



ΕΛΛΗΝΙΚΗ ΔΗΜΟΚΡΑΤΙΑ
ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΚΡΗΤΗΣ

Δομή και Λειτουργία Φυτικών Οργανισμών (ΒΙΟΛ-152)

3^η Ενότητα

ΚΥΤΤΑΡΙΚΗ ΒΙΟΛΟΓΙΑ ΦΥΤΙΚΟΥ ΚΥΤΤΑΡΟΥ

Δομή, Λειτουργική Οργάνωση και
Θεμελιώδεις Λειτουργικές Διαδικασίες
Φυτικού Κυττάρου

Κοτζαμπάσης Κυριάκος

Καθηγητής

Τμήμα Βιολογίας

Χρηματοδότηση

- Το παρόν εκπαιδευτικό υλικό έχει αναπτυχθεί στα πλαίσια του εκπαιδευτικού έργου του διδάσκοντα.
- Το έργο «Ανοικτά Ακαδημαϊκά Μαθήματα στο Πανεπιστήμιο Κρήτης» έχει χρηματοδοτήσει μόνο τη αναδιαμόρφωση του εκπαιδευτικού υλικού.
- Το έργο υλοποιείται στο πλαίσιο του Επιχειρησιακού Προγράμματος «Εκπαίδευση και Δια Βίου Μάθηση» και συγχρηματοδοτείται από την Ευρωπαϊκή Ένωση (Ευρωπαϊκό Κοινωνικό Ταμείο) και από εθνικούς πόρους.



Σημείωμα αδειοδότησης

- Το παρόν υλικό διατίθεται με τους όρους της άδειας χρήσης Creative Commons Αναφορά, Μη Εμπορική Χρήση, Όχι Παράγωγο Έργο 4.0 [1] ή μεταγενέστερη, Διεθνής Έκδοση. Εξαιρούνται τα αυτοτελή έργα τρίτων π.χ. φωτογραφίες, διαγράμματα κ.λ.π., τα οποία εμπεριέχονται σε αυτό και τα οποία αναφέρονται μαζί με τους όρους χρήσης τους στο «Σημείωμα Χρήσης Έργων Τρίτων».



[1] <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>

- Ως **Μη Εμπορική** ορίζεται η χρήση:
 - που δεν περιλαμβάνει άμεσο ή έμμεσο οικονομικό όφελος από την χρήση του έργου, για το διανομέα του έργου και αδειοδόχο
 - που δεν περιλαμβάνει οικονομική συναλλαγή ως προϋπόθεση για τη χρήση ή πρόσβαση στο έργο
 - που δεν προσπορίζει στο διανομέα του έργου και αδειοδόχο έμμεσο οικονομικό όφελος (π.χ. διαφημίσεις) από την προβολή του έργου σε διαδικτυακό τόπο
- Ο δικαιούχος μπορεί να παρέχει στον αδειοδόχο ξεχωριστή άδεια να χρησιμοποιεί το έργο για εμπορική χρήση, εφόσον αυτό του ζητηθεί.

Ενότητα 3

ΚΥΤΤΑΡΙΚΗ ΒΙΟΛΟΓΙΑ ΦΥΤΙΚΟΥ ΚΥΤΤΑΡΟΥ
Δομή, Λειτουργική Οργάνωση και Θεμελιώδεις
Λειτουργικές Διαδικασίες Φυτικού Κυττάρου

Το Φυτικό Κύτταρο

Τα φυτά αυτοδιαμορφώνονται, αυξάνονται και διαφοροποιούνται και η δομική τους μονάδα είναι το φυτικό κύτταρο.

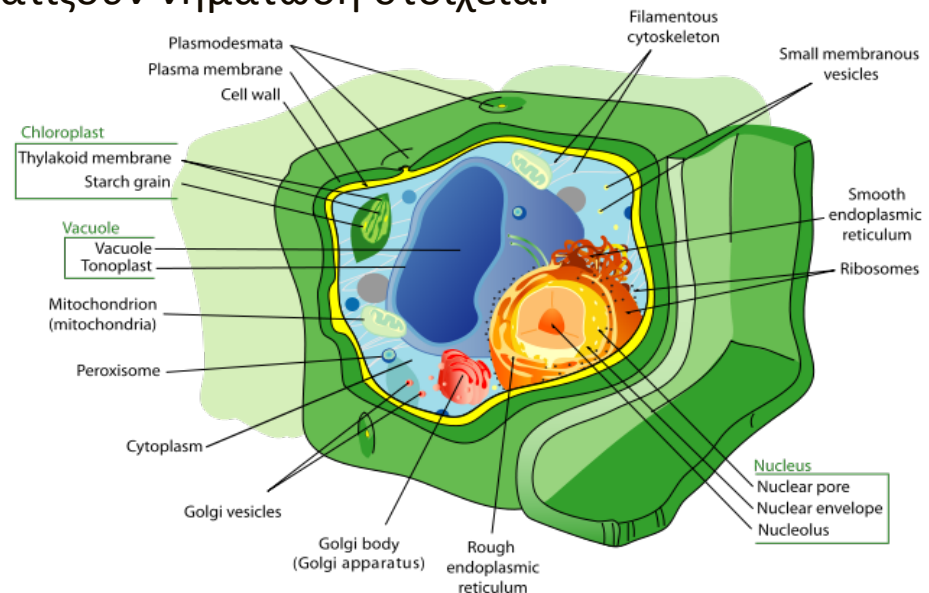
Δομή αδιαφοροποίητου κυττάρου

1. Το **πρωτόπλασμα** είναι το σύνολο των ζωντανών συστατικών του κυττάρου. Περιλαμβάνει το κυτόπλασμα, δηλαδή την ομοιογενή θεμελιώδη μάζα, τα κυτταρικά οργανίδια και τα νεκρά έγκλειστα.

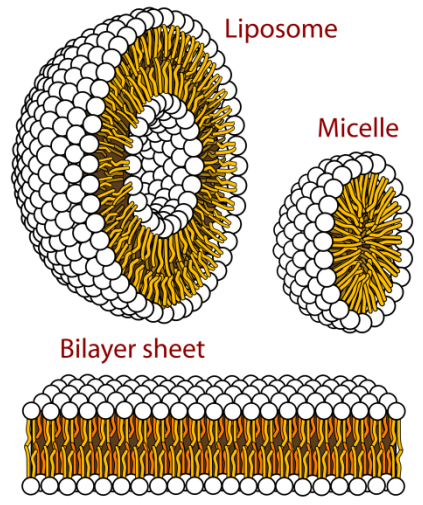
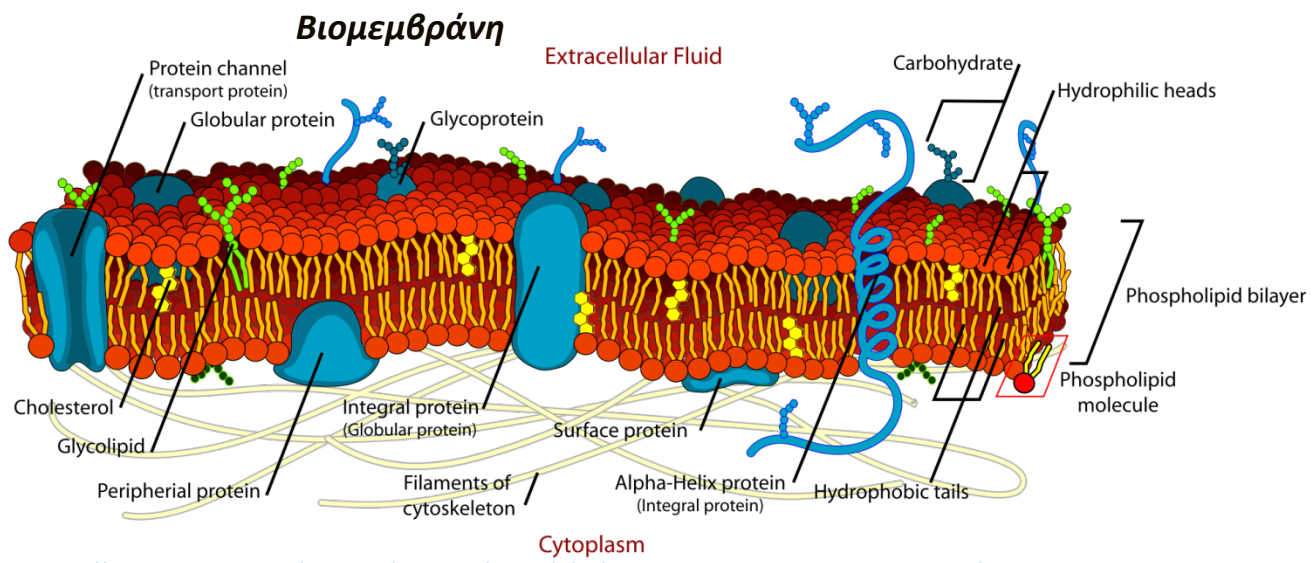
Το κυτόπλασμα περιλαμβάνει το υαλόπλασμα ή θεμελιώδες πλάσμα (μη διαφοροποιημένη περιοχή) και το κοκκιόπλασμα ή ενδόπλασμα. Στο θεμελιώδες πλάσμα βυθίζονται τα κυτταρικά οργανίδια και η μοριακή σκελετική υποδομή, ένα είδος πλέγματος από μακρομοριακές αλυσίδες ή μοριακά αθροίσματα που συγκρατούνται αμοιβαία με δεσμούς. Το μοριακό σκελετικό υλικό είναι κατά κύριο λόγο σφαιρικές πρωτεΐνες ενωμένες με ασταθείς δεσμούς έτσι ώστε να σχηματίζουν νηματώδη στοιχεία.

Ιδιότητες πρωτοπλάσματος:

- Αντιστρεπτή μετάπτωση (ρευστή ↔ πυκνή)
- Ελαστικότητα
- Διπλοθλαστικότητα
- Πρωτοπλασματική κίνηση
 - Περιστροφή
 - Κύκλωση
 - Παλινδρομική



2. Τα μεμβρανικά συστήματα βασίζονται στη δυνατότητα αμφιπολικών μορίων να σχηματίζουν διμοριακά στρώματα εξαιτίας της έλξης ανάμεσα σε όμοιες ομάδες (πολικές και μη πολικές). Το μέγεθος μονάδας- μεμβράνης είναι 75 Å.

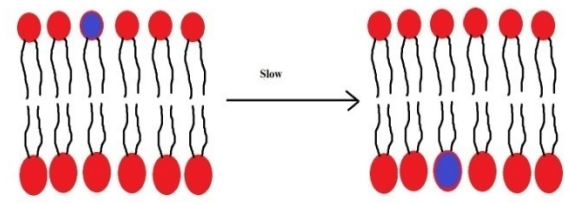


https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/d/da/Cell_membrane_detailed_diagram_en.svg/2000px-Cell_membrane_detailed_diagram_en.svg.png

https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/c/c6/Phospholipids_aqueous_solution_structures.svg/2000px-Phospholipids_aqueous_solution_structures.svg.png

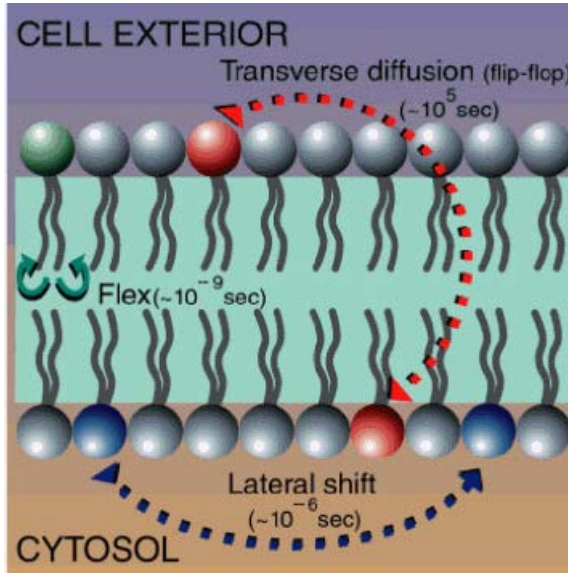
Βιομεμβράνες

Βιομεμβράνη είναι ένα διμοριακό στρώμα λιπιδίων που μαζί με τις πρωτεΐνες σχηματίζει ένα λίποπρωτεϊνικό ρευστό μωσαϊκό. Η βιομεμβράνη έχει ασύμμετρη δομή και όλες οι πρωτεΐνες μπορούν να κινηθούν γρήγορα στην επιφάνεια της μεμβράνης. Η ρευστότητα της μεμβράνης εξαρτάται από το μήκος των λιπιδίων και την περιεκτικότητα σε κορεσμένα λιπίδια. Η κάθετη αλλαγή θέσης λιπιδίων (flip-flop) γίνεται 1φορά στις 5 ημέρες. Η αλλαγή θέσης στο ίδιο στρώμα γίνεται 10^7 /s με ταχύτητα 2μm/s.

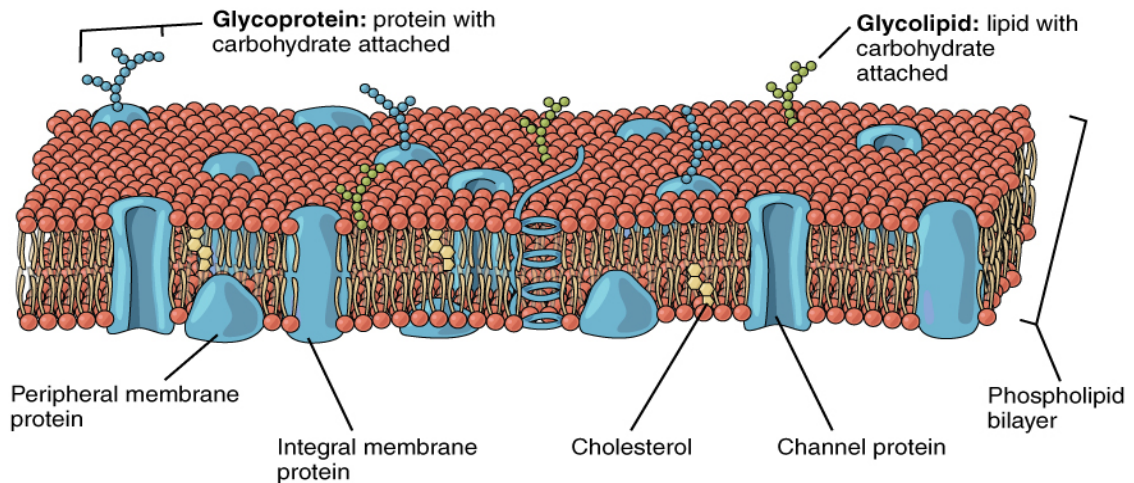


https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/c/c4/Flip_Flop_Diffusion.jpg

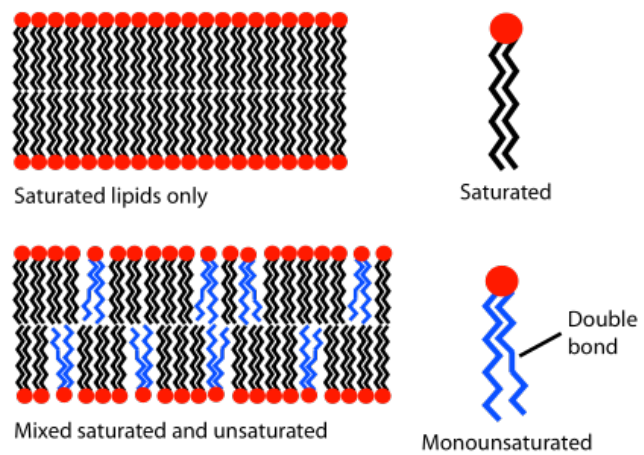
Το λιπίδιο περιστρέφεται γύρω από τον άξονά του και παρατηρείται μεγάλη κινητικότητα των μη πολικών ουρών του κυρίως στο μέσον της βιομεμβράνης. Η ρευστότητα αυτή αναφέρεται ως phase transition και επηρεάζει την θερμοκρασία πήξεως της μεμβράνης. Χαμηλές τιμές phase transition παρατηρούνται όταν η βιομεμβράνη δομείται από μικρές ουρές λιπιδίων, κορεσμένα λιπαρά οξέα και μικρή ποσότητα χοληστερόλης. Η ρευστότητα της μεμβράνης επηρεάζει την ενεργότητα των μεμβρανικών ενζύμων και τη μεταφορική ικανότητα, δηλαδή τη διαπερατότητα, της μεμβράνης.



<https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/3/36/Lipidmove.jpg>



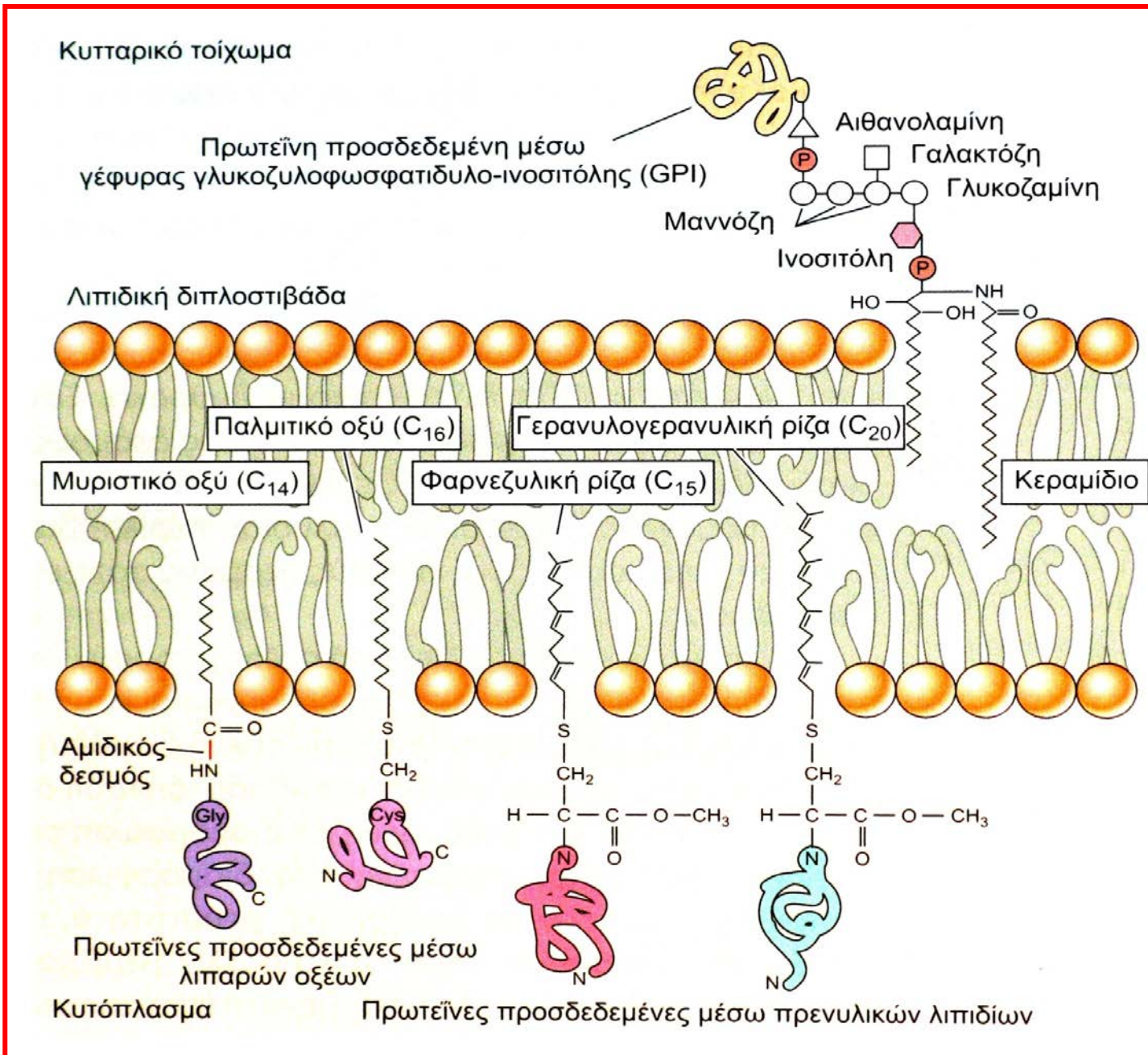
https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/c/cf/0303_Lipid_Bilayer_With_Various_Components.jpg



https://en.wikipedia.org/wiki/File:Lipid_unsaturation_effect.svg

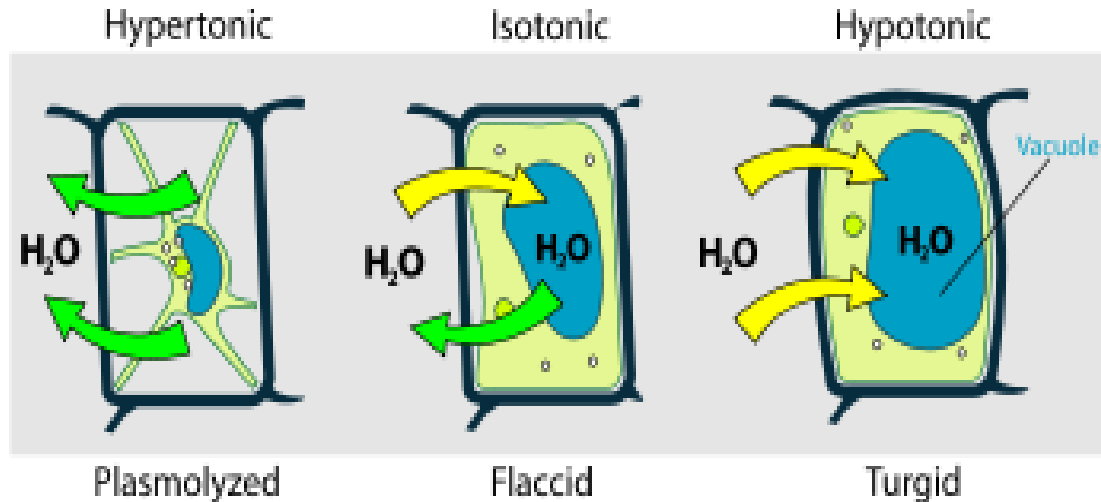
Η ασυμμετρία της μεμβράνης οφείλεται στη διαφορετικότητα των λιπιδίων στα δύο στρώματα και στο φαινόμενο της βιοσύνθεσης, το οποίο καθορίζει την κατεύθυνση των μεμβρανικών πρωτεϊνών. Οι υδρόφοβες αλληλεπιδράσεις με τα λιπίδια αγκιστρώνουν τις πρωτεΐνες στις βιομεμβράνες.

Μεμβρανικές πρωτεΐνες



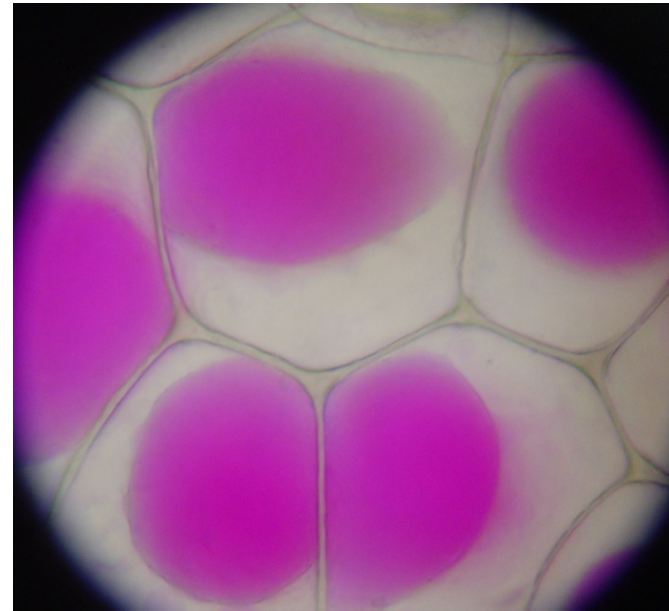
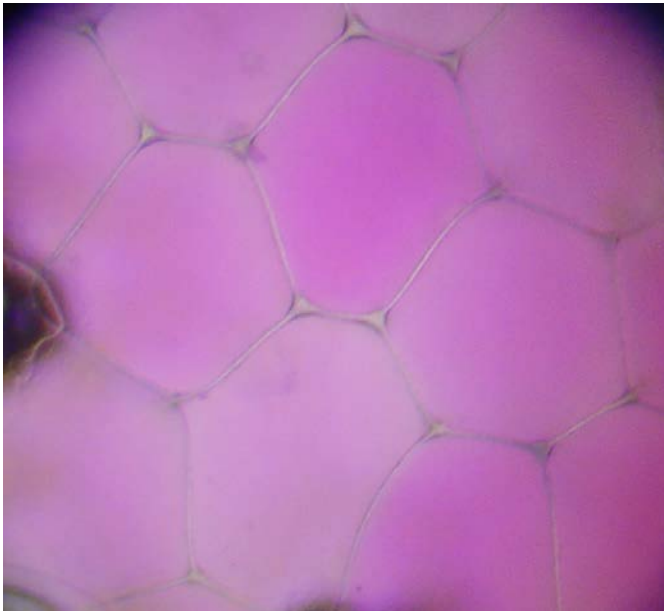
Ώσμωση – Σπάργωση - Πλασμόλυση

Ώσμωση ονομάζεται το φαινόμενο της διέλευσης περισσότερων μορίων διαλύτη, μέσω ημιπερατής μεμβράνης, από τον διαλύτη στο διάλυμα ή από το διάλυμα μικρότερης συγκέντρωσης (αραιότερο) προς το διάλυμα μεγαλύτερης συγκέντρωσης σε διαλυμένη ουσία (πυκνότερο). Πρόκειται για μια φυσική διαδικασία κατά την οποία ο διαλύτης κινείται, αυθόρμητα, μέσω μεμβράνης που είναι διαπερατή για τα μόριά του όχι όμως και για τα μόρια της διαλυμένης ουσίας και διαχωρίζει δύο διαλύματα διαφορετικών συγκεντρώσεων ή χωρίζει ένα διαλύτη από ένα διάλυμα. Χωρίς την ύπαρξη της μεμβράνης θα συνέβαινε απλή ανάμιξη των δύο διαλυμάτων ή του διαλύτη και του διαλύματος. Αν από την ημιπερατή μεμβράνη περνά και διαλυμένη ουσία, τότε η διαδικασία παύει να είναι **ώσμωση** και γίνεται **διάχυση** μεταξύ των δύο διαλυμάτων. Η ώσμωση πραγματοποιείται με σκοπό να εξισωθούν οι συγκεντρώσεις των διαλυμάτων από τις δύο πλευρές της ημιπερατής μεμβράνης. Το φαινόμενο της ώσμωσης είναι πολύ σημαντικό στα διάφορα βιολογικά συστήματα, καθώς πολλές βιολογικές μεμβράνες είναι ημιπερατές.



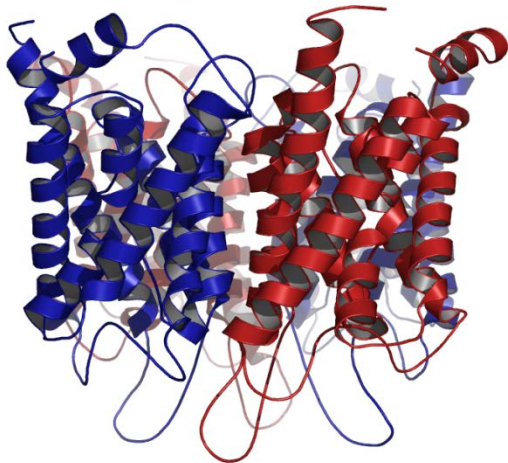
Όταν ένα φυτικό κύτταρο βρεθεί σε νερό, το οποίο θεωρείται *υποτονικό διάλυμα* (hypotonic), ο όγκος του αυξάνεται και ταυτόχρονα πέφτει η ωσμωτική του πίεση, λόγω αραίωσης με την είσοδο του νερού. Με τη διόγκωση όμως του κυττάρου, το τοίχωμά του τεντώνεται πράγμα που συνεπάγεται μια ελαστική τάση της μεμβράνης που λέγεται σπάργη (turgor) αντίθετης κατεύθυνσης προς την ωσμωτική πίεση. Η ώσμωση αναστέλλεται, όταν η ελαστική τάση των τοιχωμάτων του κυττάρου εξισορροπήσει την ωσμωτική πίεση. Το φαινόμενο αυτό της διόγκωσης του φυτικού κυττάρου ονομάζεται **σπάργωση**.

Όταν το φυτικό κύτταρο βρεθεί σε υδατικό διάλυμα μεγαλύτερης ωσμωτικής πίεσης, δηλ. σε *υπέρτονο διάλυμα* (hypertonic), το νερό θα βγαίνει από το κύτταρο με αποτέλεσμα τη συρρίκνωση του κυττάρου. Το φαινόμενο αυτό λέγεται **πλασμόλυση**. Αν η πλασμόλυση δεν είναι πολύ ισχυρή ή δεν διαρκεί πολύ, είναι δυνατόν να επαναφέρουμε το κύτταρο στην αρχική φυσιολογική του κατάσταση με την τοποθέτησή του μέσα στο νερό. Το φαινόμενο αυτό λέγεται **αποπλάσμωση**.

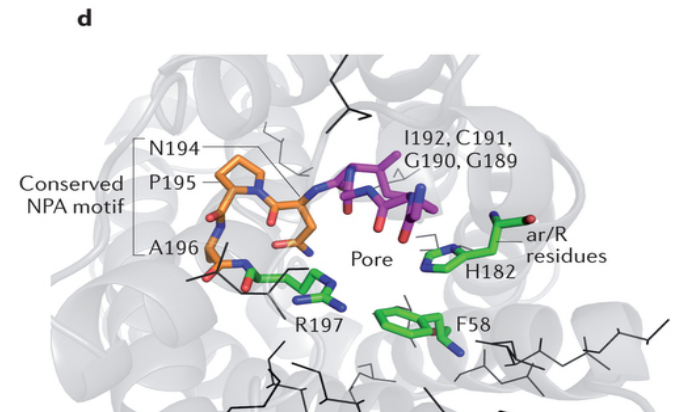
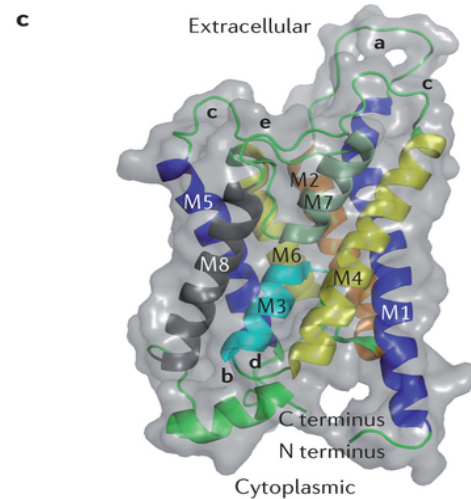
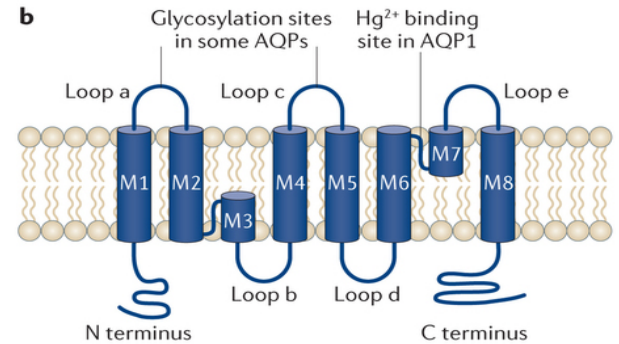
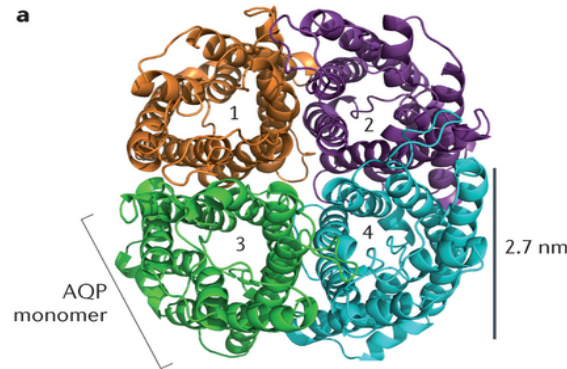


Υδατοπορίνες ή Ακουαπορίνες

Οι υδατοπορίνες ή ακουαπορίνες είναι διαμεμβρανικές πρωτεΐνες - κανάλια, που εντοπίζονται στην κυτταρική μεμβράνη και τον τονοπλάστη. Οι υδατοπορίνες βρίσκονται σε μεγάλη ποικιλία κυττάρων, ζωικών και φυτικών. Διευκολύνουν τη μεταφορά του νερού δια μέσου των μεμβρανών. Υπάρχουν 35 υδατοπορίνες στο φυτό *Arabidopsis*, 5 στην λεύκα.

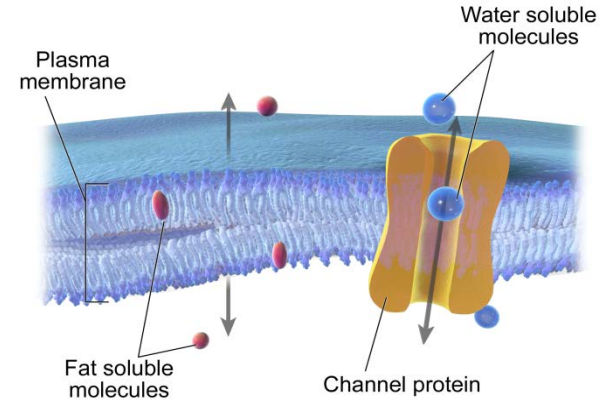
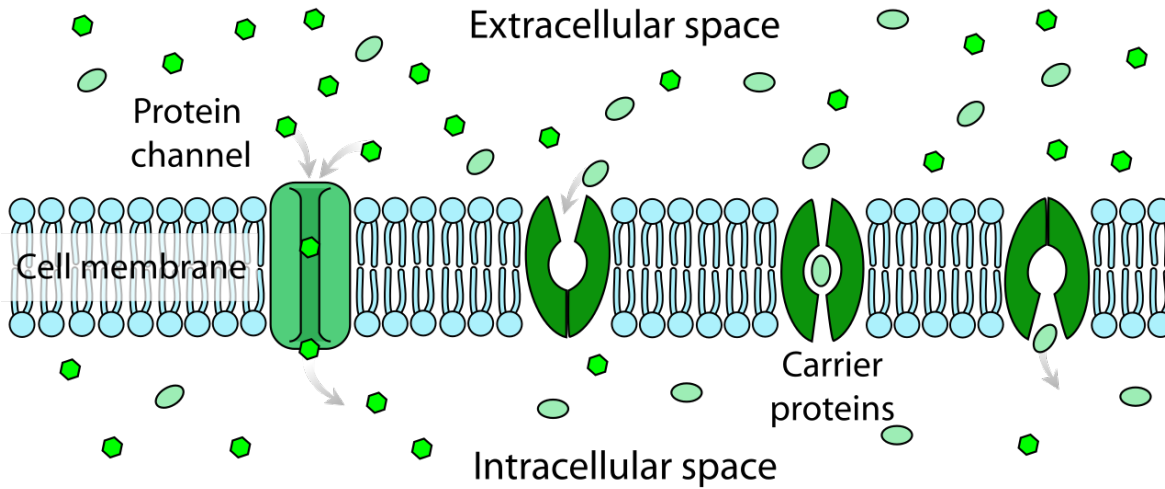


<https://en.wikipedia.org/wiki/Aquaporin#/media/File:Aquaporin-Sideview.png>



Παθητική και Ενεργή Μεμβρανική Μεταφορά Μορίων/Ιόντων

Παθητική μεταφορά

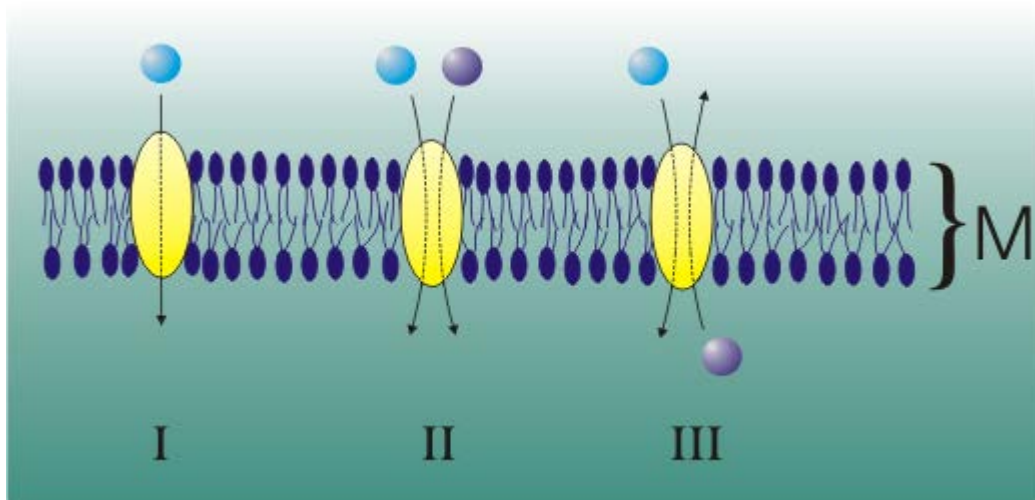


Diffusion Across the Plasma Membrane

https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/9/91/Scheme_facilitated_diffusion_in_cell_membrane-en.svg/1280px-Scheme_facilitated_diffusion_in_cell_membrane-en.svg.png

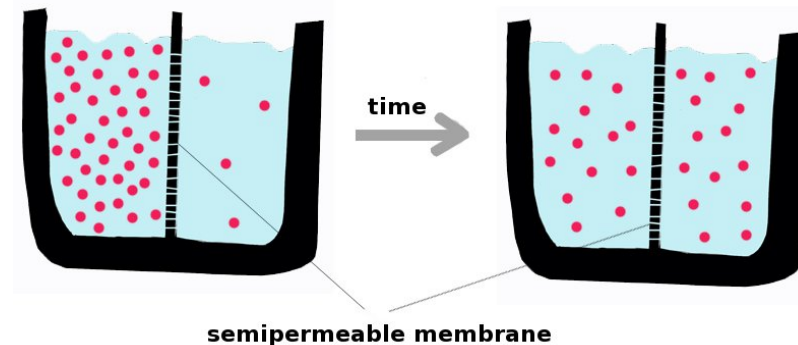
https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/9/93/Blausen_0213_CellularDiffusion.png

Ενεργή μεταφορά



<https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/c/ca/TransportProteine.png>

Διάχυση

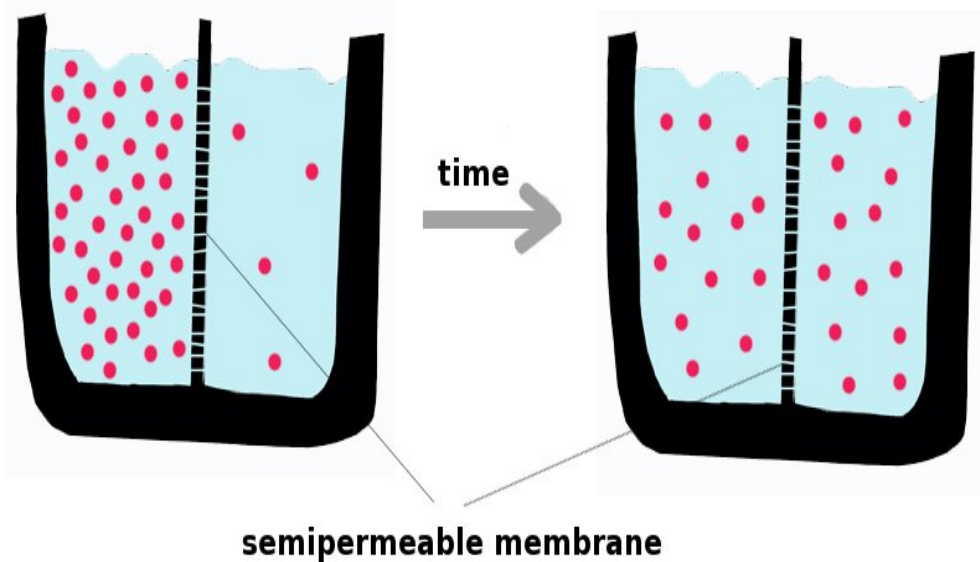


<https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Diffusion.en.jpg>

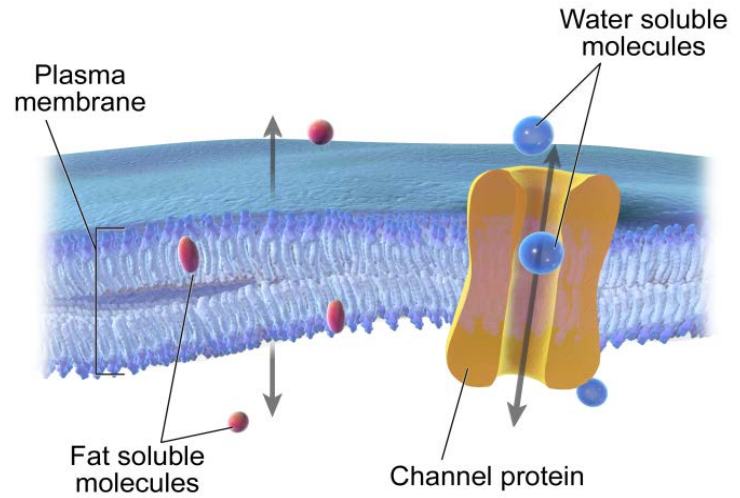
1. Παθητική μεταφορά μέσω διάχυσης

Παθητική μεταφορά μορίων μέσω **διάχυσης** δια μέσου μεμβρανών συμβαίνει μόνο με λιπόφιλα μόρια και αέρια που κινούνται παθητικά δια μέσου μεμβρανών. Η παθητική μεταφορά έχει καθοδική κατεύθυνση, δηλαδή από τη μεγαλύτερη προς τη μικρότερη συγκέντρωση

Διάχυση



<https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Diffusion.en.jpg>



Diffusion Across the Plasma Membrane

https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/9/93/Blausen_0213_CellularDiffusion.png

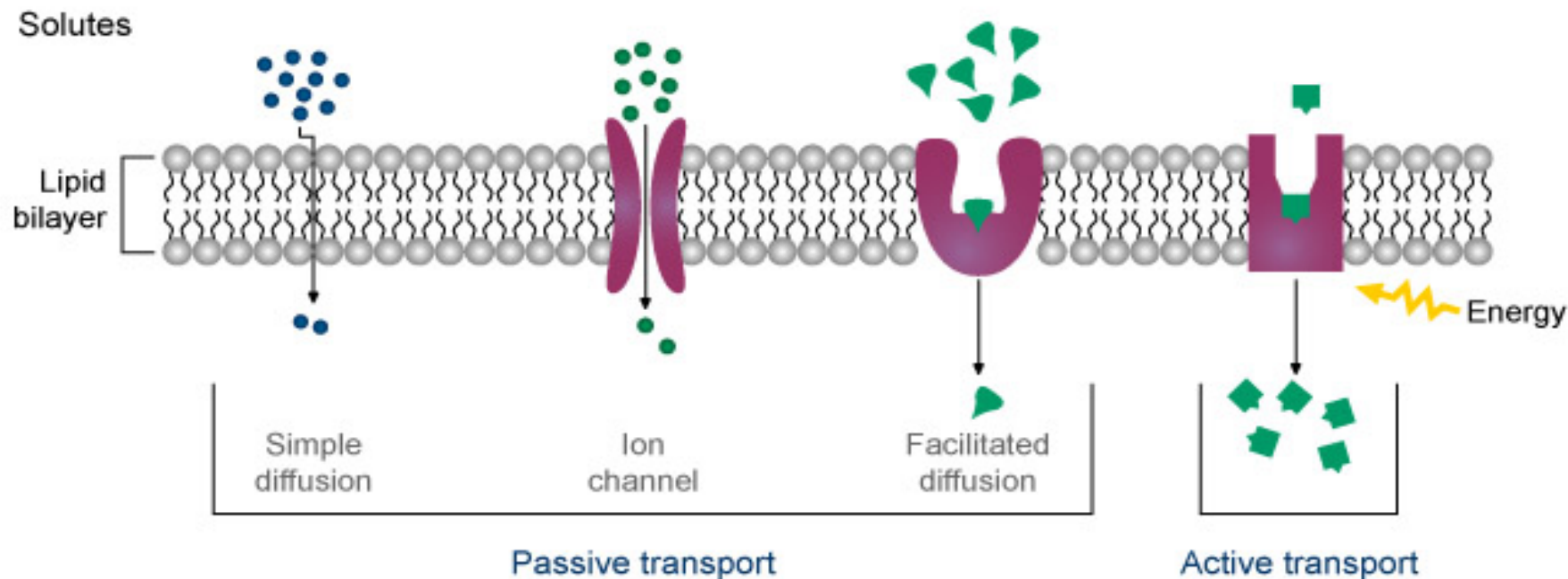
2. Διευκολυνόμενη διάχυση μορίων δια μέσου μεμβρανών

Ιόντα και πολικά μόρια κινούνται καθοδικά (προς τη μικρότερη συγκέντρωση), χωρίς επιπλέον κατανάλωση ενέργειας μέσω διαύλων ή μονο-μεταφορέων.

Ιόντα μπορούν να κινηθούν μέσω εξειδικευμένων ιονικών διαύλων. Η πρωτεΐνη-διάυλος επιλέγει ιόντα με βάση το μέγεθος και το φορτίο τους και επιτρέπει την καθοδική τους διάχυση.

Πολικά μόρια μπορούν να κινηθούν μέσω εξειδικευμένων μεταφορέων (μονο-μεταφορέων) με καθοδική κατεύθυνση (χωρίς την δαπάνη ενέργειας. Οι μεταφορείς έχουν κινητική συμπεριφορά ανάλογη με αυτήν των ενζύμων.

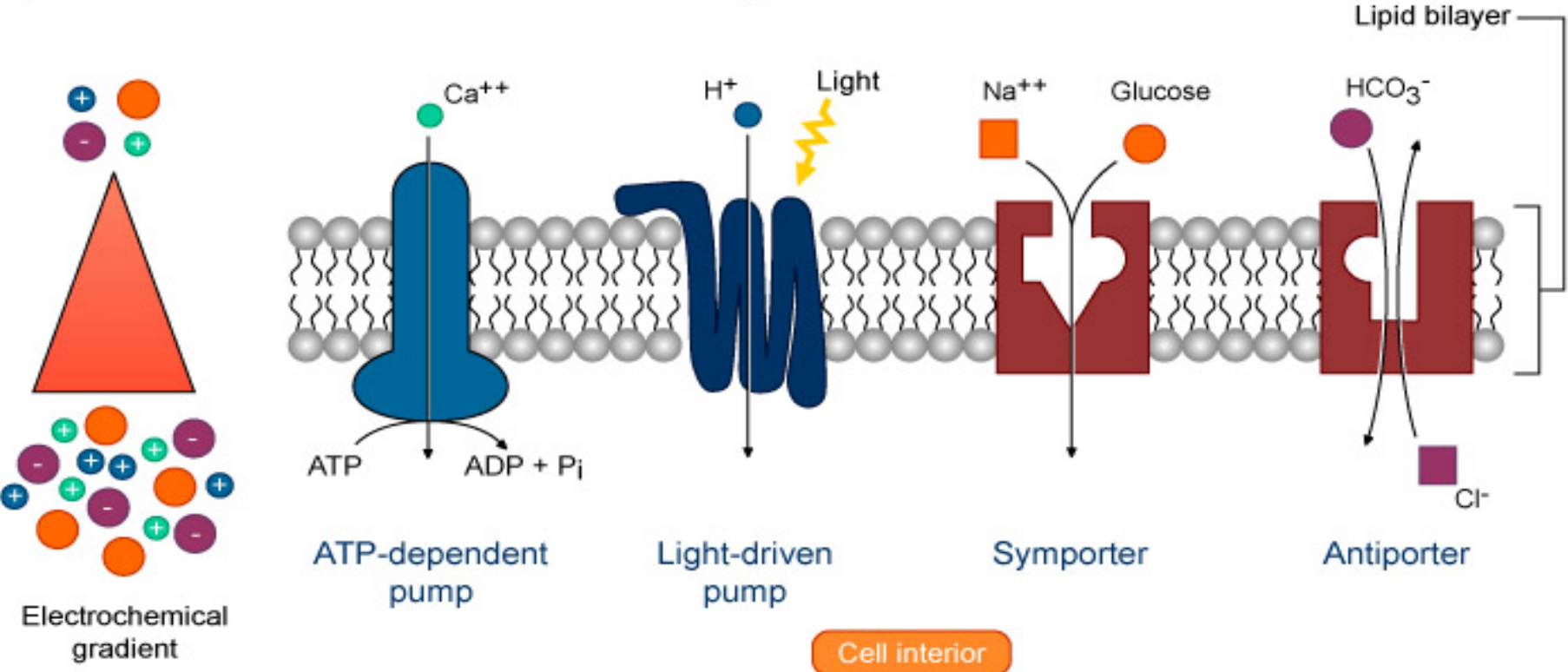
Mechanisms of Solute Transport



3. Ενεργός μεταφορά μορίων δια μέσου μεμβρανών

Ίοντα ή πολικά μόρια κινούνται ανοδικά (προς τη μεγαλύτερη συγκέντρωση), μόνο με κατανάλωση ενέργειας μέσω αντλιών, συζευγμένων μεταφορέων. Η ενέργεια ανοδικής μεταφοράς αποθηκεύεται ως δυναμικό διαφοράς συγκέντρωσης, και στην περίπτωση ιόντων/φορτίων ως ηλεκτροχημικό δυναμικό. Η ενέργεια λειτουργίας των αντλιών παρέχεται από το ATP, το φως κλπ, ενώ των συζευγμένων μεταφορέων από ένα δεύτερο προϋπάρχον ηλεκτροχημικό δυναμικό (συμμεταφορείς, αντιμεταφορείς)

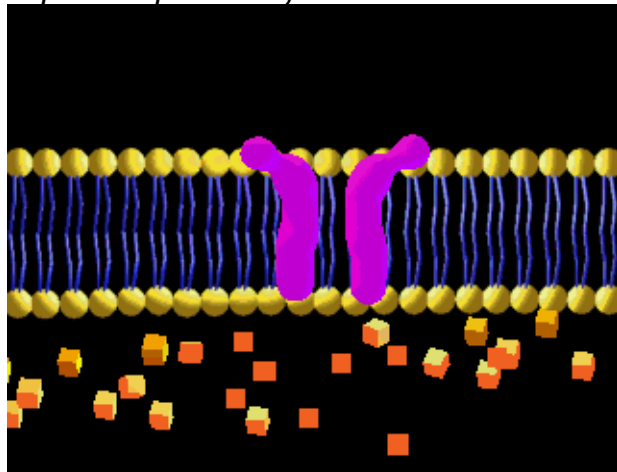
Four Different Mechanisms of Active Transport



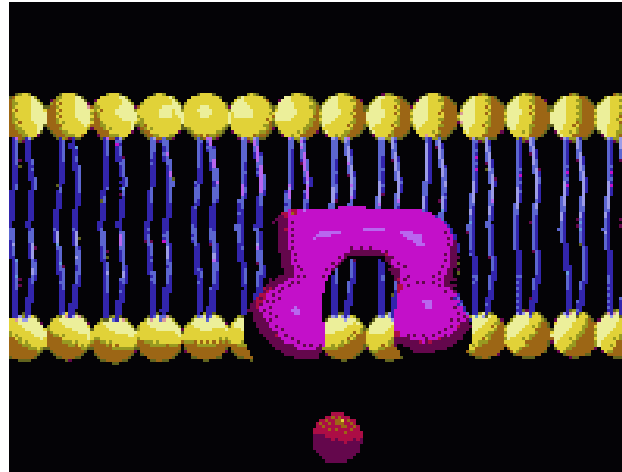
<https://wikispaces.psu.edu/download/attachments/46924783/image-4.jpg>

Μηχανισμοί παθητικής και ενεργητικής μεταφοράς μορίων/ιόντων

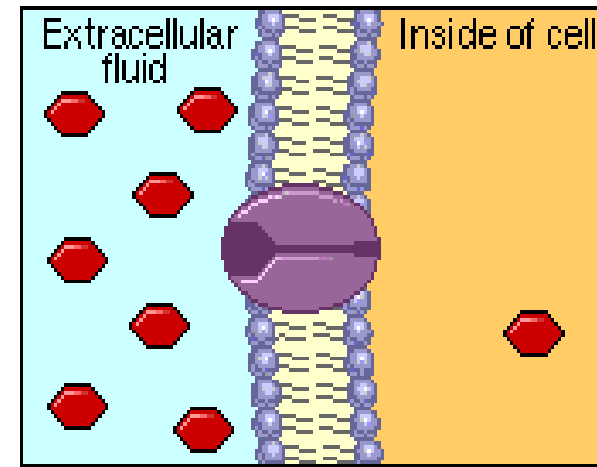
Πρωτεΐνη διάυλος



Πρωτεΐνη μεταφορέας



Facilitated Diffusion

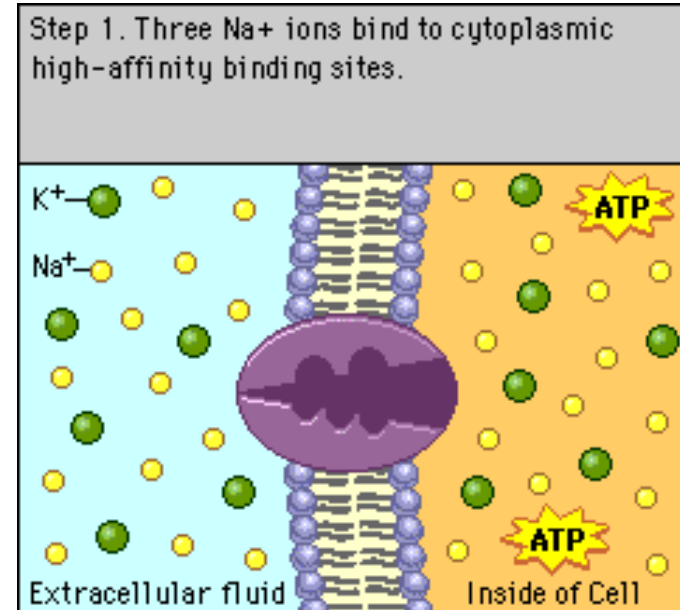
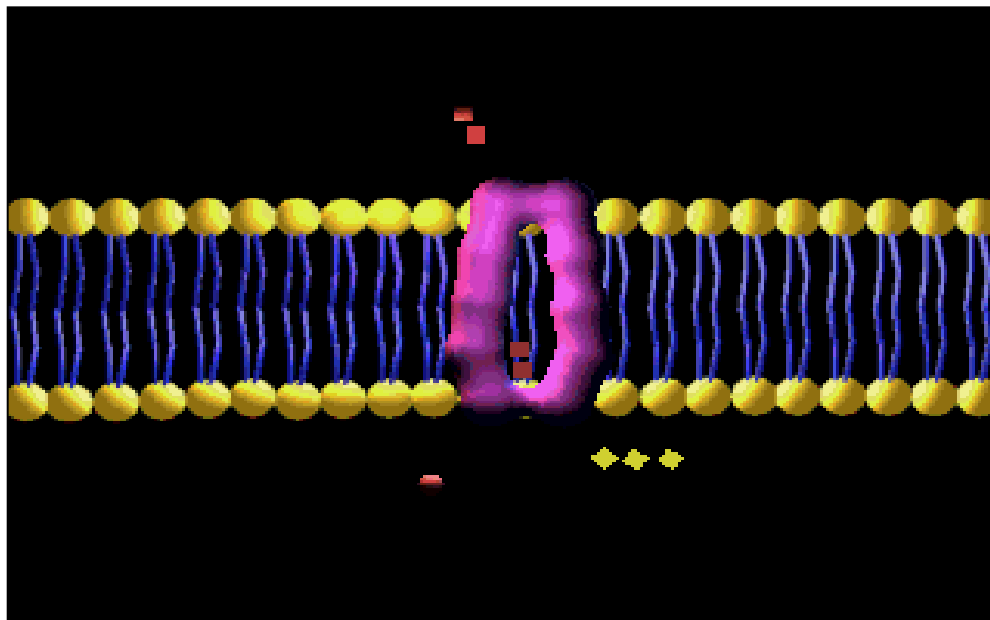


http://www.biology.arizona.edu/CELL_BIO/problem_sets/membranes/graphics/CHANNEL.GIF

http://www.galenotech.org/farmacocin/carrier_ani.gif

http://www.phschool.com/science/biology_place/biocoach/images/biomembrane1/FacilitR2.gif

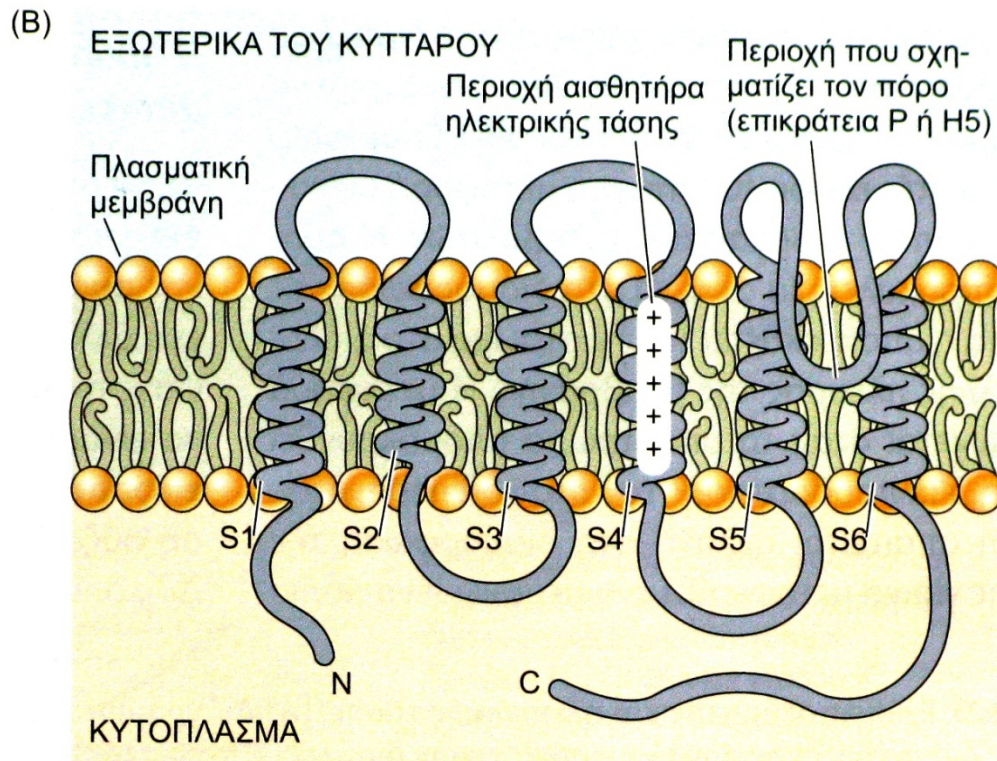
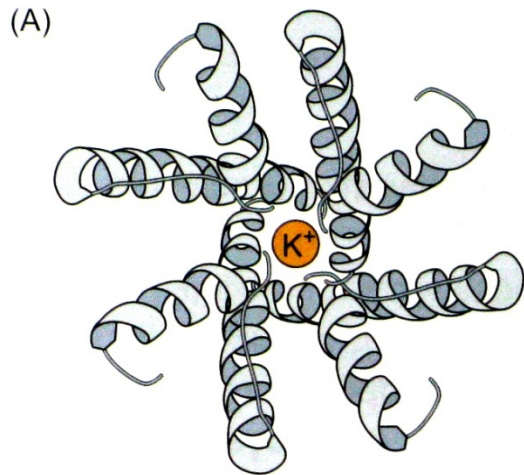
Αντλία ιόντων Na^+/K^+



<http://www.javeriana.edu.co/Facultades/Ciencias/neurobioquimica/libros/celular/bombaNaK.gif>

http://imcurious.wikispaces.com/file/view/active_transport.gif/112287439/240x220/active_transport.gif

Μοντέλα διαύλων K⁺ στα φυτά

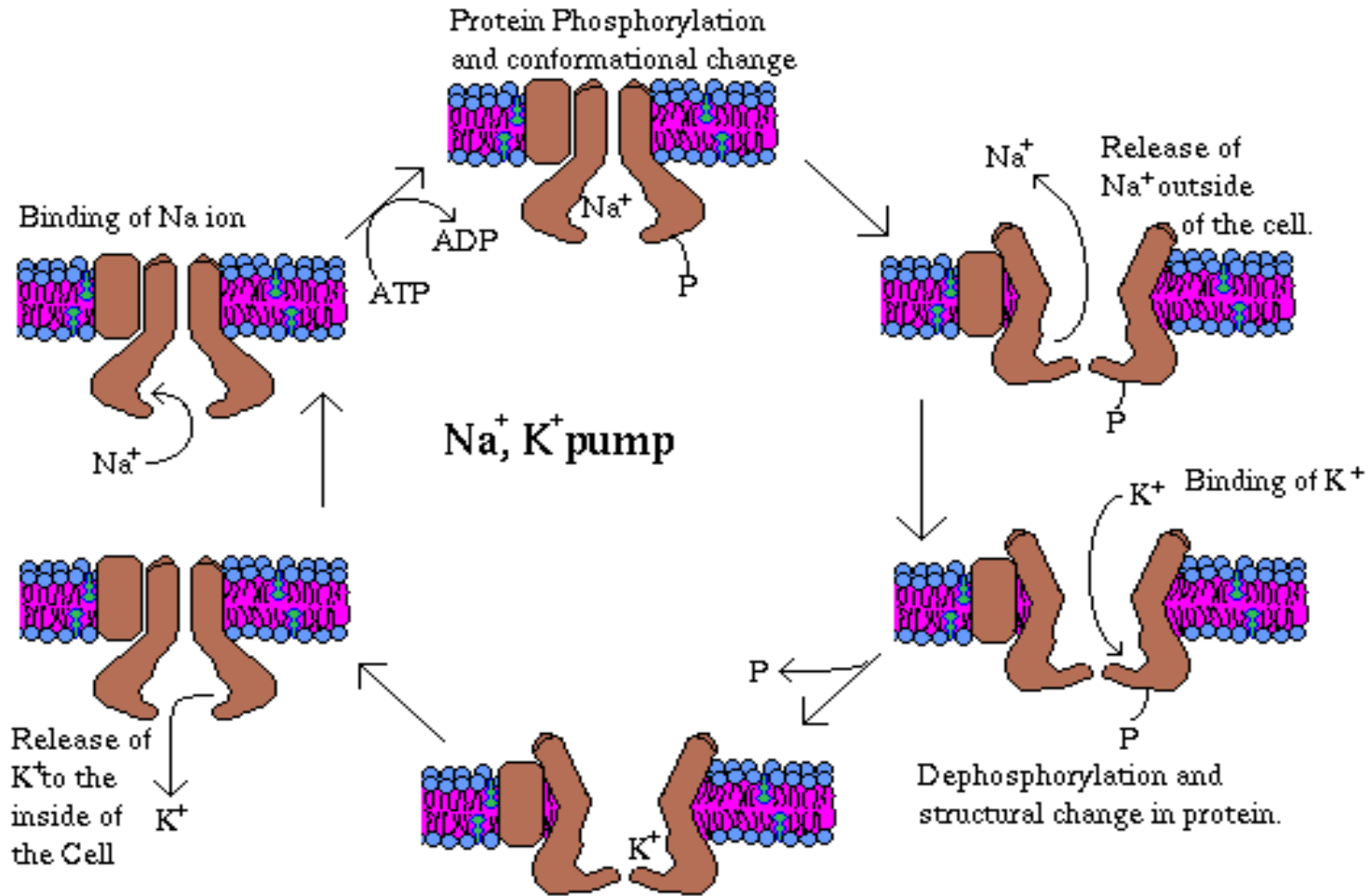


L. Taiz and E. Zeiger (2012). Φυσιολογία Φυτών (1^η ελληνική έκδοση – επιμ. Κ. Θάνας) . Utopia Εκδόσεις ΕΠΕ. ISBN 978-960-98123-9-9

Μοντέλα διαύλων K⁺ στα φυτά. (A) Πάνω όψη ενός διαύλου, κοιτώντας μέσα από τον πόρο της πρωτεΐνης. Οι έλικες τεσσάρων υπομονάδων που διατρέχουν τη μεμβράνη συνεργάζονται σε μορφή ανεστραμμένου κώνου με τον πόρο στο κέντρο. Οι περιοχές που σχηματίζουν τον πόρο των τεσσάρων υπομονάδων βυθίζονται μέσα στη μεμβράνη, δημιουργώντας μια περιοχή επιλεκτικότητας K⁺ στο εξωτερικό μέρος του πόρου

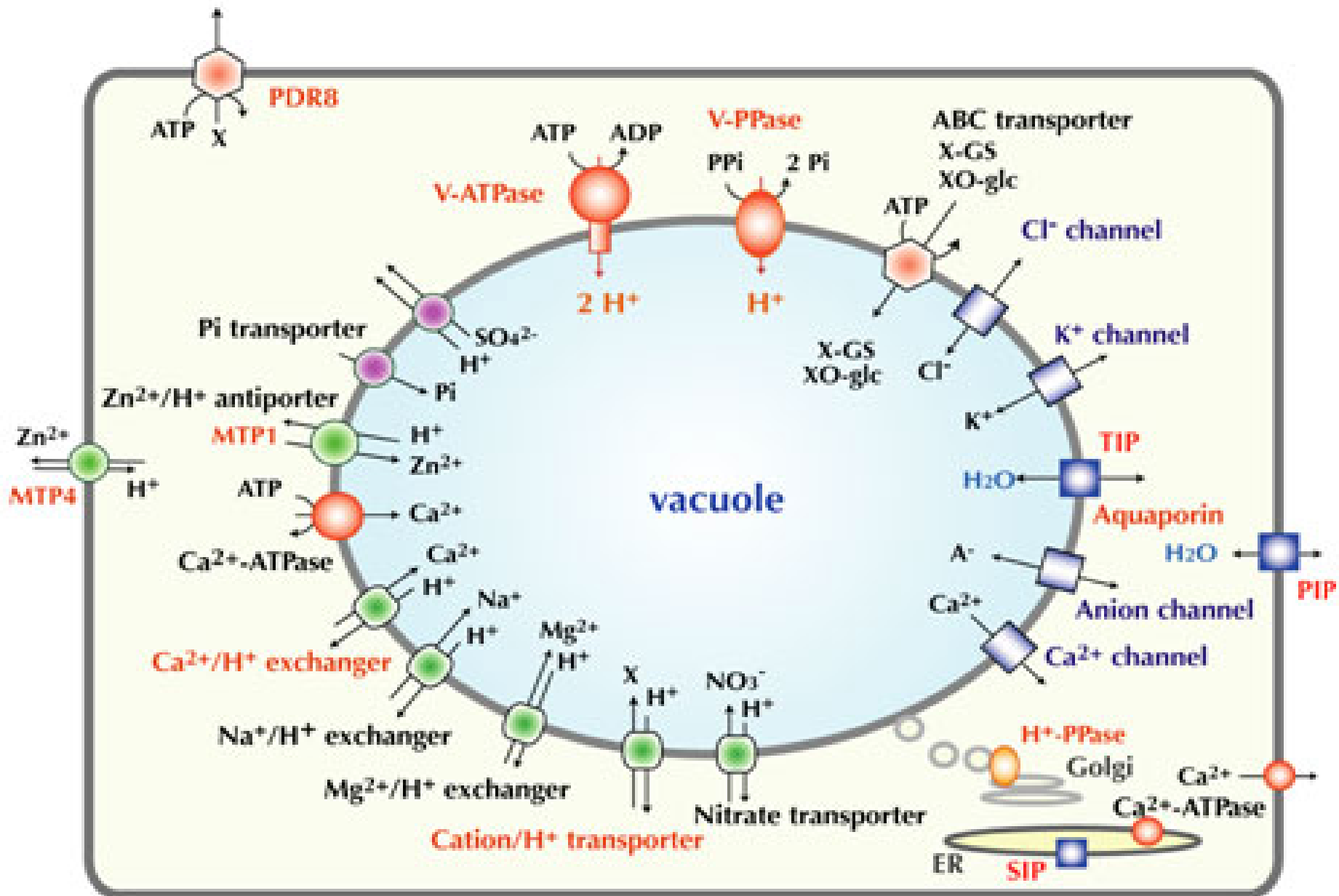
(B) Πλευρική όψη ενός διαύλου εισροής K⁺, που δείχνει μία πολυπεπτιδική αλυσίδα της μιας υπομονάδας με έξι έλικες που διατρέχουν τη μεμβράνη (S1-S6). Η τέταρτη έλικα περιέχει θετικά φορτισμένα αμινοξέα και λειτουργεί ως αισθητήρας τάσης. Η περιοχή που σχηματίζει τον πόρο είναι ένας βρόχος μεταξύ των ελίκων 5 και 6. (A, πηγή: Leng et al. 2002, B, πηγή: Buchanan et al. 2000).

Αντλίες Na^+/K^+



- The Top is the Outer membrane.
- The Bottom is the inner membrane (inside of the Cell)

Μεμβρανικό σύστημα μεταφοράς στο φυτικό κύτταρο



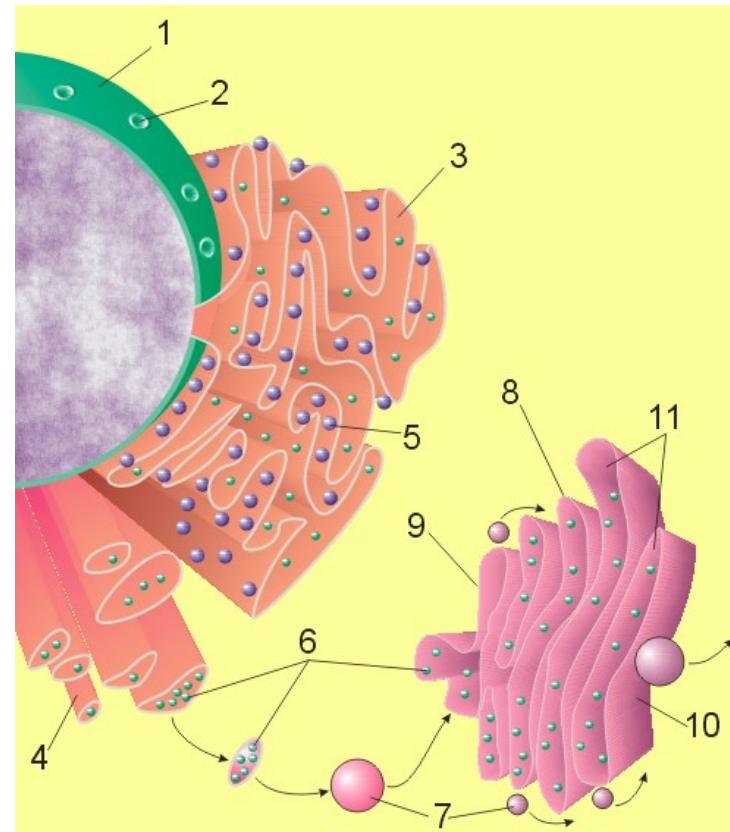
Βιομεμβράνες

Οι κύριες **βιομεμβράνες** είναι το πλασμαλήμμα, δηλαδή η μεμβράνη που περιβάλλει το κυτταρόπλασμα, ο τονοπλάστης, η μεμβράνη δηλαδή που περιβάλλει το χυμοτόπιο και το ενδοπλασματικό δίκτυο.

α) Το **πλασμαλήμμα** (πλασματική μεμβράνη): Το 40-50% του βάρους του πλασμαλήματος είναι λιπιδικής σύστασης. Οι μεμβρανικές πρωτεΐνες διακρίνονται σε **εσωτερικές** και **περιφερειακές**. Ένα μοναδικό χαρακτηριστικό του πλασμαλήματος είναι ότι αυτό είναι πρακτικώς συνεχές σε όλα τα κύτταρα ενός φυτού. Η συνέχεια αυτή επιτυγχάνεται με τις πλασμοδέσμες.

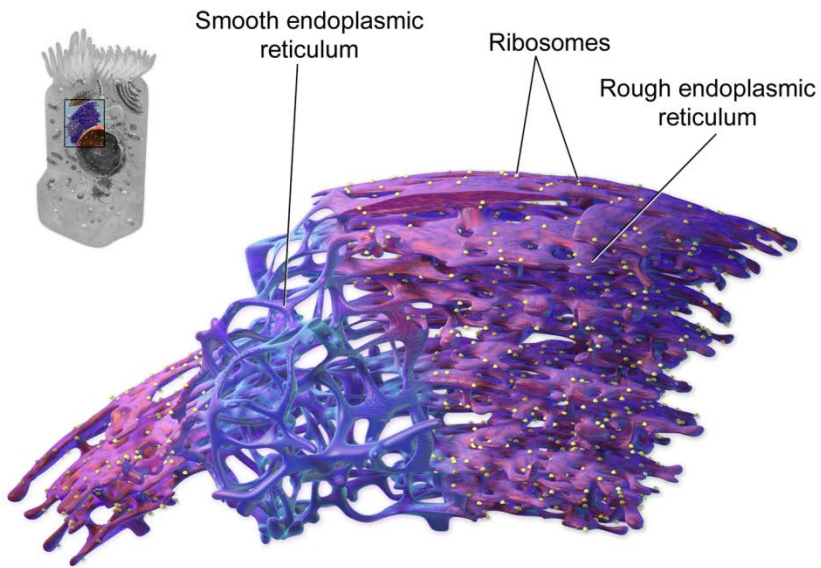
β) Ο **τονοπλάστης** παρουσιάζει μικρότερη ελαστικότητα από την πλασματική μεμβράνη και έχει μεγαλύτερη συμμετοχή λιποειδών στη μοριακή του οργάνωση.

γ) Το **ενδοπλασματικό δίκτυο** (Ε.Δ) είναι ένα σύστημα μεμβρανών δομικά ασταθές, πιθανώς κινούμενο, το οποίο απαντάται αποκλειστικά σε ευκαρυωτικά κύτταρα. Διαχωρίζεται σε **λείο** και σε **αδρό** ενδοπλασματικό, το οποίο φέρει πολυάριθμα ριβοσώματα. Το ενδοπλασματικό δίκτυο έρχεται σε επαφή τόσο με το πλασμαλήμμα όσο και με την πυρηνική μεμβράνη, ενώ η εσωτερική του φάση είναι πιο ρευστή από το θεμελιώδες κυτόπλασμα και καλείται «εκχύλημα».



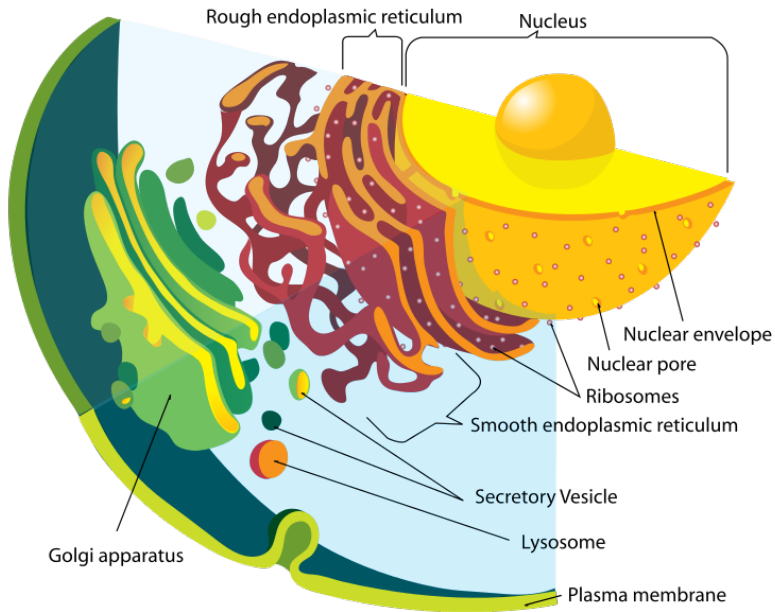
- (1) Πυρηνική μεμβράνη, (2) Πυρηνικός πόρος,
- (3) Αδρό ενδοπλασματικό δίκτυο, (4) Λείο ενδοπλασματικό δίκτυο, (5) Ριβόσωμα του αδρού ενδοπλασματικού δικτύου, (6) Μεταφερόμενες πρωτεΐνες, (7) Κυστίδια, (8) Σύμπλεγμα Golgi, (9) Πλευρά *cis* Golgi, (10) Πλευρά *trans* Golgi, (11) Ενδιάμεση περιοχή

https://el.wikipedia.org/wiki/%CE%95%CE%BD%CE%B4%CE%BF%CF%80%CE%BB%CE%B1%CF%83%CE%BC%CE%B1%CF%84%CE%B9%CE%BA%CF%8C_%CE%B4%CE%AF%CE%BA%CF%84%CF%85%CE%BF#/media/File:Nucleus_ER_golgi.jpg



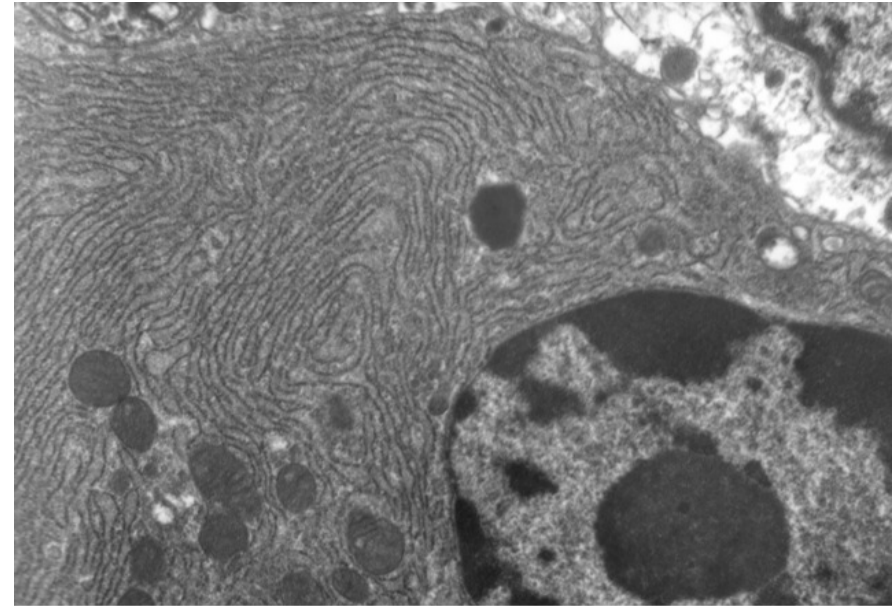
Endoplasmic Reticulum

https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/9/9e/Blausen_0350_EndoplasmicReticulum.png



https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/b/b8/Endomembrane_system_diagram_en.svg/756px-Endomembrane_system_diagram_en.svg.png

Αδρό ενδοπλασματικό δίκτυο



500 nm

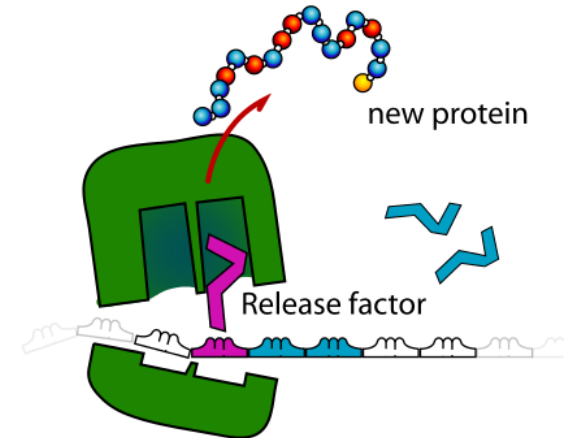
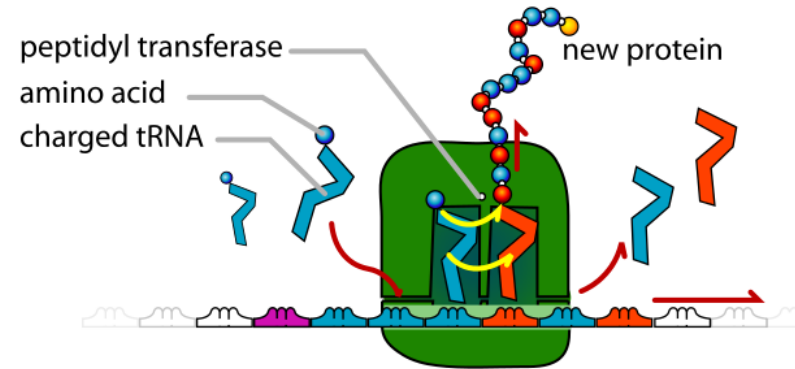
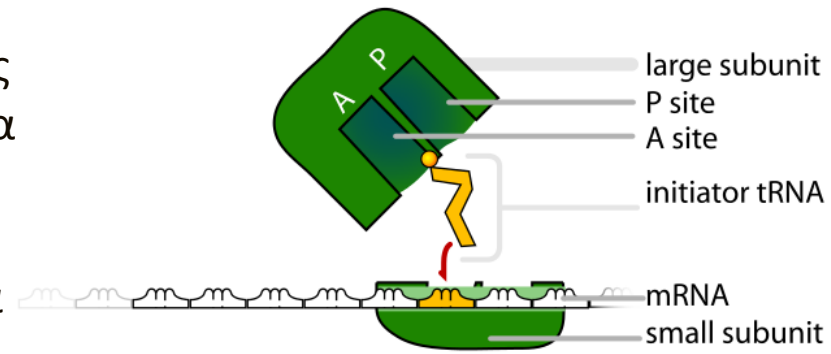
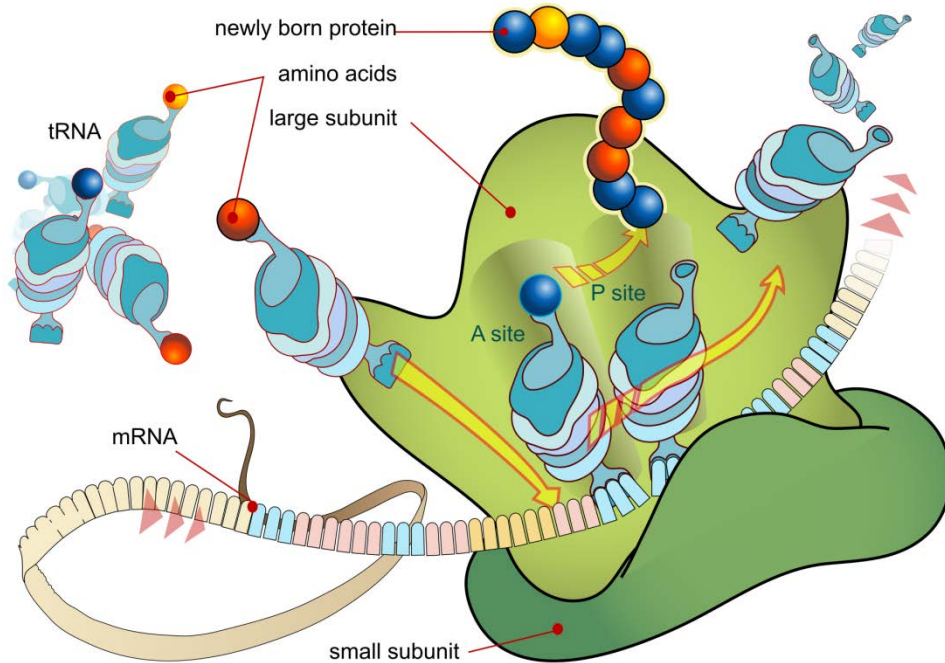
06LungTEM

1/7/0 REMF

https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/c/c2/Clara_cell_lung_-_TEM.jpg

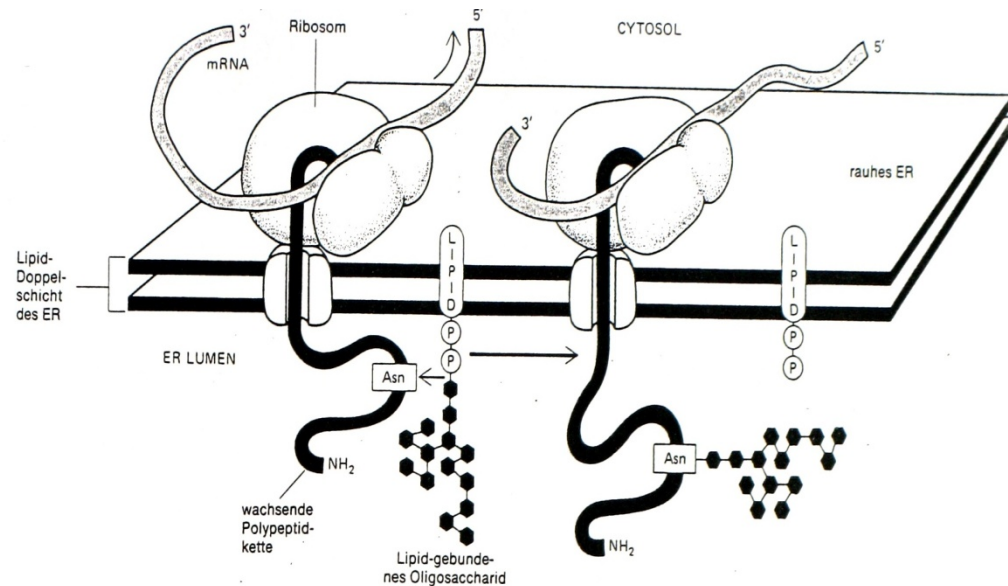
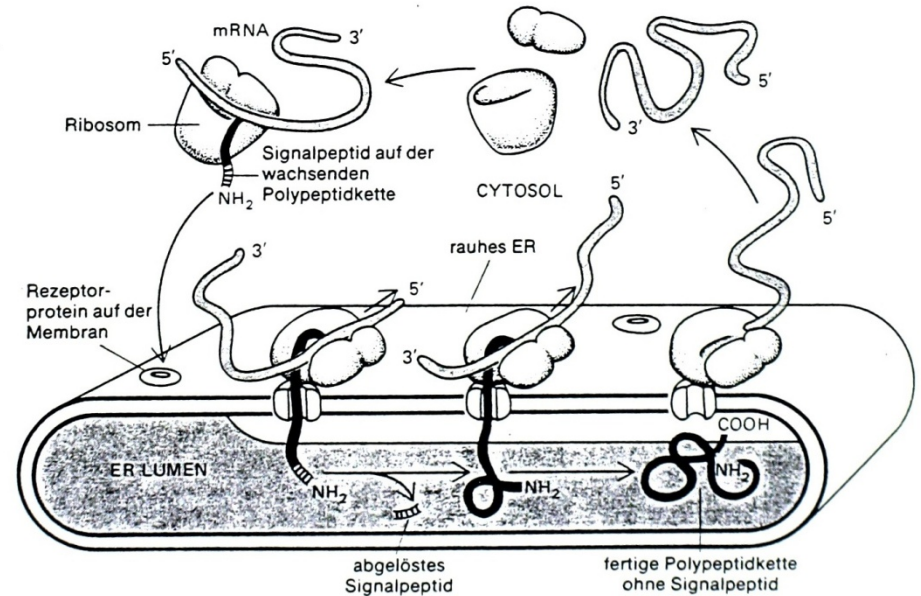
Το αδρό ενδοπλασματικό δίκτυο καλύπτεται από ριβοσώματα, ριβοπρωτεϊνικά σύμπλοκα στα οποία πραγματοποιείται η πρωτεϊνωσύνθεση. Τα ριβοσώματα συγκροτούνται από δύο υπομονάδες, 40S και 60S, και αποτελούνται από 100 συνολικά πρωτεΐνες και τρία rRNA. Τα ριβοσώματα απαντώνται ως μονήρη ή ως πολυριβοσώματα και είναι υπεύθυνα για τη μετάφραση του mRNA σε πρωτεΐνες.

Στα **ριβοσώματα** λαμβάνει χώρα η πρωτεϊνοσύνθεση, η μετάφραση δηλαδή της νουκλεοτιδικής αλληλουχίας του mRNA σε αμινοξική αλληλουχία. Για κάθε τριπλέτα νουκλεοτιδίων (κωδικόνιο) στο mRNA αντιστοιχεί ένα αμινοξύ (γενετικός κώδικας). Ένα αμινοξύ μπορεί να κωδικοποιείται από παραπάνω από ένα κωδικόνια. Τα ριβοσώματα συνδέονται με πρωτεΐνες-υποδοχείς (ριβοφορίνες) στην επιφάνεια του αδρού ενδοπλασματικού δικτύου. Η πρωτεϊνοσύνθεση συνεχίζεται αφού αποκοπούν τα αμινοξέα που χρησιμεύουν σαν σήμα.

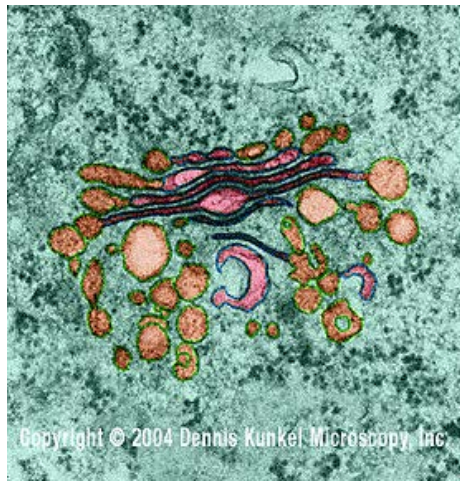


Τα ριβοσώματα συνδέονται με πρωτεΐνες-υποδοχείς (**ριβοφορίνες**) στην επιφάνεια του αδρού ενδοπλασματικού δικτύου. Αλυσίδα αμινοξέων του αμινοτελικού άκρου της εν δημιουργία πρωτεΐνης, αποτελεί πεπτιδικό σινιάλο που οδηγεί το ριβοσωμικό σύμπλοκο σε μία ριβοφορίνη, με τέτοιο τρόπο έτσι ώστε η σύνθεση της πρωτεΐνης να συνεχιστεί μέσα στο αδρό ΕΔ. Το λείο ΕΔ δεν φέρει ριβοφορίνες και ως εκ τούτου δεν μπορούν να επικαθήσουν στην επιφάνεια του τα ριβοσώματα.

Η αποκοπή μέσω πρωτεάσης του πεπτιδικού σινιάλου και η προσθήκη άλλου δομικού σινιάλου (π.χ. ενός συγκεκριμένου πολυσακχαρίτη) σε συγκεκριμένη θέση της πρωτεΐνης καθορίζει τη μοίρα της πρωτεΐνης (π.χ. μεταφορά στα δικτυοσώματα).

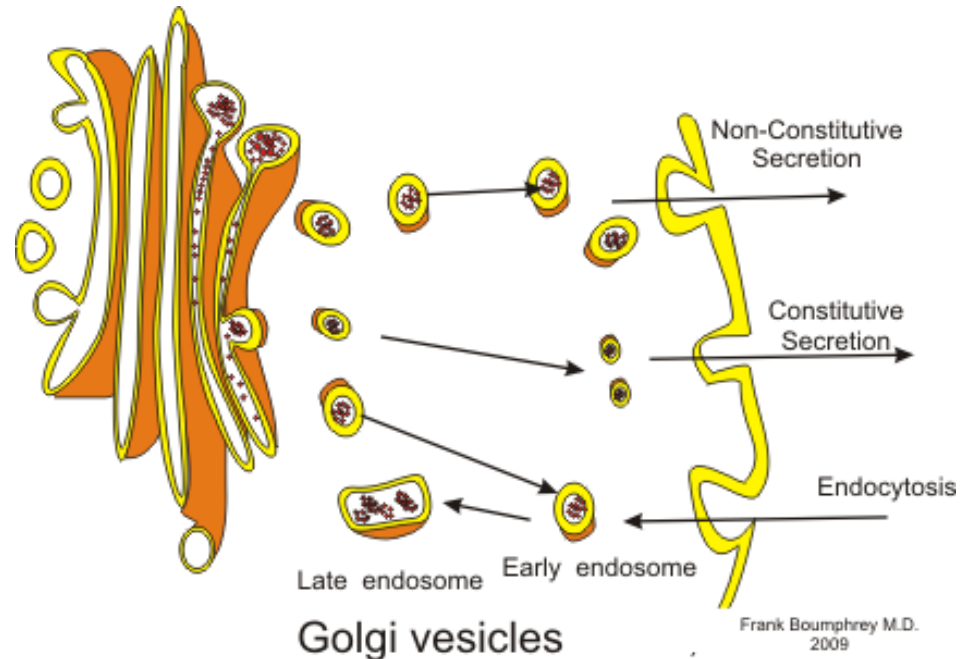
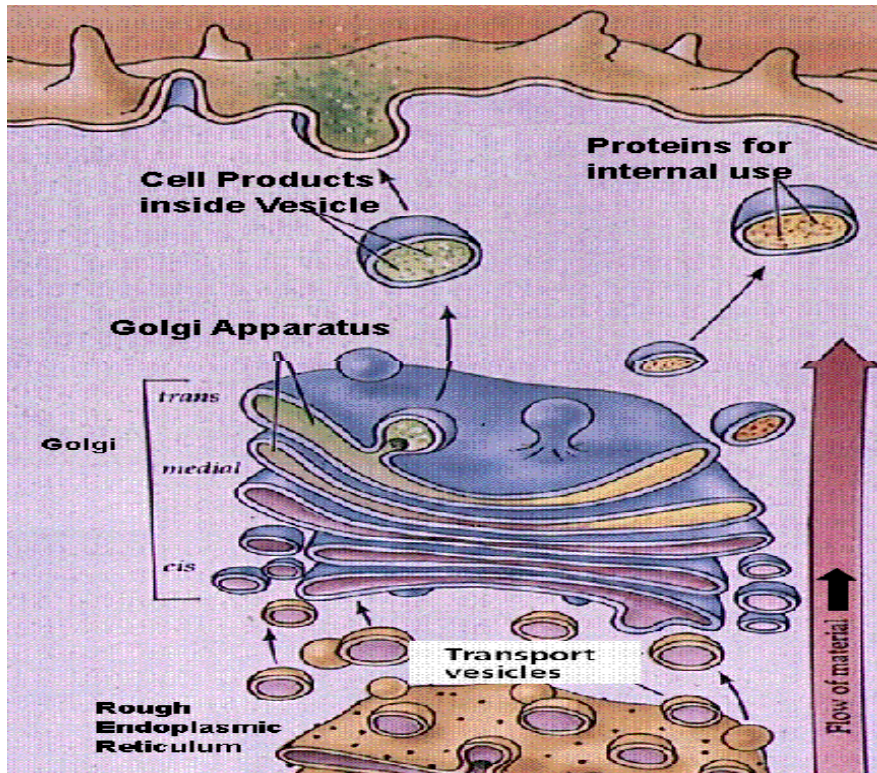


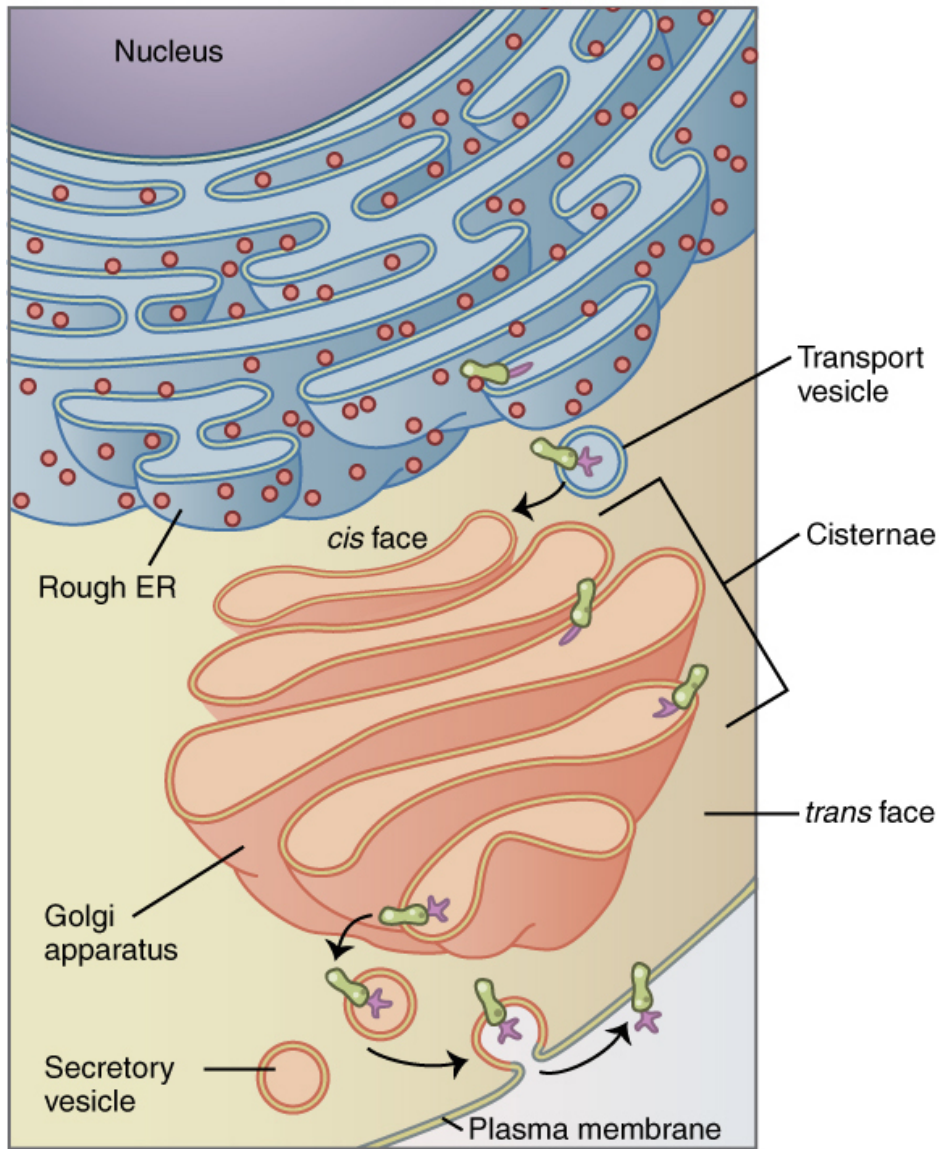
Δικτυοσώματα (Σύμπλεγμα Golgi)



Το σύμπλεγμα Golgi είναι ένα σύστημα μεμβρανών με έντονη ποικιλότητα μορφής, σχήματος και αριθμού μεμβρανών. Είναι έδρα συσκευασίας και μεταφοράς για διάφορα προϊόντα του κυτταρικού μεταβολισμού. Η δομή του διαφοροποιείται στην ώριμη πλευρά, από την οποία απελευθερώνονται κυστίδια, και στην αδιαφοροποίητη πλευρά, η οποία αναγεννάται. Η δομή του συμπλέγματος δείχνει και τον προσανατολισμό της αναπτύξεως του.

<http://www.denniskunkel.com/DK/Plants/11416C.html>

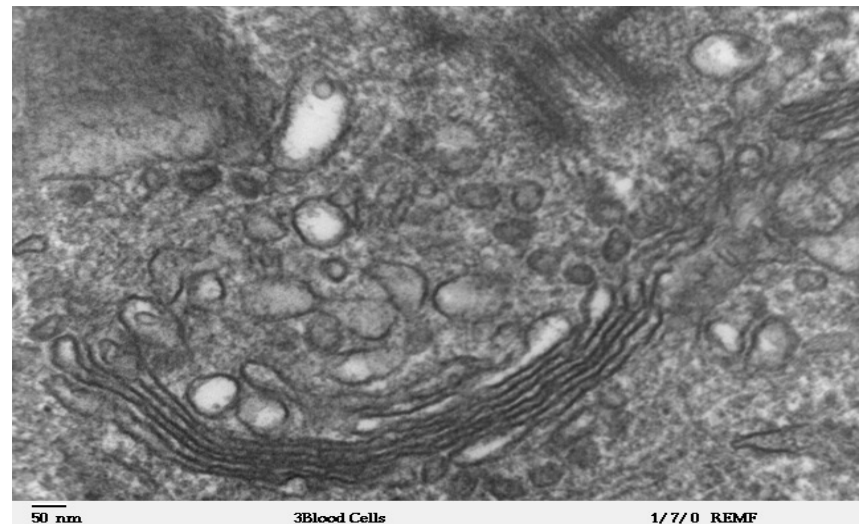




https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/a/ad/0314_Golgi_Apparatus.jpg

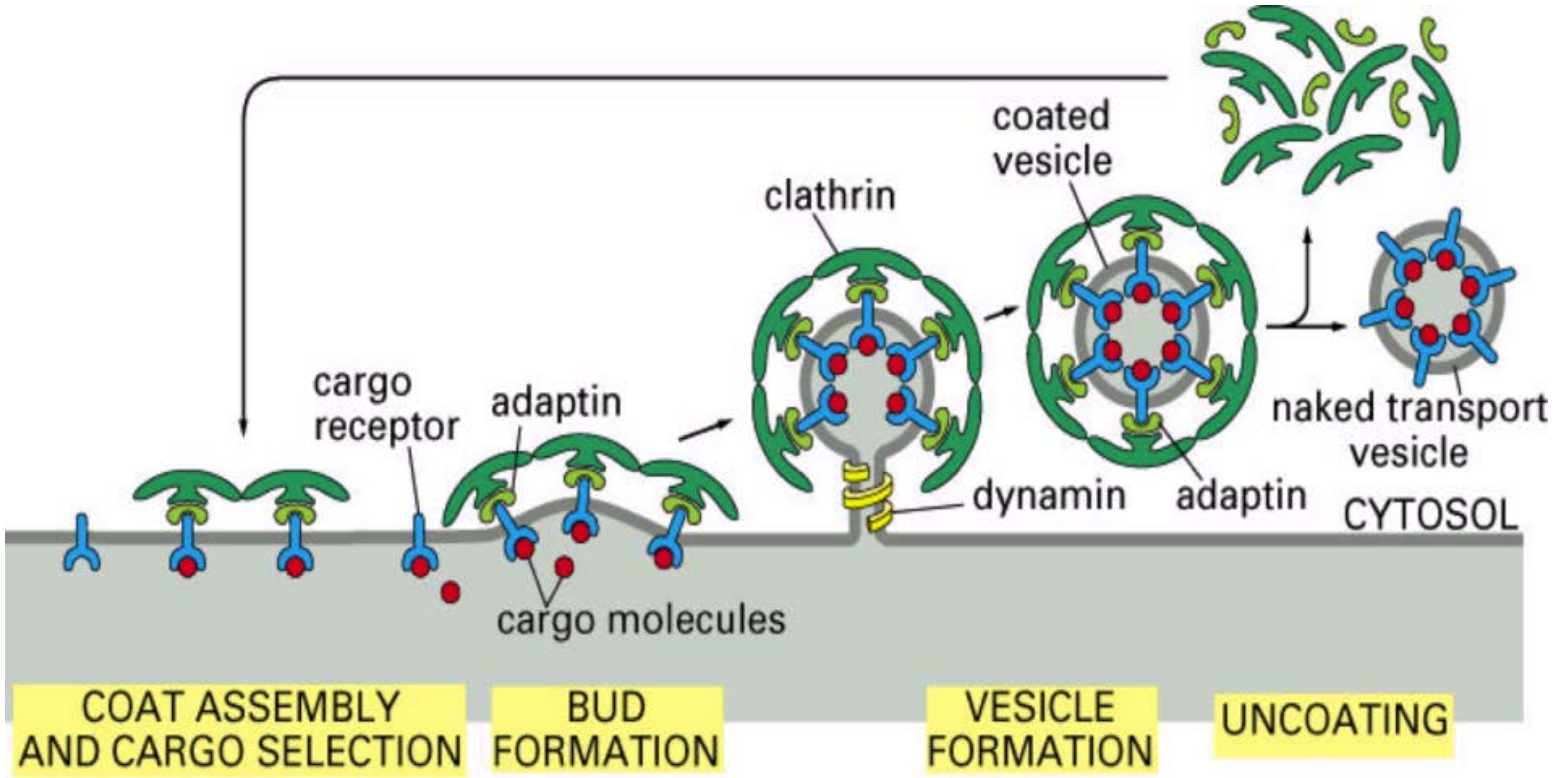
Πρωτεΐνες που συντίθενται στο ενδοπλασματικό δίκτυο μεταφέρονται στο σύμπλεγμα Golgi. Εκεί γίνεται αποκοπή του σιναλού ολιγοσακχαρίτη και προστίθενται άλλα σάκχαρα ως νέα σινάλα που θα καθορήσουν τη μεταφορά των πρωτεϊνών σε συγκεκριμένο σημείο του κυττάρου μέσω κυστιδίων.

Η λειτουργία του συμπλέγματος Golgi περιλαμβάνει τη σύνθεση και συμπύκνωση πολυσακχαριτών, την οικοδόμηση της κυτταρικής πλάκας, του πλασμαλήμματος και του ενδοπλασματικού δικτύου.



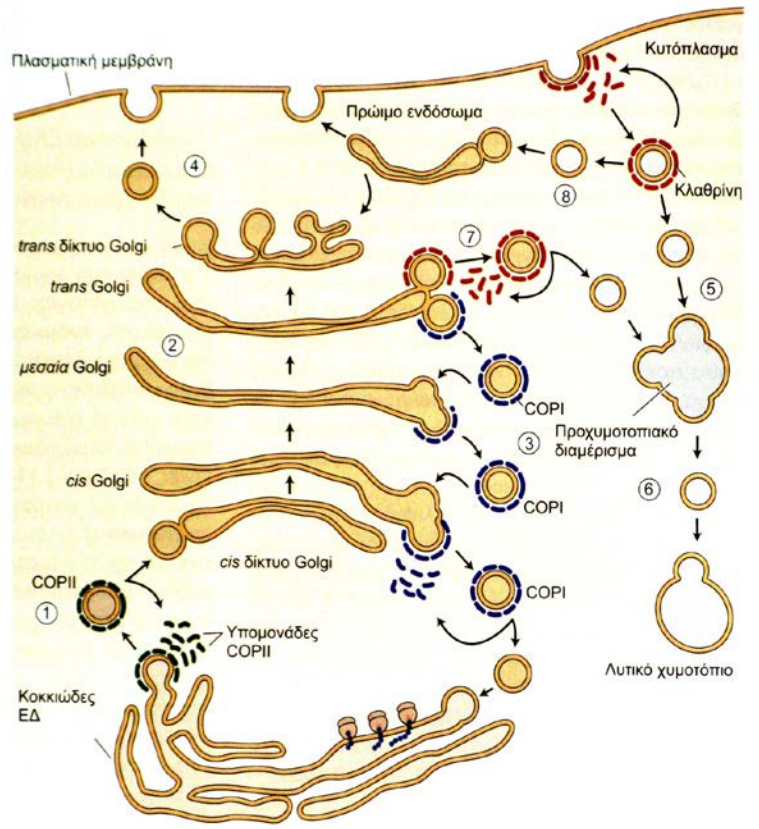
https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/a/a9/Human_leukocyte_showing_golgi_-_TEM.jpg

Στα Golgi, γίνεται διαχωρισμός των πρωτεϊνών μέσω ειδικών υποδοχών της μεμβράνης. Μια δομική πρωτεΐνη η **κλαθρίνη** (clathrin) καλύπτει ένα χώρο της μεμβράνης που στο εσωτερικό μέρος έχει υποδοχείς για συγκεκριμένες πρωτεΐνες και δημιουργεί ένα κυστίδιο. Το κυστίδιο έπειτα αποκόπτεται, η κλαθρίνη απομακρύνεται και επιστρέφει στο σύμπλεγμα Golgi. και το κυστίδιο προσδένεται σε συγκεκριμένους υποδοχείς συγκεκριμένης μεμβράνης. Μετά την σύντηξη του κυστιδίου με τη μεμβράνη στόχο πραγματοποιείται η απελευθέρωση του περιεχομένου του.



Διάγραμμα της κυστιδιακής κυκλοφορίας που εξυπηρετείται από τρεις τύπους πρωτεϊνών καλύμματος:

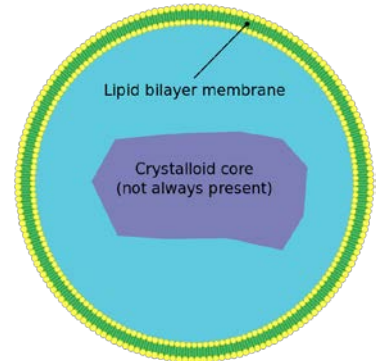
Κυστίδια καλυμμένα με την πρωτεΐνη **COPII** αποκόπτονται από το ΕΔ και μεταφέρονται στην *cis* πλευρά των Golgi. Κυστίδια καλυμμένα με την πρωτεΐνη **COPI** μεταφέρονται στην *trans* προς την *cis* πλευρά των Golgi. Πρωτεΐνες που προορίζονται για τα λυτικά χυμοτόπια μεταφέρονται από την *trans* πλευρά των Golgi στο προχυμοτοπιακό διαμέρισμα, μέσω κυστιδίων καλυμμένων με **κλαθρίνη**.



Υπεροξειδιοσώματα

Τα υπεροξειδιοσώματα είναι προ-οργανίδια για τη χρησιμοποίηση του οξυγόνου τα οποία στην πορεία αντικαταστάθηκαν από τα μιτοχόνδρια. Οι μεμβρανικές τους πρωτεΐνες συντίθενται στο λείο ενδοπλασματικό δίκτυο. Στο εσωτερικό τους περιέχουν αντιοξειδωτικά ένζυμα όπως η καταλάση ($RH_2 + O_2 \rightarrow R + H_2O_2$) και η υπεροξειδάση ($H_2O_2 + R'H_2 \rightarrow R' + 2H_2O$). Τα υπεροξειδιοσώματα εντοπίζονται στα φύλλα, όπου παίζουν ρόλο στην φωτοαναπνοή, και στο φύτρο, όπου παίζουν ρόλο στο μεταβολισμό λιπιδίων σε υδατάνθρακες.

Δομή υπεροξειδιοσώματος



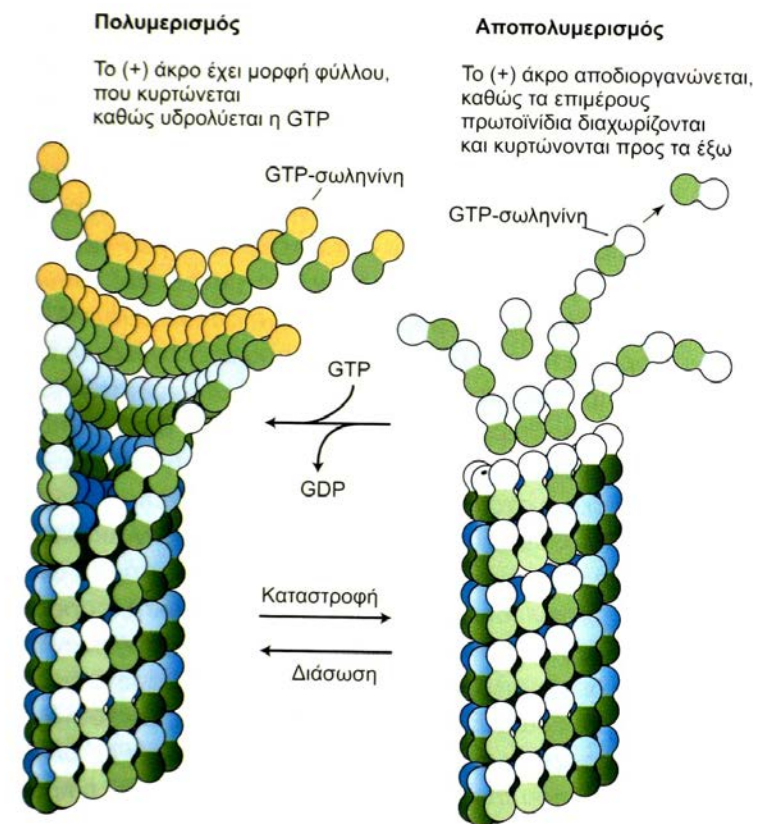
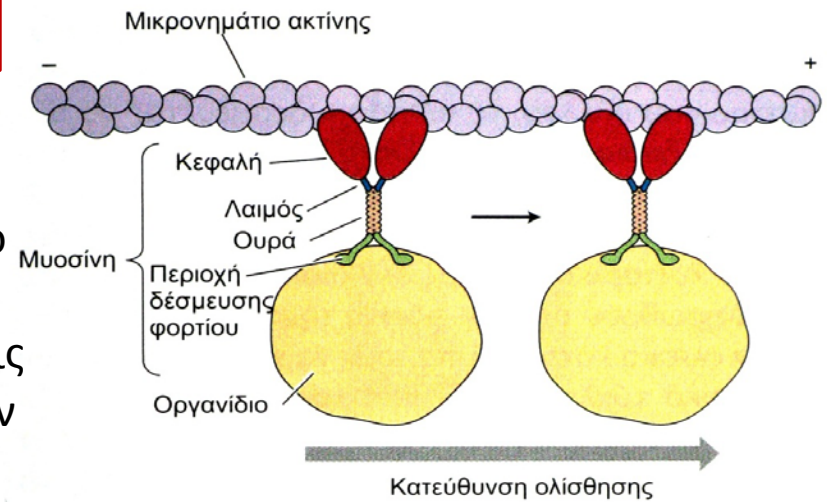
<https://en.wikipedia.org/wiki/Peroxisome#/media/File:Peroxisome.svg>

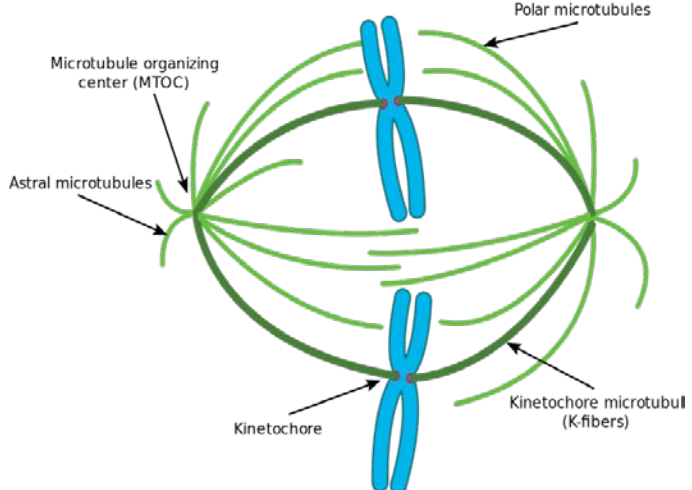
Κυτοσκελετός

Σε όλα τα ευκαρυωτικά κύτταρα απαντώνται επιμήκεις, ινώδεις πρωτεϊνικές δομές, οι οποίες έχουν μία αποφασιστική συμμετοχή στο σχηματισμό και τη διατήρηση της κυτοπλασματικής δομής και συνολικά χαρακτηρίζονται ως κυτοσκελετός. Τέσσερις είναι οι ομάδες των κύριων ινιδίων που συμμετέχουν στον κυτοσκελετό:

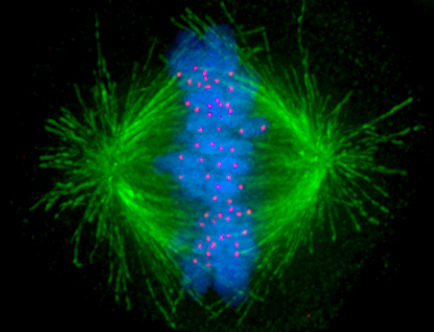
1. Μικροσωληνίσκοι με μία διάμετρο περίπου 25nm
2. Ινίδια ακτίνης με διάμετρο 6nm
3. Ενδιάμεσα ινίδια με διάμετρο 7-12nm
4. Μικρονημάτια με διάμετρο 3nm

Όλα τα ινίδια συνίστανται από πρωτεϊνικές υπομονάδες και μπορούν ιδιαίτερα κατά την αύξηση, κυτταροδιαίρεση και κυτταρική διαφοροποίηση να αποικοδομηθούν και να οικοδομηθούν εκ νέου. Από αυτά στα φυτικά κύτταρα έχει δειχθεί η παρουσία των **μικροσωληνίσκων** και των **ινιδίων ακτίνης**, που είναι υπεύθυνα και για ενδοκυττάρειες κινήσεις.

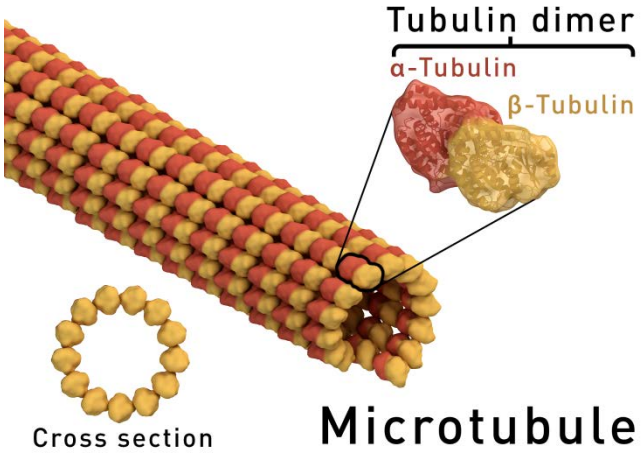




https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/d/dc/Spindle_apparatus.svg/1280px-Spindle_apparatus.svg.png



<https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/2/25/Kinetochore.jpg>

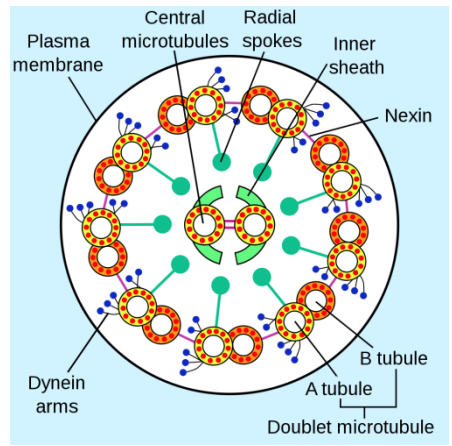


https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/0/06/Microtubule_structure.png

Οι **μικροσωληνίσκοι** είναι ινώδεις αδιακλάδωτοι σχηματισμοί με διάμετρο 200-270Å και η διάμετρος τους αποτελείται από 13 διμερείς υπομονάδες σφαιροπρωτεϊνών. Η δομική πρωτεΐνη των μικροσωληνίσκων είναι η α- και β-σωληνίνη (110-120 kD), για τη μεταφορά και την συσσωμάτωση της οποίας δραστηριοποιείται το λείο ενδοπλασματικό δίκτυο.

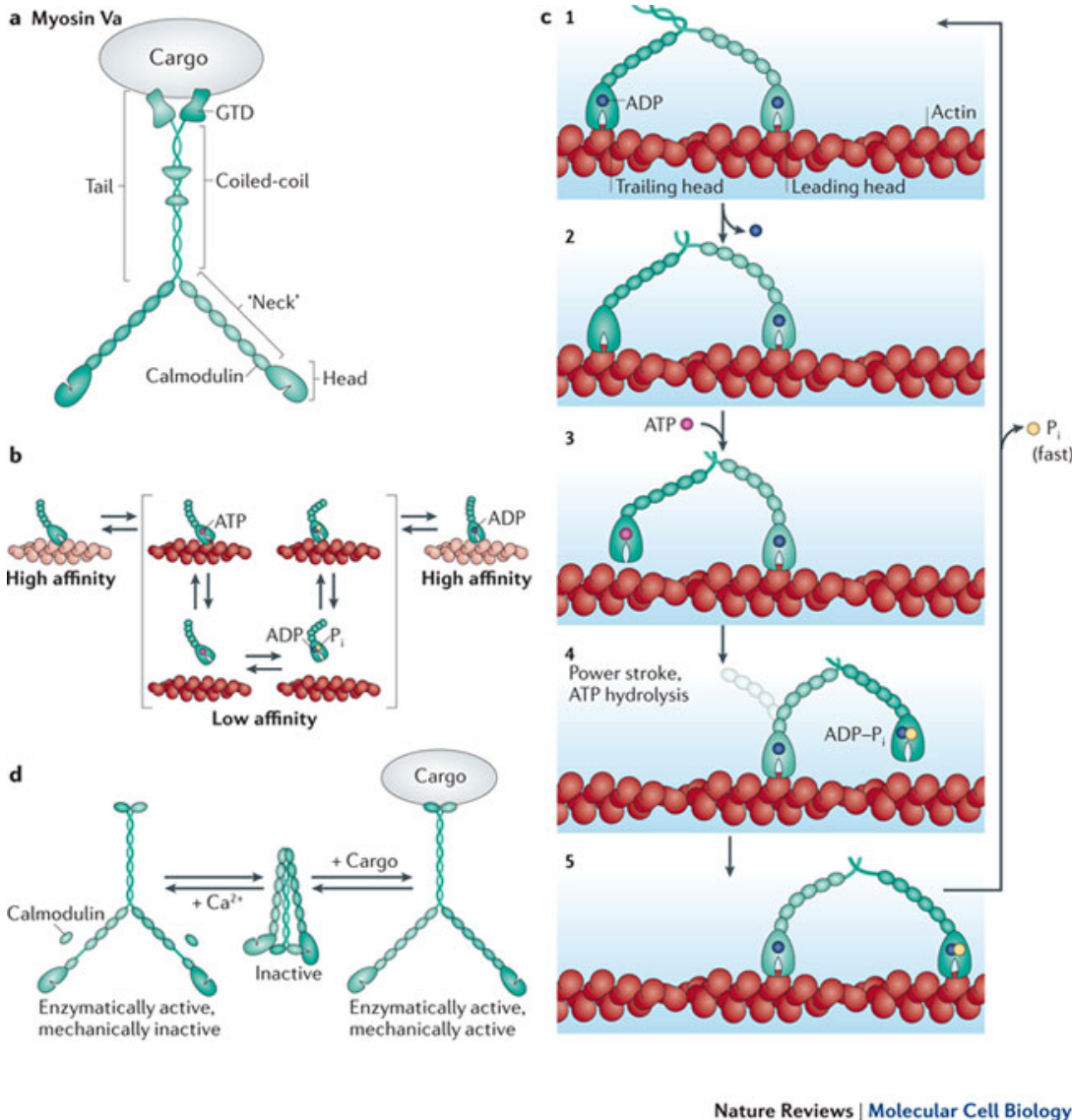
Οι μικροσωληνίσκοι είναι υπεύθυνοι για τις κινήσεις των μαστιγίων και των βλεφαρίδων και για τις κινήσεις των χρωμοσωμάτων στην πυρηνική άτρακτο. Επιπλέον λειτουργούν ως μεταφορικό σύστημα για το σχηματισμό του κυτταρικού τοιχώματος.

Τα μαστίγια αποτελούνται από 9 διπλούς μικροσωληνίσκους διατεταγμένους περιφερειακά και ένα ζεύγος κεντρικά που καθορίζει την κίνηση του μαστιγίου.



https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/b/b9/Eukaryotic_flagellum.svg/1024px-Eukaryotic_flagellum.svg.png

Κίνηση οργανιδίων που προκαλείται από τη μυοσίνη



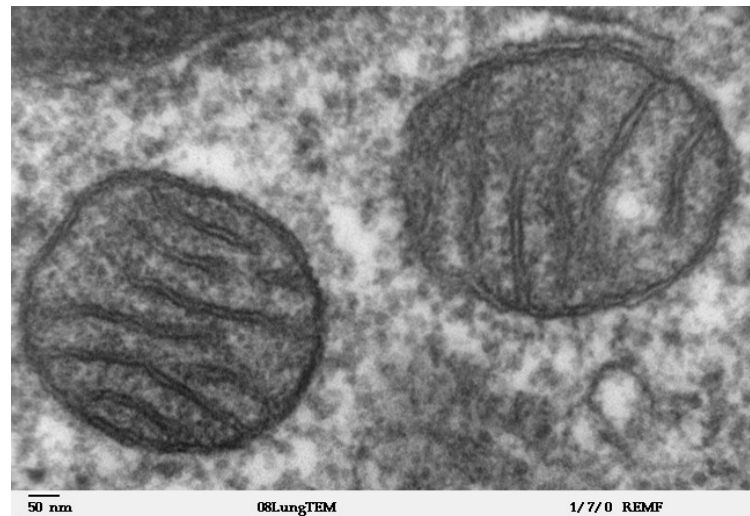
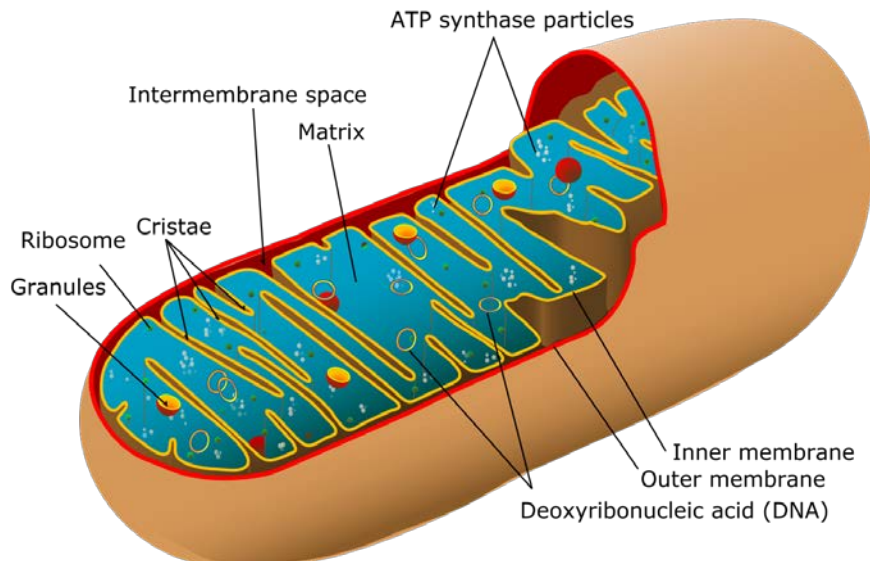
Στα φυτικά κύτταρα τα περισσότερα οργανίδια μετακινούνται με τη βοήθεια της μυοσίνης, μιας μοριακής μηχανής κίνησης. Η μυοσίνη μετακινείται προς το (+) άκρο του μικρονηματίου ακτίνης. Η μυοσίνη είναι ομοδιμερές με δύο κεφαλές και μία ουρά με δύο άκρα. Οι δύο κεφαλές έχουν δραστηριότητα ΑΤΡάσης και κινητήρια δραστηριότητα, ώστε μία μεταβολή στη διαμόρφωση της περιοχής του λαιμού, που προσαρτάται στην κεφαλή, να παράγει ένα «βηματισμό», μια προοδευτική κίνηση κατά μήκος του μικρονηματίου ακτίνης. Τα άκρα της ουράς προσδένονται στα οργανίδια μέσω των περιοχών φορτίου, αλλά δεν είναι γνωστό κατά πόσο οι περιοχές αυτές αλληλεπιδρούν απευθείας με τη μεμβράνη των οργανιδίων.

Κύρια Κυτταρικά Οργανίδια

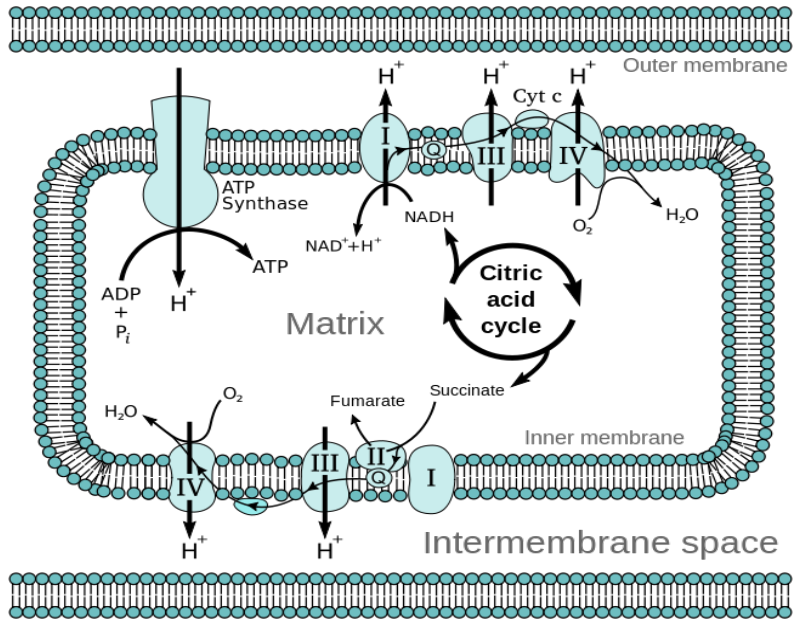
Τα κύρια κυτταρικά οργανίδια, τα οποία περιβάλλονται από διπλή μεμβράνη, είναι:

1. Τα μιτοχόνδρια
2. Τα πλαστίδια (χλωροπλάστες)
3. Ο πυρήνας

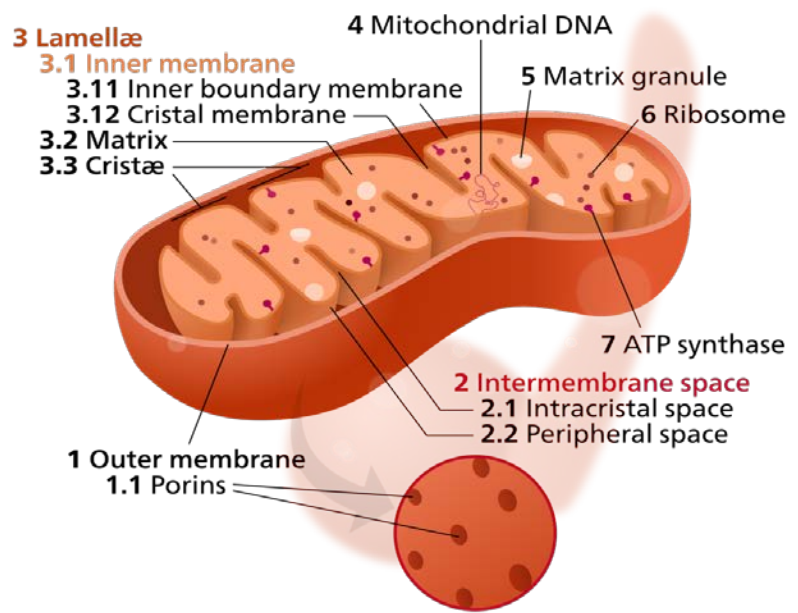
Τα **μιτοχόνδρια** είναι οργανίδια διαστάσεων $0,5 \times 5 \mu\text{m}$ και περιβάλλεται από μία εξωτερική και από μία εσωτερική μεμβράνη. Η πτύχωση της εσωτερικής μεμβράνης σχηματίζει ατελή διαφράγματα (cristae) και ακροδάκτυλα με αποτέλεσμα να αυξάνεται η συνολική επιφάνειά της. Οι λειτουργίες των μιτοχονδρίων είναι η αποικοδόμηση οργανικών οξέων, η αναπνευστική διαδικασία και η παραγωγή ενέργειας (ATP). Η εσωτερική μεμβράνη φέρει οξυσώματα, μορφολογικές υπομονάδες της αναπνευστικής δραστηριότητας, και αποθέσεις φωσφορικών αλάτων. Ο ενδιάμεσος χώρος μεταξύ των μεμβρανών ονομάζεται διαμεμβρανικό διάστημα, ενώ η εξωτερική μεμβράνη του μιτοχονδρίου είναι πορώδης με διάμετρο πόρων 28\AA .



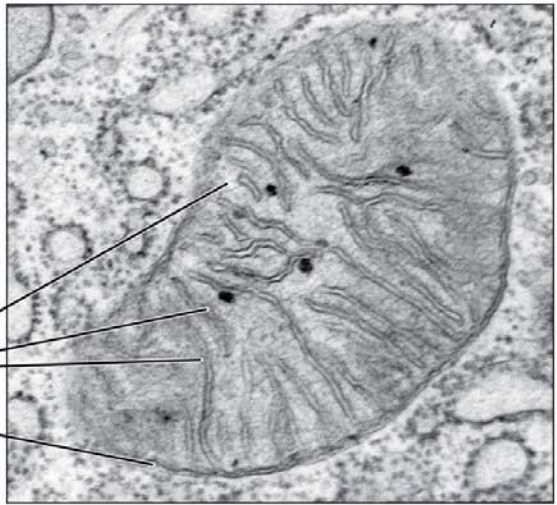
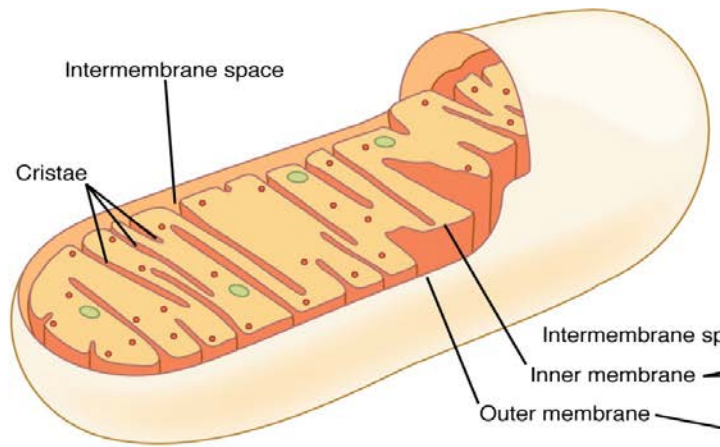
Στο μιτοχόνδριο λαμβάνουν χώρα οι περισσότερες οξειδωτικές αντιδράσεις του κυττάρου και σχηματίζεται το μεγαλύτερο μέρος του ATP.



https://en.wikipedia.org/wiki/Electron_transport_chain#/media/File:Mitochondrial_electron_transport_chain%E2%80%944.svg



https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/b/b5/Mitochondrion_mini.svg/2000px-Mitochondrion_mini.svg.png



https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/4/4f/0315_Mitochondrion_new.jpg

(b)

Η αναπνευστική διαδικασία στα μιτοχόνδρια

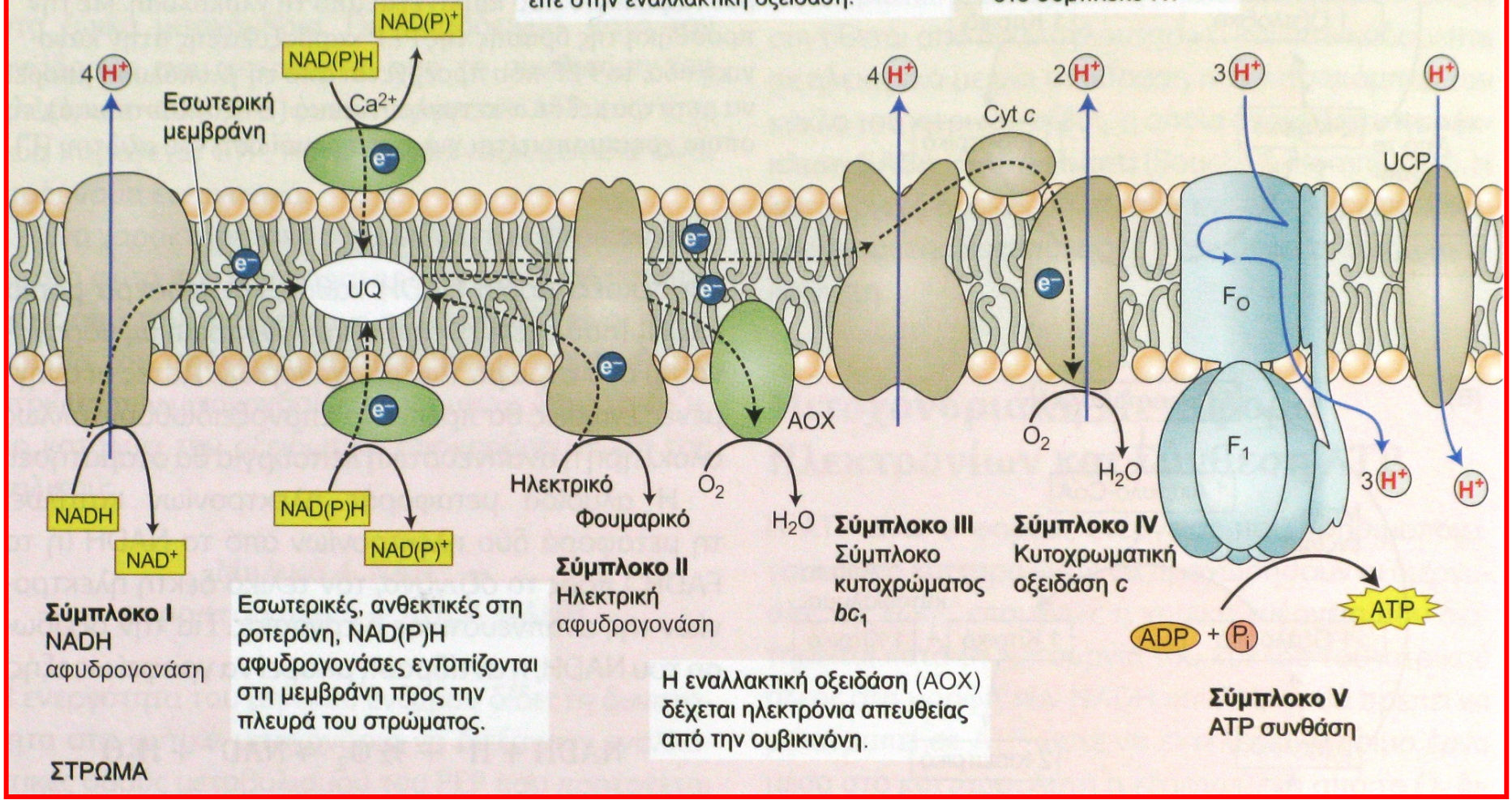
ΔΙΑΜΕΜΒΡΑΝΙΚΟΣ ΧΩΡΟΣ

Εξωτερικές, ανθεκτικές στη ροτερόνη, NAD(P)H αφυδρογονάσες μπορεί να δεχθούν ηλεκτρόνια απευθείας από το NADH ή το NADPH που παράγονται στο κυτοδιάλυμα.

Η δεξαμενή της ουβικινόνης (UQ) διαχέεται ελεύθερα μέσα στην εσωτερική μεμβράνη και χρησιμεύει στη μεταφορά ηλεκτρονίων από τις αφυδρογονάσες είτε στο σύμπλοκο III είτε στην εναλλακτική οξειδάση.

Το κυτόχρωμα c είναι μια περιφερειακή πρωτεΐνη που μεταφέρει ηλεκτρόνια από το σύμπλοκο III στο σύμπλοκο IV.

Η πρωτεΐνη αποσύζευξης (UCP) μεταφέρει H⁺ απευθείας διά μέσου της μεμβράνης.



Σύμπλοκο I
NADH
αφυδρογονάση

Εσωτερικές, ανθεκτικές στη ροτερόνη, NAD(P)H αφυδρογονάσες εντοπίζονται στη μεμβράνη προς την πλευρά του στρώματος.

Σύμπλοκο II
Ηλεκτρική
αφυδρογονάση

Η εναλλακτική οξειδάση (AOX) δέχεται ηλεκτρόνια απευθείας από την ουβικινόνη.

Σύμπλοκο III
Σύμπλοκο
κυτοχρώματος
bc₁

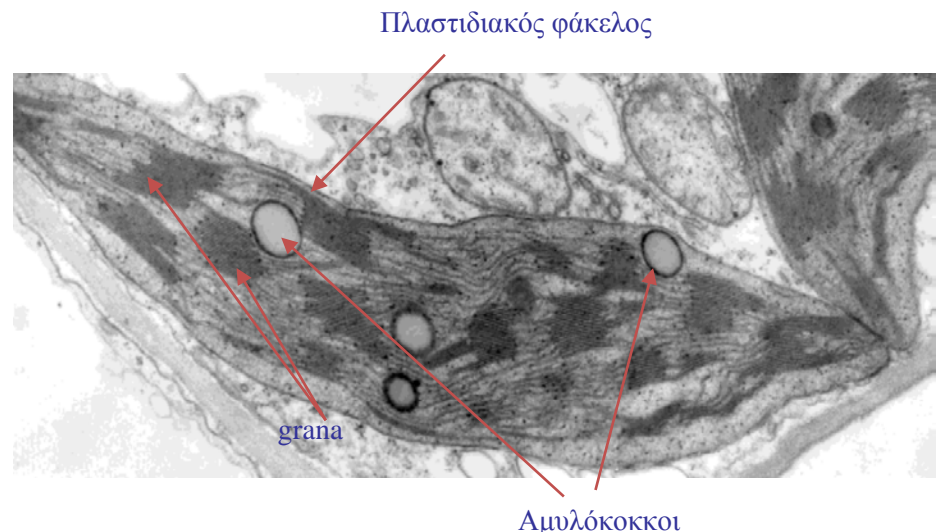
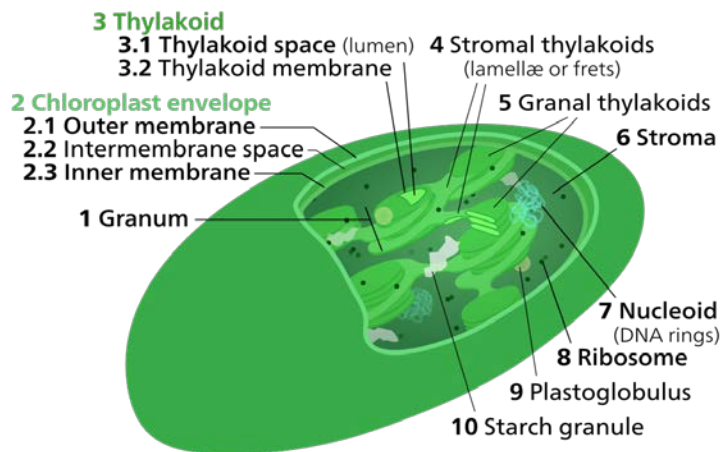
Σύμπλοκο IV
Κυτοχρωματική
οξειδάση c

Σύμπλοκο V
ATP συνθάση

ΣΤΡΩΜΑ

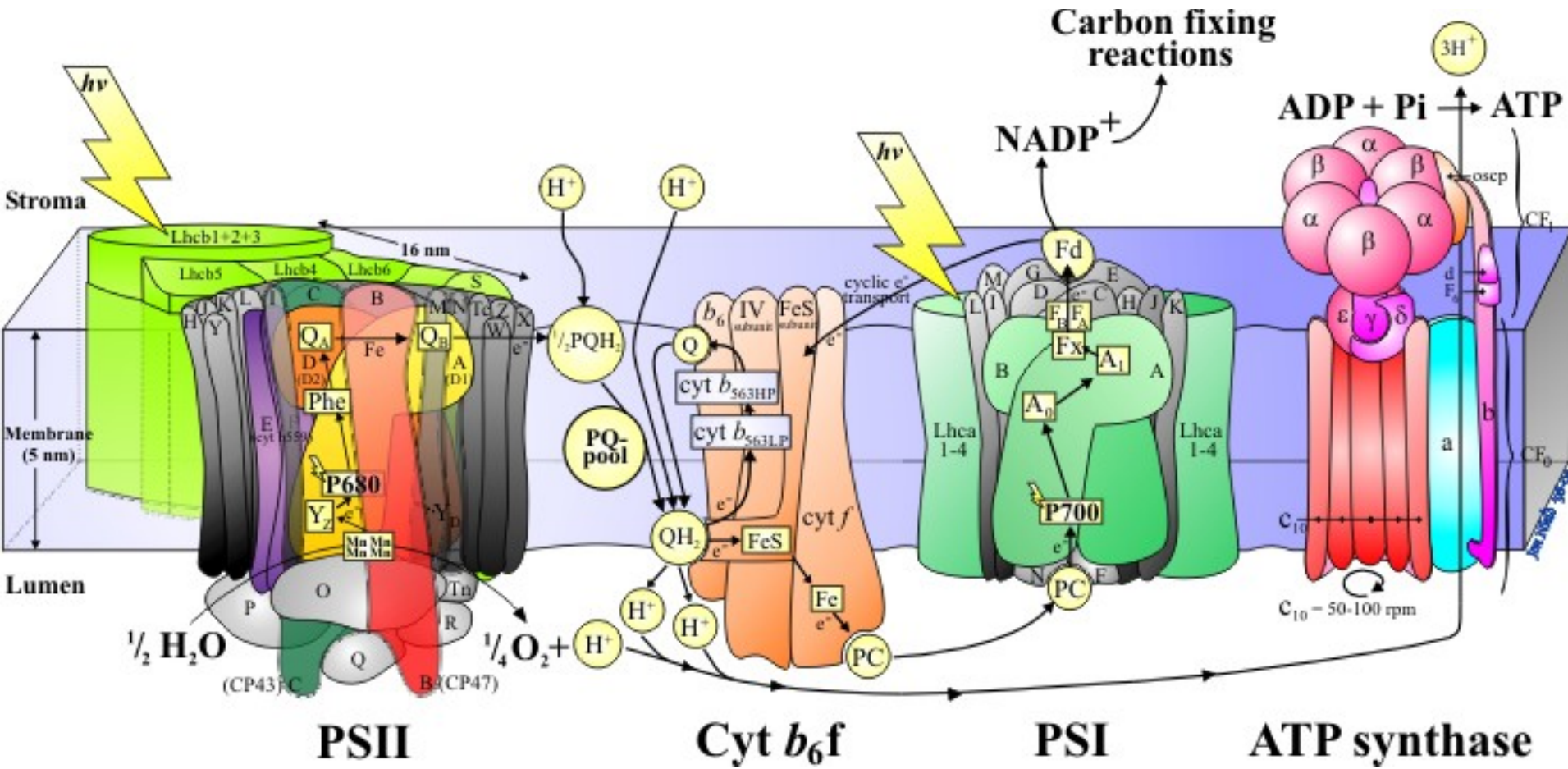
Χλωροπλάστες

Ο φωτοσυνθετικός μηχανισμός των φυτών εντοπίζεται μέσα σε ειδικά οργανίδια του κυττάρου, τους **χλωροπλάστες**. Ο χλωροπλάστης περιβάλλεται από μια διπλή μεμβράνη, τον πλαστιδιακό φάκελο. Το θεμελιώδες υλικό του πλαστιδίου ονομάζεται **στρώμα**. Τα περισσότερα ένζυμα, που καταλύουν τις σκοτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης βρίσκονται στο στρώμα, όπου υπάρχει αναπτυγμένο σύστημα μεμβρανών, που αποτελεί συνέχεια της εσωτερικής μεμβράνης του πλαστιδιακού φακέλου. Οι αναδιπλώσεις αυτές ονομάζονται **ελασμάτια** ή **lamellae**. Σε κανονικά διαστήματα, τα ελασμάτια διαπλατώνονται και δημιουργούν μεμβρανώδεις σάκους, τα **θυλακοειδή**, που περιέχουν ένα εσωτερικό χώρο, γνωστό ως **lumen** ή **μικροχώρο**. Τέλος, τα θυλακοειδή οργανώνονται σε μεμβρανικές στοιβάδες οι οποίες καλούνται **grana**. Οι φωτοσυνθετικές μονάδες βρίσκονται στις μεμβράνες των θυλακοειδών και αποτελούνται από πρωτεΐνες και φωτοσυνθετικές χρωστικές (χλωροφύλλες και καροτενοειδή) οργανωμένες σε σύμπλοκα χρωστικών/πρωτεϊνών.



Λειτουργική Οργάνωση της Φωτοσυνθετικής Μονάδας

Δομική περιγραφή του φωτοσυνθετικού μηχανισμού. Η φωτοσυνθετική μονάδα αποτελείται από τρία κύρια σύμπλοκα χρωστικών/πρωτεϊνών [Φωτοσύστημα II και το σύμπλοκο συλλογής φωτός (PS II / LHC II), το σύμπλοκο του κυτοχρώματος $b_{6/f}$ (Cyt $b_{6/f}$) και το φωτοσύστημα I με το αντίστοιχο το σύμπλοκο συλλογής φωτός (PS I / LHC I)] και από το σύμπλοκο της ATPάσης]. Τα βέλη υποδηλώνουν την μη κυκλική και κυκλική ροή ηλεκτρονίων και πρωτονίων κατά την φωτοσυνθετική διαδικασία.

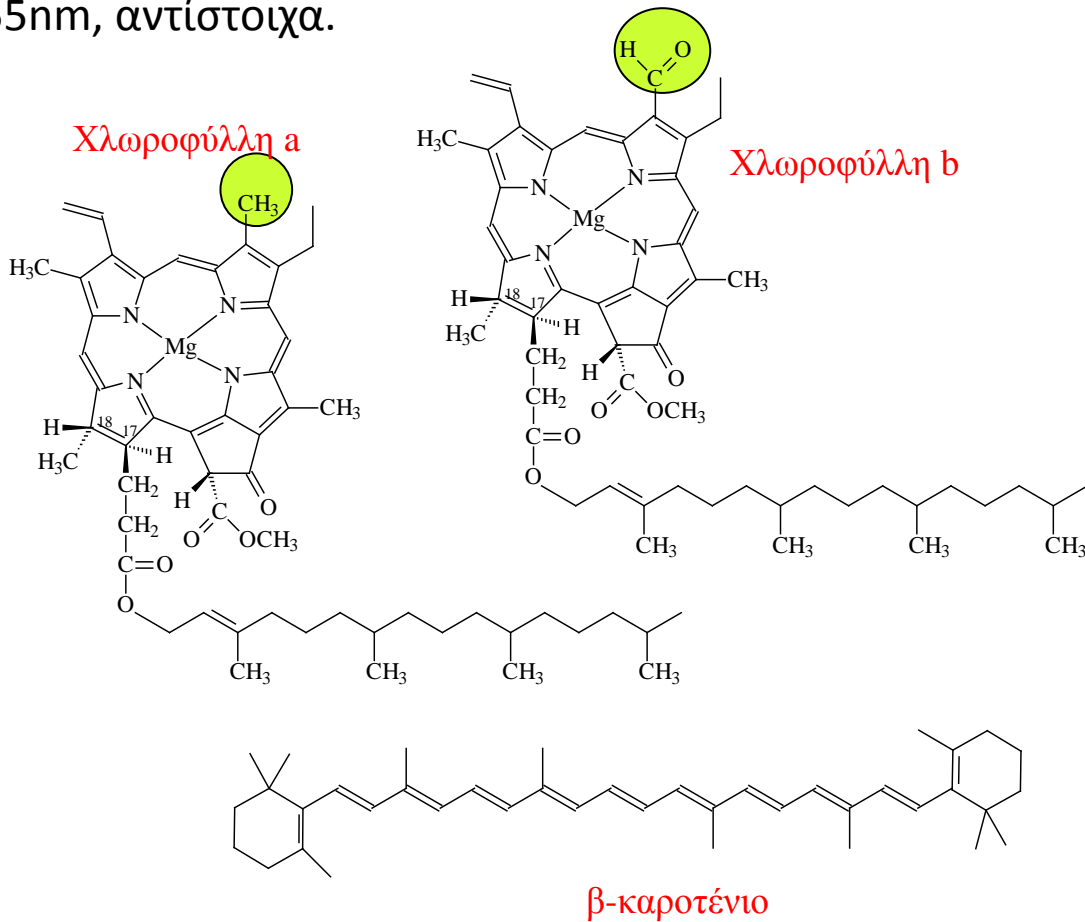


Dr. Jon Nield, Wolfson Laboratories, Department of Biological Sciences, Imperial College London, 2003.

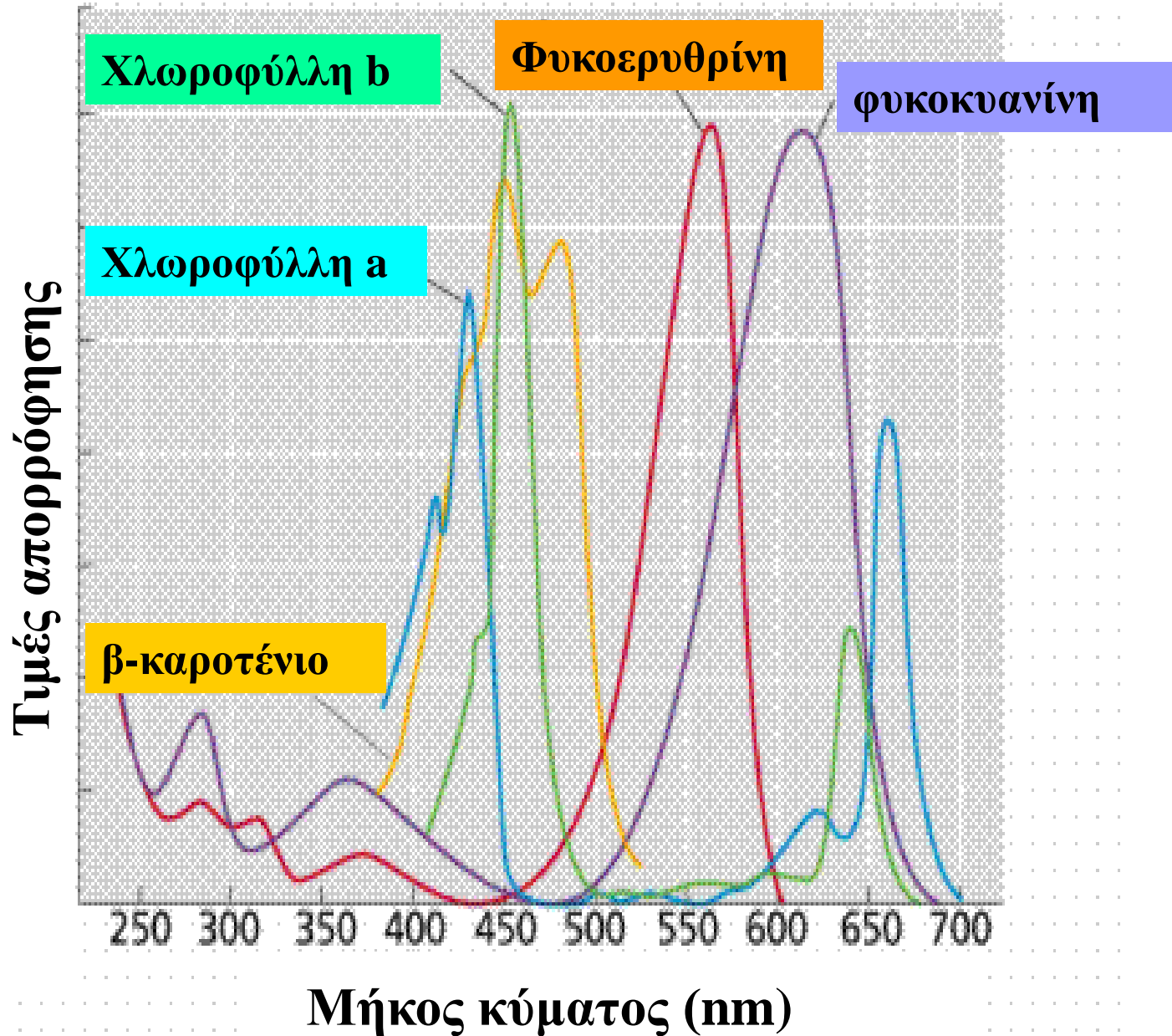
Φωτοσυνθετικές χρωστικές

Όλοι οι φωτοσυνθετικοί οργανισμοί περιέχουν οργανικές ενώσεις, τις χρωστικές, οι οποίες έχουν την ικανότητα να απορροφούν την ορατή ακτινοβολία. Οι δυο κύριες κατηγορίες φωτοσυνθετικών χρωστικών, που συναντώνται στα ανώτερα φυτά είναι οι χλωροφύλλες και τα καροτενοειδή. Οι χλωροφύλλες (**χλωροφύλλη a** και **b**) είναι οι χρωστικές, οι οποίες δίνουν στα φυτά το χαρακτηριστικό πράσινο χρώμα. Η χλωροφύλλη a είναι πράσινη ενώ η χλωροφύλλη b είναι κίτρινο-πράσινη. Τα μέγιστα απορρόφησης της χλωροφύλλης a και της χλωροφύλλης b σε ακετόνη είναι 663/430nm και 645/455nm, αντίστοιχα.

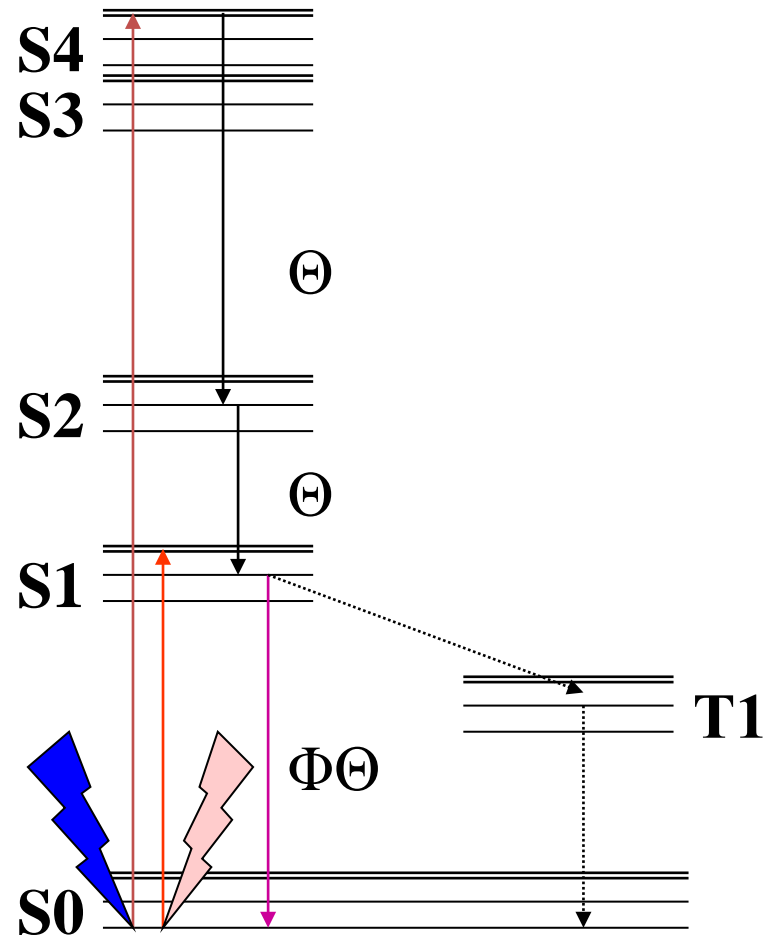
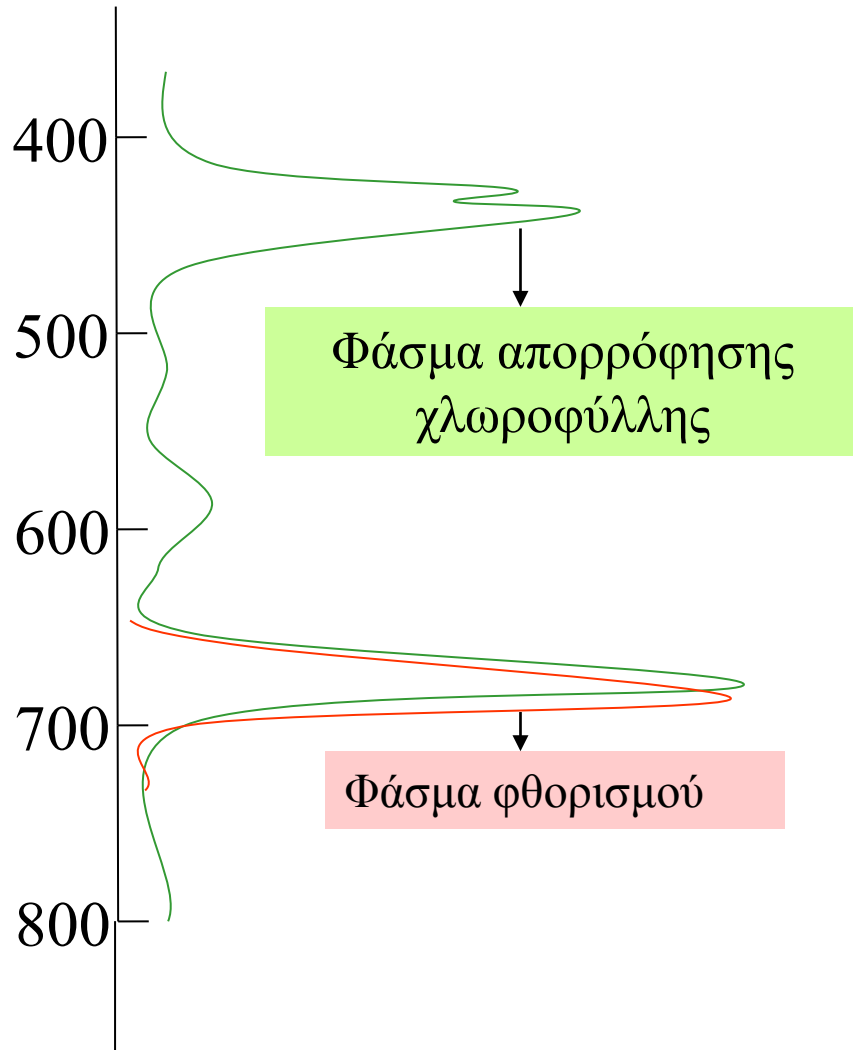
Τα καροτενοειδή είναι κίτρινες και πορτοκαλί χρωστικές οι οποίες βρίσκονται σε όλα τα φωτοσυνθετικά κύτταρα. Τα καροτενοειδή περιέχουν συζυγιακά συστήματα διπλών δεσμών. Είναι συνήθως είτε υδρογονάνθρακες (**καροτένια**) ή οξυγονωμένοι υδρογονάνθρακες (**ξανθοφύλλες**), οι οποίοι περιέχουν αλυσίδες 40 ατόμων άνθρακα



Φάσματα Απορρόφησης των Φωτοσυνθετικών Χρωστικών



Η Φωτονιακή Απορρόφηση και Διέγερση των Φωτοσυνθετικών Χρωστικών



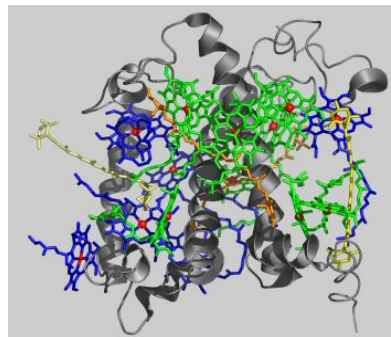
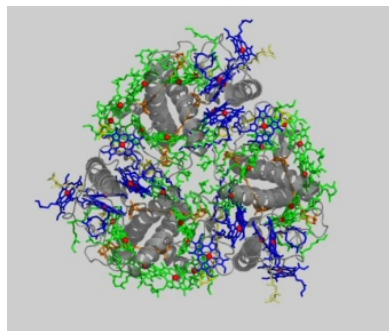
Διάγραμμα ενεργειακών επιπέδων των χλωροφυλλών και σχέση του φάσματος απορρόφησης των χρωστικών με τα ενεργειακά επίπεδα (S0, S1, S2, S3 & S4). Θ: η απελευθέρωση της ενέργειας γίνεται υπό την μορφή θερμότητας, ΦΘ: η απελευθέρωση της ενέργειας κατά την αποδιέγερση S1→S0 γίνεται υπό την μορφή φθορισμού.

Η διαδικασία της φωτοσύνθεσης αρχίζει ουσιαστικά με την απορρόφηση φωτονιακής ενέργειας, κατά την οποία ένα ηλεκτρόνιο της χρωστικής, που δέχθηκε το φωτόνιο, παίρνει την επιπλέον ενέργεια και μεταφέρεται σε άλλη ηλεκτρονιακή στοιβάδα, η οποία βρίσκεται σε μεγαλύτερη απόσταση από τον πυρήνα (πρόκειται για την γρηγορότερη αντίδραση στην φωτοσυνθετική διαδικασία: 10^{-15}s).

Αυτό σημαίνει ότι το μόριο από την ενεργειακά βασική του κατάσταση (S_0) μεταβαίνει σε μία διεγερμένη κατάσταση (S_1). Η χημική δομή του μορίου και ιδιαίτερα ο αριθμός των π-ηλεκτρονίων, που εκφράζεται με την εναλλαγή απλών και διπλών δεσμών, καθορίζουν την ποιότητα των φωτονίων, που μπορούν να διεγείρουν το μόριο, ώστε να φτάσει σε συγκεκριμένο ενεργειακό επίπεδο. Όσο περισσότερα π-ηλεκτρόνια έχει η χρωστική, τόσο λιγότερη φωτονιακή ενέργεια χρειάζεται για να μεταφερθεί κάποιο ηλεκτρόνιο της χρωστικής σε παραπάνω ενεργειακή στοιβάδα και ως εκ τούτου να διεγερθεί ενεργειακά η χρωστική. Οι φωτοσυνθετικές χρωστικές (χλωροφύλλες και καροτενοειδή), που επιλέχθηκαν από την φύση για την δέσμευση της φωτονιακής ενέργειας, είναι πλούσιες σε π-ηλεκτρόνια και ως εκ τούτου χρειάζονται σχετικά μικρή φωτονιακή ενέργεια για να διεγερθούν.

Το φάσμα απορρόφησης υποδηλώνει την ποιότητα των φωτονίων, που μπορούν να διεγείρουν το εν λόγω μόριο. Ξεκινώντας την παρατήρηση από τα μεγάλα μήκη κύματος (χαμηλής ενέργειας) προς τα μικρά (υψηλής ενέργειας), το πρώτο μέγιστο καθορίζει το μήκος κύματος της ακτινοβολίας, που απαιτείται για να μεταφέρει το μόριο στην S_1 κατάσταση. Το δεύτερο μέγιστο καθορίζει την απαιτούμενη ακτινοβολία για τη διέγερση του μορίου στην S_2 κατάσταση, κ.ο.κ. Τα μέγιστα του φάσματος απορρόφησης των χρωστικών *in vivo* είναι μετατοπισμένα προς τα μεγαλύτερα μήκη κύματος λόγω του ότι όλες οι φωτοσυνθετικές χρωστικές *in vivo* είναι συνδεδεμένες με πρωτεΐνες.

Τρόποι μεταφοράς ενέργειας στο σύμπλοκο συλλογής φωτός



Το μεγαλύτερο μέρος της ακτινοβολίας, που χρησιμοποιείται στη φωτοσυνθετική διαδικασία, απορροφάται από τις χρωστικές (χλωροφύλλες και καροτενοειδή) του LHC II.

Η απορροφηθείσα από τις φωτοσυνθετικές χρωστικές ενέργεια δεν απελευθερώνεται αλλά μεταφέρεται σε γειτονικά μόρια χρωστικών. Επομένως, η διέγερση μεταφέρεται από μόριο σε μόριο χωρίς καμία επίπτωση στη χημική δομή των μορίων, μέχρι να φτάσει στα κέντρα αντίδρασης των φωτοσυστημάτων. Η μεταφορά ενέργειας στο σύμπλοκο συλλογής φωτός μπορεί να ακολουθήσει τους εξής δρόμους:

➤ *Μεταφορά ενέργειας μέσω ιδιοσυχνότητας.* Μπορεί να γίνει μεταξύ δύο γειτονικών μορίων χλωροφύλλης με το ίδιο S1 επίπεδο. Η ενέργεια, που ελευθερώνεται κατά την αποδιέγερση του ενός μορίου, διεγείρει το άλλο. Η διαδικασία είναι αμφίδρομη.

➤ *Ενεργειακή παγίδα.* Ένα μόριο χρωστικής από το LHC II με μεγαλύτερο S1 επίπεδο κατά την αποδιέγερση του μεταφέρει την διέγερση σε γειτονικό μόριο με χαμηλότερο S1 επίπεδο.

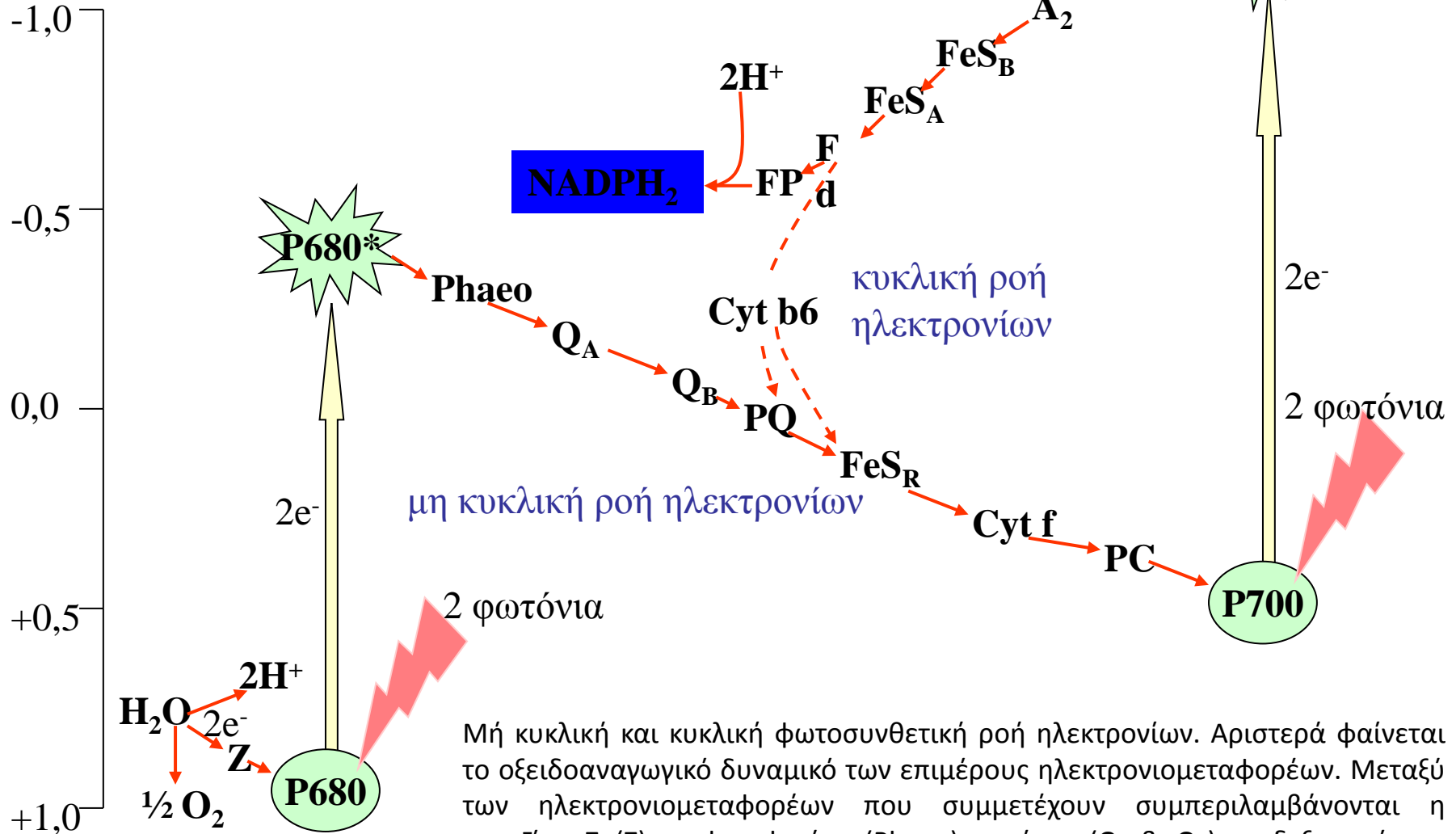
➤ Δύο μόρια που βρίσκονται σε T1 ενεργειακό επίπεδο συνεισφέρουν την ενέργεια τους για τη διέγερση ενός γειτονικού μορίου στην S1 κατάσταση.

➤ Ένα μόριο, που βρίσκεται σε T1 ενεργειακό επίπεδο με την προσθήκη επιπλέον ενέργειας (θερμική ενέργεια), μπορεί να διεγείρει γειτονικό μόριο στην S1 κατάσταση.

Οι δύο πρώτες περιπτώσεις είναι οι πιο συχνόι τρόποι μεταφοράς ενέργειας από χρωστική σε χρωστική μέσα στο LHC II, ενώ οι δύο τελευταίες είναι πολύ σπάνιες.

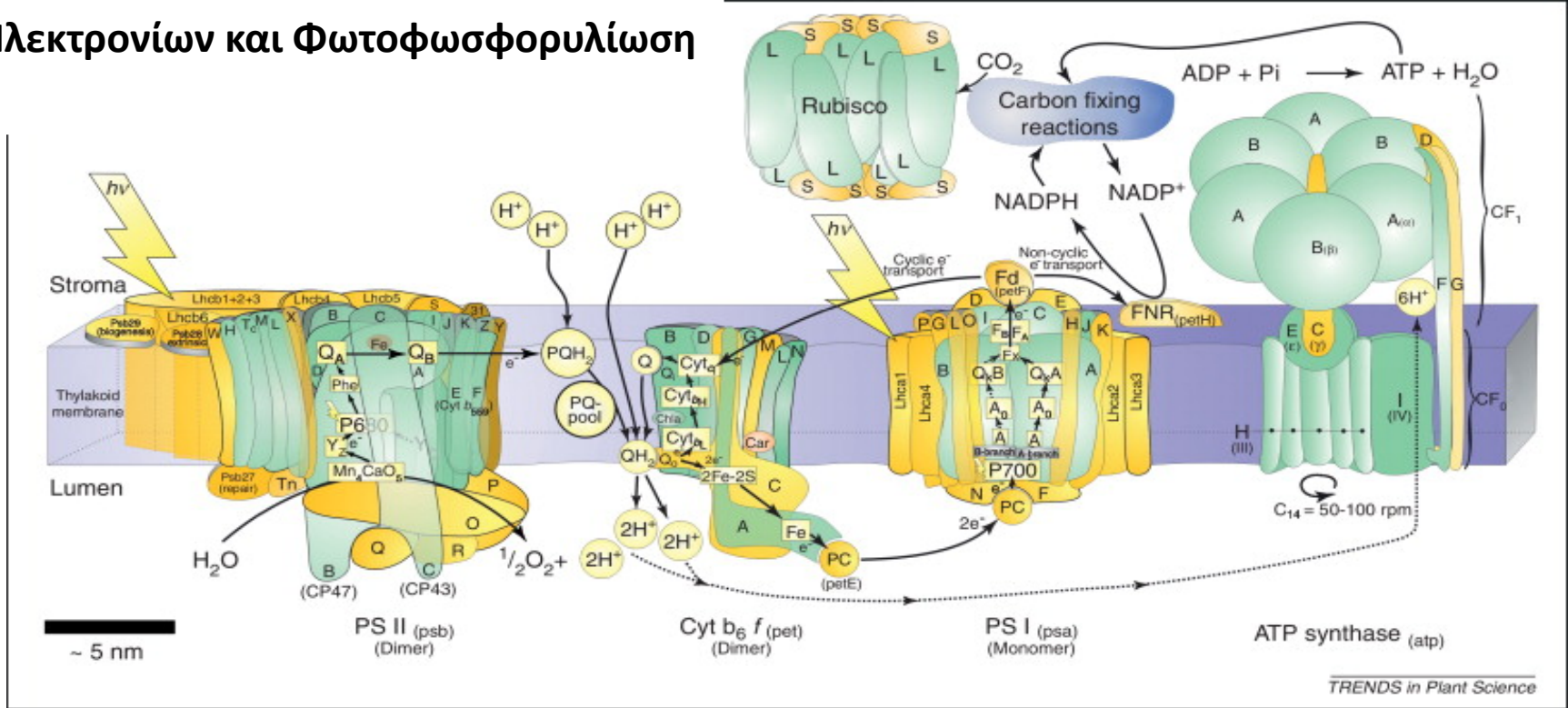
Φωτοσυνθετική Ροή Ηλεκτρονίων

Εό [volt]



Μή κυκλική και κυκλική φωτοσυνθετική ροή ηλεκτρονίων. Αριστερά φαίνεται το οξειδοαναγωγικό δυναμικό των επιμέρους ηλεκτρονιομεταφορέων. Μεταξύ των ηλεκτρονιομεταφορέων που συμμετέχουν συμπεριλαμβάνονται η τυροζίνη Z (Z), η φαιοφυτίνη (Phaeo), κινόνες (Q_A & Q_B), η δεξαμενή της πλαστοκινόνης (PQ), κυτοχρώματα b6 (Cytb6) και f (Cytf), κέντρα Fe-S της πρωτεΐνης Rieske (FeS_R), η πλαστοκυανίνη (PC), η φερρεδοξίνη (Fd) και το ένζυμο-φλαβοπρωτεΐνη (FP). P680: Κέντρο αντίδρασης του φωτοσυστήματος II, P700: Κέντρο αντίδρασης του φωτοσυστήματος I.

Ροή Ηλεκτρονίων και Φωτοφωσφορυλίωση



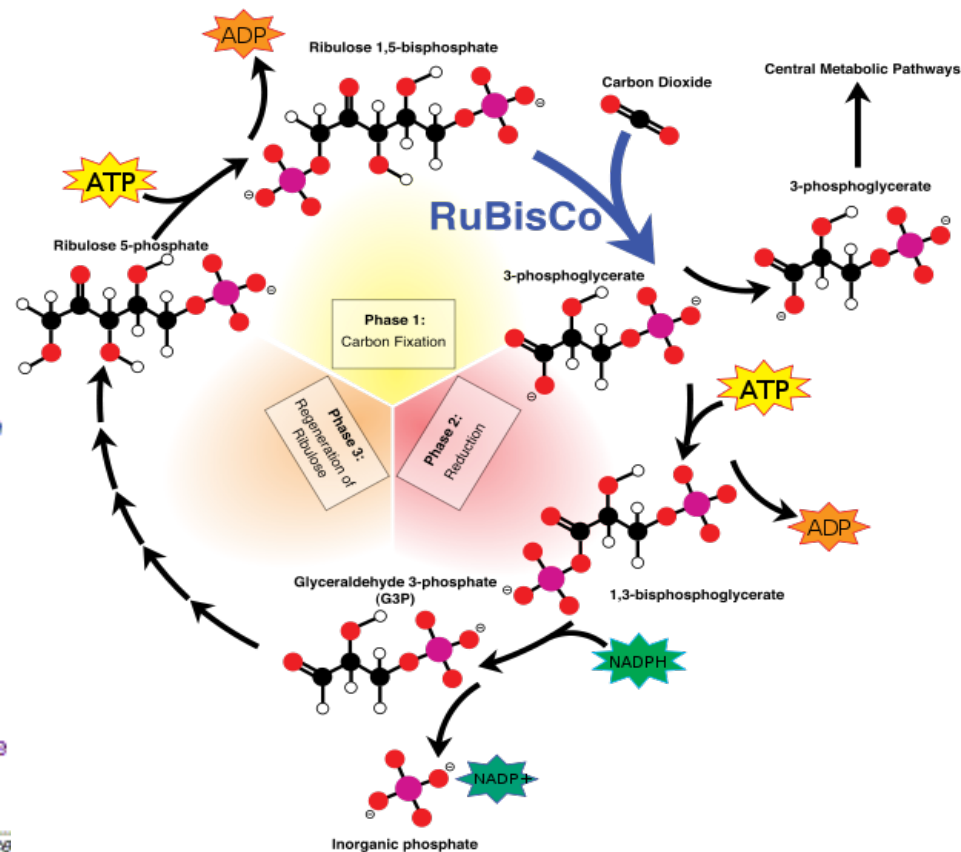
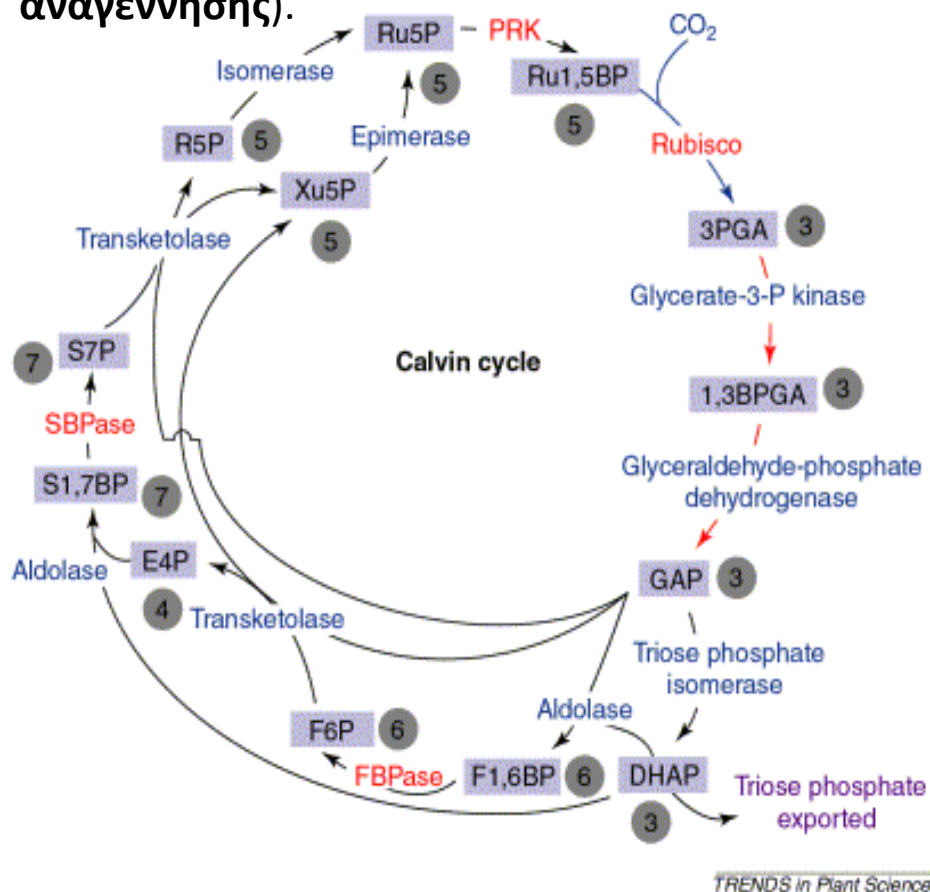
<http://www.cell.com/cms/attachment/1088337/8035089/gr1.jpg>

Κατά τη διάρκεια της φωτοσυνθετικής μεταφοράς των ηλεκτρονίων μεταφέρονται H^+ από το στρώμα στο μικροχώρο και ως εκ τούτου δημιουργείται μια διαβάθμιση πρωτονίων μεταξύ των δύο πλευρών της μεμβράνης των θυλακοειδών (στρώματος και μικροχώρου).

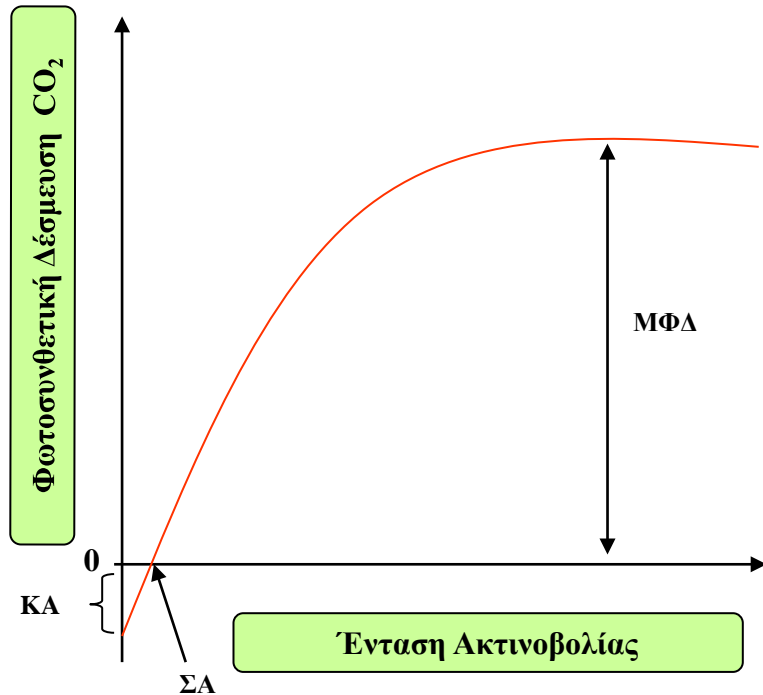
Η δύναμη κίνησης πρωτονίων (pmf), που δημιουργείται από τη διαβάθμιση των πρωτονίων ορίζεται από τον παράγοντα του δυναμικού της μεμβράνης ($\Delta\psi$) και τη διαβάθμιση της συγκέντρωσης των H^+ (ΔpH). Η σύνθεση του ATP από ADP, Pi και πρωτόνια καταλύεται από ένα πρωτεϊνικό σύμπλοκο, που είναι γνωστό ως ATP-συνθάση ή ATP-άση. Όταν η παραγωγή ATP γίνεται από τη διαβάθμιση πρωτονίων που προκύπτει από τη μη-κυκλική ροή ηλεκτρονίων τότε μιλάμε για **μη-κυκλική φωτοφωσφορυλίωση**, ενώ αντίστοιχα όταν προκύπτει από την κυκλική ροή ηλεκτρονίων τότε μιλάμε για **κυκλική φωτοφωσφορυλίωση**.

Κύκλος του Calvin (Σκοτεινές Αντιδράσεις)

Η παραγωγή ATP και NADPH από τις φωτεινές αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης επενδύονται στον κύκλο του Calvin για την μετατροπή του ανόργανου άνθρακα σε οργανική ύλη. Η καρβοξυλίωση τριών μορίων 1,5-διφωσφορικής ριβουλόζης παράγει έξι μόρια 3-φωσφογλυκερικού οξέος (**φάση καρβοξυλίωσης**). Μετά τη φωσφορυλίωση της καρβοξυλικής ομάδας, το 1,3-διφωσφογλυκερικό οξύ ανάγεται σε έξι μόρια 3-φωσφογλυκεραλδεΐδης (**φάση αναγωγής**). Από το σύνολο των έξι μορίων 3-φωσφογλυκεραλδεΐδης, το ένα αντιπροσωπεύει την καθαρή αφομοίωση τριών μορίων CO₂, ενώ τα άλλα πέντε αναγεννούν τα τρία αρχικά μόρια της 1,5-διφωσφορικής ριβουλόζης (**φάση αναγέννησης**).



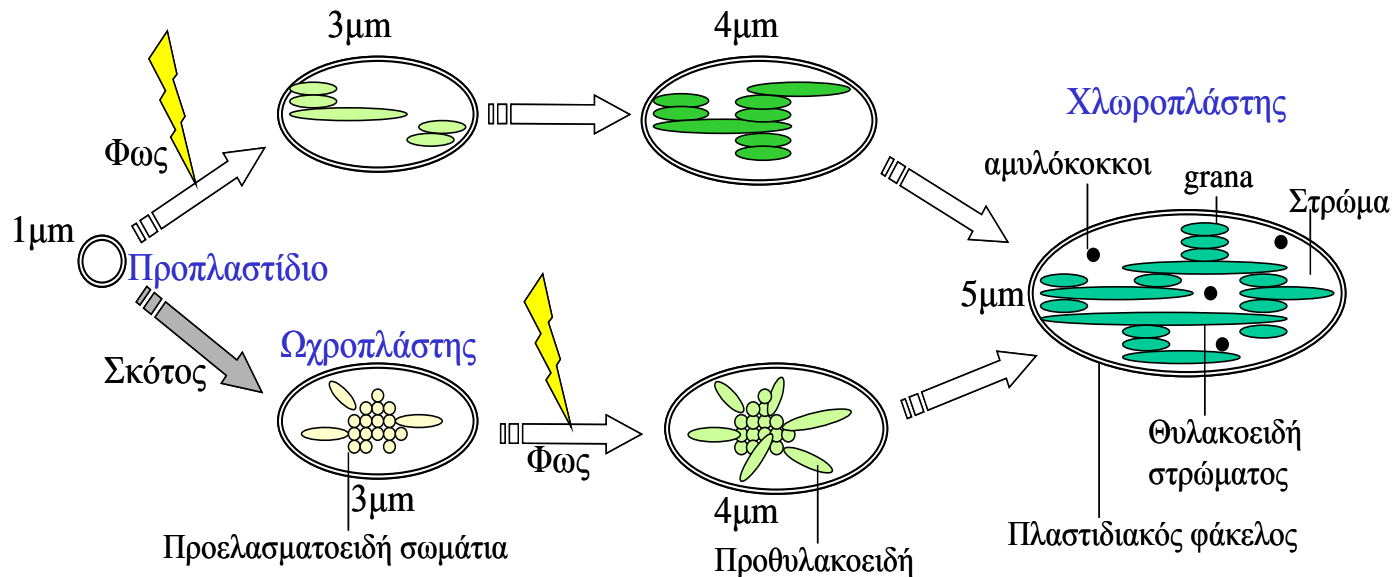
Πολαρογραφική Καταγραφή της Φωτοσυνθετικής Δραστηριότητας



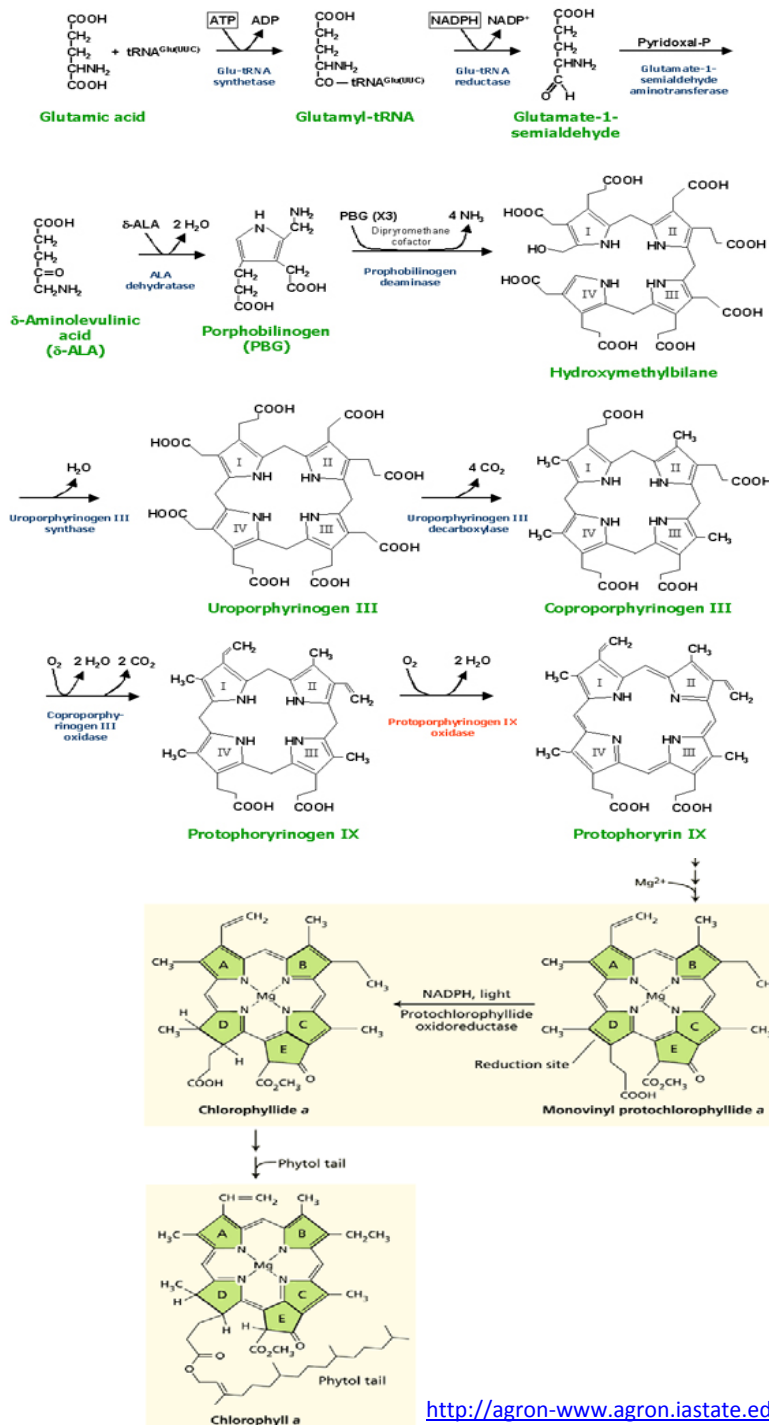
Η δραστηριότητα του φωτοσυνθετικού μηχανισμού (συντονισμένη λειτουργία φωτεινών και σκοτεινών αντιδράσεων) μπορεί να καταγραφεί ως δέσμευση CO₂ ή ως απελευθέρωση O₂, συναρτήσει της έντασης φωτισμού. Η καμπύλη που προκύπτει, ονομάζεται **καμπύλη της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας**. Σε απόλυτο σκοτάδι η τιμή απελευθέρωσης O₂ είναι αρνητική και υποδηλώνει την κυτταρική αναπνοή όπου, σε αντίθεση με την φωτοσύνθεση, έχουμε δέσμευση O₂ και ελευθέρωση CO₂. Με τη σταδιακή αύξηση της έντασης φωτισμού, η παραγωγή οξυγόνου μηδενίζεται, λόγω της ισορροπίας μεταξύ φωτοσυνθετικής δραστηριότητας και κυτταρικής αναπνοής. Το σημείο αυτό ονομάζεται **σημείο αντιστάθμισης**. Το πρώτο τμήμα της καμπύλης της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας είναι γραμμικό και εξαρτάται άμεσα από την ένταση φωτισμού, ενώ μετά από κάποιο σημείο, περαιτέρω αύξηση της φωτονιακής έντασης δεν επιφέρει αλλαγές στη φωτοσυνθετική δραστηριότητα (**μέγιστη φωτοσυνθετική δραστηριότητα**). Περιοριστικός παράγοντας αυτής της φάσης παύει να είναι η ηλιακή ακτινοβολία και γίνεται η συγκέντρωση του CO₂.

Φωτοανάπτυξη του Φωτοσυνθετικού Μηχανισμού

Τα αγγειόσπερμα, σε αντίθεση με τα γυμνόσπερμα αλλά και τα φύκη, αναπτύσσουν φωτοσυνθετικό μηχανισμό και κατ'επέκταση και ενεργό χλωροπλάστη μόνο κατά την έκθεση τους σε φως. Η ανάπτυξη τους στο σκοτάδι επιτρέπει τη δημιουργία πλαστιδίων με διπλό πλαστιδιακό φάκελο, όπως και οι χλωροπλάστες, ενώ η κύρια δομική διαφοροποίηση τους από τους χλωροπλάστες είναι η παντελής έλλειψη θυλακοειδών και grana. Στην θέση τους υπάρχουν σχηματισμοί μεμβρανικών κυστιδίων (**προελασματοειδή σωμάτια**), που πλαισιώνονται από λίγο πιο επιμήκεις μεμβρανικούς σχηματισμούς τα **προθυλακοειδή**. Τα πλαστίδια αυτά είναι σαφώς μικρότερα των χλωροπλάστων, δεν φέρουν φωτοσυνθετικό μηχανισμό και ονομάζονται **ωχροπλάστες**. Η ανάπτυξη/μεταμόρφωση αυτών των πλαστιδίων σε ώριμους **χλωροπλάστες** έχει άμεση σχέση με την ανάπτυξη του φωτοσυνθετικού μηχανισμού και ελέγχεται απόλυτα από το φως. Το φως δίνει το έναυσμα αυτής της διαδικασίας που περιλαμβάνει ταυτόχρονα τη βιοσύνθεση των φωτοσυνθετικών χρωστικών και την πρωτεϊνοσύνθεση των απαραίτητων για τον φωτοσυνθετικό μηχανισμό πρωτεϊνών.



Η Βιοσύνθεση των Χλωροφυλλών



Ο σχηματισμός του φωτοσυνθετικού μηχανισμού προϋποθέτει την ταυτόχρονη βιοσύνθεση πρωτεϊνών αλλά και φωτοσυνθετικών χρωστικών (ιδιαίτερα χλωροφυλλών). Το βιοσυνθετικό μονοπάτι της χλωροφύλλης διακρίνεται σε επιμέρους τμήματα:

✓ Μετατροπή του γλουταμικού οξέως σε αμινολεβουλινικό οξύ, που αποτελεί το πρόδρομο μόριο για το σχηματισμό της τετραπυρρόλης.

✓ Ένωση δύο μορίων αμινολεβουλινικού οξέως για το σχηματισμό μίας πυρρόλης.

✓ Ένωση τεσσάρων πυρρολών και σχηματισμό της πρώτης τετραπυρρόλης (πρωτοπορφυρίνη IX).

✓ Είσοδο του κεντρικού ατόμου Mg²⁺ στην τετραπυρρόλη και ο σχηματισμός του πρωτοχλωροφυλλιδίου.

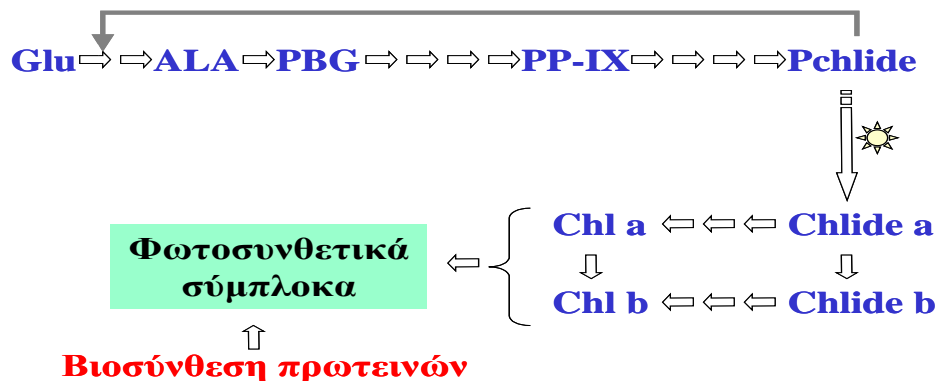
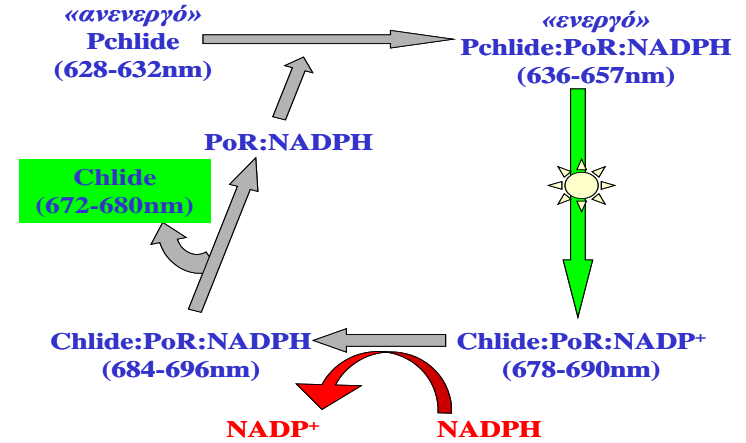
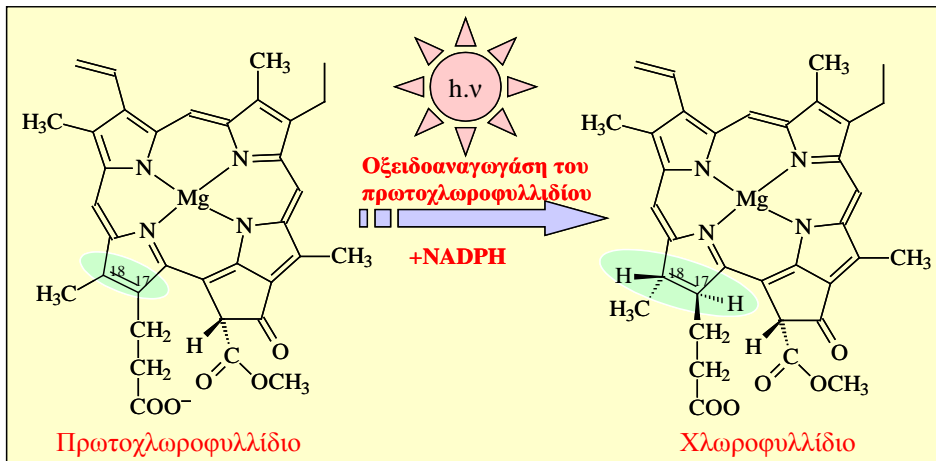
✓ Φωτομετατροπή που πρωτοχλωροφυλλιδίου σε χλωροφυλλίδιο.

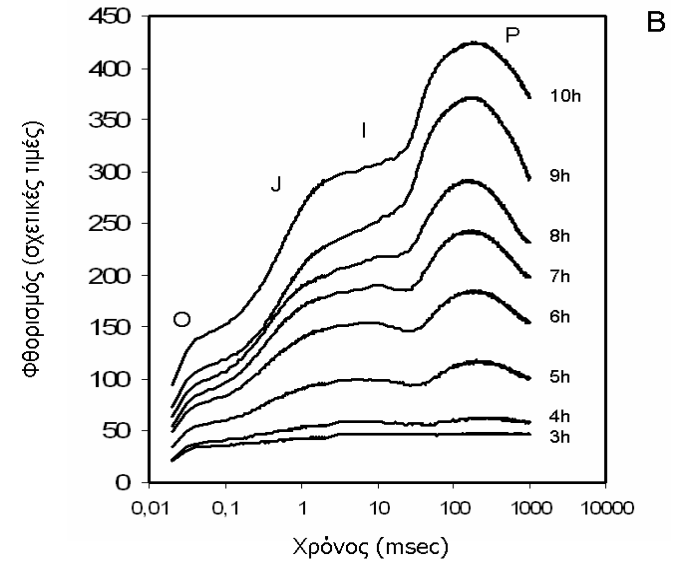
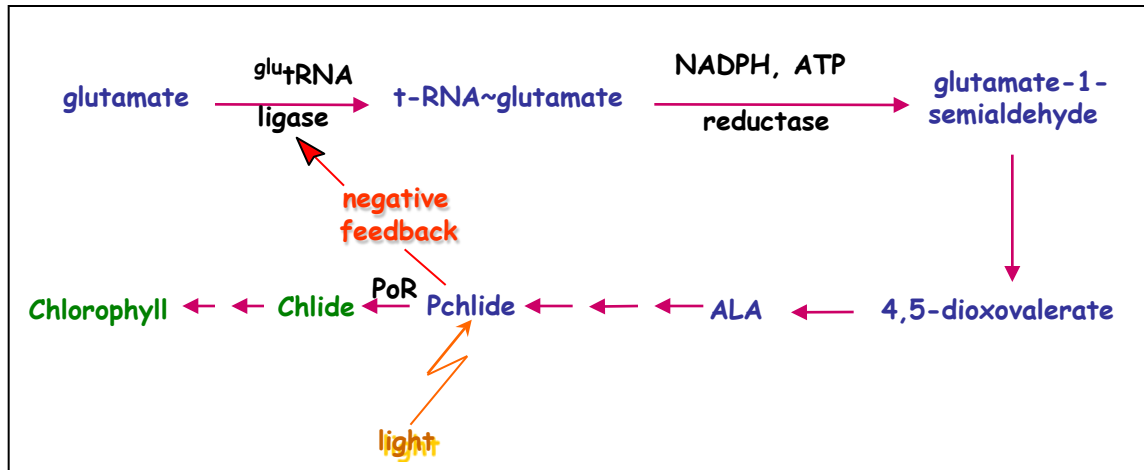
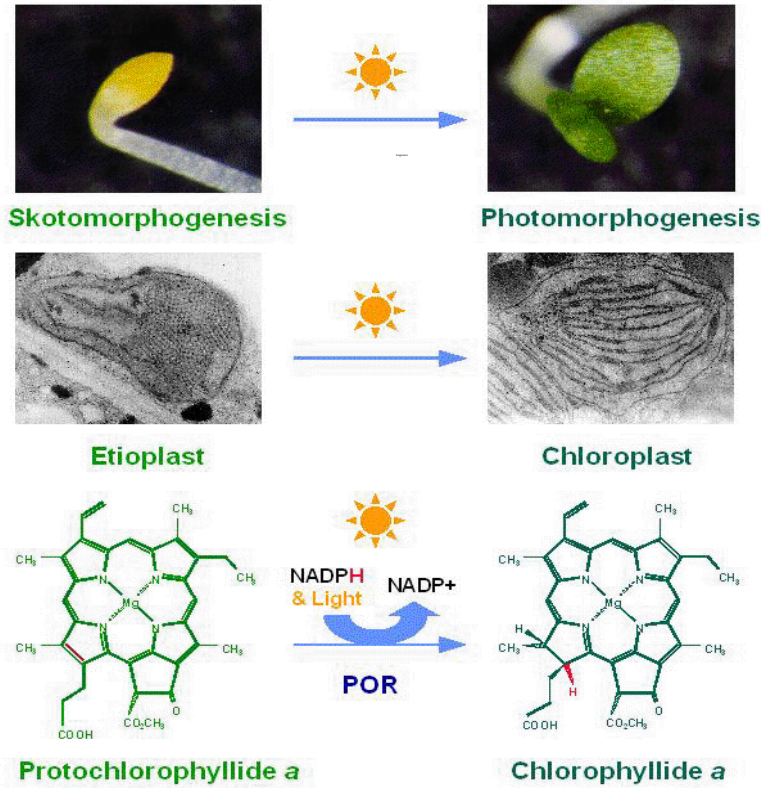
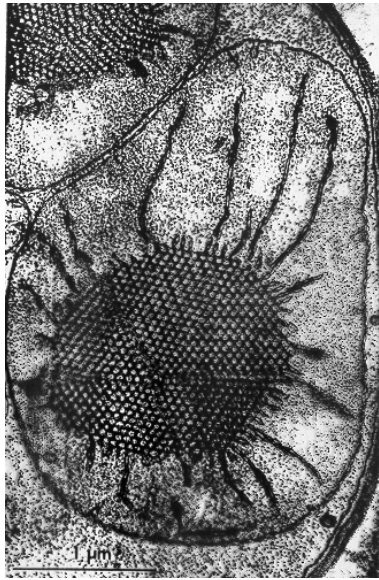
✓ Πρόσθεση της φυτόλης στον D πυρρολικό δακτύλιο και σχηματισμός της χλωροφύλλης a.

✓ Μετατροπή ενός μεθυλίου του B πυρρολικού δακτυλίου σε αλδεΰδη και σχηματισμός της χλωροφύλλης b.

Φωτοαναγωγή του πρωτοχλωροφυλλιδίου σε χλωροφυλλίδιο

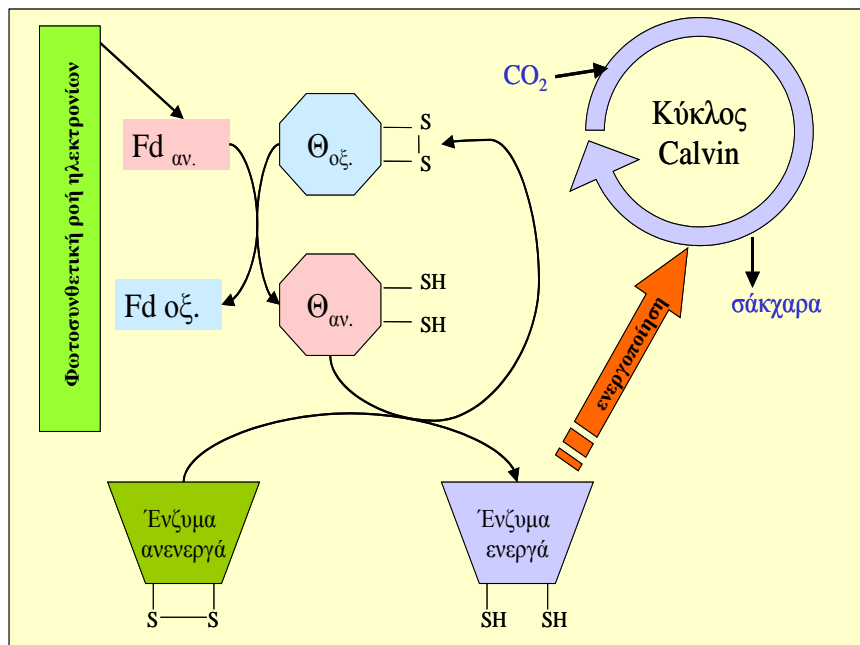
Η βιοσύνθεση των χλωροφυλλών στο σκοτάδι σταματά στο επίπεδο του πρωτοχλωροφυλλιδίου, που αποτελεί και τον φωτοϋποδοχέα για την έναρξη της βιοσύνθεσης χλωροφυλλών. Τα κοινά φωτοβιολογικά χαρακτηριστικά των δύο κύριων φωτοϋποδοχέων, του φυτοχρώματος για τη βιοσύνθεση των πρωτεϊνών και του πρωτοχλωροφυλλιδίου για την βιοσύνθεση των χλωροφυλλών (μέγιστο απορρόφησης για το φυτόχρωμα είναι 660nm και για το “ενεργό” πρωτοχλωροφυλλίδιο 650nm), διασφαλίζει την ταυτόχρονη ενεργοποίηση τους, που αποτελεί προϋπόθεση για τη συντονισμένη βιοσύνθεση πρωτεϊνών και χρωστικών που θα χρησιμοποιηθούν για τον σχηματισμό του φωτοσυνθετικού μηχανισμού.





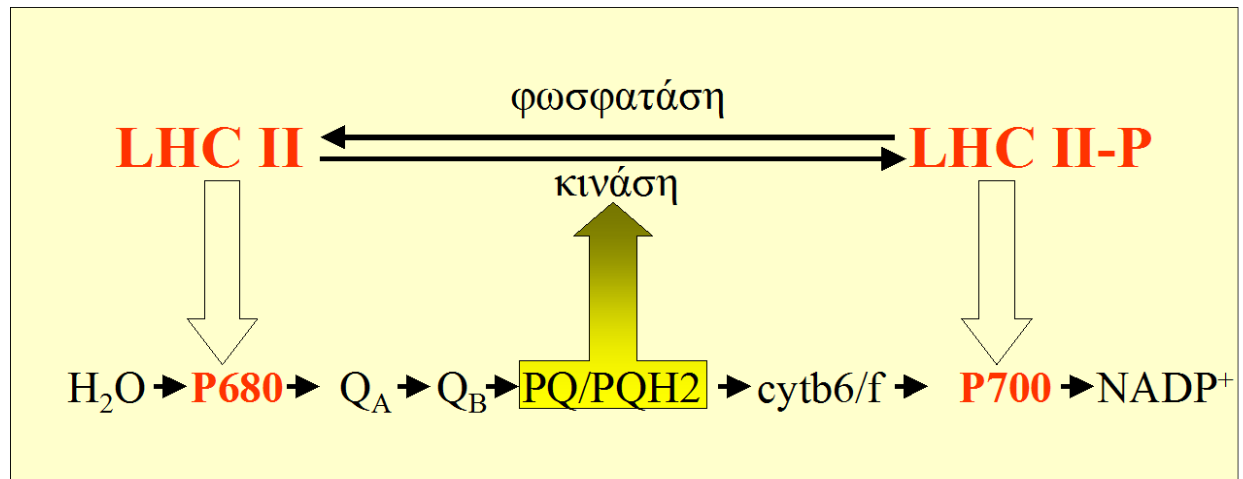
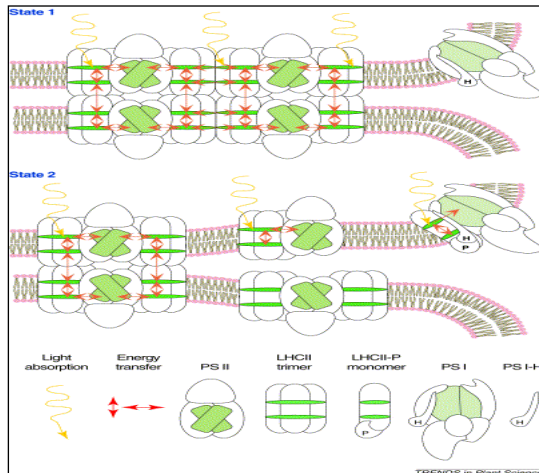
Μηχανισμός συντονισμού φωτεινών και σκοτεινών αντιδράσεων

Ο κύριος μηχανισμός συντονισμού των δύο σκελών της φωτοσυνθετικής διαδικασίας, των φωτεινών και των σκοτεινών αντιδράσεων, γίνεται μέσω μιας αναγωγικής ουσίας της **θειορεδοξίνης**, που βρίσκεται στο στρώμα. Η θειορεδοξίνη είναι μία πρωτεΐνη 12kDa που περιέχει γειτνιάζοντα κατάλοιπα κυστεΐνης. Αυτές οι κυστεΐνες σχηματίζουν ένα δισουλφιδικό δεσμό στην οξειδωμένη θειορεδοξίνη. Σε υψηλές εντάσεις φωτισμού στους χλωροπλάστες, η οξειδωμένη θειορεδοξίνη ανάγεται από τη **φερρεδοξίνη** (πρόκειται για τον τελευταίο ηλεκτρονιοδότη πριν τον σχηματισμό του NADPH). Αρκετά από τα ένζυμα των σκοτεινών αντιδράσεων (κύκλος του Calvin) αυξάνουν τη δραστηριότητα τους μετά από αναγωγή δισουλφιδικών δεσμών, που φέρουν. Η αναγωγή αυτών των δισουλφιδικών δεσμών γίνεται από την ανηγμένη μορφή της θειορεδοξίνης. Έτσι, οι δραστηριότητες των φωτεινών και σκοτεινών αντιδράσεων της φωτοσύνθεσης συντονίζονται μέσω του αναγωγικού δυναμικού της φερρεδοξίνης και στη συνέχεια της θειορεδοξίνης.



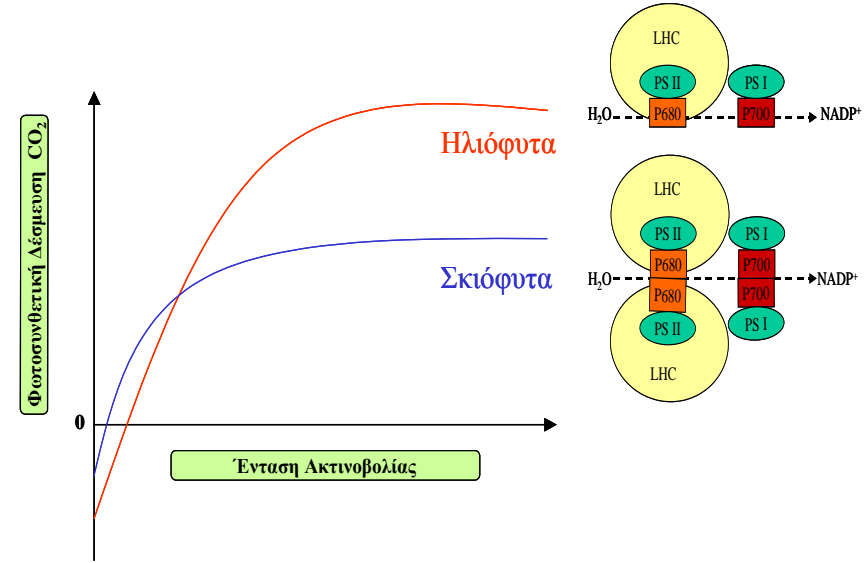
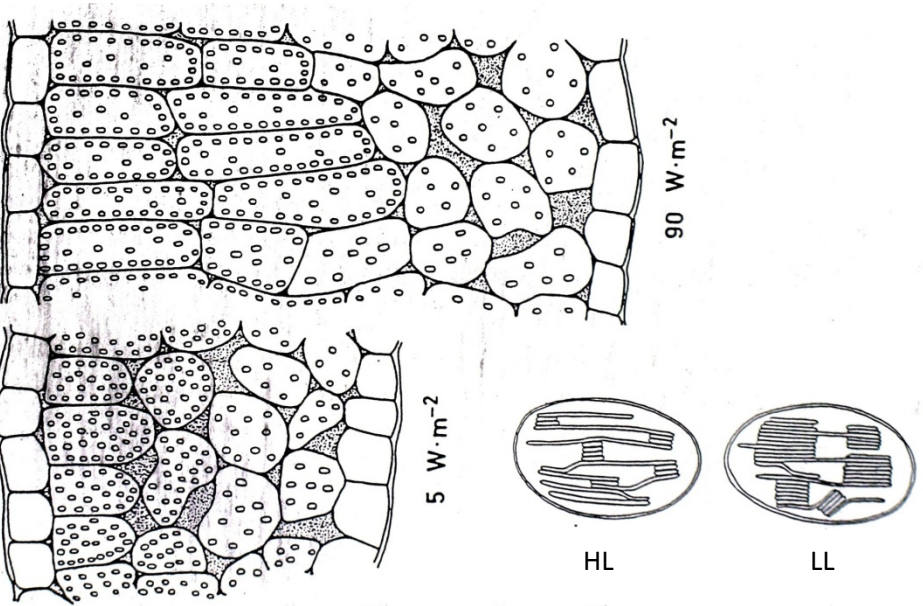
Ρυθμιστικοί μηχανισμοί διοχέτευσης ενέργειας από το LHC II στο PS I και PS II (“tri-partite” μοντέλο - state 1 → state 2)

Κατά την έκθεση των φυτών στο φως, το LHC II βρίσκεται σε αποφωσφορυλιωμένη μορφή και μεταφέρει τη δεσμευμένη ενέργεια στο PS II. Η κατάσταση αυτή του φωτοσυνθετικού μηχανισμού, όπου το LHC II δεν είναι φωσφορυλιωμένο και διοχετεύει τη δεσμευμένη ενέργεια στο PS II, ονομάζεται **κατάσταση 1 (state 1)**. Το PS II λαμβάνοντας την ενέργεια από το LHC II, μέσω της φωτοσυνθετικής αλυσίδας μεταφοράς ηλεκτρονίων, ανάγει τη δεξαμενή πλαστοκινόνης PQ, που αποτελεί τον περιοριστικό χρονικά παράγοντα της φωτοσυνθετικής αλυσίδας μεταφοράς ηλεκτρονίων. Η αναγωγή όλων των μορίων της δεξαμενής της πλαστοκινόνης (PQ) αποτελεί σήμα για την ενεργοποίηση μιας πλαστιδιακής κινάσης, που φωσφορυλιώνει το LHC II. Η εν λόγω φωσφοκινάση, ενεργοποιείται από ATP, μαγνήσιο και πλαστοκινόνη (PQ) σε ανηγμένη μορφή και μεταφέρει την ενέργεια της επιλεκτικά στο PS I. Η κατάσταση αυτή ονομάζεται **κατάσταση 2 (state 2)**. Κατά τη μεταφορά αυτή, η δεξαμενή πλαστοκινόνης PQ οξειδώνεται. Η οξειδωμένη PQ επάγει με τη σειρά της μία φωσφατάση, η οποία καταλύει την αποφωσφορυλίωση του LHC II, που σε αυτή την μορφή μεταφέρει ενέργεια μόνο στο PS II. Φωτισμός με ακτινοβολία 700nm ή προσθήκη ιόντων μαγνησίου διευκολύνουν την διοχέτευση της δεσμευμένης από το LHC II ενέργειας στο PS II (state1). Φωτισμός με 650nm ή μείωση της συγκέντρωσης των ιόντων μαγνησίου διευκολύνουν την διοχέτευση της δεσμευμένης από το LHC II ενέργειας στο PS I (state2).



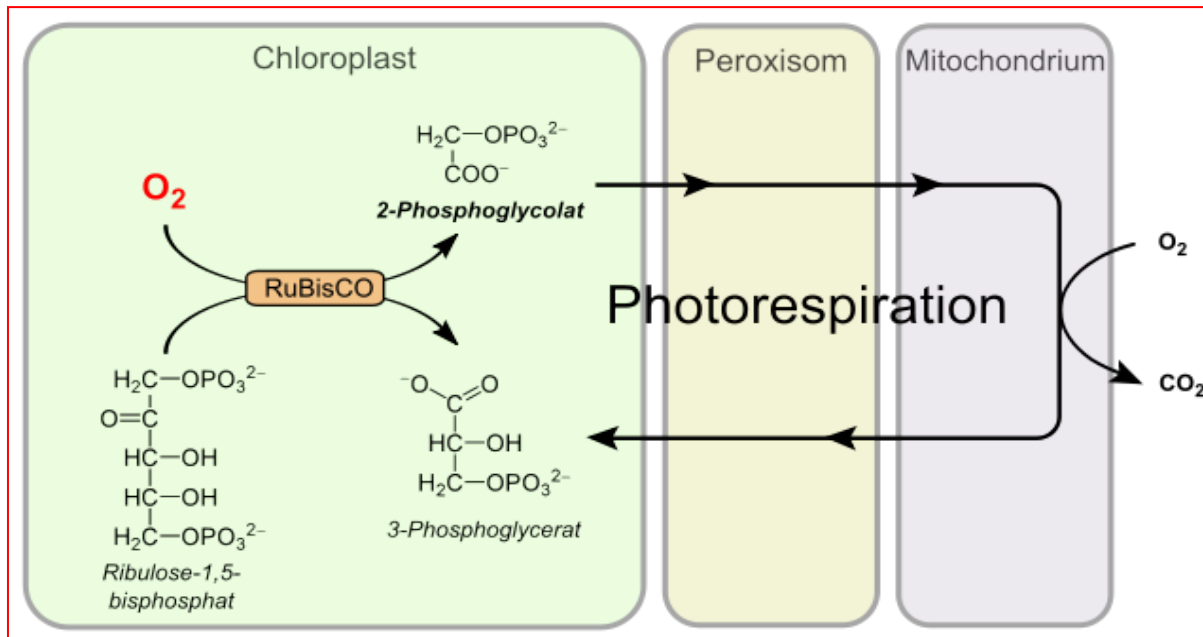
Φωτοπροσαρμογή του φωτοσυνθετικού μηχανισμού

Τα φύλλα φυτών που αναπτύσσονται σε υψηλής έντασης φωτισμό, σε σχέση με αντίστοιχα που αναπτύχθηκαν σε χαμηλής έντασης φωτισμό, παρουσιάζουν μεγαλύτερο πάχος. Αυτό οφείλεται στην αύξηση του δρυφακτοειδούς παρεγχύματος (αύξηση του μεγέθους των κυττάρων αλλά και του αριθμού των κυτταρικών στοιβάδων). Οι χλωροπλάστες των φυτών υψηλής φωτονιακής έντασης είναι λιγότεροι και με λιγότερα grana, ενώ ο φωτοσυνθετικός τους μηχανισμός φέρει μικρότερες φωτοσυνθετικές κεραίες (LHC II), μεγαλύτερο αριθμό αλυσίδων φωτοσυνθετικής μεταφοράς ηλεκτρονίων και περίπου τον ίδιο αριθμό φωτοσυνθετικών κέντρων αντίδρασης (PS I και PS II) σε σχέση με τα αντίστοιχα φυτών, που αναπτύχθηκαν σε συνθήκες χαμηλής έντασης φωτισμού. Οι παραπάνω αλλαγές/διαφοροποιήσεις του φωτοσυνθετικού μηχανισμού προδίδουν μια διαφορετική δομή αλλά και λειτουργία του φωτοσυνθετικού μηχανισμού σε συσχέτιση με την ένταση της ηλιακής ακτινοβολίας. Ο προσαρμοσμένος σε χαμηλής έντασης φωτισμό φωτοσυνθετικός μηχανισμός για λόγους "οικονομίας" χρησιμοποιεί μία αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων για περισσότερα φωτοσυνθετικά κέντρα αντίδρασης.



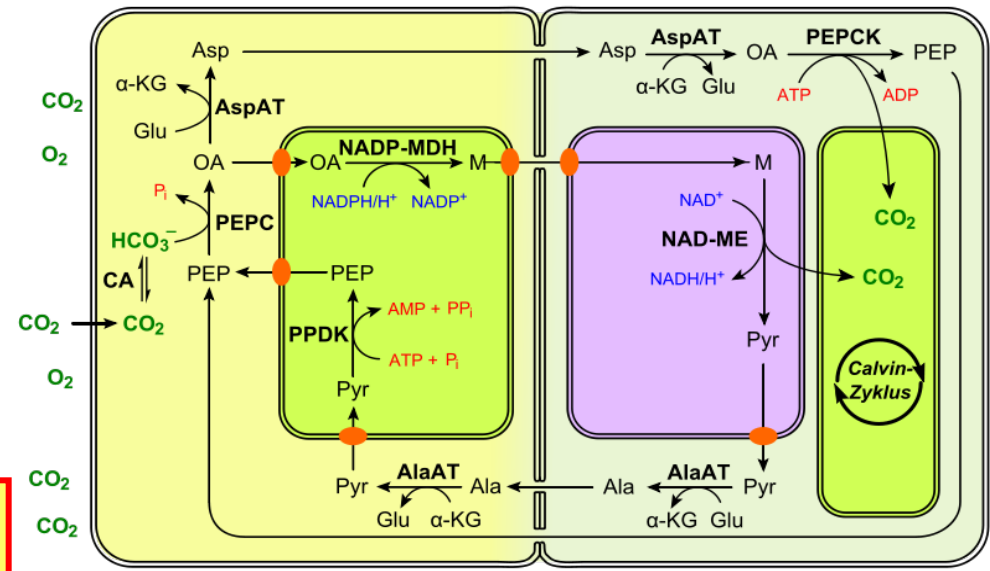
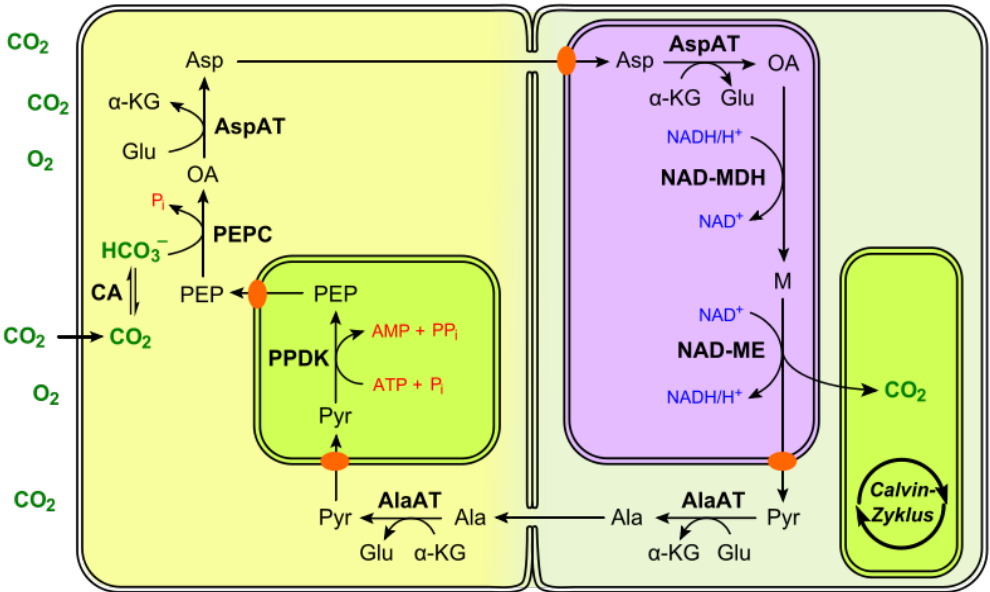
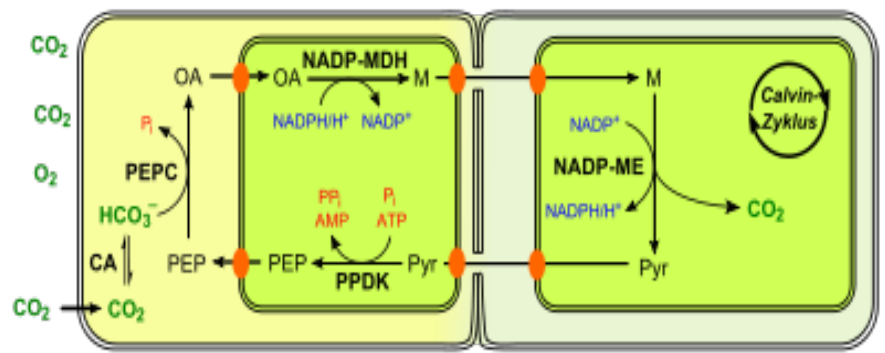
➤ Φωτοαναπνοή

Σε συνθήκες υψηλού φωτισμού, η μεγάλη φωτοσυνθετική δραστηριότητα αυξάνει σημαντικά το επίπεδο του οξυγόνου στο μικροπεριβάλλον του χλωροπλάστη, με αποτέλεσμα το κύριο ένζυμο του κύκλου του Calvin, **Rubisco** να μην λειτουργεί ως καρβοξυλάση, αλλά ως **οξυγενάση** μέχρι να μειωθεί η σχέση O_2/CO_2 . Με τη δέσμευση O_2 αντί CO_2 , ξεκινά μία βιοχημική διαδικασία στην οποία συμμετέχει εκτός του χλωροπλάστη τα υπεροξεισώματα και το μιτοχόνδριο. Στόχος της όλης διαδικασίας είναι η μείωση του οξυγόνου και η αύξηση του CO_2 στον χλωροπλάστη, μειώνοντας με αυτό τον τρόπο τον κίνδυνο να μεταφερθεί ενέργεια στο οξυγόνο και να έχουμε τον σχηματισμό τοξικών ριζών οξυγόνου. Το τίμημα της όλης διαδικασίας είναι ο περιορισμός της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας σε υψηλές εντάσεις φωτισμού.



C4-φυτά

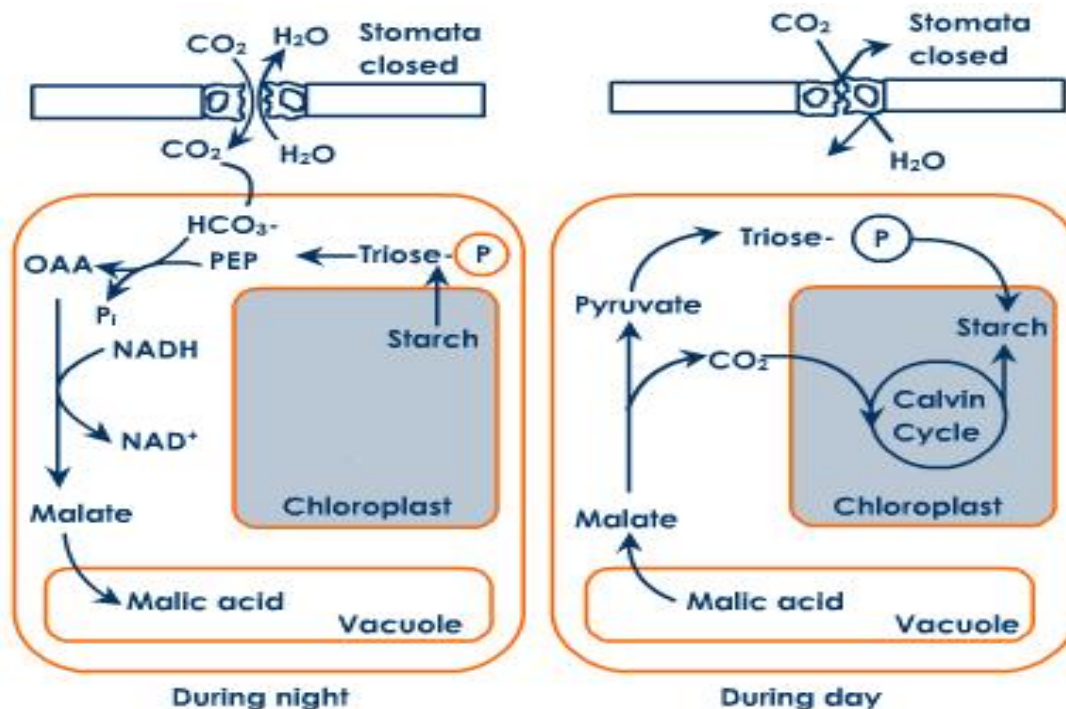
Τα C4-φυτά που ευδοκούν σε περιβάλλοντα με υψηλή ένταση φωτισμού, διαχώρισαν χωροταξικά την δέσμευση CO₂ (κύτταρα μεσοφύλλου με το ένζυμο καρβοξυλάση του πυροσταφυλικού - PEPCase) από την μετατροπή του σε οργανικό άνθρακα (κύτταρα περιδεσμικού κολεού). Με αυτό τον τρόπο η σχέση O₂/CO₂ παραμένει χαμηλή με αποτέλεσμα να μην ενεργοποιείται η φωτοαναπνοή και ως εκ τούτου να έχουμε υψηλή φωτοσυνθετική δραστηριότητα και παραγωγή σε υψηλές εντάσεις φωτισμού.



Video – C4 Photosynthesis:
<http://www.khanacademy.org/science/biology/photosynthesis/v/c-4-photosynthesis>

CAM-φυτά

Τα CAM-φυτά που ευδοκούν σε περιβάλλοντα με υψηλή θερμοκρασία και ένταση φωτισμού, διαχώρισαν χρονικά την δέσμευση CO_2 (στη διάρκεια της νύκτας) από την μετατροπή του σε οργανικό άνθρακα (διάρκεια της ημέρας). Σε αντίθεση με τα υπόλοιπα φυτά τα στόματα ανοίγουν την νύκτα και δεσμεύουν CO_2 με το ένζυμο της PEPCase και το αποθηκεύουν υπό την μορφή μηλικού οξέος στο χυμοτόπιο. Την ημέρα κλείνουν τα στόματα και ενεργοποιείται η αποκαρβοξυλίωση του μηλικού οξέος (αύξηση CO_2). Με αυτό τον τρόπο η σχέση O_2/CO_2 παραμένει υψηλή, με αποτέλεσμα να μην ενεργοποιείται η φωτοαναπνοή σε υψηλές εντάσεις φωτισμού.



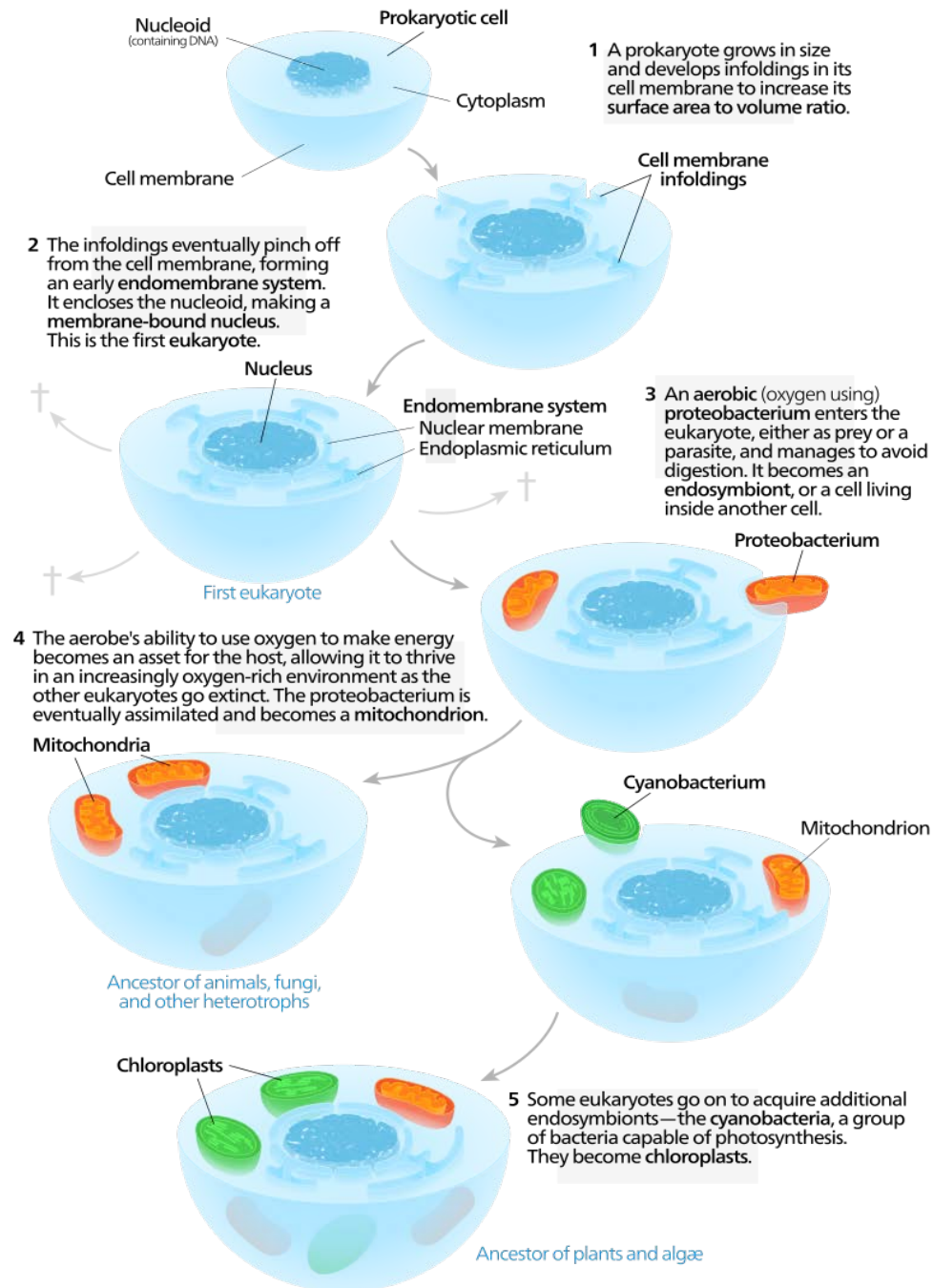
<http://www.tutorvista.com/content/biology/biology-iv/photosynthesis/carbon-pathway.php>

Video – CAM plants: <http://www.khanacademy.org/science/biology/photosynthesis/v/cam-plants>

Ενδοσυμβιωτική Θεωρία

Η ενδοσυμβιωτική θεωρία προτείνει ότι τα μιτοχόνδρια και οι χλωροπλάστες προήλθαν από τη συμβίωση ενός προκαρυωτικού αερόβιου οργανισμού με ένα κύτταρο-ξενιστή ο οποίος ήταν αναερόβιος ή έπαιρνε την ενέργειά του από τη γλυκόζη. Τα μιτοχόνδρια πιστεύεται ότι προήλθαν από πρωτοβακτήρια και οι χλωροπλάστες από κυανοβακτήρια. Τη θεωρία αυτή επανανακάλυψε η **Lynn Margulis** το 1967 και από τότε κερδίζει συνέχεια έδαφος.

Ο ξενιστής από τη συμβίωση αυτή κατόρθωσε στην περίπτωση των μιτοχονδρίων να μπορεί να χρησιμοποιεί το οξυγόνο για τις ανάγκες του και να μπορεί να φωτοσυνθέτει στην περίπτωση των χλωροπλαστών. Κατά τη διάρκεια τις εξέλιξης αυτής της συμβιωτικής σχέσης ο ξενιστής πήρε αρκετές λειτουργίες του προκαρυώτη αλλά τα οργανίδια αυτά βρίσκονται υπό καθεστώς ημιαυτονομίας καθώς παράγουν από μόνα τους κάποια συστατικά απαραίτητα για τη λειτουργία τους, αλλά κάποια άλλα παράγονται από τον πυρήνα.



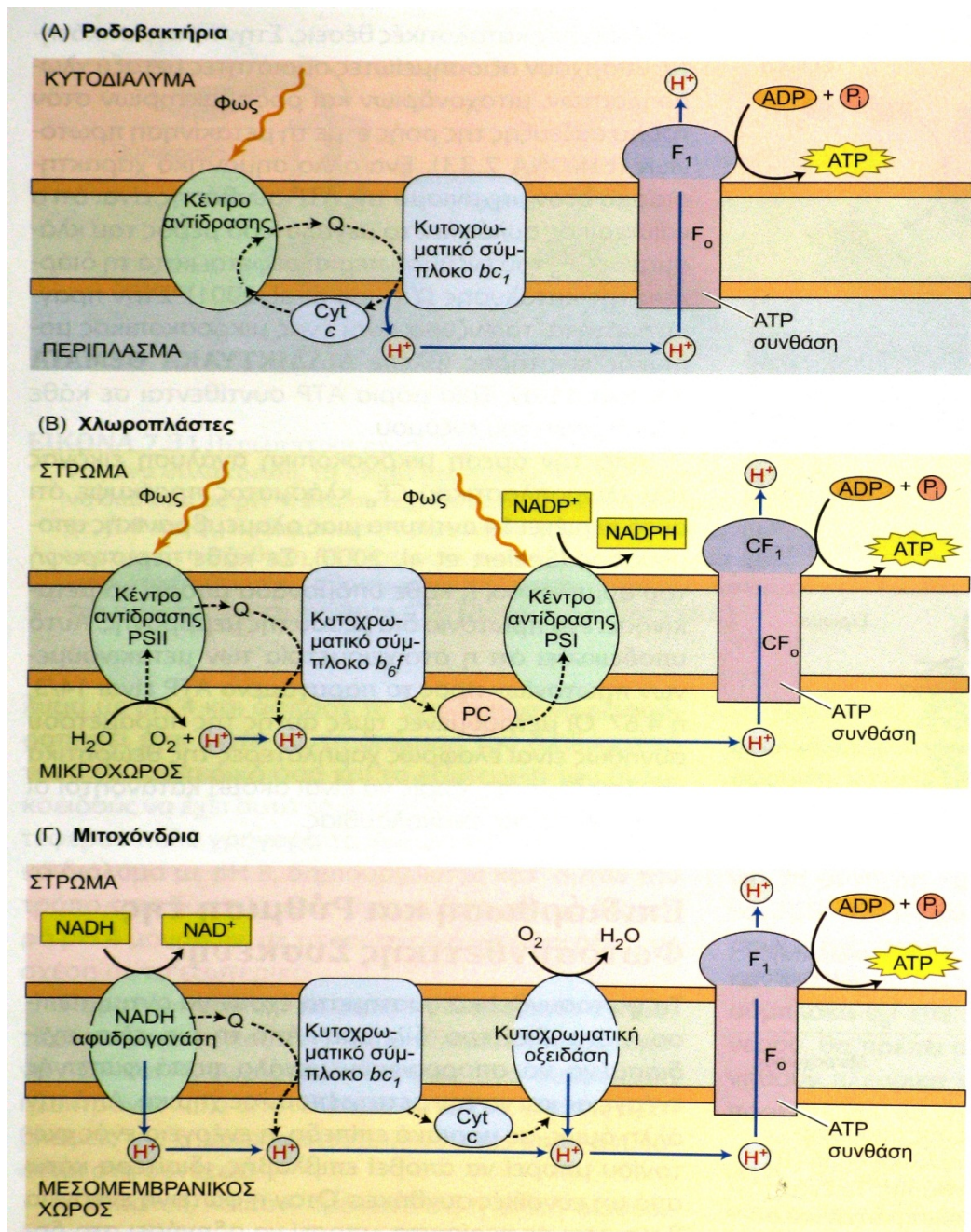
Δεδομένα που υποστηρίζουν την ενδοσυμβιωτική θεωρία:

- Τα μιτοχόνδρια και οι χλωροπλάστες περιέχουν DNA που είναι πιο κοντά στη μορφή του προκαρυωτικού γενώματος παρά του κυττάρου στο οποίο βρίσκεται. Αυτό διότι το DNA των οργανιδίων αυτών είναι κυκλικό και έχει μικρό μέγεθος.
- Τα οργανίδια αυτά αποτελούνται από δύο μεμβράνες, όπου η εσωτερική έχει δομή παρόμοια με αυτήν των προκαρυωτικών κυττάρων και η εξωτερική πιθανώς προέρχεται από τη μεμβράνη του φαγοσώματος του κυττάρου ξενιστή.
- Τα ριβοσώματα των μιτοχονδρίων και των χλωροπλαστών εμφανίζουν δομή παρόμοια με εκείνη των προκαρυωτικών κυττάρων (70s) και ευαισθησία σε αντιβιοτικά όπως ακριβώς και τα βακτήρια.
- Το πρώτο αμινοξύ που τοποθετούν τα ριβοσώματα των οργανιδίων αυτών στην νεοσυντιθέμενη αλυσίδα είναι η N-φορμυλομεθειονίνη σε αντίθεση με τα ριβοσώματα του ενδοπλασματικού δικτύου των ευκαρυωτικών κυττάρων που ξεκινούν την πρωτεϊνοσύνθεση με το αμινοξύ μεθειονίνη.
- Η DNA ανάλυση συχνότητας και φυλογενετικοί υπολογισμοί προτείνουν ότι το πυρηνικό DNA περιέχει γονίδια που πιθανότατα προέρχονται από πλαστίδια.
- Σε αντίθεση με το πυρηνικό DNA, το χλωροπλαστικό DNA μπορεί να μεταγραφεί με ακρίβεια και πιστότητα από την RNA πολυμεράση του E.coli, ενός βακτηρίου, και το mRNA που προκύπτει μπορεί να μεταφρασθεί τόσο από τα χλωροπλαστικά όσο και από τα βακτηριακά ριβοσώματα.

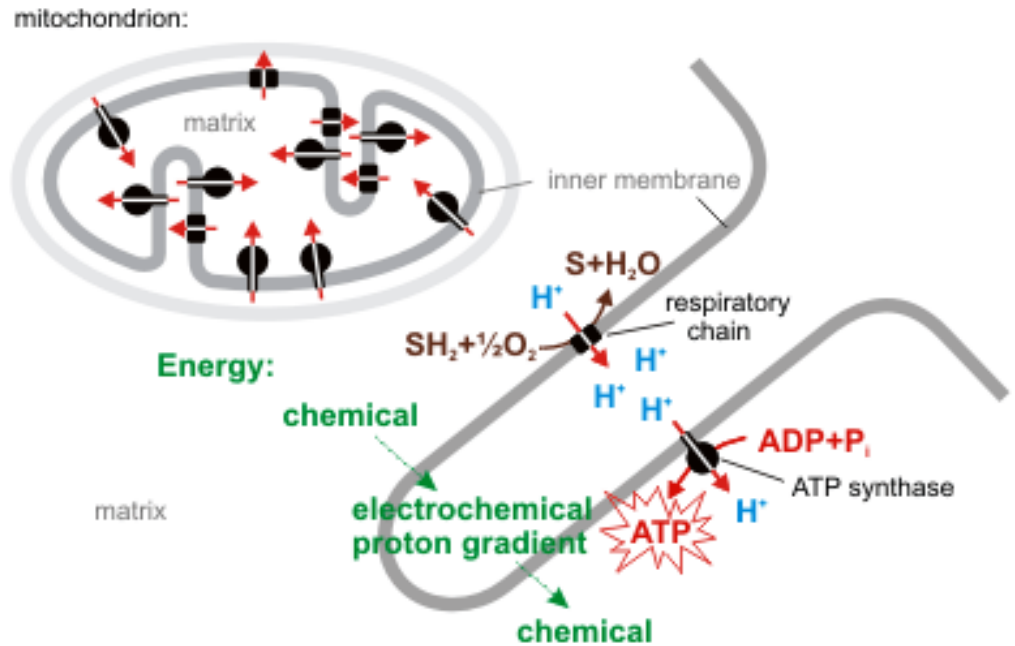
Χημειωσμητική Θεωρία

Ο Peter Mitchell διατύπωσε το 1961 την άποψη ότι η μεταφορά ηλεκτρονίων και η σύνθεση του ATP είναι συζευγμένες με μια **βαθμίδωση συγκέντρωσης πρωτονίων των δύο πλευρών μίας βιομεμβράνης**.

Σύμφωνα με το μοντέλο της χημειωσμητικής υπόθεσης, η μεταφορά των ηλεκτρονίων δια μέσου μίας αλυσίδας μεταφοράς ηλεκτρονίων (π.χ. αναπνευστικής αλυσίδα στην εσωτερική μεμβράνη μιτοχονδρίων ή φωτοσυνθετική ροή ηλεκτρονίων στα θυλακοειδή) οδηγεί σε άντληση πρωτονίων (H^+) από τη μία μεριά στην άλλη, και έτσι δημιουργείται μια διαφορά ηλεκτρικού δυναμικού ($\Delta\mu H$) μεταξύ των δύο πλευρών της μεμβράνης, η οποία αποτελεί την πρωτονιοκίνητη δύναμη (*pmf*) που οδηγεί στη σύνθεση του ATP από το σύμπλοκο της συνθάσης του ATP.

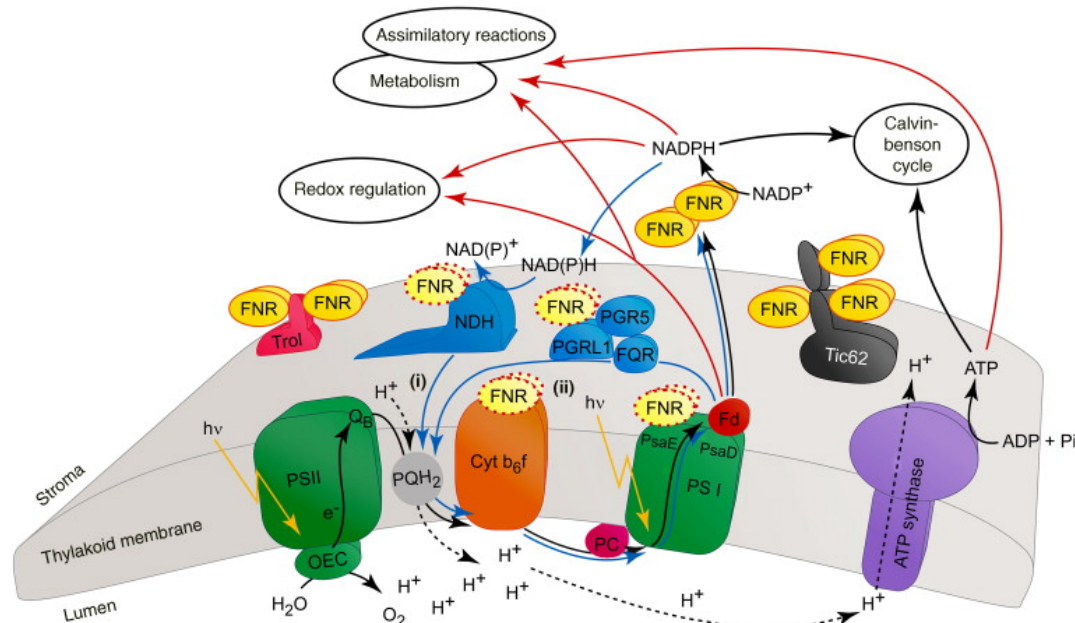


Στο **μιτοχόνδριο** η αναπνευστική αλυσίδα που εδράζει στην εσωτερική μεμβράνη μεταφέρει πρωτόνια στο περιμιτοχονδριακό χώρο με αποτέλεσμα να σχηματίζεται διαφορά δυναμικού εκατέρωθεν της μεμβράνης. Η διαφορά δυναμικού κινητοποιεί τη μεταφορά πρωτονίων στο matrix μέσω της ATP συνθάσης και τη σύνθεση ATP.



https://en.wikipedia.org/wiki/Chemiosmosis#/media/File:Chemiosmotic_coupling_mitochondrion.gif

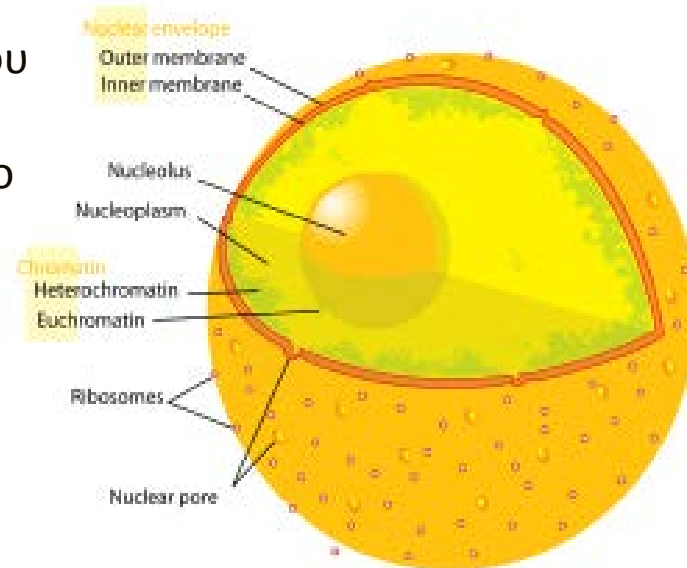
Στο **χλωροπλάστη** η φωτοσυνθετική διαδικασία δημιουργεί διαφορά ηλεκτρικού δυναμικού μεταξύ του μικροχώρου των θυλακοειδών και του στρώματος, το οποίο εξισορροπείται μέσω της **ATP συνθάσης** με την ταυτόχρονη παραγωγή ATP.



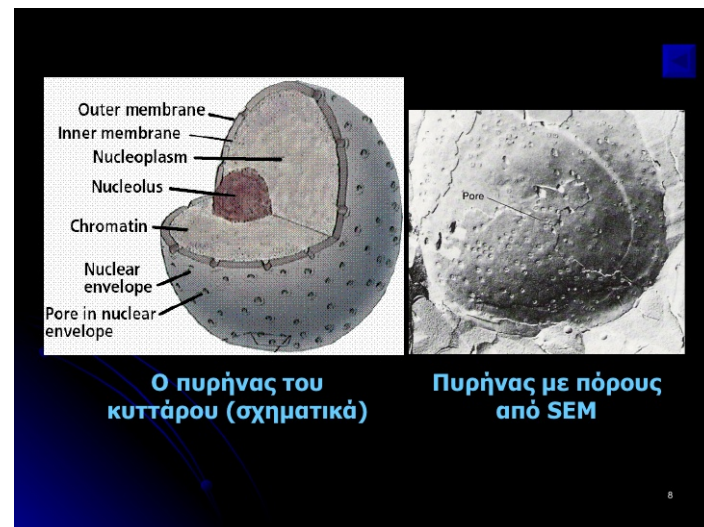
Κυτταρικός Πυρήνας

Ο πυρήνας είναι το οργανίδιο του ευκαρυωτικού κυττάρου όπου περιέχεται το γενετικό υλικό (χρωμοσώματα).

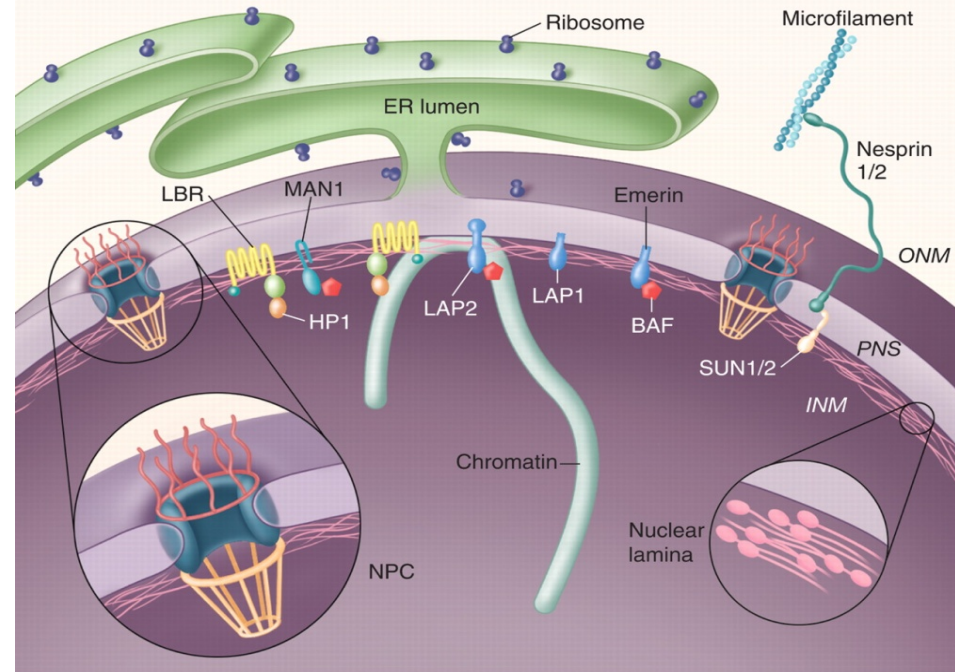
Περιβάλλεται από διπλή μεμβράνη (πυρηνικός φάκελος) ο οποίος είναι πορώδης με μέγεθος πόρων 300-700Å και συνδέεται άμεσα με το ενδοπλασματικό δίκτυο. Οι πόροι είναι σπές με περιθωριακή επαφή των δύο μεμβρανών, ενώ το περιπυρηνικό διάστημα (ενδιάμεσο μεμβρανών) είναι 100-400Å. Το σχήμα του πυρήνα είναι σφαιρικό με έντονη φωτοθλαστικότητα και διάμετρο 5-25 μm. Ο πυρήνας είναι μεταβολικός και ενεργός, παρατηρούνται δηλαδή διακριτές φάσεις τους (μεσοφασικός ή μεταμεσοφασικός). Η πυρηνοπλαστική σχέση είναι μεγάλη στα μεριστώματα και μικρή στα διαφοροποιημένα κύτταρα. Η δομή του πυρήνα περιλαμβάνει την εξωτερική μεμβράνη, την εσωτερική μεμβράνη, το περιπυρηνικό διάστημα, τη χρωματίνη και τον πυρηνίσκο. Η θεμελιώδης μάζα του πυρήνα είναι το πυρηνόπλασμα. Στην εσωτερική μεμβράνη υπάρχει μια ινιδιακή επίστρωση η οποία αποτελείται από ινιδιακή μάζα και ειδικευμένες πρωτεΐνες που σχηματίζουν πόρους και παίζει ρόλο στην οργάνωση της χρωματίνης και της πυρηνικής κοιλότητας



https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/3/38/Diagram_human_cell_nucleus.svg/280px-Diagram_human_cell_nucleus.svg.png



Η εσωτερική μεμβράνη του πυρήνα περιέχει ειδικές μεμβρανικές πρωτεΐνες που ενεργούν σαν σημεία πρόσδεσης για τις νηματοειδείς πρωτεΐνες που ονομάζονται **πυρηνικό έλασμα (Lamina)**. Το πυρηνικό έλασμα είναι ένα πυκνό δίκτυο ινιδίων το οποίο αποτελείται κυρίως από ενδιάμεσα ινίδια. Εκτός από τη μηχανική στήριξη που παρέχει στον πυρήνα, το πυρηνικό έλασμα παίζει σημαντικό ρόλο στην αντιγραφή του DNA, στη διαίρεση του πυρήνα, την οργάνωση της χρωματίνης και τη διαμόρφωση των πυρηνικών πόρων. Το σύμπλοκο του πυρηνικού πόρου έχει διάμετρο 80nm και δομείται από οχτώ πρωτεϊνικά σύμπλοκα. Έχει μεγάλη διαπερατότητα, δηλαδή μια πρωτεΐνη 17kD περνά τον πυρηνικό φάκελο σε 2 λεπτά και μια πρωτεΐνη 44kD σε 30 λεπτά. Όλα τα μόρια του RNA και τα ριβοσώματα του κυττάρου παράγονται στον πυρήνα και εξάγονται στο κυτταρόπλασμα ενώ οι πρωτεΐνες που χρειάζεται ο πυρήνας εισάγονται από το κυτταρόπλασμα.



Steward et al (2007) Science 30 November 2007: Vol. 318 no. 5855 pp. 1408-1412 DOI: 10.1126/science.1142034

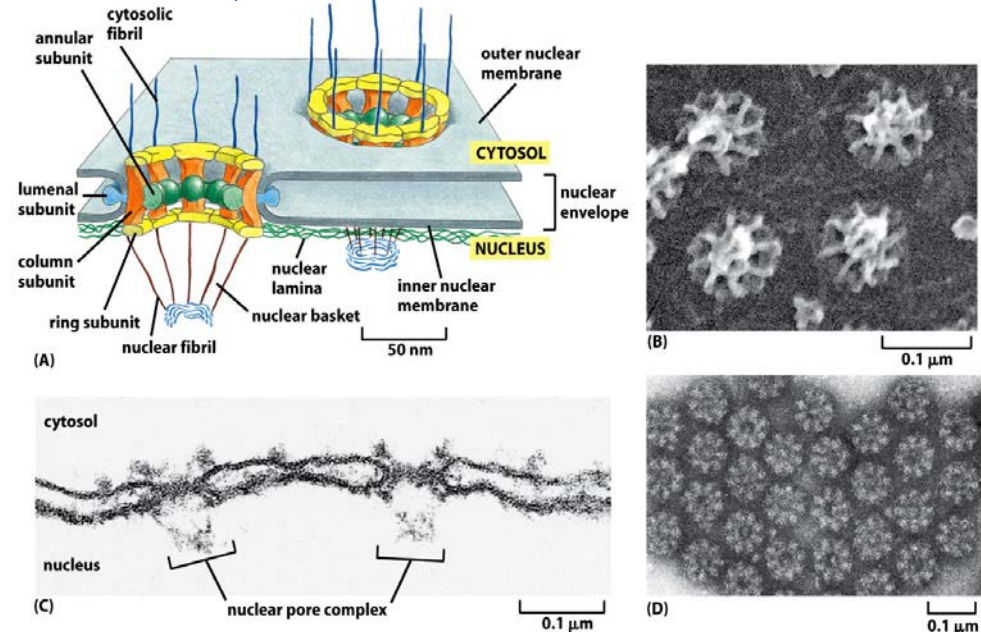


Figure 12-9 Molecular Biology of the Cell 5/e (© Garland Science 2008)

Πυρηνική διαίρεση – Μίτωση

Οι μηχανισμοί διαίρεσης του πυρήνα διαφέρουν στα σωματικά κύτταρα (μίτωση) και στα αναπαραγωγικά κύτταρα (μείωση)

Η **μίτωση** διακρίνεται στις εξής φάσεις:

1. Πρόφαση: αποδιοργάνωση πυρηνικής μεμβράνης και πυρηνίσκου και σχηματισμός πυρηνικής ατράκτου.
2. Μετάφαση: αυτοπροσανατολισμός των χρωματιδίων με τα κεντρομερή τους στο ισημερινό επίπεδο.
3. Ανάφαση: διαίρεση κεντρομερών.
4. Τελόφαση: σχηματισμός πυρηνικής μεμβράνης και πυρηνίσκου. Εξαφάνιση ατράκτου και διπλασιασμός κεντροσωματίου.

Για να γίνει μιτωτική διαίρεση του πυρήνα πρέπει να συμπυκνωθεί η χρωματίνη και να σχηματιστούν τα χρωμοσώματα, να γίνει αυτοδιπλασιασμός και να δραστηριοποιηθεί η πυρηνική άτρακτος



1 Prophase. The chromatin is condensing. The nucleolus is beginning to disappear. Although not yet visible in the micrograph, the mitotic spindle is starting to form.

2 Prometaphase. We now see discrete chromosomes; each consists of two identical sister chromatids. Later in prometaphase, the nuclear envelope will fragment.

3 Metaphase. The spindle is complete, and the chromosomes, attached to microtubules at their kinetochores, are all at the metaphase plate.

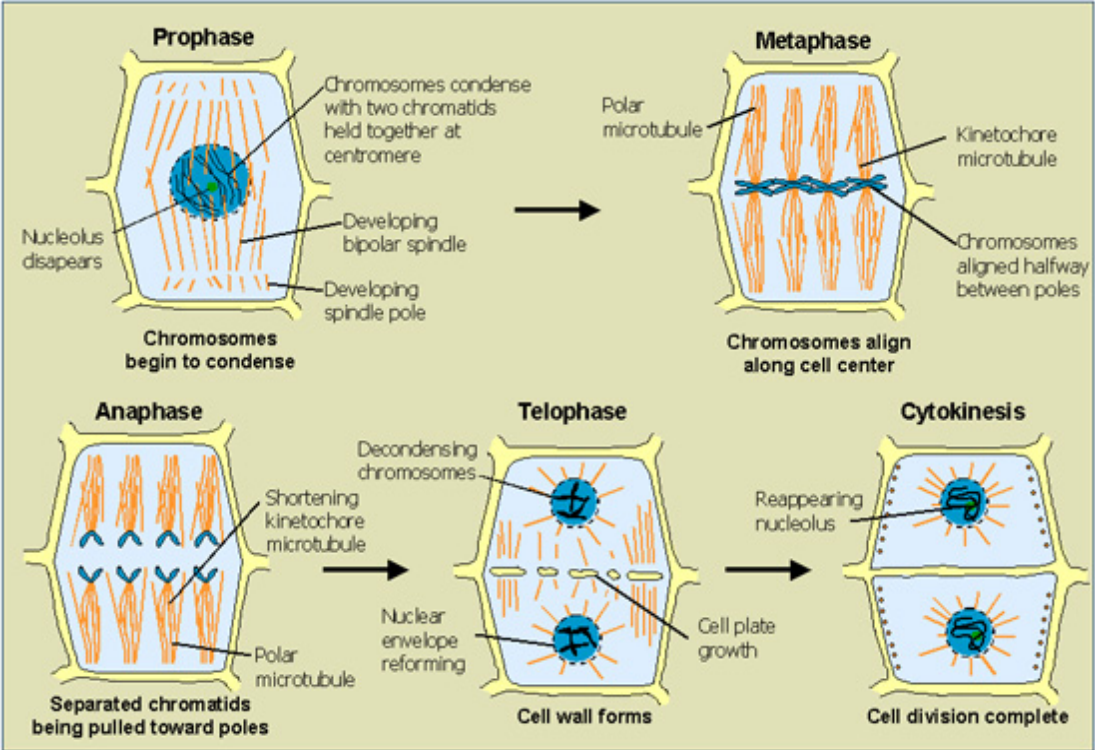
4 Anaphase. The chromatids of each chromosome have separated, and the daughter chromosomes are moving to the ends of the cell as their kinetochore microtubules shorten.

5 Telophase. Daughter nuclei are forming. Meanwhile, cytokinesis has started: The cell plate, which will divide the cytoplasm in two, is growing toward the perimeter of the parent cell.

Κυτοκίνηση

Στο τέλος της μίτωσης ακολουθεί συνήθως ο διπλασιασμός του κυττάρου (Κυτοκίνηση) έτσι ώστε από το ένα αρχικό κύτταρο να προκύψουν δύο θυγατρικά. Η μίτωση και η κυτοκίνηση αποτελούν τη **μιτωτική φάση** ή M-φάση του κυτταρικού κύκλου, δηλαδή της διαδικασίας διαίρεσης του μητρικού κυττάρου σε δυο θυγατρικά κύτταρα, γενετικά πανομοιότυπα τόσο μεταξύ τους όσο και με το μητρικό τους κύτταρο. Μαζί με τη μεσόφαση δημιουργούν τον **κύκλο ζωής** του κυττάρου.

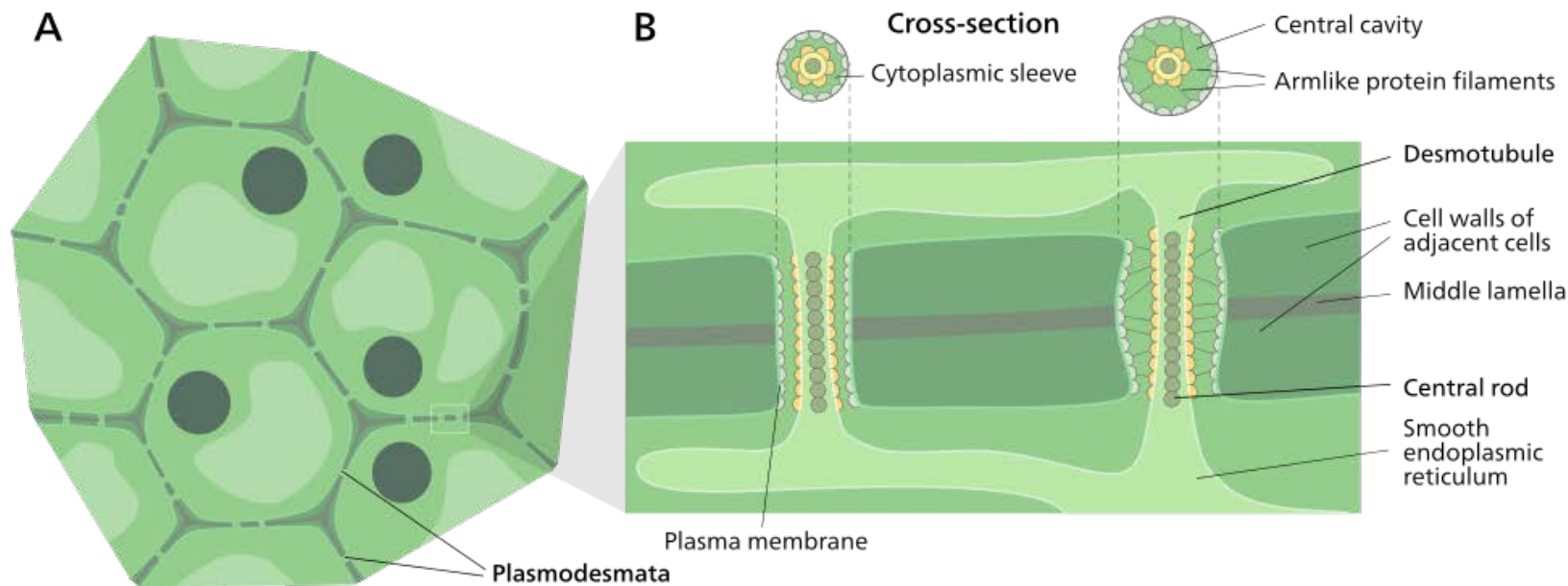
Η διαίρεση του κυττάρου είναι είτε ισότιμη είτε ανισότιμη. Η διαφορά μπορεί να είναι ποσοτική ή ποιοτική π.χ. διαίρεση κυττάρου με διαφορετικό αριθμό χλωροπλαστών στα θυγατρικά κύτταρα.



Κυτταρικό τοίχωμα

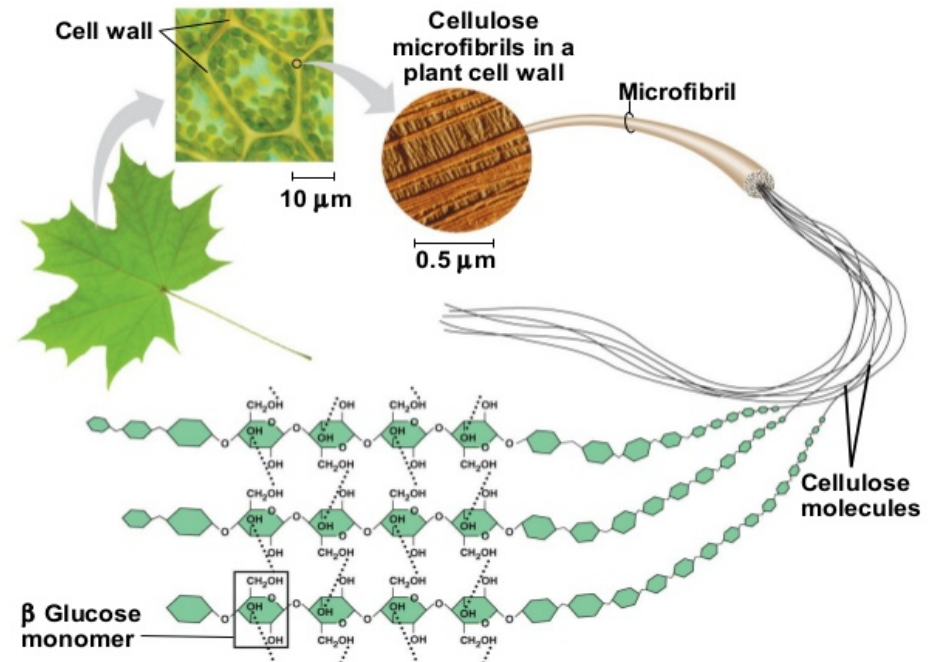
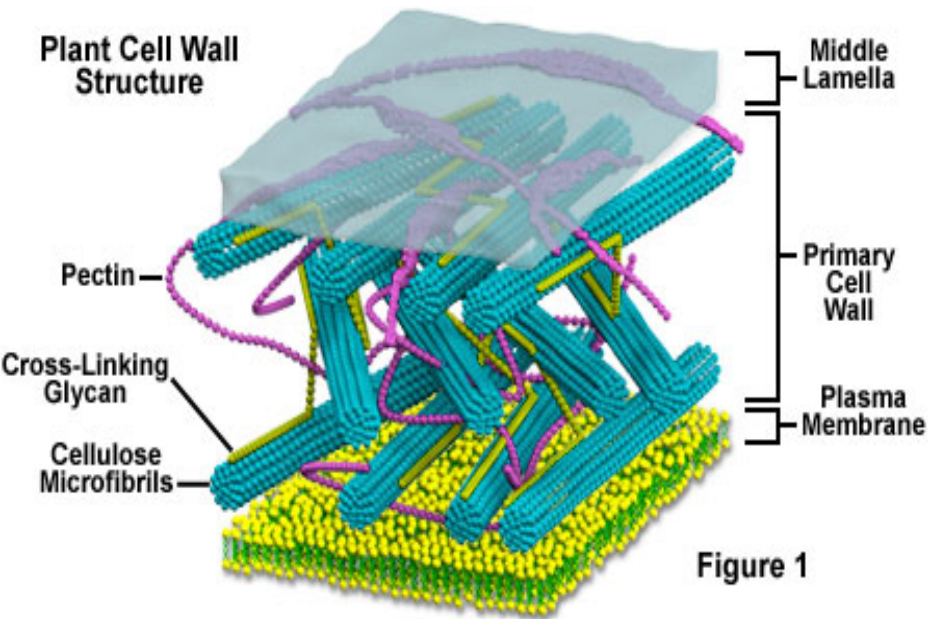
Όταν ένα φυτικό κύτταρο πρωτοδημιουργείται, έχει λεπτό και σχετικά εύκαμπτο κυτταρικό τοίχωμα. Με αυτό τον τρόπο έχει τη δυνατότητα να αναπτυχθεί. Το αρχικό αυτό τοίχωμα αποκαλείται πρωτογενές κυτταρικό τοίχωμα. Όταν το κύτταρο ολοκληρώσει την ανάπτυξή του, διατηρεί το αρχικό τοίχωμα, το οποίο συνήθως υφίσταται πάχυνση, ή στο αρχικό μπορεί να αποτεθούν νέες στρώσεις διαφορετικού υλικού, δημιουργώντας το δευτερογενές κυτταρικό τοίχωμα. Το κυτταρικό τοίχωμα είναι ιδιαίτερα χρήσιμο στα φυτικά κύτταρα, καθώς είναι αυτό που τα βοηθά να ανθίστανται στο φαινόμενο της αύξησης της ωσμωτικής πίεσης.

Το κυτταρικό τοίχωμα δεν είναι ολοσχερώς κλειστό. Σε αυτό υπάρχουν μικρά ανοίγματα, τα **βοθρία**, από τα οποία διέρχονται οι **πλασμοδέσμες**, που είναι διάυλοι μεταξύ γειτονικών κυττάρων, επιστρωμένοι με πλασματική μεμβράνη και εξασφαλίζουν τη μεταφορά ορισμένων συστατικών από κύτταρο σε κύτταρο.



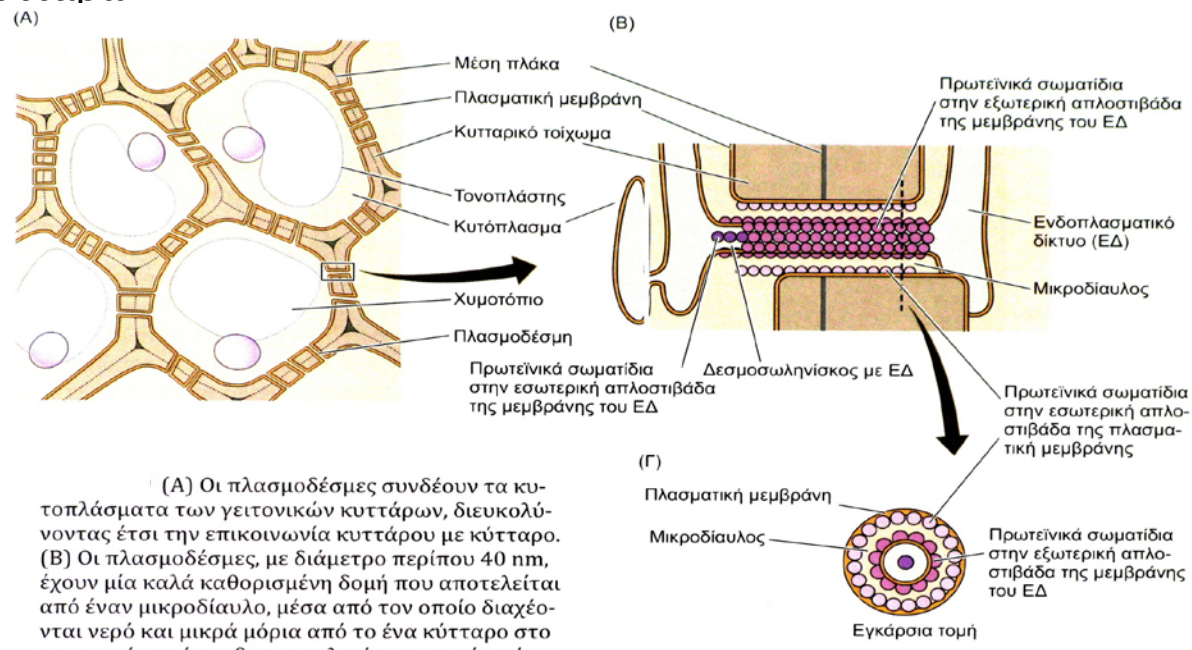
Το πρωτογενές κυτταρικό τοίχωμα είναι το αρχικό τοίχωμα μετά τη διαμόρφωση της **μέσης πλάκας**, που προκύπτει κατά την κυτοκίνηση. Η μέση πλάκα δομείται πρωτίστως από πηκτίνες. Η θεμελιώδης μορφολογική μονάδα του κυτταρικού τοιχώματος είναι τα μακρομόρια της κυτταρίνης.

35-100 μόρια κυτταρίνης οργανώνονται σε ένα **μικύλιο**, περίπου 20 μικύλια σχηματίζουν το **μικροϊνίδιο**, το οποίο μαζί με άλλα μικροϊνίδια σχηματίζουν τα **μακροϊνίδια**, τη δομική μονάδα του κυτταρικού τοιχώματος. Η ακανόνιστη (δικτυωτή) τοποθέτηση των μακροϊνιδίων κυτταρίνης στο πρωτογενές κυτταρικό τοίχωμα προσδίδει ελαστικότητα και του επιτρέπει να ανταποκρίνεται στην ανάπτυξη του φυτικού κυττάρου. Οι μικροσωληνίσκοι είναι υπεύθυνοι για τον προσανατολισμό των μικροϊνιδίων στο κυτταρικό τοίχωμα. Στους μεσομικυλιακούς και μεσοϊνιδιακούς χώρους συμπληρωματικά δομικά υλικά είναι η **ημικυτταρίνη** και η **πηκτίνη**.



Η επιφανειακή αύξηση του κυτταρικού τοιχώματος επιτυγχάνεται μέσω της ικανότητας των μικροϊνιδίων κυτταρίνης να μεταβάλλουν αμοιβαίες θέσεις της διατάξεως τους εκδηλώνοντας σαφή αναπροσανατολισμό. Τα μικροϊνίδια έχουν αρχικά τυχαία διάταξη, με το χρόνο τοποθετούνται παράλληλα προς τον επιμήκη άξονα του κυττάρου και καταλήγουν εγκάρσια τοποθετημένα προς τον επιμήκη άξονα του κυττάρου.

Τα **βοθρία** είναι διακοπές της συνέχειας του κυτταρικού τοιχώματος. Τα πρωτογενή βοθρία προκύπτουν ως αποφρακτικά υμένα και τελικά σχηματίζονται οι πλασμοδέσμες. Τα πλασμοδέσματα είναι κυτοπλασματικά ινίδια, περιβάλλονται από πλασματική μεμβράνη και διασχίζονται από το ενδοπλασματικό δίκτυο και μικροσωληνίσκους. Οι **πλασμοδέσμες** εξυπηρετούν διακυτταρικές μετακινήσεις μορίων ενώ οι εξωδέσμες είναι πλασμοδέσμες των εξωτερικών κυτταρικών τοιχωμάτων των επιδερμικών κυττάρων.



(Α) Οι πλασμοδέσμες συνδέουν τα κυτοπλάσματα των γειτονικών κυττάρων, διευκολύνοντας έτσι την επικοινωνία κυττάρου με κύτταρο. (Β) Οι πλασμοδέσμες, με διάμετρο περίπου 40 nm, έχουν μία καλά καθορισμένη δομή που αποτελείται από έναν μικροδίαυλο, μέσα από τον οποίο διαχέονται νερό και μικρά μόρια από το ένα κύτταρο στο γειτονικό και έναν δεσμοσωληνίσκο ο οποίος είναι επέκταση του ενδοπλασματικού δικτύου. (Γ) Αποψη εγκάρσιας τομής, που δείχνει τη διευθέτηση των πρωτεϊνών μέσα σε μία πλασμοδέσμη και τον κυλινδρικό μικροδίαυλο. Το μέγεθος του ανοίγματος μπορεί να ρυθμίζεται από αναδιευθετήσεις των εσωτερικών πρωτεϊνών για να επιτραπεί η διέλευση μεγαλύτερων μορίων (Γ, πηγή: Lucas & Lee 2004).