

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 8

ΚΥΤΤΑΡΙΚΟΣ ΚΥΚΛΟΣ - ΚΥΤΤΑΡΙΚΗ ΔΙΑΙΡΕΣΗ

Τα κύτταρα αναπαράγονται αφού διπλασιαστούν τα συστατικά τους και μετά διαιρεθούν στα δύο. Ακόμη και μετά την ωριμότητα σε ανώτερα φυτά και ζώα, συμβαίνουν κυτταρικές διαιρέσεις για την αναπλήρωση κυττάρων λόγω φθοράς ή καταστροφής.

Αν όλες οι κυτταρικές διαιρέσεις σταματήσουν, μετά από έκθεση σε υψηλές δόσεις ιοντίζουσας ακτινοβολίας για παράδειγμα, το άτομο θα πεθάνει μέσα σε λίγες ημέρες. Για να δημιουργηθεί λοιπόν και να διατηρηθεί ένα υγιές άτομο, πρέπει τα κατάλληλα κύτταρα να διαιρεθούν την κατάλληλη χρονική στιγμή. Η κυτταρική διαίρεση αρχίζει μετά από τη δράση τόσο εσωτερικών όσο και εξωτερικών σημάτων που βρίσκονται κάτω από αυστηρό έλεγχο. Αν τα σήματα αυτά δεν λειτουργήσουν σωστά, τα κύτταρα διαιρούνται ανεξέλεγκτα, μια ανοργάνωτη μάζα κυττάρων δημιουργείται δηλαδή ένας όγκος.

Στο πολυκύτταρους οργανισμούς η κυτταρική διαίρεση πέρα από την ανάπτυξη παίζει σημαντικό ρόλο στην αύξηση και την επιδιόρθωση των ιστών.

Η κυτταρική διαίρεση είναι η αφετηρία της ανάπτυξης και της αναπαραγωγής των οργανισμών.

Πιο συγκεκριμένα, με κυτταρική διαίρεση επιτελείται:

- η μονογονική αναπαραγωγή των οργανισμών, κατά την οποία το νέο ή τα νέα άτομα προέρχονται από ένα μόνο γονέα,
- η αμφιγονική αναπαραγωγή των οργανισμών, κατά την οποία το νέο άτομο είναι προϊόν γονιμοποίησης, συνένωσης δηλαδή δύο εξειδικευμένων κυττάρων (γαμετών), που προέρχονται από γονείς διαφορετικού φύλου,
- η αύξηση του αριθμού των κυττάρων και συνεπώς η ανάπτυξη των πολυκύτταρων οργανισμών,
- η αντικατάσταση των νεκρών, κατεστραμμένων ή γηρασμένων κυττάρων στους ιστούς με άλλα όμοια με αυτά.

(Ο βασικός τύπος κυτταρικής διαίρεσης στα ευκαρυωτικά κύτταρα είναι η **μίτωση**. Ωστόσο οι ευκαρυωτικοί οργανισμοί, που παράγονται αμφιγονικά, έχουν αναπτύξει και μια πιο εξελιγμένη παραλλαγή της, τη μείωση, με την οποία παράγουν τους απλοειδείς γαμέτες τους. Στους προκαρυωτικούς οργανισμούς η κυτταρική διαίρεση είναι απλούστερη, γίνεται με διχοτόμηση, και δεν έχει τα χαρακτηριστικά της μίτωσης).

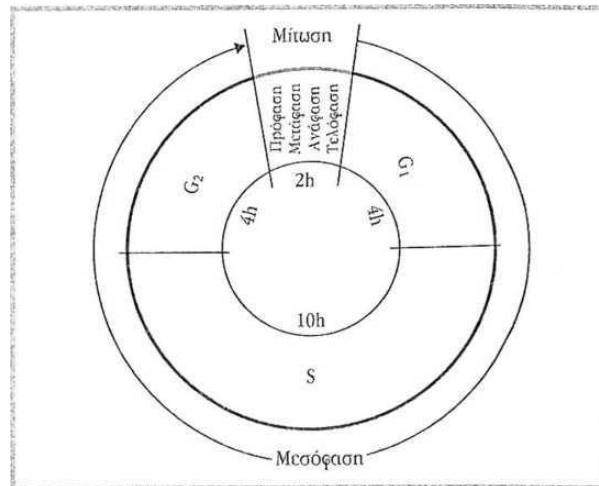
Για τα περισσότερα συστατικά ενός κυττάρου ο διπλασιασμός δεν είναι απαραίτητο να ελέγχεται με πολύ μεγάλη ακρίβεια. Αν υπάρχουν πολλά αντίγραφα ενός μορίου ή οργανιδίου, αρκεί ο σχεδόν διπλασιασμός τους σ' έναν κύκλο, και το περίπου ίσο μοίρασμα τους στα δύο θυγατρικά κύτταρα. Αλλά υπάρχει τουλάχιστον μία πολύ φανερή εξαίρεση: **το DNA πρέπει πάντοτε να διπλασιάζεται με ακρίβεια και να μοιράζεται ακριβώς σε δύο ίσα μέρη στα δύο θυγατρικά κύτταρα**. Για να εξασφαλιστεί αυτό απαιτείται ειδικός μηχανισμός. Μελετώντας λοιπόν τον κυτταρικό κύκλο είναι ευκολότερο να διακρίνουμε τον **χρωμοσωμικό κύκλο και παράλληλα τον κυτταροπλασματικό κύκλο**.

Στον χρωμοσωμικό κύκλο, η σύνθεση του DNA, κατά την οποία το πυρηνικό DNA διπλασιάζεται, εναλλάσσεται με τη μίτωση, κατά την οποία τα διπλασιαζόμενα χρωμοσώματα χωρίζουν. Στον κυτταροπλασματικό κύκλο, η κυτταρική αύξηση κατά την οποία πολλά άλλα συστατικά του κυττάρου διπλασιάζονται ποσοτικά, εναλλάσσεται με την κυτταροκίνηση, κατά την οποία το κύτταρο σε σύνολο διαιρείται στα δύο.

Η μίτωση είναι μια διαδικασία η οποία παράγει πανομοιότυπους πυρήνες για όλα τα

κύτταρα του σώματος ενός ώριμου οργανισμού. Στα ανώτερα ευκαρυωτικά ένας ακόμα τύπος κυτταρικής διαίρεσης, η μείωση, σχετίζεται με τον σχηματισμό των αναπαραγωγικών κυττάρων (γαμετών). Σε αντίθεση με τη μίτωση, η μείωση δημιουργεί ποικιλότητα μεταξύ των πυρήνων και παίζει ρόλο - κλειδί σε κύκλους ζωής φυλετικής αναπαραγωγής.

Στην μίτωση, το περιεχόμενο του πυρήνα συμπυκνώνεται και σχηματίζει ευδιάκριτα χρωμοσώματα, τα οποία μέσω μιας συντονισμένης σειράς κινήσεων θα χωριστούν στα δύο. Μετά κατά την κυτταροκίνηση το ίδιο το κύτταρο χωρίζεται σε δύο θυγατρικά, που κάθε ένα παίρνει μία ομάδα χρωμοσωμάτων. Όμως αυτά και τα δύο μαζί, καταλαμβάνουν μία σύντομη μόνο περίοδο γνωστή σαν M - φάση του αναπαραγωγικού κύκλου του κυττάρου. Το πολύ μεγαλύτερο χρονικό διάστημα που μεσολαβεί μεταξύ δύο διαδοχικών M φάσεων ονομάζεται μεσόφαση. Στο μικροσκόπιο η μεσόφαση φαίνεται σαν μία περίοδος κατά την οποία το κύτταρο, απλά και μόνο, μεγαλώνει σε μέγεθος. Όμως η εφαρμογή άλλων τεχνικών έδειξε ότι η μεσόφαση είναι βιοχημικά μια πολύ ενεργή περίοδος, αυστηρά ρυθμιζόμενη, κατά την οποία το κύτταρο ετοιμάζεται για την διαίρεση.



Εικόνα 1. Κυτταρικός κύκλος (οι χρόνοι είναι ενδεικτικοί)

Μεσόφαση – Ρύθμιση κυτταρικού κύκλου

Ένα κύτταρο ζει και λειτουργεί ώσπου να διαιρεθεί ή να πεθάνει, ή, αν είναι γαμετοκύτταρο, ώσπου να συγχωνευθεί με αντιθέτου φύλου γαμετοκύτταρο. Μερικά κύτταρα, όπως τα ερυθροκύτταρα, μυϊκά και νευρικά κύτταρα χάνουν την ικανότητα να διαιρούνται καθώς ωριμάζουν. Άλλοι τύποι κυττάρων διαιρούνται σπάνια (κύτταρα φλοιού σε στελέχη φυτών). Εν τούτοις τα περισσότερα κύτταρα, έχουν κάποια πιθανότητα διαίρεσης και κάποια είναι εξειδικευμένα για γρήγορη διαίρεση. Για πολλά είδη κυττάρων ο κυτταρικός τους κύκλος έχει δύο φάσεις, τη μίτωση και τη μεσόφαση.

Κυτταρικό κύκλο ονομάζουμε την περίοδο από την έναρξη μιας διαίρεσης μέχρι την έναρξη της επόμενης. Ο χρόνος διάρκειας της περιόδου αυτής ονομάζεται **χρόνος γενιάς (T)**. Ο χρόνος γενιάς ποικίλει εντός ευρέων ορίων στους διάφορους οργανισμούς, και ανέρχεται τόσο στα φυτά όσο και στα ζώα σε αρκετές ώρες.

Η **μεσόφαση** καταλαμβάνει μέχρι το 90% ή και περισσότερο του χρόνου γενιάς, και διακρίνεται σε τρία επιμέρους στάδια τα G1, S, G2, κάθε ένα από τα οποία διακρίνεται από συγκεκριμένες βιοσυνθετικές διεργασίες.

G1 (gap - κενό 1): Διαρκεί 30 - 40% της μεσόφασης. Είναι μία έντονη μεταβολικά περίοδος, όπου το κύτταρο αυξάνεται, πρωτεϊνοσυνθέτει, αναπνέει έντονα, με άλλα λόγια διπλασιάζει το

περιεχόμενό του, εκτός του γενετικού υλικού. Παρεμπόδιση του σταδίου αυτού με παρεμποδιστές αναπνοής (KCN) ή της πρωτεϊνοσύνθεσης, έχει σαν αποτέλεσμα την αποτυχία της κυτταρικής διαίρεσης. Την φάση G1 ακολουθεί η φάση S.

S (synthesis - σύνθεση DNA): Διαρκεί 30-50% της μεσόφασης. Εδώ όλο το DNA διπλασιάζεται. Παρεμποδιστές του διπλασιασμού του DNA παρεμποδίζουν τελικά την κυτταρική διαίρεση.

G₂ (gap 2 - κενό 2): Διαρκεί 10 - 20% της μεσόφασης. Παρεμβάλλεται μεταξύ του τέλους της S φάσης και της αρχής της μίτωσης. Χαρακτηρίζεται από μικρής έκτασης πρωτεϊνοσύνθεση. Με το τέλος της G₂ φάσης το κύτταρο μπαίνει σε μίτωση. Οι φάσεις G1, S, G2, M διαδέχονται η μία την άλλη και η απρόσκοπτη αυτή διαδικασία προϋποθέτει την ολοκλήρωση της κάθε μιας.

Ο χρόνος και ο ρυθμός της κυτταρικής διαίρεσης σε διαφορετικά τμήματα του σώματος ενός φυτού ή ζώου, είναι κρίσιμα για την φυσιολογική αύξηση, ανάπτυξη και διατήρηση του οργανισμού. Υπάρχουν ποικιλότητες στην κυτταρική διαίρεση των διαφόρων τύπων κυττάρων. Για παράδειγμα τα κύτταρα του δέρματος του ανθρώπου διαιρούνται συχνότερα καθ' όλη τη διάρκεια της ζωής του, ενώ τα κύτταρα του συκωτιού διατηρούν την ικανότητα να διαιρούνται, αλλά την διατηρούν σε λανθάνουσα κατάσταση, μέχρι να υπάρξει ανάγκη, όπως για παράδειγμα η επιδιόρθωση τραύματος. Μερικά από τα πιο εξειδικευμένα κύτταρα, όπως τα νευρικά και τα μυϊκά, δεν διαιρούνται καθόλου στον ώριμο άνθρωπο.

Ο κυτταρικός κύκλος είναι πολύπλοκη και αυστηρά ρυθμιζόμενη διαδικασία. Κατά την εφαρμογή της τεχνικής της κυτταροκαλλιέργειας, κύτταρα προερχόμενα από ιστούς, τοποθετούνται σε δοχείο με θρεπτικό υλικό Ένα τυπικό θρεπτικό υλικό για την ανάπτυξη κυττάρων θηλαστικών περιέχει γλυκόζη, αμινοξέα, βιταμίνες, ορό αίματος και αντιβιοτικά. Η έρευνα λοιπόν σε κυτταροκαλλιέργειες οδήγησε στην αναγνώριση παραγόντων που μπορούν να διεγείρουν ή να παρεμποδίσουν την κυτταρική διαίρεση. **Η κυτταρική διαίρεση μπορεί να παρεμποδιστεί με ποικίλους τρόπους, όπως με παρεμπόδιση της πρωτεϊνοσύνθεσης, από έλλειψη βασικών θρεπτικών ουσιών, ή από υπέρμετρη αύξηση του πληθυσμού των κυττάρων. Σ' ένα πλούσιο θρεπτικό υλικό τα κύτταρα διαιρούνται μέχρι να αυξηθεί ο αριθμός τους τόσο, ώστε να έρθουν σε επαφή το ένα με το άλλο. Τότε η κυτταρική διαίρεση σταματάει. Το φαινόμενο αυτό ονομάζεται παρεμπόδιση εξ επαφής.** Αν κάποια κύτταρα αφαιρεθούν από μια κυτταροκαλλιέργεια και δημιουργηθεί ελεύθερος χώρος τα κύτταρα που βρίσκονται στα όρια του χώρου αυτού διαιρούνται και πάλι μέχρι να καλύψουν το κενό.

Για τα περισσότερα κύτταρα, η φάση G1 του κυτταρικού κύκλου, φαίνεται ότι παίζει κρίσιμο ρόλο στη ρύθμιση της κυτταρικής διαίρεσης. Κάποιος μηχανισμός στη φάση αυτή καθορίζει αν το κύτταρο θα συνεχίσει τον κύκλο διαίρεσης ή θα περιέλθει σε κατάσταση μη διαίρεσης. Αν ένα φυσιολογικό κύτταρο πάψει να διαιρείται, σταματά συνήθως προς το τέλος της G₁ φάσης που ονομάζεται G₀.

Η μελέτη του μηχανισμού της ρύθμισης του κυτταρικού κύκλου είναι πολλαπλής σημασίας αφού αποβλέπει: α) Στη διαλεύκανση ενός βασικού βιολογικού προβλήματος και β) Στην αντιμετώπιση ιατρικών προβλημάτων, όπως η επαγωγή διπλασιασμού κυττάρων (που έχουν υποστεί βλάβη και πιθανόν νευρώνων που δεν διαιρούνται φυσιολογικά) και η αντιμετώπιση καρκίνων, στους οποίους οδηγεί η ανεξέλεγκτη αναπαραγωγή κυττάρων.

Αποτελέσματα από κυτταροκαλλιέργειες υβριδικών κυττάρων (κύτταρα που προέρχονται από την συγχώνευση δύο κυττάρων που βρίσκονται σε διαφορετική φάση του κυτταρικού κύκλου) οδήγησαν στο συμπέρασμα ότι υπάρχει παράγοντας που διεγείρει τη μίτωση και που ονομάστηκε MPF (Mitosis Promoting Factor).

Γενετικές μελέτες έχουν δείξει ότι υπάρχουν γονίδια που ρυθμίζουν τον κυτταρικό κύκλο και ονομάστηκαν **cdc γονίδια (cell division cycle).**

Ένα από αυτά, το **cdc2**, είναι υπεύθυνο για τη ρύθμιση της μίτωσης. Το cdc2 γονίδιο κωδικοποιεί μια πρωτεΐνη που είναι σχεδόν ταυτόσημη και στα τρία είδη οργανισμών (ζύμες, θηλαστικά,

ανθρώπους). Δηλαδή ένα δισεκατομμύριο χρόνια εξέλιξης διαφύλαξαν αυτή την πρωτεΐνη σχεδόν αναλλοίωτη δομικά και πλήρως αναλλοίωτη λειτουργικά. Αυτή η πρωτεΐνη λοιπόν είναι υπεύθυνη για τη μίτωση.

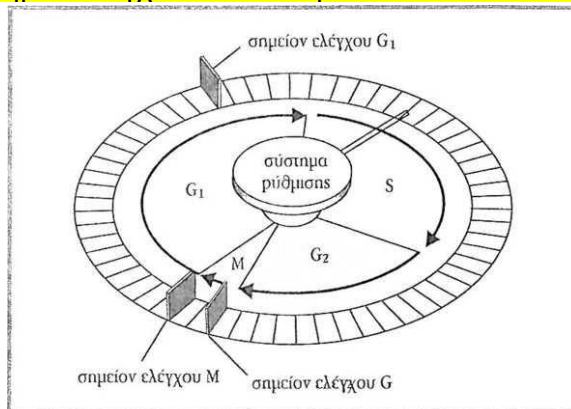
Η cdc2 πρωτεΐνη είναι πρωτεϊνική κινάση, δηλαδή ένζυμο που μεταφέρει φωσφορικές ομάδες από το ATP σε πρωτεΐνες. Η προσθήκη και η αφαίρεση φωσφορικών ριζών είναι ο βασικός τρόπος ρύθμισης της ενεργότητας των κυτταρικών πρωτεϊνών (η απομάκρυνση των φωσφορικών ριζών γίνεται από άλλα ένζυμα, τις φωσφατάσες).

Τελικά, η γενετική και βιοχημική μελέτη του MPF οδήγησε στο συμπέρασμα ότι, ο παράγοντας αυτός αποτελείται από δύο πρωτεΐνες, η μια είναι η cdc2 πρωτεϊνική κινάση και η άλλη μια πρωτεΐνη που ρυθμίζει τη δράση της cdc2 πρωτεΐνης και ονομάζεται κυκλίνη. Η συγκέντρωση της cdc2 κινάσης μένει σταθερή καθ' όλη τη διάρκεια του κυτταρικού κύκλου. Η κυκλίνη συντίθεται καθ' όλη τη διάρκεια του κυτταρικού κύκλου, αλλά εξαφανίζεται στο τέλος της μίτωσης (γιατί αποικοδομείται πολύ γρήγορα) και συσσωρεύεται στη μεσόφαση.

Η καταστροφή της κυκλίνης στο τέλος της μίτωσης είναι απαραίτητη για την ολοκλήρωση του κυτταρικού κύκλου. Η εκ νέου συσώρευσή της στη μεσόφαση είναι απαραίτητη για την ενεργοποίηση του MPF.

Η απλή πρόσδεση της κυκλίνης στην κινάση δεν είναι αρκετή για την ενεργοποίηση του MPF και ότι άλλες αντιδράσεις πρέπει να προηγηθούν. Πράγματι γενετικά και βιοχημικά δεδομένα οδήγησαν στο συμπέρασμα ότι άλλες πρωτεΐνες τροποποιούν τόσο την κινάση όσο και την κυκλίνη πριν αυτές αντιδράσουν και δώσουν λειτουργικό σύμπλοκο. Η κινάση και η κυκλίνη είναι κεντρικοί ρυθμιστές του κυτταρικού κύκλου στους ευκαρυωτικούς οργανισμούς.

Υπάρχουν τρία σημεία ελέγχου του κυτταρικού κύκλου, στα οποία οι πρωτεΐνες αυτές δρουν



Εικόνα 2. Ρύθμιση κυτταρικού κύκλου. Σύστημα που λειτουργεί όπως ένας θερμοστάτης.

α) Σημείο ελέγχου G1 βρίσκεται προς το τέλος της φάσης G1 και ελέγχει αν το κύτταρο είναι αρκετά μεγάλο και το περιβάλλον ευνοϊκό για τη συνέχιση του κυτταρικού κύκλου,

β) Σημείο ελέγχου G2: βρίσκεται προς το τέλος της φάσης G2 και ελέγχει αν έχει διπλασιαστεί όλο το DNA, αν το κύτταρο είναι αρκετά μεγάλο και αν το περιβάλλον είναι ευνοϊκό για τη συνέχιση του κυτταρικού κύκλου.

γ) Σημείο ελέγχου M: βρίσκεται στο στάδιο της μετάφασης και ελέγχει αν όλα τα χρωμοσώματα έχουν διαταχθεί στην άτρακτο, ώστε να εξασφαλισθεί ο σωστός διαχωρισμός τους. Το σημείο αυτό δίνει το έναυσμα για την έξοδο από την μίτωση και την έναρξη της G1 φάσης.

Ως προς τον λεπτομερή μηχανισμό ρύθμισης υπάρχουν διαφορές τόσο μεταξύ των διαφόρων οργανισμών, όσο και μεταξύ των διαφόρων κυττάρων του ίδιου του οργανισμού. Στις ζύμες και στα τρία σημεία ελέγχου δρα η ίδια κινάση, αλλά διαφορετικές κυκλίνες. Στα θηλαστικά υπάρχει ξεχωριστή κινάση και κυκλίνη για κάθε σημείο. Περισσότερες πληροφορίες έχουμε από τις

μελέτες γονιμοποιημένων ωοκυττάρων βατράχου, στις οποίες στηρίζεται το επόμενο μοντέλο ρύθμισης:

Η *cdc2* πρωτεΐνη διατηρείται σε σταθερό επίπεδο καθ' όλη τη διάρκεια του κυτταρικού κύκλου. Η κυκλίνη συντίθεται συνεχώς, αλλά τα επίπεδά της ανέρχονται κατά την μεσόφαση και πέφτουν κατά την μίτωση. Καθώς η κυκλίνη συσσωρεύεται στη μεσόφαση, προσδένεται στη *cdc2* κινάση, που υπάρχει σταθερά και σχηματίζεται έτσι ένα πρόδρομο MPF (pre MPF). Ο pre MPF δεν είναι ακόμα δραστικός, γιατί δεν μπορεί να φωσφορυλιώσει πρωτεΐνες και να επάγει την μίτωση. Ο pre MPF γίνεται δραστικός με την δράση κάποιων ενζύμων. Ο MPF υποκινεί την μίτωση φωσφορυλιώνοντας πρωτεΐνες του πυρηνικού φακέλου, πρωτεΐνες που συμμετέχουν στο σχηματισμό της μιτωτικής ατράκτου και τις ιστόνες της χρωματίνης. Έτσι έχουμε αποδιοργάνωση και σπάσιμο του πυρηνικού φακέλλου, σχηματισμό της μιτωτικής ατράκτου, συμπίκνωση χρωματίνης και διαμόρφωση χρωμοσωμάτων, που είναι οι τρεις σημαντικές αλλαγές του διαιρούμενου κυττάρου.

Πυρηνική διαίρεση

Η πυρηνική διαίρεση είναι ένα συνεχές φαινόμενο και μόνο για να διευκολυνθούμε στη μελέτη και την περιγραφή του, το χωρίζουμε σε στάδια. Τα στάδια αυτά για τα περισσότερα ευκαρυωτικά κύτταρα είναι τέσσερα: **η πρόφαση, η μετάφαση, η ανάφαση και η τελόφαση.**

Πρόφαση: Είναι το μεγαλύτερο σε διάρκεια στάδιο της μίτωσης. Στη διάρκειά της τα ινίδια της χρωματίνης αρχίζουν να περιελίσσονται και να συμπυκνώνονται, για να πάρουν τη χαρακτηριστική μορφή των χρωμοσωμάτων. Κάθε χρωμόσωμα αποτελείται από δύο αδελφές χρωματίδες, ενωμένες στο κεντρομερίδιο. Επειδή οι αδελφές χρωματίδες είναι αποτέλεσμα του αυτοδιπλασιασμού του γενετικού υλικού, που έγινε κατά τη μεσόφαση, αποτελούνται (η καθεμιά) από ένα δίκλωνο μόριο DNA και είναι γενετικά όμοιες. Το γενετικό υλικό του κυττάρου «πακετάρεται» σε χρωμοσώματα γιατί δεν πρέπει να σπάσει ούτε να χαθεί τίποτε κατά τη μεταφορά του γενετικού υλικού στα θυγατρικά κύτταρα. Στη συνέχεια σχηματίζεται η άτρακτος. Αυτό στα ζωικά κύτταρα γίνεται με τη βοήθεια του κεντροσωματίου, που έχει ήδη διπλασιαστεί κατά τη μεσόφαση. Τα δύο κεντροσωμάτια μετακινούνται προς τους δύο πόλους. Από κάθε κεντροσωμάτιο προβάλλουν ακτινωτά νημάτια, οι μικροσωληνίσκοι, που σιγά σιγά σχηματίζουν την άτρακτο. Στα φυτικά κύτταρα είναι προφανές ότι η άτρακτος δεν οργανώνεται από κεντροσωμάτιο, αφού δε διαθέτουν τέτοια. Ο πυρηνικός φάκελος και ο πυρηνίσκος αποδιοργανώνονται, επιτρέποντας στους μικροσωληνίσκους να εισβάλουν στο χώρο που καταλάμβανε ο πυρήνας και να ενωθούν με τα κεντρομερίδια των χρωμοσωμάτων.

Μετάφαση: Με την έναρξή της τα χρωμοσώματα εγκαταλείπουν τις τυχαίες θέσεις που καταλάμβαναν κατά την πρόφαση και αρχίζουν να μετακινούνται κατά μήκος των νημάτων της ατράκτου, προς **το ισημερινό επίπεδο του κυττάρου.**

Στο τέλος αυτής της φάσης τα χρωμοσώματα έχουν φτάσει στο ισημερινό επίπεδο, με τις αδελφές χρωματίδες κάθε χρωμοσώματος να έχουν τοποθετηθεί παράλληλα προς αυτό.

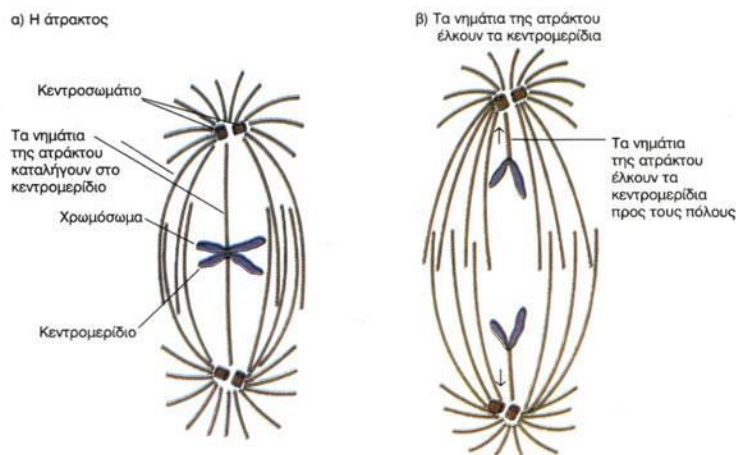
Κατά τη μετάφαση συνεχίζεται η συμπίκνωση της χρωματίνης. Στο τέλος της τα χρωμοσώματα έχουν το μέγιστο βαθμό συμπίκνωσης• γι' αυτό είναι περισσότερο διακριτά από όσο σε κάθε άλλο στάδιο του κυτταρικού κύκλου. Γι' αυτό το λόγο η παρατήρηση, η φωτογράφιση, όπως και κάθε άλλη διαδικασία που αφορά τη μελέτη της δομής, το μήκος ή τον αριθμό των χρωμοσωμάτων γίνονται κατά τη διάρκειά της.

Ανάφαση: Αρχίζει με τη διαίρεση του κεντρομεριδίου κάθε χρωμοσώματος. Με την ολοκλήρωση αυτής της διαίρεσης καθεμιά από τις αδελφές χρωματίδες ανεξαρτητοποιείται από την άλλη. Οι

μικροσωληνίσκοι της ατράκτου ασκούν αντίθετη έλξη στα δημιουργούμενα κεντρομερίδια και έτσι οι δύο αδελφές χρωματίδες αποχωρίζονται, σαν να κινούνται πάνω σε ράγες τρένου, προς αντίθετο πόλο η καθεμιά. Από το σημείο αυτό θεωρούμε ότι κάθε χρωματίδα αποτελεί πλέον ένα ανεξάρτητο χρωμόσωμα.

Τελόφαση: Όταν καθεμιά από τις δύο πλήρεις σειρές χρωμοσωμάτων, που δημιουργήθηκαν κατά την ανάφαση, φθάσει στον πόλο του κυττάρου προς τον οποίο κατευθυνόταν, αρχίζει το τελικό στάδιο της πυρηνικής διαίρεσης, η τελόφαση. Στη διάρκεια της συμβαίνουν οι ακριβώς αντίστροφες διαδικασίες από αυτές που συνέβησαν στην πρόφαση. Η άτρακτος αποδιοργανώνεται και επανεμφανίζονται οι πυρηνικοί φάκελοι. Δημιουργούνται έτσι δύο θυγατρικοί πυρήνες. Σε καθέναν από αυτούς τα χρωμοσώματα επανέρχονται στη μορφή του δικτύου χρωματίνης της μεσόφασης και επανασχηματίζεται ο πυρηνίσκος.

Χρωματίδες που έλκονται από τα νημάτια της ατράκτου κατά την ανάφαση



Κυτταροπλασματική διαίρεση

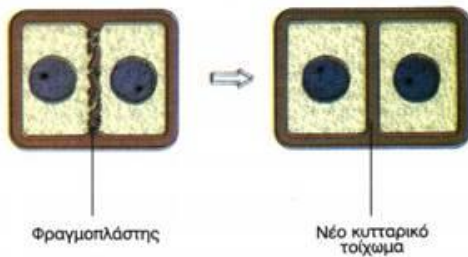
Με τη διαδικασία της πυρηνικής διαίρεσης δημιουργούνται δύο γενετικά πανομοιότυποι πυρήνες, που μοιράζονται ωστόσο το ίδιο κυτταρόπλασμα. Για να ολοκληρωθεί συνεπώς η μίτωση, πρέπει να διαιρεθεί και το κυτταρόπλασμα, ώστε να σχηματιστούν δύο αυτοτελή κύτταρα.

Αυτό γίνεται με τη διαδικασία της κυτταροπλασματικής διαίρεσης, κατά την οποία διανέμεται το κυτταρόπλασμα στα δύο θυγατρικά κύτταρα.

Ο τρόπος με τον οποίο γίνεται αυτό εξαρτάται από το είδος του κυττάρου. Στα ζωικά κύτταρα, στο ύψος του ισημερινού επιπέδου του κυττάρου, σχηματίζεται ένας περιφερικός δακτύλιος από ινίδια ακτίνης. Ο δακτύλιος αυτός με την πάροδο του χρόνου στενεύει όλο και περισσότερο, ώσπου να διχοτομήσει τελικά το κύτταρο (αυλάκωση).

Στα ανώτερα φυτικά κύτταρα η κυτταροπλασματική διαίρεση γίνεται με εντελώς διαφορετικό τρόπο. Ήδη, από το τέλος της ανάφασης, στην περιοχή του ισημερινού επιπέδου αρχίζει να δημιουργείται από μικροσωληνίσκους ένα πλέγμα, ο **φραγμοπλάστης**. Από το φραγμοπλάστη θα προκύψουν τα κυτταρικά τοιχώματα των δύο θυγατρικών κυττάρων.

Κυτταρική διαίρεση σε φυτικό κύτταρο



Η διάρκεια του κυτταρικού κύκλου αλλά και η διάρκεια καθεμιάς από τις φάσεις του εξαρτώνται από τον τύπο του κυτάρου αλλά και από εξωτερικούς παράγοντες, όπως η θερμοκρασία, η παροχή θρεπτικών ουσιών, οξυγόνου κ.ά. Μερικά κύτταρα ολοκληρώνουν τον κυτταρικό τους κύκλο σύντομα και αυτό τους επιτρέπει να διαιρούνται με μεγάλη συχνότητα. Άλλα, όπως τα νευρικά κύτταρα, από τη στιγμή που θα δημιουργηθούν, διαιρούνται σπάνια ή και καθόλου.

Η μίτωση είναι μια διαδικασία που ευνοεί τη γενετική σταθερότητα και για το λόγο αυτό άλλωστε αποτελεί τη διαδικασία με την οποία γίνεται:

- Η μονογονική αναπαραγωγή των μονοκύτταρων και των πολυκύτταρων ευκαρυωτικών οργανισμών. Οι απόγονοι τους έχουν τον ίδιο αριθμό και το ίδιο είδος χρωμοσωμάτων με τους προγόνους τους.
- Η ανάπτυξη των πολυκύτταρων οργανισμών και η ανανέωση των κυττάρων τους. Τα κύτταρα που προστίθενται στον αναπτυσσόμενο οργανισμό, ή αντικαθιστούν κατεστραμμένα ή γηρασμένα, έχουν ίδιο αριθμό και είδος χρωμοσωμάτων με τα κύτταρα από τα οποία προήλθαν.

Κατά τη μίτωση συμβαίνουν τρεις σημαντικές αλλαγές στο κύτταρο:

ο Συμπύκνωση της χρωματίνης του μεσοφασικού πυρήνα κι εμφάνιση των χρωμοσωμάτων.

Εξαφάνιση της πυρηνικής μεμβράνης,

Αλλαγές στο κυτταροσκελετό του διαιρούμενου κυττάρου.

Και τα τρία αυτά γεγονότα, σε μοριακό επίπεδο, συνοδεύονται από σωρεία φωσφορυλιώσεων πρωτεϊνών, που το έναυσμα γι' αυτές είναι ο παράγοντας MPF. Η μίτωση σταματά με αποφωσφορυλιώσεις που επαναφέρουν τα κύτταρα σε μεσοφασική κατάσταση. Η συμπύκνωση των ινιδίων της χρωματίνης για να συγκροτήσουν τα χρωμοσώματα γίνεται με φωσφορυλίωση των μορίων της ιστόνης H1 (6 φωσφορικές ρίζες/μόριο H1, 1 μόριο H1/νουκλεόσωμα).

Αν και η αιτία της μίτωσης είναι ο διαχωρισμός των χρωμοσωμάτων, αυτά δεν έχουν ενεργό ρόλο στην διαδικασία. **Ο ενεργός ρόλος διενεργείται από δύο ξεχωριστές κυτταροσκελετικές δομές που εμφανίζονται παροδικά στην μίτωση.** Η πρώτη είναι η μιτωτική άτρακτος (μικροσωληνίσκοι και συνοδευτικές πρωτεΐνες) που διευθετεί τα διπλασιασμένα χρωμοσώματα στο ισημερινό πεδίο και στη συνέχεια τα χωρίζει σε δύο ομάδες. Η δεύτερη δομή, υπάρχει μόνο σε ζωικά κύτταρα, είναι ο συσταλτός δακτύλιος (ινίδια ακτίνης και μυοσίνης) που σχηματίζεται κοντά στην πλασματική μεμβράνη και με περίσφυξη διαιρεί το κύτταρο στα δύο.

Οργάνωση μιτωτικής άτρακτου

Το κεντρόσωμα είναι ένα νέφος άμορφου υλικού, που βρίσκεται κοντά στον πυρήνα και περιβάλλει (στα ζωικά κύτταρα μόνον) ένα ζευγάρι κεντριδίων. Το κεντρόσωμα κατά την μεσόφαση διπλασιάζεται για να σχηματίσει τους δύο πόλους της ατράκτου. Κατά την S φάση ένα νέο κεντρίδιο αρχίζει να εμφανίζεται κάθετα προς το παλιό και η αύξηση αυτή ολοκληρώνεται με το τέλος της G2. Αρχικά τα δύο ζεύγη κεντριδίων εξακολουθούν να βρίσκονται βυθισμένα στην ίδια μάζα κεντροσωμικού υλικού και αποτελούν ένα κεντρόσωμα.

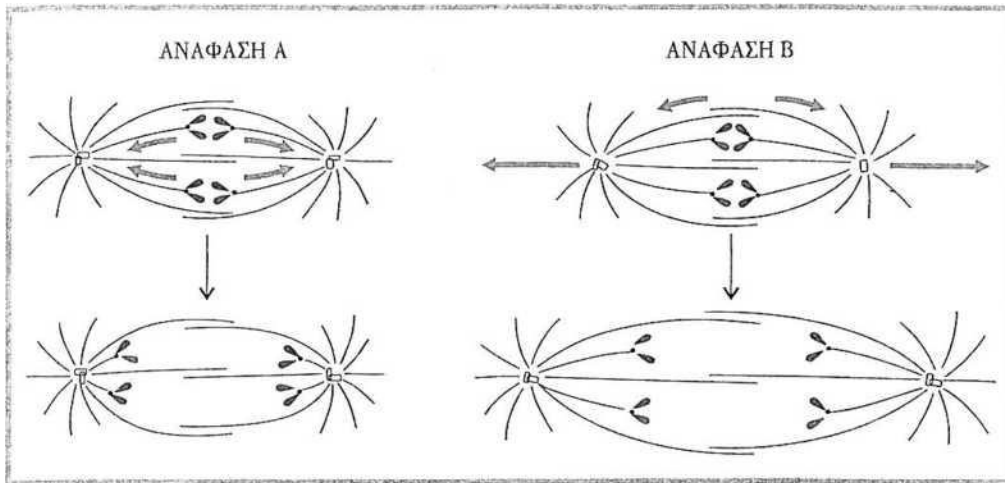
Κατά την πρόφαση το κεντρόσωμα διαιρείται στα δύο, και τα κεντρίδια μεταναστεύουν σε δύο αντίθετους πόλους και αποτελούν κέντρα οργάνωσης της ατράκτου, καθώς από αυτά εκφύονται πολλοί και κοντοί μικροσωληνίσκοι. Οι μικροσωληνίσκοι στα σημεία όπου έρχονται σε επαφή επιμηκύνονται καθώς τα δύο κεντροσώματα απομακρύνονται το ένα από το άλλο. Κατόπιν κατά την προμετάφαση, ο πυρηνικός φάκελλος διαλύεται και έτσι οι μικροσωληνίσκοι από κάθε κεντρόσωμα εισέρχονται στην περιοχή του πυρήνα και αλληλεπιδρούν με τα χρωμοσώματα. Οι δομικές μονάδες τουμπουλίνης που χρησιμοποιούνται για την επιμήκυνση των μικροσωληνίσκων της ατράκτου, προέρχονται από τον αποπολυμερισμό του κυτταροσκελετού.

Η έναρξη της μίτωσης χαρακτηρίζεται από μια γρήγορη μετάβαση από μία κατάσταση σχετικά λίγων, μακρών μικροσωληνίσκων, που εκτείνονται από το κεντρόσωμα στην περιφέρεια, σε μια κατάσταση μεγάλου αριθμού κοντών μικροσωληνίσκων, που περιβάλλουν κάθε κεντρόσωμα. Οι μικροσωληνίσκοι που βρίσκονται ανάμεσα στα δύο κεντροσώματα, επιμηκύνονται καθώς αυτά απομακρύνονται και αποτελούν τα ινίδια της ατράκτου. Τελικά στην άτρακτο διακρίνουμε τρεις κατηγορίες ινιδίων: **τους μικροσωληνίσκους κινητοχώρου, τους πολικούς μικροσωληνίσκους και αστρικούς μικροσωληνίσκους.**

Και οι τρεις κατηγορίες μικροσωληνίσκων είναι προσανατολισμένοι με το (-) άκρο τους προς τον πόλο και (+) άκρο τους προς το κέντρο της ατράκτου. Τα δύο άκρα (+) και (-) διαφέρουν λειτουργικά, αφού η προσθήκη ή αφαίρεση υπομονάδων α και β τουμπουλίνης γίνεται ταχύτερα στο πρώτο άκρο, διπλάσια ταχύτητα στο (+) συγκριτικά με το (-) άκρο.

Οι μικροσωληνίσκοι κινητοχώρου είναι αυτοί που ενώνονται με τα χρωμοσώματα στον κινητοχώρο. Ο κινητοχώρος είναι πρωτεϊνικής φύσης σύμπλοκο, που σχηματίζεται στην περιοχή του κεντρομεριδίου, κατά την μετάφαση. Οι πολικοί μικροσωληνίσκοι εκτείνονται από τον ένα πόλο στον άλλο, και οι αστρικοί είναι κοντοί μικροσωληνίσκοι στην εξωτερική πλευρά των κεντροσωμάτων.

Κατά την ανάφαση, οι μικροσωληνίσκοι κινητοχώρου κονταίνουν, ανάφαση A, "τραβώντας" τις αδελφές χρωματίδες προς τους πόλους, ενώ οι πολικοί μικροσωληνίσκοι μακραίνουν, ανάφαση B, απομακρύνοντας τους δύο πόλους ακόμα περισσότερο. Έτσι οι δύο θυγατρικές ομάδες χρωμοσωμάτων είναι αρκετά μακριά η μία από την άλλη, ώστε να σχηματιστούν οι νέοι πυρήνες και τελικά τα δύο νέα κύτταρα. Οι δύο αυτές κινήσεις (ανάφαση A, ανάφαση B) συμβαίνουν ταυτόχρονα.



Η κυτταρική διαίρεση θα τελειώσει με την διαίρεση του κυτταροπλάσματος με τη διαδικασία της κυτταροκίνησης.

Η κυτταροκίνηση στα ζωικά κύτταρα γίνεται με περίσφυξη. Στην επιφάνεια του κυτάρου εμφανίζεται ένα αυλάκι σε θέση που αντιστοιχεί στο ισημερινό πεδίο. Το αυλάκι δημιουργείται από την εμφάνιση του συσταλτού δακτυλίου. Ο συσταλτός δακτύλιος αποτελείται από μικροϊνίδια ακτίνης και μυοσίνης που βρίσκονται μέσα ακριβώς από την πλασματική μεμβράνη. Τα ινίδια αυτά αλληλεπιδρούν παράγοντας συστολή (όπως στους μύες) και χωρίζουν έτσι το κύτταρο στα δύο. Στα φυτά η κυτταροκίνηση γίνεται με τη δημιουργία της κυτταρικής πλάκας. Η κυτταρική πλάκα σχηματίζεται με τη συγχώνευση μεμβρανικών σχηματισμών που προέρχονται από το σύμπλεγμα Golgi. Δημιουργείται στην περιοχή του ισημερινού πεδίου μια διπλή μεμβράνη, η οποία συγχωνεύεται με την πλασματική, οπότε έχουμε τελικά δύο θυγατρικά κύτταρα ανάμεσα στα οποία θα σχηματιστεί και κυτταρικό τοίχωμα.

Η μίτωση είναι μια διαδικασία που χαρακτηρίζεται από εκτεταμένες μετακινήσεις μεγάλων μοριακών δομών. Κατά την πρόφαση έχουμε την μετακίνηση των πόλων της ατράκτου σε αντίθετες θέσεις του κυτάρου, κατά την προμετάφαση την μετακίνηση των χρωμοσωμάτων προς το ισημερινό πεδίο, κατά την ανάφαση Α μετακίνηση χρωμοσωμάτων από το ισημερινό προς τους πόλους και τέλος κατά την ανάφαση Β γλίστρημα των πολικών μικροσωληνίσκων μεταξύ τους και απομάκρυνση των πόλων.

Τα σύμπλοκα κυκλίνης - κινάσης αποτελούν εσωτερικό ρυθμιστή της κυτταρικής διαίρεσης. Αλλά εμφανίζονται καταστάσεις κατά την διάρκεια της ζωής ενός πολυκύτταρου οργανισμού όπου κύτταρα που διαιρούνται πολύ αργά (κύτταρα συκωτιού - μία διαίρεση κάθε ένα ή δύο χρόνια) ή καθόλου (νευρικά, μυϊκά) πρέπει να διεγερθούν προς διαίρεση μέσω ενός εξωτερικού ρυθμιστή. Όταν ένα άτομο τραυματισθεί και αιμορραγεί, το αιμοπετάλια συγκεντρώνονται στο τραύμα και βοηθούν στην έναρξη της πήξης του αίματος. Τα αιμοπετάλια επίσης παράγουν και ελευθερώνουν μια πρωτεΐνη, αυξητικό παράγοντα, που διαχέεται στα γειτονικά κύτταρα του δέρματος και τα διεγείρει να διαιρεθούν και να επουλώσουν το τραύμα.

Καρυότυπος

Ο αριθμός, το σχήμα και το μέγεθος των χρωμοσωμάτων ενός κυτάρου κατά την μετάφαση ονομάζεται καρυότυπος και είναι χαρακτηριστικός για κάθε είδος οργανισμού. Στο στάδιο της

μετάφρασης της μίτωσης, με μια σχετικά απλή διαδικασία, μπορούμε να φωτογραφήσουμε το σύνολο των χρωμοσωμάτων του κυττάρου. Από τον καρυότυπο μπορούμε να παρατηρήσουμε οτιδήποτε έχει σχέση με τον αριθμό και το είδος των χρωμοσωμάτων, καθώς και με ορατές χρωμοσωμικές ανωμαλίες που είναι ορατές με το οπτικό μικροσκόπιο. Για να γίνει ο καρυότυπος ενός οργανισμού πρέπει να πάρουμε από αυτόν κύτταρα τα οποία πολλαπλασιάζονται γρήγορα. Τέτοια κύτταρα στον άνθρωπο είναι τα λευκά αιμοσφαίρια. Καλλιεργούμε τα κύτταρα αυτά και όταν φτάσουμε στη μετάφραση, αναστέλλουμε την κυτταρική διαίρεση με ειδικές ουσίες. Στη συνέχεια τα χρωμοσώματα χρωματίζονται με κατάλληλες χρωστικές και φωτογραφίζονται. Από τη φωτογραφία κόβονται ένα ένα τα χρωμοσώματα και τοποθετούνται σε σειρά από το μεγαλύτερο στο μικρότερο, με τα ομόλογα να είναι τοποθετημένα το ένα πλάι στο άλλο. Στα βαμμένα χρωμοσώματα διακρίνονται ζώνες από τις οποίες εξάγονται συμπεράσματα σχετικά με τις χρωμοσωμικές ανωμαλίες που αφορούν στην κατασκευή τους.

Κυτταρικός θάνατος

Βασικός ρόλος της κυτταρικής διαίρεσης είναι η αντικατάσταση κυττάρων που πεθαίνουν. Στον άνθρωπο εκατομμύρια κυττάρων πεθαίνουν κάθε μέρα, κυρίως του αίματος και των επιθηλίων που καλύπτουν όργανα όπως το έντερο. Τα κύτταρα πεθαίνουν με ένα από τους δύο τρόπους. Ο πρώτος, η νέκρωση, συμβαίνει όταν τα κύτταρα είτε δηλητηριάζονται είτε έχουν έλλειψη από βασικά θρεπτικά. Η εσχάρα που σχηματίζεται γύρω από μια πληγή είναι κοινό παράδειγμα νεκρωτικού ιστού. Πιο τυπική σ' ένα οργανισμό είναι η απόπτωση, μια σειρά γεγονότων που συνιστούν γενετικά προγραμματισμένο κυτταρικό θάνατο.

Γιατί ένα κύτταρο αρχίζει διαδικασία απόπτωσης; Ένας λόγος είναι γιατί το κύτταρο δεν είναι πλέον χρήσιμο. Ένας δεύτερος λόγος είναι ότι όσο περισσότερο ζουν τα κύτταρα τόσο οι πιθανότητες να υποστούν βλάβη που οδηγεί σε καρκίνο είναι μεγαλύτερες. Αυτό είναι ειδικά αληθινό για κύτταρα του αίματος και του εντέρου που είναι εκτεθειμένα σε υψηλά επίπεδα τοξικών ουσιών. Σ' αυτές τις περιπτώσεις τα κύτταρα θυσιάζονται για το καλό του οργανισμού.

Όπως ο κυτταρικός κύκλος, έτσι και η διαδικασία της απόπτωσης ομοιάζουν πολύ στους περισσότερους οργανισμούς. Το κύτταρο ξεχωρίζει από τα γειτονικά του, διαμελίζει τη χρωματίνη του στο επίπεδο των νουκλεοσωμάτων και μετά κόβεται σε κομμάτια, ενώ τα περιβάλλοντα ζώντα κύτταρα προσλαμβάνουν τα υπολείμματα του νεκρού κυττάρου. Τα γενετικά σήματα που οδηγούν στην απόπτωση είναι κοινά σε πολλούς οργανισμούς.

Εγγενής αναπαραγωγή – Μείωση

Η εγγενής αναπαραγωγή από την άλλη, αφορά τη συμμετοχή δύο ατόμων διαφορετικού φύλου που έχουν και διαφορετικά γονίδια. Οι απόγονοι που θα παραχθούν συνήθως διαφέρουν γενετικά τόσο μεταξύ τους όσο και από τους δύο γονείς.

Η διαπίστωση ότι τα γαμετικά κύτταρα είναι απλοειδή και επομένως πρέπει να παράγονται με ειδικό τύπο κυτταρικής διαίρεσης, προήλθε από μια παρατήρηση, που ήταν επίσης από τις πρώτες που υπαινίχθησαν ότι τα χρωμοσώματα είναι οι φορείς της γενετικής πληροφορίας. Το 1883 ανακαλύφθηκε ότι ενώ το γονιμοποιημένο ωάριο σε ένα είδος σκουληκιού, περιέχει τέσσερα χρωμοσώματα, ο πυρήνας του ωαρίου και του σπερματοζωαρίου περιέχει μόνο δύο χρωμοσώματα. Το εύρημα επίσης οδήγησε στη σκέψη ότι τα γαμετικά κύτταρα πρέπει να σχηματίζονται με ειδικό τρόπο πυρηνικής διαίρεσης κατά την οποία τα χρωμοσώματα διαιρούνται με ακρίβεια στα δύο.

Περίληπτικά κατά την μείωση, ένας κύκλος διπλασιασμού του DNA (κατά τη μεσόφαση), ακολουθείται από δύο διαδοχικές κυτταρικές διαιρέσεις που δίνουν γένεση σε τέσσερα απλοειδή

κύτταρα από ένα διπλοειδές κύτταρο. Στα ζώα ο σχηματισμός τόσο των ωαρίων όσο και των σπερματοζωαρίων αρχίζει με όμοιο τρόπο. Και στις δύο περιπτώσεις η μείωση κυριαρχείται από την πρόφαση της 1ης μειωτικής διαίρεσης, που μπορεί να καταλαμβάνει μέχρι και το 90% ή και περισσότερο της ολικής μειωτικής περιόδου. Κατά την πρόφαση I κάθε χρωμόσωμα αποτελείται από δύο σφιχτά δεμένες αδελφές χρωματίδες. Γεγονότα χρωμοσωμικής χιασματυπίας συμβαίνουν κατά την παχυταινία της πρόφασης I, όταν κάθε ζευγάρι ομόλογων χρωμοσωμάτων κρατιέται κοντά με το συναπτονημικό σύμπλοκο. Κάθε γεγονός χιασματυπίας γίνεται μέσω ενός κόμβου ανασυνδυασμού, που έχει σαν αποτέλεσμα το σχηματισμό ενός χιάσματος, που διατηρείται μέχρι την ανάφαση I. Με τη πρώτη μειωτική διαίρεση, ένα μέλος από κάθε χρωμοσωμικό ζευγάρι, που ακόμα αποτελείται από δύο ενωμένες στο κεντρομερίδιο αδελφές χρωματίδες, κατανέμεται σε κάθε ένα θυγατρικό κύτταρο. Μια δεύτερη κυτταρική διαίρεση, χωρίς δεύτερο διπλασιασμό DNA, ακολουθεί, όπου κάθε αδελφή χρωματίδα κατανέμεται σε διαφορετικό απλοειδές κύτταρο.

Η μειωτική διαίρεση συνίσταται σε δύο διαδοχικές διαιρέσεις, τη μείωση I και μείωση II, που διακρίνονται, σε πρόφαση, μετάφαση, ανάφαση, τελόφαση, I και II αντίστοιχα. Σε όλα τα είδη η πρόφαση I είναι μεγάλης χρονικής διάρκειας, γιατί κατά το στάδιο αυτό το κύτταρο αυξάνεται και συνθέτει θρεπτικά συστατικά για το μελλοντικό έμβρυο. **Εκτός από την πρόφαση I και τη μετάφαση I, όπου τα ζευγάρια των ομόλογων χρωμοσωμάτων κρατιούνται ακόμα μαζί με τα χιάσματα (τετράδες), τα υπόλοιπα στάδια της μείωσης I και όλα τα II, ως προς το μηχανισμό, είναι ίδια με εκείνα της μίτωσης.** Έτσι εξασφαλίζεται ότι κάθε απλοειδές προϊόν της μείωσης θα έχει ένα πλήρες σύνολο χρωμοσωμάτων.

Πρόφαση I

Λεπτοταινία: Η πρόφαση I αρχίζει με το στάδιο της λεπτοταινίας όπου κάθε χρωμόσωμα έχει πιο συμπυκνωμένη δομή, συγκριτικά με τη μεσόφαση, και παίρνει τελικά τη μορφή ευδιάκριτης λεπτής και μακριάς ταινίας με ένα κεντρικό πρωτεϊνικής φύσης άξονα. Κάθε χρωμόσωμα έχει και τα δύο άκρα προσδεμένα στον πυρηνικό φάκελο, μέσω μιας ειδικής δομής που ονομάζεται πλάκα πρόσδεσης. Αν και κάθε χρωμόσωμα έχει διπλασιαστεί, κατά τη μεσόφαση, και αποτελείται από δύο χρωματίδες, αυτές είναι ασυνήθιστα πολύ κοντά διαταγμένες η μία δίπλα στην άλλη, ώστε κάθε χρωμόσωμα να φαίνεται σαν απλό. Οι αδελφές χρωματίδες γίνονται ορατές στο τέλος της πρόφασης κατά τη διπλοταινία ή διακίνηση.

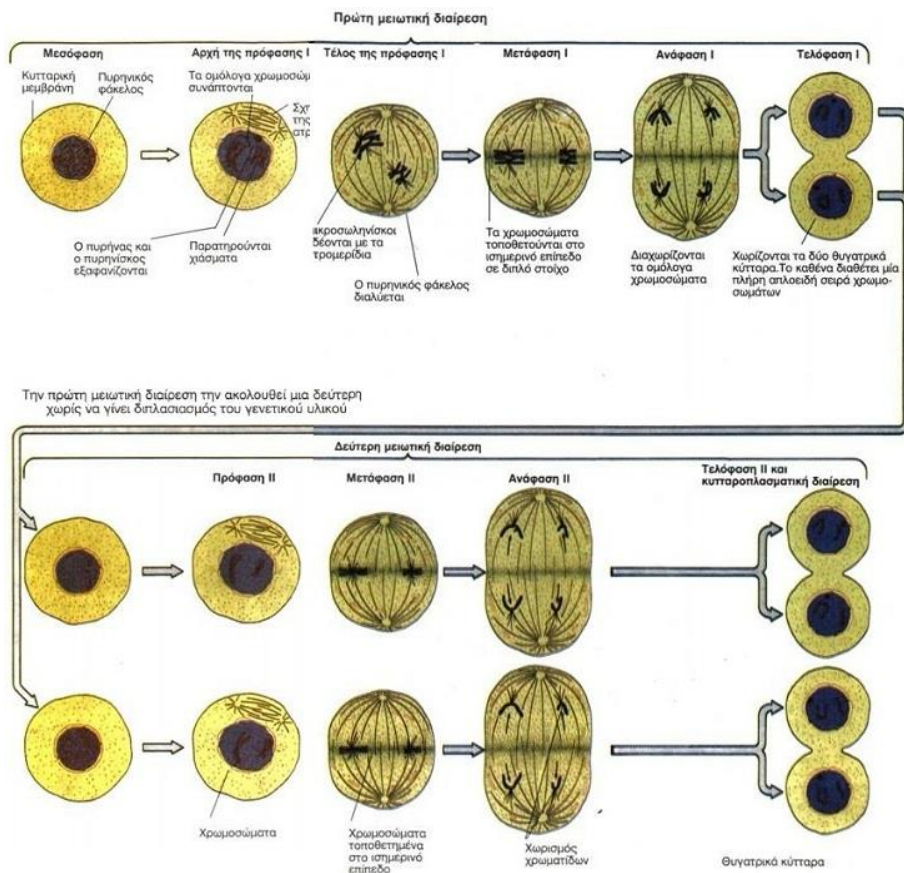
Ζυγοταινία: Με το τέλος της λεπτοταινίας, τα δύο ομόλογα χρωμοσώματα έρχονται κοντά με μια διαδικασία γνωστή σα σύναψη. Η σύναψη αρχίζει συνήθως όταν τα ομόλογα άκρα των δύο χρωμοσωμάτων πλησιάζουν το ένα το άλλο στον πυρηνικό φάκελο, και συνεχίζει προς τα μέσα σαν "φερμουάρ" και από τα δύο άκρα, ευθυγραμμίζοντας τα δύο ομόλογα χρωμοσώματα δίπλα - δίπλα. Σε άλλες περιπτώσεις, η σύναψη μπορεί να αρχίσει σε εσωτερικές περιοχές των χρωμοσωμάτων και να κατευθύνεται προς τα άκρα προκαλώντας την ίδια ευθυγράμμιση χρωμοσωμάτων. Κάθε γονίδιο, λοιπόν, φαίνεται να έρχεται ακριβώς απέναντι στο ομόλογο γονίδιο στο απέναντι χρωμόσωμα. Καθώς τα ομόλογα χρωμοσώματα ζευγαρώνουν, οι πρωτεϊνικής φύσης άξονές τους, έρχονται κοντά και σχηματίζουν τα δύο πλευρικά στοιχεία μιας δομής που λέγεται συναπτονημικό σύμπλοκο. Το συναπτονημικό σύμπλοκο κρατάει τα ομόλογα χρωμοσώματα στενά συνδεδεμένα μεταξύ τους μέχρι και το στάδιο της παχυταινίας, το οποίο μπορεί να κρατήσει αρκετές ημέρες.

Παχυταινία: Μόλις ολοκληρωθεί η σύναψη σε όλο το μήκος των ομόλογων χρωμοσωμάτων, τα κύτταρα λέμε ότι βρίσκονται στο στάδιο της παχυταινίας, όπου μπορεί να παραμείνουν για πολλές ημέρες. Σ' αυτό το στάδιο εμφανίζονται κατά διαστήματα στο συναπτονημικό σύμπλοκο μεγάλοι κόμβοι ανασυνδυασμού που πιστεύεται ότι διεκπεραιώνουν την ανταλλαγή των χρωμοσωμάτων. Αυτές οι ανταλλαγές καταλήγουν σε χιάσματα ανάμεσα σε δύο μη αδελφές

χρωματίδες. Τα χιάσματα σ' αυτό το στάδιο είναι αόρατα.

Διπλοταινία: Με την αποσύναψη αρχίζει το στάδιο της διπλοταινίας. Το συναπτονημικό σύμπλοκο διαλύεται επιτρέποντας στα δύο ομόλογα χρωμοσώματα να απομακρυνθούν το ένα από το άλλο. Κάθε χρωμοσωμικό ζευγάρι στην πρόφαση I, ονομάζεται συνήθως διπλό, αλλά επειδή κάθε μέλος του διπλού αποτελείται από δύο χρωματίδες, πρέπει να το έχουμε στο νου σαν τετράδα. Όμως κάθε ζευγάρι παραμένει ενωμένο με ένα ή περισσότερα χιάσματα που αντιπροσωπεύουν τα σημεία που έγινε η ανταλλαγή, χιασματυπία. Στα ωκύτταρα η διπλοταινία μπορεί να διαρκέσει μήνες ή χρόνια, αφού σ' αυτό το στάδιο τα χρωμοσώματα αποσυμπυκνώνονται και κατευθύνουν σύνθεση RNA που χρειάζεται σαν αποθησαυριστικό υλικό του ωαρίου. Ακραία περίπτωση είναι τα διπλοταινικά χρωμοσώματα στα κύτταρα των αμφιβίων, όπου τα χρωμοσώματα χαλαρώνουν πολύ σχηματίζοντας μεγάλες θηλιές (ψηκτροειδή χρωμοσώματα).

Διακίνηση: Τη διπλοταινία διαδέχεται η διακίνηση που είναι το στάδιο μετάβασης στη μετάφαση I. Καθώς η σύνθεση RNA σταματά, τα χρωμοσώματα συμπυκνώνονται, παχιάίνουν και αποκόπτονται από τον πυρηνικό φάκελο.



Μετάφαση I: Κατά τη διάρκειά της τα ζεύγη των ομόλογων χρωμοσωμάτων ολοκληρώνουν τη μετακίνησή τους προς το ισημερινό επίπεδο του κυτάρου. Αντίθετα όμως με ό,τι συμβαίνει στη μιτωτική μετάφαση, επειδή το κάθε χρωμόσωμα τοποθετείται απέναντι στο ομόλογο του, ο στοίχος που δημιουργείται δεν είναι στοίχος μεμονωμένων χρωμοσωμάτων αλλά ζευγών ομολόγων. Επειδή στη συνέχεια κάθε χρωμόσωμα από τα μέλη κάθε ζευγαριού ομολόγων μπορεί να κατευθυνθεί είτε προς τον έναν είτε προς τον άλλο πόλο, είναι δυνατός ένας μεγάλος αριθμός διαφορετικών συνδυασμών. Το φαινόμενο αυτό, που λέγεται ανεξάρτητος συνδυασμός

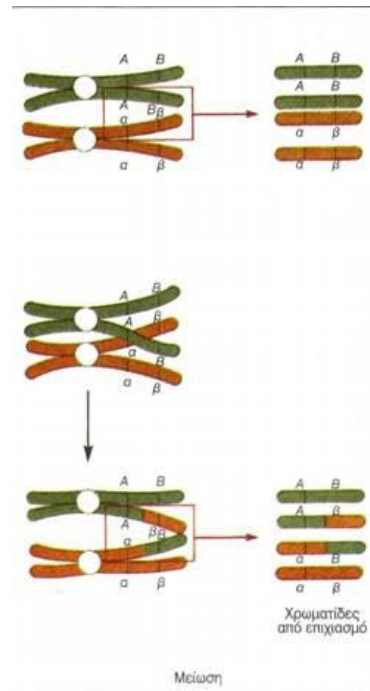
των χρωμοσωμάτων, είναι ένας μηχανισμός αναδιανομής των γονιδίων που βρίσκονται σε διαφορετικά, μη ομόλογα, χρωμοσώματα. Η άτρακτος έχει πλέον οργανωθεί πλήρως και τα νημάτια της καταλήγουν στα κεντρομερίδια.

Ανάφαση I: Αντίθετα από τη μιτωτική ανάφαση, τα κεντρομερίδια δε διαιρούνται, με αποτέλεσμα να μην αποχωρίζονται οι αδελφές χρωματίδες. Αποχωρίζονται όμως τα μέλη κάθε ζεύγους ομόλογων χρωμοσωμάτων. Σχηματίζονται έτσι δύο πλήρεις απλοειδείς σειρές χρωμοσωμάτων, που απομακρύνονται κατευθυνόμενες προς τους αντίθετους πόλους.

Τελόφαση I: Όταν καθεμιά από τις δύο πλήρεις απλοειδείς σειρές χρωμοσωμάτων φτάσει στον πόλο του κυττάρου προς τον οποίο κατευθυνόταν, αρχίζει το τελικό στάδιο, η τελόφαση I. Τα περισσότερα κύτταρα, ταυτόχρονα με την τελόφαση I, προχωρούν στην κυτταροπλασματική διαίρεση. Από αυτήν παράγονται δύο απλοειδή κύτταρα, στα οποία τα χρωμοσώματα αποτελούνται από δύο αδελφές χρωματίδες ενωμένες στην περιοχή του κεντρομεριδίου.

Την πρώτη μειωτική διαίρεση ακολουθεί η δεύτερη, χωρίς να μεσολαβεί αυτοδιπλασιασμός του γενετικού υλικού πριν από αυτήν.

Χρωματίδες που προκύπτουν από επιχiasμό



Δεύτερη μειωτική διαίρεση

Καθένα από τα δύο κύτταρα που προκύπτουν από την 1η μειωτική διαίρεση υφίσταται μια διαίρεση που έχει την ίδια ακολουθία γεγονότων με τη μίτωση. Στο τέλος της έχουν παραχθεί τέσσερα απλοειδή κύτταρα, που έχουν το μισό της ποσότητας του γενετικού υλικού του αρχικού κυττάρου. Αυτό συμβαίνει, γιατί καθένα τους έχει πάρει τη μια αδελφή χρωματίδα από κάθε ζευγάρι ομόλογων χρωμοσωμάτων.

Η μείωση σε συνδυασμό με τη γονιμοποίηση διασφαλίζει στο δημιουργούμενο ζυγωτό μια πλήρη διπλοειδή σειρά χρωμοσωμάτων και γονιδίων. Έτσι ο οργανισμός που θα προέλθει από αυτό εκδηλώνει, όπως οι γονείς του και τα αδέλφια του, το σύνολο των βασικών γνωρισμάτων που προσδιορίζει το είδος

τους Ταυτόχρονα όμως κάθε οργανισμός έχει πάρει από τους γονείς του, μέσω των γαμετών τους, μια συλλογή χρωμοσωμάτων και γονιδίων, που είναι απίθανο να υπάρχει σε κάποιο από τα αδέρφια του. Αυτή η μοναδική συλλογή αποκτάται, όπως είδαμε, χάρη στους δύο μηχανισμούς, τον ανεξάρτητο συνδυασμό χρωμοσωμάτων και τον επιχιασμό.

Χάρη στον ανεξάρτητο συνδυασμό χρωμοσωμάτων δημιουργείται ένα πλήθος από νέους συνδυασμούς μη ομόλογων χρωμοσωμάτων και συνεπώς ένα πλήθος από νέους συνδυασμούς γονιδίων, που βρίσκονται σε μη ομόλογα χρωμοσώματα.

Η απλοειδής σειρά χρωμοσωμάτων συμβολίζεται με n . Η διπλοειδής, αντίστοιχα, συμβολίζεται με $2n$. Στον άνθρωπο για παράδειγμα, $n=23$ και $2n=46$.

Όταν ένα κύτταρο με $2n$ χρωμοσώματα υφίσταται μείωση για την παραγωγή γαμετών, τότε οι διαφορετικοί συνδυασμοί μη ομόλογων χρωμοσωμάτων που μπορούν να εμφανιστούν σε διαφορετικούς γαμέτες (απλοειδή ή κύτταρα) που θα προκύψουν από αυτήν είναι $2n$. Αυτό για τον άνθρωπο σημαίνει ότι κάθε γονέας έχει καταθέσει σε κάθε γαμέτη του τον έναν από τους 223 συνδυασμούς που μπορεί να παραγάγει.

Σε αντίθεση με τον ανεξάρτητο συνδυασμό χρωμοσωμάτων, ο οποίος έχει ως αποτέλεσμα την αναδιανομή των γονιδίων που βρίσκονται σε μη ομόλογα χρωμοσώματα, ο επιχιασμός ανασυνδυάζει γονίδια που βρίσκονται στο ίδιο το ζεύγος ομόλογων χρωμοσωμάτων. Αυτό συμβαίνει, γιατί με την ανταλλαγή αντίστοιχων τμημάτων, που γίνεται μεταξύ των μη αδελφών χρωματίδων των ομόλογων χρωμοσωμάτων, ανταλλάσσονται και γονίδια.

Ο συνδυασμός των δύο μηχανισμών που αναφέρθηκαν έχει ως συνέπεια σε κάθε γαμέτη να αντιπροσωπεύεται ένα μοναδικό «μείγμα» γονιδίων που βρίσκονται σε διαφορετικά χρωμοσώματα και ταυτόχρονα ένα μοναδικό «μείγμα» γονιδίων που βρίσκονται στο ίδιο χρωμόσωμα.

Έτσι λοιπόν, χάρη στη μείωση, είναι στατιστικά απίθανο εμείς και κάποιο από τα αδέρφια μας να έχουμε την ίδια συλλογή χρωμοσωμάτων και γονιδίων και από τους δύο γονείς, οπότε να είμαστε πανομοιότυποι μεταξύ μας.

Το γεγονός αυτό, που είναι η ουσία της γενετικής ποικιλομορφίας που χαρακτηρίζει τους αμφιγονικά αναπαραγόμενους οργανισμούς, έχει μεγάλη σημασία για την εξέλιξη.

Μερικοί από τους συνδυασμούς γονιδίων (άρα και γνωρισμάτων που επηρεάζονται από τα γονίδια αυτά) είναι επιτυχέστεροι απ' ό,τι άλλοι, με την έννοια ότι προσφέρουν μεγαλύτερες δυνατότητες επιβίωσης στο φορέα τους σε συγκεκριμένες περιβαλλοντικές συνθήκες. Ο μηχανισμός αυτός συμβάλλει στην εξέλιξη, γιατί κάθε πληθυσμός περνά στις επόμενες γενιές του πιο ευνοϊκούς συνδυασμούς γονιδίων και γνωρισμάτων.

Αίτια Γενετικής Ποικιλομορφίας

Η γενετική ποικιλομορφία που παρατηρείται ανάμεσα στα άτομα ενός είδους που αναπαράγεται εγγενώς, οφείλεται σε τρεις παράγοντες:

Στην τυχαία γονιμοποίηση ωαρίου από σπερματοζώαριο,

Στον ανεξάρτητο διαχωρισμό των χρωμοσωμάτων κατά τη γαμετογένεση.

Στον ανασυνδυασμό ανάμεσα στα ομόλογα χρωμοσώματα, που είναι το αποτέλεσμα της χιασματυπίας στην πρόφαση I.

Και οι τρεις μηχανισμοί αναμιγνύουν και πάλι τα ποικίλα γονίδια που υπάρχουν στα μεμονωμένα άτομα ενός πληθυσμού και έτσι επηρεάζουν την δυνατότητα προσαρμογής των νέων ατόμων στο περιβάλλον. Όμως αυτό που δημιουργεί τελικά την ποικιλότητα των γονιδίων σ' ένα είδος οργανισμού είναι οι μεταλλαγές, οι σπάνιες δηλαδή αλλαγές που συμβαίνουν στο DNA.