ОРГАНЕЛЛЫ ДВИЖЕНИЯ

РЕСНИЧКИ

Реснички — органеллы, представляющие собой тонкие (диаметром 0,1-0,6 мкм) волосковидные структуры на поверхности эукариотических клеток. Длина их может составлять от 3-15 мкм до 2 мм (реснички гребных пластинок гребневиков). Могут быть как подвижны, так и нет: в этом случае играют роль рецепторов. Характерны для инфузорий. У многих беспозвоночных животных ими покрыта вся поверхность тела (ресничные черви, личинки кишечнополостных и губок) или отдельные его участки (например, жабры у полихет и двустворчатых моллюсков, подошва ноги у брюхоногих моллюсков). У коловраток из специализированных ресничек состоит коловращательный аппарат. У многих беспозвоночных (кишечнополостные, гребневики, турбеллярии и др.) реснички также имеются на клетках кишечного эпителия. У позвоночных (в том числе человека) клетки с подвижными ресничками также есть во многих органах. У человека ресничным эпителием выстланы дыхательные пути, евстахиевы трубы, семявыносящие канальцы, желудочки мозга и спинномозговой (центральный) канал. Видоизмененные реснички служат световоспринимающим аппаратом фоторецепторов сетчатки глаза и воспринимающим запахи аппаратом хеморецепторов обонятельного эпителия.
Реснички в разрезе.Снаружи покрыты мембраной, являющейся продолжением плазмалеммы — ЦПМ. В центре проходит две полные (состоящие из 13 протофиламентов) микротрубочки, на периферии — девять пар микротрубочек, из которых в каждой паре одна полная, а вторая неполная (состоит из 11 протофиламентов). У основания находится базальное тело (кинетосома), имеющее в поперечном разрезе ту же структуру, что и половинка центриоли, то есть состоящее из девяти троек микротрубочек.Биение ресничек осуществляется маятникообразно, за счет чего клетка движется (инфузория-туфелька)
К каждой полной микротрубочке периферических пар (дублетов) вдоль всей ее длины присоединены «ручки» из двигательного белка динеина. При гидролизе АТФ головки динеина «шагают» по микротрубочке соседнего дублета. Если бы микротрубочки не были закреплены на кинетосоме, это вызвало бы скольжение дублетов друг относительно друга. Такое скольжение наблюдается в эксперименте на ресничках, обработанных трипсином (длина аксонемы при добавлении АТФ увеличивается в результате в 9 раз). В интактной ресничке происходит изгибание дублетов и, в результате, всей реснички. Как правило, реснички совершают удары в одной плоскости. У инфузорий прямой удар (продвигающий клетку вперед) ресничка совершает в выпрямленном состоянии, а возвратный — в изогнутом. Как регулируется согласованное изгибание разных дублетов, видимо, неизвестно. При деполяризации мембраны и поступлении внутрь клетки ионов кальция у инфузорий направление прямого удара может меняться на противоположное.

ЖГУТИКИ

Жгутик — поверхностная структура, присутствующая у многих прокариотических и эукариотических клеток и служащая для их движения в жидкой среде или по поверхности твёрдых сред. Жгутики прокариот и эукариот резко различаются: бактериальный жгутик имеет толщину 10—20 нм и длину 3—15 мкм, он пассивно вращается расположенным в мембране мотором; жгутики же эукариот толщиной до 200 нм и длиной до 200 мкм, они могут самостоятельно изгибаться по всей длине. У эукариот часто также присутствуют реснички, идентичные по своему строению жгутику, но более короткие (до 10 мкм).
Жгутики бактерий состоят из трёх субструктур:

- Филамент (фибрилла, пропеллер) — полая белковая нить толщиной 10—20 нм и длиной 3—15 мкм, состоящая из флагеллина, субъединицы которого уложены по спирали. Полость внутри используется при синтезе жгутика — он происходит в направлении от ЦПМ. По полости к собираемому в настоящий момент участку переносятся субъединицы флагеллина.
- Крюк — более толстое, чем филамент (20—45 нм), белковое (не флагеллиновое) образование.
- Базальное тело (трансмембранный мотор)

Базальное тело и механизм его работы

Базальное тело представляет собой систему колец, находящихся в ЦПМ и клеточной стенке бактерий. Два внутренних кольца — M и S-кольца (сейчас чаще рассматриваются как единое MS-кольцо) — являются обязательными элементами, причём M-кольцо находится в ЦПМ, а S — в периплазме грамотрицательных и пептидогликановом слое грамположительных бактерий. Ещё два кольца — P и L — есть только у грамотрицательных бактерий, они расположены в пептидогликановом слое и наружной мембране соответственно, неподвижны и лишь направляют стержень ротора мотора. Вокруг MS-кольца расположены статоры — белковые комплексы MotA4/MotB4 представляющие собой протонный канал (их может быть от 8 до 16).

Точный механизм работы базального тела не известен. Большинство исследователей полагает что поступление протона из периплазмы или внешней среды в MotA4/MotB4 комплекс вызывает конформационные изменения белков, благодаря электростатическому взаимодействию или прямому контакту это изменение приводит к повороту MS-кольца, а его дальнейшее движение возвращает исходную конформацию комплексу и выталкивает протон в цитозоль. У Escherichia coli для одного оборота жгутика требуется перемещение около 1000 протонов. Показано, что жгутик может работать даже у пустых клеточных оболочек при условии что внешний pH ниже внутреннего.

Таким образом, базальное тело преобразует химическую энергию в работу, вращаясь за счёт градиента концентрации протонов или, в редких случаях, ионов натрия (некоторые морские бактерии рода Vibrio, алкалофильные Bacillus, Acetobacterium woodii), это вращение осуществляется со скоростью до 100 об/сек, причём его направление может изменяться менее чем за 0,1 сек.

Механизм движения клетки

Вращение мотора вызывает пассивное вращение филамента. Более массивная клетка начинает вращаться примерно со скоростью 1/3 от скорости жгутика и в обратном направлении, а также приобретает поступательное движение.

Подавляющее большинство наделённых жгутиком бактерий имеют палочковидную форму. Из гидродинамических расчётов следует, что для наиболее эффективного движения отношение длины клетки к ширине должно составлять 3,7. Движение кокков крайне неэффективно, поэтому они чаще всего неподвижны.

У ряда бактерий мотор и жгутик могут вращаться только в одном направлении, переориентация происходит при остановке за счёт броуновского движения. Бактерии-перитрихи собирают при движении все свои жгутики (каждый из которых вращается против часовой стрелки) в один пучок. Для совершения кувырка они либо меняют направление вращения, либо изменяют его скорость, из-за чего пучок распадается. При полярном расположении жгутиков один из них может служить и толкающим, и тянущим приспособлением в зависимости от направления вращения.

Скорости движения бактерий варьируют от 20 мкм/с у некоторых Bacillus до 200 мкм/с у Vibrio.

Особенности жгутиков архей

В результате секвенирования геномов архей не удалось выявить какой-либо гомологии генов, ответственных за биогенез жгутиков архей и бактерий. Вместо флагеллина, неустойчивого в среде с повышенной кислотностью, в жгутиках архебактерий этот белок заменён гликопротеинами. Архебактериальный жгутик тоньше и не имеет центрального полого канала, поэтому, по всей видимости, его синтез происходит по принципиально иному механизму у поверхности клетки.

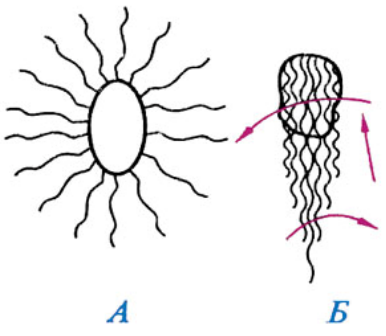
Синтез жгутика

Процесс синтеза жгутика эубактерий (Caulobacter sp.) запускается экспрессией гена ctrA. Продуктом этого гена является белок CtrA. Синтез Ctr A происходит сразу после перехода клетки из G0-фазы в S-фазу. Обычно участок ДНК, содержащий ген ctrA, метилирован. Синтезу белка CtrA предшествует деметилирование ДНК, которая затем реплицируется. После этого происходит синтез CtrA и его фосфорилирование киназами. Ген ctrA имеет два промотора: P1 и P2. С первого промотора осуществляется ингибирование синтеза CtrA. Со второго промотора осуществляется стимулирование синтеза CtrA. Следует отметить, что белок CtrA найден не у всех эубактерий, и механизм синтеза жгутика не универсален.

Жгутики эукариот

Жгутики эукариот имеют толщину до 200 нм и длину до 200 мкм. Они окружены выступами цитоплазматической мембраны и содержат 9 пар микротрубочек, выстроенных вокруг двух не объединённых в пару микротрубочек (структура 9+2). Эти микротрубочки скользят друг относительно друга с использованием энергии АТФ, поэтому изгиб эукариотического жгутика может осуществляться в любой его части.

В расшифровке **механизма движения** прокариот, имеющих жгутики достигнуты большие успехи. Если в клетке много жгутиков, все они при движении собираются в пучок, вращаясь в одном направлении

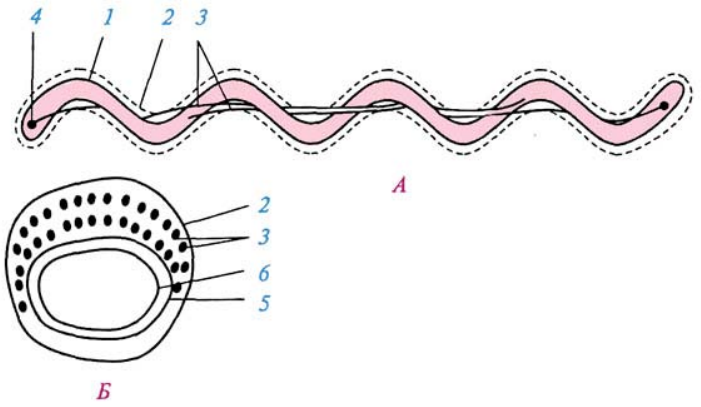


Клетка Salmonella typhimurium в состоянии покоя (А) и при движении (Б).
Стрелками показано направление вращения и движения клетки.

Вращение жгутиков передается клетке, начинающей вращаться в противоположном направлении, и обеспечивает эффективное движение (плавание) в жидкой среде и более медленное перемещение по поверхности твердых сред.

Для работы двигательного аппарата прокариот необходима энергия. Установлено, что движение жгутиковых прокариот обеспечивается энергией трансмембранного электрохимического потенциала (дельта мю H+), причем обе его составляющие - электрическая (дельта Пси) и концентрационная (дельта pH) - поддерживают движение. Скорость вращения жгутиков прямо зависит от величины мембранного потенциала. Таким образом, прокариотная клетка обладает механизмом, позволяющим превращать электрохимическую форму энергии непосредственно в механическую. Молекулярное устройство, обеспечивающее это превращение, к настоящему времени не выяснено, но можно полагать, что оно должно быть весьма эффективным, так как, по проведенным расчетам, энергия, расходуемая на движение, составляет десятые доли процента от общего количества энергетических потребностей клетки.

Необычная локализация структур, ответственных за движение, описана у спирохет



Клетка спирохеты в продольном (А) и поперечном (Б) разрезе.
На рис. А изображена клетка, содержащая по одной аксиальной фибрилле у каждого конца; на рис.
Б - поперечный разрез, прошедший через среднюю часть клетки, где показаны два пересекающихся пучка, состоящих из множества аксиальных фибрилл: 1 - протоплазматический цилиндр; 2 - наружный чехол; 3 - аксиальные фибриллы; 4 - место прикрепления аксиальных фибрилл; 5 - пептидогликановый слой клеточной стенки; 6 – цитоплазматическая мембрана.

Трехслойная структура, окружающая клетку и называемая наружным чехлом спирохет , аналогична наружной мембране клеточной стенки грамотрицательных бактерий . Этот чехол окружает так называемый протоплазматический цилиндр , состоящий из пептидогликанового слоя клеточной стенки, ЦПМ и цитоплазматического содержимого. Протоплазматический цилиндр обвивается пучком нитчатых структур - аксиальных фибрилл. Число их колеблется от 2 до 100. Один конец каждой аксиальной фибриллы прикреплен вблизи полюса протоплазматического цилиндра, другой - свободный. Клетка содержит по два набора фибрилл, прикрепленных субполярно у каждого клеточного конца. Так как каждая аксиальная фибрилла тянется почти вдоль всей длины клетки, пучки фибрилл, прикрепленных у разных полюсов, в центральной части перекрываются.

Изучение строения и химического состава аксиальных фибрилл спирохет обнаружило их близкое сходство с бактериальными жгутиками . Отличие заключается в том, что аксиальные фибриллы спирохет - внутриклеточные структуры, но обеспечивают движение как в жидкой среде, так и по твердому субстрату. Движение спирохет осуществляется за счет вращения фибрилл в периплазматическом пространстве между пептидогликановым слоем и наружной мембраной клеточной стенки, вызывающего эластичную волну на поверхности клеточной стенки.

Спирохеты совершают движения трех типов: быстро вращаются вокруг длинной оси спирали, способны к изгибанию клеток и осуществляют передвижение по винтовому или волнообразному пути. Для спирохет (так же как для типичных жгутиковых бактерий) показано, что движение обеспечивается энергией в форме дельта мю Н+.

Присущая спирохетам локализация двигательного аппарата интересна тем, что позволяет сделать вывод о возможности его работы в условиях нахождения в "закрытом" клеточными структурами состоянии. Это может служить ключом к пониманию еще одного вида движения, присущего части прокариот, - скольжения. Последнее определяют как способность организма передвигаться по твердому или полужидкому субстрату без помощи наружных локомоторных структур - жгутиков .

Способность к скольжению обнаружена у разных групп прокариот, как одноклеточных, так и многоклеточных, имеющих нитчатое строение: некоторых микоплазм , миксобактерий , цитофаг , нитчатых серобактерий , цианобактерий и др. Скорость этого типа движения невелика: 2-11 мкм/с.

Общим для всех скользящих организмов является способность к выделению слизи. Кроме того, у ряда скользящих форм в составе клеточной стенки между пептидогликановым слоем и наружной мембраной обнаружен тонкий слой, состоящий из белковых фибрилл. Например, у нитчатой цианобактерий Oscillatoria к наружной поверхности пептидогликанового слоя примыкают параллельные ряды фибрилл диаметром 5-7 нм; на 1 кв. мкм поверхности приходится до 55 таких фибрилл. У нитчатых цианобактерий фибриллы формируют единую систему, непрерывно в виде спирали обволакивающую весь трихом (нить) . Скольжение нитчатых форм сопровождается и одновременным их вращением, так что любая точка на поверхности трихома описывает при движении спираль. Направление вращения является видоспецифическим признаком и коррелирует с направлением хода спирали белковых фибрилл.

Механизм скользящего движения не ясен. Согласно гипотезе реактивного движения оно обусловлено выделением слизи через многочисленные слизевые поры в клеточной стенке, в результате чего клетка отталкивается от субстрата в направлении, противоположном направлению выделения слизи. Однако анализ этой модели привел к заключению, что для обеспечения скольжения по "реактивному" механизму клетке необходимо в течение 1 с выделять такой объем слизи, который во много раз превосходит ее цитоплазматическое содержимое.

По другой гипотезе, получившей распространение в последние годы, скользящее движение связано с особенностями строения клеточной стенки подвижных безжгутиковых форм - наличием белкового слоя, состоящего из упорядоченно расположенных фибрилл, аналогичных нитям жгутиков, с той разницей, что находятся фибриллы "внутри" клеточной стенки. У некоторых скользящих бактерий описаны структуры, весьма напоминающие базальные тела жгутиковых форм. Вращательное движение фибрилл, "запускаемое" этими структурами, приводит к появлению на поверхности клетки так называемой бегущей волны, т.е. движущихся микроскопических выпуклостей клеточной стенки, в результате чего клетка отталкивается от твердого или вязкого субстрата. На скольжение расходуется около 5% энергии от общего объема клеточных энергетических затрат. Скользящее движение в разных группах бактерий обеспечивается энергией в форме АТФ или дельта мю Н+.

Необходимость для скольжения слизи пока не ясна. Скольжение может происходить в среде подходящей консистенции без какого-либо выделения слизи. Более того, выделение

больших количеств слизи, как правило, затрудняет движение клетки и приводит к потере ею подвижности. Согласно гипотезе "бегущей волны" выделение слизи не является абсолютно необходимым для скольжения, но облегчает в определенных условиях отталкивание клетки от субстрата.

Подвижные бактерии активно перемещаются в направлении, определяемом теми или иными внешними факторами. Такие направленные перемещения бактерий называют таксисами . В зависимости от фактора различают хемотаксис (частный случай - аэротаксис), фототаксис , магнитотаксис, термотаксис и вискозитаксис.

Наибольшее внимание привлекает изучение хемотаксиса, т. е. движения в определенном направлении относительно источника химического вещества. Для каждого организма все химические вещества в этом плане могут быть разделены на две группы: инертные и вызывающие таксисы (эффекторы). Среди последних выделяют аттрактанты (вещества, привлекающие бактерий) и репелленты (вещества, отпугивающие бактерий). Аттрактантами могут быть сахара, аминокислоты, витамины, нуклеотиды и другие химические молекулы; репеллентами - некоторые аминокислоты, спирты, фенолы, неорганические ионы. Аттрактантом для аэробных прокариот и репеллентом для анаэробных прокариот является молекулярный кислород. Аттрактанты часто представлены пищевыми субстратами, хотя не все вещества, необходимые для организма, выступают в качестве аттрактантов. Также не все ядовитые вещества служат репеллентами и не все репелленты вредны.

Фототаксис, т.е. движение к свету или от него, свойствен прежде всего фототрофным бактериям.

Способность перемещаться по силовым линиям магнитного поля Земли или магнита - магнитотаксис - обнаружен у разных бактерий, обитающих в пресной и морской воде. В клетках этих бактерий найдены непрозрачные частицы определенной геометрической формы - магнитосомы, заполненные железом в форме магнетита (Fe_3O_4) и выполняющие функцию магнитной стрелки. На долю магнетита может приходиться до 4% сухого вещества бактерий. В северном полушарии такие магниточувствительные бактерии плывут в направлении северного полюса Земли, в южном - в направлении южного.

У ряда бактерий обнаружен вискозитаксис - способность реагировать на изменение вязкости раствора и перемещаться в направлении ее увеличения или уменьшения.

За чувствительность бактерий к градиентам определенных факторов ответственны специфические рецепторы. Изучение хемотаксиса у Escherichia coli позволило обнаружить свыше 30 различных хеморецепторов, представляющих собой белки, синтезируемые независимо от присутствия индуктора или только в результате индукции. Рецептор реагирует на эффектор и передает сигнал по определенному пути, конкретный механизм которого неизвестен, на "мотор" жгутика. У бактерий с перитрихиальным жгутикованием выявлены два вида двигательного поведения: прямолинейное движение и кувыркание, т.е. периодические и случайные изменения направления движения. Если бактерия перемещается в сторону оптимальной концентрации аттрактанта , ее прямолинейное движение, ориентированное по отношению к химическому веществу, становится более длительным, а частота кувырканий более низкой, что позволяет ей в конечном итоге перемещаться в нужном направлении.