

Agrovoc descriptors: mitosis; cell division; biological development; tracheophyta

Agris category code: F63

COBISS koda 1.02

Mitoza in celični cikel pri višjih rastlinah

Tomaž SINKOVIČ¹

Delo je prispelo 5. maja 2008; sprejeto 18. avgusta 2008.

Received May 5, 2008; accepted August 18, 2008.

IZVLEČEK

Prikazane so značilnosti celične delitve (mitoze) in njihovih faz. Mitozi sledi precej daljša interfaza ali obdobje med dvema delitvama. Po končani delitvi jedra (kariokineza) nastopi še delitev citoplazme (citokineza). Izmenjavo mitoze in interfaze imenujemo celični cikel. Čeprav je bila mitoza odkrita pred več kot sto leti so procesi mitoze, njej sledeče interfaze in predvsem regulacija celičnega cikla še do danes precej nejasni. Predstavljeni so osnovni mehanizmi regulacije celičnega cikla. V evkariontskih organizmih celični cikel regulirajo beljakovinske kinaze. Kompleks kinaz (CDKs) in ciklina se imenuje MPF (mitozni promocijski faktor), ki sproži delitve. Predstavljene so motnje regulacijskega mehanizma celičnega cikla. Celični cikel je skrbno nadzorovan. Usklajenost dogajanj, kot so celična rast, podvojevanje DNK in razporejanje podvojenih kromosomov, zagotavlja celično potomstvo in nespremenjen genom. Napake v regulaciji celičnega cikla vodijo v nenormalno delitev in lahko tudi v nastanek rakastih celic, zato je regulacija delovanja celičnega cikla predmet intenzivnih raziskav.

Ključne besede: višje rastline, mitoza, interfaza, regulacija celičnega cikla, motnje delovanja celičnega cikla

MITOSIS AND CELL CYCLE IN HIGHER PLANTS

ABSTRACT

Characteristics of cell division (mitosis) and their phases are represented. Mitosis is followed by interphase or the period between two divisions. After the division of the nucleus (caryokinesis) the division of cytoplasm (cytokinesis) takes place. Although mitosis was discovered more than hundred years ago its processes, the following interphase and the regulation of the cell cycle are up to now still unclear. The basic mechanisms of the regulation of the cell cycle are presented. In eucaryotic organisms the cell cycle is regulated by protein kinases. The complex of kinases (CDKs) and cyclins is called MPF (mitosis promoting factor), which is the trigger for mitosis. Some disturbances of cell cycle regulation typical for higher plants are presented. The cell cycle is carefully regulated. Cell proliferation, duplication of DNA and the arrangement of duplicated chromosomes to daughter cells ensures future cell generations and unvaried genome. Errors in cell regulation cycle lead to abnormal divisions including also to cancers cells, therefore the regulation of the cell cycle is the subject of intense investigations.

Key words: higher plants, mitosis, interphase, regulation of the cell cycle, disturbances of the cell cycle

¹ viš. pred. mag. Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Jamnikarjeva 101, SI-1111 Ljubljana.

1. UVOD

Vsaka rastlina prične razvoj z celico, ki se deli in raste. Ko se rastlina razvije imajo samo nekatere celice sposobnost neprestanih delitev in rasti predvsem v rastnih vršičkih in kambijih (meristemih). Ostale celice se večinoma specializirajo za določeno nalogo kot je spravilo hranil, fotosintezo, oporo, prevajanje hranil, pokrivanje in zaščita rastlinskega telesa (Sitte in sod., 1991; Moore in sod., 1995).

Delitev celice obsega dva procesa: delitev jedra ali kariokinezo in delitev citoplazme ali citokinezo, čeprav se izraz celična delitev pogosto uporablja kot sinonim za mitozo. Izraz mitoza izvira iz grške besede "mitos" - nit. Ime je po nitasti zgradbi kromosomov, ki so jih opazovali prvi raziskovalci pri celičnih delitvah.

Pri telesnih ali somatskih celicah višjih rastlin, ki imajo ponavadi diploidno število kromosomov (2n) ločimo dva osnovna tipa delitev jedra:

1. Amitoza ali direktna delitev jedra, pri kateri se jedro enostavno razdeli na dvoje, brez vidnih faz. S svetlobnim mikroskopom je ne opazimo.
2. Mitoza ali indirektna delitev jedra, ki poteka indirektno preko 4 faz. Obdobje med dvema delitvama pa imenujemo interfaza.

Delitev celic je tesno povezana z zgradbo jedra in kromosomov.

2. Indirektna delitev celic (mitoza)

Mitoza in njej sledeča interfaza, kjer se vrši celična rast sestavljata celični cikel, ki traja pri rastlinah povprečno od 20 do 30 ur, od tega traja mitoza krajši del od 1 do 2 uri. Po končani mitozi lahko celice preidejo v nov celični cikel (embrionalna tkiva) ali pa preidejo v trajno stanje (trajna tkiva). Potek mitoze je poznan že približno sto let. Prva sta mitoze opazovala raziskovalca Eduard Strasburger in Walther Fleming pri rastlinah in živalih s posebej velikimi kromosomi. Pri mitozi se genetski material razdeli na dve novi identični hčerinski jedri. Vse celice pridobljene z mitozo so kloni - genetsko enake celice. Mitozo lahko pri rastlinah opazujemo v zarodnih tkivih - meristemih, največkrat v koreninskih rastnih vršičkih, ki so za opazovanje najprimernejši. Pri celicah zarodnih tkiv zavzema jedro 50% prostornine celice. Jedra diferenciranih celic trajnih tkiv, ki izgube sposobnost delitev, ponavadi zavzemajo samo 10% prostornine celice.

Mitozo delimo na štiri štadije: profazo, metafazo, anafazo in telofazo, čeprav je v živih celicah teh štadijev več, ker faze prehajajo spontano iz ene v drugo (Denffer in Ziegler, 1979; Dubravec, 1993; Krajncič, 2001; Nultsch, 1991).

2.1 Značilnosti faz mitoze

Profaza (pro = prej)

V začetku profaze je kromatin v obliki tankih, dolgih odvitih niti. Kromatin je kemično sestavljen iz DNK, RNK in beljakovin. Proti koncu profaze se kromatinske niti zgostijo kar pomeni zavijanje in krajšanje in tvorbo pod svetlobnim mikroskopom dobro vidnih kromosomov. Lahko bi to fazo opisali tudi kot prehod

dednega materiala iz delovne v prenosno obliko. Prične se vzdolžna delitev profaznih kromosomov na dve sestrski kromatidi, ki sta tesno druga ob drugi. Pod optičnim mikroskopom so vidne majhne razpoke med kromatidama, ki kažeta na delitev kromosoma v dve sestrski kromatidi. Kromatidi ostaneta spojeni na mestu na kromosomu imenovanem primarna zožitev ali centromera. Ob koncu profaze se prične tvoriti ovoj kromosomov. Jedrce izgine prav tako kot jedrna ovojnica. Oblikujejo se niti delitvenega vretena, ki ga sestavljajo mikrotubuli.

Metafaza (meta = vmes; srednja)

V metafazi se delitveno vreteno dokončno izoblikuje. V tej fazi se tvorijo polni in kinetohorni mikrotubuli. Kinetohorni mikrotubuli se pritrdijo na centromero ali primarno zožitev kromosomov preko kinetohorjev. Kromosomi so v metafazi najkrajši, najbolj zgoščeni, ugodni za opazovanje, štetje in za analize kariotipa rastlinske vrste. Metafazni kromosomi so dokončno razdeljeni v dve sestrski kromatidi, ki sta spojeni le še v centromeri. Kromosomi so v idealnem primeru razporejeni v ekvatorijalni ravnini celice. Pri pripravi mikroskopskih preparatov - mečkancev korenin so metafazni kromosomi pogosto razporejeni po celotni celici, ker jedrna ovojnica na koncu profaze razpade.

Anafaza (ana = vzdolž)

Sestrski kromatidi se v tej fazi dokončno ločita z nitmi delitvenega vretena. Kinetohorni mikrotubuli se krčijo in vlečejo kromatidi proti poloma celice in enakomerno razdelijo dedno snov na hčerinski celici. S potovanjem na celična pola se konča anafaza. Ob koncu anafaze se prično zbirati v ekvatorijalni ravnini celice Golgijevi vezikli, ki tvorijo celično ploščo (Van Damme in sod., 2007). Po trajanju je anafaza najkrajša.

Telofaza (telos = konec)

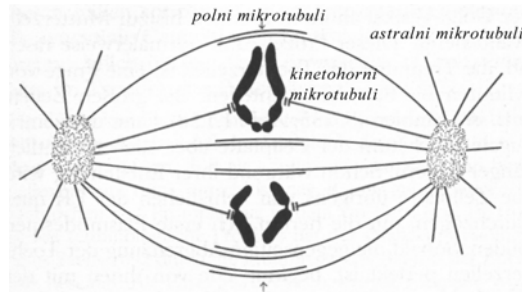
V telofazi se kromosomi despiralizirajo, odvijajo, podajšajo izgubijo ovoj ali matriks in preidejo v kromatin. Kromatin predstavlja odvito omrežje DNK, RNK in beljakovin in ga lahko opazujemo v telofazi in interfazi. Bolj spiraliziran in temneje obarvan del kromatina se imenuje heterokromatin, manj spiraliziran in genetsko aktivnejši del pa je evkromatin. Dedna snov z odvijanjem preide v delovno obliko. Niti delitvenega vretena razpadejo. Iz membran ER se tvori jedrna ovojnica in ponovno se tvori jedrce. Po naštetih dogajanjih v jedru je telofaza nasprotna profazi. V telofazi se iz mehurčkov Golgijevega aparata tvori celična plošča (fragmoplast) in kasneje osrednja lamela in s tem celična stena (Lloyd in Buschmann, 2008), ki predeli novo nastali celici.

Mitoza je pogosto, vendar ne vedno povezana z delitvijo celice na dve hčerinski (citokineza).

2.2 Tvorba niti delitvenega vretena

Mikrotubuli ali niti delitvenega vretena so pomembni pri potovanju kromosomov pri mitozii in mejozi. Pričneje se razvijati v profazi in se dokončno izoblikujejo v metafazi. Ločimo tri vrste mikrotubulov delitvenega vretena:

- polne mikrotubule
- kinetohorne mikrotubule (kromosomski mikrotubuli)
- žarkaste (astralne) mikrotubule



Slika 1: Niti delitvenega vretena igrajo pomembno vlogo pri potovanju kromatid na pola celice v anafazi mitoze in razdelitvi dednega materiala v novonastali hčerinski celici.

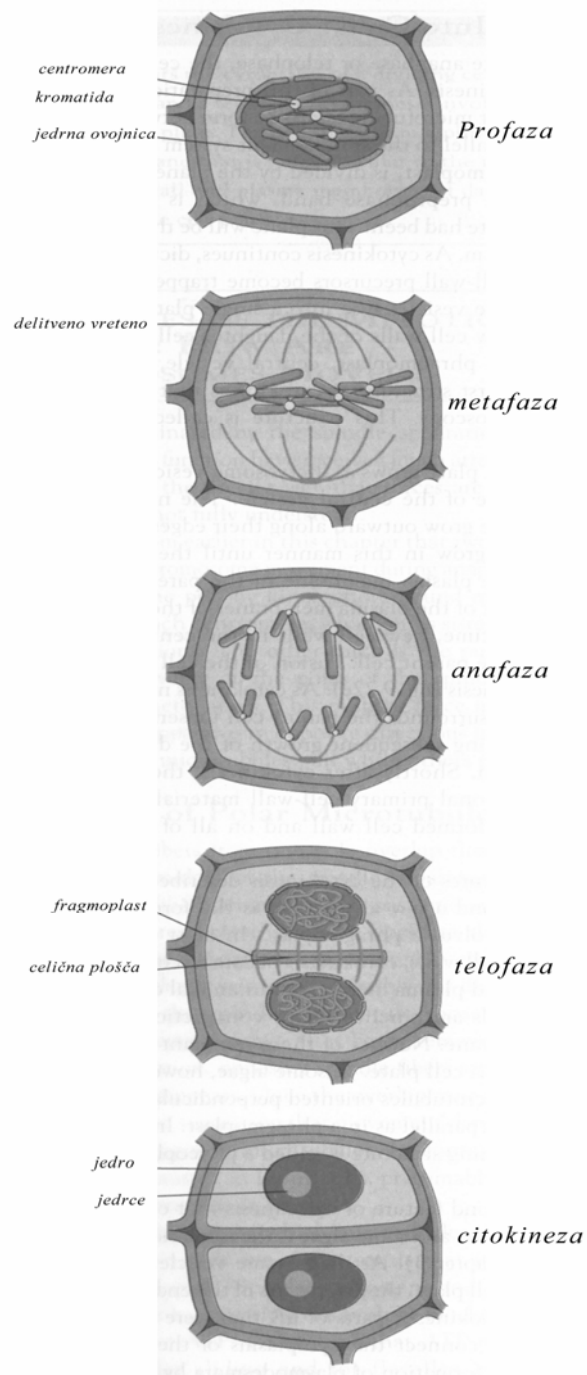
Fig. 1: The spindle apparatus has an important role in migration of the chromatids to cell poles in anaphase of mitosis and dividing the genetic material into new established daughter cells.

Polni mikrotubuli potekajo samo do ekvatorialne ravnine celice, kjer se stekajo in dajejo videz enotnih mikrotubulov.

Kinetohorni mikrotubuli se v anafazi jedrne delitve krčijo ob kinetohorju (primarni zožitvi = centromera) kromosoma in omogočajo potovanje kromatid na pola celic v anafazi.

Iz polov celic se pojavijo tudi žarkasti mikrotubuli v vseh smereh, ki se zato imenujejo žarkasti ali astralni mikrotubuli.

Kinezine imenujemo skupino z mikrotubuli povezanih beljakovin, ki imajo pomembno nalogo pri potovanju kromosomov pri celičnih delitvah in tudi pri tvorbi fragmoplasta. Raziskave pri rastlinskih celičnih kulturah so pokazale, da vsaj 23 različnih kinezinov sodeluje pri procesih mitoze (Vanstraelen in sod., 2006).



Slika 2. Mitoza obsega štiri faze: profaza, metafaza, anafaza in telofaza. Po delitvi jedra nastopi še delitev citoplazme ali citokineza.

Fig. 2: The four phases of mitosis: prophase, metaphase, anaphase and telophase. The division of the nucleus is followed by the division of cytoplasm (cytokinesis).

2.3 Interfaza (obdobje med dvema delitvama)

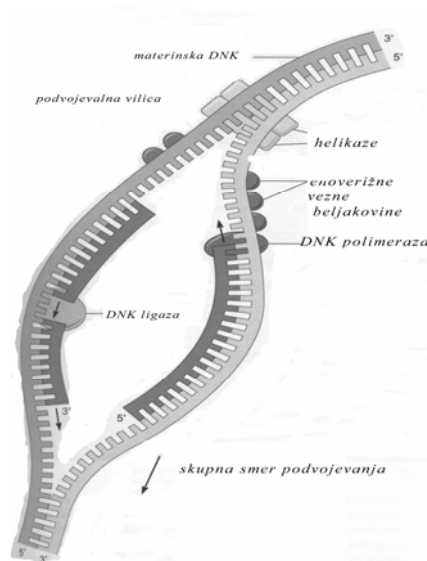
Interfaza je časovno najdaljša, traja povprečno 9x dalj, kot sama delitev celice ali M faza. Med različnimi celicami so velike razlike v trajanju celičnega cikla. Včasih so interfazo zmotno imenovali fazo mirovanja, ker z optičnim mikroskopom niso opazili spremembe kot pri sami mitozii. Dejansko je v tej fazi DNK molekula odvita in v delujoči obliki. Interfazo delimo na tri podobdobja:

G₁ = prva rastna faza

S = perioda sinteze DNK (podvojevanje)

G₂ = druga rastna faza

V G₁ se vrši priprava na sintezo DNK, tvori se RNA, lipidi in beljakovine. Molekula DNK je v tej fazi močno odvita in organizirana s pomočjo histonov (bazičnih jedrnih beljakovin) v enote, imenovane nukleosomi (slika 4).



(Slika je predelana po viru: Randy Moore, W. Dennis Clark, Kingsley R. Stern, Darrell Vodopich 1995. Botany. Wm. C. Brown Publishers.)

Slika 3: Krajše fragmente novo sintetizirane DNK povežejo DNK ligaze. Pri podvojevanju DNK sodelujejo številni encimi in beljakovine. Encimi helikaze odvijajo dvojno vijačnico DNK. Vezne beljakovine stabilizirajo enoverižno DNK. DNK polimeraza poveže nukleotide novosintetizirane DNK v krajše odseke.

Fig. 3: During the process of the duplication of DNA many enzymes and proteins cooperate. The enzymes helicases unwind DNA double helices. Binding proteins stabilize the single stranded DNA molecule. The enzymes DNA polymerases bind the nucleotids of new synthesized DNA into short fargments. New synthesized short fragments are bind by DNA ligases.

Sledi perioda podvojevanja DNK ali S faza, v kateri se dvojni vijačnici odvijeta in po vzorcu matične DNK sintetizirata novi kopiji. Tako nastaneta dve dvoverižni molekuli DNK. Ker podvojevanje poteka po načelu komplementarnosti baz sta nastali molekuli DNK enaki med seboj. Novo nastale molekule DNK nastajajo hitro pri evkariontih se v povprečju poveže 50 nukleotidov na sekundo. Verigi dvojne vijačnice se razkleneta in ob vsaki se sintetizira nova. Tako nastaneta dve dvoverižni molekuli DNK, pri čemer je ena veriga v novo nastali molekuli nespremenjena »materinska« molekula, druga pa je sintetizirana na novo (semikonzervativno podvojevanje).

Podvojevanje in prepis dednih informacij je možen samo v odviti obliki, da imajo do molekule DNK dostop encimi, ki so nujno potrebni za podvojevanje. Encima DNK helikaza in topoizomeraza, cepita dvoverižno DNK. Osrednji encim podvojevanja je DNK polimeraza, ki ob vsaki od obeh razprtih enoverižnih DNK s povezovanjem nukleotidov izgrajuje matrici komplementarno verigo. DNK polimeraza spaja nukleotide v smeri 5' proti 3' glede na potek fosfodiestrskih vezi v dvojni vijačnici. Podvojevanje DNK poteka na več mestih hkrati na molekuli DNK, imenovanih izvori podvojevanja. Hitrost in številni izvori podvojevanja skrajšajo S-fazo celičnega cikla na razmeroma kratko obdobje.

Krajši, nekaj sto do nekaj tisoč nukleotidov dolgi fragmenti novo sintetizirane zaostajajoče verige DNK, so po raziskovalcu Reiju Okazakiju znani kot Okazakijevi fragmenti. Okazakijeve fragmente pa poveže encim DNK ligaza. V S fazi poteka tudi sinteza jedrnih bazičnih beljakovin - histonov.

Po podvojevanju DNK sledi rastna faza ali G_2 faza, v kateri se vrši sinteza beljakovin delitvenega vretena in ATP.

3. Celični cikel

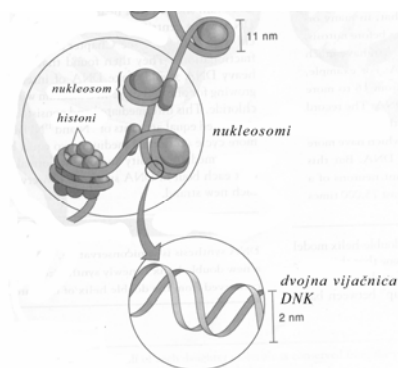
Celični cikel obsega mitozo ali M fazo med katero poteka delitev jedra (kariokineza) in citokinezo, med katero poteka delitev citoplazme in s tem celice. Celični cikel pa obsega tudi sledečo interfazo v kateri preživi celica najdalj. Obdobje med končanjem mitoze in začetka S faze se imenuje G_1 faza (G =gap) V obdobju G_1 faze celica preiskuje svojo okolje in lastno velikost in se odloči po določenem času, da vstopi v S fazo. Celice v G_1 štadiju, ki ne bodo podvajale DNK stopijo v G_0 štadij, ki lahko traja od nekaj dni do nekaj let in je značilna za popolno diferencirane celice. Po S fazi (S = sintetska) in pred mitozo so celice v G_2 fazi.

Celični cikel se lahko ustavi v kontrolnih točkah (restrikcijskih točkah), ki s povratnimi signali preprečujejo nadaljne procese dokler prejšnji niso končani. Dve glavni kontrolni točki sta v G_1 fazi, kratko pred vstopom v S fazo in v G_2 fazi pred mitozo. Obstaja še dodatna kontrolna točka v metafazi imenovana točka brez povratka. Kontrolna točka v G_2 kontrolira nepodvojeno DNK, ki povzroča signal za ustavitev celičnega cikla, če podvojevanje DNK ni končano. Nadaljni razvoj celičnega cikla v G_2 se lahko ustavi tudi zaradi poškodb DNK in s tem omogoča čas za popravilo DNK molekul. Poškodbe DNK lahko ustavijo celični cikel tudi v G_1 fazi. Sproži se posebna beljakovina, ki ustavi celični cikel. V človeškem organizmu obstaja p53 beljakovina, ki blokira celični cikel, če je DNK poškodovana. Če je

poškodba huda ta beljakovina lahko povzroči celično smrt (apoptozo). P27 je beljakovina, ki se veže na ciklin in ustavi cikel pri vstopu v v S fazo. Nižje vsebnosti p27 beljakovine dajejo slabo prognozo bolezni pri nekaterih vrstah raka človeškega organizma.

Pomembno je da se genom podvoji samo enkrat na celični cikel (Eckardt, 2001). Ko je enkrat DNK podvojena obstajajo kontrolni mehanizmi, ki preprečujejo novo S fazo pred mitozo.

Kontrolna točka v metafazi, preiskuje pripenjanje niti delitvenega vretena na kromosome in s tem omogoča pravilno razporeditev kromosomov v hčerinske celice. Če kromosomi niso pravilno razporejeni, hčerinske celice odmrejo ali utrpijo genetske poškodbe in ne morejo delovati pravilno. Molekula DNK je v G_1 fazi interfaze močno odvita (despiralizirana) in organizirana s pomočjo različnih histonov (bazičnih beljakovin) v enote imenovane nukleosomi. Po G_1 fazi se celice lahko diferencirajo v trajna tkiva in zgube sposobnost delitev (G_0) ali nadaljujejo celični cikel (embrionalna tkiva).

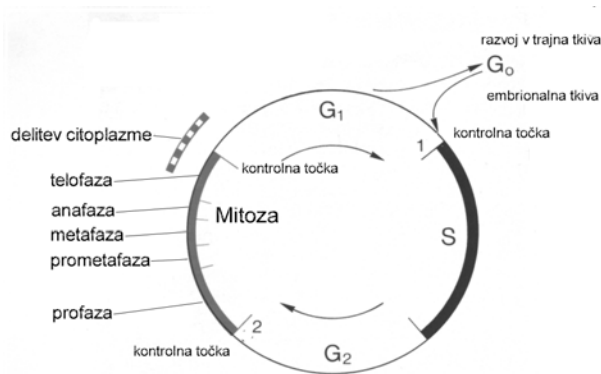


(Slika je predelana po viru: Randy Moore, W. Dennis Clark, Kingsley R. Stern, Darrell Vodopich 1995. Botany. Wm. C. Brown Publishers.)

Slika 4: Tudi v interfazi je DNK molekula z različnimi histoni organizirana v pakete imenovane nukleosomi. Nukleosom je sestavljen iz bazičnih beljakovin ali histonov in ovite DNK.

Fig. 4: Also in interphase the coiled DNA is organized with histon proteins in structures called nucleosomes.

V S obdobju interfaze se dvojna vijačnica DNK razklene in podvaja. V G_2 obdobju pa celice tvorijo beljakovine, ki jih potrebujejo za mitozo.



Slika 5: Potek celičnega cikla; menjave mitoze in interfaze in lega kontrolnih točk.

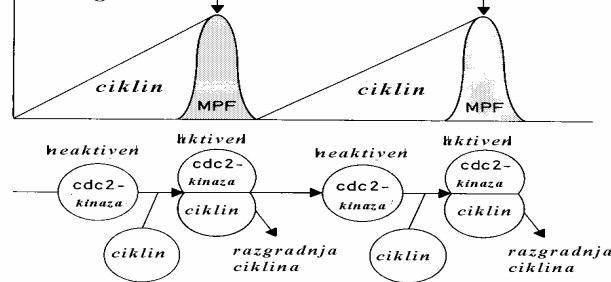
Interfaza je razdeljena na tri podobdobja: G₁, S in G₂.

Fig. 5: The cell cycle; the sequence of mitosis and interphase and the position of control points. Interphase is divided in three periods: G₁, S in G₂.

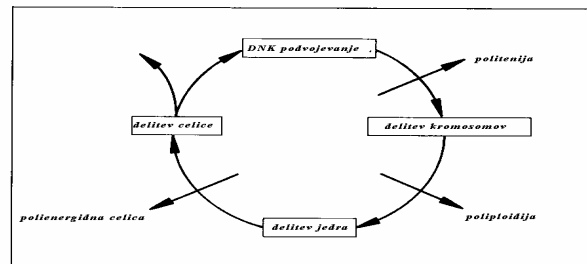
3.1 Regulacija celičnega cikla

Celični cikel je zaporedje dogajanj, ki vključujejo celično delitev in interfazo. Celični cikel vključuje rast celice, podvojevanje DNK in razporejanje podvojenih kromosomov v hčerinski jedri, ki imajo enak genom. Dogajanja v mitozii potekajo podobno pri glivah, rastlinah, živalih in tudi pri človeku. Genetske študije so odkrile nekatere mehanizme kontrole celičnega cikla (Thyson in sod., 2002). Izolirali so mutante pri kvasovkah, kjer se njihove celice bodisi niso normalno delile ali pa so se delile hitreje kot običajno. Mutanti so imeli okvare genov, ki kontrolirajo vstop v S fazo in mitozo. Najvažnejši odkriti gen so poimenovali Cdc2 (Cdc = cell division cycle 2). Kvasovke brez Cdc2 gena niso uspeli vstopiti v S fazo in mitozo, vendar so nadaljevale z rastjo v dolžino. Celice, ki so imele bolj aktiven Cdc2 gen kot je normalno so se delile hitreje in tvorile majhne celice (Morgan, 2007). Osnovni mehanizem kontrole celičnega cikla je verjetno enak pri vseh živih organizmih.

Reulacija delovanja celičnega cikla. Beljakovina ciklin se spoji z beljakovinsko cdc2-kinazo v MPF, ki sproži mitozo. Po metafazi kompleks razpade in ciklin se razgradi.



Motnje celičnega cikla



Slika 6. Regulacija delovanja celičnega cikla (zgoraj). Kompleks kinaz in ciklina se imenuje mitozni promocijski factor (MPF), ki sproži delitve. Motnje celičnega cikla (spodaj).

Fig. 6: Regulation of the cell cycle (top). The complex of kinases and cyclin is called mitosis promoting factor (MPF), which promotes divisions. Disturbances of the cell cycle (bottom)

Pri evkariontskih celicah celični cikel nadzirajo beljakovinske kinaze (Freeman in sod., 2003). Zaradi regulacijske vloge celičnega cikla se imenujejo od ciklina odvisne beljakovinske kinaze (CDKs), ki fosforilirajo izbrane beljakovine. Pri celicah z redno delitvijo je koncentracija kinaze stalna. Druga skupina beljakovin pa spreminja koncentracije v celičnem ciklu in se zato imenuje ciklin.

Koncentracija ciklina se povečuje v interfazi. Ciklin je dobil ime glede na njegovo ciklično tvorbo in degradacijo v celičnem ciklu. Pri večini rastlin je saharoza glavna transportna oblika ogljika in obstajajo mehanizmi za povezavo med nivojem saharoze in kontrolo celičnega cikla. Prisotnost sladkorjev igra pomembno vlogo pri kontroli izražanja ciklina D (CycD) pri navadnem repnjakovcu (*Arabidopsis thaliana*); (Riou-Khamlichi in sod., 2000). Kompleks beljakovinskih kinaz in ciklinov imenujemo MPF (mitozni promocijski faktor). Ta kompleks sproži delitve

(Francis, 2001). Ko se ciklini razgradijo, se MPF inaktivira poteka delitev do konca in se vrši prehod v interfazo.

Pri glivah kvasovkah so doslej odkrili preko 50 genov za regulacijo celičnega cikla (Cdc – geni). Pri glivah kvasovkah je regulacija celičnega cikla precej enostavnejša kot pri sesalcih in višjih rastlinah, zato so raziskave celičnega cikla pri kvasovkah precej razširjene.

3.2 Fiziološki vplivi na mitozo in celični cikel

Od fizioloških vplivov na mitozo rastlin imamo še omejeno znanje. Pri rastlinah potekajo delitve ritmično in kažejo dnevno spreminjanje (koreninski vršički čebule in zoospore pri algah). Pri rastlinah vplivajo na celični cikel številni zunanji in notranji dejavniki - ritem dan noč, pri številnih algah potekajo delitve ponoči. V 24 urah lahko poteče tudi več celičnih ciklov. Kot drugi fiziološki procesi nastopajo delitve pri rastlinah v določenem značilnem temperaturnem območju in imajo svojo optimalno temperaturo. Pri navadnem fižolu potekajo delitve med 0° in 45° C. Temperaturni optimum je med 28-30° C. Pri mladih kalečih rastlinicah potekajo delitve pri nižjih temperaturah kot pri odraslih rastlinah. Vlaga in razpoložljiva hraniva vplivajo na ritem celičnega cikla. Mitoza poteka na podlagi nakopičene energije in ni odvisna od kisika. Na celične delitve in regulacijo celičnega cikla vplivajo tudi rastlinski hormoni predvsem citokinini in avksini pa tudi abcizinska kislina, etilen in jasmonska kislina imajo vpliv na nadaljni potek ali ustavitev celičnega cikla (Ramirez-Parra in sod., 2005). Avksini igrajo pomembno vlogo pri razvoju rastlin, celičnih delitvah in rasti, apikalne dominanc, razvoj stranskih korenin in prevajalnega tkiva. Tudi citokinini so pomembni pri rastnih procesih, proženju celičnih delitev, tvorbi in razvoju poganjkov in zaviranju staranja (senescenca).

Tvorba celične stene v telofazi mitoze je pri rastlinskih celicah večkrat povezana z izmenjavo žvepla (aminokislina cistein).

Celični cikel je skrbno nadzorovan. Usklajenost dogajanj, kot so celična rast, podvojevanje DNK in razporejanje podvojenih kromosomov, zagotavlja celično potomstvo in nespremenjen genom. Regulacijska mesta v celičnem ciklu so kontrolne točke. Kontrolne točke so v G1, G2 in M fazi in z njimi se preverja ali so vsi prejšnji dogodki, ki so nujni za nadaljevanje cikla, potekali pravilno. Če celica prekorači kontrolne točke se delitve nadaljujejo, sicer se ustavijo.

3.3 Motnje v celičnem ciklu

Motnje v celičnem ciklu lahko potekajo na več mestih. Podvojevanje DNK vijačnic brez delitve kromosomov vodi do politenije. Podvojevanje kromosomov v celicah brez jedrne delitve privede do poliploidije (Verkest in sod., 2005). Umetno lahko povzročimo poliploidije s citostatiki, ki negativno vplivajo na tvorbo niti delitvenega vretena (De Jager in sod., 2005). Pri večjedrnih (polienergidnih) celicah številnih alg in gliv pride do podvajanja DNK, delitev kromosomov in jeder, vendar nato ne sledi delitev celice ali citokineza.

3.4 Apoptoza (programirana celična smrt)

Večina diferenciranih celic pri rastlinah je v G_0 stanju. Apoptoza je normalen fiziološki življenjski proces v celicah. Med apoptozo se kromosomalna DNK razcepi med nukleosomi. Kromatin se zavija in jedro razpade v manjše dele. Končno tudi celica razpade na manjše mešičke ali apoptotska telesa. Telo te dele prepozna in odstrani iz tkiv s fagocitozo sosednjih celic.

4. SKLEPI

Delitev je osnovna značilnost celic in hkrati tudi živih organizmov. Višje rastline imajo razen spolnega načina razmnoževanja tudi nespolen način razmnoževanja, ki temelji na mitozah. Sem prištevamo tudi vse vrste vegetativnega razmnoževanja rastlin, naravnega in umetnega s čebulicami, gomolji, korenkami, koreni, stoloni, koreninskimi, stebelnimi, listnimi podtaknjenci in cepljenjem. K umetnim vegetavnim načinom razmnoževanja prištevamo v novejšem času tudi razmnoževanje z meristemskimi kulturami. K nespolnim načinom razmnoževanja prištevamo tudi razširjanje rastlin s sporami.

Vse telesne celice rastejo se obnavljajo z delitvijo na dve hčerinski celici. Celični cikel obsega dva bistvena dogodka: podvojevanje DNK, vzdolžno delitev kromosomov na dve sestrski kromatidi in razporejanje kromatid v hčerinski celici. Dedni material (molekula DNK) se odvija in zavija in prehaja iz delovne v prenosno obliko. Genom celice lahko v življenju doživi veliko napak in poškodb. Zaradi obsežnih popravljalnih mehanizmov se večina napak in poškodb DNK popravi. Mutacije – napake, ki postanejo stalne in se prenašajo naprej ob celični delitvi so v naravnem okolju sorazmerno redke. Večina teh mutacij je tihih in ne vplivajo na izražanje genov.

Razumevanje delovanja celičnega cikla bo imelo velik praktičen pomen pri povečanju biomase in pridelka pri pomembnih kmetijskih rastlinah. Povečanje števila celic skupaj s povečano rastjo celic bo povečalo rastlinsko biomaso. Pospeševanje hitrosti celičnega cikla bo po iskušnjah skrajšalo življenjsko dobo kmetijskih rastlin in s tem hitrejšo tvorbo generativnih delov rastlin – semen in plodov (Inze, 2003).

Napake v regulaciji celičnega cikla vodijo v nenormalno delitev in lahko tudi v nastanek rakastih celic, zato je regulacija delovanja celičnega cikla predmet intenzivnih raziskav (Jezernik in Komel, 1998). Geni oz. beljakovine, ki kontrolirajo celični cikel predstavljajo novejši izziv za zdravljenje te bolezni.

5. VIRI

De Jager S. M., Maughan S., Dewitte W., Scofield S., Murray A. H. 2005. The developmental context of cell-cycle control in plants. *Seminars in Cell and Developmental Biology*, 16: 385-396.

- Denffer H., Ziegler H. 1979. Botanika - morfologija i fiziologija. Školska knjiga Zagreb, 586 str.
- Dubravec K. 1993. Botanika. Sveučilište u Zagrebu, Agronomski fakultet, 538 str.
- Eckardt N. 2001. A Brief Tour of the Cell Cycle. *Plant Cell*, 13, 3: 449-451.
- Francis D. 2001. The Plant Cell Cycle and its Interfaces. Sheffield Academic Press Ltd., 220 str.
- Freeman D., Riou-Khamlichi C., Oakenfull E. A., Murray A. H. 2003. Isolation, characterization and expression of cyclin and cyclin-dependent kinase genes in Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.). *Journal of Experimental Botany*, 54, 381: 303-308.
- Inze D. 2003. Why should we study the plant cell cycle? *Journal of Experimental Botany*, 54, 385: 1125-1126.
- Jezernik K. in Komel R. 1998: Celični cikel. *Proteus*, 7, 60: 306-316.
- Krajnčič B. 2001. Botanika. Razvojna in funkcionalna morfologija z anatomijo. Tretja izpopolnjena izdaja. Univerza v Mariboru, Fakulteta za kmetijstvo, 452 str.
- Lloyd C., Buschmann H. 2008. Plant division: Remembering Where to Built the Wall. *Current Biology*, 17, 24: 1053-1054.
- Morgan O. D. 2007. Primers in Biology. The Cell Cycle. Principles of Control. New Science Press Ltd., Oxford University Press, 207 str.
- Nultsch W. 1991. Allgemeine Botanik. Kurzes Lehrbuch für Mediziner und Naturwissenschaftler. Georg Thieme Verlag Stuttgart, New York, 560 str.
- Ramirez-Parra E., Desvoyes B., Gutierrez C. 2005. Balance between Cell Division and Differentiation during Plant Development. *Int. J. Dev. Biol.*, 49:467-477.
- Moore R., Clark W. D., Stern K. R., Vodopich D. 1995: Botany. Wm. C. Brown Publishers, 2460 Kerper Boulevard, Dubuque, IA 52001, USA, 824 str.
- Riou-Khamlichi C., Menges M., Healy J. M. S., Murray J. A. H. 2000. Sugar Control of the Cell Cycle: Differential regulation of *Arabidopsis* D-type cyclin gene expression. *Molecular and Cellular Biology*, 20, 13: 4513-4521.
- Sitte P., Ziegler H., Ehrendorfer F., Bresinsky A. 1991. Strasburger Lehrbuch der Botanik. Gustav Fischer Verlag Stuttgart, Jena, New York, 1030 str.
- Thyson J. J., Czikas-Nagy A., Novak B. 2002. The Dynamics of Cell Cycle Regulation. *BioEssays*, 24: 1095-1109.
- Van Damme D., Vanstraelen M., Geelen D. 2007. Cortical division zone establishment in plant cells. *Trends in Plant Science*, 12, 10: 458-464.
- Vanstraelen M., Inze D., Geelen D. 2006. Mitosis-specific kinesins in *Arabidopsis*. *Trends in Plant Science*, 11, 4: 167-175.
- Verkest A., Weigl C., Inze D., De Veylder L., Schnittger A. 2005. Switching the Cell Cycle. Kip-related Proteins in Plant Cell Cycle Control. *Plant Physiology*, 139: 1099-1106.