

х.х.х. Моторные белки

Краткое содержание

Главное

Основной текст

1. Общая характеристика молекулярных моторов
2. Отдельные молекулярные белковые моторы
 - 2.1. Моторы, связанные с цитоскелетом
 - 2.1.1 кинезины и внутриклеточный транспорт
 - 2.1.1.1 почему эукариотам необходим внутриклеточный транспорт?
 - 2.1.1.2 структура и работа кинезина
 - 2.1.2 миозин и сокращение скелетной мышцы
 - структура и работа миозина в мышцах
 - строение поперечнополосатой мышцы
 - последовательность событий при сокращении поперечнополосатого волокна
 - 2.1.3 динеины и биение эукариотических жгутиков
 - строение эукариотического жгутика
 - структура и работа динеина
 - 2.2. Вращающиеся моторы:
 - мотор бактериального жгутика
 - моторы АТФ-синтазы

Задачи

Ответы

Иллюстрации – панель 1, панель 2.....

Главное

1. Белковые моторы – это белки или комплексы белков, преобразующие химическую энергию АТФ или энергию трансмембранных ионных градиентов в энергию механического движения
2. Работа белковых моторов приводит к появлению движения, важнейшего свойства живого. Внутриклеточный транспорт клеточных органоидов, лизосом, митохондрий, хлоропластов, расхождение хромосом во время деления клетки, направленные токи цитоплазмы в растительных клетках, транспорт ДНК в бактериальную клетку, биение жгутиков сперматозоидов и ресничек инфузорий, вращение жгутиков бактерий, ползание амёбы и сокращение мышечных клеток животных – вот неполный перечень проявлений работы белковых моторов.
3. Основные группы моторных белков, связанных с движением,
 - а. моторные белки, движущиеся по элементам цитоскелета, – кинезин, динеин, миозин;
 - б. вращающиеся моторы, встроенные в мембраны – моторы бактериальных жгутиков
4. Важнейшие для жизни на Земле ферменты АТФ-синтаза митохондрий и АТФ-синтаза хлоропластов представляют собой вращающиеся белковые моторы, встроенные в мембраны. Энергия трансмембранного градиента по протону заставляет эти моторы вращаться, а затем механическая энергия вращения используется для образования АТФ из АДФ и фосфата.

1. Белковые моторы, общая характеристика

Способность к движению – важнейшее свойство живого. И эта способность – следствие работы моторных белков, преобразующих химическую энергию в энергию механического движения.

Белковые моторы могут состоять из одной полипептидной цепи, но чаще это сложно устроенные белковые комплексы. Некоторые комплексы настолько сложны, что вполне заслуживают названия молекулярных машин, см. [рис.](#), панель №1 ?

Автомобили также используют химическую энергию, они движутся за счет энергии, выделяющейся при сгорании топлива. В отличие от автомобильных моторов молекулярные моторы работают при постоянной температуре. Но главным отличием молекулярных моторов является их размеры. С одной стороны, это большие молекулы, движение частей таких молекул можно описывать как механическое движение деталей автомобильного мотора. С другой стороны, молекулярные моторы настолько малы, что в их работе участвует хаотическое броуновское движение атомов и групп атомов ^[1,17].

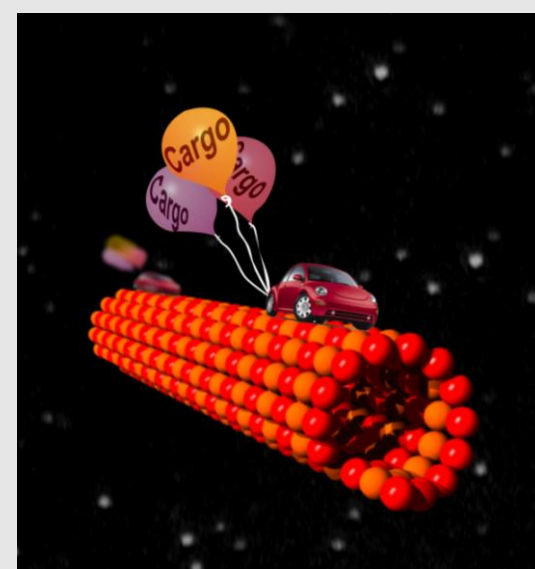
Молекулярные моторы – очень эффективные машины, их КПД существенно выше КПД любой машины, созданной человеком ^[2]

Можно выделить две группы белковых моторов в зависимости от источника энергии и типа движения белка..

Первую группу моторов можно назвать «шагающими АТФ-азами». К ней относятся белковые машины, которые способны использовать химическую энергию молекул АТФ для механического передвижения по линейным направляющим структурам, как трамвай использует электрическую энергию для движения по рельсам. Направляющими рельсами для моторных белков могут служить элементы цитоскелета (микротрубочки или микрофиламенты), либо такие линейные полимеры как нуклеиновые кислоты. ^[2] Соответственно можно выделить две подгруппы «шагающих АТФ-аз» ^[2].

А. Моторные белки, связанные с цитоскелетом – миозины, кинезины, динеины .

В эукариотической клетке одновременно работают десятки разных белковых моторов, движущихся либо по микротрубочкам (кинезины и динеины), либо по актиновым волокнам (миозины). Они различаются по направлению движения вдоль волокна и по тому, какой груз



Источник рисунка - [Vale Lab web](#)

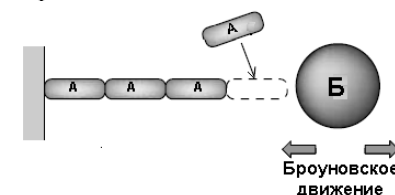
- Белковые моторы можно рассматривать как броуновские моторы, т.е. моторы, использующие хаотическое тепловое движение для создания направленного движения

Рассмотрим такой пример

Молекулы белка актина (А на рис.) способны собираться в актиновые волокна. Волокно может расти в длину за счет присоединения новых молекул актина. Этот процесс требует энергии АТФ.

Допустим, есть актиновое волокно, которое с одной своей стороны прикреплено к другому элементу цитоскелета, а с другой стороны оно упирется в белок Б (см. рис ниже). Белок Б не позволяет расти волокну. Но рано или поздно молекула Б за счет тепловых флуктуаций отодвинется настолько, что к актиновому волокну сможет присоединиться следующий мономер. После нескольких повторений, будет потрачено некоторое количество АТФ, а молекула Б сдвинется на заметное расстояние.

Такой механизм был предложен для объяснения появления различных выпячиваний на поверхности клетки, например, псевдоподий. Такого рода моторы называют моторами полимеризации.



Пример и идея рисунка из работы [1]

они тянут.

Многие везут на себе мембранные пузырьки-везикулы, нагруженные разными веществами, необходимыми в разных частях клетки. Другие тащат целые органоиды, например, перетаскивают митохондрии в более подходящее для них место. Третьи тянут за собой волокна или трубочки цитоскелета.

Моторные белки эукариотических клеток, связанные с цитоскелетом, обеспечивают внутриклеточный транспорт (кинезин, динеин, миозин), движение жгутиков и ресничек (динеин), сокращение мышечных клеток (миозин), построение веретена деления (кинезин, динеин).

В. Моторные белки, работающие с ДНК или РНК.

К этой подгруппе моторов относят ферменты, ползущие по молекуле ДНК во время репликации и транскрипции (полимеразы), раскручивающие и расплетающие ДНК (геликазы), белки, протягивающие ДНК через мембрану бактерий, подробнее см. Х.Х.Х.,...Протягивание м-РНК через рибосому также результат работы белкового мотора.

Вторая группа моторов – это замечательные вращающиеся электромоторы, встроенные в мембраны.

Таким мотором является мотор бактериального жгутика, а также мембранная часть АТФ-синтаз бактерий, хлоропластов и митохондрий. Последние являются важнейшими для жизни на Земле белковыми машинами, поставляющими основное количество АТФ в живые клетки.

Эти моторы можно назвать электромоторами, потому что они используют энергию трансмембранных ионных градиентов•• для вращения своих роторов в мембране. Вращение же ротора механически преобразуется во вращение жгутика у бактерий или приводит к изменению в конформации каталитической части АТФ-синтаз, что в свою очередь приводит к катализу образования АТФ из АДФ и фосфата, подробнее см. ниже.

-«-

Существуют и другие группы белковых моторов.

Например, есть пока малоизученные так называемые «**моторы полимеризации**»^[3]. Полимеризация актина в актиновые нити – причина появления псевдоподий у амёбы. При определенных условиях и наличии АТФ в передней части клетки из небольших глобул актина собираются много достаточно длинных актиновых волокон. Волокна давят на клеточную мембрану, что и приводит к выпячиванию.

Белковыми моторами называют также некоторые белки-транспортёры (см. Х.Х.Х.) и некоторые ферменты.

Престин – очень интересный белок волосковых клеток внутреннего уха млекопитающих. Волосковые клетки воспринимают механические колебания и отвечают на них изменением потенциала на своей мембране. Но звуковой сигнал очень слаб, и часть волосковых клеток умеют его усиливать, для этого они меняют свою форму в такт звуковым колебаниям•••. Вот в этом изменении формы волосковых клеток и участвует, по-видимому, престин. Этот уникальный мотор, встроенный в мембрану, изменяет свои размеры за счет энергии электрического потенциала на мембране клетки.

2. Отдельные молекулярные белковые моторы

2.1. Моторные белки, связанные с цитоскелетом

2.1.1 Кинезины и внутриклеточный транспорт

2.1.1.1 Почему эукариотической клетке необходим внутриклеточный транспорт ?

Клетки эукариот имеют достаточно крупные размеры, от десятков микрон до десятков сантиметров. В таких клетках простая диффузия не обеспечивает быстрое распространение крупных молекул и частиц. Например, в теле нейрона синтезируются белки, необходимые для работы синапса (рис?). Их надо доставить в синапс по длинному отростку, аксону, а длина некоторых аксонов измеряется дециметрами и даже метрами. Простая диффузия заняла бы тысячелетия #. Поэтому в клетке есть эффективные механизмы внутриклеточного транспорта, так, в частности, синаптические белки, упакованные в пузырьки, доставляются в синапсы с помощью молекул белка кинезина, перемещающихся по микротрубочкам как по рельсам.

В эукариотической клетке перемещаются также целые органоиды, лизосомы, митохондрии, хлоропласты, центриоли.

В очень крупных клетках растений, грибов, простейших можно увидеть циклические токи цитоплазмы. Даже при малом ? увеличении светового микроскопа такое движение хорошо видно в клетках элодеи и хары. Такое движение «перемешивает» цитоплазму, равномерно распределяет органоиды, различные вещества; при этом общая структура клетки не нарушается.

Движение хлоропластов зависит от света: при слабом освещении хлоропласты стремятся собраться на освещенной стороне клетки, при чересчур ярком свете хлоропласты скапливаются там, где освещенность минимальна. ##

Чтобы лучше представить себе, что такое внутриклеточный транспорт, посмотрите анимации

1. [Везикулярный транспорт](#) (не пропустите момент перехода от видеосъемки к анимации! моторный белок – миозин-VI), см. комментарий ###
2. [Движение митохондрий по микротрубочкам \(микросъемка\)](#)
3. [Жизнь клетки](#) (знаменитая анимация, смотрите 3.17-4.16 мин)
4. [Движение цитоплазмы в клетке элодеи.](#)

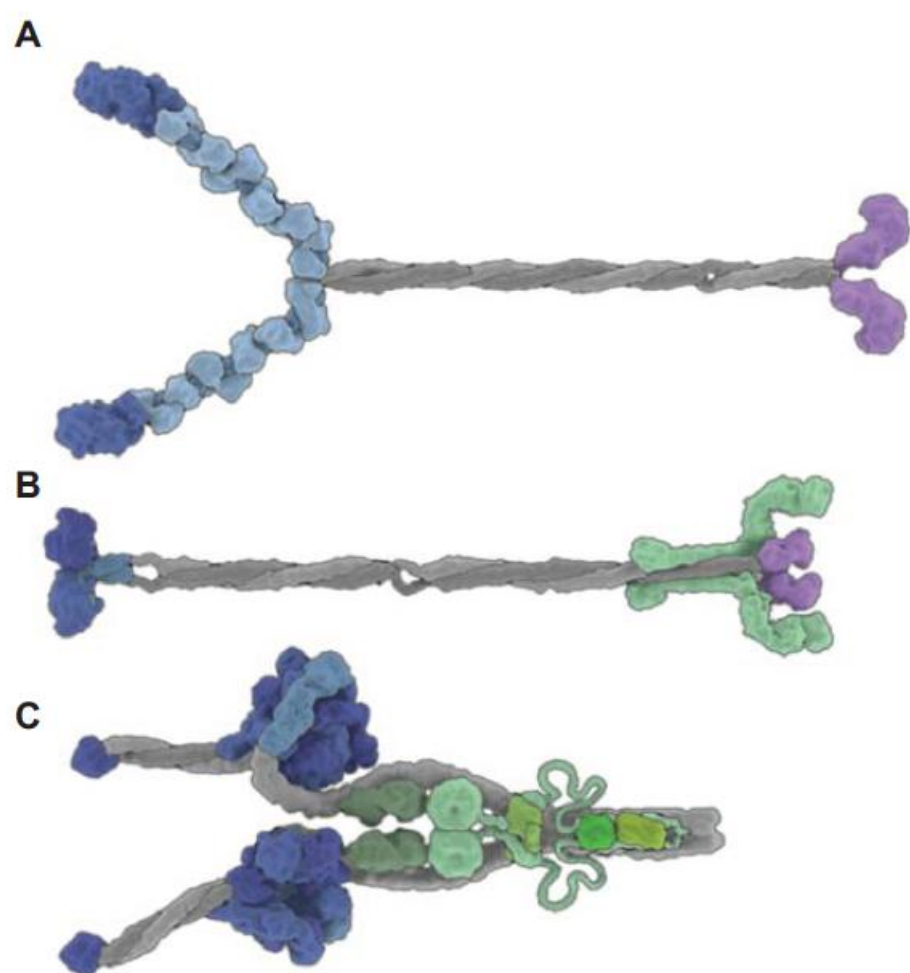
•• Трансмембранным градиентом какого-либо иона называют различие в концентрации данного иона по разные стороны мембраны. Обычно моторы используют градиенты H^+ или Na^+ .

••• http://auditoryneuroscience.com/?q=ear/dancing_hair_cell

У некоторых моторных нейронов человека есть аксоны длиной в 1 метр. Диффузия небольшого пузырька на такое расстояние заняла бы более 600 000 лет! А с помощью кинезина – примерно 3 недели, что быстрее диффузии в миллион раз! (оценки из работы [4])

Механизм движения хлоропластов до сих пор не очень понятен. [6а,7] Показано, что в растениях есть белки, родственные миозинам и кинезинам животных. Одни ученые думают, что хлоропласты ползут по актиновым волокнам с помощью моторного белка, похожего на миозин. Другие считают, что и по микротрубочкам с помощью моторного белка кинезина. А третьи думают, что органоид использует сразу и тот и другой способ движения. [6в] Специальные белки-фоторецепторы, фототропины, регулируют движение хлоропластов в зависимости от освещенности. Как это происходит, пока еще непонятно [6с]

Комментарий к анимации



Сравнение структур 3- моторных белков, миозина V (A) , кинезина-1 (B) и цитоплазматического динеина (C)

Использован рисунок из работы А.П.Картера, 2013.[18]

Условные обозначения

Темно-синим отмечен собственно моторная часть белка

Серым – две альфа-спирали, закрученные в сверхспираль, называемую coiled coil

Пурпурным отмечена часть, участвующая в связывании груза.

Бледно-голубым отмечен наиболее подвижная часть белка («рычаг» миозина, к тому же оплетенный Ca^{2+} -связывающим белком, «шейка» кинезина и «линкер» динеина.

Зеленым – дополнительные субъединицы моторных белков

Миозин V (A) – димерный белок, шагает по микротрубочкам, несет на себе везикулы

Кинезин-1 (B) состоит из 2-х тяжелых цепей и 2-х легких (отмечены зеленым), моторный домен похож на миозиновый, но вместо длинного рычага здесь только «короткая шейка», и рычаг и шейка выделены бледно-голубым. Кинезин-1 шагает по микротрубочкам обычно от центра клетки к ее периферии. Несет везикулы или матричную РНК.

Цитоплазматический динеин (C) , белок шагает по микротрубочкам от периферии клетки к ее ядру, вернее к ее клеточному центру. В отличие от кинезинов и миозинов здесь мотор расположен на некотором расстоянии от той части белка, которая шагает по микротрубочке. В связывании груза участвуют дополнительные цепи (зеленые на рис.)

2.1.1.2 Структура и функции кинезинов

Кинезины – это целое семейство белков, они есть у всех эукариот. У человека 45 разных кинезинов для разных надобностей [2]. Главные функции кинезинов – внутриклеточный транспорт крупных частиц, перестройки веретена деления и движение хромосом во время митоза и мейоза [5].

Кинезины иногда сравнивают с вагончиками, которые ездят по микротрубочкам, развозя по клетке тяжелые грузы [5]. Но кинезин скорее похож на одинокого путника, идущего по дороге и тянущего за собой огромный воздушный шар с грузом. (рис?)

Грузами кинезинов могут быть пузырьки, порождаемые аппаратом Гольджи, такие, как, например, лизосомы. Кинезины участвуют в перемещении по клетке целых митохондрий*. Грузом могут быть также белковые комплексы или комплексы белков с иРНК [5].

Кинезины могут двигать также одни микротрубочки относительно других, что очень важно при делении клеток, расхождении центриолей и хромосом.

Каждый конкретный кинезин может двигаться по микротрубочкам только в одном направлении**.

Как устроены молекулы кинезинов [8]

Рабочая форма типичного кинезина – это олигомер из 4-х полипептидных цепей, двух тяжелых (светло- и темно-голубая на рис. X) и двух легких (светло- и темно-зеленая на рис. X).

На N-конце каждой тяжелой цепи находится головка, каталитический домен, в котором происходит связывание АТФ и ее гидролиз. Головкой эту часть молекулы назвали за то, что с нее начинается белок, и за то, что она играет важнейшую роль, ведь она собственно и есть мотор кинезина. Но, если уж быть последовательными в сопоставлении с разными частями тела, то это скорее не головка, а ступня. Именно этим местом «шагает» молекула кинезина по микротрубочкам.

Головка соединена относительно подвижной «шейкой» с достаточно упругим стержнем. Стержень – это две альфа-спирали, обвивающие друг друга, своего рода суперспираль.

C-конец тяжелой цепи, ее как бы хвост, связан с легкой цепью. И вся эта конструкция на хвосте нужна для прикрепления кинезина к его грузу.

У разных кинезинов очень похожие головки, а вот структура стержней и областей связывания грузов могут сильно отличаться [5].

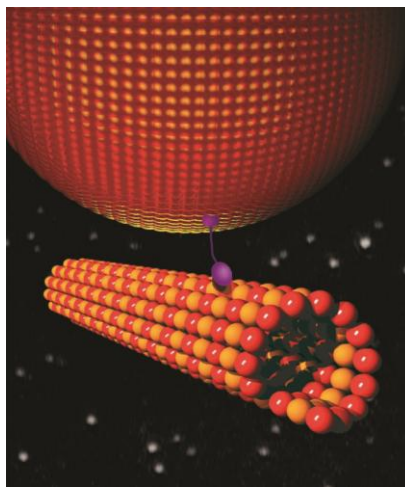
Как шагает молекула кинезина по микротрубочкам?

Современные методы микроскопии позволяют увидеть движение органоидов или шариков из искусственного материала по микротрубочкам, см., например, видеоролики №№ 1 и 3. Но как именно это происходит, разглядеть невозможно. Зато можно исследовать структуру кинезина и его поведение, например, можно сравнивать движение нормального и мутантного белка, или пришить молекулу светящегося вещества либо к одной головке или сразу к обеим головкам кинезина и сравнивать движение светящихся пятнышек, или можно определять скорость освобождения АДФ после связывания с микротрубочками и т.д. На основе полученных экспериментальных результатов было разработано несколько моделей событий, происходящих при движении кинезина по трубочке. Самой популярной и самой обоснованной в наше время является «шагающая» модель, смотрите [анимацию](#) [9] и комментарии к ней*. В соответствии с этой моделью кинезин буквально шагает по микротрубочке, поочередно передвигая свои головки-ступни. Есть кинезины, которые способны сделать несколько сотен таких шагов, не отваливаясь от микротрубочки

Существование подробной модели отнюдь не означает, что больше нет вопросов. Например, до сих пор непонятно, как получается так, что события в обеих головках происходят согласованно между собой.

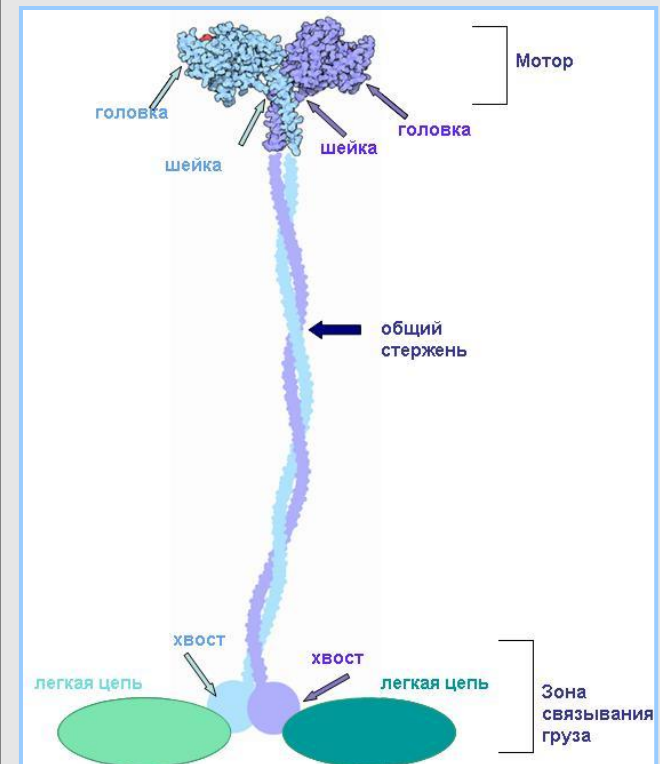
-«-

Кинезины – замечательные молекулярные машины. Они движутся очень быстро, примерно 800 нм в сек. Если в качестве единиц скорости выбрать величину, равную длине мотора, деленной на время, то окажется, что маленький кинезин движется быстрее, чем автомобиль, едущий со скоростью 100 км/час [11]. Это очень мощные машины, тянут тяжелые для себя грузы. Если бы такой мощностью в расчете на единицу массы обладали автомобильные моторы, то они легко разогнали бы автомобиль до скоростей больше скорости звука [10]. И, наконец, кинезины – очень эффективные машины, их КПД оценивается в 60%, а КПД автомобиля около 10%. [1]



● Кинезины участвуют также в путях передачи сигналов в клетке и в сборке жгутиков и ресничек [2]

** - Ранее считалось, что кинезины движутся только в одном направлении по микротрубочкам, от центра клетки к ее периферии. Сейчас знают, что бывают разные кинезины, кинезины, движущиеся от центра, и кинезины, движущиеся в противоположном направлении [5]



§ Пояснения к анимации [9]

1. Рассмотрим свободно плавающую в растворе молекулу кинезина. В активном центре каждой головки связана одна молекула АДФ. Гибкие шейки позволяют хаотичные движения головок, это так называемое тепловое, броуновское движение.
2. Когда молекула кинезина наталкивается на микротрубочку, только одна из ее головок может плотно прижаться к трубочке. Считают, что это следствие чисто механического ограничения со стороны упругого общего стержня молекулы и короткой шейки связываемой головки.
3. Связывание головки с микротрубочкой приводит к освобождению из нее молекулы АДФ. Вместо АДФ в активном центре теперь связывается АТФ.
4. Связывание АТФ приводит к тому, что шейка связавшейся головки укладывается вдоль этой же трубочки и прилипает к ней.
5. Перепаковка шейки связанной головки заставляет вторую, свободную до сих пор головку перенестись вперед и ближе к микротрубочке. В этот момент обе головки связываются с микротрубочкой. Молекула сделала шаг.
6. Молекула АТФ в отставшей головке гидролизует, фосфат уходит в раствор, это уменьшает связывание данной головки с микротрубочкой и освобождает ее шейку. А в это время на передней головке АДФ меняется на АТФ, см. п.3. И все повторяется

(или см [вариант анимации](#) с пояснением на англ. языке)

2.1.2. Миозины и сокращение поперечнополосатой мышцы

Миозины – большое семейство эукариотических моторных белков. В геноме человека закодировано 40 разных тяжелых цепей миозина 12 типов, правда, некоторые из них, возможно, неактивны^[11]. Миозины способны двигаться по актиновым нитям, и это движение происходит за счет химической энергии АТФ.

Функции миозиновых моторов^[12]:

- 1) внутриклеточный транспорт органелл и частиц;
- 2) сокращение мышечных клеток у многоклеточных животных; наиболее изучено сокращение поперечнополосатых клеток, см. подробнее ниже;
- 3) амебоидное клеточное движение; (см. видео амебоидного движения [нейтрофилов](#), [амебы](#), [фибробластов](#));
- 4) цитокинез у животных; отличительным признаком деления клеток животных является появление на стадии цитокинеза сокращающегося актин-миозинового кольца, которое пережимает материнскую клетку пополам.; см. [анимацию](#)
- 5) [Движение цитоплазмы в растительных клетках](#).

2.1.2.1. Структура и работа мышечного миозина

Структура миозина^[13].

Рабочий комплекс миозина является димером. Каждый мономер состоит из большой тяжелой цепи и двух легких цепей. Тяжелая цепь состоит из «головки» (мотора), отвечающей за прикрепление к актину и гидролиз АТФ, шейки, вокруг которой обвиты легкие цепи, длинной альфа-спирали и N-концевого домена отвечающего за связывание с грузом. У некоторых миозинов, в частности у миозина скелетных мышц человека, последнего домена нет, см. рис.^[13].

Альфа-спирали двух мономеров свиваются в единую упругую суперспираль.

Моторные головки разных миозинов очень похожи друг на друга, а вот общий стержень и область связывания груза бывают самые разные.

Пространственная структура типичного миозина очень похожа на структуру кинезина

Долгое время считали, что миозины и кинезины совершенно не родственны друг другу. Действительно, у них совершенно разные аминокислотные последовательности, мотор (головка) миозинов в 2 раза больше мотора (головки) кинезинов, миозин движется по актиновым волокнам, а кинезин – по микротрубочкам, миозин постоянно отходит от актина, а кинезин может долго шагать по микротрубочке, не отрываясь. И только тогда, когда были определены пространственные структуры этих белков, стало ясно, что миозины и кинезины имеют общий план строения. Результаты сопоставления 3D-структур говорят о том, миозины и кинезины – родственные белки, произошли от одного прапрапрамоторного белка^[12].

Один шаг головки миозина по актиновому волокну. Гипотеза «рычага»^[12,14,15].

1. В исходном состоянии, в расслабленных мышечных клетках миозиновые головки нагружены АДФ и фосфатом (продуктами гидролиза АТФ), но не соединены с актином.
2. Если актин доступен для взаимодействия, миозин начинает слабо связываться с актином. Головки миозина работают независимо, будет связываться любая одна. Как только эта головка устроится на молекуле актина поудобнее и попрочнее, из ее активного центра выйдет молекула фосфата.
3. Освобождение фосфата делает связь миозина с актином еще прочнее и вызывает движение шейки, похожее на «гребок веслом». Шейка миозина - это длинная альфа-спираль, обвитая легкими цепями, представляет собой достаточно жесткий стержень, который играет роль рычага с точкой опоры ближе к головке. Поэтому, когда выход фосфата приводит к небольшим смещениям начала шейки-весла, то конец шейки сильно смещается относительно нити актина.
4. После гребка молекула АДФ покидает активный центр головки, и на ее место садится молекула АТФ. Будучи связанной с АТФ головка миозина уже не может взаимодействовать с актином, она отходит, через некоторое время произойдет гидролиз АТФ. В результате этих событий шейка вернется в исходную позицию. При этом головка миозина окажется смещенной относительно актина. Шаг завершен

Если в клетке нет АТФ, миозин так и останется связанным с актином, такое состояние называют ригором. Трупное окоченение – наблюдаемое проявление ригора.

Чтобы лучше представить себе происходящее, посмотрите [анимацию](#), а затем рассмотрите рис. 3.6

Такая модель объясняет многие экспериментальные наблюдения, но в последние годы появляются уточнения и дополнения к ней [14,15].

Рис. Модель структуры миозина II

([Molecular Machinery: A Tour of the Protein Data Bank](#))

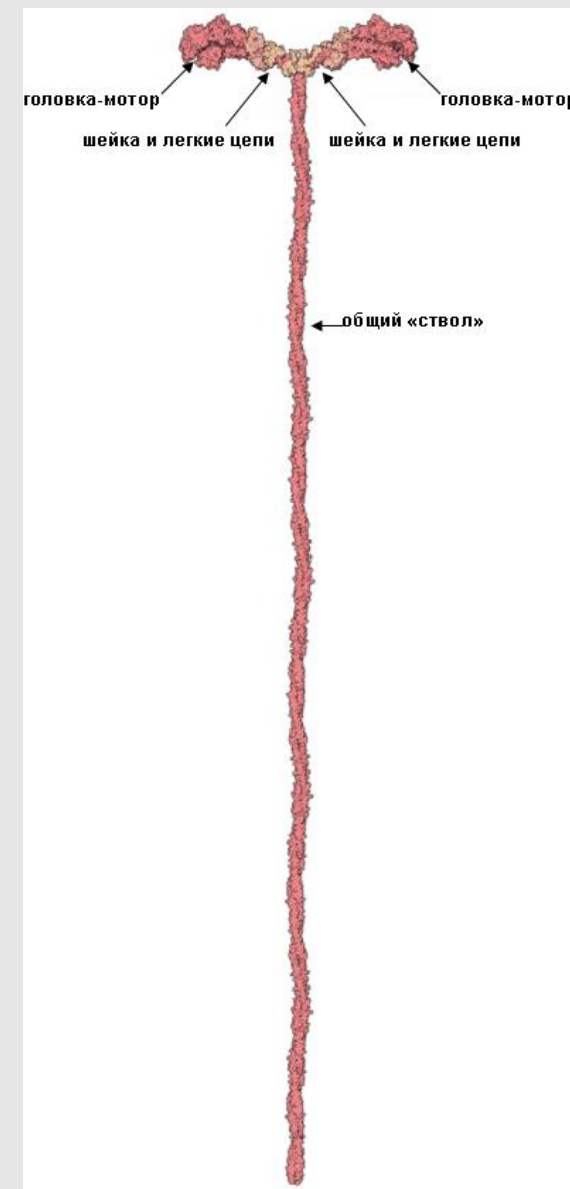
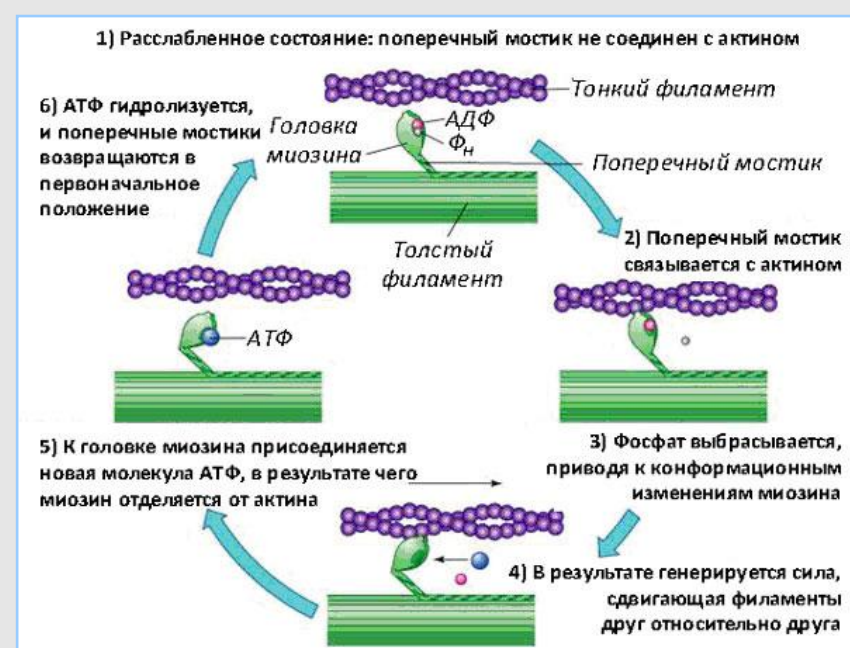
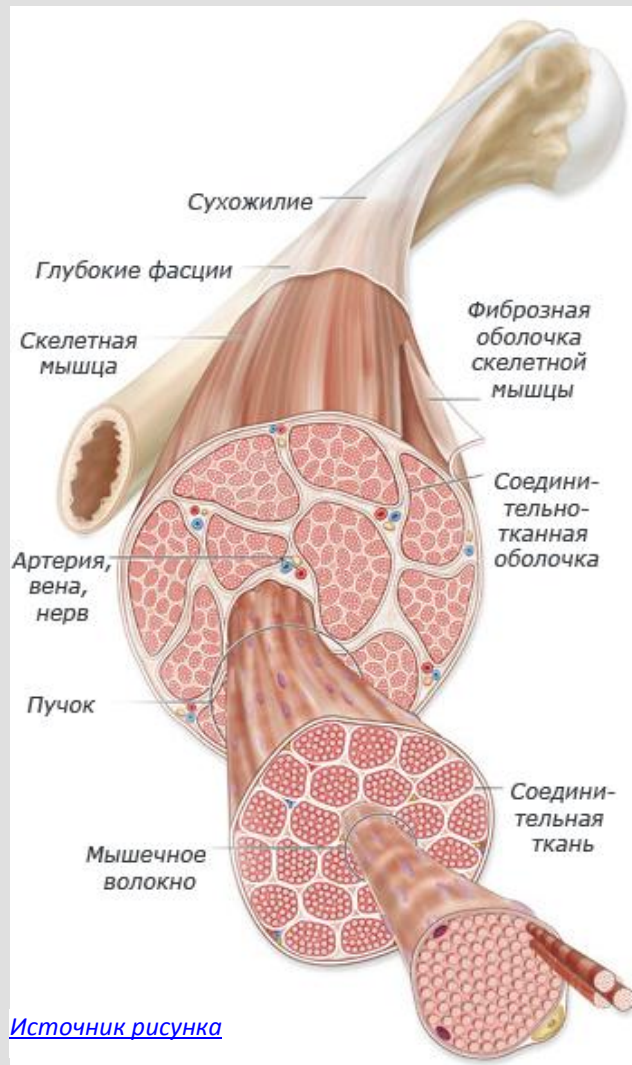


Рис. 3.2 Схема мышечного сокращения (классический цикл Лимна–Тейлора)

[рис из статьи на Элементы.ру](#)



2.1.2.2. Строение поперечнополосатой мышцы



Источник рисунка

Рис. 1 Поперечнополосатая мышца как матрешка

Скелетная мышца человека – это своего рода матрешка



Внутри общей соединительнотканной оболочки находятся пучки мышечных волокон, покрытых своей оболочкой



Внутри такого пучка находятся мышечные волокна. Одно мышечное волокно – это многоядерная клетка, результат слияния многих клеток-предшественниц



Внутри мышечного волокна находятся пучки микроволокон или миофибрилл. Именно миофибриллы придают полосатый вид мышечному волокну. Миофибриллы имеют регулярное внутреннее строение, единицей строения миофибриллы является саркомер, см. рис 2



Рис.2 Мышечное волокно, миофибрилла, саркомер

Рис с сайта <http://en.wikipedia.org/wiki/Muscle>

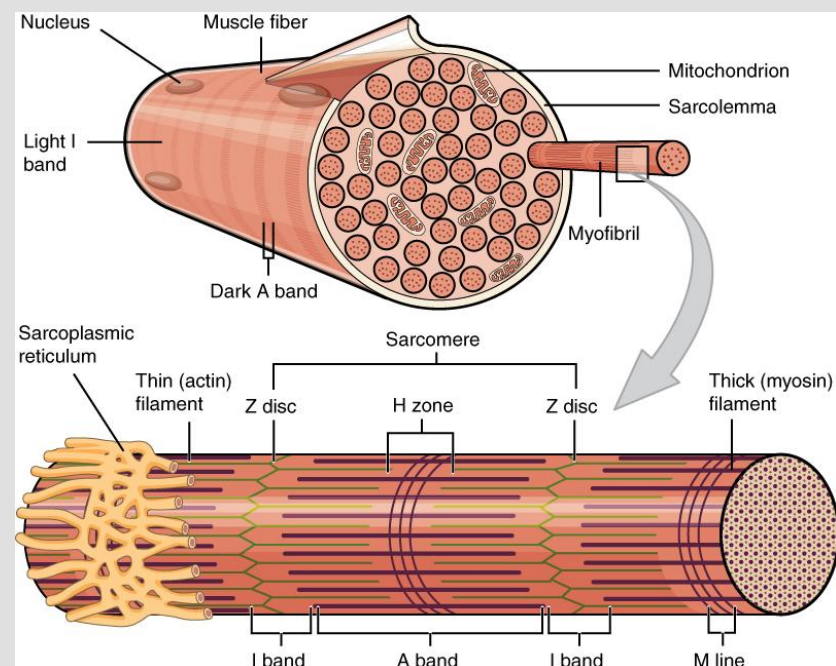
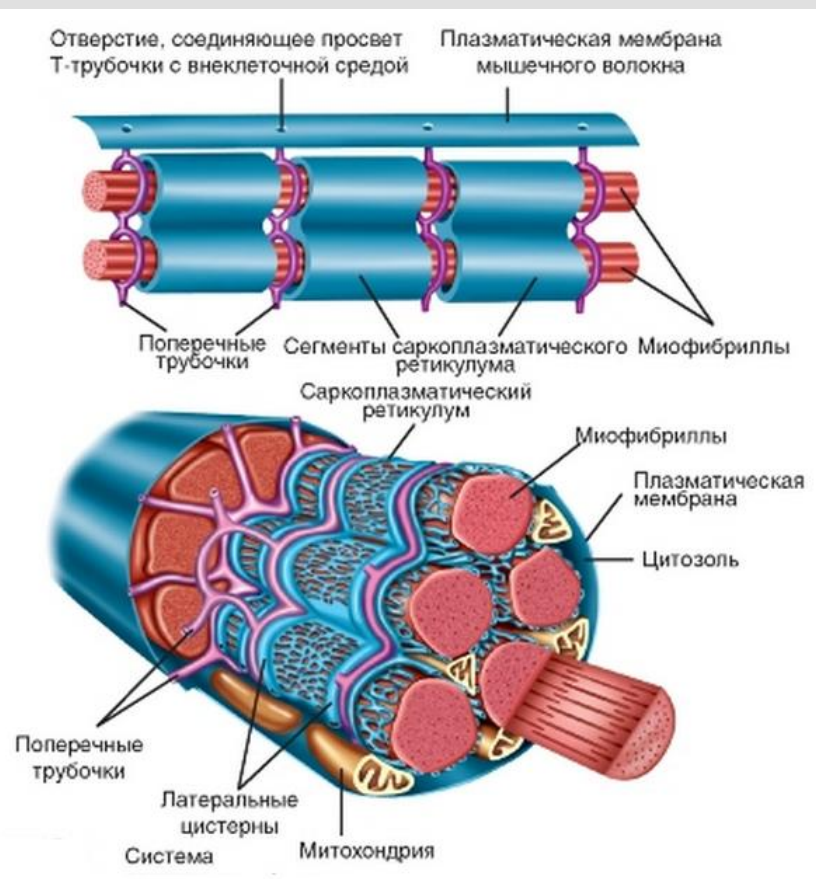


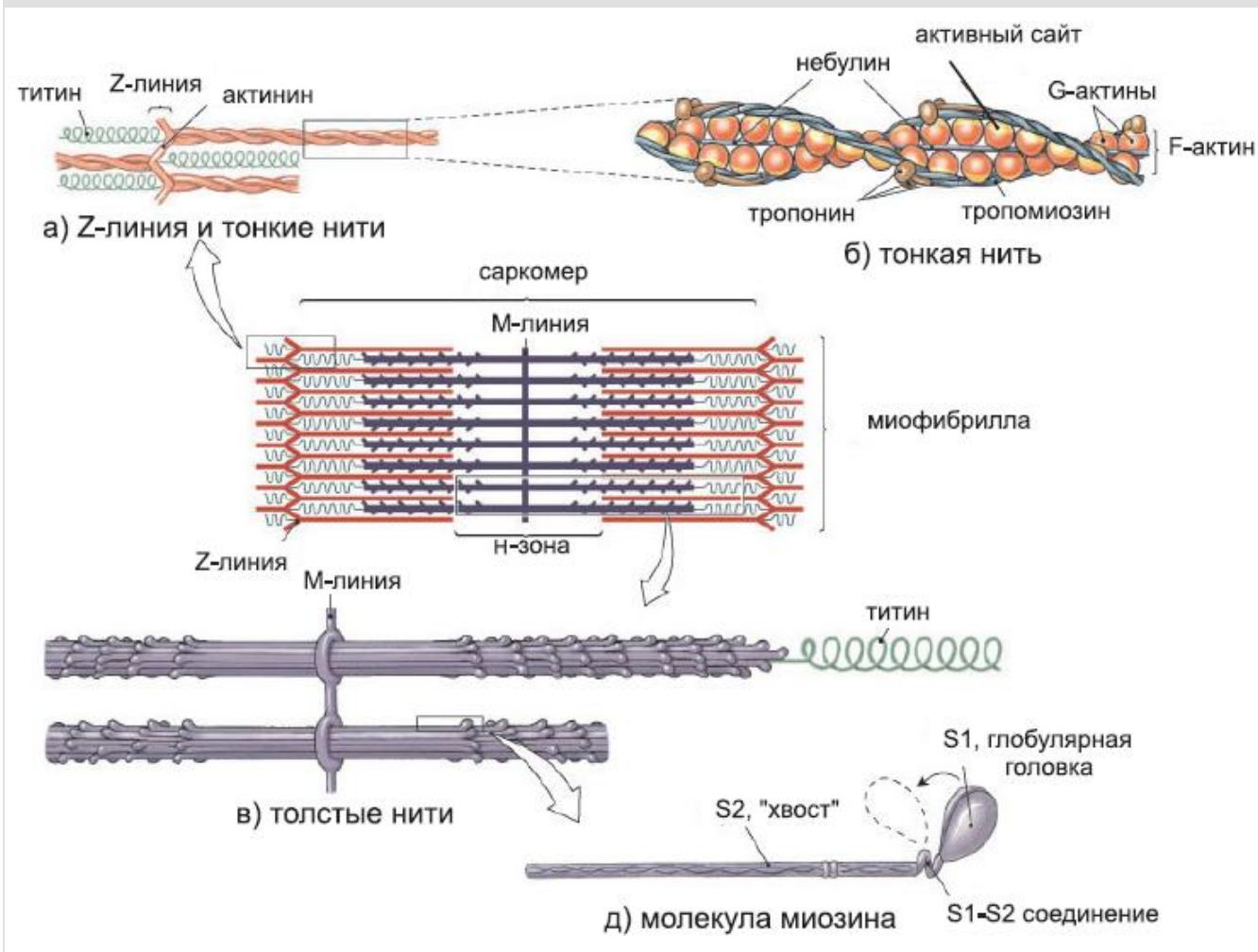
Рис 3 Эндоплазматическая сеть и Т-трубочки в мышечной клетке



Большую роль в сокращении мышечного волокна играет его эндоплазматическая сеть (саркоплазматический ретикулум).

Рис 4 . Тонкая структура саркомера

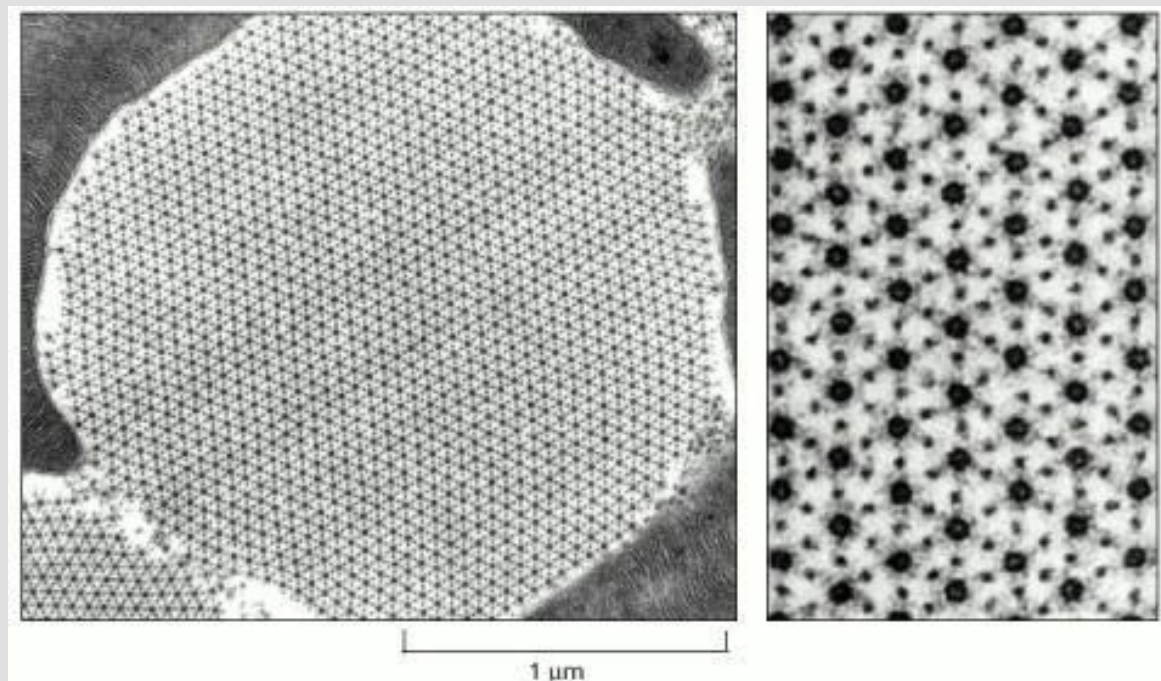
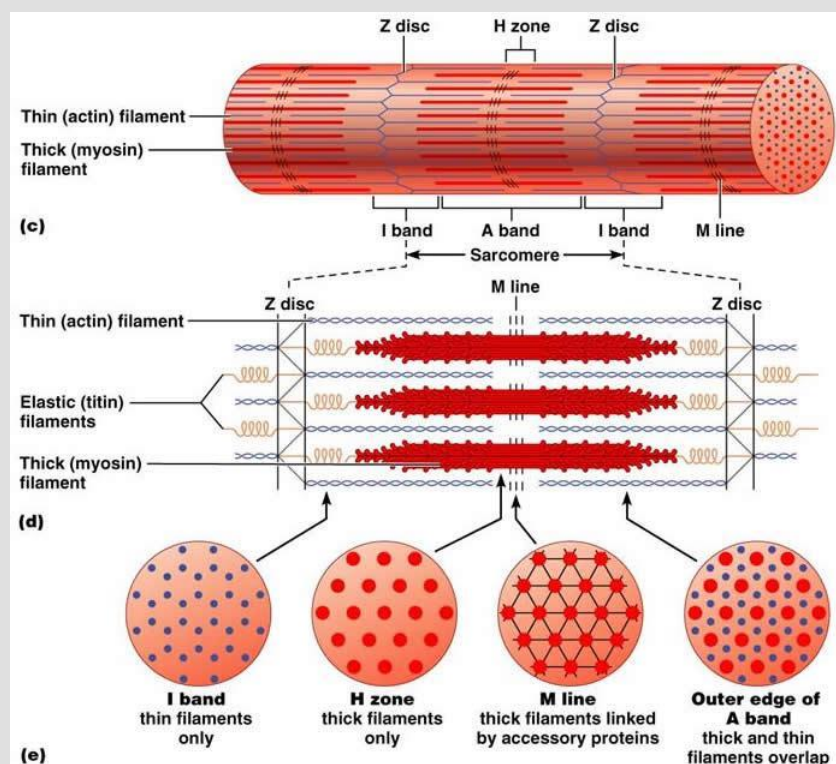
А. Строение саркомера, источник



Основные белки

1. Актин
Волокна из актина – это направляющие рельсы для миозина
2. Миозин
Моторный белок, шагает по актину
3. Тропонин и тропомиозин – белки, включающие сокращение в ответ на появление Ca^{2+}
Тропонин – фибриллярный белок, обвивающий актиновое волокно и закрывающий места связывания миозина.
Тропонин – Ca^{2+} связывающий белок, связан с тропомиозином; при связывании Ca^{2+} меняет свою форму и «оттягивает» тропомиозин от актинового волокна
4. Небулин – гигантский структурный белок (почти 7000 а.о), поддерживает актиновые рельсы, определяет их длину []
5. Титин – гигантский структурный белок, одним концом связан с Z-диск, другим – со структурой M-линии (M-диск), играет роль пружины.

Б. Тонкая структура саркомера похожа на кристалл



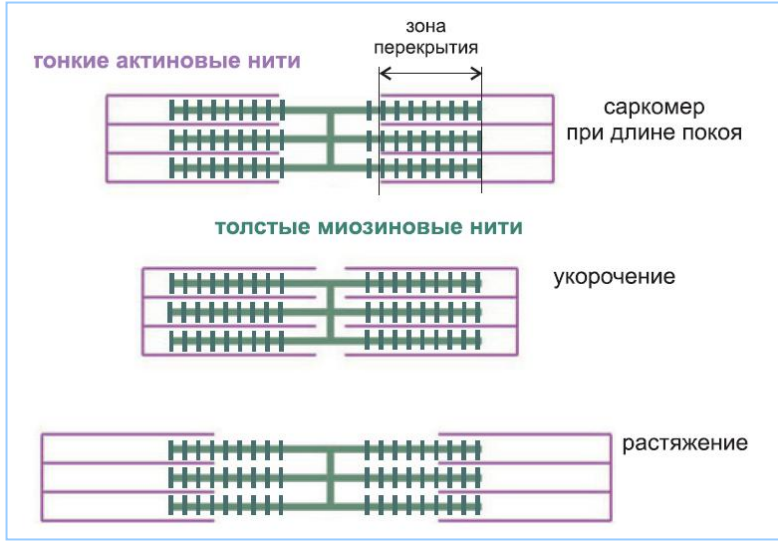
Временно рис. из МБК

Figure 16-70 Electron micrographs of an insect flight muscle viewed in cross section

The myosin and [actin](#) filaments are packed together with almost crystalline regularity. Unlike their vertebrate counterparts, these myosin filaments have a hollow center, as seen in the enlargement on the right. The geometry of the hexagonal lattice is slightly different in vertebrate muscle. (From J. Auber, *J. de Microsc.* 8:197-232, 1969.)

2.1.2.3. Последовательность событий при сокращении поперечнополосатой мышцы. Гипотеза скользящих нитей

Схема, иллюстрирующая гипотезу скользящих нитей



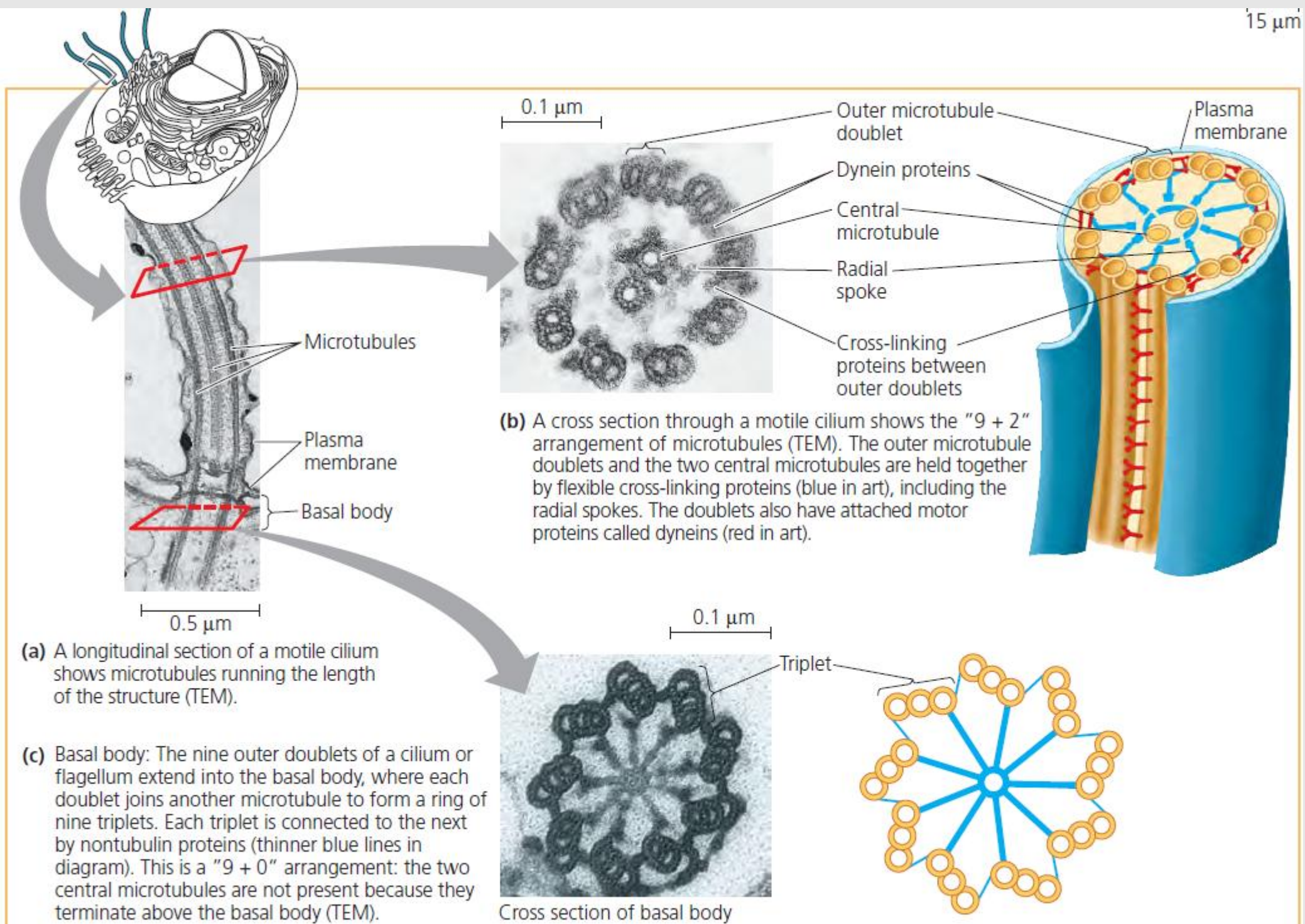
http://garlandscience.com/garlandscience_resources/resource_detail.jsf?landing=student&resource_id=9780815341055_CH16_QTM10

Комментарий к [анимации](#)

Она же

<http://www.youtube.com/watch?v=CepeYFvqmK4>

2.1.2 Динеины и биение эукариотических жгутиков (временный рисунок из учебника Campbell Biology)



15 μm

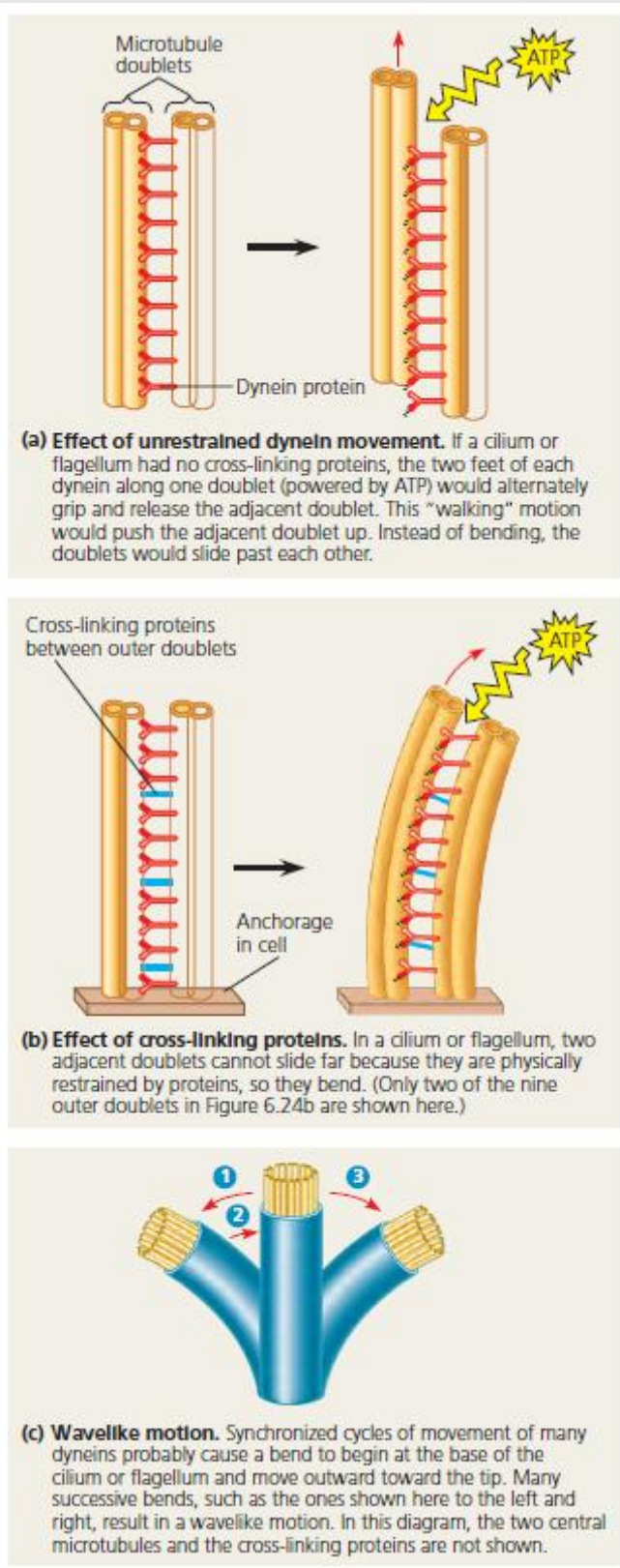
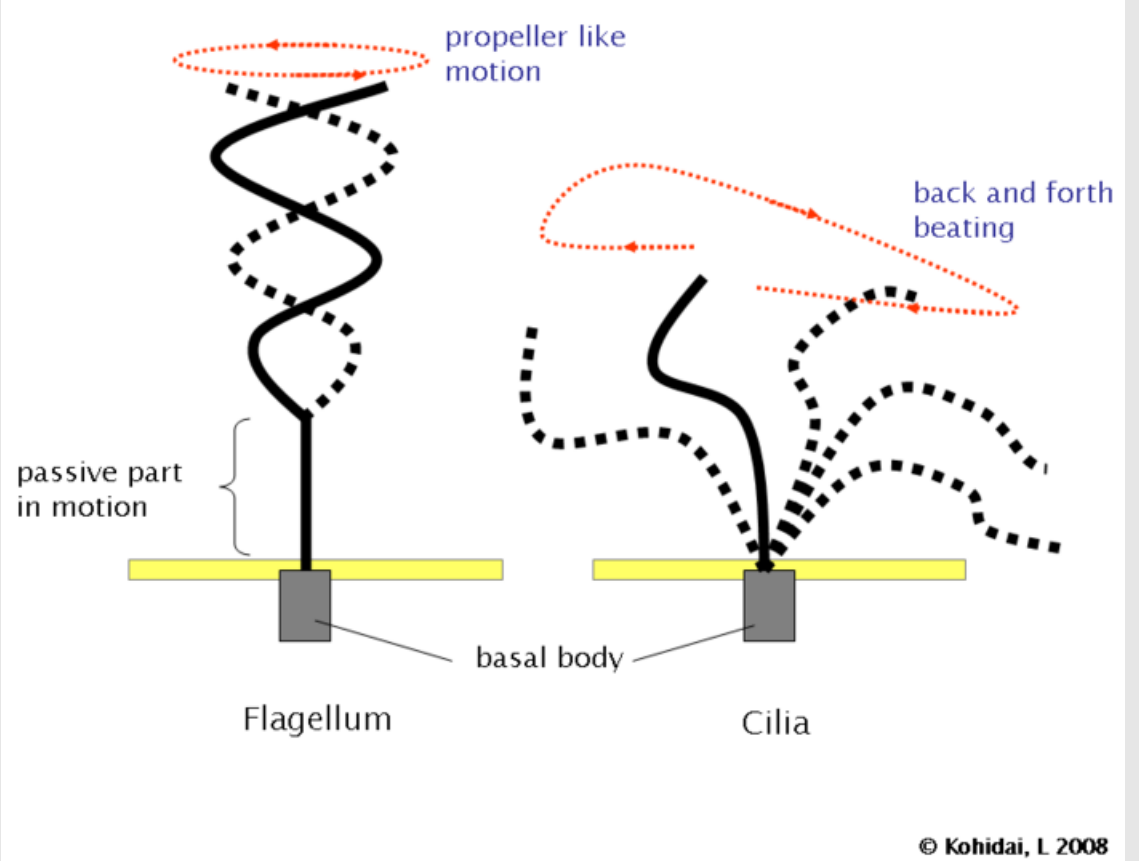


Рис из [википедии](#)

Различия в движении жгутика и реснички

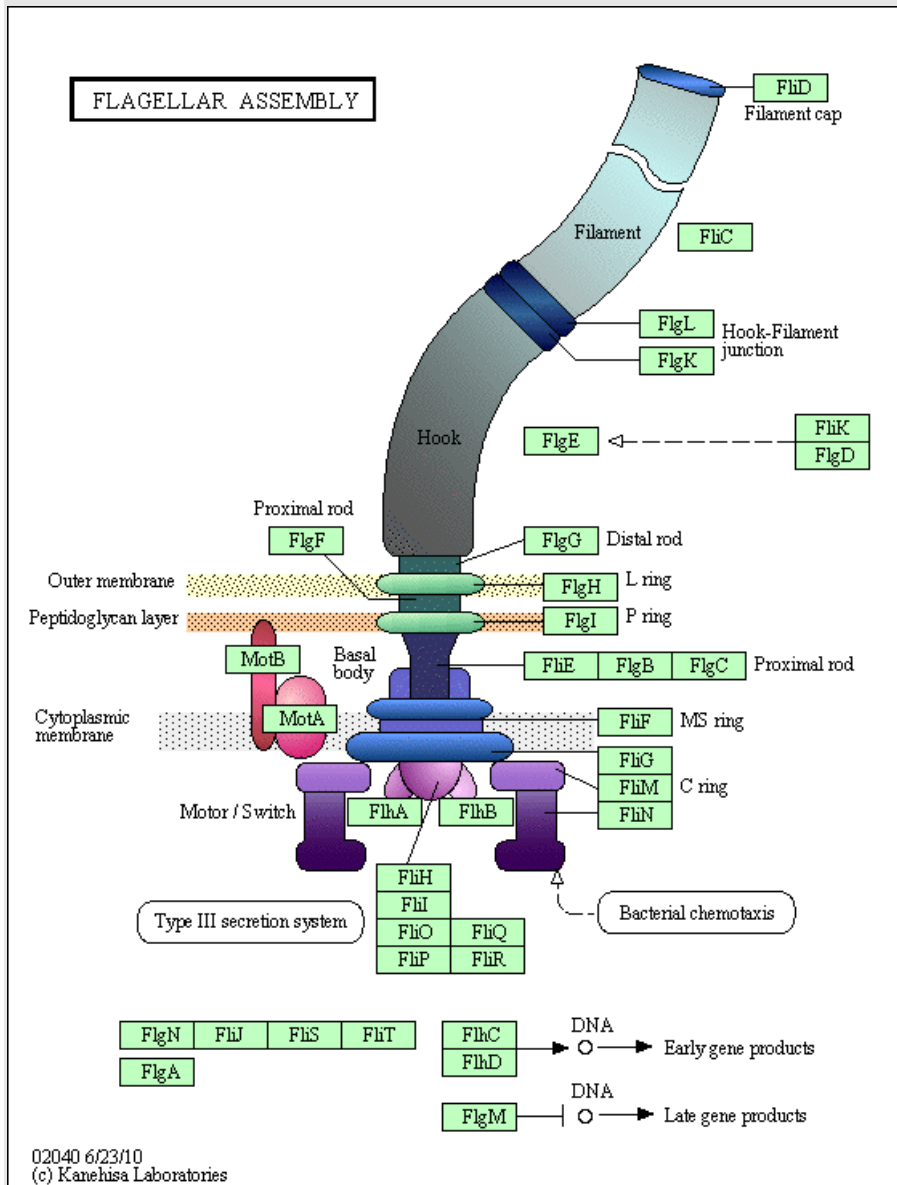


Анимации

Жгутики и реснички <http://www.youtube.com/watch?v=QGAm6hMysTA> или <http://www.dnatube.com/video/5967/Flagella-and-Cilia>

2.2. Вращающиеся моторы

2.2.1 Мотор бактериального жгутика



[О движении бактерий](#)

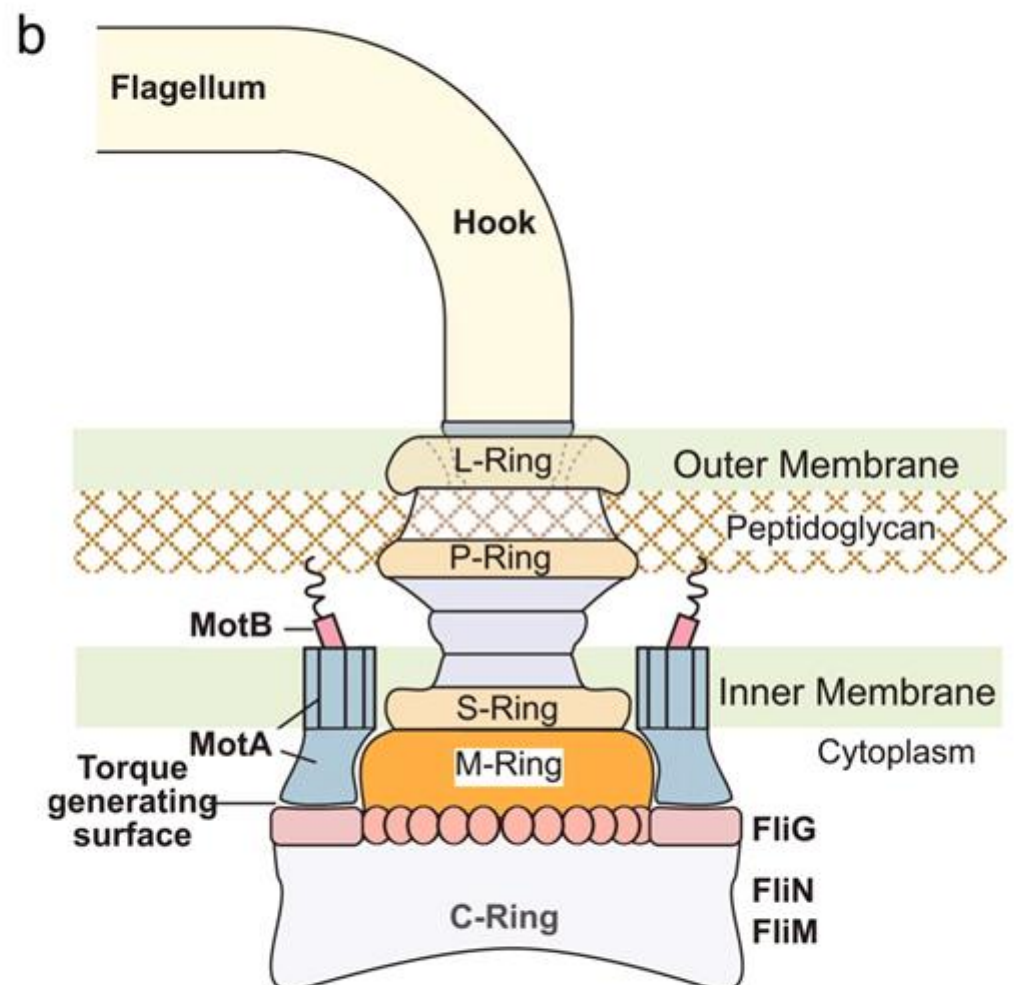
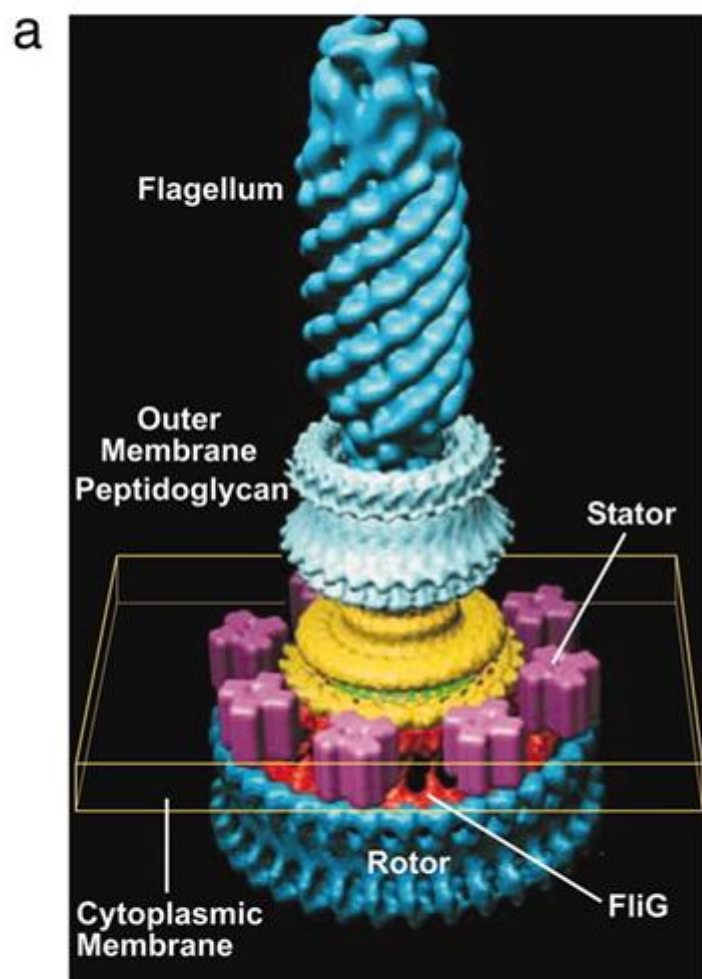
[Анимация «Вращение бактериального жгутика»](#)

[Анимация «Сборка, рост и вращение бактериального жгутика»](#)

<https://www.youtube.com/watch?v=hq4qrCNE1sA>

<https://www.youtube.com/watch?v=PIOfMifowP4>

The BFM. (a) The overall structure of the BFM. Figure is courtesy of David DeRosier.



Xing J et al. PNAS 2006;103:1260-1265

2.2.2 Моторы АТФ-синтазы

<http://www.youtube.com/watch?v=PjdPTY1wHdQ>

<http://www.youtube.com/watch?v=IOgea89L1UY>