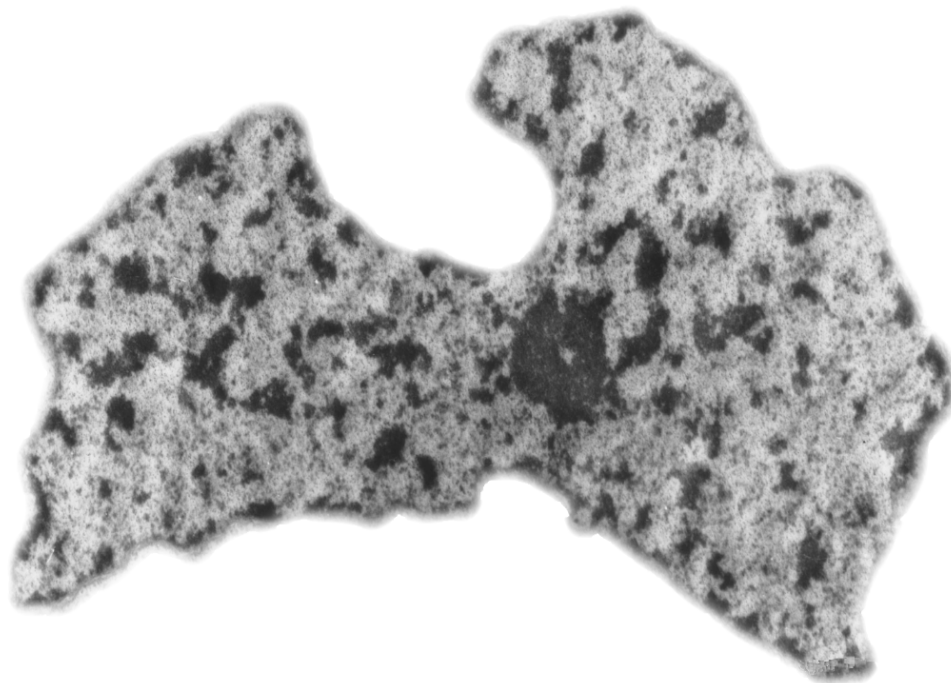


Šūna

Ievads šūnu bioloģijā

Tūrs Selga

LU Bioloģijas fakultātes Augu šūnu bioloģijas laboratorija



Attēlā redzams novecojošs rudzu lapu mezofila šūnas kodols. Centrālajā daļā ir redzams kodoliņš. Pārējie tumšākie vielas sakopojumi atbilst heterohromatīnam. Attēls iegūts ar transmisijas elektronu mikroskopu. Fotogrāfija ieskanēta un kodola kontūra izgriezta no šūnas, izmantojot grafisko datorprogrammu Paint Shop Pro 4.

SATURS

Ievads	2
Membrānas	8
Kodols	12
Šūnas sekretorā sistēma	21
Citoskelets	26
Ārpusšūnas matrikss	33
Vielu un enerģijas maiņa	37
Mitohondriji	40
Hloroplasti	45
Starpšūnu un iekššūnas signālu sistēma	49
Šūnu diferenciācija un novecošana	51
Šūnu nāve	53

IEVADS

Pirmais termins, kuru lietoja šūnu pētījumu apzīmēšanai, bija "citoloģija". Tas ir cēlies no grieķu valodas - *cytos* nozīmē šūna, bet *logos* - mācība. 19. gadsimta sākumā Rietumeiropā parādījās termins "šūnu bioloģija". Tā ir mācība par šūnu uzbūvi un dzīvības norisēm. Savukārt Krievijā 19. gadsimta beigās terminu citoloģija sāka izmantot šūnu uzbūves, sastāva un funkciju pētījumu apzīmēšanai. Šī zinātne pēta un noskaidro šūnu strukturālo organizāciju, tās izmaiņas, kā arī dažādu sastāvdaļu funkcijas. Šūnas bioloģijas pētījumu mērķis ir noskaidrot tās strukturālo daudzveidību, funkcionēšanas likumsakarības, t.i., ķīmisko procesu lokalizāciju un secību, darbības regulāciju, vielu transportu starp šūnām, izmaiņas u.c. iekššūnu un starpšūnu procesus. Mūsdienās vairs nepastāv stingras robežas starp šiem terminiem. Austrumeiropas zinātnieki parasti izmanto jēdzienu citoloģija, bet Rietumeiropas - šūnu bioloģija.

Citoloģijas un šūnu bioloģijas pētījumu objekts ir dažādi šūnu veidi - prokariotu un eikariotu šūnas, augu un dzīvnieku šūnas, vienšūnas un daudzšūnu organismi, dažādu specializāciju šūnas daudzšūnu organismos.

Šīs nozares pētījumi ir cieši saistīti ar citām zinātņu nozarēm. Tā kā šūna ir dzīvības pamatvienība, tās izpēte ir saistīta ar ļoti atšķirīgām cilvēku darbības nozarēm, sākot no bioloģijas, beidzot ar medicīnu un lauksaimniecību. Citoloģija un šūnu bioloģija ir cieši saistītas ar pētījumiem tādās bioloģijas apakšnozarēs un virzienos kā augu un dzīvnieku fizioloģija, molekulārā bioloģija, ģenētika, augu un dzīvnieku sistemātika, ekoloģija un daudzas citas. Bieži šie pētījumi var piederēt vienlaicīgi vairākām zinātņu nozarēm. Piemēram, hloroplastu uzbūves un funkciju pētījumi attiecas uz šūnu bioloģiju, augu fizioloģiju un molekulāro bioloģiju.

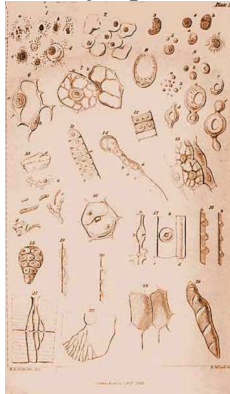
Šūnu pētīšanas vēsture

Pirmais šūnas sāka aprakstīt **Roberts Huks**. Viņš pētīja korķa uzbūvi un pirmo reizi lietoja terminu "šūna", lai aprakstītu mikroskopā redzamās sastāvdaļas (1665. g.). 1665. g. publicēja "*Micrographia*" (1. attēls).

1. attēls. Roberta Huka mikroskops un zīmējumi.



Antonijs van Lēvenhūks ar parastu, labi noslīpētu lēcu palīdzību, (palielinājums līdz 270 reizēm) novēroja spermu, dažādus viensūņus un 1776. gadā **atklāja baktērijas**.



2. attēls. M.J.Šleidenā zīmējumi.

Matthias Jakobs Šleidens bija botāniķis. Viņš rakstīja, ka visas augu daļas sastāv no šūnām (2. attēls). 1833. g. piedalījās šūnu teorijas izveidošanā. Viņš pamudināja Karlu Ceisu uzsākt mikroskopu ražošanu.

Teodors Švāns pētīja olšūnas attīstību līdz pieaugušam organismam, fermentāciju, muskuļu un nervu šūnu aktivāciju. Atklāja Švāna šūnas. 1834. g. piedalījās šūnu teorijas izveidošanā.

Rudolfs Virhovs pētīja šūnu pataloģijas. 1855. g. viņš postulēja, ka jaunas šūnas rodas tikai no iepriekš eksistējošām šūnām.

Šūnu teorijas pamattēzes.

Visi organismi ir veidoti no šūnām.

Šūna ir dzīvības pamatvienība.

Jaunas šūnas veidojas no iepriekš eksistējošām šūnām.

Stūrakmeņi šūnu bioloģijā.

1626. g. Redi izsaka hipotēzi, ka dzīvi organismi nerodas spontāni no nedzīviem organismiem.

1655. g. Roberts Huks apraksta korķa šūnas.

1674. g. Antonijs Lēvenhūks atklāj baktērijas un viensūnas eikariotus.

1833. g. Roberts Brauns apraksta kodolu.

1855. g. Rudolfs Virhofs izsaka hipotēzi, ka jaunas šūnas rodas tikai no iepriekš esošām šūnām.

1857. g. Rudolfs Kellikers apraksta mitohondrijus.

1879. g. Valters Flemings apraksta hromosomu izveidošanos un pārvietošanos mitozes laikā.

1883. g. Formulēta hromosomālās iedzimtības teorija.

1898. g. Džovani Goldži apraksta Goldži kompleksu.

1926. g. Teodors Svedbergs izveido analītisko ultracentrifūgu.

1931.-1938. g. Ernsts Ruska, Maksis Knols, Nikolajs Tesla u.c. izveido caurstarojošos un skenējošos elektronu mikroskopus.

1941. g. Alberts H. Koons izmantoja fluorescenti iezīmētas antivielas, lai noteiktu šūnās antigēnus.

1952. g. Oto Georgs Geis ar līdzautoriem izveido pirmo cilvēka šūnu līniju.

1953. g. Džeims Vatsons, Frensis Kriks un Maurīcijs Vilkins izveido DNS dubultspirāles modeli.

1955. g. Harijs Īgls apraksta dzīvnieku šūnu kultūrā izmantojamās barības vielas.

1973. g. Davids Eggers izmanto konfokālo lāzerskenējošo mikroskopu šūnu pētīšanā.

1980. g. Gordons Sato un kolēģi publicē datus par hormoniem, kuri jāpievieno serumam brīvā šūnu kultūru vidē.

1981. g. Izveidotas transgēnas peles un augļu mušiņas.

1998. g. Peles un citi dzīvnieki klonēti no somatisku šūnu līnijām.

2000. g. Atrastas pilnas genoma DNS sekvences prokariotu, augu un mugurkaulnieku pārstāvjiem.

Olbaltumvielas

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. 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 fermentatīvām reakcijām. Dažādas olbaltumvielu molekulas atšķirīgi var būt saistītas ar lipīdu dubultslāni (13. attēls). 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**.

Šūna - vienkāršākais iespējama dzīvības līmenis



3. attēls. Termofīla baktērija šķērsgriezumā. Tās iekšienē redzami vīrusi.

Dzīvā pasaule sākas ar šūnu. Tomēr daudzas dzīvībai raksturīgas iezīmes piemīt arī vīrusiem, prioniem un ceļojošiem DNS fragmentiem.

Prioni ir nelielas olbaltumvielu molekulas, kuras iekļūst citu organismu šūnās un spēj vairoties. Prioni izsauc daudzas slimības. Tomēr tie spēj darboties tikai dzīvas šūnas iekšienē. Vīrusi ir apmēram 100 nm lielas daļiņas, kas satur olbaltumvielas un nukleīnskābes (3. attēls). To DNS tiek ievietota prokariota vai eikariota šūnā. Saimniekšūna sintezē vīrusa olbaltumvielas un DNS/RNS un veido jaunus vīrusus. Saimniekšūna bieži iet bojā.

- Vīrusu izmērs ir no 20 –200 nm.
- Vīrusi satur DNS vai RNS.
- Vīrusus klāj no olbaltumvielām veidots apvalks - kapsīda.
- Vīrusā nav metabolisma, tie neaug un nevairojas.

Visām šūnām ir līdzīga uzbūve. No apkārtējās tās atdala plazmatiskā membrāna. Šūnas iekšējo daļu sauc par **protoplazmu**. Eikariotu šūnas iekšienē var ieraudzīt divus nodalījumus: **kodolu** un **citoplazmu**. Citoplazma satāv no **organoīdiem jeb organellām**, ūdens, kurā ir izšķīdušas neorganiskās un organiskās vielas un enzīmiem. Citoplazmas šķidrā daļa satur jonus, cukurus, aminoskābes, olbaltumvielas u.c. vielas. Tur notiek ATF sintēze bez skābekļa klātbūtnes, mazmolekulāru vielu difūzija u.c. procesi.

Visvienkāršākās ir prokariotu šūnas. To izmēri svārstās no 0,1 - 10 μm. Prokariotu šūnām ir ļoti izteiktas lieluma un iekšējās uzbūves atšķirības (4. attēls). Pie prokariotiem pieder baktērijas un zilaļģes. Pašlaik visvairāk ir pētīta baktēriju uzbūve un funkcijas. Tām ir liela formu dažādība. Baktērijas var būt lodveida, nūjiņveida, spirālveida un pavedienveida.

No ārpusē baktērijas ietver šūnas sieniņu. Tā sastāv no mukopolisaharīdiem un tehoiskābes, grampozitīvajām baktērijām, vai lipoproteīdiem un lipopolisaharīdiem, gramnegatīvajām baktērijām. Abos gadījumos šūnu sieniņā atrodas mureīns. Sieniņas biezums ir lielāks grampozitīvajām baktērijām un mazāks - gramnegatīvajām. Caurmērā tas ir no 0,01 līdz 0,04 μm. Daudzām baktēriju grupām šūnas sieniņas ārpusē var izveidoties gļotu apvalks, kuru veido glikoproteīdi un polisaharīdi. Citām pie šūnas sieniņas ir izveidotas pillas - nelieli olbaltumvielu pavedieni, kas nodrošina piestiprināšanos pie substrāta vai citām baktērijām. No apkārtējās vides baktērijas norobežo citoplazmatiskā membrāna, kuras biezums ir 8 nm. Tās ārpusē vairākiem baktēriju veidiem ir piestiprinātas viciņas, kas nodrošina baktēriju kustības. To diametrs ir 20 nm, un tās ir ievērojami mazākas kā eikariotu šūnās.

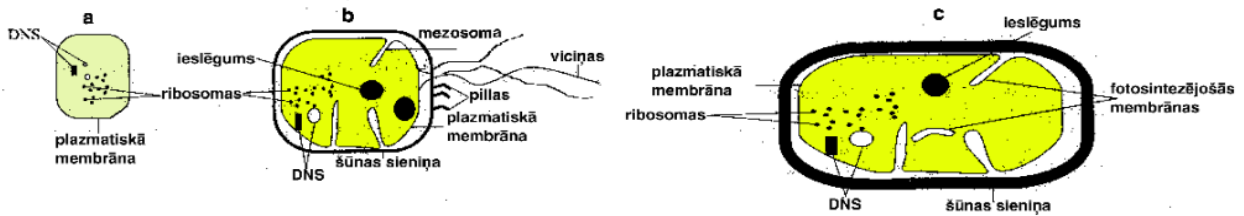
Citoplazmatiskā membrāna augstāk organizētās prokariotu grupās veido dziļus ieliekumus. Tos, atkarībā no funkcijām, sauc par **mezosomām** vai **fotosintezējošām membrānām**. Citoplazmatiskā membrāna baktērijām nodrošina ne tikai vielu transportu, bet arī daudzus sintētiskos procesus. Aerobajās baktērijās mezosomās ir novietotas elektronu pārnese olbaltumvielas, kas nodrošina oksidatīvo vielu sadalīšanu.

Nākamā lielākā sastāvdaļa, kas dažkārt redzama arī gaismas mikroskopā, ir olbaltumvielu un lipīdu ieslēgumi. Salīdzinoši reti baktērijās ir novērojamas vakuolas.

Baktērijas sintētisko procesu koordināciju un vairošanos nodrošina DNS molekulas. Atšķirībā no eikariotu šūnām, tās neatrodas ar membrānu norobežotā organellā. DNS var būt atsevišķu nelielu pavedienu veidā vai iesaiņota olbaltumvielās, veidojot **nukleoīdu**. Tas var būt piestiprināts pie citoplazmatiskās membrānas. Olbaltumvielu sintēzi baktērijās nodrošina ribosomas. Tās ir ievērojami mazākas un vienkāršākas par eikariotu šūnu ribosomām. Baktēriju ribosomu uzbūve un darbība būs sīkāk apskatīta nodaļā “Ribosomas”. Atšķirībā no eikariotu šūnām, baktērijās RNS sintēze un ribosomu veidošanās norit citoplazmā.

Baktērijas vairojas tieši pārdaloties vai izmantojot prokariotu šūnām raksturīgus dzimumvairošanās mehānismus.

Daļai baktēriju ir raksturīga miera stadija. Tām kādā citoplazmas iecirknī pakāpeniski koncentrējas DNS un olbaltumvielas. Vēlāk to ietver daudzslāņains apvalks. Šādas uzbūves baktēriju sauc par **sporu**. Sporās praktiski nenotiek vielu maiņas procesi, un tās ir pasargātas no dažādiem nelabvēlīgiem vides apstākļiem.



4. attēls. Prokariotu šūnu shematiska uzbūve: a - mikoplazma, b – baktērija, c – zilaļģe.

Eikariotu šūnu kopīgā īpašība ir kodola klātbūtne. Pie eikariotu šūnām pieder aļģu (izņemot zilaļģes), sēņu, augu un dzīvnieku šūnas (5. attēls).

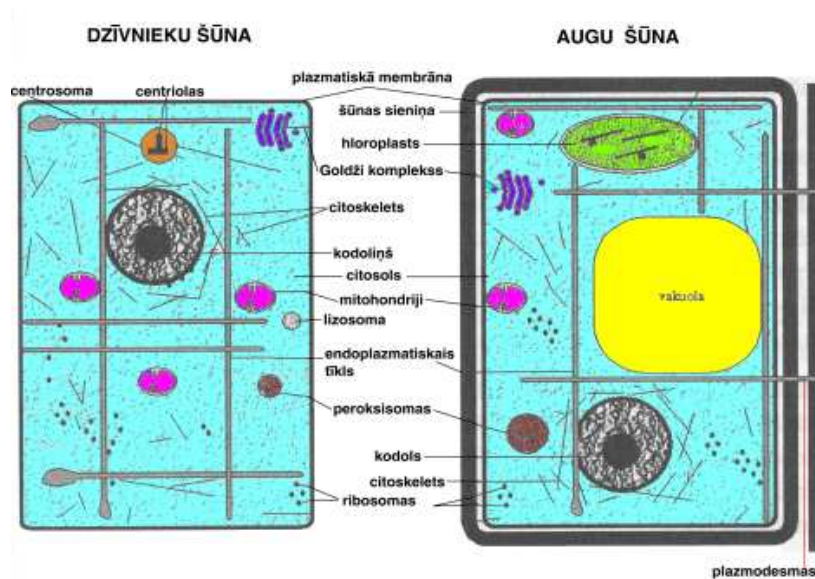
Būtiskākā eikariotu šūnas sastāvdaļa ir kodols. Tā lielums parasti ir no 1 - 10 μm. No citoplazmas to atdala divas membrānas, kurās ir poras. Kodola iekšienē ir hromosomālā DNS, kas veido vai nu irdenus eihromatīna pavedienus, vai liela diametra, blīvus heterohromatīna pavedienus. Kodolā atrodas kodoliņi, kuri kalpo ribosomu izveidošanai. Kodola iekšieni caurauž matrikss, kas nosaka kodola formu, iekšējā satura izvietojumu un satur kopā kodola apvalku.

Visās eikariotu šūnās ir sastopami mitohondriji. Tās ir ļoti polimorfās šūnas organellas apmēram baktērijas lielumā. To garums ir no 0,5 – 5 μm. Mitohondriju iekšējā membrāna veido uz iekšpusi vērstas krokas - kristas. Tur no skābekļa un barības vielām iegūst ATF. Uzskata, ka mitohondriji evolūcijas sākumā, ar fagocitozes palīdzību, ir eikariotu šūnā ietvertas aerobas baktērijas.

Šūnās gandrīz vienmēr ir novērojams endoplazmatiskais tīkls (ET). Tā ir caurulīšu un cisternu sistēma, kas izplešas pa visu šūnu un savieno blakus esošās šūnas. ET, uz kura membrānas atrodas ribosomas, sauc par **granulāro endoplazmatisko tīklu**. Tur sintezē un transportē olbaltumvielas. ET bez ribosomām sauc par **gludo endoplazmatisko tīklu**. Šajā vietā tiek pārveidotas olbaltumvielas un sintezēti lipīdi. Zinātnieki domā, ka tas ir radies, pārveidojoties baktēriju mezosomām līdzīgiem veidojumiem.

Olbaltumvielu sintēzi veic ribosomas, kas ir lielākas kā prokariotu ribosomas. To diametrs ir 25 nm. Ribosomas veidojas kodola kodoliņā. Šūnā tās ir novietotas citoplazmā, uz kodola apvalka membrānas un uz ET. Plastīdas un mitohondriji satur atšķirīgas, baktērijām līdzīgas ribosomas.

Eikariotu šūnās sastopama cisternu kaudzīšu, kanāliņu un vezikulu sistēma. To sauc par **Goldži kompleksu**. Atsevišķu cisternu kaudzīti sauc par **diktiosomu**. Tās savā starpā var savienot kanāliņi. Goldži aparātā modificē un šķiro makromolekulas, kuras ar vezikulu palīdzību nogādā uz dažādām šūnas vietām. Augos tas nodrošina šūnas sienājas veidošanos.



5. attēls. Augu un dzīvnieku šūnu shematiska uzbūve.

Daudzās dzīvnieku šūnās novērojamas lizosomas. Augu šūnās tās parādās tikai šūnu dalīšanās procesā un arī tiek sauktas par **vakuolām**. Lizosomas ir ar vienu apvalka membrānu klātas organellas, kas satur hidrolītiskos fermentus, lai sašķeltu dažādas organiskās vielas. To diametrs ir no 0,2 – 1 μm.

Augu un dzīvnieku šūnās atrodas nelielas, ar vienu membrānu klātas, organellas, kuras sauc par **peroksisomām**. To izmēri svārstās no 0,2 - 5 μm. Tās satur oksidatīvos fermentus, kuri veido un sadala ūdeņraža peroksīdu. Peroksisomās reizēm var novērot kristāliskus ieslēgumus.

Visas eikariotu šūnas caurauž blīvs pavedienu tīkls. To sauc par **цитоскелету**. Tas piedod šūnai formu un mehānisko izturību kā arī nodrošina šūnas un iekššūnas transporta procesus. Atkarībā no pavedienu lieluma un uzbūves, izdala mikrocaurulītes, mikrofilamentus un starpfilamentus. Mikrocaurulītes diametrs ir 24 nm. Mikrofilamentiem pavediena diametrs ir no 5 - 8 nm, bet starpfilamentiem - lielāks par 10 nm.

Dzīvnieku šūnām raksturīgi organoīdi ir mikrocaurulīšu kompleksi, kurus sauc par **centriolām**. To garums ir 0,4 μm, bet diametrs - 0,2 μm. Tās ir ietvertas amorfā matricā, veidojot **centrosomu**. Dzīvnieku šūnās centriolas veido dalīšanās vārpstu un veic hromosomu atvilkšanu mitozē.

Augu šūnām tipiski organoīdi ir šūnu sienīņa, vakuolas un plastīdas. Plastīdas ir visā augā sastopamas organellas, kuras klāj divas apvalka membrānas. To izmēri svārstās no 3 - 10 μm. Zaļajās auga daļās esošās plastīdas sauc par **hloroplastiem**, un tās no neorganiskām vielām un saules gaismas rada organiskās vielas. Iekšējo membrānu sistēma satur fotosintēzes aparātu. Līdzīgi kā mitohondriju gadījumā, zinātnieki uzskata, ka plastīdas ir evolūcijas sākumā, ar fagocitozes palīdzību, eikariotu šūnā ietvertas zilaļģēm līdzīgas prokariotu šūnas.

Augu šūnās redzamas viena vai vairākas vakuolas. Tās ir ar vienu apvalka membrānu segtas organellas, kas dažās šūnās aizņem pat 90% no tilpuma. Vakuolas apvalka membrānu sauc par **tonoplastu**. Vakuolās tiek uzkrātas barības vielas un tās regulē osmotisko spiedienu.

Augu šūnas pārklāj no saliktiem oglehidrātiem veidots daudzslāņains apvalks, kas nodrošina mehānisko izturību. To sauc par **šūnas sienīņu**. Tajā atrodas poras, kas savieno blakus esošās šūnas. Galvenā šūnu sienīņas sastāvdaļa ir celuloze. Daudzos augos daļa no šūnām atmirst. Tajos saglabājas šūnu sienīņas, kas augā nodrošina vielu transportu un mehānisko izturību.

1. tabula. Prokariotu un eikariotu šūnu salīdzinājums.

Īpašība	Prokarioti	Eikarioti
Organismi	Baktērijas	Sēnes, augi, dzīvnieki
Vidējais garums	0,5 - 10 μm	10 - 100 μm
Forma	Vienšūnas	Parasti daudzšūnu
Evolucionārās izcelsmes laiks	3,5 miljardus gadus atpakaļ	1,2 miljardus gadus atpakaļ
Šūnu dalīšanās	Vienkārša pārdalīšanās	Mitoze, mejoze, veidojas dalīšanās vārpsta
Ģenētiskais materiāls	Cirkulāra DNS citoplazmā, nelielas DNS molekulas	DNS saistīta ar olbaltumvielām, veidojot hromosomas, kas ir ievietotas kodolā
Organoīdi	Neliels daudzums, nav membrānā ietvertu organellu	Daudz membrānā ietvertu organellu: kodols, mitohondriji, hloroplasti, lizosomas u.c.
Olbaltumvielu sintēze	70S ribosomas, olbaltumvielu modificēšana nenotiek endoplazmatiskajā tīklā un Goldži kompleksā, atšķiras antibiotiku ietekme uz olbaltumvielu sintēzi	80S ribosomas, olbaltumvielas modificē endoplazmatiskajā tīklā un Goldži kompleksā
Šūnas sieniņa	Izturīga sieniņa, kuru veido mureīns, polisaharīdi un aminoskābes	Sastopamas augiem un sēnēm, pamatkomponents ir celuloze augos, un hitīns sēnēs
Viciņas	D = 20 nm, veidotas no savītiem olbaltumvielas - flagelīna pavedieniem	D = 200 nm, veidotas no mikrocaurulītēm
Elpošana	Anaerobā noris citosolā, aerobā mezosomās	Anaerobā noris citosolā, bet aerobā - mitohondrijos
Fotosintēze	Noris citoplazmatiskās membrānas izaugumos, neveido granām līdzīgas cisternu kaudzītes	Noris augu hloroplastu un hromoplastu tilakoīdu membrānās
Slāpekļa fiksācija	Veic atsevišķu prokariotu grupu citoplazmatiskā membrāna	Nevar realizēt

Šūnu pētīšanas metodes

Šūnas pēta ar bioķīmijas, molekulārās bioloģijas un mikroskopijas metodēm.

Mikroskopisko preparātu pagatavošanas etapi.

Fiksācija.

- Nelielu audu gabaliņu ievieto fiksatorā.
- Tur šūnas tiek ātri nonāvētas un to sastāvdaļu uzbūve neizmainās!!!
- Fiksē ar glutaraldehīdu, paraformaldehīdu, etanola un etiķskābes maisījumu u.c. vielām. Fiksēt var arī sasaldējot šķidrā slāpekļa temperatūrā.

Griešana.

Mikroskopiskos paraugus griež ar speciālu žileti, iesaldējot ledus piramīdā, ieslēdzot parafīnā vai sveķos. Sacietējušu bloku var sagriezt ar īpašu griešanas iekārtu – mikrotomu. Iegūst no 5 μm līdz 50 μm biezus griezumus. Tas ļauj mikroskopā redzēt asu attēlu.

Krāsošana.

- Krāso olbaltumvielas, nukleīnskābes (DNS vai RNS), lipīdus vai polisaharīdus (ciete vai celuloze).
- Tajās šūnu zonās, kas satur vairāk šo vielu samazinās gaismas caurlaidība un tiek iegūts kontrastains attēls.
- Eozīns – olbaltumvielu krāsošanai (gaiši sarkanas).
- KI - cietes krāsošanai, (violela vai pat melna).
- Acetoorseīns - hromosomu krāsošanai (tumši sarkana).
- Felgena krāsviela - DNS krāsošanai (spilgti sarkana).
- Sudāns III - lipīdu krāsošanai (dzeltenī).

Pagaidu un pastāvīgie preparāti.

- Pagaidu preparāta gadījumā uz priekšmetstikliņa uzpilina ūdens pilienu un lēnām pārsedz ar segstikliņu. Paraugš izžūst 15 min. laikā.
 - Pastāvīgo preparātu gadījumā griezumus atūdeņo, t.i., aizvieto ūdeni ar acetonu, tad aizvieto ar izšķīdušiem sveķiem un pārsedz ar segstikliņu. Tādu paraugu var uzglabāt vairākus gadus.
- Šūnas pēta caurejošās gaismas mikroskopā, fluorescences mikroskopā, skenējošajā elektronu mikroskopā un caurstarojošajā elektronu mikroskopā.
- Tiek noskaidrotas redzamo audu un šūnu uzbūves īpatnības, izmērs un dažādu vielu novietojums.

MEMBRĀNAS



6. attēls. Mikroskopā redzamā membrānas uzbūve.

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.

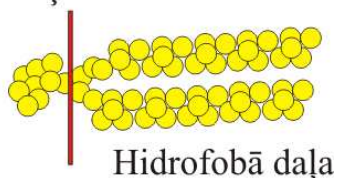
Tā sastāv no fosfolipīdu dubultslāņa ar tajā iegremdētām olbaltumvielām. Skatoties mikroskopā ir redzama trīsdimensionāla struktūra (6. attēls). Šo uzbūvi skaidro membrānu uzbūves "sviestmaizes modelis". Tumšo slāni veido olbaltumvielas, bet gaišo – fosfolipīdi. Fosfolipīdi ir šķidri un kustīgi. Tāpēc membrānas uzbūves modeli sauc par "**šķidrums mozaikas modeli**". Fosfolipīdi ir hidrofobi. Tas neļauj caur membrānu difundēt daudzām vielām. Tāpēc membrānu sauc par **puscaurlaidīgu**. Membrānā atrodas olbaltumvielas. Tās palīdz veidot membrānas struktūru, kalpo par receptoriem, transporta olbaltumvielām vai enzīmiem. Visvairāk olbaltumvielu ir mitohondriju iekšējā membrānā, jo šī membrāna satur fermentus, lai veiktu elpošanu. Atkarībā no funkcijām membrānas lipīdu olbaltumvielu un ogļhidrātu sastāvs ir atšķirīgs (2. tabula). Membrānām ir asimetriska struktūra, jo to ārpusē un iekšpusē var pievienoties atšķirīgas lipīdu, olbaltumvielu un ogļhidrātu molekulas.

2. tabula. Lipīdu, olbaltumvielu un ogļhidrātu daudzums dažādās membrānās.

Membrāna	Olbaltumvielas %	lipīdi %	ogļhidrāti %
Eritrocītu plazmatiskā membrāna	49	43	8
Nervu šūnu mielīna apvalks	18	79	3
Aknu šūnu plazmatiskā membrāna	44 - 54	36 - 52	4 - 10
Kodola apvalka membrānas	66	32	2
Endoplazmatiskais tīkls	62	27	10
Goldži komplekss	64	26	10
Mitohondriju ārējā membrāna	55	45	pēdas
Mitohondriju iekšējā membrāna	76 - 78	22 - 24	-
Hloroplastu tilakoīdu membrāna	70	30	-

Lipīdi

Hidrofilā daļa



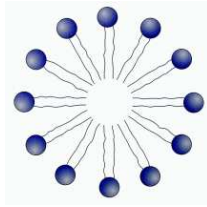
Hidrofobā daļa

7. attēls. Fosfolipīdu molekulas shematiska uzbūve.

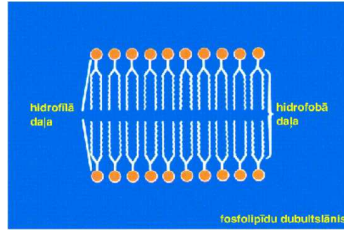
Lipīdi veido dubultslāni. Tas ir dažādu lipīdu komplekss, kurā ietilpst holesterols, fosfolipīdi, glikolipīdi un neliels daudzums citu lipīdu. Lipīdu daudzums dažādās membrānās var būt ļoti atšķirīgs. Šīm molekulām ir kopīga īpašība (7. Attēls). Tām ir hidrofila galvas daļa un divas hidrofobas astes daļas. Molekulas hidrofilo 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.

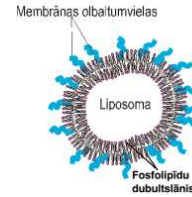
- 1) Ja ūdenī ievieto nelielu fosfolipīdu pilienu, tad fosfolipīdu molekulas veido pilienu, kurā molekulu hidrofilās galvas ir vērstas uz ārpusi, bet hidrofobās astes – uz iekšpusi. Tādas struktūras sauc par **micellām** (8. Attēls).
- 2) Fosfolipīdu molekulas var nostāties ūdenī, veidojot dubultslāni, kurā hidrofobās astes ir vērstas uz dubultslāņa centru. Fosfolipīdu dubultslāņa biezums ir apmēram 6 nm (9. Attēls).
- 3) Fosfolipīdu molekulas var nostāties ūdenī, veidojot dubultslāni, kurš norobežo lodveida struktūru. Tādu struktūru sauc par liposomu (10. Attēls).



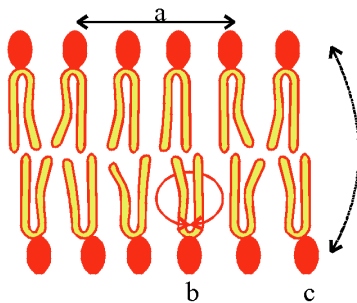
Micella
8. attēls. Fosfolipīdu novietojums ūdenī.



9. attēls. Lipīdu dubultslānis.



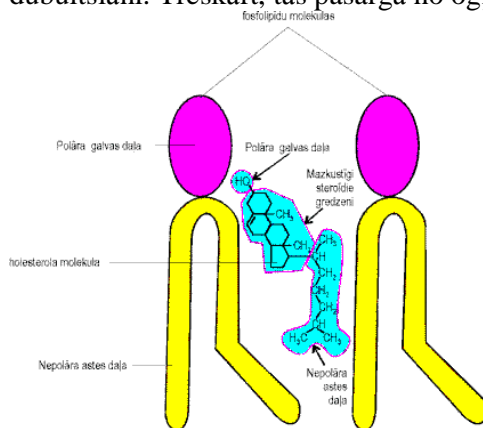
10. attēls. Liposoma.



11. attēls. Molekulu kustības veidi lipīdu dubultslānī: a - laterāla molekulu kustība, b - rotāciju ap savu asi, c - šurp-turp kustība.

Pētot fosfolipīdu dubultslāni, ir konstatēts, ka molekulām iespējama četru veidu kustība (11. attēls). Tās var kustēties laterāli, paliekot tajā pašā slānī. Retāk tās var veikt “šurp-turp” 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 vieni molekulai uz katru fosfolipīdu molekulu. Holesterols pieder pie sterolu grupas lipīdiem. Holesterola molekulas membrānā ir novietotas starp fosfolipīdu molekulām (12. attēls). 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.

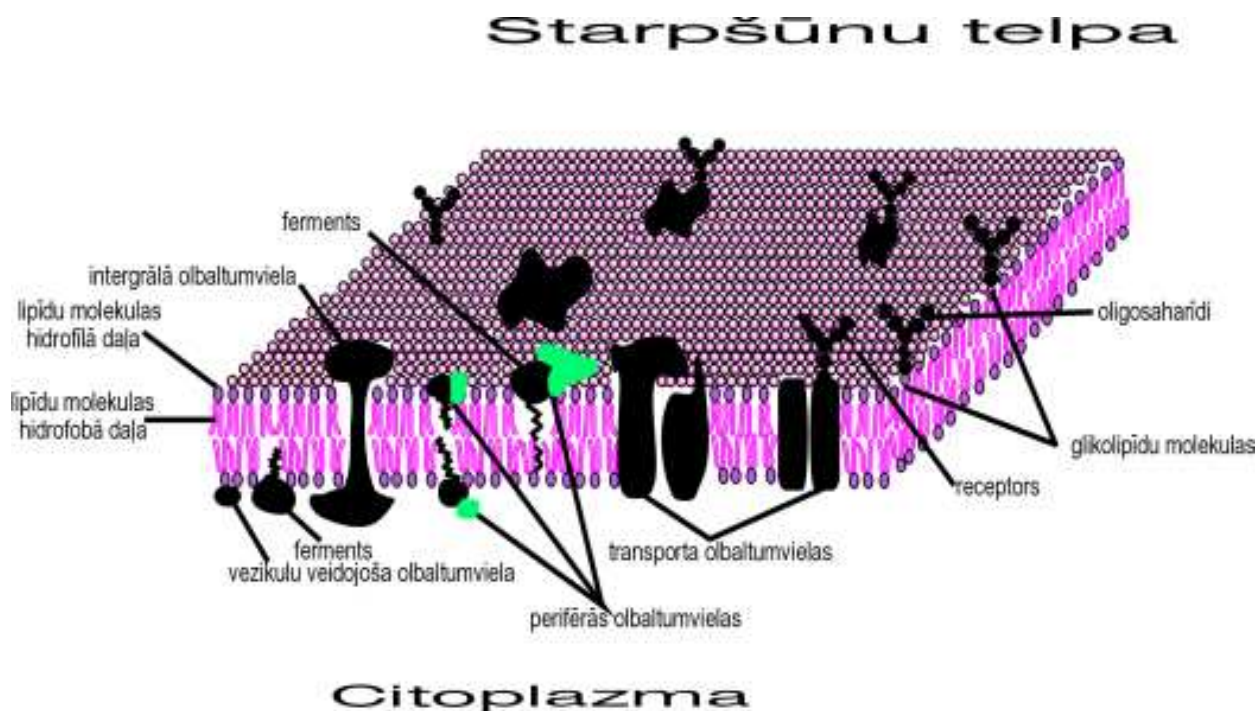


12. attēls. Holesterola molekulas novietojums lipīdu slānī.

Glikolipīdi ir saliktas molekulas, kurām izšķir divas hidrofobās astes daļas, bet hidrofilā galvas daļa, atšķirībā no fosfolipīdiem, satur glicerolu un cukuru atlikumus. Galvas daļā tām ir dažāds cukuru molekulu skaits, bet reizēm pievienojas sialskābe. 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.

Olbumtvmielas

Olbumtvmielu molekulas ir daudz lielākas par lipīdu molekulām. Membrānā ir viena olbumtvmielas molekula uz katrām piecdesmit lipīdu molekulām. Taču, atkarībā no membrānas funkcijām, tur var būt dažāda veida olbumtvmielas, kā arī to daudzums ir ļoti atšķirīgs. Mielīna apvalka membrānā ir daudz lipīdu, jo tā ir saistīta ar signāla vadīšanu. Savukārt mitohondriju iekšējās membrānas un hloroplastu tilakoīdu membrānas satur daudz olbumtvmielu, jo tās ir saistītas ar daudzām fermentatīvām reakcijām. Dažādas olbumtvmielu molekulas atšķirīgi var būt saistītas ar lipīdu dubultslāni (13. attēls). Olbumtvmielas, kuras var samērā viegli atdalīt no membrānas, izjaucot divu proteīnu mijiedarbību, sauc par *perifērajām olbumtvmielām*. Mijiedarbību var izjaukt izmainot pH vai jonu koncentrāciju. Olbumtvmielas, kuras ir cieši piesaistītas pie lipīdu dubultslāņa, sauc par *integrālajām olbumtvmielām*.



13. attēls. Olbumtvmielu un lipīdu dubultslāņa saistības veidi: 1 - lipīdu dubultslāni šķērso viena olbumtvmielas molekulas α ķēde, 2 - lipīdu dubultslāni šķērso vairākas olbumtvmielas molekulas α ķēdes, 3 - olbumtvmielas molekula ir saistīta ar citoplazmai tuvāko lipīdu slāni, 4 - olbumtvmielas molekula ir saistīta ar starpšūnu telpai tuvāko lipīdu slāni, 5 - olbumtvmielas molekula ir saistīta ar citu olbumtvmielas molekulu, kas atrodas lipīdu dubultslāņa ārpusē, 6 - olbumtvmielas molekula ir saistīta ar citu molekulu oligosaharīdiem, kas atrodas lipīdu dubultslāņa ārpusē, 7 - lipīdu dubultslāni šķērso vairākas olbumtvmielas molekulas β ķēdes.

Olbumtvmielas membrānā var rotēt vai pārvietoties laterāli. Tomēr dzīvās šūnās nav raksturīga neierobežota olbumtvmielu molekulu kustība. Dažādas olbumtvmielu molekulas var veidot kompleksus. Epitēlija šūnās novēro, ka olbumtvmielām ir polārs novietojums - vienas atrodas šūnas bazālajā daļā, citas - apikālajā. Olbumtvmielu kustību ierobežo četri mehānismi: 1) kompleksa veidošanās nosaka olbumtvmielu molekulu savstarpējā mijiedarbība, piemēram, fotosistēmā I, ATF-āzē u.c.; 2) saistību nodrošina arī ārpusšūnas makromolekulāri kompleksi; 3) kompleksi veidojas membrānas olbumtvmielu molekulām pievienojoties pie iekššūnas makromolekulāra kompleksa, piemēram, citoskeleta; 4) visbeidzot, atšķirības starp šūnas bazālo un apikālo daļu nodrošina saites starp kaimiņu šūnu membrānu olbumtvmielām.

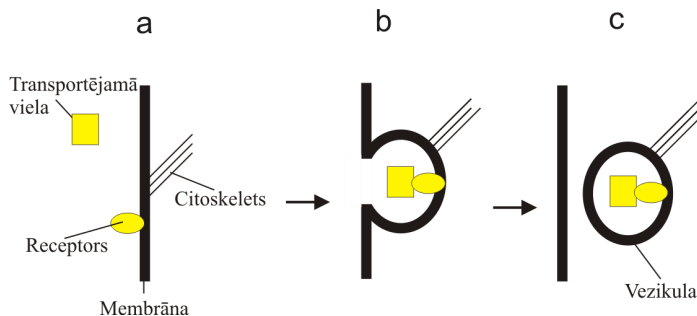
Membrānu olbaltumvielām izdala vairākas funkciju grupas. Olbaltumvielas stabilizē plūstošās lipīdu molekulas, piedod membrānai mehānisko izturību, savieno membrānas ar citoskeletu un ārpusšūnas struktūrām, nodrošina vielu transportu cauri membrānām un piedalās šūnas sintētiskajos procesos.

Vielu transports caur plazmatisko membrānu

Šūnās ir novērojams divu veidu vielu transports caur membrānām. Netiešais transports ir tad, kad vielas transportē ar membrānu vezikulu palīdzību. Tiešais - ja cauri membrānai. Pirmo transporta veidu 1883. gadā atklāja I.Mečņikovs, pētot jūras zvaigžņu attīstību. Šo transporta veidu nosauca par **fagocitozi**. Fagocitozes gadījumā šūna maina savu formu un pakāpeniski ieslēdz savā iekšienē šķidrumā peldošu cietu objektu, piemēram, baktēriju. Vēlāk konstatēja, ka šūnas var uzņemt arī šķidruma pilienus, veidojot lielas vezikulas. Šo transporta veidu nosauca par **pinocitozi**. Fagocitozi un pinocitozi parasti novēro vienšūņos un atsevišķos dzīvnieku šūnu tipos. Vēlāk, attīstoties elektronu mikroskopijai, konstatēja, ka šūnas uzņem arī dažus nanometrus lielus šķidruma pilienus. Sīku šķidruma pilieniņu uzņemšanu, veidojot vezikulas, sauc par **mikropinocitozi**. Tā kā visos pieminētajos gadījumos runā par vielu importu, tad tiem ir dots kopīgs nosaukums - **endocitoze** (14. attēls). Šūnas iekšienē šādu vezikulu sauc par endosomu.

Šūnās ir novērojams arī pretējs process. Procesu, kurā, izmantojot vezikulāro transportu, šūna eksportē vielas, sauc par **eksocitozi**. Eksocitozi novēro gan augu, gan dzīvnieku šūnās. Šajā gadījumā citoskeleta elementi transportē nelielas vezikulas līdz plazmatiskajai membrānai. Tur tās savienojas ar membrānas citoplazmas pusē novietotajiem receptoriem.

Pēc tam adhēzijas spēki nodrošina vezikulas un membrānas lipīdu molekulu savienošanos. Atkarībā no eksportējamās vielas, šūna var izsviest eksportējamās vielas ārpus šūnas vai atdalīt tās ar jaunu vezikulu.



14. attēls. Eksocitozes un endocitozes procesu shēma: a - plazmatiskā membrāna ar receptorolbaltumvielu, b - transportējamās daļiņas pievienošanās receptoram un plazmatiskās membrānas ieliekšanās, c - endosomas atdalīšanās no plazmatiskās membrānas.

Difūzija

Tiešais vielu transports ir iespējams trijos veidos. Tas var notikt, vielām un joniem difundējot cauri lipīdu dubultslānim vai izmantojot atvieglinātā un aktīvā transporta mehānismus (15. attēls).

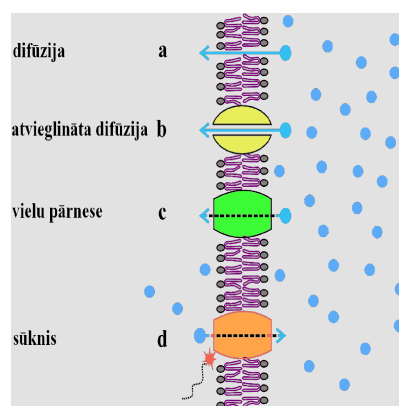
Difūzija ir tad, kad vielas no vietas ar augstāku koncentrāciju plūst uz vietu ar mazāku koncentrāciju. Difūzija cauri membrānām ir iespējama nelielām, neitrāli lādētām, lipīdos šķīstošām molekulām. Šādā veidā šūnās iekļūst arī etanols vai citas mazmolekulāras psihotropas vielas. Difūzijas ātrums mainās 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 **hipertonisku**, 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 sienas. Hipertoniska šķīduma izraisītu augu šūnas citoplazmas saraušanos sauc par **plazmolīzi** (16. attēls).

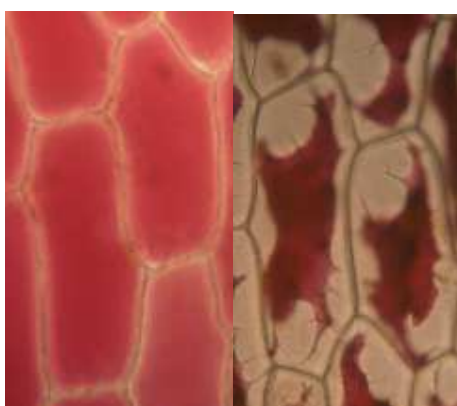
Difūzija var notikt arī ar membrānu olbaltumvielu palīdzību. Tādu difūziju sauc par vielu **pārnesi** jeb **atvieglināto vielu transportu** (15. attēls). Atvieglināto vielu transportu veic membrānā novietots olbaltumvielas veidots kanāls vai pārnesējolbaltumviela, saistībā ar noteiktām receptorolbaltumvielām. Tas ļauj specifiski transportēt noteiktas mazmolekulāras vai lielmolekulāras vielas. Pirmajā gadījumā viela difundē cauri kanālam. Otrajā gadījumā transportējamā viela jeb jons piestiprinās pārnesējmolekulai vienā membrānas pusē, bet atdalās otrā membrānas pusē. Vielu pārvešana 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 pārvešanu pret koncentrācijas vai elektroķīmisko gradientu. Jonu sūkņi nodrošina skābu vidi vakuolas iekšienē un augstu Ca^{2+} koncentrāciju endoplazmatiskajā tīklā.

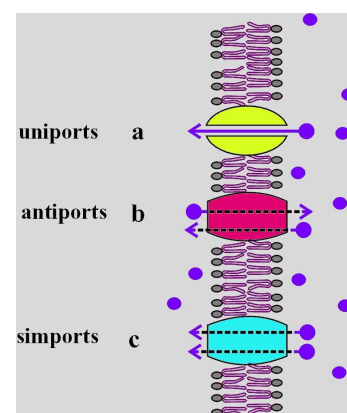
Pārnesējmolekulas un sūkņi vienā reizē transportē vienu vai nedaudzus jonus. Pārnesējmolekulas un sūkņi ir arī specifiski, t.i., tie pieļauj tikai noteiktu jonu transportu. Atkarībā no transportējamo vielu skaita un virziena, izdala trīs transporta veidus. Vielas transportē vienā virzienā - uniports, divas vielas transportē vienā virzienā - simports un divas vielas transportē pretējos virzienos - antiports (17. attēls).



15. attēls. Vielu transports caur plazmatisko membrānu: a - difūzija, b - atvieglinātais vielu transports, c - vielu pārnese, d - aktīvais vielu transports.



16. attēls. Sīpola zvīņlapas šūnas pirms ievietošanas 10% NaCl šķīdumā un 10 min pēc ievietošanas.

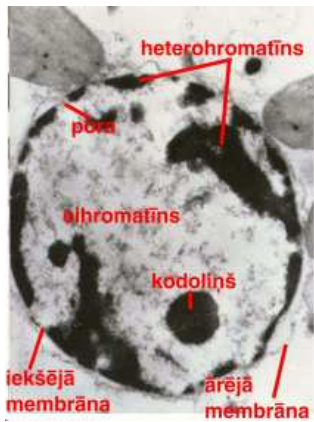


17. attēls. Atvieglinātā un aktīvā vielu transporta mehānismi: a - uniports, b - antiports, c - simports.

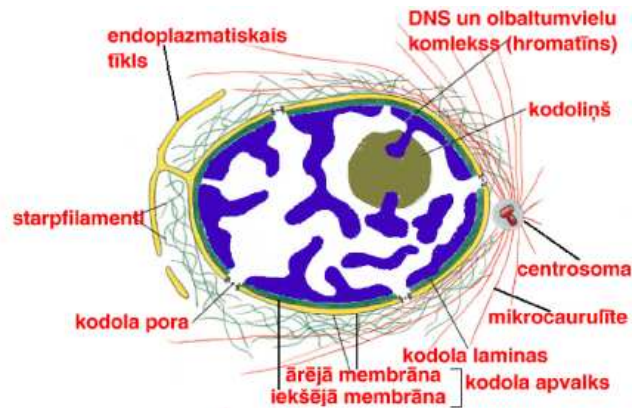
KODOLS

Būtiskākā eikariotu šūnas sastāvdaļa ir kodols. Tā lielums parasti ir no 1 - 10 μm . No citoplazmas to atdala divas membrānas, kurās ir poras. Kodola ārējā membrāna dod sākumu endoplazmatiskajam tīklam. Kodola iekšienē ir hromosomālā DNS, kas veido vai nu irdenus eihromatīna pavedienus vai liela diametra, blīvus heterohromatīna pavedienus. Kodolā atrodas kodoliņi, kuru uzdevums ir samontēt ribosomas. Kodola iekšieni caurauž matrikss, kas nosaka kodola formu, iekšējā saturā izvietojumu un satur kopā kodola apvalku.

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. Kodola lielums dažādos šūnu tipos ir atšķirīgs. Tas ir sākot no 1 μm intracelulārajam parazītam *Leishmania* līdz dažiem milimetriem kukaiņu spermatozoīdos.



18. attēls. Kodola ultrastruktūra.



19. attēls. kodola uzbūves un novietojuma shematisks attēls.

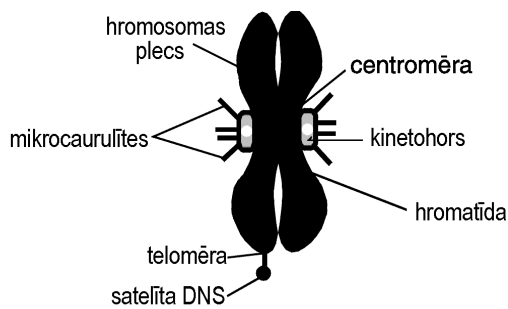
Kodols sastāv no vairākām atšķirīgām daļām: **hromatīns**, **kodoliņš**, **nukleoplazma**, **kodola matrikss** un **kodola virsmas aparāts** (18. un 19. attēls). **Hromatīnu** veido olbaltumvielās iesaiņota DNS. Savukārt **kodoliņu** - īpaši hromosomu reģioni, kuros notiek aktīva ribosomālās RNS sintēze, un šajā zonā tiek samontētas olbaltumvielas, veidojot ribosomu subvienības. **Nukleoplazma** ir šķidrā fāze, kurā atrodas visi kodola struktūrelementi.

Kodola matrikss ir daudzveidīgu olbaltumvielu komplekss, kas nosaka kodola formu un telpisko organizāciju.

Kodola virsmas aparātu veido divas apvalka membrānas un tajās esošās poras. Tas nodrošina specifisku vielu apmaiņu starp kodolu un citoplazmu.

Hromosomas un hromatīns

Hromatīna kondensācijas pakāpes mēs aplūkosim, izmantojot metafāzes hromosomas uzbūvi, jo šajā stadijā hromosomām ir visaugstākā kondensācijas pakāpe. Metafāzē var redzēt, ka katra hromosoma sastāv no divām hromatīdām. Šādā hromosomā ir iežmauga, kas to sadala divos plecos (20. attēls). **Centromēra** vai **primārā iežmauga** ir hromosomas zona, kas saista kopā abas hromatīdas. Netālu no centromēras atrodas diskveida struktūra - **kinetohors**. Kinetohora uzdevums ir piesaistīt mikrocaurulītes, kas, atejot no centriolām, veido dalīšanās vārpstu. Hromosomas plecu galos atrodas **telomēra**. Telomērās DNS parasti ir heterohromatīna veidā arī kodola interfāzes laikā.



20. attēls. Hromosomas uzbūve metafāzē.

Dažām hromosomām telomēras galā veidojas sekundārā iežmauga, kas no pārējās hromosomas norobežo nelielu DNS daļu. To sauc par **satelīta DNS**. Sekundārās iežmaugas rajonā atrodas **kodoliņa organizators**.

Metafāzē izšķir vairākus hromosomu veidus atkarībā no centromēras novietojuma.

Katrā kodolā esošo hromosomu komplektu sauc par **kariotipu**. Izšķir haploīdus, diploīdus un poliploīdus kodolus. **Haploīdiem** kodoliem katra hromosoma ir pārstāvēta vienu reizi. **Diploīdiem** kodoliem eksistē vienādu hromosomu pāri.

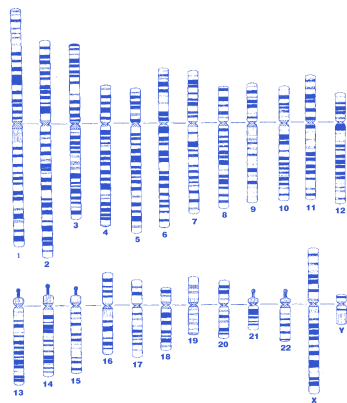
Līdzīgās hromosomas sauc par **homologām hromosomām**. **Poliploīdiem** kodoliem ir vairāk nekā divas homologas hromosomas. Kariotipā var būt hromosomas, kas morfoloģiski nav atšķiramas (21. b attēls). Šajos gadījumos lieto speciālas krāsošanas metodes - diferenciālo krāsošanu. Katrai hromosomai ir raksturīgs noteikts joslu izvietojums, kas paudžu gaitā nemainās.

Interfāzes laikā (periods, kurā nenotiek kodola dalīšanās) daļa no hromosomām ir irdena un veido smalkus pavedienus, kurus sauc par **eihromatīnu**. Tomēr lielākā hromosomu daļa var būt vairāk

spiralizēta, veidojot samērā liela diametra pavedienus. To sauc par **heterohromatīnu**. RNS transkripciju var veikt tikai no despiralizētajiem eihromatīna iecirkņiem. Tieši tāpēc šūnas attīstības gaitā daļa no eihromatīna pārveidojas par heterohromatīnu un otrādi.

Izmantojot dažas fluorescences krāsvielas, piemēram, Gimza reaktīvu, hromosomas var nokrāsot tā, ka izdalās gaišas un tumšas joslas, atbilstoši eihromatīna un heterohromatīna iecirkņiem (21. a attēls).

Hromosomu kopumu vienā kodolā sauc par kariotipu. Cilvēka kariotips attēlots shematiski un mikrofotogrāfijā (21. a, b attēls).



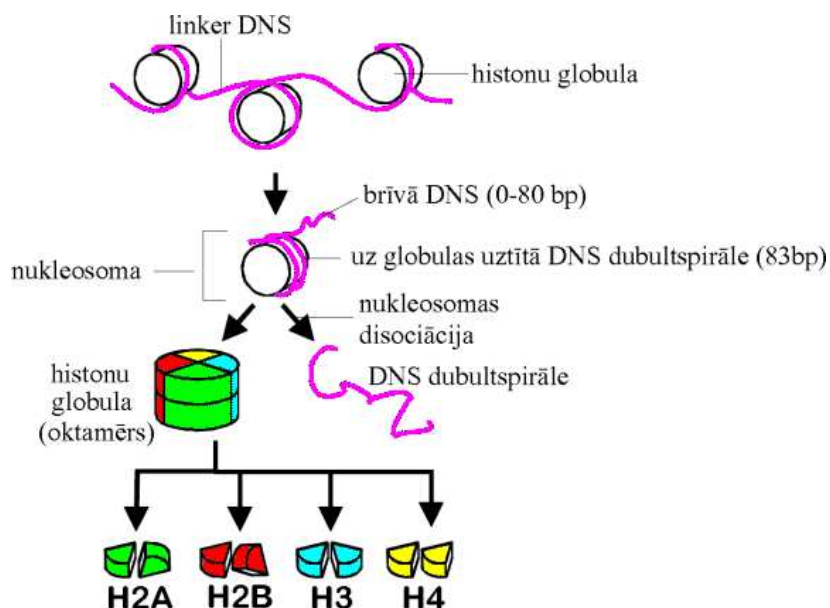
21. attēls. Kariotips cilvēka somatiskajās šūnās. Tumšās un gaišās joslas hromosomās parāda AT un GC daudzuma atšķirības dažādos iecirkņos. Hromosomu plecu garuma attiecība metacentriskām ir: 1 - 1,7, submetacentriskām 1,7 - 3, akrocentriskām 3,1 - 7, telocentriskām > 7 vai pat centromēra ir hromosomas galā.

21. attēls. Kariotips cilvēka somatiskajās šūnās.

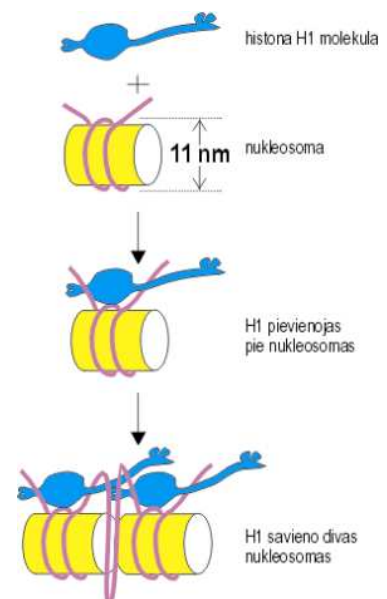
Nukleosomas

Katrā cilvēku šūnu kodolā ir apmēram 3×10^7 nukleosomas.

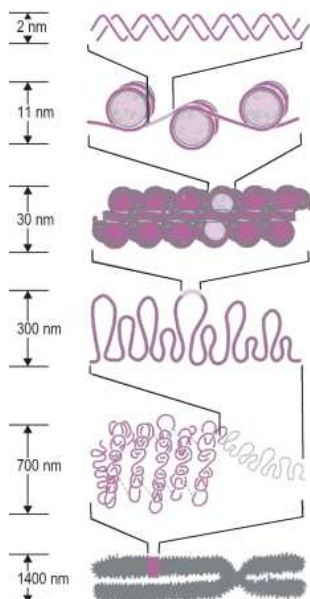
Apskatot vienu nukleosomu, var redzēt, ka to veido divi pilni DNS dubultspirāles vijumi ap histonu olbaltumvielu molekulu izveidotu globulu. Katra tinuma garums ir 83 bp. No globulas vēl atiet apmēram 0 - 80 bp gara brīva "linker"-DNS (22. attēls). Nukleosomas diametrs ir 11 nm.



22. attēls. Nukleosomas uzbūves shēma.



23. attēls. Histons H1 savieno divas nukleosomas.



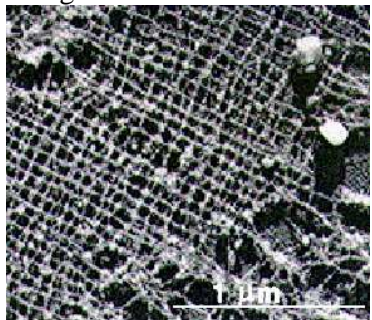
24. attēls. Hromatīna organizācijas līmeņi.

Hromatīnā smalkāko pavedienu diametrs parasti svārstās starp 25 - 50 nm. Šādu augstāk strukturētu pavedienu veidošanos nosaka histons H1. Histona H1 molekulas centrālā daļa piestiprinās pie nukleosomas, kur vījumā satiekas ap oktamēru ienākošais un izejošais DNS pavediens (23. attēls).

Nukleosomas ir apvienotas pa 2 - 6 pavedieniem, veidojot solenoīdveidīgu struktūru. Solenoīda diametrs ir apmēram 30 nm. Kodola interfāzē apmēram 10% genoma veido šāda diametra pavedieni. Visu smalko pavedienu kompleksu sauc par eihromatīnu jeb funkcionāli aktīvo hromatīnu. Eihromatīnā var notikt RNS transkripcija. Funkcionāli neaktīvais jeb heterohromatīns atšķiras no eihromatīna ne tikai strukturāli, bet arī ar savu sastāvu. Solenoīdveidīgā struktūra salocas un savērpjas, veidojot nākamos divus organizācijas līmeņus (24. attēls). Savērtajiem pavedieniem (hromatīdām) diametrs ir apmēram 700 nm. Hromatīdas apvienojas, veidojot hromosomu, kuras diametrs ir apmēram 1400 nm.

Kodola matrikss un hromosomu novietojums kodolā

Mitozes beigās, pētot hromosomu dekondensāciju, ir konstatēts, ka pie kinetohorīem piestiprinātās mikrocaurulītes atvelk hromosomas uz pretējiem šūnas poliem. Kad veidojas kodola apvalks, var redzēt, ka vienā malā piestiprinās centromēras, bet pretējā - telomēras. Tā saglabājas visu interfāzes laiku. Izmantojot fluorescentas krāsvielas, ir parādīts, ka noteikti gēni kaimiņu šūnu kodolos atrodas līdzīgās vietās.



25. attēls. Kodola matrikss, lamīnas, kas izklāj iekšējās membrānas iekšpusi.

Kodola matriksu veido kodola lamīnas un pavedienveida olbaltumvielas. Kodola lamīnas plākšņuveidā izklāj visu kodola iekšējās apvalka membrānas iekšpusi (26. attēls). 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 varētu nodrošināt olbaltumvielu un RNS transportu kodola iekšienē.

Kodoliņš

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. 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.

Jau mitozē var atrast hromosomas, kuras satur specifiskas zonas - kodoliņa **organizatorus**. No pārējās hromosomas tās atšķiras ar specifisku olbaltumvielu klātbūtni.

Kodoliņa organizatoros ir izvietoti gēni, kas kodē rRNS. Mitozes telofāzē pamazām sākas hromosomu desprializācija.

Tālāk notiek RNS sintēze. Šajā etapā redzami daudzi mazi kodoliņi. Nākamajā etapā vairāku hromosomu kodoliņa organizatori apvienojas, veidojot lielu kodoliņu. Cilvēku somatiskajās šūnās kodoliņa organizatorus satur 10 hromosomas.

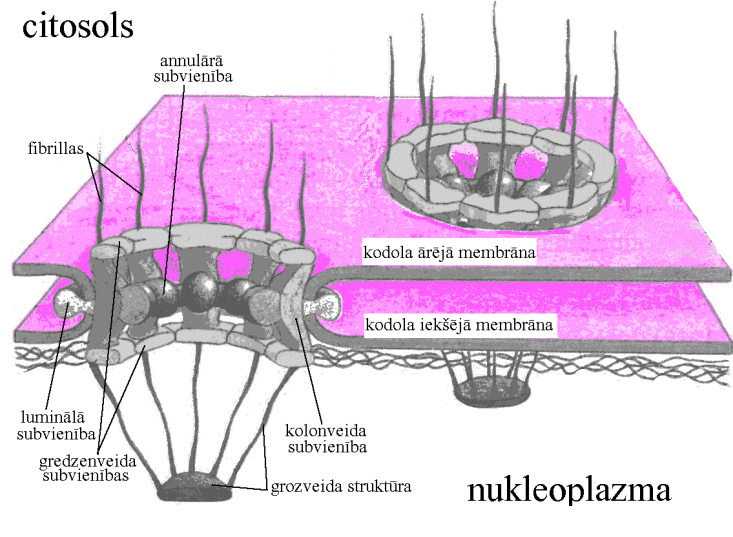
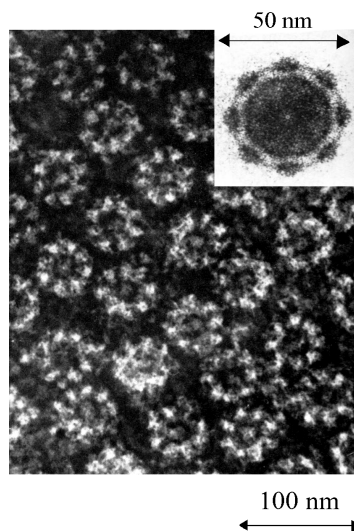
Kodoliņš sastāv galvenokārt no olbaltumvielām un RNS. Mūsu gadsimta sešdesmitajos gados kļuva skaidrs, ka kodoliņa galvenā funkcija ir *ribosomu subvienību* veidošana. Ribosomu subvienību veidošanai ir nepieciešamas četru veidu rRNS un apmēram 90 olbaltumvielu molekulas. Lielo subvienību veido 5S, 5,8S un 28S rRNS molekulas, bet mazo subvienību 18S rRNS. Ribosomu veidošana sākas ar to, ka kodoliņa fibrillārajos centros tiek sintezēta rRNS. Tālāk tā pievieno ribosomālās olbaltumvielas. Komplekss sadalās un izveidojas lielās un mazās ribosomu subvienības priekšteči. Tie caur kodola apvalka porām izklūst citoplazmā.

Kodola apvalks

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 laminas.

Laminas ir *starpfilamenti*, kas satur kopā kodola apvalku (26. attēls). Kodola iekšējās membrānas iekšpusē ir pievienotas laminas un heterohromatīns. 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 novecojušos. 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 simetrija. Poru kompleksa ārpusi un iekšpusi veido divi gredzeni, kas sastāv no subvienībām (27. attēls).



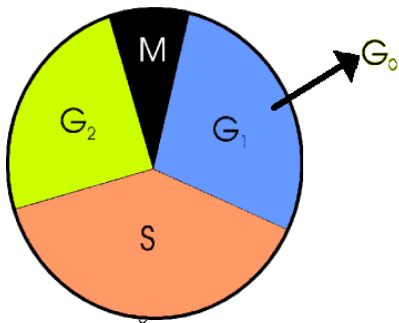
26. attēls. Kodola poru elektronu mikroskopisks attēls.

27. attēls. Kodola poru shematiskā uzbūve.

Poras kompleksa centrā atrodas grozveida struktūra. Ja tā ir attālinājusies no poras, tad pora ir atvērta. Ja tā atrodas kompleksa centrā, tad pora ir aizvērta. Pie gredzenveida subvienībām atrodas fibrillas, kurām ir receptora un vielu transporta funkcija. Caur porām var difundēt maza izmēra ūdenī šķīstošas molekulas. Poru kompleksa kvantitatīvā analīze liecina, ka 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 (lizīnu, arginīnu vai prolīnu). Kad šīs signālsekcības 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 transportētas RNS un ribosomu subvienības.

Šūnu dalīšanās



28. attēls. Šūnas cikls šūnās, kas regulāri dalās.

Shēmā attēlots katras daļas ilgums procentuāli no kopējā šūnas cikla garuma.

G₁ - Presintēzes periods. Šūnas augšana pēc pārdalīšanās. RNS un olbaltumvielu sintēze, mitohondriju un hloroplastu augšana un dalīšanās. S - Sintēzes periods. DNS replikācija.

G₂ - Postsintēzes periods. Šūnas augšana, dalīšanās procesam nepieciešamo olbaltumvielu un struktūru veidošana.

M - Mitoze (mejoze). Kodolu un šūnu pārdalīšanās. Šūnas, kas pārstāj dalīties ieiet G₀ periodā.

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 G₁, DNS sintēzes periodu kā S un postsintēzes periodu kā G₂ (28. attēls).

Interfāzes laikā notiek aktīva RNS sintēze (**transkripcija**), DNS sintēze (**replikācija**) un olbaltumvielu sintēze (**translācija**), kas ļauj šūnai atjaunot savu lielumu, sastāvdaļas kā arī sagatavoties mitozei.

Transkripcija

Procesu, kurā, izmantojot DNS ķēdi, tiek sintezēta RNS, sauc par **transkripciju**. Šeit kā matrica kalpo viena no DNS ķēdēm. Gar to tiek sintezēts komplementārs RNS pavediens. Tas ir sarežģīts daudzpakāpju process, kurā atšķetinās noteikti hromosomu rajoni, pie DNS piestiprinās liels olbaltumvielu komplekss, kas veiks RNS sintēzi, pati RNS sintēze un visbeidzot olbaltumvielu kompleksa atdalīšanās no DNS, kad RNS sintēze ir beigusies. Kā gala produkts izveidojas triju veidu RNS molekulas: matricu RNS (mRNS), kura atbilstoši bāzu secībai nodrošinās noteikta polipeptīda sintēzi, ribosomālā RNS (rRNS), pie kuras vēlāk piestiprināsies olbaltumvielas, izveidojot ribosomu un transporta RNS (tRNS), kas nodrošinās aminoskābju transportu no citoplazmas līdz ribosomām, kuras veic polipeptīdu sintēzi.

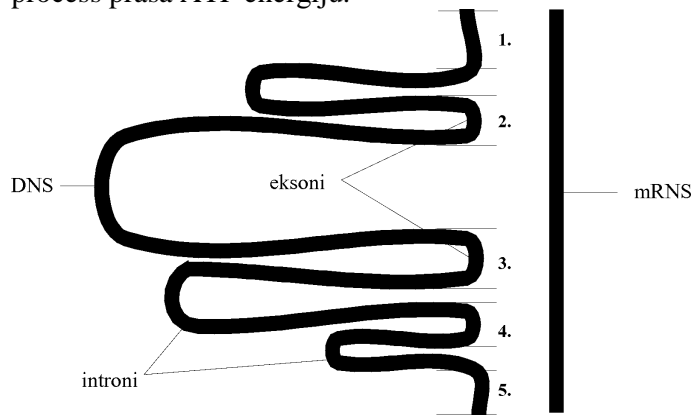
Transkripcijai var tikt izmantota jebkura no DNS ķēdēm. Taču RNS augšana notiek tikai vienā virzienā. Tādēļ RNS polimerāze var pārvietoties divos virzienos, atkarībā no tā, kura DNS ķēde kalpo par matricu.

Nākamais etaps sākas tad, kad RNS polimerāze, pārvietojoties pa DNS ķēdi, sasniedz terminējošo bāzu secību. Tad sintezētā RNS molekula pārlocās un kopā ar RNS polimerāzi atdalās no DNS ķēdes. DNS ķēde pēc tam atkal savijās.

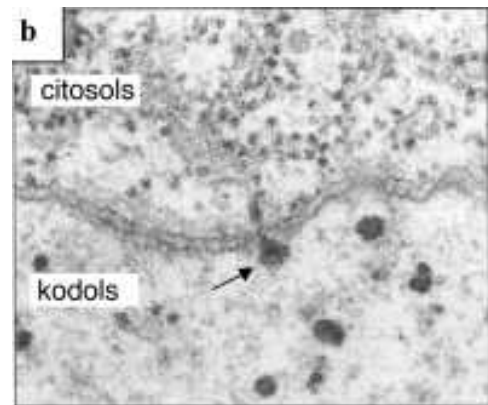
RNS "procesings" un eksports citoplazmā

Prokariotu šūnās RNS molekulas tūlīt pēc transkripcijas kalpo olbaltumvielu sintēzei. Eikariotu šūnās gēni satur daudzas bāzes, kas netiek izmantotas olbaltumvielu sintēzei. DNS fragmentus, kurus

izmanto polipeptīdu sintēzei, sauc par **eksoniem**, bet neizmantojamus fragmentus - par **introniem**. Kodolos ir daudz vairāk intronus veidojošo bāzu nekā eksonus veidojošās bāzes (29. attēls). Pēc transkripcijas izveidojas DNS un olbaltumvielu komplekss. Tajā novietotie enzīmi izgriež intronus un apvieno eksonus. Šo procesu sauc par “procesingu”. RNS un olbaltumvielu kompleksi tiek transportēti uz kodola porām. Tur no tiem atdala olbaltumvielas un transportē ārā no kodola (30. attēls). Šis process prasa ATF enerģiju.



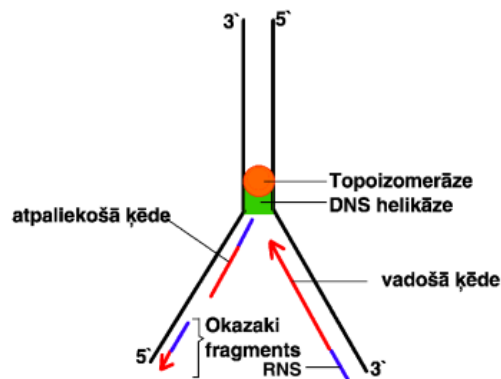
29. attēls. Eksonu un intronu shematisks novietojums DNS molekulā. Cipari 1. – 5. parāda eksonus attēlotajā gēnā.



30. attēls. RNS eksports no kodola uz citoplazmu.

Replikācija eikariotu šūnā

DNS sintēzi sauc par **replikāciju**. Eikariotu šūnu kodolā tā parasti notiek interfāzes perioda S fāzē. Atsevišķos gadījumos tā var notikt arī citās fāzēs un miera stāvoklī esošajās šūnās. Atšķirībā no prokariotu šūnām eikariotu šūnās replicējas hromatīnā ietvertā DNS. Replikācijas zonā hromatīns despiralizējas un DNS ķēdes atdalās viena no otras, veidojot **replikācijas dakšu**.



31. attēls. Replikācija eikariotu šūnā.

Replikācija var notikt tikai tad, kad hromatīns ir sadalījies atsevišķās nukleosomās. Kad replikācijas zonā ir izveidots jauns ķēdes fragments, tad hromatīns atkal kondensējas.

Replikācijā izšķir trīs galvenās stadijas: **iniciāciju, elongāciju un termināciju** (31. attēls).

Iniciācijā piedalās daudzas olbaltumvielas, lai varētu realizēt procesus, kas ir saistīti ar DNS sintēzes uzsākšanu. Pirmkārt, nelielā rajonā ir jāatvīj abas DNS ķēdes. Otrkārt, jānodrošina attīstās zonas pārvietošanās. Treškārt, uz abām ķēdēm ir jāsintezē nelieli RNS fragmenti.

Nākamais etaps ir elongācija, kurā olbaltumvielu komplekss pārvietojas pa vienu DNS ķēdi un veic komplementārās ķēdes sintēzi. Šo olbaltumvielu kompleksu sauc par **DNS polimerāzi**. Šajā posmā var redzēt replikācijas dakšu.

Mitoze

Mitozi iedala vairākās fāzēs: profāzē, prometafāzē, metafāzē, anafāzē un telofāzē. **Profāzē** kodolā izzūd kodoliņš, un citoplazmā sāk veidoties dalīšanās vārpstas pavedieni (32. attēls). Dzīvniekiem dalīšanās vārpstu veido **centriolas**, bet augiem tā veidojas no **mikrocaurulišu organizācijas centriem**. Profāzes beigās (vai **prometafāzē**) hromosomas ir pilnībā kondensējušās (32. attēls). Kodola apvalks ir sadalījies nelielās vezikulās, kuras nevar atšķirt no endoplazmatiskā tīkla.

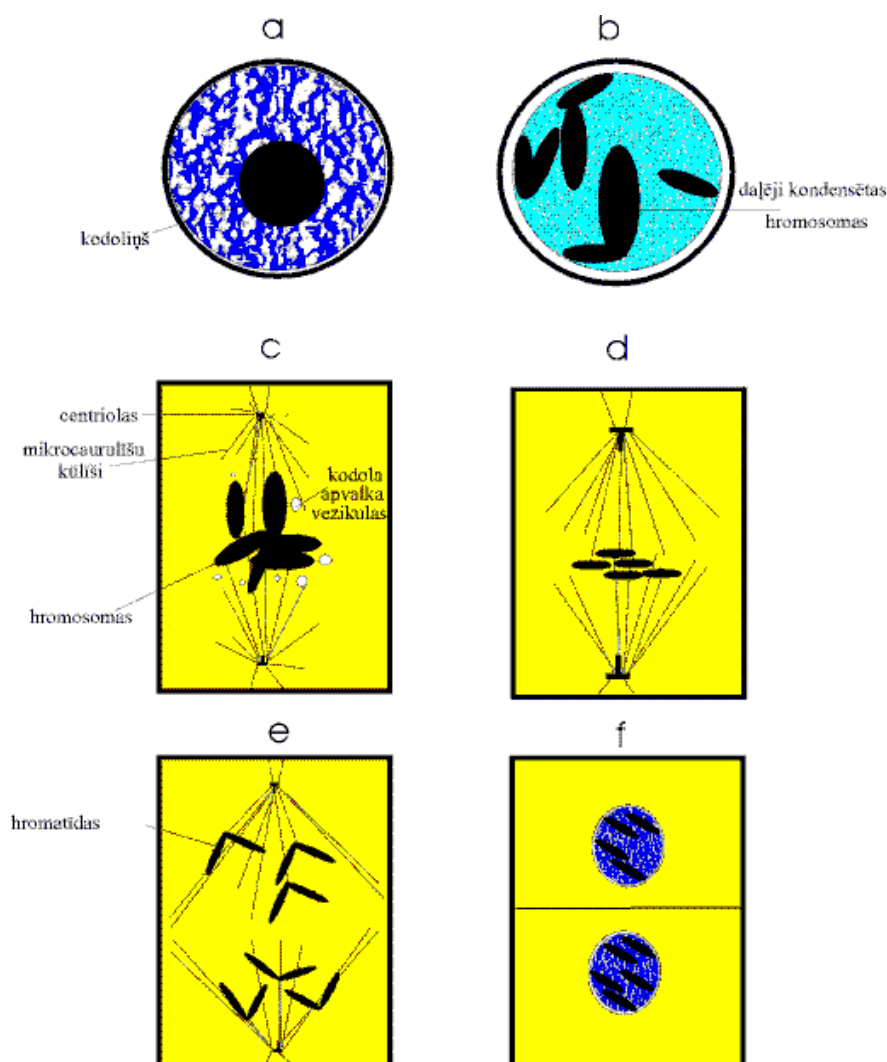
Metafāzē hromosomas ir izvietotas šūnas ekvatoriālajā plaknē (32. attēls). Pilnībā ir izveidojusies dalīšanās vārpsta, kas sastāv no mikrocaurulītēm. Mikrocaurulīšu viens gals piestiprinājies pie hromosomu kinetohoriem, bet otrs pie centriolas.

Anafāzē hromosomas sadalās hromatīdās (32. attēls). Pēc tam vārpstas mikrocaurulītes atvelk hromatīdas uz šūnu poliem. Vilkšanas laikā hromatīdas saliecas un centromēras ir tuvāk šūnas polam nekā telomēras.

Telofāzē sākas, kad hromatīdas ir sasniegušas šūnas polus (32. attēls). Membrānu vezikulas hromatīdu rajonā pakāpeniski apvienojas. Šajā laikā notiek aktīva membrānu montēšana, izmantojot šūnā esošās vielas. Telofāzes beigās membrānu pūslīši ir apvienojušies, veidojot kodola apvalku. Hromosomas sāk despiralizēties un pakāpeniski veidojas kodoliņš. Citoplazmā izzūd dalīšanās vārpsta un izveidojas interfāzei raksturīgā mikrocaurulīšu orientācija. Telofāzes laikā noris citokinēze – citoplazmas pārdalīšanās.

Dzīvnieku šūnu centrālajā daļā veidojas iežmauga. Iežmaugu izveido ar aktīva mikrofilamentu palīdzību. Iežmaugas vietā šūnas pārdalās.

Augu šūnās veidojas šūnas sienīņa. Šūnu cieniņa veidojas Goldži kompleksa vezikulām, kuras šūnas centrālajā daļā nokļūst ar mikrocaurulīšu palīdzību.

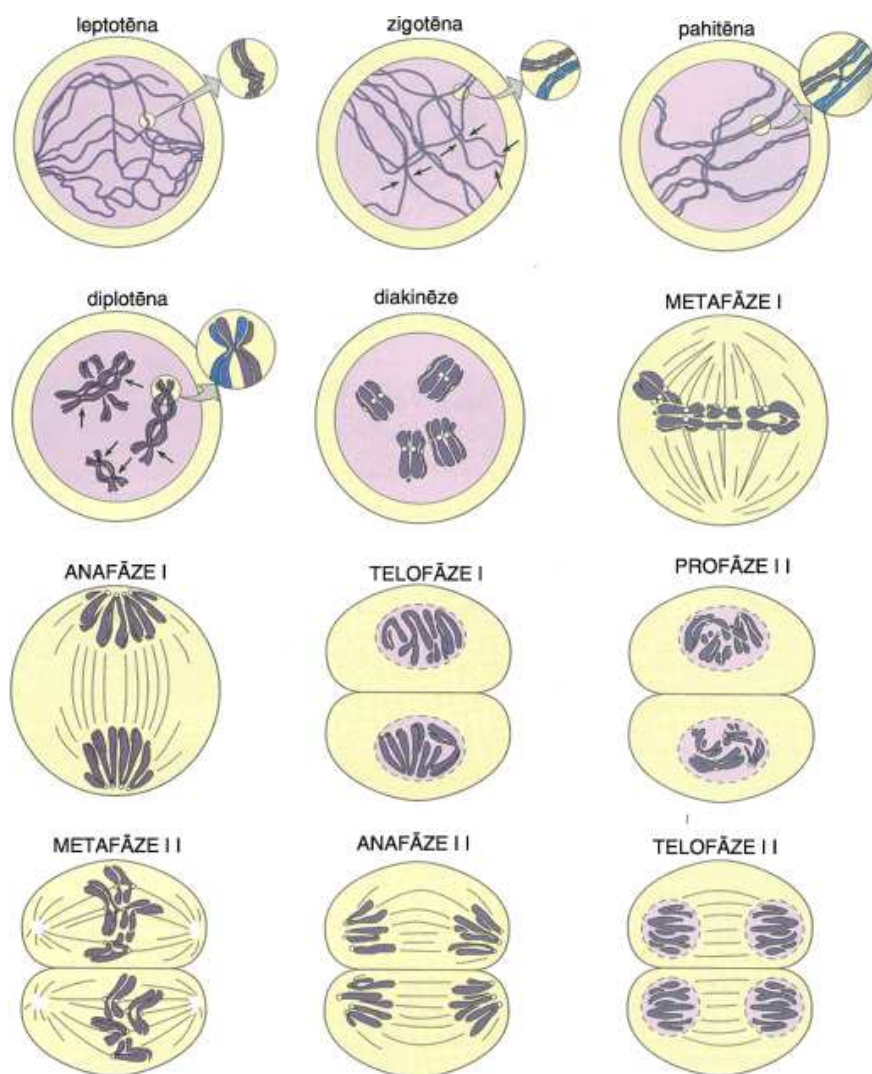


32. attēls. Kodola dalīšanās cikla etapi:

a – kodols pirms mitozes - interfāze, b - profāze, c - prometafāze, d – metafrāze, e – anafāze, f - telofāze.

Mejoze

Mejoze ir netiešās kodola dalīšanās veids, kas norisinās, veidojoties cilvēku un dzīvnieku dzimumšūnām vai augu sporām. Mejozes gaitā šūnās vienu reizi notiek DNS replikācija, kurai divas reizes seko kodola dalīšanās. Tādējādi izveidojas kodoli, kuriem ir haploīds hromosomu komplekts (33. attēls). Tāpēc arī mejozi sauc par reduktīvo dalīšanos. Mejoze norisinās ilgāk nekā mitoze. Dažkārt tā ilgst vairākus gadus. Katru kodola dalīšanos mejozē, tāpat kā mitozi, iedala četrās fāzēs. Pirmo dalīšanās ciklu apzīmē ar romiešu ciparu I, bet otro apzīmē ar II. Pirmā dalīšanās cikla profāzē var izšķirt vairākus strukturāli un funkcionāli atšķirīgus etapus: *leptotēnu, zigotēnu, pahitēnu, diplotēnu* un *diakinēzi*.



33. attēls. Mejozes etapi.

Hromosomu kondensācija un DNS replikācija leptotēnas laikā, hromosomu konjugācijas sākums un centrosomas sadalīšanās zigotēnas laikā, cieša hromosomu konjugācija pahitēnas laikā un - DNS fragmentu krustmija ar sekojošu bivalentu atgrūšanās diplotēnas un diakinēzes laikā, ahromatīna vārpstas izveidošanās un hromosomu pārbīdīšana ekvatoriālajā plaknē; pirmās kodolu dalīšanās anafāze, pirmās kodolu dalīšanās telofāze un citokinēze, otrās kodolu dalīšanās profāze, otrās kodolu dalīšanās metafāze, otrās kodolu dalīšanās anafāze un hromatīdu avilkšana, otrās kodolu dalīšanās telofāze.

Leptotēnā hromosomas kondensējas un aina atgādina mitozes profāzi. Šajā laikā notiek arī DNS replikācija. *Zigotēnā* satuvinās homologiskās hromosomas. To sauc par hromosomu *konjugāciju*. Šajā stadijā veidojas *sinaptonemālais komplekss*, kas nodrošina precīzu hromosomu novietojumu vienai attiecībā pret otru. *Pahitēnā* homologās hromosomas viena pie otras novietojas tik cieši, ka tās redzamas kā viena. Konjugācijas zonā var pārtrūkt bivalenta hromatīdas un notiek to fragmentu krusteniska aizvietošanās un apvienošana. Šo procesu sauc par *krustmiju* jeb *krosingoveru*. Cieši savienotās hromosomu zonas sauc par *hiasmām*. *Diplotēnā* saskatāmas hromatīdas un hiasmas. Šajā etapā ir labi saskatāmas vairāk spirālizētas hromosomas zonas - hromomēri. Pahitēnas un diplotēnas laikā kodolos notiek aktīva RNS transkripcija. Diplotēnas beigās sākas hromosomu atgrūšanās un paresnināšanās. *Diakinēzē* hromosomas turpina kondensēties un atgrūzties. Vēlāk izirst kodola apvalks un sadalās kodoliņš. Šūnas polos novietojas centriolas un veidojas dalīšanās vārpsta. Atšķirībā no homologajām hromosomām, dzimumhromosomām ir ārkārtīgi īss homologais iecirknis. Tādēļ krosingovers var notikt tikai šajā nelielajā rajonā.

Pirmā dalīšanās cikla metafāzēs sākumā pie katras bivalenta centromēras rajona pievienojas dalīšanās vārpstas pavedienus veidojošās mikrocaurulītes. Šajā zonā ir saplūduši abu hromatīdu kinetohori. Pēc tam mikrocaurulītes pārvieto hromosomas uz šūnas ekvatoriālo plakni. Anafāzē bivalentus pārrauj un hromosomas atvelk uz šūnas poliem. Atvilkšanas mehānisms ir līdzīgs mitozei. Katrā pusē paliek viena homologā hromosoma. Savukārt X hromosoma nonāk vienā šūnas polā, bet Y hromosoma - otrā. Telofāze arī norisinās līdzīgi kā mitozē. Tajā izveidojas kodola apvalka membrānas un dekondensējas hromatīns.

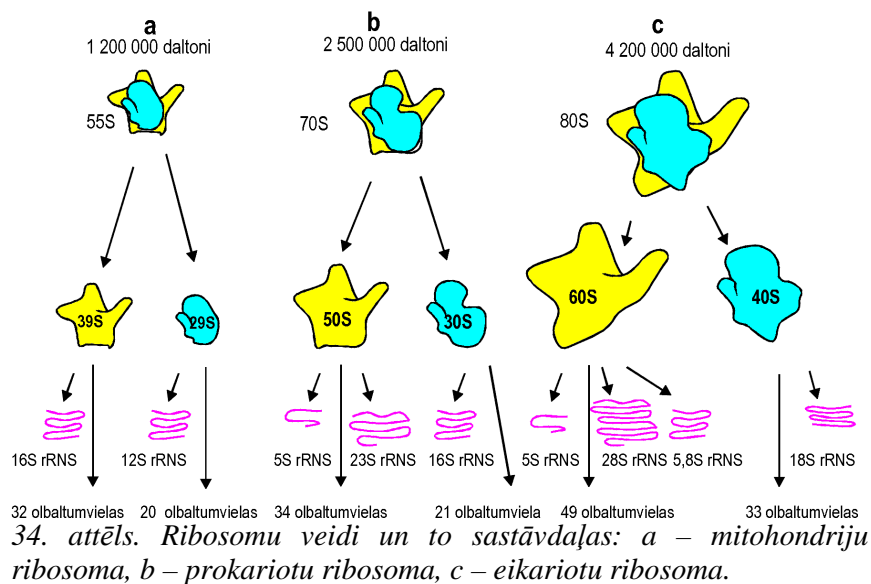
Pirmo un otro dalīšanās ciklu atdala interkinēzes periods. Tajā norisinās vairāk vai mazāk aktīva RNS un olbaltumvielu sintēze. Augstāko augu šūnās interkinēzes periods ir ļoti īss vai pat izpaliek. Atšķirībā no mitozes, šajā laikā nenotiek DNS replikācija.

ŠŪNAS SEKRETORĀ SISTĒMA

Ribosomas

Ribosomas ir sastopamas visās prokariotu un eikariotu šūnās. 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.

Ribosomu izmēri ir no 20 - 30 nm. Taču nedaudz atšķirīga ir to uzbūve. Primitīvākajām 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 (34. attēls). Tās kopējā molekulmasa ir 2,5 miljoni daltonu. Ribosoma sastāv no divām subvienībām - lielās (50S) un mazās (30S). Prokariotu ribosomas lielo subvienību veido apmēram 34 dažādas olbaltumielas, 120 nukleotīdus gara 5S rRNS molekula un 2900 nukleotīdus gara 23S rRNS molekula. Mazo subvienību veido apmēram 20 olbaltumvielas un 1540 nukleotīdus gara 16S rRNS molekula.

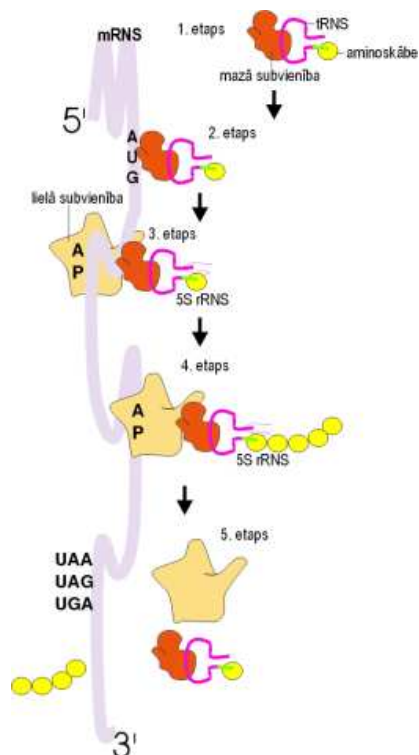


Eikariotu citoplazmas ribosomu sedimentācijas konstante ir 80S. Kopējā molekulmasa ir 4,2 miljoni daltonu. To veido lielā subvienība ar sedimentācijas konstanti 60S un mazā - ar 40S. Lielo subvienību veido 49 olbaltumvielas, 120 nukleotīdus gara 5S rRNS molekula, 160 nukleotīdus gara 5,8S rRNS molekula un 4700 nukleotīdus gara 28S rRNS molekula. Mazā subvienība sastāv no 33 olbaltumvielām un 1900 nukleotīdus garas 18S rRNS molekulas.

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

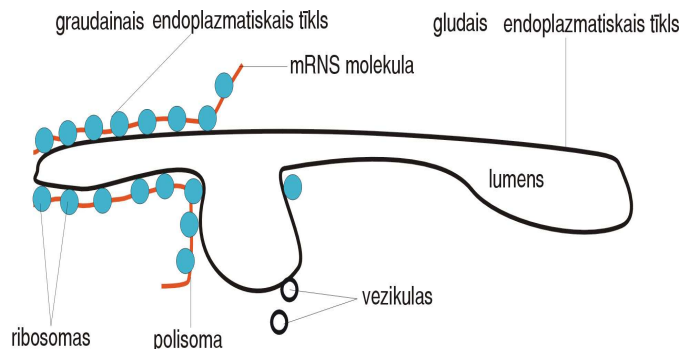
Ribosomu funkcijas

Galvenā ribosomu funkcija ir polimerizēt brīvās aminoskābes, veidojot polipeptīdus vai olbaltumvielas. Šo procesu sauc arī par **translāciju**. Tas nozīmē, ka RNS bāzu secība tiek pārvērsta olbaltumvielas aminoskābju secībā, atbilstoši ģenētiskajam kodam. Par **ģenētisko kodu** sauc DNS bāzu secībā iekodēto informāciju. Bāzu secība mRNS molekulā noteiks aminoskābju secību polipeptīdā. Iecirkni mRNS molekulā, kas nosaka vienas aminoskābes iekļaušanu polipeptīdā, sauc par **kodonu**. Savukārt kodonam komplementāru bāzu secību tRNS molekulā sauc par **antikodonu**. Katrs kodons un antikodons sastāv no trīs bāzēm.



Translācija sākas ar to, ka pie ribosomu mazās subvienības pievienojas tRNS (35. attēls). Tad šis komplekss piestiprinās mRNS 5' galā. Pēc tam, pārvietojoties pa mRNS, tiek atrasts iniciācijas kodons AUG. RNS parasti satur daudz šādu kodonus, kuri kodē metionīnu. Taču šajā gadījumā tiek atrasts kodons, kas ir vistuvāk 5' galam. 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



36. attēls. Endoplazmatiskā tīkla shematisks attēls.

Apzīmējot šo šūnas elementu, mēdz lietot divus vienādas nozīmes apzīmējumus - endoplazmatiskais tīkls un endoplazmatiskais retikuls. "*Reticulum*" latīņu valodā nozīmē tīkls.

Endoplazmatisko tīklu (ET) veido sarežģīta caurulīšu un cisternu sistēma (36. attēls). Šis šūnas nodaļējums 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.

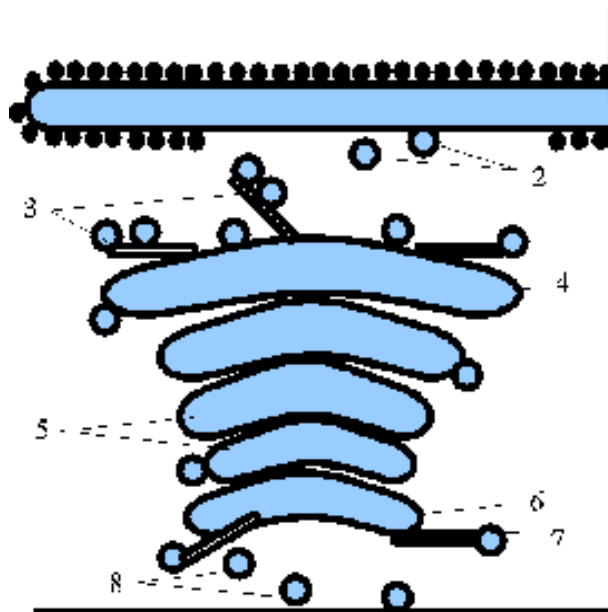
ET membrāna pēc savas uzbūves atgādina citu vienkāršo membrānu uzbūvi, taču tai ir virkne īpatnību. ET membrāna ir samērā plāna. Tās diametrs ir 6 - 7 nm. Tā ir arī gludāka un kustīgāka par citām šūnas membrānām. Atšķiras arī fosfolipīdu uzbūve, un mazliet savādāks ir arī membrānu olbaltumvielu sastāvs, jo tiem trūkst ogļhidrātu sānu ķēdes.

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 **granulāro** vai **graudaino endoplazmatisko tīklu**. Ja endoplazmatiskais tīkls nesatur ribosomas, to sauc par **gludo** vai **agranulāro 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 granulārais endoplazmatiskais tīkls, bet diferencētām šūnām, kurām ir sekretoras funkcijas, attīstītāks ir gludais endoplazmatiskais tīkls. Granulārais endoplazmatiskais tīkls ir saistīts ar olbaltumvielu sintēzi un modificēšanu. Elektronu mikroskopā redzams, ka no granulārā endoplazmatiskā tīkla nokarājas dažāda garuma polipeptīdu pavedieni. Polipeptīdu pavediens aug ar ātrumu apmēram 1 nm/sek. Pavediens atdalās, kad tā garums ir apmēram 50 - 200 nm garš. No sākuma to 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, kuras satur apmēram 10 cukuru molekulas (glikolizēšana). 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. Parasti tās ir disulfīdu saites (S-S). Visbeidzot, proteolītiskas apstrādes rezultātā daudzām molekulām tiek izgriezti vairāki aminoskābju fragmenti. ET lumens kalpo galvenokārt kā savākšanas kanāls, kurā vēlāk tiek montēti atsevišķi fragmenti. Augu un dzīvnieku šūnās ET lumenā uzkrājas Ca^{2+} joni. To piesaistīšanu un atbrīvošanu nosaka olbaltumvielu kompleksi, kas atrodas ET membrānā. Daudzos šūnu tipos, it īpaši aknu šūnās, ET realizē šūnu un organisma detoksifikāciju. Tas nozīmē, ka ET notiek reakcijas, kas sašķeļ lipīdos šķīstošās indes un metabolisma starpproduktus. Daudzos gadījumos tie tiek izmainīti, veidojot ūdenī šķīstošus savienojumus, kas ļauj tos vieglāk izvadīt no šūnām un organismiem. Dzīvnieku šūnās gludais ET piedalās asteroīdo hormonu sintēzē. Tur, piemēram, notiek holesterīna sintēze un modificēšana.

Goldži kompleks

Goldži kompleks ir sastopams gandrīz visās eikariotu šūnās, izņemot nobriedušus spermatozoīdus un eritrocītus. **Goldži kompleks** 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 kompleks atrodas kodola tuvumā ļoti saspiestā veidā. Savukārt muskuļu šūnās ir ļoti mazu izmēru diktiosomas. Līdz ar to var teikt, ka Goldži kompleks nav vienādi

attīstīts visos šūnu tipos. Ipaši attīstīts tas ir tajās šūnās, kurās notiek aktīvi augšanas procesi vai sekretējamo produktu sintēze. Goldži komplekss mitozes laikā sadalās sīkās vezikulās. Daļa no tām saplūst ar endoplazmatisko tīklu. Cisternu kaudzītes kopā ar kanāļiem 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.



37. attēls. Goldži kompleksa uzbūves shēma: 1 - endoplazmatiskais tīkls, 2 - ET vezikulas, 3 - cis puses kanāliņu tīkls, 4 - cis puses cisternas, 5 - mediālās cisternas, 6 - trans puses cisternas, 7 - trans puses kanāliņu tīkls, 8 - sekretējamās vezikulas, 9 - plazmatiskā membrāna.

Diktiosomā parasti ir novietotas 3 - 20 saplacinātas cisternas. Dažu aļģu šūnās var novērot līdz 25 000 cisternu vienā diktiosomā. Iekšējo telpu kanāļos un cisternās sauc par **lumen**.

Diktiosomas ir Goldži kompleksa pamatsastāvdaļas (37. attēls). 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.

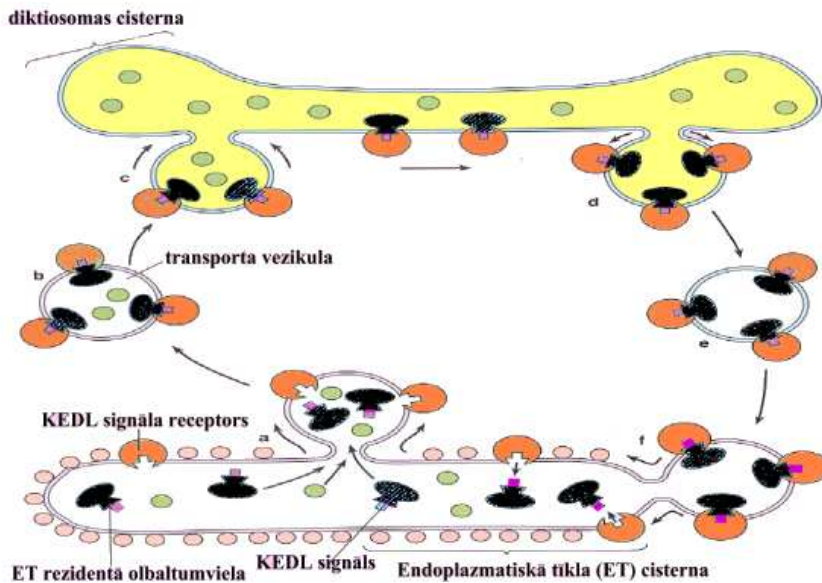
Trans puses cisternās membrānas satur ATF-āzes, kas nodrošina H^+ importu. Līdz ar to pH tur ir mazāks nekā cis puses cisternās. Arī dažādu fermentu novietojums šajās cisternās atšķiras.

Vielu apmaiņa starp diktiosomu un endoplazmatisko tīklu

Tikai daži procenti no olbaltumvielām, kas no endoplazmatiskā tīkla iekļūst diktiosomās, ir paredzētas eksportam (38. attēls).

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 sienīņa 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.

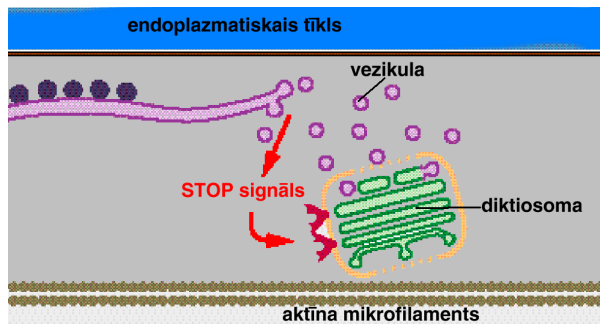


38. attēls. Vielu pārvietošana starp diktiosomu un endoplazmatisko tīklu.

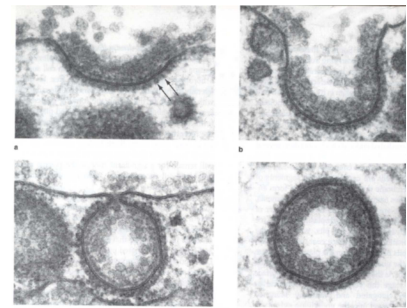
Vezikulu un diktiosomu pārvietošanos nodrošina citoskelets (39. attēls).

Diktiosomu membrānas un vezikulas piestiprinās pie mikrocaurulītēm un mikrofilamentiem. ATF enerģija palīdz organellas pārvietot gar citoskeleta pavedieniem. Diktiosomas aktīvi pārvietojas gar aktīva mikrofilamentiem un uzlasa no endoplazmatiskā tīkla atdalītās vezikulas.

Goldži kompleksam šūnā var būt vairākas funkcijas. Tur modificē un šķiro ienākušās olbaltumvielu molekulas. Lipīdu un olbaltumvielu molekulām tiek pievienotas cukuru molekulas, veidojot glikolipīdus un glikoproteīnus. Tos izmanto gan kā membrānu, gan kā ārpusšūnas matricas sastāvdaļas.

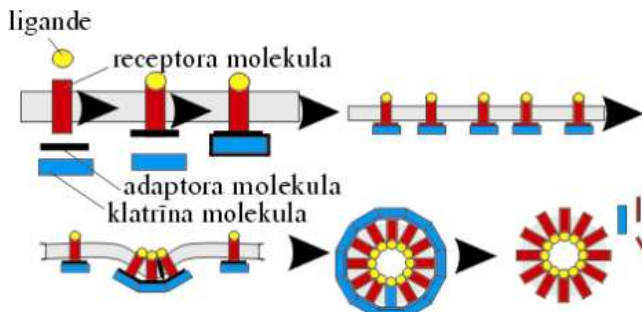


39. attēls. Diktiosomu pārvietošanās gar mikrofilamentiem.



40. attēls. Vezikulu veidošanās.

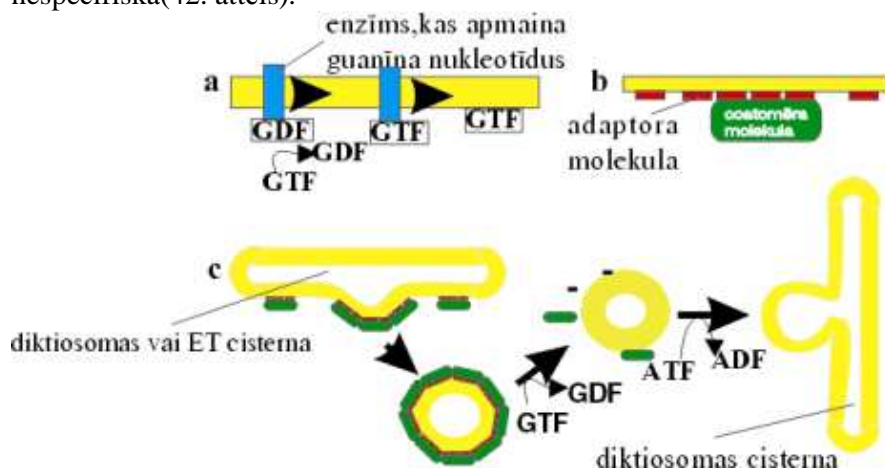
Goldži komplekss olbaltumvielas saņem no endoplazmatiskā tīkla ar vezikulu starpniecību, bet cukurus - no citoplazmas. Vezikulas var veidot endoplazmatiskais tīkls, plazmatiskā membrāna, diktiosomu cisternas u.c. (40. attēls).



41. attēls. Klatrīna molekulas piedalīšanās vezikulas veidošanās.

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. Dažos gadījumos olbaltumvielas tiek modificētas, tās pievienojas membrānas receptoram, izmantojot klatrīna molekulas, un pakāpeniski izveido vezikulu, pārvietojas un saistās ar noteiktu membrānu (41. attēls).

Citos gadījumos vezikulu veidošanos nodrošina cita olbaltumviela. Tad vezikulas vielu iekļūšana ir nespecifiska (42. attēls).



42. attēls. Vezikulas veidošanās nespecifiska vielu transporta gadījumā.

CITOSKELETS

Visās eikariotu šūnās ir konstatētas dažādas pavedienvēda 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 organelas (hloroplastus, mitohondrijus, lizosomas u.c.) un makromolekulas. Tas ir iespējams tāpēc, ka pie pavedienvēda 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.

Eikariotu šūnās izdala trīs citoskeleta elementu grupas: *mikrofilamentus*, *starpfilamentus* un *mikrocaurulītes*. Citoskelets caurvij visu citoplazmu un var atrasties arī kodola iekšienē.

Citoskeletam līdzīgie elementi prokariotu šūnās

Prokariotu šūnās nav novērojamas pat viskonservatīvākās eikariotu citoskeleta olbaltumvielas. Tomēr pat visvienkāršākajās prokariotu šūnās - mikoplazmās - ir atrastas tubulīnam līdzīgas olbaltumvielas, kurām ir citoskeleta funkcijas. Šie citoskeleta elementi pašlaik tiek aktīvi pētīti. Tomēr to uzbūve un funkcijas pagaidām ir neskaidras.

Baktēriju kustības nodrošina viciņu rotācijas kustība. Viciņu diametrs ir tikai 20 nm.

•Baktēriju viciņas garums ir no 10 - 100 nm. Baktēriju kustība ir haotiska, ja tās atrodas labvēlīgā vai neitrālā vidē. Tas ir tāpēc, ka viciņas brīžiem rotē pulksteņrādītāja virzienā, bet brīžiem pretēji. Ja vidē parādās barības vielas vai inde, tad baktēriju viciņu pavedienvēda olbaltumvielas izveido kūlīti, kur tās kustas pretēji pulksteņa rādītāja virzienam.

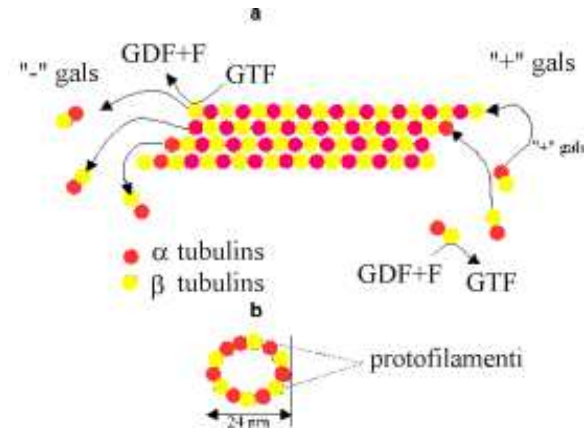
Flagelīna viciņas pamatnē ir elastīga un kustīga āķa daļa, kas iet cauri šūnas sienīgai. Āķa pamatne savukārt ir piestiprināta pie diskveidīgu olbaltumvielu kompleksa, kas atrodas plazmatiskajā membrānā. To sauc par bazālo ķermenīti. Šie olbaltumvielu diskveidīgie darbojas līdzīgi elektromotoram. Diska ārējo daļu veido nelielu olbaltumvielu gredzens - stators, bet centrā atrodas rotors. Gredzena ārējā daļa ir stabili nostiprināta baktēriju šūnas sienīgai. Rotācijas kustību šeit nodrošina nevis elektromagnētiskais lauks, bet H^+ gradients, kas pastāv starp citoplazmu un perioplazmatisko telpu.

Kustības regulē receptoru sistēma, kas atrodas baktēriju plazmatiskajā membrānā. Ārējā membrānā ir poras, kas ļauj perioplazmatiskajā telpā iekļūt vielām no apkārtējās vides. Šīs vielas saistās ar pārnēsējošajām olbaltumvielām, kas atrodas perioplazmatiskajā telpā. Pārnēsējošajām olbaltumvielām saistās ar kādu no receptoriem, kas atrodas plazmatiskajā membrānā. Ja pie baktēriju viciņu kustību nosakošajām

olbaltumvielām piesaistās fosforilētā forma, tad notiek rotācija pulksteņrādītāja virzienā. Ja piesaistās defosforilētā forma, tad kustība notiek pretēji pulksteņa rādītāja virzienam.

Mikrocaurulītes

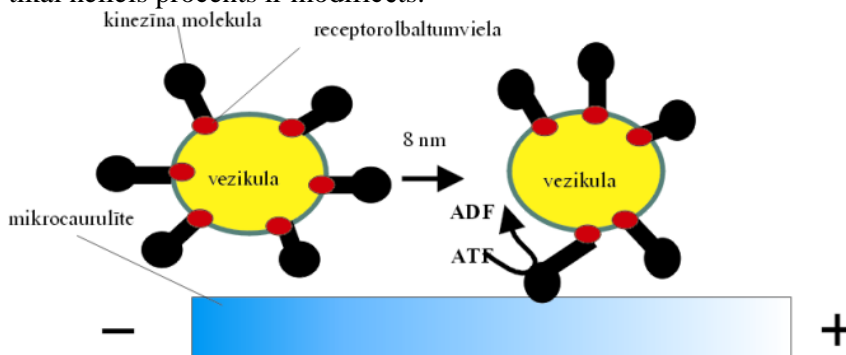
Mikrocaurulītes ir sastopamas visās eikariotiskajās šūnās. Tās kā blīvs tīkls ietver kodolu un atiet uz šūnas perifēriju.



43.attēls. Mikrocaurulīšu veidošanās: a - tubulīna polimerizācija, veidojot protofilamentus, b - mikrocaurulītes šķērs griezumus.

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 (43. attēls). Katrs protofilaments sastāv no polimerizētām tubulīna molekulām. Tubulīns ir heterodimērs un sastāv no α tubulīna un β tubulīna.

Polimerizējoties vienas molekulas α daļa saitspecifiski savienojas ar otras molekulas β 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. *In vitro* apstākļos tubulīna polimerizācijai nav nepieciešama GTF hidrolīze. Polimerizācija tāpat kā aktīna gadījumā ir atkarīga no depolimerizēto molekulu kritiskās koncentrācijas. 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.



44. attēls. Vielu transports izmantojot mikrocaurulītes.

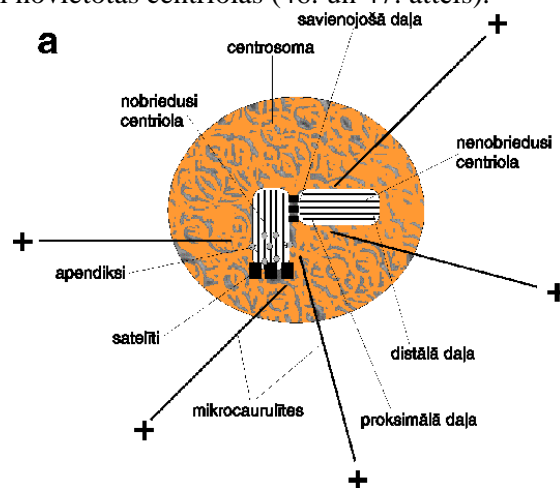
Gandrīz visās eikariotu šūnās makromolekulu, vezikulu un organelļu transportu nodrošina mikrocaurulītes (44. attēls). Dažos gadījumos to pagarināšanās un saīsināšanās nodrošina pārvietošanu. Tomēr parasti to veic motorās olbaltumvielas, kas vienlaicīgi var pievienoties mikrocaurulītei un transportējamajam objektam. Motorās olbaltumvielas pieder pie divām grupām. Vienas sauc par *dineīniem*, otras par *kinezīniem*. Katrā grupā ietilpst dažāda lieluma un nedaudz atšķirīgas aminoskābju secības polipeptīdu ķēdes. Dineīns nodrošina vielu transportu no šūnu perifērijas uz šūnu centru, bet kinezīns - no šūnu centra uz perifēriju.

Centriolas

Dzīvnieku šūnās visbiežāk ir novērojamas centrosomas. Tās ir lodveida struktūras, kas satur amorfu matriksu un divas centriolas. Matriksa olbaltumvielu sastāvs un organizācija vēl ir maz izpētīti. Centrosomā atrodas divas savstarpēji perpendikulāri novietotas centriolas (46. un 47. attēls).



45. attēls. Centrosoma.

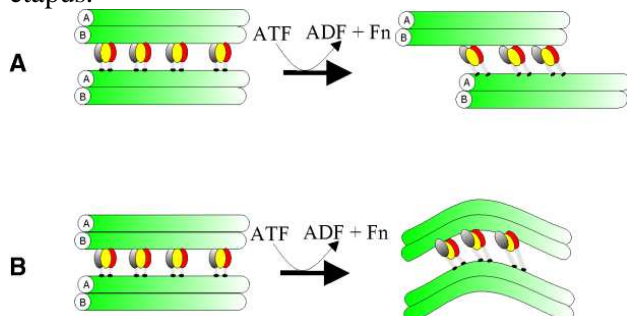


46. attēls. Centrosomas shematiska uzbūve.

Centriolas sastāv no mikrocaurulīšu tripleteim, kas ir apvienoti cilindra veida struktūrā. Centriolas diametrs ir no 0,2 - 0,4 μm . Mikrocaurulītēm, kas starveidīgi iet ārā no šīs centrosomas zonas, "-" gals atrodas centrosomā, bet "+" gals citoplazmā. Centriolas veido mikrocaurulīšu kūlīšu komplekss (47. attēls). Kompleksu veido deviņi mikrocaurulīšu tripletei. Tripletā izšķir A, B un C mikrocaurulītes.

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

Skropstiņas ir novērojamas vairākos dzīvnieku audu tipos, vienšūņos un zemākajos augos. Līdzīga iekšējā uzbūve ir arī eikariotu šūnu viciņām, tikai tās ir daudz garākas un sasniedz pat 200 μm . Viciņas un skropstiņas var viļņveidīgi kustēties. Skropstiņu gadījumā kustība var būt sinhrona ne tikai vienas šūnas viciņām, bet arī blakus novietotajām šūnām. Skropstiņu un viciņu kustībā var izšķirt vairākus etapus.



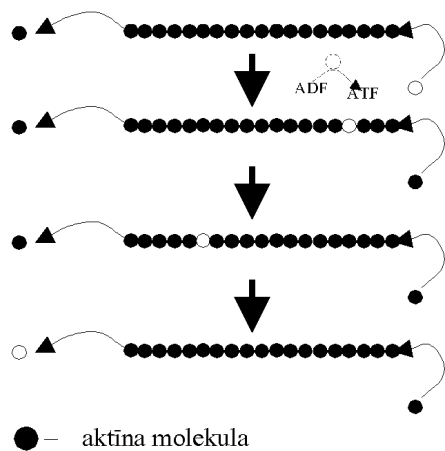
47. attēls. Dineīna loma izelotētu mikrocaurulīšu pārslīdēšanā un viciņas saliekšanā.

Kustības nodrošina mikrocaurulīšu kūlīša izmaiņas. Starp mikrocaurulītēm novietotās dineīna molekulas nodrošina to savstarpēju pārslīdēšanu, kas savukārt izraisa viciņu saliekšanos (47. attēls).

Bazālais ķermenītis pēc savas uzbūves atgādina centriolu. To veido mikrocaurulīšu tripletei. Galvenā atšķirība ir bazālā ķermenīša novietojumā. Tas parasti ir novietots šūnas perifērijā un ir savienots ar viciņu.

Mikrofilamenti

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.



● – aktīna molekula
○ – iezīmēta aktīna molekula

48. attēls. Aktīna molekulu pārvietošanās protofilamentā.

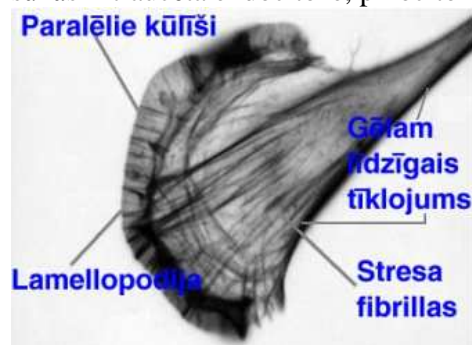
Eikariotu šūnās var novērot vairāku veidu aktīna mikrofilamentu kompleksus. Mikrofilamenti var būt sakārtoti kūlīšos vai veidot tīklu. Kūlīšos mikrofilamentiem ir paralēls vai antiparalēls novietojums. Savukārt tīklā mikrofilamenti ir daudz retāki un viens pret otru cenšas novietoties apmēram 90 leņķī. Izdala **paralēlos kūlīšus, kontraktīlos kūlīšus** un **gēlam līdzīgo tīklojumu**. Paralēlie kūlīši ir atklāti mānkājiņās un citās kustīgās struktūrās (49. attēls).

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.

Eikariotu šūnās makromolekulu un organoīdu transports notiek aktīvi. Viens no elementiem, kas nodrošina aktīvus iekššūnas transporta procesus ir mikrofilamenti un to motorās olbaltumvielas, kas vienlaicīgi pievienojas pie mikrofilamenta un transportējamās vielas. Pie tādām olbaltumvielām pieder miozīns.

Miozīna I molekulas var savstarpēji savienot aktīna mikrofilamentus kūlīšos, kā arī tos savienot ar plazmatisko membrānu, ar vakuolu, diktiosomām un to sekretorajām vezikulām. Tās piedalās arī endocitozē (50. attēls). Miozīna I molekulu kodējošo gēnu mutāciju gadījumos dažādu organismu šūnās ir traucēta endocitoze, pinocitoze un fagocitoze.

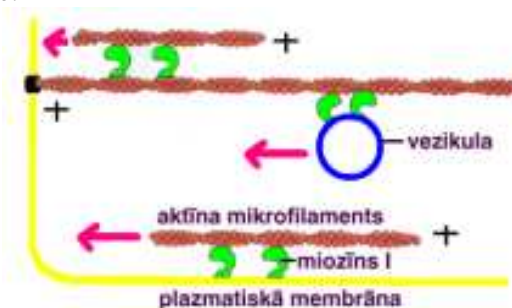


49. attēls. Mikrofilamentu kūlīši.

Aktīns šūnās ir atrodams divos veidos: kā atsevišķas globulāras aktīna molekulas “G-aktīns” un fibrillu veidā kā polimerizētas aktīna molekulas “F-aktīns” (48. attēls). Noteiktā zonā pēc atslēgas slēdzenes principa G-aktīna molekulai ir pievienota ATF molekula. Tādām aktīna molekulām piemīt spēja polimerizēties.

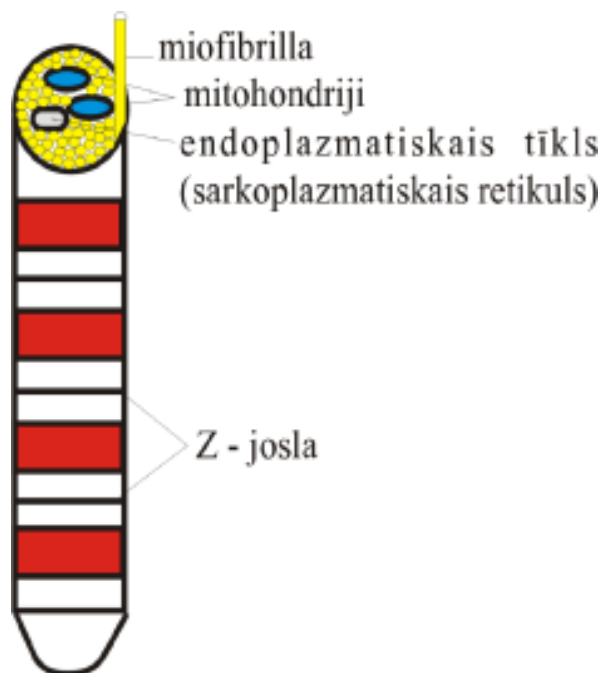
Šūnās novēro, ka zināmā laika sprīdī filamenta garums nemainās, taču tajā pašā laikā var notikt vienlaicīga filamenta papildināšanās un noārdīšanās. Citoplazmā ir līdzīga G-aktīna un F-aktīna koncentrācija, taču plus gals pieaug straujāk nekā samazinās mīnus gals (48.attēls).

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



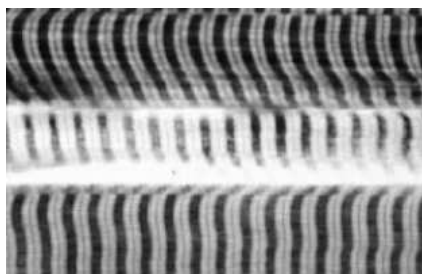
50. attēls. Miozīna loma vielu un organelļu transportā.

Citoskelets muskuļu šūnās

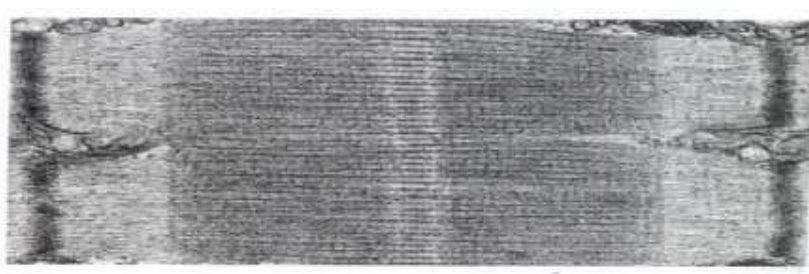


51. attēls. Citoskelets šķērsvītrotu muskuļu šūnās.

Fragmentu starp divām Z joslām sauc par *sarkomēru*. Apskatot sarkomērus lielākā palielinājumā, redzams, ka tos veido paralēli novietoti tievāku un resnāku pavedienu kūlīši. Sarkomēra centrālajā daļā tie pārklājas, un ir redzamas tumšākas joslas. Savukārt Z joslas veido šaura zona, kurā savienojas pavedienu kūlīšu gali. Tievos pavedienus veido aktīna mikrofilamenti. Resnos pavedienus veido galvenokārt miozīna II molekulu kompleksi (52. un 53. attēls).

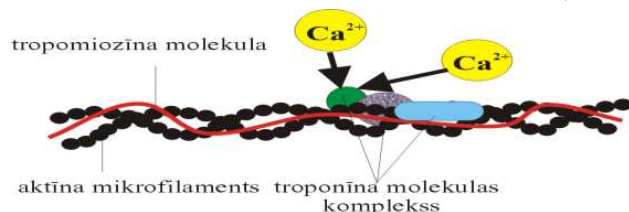


52. attēls. Šķērsvītrotu muskuļu šūnas fragments.



53. attēls. Sarkomēra uzbūve.

Tievā filamenta uzbūve



54. attēls. Tievā filamenta shematiska uzbūve.

Citoskeleta pētījumi ir sākušies tieši ar muskuļu šūnām. Salīdzinot ar citiem šūnu tipiem, tur ir visaugstākā aktīna un miozīna koncentrācija. Tādēļ tajās ir vieglāk veikt pētījumus par citoskeleta veidojošo olbaltumvielu uzbūvi un funkcijām.

Apskatot mikroskopā šķērsvītrotos muskuļus, redzams, ka tie ir veidoti no garām muskuļu šķiedrām. Katra no tām ir gigantiska šūna, kuras garums var sasniegt 40 mm un vairāk. Tās satur mitohondrijus un endoplazmatisko tīklu, kuru šajā gadījumā sauc par sarkoplazmatisko retikulu (51. attēls).

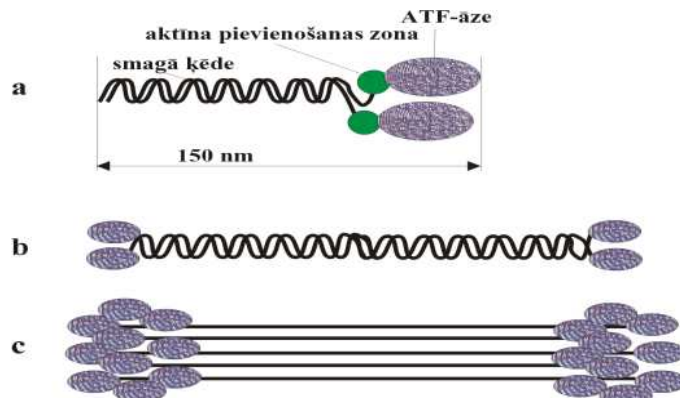
Visraksturīgākā muskuļu šūnu sastāvdaļa ir garas, paralēli sakārtotas fibrillas. Tās sauc par *miofibrillām*. Apskatot tās lielākā palielinājumā, var redzēt, ka tām regulāri atkārtojas tumšākas un gaišākas joslas.

Tievos filamentus veido vairākas olbaltumvielas. Galvenā sastāvdaļa ir divas savītas aktīna ķēdes. Aktīna ķēdēm apvijās apkārt tropomiozīna molekulas. To molekulmasa ir 70 kD. Molekulu veido divas savītas α ķēdes. Tās stabilizē aktīna ķēdes. Pie tropomiozīna var pievienoties dažādas olbaltumvielas, kas regulē aktīna un miozīna molekulu mijiedarbību (54. attēls).

Šķērsvītrotajos muskuļos pie tropomiozīna pievienojas troponīna molekulu komplekss. Gludajos muskuļos pievienojas kaldesmons. Savukārt citos šūnu tipos var pievienoties arī vinkulīns un citas olbaltumvielas, kas savieno tievos filamentus vai arī pievieno tos pie plazmatiskās membrānas vai starpfilamentiem. Tievu filamentu gali ir pievienoti pie Z-joslas.

Troponīna molekulas ir pievienotas pie tropomiozīna ķēdēm. Troponīns C spēj pievienot Ca^{2+} jonus. Tas izmaina troponīna konformāciju un atbīda tropomiozīna ķēdi no aktīna. Tādējādi muskuļu kontrakcijas laikā pie aktīna molekulām ir iespēja pievienoties miozīnam.

Miozīna II molekulu uzbūve

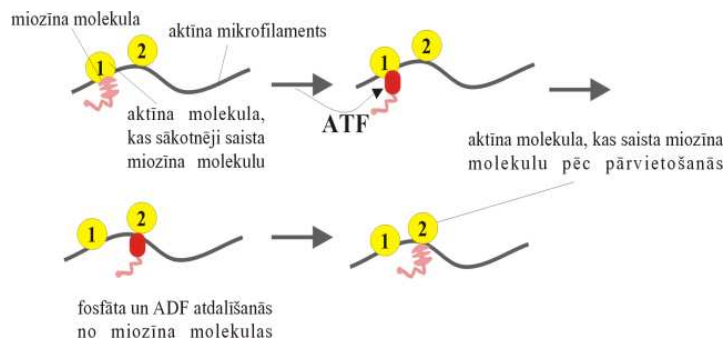


55. attēls. Miozīna II molekulu apvienošanās resnajos filamentos: a - miozīna II molekulas uzbūve, b - miozīna II molekulu dimērs, c - miozīna II molekulu komplekss resnajos filamentos.

Miozīna II molekulā var redzēt izstieptu astes daļu un divas globulāras galvas daļas (55. attēls). Astes daļu veido divas smagās α ķēdes, kas ir savstarpēji savītas. Ja šīs miozīna II grupas olbaltumvielas atrodas fibroblastos vai citos šūnu tipos, tad tām astes daļas aminoterminālajā daļā ir zona, kas izstiepjas un nodrošina tievo filamentu pārbīdīšanu. Savukārt šķērsvītrotos muskuļu šūnās to struktūra maz izmainās. Astes daļas karboksilterminālā daļa nodrošina bipolāru molekulu apvienošanos kūlīšos. Sākotnēji izveidojas divu miozīna molekulu dimēri, kas pēc tam var laterāli saistīties ar citām miozīna molekulām. Katra galvasdaļa sastāv no divām vieglajām ķēdēm.

Pēc savas uzbūves un funkcijām vieglās ķēdes ir atšķirīgas. Viena no tām pievienojas pie aktīna, bet otra nodrošina ATF piesaistīšanu un hidrolīzi. Taču resno filamentu veidošanā piedalās arī citas olbaltumvielas, kas nodrošina miozīna molekulu saistīšanu un miofibrillu elastības palielināšanu.

Muskuļu kontrakciju molekulārais mehānisms



Muskuļu kontrakcijas nodrošina miozīna II molekulu pārslidēšana pa aktīna mikrofilamentiem "+" gala virzienā (56. attēls). Katrs sarkomērs kontrakcijas rezultātā saīsinās par vairākiem nanometriem. Relaksācijas laikā miozīnu molekulu galvas daļa ir cieši pievienota aktīna molekulām. Kad pie miozīna molekulas pievienojas ATF, tad notiek neliela molekulas konformācijas maiņa.

56. attēls. Muskuļu kontrakciju molekulārais mehānisms.

Tās rezultātā pavājinās saites starp miozīnu un aktīnu. Tāpēc miozīna molekulas galvas daļa pārslid gar aktīna mikrofilamentu par apmēram 10 nm "+" gala virzienā.

Miozīna molekulu darbību regulē Ca^{2+} koncentrācija citoplazmā. Relaksācijas periodā tā ir zema ($1\mu\text{M}$), jo ATF-āzes, kas atrodas endoplazmatiskajā tīkla membrānā, aktīvi importē šos jonus lumenā. Kontrakcijas sākumā nervu šūnu impulss tiek pārraidīts uz muskuļu šūnu. Tas izraisa jonu kanālu atvēršanos endoplazmatiskajā tīklā un Ca^{2+} jonu izplūšanu citoplazmā. Ca^{2+} koncentrācija 10 reizes palielinās. Šie joni pievienojas pie troponīnu molekulu kompleksiem. Tas liek tiem izmainīt savu novietojumu attiecībā pret aktīna molekulām. Šī konformācijas maiņa atbrīvo aktīna molekulu zonu, kas varēs piesaistīt miozīna molekulas pēc to pārslidēšanas. Pēc nervu impulsa efekta izbeigšanās jonu kanāli aizveras un aktīvais transports nodrošina Ca^{2+} jonu uzkrāšanos endoplazmatiskajā tīklā.

Starpfilamenti

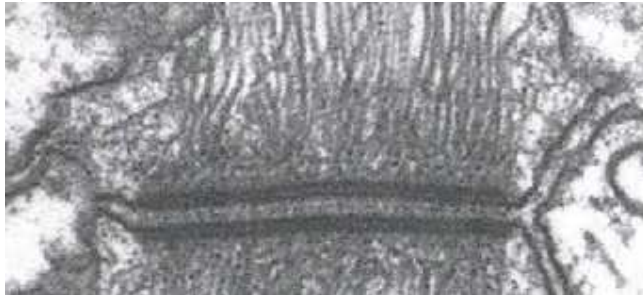
Starpfilamenti ir atrodami visos eikariotisko šūnu tipos. Tie ir ļoti daudzveidīgi pēc garuma un ķīmiskā sastāva. Pašreizējais nosaukums radies tāpēc, ka to diametrs ir mazāks kā mikrocaurulītēm, bet lielāks

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:

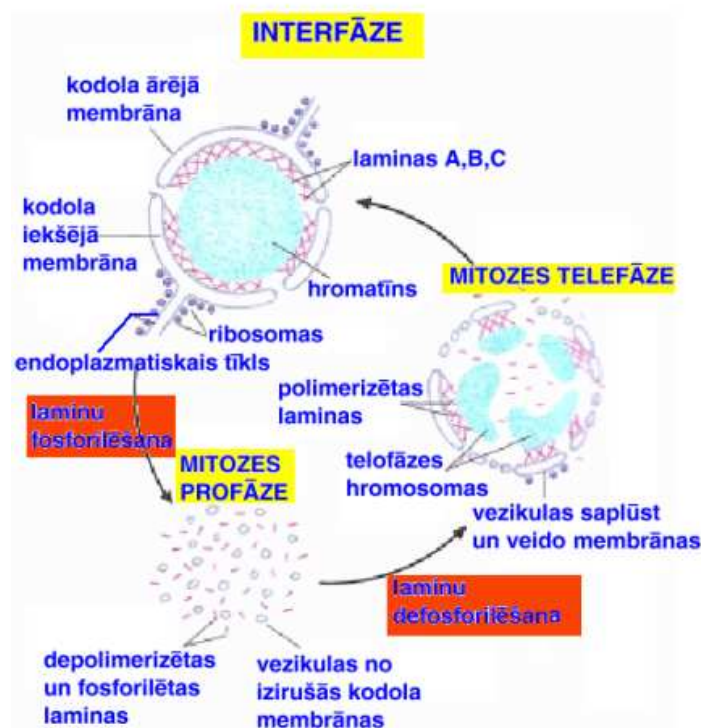
- 1) laminas,
- 2) vimentīns un tam līdzīgās olbaltumvielas,
- 3) bāziskie keratīni,
- 4) skābie keratīni,
- 5) neurofilamenti.



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 organelas ar šūnas perifēriju un plazmatisko membrānu (57. attēls).

57. attēls. Keratīna starpfilamenti noenkuro šūnas sastāvdaļas pie desmosomas, kas savieno divas epitēlija šūnas.



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 (58. attēls).

58. attēls. Kodola laminu novietojuma izmaiņas mitozes laikā.

Slimības

Centriolu skaita izmaiņas noved pie daudzpolu mitozes un nepareiza hromosomu sadalījuma. Aktīna mikrofilamentiem pievienoto olbaltumvielu mutāciju gadījumā tiek traucēts vezikulārais transports (eksocitoze un endocitoze), rezultātā var veidoties muskuļu distrofija. Mikrocaurulīšu polimerizācijas traucējumu gadījumā ir traucējumi vielu transportā šūnā un dalīšanās vārpstas veidošanā. Mikrocaurulītēm pievienotās olbaltumvielas kā, piemēram, tau bojājuma gadījumā, rada Alcheimera

slimību. Starpfilamenti: keratīna starpfilamentu veidošanās traucējumi izraisa ādas epitēlija šūnu funkciju traucējumus. Neurofilamentu bojājumi izraisa traucējumus aksonu veidošanās procesā. Plektīna bojājumi izraisa muskuļu distrofiju.

ĀRPUŠŪNAS MATRIKSS

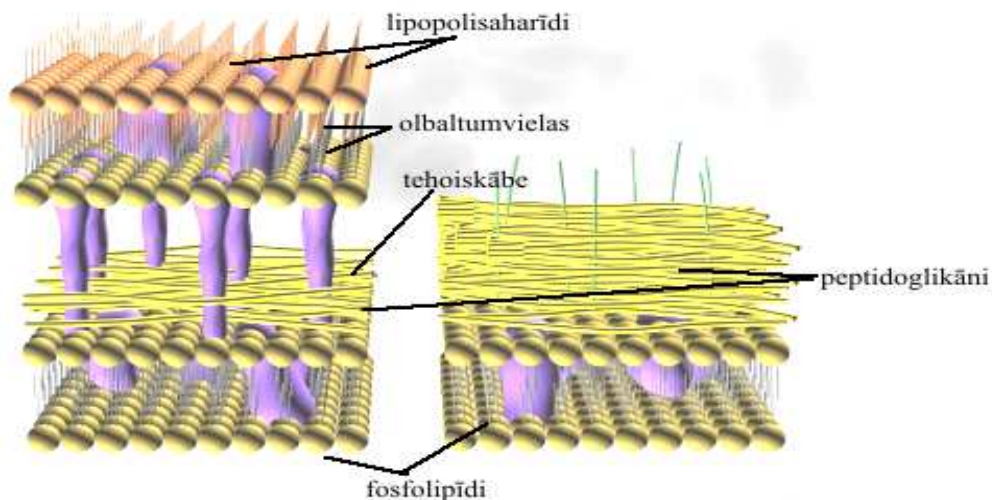
Gandrīz visiem prokariotu un eikariotu šūnu tipiēm plazmatiskās membrānas ārpusi pārklāj olbaltumvielu, ogļhidrātu u.c. vielu komplekss, kas palielina šūnu mehānisko izturību vai daudzšūnu organismos saista savā starpā kaimiņu šūnas. To sauc par *ārpusšūnas* matriksu.

Ārpusšūnas matriksa funkcijas:

- Nodrošina šūnu adhēziju;
- nodrošina šūnu formu un dažos gadījumos arī polaritāti;
- regulē gēnu darbību, jo darbojas kā viens no pirmajiem posmiem šūnu signālsistēmā;
- regulē šūnu augšanu;
- regulē šūnu diferenciaciju.

Baktēriju šūnu sienas:

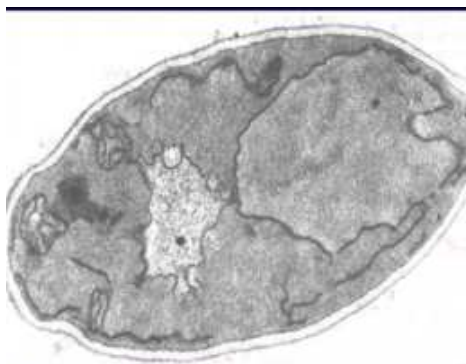
Baktēriju šūnu ārpusšūnas matriksu parasti sauc par šūnas sienīgu. Dažādām baktēriju grupām ir atšķirīga sienas uzbūve (59. attēls).



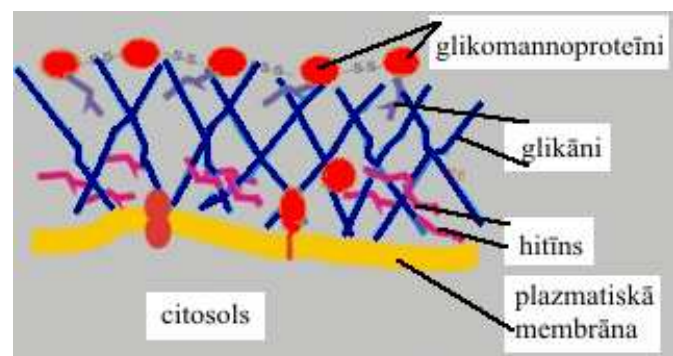
59. attēls. Grampozitīvu un gramnegatīvu baktēriju šūnu sienīgu shematiska uzbūve.

Sēņu šūnu ārpusšūnas matrikss

Sēņu šūnās, atšķirībā no augiem, līdzīgi kā celulozes mikro fibrillu gadījumā, polimerizējas *acetilglikozamīna* molekulas, veidojot hitīna mikro fibrillas (60. un 61. attēls).



60. attēls. Vienšūnas sēnes ultrastruktūra.



61. attēls. Sēņu šūnu sienas shematiska uzbūve.

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

Šūnas sieniņu veido fibrillas un matriks. 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. Taču tai ir dažāda garuma sazarotas sānu ķēdes, kas ir veidotas no ksilozes, galaktozes, mannozes, glikozes, glikozomannozes u.c. veidu monomēriem. 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.

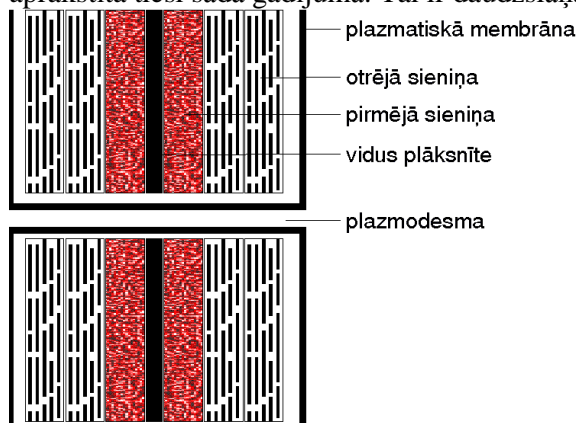
Dažādās šūnas sieniņas daļās atrodas **glikoproteīni**, **proteoglikāni** un citi olbaltumvielu savienojumi, kas ir bagāti ar glicīnu vai prolīnu. No glikoproteīniem šūnu sieniņā visvairāk ir sastopams ekstensīns. Tas palīdz apvienot hemicelulozi un pektīnvielas.

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.

Epidermas šūnās uzkrājas **kutīns**. Kutīns sastāv galvenokārt no taukskābēm un ēteriem. Šajās šūnās var uzkrāties arī **vaski**. Šūnas sieniņā sastopams arī suberīns, antociāni, neorganisko vielu sāļi u.c. vielas.

Šūnas sieniņas uzbūve

Vairumā gadījumu daudzšūnu augos šūnu sieniņas savienos kaimiņu šūnas. Šūnas sieniņas uzbūve tiks aprakstīta tieši šādā gadījumā. Tai ir daudzslāņaina struktūra (62. attēls).



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 μm. 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.

62. attēls. Šūnas sieniņas uzbūve.

Diferencētās šūnās tās ir biezākas, jo ap pirmējo sieniņu veidojas jauni slāņi. Tos sauc par **otrējo sieniņu**. Viena slāņa biezums ir apmēram 0,4 μm. Vairākos šūnu veidos aiz otrējās sieniņas seko **trešējā sieniņa**. Tāda ir novērojama vadaudus veidojošajās ksilēmas šūnās.

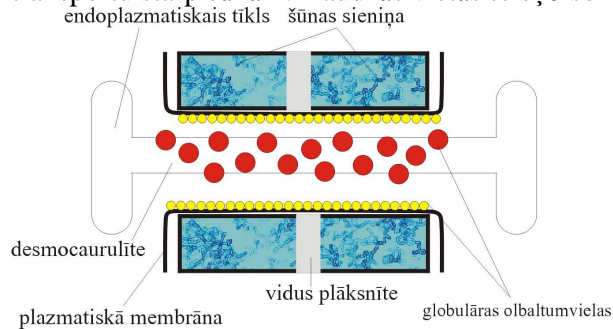
Šūnu attīstības gaitā, to sieniņas var pārkoksnēties, kutinizēties vai mineralizēties. **Pārkoksnētās** šūnu sieniņas ir piesātinātas ar lignīnu. Sākumā lignificējas vidus plātnītes pektīni, tad pamazām lignificējas šūnas sieniņas matriksa elementi un lignīns aizpilda telpu starp celulozes mikrofibrillām. 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.

Kutinizācija 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. Sēkļu šūnu sieniņās uzkrājas arī tannīni un hitīns.

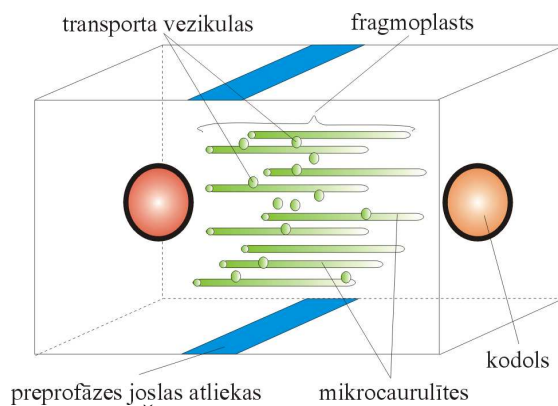
Šūnu sieniņa parasti nav nepārtraukta, jo tā nodrošina ne tikai mehānisko izturību, bet arī vielu transportu starp šūnām. Daudzās vietās to šķērso kanāli, kurus sauc par **porām** (63. attēls).



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.

63. attēls. Poras uzbūve.

Šūnas sieniņas veidošanās



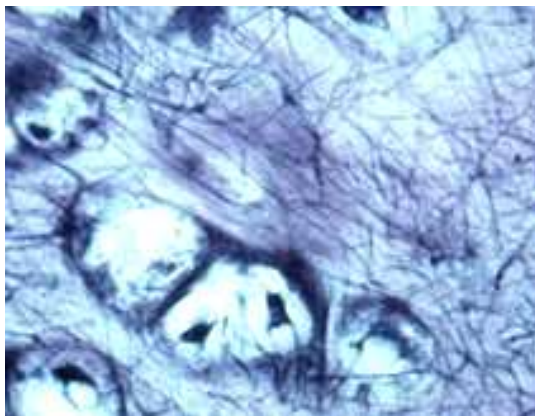
64. attēls. Šūnas sieniņas veidošanās.

Šūnas sieniņas veidošanās vieta tiek iezīmēta jau pirms kodola mitotiskās dalīšanās. Tā paša šūnas cikla G₂ 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** (64. attēls).

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.

Dzīvnieku šūnu ārpusšūnas matrikss

Lai gan dzīvnieku šūnapvalki ir planāki, 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 (65. attēls). 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.



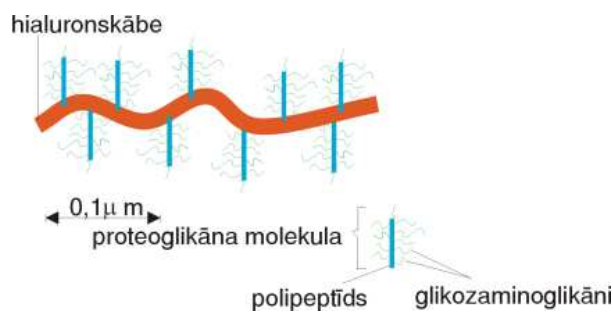
65. attēls. Skrimšļa fotogrāfijā hondriocīti redzami kā tumšas šūnas, kas atrodas bezkrāsainā lakūnā. Specifiska iekrāsošana parāda elastīgajā skrimslī elastīgās šķiedras. Tās redzamas kā tumši zili pavedieni starp lakūnām.

Neraugoties uz lielo daudzveidību ārpusšūnas matricas 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 matricā. Šo matricu 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 matricā uzkrājas kalcija fosfāta kristāli. Vēl ārpusšūnas matricā var atrasties dažādi enzīmatīvi kompleksi, kas nodrošina atsevišķu struktūrelementu izveidošanu vai pārveidošanu šūnas attīstības gaitā.

Proteoglikāni

Proteoglikāni parasti tiek novietoti starp kolagēna šķiedrām. Tie nodrošina šķiedru sakārtojumu ārpusšūnas matricā. Savukārt, ja tie piesaista ūdens molekulas, šķiedras var tikt atbīdītas. Otra daudz pētīta funkcija ir proteoglikānu loma augšanas regulācijā. Fibroblastu šūnās ir noskaidrots, ka tie var piesaistīt, piemēram, fibroblastu augšanas faktoru. Tā molekulas noteiktās zonās saistās ar heparīna sulfātu. Tas ļauj fibroblastu augšanas faktoram pievienoties pie receptora. Šādi receptori apvienojas kompleksos. To izveidošanās dod iespēju proteīnkināzēm fosforilēt vairākus kompleksa tirozīna atlikumus. Tas izsauc tālāku šūnu signālsistēmas darbību un gēnu ekspresijas maiņu.

Proteoglikānu molekulas centrālo daļu veido gara, izstiepta olbaltumvielas daļa, kurai dažādās vietās ir pievienotas ogļhidrātu sānu ķēdes. Diktiosomās olbaltumvielām bieži pievieno vairāk nekā vienu ogļhidrātu sānu ķēdi. Dažos gadījumos ogļhidrāti veido līdz 95% no molekulas (66.attēls).



66. attēls Proteoglikānu uzbūves shēma.

Olbaltumvielas molekulmasa ir sākot no 10 000 līdz 220 000 daltoniem. Ogļhidrātu ķēdes parasti ir pievienotas pie olbaltumvielas serīna atlikumiem. Retāk tās ir saistītas ar treonīnu vai asparagīnu. Proteoglikāniem raksturīgas ir glikozaminoglikānu ķēdes. Tās veido daudzkārt atkārtoti divu cukuru molekulu kompleksi. Viena no divām cukuru molekulām ir glikozamīns vai galaktozamīns. Proteoglikānu kopējā molekulmasa svārstās no 250 000 kaulaudos līdz 3 miljoniem daltonu skrimšļaudos.

Kolagēns

Kolagēna fibrillas veido nešķīstoši glikoproteīni. Kolagēna molekulas olbaltumvielas daļu veido trīs savstarpēji savērptas α ķēdes.

Kolagēna *I* molekulas veido kaulus, ādu un skrimšļus. Tas sastāda apmēram 90% no cilvēka organismā sastopamā kolagēna daudzuma. Kaulaudos ir sastopams praktiski tikai kolagēns *I*. Ādā un skrimšļos pamatā ir kolagēna *I* molekulas, kas ir savienotas ar nelielu daudzumu kolagēna *III* molekulām. Savukārt kolagēns *II* veido cīpslu fibrillas. Bazālajā plāksnītē, kas pārklāj lielāko daļu no iekšējiem orgāniem, ir ļoti plāns tīklojums. Bazālā plāksnītē ir 50 - 100 nm biezs plazmatiskās membrānas un

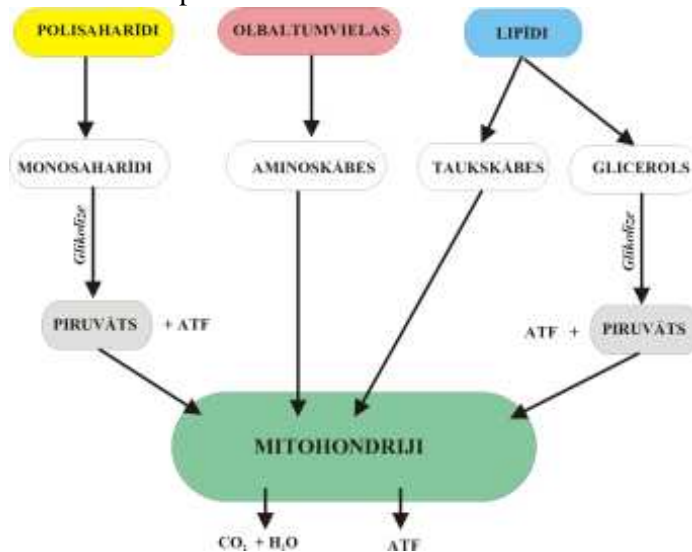
ekstracelulārā matricā kompleksā. To veido proteoglikāni, fibronektīni, laminīns un kolagēns. Galvenā sastāvdaļa, kas šajā gadījumā veido ekstracelulāro matricu, ir kolagēns IV.

VIELU UN ENERĢIJAS MAIŅA

Šūnās gandrīz visi vielu sintēzes un transporta procesi notiek, izmantojot ATF vai GTF enerģiju vai arī reducējot tādus enzīmus kā NADH, NADPH vai FADH₂. Lielākā daļa no šūnām šos savienojumus iegūst, importējot kompleksas organiskās vielas, tādas kā polisaharīdi tauki vai olbaltumvielas. Vienīgais izņēmums ir šūnas, kas satur hlorofilu. Tas savukārt izmanto gaismas enerģiju, lai sintezētu šūnām nepieciešamās organiskās vielas.

- **No 1 glikozes molekulas glikolīzē iegūst 2 molekulas ATF.**
- **Mitochondrijos, pārstrādājot 1 glikozes molekulas atliekas pēc glikolīzes, iegūst 32 molekulas ATF.**
- **8 gaismas kvanti fotosintēzē dod 3 ATF molekulas.**
- **Vienas vezikulas pārvietošana pa mikrocaurulīti 40 μm attālumā patērē 5000 ATF molekulas.**
- **Viena jona aktīvs transports caur membrānu patērē 1 ATF molekulu.**

Ķīmiskās reakcijas, kuras sadala organiskās vielas, sauc par kataboliskām reakcijām. Vairumā gadījumu kataboliskās reakcijas nenodrošina ATF vai GTF veidošanu. Tajās tikai sadala saliktās organiskās vielas monomēros, atbrīvoto enerģiju izdalot siltuma veidā (67. attēls). Saliktus ogļhidrātus, tādus kā cieti, pārvērš par monosaharīdiem, olbaltumvielas pārvēršas aminoskābēs, bet lipīdi sadalās taukskābēs un glicerolā. Vielas sadala ar oksidēšanas un reducēšanas reakciju palīdzību. Ķīmisko reakciju, kurā zaudē elektronus sauc par *oksidāciju*, bet reakciju, kurā iegūst elektronus – par *reducēšanu*.



Dažādi katabolisko reakciju etapi notiek dažādos šūnu nodaļumos. Organellu jeb 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 mitochondrijos, kuri importē piruvātu un taukskābes, tos sadalot līdz CO₂ un ūdenim. Augu šūnās ATF sintēze notiek arī hloroplastu membrānās, kur par enerģijas avotu kalpo gaisma vai uzkrātie ogļhidrāti.

67. attēls. Katabolisko reakciju veidi.

Glikolīze

Visos prokariotu un eikariotu šūnu tipos ATF enerģijas iegūšanai izmanto glikozi. Procesu, kurā sadala glikozes molekulas sauc par glikolīzi. Glikolīzes procesā tiek veiktas 9 secīgas fermentatīvas reakcijas. Procesā summāra formula ir sekojoša:

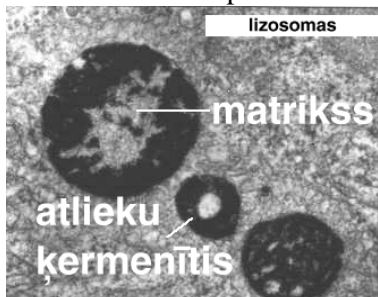


F_n - neorganiskais fosfāts

Glikolīzes gaitā katras molekulas sadalīšanai sākotnēji hidrolizē 2 ATF molekulas. Vēlāk glikolīzes gaitā tiek reducētas 2 NAD⁺ molekulas un izveidotas 4 ATF molekulas, bet viena glikozes molekula ir sadalīta 2 piruvāta (pirovīnogskābes) molekulās.

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 μm.



68. attēls. Lizosomu mikroskopiskā uzbūve.

Lizosomu galvenā funkcija ir veikt iekššūnas sagremošanu. Lizosomu enzīmi spēj sadalīt praktiski visus dabīgos organisko vielu polimērus. Ir izdalītas vairāk nekā 60 lizosomu hidrolāzes (proteāzes, lipāzes u.c.). No citoplazmas šos aktīvos fermentus atdala lizosomas membrāna (68. attēls). Membrānu barjeras loma tiek papildināta ar dažādiem fermentu inaktivācijas mehānismiem.

To sasniedz, piemēram, ar noteikta pH līmeņa uzturēšanu lizosomas iekšienē, kas neatbilst fermentu darbības optimumam. Apmēram 20% no hidrolāzēm ir inaktivētas izmantojot to saistību ar membrānu lipīdiem. Pārējā fermentu daļa atrodas lizosomu matriksā, kuru veido mukopolisaharīdi un tos inaktivē, piemēram, glikozamīnglikonāts. Lizosomām piemīt spēja ātri pāriet aktīvā stāvoklī. To nodrošina lizosomu membrānu receptoru sistēma. Lizosomas šūnās var pārvietoties. Tas ir saistīts ar mikrocaurulīšu darbību. Ja mikrocaurulītes noārda, tad lizosomu kustība izbeidzas. Augu šūnās lizosomu lomu var spēlēt arī centrālā vakuola. Tomēr gadījumos, kad šūnas sadalās, var novērot ķermenīšus, kas atgādina lizosomas. Līdz ar to var redzēt, ka lizosomas ir visvairāk raksturīgas dzīvnieku šūnām.

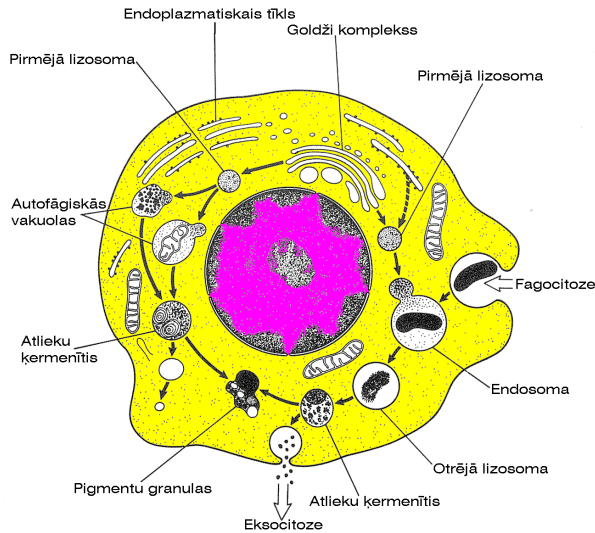
Lizosomu fermentus sintezē granulārais endoplazmatiskais tīkls. Pēc tam tie pārvietojas uz Goldži aparātu, kur notiek to "procesings". No goldži aparāta tiek eksportētas nelielas vezikulas, kuras sauc par primārajām lizosomām. Tās dažkārt veic iekššūnas gremošanas funkcijas vai eksportē sekretorus produktus. Šāds fermentu eksports notiek, kad, piemēram, kaulaudi nomaina skrimšļaudus. Analogiska parādība ir, kad tiek noārdīti bojātie kaulaudi. Šāda veida lizosomas ir raksturīgas osteoklastu šūnām. Lizosomas nodrošina trīs šūnas procesu - heterofāģijas, autofāģijas un autolīzes,- norisi.

Heterofāģija

Heterofāģijas procesā endosomas, t.i., vezikulas, kas satur no šūnas ārpusē nākošās vielas, saplūst ar pirmējām lizosomām (69. attēls). 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. Mugurkaulniekiem var izdalīt divu tipu šūnas - mikrofāģus un makrofāģus. Mikrofāģi satur lielu skaitu pirmējo lizosomu. Perifērijā esošās lizosomas spēj izklūt no šūnas kopā ar citoplazmas fragmentiem. Šajā procesā piedalās aktīna-miozīna fibrillārā sistēma. Savukārt lizosomas no šūnas centra uz perifēriju pārvieto mikrocaurulītes. Makrofāģiem neaktīvajā stāvoklī ir salīdzinoši neliels lizosomu skaits. Taču, kad šūna tiek aktivēta, tad ļoti strauji notiek lizosomālo olbaltumvielu sintēze un palielinās lizosomu skaits. Hidrolītiskie fermenti aktivizējas un atbrīvojas, līdz ar to sadalot arī pašu šūnu. Tādējādi makrofāģu lizosomas ir iesaistītas adaptīvas imunitātes nodrošināšanā. Otrējo lizosomu var saukt arī par gremošanas vakuolu. Sagremojamus produktus uzņem no citoplazmas, tomēr daļa no

vielām paliek nesadalītā veidā. Otrējo lizosomu, kura satur lielu daudzumu nesadalītu vielu, sauc par atlieku ķermenīti. Atlieku ķermenīši parasti tiek transportēti plazmatiskās membrānas virzienā un to saturu izsviež no šūnas. Dažos šūnu tipos, piemēram, aknās, šādi atlieku ķermenīši var arī uzkrāties, radot audiem specifisku pigmentāciju.

Autofāģija un autolīze



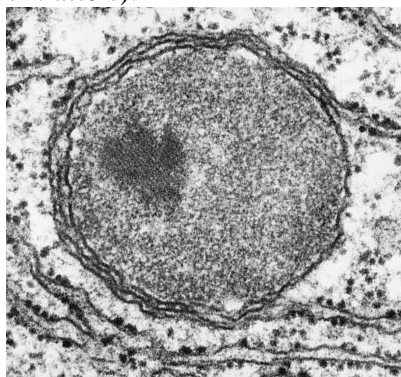
Par autofāģiju sauc procesu ar kura palīdzību šūna sadala tai nevajadzīgās un bojātās struktūras. No sākuma šādu struktūru ietver vienkārša membrāna, kas atdalās no gludā endoplazmatiskā tīkla. Pēc tam membrānu cisterna saplūst ar pirmējo lizosomu (69. attēls). Tā rezultātā veidojas otrējā lizosoma vai 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.

69. attēls. Heterofāģija un autofāģija dzīvnieku šūnās.

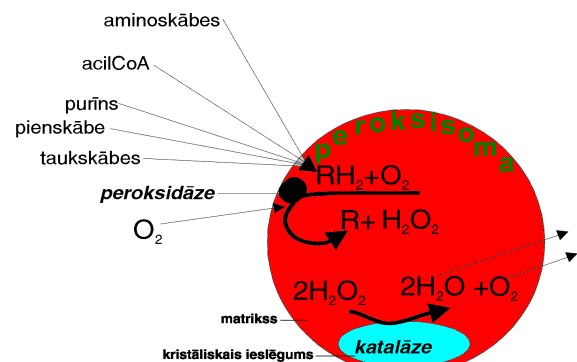
Autofāģiju visbiežāk var novērot šūnās, kurās noris reorganizācija, kas ir saistīta ar diferenciāciju, vai arī pēc šūnu pakļaušanas stresa apstākļiem. Augu šūnās var notikt autolīze, t.i., pārplīst centrālā vakuola un hidrolītiskie fermenti sadala citoplazmas olbaltumvielas.

Peroksisomas

Peroksisomas ir nelielu organellu grupa, kas sastopama augu un dzīvnieku šūnās. No citosola tās norobežo viena membrāna. To iekšienē ir granulārs matrikss un kristāliski ieslēgumi (70. un 71. attēls).



70. attēls. Peroksisomas mikroskopiskā uzbūve.

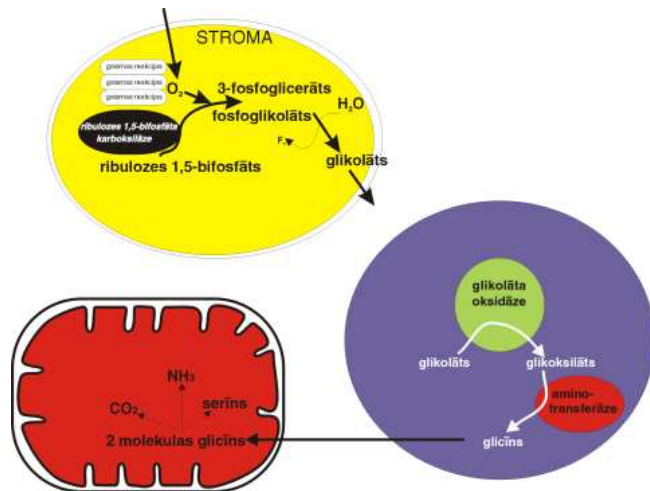


71. attēls. Peroksisomas funkcionālā shēma.

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



Glikoksisomas ir specializētas augu peroksisomas, kuras atrodas krājaudos un satur taukskābju oksidācijas enzīmus, lai pārvērstu sēkļu rezerves lipīdus cukuros.

Lapu peroksisomas ir specializētas augu peroksisomas, kuras atrodas fotosintezējošos audos un piedalās fotoelpošanas reakcijās (72. attēls).

72. attēls. Peroksisomu loma lapu fotoelpošanā.

Peroksisomu veidošanās un olbaltumvielu imports

Peroksisomas šūnā dalās. Citos gadījumos to skaita palielināšanās ir saistīta ar endoplazmatiskā tīkla darbību. Izveidojas organellas ar diametru 0,1 μm . Tās aug un no citoplazmas uzņem olbaltumvielas. Peroksisomu olbaltumvielas sintezē citoplazmas ribosomas.

Vakuolas

Dzīvnieku šūnās ir samērā sīkas vakuolas - fagocitārās, gremošanas un autofāgiskās vakuolas. Šajos gadījumos būtu pareizāk lietot terminu lizosomas. 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_2 , CO_2 , pigmentus un daudzveidīgus otreizējā 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^+ pārvešanu saistītā ATF-āze. Līdz ar to vakuolas iekšiene ir skābāka un pozitīvi lādēta. Tas kalpo kā dzinējspēks, lai transportētu metabolītus vakuolās.

MITOHONDRIJI

Mitohondriji ir pazīstami jau 150 gadus.

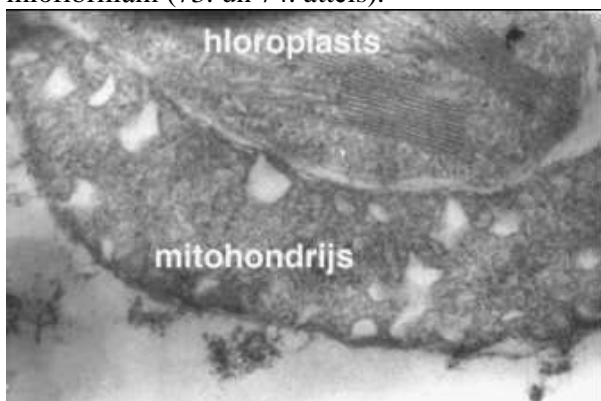
Mitohondriji nav konstatēti prokariotiskajās šūnās (baktērijās un zilaļģēs). Tie ir sastopami visās eikariotu šūnās, izņemot divus amēbu sugas - parazitisko *Entamoeba histolytica* un anaerobajos apstākļos dzīvojošo *Pelomyxa palustris*.

Mitohondriju izmēri un forma ir ļoti mainīga. To izmēri svārstās no 1 - 10 μm .

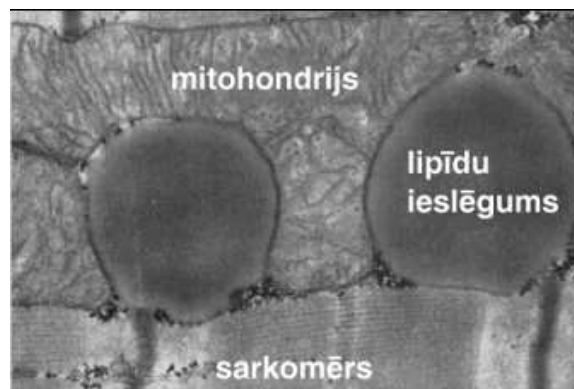
Mitohondriju struktūra ir ļoti dinamiska - tie var *augt garumā, saīsināties, savīties, dalīties* laika periodā, kas ir īsāks par vienu minūti.

Mitohondriju 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 patērojošās šūnas vietās, piemēram, muskuļaudos gar miofibrillām (73. un 74. attēls).



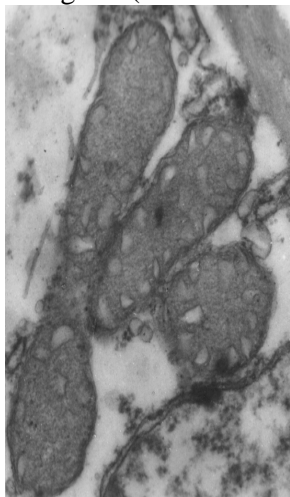
73. attēls. Mitochondrijs augu šūnā.



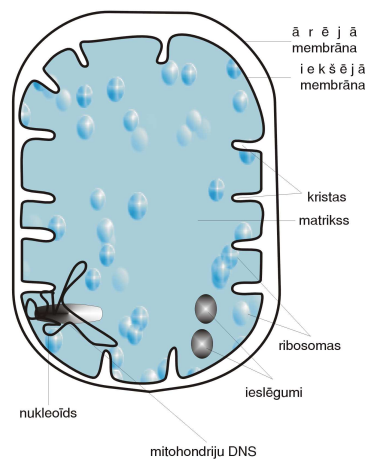
74. attēls. Mitochondrijs dzīvnieku šūnā.

Mitochondriju uzbūve

Mitochondrijus no citosola norobežo divas apvalka membrānas. Iekšējā membrāna veido dažāda izmēra izlocījumus – kristas. Mitochondriju iekšējo telpu sauc par matriksu un tajā atrodas Kebsa cikla enzīmi, ribosomas, - DNS nukleoīdu un īsu gredzenveida molekulu veidā. Dažkārt novērojami fosfāta ieslēgumi (75. un 76. attēls).



75. attēls. Mitochondriju ultrastruktūra

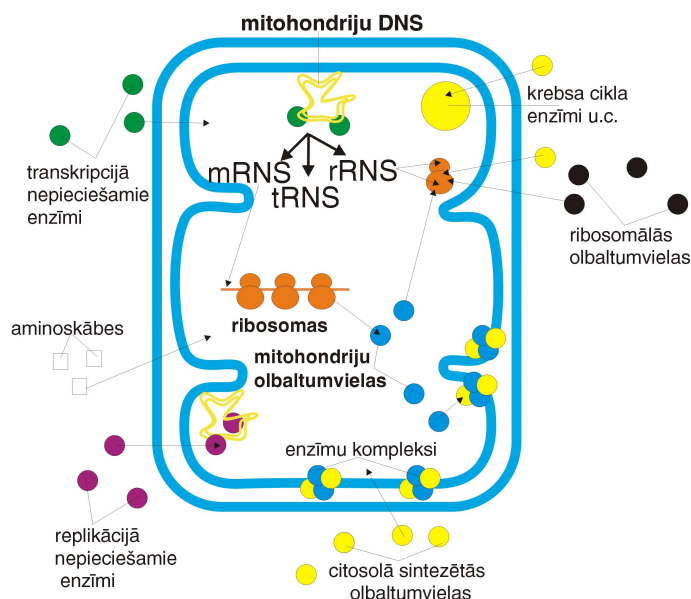


76. attēls. Mitochondriju shematiskā uzbūve.

Mitochondriju dalīšanās:

- Mitochondriju dalīšanās nav atkarīga no kodola cikla stadijas.
- Apaugļošanās gadījumā mitochondrijus manto pa mātes līniju.
- Dalās:
 - 1) ar iežmaugu;
 - 2) pumpurojoties;
 - 3) ar šķērssienu.

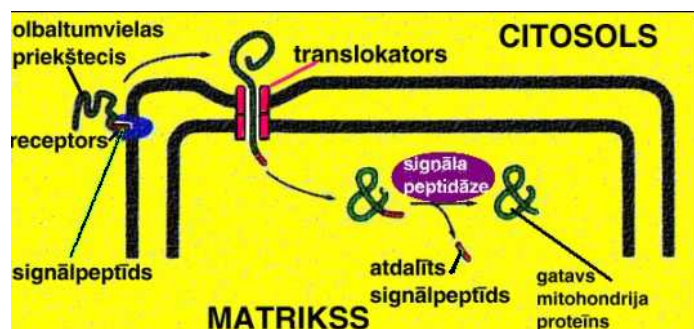
Kodola loma mitohondriju darbības nodrošināšanā



Mitohondriju DNS tiek izmantota, lai kodētu visas tRNS molekulas, dažas ribosomu olbaltumvielas un dažus desmitus no iekšējās membrānas polipeptīdiem (77. attēls).

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

77. attēls. Mitohondriju darbības regulācija.



Olbaltumvielu importa laikā var izdalīt vairākus etapus (78. attēls). Pirmajā etapā mitohondriālās olbaltumvielas priekštecis piesaistās pie mitohondrija ārējās membrānas receptora. Nākamais etaps ir pati olbaltumvielas translokācija, signālpeptīda atdalīšana un peptīda nobriešana.

78. attēls. Olbaltumvielu imports mitohondrijos.

Mitohondriju vielu apmaiņa ar citosolu

Cauri abām apvalka membrānām mitohondrijos abos virzienos tiek transportētas gāzes, ūdens un lielāki organiskie savienojumi. Mitohondriju 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.

Mitohondriji galvenokārt importē piruvātu, taukskābes, aminoskābes, fosforu, ADF un O_2 .

Mitohondriji visvairāk eksportē aminoskābes, ATF, OH^- un CO_2 .

Oksidācija un fosforilācija

Oksidācijas un fosforilācijas procesi notiek mitohondrijos. Mitohondriju galvenie importa produkti ir **piruvāts** un **taukskābes**. Tur tie, izmantojot skābekli kā elektronu akceptoru, oksidējas līdz CO_2 . Šajā procesā izdala vairākus etapus: taukskābju un piruvāta oksidāciju, Krebsa cikla reakciju un oksidatīvo fosforilāciju.

Piruvāts reaģē ar koenzīmu A un veido CO_2 un **acetil koenzīmu A**. Šīs reakcijas gaitā paralēli oksidējas mitohondriju matiksā esošās NAD^+ molekulas.

Taukskābes tūlīt pēc nonākšanas mitohondriju matriksā, hidrolizējot ATF līdz AMF, arī **reaģē** ar koenzīmu A. Tas var turpināt piedalīšanos taukskābju oksidācijas ciklā.

Katri 2 no taukskābes atdalītie C atomi dod udeņradi 1NADH+H un 1FADH₂ molekulas izveidošanai.

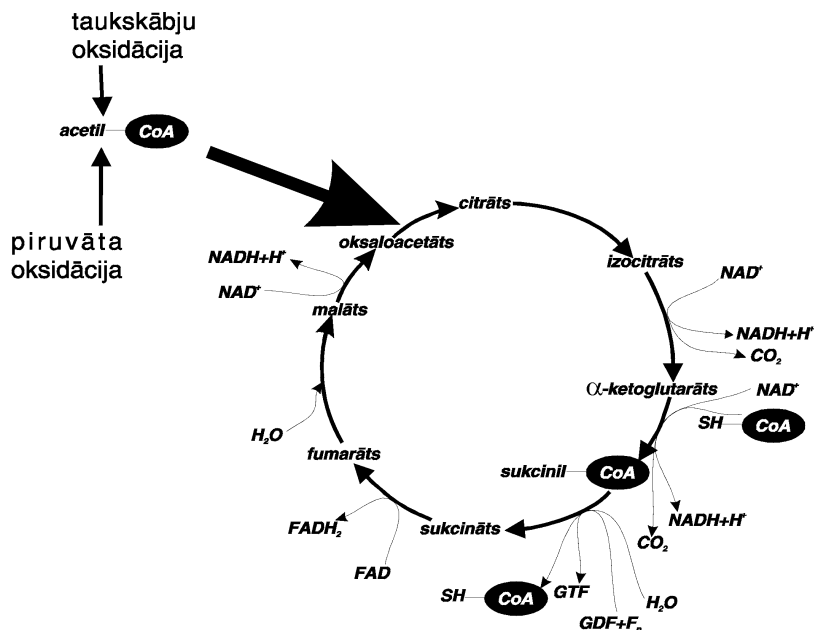
Acetil koenzīms A, kas radies piruvāta vai taukskābju oksidācijas rezultātā, tiek sadalīts ciklisku reakciju ķēdē. To sauc par **Krebsa** jeb **citronskābes ciklu**. (79. attēls).

Krebsa ciklā **acetil koenzīms A pievieno** 4C atomus saturošo **oksaloacetātu**. Reakcijas gaitā koenzīma A acetilgrupa pievienojas oksaloacetātam un **izveidojas** 6C atomus saturoša, **citronskābes** (citrāta) molekula un koferments A. Citrāta molekulā hidroksil grupa izmaina novietojumu un izveidojas izocitrāts.

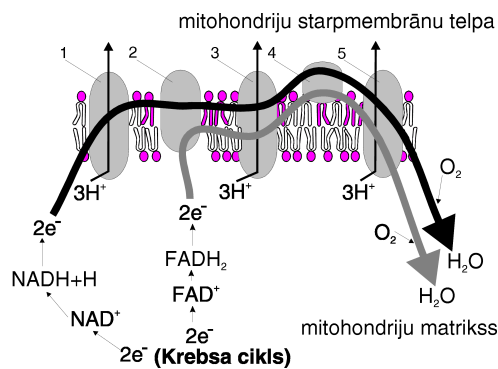
Izocitrāts tiek dekarboksilēts un izveidojas CO₂. Dekarboksilācijas gaitā izveidojas 5C atomus saturoša α-ketoglutarāta molekula un no NAD⁺ izveido NADH+H. Tam seko kofermenta A pievienošanās α-ketoglutarāta molekulai un sekojoša dekarboksilācija un dehidrogenizācija.

Veidojas NADH+H un sukcinil - koferments A.

Savienojums ir nestabils, un no tā atšķēlas koferments A un H₂O molekula, izveidojot sukcinātu, bet atšķēlta fosfāta grupa tiek izmantota, lai izveidotu GTF. Sukcinātu pārveido par fumarātu, atdalot 2H⁺, kas tiek pievienots FAD⁺ molekulai. Fumarātam pievieno ūdens molekulu un rodas malāts. No malāta atšķēļ 2H⁺ un pievieno pie NAD⁺, **atjaunojot oksaloacetātu**, kas var atkal iesaistīties Krebsa ciklā.



79. attēls. Oksidatīvie procesi mitohondriju matriksā.



80. attēls. Elektronu pārnese ķēde mitohondriju iekšējā membrānā: 1 - NADH dehidrogenāze, 2 - ubikvīnons, 3 - citohroma c reduktāze, 4 - citohroms c, 5 - citohroma c oksidāze.

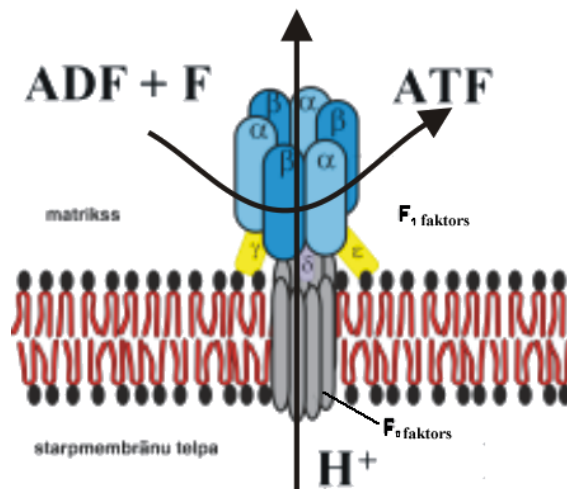
Elektronu pārnese ķēdi veido pieci olbaltumvielu kompleksi (80. attēls). NADH+H piesaistās NADH dehidrogenāzes kompleksam. NADH atdod kompleksam 2 elektronus un 2 H⁺. Tālāk tie pāriet uz ubikvīnu. Daļa no elektronu enerģijas tiek izmantota, lai no mitohondriju matriksa caur NADH dehidrogenāzes kompleksu transportētu 3H⁺.

No ubikvitīna elektroni pāriet uz citohroma reduktāzi. Arī tur elektronu enerģija tiek izmantota H^+ transportam no matricas uz starpmembrānu telpu. Tad elektroni tiek pārnesti uz citohroma oksidāzes kompleksu. Daļa enerģijas tiek izmantota H^+ pārnesi uz starpmembrānu telpu. Visbeidzot ar H^+ pārnestie elektroni sasniedz pēdējo elektronu akceptoru - skābekļa molekulu. Skābekļa molekula piesaista abus H^+ un izveidojas H_2O molekula. Tādējādi elektronu pāra enerģija, kas tiek transportēta no NADH caur elektronu pārneses ķēdi, nodrošina vidēji 9 H^+ pārvešanu uz starpmembrānu telpu.

Viens no Krebsa cikla etapiem - sukcināta pārvēršana par fumarātu, - ir saistīts ar enzīmu, kas mijiedarbojas ar ubikvīnonu. Tādējādi šajā zonā pāriet elektronu pāris no $FADH_2$ molekulas uz elektronu transporta ķēdi. Šo elektronu pārvešanu līdz skābeklim nodrošina tikai 6 H^+ transportu uz mitohondriju starpmembrānu telpu. Tas ir tādēļ, ka šim elektronu pārim ir zemāks enerģijas līmenis, un tas šķērso tikai divus H^+ pārnesošos olbaltumvielu kompleksus.

Rezultātā, oksidējot skābekli ar elektroniem, kas radušies divu piruvāta molekulu sadalīšanās rezultātā, mitohondriju starpmembrānu telpā nokļūst vidēji 102 H^+ , kurus var izmantot tālākajam ATF sintēzes procesam.

Ķīmiskās reakcijas ir sajūgtas ar elektronu plūsmu cauri membrānas olbaltumvielām. Elektronu plūsma nodrošina H^+ aktīvu transportu no mitohondriju matricas starpmembrānu telpā. Rezultātā oksidatīvā enerģija ir izmantota, lai izveidotu H^+ koncentrācijas gradientu starp mitohondriju matricu un starpmembrānu telpu.



81. attēls. Mitohondriju ATF sintāze.

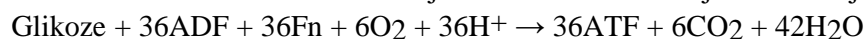
Fosforilāciju jeb ATF sintēzi izskaidro hemiosmozes teorija. Tā ir balstīta uz H^+ transporta sajūgtību ar enzimatisku ATF sintēzi. Šo enzīmu sauc par *ATF sintāzi* (81. attēls). Tā kā starpmembrānu telpā ir augstāka H^+ jonu koncentrācija, tie mēģina difundēt atpakaļ matricā. Atsevišķās vietās membrānu šķērso transmembrānas olbaltumvielas ATF sintāzes kompleksi.

Uz mitohondriju kristām tie ir redzami kā sēņveida ķermenīši, kas sastāv no divām subsistēmām. To membrānu šķērsojošo daļu veido kanāls, cauri kuram pārvietojas H^+ . Šo daļu sauc par ATF sintāzes F_0 faktoru. Mitohondriju matricā ir novietota otra ATF sintāzes daļa, kas H^+ pārvietošanos izmanto, lai ADF molekulām pievienotu fosfāta grupu (81. attēls).

To sauc par F_1 faktoru. F_1 faktoram ir ATF sintāzes aktivitāte, bet tas nespēj viens pats veikt ATF sintēzi. Šāda spēja parādās tikai tad, ja tas veido kompleksu ar F_0 faktoru, kas nodrošina protonu transportu cauri mitohondrija iekšējai membrānai. Eksperimentos, kur F_1 faktors ir atdalīts no membrānas, protoni var pasīvi pārvietoties cauri membrānai un tas izlīdzina protonu gradientu.

Cik ATF var iegūt no vienas glikozes molekulas?

Glikozes un oksidatīvās fosforilācijas summārais vienādojums ir sekojošs.

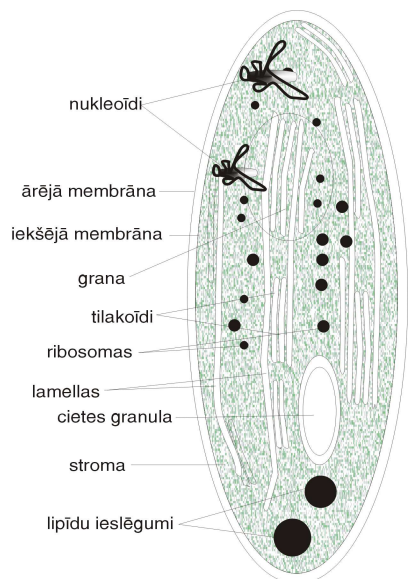


Glikolīzes procesā, oksidējot 1 glikozes molekulu, tiek hidrolizētas 2 ATF molekulas, bet iegūst 4 ATF molekulas un 2 NADH + H. Mitohondrijos, oksidējot 2 piruvāta molekulas, iegūst 2 NADH + H. Savukārt Krebsa ciklā iegūst 2 ATF, 6 NADH + H un 2 $FADH_2$ molekulas. Glikozes oksidēšana var dot 36 ATF molekulas. Taču parasti iegūst mazāk ATF. Tas var notikt tādēļ, ka: a) 2 ATF molekulas iztērē glikolīzes sākumā; b) NADH var izmantot citosolā notiekošajās reakcijās; c) Krebsa cikla laikā iegūtos starpproduktus var izmantot aminoskābju un organisko skābju sintēzei; d) Mitohondrijos citosola NADH enerģiju iegūst, importējot glicerola 3-fosfātu.

HLOOROPLASTI

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.

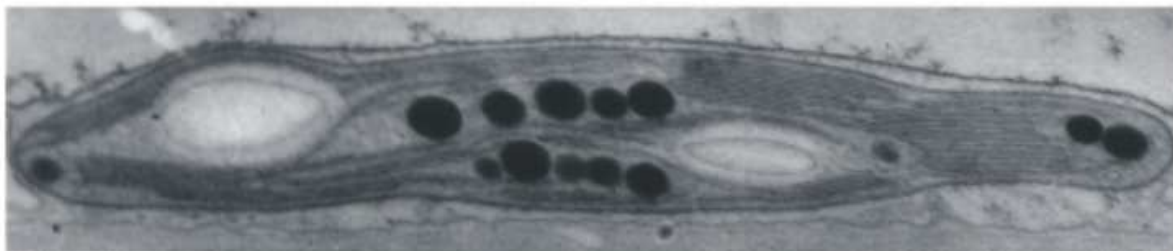
Hloroplastu uzbūve



82. attēls. Hloroplastu shematiskā uzbūve.

Plastīdas ietver divas apvalka membrānas, kas pēc savas uzbūves ir atšķirīgas (82. un 83. attēls). 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 - **granās** un dažāda garuma caurulītes, kas savieno granas - **lamellas** vai **stromas tilakoīdi**. Katra grana sastāv no 3 - 20 cisternām, kuras sauc par **tilakoīdiem**.

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.



83. attēls. Hloroplastu mikroskopiskā uzbūve.

Hloroplastu dalīšanās

- Plastīdu dalīšanās nav atkarīga no kodola cikla stadijas.
- Apaugļošanās gadījumā plastīdas manto pa mātes līniju.

Hloroplasti bieži dalās ar dažādu mehānismu palīdzību: ar iežmaugu, kur hloroplasts sadalās dažāda lieluma daļās, un pumpurojoties, kur hloroplasts sadalās īpaši atšķirīgās daļās. Dalīšanos ar iežmaugu uzskata par vistipiskāko hloroplastu dalīšanās mehānismu. Dalīšanās sākas ar hloroplasta izstiepšanos. Tad tā centrālajā daļā veidojas sašaurinājums - iežmauga. Hloroplastus, kuriem ir redzama iežmauga, sauc par **hanteļveida hloroplastiem**. Hloroplasta sašaurināšanās šajā zonā turpinās līdz atdalās abi meihloroplasti. Dalīšanās laiks ir atkarīgs no šūnu tipa un apkārtējās vides apstākļiem. Parasti tas ilgst

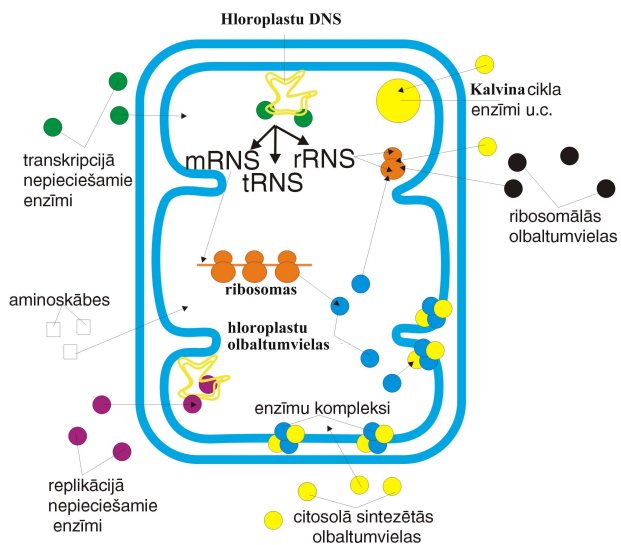
apmēram divas stundas. Hloroplastu sašaurināšanos un atdalīšanos nodrošina citoplazmas citoskeleta elementi.

Plastīdu bioģenēze

Atkarībā no pastīdas atrašanās vietas organismā, ir iespējami dažādi plastīdu attīstības varianti. Plastīdu attīstību ietekmē arī gaismas vai tumsas klātbūtne. Embriogēneses sākumā plastīdas veidojas no **iniciatorķermenīšiem**. Tie ir ar dubultu apvalka membrānu klātas vezikulas, kuru izmērs ir apmēram 0,1 μm. Tie veidojas, plastīdām pumpurojoties. Tālākajā attīstības gaitā iniciatorķermenīšu lielums palielinās un izveidojas apmēram 2 μm 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 **prolamellārais 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.

Ontogēneses 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. Plastīdas, kuru membrānas maz satur hlorofilu, bet daudz satur citus pigmentus, tiek sauktas par hromoplastiem.

Hloroplastu augšanas un attīstības regulācija



Hloroplastu DNS tiek izmantota, lai kodētu visas tRNS molekulas, dažas ribosomu olbaltumvielas un dažus desmitus no tilakoīdu membrānas polipeptīdiem.

Pārējās hloroplastiem paredzētās olbaltumvielas, kas realizē transkripciju, replikāciju, Kalvina ciklu u.c., kodē kodola gēni. Šīs olbaltumvielas sintezē citosolā novietotās ribosomas (84. attēls).

84.attēls. Hloroplastu darbības regulācija.

Fotosintēze un oglekļa fiksācija

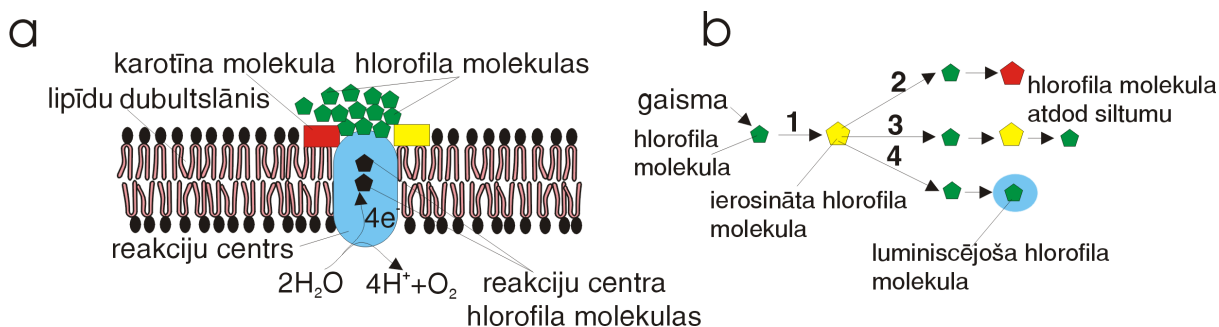
Fotosintēze ir process, kurā gaismas enerģija tiek izmantota, lai ražotu organiskās vielas, ATF un skābekli. Visas fotosintēzē notiekošās ķīmiskās reakcijas var iedalīt divās grupās. Pirmajā grupā ietilpst ķīmiskās reakcijas, kuru norisei ir nepieciešama gaismas enerģija. Tās sauc par **fotosintēzes gaismas atkarīgajām reakcijām**. Šajās reakcijās tiek radīts elektroķīmiskais gradients, kas **nodrošina** ATF sintēzi. Gaismas reakcijās tiek oksidēts arī ūdens, kas dod

elektronu NADP^+ pārvēršanai par NADPH un izveidojas molekulārais skābeklis. Šīs reakcijas notiek hloroplastu tilakoīdu membrānās.

Otrajā grupā ietilpst ķīmiskās reakcijas, kuru norisei ir nepieciešamas gaismas reakcijās radītās vielas. Tās sauc par **fotosintēzes gaismas neatkarīgajām reakcijām**. Šīs reakcijas notiek stromā. Stromā esošais NADPH un ATF tiek izmantots, lai apvienotu CO_2 molekulas, veidojot ogļhidrātus. To sauc par oglekļa fiksāciju.

Fotosistēmu uzbūve un gaismas atkarīgās reakcijas

Fotosintēzes gaismas reakcijas notiek tilakoīdu membrānās, kur pigmentu molekulas absorbē gaismas kvantus un izdala elektronus, kuri tiek tālāk pārnesti pa elektronu transporta ķēdi (85. attēls).



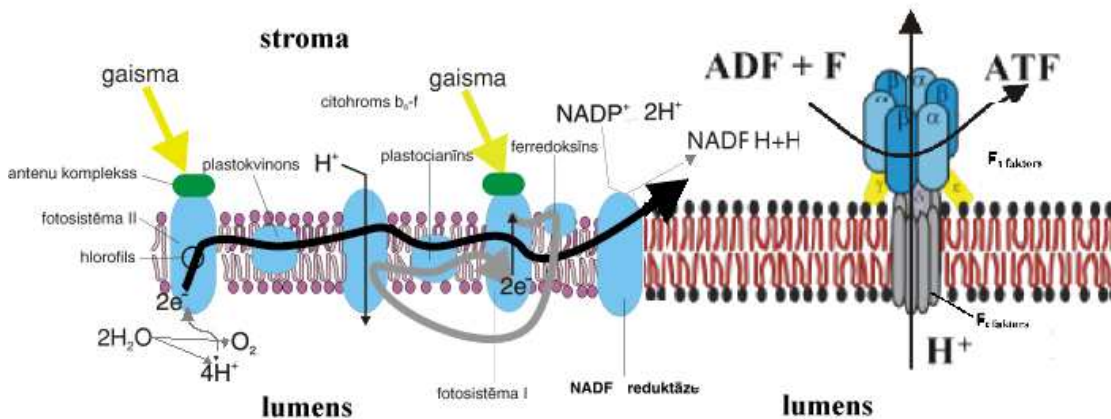
85. attēls. a - gaismas absorbcija reakciju centrā, b - hlorofila molekulu izmaiņas gaismas enerģijas rezultātā: 1 - gaismas enerģija ierosina hlorofila molekulu, 2 - gaismas enerģija izdalās siltuma veidā, 3 - gaismas enerģija tiek nodota citai hlorofila molekulai, 4 - gaismas enerģija izdalās luminiscences veidā.

Pigmentu molekulas ir apvienotas lielās grupās, kuras sauc par **antenu kompleksiem**. Antenu kompleksā atrodas triju veidu pigmenti - **hlorofils, ksantofils un karotīns**. Dažādi pigmenti atšķirīgi absorbē gaismu. Antenu kompleksa olbaltumvielas daļa ir viena no tipiskākajām tilakoīdu membrānu sastāvdaļām un sastāda apmēram 30% no kopējā olbaltumvielu daudzuma tilakoīdos. Hlorofila molekula spēj absorbēt gaismas fotonus. Tas liek hlorofila molekulai pāriet ierosinātā stāvoklī. Šajā gadījumā gaismas kvanta enerģija tiek izmantota, lai hlorofila molekulā elektrons pārietu uz tālāku orbitāli. Šāds stāvoklis ir nestabils. Hlorofila molekulās šī enerģija var arī izdalīties siltuma vai gaismas veidā. Gaismu var redzēt kā luminiscenci. Enerģiju var nodot arī blakus esošajām hlorofila molekulām. Tā kā reakciju centrā ir vairāki simti hlorofila molekulu, tad tas ir visraksturīgākais veids, kā notiek hlorofila molekulu atgriešanās neierosinātā stāvoklī. Molekulu, kas pievieno elektronu sauc par **elektronu akceptoru**. Savukārt trūkstošo zemāka enerģētiskā līmeņa elektronu var saņemt no citas molekulas. Molekulu, kas atdod elektronu sauc par **elektronu donoru**. Elektronu pārvietošanās notiek, līdz tas sasniedz fotoķīmisko reakciju centrā novietotās hlorofila molekulas. **Fotosistēmas II** reakciju centrs ir olbaltumvielu komplekss, kura centrā atrodas hlorofila molekulas. Par elektronu donoru tur izmanto ūdens molekulas, bet zilaļģu gadījumā - citohromu. Reakciju centram blakus atrodas elektronu donora un elektronu akceptora molekulas. Visas šīs daļas kopā veido kompleksu, ko sauc par **fotosistēmu**. Augos izšķir divu veidu fotosistēmas.

Reakciju centrā atrodas mangāna molekulu komplekss. Tur pievieno 2 ūdens molekulas, kas tiek sadalītas par O_2 , 4H^+ un $4e^-$. Pie mangāna pievienojas 4H^+ un $4e^-$. Pakāpeniski pa vienam atbrīvojas ūdeņradis un elektroni. Ūdeņraža joni nonāk tilakoīdu lumenā, bet elektroni pie hlorofila molekulām. Skābeklis difundē caur membrānām un izkļūst apkārtējā vidē. H^+ izmanto, lai veidotu ATF un NADPH .

Cikliskais un necikliskais elektronu transports

Ja fotonus uztver fotosistēmas II antenu komplekss, tad elektroni tiek transportēti caur elektronu transporta ķēdi un nodrošina ATF un NADPH izveidošanos (86. attēls).



86. attēls. Cikliskais un necikliskais elektronu transports hloroplastu tilakoīdu membrānās.

Šajā procesā elektrons nonāk pie stiprāka elektronu donora - plastokinona molekulas. No tās tas pārvietojas uz citohromu b_6-f kompleksu, kas atgādina mitohondriju citohromu kompleksu. b_6-f komplekss kalpo kā sūknis, kas transportē elektronus no tilakoīdu lumena stromā.

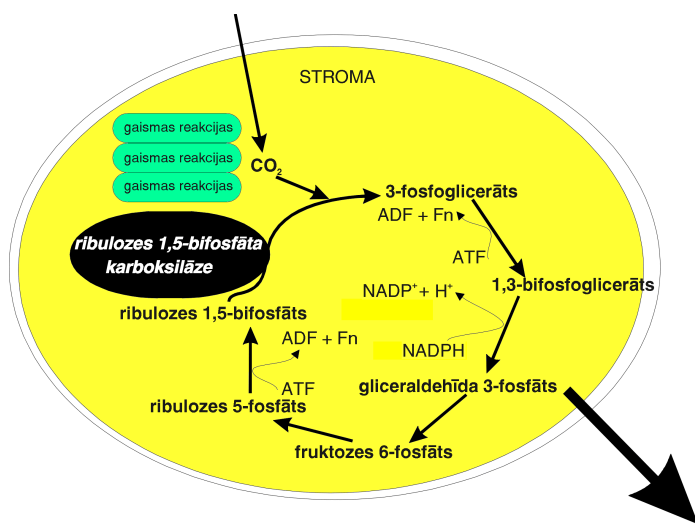
Elektroni no b_6-f kompleksa tiek nodoti plastocianīna molekulai. Tā atgādina mitohondriālo ubikinona molekulu. Tālāk elektroni sasniedz fotosistēmu I. Tur tiem ir nepieciešama papildus enerģija, lai tālāk pārvietotos uz ferredoksīna molekulu. No turienes elektroni pārvietojas uz $NADP^+$ reduktāzes kompleksu.

Elektronu pārvietošanās rezultātā izveidotais red-oks potenciāls tiek izmantots, lai pārvietotu H^+ no stromas uz lumenu. Izveidotais protonu gradients, līdzīgi kā mitohondrijos, tiek izmantots ATF sintēzei ATF-āzes kompleksā. No katrēm 2 elektroniem, ko dod vienas ūdens molekulas sašķelšana, izveidojas viena ATF un viena NADPH molekula.

NADPH var veidot arī, izmantojot gaismas enerģiju, ko saņem fotosistēmas I antenu komplekss. Atšķirībā no fotosistēmas II, tā nesadala ūdens molekulas. Šo procesu sauc par neciklisko fotofosforilāciju.

Cikliskajā fotofosforilācijā piedalās tikai fotosistēma I. Tajā veidojas ATF, neražojot O_2 un NADPH. Šajā procesā elektroni no fotosistēmas I reakciju centra tiek transportēti uz ferredoksīna molekulu. Savukārt tā transportē elektronu uz fotosistēmu I, plastocianīnu un b_6-f kompleksu. Fotosistēma II ir novietota uz tilakoīdu membrānām granu iekšpusē. Fotosistēma I atrodas uz tilakoīdu membrānām granu ārpusē vai uz lamellām.

Fotosintēzes gaismas neatkarīgās reakcijas



87. attēls. Fotosintēzes gaismas neatkarīgās reakcijas.

Fotosintēzes gaismas neatkarīgajās reakcijās no atmosfēras tiek saistīta oglekļa dioksīda gāze, kura tālāk tiek pārveidota par cukuriem, taukskābēm vai aminoskābēm (87. attēls). Visām reakcijām ir kopīga sākuma daļa jeb oglekļa fiksācija. Pirmā reakcija ir CO_2 molekulu piesaistīšana **ribulozes 1,5-bifosfāta** molekulām. No šī kompleksa atšķēlas ūdens molekula un izveidojas divas **3-fosfoglicerāta** molekulas. To cauc par oglekļa fiksācijas reakciju. Šo reakciju katalizē liels (apmēram 500 kD) enzimatiskais komplekss **ribulozes 1,5-bifosfāta karboksilāze**. CO_2 pievienošana ribulozes 1,5-bifosfāta molekulai neprasa enerģijas patēriņu.

Savukārt tālākā ribulozes 1,5-bifosfāta molekulu atjaunošana prasa gan ATF enerģiju, gan NADPH reducēšanu. Ķīmisko reakciju ciklu, sākot ar CO₂ fiksāciju un beidzot ar ribulozes 1,5-bifosfāta atjaunošanu, sauc par **Kalvina ciklu** (87. attēls).

Kalvina cikla summārais vienādojums ir sekojošs:



Šajā reakcijā trīs ribulozes 1,5-bifosfāta molekulas piesaista 3 CO₂ molekulas un izveidojas sešas 3-fosfoglicerāta molekulas. Tālākajās reakcijās tiek pakāpeniski atjaunotas trīs ribulozes 1,5-bifosfāta molekulas un izveidojas 2 glicerāldehīda 3-fosfāta molekulas. Vienas CO₂ molekulas pārvēršana prasa trīs ATF molekulas un divas NADPH molekulas.

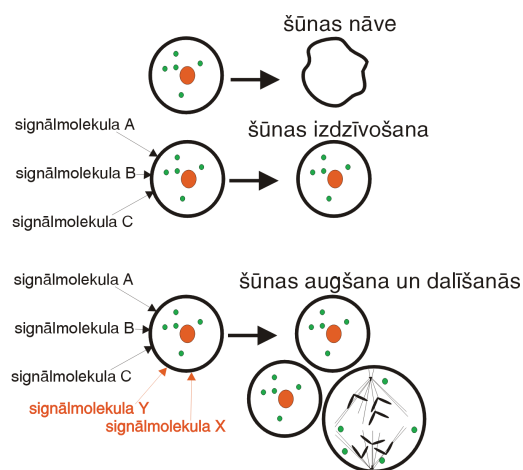
Lielākā daļa no glicerāldehīda 3-fosfāta molekulām tiek eksportētas no hloroplasta citoplazmā, izmantojot specifisku translokatoru. Tur tās parasti tiek pārvērstas par galveno fotosintezējošo šūnu eksporta produktu - saharozi. Tomēr daļa no glicerāldehīda 3-fosfāta molekulām var palikt hloroplastos un pārveidoties par cieti taukskābēm vai aminoskābēm, kas vēlāk atkal var veidot mazmolekulārus savienojumus un nokļūt citoplazmā. Ciete uzkrājas cietes granulās. Uzkrājumu veidošanās hloroplastos notiek tādēļ, ka oglekļa fiksācijas reakcijas parasti notiek ātrāk nekā glicerāldehīda 3-fosfāta eksports un pārveidošanās par saharozi. Cietes uzkrāšanās parasti notiek dienā, bet cietes sadalīšanās un eksports notiek naktī. Protams, atkarībā no vides apstākļiem, šeit var būt lielas atšķirības.

Fotoelpošana

Fotosintēzes procesā ribulozes 1,5-bifosfāts var pievienot arī skābekli. Tad hloroplastos izveidojas fosfoglikolāta molekulas. Stromas enzīmi to defosforilē un pārvērš par glikolātu. Glikolāts tiek transportēts ārā no hloroplastiem. Tas iekļūst peroksisomās un tur to pārvērš par glioksilātu. Glioksilātu tālāk var pārvērst par aminoskābi glicīnu, kuru tālāk transportē uz mitohondrijiem un pārvērš par serīnu. Šajā procesā izdalās CO₂. Dažos augos fotorespirācijā aiziet pat 50% no gaismas enerģijas.

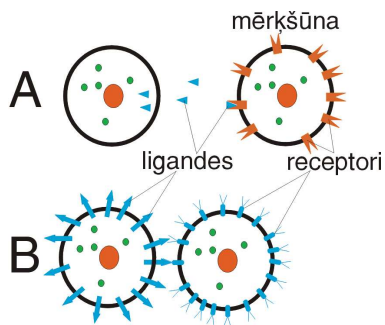
STARPŠŪNU UN IEKŠŠŪNAS SIGNĀLU SISTĒMA

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 (88. attēls). Minimālais skaits šo vielu nodrošina šūnas izdzīvošanu. Savukārt, lai šūna varētu augt un vairoties, ir nepieciešams daudz lielāks skaits šādu ķīmisko vielu. Šādas signālmolekulas apmainās arī starp lielākajām šūnas organelām – kodolu, mitohondrijiem, hloroplastiem u.c.

88. attēls. Signālmolekulu daudzuma ietekme uz šūnu dzīvības procesiem.

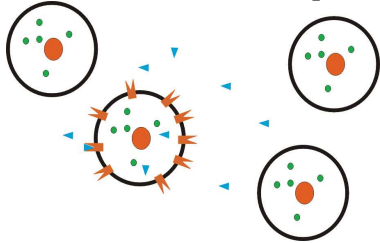


89. attēls. Signālu saņemšanas veidi.

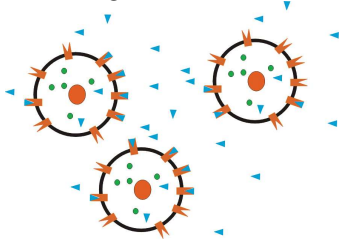
Šūnu, kas spēj uztvert signālmolekulu, sauc par **mērķšūnu**. Signālmolekulu sauc par **ligandi** (89. attēls). Mērķšūnas membrānās olbaltumvielu, kas piesaista ligandi, sauc par **receptoru**. Šūnas apmaiņu ar signāliem var realizēt divos veidos. Vienā gadījumā šūna sekretē signālmolekulu. Tā var pārvietoties 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.

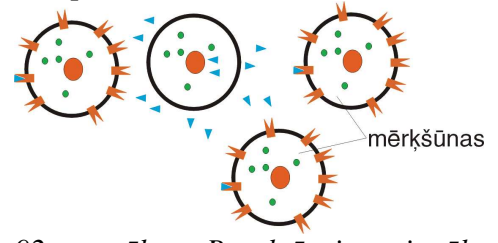
Apokrīnās signālu sistēmas gadījumā šūna uztver savus vai cieši radniecīgu šūnu signālus (90. un 91. attēls). **Parakrīnās** signālu sistēmas gadījumā mērķšūnas ir cits šūnu tips (92. attēls). Mērķšūnas atrodas kaimiņos sekretējošajai. **Endokrīnās** sistēmas gadījumā asinīs nokļūst signālmolekulas (hormoni), 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.



90. attēls. Apokrīnais signālu nodošanas mehānisms. Viena šūna uztver pašas sekretētās signālmolekulas.

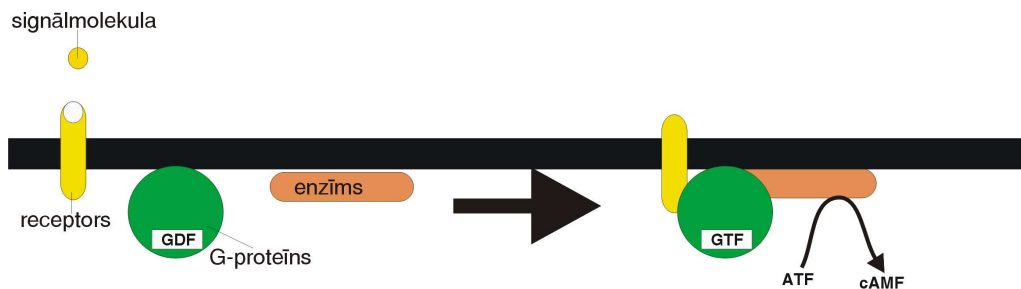


91. attēls. Apokrīnais signālu nodošanas mehānisms. Radniecīgu šūnu grupa sekretē un uztver signālmolekulas.

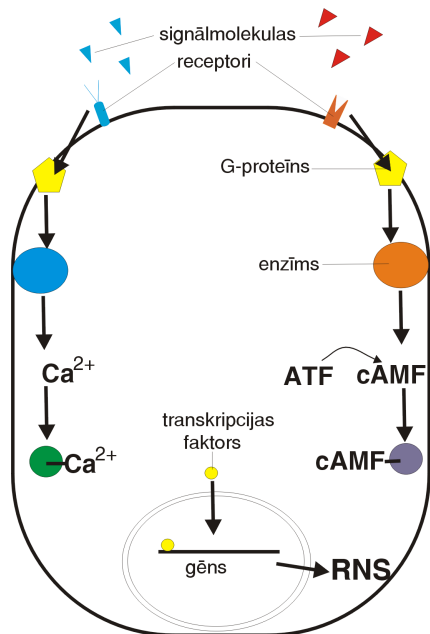


92. attēls. Parakrīnais signālu nodošanas mehānisms.

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 (93. attēls).



93. attēls. Signāla pārnese, izmantojot G-proteīnus. **Vienkāršošanas nolūkos process attēlots nepilnīgi!**



94. attēls. Signālu pārnese kaskādes.

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 “mesendžieriem” (sekundārajām signālmolekulām).

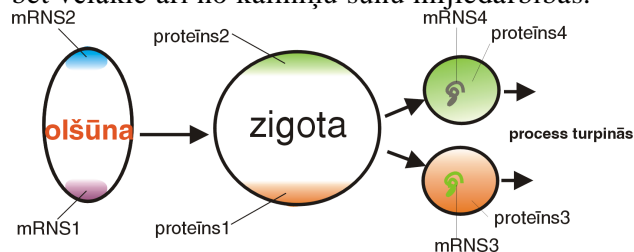
Šūnu atbilde uz signāliem ir ļoti daudzveidīga. Tas ir izskaidrojams ar lielo signālmolekulu skaitu un signāla stiprumu (piesaistīto molekulu skaitu). Atbilde izpaužas kā signāla pārraides kaskāde šūnas iekšienē.

Šūna var reaģēt uz signāliem vairākos veidos: atvērt jonu kanālus, aktivēt noteiktus enzīmus, aktivēt citus sekundāros „mesendžerus”, izmainīt gēnu transkripciju (94. attēls).

Ca²⁺ 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 DIFERENCIĀCIJA UN NOVECOŠANA

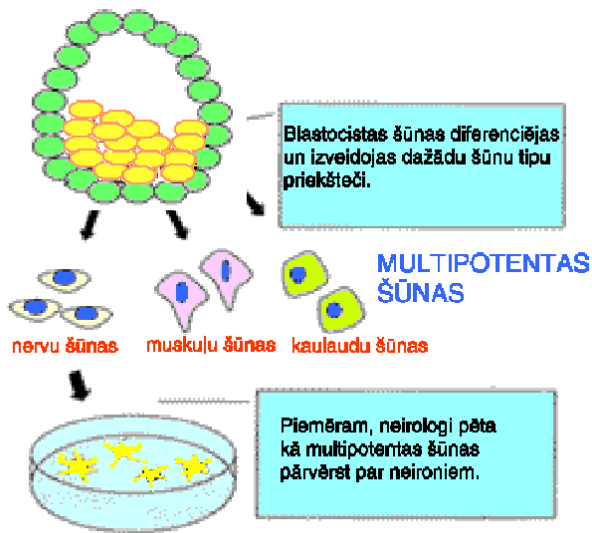
Šūnu augšana ir neatgriezeniska šūnas izmēru palielināšanās. Šūnas var palielināties osmotisko īpašību dēļ, taču augšanas gadījumā palielināšanās ir saistīta ar iekššūnas sintētiskiem procesiem. Šūnas izmērus kontrolē šūnu signālsistēma un telpas lielums starp kaimiņu šūnām. Šūnas augšanai pēc mitozes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



95. attēls. mRNS novietojuma loma šūnu diferenciācijā.

Katra šūna satur vienādus gēnus, bet transkribēto gēnu veidi un daudzums ir atkarīgs no sākotnējās vietas zigotas citoplazmā (95. attēls). 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 veidošanos. Šajā fāzē šūnas organizējas slāņos.

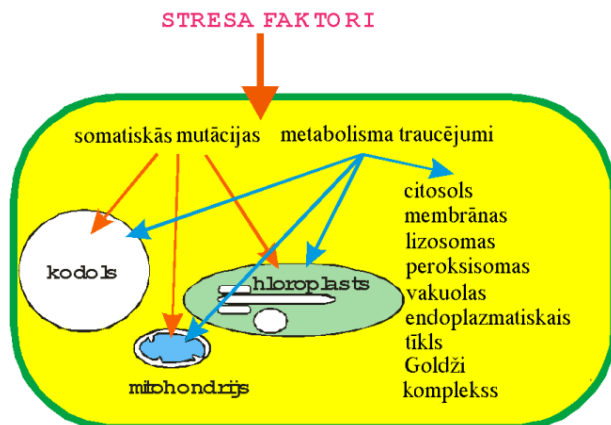
Formas veidošanas procesā parādās organisma *priekšgals* un *aizmugure* (posteriorā un anteriorā puse), *vēderpuse* un *mugurpuse* (dorsālā un ventrālā), labā un kreisā puse.



96. attēls. Cilmsūnas un to diferenciācija.

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. Diferenciācijas etapā embrija šūnas diferenciējas, t.i., veido daudzšūnu struktūras un iekššūnas struktūras, kas ir tipiskas pieaugušam organismam. Veidojas neironi, muskuļu šūnas, asins šūnas u.c. (96. attēls). 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



97. attēls. Stresa faktori un šūnas nāve.

Visām šūnām var iestāties nāve. Tas notiek **ievainojuma rezultātā** vai **pašnāvības** rezultātā. Šūnu ievainojumus izraisa mehāniski bojājumi un toksiski ķīmiski savienojumi (97. attēls). Šūnā tie izsauc izmaiņu kaskādi: šūnas un organelas 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.

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, vienšūņi un sēnes.

Programmēta šūnas nāve.

Mehāniski bojājumi.

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 aktīna mikrofilamentu palīdzību pārvietojas uz bojāto vietu. Liela bojājuma gadījumā notiek nekroze.

Fizikālie un ķīmiskie stresa faktori plazmatiskajā membrānā un organelu 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.).

Oksidatīvais stress izraisa Ca^{2+} ieplūšanu citoplazmā. Ca^{2+} koncentrācijas pieaugums izraisa nekrozi, jo:

aktivizē Ca^{2+} atkarīgās fosfolipāzes, kas noārda membrānu lipīdus;
aktivizē Ca^{2+} atkarīgās proteāzes, kas noārda citoplazmas olbaltumvielas;
aktivizē Ca^{2+} atkarīgās endonukleāzes, kas noārda DNS un RNS;
noārda citoskeletu.

Tāpēc dzīvnieku šūnas fragmentējas, bet augos plīst vakuola, noārdās citoplazma un saglabājas tikai šūnu sieniņas.

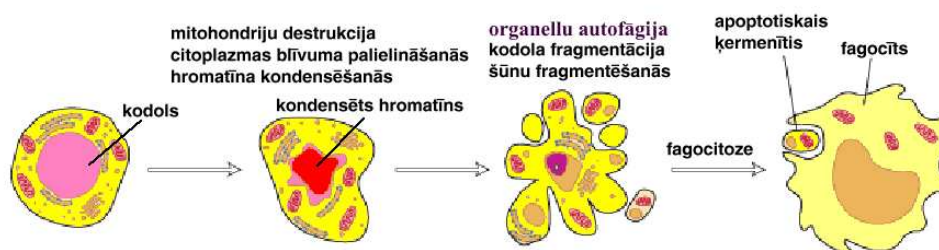
Skābekļa trūkums (hipoksija) pavājina ATF sintēzi mitohondrijos. ATF trūkuma dēļ pavājinās aktīvais transports caur membrānām. Aktivizējas glikolīze, pH citoplazmā pazeminās. Mainās attiecība starp kataboliskajām un anaboliskajām reakcijām. Tas noved pie membrānu bojājumiem un Ca^{2+} ieplūšanas citoplazmā.

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. Šūnas, kuras ir ierosinātas izdarīt pašnāvību, izstiepjas. To mitohondriji sadalās, izdalot citohromu. Ārpusē šūnai veidojas burbuļveida izaugumi. Kodola DNS un kodols fragmentējas, veidojas mikrokodoli. Membrānu iekšienē novietotais fosfolipīds – fosfatidilserīns – tiek pavērsts pret membrānas ārpusi. Bojātās šūnas pievienojas fagocitāro šūnu, piemēram, makrofāgu, membrānu receptoriem, un fagocitozes ceļā šūnu fragmenti tiek sadalīti fagocītu lizosomās (98. attēls).

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

Kāpēc šūnām iestājas programmēta nāve? To nosaka bioloģiskais pulkstenis līdzīgi kā mitozes iestāšanās. Tā notiek, piemēram, kurkuļa astes atdalīšanās gadījumā. Līdzīgi embrionālās attīstības gaitā notiek arī cilvēku audu atmiršana, ādas epitēlija šūnu atmiršana, vai pārpalikušo šūnu atmiršanu pēc sinapšu veidošanās starp smadzeņu neironu šūnām.

Programmētu šūnas nāvi var izraisīt arī bojātu šūnu parādīšanās. Apoptoze bieži notiek ar vīrusu inficētās šūnās. Pie tām tuvumā esošās T limfocītu šūnas nosūta signālmolekulas, kas izraisa apoptozi.



98. attēls. Šūnu novecošanas etapi.