

## **Šūna 2008-Bioloģijas rokasgrāmata.**

### **Saturs**

#### **Šūnu bioloģijas raksturojums**

Mērķis un uzdevumi

Šūnu pētīšanas vēsture

Šūnu pētīšanas metodes

#### **Šūnas sastāvdaļas**

Plazmatiskā membrāna

Kodols

Citoplazma un citosols

Ribosomas

Endoplazmatiskais tīkls

Goldži komplekss

Endosomas un eksosomas

Mitohondriji

Peroksisomas

Lizosomas

Citoskelets

Vakuolas

Plastīdas

Šūnapvalki

#### **Dzīvības procesi šūnā**

Vielu transports caur membrānām

Šūnas sekretorā sistēma

Vielu transports un šūnu pārvietošanās

Nodalījumi, kas nodrošina enerģijas ieguvu

Šūnu signālu sistēma

Šūnu dalīšanās

Šūnu diferenciācija un nāve

## Šūnu bioloģijas raksturojums

Pirmais termins, kuru lietoja šūnu pētījumu apzīmēšanai, bija "citoloģija". Tas ir cēlies no grieķu valodas - *cytos* nozīmē šūna, bet *logos* - mācība. Citoloģija ir mācība par šūnas uzbūvi. 19. gadsimta sākumā Rietumeiropā parādījās termins "šūnu bioloģija". Šūnu bioloģija ir mācība par šūnu uzbūvi un dzīvības norisēm.

Šūnas bioloģijas pētījumu mērķis ir noskaidrot šūnu strukturālo organizāciju, šūnu izmaiņas attīstības gaitā, šūnas sastāvdaļu funkcijas, šūnu funkcionēšanas likumsakarības, t.i., ķīmisko procesu lokalizāciju un secību, darbības regulāciju, vielu transportu starp šūnām, u.c. iekššūnu un starpšūnu procesus.

Pirmais šūnas sāka aprakstīt **Roberts Huks**. Viņš pētīja korķa uzbūvi un 1665. g. grāmatā "Micrographia" pirmo reizi lietoja terminu "šūna", lai aprakstītu mikroskopā redzamās sastāvdaļas. **Antonijs van Lēvenhūks** ar parastu, labi noslīpētu lēcu palīdzību, (palielinājums līdz 270 reizēm) novēroja spermu, dažādus vienšūņus un 1776. gadā **atklāja baktērijas**. **Matiass Jakobs Šleidens** bija botāniķis. Viņš rakstīja, ka visas augu daļas sastāv no šūnām un piedalījās šūnu teorijas izveidošanā. **Teodors Švāns** pētīja olšūnas attīstību līdz pieaugušam organismam, muskuļu un nervu šūnu aktivāciju. **Atklāja Švāna šūnas** un 1834. g. piedalījās šūnu teorijas izveidošanā. **Rudolfs Virhovs** pētīja šūnu pataloģijas. 1855. g. viņš postulēja, ka jaunas šūnas rodas tikai no iepriekš eksistējošām šūnām. Apkopojot šo zinātnieku atklājumus tika formulēta šūnu teorija.

### Šūnu teorijas pamattēzes.

Šūna ir dzīvības pamatvienība.

Visi organismi ir veidoti no šūnām.

Jaunas šūnas veidojas no iepriekš eksistējošām šūnām.

Mikroskopu lēcu uzlabošana un mikroskopijas metožu pilnveidošana palīdzēja līdz 19. gs vidum atklāt kodolu, hromosomas, plastīdas, mitohondrijus un Goldži kompleksu. Šajā gadsimtā izpētīja šūnu dalīšanās pamatprincipus un konstatēja, ka hromosomas satur iedzimtības materiālu.

20. gs sākumā izveidoja ultracentrifūgu. Tā ļāva no saberztu šūnu masas atsevišķi izdalīt galvenos elementu – kodolu, mitohondrijus un pētīt to ķīmiskās īpašības.

Drīz pēc tam izgudroja caurstarojošo un skenējošo elektronmikroskopu. Tie ļāva izpētīt gaismas mikroskopā nesaskatāmus šūnu iekšējās un ārējās uzbūves elementus-endoplazmatisko tīklu, ribosomas, u.c..

Līdz 20. gs. beigām atklāja kā izdalīt dzīvas šūnas un audzēt tās barotnēs no mākslīgi sintezētām vielām, kā ar fluorescentām krāsvielām iezīmēt antivielas un pētīt dažādu olbaltumvielu novietojumu šūnā. 20. gs beigās pilnveidoja šūnu klonēšanas metodes un ieguva informāciju par bažu sekvencēm DNS molekulās. Tas ļāva no šūnām izaudzēt transgēnas (svešus gēnus saturošas) baktērijas, dzīvniekus un augus. Mūsdienās intensīvi pēta, kā iegūt cilvēku cilmsūnas, tās diferencēt par specializētām šūnām un ievietot organismā.

### Šūnu pētīšanas metodes.

#### Šūnu audzēšanas metodes

- Augu meristēmu kultūras
- Augu šūnu kultūras
- Dzīvnieku audu kultūras

- Dzīvnieku šūnu kultūras  
Piemērs kultūras iegūšanas un izmantošanas tehnoloģijai :
- Sasmalcina auga lapas
- Ievieto tās pektināzē (enzīms, kas noārda šūnu sienīgas)
- Ievieto minerālvielu barotnē (šķīdumā) (Murshige and Skoog).
- Šajā etapā vai arī nākamajā etapā šūnās var ievietot arī svešu DNS.
- Maina hormonālo sastāvu un iegūst kalusu.
- Mainot barotnes sastāvu panāk atsevišķu kalusa daļu diferencēšanos par saknēm un stubru.

#### **Dzīvnieku šūnas audzē sterilos apstākļos inkubatoros.**

Šūnas ir ievietotas stikla vai plastmasas traukos, kas nodrošina gāzu apmaiņu, bet novērš mikroorganismu iekļūšanu. Traukos ir katram šūnu tipam atbilstoša barības vide un hormoni. Inkubators nodrošina optimālu temperatūru, CO<sub>2</sub> koncentrāciju un mitrumu.

#### **Šūnu pētīšanas funkcionālās metodes**

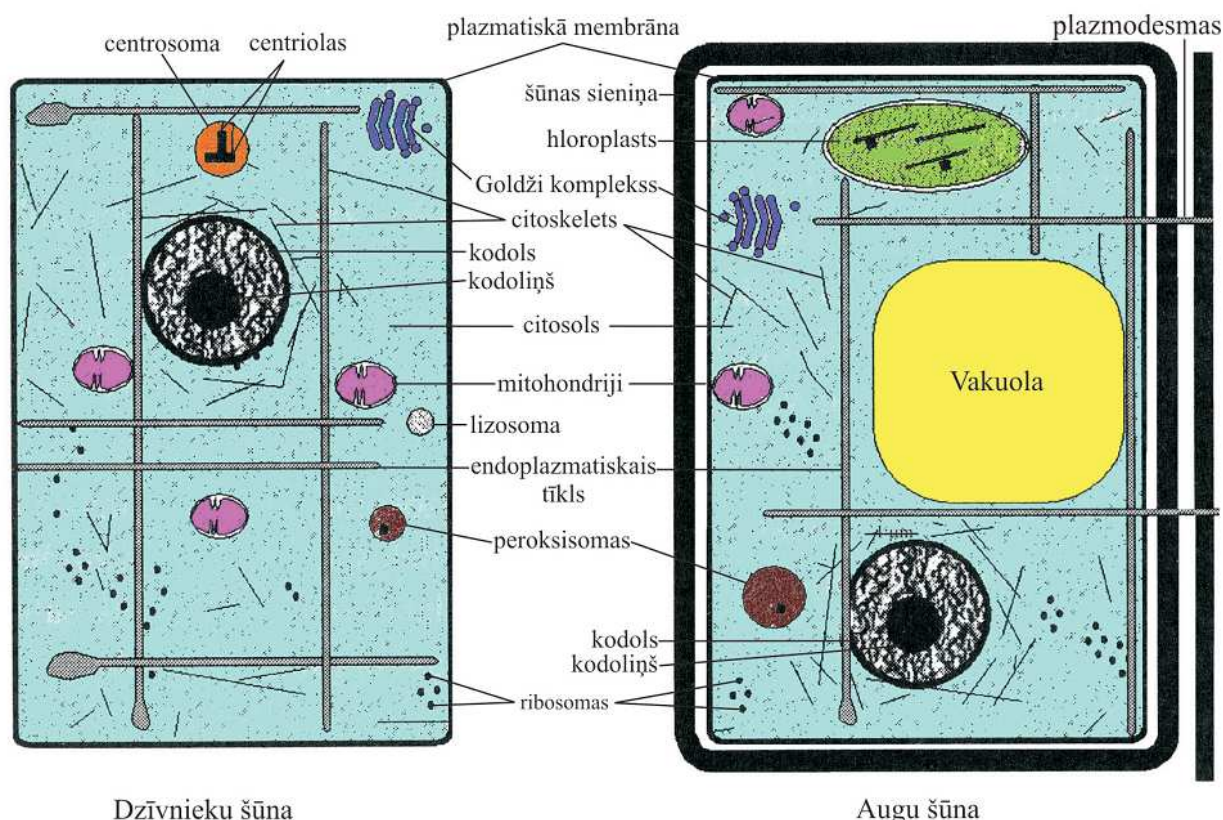
Izmantojot fluorescenci, var noteikt šūnu skaitu, kuras ekspresē fluorescentus proteīnus vai ar pseidofluorescences palīdzību var izmērīt vielu koncentrāciju šūnā.  
Var redzēt kā dažādās šūnas vietās mainās pH, Ca<sup>2+</sup> koncentrācija, aminoskābju koncentrācija, u.c.  
Var pētīt kā šūna vada impulsus.  
Fluorescentie proteīni parāda kāds gēns un kāds proteīns ir iesaistīts šūnas funkcijās un kur ir proteīna darbības vieta. Tās ļauj spekulēt par šo proteīnu savstarpējo mijiedarbību un funkcijām šūnā.  
Var izmantot arī citus instrumentus, noteiktu potenciālu starpību šūnas dažādās vietās, elpošanas un fotosintēzes intensitāti, kā arī citus funkcionālus parametrus.

#### **Šūnu pētīšanas molekulārās metodes paredz gēnu noteikšanu, izolēšanu, šūnu ģenētisku transformēšanu un analīzi.**

##### **Šūnu pētīšanas mikroskopiskās metodes**

Preparātu sagatavošana (fiksācija, krāsošana, griešana)  
Histoķīmija (Šifa reaģents, DAPI)  
Antivielas (antiviela un koloīdais zelts)  
Vitālā krāsošana (Janus zaļais)  
Ģenētiski modificētas šūna, kas satur zaļo fluorescento olbaltumvielu.  
Gaismas mikroskopija  
Digitālā mikroskopija  
Transmisijas elektronu mikroskopija  
Skanējošā elektronu mikroskopija  
Fluoresceces mikroskopija  
Konfokālā mikroskopija  
Izmantojot digitālo mikroskopiju analizē šūnu skaitu, izmērus, formu, organoīdus, audu struktūru, vielu daudzumu un izvietojumu.

## Eikariotu šūnas sastāvdaļas



Dzīvnieku šūna

Augu šūna

### Plazmatiskā membrāna

Plazmatiskā membrāna ietver šūnu un nosaka tās robežas. Savukārt citoplazmā atrodas dažādi struktūrelementi, kas ir ietverti membrānas apvalkā. Tādējādi šūnā izveidojas vairāki noslēgti nodalījumi, kuros notiek dažādas ķīmiskās reakcijas. Plazmatiskā membrāna pēc uzbūves ir līdzīga citām šūnas membrānām.

Tā sastāv no fosfolipīdu dubultslāņa ar tajā iegremdētām olbaltumvielām. Fosfolipīdi ir šķidrī un kustīgi. Tāpēc membrānas uzbūves modeli sauc par "*šķidrums mozaīkas modeli*". Fosfolipīdi ir hidrofobi. Tas neļauj caur membrānu difundēt daudzām vielām. Tāpēc membrānu sauc par puscaurlaidīgu. Lipīdi veido dubultslāni. Tas ir dažādu lipīdu komplekss, kurā ietilpst holesterols, fosfolipīdi, glikolipīdi un neliels daudzums citu lipīdu. Lipīdu daudzums dažādās membrānās var būt ļoti atšķirīgs. Šīm molekulām ir kopīgas īpašības. Tām ir hidrofīla galvas daļa un divas hidrofobas astes daļas. Molekulas hidrofīlo galvas daļu veido fosfāts, glicerols un holīns, etanolamīns vai citi savienojumi, bet hidrofobo astes daļu – dažāda garuma taukskābes. Fosfolipīdu molekulas garums var sasniegt 3 nm.

Ūdenī fosfolipīdu molekulas var izvietoties trijos veidos atkarībā no eksperimenta apstākļiem.

Ja ūdenī ievieto nelielu fosfolipīdu pilienu, tad fosfolipīdu molekulas veido pilienu, kurā molekulu hidrofīlās galvas ir vērstas uz ārpusi, bet hidrofobās astes – uz iekšpusi. Tādas struktūras sauc par micellām.

Fosfolipīdu molekulas var nostāties ūdenī, veidojot dubultslāni, kurā hidrofobās astes ir vērstas uz dubultslāņa centru. Fosfolipīdu dubultslāņa biezums ir apmēram 6 nm. Fosfolipīdu molekulas var nostāties ūdenī, veidojot dubultslāni, kurš norobežo lodveida struktūru. Tādu struktūru sauc par liposomu.

Pētot fosfolipīdu dubultslāni, ir konstatēts, ka molekulām iespējama četru veidu kustība. Tās var kustēties laterāli, paliekot tajā pašā slānī. Retāk tās var veikt “šurpturp” kustību, mainot slāni. Molekulas var arī rotēt un atbrīvot savu asti. Molekulu kustīgums ir lielā mērā atkarīgs no vides apstākļiem. Ja pazeminās temperatūra, tad šādā membrānā molekulu kustīgums samazināsies, jo palielināsies viskozitāte.

Eikariotu šūnās plazmatiskā membrāna visvairāk satur holesterolu. Tā daudzums var būt līdz vienai molekulai uz katru fosfolipīdu molekulu. Holesterols pieder pie sterolu grupas lipīdiem. Holesterola molekulas membrānā ir novietotas starp fosfolipīdu molekulām. Holesterola molekulas trijos veidos ietekmē membrānu īpašības. Pirmkārt, tās stabilizē lipīdu slāni šajā zonā un padara to grūtāk deformējamu. Otrkārt, tās samazina iespēju ūdenī šķīstošajām molekulām šķērsot lipīdu dubultslāni. Treškārt, tās pasargā no ogļūdeņražu ķēžu satuvināšanās un kristalizācijas.

Glikolipīdi ir saliktas molekulas, kurām izšķir divas hidrofobās astes daļas, bet hidrofīlā galvas daļa, atšķirībā no fosfolipīdiem, satur glicerolu un cukuru atlikumus. Galvas daļā tām ir dažāds cukuru molekulu skaits, bet reizēm pievienojas siaskābe. Tā rezultātā glikolipīdu molekulas var būt neitrālas vai negatīvi lādētas. Negatīvi lādētās molekulas parasti atrodas citosolam tuvākajā lipīdu slānī. Negatīvi lādēto un neitrālo lipīdu un olbaltumvielu daudzuma atšķirības abos membrānas slāņos nodrošina potenciālu starpību.

Olbaltumvielu molekulas ir daudz lielākas par lipīdu molekulām. Membrānā ir viena olbaltumvielas molekula uz katrām piecdesmit lipīdu molekulām. Taču, atkarībā no membrānas funkcijām, tur var būt dažāda veida olbaltumvielas, kā arī to daudzums ir ļoti atšķirīgs. Nervu šūnu mielīna apvalka membrānā ir daudz lipīdu, jo tā ir saistīta ar signāla vadīšanu. Savukārt mitohondriju iekšējās membrānas un hloroplastu tilakoīdu membrānas satur daudz olbaltumvielu, jo tās ir saistītas ar daudzām enzimatiskām reakcijām. Dažādas olbaltumvielu molekulas atšķirīgi var būt saistītas ar lipīdu dubultslāni. Olbaltumvielas, kuras var samērā viegli atdalīt no membrānas, izjaucot divu proteīnu mijiedarbību, sauc par perifērajām olbaltumvielām. Mijiedarbību var izjaukt izmainot pH vai jonu koncentrāciju. Olbaltumvielas, kuras ir cieši piesaistītas pie lipīdu dubultslāņa, sauc par integrālajām olbaltumvielām.

Olbaltumvielas membrānā var rotēt vai pārvietoties laterāli. Tomēr dzīvās šūnās nav raksturīga neierobežota olbaltumvielu molekulu kustība. Dažādas olbaltumvielu molekulas var veidot kompleksus. Epitēlija šūnās novēro, ka olbaltumvielām ir polārs novietojums - vienas atrodas šūnas bazālajā daļā, citas - apikālajā. Olbaltumvielu kustību ierobežo četri mehānismi: 1) kompleksa veidošanos nosaka olbaltumvielu molekulu savstarpējā mijiedarbība; 2) saistību nodrošina arī ārpusšūnas makromolekulāri kompleksi; 3) kompleksi veidojas membrānas olbaltumvielu molekulām pievienojoties pie iekššūnas makromolekulāra kompleksa, piemēram, citoskeleta; 4) visbeidzot, atšķirības starp šūnas bazālo un apikālo daļu nodrošina saites starp kaimiņu šūnu membrānu olbaltumvielām. Membrānu olbaltumvielām izdala vairākas funkciju grupas. Olbaltumvielas stabilizē plūstošās lipīdu molekulas, piedod membrānai mehānisko izturību, savieno membrānas ar citoskeletu un ārpusšūnas struktūrām, nodrošina vielu transportu cauri membrānām un piedalās šūnas sintētiskajos procesos.

### **Kodols**

Baktēriju šūnām nav kodola. Tāpēc tās sauc par prokariotiem - pirmskodola šūnām. Tām citoplazmā atrodas DNS un olbaltumvielu kompleksi. Protistu, augu, sēņu un dzīvnieku šūnas satur kodolu. Tos sauc par eikariotiem. Kodola lielums dažādos šūnu tipos ir atšķirīgs. Tā lielums parasti ir no 1 - 10  $\mu\text{m}$ . Kodols ir sastopams visās

eikariotiskajās šūnās, izņemot cilvēku eritrocītus un augu vadaudu šūnas, kurās attīstības gaitā tas ir sekundāri izzudis. Pārējās šūnās kodols ir viens no būtiskākajiem elementiem, jo bez kodola šūna var nodzīvot apmēram dienu.

No citoplazmas kodolu atdala divas membrānas, kurās ir poras. Kodola ārējā membrāna dod sākumu endoplazmatiskajam tīklam. Kodola iekšējā membrāna nostiprina hromatīnu – pavedienvēda kompleksu, kas sastāv no DNS un olbaltumvielām. Hromatīns sastāv no irdeniem eihromatīna pavedieniem vai liela diametra, blīviem heterohromatīna pavedieniem. Kodolā atrodas kodoliņš. Tā ir vieta kurā notiek ribosomu veidošana. Kodola iekšieni caurauž matrikss, kas nosaka kodola formu, iekšējā satura izvietojumu un satur kopā kodola apvalku.

Interfāzes laikā (periods, kurā nenotiek kodola dalīšanās) daļa no hromosomām ir īrdena un veido smalkus pavedienus. RNS transkripciju var veikt tikai no eihromatīna iecirkņiem. Tieši tāpēc šūnas attīstības gaitā daļa no eihromatīna pārveidojas par heterohromatīnu un otrādi. Visblīvākais hromatīns ir kodola dalīšanās metafāzes etapā. Cilvēka gadījumā tad redz hromosomas kuru diametrs ir apmēram 1400 nm.

Šādā hromosomā ir iežmauga, kas to sadala divos plecos. Centromēra vai primārā iežmauga ir hromosomas zona, kas saista kopā abas hromatīdas. Netālu no centromēras atrodas diskveida struktūra - kinetohors. Kinetohora uzdevums ir piesaistīt dalīšanās vārpstas mikrocaurulītes. Hromosomas plecu galos atrodas telomēra. Telomērās DNS parasti ir heterohromatīna veidā arī kodola interfāzes laikā. Dažām hromosomām telomēras galā veidojas sekundārā iežmauga, kas no pārējās hromosomas norobežo nelielu DNS daļu. To sauc par satelīta DNS. Sekundārās iežmaugas rajonā atrodas rRNS gēnus saturošais kodoliņa organizators.

Hromosoma ir veidota no divām hromatīdām, kuru diametrs ir apmēram 700 nm. Hromatīda ir veidota no savērtiem pavedieniem. Tos veido vēl smalkāki pavedieni. Vissmalkākais pavediens ir DNS dubultspirāle. Tās diametrs ir 2 nm. DNS dubultspirāle uztinas uz olbaltumvielu globulām. Katru DNS un globulas kompleksu sauc par nukleosomu. Katrā cilvēku šūnas kodolā ir apmēram  $3 \times 10^7$  nukleosomas. Apskatot vienu nukleosomu, var redzēt, ka to veido divi pilni DNS dubultspirāles vijumi ap histonu olbaltumvielu molekulu izveidotu globulu. Katra tinuma garums ir 83 bp. No globulas vēl atiet apmēram 0 - 80 bp gara brīva “linker”-DNS. Nukleosomas diametrs ir 11 nm. Nukleosomas ir apvienotas pa 2 - 6 pavedieniem, veidojot spirālveida struktūru. Solenoīda diametrs ir apmēram 30 nm. Kodola interfāzē apmēram 10% genoma veido šāda diametra pavedieni.

Lielākajā daļā eikariotisko šūnu kodolos novēro nelielus apaļus vai ovālus veidojumus, kurus sauc par kodoliņiem. Kodolā var būt viens, divi vai pat vairāki kodoliņi, atkarībā no šūnas tipa.

Pēc mitozes vairākām hromosomām kodoliņa organizatora rajonā tiek sintezētas rRNS molekulas. Tās pievieno olbaltumvielas veidojot ribosomu priekštečus. Tāpēc var novērot daudzus mazus kodoliņus. Šūnas attīstības gaitā mazie kodoliņi spēj saplūst, veidojot vienu lielu kodoliņu. Kodoliņš kodolos nav novērojams visā šūnas dzīves laikā. Tas parādās pēc mitozes, pieaug un dažkārt aizņem 25% no kodola tilpuma, tad pakāpeniski samazinās un izzūd. Vecās šūnās tie ir izzuduši. Kodoliņi izzūd arī mitozes sākumā.

Kodoliņš sastāv galvenokārt no olbaltumvielām un RNS. Kodoliņā notiek ribosomu subvienību veidošana. Ribosomu subvienību veidošanai ir nepieciešamas četru veidu rRNS un apmēram 90 olbaltumvielu molekulas. Lielo subvienību veido 5S, 5,8S un

28S rRNS molekulas, bet mazo subvienību 18S rRNS (sedimentācijas konstante, kas norāda molekula grimšanas ātrumu). Ribosomu veidošana sākas ar to, ka kodoliņā tiek sintezēta rRNS. Tālāk tā pievieno ribosomālās olbaltumvielas. Komplekss sadalās un izveidojas lielās un mazās ribosomu subvienības priekšteči. Tie caur kodola apvalka porām izkļūst citoplazmā. Ribosomālās olbaltumvielas iekļūst caur kodola apvalka porām.

Eikariotu šūnās kodola apvalku veido divas membrānas, kurās ir poras. Iekšējās un ārējās membrānas sastāvs un funkcijas atšķiras. Iekšējā membrāna satur daudz olbaltumvielu, kas piesaista heterohromatīnu. Ārējā membrāna pēc uzbūves atgādina endoplazmatiskā tīkla membrānas. Telpu starp abām kodola apvalka membrānām sauc par perinukleāro telpu. Tā ir endoplazmatiskā tīkla turpinājums. Uz kodola ārējās membrānas atrodas ribosomas. Tajās sintezētās olbaltumvielas tiek transportētas uz perinukleāro telpu.

Vielu apmaiņu starp kodolu un citoplazmu nodrošina poras. To skaits kodolā ir mainīgs. Aktīvi funkcionējošos kodolos ir vairāk poru nekā novecojošos. Skatoties elektronu mikroskopā, redz, ka poras var būt atvērtas un aizvērtas. Poras kompleksa molekulmasa ir apmēram 25 miljoni daltonu. To veido vairāk nekā 100 dažādas olbaltumvielas, kurām parasti ir raksturīga oktagonāla (astoņstūraina) simetrija. Poru kompleksa ārpusi un iekšpusi veido divi gredzeni. Poras kompleksa centrā atrodas grozveida struktūra. Ja tā ir attālinājusies no poras, tad pora ir atvērta. Ja tā atrodas kompleksa centrā, tad pora ir aizvērtā. Pie gredzenveida subvienībām atrodas fibrillas, kurām ir receptora un vielu transporta funkcija. Caur porām var difundēt maza izmēra ūdenī šķīstošas molekulas. Brīva difūzija ir iespējama daļiņām, kuru izmēri nepārsniedz 9 x 15 nm. Lielās DNS un RNS molekulas, kā arī ribosomu subvienības caur porām pārvietojas izmantojot aktīvo transportu un signālus. Kodola olbaltumvielām šādu signālu veido 4 - 8 aminoskābju gara secība, kas ir bagāta ar pozitīvi lādētām aminoskābēm. Kad šīs signālsecības piesaistās pie poras kompleksa, tad transportējamā olbaltumviela tiek piestiprināta pie fibrillām un novirzīta uz poras centru. Pēc tam olbaltumvielu ievieļ kodola iekšienē. Šādā gadījumā poras platums var sasniegt 26 nm. Aprakstītais transporta mehānisms patērē ATF enerģiju. Līdzīgā veidā no kodola citoplazmā tiek transportēti olbaltumvielu un RNS kompleksi, kā arī ribosomu subvienības.

Kodola matriksu veido kodola laminas un dažādas pavedienveida olbaltumvielas. Kodola laminas plāksņveidā izklāj visu kodola iekšējās apvalka membrānas iekšpusi. Šīs pavedienveida olbaltumvielas ir piestiprinātas pie membrānas olbaltumvielām un hromosomu olbaltumvielām. Vēl daudzos pētījumos ir konstatēts, ka kodola iekšienē ir pavedienveida olbaltumvielu kompleksi. Šī kompleksa pavedieni blīvi caurauž visu kodolu. Turklāt šīm olbaltumvielām bieži ir piestiprinātas motorās olbaltumvielas, kas nodrošina olbaltumvielu un RNS transportu kodola iekšienē. Mitozes laikā katrai laminu molekulai pievieno fosfātu grupu, kas izraisa pavedienu atdalīšanos. Tas noved pie kodola apvalka sadalīšanās sīkos pūslīšos (vezikulās).

### **Citoplazma**

Citoplazma sastāv no organoīdiem un citosola.

Vislielākais no visiem šūnas nodalījumiem ir citosols - citoplazmas šķidrā daļa. Tas satur jonus, cukurus, aminoskābes, olbaltumvielas un citas vielas. Citosolā notiek ATF sintēze bez skābekļa klātbūtnes, olbaltumvielu un RNS noārdīšana, vielu difūzija un citi procesi. Citosolā ribosomās sintezētajām olbaltumvielām tiek pievienotas citas



olbaltumvielas, kas nodrošina pareizas trīsdimensionālās struktūras izveidošanos un transportu.

### **Ribosomas**

Ribosomas ir sastopamas visās šūnās. Ribosomu izmēri ir no 20 - 30 nm. Taču nedaudz atšķirīga ir to uzbūve. Visprimitīvākajām prokariotu šūnām ribosomu funkcijas izpilda ribosomālā RNS. Ribosomas veido ribosomālo RNS un olbaltumvielu kompleksi. Ribosomu un to daļu lielumu raksturo ar sedimentācijas konstanti, t.i., daļiņu grimšanas ātrumu NaCl šķīdumā. Prokariotu šūnu ribosomām sedimentācijas konstante ir 70S. Tās kopējā molekulmasa ir 2,5 miljoni daltonu. Ribosoma sastāv no divām subvienībām - lielās (50S) un mazās (30S). Eikariotu citoplazmas ribosomu sedimentācijas konstante ir 80S. Kopējā molekulmasa ir 4,2 miljoni daltonu. To veido lielā subvienība ar sedimentācijas konstanti 60S un mazā - ar 40S.

Eikariotu šūnās citoplazmas ribosomas var atrasties uz kodola apvalka ārējās membrānas, uz endoplazmatiskā tīkla vai brīvi citoplazmā. Pie vienas mRNS molekulas bieži piestiprinās vairākas ribosomas, veidojot poliribosomu vai polisomu. Citoplazmā atrodas atsevišķas ribosomu subvienības. Abas subvienības apvienojas tikai piestiprinoties pie mRNS molekulas.

Eikariotu šūnu mitohondrijos un plastīdās arī atrodas ribosomas. Tās pēc uzbūves atgādina prokariotu ribosomas.

Galvenā ribosomu funkcija ir veidot polimerizēt brīvās aminoskābes, veidojot polipeptīdus vai olbaltumvielas. Šo procesu sauc arī par *translāciju*.

Translācija sākas ar to, ka pie ribosomu mazās subvienības pievienojas tRNS. Tad šis komplekss piestiprinās mRNS 5' galā. Pēc tam, pārvietojoties pa mRNS, tiek atrasts iniciācijas kodons AUG. Pēc tam pie kompleksa pievienojas lielā subvienība. Komplekss pakāpeniski pārvietojas, katru reizi komplementārai RNS bāzei pievienojot tRNS, kura atdala aminoskābi, kas pievienojas pie augošā polipeptīda. Aminoskābju polimerizācija turpinās līdz brīdim, kad A saiti sasniedz "stop" kodons - UAA, UAG vai UGA. Tad šai zonai piesaistās atbrīvošanas faktors. Pie polipeptīdu ķēdes karboksilgala pievienojas disociētas ūdens molekulas hidroksilgrupa un polipeptīdu ķēde var atbrīvoties no ribosomas. Pēc tam sadalās arī ribosoma. No tās atdalās mRNS molekula kā arī pie mazās subvienības piestiprinātā tRNS molekula un atbrīvošanas faktors. Savukārt izveidotais polipeptīds tiek tālāk transportēts un modificēts.

### **Endoplazmatiskais tīkls**

Endoplazmatisko tīklu (ET) veido sarežģīta caurulīšu un cisternu sistēma. Šis šūnas nodalījums ir daļēji izolēts no citām šūnas daļām. Tas veido pastāvīgus vai īslaicīgus kontaktus savā starpā, ar ribosomām, Goldži aparātu, kodolu, hloroplastiem, mitohondrijiem vai plazmatisko membrānu. Endoplazmatiskais tīkls (ET) veidojas no kodola ārējās membrānas izaugumiem, un tā iekšējā vide ir savienota ar perinukleāro telpu.

Endoplazmatiskā tīkla iekšējo telpu sauc par lumenu. Izšķir graudaino vai granulāro un gludo vai agranulāro ET. Ja endoplazmatiskā tīkla kanāliņu sistēma uz savas virsmas satur ribosomas, to sauc par graudaino endoplazmatisko tīklu. Ja endoplazmatiskais tīkls nesatur ribosomas, to sauc par gludo endoplazmatisko tīklu. Abas formas var viegli pāriet viena otrā atkarībā no šūnas funkcionālā stāvokļa. Kaut arī abas endoplazmatiskā tīkla formas ir savstarpēji saistītas, tās funkcionāli atšķiras. Augošām šūnām labāk attīstīts ir graudainais endoplazmatiskais tīkls, bet diferencētām piemēram aknu šūnām, attīstītāks ir gludais endoplazmatiskais tīkls.



Graudainais endoplazmatiskais tīkls ir saistīts ar olbaltumvielu sintēzi un modificēšanu.

### **Goldži komplekss**

Goldži komplekss ir sastopams gandrīz visās eikariotu šūnās, izņemot nobriedušus spermatozoīdus un eritrocītus. **Goldži komplekss** ir cisternu kaudzīšu, kanāliņu un vezikulu sistēma šūnā. Goldži aparāta forma bieži ir audu specifiska. Nervu šūnās, piemēram, tas veido tīklu ar plašām cilpām, kas aizņem lielu daļu no šūnas. Leikocītos Goldži komplekss atrodas kodola tuvumā ļoti saspiestā veidā. Līdz ar to var teikt, ka Goldži komplekss nav vienādi attīstīts visos šūnu tipos. Īpaši attīstīts tas ir tajās šūnās, kurās notiek aktīvi augšanas procesi vai sekretējamo produktu sintēze. Dzīvnieku šūnās Goldži komplekss mitozes laikā sadalās sīkās vezikulās.

Cisternu kaudzītes kopā ar kanāliņiem sauc par **diktiosomām**. Šūnā diktiosomas ir savienotas un veido vienotu sistēmu. Dzīvnieku šūnās sērijveida griezumi ļauj rekonstruēt Goldži kompleksa trīsdimensionālo struktūru. Tie rāda, ka šūnās, kurās noris aktīva sekretoro olbaltumvielu sintēze, nemitīgi veidojas un izzūd kanāli, kas savieno diktiosomas. Diktiosomā parasti ir novietotas 3 - 20 saplacinātas cisternas. Dažu aļģu šūnās var novērot līdz 25 000 cisternu vienā diktiosomā. Iekšējo telpu kanāliņos un cisternās sauc par **lumenu**. Diktiosomas šūnās pārvietojas izmantojot citoskeletu.

Diktiosomas ir Goldži kompleksa pamatsastāvdaļas. Tās ir polāras organellas. Viena to puse ir vērsta pret endoplazmatiskā tīkla pārejas zonu (tādu, kas nesatur ribosomas), bet otra, eksportējošā puse, pret kādu citu šūnas daļu. Parasti tā ir plazmatiskā membrāna. Organellas polaritāte izpaužas diktiosomas cisternu uzbūvē. Pret endoplazmatisko tīklu ir pavērsta diktiosomas **cis puse**. Tās membrānas ir plānākas par plazmatisko membrānu un pēc uzbūves atgādina endoplazmatiskā tīkla membrānu. Pretējo diktiosomas pusi sauc par **trans pusi**. Tur membrānas satur vairāk holesterola.

Trans puses cisternās membrānas satur ATF-āzes, kas nodrošina H<sup>+</sup> importu. Līdz ar to pH tur ir mazāks nekā cis puses cisternās. Arī dažādu enzīmu novietojums šajās cisternās atšķiras.

### **Eksosomas un endosomas**

Eksosomas ir vezikulas kurās iekļūst produkti, kurus šūna eksportē. Endosomas ir vezikulas, kurās iekļūst vielas un daļiņas, kuras šūna importē. Endosomas veido plazmatiskā membrāna.

Eksosomas var veidot endoplazmatiskais tīkls, plazmatiskā membrāna, diktiosomu cisternas u.c.

Vezikulas veidošanās vietā pakāpeniski sakrājas vezikulas veidojošās olbaltumvielas. To telpiskā struktūra ļauj tām apvienoties tikai tādā veidā, ka izveidojas lode. Kad lode noslēdzas, tad vezikula atdalās no membrānas.

Specifisku transportu nodrošina vezikulas, kuras pārklāj olbaltumviela - klatrīns. Daudzas olbaltumvielas diktiosomas iekšienē pievienojas membrānas receptoram. Tas izraisa klatrīna molekulu pievienošanu membrānas ārpusē. Rezultātā izveidojas vezikula. Citos gadījumos vezikulu veidošanos nodrošina citas olbaltumvielas. Tad vezikulās olbaltumvielu iekļūšana ir nespecifiska. Vezikulu pārvietošanos šūnā nodrošina citoskelets un motorās olbaltumvielas.

## Mitochondriji

Mitochondriji ir sastopami visās eikariotu šūnās, izņemot dažas parazitiskas, anaerobos apstākļos dzīvojošu organismu sugas. Mitochondriji nav konstatēti prokariotiskajās šūnās (baktērijās un zilaļģēs).

Mitochondriju izmēri un forma ir ļoti mainīga. To izmēri svārstās no 1 - 10  $\mu\text{m}$ . Mitochondriju struktūra ir ļoti dinamiska - tie var *augt garumā, saīsināties, savīties, dalīties* laika periodā, kas ir īsāks par vienu minūti. Mitochondriju formu un novietojumu regulē šūnas citoskelets.

Mitochondriji ir lokalizēti tajās šūnu vietās, kur ir vai nu sakoncentrēts substrāts oksidācijai (lipīdu ieslēgumi, hloroplasti u.c.), vai arī enerģiju patērojošas šūnas vietās, piemēram, muskuļaudos gar miofibrillām.

Mitochondrijus no citosola norobežo divas apvalka membrānas. Iekšējā membrāna veido dažāda izmēra izlocījumus – kristas. Starpmembrānu telpā tiek uzkrāti  $\text{H}^+$ . To pārvietošana caur kristas membrānā novieto enzīmu – ATF sintāzi ļauj pievienot fosfātu pie ADF molekulām un izveidot ATF. Cauri abām apvalka membrānām mitohondrijos abos virzienos tiek transportētas gāzes, ūdens un lielāki organiskie savienojumi. Mitochondriju ārējā membrānā ir poras, kas nodrošina mazmolekulāru savienojumu apmaiņu starp citoplazmu un starpmembrānu telpu. Savukārt iekšējā membrāna ir praktiski necaurlaidīga, pateicoties savam unikālajam lipīdu un olbaltumvielu sastāvam. Transportu caur šo membrānu nodrošina pārnesējolbaltumvielas. Aminoskābju un ATF transports tiek realizēts kā antiports. Mitochondriji galvenokārt importē pirovīnogskābi, taukskābes, aminoskābes, fosforu, ADF un  $\text{O}_2$ .

Mitochondriji visvairāk eksportē aminoskābes, ATF,  $\text{OH}^-$  un  $\text{CO}_2$ .

Mitochondriju iekšējo telpu sauc par matriksu un tajā atrodas Krebsa cikla enzīmi, ribosomas, DNS nukleoīdu un īsu gredzenveida molekulu veidā. Dažkārt novērojami fosfāta ieslēgumi. Mitochondriju DNS tiek izmantota mitohondriju RNS sintēzei un mitohondriju olbaltumvielu veidošanai. Matriksā esošie enzīmi nodrošina taukskābju un pirovīnogskābes oksidēšanu un sašķelšanu līdz  $\text{CO}_2$ . Iegūto NADH un FADH molekulu elektroni tiek izmantoti  $\text{H}^+$  transportam no matriksa uz starpmembrānu telpu.

Mitochondriju DNS tiek izmantota, lai kodētu visas tRNS molekulas, dažas ribosomu olbaltumvielas un dažus desmitus no iekšējās membrānas polipeptīdiem. Mitochondriji spēj saražot tikai 10% no tiem nepieciešamajām olbaltumvielām.

Pārējās mitohondrijiem paredzētās olbaltumvielas, kas realizē transkripciju, replikāciju, Krebsa ciklu u. c., kodē kodola gēni. Šīs olbaltumvielas sintezē citosolā novietotās ribosomas.

Olbaltumvielu importa laikā var izdalīt vairākus etapus. Pirmajā etapā mitohondriālās olbaltumvielas priekštecis piesaistās pie mitohondrija ārējās membrānas receptora. Nākamais etaps ir pati olbaltumvielas transports cauri abām mitohondrija membrānām, signālpeptīda atdalīšana un peptīda nobriešana.

Mitochondriji eikariotu šūnās parādījušies endosimbiozes procesā. Tas nozīmē ka eikariotu šūna iekļāvusi savā citoplazmā aerobu baktēriju. Endosimbiozes teoriju apstiprina tas, ka mitohondrijiem ir baktērijām līdzīga DNS un ribosomas, līdzīga reakcija uz antibiotikām un spēja dalīties neatkarīgi no šūnas dalīšanās. Mitochondriji dalās ar iežmaugu vai pumpurojoties.

Apaugļošanās procesā pēc gametu saplūšanas no spermatozoīdiem nākušie mitohondriji nespēj augt un dalīties. Tāpēc vairums organismu mitohondrijus manto pa mātes līniju.

## Lizosomas

Lizosomas ir konstatētas lielākajā daļā eikariotisko šūnu. Īpaši daudz tās ir tajās dzīvnieku šūnās, kuras nodarbojas ar fagocitozi. Augu šūnās lizosomas ir novērojamas novecošanas laikā. Lizosomām var būt ļoti atšķirīga forma un izmēri. Atšķirīga var būt arī to iekšējā struktūra. Lizosomu izmēri parasti ir no 0,2 - 0,5  $\mu\text{m}$ . Lizosomu galvenā funkcija ir veikt iekššūnas sagremošanu. Lizosomu enzīmi spēj sadalīt praktiski visus dabīgos organisko vielu polimērus. Izveidotie monomēri – monosaharīdi, aminoskābes un taukskābes caur lizosomas membrānu tiek transportēti uz citosolu. Ir izdalītas vairāk nekā 60 lizosomu enzīmi (proteāzes, lipāzes u.c.). No citoplazmas šos aktīvos enzīmus atdala lizosomas membrāna. Membrānu barjeras loma tiek papildināta ar dažādiem enzīmu inaktivācijas mehānismiem

To sasniedz, piemēram, ar noteikta pH līmeņa uzturēšanu lizosomas iekšienē, kas neatbilst enzīmu darbības optimumam. Apmēram 20% no enzīmiem ir inaktivēti, izmantojot to saistību ar membrānu lipīdiem. Pārējā enzīmu daļa atrodas lizosomu matriksā, kuru veido polisaharīdi un tos inaktivē. Lizosomām piemīt spēja ātri pāriet aktīvā stāvoklī. To nodrošina lizosomu membrānu receptoru sistēma. Šajā gadījumā nepieciešams lizosomas iekšieni paskābināt. To nodrošina lizosomu membrānā novietotā  $\text{H}^+$  ATFāze. Tā importē no citosola  $\text{H}^+$ , izmantojot ATF enerģiju. Lizosomas šūnās var pārvietoties. Augu šūnās lizosomu lomu var spēlēt arī centrālā vakuola. Tomēr gadījumos, kad šūnas sadalās, var novērot ķermenīšus, kas atgādina lizosomas. Līdz ar to var teikt, ka lizosomas ir visvairāk raksturīgas dzīvnieku šūnām.

Lizosomu enzīmus sintezē graudainais endoplazmatiskais tīkls. Pēc tam tie pārvietojas uz Goldži aparātu, kur notiek to nobriešana. No Goldži aparāta tiek eksportētas nelielas vezikulas, kuras sauc par primārajām lizosomām. Lizosomas nodrošina trīs šūnas procesu - heterofāģijas, autofāģijas un autolīzes,- norisi.

## Peroksisomas

Peroksisomas ir nelielu organellu grupa, kas sastopama augu un dzīvnieku šūnās. To izmērs ir no 0,5 – 3  $\mu\text{m}$ . No citosola tās norobežo viena membrāna. To iekšienē ir granulārs matrikss un kristāliski ieslēgumi.

Peroksisomām ir liela nozīme garu taukskābju molekulu sadalīšanā. Saīsinātās taukskābes peroksisomas eksportē. Tās vēlāk var izmantot ATF sintēzei mitohondrijos.

Ūdeņraža peroksīds, kas ir radies peroksisomās, tālāk tiek metabolizēts ar enzīma katalāzes starpniecību. Katalāze reducē ūdeņraža peroksīdu līdz ūdenim. Šī shēma ir ārkārtīgi vienkārša salīdzinājumā ar mitohondriālo elpošanu. Rezultāts abos gadījumos ir vienāds - tiek oksidēti noteikti produkti, kam seko skābekļa un ūdens atjaunošana. Taču, ja mitohondrijos lielākā daļa no atbrīvotās enerģijas tiek izmantota ATF sintēzei, tad peroksisomās tā izdalās kā siltums.

Augu peroksisomas, kuras atrodas krājaudos satur taukskābju oksidācijas enzīmus, lai pārvērstu sēklu rezerves lipīdus cukuros.

Lapu peroksisomas ir specializētas augu peroksisomas, kuras atrodas fotosintezējošos audos un piedalās fotoelpošanas reakcijās.

Peroksisomas šūnā dalās. Citos gadījumos to skaita palielināšanās ir saistīta ar endoplazmatiskā tīkla darbību. Izveidojas organellas ar diametru 0,1  $\mu\text{m}$ . Tās aug un caur membrānu no citoplazmas uzņem olbaltumvielas. Peroksisomu olbaltumvielas sintezē citoplazmas ribosomas.

## Citoskelets

Visās eikariotu šūnās ir konstatētas dažādas pavedienveida struktūras. Visvairāk tās ir izpētītas dzīvnieku šūnās. Dažos gadījumos pavedieni ir apvienojušies augstāk organizētās struktūrās, kuras var redzēt pat gaismas mikroskopā. Tādi veidojumi ir centriolas, bazālā plātnīte u.c. Visiem pavedieniem ir dots kopīgs nosaukums - citoskelets. Nosaukums atspoguļo vienu no citoskeleta pavedienu uzdevumiem šūnā. Tas veido šūnas formu un nodrošina mehānisko izturību. Zinātniekiem šeit ir radusies analogija ar skeleta kauliem dzīvnieku ķermenī. Taču citoskelets ir arī ļoti dinamiska struktūra, jo tas nodrošina šūnu kustības, pārvieto citoplazmā organellas (hloroplastus, mitohondrijus, lizosomas u.c.) un makromolekulas. Tas ir iespējams tāpēc, ka pie pavedienveida citoskeleta elementiem var piesaistīties vairāki simti regulatorolbaltumvielu un transporta olbaltumvielu. Eikariotu šūnās izdala trīs citoskeleta elementu grupas: mikrofilamentus, starpfilamentus un mikrocaurulītes. Citoskelets caurvij visu citoplazmu un var atrasties arī kodola iekšienē.

Mikrofilamentus veido vissmalkākie olbaltumvielu pavedieni. To diametrs ir apmēram 8 nm. Vislabāk izpētīti ir aktīna mikrofilamenti. Aktīns ir plaši izplatīta olbaltumviela un sastopams visās eikariotiskajās šūnās. Īpaši lielos daudzumos (20% no kopējā šūnas olbaltumvielu daudzuma) aktīns ir atrodams muskuļu šūnās, kur tas rada muskuļu kontrakcijas.

Aktīns šūnās ir atrodams divos veidos: kā atsevišķas globulāras aktīna molekulas "G-aktīns" un fibrillu veidā kā polimerizētas aktīna molekulas "F-aktīns. Noteiktā zonā pēc atslēgas slēdzenes principa G-aktīna molekulai ir pievienota ATF molekula. Tādām aktīna molekulām piemīt spēja polimerizēties.

Šūnās novēro, ka zināmā laika sprīdī filamenta garums nemainās, taču tajā pašā laikā var notikt vienlaicīga filamenta papildināšanās un noārdīšanās. Citoplazmā ir līdzīga G-aktīna un F-aktīna koncentrācija, taču plus gals pieaug straujāk nekā samazinās mīnus gals.

Šāda molekulu cirkulācija filamenta mīnus galā, hidrolizējot ATF, patērē enerģiju.

Eikariotu šūnās var novērot vairāku veidu aktīna mikrofilamentu kompleksus. Mikrofilamenti var būt sakārtoti kūlīšos vai veidot tīklu. Izdala paralēlos kūlīšus, kontraktīlos kūlīšus un gēlam līdzīgo tīklojumu. Paralēlie kūlīši ir atklāti māņkājīņās un citās kustīgās struktūrās.

Kontraktīlie kūlīši ir konstatēti stresa fibrillās un kontraktīlajā gredzenā, kas citokinēzes laikā pārdala dzīvnieku šūnas. Kūlītī novietotajiem pavedieniem ir pretēja polaritāte. Turklāt pavedieni nav arī tik blīvi novietoti. Kūlīšos atrodas arī miozīns II. Miozīns II piestiprinās pie pavediena un pie transportējamās vielas. Tas palīdz pārvietot dažādas vielas pa pavedienu.

Gēlam līdzīgo tīklojumu veido atsevišķa aktīna filamentu grupa. Šie filamenti nespēj izvietoties paralēlos kūlīšos. Tie izvietojas viens pret otru vairāk vai mazāk perpendikulāri. Pavedieniem ir piesaistītas nelielas olbaltumvielas.

Mikrocaurulītes ir sastopamas visās eikariotiskajās šūnās.

Tās kā blīvs tīkls ietver kodolu un atiet uz šūnas perifēriju.

Mikrocaurulītes sastāv no tubulīna. Tubulīns ir globulāra olbaltumviela, kurai piemīt spēja polimerizēties līdzīgi kā G-aktīnam. Mikrocaurulīšu diametrs ir 24 nm, bet garums var sasniegt vairākus mikrometrus. Atšķirībā no aktīna mikrofilamentiem, mikrocaurulītēm ir viens vai divi centri, no kuriem starveidīgi atiet mikrocaurulītes. Katra mikrocaurulīte sastāv no 13 protofilamentiem (pavedieniem), kuri apvienojoties

izveido caurulīti. Katrs protofilamens sastāv no polimerizētām tubulīna molekulām. Tubulīns ir heterodimērs un sastāv no  $\alpha$  tubulīna un  $\beta$  tubulīna

Polimerizējoties vienas molekulas  $\alpha$  daļa saitspecifiski savienojas ar otras molekulas  $\beta$  daļu. Tubulīna polimerizēšanos nodrošina GTF. Šis savienojums, līdzīgi kā ATF, var fosforilēties un defosforilēties. Mikrocaurulītes ir polāras tāpat kā aktīna mikrofilamenti. Viens mikrocaurulītes gals aktīvāk piesaista GTF saturošas tubulīna molekulas, bet otrs gals aktīvāk atdala GDF saturošas tubulīna molekulas.

Mikrocaurulītes šūnās strauji veidojas un strauji izzūd līdzīgi kā aktīna mikrofilamenti. Mikrocaurulīšu stabilitāti nodrošina modificēšana. Process ir lēns un aizņem vairākas stundas. Tāpēc tikai dažās specializētās šūnās, piemēram, nervu šūnās, lielākā daļa no mikrocaurulītēm ir stabila. Pārējās šūnās tikai neliels procents ir modificēts.

Dzīvnieku šūnās visbiežāk ir novērojamas centrosomas. Tās ir lodveida struktūras, kas satur amorfu matriksu un divas centriolas. Matriksa olbaltumvielu sastāvs un organizācija tiek intensīvi pētīts. Centrosomā atrodas divas savstarpēji perpendikulāri novietotas centriolas. Centriolas sastāv no mikrocaurulīšu tripletiem, kas ir apvienoti cilindra veida struktūrā. Centriolas diametrs ir no 0,2 - 0,4  $\mu\text{m}$ . Mikrocaurulītēm, kas starveidīgi iet ārā no šīs centrosomas zonas, "-" gals atrodas centrosomā, bet "+" gals citoplazmā. Centriolas veido mikrocaurulīšu kūlīšu komplekss. Kompleksu veido deviņi mikrocaurulīšu tripleti.

Starpfilamenti ir atrodami visos eikariotisko šūnu tipos. Tie ir ļoti daudzveidīgi pēc garuma un ķīmiskā sastāva. Pašreizējais nosaukums radies tāpēc, ka to diametrs ir mazāks kā mikrocaurulītēm, bet lielāks kā mikrofilamentiem, un tas ir apmēram 10 nm. No mikrofilamentiem un mikrocaurulītēm tie atšķiras arī ar to, ka šo elementu polimerizācijai nav nepieciešama GTF vai ATF hidrolīze.

Tie, atšķirībā no mikrofilamentiem un mikrocaurulītēm, ir arī stabilāki. Tieši tie šūnās pilda skeleta funkciju, saista savā starpā dažādus citoskeleta elementus, plazmatisko membrānu un lielāko daļu no šūnu organoīdiem.

Mugurkaulnieku šūnās var izšķirt piecas starpfilamentu grupas:

- 1) laminas,
- 2) vimentīns un tam līdzīgās olbaltumvielas,
- 3) bāziskie keratīni,
- 4) skābie keratīni,
- 5) neurofilamenti.

Epitēlija šūnās keratīna starpfilamenti pievienojas pie desmosomām un tādējādi savieno blakus novietotās šūnas.

Citokeratīni ietver kodolu un kodola tuvumā novietotos mitohondrijus. Tie saista arī ietvertās organellas ar šūnas perifēriju un plazmatisko membrānu

Kodola laminas ir apvienotas interfāzes laikā. Profāzes sākumā molekulas pievieno fosfāta grupu un savstarpēji atdalās. Mitozes laikā laminas sastopamas citoplazmā. Telofāzes beigās no laminām atdala fosfāta grupu. Tas ļauj tām apvienoties un izveidot kodola iekšējo membrānu. Neurofilamenti visvairāk atrodami nervu šūnās. Tie nodrošina mikrocaurulīšu savienošanu aksonos.

### **Vakuolas**

Protistu un dzīvnieku šūnās ir samērā sīkas vakuolas – pulsējošās, fagocitārās, gremošanas un autofāgiskās vakuolas. Augu un sēņu šūnās var būt dažāds vakuolu skaits un lielums. To kopējais tilpums var būt starp 20 un 90% no šūnas tilpuma.

Augu šūnās, it īpaši parenhīmā un kolenhīmā, var redzēt, ka šūnās ir viena liela centrālā vakuola. Vakuola ir ar šūnsulu pildīta un ar vienkāršu membrānu pārklāta cisterna. Vakuolu ietverošo membrānu sauc par tonoplastu. Šūnsula ir koncentrēts šķīdums, kas satur minerālsāļus, cukurus, organiskās skābes, O<sub>2</sub>, CO<sub>2</sub>, pigmentus un daudzveidīgus otrreizējā metabolisma starpproduktus un atkritumproduktus.

Vakuolām organismā var izdalīt piecas funkciju grupas:

Vakuolas nodrošina šūnas turgoru un ņem daļību šūnas ūdens režīmā.

Vakuolām piemīt lītiskā funkcija.

Novecojošos vai specializētos audos vakuolām var būt galaproduktu uzkrāšanas funkcija. Gandrīz visu šūnu tipu vakuolās notiek barības vielu uzkrāšana.

Ūdens iekļūst šūnsulā caur daļēji caurlaidīgo tonoplastu osmozes ceļā. Rezultātā šūnā rodas turgora spiediens, un citoplazma piespiež plazmatisko membrānu pie šūnas sienas. Daži autori uzskata, ka augu šūnu stiepšanos vairāk nodrošina osmotiska ūdens uzņemšana, nevis citoskeleta darbība.

Vakuolā vielas var iekļūt un izkļūt, izmantojot tonoplasta puscaurlaidīgās īpašības, aktīvā vielu transporta mehānismus vai eksocitozi. Vakuolās var transportēt protonus, neorganisko vielu jonus, cukurus, organiskās skābes un aminoskābes. Šūnu sadalīšanās produkti vakuolās var iekļūt eksocitozes ceļā. Protonu pārvešanu vakuolā nodrošina ar H<sup>+</sup> pārvešanu saistītā ATF-āze. Līdz ar to vakuolas iekšiene ir skābāka un pozitīvi lādēta. Tas kalpo kā dzinējspēks, lai transportētu metabolītus vakuolās.

### Plastīdas

Plastīdu garums ir 1 – 5 µm. Pazīst vairākus plastīdu veidus. Zemākajiem augiem un augstāko augu zaļajām daļām ir raksturīgi hloroplasti. Augstāko augu saknēs u.c. bezkrāsainajos audos var novērot leukoplastus. Augu krāsainajās daļās - ziedos, augļos, stumbrā un saknēs, ir novērojami hromoplasti. Augstākajiem augiem katrai plastīdu grupai ir savas funkcijas. Hloroplasti nodrošina visefektīvāko fotosintēzi, ATF, taukskābju, aminoskābju un fitohormonu sintēzi, īslaicīgu ogļhidrātu un taukskābju uzkrāšanu. Hromoplasti veic nelielu fotosintēzi, taukskābju, ATF un fitohormonu sintēzi, rezerves ogļhidrātu un taukskābju uzkrāšanu. Leukoplasti nodrošina ogļhidrātu uzkrāšanu cietes formā un atpakaļ pārvēršanu mazmolekulāros savienojumos, taukskābju, aminoskābju un ATF sintēzi.

Plastīdas ietver divas apvalka membrānas, kas pēc savas uzbūves ir atšķirīgas. Plastīdu iekšējo vidi sauc par stromu. Stromā ir novērojami viens vai vairāki cietes graudi. Stromā atrodas arī plastoglobulas (elektronblīvi veidojumi, kas satur lipoproteīdus). Stromā var novērot ribosomas. Tās ir vairāk jaunām plastīdām un mazāk novecojošām plastīdām. Viena no būtiskākajām hloroplastu sistēmām ir iekšējo membrānu sistēma. To veido membrānu cisternu kaudzītes - granas un dažāda garuma caurulītes, kas savieno granas - lamellas vai stromas tilakoīdi. Katra grana sastāv no 3 - 20 cisternām, kuras sauc par tilakoīdiem. Tilakoīdu membrānās atrodas hlorofils un citi pigmenti. Tie absorbē gaismas enerģiju. Enerģiju izmanto, lai no stromas tilakoīdu iekšienē pārvietotu H<sup>+</sup>. To līdzīgi kā mitohondriju gadījumā izmanto lai tilakoīdu membrānu enzīmi no ADF veidotu ATF. Daļu no elektroniem izmanto, lai veidotu NADPH.

Veicot specifisku iekrāsošanu, hloroplastos var novērot arī DNS. Tā daļēji atrodas nukleoīdu formā un daļēji pavedienu formā. Līdzīgi kā mitohondriju gadījumā, katra plastīda satur vairākas DNS molekulas.

Plastīdās DNS tiek izmantota, lai kodētu visas tRNS molekulas, dažas ribosomu olbaltumvielas un dažus desmitus no tilakoīdu membrānas polipeptīdiem. Plastīdas spēj sarazot tikai 10% no tiem nepieciešamajām olbaltumvielām.



Pārējās plastīdām paredzētās olbaltumvielas, kas realizē transkripciju, replikāciju, Kalvina ciklu u. c., kodē kodola gēni. Šīs olbaltumvielas sintezē citosolā novietotās ribosomas.

Olbaltumvielu importa laikā var izdalīt vairākus etapus. Pirmajā etapā plastīdas olbaltumvielas priekštecis piesaistās pie plastīdas ārējās membrānas receptora. Nākamais etaps ir pati olbaltumvielas transports cauri abām plastīdas membrānām, signālpeptīda atdalīšana un peptīda nobriešana.

Plastīdas eikariotu šūnās parādījušies endosimbiozes procesā. Tas nozīmē ka eikariotu šūna iekļāvusi savā citoplazmā fotosintezētspējīgu baktēriju (zilaļģi). Endosimbiozes teoriju apstiprina tas, ka plastīdām ir baktērijām līdzīga DNS un ribosomas, līdzīga reakcija uz antibiotikām un spēja dalīties neatkarīgi no šūnas dalīšanās. Plastīdas dalās ar iežmaugu vai pumpurojoties.

Apaugļošanās procesā pēc gametu saplūšanas no spermatozoīdiem nākušās plastīdas nespēj augt un dalīties. Tāpēc vairums organismu plastīdas manto pa mātes līniju.

Atkarībā no plastīdas atrašanās vietas organismā, ir iespējami dažādi plastīdu attīstības varianti. Plastīdu attīstību ietekmē arī gaismas vai tumsas klātbūtne. Embriogēnēzes sākumā plastīdas veidojas no vezikulām, kuru izmērs ir apmēram 0,1  $\mu\text{m}$ . Tie veidojas, plastīdām pumpurojoties. Tālākajā attīstības gaitā iniciatorķermenīšu lielums palielinās un izveidojas apmēram 2  $\mu\text{m}$  garas proplastīdas. Proplastīdām ir ļoti tumša stroma, t.i., tās satur daudz olbaltumvielas un ribosomas, bet tām nav iekšējās tilakoīdu membrānas. Ja proplastīdas attīstās gaismā, tad sākas atsevišķu iekšējās apvalka membrānas zonu ieliekšanās. Tas dod sākumu tilakoīdu membrānām. Paralēli šajā laikā membrānās protohlorofils pārveidojas par hlorofilu. Plastīdu lielums parasti šajā laikā palielinās. Kad plastīdā ir pilnībā izveidota iekšējo membrānu sistēma, to sauc par hloroplastu. Ja proplastīda attīstās tumsā, tad novērojama vienīgi tilpuma palielināšanās, un veidojas leukoplasti. Tie ir bezkrāsainas plastīdas, kurām nav attīstīta iekšējo membrānu sistēma. Šāda attīstība ir saknēs novietotajām plastīdām vai arī tumsā augošu lapu plastīdām. Ja kartupeļu bumbuļus vai tumsā augušas lapas sāk apgaismot, tad plastīdās parādās no membrānām veidots ķermenis. No tā pēc zināma laika zvaigžņveidā atiet jaunas tilakoīdu membrānas. Vēl pēc zināma laika ir izveidojies hloroplasts. Stresa apstākļos hloroplastos pastiprināti uzkrājas ciete un noārdās tilakoīdu membrānas. Līdz ar to hloroplasti pārvēršas par leukoplastiem līdzīgām plastīdām.

Ontogēnēzes gaitā hloroplastu skaits lapā pakāpeniski samazinās. Daļēji to nosaka autofāģija. Savukārt pārējiem hloroplastiem var daļēji noārdīties tilakoīdu membrānas un hlorofils, bet stromā, plastoglobulās un tilakoīdos sāk uzkrāties citi pigmenti. Tā rezultātā mainās plastīdu krāsa.

### **Šūnas sieniņa (Šūnapvalks)**

Gandrīz visiem prokariotu un eikariotu šūnu tipiēm plazmatiskās membrānas ārpusi pārklāj olbaltumvielu, ogļhidrātu u.c. vielu komplekss, kas palielina šūnu mehānisko izturību vai daudzšūnu organismos saista savā starpā kaimiņu šūnas. To sauc par ārpusšūnas matriksu. Tas nodrošina šūnu adhēziju, šūnu formu un dažos gadījumos arī polaritāti. Ārpusšūnas matriksu olbaltumvielas regulē gēnu darbību, jo darbojas kā viens no pirmajiem posmiem šūnu signālsistēmā. Tādējādi ārpusšūnas matrikss regulē šūnu augšanu un diferenciaciju.

Auga šķērsgriezumā ir dažāda biezuma šūnu sieniņas. Sieniņas ķīmiskā uzbūve ir daudzveidīga. Bieži redzams, ka šūnas ir savienotas ar plazmodesmām.



Šūnas sieniņu veido fibrillas un matrikss. Visvairāk šūnu sieniņās atrodas celuloze. Pārējās vielas veido irdenu matriksu, kurā ir ievietoti celulozes mikrofibrillu kūlīši. Celuloze ir polisaharīds, kurā ir apvienotas glikozes molekulas, veidojot garas tievas mikrofibrillas. Molekulu skaits vienā mikrofibrillā var būt mainīgs, bet caurmērā tas ir apmēram 10 000. Mikrofibrillu kūlītī ir apvienotas apmēram 70 mikrofibrillas. Sēņu un raugu šūnu sieniņās tiek izmantoti citi cukuru monomēri.

Otra tipiska sastāvdaļa ir pektīni. Pektīnus veido samērā plaša polisaharīdu grupa. Kā monomērus pektīnos izmanto arabinozi, galaktozi, galakturonskābi, metanolu u.c.

Šūnu sieniņā atrodas arī hemiceluloze. Tās galvenā sastāvdaļa ir glikoze. Hemiceluloze, līdzīgi kā celuloze, veido mikrofibrillas. Taču tās ir daudz īsākas un parasti ir haotiski novietotas šūnu sieniņā. Hemicelulozes sānu ķēdes veido nekovolentu mijiedarbību ar citām šūnas sieniņas matriksa molekulām.

Dažādās šūnas sieniņas daļās atrodas glikoproteīni, proteoglikāni un citi olbaltumvielu savienojumi, kas ir bagāti ar glicīnu vai prolinu. No glikoproteīniem šūnu sieniņā visvairāk ir sastopams ekstensīns. Tas palīdz apvienot hemicelulozi un pektīnvielas.

Dažādās šūnās atrodas arī specifiskas vielas. Tās uzkrājas šūnas sieniņas ārējā vai iekšējā slānī. Pie tādām vielām pieder lignīns, kas uzkrājas ksilēmas un sklerenhīmas šūnās. Lignīnu veido fenoli. Monomērus saista esteru saites.

Šūnas sieniņas uzbūve

Šūnas sieniņai ir daudzslāņaina struktūra. Centrālo daļu veido vidus plātnīte. Tur atrodas daudz olbaltumvielu savienojumi, pektīni un hemiceluloze. Abās pusēs vidus plātnītei atrodas slāņi, kurus sauc par pirmējo sieniņu. Tās uzbūvē parādās celulozes mikrofibrillas. Taču tās ir nelielas un haotiski orientētas. Šo trīs slāņu kopējais biezums ir starp 0,5 un 1  $\mu\text{m}$ . Šāda veida šūnu sieniņas ir atrodamas meristemātiskās un ātri augošās šūnās. Tāda šūnas sieniņa nevar nodrošināt lielu mehānisko izturību. Taču tā ļauj sevī iestarpināt jaunus struktūrelementus, palielinot virsmas laukumu.

Diferencētās šūnās tās ir biežākas, jo ap pirmējo sieniņu veidojas jauni slāņi. Tos sauc par otrējo sieniņu. Viena slāņa biezums ir apmēram 0,4  $\mu\text{m}$ . Vairākos šūnu veidos aiz otrējās sieniņas seko trešējā sieniņa. Tāda ir novērojama vadaudus veidojošajās ksilēmas šūnās.

Šūnu attīstības gaitā, to sieniņas var pārkoksnēties, kutinizēties vai mineralizēties. Pārkoksnētas šūnu sieniņas ir piesātinātas ar lignīnu. Sākumā lignificējas vidus plātnītes pektīni, tad pamazām lignificējas šūnas sieniņas matriksa elementi un lignīns aizpilda telpu starp celulozes mikrofibrillām. Var izveidoties arī īpaši lignīna slāņi.

Pārkorķošanās gadījumā starp otrējās sieniņas slāņiem vai arī starp vidus plātnīti un otrējo sieniņu uzkrājas suberīns. Suberīns uzkrājas pakāpeniskas šūnu atmiršanas rezultātā. Tas ir veidots no taukskābēm, glicerīna, ēteriem u.c. vielām. Tās var saukt arī par šūnas membrānu noārdīšanās produktiem. Gala rezultātā šūnas atmirst un izveidojas nedzīvu šūnu aizsargslānis.

Kutinizācijas gadījumā šūnas sieniņas ārpusē uzkrājas kutīns. Kutīns veido plānu plēvīti, kuru sauc par kutikulu.

Segaudos bieži sieniņas matriksā parādās dažādi pigmenti. No tiem parasti sastopami ir antociāni, hlorofils un karotīni. Sēklu šūnu sieniņās uzkrājas arī tannīni un hitīns.

Šūnu sieniņa parasti nav nepārtraukta, jo tā nodrošina ne tikai mehānisko izturību, bet arī vielu transportu starp šūnām. Daudzās vietās to šķērso kanāli, kurus sauc par porām. Poras izoderē plazmatiskā membrāna, veidojot kanālus, kas savieno kaimiņu šūnu citoplazmu. Tos sauc par plazmodesmām. Jaunās un augošās šūnās var novērot poru laukus. Vecās šūnās poras izzūd. Mainot augšanas apstākļus, poras šajās šūnās var atkal parādīties. Šūnas sieniņas veidošanās vieta tiek iezīmēta jau pirms kodola mitotiskās dalīšanās. Tā paša šūnas cikla  $G_2$  fāzē tajā joslā, kur veidosies šūnas

sieniņa, plazmatisko membrānu klāj šaura mikrocaurulīšu un aktīva mikrofilamentu josla. To sauc par preprofāzes joslu. Profāzes sākumā tā izzūd un veidojas dalīšanās vārpsta. Tomēr no šīs joslas atsevišķi aktīva mikrofilamenti, acīmredzot, paliek saistīti ar plazmatisko membrānu. Preprofāzes josla nosaka arī dalīšanās vārpstas novietojumu. Telofāzes sākumā mikrocaurulīšu kūlīši paliek perpendikulāri novietoti šūnas ekvatoriālajai plaknei un veido fragmoplastu. Fragmoplasts nodrošina Goldži kompleksa vezikulu transportu uz vietu, kur veidosies agrīnā šūnas sieniņa. Šajā zonā vezikulas apvienojas. Līdz ar to iekšienē veidojas vidus plāksnīte, bet ārpusē veidosies meitšūnu plazmatiskās membrānas. Viss šis komplekss veido diskveidīgu struktūru, kuru sauc par agrīno šūnas sieniņu. Tālākajā gaitā agrīnā šūnas sieniņa palielinās, līdz tās apvalka membrāna saplūst ar plazmatisko membrānu, veidojot jauno šūnas sieniņu.

Lai gan dzīvnieku šūnapvalki ir plānāki, to ārpusi tomēr sedz dažādi struktūrelementi, kas palielina mehānisko izturību un novērš mikroorganismu iekļūšanu šūnās. Piemēram, kapilāru sieniņu endotēlija šūnas ārējo daļu veido tā saucamā bazālā membrāna. Daudzi dzīvnieku šūnu tipi sekretē materiālu ārpus plazmatiskās membrānas. Šie sekretētie materiāli šūnas ārpusē veido dažādas struktūras, kuras sauc par ārpusšūnas matriksu. Ārpusšūnas matrikss var būt ļoti daudzveidīgs. Piemēram, gan elastīgs tīkls, kuru var atrast saistaudos un muskuļos, gan caurspīdīgs acs tīklenē (radzenē). Tas var veidot arī mazkustīgus elementus epitēlijā un citos audos. Neraugoties uz lielo daudzveidību ārpusšūnas matriksa struktūrā, biežumā un citās audu specifiskās īpatnībās, tas ir veidots no līdzīgiem struktūrelementiem. Visraksturīgākās ir kolagēna fibrillas. Tās nodrošina mehānisko izturību. Tās ir ieslēgtas tīklveida matriksā. Šo matriksu veido lieli ogļhidrātu un olbaltumvielu kompleksi. Tie sastiprina fibrillas un var piesaistīt dažādu daudzumu ūdens molekulu. Kompleksā ar ūdeni veidojas gēli. Tā uzkrājas arī mazmolekulāras neorganiskas vielas, piemēram, kaulaudu ārpusšūnas matriksā uzkrājas kalcija fosfāta kristāli. Vēl ārpusšūnas matriksā var atrasties dažādi enzimatiski kompleksi, kas nodrošina atsevišķu struktūrelementu izveidošanu vai pārveidošanu šūnas attīstības gaitā.

## **Dzīvības procesi šūnā**

### **Vielu transports caur membrānām**

Lai šūna varētu eksistēt tā veic daudzas bioķīmiskas reakcijas. Nepieciešamas izejvielas iegūt no apkārtējās vides. Savukārt reakcijās radītos atkritumproduktus jāizdala apkārtējā vidē. Vielu transports ir iespējams trijos veidos. Tas var notikt, vielām un joniem difundējot cauri lipīdu dubultslānim vai izmantojot atvieglinātā un aktīvā transporta mehānismus.

Difūzija ir tad, kad vielas no vietas ar augstāku koncentrāciju plūst uz vietu ar mazāku koncentrāciju. Difūzija cauri membrānām ir iespējama nelielām, neitrāli lādētām, lipīdos šķīstošām molekulām. Šādā veidā šūnās iekļūst arī etanols vai citas mazmolekulāras psihotropas vielas. Difūzijas ātrums mainās atkarībā no molekulas lieluma. Glicerīns difundē caur membrānu 1000 reizes lēnāk nekā ūdens. Savukārt glikozes molekulas praktiski nespēj difundēt cauri membrānai. Ūdens šķīdumu difūziju caur membrānu sauc par osmozi. Ja citoplazmā un vakuolā ir lielāka sāļu un organisko skābju koncentrācija nekā ārējā vidē, tad tas liek ūdens molekulām intensīvi difundēt šūnas iekšienē. Savukārt, ja ārpus šūnas sāļu koncentrācija ir lielāka, tas izsauc ūdens molekulu difūziju ārā no šūnas.

Spiedienu, kas izsauc ūdens molekulu difūziju, sauc par osmotisko spiedienu. Šūnas ārējo vidi sauc par hipertonsku, ja tajā ir lielāka sāļu koncentrācija nekā šūnā. Tādā vidē šūnas saraujas. Šūnas ārējo vidi sauc par hipotonisku, ja tajā ir mazāka sāļu koncentrācija nekā šūnā. Tādā vidē šūnas piebriest vai pat pārplīst. Sāļu šķīdums liek augu šūnas citoplazmai sarauties, ūdens vidē plazmatiskā membrāna piespiežas pie šūnas sienīgas. Hipertoniska šķīduma izraisītu augu šūnas citoplazmas saraušanos sauc par plazmolīzi.

Difūzija var notikt arī ar membrānu olbaltumvielu palīdzību. Tādu difūziju sauc par vielu pārnesei jeb atvieglināto vielu transportu. Atvieglināto vielu transportu veic membrānā novietots olbaltumvielas veidots kanāls vai pārnesej olbaltumviela, saistībā ar noteiktām receptor olbaltumvielām. Tas ļauj specifiski transportēt noteiktas mazmolekulāras vai lielmolekulāras vielas. Pirmajā gadījumā viela difundē cauri kanālam. Otrajā gadījumā transportējamā viela jeb jons piestiprinās pārnesejmolekulai vienā membrānas pusē, bet atdalās otrā membrānas pusē. Vielu pārnešana cauri membrānai neprasa ATF hidrolīzi, un tā notiek, pateicoties elektroķīmiskajam gradientam abās membrānas pusēs.

Olbaltumvielu kompleksus, kas veic aktīvo vielu transportu, sauc par sūkņiem. Sūkņi darbojas līdzīgi kā vielu pārnese, bet jonu transportu šajā gadījumā nodrošina ATF molekulu hidrolīze. Sūkņi nodrošina jonu pārnešanu pret koncentrācijas vai elektroķīmisko gradientu. Jonu sūkņi nodrošina skābu vidi vakuolas iekšienē un augstu  $Ca^{2+}$  koncentrāciju endoplazmatiskajā tīklā.

Pārnesejmolekulas un sūkņi vienā reizē transportē vienu vai nedaudzus jonus. Pārnesejmolekulas un sūkņi ir arī specifiski, t.i., tie pieļauj tikai noteiktu jonu transportu. Dzīvām šūnām visnozīmīgākais ir atvieglinātais un aktīvais vielu transports. Ja tas tiek kavēts, tad pārsvaru gūst difūzija un tas noved pie šūnas bojāejas.

### **Šūnas sekretorā sistēma**

Membrānām un sekrēcijai paredzētās olbaltumvielas no sākuma sintezē brīvajās citoplazmas ribosomās, tad tās pievienojas endoplazmatiskā tīkla membrānai un turpina sintēzi, paralēli importējot polipeptīdu pavedienu lumenā. Lumenā polipeptīdiem var piestiprināt ogļūdeņražu sānu ķēdes. Citi polipeptīdi saistās ar lipīdiem. Reizēm lipīdu daudzums var daudzkārtīgi pārsniegt pašas olbaltumvielas molekulmasu, kā, piemēram, plazmas lipoproteīniem, kurus sintezē aknu šūnās. Visām polipeptīdu ķēdēm ir jāiegūst noteikta konformācija. Turklāt dažām molekulām ir nepieciešama speciālu ķīmisko saišu izveidošana. ET lumens kalpo galvenokārt kā savākšanas kanāls, kurā vēlāk tiek montēti atsevišķi fragmenti. Olbaltumvielas iekļūst vezikulās un tiek transportētas uz Goldži kompleksu. Tikai daži procenti no olbaltumvielām, kas no endoplazmatiskā tīkla iekļūst diktiosomās, ir paredzētas eksportam.

Endoplazmatiskā tīkla olbaltumvielām ir raksturīgas aminoskābju signālsekvences. Vezikulās un diktiosomu cisternās ir zemāks pH. Tāpēc šīs olbaltumvielas pievienojas membrānas receptoriem. Tas noved pie vezikulu izveidošanās, atdalīšanās un pārvietošanās atpakaļ uz endoplazmatisko tīklu.

Sintezētās un atšķīrotās vielas Goldži kompleksa vezikulas nogādā uz dažādām šūnas zonām. Tās var būt lizosomas, plazmatiskā membrāna, kodols, šūnas sienīga un daudzas citas vietas. Diktiosomām ir arī proteolītiska aktivitāte. Tā ļauj saīsināt daudzas sekretējamās olbaltumvielas līdz polipeptīdu garumam. Tas ir nepieciešams tādēļ, ka olbaltumvielu sintēze endoplazmatiskā tīkla ribosomās ar sekojošu importu lumenā prasa ievērojami lielāku olbaltumvielas molekulas garumu nekā dažām

olbaltumvielām, kuras sekretē ārpus šūnas. Šādā veidā aizkuņģa dziedzerā šūnas sintezē un eksportē insulīnu.

### **Vielu transports un šūnu pārvietošanās**

Mazmolekulāras vielas šūnā pārvietojas ar difūzijas palīdzību. Difūzija ir apgrūtināta lielmolekulārām vielām, jo šūnas ir pārpildītas ar daļiņām. Vēl grūtāka ir organoīdu difūzija. Šajos gadījumos transportu nodrošina citoskelets.

Gandrīz visās eikariotu šūnās makromolekulu, vezikulu un organellu transportu nodrošina mikrocaurulītes vai mikrofilamenti. Dažos gadījumos to pagarināšanās un saīsināšanās nodrošina pārvietošanu. Tomēr parasti to veic motorās olbaltumvielas, kas vienlaicīgi var pievienoties mikrocaurulītei vai mikrofilamentam un transportējamajam objektam.

Mikrofilamentu gadījumā kustību nodrošina miozīns, savukārt mikrocaurulīšu gadījumā dineīns vai kinezīns. Motorās olbaltumvielas galvas daļa pievienojas pie mikrocaurulītes. Šajā daļā pievienojas ATF molekulas. ATF molekulas enerģija ļauj motorai olbaltumvielai pastiepties uz priekšu par 10 – 20 nm. Tādējādi iespējama organoīdu kustība. Tik liels organoīdu kā mitohondriji tiek pārvietots ar ātrumu līdz 20 mikrometriem sekundē. Dineīns nodrošina vielu transportu no šūnu perifērijas uz šūnu centru, bet kinezīns - no šūnu centra uz perifēriju. Tie ir ļoti svarīgi lai pārvietotu vezikulas nervu šūnu aksonos.

Skropstiņas ir smalki pavedieni, kuru diametrs ir apmēram 0,25  $\mu\text{m}$ . To garums svārstās dažādos audos un dažādās sugās, bet parasti ir apmēram 3 - 5  $\mu\text{m}$ . To centrālo daļu veido mikrocaurulīšu kūlītis, bet ārējo daļu - irdens matrikss, kas ir ietverts plazmatiskajā membrānā.

Skropstiņas ir novērojamas vairākos dzīvnieku audu tipos, viensūņos un zemākajos augos. Līdzīga iekšējā uzbūve ir arī eikariotu šūnu viciņām, tikai tās ir daudz garākas un sasniedz pat 200  $\mu\text{m}$ . Viciņas un skropstiņas var viļņveidīgi kustēties. Skropstiņu gadījumā kustība var būt sinhrona ne tikai vienas šūnas viciņām, bet arī blakus novietotajām šūnām.

Šūnu pārvietošanu skropstiņu un viciņu gadījumā nodrošina mikrocaurulīšu kūlīši ar tiem pievienoto dineīnu.

Dineīns izmanto ATF enerģiju, lai pārlocītu mikrocaurulītes. Vienā līmenī esošo mikrocaurulīšu pārlocīšanās notiek sinhroni. Tāpēc pārlokās arī viciņa vai skropstiņa. Makrofāgi, amēbas un citas kustīgas šūnas izmanto aktīva mikrofilamentus.

Mikrofilamenti pagarinās vienā noteikta plazmatiskās membrānas sektora tuvumā. Rezultātā plazmatiskā membrāna izstiepijas. Tas liek citoplazmai pārplūst. Šūnas aizmugurējā daļa noapaļojas un kustība var turpināties.

### **Nodalījumi, kas nodrošina enerģijas iegūvi**

Šūnās gandrīz visi vielu sintēzes un transporta procesi notiek, izmantojot ATF vai GTF enerģiju vai arī reducējot tādus enzīmus kā NADH, NADPH vai FADH<sub>2</sub>. Lielākā daļa no šūnām šos savienojumus iegūst, importējot kompleksas organiskās vielas, tādās kā polisaharīdi tauki vai olbaltumvielas. Vienīgais izņēmums ir šūnas, kas satur hlorofilu. Tas savukārt izmanto gaismas enerģiju, lai sintezētu šūnām nepieciešamās organiskās vielas.

Ķīmiskās reakcijas, kuras sadala organiskās vielas, sauc par kataboliskām reakcijām. Saliktus ogļhidrātus, tādus kā cieti, pārvērš par monosaharīdiem, olbaltumvielas pārvēršas aminoskābēs, bet lipīdi sadalās taukskābēs un glicerolā. Dažādi katabolisko reakciju etapi notiek dažādos šūnu nodalījumos. Polimēru sadalīšana notiek lizosomās, vakuolās un peroksisomās. Citosolā esošās olbaltumvielas noārda

proteosomās. RNS noārda nukleāzes kodolā un citoplazmā. Glikozes sadalīšanu veic citosolā izvietotie enzīmi, noārdot to līdz *piruvātam* (pirovīnogskābei). Daudzi starpprodukti, kas rodas olbaltumvielu, nukleīnskābju un lipīdu sadalīšanas procesos, arī var iesaistīties glikolīzē.

Visvairāk ATF šūnās iegūst mitohondrijos, kuri importē piruvātu un taukskābes, tos sadalot līdz CO<sub>2</sub> un ūdenim. Augu šūnās ATF sintēze notiek arī hloroplastu membrānās, kur par enerģijas avotu kalpo gaismas vai uzkrātie oglehidrāti.

Heterofāģijas procesā endosomas, t.i., vezikulas, kas satur no šūnas ārpusē nākošās vielas, saplūst ar pirmējām lizosomām. Šādas lizosomas sauc par otrējām vai sekundārām lizosomām. Otrējās lizosomās aktivējas hidrolītiskie fermenti un lizosomu saturs tiek sadalīts. Dažiem vienkāršākajiem organismiem, tādiem kā amēbas, endocitoze ir galvenais vielu iegūšanas veids. Citos gadījumos tas var izpildīt arī aizsargfunkciju. Piemēram, specializētie leukocīti satver un sagremo organismā nonākušās baktērijas. Otrējo lizosomu, kura satur lielu daudzumu nesadalītu vielu, sauc par atlieku ķermeņi. Atlieku ķermeņi parasti tiek transportēti plazmatiskās membrānas virzienā un to saturu izsviež no šūnas. Dažos šūnu tipos, piemēram, aknās, šādi atlieku ķermeņi var arī uzkrāties, radot audiem specifisku pigmentāciju.

Par autofāģiju sauc procesu ar kura palīdzību šūna sadala tai nevajadzīgās un bojātās struktūras. No sākuma šādu struktūru ietver vienkārša membrāna, kas atdalās no gludā endoplazmatiskā tīkla. Pēc tam membrānu cisterna saplūst ar pirmējo lizosomu. Tā rezultātā veidojas otrējā lizosoma vai autofāģiskā vakuola, kurā bojātās struktūras tiek sadalītas. Šādā veidā šūnās nomainās novecojušie vai bojātie organoīdi - membrānas, ribosomas, mitohondriji u.c. Autofāģija šūnās ir tipiska parādība, jo lielāko organoīdu - tādu kā mitohondriji,- dzīves laiks ir dažas dienas, bet olbaltumvielas dzīves laiks ir dažas stundas vai vienu diennakti.

### Starpšūnu un iekššūnas signālu sistēma

Daudzšūnu organismu izdzīvošana ir atkarīga no šūnu sadarbības. Tādēļ evolūcijas gaitā, sākot no vienkāršām prokariotu šūnām, ir izveidojusies plaša signālmolekulu grupa un šūnas bioķīmisko reakciju kaskādes, kas reaģē uz signālmolekulu klātbūtni. Ja tiek izolēta atsevišķa šūna un tā nesaņem kopā ar barības vielām signālmolekulas, tad iestājas šūnas nāve. Minimāls skaits šo vielu nodrošina šūnas izdzīvošanu. Savukārt, lai šūna varētu augt un vairoties, ir nepieciešams daudz lielāks skaits šādu ķīmisku vielu. Šādas signālmolekulas apmainās arī starp lielākajām šūnas organellām - kodolu, mitohondrijiem, hloroplastiem u.c. Šūnu, kas spēj uztvert signālmolekulu, sauc par *mērķšūnu*. Signālmolekulu sauc par *ligandi*. Mērķšūnas membrānās olbaltumvielu, kas piesaista ligandi, sauc par *receptoru*. Šūnas apmaiņu ar signāliem var realizēt divos veidos. Vienā gadījumā šūna sekretē signālmolekulu. Tā var pārvietoties lielāku vai mazāku attālumu un iedarboties ar otru šūnu. Šādā veidā šūnu darbību regulē hormoni. Otrā gadījumā vienas šūnas membrānas olbaltumviela var mijiedarboties ar otras šūnas membrānas olbaltumvielu.

Receptori var atrasties arī šūnas iekšienē. Tie spēj uztvert mazas hidrofobas signālmolekulas (ligandes).

Atkarībā no mērķšūnu atrašanās vietas un signāla pārvades mehānisma izdala apokrīnu, parakrīnu, endokrīnu un sinaptisku signālu sistēmu.

*Apokrīnās* signālu sistēmas gadījumā šūna uztver savus vai cieši radniecīgu šūnu signālus. *Parakrīnās* signālu sistēmas gadījumā mērķšūnas ir cits šūnu tips. Mērķšūnas atrodas kaimiņos sekretējošajai. *Endokrīnās* sistēmas gadījumā asinīs

nokļūst signālmolekulas (hormoni), kas lielā attālumā no sintēzes vietas spēj saistīties ar noteiktām mērķšūnām. Saistīšanās mehānismi ir ļoti specifiski. **Sinaptiskās** sistēmas gadījumā signālu nodod lielā attālumā ar aksonu palīdzību, bet signāla uztveršana nav tik specifiska.

Šūna atbild uz receptora signālu ar membrānas proteīnu aktivēšanu. Piemērs ir G-proteīni. Nosaukums ir radies no tā, ka šīs olbaltumvielas var piesaistīt fosfāta grupu, kas nāk no guanozīna trifosfāta.

Pēc ligandes pievienošanas receptoram, G-proteīns piesaista fosfāta grupu. Tas padara to aktīvu un ļauj mijiedarboties ar membrānā novietotu enzīmu. Tas ļauj enzīmam pārvērst ATF cikliskajā AMF (cAMF). cAMF darbojas kā iekššūnas signālmolekula. Šādas molekulas sauc par sekundārajiem "mesendžeriem" (sekundārajām signālmolekulām).

Šūnu atbilde uz signāliem ir ļoti daudzveidīga. Tas ir izskaidrojams ar lielo signālmolekulu skaitu un signāla stiprumu (piesaistīto molekulu skaitu). Atbilde izpaužas kā signāla pārraides kaskāde šūnas iekšienē.

Šūna var reaģēt uz signāliem vairākos veidos: atvērt jonu kanālus, aktivēt noteiktus enzīmus, aktivēt citus sekundāros „mesendžerus”, izmainīt gēnu transkripciju.

$Ca^{2+}$  un cAMF, saistoties ar enzīmiem, izmaina to konformāciju un tādējādi spēj tos aktivēt. Šie aktīvie enzīmi var būt ļoti daudzveidīgi. Piemēram, vieni var nodrošināt glikogēna pārvēršanu glikozē, otri aktivēs citoskeleta motorās olbaltumvielas, bet citi aktivēs nelielas olbaltumvielas, kuras ļauj transkribēt noteiktus gēnus.

### Šūnu dalīšanās

Cilvēkšūnām ir raksturīga aktīva dalīšanās. Šo šūnu ciklu iedala divās galvenajās daļās - relatīva miera periods (interfāze) un dalīšanās (mitoze vai mejoze). Dalīšanās laikā pārdalās kodols, un pēc tam citoplazmu pakāpeniski pārdala plazmatiskā membrāna. Dažos gadījumos var notikt kodolu, bet izpaliek citoplazmas dalīšanās (citotokinēze). Tad izveidojas daudzkodolu šūnas. Somatiskajās šūnās kodola dalīšanās var notikt mitotiski vai retos gadījumos amitotiski. Dzimumvairošanās gadījumā parādās arī cits kodolu dalīšanās veids - mejoze.

Šūnā, kurā notiek regulāra dalīšanās, interfāzi var sadalīt trijos posmos - presintēzes, sintēzes un postsintēzes periodos, kas raksturo DNS sintēzes laiku. Presintēzes periodu apzīmē kā  $G_1$ , DNS sintēzes periodu kā S un postsintēzes periodu kā  $G_2$ . Šūnas, kas pārstāj dalīties ieiet  $G_0$  periodā. Presintēzes periodā notiek šūnas augšana pēc pārdalīšanās. RNS un olbaltumvielu sintēze, mitohondriju un hloroplastu augšana un dalīšanās.

Sintēzes periodā notiek DNS replikācija. Postsintēzes periodā notiek šūnas augšana, dalīšanās procesam nepieciešamo olbaltumvielu un struktūru veidošana. Šūnas ciklu regulē divu olbaltumvielu veidu cikliskas izmaiņas. Mutācijas tās kodējošajos gēnos vai to darbības kavēšana noved pie šūnu nāves, vēža šūnu izveidošanās vai citiem patoloģiskiem procesiem.

Dzīvnieku šūnās pirms mitozes notiek centriolu dubultošanās. Profāzes sākumā centrosomas ar centriolām pārvietojas uz šūnas poliem un no tām sāk augt dalīšanās vārpstas mikrocaurulītes. Kodolos sāk kondensēties hromatīns un pakāpeniski izzūd kodoliņš. Profāzes beigās izirst kodola apvalks un dalīšanās vārpstas mikrocaurulītes piestiprinās pie hromosomu kinetohoriem.

Metafāze iestājas tad, ka mikrocaurulīšu motorās olbaltumvielas ir aizstūmušas hromosomu centromēru rajonus šūnas ekvatoriālajā plaknē.

Anafāze sākas tajā brīdī, kad enzīmi atdala proteīnus, kas savieno hromatīdas. Pēc atdalīšanās mikrocaurulītes atvelk hromatīdas uz šūnas poliem.

Telofāzes laikā hromatīdas satuvinās un ap tām sāk veidoties kodola apvalks. Telofāzes beigās parādās sīki kodoliņi. Telofāzes laikā notiek arī citoplazmas pārdalīšanās. Šūnu centrā veidojas kontraktīlais gredzens, kuru veido aktīva mikrofilamenti. Kontraktīlais gredzens pakāpeniski saspiež šūnu un meitšūnas atdalās. Augu gadījumā pirms mitozes mikrofilamenti izklāj to vietu, kur vēlāk veidosies šūnas sieniņa. Mitoze sākas ar dalīšanās vārpstas veidošanos šūnas polos. Taču augiem nav centrosomas ar centriolām. Telofāzes beigās dalīšanās vārpsta ir noārdījusies, bet tubulīna molekulas veido paralēli novietotas mikrocaurulītes šūnas centrā. Tās transportē Goldži vezikulas uz šūnas centru, kur notiek to saplūšana un jaunas plazmatiskās membrānas veidošanās. Šajā vietā vēlāk veidojas jaunā šūnas sieniņa.

Dzimumvairošanās gadījumā pēc kārtas noris divi šūnu dalīšanās cikli. Taču izpaliek DNS sintēze. Rezultātā katra no meitšūnām saņem tikai vienu hromosomu komplektu. Komplicēta un ilgstoša ir pirmās šūnu dalīšanās profāze. Šajā laikā starp hromosomām var aizvietoties DNS fragmenti.

### **Šūnu diferenciacija**

Šūnu augšana ir neatgriezeniska šūnas izmēru palielināšanās. Šūnas var palielināties osmotisko īpašību dēļ, taču augšanas gadījumā palielināšanās ir saistīta ar iekššūnas sintētiskiem procesiem. Šūnas izmērus kontrolē šūnu signālsistēma un telpas lielums starp kaimiņu šūnām. Šūnas augšanai pēc mitozes seko diferenciacija. Šūnu diferenciacija ir apskatāma kā visa organisma attīstības daļa.

Sākotnējie impulsi nāk no gēniem, kas ir bijuši ekspresēti mātes organismā, t.i., mRNS, un olbaltumvielām, kas atradās jau neapaugļotā olšūnā. Tālākie etapi ir atkarīgi no zigotas gēniem, bet vēlākie arī no kaimiņu šūnu mijiedarbības. Katra šūna satur vienādus gēnus, bet transkribēto gēnu veidi un daudzums ir atkarīgs no sākotnējās vietas zigotas citoplazmā. Kad šūnās ir sasniegta specifiska gēnu ekspresija, tās ar signālu palīdzību ietekmē kaimiņu šūnu attīstību. Tādā veidā pakāpeniski veidojas simtiem dažādu šūnu veidu. Zigotas mitoze un citokinēze veido daudz mazu šūnu. Katrai no tām ir genoms, kas ir identisks zigotas genomam. Drostalošanās beidzas ar blastulas izveidošanos. Šajā fāzē šūnas sāk organizēšanos slāņos. Gastrulācijas gaitā izveidojas sekojoši cilmsūnu slāņi: ektoderma, mezoderma un endoderma. To veidošanos nosaka īpatnības zigotas gēnu ekspresijā. Formas veidošanas stadijā nav redzamas morfoloģiskas atšķirības starp šūnām. Šūnu grupām atšķiras tikai regulējošo olbaltumvielu veidi, kas nosaka tālāko šūnu attīstību. Diferenciacijas etapā embrija šūnas diferencējas, t.i., veido daudzšūnu struktūras un iekššūnas struktūras, kas ir tipiskas pieaugušam organismam. Veidojas neironi, muskuļu šūnas, asins šūnas u.c.. Tās apvienojas audos, audi – orgānos un orgāni – orgānu sistēmās. Ja šo regulatorproteīnu sintēze mainās, var veidoties morfoloģiskas kroplības. Tāda varētu būt vārdes kurkulis ar divām galvām u.c.

### **Šūnu nāve**

Visām šūnām var iestāties nāve. Tas notiek ievainojuma rezultātā vai pašnāvības rezultātā.

Šūnu ievainojumus izraisa mehāniski bojājumi un toksiski ķīmiski savienojumi. Šūnā tie izsauc izmaiņu kaskādi: šūnas un organellas piebriest. Tas notiek,



pateicoties membrānu selektīvās caurlaidības samazināšanai. Tā rezultātā šūnās palielinās ūdens daudzums. Šūnu iekšējās sastāvdaļas sadalās, kas noved pie iekaisuma reakcijas šajā audu daļā. To sauc par nekrozi.

### Šūnu bojājumu cēloņi

Mehāniski bojājumi.

Fizikāli: temperatūra, UV un jonizējošā radiācija, mikroviļņi.

Ķīmiski: skābekļa savienojumi, brīvie radikāļi, genotoksiski un proteotoksiski savienojumi.

Barības vielu, skābekļa vai gaismas enerģijas trūkums.

Patogēni: vīrusi, baktērijas, viensūņi un sēnes.

Programmēta šūnas nāve.

Augu un dzīvnieku šūnas var bojāt mehāniski, patogēni, kā arī zālēdāju darbības rezultātā. Organisma stratēģija ir vērsta uz atbildes reakcijas veidošanu organisma līmenī. Membrānas pārrāvums iepludina  $Ca^{2+}$  citoplazmā. Maza bojājuma gadījumā iedarbojas šūnas signālsistēma, sintezējas stresa hormoni, Goldži vezikulas ar aktīva mikrofilamentu palīdzību pārvietojas uz bojāto vietu. Liela bojājuma gadījumā notiek nekroze.

Fizikālie un ķīmiskie stresa faktori plazmatiskajā membrānā un organelļu membrānās: iedarbojas uz nukleīnskābēm, iedarbojas uz olbaltumvielām (plazmatiskajā membrānā un protoplazmā), iedarbojas uz lipīdiem, izraisa oksidatīvo stresu - pastiprina aktīvu savienojumu veidošanos (skābekļa joni, ūdeņraža peroksīds u.c.).

Skābekļa trūkums (hipoksija) pavājina ATF sintēzi mitohondrijos. ATF trūkuma dēļ pavājinās aktīvais transports caur membrānām. Aktivizējas glikolīze, pH citoplazmā pazeminās. Mainās attiecība starp kataboliskajām un anaboliskajām reakcijām. Tas noved pie membrānu bojājumiem un  $Ca^{2+}$  ieplūšanas citoplazmā.

$Ca^{2+}$  koncentrācijas pieaugums izraisa nekrozi, jo aktivizē:  $Ca^{2+}$  atkarīgās fosfolipāzes, kas noārda membrānu lipīdus;  $Ca^{2+}$  atkarīgās proteāzes, kas noārda citoplazmas olbaltumvielas un  $Ca^{2+}$  atkarīgās endonukleāzes, kas noārda DNS un RNS. Bojātās dzīvnieku šūnas fragmentējas, bet augos plīst vakuola, noārdās citoplazma un saglabājas tikai šūnu sienīgas.

Pašnāvības gadījumā var novērot, ka šūnas cenšas uzturēt savas dzīvības funkcijas bezgalīgi, bet, kad šūnas virsmu sasniedz signālmolekulas, kuru ietekmi šūna nevar pārvarēt, ieslēdzas šūnas iznīcināšanas programma. Dzīvnieku šūnas, kuras ir ierosinātas izdarīt pašnāvību, izstiepjās. To mitohondriji sadalās, izdalot citohromu. Ārpusē šūnai veidojas burbuļveida izaugumi. Kodola DNS un kodols fragmentējas, veidojas mikrokodoli. Membrānu iekšienē novietotais fosfolipīds – fosfotidilserīns – tiek pavērsts pret membrānas ārpusi. Bojātās šūnas pievienojas fagocitāro šūnu, piemēram, makrofāgu, membrānu receptoriem, un fagocitozes ceļā šūnu fragmenti tiek sadalīti fagocītu lizosomās.

Visi šie procesi seko stingri noteiktā secībā. Tāpēc bieži lieto terminu “programmēta šūnas nāve”. Šis process ir tikpat dabisks kā mitoze. Dzīvnieku šūnās šo programmētās nāves veidu sauc arī par “apoptozi”. Vārds apoptoze ir cēlies no latīņu valodas vārda “ptosis”, kas nozīmē izslēgšana, izdalīšana.

**Raksturīgākie eikariotu šūnu organoīdi, to uzbūves raksturojums un funkcijas šūnā.**

<b>Organoīds</b>	<b>Uzbūves īpatnības</b>	<b>Nozīme</b>
PLAZMATISKĀ MEMBRĀNA	Fosfolipīdu molekulu dubultslānis, kurā ievietotas olbaltumvielu molekulas. Biezums apmēram 10 nm	Regulē vielu apmaiņu starp citoplazmu un apkārtējo vidi.
KODOLS	Diametrs apmēram 10 μm. No citosola norobežo divas membrānas, kurās ir poras. Iekšienē atrodas heterohromatīns (blīvs DNS un olbaltumvielu komplekss) un eihromatīns (irdens DNS un olbaltumvielu komplekss). Mitozē tas redzams kā hromosomas. Aktīvi funkcionējošos kodolos ir kodoliņi.	Iedzimtības nesējs. Satur gēnus. To transkripcija nosaka šūnas struktūrolbaltumvielu un enzīmu sintēzi, kuri regulē visas šūnas aktivitātes. DNS sintēze un hromosomu dalīšanās ir šūnas vairošanās priekšnosacījums. Kodoliņš veido ribosomu sastāvdaļas.
CITOPLAZMA	Sastāv no šūnas organoīdiem un citosola.	Veic visus procesus, kas saistīti ar vielmaiņu, vielu sintēzes un šūnu pārdalīšanu.
CITOSOLS	Šķidra, sīkgraudaina šūnas iekšējā vide, satur ūdeni, sāļus, organiskās vielas.	Nodrošina vielmaiņu. Baktērijās un bezskābekļa apstākļos eikariotu šūnās tur notiek ATF sintēze.
RIBOSOMA	Ļoti mazi organoīdi, sastāv no divām subvienībām. Baktēriju, mitohondriju, plastīdu ribosomas ir sīkākas. Diametrs apmēram 25 nm.	Vienīgā olbaltumvielu sintēzes vieta.
VEZIKULA	Ar membrānu norobežots neliels šūnas nodalījums, iekšpusē ir transportējamās vielas.	Veic vielu transportu starp organoīdiem, vai sekrēcijai paredzēto vielu eksportu, šūnā transportē importētās vielas.
ENDO-PLAZMATISKAIS TĪKLS (ET)	Membrānu veidota maisveidīgu cisternu un caurulīšu sistēma. Graudainais ET piestiprina ribosomas. Endoplazmatisko tīklu bez ribosomām sauc par gludo ET.	Graudainais ET veic membrānām, lizosomām vai sekrēcijai paredzēto olbaltumvielu sintēzi un modificēšanu. Gludais ET sintezē lipīdus.
GOLDŽI KOMPLEKSS	Sistēma, kuru veido cisternu kaudzītes un vezikulas.	Uzkrāj ET sintezētās vielas, transportē tās vezikuluveidā. Vezikulu saturs nokļūst ārpus šūnas vai saplūstot ar šūnās esošām endosomām veido lizosomas.
LIZOSOMA	Ar membrānu norobežots šūnas nodalījums, iekšpusē ir hidrolītiskie fermenti.	Dažādu vielu, šūnas struktūru sadalīšana. Veic lizēšanu, autofagocitozi. Citosolā izdalās aminoskābes, monosaharīdi un citi monomēri
ENDOSOMA	Ar membrānu norobežots protistu un dzīvnieku šūnu organoīds, kurā atrodas ar fagocitozes palīdzību uzņemtās baktērijas u. c. barības vielas.	Piedalās vielu lizēšanā, autofagocitozē, endocitozē, eksocitozē..
PEROKSISOMA	Ar membrānu norobežots šūnas nodalījums. Dzīvniekiem to diametrs mazāks par 0,5 μm. Augiem to diametrs apmēram 2 μm.	Pārstrādā lipīdus vai ogļhidrātus. Spēj pārvērst par ūdeni un skābekli vielmaiņā izveidoto toksisko ūdeņraža peroksīdu.
MITOHONDRIJS	No citosola norobežo divas membrānas. Iekšējā membrāna. veido krokas – kristas. Iekšvide ir matrikss, ar ribosomām, baktērijām līdzīgu DNS, fosfāta granulām un enzīmiem. Diametrs apmēram 1 μm.	“Šūnas spēkstacija”. Skābekļa klātbūtnē no taukskābēm vai pirovīnogskābes iegūst NADH, FADH, kuru elektronus mitohondriju kristās izmanto ATF sintēzei.

ŠŪNAS SIENIŅA	Atrodams augu un sēņu šūnās. Daudzslāņaina cieta siena. Augu šūnas ir savienotas vienotā tīklā, jo šūnas sienā ir poras, caur kurām iet citoplazmas kanāli - plazmodesmas.	Mehāniski balsta un aizsargā. Nodrošina vielu apmaiņu starp šūnām.
CITOSKELETS	Tievu pavedienu tīkls. Sastāv no mikrofilamentiem, starpfilamentiem un mikrocaurulītēm. Diametrs no 7 – 24 nm.	Nodrošina šūnu pārvietošanos (amēbu, skropstaiņu, viciņu, spermatozoīdu u.c.). Motorās olbaltumvielas hidrolizē ATF, iegūtā enerģija ļauj šīm olbaltumvielām nodrošināt viciņas vai skropstiņu pārlocīšanos.  Pārvieto citoplazmā organoīdus un lielmolekulāras vielas. Pārvietošanu veic motorās olbaltumvielas, kas piestiprinās pie citoskeleta un transportējamā objekta. Tad hidrolizē ATF un veic pārvietošanos gar mikrofilamentu vai mikrocaurulīti.
VAKUOLA	Augu šūnās ar membrānu, <i>tonoplastu</i> , apņemts šūnas nodalījums, kurā atrodas šūnsula – koncentrēts sāļu, cukuru, pigmentu, organisko skābju, fermentu šķīdums. Jaunās šūnās tā ir kanāliņu un pūslīšu veidā, vecās šūnās vakuola aizņem visu citoplazmu. Protistiem ir pulsējošās un gremošanas vakuolas.	Vielmaiņas produktu glabāšana, nosaka šūnas osmotiskās īpašības, regulē ūdens – sāļu maiņu.
HĻOROPLASTS	Atrodams tikai augu šūnās. No citosola norobežo divas membrānas, Iekšējo vidi sauc par stromu, kurā atrodas membrānā ietvertu plakanu cisternu (tilakoīdu), kaudzītes – granas. Tilakoīdu membrānās ir fotosintezējošs pigments - hlorofils. Stromā ir sīkas ribosomas, baktērijām līdzīga DNS, tauku un cietes ieslēgumi. Diametrs apmēram 2 μm.	Uztver gaismas staru enerģiju. Gaismas enerģiju pārvērš par ķīmisko enerģiju (ATF). ATF izmanto lai no ogļskābās gāzes un ūdens ražotu glikozi un citas organiskās vielas.
CENTROSOMA	Atrodama tikai dzīvnieku šūnās. Sastāv no 2 centriolām. Katra centriola ir veidota no 9 mikrocaurulīšu kūlīšiem, katrā kūlītī ir 3 mikrocaurulītes.	Nodrošina šūnas dalīšanos, sadalot hromosomas starp meitšūnām. Interfāzes laikā nosaka mikrocaurulīšu novietojumu šūnā.