

# Biologie rostlinné buňky



**Oddělení  
experimentální  
biologie rostlin**

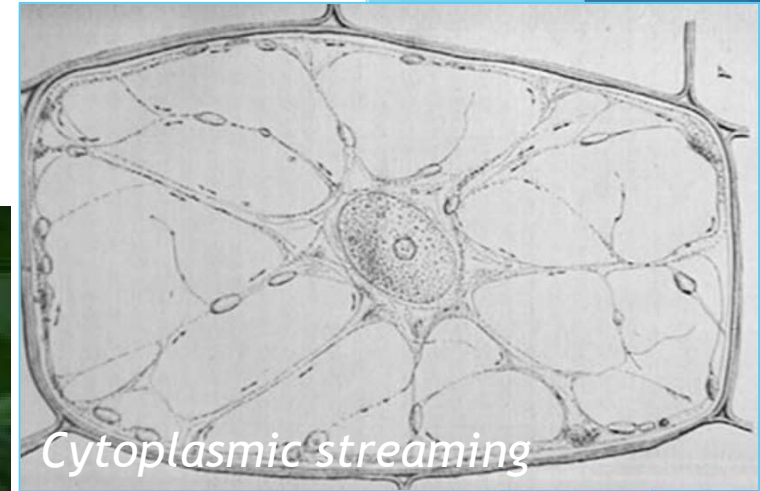
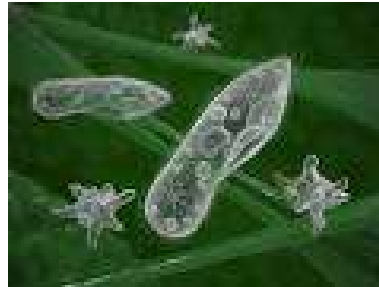
## 6. Cytoskelet

- ▶ Objev *aktomyosinu*
- ▶ Rostlinný cytoskelet a jeho funkce cytoskeletu
- ▶ Aktin
  - ▶ Biochemie aktinu
  - ▶ Časo-prostorová lokalizace aktinu v rostlinných buňkách
  - ▶ Rozmanité funkce proteinů vázajících aktin (ABP)
  - ▶ Cytoskeletální motorické proteiny
- ▶ Rostliné myosiny
- ▶ Pohyby zprostředkované aktinem a myosinem
- ▶ Objev mikrotubulů
  - ▶ Struktura mikrotubulů
  - ▶ Dynamická nestabilita mikrotubulů
  - ▶ Časo-prostorová lokalizace mikrotubulů
  - ▶ Charakterizace motorických proteinů asociovaných s mikrotubuly (*MAP proteins*)
- ▶ Pohyby zprostředkované tubulinem
- ▶ Mikrotubuly a tvar buňky

## Objev aktomyosinu

- ▶ Pohyb je jednou z nejnázve rozlišitelných charakteristik života

- ▶ améboidní pohyb prvoků
- ▶ pohyb v rostlinách např. cytoplazmatické proudění

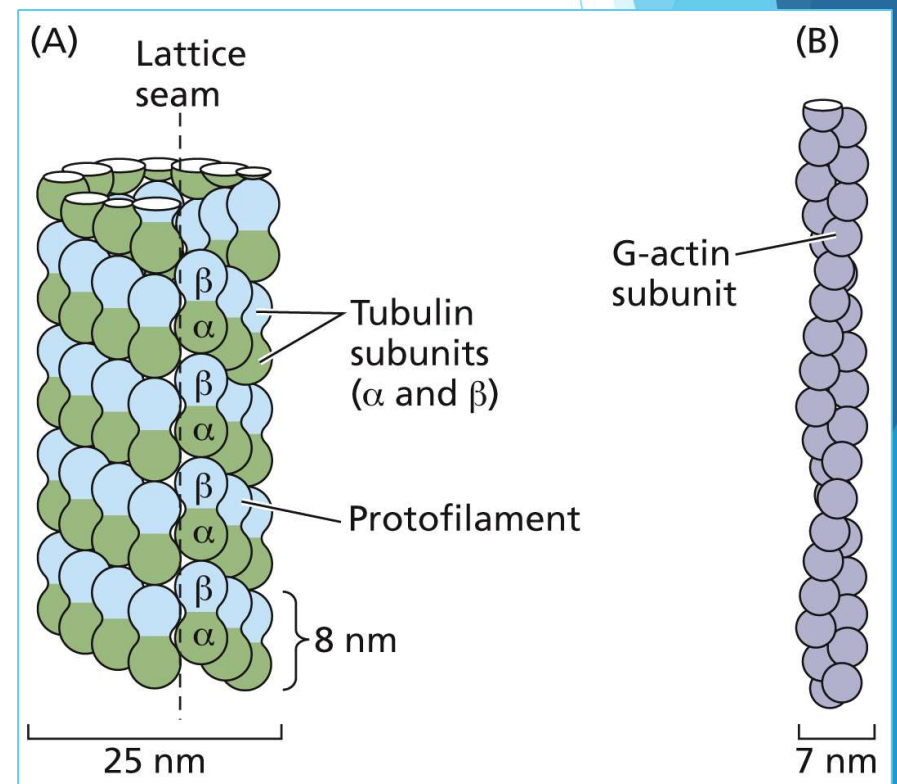


- ▶ Engelhardt a Ljubimowa (1939) při studiu svalů zjistili, že **myosin**, „strukturální“ protein, je také enzymem schopným hydrolyzovat ATP
  - ▶ Schopnost myosinu přeměňovat chemickou energii ATP na mechanickou práci.
- ▶ Szent-Györgyi (1940s) zopakoval práci „starých mistrů“, vysrážel vlákna myosinu, položil na sklíčko a sledoval je pod mikroskopem. Pak přidal na sklíčko ATP a ona se stáhla (*contracted*)!
  - ▶ Proteinový kontaminant (zbytek zbytků po extrakci myosinu) aktivuje ATPázovou aktivitu myosinu asi 10x, Bruno Straub nazval tento protein **aktin**, protože způsobil, že se myosin dostal do akce.
- ▶ Hanson a Huxley (1953) naznačili, že kontraktilní proteiny **aktomyosin** nebyly vůbec kontraktilní, ale kloužou kolem sebe, když způsobily zkrácení svalu.

# Rostlinný cytoskelet

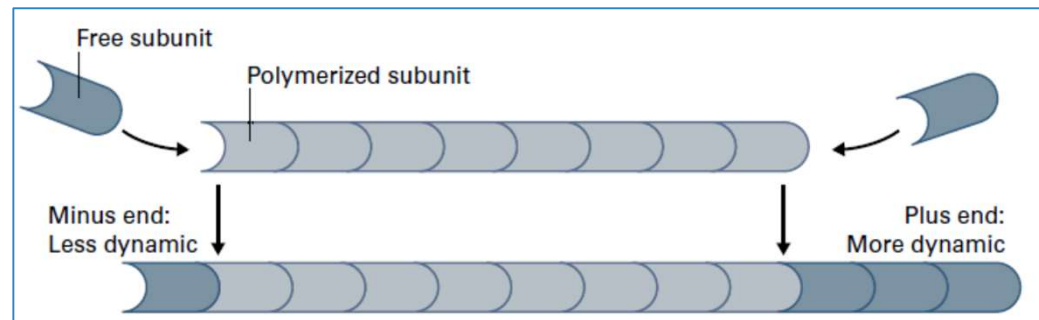
- ▶ Dynamická, 3D síť vláknitých proteinů
- ▶ Poskytuje nejen **strukturu** ale i **pohyblivost** a usnadňuje tok informací
  - ▶ Síť zajišťuje prostorovou organizaci organel, slouží jako lešení pro jejich pohyb, hraje roli při dělení buněk, ukládání buněčných stěn, tvaru a diferenciaci buněk.
- ▶ Skládá se ze 2 makromolekulárních celků: **mikrotubuly** (A) a **mikrofilamenta** (B) (*intermediate filaments*, např. keratin pouze v živočišných buňkách!)

- ▶ **Mikrotubuly** ~ duté válce (25 nm)
  - ▶ složené z tubulinu (heterodimer  $\alpha$ - a  $\beta$ -tubulin) uspořádané do sloupců zvaných *protofilamenta*.
  - ▶ Mnohem tužší než aktinová vlákna.
- ▶ **Mikrofilamenta** ~ šroubovicové polymery
- ▶ z monomerního globulárního aktinu (*G-aktin*), který polymerizuje za vzniku řetězců (7nm) (*filamentní F-aktin*).
- ▶ Flexibilní, tvoří lineární svazky (*bundles*), 2D sítě a 3D gely.



## Aktin, tubulin a jejich polymery jsou v neustálém toku

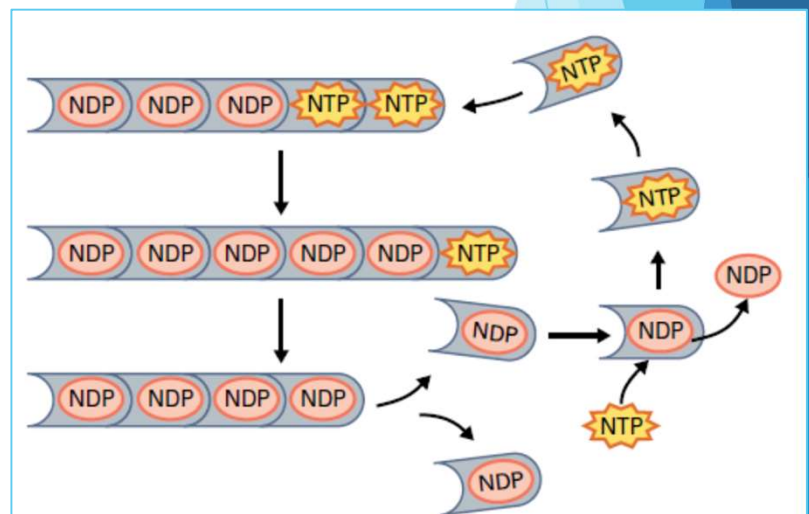
- ▶ Tubulinové a aktinové podjednotky existují jako zásoba volných proteinů v dynamické rovnováze s jejich polymery.
- ▶ Mikrotubuly i mikrofilamenta jsou **polarizované**, to znamená, že oba konce jsou odlišné: pomaleji rostoucí je **mínus konec**; aktivnější konec je **plus konec**



(-) “pointed end”

(+) “barbed end”

- ▶ Cyklus **polymerace** a **depolymerizace** je důležitý pro život.
- ▶ Každý z monomerů obsahuje navázaný nukleotid:
  - ▶ ATP nebo ADP v případě aktinu
  - ▶ GTP nebo GDP v případě tubulinu.
- ▶ Poločasy mikrotubulů a mikrofilament se počítají v minutách a jsou určeny pomocnými proteiny:
  - ▶ *actin-binding proteins* (ABPs)
  - ▶ *microtubule-associated proteins* (MAPs).
  - ▶ ABP a MAP plní různé funkce, regulují dynamiku



# Základní funkce cytoskeletu

## ▶ Ukotvení (*anchorage*)

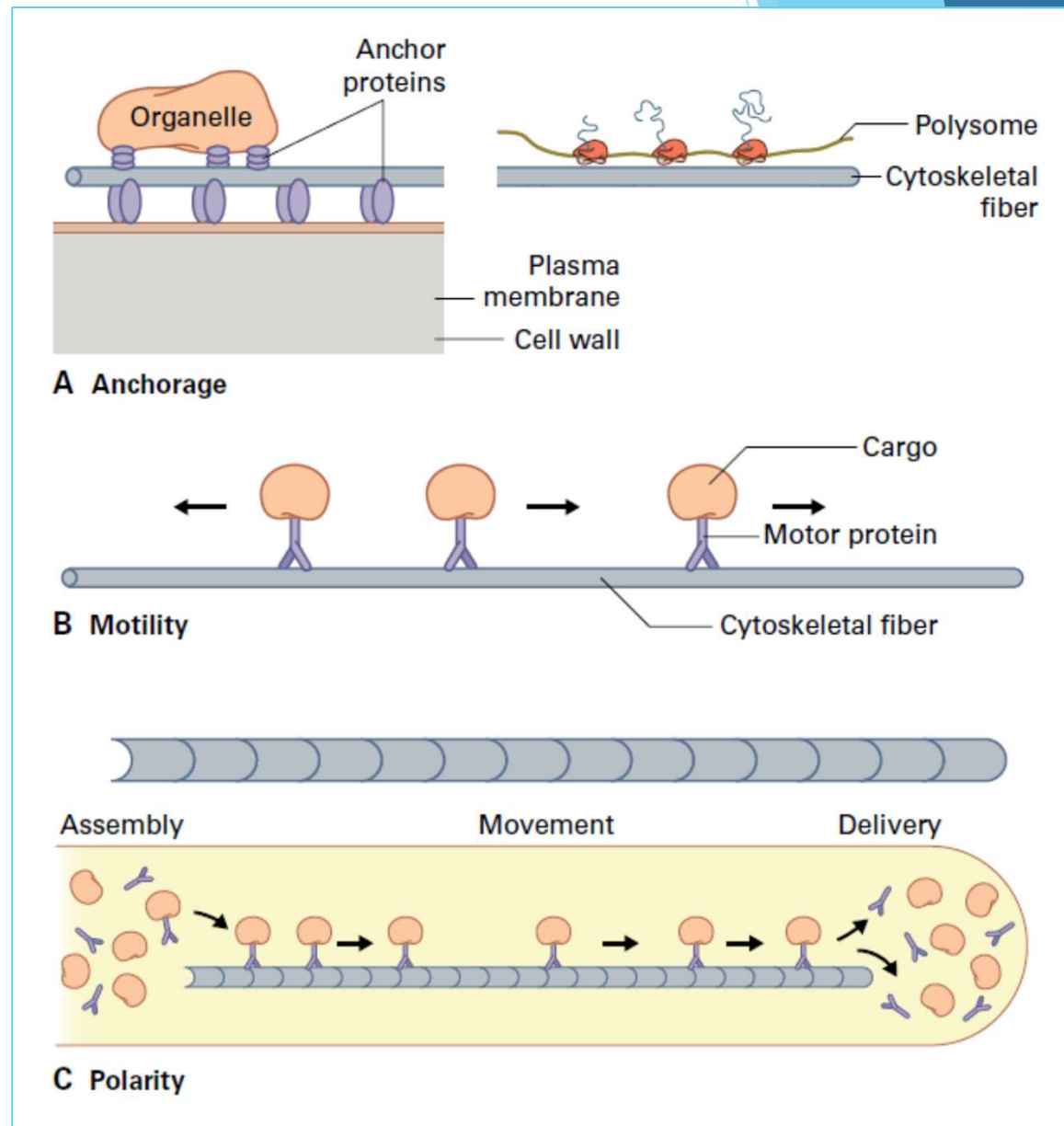
- ▶ organel a makromolekulárních komplexů, např. ribozómů

## ▶ Pohyb (*motility*)

- ▶ intracelulární pohyb buněčných komponentů

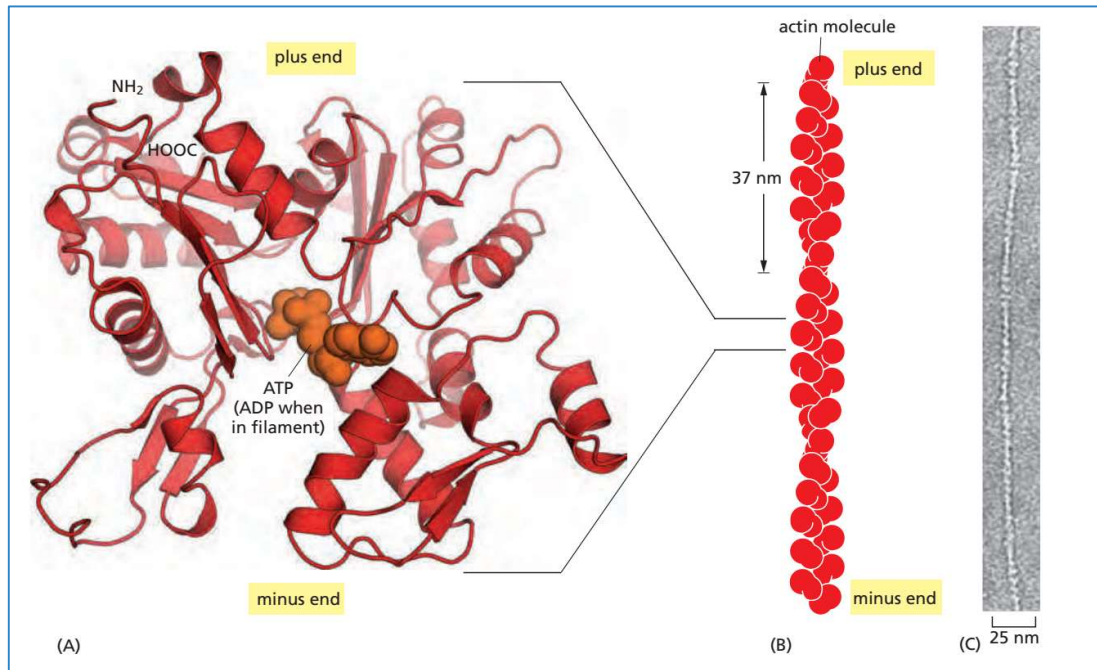
## ▶ Polarita (*polarity*)

- ▶ dána polaritou vláken, informační obsah, např. *tip growth*



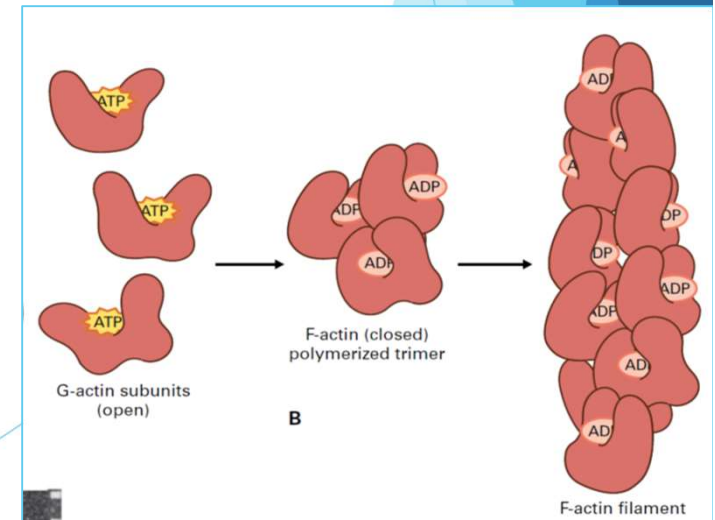
# Aktin

- ▶ U eukaryot je mimořádně dobře konzervovaný (90% identita aa sekvencí).
- ▶ Každá aktinová podjednotka (G-aktin) je 375-aminokyselinový polypeptid nesoucí těsně asociovanou molekulu ATP nebo ADP.



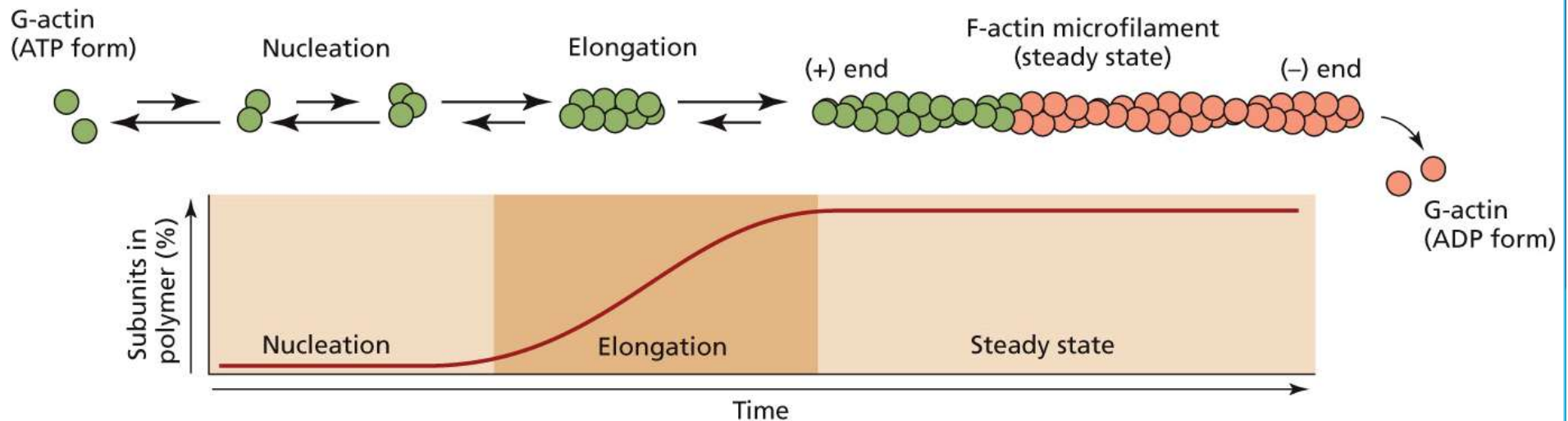
- ▶ Aktin je jedním z nejrozšířenějších proteinů na světě (druhý s RUBISCO).

- ▶ Aktinové podjednotky jsou asymetrické a sestavují se *head-to-tail*, aby vytvořily flexibilní, polární vlákna.



## Biochemie aktinu

- ▶ Polymerace aktinu je doprovázena hydrolýzou koncového fosfátu navázaného ATP (Uvolněná energie není nutná pro polymeraci!)
- ▶ Aktinová mikrofilamenta se mohou tvořit a růst *in vitro*.
  - ▶ Po vytvoření nukleačního místa nebo rimeru (pomalý krok) probíhá polymerace rychle z primeru přidáním monomerů. Rychlost polymerace aktinu závisí na koncentraci monomerů a rychlostní konstantě (dána difúzí monomerů)
- ▶ **Kinetika polymerace aktinu bez ABP (aktin-vazebných proteinů)**

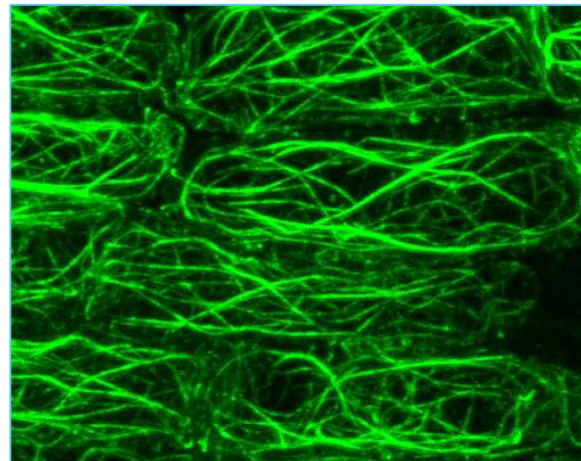
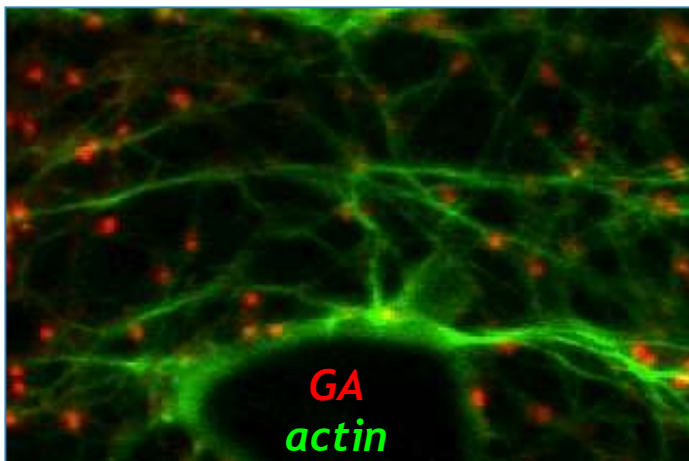
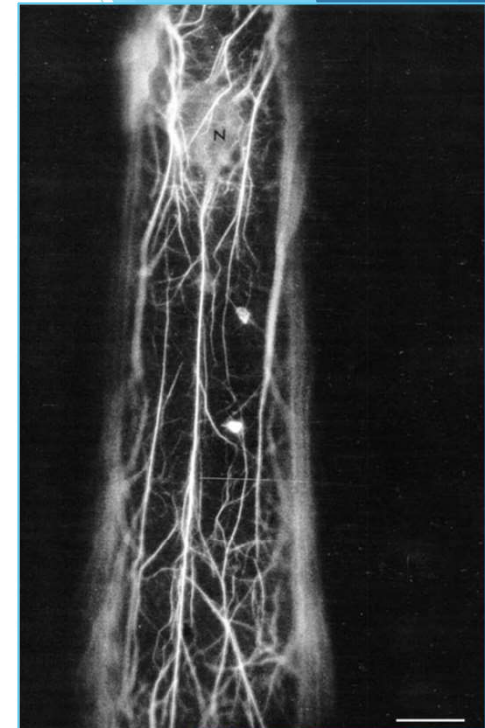


- ▶ **Cytochalasiny**, houbové metabolity, váží se na + konec filament, brání dalšímu růstu (podobné účinky toxin **latrunculin**). **Faloidin**, toxin produkovaný *Amanitou*, naopak stabilizuje aktinová filamenta, takže nemohou depolymerizovat.



# Časo-prostorová lokalizace aktinu v rostlinných buňkách

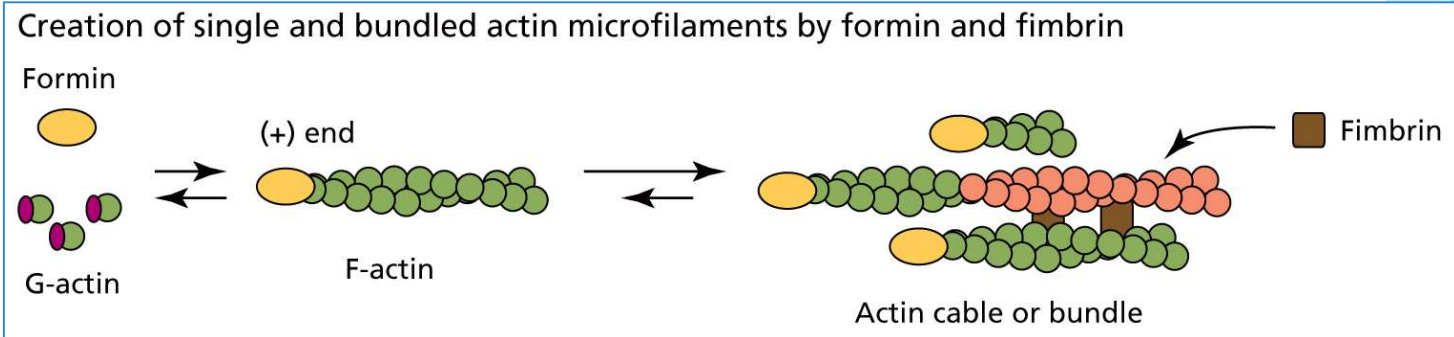
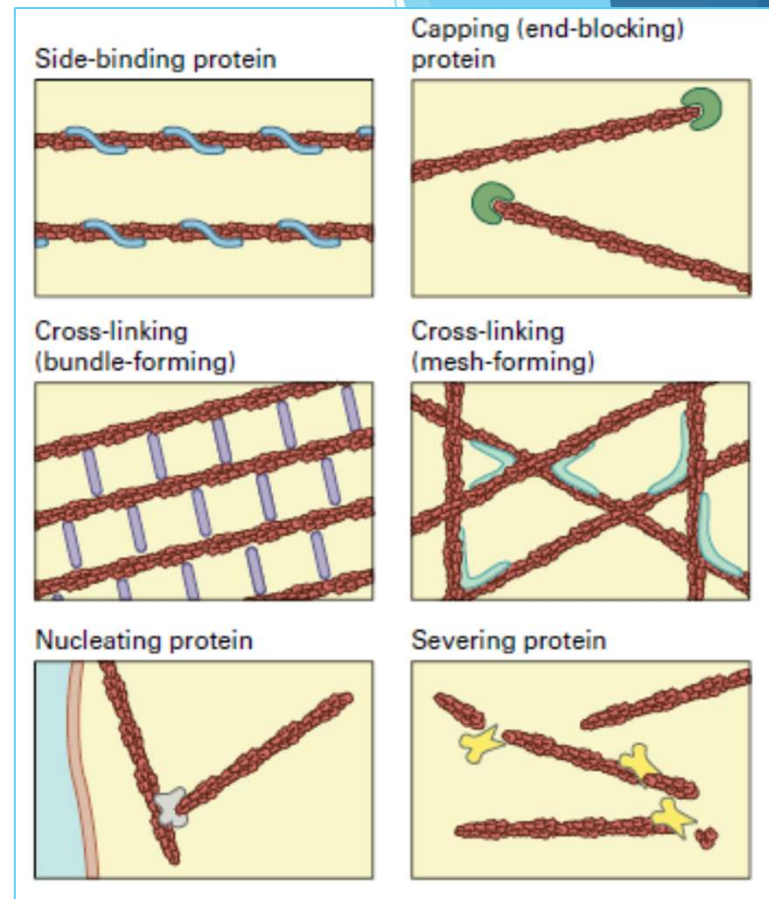
- ▶ Aktinový cytoskelet je velice dynamická struktura
- ▶ Jedinečné uspořádání v každé buňce, ale podobné ve všech během buněčného cyklu, např.
  - ▶ ve fragmoplastu během tvorby buněčné destičky
- ▶ Když se buňky přestanou dělit a začnou se prodlužovat, aktinová vlákna jsou typicky podélně orientovaná
  - ▶ Uspořádání aktinového cytoskeletu v epidermálních buňkách koreluje se schopností buněk prodlužovat se
- ▶ **Vizualizace:** imunoznačení (*immunolabeling*), fluorescenční rhodamin-faloidin (*Amanitotoxin*), který se specificky váže na filamentní aktin (čb. obr.)



*Lifeact GFP*  
(actin binding protein-GFP)

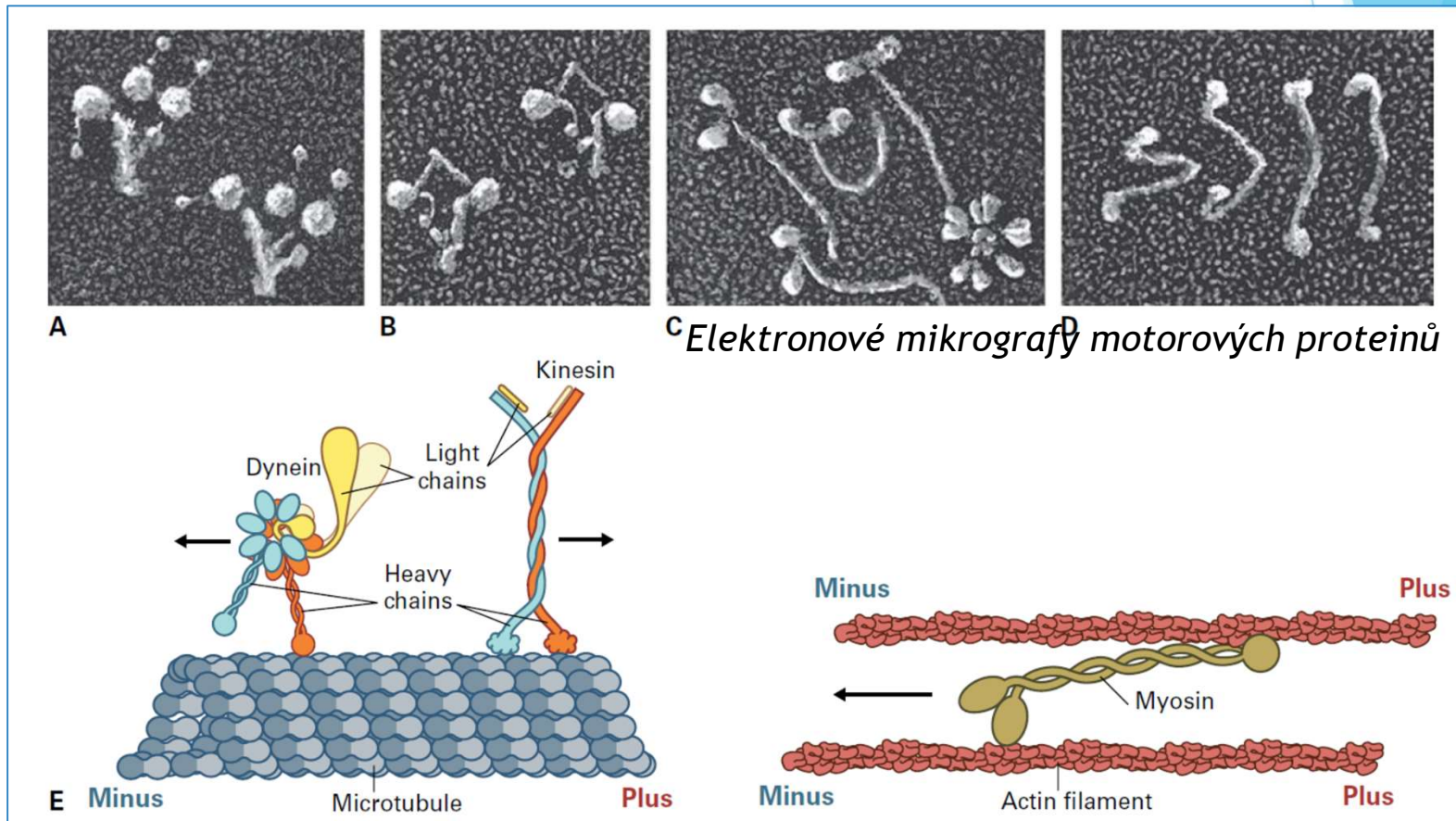
# Rozmanité funkce proteinů vázajících aktin (ABP)

- ▶ **Motorové proteiny (*myosin*)**
- ▶ Regulace rovnováhy mezi G- a F-aktinem (*profiliny*, udržují zásobu snadno dostupného ATP-nabitého aktinu v buňce).
- ▶ Mikrofilamenta však mohou být stabilizována zesíťováním do svazků spojením s proteiny (*villin a fimbrin*).
- ▶ Větvení filamentů (pod určitým úhlem) na spojích tvořených nukleátorem (*Arp2/3*).
- ▶ Stříhání aktinového vlákna na kousky, (aktinový depolymerizační faktor (ADF)).
- ▶ Tvorba mikrofilamentů (*formin a fimbrin*)



# Cytoskeletální motorické proteiny

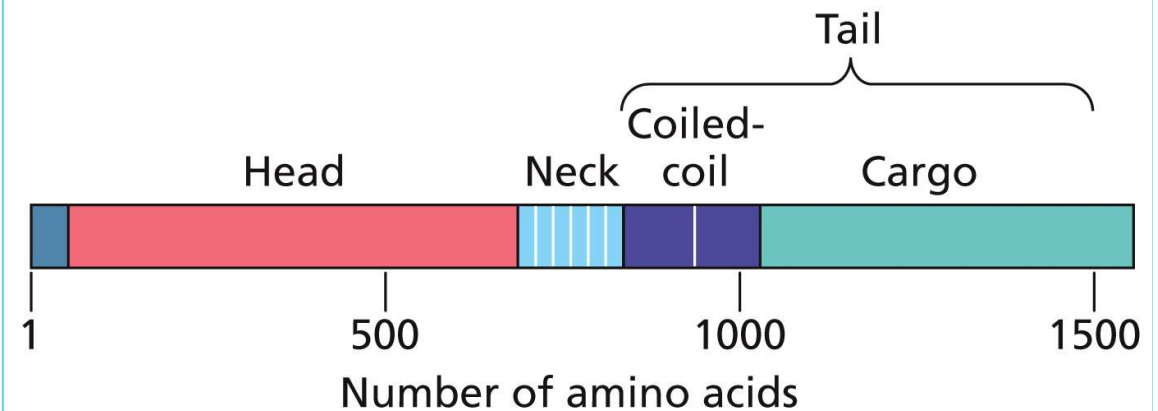
- ▶ Rostliny mají dva typy motorů: **myosiny a kinesiny**
  - ▶ **Myosiny** (v rostlinách myosiny VIII a XI) jsou ABP **reverzibilně se vážající na mikrofilamenta**, obecně se pohybují směrem k plusovému konci
  - ▶ **Kinesiny** jsou MAP vážající mikrotubuly, pohybují se v obou směrech
- ▶ Oba motory mají oddělenou doménu **hlavy, krku a ocasu**



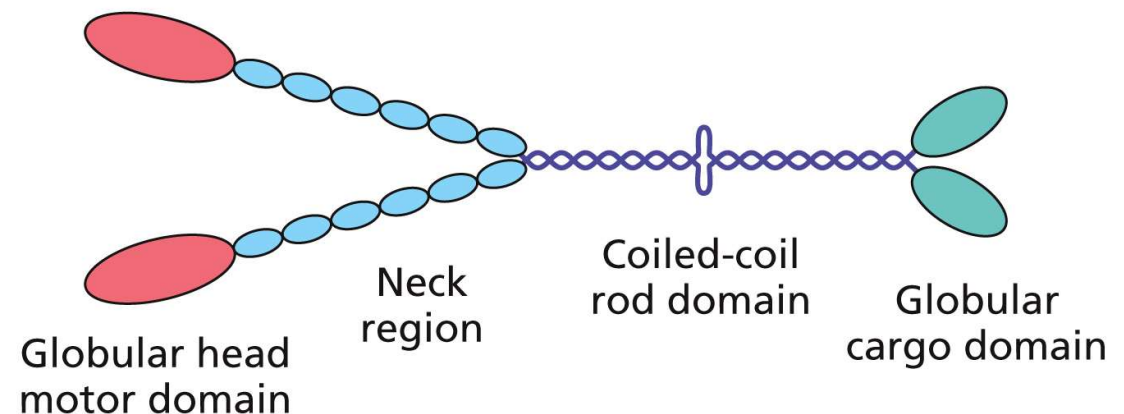
# Stavba rostlinných myosinů

- ▶ Myosiny jsou APB, schopny generovat sílu podél aktinových vláken v důsledku své schopnosti hydrolyzovat ATP (*mechanochemické transduktorové proteiny*).
- ▶ Jednotlivá molekula myosinu je polární vláknitá struktura.
- ▶ Rostlinné myosiny jsou **dimery** složené z monomerů:
  - ▶ S hlavovou doménou (motor) vázající aktin, hydrolyzující ATP
  - ▶ připojenou ke krku (páka)
  - ▶ a ocasní doménou vázající náklad, např. orgány nebo vezikuly.

(A) Unfolded sequence of domains in myosin XI



(B) Folded dimer configuration of myosin XI

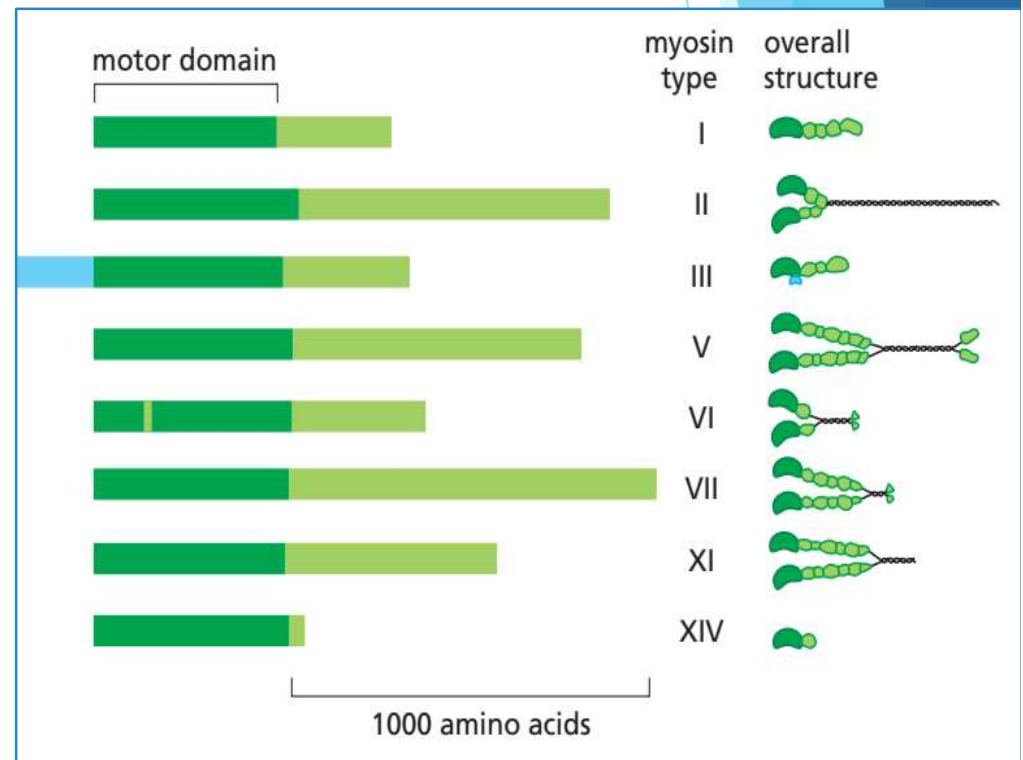


# Rostliné myosiny - VIII a XI

- ▶ V každé eukaryotické buňce koexistují desítky různých m
- ▶ V rostlinných a živočišných buňkách existuje nejméně různé formy se specializují na vytváření nebo udržová pružnosti v buňce nebo na tažení konkrétního nákladu a daným směrem.
- ▶ Rostliny mají převážně myosin VIII and XI směřující k p



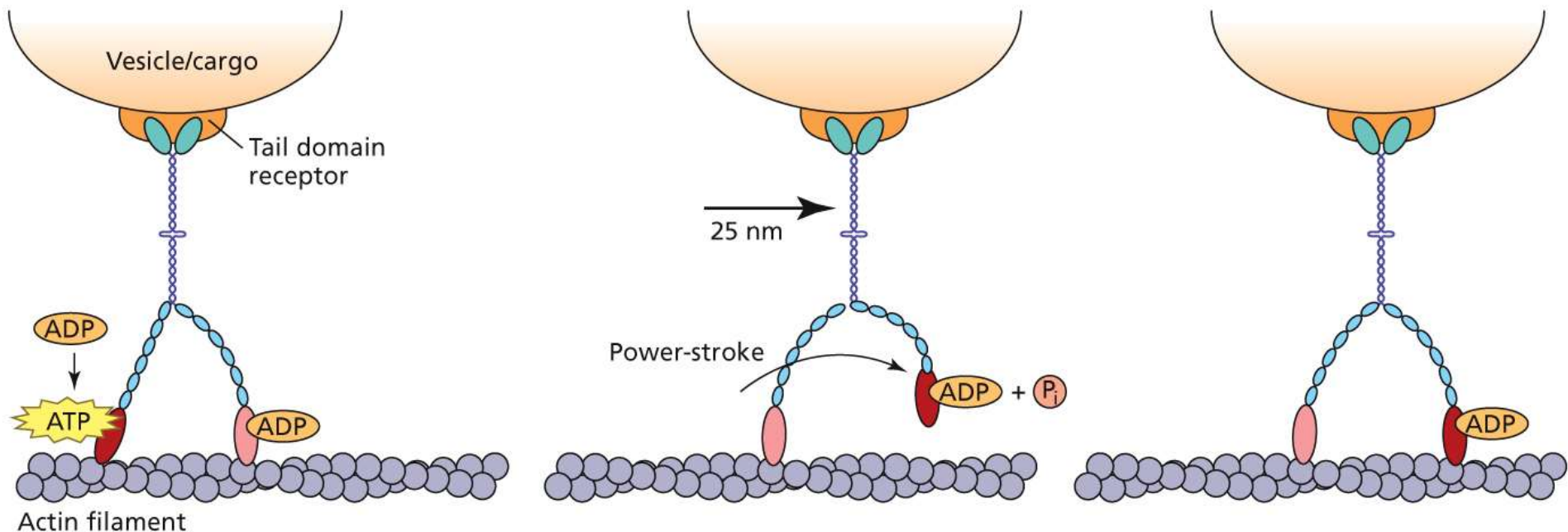
- ▶ **Myosin VIII** byl lokalizován na plazmatické membráně, v plasmodesmatech, v endozomech a ve vznikající buněčné destičce.
- ▶ **Myosin XI** byl lokalizován v mitochondriích, plastidech a ER (hybná síla k prodloužení ER tubulů).
  - ▶ Knockout mutanti naznačují, že myosin XI je zapojen do motility GA, peroxisomů, mitochondrií, plastidů a jádra.



# Myosinem řízený pohyb organel

- ▶ Myosin využívá energii získanou z opakovaných cyklů hydrolyzy ATP k pohybu podél aktinového vlákna.

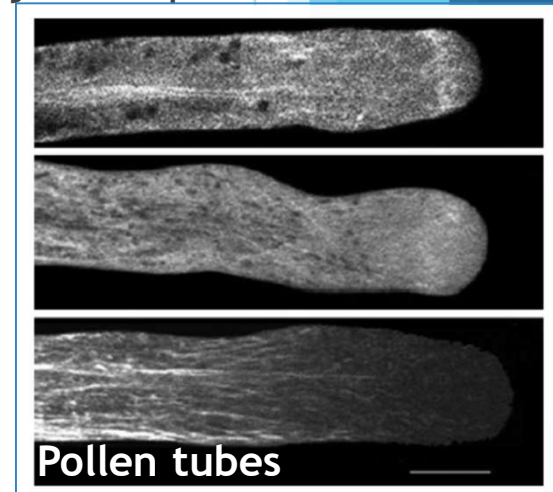
(C) Movement of cargo and powerstroke of myosin XI



- ▶ Ocas se váže na organelu prostřednictvím své cargo domény a receptorového komplexu na membráně.
- ▶ Dvě hlavy mají ATPázovou a motorickou aktivitu tak, že změna v konfiguraci krční oblasti vytváří „chůzi“ podél aktinového vlákna během něž je ATP hydrolyzován na ADP a anorganický fosfát ( $P_i$ ).
- ▶ Náklad se při každém kroku posune o 25 nm.
- ▶ Po uvolnění  $P_i$  se dimer „resetuje“ do stavu před zapnutím napájení.

# Pohyby zprostředkované aktinem a myosinem

- ▶ **Cytoplazmatické proudění (*streaming*)**
- ▶ Aktin a myosin působí společně s cytoplazmou a vytvářejí tohoto pohybu.
  - ▶ lépe nazývané řízený pohyb organel, protože organely se mohou pohybovat v opačných směrech, ukotvovat se k sobě navzájem, k cytoskeletu nebo PM
- ▶ Organely (mitochondrie, peroxisomy, GA) jsou v rostlinných buňkách extrémně dynamické. Tyto částice (cca 1  $\mu\text{m}$ ) se pohybují rychlostí 1-10  $\mu\text{m/s}$ !
- ▶ vyskytuje se téměř ve všech rostlinných buňkách, usnadňuje transport
- ▶ mnohem rychlejší než difúze; míra a organizace souvisí s velikostí buňky
  - ▶ Nejpomalejší v malých buňkách, se zvětšují se velikostí se rychlost pohybu zvyšuje.
  - ▶ Buňky střední velikosti s transvakuolárními řetězci mají rychlejší proudění oběhu
  - ▶ Vysoce organizované a rychlé streamování fontány, např. pylové láčky.
- ▶ Cytoplazmatické proudění je ovlivněno rostlinnými hormony, elektrinou, gravitací; používá se jako indikátor životaschopnosti buněk.
- ▶ Hnací síla vyplývá z přeměny chemické energie na mechanickou energii aktomyosinem a odpor proti proudění závisí na viskozitě cytoplazmy.



Pollen tubes

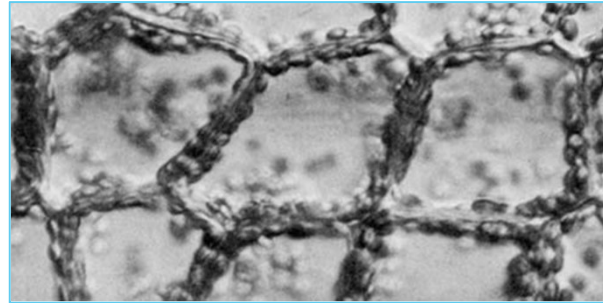
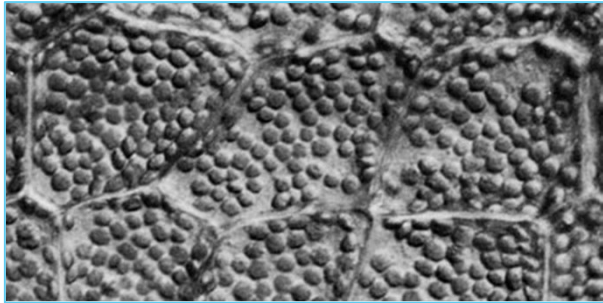


*Tradescantia virginica*, Kühne, W., 1864

# Pohyby zprostředkované aktinem a myosinem

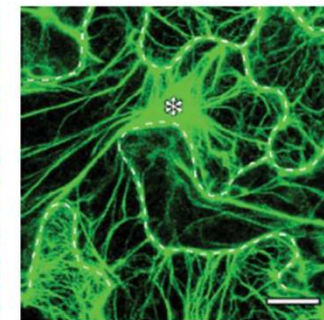
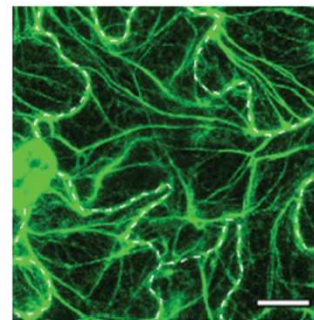
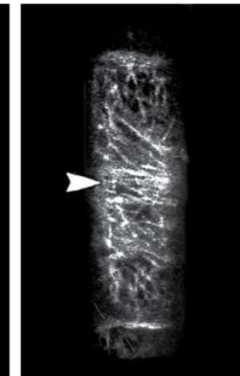
## ▶ Pohyby chloroplastů

- ▶ světlem stimulované reakce v rostlinných buňkách (agregace, akumulace a uhýbání se), pravděpodobně za účelem optimalizace fotosyntézy



Epidermal cells of *Vallisneria gigantea* kept under low intensity light (the chloroplasts are along the periclinal walls, left) and in which the chloroplasts have been induced to move to the anticlinal walls.

- ▶ Reorientace buněčné destičky
- ▶ Sekrece vezikul zapojených do růstu špičky a růstu indukovaného auxinem
- ▶ Plazmodesmatální transport (např. krční zúžení plazmodesmat)
- ▶ Reakce na poranění (ochrana před patogeny)
- ▶ Kontraktilní vakuoly
- ▶ Polymerizace aktinu

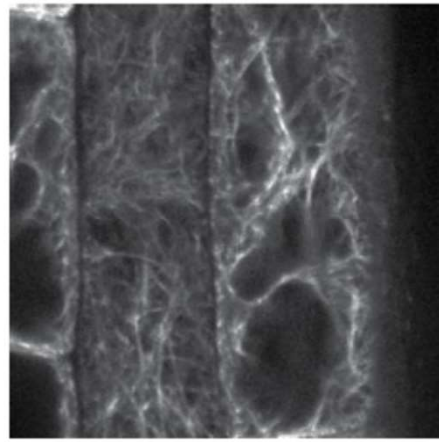
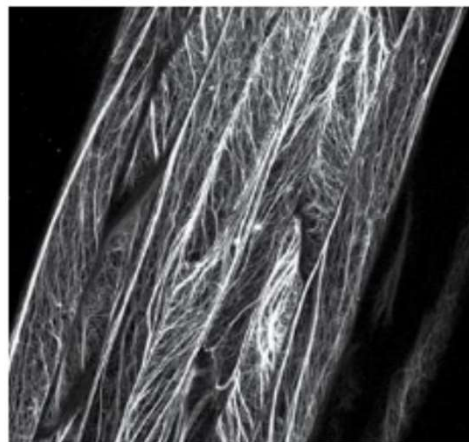
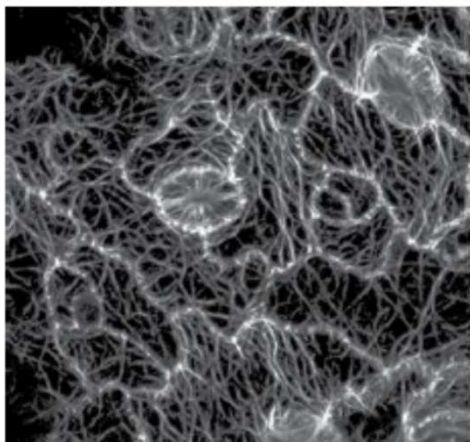


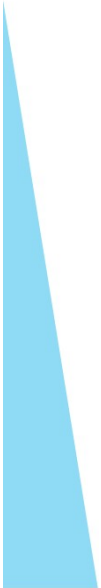
\* poranění



## Metody studia zapojení aktinu do buněčného procesu

- ▶ Popisná analýza umístění a struktury mikrofilamentů
- ▶ Demonstrace, že antagonisté aktinu (inhibitory) inhibují pozorovanou odpověď
- ▶ Prokázání, že motilita je narušena *in vivo* za nepermissivních podmínek u podmíněných mutantů aktinu nebo myosinu (RNAi, Crisper/Cas 9)
- ▶ Otestování vlastnosti systému v buněčném modelu
- ▶ Izolace proteinů zapojených do procesu
- ▶ Rekonstituce funkčního systému

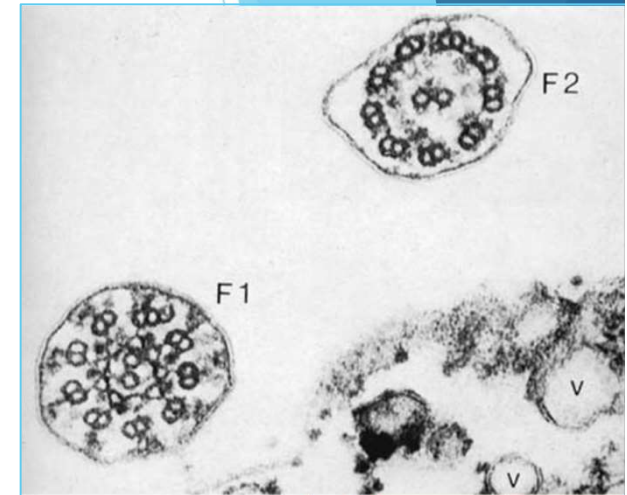




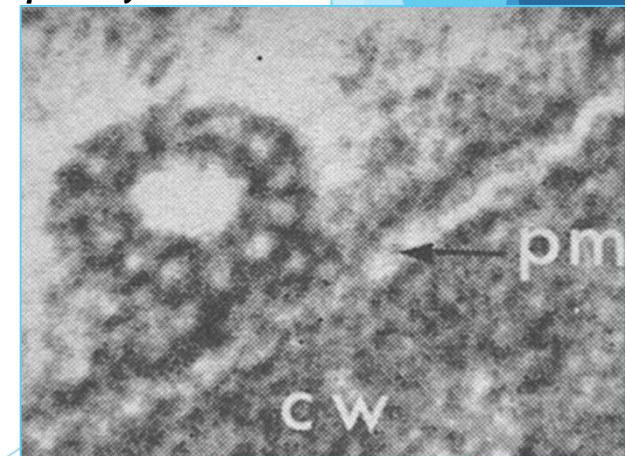
# Objev mikrotubulů

- ▶ Bičíkovité struktury eukaryotických buněk:
  - ▶ řasinky (*cilia*) a bičíky (typicky delší).
- ▶ Zavedení ultramikrotomu umožnilo Fawcettovi a Porterovi (1954) rozříznout je příčně a odhalit strukturu odlišnou od struktury svalu,
- ▶ vyžadují ATP pro pohyb, stejně jako svaly!
  - ▶ Bičíkový pohyb symetrický hadovitý pohyb.
  - ▶ Ciliární pohyb je rozšířený u jednobuněčných rostlin, hub a živočichů, vyskytuje se také u mnohobuněčných organismů, i když je omezen na specializované buňky; např. spermie některých mechů, kapradin, cykasů a ginkga.
- ▶ Gibbons (1963) vyizoloval (ze spermatu) protein s ATPázovou aktivitou, nazval jej *dynein*, z řečtiny pro „silový protein“ (motorický protein).
- ▶ Ledbetter a Porter (1964) se domnívali, že mikrotubuly by se mohly podílet na regulaci tvaru buněk a byly zapojeny do intracelulární motility.

**Uspořádání tubulů 9 + 2**

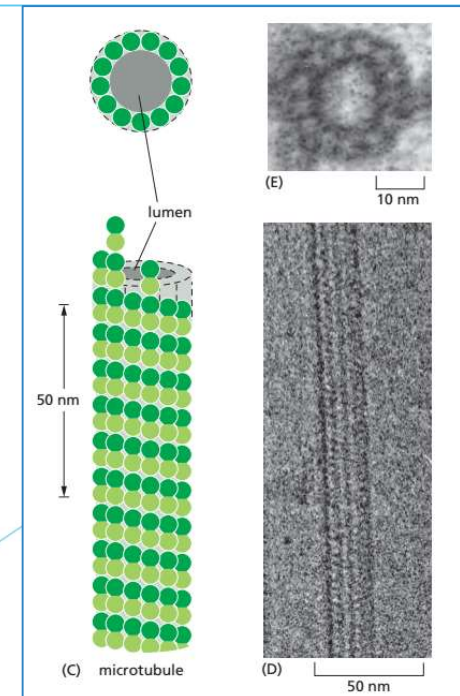
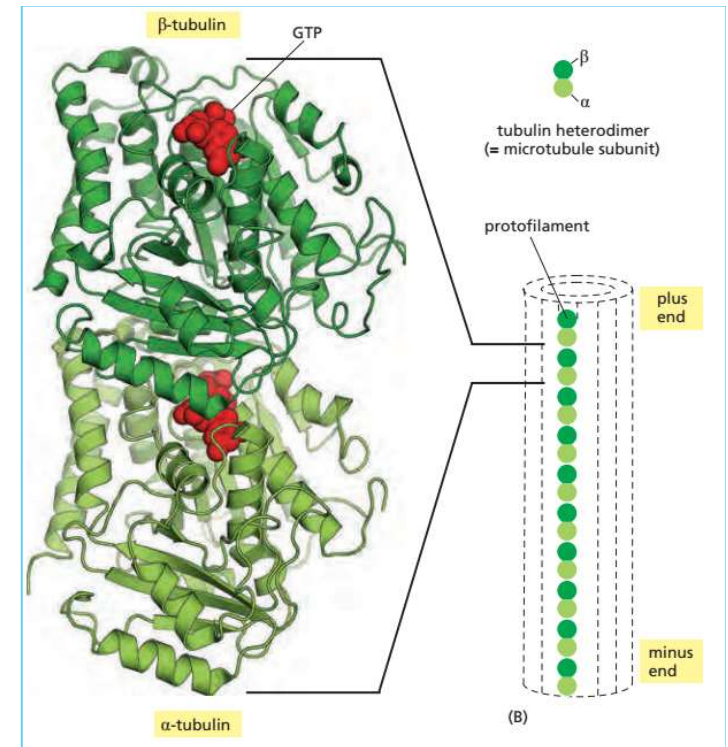


**Mikrotubul se skládá ze 13 protofilament.**



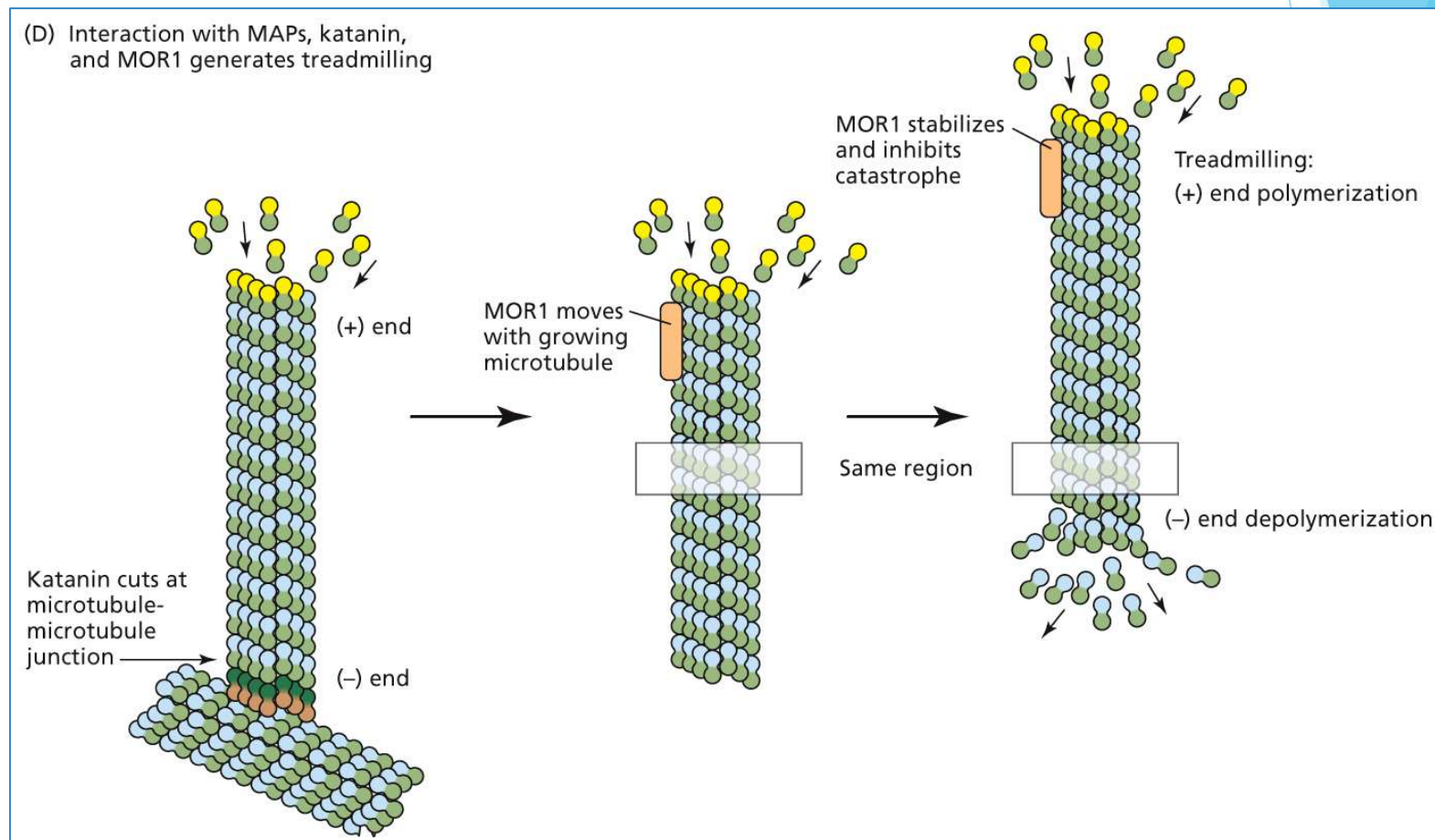
# Struktura mikrotubulů

- ▶ Mikrotubuly jsou duté válce z tubulinu.
- ▶ Tubulin je 110-kDa heterodimer, který se skládá ze dvou globulárních podjednotek  $\alpha$ -tubulinu a  $\beta$ -tubulinu (kódovaných dvěma genovými rodinami).
  - ▶ Každá podjednotka je spojena s jedním GTP.
  - ▶ Tubulinové dimery jsou uspořádány ve specifické orientaci tvořící *protofilamenta*, ta tvoří dutý válec
- ▶ Mikrotubuly jsou polární struktury (dva různé konce)
- ▶ *Kolchicin* jed z podzimního krokusu (*Colchicum autumnale*), inhibuje mitózu
  - ▶ protein vázající se na kolchicin izolovaný v roce 1960 byl nazván tubulin.
  - ▶ rostlinný tubulin je depolymerizován milimolárními koncentracemi kolchicinu, je také velmi citlivý na herbicid *oryzalin* (na rozdíl od živočišného tubulinu).



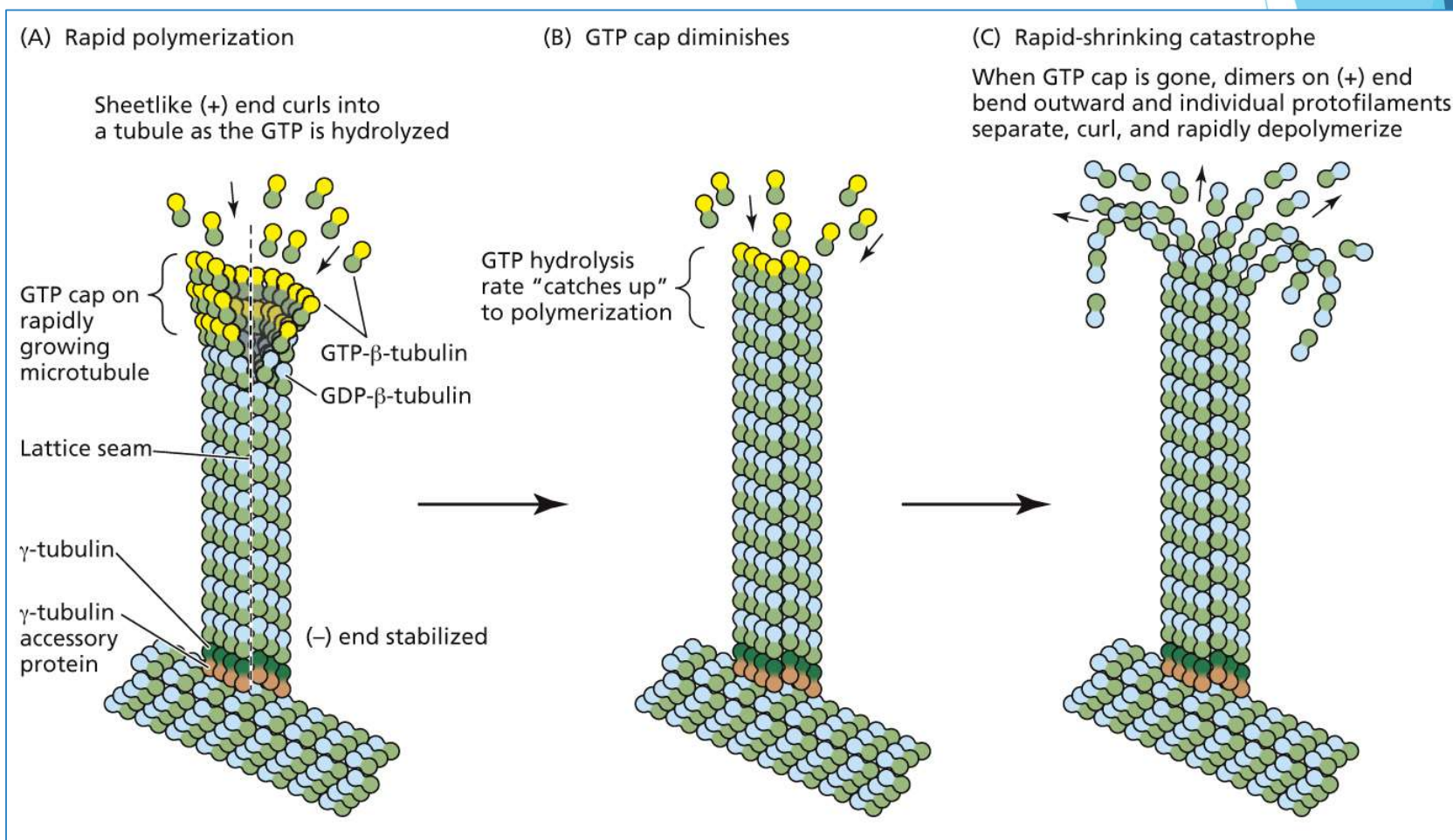
# Mikrotubuly v přítomnosti GTP vykazují *treadmilling*

- ▶ Při kritické koncentraci dochází k polymeraci tubulinu na +konci stejnou rychlostí, jako k depolymeraci na -konci, a zatímco jsou tubulinové dimery translokovány podél mikrotubulu z kladného konce na záporný konec, nedochází k žádné čisté změně délka mikrotubulu.
  - ▶ Stejně jako růst aktinových vláken i růst mikrotubulů vykazuje *lag* fázi (je potřeba primeru).
  - ▶ Nukleace *in vivo* může vyžadovat třetí formu tubulinu známou jako  $\gamma$ -tubulin.
- ▶ Je zajímavé, že zatímco GTP je nezbytný pro polymeraci, hydrolýza GTP není!



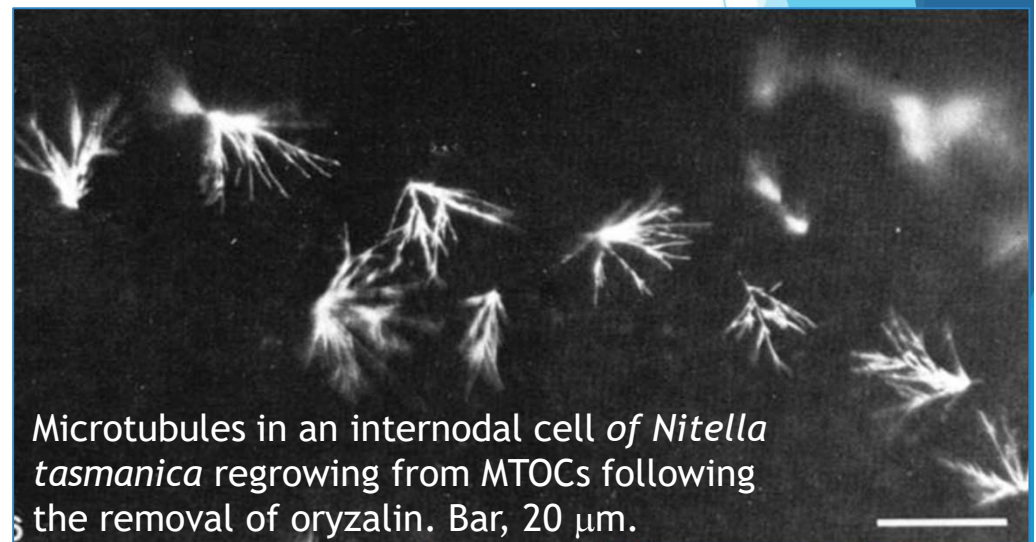
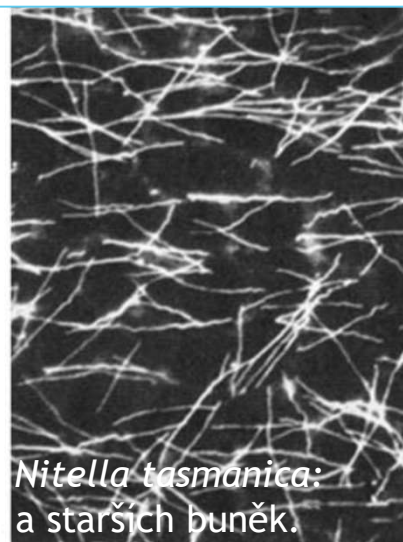
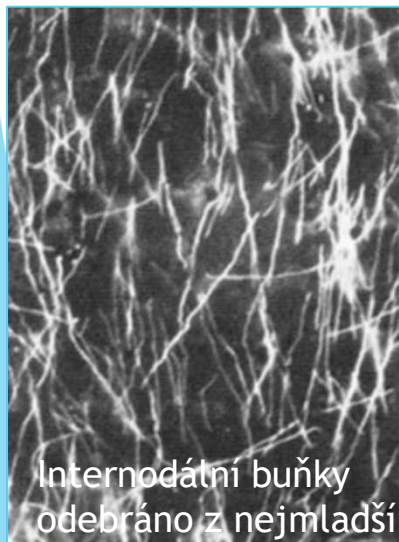
# Dynamická nestabilita mikrotubulů

- ▶ Pokud se mikrotubuly sestaví z čistého tubulinu, můžeme vidět, jak se mikrotubuly rychle zmenšují a rostou, zdánlivě náhodným způsobem.
- ▶ Zdá se, že rostoucí + konec přepíná mezi těmito dvěma stavy.



# Časo-prostorová lokalizace mikrotubulů

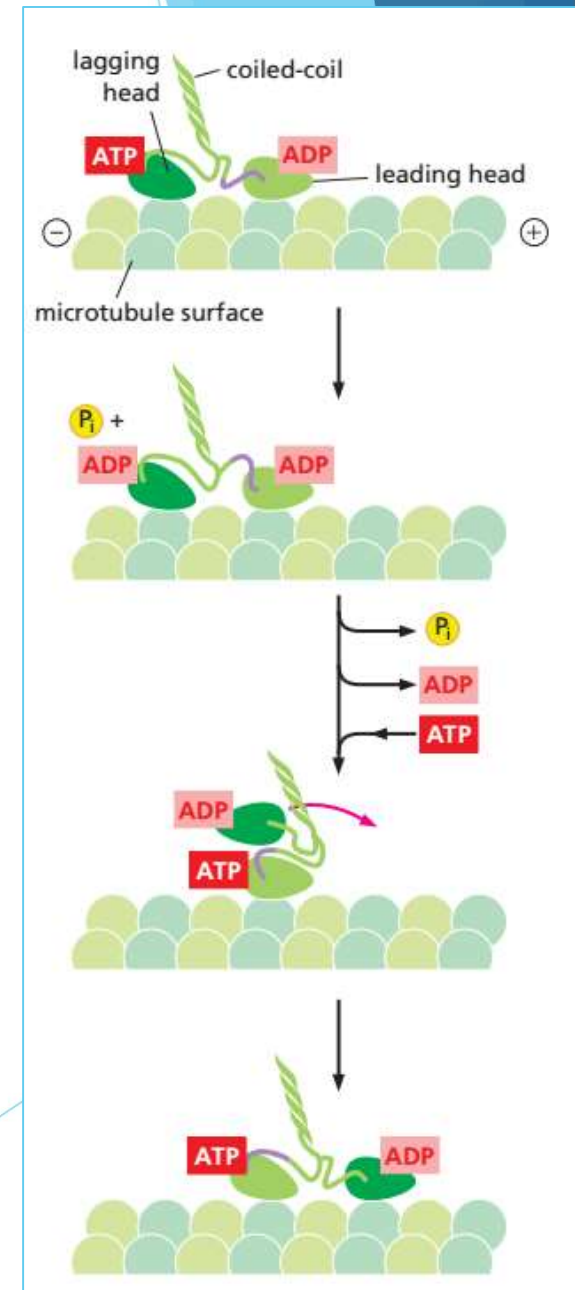
- ▶ U buněk vyšších rostlin se mikrotubuly vyskytují v kortikální cytoplazmě a mají příčnou orientaci vzhledem k dlouhé ose buňky.
  - ▶ Orientace se mění při diferenciaci a růstu buněk.
- ▶ *In vivo* mikrotubuly vždy pocházejí z oblastí známých jako **centra organizující mikrotubuly** (*microtubule-organizing center, MTOC*).
  - ▶ V rostlinných buňkách obsahují  $\gamma$ -tubulin.
  - ▶ Samotné MTOC jsou dynamické a pohybují se po celé buňce
  - ▶ Typicky jsou + konce mikrotubulů distální k MTOC a - konce jsou zabudovány do MTOC (nebo centrozomů)



- ▶ MTOC lze identifikovat depolymerizací mikrotubulů různými činidly depolymerujícími mikrotubuly a po odstranění činidla sledovat, kde se mikrotubuly reformují.

# Charakterizace motorických proteinů spojených s mikrotubuly (*MAP proteins*)

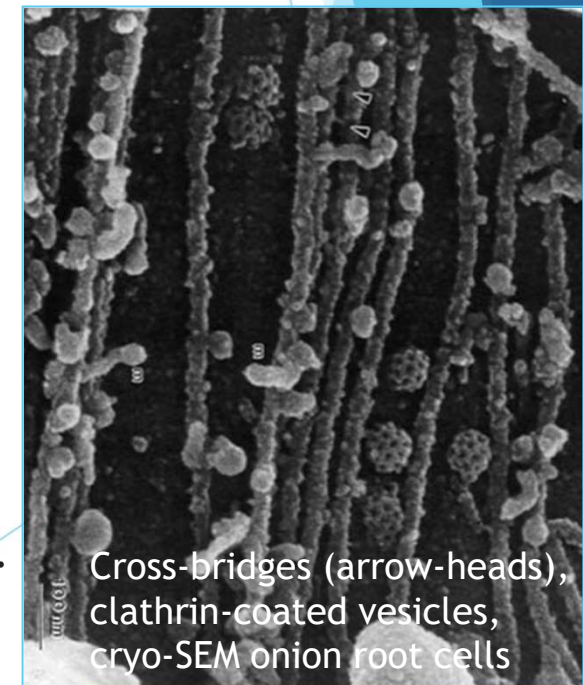
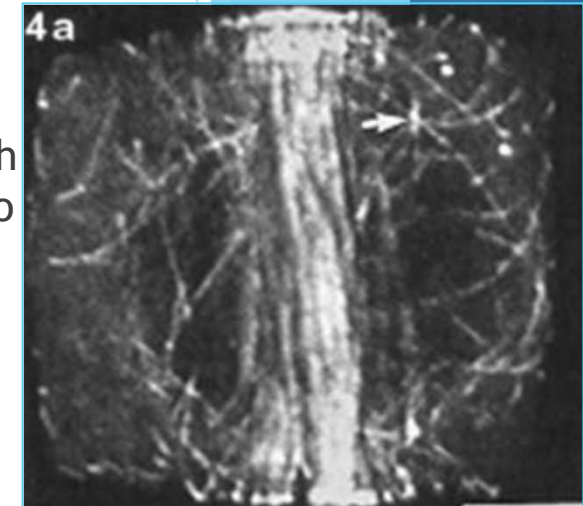
- ▶ **Kinesin** je mechanochemický enzym, který přeměňuje chemickou energii ATP na energii mechanickou.
  - ▶ Velký podlouhlý protein, kde každý monomer obsahuje hlavu, krk a ocas
  - ▶ Kinesin transportuje vezikuly z -konce na +konec (rychlostí 0,5  $\mu\text{m/s}$ ).
- ▶ **Dynein** je polymerní vysokomolekulární protein.
  - ▶ Složen z 1 až 3 těžkých řetězců (které zahrnují motorickou doménu) a různého počtu lehkých řetězců.
  - ▶ Dynein vyvolává pohyb vezikul z +konce na -konec
- ▶ *Arabidopsis* postrádá geny pro těžký řetězec dyneinu, má jen pro lehké!!
- ▶ Pohyb dyneinu a kinesinu podél mikrotubulů se děje podobným způsobem jako myosin klouže podél aktinového mikrovlákna.
  - ▶ *Znázorněn pohyb kinesinu-1 po povrchu mikrotubulu.*





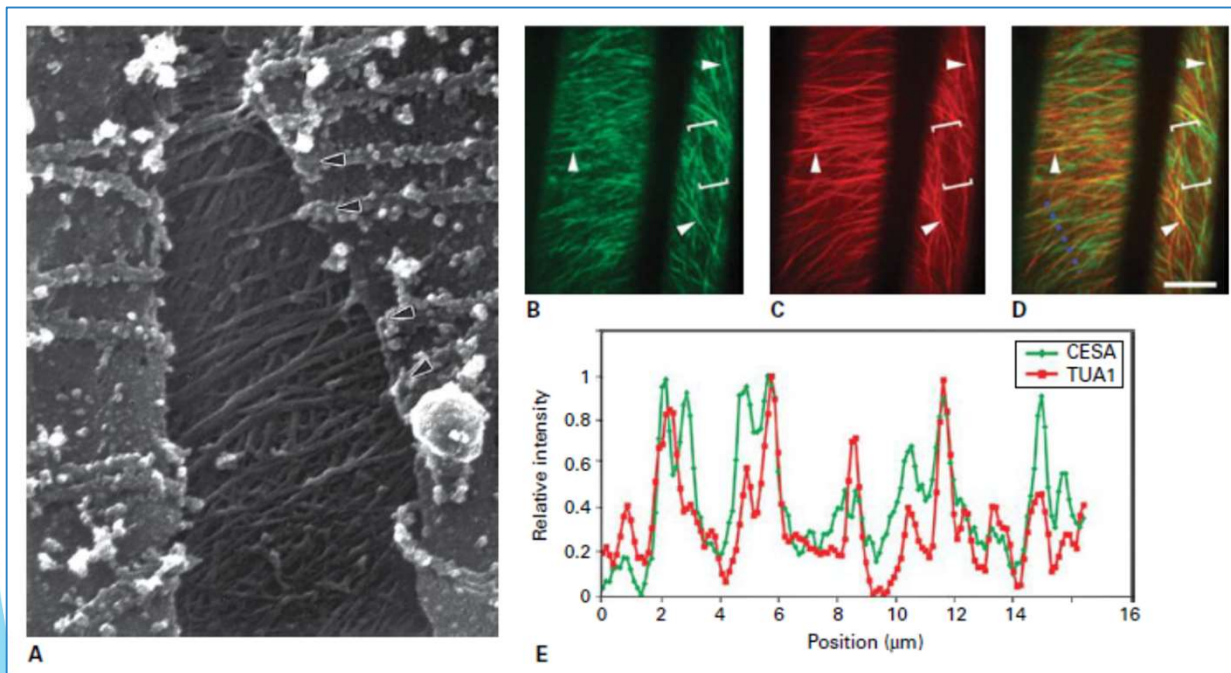
# Pohyby zprostředkované tubulinem

- ▶ Role mikrotubulů v **pohybu chromozomů během mitózy**.
  - ▶ Těsně před profází, na konci G2, se u většiny rostlinných buněk tvoří unikátní uspořádání mikrotubulů známé jako *preprofázní pás (preprophase band)*.
  - ▶ Jeho poloha předpovídá místo tvorby buněčné destičky.
  - ▶ Po jaderném dělení skupina mikrotubulů známých jako *fragmoplast* organizuje vyvíjející se buněčnou destičku.
- ▶ **Nukleární migrace** je předpokladem pro asymetrické buněčné dělení a v mnoha rostlinných buňkách jsou mikrotubuly spojeny s migrujícím jádrem.
- ▶ Mikrotubuly se podílejí na **pohybu organel** v buňce; např. GA
- ▶ Aktin a myosin jsou typicky zodpovědné za cytoplazmatické proudění.
  - ▶ Polymerizace/depolymerizace mikrotubulů může také poskytnout hybnou sílu pro cytoplazmatický pohyb.

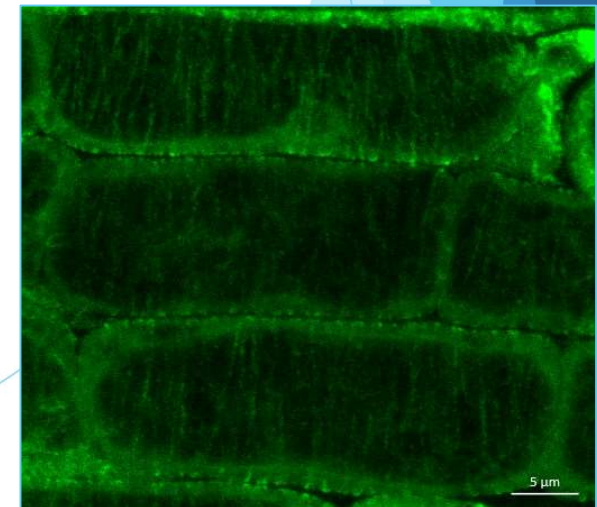


# Mikrotubuly a tvar buňky

- ▶ Mikrotubuly jsou orientovány paralelně s celulózovými mikrofibrily a pravděpodobně řídí orientaci ukládání celulózových mikrofibril
  - ▶ Činidla nebo stimuly (např. světlo, gravitace, hormony), které inhibují/ovlivňují polymeraci nebo organizaci mikrotubulů, ovlivňují i orientaci celulózových mikrofibril

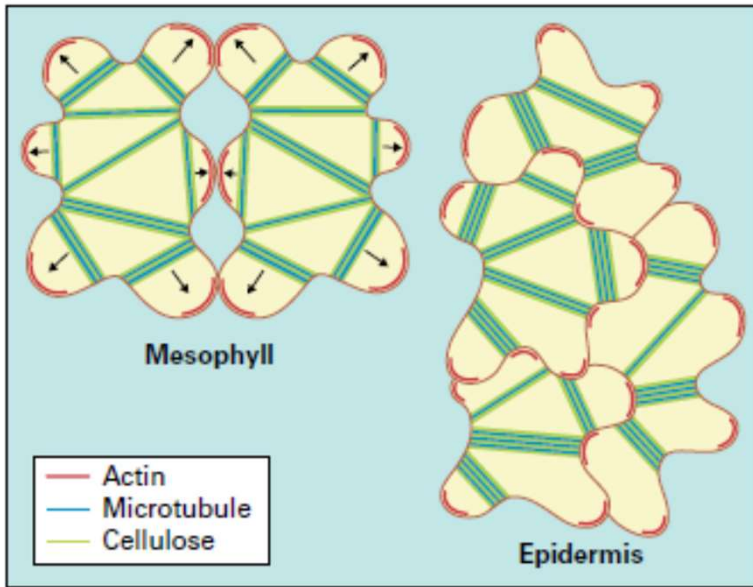


- ▶ JAK?! Zdá se, že komplexy syntetizující celulózu (CESA) jezdí po mikrotubulech nebo mikrotubuly vytvářejí kanálky, kterými se tyto komplexy pohybují.
  - ▶ Jakmile celulóza začne polymerovat, pokračuje ve stejném směru, čímž se stává nezávislou na orientaci mikrotubulů!

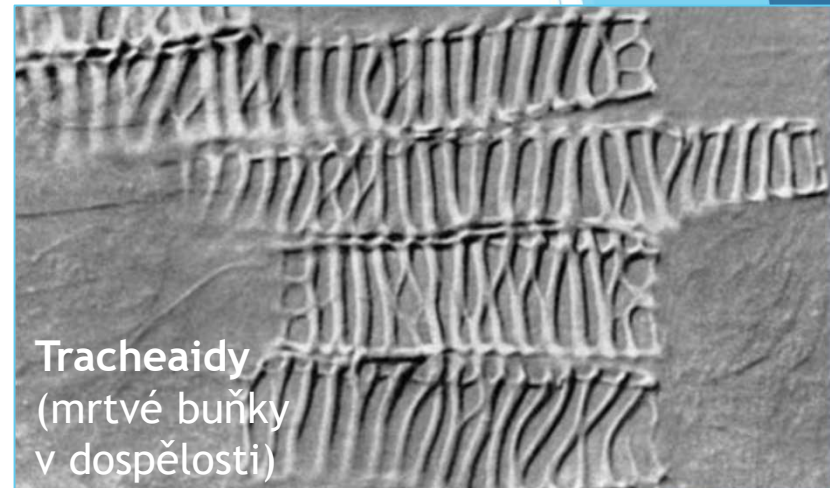


- ▶ Předpokládá se, že orientace celulózových mikrofibril reguluje směr buněčného růstu
  - ▶ náhodně uspořádané mikrofibrily v kulovité buňce oproti buňkám s příčně orientovanými mikrofibrilami, které se prodlužují ve směru kolmém k dlouhé ose mikrofibril a dají vzniknout cylindrickým buňkám
- ▶ Např. apikální meristémy

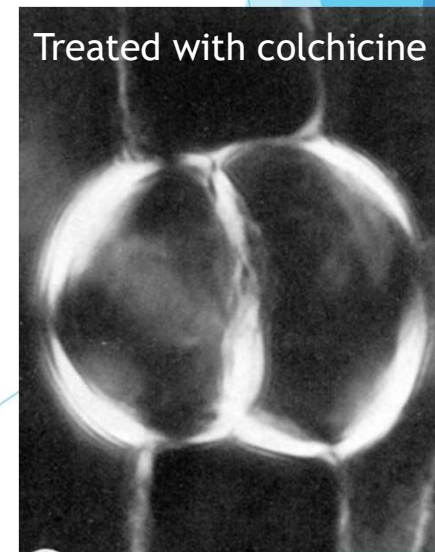
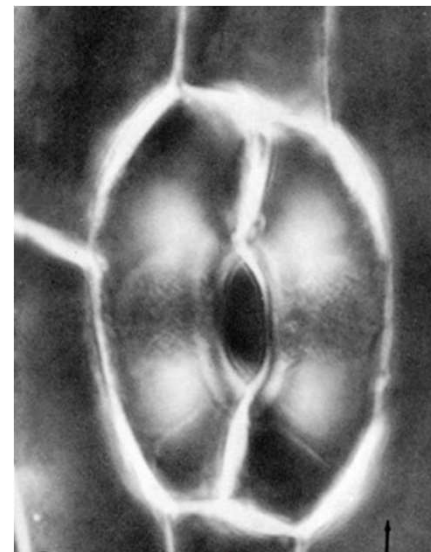
# Mikrotubuly a tvar buňky

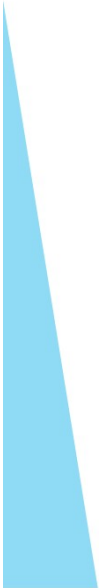


- ▶ *Cytoskeleton je podílí na tvorbě komplexních tvarů buněk*



- ▶ Stomatální buňky mají velmi charakteristickou morfologii buněčné stěny:
  - ▶ celulózové mikrofibrily jsou uspořádány radiálně kolem buňky (*radiální micelace*) důležité pro správnou funkci průduchu.
  - ▶ Mikrotubuly jsou paralelní s celulózovými mikrofibrilami a oba jsou uspořádány radiálně.





## Intermediate filaments

- ▶ Tato vlákna mají průměr přibližně 10 nm a jsou tedy mezi aktinovými mikrovláknými (5 nm) a mikrotubuly (24 nm).
- ▶ Beven a kol. (1991) naznačují, že v rostlinách může intermediární filamentový protein *lamin* tvořit síť 10 nm filamentů, která se nachází uvnitř vnitřní membrány jaderného obalu, jako je tomu v živočišných buňkách.
  - ▶ **Laminy** se podílejí na regulaci velikosti a tvaru jádra, organizaci chromatinu, umístování komplexu jaderných pórů a jsou součástí linkeru mezi nukleoskeletem a cytoskeletem.
- ▶ Avšak zatímco vyšší rostliny obsahují proteiny, které mohou mít analogické funkce jako laminy, *chybí jim homologní sekvence DNA pro laminy*.

## Motilita na bázi centrinu

- ▶ Některé pohyblivé proteiny jsou ve skutečnosti samotné kontraktilní prvky.
- ▶ **Centrin** je součástí MTOC nebo pericentriolárního materiálu u řas, prvoků, savců a vyšších rostlin:
  - ▶ např. v pohyblivých rostlinných spermiích

# Mechanismus pohybu svalů

- ▶ **The sliding filament model:**
- ▶ model s posuvným vláknem:
- ▶ Pásmo A (což znamená anizotropní) a dvě nedvojločné oblasti mezi pásy Z a pásmem A byly pojmenovány pásy I (což znamená izotropní).
- ▶ A-pásy ~ tlustá vlákna, myosin
- ▶ I-pásy ~ tenká vlákna, aktin.

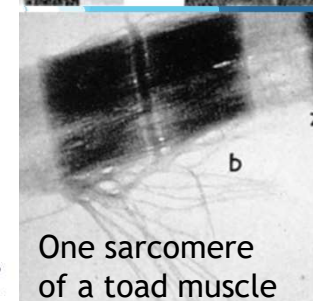
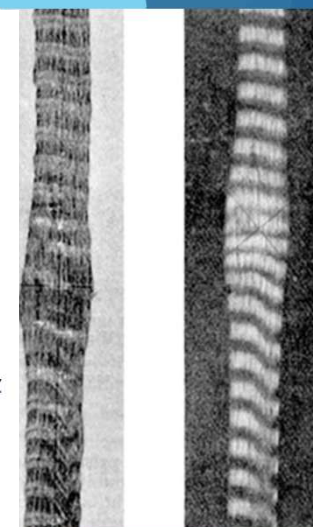
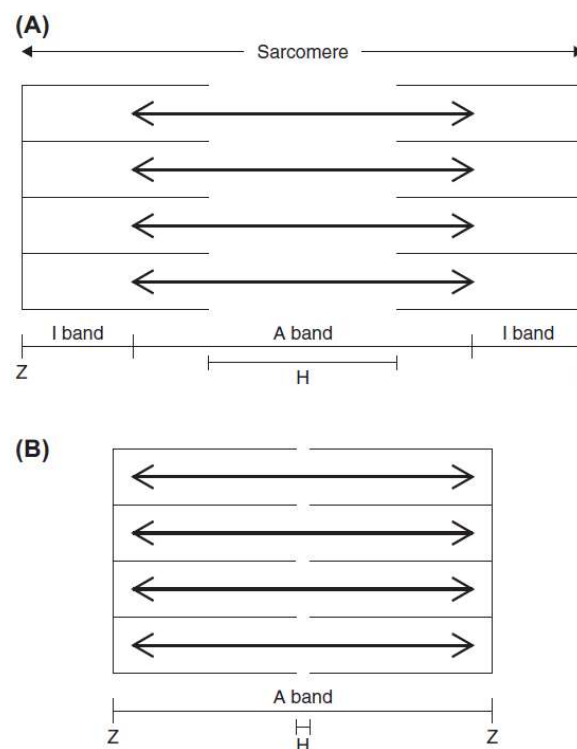


FIGURE 10.4 Diagram of the relative movement of actin and myosin as described by the sliding filament hypothesis: (A) relaxed and (B) contracted.

One sarcomere of a toad muscle

## Aktin v nesvalových buňkách

- ▶ Aktin se nenachází pouze ve svalových buňkách, ale vyskytuje se také ve všech eukaryotických buňkách.
- ▶ Aktin je jedním z nejrozšířenějších proteinů na světě (druhý s RUBISCO).