

ТЕМА 3.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ КЛЕТКИ

(ИНТЕРФАЗНОЕ ЯДРО)

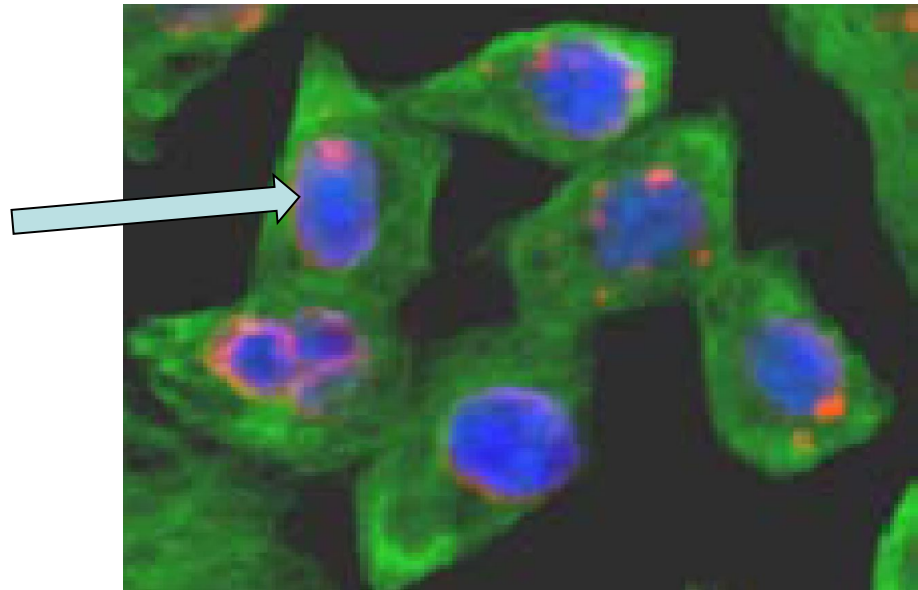
§ 1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

(СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ КЛЕТОЧНОГО ЯДРА)

1.1. Что такое генетический аппарат клетки?

- Это **ДНК**, соединённая со структурными и регуляторными белками, а также другие молекулы – участники транскрипции.
- Различия про- и эукариотных клеток – **нуклеоид** или **ядро** – не принципиально. То и другое – генетический аппарат клетки.
- **Доказательства** генетической роли ядра:

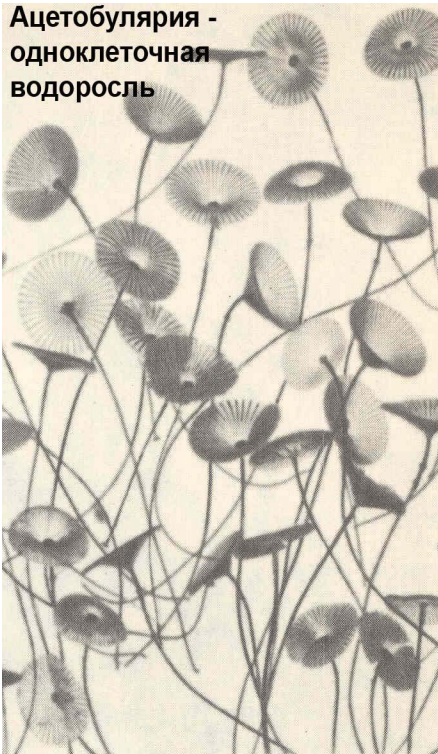
1. Локализация **ДНК** – в ядре.
2. **Безъядерные клетки не жизнеспособны** (эритроциты не живут, а лишь доживают).
3. Доказательства **роли ДНК в синтезе белков** (в построении фенотипа).



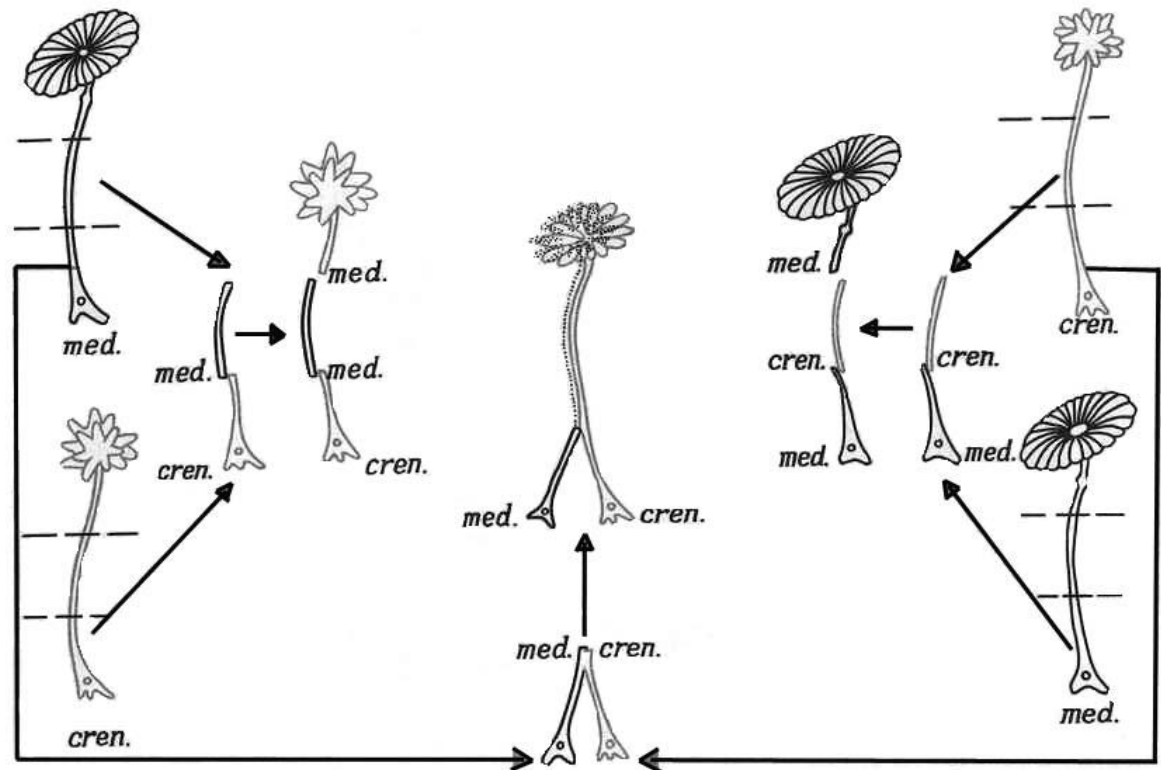
(Цитохимическая окраска ДНК реактивом DAPI (синий), цитоплазма зеленая)

4. Опыты на одноклеточной водоросли Ацетобулярии.

Ацетобулярия -
одноклеточная
водоросль

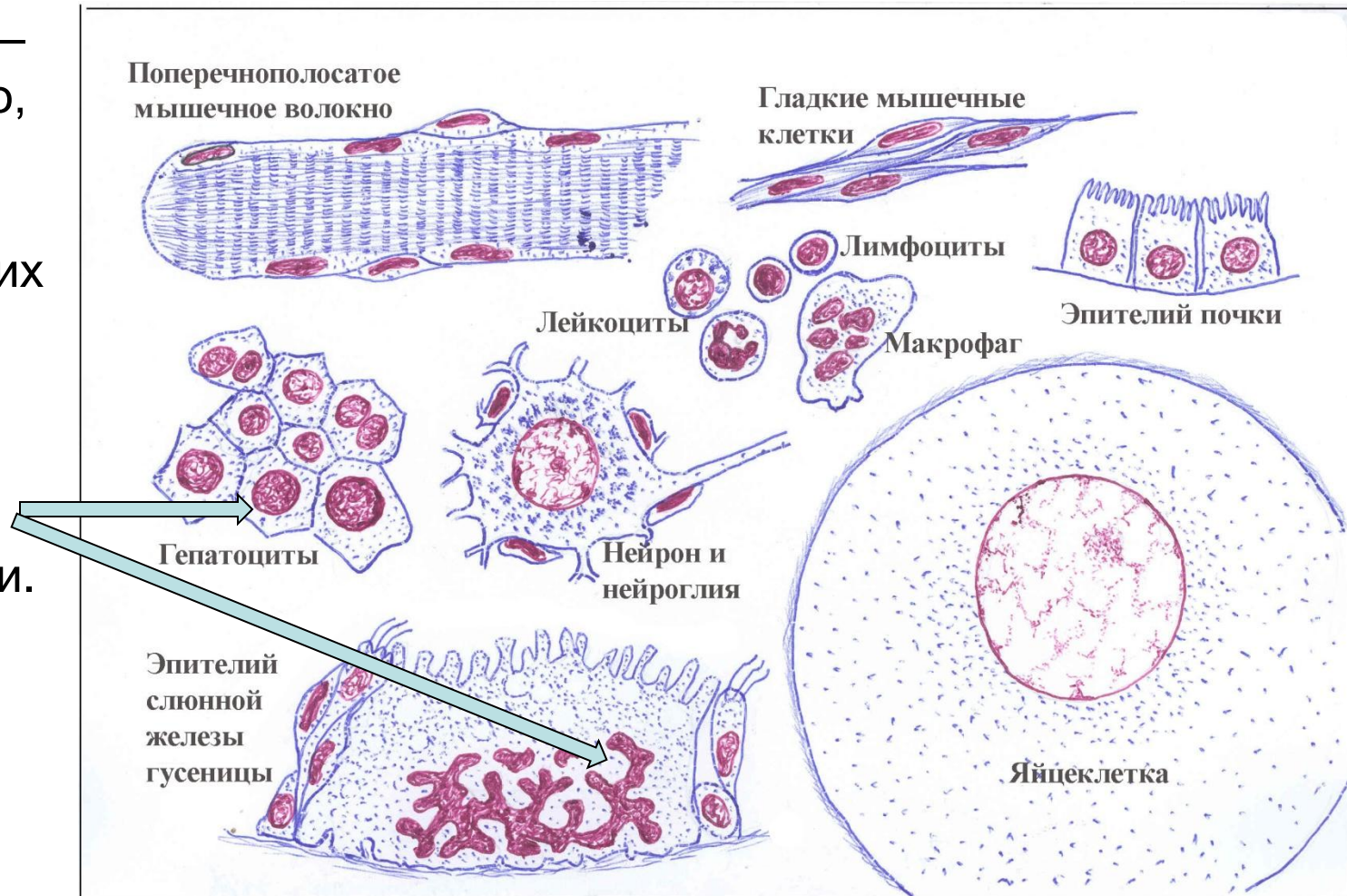


Пересадки ядерных фрагментов между разными видами ацетобулярии ведут к изменению фенотипа – формы шляпки. Следовательно, генетическая информация исходит из клеточного ядра.



1.2. Общая морфология ядра эукариотной клетки

- Размер варьирует: объем ядра относительно объема цитоплазмы (Я/Ц отношение) = $1/2 - 1/10 - 1/100$.
- Форма чаще округлая, бывает веретеновидная, лопастная.
- Локализация обычно в центре клетки или полярно, или под мембраной.
- Число ядер – обычно одно, бывает 2 и более, до нескольких сотен.
- Ядерный гигантизм – следствие полиплоидии.



- **Структурные компоненты ядра:**

1. **Ядерная оболочка** – разобщение транскрипции и трансляции.

2. **Ядерный матрикс** (скелет) – пространственная организация.

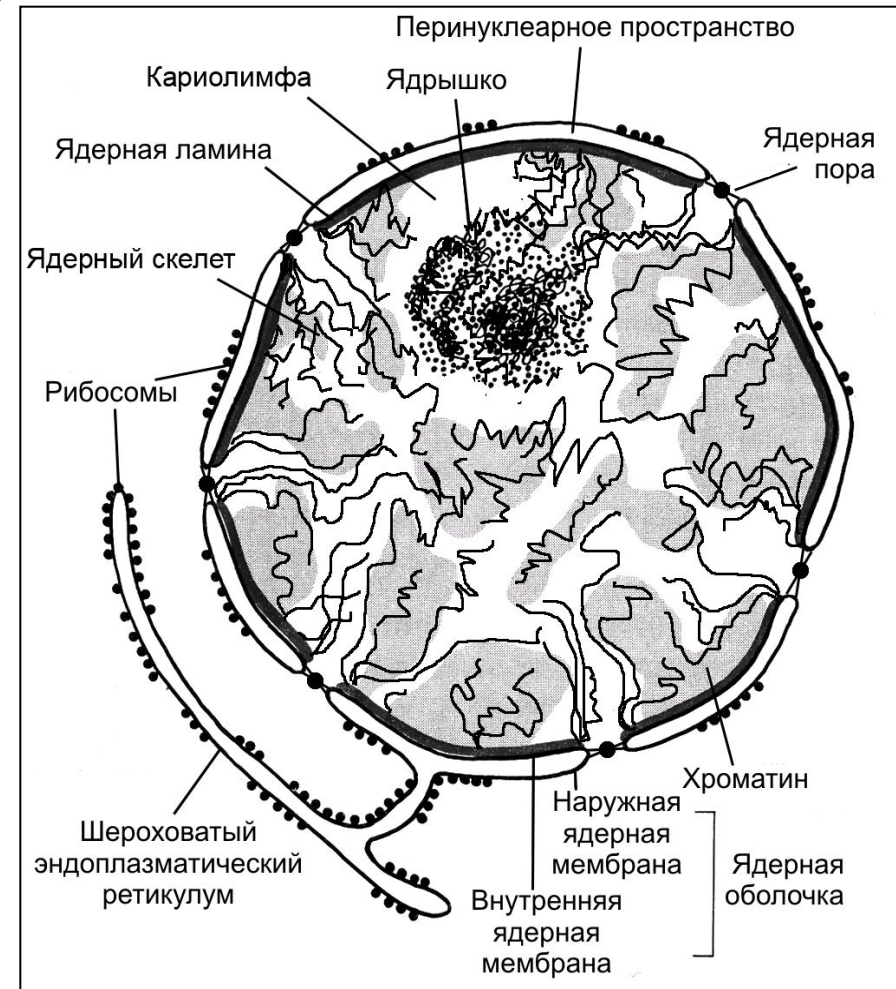
3. **Хроматин** ↔ **хромосомы** – генетический материал.

Концепция структурной целостности хромосом в клеточном цикле:

хромосомы присутствуют в клетке всегда, но в разных структурно-функциональных состояниях.

4. **Ядрышко** – локус хроматина, производящий рРНК (рибосомы).

5. **Кариолимфа** (ядерный сок) – жидкая фракция ядра; содержит предшественники ядерных синтезов (нуклеотиды), белки-мигранты из цитоплазмы, продукты ядерных синтезов (мРНК, тРНК).



1.3. Геном

Геном – гаплоидный набор генов биологического вида (человека, мыши...)

- Геном эукариот включает:

информационную (генную) часть (хромосомную и внехромосомную):

1. **Структурные гены** – кодируют мРНК разнообразных структурных (рабочих) белков клетки.
2. **Регуляторные гены** – кодируют мРНК регуляторных белков.
3. **Вспомогательные (РНКовые) гены** – кодируют рРНК, тРНК и т.п.;

неинформативные

(сателлитные) области

(функция – структурная?
буферная? конъюгативная?..?);

транспозоны

(подвижные генетические
элементы)

(функция – участие в репарации
повреждений ДНК?..?).



- **Размер генома – гаплоидная масса ДНК (с) – видоспецифичен:**
 - Число молекул ДНК (число хромосом n) – от 1 до десятков и сотен.
 - Размер (масса) генома в целом увеличивается в ходе эволюции:

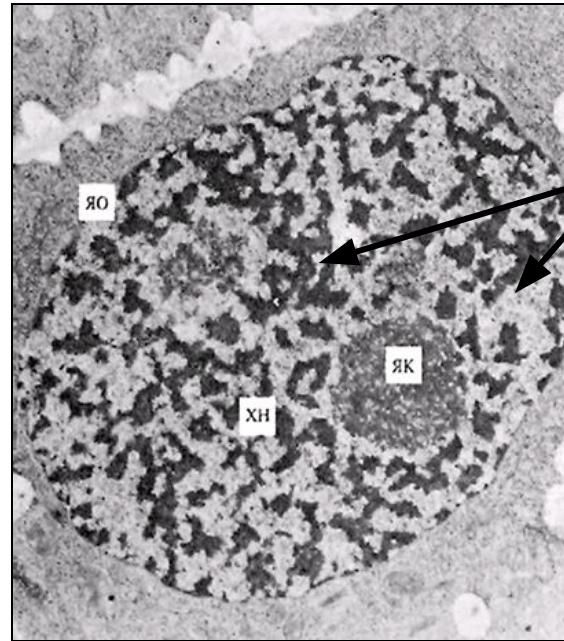
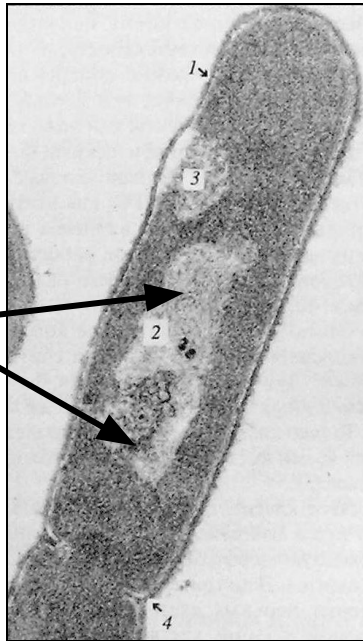
Организмы	Число генов	Масса генома, пг ДНК (с)
Вирусы	3 – 10	0,000001 – 0,000030
Бактерии	400 – 4 000	0,001 – 0,008
Дрожжи (грибы)	6 700	0,01 – 0,04
Беспозвоночные животные	10 000 – 20 000	0,1 – 12
Позвоночные животные	20 000 – 30 000 (30 т. у человека)	0,5 – 280 (3,5 пг у человека)
Высшие растения	25 000 – 50 000	0,4 – 180

ВВ: увеличивается не только число генов, но также объем сатДНК; роль полиплоидии.

§ 2. СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ХРОМАТИНА

- Длина 1 молекулы ДНК очень велика:
 - у бактерий кольцевая молекула ДНК = 1 – 2 мм,
 - у человека в разных хромосомах молекула ДНК = от 10 до 80 мм (всего 2с человека = около 1,8 м ДНК; 2с саламандры = 100 м!).
- Т.о., необходима упаковка (компактизация) ДНК – для работы и деления.

Нуклеоид
прокариотной
(бактериальной)
клетки =
одна
компактизованная
молекула ДНК
(частично
декомпактизованная
«хромосома»)

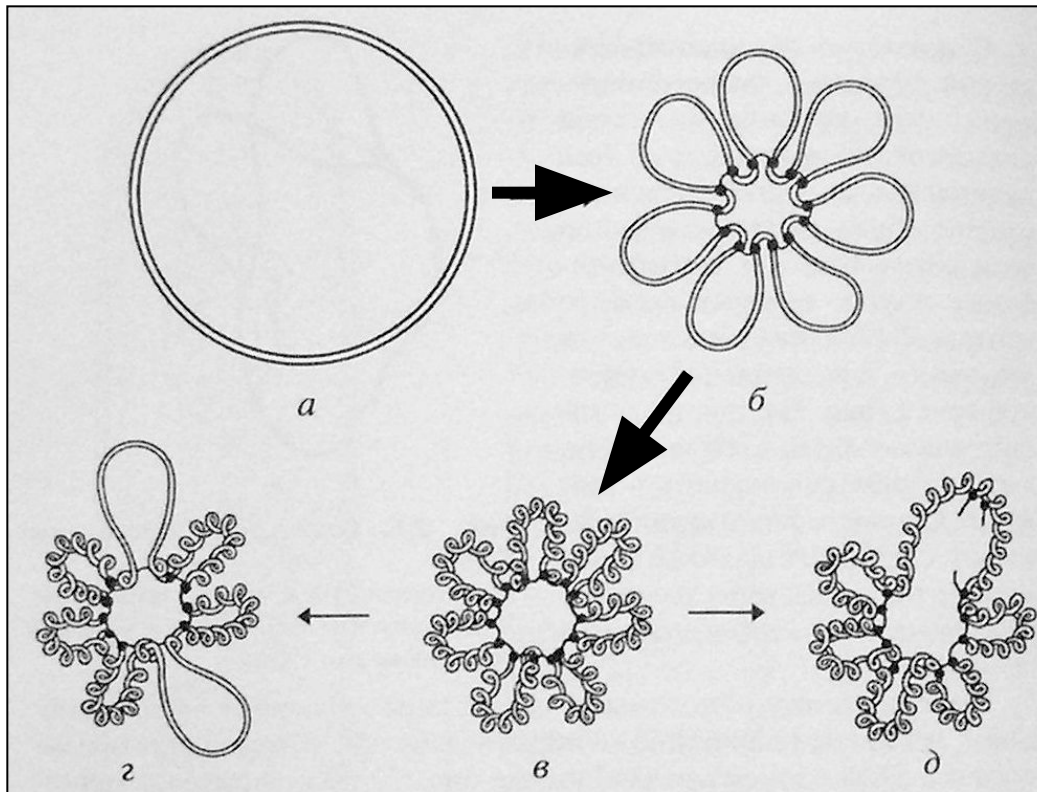


Хроматин в ядре
эукариотной клетки =
совокупность
нескольких ($2n$)
компактизованных
молекул ДНК
(частично
декомпактизованных
хромосом)

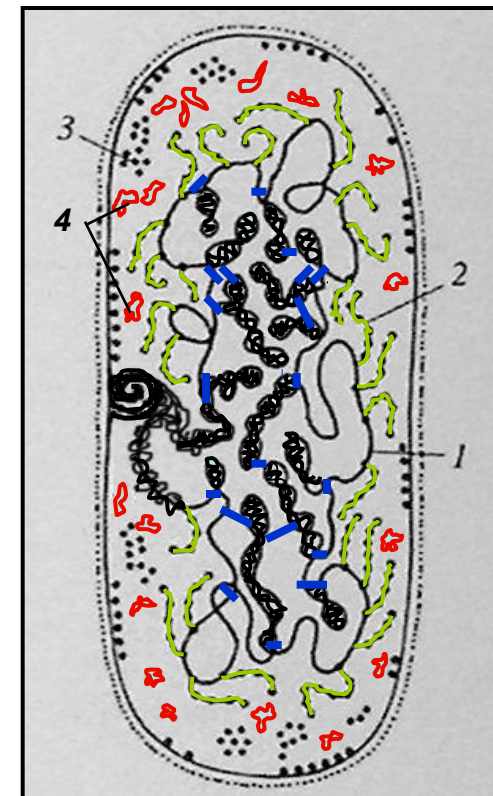
(Трансмиссионная электронная микроскопия)

2.1. Структура нуклеоида прокариот

- Имеется 1 кольцевая ДНК (**гаплоидность**), а также плазмиды.
- «Хромосома» имеет 2 уровня компактизации: бусины (спирали) и петли.



Модель конденсации бактериальной хромосомы.
а – кольцевая ДНК, **б** – белковые сшивки образуют петлевые домены, **в** - спирализация доменов с образованием бусин, **г** и **д** – деконденсация нуклеоида при транскрипции.

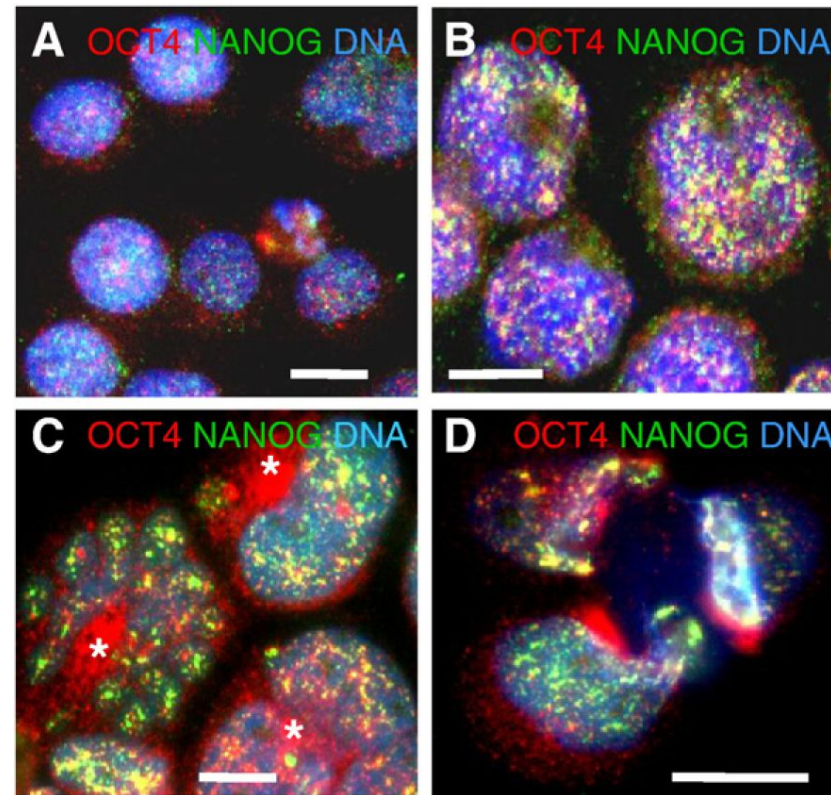


Нуклеоид бактерии в процессе транскрипции и трансляции.
1 – петлевые домены ДНК,
2 – молекулы иРНК с рибосомами,
3 – свободные рибосомы,
4 – плазмиды.

2.2. Структура хроматина (хромосом) эукариот

- Учитывать отличия организации генетического аппарата эукариот!
- В ядре содержится диплоидный ($2n$) набор хромосом, которые развернуты в рыхлую форму – хроматин.
- Состав хроматина** = 40% ДНК и 60% белков = дезоксирибо-нуклео-протеид (ДНП).
- Белки хроматина:**
 - Гистоны – основные белки (богатые аргинином и лизином) – обеспечивают первичную упаковку и репрессию ДНК;
 - матриксины – нейтрально-кислые белки – обеспечивают высшие уровни упаковки ДНК;
 - регуляторные белки – изменяют связи ДНК и структурных белков.

NB: эти связи регулируемые, изменяют активность генов.



Клеточные ядра в контрольных (А) и облученных (В-Д) раковых клетках при тройной цитохимической окраске. ДНК – синяя (реактив DAPI); Регуляторные белки – зеленые и красные (NANOG- и OCT4-антитела) (флуоресцентная микроскопия).

- Хроматин в световом микроскопе выглядит как **хроматиновая сеть**.

Хроматин подразделяется на:

Эухроматин –

рыхлый, деконденсированный, слабо красится. Это активный хроматин, содержит работающие в данный момент гены.

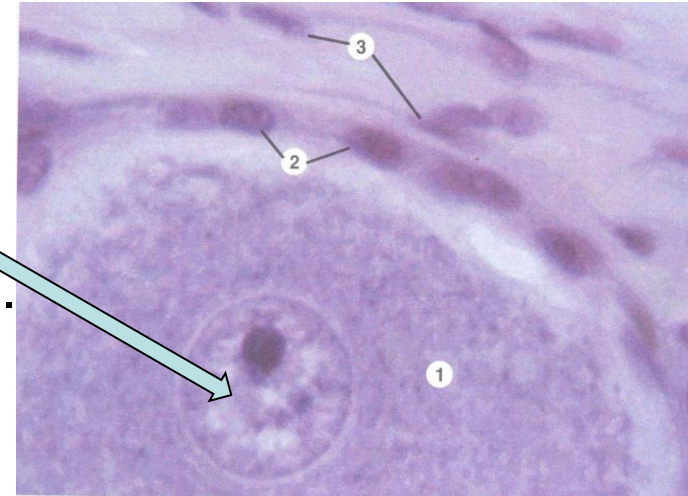
Гетерохроматин –

плотный, конденсированный, сильно красится, неактивный хроматин. Тяжи гетерохроматина – хромонемы (это развернутые хромосомы). Наиболее крупные глыбки хроматина – хромоцентры.

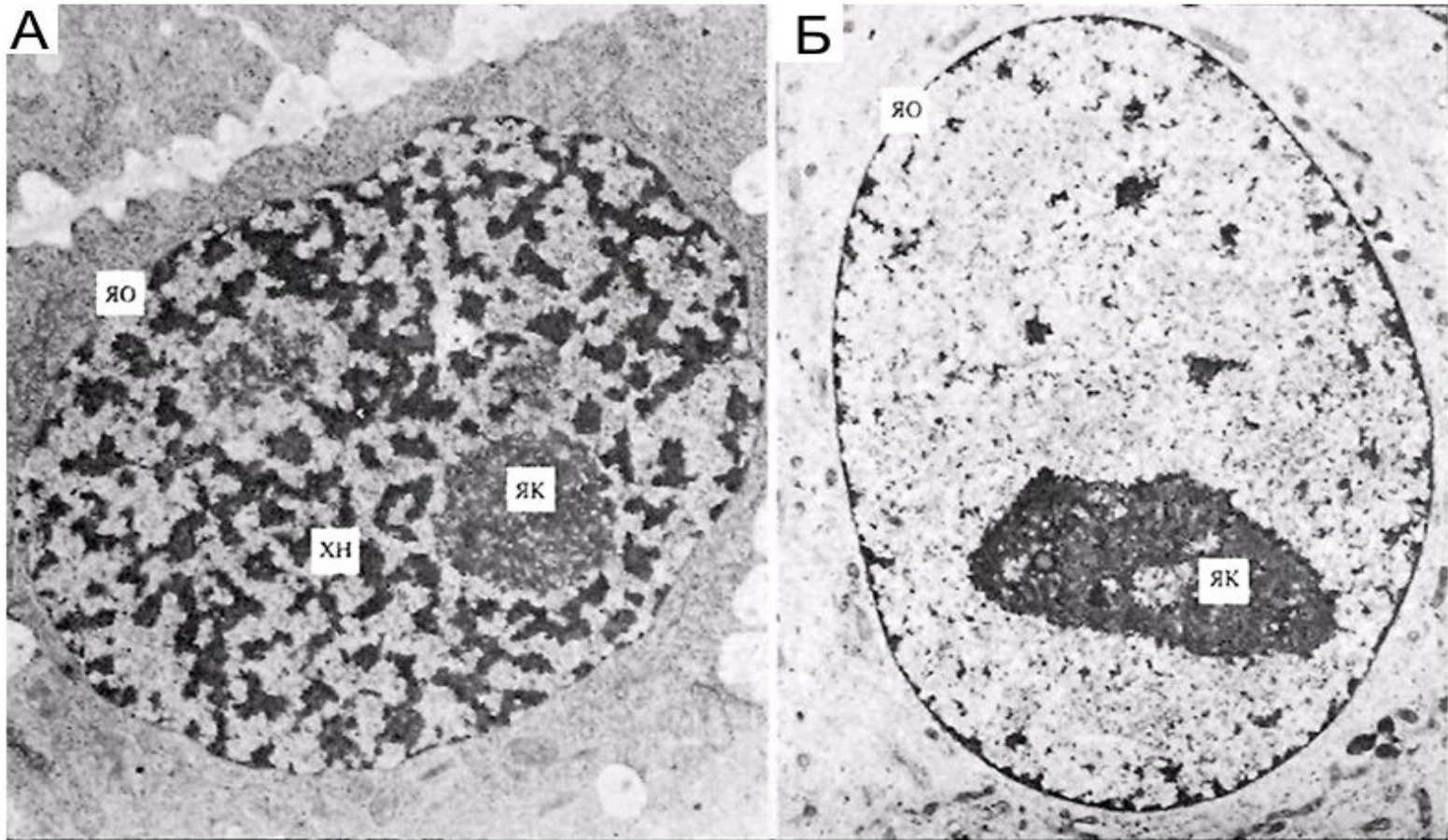
- Различают две разновидности гетерохроматина:

Факультативный гетерохроматин – «необязательный» – содержит смысловую (генную) ДНК, но не активную в данный момент или в данном типе клеток. При необходимости факультативный гетерохроматин может перейти в эухроматин.

Конститутивный гетерохроматин – «обязательный, постоянный» – содержит сателлитную ДНК – не кодирующая, «бессмысленная», избыточная ДНК генома эукариот. Никогда не переходит в состояние эухроматина.



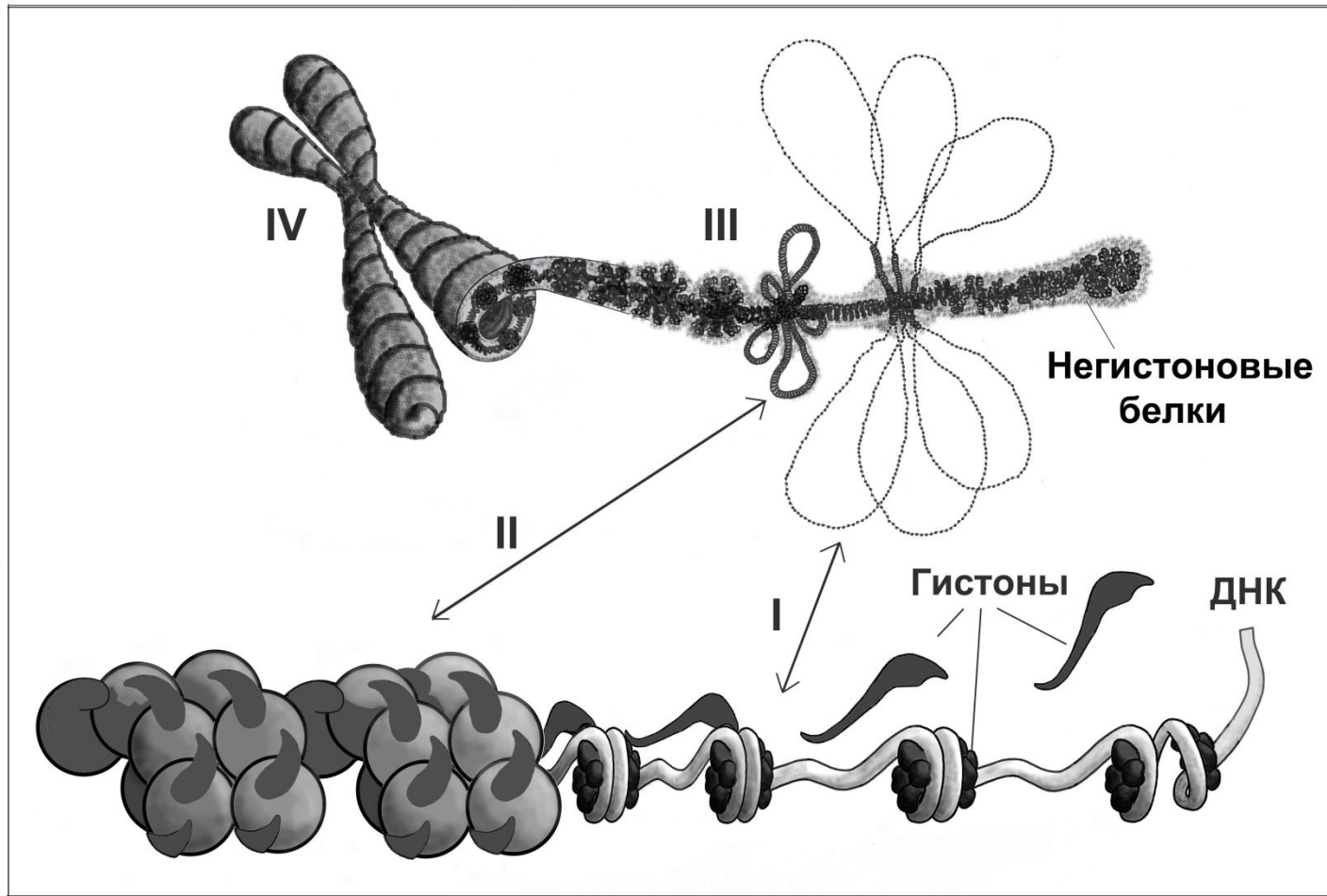
- В электронном микроскопе эухроматин и гетерохроматин хорошо различимы как рыхлые и плотные участки ядра.



Соотношение эухроматина и гетерохроматина различается в разных клетках и указывает на функциональную активность ядра.

ЯО – ядерная оболочка, ХН – хромонема (тяжи гетерохроматина), ЯК – ядрышко.

- **NB: Одна хромосома** – это **одна молекула ДНК**, компактизованная с помощью белков гистонов и матриксинов. В клетках эукариот различают **4 уровня компактизации хроматина**.



- **Нулевой уровень компактизации** – «голая» нить ДНК, свободная от белков, толщина нити = **2 нм**.

- **Первый уровень компактизации – нуклеосомная фибрилла,**

или «бусины на нитке», **Ø 10 нм**.

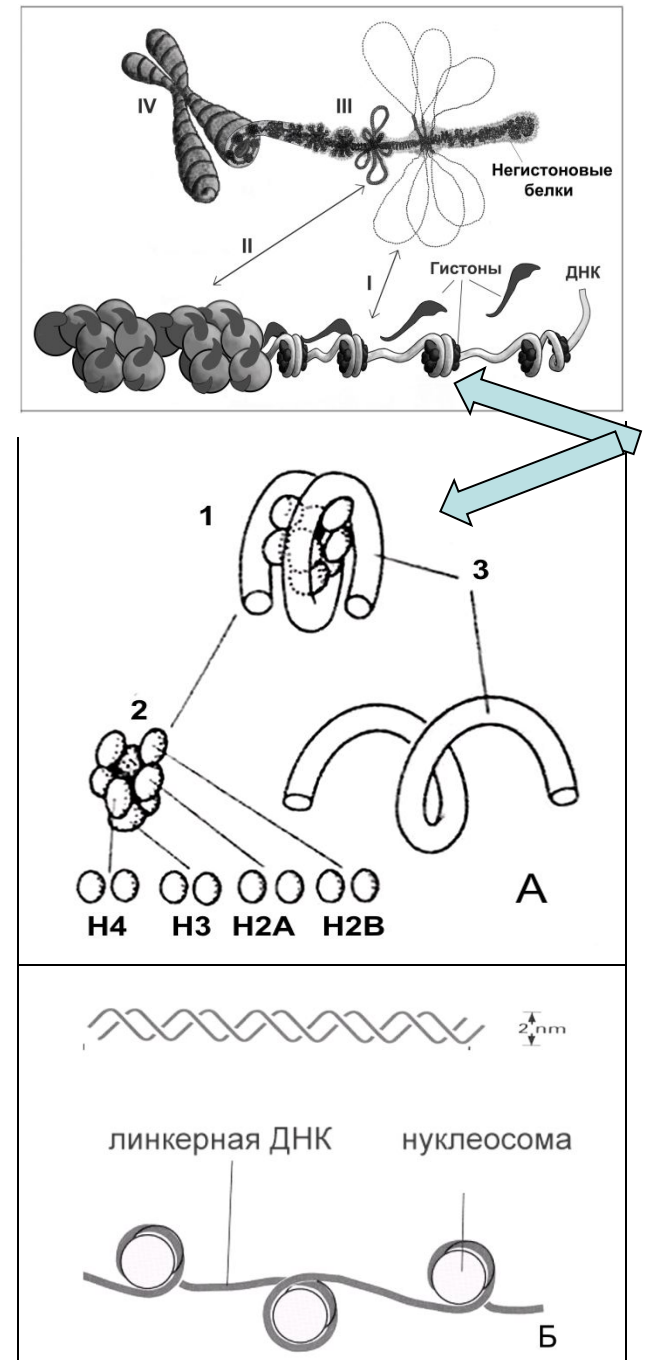
Глобулярные щелочные белки **гистоны** H2A, H2B, H3 и H4, взятые каждый по паре, составляют комплексы по 8 штук – **октамеры**.

Вокруг каждого октамера ДНК образует 1,75 оборота (146 пн).

Октамер с намотанным фрагментом ДНК представляет комплекс в виде бусины – **нуклеосому**.

Между нуклеосомами остаются свободные участки ДНК – **линкеры**.

Так образуется фибрилла толщиной **10 нм**, длина которой по сравнению с «голой» молекулой ДНК уменьшается в 7 раз.

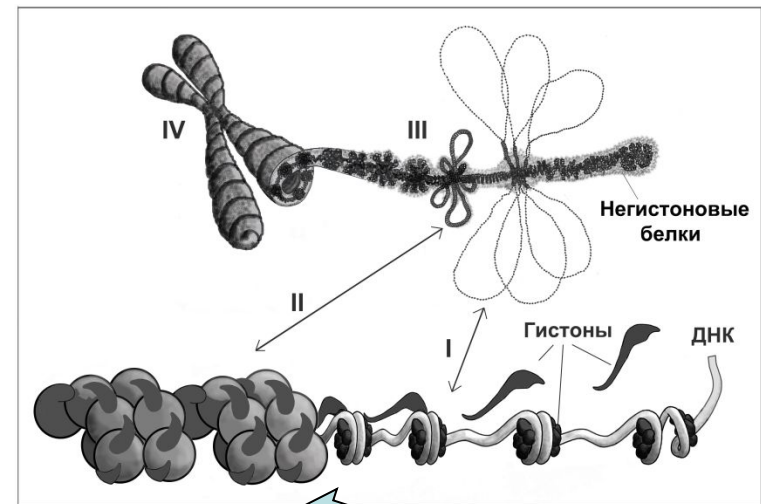


- Второй уровень – нуклеомерная фибрилла Ø 30 нм.

Гистон H1 связывается поверх нуклеосом с линкерными участками ДНК, стягивает и спирализует нуклеосомную нить в более толстую 30 нм-фибриллу.

30 нм-фибрилла устроена либо по типу соленоида (рис. А), либо по типу супербусин – нуклеомеров (рис. Б), включающих 8-10 нуклеосом.

Общее укорочение нуклеопротеидной фибриллы по сравнению с исходной нитью ДНК на втором уровне компактизации хроматина – 40-70 крат.



А

Б

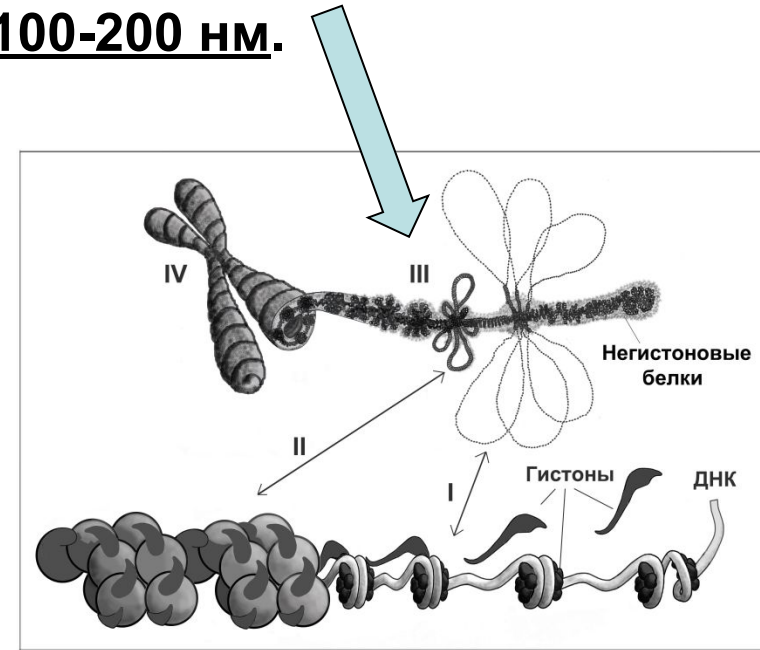
NB: Гистоны – репрессоры ДНК.

2-й уровень компактизации – уже гетерохроматический, не способный к транскрипции!

- Третий уровень компактизации – хромонема – петельно-хромомерная фибрилла Ø 100-200 нм.

С помощью кислых белков **матриксинов** формируются дискретные единицы – **петлевые домены** и их комплексы – **хромомеры**.

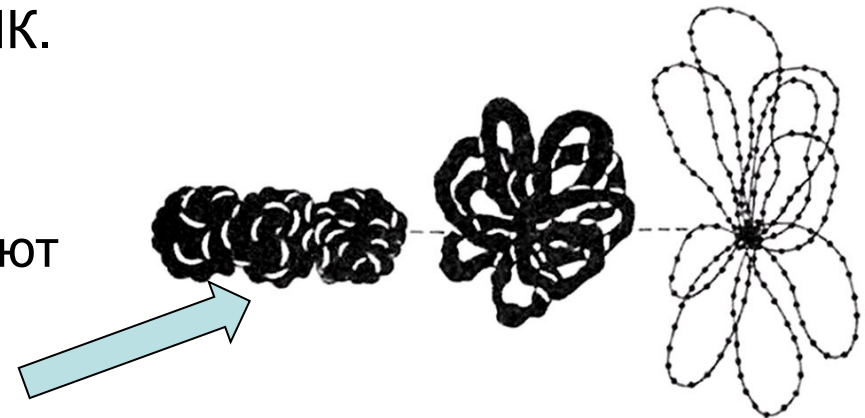
Одна петля соответствует одному или нескольким генам. Основания петель содержат сателлитные последовательности нуклеотидов, которые специфически взаимодействуют с матриксинами – MAR (matrix attachment region), или SAR (scaffold attachment region).



Петли могут быть на 2-м и 1-м уровнях компактизации, а локально – голая ДНК. Так активируется транскрипция генов.

Неактивные хромомеры максимально компактизуются, сближаются и образуют плотный нуклеопротеидный тяж – **хромонему**.

Линейная упаковка ДНК достигает x700.



- Четвертый уровень компактизации – хроматида Ø 1-2 мкм.

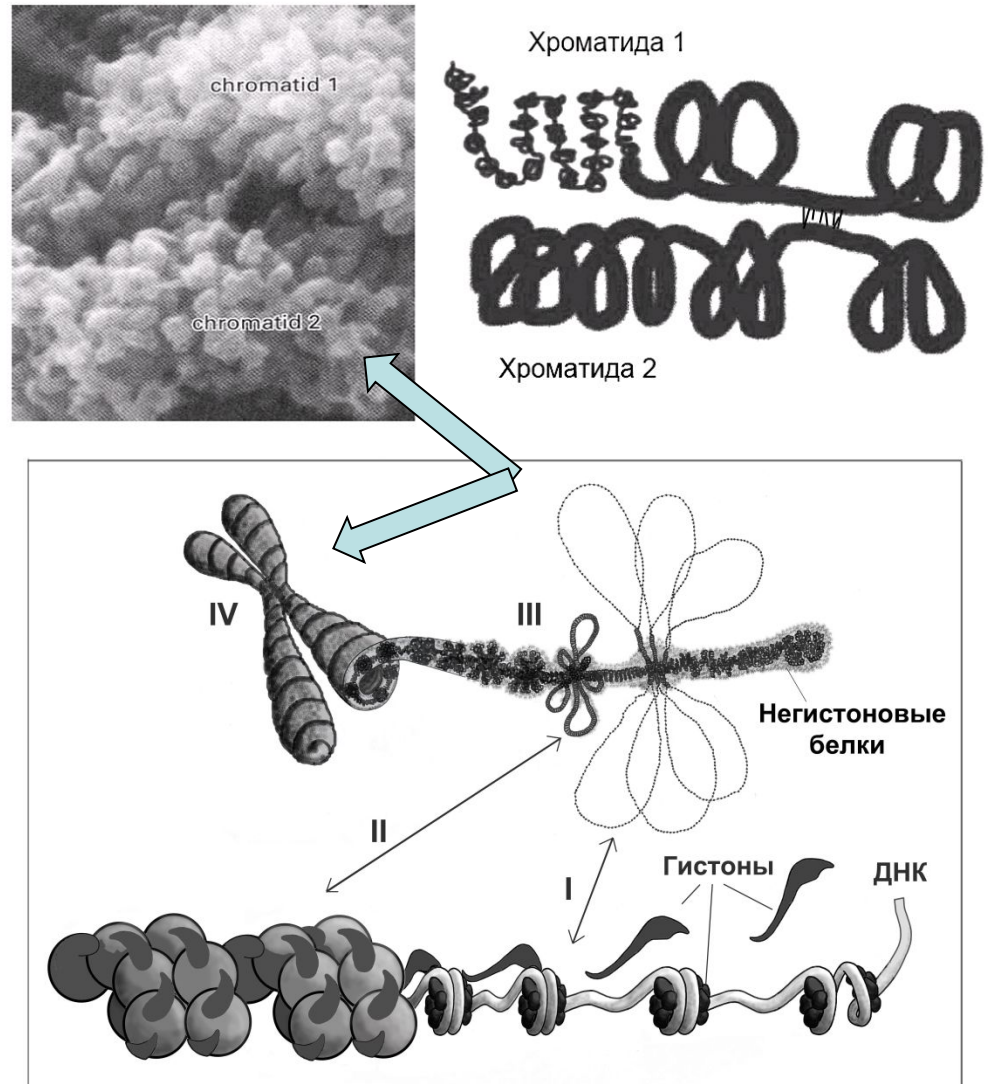
Перед митозом нить ДНК удваивается, петли скручиваются, хромомеры уплотняются и 2 сестринские хромомеры спирализуются в **2 хроматиды**.

Получается бихроматидная **хромосома**.

Хромомерные спирали скреплены белками ядерного матрикса (скэфолд).

Происходит укорочение хромомеры в 10-15 раз, так что общий коэффициент компактизации ДНК в хроматидах достигает $\times 10\,000$.

NB: всякая активность ДНК подавлена.



§3. ХРОМОСОМНЫЙ НАБОР

- Каждый биологический вид имеет свой (видоспецифичный) **хромосомный набор**.
- Морфологическая характеристика хромосомного набора – **кариотип**.
- Графическое изображение кариотипа – **идиограмма**.

Диплоидные ($2n$) хромосомные наборы:

- 1 – 22 хромосомы жабы *Bufo arenarum*;
- 2 – 140 хромосом ящерицы *Tupinambis teguixin*;
- 3 – 12 хромосом чернушки *Nigella orientalis* (сем. лютиковые);
- 4 – 208 хромосом камчатского краба *Paralithodes camtschatica*;
- 5 – 46 хромосом человека *Homo sapiens*;
- 6 – 23 хромосомы прямокрылого насекомого *Chromacris miles*;
- 7 – 8 хромосом сложноцветного растения *Hypochoeris tweedie*.

NB: Все рисунки – при одном увеличении.



При описании кариотипа используют следующие признаки:

1. Число хромосом.

$2n$ у разных видов варьирует от 2 (аскарида) до 1000-1600.
Наиболее типичные значения $2n = 10-50$ ($n = 5-25$). У человека $2n = 46$.

2. Размер хромосом.

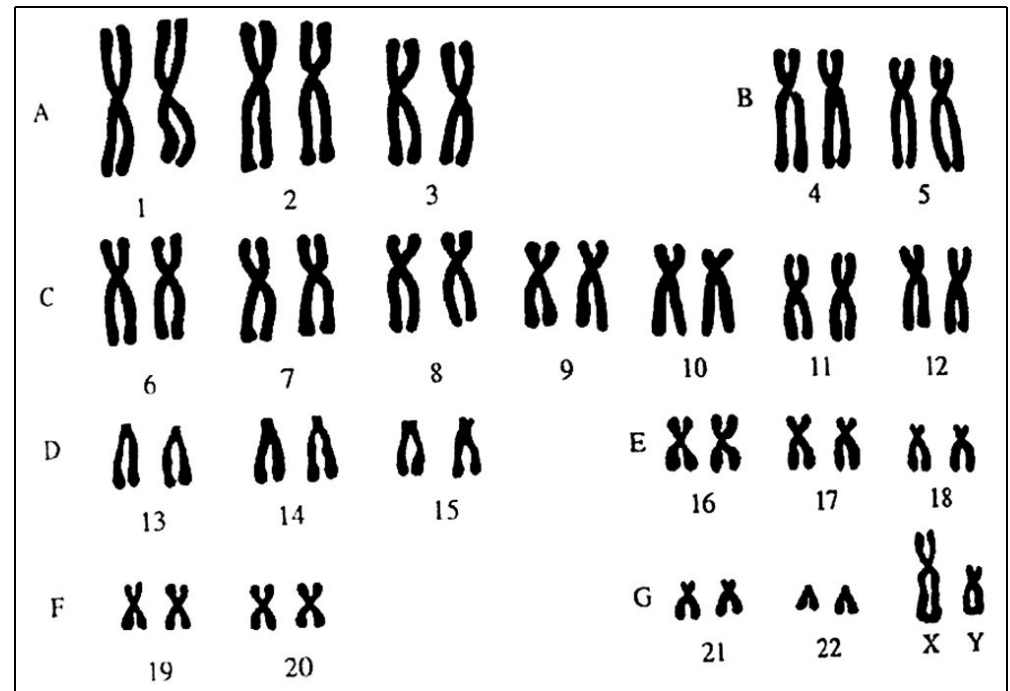
Длина хромосом варьирует от 0,2 мкм (дрожжи) до 50 мкм (лилейные).
У человека длина хромосом от 10 мкм (№ 1) до 2-3 мкм (№ 22).

3. Специфика половых хромосом.

XX – гомогаметный пол, дает гаметы одного вида – AX.

XY (или **XO**) – гетерогаметный пол, дает гаметы с разными половыми хромосомами – AX и AY (или AX и AO – некоторые насекомые, нематоды).

У человека гомогаметный женский пол, XX;
гетерогаметный – мужской, XY.

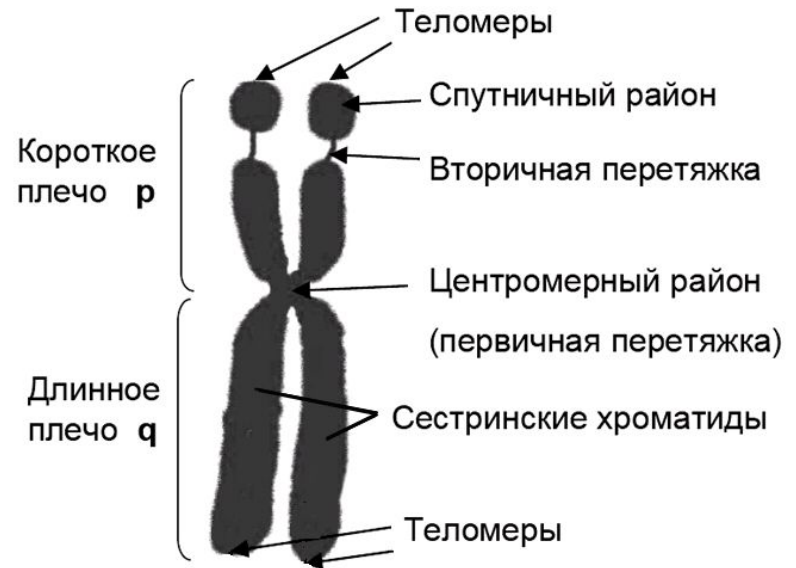


Кариотип человека (мужчины)

4. Форма хромосом.

В метафазной хромосоме различаются:

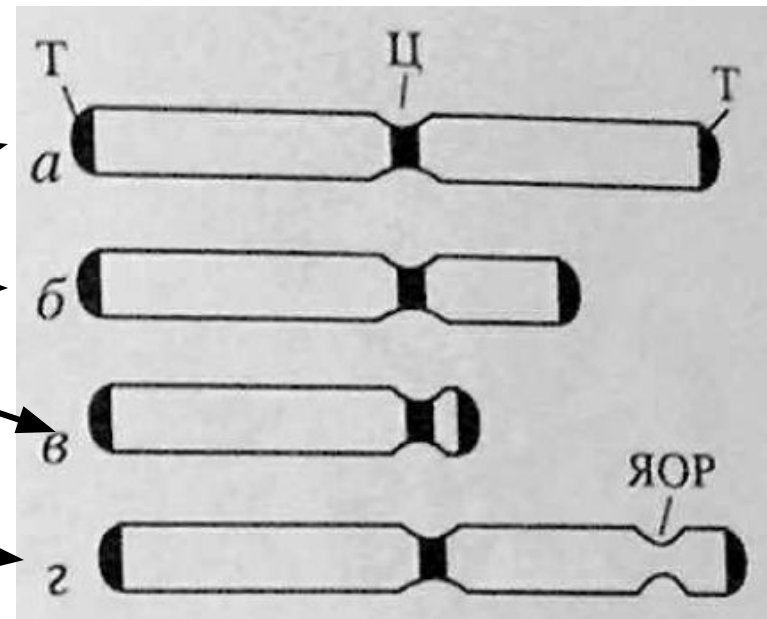
- Сестринские хроматиды,
- Первичная (центральная) перетяжка – центромер,
- Вторичная перетяжка, спутник (редко),
- Плечи,
- Теломеры.



Измеряют **центромерный индекс (ЦИ)** –
доля малого плеча (%)
в общей длине хромосомы.

Различают хромосомы:

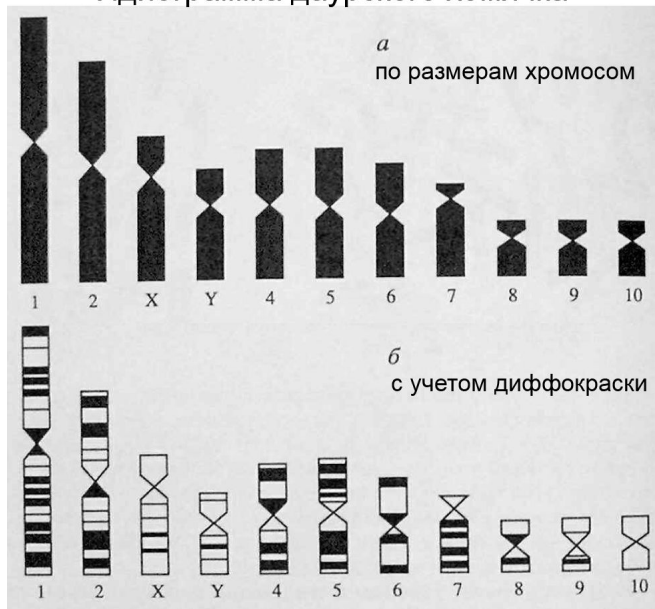
- а) **метацентрические** (ЦИ $\approx 50\%$)
- б) **субметацентрические** (ЦИ $\approx 30\%$)
- в) **акро(тело)центрические** (ЦИ $\approx 1-5\%$)
- г) **спутничные.**



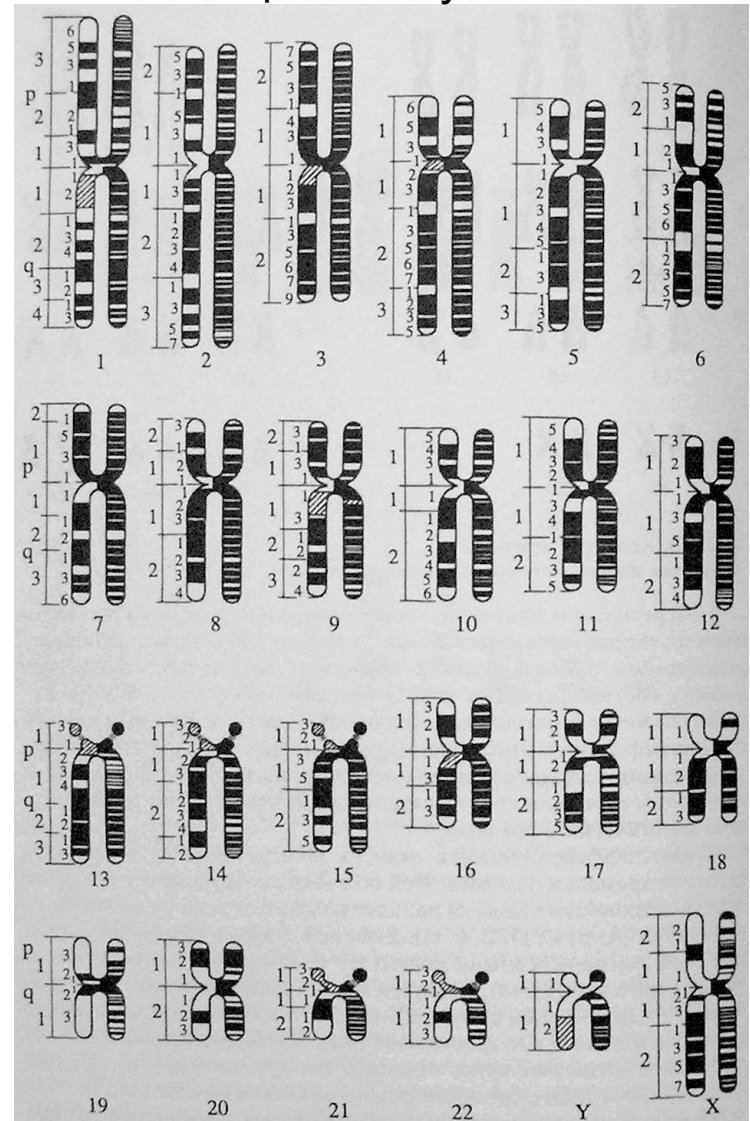
5. Дифференциальная окраска хромосом.

При специальных окрасках выявляются поперечные полосы, которые соответствуют разным фракциям ДНК: сателлитные (АТ-богатые), центромерные, ядрышковые и пр.

Идиограмма даурского хомячка



Идиограмма мужчины

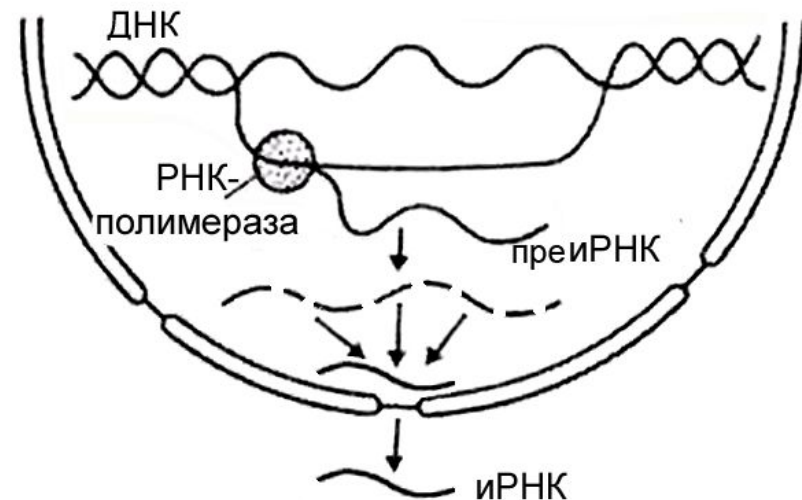


NB: существует индивидуальный полиморфизм хромосом как отражение внутривидовой генетической изменчивости.

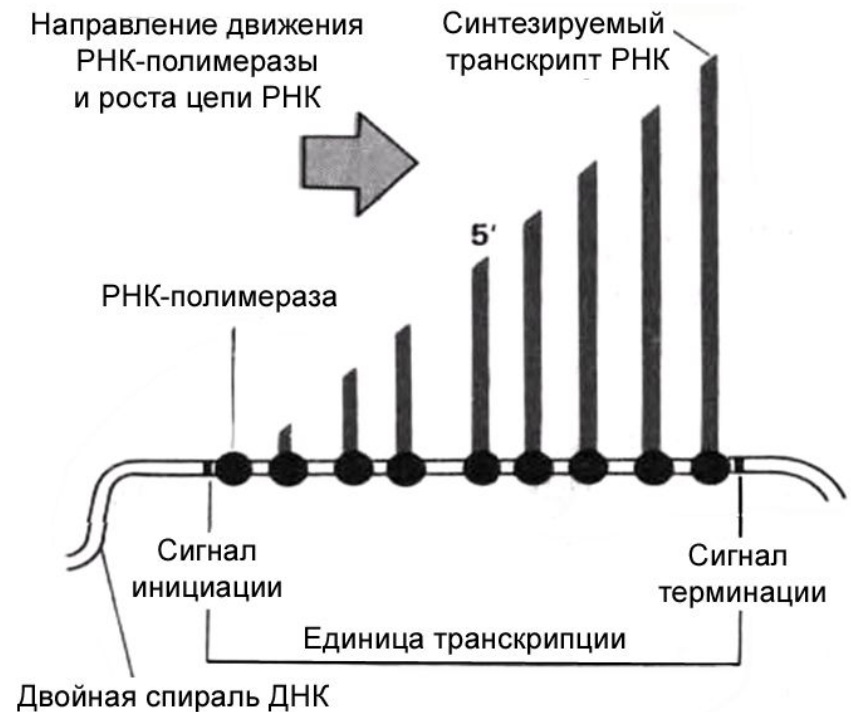
Значение кариотипирования в кариосистематике, популяционной генетике, медицинской генетике.

§4. ТРАНСКРИПЦИОННАЯ АКТИВНОСТЬ ХРОМАТИНА

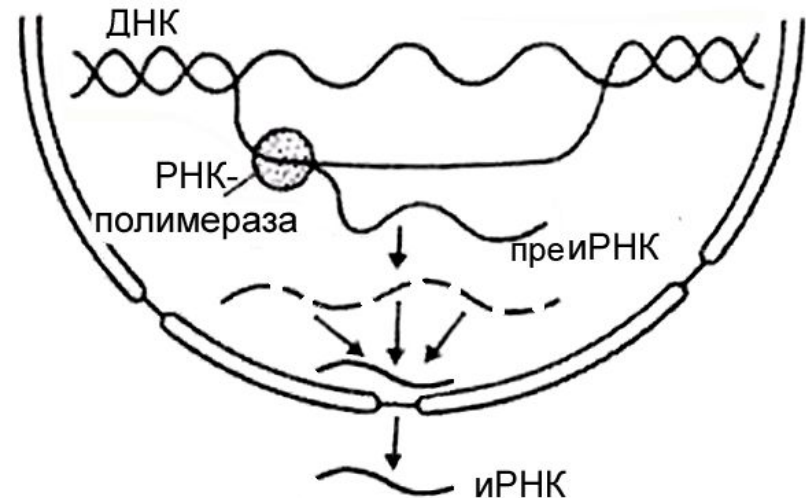
- ДНК хроматина содержит гены всех мРНК и тРНК (гены рРНК находятся в ядрышке – это отдельный вопрос).
- Гены распределены по всем хромосомам, между блоками сатДНК.
- Гены мРНК, как правило, уникальные (однокопийные); но некоторые имеют 5-10-20 повторов (например гены, кодирующие гистоны).
- Транскрипцию обеспечивают ферменты – РНК-полимеразы:
РНК-полимераза I синтезирует рРНК,
РНК-полимераза II – все виды мРНК,
РНК-полимераза III – различные тРНК.



- Активный ген транскрибируется одновременно несколькими молекулами РНК-полимеразы, что резко ускоряет синтез данного вида РНК в ядре.
- По ходу транскрипции (слева направо) видны растущие цепи РНК-транскриптов (пре-РНК).
- Транскрипция происходит в одном направлении.
- Ген (единица транскрипции) ограничен специальными участками ДНК (последовательностями Н-тидов) – сигналом инициации и сигналом терминации, которые распознаются РНК-полимеразой.

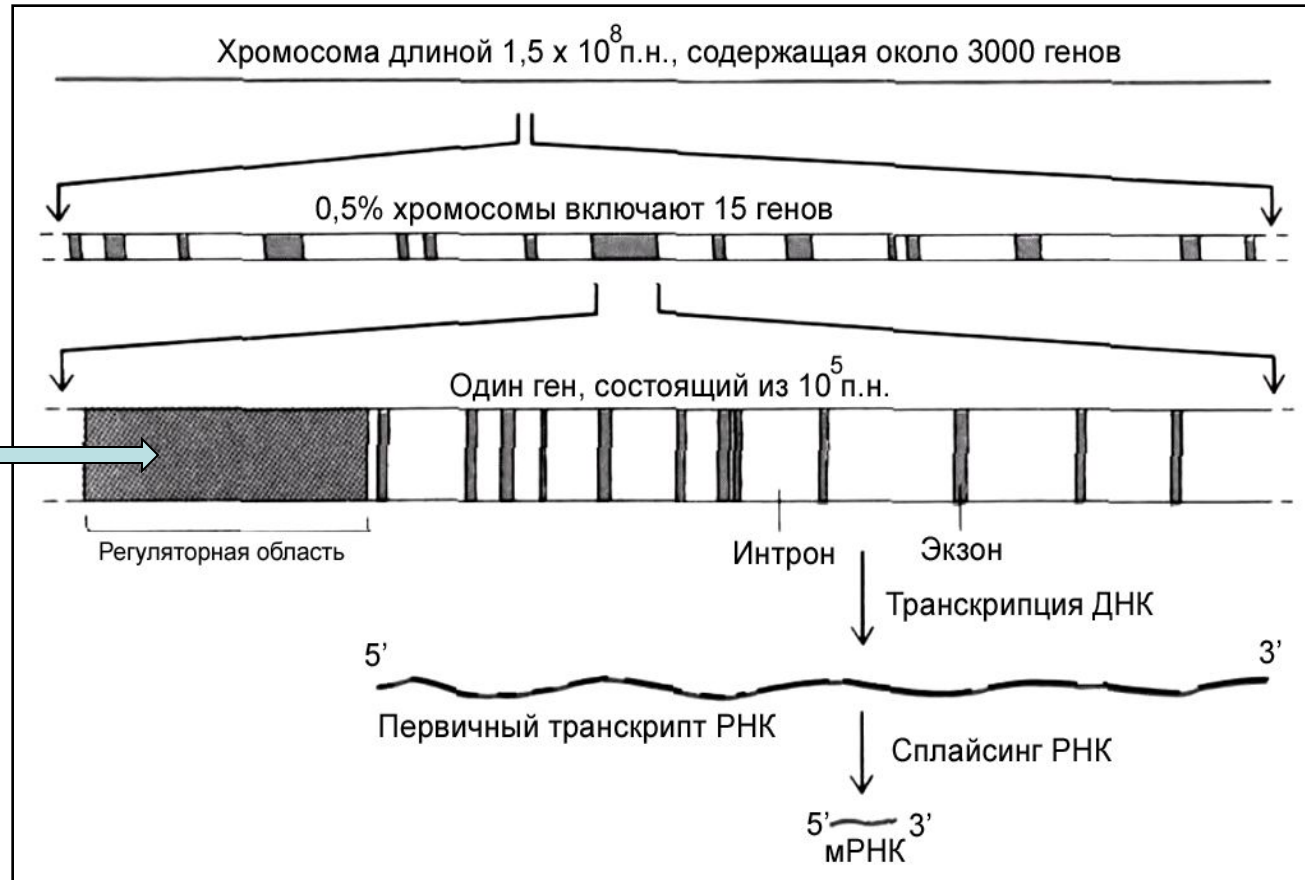


- У эукариот генная ДНК составляет лишь часть генома (у человека $\approx 30\%$).
- Сами гены также не однородны. Гены мРНК, как правило, включают кодирующие последовательности — **ЭКЗОНЫ** — и разделяющие их некодирующие последовательности — **интроны**.
- Первичный транскрипт (пре-РНК) подвергается **процессингу** (англ. *processing* — переработка, созревание) — посттранскрипционным изменениям.
- Важнейшая часть процессинга матричных форм РНК — **сплайсинг** (от англ. *splice* — сращивание) — вырезание интронов и сращивание экзонов.
- В итоге зрелая молекула мРНК получается намного короче, чем её пре-РНК (всего лишь 10-30 %).



Типичная экзон-интронная организация генов, их транскрипция и процессинг, включающий процедуру сплайсинга

- В геноме млекопитающих и человека количество некодирующей ДНК достигает до 90 %. Кроме того, в каждом гене имеются регуляторные последовательности ДНК, с которыми связываются регуляторные белки, контролирующие синтез РНК.



- NB:** экзон-интронная организация генов типична для эукариот, которые, вероятно, унаследовали ее от архей.

В геномах настоящих бактерий и вирусов интронов нет.

Размер некоторых генов человека, производимых ими мРНК
(в тысячах нуклеотидов) и число интронов в этих генах

Белок	Размер гена	Размер мРНК	Число интронов
β-глобин	1,5	0,6	2
Инсулин	1,7	0,4	2
Протеинкиназа С	11	1,4	7
Альбумин	25	2,1	14
Каталаза	34	1,6	12
Рецептор ЛНП	45	5,5	17
Фактор VIII	186	9	25
Тиреоглобулин	300	8,7	36
Дистрофин	Более 2000	17	Более 50

- **Молекулярные механизмы процессинга и сплайсинга:**

- По мере синтеза и роста молекула пре-РНК (гяРНК) наматывается на глобулярные белковые частицы – **информоферы**.

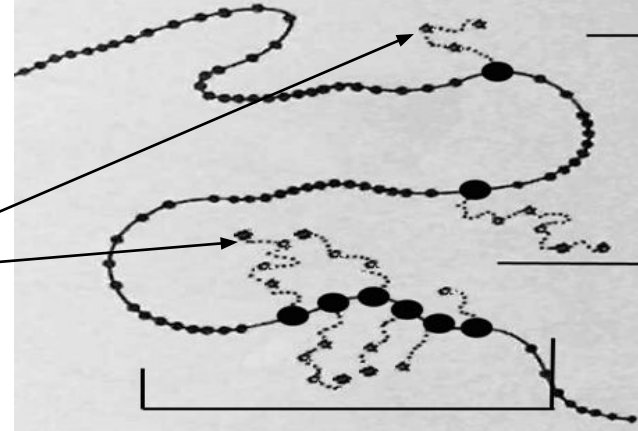
Информоферы различают границы между экзонами и интронами и связываются лишь с экзонами.

- Интронные участки РНК между информоферами подвергаются вырезанию с помощью специальных РНП комплексов – **сплайсосом**.

- Это видно в электронный микроскоп как **интерхроматиновые** и **перихроматиновые гранулы и нити**.

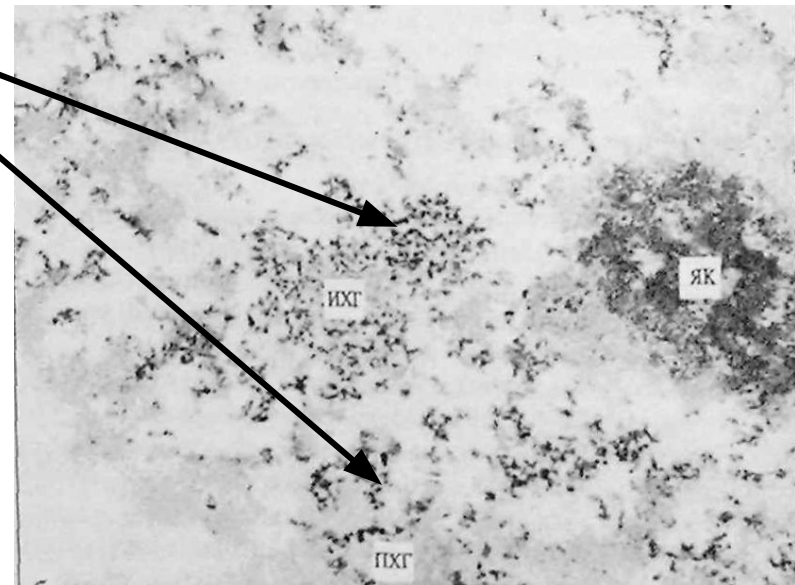
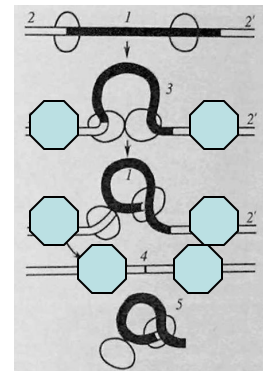
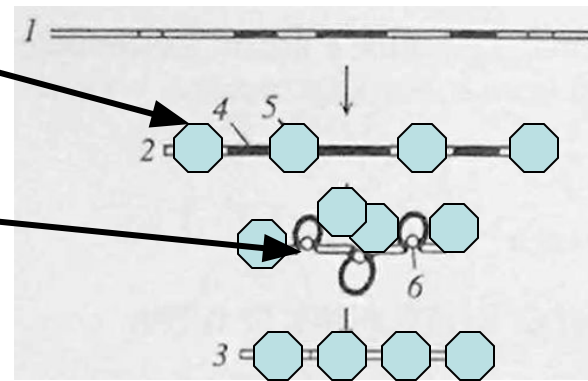
- (Далее зрелая мРНК выходит из ядра в цитоплазму, теряя по пути белки информофер.

В ядерной поре РНК «переодевается»: белки информофер остаются в ядре, а в цитоплазме мРНК покрывается новыми белками, образуя **информосому** – форму хранения и готовности к трансляции.)



Слабая
транскрип-
ция

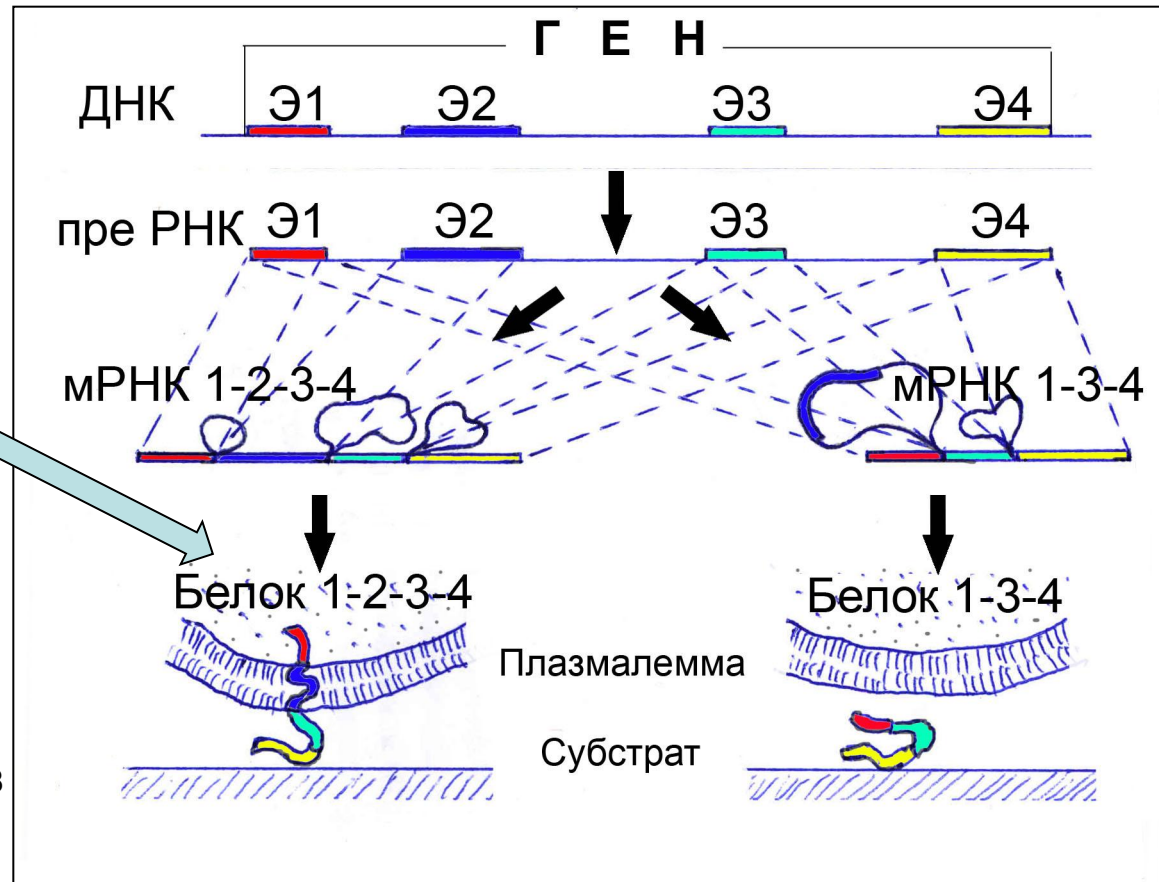
Интенсивная
транскрипция



- Существует также **альтернативный сплайсинг**, когда из одинаковых молекул пре-РНК в качестве интронов вырезаются различные участки РНК, в т.ч. экзоны, и получаются разные по длине и содержанию мРНК.

В итоге с одного гена образуются частично различающиеся белки, например мембранная и внеклеточная формы фибронектина.

(Лимфоциты продуцируют миллионы разновидностей **антител (иммуноглобулинов)** - белков, специфичных к чужеродным **антигенам**. Такое разнообразие специфичных белков образуется в результате альтернативного сплайсинга из немногих исходных генов.)



- Таким образом, старое правило «один ген – один белок» не верно. **Один ген может служить матрицей для синтеза нескольких белков.** Альтернативный сплайсинг резко увеличивает информационную емкость генома, особенно у вирусов.

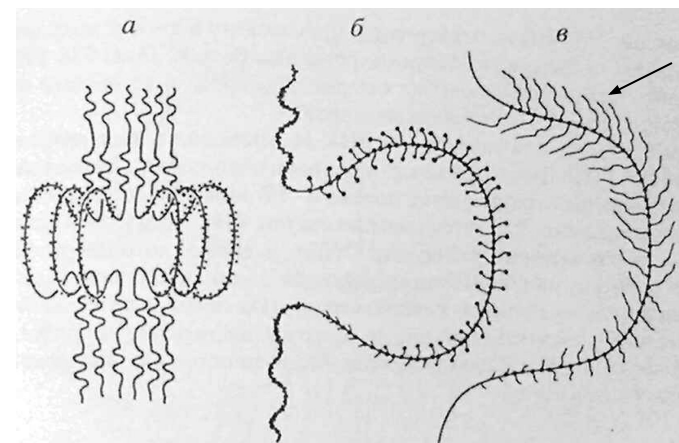
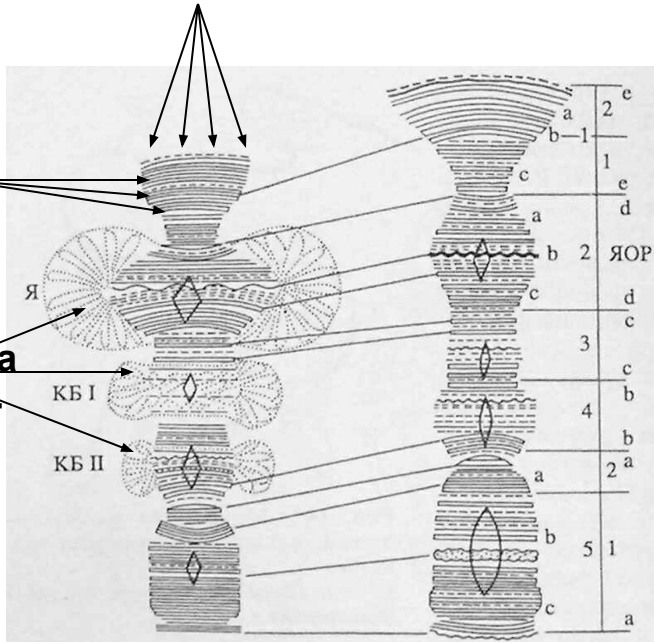
Модели изучения транскрипции –

политенные хромосомы диптер

512-1024 хромонем

Диски
(хромомеры)

Пуфы (кольца
Бальбиани) –
множество
петлевых
доменов



Елочка
транскрипции
в пуфе на
одной из
петель

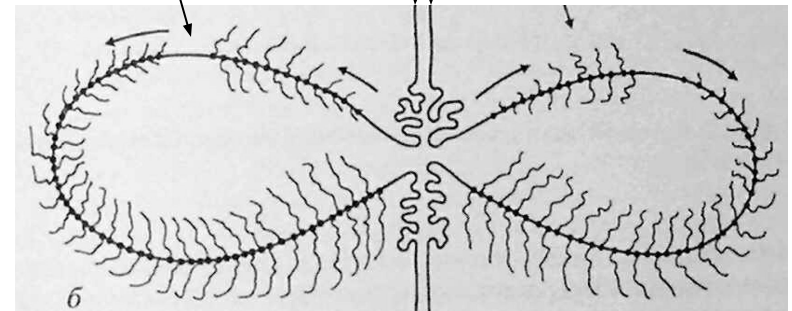
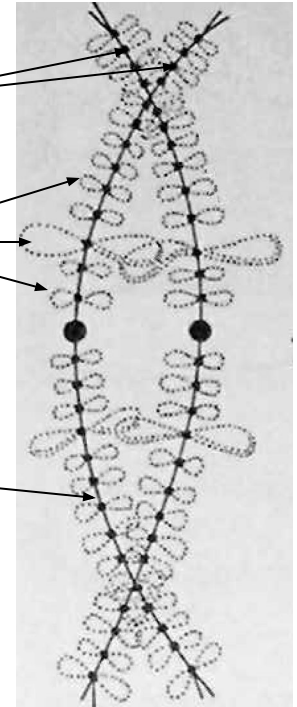
хромосомы-ламповые щетки в мейотических ооцитах

Конъюгирующие
гомологичные
хромосомы с 2 хиазмами

Петлевые домены

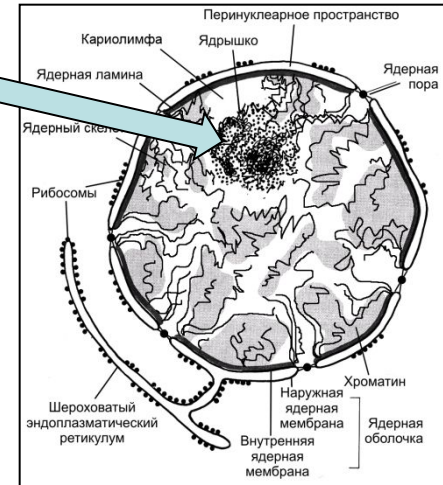
В каждой хромосоме
содержится по
2 хромонемы
(после репликации ДНК)

Петлевой домен
с елочками
транскрипции

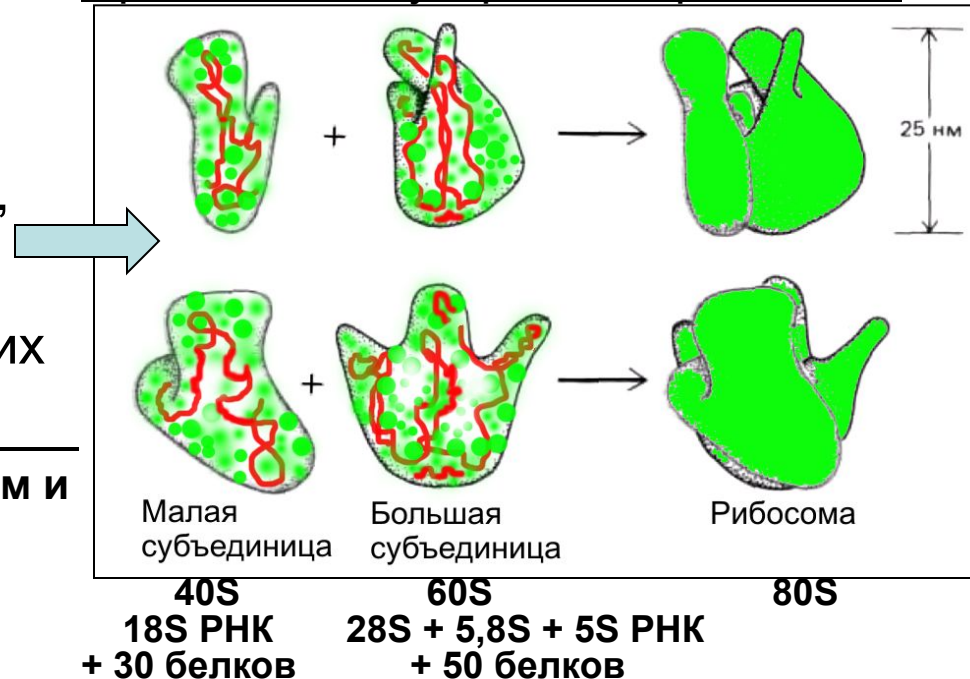


§ 5. СТРУКТУРА И ФУНКЦИИ ЯДРЫШКА

- **Ядрышко** – часть хроматина, специализированная на синтез **рибосомной РНК (рРНК)** и производство **рибосом**.
- Для понимания структуры и функции ядрышка надо знать, **что такое рибосомы**.
- **Рибосомы** – органеллы (надмолекулярные комплексы), производящие синтез всех клеточных белков с участием мРНК и тРНК (см. ЦДМБ).
- Рибосома состоит из 2 субчастиц, в которых **рРНК выполняет роль структурной основы**, организуя правильное расположение рабочих рибосомных белков.
- Косвенным показателем массы рибосом и макромолекул являются единицы Сведберга (S), которыми измеряется скорость их осаждения в центрифуге.



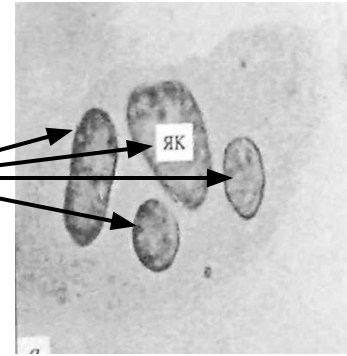
Организация эукариотной рибосомы



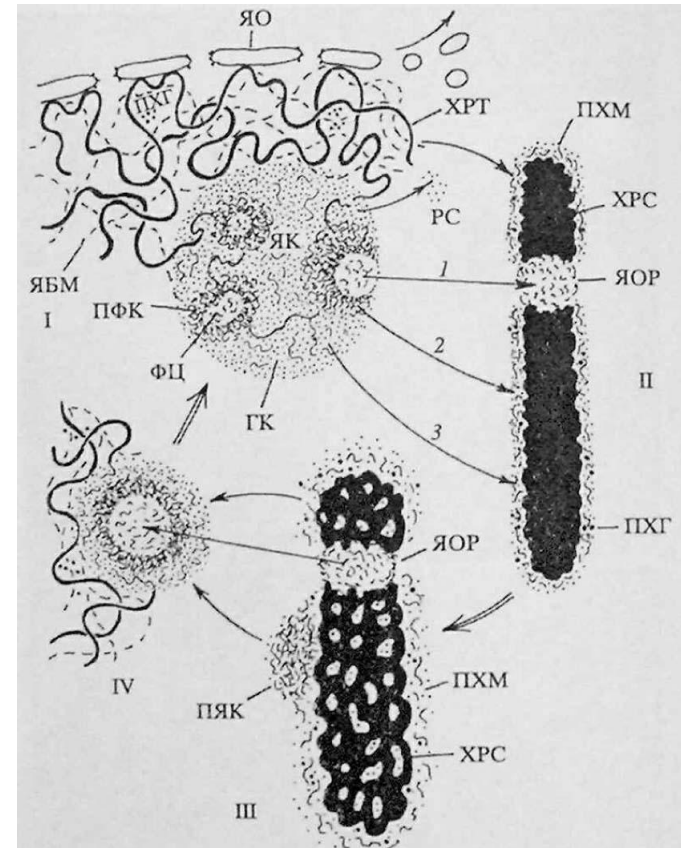
- Ядрышки в световом микроскопе:

1 ядрышко в ядре нервной клетки человека. Окраска гематоксилином.

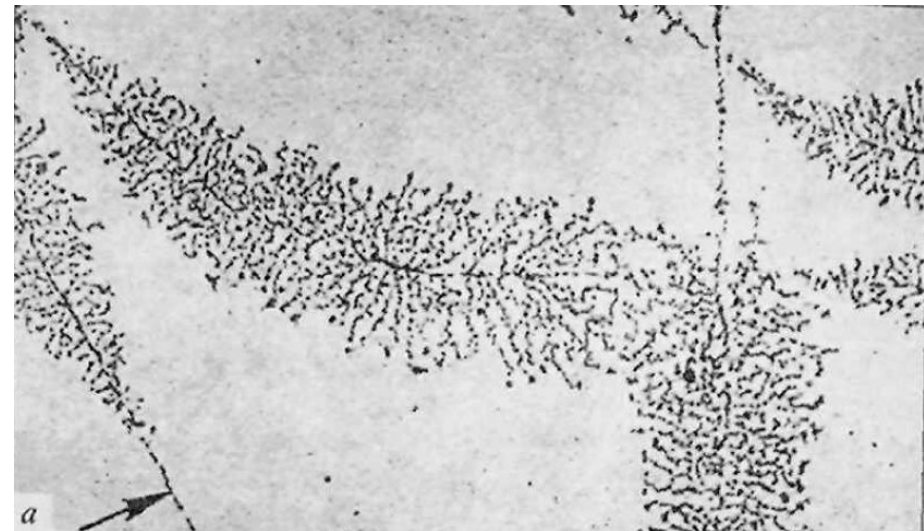
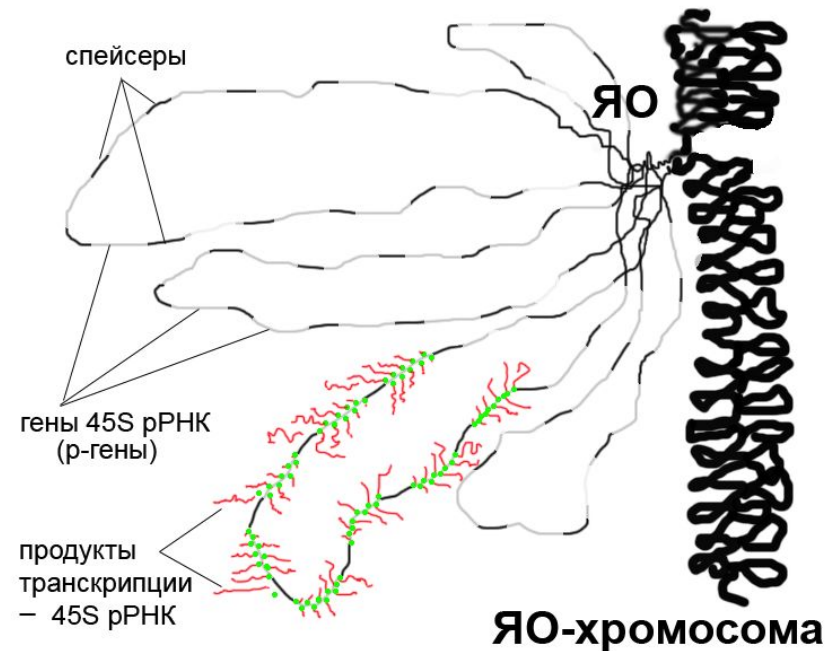
4 ядрышка в ядре клетки эндосперма пшеницы. Окраска AgNO_3 .



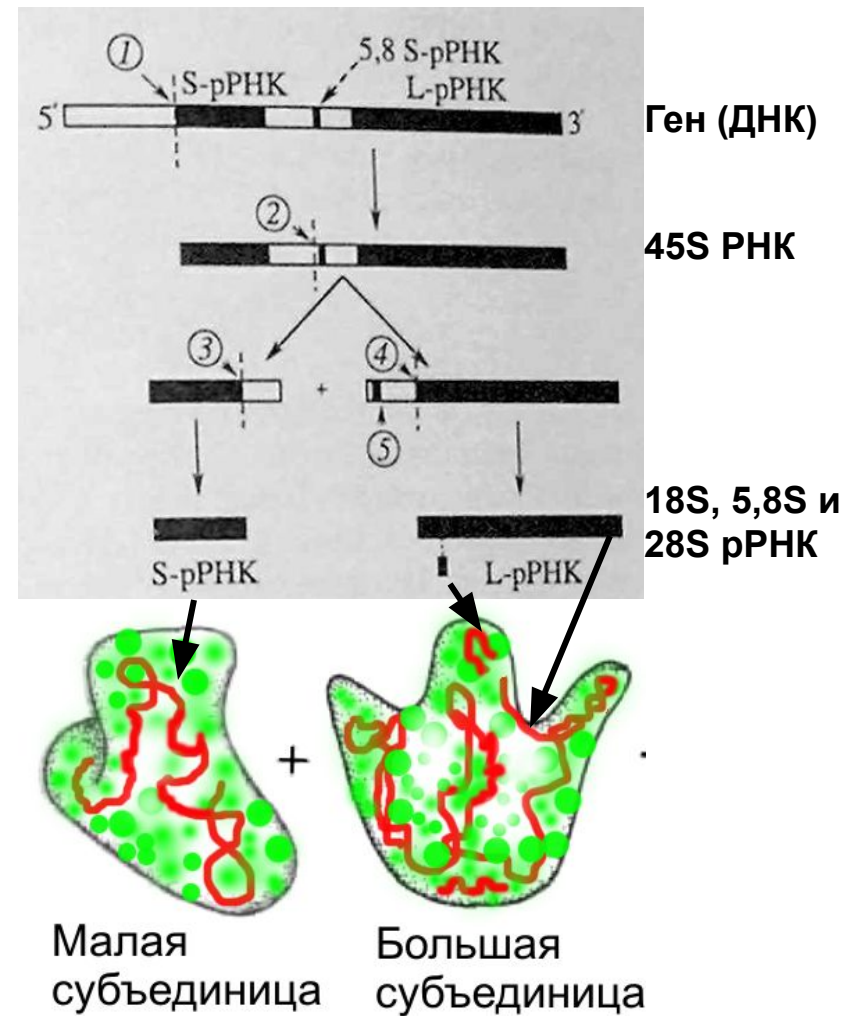
- Ядрышко – формируется в ранней интерфазе (после деления клетки) как производное от **ядрышкообразующих хромосом**, которые содержат группы генов для синтеза рРНК – рибосомные гены, р-гены, рДНК.
- Р-гены собраны в локальные группы – ядрышковые организаторы.
- Соответствующие участки хромосом обозначаются как ядрышкообразующие районы – ЯОР, или NOR.



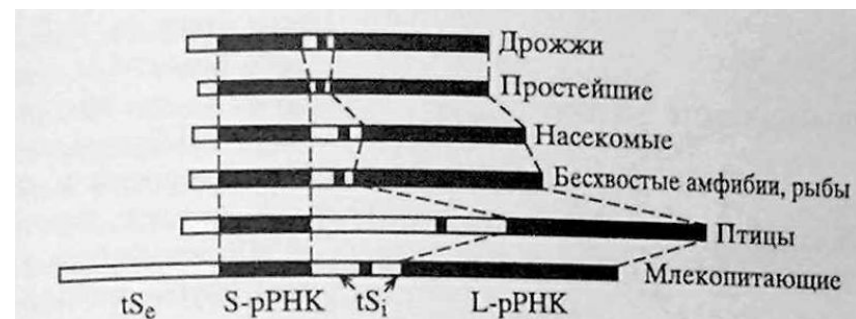
- **Ядрышковый организатор** представляет собой непрерывную цепь из 100 – 500 одинаковых генов **45S рРНК**, разделенных нетранскрибируемыми спейсерами.
- Активированные и работающие гены видны как типичные ёлочки транскрипции. Ось ёлочки – молекула ДНК (ген); веточки – синтезируемые молекулы 45S РНК – предшественники рРНК.
- Первичные транскрипты – молекулы 45S рРНК – в дальнейшем подвергнутся процессингу с разрезанием на более мелкие фрагменты.



- **Процессинг 45S РНК** ведет к удалению интронов и освобождению экзонов, т.е. к образованию **28S, 18S и 5,8S** молекул рРНК, необходимых для формирования рибосом (Фрагмент 5S включается из другого места, синтезируется на хр. № 1).
- Вместе с белками, которые подходят из цитоплазмы, полученные фрагменты рРНК формируют малые и большие субъединицы рибосом.
- **Химический состав ядрышек:**
- **Белки** – 70-80 %,
- **РНК** – 5-15 %,
- **ДНК** – 2-10 %.



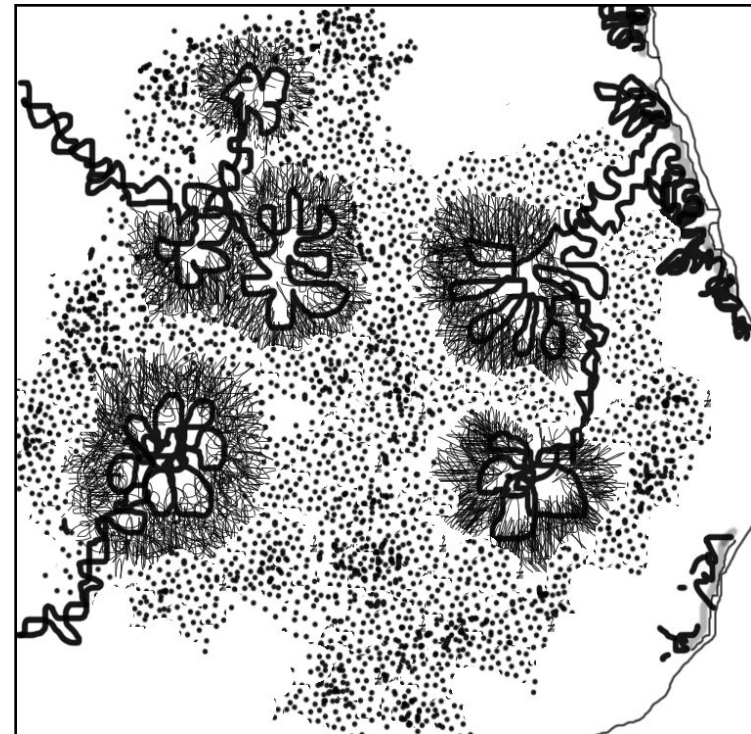
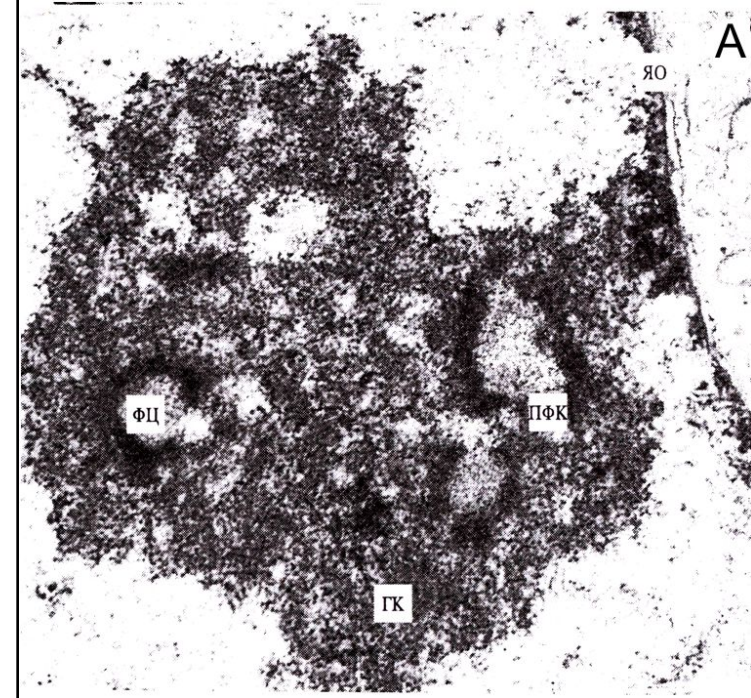
NB: ген 45S рРНК очень консервативный, древний и мало изменился в эволюции эукариот. Кодированные экзонные области (28S, 18S, 5,8S) вообще не менялись. Различия появлялись по интронам.



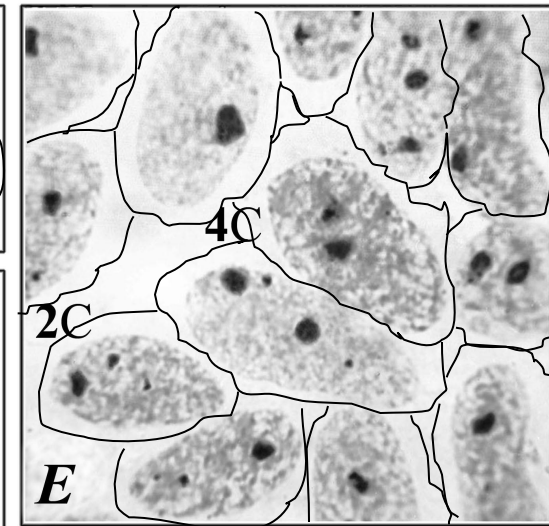
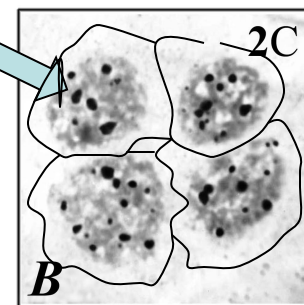
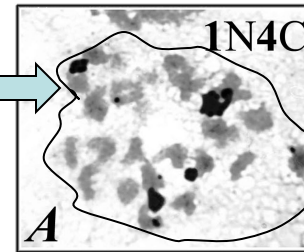
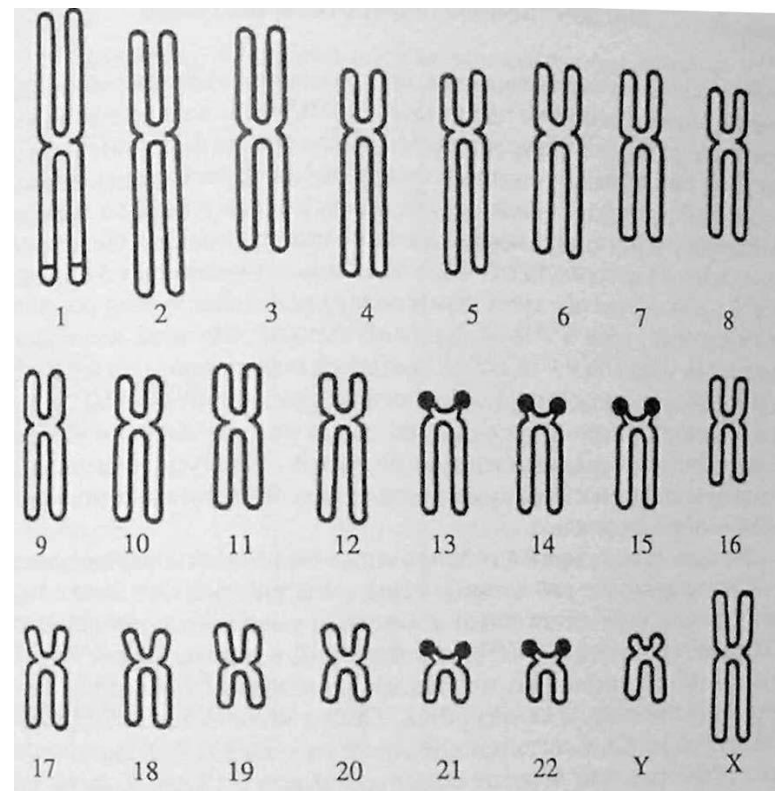
- **Ультраструктура ядрышка** характеризует его как активный хромомер с множеством петлевых доменов, продуктами транскрипции и процессинга рРНК и готовыми субчастицами рибосом.

Морфологически в ядрышке различают:

- фибриллярные центры (ФЦ) – нити ДНК, содержащие гены рРНК, но не активные в данный момент;
- плотный фибриллярный компонент (ПФК) – активные нити ДНК и масса растущих на них и созревающих цепей рРНК, а также ассоциированные с ними белки;
- гранулярный компонент (ГК) – образован большим количеством готовых рибосомных субчастиц.
- Вокруг ядрышка, как правило, имеется околяядрышковый гетерохроматин (конститутивный), с помощью которого ядрышко прикрепляется к ядерной оболочке или к ядерному скелету.

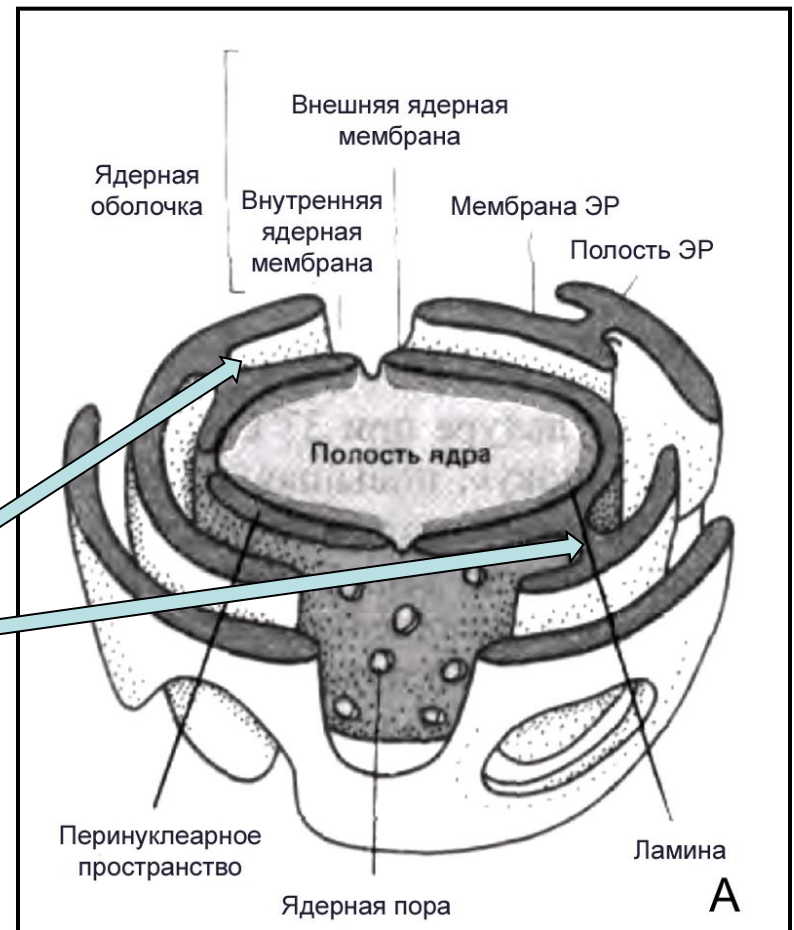


- Число ядрышкообразующих хромосом видоспецифично и составляет одну из характеристик кариотипа данного вида.
- В гаплоидном ($1n$) хромосомном наборе человека имеется 5 хромосом, содержащих ЯОР: №№ 13, 14, 15, 21, 22. 
(Соответственно, в диплоидном наборе будет 10 ЯОР-хромосом)
- В гаплоидном наборе хромосом улитки *Succinea lauta* во время мейоза выявляется 8 хромосом, содержащих ЯОР разного размера. После деления клеток видно много мелких ЯОР – по числу хромосом. Позднее, в зрелых клетках (рис. E), ЯОР сближаются и сливаются в 1-2 крупных ядрышка. Окраска AgNO_3 .

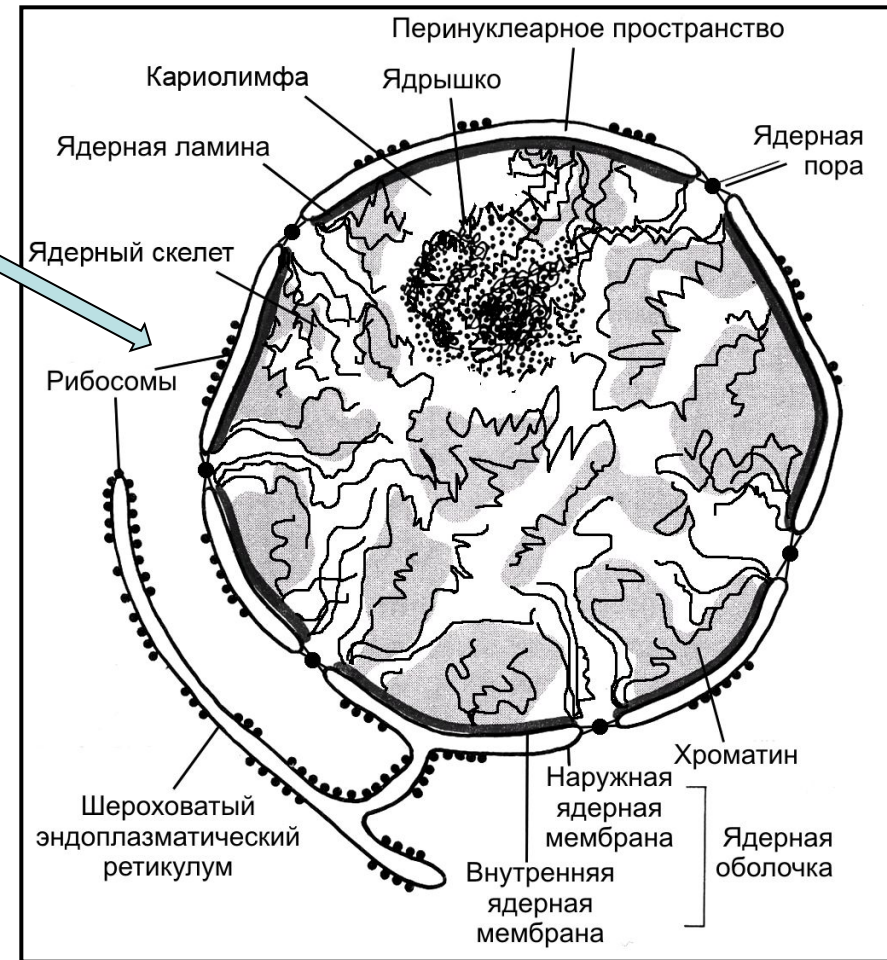


§ 6. ЯДЕРНАЯ ОБОЛОЧКА, МАТРИКС И ЯДЕРНО-ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ

- Ядерная оболочка обрамляет ядро эукариотной клетки.
Нуклеоид прокариот оболочки не имеет.
- Оболочка ядра является центральной частью эндоплазматической сети, или ретикулума (ЭПС, ЭПР, ЭР), поэтому она образована двумя мембранами – внутренней и наружной, разделенными перинуклеарным пространством.
Наружная мембрана переходит непосредственно в мембрану ЭПР, а перинуклеарное пространство сообщается с полостями каналов и цистерн ретикулума.

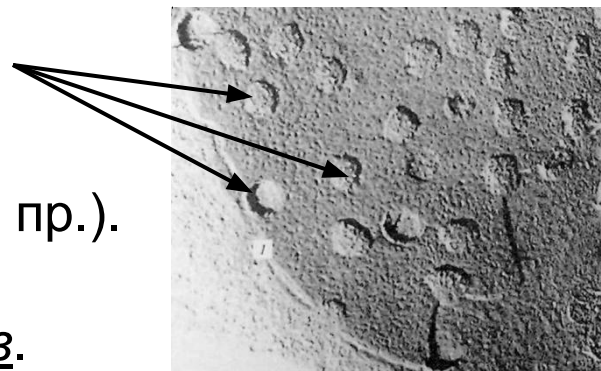


- Наружная ядерная мембрана как часть ЭПР (точнее – её начало) содержит на поверхности рибосомы – как и основной ретикулум.
- Изнутри ядерную оболочку (внутреннюю мембрану) подстилает плотная пластинка – ламина, которая поддерживает ядерную мембрану и контактирует с хромосомами.
- Ламина является компонентом ядерного скелета, или ядерного матрикса, она образована специальными белками ламинами трех типов – А, В и С, которые агрегируют с образованием пласта.
- Внутренний ядерный матрикс представляет собой систему белковых нитей, прикрепленных к ламине, пронизывающих хроматин и ядрышко, формирующих в ядре разветвленную опорную сеть.
- В результате, декомпактизованные хромосомы не перемещиваются, а сохраняют индивидуальные хромосомные территории.

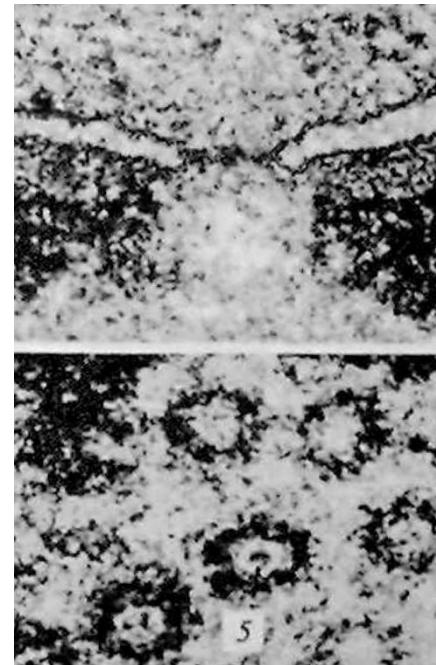


- Ядерный матрикс в контакте с MAR/SAR-последовательностями ДНК участвует в декомпактизации хроматина, а связанные с ним ферменты регулируют репликацию ДНК и транскрипцию.

- Ядерная оболочка имеет многочисленные поровые комплексы для транспорта веществ между ядром и цитоплазмой (мРНК, белки и пр.).
- Ядерная пора – комплекс из >1000 белков нуклеопоринов.
 - центральная белковая глобула играет роль канала (транспортёр),
 - 8 гранул на наружной мембране,
 - два кольца и спицы фиксируют центральную глобулу.
- Все макромолекулы, проходящие через ядерные поры, имеют на переднем конце особую полипептидную последовательность – сигнал ядерного импорта, которая распознается порой. После преодоления поры эта сигнальная последовательность отсоединяется от макромолекулы.



Электронный скан ядерной оболочки



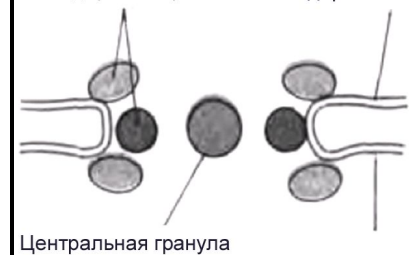
Ядерные поры. Вид в разрезе и в плане. Электронный микроскоп

100 нм



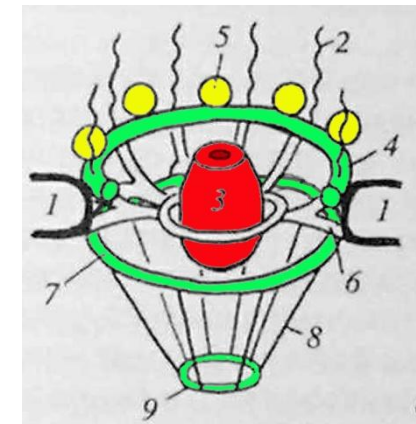
Гранулы комплекса ядерной поры

Внешняя мембрана ядерной оболочки



Центральная гранула

Б



Разные модели строения ядерных пор.