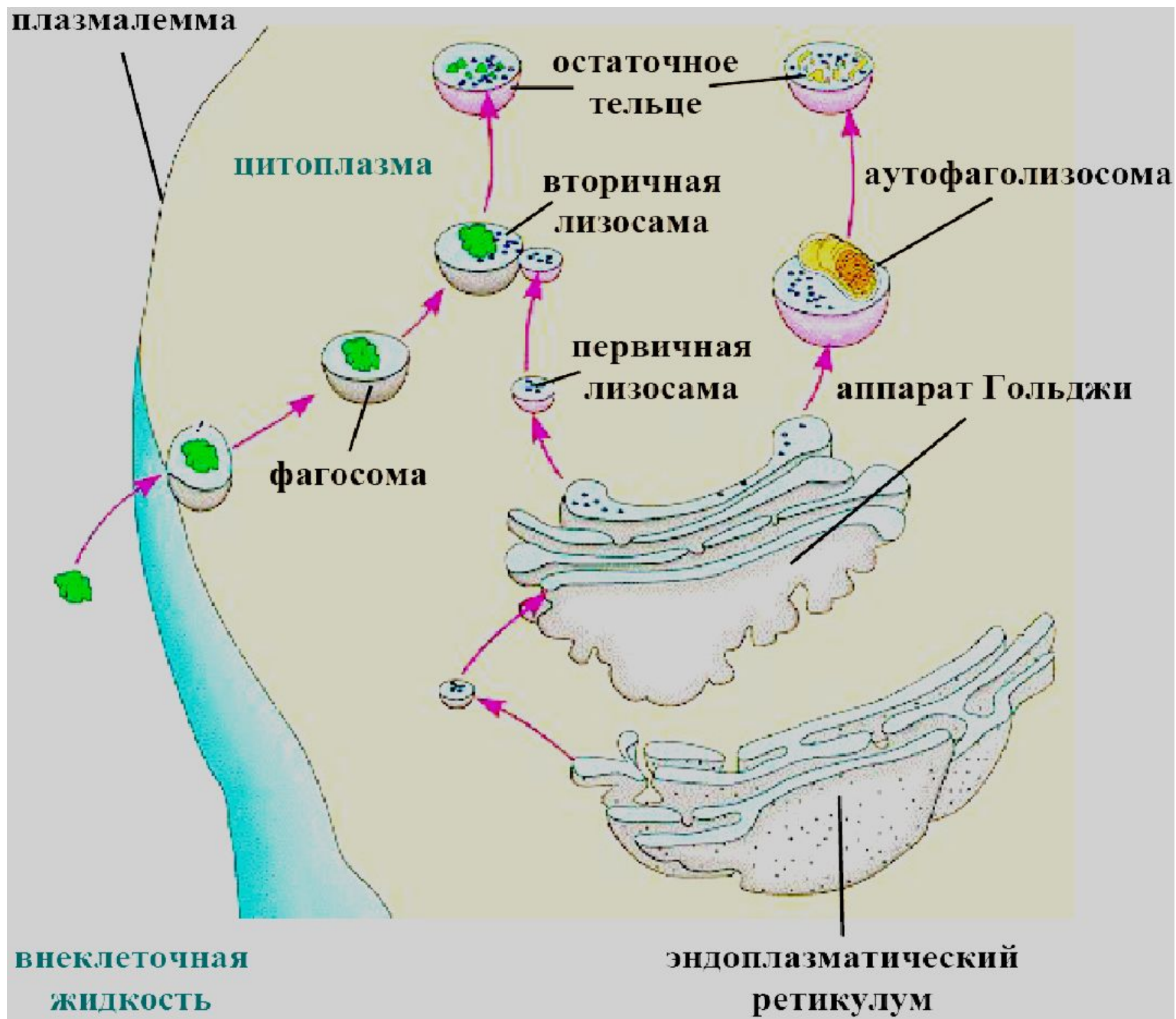
липазы

фосфатазы

сульфатазы

фосфолипазы

Лизосомальный цикл



Пероксисомы – основной центр утилизации кислорода в клетках, с последующим образованием перекиси водорода (H_2O_2). Образуются из ЭПР. Окружены клеточной мембраной, не содержат ДНК. Размер пероксисомы от 0,2 до 1,5 мкм.

Продолжительность жизни чуть меньше недели – 6 дней. Они находятся во всех клетках. Имеет в себе большое количество различных ферментов. В пероксисоме происходит окисление жирных кислот, синтез холестерина, эфирных липидов, желчных кислот, кенобиотиков. Все окислительные реакции производятся при помощи каталазы, использующей H_2O_2 .

