

BIOLOGIJA

**TEZE PREDAVANJ ZA 1. LETNIK ŠTUDENTOV
BIOTEHNOLOGIJE**

MARINA DERMASTIA

VSEBINA

OBLIKA IN VELIKOST RASTLINSKE CELICE	4
JEDRO	4
VAKUOLA	6
PLASTIDI	6
Proplastidi	7
Amiloplasti	7
Kromoplasti	8
Kloroplasti	8
CELIČNA STENA	8
Sinteza stene	9
Plazmodezme	10
Primarna plazmodezma	10
Sekundarne plazmodezme	11
OSNOVNI CELIČNI TIPI	12
Parenhim	12
Klorenhimske celice	13
Prenosne celice	13
Aerenhim	13
Založni parenhim	14
Kolenhim	14
Sklerenhim	14
Mehanski sklerenhim	15
Prevodni sklerenhim	15
MERISTEMI	16
CELIČNI CIKEL	18
Interfaza	18
G1 FAZA	19
G2 FAZA	19
MITOZA	19
Kondeniziranje kromatina: profaza	20
Poravnavanje kromosomov: metafaza	20
Ločitev kromosomov: anafaza	21
Nastanek hčerinskega jedra: telofaza	21
PREMIKANJE KROMOSOMOV	21
CITOKINEZA	22
GLAVNI NADZORNI SISTEM CELIČNEGA CIKLA ZADEVA VSE PROCESE V CIKLU	23
POLIPLOIDNOST	24
IZMENJAVA GENERACIJ PRI RASTLINAH	26
Zgradba cveta	26
Čašni listi	26
Venčni listi	27
Prašniki	27

Plodni listi _____	27
MEJOZA _____	27
PROFAZA I _____	28
METAFAZA I _____	29
MEJOZA II _____	30
Razvoj mikrospore in mikrogametofita _____	30
Razvoj megaspore in megagametofita _____	31
Oploditev _____	32
Razvoj zarodka (embria) _____	32
Razvoj semena _____	33

OBLIKA IN VELIKOST RASTLINSKE CELICE

Rastlinske celice imajo različne oblike in so različno velike. Najmanjše celice so kockaste ali izodiametrične celice v vršičkih korenin in stebel. Te celice imajo navadno premer okrog 12 μm . Največje celice so tanke celice vlaken, ki so lahko dolge tudi več kot 2 m.

Rastlinsko celico sestavlja **protoplast**, ki ga obdaja celična stena. Protoplast je razmejen od stene s celično membrano.

JEDRO

Jedro vsebuje večino celičnih genskih informacij in deluje kot center za regulatorno delovanje. V jedru se DNA pojavlja v proteinskih – histonskih kompleksih, ki sestavljajo kromosome. Histoni vzdržujejo stabilno in funkcionalno strukturo DNA. Tekoča faza, ki DNA v jedru obliva je nukleoplazma.

Različne vrste celic imajo svoje posebne strukture in metabolizem, ker vsaka celica nadzoruje kateri geni se v nekem času izrazijo in kateri ne. Deli DNA, ki vsebujejo mirujoče gene, se pravi gene, ki ne vstopajo neposredno v sintezo RNA, se imenujejo **heterokromatin**. Deli DNA z aktivnimi geni predstavljajo **evkromatin**. Heterokromatin in evkromatin lahko diferencialno pobarvamo z različnimi histološkimi barvili za opazovanje pod svetlobnim mikroskopom.

Jedro obdaja **jedrna ovojnica** iz dveh membran. **Zunanja membrana** je nadaljevanje membrane endoplazemskega retikla. ER je podobna po funkcionalnih ribosomih na citoplazemski strani. Notranja in zunanja membrana sta ločeni s **perinuklearnim prostorom**, ki se prek ozkih povezav nadaljuje v lumen ER. Ta prostor je običajno ozek, širok okrog 20 nm. Pri nekaterih vrstah (Isoetes, Ochromonas) se lahko v tem prostoru nalaga in skladišči material, s čimer ta postane precej velik. Prostor lahko tudi nabrekne med nastajanjem spermijских celic in med jedrnim zlivanjem pri spolnem razmnoževanju.

Ker jedrni geni nadzorujejo sintezo prenašalne, mRNA potrebne za proteinsko sintezo v citoplazmi, je edino naravno pričakovati, da ima jedrna ovojnica poti, ki olajšujejo transport mRNA iz citoplazme. To so **jedrne pore**, s premerom 70 nm, ki prekrivajo jedrno površino v

gostoti med 6 do 25 por na kvadratni mikrometer, odvisno od tipa celice. Gostota teh por je v korelaciji z jedrno aktivnostjo.

Vsako poro sestavlja izdelan makromolekularni kompleks, ki je podoben v vseh evkariontskih organizmih. Kompleks je globok 120 nm, s premerom pore 50 nm. Celokupna masa kompleksa je 124 MDa in vsebuje okrog 120 različnih proteinov – nukleoporinov. Porni kompleks vsebuje 8 perifernih vodnih kanalčkov za prosto difuzijo majhnih molekul. Osrednji kanal pa aktivno transportira proteine in RNA molekule. Proteini iz citoplazme lahko vstopijo v jedro le če vsebujejo posebno aminokislinsko zaporedje – signal za jedrno lokacijo. Ko jedrna pora prepozna ta signal, se odpre osrednji kanal. Za transport proteinov med jedrom in citoplazmo je potrebna energija v obliki ATP.

Pore so lahko razporejene naključno, a imajo pogosto posebne vzorce razporeditve, kot ogrlica okrog jedra, v vrstah, spiralah ali skupkih.

Jedra imajo različen volumen, ki ni le vrstno specifičen, temveč se spreminja tudi v času replikacije DNA, sinteze novih histonov med celičnim ciklom ali ko postanejo jedra poliploidna. Ekstremno aktivna jedra, kot so v apikalnih meristemih ali določenih žlezah, so mnogo večja od manj aktivnih jeter v odraslih tkivih v isti rastlini. Verjetno je razlog v tem, da vsebujejo več RNA in sintetskih encimov. V meristematskih celicah so jedra dominanten organel, a ko celice zorijo, jedro ne raste proporcionalno, tako da predstavlja le še manjšo celično frakcijo.

Jedrna oblika je spremenljiva. Mnoga jedra so kroglasta, a prav tako pogosta so krpata jedra. V odraslih celicah je jedro pogosto sploščeno proti strani protoplasta, stisnjeno proti steni. Mnoge podaljšane celice imajo tako ozek premer, da je okroglo jedro nemogoče; zato je vretenasto zoženo, da se prilega celici.

Čeprav jedra najdemo v vseh delih celice, je bolj varno, da rečemo, da je pozicija jedra redko, če sploh naključna.

V jedru je eno ali več malih telesc **nukleolov** ali **jedrc**, ki jih v interfaznem jedru predstavlja skupek različnih kromosomov. To so območja bogata s prekurzorji ribosomskih RNA - strukturnih RNA ribosomov. Jedrca so odgovorna za prepisovanje ribosomske DNA,

procesiranje transkriptov ribosomskih RNA, združevanje ribosomskih RNA in vnos ribosomskih proteinov v ribonukleoproteinske podenote za transport v citoplazmo. Ob zrelosti se ribosomske podenote eksportirajo iz jedra prek osrednjega kanala pore. Pri tem uporabljajo za izvoz signal na enem od ribosomskih proteinov.

VAKUOLA

Vakuole skoraj vedno zavzemajo velik del celične prostornine. Večina rastlin ima veliko **osrednjo vakuolo**, ki v mladih tkivih verjetno nastane z zlivanjem veziklov endoplazemskega retikla in Golgijevega aparata. V meristemskih in drugih majhnih celicah je namesto osrednje vakuole več manjših, ki jih skupaj označuje izraz **vakuoma**. Vakuolo obdaja membrana – **tonoplast**, v kateri so posebni integralni transportni proteini – akvaporini, povezani s hitrim transportom vode prek tonoplasta. V osrednji vakuoli je **vakuolni sok**, ki je večinoma voda, vsebuje pa lahko tudi encime, soli, barvila (npr. antociane), alkaloida, saharide (npr. inulin), maščobe (oljna vakuola), založne proteine (alevronska zrna), tanine in druge spojine. Osrednja vakuola deluje kot začasno ali dolgotrajnejše skladišče. V vakuoli se skladiščijo tudi hidrolitični encimi – take vakuole delujejo podobno kot lizosomi. Največkrat je povečanje celic rezultat sprejema vode v vakuolo. Ta se širi in potiska ostanek celične vsebine v tanko plast ob steni. Dokler je celična stena elastična, ta pritisk steno razteguje in celica raste. Tudi v zreli celici vakuola, napolnjena z vodo, pritiska citoplazmo proti celični steni. Tako nastane **turgorski tlak**, ki prispeva k strukturni togosti celice.

PLASTIDI

Plastidi so skupina dinamičnih organelov z različnimi nalogami. Plastidi imajo **plastidno ovojnico** sestavljeno iz notranje in zunanje membrane. V membrani je malo fosfolipidov in veliko galaktolipidov. V zunanji membrani so nespecifični porni proteini, ki prosto prepuščajo vodo, različne ione in metabolite. Ti prehajajo v medmembranski prostor, vodno fazo med membranama. Čeprav se membrani nikjer ne zlivata, na določenih mestih proteini membrani povezujejo, tako da je omogočen transport proteinov, ki so kodirani v jedru in se sintetizirajo v citoplazmi, v notranjost plastida. Notranjost plastida zapolnjuje **stroma**, v kateri so ribosomi

in obročasta DNA, ki ni povezana s histoni. Plastidi rastejo in se množijo z binarno cepitvijo, podobno bakterijski, ki je neodvisna od celične delitve. V stromi je notranji membranski sistem tilakoidnih membran.

Različni presnovni procesi (eksport posebnih lipidnih molekul, shranjevanje sladkorjev in železa, nastajanje barve cvetov in plodov) so povezani s posebnimi tipi plastidov. S spremembo nekega rastlinskega organa se spremenijo tudi membrane in proteini plastidov, ki tako prehajajo iz ene oblike v drugo. Nobena rastlina ni brez vsaj ene oblike plastidov.

Proplastidi

Proplastidi so plastidi v mladih, hitro delečih se celicah. Proplastidi so preprosti in majhni (premer 1-2 μm). Notranja membrana ima malo gub in majhno površino. Proplastidi so izhodni tip plastidov - iz njih se lahko razvijejo vsi drugi tipi plastidov.

Amiloplasti

V nefotosintetskih tkivih se proplastidi razvijejo v amiloplaste, v katerih se kopičijo sladkorji v obliki založnega škroba. V vsakem amiloplastu nastanejo velika škrobna zrna, ki povsem zapolnijo stromo in ostane le malo notranjih membran. Škrob sestavljata dva tipa polisaharidov - amiloza in amilopektin. Obe spojini sta polimera α -glukoze. Amilozo sestavljajo linearne verige, sestavljene iz nekaj sto do več tisoč glukoznih enot, povezanih z α -1,4 vezmi. Amilopektin pa je razvejana molekula, ki jo gradijo krajše verige z α -1,4 vezmi, ki so med seboj navzkrižno povezane z α -1,6 vezmi. Amilopektin vsebuje do 50 000 glukoznih enot. Kemijska sestava in oblika škrobnih zrn sta za rastlinsko vrsto značilna. Škrobna zrna so lahko velika 2 - 170 μm (krompir 50 - 100 μm , fižol 24 - 57 μm , pšenica do 52 μm). Škrob se začne nalagati okoli središča nalaganja škroba, ki ga imenujemo hilum. V celicah koreninske čepice so veliki amiloplasti - **statoliti**. Pod vplivom težnosti se statoliti usedajo na dno celice. Statoliti verjetno sodelujejo pri zaznavanju gravitacije in pomagajo usmerjati rast korenine navzdol. Novejše raziskave kažejo, da poleg statolitov obstajajo tudi drugi načini zaznavanja gravitacije, ki so še slabo raziskani.

Kromoplasti

Pri nekaterih cvetovih in plodovih se rdeči, rumeni ali oranžni karotenoidni pigmenti kopičijo v plastidih, ki se razvijejo v obarvane kromoplaste. Imajo naguban sistem membran, a brez granov. Karotenoidni pigmenti, ki se kopičijo v kromoplastih, so terpenske spojine z lipofilno kemično naravo in so lahko del membran ali samostojne oljne kapljice - plastoglobuli. Nekateri pigmenti lahko oblikujejo kristale. Kromoplast lahko vsebujejo tudi več kot 30 različnih tipov pigmentov.

Kloroplasti

Fotosinteza poteka v zelenih plastidih - kloroplastih. Kloroplasti imajo premer od 4 - 10 μm in jih je od 40 do 200 v posamezni fotosintetski celici. Tilakoidne membrane so zložene v sklade, imenovane grana, ti pa so med seboj povezani s stromalnimi tilakoidami. Pigmenti na tilakoidnih membranah so klorofili in karotenoidi; na njih potekajo fotokemične reakcije fotosinteze, med katerimi se svetlobna energija pretvarja v kemično energijo (ATP in NADPH). Biokemične reakcije fotosinteze, ki porabljajo ATP in NADPH za redukcijo CO_2 do sladkorjev, potekajo v stromi. V kloroplastih so pogosto tudi olja in škrob. Škrob se nalaga v kloroplastih samo začasno med intenzivno fotosintezo (fotosintetski škrob). Kloroplasti so med seboj povezani s cevastimi podajški – stromuli, prek katerih se med kloroplasti izmenjuje dednina. Stromuli omogočajo tudi avtonomno gibanje kloroplastov in naj bi bili izvorno povezani z bakterijskimi pili..

CELIČNA STENA

Celično steno imajo vse rastlinske celice, z izjemo gibljivih spermijevskih celic, ki jih imajo nižje rastline. Čeprav jo nekateri tradicionalno opisujejo kot enostaven neživ inerten izloček, ki nudi le oporo in zaščito notranjemu protoplastu, pa v njej poteka veliko metaboličnih procesov. Definiranje nove stene je neobhoden korak v rastlinski morfogenezi. Prek struktur v steni rastline komunicirajo s sosednjimi celicami in drugimi organizmi.

Celično steno sestavljajo celuloza, pektini, hemiceluloze in proteini. Polisaharid celulozo sestavlja 100 do 15 000 glukoznih monomerov povezanih z β -1,4 vezmi v linearno molekulo. Sosednje vzporedne molekule kristalizirajo v zelo močno mikrofibrilo, široko 10 do 25 nm. Splet mikrofibril prekriva

celično. Celulozo sintetizira rozetasto oblikovan encimski terminalni kompleks, ki je nameščen v celični membrani. Vsak celulozni polimer raste le na enem koncu, kjer encimski kompleksi dodajajo nove glukozne enote, po eno molekulo naenkrat. Ob dodajanju novih glukoznih molekul na verigo se encimi bočno premikajo po membrani. Premik encimov usmerjajo mikrotubuli, ki tik pod plazmalemo postavijo matrico za nastajajočo steno. Nove glukozne molekule se lahko dodajajo le na notranji strani stene, ob celični membrani. Celulozne mikrofibrile so med seboj povezane s polisaharidi - hemicelulozami (ksiloglukan in glukoronoarabinoksilan) in pektini (ramnogalakturonan, homogalakturonan, arabinan, galaktan), ki nastajajo v Golgijevem aparatu. Do stene jih prinesejo Golgijevi vezikli, ki se zlijejo s celično membrano in svojo vsebino sprostijo v zunanost protoplasta v procesu eksocitoze. Hemiceluloze se nalagajo med celulozne mikrofibrile in se kemijsko vežejo na celulozo. Tako nastaja trdna, močno prepletena struktura, ki spominja na železobeton.

V rastlinskih tkivih je stena ene celice prilepljena na stene sosednjih z osrednjo lamelo. Osrednjo lamelo sestavljajo pektini. V celični steni so različne količine strukturnih glikoproteinov (vezane imajo različne sladkorne ostanke) z veliko vsebnostjo aminokislin serina in hidroksiprolina. Med proteini v steni so tudi encimi.

Vse rastlinske celice imajo tanko in gibko primarno celično steno sestavljeno iz 9-25% celuloze, 10-35% pektinskih polisaharidov, 20-50% hemiceluloz in 10% proteinov. V določenih celicah, ki morajo biti še posebej močne, protoplast naloži sekundarno celično steno med primarno steno in celično membrano. Sekundarna stena je mnogo debelejša od primarne in vsebuje 40-45% celuloze, 30% hemiceluloz in 22-28% lignina. Lignin je sestavljen polimer različnih derivatov fenilpropana, ki so povezani v močno razvejane velike molekule. Lignin naredi steno še močnejšo kot same hemiceluloze. Poleg tega je odporen na kemično, glivno ali bakterijsko razgradnjo. Tako primarna kot sekundarna stena sta stalni. Ko se enkrat naložita, se skoraj nikoli ne razgradita ali depolimerizirata.

Sinteza stene

Ko celica zaključi kariokinezo - delitev jedra in začne citokinezo - delitev citoplazme se med hčerinskimi jedri oblikuje kompleks mikrotubulov in ER- fragmoplast. Mikrotubuli lovijo Golgijeve vezikle, v katerih so sestavine nastajajoče celične stene in jih nameščajo v ekvatorialni ravnini celice, od sredine proti robovom, tako da se oblikuje celična plošča. V vodnem okolju notranjosti vezikla so vodotopni polisaharidi in glikoproteini, v membranah veziklov pa so nameščeni rozetni celulozno-sintazni kompleksi. Z zlivanjem veziklov, sintezo celuloze in vključevanjem hemiceluloz in pektinov med nastajajoče mikrofibrile celuloze, se

oblikujeta novi membrani nastajočih celic, dve novi primarni celični steni in osrednja lamela med njima. Fragmoplast se začne razdruževati, ko se približa robovom celice in se membrana celične plošče zlije z obstoječo membrano materinske celice. Dve primarni steni in nova osrednja lamela se tako srečajo z obstoječo steno. Stena je na tej stopnji zelo tanka.

Plazmodezme

Nastajanje nove stene v fragmoplastu je prekinjeno na določenih mestih, kjer se še pojavlja ER in mikrotubuli delitvenega vretena. Na teh mestih ima celična plošča luknjo. Ko se stena začne debeliti ostajajo te luknje kot povezave enega protoplasta z drugim. Povezane so z novo membrano, ki nastaja iz Golgijevih veziklov. Celotna struktura se imenuje plazmodezma.

PRIMARNA PLAZMODEZMA

Primarno plazmodezmo označuje diskreten intercelularen citoplazemski pas povezan s celično membrano, ki nastane med procesom celične delitve. S tem je omogočena dobro organizirana povezava med citoplazmama na obeh straneh deleče se celične stene, v kateri je plazmodezma nameščena. Iz tega je očitna vloga teh citoplazemskih mostičkov v metabolnih koordinacijah med delečimi se celicami. Osrednji del plazmodezme predstavlja ER, ki je stisnjen v nekak cilinder, tako ER predstavlja povezavo med sosednjima celicama. Prostor med plazmalemo in stisnjenim ER je citoplazemski anulus ali rokav.

Med citokinezo se del ER postavi pravokotno na mesto, kjer bo nastala nova celična plošča. Z nadaljnim razvojem celične plošče se ER med novima celičnima membranama spremeni v stisnjeno cilindrično obliko, kar vodi v nastanek primarne plazmodezme. Na notranjem in zunanem delu membrane ER so vstavljeni globularni proteini (premer 3 nm). Globularni proteini podobne velikosti so vključeni tudi v notranjo fosfolipidno plast celične membrane.

Plazmodezme so neposredno vključene v transport snovi iz ene celice v drugo. Plazmodezme višjih rastlin so supramolekularni kompleksi, ki so vključeni v regulacijo enostavne difuzije kot tudi kompleksnega prometa makromolekul kot so proteini in nukleinske kisline. Premikanje majhnih molekul med celicami poteka preko mikrokanalov, ki nastajajo med globularnimi proteini ER-proteinskega kompleksa in celično membrano. Kanalčki so okrog

2.5 nm široki. Premikanje makromolekul omogočajo posebni proteini, ki kanal plazmodezme lahko tudi do več kot desetkrat povečajo.

SEKUNDARNE PLAZMODEZME

Sekundarne plazmodezme nastajajo za razliko od primarnih preko nedeleče se celične stene. Njihov nastanek je tako popolnoma postcitokinetski dogodek. Sekundarne plazmodezme so multicitoplazemski pasovi povezani v območju osrednje lamele celične stene. Sekundarne plazmodezme nastajajo med normalnim rastlinskim razvojem, kot tudi v specializiranih sistemih (povezavah cepiča z osnovo, zlivanju protoplastov, interakcijah parazitov in gostiteljev).

OSNOVNI CELIČNI TIPI

Če pogledamo rastlinsko tkivo pod mikroskopom, se nam na prvi pogled morda zazdi, da vidimo veliko število različnih tipov celic. V resnici pa obstajajo le trije glavni tipi: parenhim, kolenhim in sklerenhim. Med seboj se razlikujejo na osnovi lastnosti stene: parenhim ima tanke in gibke primarne stene, kolenhim neenakomerno odebeljene primarne stene, sklerenhim pa debele in močne sekundarne stene.

Parenhim

Parenhimske celice so najstarejši tip evkariontske celice. Še danes alge sestavljajo le parenhimske celice. S prehodom na kopno so postale rastline bolj pokončne, za kar so potrebovale posebno oporo. V tistem času sta se razvila kolenhim in sklerenhim kot modifikacije parenhima. Parenhim prvih kopenskih rastlin je bil verjetno zelo preprost, podoben parenhimu današnjih mahov, jetrenjakov in nižjih današnjih vaskularnim rastlinam. Pri teh skupinah je skoraj ves parenhim vključen v fotosintezo. Z nadaljnjim razvojem rastlin, je prišlo do delitve dela, tako, da so določena območja rastline postala bolj specializirana. Nekatere od izvornih celic so se spremenile iz splošnih v posebne, pri čemer so morale razviti tudi poseben metabolizem.

Parenhimske celice navadno oblikujejo matriks v katerega so vključene bolj specializirane celice. Seveda pa parenhimske celice niso le polnilo, kar je jasno, glede na številne naloge, ki jih opravljajo. Za parenhimske celice je zelo pomembno, da se lahko **dediferencirajo** in ponovno **rediferencirajo**. To pomeni, da se lahko spremenijo iz specializiranih celic v splošne in obratno. Na tak način so parenhimske celice pripravljene zaloge iz katerih rastlina izdelava specializirane celice, kadar se za to pokaže potreba. S tehnikami tkivnih kultur lahko povzročimo, da se parenhimske celice pretvorijo v **kalus** - maso nedefiniranih celic, iz katerega se lahko razvije celotna rastlina.

Parenhimske celice imajo le **primarno steno**, ki ostane **tanka**. Parenhimske celice sestavljajo parenhimsko tkivo. Ta celični in tkivni tip je najpogostejši in sestavlja vse primarne dele rastline. Parenhimske celice so tudi metabolno aktivne in ob zrelosti ostanejo žive. Posamezni

podtipi parenhimskih celic se **specializirajo** za opravljanje različnih nalog. V parenhimskih celicah potekajo vse delitve celic, absorpcija, izločanje in skoraj vsa fotosinteza ter shranjevanje. Parenhimske celice lahko razdelimo po funkciji v vsaj pet razredov: **sintetski parenhim** (npr. fotosintetski klorenhim, meristemski parenhim, izločalni parenhim), **strukturni parenhim** (npr. zračni parenhim ali aerenhim), **mejni parenhim** (npr. povrhnjica, endoderm), **transportni parenhim** (npr. prenosne celice, sitasti elementi) in **založni parenhim**.

KLORENHIMSKE CELICE

Glavna naloga klorenhimskih celic je **intenzivna fotosinteza**, zato vsebujejo **veliko kloroplastov**. Običajno so klorenhimske celice med seboj le rahlo povezane - sosednje celice so ločene vsaj s špranjastim medceličnim prostorom, ki omogoča hitrejšo difuzijo plinov. Zaradi tanke stene lahko svetloba in CO₂ prehajata do kloroplastov. Tkivo, zgrajeno iz klorenhimskih celic, imenujemo **klorenhim**. Največ klorenhimskih celic najdemo v listih ali v drugih organih, specializiranih za fotosintezo.

PRENOSNE CELICE

Prenosne celice **prenašajo snovi na kratke razdalje** prek velike, zelo razširjene plazmaleme, ki vsebuje mnogo transportnih proteinov. Rastlinske celice ne morejo povečati membrane z gubami ali izrastki, tako kot živalske celice. Namesto tega razvijejo membransko-stenski kompleks ali **prenosne (labirintske) stene**. V njih je površina stene, ki je obrnjena proti notranjosti celice, močno povečana s sistemom vozlov, robov in izrastlin stene. Ker celična membrana sledi obliki stene, se poveča tudi sama, s tem pa tudi število transportnih proteinov.

AERENHIM

V rastlinskem telesu so včasih potrebni večji medcelični prostori. Nekateri nastanejo tako, da se razgradi osrednja lamela med celicami. Prostori lahko nastanejo z degeneracijo parenhimskih celic. Pri nekaterih vrstah se ob odmrtnju parenhimskih celic citoplazma zaradi metabolizma pretvori v sluz ali mlečni lateks. Parenhimsko tkivo z **veliko medceličnih prostorov** imenujemo **aerenhim**. Prostor omogoča **izmenjavo plinov** (npr. gobasti mezofil v listih). Pri močvirskih rastlinah, ki imajo korenine stalno zalite z vodo, aerenhim v steblih omogoča prezračevanje korenin (dotok kisika). Medcelični prostori v aerenhimu sestavljajo zračne kanalčke, ki vodijo iz stebela do korenin. Hkrati pa je aerenhim zgrajen tako, da zagotavlja največjo oporo z najmanjšim energetskim vložkom rastline, torej z najmanjšo porabo materiala.

ZALOŽNI PARENHIM

V parenhimskih celicah se **shranjujejo** tudi **hranila**. Parenhimske celice z nakopičenimi založnimi snovmi sestavljajo **založni parenhim**.

Ker se različne založne snovi po kemijski naravi precej razlikujejo in se lahko kopičijo v različnih organelih, je načinu shranjevanja prilagojena tudi zgradba celic v različnih tipih založnega parenhima. Večina koruznega in krompirjevega škroba je nakopičenega v **amiloplastih**. Založne snovi se lahko kopičijo tudi v **vakuoli**. **Odebeljena primarna stena** založnega parenhima v plodovih kakija (*Diospyros kaki*), datljeve palme (*Phoenix dactylifera*) in kavovca (*Coffea arabica*) vsebuje hemiceluloze kot energetska rezervo kalečega embrija.

Kolenhim

Kolenhimske celice imajo **primarno steno**, ki ostane **tanka** v nekaterih delih, v drugih, posebno v kotih in na robovih, pa se **odebeli**. Kolenhimske stene so **plastične** - pritisk ali napetost jih lahko deformira, novo obliko pa zadržijo tudi po tem, ko sila nanje popusti. **Kolenhim** je običajno nameščen na vršičkih zelnatih stebel (npr. ovijalk) in v mladih pecljih, kjer so potrebna dodatno okrepljena mlada tkiva. V podzemnih steblih in koreninah navadno ni kolenhima, najdemo pa ga v zračnih koreninah epifitov (npr. orhidej ali filodendrona).

Glede na mesto odebelitve primarne stene ločimo več tipov kolenhima. V **vogalnem kolenhimu** so celične stene odebeljene predvsem na robovih celic ("vogalih"). V **ploskovnem kolenhimu** imajo celice običajno odebeljene le tangencialne stene, radialnih pa ne. Odebeljene stene sosednjih celic se tako zlijejo v nekakšne "plošče". V **luknjičastem kolenhimu** so med celicami številni intercelularji, celične stene pa so najbolj odebeljene v bližini intercelularjev.

Sklerenhim

Sklerenhimske celice imajo **tanko primarno steno** in **debelo sekundarno steno**. Sekundarna stena je pogosto lignificirana. Sklerenhimske stene so **elastične** - lahko se deformirajo, a se vrnejo v prvotni položaj, ko sila nanje popusti. Sklerenhimske celice se razvijejo predvsem v zrelih organih, ki so nehali rasti in že imajo dokončno velikost in obliko.

Parenhimske in kolenhimske celice lahko tako močno absorbirajo vodo, da nabreknejo in raztegujejo steno - na ta način rastejo. Sklerenhimske stene pa so dovolj močne, da onemogočajo širitev protoplasta in so kot take neprimerne za rastoče dele rastlin.

Sklerenhimske celice nastanejo tako kot ostale celice s celičnimi delitvami. V začetku so majhne in imajo le primarno steno - so prave parenhimske celice. Ko encimski kompleksi v plazmalemi naložijo sekundarno steno, postane ta debela in impregnirana z **ligninom**. Tudi na nekatera druga majhna območja stene se sekundarna stena sploh ne naloži. Ta območja se imenujejo **piknje**. Piknje sosednjih sklerenhimskih celic se morajo stikati (pikenjski par), da je zagotovljen nemoten pretok vode.

Sklerenhimske celice tvorijo tkivo dveh vrst: **mehanski** in **prevodni sklerenhim**.

MEHANSKI SKLERENHIM

Mehanski sklerenhim daje oporo telesu rastline. Mehanski sklerenhim delimo v dolga vlakna in kratke sklereide.

Vlakna so dolga in gibka. So v območjih, kjer je potrebno okrepljeno in elastično tkivo (les, lubje).

Sklereide so kratke in bolj ali manj izodiametrične. Pri sklereidah so močne stene orientirane v treh dimenzijah, zato je sklereidno tkivo krhko in nefleksibilno. Množica sklereid sestavlja npr. trdo površino lupine orehov in kokosovih orehov. Skupine sklereid najdemo tudi v plodu hruške.

Kadar sta okrepitev in odpornost edini prednosti sklerenhima, protoplasti teh celic **odmrejo**, ko se naloži sekundarna stena. Pri nekaterih vrstah pa določene sklerenhimske celice, posebej **vlakna**, ostanejo tudi ob zrelosti žive in opravljajo določene metabolične procese. Take celice največkrat skladiščijo kristale kalcijevega oksalata.

PREVODNI SKLERENHIM

Prevodni sklerenhim prevaja vodo po ksilemu. Prevodne sklerenhimske celice so traheide in elementi trahej. V njih se sekundarna stena pogosto ne naloži po vsej površini celice, ampak v obliki spiralnih, lestvičastih in mrežastih odebelitev. Ob zrelosti protoplasti traheid in elementov trahej odmrejo, voda pa se pretaka med celicami skozi **piknje** ali posebne luknje v celični steni - **perforacije**.

MERISTEMI

Večcelične rastline rastejo drugače kot živali. Večina živali je v fazi zarodka le kratek čas, v katerem se izoblikujejo vsi deli telesa, ki kasneje samo rastejo - povečujejo svojo velikost. Rezultat take zaprte ali determinirane rasti je odrasel osebek, katerega oblika se med življenjem le malo spremeni. Večina rastlin pa skoraj nikoli ne doseže svoje stalne velikosti ali končne oblike, saj raste nedokončno. **Odprta ali nedeterminirana rast** je posebnost rastlin.

Na oblikovanje rastlinskega telesa močno vpliva **okolje**. Nadzemni deli rastline pogosto rastejo tako, da listi prestrežejo čim več svetlobe. Koreninski sistem raste hitreje v tista območja prsti, kjer je na razpolago več vode. Tudi življenjska doba rastlin je bolj kot od genetskih omejitev odvisna od dejavnikov okolja, npr. od suše, bolezni, zmrzali. V resnici le redke rastline odmrejo zaradi starosti.

V rastlini vsi deli ne rastejo istočasno. Rast je omejena na stalne zarodne dele, ki jih imenujemo **meristemi**. Rastlina raste celo življenje z dodajanjem osnovnih gradbenih enot na svoje telo. Osnovne gradbene enote pa nastajo v meristemih. Na stebelu je osnovna gradbena enota nodij z zalistnim brstom in internodijem nad njim - to enoto imenujemo **fitomera**.

Meristemi so sestavljeni iz **temeljnih celic**, **začetnih celic ali inicialk** in **celic potomk inicialk**. **Temeljne celice** se večino časa ne delijo - ustavljene so v fazi G1 celičnega cikla. Za tako ustavljene celice rečemo tudi, da so ustavljene v fazi G0. Za temeljne celice je značilno, da lahko vstopijo nazaj v celični cikel - po delitvi je ena celica nova temeljna celica, druga pa postane začetna celica. **Začetne celice** so tako neposredne potomke temeljnih celic. Začetne celice se neprestano delijo. Po delitvi začetne celice ena hčerinska celica še naprej opravlja nalogo začetne celice, druga hčerinska celica pa je **celica potomka inicialke**. Celica potomka inicialke zaključi še omejeno število celičnih delitev, potomke teh delitev pa vstopijo v proces diferenciacije. Telo odrasle rastline pogosto sestavljajo milijoni celic, ki vse nastanejo iz ene same oplojene jajčne celice. Čeprav je mitoz dokaj natančen mehanizem, pa vendarle ni popoln. Z naraščanjem števila mitoz, ki jih opravi ena celica, se povečuje tudi verjetnost genetskih nepravilnosti v potomkah celične delitve. S funkcionalno delitvijo meristema na temeljne celice, začetne celice in celice potomke meristema je verjetnost genetskih okvar zaradi velikega števila zaporednih mitoz precej zmanjšana - število delitev, ki jih opravi ena

celica pred diferenciacijo, je omejeno. Temeljne celice se zelo redko delijo in so zato **zaloga genetsko nepoškodovanih celic**. Začetne celice se sicer neprestano delijo, vendar začetno celico po določenem času nadomesti nova celica, ki je potomka temeljne celice. Tudi če se začetna celica poškoduje, jo lahko nadomesti potomka temeljne celice. Celica potomka meristema pa tudi opravi le omejeno število celičnih delitev. Zaradi funkcionalne delitve celic temeljne celice, začetne celice in celice potomke inicialk je apikalni meristem **večstopenjski meristem**, ki oddeljuje pravilno urejene, nove, genetsko zdrave celice. Večina delitev poteka v celicah potomkah inicialk, ki so nameščene v **prehodnih meristemih**. Protoderm, prokambij in osnovni meristem so prehodni meristemi, iz katerih se razvijejo povrhnjica, prevodna tkiva in osnovno tkivo (skorja in stržen). Meristemi postavijo vzorec rasti določenega organa (npr. določa, kako so urejeni listi na stebelu)

CELIČNI CIKEL

Leta 1858, 200 let po tem, ko so celice prvič opazovali pod mikroskopom, je nemški fiziolog Rudolf Virchow izrazil svoj pogled na razvoj z mislijo, da morajo celice izhajati iz predobstoječih celic. Po tem so odkrili, da nastanek nove celice vključuje tako jedrne kot citoplazemske procese. Kljub temu so se veliko bolj posvečali raziskavam dogodkov v jedru. Jedru so namenili več priložnosti zato, ker so kromosome zlahka opazovali že s svetlobnim mikroskopom. Še danes so procesi v jedru med najbolj raziskanimi v celičnem ciklu.

Celični cikel sestavljata dva dela: celična rast in celična delitev. Faze celične rasti skupaj označujemo kot interfazo, faze celične delitve pa mitozo in citokinezo. Mitoza je delitev jedra, citokineza pa delitev citoplazme.

V vsaki fazi lahko razločimo več krajših faz.

Interfaza obsega tri faze.

Prva je G1 faza (ali prvi gap) in poteka med koncem mitoze in procesom DNA sinteze.

Sledi S faza, v kateri se sintetizira DNA. tretji del interfaze je G2 faza (drugi gap), ki se začne na koncu S faze (po zaključeni DNA sintezi) in traja do začetka mitoze.

Mitoza je kontinuiran proces razdeljen v 4 faze: profaza, metafaza, anafaza in telofaza. Telofazi navadno sledi citokineza; citokineza pa se lahko začne še preden je telofaza zaključena.

Interfaza

V prvi polovici 20. stoletja so le malo vedeli o interfazi, saj pod svetlobnim mikroskopom vidimo le difuzen kromatin. Napačno so bili prepričani, da se vse pomembno v celičnem ciklu dogodi tik pred ali med mitozo.

Z novimi tehnikami v mikroskopiji, celičnim preparacijami in izboljšanimi načini barvanja, so bile prvotne domneve o interfazi ovržene. Eno od odkritij je povezano z danes slavnim barvilo Feulgen, kemično mešanico, ki tvori vijolične komplekse z DNA. Intenziteta absorpcije tega

kompleksa je proporcionalna količini DNA. V petdesetih letih so s takim barvanjem opazili, da količina DNA med interfazo narašča, še predno se mitoza začne. To je bil tudi prvi indic, da je interfazno jedro aktivno in da igra ključno vlogo v pripravi jedra na delitev. interfaza je tudi najdaljša faza v celičnem ciklu.

G1 FAZA

Celične dejavnosti, ki so se upočasnile ali ustavile med mitozo se ponovno aktivirajo v G1 fazi. Npr. citoskeletni mikrotubuli se ponovno združijo, da podpirajo rastočo celico. Prav tako celica raste, organeli se pomnožujejo, mitohondrijska in plastidna DNA večkrat naraste. Med G1 fazo se sintetizira tudi mnogo encimov in strukturnih proteinov.

G1 je najbolj spremenljiva faza celičnega cikla. V zelo hitro delečih celicah je praktično ni, lahko pa traja več ur ali celo dni v počasi se delečih celicah.

G2 FAZA

G2 faza se začne, ko je zaključena sinteza kromatina in se na novo replicirani kromatin postopno začne zvijati in kondenzirati v kompaktno obliko. Med G2 celica zaključi priprave na mitozo. Te priprave vključujejo nastajanje tubulina za mitotske mikrotubule, nastanek proteinov za procesiranje kromosomov in razkroj jedrne ovojnice.

Povprečno trajanje G2 faze je 3-5 ur in traja do začetka mitoze. Konec G2 faze je tudi konec interfaze.

MITOZA

V enih prvih opisov delitve jedra je nemški citolog Walther Flemming opisal različne oblike kromatina kot "mitsen" (kar pomeni nitke), od koder izhaja ime mitoza za proces celične delitve.

Mitoza se nanaša na ločitev kromosomov in nastanek dveh genetsko identičnih hčerinskih jeder. Običajno ji sledi citokineza, a tu je veliko izjem.

KONDENZIRANJE KROMATINA: PROFAZA

Kromatin interfaznega jedra se zelo hitro kondenzira v zgodnji profazi. S kondenzacijo postane kromatin viden kot masa podaljšanih nitk. V pozni profazi so posamezni kromosomi vidni kot dve nitki povezani na zožitveni točki centromeru. Centromera je sestavljena iz določenega zaporedja DNA, ki je nujen za ločitev kromosomov kasneje v mitozni. V tej dvojninitasti obliki kromosoma, posamezni nitki rečemo kromatida. Dvojna kromatida je še vedno en kromosom, ker ima le en centromer.

Konec profaze označuje izginotje nukleolov in jedrne ovojnice. Brez jedrne meje, kromosom sega v citoplazmo in njegovo obnašanje izgleda kaotično in nenadzorovano. Seveda, pa je to daleč od resnice.

Kromosomi so najkrajši ob koncu profaze in na začetku metafaze. Za ilustracijo: sedem parov kromosomov graha ima v najkrajši stopnji skupno dolžino 335 μ m. To je skrajšanje od totalne dolžine DNA okrog 7m v diploidnem jedru po S fazi. To je več kot 20 000-kratno skrajšanje dvojno vijačne DNA do najbolj zvite oblike kromatina. Tako skrčenje je ekvivalentno zmanjšanju dolžine nogometnega igrišča na velikost črke v knjigi.

PORAVNAVANJE KROMOSOMOV: METAFAZA

Po izginotju jedrne ovojnice v pozni profazi in zgodnji metafazi postane vidno delitveno vreteno. Iz dela, ki je v živalski celici v obliki dveh cilindričnih telesc –centriolov in difuzno razpršen v rastlinski celici, začno v vseh smereh širiti astralni mikrotubuli. nekateri od astralnih mikrotubulov se pritrdijo na proteinsko ploščo – kinetohor, ki se oblikuje na centromeru vsake kromatide. Kinetohorni mikrotubuli tako povezujejo centromere s poli. Večina mikrotubulov ni pritrjena na kinetohore, ker jih je navadno veliko več kot kromosomov. Nepritrjeni mikrotubuli so polarni mikrotubuli, ki skupaj z astralnimi oblikujejo nekašno košarasto vreteno.

Metafazni kromosomi se neodvisnoporavnajo v obroču po obodu delitvenega vretena. Ravnina kroga – metafazna plošča, je pravokotna na os vretena. Položaj kromosomov vzdolž metafazne plošče vzdrjuje ravnotežje sil med kinetohornimi, astralnimi in polarnimi mikrotubuli.

Ob koncu metafaze so vsi kromosomi poravnani v ravnini na specifičnih mestih- nered je postal red. Kromosomi so tako pripravljene za razklenitev v centromerah in za ločitev kromatid.

LOČITEV KROMOSOMOV: ANAFAZA

Anafaza je najkrajša faza mitoze. Med njo se sestrsk kromatide, pritrjene na isti centromer, ločijo in potujejo na nasprotna pola vretena. Centromeri se ločijo pred ločitvijo kromatid in jih vleče vzdolž osi vretena. Kadar je centromer blizu sredine kromosoma, sta kromosomski ročici med potovanjem po citoplazmi v obliki črke V. Po ločitvi se izraz kromatida ne uporablja več, vsaka struktura je zdaj ločeni hčerinski kromosom, s svojim centromerom.

Pri večini celic se vreteno med anafazo podaljšuje. V tem gibanju nadalje ločuje garniture kromosomov, ob njihovem gibanju vzdolž vretena. Ob koncu anafaze, so kromosomi ločeni v dve genetsko identični jedri.

NASTANEK HČERINSKEGA JEDRA: TELOFAZA

Med telofazo izgleda, kot bi hčerinska jedra posnemala profazo v obratnem vrstnem redu. Delitveno vreteno izgine, okrog vsake garniture kromosomov se oblikuje jedrna ovojnica, v jedrih se pojavijo nukleoli. Kromosomi se počasi podaljšujejo, ponovno dekondenzirajo v ponovno difuzen kromatin.

PREMIKANJE KROMOSOMOV

Mitoza je označena z delitvenim vretenom. Mehanizme vretena so veliko proučevali, a dejanskih sil, ki so vključene v delovanje še vedno ne razumemo prav dobro.

K gibanju kromosomov med anafazo prispevata dve sili. Ena je vlek mikrotubulov vezanih na kinetohora na vsaki strani centromera, ki vleče sestrsk kromatide v nasprotni smeri. Druga sila je v resnici potiskanje z mikrotubuli, ki se stekajo na polih vretena, a niso pritrjeni na kinetohor. Ta potiskajoča sila premika pole delitvenega vretena stran enega od drugega.

Potiskanje mikrotubulov

Polarni mikrotubuli iz enega pola se prekrivajo z drugimi z drugega pola blizu sredine delitvenega vretena. Na ta način mikrotubuli nekako drsijo en mimo drugega in tako potiskajo pole v nasprotno smer. Mehanizem še ni popolnoma jasen, a nekako podoben gibanju flagele. Za gibanje je potrebna energija iz ATP, v njega pa je vključeno več različnih motornih proteinov. Mikrotubuli vretena z ene in druge strani so orientirani antiparalelno (mikrotubuli so polarne strukture).

Vlek kinetohornih mikrotubulov

Vlečna sila mikrotubulov, ki so pritrjeni na kromosom izhaja iz njihovega razdruževanja, skupaj z delovanjem motornih proteinov. Sam mehanizem pa je še precej nejasen.

CITOKINEZA

Delitev citoplazme je običajno povezana z delitvijo jedra. Navadno se začne v pozni anafazi in konča v telofazi. Ni pa to vedno tako. Velikokrat dobimo koenocitno stopnjo – telo ali posamezno celico z mnogimi jedri, ki nimajo nič ali le malo celičnih razdelitev. Mitoza brez citokineze je pogosta pri nekaterih algah in glivah. Redno se pojavlja v določenih fazah razvoja pri razmnoževanju semenk in drugih rastlin s prevodnimi tkivi. Pogosta je tudi pri redkih nižjih nevretenčarskih živalih s koenociotnim telesom.

Vsekakor pa je citokineza različna pri živalih in rastlinah.

Pri živalih se delitev normalne živalske celice se začne z nastankom cepitvene brazde, ki teče okrog celice. Mesto brazde je določeno z orientacijo vretena. Oblikuje se v ekvatorialni ravnini. Brazda se progresivno pogloblja, dokler vretena in celice popolnoma ne predeli. Tako nastaneta dve novi celici. Na notranji strani plazmaleme se že v anafazi pojavi kontraktilni obroč iz aktinskih in miozinskih filamentov, ki potegne oba dela membrane navznoter in tako celico predeli.

Pri rastlinah, ko celica zaključi kariokinezo in začne citokinezo se med hčerinskimi jedri oblikuje kompleks mikrotubulov in ER, imenovan fragmoplast. Mikrotubuli lovijo Golgijeve vezikle, ki vsebujejo sestavine za novo celično steno in novo celično membrano (Glej: sinteza

stene). Nastaja celična plošča, ki raste iz sredine proti obstoječi celični membrani in steni; z obema strukturama se v končni stopnji tudi poveže.

GLAVNI NADZORNI SISTEM CELIČNEGA CIKLA ZADEVA VSE PROCESSE V CIKLU

Nadzorni sistem celičnega cikla deluje v seriji posameznih faz: replikaciji DNA, mitozii itd. Osrednje nadzorno stikalo sproži posamezen proces v določenem sosledju. Samo stikalo prav tako povratno regulirajo na določenih kritičnih točkah cikla kar sami procesi, ki jih stikalo sproži. Brez take povratne informacije, bi bila vsak prekinitev ali zamuda v procesih lahko katastrofalna.

Dogodki v celičnem ciklu morajo potekati v določenem vrstnem redu. To sosledje se mora ohraniti tudi takrat, ko določene stopnja traja dlje kot običajno. Celotna jedrna DNA se mora replicirati preden se jedro začne deliti, kar pomeni, da mora biti S faza zaključena pred začetkom mitoze. Če je DNA sinteza upočasnjena ali ustavljena (npr. zaradi poškodb DNA), morata počakati tudi mitozii in delitev. Podobno je za večino celic ključno, da se podvoji njihova velikost, preden se razdelijo na pol. V nasprotnem primeru bi ob vsaki delitvi dobili manjše celice. Mehanizem za nadzor celičnega cikla vključuje tako posebne molekularne zavore, ki lahko cikel ustavijo na različnih nadzornih točkah. Na ta način kontrolni sistem ne sproži naslednje stopnje preden je predhodna zaključena.

Nadzorni sistem ima pri večini celic nadzorne točke za celično velikost, kjer se cikel zaustavi, dokler celica ne zraste v primerno velikost. V G1 fazi nadzorna točka omogoči sistemu zaustavitev, da celica nadalje raste, če je to potrebno, dokler se ne sproži nov krog DNA replikacije. Celična rast je odvisna od ustrezne količine hranil in drugih zunanjih dejavnikov, tako da G1 nadzorna točka omogoča tudi ugotavljanje ugodnih razmer za delitev pred začetkom S faze. Druga nadzorna točka rasti je v G2, ki omogoči zaustavitev cikla pred začetkom mitoze. Ta točka tudi nadzoruje zaključeno DNA replikacijo pred mitozo.

Nadzorne točke so pomembne še z enega vidika. To so točke v celičnem ciklu, kjer nadzorni sistem lahko nadzoruje tudi izvencelične signalne molekule, ki pospešijo ali zavrejo celično delitev.

Nadzorni sistem celičnega cikla vodi celični cikel prek fosforilacije ključnih proteinov, ki začno ali regulirajo DNA replikacijo, mitozo in citokinezo. Fosforilacija in defosforilacija sta najsplošnejša načina, ki jih celice uporabljajo za aktivacijo proteinov. Fosforilacijske reakcije, ki nadzorujejo celični cikel opravljajo specifične garniture proteinskih kinaz – encimov, ki katalizirajo prenos fosfatne skupine iz ATP do specifične amino-kislinske verige na tarčnem proteinu. Učinek fosforilacije se lahko hitro obrne z odstarnitvijo fosfatne skupine. To reakcijo (defosforilacijo) vodi druga garnitura proteinov – proteinske fosfataze.

Proteinske kinaze nadzornega sistema so v deleči celici prisotne skozi ves cikel. Aktivirajo pa se, le v ustreznih časih cikla in se nato spet hitro deaktivirajo. Tako aktivnost teh kinaz narašča in pada v cikličnem vzorcu. Nekatere kinaze se npr. aktivirajo proti koncu G1 faze in so odgovorne, da porinejo celico v S fazo. Nekatere se aktivirajo tik pred mitozo in porinejo celico v mitozo.

Glede na to, da so kinaze nadzornega sistema prisotne ves čas cikla, kako je mogoče, da se njihova aktivnost prižiga in ugaša. To je delno odgovornost naslednje garniture proteinskih komponent nadzornega sistema – ciklinov. Ciklini sami po sebi nimajo encimske aktivnosti, a se morajo vezati na kinaze celičnega cikla preden te postanejo encimsko aktivne. Kinaze nadzornega sistema so torej od ciklinov odvisne proteinske kinaze ali CDKS (cyclin-dependent protein kinases). Ciklini se imenujejo zato, ker se za razliko od CDKS njihova koncentracija tekom cikla spreminja na ciklični način.

POLIPLOIDNOST

Mejoza je navadno urejen proces, v katerem nastanejo iz enega diploidnega štiri haploidna jedra. V razvoju rastlin pa je med mejozo večkrat prišlo do nepopolne ločitve kromosomov. Posledica teh napak je **poliploidnost**, ki pomeni, da ima rastlina v jedru več kot dve garnituri kromosomov. Poliploidnost je redka pri živalih, pri kritosemenkah pa je ocenjeno, da je prisotna pri 30% do 80% rastlin. Najpogostejši poliploidi so **tetraploidi**, s štirimi garniturami kromosomov. V istem rodu imajo različne vrste lahko različno število kromosomskih garnitur. Poliploidne rastline, ki se spolno

razmnožujejo, imajo navadno sodo število kromosomskih garnitur. To jim omogoča uspešno ločevanje kromosomov med mejozo. Hčerinska generacija ostane plodna in vzdržuje stalno število kromosomov. Triploidi in pentaploidi so zaradi neuspešne mejoze navadno neplodni.

Poliploidi z več kopijami iste kromosomske garniture so **avtopoliploidi**. Poliploidi, ki imajo dve ali več različnih kromosomskih garnitur, so **alopoliploidi**. Aloploidnost navadno nastane s podvojitvijo in neločitvijo ene ali več kromosomskih garnitur pri križancih, s čimer se lahko ponovno vzpostavi plodnost drugače neplodnega križanca.

IZMENJAVA GENERACIJ PRI RASTLINAH

Vse semenke imajo življenjski cikel, v katerem se **izmenjujeta heteromorfni generaciji**. To pomeni, da morfološko zlahka ločimo **gametofit** (rastlino, ki tvori gamete) od **sporofita** (rastline, ki tvori spore). Mikro- in megagamete tvorita mikro- in megagametofit, ki zrasteta iz mikro- in megaspor. Spore in gametofit so haploidni, gamete in sporofit pa diploidni.

Med izmenjavo generacije pride do genetske rekombinacije v dveh ločenih korakih - pri nastanku genetsko različnih spor z mejozo in pri oploditvi jajčne celice s spermalno celico.

Večina vrst ima le en tip sporofita, ki lahko tvori obe vrsti spor. Dvodomne rastline imajo dva različna sporofita, eden tvori mikrospore, drugi pa megaspore.

Pri semenkah zelena rastlina predstavlja diploidno sporofitno generacijo. Haploidna gametofitna generacija je zelo reducirana in v veliki meri odvisna od sporofita.

ZGRADBA CVETA

Za spolno razmnoževanje so rastline razvile celo vrsto razmnoževalnih organov. Razmnoževalni organ kritosemenk je cvet, ki se razvije v plod. **Cvet** je kratko steblo z nodiji, med katerimi so kratki internodiji. Cvetni listi imajo vlogo v razmnoževanju. Za cvet velja skoraj vse, kar velja za vegetativno steblo. Cvet nima sekundarne rasti.

Na koncu cvetne osi - na **cvetišču** - so pritrjeni ostali cvetni deli - **cvetno odevalo ali periant** (čашni listi, venčni listi), **prašniki** in **plodni listi**. Cvetovi z vsemi štirimi tipi cvetnih listov so **popolni cvetovi**, če kateri manjka, so cvetovi **nepopolni**.

Čašni listi

Čašni listi sestavljajo **časo ali kaliks**. So najnižje ležeči deli cvetnega odevala. So preoblikovani listi, ki ob zrelosti obdajajo ostale cvetne dele. Navadno so debelejši in bolj voskasti kot ostali deli cveta. Ščitijo razvijajoči se cvetni popek, vzdržujejo vlažnost popka, odganjajo žuželke in preprečujejo bakterijske in glivne okužbe. Čašni listi so reducirani ali jih ni, kadar se cvet razvija v bolj zaščitenem okolju listov in vej. Lahko so obarvani in pomagajo privabljati opraševalce.

Venčni listi

Venčni listi so nad čašo in skupaj sestavljajo **venec ali korolo**. So široki, ploščati, navadno vsebujejo pigmente, ki niso klorofili, imajo malo ali nič vlaken. Njihova naloga je privabljanje pravih oprasovalcev z ustvarjanjem posebnih vzorcev. Pri vetrocvetkah se venčni listi ne razvijejo.

Prašniki

Nad venčnimi listi so prašniki, ki skupaj sestavljajo **andrecej**. Prašnik je sestavljen iz **prašnične niti - filamenta** in **prašnice - antere**, v kateri se razvije **pelod**. Kot del sporofita so antere sestavljene iz diploidnih celic.

Plodni listi

Cvet ima enega ali več plodnih listov - **karpelov**, ki skupaj predstavljajo **ginecej**. Plodni listi imajo tri glavne dele: **brazdo**, ki ujame pelod, **vrat**, ki dviguje brazdo na ustrezno mesto, in **plodnico**, kjer se razvijejo **megaspore**. Plodni listi so pogosto zlit skupaj v **pestič**. Tudi plodni listi do del sporofita in so diploidni.

MEJOZA

Namen mitoze je vzdrževanje konstantnega števila kromosomov v somatskih celicah. Kakšen pa bi bil njen učinek na reproduktivne celice? Pri spolnem razmnoževanju se dve gameti združita v prvo celico – zigoto – novega posameznika. Če bi gameti nastali v normalni mitoz, bi ob njuni združitvi imela zigota dvojno število kromosomov. V vsaki sledeči generaciji bi se število ponovno podvojilo, dokler se število kromosomov na celico ne bi začelo približevati neskončnosti. To pa se seveda ne zgodi – število kromosomov ostaja konstantno znotraj vrste.

V neki točki razvoja torej pride do drugačne celične delitve. Pri tej delitvi se število kromosomov zmanjša na polovico, tako da se ob združitvi jajčeca in spermijske celice ob oploditvi ponovno vzpostavi normalno diploidno število. Ta poseben proces redukcijske delitve je mejoza, iz grške besede za zmanjševanje. Pri vseh večceličnih živalih do mejoze pride v času nastajanja gamet. Posledično ima vsaka gameta le polovico števila kromosomov tipičnega za vrsto. Redukcijska delitev kromosomov ni le preprosto razdelitev na dve naključni polovici. Diploidno jedro vsebuje dva od vsakega tipa kromosomov, med mejoza se

ti kromosomski pari porazdelijo, tako da gameta vsebuje enega od homolognih kromosomov. Taka celica, le z enim tipom kromosomov je torej haploidna. Ko se dve haploidni gameti združita pri oploditvi je nastala zigota diploidna in ima po enega od vsakega kromosomskega tipa iz sperme moškega starša in po enega iz jajčeca ženskega starša.

Dve haploidni gameti iz diploidne celice bi lahko nastali z eno delitvijo. Namesto tega kompletna mejozavključuje dve zaporedni delitvi, v katerih nastanejo štiri haploidne celice. Tako kot pri mitozii, tudi pred mejozo pride do replikacije, v kateri nastanejo kroamtidni pari. Ta stopnja se morda zdi nepotrebna in verjetno obstoji le zaradi procesa, ki mu rečemo crossing over - prekrížanje. Kakorkoli, rezultat delitev je, da ima celica iz katere se bodo razvile gamete štirikrat več DNA, kot bi bilo nujno za gameto. V mejozi se ta višek DNA popravi. V prvi delitvi pride do zmanjšanja števila kromosomov in v drugi do ločitve kromatid. Mejoza ima enake faze kot mitoza – profazo, metafazo, anafazo in telofazo.

V profazi I vidimo več razlik z mitozo. Glavna je, da se v mejozi oblikujejo pari homolognih kromosomov. Kromosomi so homologni, kadar imajo iste gene, a ne nujno tudi iste alele.

PROFAZA I

Profaza I je najdaljša in najbolj zapletena stopnja mejoze. Navadno traja 90% ali več skupnega časa mejoze. Vključuje številne stopnje od kondenzacije kromosomov, parjenja (sinapse) in razdruževanja (desinapsa).

Parjenje med homolognimi kromosomi omogoča serija proteinov – sinaptonemični kompleks. Sinaptonemični kompleks, ki se oblikuje med sinapso se začne kot proteinska os vzdolž vsakega kromosoma. Sinaptonemični kompleks povezuje homologne dele kromosomov, alel za alel (različna oblika istega gena). Za razliko od dobrega ujemanja alelov, natančno parjenje baz ni nujno vzdolž celotne dolžine posameznega para kromosomov. Pasovi homolognega kromatina, ki so vsaj 100 nm narazen, so preveč na široko ločeni s sinaptonemični proteini, da bi sploh prišlo do prepoznavanja med baznimi pari. Sinaptonemični kompleks pa lahko tudi povezuje različna območja kromosomov. Na ta način se neenaki aleli na istem lokusu – mestu, kjer je nek gen na kromosomu, lahko zlijejo in izmenjajo različni genski material.

Ob začetku profaze I se kromosomi kondenzirajo v dolge niti. Za razliko od mitotske profaze, so kromosomi v profazi I v obliki posameznih kromatid s podvojeno količino DNA. to pomeni, da je vsak kromosom dejansko par sestrskih kromatid, čeprav izgledajo kot ena kromatida. Sparjeni kromosomi profaze I so bivalenti. Ker se je vsak član bivalenta med interfazo podvojil, bivalent sestavljajo štiri kromatide in dva centromera.

Kmalu po paritvi kromosomov, se nesestrške kromatide ovijejo ena okrog druge in izmenjajo genetski material s crossing overjem. Veliki proteinski kompleksi – rekombinacijski noduli, se pojavijo vzdolž lestvičastih mostičkov sinaptonemičnega kompleksa. Ti noduli verjetno določajo mesto, kjer bo prišlo do izmenjave genetskega materiala med homolognimi kromosomi. Število nodulov je odvisno od vrste organizma in dolžine kromosoma. V naslednji stopnji vsak nodul začne proces v katerem se dve kromatidi, vsaka iz enega homolognega kromosoma odpreta na istem mestu in nastali fragmenti se povežejo. Pomemben rezultat te povezave je, da kromatide tetrad ne oblikujejo več dveh garnitur dvojčkov – rekombinantne kromatide so zdaj križanci z genetskim materialom materinskih in očetovskih homolognih kromosomov.

V pozni profazi I se sinaptonemični kompleks začne razdruževati in jedrna ovojnica izgine. Hibridne kromatide nastale med prekrižanjem povezujejo dva homologna kromosoma na točkah – kjazmah. Vsaka kjazma predstavlja en dogodek prekrižanja. Vsako prekrižanje lahko vključuje lahko vključuje različne pare kromatid. Prekrižanje ni redko ali naključno. Je pogost in visoko organiziran mehanizem z značilno prilagoditveno vrednostjo.

Ob koncu profaze I je večina kromosomov sestavljena iz dveh hibridnih kromatid namesto iz kromatid-dvojčic, saj se je genetski material izmenjal med kromatidami homolognih kromosomov.

METAFAZA I

Metafaza I je označena s formiranjem mejotskega delitvenega vretena, ki premika bivalente k metafazni plošči v središču celice. Ko se bivalenti poravnajo v metafazi I, se začno kjazme raztapljati. Rztapljanje sovpada z odcepitvijo zlitih kinetohorov sestrskih kromatid. Mikrotubuli so pritrjeni na kinetohor le na eni strani vsakega centromera v bivalentu. Zaradi take pritrditve vretena, nasprotne centromere med metafazo I vleče narazen. to pomeni, da se

homologni kromosomi ločijo v različna jedra. Ločitev centromerov v mejozi I se razlikuje od ločitve med mitozo. Z delitvijo mitotskih centromerov, mitoza vzdržuje diploidnost v hčerinskih celicah. Ker se v mejozi I ločujejo intaktni centromeri, je hčerinsko jedro haploidno. Tako je mejoza I v resnici redukcijska delitev.

MEJOZA II

Kromosomi dosežejo svoja končna mesta in se začno dekonenzirati v telofazi I. Jedra ne vstopijo v novo interfazo. Namesto tega, ker vsak kromosom še vedno vsebuje par kromatid, vstopijo v mejozo II. Pri nekaterih organizmih nadaljni razvoj ni direkten, ker se kromatin popolnoma odvije v telofazi I in se okrog jeder oblikuje jedrna ovojnica. V mejozi II se morajo zato kromosomi ponovno kondenzirati in jedrna ovojnica ponovno razgraditi. Pri nekaterih organizmih pa je mejoza bolj direktna, ker večinoma obide telofazo II in se jedrna ovojnica sploh ne oblikuje. Kadar telofaze I ni, kondenzirani kromatin mejoze I preskoči tudi profazo II in direktno vstopi v metafazo II.

Druga mejotska delitev je enaka kot mitoza. Kromosomi se bodisi kondenzirajo v profazi II ali, kadar ni telofaze I, preidejo takoj v metafazo II, kjer se oblikuje delitveno vreteno in se kromosomi poravnajo v ravnini. Poravnani kromosomi vstopijo v anafazo II, kjer se centromera delita in sestrške kromatide postanejo posamezni kromosomi. Nove centromere vleče narazen med anafazo II, tako da se podvojeni kromosomi ločijo med sabo. V telofazi II pride do dekonenzacije kromosomov in oblikovanja jedrne ovojnice okrog vsakega od štirih hčerinskih jeder.

Ob koncu mejoze II sta obe delitvi končani.

Razvoj mikrospore in mikrogametofita

V vsaki prašnici se s povečevanjem celic in njihovo pripravo na delitev oblikujejo štirje dolgi nizi tkiva, katerih celice se povečajo in pripravijo za **mejozo**. To so **materinske celice mikrospor ali mikrosporocite**, ki se še naprej večajo in ob mejozi se iz njih razvijejo **štiri mikrospore**. Ker mikrospore nastanejo z mejozo, so med seboj genetsko različne.

Ostale celice prašnice sestavljajo sloj **tapetuma**, ki je hranilno tkivo za razvijajoče se mikrospore. Mikrospore so v začetku skupaj v **tetradah**, kasneje pa se ločijo, dobijo značilno obliko in izjemno

odporno celično steno. Na tej stopnji predstavljajo **pelod**. Pelodna stena je sestavljena iz notranjega celuloznega sloja - **intine** in zunanjega sloja **eksine**, ki vsebuje zelo odporen polimer **sporopolenin**. Površina pelodnega zrna ima različne izrastke, grebene in zapletene mrežaste odebelitve. V steni pelodnega zrna je več **kalitvenih mest (apertur)**. Pelod se raztrese, ko se pretrgajo celice v tanki plasti celic v prašnici.

Zgradba pelodnega zrna je dober taksonomski znak, saj je vrstno specifična. **Pelod enokaličnic** je pogosto ovalne oblike in vsebuje eno zarezo ali **aperturo**, skozi katero lahko požene pelodni mešiček. **Pelod dvokaličnic** je običajno bolj kroglast in vsebuje tri aperture. Ker je stena peloda zelo odporna, so pogosto edini fosilni ostanki rastlin pelodna zrna. S preučevanjem peloda se ukvarja posebna veja paleontologije - palinologija.

Mikrospore se razvijejo v **mikrogametofit**. Ta je pri kritosemenkah zelo majhen in enostaven, sestavljen iz največ treh celic znotraj izvorne stene pelodnega zrna. Mikrosporno jedro potuje proti steni, kjer se mitotsko deli. Nastaneta velika **vegetativna celica** in majhna lečasta **generativna celica**. Generativna celica se deli v **dve spermalni celici**.

Mikrogametofit, ki predstavlja gametofitno generacijo, je torej pri kritosemenkah tricelična struktura. Mikrogametofit je genetsko različen od materinske sporofitske rastline, na kateri se je razvil.

Pri približno 30% kritosemenk se spermalne celice razvijejo, ko je pelod še v prašnici. Pri večini kritosemenk pa se pelod sprostí iz prašnice sočasno z nastankom generativne celice in se spermalne celice razvijejo šele po prenosu peloda na brazdo. Ko pelod pristane na brazdi, začne kaliti. Razvije se **pelodni mešiček**, ki prodira v rahlo tkivo brazde in raste navzdol po vratu proti plodnici. Pelodna cevka na poti po vratu nosi spermalne celice proti semenski zasnovi. Skoraj vsa citoplazma peloda je na konici pelodne cevke, ostanek cevke pa zapolnjuje velika vakuola. Celice v vratu plodnice oskrbujejo kaleče pelodno zrno s hranilnimi snovmi, potrebnimi za rast.

Razvoj megaspore in megagametofita

Znotraj plodnice je **placenta**, del, na katerem so majhne **semenske zasnove**. Semenske zasnove imajo majhne peclje - **funikuluse**, ki prenašajo vodo in hraniva od placente do semenskih zasnov po majhni žili. V semenski zasnovi je osrednje parenhimsko tkivo - **nucelus**. Okrog nucelusa sta dve tanki plasti celic - **integumenta**. Integumenta prekrivata celotno površino nucelusa, razen drobne odprtine - **mikropile** na vrhu. V nucelusu se ena celica - **materinska celica megaspor ali megasporocita** poveča in pripravi za **mejozo** (redko je v enem nucelu več megasporocit). Po mejozi tri od štirih megaspor propadejo. Preživi le ena **megaspore**. Ta postane zelo velika, ker absorbira citoplazmo ostalih štirih. Megaspore, ki nastanejo na eni rastlini, so med seboj genetsko različne.

Megaspore za razliko od mikrospor ostanejo zaprte znotraj semenskih zasnov. V semenski zasnovi se preživela megaspore razvije v megagametofit. Pri okrog 70% kritosemenk se megagametofit razvija po načinu, kot je razvit pri rodu *Polygonum*. Jedro megaspore se se trikrat mitotsko deli, tako da nastane dve, štiri in končno **osem haploidnih jeder**. Jedra potujejo skozi citoplazmo (verjetno jih vlečejo mikrotubuli), dokler ne ležijo po tri na vsakem koncu in dve na sredini. Okoli jeder se razvijejo stene in velika osemjedrna megaspore postane **megagametofit s sedmimi celicami**, od katerih je ena dvojedrna. Megagametofit tako sestavljajo **osrednja celica z dvema polarnima jedroma**, tri majhne **antipodne celice** in jajčni aparat sestavljen iz **jačne celice (megagamete)** in dveh **sinergidnih celic**. Megagametofit imenujemo tudi **embrionalna vrečka**.

Oploditev

Pelodna cevka skozi mikropilo prodre do megagametofita. Eno spermalno jedro se združi z jajčno celico in jo oplodi. Nastane diploidna **zigota** (oplojeno jajčece), ki po oploditvi raste v **zarodek (embrio)**.

Ob oploditvi pride v procesu izmenjave generacij še drugič do genetske rekombinacije, s katero nastajajo genetsko različni potomci. Ob oploditvi se namreč v jedru zigote združita kromosomski granituri dveh različnih staršev (prva rekombinacija poteče že pri nastanku genetsko različnih spor v mejozi). Plastidna in mitohondrijska DNA se pri rastlinah dedujeta samo po materinski liniji - v zigoti so samo proplastidi in mitohondriji jajčne celice.

Pri kritosemenkah drugo spermalno jedro potuje iz sinergide v osrednjo celico (**dvojna oploditev**). Zlije se z obema polnima jedroma v **endospermsko jedro**, ki je triploidno. Endospermsko jedro je zelo mitotsko aktivno. Na začetku razvoja endospema se jedro mitotsko deli brez citokineze in nastane velikanska celica s tisoči jeder - **koenocita**. Po končanih jedrnih delitvah se okoli jeder zbere gosta citoplazma, razvijejo se stene, ki oblikujejo celice. Vse tkivo - večjedrno in celično - predstavlja endosperm. V endospermu se kopičijo velike količine založnih snovi.

Razvoj zarodka (embria)

Skupaj z nastajanjem endospema se začne razvijati tudi zigota; pri vsaki celični delitvi potečeta delitev jedra in citokineza. Pri razvoju zigote zato nikoli ne nastane koenocita. Zigota zraste v skupek celic. Iz dela se razvije **embrio**, drugi del pa je kratek pecljat **suspensor**. Embrio je nameščen na koncu suspensorja. Celice embria so na začetku urejene v obliki majhne krogle - **globularna stopnja**. Pri dvokaličnicah se razvijeta dva primordija, ki zrasteta v kotiledona in dajeta zarodku srčast videz - **srčasta faza**. V tej fazi se pri enokaličnicah razvije le en primordij. V **torpedni fazi** je embrio v obliki podaljšanega valja. Ima kratko os, sestavljeno iz zarodne korenine - **radikule**, zarodnega stebra nad

kličnimi listi - **epikotila** in dela med korenino in kličnimi listi - **hipokotila**. V končni fazi se razvije prevodno tkivo.

Zreli embrio tako sestavljajo **epikotil**, ki lahko vsebuje več majhnih listov, **radikula**, ki ima lahko več zasnov stranskih korenin v periciklu, **hipokotil** in en ali dva klična lista (**kotiledona**).

Razvoj semena

Embrio in endosperm se razvijeta iz zigote in megagametofitne osrednje celice, ki sta obe v nucelu semenske zasnove. Integumenta, ki obdajata nucelus, se razvijeta v **semensko ovojnico - testo**. Celotna struktura je **seme**.

Seme sestavljajo trije genetsko različni tipi celic. Celice embria so diploidne in nosijo po eno kromosomsko garnituro vsakega starša. Endosperm je triploidno tkivo z dvema materinskima in eno očetovsko kromosomsko garnituro. Semenska ovojnica nastane iz tkiva materinskega sporofita - celice so diploidne in vsebujejo dve materinski kromosomski garnituri.

Pri večini **dvokaličnic** kotiledoni vsebujejo založne snovi, ki se porabljajo med kalitvijo in v zgodnji fazi razvoja nove rastlinice. Med razvojem zarodka postanejo kotiledoni debeli, napolnjeni s škrobom, olji ali proteini. Vir teh založnih snovi je endosperm, ki se med razvojem kotiledonov krči in skoraj popolnoma izgine. Tako nastane **eksalbuminozno seme**, ki je brez endosperma, založne snovi pa so nakopičene v kotiledonih.

Pri **enokaličnicah** navadno kotiledon ne postane debel in poln. Namesto tega ostane tudi v zrelem semenu obsežen endosperm, poln založnih snovi. Med kalitvijo kotiledon deluje kot prebavno in absorpcijsko tkivo, ki prenaša endospermska hranila do zarodka. Seme z obsežnim endospremom je **albuminozno seme**.

Nekatere dvokaličnice uporabljajo obe metodi hranjenja kalečega zarodka. V kotiledonih se nakopiči nekaj škroba in proteinov, vendar tudi v zrelem semenu ostane večina endosperma ohranjena.

Hkrati z razvojem semena se plodnica razvija v **plod**, ki ščiti seme med razvojem in pomaga pri njegovem razširjanju in zorenju. Med razvojem plodu so navadno vidne tri plasti, ki nastanejo iz stene plodnice - **eksokarp** je zunanji sloj (koža ali lupina), **mezokarp** (meso) je srednji sloj, **endokarp** pa notranji, ki je lahko trd kot koščica, lahko pa je tudi tanek. Debelina in sočnost plasti sta odvisni od vrste plodu, ena ali dve plasti lahko tudi manjkata. Celotna zrela stena plodnice, ne glede na to, koliko plasti jo sestavlja, je **perikarp**.