

Essential Cell Biology

Third Edition

Chapter 17

Cytoskeleton

세포골격

- 진핵세포가 다양한 모양을 취하고, 세포내 구성물들을 체계화시키고, 환경과 물리적으로 상호작용하며, 조화로운 이동을 하는 것은 세포골격을 지니고 있기 때문이다.
- 세포골격은 세포모양변화, 분열, 주위환경에 반응하여 끊임없이 재구성되는 역동적인 구조이다.
- 세포내의 여러 소기관들이 수송계들에 의해 연결된 고도의 조직화된 구조를 가짐 → 운송기구제공 및 소기관의 위치제어

세포골격의 구성요소

1. 중간필라멘트(intermediate filament)
2. 미소세관(microtubule)
3. 액틴필라멘트(actin filament)

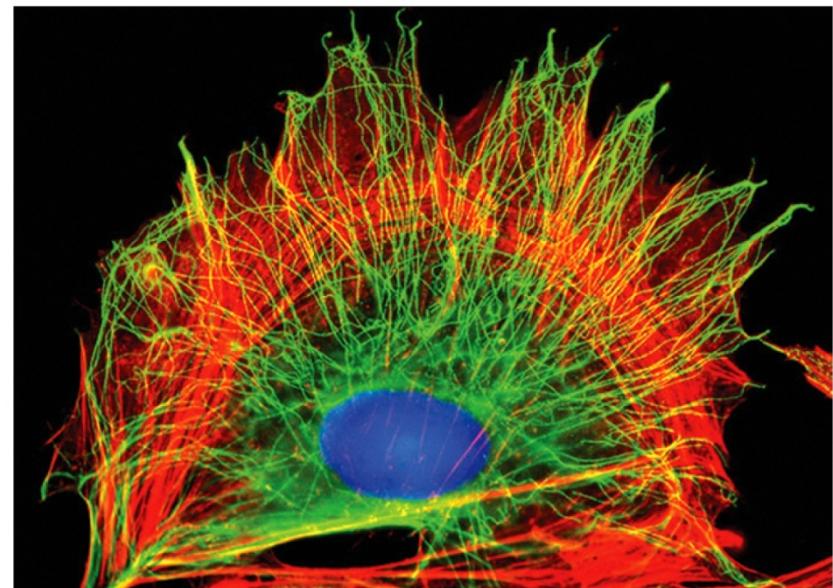


Figure 17-1 Essential Cell Biology (© Garland Science 2010)

10 μm

중간필라멘트(intermediate filament)

- 중간필라멘트는 세포 내 가장 질기고 내구성이 큰 필라멘트이다.
- 큰 인장강도를 지니며, 주 기능은 세포가 잡아당겨질 때 발생하는 물리적 압박을 세포가 견디도록 한다.
- 중간필라멘트는 핵을 둘러싸고 있고 세포주변으로 펼쳐지며, 세포와 세포의 접촉 부위의 데스모솜에 의해 원형질막에 고정된다.
- 중간필라멘트는 핵 내에서도 발견되는데 망상조직인 핵층(nuclear lamina)를 형성하여 핵막을 견고히 유지시키는 역할을 수행

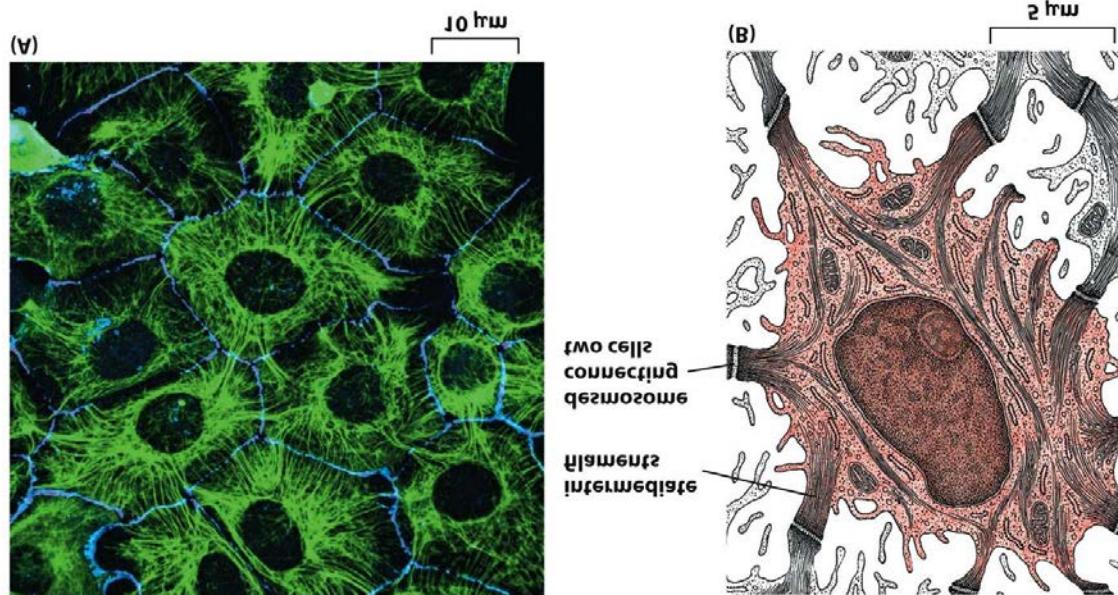


Figure 17-2 Essential Cell Biology (© Garland Science 2010)

중간필라멘트는 강하고 밧줄 같은 구조이다.

- 중간필라멘트는 인장강도가 생기도록 여러 개 긴 끈을 서로 꼬아 만든다. 밧줄과 같은 구조이다.

중간필라멘트의 구조

긴 섬유상의 단량체 단백질 → 꼬인 코일구조 모양을 하며 이량체 형성
→ 이량체 두 개가 비공유결합을 통해 사량체 형성 → 사량체 말단끼리 측면 비공유결합을 통해 중간필라멘트 형성

- 중간필라멘트의 머리와 꼬리부분은 세포질의 다른 구성물과의 상호작용에 관여

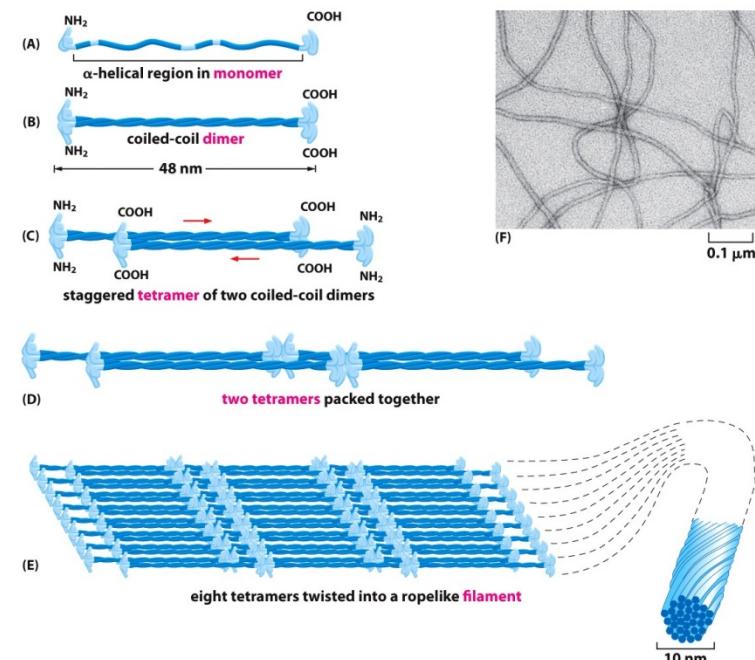
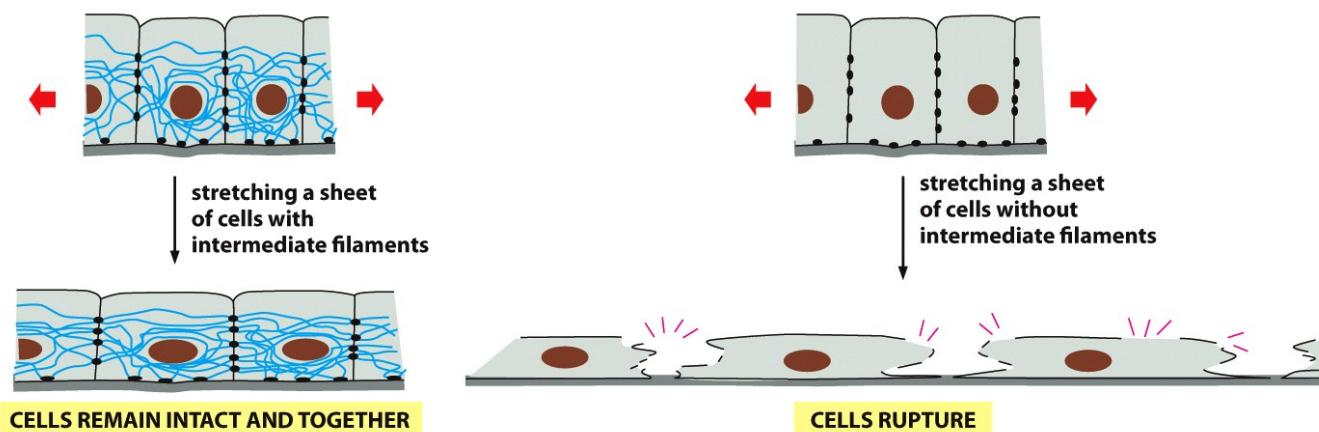


Figure 17-3 Essential Cell Biology (© Garland Science 2010)

중간필라멘트는 세포를 강화시켜 물리적인 압박을 견디게 한다.

- 중간필라멘트는 물리적 압박이 가해지는 세포의 세포질에 풍부함
→ 뉴런의 축색돌기, 근육세포, 상피세포
- 모든 세포에서 중간필라멘트는 국부적으로 가해지는 힘의 효과를 분산시켜 세포와 세포막의 물리적 파괴를 막는다.



중간필라멘트는 세포를 강화시켜 물리적인 압박을 견디게 한다.

중간필라멘트의 분류

1. 상피세포의 캐라틴필라멘트(keratin filament)

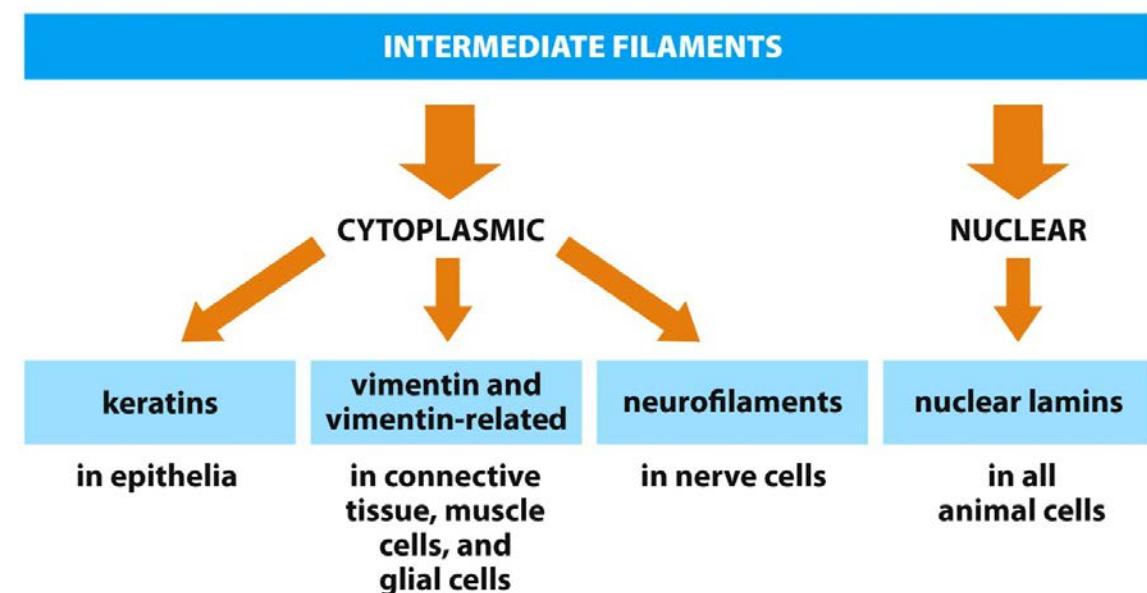
- 피부, 혀, 장, 각막 등 모든 상피세포에 각기 다른 종류의 캐라틴존재
- 주변 상피세포와 데스모솜을 통해 간접적으로 연결됨
- 피부가 당겨질 때 장력을 분산시킴 (단순수포성표피박리증)

2. 비멘틴필라멘트(vimentin filament)와 비멘틴관련 필라멘트

- 결합조직, 근육세포, 신경계의 지지세포(glia cell)에 존재

3. 신경세포의 신경필라멘트(neurofilament)

4. 핵라민(nuclear lamin)



중간필라멘트는 세포를 강화시켜 물리적인 압박을 견디게 한다.

플랙틴(plectin)

- 많은 중간 필라멘트들은 각 다발을 교차시켜 안정화시키는 플랙틴과 같은 부수단백질들에 의해 더 안정화되고 강화된다.
- 부수단백질들은 중간필라멘트 뿐 만 아니라 미세소관, 액틴필라멘트, 데스모솜 등에 연결시킨다.

플랙틴의 유전자돌연변이의 경우

단순수포성표피박리증, 근위축증, 신경퇴행 등 심각한 질환 유발

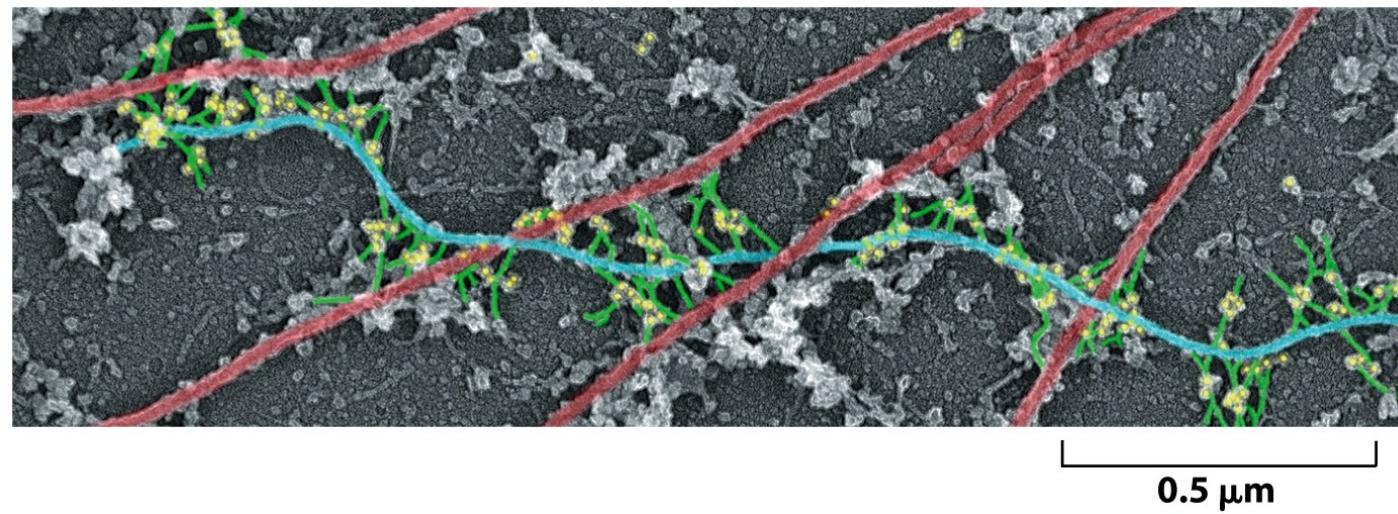


Figure 17-6 Essential Cell Biology (© Garland Science 2010)

핵막은 중간필라멘트의 그물망에 의해 지지된다.

- 핵막안쪽에 존재하는 중간필라멘트는 이차원 망상구조를 이룬다.
- 핵층(nuclear lamina)에 있는 중간필라멘트는 라민(lamin)이라는 중간필라멘트 단백질 군으로 구성된다.
- 세포분열 시 해체되고 다시 재구성됨
(라민의 인산화 → 망상구조해체, 라민의 탈인산화 → 재구성)

핵 라민의 결함

→ 조로증(progeria)을 유발함

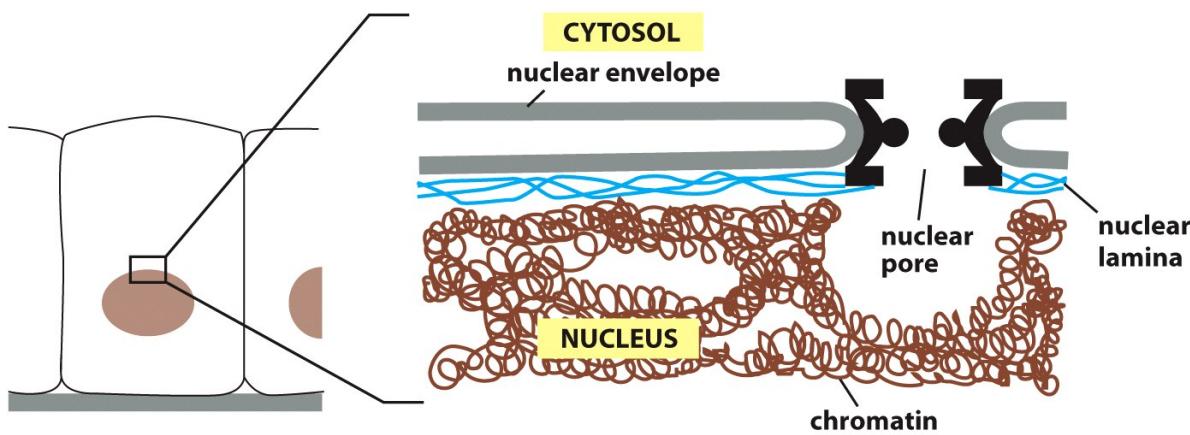
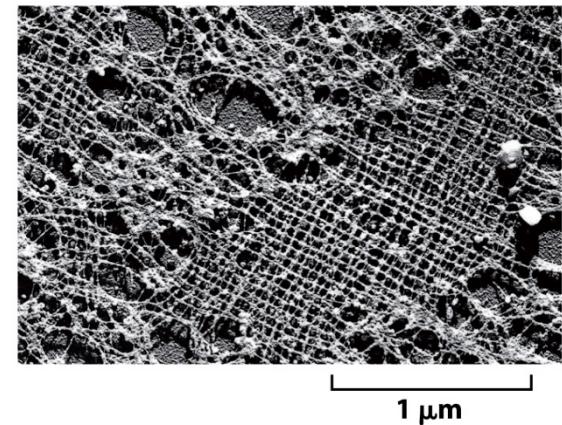
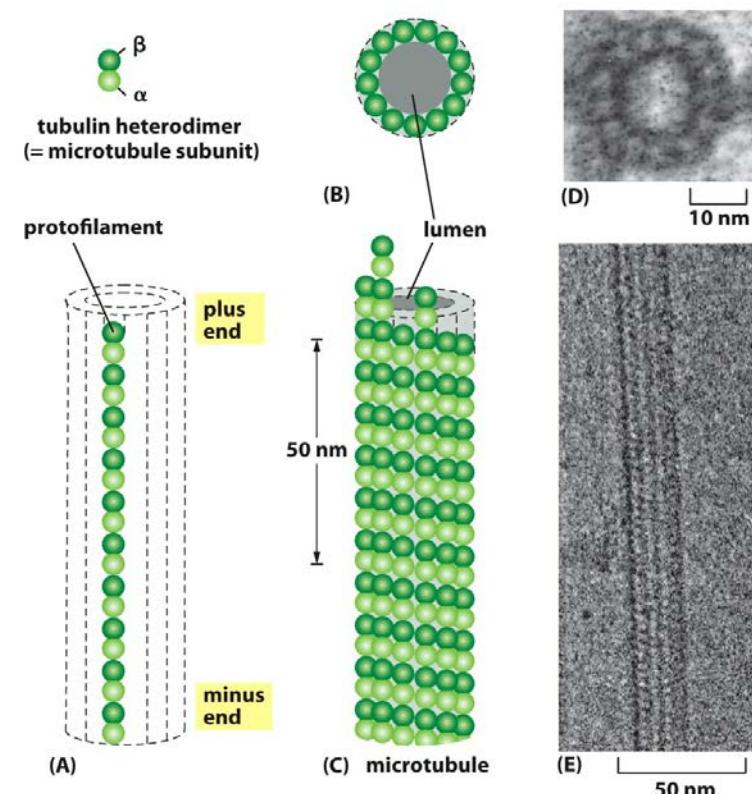


Figure 17-7a Essential Cell Biology (© Garland Science 2010)



미세소관(microtubule)

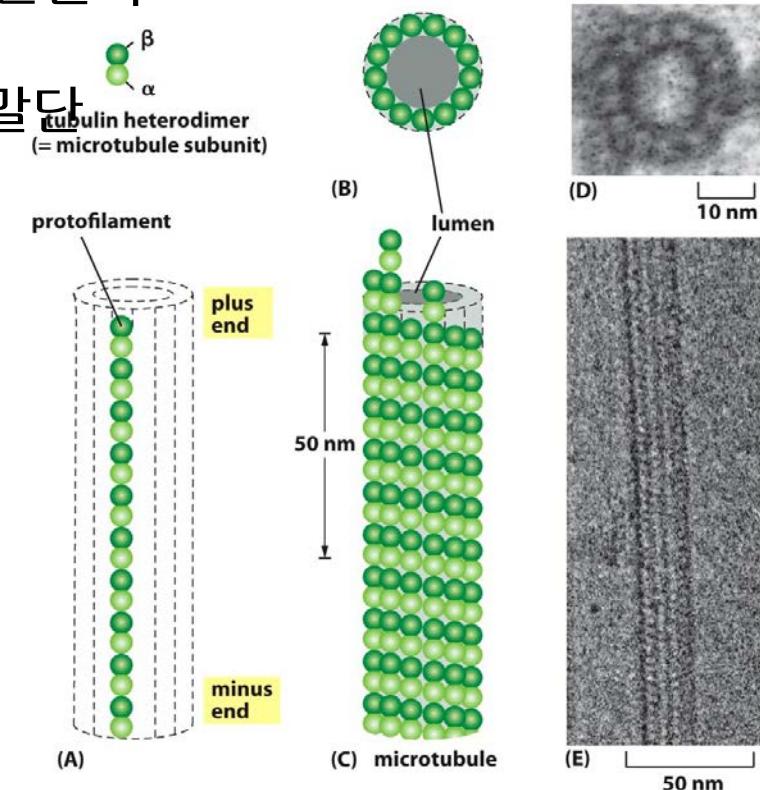
- 모든 진핵세포의 세포구성에 중추적인 역할을 한다.
- 미세소관은 빠르게 한곳에서 해체되어 다른 곳에서 재결합할 수 있는 비교적 단단한 속이 빈 단백질관이다.
- 전형적인 동물세포에서 미세소관은 세포중심의 중심체에서 자라난다.
- 중심체에서 자라나서 주변의 세포소기관 및 구성성분으로 뻗어서 세포소기관의 고착 및 수송에 관여한다.
- 세포가 유사분열에 들어가면 미세소관은 해체되어 방추사로 재구성됨



미세소관은 구조적으로 독특한 말단을 가진 속 빈 원통형 관이다.

튜블린(tubulin)

- 미세소관을 구성하는 소단위체
- 튜블린은 비공유결합으로 강하게 결합한 알파튜블린과 베타튜블린 이종이량체로 구성됨
- 튜블린이 비공유결합에 의해 13개의 원필라멘트가 모여서 원통구조형성
- 원필라멘트는 극성을 띠어 한쪽끝은 알파튜블린이
반대 끝은 베타튜블린이 노출됨
- 양성말단(plus end): 베타튜블린이 노출된 말단
음성말단(minus end): 알파튜블린이 노출된
말단
→ 미세소관 섬유를 농출 튜블린용액에
넣으면 양성말단 부분의 성장이 더 빠름



중심체는 동물세포에서 주요미세소관 구성 중심부이다.

- 미세소관은 세포의 핵 근처의 중심체에서 성장하여 방사형으로 세포주변으로 뻗어 나온다.
- 중심체에서 미세소관의 수, 위치 및 방향을 조절한다.
- 중심체에는 수백개의 고리구조를 가지고 있으며, 감마튜블린으로 이루어져 있다. → 미세소관 성장의 출발점:
 중합핵형성부위(nucleation site)
- 핵형성부위는 낮은 튜블린 농도에서도 효율적인 미세소관 형성을 유도

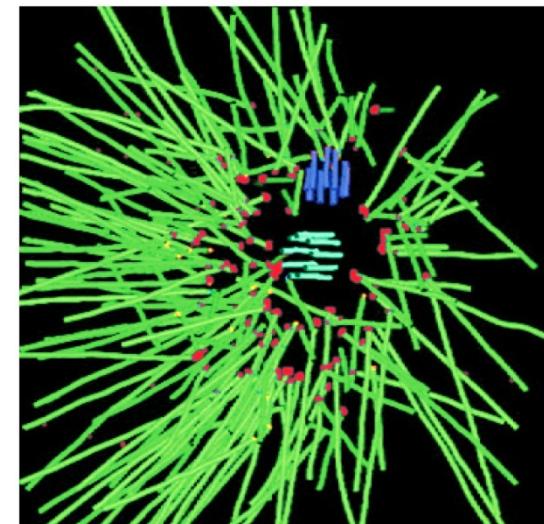
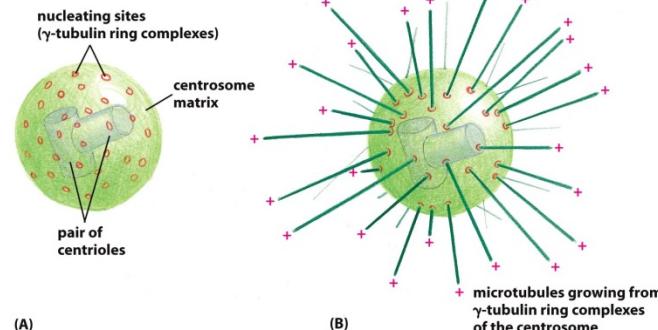


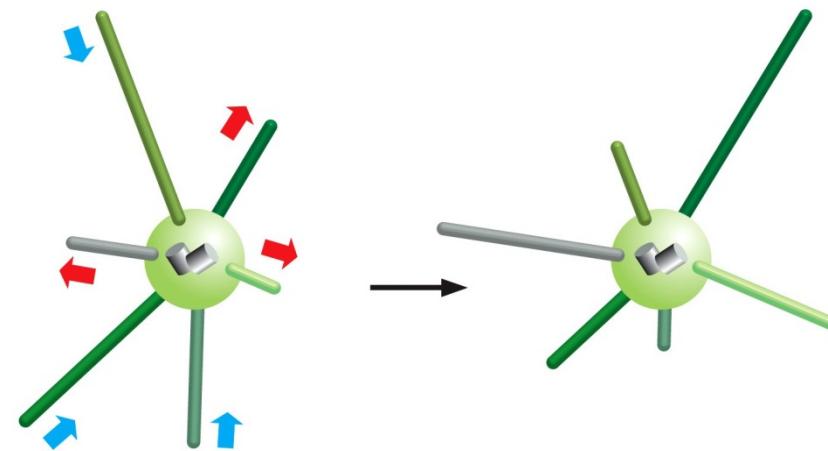
Figure 17-10a, b Essential Cell Biology (© Garland Science 2010)

성장중인 미세소관은 동적 불안정성을 보인다.

- 미세소관은 세포질방향으로 성장하기도 하고, 소멸하기도 한다.

미세소관의 동적불안정성

- 튜블린 단백질의 GTP 가수분해 특성에 의해 발생
- 세포질 내의 튜블린은 GTP가 결합이 되어 있으며 미세소관에 달라붙은 후 가수분해되어 GDP로 전환된다.
- GTP 결합 튜블린 → 상호 결합력이 강함
GDP 결합 튜블린 → 상호 결합력이 약함 (3차원 구조의 미미한 변화에 기인)



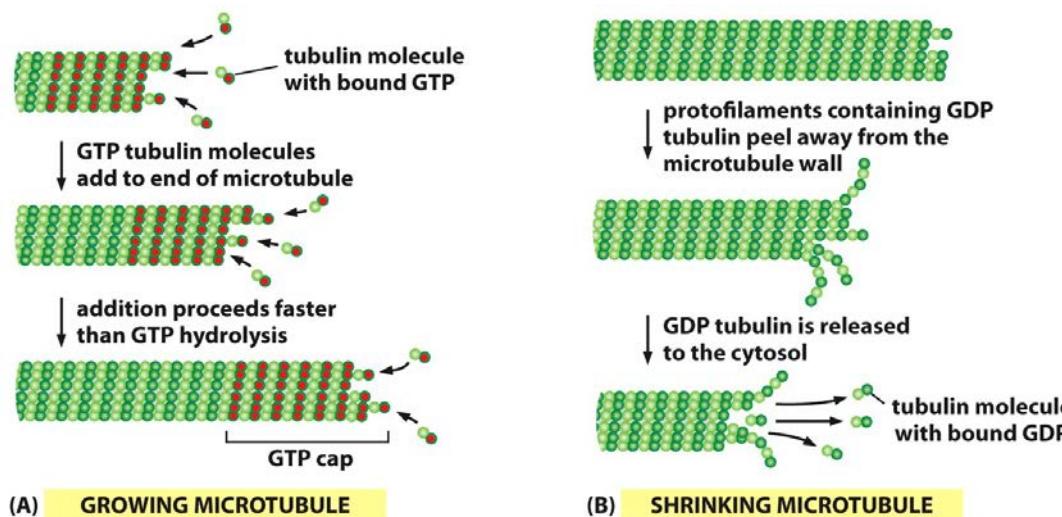
성장중인 미세소관은 동적 불안정성을 보인다.

성장하는 미세소관

- 새롭게 첨가된 투블린의 GTP가 가수분해되기 전 새로운 투블린이 첨가됨
- 성장하는 미세소관의 첨단은 매우 안정적인 GTP cap을 형성함
→ 미세소관의 해체를 억제함

해체되는 미세소관

- 첨가된 투블린의 GTP가 새로운 투블린이 오기전 GDP로 가수분해되면 해체가 시작됨
- 해체되어 나온 GDP 결합 투블린은 다시 GTP로 전환되어 새로운 미세소관 형성에 사용됨



미세소관은 조립과 해체의 균형으로 유지된다.

- 미세소관은 상대적으로 불안정성을 지니고 있기 때문에 신속한 재구성이 가능하다.

미세소관의 안정화과정

- 성장하는 미세소관의 양성말단이 세포소기관이나 어떤 분자와 영구적으로 결합하면 미세소관의 구조는 안정화되고 해체가 억제됨
→ 중심체와 세포소기관들은 미세소관으로 연결되어 고도의 조직화된 연결체계를 형성함

콜하친 → 유사분열기 유리튜블린에 결합되어 중합을 억제함 → 유사분열중지 택솔 → 미세소관에 결합하여 해체를 억제함

두 약물은 정상세포에 비해서 덜 제어되어 세포분열을 하는 암세포를 선택적으로 죽일 수 있다.

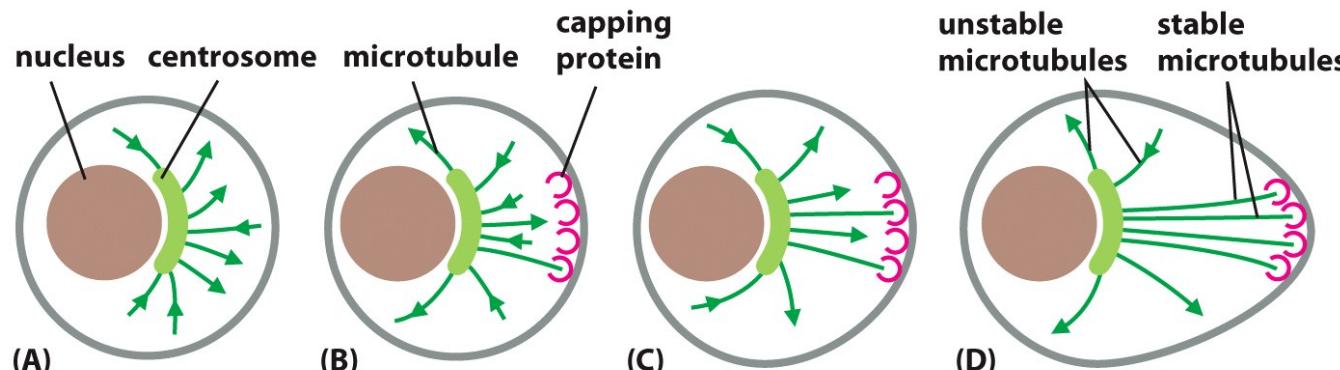


Figure 17-13 Essential Cell Biology (© Garland Science 2010)

TABLE 17–1 DRUGS THAT AFFECT FILAMENTS AND MICROTUBULES

	Action
Microtubule-specific drugs	
Taxol	binds and stabilizes microtubules
Colchicine, colcemid	binds subunits and prevents polymerization
Vinblastine, vincristine	binds subunits and prevents polymerization
Actin-specific drugs	
Phalloidin	binds and stabilizes filaments
Cytochalasin	caps filament plus ends
Latrunculin	binds subunits and prevents polymerization

미세소관은 세포 내부를 구성한다.

세포는 필요에 따라 동적안정성을 조절

- 유사분열기 세포는 역동성이 증가함 → 미세소관은 신속한 해체와 방주사형성
- 세포가 특정세포로 분화된 경우 → 미세소관 말단이 안정화단백질과 결합하여 안정한 구조를 형성
- 동물세포는 분극화되어 있다.
- 세포의 극성은 세포내부의 극성화된 미세소관 체계에 의해 형성
→ 세포기관들의 위치가 결정되고 물질이동이 일어남

신경세포의 경우

- 미세소관이 축색돌기를 따라서 물질을 수송한다.
- 내향수송과 외향수송이 이루어진다.

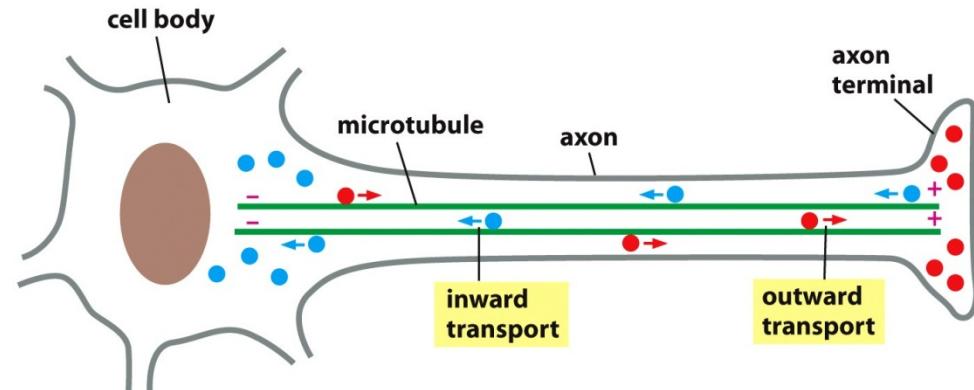


Figure 17-14 Essential Cell Biology (© Garland Science 2010)

운동성 단백질이 세포 내 수송을 담당한다.

- 미토콘드리아와 세포소기관 및 소낭들이 미세소관을 따라서 이동한다.

운동단백질(motor protein)

- 액틴필라멘트 혹은 미세소관에 결합하여 물질을 이동시키는 단백질
- ATP 가수분해로 생성된 에너지를 사용한다.
- 키네신(kinesin): 중심체에서 미세소관 양성말단으로 이동
디네인(dynein): 음성말단 쪽으로 이동
- 꼬리부분에는 소낭 혹은 세포소기관과 연결됨
- 구형머리는 ATP 가수분해활성을 갖는 효소의 기능을 갖음
- ATP 가수분해반응에 의해 구형머리의 구조적인 변화를 야기하여 이동함

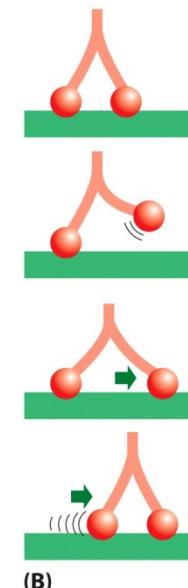
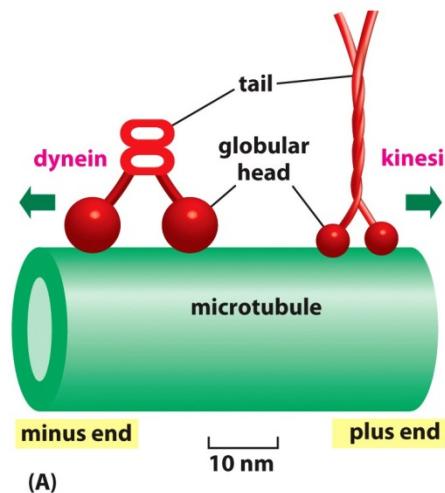
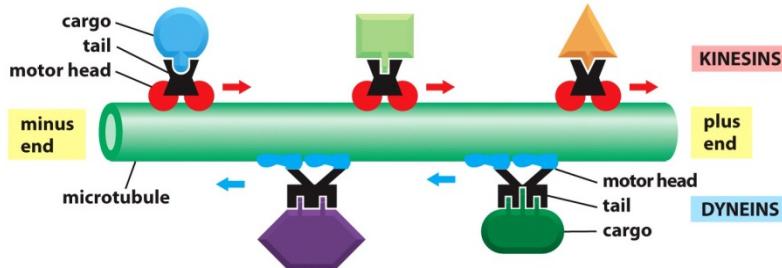
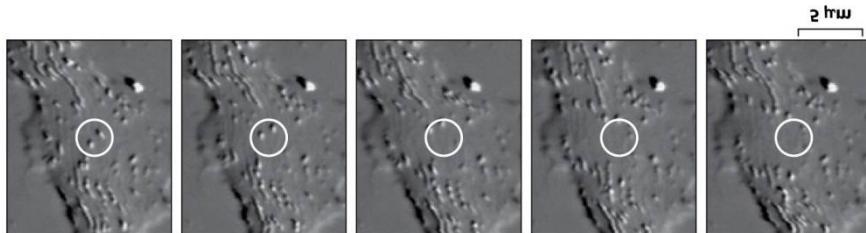


Figure 17-15 Essential Cell Biology (© Garland Science 2010)

세포 소기관은 미세소관을 따라 이동한다.

- 미세소관과 운동성 단백질은 진핵세포에서 세포소기관의 세포내 위치 결정에 중요한 역할을 한다.
- 소포체와 골지체의 배열 및 위치는 미세소관에 의해 이루어짐
- 소포체는 세포 중심부에서 가장자리까지 도달해 있음
→ 키네신과 결합하여 세포 주변으로 펼쳐짐
- 골지체는 중심부에 위치
→ 디네인과 결합하여 중심으로 끌어 당겨짐

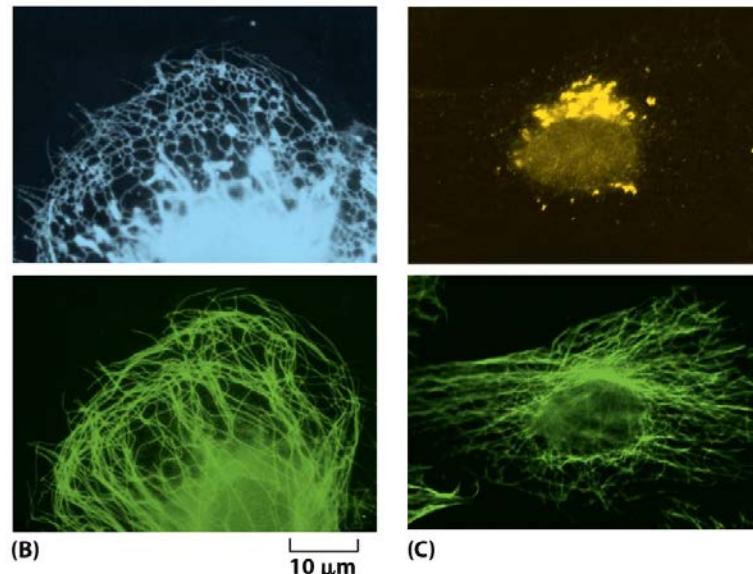
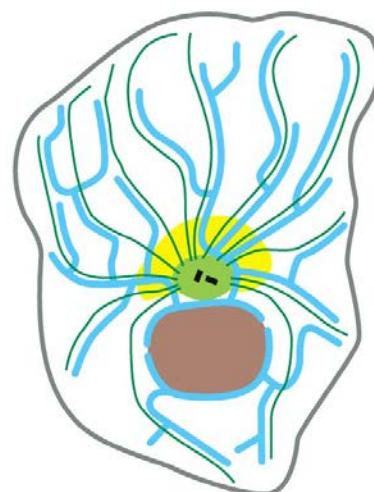


Figure 17-16 Essential (A)

섬모와 편모는 디네인에 의해 움직이는 안정된 미세소관을 가지고 있다.

- 세포는 미세소관을 단단한 지지물로 이용하여 섬모나 편모 같은 다양한 극성화된 구조를 구성함
- 섬모(cilia)는 원형질막으로 둘러싸인 지름 약 0.25um 정도의 머리털 구조
→ 개개의 섬모는 세포질의 기저체(basal body)로부터 성장하는 다발로 정렬된 안정된 미세소관 핵심을 가지고 있다.
→ 섬모는 세포 표면에서 액체를 이동시키거나 액체 내에서의 단일 세포들을 추진시킨다.
- 편모(flagella)는 내부구조가 편모와 비슷하지만 훨씬 더 길다.
→ 규칙적인 파장을 발생하여 세포의 이동을 발생함

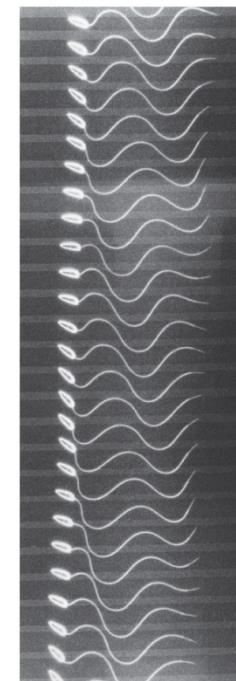
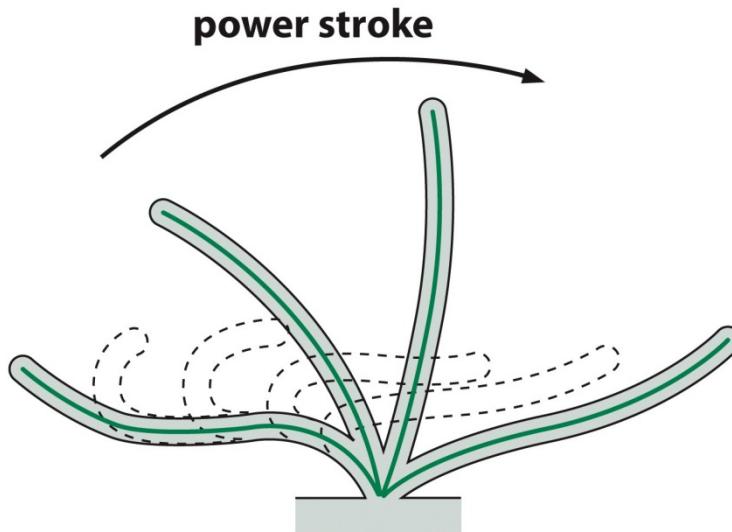
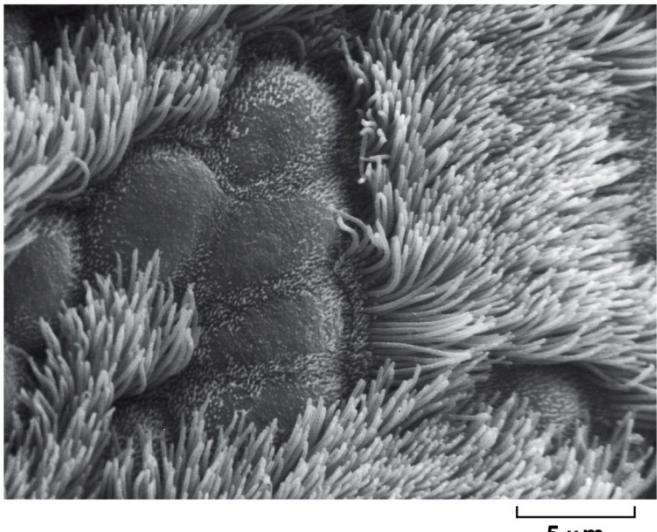


Figure 17-23 Essential Cell Biology (© Garland Science 2010)

섬모와 편모는 디네인에 의해 움직이는 안정된 미세소관을 가지고 있다.

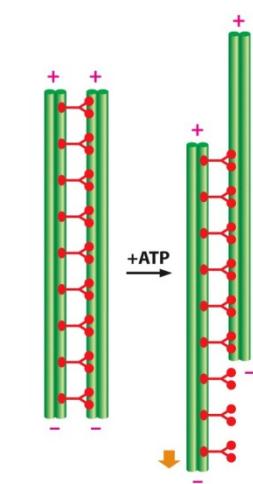
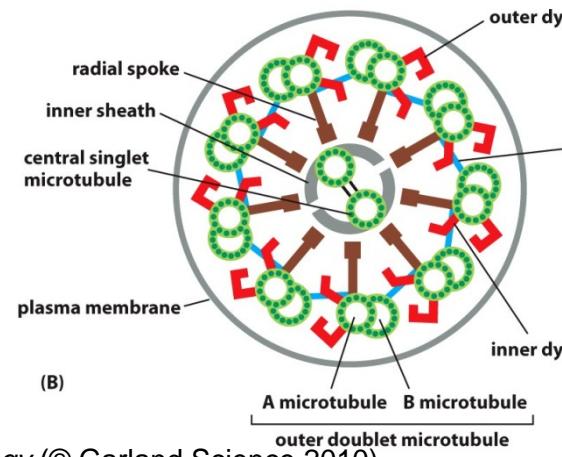
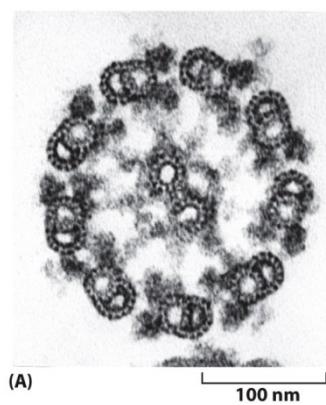
섬모, 편모의 구조

- 9+2 구조: 한쌍의 단일소관을 9개의 이중미세소관이 원형으로 둘러싸는 구조를 갖음

섬모와 편모의 운동양식

- 섬모와 편모의 운동은 미세소관이 서로 미끄러질 때 핵심부가 휘면서 이루어짐
- 이웃하는 미세소관 사이에 섬모성 디네인(ciliary dynein)이 결합되어 활주운동이 발생하고 최종적으로 흡현상이 발생함

섬모성 디네인의 유전결함 → 정자의 비운동성에 의한 생식불가,
기관지섬모의 세균 및 먼지제거 기능저하



IN ISOLATED DOUBLET MICROTUBULES: DYNEIN PRODUCES MICROTUBULE SLIDING

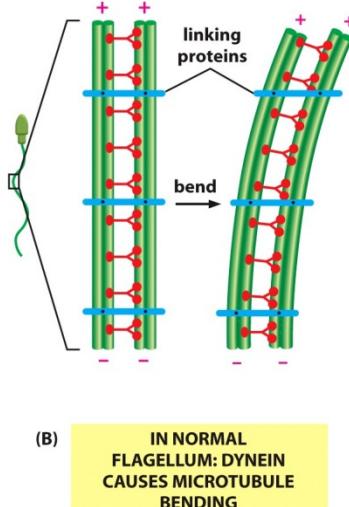


Figure 17-26 Essential Cell Biology (© Garland Science 2010)

액틴필라멘트(actin filament)

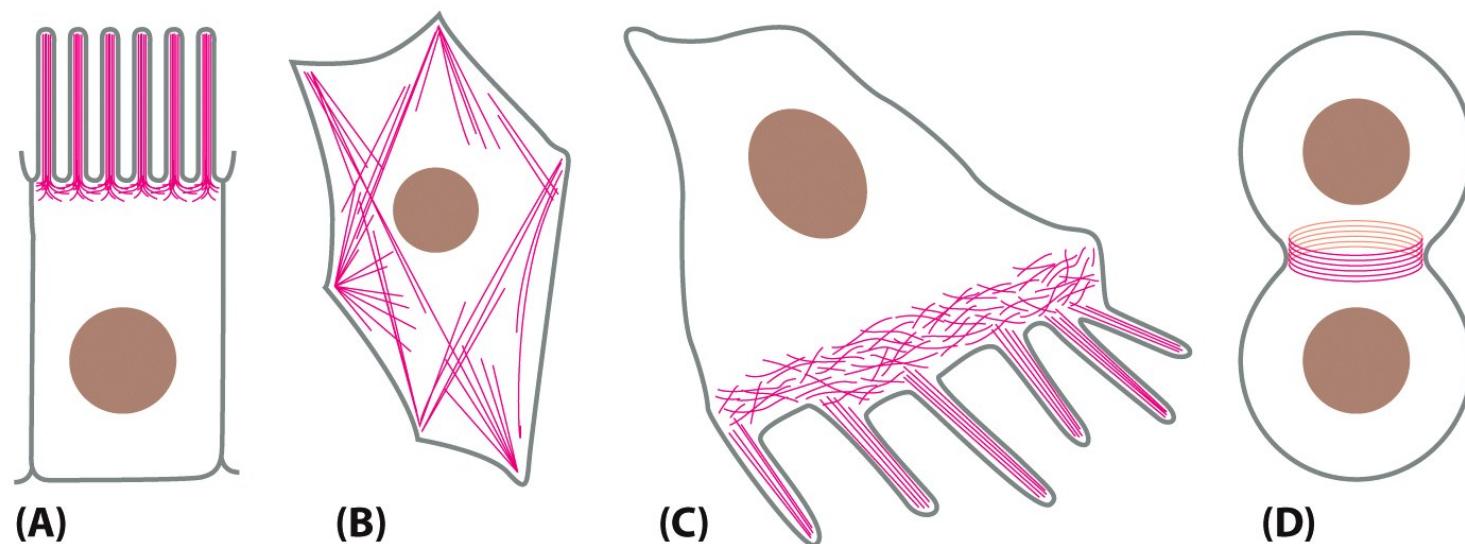
- 모든 진핵세포에 존재, 세포표면과 관련된 세포운동에 필수적임
- 동물세포의 포복, 대식세포의 식세포작용, 세포질분리 등에 중요 역할
- 수 많은 종류의 액틴결합단백질과 결합하여 세포 내에서 다양한 기능 수행

장 상피세포의 미세융모(microvilli)

수축성다발(contractile bundle)

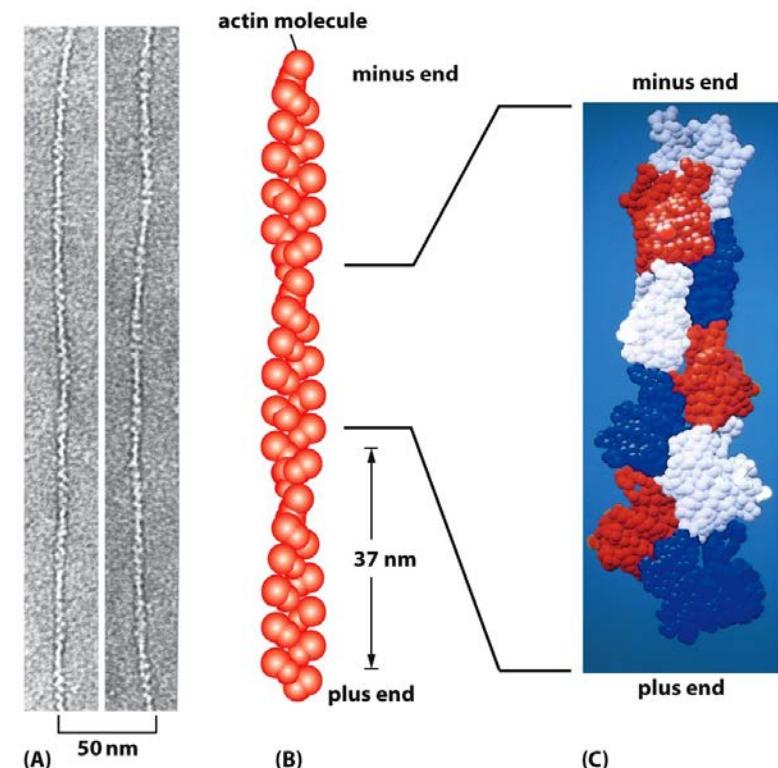
섬유아세포의 진행방향의 돌출부

세포분열 시 수축성 고리



액틴 필라멘트는 가늘고 유연하다.

- 대략 직경 7 nm의 실모양
- 동일한 구형 액틴단백질 분자로 이루어진 꼬인 사슬이며, 액틴필라멘트의 모든 액틴은 사슬 축을 따라 같은 방향성을 갖는다.
- 액틴필라멘트는 양성과 음성말단을 갖는다.



액틴과 튜불린은 중합기작이 비슷하다.

- 액틴필라멘트는 말단에 액틴 단량체가 결합함으로써 성장한다.
- 음성말단 보다는 양성말단에서의 성장이 빠르다.
- 미세소관과 비슷하게 동적불안정성을 갖으며, 양쪽 말단에서 해체될 수 있다.
- ATP결합 액틴이 필라멘트에 첨가되고 이후 ATP는 빠르게 ADP로 전환됨
 ATP결합 액틴 → 상호작용력 큼
 ADP결합 액틴 → 상호작용력 작음
- 액틴필라멘트의 조립과 해체는 세포이동과 같은 기능에 중요함
 시토칼라신(cytoskeletal) : 액틴중합을 저해하는 독소
 팔로이딘(phalloidin) : 액틴필라멘트의 해체를 방해
 → 섬유아세포의 포복운동 같은 세포이동을 일시적으로 중단할 수 있음

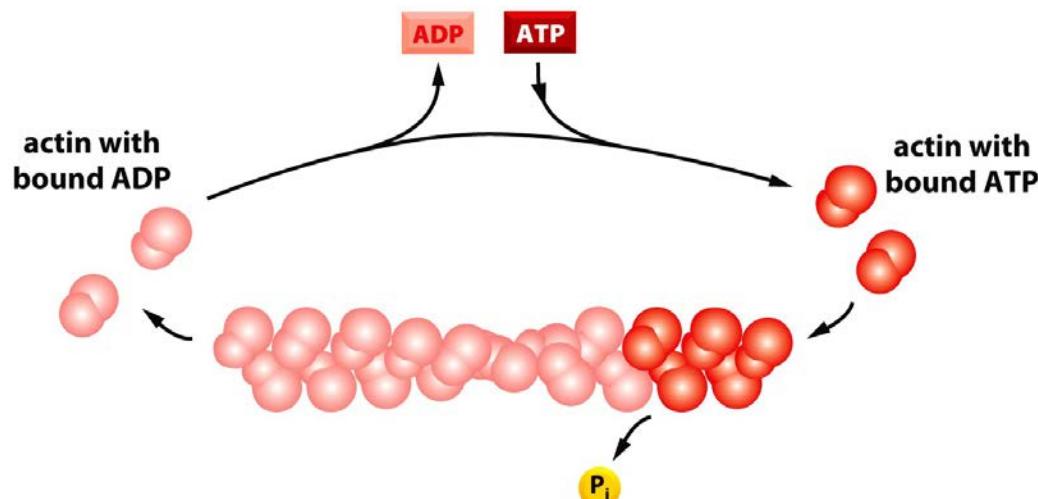


Figure 17-30 Essential Cell Biology (© Garland Science 2010)

많은 단백질이 액틴에 결합하여 액틴의 특성을 변화시킨다.

- 동물세포의 총 단백질의 약 5%는 액틴이다
50%는 액틴필라멘트 형성, 50%는 액틴단량체로 존재
- 액틴 단량체 결합단백질(티모신, 프로필린)이 액틴단량체와 결합하여 세포질 내에서 액틴필라멘트 말단으로의 첨가를 저해함
→ 필요 시 여분의 액틴 단량체를 남겨 놓는 역할
- 액틴필라멘트가 필요할 때 포민, 액틴관련단백질들이 액틴 필라멘트의 형성을 촉진한다.

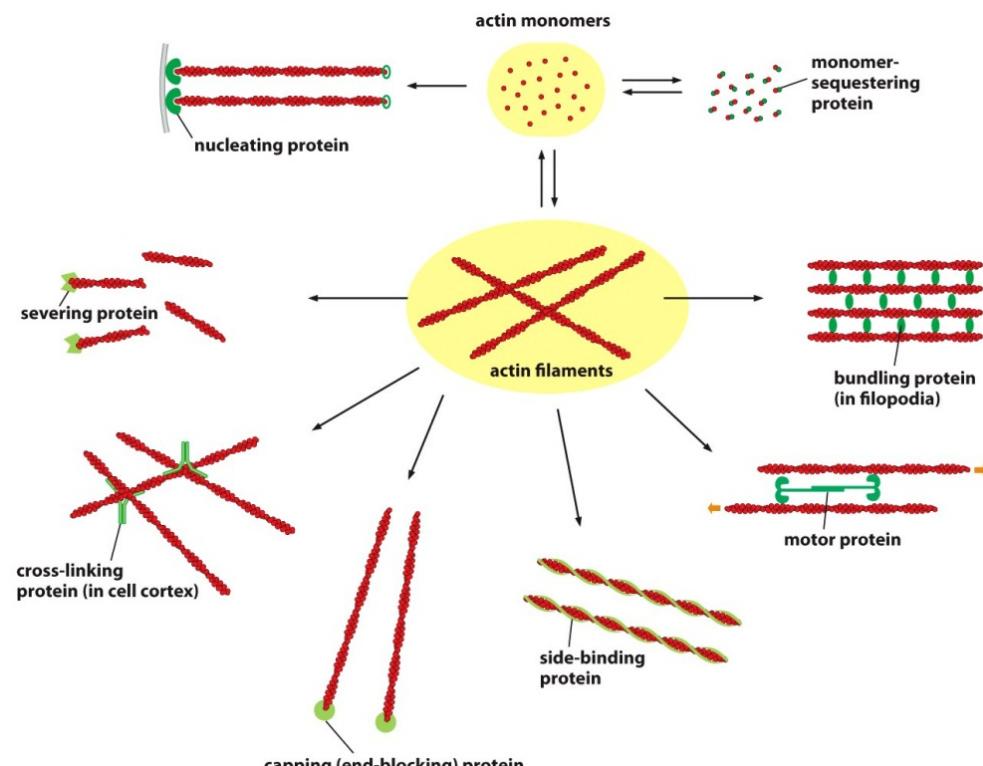


Figure 17-31 Essential Cell Biology (© Garland Science 2010)

많은 단백질이 액틴에 결합하여 액틴의 특성을 변화시킨다.

액틴결합단백질

1. 단량체격리 단백질

2. 핵형성단백질

3. 절단단백질 → 젤솔린단백질은 액틴필라멘트를 절단 길이를 단축함

4. 교차-연결단백질 → 망상구조형성에 기여

5. 모자단백질 → 액틴필라멘트의 안정화

6. 측면부착단백질

7. 운동단백질 → 근육세포 수축다발 형성

8. 다발형성 단백질 → 미세융모

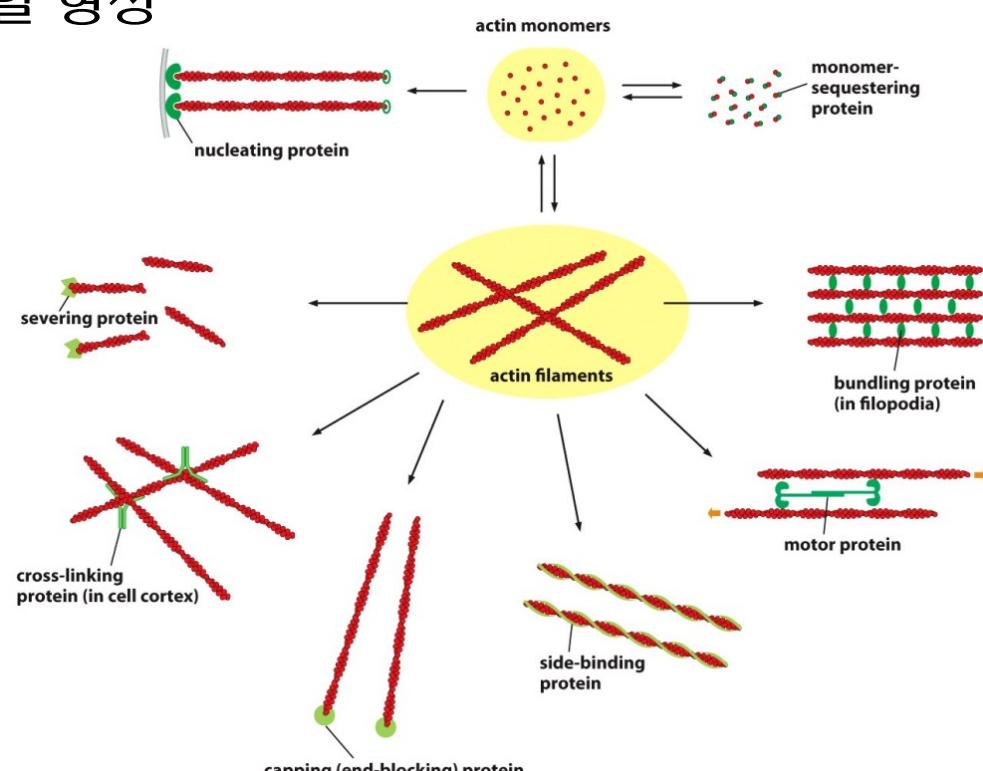
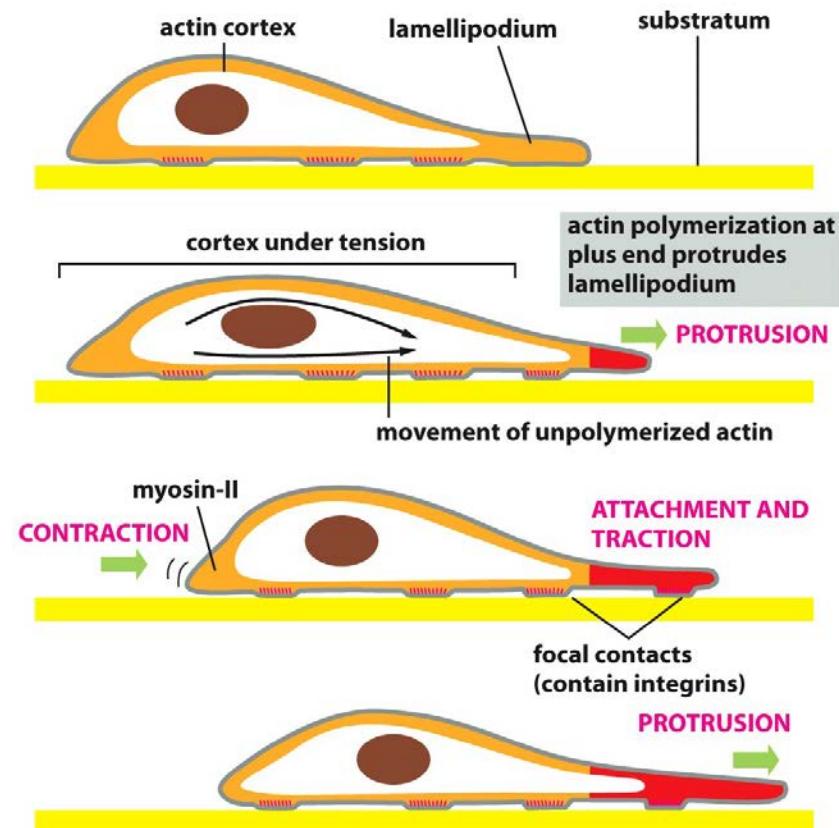


Figure 17-31 Essential Cell Biology (© Garland Science 2010)

대부분의 진핵세포 원형질막 아래에는 액틴이 풍부한 세포피질이 존재한다.

- 액틴은 진핵세포의 세포질 전체에 존재하지만, 대부분 세포에서 원형질막 바로 아래층에 고도로 농축되어 있다.
→ 이 부위를 세포피질(cell cortex)라고 함
- 세포피질에는 액틴필라멘트가 액틴결합 단백질에 의해 연결되어 망상조직을 형성 → 세포의 모양을 유지하고 물리적 강도를 제공함
- 세포피질 내의 액틴필라멘트의 재배열은 세포의 형태변화 및 세포운동의 분자적 기초가 된다.

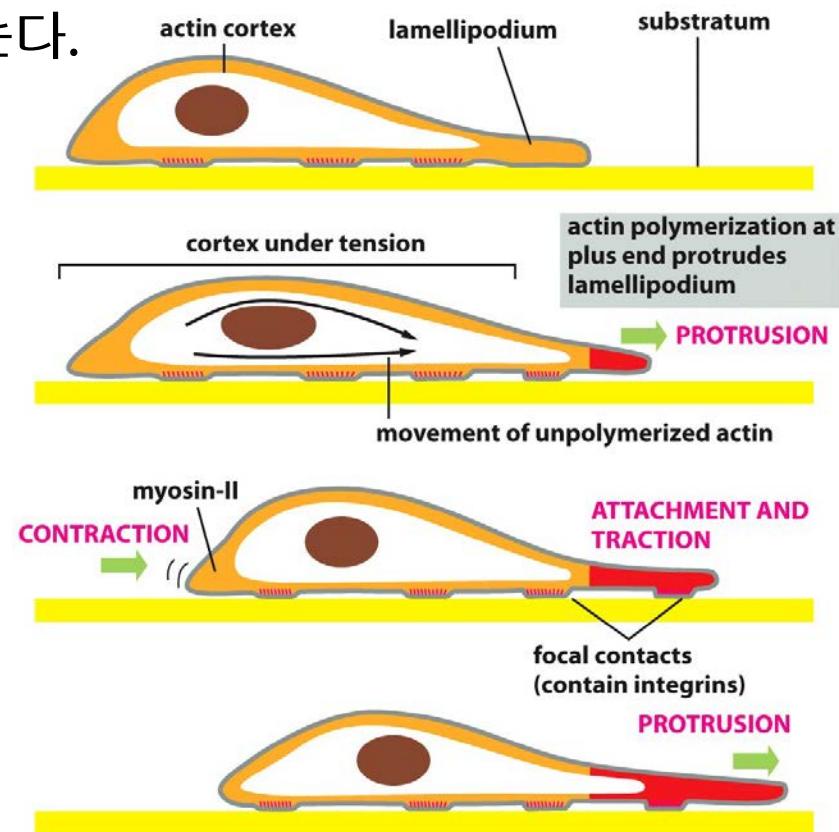


세포의 포복은 액틴에 의해 이루어 진다.

- 많은 세포는 섬모와 편모를 써서 유영하기 보다는 표면 위를 기어 이동함
예) 육식성 아메바 → 먹이를 찾아 이동
발생중인 축색돌기의 전진말단 → 표적 시냅스로 이동
호중구세포 → 혈액에서의 감염조직으로의 이동

세포 포복운동의 기작

1. 세포가 전면 혹은 선도 가장자리에 돌출부위를 내민다.
2. 돌출부위가 세포가 기고있는 표면에 붙는다.
3. 세포의 나머지 부분은 고착점을 잡아 당겨 앞으로 전진한다.



세포의 포복은 액틴에 의해 이루어 진다.

세포 포복운동의 기작

1. 세포가 전면 혹은 선도 가장자리에 돌출부위를 내민다.

선도가장자는 박판족(lamellipodia)를 규칙적으로 신장시킨다.

→ 고밀도의 액틴필라멘트 망 형성

선도가장자리와 세포표면에 사상족(filopodia)라는 단단한 돌출부가 신장됨

→ 10-20 개의 느슨한 액틴필라멘트 다발로 형성됨

박판족과 사상족은 초당 1um을 움직이는 대단히 빠른 속도로 형성되고,
사라지는 탐색성 운동구조이다.

2. 돌출부위가 세포가 기고있는 표면에 붙는다.

인테그린 막관통단백질에 고착하거나

세포외기질 분자 혹은 이웃 세포표면에
붙는다.

3. 세포의 나머지 부분은 고착점을 잡아 당겨 앞으로 전진한다.

액틴필라멘트와 미오신(myosin)의
상호작용으로 이루어짐

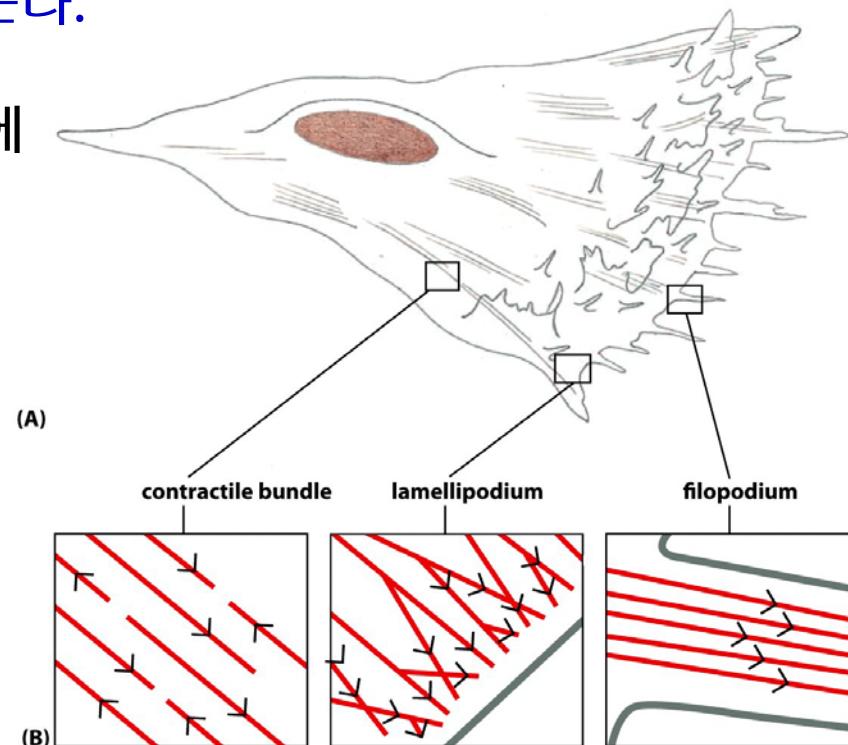


Figure 17-33a, b Essential Cell Biology (© Garland Science 2010)

세포의 포복은 액틴에 의해 이루어 진다.

세포의 선도가장자리 박판족의 액틴필라멘트의 형성과 성장에는 다양한 액틴결합 단백질의 도움으로 이루어 진다.

- 액틴결합 단백질들이 액틴필라멘트에 결합하여 복합체를 형성하고, 거기에 새로운 필라멘트의 성장이 집중되면 곁가지가 만들어져 자라게 된다.
- 액틴결합 단백질의 도움을 받아 액틴망 앞쪽은 성장이 일어나며 뒤쪽은 해체됨으로서 박판족이 전진이 일어남

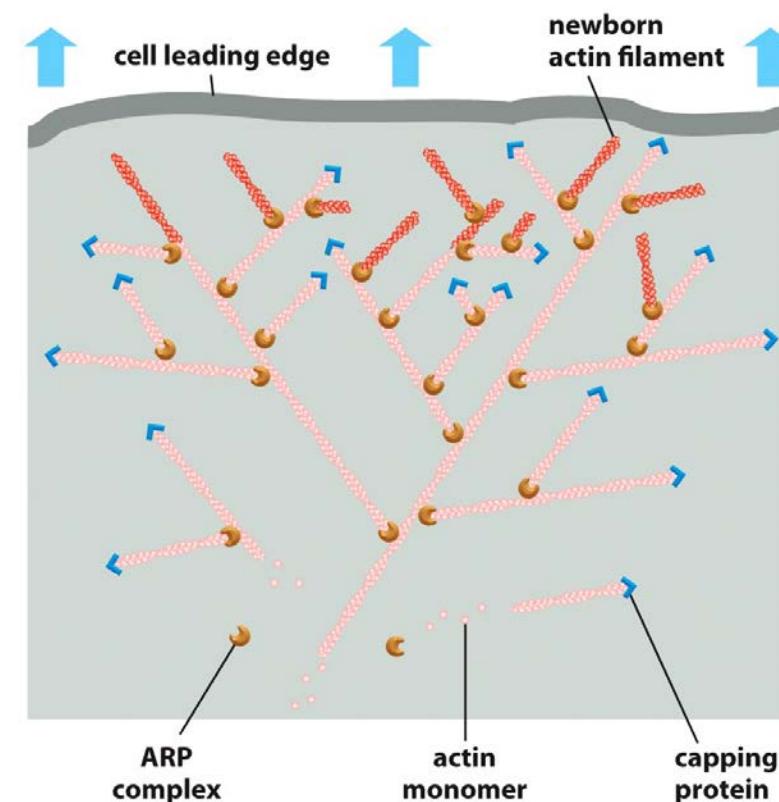
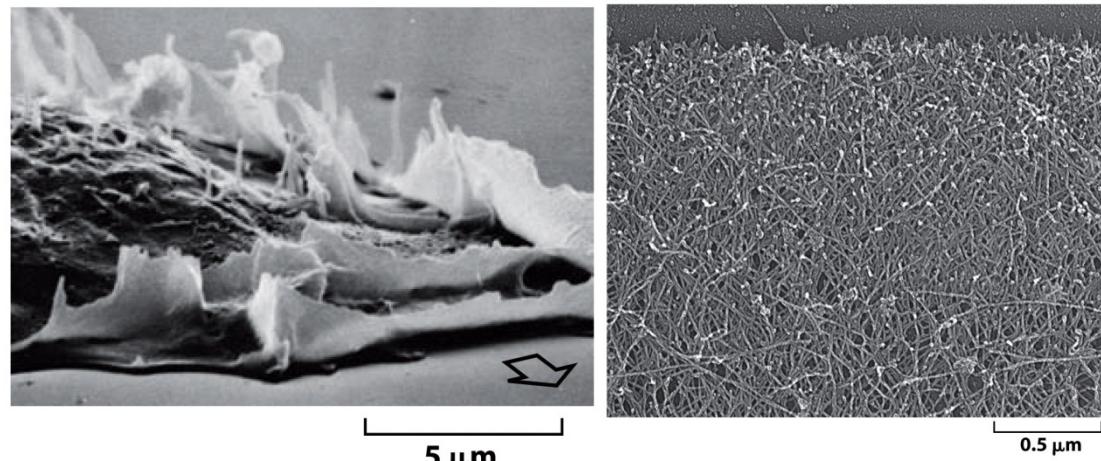


Figure 17-33c Essential Cell Biology (© Garland Science 2010)

세포의 포복은 액틴에 의해 이루어 진다.

사상족의 성장에는 포민(formin)이 관여한다.

- 포민은 액틴필라멘트의 성장말단에 결합하여 새로운 단량체의 추가를 촉진 시킴으로서 곁가지 엇는 직선형 필라멘트가 형성됨

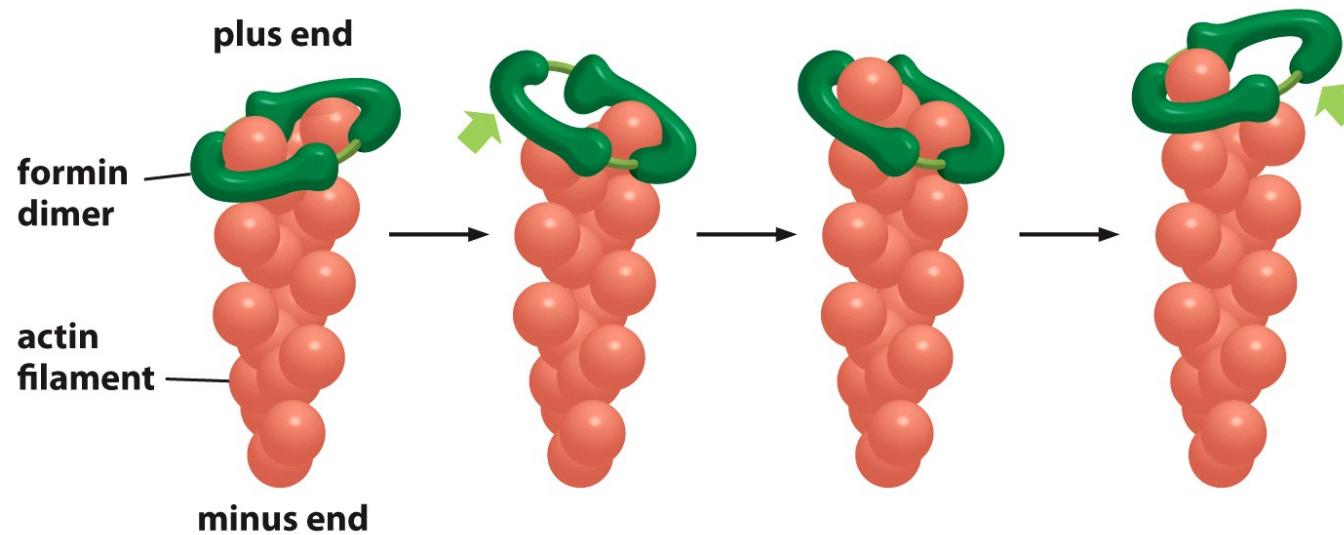
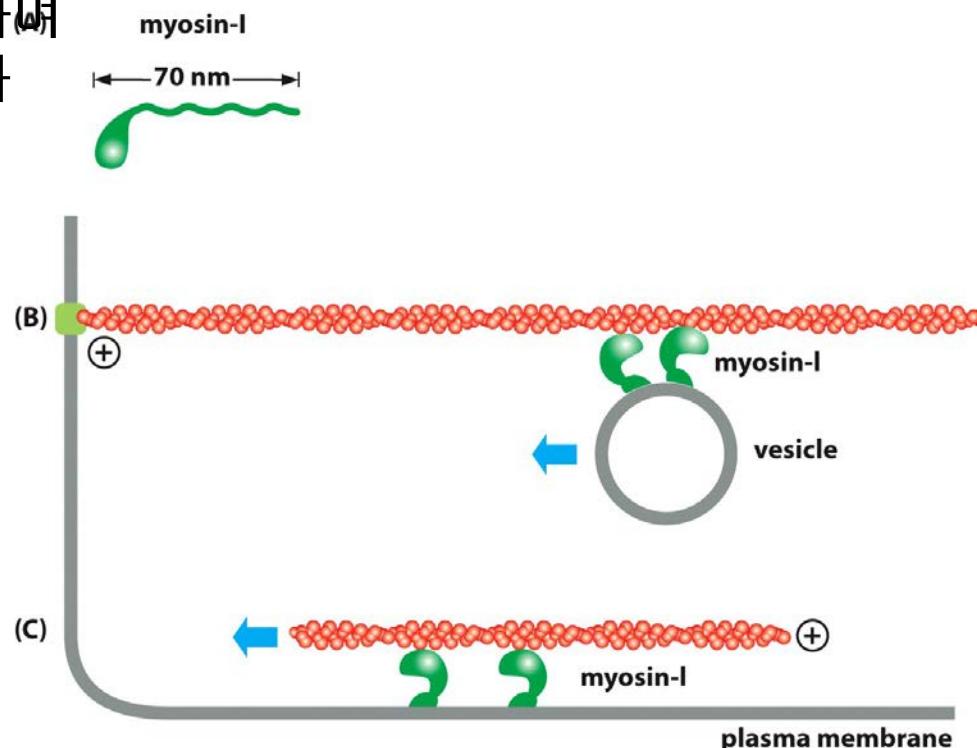


Figure 17-34a Essential Cell Biology (© Garland Science 2010)

액틴은 미오신과 결합하여 수축성 기구를 형성한다.

- 모든 액틴의존성 운동단백질은 미오신(myosin) 군에 속한다.
- 미오신은 ATP와 결합하여 ATP를 가수분해시켜 얻은 에너지를 이용하여 음성말단에서 양성 말단 쪽으로 액틴필라멘트를 따라 이동한다.
미오신 I, 미오신 II
- 미오신 I 분자는 단지 한 개의 머리영역과 꼬리를 갖음
- 미오신 I의 머리부분은 ATP가수분해 활성을 갖고 있으며, 액틴필라멘트와 결합, 분리, 재결합을 반복하여 필라멘트를 따라서 이동함
- 미오신 I 꼬리는 종류에 따라 다양하며 어떤 세포구성물을 필라멘트를 따라 이동시킬지를 결정함

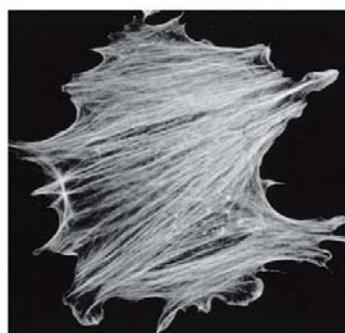


세포 외부신호가 액틴필라멘트의 배열을 제어한다.

- 액틴 세포골격의 구조적 재배열은 원형질막에 내재되어 있는 다양한 수용체 단백질들의 활성화에 의해 시작된다.
- 이 모든 신호전달은 Rho 단백질족이라고 하는 서로 매우 유사한 GTP결합 단백질들을 통해 이루어짐
→ 활성화되는 Rho의 유형에 따라서 박판족이 생기기도 하고, 사상족이 생기기도 하며, 인테그린 집적도 일어난다.
- 단백질인산화효소, 부수단백질, Rho단백질의 상호작용에 의해서 액틴의 구성과 역동성이 조절됨 → 극적이고 복잡한 구조변화야기



(A) QUIESCENT CELLS



(B) Rho ACTIVATION



(C) Rac ACTIVATION



(D) Cdc42 ACTIVATION

20 μ m

근수축

- 근육운동은 세포골격 요소 재배열에 대한 가장 완벽한 조절과정이다.

근육

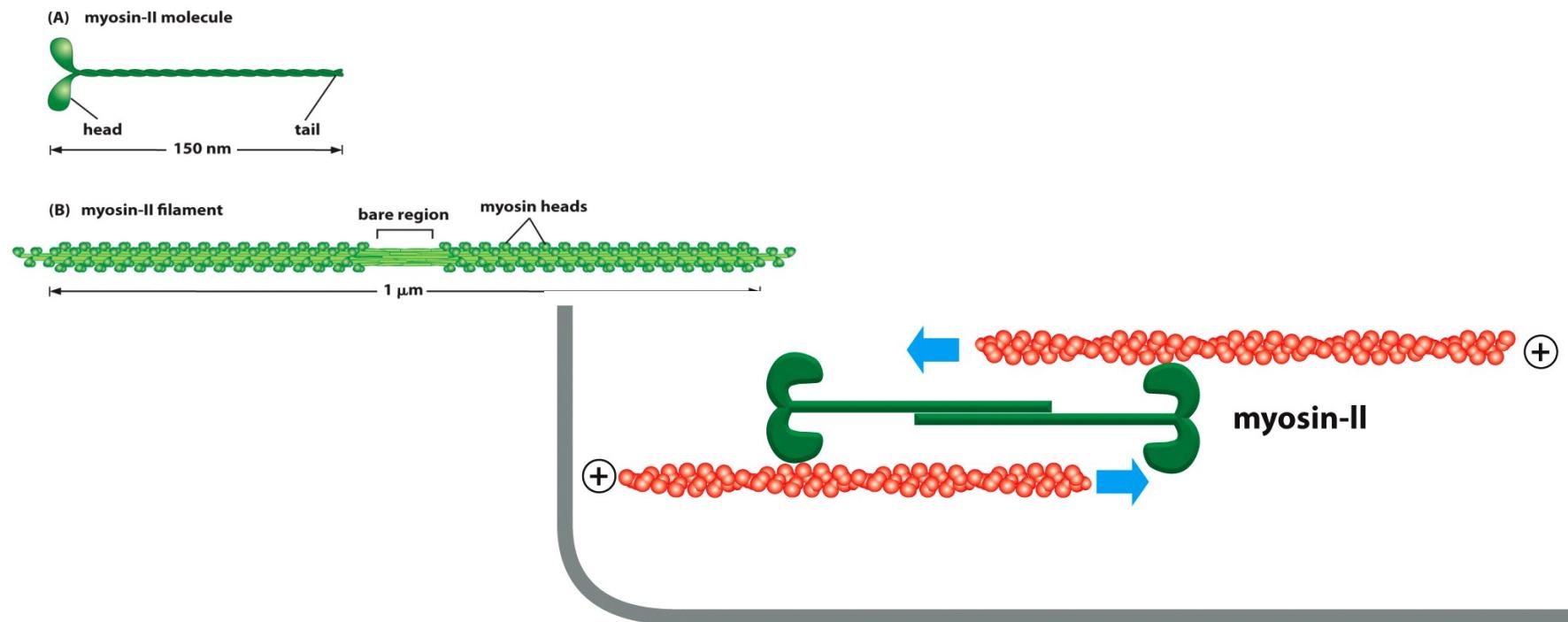
골격근 : 다양한 뼈를 움직임 → 척추동물들의 다양한 운동에 관여

심근, 평활근 : 심장박동, 장 운동운동 같은 불수의 운동에 관여

- 근세포는 액틴과 미오신이 고도로 조직화되어 있다.

근 수축은 액틴과 미오신 다발에 의해 이루어진다.

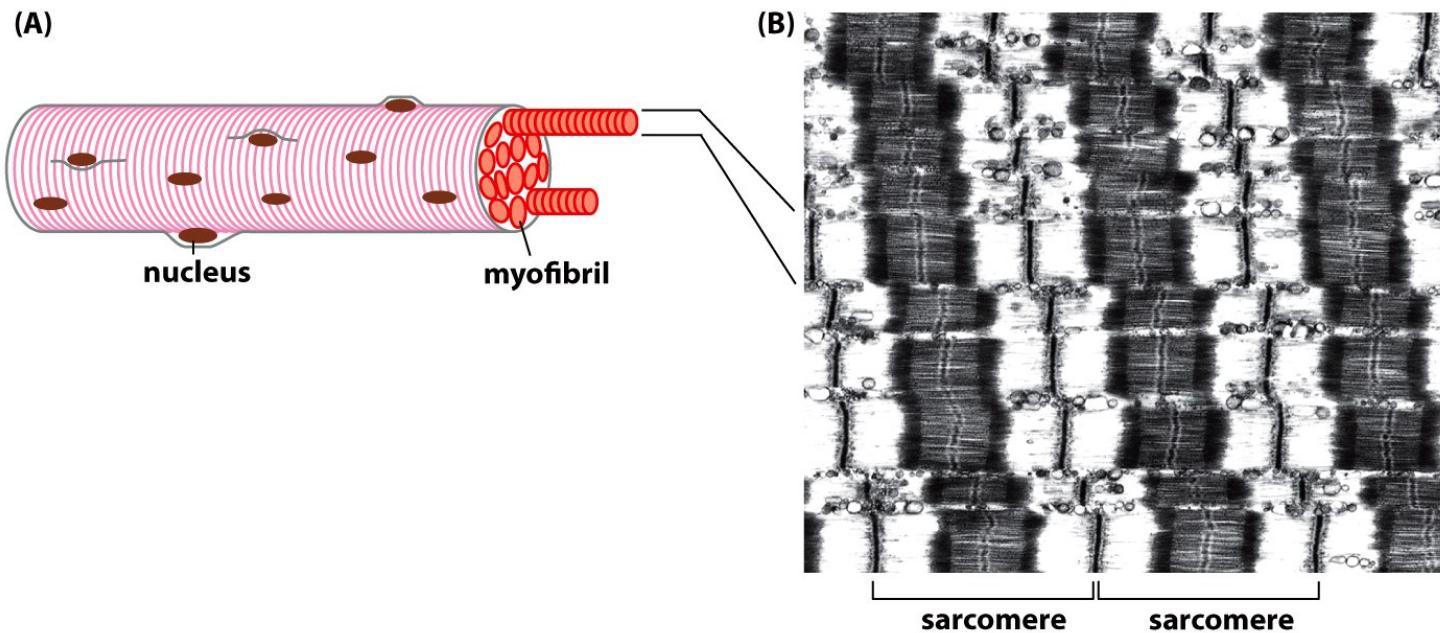
- 근육 미오신은 미오신 II 군에 속하며, 모두 2개의 ATPase 머리와 한 개의 긴 막대모양의 꼬리를 가지고 있는 이량체이다.
- 미오신의 꼬리는 이중나선의 꼬인 구조를 갖는다.
- 미오신 II 분자들의 꼬리가 결합하여 다발을 형성하며, 머리가 측면으로 돌출한 양극성 미오신 필라멘트가 형성된다.
- 미오신 필라멘트의 양쪽 끝단은 액틴필라멘트와 연결되어 있다.
- 미오신 필라멘트 양 끝단의 액틴필라멘트를 반대방향으로 움직이게 함
→ 수축력 발생



근 수축 동안 액틴 필라멘트는 미오신필라멘트를 활주한다.

근세포

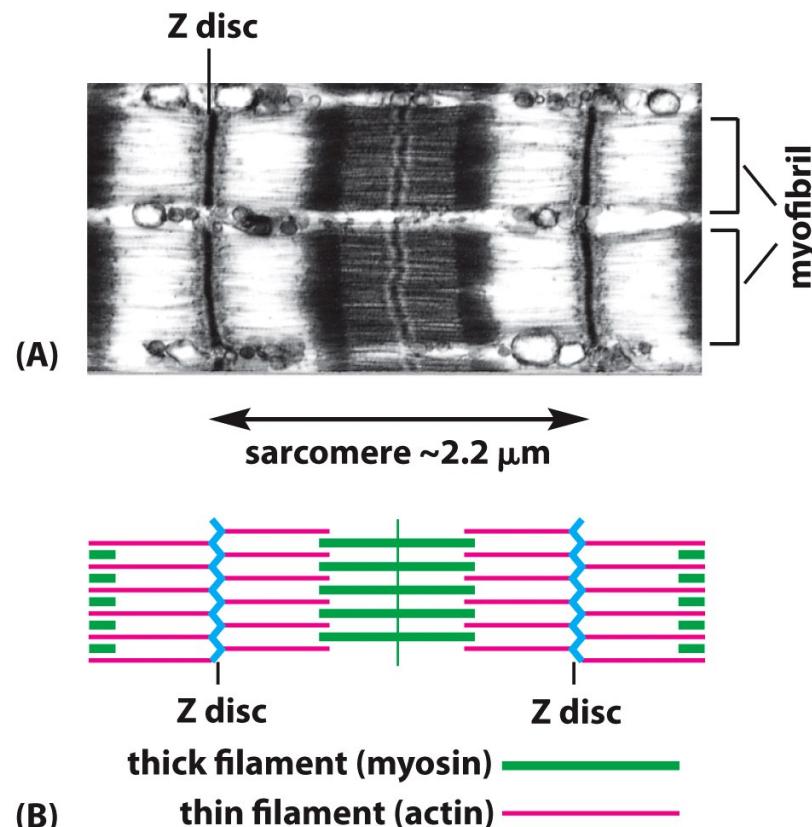
- 골격근의 긴 섬유는 수많은 작은 근세포들이 융합한 거대한 단일세포이다.
- 융합한 세포의 핵은 근섬유에 그대로 유지되며 원형질막 바로 안쪽에 위치
- 세포질의 대부분은 근원섬유(myofibril)로 이루어짐
- 근원섬유는 동일한 작은 수축단위인 근절(sarcomere)로 구성됨
- → 길이 2.5 um, 규칙적인 줄무늬



근 수축 동안 액틴 필라멘트는 미오신필라멘트를 활주한다.

근절의 구조

- 근원섬유는 동일한 작은 수축단위인 근절(sarcomere)로 구성됨
- → 길이 2.5 um, 규칙적인 줄무늬
- 근절은 액틴필라멘트와 미오신 II 필라멘트가 고도로 집약된 구조
- 미오신필라멘트는 근절 중심에 위치
- 액틴필라멘트는 근절말단에서 중심으로 뻗어 있으며
Z디스크에 의해 고정됨



근 수축 동안 액틴 필라멘트는 미오신필라멘트를 활주한다.

근육세포의 수축

- 근육세포의 수축은 모든 근절의 길이가 동시에 감소하면서 이루어짐
- 근수축은 액틴필라멘트가 미오신 필라멘트를 따라 활주하여 일어남
→ 각 필라멘트의 길이는 변하지 않음
- 미오신필라멘트의 미오신 머리가 ATP를 이용하여 결합과 분리를 반복하여 이동함
- 미오신필라멘트는 약 300개의 미오신 머리가 있으며, 초당 5회 결합, 분리를 반복함 → 초당 15 um 활주 가능
- 이완된상태(3 um)에서 수축된상태(2 um)으로 1/10초 이내 완료됨

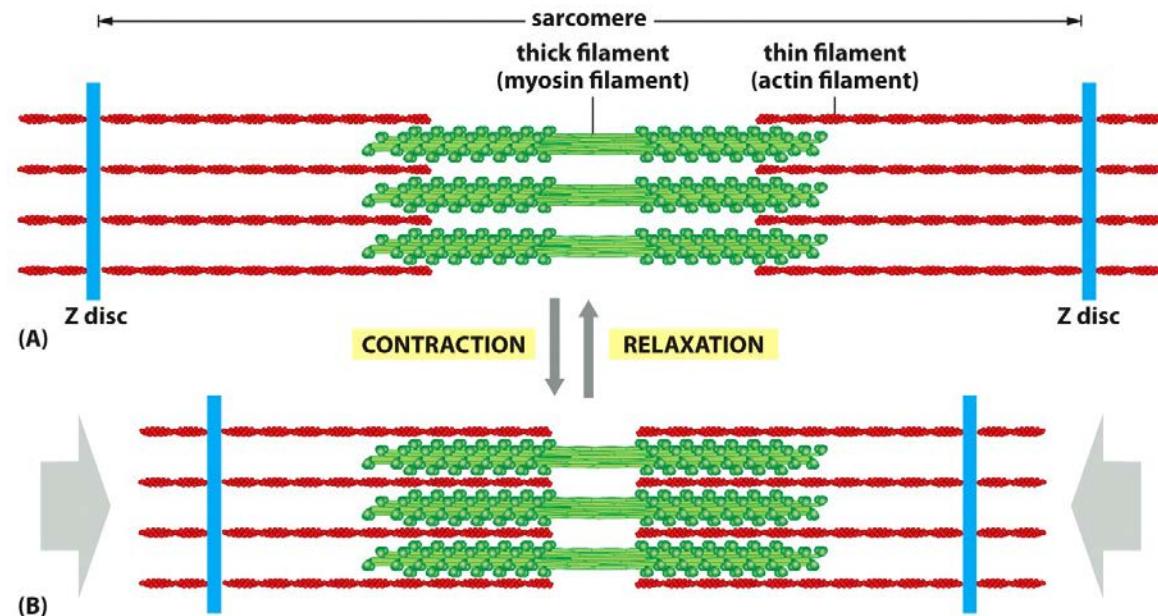
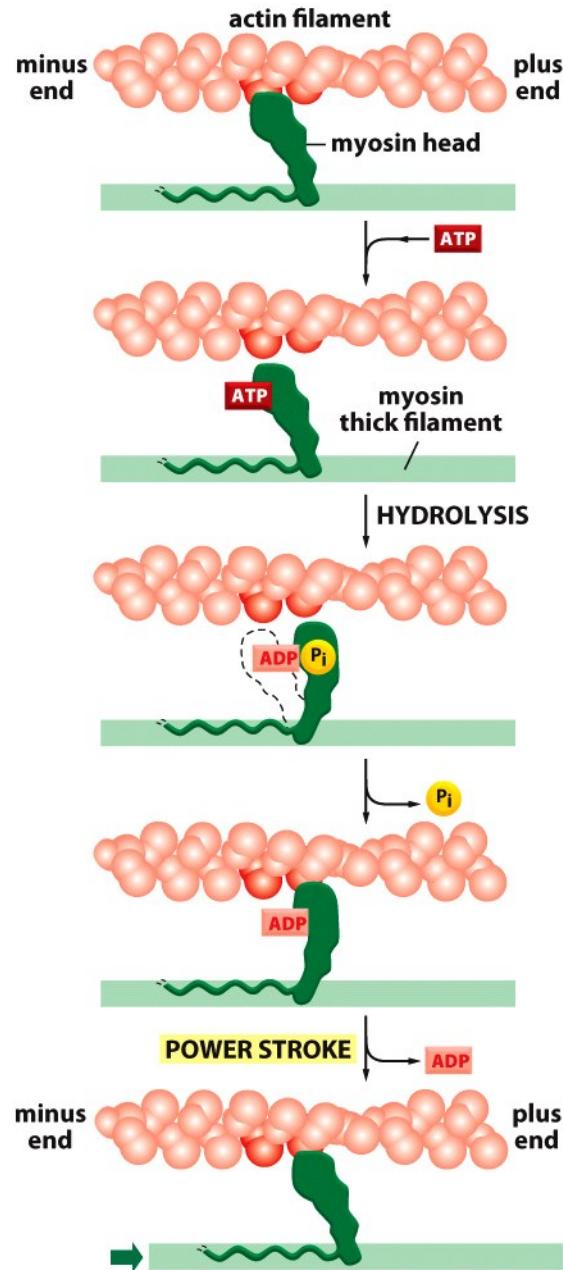


Figure 17-42 Essential Cell Biology (© Garland Science 2010)



ATTACHED At the start of the cycle shown in this figure, a myosin head lacking a bound nucleotide is locked tightly onto an actin filament in a *rigor* configuration (so named because it is responsible for *rigor mortis*, the rigidity of death). In an actively contracting muscle, this state is very short-lived, being rapidly terminated by the binding of a molecule of ATP.

RELEASED A molecule of ATP binds to the large cleft on the “back” of the head (that is, on the side furthest from the actin filament) and immediately causes a slight change in the conformation of the domains that make up the actin-binding site. This reduces the affinity of the head for actin and allows it to move along the filament. (The space drawn here between the head and actin emphasizes this change, although in reality the head probably remains very close to the actin.)

COCKED The cleft closes like a clam shell around the ATP molecule, triggering a large shape change that causes the head to be displaced along the filament by a distance of about 5 nm. Hydrolysis of ATP occurs, but the ADP and inorganic phosphate (Pi) produced remain tightly bound to the protein.

FORCE-GENERATING A weak binding of the myosin head to a new site on the actin filament causes release of the inorganic phosphate produced by ATP hydrolysis, concomitantly with the tight binding of the head to actin. This release triggers the power stroke—the force-generating change in shape during which the head regains its original conformation. In the course of the power stroke, the head loses its bound ADP, thereby returning to the start of a new cycle.

ATTACHED At the end of the cycle, the myosin head is again locked tightly to the actin filament in a rigor configuration. Note that the head has moved to a new position on the actin filament.

근 수축은 Ca^{2+} 의 급상승으로 촉발된다.

신호전달과정

- 신경말단의 신경전달물질 → 근육세포의 원형질막의 활동전위형성
→ 횡주세관(transverse tubule)을 통해 각 근원섬유로 전기적 흥분 전달
→ 근 소포체 자극 → Ca^{2+} 가 이온통로를 통해 세포질로 방출
→ 근 수축 발생 (1/1000 초 소요)

- 증가된 Ca^{2+} 는 신경신호가 중지되면 곧 멈춘다
→ 근소포체 막에 풍부히 존재하는 Ca^{2+} 이온펌프에 의해 재빨리 소포체로 회수됨

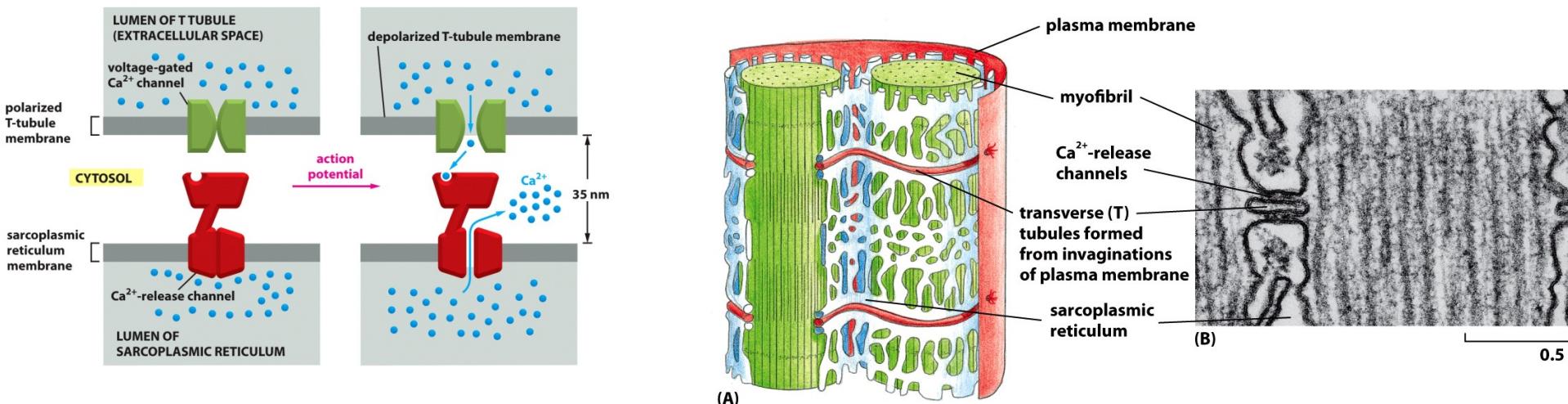


Figure 17-44 Essential Cell Biology (© Garland Science 2010)

근 수축은 Ca^{2+} 의 급상승으로 촉발된다.

- 근육세포에서 Ca^{2+} 는 액틴필라멘트에 강하게 결합하고 있는 특정 분자스위치와 상호작용한다.
트로포미오신(tropomysin) → 막대모양, 미오신머리와 액틴 결합을 방해
트로포닌(troponin) → Ca^{2+} 와 결합하여 트로포미오신의 위치를 변화 시켜 미오신머리가 액틴과 결합하게 한다.
- Ca^{2+} 가 정상수준으로 복귀하면 수축이 종료됨

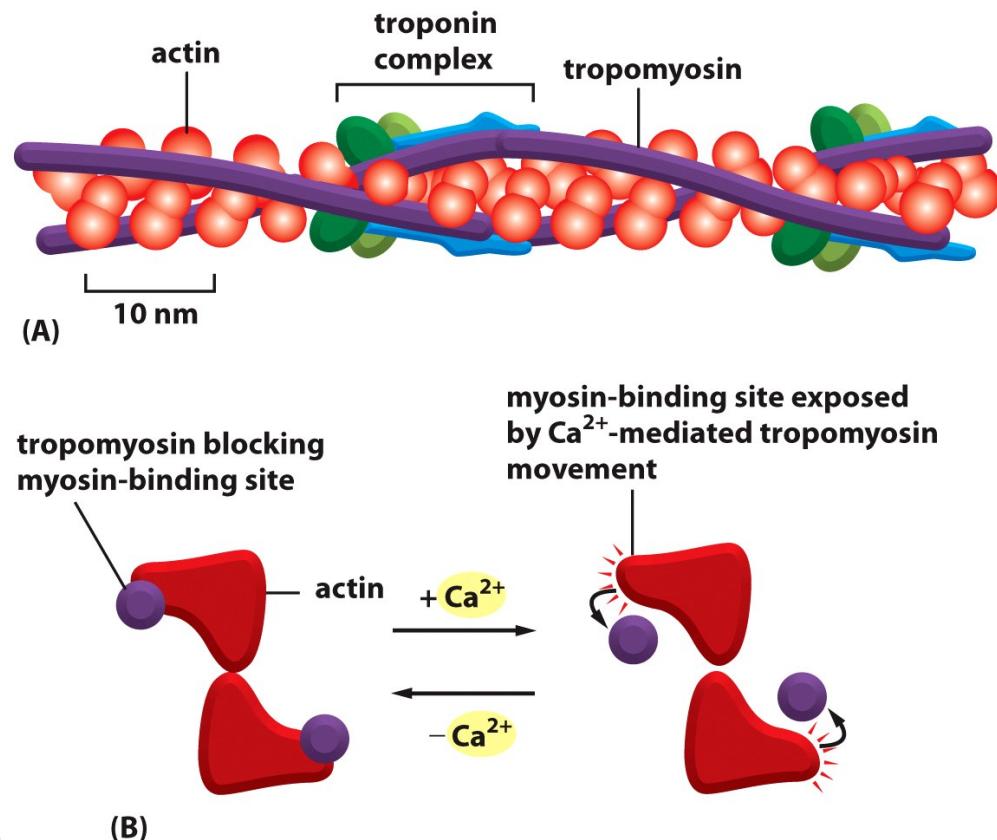


Figure 17-45 Essential Cell Biology (© Garland Science 2)