

Εισαγωγή στα Κύτταρα

Τι σημαίνει να είσαι ζωντανός; Ο άνθρωπος, τα λουλούδια και τα βρύα είναι ζωντανά, όχι όμως και οι πέτρες, η άμμος ή ο αέρας. Ποιες είναι οι θεμελιώδεις ιδιότητες που χαρακτηρίζουν τα έμβια όντα και τα διακρίνουν από την άβια ύλη;

Η απάντηση αρχίζει μ' ένα βασικό γεγονός που θεωρείται ως δεδομένο από τους σύγχρονους Βιολόγους, αλλά επέφερε επανάσταση όταν αποδείχθηκε πριν από 170 χρόνια. Όλα τα έμβια όντα αποτελούνται από **κύτταρα**, μικρές μονάδες, οι οποίες περιβάλλονται από μεμβράνη και είναι γεμάτες με ένα πυκνό υδατικό διάλυμα χημικών ουσιών· διαθέτουν δε την αξιοσημείωτη ικανότητα ν' αυξάνουν και να διαιρούνται στα δύο, δημιουργώντας αντίγραφα του εαυτού τους. Οι απλούστερες μορφές ζωής είναι μονήρη κύτταρα. Οι ανώτεροι οργανισμοί, όπως ο άνθρωπος, είναι κοινότητες κυττάρων που προέρχονται από την αύξηση και διαίρεση ενός αρχικού κυττάρου. Κάθε ζώο, φυτό ή μύκητας είναι μια τεράστια αποικία μεμονωμένων κυττάρων που επιτελούν εξειδικευμένες λειτουργίες και συντονίζονται από πολύπλοκα συστήματα επικοινωνίας.

Τα κύτταρα είναι οι θεμελιώδεις μονάδες της ζωής. Συνεπώς, για να βρούμε μια απάντηση στο ερώτημα τι είναι η ζωή και πώς λειτουργεί θ' ανατρέξουμε στην *κυτταρική βιολογία*. Διαθέτοντας μια καλύτερη κατανόηση της δομής, λειτουργίας, συμπεριφοράς και εξέλιξης των κυττάρων μπορούμε να διερευνήσουμε τα κρίσιμα ιστορικά προβλήματα της ζωής στη γη: τη μυστηριώδη προέλευση, την εντυπωσιακή ποικιλότητα και την επέκτασή της σε κάθε πιθανό ενδιαίτημα. Ταυτόχρονα, η κυτταρική βιολογία μπορεί να μας προσφέρει απαντήσεις σε ερωτήματα σχετικά με τον εαυτό μας: Από που προήλθαμε; Πώς αναπτυσσόμαστε από ένα μεμονωμένο γονιμοποιημένο ωάριο; Τι μας κάνει να διαφέρουμε από κάθε άλλο άνθρωπο στη γη; Γιατί αρρωσταίνουμε, γερνάμε και πεθαίνουμε;

Στο κεφάλαιο αυτό, πρώτα θα παρουσιάσουμε τη μεγάλη μορφολογική ποικιλία που εμφανίζουν τα κύτταρα και θ' αναφέρουμε τους χημικούς μηχανισμούς που είναι κοινοί σε όλα τα κύτταρα. Στη συνέχεια θα εκθέσουμε πώς μπορούμε να εξετάσουμε τα κύτταρα με το μικροσκόπιο και τι βλέπουμε

Ομοιότητα και ποικιλότητα των κυττάρων

Τα κύτταρα εμφανίζουν μεγάλη ποικιλότητα ως προς την εμφάνιση και τη λειτουργία τους

Όλα τα ζωντανά κύτταρα έχουν παρόμοια βασική χημεία

Όλα τα σημερινά κύτταρα προφανώς εξελίχθηκαν από τον ίδιο πρόγονο

Τα κύτταρα παρέχουν τις πληροφορίες για τη μορφή, τη λειτουργία και την περίπλοκη συμπεριφορά των κυττάρων

Τα κύτταρα κάτω από το μικροσκόπιο

Η εφεύρεση του φωτονικού μικροσκοπίου οδήγησε στην ανακάλυψη των κυττάρων

Με το μικροσκόπιο μπορεί να γίνουν ορατά κύτταρα, οργανίδια, ακόμα και μόρια

Το προκαρυωτικό κύτταρο

Οι προκαρυώτες είναι η πιο ετερογενής ομάδα κυττάρων

Ο κόσμος των προκαρυωτών διαιρείται σε δύο επικράτειες: τα ευβακτήρια και τα αρχαιοβακτήρια

Το ευκαρυωτικό κύτταρο

Ο πυρήνας είναι η αποθήκη πληροφοριών του κυττάρου

Τα μιτοχόνδρια παράγουν ενέργεια από τις τροφές για τις ανάγκες του κυττάρου

Οι χλωροπλάστες παγιδεύουν ενέργεια από το ηλιακό φως

Οι εσωτερικές μεμβράνες δημιουργούν ενδοκυττάρια διαμερίσματα με διαφορετικές λειτουργίες

Το κυτταροδιάλυμα είναι ένα πυκνό υδατικό διάλυμα μεγάλων και μικρών μορίων

Ο κυτταροσκελετός είναι υπεύθυνος για τις κινήσεις του κυττάρου

Το κυτταρόπλασμα δεν είναι καθόλου στατικό

Τα ευκαρυωτικά κύτταρα ίσως αναπτύχθηκαν ως άρπαγες

Πρότυποι οργανισμοί

Οι μοριακοί βιολόγοι έχουν επικεντρωθεί στο *E. coli*

Η μαγιά της μπύρας είναι ένα απλό ευκαρυωτικό κύτταρο

Το *Arabidopsis* έχει επιλεγεί μέσα από 300,000 είδη ως πρότυπο φυτό

Ο κόσμος των ζώων αντιπροσωπεύεται από μια μύγα, ένα σκουλήκι, έναν ποντικό και τον *Homo sapiens*

Η σύγκριση της αλληλουχίας του γονιδιώματος διαφορετικών οργανισμών αποκαλύπτει την κοινή καταγωγή της ζωής

όταν τα παρατηρούμε. Τέλος, θ' ασχοληθούμε με το πώς μπορούμε να αξιολογήσουμε τις ομοιότητες των έμβιων όντων ώστε να κατανοήσουμε καλύτερα όλες τις μορφές ζωής στη γη, από το πιο μικροσκοπικό βακτήριο έως την πιο ψηλή βελανιδιά.

Ομοιότητα και ποικιλότητα των κυττάρων

Οι κυτταρικοί βιολόγοι συχνά αναφέρονται στο «κύτταρο» χωρίς να καθορίζουν κάποιο συγκεκριμένο κύτταρο, ωσάν όλα τα κύτταρα να ήταν όμοια. Όπως όμως ήδη αναφέραμε, κάτι τέτοιο ασφαλώς δεν ισχύει. Έχει υπολογιστεί ότι υπάρχουν τουλάχιστον δέκα εκατομμύρια διαφορετικά είδη έμβιων όντων στον κόσμο (ίσως και εκατό εκατομμύρια, σύμφωνα με κάποιους υπολογισμούς). Προτού εμβαθύνουμε περισσότερο στη βιολογία του κυττάρου πρέπει να ασχοληθούμε με τα εξής δύο βασικά ερωτήματα: σε ποιο βαθμό τα κύτταρα των ειδών μοιάζουν μεταξύ τους; Πόσο μοιάζουν μεταξύ τους ένα βακτήριο και μια πεταλούδα, ένα τριαντάφυλλο και ένα δελφίνι; Από ποιες απόψεις διαφέρουν;

Τα κύτταρα εμφανίζουν μεγάλη ποικιλότητα ως προς την εμφάνιση και τη λειτουργία τους

Ας αρχίσουμε από το μέγεθος. Ένα βακτηριακό κύτταρο (π.χ., ένα κύτταρο *Lactobacillus* σ' ένα κομμάτι τυριού) έχει μήκος λίγων **μικρομέτρων**. Ένα ωάριο βατράχου (το οποίο είναι επίσης μονοκύτταρο) έχει διάμετρο περίπου ενός χιλιοστού. Σε διαφορετική κλίμακα, εάν το μήκος του *Lactobacillus* ισοδυναμούσε με το ύψος ενός ανθρώπου, τότε το ωάριο του βατράχου θα είχε διάμετρο περίπου ένα χιλιόμετρο.

Τα κύτταρα ποικίλλουν επίσης πολύ ως προς το σχήμα και τις κινήσεις τους. Ας πάρουμε για παράδειγμα τα κύτταρα που παρουσιάζονται στην Εικόνα 1-1. Ένα νευρικό κύτταρο από τον ανθρώπινο εγκέφαλο έχει τεράστιο μήκος. Αποστέλλει τα ηλεκτρικά σήματά του σε άλλα κύτταρα κατά μήκος μιας λεπτής κυτταροπλασματικής αποφυάδας με μήκος 10,000 φορές μεγαλύτερο από το πάχος της, η οποία στο τελικό άκρο της διαχωρίζεται σ' εκατοντάδες κλάδους. Ένα κύτταρο *Paramecium* μέσα σε μια σταγόνα νερού έχει σχήμα υποβρυχίου και καλύπτεται από δεκάδες χιλιάδες βλεφαρίδες. Πρόκειται για λεπτές προσεκβολές των οποίων το ελικοειδές χτύπημα συμβάλλει στην προώθηση του κυττάρου, που περιστρέφεται καθώς προχωρεί. Ένα κύτταρο που βρίσκεται στην επιφανειακή σπιβάδα ενός φυτού είναι ένα πεπλατυσμένο, ακίνητο πρίσμα που γύρω του σχηματίζει ένα άκαμπτο κέλυφος κυτταρίνης το οποίο επικαλύπτεται από ένα αδιάβροχο περίβλημα κεριού. Ένα βακτηριακό κύτταρο *Bdellovibrio* έχει αλλαντοειδές σχήμα και προωθείται σαν τορπίλη από ένα περιστρεφόμενο μαστίγιο το οποίο συνάπτεται στο οπίσθιο άκρο του, που δρα σαν προπέλα. Ένα ουδετερόφιλο ή ένα μακροφάγο στο σώμα ενός ζώου έρπει ανάμεσα στους ιστούς, μεταβάλλοντας συνεχώς το σχήμα του και καταβροχθίζοντας κυτταρικά υπολείμματα, ξένους μικροοργανισμούς και νεκρά ή θνήσκοντα κύτταρα.

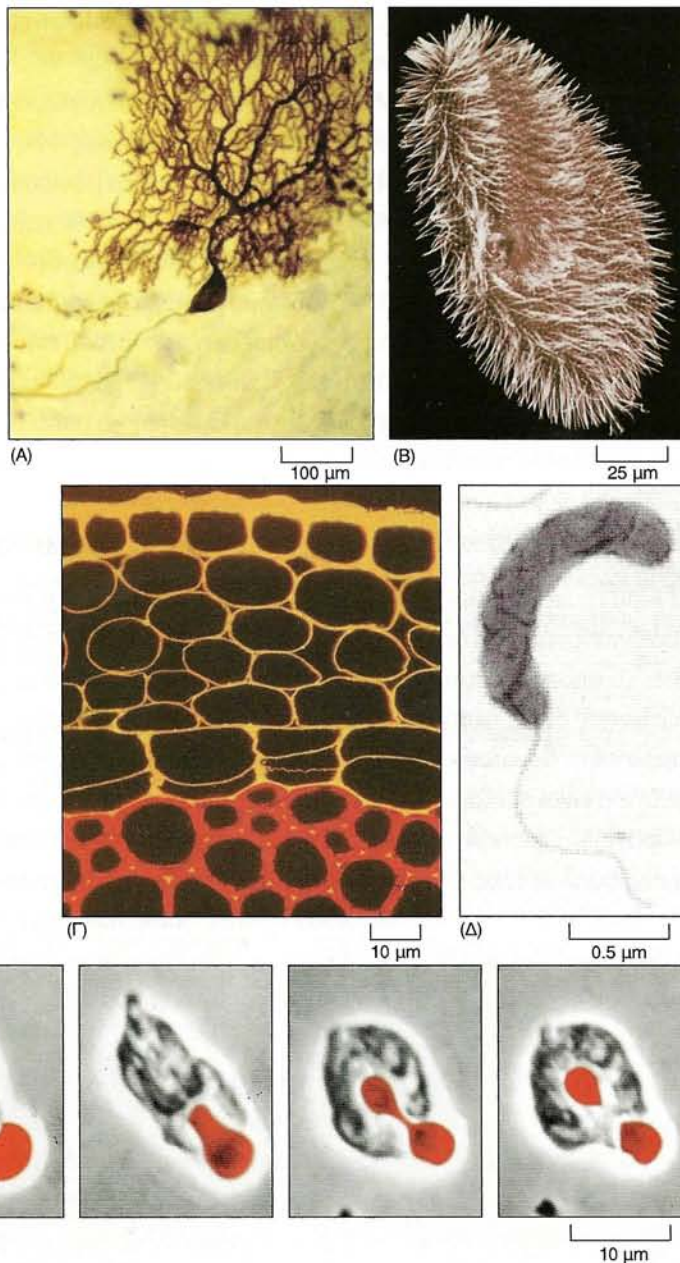
Ερώτηση 1-1

Η «ζωή» είναι εύκολο να αναγνωριστεί αλλά δύσκολο να οριστεί. Το λεξικό ορίζει ως ζωή την «κατάσταση ή ιδιότητα που διακρίνει τα έμβια όντα και οργανισμούς από τ'

αντίστοιχα νεκρά και από την ανόργανη ύλη και χαρακτηρίζεται κυρίως από μεταβολισμό, αύξηση και την ικανότητα αναπαραγωγής και απάντησης σε ερεθίσματα». Τα συγγράμματα της βιολογίας συνήθως παρέχουν επιπλέον διευκρινίσεις. Για παράδειγμα, σύμφωνα μ' ένα δημοφιλές σύγγραμμα, τα έμβια όντα:

1. Είναι πολύ οργανωμένα, σε σύγκριση με τα φυσικά, άψυχα αντικείμενα.
2. Εκδηλώνουν ομοιόσταση, δηλαδή διατηρούν σχετικά σταθερό εσωτερικό περιβάλλον.
3. Αναπαράγονται.
4. Αυξάνουν και αναπτύσσονται από απλές καταβολές.
5. Παραλαμβάνουν ύλη και ενέργεια από το περιβάλλον και τις μεταμορφώνουν.
6. Απαντούν σ' ερεθίσματα.
7. Προσαρμόζονται στο περιβάλλον τους.

Βαθμολογείστε τον άνθρωπο, μια ηλεκτρική σκούπα και μια πατάτα σε σχέση με τα παραπάνω χαρακτηριστικά.



Εικόνα 1-1. Μερικά παραδείγματα της ποικιλίας των κυτταρικών σχημάτων και μεγεθών. (Α) Ένα νευρικό κύτταρο από την παρεγκεφαλίδα (τμήμα του εγκεφάλου που ελέγχει τις κινήσεις). Το συγκεκριμένο κύτταρο έχει ένα τεράστιο διακλαδιζόμενο δένδρο αποφυάδων μέσω των οποίων δέχεται σήματα από περίπου 100,000 άλλα νευρικά κύτταρα. (Με την άδεια του Constantino Sotelo). (Β) *Paramecium*: πρωτόζωο που κολυμπά χάρη στον χτύπο των βλεφαρίδων που καλύπτουν την επιφάνειά του. (Με την άδεια των Anne Fleury, Michel Laurent και Andre Adoutte). (Γ) Τομή από τον μίσχο ενός νεαρού φυτού. Η κυτταρίνη αποδίδεται με πορτοκαλί χρώμα και η λιγνίνη με κόκκινο. Η εξωτερική στιβάδα των κυττάρων βρίσκεται στο πάνω μέρος της φωτογραφίας. (Δ) Ένα μικροσκοπικό βακτήριο, το *Bdellovibrio bacteriovorus*, με ένα μοναδικό μαστίγιο. Το βακτήριο αυτό τρέφεται με άλλα μεγαλύτερα βακτήρια, αφού προηγουμένως τους επιτεθεί και τα θανατώσει. (Με την άδεια των M.A. Stein και D.L. Diedrich). (Ε) Ένα λευκόκύτταρο ανθρώπου (ουδετερόφιλο), ενώ πλησιάζει και καταβροχθίζει ένα ερυθρόκύτταρο. (Με την άδεια των Stephen E. Malawista και Anne de Boislefury Chevance).

Ορισμένα κύτταρα περιβάλλονται μόνο από μια εύθραυστη *κυτταρική μεμβράνη*. Άλλα συνθέτουν ένα εξωτερικό περίβλημα βλήννης είτε άκαμπτα *κυτταρικά τοιχώματα* από τα οποία και περικλείονται ή περιβάλλονται από ένα σκληρό, αποπιτανωμένο εξωκυττάριο στρώμα, όπως αυτό των οστών.

Τα κύτταρα εμφανίζουν επίσης εντυπωσιακή ποικιλότητα ως προς τις χημικές απαιτήσεις και τις δραστηριότητές τους. Ορισμένα για να επιβιώσουν απαιτούν οξυγόνο, ενώ για άλλα το οξυγόνο είναι θανάσιμο δηλητήριο. Ορισμένα χρησιμοποιούν ως πρώτες ύλες μόνο αέρα, ηλιακό φως και νερό. Άλλα χρειάζονται ένα πολύπλοκο μείγμα μορίων που παράγονται από άλλα κύτταρα. Ορισμένα μοιάζουν με εξειδικευμένα εργαστήρια για την παραγωγή συγκεκριμένων ουσιών, όπως ορμόνες, άμυλο, λίπη ή χρωστικές. Τέλος, άλλα κύτταρα επιτελούν μηχανική λειτουργία, καίγοντας καύσιμα για ν' απο-

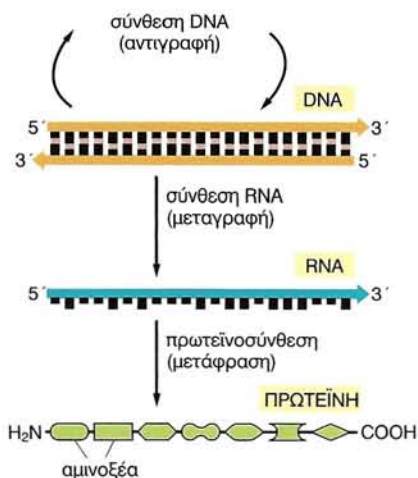
δώσουν μηχανική ενέργεια, ή παράγουν ηλεκτρισμό, όπως τα τροποποιημένα μυϊκά κύτταρα στο ηλεκτρικό χέλι.

Μερικές εξειδικεύσεις τροποποιούν τόσο πολύ ένα κύτταρο ώστε πρακτικά καταργούν τη δυνατότητά του ν' αποκτήσει απογόνους. Μια τέτοια εξειδίκευση θα ήταν άσκοπη για ένα είδος κυτάρου που ζει μοναχικά. Εντούτοις, σ' έναν πολυκύτταρο οργανισμό, η εξειδίκευση οδηγεί σε καταμερισμό εργασίας ανάμεσα στα κύτταρα. Έτσι, ορισμένα κύτταρα εξειδικεύονται σε μεγάλο βαθμό προκειμένου να εκτελέσουν συγκεκριμένα καθήκοντα και καταλήγουν να εξαρτώνται για πολλές βασικές ανάγκες τους από τα γειτονικά κύτταρα. Ακόμα και η πιο βασική ανάγκη, δηλαδή η μεταβίβαση των γενετικών πληροφοριών από τη μια γενιά στην επόμενη, έχει ανατεθεί στους ειδικούς – το ωάριο και το σπερματοζώαριο.

Όλα τα ζωντανά κύτταρα έχουν παρόμοια βασική χημεία

Παρά την αξιοσημείωτη ποικιλότητα των ζώων και των φυτών, από πολύ παλιά έγινε αντιληπτό ότι οι οργανισμοί αυτοί έχουν κάτι κοινό, κάτι που επιτρέπει να αποκαλούνται έμβια όντα. Με την ανακάλυψη του μικροσκοπίου, έγινε σαφές ότι τα φυτά και τα ζώα είναι αθροίσματα κυττάρων, επίσης ότι κύτταρα είναι δυνατόν να υφίστανται και ως ανεξάρτητοι οργανισμοί και ότι τα κύτταρα είναι ανεξάρτητες μονάδες ζωής, από την άποψη ότι αυξάνουν, αναπαράγονται, μετατρέπουν ενέργεια από μια μορφή σε μια άλλη, απαντούν στο περιβάλλον τους κλπ. Ενώ όμως ήταν εύκολο να διαπιστωθεί τί είναι ζωή, εξακολουθούσαν να υπάρχουν πολλές δυσκολίες στην αναγνώριση των ομοιοτήτων ανάμεσα σε όλα τα έμβια όντα. Τα διδακτικά βιβλία προσπάθησαν να ορίσουν τη ζωή με γενικές, αφηρημένες έννοιες, σχετικές με την αύξηση και την αναπαραγωγή.

Οι ανακαλύψεις της βιοχημείας και της μοριακής βιολογίας έλυσαν το συγκεκριμένο πρόβλημα κατά τον πιο εντυπωσιακό τρόπο. Παρόλη τη μορφολογική ποικιλότητά τους, όλα τα έμβια όντα έχουν παρόμοια υπόσταση. Σήμερα γνωρίζουμε ότι όλα τα κύτταρα μοιάζουν εντυπωσιακά μεταξύ τους ως προς τις λεπτομέρειες της χημικής οργάνωσής τους και έχουν κοινούς μηχανισμούς για τις περισσότερες βασικές λειτουργίες. Όλα τα κύτταρα αποτελούνται από τα ίδια είδη μορίων που συμμετέχουν στους ίδιους τύπους χημικών αντιδράσεων (Κεφάλαιο 2). Σε όλα τα έμβια όντα, οι γενετικές οδηγίες (τα γονίδια) αποθηκεύονται σε μόρια DNA που γράφονται με τον ίδιο χημικό μηχανισμό και διπλασιάζονται κατά τον ίδιο τρόπο προκειμένου να επιτρέψουν σ' έναν οργανισμό να αναπαραχθεί. Έτσι, σε κάθε κύτταρο, οι μακριές αλυσίδες του πολυμερούς DNA αποτελούνται από το ίδιο σύνολο μονομερών, τα νουκλεοτίδια, που παρατάσσονται με διαφορετικό τρόπο μεταφέροντας διαφορετικές πληροφορίες (όπως τα γράμματα του αλφαβήτου). Σε κάθε κύτταρο, οι οδηγίες του DNA διαβάζονται, ή αλλιώς μεταγράφονται, σ' ένα συγγενικό από χημική άποψη σύνολο μορίων που αποτελούνται από RNA (Εικόνα 1-2). Τα μηνύματα που μεταφέρονται από το RNA μεταφράζονται σε μια άλλη χημική μορφή: χρησιμοποιούνται για να κατευθύνουν την παραγωγή τεράστιας ποικιλίας πρωτεϊνών που καθορίζουν τη συμπεριφορά του κυττάρου και



Εικόνα 1-2. Σε όλα τα ζωντανά κύτταρα η ροή των γενετικών πληροφοριών είναι από το DNA στο RNA (μεταγραφή) και από το RNA στις πρωτεΐνες (μετάφραση). Από κοινού, αυτές οι διεργασίες αναφέρονται ως έκφραση των γονιδίων.

λειτουργούν ως δομικά υλικά, χημικοί καταλύτες, μοριακές μηχανές και άλλα. Σε κάθε έμβιο ον, οι πρωτεΐνες συντίθενται από τους 20 διαφορετικούς τύπους των ίδιων χημικών υπομονάδων. Οι υπομονάδες, ωστόσο, συνδέονται με διαφορετική αλληλουχία, προσδίδοντας διαφορετικές χημικές ιδιότητες στα μόρια των πρωτεϊνών, όπως οι διαφορετικές ακολουθίες γραμμάτων συγκροτούν διαφορετικές λέξεις. Έτσι, ο ίδιος βασικός βιοχημικός μηχανισμός χρησιμοποιήθηκε για τη δημιουργία όλων των έμβιων όντων (Εικόνα 1-3). Η λεπτομερής παρουσίαση της δομής και της λειτουργίας των πρωτεϊνών, του RNA και του DNA αποτελεί το αντικείμενο των Κεφαλαίων 4-8.

Εφόσον το κύτταρο είναι η θεμελιώδης μονάδα της ζωής, τίποτα μικρότερο από ένα κύτταρο δεν μπορεί να χαρακτηριστεί ως πραγματικά ζωντανό. Για παράδειγμα, οι ιοί έχουν μερικά κοινά είδη μορίων με τα κύτταρα αλλά δεν είναι ικανοί να αναπαράγονται. Βασισμένοι αποκλειστικά στις δικές τους δυνάμεις αντιγράφονται παρασιτικά, δηλαδή εκμεταλλευόμενοι τον αναπαραγωγικό μηχανισμό των κυττάρων που μολύνουν. Έτσι, οι ιοί είναι χημικά ζόμπι: ενώ είναι αδρανείς όσο βρίσκονται έξω από τους ξενιστές τους, μόλις διεισδύσουν ασκούν μια νοσηρή εξουσία.

Όλα τα σημερινά κύτταρα προφανώς εξελίχθηκαν από τον ίδιο πρόγονο

Κάθε κύτταρο αναπαράγεται με διπλασιασμό του DNA του. Στη συνέχεια



(Α)



(Β)



(Γ)



(Δ)

Ερώτηση 1-2

Οι μεταλλάξεις είναι λάθη στο DNA που μεταβάλλουν το γενετικό σχέδιο από την προηγούμενη γενιά. Φανταστείτε ένα εργοστάσιο υποδημάτων. Θα περιμένετε τα λάθη (δηλαδή οι ακούσιες αλλαγές) στην αντιγραφή του σχεδίου των υποδημάτων να βελτιώσουν το παραγόμενο προϊόν; Δικαιολογήστε την απάντησή σας.



Εικόνα 1-3. Βακτήρια, μια πεταλούδα, ένα τριαντάφυλλο και ένα δελφίνι. Όλοι αυτοί οι έμβιοι οργανισμοί αποτελούνται από κύτταρα που έχουν παρόμοια βασική βιοχημεία και λειτουργούν σύμφωνα με τις ίδιες θεμελιώδεις αρχές. (Α: με την άδεια του Tony Brain και της Science Photo Library, Β: με την άδεια των J.S. και E.J. Woolmer, Γ: με την άδεια του Ιδρύματος John Innes, Δ: με την άδεια του Jonathan Gordon).

διαίρεται στα δύο, μεταβιβάζοντας ένα αντίγραφο των γενετικών πληροφοριών που κωδικοποιούνται στο DNA σε καθένα από τα δύο θυγατρικά κύτταρα. Αυτό ερμηνεύει γιατί τα τέκνα μοιάζουν με τους γονείς. Η αντιγραφή δεν είναι πάντοτε τέλεια και σποραδικά οι πληροφορίες αλλοιώνονται. Αυτό ερμηνεύει γιατί τα τέκνα δεν είναι πάντα πιστά αντίγραφα των γονέων. Οι μεταβολές στο DNA αποκαλούνται *μεταλλάξεις* (mutations). Οι μεταλλάξεις μπορεί να μεταβάλλουν ένα κύτταρο προς το χειρότερο (από την άποψη ότι το θυγατρικό κύτταρο είναι λιγότερο ικανό να επιβιώσει και να αναπαραχθεί), είτε προς το καλύτερο (όταν οι μεταλλάξεις ευνοούν την επιβίωση και αναπαραγωγή) ή ακόμα να είναι ουδέτερες, όταν οδηγούν μεν σε διαφορές, χωρίς όμως οι συγκεκριμένες διαφορές να έχουν λειτουργικές επιπτώσεις. Ο αγώνας για επιβίωση εξαλείφει το πρώτο είδος των μεταλλάξεων, ευνοεί το δεύτερο και ανέχεται το τρίτο. Όποιοι απόγονοι επιζήσουν στην επόμενη γενιά θα μεταβιβάσουν τις τροποποιημένες γενετικές πληροφορίες που τους έφεραν στη ζωή. Επιπλέον, τα γενετικά τραπουλόχαρτα μπορεί ν' ανακατευτούν και να ξαναμοιραστούν με φυλετική αναπαραγωγή (sexual reproduction). Η φυλετική αναπαραγωγή συνίσταται σε σύντηξη δύο κυττάρων του ίδιου είδους, με συνέπεια τη συνένωση του DNA τους και την αναδιοργάνωση των γενετικών πληροφοριών σε νέους συνδυασμούς στην επόμενη γενιά.

Αυτές οι απλές αρχές, της αλλαγής και της επιλογής, που εφαρμόστηκαν επαναληπτικά σε τεράστιο αριθμό κυτταρικών γενεών, αποτελούν τη βάση της **εξέλιξης**. Πρόκειται για τη διεργασία με την οποία τα έμβια όντα τροποποιούνται σταδιακά και προσαρμόζονται στο περιβάλλον τους με όλο και πιο εκλεπτυσμένους τρόπους. Η εξέλιξη προσφέρει μια απρόσμενη, αλλά συνάμα και οριστική, ερμηνεία για τις μεγάλες ομοιότητες που εμφανίζουν τα σημερινά κύτταρα ως προς τη βασική οργάνωσή τους. Αυτό συμβαίνει επειδή όλα έχουν κληρονομήσει τις γενετικές οδηγίες τους από τον ίδιο κοινό πρόγονο. Έχει υπολογιστεί ότι αυτό το αρχέγονο κύτταρο εμφανίστηκε πριν από 3.5 έως 3.8 δισεκατομμύρια χρόνια και πρέπει να υποθέσουμε ότι περιείχε μια πρωταρχική εκδοχή του οικουμενικού μηχανισμού που διέπει κάθε σύγχρονη μορφή ζωής πάνω στη γη. Μέσω μεταλλάξεων, οι απόγονοί του σταδιακά διαφοροποιήθηκαν, απέκλιναν και κάλυψαν κάθε γωνιά της Γης με ζωντανά όντα, αξιοποιώντας τις δυνατότητες του μηχανισμού με ανεξάντλητη επινοητικότητα.

Τα κύτταρα παρέχουν τις πληροφορίες για τη μορφή, τη λειτουργία και την περίπλοκη συμπεριφορά των κυττάρων

Το **γονιδίωμα** ενός κυττάρου, δηλαδή το σύνολο των γενετικών πληροφοριών στο DNA του, παρέχει ένα γενετικό πρόγραμμα που καθοδηγεί το κύτταρο πώς να λειτουργήσει και, στα φυτικά και ζωικά κύτταρα, πώς ν' αναπτυχθεί σ' έναν οργανισμό μ' εκατοντάδες διαφορετικά είδη κυττάρων. Όπως θα δούμε στο Κεφάλαιο 21, σ' ένα φυτό ή ζώο, τα κύτταρα αυτά μπορεί να εμφανίζουν εντυπωσιακή ποικιλότητα. Τα λιποκύτταρα, τα δερματικά κύτταρα, τα οστεοκύτταρα και τα νευρικά κύτταρα δημιουργούνται κατά την εμβρυϊκή ανάπτυξη από ένα μόνο γονιμοποιημένο ωάριο και όλα περιέχουν

ταυτόσημα αντίγραφα του DNA του συγκεκριμένου είδους. Τα διαφορετικά χαρακτηριστικά τους απορρέουν από τον τρόπο με τον οποίο χρησιμοποιούν τις γενετικές οδηγίες. Διαφορετικά κύτταρα *εκφράζουν* διαφορετικά γονίδια. Αυτό σημαίνει ότι ενεργοποιούν επιλεκτικά την παραγωγή ορισμένων μόνο πρωτεϊνών, ανάλογα με τις ενδείξεις που παρέλαβαν τόσο τα ίδια όσο και οι πρόγονοί τους από το περιβάλλον.

Συνεπώς, το DNA δεν είναι μόνο ένα ευρετήριο που καταγράφει τα μόρια που πρέπει να έχει κάθε κύτταρο, αλλά ούτε και το κύτταρο είναι ένα συναρμολογούμενο απ' όλα τα μόρια του ευρετηρίου. Κάθε κύτταρο είναι σε θέση να επιτελεί ποικίλες βιολογικές λειτουργίες, ανάλογα με το περιβάλλον και την ιστορία του, χρησιμοποιώντας τις πληροφορίες που κωδικοποιούνται στο DNA του σαν κατευθυντήριο άξονα των δραστηριοτήτων του. Σε επόμενα κεφάλαια θα εξετάσουμε λεπτομερώς πώς καθορίζει το DNA τα συστατικά ενός κυττάρου αλλά και τους κανόνες που διέπουν πότε και πού πρέπει να παραχθούν αυτά τα συστατικά.

Τα κύτταρα κάτω από το μικροσκόπιο

Σήμερα διαθέτουμε την τεχνολογία για ν' αποκωδικοποιήσουμε τις αρχές που κατευθύνουν τη δομή και τη δραστηριότητα του κυττάρου. Η βιολογία όμως ξεκίνησε χωρίς αυτά τα εργαλεία. Για να συλλάβουμε τις δυσχέρειες που αντιμετώπιζαν όσοι πρωτοαντίκρυζαν τα κύτταρα, ας αναλογιστούμε τη σύγχυση που θα πάθαινε ένας επιστήμονας μιας άλλης εποχής – λόγου χάριν ο Λεονάρντο ντα Βίντσι – αν προσπαθούσε να καταλάβει πώς λειτουργεί ένα laptop. Ασφαλώς δεν θα γνώριζε ότι το κλειδί για την κατανόηση της λειτουργίας αυτού του μηχανήματος έγκειται στην αναγνώριση και αποκωδικοποίηση των προγραμμάτων που περιέχει. Αφότου θα είχε εξετάσει τη θήκη του laptop, θα είχε ανασπκώσει την οθόνη και θα είχε πατήσει τα πλήκτρα, αυτός ο καταρτισμένος και φιλομαθής επιστήμονας θα άνοιγε ίσως το μηχανήμα για να δει τι υπάρχει μέσα. Αντί για μοχλούς και γραπτά μηνύματα, θ' αντίκριζε μυστηριώδεις πίνακες καλυμμένους με μεταλλικές οδούς. Οι πρωτοπόροι της κυτταρικής βιολογίας πραγματοποίησαν μια ανάλογη εξερεύνηση. Ξεκίνησαν απλώς παρατηρώντας τους ιστούς και τα κύτταρα και συνέχισαν σπάζοντας ή κόβοντάς τα ώστε να δουν τι υπάρχει μέσα. Η έκπληξη και σύγχυσή τους ήταν ανάλογη με αυτήν που θα αισθανόταν ο επιστήμονας της Αναγέννησης αντικρίζοντας το εσωτερικό του laptop. Ωστόσο, η οπτική παρατήρηση ήταν το πρώτο βήμα προς την κατανόηση και εξακολουθεί να είναι απαραίτητη στη μελέτη της βιολογίας του κυττάρου.

Τα κύτταρα γενικά έχουν πολύ μικρό μέγεθος. Έτσι, δεν είναι ορατά με γυμνό μάτι. Η ανακάλυψη του **μικροσκοπίου** τον δέκατο έβδομο αιώνα για πρώτη φορά κατέστησε τα κύτταρα ορατά και, για εκατοντάδες χρόνια, ό,τι γνωρίζαμε σχετικά με τα κύτταρα είχε ανακαλυφθεί με τη βοήθεια αυτής της απλής επινοήσης. Τα *φωτονικά μικροσκόπια* εξακολουθούν ν' αποτελούν βασικά εργαλεία μελέτης για τους βιολόγους του κυττάρου.

Μολονότι περιλαμβάνουν πλέον πολλά εξειδικευμένα εξαρτήματα, εν



Ερώτηση 1-3

Μόλις εκπονήσατε ένα φιλόδοξο ερευνητικό πρόγραμμα: να δημιουργήσετε ζωή μέσα σ' ένα δοκιμαστικό σωλήνα. Για το σκοπό αυτό, βράζετε σε μια φιάλη

ένα πλούσιο μείγμα εκχυλίσματος ζυμομυκήτων και αμινοξέων μαζί με μικρή ποσότητα από τ' ανόργανα άλατα που είναι απαραίτητα για τη ζωή. Κατόπιν, σφραγίζετε τη φιάλη και την αφήνετε να κρυώσει. Μετά από αρκετούς μήνες το υγρό παραμένει διαυγές και δεν υπάρχουν ίχνη ζωής. Ένας φίλος σας προτείνει ότι ήταν λάθος να αποκλείσετε τον αέρα, επειδή οι περισσότερες γνωστές μορφές ζωής απαιτούν οξυγόνο. Έτσι, επαναλαμβάνετε το πείραμα, αλλά αυτή τη φορά αφήνετε τη φιάλη ξεσκεπάστη. Μέσα σε λίγες ημέρες, το υγρό θολώνει και με το μικροσκόπιο παρατηρείτε όμορφα μικρά κύτταρα που σαφώς αυξάνουν και διαιρούνται. Το πείραμα αυτό αποδεικνύει ότι κατορθώσατε να δημιουργήσετε μια νέα μορφή ζωής; Πώς θα έπρεπε να ξανασχεδιάσετε το πείραμά σας ώστε να μην αποκλείσετε τον αέρα αλλά την πιθανότητα επιμόλυνσης που θα μπορούσε να ερμηνεύσει τα παραπάνω αποτελέσματά σας; (Η απάντηση είναι έτοιμη, στα πειράματα του Louis Pasteur).

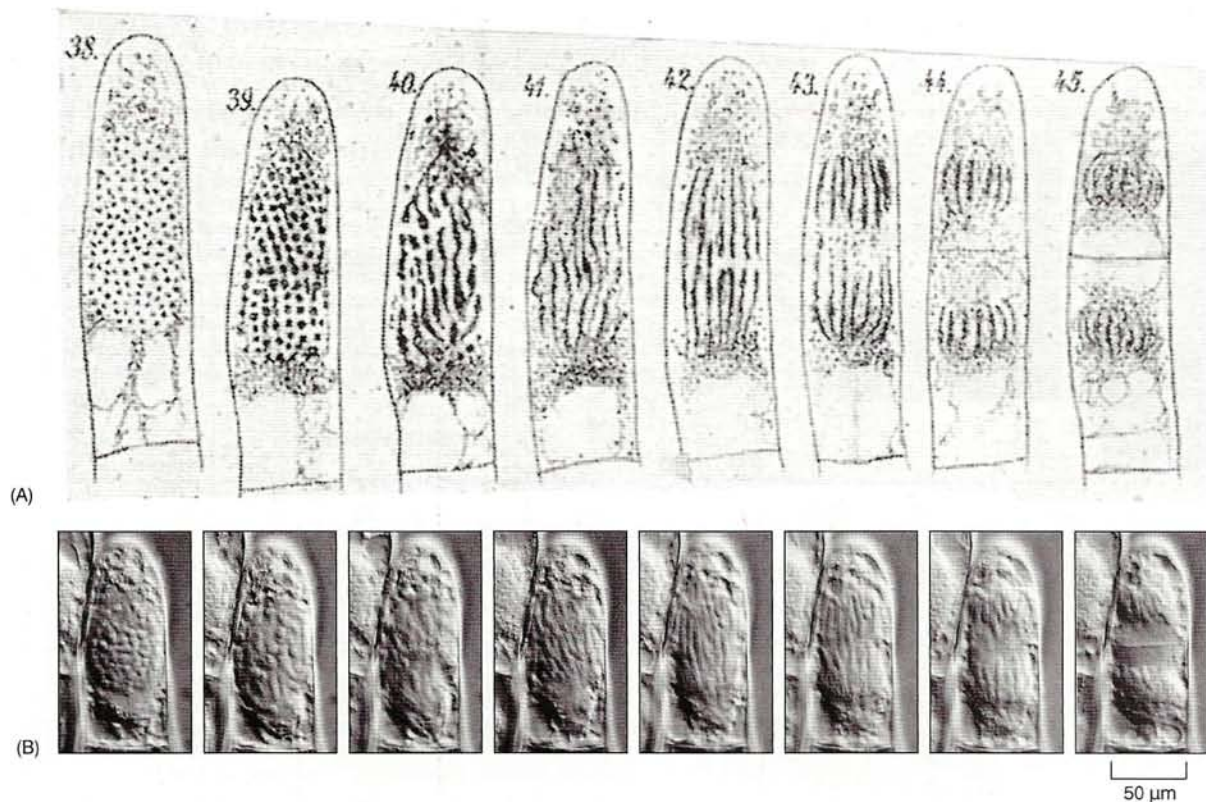
τούτοις οι ιδιότητες του ίδιου του φωτός θέτουν περιορισμούς στις λεπτομέρειες που μπορεί ν' αποκαλύψουν. Τα *ηλεκτρονικά μικροσκόπια*, τα οποία επινοήθηκαν τη δεκαετία του 1930, ξεπερνούν τους περιορισμούς αυτούς χρησιμοποιώντας ως πηγή φωτός δέσμες ηλεκτρονίων αντί για δέσμες φωτός. Με τον τρόπο αυτό αυξάνουν σημαντικά την ικανότητα παρατήρησης της λεπτής δομής των κυττάρων, καθιστώντας ορατά ακόμα και ορισμένα από τα μακρομόρια. Στο Παράρτημα 1.1 παρουσιάζονται συνοπτικά τα κύρια είδη μικροσκοπιών που χρησιμοποιούνται για την εξέταση των κυττάρων.

Η εφεύρεση του φωτονικού μικροσκοπίου οδήγησε στην ανακάλυψη των κυττάρων

Η ανάπτυξη του φωτονικού μικροσκοπίου βασίστηκε στην πρόοδο που σημειώθηκε στην παραγωγή των γυάλινων φακών. Τον δέκατο έβδομο αιώνα, η παραγωγή φακών είχε εξελιχθεί σε τέτοιο βαθμό ώστε χρησιμοποιήθηκαν για την παρασκευή απλών μικροσκοπιών. Το 1665, ο Robert Hooke ανακοίνωσε στη Βασιλική Εταιρεία του Λονδίνου ότι εξέτασε μ' ένα μικροσκόπιο ένα κομμάτι φελλού και βρήκε ότι αποτελείται από μια μάζα μικροσκοπικών θαλάμων, τους οποίους ονόμασε «κύτταρα». Ο όρος «κύτταρο» επικράτησε, παρόλο που οι δομές τις οποίες περιέγραψε ο Hooke δεν ήταν παρά τα κυτταρικά τοιχώματα που απέμεναν μετά το θάνατο των κυττάρων. Αργότερα, ο Hooke και ορισμένοι από τους σύγχρονούς του κατόρθωσαν να παρατηρήσουν ζωντανά κύτταρα.

Επί 200 περίπου χρόνια, το μικροσκόπιο παρέμεινε ένα εξωτικό και ακριβό μηχάνημα, που κατείχαν μόνο όσοι διέθεταν τα οικονομικά μέσα. Η ευρεία χρήση του μικροσκοπίου για την εξέταση των ζωντανών κυττάρων άρχισε μόλις τον προηγούμενο αιώνα. Η ανάπτυξη της κυτταρικής βιολογίας ως ανεξάρτητου κλάδου της επιστήμης ήταν μια σταδιακή διαδικασία στην οποία συνέβαλαν πολλοί. Ωστόσο, η επίσημη γέννησή της πιστεύεται ότι σηματοδοτείται από δύο δημοσιεύσεις: η μια από τον βοτανολόγο Matthias Schleiden το 1838 και η άλλη από τον ζωολόγο Theodor Schwann το 1839. Στις συγκεκριμένες δημοσιεύσεις, οι συγγραφείς κατέγραψαν τα αποτελέσματα μιας συστηματικής εξέτασης φυτικών και ζωικών ιστών με το μικροσκόπιο και τελικά απέδειξαν ότι τα κύτταρα ήταν οι οικουμενικοί δομικοί λίθοι όλων των ζωντανών ιστών. Οι μελέτες των Schleiden και Schwann, αλλά και άλλων ερευνητών του 19^{ου} αιώνα, οδήγησαν σταδιακά στο συμπέρασμα ότι όλα τα έμβια κύτταρα σχηματίζονται από τη διαίρεση προϋπαρχόντων κυττάρων. Το δόγμα αυτό ορισμένες φορές αναφέρεται με τον όρο *κυτταρική θεωρία* (Εικόνα 1-4). Η λογική προέκταση της θεωρίας, ότι δηλαδή οι έμβιοι οργανισμοί δεν προκύπτουν αυθόρμητα αλλά μόνο από υπάρχοντες οργανισμούς, αποτέλεσε αντικείμενο θερμών συζητήσεων, αλλά τελικά επιβεβαιώθηκε από τα πειράματα του Louis Pasteur τη δεκαετία του 1860.

Η αρχή ότι τα κύτταρα σχηματίζονται μόνο από προϋπάρχοντα κύτταρα και ότι κληρονομούν τα χαρακτηριστικά των μητρικών κυττάρων διέπει όλη τη Βιολογία και προσδίδει στο αντικείμενο μοναδικό χαρακτήρα. Στον



Εικόνα 1-4. Πρώιμες απεικονίσεις κυττάρων.

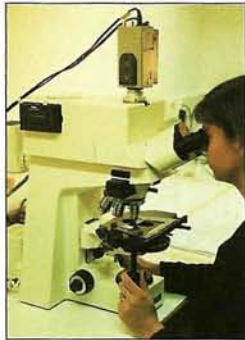
(Α) Σχέδιο ενός ζωντανού φυτικού κυττάρου (ένα κύτταρο τριχιδίου από ένα άνθος *Tradescantia*) κατά τη διαδικασία της διαίρεσής του σε δύο θυγατρικά κύτταρα μέσα σε χρονική περίοδο 2,5 ωρών. Eduard Strasburger, 1880. (Β) Ένα παρόμοιο ζωντανό κύτταρο, όπως φωτογραφήθηκε με τη βοήθεια ενός φωτονικού μικροσκοπίου. (Με την άδεια του Peter Hepler).

συγκεκριμένο επιστημονικό κλάδο, τα ερωτήματα που αφορούν το σήμερα αναπόφευκτα συνδέονται με ερωτήματα που αφορούν το παρελθόν. Για να κατανοήσουμε τη συμπεριφορά των σημερινών κυττάρων και οργανισμών πρέπει να κατανοήσουμε την ιστορία τους, ανατρέχοντας στην προέλευση των πρώτων κυττάρων που εμφανίστηκαν πάνω στη Γη. Η θεωρία της εξέλιξης του Δαρβίνου, που δημοσιεύθηκε το 1859, προσέφερε τις βασικές γνώσεις για την κατανόηση της ιστορίας και έδειξε ότι η τυχαία παραλλαγή και η φυσική επιλογή προάγουν τη δημιουργία οργανισμών με νέα χαρακτηριστικά. Η θεωρία της εξέλιξης ερμηνεύει την εμφάνιση της ποικιλότητας σε οργανισμούς με κοινούς προγόνους. Σε συνδυασμό με την κυτταρική θεωρία, παρέχει μια θεώρηση όλης της ζωής, από τα πρώτα βήματά της έως τις μέρες μας, με τη μορφή ενός οικογενειακού δένδρου των κυττάρων. Το συγκεκριμένο βιβλίο αναφέρεται κυρίως στον τρόπο με τον οποίο λειτουργούν τα κύτταρα. Ωστόσο, πολλές φορές θα συναντήσουμε το θέμα της εξέλιξης.

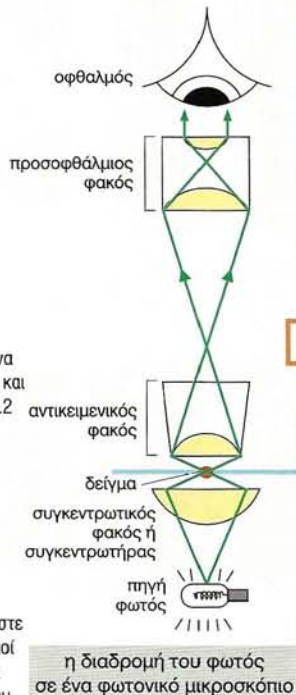
Με το μικροσκόπιο μπορεί να γίνουν ορατά κύτταρα, οργανίδια, ακόμα και μόρια

Παρατηρώντας μια πολύ λεπτή τομή ενός κατάλληλου φυτικού ή ζωικού ιστού με το φωτονικό μικροσκόπιο διαπιστώνουμε ότι ο ιστός χωρίζεται σε χιλιάδες μικρά κύτταρα, τα οποία είτε «συσκευάζονται» σφικτά το ένα κοντά στο άλλο είτε διαχωρίζονται μεταξύ τους από ένα υλικό γνωστό ως *εξωκυττάριο στρώμα* (extracellular matrix), ένα πυκνό υλικό που συχνά αποτελείται από πρωτεϊνικές ίνες ενσωματωμένες σε μια πολυσακχαριδική πηκτή (Εικόνα

Παράρτημα 1-1. Φωτονικό και ηλεκτρονικό μικροσκόπιο



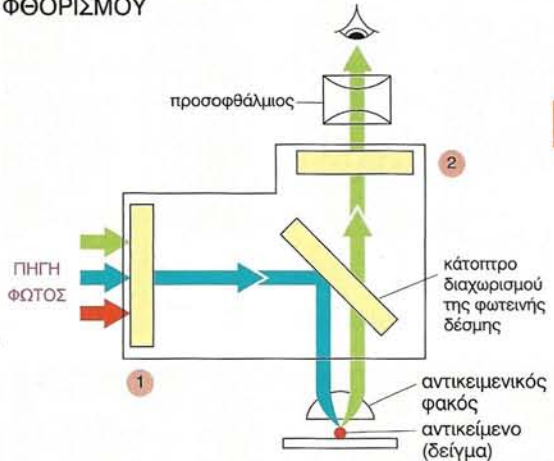
ΦΩΤΟΝΙΚΟ ΜΙΚΡΟΣΚΟΠΙΟ



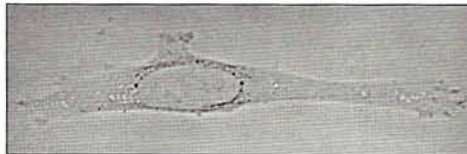
Το φωτονικό μικροσκόπιο δίνει τη δυνατότητα να μεγεθύνουμε τα κύτταρα έως και χίλιες φορές και να διακρίνουμε λεπτομέρειες μεγέθους έως 0.2 μm (περιορισμός που επιβάλλεται από την κυματική φύση του φωτός και όχι από την ποιότητα των ίδιων των φακών). Για την παρατήρηση κυττάρων με το φωτονικό μικροσκόπιο υπάρχουν τρεις προϋποθέσεις. 1. Ζωρή φως πρέπει να εστιάζεται πάνω στο δείγμα με τη μεσολάβηση φακών στον συγκεντρωτήρα. 2. Το δείγμα πρέπει να έχει υποβληθεί σε κατάλληλη προετοιμασία, έτσι ώστε το φως να το διαπερνά. 3. Δύο κατάλληλοι φακοί (αντικειμενικός και προσοφθάλμιος) πρέπει να διατάσσονται σωστά προκειμένου το είδωλο του δείγματος να εστιαστεί στον οφθαλμό.

η διαδρομή του φωτός σε ένα φωτονικό μικροσκόπιο

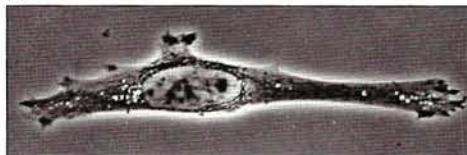
ΜΙΚΡΟΣΚΟΠΙΟ ΦΘΟΡΙΣΜΟΥ



Οι φθορίζουσες χρωστικές που χρησιμοποιούνται για τη χρώση κυττάρων ανιχνεύονται με τη βοήθεια ενός μικροσκοπίου φθορισμού. Το μικροσκόπιο φθορισμού μοιάζει με ένα συνηθισμένο φωτονικό μικροσκόπιο, με εξαίρεση το γεγονός ότι το φως διέρχεται από δύο είδη φίλτρων. Το πρώτο (1) διηθεί το φως προτού φτάσει στο δείγμα, αφήνοντας να διέλθουν μόνο τα μήκη κύματος που διεγείρουν τη συγκεκριμένη φθορίζουσα χρωστική. Το δεύτερο (2) ανακόπτει αυτό το φως και αφήνει να διέλθουν μόνο τα μήκη κύματος που εκπέμπονται από τη φθορίζουσα χρωστική. Τα αντικείμενα που έχουν χρωσθεί αναδεικνύονται με ζωηρό χρώμα σε σκοτεινό φόντο.



(Α)



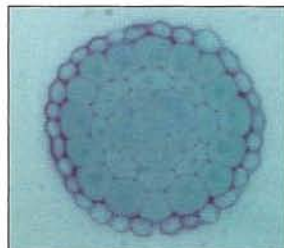
(Β)



(Γ)

ΤΡΕΙΣ ΤΥΠΟΙ ΦΩΤΟΝΙΚΟΥ ΜΙΚΡΟΣΚΟΠΙΟΥ

Τρεις εικόνες του ίδιου άβαφου ζωικού κυττάρου σε καλλιέργεια. Η εικόνα που φαίνεται στο (Α) αναδεικνύεται με ένα σύνθετο οπτικό σύστημα (μικροσκοπία φωτεινού πεδίου). Περισσότερες λεπτομέρειες αναδεικνύονται με πιο σύνθετα οπτικά συστήματα, όπως το μικροσκόπιο αντίθεσης φάσεων (Β) και το μικροσκόπιο αντίθεσης-φάσεων συμβολής (Γ). Τα συστήματα αυτά αξιοποιούν διαφορές στον τρόπο με τον οποίο το φως διέρχεται από περιοχές του κυττάρου με διαφορετικό δείκτη διάθλασης. Και οι τρεις εικόνες προκύπτουν εύκολα με το ίδιο μικροσκόπιο, απλά αλλάζοντας τα επιμέρους οπτικά συστήματα.



(Δ)

50 μm

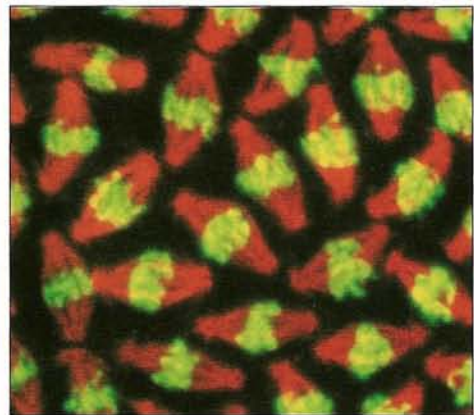
50 μm

ΛΕΠΤΕΣ ΤΟΜΕΣ

Οι περισσότεροι ιστοί είναι αδύνατο να εξεταστούν στο μικροσκόπιο είτε επειδή δεν είναι αρκετά μικροί είτε επειδή δεν είναι αρκετά διαφανείς. Για το λόγο αυτό, υποβάλλονται σε ειδική επεξεργασία που περιλαμβάνει μονιμοποίηση με χημικά μέσα και διατομή σε λεπτές τομές ή φέτες που επιστρώνονται σε μια αντικειμενοφόρο πλάκα και ακολουθώς χρωματίζονται προκειμένου ν' αποκαλυφθούν τα διαφορετικά συστατικά των κυττάρων. Στη διπλανή φωτογραφία φαίνεται μια χρωσμένη τομή από το άκρο της ρίζας ενός φυτού.

ΦΘΟΡΙΖΟΝΤΕΣ ΑΝΙΧΝΕΥΤΕΣ

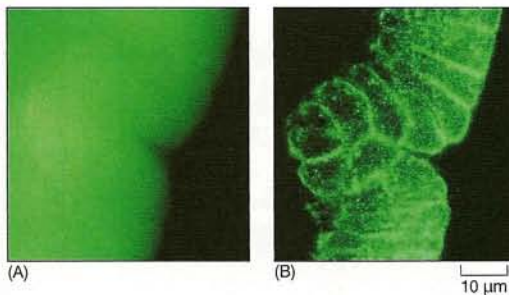
Διαφαινόμενα κύτταρα όπως φαίνονται μ' ένα μικροσκόπιο φθορισμού μετά από χρώση με ειδικές φθορίζουσες ουσίες.



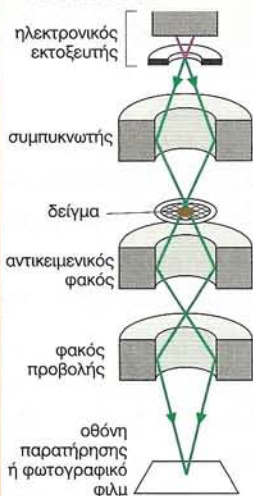
Οι φθορίζουσες χρωστικές απορροφούν φως ορισμένου μήκους κύματος και εκπέμπουν φως ενός άλλου, μεγαλύτερου μήκους κύματος. Ορισμένες από αυτές προσδένονται ειδικά σε συγκεκριμένα μόρια των κυττάρων και, με τη βοήθεια ενός μικροσκοπίου φθορισμού, μπορεί ν' αποκαλύψουν την τοποθεσία τους στο κύτταρο. Άλλες χρωστικές είναι δυνατό να συζευχθούν με μόρια αντισωμάτων, τα οποία κατόπιν λειτουργούν ως εξειδικευμένα και ευαίσθητα αντιδραστήρια, συνδεδεμένα εκλεκτικά με συγκεκριμένα μακρομόρια. Από τη σύνδεση αυτή αποκαλύπτεται η κατανομή των μακρομορίων μέσα στο κύτταρο. Στο παράδειγμα της εικόνας, μια πρωτεΐνη των μικροσωληνίσκων της μιτωτικής ατράκτου έχει χρωσθεί κόκκινη μ' ένα φθορίζον αντίσωμα. (Με την άδεια του William Sullivan).

ΣΥΝΕΣΤΙΑΚΟ ΜΙΚΡΟΣΚΟΠΙΟ

Είναι ένα μικροσκόπιο φθορισμού που χρησιμοποιεί laser ως πηγή φωτός. Η δέσμη laser εστιάζεται σ' ένα ορισμένο σημείο σε συγκεκριμένο βάθος του δείγματος και ένα άνοιγμα στον ανιχνευτή επιτρέπει να συμπεριληφθεί στην εικόνα μόνο ο φθορισμός που εκπέμπεται από το ακριβές σημείο εστίασης. Η σάρωση της δέσμης laser διαμέσου του δείγματος αποδίδει μια σαφή διοδίαστατη εικόνα του επιπέδου εστίασης. Με την εξέταση τομών σε διαφορετικό βάθος μπορεί να δημιουργηθεί μια τρισδιάστατη εικόνα. Στις διπλανές εικόνες εικονίζεται ένα ακέραιο έμβρυο βαμμένο με χρωστική ειδική για την πρωτεΐνη ακτίνη. (Α) Η συμβατική μικροσκοπία φθορισμού αποδίδει μια θολή εικόνα εξαιτίας της ύπαρξης δομών που φθορίζουν πάνω και κάτω από το επίπεδο εστίασης. (Με την άδεια του Richard Wam). (Β) Η συνεστιακή μικροσκοπία προσφέρει μια σαφή απεικόνιση των κυττάρων του εμβρύου. (Με την άδεια του Peter Whaw).



ΗΛΕΚΤΡΟΝΙΚΟ ΜΙΚΡΟΣΚΟΠΙΟ ΔΙΕΛΕΥΣΗΣ



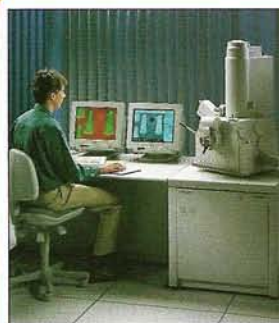
Με την άδεια του Philips Electron Optics

Η ηλεκτρονιογραφία που παρουσιάζεται πιο κάτω δείχνει μια μικρή περιοχή ενός κυττάρου από ένα τμήμα του όρχη. Ο ιστός έχει μονιμοποιηθεί με χημικές ουσίες, έχει σκληρωθεί σε πλαστικό και κατόπιν έχει διαταμεί σε πολύ λεπτές τομές, οι οποίες, προτού τοποθετηθούν στο κενό του μικροσκοπίου, χρώσθηκαν με άλατα ουρανίου και μολύβδου. (Με την άδεια του Daniel S. Friend).

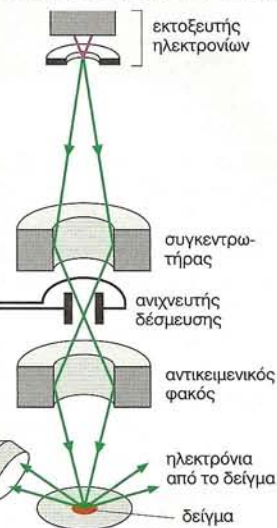


Οι αρχές λειτουργίας του ηλεκτρονικού μικροσκοπίου διέλευσης είναι ανάλογες ενός ανεστραμμένου μικροσκοπίου, με τη διαφορά ότι αντί για δέσμη φωτός χρησιμοποιείται μια δέσμη ηλεκτρονίων και αντί για γυάλινους φακούς μαγνητικές σπείρες. Το δείγμα πρέπει να είναι πολύ λεπτό και τοποθετείται σε θάλαμο κενού. Η αντίθεση ανάμεσα σε επιμέρους στοιχεία εξασφαλίζεται συνήθως από χρωστικές αλάτων βαρέων μετάλλων, οι οποίες τοπικά απορροφούν ή διασπείρουν ηλεκτρόνια, αφαιρώντας τα από τη δέσμη καθώς αυτή διαπερνά το δείγμα. Το ηλεκτρονικό μικροσκόπιο διέλευσης προσφέρει τη δυνατότητα μεγέθυνσης έως και ένα εκατομμύριο φορές και στα βιολογικά δείγματα έχει διακριτικό όριο περίπου 2 nm.

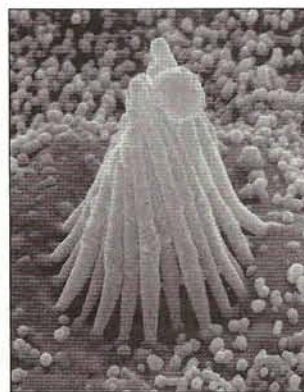
ΗΛΕΚΤΡΟΝΙΚΟ ΜΙΚΡΟΣΚΟΠΙΟ ΣΑΡΩΣΗΣ



Με την άδεια του Philips Electron Optics

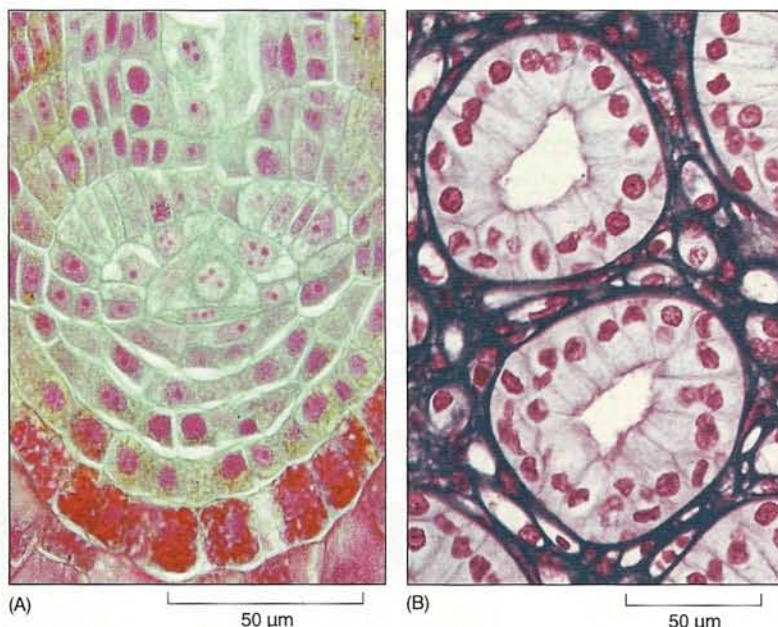


Στο ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σάρωσης το δείγμα που έχει επικαλυφθεί από μια πολύ λεπτή επίστρωση ενός βαρέος μετάλλου σαρώνεται από μια δέσμη ηλεκτρονίων που εστιάζονται στο δείγμα από ηλεκτρομαγνητικές σπείρες, οι οποίες στο ηλεκτρονικό μικροσκόπιο δρουν ως φακοί. Η ποσότητα ηλεκτρονίων που διαχέεται ή εκπέμπεται καθώς η δέσμη βομβαρδίζει κάθε σημείο στην επιφάνεια του δείγματος μετράται από τον ανιχνευτή και χρησιμεύει για τον έλεγχο της έντασης διαδοχικών σημείων σε μια εικόνα που συγκροτείται πάνω σε οθόνη. Το μικροσκόπιο δημιουργεί εντυπωσιακές εικόνες τρισδιάστατων αντικειμένων με μεγάλο βάθος εστίασης και διακριτικής ικανότητας μεταξύ 3 και 20 nm (που εξαρτάται από το όργανο).



Ηλεκτρονιογράφημα σάρωσης των κροσσών που προεξέχουν από ένα τριχωτό κύτταρο του έσω ώτος (αριστερά). Για λόγους σύγκρισης, η ίδια δομή όπως φαίνεται με το φωτονικό μικροσκόπιο στο διακριτικό του όριο (πάνω). (Με την άδεια των Richard Jacobs και James Hudseph).

Εικόνα 1-5. Κύτταρα σε φυτικούς και ζωικούς ιστούς. (Α) Κύτταρα από το άκρο της ρίζας ενός φυτού. Κάθε κύτταρο περιβάλλεται από εξωκυττάριο στρώμα (το κυτταρικό τοίχωμα, με μπλε χρώμα). (Β) Κύτταρα από τα αθροιστικά σωληνάρια του νεφρού. Κάθε σωληνάριο συγκροτείται από κύτταρα που διατάσσονται κοντά το ένα στο άλλο (με τους πυρήνες χρωματισμένους κόκκινους) σχηματίζοντας έναν δακτύλιο. Ο δακτύλιος περιβάλλεται από εξωκυττάριο στρώμα (με μωβ χρώμα). (Β, από P.R. Wheater et al., *Functional Histology*, 2nd ed., 1987, Churchill Livingstone).

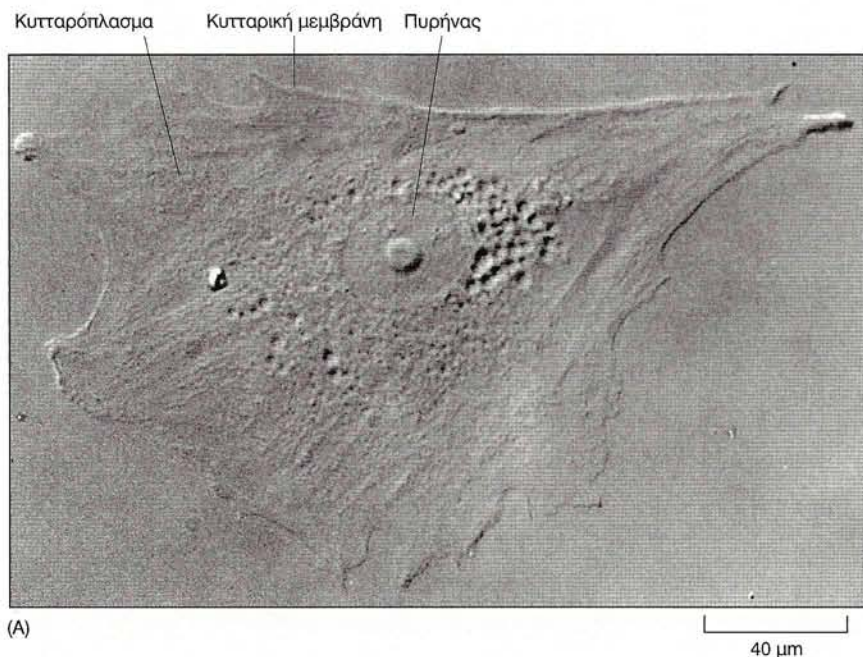


Εικόνα 1-6. Το μέγεθος των κυττάρων και των συστατικών τους και οι αντίστοιχες μονάδες μέτρησης.

1-5). Συνήθως κάθε κύτταρο έχει διάμετρο περίπου 5-20 μικρόμετρα (μm) (Εικόνα 1-6). Αν το δείγμα έχει διατηρηθεί σε κατάλληλες συνθήκες, τα κύτταρα εμφανίζουν σημάδια ζωής: σωματίδια μετακινούνται στο εσωτερικό τους και, αν κανείς παρατηρήσει με υπομονή, θα δει ένα κύτταρο αργά-αργά να μεταβάλλει σχήμα και να διαιρείται στα δύο (Εικόνα 1-4).

Η εξέταση της εσωτερικής δομής ενός κυττάρου είναι πιο δύσκολη, όχι μόνο επειδή τα ξεχωριστά συστατικά είναι μικρά αλλά επίσης επειδή είναι διαφανή και, τις περισσότερες φορές, άχρωμα. Μια λύση είναι να βάψουμε τα κύτταρα με χρωστικές που χρωματίζουν τα διάφορα συστατικά με διαφορετικό τρόπο (Εικόνα 1-5). Εναλλακτικά, μπορούμε ν' αξιοποιήσουμε το γεγονός ότι τα διάφορα συστατικά του κυττάρου διαφέρουν μεταξύ τους ως προς τον δείκτη διάθλασης (όπως π.χ., το γυαλί διαφέρει από το νερό) και αυτές οι μικρές διαφορές μπορεί να γίνουν ορατές με οπτικά τεχνάσματα (βλ. Παράρτημα 1-1). Στις μέρες μας, η μικροσκοπική εικόνα μπορεί να βελτιωθεί περαιτέρω με ηλεκτρονική επεξεργασία.

Με τον τρόπο αυτό το κύτταρο αναδεικνύει τα ανατομικά χαρακτηριστικά του (Εικόνα 1-7). Εμφανίζει ένα σαφές περίγραμμα, η παρουσία του οποίου υποδηλώνει την ύπαρξη μιας περιβάλλουσας μεμβράνης. Στο μέσο του είναι εμφανές ένα μεγάλο σφαιρικό σωματίδιο γνωστό ως *πυρήνας*. Γύρω από τον πυρήνα βρίσκεται μια διαφανής ουσία που καλύπτει το υπόλοιπο εσωτερικό του κυττάρου, γνωστή ως **κυτταρόπλασμα**, η οποία είναι γεμάτη μ' ένα (από πρώτη άποψη) συνουθύλευμα διαφορετικών μικροσκοπικών δομών. Με τη βοήθεια ενός καλού μικροσκοπίου, μέσα στο κυτταρόπλασμα μπορούμε να διακρίνουμε ειδικά συστατικά (Εικόνα 1-7B) και κατόπιν να τα ταξινομήσουμε. Ωστόσο, λεπτομέρειες για δομές μικρότερες από 0.2 μm (περίπου το 1/2 του μήκους κύματος του ορατού φωτός) δεν μπορεί να διακριθούν.

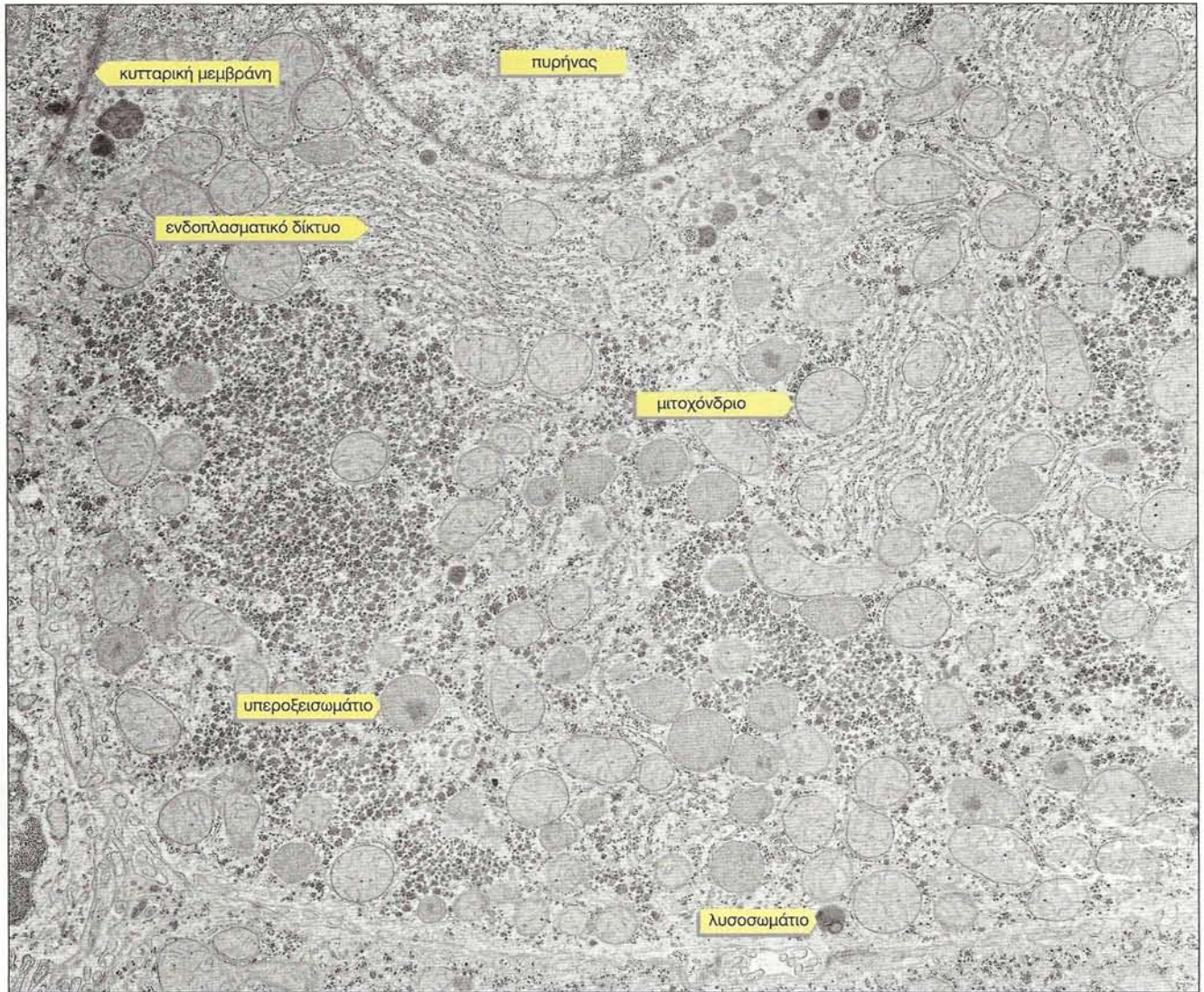


Εικόνα 1-4. Ένα ζωντανό κύτταρο όπως φαίνεται με το φωτονικό μικροσκόπιο. Βλέπουμε τον πυρήνα και το κυτταρόπλασμα. (Α) Ένα κύτταρο που ελήφθη από το δέρμα ενός ανθρώπου και αναπτύχθηκε σε ιστική καλλιέργεια, φωτογραφήθηκε μέσω ενός φωτονικού μικροσκοπίου. Στο κυτταρόπλασμα διακρίνονται ίνες και οργανίδια. (Β) Λεπτομέρεια τμήματος ενός κυττάρου τρίτων που αναπτύχθηκε σε καλλιέργεια. Η video-εικόνα του κυττάρου σε μεγάλη μεγέθυνση έγινε με υπολογιστική επεξεργασία. Παρατηρούνται οργανίδια και ίνες. (Α, Με την άδεια του Casey Cunningham. Β, Με την άδεια της Lynne Cassimeris).

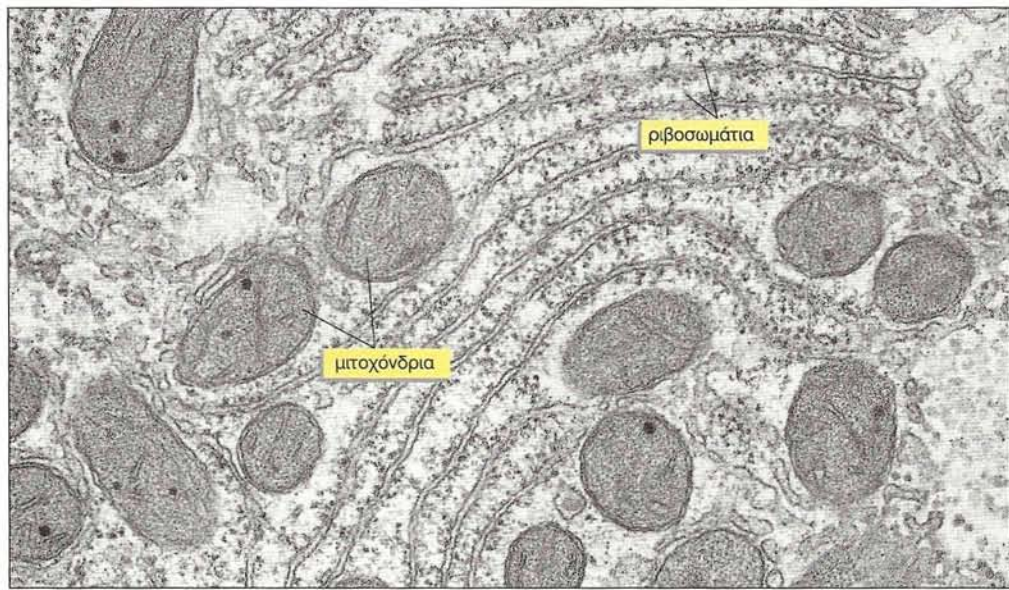
Για μεγαλύτερη μεγέθυνση πρέπει να καταφύγουμε στο ηλεκτρονικό μικροσκόπιο, το οποίο μπορεί ν' αποκαλύψει λεπτομέρειες μεγέθους λίγων **νανομέτρων** (nanometers, nm) (βλ. Εικόνα 1-6). Η εξέταση με το ηλεκτρονικό μικροσκόπιο προϋποθέτει προσεκτική προετοιμασία του δείγματος. Ακόμα και για την εξέταση με το φωτονικό μικροσκόπιο ο ιστός πρέπει προηγουμένως να *μονιμοποιηθεί* (δηλαδή να συντηρηθεί με την επίδραση ενός διαλύματος μιας χημικής ουσίας), να *σκληνωθεί* σ' ένα στερεό κερί ή μια ρητίνη, να διαταμεί σε λεπτές τομές και να *χρωσθεί*. Για την εξέταση με το ηλεκτρονικό μικροσκόπιο απαιτούνται ανάλογοι χειρισμοί. Ωστόσο, οι τομές πρέπει να είναι πολύ λεπτότερες και για το λόγο αυτό, δεν υπάρχει η δυνατότητα εξέτασης ζωντανών κυττάρων.

Όταν έχει προηγηθεί σωστή επεξεργασία του ιστού, μεγάλο μέρος από το φαινομενικό συνονθύλευμα των συστατικών του κυττάρου διακρίνεται σε χαρακτηριστικά **οργανίδια**, ξεχωριστές μικροσκοπικές δομές που διακρίνονται αδρά με το φωτονικό μικροσκόπιο. Το κύτταρο περικλείεται από μια λεπτή μεμβράνη, πάχους περίπου 5 nm. Παρόμοιες μεμβράνες περιβάλλουν πολλά από τα ενδοκυττάρια οργανίδια (Εικόνα 1-8Α και Β). Η εξωτερική μεμβράνη αποκαλείται *κυτταρική μεμβράνη* ή *πλασματική* (cell or plasma membrane), ενώ οι μεμβράνες που περιβάλλουν οργανίδια *εσωτερικές μεμβράνες* (internal membranes). Με τη βοήθεια ενός ηλεκτρονικού μικροσκοπίου μπορεί ν' αναδειχθούν ακόμα και ορισμένα από τα επιμέρους μεγάλα μέρη ενός κυττάρου (Εικόνα 1-8Γ).

Τα ηλεκτρονικά μικροσκόπια που χρησιμοποιούνται για την εξέταση λεπτών ιστικών τομών αποκαλούνται *ηλεκτρονικά μικροσκόπια διέλευσης* (transmission electron microscopes). Οι βασικές αρχές τους είναι παρόμοιες με τις αρχές του φωτονικού μικροσκοπίου, αλλά αντί για φως χρησιμοποιούν δέσμες ηλεκτρονίων. Για την εξέταση των επιφανειακών λεπτομερειών των κυττάρων και άλλων δομών χρησιμοποιείται και ένας άλλος τύπος ηλεκτρο-



(A) 2 μm



(B) 2 μm



(Γ) 50 nm

Εικόνα 1-8. Η λεπτομερής δομή ενός κυττάρου, όπως φαίνεται σε ηλεκτρονικό μικροσκόπιο διέλευσης. (Α) Λεπτή τομή ηπατικού κυττάρου, στην οποία παρατηρούνται πολυάριθμες λεπτομέρειες. Επισημαίνονται ορισμένα από τα συστατικά που πρόκειται να παρουσιαστούν στο κεφάλαιο αυτό, τα οποία ταυτοποιούνται από το μέγεθος και το σχήμα τους. (Β) Μικρή περιοχή του κυτταροπλάσματος σε κάπως μεγαλύτερη μεγέθυνση. Οι μικρότερες δομές που είναι σαφώς ορατές είναι τα ριβοσωμάτια. Κάθε ριβοσωμάτιο αποτελείται περίπου από 80-90 ξεχωριστά μεγάλα μόρια. (Γ) Παρασκεύασμα DNA που απομονώθηκε από ένα κύτταρο. Φαίνεται σαφώς ότι μεγάλα μόρια μπορεί να γίνουν ορατά με το ηλεκτρονικό μικροσκόπιο (Α και Β, με την άδεια του Daniel S. Friend. Γ, με την άδεια του Mei Lie Wong).

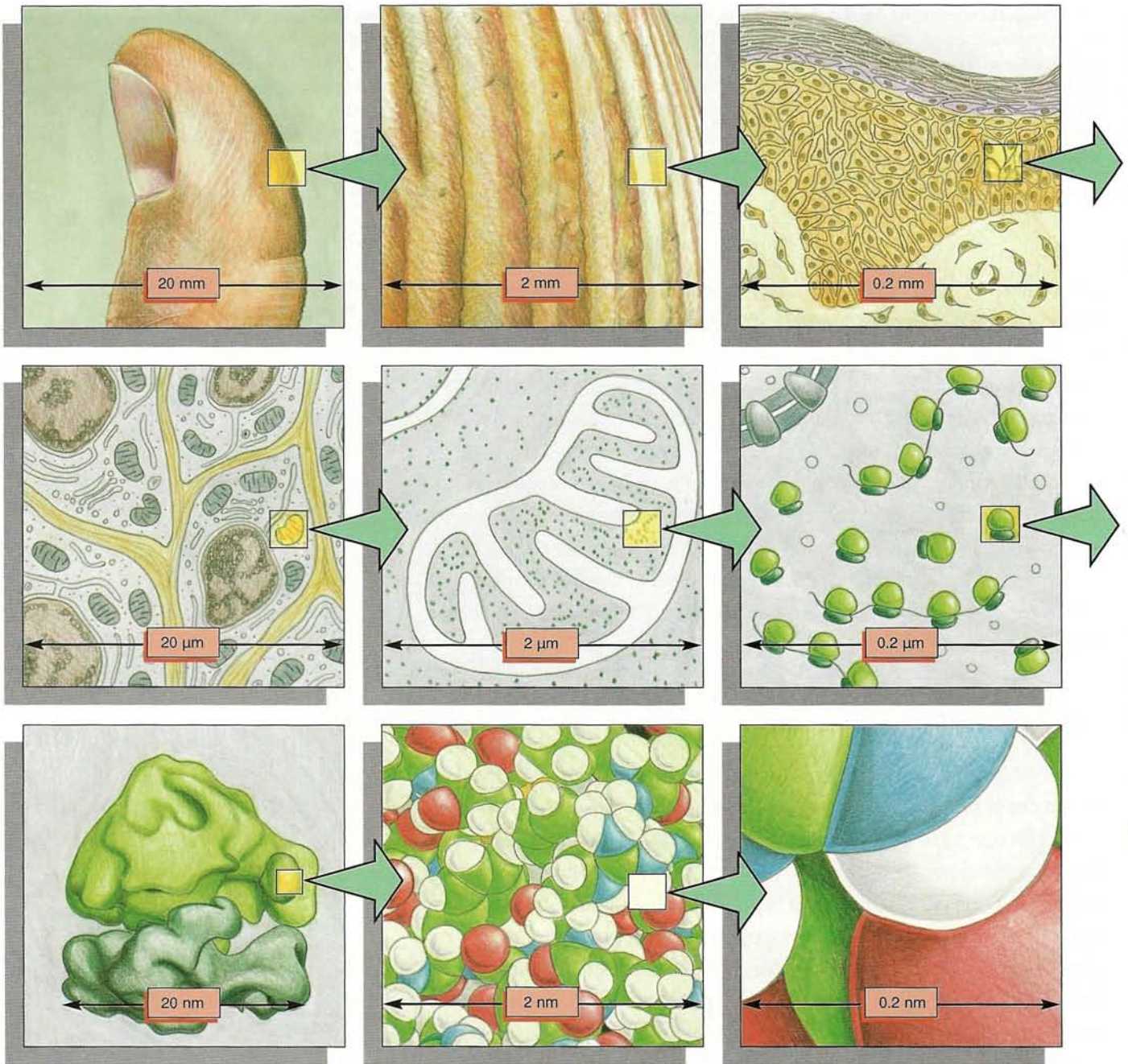
νικού μικροσκοπίου, το *ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σάρωσης* (scanning electron microscope) (Παράρτημα 1-1). Τα ηλεκτρονικά μικροσκόπια επιτρέπουν την εξέταση της δομής των βιολογικών μεμβρανών, που έχουν πάχος μόλις δύο (μεγάλων) μορίων. Ωστόσο, ακόμα και με τα πιο ισχυρά ηλεκτρονικά μικροσκόπια δεν είναι δυνατό ν' αναδειχθούν τα άτομα που συγκροτούν τα μόρια (Εικόνα 1-9).

Το μικροσκόπιο δεν είναι το μοναδικό εργαλείο που χρησιμοποιούν οι σύγχρονοι βιολόγοι για να μελετήσουν τις λεπτομέρειες των συστατικών του κυττάρου. Για παράδειγμα, η τρισδιάστατη δομή των πρωτεϊνών μπορεί να καθοριστεί με τεχνικές όπως η κρυσταλλογραφία ακτίνων Χ (Κεφάλαιο 4). Ειδική αναφορά σε διάφορες μεθόδους θα γίνεται στα κεφάλαια που διεκπεραιώνουν σχετικά θέματα.

Το προκαρυωτικό κύτταρο

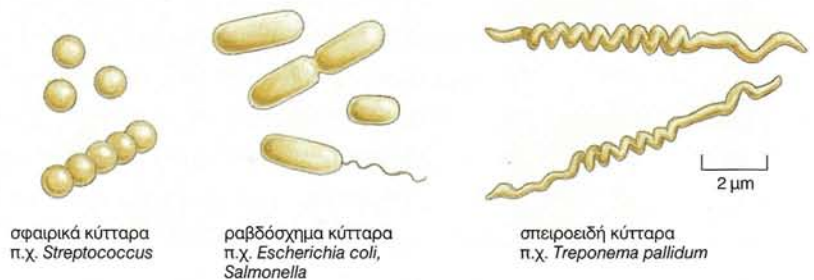
Απ' όλα τα είδη κυττάρων που αποκαλύπτονται με το μικροσκόπιο, τα **βακτήρια** έχουν την απλούστερη δομή και προσεγγίζουν περισσότερο την εικόνα που θα είχε η ζωή στην απλούστερη μορφή της. Τα βακτήρια, ουσιαστικά δεν περιέχουν οργανίδια (ούτε καν πυρήνα). Η παρουσία πυρήνα χρησιμοποιείται ως βάση για μια απλή αλλά θεμελιώδη ταξινόμηση όλων των έμβιων οργανισμών. Συγκεκριμένα, οι οργανισμοί των οποίων τα κύτταρα έχουν πυρήνα αποκαλούνται **ευκαρυώτες** (eucaryotes), ενώ εκείνοι που αποτελούνται από κύτταρα χωρίς πυρήνα αποκαλούνται **προκαρυώτες** (procaryotes). Οι όροι «βακτήρια» και «προκαρυώτες» γενικά θεωρούνται ισοδύναμοι, μολονότι, όπως θα δούμε, στους προκαρυώτες κατατάσσεται μια επιπλέον κατηγορία κυττάρων που διαφέρουν τόσο πολύ από τα συνηθισμένα βακτήρια, ώστε έχουν και διαφορετική ονομασία.

Τα βακτήρια συνήθως είναι σφαιρικά, ραβδόσχημα ή σπειροειδή κύτταρα, μήκους λίγων μικρομέτρων (Εικόνα 1-10). Συχνά φέρουν ένα αδρό προστατευτικό περίβλημα, γνωστό ως κυτταρικό τοίχωμα (cell wall), κάτω από το οποίο βρίσκεται η κυτταρική μεμβράνη που περικλείει ένα μοναδικό χώρο ο οποίος περιέχει το κυτταρόπλασμα, συμπεριλαμβανομένου και του DNA. Με το ηλεκτρονικό μικροσκόπιο, το εσωτερικό του κυττάρου έχει την εμφάνιση ενός στρώματος με ποικίλλουσα υφή χωρίς προφανή οργανωμένη εσωτερική δομή (Εικόνα 1-11). Τα βακτήρια αναπαράγονται γρήγορα διαιρούμενα στα δύο. Υπό ευνοϊκές συνθήκες, όταν η τροφή είναι άφθονη, ένα βακτήριο διπλασιάζεται περίπου μέσα σε 20 λεπτά. Έτσι, μέσα σε 11 ώ-



Εικόνα 1-9. Μια αίσθηση της κλίμακας μεταξύ ζωντανών κυττάρων και ατόμων. Κάθε διάγραμμα αποδίδει μια εικόνα μεγενθυμένη κατά δέκα φορές, αρχίζοντας από τον αντίχειρα και συνεχίζοντας προοδευτικά στα επιδερμικά κύτταρα, σ' ένα ριβοσωμάτιο και σ' ένα άτομο που αποτελεί μέρος ενός από τα μεγάλα πρωτεϊνικά μόρια του σώματός μας. Οι λεπτομέρειες των μοριακών δομών που αποδίδονται στα δύο τελευταία σχήματα είναι αδύνατο ν' αναδειχθούν ακόμα και στο ηλεκτρονικό μικροσκόπιο.

Εικόνα 1-10. Μεγέθη και σχήματα βακτηρίων. Σχηματική απόδοση τυπικών σφαιρικών, ραβδόσχημων και σπειροειδών βακτηρίων. Τα σπειροειδή βακτήρια που εικονίζονται εδώ προκαλούν τη σύφιλη.



ρες με συνεχείς αναδιπλασιασμούς μπορεί να δημιουργήσει 5 δισεκατομμύρια απογόνους (αριθμός περίπου ίσος με το σημερινό πληθυσμό της γης). Λόγω της πληθώρας και της ταχύτητας ανάπτυξής τους, οι πληθυσμοί των βακτηρίων εξελίσσονται πολύ γρήγορα και αποκτούν την ικανότητα να χρησιμοποιούν νέες πηγές τροφής και ν' ανθίστανται σε νέα αντιβιοτικά.

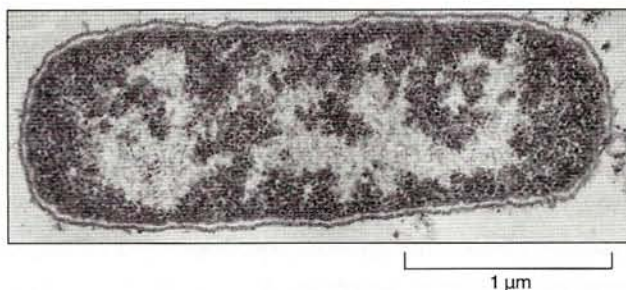
Οι προκαρυώτες είναι η πιο ετερογενής ομάδα κυτάρων

Οι περισσότεροι προκαρυώτες διαβιούν ως μονοκύτταροι οργανισμοί. Ορισμένοι όμως σχηματίζουν αλυσίδες, συμπλέγματα ή άλλες οργανωμένες πολυκύτταρες δομές. Από την άποψη του σχήματος και της δομής, τα βακτήρια φαίνονται απλά και περιορισμένου ενδιαφέροντος. Σε ό,τι αφορά όμως τη χημική τους οργάνωση είναι τα κύτταρα με τη μεγαλύτερη ποικιλότητα και επινοτικότητα. Τα βακτήρια διαβιούν σε τεράστια ποικιλία συνθηκών, από τις θερμές λακκούβες της ηφαιστειακής λάσπης έως το εσωτερικό άλλων έμβιων κυτάρων, και αριθμητικά είναι πολυπληθέστερα από κάθε άλλο ζωντανό οργανισμό. Ορισμένα είναι αερόβια, δηλαδή χρησιμοποιούν οξυγόνο για να οξειδώσουν τα μόρια των τροφών. Άλλα είναι αναερόβια, αποφεύγοντας κάθε περιβάλλον που είναι πλούσιο σε οξυγόνο, το οποίο θα μπορούσε να τα δηλητηριάσει. Όπως θα δούμε στη συνέχεια, τα *μιτοχόνδρια*, δηλαδή τα οργανίδια που παράγουν ενέργεια στα ευκαρυωτικά κύτταρα, πιστεύεται ότι εξελίχθηκαν από αερόβια βακτήρια που επέλεξαν να διαβιώσουν στο εσωτερικό των αναερόβιων προγόνων των σύγχρονων ευκαρυωτικών κυττάρων. Έτσι, ο αερόβιος μεταβολισμός των ευκαρυωτών μπορεί να θεωρηθεί ότι τελικά βασίζεται στη δραστηριότητα των βακτηριακών κυττάρων.

Ουσιαστικά, κάθε οργανικό υλικό, από το ξύλο ως το πετρέλαιο, μπορεί να χρησιμοποιηθεί ως τροφή από κάποιο είδος βακτηρίων. Ακόμα πιο αξιοσημείωτο είναι το γεγονός ότι υπάρχουν βακτήρια ικανά να ζουν χρησιμοποιώντας αποκλειστικά ανόργανες ουσίες. Τα βακτήρια αυτά προσπορίζονται τον απαραίτητο άνθρακα από το CO₂ της ατμόσφαιρας, το άζωτο από το ατμοσφαιρικό N₂ και το οξυγόνο, το υδρογόνο, το θείο και τον φώσφορο από τον αέρα, το νερό και διάφορα ανόργανα άλατα. Μερικά από αυτά τα βακτηριακά κύτταρα, όπως και τα φυτικά κύτταρα, είναι *φωτοσυνθετικά*, δηλαδή εξασφαλίζουν την ενέργεια που απαιτείται για βιοσυνθέσεις από το ηλιακό φως (Εικόνα 1-12). Άλλα βακτήρια προσλαμβάνουν την απαιτούμενη ενέργεια από χημικές αντιδράσεις στις οποίες συμμετέχουν ανόργανες ου-

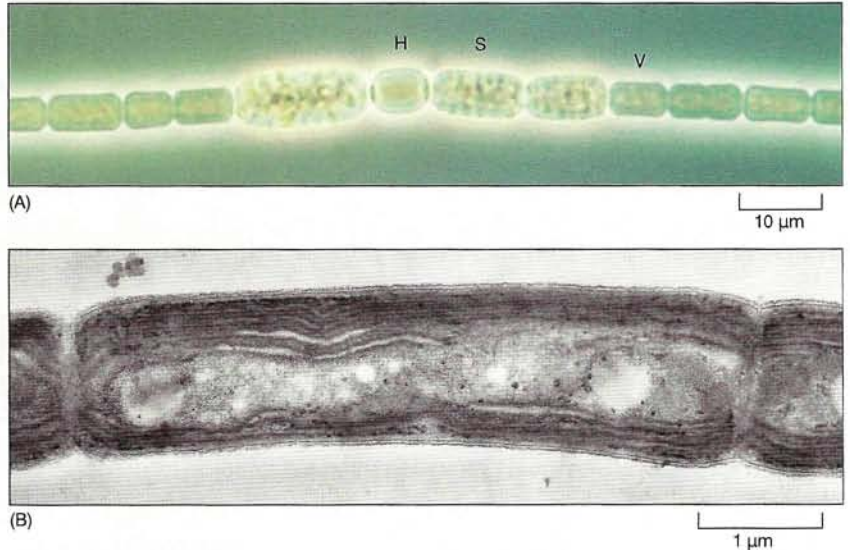
Σημείωση σχετικά με τα βιολογικά ονόματα

Τα διάφορα είδη έμβιων οργανισμών ταυτοποιούνται επίσημα από δύο Λατινικές λέξεις, οι οποίες συνήθως αναγράφονται με πλάγια γράμματα. Το γένος (π.χ. *Escherichia*, που αντιστοιχεί στο όνομα της οικογένειας) δηλώνεται πρώτο. Ο δεύτερος όρος (*coli*) προσδιορίζει περαιτέρω τον οργανισμό, ταυτοποιώντας ένα ορισμένο είδος που ανήκει στο συγκεκριμένο γένος. Για λόγους συντομίας, το όνομα του γένους μπορεί να συντμηθεί (*E. coli*). Επίσης, μπορεί να παραληφθεί το όνομα του είδους (π.χ. συχνά αναφερόμαστε στη μύγα *Drosophila*, εννοώντας τη *Drosophila melanogaster*).



Εικόνα 1-11. Το βακτήριο *Escherichia coli* (*E. coli*) είναι ο καλύτερα μελετημένος και «κατανοητός» ζωντανός οργανισμός. Ηλεκτρονική μικρογραφία μιας επιμήκους διατομής. Το DNA του βακτηρίου είναι συγκεντρωμένο στην ανοιχτόχρωμη περιοχή. (Με την άδεια του E. Kellenberger).

Εικόνα 1-12. Μερικά βακτήρια είναι φωτοσυνθετικά. (Α) Η *Anabaena cylindrica*, όπως φαίνεται στο φωτονικό μικροσκόπιο. Τα προκαρυωτικά αυτά κύτταρα σχηματίζουν επιμήκη πολυκύτταρα νημάτια, στα οποία εξειδικευμένα κύτταρα (που σημαίνονται με Η) δεσμεύουν άζωτο (δηλαδή, προσλαμβάνουν N_2 από την ατμόσφαιρα και το ενσωματώνουν σε οργανικές ενώσεις), ενώ τα άλλα κύτταρα είναι φωτοσυνθετικά και δεσμεύουν CO_2 (V) ή καθίστανται ανθεκτικοί σπόροι (S). (Με την άδεια του Dave Adams). (Β) Ηλεκτρονική μικρογραφία του *Phormidium laminosum*, στο οποίο φαίνονται οι ενδοκυττάρια μεμβράνες του βακτηρίου όπου επιτελείται φωτοσύνθεση. Προσέξτε ότι μερικοί προκαρυώτες μπορεί να σχηματίσουν απλούς πολυκύτταρους οργανισμούς. (Με την άδεια των D.P. Hill και C.J. Howe).



Ερώτηση 1-4

Ένα βακτήριο ζυγίζει περίπου 10^{-12} g και διαιρείται κάθε 20 λεπτά. Αν ένα μεμονωμένο βακτηριακό κύτταρο συνέχιζε να διαιρείται με αυτή τη συχνότητα, πόσος χρόνος θα έπρεπε να μεσολαβήσει προτού η μάζα των βακτηρίων γίνει ίση με τη μάζα της Γης (6×10^{24} kg); Αφού κάνετε τους απαραίτητους υπολογισμούς, αντιπαραβάλατε το αποτέλεσμα σας με το γεγονός ότι τα βακτήρια πρωτοεμφανίστηκαν τουλάχιστον πριν από 3.5 δισεκατομμύρια χρόνια και έκτοτε διαιρούνται συνεχώς. Ερμηνεύστε το προφανές παράδοξο. (Ο αριθμός των κυττάρων N σε μια καλλιέργεια μετά από χρόνο t , δίνεται από την εξίσωση $N = N_0 \times 2^{t/G}$, όπου N_0 ο αριθμός των κυττάρων σε χρόνο μηδέν και G ο χρόνος της γενιάς).

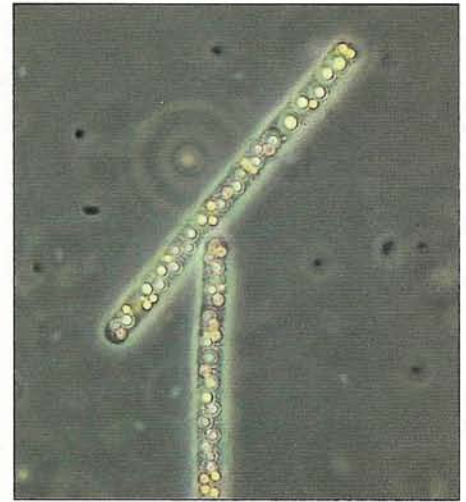
σίες του περιβάλλοντος (Εικόνα 1-13). Σε κάθε περίπτωση, τα βακτήρια αυτά παίζουν ένα μοναδικό και θεμελιώδη ρόλο στη διαχείριση των ανόργανων υλικών στη Γη, ενώ άλλα ζωντανά όντα εξαρτώνται από τις οργανικές ουσίες που παράγουν τα κύτταρα αυτά από τα ανόργανα υλικά.

Τα φυτά είναι ικανά να προσλαμβάνουν ενέργεια από το ηλιακό φως και άνθρακα από το CO_2 της ατμόσφαιρας. Ωστόσο, χωρίς τη βοήθεια βακτηρίων, αδυνατούν να προσλάβουν ατμοσφαιρικό άζωτο. Συνεπώς, από μια άποψη, ακόμα και τα φυτά, για να διεκπεραιώσουν τη φωτοσύνθεση, εξαρτώνται από τα βακτήρια. Είναι σχεδόν βέβαιο ότι τα οργανίδια των φυτικών κυττάρων που επιτελούν φωτοσύνθεση, δηλαδή οι *χλωροπλάστες*, έχουν εξελιχθεί από φωτοσυνθετικά βακτήρια που κατέληξαν να ζουν μέσα στο κυτταρόπλασμα των φυτικών κυττάρων.

Ο κόσμος των προκαρυωτών διαιρείται σε δύο επικράτειες: τα ευβακτήρια και τα αρχαιοβακτήρια

Παραδοσιακά, όλα τα βακτήρια εθεωρείτο ότι ανήκουν στην ίδια μεγάλη ομάδα. Ωστόσο, μοριακές αναλύσεις αποκαλύπτουν ότι η κατηγορία των προκαρυωτών πρέπει να διαιρεθεί σε δύο ανεξάρτητες *επικράτειες*: τα *ευβακτήρια* (eubacteria) και τα *αρχαιοβακτήρια* ή *αρχαία* (archaeobacteria). Σε μοριακό επίπεδο, τα μέλη των δύο επικρατειών διαφέρουν τόσο πολύ το ένα από το άλλο όσο διαφέρει και το καθένα τους από έναν ευκαρυωτικό οργανισμό. Τα περισσότερα γνωστά βακτήρια (τα είδη που ζουν στο χώμα ή ευθύνονται για διάφορα νοσήματα) είναι ευβακτήρια. Τα αρχαιοβακτήρια συνήθως βρίσκονται σε περιβάλλον εχθρικό για τα περισσότερα είδη κυττάρων. Πρόκειται για κύτταρα που ζουν σε πολύ αλμυρό νερό, σε θερμές όξινες ηφαιστειακές πηγές, στον πυθμένα της θάλασσας, σε εγκαταστάσεις επεξεργασίας αποβλήτων και στο όξινο αναερόβιο περιβάλλον του στομάχου μιας αγελάδας, όπου αποδομούν την κυτταρίνη και παράγουν μεθάνιο. Πολλοί από τους παραπάνω βιοτόπους θυμίζουν τις αντίξοες συνθήκες που πρέπει

Εικόνα 1-13. Ένα περιστρεφόμενο θειοβακτήριο. Η *Beggiatoa* διαβιεί σε περιβάλλον πλούσιο σε θείο και προσπορίζεται ενέργεια οξειδώνοντας το H_2S . Το βακτήριο αυτό είναι ικανό να δεσμεύει άνθρακα ακόμα και στο σκοτάδι. Παρατηρείστε τις κίτρινες εναποθέσεις θείου στο εσωτερικό των κυττάρων. (Με την άδεια του Ralph W. Wolfe).



να επικρατούσαν στην αρχέγονη Γη, όταν πρωτοεμφανίστηκαν έμβια όντα, προτού η ατμόσφαιρα εμπλουτιστεί σε οξυγόνο.

Το ευκαρυωτικό κύτταρο

Τα ευκαρυωτικά κύτταρα γενικά είναι μεγαλύτερα και πιο περίτεχνα από τα βακτήρια και τα αρχαιοβακτήρια. Μερικά διαβιούν αυτόνομα ως μονοκύτταροι οργανισμοί (π.χ. οι αμοιβάδες και οι ζυμομύκητες, Εικόνα 1-14), ενώ άλλα διαβιούν σε πολυκύτταρα συναθροίσματα. Όλοι οι πιο σύνθετοι πολυκύτταροι οργανισμοί, συμπεριλαμβανομένων των φυτών, των ζώων και των μυκήτων, σχηματίζονται από ευκαρυωτικά κύτταρα.

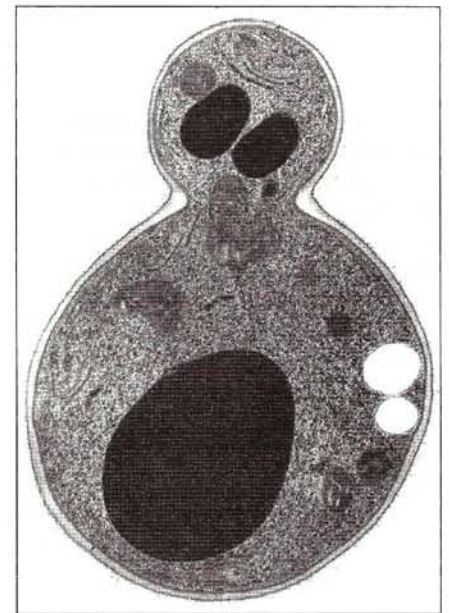
Εξ ορισμού, όλα τα ευκαρυωτικά κύτταρα περιέχουν πυρήνα. Αυτή η ιδιότητα συμβαδίζει με την κατοχή ποικίλων άλλων οργανιδίων, τα περισσότερα από τα οποία είναι επίσης κοινά σε όλους τους ευκαρυωτικούς οργανισμούς. Στη συνέχεια θα παρουσιάσουμε τα κύρια οργανίδια των ευκαρυωτικών κυττάρων από τη σκοπιά της λειτουργίας τους.

Ο πυρήνας είναι η αποθήκη πληροφοριών του κυτάρου

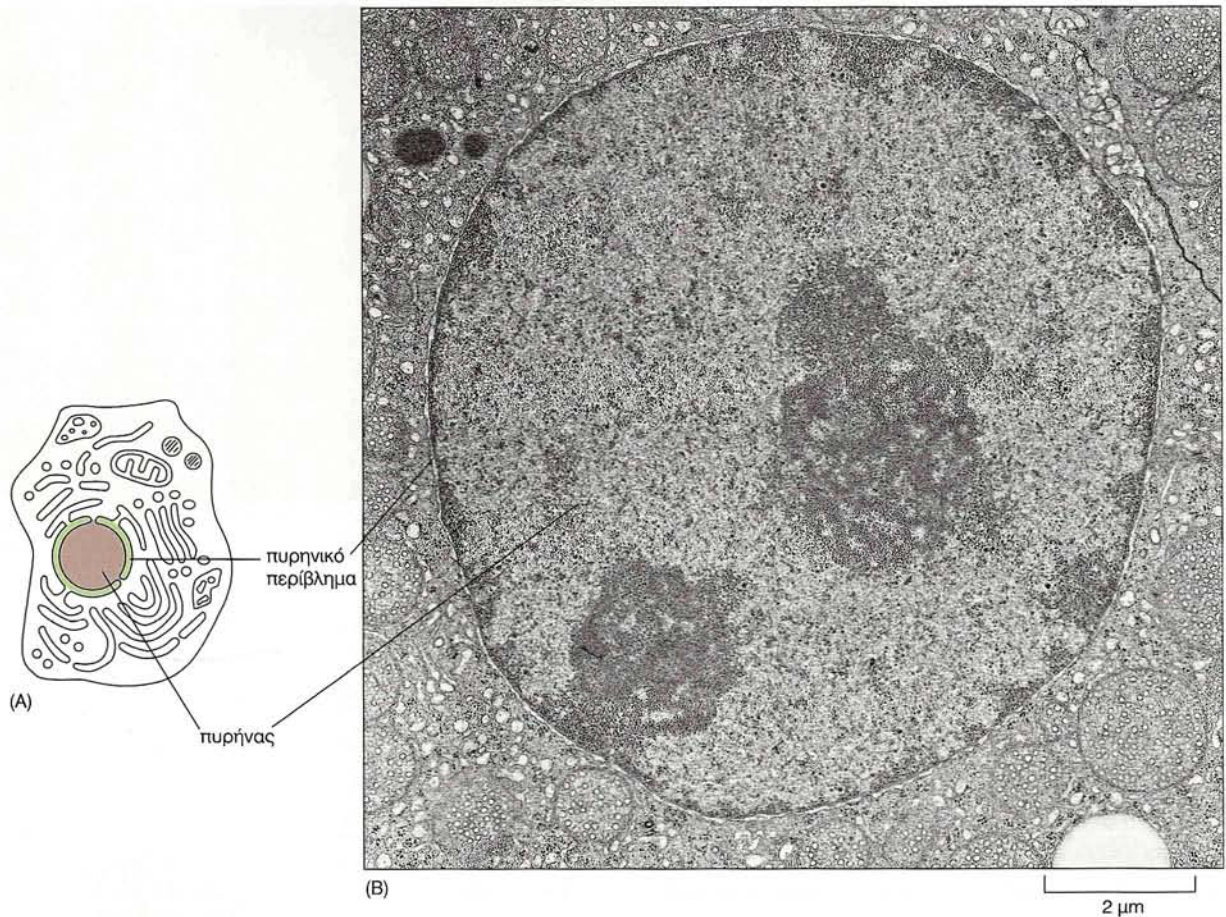
Ο **πυρήνας** (nucleus) συνήθως είναι το πιο εμφανές οργανίδιο ενός ευκαρυωτικού κυτάρου (Εικόνα 1-15). Περικλείεται από δύο ομόκεντρες μεμβράνες που συνιστούν το **πυρηνικό περιβλήμα** (nuclear envelope) και περιέχει μόρια DNA: εξαιρετικά επιμήκη πολυμερή που κωδικοποιούν τη γενετική εξειδίκευση του οργανισμού. Αυτά τα γιγαντιαία μόρια γίνονται ορατά στο φωτονικό μικροσκόπιο με τη μορφή **χρωμοσωμάτων** (chromosomes) όταν το κύτταρο προετοιμάζεται να διαιρεθεί σε δύο θυγατρικά κύτταρα, οπότε γίνονται πιο συμπαγή (Εικόνα 1-16). Το DNA λειτουργεί επίσης σαν αποθήκη γενετικών πληροφοριών και στα προκαρυωτικά κύτταρα. Τα προκαρυωτικά κύτταρα όμως δεν διατηρούν το DNA στο εσωτερικό ενός πυρηνικού περιβλήματος και, έτσι, δεν έχουν διακριτό πυρήνα.

Τα μιτοχόνδρια παράγουν ενέργεια από τις τροφές για τις ανάγκες του κυτάρου

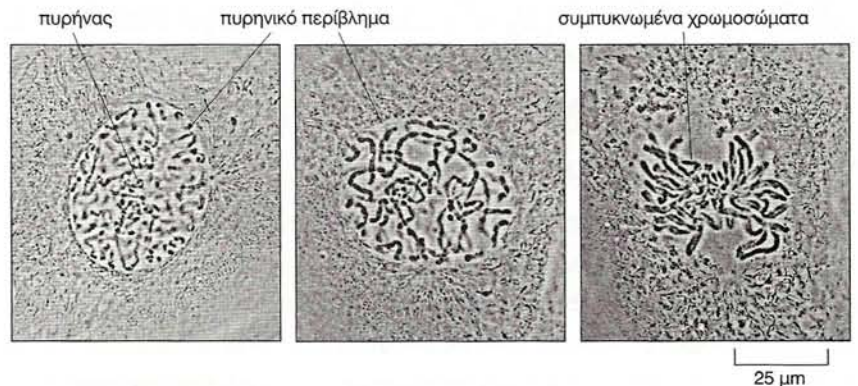
Τα **μιτοχόνδρια** (mitochondria) είναι ευδιάκριτα οργανίδια του κυτταροπλάσματος που υπάρχουν σε όλα, ουσιαστικά, τα ευκαρυωτικά κύτταρα (Εικόνα 1-17). Όταν εξετάζονται με το ηλεκτρονικό μικροσκόπιο φαίνεται να έχουν πολύ χαρακτηριστική δομή. Κάθε μιτοχόνδριο έχει αλληλοτειδές ή σκωληκόμορφο σχήμα, το δε μήκος του κυμαίνεται από ένα έως πολλά μι-



Εικόνα 1-14. Οι ζυμομύκητες είναι απλοί, αυτόνομοι ευκαρυώτες. Τα κύτταρα σε αυτή τη φωτογραφία από φωτονικό μικροσκόπιο είναι κύτταρα μαγιάς της μπίρας που φουσκώνουν το ψωμί και μετατρέπουν τον μούστο σε κρασί. Αναπαράγονται σχηματίζοντας πρώτα μια προσεκβολή και κατόπιν διαιρούνται ασύμμετρα σ' ένα μεγάλο και ένα μικρό θυγατρικό κύτταρο. (Με την άδεια των Soren Mogelsvang and Natalia Gomez-Ospina).



Εικόνα 1-15. Ο πυρήνας περιέχει το μεγαλύτερο μέρος του DNA ενός ευκαρυωτικού κυττάρου. (A) Σχηματική απόδοση ενός τυπικού ζωικού κυττάρου. Απεικονίζεται ένα εκτεταμένο σύστημα οργανιδίων που περικλείονται από μεμβράνες. Ο πυρήνας αποδίδεται με καφέ χρώμα, το πυρηνικό περίβλημα με πράσινο και το κυτταρόπλασμα (το εσωτερικό του κυττάρου εκτός από τον πυρήνα) με άσπρο. (B) Ο πυρήνας είναι το πιο εμφανές οργανίδιο σε αυτή τη λεπτή τομή ενός κυττάρου θηλαστικού που εξετάζεται με το ηλεκτρονικό μικροσκόπιο. Τα ξεχωριστά χρωμοσώματα δεν είναι ορατά επειδή, στο συγκεκριμένο στάδιο αύξησης του κυττάρου, το DNA είναι διάσπαρτο στον πυρήνα υπό μορφή λεπτών νηματιών. (Με την άδεια του Daniel S. Friend).



Εικόνα 1-16. Τα χρωμοσώματα γίνονται ορατά όταν το κύτταρο πρόκειται να διαιρεθεί. Καθώς ένα κύτταρο προετοιμάζεται να διαιρεθεί, το DNA του συμπυκνώνεται σε νηματιοειδή χρωμοσώματα που είναι ορατά με το φωτονικό μικροσκόπιο. Στις παρακείμενες φωτογραφίες παρουσιάζονται τρία διαδοχικά στάδια της όλης διεργασίας σ' ένα κύτταρο από μια καλλιέργεια κυττάρων από τον πνεύμονα μιας σαλαμάνδρας. (Με την άδεια του Conly L. Rieder).

κρόμετρα. Τέλος, περιβάλλεται από δύο ξεχωριστές μεμβράνες, με την εσωτερική να σχηματίζει πτυχές που προβάλλουν στο εσωτερικό του οργανιδίου (Εικόνα 1-18). Τα μιτοχόνδρια περιέχουν το δικό τους DNA και αναπαράγονται διαιρούμενα στα δύο. Εξαιτίας των πολλών ομοιοτήτων τους με τα βακτήρια θεωρείται ότι προέρχονται από βακτήρια που καταβροχθίστηκαν από κάποιον πρόγονο των σημερινών ευκαρυωτικών κυττάρων (Εικόνα 1-19). Αυτό προφανώς οδήγησε σε μια *συμβιωτική* σχέση: τόσο ο ευκαρυώτης-ξενιστής όσο και το βακτήριο αλληλοβοηθούνταν ώστε να επιβιώσουν και ν' αναπαραχθούν.

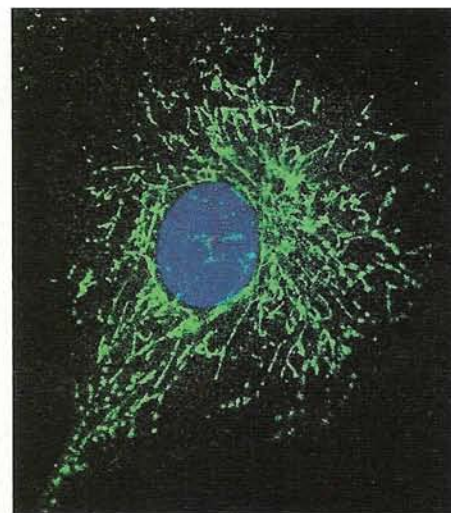
Η παρατήρηση με το μικροσκόπιο προσφέρει λίγες πληροφορίες σχετικά με τη λειτουργία των μιτοχονδρίων. Η λειτουργία τους ανακαλύφθηκε με θραύση των κυττάρων και συλλογή των μιτοχονδρίων, με φυγοκέντρηση του κυτταρικού εναιωρήματος, που διαχωρίζει τα οργανίδια ανάλογα με το μέγεθος, το σχήμα και την πυκνότητά τους. Κατόπιν, τα μιτοχόνδρια που απομονώθηκαν σε καθαρή κατάσταση μελετήθηκαν ώστε να εξακριβωθεί ποιες χημικές διεργασίες επιτελούν. Οι μελέτες αποκάλυψαν ότι τα μιτοχόνδρια είναι οι γεννήτριες παραγωγής χημικής ενέργειας για τις ανάγκες του κυττάρου. Αξιοποιούν την ενέργεια που απελευθερώνεται από την οξείδωση μορίων της τροφής, όπως τα σάκκαρα, προκειμένου να παράγουν *τριφωσφορική αδενοσίνη* (ATP), το βασικό χημικό καύσιμο που συντηρεί τις περισσότερες δραστηριότητες του κυττάρου. Επειδή κατά τη διάρκεια της σχετικής δραστηριότητας το μιτοχόνδριο καταναλώνει οξυγόνο και απελευθερώνει διοξείδιο του άνθρακα, η όλη διεργασία αποκαλείται *κυτταρική αναπνοή* (cellular respiration) κατ' αναλογία με την αναπνοή. Η κυτταρική αναπνοή θα παρουσιαστεί λεπτομερώς στο Κεφάλαιο 14.

Χωρίς μιτοχόνδρια, τα ζώα, οι μύκητες και τα φυτά δεν θα ήταν σε θέση να χρησιμοποιήσουν το οξυγόνο για ν' αποσπάσουν τη μέγιστη δυνατή ποσότητα ενέργειας από τα μόρια των τροφών. Το οξυγόνο θα ήταν γι' αυτούς δηλητήριο και όχι αναγκαία προϋπόθεση επιβίωσης. Λίγοι ευκαρυωτικοί οργανισμοί αδυνατούν να διαβιώσουν σε περιβάλλον που περιέχει οξυγόνο. Οι οργανισμοί αυτοί δεν διαθέτουν μιτοχόνδρια και αποκαλούνται αναερόβιοι.

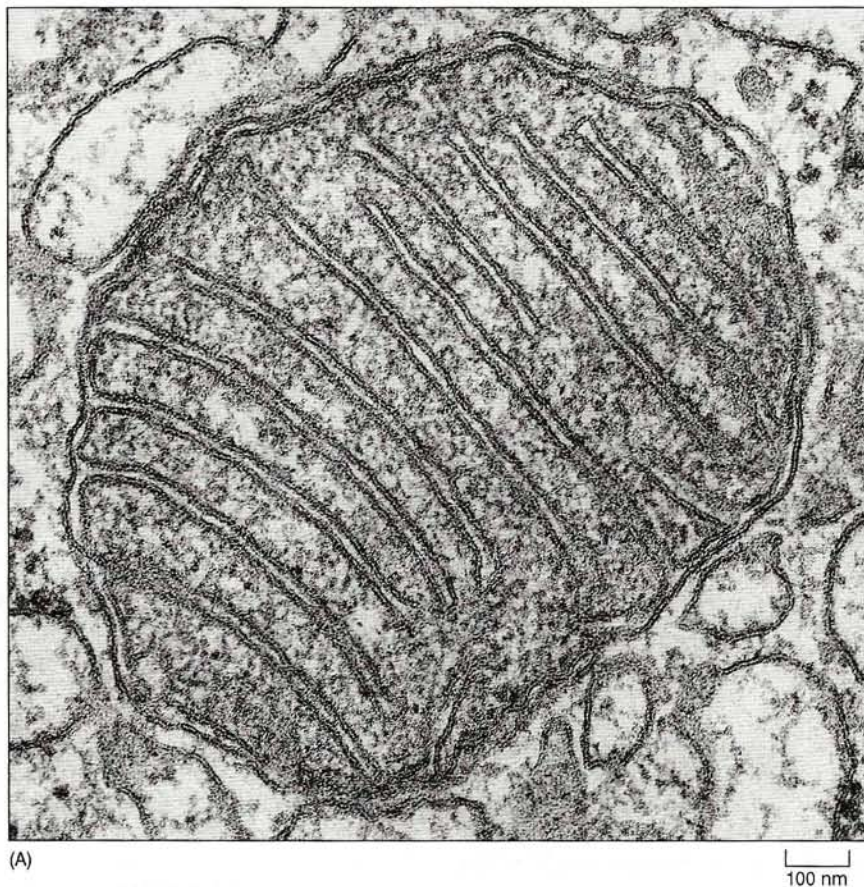
Οι χλωροπλάστες παγιδεύουν ενέργεια από το ηλιακό φως

Οι **χλωροπλάστες** (chloroplasts) είναι μεγάλα πράσινα οργανίδια που υπάρχουν μόνο σε κύτταρα φυτών και αλγών, όχι όμως σε ζωικά κύτταρα ή μύκητες. Η δομή τους είναι ακόμα πιο πολύπλοκη από αυτή των μιτοχονδρίων. Εκτός από τις δύο περιβάλλουσες μεμβράνες, στο εσωτερικό του οργανιδίου υπάρχουν στοιβές μεμβρανών που περιέχουν *χλωροφύλλη* (μια πράσινη χρωστική) (Εικόνα 1-20). Όταν ένα φυτό διατηρείται στο σκοτάδι, το πράσινο χρώμα του εξασθενίζει. Όταν επανεκτεθεί στο φως, ανακτά ζωηρό πράσινο χρώμα. Αυτό υποδηλώνει ότι η χλωροφύλλη και οι χλωροπλάστες που την περιέχουν παίζουν ζωτικό ρόλο στην ειδική σχέση που έχουν τα φυτά και οι άλγες με το φως. Ποιά είναι όμως αυτή η σχέση;

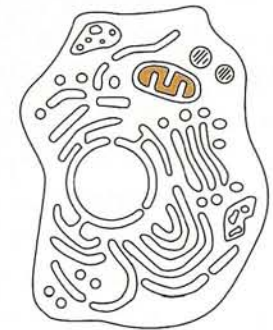
Τόσο τα ζώα όσο και τα φυτά χρειάζονται ενέργεια για την επιβίωση, την



Εικόνα 1-17. Τα μιτοχόνδρια είναι «γεννήτριες» παραγωγής ενέργειας. Τα μιτοχόνδρια (όπως φαίνονται με το φωτονικό μικροσκόπιο) είναι «γεννήτριες» παραγωγής ενέργειας που οξειδώνουν τα μόρια των τροφών για να παράγουν χρήσιμη χημική ενέργεια σε όλα σχεδόν τα ευκαρυωτικά κύτταρα. Το σχήμα τους είναι αρκετά μεταβλητό. Στο συγκεκριμένο κύτταρο (είναι κύτταρο θηλαστικού) έχουν χρωσθεί πράσινα με μια φθορίζουσα χρωστική και έχουν σκωληκοειδές σχήμα. Ο πυρήνας έχει μπλε χρώμα. (Με την άδεια του Lan Bo Chen).

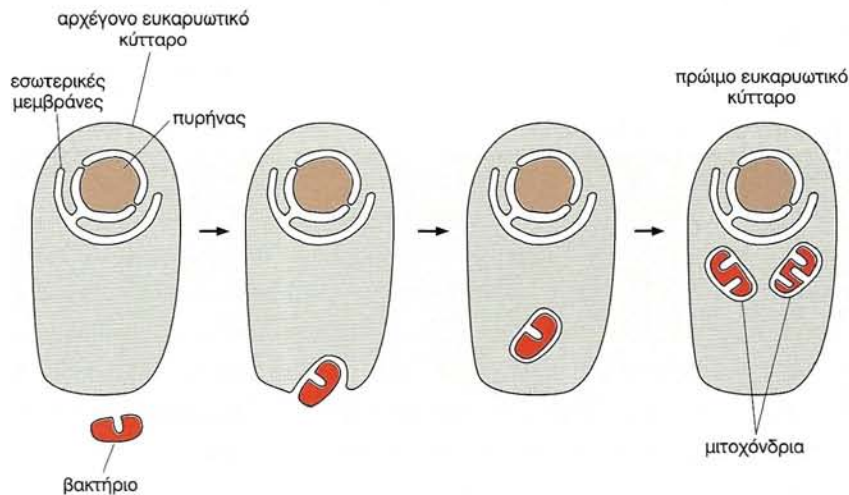


(B)

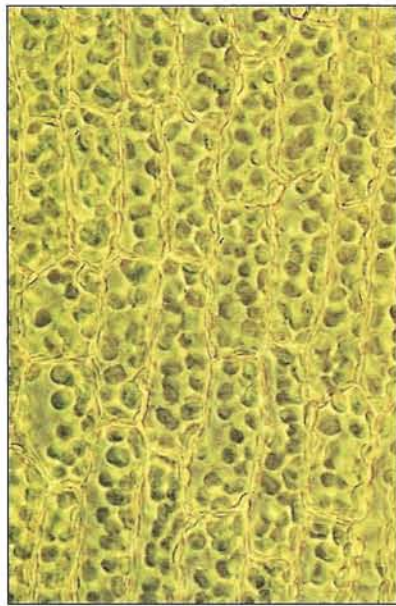


(Γ)

Εικόνα 1-18. Ένα μιτοχόνδριο, όπως φαίνεται στο ηλεκτρονικό μικροσκόπιο. (Α) Εγκάρσια διατομή ενός μιτοχονδρίου (Με την άδεια του Daniel S. Friend). (Β) Τρισδιάστατη απεικόνιση της διάταξης των μεμβρανών του μιτοχονδρίου. Παρατηρείστε πόσο λεία είναι η εξωτερική μεμβράνη και πόσο πολύ πτυχωτή η εσωτερική μεμβράνη. Η εσωτερική μεμβράνη περιέχει τις περισσότερες από τις πρωτεΐνες που είναι υπεύθυνες για την κυτταρική αναπνοή και είναι πολύ πτυχωμένη προκειμένου να εξασφαλιστεί μεγάλη επιφάνεια για τη συγκεκριμένη λειτουργία. (Γ) Σχηματική αναπαράσταση ενός κυττάρου, στην οποία το εσωτερικό ενός μιτοχονδρίου αποδίδεται έγχρωμο.

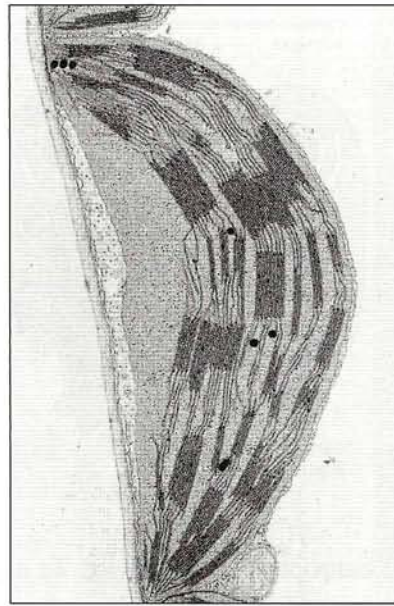


Εικόνα 1-19. Τα μιτοχόνδρια πιθανότατα προήλθαν από εγκλωπωμένα βακτήρια. Είναι σχεδόν βέβαιο ότι τα μιτοχόνδρια προήλθαν από βακτήρια τα οποία καταβροχθίστηκαν από ένα αρχέγονο ευκαρυωτικό κύτταρο και επέζησαν στο εσωτερικό του, συμβιώνοντας με τον ξενιστή τους.



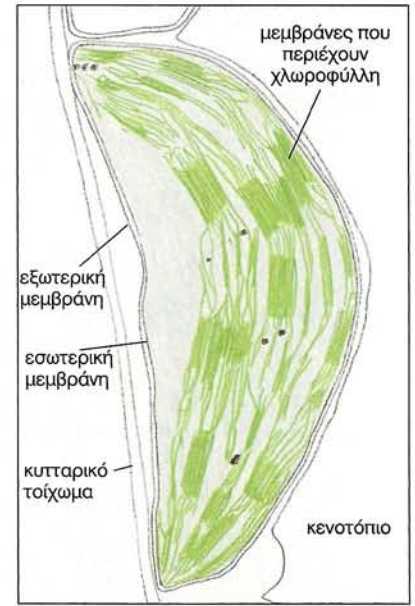
(A)

20 μm



(B)

1 μm



(Γ)

αύξηση και την αναπαραγωγή τους. Τα ζώα είναι ικανά να χρησιμοποιούν μόνο τη χημική ενέργεια που προέρχεται από τη βρώση προϊόντων άλλων έμβιων όντων. Αντίθετα, τα φυτά μπορεί να προσποριστούν την ενέργειά τους άμεσα από το ηλιακό φως και οι χλωροπλάστες είναι τα οργανίδια που τους προσδίδουν αυτή τη δυνατότητα. Από την άποψη της ζωής πάνω στη Γη, σε σχέση με τα μιτοχόνδρια, οι χλωροπλάστες επιτελούν μια πολύ πιο σημαντική λειτουργία: διεκπεραιώνουν τη φωτοσύνθεση, δηλαδή παγιδεύουν την ενέργεια του ηλιακού φωτός σε μόρια χλωροφύλλης και χρησιμοποιούν την ενέργεια αυτή για την παρασκευή μορίων σακχάρων που είναι πλούσια σε ενέργεια. Κατά τη διάρκεια της συγκεκριμένης διεργασίας, απελευθερώνουν οξυγόνο ως άχρηστο προϊόν. Τα φυτικά κύτταρα, όπως και τα ζωικά, όταν υπάρχει ανάγκη, μπορούν ν' αποσπασούν την αποθηκευμένη χημική ενέργεια οξειδώνοντας τα σάκχαρα με τη βοήθεια των μιτοχονδρίων τους. Οι χλωροπλάστες παράγουν τόσο τις καύσιμες ύλες όσο και το οξυγόνο που χρησιμοποιούν όλα τα μιτοχόνδρια. Οι σχετικές διεργασίες θ' αναλυθούν στο Κεφάλαιο 14.

Όπως τα μιτοχόνδρια, έτσι και οι χλωροπλάστες περιέχουν το δικό τους DNA, αναπαράγονται διαιρούμενοι στα δύο και θεωρείται ότι έχουν εξελιχθεί από φωτοσυνθετικά βακτήρια τα οποία με κάποιο τρόπο καταβροχθίστηκαν από ένα πρώιμο ευκαρυωτικό κύτταρο (Εικόνα 1-21).

Οι εσωτερικές μεμβράνες δημιουργούν ενδοκυττάρια διαμερίσματα με διαφορετικές λειτουργίες

Οι πυρήνες, τα μιτοχόνδρια και οι χλωροπλάστες δεν είναι τα μόνα μεμβρανικά οργανίδια στο εσωτερικό των ευκαρυωτικών κυττάρων. Το κυτταρόπλασμα περιέχει πληθώρα άλλων οργανιδίων, τα περισσότερα από τα οποία περικλείονται από μια απλή μεμβράνη. Τα οργανίδια αυτά επιτελούν πολλές

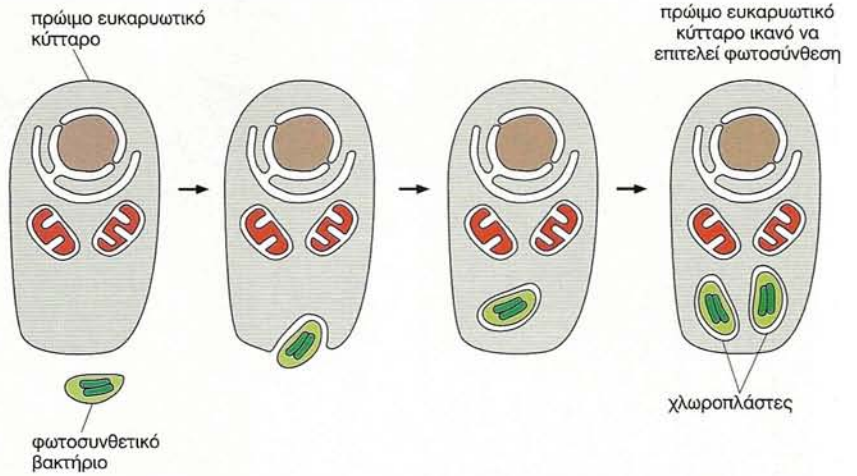
Εικόνα 1-20. Χλωροπλάστες. Τα οργανίδια αυτά αιχμαλωτίζουν την ενέργεια του ηλιακού φωτός στα φυτικά κύτταρα. (A) Πράσινοι χλωροπλάστες όπως εμφανίζονται στα κύτταρα ενός φύλλου βρύου στο φωτονικό μικροσκόπιο. (B) Ηλεκτρονική μικρογραφία ενός χλωροπλάστη από το φύλλο ενός χορταριού, όπου φαίνεται ένα εκτεταμένο σύστημα εσωτερικών μεμβρανών. Οι επιπεδωμένοι μεμβρανικοί σάκοι περιέχουν χλωροφύλλη και διατάσσονται σε στοιβές (Με την άδεια του Eldon Newcomb). (Γ) Ερμηνευτικό διάγραμμα του (B).

Ερώτηση 1-5

Σύμφωνα με την Εικόνα 1-19, γιατί το μιτοχόνδριο έχει δύο μεμβράνες μια εξωτερική και μια εσωτερική; Από εξελικτική άποψη, ποια από τις δύο θα έπρεπε να έχει προέλθει από την κυτταρική μεμβράνη του αρχέγονου ευκαρυωτικού κυττάρου; Στην ηλεκτρονική μικρογραφία ενός μιτοχονδρίου της Εικόνας 1-18A, προσδιορίστε το χώρο που περιέχει το μιτοχονδριακό DNA, δηλαδή το χώρο που αντιστοιχεί στο κυτταρόπλασμα του βακτηρίου το οποίο εγκολεάστηκε στο αρχέγονο ευκαρυωτικό κύτταρο όπως φαίνεται στην Εικόνα 1-19.



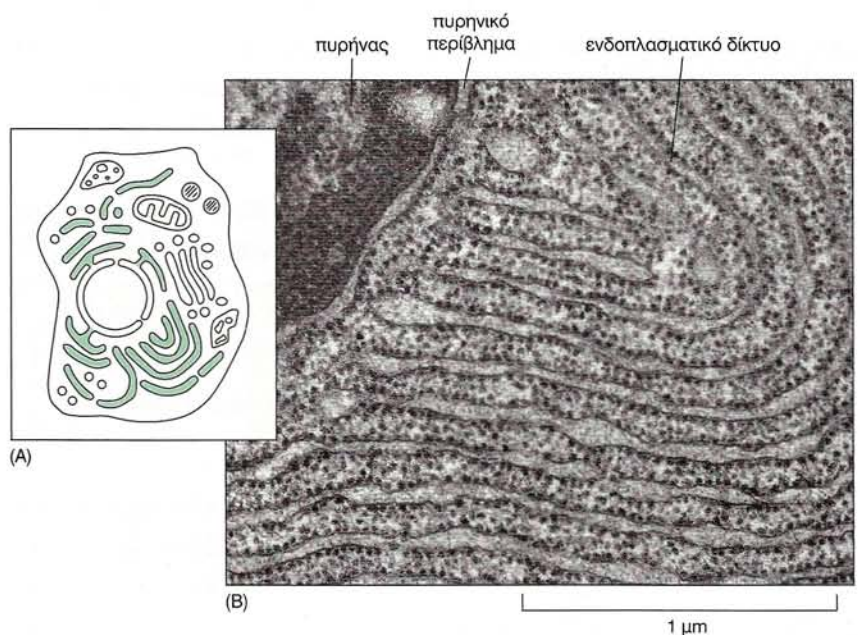
Εικόνα 1-21. Η προέλευση των χλωροπλαστών. Οι χλωροπλάστες θεωρείται ότι προήλθαν από συμβιωτικά φωτοσυνθετικά βακτήρια, τα οποία προσλήφθηκαν από πρώιμα ευκαρυωτικά κύτταρα που ήδη περιείχαν μιτοχόνδρια.

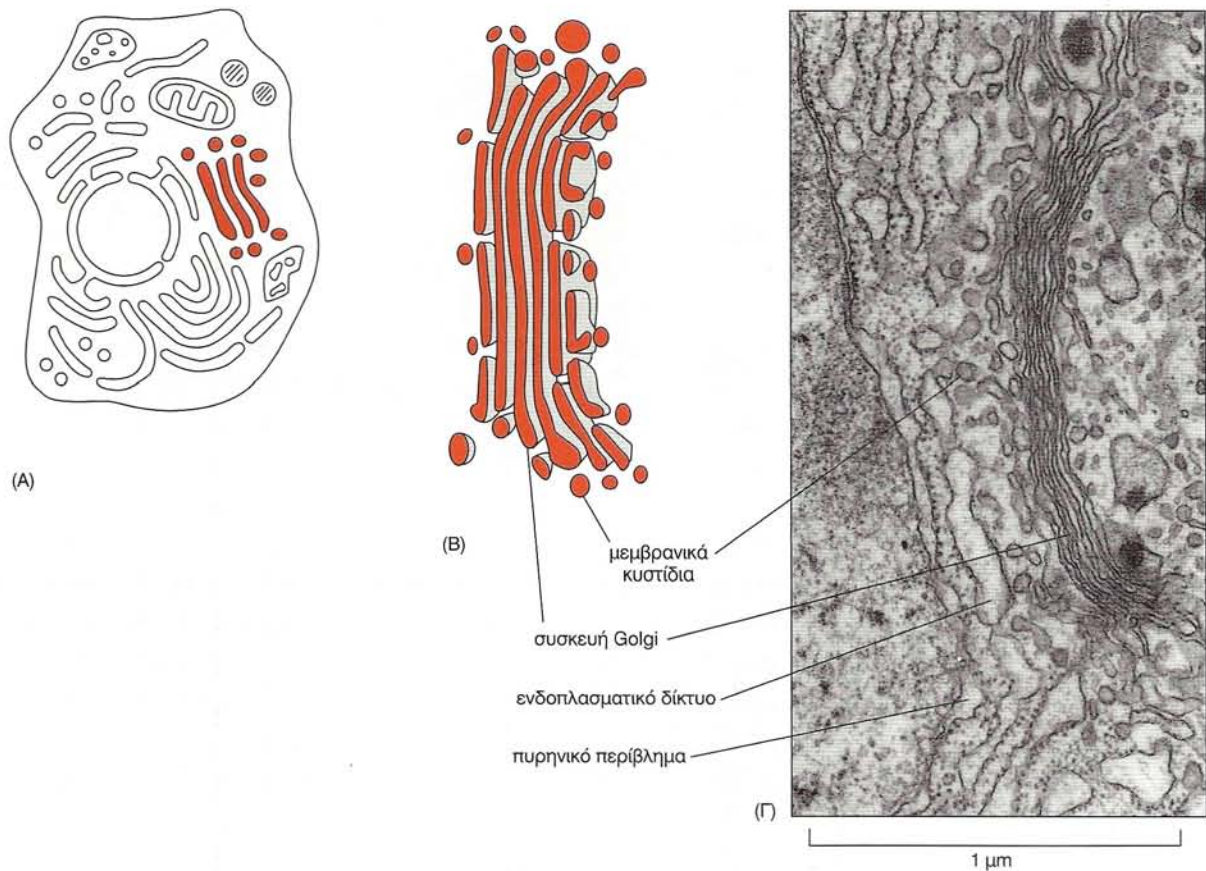


διαφορετικές λειτουργίες. Τα περισσότερα απασχολούνται με την ανάγκη του κυττάρου να εισάγει πρώτες ύλες και να εξάγει επεξεργασμένες ουσίες και άχρηστα προϊόντα. Ορισμένα οργανίδια είναι εξαιρετικά διογκωμένα σε εξειδικευμένα κύτταρα που εκκρίνουν πρωτεΐνες, ενώ άλλα αφθονούν ιδιαίτερα σε κύτταρα που εξειδικεύονται για την πέψη ξένων σωματιδίων.

Ένας ακανόνιστος λαβύρινθος περιβαλλόμενος από μεμβράνη, που φέρει το όνομα *ενδοπλασματικό δίκτυο (ΕΔ)* (endoplasmic reticulum) (Εικόνα 1-22), είναι η θέση στην οποία συντίθενται τα περισσότερα συστατικά της κυτταρικής μεμβράνης όπως επίσης και υλικά που προορίζονται να εξαχθούν από το κύτταρο. Στοιβες επιπεδωμένων μεμβρανικών ασκών συγκροτούν τη *συσκευή Golgi* (Golgi apparatus) (Εικόνα 1-23), η οποία αποδέχεται και συχνά τροποποιεί χημικά τα μόρια που συντίθενται στο ενδοπλασματικό δίκτυο, για να τα κατευθύνει κατόπιν προς το εξωτερικό του κυττάρου ή σε διάφορους άλλους τόπους. Τα *λυσosωμάτια* (lysosomes) εί-

Εικόνα 1-22. Στο ενδοπλασματικό δίκτυο (ΕΔ) παράγονται πολλά κυτταρικά συστατικά. (Α) Σχηματικό διάγραμμα ενός ζωικού κυττάρου. Το ενδοπλασματικό δίκτυο αποδίδεται σε πράσινο χρώμα. (Β) Ηλεκτρονική μικρογραφία μιας λεπτής τομής ενός κυττάρου παγκρέατος θηλαστικού στην οποία φαίνεται ένα μικρό μέρος του ενδοπλασματικού δικτύου. Τα παγκρεατικά κύτταρα, τα οποία είναι εξειδικευμένα για έκκριση πρωτεϊνών, έχουν άφθονο ΕΔ. Παρατηρείστε ότι συνέχεται με τη μεμβράνη του πυρηνικού περιβλήματος. Τα μαύρα σωματίδια που φαίνονται στη συγκεκριμένη περιοχή του ΕΔ της εικόνας είναι τα ριβosωμάτια, τα μοριακά συμπλέγματα που επιτελούν την πρωτεϊνοσύνθεση. Λόγω της εμφάνισής του, το επικαλυμένο με ριβosωμάτια ΕΔ συχνά ονομάζεται «αδρό ΕΔ». (Με την άδεια του Lelio Orci).



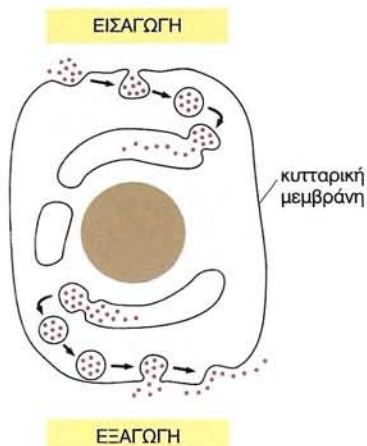
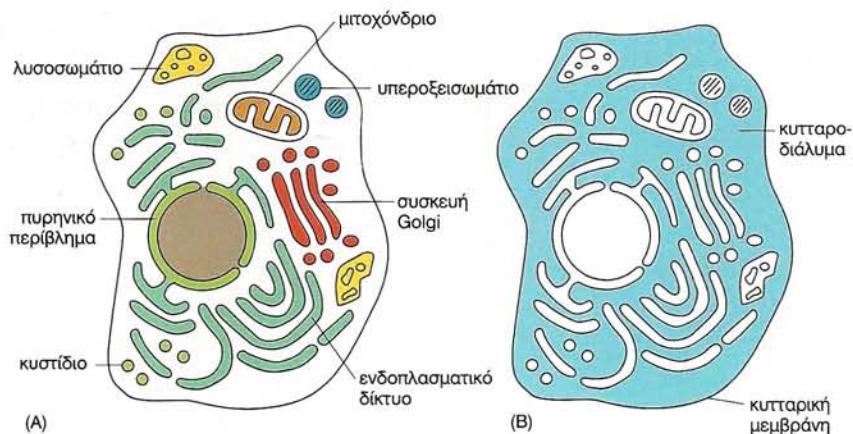


Εικόνα 1-23. Η συσκευή Golgi μοιάζει με μια στοίβα επιπεδωμένων δίσκων. Η συσκευή Golgi είναι μόλις ορατή με το φωτονικό μικροσκόπιο (συχνά όμως αφανής). Εμπλέκεται στη σύνθεση και συσκευασία μορίων που προορίζονται για έκκριση όπως επίσης και στην καθοδήγηση νεοσυνθεσιμένων πρωτεϊνών στα κατάλληλα κυτταρικά διαμερίσματα. (Α) Σχηματικό διάγραμμα ενός ζωικού κυττάρου στο οποίο η συσκευή Golgi αποδίδεται με κόκκινο χρώμα. (Β) Σχηματική ανασύσταση της συσκευής Golgi με βάση εικόνες ηλεκτρονικού μικροσκοπίου. Η συσκευή Golgi αποτελείται από επιπεδωμένους μεμβρανικούς σάκους τοποθετημένους κατά στιβάδες, από τους οποίους αποκόπτονται μικρά κυστίδια. Στο συγκεκριμένο σχήμα, παρουσιάζεται μόνο μια στοίβα· ωστόσο, κάθε κύτταρο μπορεί να περιέχει αρκετές στιβάδες. (Γ) Ηλεκτρονική μικρογραφία της συσκευής Golgi ενός συνήθους ζωικού κυττάρου. (Με την άδεια του Brij J. Gupta).

να μικρά οργανίδια, ακανόνιστου σχήματος, όπου διεκπεραιώνεται ενδοκυττάρια πέψη που οδηγεί σε απελευθέρωση θρεπτικών ουσιών από σωματίδια τροφής και σε αποδόμηση ανεπιθύμητων μορίων για ανακύκλωση ή απέκκριση. Τα *υπεροξεισωμάτια* (peroxisomes) είναι μικρά μεμβρανικά κυστίδια στο εξειδικευμένο περιβάλλον των οποίων παράγεται και αποδομείται υπεροξείδιο του υδρογόνου, μια επικίνδυνα δραστική χημική ουσία. Οι μεμβράνες επίσης σχηματίζουν πολλά διαφορετικά είδη μικρών κυστιδίων (vesicles) που εμπλέκονται στη μεταφορά υλικών ανάμεσα σε διάφορα οργανίδια. Ολόκληρο το σύστημα των σχετικών οργανιδίων παρουσιάζεται στην Εικόνα 1-24Α.

Ανάμεσα στο ενδοπλασματικό δίκτυο, τη συσκευή Golgi, τα λυσοσωμάτια και τον εξωκυττάριο χώρο συμβαίνει συνεχής ανταλλαγή υλικών. Η ανταλλαγή πραγματοποιείται από μικρά μεμβρανικά κυστίδια που αποκόπτονται από τη μεμβράνη ενός οργανιδίου και συντήκονται μ' ένα άλλο οργανίδιο. Για παράδειγμα, στην επιφάνεια του κυττάρου, τμήματα της κυτταρικής μεμβράνης εγκολεάζονται και αποκόπτονται προκειμένου να σχηματίσουν κυστίδια

Εικόνα 1-24. Οργανίδια περικλειόμενα από μεμβράνες κατανέμονται σε όλη την έκταση του κυτταροπλάσματος. (Α) Στο εσωτερικό των ευκαρυωτικών κυττάρων υπάρχουν ποικίλα μεμβρανικά διαμερίσματα, καθένα από τα οποία είναι εξειδικευμένο να εκτελεί μια διαφορετική λειτουργία. (Β) Ότι απομένει σε ένα κύτταρο αν εξαιρεθούν τα οργανίδια αποκαλείται κυτταροδιάλυμα. Στο κυτταροδιάλυμα επιτελούνται πολλές ζωτικές κυτταρικές λειτουργίες.



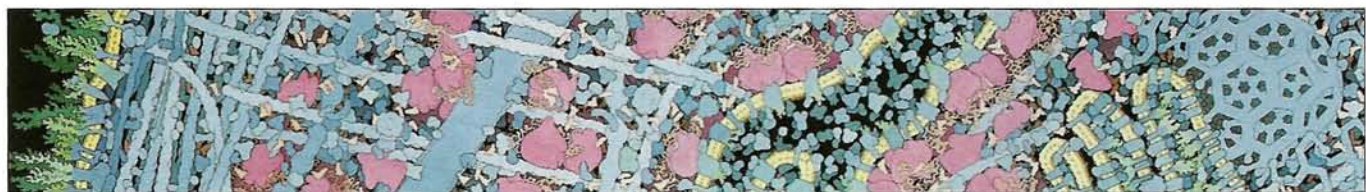
Εικόνα 1-25. Εισαγωγή και εξαγωγή υλικών. Τα κύτταρα είναι ικανά να εισάγουν υλικά από το εξωτερικό περιβάλλον περικλείοντάς τα σε κυστίδια που αποκόπτονται από την κυτταρική μεμβράνη. Τα κυστίδια τελικά συντήκονται με λυσοσωμάτια, όπου γίνεται ενδοκυττάρια πέψη. Με την αντίστροφη διαδικασία, τα κύτταρα εξάγουν υλικά που έχουν συνθέσει σε ενδοκυττάρια διαμερίσματα. Τα υλικά αυτά αποθηκεύονται σε ενδοκυττάρια κυστίδια και απελευθερώνονται στο εξωτερικό όταν τα κυστίδια συντηχθούν με την κυτταρική μεμβράνη.

τα οποία εισάγουν στο εσωτερικό του κυτάρου ουσίες που προσλαμβάνονται από το εξωκυττάριο περιβάλλον (Εικόνα 1-25). Τελικά, τα κυστίδια αυτά συντήκονται με λυσοσωμάτια, όπου επιτελείται η πέψη των εισαγόμενων ουσιών. Με τον τρόπο αυτό, τα ζωικά κύτταρα μπορεί να προσλάβουν πολύ μεγάλα σωματίδια ή ακόμα και ολόκληρα ξένα κύτταρα. Εξίσου κοινή δραστηριότητα του κυτάρου είναι και η αντίστροφη διεργασία, κατά την οποία κυστίδια από το εσωτερικό του κυτάρου συντήκονται με την κυτταρική μεμβράνη και απελευθερώνουν το περιεχόμενό τους στον εξωκυττάριο χώρο (Εικόνα 1-25). Ορμόνες, νευροδιαβιβαστές και άλλα σηματοδοτικά μόρια εκκρίνονται από τα κύτταρα με *εξωκυττάρωση*. Η ενδοκυττάρια διακίνηση πρωτεϊνών και άλλων μορίων μέσα σε οργανίδια περικλειόμενα από μεμβράνη θα παρουσιαστεί λεπτομερώς στο Κεφάλαιο 15.

Το κυτταροδιάλυμα είναι ένα πυκνό υδατικό διάλυμα μεγάλων και μικρών μορίων

Αν μπορούσαμε ν' αφαιρέσουμε την κυτταρική μεμβράνη ενός ευκαρυωτικού κυτάρου και κατόπιν ν' απομακρύνουμε όλα τα οργανίδια που περιβάλλονται από μεμβράνες συμπεριλαμβανομένων των μιτοχονδρίων και των κλωροπλάστων, τότε αυτό που θ' απέμενε θα ήταν το **κυτταροδιάλυμα** (cyto-

Εικόνα 1-26. Το κυτταρόπλασμα είναι γεμάτο οργανίδια και πληθώρα μεγάλων και μικρών μορίων. Αυτό το σχηματικό διάγραμμα, που βασίζεται στα γνωστά μεγέθη και συγκεντρώσεις διαφόρων μορίων στο κυτταρόπλασμα, μας δείχνει πόσο πυκνό είναι. Το πανόραμα αρχίζει από το άκρο αυτής της σελίδας, που αντιπροσωπεύει την κυτταρική επιφάνεια, και συνεχίζεται στο ενδοπλασματικό δίκτυο, τη συσκευή Golgi και ένα μιτοχόνδριο για να καταλήξει στον πυρήνα, που βρίσκεται στο άκρο της επόμενης σελίδας. (Με την άδεια του D. Goodsell).



sol) (Εικόνα 1-24B). Στα περισσότερα κύτταρα, το κυτταροδιάλυμα αποτελεί το μεγαλύτερο ενδοκυττάριο διαμέρισμα και στα βακτήρια είναι το μοναδικό διαμέρισμα. Περιέχει πληθώρα μεγάλων και μικρών μορίων, τα οποία βρίσκονται τόσο κοντά το ένα στο άλλο ώστε το κυτταροδιάλυμα συμπεριφέρεται περισσότερο σαν ηχητή παρά σαν ρευστό διάλυμα (Εικόνα 1-26). Στο κυτταροδιάλυμα διεξάγονται πολλές χημικές αντιδράσεις που έχουν θεμελιώδη σημασία για την ύπαρξη του κυττάρου. Για παράδειγμα, τα πρώτα στάδια της αποδόμησης των μορίων των τροφών γίνονται στο κυτταροδιάλυμα. Εκεί επίσης το κύτταρο επιτελεί μια από τις καίριες συνθετικές διεργασίες, τη σύνθεση των πρωτεϊνών. Οι μικροσκοπικές μοριακές μηχανές που συνθέτουν μόρια πρωτεϊνών φαίνονται στο ηλεκτρονικό μικροσκόπιο ως μικρά σωματίδια μέσα στο κυτταροδιάλυμα. Τα σωματίδια αυτά αποκαλούνται **ριβωσώματα** (ribosomes) (Εικόνες 1-8B και 1-22B).

Ο κυτταροσκελετός είναι υπεύθυνος για τις κινήσεις του κυττάρου

Το κυτταροδιάλυμα δεν είναι όπως θα νόμιζε κανείς μια άμορφη «σούπα» χημικών ουσιών. Με το ηλεκτρονικό μικροσκόπιο, στα ευκαρυωτικά κύτταρα (όχι όμως στα βακτήρια) μπορεί κανείς να δει να διασταυρώνονται μακριά, λεπτά ινίδια πρωτεϊνών. Συχνά, τα ινίδια αγκυροβολούν με το ένα άκρο τους στην κυτταρική μεμβράνη ή εξορμούν ακτινωτά από μια κεντρική θέση δίπλα στον πυρήνα. Το συγκεκριμένο σύστημα ινιδίων αποκαλείται **κυτταροσκελετός** (cytoskeleton) (Εικόνα 1-27). Τα λεπτότερα ινίδια είναι τα *ινίδια ακτίνης* (actin filaments). Υπάρχουν σε όλα τα ευκαρυωτικά κύτταρα, αφθονούν όμως ιδιαίτερα στα μυϊκά κύτταρα όπου λειτουργούν ως τμήμα του μηχανισμού που δημιουργεί δυνάμεις συστολής. Τα παχύτερα ινίδια αποκαλούνται *μικροσωληνίσκοι* (microtubules) επειδή έχουν μορφή μικροσκοπικών σωληναρίων. Οι μικροσωληνίσκοι αναδιοργανώνονται σε εντυπωσιακές διατάξεις μέσα στα διαιρούμενα κύτταρα, όπου συμβάλλουν στο διαχωρισμό των διπλασιασμένων χρωμοσωμάτων και στη μετακίνησή τους σε αντίθετες κατευθύνσεις, με τελική συνέπεια την ίση κατανομή τους στα δύο θυγατρικά κύτταρα (Εικόνα 1-28). Ενδιάμεσο πάχος έχουν τα λεγόμενα *ενδιάμεσα ινίδια* (intermediate filaments), τα οποία προσδίδουν στο κύτταρο μηχανική ισχύ. Αυτά τα τρία είδη ινιδίων, σε συνδυασμό με άλλες πρωτεΐνες που συνδέονται σ' αυτά, σχηματίζουν ένα σύστημα «τροχαλιών», «σχοινιών» και «κινητήρων» το οποίο προσδίδει μηχανική ισχύ στο κύτταρο, ελέγχει το σχήμα του και κατευθύνει και καθοδηγεί τις κινήσεις του.

Με άλλα λόγια, το συγκεκριμένο σύστημα ρυθμίζει την εσωτερική οργάνωση του κυττάρου αλλά επίσης και τα εξωτερικά χαρακτηριστικά του. Επο-

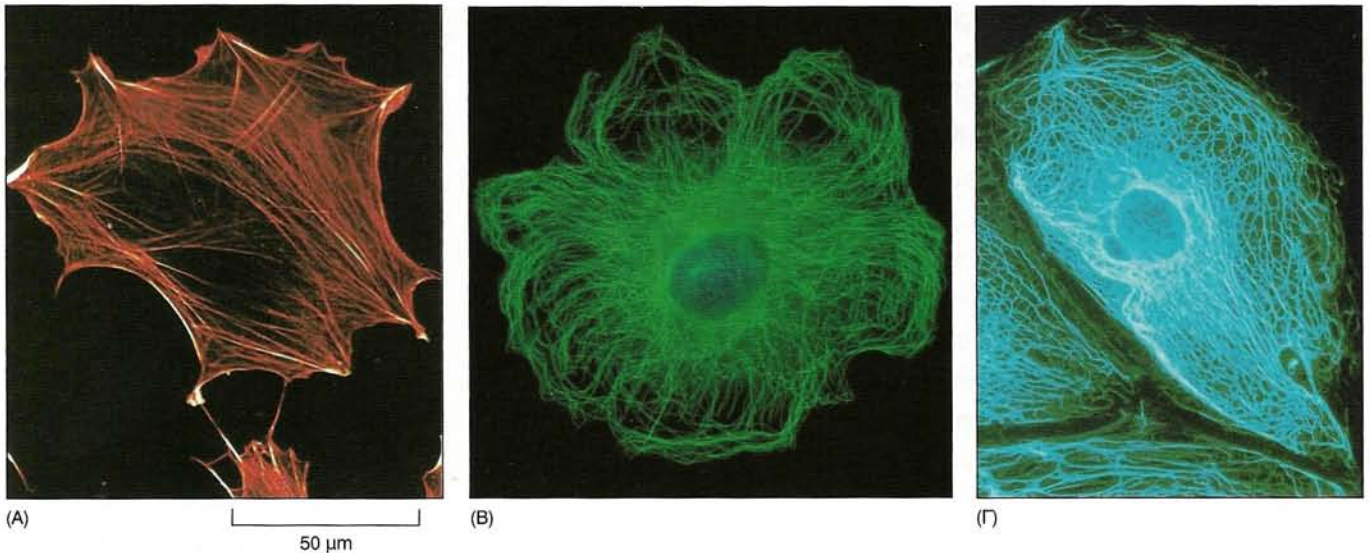


Ερώτηση 1-6

Για ποιο λόγο θα ήταν επωφελές για τα ευκαρυωτικά κύτταρα ν' αναπτύξουν σύνθετα εσωτερικά μεμβρανικά συστήματα που επιτρέπουν την εισαγωγή ουσιών από

τον εξωκυττάριο χώρο όπως φαίνεται στην Εικόνα 1-25.

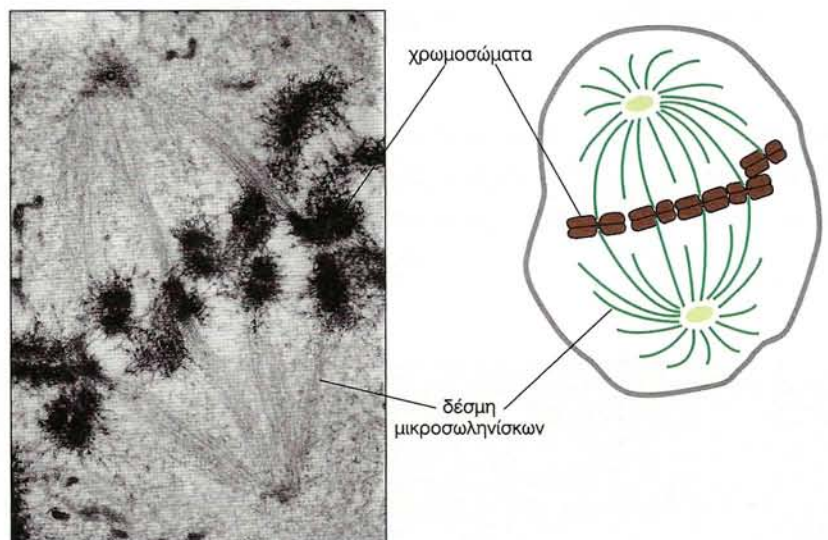




Εικόνα 1-27. Ο κυτταροσκελετός είναι ένα πλέγμα ινιδίων που συμβάλλουν στον καθορισμό του σχήματος ενός κυττάρου. Όλα τα ευκαρυωτικά κύτταρα διαθέτουν ένα εσωτερικό πλαίσιο από πρωτεϊνικά νημάτια που συμβάλλει στην οργάνωση των εσωτερικών διεργασιών του κυττάρου και ελέγχει τις μετακινήσεις και τις μεταβολές του σχήματός του. (Α) Νημάτια ακτίνης, (Β) μικροσωληνίσκοι και (Γ) ενδιάμεσα ινίδια, σε καλλιέργεια κυττάρων. Τα διάφορα είδη ινιδίων αποκαλύπτονται με διαφορετικές φθορίζουσες χρωστικές. (Α. με την άδεια των Simon Barry και Chris D'Lacey, Β. με την άδεια της Nancy Kedesha, Γ. με την άδεια του Clive Lloyd).

μένως, είναι εξίσου απαραίτητο τόσο για τα ζωικά κύτταρα που είναι ελεύθερα να κάμπτονται, να διατείνονται, να κολυμπούν ή να έρπουν, όσο και για τα φυτικά κύτταρα που περικλείονται από ένα άκαμπο τοίχωμα εξωκυττάριας ουσίας. Σ' ένα φυτικό κύτταρο, οργανίδια όπως τα μιτοχόνδρια μετακινούνται σ' ένα συνεχές ρεύμα μέσα στο εσωτερικό του κυττάρου κατά μήκος ινιδίων του κυτταροσκελετού. Επίσης, τόσο τα ζωικά όσο και τα φυτικά κύτταρα εξαρτώνται από τον κυτταροσκελετό προκειμένου να πραγματοποιηθεί ο διαχωρισμός των εσωτερικών συστατικών τους σε δύο θυγατρικά κύτταρα κατά τη διάρκεια της κυτταρικής διαίρεσης. Ο κυτταροσκελετός θα παρουσιαστεί λεπτομερώς στο Κεφάλαιο 17. Ο ρόλος του στην κυτταρική διαίρεση

Εικόνα 1-28. Ο κυτταροσκελετός είναι ένα πλέγμα ινιδίων που συμβάλλουν στον καθορισμό του σχήματος ενός κυττάρου. Όταν ένα κύτταρο διαιρείται, το πυρηνικό περίβλημά του σπάζει και το DNA του συμπυκνώνεται σε ορατά ζεύγη χρωμοσωμάτων τα οποία με τη βοήθεια των μικροσωληνίσκων χωρίζονται σε δύο ξεχωριστά κύτταρα. Οι μικροσωληνίσκοι προχωρούν ακτινωτά από το κέντρο προς τα αντίθετα άκρα του διαιρούμενου κυττάρου. (Η φωτογραφία δημοσιεύεται με την άδεια της Conly L. Rieder).



αναλύεται στα Κεφάλαια 18 και 19, ενώ οι μεταβολές της δομής του υπό την επίδραση περιβαλλοντικών σημάτων θα εξεταστούν στο Κεφάλαιο 16.

Το κυτταρόπλασμα δεν είναι καθόλου στατικό

Είναι χρήσιμο να έχουμε μια ιδέα για τον ρυθμό των κινήσεων μέσα σ' ένα κύτταρο. Ο ίδιος ο κυτταροσκελετός συνεχώς μεταβάλλεται. Μοιάζει μ' ένα δυναμικό κουβάρι από σκοινιά και ράβδους που συνεχώς μπλέκουν και ξεμπλέκουν· τα ινίδια μπορεί να συναρμολογηθούν και ν' αποσυναρμολογηθούν μέσα σε λίγα λεπτά. Κατά μήκος των ενδοκυττάρων οδών και καλωδίων πηγαινοέρχονται οργανίδια και κυστίδια, τα οποία διατρέχουν όλο το πλάτος του κυττάρου μέσα σε κλάσμα δευτερολέπτου. Το ΕΔ και τα μόρια που γεμίζουν κάθε ελεύθερο χώρο βρίσκονται σε αδιάκοπη θερμική αναστάτωση. Έτσι, οι ελεύθερες πρωτεΐνες τριγυρίζουν τόσο γρήγορα ώστε, έστω και αν η κίνησή τους είναι τυχαία, κάθε λίγα δευτερόλεπτα περνούν από κάθε γωνία του κυττάρου και συνεχώς συγκρούονται με μια ακόμα πιο αναστατη καταιγίδα μικρότερων οργανικών μορίων.

Ασφαλώς, όταν οι επιστήμονες πρωτοεξέτασαν το κύτταρο με το μικρο-

Πίνακας 1-1. Ιστορικά ορόσημα στη μικροσκοπική εξέταση των κυττάρων

1655	Ο Hooke χρησιμοποίησε ένα πρωτόγονο μικροσκόπιο για να περιγράψει μικρούς πόρους σε τομές φελλού, τους οποίους ονόμασε « κύτταρα »
1674	Ο Leeuwenhoek ανέφερε την ανακάλυψη των πρωτοζώων . Εννέα χρόνια αργότερα, παρατήρησε για πρώτη φορά βακτήρια
1833	Ο Brown δημοσίευσε τα συμπεράσματά του από τη μικροσκοπική εξέταση των ορχεοειδών, περιγράφοντας με σαφήνεια τον πυρήνα των κυττάρων
1838	Οι Schleiden και Schwann πρότειναν την κυτταρική θεωρία . Συγκεκριμένα, δήλωσαν ότι το εμπύρνηνο κύτταρο είναι ο οικουμενικός δομικός λίθος των φυτικών και ζωικών ιστών
1857	Ο Kolliker περιέγραψε τα μιτοχόνδρια σε μυϊκά κύτταρα
1879	Ο Flemming περιέγραψε με μεγάλη σαφήνεια τη συμπεριφορά των χρωμοσωμάτων σε ζωικά κύτταρα κατά τη διάρκεια της μίτωσης
1881	Ο Cajal και άλλοι ιστολόγοι ανέπτυξαν μεθόδους χρώσης που αποκάλυπταν τη δομή των νευρικών κυττάρων και την οργάνωση του νευρικού ιστού
1898	Ο Golgi ανακάλυψε και περιέγραψε τη συσσκευή Golgi χρησιμοποιώντας τη χρώση του νιτρικού αργύρου
1902	Ο Boveri συσχέτισε τα χρωμοσώματα με την κληρονομικότητα παρατηρώντας τη συμπεριφορά τους κατά τη διάρκεια της φυλετικής αναπαραγωγής
1952	Οι Palade, Porter και Sjostrand ανέπτυξαν μεθόδους ηλεκτρονικής μικροσκοπίας που επέτρεψαν για πρώτη φορά την παρατήρηση πολλών ενδοκυττάρων δομών. Σε μια από τις πρώτες εφαρμογές των εν λόγω τεχνικών, ο Huxley έδειξε ότι οι μύες περιέχουν δεσμίδες πρωτεϊνικών νηματίων. Επρόκειτο για τις πρώτες ενδείξεις ύπαρξης κυτταροσκελετού
1957	Ο Robertson περιέγραψε με τη βοήθεια του ηλεκτρονικού μικροσκοπίου τη δομή της διπλοστιβάδας της κυτταρικής μεμβράνης
1960	Η πρώτη λεπτομερής περιγραφή της δομής μιας πρωτεΐνης . Ο Kendrew παρουσίασε τη δομή της μυοσφαιρίνης με λεπτομέρειες σε όριο 0.2 nm χρησιμοποιώντας την τεχνική της κρυσταλλογραφίας ακτίνων Χ . Ο Perutz προτείνει μια λιγότερο λεπτομερή δομή για την αιμοσφαιρίνη
1968	Οι Petran και συνεργάτες δημιουργούν το πρώτο συνεστιακό μικροσκόπιο
1974	Οι Λαζαρίδης και Weber αναπτύσσουν φθορίζοντα αντισώματα για να βάψουν τον κυτταροσκελετό
1994	Οι Chalfie και συνεργάτες εισάγουν ως δείκτη στη μικροσκοπία την πρωτεΐνη που φθορίζει πράσινο (green fluorescent protein, GFP)



Ερώτηση 1-7

Αναφέρατε τα σχετικά πλεονεκτήματα και μειονεκτήματα του φωτονικού και του ηλεκτρονικού μικροσκοπίου. Ποιο από τα δύο θα χρησιμοποιούσατε για να παρατηρήσετε καλύτερα: α. ένα ζωντανό κύτταρο του δέρματος, β. ένα μιτοχόνδριο ενός ζυμομύκητα, γ. ένα βακτήριο και δ. έναν μικροσωληνίσκο;

α. ένα ζωντανό κύτταρο του δέρματος, β. ένα μιτοχόνδριο ενός ζυμομύκητα, γ. ένα βακτήριο και δ. έναν μικροσωληνίσκο;

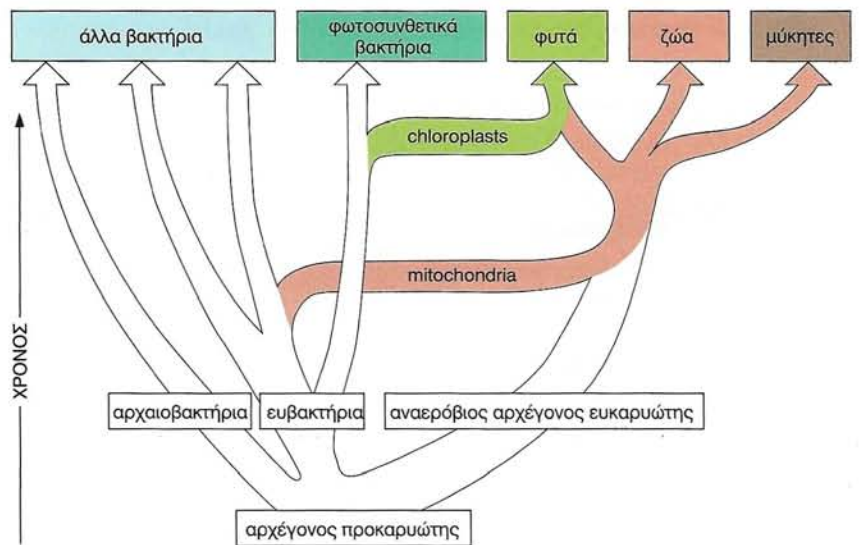
σκόπιο δεν αντιλήφθηκαν ούτε την αεικίνητη φύση του εσωτερικού του ούτε λεπτομέρειες της δομής του. Οι γνώσεις μας για τη δομή του κυττάρου συγκεντρώθηκαν σταδιακά. Μερικές καίριες ανακαλύψεις αναφέρονται στον Πίνακα 1-1. Το Παράρτημα 1-2 συνοψίζει τις διαφορές μεταξύ ζωικών, φυτικών και βακτηριακών κυττάρων.

Τα ευκαρυωτικά κύτταρα ίσως αναπτύχθηκαν ως άρπαγες

Τα ευκαρυωτικά κύτταρα συνήθως έχουν 10πλάσιο μήκος και χίλιες φορές μεγαλύτερο όγκο από τα προκαρυωτικά κύτταρα (παρόλη την τεράστια ποικιλία μεγέθους σε κάθε κατηγορία). Όπως είδαμε, οι ευκαρυώτες διαθέτουν επιπλέον ένα ολόκληρο σύνολο άλλων χαρακτηριστικών (κυτταροσκελετός, μιτοχόνδρια και άλλα οργανίδια) που τους διακρίνει τόσο από τα βακτήρια όσο και από τα αρχαιοβακτήρια.

Εξακολουθεί να είναι άγνωστο το πότε και πώς οι ευκαρυώτες ανέπτυξαν αυτά τα συστήματα. Παρόλο που οι ευκαρυώτες, τα βακτήρια και τα αρχαιοβακτήρια πρέπει να διαφοροποιήθηκαν και ν' απέκλιναν σε πολύ πρώιμο στάδιο κατά την ιστορία της ζωής στη γη (βλ. Κεφάλαιο 14), οι ευκαρυώτες δεν απέκτησαν όλα τα διακριτικά γνωρίσματά τους δια μιάς (Εικόνα 1-29). Σύμφωνα με μια θεωρία, το αρχέγονο ευκαρυωτικό κύτταρο ήταν ένας άρπαγας που τρεφόταν συλλαμβάνοντας άλλα κύτταρα. Αυτός ο τρόπος ζωής προϋποθέτει μεγάλο μέγεθος, εύκαμπτη μεμβράνη και την ύπαρξη κυτταροσκελετού που βοηθά το κύτταρο να μετακινείται και να τρέφεται. Ο πυρήνας ίσως αναπτύχθηκε για να προστατεύει το εύθραυστο DNA από την κίνηση του κυτταροσκελετού.

Ένας τέτοιος αρχέγονος ευκαρυώτης, με πυρήνα και κυτταροσκελετό, πιθανότατα καταβρόχθισε τα αυτόνομα αερόβια βακτήρια που ήταν οι πρόδρομοι των μιτοχονδρίων. Αυτή η συμβίωση θεωρείται ότι καθιερώθηκε πριν από 1,5 δισεκατομμύρια χρόνια, όταν η ατμόσφαιρα της γης έγινε πλούσια σε οξυγόνο. Αργότερα, ένα υποσύνολο αυτών των κυττάρων απέκτησε χλωροπλάστες καταβροχθίζοντας φωτοσυνθετικά βακτήρια (Εικόνα 1-29).

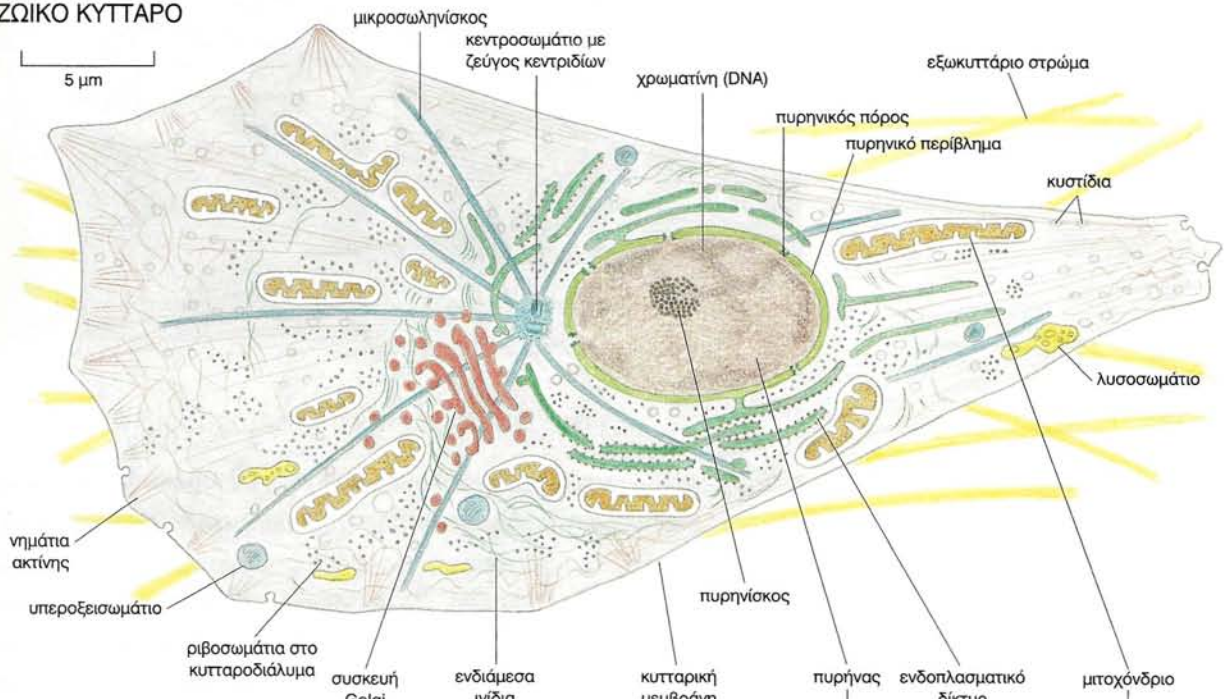


Εικόνα 1-29. Από που προήλθαν οι ευκαρυώτες; Η ευκαρυωτική, ευβακτηριακή και αρχαιοβακτηριακή σειρά διαφοροποιήθηκε και απέκλινε η μια από την άλλη σε πολύ πρώιμο στάδιο κατά την εξέλιξη της ζωής πάνω στη Γη. Πολύ αργότερα, οι ευκαρυώτες απέκτησαν μιτοχόνδρια. Ακόμα αργότερα, ένα υποσύνολο ευκαρυωτών απέκτησε χλωροπλάστες. Τα μιτοχόνδρια είναι ουσιαστικά τα ίδια στα φυτά, τα ζώα και τους μύκητες. Για το λόγο αυτό θεωρείται ότι αποκτήθηκαν πριν αποκλίνουν οι τρεις σειρές.

Παράρτημα 1-2. Κύτταρα: Τα κύρια χαρακτηριστικά των ζωικών, φυτικών και βακτηριακών κυττάρων

ΖΩΙΚΟ ΚΥΤΤΑΡΟ

5 μm



Στο παράρτημα αυτό αποδίδονται διαγραμματικά τρία είδη κυττάρων με πιο ρεαλιστικό τρόπο απ' ό,τι στο σχηματικό διάγραμμα της Εικόνας 1-24. Ωστόσο, προκειμένου να διακριθούν τα κύρια συστατικά του κυττάρου, χρησιμοποιούνται τα ίδια χρώματα. Το πρότυπο σχέδιο του ζωικού κυττάρου βασίζεται σε μια ινοβλάστη, ένα κύτταρο, το οποίο έρπει διαμέσου του συνδετικού ιστού εναποθέτοντας εξωκυττάριο στρώμα. Μια μικρογραφία ζωντανής ινοβλάστης απεικονίζεται στην Εικόνα 1-7Α. Το πρότυπο σχέδιο του φυτικού κυττάρου είναι τυπικό ενός κυττάρου νεαρού φύλλου. Το κύτταρο αυτό περιέχει χλωροπλάστες και ένα μεγάλο κενοτόπιο γεμάτο υγρό. Το βακτήριο είναι ένας ραβδόσχημος βάκιλλος που μετακινείται χάρη στη δραστηριότητα του μαστιγίου που διαθέτει



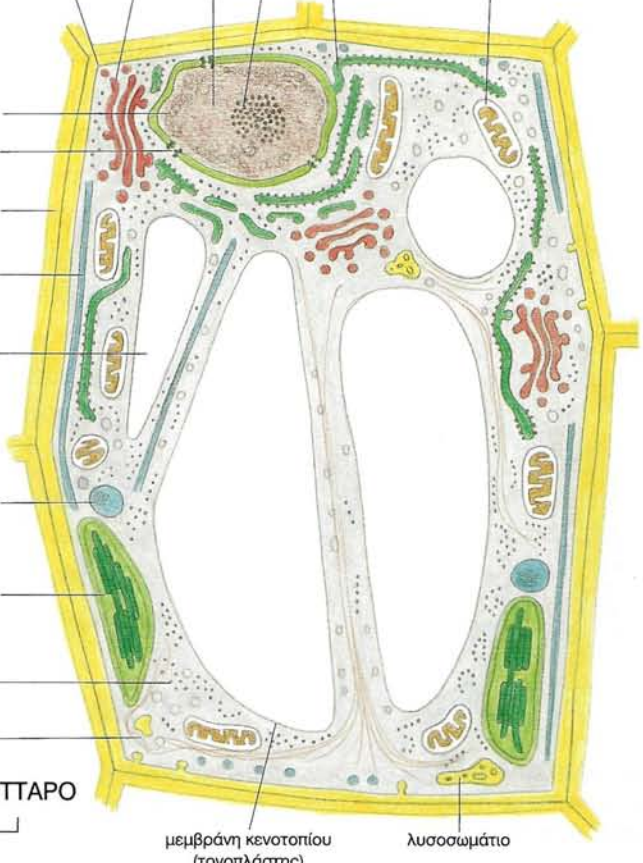
ΒΑΚΤΗΡΙΑΚΟ ΚΥΤΤΑΡΟ

1 μm

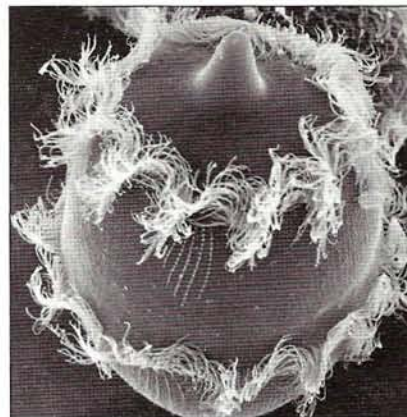
χρωματίνη (DNA)
 πυρηνικός πόρος
 κυτταρικό τοίχωμα
 μικροσωληνίσκος
 κενοτόπιο (γεμάτο υγρό)
 υπεροξεισωμάτιο
 χλωροπλάστης
 ριβοσωμάτια στο κυτταροδιάλυμα
 νημάτια ακτίνης

ΦΥΤΙΚΟ ΚΥΤΤΑΡΟ

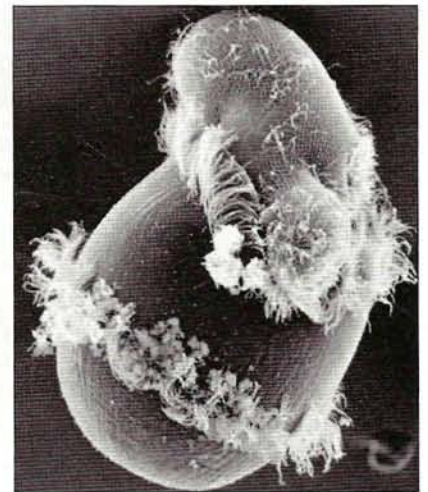
5 μm



Εικόνα 1-30. Ένα πρωτόζωο καταβροχθίζει ένα άλλο. Η μικρογραφία στα αριστερά απεικονίζει ένα κύτταρο *Didinium* με τους περιφερικούς δακτυλίους βλεφαρίδων και το ρύγχος στην κορυφή. Στη δεξιά μικρογραφία, ένα κύτταρο *Didinium*, ενώ καταβροχθίζει ένα κύτταρο *Paramecium* (ένα άλλο βλεφαριδοφόρο πρωτόζωο). (Με την άδεια του D. Barlow).



(A) 100 μm



(B)

Το γεγονός ότι μονοκύτταροι ευκαρυώτες «κυνηγούν» και καταβροχθίζουν άλλα κύτταρα αποδεικνύεται από τη συμπεριφορά πολλών από τους αυτόνομους, πολύ ευκίνητους μικροοργανισμούς που ονομάζονται **πρωτόζωα** (protozoans). Το *Didinium*, για παράδειγμα, είναι ένα μεγάλο σαρκοφάγο πρωτόζωο με διάμετρο περίπου 150 μm (10πλάσια από τη διάμετρο ενός συνήθους ανθρώπινου κυττάρου). Έχει σφαιρικό σώμα που περιβάλλεται από δύο σειρές βλεφαρίδων. Το πρόσθιο άκρο του είναι επιπεδωμένο μ' εξαίρεση μια μονήρη προεξοχή που μοιάζει με ρύγχος (Εικόνα 1-30). Το *Didinium* κολυμπά με μεγάλη ταχύτητα, χάρη στο χτύπημα των βλεφαρίδων του. Μόλις συναντήσει ένα κατάλληλο θήραμα (συνήθως ένα πρωτόζωο που ανήκει σε κάποιο άλλο είδος) απελευθερώνει πολυάριθμες μικρές παραλυτικές άκανθες από την περιοχή του ρύγχους του. Κατόπιν το *Didinium* συνάπτεται στο άλλο κύτταρο και το καταβροχθίζει, αναποδογυρίζοντας σαν κούφια μπάλα προκειμένου να περικλείσει το θύμα του, το οποίο είναι σχεδόν εξίσου μεγάλο.

Στα πρωτόζωα περιλαμβάνονται ορισμένα από τα πιο πολύπλοκα κύτταρα. Από την Εικόνα 1-31 παίρνουμε μια ιδέα για την ποικιλία των μορφών των πρωτοζώων. Ανάλογη ποικιλία εμφανίζει και η συμπεριφορά τους: μπορεί να είναι φωτοσυνθετικά ή σαρκοφάγα, κινητά ή ακίνητα. Η κυτταρική ανατομία τους συχνά είναι σύνθετη και περιλαμβάνει δομές όπως αισθητικά τριχίδια, φωτοϋποδοχείς, βλεφαρίδες, μίσχους, στόματα, ρύγχους, κέντρια και συσπαστά δεμάτια παρόμοια με αυτά των μυϊκών κυττάρων. Μολονότι τα πρωτόζωα είναι μονοκύτταρα, μπορεί να συμπεριφέρονται πολύπλοκα και ευέλικτα όσο και άλλοι πολυκύτταροι οργανισμοί.

Πρότυποι οργανισμοί

Επειδή όλα τα κύτταρα προέρχονται από έναν κοινό πρόγονο και οι θεμελιώδεις ιδιότητές τους έχουν διατηρηθεί κατά την εξέλιξη, οι γνώσεις που αποκτούμε από τη μελέτη ενός οργανισμού συμβάλλουν στην κατανόηση και άλλων.

λων οργανισμών, συμπεριλαμβανομένου και του ανθρώπου. Ωστόσο, μερικοί οργανισμοί είναι ευκολότερο να μελετηθούν στο εργαστήριο. Ορισμένοι αναπαράγονται γρήγορα και προσφέρονται εύκολα σε γενετικές παρεμβάσεις. Άλλοι είναι μεν πολυκύτταροι αλλά διαφανείς, διευκολύνοντας έτσι την άμεση μελέτη της ανάπτυξης όλων των εσωτερικών ιστών και οργάνων τους. Έτσι, μεγάλες ομάδες βιολόγων έχουν αφιερωθεί στη μελέτη διαφορετικών πτυχών της βιολογίας λίγων επίλεκτων ειδών. Το άθροισμα των γνώσεών τους προσφέρει βαθύτερη κατανόηση σε σχέση με την εξέταση πολλών διαφορετικών ειδών. Οι πληροφορίες από τις σχετικές μελέτες βοηθούν να κατανοήσουμε πώς λειτουργούν όλα τα κύτταρα. Στις παραγράφους που ακολουθούν, θα παρουσιάσουμε μερικούς από αυτούς τους **πρότυπους οργανισμούς** και θα εκθέσουμε τα πλεονεκτήματα που προσφέρουν στη μελέτη της κυτταρικής βιολογίας και, πολλές φορές, στην προαγωγή της υγείας του ανθρώπου.

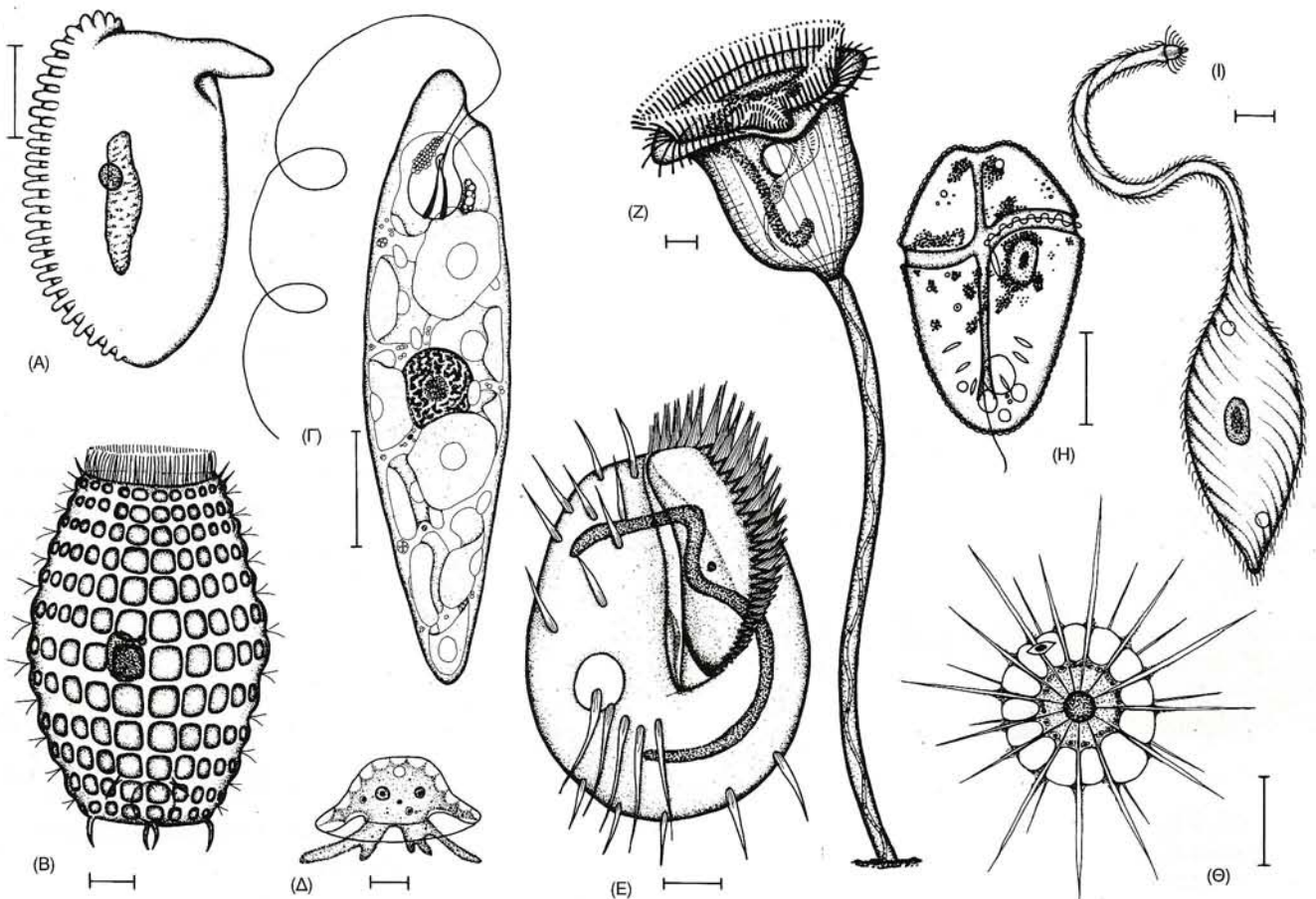
Ερώτηση 1-8

Ο γείτονάς σας έκανε μια δωρεά υπέρ της έρευνας με αντικείμενο τον καρκίνο και αργότερα έμαθε ότι τα χρήματά του ξοδεύονταν στη μελέτη της μαγιάς της μύρας! Πώς μπορείτε να καθησυχάσετε τις ανησυχίες του;



Οι μοριακοί βιολόγοι έχουν επικεντρωθεί στο *E. coli*

Στον κόσμο των βακτηρίων, το ενδιαφέρον της μοριακής βιολογίας έχει εσιαστεί κυρίως σ' ένα μόνο είδος, το *Escherichia coli* ή, σε συντομία, *E. coli*



Εικόνα 1-31. Μια συλλογή πρωτοζώων που απεικονίζει την τεράστια ποικιλία αυτής της κατηγορίας των μονοκύτταρων μικροοργανισμών. Τα σχήματα έχουν γίνει σε διαφορετικές κλίμακες αλλά σε κάθε περίπτωση η κλίμακα διαβάθμισης αντιστοιχεί σε 10 μm. Οι μικροοργανισμοί στα (Α), (Β), (Ε), (ΣΤ) και (Θ) είναι βλεφαριδοφόρα, στο (Γ) είναι ένα ευγληνοειδές, στο (Δ) μια αμοιβάδα, στο (Ζ) ένα δινωμαστιγοφόρο και στο (Η) ένα ηλιόζωο. (Από M.A. Sleigh, *The Biology of Protozoa*. London: Edward Arnold, 1973).

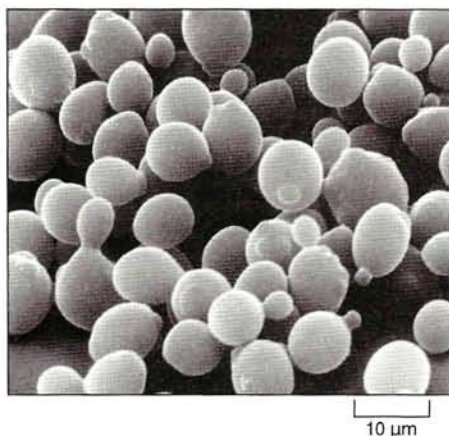
(Εικόνα 1-11). Είναι ένα μικρό, ραβδόμορφο ευβακτηριακό κύτταρο το οποίο φυσιολογικά διαβιεί στο έντερο του ανθρώπου και άλλων σπονδυλωτών και, παράλληλα, αυξάνει εύκολα σε απλό θρεπτικό ζωμό μέσα σε μια φιάλη καλλιέργειας. Το *E. coli* είναι ικανό ν' αναπτύσσεται σε ποικίλες χημικές συνθήκες και επίσης ν' αναπαράγεται με ταχύ ρυθμό. Οι γενετικές οδηγίες του περιέχονται σ' ένα μοναδικό μόριο DNA, μήκους περίπου 4.6 εκατομμυρίων ζευγών νουκλεοτιδίων, που συνθέτει 4300 διαφορετικά είδη πρωτεϊνών.

Σε μοριακό επίπεδο, οι γνώσεις μας για το *E. coli* είναι πολύ περισσότερες απ' ό,τι για οποιονδήποτε άλλον έμβιο οργανισμό. Οι περισσότερες από τις πληροφορίες που διαθέτουμε για τους θεμελιώδεις μηχανισμούς της ζωής, όπως η αντιγραφή του DNA ή η αποκωδικοποίηση των γενετικών πληροφοριών, προήλθαν από μελέτες στο *E. coli*. Αργότερα, ανάλογες μελέτες επιβεβαίωσαν ότι οι ίδιες βασικές διεργασίες διεξάγονται και στα δικά μας κύτταρα ουσιαστικά με τον ίδιο τρόπο όπως και στο *E. coli*.

Η μαγιά της μύρας είναι ένα απλό ευκαρυωτικό κύτταρο

Το ενδιαφέρον μας για τους ευκαρυώτες είναι μεγαλύτερο επειδή και εμείς οι ίδιοι είμαστε ευκαρυώτες. Ωστόσο, τα κύτταρα του ανθρώπου είναι πολύπλοκα και δεν προσφέρονται εύκολα σε πειραματικούς χειρισμούς. Έτσι, αν θέλουμε να κατανοήσουμε τις θεμελιώδεις αρχές της κυτταρικής βιολογίας των ευκαρυωτών, είναι πιο αποτελεσματικό να εστιάσουμε την προσοχή μας σ' ένα είδος το οποίο, όπως το *E. coli* στα βακτήρια, είναι απλό, ανθεκτικό και αναπαράγεται γρήγορα. Η δημοφιλέστερη επιλογή για τον ρόλο του πρότυπου ευκαρυώτη είναι ο ζυμομύκτας *Saccharomyces cerevisiae* (Εικόνα 1-32). Πρόκειται για τον ίδιο μικροοργανισμό που χρησιμοποιείται από ζυθοποιούς, οινοποιούς και αρτοποιούς.

Ο *S. cerevisiae* είναι ένας μικρός μονοκύτταρος μύκτας. Επομένως, σύμφωνα με τις σύγχρονες απόψεις, συγγενεύει στενά τόσο με τα ζώα όσο και με τα φυτά. Όπως και άλλοι μύκτες, διαθέτει άκαμπτο κυτταρικό τοίχωμα, είναι σχετικά ακίνητος και περιέχει μιτοχόνδρια αλλά όχι κλωροπλάστες. Παρουσία άφθονης τροφής αναπαράγεται σχεδόν εξίσου γρήγορα όσο ένα βακτήριο. Καθώς ο πυρήνας του περιέχει περίπου 2.5 φορές περισσότερο DNA από τον πυρήνα του *E. coli*, ο ζυμομύκτας προσφέρεται και για γενετική ανάλυση. Παρόλο που το γονιδίωμά του είναι μικρό (μ' ευκαρυωτικά μέτρα) ο ζυμομύκτας επιτελεί όλες τις βασικές λειτουργίες που πρέπει να επιτελέσει κάθε ευκαρυωτικό κύτταρο. Γενετικές και βιοχημικές μελέτες που πραγματοποιήθηκαν με αντικείμενο τον ζυμομύκτα βοήθησαν να κατανοήσουμε πολλούς βασικούς μηχανισμούς των ευκαρυωτικών κυττάρων, συμπεριλαμβανομένου και του κύκλου της κυτταρικής διαίρεσης, δηλαδή της ακολουθίας των γεγονότων όπου ο πυρήνας και τ' άλλα συστατικά του κυττάρου διπλασιάζονται και τελικά συσκευάζονται κατάλληλα για να δημιουργηθούν δύο θυγατρικά κύτταρα. Ο μηχανισμός που κατευθύνει την κυτταρική διαίρεση είναι τόσο καλά διατηρημένος κατά την εξέλιξη, ώστε πολλά από τα συστατικά του μπορεί να λειτουργήσουν εξίσου καλά, τόσο σε ανθρώπινα



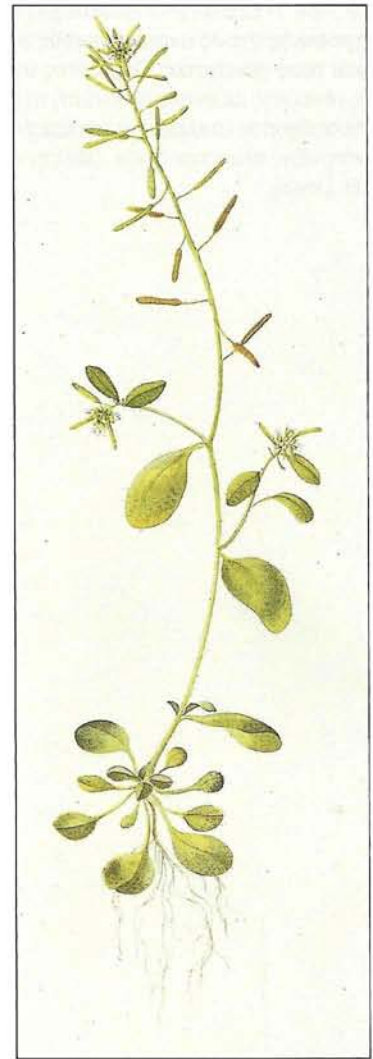
Εικόνα 1-32. Ο ζυμομύκτας *Saccharomyces cerevisiae* είναι ένας πρότυπος ευκαρυώτης. Ηλεκτρονιομικρογραφία σάρωσης στην οποία εικονίζονται λίγα κύτταρα ζύμης ενώ διαιρούνται. Μια άλλη μικρογραφία του ίδιου είδους παρουσιάζεται στην Εικόνα 1-14. (Με την άδεια των Ira Herskowitz και Eric Schachtel).

κύτταρα όσο και στη ζύμη, ανεξάρτητα από την προέλευσή τους. Αν ένα μεταλλαγμένο κύτταρο ζύμης χάσει ένα γονίδιο απαραίτητο για την κυτταρική διαίρεση, ο εφοδιασμός του με το αντίστοιχο ανθρώπινο γονίδιο διορθώνει τη βλάβη και επιτρέπει στη ζύμη να διαιρεθεί κανονικά.

Το *Arabidopsis* έχει επιλεγεί μέσα από 300,000 είδη ως πρότυπο φυτό

Οι μεγάλοι πολυκύτταροι οργανισμοί που βλέπουμε γύρω μας (λουλούδια, δένδρα και ζώα) μοιάζουν να διαθέτουν εντυπωσιακή ποικιλότητα. Ωστόσο, ως προς την εξελικτική τους προέλευση συγγενεύουν πολύ περισσότερο και έχουν περισσότερες ομοιότητες ως προς την βασική βιολογία τους απ' ό,τι η μεγάλη κατηγορία των μικροσκοπικών μονοκύτταρων οργανισμών. Ενώ τα βακτήρια και οι ευκαρυώτες διαχωρίστηκαν πριν από 3 δισεκατομμύρια χρόνια και πλέον, τα φυτά, τα ζώα και οι μύκητες διαχωρίστηκαν μόλις πριν από περίπου 1.5 δισεκατομμύρια χρόνια, τα ψάρια και τα θηλαστικά πριν από 450 εκατομμύρια χρόνια και τα διαφορετικά είδη των ανθοφόρων φυτών περίπου πριν από 200 εκατομμύρια χρόνια.

Η στενή εξελικτική σχέση ανάμεσα σε όλα τα ανθοφόρα φυτά σημαίνει ότι μπορεί ν' αποκτήσουμε πληροφορίες σχετικά με την κυτταρική και μοριακή βιολογία τους εστιάζοντας την προσοχή μας σε λίγα είδη που προσφέρονται για λεπτομερή ανάλυση. Από τις αρκετές χιλιάδες ανθοφόρων φυτών που υπάρχουν σήμερα πάνω στη Γη, πρόσφατα οι μοριακοί βιολόγοι επέλεξαν ως αντικείμενο μελέτης τους το *Arabidopsis thaliana* (Εικόνα 1-33), ένα μικρό ζιζάνιο ικανό ν' αυξάνει σε εσωτερικό χώρο και ν' αποκτά χιλιάδες απογόνους μέσα σε 8-10 εβδομάδες. Το γονιδίωμα του *Arabidopsis* έχει μήκος περίπου 110 εκατομμυρίων ζευγών βάσεων (σχεδόν 8πλάσιο από το γονιδίωμα της ζύμης) και η αλληλουχία του είναι γνωστή στο σύνολό της. Εξετάζοντας τις γενετικές οδηγίες του *Arabidopsis*, αρχίσαμε ν' αποκτούμε περισσότερες πληροφορίες σχετικά με τη γενετική, τη μοριακή βιολογία και την εξέλιξη των ανθοφόρων φυτών που κυριαρχούν σχεδόν σε κάθε οικοσύστημα της ξηράς. Επειδή τα γονίδια του *Arabidopsis* έχουν ομόλογα σε πολλά είδη καλλιεργούμενων φυτών, η μελέτη αυτού του απλού ζιζανιού προσφέρει ενδείξεις σχετικά με την ανάπτυξη και τη φυσιολογία των φυτών στα οποία βασίζεται η ζωή μας, αλλά και των άλλων φυτών που είναι σύντροφοί μας πάνω στη γη.

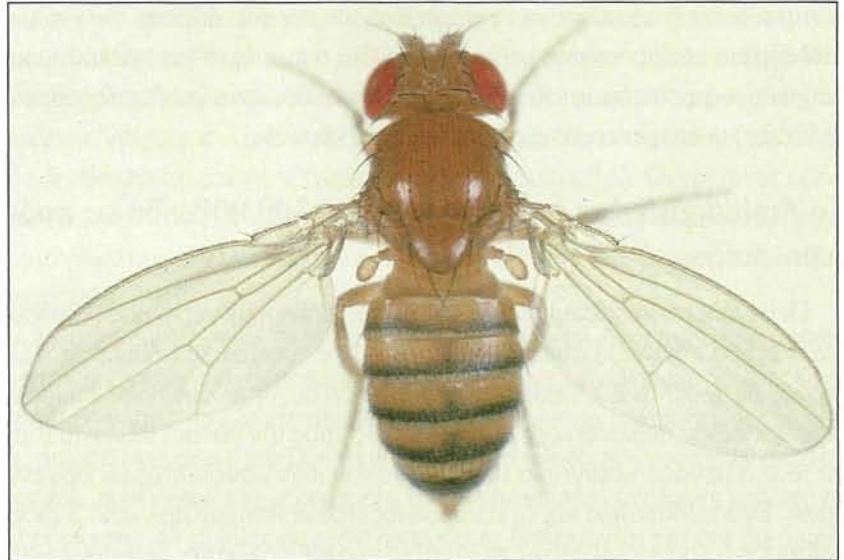


Εικόνα 1-33. *Arabidopsis thaliana*, το κοινό αναριχόμενο ζιζάνιο: το πρότυπο φυτό. Το μικρό αυτό ζιζάνιο είναι ο ευνοούμενος οργανισμός των μοριακών και αναπτυξιακών βιολόγων των φυτών. (Με την άδεια του Toni Hayden και του Κέντρου John).

Ο κόσμος των ζώων αντιπροσωπεύεται από μια μύγα, ένα σκουλήκι, έναν ποντικό και τον *Homo sapiens*

Τα πολυκύτταρα ζώα αποτελούν την πλειονότητα των γνωστών ειδών των ζωντανών οργανισμών. Τα περισσότερα είδη ζώων είναι έντομα και ένα από αυτά, μια μικρή μύγα που ονομάζεται *Drosophila melanogaster* (Εικόνα 1-34) κατέχει κεντρική θέση στη βιολογική έρευνα. Στην πραγματικότητα, η κλασική γενετική σε μεγάλο βαθμό θεμελιώθηκε σε μελέτες με αντικείμενο την *Drosophila*. Για παράδειγμα, πριν 80 και πλέον χρόνια

Εικόνα 1-34. Η *Drosophila melanogaster* είναι δημοφιλής στους αναπτυξιακούς βιολόγους και τους γενετιστές. Οι μελέτες της μοριακής γενετικής με αντικείμενο αυτή τη μικρή μύγα προσέφεραν το κλειδί για την κατανόηση της ανάπτυξης όλων των ζώων. (Με την άδεια του E.B. Lewis).



μελέτες στην *Drosophila* απέδειξαν οριστικά ότι τα γονίδια (οι μονάδες της κληρονομικότητας) μεταφέρονται στα χρωμοσώματα. Πιο πρόσφατα, καταβλήθηκε συντονισμένη συστηματική προσπάθεια για να διαλευκανθεί η γενετική της *Drosophila* και ιδίως οι γενετικοί μηχανισμοί που ευθύνονται για την εμβρυϊκή ανάπτυξη και την ανάπτυξη στο στάδιο της προνύμφης. Από την έρευνα της *Drosophila*, αρχίζουμε επιτέλους να κατανοούμε λεπτομερώς πώς επιτυγχάνουν τα ζωντανά κύτταρα το εντυπωσιακότερο κατόρθωμά τους: συγκεκριμένα, κατανοούμε πώς ένα μοναδικό, γονιμοποιημένο ωάριο (ζυγώτης) αναπτύσσεται σ' έναν πολυκύτταρο οργανισμό με τεράστιο αριθμό διαφορετικών κυττάρων, οργανωμένων με επακριβώς προβλέψιμο τρόπο. Μεταλλαγμένα στελέχη *Drosophila* με παράδοξη τοποθέτηση των τμημάτων του σώματος ή παράδοξο μεταμερισμό προσέφεραν το κλειδί για την αναγνώριση και τον χαρακτηρισμό των γονιδίων που απαιτούνται για τη δημιουργία ενήλικου σώματος με σωστή δομή, με το έντερο, τα φτερά, τα άκρα, τους οφθαλμούς και όλα τ' άλλα μέρη στη σωστή θέση. Τα γονίδια αυτά, που αντιγράφονται και μεταβιβάζονται σε κάθε κύτταρο του σώματος καθορίζουν με προβλέψιμο τρόπο τη συμπεριφορά κάθε κυττάρου στις «κοινωνικές» αλληλεπιδράσεις του με άλλα κύτταρα και ελέγχουν τις δομές που τα κύτταρα δημιουργούν. Η *Drosophila*, περισσότερο από οποιονδήποτε άλλο οργανισμό, μας έδειξε πώς να ικνηλατούμε τη σχέση ανάμεσα στο αίτιο και το αποτέλεσμα, από τις γενετικές οδηγίες που κωδικοποιούνται στο DNA έως τη δομή του ενήλικου πολυκύτταρου οργανισμού. Επιπλέον, όπως αποδείχθηκε, τα γονίδια της *Drosophila* εμφανίζουν εντυπωσιακή ομοιότητα με τα γονίδια του ανθρώπου, πολύ μεγαλύτερη απ' ό,τι θ' ανέμενε κανείς με βάση την εξωτερική εμφάνιση του ανθρώπου και της μύγας. Έτσι, η μύγα χρησιμοποιείται ως πρότυπο για τη μελέτη της ανθρώπινης ανάπτυξης αλλά και ανθρώπινων ασθενειών. Το γονιδίωμα της μύγας – 185 εκατομμύρια ζεύγη νουκλεοτιδίων που κωδικοποιούν λίγο περισσότερα από 13,000 γονίδια

– περιέχει ομόλογα για τα περισσότερα από τα γονίδια με κρίσιμο ρόλο στην παθογένεση νοσημάτων του ανθρώπου.

Ένας άλλος ευρύτατα μελετημένος οργανισμός, μικρότερος και απλούστερος από τη *Drosophila*, είναι ο νηματώδης σκώληκας *Caenorhabditis elegans* (Εικόνα 1-38), ένας άκακος συγγενής των σκουληκιών που προσβάλλουν καλλιέργειες. Ο *C. elegans* αναπτύσσεται με ωρολογιακή ακρίβεια από ένα γονιμοποιημένο ωάριο σ' ένα ενήλικο ον με ακριβώς 959 σωματικά κύτταρα (και, επιπλέον, με μεταβλητό αριθμό ωαρίων και σπερματοζωαρίων). Γνωρίζουμε πλέον λεπτομερώς την ακολουθία των γεγονότων που οδηγούν σε αυτό το αποτέλεσμα, η οποία περιλαμβάνει διαιρέσεις, μετακινήσεις και λειτουργικές εξειδικεύσεις κυττάρων σύμφωνα με αυστηρούς και προβλέψιμους κανόνες. Το γονιδίωμά του με μήκος 97 εκατομμύρια ζεύγη νουκλεοτιδίων και περίπου 19,000 γονίδια έχει επίσης αναλυθεί. Επίσης υπάρχουν άφθονα μεταλλαγμένα στελέχη που προσφέρονται για τον έλεγχο της λειτουργίας αυτών των γονιδίων. Φαίνεται ότι για 70% των ανθρώπινων πρωτεϊνών υπάρχει κάποια ομόλογη πρωτεΐνη στο σκουλήκι. Έτσι, όπως η *Drosophila*, το *C. elegans* έχει αποδειχθεί πολύτιμο μοντέλο για πολλές διεργασίες που συμβαίνουν στον άνθρωπο. Για παράδειγμα, οι μελέτες της ανάπτυξης του *C. elegans* οδήγησαν στην κατανόηση του προγραμματισμένου κυτταρικού θανάτου, διεργασίας με την οποία το σώμα απαλλάσσεται από τα πλεονάζοντα κύτταρα – ζήτημα με ιδιαίτερη σημασία για την έρευνα του καρκίνου (βλ. Κεφάλαια 18 και 21).

Στο άλλο άκρο, τα θηλαστικά ανήκουν στα πιο σύνθετα ζώα, με 2-3 φορές περισσότερα γονίδια από τη *Drosophila*, 25πλάσια ποσότητα DNA ανά κύτταρο και εκατομμύρια φορές περισσότερα κύτταρα στο ενήλικο σώμα τους. Ως πρότυπος οργανισμός για τη μελέτη της γενετικής, της ανάπτυξης, της ανοσολογίας και της κυτταρικής βιολογίας των θηλαστικών έχει επιλεγεί ο ποντικός. Μάλιστα, οι νέες τεχνικές έχουν προσδώσει στον ποντικό ακόμα μεγαλύτερη σημασία. Μπορούμε πλέον να εκτρέψουμε ποντικούς με κατευθυνόμενες μεταλλάξεις σε οποιοδήποτε γονίδιο ή ποντικούς στους οποίους έχουν εισαχθεί τεχνητές γονιδιακές κατασκευές. Με τον τρόπο αυτό μπορούμε να διαπιστώσουμε τις ανάγκες που εξυπηρετεί ένα συγκεκριμένο γονίδιο και πώς λειτουργεί. Επιπλέον, σχεδόν για κάθε γονίδιο του ανθρώπου υπάρχει ένα ομόλογο στον ποντικό, με παρόμοια αλληλουχία DNA και λειτουργία.

Ασφαλώς, ο άνθρωπος διαφέρει από τον ποντικό αλλά και από τα σκουλήκια, τις μύγες και τη ζύμη. Γι' αυτό το λόγο επίσης μελετούμε και τον ίδιο τον άνθρωπο. Η έρευνα με αντικείμενο τη βιολογία του κυττάρου σε μεγάλο βαθμό υποκινήθηκε από το ιατρικό ενδιαφέρον και πολλές από τις γνώσεις που διαθέτουμε προήλθαν από τη μελέτη ανθρώπινων κυττάρων. Ένα ανθρώπινο κύτταρο, όμως, μπορεί να εξεταστεί σ' ένα τρυβλίο καλλιέργειας. Η τράπεζα ιατρικών δεδομένων για τα ανθρώπινα κύτταρα είναι τεράστια. Μολονότι μεταλλάξεις συντελούνται σε οποιοδήποτε γονίδιο πολύ σπάνια, εντούτοις γνωρίζουμε τις επιπτώσεις μεταλλάξεων σε χιλιάδες διαφορετικά γονίδια χωρίς τη συμβολή μεθόδων γενετικής μηχανικής. Αυτό εξηγείται επειδή ο άνθρωπος είναι το μόνο είδος που αναφέρει και καταγράφει τα γενετικά σφάλματά του.

Ιστορική Αναδρομή: Οι κοινοί μηχανισμοί της ζωής

Όλα τα έμβια όντα αποτελούνται από κύτταρα. Όπως ήδη αναφέραμε, όλα τα κύτταρα σε γενικές γραμμές μοιάζουν στο εσωτερικό τους: αποθηκεύουν τις γενετικές οδηγίες τους σε μόρια DNA που κατευθύνουν την παραγωγή πρωτεϊνών, ο οποίες με τη σειρά τους επιτελούν τις χημικές αντιδράσεις του κυττάρου, διαμορφώνουν το σχήμα και ελέγχουν τη συμπεριφορά του. Πόσο βαθιές όμως είναι αυτές οι ομοιότητες; Μπορούμε άραγε ν' ανταλλάξουμε τμήματα ενός κυττάρου με τμήματα ενός άλλου κυττάρου διαφορετικού είδους; Για παράδειγμα, ένα ένζυμο που πέπτει τη γλυκόζη σ' ένα βακτήριο θα ήταν άραγε ικανό να επιτελέσει την ίδια λειτουργία σ' ένα κύτταρο ζύμης, αστακού ή ανθρώπου; Τι ισχύει για τις μοριακές μηχανές που αντιγράφουν και ερμηνεύουν τις γενετικές πληροφορίες; Είναι ισοδύναμες από λειτουργική άποψη; Έχουν ανταλλάξει μυστικά; Απαντήσεις στα παραπάνω ερωτήματα δόθηκαν από πολλές πηγές: οι πιο εντυπωσιακές απαντήσεις προήλθαν από πειράματα με αντικείμενο την κυτταρική διαίρεση, μια από τις πιο θεμελιώδεις διεργασίες της ζωής.

Διαίρεση ή θάνατος

Όλα τα κύτταρα προέρχονται από άλλα κύτταρα: ο μοναδικός τρόπος για να παραχθεί ένα νέο κύτταρο είναι με διαίρεση ενός προϋπάρχοντος κυττάρου. Για ν' αναπαραχθεί ένα κύτταρο πρέπει να διεκπεραιώσει μια ιεραρχική ακολουθία αντιδράσεων μέσω των οποίων πρώτα διπλασιάζει το περιεχόμενό του και μετά διαιρείται στα δύο. Η κρίσιμη διεργασία διπλασιασμού και διαίρεσης, γνωστή ως κυτταρικός κύκλος, είναι περίπλοκη και ελέγχεται προσεκτικά. Βλάβη σε οποιαδήποτε από τις πρωτεΐνες που εμπλέκονται στον κυτταρικό κύκλο μπορεί να προκαλέσει το θάνατο του κυττάρου.

Δυστυχώς, το γεγονός ότι οι μεταλλάξεις των συστατικών του κυτταρικού κύκλου συχνά προκαλούν το θάνατο του κυττάρου δυσχεραίνει την ανάλυση των συστατικών του μηχανισμού ελέγχου του κυτταρικού κύκλου και την κατανόηση του τρόπου λειτουργίας τους.

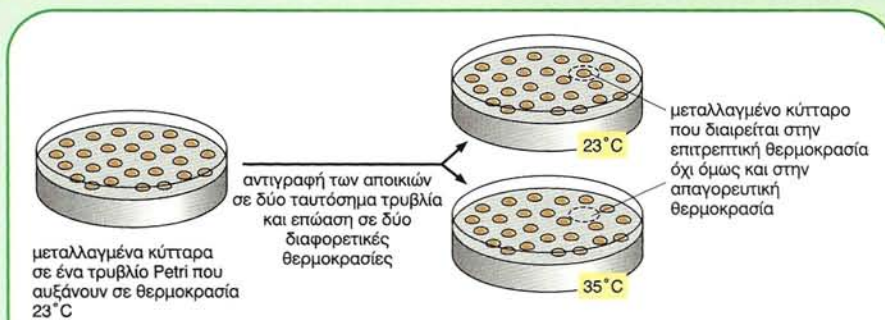
Οι επιστήμονες αξιοποιούν τα μεταλλαγμένα στελέχη για ν' αναγνωρίσουν γονίδια και πρωτεΐνες με βάση τη λειτουργία τους: αν ένα γονίδιο είναι απαραίτητο για μια ορισμένη διεργασία, μια βλάβη σε αυτό το γονίδιο θα εκδηλωθεί με διαταραχή της εν λόγω διεργασίας. Από την ανάλυση της ελαττωματικής συμπεριφοράς του μεταλλαγμένου οργανισμού συνάγονται ενδείξεις για τη λειτουργία στην οποία είναι απαραίτητο το γονίδιο και από την ανάλυση του DNA του μεταλλαγμένου οργανισμού μπορεί ν' αναγνωριστεί το ίδιο το γονίδιο.

Ένα μόνο κύτταρο ασφαλώς δεν αρκεί για μια τέτοια ανάλυση. Χρειάζεται μια μεγάλη αποικία κυττάρων που φέρουν τη μετάλλαξη. Εδώ έγκειται το πρόβλημα. Αν η μετάλλαξη παραβλάπτει μια διεργασία ζωτικής σημασίας, όπως η κυτταρική διαίρεση, πώς μπορεί κανείς ν' αποκτήσει μια τέτοια αποικία; Οι γενετιστές βρήκαν μια ευφυή λύση στο πρόβλημα. Μεταλλαγμένα κύτταρα με βλάβη σε γονίδια του κυτταρικού κύκλου μπορεί να διατηρηθούν και να μελετηθούν αν η βλάβη τους είναι «εξαρτώμενη» (υπό όρους), δηλαδή αν το προϊόν του γονιδίου είναι ελαττωματικό μόνο υπό ορισμένες συνθήκες. Συγκεκριμένα, υπάρχουν μεταλλάξεις που είναι θερμοευαίσθητες: η μεταλλαγμένη πρωτεΐνη λειτουργεί σωστά όταν ο οργανισμός διατηρείται σε χαμηλή θερμοκρασία, επιτρέποντας στα κύτταρα ν' αναπαραχθούν, ενώ σε υψηλότερη θερμοκρασία δυσλειτουργεί κάνοντας τα κύτταρα να εκδηλώσουν την ενδιαφέρουσα βλάβη τους (Εικόνα 1-35). Η μελέτη τέτοιων εξαρτώμενων μεταλλάξεων στον ζυμομύκητα οδήγησε στην ανακάλυψη των γονιδίων που ελέγχουν τον κύκλο της κυτταρικής διαίρεσης (γονίδια *cdc*) και στην κατανόηση της λειτουργίας τους.

Τα ίδια θερμοευαίσθητα μεταλλαγμένα στελέχη βρέθηκε ότι προσφέρουν τη δυνατότητα να ελεγχθεί αν πρωτεΐνες ενός οργανισμού λειτουργούν ισοδύναμα σ' έναν άλλο οργανισμό. Μπορεί άραγε μια πρωτεΐνη ενός διαφορετικού οργανισμού να «θεραπεύσει» μια βλάβη του κυτταρικού κύκλου ενός μεταλλαγμένου ζυμομύκητα και έτσι να του επιτρέψει ν' αναπαραχθεί κανονικά; Το πρώτο σχετικό πείραμα πραγματοποιήθηκε με δύο διαφορετικά είδη ζύμης.

Οι ζυμομύκητες και το σόι τους

Οι ζυμομύκητες – μονοκύτταροι μύκητες – είναι δημοφιλείς οργανισμοί για τη μελέτη της κυτταρικής διαίρεσης. Είναι μεν ευκαρυώτες – όπως ο άνθρωπος – αλλά έχουν μικρό μέγεθος, είναι απλοί, αναπαραγοντά εύκολα και προσφέρονται σε πειραματικούς χειρισμούς. Ο *Saccharomyces cerevisiae*, ο πιο μελετημένος ζυμομύκητας, διαιρείται σχηματίζοντας μια μικρή προσεκβολή που αυξάνει σταθερά έως ότου διαχωριστεί από το μητρικό κύτταρο (βλ. Εικόνες 1-14 και 1-32). Ο *Saccharomyces pombe*, ένα άλλο είδος ζυμομύκητα, είναι επίσης δημοφιλής για μελέτες της κυτταρικής αύξησης και διαίρεσης. Ο *S. pombe* πήρε το όνομά του από την Αφρικανική μπίρα, στην οποία απομονώθηκε για πρώτη φορά. Είναι ραβδόσχημος ζυμομύκη-

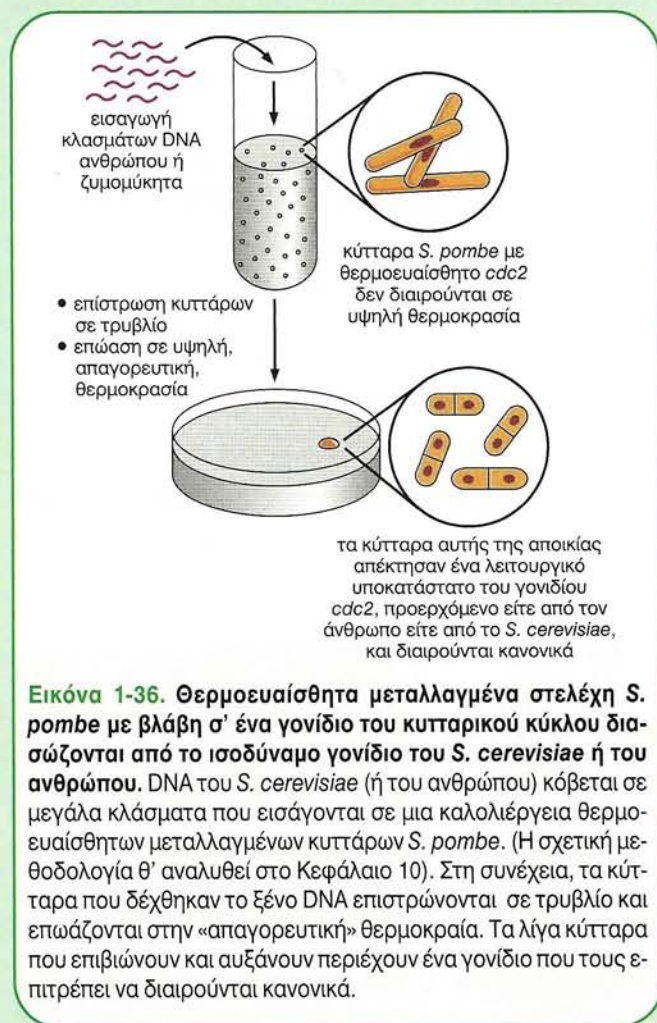


Εικόνα 1-35. Στο εργαστήριο μπορεί να δημιουργηθούν κύτταρα ζυμομύκητα που περιέχουν μια θερμοευαίσθητη μετάλλαξη. Ζυμομύκητες επωάζονται μ' ένα χημικό που εισάγει μεταλλάξεις στο DNA τους. Τα κύτταρα αυτά επιστρώνονται σ' ένα τρυβλίο και αφήνονται ν' αυξηθούν σε μια επιτρεπτική θερμοκρασία, δηλαδή σε μια θερμοκρασία που επιτρέπει να διαιρούνται κανονικά. Οι αποικίες μεταφέρονται σε δύο ταυτόσημα τρυβλία Petri με την τεχνική της επίστρωσης αντιγράφων (replica plating). Το ένα τρυβλίο επωάζεται στη χαμηλότερη, «επιτρεπτική» θερμοκρασία, ενώ το άλλο σε υψηλότερη θερμοκρασία. Κύτταρα που περιέχουν μια θερμοευαίσθητη μετάλλαξη σ' ένα γονίδιο απαραίτητο για τον πολλαπλασιασμό είναι ικανά να διαιρούνται μόνο στην επιτρεπτική και όχι στην υψηλότερη, «απαγορευτική» θερμοκρασία.

τας που αυξάνει με επιμήκυνση στα δύο άκρα του και διαιρείται με σχάση στα δύο, μέσω του σχηματισμού ενός διαχωριστικού στο κέντρο της ράβδου.

Παρόλο που ο τρόπος της διαίρεσής τους διαφέρει, και οι δύο ζυμομύκητες πρέπει ν' αντιγράψουν το DNA τους και να το καταλείψουν στους απογόνους τους. Για να εξακριβώσουν αν οι πρωτεΐνες που ελέγχουν αυτή τη διεργασία στο *S. cerevisiae* και στο *S. pombe* είναι λειτουργικά ισοδύναμες, ο Paul Nurse και οι συνεργάτες του εξέτασαν αν ήταν δυνατό να διασωθούν στελέχη *S. pombe* με μεταλλάξεις σε γονίδια του κυτταρικού κύκλου μ' ένα γονίδιο από το *S. cerevisiae*. Αφετηρία των μελετών τους ήταν μια αποικία θερμοευαίσθητων μεταλλαγμένων *S. pombe* που έπαιναν να προχωρούν στον κυτταρικό κύκλο σε θερμοκρασία 35°C. Τα μεταλλαγμένα κύτταρα είχαν βλάβη στο γονίδιο *cdc2*, το οποίο πυροδοτεί αρκετά κρίσιμα γεγονότα στον κύκλο της κυτταρικής διαίρεσης. Στη συνέχεια, οι ερευνητές εισήγαγαν σε αυτά τα ελαττωματικά κύτταρα ένα σύνολο κλασμάτων DNA που προέρχονταν από το *S. cerevisiae* (Εικόνα 1-36).

Όταν αυτές οι αποικίες επώασησαν στους 35°C βρέθηκε ότι μερικά κύτταρα είχαν ανακτήσει την ικανότητα ν' αναπαράγονται: όταν επιστρώνονταν σ' ένα τρυβλίο καλλιέργειας μπορούσαν να διαιρούνται ξανά και ξανά σχηματίζοντας μικρές αποικίες μ' εκατομμύρια κύτταρα ζυμομυκήτων (βλ. Εικόνα 1-35). Όπως ανακάλυψαν οι ερευνητές, αυτά τα «θεραπευμένα» κύτταρα είχαν προ-



άνθρωπος	FGLARAFGIPIRVYTHEVVTLWYRSPEVLLGS
<i>S. pombe</i>	FGLARSGVPLRNYTHEIVTLWYRAPEVLLGS
<i>S. cerevisiae</i>	FGLARAFGVPLRAYTHEIVTLWYRAPEVLLGG
άνθρωπος	ARYSTPVDIWSIGTIFAELATKLPFLFHGDSEI
<i>S. pombe</i>	RHYSTGVDIWSVGCIFAENIRRSPLFPDSEI
<i>S. cerevisiae</i>	KQYSTGVDTWSIGCIFAECNRLPIFSGDSEI
άνθρωπος	DQLFRIPRALGTPNNEVWPEVESLQDYKNTFP
<i>S. pombe</i>	DEIFKIPQVLGTPNEEVWPGVTTLLQDYKSTFP
<i>S. cerevisiae</i>	DQIFKIPRVLGTNPNEAIVPDIIVYLPDFKPSFP

Εικόνα 1-37. Οι πρωτεΐνες του ανθρώπου και των ζυμομυκήτων που εμπλέκονται στον κυτταρικό κύκλο έχουν πολύ ομόλογη αλληλουχία. Επισημαίνονται περιοχές ταυτότητας ανάμεσα στις αλληλουχίες αμινοξέων μιας περιοχής της πρωτεΐνης CDC2 του ανθρώπου, της πρωτεΐνης *cdc2* του *S. pombe* και της *cdc28* του *S. cerevisiae*. Τα αμινοξέα αντιπροσωπεύονται με το μονογραμματικό σύμβολό τους.

σλάβει ένα κλάσμα DNA του *S. cerevisiae* που περιείχε το γονίδιο *cdc28*, ήδη γνωστό από τις πρωτοποριακές μελέτες των Lee Hartwell και συνεργατών με αντικείμενο την κυτταρική διαίρεση και τον κυτταρικό κύκλο στο *S. cerevisiae*. Το γονίδιο *cdc28* κωδικοποιεί μια πρωτεΐνη που επιτελεί την ίδια λειτουργία με την πρωτεΐνη που κωδικοποιείται από το γονίδιο *cdc2* στο *S. pombe*.

Αυτό μάλλον δεν πρέπει να μας ξενίζει. Πόσο μπορεί να διαφέρει ένας ζυμομύκητας από έναν άλλο; Τι ισχύει όμως για πιο μακρινούς συγγενείς; Για να δοθεί απάντηση, το πείραμα επαναλήφθηκε με ανθρώπινο DNA: τα αποτελέσματα ήταν τα ίδια. Ένα ανθρώπινο γονίδιο, που ονομάστηκε CDC2, μπορούσε να υποκαταστήσει το ισοδύναμο γονίδιο του ζυμομύκητα, δίνοντας στα κύτταρα την ικανότητα να διαιρούνται κανονικά.

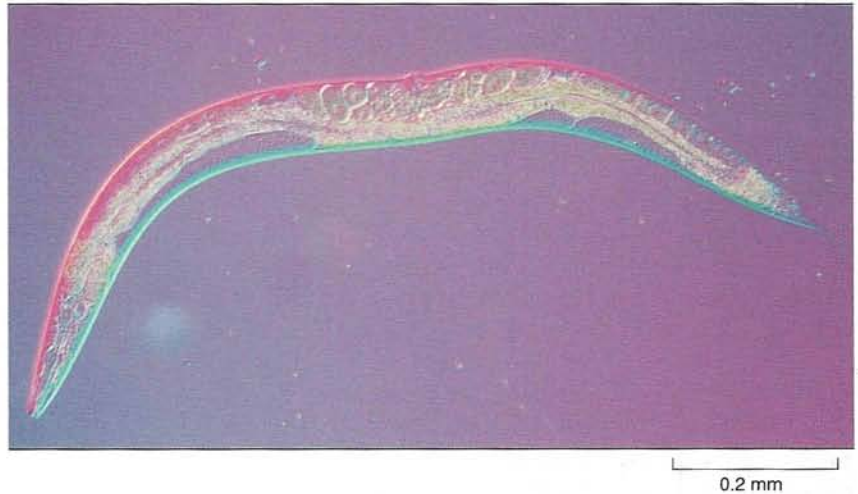
Ανάγνωση γονιδίων

Οι πρωτεΐνες του ανθρώπου και του ζυμομύκητα δεν είναι απλώς ισοδύναμες από λειτουργική άποψη, αλλά έχουν σχεδόν το ίδιο μέγεθος και μοιάζουν πολύ ως προς την αλληλουχία των αμινοξέων τους. Η ομάδα του Nurse διαπίστωσε ότι η πρωτεΐνη CDC2 του ανθρώπου είναι 63% ομόλογη με την πρωτεΐνη *cdc2* του *S. pombe* και 58% ομόλογη με την CDC28 του *S. cerevisiae* (Εικόνα 1-37).

Αυτά τα πειράματα δείχνουν ότι είναι δυνατό ν' ανταλλάγουν πρωτεΐνες από διαφορετικούς οργανισμούς. Πράγματι, τα μόρια που συντονίζουν την κυτταρική διαίρεση στους ευκαρυώτες είναι τόσο ζωτικής σημασίας ώστε έχουν διατηρηθεί σχεδόν αμετάβλητα μέσα στο ένα δισεκατομμύριο και πλέον έτη της εξέλιξης των ευκαρυωτών.

Το ίδιο πείραμα διαφωτίζει ένα ακόμα σημαντικότερο ζήτημα. Ο μεταλλαγμένος ζυμομύκητας δεν διασώθηκε με άμεση ένεση της ανθρώπινης πρωτεΐνης αλλά με εισαγωγή ενός κομματιού ανθρώπινου DNA. Ο ζυμομύκητας κατάφερε να διαβάσει και να χρησιμοποιήσει σωστά τις σχετικές πληροφορίες, επειδή ο μοριακός μηχανισμός γι' αυτές τις θεμελιώδεις διεργασίες είναι επίσης παρόμοιος από κύτταρο σε κύτταρο και από οργανισμό σε οργανισμό. Ένα κύτταρο ζυμομύκητα έχει όλο τον απαραίτητο εξοπλισμό για να ερμηνεύσει τις οδηγίες που κωδικοποιούνται σ' ένα ανθρώπινο γονίδιο και για να χρησιμοποιήσει αυτές τις οδηγίες ώστε να συνθέσει μια πλήρως λειτουργική ανθρώπινη πρωτεΐνη.

Εικόνα 1-38. *Caenorhabditis elegans*: το γονιδιώμά του ήταν το πρώτο πλήρως αναλυμένο γονιδίωμα ενός πολυκύτταρου οργανισμού. Πρόκειται για έναν μικρό νηματώδη σκώληκα που διαβιεί στο χώμα. Η ανάπτυξή του, από το γονιμοποιημένο ωάριο έως τον ενήλικο σκώληκα των 959 κυττάρων, έχει μελετηθεί σε βάθος. Από τις σχετικές αναλύσεις προέκυψαν πολλά δεδομένα για την κατανόηση των γενετικών μηχανισμών. Οι περισσότεροι σκώληκες είναι ερμαφρόδιτοι και παράγουν τόσο ωάρια όσο και σπερματοζωάρια. (Με την άδεια του Ian Hope).

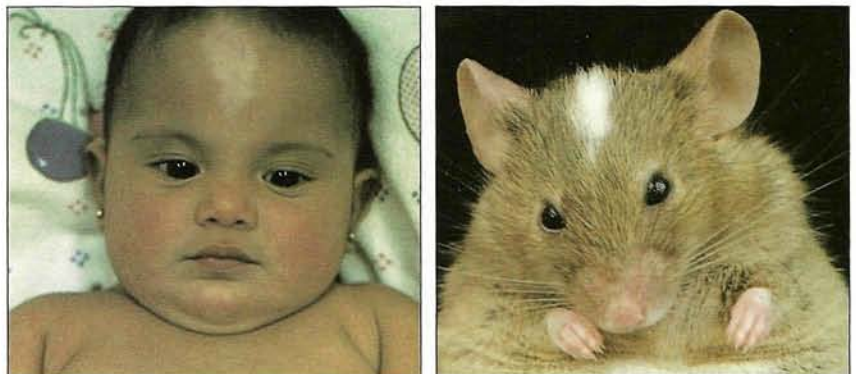


Μολαταύτα, η άγνοιά μας εξακολουθεί να είναι τεράστια. Με δεδομένη την πολυπλοκότητα του σώματος των θηλαστικών, η κατανόηση έστω και μιας μόνο διεργασίας, όπως της ανάπτυξης ενός ποντικού ή ενός ανθρώπου από ένα γονιμοποιημένο ωάριο ποντικού ή ανθρώπου, αντιστοίχως, προξενεί δέος. Ωστόσο, οι ανακαλύψεις της μοριακής βιολογίας έδωσαν βάσιμες ελπίδες. Η αισιοδοξία απορρέει από το γεγονός ότι, όπως γνωρίζουμε πλέον, τα γονίδια ενός ζώου έχουν ομόλογα γονίδια και σε ζώα άλλων ειδών και μάλιστα, τα ομόλογα γονίδια φαίνεται να επιτελούν την ίδια λειτουργία (Εικόνα 1-39). Όλα τα ζώα έχουν κοινή εξελικτική προέλευση και, στο βάθος, φαίνεται ότι μοιράζονται τους ίδιους μοριακούς μηχανισμούς. Επομένως, οι μύγες, τα σκουλήκια, οι ποντικοί και οι άνθρωποι παρέχουν το κλειδί για να κατανοήσουμε με ποιο τρόπο αναπτύσσονται όλα τα ζώα.

Η σύγκριση της αλληλουχίας του γονιδιώματος διαφορετικών οργανισμών αποκαλύπτει την κοινή καταγωγή της ζωής

Σε μοριακό επίπεδο, οι εξελικτικές αλλαγές συνέβησαν με πολύ βραδύ ρυθμό. Πολλά χαρακτηριστικά σύγχρονων οργανισμών έχουν διατηρηθεί

Εικόνα 1-39. Διαφορετικά έμβια όντα χρησιμοποιούν τους ίδιους μοριακούς μηχανισμούς. Το βρέφος και ο ποντικός που παρουσιάζονται στις παρακείμενες φωτογραφίες φέρουν παρόμοιες λευκές κηλίδες στο μέτωπό τους επειδή εμφανίζουν διαταραχή στο ίδιο γονίδιο (το γονίδιο *kit*), το οποίο απαιτείται για την ανάπτυξη και διατήρηση των μελανοκυττάρων. (Με την άδεια του R.A. Fleischman, από Proc. Natl. Acad. Sci USA 88:10885-10889, 1991).



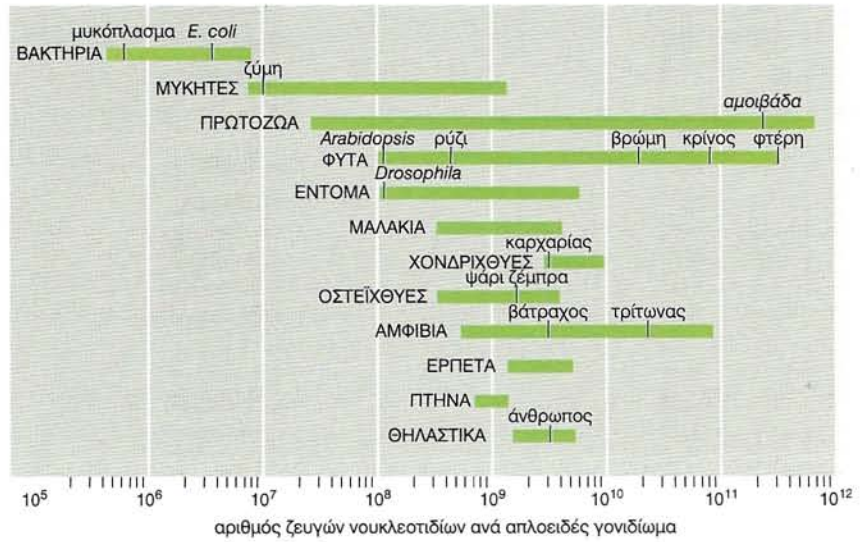
κατά τη διάρκεια των 3 δισεκατομμυρίων ετών της ζωής στη γη (το $\frac{1}{5}$ της ηλικίας του σύμπαντος). Η εξελικτική διατήρηση παρέχει τη βάση στην οποία οικοδομείται η μελέτη της μοριακής βιολογίας. Για να θέσουμε το πλαίσιο για τα κεφάλαια που ακολουθούν, ολοκληρώνουμε το εισαγωγικό κεφάλαιο εξετάζοντας λίγο πιο αναλυτικά τις συγγενικές σχέσεις και βασικές ομοιότητες μεταξύ όλων των έμβιων όντων. Τα τελευταία χρόνια, το ζήτημα αυτό διαλευκάνθηκε σ' εντυπωσιακό βαθμό από την ανάλυση της αλληλουχίας του γονιδιώματος, δηλαδή της ακολουθίας των τεσσάρων οικογενειακών νουκλεοτιδίων στο DNA ενός ορισμένου είδους (παρουσιάζεται λεπτομερώς στο Κεφάλαιο 9). Η ανάλυση της αλληλουχίας του DNA διευκόλυνε την ανίχνευση της συγγένειας μεταξύ γονιδίων: αν δύο γονίδια διαφορετικών οργανισμών έχουν παρόμοια αλληλουχία, είναι πολύ πιθανό να προέρχονται από ένα κοινό αρχέγονο γονίδιο. Τα γονίδια (και τα προϊόντα των γονιδίων) που σχετίζονται κατ' αυτόν τον τρόπο χαρακτηρίζονται **ομόλογα**. Σήμερα, έχει αναλυθεί πλήρως η αλληλουχία του γονιδιώματος αντιπροσωπευτικών οργανισμών και από τις τρεις «επικράτειες» της ζωής (αρχαιοβακτήρια, ευβακτήρια και ευκαρυώτες). Έτσι, είναι εφικτή η συστηματική αναζήτηση ομολογιών σε όλο το τεράστιο εξελικτικό φάσμα. Με αυτή την προσέγγιση, αρχίζουμε να κατανοούμε την κοινή προέλευση όλων των έμβιων όντων, αλλά και να ικνηθετούμε την εμφάνιση της ζωής στα πρωιμότερα αρχέγονα κύτταρα. Το εγχείρημα είναι δύσκολο: μερικά αρχέγονα γονίδια έχουν χαθεί, ενώ άλλα είναι τόσο αλλαγμένα ώστε να μην αναγνωρίζονται εύκολα ως συγγενικά. Ωστόσο, παρά τις δυσχέρειες, η σύγκριση της αλληλουχίας του γονιδιώματος οργανισμών σε απομακρυσμένα κλαδιά του δέντρου της ζωής προσφέρει ενδείξεις για τα γονίδια που είναι θεμελιώδους σημασίας για τα ζωντανά κύτταρα.

Η σύγκριση του γονιδιώματος πέντε ευβακτηρίων, ενός αρχαιοβακτηρίου και ενός ευκαρυώτη (ζυμομύκητας) αποκάλυψε μια ομάδα 239 οικογενειακών γονιδίων (που κωδικοποιούν πρωτεΐνες), οι οποίες αντιπροσωπεύονται και στις τρεις επικράτειες. Τα περισσότερα από τα γονίδια έχουν γνωστή λειτουργία. Οι πιο πολλές κοινές οικογένειες περιλαμβάνουν γονίδια που εμπλέκονται στον μεταβολισμό και τη μεταφορά των αμινοξέων όπως επίσης και στην παραγωγή και λειτουργία των ριβοσωματίων. Συνεπώς, στις μέρες μας, για να είναι ένα κύτταρο βιώσιμο χρειάζεται έναν ελάχιστο αριθμό 200-300 γονιδίων.

Οι περισσότεροι οργανισμοί διαθέτουν πολύ περισσότερα γονίδια. Ακόμα και οι προκαρυώτες – φειδωλά κύτταρα με πολύ λίγο γενετικό πλεόνασμα – συνήθως έχουν γονιδίωμα μήκους τουλάχιστον 1 εκατομμυρίου ζευγών βάσεων που κωδικοποιεί 1000-8000 γονίδια (ο μικρότερος αριθμός γονιδίων είναι 468 και έχει καταγραφεί στο *Mycoplasma genitalium*). Με αυτές τις λίγες χιλιάδες γονίδια, τα βακτήρια ακμάζουν ακόμα και στο πιο εχθρικό περιβάλλον στη γη.

Το συμπαγές γονιδίωμα των συνήθων βακτηρίων είναι συντριπτικά μικρότερο από το γονιδίωμα των συνήθων ευκαρυωτών. Για παράδειγμα, το ανθρώπινο γονιδίωμα περιέχει περίπου 700 φορές περισσότερο DNA από

Εικόνα 1-40. Το μέγεθος του γονιδιώματος ποικίλλει εντυπωσιακά από οργανισμό σε οργανισμό. Το μέγεθος του γονιδιώματος μετράται σε ζεύγη νουκλεοτιδίων DNA ανά απλοειδές γονιδίωμα. (Τα κύτταρα των οργανισμών με φυλετική αναπαραγωγή, όπως ο άνθρωπος, γενικά είναι διπλοειδή: περιέχουν δύο αντίγραφα του γονιδιώματος το ένα πατρικής και το άλλο μητρικής προέλευσης). Ακόμα και πολύ συγγενείς οργανισμοί μπορεί να διαφέρουν πολύ ως προς την ποσότητα DNA του γονιδιώματός τους, παρόλο που περιέχουν παρόμοιο αριθμό διακριτών λειτουργικών γονιδίων. (Δεδομένα από W.-H. Li, *Molecular Evolution*, pp. 380-383. Sunderland, MA: Sinauer, 1997).



το γονιδίωμα του *E. coli*, ενώ συγκριτικά με τον άνθρωπο μια φτέρη περιέχει 100πλάσιο DNA ανά κύτταρο (Εικόνα 1-40). Ωστόσο, από την άποψη του αριθμού των γονιδίων οι διαφορές δεν είναι τόσο μεγάλες. Αν ορίσουμε ως γονίδιο το τμήμα του DNA που περιέχει τις οδηγίες για την παραγωγή μιας πρωτεΐνης, τότε ο άνθρωπος έχει μόλις επταπλάσιο αριθμό γονιδίων συγκριτικά με το *E. coli*. Επιπλέον, πολλά από τα 30,000 γονιδιά μας (όπως και οι αντίστοιχες πρωτεΐνες) κατατάσσονται σε οικογένειες, όπως η οικογένεια των ανοσοσφαιρινών με εννέα πολύ συγγενικά μέλη στον άνθρωπο. Συνεπώς, ο αριθμός των ριζικά διαφορετικών πρωτεϊνών μεταξύ του ανθρώπου και ενός βακτηρίου δεν είναι τόσο μεγάλος. Επίσης, σημαντική αναλογία των ανθρώπινων γονιδίων έχουν ομόλογα γονίδια στο βακτήριο.

Το υπόλοιπο ανθρώπινο DNA – ο μεγάλος όγκος που δεν κωδικοποιεί πρωτεΐνη – είναι μείγμα αλληλουχιών που ρυθμίζουν την έκφραση των γονιδίων και αλληλουχιών που φαίνονται άχρηστες. Οι αλληλουχίες αυτές διατηρούνται σαν μια σιλοβία παλιών εφημερίδων επειδή, χωρίς πίεση ώστε το «αρχείο» να διατηρηθεί μικρό, είναι ευκολότερο να φυλά κανείς τα πάντα παρά να ξεχωρίζει τις πολύτιμες πληροφορίες και να πετά τις υπόλοιπες στο καλάθι των αχρήστων. Η μεγάλη ποσότητα ρυθμιστικού DNA επιτρέπει εντυπωσιακή πολυπλοκότητα και εκλέπτυνση στον τρόπο ενεργοποίησης των γονιδίων ενός ευκαρυωτικού πολυκύτταρου οργανισμού. Ωστόσο, ο βασικός κατάλογος «συστατικών», δηλαδή οι πρωτεΐνες που παράγουν τα κύτταρά μας υπό την καθοδήγηση του DNA, δεν είναι τεράστιος και πολλά από αυτά τα «συστατικά» είναι κοινά όχι μόνο στα ζώα αλλά σε κάθε μορφή ζωής.

Ο προγραμματισμός της αύξησης, της ανάπτυξης και της αναπαραγωγής των ζωντανών κυττάρων και περίπλοκων οργανισμών από το DNA είναι πράγματι εκπληκτικό φαινόμενο. Στα υπόλοιπα κεφάλαια αυτού του βιβλίου, θα προσπαθήσουμε να εξηγήσουμε πώς λειτουργούν τα κύτταρα – εν μέρει εξετάζοντας τα συστατικά τους και εν μέρει αναλύοντας με ποιο τρόπο το γονιδίωμα κατευθύνει την παραγωγή αυτών των συστατικών ώστε να εξασφαλίσει την επιβίωση και αναπαραγωγή κάθε έμβιου όντος.

Βασικές Έννοιες

- Τα κύτταρα είναι οι βασικές μονάδες της ζωής.
- Όλα τα σύγχρονα κύτταρα πιστεύεται ότι έχουν εξελιχθεί από το ίδιο αρχέγονο κύτταρο που εμφανίστηκε πριν από τρία δισεκατομμύρια χρόνια και πλέον.
- Όλα τα κύτταρα, άρα και όλα τα έμβια όντα, αυξάνουν, μετατρέπουν ενέργεια από μια μορφή σε μια άλλη, αντιδρούν σ' ερεθίσματα του περιβάλλοντος και αναπαράγονται.
- Όλα τα κύτταρα περικλείονται από την κυτταρική μεμβράνη, που διαχωρίζει το εσωτερικό του κυττάρου από το περιβάλλον.
- Όλα τα κύτταρα περιέχουν DNA σαν αποθήκη των γενετικών πληροφοριών και το χρησιμοποιούν για να κατευθύνουν τη σύνθεση πρωτεϊνών.
- Τα κύτταρα ενός πολυκύτταρου οργανισμού, παρότι περιέχουν το ίδιο DNA, μπορεί να διαφέρουν πολύ. Χρησιμοποιούν τις γενετικές πληροφορίες τους για να κατευθύνουν τη βιοχημική δραστηριότητά τους σύμφωνα με ερεθίσματα που δέχονται από το περιβάλλον.
- Τα κύτταρα των φυτικών και ζωικών ιστών συνήθως έχουν διάμετρο 5-20 μm και μπορεί να παρατηρηθούν με τη βοήθεια ενός φωτονικού μικροσκοπίου, το οποίο επίσης αποκαλύπτει ορισμένα από τα εσωτερικά συστατικά τους ή οργανίδια. Το ηλεκτρονικό μικροσκόπιο επιτρέπει την παρατήρηση των μικρότερων οργανιδίων ή ακόμα και μορίων. Ωστόσο, η εξέταση προϋποθέτει ιδιαίτερη προετοιμασία των δειγμάτων, τα οποία για το λόγο αυτό είναι αδύνατο να εξεταστούν ζωντανά.
- Τα βακτήρια, τα απλούστερα από τα σύγχρονα κύτταρα, είναι προκαρυώτες: μολονότι περιέχουν DNA, εντούτοις δεν διαθέτουν πυρήνα και άλλα οργανίδια και φαίνεται ότι μοιάζουν με το αρχέγονο κύτταρο περισσότερο απ' όλα τ' άλλα είδη κυττάρων.
- Τα διάφορα είδη βακτηρίων εμφανίζουν αξιοσημείωτη ποικιλότητα ως προς τις χημικές τους ικανότητες και διαβιούν σε απίστευτα ευρύ φάσμα βιοτόπων. Διακρίνονται σε δύο μεγάλες εξελικτικές οικογένειες, τα ευβακτήρια και τα αρχαιοβακτήρια.
- Τα ευκαρυωτικά κύτταρα διαθέτουν πυρήνα. Φαίνεται ότι εξελίχθηκαν σταδιακά από κύτταρα που έμοιαζαν περισσότερο με βακτήρια. Σημαντικό βήμα στην εξέλιξή τους πιστεύεται ότι ήταν η απόκτηση μιτοχονδρίων, που προήλθαν από βακτήρια που εγκοιλώθηκαν και συμβίωσαν με μεγαλύτερα αναερόβια κύτταρα.
- Στα περισσότερα φυτικά και ζωικά κύτταρα, το πιο εμφανές οργανίδιο είναι ο πυρήνας. Ο πυρήνας περιέχει τις γενετικές πληροφορίες του οργανισμού, αποθηκευμένες στη δομή μορίων DNA. Τα υπόλοιπα συστατικά του κυττάρου, εκτός από τον πυρήνα, αποτελούν το κυτταρόπλασμα.
- Το κυτταρόπλασμα των ζωικών και φυτικών κυττάρων περιέχει ποικίλα άλλα εσωτερικά οργανίδια, με εξειδικευμένες χημικές λειτουργίες, που περιβάλλονται από μεμβράνες. Στα οργανίδια αυτά περιλαμβάνονται τα μιτοχόνδρια, τα οποία επιτελούν την οξείδωση των μορίων των τροφών και

στα φυτικά κύτταρα οι χλωροπλάστες, που διεκπεραιώνουν τη φωτοσύνθεση. Το ενδοπλασματικό δίκτυο, η συσκευή Golgi και τα λυσοσωμάτια επιτρέπουν στα κύτταρα να συνθέτουν πολύπλοκα μόρια, που εξάγονται από το κύτταρο ή εισάγονται σε μεμβράνες, όπως επίσης να εισάγουν και να πέπτουν μεγάλα μόρια.

- Το ενδοκυττάριο διαμέρισμα που απομένει όταν απομακρύνονται τα οργανίδια που περικλείονται από μεμβράνες είναι το κυτταροδιάλυμα. Το κυτταροδιάλυμα περιέχει ένα πυκνό μείγμα μεγάλων και μικρών μορίων που εκτελούν πολλές σημαντικές βιοχημικές διεργασίες.
- Ένα σύστημα πρωτεϊνικών νηματίων, γνωστό ως κυτταροσκελετός, απλώνεται σε όλη την έκταση του κυτταροδιαλύματος. Ο κυτταροσκελετός ελέγχει το σχήμα και τις μετακινήσεις του κυττάρου και επιτρέπει τη μεταφορά οργανιδίων και μορίων από μια θέση του κυτταροπλάσματος σε μια άλλη.
- Στους μονοκύτταρους ευκαρυωτικούς οργανισμούς που διαβιούν ελεύθερα περιλαμβάνονται ορισμένα από τα πιο πολύπλοκα ευκαρυωτικά κύτταρα. Τα κύτταρα αυτά είναι ικανά να κολυμπούν, να ζευγαρώνουν, να κυνηγούν και να καταβροχθίζουν τροφή. Άλλοι τύποι ευκαρυωτικών κυττάρων συνεργάζονται για να σχηματίσουν μεγάλους, σύνθετους πολυκύτταρους οργανισμούς που αποτελούνται από τρισεκατομμύρια κύτταρα.
- Οι βιολόγοι επέλεξαν μια μικρή ομάδα οργανισμών ως αντικείμενο εντατικής μελέτης. Στην ομάδα αυτή περιλαμβάνονται το βακτήριο *E. coli*, ο ζυμομύκητας, ένας νηματώδης σκώληκας, μια μύγα, ένα μικρό φυτό, ένας ποντικός και ο ίδιος ο άνθρωπος.
- Για να είναι βιώσιμο ένα κύτταρο αρκούν 400 γονίδια (και μάλλον λιγότερα). Ωστόσο τα περισσότερα κύτταρα περιέχουν πολύ περισσότερα γονίδια. Παρόλα αυτά, ακόμα και ένας περίπλοκος οργανισμός όπως ο άνθρωπος, έχει μόλις 30,000 γονίδια (διπλάσια από τη μύγα, επταπλάσια από το *E. coli*).

Βασικοί Όροι

βακτήριο	κυτταροσκελετός	προκαρυώτης
γονιδίωμα	μικρόμετρο	πρότυπος οργανισμός
εξέλιξη	μικροσκόπιο	πρωτόζωο
ευκαρυώτης	μυοχόνδριο	πυρήνας
κύτταρο	νανόμετρο	ριβιζωμάτιο
κυτταροδιάλυμα	ομόλογος	χρωμόσωμα
κυτταρόπλασμα	οργανίδιο	χλωροπλάστης

Ερωτήσεις

Ερώτηση 1-9

Δώστε έναν σύντομο ορισμό των ακόλουθων κυτταρικών συστατικών και της λειτουργίας που αυτά επιτελούν στα κύτταρα.

- A. κυτταροδιάλυμα
- B. κυτταρόπλασμα
- Γ. μιτοχόνδρια
- Δ. πυρήνας
- Ε. χλωροπλάστες
- Ζ. λυσοσωμάτια
- Η. χρωμοσώματα
- Θ. συσκευή Golgi
- Ι. υπεροξεισωμάτια
- Κ. κυτταρική μεμβράνη
- Λ. ενδοπλασματικό δίκτυο
- Μ. κυτταροσκελετός

Ερώτηση 1-10

Ποιες από τις ακόλουθες διαπιστώσεις είναι σωστές; Δικαιολογείτε τις απαντήσεις σας.

- A. Οι κληρονομικές πληροφορίες ενός κυττάρου μεταβιβάζονται με τις πρωτεΐνες του.
- B. Στα βακτήρια, το DNA βρίσκεται στο κυτταροδιάλυμα
- Γ. Τα φυτά αποτελούνται από προκαρυωτικά κύτταρα
- Δ. Όλα τα κύτταρα του ίδιου οργανισμού έχουν τον ίδιο αριθμό χρωμοσωμάτων (μ' εξαίρεση τα ωάρια και τα σπερματοζώαρια).
- Ε. Το κυτταροδιάλυμα περιέχει οργανίδια που περιβάλλονται από μεμβράνες, όπως τα λυσοσωμάτια.
- Ζ. Οι πυρήνες και τα μιτοχόνδρια περιβάλλονται από μια διπλή μεμβράνη
- Η. Τα πρωτόζωα είναι σύνθετοι οργανισμοί μ' ένα σύνολο εξειδικευμένων κυττάρων που σχηματίζουν ιστούς, όπως μαστίγια, στόματα, κεντριά και ποδοειδείς αποφυάδες.
- Θ. Τα λυσοσωμάτια και τα υπεροξεισωμάτια είναι η θέση αποδόμησης των ανεπιθύμητων υλικών

Ερώτηση 1-11

Για ν' αποκτήσετε μια ιδέα του μεγέθους των κυττάρων (και να εξασκηθείτε στο μετρικό σύστημα), λάβετε υπόψη τα εξής: ο ανθρώπινος εγκέφαλος ζυγίζει περίπου 1 kg και περιέχει περίπου 10^{12} κύτταρα. Υπολογίστε το μέσο μέγεθος

ενός εγκεφαλικού κυττάρου (μολονότι γνωρίζουμε ότι το μέγεθος τους ποικίλει πολύ), υποθέτοντας ότι κάθε κύτταρο είναι τελείως γεμάτο με νερό (1 cm^3 νερού ζυγίζει 1 g). Πόσο θα ήταν το μήκος της πλευράς αυτού του εγκεφαλικού κυττάρου αν ήταν ένας απλός κύβος; Αν τα κύτταρα απλώνονταν σε μια λεπτή σιβάδα πάχους ενός μόνο κυττάρου, πόσες σελίδες του βιβλίου θα κάλυπτε η σιβάδα;

Ερώτηση 1-12

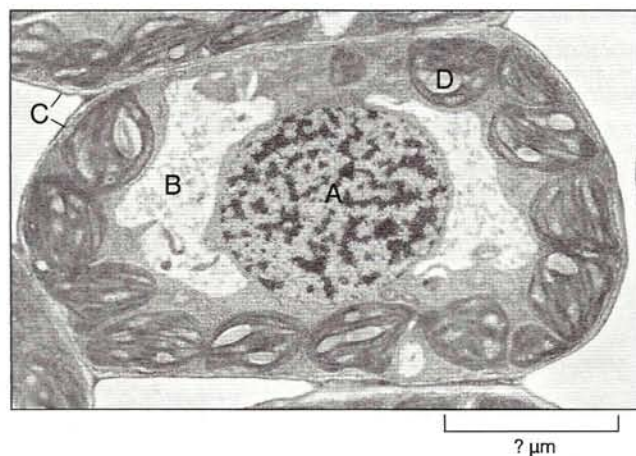
Ταυτοποιείστε τα διάφορα οργανίδια που επισημαίνονται με γράμματα στην Εικόνα E1-12. Υπολογίστε το μήκος της κλίμακας στην εικόνα.

Ερώτηση 1-13

Υπάρχουν τρεις κύριες κατηγορίες ινιδίων που απαρτίζουν τον κυτταροσκελετό. Ποιες είναι και σε τι διαφέρουν ως προς τις λειτουργίες τους; Ποια κυτταροσκελετικά ινίδια αναμένετε να επικρατούν σ' ένα μυϊκό κύτταρο ή σ' ένα κύτταρο της εξωτερικής σιβάδας του δέρματος; Δικαιολογείτε τις απαντήσεις σας.

Ερώτηση 1-14

Η φυσική επιλογή είναι μια πολύ ισχυρή εξελικτική δύναμη επειδή ακόμα και κύτταρα που έχουν έστω ένα μικρό πλεονέκτημα αύξησης γρήγορα επικρατούν. Για να κατανοήσετε την όλη διεργασία, φανταστείτε μια κυτταρική καλλιέργεια που περιέχει ένα εκατομμύριο βακτηριακά κύτταρα, τα οποία διπλασιάζονται κάθε 20 λεπτά της ώρας. Υποθέστε ότι ένα μόνο κύτταρο αυτής της καλλιέργειας αποκτά μια μετάλλαξη που του επιτρέπει να διαιρείται ταχύτερα με χρόνο γενιάς μόνο 15 λεπτά. Με την προϋπόθεση ότι θα υ-



Εικόνα E1-12.

πήρχε απεριόριστη παροχή τροφής και ότι δε θα συνέβαινε κυτταρικός θάνατος, πόσος χρόνος θα μεσολαβούσε προτού οι απόγονοι του μεταλλαγμένου κυτάρου επικρατήσουν στην καλλιέργεια; (Προτού προχωρήσετε σε ακριβείς υπολογισμούς, κάντε μια γρήγορη πρόβλεψη. Νομίζετε ότι θα χρειαστεί μια μέρα, μια εβδομάδα, ένας χρόνος;). Πόσα κύτταρα από το κάθε είδος θα υπάρχουν στην καλλιέργεια κατά τη δεδομένη χρονική στιγμή; (Ο αριθμός των κυττάρων, N , στην καλλιέργεια σε χρόνο t δίνεται από την εξίσωση $N = N_0 \times 2^{t/G}$, όπου N_0 ο αριθμός των κυττάρων σε χρόνο μηδέν και G ο χρόνος γενιάς).

Ερώτηση 1-15

Όταν τα βακτήρια αυξάνουν υπό δυσμενείς συνθήκες (π.χ., παρουσία ενός δηλητηρίου όπως ένα αντιβιοτικό), τα περισσότερα κύτταρα αυξάνουν με βραδύ ρυθμό. Συχνά όμως, ο ρυθμός ανάπτυξης αποκαθίσταται μετά από λίγες ημέρες. Ερμηνεύστε γιατί γίνεται αυτό.

Ερώτηση 1-16

Εφαρμόστε την αρχή της εκθετικής αύξησης όπως περιγράφηκε στην Ερώτηση 1-14, στα κύτταρα ενός πολυκύτταρου οργανισμού όπως ο άνθρωπος. Στο ανθρώπινο σώμα υπάρχουν 10^{13} κύτταρα. Υποθέστε ότι ένα κύτταρο αποκτά μια μετάλλαξη που του επιτρέπει να διαιρείται με ανεξέλεγκτο τρόπο (δηλαδή, ότι μετατρέπεται σε καρκινικό κύτταρο). Ορισμένα καρκινικά κύτταρα μπορεί ν' αυξάνονται με χρόνο γενιάς 24 ώρες. Πόσος χρόνος θα έπρεπε να μεσολαβήσει προτού τα 10^{13} κύτταρα του ανθρώπινου σώματος μετατραπούν σε καρκινικά κύτταρα; Χρησιμοποιήστε την εξίσωση: $N = N_0 \times 2^{t/G}$ (Σημείωση: $10^{13} \cong 2^{43}$).

Ερώτηση 1-17

Σχολιάστε την ακόλουθη δήλωση: «Η δομή και η λειτουργία ενός ζωντανού κυττάρου υπαγορεύονται από τους νόμους της φυσικής και της χημείας».

Ερώτηση 1-18

Ποια είναι τα πλεονεκτήματα ενός πολυκύτταρου οργανισμού;

Ερώτηση 1-19

Σχεδιάστε σε κλίμακα το περίγραμμα δύο σφαιρικών κυττάρων: το πρώτο είναι ένα βακτήριο διαμέτρου 1 μm ενώ το δεύτερο ένα ζωικό κύτταρο διαμέτρου 15 μm . Υπολογίστε τον όγκο, την επιφάνεια και το λόγο της επιφάνειας προς τον όγκο για κάθε κύτταρο. Πώς θα μεταβαλλόταν η τιμή του λόγου αυτού αν στον υπολογισμό της επιφάνειας συμπεριλαμβάνατε και τις εσωτερικές μεμβράνες του κυττάρου; (Υποθέστε ότι οι εσωτερικές μεμβράνες έχουν επιφάνεια 15 φορές μεγαλύτερη από την έκταση της κυτταρικής μεμβράνης). (Ο όγκος μιας σφαίρας ισούται με $4\pi R^3/3$ και η επιφάνειά της με $4\pi R^2$, όπου R : ακτίνα της σφαίρας). Σχολιάστε την ακόλουθη υπόθεση: «Οι εσωτερικές μεμβράνες επέτρεψαν την εξέλιξη μεγαλύτερων κυττάρων».

Ερώτηση 1-20

Ποια είναι τα επιχειρήματα υπέρ της άποψης ότι όλα τα έμβια κύτταρα έχουν εξελιχθεί από το ίδιο αρχέγονο κύτταρο; Αναλογιστείτε τις πρωιμότερες φάσεις της εξέλιξης της ζωής πάνω στη Γη. Πιστεύετε ότι το αρχέγονο κύτταρο ήταν το πρώτο και μοναδικό κύτταρο που σχηματίστηκε;

Εικόνα 1-21

Στην Εικόνα 1-26 οι πρωτεΐνες είναι μπλε, τα νουκλεϊνικά οξέα πορτοκαλί ή κόκκινα, τα λιπίδια κίτρινα και οι πολυσακχαρίτες πράσινοι. Αναγνωρίστε κύρια οργανίδια και άλλες σημαντικές κυτταρικές δομές σε αυτή την τομή διαμέσου ενός ευκαρυωτικού κυττάρου.