

# SEJTBIOLÓGIA

Szerkesztette

**SZABÓ GÁBOR**

MEDICINA KÖNYVKIADÓ Rt. ♦ BUDAPEST, 2004

# Részletes tartalom

<b>1.</b>	<b>Bevezetés a sejtbiológiába (RÖHLICH PÁL)</b> .....	<b>31</b>
1.1.	A sejtbiológia kialakulása .....	31
1.2.	Nagyságrendek .....	33
1.3.	Az élő szervezetek alapvető kategóriái: pro- és eukarióta sejtek .....	34
1.3.1.	A prokarióták és eukarióták legfontosabb tulajdonságai .....	34
1.3.1.1.	A prokarióta sejt szerkezete .....	36
1.3.1.1.1.	Sejtburok .....	36
1.3.1.1.2.	Sejtmembrán .....	37
1.3.1.1.3.	Citoplazma .....	38
1.3.1.1.4.	Nukleoid. A bakteriális DNS .....	38
1.3.1.2.	Az eukarióta sejt szerkezete .....	39
1.3.1.2.1.	Sejtmembrán .....	39
1.3.1.2.2.	Sejtmag .....	41
1.3.1.2.3.	Riboszómák .....	43
1.3.1.2.4.	Endoplazmatikus retikulum .....	44
1.3.1.2.5.	Golgi-apparátus .....	47
1.3.1.2.6.	Lizoszóma .....	48
1.3.1.2.7.	Peroxiszóma .....	50
1.3.1.2.8.	Mitokondrium .....	51
1.3.1.2.9.	Sejtváz (citoszkeleton) .....	53
1.3.1.3.	A növényi sejt specifikumai .....	58
1.3.1.4.	Az egysejtű eukarióták specifikumai .....	60
1.3.2.	Az élet peremén .....	61
<b>2.</b>	<b>A sejt legfontosabb anyagi összetevői és alapvető molekuláris mechanizmusai.</b> <b>A sejtbiológia molekuláris biológiai eszköztára</b> .....	<b>63</b>
	(SZABÓ GÁBOR és NAGY LÁSZLÓ)	
2.1.	A sejt legfontosabb anyagi összetevői és alapvető molekuláris mechanizmusai .....	63
2.1.1.	A fehérjék .....	63
2.1.2.	A sejtek energiaforgalmának kulcsszereplője: az ATP .....	65
2.1.3.	A DNS szerkezete .....	65

2.1.4.	DNS-replikáció	65
2.1.5.	DNS-repair	67
2.1.6.	DNS → mRNS (transzkripció), mRNS → fehérje (transzláció)	67
2.1.7.	A naszcens RNS mRNS-sé érése	69
2.1.8.	A fehérjék posztranszlációs módosításai és célba juttatása	69
2.1.9.	A géneexpresszió szabályozása	69
2.1.10.	Általános szabályozási alapelvek	71
2.1.11.	A DNS heterogenitása	71
2.2.	A sejtbiológia molekuláris biológiai eszköztára	72
2.2.1.	Módszerek	72
2.2.2.	Modellélőlények	73
<b>3.</b>	<b>Sejtmembrán és anyagtranszport</b>	<b>75</b>
3.1.	A sejtmembrán felépítése és transzport-mechanizmusai (MATKÓ JÁNOS)	75
3.1.1.	A sejtmembrán szerkezete	76
3.1.1.1.	A lipid kettős réteg	76
3.1.1.2.	Membránfehérjék	79
3.1.1.3.	A membránfehérjék azonosítása, a szerkezet és funkció vizsgálati lehetőségei	81
3.1.1.4.	A membránfehérjék laterális mobilitása, a "folyékony mozaik" membránmodell	82
3.1.1.5.	Membránmikrodomének	84
3.1.2.	Anyagtranszport a sejtmembránon keresztül	86
3.1.2.1.	Molekuláris diffúzió a lipid kettős rétegen keresztül	86
3.1.2.2.	A membrán-transzportfehérjék főbb típusai	87
3.1.2.2.1.	Egy jellegzetes uniport: a glukóztanszporter	88
3.1.2.2.2.	A Na <sup>+</sup> /K <sup>+</sup> -ATP-áz pumpafehérjék működése és funkcionális jelentősége	89
3.1.2.2.3.	A Ca <sup>2+</sup> -pumpa-fehérjék működési mechanizmusa	91
3.1.2.2.4.	A H <sup>+</sup> -ATP-ázok működése és jelentősége eukarióta sejtekben	92
3.1.2.2.5.	ABC-transzporterek	92
3.1.2.2.6.	Szimport és antiport típusú kotranszportrendszerek	92
3.2.	A hidrofób vegyületek transzportja. ABC-kazettás transzporterek (SZABÓ GÁBOR és GODA KATALIN)	96
3.2.1.	Hidrofób molekulák passzív transzportja	97
3.2.2.	Aktív transzport: ABC-transzporterek	98
3.2.2.1.	Prokarióták, alacsonyabb rendű eukarióták és növények ABC-transzporterei	98
3.2.2.2.	Emberi sejtek ABC-transzporterei	100
3.2.2.2.1.	Pumpaműködésű emberi ABC-fehérjék	100
3.2.2.2.2.	Csatorna- vagy csatornaszabályozó emberi ABC-fehérjék	104

3.3.	A membránpotenciál eredete és sejtbiológiai szerepe. Ioncsatornák és farmakológiai vonatkozásaik (GÁSPÁR REZSŐ) . . . . .	106
3.3.1.	A membránpotenciál eredete . . . . .	106
3.3.1.1.	Egyensúlyi potenciál: Nernst-egyenlet . . . . .	106
3.3.1.2.	Diffúziós potenciál: Goldman-Hodgkin-Katz-egyenlet . . . . .	106
3.3.1.3.	A membránpotenciál kialakulása élő sejt esetében . . . . .	108
3.3.2.	Az ioncsatornák sokfélesége . . . . .	109
3.3.3.	A membránpotenciál és az ioncsatornák szerepe . . . . .	111
3.3.4.	Az ioncsatornák farmakológiai vonatkozásai . . . . .	112
3.3.4.1.	Ioncsatorna-aktivitás farmakológiai szeparálása csatornablokkolókkal . . . . .	113
3.3.4.2.	A gyógyszerek, toxinok és az ioncsatornák kölcsönhatásának mechanizmusa . . . . .	114
3.4.	Ionmiliő – intracelluláris kalcium, ozmotikus viszonyok, pH szabályozása . . . . .	116
	(PANYI GYÖRGY)	
3.4.1.	Intracelluláris $Ca^{2+}$ -homeosztázis . . . . .	116
3.4.1.1.	Sejtmembrán . . . . .	117
3.4.1.2.	Intracelluláris $Ca^{2+}$ -raktárak: gyorsan reagáló kalciumraktárak . . . . .	119
3.4.1.3.	Rianodinreceptor . . . . .	120
3.4.1.4.	$IP_3$ -receptor . . . . .	120
3.4.1.5.	Intracelluláris $Ca^{2+}$ -raktárak: mitokondrium . . . . .	121
3.4.1.6.	Intracelluláris raktárak: lassan reagáló kalciumraktárak . . . . .	122
3.4.1.7.	A citoszol tulajdonságai . . . . .	122
3.4.1.8.	$Ca^{2+}$ -oszcilláció . . . . .	122
3.4.1.9.	A kalciumoszcillációk jelentősége . . . . .	124
3.4.1.10.	A kalciumjel dekódolása: kalmodulin . . . . .	125
3.4.2.	A sejtek ozmo- és volumenszabályozása . . . . .	128
3.4.2.1.	Sejtek reakciói nem izotóniás közegben . . . . .	130
3.4.2.2.	Szabályzó térfogat csökkenés (RVD) . . . . .	130
3.4.2.3.	Szabályzó térfogat növekedés (RVI) . . . . .	131
3.4.3.	Intracelluláris pH-homeosztázis . . . . .	133
3.4.3.1.	A citoszol savasodását előidéző fontosabb mechanizmusok összefoglalása . . . . .	136
3.4.3.2.	A citoszol lúgosodását előidéző fontosabb mechanizmusok összefoglalása . . . . .	137
3.5.	A membrán laterális organizációja (DAMJANOVICH SÁNDOR) . . . . .	140
3.5.1.	A Fluid Mozaik Membrán Modell . . . . .	140
3.5.2.	Sapkaképződés . . . . .	140
3.5.3.	Receptor-szuperstruktúrák . . . . .	141

4.	<b>Citoplazmatikus membránrendszerek és organellumok, intracelluláris transzportfolyamatok</b> .....	145
4.1.	Endocitotikus és exocitotikus folyamatok, vezikuláris transzport: áttekintés .....	145
	(KOVÁCS JÁNOS)	
4.1.1.	Az exo- és endocitotikus folyamatok közös jellemzői .....	146
4.1.2.	A válogatás általános molekuláris alapjai .....	147
4.1.3.	A vezikuláris transzport .....	149
4.1.3.1.	A vezikulaképződés és membránfúzió .....	149
4.1.3.2.	A vezikulák válogatása és irányított transzportja .....	149
4.1.3.3.	Az egyensúly és a kompartmentumok közötti különbségek .....	150
4.1.4.	Az endocitózis .....	151
4.1.5.	Fagocitózis .....	152
4.1.6.	Makropinocitózis .....	154
4.1.7.	Klatrinfüggetlen endocitózis .....	154
4.2.	Az endocitotikus/exocitotikus/vezikuláris transzportfolyamatokat vezérlő molekuláris történések (NAGY PÉTER) .....	156
4.2.1.	Burkolt vezikulumok képződése a receptormediált endocitózis során .....	157
4.2.1.1.	A vezikulumok képződésének néhány általános jellemzője .....	157
4.2.1.2.	Burkolt gödör (coated pit) szerepe a receptormediált endocitózisban .....	158
4.2.1.3.	A klatrinburkú vezikulum lefűződése a donormembránról .....	159
4.2.1.4.	A klatrinburok kapcsolódása a sejtmembránhoz és a citoszkeletonhoz .....	160
4.2.1.5.	A klatrinburok leválása a vezikulum felszínéről .....	161
4.2.1.6.	Az alacsony denzitású lipoprotein receptormediált endocitózisa .....	162
4.2.1.7.	A transzferrin receptormediált endocitózisa .....	163
4.2.1.8.	Az epidermális növekedési faktor receptor mediált endocitózisa .....	164
4.2.2.	Nem klatrinburkú vezikulumok .....	165
4.2.2.1.	A nem klatrinból felépülő burok szerepe .....	165
4.2.2.2.	A COP-burok polimerizációja .....	165
4.2.2.3.	A COP-burok leválása a vezikulum felszínéről .....	166
4.2.3.	A szállítandó fehérjék kiválasztásának molekuláris mechanizmusa .....	166
4.2.4.	A vezikulumok transzportja: a citoszkeleton és a molekuláris motorok szerepe .....	169
4.2.5.	Egyalegységes G-fehérjék szerepe a vezikuláris transzportban .....	170
4.2.6.	Vezikulumok fúziója a célorganellum membránjával .....	172
4.3.	Kaveolák (KISS ANNA) .....	175
4.3.1.	Morfológiai jellemzés .....	176
4.3.2.	Biokémiai jellemzés .....	176

4.3.3.	A kaveolák biogenezise .....	177
4.3.4.	A kaveolák lefűződése, internalizációja .....	178
4.3.5.	A kaveolák funkciója .....	179
4.3.5.1.	A kaveolák szerepe a transzportfolyamatokban .....	179
4.3.5.1.1.	Potocitózis .....	179
4.3.5.1.2.	Transzcitózis .....	179
4.3.5.1.3.	Endocitózis .....	180
4.3.5.1.4.	Transzcelluláris transzport, lipidszortírozódás .....	181
4.3.5.2.	A kaveolák szerepe a jelátvitelben, szignáltranszdukcióban .....	181
4.4.	Az endoplazmatikus retikulum (NAGY PÉTER) .....	183
4.4.1.	Az eukarióta sejt legkiterjedtebb intracelluláris membránrendszere az endoplazmatikus retikulum .....	183
4.4.2.	A sima felszínű endoplazmatikus retikulum .....	184
4.4.3.	A durva felszínű endoplazmatikus retikulum szerepe a fehérjeszintézisben .....	185
4.4.3.1.	A riboszómák a szignálszekvencia segítségével kötődnek az endoplazmatikus retikulum felszínéhez .....	186
4.4.3.2.	A fehérjék poszttranszlációs modifikációjának fontos lépése a glikoziláció .....	189
4.4.3.3.	A glikoziláció jelentősége .....	190
4.4.3.4.	A fehérjék az endoplazmatikus retikulumban veszik fel háromdimenziós szerkezetüket .....	190
4.4.3.5.	A membránfehérjék egy csoportja glikozil-foszfatidil-inozitol-csoporttal kötődik a membránhoz .....	190
4.5.	A Golgi-apparátus (NAGY PÉTER) .....	192
4.5.1.	A Golgi-apparátus felépítése .....	194
4.5.2.	A Golgi-apparátusban a fehérjék glikozilálódnak .....	195
4.5.3.	Fehérjék továbbítása a Golgi-apparátuson belül .....	196
4.5.4.	A Golgi-apparátus cisz- és transz-hálózatának szerepe a vezikuláris transzportfolyamatokban .....	198
4.5.5.	A dinamikus Golgi-apparátus .....	199
4.6.	Lizoszómák (NAGY PÉTER) .....	202
4.6.1.	A lizoszómák bontóenzimeket tartalmazó savas pH-jú intracelluláris vezikulumok .....	202
4.6.2.	Hogyan jutnak a lebontandó anyagok a lizoszómákba? .....	203
4.6.3.	Hogyan jutnak a lebontást végző savas hidrolázok a lizoszómákba? .....	204
4.6.4.	Tárolási betegségek .....	204

4.7.	Peroxiszómák (NAGY PÉTER) .....	206
4.7.1.	A peroxiszómák oxidatív bontófolyamatok helyszínei .....	206
4.7.2.	A peroxiszómák eredete .....	206
4.7.3.	A peroxiszomális fehérjék szintézise .....	207
4.8.	Fehérjék szelektív célba juttatása. Vezikulaszortírozás (NAGY PÉTER) .....	208
4.8.1.	A nukleáris DNS által kódolt fehérjék szintézist követő transzportja .....	209
4.8.2.	A szignálszekvenciák általános jelentősége .....	210
4.8.3.	Bizonyos sejtek plazmamembránja eltérő lipid- és fehérje-összetételű doméneket tartalmaz .....	210
4.9.	A sejtműködés energiaforrása: mitokondrium, kloroplasztisz (SZÖLLŐSI JÁNOS) ....	214
4.9.1.	Mitokondrium .....	214
4.9.1.1.	Az ATP előállítása aerob sejtekben .....	214
4.9.1.2.	A mitokondrium szerkezete .....	214
4.9.1.3.	Kemiozmózis .....	215
4.9.1.4.	ATP-szintézis .....	218
4.9.1.5.	A mitokondrium biogenezise .....	220
4.9.2.	Kloroplasztisz és fotoszintézis .....	222
4.9.2.1.	A kloroplasztisz szerkezete .....	222
4.9.2.2.	A fotoszintézis reakciói .....	223
4.10.	Diffúziós viszonyok a sejtben (BACSÓ ZSOLT) .....	230
4.10.1.	Az intracelluláris diffúzió jelentősége .....	231
4.10.1.1.	A citoplazmában zajló, diffúziófüggő események .....	233
4.10.1.2.	A citoplazmatikus szabad diffúziót befolyásoló tényezők .....	234
4.10.2.	Ionok, kis méretű molekulák diffúziója a citoplazmában .....	235
4.10.3.	Makromolekulák diffúziója a citoplazmában .....	236
4.10.4.	Sejtorganellumokon belüli szabad diffúzió .....	240
4.10.4.1.	Mitokondriumok .....	240
4.10.4.2.	Endoplazmatikus retikulum .....	241
4.10.4.3.	Sejtmag .....	241
4.10.5.	Intracelluláris diffúzió mérési lehetőségei: FRAP, FCS .....	243
4.10.6.	Normális és anomális diffúzió .....	243
5.	<b>Citoszkeleton: struktúrák és funkciók</b> .....	247
5.1.	A mikrotubulus, a mikrofilament és az intermedier filament rendszer .....	247
	(MÁTYUS LÁSZLÓ)	

5.1.1.	Mikrotubulusok	248
5.1.2.	Mikrofilamentumok	253
5.1.2.1.	Mikrofilament-asszociált/aktinkötő fehérjék	255
5.1.3.	Intermedier filamentumok	256
5.1.3.1.	Intermedier filamentum alosztályok	258
5.2.	A sejtközpont (KOVÁCS JÁNOS)	260
5.2.1.	A sejtközpont szerkezete és funkciói	261
5.2.2.	A centroszómák viselkedése az ivarsejtek kialakulása és a fertilizáció során	267
5.3.	Csillók, ostorok (KOVÁCS JÁNOS)	269
5.3.1.	A csillók és ostorok szerkezete, funkciói és keletkezése	269
5.4.	Molekuláris motorok – a sejtvezeték motorfehérjéi (KOVÁCS JÁNOS)	277
5.4.1.	Az aktinvezetékhez kapcsolódó motorfehérjék: a miozinok	279
5.4.2.	A mikrotubulusokhoz kapcsolódó motorfehérjék	285
5.4.2.1.	A kinezinok	285
5.4.2.2.	A dineinek	287
5.5.	Sejtmotilitás, kemotaxis (TIMÁR JÓZSEF és PAKU SÁNDOR)	289
5.5.1.	A sejtek vándorlásának szabályozása	290
5.5.1.1.	Parakrin mechanizmusok	290
5.5.1.1.1.	Aspecifikus parakrin mechanizmusok	290
5.5.1.1.2.	Specifikus parakrin mechanizmusok	290
5.5.1.2.1.1.	Kemokinek és kemokin receptorok.	290
5.5.1.2.1.2.	Motogén citokinek és receptoraik	291
5.5.1.2.	Autokrin szabályozás: az autokrin citokinek és receptoraik	291
5.5.2.	A sejtek mozgásának mechanikája és biokémiai mechanizmusa	291
5.5.3.	A sejtek mozgása és az extracelluláris matrix: integrinek, invadopódia és proteázok	293
5.5.4.	Az egyes sejt típusok mozgásának sajátosságai	295
5.5.4.1.	Leukociták	295
5.5.4.2.	Limfoid sejtek	295
5.5.4.3.	Fibroblasztok és hámsejtek: regeneráció	296
5.5.4.4.	Endotélsejtek, angiogenezis	298
5.5.4.5.	Daganatsejtek, tumoros progresszió	299

6.	Sejtmag .....	301
6.1.	A sejtmag felépítése és funkciói (SZABÓ GÁBOR) .....	301
6.1.1.	Magmátrix .....	301
6.1.2.	A kromatin .....	303
6.1.2.1.	A kromatin szerkezeti hierarchiája .....	303
6.1.2.2.	Eukromatin, heterokromatin .....	303
6.1.2.3.	Az interfázisos kromoszómák térbeli elhelyezkedése .....	304
6.1.2.4.	A „rendfenntartás” eszközei .....	304
6.1.2.5.	A metafázisos kromoszóma szerkezete .....	305
6.1.2.6.	Az interfázisos kromatin és a metafázis-kromoszóma szerkezete közötti összefüggés .....	306
6.1.2.7.	Kromatinszerkezet és génkifejeződés .....	307
6.1.2.8.	Kromatinszerkezet és replikáció .....	309
6.1.3.	Intranukleáris szuborganellumok .....	310
6.1.3.1.	Csavarulatos test, PML-test, speckle .....	312
6.1.3.2.	A sejtmagvacska .....	313
6.1.4.	Maghártya .....	314
6.2.	A nukleocitoplazmatikus makromolekula transzport (UDVARDY ANDOR) .....	317
6.2.1.	A nukleocitoplazmatikus transzport jelentősége .....	318
6.2.2.	A citoplazma és a sejtmag közötti fehérjetranszport mechanizmusa .....	319
6.2.3.	RNS-ek exportja .....	323
6.2.4.	A nukleocitoplazmatikus transzport szabályozása .....	323
6.3.	Kromatinszerkezet és a génexpresszió szabályozása: molekuláris biológiai mechanizmusok sejtbioológiai kontextusban (UDVARDY ANDOR) .....	325
6.3.1.	A kromatin elemi szerkezeti egysége a nukleoszóma .....	325
6.3.2.	A nukleoszómák elrendeződése a DNS mentén .....	326
6.3.3.	Magasabb rendű kromatinstruktúrák .....	328
6.3.4.	A transzkripcionálisan aktív kromatin szerkezete .....	330
6.3.4.1.	DNáz I hiperszenzitív kromatinstruktúrák .....	331
6.3.4.2.	Hisztinacetiláció szerepe a transzkripcionálisan aktív kromatinszerkezet kialakításában .....	334
6.3.5.	Represszív kromatinkomplexek .....	337
6.3.6.	A kromatinszerkezet szerepe a génexpresszió szabályozásában .....	338
6.3.6.1.	A magasabb rendű kromatinstruktúra szerepe a génexpresszió szabályozásában .....	343

6.4.	A maghártya permeabilitási viszonyai (DAMJANOVICH SÁNDOR) .....	348
6.4.1.	A maghártya átjárhatósága makromolekulák és ionok számára: passzív transzportfolyamatok .....	348
6.4.2.	Aktív transzportfolyamatok: energetikai megfontolások .....	349
6.4.3.	Szabályozott ionáramlás a magmembránon keresztül: a kalcium-„puffok” .....	350
7.	Sejtosztódás .....	353
7.1.	Sejtciklus (SZABÓ GÁBOR) .....	353
7.1.1.	Alapfogalmak .....	353
7.1.2.	A sejtciklus vizsgálati lehetőségei .....	354
7.1.2.1.	Áramlási citometriás analízis .....	354
7.1.2.2.	Sejtek szinkronizálása .....	355
7.1.2.3.	Radioaktív nukleozidanalóg inkorporáció .....	356
7.1.3.	A sejtciklus-szabályozás alapvető vonásai .....	357
7.1.3.1.	A szabályozás főszereplői .....	357
7.1.3.2.	Belépés a ciklusba .....	358
7.1.3.3.	A ciklus elhagyása .....	359
7.1.3.4.	A szabályozás ellenőrei .....	359
7.2.	A mitózis fázisai (SZEBERÉNYI JÓZSEF) .....	361
7.2.1.	A sejtciklus: interfázis és M-fázis .....	363
7.2.2.	A centroszóma ciklus .....	363
7.2.3.	Az M-fázis eseményei .....	365
7.2.3.1.	Profázis .....	365
7.2.3.2.	Prometafázis .....	367
7.2.3.3.	Metafázis .....	368
7.2.3.4.	Anafázis .....	368
7.2.3.5.	Telofázis .....	369
7.2.3.6.	Citokinézis .....	370
7.3.	A sejtosztódás mechanikája (SZEBERÉNYI JÓZSEF) .....	371
7.3.1.	A mitotikus apparátusban fellépő mozgások típusai .....	373
7.3.2.	A centroszóma megkettőződése .....	373
7.3.2.1.	Az utód centroszómák felkészülése a szétválásra .....	373
7.3.2.2.	A centroszómák szétválása .....	374
7.3.3.	A metafázikus lemez kialakulása .....	375
7.3.4.	Kromatidvándorlás az anafázis A-ban .....	376

7.3.5.	Az osztódási orsó megnyúlása az anafázis B-ben .....	376
7.3.6.	Az osztódási orsó eltűnése .....	377
7.4.	A meiózis (SIPICZKI MÁTYÁS) .....	377
7.4.1.	Az ivaros szaporodás haploid és diploid nemzedékek váltakozására épül .....	378
7.4.2.	A meiózis a sejtosztódás speciális formája .....	379
7.4.2.1.	A meiózis I .....	379
7.4.2.2.	A meiózis II .....	382
7.4.3.	A női szervezetben a meiózis szakaszokban megy végbe .....	382
7.4.4.	A citoplazma aszimmetrikusan osztódik a petesejt képzése során .....	383
7.4.5.	Az MPF kulcsszerepet játszik a meiózis szabályozásában .....	384
7.4.6.	Az anyai és apai eredetű kromoszómák megoszlása a meiózis során .....	385
7.5.	Gametogenezis, fertilizáció (KRASZNAI ZOLTÁN) .....	388
7.5.1.	Gametogenezis .....	388
7.5.1.1.	Spermatogenezis .....	389
7.5.1.2.	Oogenezis .....	390
7.5.1.2.1.	Az oogenezis fázisai .....	390
7.5.1.2.2.	A zona pellucida kialakulása és szerkezete .....	391
7.5.2.	Szaporodás, fertilizáció .....	392
7.5.2.1.	Az ovuláció .....	392
7.5.2.2.	A spermiumok útja a hüvelyből a petevezetőig .....	393
7.5.2.3.	A termékenyítés folyamata .....	394
7.5.3.	A meiózis II befejeződése .....	396
7.6.	A sejtciklus szabályozása: biokémiai mechanizmusok sejtbológiai kontextusban ... (UDVARDY ANDOR)	399
7.6.1.	A sejtciklus szabályozásának általános elve .....	399
7.6.2.	A ciklinfüggő kinázok általános tulajdonságai .....	400
7.6.3.	Szabályozott intracelluláris fehérjebontás .....	400
7.6.4.	A sejtciklus szabályozása <i>Saccharomyces cerevisiae</i> -ben .....	402
7.6.4.1.	G1-fázis .....	403
7.6.4.2.	S-fázis .....	406
7.6.4.3.	G2-fázis .....	407
7.6.4.4.	M-fázis .....	409
7.6.4.5.	A sejtciklus ellenőrzési pontjai .....	414
7.6.5.	Sejtciklus-szabályozás magasabb rendű eukariótákban .....	416

8.	A változó sejt .....	421
8.1.	A sejt tulajdonságainak megváltozása külső jelek hatására: jelátviteli folyamatok (VEREB GYÖRGY) .....	421
8.1.1.	A sejtek közötti jelátvitel szakaszai .....	423
8.1.2.	A jelmolekulák útja változó hosszúságú lehet .....	423
8.1.3.	A jelátvitel specificitásának alapja. A receptor-ligand kölcsönhatás. ....	423
8.1.4.	Az intracelluláris receptorok .....	425
8.1.5.	A sejtfelszíni receptorok fő kategóriái .....	426
8.1.5.1.	G-proteinhez kapcsolt receptorok 7 transzmembrán doménnel .....	426
8.1.5.1.1.	A cAMP mint másodlagos hírvivő .....	428
8.1.5.1.2.	Gátló és serkentő G-proteinek .....	430
8.1.5.1.3.	G-proteinek serkentése és gátlása .....	432
8.1.5.2.	A $G_{scr}$ - és a Ras fehérje az intracelluláris kapcsoló fehérjék GTP-áz szupercsaládjába tartoznak .....	433
8.1.5.3.	Tirozinkináz aktivitással bíró receptorok .....	434
8.1.6.	A sejtmagba vezető jelátvételi utak .....	436
8.1.6.1.	Az aktivált Ras jele egy kináz kaszkádon át a sejtmagba jut .....	437
8.1.6.2.	A citokinreceptorokhoz kapcsolt JAK kinázok közvetlenül aktiválják a transzkripció faktorokat .....	437
8.1.6.3.	A G-fehérjék is indukálhatnak génátírást .....	438
8.1.6.4.	Élet és halál jelei .....	438
8.1.7.	A kalcium és a foszfatidil-inozitol rendszer, mint másodlagos hírvivő .....	438
8.1.8.	A membránreceptorok szabályozása .....	439
8.1.9.	Onkogének és a jelátviteli folyamatok .....	439
8.2.	Jelátviteli jelenségek idegsejteken (PÁRDU CZ ÁRPÁD) .....	445
8.2.1.	Elektromos szinapszis .....	445
8.2.2.	Kémiai szinapszis .....	446
8.2.3.	Egy nem hagyományos neurotranszmitter: a nitrogén-oxid (NO). ....	450
8.3.	Jelátvitel fotoreceptorsejtekben (fototranszdukció) (RÖHLICH PÁL) .....	452
8.3.1.	A gerincesek retinális fotoreceptorsejtjének szerkezete .....	452
8.3.2.	Pálcikák és csapok .....	453
8.3.3.	A fotoreceptor-molekula .....	454
8.3.4.	A sötétáram és a cGMP-függő kationcsatorna .....	455
8.3.5.	Jelátvitel a fotopigmenttől a kationcsatornáig .....	456
8.3.6.	A fototranszdukciós lánc visszatérése a nyugalmi állapotba (relaxáció) .....	457
8.3.7.	Jelerősítés és adaptáció .....	458

8.3.8.	Nagy fényerőhöz való alkalmazkodás, a kalcium szerepe . . . . .	458
8.4.	Napi ritmusok: az idő mint jel (KOZMA-BOGNÁR LÁSZLÓ és NAGY FERENC) . . . . .	460
8.4.1.	A biológiai ritmusokról . . . . .	461
8.4.2.	A cirkadián ritmusok jellemzői, kritériumai . . . . .	461
8.4.2.1.	A cirkadián ritmusok fenntartói a cirkadián órák . . . . .	462
8.4.2.2.	A cirkadián órák általános felépítése, az óra elemei, definíciók . . . . .	462
8.4.3.	A cirkadián óra szerkezete és működése prokariótákban (Synechococcus fajok) . . . . .	464
8.4.4.	A cirkadián óra szerkezete és működése eukarióta modellszervezetekben . . . . .	465
• 8.4.4.1.	Gombák: a Neurospora crassa FRQ/WC-1,2 rendszere . . . . .	465
8.4.4.2.	Ecetmuslica: a TIM/PER rendszer . . . . .	466
8.4.4.3.	Egér: hasonlóságok és különbségek a muslica TIM/PER rendszerhez képest . . . . .	467
9.	<b>Sejt és környezete . . . . .</b>	<b>473</b>
9.1.	Az extracelluláris mátrix (MÓDIS LÁSZLÓ) . . . . .	473
9.1.1.	Az extracelluláris mátrix definíciója, szerepe, jelentősége . . . . .	474
9.1.2.	Az ECM főbb komponensei . . . . .	475
9.1.2.1.	Kollagének . . . . .	475
9.1.2.2.	Elasztin . . . . .	476
9.1.2.3.	Glukózaminoglikánok és proteoglikánok . . . . .	477
9.1.2.4.	Glikoproteidek . . . . .	478
9.1.3.	ECM-sejt kölcsönhatások . . . . .	479
9.2.	Multicelluláris szerveződés: sejtek közötti és sejt-mátrix kapcsolatok . . . . . (SZÖLLŐSI JÁNOS)	481
9.2.1.	A sejtek közötti és a sejt-extracelluláris mátrix kapcsolatok szerepe, jelentősége . . . . .	481
9.2.2.	Sejt-mátrix kapcsolatok. Multiadhéziós fehérjék és receptoraik . . . . .	483
9.2.3.	Sejt-sejt adhézió . . . . .	486
9.2.3.1.	Adhéziós fehérjék . . . . .	486
9.2.3.2.	Sejtkapcsolatok (junktciók) . . . . .	488
9.3.	Sejt-vírus interakciók sejtbiológia vonatkozásai (DUDA ERNŐ) . . . . .	492
9.3.1.	A vírusok mint a sejtbiológiai kutatás eszközei . . . . .	493
9.3.2.	A vírusok bejutása a sejtbe . . . . .	494
9.3.3.	Sejtpusztító és sejt-kímélő vírusok . . . . .	497
9.3.4.	A vírusok hatása a sejtek differenciálódási folyamataira . . . . .	499

9.4.	Sejt-baktérium interakciók (MICZÁK ANDRÁS) .....	501
9.4.1.	A baktériumok bejutása .....	502
9.4.2.	A baktériumok túlélési stratégiái .....	503
9.4.3.	A gazdasejtek apoptózisára gyakorolt hatás .....	505
9.4.4.	Egyéb kölcsönhatások .....	506
9.5.	Sejt-sejt kommunikáció és jelátvitel összefüggései immunsejtekben (FALUS ANDRÁS) .....	508
9.5.1.	Mire jó az immunválasz? .....	509
9.5.2.	Milyennek kell lennie a jól működő immunrendszernek? Kihívások és válaszok ....	509
9.5.3.	Mit ismer fel az immunrendszer? .....	511
9.5.3.1.	Antigének .....	511
9.5.3.2.	Antigénfelismerés .....	511
9.5.4.	A limfocitaaktiváció sémája .....	512
9.5.4.1.	Antigénreceptorok felépítése és felismerési mintázata .....	513
9.5.4.1.1.	B-sejt-receptor- (BCR-) komplex .....	514
9.5.4.1.2.	T-sejt-receptor-komplex .....	514
9.5.4.1.3.	Az „immunológiai szinapszis” .....	514
9.5.4.1.4.	Az intracelluláris jelátvitel sémája BCR és TCR komplexeken át .....	514
9.5.4.2.	Kostimulációs kölcsönhatások .....	517
9.5.4.3.	Citokinek és citokinreceptorok kölcsönhatása .....	518
9.5.4.3.1.	Citokinek által kiváltott jelátviteli folyamatok .....	518
9.5.4.4.	A „kimenő” jel .....	519
10.	Sejtsorsok és sorsfordulók .....	521
10.1.	Sejtsorsok (SZABÓ GÁBOR) .....	521
10.1.1.	Sejtsorsok in vivo és in vitro .....	522
10.1.2.	Differenciáció .....	524
10.1.3.	Proliferáció .....	526
10.1.4.	Sejtöregedés és immortalitás .....	527
10.1.5.	Sejthalál .....	528
10.2.	Sejtsorsok és differenciálódás (DUDA ERNŐ) .....	531
10.2.1.	Sorsdöntő lépések .....	532
10.2.2.	A sejtdifferenciálódás molekuláris főszereplői .....	533
10.2.2.1.	Növekedési és differenciálódási faktorok és receptoraik .....	533
10.2.2.2.	Transzkripciós faktorok .....	534

10.2.2.3.	A sejt környezetének molekuláris tényezői .....	537
10.2.3.	Sejtdifferenciálódás mesterséges körülmények között .....	539
10.2.4.	A differenciálódási folyamat egyirányúsága .....	540
10.2.5.	A differenciálódás ritkán a genom változásaival jár együtt .....	541
10.2.6.	A differenciálódás zsákutcái és a daganatok keletkezése .....	541
10.3.	Differenciálódás és szöveti regeneráció: A vérképző sejtek (PÁLÓCZI KATALIN) .....	546
10.3.1.	A vérképző rendszer kialakulása - vérképzés az embrionális és felnőtt szervezetben .....	547
10.3.2.	A vörösvértest-regeneráció .....	549
10.3.3.	A fehérvérsejtszámrendszer regenerációja .....	549
10.3.4.	A thrombocitaregeneráció .....	550
10.3.5.	A hemopoetikus regeneráció modellje: a csontvelő-átültetés .....	551
10.4.	Mikroorganizmusok differenciálódási jelenségei: bacillusok spórázása (VITÁLIS SÁNDOR) .....	554
10.4.1.	A sporuláció folyamata .....	557
10.4.2.	Csírázás .....	560
10.4.3.	A sporuláció szabályozása .....	561
10.4.3.1.	Sporulációs $\sigma$ -faktorok .....	561
10.4.3.2.	A transzkripció modulációja .....	563
10.4.3.3.	Az időbeli szabályozás legfontosabb jellemzői .....	564
10.4.3.4.	Az alakzatok térbeli formálódásának szabályozása .....	564
11.	<b>A multicelluláris szerveződés fejlődésbiológiai vonatkozásai (SASS MIKLÓS) .....</b>	<b>569</b>
11.1.	Az egyedfejlődés szabályozásának legfontosabb mozzanatai .....	569
11.1.1.	A petesejtek fejlődésének elméletei .....	570
11.1.1.1.	A mozaikos petesejtek fejlődése .....	570
11.1.1.2.	A regulatív petesejtek fejlődése .....	570
11.1.2.	A <i>Xenopus laevis</i> fejlődésének szabályozása .....	570
11.1.2.1.	A fejlődést meghatározó üzenetek a petesejt felépítésében .....	570
11.1.2.2.	A test hossz tengelyének determinációja .....	572
11.1.2.3.	A mezoderma kialakulása kétéltűembrióban .....	572
11.1.2.3.1.	Az embrionális indukció mechanizmusa .....	572
11.1.2.3.2.	Specifikus mRNS-ek a vegetatív térfélben .....	573
11.1.2.3.3.	A mezoderma térbeli mintázatát kialakító indukciós hatások .....	573
11.1.2.3.4.	A morfogének és hatásmechanizmusuk .....	574
11.1.2.4.	A gasztruláció folyamata .....	574

11.1.2.4.1.	A szürke félhold szerepe a gasztruláció során	574
11.1.2.4.2.	Sejtátrendeződések a gasztruláció ideje alatt	575
11.1.2.4.3.	A gerinchúr kialakulása	576
11.1.2.4.4.	A gasztruláció szabályozásában szerepet játszó gének	576
11.1.2.5.	A központi idegrendszer fejlődése	577
11.1.2.5.1.	A neuruláció szabályozásának klasszikus modellje	577
11.1.2.5.2.	A velőcső érző- és mozgatóterületeinek kialakulása	579
11.1.3.	A sejtöröklődés fogalma	580
11.1.3.1.	Az embrionális determináció	580
11.1.4.	A <i>Drosophila melanogaster</i> mutánsok tanulmányozásának lehetősége és jelentősége az embriológiában	581
11.1.4.1.	Az ugráló gének (mozgó genetikai elemek) és kísérleti felhasználásuk	581
11.1.4.2.	A petesejt elülső pólusának (feji részének) determinációja	582
11.1.4.3.	A hátulso pólus meghatározottsága	582
11.1.4.4.	A dorzoventrális testtengely kialakulása	582
11.1.4.5.	A dorzoventrális testtengely mentén aktiválódó gének hatása a csíralemezek kialakulására	583
11.1.4.6.	Az anyai hatású gének és a zigotikus gének fogalma	583
11.1.4.6.1.	A homonom szelvényezettség kialakulásának szabályozása, a fejlődést irányító gének hierarchiája	584
11.1.4.6.2.	A heteronom szelvényezettség létrejöttének molekuláris mechanizmusa	586
11.1.4.6.2.1.	A HOM-komplex tagjainak előfordulása és szerepe az emlősök és az ember egyedfejlődésében	586
11.2.	A programozott sejthalál fejlődésbiológiai vonatkozásai	587
11.2.1.	A sejtpusztulás két fő, jól megkülönböztethető formája	588
11.2.1.1.	Nekrózis	588
11.2.1.2.	Programozott sejthalál	588
11.2.1.2.1.	A programozott sejthalálnak két fő sejttani mechanizmusát ismerjük	588
11.2.2.	A programozott sejtpusztulás szerepe az ontogenezis során	589
11.2.2.1.	Gerinctelen állatok	589
11.2.2.2.	A programozott sejthalál és szabályozása rovarokban	591
11.2.2.3.	Sejtpusztulás a gerincesek fejlődése során	592
11.2.2.3.1.	A végtagfejlődés	593
11.2.2.3.2.	Sejtpusztulás az idegrendszer kialakulása során	593
11.3.	Sejtadhéziós mechanizmusok szerepe az egyedfejlődés szabályozásában	595
11.3.1.	A soksejtűség kialakulásának feltételei	596
11.3.1.1.	A differenciális génaktiválódás	596
11.3.1.2.	A soksejtűség kialakulásának egyéb feltételei	596

11.3.2.	A sejtadhéziós molekulák szerepe a multicellularitás kialakulásában	596
11.3.2.1.	A barázdálódás kezdetén sejtadhézió nem figyelhető meg	597
11.3.2.2.	Az első sejtkapcsoló fehérjék megjelenése a barázdálódás idején	598
11.3.2.3.	A tight junction és a gap junction megjelenése és funkciója a blasztula állapotban	599
11.3.2.4.	A sejtadhéziós molekulák funkciója a gasztruláció során	600
11.3.3.	A sejtátrendeződés mechanizmusai	600
11.3.4.	A sejtadhéziós molekulák szerepe a csíralemezek kialakulásában és sejtátrendeződésekben	602
11.3.4.1.	Kísérleti eredmények in vitro rendszerekben	602
11.3.4.2.	A sejtadhéziós molekulák szövetspecifikus megoszlása az embrionális szervezetben	602
11.3.4.3.	A kalciumtól független sejtadhéziós molekulák szerepe az egyedfejlődésben	603
11.3.4.4.	Az N-CAM hatása in vitro kísérleti rendszerekben	604
11.3.4.5.	Az egyedfejlődés zavarai CAM hiányos mutánsokban	604
11.3.4.6.	Az integrinek funkciója az embriogenesisben	605
11.3.5.	A sejt vándorlások és szabályozásuk az egyedfejlődési folyamatokban	605
11.3.5.1.	A sejt vándorlás nyomon követése a végtagbimbó fejlődése alatt	606
11.3.5.2.	A velősánc sejtjeinek útja és megtapadása a szervezet különböző helyein	606
11.3.5.3.	A sejt vándorlás néhány megoldatlan kérdése	605
11.3.5.4.	A sejt vándorlás mechanizmusát magyarázó hipotézisek	607
12.	<b>Az élővilág kialakulása, evolúció. Prokarióták és eukarióták</b>	609
	(SZATHMÁRY EÖRS)	
12.1.	A nagyléptékű evolúciós kép átalakulása	611
12.1.1.	A kis rRNS klasszikus törzsfája	611
12.1.2.	A molekuláris törzsfák szerkesztése	612
12.1.3.	A törzsfá „gyökereztetése” paralóg génekkel	613
12.1.4.	A laterális géntranszfer (LGT) zavaró hatása	613
12.1.5.	Inszerciók és deléciók a filogenetika szolgálatában	614
12.1.6.	Az utolsó közös ős	615
12.2.	Az eukarióta sejt eredete	615
12.2.1.	A sejtmag és a mitokondriumok eredete	616
12.2.2.	A fagocitózis fontossága	618
12.2.3.	Genetikai membránok és az organelláris protein import	619
12.2.4.	Organelláris eredetű gének a magban: hasznosulás a citoszolban és az organellumban	619

13.	A növényi sejt sajátosságai (KERESZTES ÁRON) . . . . .	621
13.1.	A növényi sejt litikus apparátusa . . . . .	622
13.1.1.	A vakuólum keletkezése . . . . .	622
13.1.2.	A vakuólum funkciói . . . . .	623
13.1.2.1.	Litikus funkció . . . . .	623
13.1.2.2.	Raktározás . . . . .	624
13.1.2.3.	Ozmoreguláció . . . . .	625
13.1.3.	A fehérjetest és a lipidtest keletkezése és lebomlása . . . . .	626
13.2.	A növényi sejt váz . . . . .	629
13.2.1.	A mikrotubulusok elrendeződése . . . . .	629
13.2.2.	A mikrofilamentális rendszer és a sejten belüli mozgások . . . . .	629
13.3.	A sejtfal . . . . .	632
13.3.1.	A sejtfal kialakulása a sejtosztódás során . . . . .	632
13.3.2.	A sejtfal fő komponensei . . . . .	633
13.3.3.	A sejtfal növekedése . . . . .	634
13.3.4.	A sejtfal, mint kémiai szignálok forrása . . . . .	636
13.3.5.	Adhézións molekulák . . . . .	637
13.3.6.	Transzport-szabályozó sejtfal-sejtmembrán komplexek . . . . .	638
13.3.6.1.	Hidrofób sejtfal-sejtmembrán komplex . . . . .	638
13.3.6.2.	Sejtfal-protuberanciák . . . . .	638
13.3.6.3.	Plazmodezmák . . . . .	638
13.4.	A növényi sejtosztódás . . . . .	640
14.	Sejtbológia az orvostudományban . . . . .	643
14.1.	Sejtbológiai ismeretek haszna az orvosi gyakorlatban (SZEKANECZ ZOLTÁN) . . . . .	643
14.1.1.	Rheumatoid arthritis: a gyulladás sejtsjei és mediátorai . . . . .	644
14.1.2.	Sejtheadhézión, adhézións molekulák . . . . .	645
14.1.3.	A gyulladás mediátorai . . . . .	646
14.1.4.	Angiogenézis . . . . .	647
14.1.5.	Sejtes és molekuláris kölcsönhatások és ezek lehetséges terápiás befolyásolása . . . . .	649
14.2.	Az érlelmeszesedés sejtbológiai mozzanatai (NAGY LÁSZLÓ) . . . . .	650
14.2.1.	A korai érlelmeszesedés elváltozás (lézió) kialakulása . . . . .	650

14.2.2.	A gyulladás szerepe	651
14.2.3.	Zsírral teli habos sejtek kialakulása	652
14.2.4.	Fibrotikus plakk kialakulása	652
14.2.5.	Komplex elváltozás (lézió) és trombózis	652
<b>15.</b>	<b>A sejtbiológia gyakorlata</b>	<b>655</b>
15.1.	Sejt- és szövettenyésztés: módszertani alapismeretek (MADARÁSZ EMÍLIA)	655
15.1.1.	A sejt- és szövettenyészetek típusai	656
15.1.2.	Sejtenyészetek készítése	657
15.1.2.1.	Primer sejtenyészetek	657
15.1.2.2.	Sejtvonaltenyészetek indítása	658
15.1.2.3.	Felszíni sejtenyészetek	658
15.1.2.3.1.	A sejtek folyadékkörnyezete	658
15.1.2.3.2.	A sejtek „szilárd” környezete	659
15.1.3.	Sejtszámváltozás a sejtenyészetekben	660
15.2.	Sejtalkotók fluoreszcenciás jelölése és detektálása (VEREB GYÖRGY)	662
15.2.1.	Fehérjék és nukleinsavak jelölése specifikusan kötődő molekulák segítségével	663
15.2.1.1.	Jelölés antitestek segítségével	663
15.2.1.2.	Jelölés toxinokkal és más bioaktív vegyületekkel	665
15.2.1.3.	Jelölés szubsztráttal és liganddal	666
15.2.1.4.	DNS-festékek	666
15.2.1.5.	Szekvensspecifikus nukleinsav-próbák	668
15.2.1.6.	Indirekt jelölési módszerek	668
15.2.1.7.	Egyéb, ex vivo jelölési módszerek	669
15.2.2.	A próbák eljuttatása a célmolekulákhoz	669
15.2.3.	Stratégia sejtalkotók jelölésére: PDGF-receptorok, F-aktin és a sejtmag egyidejű megfigyelése	670
15.2.4.	A fluoreszcenciás mikroszkópia néhány alkalmazása	671
15.2.5.	A feloldóképesség határai és azok átlépése	673