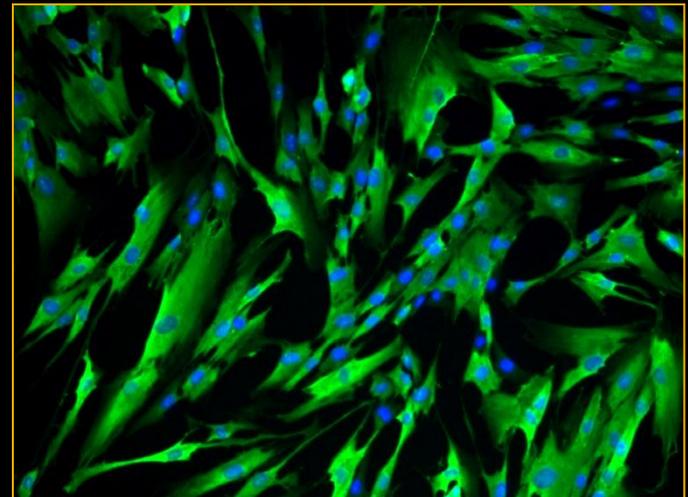
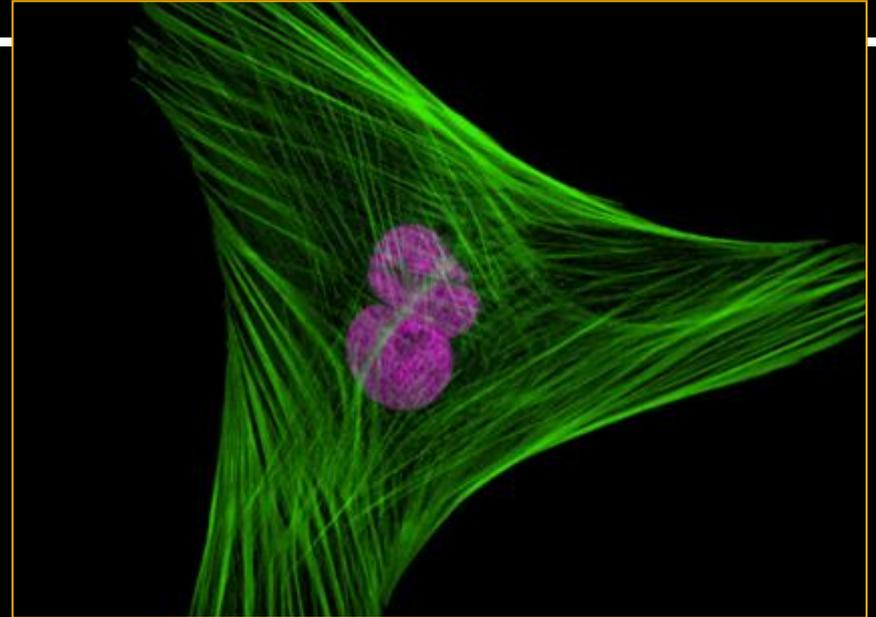


A fluorescence micrograph showing the cytoskeleton of a plant cell. The cell walls are visible as a network of bright green lines forming a honeycomb-like pattern. The cytoplasm is filled with a dense network of fine, green, thread-like structures representing the cytoskeleton. The text "Цитоскелет растительной клетки" is overlaid in white on the left side of the image.

Цитоскелет растительной клетки

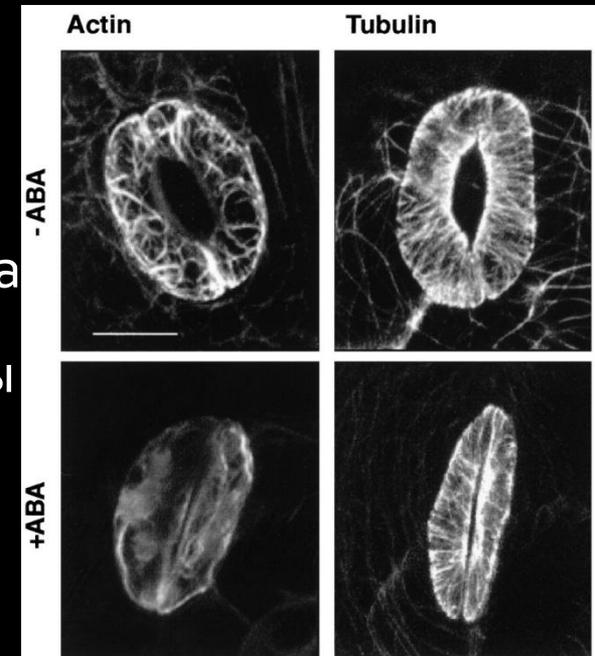
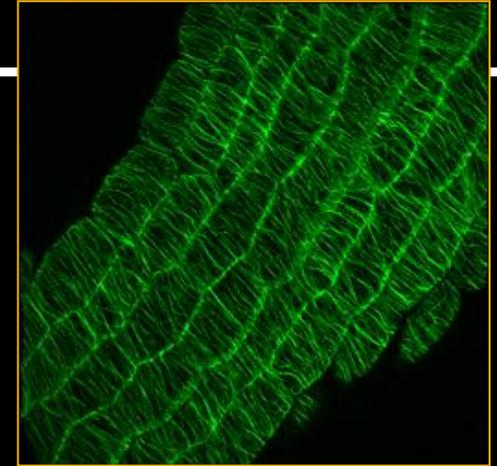
Функции ЦС в животной клетке

1. «Внутренний скелет» клетки.
2. Внутриклеточный транспорт.
3. Клеточное деление: веретено деления.
4. Клеточная подвижность: реснички, жгутики, псевдоподии, мышечное сокращение



Функции ЦС в растительной клетке

1. Рост клетки растяжением, определение формы клетки.
2. Внутриклеточный транспорт.
3. Клеточное деление: определение плоскости деления, веретено деления, формирование срединной пластины.
4. Участие в регуляции клеточного метаболизма
5. Клеточная «подвижность»: изменение формы тургора замыкающих клеток устьиц



Цитоскелет - внутриклеточная трехмерная сеть белковых нитей трех ТИПОВ

Микротрубочки состоят из одного основного структурного белка – тубулина (α и β)

$d=22-24$ нм

Микрофиламенты состоят из белка актина

$d=6$ нм

Промежуточные филаменты - образующие их белки различны в кл. разных типов

$d=10-11$ нм

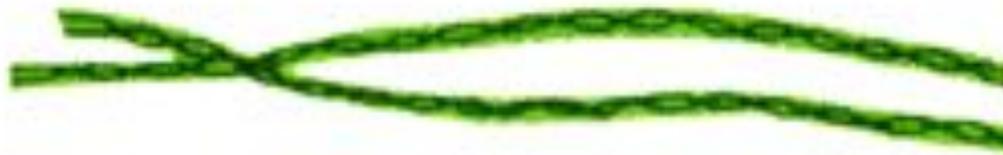
Сопоставьте размер нитей визуально

microtubules



25-nm
diameter

actin filaments



7-nm
diameter

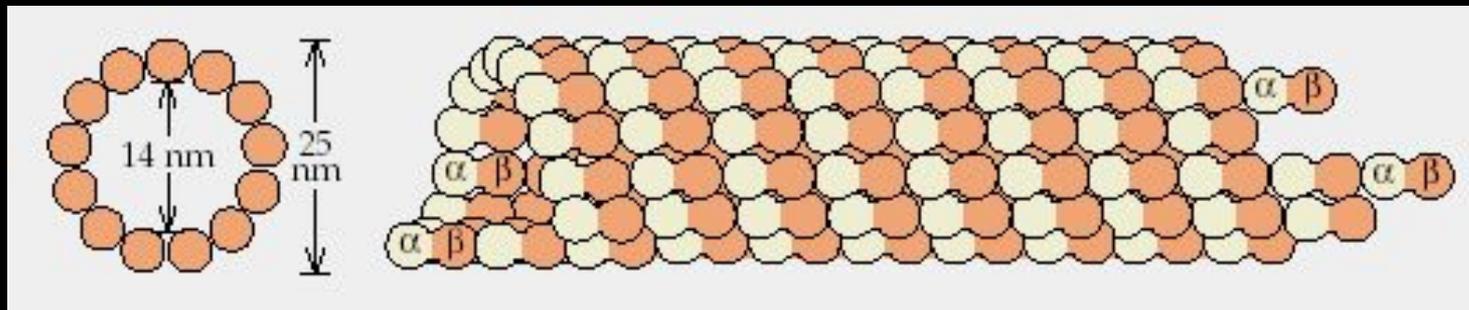
intermediate filaments



10-nm
diameter

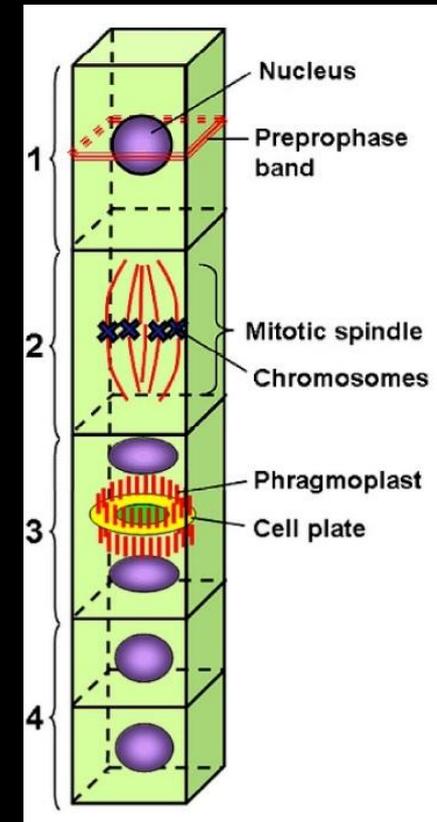
Микротрубочка - нерастяжимый трубчатый полимер

Тубулин - глобулярный белок, его структурной единицей является *димер* из α -тубулина и β -тубулина. Димеры соединены в полимерную цепочку (*протофиламент*) по принципу "голова к хвосту". 13 ПФ образуют полу трубку – МТ.



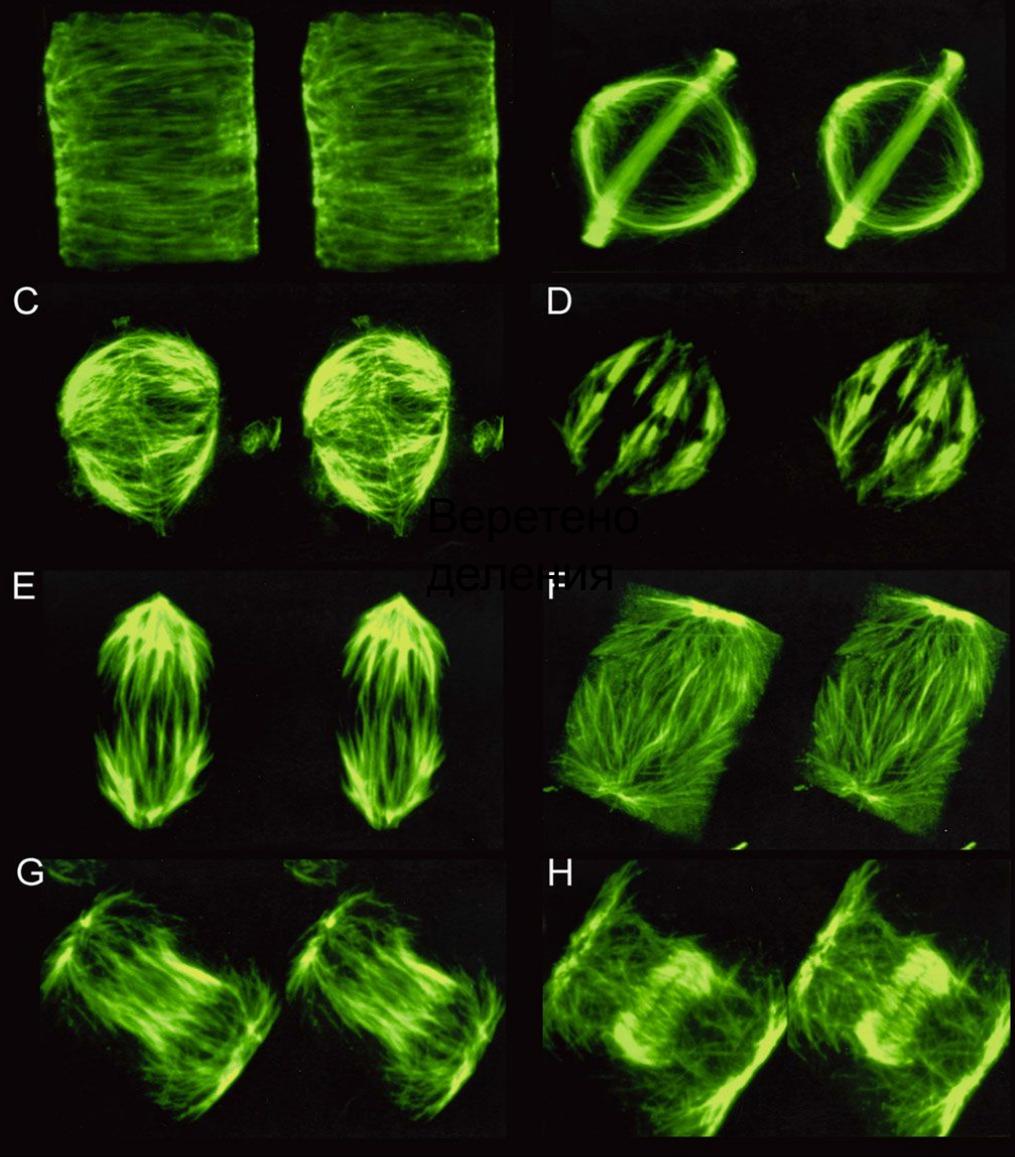
5 систем микротрубочек в растительной клетке

- *Интерфазные кортикальные МТ* – задают направление синтеза целлюлозных фибрилл
- *Препрофазное кольцо* - определяет плоскость деления
- *Веретено* – обеспечивает расхождение хромосом
- *Фрагмопласт* – формирует срединную пластину
- *Система радиальных МТ* является временной структурой, связывающих дочерние ядра с образующейся срединной пластинкой.



Микротрубочки в разных фазах клеточного цикла

Интерфазные
кортикальные
МТ



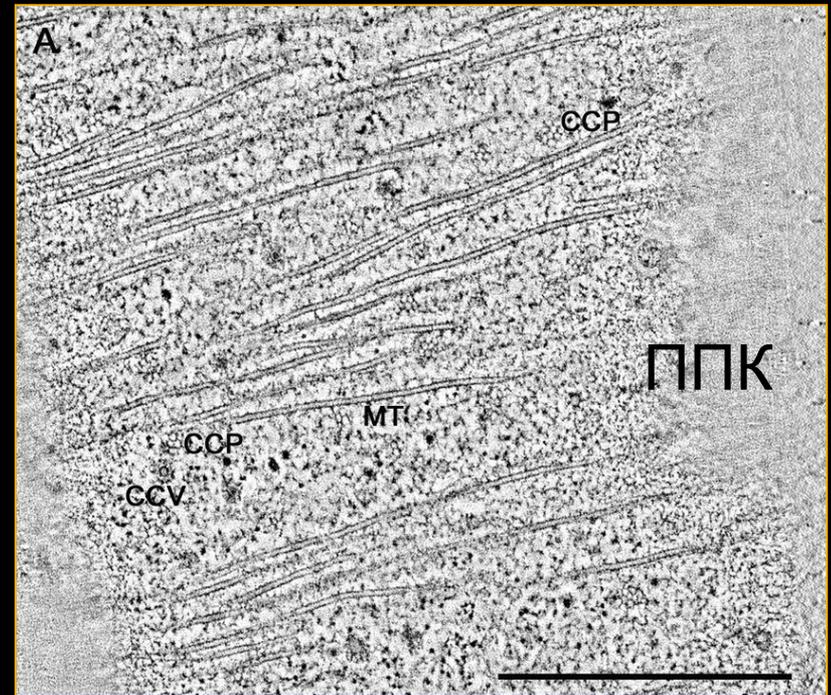
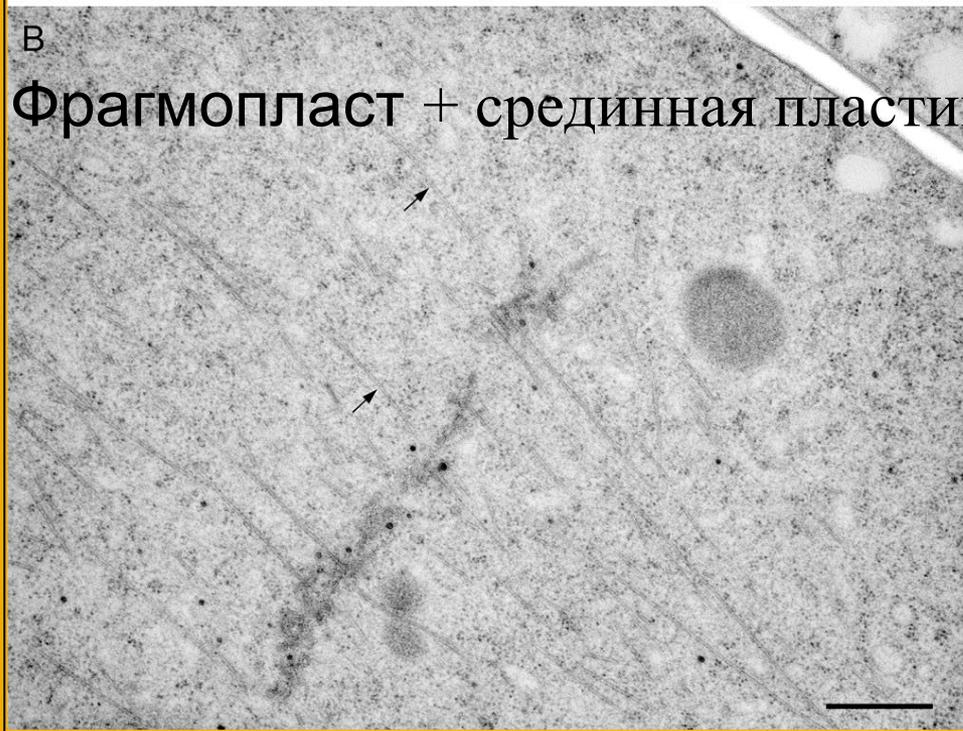
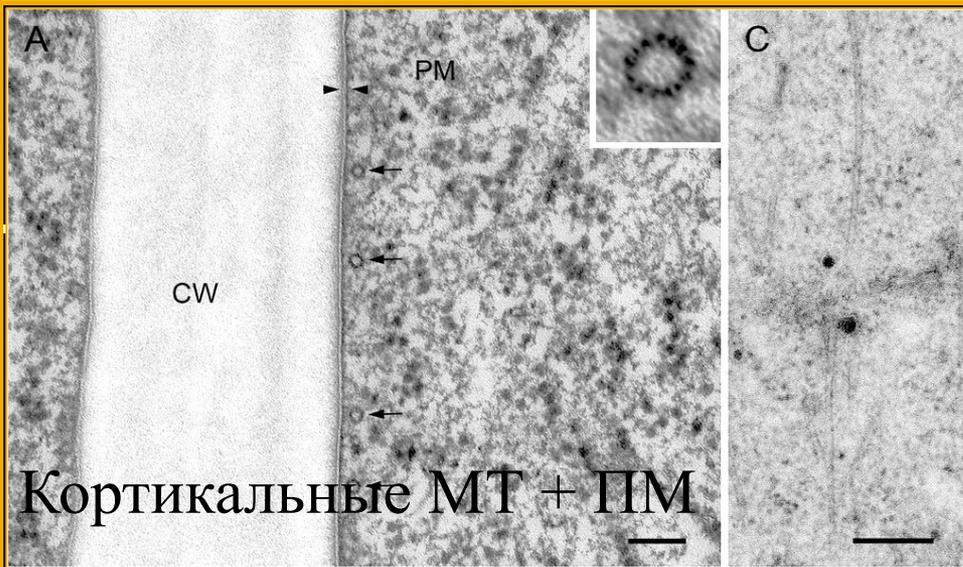
Препрофазное
кольцо

Веретено
деления

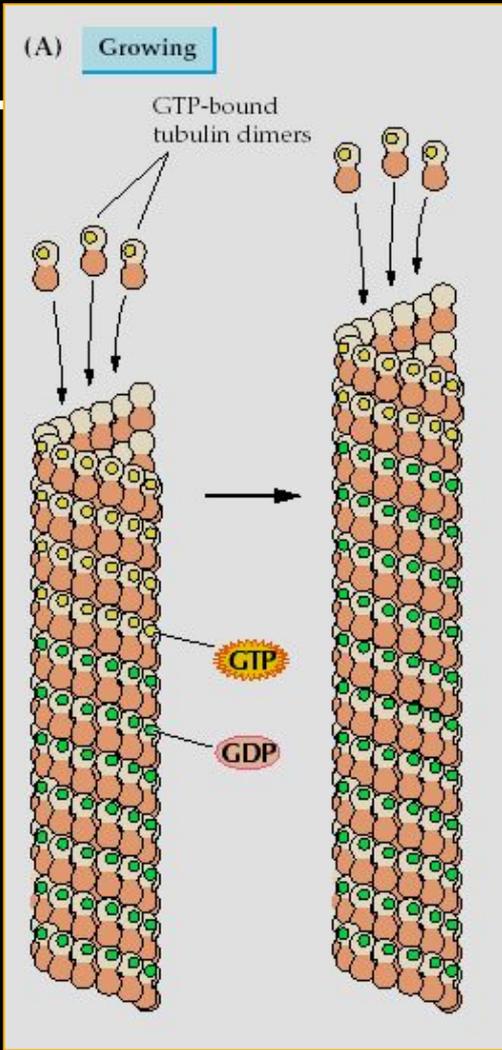
Фрагмопласт

Система
радиальных МТ

Как они выглядят?



Как они растут?



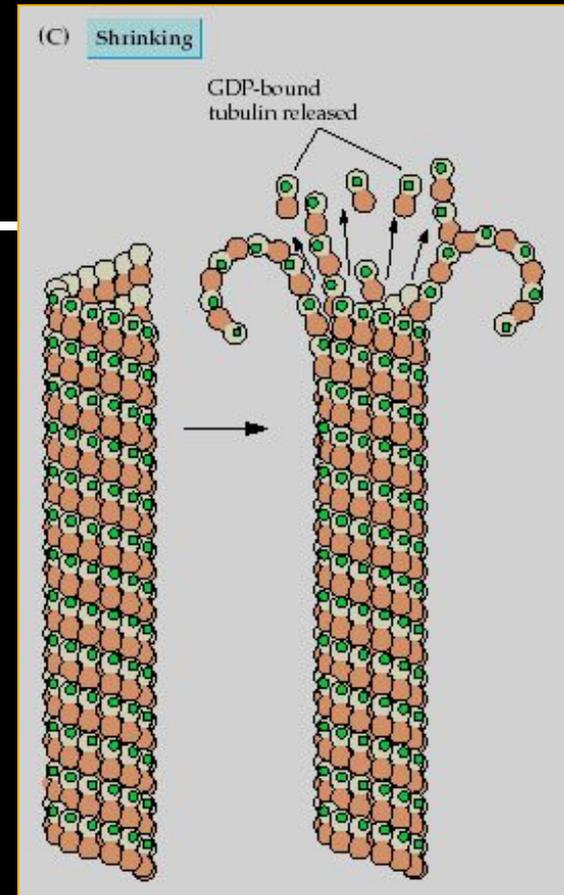
Тубулиновый цитоскелет – динамичная структура!

Сборка и разборка происходят постоянно в разных частях клетки. Сборка – энергозависимый процесс.

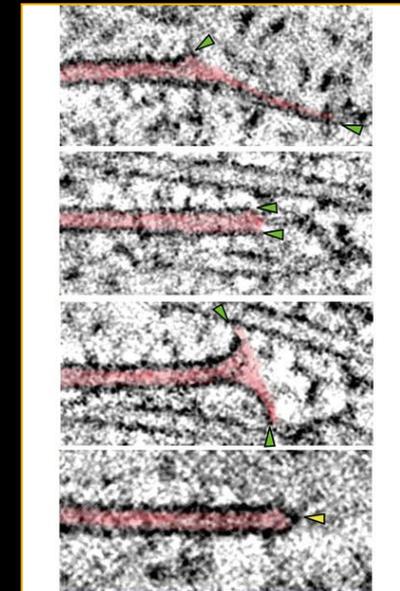
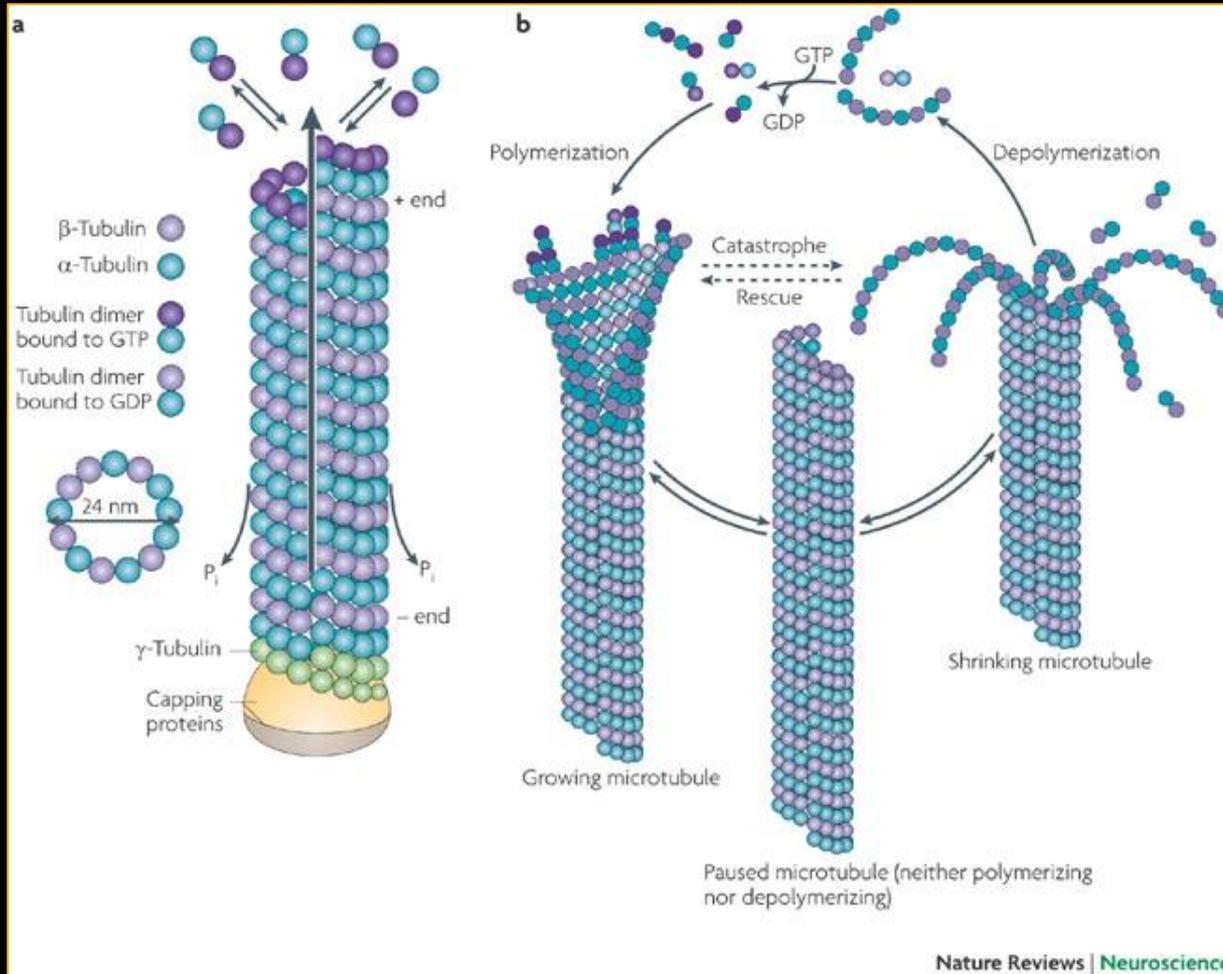
Для сборки благоприятен кислый pH, присутствие Mg, GTP, ATP.

Разборка ускоряется ионами Ca и низкой температурой.

Сборка может идти только на +-конце. Разборка – на обоих концах. Возможность присоединения новых димеров определяется их связыванием с ГТФ/ГДФ.



Где начало и конец?

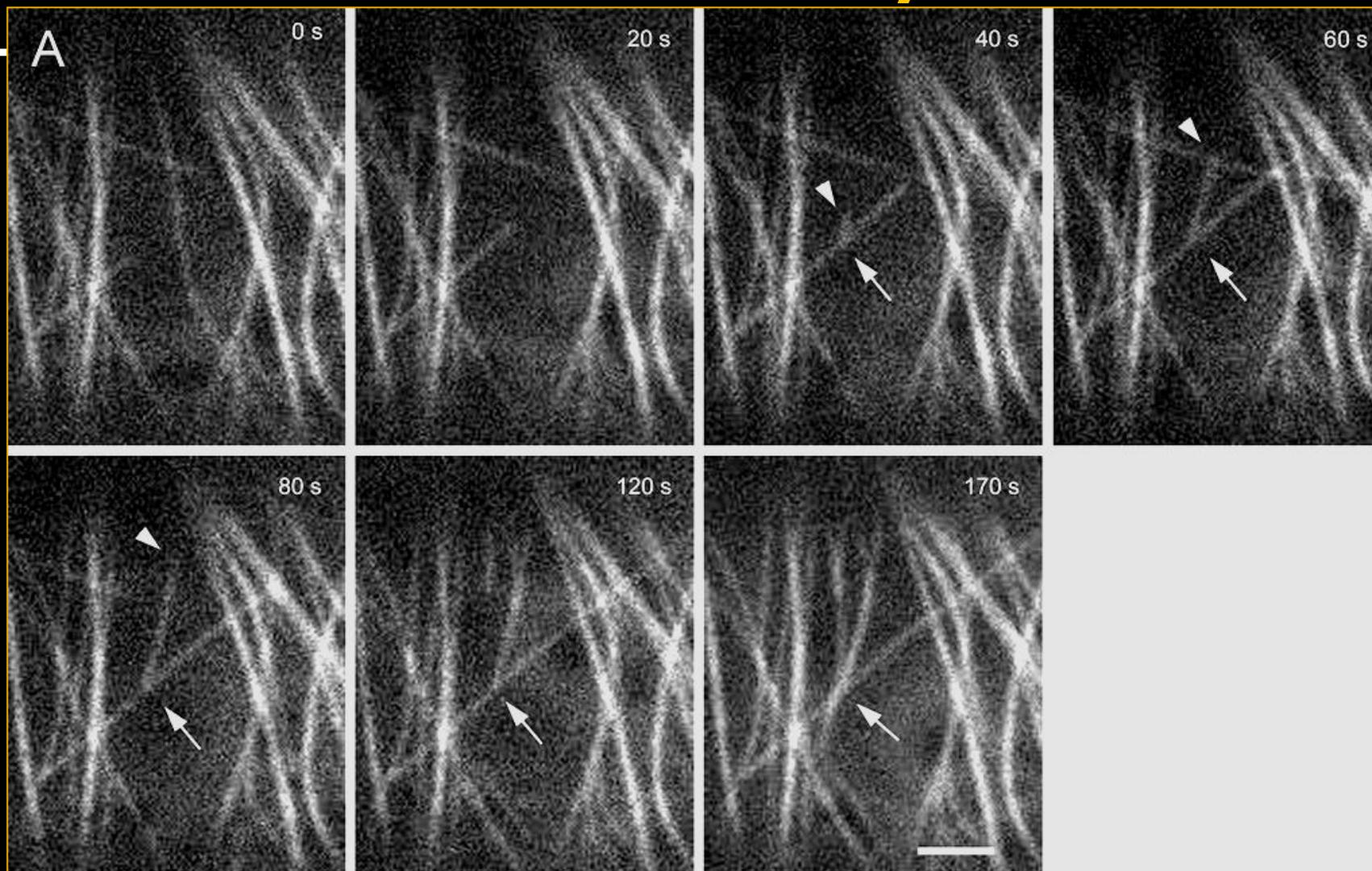


Electron
tomography with
nano resolution

Откуда они растут?

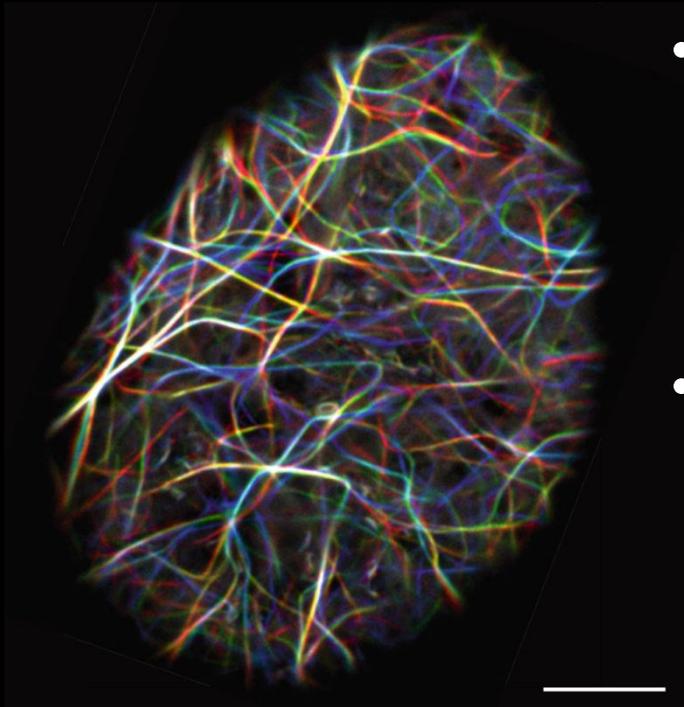
- Для образования МТ нужна *затравка* - γ -тубулин в комплексе с рядом других белков.
- В клетках животных есть *центросомы*, где находятся затравки и откуда растут МТ.
- У растений центросомы отсутствуют, а затравки находятся в разных местах в цитоплазме, поэтому МТ могут расти из разных точек.
- Для примитивных однопластидных растений характерна *наклеация* на поверхности пластиды.
- Считают, что в эволюции именно с этим связано отсутствие центриолей
- *МТ-зависимая МТ-нуклеация*: МТ могут формироваться как ветки на существующих МТ

MT-зависимая MT-нуклеация



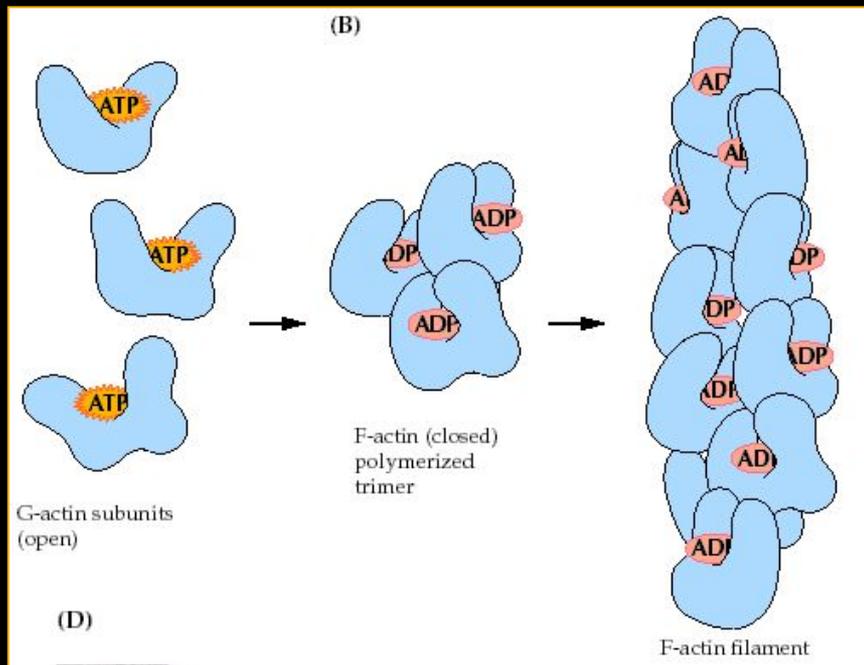
Микрофиламенты – полимерные актиновые

НИТИ



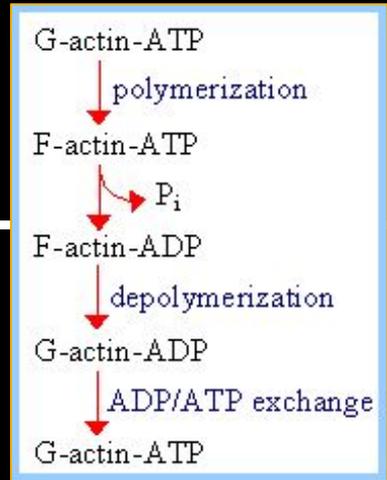
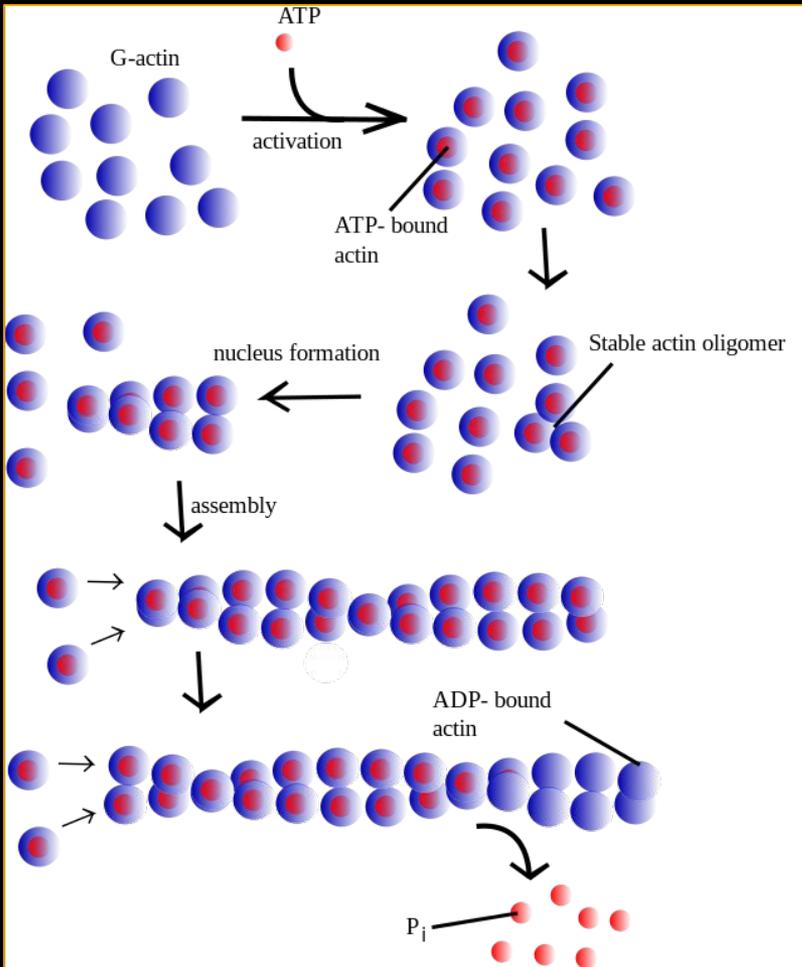
- Структурной единицей микрофиламентов является мономер актина (*G-актин*). Полимеризованный актин носит название *F-актина*.
- Микрофиламенты очень *динамичны*. Они растут и разбираются с большой скоростью.
- *G-актин* и *F-актин* в цитоплазме существуют *в равновесии*.
- Круговорот мономеров носит название *treadmilling*.

Откуда они растут?



- Формированию F-актина предшествует *нуклеация* (образование затравки).
- *Затравка* представляет собой тример актина. Димер нестабилен. Специальные белки могут «притворяться» димером актина, чтобы ускорить нуклеацию.
- Возможна нуклеация новой нити сбоку на уже существующей.

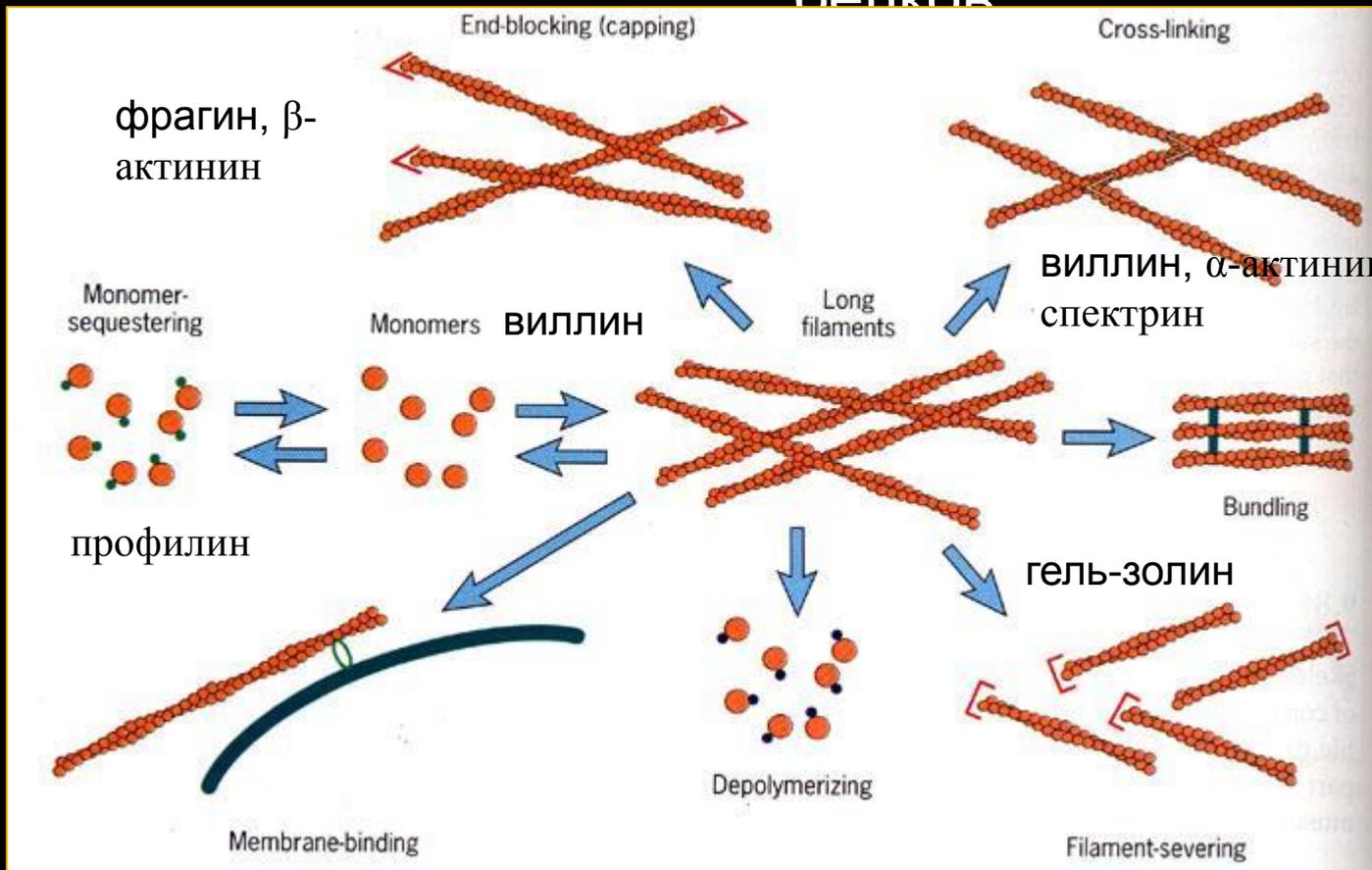
Как они растут?



- После нуклеации цепь растет (за счет присоединения G-актина). Чтобы включиться в цепь, нужно «внести в кассу» АТФ.
- Возможна разборка цепи с другого конца после гидролиза АТФ.

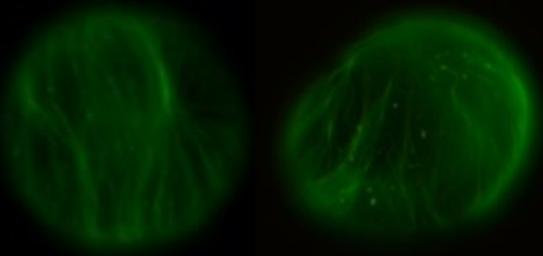
Кто управляет микрофиламентами?

Для манипуляции с актином в клетке существует масса белков



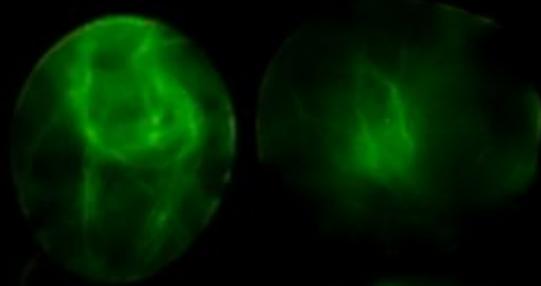
Они служат для стабилизации /дестабилизации нитей, их взаимной ориентации, связи с другими клеточными структурами.

Как увидеть актин?



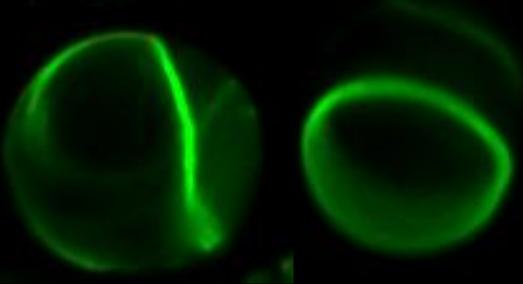
Кортикальная сеть
филаментов

- Антитела – красят фиксированный материал
- Фаллоидин – красит фиксированный материал (токсин из бизидиомицета *Amanita phalloides*)

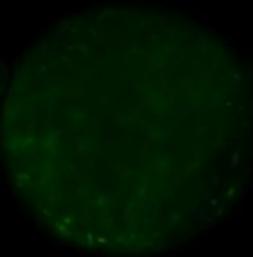


Внутренние
тяжи и
скопления

- Флуоресцентные белки – прижизненное окрашивание. Сливние с: талином (1998 год), виллином, ADF. Сейчас самый популярный - actin binding domain 2 (ABD₂) of *Arabidopsis fimbriin 1*.



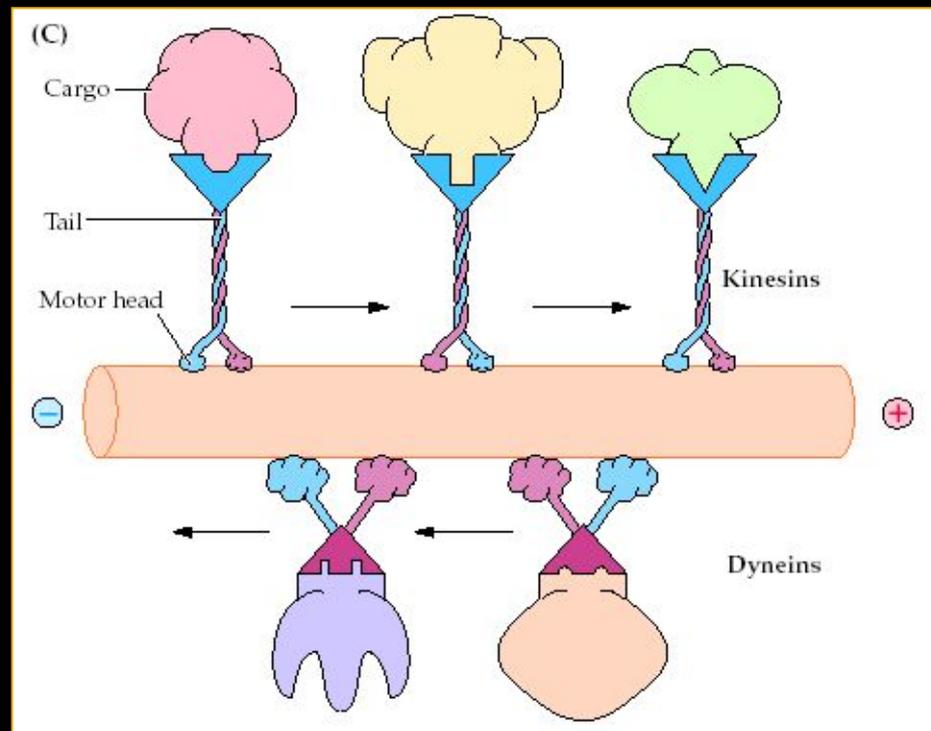
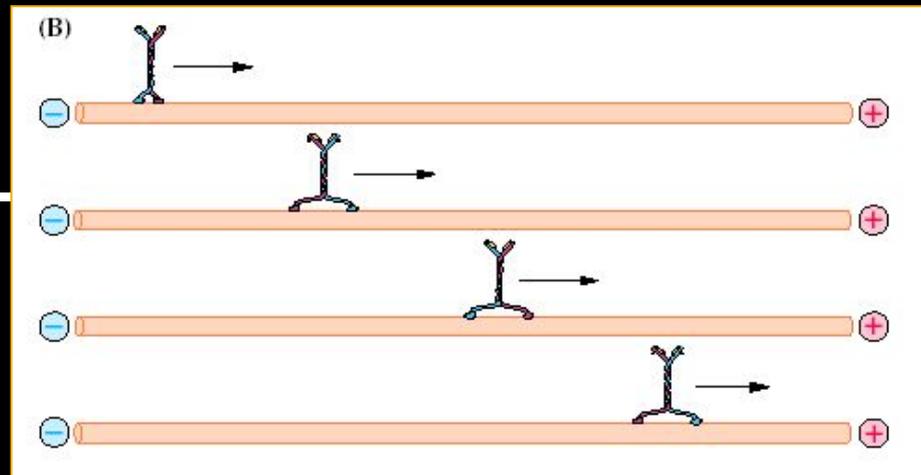
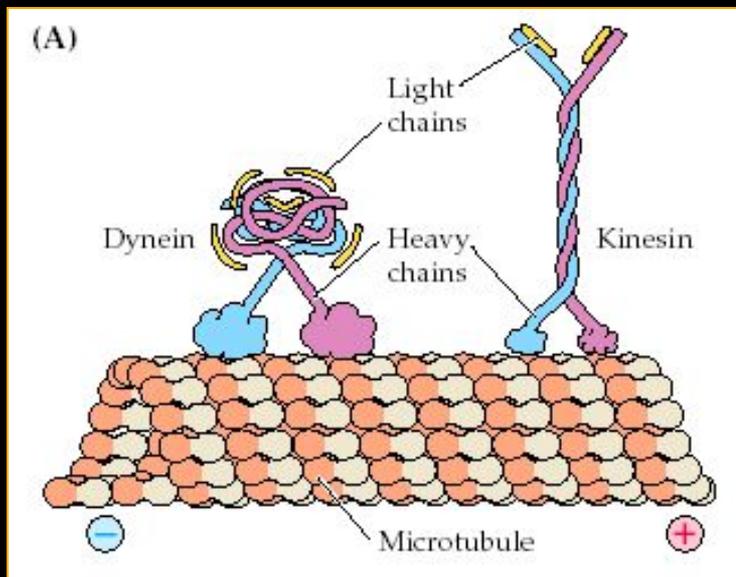
Кортикальные
тяжи и
кольца



Фрагментарный актин

Внутриклеточная подвижность: МТ

Движение вдоль МТ обеспечивают динеины (к -) и кинезины (к +). Эти белки, изменяя конформацию, «шагают» за счет энергии АТФ.

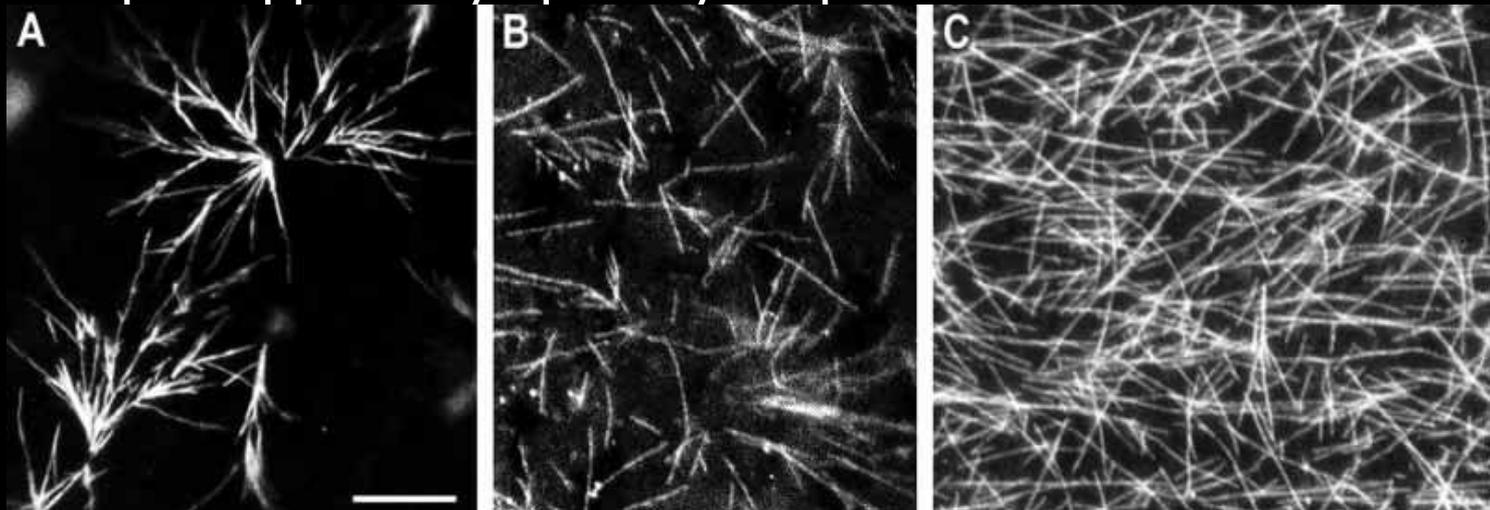


Актин или тубулин? У нас и у них?

- У животных внутриклеточная подвижность в значительной мере движением вдоль микротрубочек
- У растений это не так. Причина (эволюционная) – значительная вакуолизация цитоплазмы и необходимость её при этом интенсивно перемешивать.
- Мелкие и «быстрые» микрофиламенты оказались удобнее. Скорость до 100 мкм/сек!
- Зато именно микротрубочки лежат под ПМ (кортикальный слой) – в отличие от животных.

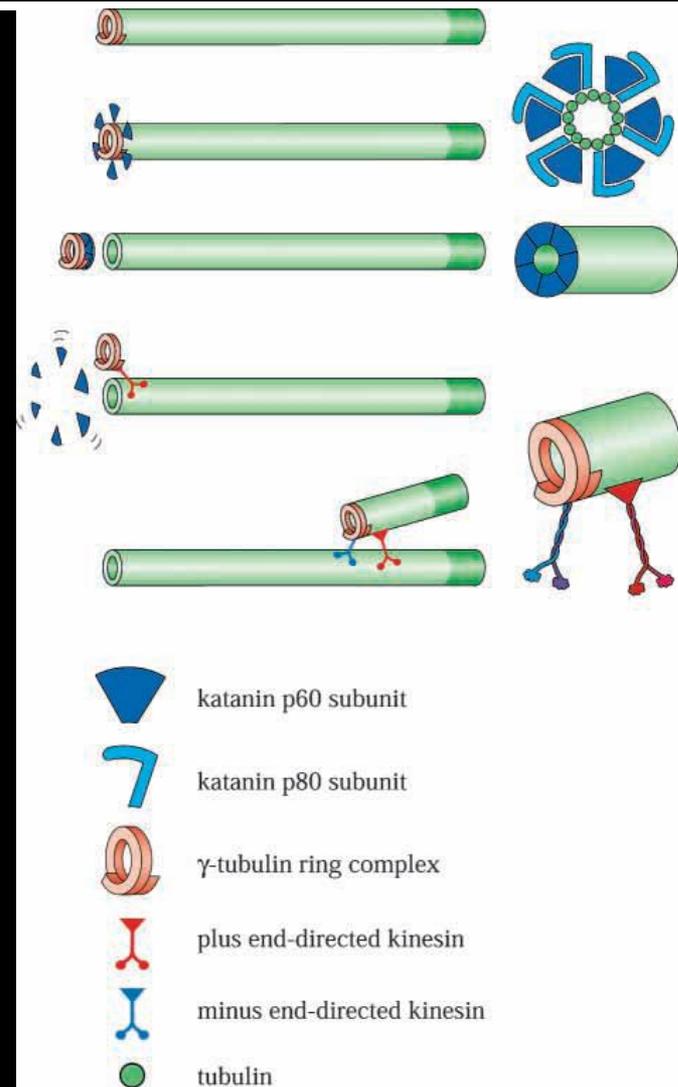
Зачем тогда нужны кинезины?

- Поскольку в геноме и транскриптом обнаружены значительные количества тубулин-ассоциированных моторных белков...
- А движение органелл происходит другим способом...
- Считают, что эти белки обеспечивают самоорганизацию МТ (их взаимодействие).
- В том числе, они разносят затравки для МТ-зависимой нуклеации вдоль существующих МТ

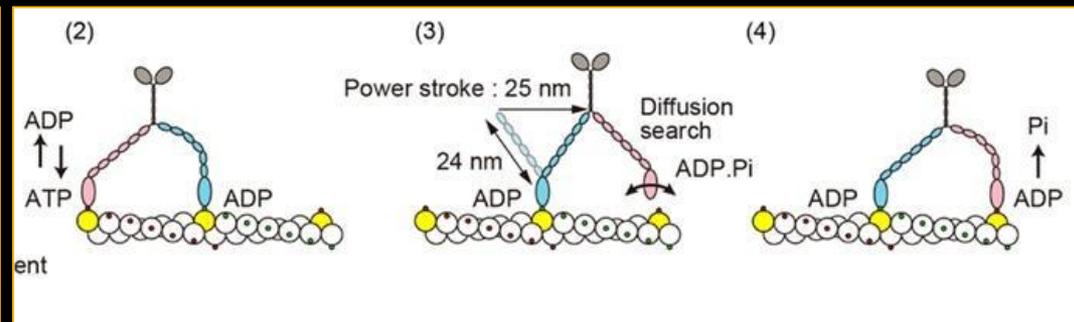
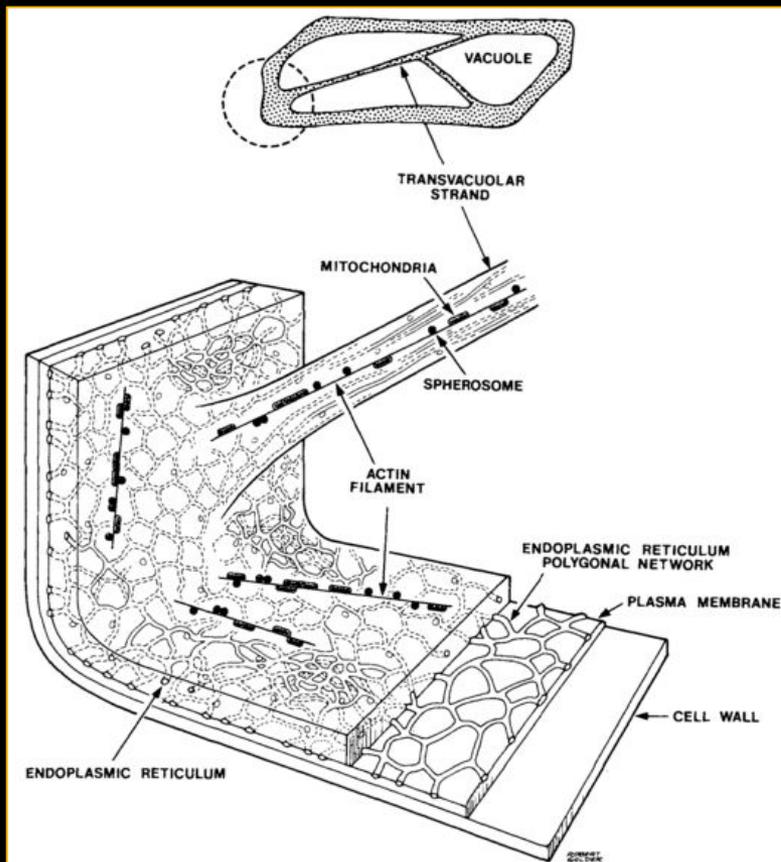


Образование затравки

- Модель, объясняющая появление «затравок» для МТ-зависимой МТ-нуклеации
- Ключевая роль здесь отводится белку катанину.
- Формируя кольцевой комплекс, он отрезает затравку от – -конца, а кинезин её перетаскивает.

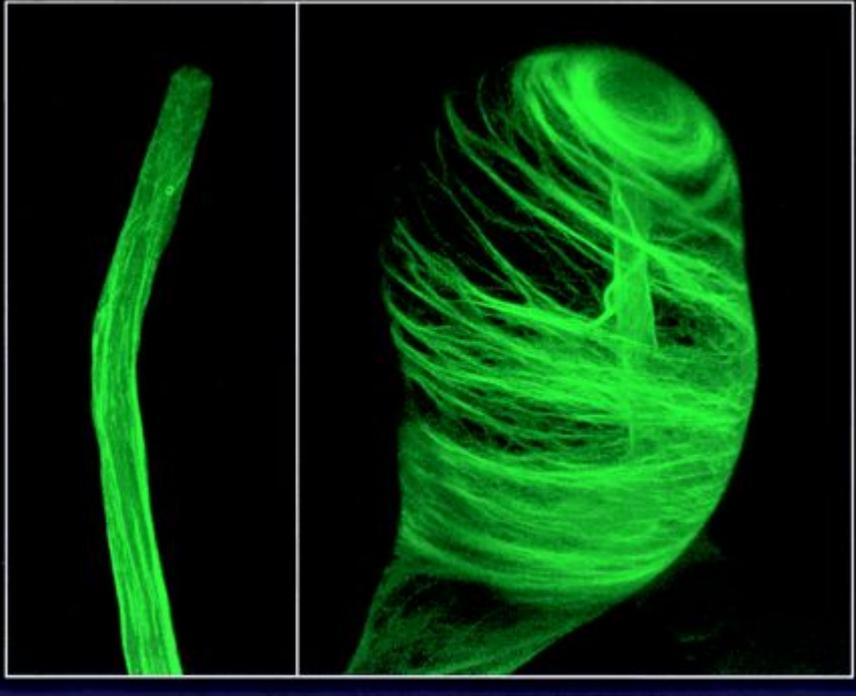


Внутриклеточная подвижность: МФ

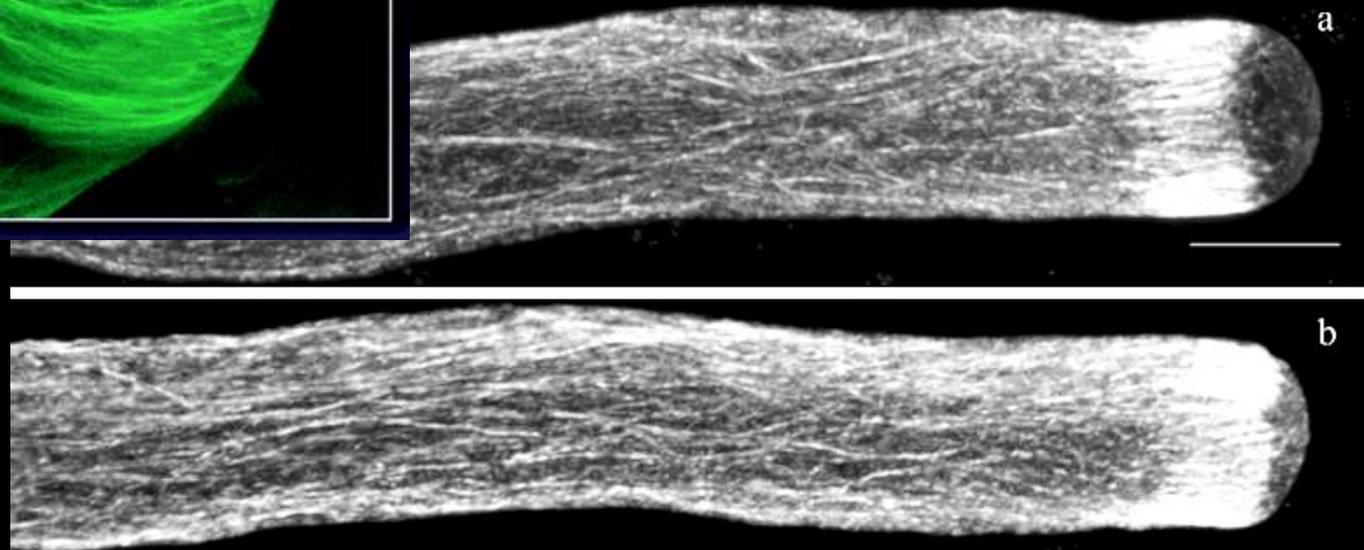


У растений МФ играют ключевую роль в транспорте органелл. и «течении цитоплазмы». Основными актин-ассоциированными двигательными белками являются *миозины*. У них отсутствует миозин II, но есть целый ряд других, в т.ч. оригинальный миозин VIII.

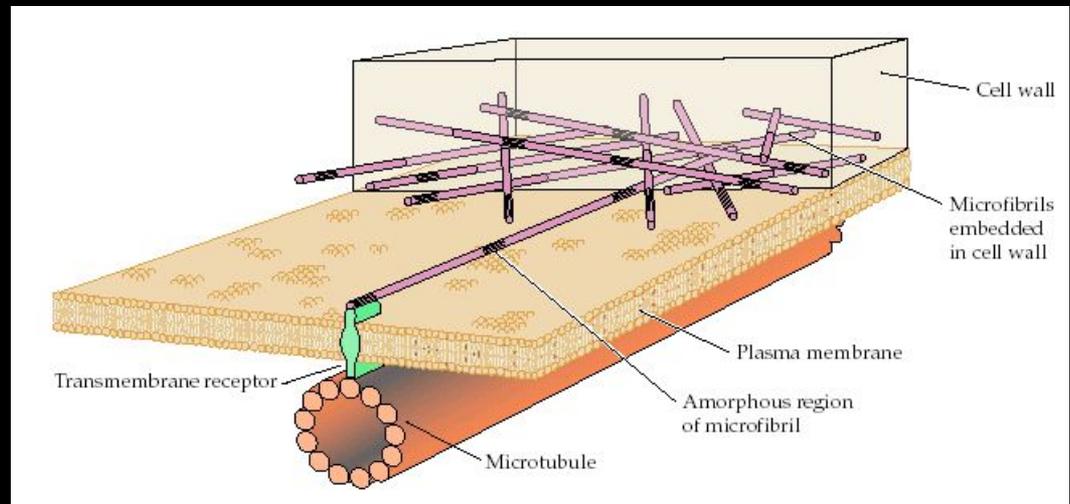
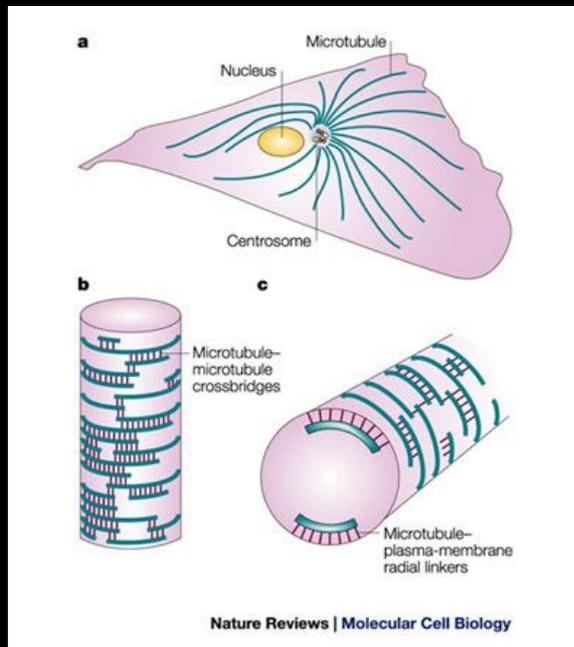
МФ и полярный рост



МФ служат основным направляющим структурным элементом в процессе поляризации и полярного роста.



МТ и форма клетки



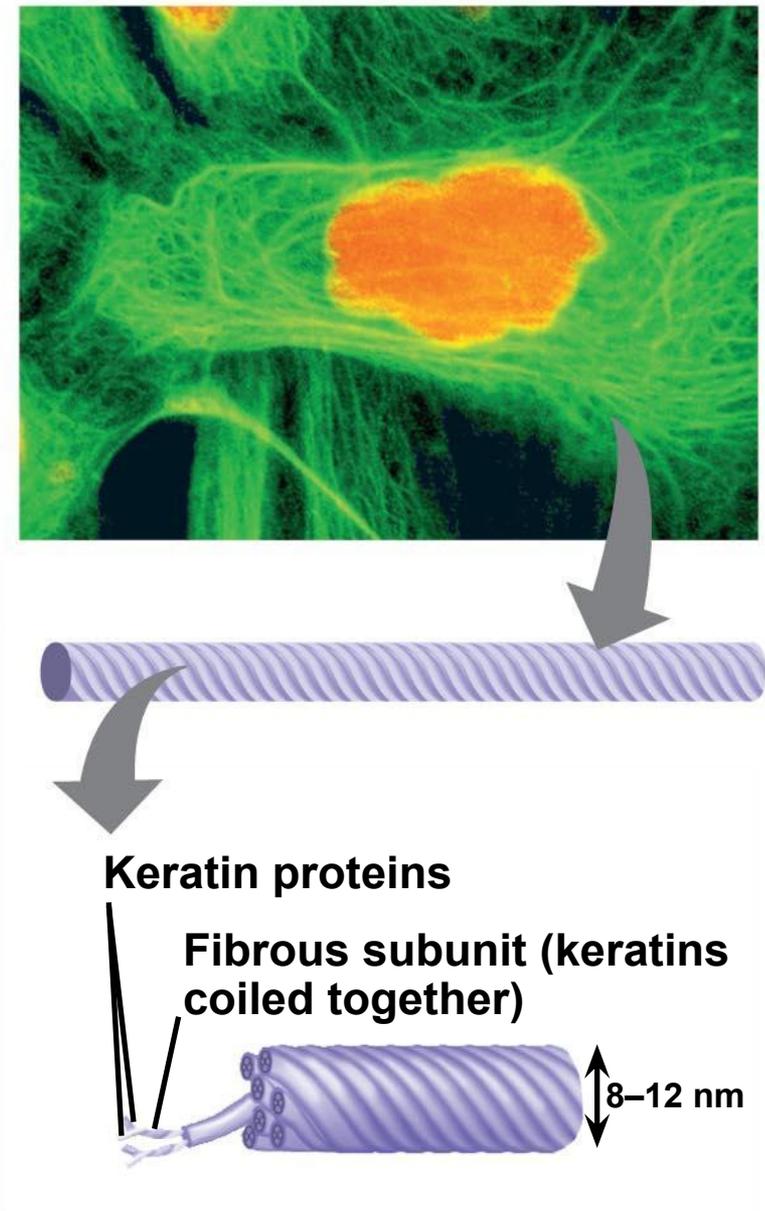
В интерфазе основная функция МТ – контроль за формой клетки и направлением ее растяжения. Он осуществляется за счет расположения целлюлозо-синтазных комплексов вдоль кортикальных МТ

Промежуточные филаменты



- У животных они состоят из кератина, десмина, виментина и других белков.
- Устойчивые неполярные полимерные молекулы.. Мономеры в цитоплазме не «плавают».
- У растений обнаружены аналоги белков ПФ, однако их функции не выяснены.

Property	Intermediate Filaments
Structure	Fibrous proteins supercoiled into thicker cables
Diameter	8–12 nm
Protein subunits	One of several different proteins of the keratin family
Main functions	Maintenance of cell shape Anchorage of nucleus and certain other organelles Formation of nuclear lamina



Intermediate filaments in higher plant cells and their assembly in a cell-free system

C. Yang, L. Xing, and Z. Zhai*

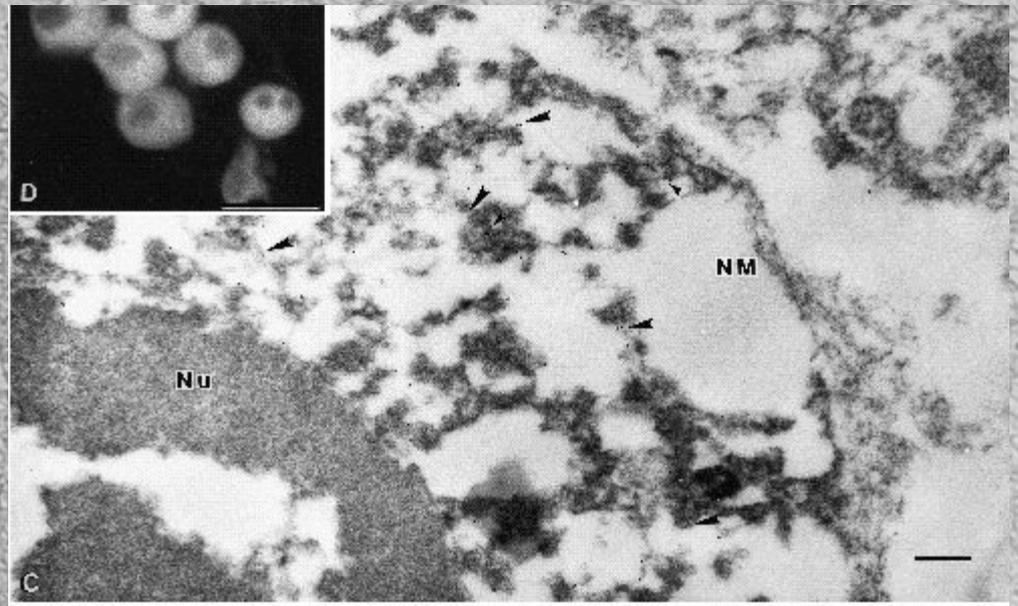
Journal of Cell Science 103, 407-414 (1992)
Printed in Great Britain © The Company of Biologists Limited 1992

Purification and immunological detection of pea nuclear intermediate filaments: evidence for plant nuclear lamins

A. K. McNULTY and M. J. SAUNDERS*

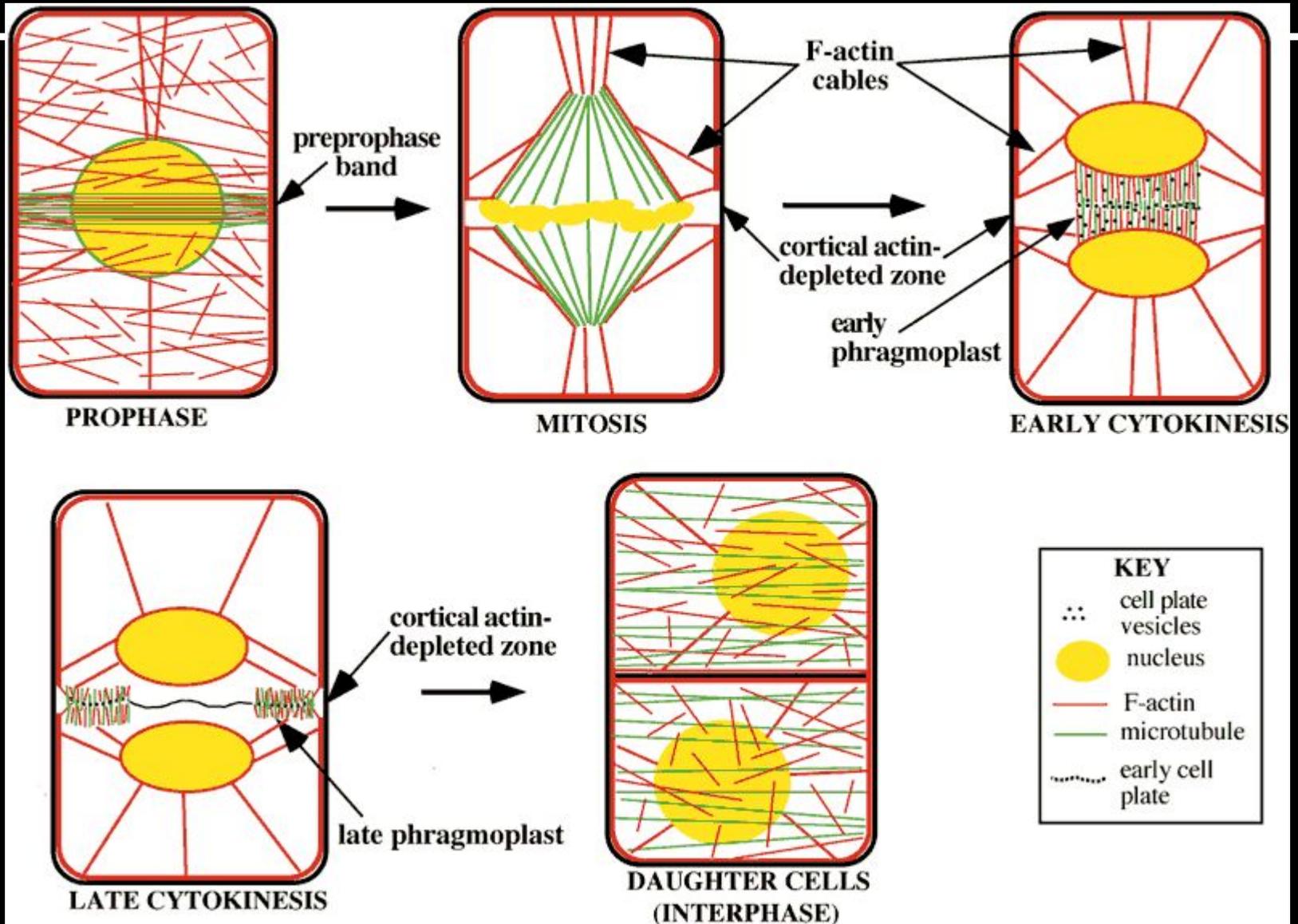
Антитела позволили выявить в ядре растительной клетки ламины, которые, как и у животных, расположены на внутренней поверхности ядерной оболочки.

Два типа кератина было найдено в цитоплазме, показана возможность их сборки в бесклеточной системе

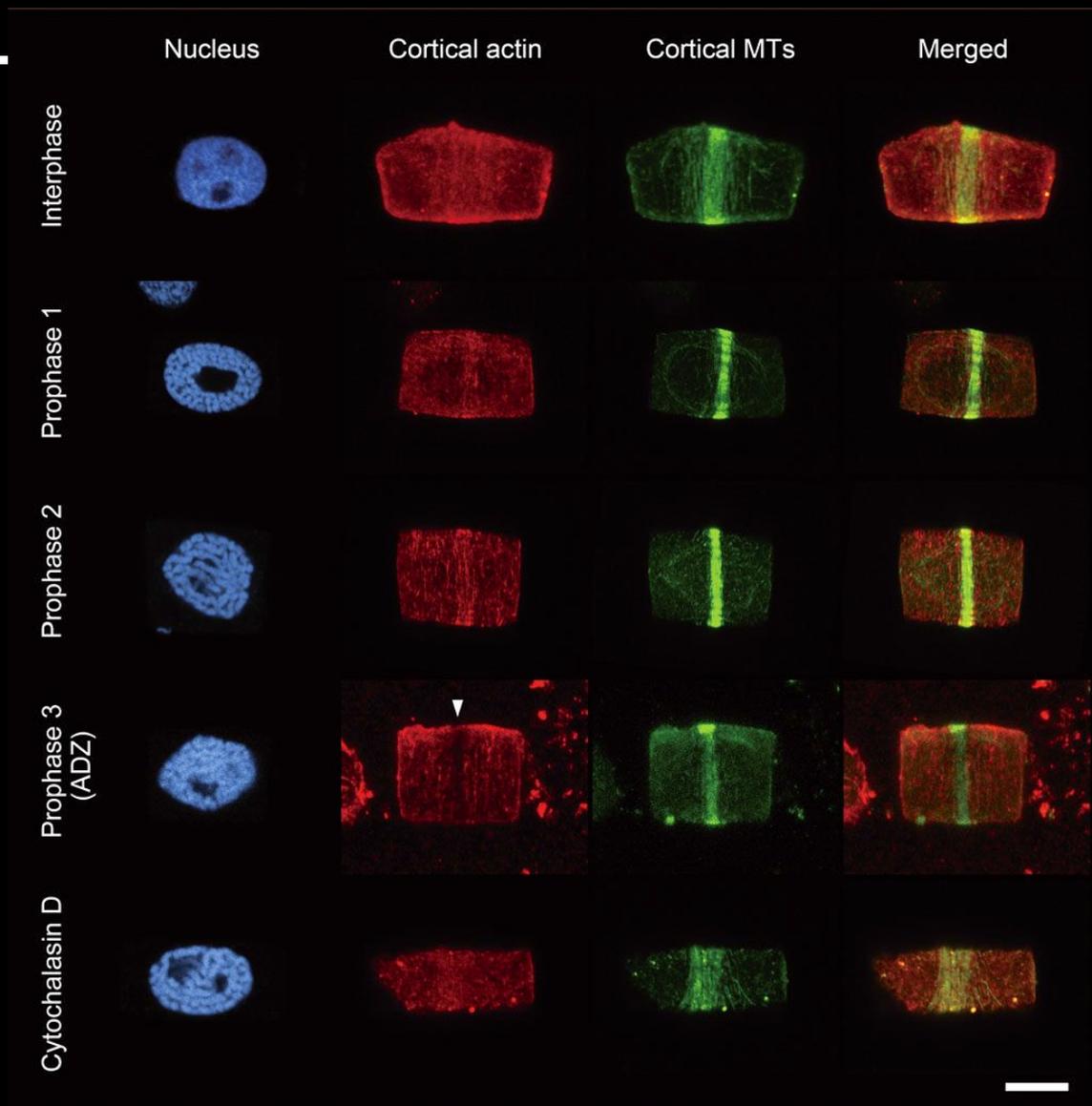


**Роль цитоскелета в делении
растительной клетки.
Взаимодействие МТ и МФ.**

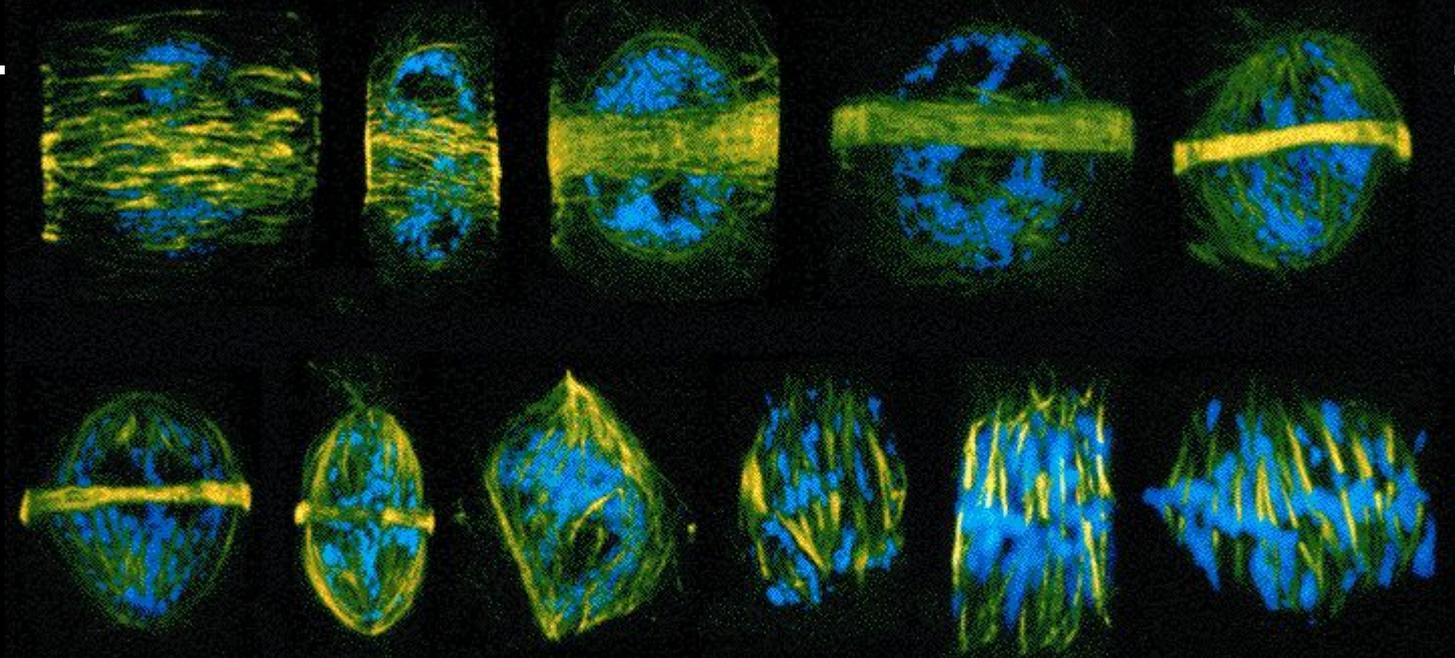
Как это должно выглядеть



Как это на самом деле выглядит



ППК: здесь будет плоскость деления!



- ППК состоит из МТ и МФ. Возникает после удвоения ДНК, но до расхождения хромосом.
- ППК маркирует в точности место, где будет граница между клетками.
- ППК из МТ сохраняется совсем недолго, МФ — дольше, обеспечивая запоминание.

Фрагмопласт: здесь будет стенка!

Фрагмопласт – короткие МТ, обеспечивающие строение новой стенки между клетками..

