

ΤΟ ΦΥΤΙΚΟ ΚΥΤΤΑΡΟ

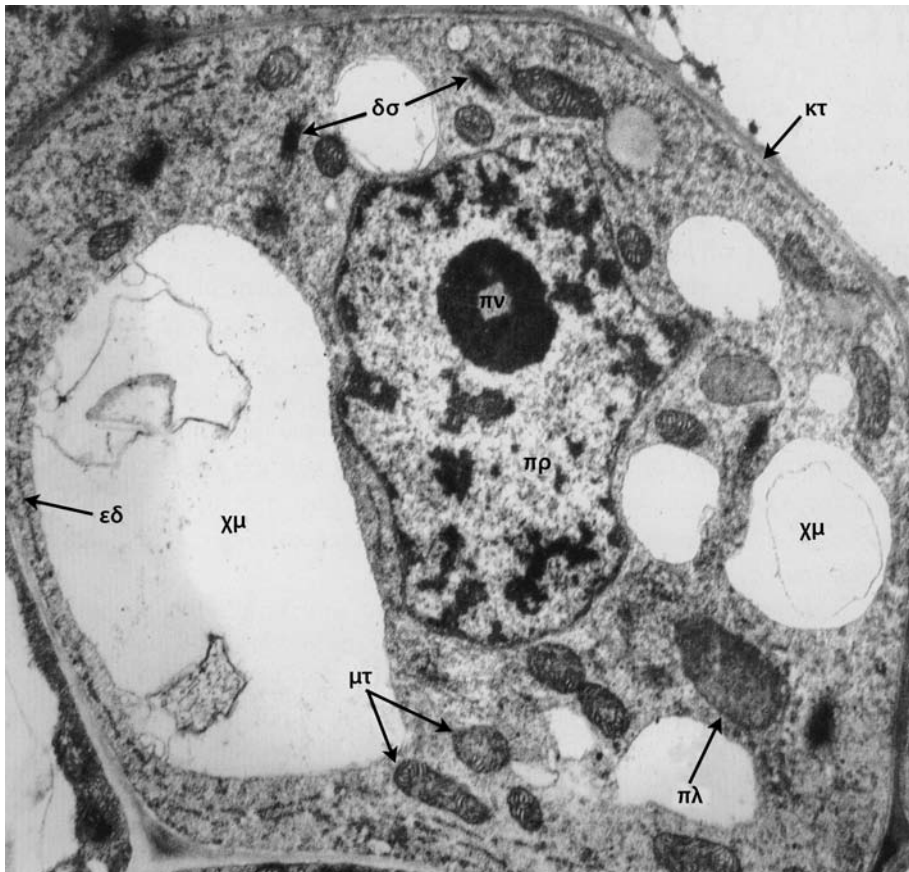
Κατά τον κλασσικό ορισμό, το **κύτταρο** είναι η θεμελιώδης δομική και λειτουργική μονάδα των ζωντανών οργανισμών. Οι φυτικοί οργανισμοί είναι δυνατόν να είναι μονοκύτταροι ή πολυκύτταροι. Στη δεύτερη περίπτωση, τα κύτταρα ανάλογα με τη θέση τους στο φυτικό σώμα, το είδος της λειτουργίας που επιτελούν και το κληρονομικό τους πρότυπο, διαφέρουν σε μέγεθος και σχήμα. Έτσι, τα κύτταρα στα επάκρια μεριστώματα είναι μικρά και περίπου σφαιρικά, τα κύτταρα της επιδερμίδας (που έχουν καλυπτήριο ρόλο) είναι πλατιά, τα κύτταρα του αγωγού ιστού (που έχουν μεταφορικό ρόλο) είναι σωληνοειδή, κτλ.

Χαρακτηριστικό των κυττάρων ως ζωντανών συστημάτων, είναι ότι προκύπτουν με διαίρεση από άλλα ήδη υπάρχοντα κύτταρα και δε μπορούν να δημιουργηθούν εκ νέου συνθετικά ούτε στη φύση, ούτε στο εργαστήριο. Επίσης, παρουσιάζουν μεταβολισμό και αντιδρούν σε χημικά και φυσικά ερεθίσματα του περιβάλλοντος.

Με το οπτικό μικροσκόπιο, η δυνατότητα να μελετηθεί η εσωτερική δομή ενός κυττάρου είναι πολύ περιορισμένη, εξαιτίας του γεγονότος ότι η χρησιμοποιούμενη φωτεινή πηγή έχει συγκεκριμένα όρια μήκους κύματος (από 0,4 μm για το ιώδες μέχρι 0,7 μm για το ερυθρό). Συνεπώς, η μέγιστη μεγέθυνση του οπτικού μικροσκοπίου δε μπορεί να ξεπερνάει στην καλύτερη περίπτωση τις 1500 φορές, οπότε τα μόνα οργανίδια στα οποία θα μπορούσε να γίνει κάποια παρατήρηση είναι ουσιαστικά ο πυρήνας και οι χλωροπλάστες.

Με την ανακάλυψη του ηλεκτρονικού μικροσκοπίου, κατέστη δυνατόν να διερευνηθεί λεπτομερώς η εσωτερική δομή του ευκαρυωτικού κυττάρου (Εικ. 1). Αξιοσημείωτο είναι ότι το τυπικό φυτικό κύτταρο πολύ λίγο διαφέρει δομικά από το ζωικό και το ανθρώπινο κύτταρο (μόνο ως προς την παρουσία κυτταρικού τοιχώματος, πλαστιδίων και χυμοτοπίων).

Το τυπικό φυτικό κύτταρο φέρει εξωτερικά ένα στερεό περίβλημα, το **κυτταρικό τοίχωμα**. Το τοίχωμα επενδύεται εσωτερικά από μια οριακή μεμβράνη, τη λεγόμενη **πλασματική μεμβράνη** ή **πλασμαλλήμα**. Μέσα από το κυτταρικό τοίχωμα βρίσκεται ο **πρωτοπλάστης** του κυττάρου, ο οποίος συγκροτείται από δύο δομικά στοιχεία, το **κυτόπλασμα** και τον **πυρήνα**. Το κυτόπλασμα αποτελείται από μια ημίρυστη ουσία, το **θεμελιώδες πλάσμα** ή **κυτολύμα**, μέσα στην οποία είναι βυθισμένα διάφορα **οργανίδια** ή κυστίδια. Τα οργανίδια δυνατόν να περιβάλλονται από απλή ή διπλή μεμβράνη (**κυτοπλασματικά διαμερίσματα**) ή από καμμία μεμβράνη. Ο **πυρήνας**, τα **πλαστίδια** και τα **μι-**



Εικ. 1. Μικροφωτογραφία που δείχνει τη λεπτή δομή του φυτικού κυττάρου. δσ = δικτυοσωμάτιο, εδ = ενδοπλασματικό δίκτυο, κτ = κυτταρικό τοίχωμα, μτ = μιτοχόνδριο, πλ = πλαστίδιο, πν = πυρηνίσκος, πρ = πυρήνας, χμ = χυμοτόπιο.

τοχόνδρια, περιβάλλονται από διπλή μεμβράνη, ενώ το **ενδοπλασματικό δίκτυο**, τα **δικτυοσωμάτια** και τα **μικροσωμάτια** από απλή μεμβράνη. Δεν υπάρχει εξωτερική μεμβράνη στα **ριβοσωμάτια** και τα στοιχεία του **κυτταρικού σκελετού**, δηλ. στους **μικροσωληνίσκους**, τα **μικρονημάτια** ακτίνης και τα **ενδιάμεσα νημάτια**.

Μέσα στο φυτικό κύτταρο υπάρχουν ακόμη μεγάλες κύστεις, τα **χυμοτόπια**, οι οποίες περιέχουν νερό και διάφορες διαλυτές ουσίες (**κυτταρικός χυμός**). Στα διαφοροποιημένα παρεγχυματικά και επιδερμικά κύτταρα, το μεγαλύτερο μέρος του ενδοκυτταρικού χώρου καταλαμβάνεται από ένα κεντρικό χυμοτόπιο που περιορίζει το κυτόπλασμα σε μια περιφερειακή στοιβάδα.

Για όλα όμως τα δομικά στοιχεία του φυτικού ευκαρυωτικού κυττάρου θα μιλήσουμε πιο αναλυτικά στη συνέχεια.

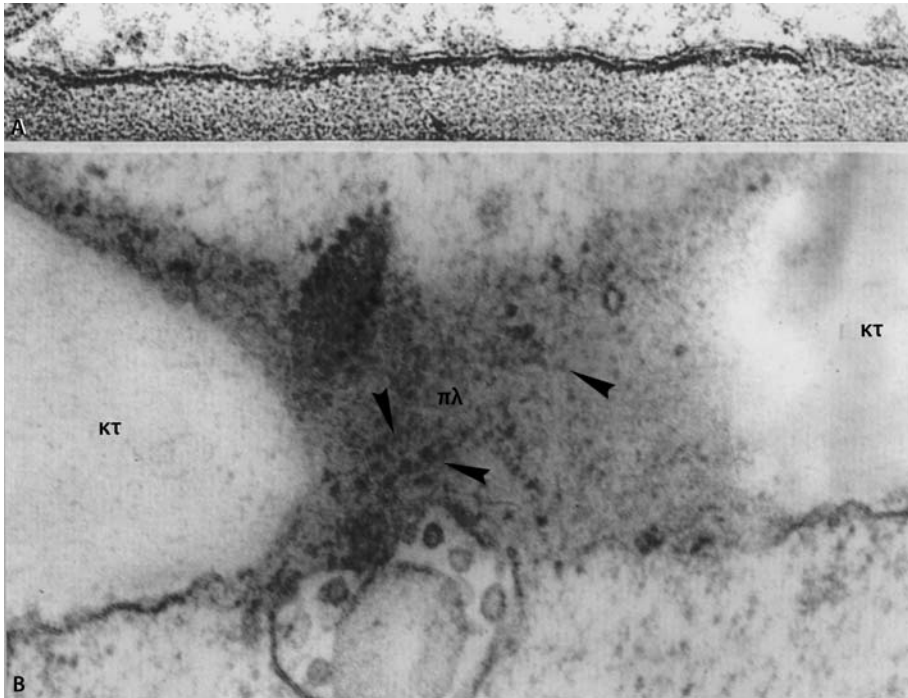
ΚΥΤΤΑΡΙΚΕΣ ΜΕΜΒΡΑΝΕΣ

Όπως είπαμε προηγουμένως, το φυτικό κύτταρο περιβάλλεται από μια μεμβράνη, την **πλασματική μεμβράνη** ή **πλασμαλήμμα**, η οποία επενδύει εσωτερικά το κυτταρικό τοίχωμα. Από μία απλή μεμβράνη, τον **τονοπλάστη**, περιβάλλεται επίσης και το χυμοτόπιο. Τα περισσότερα κυτοπλασματικά οργάνια περιβάλλονται από μεμβράνες και μερικά από αυτά φέρουν στο στρώμα τους ένα σύνθετο σύστημα από εσωτερικές μεμβράνες.

Οι κυτταρικές μεμβράνες ρυθμίζουν τις μεταβολικές δραστηριότητες, ελέγχοντας ποιες ουσίες θα μπουν στο κύτταρο (ή στα κυτοπλασματικά διαμερίσματα) και ποιες δεν θα μπουν. Οι επιλεκτικές αυτές διαδικασίες εξαρτώνται από τις φυσικές και χημικές ιδιότητες των μεμβρανών και των μεταφερόμενων ουσιών.

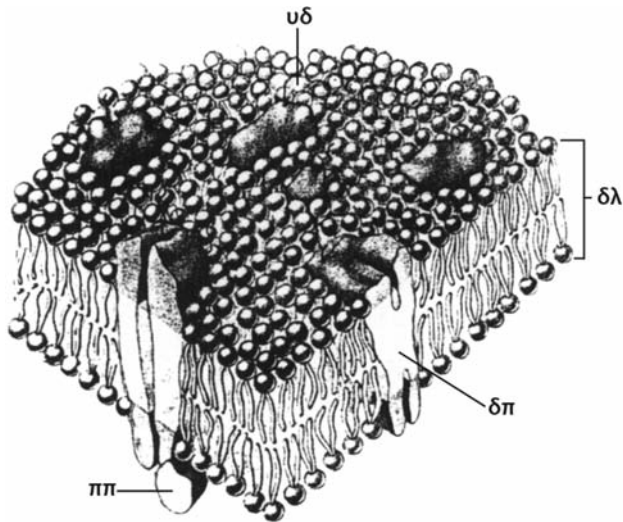
Μια κυτταρική μεμβράνη φαίνεται σε εγκάρσια τομή στο ηλεκτρονικό μικροσκόπιο να αποτελείται από τρεις λεπτές στοιβάδες, δύο σκούρες και μια ενδιάμεση ανοικτόχρωμη (Εικ. 2Α). Σε εφαπτομενική τομή, η μεμβράνη φαίνεται να περιέχει πολυάριθμα διάσπαρτα σκούρα σωματίδια (Εικ. 2Β). Σχετικά με τη λεπτή δομή των μεμβρανών έγιναν πολλές μελέτες και προτάθηκαν διάφορα πρότυπα. Από αυτά, το πιο επικρατέστερο είναι αυτό του «**ρευστού μωσαϊκού**» των S. J. Singer και G. Nicolson (1972). Σύμφωνα με το πρότυπο αυτό, η βιολογική μεμβράνη αποτελείται από μια διπλοστοιβάδα λιπιδίων, στην οποία εντοπίζονται κατά θέσεις πρωτεϊνικά σύμπλοκα. Το όλο σύστημα δεν είναι στατικό, αλλά βρίσκεται σε συνεχή κίνηση.

Σήμερα είναι αποδεκτή η άποψη ότι όλες οι κυτταρικές μεμβράνες έχουν



Εικ. 2. Α. Πλασμαλήμμα σε εγκάρσια τομή αποτελούμενο από δύο σκούρες παράλληλες στοιβάδες και μια ενδιάμεση ανοιχτόχρωμη. Β. Εφαπτομενική τομή πλασμαλήμματος (πλ) που δείχνει την παρουσία διάσπαρτων σκούρων σωματιδίων (κεφαλές βελών). κτ = κυτταρικό τοίχωμα.

την ίδια βασική δομή από μια διπλοστοιβάδα λιπιδίων και από σφαιρικές πρωτεΐνες (Εικ. 3). Τα λιπίδια των μεμβρανών είναι κυρίως φωσφολιπίδια και σε μικρότερο ποσοστό στερόλες. Οι δύο αυτές κατηγορίες λιπιδίων απαντώνται σε διαφορετικές συγκεντρώσεις σε κάθε μία από τις δύο στοιβάδες των λιπιδίων. Όσον αφορά τις πρωτεΐνες των μεμβρανών, από αυτές άλλες διαπερνούν εγκάρσια τη λιποστοιβάδα προεξέχοντας από τις δύο πλευρές της (**διαμεμβρανικές πρωτεΐνες**) και άλλες δεν εισέρχονται στη λιποστοιβάδα, αλλά είναι προσαρτημένες στα προεξέχοντα τμήματα των διαμεμβρανικών πρωτεϊνών (**περιφερειακές πρωτεΐνες**). Το τμήμα των διαμεμβρανικών πρωτεϊνών που βρίσκεται βυθισμένο στη λιπιδική διπλοστοιβάδα είναι υδρόφοβο, ενώ τα τμήματα που προεξέχουν είναι υδρόφιλα. Στην επιφάνεια των μεμβρανών υπάρχουν ολιγοσακχαρίτες, οι οποίοι ενώνονται με τα προεξέχοντα άκρα των διαμεμβρανικών πρωτεϊνών σχηματίζοντας γλυκοπρωτεΐνες. Οι επιφανειακοί ολι-

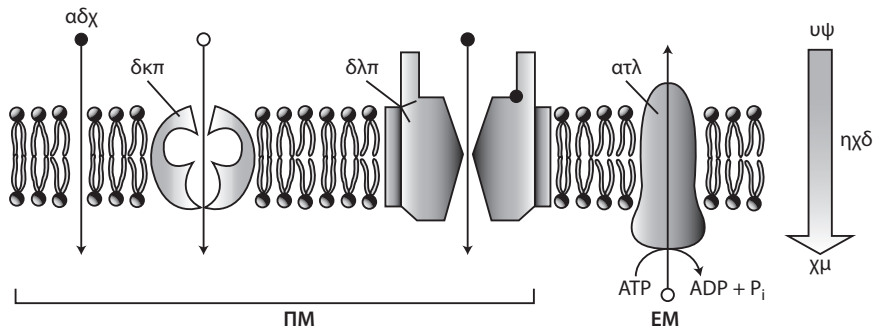


Εικ. 3. Σχηματική παράσταση της δομής της βιομεμβράνης (ρευστό μωσαϊκό). δλ= διπλοστοιβάδα λιπιδίων, δπ = διαμεμβρανική πρωτεΐνη, ππ = περιφερειακή πρωτεΐνη, υδ= υδατάνθρακας.

γοσακχαρίτες ενώνονται και με τα λιπίδια σχηματίζοντας γλυκολιπίδια. Στις περισσότερες μεμβράνες, το 40-50% της σύστασής τους είναι λιπίδια και το 50-60% πρωτεΐνες.

Η μεταφορά των ουσιών διαμέσου της βιομεμβράνης δυνατόν να είναι παθητική ή ενεργητική (Εικ. 4). Η **παθητική** μεταφορά γίνεται είτε με απλή διάχυση μέσα από τη διπλοστοιβάδα των λιπιδίων (O_2 , CO_2 , H_2O), είτε (κυρίως) με τη βοήθεια **μεταφορικών πρωτεϊνών**, οι οποίες είναι επιλεκτικές στα μόρια ή τα ιόντα που πρόκειται να διακινήσουν. Υπάρχουν δύο τύποι μεταφορικών πρωτεϊνών στις μεμβράνες, οι **διαυλικές πρωτεΐνες** και οι **διακομιστικές πρωτεΐνες**. Οι διαυλικές πρωτεΐνες φέρουν ένα κεντρικό εγκάρσιο κανάλι, μέσα από το οποίο διέρχονται σε μορφή διαλύματος διάφορα ιόντα. Το κανάλι δεν είναι μόνιμα ανοικτό, αλλά ανοιγοκλείνει. Οι διακομιστικές πρωτεΐνες τώρα, υφίστανται μια σειρά από διαρθρωτικές αλλαγές που αποσκοπούν στη μεταφορά της δεσμευμένης ουσίας διαμέσου της μεμβράνης.

Όταν μια ουσία πρόκειται να μεταφερθεί μέσα από τη μεμβράνη αντίθετα προς τη διαβάθμιση συγκέντρωσης ή το ηλεκτρικό δυναμικό, τότε απαιτείται κατανάλωση ενέργειας και η μεταφορά είναι **ενεργητική**. Οι μεμβρανικές πρωτεΐνες που κάνουν ενεργητική μεταφορά λέγονται **αντλίες** (Εικ. 4). Στα φυτά, οι αντλίες αυτές είναι αντλίες πρωτονίων (ιόντων H^+). Μια αντλία πρωτονίων



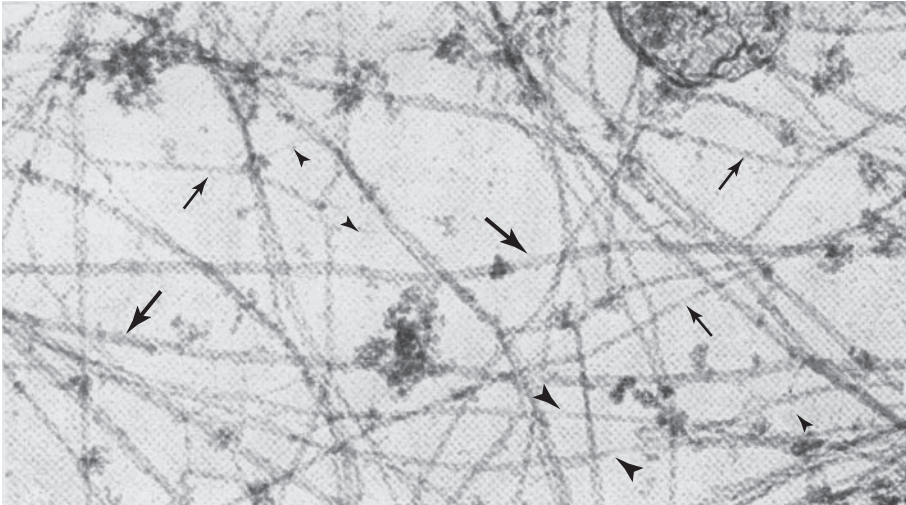
Εικ. 4. Τρόποι μεταφοράς των ουσιών διαμέσου της βιομεμβράνης. α. Παθητική μεταφορά (ΠΜ) με απλή διάχυση (αδχ) ή με τη βοήθεια διακομιστικών πρωτεϊνών (δκπ) και διαυλικών πρωτεϊνών (δλπ). β. Ενεργειακή μεταφορά (EM) με τη βοήθεια αντλιών (ατλ). $\eta\chi\delta$ = ηλεκτροχημικό δυναμικό.

είναι μια H^+ -ATPάση, δηλ. ένα ένζυμο που χρησιμοποιεί την ενέργεια από την υδρόλυση του ATP για να μεταφέρει πρωτόνια. Το ένζυμο δημιουργεί εγκάρσια στη μεμβράνη μια μεγάλη διαβάθμιση πρωτονίων, η οποία παρέχει την κινητήρια δύναμη για τη μεταφορά διαμέσου της μεμβράνης των ποικίλων ουσιών (με μορφή συμπλόκων με τα πρωτόνια).

ΚΥΤΤΑΡΙΚΟΣ ΣΚΕΛΕΤΟΣ

Με τις κλασσικές μεθόδους μικροσκοπίας, ο εσωτερικός χώρος των ευκαρυωτικών κυττάρων φαίνεται να καταλαμβάνεται από μια ομογενή μάζα, στην οποία περιέχονται διάφορα οργανίδια. Σύγχρονες όμως υπομικροσκοπικές και βιοχημικές τεχνικές αποκάλυψαν ότι στο εσωτερικό των κυττάρων βρίσκεται εξαπλωμένο ένα τρισδιάστατο πλέγμα από νηματοειδείς κατασκευές, οι οποίες εμπλέκονται μεταξύ τους και στις οποίες είναι προσαρτημένα τα ποικίλα ενδοκυτταρικά στοιχεία (οργανίδια, κυστίδια, χυμοτόπια, έγκλειστα, κτλ.). Το πλέγμα αυτό ονομάζεται **κυτταρικός σκελετός**. Οι νηματοειδείς κατασκευές του κυτταρικού σκελετού είναι τριών ειδών, οι **μικροσωληνίσκοι** με πάχος περίπου 24 nm, τα **μικρονημάτια ακτίνης** με πάχος περίπου 6 nm και τα **ενδιάμεσα μικρονημάτια** με πάχος περίπου 10 nm (Εικ. 5). Από αυτά, στα φυτά συναντώνται κυρίως τα δύο πρώτα.

Ο κυτταρικός σκελετός δεν αποτελεί ένα στατικό σύμπλεγμα, στο οποίο είναι μόνιμα «αγκυροβολημένα» τα ενδοκυτταρικά στοιχεία σε συγκεκριμένες θέσεις, αλλά ένα δυναμικό σύστημα, του οποίου τα μέρη αποδιοργανώνονται

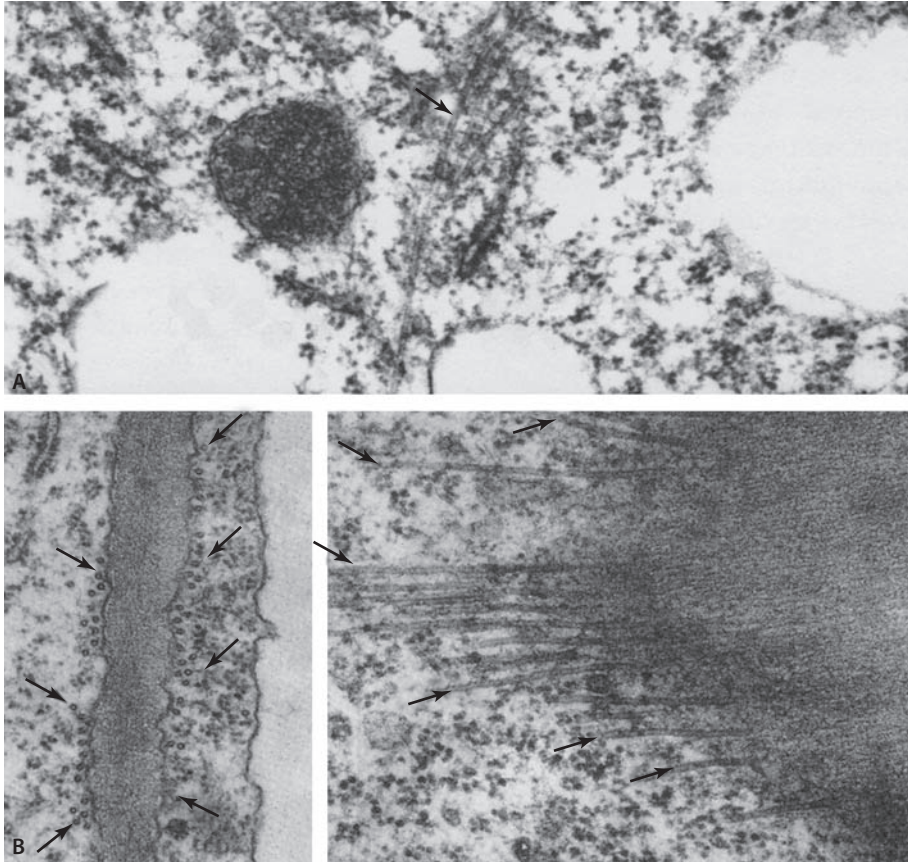


Εικ. 5. Τμήμα από το εσωτερικό ενός κυττάρου, το οποίο με ειδική τεχνική φαίνεται να αποτελείται από ένα πλέγμα νηματίων (κυτταρικός σκελετός). Μεγάλα βέλη = μικροσωληνίσκοι. Μεγάλες κεφαλές βελών = ενδιάμεσα μικρονημάτια. Μικρά βέλη = μικρονημάτια ακτίνης. Μικρές κεφαλές βελών = άγνωστα μικρονημάτια διαμέτρου 3 nm (από Kleinig & Sitte 1984).

και ξαναδιοργανώνονται σύγχρονα ή ασύγχρονα, μεταβάλλουν θέση και προσανατολισμό, ώστε να εξυπηρετούνται οι μεταβολικές λειτουργίες του κυττάρου.

Μικροσωληνίσκοι

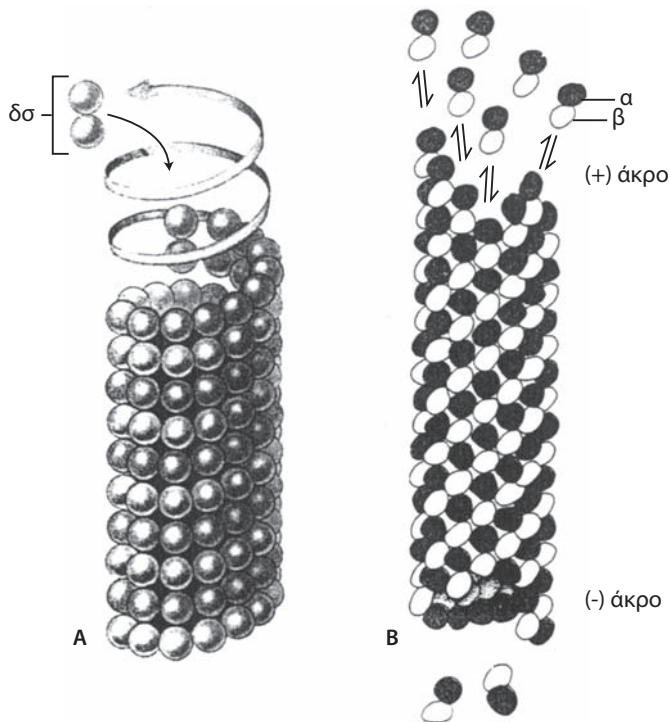
Οι **μικροσωληνίσκοι** είναι λεπτές σωληνοειδείς κατασκευές (διαμέτρου, όπως είπαμε 24 nm), με κυμαινόμενο μήκος. Η εγκάρσια διατομή τους μοιάζει με δακτύλιο (Εικ. 6B), ο οποίος αποτελείται από μια διαφανή κεντρική περιοχή και από ένα σκούρο περιφερειακό τοίχωμα που σε μεγάλη μεγέθυνση φαίνεται να δομείται από 13 σφαιρικές υπομονάδες. Σε κατά μήκος τομή, οι μικροσωληνίσκοι παρουσιάζουν μια τρίστρωμη δομή από δύο σκούρες παράλληλες γραμμές (αντιστοιχούν στο τοίχωμα) και μια διαφανή ενδιάμεση ζώνη (αντιστοιχεί στην κεντρική κοιλότητα) (Εικ. 6A,Γ). Η χημική τους σύσταση είναι πρωτεϊνική. Αποτελούνται κυρίως από δύο πρωτεΐνες, τη **σωληνίνη α** και τη **σωληνίνη β**, οι οποίες έχουν μικρές διαφορές ως προς τη δομή και το μοριακό βάρος (περίπου 50 kD). Ένα μόριο σωληνίνης α και ένα μόριο σωληνίνης β ενώνονται σχηματίζοντας ένα διμερές αβ. Πολλά τέτοια διμερή συνδεόμενα μεταξύ τους «κεφαλή με ουρά» (αβ-αβ-αβ, κ.ο.κ.) φτιάχνουν ένα επιμήκη



Εικ. 6. Ενδοκυτταρική παρουσία μικροσωληνίσκων (βέλη). Α. Στο εσωτερικό κυτόπλασμα (κατά μήκος τομή ΜΣ). Β. Στο περιφερειακό κυτόπλασμα εσωτερικά από το τοίχωμα (εγκάρσια τομή ΜΣ). Γ. Στο περιφερειακό κυτόπλασμα εσωτερικά από το τοίχωμα (κατά μήκος τομή ΜΣ) (από Apostolakos *et al.* 1991).

σχηματισμό, το **πρωτοϊνίδιο**. Δεκατρία πρωτοϊνίδια σωληνίνης ενωμένα πλευρικά κατά κυλινδρικό τρόπο δημιουργούν ένα μικροσωληνίσκο (ουσιαστικά το τοίχωμα του μικροσωληνίσκου). Τα επιμέρους διμερή δύο γειτονικών πρωτοϊνιδίων δε βρίσκονται ακριβώς στο ίδιο επίπεδο, δηλ. το α δε βρίσκεται δίπλα στο α και το β δίπλα στο β. Έτσι, ο μικροσωληνίσκος φαίνεται να αποτελείται από δύο έλικες, μια έλικα από σωληνίνη α και μια από σωληνίνη β (Εικ. 7Α,Β).

Ο παραπάνω τρόπος κατασκευής του μικροσωληνίσκου οδηγεί στο να είναι τα δύο άκρα του διαφορετικά (δομική πολικότητα). Το ένα άκρο του μι-



Εικ. 7. Α. Σχηματισμός των 13 πρωτοϊνιδίων του μικροσωληνίσκου με την ελικοειδή προσθήκη διμερών σωληνίνης (δσ). Β. Οικοδόμηση μικροσωληνίσκου (προσθήκη διμερών σωληνίνης) και αποικοδόμηση (αφαίρεση διμερών σωληνίνης) από τα δύο πολικά άκρα.

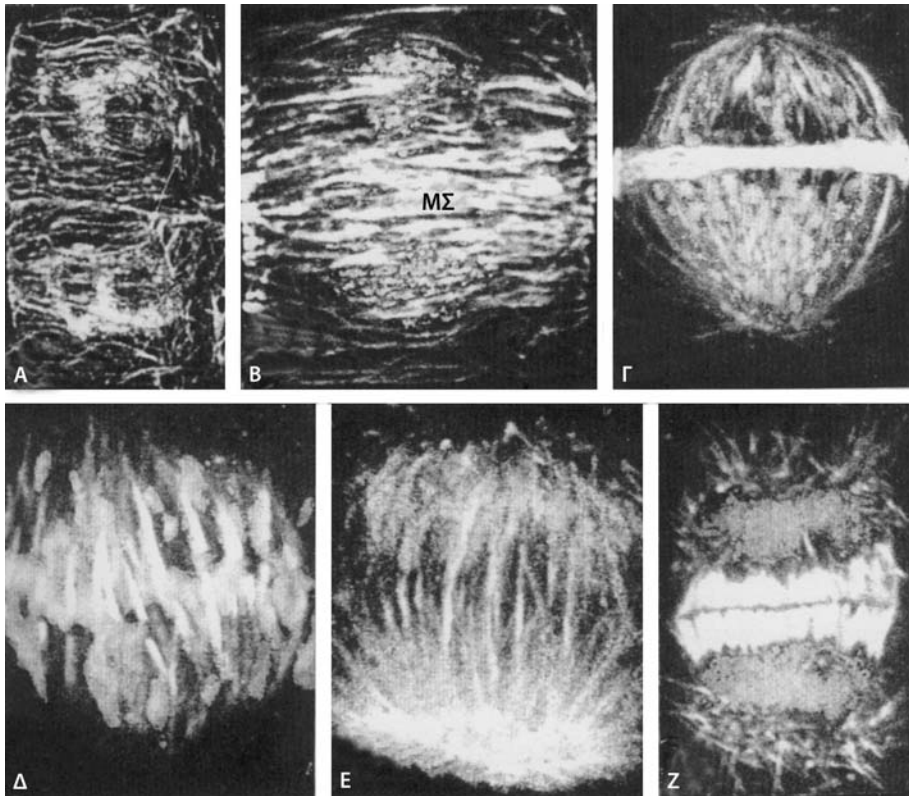
κροσωληνίσκου χαρακτηρίζεται ως **(+) άκρο** και το άλλο ως **(-) άκρο** (Εικ. 7B). Στο (+) άκρο προστίθενται δύο φορές περισσότερα διμερή σωληνίνης από ότι στο (-) άκρο, δηλ. ο μικροσωληνίσκος αυξάνεται σε μήκος δύο φορές πιο γρήγορα από το (+) άκρο. Το ίδιο ισχύει και για την αποικοδόμηση του μικροσωληνίσκου, δηλ. αυτή γίνεται με διπλάσιο ρυθμό στο (+) άκρο από ότι στο (-) άκρο. Η ενσωμάτωση των διμερών αβ σωληνίνης στα άκρα του μικροσωληνίσκου απαιτεί κατανάλωση ενέργειας, γιατί κάθε προστιθέμενο διμερές φέρει δύο μόρια GTP (γουανοσινοτριφωσφορικό οξύ), τα οποία υδρολύονται σε GDP+ Pi με έκλυση ενέργειας.

Στην επιφάνεια των μικροσωληνίσκων εντοπίστηκε ένας τύπος πρωτεϊνών με μεγάλο μοριακό βάρος, οι λεγόμενες **MAP** πρωτεΐνες (Microtubule Associated Proteins). Οι MAP πρωτεΐνες έχουν ένα επίμηκες μόριο, του οποίου το ένα άκρο είναι συνδεδεμένο με τους μικροσωληνίσκους, ενώ το άλλο είναι

ελεύθερο. Το ελεύθερο άκρο των MAP δυνατόν να ενωθεί με διάφορες κυτοπλασματικές μεμβράνες (πλασμαλήμμα, μεμβράνες κυστιδίων, εξωτερικές μεμβράνες οργανιδίων, κτλ.) ή ακόμη και με άλλους μικροσωληνίσκους, δημιουργώντας μικρές γέφυρες. Οι γέφυρες αυτές των MAP βοηθούν στη χωροταξική σταθεροποίηση των μικροσωληνίσκων, καθώς και στην ενδοκυτταρική κίνηση οργανιδίων και κυστιδίων (με ειδικές MAP, όπως η **κινησίνη** και η **κυτοπλασματική δυνεΐνη**). Τα μόρια της κινησίνης και της κυτοπλασματικής δυνεΐνης αποτελούνται από ένα ζευγάρι σφαιρικών κεφαλών, οι οποίες συνεχίζονται προς τα πίσω με μια λεπτή ουρά από διπλή έλικα. Τα μόρια αυτά προσκολλώνται με τις ουρές τους στα ποικίλα οργανίδια και κυστίδια, ενώ με τις κεφαλές τους μετακινούνται κατά μήκος των μικροσωληνίσκων [από το (-) άκρο προς το (+) άκρο]. Κατά τη μετακίνηση αυτή, συμπαρασύρονται τα οργανίδια και κυστίδια και μεταφέρονται σε διάφορες θέσεις μέσα στο κύτταρο, όπου η παρουσία τους είναι αναγκαία στο πλαίσιο του μεταβολισμού.

Οι μικροσωληνίσκοι δε σχηματίζονται σε οποιαδήποτε περιοχή του κυτοπλάσματος, αλλά σε συγκεκριμένες θέσεις, τα **κέντρα οργάνωσης μικροσωληνίσκων** (KOM). Τέτοια κέντρα έχουν εντοπιστεί κοντά στον πυρηνικό φάκελλο, στους πόλους της μιτωτικής ατράκτου, στους κινητόχωρους, στο φραγμοπλάστη, κτλ. Για να λάβει χώρα σχηματισμός μικροσωληνίσκων στα KOM, πρέπει εκεί να υπάρχει σωληνίνη, GTP, Mg^{2+} , Ca^{2+} , και ελαφρά όξινη τιμή pH στο μικροπεριβάλλον του κυτοπλάσματος.

Οι μικροσωληνίσκοι, ανάλογα με τη θέση τους μέσα στο κύτταρο και σε συνάρτηση με το αναπτυξιακό ή το μεταβολικό στάδιο του κυττάρου, πληρούν και μια συγκεκριμένη λειτουργία. Έτσι, οι μικροσωληνίσκοι που φέρονται στο εσωτερικό κυτόπλασμα μεμονωμένοι ή καθ' ομάδες (Εικ. 6Α) δυνατόν να αντιστοιχούν σε στοιχεία του κυτταρικού σκελετού ή να συνδέονται λειτουργικά με την ενδοκυτταρική μεταφορά οργανιδίων, κυστιδίων, κτλ. Οι μικροσωληνίσκοι που βρίσκονται στο περιφερειακό κυτόπλασμα κατά μήκος του κυτταρικού τοιχώματος (Εικ. 6Β,Γ) ελέγχουν τον προσανατολισμό των μικροϊνιδίων κυτταρίνης του τοιχώματος και συνεπώς ρυθμίζουν την κατασκευή του κυτταρικού τοιχώματος (τα μικροϊνίδια κυτταρίνης διευθετούνται παράλληλα προς τους μικροσωληνίσκους). Λίγο πριν από την πρόφαση της μιτωτικής διαίρεσης, οι μικροσωληνίσκοι δημιουργούν στο ισημερινό επίπεδο του κυττάρου μια περιφερειακή δεσμίδα, την **προ-προφασική ζώνη μικροσωληνίσκων**, η οποία προκαθορίζει το επίπεδο στο οποίο θα σχηματιστεί στο τέλος της μίτωσης το διαχωριστικό τοίχωμα των δύο θυγατρικών κυττάρων (Εικ. 8Γ). Κατά τη διαίρεση του πυρήνα, οι μικροσωληνίσκοι συγκροτούν τη **μιτωτική άτρακτο**,



Εικ. 8. Εικόνες με τεχνική ανοσοφθορισμού σωληνίνης που δείχνουν τη διάταξη των μικροσωληνίσκων (ΜΣ) σε διάφορες φάσεις του κυτταρικού κύκλου. Α. Δύο μεσοφασικά κύτταρα, στα οποία οι ΜΣ είναι διαταγμένοι κάθετα στη διεύθυνση αύξησης των κυττάρων και καταλαμβάνουν την περιφέρεια των κυττάρων. Β. Στάδιο προ-πρόφασης όταν οι ΜΣ αρχίζουν να πυκνώνουν στο επίπεδο που θα γίνει η κυτταροδιαίρεση. Γ. Στο επίπεδο αυτό οι ΜΣ σχηματίζουν αργότερα μια πυκνή ζώνη με έντονο φθορισμό (προ-προφασική ζώνη). Σιγά-σιγά σχηματίζονται και οι ΜΣ της πυρηνικής ατράκτου. Δ. Στάδιο μετάφασης, με τους κινητοχωρικούς ΜΣ να εκτείνονται προς τους δύο πόλους. Ε. Στάδιο ανάφασης. Οι περιοχές με έντονο φθορισμό αντιστοιχούν σε δέσμες κινητοχωρικών ΜΣ ενωμένων με τα θυγατρικά χρωματίδια στους δύο πόλους. Ζ. Στάδιο τελόφασης με έντονο φθορισμό στην περιοχή του φραγμοπλάστη, εξαιτίας της πυκνής διάταξης των ΜΣ στην περιοχή αυτή (από Gunning & Steer 1996).

η οποία θα προσκολληθεί στα ήδη διαιρεμένα χρωμοσώματα που συγκεντρώθηκαν στο ισημερινό της επίπεδο (μετάφαση, Εικ. 8Δ) και στη συνέχεια θα τα μεταφέρει σε ίσο αριθμό στους δύο εκατέρωθεν πόλους (ανάφαση, Εικ. 8Ε). Με την ολοκλήρωση της διαίρεσης του πυρήνα, λαμβάνει χώρα στο μέσο επί-

πεδο μεταξύ των δύο θυγατρικών πυρήνων μια συγκέντρωση μικροσωληνίσκων, ο λεγόμενος **φραγμοπλάστης** (Εικ. 8Z). Ο φραγμοπλάστης θα συμβάλλει στο σχηματισμό του διαχωριστικού τοιχώματος και στην ισομερή κατανομή του κυτοπλάσματος στα δύο θυγατρικά κύτταρα.

Οι μικροσωληνίσκοι που συμμετέχουν σε κάθε μια από τις προαναφερθείσες λειτουργικές δραστηριότητες, δεν προκύπτουν από τη βιοσύνθεση κάθε φορά και νέων μορίων σωληνίνης. Έτσι, οι μικροσωληνίσκοι της προ-προφασικής ζώνης, μόλις ολοκληρώσουν τη λειτουργία τους αποδιοργανώνονται προς διμερή σωληνίνης, τα οποία χρησιμοποιούνται για τη δόμηση νέων μικροσωληνίσκων που θα αποτελέσουν τη μιτωτική άτρακτο. Όταν και η λειτουργία της ατράκτου ολοκληρωθεί, οι μικροσωληνίσκοι της αποικοδομούνται και δίνουν υλικό για την κατασκευή των μικροσωληνίσκων του φραγμοπλάστη. Αργότερα, θα αποδιοργανωθούν και αυτοί για να σχηματιστούν μικροσωληνίσκοι του κυτταρικού σκελετού ή περιφερειακοί μικροσωληνίσκοι.

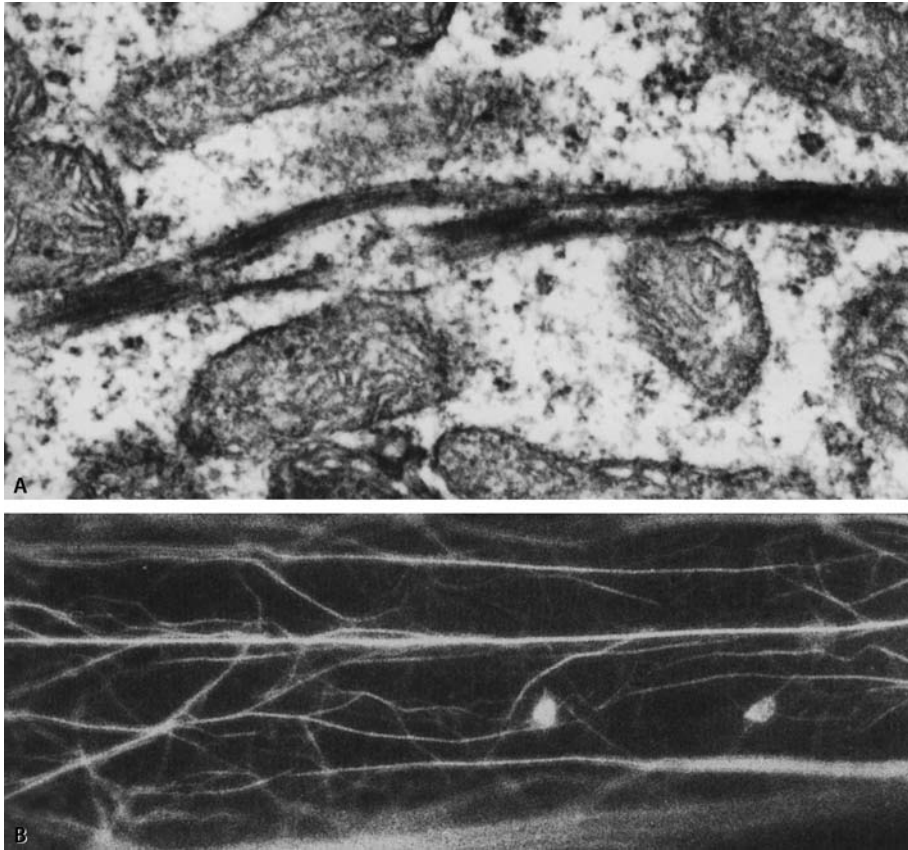
Μικρονημάτια ακτίνης

Το δεύτερο βασικό δομικό στοιχείο του κυτταρικού σκελετού, εκτός από τους μικροσωληνίσκους, είναι τα **μικρονημάτια ακτίνης**. Τα μικρονημάτια ακτίνης αντιστοιχούν σε λεπτούς επιμήκεις σχηματισμούς πάχους περίπου 6 nm, οι οποίοι αποτελούνται από μια διπλή έλικα από εν σειρά σφαιρικές υπομονάδες (Εικ. 9). Κάθε σφαιρική υπομονάδα παριστά ένα μόριο **G-ακτίνης**, δηλ. μια πολυπεπτιδική αλυσίδα από 375 αμινοξέα, η οποία αναδιπλώνεται και σχηματίζει μια σχεδόν σφαιρική δομή. Τα πολικώς κατασκευασμένα μόρια G-ακτίνης ενώνονται μεταξύ τους γραμμικά («κεφαλή» του ενός με «ουρά» του άλλου) φτιάχνοντας μια επιμήκη αλυσίδα, τη λεγόμενη **F-ακτίνη**. Δύο τέτοιες αλυσίδες περιελισσόμενες μεταξύ τους κατά μήκος, δημιουργούν ένα μικρονημάτιο ακτίνης.

Στο ηλεκτρονικό μικροσκόπιο, τα μικρονημάτια ακτίνης εμφανίζονται συνήθως με τη μορφή μικρότερων ή μεγαλύτερων δεσμίδων, οι οποίες φέρονται ελεύθερα στο κυτόπλασμα (Εικ. 10A). Οι δεσμίδες αυτές με την τεχνική του έμμεσου ανοσοφθορισμού, φαίνονται στο οπτικό μικροσκόπιο σαν



Εικ. 9. Σχηματική παράσταση μικρονηματίου ακτίνης αποτελούμενου από μια διπλή έλικα από σφαιρικές υπομονάδες.



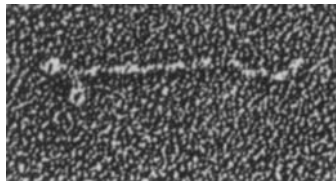
Εικ. 10. Α. Μικροφωτογραφία ΗΜ από εκκριτικό κύτταρο αλαταδένα, όπου φαίνεται μια δεσμίδα από μικρονημάτια ακτίνης. Β. Πολυάριθμες δεσμίδες από μικρονημάτια ακτίνης σε τρίχα βλαστού ντομάτας, όπως παρατηρούνται με οπτική μικροσκοπία φθορισμού (από Raven *et al.* 1999).

ένα πλέγμα ινιδίων που απλώνεται σε όλο τον εσωτερικό χώρο του κυττάρου (Εικ. 10B).

Εξαιτίας της πολικότητας των επιμέρους υπομονάδων τους, τα μικρονημάτια ακτίνης παρουσιάζουν και αυτά πολική κατασκευή, δηλ. το ένα άκρο τους διαφέρει δομικά από το άλλο. Έτσι, στα μικρονημάτια ακτίνης, όπως και στους μικροσωληνίσκους, διακρίνουμε (+) άκρο και (-) άκρο. Στο (+) άκρο, η προσθήκη των υπομονάδων G-ακτίνης γίνεται με πολύ ταχύτερο ρυθμό από ότι στο (-) άκρο, δηλ. η αύξηση των μικρονηματίων κατά μήκος γίνεται κυρίως από το (+) άκρο. Κάθε προστιθέμενη υπομονάδα G-ακτίνης φέρει ένα μόριο

ATP. Το ATP αυτό μάλλον δε χρησιμεύει για την παροχή ενέργειας κατά τον πολυμερισμό, γιατί η υδρόλυσή του βρέθηκε ότι γίνεται λίγο μετά την προσθήκη κάθε υπομονάδας.

Στην επιφάνεια των μικρονηματίων ακτίνης εντοπίστηκαν ορισμένες ειδικές πρωτεΐνες, οι λεγόμενες **συνδεδετικές πρωτεΐνες ακτίνης** (ΣΠΑ). Οι πρωτεΐνες αυτές στα ευκαρυωτικά κύτταρα έχουν ως λειτουργίες την ενδοκυτταρική μετακίνηση διαφόρων κυτολογικών στοιχείων (οργανιδίων, κυστιδίων, κτλ.), τη σύνδεση των μικρονηματίων μεταξύ τους καθώς και με την πλασματική μεμβράνη (σταθεροποίηση του κυτταρικού σκελετού), το σχηματισμό συμπλόκων στα άκρα των μικρονηματίων [κυρίως στο (+) άκρο], ώστε να ελέγχεται η αύξηση του μήκους τους, κτλ. Μια ΣΠΑ πρωτεΐνη διαδεδομένη στα φυτικά και ζωικά κύτταρα είναι η **μυοσίνη**. Το μόριο της μυοσίνης αποτελείται από ένα ζευγάρι σφαιρικών κεφαλών και μια ουρά με τη μορφή λεπτής διπλής έλικας (Εικ. 11). Το ένα άκρο της μυοσίνης (οι δύο κεφαλές) είναι προσαρτημένο στο μικρονημάτιο ακτίνης, ενώ το άλλο άκρο της (η ουρά) είναι συνδεδεμένο με κάποιο οργανίδιο ή κυστίδιο. Η μεταφορά του οργανιδίου ή κυστιδίου από μια ενδοκυτταρική θέση σε μια άλλη, επιτυγχάνεται με μετακίνηση των κεφαλών του μορίου της μυοσίνης (και ταυτόχρονα της ουράς με το ενωμένο οργανίδιο ή κυστίδιο) κατά μήκος του μικρονηματίου ακτίνης, το οποίο εκτείνεται ανάμεσα στις δύο προαναφερθείσες ενδοκυτταρικές θέσεις. Θα μπορούσαν λοιπόν, τα μικρονημάτια ακτίνης να παρομοιαστούν με γραμμές τραίνου μέσα στο κύτταρο, πάνω στις οποίες κινούνται σαν βαγόνια τα διάφορα ενδοκυτταρικά στοιχεία, με τη μυοσίνη να παίζει το ρόλο των τροχών.



Εικ. 11. Μόριο μυοσίνης αποτελούμενο από ένα ζευγάρι σφαιρικών κεφαλών και μια επιμήκη ουρά.

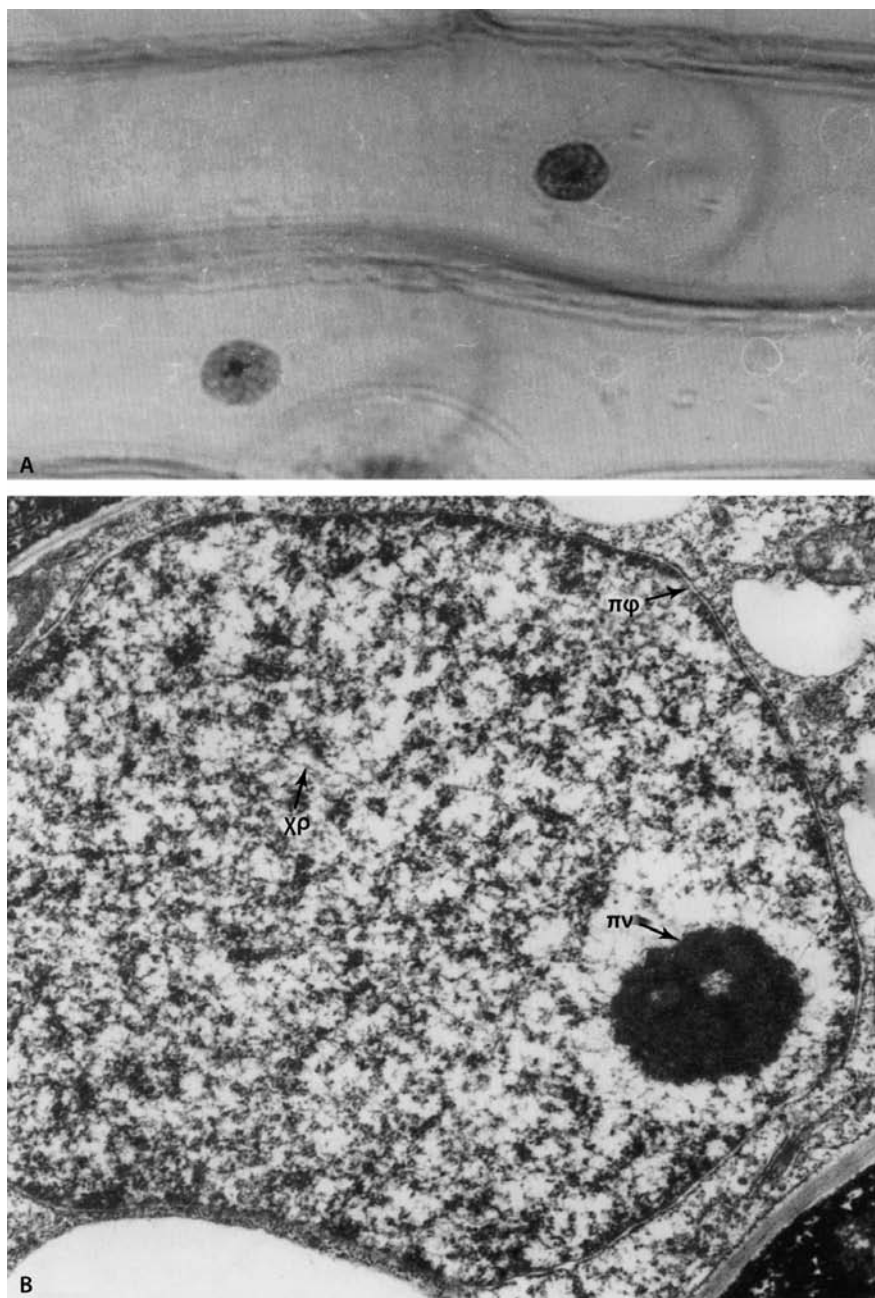
Η παραπάνω λειτουργικότητα του συμπλόκου ακτίνης-μυοσίνης συμβάλλει στο να μη μένει το πρωτοπλασματικό περιεχόμενο του κυττάρου ακίνητο, αλλά να κινείται. Η κίνηση αυτή του πρωτοπλάστη (δηλ. του θεμελιώδους πλάσματος με τα διάφορα οργανίδια, έγκλειστα, κυστίδια, κτλ.) λέγεται **κυτοπλασματική**

ροή. Με την κυτοπλασματική ροή εξασφαλίζεται η διανομή των θρεπτικών ουσιών και των μεταβολιτών σε όλα τα ενδοκυτταρικά σημεία, καθώς επίσης και η μετακίνηση των διαφόρων οργανιδίων στις κατάλληλες θέσεις. Μια χαρακτηριστική περίπτωση κυτοπλασματικής ροής συναντάται στα κυλινδρικά κύτταρα των χλωροφυκών *Nitella* και *Chara*. Τα κύτταρα αυτά αποτελούνται από ένα ογκώδες κεντρικό χυμοτόπιο, το οποίο περιορίζει το κυτόπλασμα σε μια περιφερειακή στοιβάδα. Η στοιβάδα αυτή διακρίνεται σε δύο στρώματα, ένα εξωτερικό (κοντά στο τοίχωμα), το οποίο φέρει χλωροπλάστες, και ένα εσωτερικό (κοντά στο χυμοτόπιο), το οποίο φέρει κυρίως στοιχεία του ενδοπλασματικού δικτύου. Στο εσωτερικό κυτόπλασμα υπάρχουν δεσμίδες μικρονηματίων ακτίνης προσανατολισμένες παράλληλα προς τον άξονα του κυττάρου. Πολύαριθμα μόρια μυοσίνης ενώνονται με τα στοιχεία του ενδοπλασματικού δικτύου και κινούνται κατά μήκος των μικρονηματίων ακτίνης. Η κίνηση των στοιχείων του ενδοπλασματικού δικτύου δημιουργεί ένα δυνατό ρεύμα που παρασύρει το υπόλοιπο κυτόπλασμα με τους χλωροπλάστες σε μια κυκλική ροή.

Βασικές λοιπόν λειτουργίες των μικρονηματίων ακτίνης στα μη διαιρούμενα (μεσοφασικά) κύτταρα είναι η κυτοπλασματική ροή και η σταθεροποίηση του κυτταρικού σκελετού. Στα διαιρούμενα κύτταρα τώρα, τα μικρονημάτια ακτίνης συγκροτούν αρχικά μαζί με τους μικροσωληνίσκους την προ-προφασική ζώνη. Όταν οι μικροσωληνίσκοι της προ-προφασικής ζώνης αποικοδομηθούν, τα μικρονημάτια ακτίνης παραμένουν εκεί ως «μνήμη» για να γνωρίζει το κύτταρο πού θα σχηματίσει κατά την κυτοκίνηση το διαχωριστικό τοίχωμα των δυο θυγατρικών κυττάρων. Τα μικρονημάτια ακτίνης συναντώνται επίσης μαζί με τους μικροσωληνίσκους στην πυρηνική άτρακτο σε όλες τις φάσεις της μίτωσης, καθώς και στον φραγμοπλάστη.

ΠΥΡΗΝΑΣ

Ο **πυρήνας** είναι το ογκωδέστερο οργανίδιο του ευκαρυωτικού κυττάρου με μέσο μέγεθος 10-20 μm . Αποτελεί τη θέση όπου εντοπίζεται το μεγαλύτερο μέρος του γενετικού υλικού, το οποίο ελέγχει και ρυθμίζει τη δομή και τη λειτουργία του κυττάρου. Στα περισσότερα είδη κυττάρων και κυρίως στα μεριστωματικά κύτταρα, το σχήμα του πυρήνα είναι σφαιρικό (Εικ. 12Α,Β). Υπάρχουν όμως και κύτταρα που έχουν αλτηροειδή πυρήνα (καταφρακτικά κύτταρα στομάτων), έλλοβο πυρήνα (εκκριτικά κύτταρα), ή ακόμη και πυρήνα με σχήμα φακοειδές, ατρακτοειδές, ωοειδές, κτλ. Κατά κανόνα, κάθε κύτταρο φέρει ένα μόνο πυρήνα. Στο νεοσχηματιζόμενο ενδοσπέρμιο και στους αδιάρθρωτους



Εικ. 12. Πυρήνες επιδερμικών κυττάρων, όπως φαίνονται στο οπτικό μικροσκόπιο (A) και στο ηλεκτρονικό μικροσκόπιο (B). πν = πυρηνίσκος, πρ = πυρηνικός φάκελλος, χρ = χρωματίνη.