

НЕМЕМБРАННЫЕ ОРГАНЕЛЛЫ:

- ✓ **Элементы цитоскелета
(микротрубочки и микрофиламенты)**
- ✓ **Клеточный центр**
- ✓ **Рибосомы**
- ✓ **Органоиды движения (жгутики и реснички)**



Строение клетки эукариот

Оболочка

Клеточная стенка /гликокаликс

Плазматическая мембрана (плазмалемма)

Цитоплазма

Гиалоплазма. цитозоль/цитогель

Двухмембранные органойды: митохондрии, хлоропласты

Вакуолярная система: ЭПС, комплекс Гольджи, лизосомы, вакуоли

Немембранные: клеточный центр, рибосомы, микрофиламенты, реснички и жгутики, клеточные включения

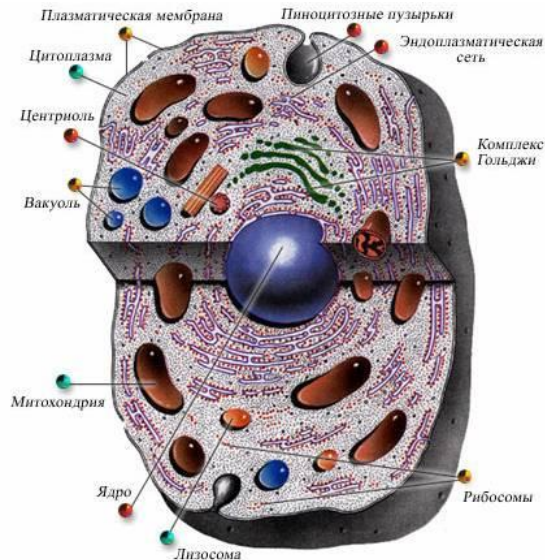
Ядро

Ядерная оболочка

Ядерный сок (кариоплазма, нуклеоплазма)

Хромосомы

Ядрышко



ЦИТОСКЕЛЕТ – ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА КЛЕТКИ

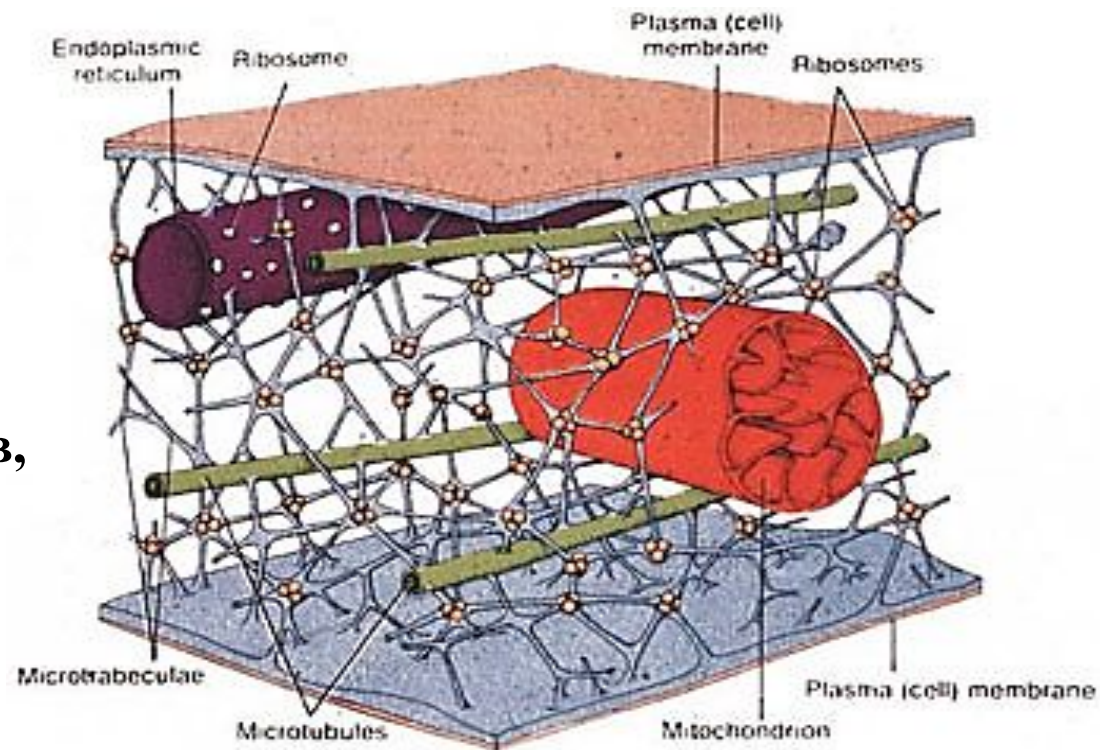
Цитоскелёт - это клеточный каркас или скелет, находящийся в цитоплазме живой клетки.

Функции цитоскелета:

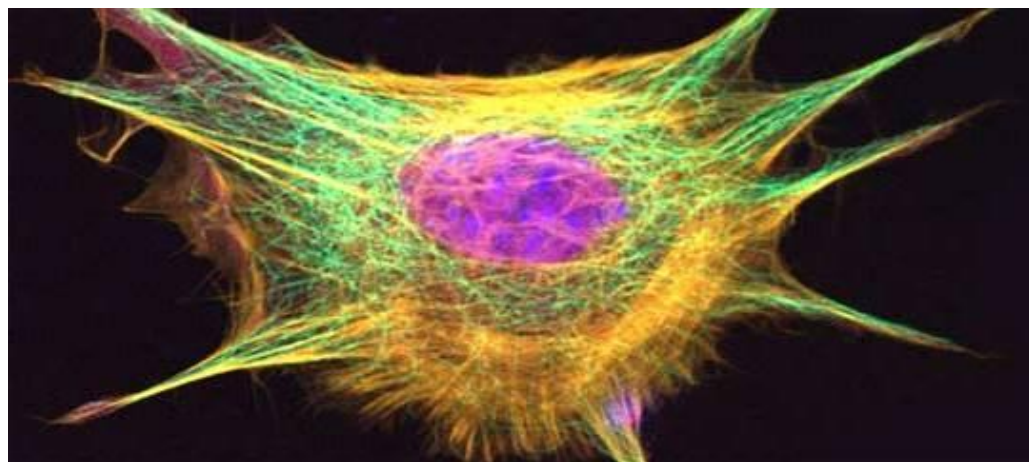
- придает клеткам форму и упругость;
- обеспечивает внутриклеточный транспорт, подвижность;
- участвует в формировании межклеточных контактов;
- входит в состав специализированных органелл: центриолей, ресничек, жгутиков, микроворсинок, клеточного центра.

Компоненты цитоскелета:

- ✓ микротрубочки
- ✓ микрофиламенты
- ✓ промежуточные микрофиламенты
- ✓ микротрабекулы



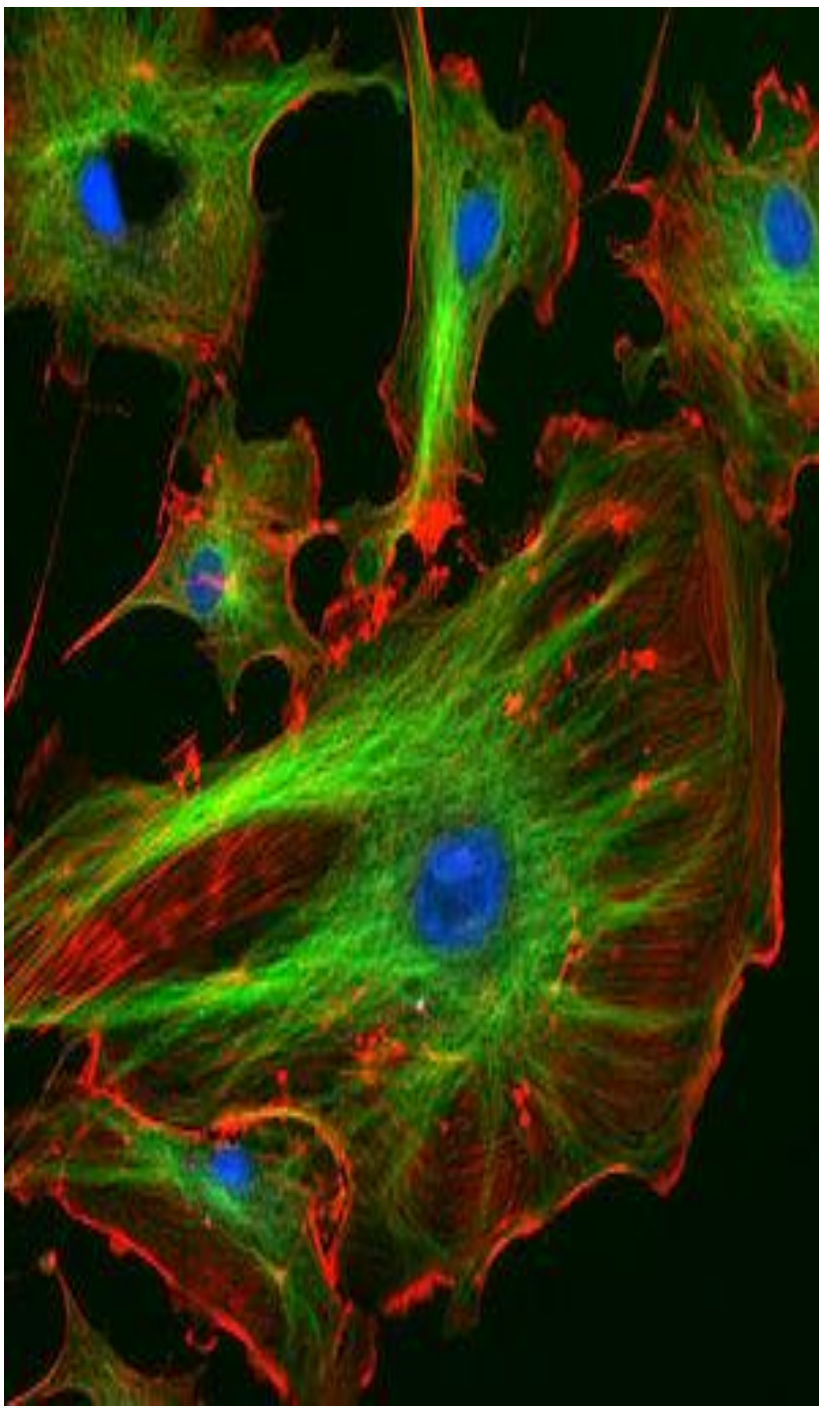
ЦИТОСКЕЛЕТ ЭУКАРИОТ



Красный цвет - актиновые
микрофиламенты

Зеленый цвет - микротрубочки

Синий цвет - ядра клеток

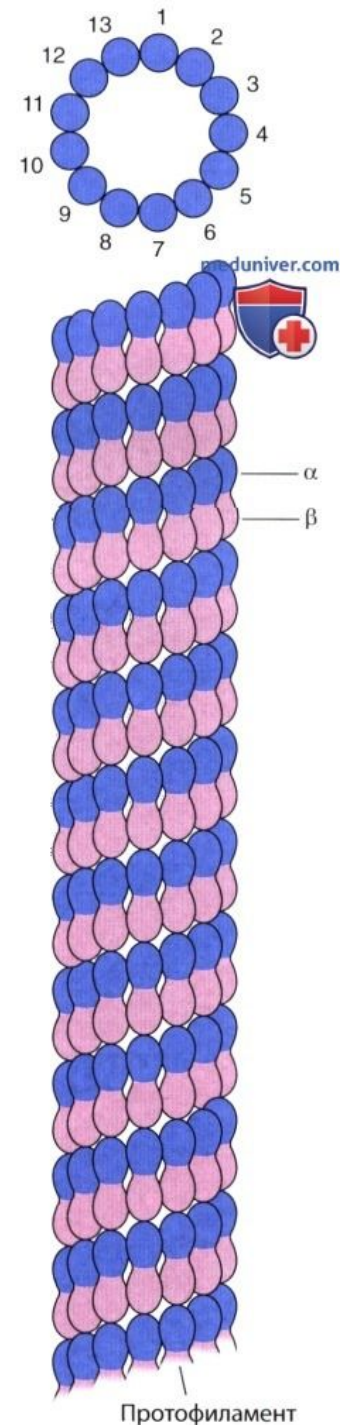


СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ОРГАНЕЛЛ, СОДЕРЖАЩИХ МИКРОТРУБОЧКИ

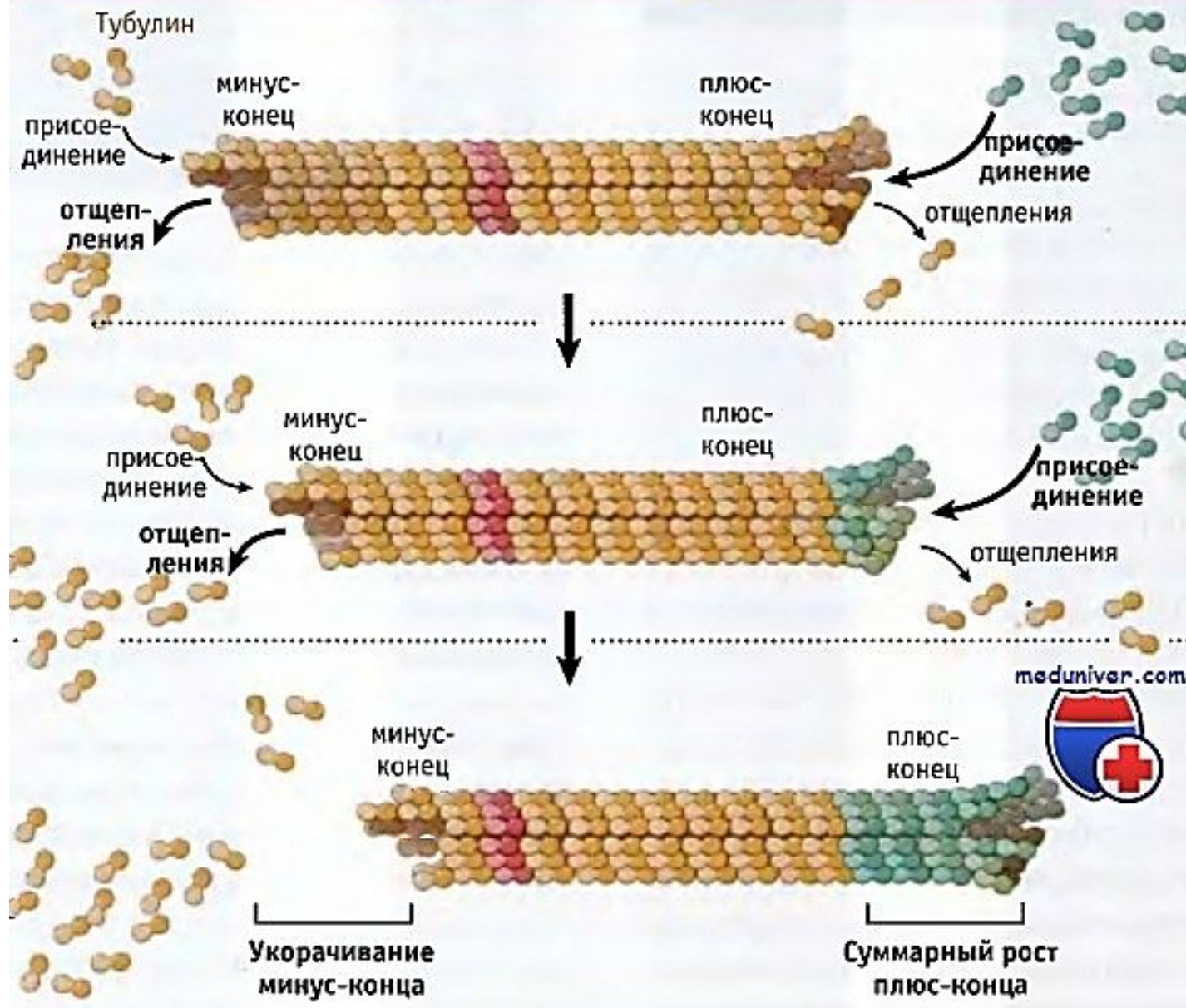
- ✓ **Микротрубочки** – полые цилиндры с внешним диаметром 25 нм, внутренним – 15 нм.
- ✓ Стенка толщиной около 5 нм образована глобулами белка тубулина, имеющим несколько форм (альфа, бета, дельта, эпсилон).
 - ✓ Внутреннее пространство светлое.
- ✓ Расположены около плазматической мембраны.

Молекулярная организация микротрубочки

- Это поляризованная структура
- В ней чередуются две субъединицы (α - и β -) молекул тубулина, образуя гетеродимеры.
- Молекулы тубулина располагаются таким образом, что они образуют 13 протофиламентов.



Тредмиллинг микротрубочек



ФАЗЫ ОБРАЗОВАНИЯ МИКРОТРУБОЧЕК

1. Замедленная фаза, или нуклеация

Это этап зарождения микротрубочки, когда молекулы тубулина начинают соединяться в более крупные образования. Такое соединение происходит медленнее, чем присоединение тубулина к уже собранной микротрубочке, поэтому фаза и называется замедленной.

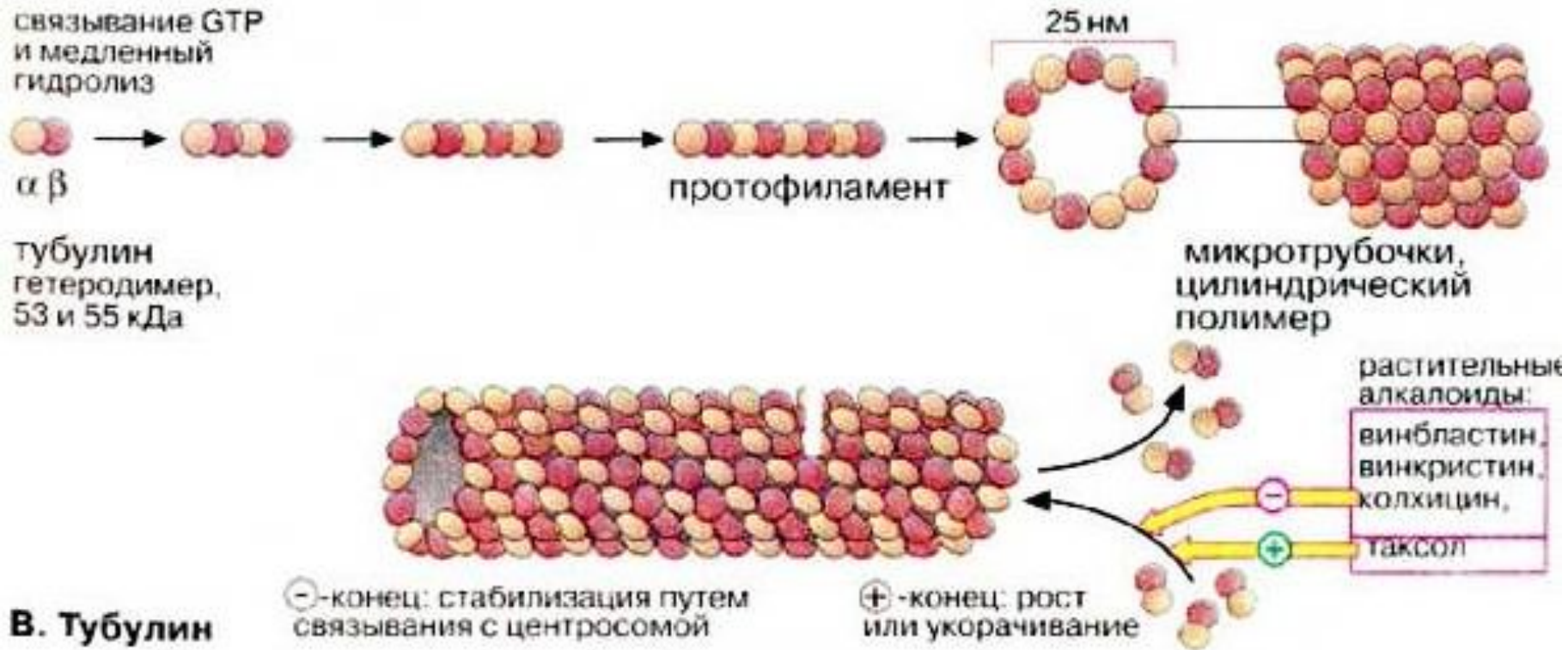
2. Фаза полимеризации, или элонгация

Если концентрация свободного тубулина высока, его полимеризация происходит быстрее, чем деполимеризация на минус-конце, за счет чего микротрубочка удлиняется. По мере её роста концентрация тубулина падает до критической и скорость роста замедляется вплоть до вступления в следующую фазу;

3. Фаза стабильного состояния

Деполимеризация уравнивает полимеризацию, и рост микротрубочки останавливается.

Сборка микротрубочек из тубулинов происходит только в присутствии гуанозинтрифосфата (ГТФ) и ионов магния.



В. Тубулин

Угнетение самосборки микротрубочек посредством ряда веществ, являющихся ингибиторами митоза (колхицин, винбластин, винкристин), вызывает избирательную гибель быстро делящихся клеток. Поэтому некоторые из таких веществ успешно используются для химиотерапии опухолей. Блокаторы микротрубочек нарушают также транспортные процессы в цитоплазме, в частности, секрецию, аксонный транспорт в нейронах. Разрушение микротрубочек приводит к изменениям формы клетки и дезорганизации ее структуры и распределения органелл.

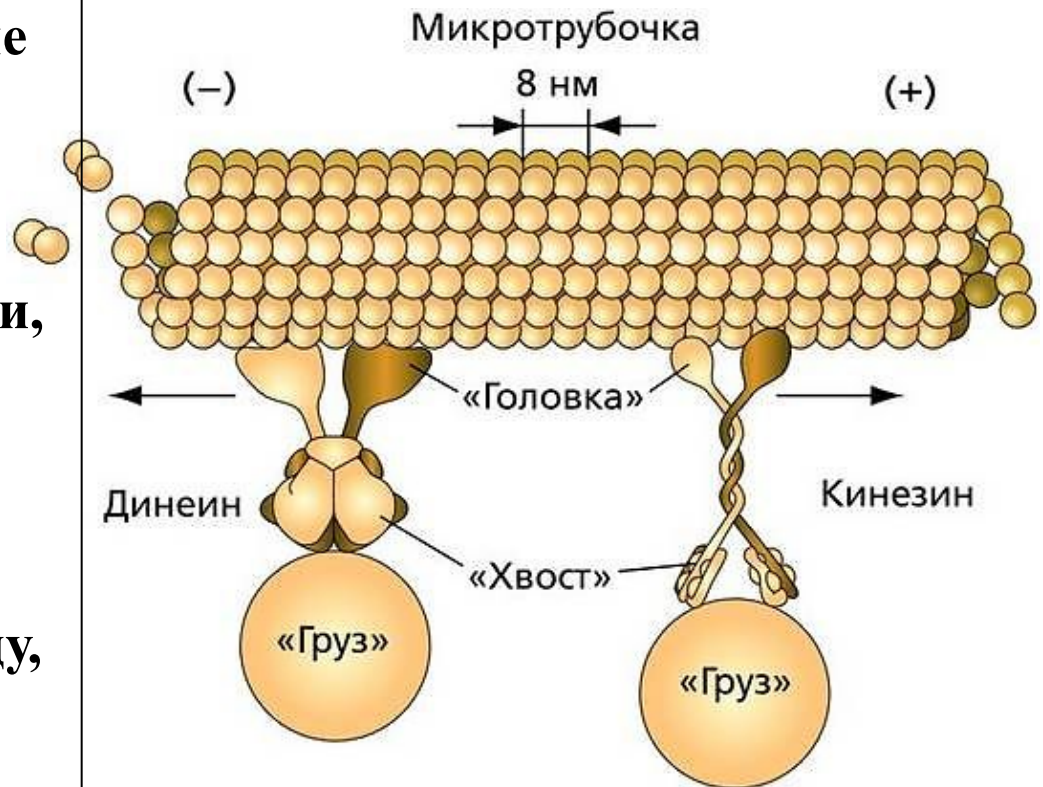
Функции микротрубочек

- ✓ Микротрубочки используются в качестве «рельсов» для транспортировки частиц.
- ✓ По их поверхности могут перемещаться мембранные пузырьки и митохондрии. Транспортировку осуществляют белки, называемые моторными.

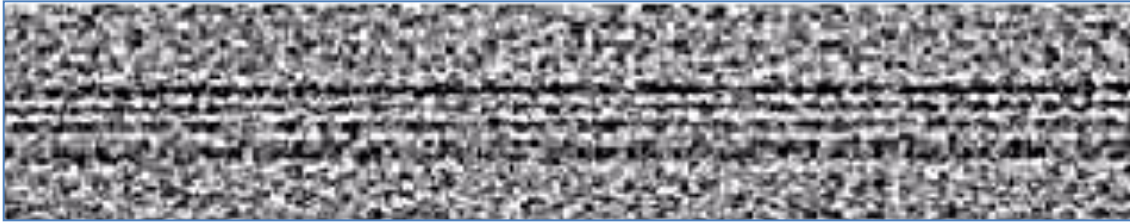
✓ Существует 2 вида моторных белков: цитоплазматические динеины и кинезины.

✓ **Динеины** перемещают груз только от плюс-конца к минус-концу микротрубочки, то есть из периферийных областей клетки к centrosome (*ретроградно*).

✓ **Кинезины**, напротив, перемещаются к плюс-концу, то есть к клеточной периферии (*антероградно*).



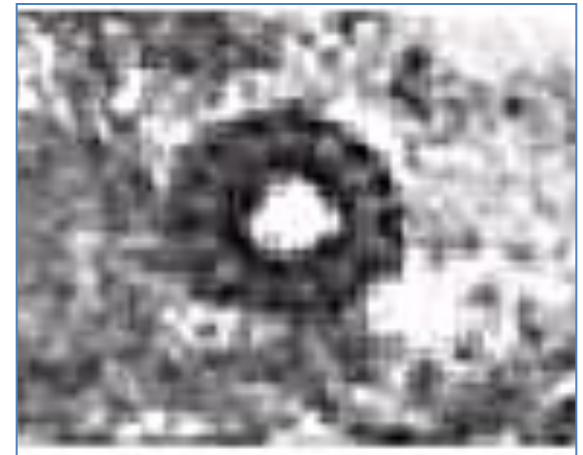
Функции микротрубочек



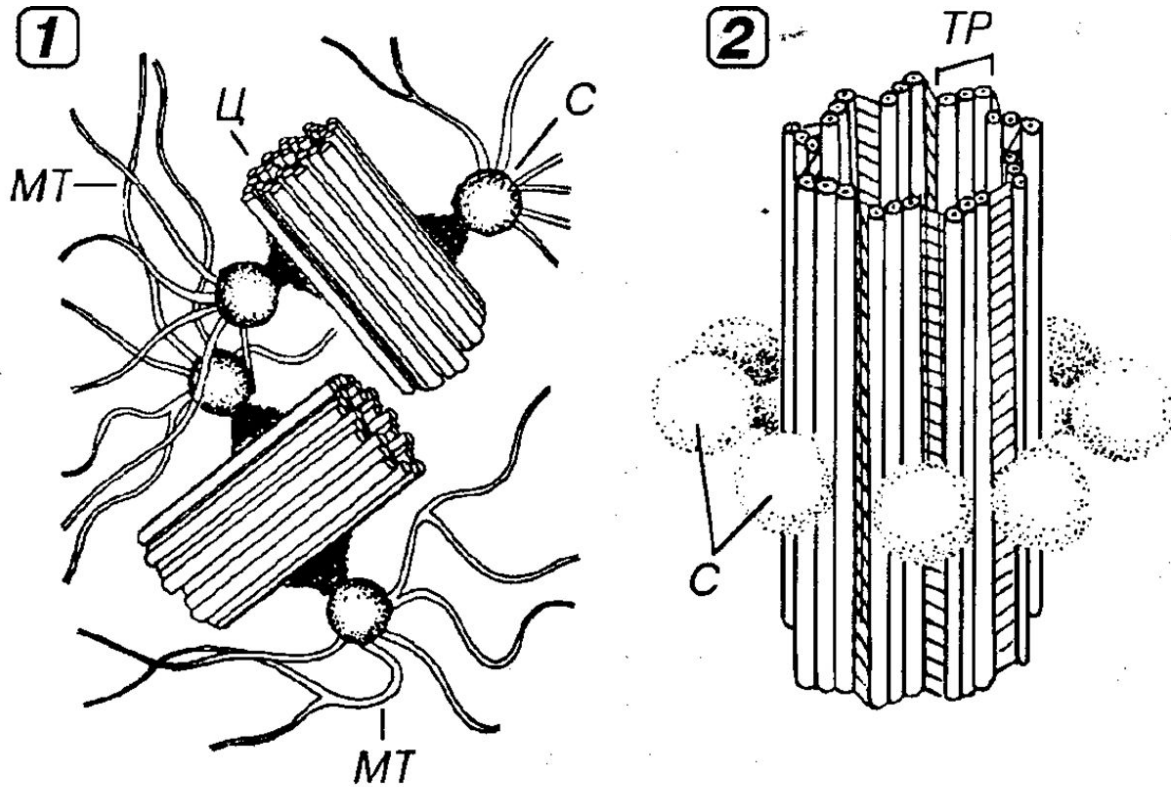
- ✓ Формируют центральную структуру ресничек и жгутиков – **аксонему**. Типичная аксонема содержит 9 пар микротрубочек по периферии и 2 микротрубочки в центре (9+2 пар).
- ✓ Из микротрубочек состоят центриоли, нити веретена деления и фрагмопласт в растительной клетке.
- ✓ Образуют «цитоскелет» клеток и участвуют в поддержании формы клеток и расположения органоидов (в частности аппарата Гольджи) в цитоплазме клеток.

Органеллы, которые состоят из микротрубочек:

- ✓ Центриоль
- ✓ Реснички
- ✓ Жгутики



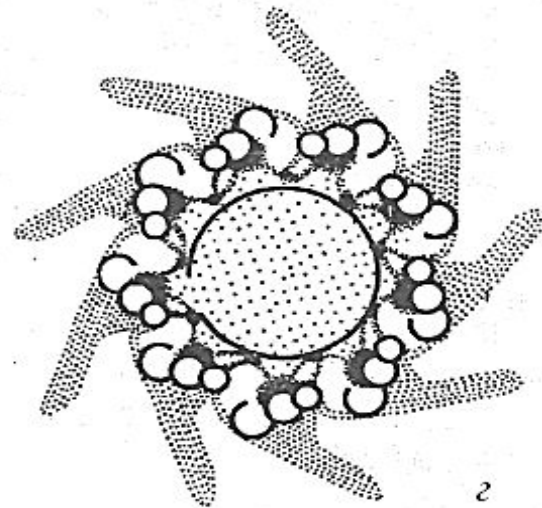
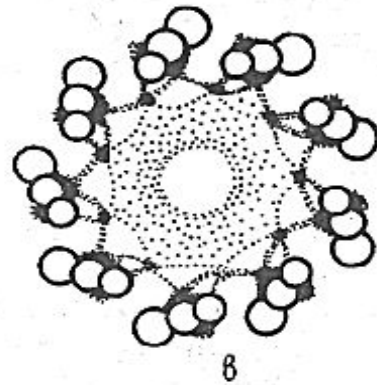
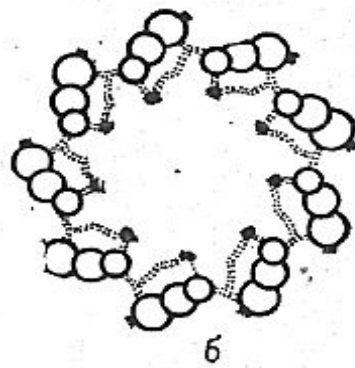
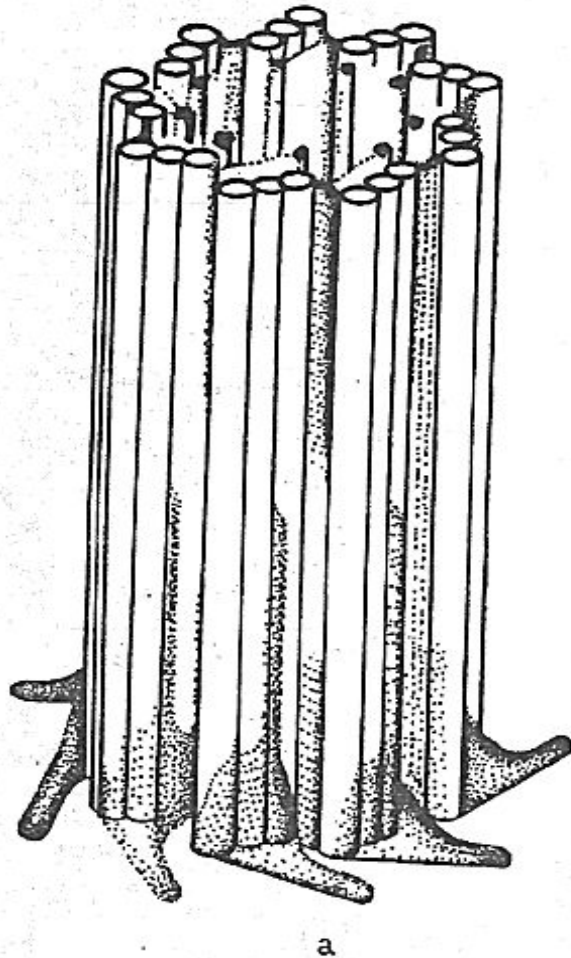
Клеточный центр и структура центриоли



Клеточный центр (1) и структура центриоли (2)

Клеточный центр образован парой центриолей (Ц), расположенных во взаимно-перпендикулярных плоскостях. Каждая центриоль состоит из 9 связанных друг с другом **триплетов (ТР) микротрубочек (MT)**. С каждым ТР посредством ножек связаны сателлиты (С) – глобулярные белковые тельца, от которых отходят MT.

Клеточный центр



Строение центриоли в клетках позвоночных: а – трёхмерная модель; б, в, г – поперечные сечения проксимального минус-конца, средней части и дистального плюс-конца (имеются придатки состоящие из аморфного вещества)

Центриоль

- ✓ Центр организации митотического веретена.
- ✓ Стенка centrioli представлена триплетами микротрубочек.
- ✓ В период между делениями клетки centrioli удваиваются.
- ✓ В профазе митоза редуцированные centrioli расходятся к полюсам клетки и участвуют в образовании ахроматического веретена деления.
- ✓ Одна, а чаще две centrioli и окружающее их лучеобразное ориентированное вещество цитоплазмы, которое называют центросферой, образуют особую область клеточного тела, получившую название центросомы (клеточного центра).
- ✓ В центросоме две рядом лежащие centrioli иногда называют диплосомой.

Реснички и жгутики – производные микротрубочек

- ✓ Реснички и жгутики содержат высокоупорядоченную структуру, называемую **аксонемой**
- ✓ **Аксонема** состоит из девяти наружных дуплетов микротрубочек, окружающих пару центральных микротрубочек
- ✓ Радиальные спицы представляют собой комплекс из нескольких полипептидов, которые связывают каждый наружный дуплет с центром аксонемы
- ✓ С каждым внешним дуплетом связываются *динеины*, домены их моторов распространяются на примыкающие внешние дуплеты
- ✓ **Динеин** сдвигает внешние дуплеты по отношению друг к другу;
- ✓ **Кинезины** участвуют в сборке жгутиков, транспортируя белки аксонемы в отдаленный конец жгутика
- ✓ Неподвижные первичные реснички участвуют в сенсорных процессах

Реснички - это выросты цитоплазмы клеток воздухопроводящих и половых путей.

Биение ресничек перемещает слизь с инородными частицами и остатками отмерших клеток вдоль клеточной поверхности.

Ресничка:

БТ – базальное тельце (образовано триадами микротрубочек);

ЦОМТ – центр организации микротрубочек;

БК – базальный корешок;

ПЛ – плазмолемма;

МТА – микротрубочка А;

МТВ – микротрубочка В;

ПМТ – периферические микротрубочки;

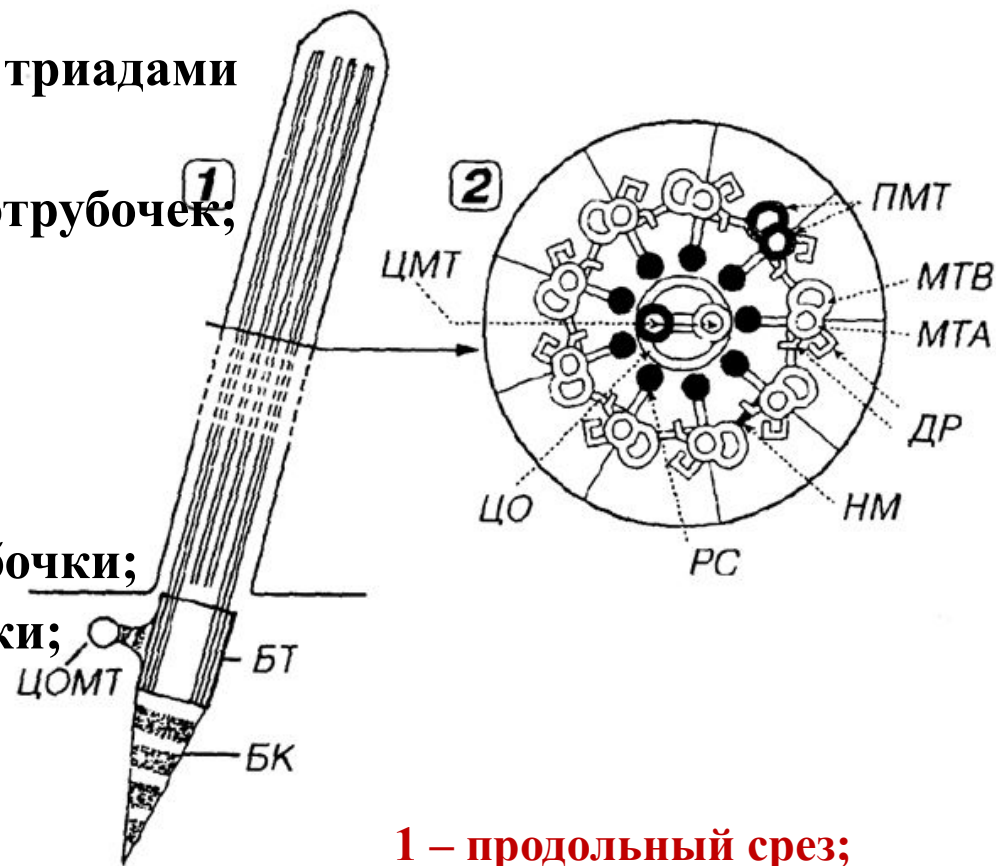
ЦМТ – центральные микротрубочки;

ЦО – центральная оболочка;

ДР – динеиновые ручки;

РС – радиальные спицы;

НМ – нексиновые мостики



1 – продольный срез;

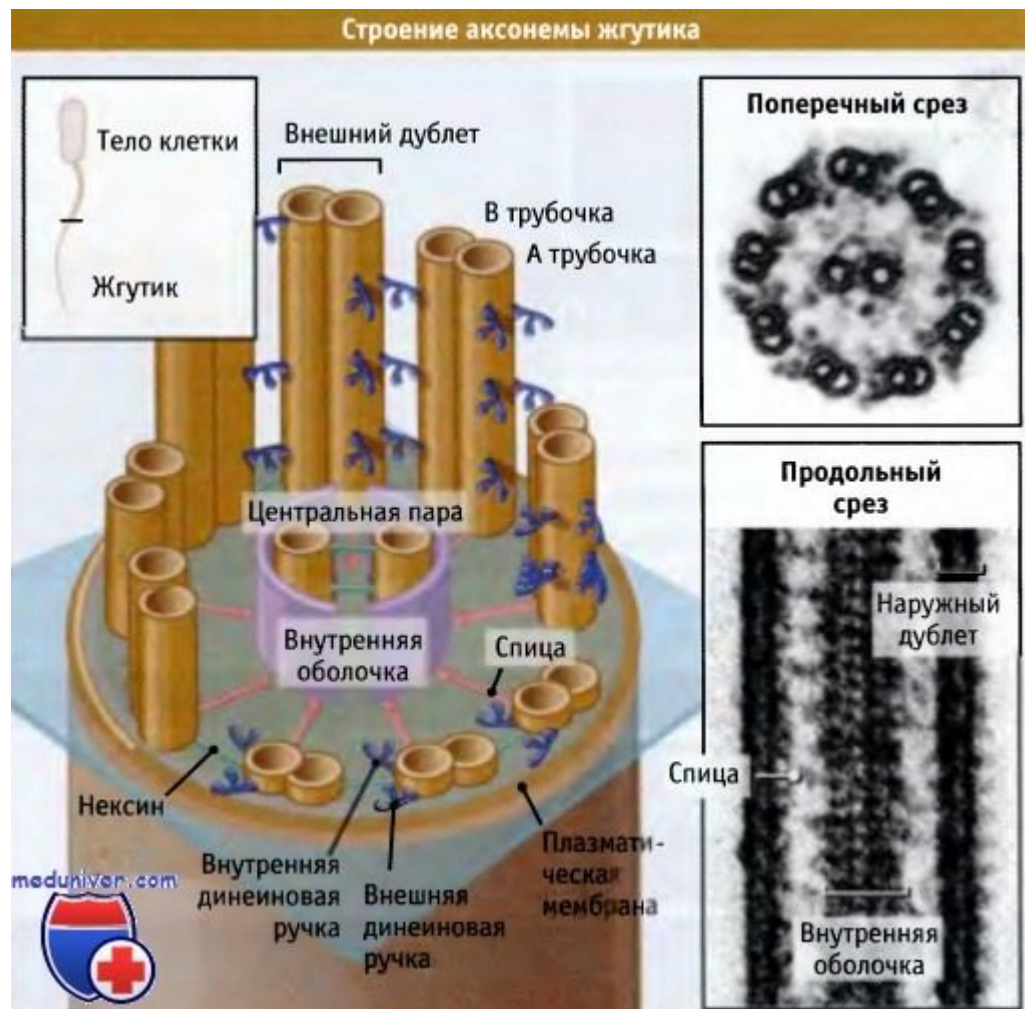
2 – поперечный срез;

Жгутик эукариот представляет собой тонкий вырост на поверхности клетки, покрытый клеточной мембраной и содержащий **аксонему** — сложный структурный элемент, представляющий собой систему микротрубочек.

Жгутиками снабжены гаметы у многих организмов, зооспоры и клетки многих протистов.

Жгутик осуществляет волнообразные или воронкообразные движения, совершая 10—40 оборотов в секунду.

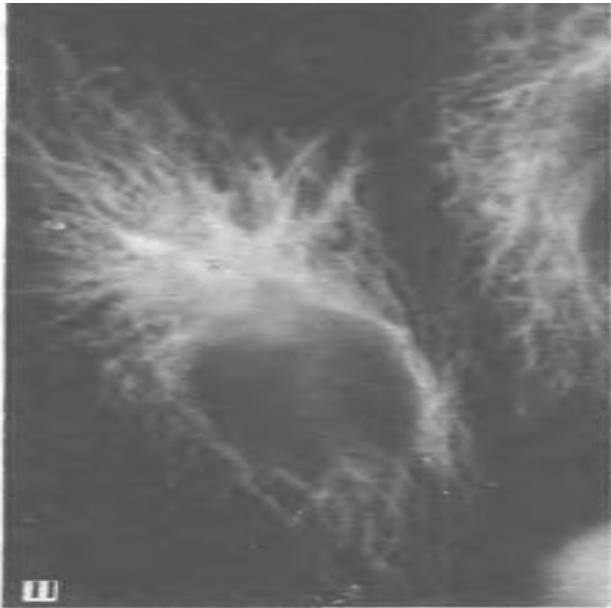
Жгутик - орган движения сперматозоида и одноклеточных организмов



Микрофиламенты

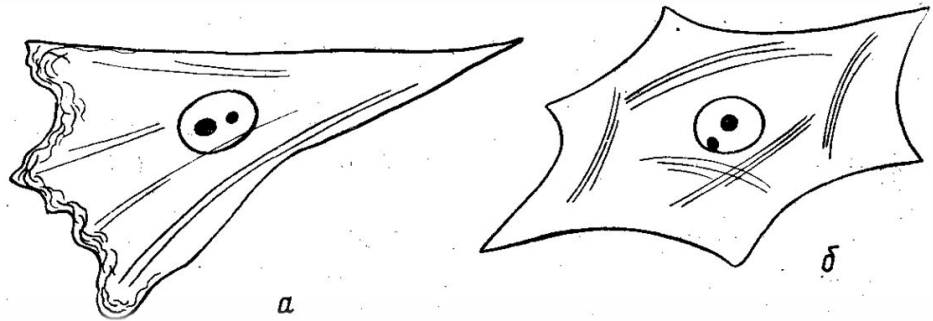
Располагаются под плазмолеммой пучками или слоями, образуют пучки, направляющиеся в клеточные отростки (псевдоподии амебы).

В состав входят сократительные белки – **актин**, **миозин**, **тропомиозин** и другие



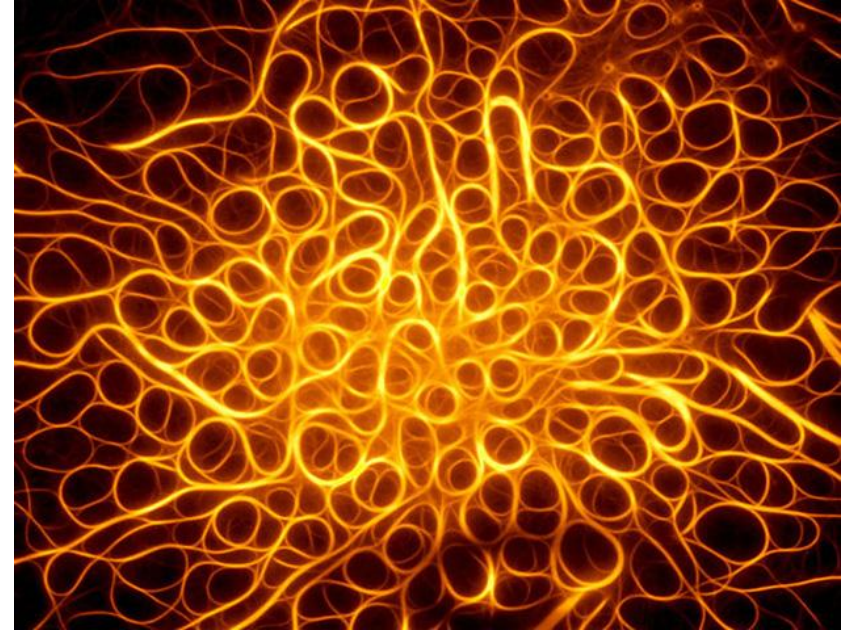
Актиновые
микрофиламенты в
клетке

Расположение актиновых
микрофиламентов в движущемся (а)
и покоящемся фибробласте (б)

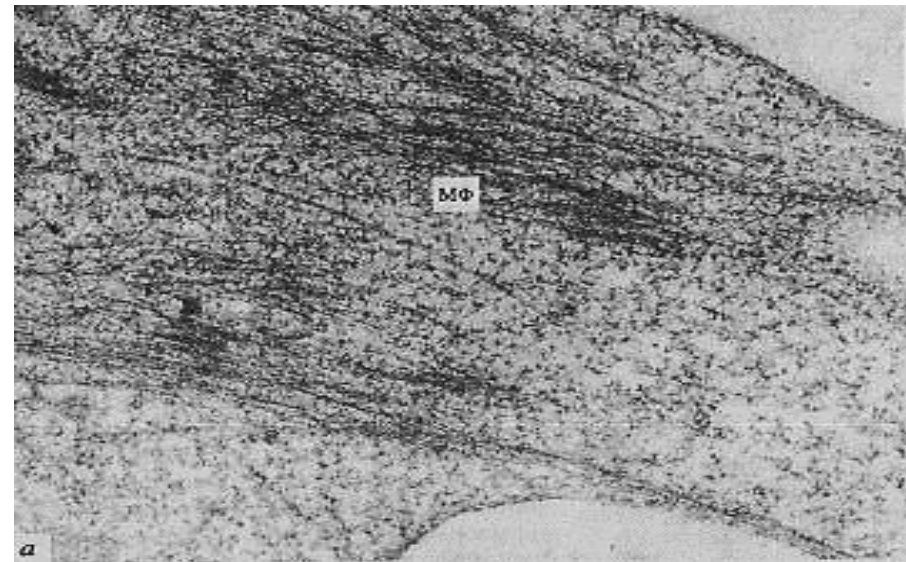
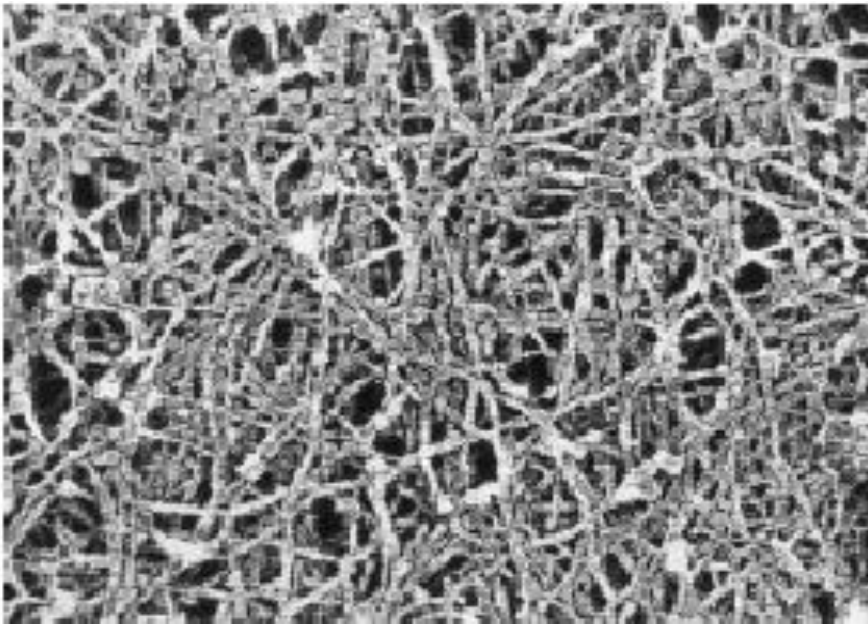


(по Ченцову, 1984)

1 — микрофиламенты
2 — ядро клетки

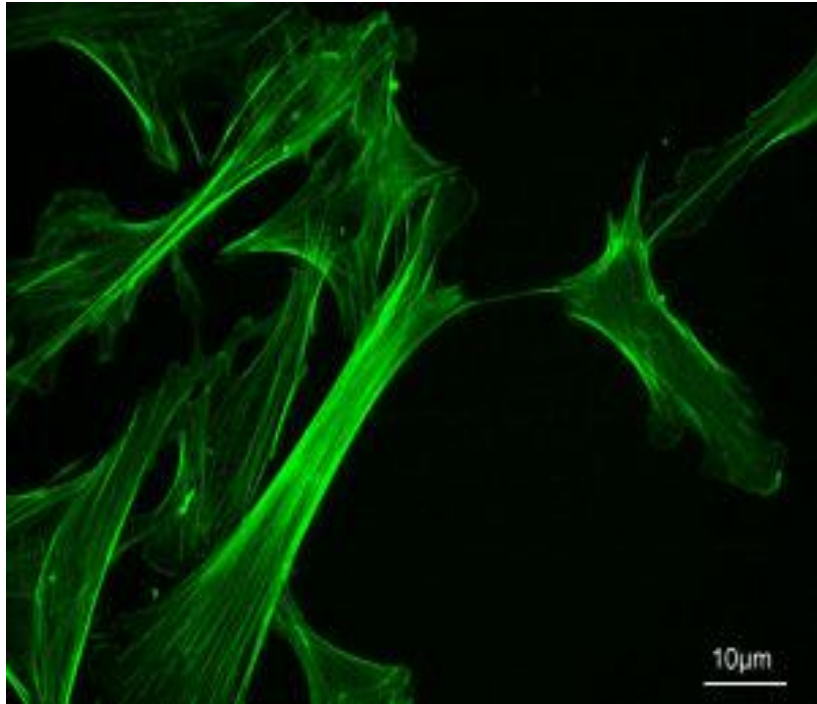


Флуоресценция микрофиламентов

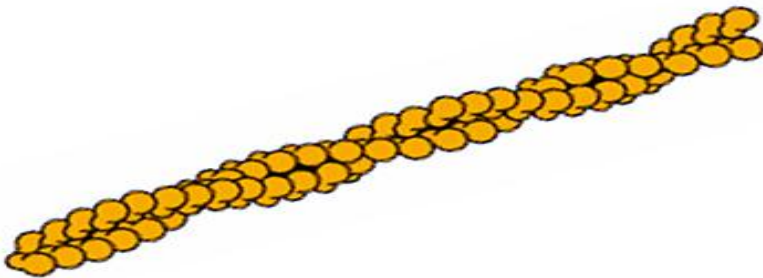


Сеть актиновых микрофиламентов в цитоплазме

Микрофиламенты (актиновые микрофиламенты)

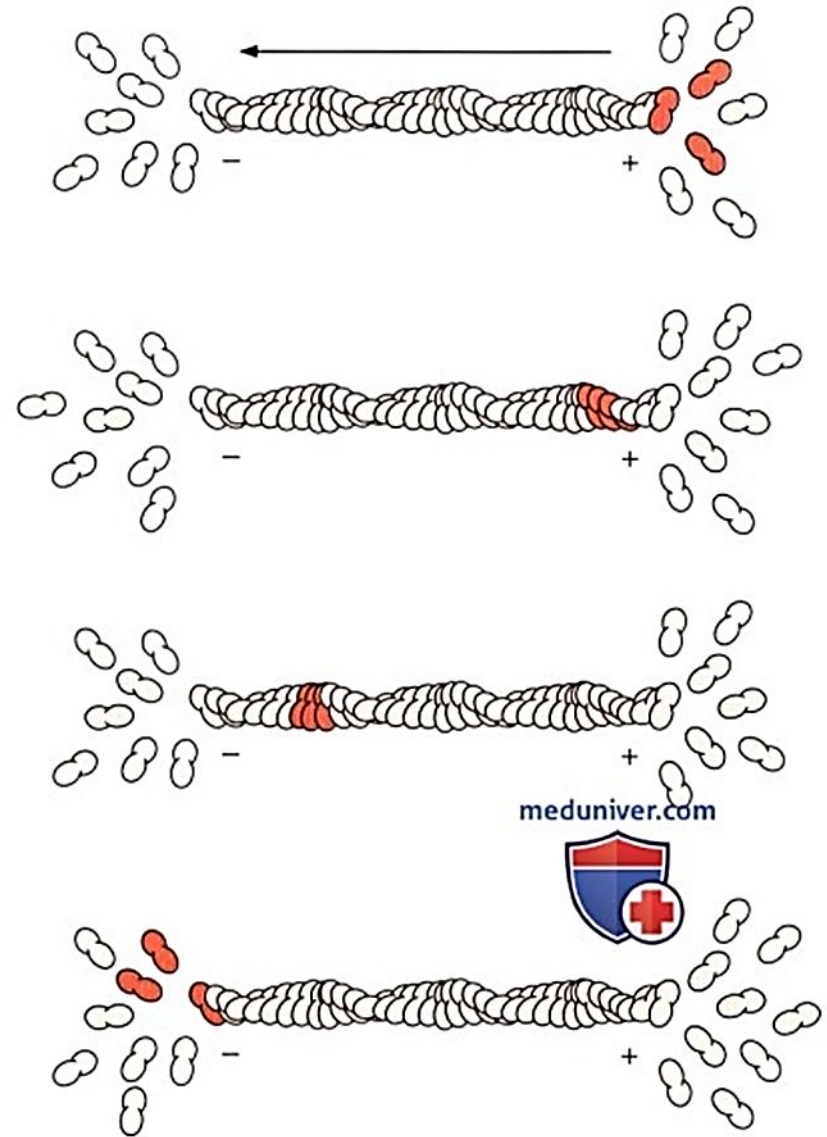


- нити более тонкие, чем микротрубочки
- внутреннее пространство темное
- это нити, присутствуют в **цитоплазме всех эукариотических клеток**
- под плазматической мембраной образуют трёхмерную сеть
- диаметр около 6-8 нм
- обладают полярностью
- состоят из двух перекрученных цепочек, образованных молекулами **глобулярного белка актина**



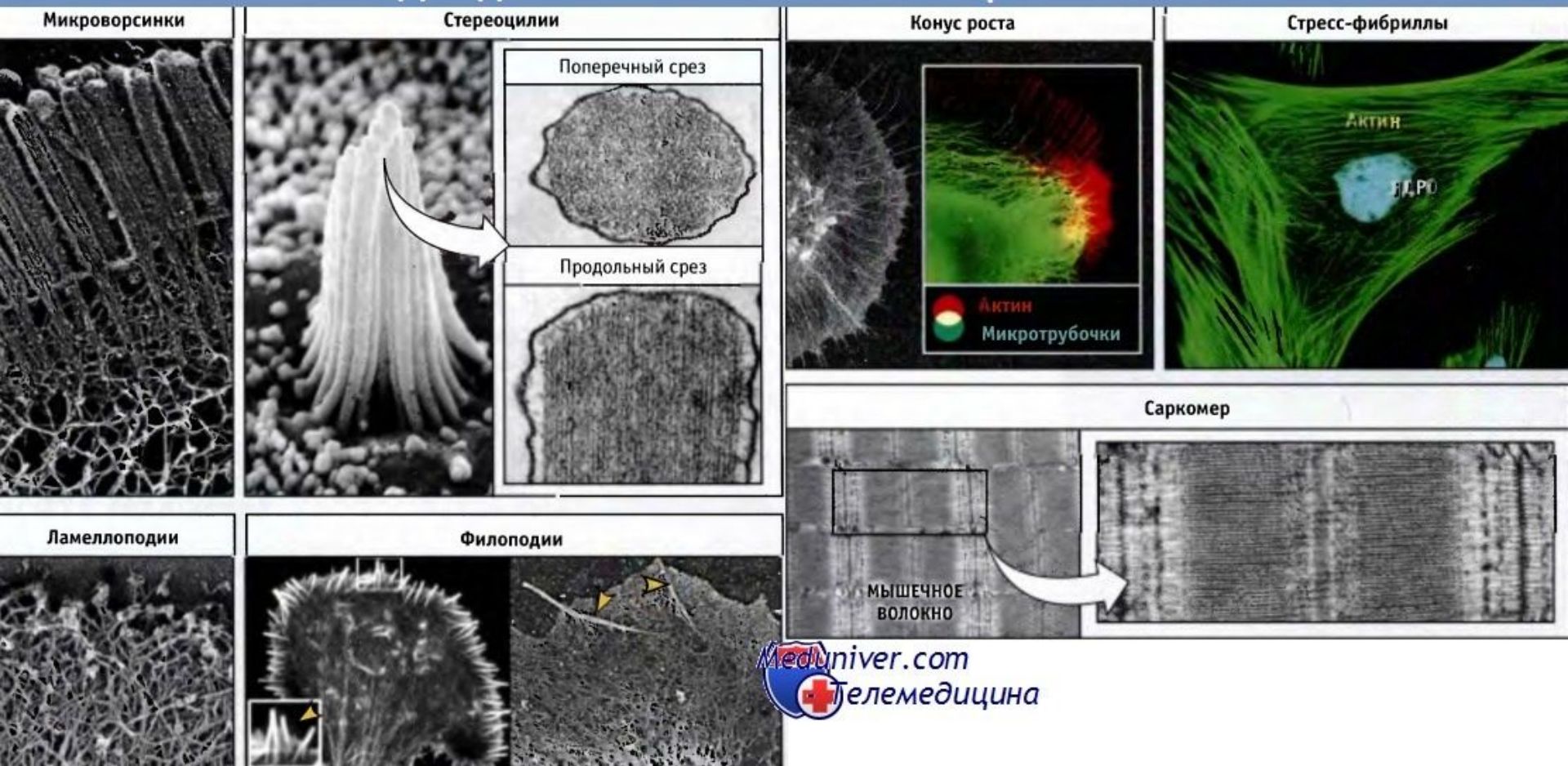
Функции:

- **Сократимые элементы «цитоскелета» — непосредственно участвуют в:**
 - **изменении формы клетки при распластывании;**
 - **прикреплении к субстрату;**
 - **амебоидном движении;**
 - **ЭНДОМИТОЗЕ;**
 - **ЦИКЛОЗЕ в растительных клетках.**
- **Места опосредованного прикрепления некоторых мембранных белков – рецепторов**
- **Формирование сократительного кольца при ЦИТОТОМИИ в животных клетках**
- **В клетках кишечных позвоночных – поддержание микроворсинок**



Актиновые филаменты образуют кишечные микроворсинки, стереоцилии внутреннего уха, ламеллоподии, филоподии, конус роста нейронов, стресс-фибриллы и саркомеры.

Структуры клетки из актиновых филаментов



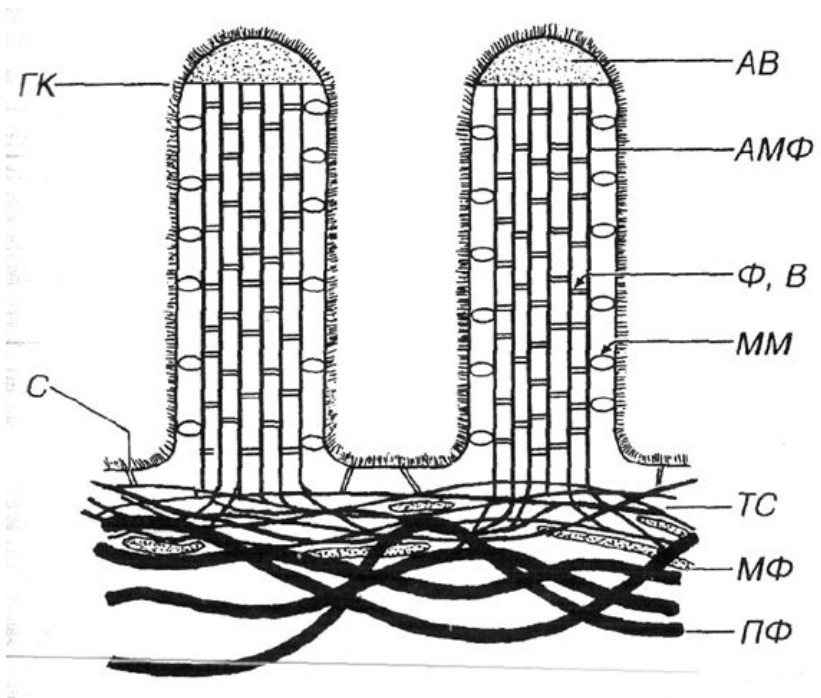
Микроворсинки –

пальцевидные выросты цитоплазмы клетки, которые обеспечивают увеличение площади поверхности, где происходит расщепление и всасывание различных веществ.

На апикальной поверхности эпителия тонкой кишки и почечных канальцев имеется до нескольких тысяч таких микроворсинок, образующих в совокупности щеточную каемку.

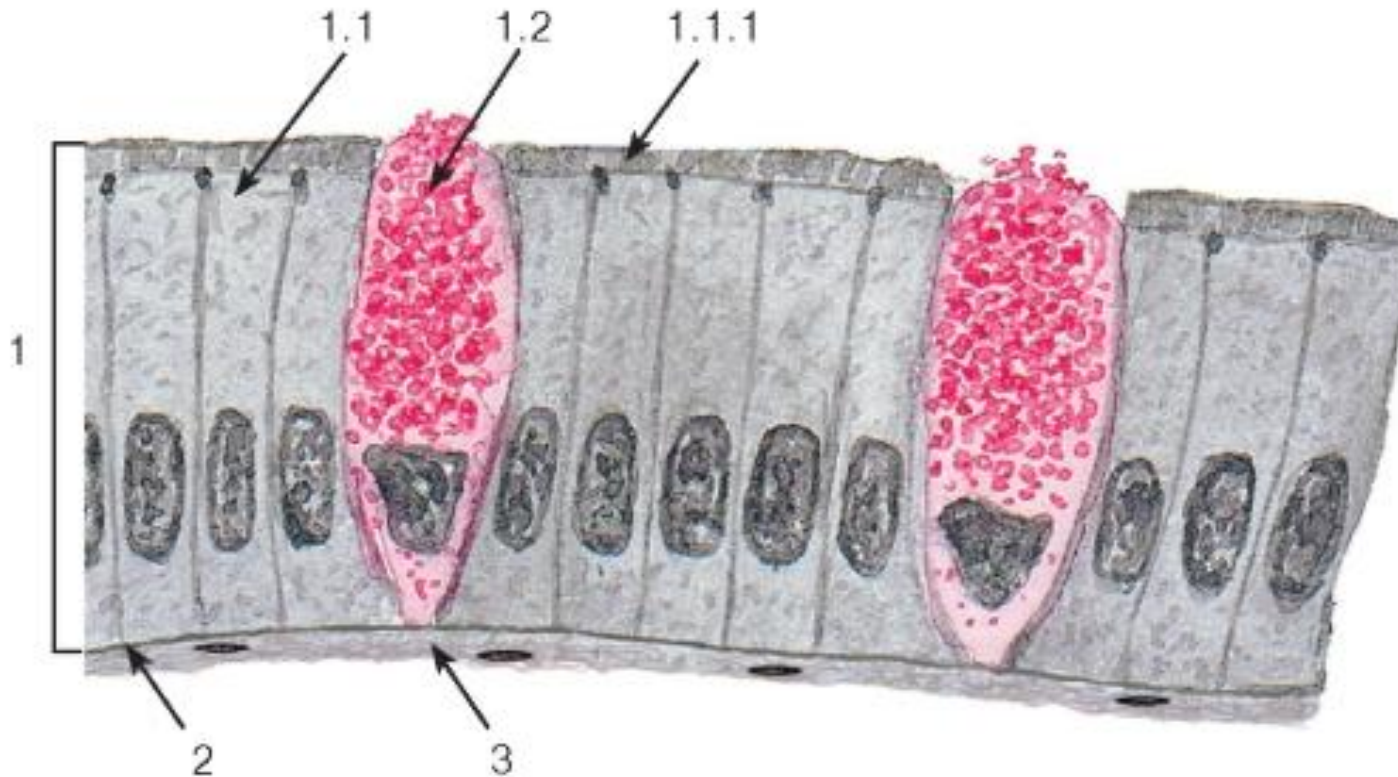
Каркас каждой микроворсинки образован пучком примерно из сорока микрофиламентов.

Схема ультраструктурной организации микроворсинки



- АМФ** – актиновые микрофиламенты;
- АВ** – аморфное вещество (апикальной части микроворсинки);
- Ф и В** – фибрин и виллин (белки, образующие поперечные связки в пучке **АМФ**);
- ММ** – молекулы минимиозина (прикрепляющие пучок **АМФ** к плазмалемме микроворсинки);
- ТС** – терминальная сеть **АМФ**, спектриновые мостики (прикрепляют **ТС** к плазмолемме);
- МФ** – миозиновые филаменты;
- ПФ** – промежуточные филаменты;
- ГК** – гликокаликс

Всасывающая каемка в эпителиальных клетках тонкого кишечника. Демонстрационный микропрепарат. ×600

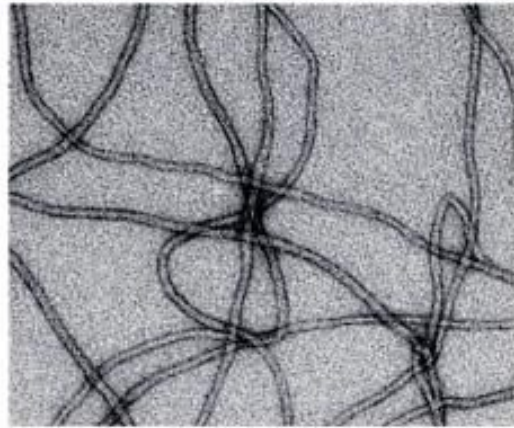


1 - эпителий: 1.1 - столбчатый каемчатый (микроворсинчатый) эпителиоцит (энтероцит), 1.1.1 - исчерченная (микроворсинчатая) каемка, 1.2 - бокаловидный экзокриноцит; 2 - базальная мембрана; 3 - рыхлая волокнистая соединительная ткань

Промежуточные филаменты (нанофиламенты)

- ✓ **Тонкие неветвящиеся белковые нити, чаще собирающиеся в пучки.**
- ✓ **Средний диаметр ПФ — около 10 нм (9-12 нм), меньше, чем у микротрубочек (около 25 нм) и больше, чем у актиновых микрофиламентов (5-9 нм).**
- ✓ **Содержатся как в цитоплазме, так и в ядре большинства эукариотических клеток.**
- ✓ **В ядре известен только один тип ПФ — ламиновых, остальные типы — цитоплазматические**
- ✓ **В большинстве животных клеток ПФ образуют «корзинку» вокруг ядра, откуда направлены к периферии клеток.**
- ✓ **ПФ особенно много в клетках, подверженных механическим нагрузкам: в эпителиях, где ПФ участвуют в соединении клеток друг с другом через десмосомы, в нервных волокнах, в клетках гладкой и поперечно-полосатой мышечной ткани.**
- ✓ **Основная функция – опорно-каркасная, они менее лабильны чем микрофиламенты и микротрубочки.**
- ✓ **Они участвуют в образовании межклеточных контактов — десмосом и полудесмосом.**

Строение и организация промежуточных филаментов



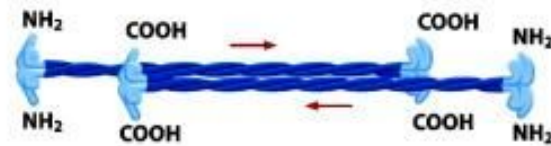
0,1 мкм



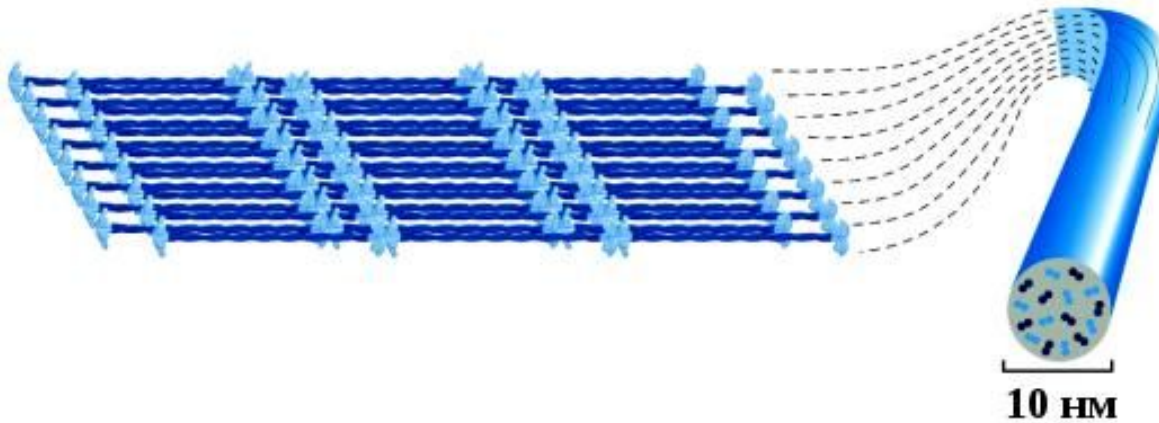
α -спираль



48 нм



два тетрамера,
объединенных
вместе



Промежуточные филаменты (нанофиламенты)

- ✓ В разных тканях могут быть представлены разными белками.
- ✓ Например – в эпителии – *кератин*, соединительные ткани – *виментин*.
- ✓ Все белки ПФ у человека кодируются около 70 генами.
- ✓ На основе особенностей аминокислотного состава и строения выделяют несколько основных групп белков ПФ.

1 тип	2 тип	3 тип	4 тип
кератины	десмин; глиальный фибрилярный кислый белок; периферин.	виментин - белок характерный для клеток мезенхимного происхождения: входит в состав клеток соединительной ткани, эндотелия, клеток крови; Альфа-интернексин Белки нейрофиламентов Нестин Синемин Синкойлин	Ядерные ламины

Функции промежуточных филаментов

- установлено, что они не влияют ни на движение, ни на деление клетки. К их основным функциям относятся:
- структурная - поддерживающая и опорная, обеспечение распределения органелл по определенным участкам цитоплазмы;
- обеспечение равномерного распределения сил деформации между клетками ткани, что препятствует повреждению отдельных клеток (благодаря связи промежуточных филаментов с трансмембранными белками десмосом и полудесмосом);
- участие в образовании рогового вещества в эпителии кожи; в эпителиальных клетках связываются с другими белками и образуют непроницаемые барьеры (роговые чешуйки), являются главным компонентом волос и ногтей;
- поддержание формы отростков нервных клеток и фиксация трансмембранных белков (в частности, ионных каналов);
- удержание миофибрилл в мышечной ткани и прикрепление их к плазмолемме, что обеспечивает их сократительную функцию.

Промежуточные филаменты (нанофиламенты)

Клиническое значение:

Мутации генов кератинов **krt5** и **krt14** связаны с развитием наследственного кожного заболевания, **буллёзного эпидермолиза** (Epidermolysis bullosa simplex).

При этом заболевании нарушено прикрепление эпидермиса к базальной пластинке, на коже образуются заполненные серозным содержимым пузыри.



Идентификация классов промежуточных филаментов имеет важное значение в диагностике опухолей для выявления тканевой принадлежности опухолевых клеток, что может определить выбор лечения и прогноз.

Наибольшее диагностическое значение имеет выявление цитокератинов, десмина и глиального фибриллярного кислого белка, которые служат маркерами опухолей эпителиального, мышечного и глиального происхождения.

Менее отчетливые результаты дает обнаружение виментина, который экспрессируется и коэкспрессируется (экспрессируется в сочетании с белками других классов промежуточных филаментов) многими типами клеток.

Существенную информацию о степени поражения эпителия можно получить путем определения экспрессии молекулярных форм кератинов, специфичных для клеток конкретной локализации и уровня дифференцировки.

Таким путем можно установить, например, ранние предраковые изменения в эпителии, не выявляемые стандартными морфологическими методами.

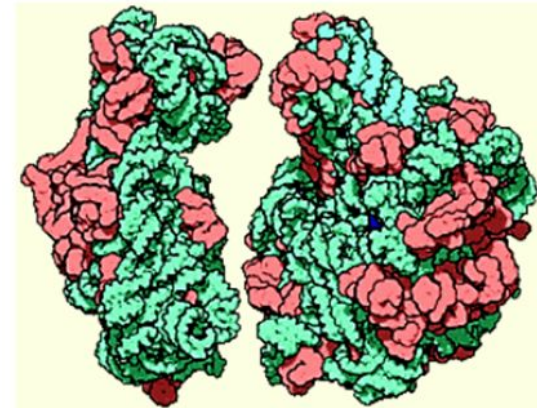
РИБОСОМЫ

1940 год - **А. Клодт**, впервые выделил рибосомы в животной клетке, описал их как уплотнённые частицы и назвал их **микросомами**.

1953 год - **Джордж Палладе** выяснил, что эти гранулы содержатся в цитоплазме или присоединены к мембранам ЭПР.

1958 год - **Ричардом Робертсон** предложен термин «рибосома»

1974 год - **А. Клодт, Дж. Палладе, Крист де Дюв** получили нобелевскую премию по физиологии и медицине «за открытия, касающиеся структурной и функциональной организации клеток».



СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ РИБОСОМ

- Рибосома - частица, размером до 25 нм.
- Рибосома состоит из двух субъединиц (большой и малой) и молекулы РНК.

Функции элементов рибосом		
Структура	Строение	Функции
Большая субъединица	Большая субъединица Треугольная, в диаметре 16нм, состоит из 3 молекул РНК и 33 белковых молекул Трансляция, декодирование генетической информации	Трансляция, декодирование генетической информации
Малая субъединица	Вогнутая, овальная, в диаметре 14нм, состоит из 1 молекулы РНК и 21 белковых молекул	Объединение аминокислот, создание пептидных связей, синтез новых молекул белка

Межмолекулярная характеристика рибосом

Объект	Коэффициент седиментации полной рибосомы и ее субъединиц	Количество молекул РНК на субъединицу	Молекулярная масса РНК, Да	Коэффициент седиментации РНК	Количество белковых молекул на субъединицу
Рибосомы прокариот	70S ↙ 30S ↘ 50S	1 2	$0,56 \cdot 10^6$ $1,2 \cdot 10^6$ $4,0 \cdot 10^4$	16S 23S } 5S }	21 34
Рибосомы эукариот	80S ↙ 40S ↘ 60S	1 3	$0,6 \cdot 10^6$ $1,6 \cdot 10^6$ $4,0 \cdot 10^4$ $4,5 \cdot 10^4$	18S } 28S } 5S } 5,8S }	Всего около 80

Седиментация (осаждение) — оседание частиц дисперсной фазы в жидкости или газе под действием гравитационного поля или центробежных сил.

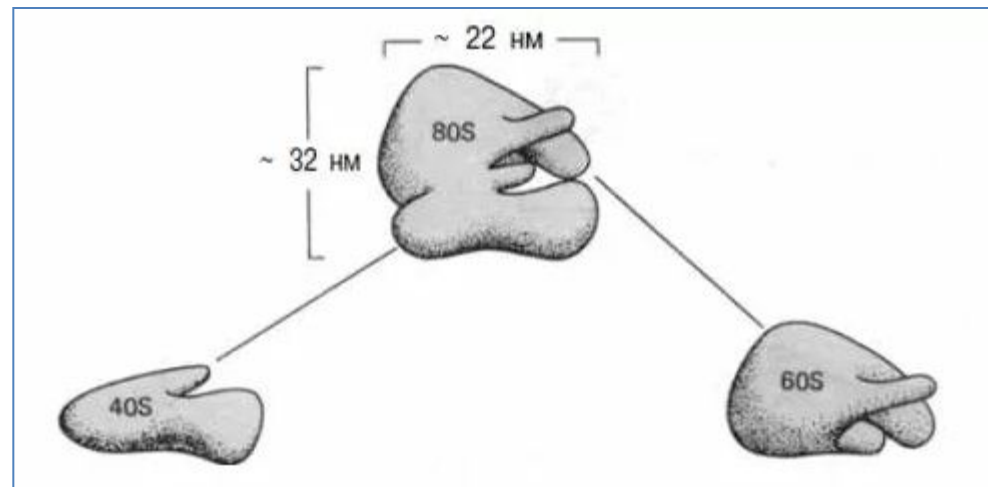
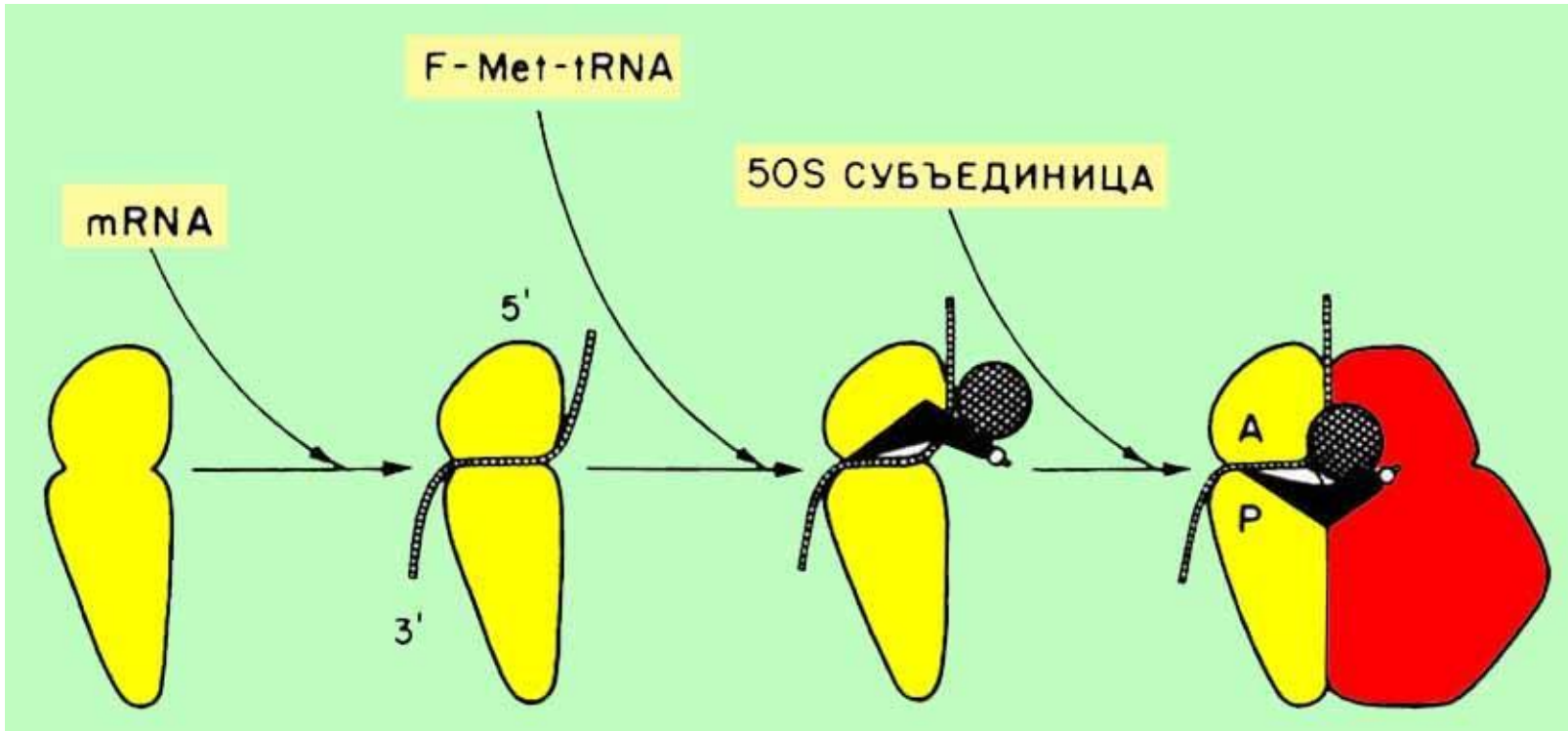


СХЕМА СБОРКИ РИБОСОМЫ при биосинтезе белков



Функция рибосом – биосинтез белка.

При биосинтезе белков малая субъединица присоединяется к иРНК (мРНК), затем присоединяется большая субъединица.