

الفصل الخامس

Cytoplasmic matrix

الارضية الساييتوبلازمية

تدعى بالحشوة البلازمية او الارضية الساييتوبلازمية للخلية والتي تمثل المادة التي تتواجد فيها العضيات الخلوية المختلفة (النواة ، الشبكة الاندوبلازمية ، البلاستيدات ، الماييتوكوندريا ، الاجسام الحالة والفجوات وغيرها من التراكيب الخلوية) لخلايا حقيقية النواة وكذلك الحشوة التي تتواجد فيها جميع المكونات من المادة الوراثية والرايبوسومات والانزيمات والبروتينات والاحماض الامينية في خلايا بدائية النواة ، وهي مهمة لانجاز العديد من الوظائف الخلوية ، أنتقال المواد داخل الخلية ، قيام العضيات الخلوية داخل الخلية بوظائفها (أنقسام الكروموسومات) أعطاء الشكل العام للخلية اذ يتغير الشكل خلال عمليات الانقسام جميعها تعتمد على مادة الارضية الساييتوبلازمية .

أن الحشوة الساييتوبلازمية عبارة عن سائل هلامي غير متجانس يملأ معظم ساييتوبلازم الخلية نتيجة لوجود تراكيب ممثلة بالانبيبات الدقيقة microtubules والخيوط الدقيقة microfilaments وألياف الكيراتين Keratinfibers والليفيات العضلية Myofibrils والخيوط (الالياف) neurofilaments العصبية .

Ergastoplasma

البلازما النشطة

جزء من الساييتوبلازم الذي يصطبغ بالصبغات القاعدية ، ذلك لوجود نسبة عالية من RNA ولهذا تسمى بـ Chromidial أو basophilic تظهر

البلازما النشطة في أجسام نسل Nissl bodies وفي الخلايا العصبية و
الخلايا الإفرازية في البنكرياس والكتل القاعدية في خلايا الكبد .
من أهم خصائص مادة الحشوة (الارضية) السايٲوبلازمية :

1. اللزوجة Viscosity

لزوجة السايٲوبلازم لجميع الخلايا تعاني تغيراً خلال دورة حياة الخلية
اذ تقل في مرحلة الطور الاستوائي ، وتزداد في الطور النهائي كما تكون
لزوجة الحشوة أكثر حساسة لدرجات الحرارة . فاعلى من 30 °م يحدث ضرر
دائمي لتأثيرها في المكونات البروتينية الاساسية للهيكل السايٲوبلازمي .

2. ضغط التوازن المائي Hydrostatic presure

تعتمد الحركة الداخلية الدورانية Cyclosis وحركة جميع العضيات
على مقدار الضغط المائي فعند تسليط ضغط على الخلايا يؤدي الى توقف
الحركة نتيجة لتحول بعض الجزيئات المفردة البروتينية الى متعدد الببتيدات .

3. الاس الهيدروجيني pH

تكون الارضية السايٲوبلازمية متعادلة نسبياً ذات أس هيدروجيني 6.8
تقريباً في حين يقل هذا في الفجوات pH تساوي 5 ، ويمتلك سايٲوبلازم
الخلايا القابلية على المعادلة الكيماوية و تغير الـ pH على وفق الظروف
الفسلجية التي تقوم بها الخلية .

4. القابلية الاختزالية Reducing ability

تعتمد الفعالية العالية لاختزال الحشوة السايٲوبلازمية على توفر O_2 .

أن مادة الارضية السائتوبلازمية تشكل جهاز الهيكل السائتوبلازمي (الهيكل الخلوي) Cytoskeleton الذي يتكون من ثلاثة أنواع رئيسية من الخويطات البروتينية وهي :

1. الانبيبات الدقيقة Microtubules

2. الخيوط الدقيقة (خيوط الأكتين) Microfilaments(Actin filaments)

3. الخيوط المتوسطة Intermediate filaments

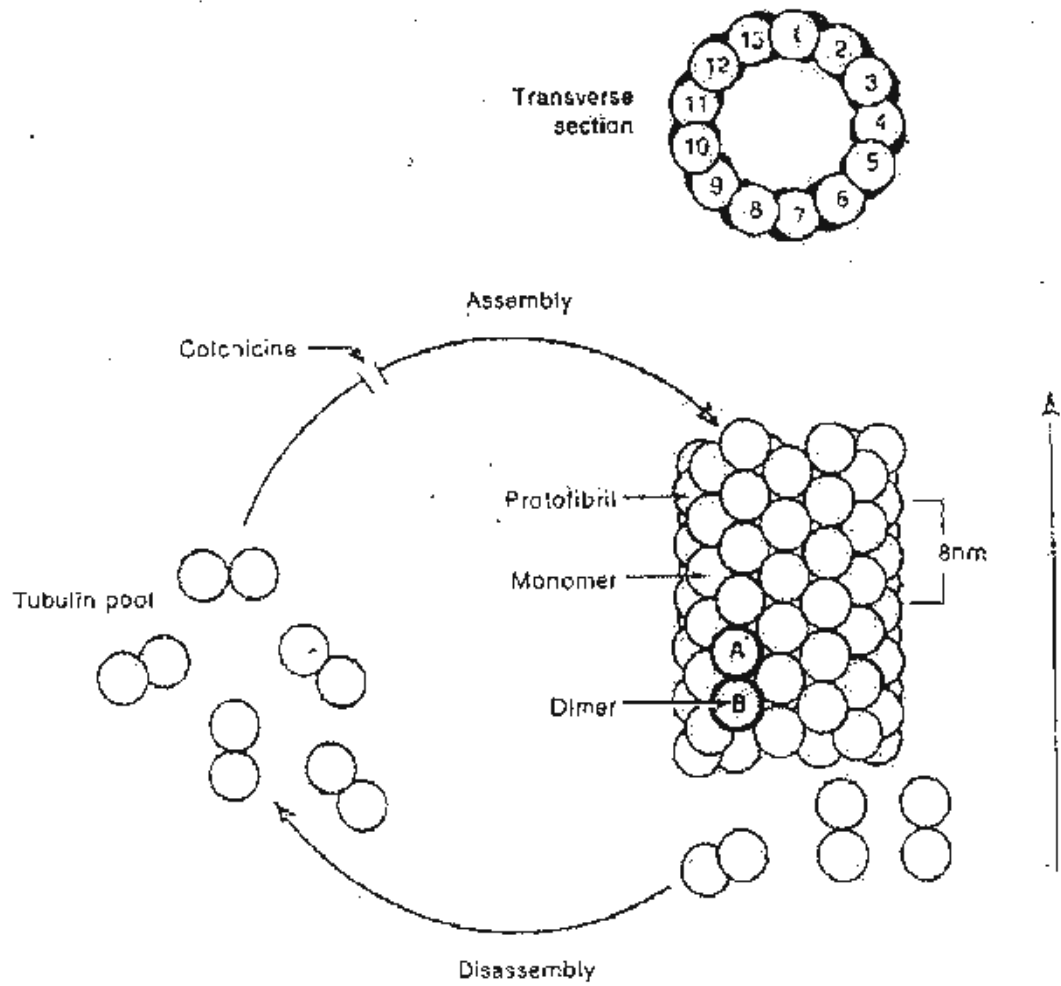
جميع الانظمة البيولوجية لخلايا حقيقية النواة تكون في حالة حركة دائمية على الاقل ببعض اجزائها او عضياتها الخلوية وذلك خلال فترة حياتها. حركة الاميبا ، البراميسيوم ، حركة كريات الدم ، انبساط وتقلص العضلات ، الحركة الدورانية للسائتوبلازم حركة الكروموسومات أثناء الانقسام الخلوي . كلها أنواع منظورة من الحركة تعتمد أساساً على نوعين من التراكيب اللدقيقة البروتينية هما الانبيبات الدقيقة microtubules والخيوط الدقيقة microfilaments . قد تنجز بعض اشكال الحركة بواحد من هذه التراكيب واحياناً يشترك كلاهما لانجازها . ولها وظائف أخرى فضلاً عن أسناد وانجاز بعض الافعال الحيوية . تشكل هذه التراكيب نظاماً يطلق عليه (نظام الانبيبات الدقيقة - الخيوط الدقيقة) microtubules-microfilaments system .

أولاً : الانبيبات الدقيقة Microtubules

الانبيبات الدقيقة عضيات غير غشائية تتكون كيميائياً من وحدات ثانوية أحادية monomer لبروتين التوبولين tubulin الذي يشكل حوالي

85-95 % من تركيبها فضلاً عن بروتينات الانبيبات الدقيقة المشاركة (المصاحبة) (MAPs) microtubule associated proteins .

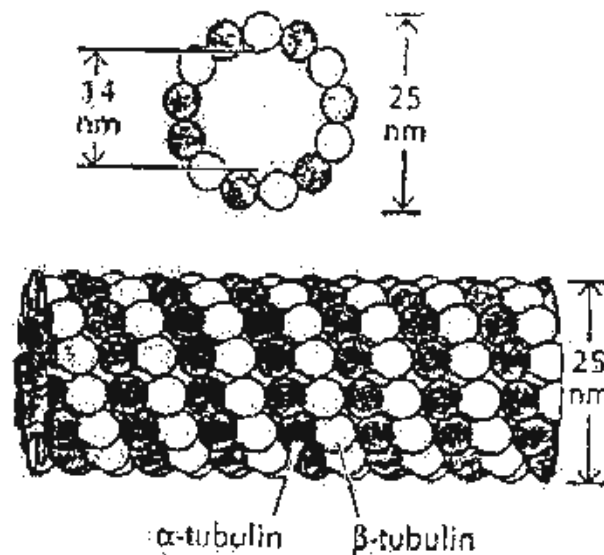
تتجمع الوحدات الاحادية لبروتين التوبولين في مواقع يطلق عليها مراكز تنظيم الانبيبات الدقيقة Microtubule organization centers وهي الاجسام القاعدية basal bodies والاجسام المركزية centrioles للاهداف التي يحصل فيها تجميع او تكاثف للوحدات الاحادية لبروتين التوبولين الى ثنائيات Dimer ثم بعد ذلك يحصل تكثيف لتكوين الليف الاولي protofibril وأخيراً تكوين الانبيبة الدقيقة المؤلف من 13 آحادية (monomer) لبروتين التوبولين شكل (5-1) أنبوبية غير متفرعة ، لها قابلية عالية على الاستطالة والقصر وذلك لقابليتها على التجميع او التفكك لوحداتها الثانوية البروتينية subunit المفردة من بروتين التوبولين tubulin .



شكل (1-5) أ: مخطط للانبيبات الدقيقة عملياته تجميع وتفكك بروتينات
 التوبيولين جزيئات أحادية A و B تشكل كمرحلة أولى ثنائيات Dimer ثم
 يحصل تجميع لتكوين الليف الأولى Protofibril .
 ب: مقطع عرضي لأحد الانبيبات الدقيقة المؤلفة من (13) ليفاً أولياً
 Protofibrils

ان بروتين التوبيولين يوجد بشكل جزيئات ثنائية متباينة heterodimer بشكل ذات وزن جزيئي 100.000-120.000 دالتون شكل (2-5) . تختلف من ناحية ثبوتيتها او استقرارها فنيبيات مغزل الانقسام mitotic spindle تكون اكثر حساسية وقلقة سريعة التفكك أما أنبيبات الاسواط والاهداب تكون أكثر استقرارية .

عموماً الانبيبات الدقيقة حساسة للبرودة والانتضاط المسائي وبعض المواد الكيميائية مثل الكولجسين Vinblastine , colchicine .



شكل (2-5) تركيب الانبيبات الدقيقة

بلمرة الجزيئات الثنائية α و β لبروتين التوبيولين

تواجدها و توزيعها :

تتواجد اغلب الانبيبات الدقيقة في ارضية السائتوبلازم ، وتكون مع

تركيب اخرى من البروتينات تراكيب معقدة هي :

مغزل الانقسام mitotic spindle ، الاهذاب cilia ، الاسواط flagella ،
الجسم المركزي centriole ، الليف البصري axonem ، الانبيبات العصبية
neurotubules هيكل الخلية cytoskeleton .

كذلك تكون متلازمة مع بعض العضيات المسؤولة عن الحركة
والتخصصات السطحية لبعض انواع الابتدائيات لكنها مفقودة في بعض الخلايا
كالاميبا والفطريات الهلامية .

يمكن تميز أربعة أنواع من الانبيبات الدقيقة نسبة الى استقرارها في

الخلية :

1. الانبيبات الموجودة في السائتوبلازم .
2. الانبيبات المساعدة في النطف .
3. الانبيبات المجموعة B الموجودة في تركيب الهدب والسوط .
4. الانبيبات مجموعة A الموجودة في الجسم المركزي .

وظائف الانبيبات الدقيقة Function of microtubules

1. الاسناد الميكانيكي : ويشمل الهيكل الخلوي cytoskeleton ونشوء الشكل
الخلوي cellular morphogenesis .

الهيكل الخلوي cytoskeleton : تعتبر الانبيبات الدقيقة هي المسؤولة عن
تحديد حالة الخلية و شكلها كونها تبطن غشاء الخلية ، وتمتد بصورة موازية له
واعادة توزيع مكوناتها الخلوية واكسابها الصلابة .

النشوء الخلوي (الشكلي) cellular morphogenesis يلاحظ أثناء تكوين
النطف للحيوانات ان استطالة النواة يتلازم مع ظهور اشعة من الانبيبات الدقيقة

تغلف النواة . وفي النباتات تكون معظم الانبيبات الدقيقة قريبة من غشاء الخلية مكونة ما يعرف بالقشرة cortex وترتيب وترسيب الليفات الدقيقة للسليولوز في الجدار الخلوي الذي يكسبها قوة .

2. الحركة Mortility الاهداب والاسواط .

3. النقل Transport .

تلعب الانبيبات الدقيقة دوراً مهماً في عملية نقل المواد ما بين الخلايا وداخل الخلايا مثل عملية نقل البروتينات من مراكز التصنيع في الرايبوسومات وحركة المواد خلال الخلايا العصبية وحركة الحبيبات في الخلايا الافرازية وحركة البروتين البيني في الاغشية الخلوية .

4. قطبية الخلية cellular polarity

الحركة الانزلاقية الموجهة يستعاض عنها بالحركة العشوائية التي تؤدي الى فقدان الاستقطاب في الخلية .

5. حركة الوثب (القفز) Saltatory movement

أي حركة تركيب او عضوية داخل الخلية بسرعة كبيرة من موقع الى اخر مثلاً مسافة 30 نانومتراً يمكن ان تنجز بسرعة كبيرة بوساطة الانبيبات الدقيقة (ازاحة السريعة للجزيئات العالقة في الساييتوبلازم مسافة تقدر بـ 30 نانومتراً في بضع ثوان) .

6. نقل الايعازات العصبية

لوجودها في محاور الخلايا العصبية بشكل حزم ضمن المستقبلات

العصبية neuro receptor.

7. التقلص

يلعب دوراً في تكوين المغزل وحركة الكروموسومات أثناء الانقسام الاعتيادي .

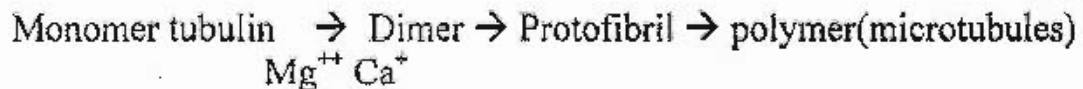
منشأ الانبيبات الدقيقة

يعتقد العديد من الباحثين بأن هذه العضيات تنشأ من دون أصل Denovo أو من تجميع أو بلمرة جزيئات مفردة لبروتين التوبيولين tubulin بوجود الطاقة (GTP) guanosine triphosphate ووجود أيونات المغنيسيوم Mg^{++} وكميات كبيرة من الكالسيوم Ca^{++} .

هذه العملية تتم بتوجيه من قبل مراكز تنظيم محددة في السائتوبلازم كالجسم المركزي والجسم القاعدي والقطعة المركزية . تكون عملية البلمرة على أوجهها في الطور البيني والاستوائي لكنها واطئة في الطور التمهيدي والانفصالي . ضمن الخلية هناك توازن بين الانبيبات الدقيقة وبروتين التوبيولين الحر (الانبيبات الدقيقة السائتوبلازمية) .

بوجود الكولجسين تتحول الـ polymer الى monomer بوجود GTP وهذه الحالة تعد طبيعية حتى في حالة عدم وجود colchicine ان الـ tubulin يحتل مركز ارتباط في الـ GTP وعند وجود الكولجسين فإنه ينافس tubulin على موقع ارتباط في الـ GTP شكل (1-5) .

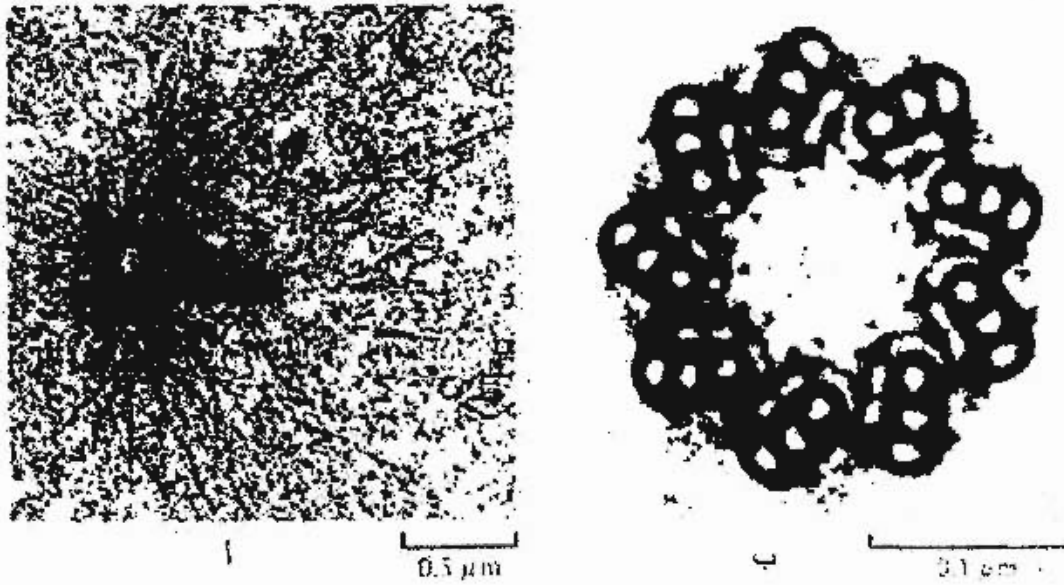
GTP



Centriole

الجسم المركزي

أحد التراكيب الموجودة في الخلايا الحيوانية لا يوجد في الخلايا النباتية والكثير من الكائنات أحادية الخلية يدعى أحياناً بـ Centrosome ، يكون بهيئة جسمين متعامدين في الحالة الطبيعية للخلية ، يكون الجسم المركزي أسطواناني الشكل مفتوح الطرفين الا في حالة حملها للهدب او السوط . في هذه الحالة يسمى الجسم القاعدي Basal body (Kinetosome) يتركب من 9 مجاميع ثلاثية من الانبيبات الدقيقة تشكل محيطاً أسطوانياً هي a و b و c مشابهة للجسام القاعدية basal bodies في الاهداب و الاسواط شكل (3-5).



شكل (3-5) أ: صورة بالمجهر الالكتروني للجسم المركزي .
ب: مقطع عرضي للجسم المركزي يظهر المجاميع التسعة الثلاثية للانبيبات الدقيقة .

يتخذ شكلاً دائرياً (أثنان في الهدب) لا تحاط بغشاء لكنها تظهر وكأنها مغمورة بطبقة كثيفة الكترونيًا غير منتظمة ، تظهر المجاميع التسعة الثلاثية مشابهة تماماً . الانبيبة الداخلية a يتألف جدارها من 13 خيطاً بروتيني أولياً ، كما يلاحظ ان الانبيبة c تتوقف عن النمو في الهدب و السوط .

منشأ الجسم المركزي :

1. ينشأ من انقسام جسم مركزي سابق له في التكوين .
2. ينشأ دون أصل محدد Denovo .

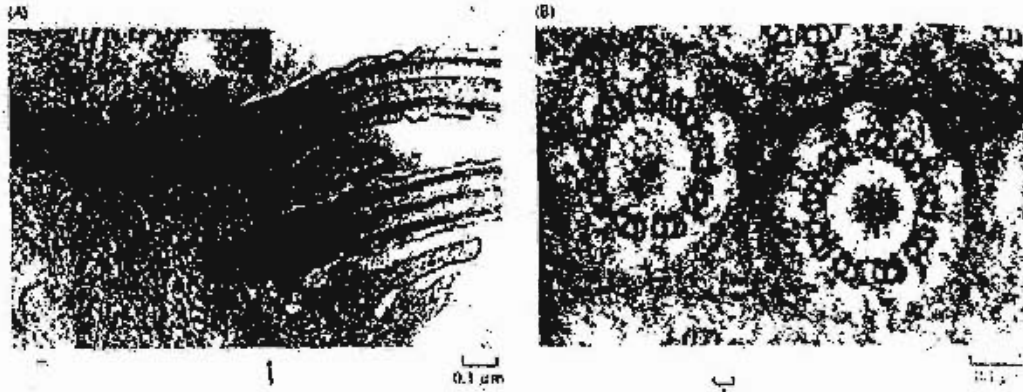
وظائف الجسم المركزي Centriolar functions

1. تكوين الهدب والسوط .
2. تكوين جهاز المغزل الانقسام الاعتيادي والاختزالي .

الجسم القاعدي Basal body

يشبه الجسم المركزي يظهر تحت الغشاء البلازمي ليؤلف الاهداب والاسواط في حقيقية النواة والاختلاف ان الجسم المركزي يعد مركزاً لنشوء وتجميع الانبيبات الدقيقة في الخلية ويقوم بتنظيم وتنسيق هذه الانبيبات لجهاز المغزل الانقسامي المعقد .

ويصنف تركيبة الدقيق تحت نظام (9+0) أي توجد المجاميع التسعة الثلاثية ويفقد مركزه الانبيبتين الدقيقتين المفردتين الموجودتين في مركز الهدب والسوط شكل (4-5) .



شكل (4-5) صورة بالمجهر الالكتروني للجسام القاعدية

أ: مقطع طولي

ب: مقطع عرضي

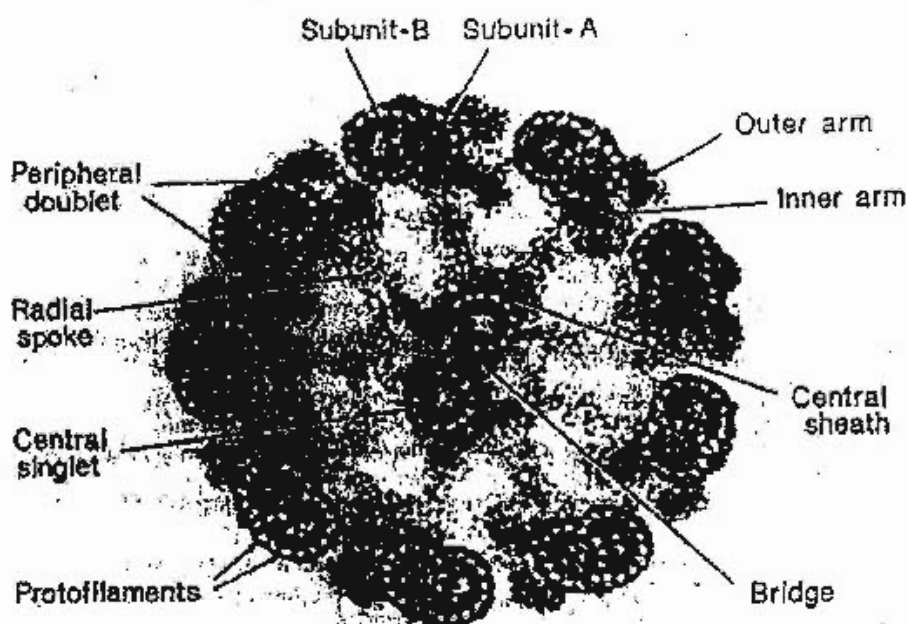
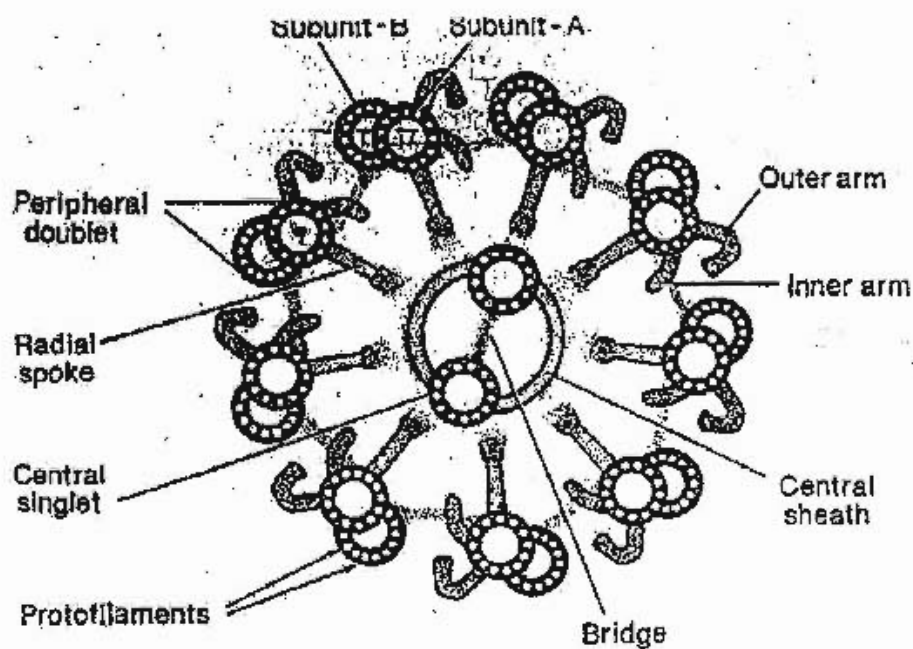
التركيب الدقيق للأسواط والاهدا ب :

الاسواط والاهدا ب تخصصات خلوية سطحية لأنواع معينة من الخلايا ، تكون الاهداب أقصر (10-15) نانومتر وكثيرة العدد في حين تكون الاسواط طويلة (150) نانومتر وقليلة العدد كلاهما ينشأ من الجسم القاعدي . ولهما نفس نظام المجاميع التسعة للانبيبات الدقيقة (2+9) أي 9 تسع مجاميع محيطية ثنائية الانببية ويوجد في كليهما أنببيتان مركزيان ترتبطان مع بعضهما بواسطة جسر مركزي ، غير موجود في الجسم المركزي أو القاعدي ، علماً ان النبيتين المركزيين منفصلتان عن بعضهما .

في الهدب او السوط تكون المجاميع ثنائية في الجسم المركزي تكون ثلاثية Triplet في النببية A يوجد بروتين الدايين dynein وفقدان هذا

البروتين يؤدي الى عدم حركة الانبيبات . مثال على ذلك اذا كانت النطف فاقدة لهذا البروتين او جسور الدائنين . فيصاب الذكر بحالة العقم ، أي تفقد النطفة قابليتها على الحركة والانتقال .

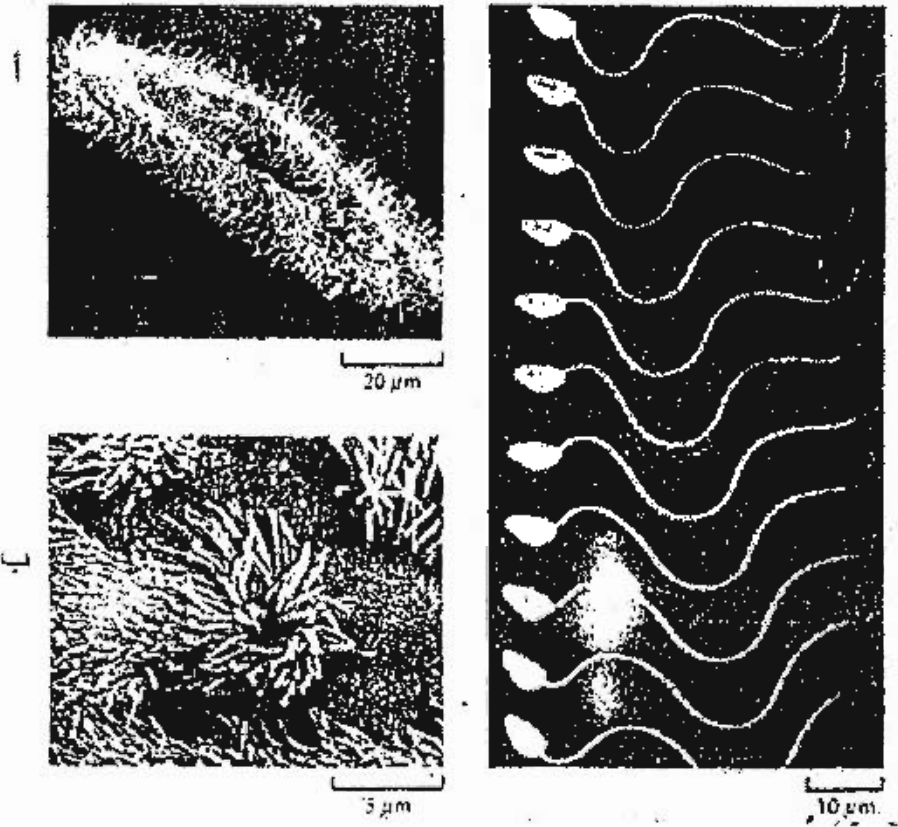
تتخذ الانبيبات الدقيقة النظام المعروف (2+9) ففي وسط المحور تظهر نبيتان دقيقتان تمران على طول خط الهدب ومرتبطتان مع بعضهما بوساطة جسر . كما يبرز من النبيتين المركزيتين بروزان محيطيان يمثلان الغمد المركزي central sheath تتألف كل نبيبة مركزية من 13 خيطاً بروتينياً . تحيط المجاميع التسعة الثنائية A و B الغمد المركزي اما النبيبة B فغير كاملة مؤلفة من 11 خيطاً شكل (5-5) .



شكل (5-5) أ: مقطع عرضي للانبيبات الدقيقة في الهدب

ب: صورة بالجهر الالكتروني

تتواجد المحاور الدولابية Radial spokes على مسافات منتظمة على طول المحور تمتد من كل نبيبة A من المجاميع الثنائية الى الداخل باتجاه الغمد المركزي يكون رأس كل المحاور الدولابية منتفخاً .
يوجد بعض الشذوذ عن نظام 2+9 في اذنب نطف الحشرات mayfly (9+صفر) الديدان المسطحة flut worms (1+9) .



شكل (5-6) أ: صورة بالمجهر الالكتروني تظهر عدداً من الاهداب في البراميسيوم.

ب: الاهداب في الخلايا الطلائية .

ج: الحركة الموجية للسوط في النطفة

حركة الهدب :

يوجد نموذجان لحركة الهدب والسوط :

- a. موجات متتالية لحركة امامية للسوط تدفع النطفة مثلاً باتجاه المعاكس .
- b. القوة الضاربة تشبه حركة المجذاف للقارب .

يختلف كل من السوط والهدب في طبيعة حركتهما اذ تتحرك الاهداب حركة تموجية وتكون قوة الضربة عمودية على سطحها مما يجعل محيطها يتحرك بصورة موازية له . فيما يستعمل السوط لتسيير الخلية ذاتها بحركة تموجية شكل (5-6) . فالنطفة مثلاً تحتوي سوطاً واحداً طويلاً هو الذنب الذي يقوم بتحريك النطفة بسرعة الى الامام عبر محيطها وكذلك الحال بالنسبة للسوطيات وحيدة الخلية كاليوجلينا والكلاميدوموناس تمتلك الاهداب القابلة على الحركة حتى عند عزلها عن الخلية وحتى عند نفاذ ATP .

من خلال هذه تم التوصل الى ثلاث حقائق هي :

1. تتحرك الخلايا بوساطة أعضائها الحركية كالاهداب والاسواط .
2. ان مصدر الطاقة الحرة المستهلكة في الحركة تأتي من تحلل ATP بوساطة ATPase او من المايتوكوندريا .
3. تستعمل ألياف الهدب أداة تؤدي بدورها حركة وأن مصدر الطاقة ATP الموجود في الخلية وليس الهدب .

أسواط البكتريا Bacterial flagella

1. فاقدة للغشاء البلازمي .
2. تصنف تحت نظام (2+5) .
3. يتكون من بروتين flagellin .

4. حركة سوط البكتريا دورانية والتي تعزى الى الحلقة الموجودة في الجسم القاعدي للسوط .
5. يعتقد ان مصدر الطاقة هو عملية الفسفرة التأكسدية وليس ATP.

مغزل الانقسام Mitotic spindle

أن الياف المغزل عبارة عن أنبيبات دقيقة تتجمع في مراكزها المتواجدة في الخلية الحيوانية وهي الجسم المركزي centrioles والجسم القاعدي basal body والقطعة المركزية Kinetochore أو Centromer ، اذ تتصف هذه بأنها مراكز تنظيم الانبيبات الدقيقة Microtubules organizing center MTOC . لا تحدث حركة الكروموسومات خلال الانقسام الخلوي ما لم يتكون نظام الانبيبات الدقيقة لتعطي المغزل او جهاز الانقسام mitotic apparatus شكل (5-7) والذي يتكون من كل من :

1. الاشعة النجمية Aster ray .
2. الاجسام المغزلية .
3. الانبيبات المغزلية Spindle microtubules .

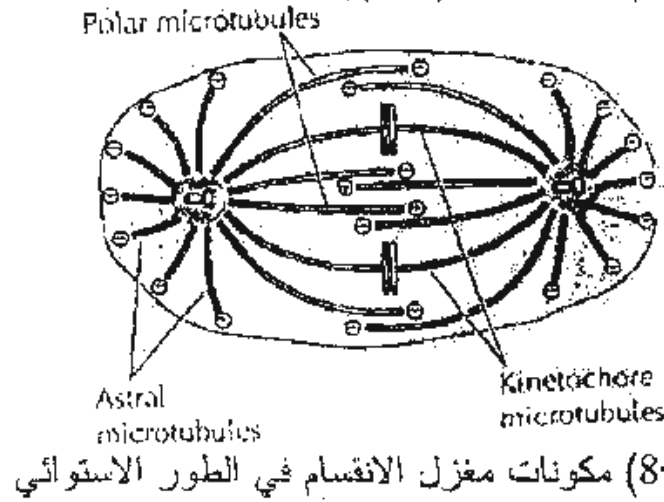


شكل (5-7) صورة بالمجهر الالكتروني لمغزل الانقسام

المغزل يتكون من الانبيبات الدقيقة والتي تكون بثلاثة اشكال :

1. الانبيبات الكروموسومية Chromosomal microtubules او تسمى Kinetochore microtubules الواقعة بين القطب والقطعة المركزية .
2. الانبيبات المستمرة من القطب الى القطب Polar microtubules(Pole to pole)

3. الانبيبات النجمية Astral microtubules التي تظهر بشكل أشعة نجمية من مغزلي الانقسام كليهما شكل (5-8) .

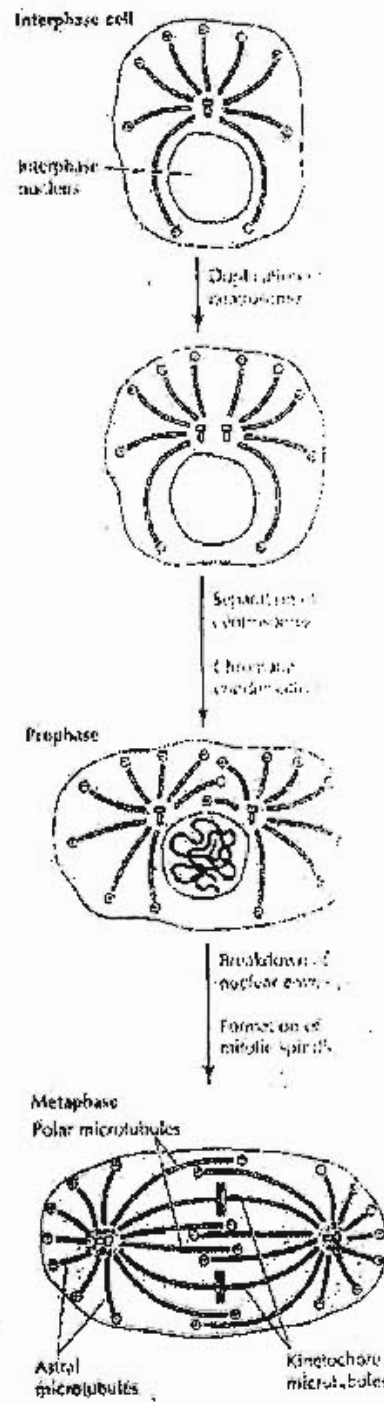


شكل (5-8) مكونات مغزل الانقسام في الطور الاستوائي

تشكيل مغزل الانقسام

الجسم المركزي والقطعة المركزية يحصل لهما تضاعف خلال الطور البيني interphase وخلال الطور التمهيدي Prophase من الانقسام البيني Centrosomes المتضاعفة تنفصل وتتحرك الى الجهتين المتقابلين من النواة nucleus ، ثم يختفي الغلاف النووي ، ثم يحصل اعادة تنظيم للانبيبات الدقيقة لمغزل الانقسام ثم تتصل الانبيبات الدقيقة الكروموسومية لتصل بالكروموسومات المكثفة condensed .

الانبيبات الدقيقة القطبية يحصل لها تداخل مع بعضها في مركز الخلية . في حين تمتد الانبيبات الدقيقة النجمية astral microtubule الى محيط الخلية وفي الطور الاستوائي metaphase يحصل تكاثف للكروموسومات في الموقع الوسطي للمغزل Center of the spindle شكل (5-9) .



شكل (5-9) تشكيل مغزل الانقسام خلال مرحلة انقسام الخلية

ثانيًا : الخيوط الدقيقة (خيوط الاكتينين)

Microfilaments(Actin filaments)

تعد من أهم التخصصات في مادة الارضية الساييتوبلازمية ، أحياناً يطلق عليها خيوط الاكتين Actin filaments وذلك لان اساس تكوينها بروتين الاكتين ، عزلت لأول مرة عام 1942 من الخلايا العضلية اذ تشكل حوالي 20% من مجموع بروتين الخلية ، يعد بروتين الاكتين اكبر بروتينات الهيكل الخلوي في معظم الخلايا . بروتين الاكتين عبارة عن جزيئات مفردة monomer كروية مؤلفة من (375) حامضاً امينياً ذات وزن جزيئي يقدر بـ 43 كيلو دالتون .

تم تعيين الابعاد الثلاثية للخيوط الدقيقة عام 1990 من قبل كينث هولمز Kennth Holmes وجماعته كاشرة بروتينية نحيفة متطاولة غير متفرعة يتراوح قطرها ما بين 40-70 انكستروم ، توجد في العضلات وضمن الحشوة الساييتوبلازمية لخلايا حقيقية النواة ويبين الجدول (5-1) اهم الفروق بين الانبيبات الدقيقة والخيوط الدقيقة .

جدول (5-1) اهم الفروق ما بين الانبيبات الدقيقة والخيوط الدقيقة

الحالة	Micro filaments	Micro tubules
القطر	A 60-30	200-100 انكستروم
بروتين	الاكتين Actine	التوبيولين tubulin
الوسيط الرابط	ATP	GTP
المواد المثبطة او المحللة	سايتوكلاسين B	كولجسين و الفنتلاسين

يظهر بروتين الاكتين Actin بشكلين :

أ: جزيئات الاكتين المفردة (G-actin) أو Globular actin

جزيئات مفردة كروية الشكل تعطي خيوط الاكتين النحيفة تتكون من (375) حامضاً أمينياً ويوزن جزيئي حوالي (43) كيلو دالتون . تتكاثف (بلمرة Polymer) الى تراكيب ثنائية Dimer ثم متعدد البلمرة Polymers لكي تعطي شكلاً آخر من خيوط F-actin شكل (5-10) .

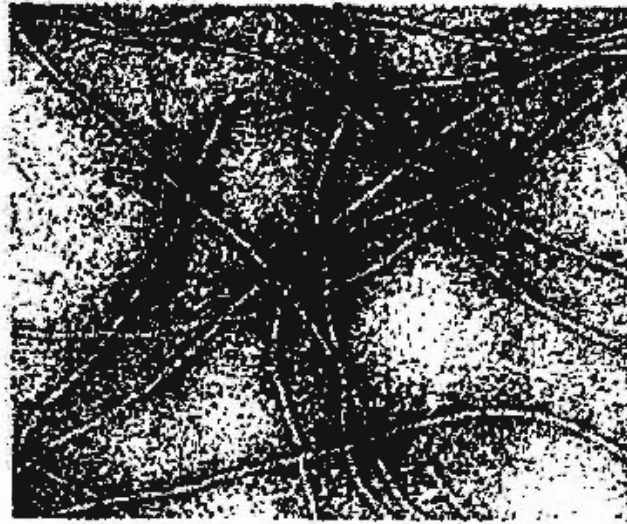
ب: F-actin Filamentous actin

يظهر هذا النوع من الخيوط نتيجة تكاثف (Polymer) لجزيئات الاكتين المفردة monomer الى دايمرات ثنائية ثم ثلاثية Trimer والتي تنمو باضافة جزيئات أحادية في كلا النهايتين ثم يتشكل شريطين من الخيوط الدقيقة الاولى Protofilaments كهينة حلزون ثنائي تظهر له نهاية موجبة وأخرى سالبة وهذه القطبية مهمة في حركة خيوط المايوسين Myosine في الخلايا العضلية توجد خيوط عضلية تدعى myofilaments مؤلفة من خيوط الاكتين Actin والمايوسين Myosine بشكل بروتين الاكتين أكثر من 25% من البروتينات للخلية العضلية و 65% المايوسين وما تبقى انواع اخرى من البروتينات

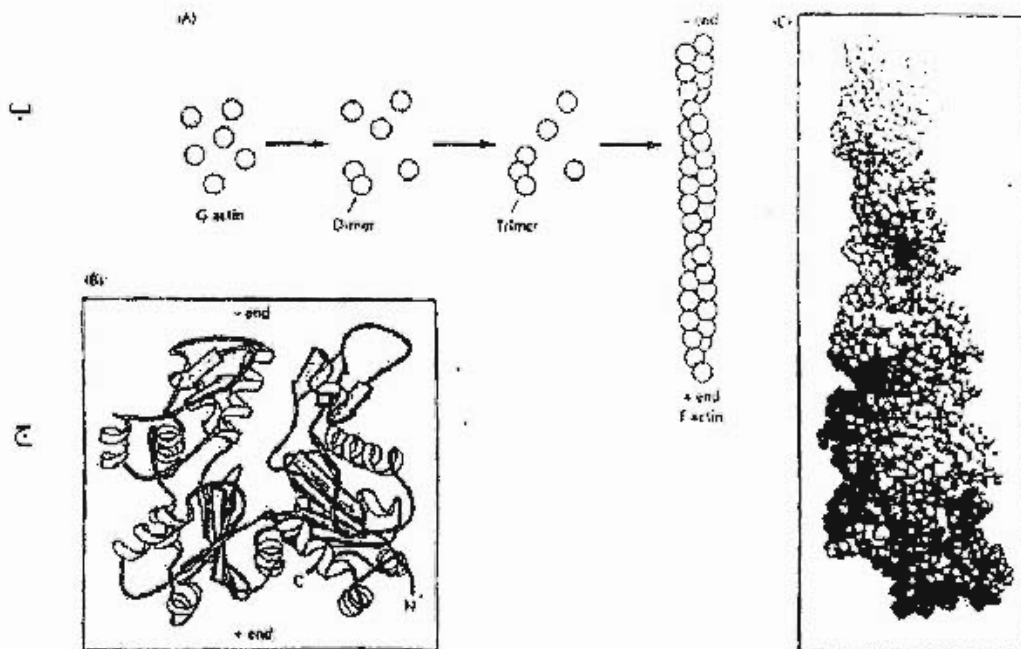
هناك نوعان من الخيوط الدقيقة :

1. نوع مشبك lattice نوع L أو L-type يوجد في الخلايا غير العضلية ، الشبكة الطرفية Terminal web في خلايا الامعاء يتميز هذا النوع

من الخيوط بكونه حساساً لمادة السايٲوكلاسين ب (Cytochalasin B) .
2. نوع S أو S-type Microfilaments خيوط متطاولة توجد تحت
الغشاء البلازمي بشكل متوازٍ لا تؤلف حزماً ، غير حساسة لمادة
السايٲوكلاسين ب ، مشابهة لخواص خيوط الاكتين في الخلايا العضلية.



50 nm



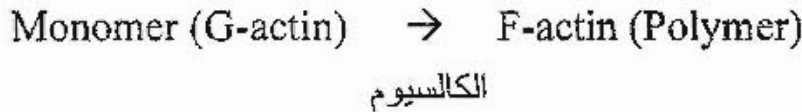
شكل (5-10) أ: صورة من خلال المجهر الالكتروني لخيوط الاكتين .

ب: عملية تجميع خيوط الاكتين .

ج: شكل تركيبى لخيوط الاكتين .

منشأ الخيوط الدقيقة

ذات منشأ ذاتي Self assembly من تجمع وحدات مفردة من بروتين الاكتين Actin في السايثوبلازم شكل (5-10) .
ATP



تواجدها (توزيعها)

توجد في الارضية السايثوبلازمية للخلايا حقيقية النواة مؤلفة الجهاز الهيكلي لتعطي الشكل العام للخلية ، توجد في الخلايا العضلية بشكل خيوط الاكتين - المايوسين كما تتواجد قرب الغشاء البلازمي مكونة الشبكة الطرفية في الخلايا المعدية كما توجد في سطوح الخلايا الطلائية للقناة الهضمية كخيوط توترية Tonofilaments ، كما ان الخيوط الدقيقة تلعب دوراً كبيراً في الانقسام الخلوي وحركة الخلية وتشكل النموات الخارجية لبعض الخلايا العصبية ، كما انها تدخل النموات الخارجية للخلايا العصبية وتشارك في تكوين الغدد وخاصة الغدد الانبوبية المعدية .

وظائف الخيوط الدقيقة

تشارك الخيوط الدقيقة بالوظائف الخلوية الآتية :

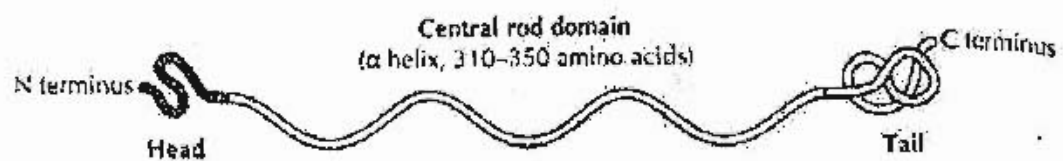
1. انقسام الخلية .
2. حركة الغشاء البلازمي .
3. الحركة الدورانية للسايثوبلازم .

4. الحركة التقلصية للخلايا العضلية .
5. حركة الاميبا .
6. تدخل في الفجوات الخارجة للخلايا العصبية وحركة الزغبيات المعوية والبلعمية .

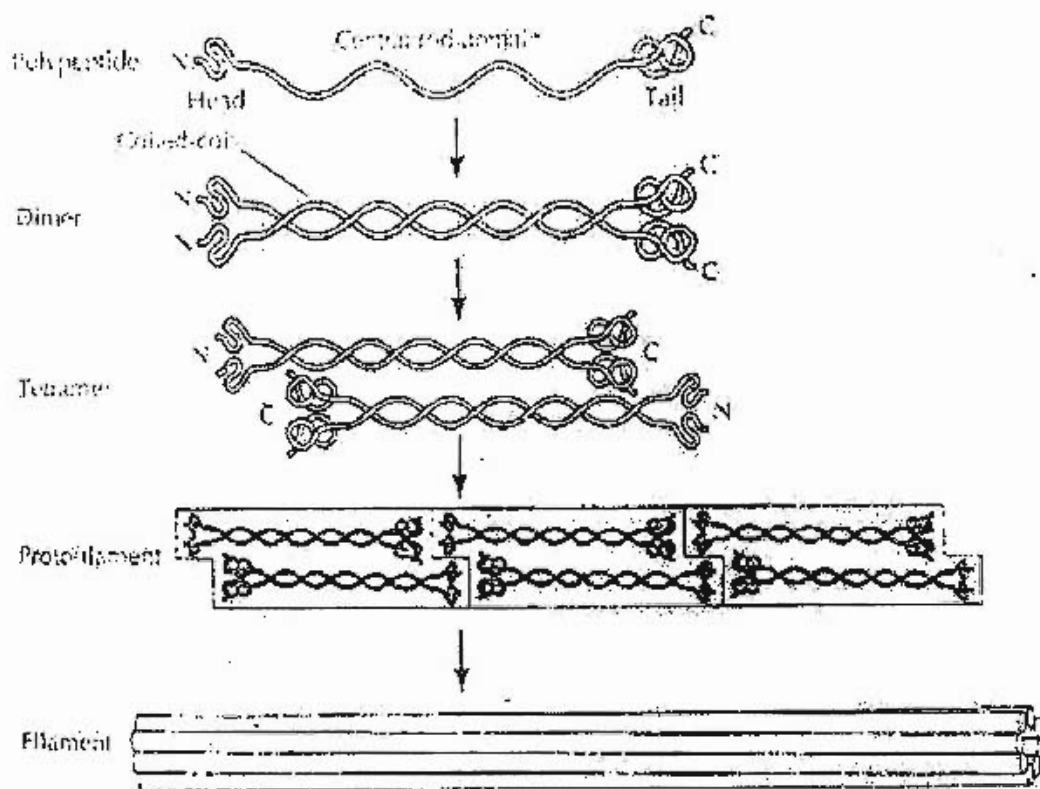
ثالثاً : الخيوط المتوسطة Intermediate filaments

تتركب الخيوط المتوسطة من متعدد الببتيد لبروتينات بشكل عصا مؤلفة تقريباً من (310-350) حامضاً أمينياً وبشكل حلزون الفا α -helix يمتلك نهايتين (رأس) head يطلق عليها N-terminus ونهاية ذيل (ذنب) Tail يطلق عليها C-terminus وهاتين النهايتين مختلفتين في الحجم والشكل شكل (11-5) .

وفي عمليات تجميع الخيوط المتوسطة تتكون أولاً ثنائيات Dimer من متعدد الببتيد الملتفة حول بعضها ثم يحصل تكاثف لهذه الثنائيات لتشكيل رباعيات Tetramer اذ تكون نهايتي كل اتجاه تمتلك N و C ثم بعد ذلك هذه الثنائيات تندمج مع بعضها ولكن باتجاه المعاكس لتكوين رباعيات Tetramers لتشكيل الخيوط الأولية Protofilament اذ يلاحظ ان كل خيط يحتوي تقريباً على (8) من الخيوط الأولية الملتفة مع بعضها شكل (12-5) .
ولهذا التنظيم يتطلب عملها نوعين من البروتينات المختلفة كما في خيوط الكرياتين Keratin filaments .



شكل (11-5) تركيب بروتينات الخيوط المتوسطة



شكل (12-5) تجميع الخيوط المتوسطة

ان هذه الخيوط تمتلك قطراً مقداره 10 نانوميترات في حين قطر خيوط الاكتين 7 نانوميترات والانبيبات الدقيقة حوالي 25 نانوميترأ وجميعها ليس لها علاقة بحركة الخلية كونها تتكون من مجاميع غير متجانسة الا انها تلعب دوراً مهماً في اسناد ميكانيكي للخلايا والانسجة من خلال الحفاظ على شكل الخلية وتلعب دوراً مهماً في تنظيم العضيات .

عكس خيوط الاكتين والانبيبات الدقيقة التي تتشكل من تكاثف (بلمرة) أنواع مفردة من البروتينات فالخيوط المتوسطة تتكون من عدد كبير من البروتينات المختلفة أكثر من 50 نوعاً من البروتينات المختلفة جدول (5-2) والتي تصنف الى ست مجاميع اساسية اعتماداً على تسلسل الحوامض الامينية وامكن وجودها وتعبيرها . فمثلاً keratin الطراز الاول والثاني يحتوي على الكرياتين keratin الحامضية والقاعدية وكل واحدة منها تتكون من حوالي (15) بروتيناً مختلفاً و مواقع وجودها الخلايا الظلانية .

جدول (2-5) بروتينات الخيوط المتوسطة

الموقع	الحجم (kd) كيلودالتون	البروتين	الطراز
Epithelial cells	60-40	Acidic (15proteins)	I
Epithelial cells	70-50	Neutral or keratins (15proteins)	II
Fibroblasts, WBCs and other cell types	54	Vimentin	III
Muscle cells	53	Desmin	
Glial cells	51	Glial fibrillary acidic protein	
Peripheral neurons	57	Peripherin	
Neurons	70-60	Neurofilaments proteins NF-L	IV
Neurons	110-105	NF-M	
Neurons	150-135	NF-H	
Neurons	66	α -internexin	
Nuclear lamina of all cell types	75-60	Nuclear lamins	V
Stem cells of central Neurons system	200	Nestin	VI

الفصل السادس

The Cytoplasmic Vacuoles

الجهاز الفجوي السايئوبلازمي

يتألف هذا الجهاز من شبكة معقدة من الأغشية الثنائية الجدار منتشرة في جميع السايئوبلازم و تظهر بهيئة أنبيبات أو حويصلات أو أكياس مسطحة وقد تتخذ أشكالاً مختلفة ، تقسم هذه التراكيب الكيسية والحويصلية الشكل المادة السايئوبلازمية على طورين هما:

أ: طور التجويف القنوي أو الحويصلي Lumenal phase يمثل المادة المحصورة داخل الاغشية (النظام الغشائي) .

ب: طور الحشوة الارضية واحيانا تسمى بالسايئوسول Hyaloplasmic phase (Cytosol or Matrix) يمثل المادة خارج الاغشية أن أغشية هذا النظام تظهر أمثلاكها شكلاً تركيبياً مماثلاً للغشاء البلازمي ويمكن تمييزها الى :

1. الشبكة الاندوبلازمية Endoplasmic reticulum .
2. غلاف النواة Nuclear envelope .
3. معقد كولجي Golgi complex .

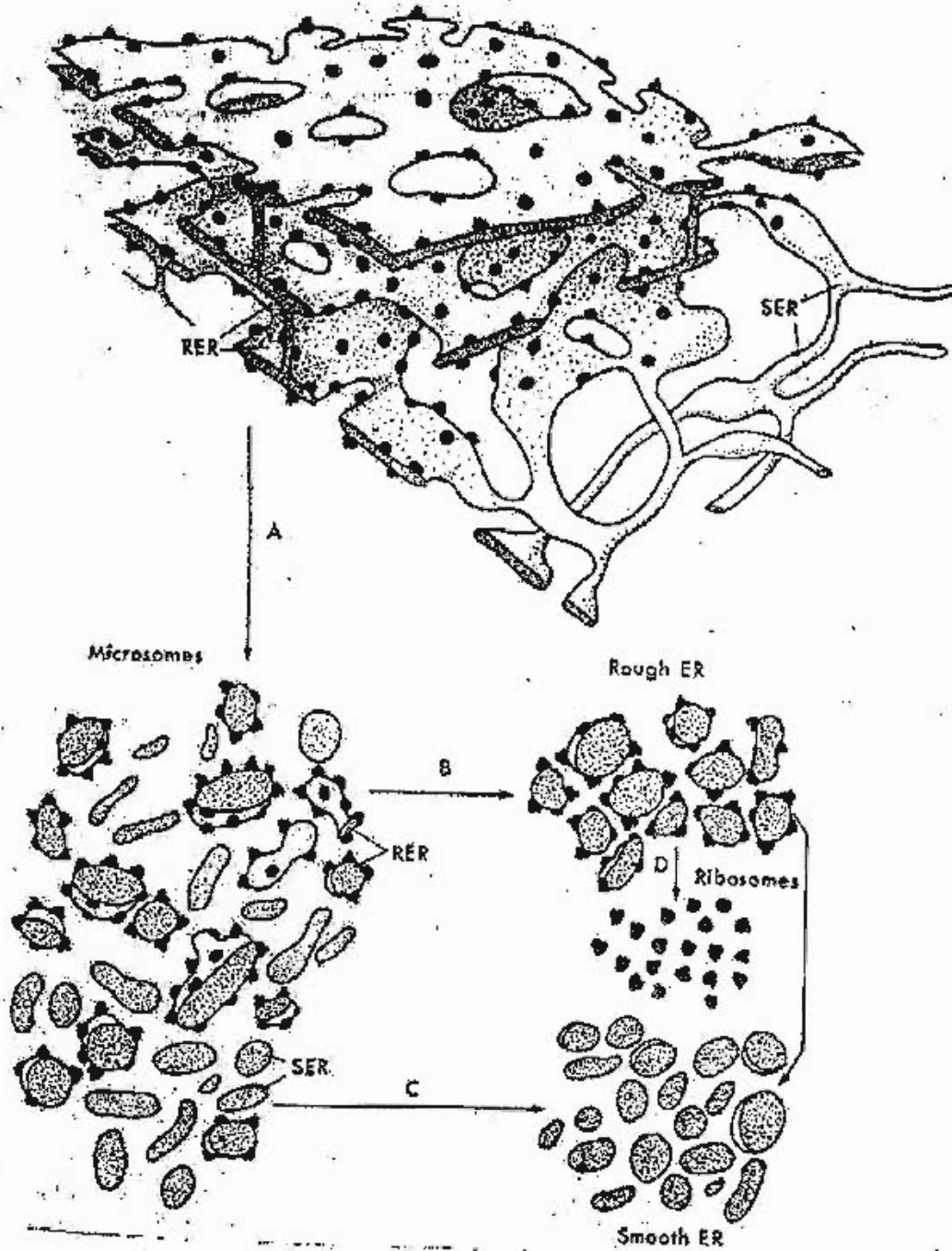
Endoplasmic reticulum

1 . الشبكة الاندوبلازمية

المعلومات المتوفرة عن الشبكة الاندوبلازمية هي بعد اكتشاف المجهر

الالكتروني ، فقد وصفت لأول مرة من قبل بورتر K.R, Porter عام 1945 لخلايا المزارع الانسجة الجنينية بهيئة شبكة أنابيب معقدة ثنائية الاغشية مجوفة التي تجعل تركيبها الداخلي أكثر كثافة تمتد الى الغشاء النووي وتملاً

السائتوبلازم ، كما وتمتد الى الغشاء البلازمي للخلايا المتجاورة وتتصل مع بعضها وبعض العضيات كجسيمات كولجي اذ تنتشر في جميع سائتوبلازم الخلايا الحيوانية والنباتية . ان هذه التراكيب الكيسية تظهر تباينا في أحجامها تبعا لنوع الخلية شكل (6-1) ، يبلغ سمك هذه الحويصلات Cisterna ما بين 40-50 نانوميتر . يظهر تركيبها الداخلي مجوفاً يطلق عليه Lumen أو الفسحة الحويصلية (الصهرنج) Cisternal space الذي يشكل حوالي 10% من مجموع حجم الخلية.



شكل (1-6) بثلاثة أبعاد

A. الشبكة الاندوبلازمية الخشنة والملساء .

B. الميكروسوم .

C. الرايبوسومات .

تظهر الشبكة الاندوبلازمية في السائتوبلازم على نوعين هما :

1. الشبكة الاندوبلازمية الخشنة أو المحببة

Rough (Granular) Endoplasmic Reticulum (RER-GER) يتميز هذا النوع من الشبكة بالتصاق على سطحها الخارجي أعداد كبيرة من الحبيبات (الرايبوسومات Ribosomes) مما يجعل مظهرها خشناً أو محبباً ، يزداد تواجد هذا النوع من الشبكة في الخلايا التي تكون فعالة في بناء البروتين كالخلايا الإفرازية في البنكرياس وخلايا بلازما الدم .

2. الشبكة الاندوبلازمية الملساء Smooth (Agranular) Endoplasmic Reticulum

(SER-AER) هذه الشبكة يفتقر سطحها الخارجي الى الحبيبات الرايبوسومية لهذا تظهر ملساء أو غير محببة . يكثر هذا النوع من الشبكة في كريات الدم البيضاء WBCs و الخلايا الامية للنطف Spermatocytes. تظهر الشبكة الملساء بهيئة تراكيب كيسية أو حويصلية يتراوح قطرها ما بين 25-50 نانوميتر أو على شكل انابيب يتراوح قطرها ما بين 50-100 نانوميتر .

يمكن ملاحظة النوعين من الشبكة الخشنة والملساء في الخلية ، ويمكن ان يحصل تحول من شكل الى اخر في نفس الخلية خلال دورة حياة الخلية بحيث يشكل النوعان نظاماً واحداً مستمراً .

Chemical composition

التركيب الكيميائي

تتشكل الشبكة من وحدات صغيرة تدعى المايكروسومات Microsomes والتي تُولف حوالي من 15-20% من كتلة الخلية ، تقدر نسبة RNA في جزء المايكروسومات بحوالي 50-60% من RNA الخلية ، تظهر بعض أجزاء الشبكة الاندوبلازمية والرايبوسومات المرتبطة بهيئة حبيبات والغنية بـ RNA ككتلة من الساييتوبلازم تدعى البلازما النشطة Ergastoplasma أن نسبة اللبيد الى البروتين تكون عالية في أغشية الشبكة الاندوبلازمية الملساء ، بينما العكس في أغشية الشبكة الاندوبلازمية الخشنة وذلك لنشاط الأخيرة في بناء البروتينات والتي تكون معظمها أنزيمات منها Glucose-6-phosphatase , Cytochrome-C-reductase .

منشأ الشبكة الاندوبلازمية

في عام 1956 لاحظ كاي Kay قيام الغلاف النووي بتكوين فقاعات Blebs ثم انفصالها واتجاهها نحو الساييتوبلازم اذ تتحول الى أغشية بهيئة أكياس مسطحة تشبه الشبكة الاندوبلازمية ولهذا اعتقد ان منشأها من الغلاف النووي ، في حين يعتقد الكثير من الباحثين انها تنشأ من تضاعف الشبكة نفسها .

وظائف الشبكة الاندوبلازمية

1. الإسناد والدعم الميكانيكي للساييتوبلازم .
2. المساهمة في عمليات النقل وتبادل المواد ، اذ يعتقد بان السطح الغشائي للشبكة يلعب دوراً مهماً في عملية تبادل المواد بين ارضية الساييتوبلازم والجوف الداخلي للشبكة أو من خلال وجود النواقل الانزيمية (البريمرية Permeases) .

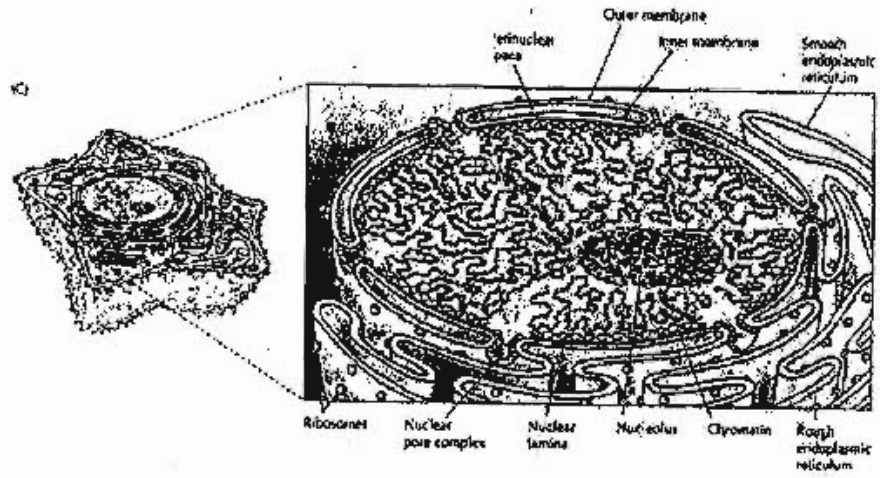
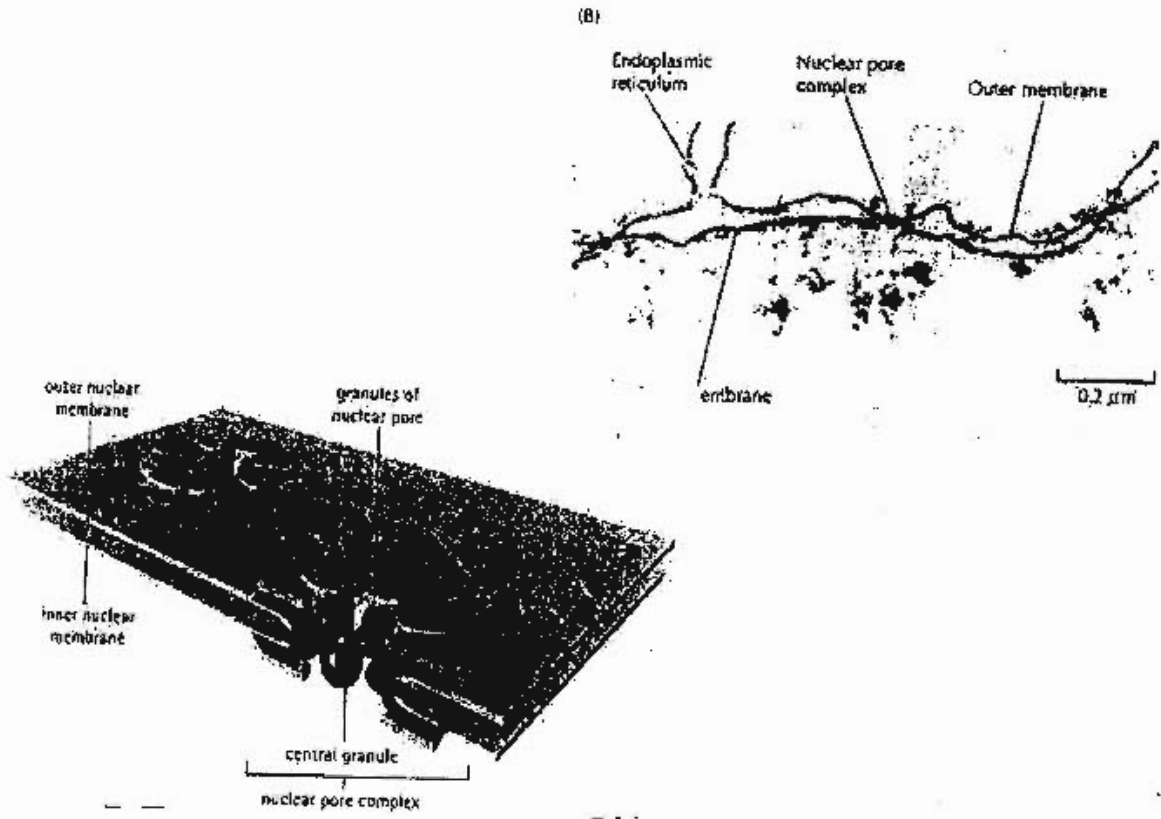
3. المساهمة في التدرج الايوني والجهد الالكتروني.
4. الحركة الانسيابية للاغشية .
5. بناء البروتينات من خلال وجود الرايبوسومات على سطحها أو تخزينها ثم نقلها الى مواقع أخرى داخل الخلية أو طرحها خارج الخلية بعملية الافراز.
6. ازالة السموم . أثناء إعطاء الحيوان بعض الانوية كالفينوباربیتال والهرمونات يلاحظ زيادة وتضخم الشبكة الاندوبلازمية الملساء التي تؤدي بدورها الى زيادة فعالية الانزيمات المؤدية الى ازالة السمية Detoxification ومن اهم الانزيمات Arylhydroxylase الذي يعمل على ازالة تأثير المركبات الهيدروكربونية.
7. بناء الدهون : يرتبط بناؤها بالشبكة الاندوبلازمية الملساء .
8. تحليل الكلايكوجين : أثناء تجويع الحيوان يلاحظ وجود بقايا الكلايكوجين متصلة بالحوصلات الشبكة الاندوبلازمية ، ولكن بعد تغذية الحيوان يلاحظ زيادة في الشبكة الاندوبلازمية الناعمة مع تراكم الكلايكوجين . لقد وجد أن انزيم UDPG-glycogentransferase الذي يشترك بصورة مباشرة في بناء الكلايكوجين يرتبط بجزيئات الكلايكوجين أكثر مما يرتبط بالمكونات الغشائية للشبكة الاندوبلازمية لذا يمكن القول بوجود علاقة بين الشبكة وتحليل الكلايكوجين ، وان انزيم Glucose-6-phosphetase ينغمر في أغشية الشبكة الاندوبلازمية الملساء اذ يعمل على تكسير الكلايكوجين في ارضية السايٲوبلازم و يحرر الكلوكوز الى جوف الشبكة اذ ينتقل عن طريق الجهاز الفجوي السايٲوبلازمي ثم المجري العام ، اذ يعمل الانزيم على ازالة مجموعة الفوسفات من الكلوكوز-6-فوسفات الناتج من تكسير الكلايكوجين في الأرضية السايٲوبلازمية .

Nuclear envelope or Karyotheca

الغلاف النووي

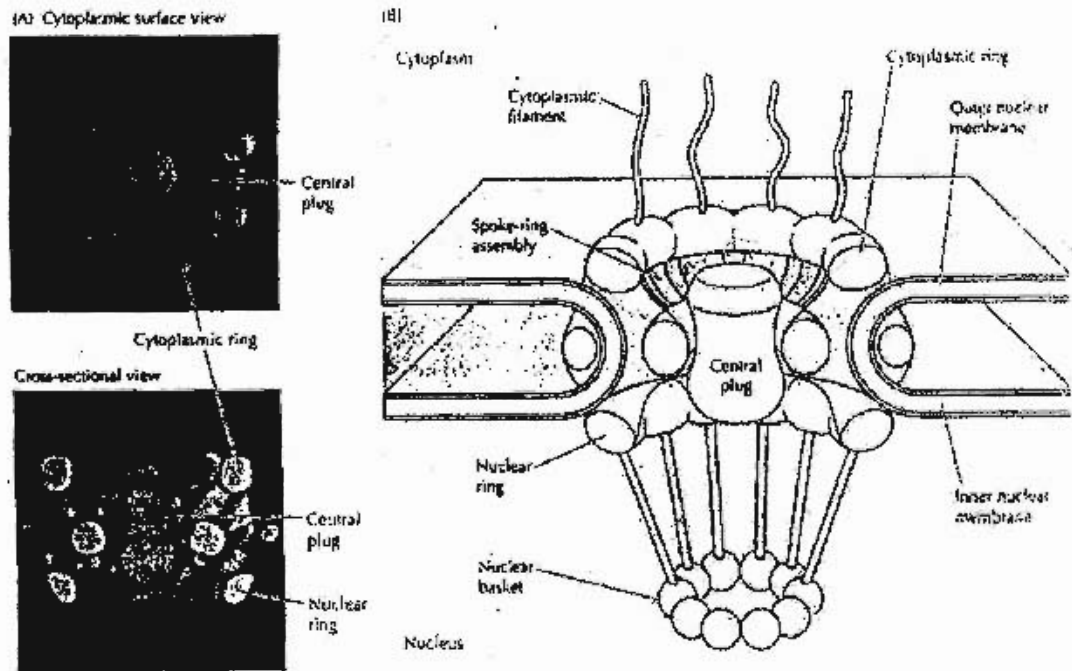
أحد التراكيب المهمة التي تفصل النواة عن الساييتوبلازم ، وهو ميزة توجد فقط في الخلايا حقيقية النواة ، يلعب دوراً مهماً في تحديد تبادل المواد بين الساييتوبلازم والنواة . ينشأ الغلاف النووي في نهاية الطور النهائي Telophase اذ تتجمع قطع صغيرة بهيئة حوصلات من الشبكة الاندوبلازمية حول الكروموسومات اذ تلتحم مع بعضها لتكوين الغشاء النووي . دراسات المجهر الالكتروني أظهرت انه مؤلف من غشائين مزدوجين يصل سمك الواحد منهما ما بين 100-150 أنكستروم يتميز الغشاء الخارجى Outermembrane بالخشونة نتيجة التصاق الرايبوسومات عليه ، اما الغشاء الداخلى Innermembrane فهو ناعم نتيجة عدم احتوائه على الرايبوسومات واقل سمكا من الاول والغشاءان مفصولان عن بعضهما بفسحة نووية محيطية Perinucleir space يتراوح سمكها ما بين 100-150 انكستروم شكل (6-2) . يظهر الغلاف الخارجى استمرارية تركيبية وشكلية مع الشبكة الاندوبلازمية من حيث المكونات البروتينية والليدية المفسفرة . لهذا يعتقد أن الغلاف عبارة عن تحويل للنظام الغشائى الساييتوبلازمى ، أو من بعض المكونات الغشائية الساييتوبلازمية وذلك من خلال :

1. احتوائه على رايبوسومات في ألوجة المقابل للساييتوبلازم .
2. تشابه التركيب الكيماوى من الانزيمات والبروتينات .
3. تجمع للأكياس المسطحة من الشبكة الاندوبلازمية في الاطوار النهائية من الانقسام حول الكروموسومات لكي تعيد تكوين الغلاف .



- شكل (2-6) الغلاف النووي يلاحظ .
- أ- ارتباطه بالشبكة الاندوبلازمية .
 - ب- اتصاله من الداخل بالكروماتين .
 - ج- الثقوب النووية.

أن الطبيعة المزدوجة للغلاف النووي تسمح للغشائين الخارجي للاتصال بالسايكوبلازم ومحتوياته والداخلي بالتفاعل مع المحتويات النووية إذ تتصل به اجزاء من مادة الكروماتين المتباين . يتحد الغشاءان مع بعضهما بعدة مناطق مشكلين ما يدعى بالتقوب النووية Nuclear pores إذ تسمح الطبقة المزدوجة للغلاف النووي بتكوين أعداداً تعادل ما بين 5-15% من المساحة السطحية للغلاف وان أعدادها واحجامها ثابتان للنوع الواحد لكنها تعاني تغييراً خلال مراحل عمر الخلية و الحالة الفسلجية التي تمر بها . يتألف كل ثقب من طوق Annulus فضلاً عن ثمان حبيبات Granules متماثلة يتباين قطرها ما بين 100-400 Å تحيط بقناة مركزية كبيرة Channel مشكلة ما يعرف بمعقد الثقب Pore complex شكل (3-6) .



شكل (3-6) معقد النقب

- أ- مظهر سطحي يبين معقد النقب المؤلف من الطوق وثمان حبيبات .
- ب- مقطع عرضي .
- ج- مخطط لمعقد النقب .

تشير الدراسات الى ان معقد النقب يتكون من ثمان دواليب Spokes متماثلة تحيط بالقناة المركزية وهذه الدواليب الحلقية تتصل مع بعضها مشكلة حلقة تحيط بسطحي النواة من الداخل والخارج لمواجهة للسايتوبلازم اذ تمتد في المسافة ما بين الغشائين للغلاف النووي .

Permeability of nuclear envelope

نفاذية الغلاف النووي

فتحات ثقوب الغلاف النووي تكون إما وقتية أو دائمية قطر هذه الثقوب 10 نانوميتر وان نفاذية المواد عبر الثقوب يعتمد على اساس الحجم الجزئي للمواد فهو يسمح لمرور المواد ذات وزن جزئي مقداره 20 كيلو دالتون بالمرور بحرية من الساييتوبلازم الى النواة ومن النواة الى الساييتوبلازم ، او ربما يعتمد المرور على الطبيعة الكيميائية للمادة المارة والتي يستدل على ذلك من خلال التغيرات الحاصلة في طبيعة مادة الطوق. أن نفاذية الغلاف النووي ليست حالة ثابتة بل تختلف على وفق الحالة الفسلجية للخلية ودورة حياة الخلية فهو يمنع انتشار الايونات الصغيرة Cl^- ، Na^+ ، K^+ اما الايونات الاخرى فيحصل تبادل حر ما بين النواة والساييتوبلازم. أما الجزيئات الكبيرة مثل الحوامض النووية mRNA.tRNA.rRNA والبروتينات يعتقد بوجود ممرات لانتقالها الى الساييتوبلازم بمساعدة انزيم يطلق عليه ATPase Mg^{++} activated enzyme الذي يعمل على تجهيز الطاقة المطلوبة لنقل هذه الجزيئات الكبيرة بعملية النقل الفعال .

Golgi apparatus

جهاز كولجي

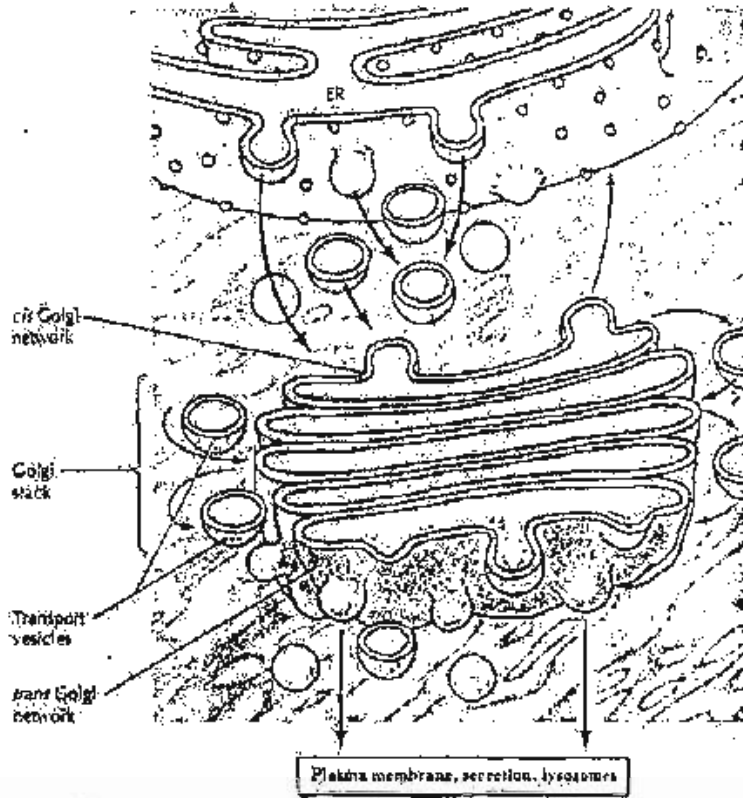
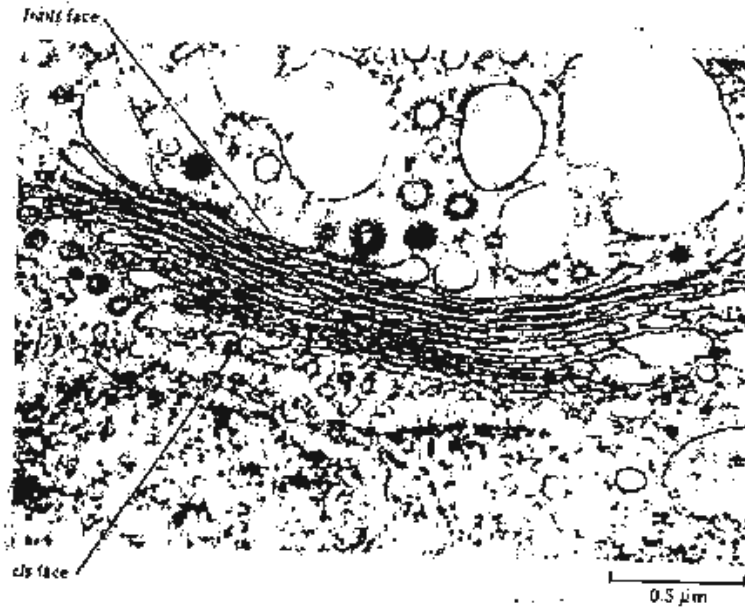
يطلق عليه أحيانا باجسام كولجي Golgi bodies أو معقد كولجي Golgi complex اكتشف لأول مرة من قبل العالم كولجي عام 1895 بعد معاملة الخلايا بالفضة و الكروم واثبت وجوده من خلال المجهر الالكتروني عام 1950 من قبل بالد Palde في الخلايا الحيوانية ذات الطبيعة الافرازية كخلايا البنكرياسية التي تنتج انزيمات الهاضمة وخلايا البلازما التي تنتج الاجسام المضادة Antibodies . النباتيون يطلقون عليه اسم الجسيمات الشبكية Dictyosomes الدراسات الحالية تشير إلى وجوده في جميع الخلايا عدا

(البكتريا والمايكوبلازومات) . يعد جهاز كولجي كجهاز شبكي داخلي Internal reticular apparatus اذ يشترك بوظائف عديدة في الخلية منها توليد اغشية جديدة للخلية. في النباتات يساهم في تكوين الصفحة الوسطى كما يساهم في تكوين الجسم الطرفي Acrosome للنطف كما يساهم في بناء السكريات المخاطية .

Structure of apparatus

تركيب جهاز كولجي

رغم اختلاف تنظيم أجسام كولجي في الانسجة والخلايا المختلفة اذ يعد شكلها صفة مميزة لكل نوع من انواع الخلايا ألا أنها تتخذ شكلا منتظما واحدا في الخلايا النشطة افرازيا فتظهر بهيئة أكياس مسطحة بيضوية تعرف بالصهاريج Cisternae التي تحاط بحويصلات وتراكيب انبوبية اخرى شكل (4-6) .



شكل (4-6) جهاز كولجي

- أ. صورة بالمجهر الالكتروني .
- ب. مخطط لجهاز كولجي ثلاثي الابعاد موضحا فيه مناطقه ومجاميع الحويصلات .

هذه التراكيب الغشائية يمكن تميز ثلاثة أنواع منها وهي :

1. أكياس مسطحة صهاريج Flattened sacs of cisternae يكون عددها من 3-7 في الخلايا النباتية والحيوانية وقد يصل عددها الى حوالي 20 في بعض الطحالب ، تدعى هذه الصهاريج عند النهاية المحدبة للجهاز بالوجه الناشئ Forming face or cis face وتعرف الصهاريج عند الجهة المقعرة للجهاز بالوجه الناضج trans or Maturing face تشير الدراسات الى ان الحويصلات الصغيرة القريبة من الوجه الناشئ قد تتحد مع ذلك الوجه وتسهم في اضافة تراكيب جديدة له ، في حين ان الحويصلات الكبيرة القريبة من الوجه الناضج قد تكون ناشئة من ذلك الوجه نفسه . تظهر الصهاريج أو الاكياس المسطحة تشابهاً مع الشبكة الاندوبلازمية غير المحببة (الخالية من الرايوسومات) مؤلفة من اغشية ثنائية الجدران ومتوازية وكذلك تظهر المنطقة الساييتوبلازمية التي تحيط بالجهاز خالية من الرايوسومات مما يشير الى عدم حصول بناء للبروتينات في هذا الجهاز .
2. الحويصلات Vesicles يتباين حجمها ما بين 400-800 أنكستروم تتجمع بهيئة عناقيد ، وتظهر من نهاية الصهاريج وعلى السطوح الخارجية تعقيدات متنوعة . ان مصدر الحويصلات الصغيرة التي تتحد مع الوجه الناشئ لجهاز كولجي هو الغلاف النووي أو الشبكة الاندوبلازمية الملساء .
3. الفجوات Vacuoles مصدرها الاكياس المنضغطة التي يحصل فيها أنفاس مملوء بمكونات حبيبية ، كما يلاحظ ان ترتيب أوجه اجسام كولجي بنظام خاص يختلف باختلاف الخلايا ففي الخلايا الافرازية يقع الوجه الناشئ بالقرب من النواة او الجزء المتخصص من الشبكة الاندوبلازمية الخالية من الرايوسومات والذي يعرف بالشبكة الاندوبلازمية

الانتقالية Transitional endoplasmic reticulum ، في حين يتجه الوجه الناضج نحو الغشاء البلازمي ويكون اتجاه الحويصلات الكبيرة باتجاه الغلاف النووي والشبكة الاندوبلازمية . تدعى الحويصلات الكبيرة التي تنشأ من الوجه الناضج بالحويصلات الافرازية Secretory vesicles التي تتحد فيما بعد بالغشاء البلازمي ، وبالمقارنة بين خلايا النطف والخلايا الافرازية يكون الوجه الناضج لجهاز كولجي في خلايا النطف قريباً من النواة اذ تسهم الحويصلات المتحررة من هذا الوجه في تكوين الجسم الطرفي (Acrosome) ، في حين يكون الجزء الناشئ بعيداً عن النواة .

Chemical composition

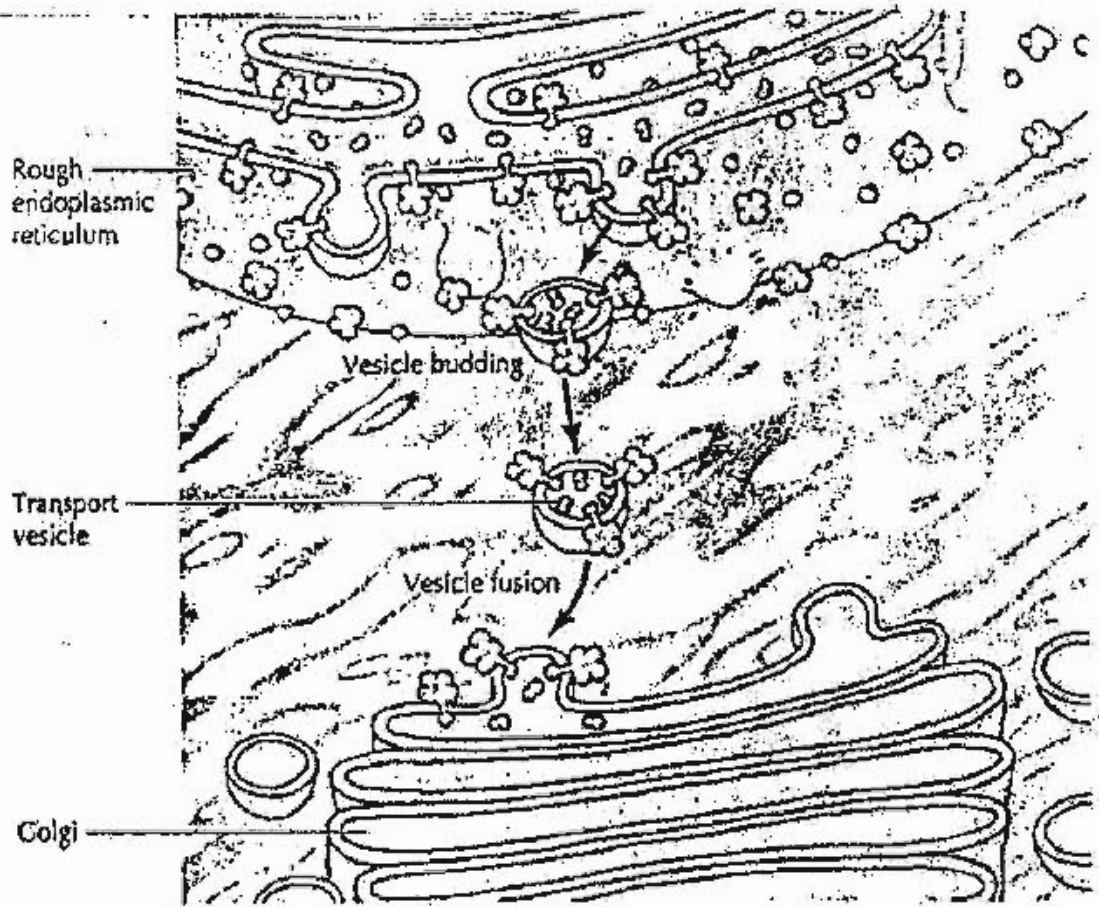
التركيب الكيميائي

بينت التحليلات الكيميائية لجهاز كولجي أنه يحتوي على مكونات كيميائية متعددة وبدرجة اساسية من البروتين بنسبة 60% والليبيدات بنسبة 40% وان اغلب بروتينات جهاز كولجي مشابهة لبروتينات اغشية الشبكة الاندوبلازمية وأن معظم البروتينات يتم بناؤها بواسطة الرايبوسومات المتصلة باغشية الشبكة الاندوبلازمية ثم تنتقل خلال الجهاز لتستقر في أماكنها المخصصة . كما يحتوي على كميات من DNA و RNA وسكريات معقدة وليبيدات سكرية وكوليسترول وحامض الساليك Sialic acid و phosphatidyl choline و glycosyl transferase .

منشأ معقد كولجي

هناك أربعة مصادر يعتقد بانها مصدر لنشوء هذا الجهاز:

1. المجهر الالكتروني يؤكد على التشابه ما بين غشاء معقد كولجي والشبكة الاندوبلازمية الملساء حيث الحويصلات الانتقالية التي تتحرر من الشبكة الاندوبلازمية شكل (5-6) .



شكل (5-6) مخطط يوضح منشأ جهاز كولجي من الشبكة الاندوبلازمية

2. الغشاء الخارجي للغلاف النووي الذي تنتقل منه حويصلات الى الوجه
الناشيء والتي تتحد مع موقع جهاز كولجي المجاور للغلاف النووي يمكن
ان يكون المصدر الثاني .
3. يعتقد ان الجهاز يتكون من تراكيب او حويصلات غشائية في المسايوتوبلازم
في منطقة خالية من الرايبوسومات تسمى منطقة الأقصاء
. Region (zone) of exclusions
4. ينشأ من تضاعف او من انقسام معقد كولجي سابق له في التكوين .