

ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΙΩΑΝΝΙΝΩΝ
ΙΑΤΡΙΚΗ ΣΧΟΛΗ
ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ ΙΑΤΡΙΚΗΣ ΦΥΣΙΚΗΣ

Βιοφυσική

Μ. Τζαφλίδου
Αναπληρώτρια Καθηγήτρια

ΙΩΑΝΝΙΝΑ 1999



Βιοφυσική



ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΙΩΑΝΝΙΝΩΝ
ΙΑΤΡΙΚΗ ΣΧΟΛΗ
ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ ΙΑΤΡΙΚΗΣ ΦΥΣΙΚΗΣ

Βιοφυσική

Μ. Τσαφλίδου
Αναπληρώτρια Καθηγήτρια

ΙΩΑΝΝΙΝΑ 1999



ΠΡΟΛΟΓΟΣ

Το βιβλίο αυτό προέρχεται από τη συλλογή σημειώσεων που γράφτηκαν τα τελευταία δέκα χρόνια για τις ανάγκες των μαθημάτων της Βιοφυσικής στο Ιατρικό Τμήμα αρχικά και στο Φυσικό αργότερα.

Απευθύνεται σε όλους εκείνους που έχουν κάποιες γνώσεις Φυσικής και επιθυμούν να μελετήσουν τις εφαρμογές της στα βιολογικά συστήματα. Διαβάζοντας το βιβλίο αυτό, οι φοιτητές της Ιατρικής θα καταλάβουν ότι η Βιοφυσική συμβάλλει στην Ιατρική γι αυτό είναι απαραίτητο να είναι γνώστες του τομέα αυτού. Οι φοιτητές του Φυσικού Τμήματος θα ανακαλύψουν μια ανασκόπηση ορισμένων αρχών της Φυσικής και εφαρμογή τους σε βιολογικά φαινόμενα. Ίσως αυτό τους ενθαρρύνει για παραπέρα σπουδές στο αντικείμενο της Βιοφυσικής και τους κάνει να αναζητήσουν κάποια επεγγελματική αποκατάσταση στο χώρο αυτό.

Πολλοί είναι εκείνοι που βοήθησαν στην ολοκλήρωση αυτής της προσπάθειας. Τους ευχαριστώ όλους θερμά. Θα ήθελα ιδιαίτερα να αναφερθώ στο σύζυγό μου Δημήτρη Μαθόπουλο στον οποίο οφείλεται και η αποκλειστική συγγραφή του δευτέρου κεφαλαίου. Επίσης, στον εκλεκτό φίλο και συνεργάτη Γιάννη Λεοντίου που έγραψε το κεφάλαιο της Ιοντίζουσας Ακτινοβολίας και επεξεργάστηκε τα κείμενα στον υπολογιστή.

ΜΑΡΓΑΡΙΤΑ ΤΖΑΦΛΙΔΟΥ

Γιάννενα, Ιούνιος 1993



ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΠΡΩΤΟ

ΕΙΣΑΓΩΓΗ

11

ΣΤΟΙΧΕΙΑ ΑΠΟ ΦΥΣΙΚΗ ΚΑΙ ΧΗΜΕΙΑ

1.1.	Ωσμωση	12
1.2	Αλληλεπιδράσεις μεταξύ μορίων και ατόμων	14
1.2.1.	Αλληλεπίδραση μεταξύ δύο φορτισμένων μορίων	14
1.2.2.	Αλληλεπίδραση φορτίου-διπόλου	15
1.2.3.	Αλληλεπίδραση διπόλου-διπόλου	16
1.2.4.	Δεσμός υδρογόνου	18
1.2.5.	Δυνάμεις Van der Waals	18

ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΔΕΥΤΕΡΟ

ΦΥΣΗ ΚΑΙ ΟΡΓΑΝΩΣΗ ΖΩΗΣ-ΕΞΕΛΙΞΗ ΒΙΟΪΛΗΣ

2.1.	Χαρακτηριστικά ζωής	21
2.2.	Προέλευση ζωής	22
2.3.	Οργάνωση ζωής	23
2.4.	Δομή και λειτουργία κυττάρου	25
2.4.1.	Προκαρυωτικά κύτταρα	26
2.4.2.	Ευκαρυωτικά κύτταρα	27
2.5.	Δομή κυτταροπλασματικής μεμβράνης	29
2.5.1.	Διαπερατότητα κυτταροπλασματικής μεμβράνης	30
2.6.	Ενδοπλασματικό δίκτυο	33
2.7.	Μιτοχόνδριο	36
2.7.1.	Δομή μιτοχονδρίου	37
2.7.2.	Διαδικασία αναγεννήσεως ATP	38
2.7.3.	Ζύμωση	38
2.7.4.	Αερόβιος αναπνοή	38
2.7.5.	Κύκλος του Krebs	39
2.7.6.	Σύστημα μεταφοράς ηλεκτρονίων και παραγωγή ATP	39
2.8.	Χλωροπλάστης	41
2.8.1.	Δομή χλωροπλάστη	42
2.8.2.	Λειτουργία χλωροπλάστων	42
2.9.	Κυτταροσκελετός	44
2.9.1.	Δομή μυοϊνιδίων	45
2.9.2.	Μυϊκή συστολή	47
2.10.	Πυρήνας	48
2.10.1.	Αντιγραφή του DNA	49
2.10.2.	Μεταγραφή του DNA σε RNA	51
2.10.3.	Μετάφραση του mRNA σε πρωτεϊνικά μόρια	54
2.10.4.	Γενετικός κώδικας	55
2.10.5.	Ισοκατανομή γενετικού υλικού-Διαίρεση του κυττάρου	56



ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΤΡΙΤΟ**ΒΙΟΕΝΕΡΓΕΤΙΚΗ**

3.1.	Θερμοδυναμική και βιολογικές εφαρμογές	59
3.1.1.	Λεπτομερής ανάπτυξη του πρώτου και δεύτερου θερμοδυναμικού νόμου	59
3.1.2.	Ελάττωση της εντροπίας στα ζώντα συστήματα	61
3.1.3.	Βιολογικές εφαρμογές των αρχών της θερμοδυναμικής	61
3.2.	Μηχανισμοί αναγεννήσεως ενέργειας	62
3.3.	Οξειδοαναγωγικά συστήματα (Redox)-Σύστημα μεταφοράς ηλεκτρονίων	65

ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΤΕΤΑΡΤΟ**ΦΥΣΙΚΕΣ ΜΕΘΟΔΟΙ ΜΕΛΕΤΗΣ ΒΙΟΦΥΣΙΚΩΝ ΦΑΙΝΟΜΕΝΩΝ**

4.1.	Ηλεκτροφόρηση	67
4.2.	Φυγοκέντρωση	67
4.3.	Χρωματογραφία με ιοντική ανταλλαγή	69
4.4.	Σκέδαση φωτός	70
4.4.1.	Σκέδαση από μικρά μόρια	70
4.4.2.	Σκέδαση από μεγάλα μόρια	72
4.4.3.	Μερικά παραδείγματα εφαρμογών σε βιολογικά μόρια	74
4.5.	Περίθλαση ακτίνων Χ	75
4.5.1.	Περίθλαση-Φράγμα περίθλασης	75
4.5.2.	Ακτίνες -Χ	76
4.5.3.	Νόμος του Bragg	78
4.5.4.	Εύρεση της δομής της μοναδιαίας κυψελίδας	80
4.5.5.	Περίθλαση ακτίνων -Χ σε βιολογικά μόρια	81
4.6.	Φασματοσκοπία	83
4.7.	Αυτοραδιογραφία	88

ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΠΕΜΠΤΟ**ΣΤΟΙΧΕΙΑ ΑΠΟ ΤΗ ΒΙΟΦΥΣΙΚΗ ΤΗΣ ΚΥΤΤΑΡΙΚΗΣ ΚΑΙ ΤΗΣ ΤΕΧΝΗΤΗΣ ΜΕΜΒΡΑΝΗΣ**

5.1.	Κυτταρική μεμβράνη	89
5.2.	Τεχνητή μεμβράνη	96

ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΕΚΤΟ**ΒΙΟΗΛΕΚΤΡΙΚΑ ΦΑΙΝΟΜΕΝΑ**

6.1.	Η αγωγιμότητα των ερεθισμάτων από τα νεύρα	97
6.1.1.	Δυναμικό δράσης - Διάδοση στο κύτταρο	97
6.1.2.	Συναπτική αγωγιμότητα	101
6.2.	Βιοηλεκτρικά φαινόμενα μυών	102
6.2.1.	Μορφολογία του μυϊκού ιστού	103
6.2.2.	Διέγερση μεμβράνης - Μετάδοση ερεθισμού	103



6.2.3.	Φυσικές αλλαγές κατά τη διάρκεια της μυϊκής συστολής	106
6.3.	Ηλεκτρική αγωγιμότητα ιστών	107
6.4.	Ηλεκτρική διέγερση ευερέθιστων ιστών	109
6.5.1.	Επίδραση ηλεκτρικού ρεύματος στο ανθρώπινο σώμα	110
6.5.2.	Επίδραση ρεύματος στη λειτουργία του νευρικού και καρδιακού ιστού	111

ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΕΒΔΟΜΟ

ΕΠΙΔΡΑΣΕΙΣ ΔΙΑΦΟΡΩΝ ΜΟΡΦΩΝ ΕΝΕΡΓΕΙΑΣ ΣΤΑ ΚΥΤΤΑΡΑ ΜΗ ΙΟΝΤΙΖΟΥΣΕΣ ΑΚΤΙΝΟΒΟΛΙΕΣ

7.1.	Θερμική ενέργεια	113
7.2.	Ηλεκτρομαγνητική ενέργεια	113
7.2.1.	Θερμική ακτινοβολία (υπέρυθρος)	113
7.2.2.	Ορατή ακτινοβολία	114
7.2.3.	Φωτοχημική ακτινοβολία (υπεριώδης)	120
7.3.	Βιολογικές επιδράσεις των μικροκυμάτων	121

ΙΟΝΤΙΖΟΥΣΑ ΑΚΤΙΝΟΒΟΛΙΑ

7.4.1.	Ιονισμός - Διέγερση	121
7.4.2.	Αλληλεπίδραση ιοντίζουσας σωματιδιακής ακτινοβολίας με την ύλη	122
7.4.3.	Αλληλεπίδραση ακτινοβολίας α και γ με την ύλη	123
7.4.4.	Μέτρηση ιοντίζουσας ακτινοβολίας	126
7.5.	Ακτινοβόληση της ζώσας ύλης	129
7.5.1.	Γενικά	129
7.5.2.	Δράση της ακτινοβολίας στα μακρομόρια (πρωτεΐνες)	131
7.5.3.	Δράση της ακτινοβολίας στα κύτταρα	132

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

137



ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΠΡΩΤΟ

ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Η Βιοφυσική μελετάει, περιγράφει και ερμηνεύει τα βιολογικά συστήματα, σύμφωνα με τις θεμελιώδεις αρχές της Φυσικής και της Φυσικοχημείας. Ασχολείται με ερωτήσεις που αφορούν τη φυσική των βιολογικών συστημάτων όπως αντίστοιχα η Βιοχημεία ασχολείται με θέματα που αφορούν τη χημεία του κυττάρου. Επομένως, η Βιοφυσική μελετάει τον ανθρώπινο οργανισμό στο κυτταρικό επίπεδο, σε αντίθεση με την Ιατρική Φυσική που πλησιάζει περισσότερο την κλινική ιατρική μελετώντας το ανθρώπινο σώμα από φυσικής σκοπιάς αλλά περισσότερο μακροσκοπικά.

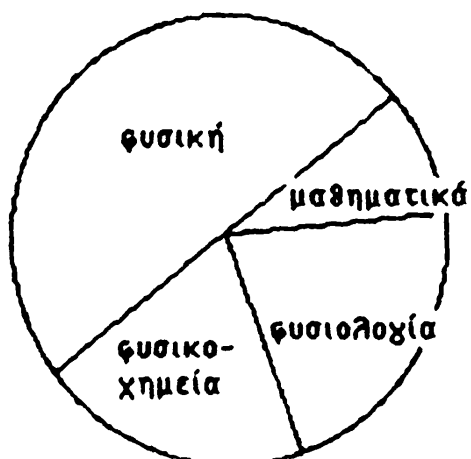
Το πεδίο της Βιοφυσικής είναι ευρύ. Άλλα πεδία της επιστήμης που αφορούν τη Βιοφυσική φαίνονται στον πίνακα 1. Μπορούμε να πούμε, ότι η

Πίνακας 1

Επιστημονικά πεδία που περιβάλλουν τη Βιοφυσική

Γενική Βιολογία, Βακτηριολογία, Ανοσολογία
Ανατομία, Ιστολογία
Παθολογία
Φαρμακολογία, Φυσιολογία
Βιοχημεία
Φυσικοχημεία, Φυσική
Μαθηματικά, Φιλοσοφία

Βιοφυσική είναι η μικρότερη θυγατέρα της Φυσιολογίας και αδελφή της Βιοχημείας και Φαρμακολογίας. Στο σχήμα 1 γίνεται μια απεικόνιση του αντικείμενου της Βιοφυσικής μέσα στο χώρο των Βιολογικών Επιστημών. Θα πρέπει όμως εδώ να σημειωθεί, ότι δεν υπάρχει σαφής διαχωρισμός της Βιοφυσικής από τα άλλα επιστημονικά αντικείμενα. Κάθε αντικείμενο έχει



Σχήμα 1: Το αντικείμενο της Βιοφυσικής, εκφραζόμενο σαν μια περιοχή των Βιολογικών Επιστημών.

επικαλύπτει σε λιγότερο ή μεγαλύτερο βαθμό από άλλα αντικείμενα και όλα μαζί συνδέονται μέσα στο χώρο της Βιολογικής Επιστήμης.



ΣΤΟΙΧΕΙΑ ΑΠΟ ΦΥΣΙΚΗ ΚΑΙ ΧΗΜΕΙΑ

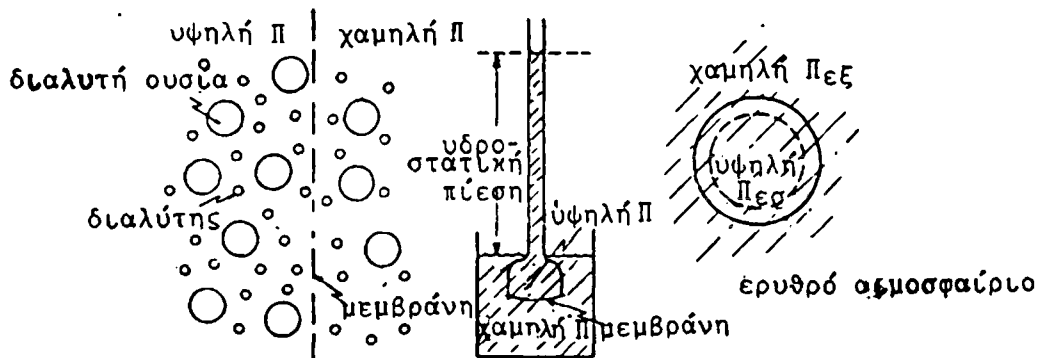
Το ζων σύστημα βρίσκεται σε μια συνεχή ανταλλαγή δυνάμεων και ενεργειών με το περιβάλλον. Οι κυριότερες από τις δυνάμεις αυτές είναι η μηχανική, η ωσμωτική, η ηλεκτρική και η ηλεκτρομαγνητική.

1.1. Ώσμωση

Ώσμωση είναι η διάχυση νερού από ένα διάλυμα με μικρότερη συγκέντρωση διαλύτη προς ένα διάλυμα με μεγαλύτερη συγκέντρωση διαλύτη, δηλαδή, από ένα διάλυμα χαμηλής ωσμωτικής πίεσεως προς ένα διάλυμα υψηλής ωσμωτικής πίεσεως (σχήμα 2). Η ωσμωτική πίεση Π ορίζεται ως εξής:

$$\Pi = c R T \quad (1)$$

όπου c είναι η συγκέντρωση της διαλυτής ουσίας, R η παγκόσμιος σταθερά των αερίων και T η απόλυτος θερμοκρασία. Η ωσμωτική πίεση μπορεί να υπολογιστεί υπολογίζοντας τη μηχανική πίεση που πρέπει να εφαρμοστεί στο διάλυμα υψηλής ωσμωτικής πίεσεως για να παύσει η ώσμωση (σχήμα 2).



Σχήμα 2 : Διάχυση μορίων νερού από διάλυμα χαμηλής ωσμωτικής πίεσεως προς διάλυμα υψηλής ωσμωτικής πίεσεως. Για να παύσει η ώσμωση πρέπει να εφαρμοστεί μηχανική πίεση στο διάλυμα υψηλής ωσμωτικής πίεσεως (Από Casey, 1962).

Το φαινόμενο της ώσμωσης περιγράφεται από τους νόμους του Fick. Ο πρώτος νόμος είναι ο εξής:

$$J = DA \frac{dc}{dx} \quad (2)$$

όπου J είναι η ροή, δηλαδή, ο αριθμός των γραμμομορίων της διαλυτής ουσίας που περνούν διαμέσου μιας επιφανείας $A \text{ cm}^2$ σε ένα s , D είναι σταθερά διαχύσεως και dc/dx είναι η στιγμιαία τιμή αλλαγής της συγκεντρώσεως ως προς την απόσταση και ονομάζεται βαθμίδα συγκεντρώσεως. Ο νόμος αυτός ισχύει μόνο στις περιπτώσεις όπου η συγκέντρωση δεν μεταβάλλεται με το χρόνο. Σε πολλές όμως περιπτώσεις η συγκέντρωση μεταβάλλεται και η τιμή της αλλαγής της συγκεντρώσεως, dc/dt , δίνεται από το δεύτερο νόμο του Fick:

$$\frac{dc}{dt} = D \frac{d^2c}{dx^2} \quad (3)$$

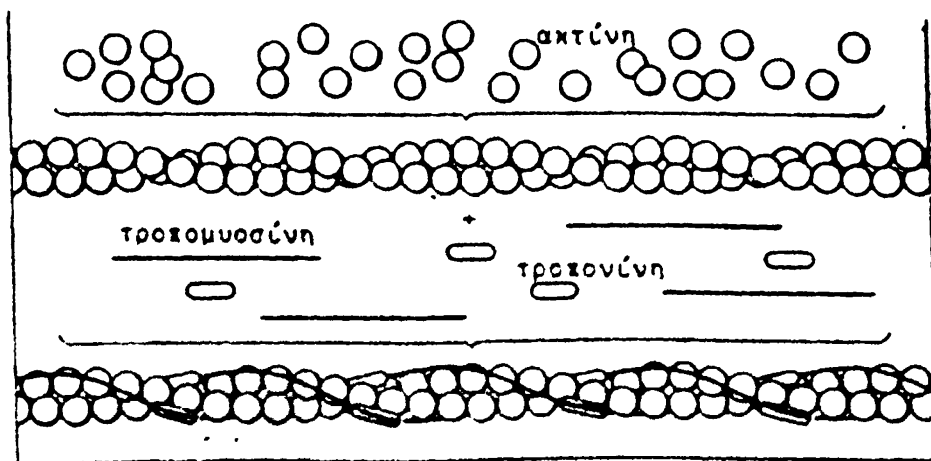
Ισορροπία νερού

Όλες οι βιολογικές μεμβράνες είναι διαπερατές από το νερό. Οι μεμβράνες των νεφρών είναι διαπερατές από τα άλατα και πολλά μικρά μόρια. Το ίδιο συμβαίνει και με τη μεμβράνη των ερυθρών αιμοσφαιρίων. Η μεμβράνη των νευρικών κυττάρων είναι διαπερατή από τα ιόντα χλωρίου αλλά εμποδίζει τη διέλευση των περισσότερων μορίων ενώ τα ιόντα καλίου και νατρίου διαπερνούν τη μεμβράνη με δυσκολία. Επειδή τα μόρια που διαπερνούν τη μεμβράνη καθιστούν ίση την περιεκτικότητά τους και στα δύο μέρη της μεμβράνης, μόνο τα μόρια που δεν διαπερνούν τη μεμβράνη προκαλούν διαφορά στην ωσμωτική πίεση. Στα ερυθρά αιμοσφαίρια η ισορροπία νερού εξαρτάται από τη διαφορά στην περιεκτικότητα των διαλυτών πρωτεϊνών μέσα και έξω από το κύτταρο. Επειδή η περιεκτικότητα των πρωτεϊνών αυτών είναι λίγο μεγαλύτερη στο εσωτερικό παρά στο εξωτερικό του κυττάρου, εισέρχεται μέσα στο κύτταρο νερό. Καθώς τα ελαστικά τοιχώματα του κυττάρου διαστέλλονται, εξασκούν στο πλάσμα μια πίεση, P_{π} . Έτσι, καταλήγουμε στην ισορροπία:

$$P_{\epsilon\sigma} = P_{\epsilon\xi} + P_{\pi} \quad \text{ή} \quad P_{\epsilon\sigma} - P_{\epsilon\xi} = P_{\pi} \quad (4)$$

όπου $P_{\epsilon\sigma}$, είναι η ωσμωτική πίεση στο εσωτερικό του κυττάρου, $P_{\epsilon\xi}$, η ωσμωτική πίεση στο εξωτερικό του κυττάρου και P_{π} , η ελαστική πίεση που προέρχεται από τα τοιχώματα του κυττάρου.

Όταν οι μεμβράνες παρουσιάζουν δομικές αλλοιώσεις με συνέπεια να μη μπορούν να ελέγξουν ποια μόρια θα τις διαπεράσουν ή όταν υπάρχει κάποιο πρόβλημα στο μεταβολισμό το οποίο καθιστά τις μεμβράνες αδιαπέραστες από μερικές ουσίες, τότε η διαφορά $P_{\epsilon\sigma} - P_{\epsilon\xi}$ δεν είναι η ίδια με αυτή που έπρεπε να είναι σε μια φυσιολογική κατάσταση. Αυτό έχει σαν



Σχήμα 3: Σχηματική παράσταση της δομής των μυϊκών ινών (Από Murray και Weber, 1974).



αποτέλεσμα η μηχανική δύναμη που τις αντισταθμίζει, να εντείνεται. Στην περίπτωση των ερυθρών κυττάρων, η ελαστική δύναμη P_{π} , εντείνεται και έτσι μπορεί να δημιουργηθεί οίδημα.

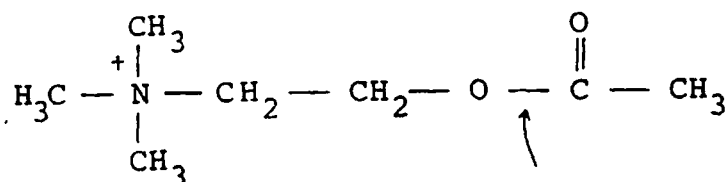
1.2. Αλληλεπιδράσεις μεταξύ μορίων και ατόμων

Οι πολύπλοκες βιολογικές δομές δημιουργούνται από δύο ή περισσότερες υπομονάδες. Για παράδειγμα, οι λεπτές ίνες των μυών σχηματίζονται από μια σφαιρική πρωτεΐνη που ονομάζεται ακτίνη. Η ακτίνη συνδέεται με μακρά λεπτά μόρια τροπομυοσίνης και μικρά παχειά μόρια τροπονίνης για να σχηματίσουν τελικά την ελικοειδή δομή των μυϊκών ινών (σχήμα 3).

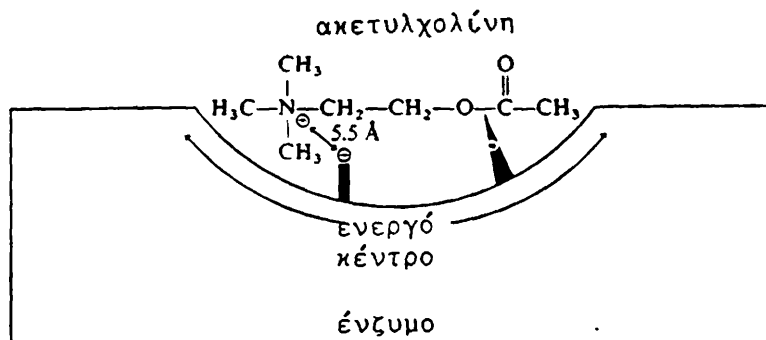
Το σχήμα και το είδος της τελικής βιολογικής δομής, εξαρτάται από το είδος των αλληλεπιδράσεων μεταξύ των υπομονάδων.

1.2.1. Αλληλεπίδραση μεταξύ δύο φορτισμένων μορίων

Πολλές είναι οι περιπτώσεις όπου οι αλληλεπιδράσεις μεταξύ δύο φορτισμένων βιολογικών μορίων είναι σπουδαίες. Σαν παράδειγμα αναφέρουμε το εξής: Η ακετυλχολίνη, ανήκει σε μια ομάδα χημικών συνθέσεων που ονομάζονται νευρομεταβιβαστές. Στο μεταβολισμό της ακετυλχολίνης παίζει σπουδαίο ρόλο το ένζυμο ακετυλχολινεστεράση το



Σχήμα 4: Δομή της ακετυλχολίνης. Ο δεσμός που κόβεται από το ένζυμο ακετυλχολινεστεράση σημειώνεται με βέλος.



Σχήμα 5: Σχηματική παράσταση της αλληλεπιδράσεως της ακετυλχολινεστεράσης με την ακετυλχολίνη (Από Gabler, 1978).

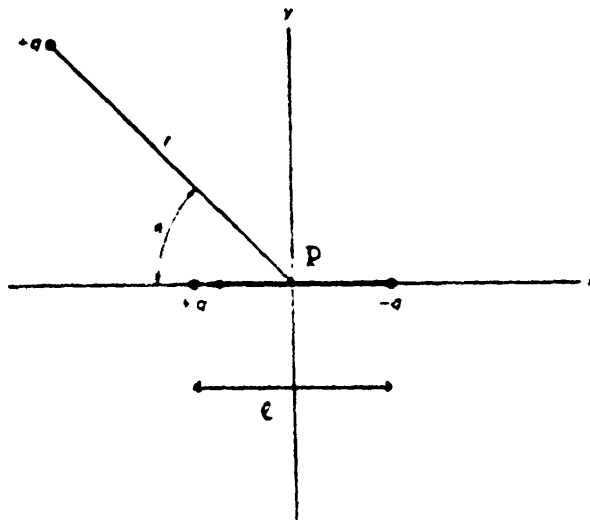
οποίο κόβει ένα συγκεκριμένο δεσμό που υπάρχει στη δομή της ακετυλχολίνης (σχήμα 4). Μελέτες σ' αυτό το ένζυμο έχουν δείξει ότι υπάρχουν τουλάχιστο ένα ή δύο αρνητικά φορτία στο δραστικό τμήμα του. Τα φορτία αυτά προέρχονται πιθανώς από ιονισμό καρβονυλικών ομάδων. Για να δράσει το ένζυμο επαρκώς και γρήγορα, πρέπει η ακετυλχολίνη να

είναι κατάλληλα τοποθετημένη ως προς το δραστικό τμήμα του ενζύμου έτσι ώστε να γίνει το κόψιμο του δεσμού. Ένας τρόπος για να γίνει αυτό είναι η ύπαρξη μιας ισχυρής ελκτικής δύναμης (δύναμη Coulomb). Σ' αυτή την περίπτωση η δύναμη αυτή δημιουργείται μεταξύ του αρνητικού φορτίου του δραστικού τμήματος του ενζύμου και του θετικού φορτίου της τετραδικής ομάδας του αμμωνίου (σχήμα 5).

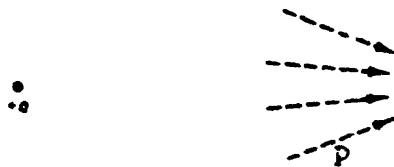
1.2.2. Αλληλεπίδραση φορτίου - διπόλου

Η αλληλεπίδραση μεταξύ δύο φορτισμένων μορίων είναι η ισχυρότερη αλληλεπίδραση. Η αμέσως ισχυρότερη είναι εκείνη μεταξύ ενός φορτίου και ενός ακινήτου διπόλου ροπής p . Αυτή φαίνεται σχηματικά στο σχήμα 6. Στην περίπτωση αυτή η ενέργεια αλληλεπιδράσεως δίνεται από τη σχέση:

$$W = q \cdot p \cdot \cos\theta / Dr^2 \quad (5)$$



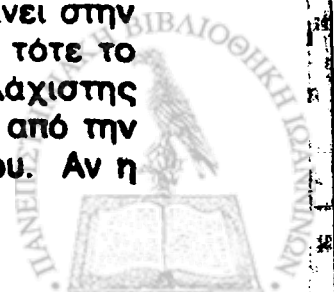
Σχήμα 6: Σχηματική παράσταση αλληλεπιδράσεως μεταξύ ενός θετικού φορτίου και ενός ακινήτου διπόλου ροπής p .



Σχήμα 7: Αν το δίπολο είναι ελεύθερο να περιστρέφεται τότε έχει διάφορους προσανατολισμούς ελάχιστης ενέργειας.

όπου r είναι η απόσταση μεταξύ του φορτίου και του κέντρου του διπόλου και D η διηλεκτρική σταθερά που για λόγους απλοποίησης θα παραλείπεται.

Αν το δίπολο είναι ελεύθερο να περιστρέφεται όπως συμβαίνει στην περίπτωση μιας πρωτεΐνης που είναι βυθισμένη μέσα σ' ένα υγρό, τότε το δίπολο μπορεί να έχει διάφορους προσανατολισμούς ελάχιστης ενέργειας (σχήμα 7). Ο αριθμός των προσανατολισμών εξαρτάται από την ένταση της αλληλεπιδράσεως μεταξύ του διπόλου και του φορτίου. Αν η



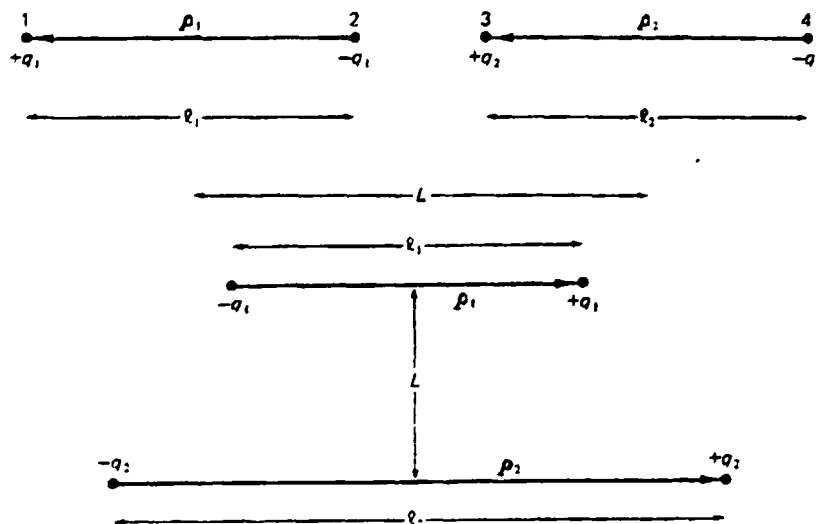
αλληλεπίδραση είναι πολύ ισχυρή τότε το δίπολο θα είναι τοποθετημένο στην ίδια ευθεία με το φορτίο. Όμως, αν η ενέργεια αλληλεπίδρασεως είναι μικρή σε σχέση με τη θερμική ενέργεια KT , τότε μπορούμε να υπολογίσουμε την ενέργεια αλληλεπίδρασεως σε στατιστική βάση. Για την περίπτωση του σχήματος 7 η ενέργεια αλληλεπίδρασεως θα είναι παρόμοια με εκείνη της σχέσεως (5) μόνο που ο όρος $p \cdot \text{συν}\theta$ πρέπει να είναι ο στατιστικά μέσος όρος όλων των δυνατών προσανατολισμών του διπόλου. Έτσι η εξίσωση (5) παίρνει τη μορφή:

$$W = - q^2 p^2 / 3KT r^4 \quad (6)$$

όπου το σημείο - σημαίνει ελκτική δύναμη. Πρέπει εδώ να σημειωθεί ότι η ενέργεια αλληλεπίδρασεως μεταξύ ενός φορτίου και ενός ακινήτου διπόλου εξαρτάται από το $1/r^2$ ενώ στην περίπτωση του περιστρεφόμενου διπόλου από το $1/r^4$. Επομένως το ακίνητο δίπολο είναι ισχυρότερο από το περιστρεφόμενο.

1.2.3. Αλληλεπίδραση διπόλου - διπόλου

Η ένταση της αλληλεπίδρασεως μεταξύ δύο διπόλων εξαρτάται όχι μόνο από την απόσταση που χωρίζει τα κέντρα των δύο διπόλων αλλά και από τον προσανατολισμό τους. Στο σχήμα 8 φαίνονται δύο περιπτώσεις προσανατολισμού δύο ακινήτων διπόλων. Αν δύο ακίνητα δίπολα ροπών p_1 και p_2 σχηματίζουν γωνίες θ_1 και θ_2 με την ευθεία που περνά από τα κέντρα

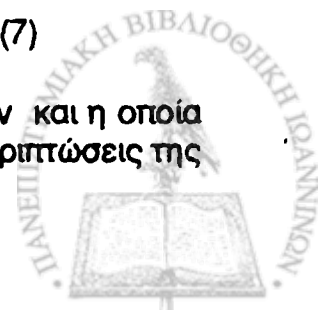


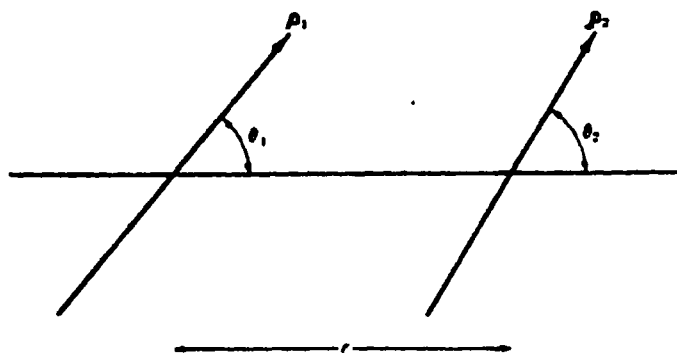
Σχήμα 8: Δύο περιπτώσεις προσανατολισμού δύο ακινήτων διπόλων ροπών p_1 και p_2 .

των δύο διπόλων (σχήμα 9), τότε η ενέργεια αλληλεπίδρασεως μεταξύ των δύο αυτών διπόλων δίνεται από την παρακάτω σχέση :

$$W = -(p_1 p_2 / r^3) (2\text{συν}\theta_1 \text{συν}\theta_2 - \eta\mu\theta_1 \eta\mu\theta_2) \quad (7)$$

όπου r είναι η απόσταση μεταξύ των κέντρων των δύο διπόλων και η οποία είναι πολύ μεγάλη σε σχέση με το μήκος τους. Πέντε ειδικές περιπτώσεις της





Σχήμα 9: Δύο ακίνητα δίπολα ροπών p_1 και p_2 σχηματίζουν γωνίες θ_1 και θ_2 με την ευθεία που ενώνει τα κέντρα των δύο διπόλων, r είναι η απόσταση των κέντρων τους.

εξισώσεως (7) παρουσιάζονται στο σχήμα 10. Σύμφωνα με το σχήμα αυτό η πιο σταθερή διευσθέτηση μεταξύ δύο ακινήτων διπόλων είναι εκείνη κατά την οποία τα δίπολα βρίσκονται στην ίδια ευθεία και οι ροπές τους έχουν την ίδια φορά. Μπορεί όμως το ένα ή και τα δύο δίπολα να περιστρέφονται όπως χαρακτηριστικά φαίνεται στο σχήμα 11. Ένα παράδειγμα περιστροφής και των δύο διπόλων είναι τα μόρια που βρίσκονται μέσα σ' ένα διάλυμα γιατί έχουν την ελευθερία να κινούνται.

Αν η ενέργεια αλληλεπιδράσεως είναι μικρή σε σχέση με τη θερμική

(α)		$W = \frac{2p_1 p_2}{r^3}$
(β)		$W = \frac{2p_1 p_2}{r^3}$
(γ)		$W = \frac{-2p_1 p_2}{r^3}$
		$W = -\frac{p_1 p_2}{r^3}$
		$W = \frac{p_1 p_2}{r^3}$

Σχήμα 10: Πέντε ειδικές περιπτώσεις προσανατολισμού δύο ακινήτων διπόλων. Η σχέση που εκφράζει την ενέργεια αλληλεπιδράσεως για κάθε περίπτωση προκύπτει από την εξίσωση 7 (Από Gabeler, 1978).

ενέργεια τότε μεταξύ ενός ακινήτου και ενός περιστρεφόμενου διπόλου (σχήμα 11) θα ισχύει :

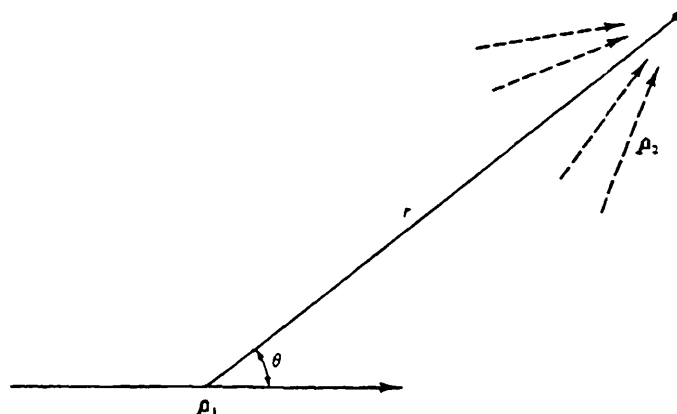
$$W = -p_1^2 p_2^2 / 3kT r^6 (1 + 3\cos^2\theta) \quad (8)$$

Αν και το δίπολο 1 είναι ελεύθερο να περιστρέφεται τότε η ενέργεια αλληλεπιδράσεως βρίσκεται από την εξίσωση (8) για όλες τις δυνατές τιμές του όρου $\cos^2\theta$. Ητοι:



$$W = - 2p_1^2 p_2^2 / 3KT r^6 \quad (9)$$

Η αλληλεπίδραση μεταξύ δύο ακινήτων διπόλων εξαρτάται από το $1/r^3$, ενώ μεταξύ δύο περιστρεφόμενων από το $1/r^6$ (πίνακας 2). Έτσι για μεγάλες αποστάσεις η αλληλεπίδραση είναι ασθενής, αλλά για μικρές αποστάσεις η αλληλεπίδραση αυτή είναι σημαντική. Ένα αξιοσημείωτο παράδειγμα είναι ο δεσμός υδρογόνου.



Σχήμα 11: Το δίπολο ροπής p_1 είναι ακίνητο ενώ το δίπολο ροπής p_2 είναι ελεύθερο να περιστρέφεται.

1.2.4. Δεσμός υδρογόνου

Ο δεσμός υδρογόνου παρίσταται σχηματικά ως εξής:



όπου το άτομο του υδρογόνου είναι συνδεδεμένο με το ηλεκτροαρνητικό άτομο X με ομοιοπολικό δεσμό, Y είναι επίσης ένα ηλεκτροαρνητικό άτομο και R είναι μία χημική ομάδα. Επειδή τα άτομα X και Y είναι περισσότερο ηλεκτροαρνητικά από το υδρογόνο και την ομάδα R, έχουμε σαν αποτέλεσμα την ασύμμετρη κατανομή μικρών φορτίων δ σε κάθε άτομο. Επομένως, σχηματίζονται μικρά δίπολα που αλληλεπιδρούν το ένα με το άλλο με τη διευθέτηση που φαίνεται στο σχήμα 10γ. Όπως αναφέραμε πιο πάνω η ισχυρότερη αλληλεπίδραση μεταξύ δύο διπόλων εμφανίζεται κατ' αυτή τη διευθέτηση. Έτσι μπορεί να εξηγηθεί η σταθερότητα του δεσμού υδρογόνου. Μεγάλος αριθμός δεσμών υδρογόνου μπορεί να δώσει σε μια βιολογική δομή μεγάλη αντοχή.

1.2.5. Δυνάμεις van der Waals

Στα μόρια που σχηματίζονται με ομοιοπολικό δεσμό, αν αποτελούνται από ομοειδή άτομα, τα ζεύγη των ηλεκτρονίων ανήκουν εξ' ίσου στα άτομα που συνδέονται. Επειδή όμως τα ηλεκτρόνια βρίσκονται συνεχώς σε κίνηση, μπορεί ακόμη και σε τέτοιες περιπτώσεις το ένα από τα άτομα να γίνει στιγμιαία θετικά φορτισμένο ενώ συγχρόνως το άλλο άτομο να γίνει στιγμιαία αρνητικά φορτισμένο. Έτσι δημιουργείται ένα στιγμιαίο δίπολο



ΠΙΝΑΚΑΣ 2

Εξάρτηση δυνάμεως και ενέργειας αλληλεπίδρασης από την απόσταση μεταξύ μορίων η ατόμων.

Όνομα	Αλληλεπίδραση	Δύναμη ανάλογη προς	Ενέργεια ανάλογη προς
Coulombic	φορτίο - φορτίο	$1/r^2$	$1/r$
	φορτίο - δίοπολο	$1/r^5$	$1/r^4$
	δίοπολο - δίοπολο ακίνητο περιστρεφόμενο	$1/r^4$	$1/r^3$
		$1/r^7$	$1/r^6$
London - Van der Waals	δίοπολο - στιγμιαίο δίοπολο ή στιγμιαίο δίοπολο - - στιγμιαίο δίοπολο	$1/r^7$	$1/r^6$
London - Van der Waals όταν τα μόρια βρίσκονται πολύ κοντά μεταξύ τους	δίοπολο - στιγμιαίο δίοπολο ή στιγμιαίο δίοπολο - - στιγμιαίο δίοπολο	$1/r^6$	$1/r^5$

(induced dipole). Μ' αυτόν τον τρόπο αναπτύσσονται πολύ ασθενείς ελκτικές δυνάμεις μεταξύ των στιγμιαίων διπόλων δύο μορίων οι οποίες συνδέουν τα μόρια μεταξύ τους. Οι δυνάμεις αυτές ονομάζονται δυνάμεις Van der Waals. Ακόμη, είναι γεγονός ότι το νέφος ηλεκτρονίων ενός μορίου είναι σε συνεχή κίνηση και έτσι αλλάζει συνέχεια το μέγεθος και τη διεύθυνση του διπόλου. Δημιουργεί επίσης ένα άλλο γειτονικό δίοπολο και το νέο δίοπολο αλληλεπιδρά με το αρχικό με τέτοιο τρόπο ώστε να επιφέρει μια επιπλέον σταθερότητα στο δεσμό μεταξύ των μορίων (intermolecular bond). Η επιπλέον ελκτική δύναμη ονομάζεται δύναμη διασποράς (dispersion force) όπως ονομάστηκε για πρώτη φορά από τον London το 1930. Επειδή η δύναμη αυτή εμφανίζεται μαζί με τη δύναμη Van der Waals, γ' αυτό σήμερα οι δυνάμεις αυτές καλούνται London-Van der Waals δυνάμεις.

Στην απουσία φορτίων και όταν δύο μόρια με κάποιο τρόπο έρχονται πολύ κοντά ($< 0,5 \text{ nm}$), έχειδειχθεί ότι συμβαίνει αξιοσημείωτη σύνδεση μεταξύ των δύο μορίων που βασίζεται στις London-Van der Waals δυνάμεις. Τέτοια περίπτωση συμβαίνει στις λιποπρωτεΐνες στις οποίες μια μακριά αλυσίδα υδρογονάνθρακος (και συνεπώς χωρίς φορτισμένες ομάδες και μόνιμα δίοπολα) συνδέεται και παραμένει στενά δεμένη με ένα πολυαμινοξύ ή μ' ένα μόριο πρωτεΐνης.



Οι δυνάμεις London-Van der Waals είναι πολύ ασθενείς σε σύγκριση με τις δυνάμεις Coulomb (οι πρώτες είναι ανάλογες του $1/r^7$,ενώ οι δεύτερες του $1/r^2$, όπου r , είναι η απόσταση μεταξύ των δύο μορίων) αλλά γίνονται σημαντικές όταν τα μόρια πλησιάζουν πολύ κοντά το ένα με το άλλο (πίνακας 2).



ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΔΕΥΤΕΡΟ

ΦΥΣΗ ΚΑΙ ΟΡΓΑΝΩΣΗ ΖΩΗΣ - ΕΞΕΛΙΞΗ ΒΙΟΥΛΗΣ

2.1. Χαρακτηριστικά ζωής

Παρόλο ότι δεν είναι εύκολο να δοθεί σαφής ορισμός στην έννοια της λέξης ζωή, μπορούμε να ορίσουμε χαρακτηριστικά που προσδιορίζουν τη ζώσα ύλη και την αντιδιαστέλλουν από τη μη ζώσα ύλη.

Οι χημικές ενώσεις από τις οποίες αποτελείται η ζώσα ύλη είναι πολύπλοκες και παρουσιάζουν οργάνωση. Η δομική πολυπλοκότητά της προκαθορίζει και την ειδική λειτουργικότητα των επιμέρους στοιχείων της στο μικρο - και μακροσκοπικό επίπεδο. Έχει ακόμη την ικανότητα να δεσμεύει ενέργεια από το περιβάλλον και να την μετατρέπει σε χρήσιμο έργο καθώς επίσης και την ικανότητα της ακριβούς αναπαραγωγής. Σε αντιδιαστολή, η μη ζώσα ύλη απαρτίζεται από απλές χημικές ενώσεις χωρίς οργάνωση και λειτουργικότητα, ενώ η δέσμευση ενέργειας από το περιβάλλον έχει σαν συνέπεια την αύξηση της ακαταστασίας και του τυχαίου με αποτέλεσμα τη μη ικανότητα αναπαραγωγής.

Οι πολύπλοκες χημικές ενώσεις που απαντώνται στη ζώσα ύλη καλούνται βιομόρια και αποτελούνται από την τυχαία συνένωση δομικών στοιχείων. Οι τυχαιοί συνδυασμοί των στοιχείων αυτών δημιουργούν τη μεγάλη δομική πολυπλοκότητα των ζώντων οργανισμών καθώς και την ειδική λειτουργικότητα των επιμέρους στοιχείων κάθε οργανισμού.

Σε ένα οργανισμό, όλα τα βιομόρια βρίσκονται κάτω από μια τάξη πραγμάτων που ουσιαστικά θα έπρεπε να αντιστρατεύεται τους νόμους της θερμοδυναμικής. Παρόλο ότι οι ζώντες οργανισμοί δεσμεύουν από το περιβάλλον ενέργεια και θα έπρεπε η εντροπία τους να αυξάνεται, έχουν όμως τους κατάλληλους εκείνους μηχανισμούς που τους επιτρέπουν να μετατρέπουν την απορροφούμενη ενέργεια σε χρήσιμο έργο αποδίδοντας στο περιβάλλον μια άλλη μορφή ενέργειας. Επίσης, διατηρούν διαρκώς το εσωτερικό τους σε σταθερή θερμοκρασία. Το σύνολο αυτών των εξεργασιών γίνεται κάτω από σταθερές συνθήκες θερμοκρασίας και πίεσης. Έτσι, οι ζώντες οργανισμοί αποτελούν ισόθερμες χημικές μηχανές. Την ενέργεια που δεσμεύουν από το περιβάλλον, την μετατρέπουν σε χημικούς δεσμούς υψηλής ενέργειας. Για την καλύτερη εκμετάλλευση της ενέργειας αυτής έχουν οργανώσει τις χημικές αντιδράσεις τους σε μεταβολικούς δρόμους κατά τέτοιο τρόπο ώστε το προϊόν μιας αντίδρασης να αποτελεί υπόστρωμα για μια άλλη και επιπλέον να γίνεται η πλέον ωφέλιμη εκμετάλλευση της ενέργειας. Το σύνολο των χημικών αντιδράσεων γίνεται κάτω από σταθερή ενέργεια επειδή υπάρχει μια ειδική ομάδα μακρομορίων, τα ένζυμα. Αυτά είναι πρωτεΐνες-καταλύτες που καταλύουν μια μόνο χημική αντίδραση. Η ειδικότητά τους αυτή απορρέει από την τρισδιάστατη δομή τους και τη δομική συμπληρωματικότητα που υπάρχει μεταξύ ενζύμου-υποστρώματος.

Η οργάνωση των διαφόρων χημικών αντιδράσεων σε μεταβολικούς δρόμους και η ύπαρξη ενζύμων, προσδιορίζουν στους ζώντες οργανισμούς ένα άλλο βασικό χαρακτηριστικό. Αυτό είναι η ικανότητα της ρύθμισης της πορείας των χημικών αντιδράσεων. Μια πλήρης μεταβολική οδός μπορεί να



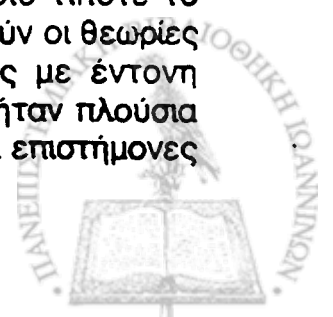
σταματήσει εφόσον το τελικό προϊόν της προσφέρεται κατευθείαν από το περιβάλλον. Το φαινόμενο αυτό καλείται αναδραστική αναστολή. Η αυτορρύθμιση στους οργανισμούς έχει τελικό σκοπό τη μεγαλύτερη αποδοτικότητα και την οικονομία στην ενεργειακή δαπάνη.

Ο σημαντικότερος χαρακτήρας των ζωντανών οργανισμών είναι η ικανότητά τους για πιστή αναπαραγωγή. Η ικανότητα αυτή τους καθιστά το μόνο μέρος του σύμπαντος που συνεχώς διαιωνίζεται και δεν εξαφανίζεται από μόνο του. Η πιστότητα της αναπαραγωγής στηρίζεται σε τρεις βασικές αρχές: Πρώτον, την αναπαραγωγή στους πολύπλοκους οργανισμούς έχουν επιφορτιστεί δυο μικροσκοπικά κύτταρα, το ωάριο και το σπερματοζωάριο. Αυτά φέρουν το σύνολο των πληροφοριών που έχουν καταγραφεί πάνω στο μόριο του DNA. Από μόνη της η φύση του μορίου του DNA ικανοποιεί τη δεύτερη αρχή που είναι η σταθερότητα της πληροφορίας. Η δομική συμπληρωματικότητα των δύο αλυσίδων του DNA και η γραμμικότητα της καταγραφής της πληροφορίας, συντελούν ώστε το μόριο του DNA να μπορεί να αντιγράφεται με το μικρότερο δυνατό ποσοστό λαθών. Τα πιθανά λάθη που εμφανίζονται, δηλαδή οι μεταλλάξεις, καθιστούν τους οργανισμούς κατά κύριο λόγο πιο καλά προσαρμοσμένους στο περιβάλλον τους και σπανιότερα αποτελούν καταστρεπτικούς παράγοντες για τους ίδιους τους οργανισμούς. Η τρίτη αρχή είναι η μετατροπή της γραμμικής πληροφορίας που είναι καταγραμμένη στο DNA σε τρισδιάστατη πληροφορία. Οι οργανισμοί έχοντας μια ορισμένη τρισδιάστατη δομή έχουν τη δυνατότητα από μόνοι τους να μετατρέπουν τη γραμμική πληροφορία του DNA σε πρωτεΐνες που έχουν τρισδιάστατη δομή. Θα μπορούσαμε επομένως να πούμε ότι ένας ζωντανός οργανισμός είναι ένα αυτοσυναρμολογούμενο, αυτορρυθμιζόμενο, αυτοαναπαραγόμενο ισοθερμικό ανοικτό σύστημα μορίων που λειτουργεί κάτω από την αρχή της μέγιστης οικονομίας.

2.2. Προέλευση ζωής

Το μεγάλο ερώτημα που τίθεται ως προς τους ζώντες οργανισμούς είναι: από που ήρθαν και πως πρωτοδημιουργήθηκαν. Η απάντηση στο ερώτημα αυτό ήταν για πάρα πολλούς αιώνες φιλοσοφική.

Μέχρι τις αρχές του αιώνα μας μόνο φιλοσοφικές θεωρίες ήταν δυνατόν να αναπτυχθούν. Οι πρώτες επιστημονικές προσπάθειες στον τομέα αυτό ίσως είναι οι παρατηρήσεις του μεγάλου φυσιοδίφου του περασμένου αιώνα Κάρολου Δαρβίνου. Σημαντικές προτάσεις έγιναν και από τους Oparine και Haldane στη δεκαετία του 1920. Οι δύο αυτοί επιστήμονες πρότειναν ότι η ζωή δημιουργήθηκε σε ένα περιβάλλον πολύ διαφορετικό από το σημερινό. Η εμφάνιση των πρώτων βιοτικών μορφών, ήταν μια μεγάλη διαχρονική πορεία, ικανή ώστε να μετατρέψει σταδιακά κάτω από κατάλληλες συνθήκες, απλές χημικές ενώσεις σε ολοένα και πιο πολύπλοκες, ενώσεις σημαντικές από βιολογικής σκοπιάς. Την εποχή εκείνη, οι παρατηρήσεις του Pasteur ότι δεν μπορεί να αναπτυχθεί ζωή από ένα περιβάλλον στο οποίο τίποτε το ζωντανό δεν υπάρχει, δεν άφηνε περιθώριο ώστε να αναπτυχθούν οι θεωρίες των Oparine και Haldane. Από παρατηρήσεις σε περιοχές με έντονη ηφαιστειακή δράση, είχε εντοπιστεί ότι τα ηφαιστειακά αέρια ήταν πλούσια σε H_2S , NH_3 , CO_2 , CH_4 , N_2 και υδρατμούς. Δέχθηκαν λοιπόν οι επιστήμονες



αυτοί, ότι η ζωή θα πρέπει να αναπτύχθηκε κατ' αρχάς σε μια αναγωγική και όχι οξειδωτική ατμόσφαιρα, η οποία θα πρέπει να ήταν και η πρώτη ατμόσφαιρα γύρω από τη σταδιακά ψυχόμενη γήινη μάζα. Ως γνωστό η γη έχει μια ηλικία περίπου 5 δισεκατομμύρια έτη. Τα πρώτα γνωστά απολιθώματα έχουν μια ηλικία περίπου 3,5 δισεκατομμύρια έτη. Άρα, στα πρώτα ενάμισυ δισεκατομμύρια έτη, η γη πρέπει να ψύχθηκε σταδιακά και στη συνέχεια να άρχισε η διαδικασία της οργάνωσης των ζώντων οργανισμών.

Οι θεωρίες των Oparine και Haldane ξεχάστηκαν για αρκετά χρόνια λόγω των παρατηρήσεων του Pasteur και μόνο κατά τη δεκαετία του 1950 ήρθαν πάλι στην επιφάνεια από τους Urey και Miller. Αυτοί απεφάσισαν να ασχοληθούν πειραματικά με τις απόψεις των Oparine και Haldane. Έτσι, βασισμένοι στην αρχή ότι η ζωή θα πρέπει να πρωτοοργανώθηκε σε μια αναγωγική ατμόσφαιρα, με σύσταση κυρίως H_2S , NH_3 , CO_2 , CH_4 , N_2 και H_2O στην οποία η θερμοκρασία θα ήταν πολύ ψηλότερη της σημερινής και επιπλέον θα επιδρούσαν ισχυρές υπεριώδεις ακτινοβολίες λόγω της έλλειψης του όζοντος, προσπάθησαν να επιτύχουν στο εργαστήριο παρόμοιες συνθήκες. Το αποτέλεσμα, ήταν πέρα από κάθε προσδοκία ενθαρρυντικό. Επέτυχαν από μείγματα των αερίων αυτών να πάρουν κατ' αρχάς διάφορα αμινοξέα, αλδεύδες, και υδροκυάνιο.

Στη συνέχεια, οι Oparine και Fox χρησιμοποιώντας ξηρά μείγματα αμινοξέων πέτυχαν με αύξηση της θερμοκρασίας να σχηματίσουν πολυμερή που λέγονται θερμοπρωτεϊνοειδή. Αυτά παρουσία νερού σχημάτιζαν μικροσταγονίδια που σύντομα μπορούσαν να καταστραφούν. Προσπαθώντας να βρουν τρόπους για τη σταθεροποίηση των μικροσταγονιδίων αυτών, σταδιακά, εισήγαγαν σε αυτά κάποια μεταβολική ιδιότητα. Παρατήρησαν τότε ότι όσο χρόνο υπήρχε η μεταβολική δράση, τα μικροσταγονίδια δεν καταστρεφόταν. Έτσι λοιπόν εισάγοντας μέσα στα μικροσταγονίδια ενζυμικές δράσεις παρατήρησαν ότι τα μικροσταγονίδια είχαν την ικανότητα να διατηρηθούν όσο χρόνο ήταν ενεργός η ενζυμική δράση. Από τα πειράματα αυτά καταλήγουμε σε συμπεράσματα για τις πιθανές διαδικασίες που πρωτοσυντέλεσαν ώστε να αρχίσουν να οργανώνονται οι πρωτοβιοτικές μορφές στον πλανήτη γη.

Οι αρχικές αυτές θεωρίες των Oparine και Haldane δεν είναι και οι μόνες στο ερώτημα από που και πως προήρθε η ζωή πάνω στη γη. Και άλλες θεωρίες έχουν επίσης κατά διαστήματα αναπτυχθεί στον τομέα αυτό. Οι θεωρίες αυτές ονομάστηκαν πανσπερμικές γιατί δέχονται την ανάπτυξη της ζωής κάπου αλλού στο σύμπαν και τη μετάδοσή της στη γη με τη βοήθεια της μεσοαστρικής ύλης. Υπάρχουν και πειραματικά στοιχεία που τις υποστηρίζουν. Πιθανώς, στο μέρος εκείνο που πρωτοοργανώθηκαν οι πρωτοβιοτικές μορφές, κατά τις θεωρίες αυτές, να υπήρχαν παραπλήσιες συνθήκες με εκείνες της πρώτης περιόδου της γήινης ύπαρξης.

2.3. Οργάνωση ζωής

Όπως αναφέρθηκε οι ζώντες οργανισμοί ακολούθησαν μια διαχρονική οργάνωση ξεκινώντας από απλές χημικές ενώσεις όπως CO_2 , H_2O , NH_3 , N_2 με σταδιακό σχηματισμό όλο και πιο πολύπλοκων συστημάτων. Αυτά τα



απλά πρόδρομα μόρια στη συνέχεια μπορούν να οργανώσουν μικρά ενδιάμεσα μόρια όπως πυροσταφυλικό οξύ, κιτρικό οξύ, μαλονικό οξύ και 3-φωσφορική γλυκεραλδεΐδη. Τα μόρια αυτά με τη σειρά τους οργανώνουν τα πρώτα δομικά συστατικά όπως τα μονονουκλεοτίδια, τα αμινοξέα, τα σάκχαρα, τα λιπαρά οξέα και τη γλυκερόλη. Τα δομικά αυτά συστατικά πολυμερίζονται στα μακρομόρια των νουκλεϊνικών οξέων, πρωτεϊνών, πολυσακχαριτών και λιπιδίων τα οποία μπορούν να συνδυάζονται για το σχηματισμό των υπερμοριακών συμπλεγμάτων όπως τα ριβοσωμάτια, τα συσταλλά στοιχεία και τα ενζυμικά συμπλέγματα. Συνδυασμός μακρομορίων και υπερμοριακών συμπλεγμάτων οργανώνουν τα κυτταρικά οργανίδια δηλαδή πυρήνα, μιτοχόνδριο, χλωροπλάστη και μεμβρανώδη συστήματα. Η συνοχή των κυτταρικών οργανιδίων δημιουργεί το κύτταρο, οργανισμό ζώντα που μπορεί να υπάρξει από μόνο του ή να σχηματίσει πολυκύτταρα συγκροτήματα διαφόρου βαθμού οργάνωσης και πολυπλοκότητας, δηλαδή τους ανώτερους ζώντες οργανισμούς.

Παρατηρούμε λοιπόν ότι όλοι οι οργανισμοί, ανώτεροι ή κατώτεροι ανεξάρτητα από το επίπεδο εξέλιξής τους και τη χρονική στιγμή της εμφάνισής τους στη γη, μπορούν εύκολα να μελετηθούν δεδομένου ότι έχουν κοινό παρανομαστή οργάνωσης. Με άλλα λόγια, όλα τα πολυμερή έχουν τους ίδιους βασικούς δομικούς λίθους. Δηλαδή όλα τα νουκλεϊνικά οξέα αποτελούν πολυμερείς ενώσεις των μονονουκλεοτιδίων που προέρχονται από τις πέντε αζωτούχες βάσεις, αδενίνης - θυμίνης - κυτοσίνης - γουανίνης - ουρακίλης. Όλες οι πρωτεΐνες αποτελούν πολυμερείς ενώσεις των 21 γνωστών αμινοξέων.

Τα πολυμερή αυτά μόρια, νουκλεϊνικά οξέα και πρωτεΐνες, παρουσιάζουν τεράστια ποικιλομορφία στην αλληλοδιαδοχή των μονομερών τους με αποτέλεσμα να έχουν τη δυνατότητα της συγκράτησης και μεταφοράς πληροφοριών που είναι πολύ χρήσιμες στην οργάνωση των ζώντων όντων.

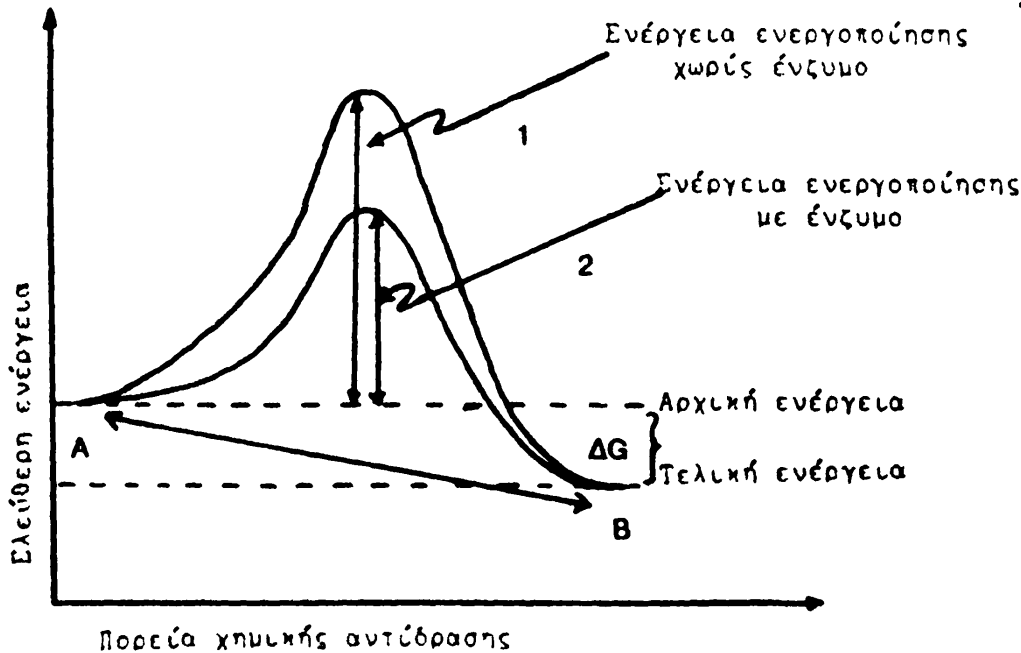
Τα πολυμερή των πολυσακχαριτών και των λιπιδίων παρόλο ότι προέρχονται από τον πολυμερισμό απλών σακχάρων και λιπαρών οξέων δεν παρουσιάζουν ποικιλομορφία στη διάταξη των μονομερών τους. Αποτέλεσμα αυτού είναι το ότι αποτελούν στους οργανισμούς μέρος των δομικών συστατικών αλλά κυρίως καύσιμα μόρια. Δηλαδή η διάσπαση των πολυμερών αυτών μέσα στους οργανισμούς διεγείρει διεργασίες από τις οποίες, όπως θα δούμε, οι οργανισμοί αντλούν το μεγαλύτερο μέρος της απαιτούμενης ενέργειάς τους. Ένας παράγοντας που συμβάλλει ώστε οι οργανισμοί να μην έχουν μεγάλες απώλειες ενέργειας προς το περιβάλλον, ώστε οι ενεργειακές τους ανάγκες να καλύπτονται σχεδόν αποκλειστικά από τη διάσπαση των πολυσακχαριτών και των λιπιδίων, είναι η ύπαρξη των ενζυμικών συμπλεγμάτων.

Τα ένζυμα είναι πρωτεϊνικοί καταλύτες που διαθέτουν ειδική στερεοδομή έτσι ώστε τα προς αντίδραση μόρια να μπορούν να έρχονται σε πάρα πολύ στενή γειτνίαση. Το αποτέλεσμα της γειτνίασης αυτής είναι η δυνατότητα της πραγματοποίησης μιας χημικής αντίδρασης είτε με πολύ μικρή δαπάνη ενέργειας είτε ακόμη και αυτόματα λόγω των ιοντικών δυνάμεων που αναπτύσσονται στην περιοχή του ενεργού κέντρου παρουσία



των υποστρωμάτων. Γενικώς, για να γίνει μια χημική αντίδραση χρειάζεται κάποια ποσότητα ενέργειας.

Δυο είναι οι παράγοντες που καθορίζουν τη δυνατότητα πραγματοποίησης μιας χημικής αντίδρασης σε ένα οργανισμό. Ο πρώτος παράγοντας είναι ότι μια αντίδραση γίνεται προς τη φορά εκείνη όπου



Σχήμα 12: Ενεργειακές συνθήκες μιας χημικής αντίδρασης.

παρουσιάζεται μείωση της ενέργειας των μορίων που μετέχουν στην αντίδραση. Έτσι λοιπόν μια αντίδραση γίνεται όταν εκλύεται ενέργεια. Η ενέργεια αυτή ονομάζεται ελεύθερη ενέργεια (ΔG) (σχήμα 12) και ισούται :

$$\Delta G = -R \ln K_{\text{ισορ}}$$

όπου ΔG είναι η διαφορά στην ελεύθερη ενέργεια κάτω από σταθερές συνθήκες θερμοκρασίας (25°C) και πίεσης (1atm). R η σταθερά των αερίων, T η απόλυτη θερμοκρασία και $\ln K_{\text{ισορ}}$ είναι ο φυσικός λογάριθμος της σταθεράς ισορροπίας. Ο δεύτερος παράγοντας είναι η συγκέντρωση των αντιδρώντων ενώσεων καθώς και των προϊόντων της αντίδρασης. Εφόσον τα προϊόντα της αντίδρασης συσσωρεύονται στο σημείο της αντίδρασης δρουν ανασταλτικά επί του εζύμου και παύει να γίνεται η αντίδραση. Φυσικά, μέσα στους οργανισμούς τα προϊόντα μιας χημικής αντίδρασης χρησιμεύουν πάντοτε για να γίνει μια άλλη έτσι πάντα η συγκέντρωσή τους στο σημείο της αντίδρασης να είναι χαμηλή λόγω της σύγχρονης απομάκρυνσής τους. Το τελικό αποτέλεσμα είναι η συνεχής λειτουργία των ενζυμικών συστημάτων και η μεγαλύτερη δυνατή αξιοποίηση της παραγόμενης ελεύθερης ενέργειας.

2.4. Δομή και λειτουργία κυττάρου

Η πρώτη μεγάλη επανάσταση στη βιολογία έγινε με την ανακάλυψη και εξέλιξη του μικροσκοπίου. Αν και δεν είναι συγκεκριμένη η χρονολογία της πρώτης ανακάλυψης του μικροσκοπίου είναι όμως προσδιορισμένη η



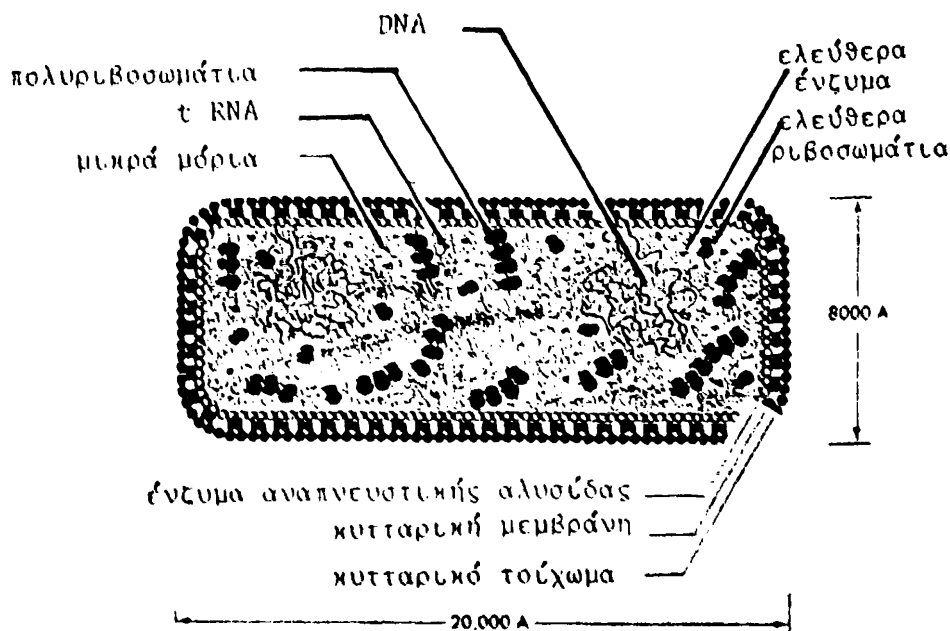
χρονολογία της πρώτης παρατήρησης ζώντων οργανισμών με τη βοήθεια του μικροσκοπίου.

Το 1665 ο Άγγλος R.Hook δημοσιεύει το έργο του *Micrographia* και κάνει για πρώτη φορά χρήση της λέξης κύτταρο για να προσδιορίσει τα τοιχώματα των δομικών στοιχείων του φελλού στις λεπτές τομές που παρατηρούσε. Από τότε η λέξη αυτή γενικεύτηκε και δεν προσδιορίζει μόνο τα τοιχώματα αλλά και ολόκληρη την οργάνωση των δομικών στοιχείων ενός οργανισμού. Κατ' αυτό τον τρόπο τα δομικά στοιχεία ενός οργανισμού ονομάζονται κύτταρα.

Το κύτταρο αν και αποτελεί τη βασική δομική μονάδα των οργανισμών δεν παύει να είναι αυτοτελές. Αποτελείται από ένα αρμονικό σύνολο οργανιδίων που έχουν προκαθορισμένη λειτουργία να επιτελέσουν. Ανάλογα με την οργάνωση και τα περιεχόμενα οργανίδια, διακρίνουμε τα κύτταρα σε δύο βασικές κατηγορίες: τα προκαρυωτικά και τα ευκαρυωτικά. Η διάκριση αυτή είναι βασισμένη στην εμφανή ή μη διαμόρφωση του γενετικού υλικού στο καλούμενο μόρφωμα του πυρήνα.

2.4.1. Προκαρυωτικά κύτταρα

Είναι απλοί μονοκύτταροι οργανισμοί και περιβάλλονται από ένα αρκετά σταθερό περίβλημα, το κυτταρικό τοίχωμα (σχήμα 13). Μέσα από το κυτταρικό τοίχωμα υπάρχει η εύπλαστη και ημιδιαπερατή κυτταρική μεμβράνη. Στο εσωτερικό του κυττάρου δεν υπάρχει ιδιαίτερη οργάνωση



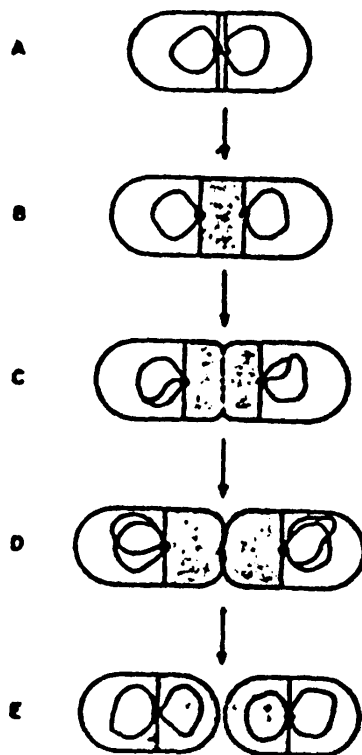
Σχήμα 13: Οργάνωση προκαρυωτικού κυττάρου (Από Watson, 1970).

και τα μόνα μορφώματα που παρατηρούνται είναι τα ριβωσωμάτια. Το σύνολο των κυτταρικών στοιχείων είναι διάσπαρτα και διαλυτά στο εσωτερικό του κυττάρου.

Το γενετικό υλικό (DNA) βρίσκεται διάχυτο μέσα στο κύτταρο και δεν είναι οργανωμένο με τη μορφή πυρήνα. Το σύνολο των οξειδωαναγωγικών ενζύμων και των φωτοευαίσθητων χρωστικών για τη δέσμευση της ηλιακής



ενέργειας βρίσκονται πάνω στην εσωτερική πλευρά της κυτταρικής μεμβράνης. Τα προκαρυωτικά κύτταρα είναι οργανισμοί που μπορούν να αναπτύσσονται σε μία ποικιλία περιβάλλοντος αλλά και μέσα στο εργαστήριο. Οι τροφικές απαιτήσεις τους δεν είναι τεράστιες και εύκολα αναπτύσσονται σε περιβάλλον όπου υπάρχει μια μόνο πηγή άνθρακος, για παράδειγμα, γλυκόζη και ολίγα ανόργανα άλατα. Η ταχύτητα ανάπτυξής τους εξαρτάται από τις τροφικές συνθήκες. Σε πλούσιο τροφικά περιβάλλον και σε θερμοκρασία 37° C, ο χρόνος ανάπτυξής τους μπορεί να φθάσει και τα 20 λεπτά. Κάτω όμως από αντίξοες συνθήκες ο χρόνος αυτός μπορεί να φθάσει και τα 120 λεπτά. Ο ελάχιστος χρόνος που χρειάζεται το κύτταρο για να αυξηθεί και να διαιρεθεί κάτω από τις καλύτερες συνθήκες καλείται χρόνος



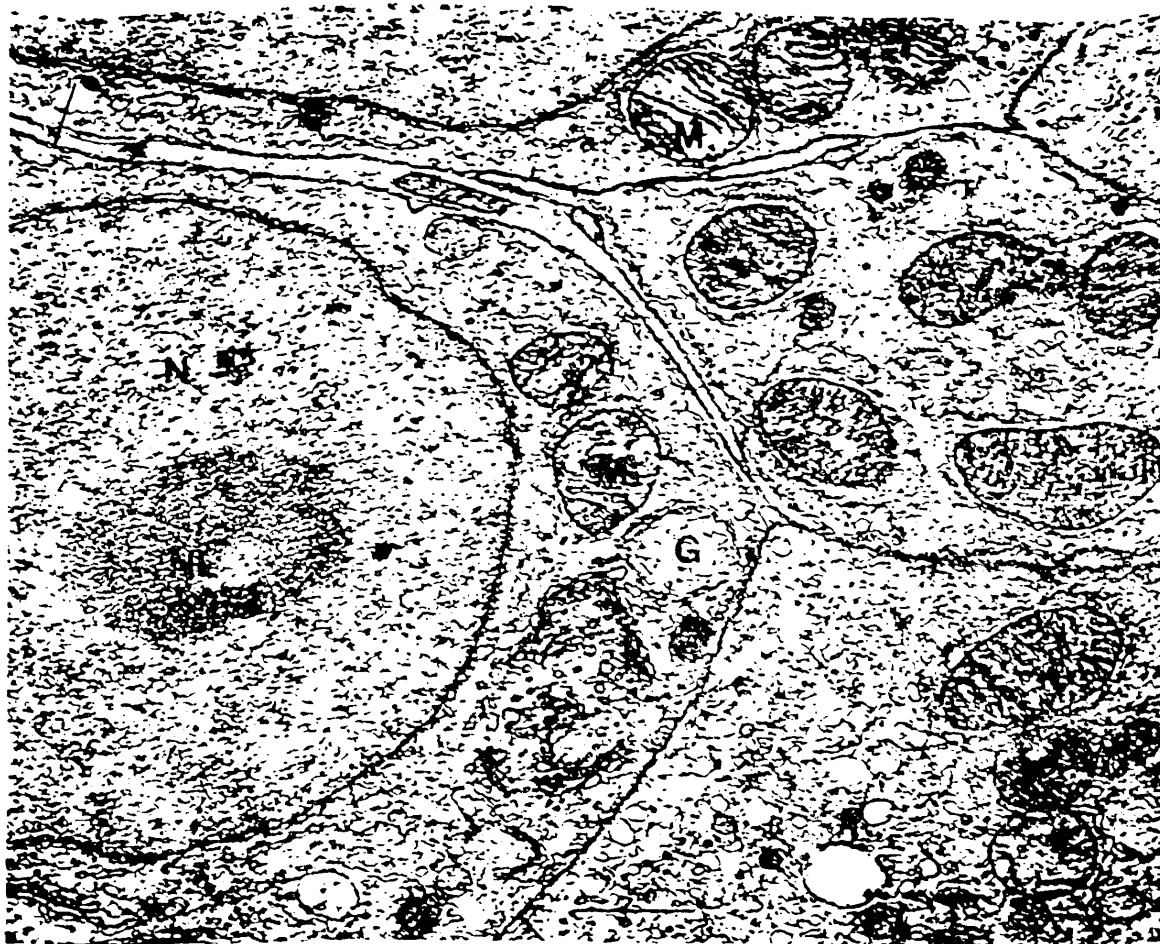
Σχήμα 14: Διαδικασία διαίρεσης προκαρυωτικού κυττάρου. Α μέχρι Ε, έναρξη μέχρι ολοκλήρωση διαίρεσης του κυττάρου και του διπλασιασμού του DNA.

αναδιπλασιασμού. Ο πολλαπλασιασμός των κυττάρων αυτών είναι πολύ απλός και γίνεται με απλή διχοτόμηση του κυττάρου όταν αυτό φθάσει σε οριστικό μέγεθος. Συγχρόνως με την αύξηση του κυττάρου γίνεται και ο διπλασιασμός του DNA. Το DNA αν και είναι διάχυτο στο εσωτερικό του κυττάρου όμως είναι προσκολλημένο σε ένα μόρφωμα της κυτταρικής μεμβράνης που καλείται μεσοσωμάτιο. Το μόρφωμα αυτό με την αύξηση του κυττάρου, διαχωρίζεται και στηριζόμενο το DNA πάνω σ' αυτό διπλασιάζεται (σχήμα 14).

2.4.2. Ευκαρυωτικά κύτταρα

Ανεξάρτητα από το αν οι ευκαρυωτικοί οργανισμοί είναι μονοκύτταροι ή πολυκύτταροι, έχουν την ίδια βασική κυτταρική δομή και μόνο στην



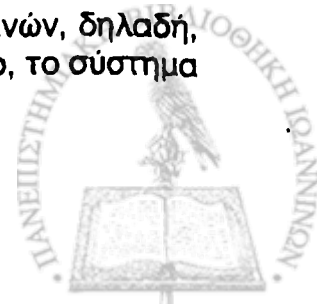


Σχήμα 15: Τυπικό ευκαρυωτικό κύτταρο όπου φαίνεται η πολύπλοκη οργάνωσή του. **M**, μιτοχόνδριο. **G**, σύστημα Golgi. **N**, πυρήνας. **NL**, πυρηνίσκος. Βέλος, κυτταροπλασματική μεμβράνη. (Από Benzo και Nemeth, 1971).

οργάνωσή τους σε πολυκυτταρικά συστήματα διαφέρουν ουσιαστικά. Οι οργανισμοί αυτοί διακρίνονται σε δύο βασικές κατηγορίες: σε αυτούς που σαν βασική πηγή ενέργειας έχουν την ηλιακή ενέργεια και επομένως έχουν τους κατάλληλους μηχανισμούς δέσμευσής της, και σε αυτούς που σαν βασική πηγή ενέργειας έχουν οργανικά μόρια πλούσια σε ενέργεια. Η πρώτη κατηγορία αποτελεί τους φωτοσυνθέτοντες ή αυτότροφους ή φυτικούς οργανισμούς και η δεύτερη τους ετερότροφους ή ζωικούς οργανισμούς. Στην πρώτη κατηγορία υπάρχει επιπλέον σαν κυτταρικό οργανίδιο και ο χλωροπλάστης που είναι επιφορτισμένος με τη δέσμευση της ηλιακής ενέργειας.

Γενικό χαρακτηριστικό των ευκαρυωτικών κυττάρων είναι η πολύπλοκη οργάνωσή τους. Αυτή οφείλεται στην ανάπτυξη μεμβρανωδών συστημάτων στο εσωτερικό των κυττάρων που το καθένα από αυτά κάνει εξειδικευμένες λειτουργίες (σχήμα 15). Αυτά είναι το λείο και αδρό ενδοπλασματικό δίκτυο, το σύστημα Golgi, τα λυσοσώματα, τα μικροσώματα, οι χλωροπλάστες, τα μιτοχόνδρια και ο πυρήνας. Διακρίνονται:

1) Σε αυτά που αποτελούνται από αναδιπλώσεις απλών μεμβρανών, δηλαδή, το λείο ενδοπλασματικό δίκτυο, το αδρό ενδοπλασματικό δίκτυο, το σύστημα Golgi, τα λυσοσώματα και τα μικροσώματα.



2) Σε αυτά που αποτελούνται από αναδιπλώσεις διπλών μεμβρανών, δηλαδή, το μιτοχόνδριο, ο χλωροπλάστης και ο πυρήνας.

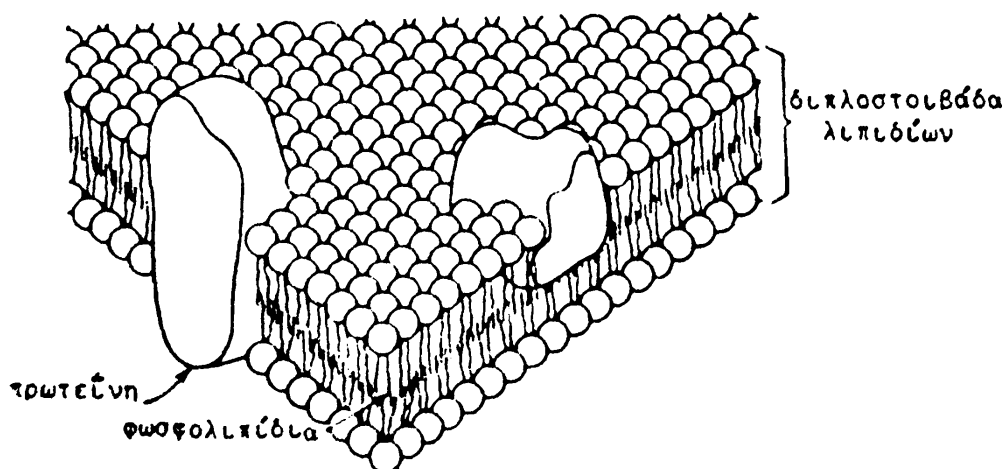
Όσα από τα οργανίδια περιβάλλονται από απλές μεμβράνες αποτελούν κέντρα χημικής επεξεργασίας ενώ όσα περιβάλλονται από διπλές μεμβράνες αποτελούν ενεργειακά και πληροφοριακά κέντρα στα κύτταρα.

2.5. Δομή κυτταροπλασματικής μεμβράνης

Πρωταρχικός σκοπός που πρέπει να εξυπηρετούν οι κυτταροπλασματικές μεμβράνες είναι ο διαχωρισμός του κυττάρου από το περιβάλλον του. Το εξωτερικό περιβάλλον του κυττάρου κυρίως είναι υδάτινο ενώ το εσωτερικό βρίσκεται σε μία ημίρευστη κατάσταση. Για το λόγο αυτό η κυτταροπλασματική μεμβράνη καλείται να διαχωρίσει δυο υδάτινες φάσεις. Επιπλέον, καλείται να είναι εκλεκτική ως προς τις ουσίες που επιτρέπει να διέρχονται και συγχρόνως να πληρεί ιδιότητες πολύ διαφορετικές μεταξύ τους. Συνεπώς, η χημική δομή της δεν πρέπει να είναι απλή αλλά πολύπλοκη.

Η χημική ανάλυση της κυτταροπλασματικής μεμβράνης μας πληροφορεί ότι αποτελείται κυρίως από φωσφολιπίδια και πρωτεϊνικά μόρια. Το σύγχρονο μοντέλο της δομής της κυτταροπλασματικής μεμβράνης προτάθηκε από τους Singer και Nicolson και αποτελεί το μοντέλο του ρευστού μωσαϊκού. Κατά το μοντέλο αυτό η μεμβράνη αποτελείται από μια διπλοστοιβάδα λιπιδίων που αποτελούν το διαχωριστικό μέσο για τις δύο υδάτινες φάσεις μέσα και έξω από το κύτταρο. Πρωτεϊνικά μόρια καλύπτουν εσωτερικά και εξωτερικά ή και διατρέχουν τη διπλοστοιβάδα των λιπιδίων (σχήμα 16).

Τα πρωτεϊνικά μόρια δεν είναι στατικά αλλά παρουσιάζουν κινητικότητα. Ένα επιπλέον στοιχείο στη δομή της κυτταροπλασματικής μεμβράνης



Σχήμα 16: Διάταξη λιπιδίων και πρωτεϊνών στις κυτταρικές μεμβράνες. (Από Singer και Nicolson, 1972).

είναι και η ύπαρξη διαφορετικών λιπιδίων ή και πρωτεϊνών στα διάφορα είδη κυττάρων. Αυτό προσδιορίζει τις διαφορετικές λειτουργίες που επιτελούν τα κύτταρα, καθώς και τις θέσεις που κατέχουν στους οργανισμούς.

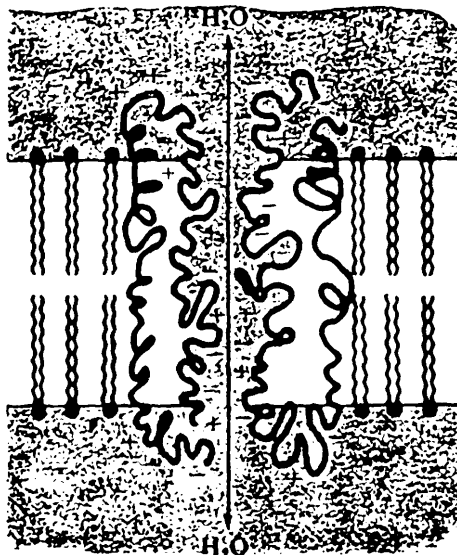


2.5.1. Διαπερατότητα κυτταροπλασματικής μεμβράνης

Η κυτταροπλασματική μεμβράνη σαν μέσο διαχωρισμού του εσωτερικού από το εξωτερικό του κυττάρου επιτρέπει την ελεύθερη διέλευση ορισμένων ουσιών. Η εκλεκτικότητα αυτή της μεμβράνης διατηρεί μια δυναμική ισορροπία στο φυσιολογικό ζωντανό κύτταρο. Υπάρχουν τρεις τρόποι με τους οποίους οι διάφορες ουσίες περνούν τις μεμβράνες. 1) Με ελεύθερη διάχυση προς τη φορά της χαμηλότερης συγκέντρωσης, 2) Με διευκολυνόμενη διάχυση προς τη φορά της χαμηλότερης συγκέντρωσης ή με δαπάνη ενέργειας ανεξάρτητα από τη συγκέντρωση της ουσίας που μεταφέρεται, 3) Με τον εγκλωβισμό μεταφερομένων ουσιών ή στοιχείων σε εσωχές της κυτταροπλασματικής μεμβράνης και στη συνέχεια την μετατόπιση του σχηματισμένου κυστιδίου προς τα μέσα ή έξω από το κύτταρο (φαγοκύττωση-πινοκύττωση).

Ελεύθερη διάχυση

Αρκετές ουσίες μπορούν να διαπεράσουν ελεύθερα την κυτταροπλασματική μεμβράνη. Η διαπερατότητά τους εξαρτάται από τη διαλυτότητά τους στα λιποειδή. Μη λιποδιαλυτές ουσίες διέρχονται ελεύθερα από την κυτταροπλασματική μεμβράνη μόνο εφόσον το μέγεθός τους είναι αρκετά μικρό ώστε να μπορούν να διέρθουν από υδρόφιλους



Σχήμα 17: Διαμόρφωση υδρόφιλου πόρου της κυτταροπλασματικής μεμβράνης. (Από Avers, 1976).

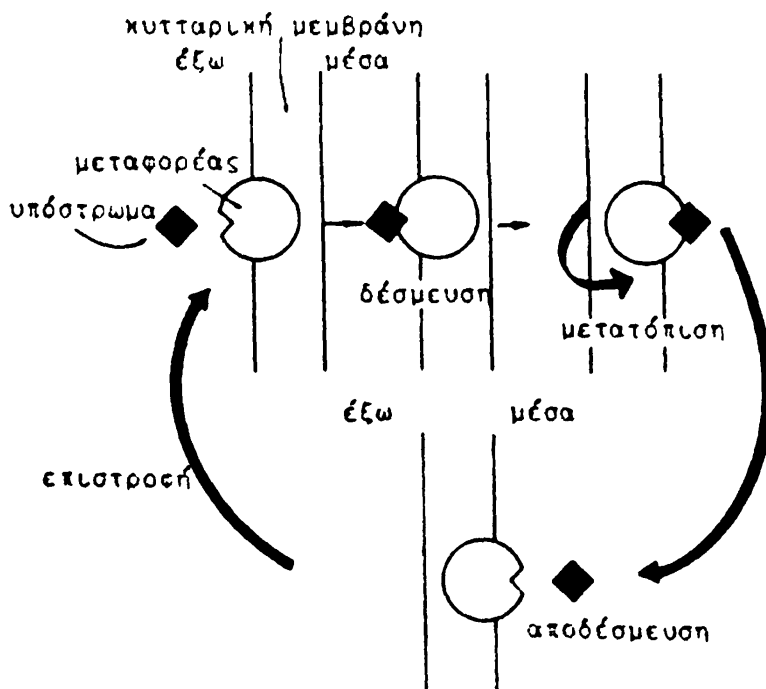
πόρους (σχήμα 17). Οι πόροι αυτοί δημιουργούνται από πρωτεϊνικά μόρια που διαπερνούν τη διπλοστοιβάδα των λιπιδίων. Η διέλευση ουσιών διαμέσου των πόρων, γίνεται πάντοτε προς τη φορά της μικρότερης συγκέντρωσης. Μόνο το νερό έχει τη δυνατότητα να διέρχεται ελεύθερα μέσα και έξω από το κύτταρο. Η συνεχής διέλευση μιας ουσίας έχει σαν αποτέλεσμα την εξισορρόπηση των συγκεντρώσεών της μέσα και έξω από το κύτταρο. Συνήθως τα κύτταρα χρειάζονται συνεχώς την παροχή ορισμένων ουσιών. Για να μπορούν να διατηρούν μια συνεχή ροή των ουσιών, αμέσως μόλις εισέρθουν στο κύτταρο τις απομακρύνουν από το σημείο εισόδου έτσι ώστε συνεχώς να υπάρχει μικρότερη συγκέντρωση στην περιοχή της

κυτταροπλασματικής μεμβράνης. Κατόπι τις επεξεργάζονται για να μη παρατηρούνται συσσωρευμένες αυτούσιες στο κύτταρο.

Μεταφορά ουσιών

Το μεγαλύτερο μέρος των χρήσιμων για το κύτταρο ουσιών όπως τα αμινοξέα και τα σάκχαρα καθώς και ορισμένα ιόντα εισέρχονται στο κύτταρο με τη βοήθεια ειδικών πρωτεϊνικών μεταφορέων. Οι μεταφορείς αυτοί που καλούνται περμεάσες έχουν ειδική θέση για την υποδοχή της ουσίας που καλείται ενεργό κέντρο. Οι περμεάσες αποτελούν συστατικά της κυτταροπλασματικής μεμβράνης και μπορούν να δράσουν με δύο τρόπους: να διευκολύνουν τη μετακίνηση ουσιών προς και από το κύτταρο κατά τη φορά της μικρότερης συγκέντρωσης (διευκολυνόμενη διάχυση) ή να μετατοπίζουν ουσίες ανεξάρτητα προς τη συγκέντρωσή τους δαπανώντας ενέργεια (ενεργός μεταφορά).

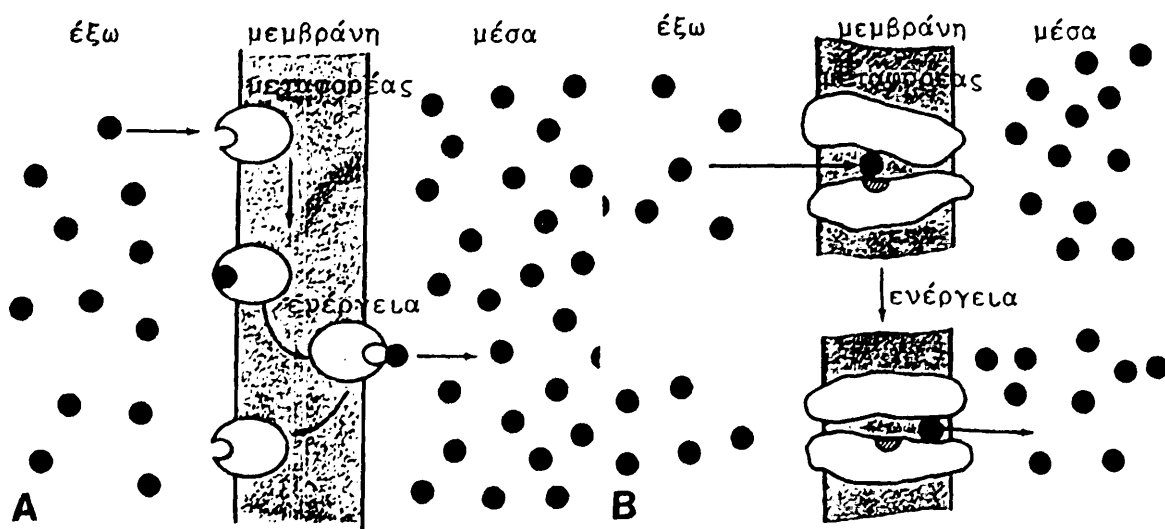
Με τη διαδικασία της διευκολυνόμενης διάχυσης (σχήμα 18) η ουσία απλώς δεσμεύεται πάνω στο ενεργό κέντρο της περμεάσης η οποία τότε ενεργοποιείται και μεταφέρει την ουσία στην άλλη πλευρά της κυτταροπλασματικής μεμβράνης.



Σχήμα 18: Διαδικασία διευκολυνόμενης διάχυσης

Με τη διαδικασία της ενεργού μεταφοράς (σχήμα 19) μπορεί να ακολουθηθούν δυο πορείες. Κατά πρώτο η περμεάση δεσμεύει την ουσία στο ένα μέρος της μεμβράνης. Έτσι ο μεταφορέας ενεργοποιείται και με δαπάνη ενέργειας από τη διάσπαση του ATP σε ADP και φώσφορο, περιστρέφεται και διασχίζει την κυτταροπλασματική μεμβράνη οπότε ερχόμενος στην άλλη πλευρά της αποδεσμεύει την ουσία που έχει μεταφερθεί. Στη συνέχεια, ο αποενεργοποιημένος μεταφορέας επανέρχεται





Σχήμα 19: Διαδικασία ενεργού μεταφοράς. Α, διαδικασία περιστροφής και Β, διαδικασία μετατοπίσεως κατά μήκος πόρου. (Από Avers, 1976).

στην προηγούμενη θέση του για ν' αρχίσει ένας νέος κύκλος μεταφοράς (σχήμα 19,Α). Κατά δεύτερο λόγο η περμεάση μπορεί να είναι μια διαμεμβρανική πρωτεΐνη που να σχηματίζει έναν υδρόφιλο πόρο. Η διαμόρφωσή της είναι τέτοια ώστε να εκθέτει το ενεργό της κέντρο προς τη μία πλευρά της μεμβράνης. Όταν δεχθεί την ουσία που πρόκειται να μεταφερθεί στο ενεργό της κέντρο, με δαπάνη ενέργειας αλλάζει διαμόρφωση ώστε η ουσία να μπορεί να μετατοπισθεί κατά μήκος του πόρου και να αποδοθεί στην άλλη πλευρά της μεμβράνης (σχήμα 19,Β).

Με την ενεργό μεταφορά εισέρχονται στο κύτταρο κυρίως ιόντα K^+ , σάκχαρα και αμινοξέα. Η είσοδός τους συνδυάζεται με την έξοδο από το κύτταρο ιόντων Na^+ .

Φαγοκύττωση

Η διαδικασία της φαγοκύττωσης (σχήμα 20) είναι είδος ενεργού



Σχήμα 20: Δημιουργία φαγοσωματίων σε κυτταροκαλλιέργειες. C V, φαγοκυτταρικό κυστίδιο. (Από τη συλλογή του J. Beggs).

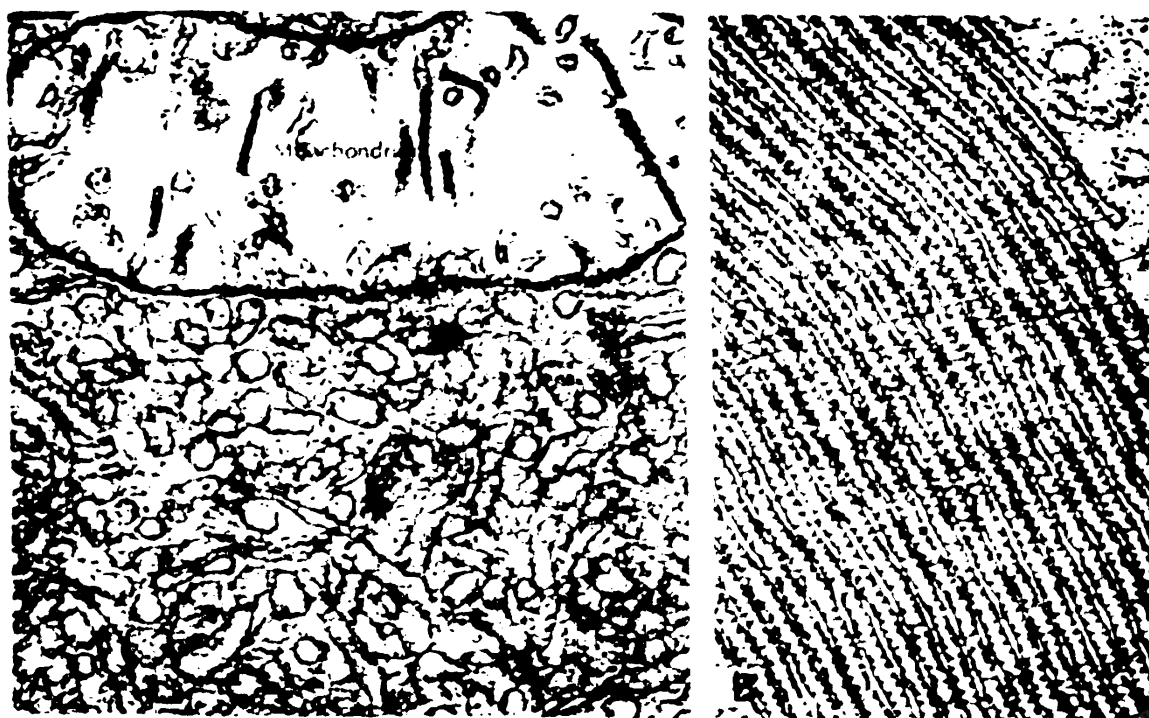
μεταφοράς. Στην περίπτωση αυτή δεν έχουμε απλή δέσμευση ουσίας και μετακίνησή της, αλλά έχουμε ενεργοποίηση πρωτεϊνικών υποδοχέων της κυτταροπλασματικής μεμβράνης και ενεργειακή συσσώρευσή τους σε μια περιοχή. Στη διαδικασία αυτή συμβάλλει με δαπάνη ενέργειας και ένα είδος κυτταροσκελετικής πρωτεΐνης, η κλαθρίνη. Αυτή σχηματίζει ένα είδος πλέγματος στην περιοχή της συσσώρευσης που έχει σαν αποτέλεσμα να σχηματισθεί εγκόλπωμα στην κυτταροπλασματική μεμβράνη. Σταδιακά σχηματίζεται κυστίδιο που περιβάλλει την ουσία που πρόκειται να μεταφερθεί. Τελικά, το κυστίδιο φέρεται σιγά-σιγά στο εσωτερικό του κυττάρου για να αρχίσει η διαδικασία της διάσπασης του περιεχομένου του (ενδοκύττωση). Κατά παραπλήσιο τρόπο κυστίδια που πρόκειται να απομακρύνουν ουσίες από το κύτταρο συγχωνεύονται με την κυτταροπλασματική μεμβράνη και αφού ανοίξουν αποβάλλουν από το κύτταρο τις μεταφερόμενες ουσίες (εξωκύττωση).

2.6. Ενδοπλασματικό δίκτυο

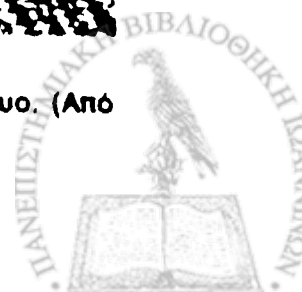
Τα μεμβρανώδη συστήματα που περικλείονται από απλές κυτταροπλασματικές μεμβράνες, δηλαδή: 1. το λείο και αδρό ενδοπλασματικό δίκτυο, 2. το σύστημα Golgi, 3. τα λυσοσώματα και 4. τα μικροσωμάτια, είναι επιμέρους οργανωμένα συγκροτήματα του ενδοπλασματικού δικτύου.

1. Λείο και αδρό ενδοπλασματικό δίκτυο

Το λείο ενδοπλασματικό δίκτυο (σχήμα 21A) είναι ένα σύστημα



Σχήμα 21: Ενδοπλασματικό δίκτυο. Α, λείο και Β, αδρό ενδοπλασματικό δίκτυο. (Από Fawcett, 1966).



μεμβρανωδών καναλιών μέσα στο κυτταρόπλασμα που έχει σκοπό να διευκολύνει τη διακίνηση ουσιών από τα σημεία παραγωγής τους προς τα σημεία όπου χρειάζονται.

Το αδρό ενδοπλασματικό δίκτυο (σχήμα 21B) ουσιαστικά δεν διαφέρει σε τίποτε από το λείο εκτός του ότι πάνω σε αυτό βρίσκεται προσκολλημένος ένας μεγάλος αριθμός ριβοσωματίων. Αυτά χρησιμεύουν για τη βιοσύνθεση πρωτεϊνικών μορίων που πρόκειται να επεξεργαστούν στο σύστημα Golgi και στη συνέχεια να βγούν έξω από το κύτταρο. Το αδρό ενδοπλασματικό δίκτυο είναι αναπτυγμένο κυρίως κοντά στον πυρήνα. Η σύσταση των μεμβρανών του μοιάζει της πυρηνικής μεμβράνης. Όσο απομακρυνόμαστε από τον πυρήνα προς την κυτταροπλασματική μεμβράνη, η σύσταση του αδρού και στη συνέχεια του λείου ενδοπλασματικού δικτύου μοιάζει με την κυτταροπλασματική μεμβράνη.

2. Σύστημα Golgi

Είναι σύστημα που προέρχεται από το λείο ενδοπλασματικό δίκτυο. Σχηματίζεται από πεπλατυσμένες μεμβράνες και μικρά κυστίδια (σχήμα 22) που φέρονται σταδιακά προς απέκκριση. Πρωτοπαρατηρήθηκε από τον Ιταλό Golgi στα 1898 από τον οποίο πήρε και το όνομά του. Χρησιμεύει για τη χημική επεξεργασία πρωτεϊνικών μορίων που πρόκειται να βγούν από το κύτταρο. Στα φυτικά κύτταρα αποτελεί επιπλέον το οργάνο εκείνο που



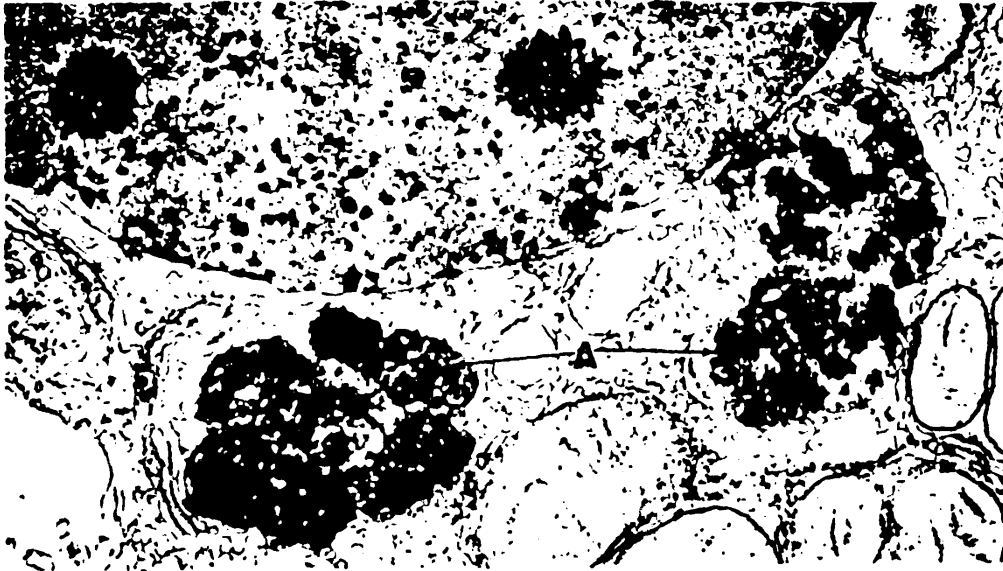
Σχήμα 22: Σύστημα Golgi. (Από Cunningham, Morre και Mollenhauer, 1966).

επεξεργάζεται τα συστατικά για το σχηματισμό του κυτταρικού τοιχώματος. Επίσης συμβάλλει στο σχηματισμό και την αναγέννηση της κυτταροπλασματικής μεμβράνης με τη βοήθεια των απεκκριτικών κυστιδίων. Διακρίνεται σε τρεις περιοχές: α) στον πόλο γέννησης, β) στον πόλο των χημικών μεταβολών και γ) στον πόλο ωρίμανσης.

3. Λυσοσώματα

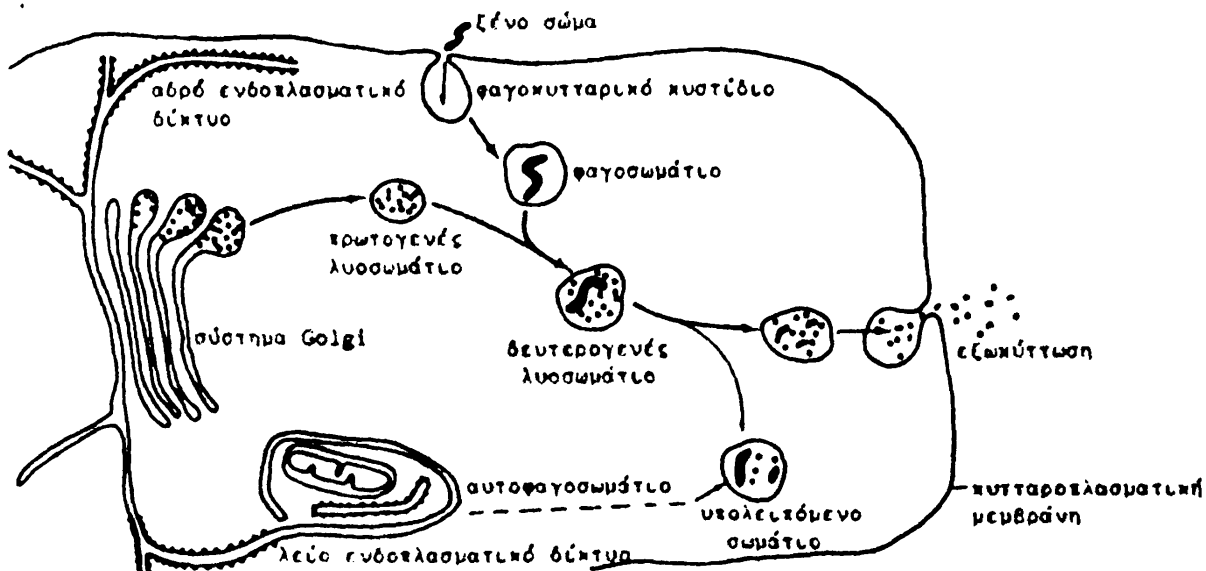
Ανακαλύφθηκαν το 1949 με βιοχημικές μελέτες από τον de Duve. Το 1955 έγινε δυνατή η επιβεβαίωση των βιοχημικών παρατηρήσεων με ηλεκτρονική μικροσκοπία όπου εμφανίζονται άμορφα χρωματισμένα (σχήμα 23). Είναι κυστίδια που περιβάλλονται από απλή ενδοπλασματική





Σχήμα 23: Λυσοσώματα με βάση την ιστοχημική χρώση της όξινης φωσφατάσης. Α, Λυσοσώματα. (Από Avers, 1976).

μεμβράνη. Το περιεχόμενό τους είναι ενζυμικό. Μέσα σε αυτά βρέθηκαν περίπου 40 όξινες υδρολάσες με pH περίπου 5. Τα ένζυμα αυτά μπορούν να πέψουν όλα τα είδη των βιολογικών ουσιών. Πρέπει να παράγονται στο αδρό ενδοπλασματικό δίκτυο, να διέρχονται ίσως από το σύστημα Golgi και να εγκλείονται σε κυστίδια στον πόλο ωρίμανσής του. Διακρίνουμε τεσσάρων



Σχήμα 24: Οργάνωση λυσοσωμάτων.

ειδών λυσοσώματα ανάλογα με τη λειτουργικότητά τους: 1. τα πρωτογενή, 2. τα δευτερογενή, 3. τα υπολειπόμενα σωματίδια και 4. τα αυτοφαγοσώματα (σχήμα 24).

Βασική λειτουργία ίσως είναι να συντηχθούν με εισερχόμενα φαγοσώματα για να γίνει η πέψη των ξένων ουσιών. Θα λέγαμε ότι αποτελούν το πεπτικό σύστημα των κυττάρων. Το πρωτογενές λυσοσώμα



όπως σχηματίζεται από το σύστημα Golgi ενώνεται με τα φαγοσωμάτια και αρχίζει η πέψη στο δευτερογενές λυοσωμάτιο. Τα υπολείμματα της πλήρους πέψης αποβάλλονται από το κύτταρο με την εξωκύτωση ενώ από ατελή πέψη παραμένουν μέσα στο κύτταρο σχηματίζοντας υπολειπόμενα σωματίδια που είναι επικίνδυνα για τα κύτταρα. Τα αυτοφαγοσωμάτια δημιουργούνται από αναδιπλώσεις του ενδοπλασματικού δικτύου γύρω από κυτταρικά οργανίδια στις οποίες φέρονται λυοσωματικά ένζυμα με αποτέλεσμα τα κυτταρικά αυτά τμήματα να καταστρέφονται.

4. Μικροσωμάτια

Αποτελούν κυτταρικά οργανίδια που περικλείονται από απλή μεμβράνη. Πρωτοπαρατηρήθηκαν στα 1954 με το ηλεκτρονικό μικροσκόπιο. Παρουσιάζουν ομοιόμορφη χρώση και μερικές φορές φέρουν κρυσταλλικά έγκλειστα (σχήμα 25). Συνήθως περιέχουν πολύ λίγα ένζυμα και σε αυτά γίνονται προκαθορισμένες χημικές αντιδράσεις. Έχουμε δύο βασικές ομάδες μικροσωματίων: τα υπεροξειδιοσωμάτια και τα γλυοξυσωμάτια ανάλογα με τα περιεχόμενα ένζυμα.



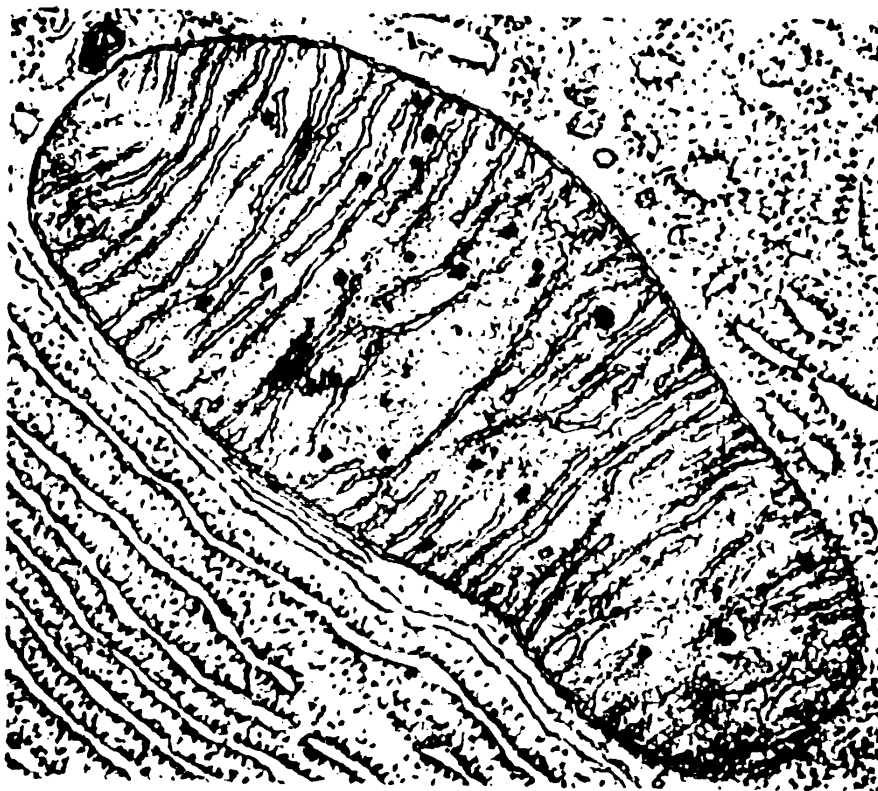
Σχήμα 25: Μικροσωμάτιο φυτικού κυττάρου. Μ, μικροσωμάτιο. (Από Frederic, 1975).

2.7. Μιτοχόνδριο

Είναι το κυτταρικό οργανίδιο που καλείται να καλύψει τις ενεργειακές ανάγκες των κυττάρων. Σ' αυτό το οργανίδιο μετέχουν και αναγεννώνται τα ενεργειακά μόρια του κυττάρου που είναι: α) το συνένζυμο Α (CoA), β) οι αφυδρογονάσες NAD και FAD και γ) η τριφωσφορική αδενοσίνη (ATP). Τα ενεργειακά αυτά μόρια δρουν ως εξής: Το συνένζυμο Α ενώνεται με μικρά μόρια που είναι πτωχά σε ενέργεια και έτσι ανεβάζει το ενεργειακό τους επίπεδο για να εισέρθουν σε διάφορες χημικές αντιδράσεις. Οι αφυδρογονάσες NAD και FAD έχουν την ικανότητα να δεσμεύουν υδρογονοίοντα και να μεταφέρουν ηλεκτρόνια σε διάφορα οξειδοαναγωγικά

συστήματα. Το ATP παρέχει ενέργεια για να γίνουν διάφορες χημικές αντιδράσεις. Η ενέργεια που δίνει το ATP προέρχεται από τη διάσπασή του σε ADP και P_i και αντιστοιχεί σε 7 kcal.

Και τα τρία αυτά ενεργειακά μόρια CoA, NAD και ATP, έχουν κοινό γνώρισμα μια ομάδα αδενοσίνης. Η αναγέννηση του ATP, του κατ' εξοχήν δαπανώμενου ενεργειακού μορίου στα κύτταρα, προέρχεται κυρίως από την καύση των υδατανθράκων και των λιπών και ολιγότερο από τη διάσπαση των πρωτεϊνικών μορίων. Η αναγέννηση αυτή ακολουθεί δυο στάδια. Το πρώτο στάδιο γίνεται στο κυτταρόπλασμα και τα προϊόντα του σταδίου αυτού,



Σχήμα 26: Δομή μιτοχονδρίου. (Από τη συλλογή του K.R. Porter).

κάτω από κατάλληλες συνθήκες, μπαίνουν στο μιτοχόνδριο για να ολοκληρωθεί η διαδικασία της αναγέννησης.

2.7.1. Δομή μιτοχονδρίου

Το μιτοχόνδριο ανακαλύφθηκε από τον Altmann στα 1886. Η λεπτή δομή του παρατηρήθηκε σταδιακά με ηλεκτρονική μικροσκοπία και βιοχημικές μεθόδους. Είναι οργανίδιο που περιβάλλεται από διπλή μεμβράνη. Η εξωτερική μεμβράνη αποτελεί κατά κάποιο τρόπο το κάλυμμά του και είναι λεία. Η εσωτερική μεμβράνη του σχηματίζει μεγάλο αριθμό αναδιπλώσεων που ονομάζονται κορυφές (cistrae) (σχήμα 26). Οι αναδιπλώσεις αυτές της μεμβράνης έχουν σαν αποτέλεσμα να αυξάνεται η λειτουργική επιφάνεια του μιτοχονδρίου. Η εσωτερική άμορφη ουσία καλείται "mitochondrial matrix" και σε αυτή υπάρχουν ριβοσωμάτια για πρωτεϊνοσύνθεση, μεταφορικά και αγγελιοφόρα RNA καθώς και DNA.

Ο αριθμός των μιτοχονδρίων ανά κύτταρο ποικίλλει ανάλογα με τη φύση του κυττάρου. Επίσης ο αριθμός των παρατηρουμένων μιτοχονδρίων μπορεί να είναι μικρότερος των καταμετρουμένων ανά κυτταρική τομή, επειδή αυτά μπορεί να αποτελούν διακλαδώσεις ενός μεγαλύτερου αναδιπλούμενου οργανιδίου. Τα μιτοχόνδρια πολλαπλασιάζονται αυτόνομα μέσα στα κύτταρα.

2.7.2. Διαδικασία αναγέννησης ATP

Η αναγέννηση του ATP που έχει δαπανηθεί σε αντιδράσεις, γίνεται μέσα στο μιτοχόνδριο. Όπως έχουμε αναφέρει, η όλη πορεία διακρίνεται στο στάδιο που γίνεται στο κυτταρόπλασμα και στο στάδιο που γίνεται στο μιτοχόνδριο. Τα δύο αυτά στάδια είναι συνέχεια το ένα του άλλου. Το πρώτο στάδιο γίνεται ελεύθερα στο κυτταρόπλασμα. Το δεύτερο στάδιο για να γίνει χρειάζεται την παρουσία μοριακού οξυγόνου (O_2). Το οξυγόνο χρειάζεται μόνο στο τελικό στάδιο των χημικών αντιδράσεων που γίνονται στο μιτοχόνδριο αλλά η απουσία του αναστέλλει τη μετατροπή του πυροσταφυλικού οξέος σε ακέτυλο συνένζυμο A.

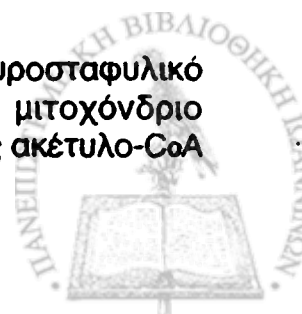
2.7.3. Ζύμωση

Το σύνολο των χημικών αντιδράσεων της διασπάσεως των σακχάρων προς πυροσταφυλικό οξύ αποτελεί τη ζύμωση. Αυτή γίνεται ανεξάρτητα από την ύπαρξη οξυγόνου στο κύτταρο. Σαν διαδικασία παραγωγής ενέργειας είναι πτωχή γιατί το τελικό ενεργειακό όφελός της είναι η αναγέννηση δύο μορίων ATP. Έτσι, ξεκινώντας από την γλυκόζη σταδιακά έχουμε δαπάνη 2 μορίων ATP μέχρις ότου φθάσουμε στην 3-φωσφορική γλυκεραλδεΐδη. Από αυτή μέχρι να φθάσουμε στο πυροσταφυλικό οξύ έχουμε απόδοση 2 μορίων ATP. Επειδή για κάθε μόριο γλυκόζης που διασπάται παράγονται 2 μόρια 3-φωσφορικής γλυκεραλδεΐδης, άρα και δύο μόρια πυροσταφυλικού οξέος, το τελικό αποτέλεσμα είναι η παραγωγή 4 μορίων ATP. Έχουμε ήδη δαπανήσει 2 μόρια ATP μέχρι την 3-φωσφορική γλυκεραλδεΐδη. Κατά συνέπεια, το τελικό όφελος της ζύμωσης είναι 2 μόρια ATP. Η διαδικασία των χημικών αντιδράσεων για τη διάσπαση της γλυκόζης σε πυροσταφυλικό οξύ (γλυκόλυση) καλείται μεταβολικός δρόμος των Embden-Meyerhof από τους ομώνυμους ερευνητές που τη μελέτησαν.

Η τύχη του πυροσταφυλικού οξέος που σχηματίζεται εξαρτάται από την ύπαρξη ή μη μοριακού οξυγόνου. Απουσία οξυγόνου (αναερόβιος αναπνοή), μετατρέπεται στα βακτήρια σε αιθανόλη και στα ανώτερα ευκαρυωτικά κύτταρα σε γαλακτικό οξύ. Και τα δύο αυτά προϊόντα είναι αποτέλεσμα ατελούς οξειδωτικής επείδη υπάρχουν ακόμη άτομα άνθρακα συνδεδεμένα με υδρογονοίοντα. Επιπλέον, είναι και επικίνδυνα μόρια για τους οργανισμούς. Παρουσία οξυγόνου το πυροσταφυλικό οξύ αποκαρβοξυλιώνεται σε οξικό οξύ και εισέρχεται στον κύκλο του Krebs.

2.7.4. Αερόβιος αναπνοή

Εφόσον υπάρχει επάρκεια οξυγόνου στα κύτταρα, το πυροσταφυλικό οξύ προτιμά να εισέρχεται στο μιτοχόνδριο. Μέσα στο μιτοχόνδριο αποκαρβοξυλιώνεται και ενώνεται με το συνένζυμο A δίνοντας ακέτυλο-CoA



ενώ συγχρόνως υδρογονοϊόντα και ηλεκτρόνια δεσμεύονται πάνω στο NAD. Το ακετυλο-CoA εισέρχεται πλέον στη διαδικασία διασπάσεως των μορίων που μπορούν να χρησιμεύσουν σαν καύσιμα μόρια (δηλαδή λίπη και πρωτεΐνες). Η διαδικασία αυτή καλείται κύκλος του Krebs ή κύκλος του κιτρικού οξέος ή των τρικαρβοξυλικών οξέων.

Έτσι πλέον η διάσπαση της γλυκόζης γίνεται σε τρία στάδια:

1) γλυκόλυση, 2) σχηματισμός ακετυλο-CoA και 3) κύκλος του Krebs.

Με τη διαδικασία αυτή γίνεται πλήρης διάσπαση της γλυκόζης προς CO₂. Η ενέργεια που απελευθερώνεται μεταφέρεται διαμέσου των ενζύμων της αναπνευστικής αλυσίδας και τελικά κατακρατείται με τη μορφή ATP, δηλαδή σε φωσφορικούς δεσμούς πλούσιους σε ενέργεια.

Το μοριακό οξυγόνο που είναι ο απαραίτητος παράγοντας για τη διαδικασία της αεροβίου αναπνοής παίρνει μέρος μόνο στο τελικό στάδιο των ενζύμων της αναπνευστικής αλυσίδας σαν τελικός δέκτης των ηλεκτρονίων οπότε σχηματίζεται H₂O. Επομένως, η διάσπαση της γλυκόζης γίνεται στα εξής κυτταρικά διαμερίσματα: α) Στο κυτταρόπλασμα όπου γίνεται η γλυκόλυση. β) Στην μιτοχονδριακή ουσία όπου γίνεται ο κύκλος του Krebs. γ) Πάνω στην εσωτερική πλευρά της εσωτερικής μεμβράνης των μιτοχονδρίων όπου υπάρχουν τα ένζυμα της αναπνευστικής αλυσίδας.

2.7.5. Κύκλος του Krebs

Κατά τη λειτουργία του κύκλου του Krebs έχουμε αποκαρβοξυλίωση του ακετυλο-CoA και δέσμευση των ελευθερωμένων υδρογονοϊόντων και ηλεκτρονίων στα ένζυμα της αναπνευστικής αλυσίδας. Το ακετυλο - CoA ενώνεται με ένα μόριο οξαλικού οξέος και σταδιακά αποκαρβοξυλιώνεται προς δύο μόρια CO₂ με σύγχρονη αναγέννηση του οξαλοξικού οξέος. Κατά τη διαδικασία αυτή δεσμεύονται υδρογονοϊόντα πάνω σε τρία μόρια NAD και ένα μόριο FAD ενώ παράγεται ένα μόριο GTP που αναγεννά ένα μόριο ATP. Παρατηρούμε λοιπόν ότι κατά τη διαδικασία του κύκλου του Krebs δεν έχουμε κατανάλωση οξαλοξικού οξέος. Άρα, ένα μόριο οξαλοξικού οξέος είναι σε θέση να μεταβολίσει άπειρα μόρια ακετυλο-CoA

Επειδή για κάθε μόριο γλυκόζης που διασπάται παράγονται δύο μόρια πυροσταφυλικού οξέος, ο κύκλος του Krebs λειτουργεί δυο φορές. Μπορούμε λοιπόν να συνοψίσουμε ότι σε μία πλήρη διάσπαση της γλυκόζης σε 6 CO₂ παράγονται 4 μόρια ATP (δύο μέχρι το πυροσταφυλικό οξύ και άλλο ένα για κάθε κύκλο του Krebs), δεσμεύονται 10 υδρογονοϊόντα πάνω στο NAD και 2 μόρια υδρογόνου πάνω στο FAD ενώ ελευθερώνονται 10 υδρογονοϊόντα προς την εξωτερική μεμβράνη του μιτοχονδρίου.

Απομένει πλέον να δούμε ποια είναι η τύχη των δεσμευμένων υδρογονοϊόντων και ηλεκτρονίων πάνω στο NAD και FAD.

2.7.6. Σύστημα μεταφοράς ηλεκτρονίων και παραγωγή ATP

Από τη διάσπαση της γλυκόζης μικρό μόνο μέρος της ελευθερούμενης ενέργειας έχει ήδη κατακρατηθεί με τη μορφή ATP. Το μεγαλύτερο μέρος της ελευθερούμενης ενέργειας έχει δεσμευθεί πάνω στα μόρια του NAD και FAD. Τα υδρογονοϊόντα και τα ηλεκτρόνια μεταβιβάζονται διαδοχικά σε μια σειρά δεκτών ηλεκτρονίων. Κατά τη μεταφορά των ηλεκτρονίων

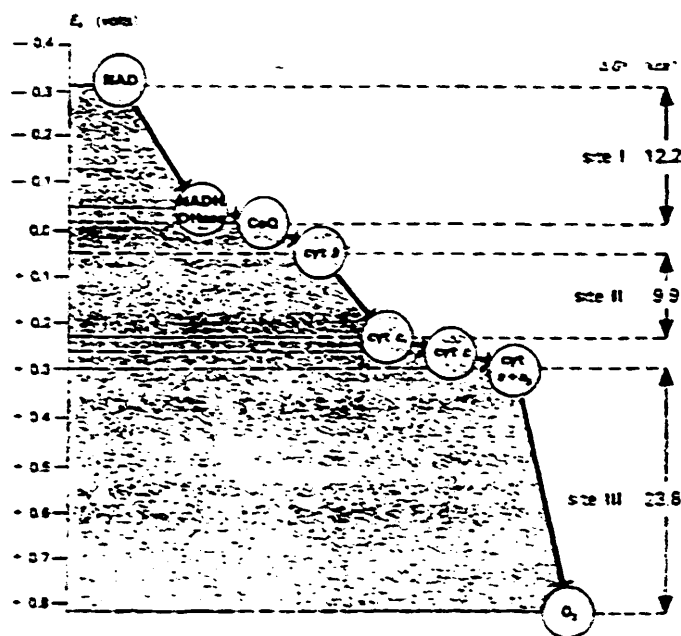


απελευθερώνονται μικρά ποσά ενέργειας που σαν τελικό αποτέλεσμα έχει την κατακράτηση της ενέργειας που ελευθερώνεται στο ATP. Συγχρόνως, τελικός δέκτης των ηλεκτρονίων είναι το O_2 που ενεργοποιούμενο δεσμεύει τα υδρογονοϊόντα για το σχηματισμό H_2O . Η διεργασία αυτή της μεταφοράς των ηλεκτρονίων και του σχηματισμού του ATP ονομάζεται οξειδωτική φωσφορυλίωση. Εάν αποσυνδέσουμε τη σύνθεση του ATP από τη μεταφορά των ηλεκτρονίων, τότε παρατηρούμε ότι η ενέργεια που ελευθερώνεται χάνεται στο περιβάλλον σαν θερμότητα.

Στη μεταφορά των ηλεκτρονίων μετέχουν τρεις κατηγορίες οξειδοαναγωγικών ενζύμων. Αυτές είναι οι αφυδρογονάσες που περιέχουν NAD, οι αφυδρογονάσες που περιέχουν FAD και τα κυτοχρώματα.

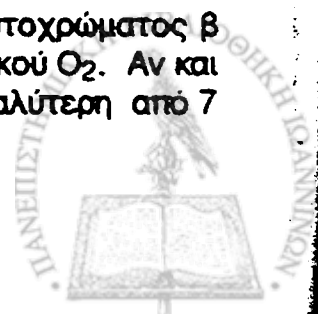
Τα κυτοχρώματα είναι ένζυμα που περιέχουν στο μόριό τους προσθετική ομάδα που έχει άτομο σιδήρου. Η προσθετική αυτή ομάδα ανήκει στις πορφυρίνες. Στα περισσότερα κυτοχρώματα υπάρχει η πρωτοπορφυρίνη IX. Σε αυτή, ο σίδηρος μπορεί να είναι στην αναχθείσα μορφή του, Fe^{++} , οπότε η πρωτοπορφυρίνη καλείται αιμή, αλλά και στην οξειδωθείσα μορφή του, Fe^{+++} , οπότε καλείται αιμίνη ή αιματίνη.

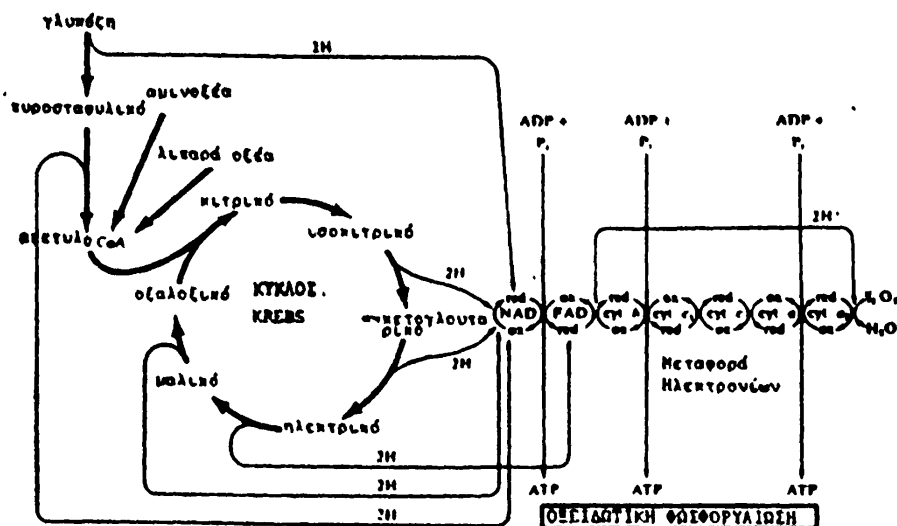
Τα κυτοχρώματα που συναντάμε στην αναπνευστική αλυσίδα είναι με τη σειρά τα β , c_1 , c , a και a_3 . Κατά τη μεταφορά των υδρογονοϊόντων και ηλεκτρονίων κατά μήκος της αναπνευστικής αλυσίδας σε τρία σημεία εκλύεται αρκετή ελεύθερη ενέργεια ώστε να μπορέσει να γίνει μετατροπή του ADP σε ATP (σχήματα 27,28). Τα σημεία αυτά είναι: α) μεταξύ NAD



Σχήμα 27: Σημεία όπου παράγονται μόρια ATP κατά μήκος της αναπνευστικής αλυσίδας.

και της αφυδρογονάσης του που περιέχει FAD, β) μεταξύ κυτοχρώματος β και c_1 και γ) μεταξύ των κυτοχρωμάτων a και a_3 και του μοριακού O_2 . Αν και στα τρία αυτά σημεία η ενέργεια που ελευθερώνεται είναι μεγαλύτερη από 7





Σχήμα 28: Ενεργειακή απόδοση γλυκόλυσης και οξειδωτικής φωσφορυλίωσης.

Κcal που απαιτούνται για την αναγέννηση ενός μορίου ATP, όμως σε κάθε ένα από τα σημεία αυτά παράγεται μόνο ένα μόριο ATP. Η υπόλοιπη ενέργεια χάνεται στο περιβάλλον σαν θερμότητα.

Η μεταφορά των ηλεκτρονίων και η φωσφορυλίωση του ADP σε ATP είναι ανεξάρτητες διαδικασίες γιατί μπορούμε να έχουμε μεταφορά ηλεκτρονίων ανεξάρτητα από τη φωσφορυλίωση. Όμως, παρόλο ότι είναι ανεξάρτητες διεργασίες είναι συζευγμένες. Ο παράγοντας της συζεύξεως των δύο αυτών διαδικασιών ονομάζεται παράγοντας F₁ και είναι ένα σφαιρικό μόριο που συγκρατείται πάνω στην εσωτερική πλευρά της εσωτερικής μεμβράνης των μιτοχονδρίων. Αυτός δέχεται τα υδρογονοϊόντα που ελευθερώνονται και ενεργοποιούμενος φωσφορυλιώνει το ADP σε ATP. Επιπλέον, συντελεί στη σύνδεση των μορίων του οξυγόνου που ενεργοποιούνται από τα ηλεκτρόνια με τα υδρογονοϊόντα για τη δημιουργία του H₂O.

Οι χημικές εξεργασίες που στα ευκαρυωτικά κύτταρα γίνονται μέσα στο μιτοχόνδριο, δηλαδή κύκλος του Κρεβς και οξειδωτική φωσφορυλίωση, στα προκαρυωτικά κύτταρα γίνονται μέσα στο κυτταρόπλασμα και στο εσωτερικό μέρος της κυτταροπλασματικής μεμβράνης, όπου υπάρχουν τα ένζυμα της αναπνευστικής αλυσίδας.

2.8. Χλωροπλάστης

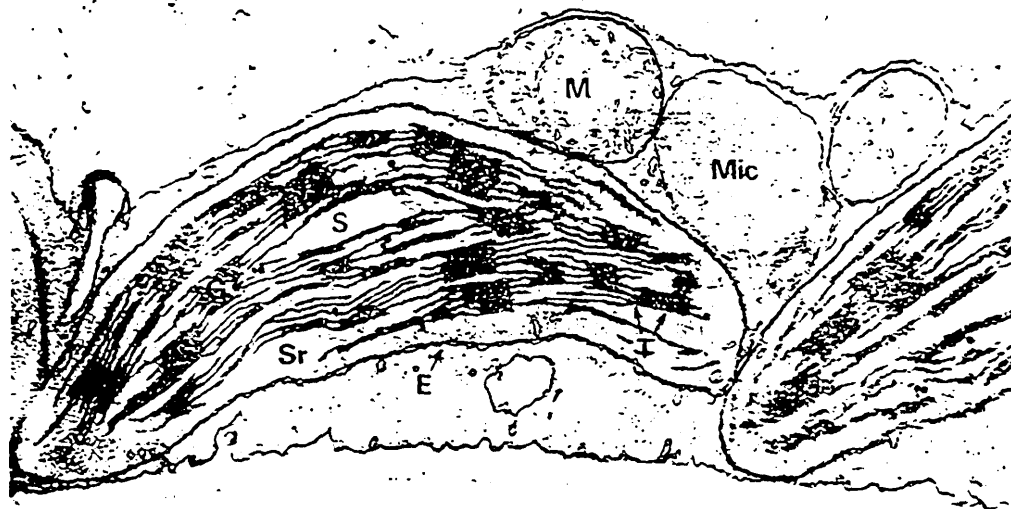
Οι φυτικοί οργανισμοί αντλούν όλη την ενέργειά τους απευθείας από την ηλιακή ενέργεια. Η χημική διεργασία που είναι υπεύθυνη για τη δέσμευση της ηλιακής ενέργειας ονομάζεται φωτοσύνθεση. Στους ανώτερους φυτικούς οργανισμούς η διεργασία της φωτοσύνθεσης γίνεται μέσα σε ένα εξειδικευμένο κυτταρικό οργανίδιο που καλείται χλωροπλάστης. Στους προκαρυωτικούς φωτοσυνθέτοντες οργανισμούς οι διεργασίες της φωτοσύνθεσης γίνονται μέσα στο κυτταρόπλασμα και στην εσωτερική πλευρά της κυτταροπλασματικής μεμβράνης τους.

Οι διεργασίες της φωτοσύνθεσης δεν είναι μόνο υπεύθυνες για τη δέσμευση της ηλιακής ενέργειας και της βιοσύνθεσης των οργανικών μορίων στους φυτικούς οργανισμούς, αλλά και για την εμφάνιση του οξυγόνου στη



γήνη ατμόσφαιρα. Κατά συνέπεια, θα πρέπει να θεωρήσουμε ότι εξελικτικά οι φυτικοί οργανισμοί προηγήθηκαν από τους ζωικούς οργανισμούς.

Στους χλωροπλάστες, η ενέργεια δεσμεύεται στα μόρια του ATP και



Σχήμα 29: Δομή χλωροπλάστη. **M**, μιτοχόνδριο. **Mic**, μικροσωμάτιο **S**, χλωροπλάστης. **G**, γκράνα. **T**, θηλακοειδή. **Sr**, στρώμα. **E**, διπλή εξωτερική μεμβράνη χλωροπλάστη.

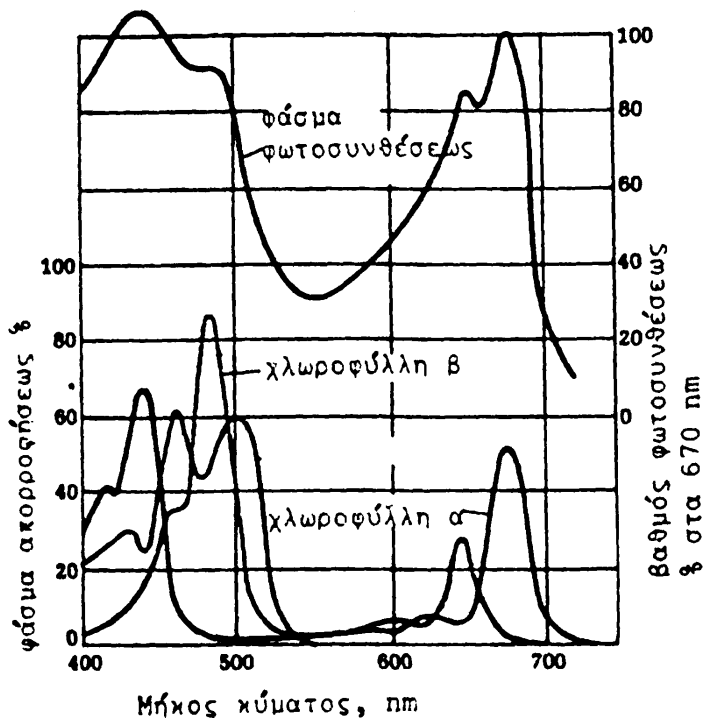
στο NADP (στο φωσφορυλιωμένο NAD) σαν δέκτη ηλεκτρονίων.

2.8.1. Δομή χλωροπλάστη

Επειδή οι χλωροπλάστες είναι οργανίδια μεγάλα σε μέγεθος και έχουν πράσινο χρώμα από τη χλωροφύλλη που περιέχουν, περιγράφηκαν από τον 17ο αιώνα από τους N. Grew και A. van Leeuwenhoek. Με το ηλεκτρονικό μικροσκόπιο μπορέσαμε να δούμε τη λεπτή εσωτερική δομή τους (σχήμα 29). Σαν οργανίδιο, περιβάλλεται από διπλή μεμβράνη που είναι λεία. Εσωτερικά φέρει μεγάλο αριθμό αναδιπλωμένων μεμβρανών με τη μορφή πεπλατυσμένων κυστιδίων. Τα κυστιδία αυτά καλούνται θηλακοειδή. Τα θηλακοειδή σχηματίζουν στήλες που τις καλούμε γκράνα (grana). Τα γκράνα συνδέονται μεταξύ τους με θηλακοειδή που προεξέχουν μεταξύ τους και καλούνται στρωματικά θηλακοειδή (stroma thylakoids). Τα γκράνα είναι τα ενεργειακά κέντρα του χλωροπλάστη. Στις μεμβράνες τους είναι συγκροτημένες οι χημικές ενώσεις που είναι υπεύθυνες για τη δέσμευση της ηλιακής ενέργειας. Στο εσωτερικό του χλωροπλάστη εκτός από τα θηλακοειδή υπάρχει μια άμορφη κοκκιώδης ουσία, το στρώμα (stroma), μέσα στην οποία υπάρχουν ριβοσωμάτια, μεταφορικά RNA, αγγελιοφόρα RNA και DNA.

2.8.2. Λειτουργία χλωροπλάστων

Στους χλωροπλάστες υπάρχουν τρεις κατηγορίες φωτοενεργών μορίων: Οι χλωροφύλλες, τα καροτενοειδή και οι φυκοβιλίνες. Οι ουσίες αυτές έχουν την ικανότητα να απορροφούν την ηλιακή ενέργεια σε όλο το ορατό φάσμα (σχήμα 30). Οι σημαντικότερες από αυτές είναι οι



Σχήμα 30: Φάσμα απορρόφησης της φωτοσύνθεσης. (Από Lehninger, 1975)

χλωροφύλλες. Στο μόριό τους έχουν δακτύλιο πορφυρίνης που έχει συνδεδεμένο στο κέντρο του άτομο μαγνησίου. Οι φωτοενεργές ουσίες έχουν δύο μηχανισμούς με τους οποίους μπορούν να ανταποκριθούν στην ενεργοποίησή τους λόγω των φωτονίων:

α. Όταν φωτόνια πέσουν στις ουσίες αυτές διεγείρουν τα ηλεκτρόνια τα οποία μεταπηδούν σε στοιβάδες υψηλότερης ενέργειας (διεγερμένη κατάσταση). Τα ηλεκτρόνια μπορούν να επανέλθουν στην αρχική τους κατάσταση αποδίδοντας ενέργεια με τη μορφή φωτονίων (φθορισμός).

β. Τα ενεργοποιημένα ηλεκτρόνια μπορούν να αποβληθούν από την ενεργοποιημένη ουσία και να παραληφθούν από δέκτες ηλεκτρονίων. Η δεύτερη αυτή περίπτωση είναι αυτή που γίνεται κατά τη φωτοσύνθεση. Κατά τη φωτοσύνθεση αρχικός δότης ηλεκτρονίων και υδρογονοιδόντων είναι το H_2O . Τελικά ο C του CO_2 ανάγεται για να σχηματισθούν οργανικές ενώσεις όπως οι υδατάνθρακες. Αποτέλεσμα της οξειδωσης του H_2O είναι η παραγωγή O_2 . Η αντίδραση που γίνεται στα φυτά συνοπτικά έχει:

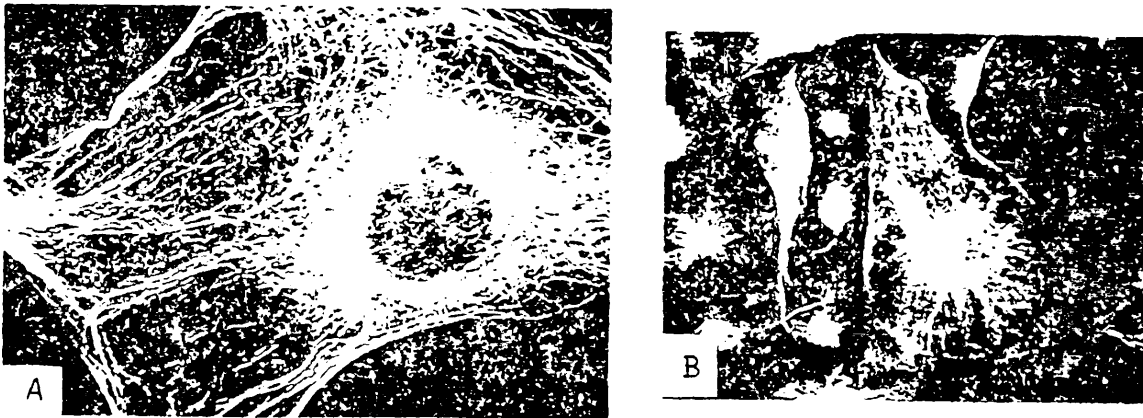


Ο R. Hill παρατήρησε ότι κατά τη φωτοσύνθεση γίνονται χημικές αντιδράσεις που μπορούμε να τις κατατάξουμε σε δύο βασικές ομάδες. Κατά την πρώτη ομάδα έχουμε οξειδωση του H_2O και παραγωγή μοριακού οξυγόνου με σύγχρονη ροή ηλεκτρονίων. Κατά τη δεύτερη, έχουμε αναγωγή του CO_2 και παραγωγή οργανικών ουσιών. Επειδή η πρώτη ομάδα αντιδράσεων απαιτεί την ενεργοποίηση των φωτοευαίσθητων χρωστικών από την ηλιακή ενέργεια, ονομάστηκε φωτεινή αντίδραση. Η δεύτερη ομάδα γίνεται ανεξάρτητα από την ύπαρξη του ηλιακού φωτός, γι αυτό ονομάστηκε σκοτεινή αντίδραση.



2.9. Κυτταροσκελετός

Παρατηρώντας στο μικροσκόπιο ζωντανά κύτταρα αντιλαμβανόμαστε να γίνεται μια συνεχής κίνηση μέσα στο κύτταρο. Επίσης και η κυτταροπλασματική μεμβράνη βρίσκεται σε μια συνεχή κίνηση. Η κίνηση αυτή δίνει την εικόνα μετατροπής μιας υδαρούς φάσεως σε μια πηκτή. Η ανάπτυξη των μικροσκοπιών καθώς και η συμβολή της βιοχημείας βοήθησαν ώστε να μελετηθεί καλύτερα η παρατηρούμενη κίνηση των κυττάρων. Με το ηλεκτρονικό μικροσκόπιο καταφέραμε να παρατηρήσουμε ένα ινώδες σύστημα κοντά στην κυτταροπλασματική μεμβράνη. Συγχρόνως, η βιοχημεία πέτυχε να απομονώσει ορισμένες ουσίες από τα κύτταρα που κάτω από ορισμένες συνθήκες μπορούσαν στο δοκιμαστικό σωλήνα να μεταπέσουν σε ινώδη μορφή. Μόλις οι επιστήμονες κατάφεραν να απομονώσουν αντισώματα για τα πρωτεϊνικά αυτά μόρια και να τα εισαγάγουν μέσα σε κύτταρα, τότε κάτω από το μικροσκόπιο φθορισμού αντελήφθηκαν ότι η παρατηρούμενη πηκτώδης φάση που στο δοκιμαστικό σωλήνα έπαιρνε ινώδη μορφή, δημιουργούσε ένα σύστημα σκελετού που το ονόμασαν κυτταροσκελετό (σχήμα 31). Το σύστημα αυτό σταδιακά μελετήθηκε σε όλα τα ζώντα κύτταρα, ανώτερα και κατώτερα, φυτικά, και ζωικά. Βρέθηκε, ότι



Σχήμα 31: Κυτταροσκελετικό σύστημα ανώτερου ευκαρυωτικού κυττάρου. Α, μικροσωλήνες. Β, μικροϊνίδια. (Από Weber, 1976 και Matthopoulos and Tzaphlίδου, 1988).

είναι υπεύθυνο για τη διατήρηση του σχήματος των κυττάρων καθώς και για κάθε είδους κίνηση που παρατηρείται στα κύτταρα είτε αυτή η κίνηση γίνεται εξωτερικά του κυττάρου είτε μέσα σε αυτό. Γνωρίζουμε σήμερα ότι μεγάλος αριθμός πρωτεϊνικών μορίων συμβάλλει στην κίνηση αυτή. Αυτά τα μόρια εκφράζονται και οργανώνονται διαφορετικά στα διάφορα είδη κυττάρων.

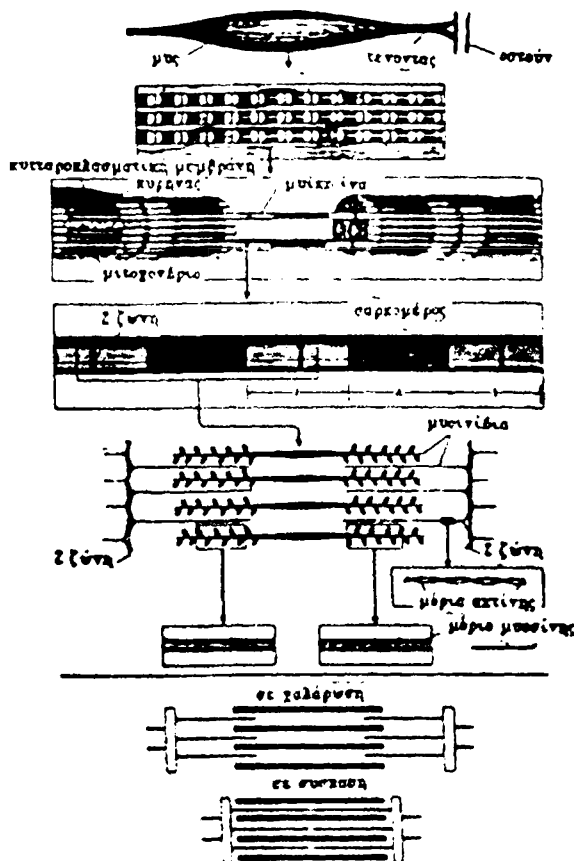
Η κίνηση των κυττάρων διακρίνεται σε κίνηση εξωτερική, στην οποία συμβάλλουν κυρίως οι βλεφαρίδες και τα μαστίγια και σε κίνηση εσωτερική που συμβάλλουν τα μικροϊνίδια, τα μυοϊνίδια, οι μικροσωλήνες, τα κεντρίδια, και τα βασικά σωμάτια. Υπάρχει αλληλεξάρτηση εξωτερικών και εσωτερικών κινητικών στοιχείων για τον καλύτερο συντονισμό της κυτταρικής κίνησης. Μια τέτοια άμεση εξάρτηση παρατηρούμε μεταξύ βλεφαρίδων και βασικών σωματίων. Το σύνολο του κυτταροσκελετικού συστήματος είναι από τα πλέον δαπανηρά σε ενέργεια κυτταρικά συστήματα.



Τα κυτταρικά κινητικά στοιχεία διακρίνονται σε αυτά που αποτελούνται κυρίως: Α. Από το σύστημα των μικροσωλήνων όπως είναι οι βλεφαρίδες, τα μαστίγια, τα βασικά σωμάτια, τα κεντρίδια και τα οργανωμένα πλέγματα των μικροσωλήνων. Β. Από το σύστημα των μικροϊνιδίων που μπορεί να είναι είτε ελεύθερα μικροϊνίδια ή και οργανωμένα σε δέσμες ή πλέγματα. Μια ορισμένη ομάδα από τα μικροϊνίδια, οι μωσκελετικές πρωτεΐνες, είναι οργανωμένη στα γραμμωτά μυϊκά κύτταρα με τη μορφή των μωϊνιδίων.

2.9.1. Δομή μωϊνιδίων

Με το ηλεκτρονικό μικροσκόπιο παρατηρούμε ότι τα μωϊνίδια έχουν συμμετρική διάταξη (σχήμα 32). Παρατηρείται κανονική αλληλοδιαδοχή



Σχήμα 32: Δομή μωϊνιδίου (Από Nonkoff και Holtzman, 1970).

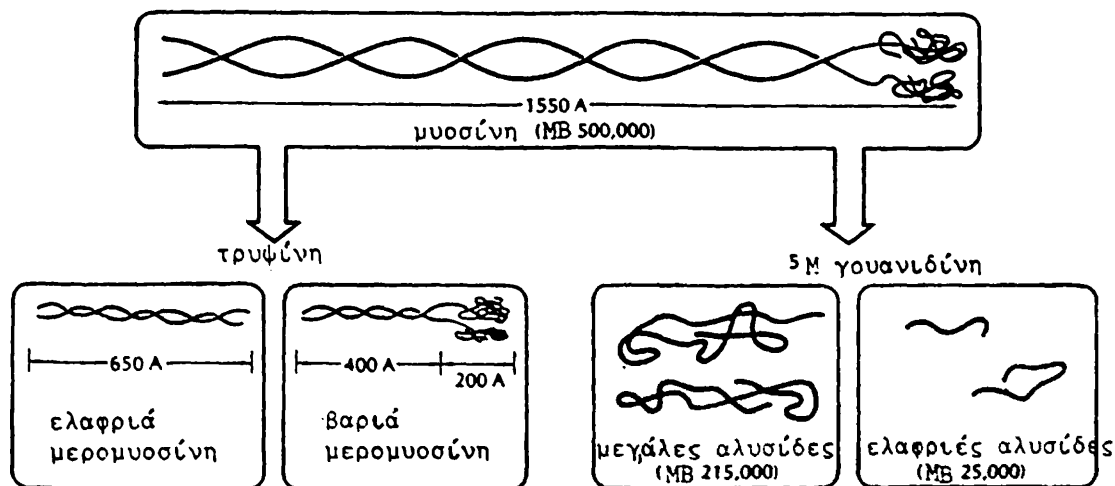
δύο περιοχών, μιας Ι και μιας Α. Η Α περιοχή αποτελείται από ινίδια ακτίνης και μωϊνίνης. Σε κατάσταση χαλάρωσης του μύος στην Α περιοχή παρατηρούμε μια ζώνη Η που αποτελείται αποκλειστικά από ινίδια μωϊνίνης. Η Ι περιοχή αποτελείται από ινίδια ακτίνης. Επίσης, στην Ι περιοχή διακρίνουμε τη Ζ ζώνη που αποτελείται από ινίδια α-ακτινίνης.

Τα εγκολπώματα που παρατηρούνται στο σαρκόλυμα το οποίο είναι το κυτταροπλασματικό υλικό που περιβάλλει τα μωϊνίδια, βρίσκονται παράλληλα προς τη Ζ ζώνη. Το μέρος μεταξύ δύο ζωνών Ζ του μωϊνιδίου, αποτελεί το σαρκομέρος του μωϊνιδίου.



Η βιοχημική ανάλυση των πρωτεϊνικών μορίων των μυοϊνιδίων μας έδωσε τα εξής στοιχεία:

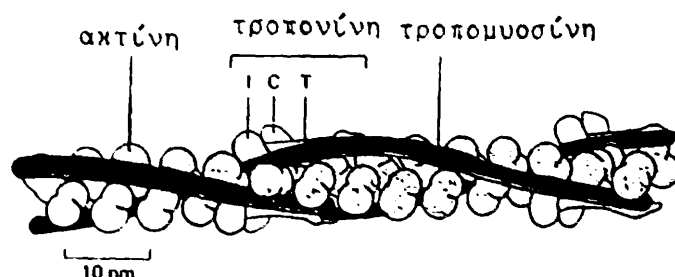
α. Μυοσίνη. Αποτελείται από 4 πολυπεπτιδικές αλυσίδες. Δύο είναι μεγάλου μοριακού βάρους, περίπου 215.000, και δύο μικρού μοριακού βάρους, περίπου 25.000 (σχήμα 33). Η πρωτεΐνη κατά το μεγαλύτερο μέρος της παρουσιάζει δομή α-έλικας που προέρχεται από την περιέλιξη των δύο



Σχήμα 33: Δομή μορίου μυοσίνης.

μεγάλων αλυσίδων. Στο ένα άκρο της α-έλικας η ανάμειξη των δύο μικρών αλυσίδων σχηματίζει την καλούμενη κεφαλή του μορίου. Η κεφαλή του μορίου της μυοσίνης παρουσιάζει δράση ATPάσης και έχει τη δυνατότητα να συνδέεται προς την ακτίνη. Κατά τη σύνδεση της μυοσίνης με την ακτίνη δαπανάται μεγάλη ποσότητα ATP ενώ συγχρόνως παρατηρείται και σύσπασση του μοριακού συστήματος.

β. Ακτίνη. Είναι σφαιρική πρωτεΐνη (G-actin) μοριακού βάρους περίπου 50.000. Τα σφαιρικά μόρια με δαπάνη ενέργειας που προέρχεται από το ATP πολυμερίζονται και σχηματίζουν δεξιόστροφα ελικοειδή ινίδια (F-actin) (σχήμα 34). Τα ελικοειδή ινίδια της F-actin παρουσιάζουν δύο αύλακες. Κατά μήκος αυτών των αυλάκων επικάθονται διαδοχικά από ένα μόριο τροπομυοσίνης και τροπονίνης. Αυτά τα μόρια είναι υπεύθυνα για τη ρύθμιση της μυϊκής κίνησης.



Σχήμα 34: Δομή ινιδίου ακτίνης (Από Alberts, 1989).



γ. Τροπομυοσίνη. Είναι ινώδης πρωτεΐνη και αποτελείται από δύο πολυπεπτιδικές αλυσίδες μοριακού βάρους 32.000. Βρίσκεται μέσα στην αύλακα των ινιδίων της ακτίνης και συνδέεται με την τροπονίνη.

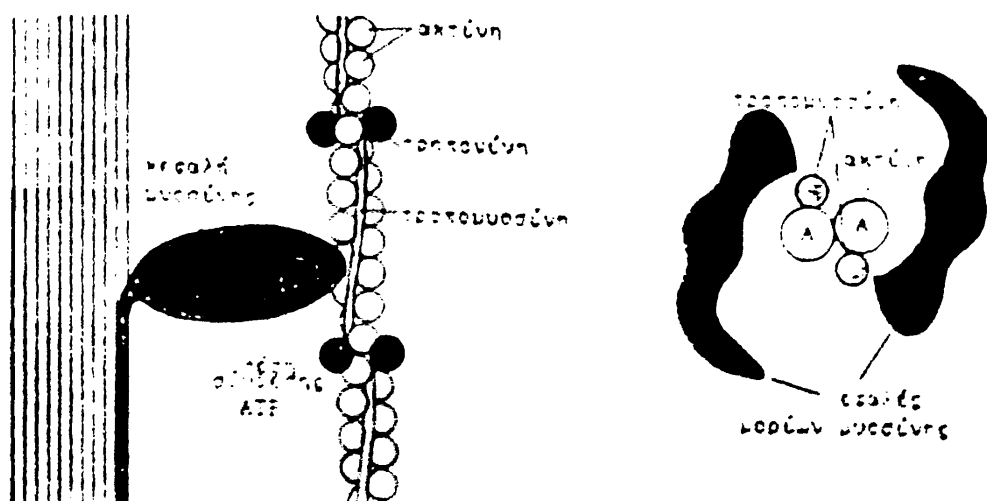
δ. Τροπονίνη. Το μόριό της αποτελείται από τρεις πολυπεπτιδικές αλυσίδες. Κάθε μία από τις αλυσίδες είναι υπεύθυνη για τη ρύθμιση διαφορετικής λειτουργίας. Η πρώτη, η TnC, μοριακού βάρους 18.000 ρυθμίζει τη σύνδεση με τα ιόντα του Ca^{++} . Η δεύτερη, TnI, μοριακού βάρους 21.000 καταστέλλει την ΑΤΡασική δράση της ακτομυοσίνης. Η τρίτη, TnT, μοριακού βάρους 32.000 ρυθμίζει τη σύνδεση της τροπομυοσίνης και της τροπονίνης. Η συνδυασμένη δράση της τροπονίνης αποτελεί ρυθμιστικό παράγοντα για τη σύνδεση της ακτίνης με τη μυοσίνη.

ε. α-ακτινίνη. Βρίσκεται πάνω στη Ζ ζώνη των μυοϊνιδίων και είναι υπεύθυνη για τη συγκράτηση των ινιδίων της ακτίνης στη θέση όπου βρίσκονται.

2.9.2. Μυϊκή συστολή

Οι λειτουργίες που κάνουν τα μυοϊνίδια είναι δύο. Βασικός τους ρόλος είναι η συμβολή στην κίνηση ενός ολόκληρου οργανισμού και όχι επιμέρους κυττάρων ή κυτταρικών οργανιδίων. Δεύτερος ρόλος τους είναι η συμβολή στη στήριξη ολόκληρου του οργανισμού. Η κίνηση ολόκληρου του οργανισμού εξαρτάται από τη μυϊκή συστολή. Αυτή είναι αποτέλεσμα του συγχρονισμού αρκετών επιμέρους στοιχείων. Έτσι πρέπει να συγχρονισθούν: η παροχή ΑΤΡ, Ca^{++} και Mg^{++} προς τα μυοϊνίδια και ταυτόχρονα να γίνει σύνδεση των μορίων ακτίνης και μυοσίνης.

Σήμερα, η πλέον παραδεκτή θεωρία είναι η θεωρία της μετατόπισης των ινιδίων (sliding filament theory). Κατά τη θεωρία αυτή στα μυοϊνίδια γίνονται τα ακόλουθα: Πρώτα απ' όλα σε συνθήκες χαλάρωσης στα μυοϊνίδια υπάρχει υπερεπάρκεια στη συγκέντρωση των ιόντων Mg^{++} και ΑΤΡ. Κατόπιν, για να ακολουθήσει η διαδικασία της μυϊκής συστολής απαιτείται να εισέρθουν στο μυοϊνίδιο ιόντα Ca^{++} . Αυτά ελευθερώνονται από

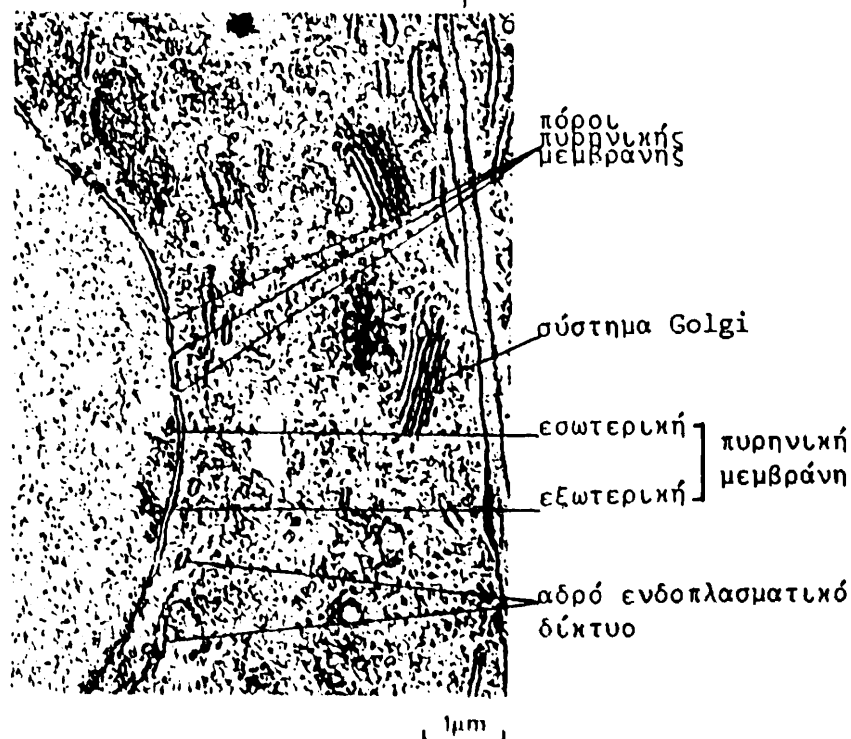


Σχήμα 35: Αλληλεπίδραση συστατικών πρωτεϊνών. (Από Lehninger, 1975).

το σαρκόλυμα προς τα μυοϊνίδια μετά από νευρικό ερέθισμα. Η είσοδος του Ca^{++} στα μυοϊνίδια προκαλεί μετατόπιση της τροπομυοσίνης προς το κέντρο της αύλακας του ινιδίου της ακτίνης (σχήμα 35). Επίσης, ενεργοποιείται η ΑΤΡασική δράση της κεφαλής της μυοσίνης, διασπά το ATP προς ADP και P_i και συγχρόνως συνδέεται στην ειδική θέση της ακτίνης πάνω στο ινίδιο της που έχει ελευθερωθεί από την τροπομυοσίνη. Έτσι, έχουμε διαμόρφωση της κεφαλής της μυοσίνης και μετατόπισή της ως προς το ινίδιο της ακτίνης. Εφόσον το ερέθισμα σταματήσει, τότε απομακρύνεται το Ca^{++} από το μυοϊνίδιο με αποτέλεσμα να σταματήσει η ΑΤΡασική δράση της κεφαλής της μυοσίνης και να αποδεσμευθεί η μυοσίνη από το ινίδιο της ακτίνης. Με τη συνεχή επανάληψη του μηχανισμού αυτού έχουμε και τη συνεχή μετατόπιση του ενός ινιδίου ως προς το άλλο.

2.10. Πυρήνας

Αποτελεί το κέντρο ελέγχου κάθε κυτταρικής λειτουργίας. Περιβάλλεται από διπλή μεμβράνη η οποία διαθέτει κατά διαστήματα πόρους με τους οποίους επικοινωνεί με το κυτταρόπλασμα (σχήμα 36). Κατά την



Σχήμα 36: Λεπτή τομή κυττάρου όπου φαίνονται οι πόροι της πυρηνικής μεμβράνης (Από Ledbetter, 1990).

επικοινωνία αυτή μεγάλος αριθμός πρωτεϊνικών μορίων εισέρχεται ή εξέρχεται από αυτόν. Οι πρωτεΐνες αυτές αποτελούν ρυθμιστικούς ή λειτουργικούς παράγοντες. Οι ρυθμιστικοί παράγοντες καθορίζουν ποια μηνύματα πρόκειται να ενεργοποιηθούν και για πόσο χρονικό διάστημα. Οι λειτουργικοί χρησιμεύουν 1) για το διπλασιασμό του γενετικού υλικού, όταν αυτό πρέπει να διπλασιασθεί και 2) για τη μεταγραφή του γενετικού υλικού όταν μέσα στο κυτταρόπλασμα χρειάζεται κάποιο μήνυμα ή πρέπει να

γίνει κάποια κυτταρική λειτουργία. Το γενετικό υλικό αποτελεί το μόριο του DNA. Σε αυτό είναι καταγραμμένες όλες οι πληροφορίες που πρέπει να κάνει ένας οργανισμός. Αν και κάθε κύτταρο ενός οργανισμού διαθέτει καταγραμμένες στο DNA του το σύνολο των πληροφοριών του οργανισμού, κάθε κύτταρο εκφράζει μόνο τις πληροφορίες εκείνες οι οποίες χρησιμεύουν για να γίνουν οι ειδικές λειτουργίες για τις οποίες είναι επιφορτισμένο.

Όταν πρόκειται να εκφρασθεί μια πληροφορία, τότε το DNA μεταγράφεται στο μόριο του RNA το οποίο και μεταφέρει την πληροφορία από τον πυρήνα στο κυτταρόπλασμα όπου αυτή πρόκειται να μεταφρασθεί. Η πληροφορία αυτή μπορεί να αποτελεί είτε δομικό στοιχείο όπως τα ριβοσωματικά RNA, είτε μεταφορικό όπως τα μεταφορικά RNA, είτε πληροφοριακό όπως τα αγγελιοφόρα RNA από τα οποία πρόκειται να σχηματισθούν πρωτεϊνικά μόρια.

Συνεπώς παρατηρούμε ότι η ροή των πληροφοριών μεταβαίνει από το DNA στο RNA στη συνέχεια στις πρωτεΐνες και με τις ρυθμιστικές πρωτεΐνες που εισέρχονται στον πυρήνα του κυττάρου επανέρχεται στο DNA.

Ο συνδυασμός των στοιχείων που συναντώνται στον πυρήνα, δηλαδή, DNA/RNA/πρωτεϊνών δίνει μια άμορφη κοκκιώδη εμφάνιση σε αυτόν. Η απεικόνιση αυτή του πυρήνα παρατηρείται κατά το μεγαλύτερο χρονικό διάστημα της ύπαρξής του. Ο πολλαπλασιασμός των οργανισμών και κατά συνέπεια και των κυττάρων συνεπάγεται τη διαιώνιση των γενετικών πληροφοριών από τους γονείς στα τέκνα. Για να διατηρούνται σταθερές οι γενετικές πληροφορίες από γενεά σε γενεά το μόριο του DNA διπλασιάζεται κατά τον καλούμενο ημισυντηρητικό τρόπο.

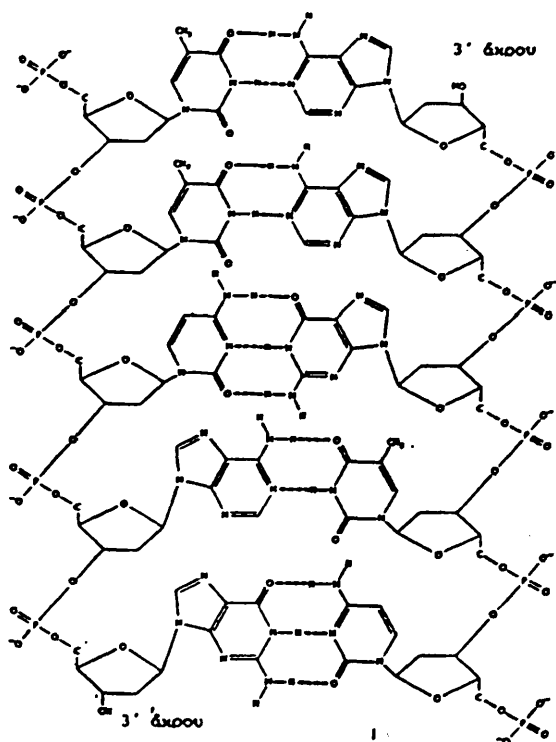
2.10.1. Αντιγραφή του DNA

Η δομή του μορίου του DNA φέρει από μόνη της και την πληροφορία για το διπλασιασμό του. Τα δομικά στοιχεία του μορίου αυτού είναι τα νουκλεοτίδια.

Αυτά αποτελούνται από μια αζωτούχο βάση που είναι συνδεδεμένη με μια φωσφορική ρίζα προς μία δεοξυριβόζη. Τέσσερις είναι οι αζωτούχες βάσεις που απαντώνται στο DNA. Δύο πουργίνες, αδενίνη (A) και γουανίνη (G) και δύο πυριμιδίνες, κυτοσίνη (C) και θυμίνη (T). Οι αζωτούχες αυτές βάσεις παρουσιάζουν συμπληρωματικότητα μεταξύ μιας αδενίνης και μιας θυμίνης και μεταξύ μιας γουανίνης και μιας κυτοσίνης. Το μόριο του DNA έχει δομή δεξιόστροφης διπλής έλικας στην οποία το σάκχαρο και η φωσφορική ρίζα αποτελούν το σκελετό της έλικας και οι αζωτούχες βάσεις φέρονται προς το εσωτερικό. Η τυχαία αλληλοδιαδοχή των βάσεων αυτών καθορίζει και την πληροφορία πάνω στο μόριο του DNA. Η διπλή έλικα του DNA συγκρατείται στο χώρο από τους δεσμούς υδρογόνου που αναπτύσσονται μεταξύ των συμπληρωματικών νουκλεοτιδίων (σχήμα 37). Στη διπλή έλικα του DNA ο σκελετός των φωσφορικών ριζών και των δεοξυριβοζών, παρουσιάζει στις δύο έλικες αντιπαράλληλη κατεύθυνση.

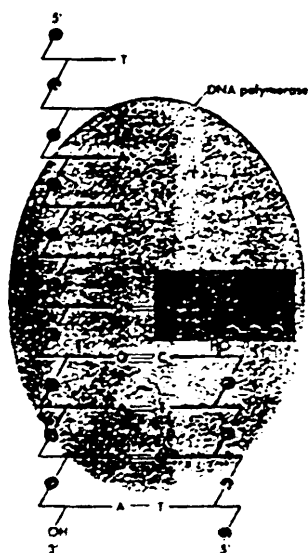
Η συμπληρωματικότητα των αζωτούχων βάσεων καθώς και η αντιπαράλληλη κατεύθυνση που έχουν οι δύο έλικες του DNA, αποτελούν βασικό στοιχείο για τη διαδικασία του διπλασιασμού του μορίου. Κατά την





Σχήμα 37: Δεσμοί υδρογόνου μεταξύ των νουκλεοτιδίων της διπλής έλικας του DNA.

αντιγραφή του μορίου, η διπλή έλικα του DNA ανοίγει και γίνεται πολυμερισμός των νουκλεοτιδίων και στις δύο έλικες του μορίου χρησιμοποιώντας σαν μήτρα την αλληλοδιαδοχή των νουκλεοτιδίων σε κάθε μία από τις ανοιγμένες έλικες. Επειδή πάντα απέναντι από μια αδενίνη ταιριάζει μόνο μια θυμίνη, και απέναντι από μια κυτοσίνη μια γουανίνη, γι' αυτό κατά την αντιγραφή δεν είναι δυνατόν να γίνουν λάθη. Για τη διαδικασία της αντιγραφής του μορίου του DNA χρησιμοποιούνται αρκετά διαφορετικά πρωτεϊνικά μόρια, ένζυμα. Το βασικότερο ένζυμο είναι η DNA



Σχήμα 38: Πολυμερισμός του DNA από την DNA πολυμεράση (Από Watson, 1977).

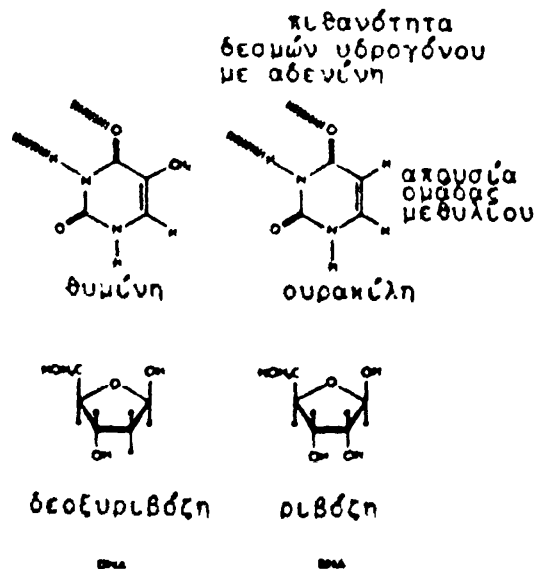


πολυμεράση που έχει την ικανότητα να αναγνωρίζει τα νουκλεοτίδια στην μια έλικα του DNA και να πολυμερίζει τα συμπληρωματικά του στη νέα έλικα που φτιάχνεται (σχήμα 38).

Εάν θέλουμε να δούμε σε ποια χρονική στιγμή στη ζωή ενός κυττάρου διπλασιάζεται το DNA, έτσι ώστε να μένει πάντοτε σταθερό το ποσόν του σε κάθε κύτταρο, τότε πρέπει να διακρίνουμε τη ζωή ενός κυττάρου στα εξής σημεία ενός κύκλου: Μετά την παρουσία του κυττάρου από τη διαίρεση ενός κυττάρου που προϋπάρχει, επικρατεί ένα χρονικό διάστημα περίπου 10 ωρών όπου το κύτταρο αναπτύσσεται. Το διάστημα αυτό καλείται ανάπτυξη 1 ή G₁. Ακολουθεί το διάστημα όπου διπλασιάζεται το DNA και διαρκεί περίπου 9 ώρες και καλείται DNA σύνθεση ή S. Στη συνέχεια, υπάρχει ένα δεύτερο στάδιο ανάπτυξης του κυττάρου διάρκειας περίπου 4 ωρών και καλείται ανάπτυξη 2 ή G₂ που αυτό ακολουθείται από το χρονικό διάστημα που καλείται μίτωση ή M, διάρκειας περίπου μιας ώρας όπου γίνεται ισοκατανομή του γενετικού υλικού σε δύο νέους πυρήνες. Ακολουθεί ένα πάρα πολύ μικρό διάστημα, συνήθως λίγων λεπτών, όπου το κύτταρο διαιρείται στα δύο και δημιουργεί τα δύο νέα θυγατρικά κύτταρα για να αρχίσουν μια νέα κυκλική διαδικασία. Η διαδικασία αυτή του κυτταρικού κύκλου διαφέρει από κύτταρο σε κύτταρο και από οργανισμό σε οργανισμό. Με τον τρόπο αυτό έχουμε συντήρηση της γενετικής πληροφορίας από κυτταρική σε κυτταρική γενεά. Πιθανά σφάλματα που μπορεί να προκύψουν κάποια στιγμή κατά την αντιγραφή του DNA μπορεί να διαιωνισθούν εφόσον δημιουργούν καλύτερα προσαρμοσμένα κύτταρα στο περιβάλλον και κατά συνέπεια οργανισμούς. Μπορεί όμως και να προκαλέσουν το θάνατο του κυττάρου.

2.10.2. Μεταγραφή του DNA σε RNA

Η μετακίνηση της γενετικής πληροφορίας από τον πυρήνα προς το κυτταρόπλασμα γίνεται με τη βοήθεια ενός άλλου πληροφοριακού μορίου του ριβονουκλεϊνικού οξέος (RNA). Το μόριο του RNA είναι και αυτό ένα πολυνουκλεοτίδιο αλλά διαφέρει από το DNA στο ότι δεν είναι ελικοειδές αν

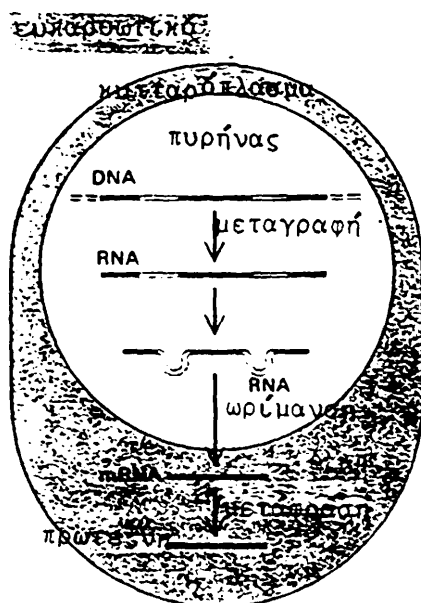


Σχήμα 39: Διαφορές των βάσεων και των σακχάρων μεταξύ DNA και RNA (Από Watson, 1977).



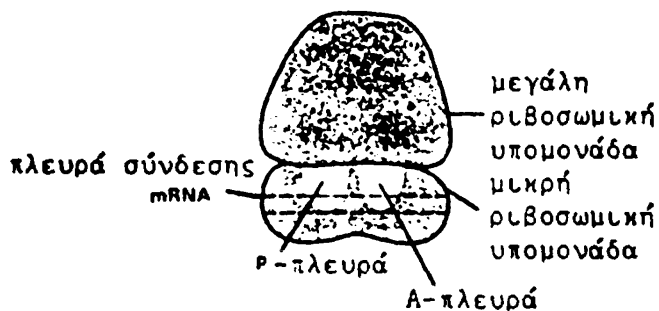
και μπορεί να έχει περιοχές που να σχηματίζουν ελικοειδείς διατάξεις. Σαν σάκχαρο φέρει τη ριβόζη αντί της δεοξυριβόζης και από τις αζωτούχες βάσεις φέρει την ουρακίλη αντί της θυμίνης (σχήμα 39). Για τη μεταγραφή του DNA σε RNA υπάρχει το ένζυμο RNA πολυμεράση που αναγνωρίζει την αλληλοδιαδοχή των νουκλεοτιδίων στη μια έλικα του DNA και πολυμερίζει ριβονουκλεοτίδια για το σχηματισμό του RNA. Επειδή οι γενετικές πληροφορίες είναι διάσπαρτες πάνω στο μόριο του DNA, όταν πρόκειται να μεταγραφεί κάποια πληροφορία σε RNA, τότε το DNA ανοίγει στο σημείο της πληροφορίας και η RNA πολυμεράση σχηματίζει το μόριο του RNA. Μετά το σχηματισμό του μορίου του RNA, η διπλή έλικα του DNA κλείνει και αρχίζει η ωρίμανση και μετακίνηση του RNA προς το κυτταρόπλασμα. Με την έννοια ωρίμανση, εννοούμε την απομάκρυνση ορισμένων αλληλοδιαδοχών βάσεων από το μόλις σχηματισμένο πολυνουκλεοτίδιο RNA. Οι βάσεις αυτές αποτελούν ρυθμιστικά στοιχεία για τη μεταγραφή και την προσθήκη πρωτεϊνικών μορίων πάνω στο RNA που προσδιορίζουν και τη μετέπειτα τύχη του στο κυτταρόπλασμα (σχήμα 40). Από τη στιγμή που το μόριο του RNA φθάσει στο κυτταρόπλασμα, ακολουθεί εκείνη την κατεύθυνση που καθορίζεται από την πληροφορία που φέρει. Έτσι, διακρίνουμε τα εξής μόρια RNA στο κυτταρόπλασμα: α) ριβοσωμικά RNA ή rRNA, β) μεταφορικά RNA ή tRNA και γ) αγγελιοφόρα RNA ή mRNA.

α) Τα ριβοσωμικά RNA αποτελούν δομικά στοιχεία για το σχηματισμό των ριβοσωματίων που αποτελούν τα οργανίδια εκείνα που είναι υπεύθυνα για την πρωτεϊνοσύνθεση. Τα rRNA κατά την ωρίμανσή τους μέσα στον



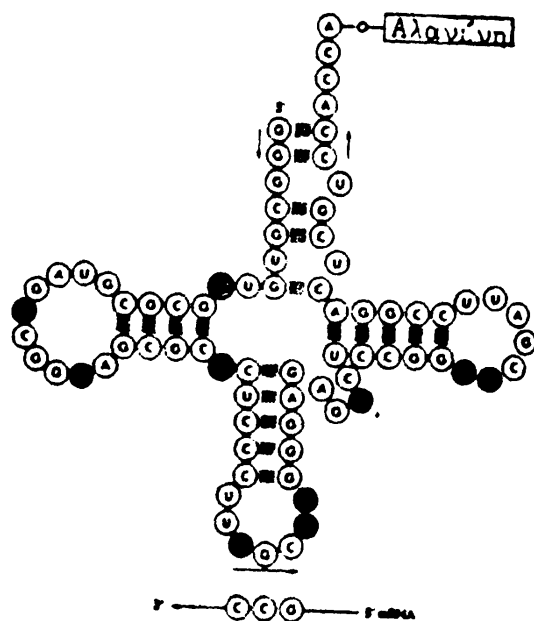
Σχήμα 40: Ωρίμανση του παραγόμενου RNA και μετακίνησή του στο κυτταρόπλασμα (Από Alberts et al., 1989).

πυρήνα αρχίζουν να ενώνονται με τις κατάλληλες πρωτεΐνες για το σχηματισμό των ριβοσωματίων. Τα ώριμα ριβοσωμάτια στο κυτταρόπλασμα βρίσκονται με τη μορφή δύο υπομονάδων της 50S και της 30S υπομονάδας (σχήμα 41). Αυτές συνδέονται με το λειτουργικό ριβοσωμάτιο μόνο όταν ένα αγγελιοφόρο RNA συνδεθεί πρώτα με την 30S υπομονάδα.



Σχήμα 41: Δομή ριβοσωματίου (Από Alberts et al., 1989).

6) Τα μεταφορικά RNA συνδέονται στο κυτταρόπλασμα με τα διάφορα αμινοξέα με πολύ εξειδικευμένο τρόπο. Για καθένα από τα 21 γνωστά αμινοξέα υπάρχει και ένα ειδικό tRNA. Αποστολή τους είναι να μεταφέρουν τα κατάλληλα αμινοξέα για την πρωτεϊνοσύνθεση. Για το λόγο αυτό κάθε tRNA φέρει ειδικές περιοχές αναγνώρισης (σχήμα 42). Αυτές είναι το 3' άκρο του όπου συνδέεται το κατάλληλο αμινοξύ, η πρώτη δεξιά θηλειά με την



Σχήμα 42: Δομή tRNA (Από Watson, 1977).

οποία γίνεται αναγνώριση μεταξύ tRNA και ριβοσωματίου. Ακολουθεί μια δεύτερη θηλειά όπου υπάρχει η περιοχή που είναι υπεύθυνη για την αναγνώριση μεταξύ αγγελιοφόρου RNA και του σωστού αμινοξέος που πρόκειται να προστεθεί στο σχηματιζόμενο πρωτεϊνικό μόριο. Τέλος ακολουθεί μια τρίτη θηλειά που είναι υπεύθυνη για την αναγνώριση του κατάλληλου ενζύμου που θα συνδέσει το tRNA με το σωστό αμινοξύ.

γ) Τα αγγελιοφόρα RNA αποτελούν τα μόρια εκείνα που μεταφέρουν τη γενετική πληροφορία για να εκφραστεί στο κυτταρόπλασμα. Ενώ τα ριβοσωμικά RNA και τα μεταφορικά RNA έχουν προκαθορισμένο μέγεθος, το μέγεθος του αγγελιοφόρου RNA ποικίλλει ανάλογα με το μέγεθος του πρωτεϊνικού μορίου που πρόκειται να συνδεθεί στο κυτταρόπλασμα. Επίσης, ενώ τα tRNA και rRNA έχουν μεγάλο χρόνο ημιζωής, τα mRNA έχουν μικρό

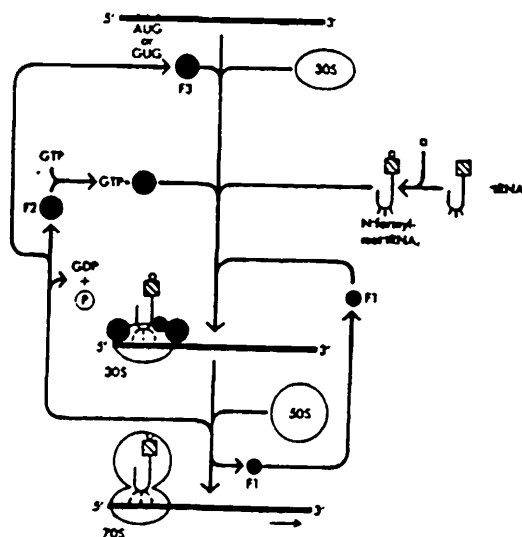


χρόνο ημιζωής επειδή κάθε πληροφορία χρειάζεται μια ορισμένη στιγμή της ζωής του κυττάρου. Κάθε αγγελιοφόρο RNA εκτός από τη γενετική πληροφορία φέρει στην αρχή του μια αλληλοδιαδοχή βάσεων με την οποία συνδέεται με την 30S υπομονάδα των ριβοσωματίων για να αρχίσει η πρωτεϊνοσύνθεση. Επίσης, στο τέλος της γενετικής πληροφορίας υπάρχει μια αλληλοδιαδοχή με ουρακίλες που προκαθορίζει πόσα πρωτεϊνικά μόρια θα συντεθούν από αυτό το αγγελιοφόρο RNA.

2.10.3. Μετάφραση του mRNA σε πρωτεϊνικά μόρια

Όπως ήδη αναφέραμε το αγγελιοφόρο RNA φέρει πάνω του εκτός από τη γενετική πληροφορία και ρυθμιστικά τμήματα. Εκτός από αυτά που αναφέραμε, φέρει επίσης και μια ομάδα από νουκλεοτίδια που καθορίζουν κατά πόσον το αγγελιοφόρο RNA θα συνδεθεί με ελεύθερα ριβοσωμάτια (αν πρόκειται για κάποιο πρωτεϊνικό μόριο που χρειάζεται μέσα στο κυτταρόπλασμα) ή θα συνδεθεί με τα ριβοσωμάτια που βρίσκονται πάνω στο αδρό ενδοπλασματικό δίκτυο (αν πρόκειται για πρωτεϊνικό μόριο που θα συνδεθεί με μεμβρανώδεις σχηματισμούς) ή θα βγει έξω από το κύτταρο.

Η όλη διαδικασία της πρωτεϊνοσύνθεσης απαιτεί μεγάλο αριθμό ρυθμιστικών παραγόντων για την έναρξη, συνέχιση και λήξη της. Οι παράγοντες αυτοί είτε συνδέονται με τα ριβοσωμάτια είτε με το αγγελιοφόρο ή με τα μεταφορικά RNA. Περιληπτικά η όλη διαδικασία έχει ως εξής: Το mRNA συνδέεται με την 30S υπομονάδα του ριβοσωματίου, στη συνέχεια το tRNA συνδέεται στο σημείο της πρώτης πληροφοριακής μονάδας και τελικά έρχεται και η 50S υπομονάδα και συνδέεται στο προηγούμενο σύμπλεγμα (σχήμα 43) για να αρχίσει η μετάφραση του αγγελιοφόρου RNA. Από εκεί και έπειτα η πληροφορία μεταφράζεται διαδοχικά με την προσαγωγή διαδοχικών tRNA, την κατάλυση του πεπτιδικού δεσμού μεταξύ των διαδοχικών αμινοξέων και την απομάκρυνση των προηγούμενων tRNA. Η ενέργεια που χρειάζεται για τη μετάφραση του mRNA και το σχηματισμό του πρωτεϊνικού μορίου παρέχεται από το μόριο



Σχήμα 43: Σύνδεση διάφορων στοιχείων για τη μετάφραση του mRNA (Από Watson, 1977).



της GTP (τριφωσφορική γουανοσίνης). Το μόριο αυτό με τη διάσπασή του προκαλεί διαμόρφωση της επιφάνειας του ριβοσωματίου ώστε να δέχεται τα διάφορα μόρια που προσέρχονται και να γίνεται η μετάφραση του mRNA.

Τέλος, κάθε αγγελιοφόρο μπορεί να φέρει επάνω του περισσότερα από ένα ριβοσωμάτια. Ο αριθμός των ριβοσωματίων που ανά πάσα στιγμή υπάρχουν πάνω στο mRNA εξαρτάται από το μέγεθός του.

2.10.4. Γενετικός Κώδικας

Αναφέραμε ήδη ότι τα tRNA συνδέονται στο mRNA ανάλογα με την πληροφοριακή μονάδα. Άρα πρέπει ορισμένος αριθμός νουκλεοτιδίων να αποτελεί τις πληροφοριακές μονάδες. Βρέθηκε ότι κάθε πληροφοριακή μονάδα, κωδικόνιο, αποτελείται από την αλληλοδιαδοχή τριών νουκλεοτιδίων. Γνωρίζουμε ότι στα μόρια του DNA όπως και του RNA υπάρχουν 4 διαφορετικά νουκλεοτίδια. Αυτό σημαίνει ότι υπάρχουν συνολικά 64 συνδυασμοί των 4 νουκλεοτιδίων ανά τρία (σχήμα 44). Οι συνδυασμοί αυτοί που καλούνται να καλύψουν τα 21 γνωστά αμινοξέα αποτελούν το γενετικό κώδικα. Παρατηρώντας το γενετικό κώδικα βλέπουμε ότι για κάθε ένα αμινοξύ υπάρχουν και περισσότερα από ένα κωδικόνια. Επίσης, υπάρχουν και τρία κωδικόνια που δεν αναγνωρίζονται από κανένα tRNA. Αυτά τα κωδικόνια σημαίνουν τη λήξη της πληροφορίας

Γενετικός κώδικας

Πρώτη θέση	Δεύτερη θέση				Τρίτη θέση
	U	C	A	G	
U	UUU	UCU	UAU	UGU	U
	UUC	UCC	UAC	UGC	C
	UUA	UCA	UAA	UGA	A
	UUG	UCG	UAG	UGG	G
C	CUU	CCU	CAU	CGU	U
	CUC	CCC	CAC	CGC	C
	CUA	CCA	CAA	CGA	A
	CUG	CCG	CAG	CGG	G
A	AUU	ACU	AAU	AGU	U
	AUC	ACC	AAC	AGC	C
	AUA	ACA	AAA	AGA	A
	AUG	ACG	AAG	AGG	G
G	GUU	GCU	GAU	GGU	U
	GUC	GCC	GAC	GGC	C
	GUA	GCA	GAA	GGA	A
	GUG	GCG	GAG	GGG	G

Σχήμα 44: Γενετικός κώδικας (Από Watson, 1977).

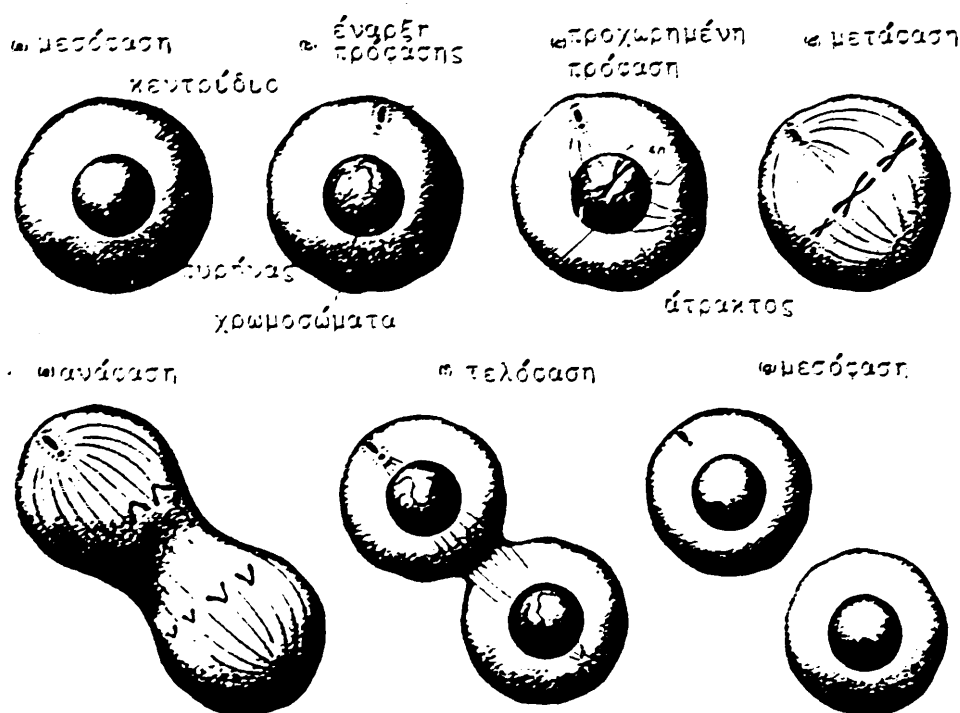
πάνω στο mRNA. Τα γνωστά αμινοξέα είναι 21. Αντίστοιχα γι' αυτά τα 21 αμινοξέα υπάρχουν και 21 tRNA. Παρ' όλα αυτά έχουμε 61 κωδικόνια για να αποκρυπτογραφηθούν από τα 21 tRNA. Παρατηρήθηκε ότι στη θηλεία του tRNA που είναι υπεύθυνη για την αναγνώριση του κωδικονίου που φέρει το mRNA υπάρχουν και ορισμένες ασυνήθιστες βάσεις. Αυτές βρίσκονται στο τρίτο νουκλεοτίδιο αναγνώρισης του κωδικονίου ή αμέσως μετά από αυτό. Η ύπαρξη των ασυνήθιστων αυτών βάσεων δίνει την ευχέρεια σε κάθε tRNA να αναγνωρίζει περισσότερα από ένα κωδικόνια. Η ύπαρξη περισσότερων του ενός κωδικονίου για κάθε αμινοξύ αποτελεί και μια ασφαλιστική δικλείδα ώστε πιθανά λάθη στη μεταγραφή να μη επιφέρουν μεταβολές στην αλληλοδιαδοχή των αμινοξέων κατά την πρωτεϊνοσύνθεση. Επίσης, μικρές



αλλοιώσεις στο DNA πολλές φορές δεν καταλήγουν σε διαφορετικά πρωτεϊνικά μόρια.

2.10.5. Ισοκατανομή γενετικού υλικού - Διαίρεση του κυττάρου

Όπως αναφέρθηκε κατά την S φάση του κυτταρικού κύκλου έχουμε διπλασιασμό του DNA, ενώ κατά τη μίτωση έχουμε ισοκατανομή του γενετικού υλικού σε δύο νέους πυρήνες. Απομένει πλέον να δούμε πως γίνεται η διαδικασία αυτή. Κατά το τέλος της G_2 φάσεως το κύτταρο αρχίζει την προετοιμασία για τη διαδικασία της μίτωσης (σχήμα 45). Για ευκολία, χωρίζουμε τη διαδικασία της μίτωσης σε 4 στάδια. Αυτά είναι η πρόφαση, η μετάφαση, η ανάφαση και η τελόφαση.



Σχήμα 45: Διαδικασία μίτωσης (Από Darnell et al., 1990).

Κατά τη διάρκεια των φάσεων G_1 , S και G_2 του κυτταρικού κύκλου παρατηρούμε τη γνωστή άμορφη εικόνα που έχει ο πυρήνας (σχήμα 36). Κατά τη διαδικασία της μίτωσης παρατηρούνται μεταβολές στην απεικόνιση του πυρήνα.

α. Πρόφαση: Κατά το στάδιο αυτό παρατηρούμε σταδιακή εξαφάνιση της πυρηνικής μεμβράνης και ο πυρήνας χάνει την απεικόνισή του. Αρχίζει να εμφανίζεται με νηματοειδή μορφή που σταδιακά δίνει τη διάταξη του DNA με τη μορφή των χρωματοσωμάτων. Συγχρόνως, παρατηρείται αποικοδόμηση του κυτταροσκελετού των μικροσωλήνων, διπλασιασμός των κεντριδίων, αντιδιαμετρική ως προς τον πυρήνα διάταξή τους και σταδιακή εμφάνιση των ινιδίων της πυρηνοδιαίρεσης. Τα ινίδια αυτά συνδυαζόμενα με τα κεντρίδια σχηματίζουν την πυρηνική άτρακτο πάνω στην οποία θα μετακινηθούν τα χρωματοσώματα για να γίνει η ισοκατανομή του γενετικού υλικού.

β. Μετάφαση: Κατ' αυτήν έχουμε πλήρως ανεπτυγμένη την πυρηνική άτρακτο, τα χρωματοσώματα καλά συσπειρωμένα και διακριτά στο κέντρο της πυρηνοδιαίρεσης. Αυτά είναι συνδεδεμένα πάνω στα ινίδια της ατράκτου και ιδιαίτερα στο ισημερινό πεδίο της πυρηνοδιαίρεσης.

γ. Ανάφαση: Εδώ, τα ανα δύο ίδια χρωματοσώματα μετακινούνται σταδιακά προς τους δύο πόλους της ατράκτου με σύγχρονη σταδιακή εξαφάνιση των ινιδίων της.

δ. Τελόφαση: Μόλις τα χρωματοσώματα φθάσουν στους δύο πόλους της ατράκτου αρχίζουν να αποσυσπειρώνονται και ο πυρήνας αρχίζει να παίρνει την απεικόνιση του πυρήνα κατά τα υπόλοιπα στάδια του κυτταρικού κύκλου. Συγχρόνως εξαφανίζεται η πυρηνική άτρακτος και αρχίζει περίσφυξη του κυττάρου στο ισημερινό πεδίο της πυρηνοδιαίρεσης.

ε. Διάρθρωση του κυττάρου: Μετά από τη διαδικασία της τελόφασης αρχίζει και σύντομα τελειώνει η διαδικασία της κυτταροδιαίρεσης όπου το κύτταρο διαιρείται τελικά σε δύο νέα κύτταρα και αρχίζει να εμφανίζεται πάλι ο κυτταροσκελετός των μικροσωλήνων. Από το σημείο αυτό αρχίζει πάλι ένας νέος κυτταρικός κύκλος.



ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΤΡΙΤΟ

ΒΙΟΕΝΕΡΓΕΤΙΚΗ

3.1. Θερμοδυναμική και βιολογικές εφαρμογές

Σ' αυτό το κεφάλαιο συζητώνται οι μεταβολές της ενέργειας από μια μορφή σε μια άλλη καθώς και η αξιοποίησή της σε ένα ζώντα οργανισμό.

Υπάρχουν τρεις νόμοι, οι θερμοδυναμικοί νόμοι, που ασχολούνται με τη μετατροπή ενέργειας μέσα σ' ένα σύστημα. Ο πρώτος νόμος απλά δηλώνει ότι σε ένα σύστημα μπορεί να γίνει μετατροπή ενέργειας από μια μορφή σε μια άλλη αλλά δεν μπορεί να δημιουργηθεί από μόνη της ή να καταστραφεί.

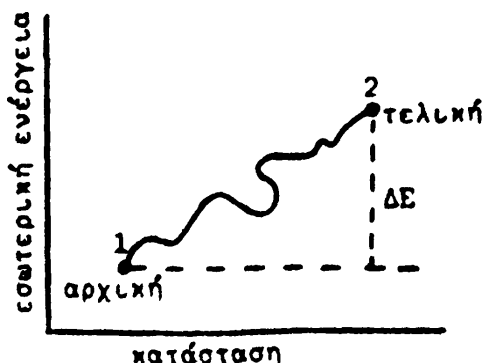
Σύμφωνα με το δεύτερο νόμο για κάθε σύστημα που μετατρέπει θερμότητα σε άλλη μορφή ενέργειας μόνο ένα μέρος της ενέργειας μετατρέπεται, το υπόλοιπο παραμένει μη διαθέσιμο και δεν μετατρέπεται. Έτσι με τη μετατροπή υπάρχει ένα ποσό διαθέσιμης και μη διαθέσιμης ενέργειας. Κατά τον τρίτο νόμο σε 0°K (-273,16°C) όπου κάθε μοριακή κίνηση έχει σταματήσει, κάθε τι πρέπει να είναι σε απόλυτη τάξη. Δηλαδή τα μόρια πρέπει να είναι τέλεια ευθυγραμμισμένα ή προσανατολισμένα χωρίς καμιά κίνηση.

3.1.1. Λεπτομερής ανάπτυξη του πρώτου και δεύτερου θερμοδυναμικού νόμου

Η εσωτερική ενέργεια ενός συστήματος ορίζεται σαν το ολικό ποσό της κινητικής και δυναμικής ενέργειας που περιέχεται στο σύστημα. Κατά τη μετάβαση ενός συστήματος από μια κατάσταση ενέργειας E_1 σε μια άλλη κατάσταση ενέργειας E_2 δυο πράγματα μπορούν να συμβούν: μεταφορά ενός ποσού θερμότητας Q στο σύστημα και παραγωγή ενός έργου W που έγινε κατά τη μεταβολή της κατάστασης του συστήματος. Επομένως, η αλλαγή της εσωτερικής ενέργειας του συστήματος είναι:

$$\Delta E = Q - W \quad (10)$$

όπου $\Delta E = E_2 - E_1 = E_{\text{τελ}} - E_{\text{αρχ}}$ (σχήμα 46). Η εξίσωση (10) είναι ο αλγεβρικός ορισμός του πρώτου θερμοδυναμικού νόμου.



Σχήμα 46: Σχηματική παράσταση της αλλαγής της εσωτερικής ενέργειας ενός συστήματος.



Κάθε σύστημα στο χώρο κατέχει ένα ορισμένο όγκο, V , και έχει μια επιφάνεια πάνω στην οποία εξασκείται η ατμοσφαιρική πίεση, P . Επομένως, το σύστημα έχει λιγότερη εσωτερική ενέργεια από ό,τι θα είχε στο κενό επειδή έχει ήδη κάνει ένα αξιοσημείωτο ποσό έργου, $E_{\text{ατμ}}$ κατά της ατμοσφαιρικής πίεσης. Συνεπώς η εσωτερική ενέργεια του συστήματος είναι:

$$E = E_{\text{κιν}} + E_{\text{δυν}} - E_{\text{ατμ}} \quad (11)$$

Αποδεικνύεται ότι:

$$E_{\text{ατμ}} = PV \quad (12)$$

Άρα :

$$E = E_{\text{κιν}} + E_{\text{δυν}} - PV = H - PV \quad (13)$$

όπου H , είναι η εσωτερική ενέργεια του συστήματος στο κενό, όταν η πίεση $P = 0$. Η ποσότητα H ονομάζεται ενθαλπία.

Στις περιπτώσεις των χημικών αντιδράσεων, $\Delta H = H_2 - H_1$ πρέπει να ισούται με Q δηλαδή με το ποσό της θερμότητας που προσφέρεται εφ' όσον το μόνο έργο που έγινε είναι η διαστολή, δηλαδή :

$$\Delta H = Q \quad (14)$$

Επειδή πολλές βιολογικές λειτουργίες γίνονται μέσα σε υγρά, χωρίς αξιοσημείωτη μεταβολή σε όγκο, ισχύει: $\Delta E = \Delta H$.

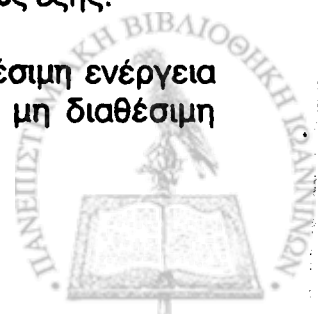
Η τιμή της ποσότητας $\Delta H = Q$ μπορεί να είναι θετική ή αρνητική ανάλογα με το αν η ενθαλπία της τελικής κατάστασης είναι μεγαλύτερη ή μικρότερη από εκείνη της αρχικής. Η πρώτη περίπτωση χαρακτηρίζει τις ενδόθερμες αντιδράσεις και η δεύτερη τις εξώθερμες. Για παράδειγμα, η σύνθεση των πρωτεϊνών κατά τη διάρκεια του μεταβολισμού σε ένα ζων σύστημα είναι ενδοθερμική ενώ η καύση της γλυκόζης και άλλων αποθηκευμάτων είναι εξωθερμική.

Αν εφαρμόσουμε τον πρώτο νόμο σε ένα ζων σύστημα θα πρέπει να καταλήξουμε σε ένα βασικό στόχο: η εσωτερική ενέργεια και η ενθαλπία να έχουν σταθερές τιμές, δηλαδή $\Delta E = 0 = \Delta H$ ανεξάρτητα από την ενέργεια που προσφέρεται και από αυτή που δαπανάται. Η προσπάθεια σε ένα οργανισμό με πλήρη ανάπτυξη είναι να επιτύχουμε καθημερινή ισορροπία μεταξύ της ενέργειας (Q) που προσφέρεται στον οργανισμό σαν τροφή και του έργου (W) που γίνεται. Το έργο αυτό μπορεί να είναι εξωτερικό έργο ή εσωτερικό. Για παράδειγμα κίνηση των μυών της καρδιάς και του στομάχου. Είναι προφανές ότι όταν ένας οργανισμός είναι άρρωστος, ορισμένες διαδικασίες γίνονται πολύ γρήγορα με αποτέλεσμα το ποσό της ενέργειας που δαπανάται να αυξάνεται. Σε αντίθεση με το φυσιολογικό οργανισμό όπου $\Delta E = 0$ και $Q = W$, στον άρρωστο οργανισμό $W \gg Q$, με συνέπεια το μέγεθος $Q - W$ να έχει αρνητική τιμή και επομένως ΔE επίσης αρνητική τιμή. Αυτό σημαίνει ότι ο οργανισμός ζει από την αποθηκευμένη ενέργεια με αποτέλεσμα το χάσιμο βάρους. Τα μεγέθη E και H αρχίζουν να αυξάνουν σιγά-σιγά κατά την περίοδο της ανάρρωσης κατά την οποία ο οργανισμός αρχίζει πάλι να αποθηκεύει ενέργεια.

Ο δεύτερος θερμοδυναμικός νόμος μπορεί να εκφραστεί ως εξής:

$$\Delta H = \Delta G + Q \quad (15)$$

όπου ΔG , είναι η ελεύθερη ενέργεια, δηλαδή, η μέγιστη διαθέσιμη ενέργεια και Q , είναι η μη διαθέσιμη ενέργεια. Σε μια αντίδραση η μη διαθέσιμη



ενέργεια εξαρτάται από τη θερμοκρασία και τις θερμοχωρητικότητες των αντιδρώντων σωμάτων και των προϊόντων της αντίδρασης. Επομένως:

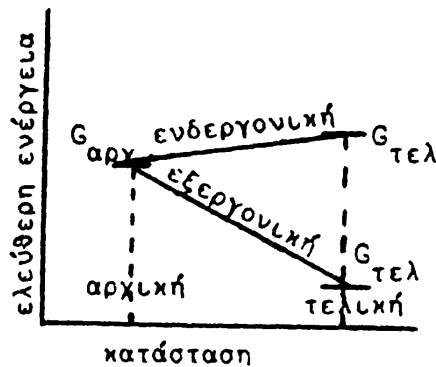
$$Q = TS_{\text{τελ}} - TS_{\text{αρχ}} = T\Delta S \quad (16)$$

Αυτή η ειδική θερμοχωρητικότητα S , ονομάζεται εντροπία. Έτσι η εξίσωση (15) μπορεί να πάρει τη μορφή:

$$\Delta H = \Delta G + T\Delta S \quad (17)$$

που είναι και η αλγεβρική έκφραση του δεύτερου θερμοδυναμικού νόμου.

Επειδή $\Delta G = G_{\text{τελ}} - G_{\text{αρχ}}$, αρνητική τιμή του ΔE σημαίνει ότι σε μια αντίδραση έχουμε έκλυση ενέργειας (εξεργονική αντίδραση) ενώ θετική τιμή σημαίνει απορρόφηση ενέργειας (ενδεργονική αντίδραση), σχήμα 47.



Σχήμα 47: Σχηματική παράσταση εξεργονικής και ενδεργονικής αντίδρασης.

3.1.2. Ελάττωση της εντροπίας στα ζώντα συστήματα

Αξίζει να σημειωθεί ότι όσο αυξάνουν οι περιστροφές και οι ταλαντώσεις των μορίων ενός συστήματος τόσο αυξάνει και η θερμοχωρητικότητα και επομένως και η εντροπία. Έτσι, αύξηση της εντροπίας κατά τη διάρκεια μιας αντίδρασης σημαίνει ότι το σύστημα έχει γίνει πιο πολύπλοκο. Η έννοια αυτή θα μπορούσε να επεκταθεί πιο πολύ και να πούμε ότι αύξηση της εντροπίας σημαίνει αύξηση της αταξίας ενός συστήματος. Αν Ω , είναι ένα μέγεθος που φανερώνει το μέτρο της αταξίας μιας μακροκαταστάσεως, τότε για ένα απομονωμένο σύστημα, δηλαδή, ένα σύστημα που δεν αλληλεπιδρά με το περιβάλλον και επομένως έχει σταθερή ολική ενέργεια, έχουμε:

$$S = R \ln \Omega \quad (18)$$

όπου R , είναι η παγκόσμιος σταθερά των αερίων.

Συνήθως τις περισσότερες φορές έχουμε αύξηση της εντροπίας. Υπάρχουν όμως μερικές περιπτώσεις κατά τις οποίες η εντροπία ελαττώνεται μέσα σ' ένα περιορισμένο χώρο. Αυτό συμβαίνει στα ζώντα συστήματα γιατί τα συστατικά τους βρίσκονται σε μεγαλύτερη τάξη από την ελεύθερη κατάσταση. Η ανάπτυξη του ζώντος συστήματος που ελέγχεται από την αρχή από ένα μόριο, όπως το DNA, είναι ένας από τους μεγαλύτερους συντελεστές μείωσης της εντροπίας.

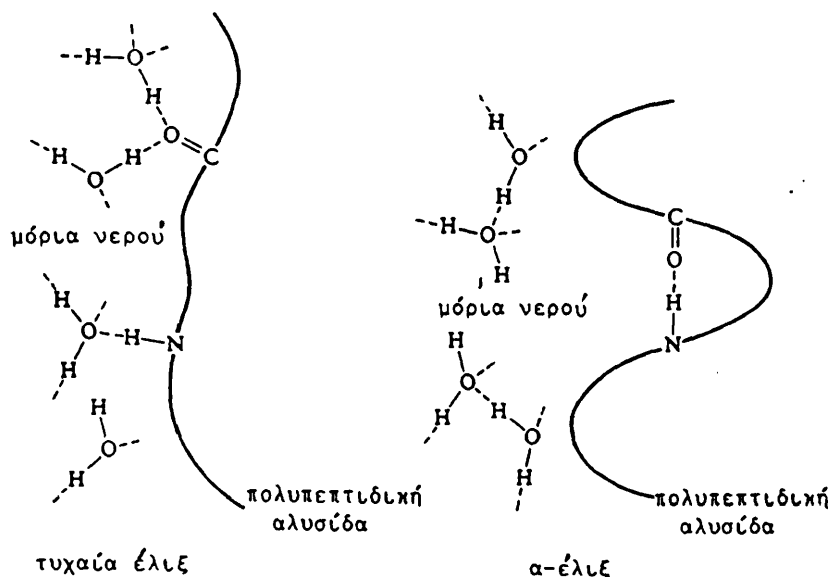
3.1.3. Βιολογικές εφαρμογές των αρχών της θερμοδυναμικής

Η μορφή της δομής που υιοθετείται από ένα συγκρότημα μορίων είναι εκείνη κατά την οποία η ελεύθερη ενέργεια του συστήματος έχει την ελάχιστη τιμή. Η ελεύθερη ενέργεια συνδέεται με την ενθαλπία και την



εντροπία με τη σχέση (17). Από τη σχέση αυτή είναι φανερό ότι για την ελάττωση της ελεύθερης ενέργειας απαιτείται αύξηση της εντροπίας που ταυτίζεται με την αύξηση της αταξίας του συστήματος. Έτσι, η μορφή της δομής που θα υιοθετηθεί είναι εκείνη που επιτρέπει τη μεγαλύτερη ελευθερία κινήσεως των μορίων.

Τον πιο σπουδαίο ρόλο στο αν μια πολυπεπτιδική αλυσίδα θα έχει τη μορφή μιας α-έλικας, τον παίζει η αύξηση της ελευθερίας της κινήσεως μορίων νερού που ελευθερώνονται με το σχηματισμό δεσμών υδρογόνου μέσα στα μόρια και με την αύξηση των αλληλεπιδράσεων των υδρόφοβων επιφανειών (σχήμα 48).



Σχήμα 48: Με τη δημιουργία δεσμών υδρογόνου μέσα στα μόρια μιας α-έλικας ελευθερώνονται μόρια νερού (Από Haggis, 1974).

Η ανασύνταξη των μορίων του κολλαγόνου για το σχηματισμό των ινιδίων είναι μια αυτοσυγκρότηση ή αυτόνομη συνάθροιση (self assembly). Όπως αναφέρθηκε πιο πάνω, για να γίνει αυτή η αυτοσυγκρότηση απαιτείται αύξηση της αταξίας του συστήματος. Η αύξηση αυτή προέρχεται από τον αποκλεισμό μορίων νερού από τη δομή του κολλαγόνου καθώς αυξάνονται οι αλληλεπιδράσεις των υδρόφοβων επιφανειών. Έτσι, δεν αναγκάζονται τα μόρια του νερού να πλησιάσουν τις υδρόφοβες ομάδες και να οργανωθούν. Οι υδρόφοβες αλληλεπιδράσεις παίζουν τον πιο σπουδαίο ρόλο για την παράλληλη διεύθετηση των μορίων ενώ η ακριβής θέση τους καθορίζεται από τις ηλεκτροστατικές αλληλεπιδράσεις των ηλεκτρικά φορτισμένων αμινοξέων.

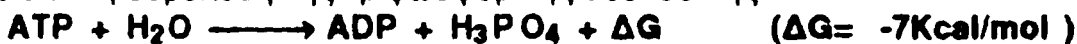
3.2. Μηχανισμοί αναγέννησης ενέργειας

Ας δούμε πως παράγεται η ελεύθερη ενέργεια στα φυτά και τα ζώα. Στην περίπτωση των φυτών, η ενέργεια παρέχεται από το ηλιακό φως με τη λειτουργία της φωτοσυνθέσεως και στην περίπτωση των ζώων από τη διάσπαση σύνθετων οργανικών μορίων κυρίως με αντιδράσεις οξειδώσεως. Διάφορα βακτηρίδια μπορούν να αποκτήσουν ενέργεια και από απλές

ανόργανες αντιδράσεις. Βέβαια, οι παραπάνω διακρίσεις δεν είναι απόλυτες. Για παράδειγμα, όταν το φως δεν είναι διαθέσιμο, τα φυτά ζουν από την ενέργεια που προέρχεται από την οξειδωση οργανικών μορίων που σχηματίστηκαν κατά τη φωτοσυνθετική περίοδο.

Για τα ζώα, το αρχικό στάδιο είναι η απόκτηση μερικών μεγάλων μορίων οργανικών ουσιών (πρωτεΐνες, πολυσακχαρίτες, λίπη) και στη συνέχεια η διάσπασή τους σε αμινοξέα, μονοσακχαρίτες και λιπαρά οξέα. Με τη διάσπαση αυτή παράγεται ελεύθερη ενέργεια, ΔG , που δεν μετατρέπεται όλη σε θερμότητα. Όταν τα προϊόντα της διάσπασης έχουν απορροφηθεί από τον οργανισμό, μπορούν να αρχίσουν να παράγουν ενέργεια που είναι απαραίτητη για διάφορες λειτουργίες, όπως για τη συστολή των μυών.

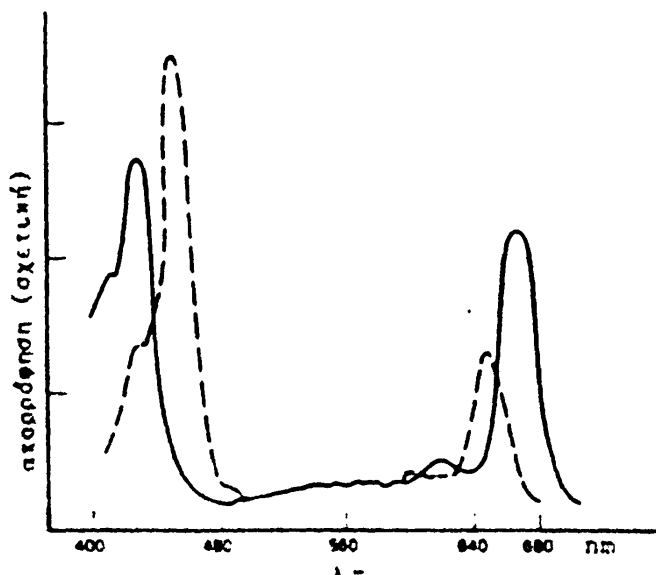
Η ενέργεια αποθηκεύεται με μορφή οργανικών μορίων, όπως η γλυκόζη, πριν γίνει διαθέσιμη. Στα ανώτερα ζώα και φυτά η ενέργεια που έχει αποθηκευτεί μετατρέπεται σε ευδιάλυτα σάκχαρα που διανέμονται στα κύτταρα. Στη συνέχεια, τα σάκχαρα οξειδώνονται. Οι παραπάνω λειτουργίες γίνονται με τη βοήθεια ενέργειας που προέρχεται από μια ενδιάμεσο πηγή που είναι η υδρόλυση της τριφωσφορικής αδενοσίνης.



Επειδή ο ρόλος της τριφωσφορικής αδενοσίνης είναι μεγάλος, το πρόβλημα της μετατροπής ενέργειας έχει συνδεθεί με τη μελέτη της χρησιμοποίησης της ελεύθερης ενέργειας για την παραγωγή της τριφωσφορικής αδενοσίνης.

Η τριφωσφορική αδενοσίνη παίρνει μέρος σε πολλές χημικές αντιδράσεις στα κύτταρα με διάφορους τρόπους, έτσι ώστε η ελεύθερη ενέργεια που παράγεται κατά την υδρόλυσή της να μεταβιβάζεται στην αντίδραση με την οποία συνδέεται. Για παράδειγμα, στους μυς η μυοσίνη διασπά την τριφωσφορική αδενοσίνη και η ελεύθερη ενέργεια που αποδεσμεύεται μετατρέπεται σε μηχανικό έργο κατά τη μυϊκή συστολή.

Η τριφωσφορική αδενοσίνη στα διάφορα βιολογικά συστήματα παράγεται με διάφορους τρόπους. Οι τρόποι αυτοί μπορούν να χωριστούν



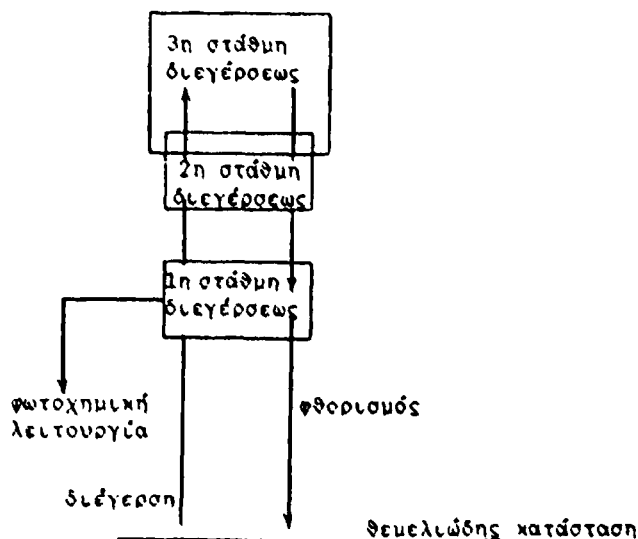
Σχήμα 49: Φάσματα απορρόφησης δύο ειδών χλωροφύλλης (Από Hughes, 1979).
χλωροφύλλη α ——— χλωροφύλλη β ———



σε δύο ομάδες. Στην πρώτη ομάδα είναι απαραίτητο το οξυγόνο και στη δεύτερη το φως.

Ο λεπτομερής μηχανισμός της φωτοσύνθεσης δεν είναι ακόμη σαφής. Στα ανώτερα φυτά ο φωτοσυνθετικός μηχανισμός γίνεται στους χλωροπλάστες. Οι χλωροπλάστες περιέχουν τα χρωστικά μόρια που απορροφούν το προσπίπτον φως. Τα οργανικά μόρια απορροφούν την ηλιακή ενέργεια ισχυρότερα στην υπεριώδη περιοχή από κάθε άλλη περιοχή ενώ τα χρωστικά μόρια των χλωροπλάστων απορροφούν ισχυρά στο ορατό φως. Συγκεκριμένα, οι χλωροφύλλες απορροφούν στο ερυθρό και κυανό χρώμα όπως φαίνεται στο σχήμα 49. Άλλα φωτοσυνθετικά συστήματα έχουν διαφορετικά χρωστικά μόρια και απορροφούν σε διαφορετικά μήκη κύματος.

Η ελεύθερη ενέργεια που απαιτείται για να γίνει η αντίδραση της φωτοσύνθεσης είναι: $\Delta G = 116 \text{ Kcal/mol}$. Η ενέργεια κατά την απορρόφηση φωτονίων του ερυθρού χρώματος από τη χλωροφύλλη είναι $\Delta G = 41 \text{ Kcal/mol}$ και κατά την απορρόφηση φωτονίων του κυανού χρώματος $\Delta G = 65 \text{ Kcal/mol}$. Έτσι, για κάθε γραμμομόριο διοξειδίου του άνθρακος που καταναλώνεται κατά τη φωτοσυνθετική λειτουργία πρέπει να απορροφηθούν δύο φωτόνια από τη χρωστική ουσία. Η ενέργεια που παρέχεται από τα φωτόνια που απορροφήθηκαν πρέπει με κάποιο τρόπο να γίνει διαθέσιμη για κατανάλωση. Αυτό γίνεται με τη φωτοσυνθετική μονάδα που περιλαμβάνει περίπου 300 μόρια χλωροφύλλης. Όταν ένα φωτόνιο απορροφάται από ένα μόριο χλωροφύλλης, τότε το μόριο αποκτώντας ικανή ενέργεια (ενέργεια διεγέρσεως) διεγείρεται με ανύψωση ενός ηλεκτρονίου του από τη θεμελιώδη του κατάσταση (χαμηλότερη στάθμη ενέργειας) σε μια στάθμη μεγαλύτερης ενέργειας (στάθμη διεγέρσεως). Ο χρόνος γι' αυτήν την μετάπτωση είναι $\sim 10^{-15} \text{ s}$. Αν το φωτόνιο προέρχεται από το ερυθρό χρώμα το μόριο μεταπίπτει στην πρώτη στάθμη διεγέρσεως, αν είναι από το κυανό, στην τρίτη στάθμη διεγέρσεως. Το μόριο παραμένει στην κατάσταση διεγέρσεως για πολύ μικρό χρονικό διάστημα και επανέρχεται στη θεμελιώδη



Σχήμα 50: Η απορρόφηση του φωτός από ένα χρωστικό μόριο έχει σαν αποτέλεσμα τη μετάβαση του μορίου σε μια κατάσταση διεγέρσεως. Το μόριο τελικά επιστρέφει στη θεμελιώδη του κατάσταση.



του κατάσταση. Οι δυνατοί τρόποι κατά τους οποίους τα μόρια μπορούν να χάσουν ενέργεια και να επιστρέψουν στη θεμελιώδη τους κατάσταση φαίνονται στο σχήμα 50. Ο πιο σπουδαίος τρόπος, όσον αφορά τη φωτοσύνθεση, είναι εκείνος κατά τον οποίο μεταφέρεται ενέργεια σε δέκτες ηλεκτρονίων και έτσι γίνεται διαθέσιμη για την παραγωγή φωτοχημικού έργου.

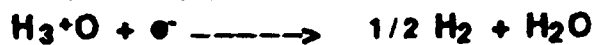
3.3. Οξειδοαναγωγικά συστήματα (Redox) - Σύστημα μεταφοράς ηλεκτρονίων.

Το σύστημα ATP-ADP είναι ένα από τα οξειδοαναγωγικά συστήματα (Redox) ή σύστημα μεταφοράς ηλεκτρονίων. Υπάρχουν όμως και πολλά άλλα.

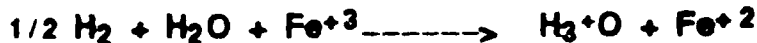
Στους ζώντες οργανισμούς παίρνουν μέρος πολύ συχνά αντιδράσεις οξειδοαναγωγής. Σαν αποτέλεσμα αυτών των αντιδράσεων έχουμε τη μεταφορά ηλεκτρονίων. Ένα απλό παράδειγμα είναι το εξής:



Αν υπάρχει παρών ένας δέκτης ηλεκτρονίων όπως



τότε έχουμε



Η ελεύθερη ενέργεια της παραπάνω αντιδράσεως μπορεί να διοχετευθεί στο περιβάλλον σαν ηλεκτρική ενέργεια.

Από τον πρώτο νόμο της θερμοδυναμικής απαιτείται ισότητα της ηλεκτρικής και της χημικής ενέργειας. Επομένως η ελεύθερη ενέργεια ΔG της αντιδράσεως πρέπει να ισούται με την ηλεκτρική ενέργεια που προέρχεται από την αντίδραση. Δηλαδή ισχύει:

$$-\Delta G = nFE \quad (19)$$

όπου n , είναι ο αριθμός των μεταφερομένων ηλεκτρονίων, $F = 96.500 \text{ C}$ ανά ισοδύναμο βάρος και E είναι τα οξειδοαναγωγικά δυναμικά κάθε ζεύγους Redox. Αυτά τα δυναμικά μπορεί να μετρηθούν πειραματικά με σύγκριση του οξειδοαναγωγικού δυναμικού ενός ζεύγους Redox προς ένα πρότυπο που αποτελείται από ιόντα H_3O^+ παρουσία αερίου υδρογόνου. Η σύγκριση προς το πρότυπο δίνει ορισμένες τιμές που καθορίζονται από την εξίσωση του Nerst:

$$E = E^\circ - \frac{RT}{nF} \ln (c_{\text{οξ}} / c_{\text{αναγ}}) \quad (20)$$

όπου E° , είναι η τιμή του οξειδοαναγωγικού δυναμικού όταν ο λόγος $c_{\text{οξ}}/c_{\text{αναγ}}$ ισούται με τη μονάδα ($\ln 1 = 0$), $R =$ σταθερά των αερίων, $T =$ απόλυτος θερμοκρασία, $c_{\text{οξ}} =$ η συγκέντρωση του οξειδωτικού μέσου και $c_{\text{αναγ}} =$ η συγκέντρωση του αναγωγικού μέσου.

Επειδή συνήθως $T = 37^\circ\text{C}$ (310°K), $R = 8,3 \text{ J/mol grad}$, $F = 96.500 \text{ C}$ / ισοδ.βάρος και $\ln x = 2.303 \log x$, αντικαθιστώντας τις τιμές αυτές στην εξίσωση (20) παίρνουμε μια άλλη μορφή της εξισώσεως Nerst που είναι και η πιο συνηθισμένη:

$$E = E^\circ - \frac{0,060}{n} \log (c_{\text{οξ}} / c_{\text{αναγ}}) \quad (21)$$

Στις χημικές αντιδράσεις η αλλαγή της ενθαλπίας ισούται με το ποσό θερμότητας της αντιδράσεως. Αν κατά τη διάρκεια της αντιδράσεως δεν δαπανήθηκε ενέργεια για κανένα σκοπό, δηλαδή η όλη κατάσταση έφτασε



στο σημείο της ισορροπίας αυθόρμητα, τότε η ελεύθερη ενέργεια αντιπροσωπεύει το ποσό θερμότητας. Επομένως ισχύει:

$$\Delta G = \Delta H \quad (22)$$

Χρησιμοποιώντας τις σχέσεις (19) και (20) παίρνουμε μια άλλη μορφή της εξίσωσης του Nerst:

$$-\Delta G = RT \ln K_{\text{ισορ}} \quad (23)$$

όπου $K_{\text{ισορ}}$, είναι ο συντελεστής ισορροπίας της οξειδοαναγωγικής αντιδράσεως. Η σχέση (23) γράφεται και ως εξής:

$$d \ln K_{\text{ισορ}} / dT = -\Delta H / RT^2 \quad (24)$$

Επομένως η μέτρηση του συντελεστού ισορροπίας σε διάφορες θερμοκρασίες, δίνει την τιμή της αλλαγής της ενθαλπίας.



ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΤΕΤΑΡΤΟ

ΦΥΣΙΚΕΣ ΜΕΘΟΔΟΙ ΜΕΛΕΤΗΣ ΒΙΟΦΥΣΙΚΩΝ ΦΑΙΝΟΜΕΝΩΝ

4.1. Ηλεκτροφόρηση

Μια σπουδαία ιδιότητα των πρωτεϊνών είναι ότι μπορεί να είναι φορτισμένες. Έτσι μπορούμε να μελετήσουμε τη συμπεριφορά τους μέσα σε ηλεκτρικά πεδία. Υπάρχουν δύο αιτίες για τις οποίες ένα ηλεκτρικό πεδίο μπορεί να επηρεάσει ένα μακρομόριο:

1. Μέσα σ' ένα ηλεκτρικό πεδίο θα γίνει μια κίνηση επειδή το μόριο έχει καθαρό φορτίο. Αν q , είναι το καθαρό φορτίο και E η ένταση του πεδίου, τότε η ταχύτητα κίνησης είναι:

$$v = Eq / f \quad (25)$$

όπου f , είναι ο συντελεστής τριβής. Ο συντελεστής αυτός, εξαρτάται από το σχήμα και το μέγεθος του μορίου. Για σφαιρικά μόρια θα μπορούσαμε να εφαρμόσουμε το νόμο του Stokes. Έτσι:

$$f = 6\pi\eta R \quad (26)$$

όπου R , είναι η ακτίνα του μορίου και η , το ιξώδες του διαλυτικού μέσου.

2. Προσανατολισμός των μορίων μπορεί να συμβεί λόγω της ασυμμετρικότητας της κατανομής των φορτίων. Μια από τις πιο σπουδαίες πρακτικές συνέπειες της ηλεκτροφόρησης είναι ο διαχωρισμός των πρωτεϊνών. Επειδή τα μακρομόρια, όπως οι πρωτεΐνες έχουν μια ποικιλία σχημάτων και επομένως διάφορους συντελεστές τριβής μέσα σ' ένα μέσο, καθώς επίσης και διαφορετικά καθαρά φορτία που εξαρτώνται από το pH του μέσου, έπεται ότι διαφορετικές πρωτεΐνες θα κινηθούν με διαφορετική ταχύτητα μέσα σ' αυτό. Έτσι θα διαχωριστούν.

4.2. Φυγοκέντρηση

Στη φυσική, μια από τις πιο σπουδαίες πληροφορίες για ένα αντικείμενο είναι η μάζα του. Η μάζα μπορεί να προσδιοριστεί μετρώντας τη δύναμη βαρύτητας mg . Δυστυχώς όμως η δύναμη αυτή είναι πολύ ασθενής για να χρησιμοποιηθεί για τον απ' ευθείας προσδιορισμό της μάζας ενός ελαφρού μακρομορίου. Αυτό μπορεί να δειχθεί με τον εξής υπολογισμό. Ας θεωρήσουμε ένα μακρομόριο μοριακού βάρους $(MB) = 10^4$. Η μάζα του είναι: $m = MB/N = 1,6 \times 10^{-23}$ Kg όπου N , είναι ο αριθμός του Avogadro. Ας υποθέσουμε τώρα ότι τοποθετούμε δύο τέτοια μακρομόρια σ' ένα γυάλινο σωλήνα ύψους 1m. Παρατηρούμε ότι τα μακρομόρια χωρίζονται μεταξύ τους με μια απόσταση h , έστω 1cm. Η διαφορά στη δυναμική τους ενέργεια είναι:

$$E_{\Delta} = mgh = 1,6 \times 10^{-23} \text{ Kg} \times 10 \text{ s}^{-2} \text{m} \times 10^{-2} \text{m} = 1,6 \times 10^{-24} \text{ J.}$$

Η θερμική ενέργεια, KT , των μακρομορίων είναι :

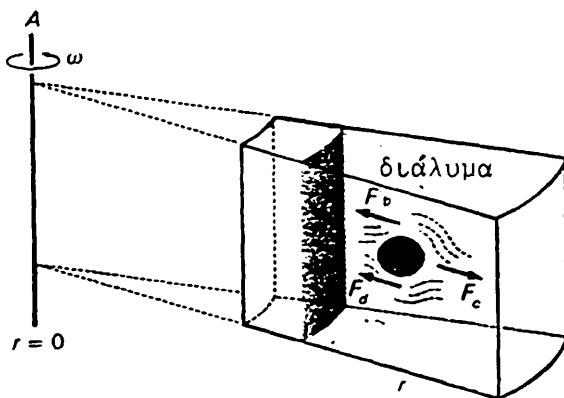
$$E_{\theta} = 3/2 KT = 3/2 \times 1,38 \times 10^{-23} \text{ J} \times 293^{\circ}\text{K} = 4 \times 10^{-21} \text{ J.}$$

Επομένως, επειδή $E_{\theta}/E_{\Delta} = 2500$, η θερμική ενέργεια ενός μακρομορίου σε 293°K ή 20°C , είναι περίπου 2500 φορές μεγαλύτερη από τη δυναμική του ενέργεια. Έτσι, η κίνηση των μορίων εξαρτάται εξ' ολοκλήρου από τις θερμικές κινήσεις που είναι τελείως τυχαίες. Θα πρέπει συνεπώς να αυξήσουμε την επίδραση της βαρύτητας μέχρι να γίνει μεγαλύτερη από τη



θερμική ενέργεια. Αυτό είναι δυνατό με τη φυγόκεντρο υψηλής ταχύτητας που ανακάλυψε ο Svedberg το 1920.

Ας φανταστούμε ότι ένα μόριο βρίσκεται μέσα σ' ένα διάλυμα που περιστρέφεται πολύ γρήγορα. Αν προς στιγμή ξεχάσουμε τις τυχαίες απώσεις και έλξεις που το μόριο δέχεται από τα γειτονικά του μόρια, μπορούμε να πούμε ότι υπάρχουν τρεις δυνάμεις που επιδρούν σ' αυτό. Αν η περιστροφή γίνεται με γωνιακή ταχύτητα ω (rad/s), το μόριο θα αποκτήσει μια κεντρομόλο δύναμη $F_c = \omega^2 r m$ όπου m , είναι η μάζα του και r , η απόστασή του από το κέντρο περιστροφής (σχήμα 51). Την ίδια στιγμή το



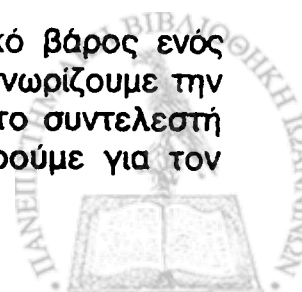
Σχήμα 51: Διαγραμματική παράσταση της φυγόκεντρησης (Από van Holde, 1971).

μόριο εκτοπίζει κάποια μάζα διαλύματος. Αυτό θα έχει σαν αποτέλεσμα την εξάσκηση μιας δυνάμεως $F_b = -\omega^2 r m_o$, όπου m_o , είναι η μάζα του εκτοπιζομένου διαλύματος. Τελικά, σαν αποτέλεσμα αυτών των δυνάμεων το μόριο αποκτά μέσα στο διάλυμα μια ταχύτητα u . Επιπλέον θα υπάρξει μια δύναμη τριβής $F_d = -fu$, όπου f , είναι ο συντελεστής τριβής. Αυτή η κατάσταση απαιτεί η ταχύτητα που αποκτά το μόριο να είναι τέτοια ώστε να ισχύει: $F_c + F_b + F_d = 0$, δηλαδή $\omega^2 r m - \omega^2 r m_o - fu = 0$. Αλλά $m_o = m \rho_o / \rho$, όπου ρ και ρ_o είναι οι πυκνότητες του μορίου και του διαλύματος αντίστοιχα. Επομένως: $\omega^2 r m - \omega^2 r m \rho_o / \rho - fu = 0$, ή

$$\frac{u}{\omega^2 r} = \frac{m}{f} \left(1 - \frac{\rho_o}{\rho} \right) \quad (27)$$

Ο όρος $u/\omega^2 r = S$, ονομάζεται συντελεστής καθίζησης. Οι μονάδες του S , είναι δευτερόλεπτα. Η τιμή $10^{-13}s$, παλαιότερα είχε την ονομασία 1 Svedberg. Έτσι μόρια αιμοσφαιρίνης που περιστρέφονται με γωνιακή ταχύτητα 30.000 στροφές ανά λεπτό (rpm), με ακτίνα περιστροφής $r=10$ cm, αποκτούν ταχύτητα $u = 1,6$ mm/hr. Τότε $S = u/\omega^2 r = 4,4 \times 10^{-13}s = 4,4$ S. Άρα περιγράφουμε την αιμοσφαιρίνη σαν ένα 4,4 S ή 0,44 ps μόριο. Όμοια τη ριβονουκλείωση σαν ένα 1,85 S ή 0,185 ps μόριο και την μυοαιμοσφαιρίνη σαν ένα 2 S ή 0,2 ps μόριο.

Αν θέλουμε να υπολογίσουμε τη μάζα ή το μοριακό βάρος ενός μακρομορίου χρησιμοποιώντας την εξίσωση (27), πρέπει να γνωρίζουμε την ταχύτητα u , τη γωνιακή ταχύτητα ω , την απόσταση r και το συντελεστή τριβής f . Αν θεωρήσουμε τα μόρια σφαιρικά, τότε μπορούμε για τον



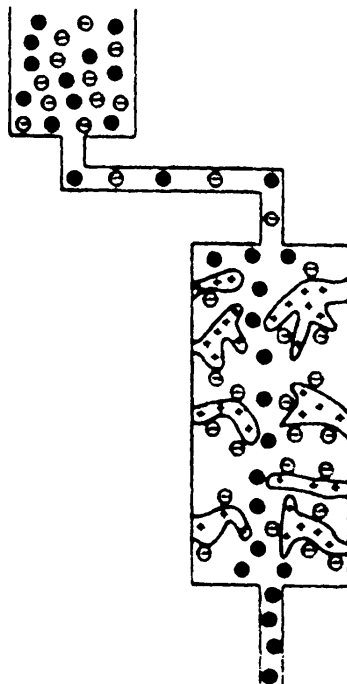
υπολογισμό του συντελεστού f , να χρησιμοποιήσουμε το νόμο του Stokes της σχέσης (26). Αυτό όμως δεν είναι σωστό γιατί τα μόρια όπως των πρωτεϊνών, δεν είναι συνήθως σφαιρικά. Μπορούμε όμως να υπολογίσουμε το f από πειράματα διαχύσεως από τη σχέση:

$$f = kT/D \quad (28)$$

όπου K είναι η σταθερά του Boltzmann, T η απόλυτος θερμοκρασία και D σταθερά διαχύσεως. Είναι δυνατό να χρησιμοποιήσουμε μια μέθοδο που ονομάζεται ισορροπία καθιζήσεως για τον απ' ευθείας προσδιορισμό της μάζας και επομένως και του μοριακού βάρους. Η μέθοδος όμως αυτή δεν χρησιμοποιείται συχνά λόγω του μεγάλου χρόνου που απαιτείται. Κατά τη μέθοδο αυτή η φυγοκέντρωση πρέπει να γίνει σε τόσο χρόνο ώστε η ταχύτητα του μορίου μέσα στο διάλυμα να γίνει μηδέν.

4.3. Χρωματογραφία με Ιοντική Ανταλλαγή

Η χρωματογραφία είναι μια τεχνική με την οποία διαχωρίζονται τα διάφορα συστατικά ενός μείγματος υγρού ή αερίου. Σε μια τυπική χρωματογραφία ένα υγρό που έχει διάφορα συστατικά περνά μέσα από μια στερεά φάση της χρωματογραφικής στήλης και τα διάφορα συστατικά του υγρού συνδέονται κατά διαφορετικό βαθμό με τη στερεά φάση. Αν ένα από τα συστατικά αυτά συνδεθεί με τη στερεά φάση, θα μείνει συνδεδεμένο με αυτή ενώ τα άλλα συστατικά θα περάσουν μέσα από το χρωματογραφικό σωλήνα, δίνοντας έτσι την ευκαιρία στο συνδεδεμένο συστατικό να διαχωριστεί. Αν όλα τα συστατικά μπορούν να συνδεθούν με τη στερεά φάση, ο τρόπος με τον οποίο θα διαχωριστούν εξαρτάται από τη σταθερότητα με την οποία συνδέονται με αυτή.



Σχήμα 52: Διαγραμματική παράσταση χρωματογράφου με ιοντική ανταλλαγή. Ένα υγρό που περιέχει συστατικά με αρνητικά φορτισμένα σωματίδια και ουδέτερα, περνά μέσα από το χρωματογραφικό σωλήνα του οποίου η στερεά φάση έχει θετικά φορτισμένες ενώσεις (Από Gabriel, 1978).

Η χρωματογραφία με ιοντική ανταλλαγή είναι ένας ειδικός τύπος χρωματογραφίας κατά τον οποίο τα συστατικά του υγρού που θέλουμε να διαχωρίσουμε και της στερεάς φάσης, συνδέονται μέσω ηλεκτροστατικών αλληλεπιδράσεων και συγκεκριμένα αλληλεπιδράσεων μεταξύ δύο φορτισμένων μορίων (δυνάμεις Coulomb).

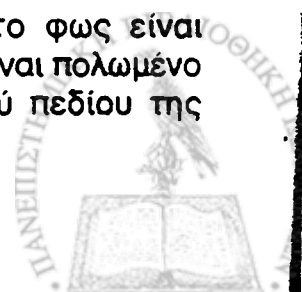
Η στερεά φάση, βρίσκεται συνήθως μέσα σε ένα κυλινδρικό δοχείο, αποτελείται από χημικές ενώσεις φορτισμένες θετικά ή αρνητικά και είναι αδιάλυτη στο νερό. Είναι φανερό ότι αν το διαχωριστικό μέσο-ιοντοεναλλάκτης έχει θετικά φορτία, τότε θα ανταλλάξει αρνητικά φορτία με το υγρό που θέλουμε να διαχωρίσουμε. Στην περίπτωση του σχήματος 52 το υγρό έχει αρνητικά φορτισμένα σωματίδια και ουδέτερα, ενώ ο ιοντοεναλλάκτης θετικά φορτισμένες ενώσεις. Έτσι, τα αρνητικά φορτισμένα σωματίδια του υγρού έλκονται από το διαχωριστικό μέσο, ενώ τα ουδέτερα είναι ελεύθερα να κινηθούν μέσα στο χρωματογραφικό σωλήνα και να γίνει η συλλογή τους.

Όταν όμως ο αριθμός των φορτισμένων σωματιδίων του υγρού είναι μεγάλος δεν μπορούν όλα να συνδεθούν με τις φορτισμένες ενώσεις του μέσου, (σημείο κορεσμού), και έτσι μόνο μια ποσότητα αυτών των σωματιδίων θα περάσει από το σωλήνα. Αν όμως θέλουμε να πάρουμε όλη την ποσότητα αυτού του συστατικού του υγρού, δηλαδή το στοιχείο με τα φορτισμένα σωματίδια, πρέπει ο ηλεκτροστατικός δεσμός μεταξύ των φορτισμένων ομάδων του υγρού και του μέσου να γίνει ασθενής. Αυτό μπορεί να γίνει με δύο τρόπους. Το καθαρό αρνητικό φορτίο μπορεί να μειωθεί μειώνοντας το pH του υγρού. Αν η ισχύς του αρνητικού φορτίου ελαττωθεί, η ελκτική δύναμη που το κρατά ενωμένο με τον ιοντοεναλλάκτη θα εξασθενήσει έτσι ώστε το συστατικό του υγρού με τα αρνητικά φορτία να αποχωριστεί από το μέσο, να περάσει μέσα από αυτό και να φθάσει στην έξοδο του χρωμαγραφικού σωλήνα. Η αλλαγή στο pH μπορεί να γίνει με την εισαγωγή στην κορυφή του σωλήνα νέου διαλύματος ή σειράς διαλυμάτων τα οποία να έχουν όλο και μικρότερα pH. Ο άλλος τρόπος είναι να αλλάξουμε την ιοντική ισχύ του διαλύματος. Στην περίπτωση αυτή το pH παραμένει σταθερό, αλλά η ιοντική ισχύ του υγρού αυξάνει βαθμιαία. Καθώς η ιοντική ισχύ αυξάνει, υπάρχουν περισσότερα φορτία που συναγωνίζονται να συνδεθούν με τα φορτία του διαχωριστικού μέσου. Με τον τρόπο αυτό, υπάρχει μεγάλη συγκέντρωση του διαλύτη, με αποτέλεσμα να αποκολλάται από τον ιοντοεναλλάκτη και να φθάνει στην έξοδο του χρωματογραφικού σωλήνα όπου και συλλέγεται.

4.4. Σκέδαση φωτός

4.4.1. Σκέδαση από μικρά μόρια

Αν και τα βιολογικά μόρια είναι μεγάλα, μπορούμε προς στιγμή να υποθέσουμε ότι είναι πολύ μικρά και ότι μπορούμε να τα θεωρήσουμε σαν σημεία. Κατ' αρχάς θα αγνοήσουμε το μέσο που τα περιβάλλει και θα τα θεωρήσουμε σαν μόρια στο χώρο. Θα υποθέσουμε ότι το φως είναι μονοχρωματικό, ότι διευθύνεται κατά τον άξονα των X και ότι είναι πολωμένο με διεύθυνση τον άξονα των Z. Η ένταση του ηλεκτρικού πεδίου της προσπίπτουσας ακτινοβολίας είναι :



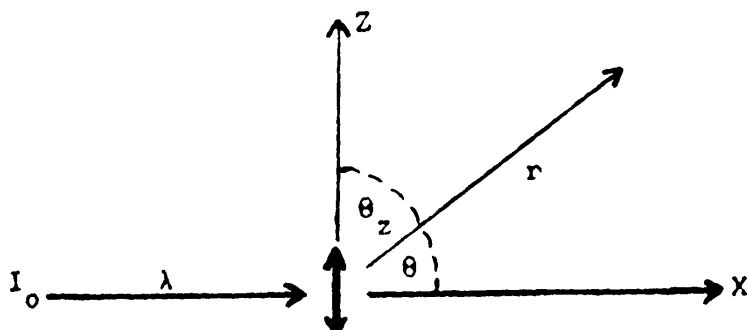
$$E = E_0 \eta \mu \omega \left(t - \frac{x}{c} \right) \quad (29)$$

όπου $\omega = c/\lambda$, c είναι η ταχύτητα διαδόσεως του φωτός και λ το μήκος κύματος του φωτός. Ένα ηλεκτρικό πεδίο E που επιδρά σ' ένα μόριο θα δημιουργήσει ένα ταλαντευόμενο δίπολο με ροπή :

$$p = \alpha \epsilon_0 E = \alpha \epsilon_0 E_0 \eta \mu \omega \left(t - \frac{x}{c} \right) \quad (30)$$

όπου α , είναι η μοριακή πολωσιμότητα και ϵ_0 η διηλεκτρική σταθερά του κενού. Αυτή η ταλαντευόμενη ροπή θα έχει σαν αποτέλεσμα το ίδιο το μόριο να δρά σαν δευτερογενής πηγή ηλεκτρομαγνητικής ακτινοβολίας και επομένως μπορούμε να πούμε ότι σκεδάζει την προσπίπτουσα ακτινοβολία.

Η ένταση E_θ του πεδίου κατά μία διεύθυνση που σχηματίζει γωνία θ_z με τον άξονα των Z , σε μία απόσταση r από το μόριο εξαρτάται: (α) από το $\eta \mu \theta_z$, (β) από το $1/r$ και (γ) από το $d^2 p/dt^2$ (σχήμα 53).



Σχήμα 53: Διαγραμματική παράσταση της σκέδασης του φωτός από ένα μόριο.

Συνεπώς το πλάτος του σκεδαζομένου κύματος είναι:

$$E_\theta = - \frac{\alpha \epsilon_0 E_0 \omega^2 \eta \mu \theta_z}{4\pi \epsilon_0 c^2 r} = - \frac{\alpha E_0 \omega^2 \eta \mu \theta_z}{4\pi c^2 r}$$

όπου $\frac{1}{4\pi \epsilon_0 c^2}$ είναι σταθερά αναλογίας. Χρησιμοποιώντας $\omega = 2\pi c/\lambda$ έχουμε :

$$|E_\theta| = \frac{\alpha p E_0 \eta \mu \theta_z}{\lambda^2 r} \quad (31)$$

Η ένταση I_θ του σκεδαζομένου φωτός εξαρτάται από το τετράγωνο του πλάτους του σκεδαζομένου κύματος και η ένταση I_0 του προσπίπτοντος φωτός από το τετράγωνο του πλάτους του που είναι E_0 . Έτσι :



$$\frac{I_s}{I_0} = \frac{\alpha^2 \pi^2 E_0^2 \eta \mu^2 \theta_z / \lambda^4 r^2}{E_0^2} = \frac{\alpha^2 \pi^2 \eta \mu^2 \theta_z}{\lambda^4 r^2} \quad (32) \quad \text{Νόμος Rayleigh}$$

Αυτή η εξίσωση μας δίνει πολλές πληροφορίες για τη σκέδαση του φωτός. Η ένταση του σκεδαζομένου φωτός αυξάνει με την ελάττωση του μήκους κύματος και την απόσταση r . Εξαρτάται επίσης από τη γωνία θ_z . Η εξίσωση (32) είναι ο νόμος του Rayleigh για τη σκέδαση φωτός και ισχύει στην περίπτωση που οι διαστάσεις των σωμάτων είναι μικρότερες του μήκους κύματος του φωτός. Η εξίσωση αυτή ισχύει για ένα μόριο. Αν υπάρχουν μ σκεδαζόμενα μόρια στη μονάδα του όγκου, τότε η σκέδαση για τη μονάδα του όγκου έχει τη μορφή:

$$I_s/I_0 = \alpha^2 \pi^2 \mu \eta \mu^2 \theta_z / \lambda^4 r^2 \quad (33)$$

Στην περίπτωση που τα μόρια βρίσκονται μέσα σε υγρό ισχύει:

$$\frac{I_s}{I_0} = \frac{2\pi^2 n_0^2 \left(\frac{dn}{dc}\right)^2 MB c}{N\lambda^4 r^2} (1 + \sin^2\theta) \quad (34)$$

όπου n_0 , είναι ο δείκτης διαθλάσεως του υγρού, n ο δείκτης διαθλάσεως του μορίου, c η συγκέντρωση και N ο αριθμός του Avogadro. Για να απλοποιήσουμε την παραπάνω εξίσωση θέτουμε:

$$K = \frac{2\pi^2 n_0^2 \left(\frac{dn}{dc}\right)^2}{N\lambda^4} \quad \text{και} \quad R_\theta = \frac{I_s}{I_0} \frac{r^2}{1 + \sin^2\theta}$$

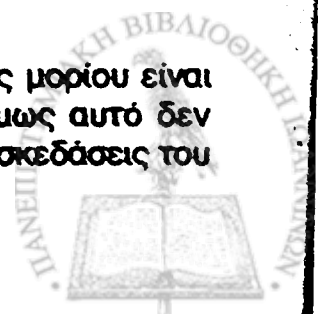
Έτσι η εξίσωση (34) μπορεί να γραφεί: $Kc / R_\theta = 1/MB$. Η εξίσωση αυτή προϋποθέτει ότι τα μόρια σκεδάζουν το φως ανεξάρτητα το ένα από το άλλο. Αυτό βέβαια συμβαίνει σε πολύ αραιά διαλύματα ($c \rightarrow 0$). Πιο ακριβής εξίσωση είναι η εξής:

$$\frac{Kc}{R_\theta} = \frac{1}{MB} + 2Bc \quad (35)$$

όπου B , είναι μία σταθερά.

4.4.2. Σκέδαση από μεγάλα μόρια

Μέχρι τώρα υποθέσαμε ότι η μεγαλύτερη διάσταση ενός μορίου είναι μικρή σε σύγκριση με το μήκος κύματος του φωτός. Αν όμως αυτό δεν συμβαίνει, τότε θα πρέπει να λάβουμε υπόψη μας τις διάφορες σκεδάσεις του



φωτός από διαφορετικά μέρη του ίδιου μορίου. Η διαφορά στη σκέδαση εξαρτάται από τη γωνία θ και από τον προσανατολισμό του μορίου.

Στην εξίσωση (35) που ισχύει για σκέδαση μικρών μορίων, ο λόγος Kc/R_θ είναι ανεξάρτητος από τη γωνία θ . Αυτό όμως δεν ισχύει για μεγάλα μόρια. Στην περίπτωση αυτή ο λόγος Kc/R_θ εξαρτάται από τη συγκέντρωση c και τη γωνία θ . Επομένως $Kc/R_\theta = f(c, \theta)$. Στην οριακή περίπτωση όπου $c \rightarrow 0$, ισχύει $Kc/R_\theta = f(\theta)$ και αυξάνει καθώς αυξάνει η γωνία θ . Μπορεί ναδειχθεί ότι τότε η συνάρτηση παίρνει τη μορφή:

$$\frac{Kc}{R_\theta} = \left(\frac{1}{MB} + 2Bc \right) \left(1 + \frac{16\pi^2}{3\lambda^2} R_g^2 \eta \mu^2 \frac{\theta}{2} \right) \quad (36)$$

$c \rightarrow 0$

Η εξίσωση αυτή τείνει στο $1/MB$ όταν $\theta \rightarrow 0$ και επομένως η σκέδαση είναι η ίδια με εκείνη που προέρχεται από τα μικρά μόρια.

Στην εξίσωση (36) R_g είναι η ακτίνα αδρανείας* του μορίου που εξαρτάται από το σχήμα του μορίου. Από την παραπάνω μελέτη σκεδάσεως σε μικρά και μεγάλα μόρια έχουμε τη δυνατότητα να βρούμε το σχήμα των βιολογικών μορίων που είναι και η πιο σπουδαία πληροφορία που παίρνουμε από τη σκέδαση του φωτός.

Για να βρούμε το R_g χρειάζεται να εφαρμόσουμε τη μέθοδο που υπέδειξε ο Zimm. Το σχήμα 54 δείχνει μια γραφική παράσταση κατά Zimm για αποτελέσματα σκεδάσεως του φωτός από ένα μακρομόριο. Στην κατακόρυφο συντεταγμένη είναι οι τιμές του λόγου Kc/R_θ και στην οριζόντια το μέγεθος $\eta \mu^2 \theta / 2 + Ac$ όπου A είναι μία αυθαίρετη σταθερά.

Για $\theta = 0$ και για διαφορετικές συγκεντρώσεις, παίρνουμε σημεία τα οποία βρίσκονται σε μια γραμμή που δηλώνεται με 0° . Η εξίσωση γι' αυτή τη γραμμή είναι: $Kc/R_\theta = 1/MB + Bc$. Επομένως η κλίση αυτής της γραμμής ισούται με B . Τα σημεία για $c = 0$ και για διάφορες τιμές για τη γωνία σκεδάσεως θ , βρίσκονται σε μια γραμμή που δηλώνεται με 0 . Η εξίσωση που περιγράφει αυτή τη γραμμή είναι :

$$\frac{Kc}{R_\theta} = \frac{1}{MB} \left(1 + \frac{16\pi^2}{3\lambda^2} R_g^2 \eta \mu^2 \frac{\theta}{2} \right)$$

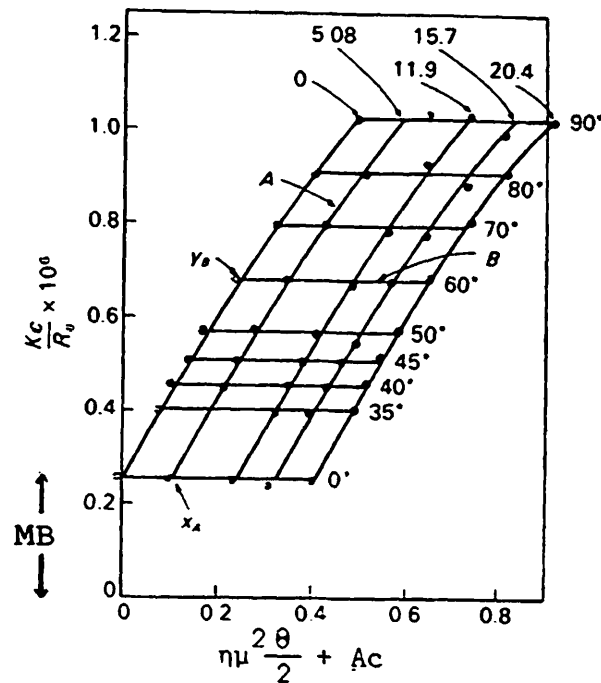
και η κλίση της

$$\frac{1}{MB} \frac{16\pi^2}{3\lambda^2} R_g^2$$

* Γενικά η ακτίνα αδρανείας ενός μορίου δίνεται από τον τύπο: $R_g^2 = \frac{\sum R_i^2}{N}$ όπου R_i

είναι η απόσταση των σημείων της περιφέρειας του από το κέντρο μάζας και N ο αριθμός των σημείων.





Σχήμα 54: Μία γραφική παράσταση κατά Ζιμμ (Από van Holde, 1971).

απ' όπου μπορούμε να υπολογίσουμε το R_g .

4.4.3. Μερικά παραδείγματα εφαρμογών σε βιολογικά μόρια

Έστω ότι έχουμε την πρωτεΐνη καταλάση (ή υπεροξειδάση) και τη μυοσίνη για τις οποίες γνωρίζουμε τα εξής:

	<u>Καταλάση</u>	<u>Μυοσίνη</u>
MB	225.000	493.000
R_g	3,98 nm	46,8 nm
ρ	1,37 g/cm ³	1,37 g/cm ³

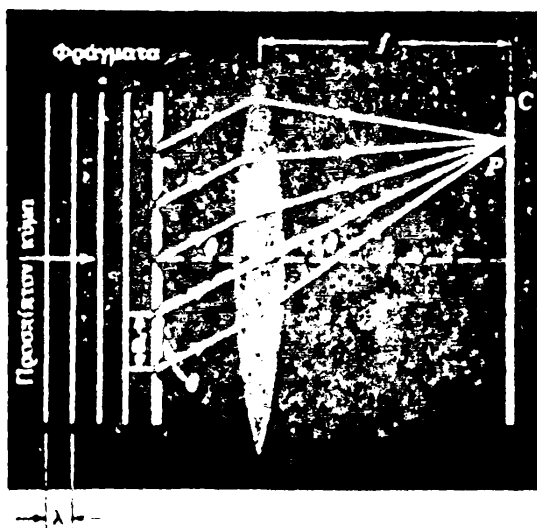
Γνωρίζοντας το μοριακό βάρος και την πυκνότητα ρ , μπορούμε να υπολογίσουμε την τιμή που αναμένουμε για την ακτίνα αδρανείας R_g , αν τα μόρια είναι σφαιρικά. Η μάζα ενός μορίου είναι $m = MB/N$, όπου N ο αριθμός του Ανογαδρό. Επίσης $m = \rho V = \rho \frac{4}{3} \pi R^3$, όπου R είναι η ακτίνα της σφαίρας. Από τις δύο σχέσεις έχουμε: $R^3 = \frac{3MB}{4\pi N\rho}$. Στην περίπτωση σφαίρας τα δύο μεγέθη R_g και R , συνδέονται με τη σχέση: $R_g = R\sqrt{3/5}$. Επομένως: $R_g^2 = \frac{3}{5}(\frac{3MB}{4\pi N\rho})^{2/3}$. Αντακαθιστώντας τις τιμές παίρνουμε για σφαιρικά μόρια: για καταλάση $R_g = 3,1$ nm και για μυοσίνη $R_g = 4,1$ nm. Στην περίπτωση της καταλάσης, η συμφωνία μεταξύ της τιμής R_g που υπολογίσθηκε και της πειραματικής τιμής, σημαίνει ότι η καταλάση πρέπει να είναι ένας σφαιρικός τύπος μορίου, ενώ η διαφωνία μεταξύ των τιμών στην περίπτωση της μυοσίνης, σημαίνει ότι η μυοσίνη είναι ένα πολύ μακρύ μόριο. Πράγματι η μυοσίνη είναι ένα μακρύ μόριο μήκους περίπου 200 nm και πάχους 2-3 nm. Θα πρέπει όμως εδώ να σημειώσουμε ότι αν η πειραματική τιμή R_g είναι μεγαλύτερη από αυτήν που υπολογίσθηκε για σφαιρικά μόρια, δεν σημαίνει πάντοτε ότι το μόριο έχει σχήμα ράβδου. Θα μπορούσε δηλαδή να έχει το σχήμα μιας τυχαίας έλικας.

Η σκέδαση του φωτός χρησιμοποιείται επίσης για τη μελέτη του κολλαγόνου που είναι η κυριότερη δομική πρωτεΐνη του σώματος. Από την ανάλυση κατά Zimm, παίρνουμε για το κολλαγόνο την τιμή $R_g = 87\text{nm}$ και για το μοριακό βάρος την τιμή 300.000. Από τις τιμές αυτές οι Boedtker και Doty συνεπαίραναν ότι το μόριο του κολλαγόνου είναι ένα μόριο που μοιάζει με ράβδο μήκους 300nm και διαμέτρου 1,4nm. Οι τιμές αυτές έχουν επιβεβαιωθεί και με την τεχνική της ηλεκτρονικής μικροσκοπίας. Από την ίδια ανάλυση, μετά από θέρμανση του κολλαγόνου σε 40°C για 5 λεπτά, παίρνουμε πολύ μικρότερη τιμή για το R_g όχι όμως τόσο μικρή ώστε να θεωρήσουμε το μόριο σφαιρικό. Επίσης το μοριακό βάρος είναι περίπου 100.000. Συμπεραίνουμε ότι το μόριο με τη θέρμανση έχει αλλάξει φύση και έχει διασπαστεί σε τρεις τυχαίες έλικες. Η τεχνική της περίθλασης των ακτίνων -X δείχνει ότι στην κανονική τους μορφή οι τρεις έλικες ελίσσονται και σχηματίζουν μία τριπλή έλικα. Η σκέδαση του φωτός χρησιμοποιείται επίσης για τη μελέτη νουκλεϊνικών οξέων και ιών.

4.5. Περίθλαση ακτίνων X

4.5.1. Περίθλαση - Φράγμα περίθλασης

Περίθλαση, είναι η κάμψη του φωτός πάνω σε ένα εμπόδιο όπως είναι το άκρο μιας σχισμής. Μια σειρά N παράλληλων σχισμών που ισαπέχουν, σχήμα 55, λέγεται φράγμα περίθλασης. Όταν φως, μήκους κύματος λ , προσπέσει



Σχήμα 55: Φράγμα περίθλασης

πάνω στο φράγμα, έχουμε την εμφάνιση μιας σειράς κροσσών συμβολής. Οι σχηματισμοί έντασης για ένα φράγμα θα παρουσιάσουν ένα κύριο μέγιστο όταν η διαφορά δρόμου μεταξύ ακτίνων από διαδοχικές σχισμές δίνεται από τη σχέση:

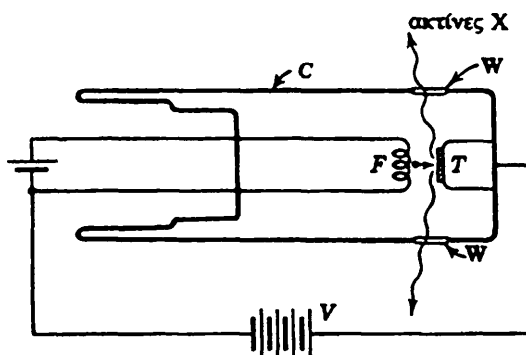
$$d \sin \phi = n\lambda \quad n=0,1,2,\dots \quad (37)$$

όπου d είναι η απόσταση μεταξύ των κέντρων δύο διαδοχικών σχισμών και n ακέραιος αριθμός.



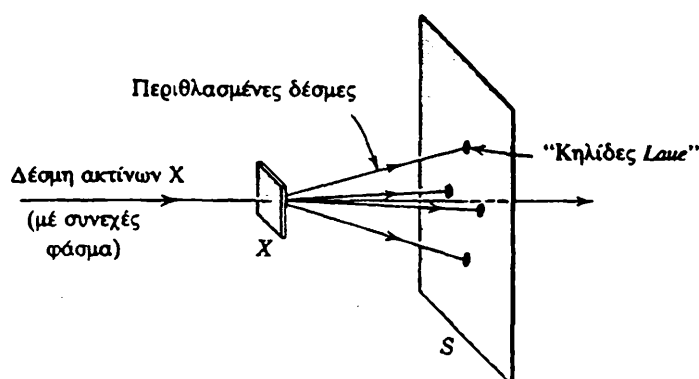
4.5.2. Ακτίνες-Χ

Οι ακτίνες -Χ είναι ηλεκτρομαγνητική ακτινοβολία με μήκη κύματος της τάξης του 10nm. Η τιμή αυτή είναι πολύ μικρότερη από εκείνες του ορατού φάσματος (400-700 nm). Ένας απλός τρόπος παραγωγής ακτίνων-Χ είναι εκείνος κατά τον οποίο ηλεκτρόνια θερμαινόμενα από ένα νήμα F επιταχύνονται με μια διαφορά δυναμικού V και προσπίπτουν πάνω σε ένα μεταλλικό στόχο T (σχήμα 56).



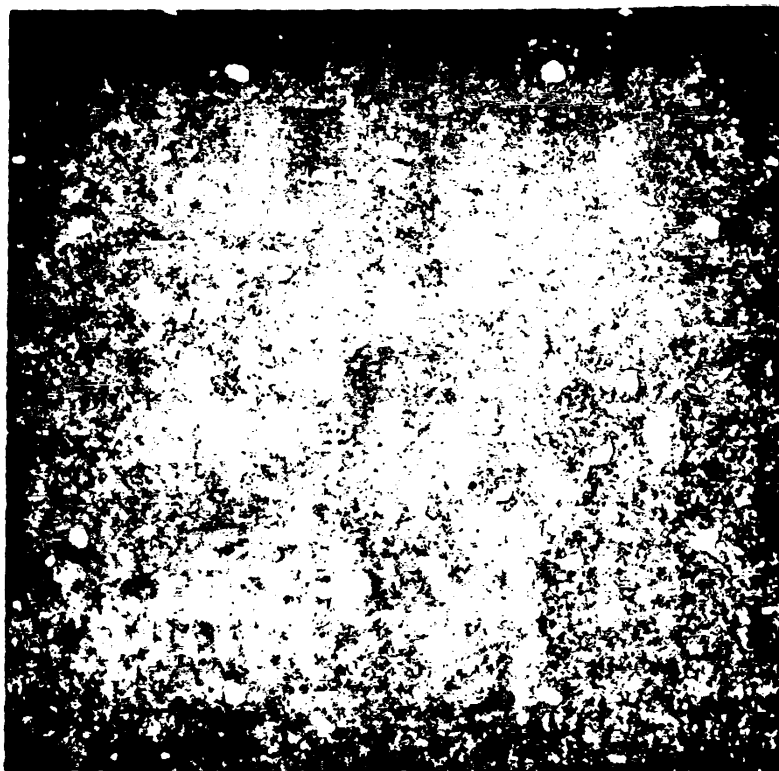
Σχήμα 56: Ακτίνες Χ παράγονται όταν ηλεκτρόνια από ένα θερμαινόμενο νήμα F, επιταχυνόμενα με διαφορά δυναμικού V, ηρεμούν μετά την πρόσκρουση πάνω σε μεταλλικό στόχο T. (Από Halliday, 1976).

Ο Max von Laue σκέφτηκε ότι ένα κρυσταλλικό στερεό που αποτελείται από μια κανονική διαδοχή ατόμων, είναι δυνατό να αποτελέσει ένα φυσικό τρισδιάστατο "φράγμα περίθλασης" για τις ακτίνες -Χ. Το σχήμα 57 δείχνει ότι αν μια δέσμη ακτίνων -Χ, με συνεχές φάσμα μηκών κύματος, αφεθεί να προσπέσει πάνω σ'ένα κρύσταλλο, ας πούμε χλωριούχου νατρίου,



Σχήμα 57: Μια μη μονοχρωματική δέσμη ακτίνων-Χ προσπίπτει πάνω σ' ένα κρύσταλλο X, ας πούμε από NaCl. Ισχυρές περιθλασμένες δέσμες εμφανίζονται σε ορισμένες διευθύνσεις, σχηματίζοντας πάνω σ'ένα φωτογραφικό φιλμ S τις λεγόμενες κηλίδες Laue. (Από Halliday, 1976).

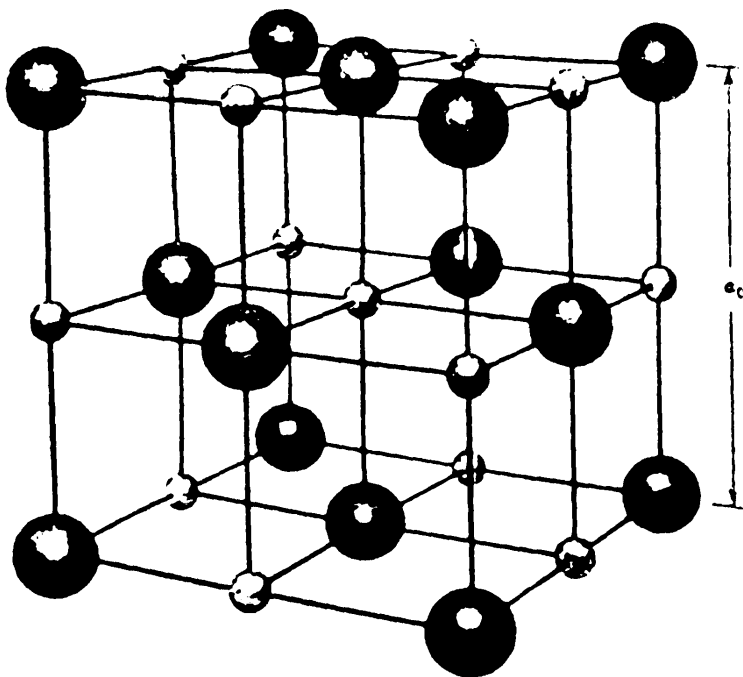
εμφανίζονται έντονες δέσμες σε αυστηρά καθορισμένες διευθύνσεις που αντιστοιχούν σε ενισχυτική συμβολή των κυμάτων από τα πολλά περιθλαστικά κέντρα από τα οποία αποτελείται ο κρύσταλλος. Αν αυτές οι δέσμες προσπέσουν πάνω σ' ένα φωτογραφικό φιλμ, σχηματίζουν ένα σύνολο "κηλίδων Laue" (σχήμα 58). Οι ατομικές θέσεις στον κρύσταλλο



Σχήμα 58: Κηλίδες Laue από περιθλάση ακτινών-Χ πάνω σε χλωριούχο νάτριο. Για τη λήψη της εικόνας χρησιμοποιήθηκε ένας κρυστάλλος κοινού μαγειρικού άλατος.

Μπορούν να βρεθούν με μια προσεχτική μελέτη των θέσεων και εντάσεων των κηλίδων Laue.

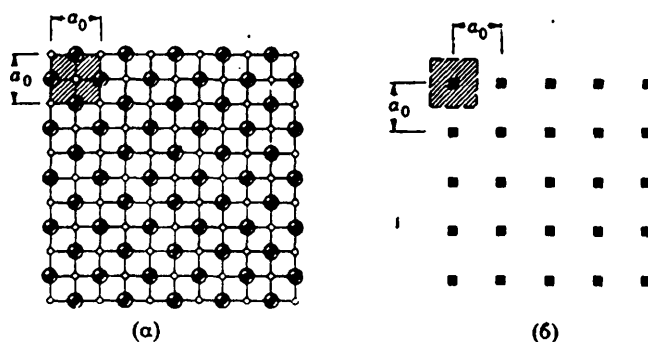
Το σχήμα 59 δείχνει τον τρόπο ταξινόμησης των ατόμων νατρίου και χλωρίου σε ένα κρύσταλλο χλωριούχου νατρίου. Ο σχηματισμός αυτός ο οποίος έχει κυβική συμμετρία, είναι μια από τις πολλές ατομικές ταξινομήσεις



Σχήμα 59: Μοντέλο που δείχνει τις θέσεις των Na^+ και Cl^- σε μια μοναδιαία κυψελίδα NaCl . Οι μικρές σφαίρες παριστάνουν ιόντα νατρίου, οι μεγάλες χλωρίου.

των στερεών. Το μοντέλο παριστάνει τη μοναδιαία κυψελίδα του χλωριούχου νατρίου. Αυτή είναι η μικρότερη μονάδα από την οποία μπορεί να οικοδομηθεί ο κρύσταλλος με επανάληψη σε τρεις διαστάσεις. Κάθε μοναδιαία κυψελίδα στο χλωριούχο νάτριο έχει τέσσερα ιόντα νατρίου και τέσσερα ιόντα χλωρίου που ανήκουν σ' αυτή. Στο σχήμα 59 το ιόν νατρίου στο κέντρο ανήκει αποκλειστικά στην κυψελίδα που φαίνεται. Κάθε ένα από τα άλλα δώδεκα ιόντα που φαίνονται, ανήκει εξ ίσου και στις τρεις διαδοχικές μοναδιαίες κυψελίδες και έτσι καθένα συνεισφέρει ένα τέταρτο του ιόντος στη θεωρούμενη κυψελίδα. Ο ολικός λοιπόν αριθμός ιόντων νατρίου είναι $1 + 1/4 (12) = 4$.

Το σχήμα 60(α) δείχνει ένα ορισμένο επίπεδο σε ένα κρύσταλλο



Σχήμα 60: (α) Τομή ενός κρυστάλλου χλωριούχου νατρίου που δείχνει τα ιόντα νατρίου και χλωρίου. (β) Η αντίστοιχη μοναδιαία κυψελίδα. Κάθε κυψελίδα παριστάνεται με ένα μικρό μαύρο τετράγωνο.

χλωριούχου νατρίου. Αν κάθε μοναδιαία κυψελίδα που κόβεται από το επίπεδο αυτό, παρασταθεί με ένα μικρό κύβο, παίρνουμε το σχήμα 60 (β). Εδώ κάθε μικρός κύβος θεωρούμε ότι είναι ένα περιθλαστικό κέντρο όπως οι σχισμές στο οπτικό φράγμα.

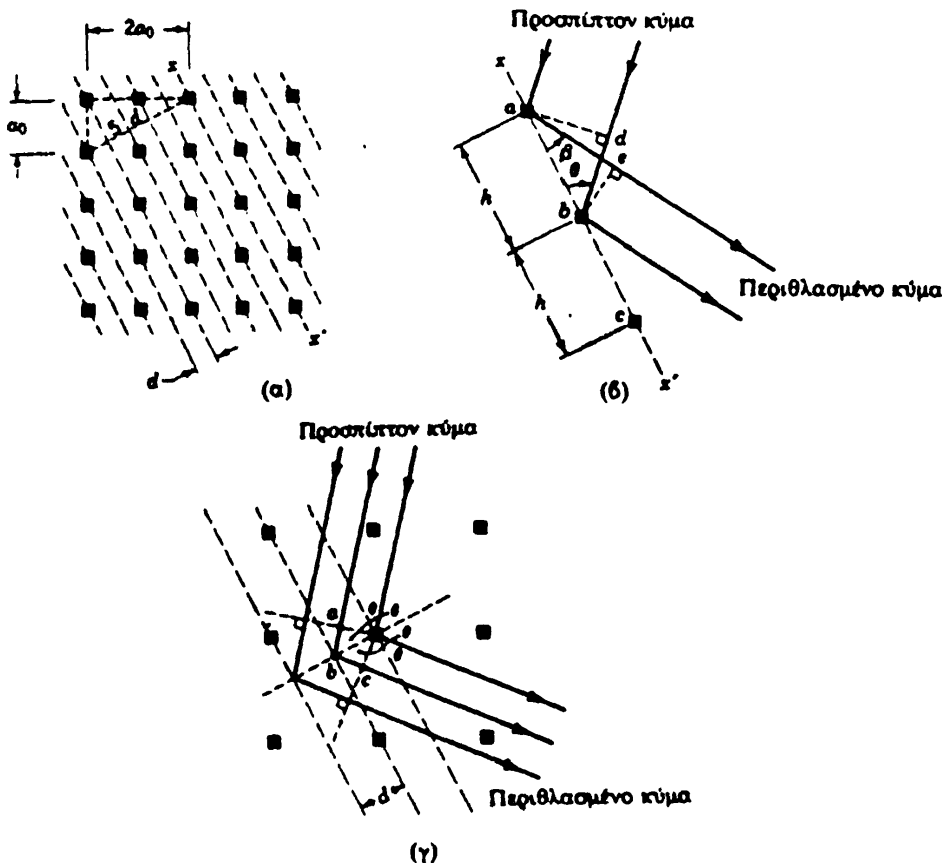
4.5.3. Νόμος του Bragg

Ο νόμος του Bragg προβλέπει τις συνθήκες κάτω απ' τις οποίες παίρνουμε περιθλασμένες δέσμες ακτίνων-Χ από ένα κρύσταλλο. Κατά την εξαγωγή του αδιαφορούμε για τη δομή της μοναδιαίας κυψελίδας η οποία επηρεάζει μόνο τις εντάσεις των δεσμών. Οι διακεκομμένες με κλίση γραμμές του σχήματος 61(α) παριστάνουν τις τομές με το επίπεδο του σχήματος ενός τυχαίου συνόλου επιπέδων που περνούν από τα στοιχειώδη περιθλαστικά κέντρα. Η απόσταση μεταξύ δύο διαδοχικών επιπέδων είναι d .

Το σχήμα 61(β) δείχνει επίπεδο κύμα που βρίσκεται μέσα στο επίπεδο του σχήματος και που προσπίπτει πάνω σ' ένα από τα επίπεδα της οικογένειας που ορίστηκε στο σχήμα 61(α). Οι ακτίνες που προσπίπτουν σχηματίζουν γωνία θ με το επίπεδο. Ας θεωρήσουμε μια οικογένεια περιθλασμένων ακτίνων που βρίσκονται στο επίπεδο του σχήματος 61(β) και σχηματίζουν γωνία θ με το επίπεδο που περιέχει τα στοιχειώδη περιθλαστικά κέντρα. Οι περιθλασμένες ακτίνες θα συμβάλουν ενισχυτικά, αν η διαφορά δρόμου μεταξύ διαδοχικών ακτίνων είναι ακέραιο πολλαπλάσιο του μήκους κύματος ή

$$ae - bd = h(\cos\delta - \cos\theta) = n\lambda \quad n = 0, 1, 2, \dots \quad (38)$$

Για $n = 0$ παίρνουμε $\delta = \theta$. Επομένως, κάθε επίπεδο περιθλαστικών κέντρων δρα σαν κάτοπτρο για την προσπίπτουσα ακτινοβολία.



Σχήμα 61: Μια τομή της μοναδιαίας κυψελίδας NaCl του σχήματος 60(β). Οι διακεκομμένες με κλίση γραμμές παριστάνουν μια τυχαία οικογένεια επιπέδων με απόσταση μεταξύ τους d . (β) Ένα κύμα προσπίπτει πάνω σ' ένα απ' τα επίπεδα που δείχνονται στο (α), σχηματίζοντας με αυτό γωνία θ . (γ) Ένα κύμα προσπίπτει πάνω σ' ολόκληρη την οικογένεια των επιπέδων του (α). Παίρνουμε ένα ισχυρό περιθλασμένο κύμα.

Για να έχουμε ενισχυτική συμβολή από ολόκληρη την οικογένεια των επιπέδων κατά τη διεύθυνση θ θα πρέπει η διαφορά δρόμου από δύο διαδοχικά επίπεδα [abc στο σχήμα 61(γ)] να είναι ακέραιο πολλαπλάσιο του λ . Δηλαδή:

$$\begin{aligned} abc &= 2d \sin\theta = n\lambda & n &= 1, 2, 3 \quad \text{ή} \\ 2d \sin\theta &= n\lambda & n &= 1, 2, 3 \end{aligned} \quad (39)$$

Η σχέση αυτή λέγεται νόμος του Bragg. Σύμφωνα με τη σχέση αυτή για συγκεκριμένο λ θα πάρουμε περιθλασμένες δέσμες από ένα σύνολο επιπέδων μόνο σε συγκεκριμένες γωνίες θ . Με άλλα λόγια, γνωρίζοντας το λ και τη διεύθυνση της προσπίπτουσας ακτινοβολίας βρίσκουμε το σύνολο των επιπέδων που δίνουν τις περιθλασμένες δέσμες. Στη συνέχεια, οι πληροφορίες αυτές μπορεί να χρησιμοποιηθούν για τον προσδιορισμό της δομής του κρυστάλλου.

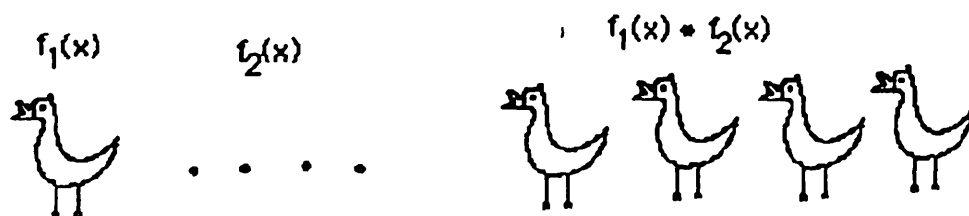


4.5.4. Εύρεση της δομής της μοναδιαίας κυψελίδας

Οι ακτίνες-Χ περιθλώνται κυρίως από τα ηλεκτρόνια ενώ η περίθλαση από τους πυρήνες είναι συνήθως αμελητέα. Άρα τα περιθλαστικά χαρακτηριστικά της μοναδιαίας κυψελίδας εξαρτώνται από την κατανομή των ηλεκτρονίων στο χώρο της κυψελίδας. Επομένως, η μελέτη των εντάσεων όλων των περιθλασμένων δεσμών που μπορούν να βγουν από τη μοναδιαία κυψελίδα μας δίνει την κατανομή των ηλεκτρονίων στην κυψελίδα αυτή.

Γενικότερα, γνωρίζοντας τη δομή του αντικειμένου που μελετάται, μπορούμε να βρούμε ποια θα είναι η αναμενόμενη εικόνα του αντικειμένου ύστερα από περίθλαση ακτίνων-Χ (diffraction pattern). Αυτό μπορεί να γίνει χρησιμοποιώντας μετασχηματισμούς Fourier (Fourier transforms).

Αν όμως γνωρίζουμε την εικόνα περίθλασης ακτίνων-Χ ενός αντικειμένου πώς μπορούμε να βρούμε ποιο είναι το αντικείμενο; Εδώ είναι απαραίτητο να κάνουμε χρήση του όρου convolution (συνέλιξη). Με τον όρο αυτό εννοούμε ότι η συνέλιξη είναι το αποτέλεσμα κατανομής μιας συναρτήσεως $f_1(x)$ σύμφωνα με ένα νόμο που καθορίζεται από μια άλλη συνάρτηση $f_2(x)$. Για παράδειγμα:

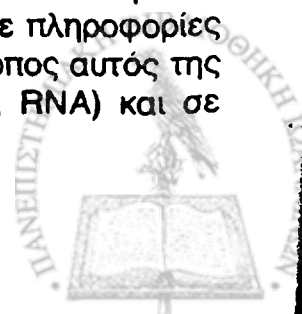


Στη θεωρία, μπορούμε να υπολογίσουμε το αντικείμενο από το μετασχηματισμό Fourier που αντιστοιχεί σε αυτό. Αλλά από την εικόνα περίθλασης ακτίνων-Χ του αντικειμένου δεν παίρνουμε τον αντίστοιχο μετασχηματισμό Fourier αλλά τις εντάσεις των περιθλασμένων δεσμών από τις οποίες μπορούμε να υπολογίσουμε το πλάτος τους. Όμως το στοιχείο αυτό δεν είναι αρκετό για να υπολογίσουμε το αντικείμενο γιατί χρειαζόμαστε να γνωρίζουμε και τη διαφορά φάσης κάθε κύματος. Με άλλα λόγια, είναι απαραίτητο να γνωρίζουμε όχι μόνο το πλάτος κάθε κύματος αλλά και τη στιγμή που φθάνει στη φωτοευαίσθητη επιφάνεια. Και βέβαια την τελευταία πληροφορία δεν την παίρνουμε. Αυτό σημαίνει ότι δεν έχουμε αρκετές πληροφορίες για να υπολογίσουμε το αντικείμενο από την εικόνα περίθλασης ακτίνων-Χ. Το πρόβλημα λοιπόν της φάσης έχει προσεγγιστεί με δύο τρόπους:

1) Μαντεύουμε τη δομή του αντικειμένου

- α) Υποθέτουμε ότι το αντικείμενο έχει κάποια δομή.
- β) Εφαρμόζουμε μετασχηματισμό Fourier στη δομή αυτή.
- γ) Συγκρίνουμε το μετασχηματισμό Fourier της δομής με την εικόνα της περίθλασης.

Αν υπάρχει συμφωνία, το αντικείμενο έχει τη δομή που υποθέσαμε. Οι υποθέσεις που κάνουμε για τη δομή στηρίζονται συνήθως σε πληροφορίες που έχουμε από τη χημεία, όπως το μήκος των δεσμών. Ο τρόπος αυτός της προσέγγισης χρησιμοποιείται στα νουκλεϊνικά οξέα (DNA, RNA) και σε ινώδεις πρωτεΐνες.



2) Ισόμορφος αντικατάσταση (Isomorphous replacement)

α) Ένα άτομο με μεγάλο ατομικό αριθμό προσκολλάται στον κρύσταλλο σε μια συγκεκριμένη θέση ενώ ο υπόλοιπος κρύσταλλος δεν αλλάζει. Οι θέσεις προσκολλησεως μπορεί να είναι μία ή περισσότερες.

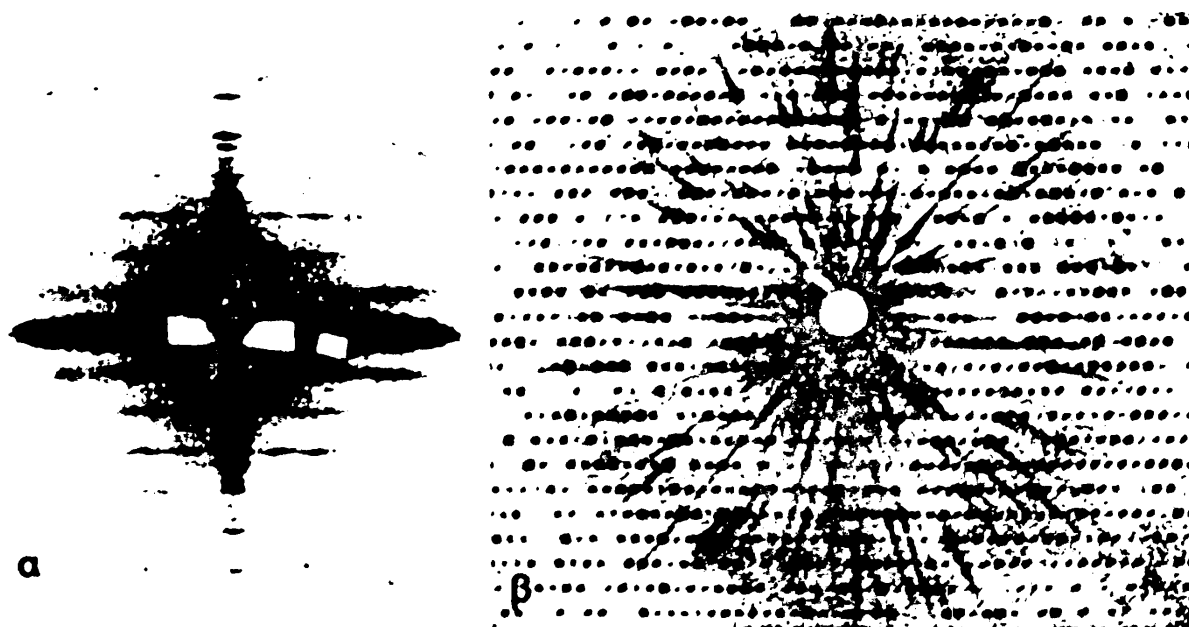
β) Σύγκριση των εικόνων περίθλασης του κανονικού κρυστάλλου και του κρυστάλλου με το προσκολλημένο άτομο δίνει πληροφορίες για τη φάση.

Πολλές φορές χρειάζεται και δεύτερο ισόμορφο ζεύγος (isomorphous pair) για το σωστό υπολογισμό τη φάσης.

4.5.5. Περίθλαση ακτίνων-Χ σε βιολογικά μόρια

Η περίθλαση ακτίνων -Χ χρησιμοποιείται για τη μελέτη βιολογικών μορίων με επαναλαμβανόμενη δομή. Για βιολογικά μόρια με κάποιες ατέλειες στην επαναλαμβανόμενη δομή η εικόνα περίθλασης (diffraction pattern) είναι θολή και επομένως οι πληροφορίες που παίρνουμε δεν είναι πολλές (σχήμα 62).

Η περίθλαση ακτίνων-Χ δίνει πολλές πληροφορίες για τη δομή των ινιδίων πρωτεϊνών, των πολυπεπτιδίων και πολυνουκλεοτιδίων.

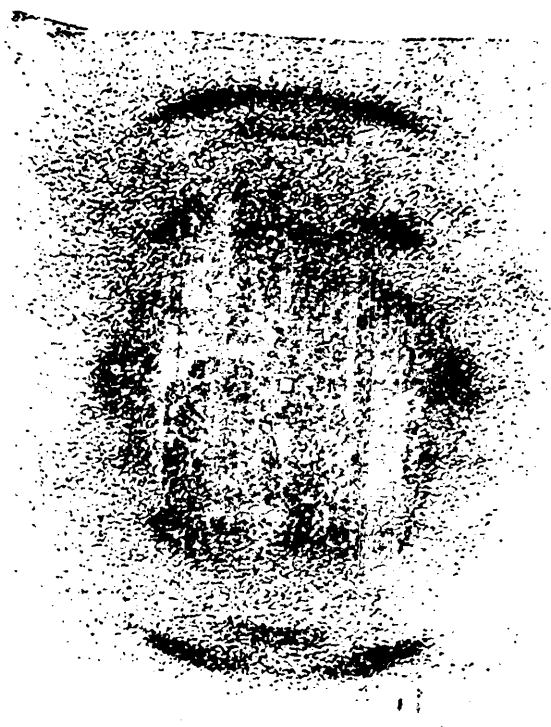


Σχήμα 62: (α) Εικόνα περίθλασης ακτίνων-Χ από βιολογικό μόριο. Το βιολογικό μόριο έχει ατέλειες στην επαναλαμβανόμενη δομή του γι' αυτό η εικόνα περίθλασης είναι θολή και δεν δίνει πολλές πληροφορίες για τη δομή του βιολογικού μορίου. (β) Εικόνα περίθλασης ακτίνων-Χ από το βιολογικό μόριο μυοσφαιρίνη (myoglobin). Η εικόνα αυτή δίνει πολλές πληροφορίες για τη δομή του βιολογικού μορίου.

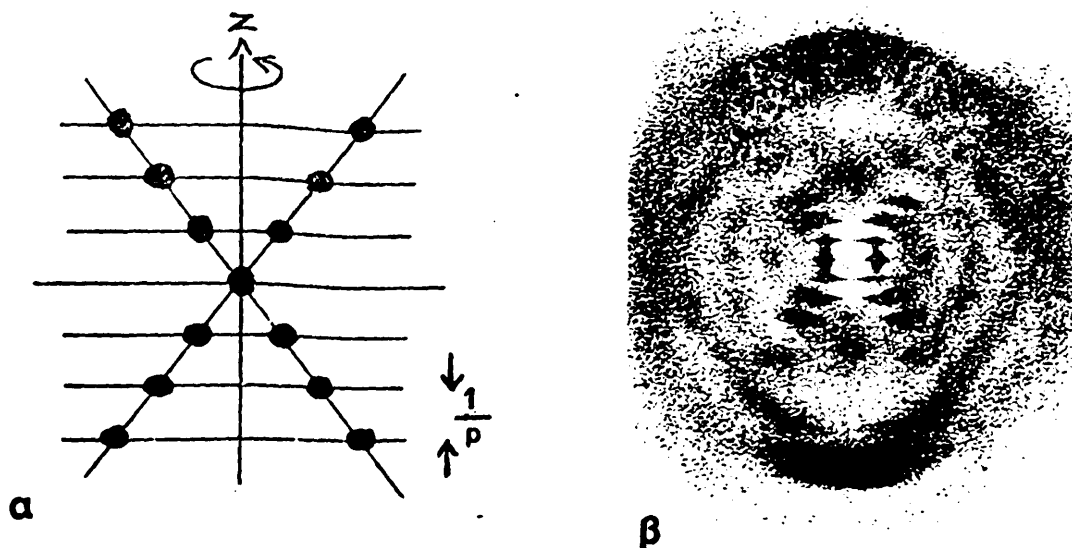
Παραδείγματα περίθλασης ακτίνων-Χ σε βιολογικά μόρια.

Το σχήμα 63 είναι η εικόνα περίθλασης ακτίνων-Χ ενός ινώδους μακρομορίου. Τα μέγιστα αμαυρώσεως στην κατακόρυφη περιοχή δείχνουν την επαναλαμβανόμενη απόσταση μεταξύ των αμινοξέων. Τα μέγιστα αμαυρώσεως στην οριζόντια περιοχή δίνουν τις αποστάσεις μεταξύ των αλυσίδων που αποτελούν το μόριο.



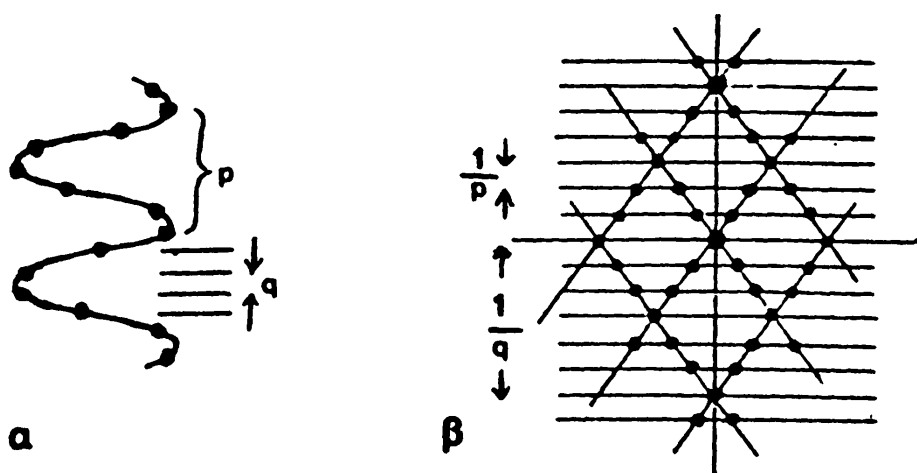


Σχήμα 63: Εικόνα περίθλασης ακτίνων-Χ ενός ινώδους μακρομορίου (Από van Holde, 1971).



Σχήμα 64: (α) Η εικόνα περίθλασης μιας συνεχούς έλικας μοιάζει με σταυρό. (β) Εικόνα περίθλασης ακτίνων-Χ υγρού ινιδίου DNA (Από van Holde 1971).

Αν ένα ινώδες μακρομόριο έχει μορφή συνεχούς έλικας βήματος p , τότε η εικόνα περίθλασης ακτίνων-Χ θα μοιάζει με σταυρό (σχήμα 64(α)). Το σχήμα 64(β) δείχνει την αντίστοιχη εικόνα υγρού ινιδίου DNA. Εδώ, τα μέγιστα αμαυρώσεως στην κατακόρυφη περιοχή δείχνουν το βήμα της συνεχούς έλικας. Αν η δομή ενός μορίου είναι μία μη συνεχής έλικα (σχήμα 65(α)) δηλαδή αποτελείται από ομάδες στοιχείων που έχουν ελικοειδή



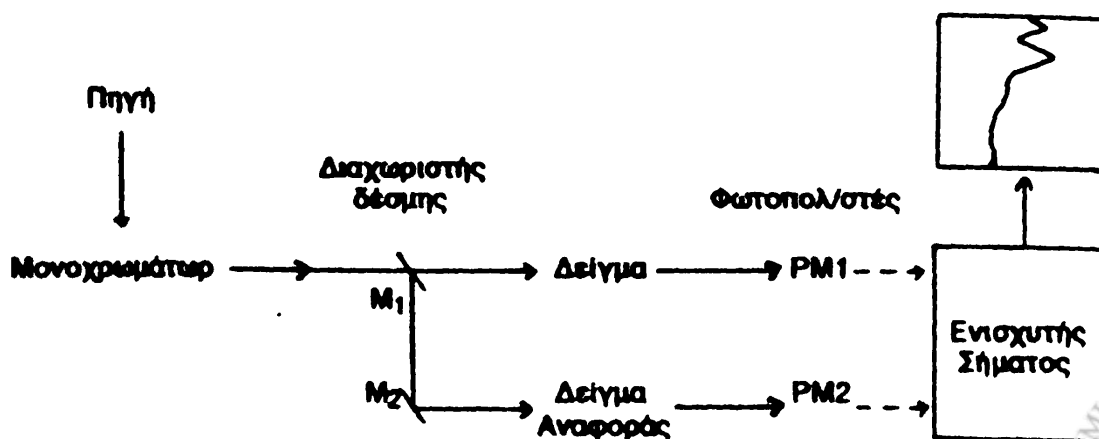
Σχήμα 65: (α) Μη συνεχής έλικα. (β) Η αντίστοιχη σχηματική παράσταση περίθλασης ακτίνων-Χ.

διάταξη με βήμα p , η αντίστοιχη εικόνα περίθλασης θα μοιάζει με μια ομάδα σταυρών (σχήμα 65(β)).

4.6. Φασματοσκοπία.

Στη Βιοφυσική, τα φάσματα που παράγονται από την αλληλεπίδραση του φωτός και του μέσου, μας παρέχουν πληροφορίες για τη λεπτομερή δομή των μορίων. Άλλες πληροφορίες μας βοηθούν να προσδιορίσουμε τη φυσική κατάσταση μοριακών συνθέσεων σε διάφορες κυτταρικές δομές. Επίσης, μπορεί να προσδιοριστεί το μέγεθος και μερικές φορές το σχήμα των μακρομορίων. Τα πιο εύχρηστα φάσματα είναι τα υπέρυθρα, τα φάσματα στην ορατή και υπεριώδη περιοχή, τα φάσματα μάζας, τα ESR φάσματα (συντονισμός ηλεκτρονιακού spin), τα NMR φάσματα (πυρηνικός μαγνητικός συντονισμός) και τα φάσματα Raman.

Οι περισσότερες φασματοσκοπικές μελέτες γίνονται σε διαλύματα τα οποία είναι συνήθως πολύ αραιά. Σ' αυτές τις περιπτώσεις για την απορρόφηση της ακτινοβολίας ισχύει ο γνωστός νόμος των Beer-Lambert. Επομένως, για τη μελέτη ενός τέτοιου φάσματος απαιτείται η μέτρηση της



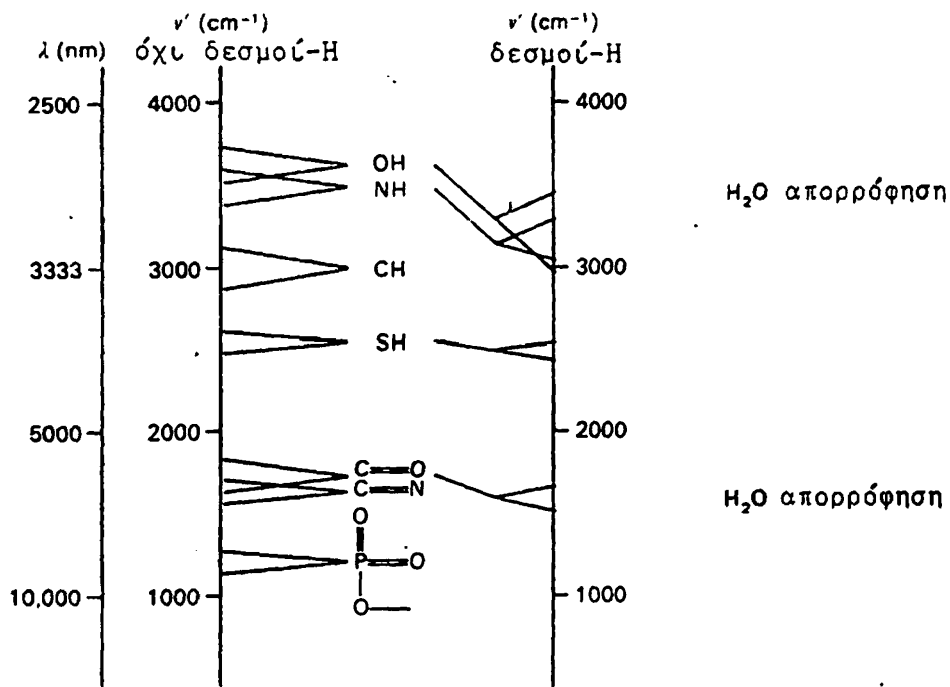
Σχήμα 66: Απλοποιημένο διάγραμμα φασματομέτρου.



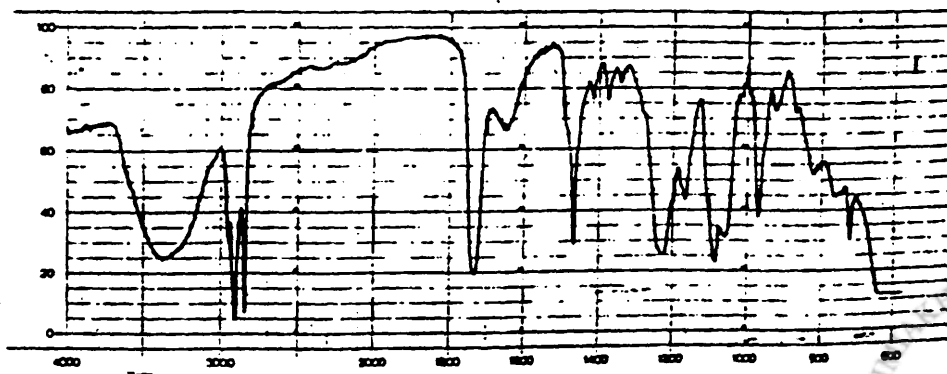
μείωσης της έντασης μιας μονοχρωματικής ακτινοβολίας γνωστού μήκους κύματος όταν περνάει μέσα από μια κυψελίδα γνωστού πάχους και η οποία περιέχει το διάλυμα που μελετάται. Οι μετρήσεις της έντασης γίνονται ηλεκτρονικά χρησιμοποιώντας φωτοκύτταρα ή φωτοπολλαπλασιαστές. Μια απλή διάταξη ενός φασματομέτρου δίνεται στο σχήμα 66.

Η ακτινοβολία χωρίζεται σε δύο μέρη, από τα οποία το ένα περνά μέσα από το δείγμα που μελετάται και το άλλο από το δείγμα αναφοράς. Το σύστημα έχει τη δυνατότητα να καταγράφει τη διαφορά έντασης ανάμεσα στις δύο ακτινοβολίες.

Από τα υπέρυθρα φάσματα παίρνουμε πολλές πληροφορίες ακόμη και



Σχήμα 67: Μερικές χημικές ομάδες που βρίσκονται στα βιολογικά μόρια και που έχουν χαρακτηριστικές συχνότητες στην υπέρυθρο περιοχή. Επίσης φαίνονται οι περιοχές απορροφήσεως του νερού. (Από van Holde, 1971).



Σχήμα 68: Υπέρυθρο φάσμα.



για τα πιο απλά βιολογικά μόρια. Κι αυτό γιατί πολλές χημικές ομάδες έχουν χαρακτηριστικές συχνότητες στην υπέρυθρο περιοχή. Μια λίστα από τέτοιες συχνότητες δίνεται στο σχήμα 67, ενώ ένα παράδειγμα υπέρυθρου φάσματος φαίνεται στο σχήμα 68.

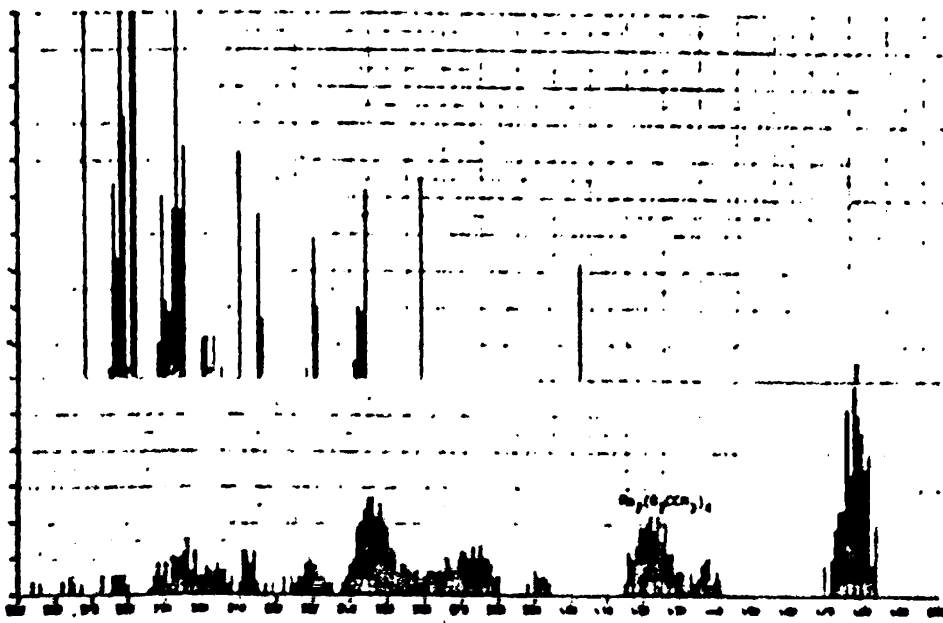
Τα φάσματα στην ορατή περιοχή χρησιμοποιούνται κυρίως για δύο είδη βιολογικών δομών: (1) ομάδες που περιέχουν ιόντα ορισμένων μετάλλων (μεταλλοπρωτεΐνες) και (2) μεγάλες αρωματικές ενώσεις.

Οι μικρές αρωματικές ενώσεις και οι ετεροκυκλικές απορροφούν στην υπεριώδη περιοχή. Έτσι, μεταξύ των αμινοξέων, η τυροσίνη, η φενυλανίνη και η τρυπτοφάνη απορροφούν ισχυρά στην περιοχή αυτή.

Τα φάσματα μάζας χρησιμοποιούνται για τον ποιοτικό και ποσοτικό προσδιορισμό των χημικών στοιχείων που αποτελούν ένα δείγμα.

Στην περίπτωση αυτή το εξεταζόμενο δείγμα θερμαίνεται σε μεγάλη θερμοκρασία. Για παράδειγμα, τοποθετείται σαν επίχρισμα σε νήμα θερμάνσεως, με αποτέλεσμα την εκπομπή ατόμων της ουσίας μέσα στο σωλήνα εκκενώσεως. Ηλεκτρόνια μεγάλης ενέργειας που κινούνται κατά μήκος του σωλήνα, ιονίζουν ένα αριθμό από τα άτομα της ουσίας που ελευθερώνονται. Τα ιόντα που δημιουργούνται με τον τρόπο αυτό κάτω από την επίδραση ηλεκτρικού πεδίου κινούνται προς το ηλεκτρόδιο με αντίθετο ηλεκτρικό φορτίο (π.χ. προς την άνοδο) και με μορφή δέσμης περνούν μέσα από μια οπή που φέρει το ηλεκτρόδιο αυτό (άνοδος). Τα ιόντα μόλις περάσουν την οπή βρίσκονται κάτω από την επίδραση ενός μαγνητικού πεδίου (H) που τα αναγκάζει να διαγράψουν ημικυκλική τροχιά, ακτίνας $R = \frac{mv}{He}$, και να φθάνουν στον ανιχνευτή που μπορεί να είναι μια φωτογραφική πλάκα (Φ). Επειδή η ακτίνα R, εξαρτάται από την ταχύτητα (u) των ιόντων, πριν από την οπή υπάρχει ειδικό σύστημα επιλογής ιόντων με την ίδια ταχύτητα.

Με αυτό τον τρόπο, η ακτίνα R και άρα η θέση που θα σχηματιστεί η



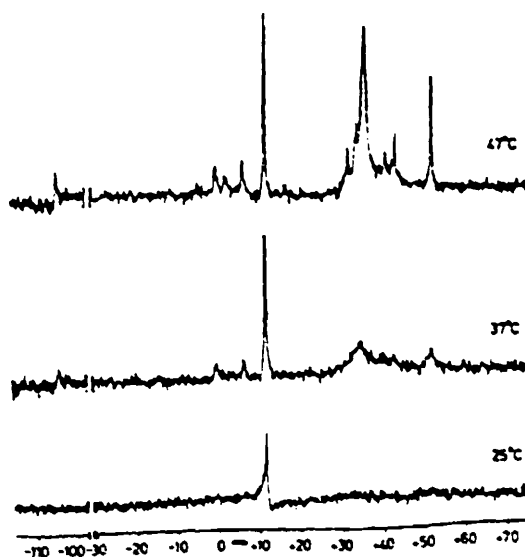
Σχήμα 68: Φάσμα μάζας



κηλίδα πάνω στην φωτογραφική πλάκα, εξαρτάται μόνο από τη μάζα των ιόντων. Η τεχνική αυτή δίνει τη δυνατότητα διαχωρισμού ιόντων με διαφορετικούς μαζικούς αριθμούς από την ένδειξη του ανιχνευτή (ή την αμαύρωση του φωτογραφικού φιλμ). Έτσι, μπορεί να γίνει και ποσοτικός προσδιορισμός των διαφόρων ιόντων. Ένα τυπικό φάσμα μάζας φαίνεται στο σχήμα 69.

Τα φάσματα πυρηνικού μαγνητικού συντονισμού (NMR) βασίζονται στο ότι κάθε πρωτόνιο στον πυρήνα παρουσιάζει στροφορμή λόγω της ίδιας του της περιστροφής (spin) με αποτέλεσμα να συμπεριφέρεται σαν ένας μικρός μαγνήτης (περιστρεφόμενο φορτισμένο σωματίδιο). Μέσα σε ένα πυρήνα τα πρωτόνια μπορούν να διαταχθούν σε ζεύγη με τέτοιο τρόπο που σε κάθε ζεύγος τα σπιν των πρωτονίων να είναι αντίθετα και να αλληλοεξουδετερώνονται. Στην περίπτωση όμως πυρήνα με περιττό αριθμό πρωτονίων, τουλάχιστον ένα πρωτόνιο θα είναι μόνο του και θα εμφανίζει τις ιδιότητες μικρού μαγνήτη. Το πρωτόνιο αυτό μέσα σε ένα εξωτερικά εφαρμοζόμενο μαγνητικό πεδίο προσανατολίζει τον άξονα περιστροφής του κατά τη διεύθυνση του πεδίου ή αντίθετα προς αυτήν, ανάλογα με το που αντιστοιχεί η κατάσταση ελάχιστης ενέργειας. Η φορά όμως του προσανατολισμένου πυρηνικού μαγνήτη μπορεί να αντιστραφεί με την απορρόφηση από τον πυρήνα ενός φωτονίου ηλεκτρομαγνητικής ακτινοβολίας ορισμένης ενέργειας ($\lambda \sim 30\text{m}$). Όταν ακτινοβολία με διάφορα μήκη κύματος περάσει μέσα από ένα δείγμα, τότε θα γίνει απορρόφηση μόνο στις συχνότητες που η ενέργεια των φωτονίων είναι επαρκής για να προκαλέσει μετάπτωση των πρωτονίων. Η περίπτωση αυτή είναι κάτι ανάλογο με το φάσμα απορροφήσεως της ορατής ακτινοβολίας.

Η σπουδαιότητα της τεχνικής του πυρηνικού μαγνητικού συντονισμού είναι ότι μπορεί να δώσει πληροφορίες για τη θέση και τους δεσμούς του υδρογόνου σε ενώσεις του στοιχείου αυτού. Τα άλλα άτομα που είναι ενωμένα με το υδρογόνο μετατοπίζουν λίγο την συχνότητα στην οποία εμφανίζεται ο πυρηνικός συντονισμός και έτσι είναι δυνατή η διάκριση μεταξύ



Σχήμα 70: NMR φάσμα.



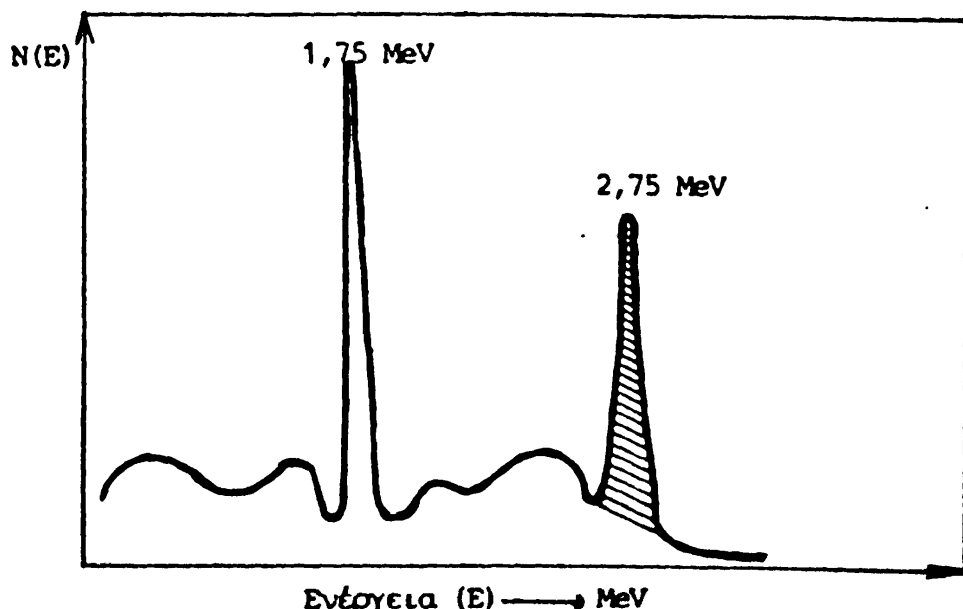
ομάδων μεθυλενίου, υδροξυλίου, μεθυλικών κ.λ.π. Επίσης η τεχνική αυτή, επιτρέπει τον ποσοτικό προσδιορισμό των ατόμων του υδρογόνου, από την ένταση ενέργειας που απορροφάται από την προσπίπτουσα ακτινοβολία. Το σχήμα 70 παρουσιάζει ένα τυπικό φάσμα NMR.

Τα μονήρη ατομικά ηλεκτρόνια λόγω της ίδιας τους της περιφοράς, παρουσιάζουν παρόμοια ακριβώς φαινόμενα με τον πυρηνικό μαγνητικό συντονισμό και την απορρόφηση ακτινοβολίας ορισμένης συχνότητας. Η ενέργεια που χρειάζεται για την αντιστροφή ενός σωματιδίου είναι αντιστρόφως ανάλογη με τη μάζα του σωματιδίου. Άρα, εφ' όσον για την αντιστροφή των πρωτονίων χρειάζεται ακτινοβολία (φωτόνια) με μήκος κύματος $\sim 30\text{m}$ για την περίπτωση των ηλεκτρονίων τα μήκη κύματος είναι πολύ μικρότερα ($\sim 1\text{cm}$).

Η τεχνική του συντονισμού ηλεκτρονιακού spin (ESR) χρησιμοποιείται με μεγάλη επιτυχία σε μελέτες δομής και ατομικών διεργασιών. Η ESR σε συνδυασμό με NMR, έχει μεγάλη εφαρμογή στη μελέτη ιόντων σε υδρογονούχες ενώσεις καθώς και στην εκτίμηση αλλοιώσεων στη δομή της ύλης λόγω ακτινοβολίας. Διάφορες χημικές επιδράσεις είναι δυνατό να αυξήσουν τον αριθμό των μονήρων ηλεκτρονίων.

Από τη μελέτη του φάσματος ενεργειών των φωτονίων ακτινοβολίας- γ που εκπέμπει ένα ραδιονουκλεϊδίο μπορεί να γίνει εύκολα η ταυτοποίηση του ραδιενεργού στοιχείου (ποιοτικός προσδιορισμός). Από το εμβαδόν της περιοχής που βρίσκεται κάτω από τη χαρακτηριστική κορυφή του ραδιονουκλεϊδίου (γραμμοσκιασμένη περιοχή σχήματος 71) μπορεί να γίνει και ποσοτικός προσδιορισμός του στοιχείου.

Για τον ποιοτικό και ποσοτικό έλεγχο των στοιχείων που βρίσκονται μέσα σε ένα δείγμα (για παράδειγμα ούρα, αίμα) μπορεί να συνδυαστεί νετρονιακή ραδιενεργοποίηση με φασματοσκοπία γ -ακτινοβολίας. Με την τεχνική αυτή το δείγμα που εξετάζεται ακτινοβολείται με νετρόνια (όπως στον αντιδραστήρα) με αποτέλεσμα τη ραδιενεργοποίησή του, λόγω



Σχήμα 71: Φάσμα γ -ακτινοβολίας ^{24}Na .



πυρηνικών αντιδράσεων. Αν για παράδειγμα το δείγμα περιείχε το στοιχείο νάτριο, τότε το σταθερό νουκλεΐδιο ^{23}Na θα μπορούσε να αντιδράσει με θερμικά νετρόνια για να δώσει το ραδιονουκλεΐδιο ^{24}Na κατά την αντίδραση:



Το δείγμα μετά τη ραδιενεργοποίηση μπορεί να μετρηθεί σε ειδικό μετρητή ακτινοβολίας (όπως σε μετρητή σπινθηρισμών NaI τύπου φρεατίου) και με αναλύτη με πολλά κανάλια να ληφθεί το φάσμα της γ-ακτινοβολίας χαρακτηριστικό των ραδιονουκλεϊδίων που υπάρχουν στο δείγμα. Επίσης μπορεί να γίνει και ποσοτικός προσδιορισμός κάθε ενός από αυτά. Στην περίπτωση του παραδείγματός μας το φάσμα που θα έδινε ο μετρητής μας θα ήταν όπως αυτό του σχήματος 71.

4.7. Αυτοραδιογραφία.

Η αυτοραδιογραφία βασίζεται στο γεγονός ότι αν ένα φωτογραφικό γαλάκτωμα έρθει σε άμεση επαφή μ' ένα σώμα, για παράδειγμα ένα κύτταρο που περιέχει ένα ραδιενεργό υλικό, η ακτινοβολία που εκπέμπεται θα προσβάλλει (μαυρίσει) το φωτογραφικό γαλάκτωμα. Έτσι, οι αμαυρώσεις του φωτογραφικού γαλακτώματος παρέχουν με μεγάλη ακρίβεια την κατανομή του ραδιενεργού υλικού στα διάφορα μέρη του κυττάρου. Το κύτταρο πρέπει να παραμείνει σε επαφή με το φωτογραφικό γαλάκτωμα για αρκετές ημέρες για να γίνει η αμαύρωση. Ο ακριβής χρόνος είναι δύσκολο να προσδιοριστεί. Στην αυτοραδιογραφία συνήθως χρησιμοποιείται ακτινοβολία β και μάλιστα χαμηλής ενέργειας ώστε η πορεία της ακτινοβολίας στο φωτογραφικό γαλάκτωμα να είναι πολύ μικρή και επομένως τα σημεία αμαυρώσεως του γαλακτώματος να αντιστοιχούν στα σημεία εντοπίσεως του ραδιενεργού υλικού. Η χρήση της ακτινοβολίας α είναι περιορισμένη γιατί παράγεται από βαρέα μέταλλα. Έχει χρησιμοποιηθεί για τη μελέτη των τοξικών επιδράσεων αυτών των μετάλλων στους ζώντες οργανισμούς. Η ακτινοβολία γ λόγω του μικρού ειδικού ιονισμού που προκαλεί δεν χρησιμοποιείται στην τεχνική της αυτοραδιογραφίας. Η αυτοραδιογραφία χρησιμοποιείται για τη μελέτη των οστών, του DNA και διαφόρων πρωτεϊνών.



ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΠΕΜΠΤΟ

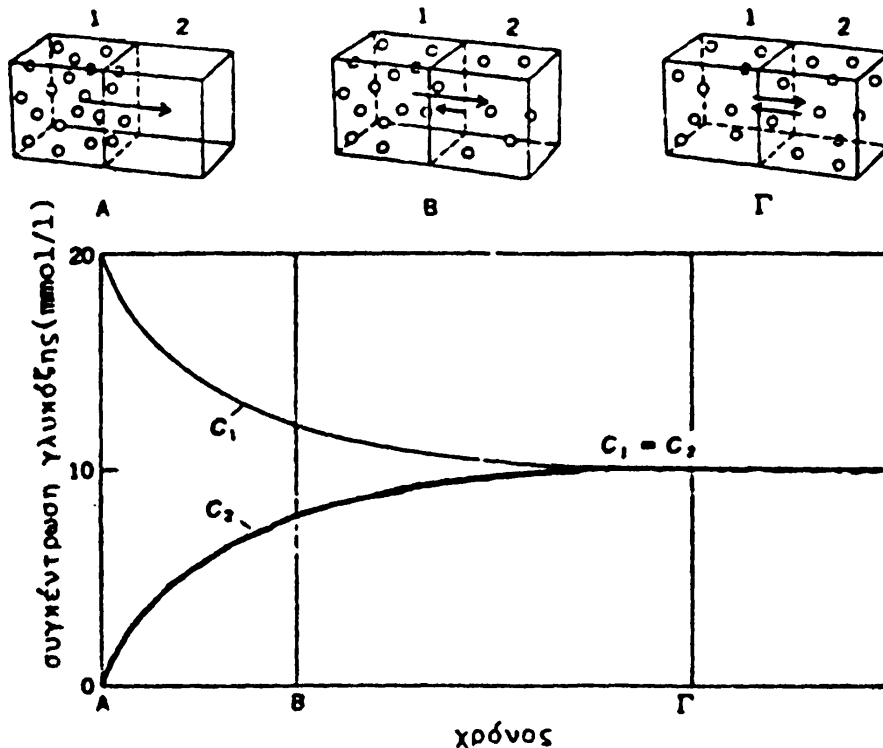
ΣΤΟΙΧΕΙΑ ΑΠΟ ΤΗ ΒΙΟΦΥΣΙΚΗ ΤΗΣ ΚΥΤΤΑΡΙΚΗΣ ΚΑΙ ΤΗΣ ΤΕΧΝΗΤΗΣ ΜΕΜΒΡΑΝΗΣ

5.1. Κυτταρική μεμβράνη

Για τη μελέτη των κυτταρικών μεμβρανών απαιτείται ο προσδιορισμός της συνθέσεώς τους. Ο πιο εύκολος τρόπος για τον προσδιορισμό αυτό, είναι η χρησιμοποίηση μεμβρανών κυττάρων που έχουν πάθει διάρρηξη χρησιμοποιώντας διάφορα μέσα όπως υπερήχους. Αν γίνει φυγοκέντρωση των κυττάρων αυτών, τα διάφορα συστατικά τους θα διαχωριστούν λόγω της διαφορετικής τους πυκνότητας και θα σχηματίσουν μια ομάδα στοιβάδων στο σωλήνα φυγοκεντρήσεως. Μελετώντας τις στοιβάδες με ηλεκτρονικό μικροσκόπιο μπορεί να αναγνωριστεί η ιδιαίτερη στοιβάδα που περιέχει τις μεμβράνες. Στη συνέχεια, η συγκεκριμένη στοιβάδα απομονώνεται και αναλύεται χρησιμοποιώντας διαφόρους μεθόδους όπως ηλεκτροφόρηση.

Η μεμβράνη αποτελείται από τρία κύρια συστατικά: πρωτεΐνες, λιπίδια και νερό. Τα λιπίδια είναι συνήθως φωσφολιπίδια αλλά μπορεί να είναι γλυκολιπίδια ή ουδέτερα λιπίδια. Όλα τα λιπίδια έχουν υδρόφοβα και υδρόφιλα μέρη. Η δομή της κυτταρικής μεμβράνης αναπτύχθηκε λεπτομερώς στο δεύτερο κεφάλαιο.

Μια από τις πιο σπουδαίες ιδιότητες της μεμβράνης είναι η



Σχήμα 72: Διάχυση μορίων γλυκόζης μεταξύ δύο περιοχών ίσου όγκου.

Α. Αρχικές συνθήκες: δεν υπάρχει γλυκόζη στην περιοχή 2. Β. Μερικά μόρια γλυκόζης έχουν μεταφερθεί στην περιοχή 2 και μερικά από αυτά κινούνται τυχαία προς την περιοχή 1. Γ. Οι ροές στις δύο περιοχές και προς τις δύο φορές είναι ίσες κι έτσι υπάρχει ισορροπία διαχύσεως. Στο κάτω μέρος του σχήματος τα φαινόμενα αυτά παρουσιάζονται με γραφικές παραστάσεις (Από Vander et al, 1975)



διαπερατότητα. Η μεμβράνη δρα σαν φραγμός όχι μόνο μεταξύ των ουσιών του εσωτερικού του κύτταρου και αυτών που το περιβάλλουν, αλλά και μέσα στο κύτταρο μεταξύ των συστατικών του. Για να προσδιοριστεί κατά πόσο ο φραγμός αυτός είναι αποτελεσματικός, δηλαδή κατά πόσο εμποδίζει το πέρασμα διαφόρων ουσιών, αρκεί να υπολογιστεί το ποσό μιας ορισμένης ουσίας που διαπερνά το φραγμό στη μονάδα του χρόνου. Το ποσό αυτό είναι η ροή J . Η απλούστερη λειτουργία με την οποία οι διάφορες ουσίες διαπερνούν τις μεμβράνες είναι η ελεύθερη διάχυση.

Διάχυση είναι η παθητική μεταφορά των μορίων μιας διαλυτής ουσίας ενός διαλύματος από μια περιοχή 1 σε μια περιοχή 2 ή και το αντίθετο, όταν μεταξύ των δύο περιοχών υπάρχει ένα διαχωριστικό διάφραγμα (σχήμα 72).

Ας υποθέσουμε ότι στην περιοχή 1 του σχήματος 72 υπάρχει γλυκόζη συγκεντρώσεως c_1 και η αρχική συγκέντρωσή της στην περιοχή 2 είναι $c_2 = 0$. Η ροή J μορίων γλυκόζης από την περιοχή 1 στην περιοχή 2 δίνεται από την παρακάτω εξίσωση:

$$J_{1-2} = Dc_1 \quad (40)$$

όπου D είναι μία σταθερά, γνωστή σαν συντελεστής διαχύσεως. Ο συντελεστής αυτός εξαρτάται από το μοριακό βάρος και τη χημική δομή των διαχεομένων μορίων καθώς και από τη χημική σύνθεση και θερμοκρασία του διαλύματος. Καθώς ο αριθμός των μορίων της γλυκόζης στην περιοχή 2 αυξάνει, μερικά από τα μόρια αυτά κινούνται τυχαία πίσω προς την περιοχή 1. Έτσι:

$$J_{2-1} = Dc_2 \quad (41)$$

όπου c_2 είναι η συγκέντρωση της γλυκόζης στην περιοχή 2 σε μια δεδομένη στιγμή. Η καθαρή αύξηση των μορίων της γλυκόζης στην περιοχή 2 είναι η διαφορά των ροών $J_{1-2} - J_{2-1}$. Αυτή η διαφορά ονομάζεται καθαρή ροή. Η εξίσωση διαχύσεως που αναφέρεται στην καθαρή ροή είναι η εξής:

$$J = D(c_1 - c_2) \quad (42)$$

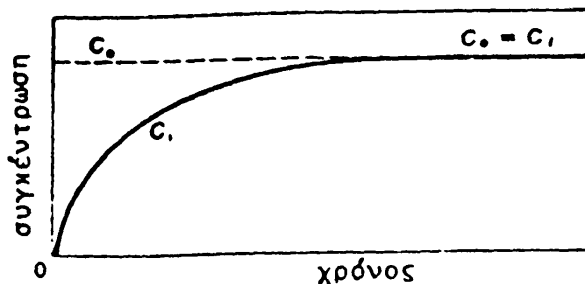
Η καθαρή ροή μορίων γλυκόζης από την περιοχή 1 στη 2 έχει σαν αποτέλεσμα την ελάττωση της συγκεντρώσεως c_1 και την αύξηση της συγκεντρώσεως c_2 . Τελικά, οι συγκεντρώσεις στις δύο περιοχές γίνονται ίσες (σχήμα 72). Επίσης, οι ροές μορίων γλυκόζης και προς τις δύο φορές γίνονται ίσες και επομένως η μεταφορά μορίων γλυκόζης είναι μηδέν. Τότε λέμε ότι έχουμε ισορροπία διαχύσεως.

Ο ρυθμός με τον οποίο μια ουσία διαπερνά μια μεμβράνη μπορεί να υπολογιστεί μετρώντας το ρυθμό με τον οποίο η ενδοκυττάρια συγκέντρωση, c_1 , της ουσίας αυτής αυξάνει όταν το κύτταρο βρίσκεται μέσα σ' ένα διάλυμα στο οποίο η συγκέντρωση της διαχεόμενης ουσίας είναι c_0 (εξωκυττάρια συγκέντρωση). Αν ο όγκος του εξωκυττάρια διαλύματος είναι πολύ μεγάλος, τότε η συγκέντρωση c_0 της διαχεόμενης ουσίας υφίσταται πολύ μικρή μεταβολή καθώς μόρια της ουσίας διαπερνούν την κυτταρική μεμβράνη και εισέρχονται στο κύτταρο (σχήμα 73). Η καθαρή ροή των μορίων προς το κύτταρο δίνεται από τη σχέση (42). Στη συγκεκριμένη περίπτωση ισχύει:

$$J = K(c_0 - c_1) \quad (43)$$

όπου K είναι η σταθερά διαπερατότητας της μεμβράνης. Η σταθερά αυτή

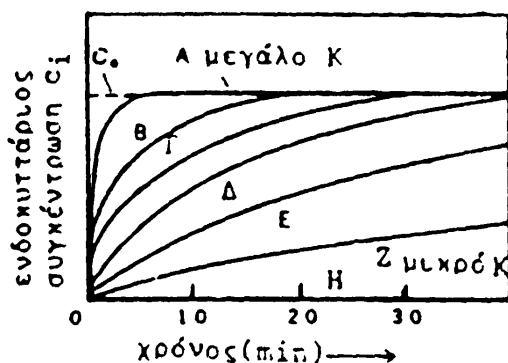




Σχήμα 73: Αλλαγή στην ενδοκυττάρια συγκέντρωση c_i μιας ουσίας καθώς μόριά της διαπερνούν την κυτταρική μεμβράνη. Η εξωκυττάριας συγκέντρωση της ουσίας αυτής είναι c_0 .

εξαρτάται από το πάχος της μεμβράνης, τη χημική της σύνθεση, τη θερμοκρασία και από τη χημική δομή του μορίου που διαπερνά τη μεμβράνη. Διάχυση μορίων διαμέσου της κυτταρικής μεμβράνης συμβαίνει μέχρι η εξωκυττάριας και η ενδοκυττάριας συγκέντρωση της διαχεόμενης ουσίας να γίνουν ίσες, δηλαδή $c_0 = c_i$. Οι ρυθμοί με τους οποίους ένας αριθμός μορίων διαπερνά μία κυτταρική μεμβράνη φαίνεται στο σχήμα 74. Όσο πιο διαπερατή είναι η μεμβράνη τόσο ταχύτερα ένα μόριο τη διαπερνά και τόσο μεγαλύτερη είναι η σταθερά διαπερατότητας K .

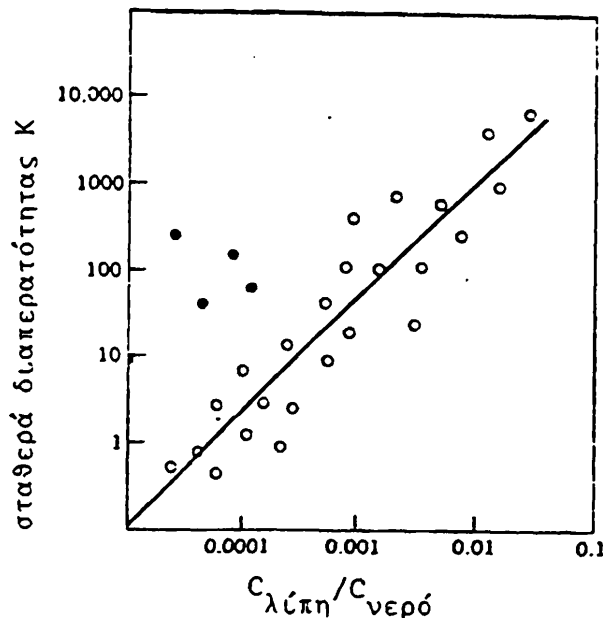
Μεταξύ της σταθεράς διαπερατότητας K ενός αριθμού οργανικών μορίων και της μοριακής τους δομής υπάρχει μια σχέση. Μόρια με μερικά φορτισμένα ιόντα διαπερνούν τη μεμβράνη γρήγορα και επομένως η τιμή του K είναι μεγάλη, ενώ, φορτισμένα μόρια διαπερνούν τη μεμβράνη πολύ αργά ή καθόλου. Αυτό σημαίνει ότι τα μη φορτισμένα μόρια περνούν διαμέσου της μεμβράνης που αποτελείται από μη φορτισμένα μόρια και στην οποία άλλα μόρια μη φορτισμένα μπορούν να διαλυθούν. Μερικά μόρια είναι διαλυτά στα λίπη και μερικά στο νερό. Ο λόγος $c_{\text{λίπη}}/c_{\text{νερό}}$ είναι το μέτρο της



Σχήμα 74: Σύγκριση των ρυθμών με τους οποίους διάφορα μόρια A, B.....H διαπερνούν μια μεμβράνη. Το μόριο A διαπερνά τη μεμβράνη γρήγορα και έχει μεγάλη σταθερά διαπερατότητας K . Το μόριο Z διαπερνά τη μεμβράνη πολύ αργά ενώ το μόριο H δεν μπορεί καθόλου να διαπεράσει τη μεμβράνη (Από Vander et al, 1975).

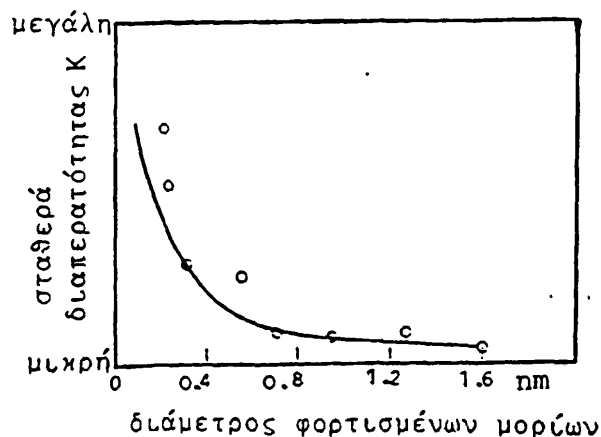
διαλυτότητας του μορίου στα λίπη σε σύγκριση με το νερό. Το σχήμα 75 μας δίνει τη γραφική παράσταση της σταθεράς διαπερατότητας K , ως προς το λόγο $c_{\text{λίπη}}/c_{\text{νερό}}$. Από το σχήμα είναι φανερό ότι όσο μεγαλύτερος είναι ο λόγος $c_{\text{λίπη}}/c_{\text{νερό}}$ τόσο μεγαλύτερη είναι η σταθερά διαπερατότητας K και συνεπώς τόσο ταχύτερα τα μόρια διαπερνούν τη μεμβράνη. Έτσι, μόνο τα μόρια που είναι διαλυτά στα λιπίδια που είναι ένα από τα συστατικά της μεμβράνης, μπορούν να διαπεράσουν τη μεμβράνη.





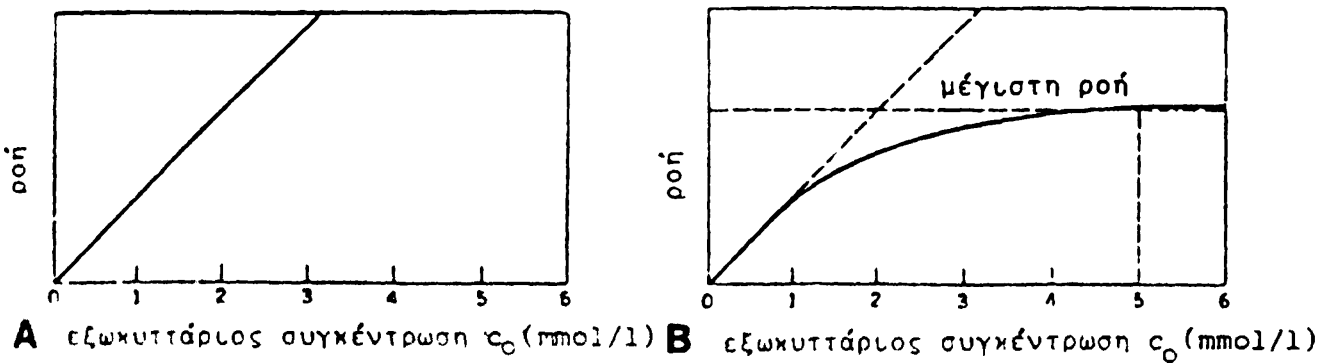
Σχήμα 75: Σχέση μεταξύ της διαλυτότητας στα λιπίδια ($C_{\text{λίπη}}/C_{\text{νερό}}$) και της σταθεράς διαπερατότητας K (δηλαδή του ρυθμού με τον οποίο διάφορα μόρια διαπερνούν τη μεμβράνη). Κάθε κουκκίδα αντιπροσωπεύει ένα διαφορετικό μόριο (Από Vander et al, 1975).

Μερικά μόρια διαπερνούν την κυτταρική μεμβράνη και μάλιστα πολύ γρήγορα χωρίς να είναι διαλυτά στα λιπίδια. Αν το μέγεθος του μορίου δεν είναι μεγαλύτερο από 0,8 nm, τότε μπορεί να διαπεράσει τη μεμβράνη. Αυτό συμβαίνει γιατί οι μεμβράνες περιέχουν πόρους διαμέτρου περίπου 0,8 nm κι έτσι τα μικρά μόρια μπορούν να διαπεράσουν τη μεμβράνη μέσω των πόρων της. Όσο μικρότερα είναι τα μόρια τόσο γρηγορότερα διαπερνούν μια μεμβράνη. Η γραφική παράσταση του σχήματος 76 δείχνει τη σχέση μεταξύ της διαμέτρου των φορτισμένων μορίων και της σταθεράς διαπερατότητας K . Από το σχήμα είναι φανερό ότι πράγματι υπάρχει μία σχέση ανάμεσα στο μέγεθος του μορίου και του ρυθμού με τον οποίο τα μόρια διαπερνούν τη μεμβράνη. Τα μόρια λοιπόν θα διαπεράσουν μία μεμβράνη με ελεύθερη διάχυση αν είναι πολύ μικρά ή αν είναι διαλυτά στα λιπίδια.

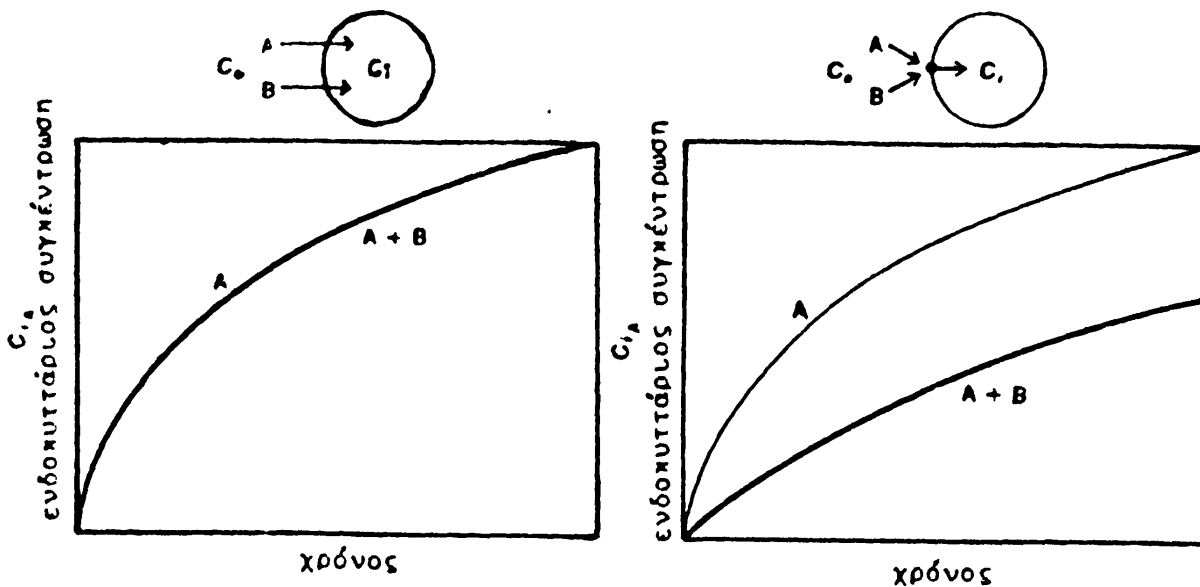


Σχήμα 76: Σχέση μεταξύ της διαμέτρου φορτισμένων μορίων και του ρυθμού με τον οποίο τα μόρια διαπερνούν τη μεμβράνη (Από Vander et al., 1975).

Τα μεγάλα μόρια και μη διαλυτά στα λιπίδια όπως τα αμινοξέα και τα σάκχαρα δεν μπορούν να διαπεράσουν τη μεμβράνη με ελεύθερη διάχυση. Τα μόρια αυτά χρησιμοποιούν φορείς που είναι συστατικά της μεμβράνης. Οι φορείς αυτοί είναι πολύ ειδικές πρωτεΐνες. Κάθε μια από τις πρωτεΐνες αυτές μπορεί να αντιδράσει μόνο με μία ειδική χημική ομάδα μιας ουσίας. Κατά την αντίδραση γίνεται μία πρόσκαιρη σύνδεση της πρωτεΐνης και της ουσίας και τελικά η πρωτεΐνη αποδίδει την ουσία στην απέναντι μεριά της μεμβράνης. Στην ελεύθερη διάχυση η ροή κατά μία φορά των μορίων μιας ουσίας που εισέρχονται στο κύτταρο είναι ανάλογη της εξωκυτταρίου συγκέντρωσής της ουσίας, c_o , και δίνεται από τη σχέση: $J = Kc_o$. Αν η συγκέντρωση c_o



Σχήμα 77: Σχέση μεταξύ της ροής (προς μία μόνο φορά) μορίων προς ένα κύτταρο και της εξωκυτταρίου συγκέντρωσής για (α) ένα μόριο που εισέρχεται στο κύτταρο με ελεύθερη διάχυση και (β) για ένα μόριο που εισέρχεται με τη βοήθεια ειδικών φορέων. Η διακεκομμένη γραμμή στο (β) δηλώνει τη ροή που θα αναμέναμε αν το μόριο είχε εισέλθει στο κύτταρο με ελεύθερη διάχυση. (Από Vander et al, 1975).



Σχήμα 78: Ανταγωνισμός μεταξύ δύο μορίων A και B όταν για τη διαπέραση μιας μεμβράνης (είσοδό τους σ' ένα κύτταρο) χρησιμοποιούν πρωτεϊνικούς φορείς. Λόγω του περιορισμένου αριθμού των φορέων αυτών η παρουσία του μορίου B ελαττώνει το ρυθμό με τον οποίο το μόριο A διαπερνά τη μεμβράνη. Αν το μόριο A μπορεί να διαπεράσει με ελεύθερη διάχυση, ο ρυθμός με τον οποίο διαπερνά δεν επηρεάζεται από την παρουσία του μορίου B. (Από Vander et al, 1975).



διπλασιαστεί, τότε και η ροή, J , μορίων προς το κύτταρο θα διπλασιαστεί (σχήμα 77(a)). Δηλαδή, όσο μεγαλώνει η συγκέντρωση c_0 τόσο αυξάνει και η ροή J . Αυτό όμως δεν συμβαίνει όταν για τη διαπέραση μορίων διαμέσου μιας μεμβράνης χρησιμοποιούνται φορείς. Στην περίπτωση αυτή η ροή αυξάνει με την αύξηση της συγκεντρώσεως c_0 μέχρι ενός σημείου (σχήμα 77(β)). Επομένως, υπάρχει ένας μέγιστος ρυθμός με τον οποίο τα μόρια μιας ουσίας μπορούν να διαπεράσουν μια μεμβράνη όταν για το σκοπό αυτό χρησιμοποιούνται ειδικοί φορείς. Ένα άλλο χαρακτηριστικό του συστήματος μεταφοράς με φορείς είναι ο ανταγωνισμός που υπάρχει μεταξύ δύο όμοιων μορίων A και B , για παράδειγμα μεταξύ των αμινοξέων γλυκίνης και αλανίνης που για να διαπεράσουν μια μεμβράνη χρησιμοποιούν τον ίδιο φορέα (σχήμα 78). Η παρουσία του μορίου B ελαττώνει το ρυθμό με τον οποίο το μόριο A διαπερνά τη μεμβράνη (εισέρχεται στο κύτταρο) γιατί το μόριο B χρησιμοποιεί για τη διαπέρασή του μερικούς από τους φορείς που διαφορετικά θα ήταν διαθέσιμοι για το μόριο A . Ανταγωνισμός μεταξύ μορίων που διαπερνούν με ελεύθερη διάχυση δεν υφίσταται γιατί μπορούν να διαπεράσουν τη μεμβράνη από οποιοδήποτε σημείο.

Η διαπέραση μιας ουσίας διαμέσου μιας μεμβράνης με τη βοήθεια φορέων μπορεί να χωριστεί σε δύο κατηγορίες: στη διευκολυνόμενη διάχυση και στην ενεργό μεταφορά. Η μεταβολή της ενδοκυτταρίου συγκεντρώσεως c_i μιας ουσίας σχετικά με το χρόνο σε μια διευκολυνόμενη διάχυση είναι παρόμοια με εκείνη της ελεύθερης διάχυσης. Στην ελεύθερη και στην διευκολυνόμενη διάχυση γίνεται μεταφορά μορίων από τη μεγαλύτερη προς τη μικρότερη συγκέντρωση. Η μεταφορά μορίων από τη μικρότερη προς τη μεγαλύτερη συγκέντρωση απαιτεί κατανάλωση ενέργειας και ονομάζεται ενεργός μεταφορά. Ίσως, το πιο σπουδαίο σύστημα ενεργού μεταφοράς στο σώμα είναι η μεταφορά ιόντων καλίου και νατρίου. Ορισμένα μόρια που δεν μπορούν να διαπεράσουν μια μεμβράνη με κανένα από τους τρόπους που αναφέραμε πιο πάνω, μπορούν να διαπεράσουν τη μεμβράνη με την πινοκύτωση και τη φαγοκύτωση. Δηλαδή, μέσω εγκολλομάτων ή εκκολλομάτων που έχουν οι κυτταρικές μεμβράνες.

Μια άλλη σπουδαία ιδιότητα της κυτταρικής μεμβράνης είναι η διαφορά δυναμικού που υπάρχει γύρω από τη μεμβράνη. Η διαφορετική συγκέντρωση, c_1 και c_2 , δύο διαλυμάτων που χωρίζονται από μια μεμβράνη είναι ικανή συνθήκη για την ύπαρξη διαφοράς δυναμικού γύρω από αυτή. Έτσι, η διαφορά δυναμικού μπορεί να οφείλεται:

- (1) Στις διαφορετικές συγκεντρώσεις ενός και του αυτού ιόντος.
- (2) Στις ίδιες ή διαφορετικές συγκεντρώσεις δύο διαφορετικών ιόντων.
- (3) Στην ελεύθερη ροή ιόντων διαμέσου μιας μεμβράνης.

Τα ιόντα των δύο διαλυμάτων μπορούν να αλληλεπιδράσουν μεταξύ τους και η διαφορά της ελεύθερης ενέργειας ΔG εκφράζεται από τη μεταφορά ή κίνησή τους. Μπορεί επίσης να εκφραστεί σαν η διαφορά δυναμικού στις δύο πλευρές της μεμβράνης. Μια μορφή της εξισώσεως του Nernst συνδέει αυτή τη διαφορά δυναμικού (E_σ) με τις συγκεντρώσεις των διαλυμάτων:

$$E_\sigma = 0,060/n \log (c_1/c_2) \quad (43)$$

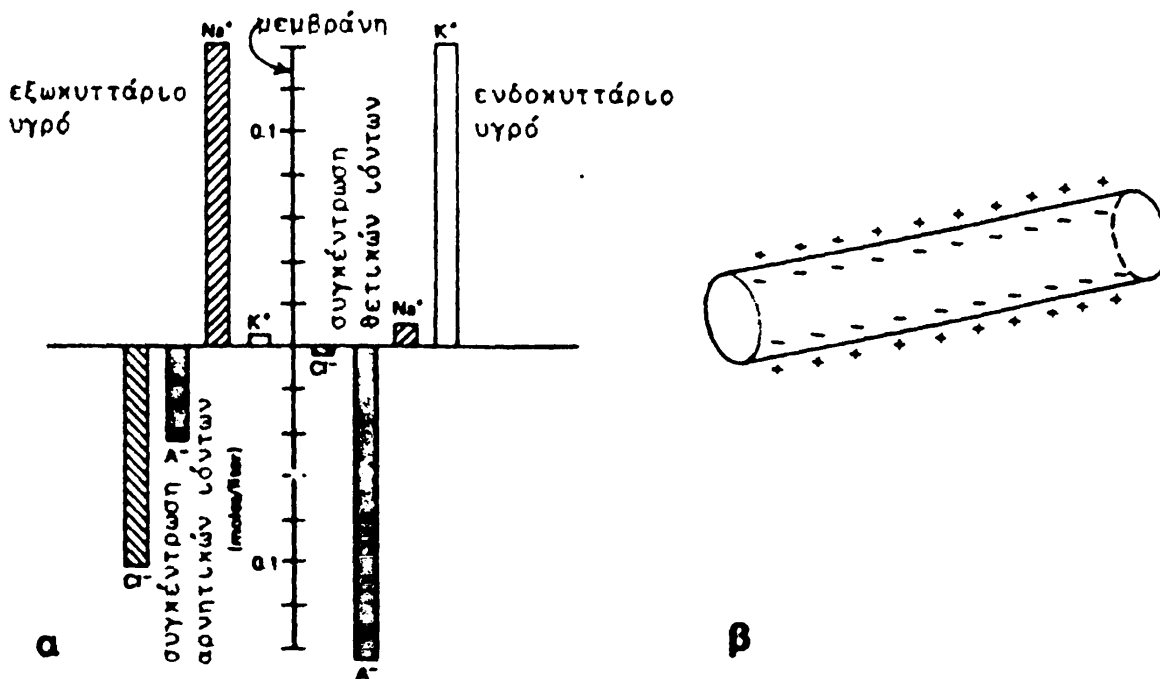


Η εξίσωση αυτή συνδέει το δυναμικό με το λόγο των συγκεντρώσεων εφόσον δεν γίνεται μεταφορά ιόντων διαμέσου της μεμβράνης. Επειδή όμως συνήθως στις βιολογικές μεμβράνες έχουμε μεταφορά ιόντων ή νερού, η τιμή

$$E = E_{\sigma} - E_{\delta} \quad (44)$$

που μετράται, διαφέρει από την τιμή E_{σ} (δυναμικό συγκεντρώσεως) κατά τον παράγοντα E_{δ} (δυναμικό διαχύσεως) που σε ορισμένες πειραματικές συνθήκες μπορεί να μετρηθεί.

Στα νευρικά κύτταρα και στα ερυθρά αιμοσφαίρια έχουν βρεθεί τιμές του E από 50 mV μέχρι 100 mV. Αυτή η ποικιλία των τιμών οφείλεται στις διαφορετικές συγκεντρώσεις των ιόντων καλίου και νατρίου στις δύο πλευρές των μεμβρανών. Η ύπαρξη στην κυτταρική μεμβράνη της αντλίας καλίου/νατρίου που λειτουργεί με διάσπαση της τριφωσφορικής αδενοσίνης (ATP), έχει σαν αποτέλεσμα τη μεγάλη συγκέντρωση ιόντων καλίου (K^+) στο ενδοκυττάριο υγρό (σχήμα 79(a)). Οι διαφορετικές συγκεντρώσεις των δύο αυτών ιόντων, δηλαδή K^+ και Na^+ , είναι εκείνες που παίζουν καθοριστικό ρόλο στην εμφάνιση του δυναμικού μεταξύ της εξωτερικής και εσωτερικής επιφάνειας της μεμβράνης. Αυτό είναι το ονομαζόμενο δυναμικό ηρεμίας (~ -80 mV). Μάλιστα το εσωτερικό του κυττάρου είναι αρνητικά πολωμένο ως προς το εξωτερικό του (σχήμα 79(β)). Το διμοριακό στρώμα λιπιδίων που υπάρχει στη δομή της μεμβράνης συμπεριφέρεται ηλεκτρικά σαν μονωτής με διηλεκτρική σταθερά $\epsilon=5$. Όπως αναφέραμε, και από τις δύο πλευρές του στρώματος αυτού υπάρχουν αγώγιμα υλικά, όπως πρωτεΐνες που παρουσιάζουν μεγάλη πυκνότητα ηλεκτρονίων καθώς και ηλεκτρολύτες (ιόντα) του ενδοκυττάρου και εξωκυττάρου υγρού. Η διάταξη αυτή της μεμβράνης την κάνει να εμφανίζει χαρακτηριστικές ιδιότητες πυκνωτή. Επειδή το πάχος της μεμβράνης είναι πολύ μικρό, περίπου 8nm, σε σχέση με



Σχήμα 79: (α) Τυπικές συγκεντρώσεις (mmol/l) ιόντων στις δύο πλευρές της κυτταρικής μεμβράνης. (β) Διαγραμματική παράσταση κυτταρικής μεμβράνης σε μορφή κυλίνδρου με την εσωτερική πλευρά αρνητικά φορτισμένη σε σχέση με την εξωτερική. (Από Cameron και Skolnick, 1978).



την ακτίνα του κυττάρου που είναι περίπου $1\mu\text{m}$, μπορεί η κυτταρική μεμβράνη να θεωρηθεί σαν ένας πυκνωτής με επίπεδους και παράλληλους οπλισμούς, διπλωμένος σε μορφή κυλίνδρου (σχήμα 79(β)). Επιπλέον, η μεμβράνη χαρακτηρίζεται από μεγάλη διηλεκτρική αντοχή. Η μεμβράνη αντέχει χωρίς να διατρηθεί σε ηλεκτρικό πεδίο της τάξης των 10^7 V/m . Η μέτρηση των ηλεκτρικών δυναμικών των μεμβρανών γίνεται με μικροηλεκτρόδια συνήθως Ag/AgCl. Το μικροηλεκτρόδιο είναι τόσο μικρό που μπορεί να διαπεράσει τη μεμβράνη ενός σχετικά μεγάλου κυττάρου (γιγάντιος νευράξονας καλαμαριού) χωρίς να διαταράξει την κυτταρική ισορροπία.

5.2. Τεχνητή μεμβράνη

Παρόλη την πολύπλοκη συμπεριφορά των βιολογικών μεμβρανών έχουν κατασκευαστεί τεχνητές μεμβράνες γνωστής συνθέσεως με ιδιότητες που πλησιάζουν αυτές των βιολογικών.

Οι τυπικές τιμές για την επιφανειακή τάση σ , τεχνητών μεμβρανών που αποτελούνται από διπλοστοιβάδα λιπιδίων είναι περίπου $2 \times 10^{-3}\text{ Nm}^{-2}$, ενώ για βιολογικές μεμβράνες $0,04 \times 10^{-3}\text{ Nm}^{-2}$. Αυτή η διαφορά στις τιμές οφείλεται στο ότι οι βιολογικές μεμβράνες περιέχουν και πρωτεΐνες. Μετρήσεις που έγιναν σε τεχνητές μεμβράνες που περιείχαν πρωτεΐνες έδωσαν τιμές για το σ αρκετά μικρότερες από τις πρώτες.

Το πάχος των τεχνητών μεμβρανών όπως μετρήθηκε με διάφορους μεθόδους, για παράδειγμα με ηλεκτρονική μικροσκοπία, είναι ακριβώς το ίδιο με το πάχος των βιολογικών μεμβρανών. Όμως, η πολύπλοκη διαπερατότητα δεν έχει γίνει ακόμη δυνατή στις τεχνητές μεμβράνες.

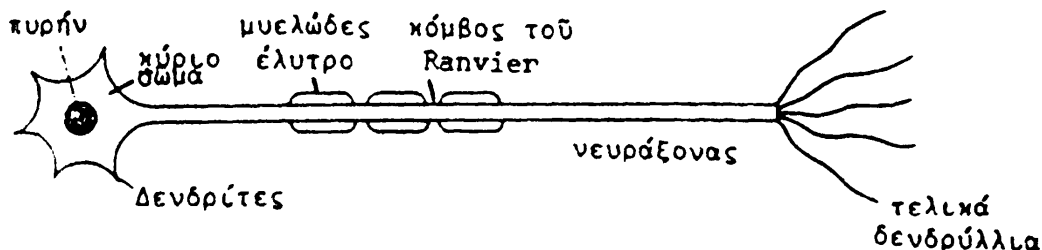


ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΕΚΤΟ

ΒΙΟΗΛΕΚΤΡΙΚΑ ΦΑΙΝΟΜΕΝΑ

6.1. Η αγωγιμότητα των ερεθισμάτων από τα νεύρα.

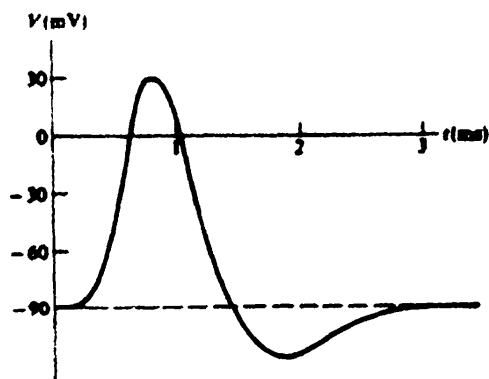
Το νευρικό σύστημα αποτελείται από μονάδες που ονομάζονται νευρώνες (σχήμα 80) οι οποίοι αποτελούνται από το κύριο σώμα που φέρει τον πυρήνα και τους δενδρίτες και από το νευράξονα που απολήγει στα τελικά δενδρύλλια. Οι δενδρίτες χρησιμεύουν για την υποδοχή των διεγέρσεων του κυττάρου ενώ τα τελικά δενδρύλλια συνάπτονται και μεταφέρουν την πληροφορία σε άλλους νευρώνες ή εκτελεστικά όργανα (μυς). Συνήθως, ο νευράξονας περιβάλλεται από τρία έλυτρα και το όλο σύστημα λέγεται νευρική ίνα. Από πλευράς αγωγής των δυναμικών δράσης ενδιαφέρον παρουσιάζει το μυελώδες έλυτρο. Αυτό αποτελείται κυρίως από μυελίνη και δρα σαν μονωτής. Το μυελώδες έλυτρο δεν εκτείνεται σε όλο το μήκος του νευράξονα αλλά διακόπτεται στις περισφίξεις του Ranvier (σχήμα 80).



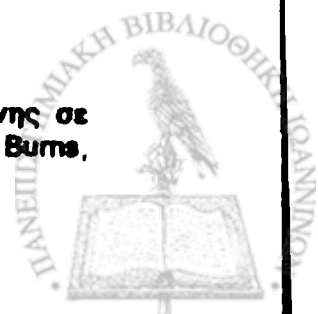
Σχήμα 80: Διάγραμμα ενός νευρώνα. (Από Metcalf, 1980).

6.1.1. Δυναμικό δράσης - Διάδοση στο κύτταρο

Αν ο νευράξονας διεγερθεί ελαφρά σ' ένα σημείο του με κάποιο ερέθισμα (ηλεκτρικό, μηχανικό, θερμικό ή χημικό) ένας μικρός ηλεκτρικός παλμός τάσης διαδίδεται κατά μήκος του νευράξονα και προς τις δύο διευθύνσεις αλλά απορροφάται γρήγορα. Αντίθετα, αν η διέγερση είναι σχετικά μεγάλη ώστε να μεταβάλλει το δυναμικό ηρεμίας της μεμβράνης περισσότερο από περίπου 20 mV (δυναμικό κατωφλίου περίπου $U_k = -80$ mV + 20 mV = -60 mV), ένας παλμός σταθερής μορφής και πλάτους, το



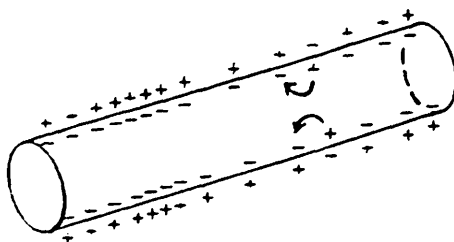
Σχήμα 81: Μεταβολή του ηλεκτρικού δυναμικού σ' ένα σημείο της μεμβράνης σε συνάρτηση με το χρόνο, όταν περνά το δυναμικό δράσης. (Από MacDonald και Buzsaki, 1975).



δυναμικό δράσης (action potential), διαδίδεται χωρίς απορρόφηση κατά μήκος του νευράξονα. Η μορφή του δυναμικού δράσης φαίνεται στο σχήμα 81.

Παρόλο ότι το δυναμικό δράσης μπορεί να διαδίδεται μέσα στο νευράξονα και προς τις δύο διευθύνσεις, στην πράξη, η διέγερση του κυττάρου σχεδόν πάντοτε ξεκινάει στο ίδιο άκρο (δενδρίτες) και ο παλμός διαδίδεται προς την ίδια διεύθυνση. Επιπλέον, η διάδοση του δυναμικού δράσης προς μία μόνο διεύθυνση καθορίζεται όπως θα δούμε και από την ύπαρξη της σύναψης ανάμεσα σε δύο διαδοχικούς νευρώνες που επιτρέπει τη διέλευση του παλμού μόνο προς μία διεύθυνση. Γενικά, υπάρχουν νευρώνες αισθητικοί (προσαγωγοί, κεντρομόλοι) που διαδίδουν το δυναμικό δράσης από την περιφέρεια προς το κεντρικό νευρικό σύστημα (ΚΝΣ) και νευρώνες κινητικοί (απαγωγοί, φυγόκεντροι) που άγουν παλμούς από το κεντρικό νευρικό σύστημα προς τα διάφορα περιφερειακά όργανα του σώματος. Τέλος, υπάρχουν και νευρώνες συνδετικοί που συνδέουν διάφορα μέρη του κεντρικού νευρικού συστήματος.

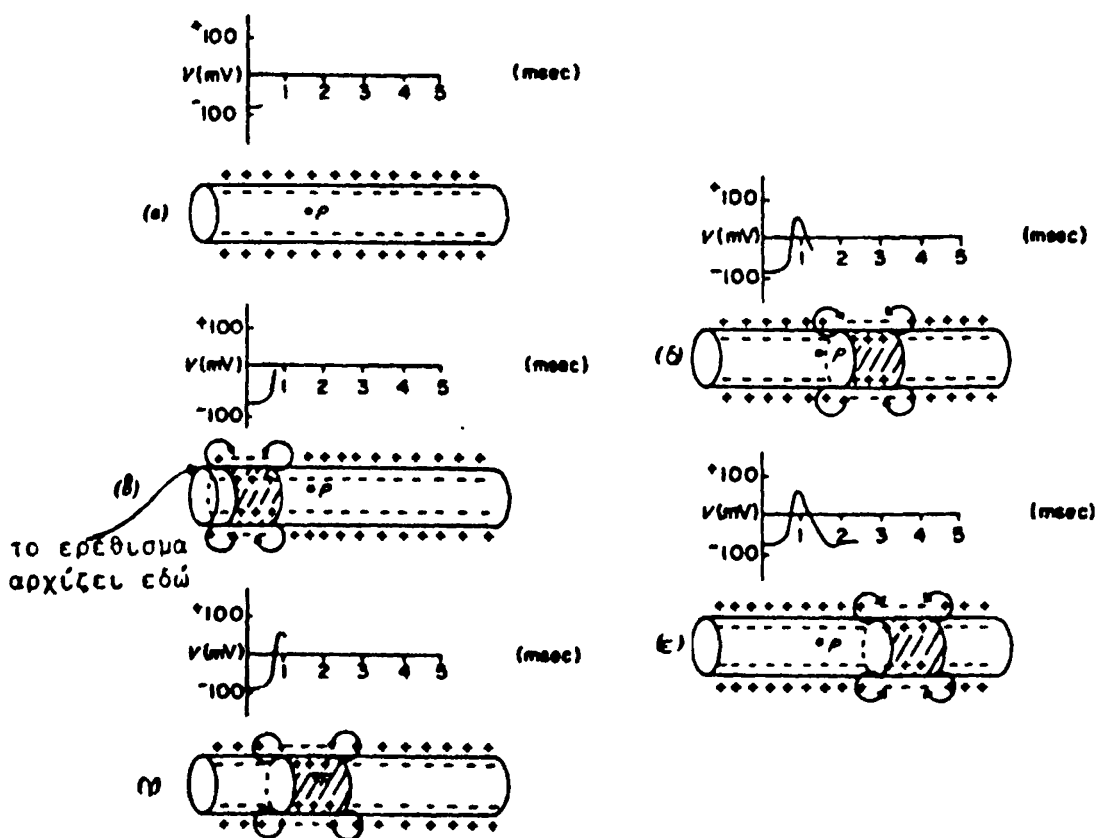
Η διάδοση του ηλεκτρικού παλμού στους νευράξονες δεν είναι η ίδια με την κίνηση των συνηθισμένων ηλεκτρικών ρευμάτων. Στα συνηθισμένα ηλεκτρικά κυκλώματα το ηλεκτρικό πεδίο διαδίδεται με την ταχύτητα του φωτός ($c=10^8$ m/s) και επομένως η κίνηση των φορτίων πρακτικά αρχίζει ταυτόχρονα σε όλο το μήκος του αγωγού. Στα νευρικά κύτταρα η διάδοση του παλμού είναι πολύ πιο αργή και δεν ξεπερνά τα 150 m/s. Η διάδοση του δυναμικού δράσης στους νευράξονες γίνεται κατανοητή αν θεωρήσουμε την κατανομή των φορτίων (ιόντων) σε τμήμα του νευράξονα, όπως δείχνει το σχήμα 82.



Σχήμα 82: Κατανομή ηλεκτρικών φορτίων κατά μήκος του νευράξονα όταν διαδίδεται παλμός. (Από MacDonald και Burns, 1975).

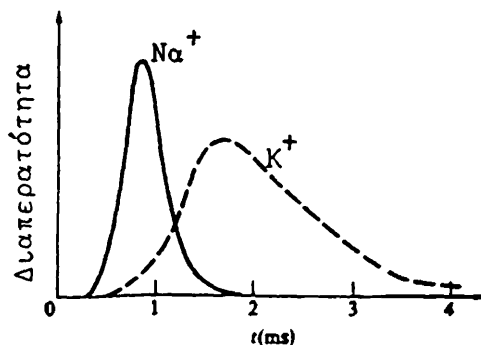
Το σχήμα 83 δείχνει διαγραμματικά πως διαδίδεται ένα δυναμικό δράσης σε ένα νευράξονα. Ο νευράξονας αυτός έχει δυναμικό ηρεμίας περίπου -80 mV (σχήμα 83(a)). Αν το αριστερό μέρος του νευράξονα δέχεται το ερέθισμα, εμφανίζεται στο μέρος αυτό μια αύξηση της διαπερατότητας της μεμβράνης στα ιόντα Na^+ . Τα ιόντα Na^+ όπως μπαίνουν στο εσωτερικό του κυττάρου μειώνουν το αρνητικό δυναμικό της μεμβράνης. Η μεταβολή αυτή στο δυναμικό έχει σαν αποτέλεσμα μια ακόμη μεγαλύτερη αύξηση στη διαπερατότητα της μεμβράνης και μια ακόμη αύξηση της παρουσίας θετικών ιόντων Na^+ στο εσωτερικό του κυττάρου. Η κατάσταση αυτή συνεχίζεται με αναστροφή της πολικότητας και μέχρι το δυναμικό στο εσωτερικό του κυττάρου φθάσει περίπου τα $+30$ mV (σχήμα 83(β)). Όταν λοιπόν σε ένα σημείο P, στο εσωτερικό του κυττάρου, υπάρχει περίσσεια θετικών ιόντων, τα ιόντα αυτά κινούνται προς γειτονικά σημεία που είναι περισσότερο

ηλεκτροαρνητικά. Τα θετικά ιόντα μόλις φθάσουν στα γειτονικά σημεία μεταβάλλουν το δυναμικό ηρεμίας της μεμβράνης πέρα από το δυναμικό κατωφλίου με αποτέλεσμα τη διατάραξη της διαπερατότητας της μεμβράνης στα ιόντα Na^+ και την επανάληψη του φαινομένου που μόλις περιγράψαμε (σχήματα 83 (γ),(δ),(ε)). Δηλαδή, μόλις η ημιδιαπερατότητα της μεμβράνης επανεμφανίζεται σ' ένα σημείο, στο διπλανό σημείο διαταράσσεται με εμφάνιση του δυναμικού δράσης εκεί. Ο κύκλος αυτός επαναλαμβάνεται και το δυναμικό διαδίδεται από σημείο σε σημείο κατά μήκος του νευράξονα σαν το κάψιμο ενός βεγγαλικού. Στο μεταξύ, εμφανίζεται μια ροή ιόντων K^+ προς την αντίθετη διεύθυνση, δηλαδή από το εσωτερικό προς το εξωτερικό του κυττάρου, κάτι που μοιάζει με μηχανισμό αρνητικής αντίδρασης. Η έξοδος ιόντων K^+ από το κύτταρο επαναφέρει το δυναμικό στην αρχική του τιμή



Σχήμα 83: Διάδοση του δυναμικού δράσης κατά μήκος ενός νευράξονα. Οι γραφικές παραστάσεις δείχνουν το δυναμικό δράσης σ' ένα σημείο P. (α) Ο νευράξονας έχει δυναμικό ηρεμίας περίπου -80 mV . (β) Η εμφάνιση ερεθίσματος στο αριστερό μέρος του νευράξονα έχει σαν συνέπεια την είσοδο ιόντων Na^+ στο εσωτερικό του κυττάρου και αναστροφή της πολικότητας της μεμβράνης. (γ) Η διαπερατότητα της μεμβράνης σε ιόντα Na^+ διαταράσσεται σε μια διπλανή περιοχή η οποία δηλώνεται με βέλη με αποτέλεσμα την εμφάνιση του δυναμικού δράσης στις περιοχές αυτές. ((δ) και (ε)). Στο μεταξύ η έξοδος ιόντων K^+ από το κύτταρο επαναφέρει το δυναμικό στην αρχική τιμή ηρεμίας. (Από Cameron και Skolnick, 1978).





Σχήμα 84: Χρονική μεταβολή της συγκέντρωσης ιόντων Na⁺ στο εσωτερικό του κυττάρου και ιόντων K⁺ στο εξωτερικό του κυττάρου κατά τη διέλευση του δυναμικού δράσης. (Από MacDonald και Burns, 1975).

ηρεμίας (~-80 mV) και με τον τρόπο αυτό κάνει τη μεμβράνη αδιαπέραστη στα ιόντα Na⁺ και K⁺ (σχήματα 83(γ), (δ), (ε)).

Η χρονική μεταβολή της διαπερατότητας της μεμβράνης στα ιόντα Na⁺ και K⁺ δίνεται στο σχήμα 84. Η συνισταμένη των δύο καταστάσεων του σχήματος αυτού οδηγεί στη μορφή του παλμού του σχήματος 81.

Όταν το δυναμικό της μεμβράνης επανέρθει στο αρχικό δυναμικό ηρεμίας της, αρχίζει να λειτουργεί ο μηχανισμός της ενεργού μεταφοράς. Η αντλία K⁺/Na⁺, με κατανάλωση ATP, επαναφέρει τις συγκεντρώσεις ιόντων Na⁺ στο εξωτερικό του κυττάρου και ιόντων K⁺ στο εσωτερικό του κυττάρου στις αρχικές τους τιμές. Όπως δείξαμε, οι μεταβολές στις συγκεντρώσεις Na⁺ και K⁺ μετά από τη διέλευση του δυναμικού δράσης είναι πάρα πολύ μικρές. Επομένως, ο νευράξονας μπορεί να διαδόσει και άλλους παλμούς (περίπου 10⁴-10⁵) χωρίς τη βοήθεια της αντλίας K⁺/Na⁺. Σε περιόδους εντατικής διεργασίας δεν υπάρχει χρόνος στο κύτταρο για αναδιοργάνωση και επαναφορά σε κανονική κατάσταση. Τότε το κύτταρο αντλεί δυνάμεις από τα δικά του αποθέματα σε ιόντα Na⁺ και K⁺ που αναπληρώνει αργότερα σε περίοδο ηρεμίας με την αντλία K⁺/Na⁺ καταναλώνοντας ενέργεια (ATP).

Στο σχήμα 81 φαίνεται καθαρά ότι πριν περάσουν τουλάχιστον 2 ms από την εμφάνιση ενός παλμού, ο νευράξονας δεν μπορεί να δεχθεί άλλο παλμό. Αυτό βάζει ένα μέγιστο όριο, περίπου 500 παλμοί/s, στη συχνότητα παλμών που μπορεί να διαδοθούν σ' ένα νευράξονα. Συνήθως οι συχνότητες επανεμφάνισης των δυναμικών δράσης είναι μεταξύ 10 παλμοί/s και 100 παλμοί/s. Η συχνότητα των δυναμικών δράσης είναι ενδιαφέρουσα παράμετρος γιατί είναι αυτή που δίνει το μέτρο της έντασης ενός ερεθίσματος. Μάλιστα η συχνότητα των παλμών είναι περίπου ανάλογη με το λογάριθμο της έντασης του ερεθίσματος. Αν αρκετά πολύ μικρά ερεθίσματα εμφανιστούν όλα μαζί σε μια δεδομένη χρονική στιγμή, μπορούν να αθροιστούν για να μας δώσουν μια μόνο αντίδραση. Η ταχύτητα διάδοσης του δυναμικού δράσης (u) είναι περίπου ανάλογη με την τετραγωνική ρίζα της διαμέτρου του νευράξονα, όπως δείχνει η παρακάτω σχέση:

$$u = \sqrt{d/8R\rho_a C^2} \quad (45)$$



όπου d η διάμετρος του νευράξονα, C η χωρητικότητα /cm² της μεμβράνης, R η αντίσταση της μεμβράνης στην περιοχή διέγερσης, ρ_a ειδική αντίσταση ενδοκυττάριου υγρού.

Σε πολλά ζώα εκεί που χρειάζεται μεγάλη ταχύτητα διάδοσης των παλμών, οι αντίστοιχοι νευράξονες είναι μεγάλης διαμέτρου. Για παράδειγμα, στο καλαμάρι οι νευράξονες που το ειδοποιούν για κίνδυνο έχουν διάμετρο περίπου 2 mm. Στον άνθρωπο όμως οι διαμέτροι των νευραξόνων κυμαίνονται από 1 μm ως 20 μm περίπου. Στην περίπτωση αυτή, η φύση έχει αναπτύξει ένα άλλο μηχανισμό για τη γρήγορη διάδοση των ηλεκτρικών παλμών (πληροφοριών) στα νεύρα. Όπως είπαμε, στον άνθρωπο ο νευράξονας καλύπτεται τμηματικά από μονωτικό στρώμα (έλυτρο) μυελίνης. Στα μονωμένα με μυελίνη τμήματα του νευράξονα (μήκους ~2mm) δεν μπορεί να γίνει διάδοση του παλμού με τον τρόπο που περιγράψαμε στα προηγούμενα για το γυμνό από έλυτρα μυελίνης νευράξονα. Εδώ, το ηλεκτρικό σήμα διαδίδεται ταχύτατα μέσα στο νευράξονα με κίνηση ιόντων όπως ακριβώς συμβαίνει στα κοινά ηλεκτρικά κυκλώματα. Το σήμα πριν προλάβει να εξασθενήσει κατά τη διαδρομή των 2 mm μέσα στο μονωμένο τμήμα του νευράξονα, φθάνει στον επόμενο κόμβο του Ranvier και διαταράσσει την ημιδιαπερατότητα της μεμβράνης εκεί. Όπως αναφέρθηκε, η διατάραξη αυτή και η διακίνηση ιόντων Na⁺ και K⁺ επαναφέρει το δυναμικό δράσης στην αρχική του μορφή και τιμή. Το φαινόμενο αυτό επαναλαμβάνεται μέσα στο επόμενο μονωμένο τμήμα μυελίνης του νευράξονα και στον επόμενο κόμβο του Ranvier. Μπορούμε να θεωρήσουμε ότι η διάδοση του παλμού γίνεται συμβατικά με κίνηση φορτίων μόνο που περεμβάλλονται οι κόμβοι του Ranvier σαν ενισχυτικές διατάξεις.

Από τα παραπάνω γίνεται φανερό ότι εφ' όσον στο νευρικό σύστημα το σήμα (πληροφορία) διαδίδεται σε μορφή κώδικα όμοιων ηλεκτρικών παλμών, το νευρικό σύστημα είναι αντίστοιχο με ένα ψηφιακό ηλεκτρονικό σύστημα. Ένα ψηφιακό σύστημα έχει πολλά πλεονεκτήματα σε σύγκριση με ένα αναλογικό σύστημα, όπως αξιοπιστία, ακρίβεια, ταχύτητα κ.λ.π. Τέτοια χαρακτηριστικά έχει και το ανθρώπινο ψηφιακό νευρικό σύστημα.

6.1.2. Συναπτική αγωγιμότητα

Αναφέραμε στα προηγούμενα ότι στις συνάψεις, δηλαδή στο χώρο μεταξύ δύο διαδοχικών νευρώνων ή μεταξύ των τελικών δενδρυλλίων του προηγούμενου νευρώνα και των δενδριτών του επόμενου νευρώνα, οι ηλεκτρικοί παλμοί περνούν μόνο προς τη μία διεύθυνση. Στον άνθρωπο, η αγωγιμότητα στις συνάψεις είναι ηλεκτροχημική και ο φορέας της διάδοσης είναι συνήθως η ακετυλχολίνη (Ach). Λεπτομερέστερα, το άκρο μιας προσυναπτικής ίνας (δενδρύλλιο) περιέχει μια πυκνή συγκέντρωση από φυσσαλίδες, διαμέτρου της τάξης των 50 nm που περιέχουν ακετυλχολίνη. Ο ηλεκτρικός παλμός μόλις φθάσει στη σύναψη φέρνει τις φυσσαλίδες προς το προσυναπτικό άκρο του νευρώνα, τις διασπά και ελευθερώνει την Ach στο συναπτικό χώρο. Περίπου 10⁷ μόρια Ach ελευθερώνονται και σε χρονικό διάστημα περίπου 1 ms διαχέονται μέσα στο συναπτικό χώρο (~20 nm) και απορροφούνται στο μετασυναπτικό άκρο (δενδρίτη) του επόμενου νευρώνα. Τα μόρια της Ach διαταράσσουν την ισορροπία της μεμβράνης με



αποτέλεσμα το ξεκίνημα ενός νέου ηλεκτρικού παλμού στο μετασυναπτικό νευρώνα. Τα μόρια της Ach που απορροφούνται καταστρέφονται γρήγορα και εξουδετερώνονται τοπικά από το ένζυμο ακετυλχολινεστεράση, πριν προλάβει να δημιουργηθεί και δεύτερο δυναμικό δράσης.

Οι συνάψεις μπορούν να λειτουργούν με τον απλό τρόπο μιας κρυσταλλοδιόδου διαβιβάζοντας το ηλεκτρικό ψηφιακό σήμα προς μία μόνο διεύθυνση. Μπορούν όμως να λειτουργήσουν και σαν λογικές (ηλεκτρονικές) πύλες, γραμμές καθυστέρησης, σαν αναλογικοί υπολογιστές κάνοντας πρόσθεση σημάτων, αφαίρεση, πολλαπλασιασμό, διαίρεση, ολοκλήρωση, διαφόριση και άλλες πολύπλοκες μαθηματικές πράξεις.

Η νευρομυϊκή επαφή, είναι αντίστοιχη της σύναψης, επαφή μεταξύ του άκρου του νευρώνα (δενδρυλλίου) και μιας μυϊκής ίνας. Υπάρχουν δύο διαφορετικοί τύποι νευρομυϊκών επαφών: ηλεκτρική και χημική. Κατά την ηλεκτρική νευρομυϊκή επαφή, τα ερεθίσματα μεταδίδονται ηλεκτρικά. Ο τύπος όμως αυτός της επαφής είναι σπάνιος. Για την περίπτωση των σκελετικών μυών, η χημική νευρομυϊκή επαφή διαδίδει τον ηλεκτρικό παλμό με τη βοήθεια της ακετυλχολίνης (Ach) όπως ακριβώς και στην περίπτωση των νευρικών συνάψεων. Η νευρομυϊκή επαφή από το προσυναπτικό στο μετασυναπτικό της τμήμα είναι περίπου 100 nm και η διάχυση της Ach στο διάστημα αυτό καθυστερεί τη διάδοση του παλμού περίπου κατά 1 ms (νευρομυϊκή καθυστέρηση). Κατά τη χημική νευρομυϊκή επαφή, δεν είναι απαραίτητο η ίδια χημική ουσία να δρα σαν μεταβιβαστής πληροφοριών σε όλες τις επαφές. Υπάρχουν αξιοσημείωτες πληροφορίες που αναφέρουν ότι διαφορετικές χημικές ουσίες δρουν σε διαφορετικές επαφές. Τα άκρα των περισσότερων νευρώνων είναι τόσο μικρά ώστε είναι αδύνατον να κάνουμε κατ' ευθείαν παρατηρήσεις και συνεπώς να προσδιορίσουμε την ουσία που μεταβιβάζει τις πληροφορίες. Σαν αποτέλεσμα του μικρού μεγέθους, μόνο πολύ μικρά ποσά από τις ουσίες αυτές είναι απαραίτητα. Για παράδειγμα, στις νευρομυϊκές επαφές των θηλαστικών, περίπου 10^{-18} γραμμομόρια ακετυλχολίνης (Ach) είναι ικανά να δημιουργήσουν ένα δυναμικό δράσης.

Στις συνάψεις μεταξύ νευρώνων, ένα δυναμικό δράσης ενός προσυναπτικού νευράξονα, μπορεί να διεγείρει ένα δυναμικό δράσης σε ένα μετασυναπτικό νευράξονα. Σε μερικές περιπτώσεις ένα δυναμικό δράσης ενός προσυναπτικού νευράξονα θα δημιουργήσει μόνο μία μικρή αντίδραση στο σημείο διέγερσης σ' ένα μετασυναπτικό νευράξονα. Έτσι, υπάρχει πιθανότητα πρόσθεσης όλων των μικρών αντιδράσεων που προέρχονται από την επίδραση του δυναμικού δράσης διαφόρων συνάψεων με αποτέλεσμα τη δημιουργία ενός δυναμικού δράσης. Αν αρκετά άκρα ενός νευρώνα συναφθούν όλα με ένα άλλο νευρώνα και αν το δυναμικό δράσης κάθε άκρου εμφανίζεται με διαφορετική καθυστέρηση χρόνου ως προς τα άλλα δυναμικά δράσης, τότε το δυναμικό δράσης που μεταφέρεται στο μετασυναπτικό νευρώνα, θα είναι πολλαπλάσιο του αρχικού δυναμικού δράσης.

6.2. Βιοηλεκτρικά φαινόμενα μυών

Περίπου το 40% του ανθρώπινου σώματος αποτελείται από γραμμωτό μυϊκό ιστό και 5% - 10% από λείο ή καρδιακό μυ. Χαρακτηριστική ιδιότητα των κυττάρων που αποτελούν τον ιστό αυτό είναι η ανάπτυξη τάσης μετά



από διέγερση και ανάλογα με την αντίσταση που υπάρχει, η σμίκρυνσή τους. Τα κύτταρα του μυϊκού ιστού όπως και του νευρικού μπορούν να διεγερθούν με ηλεκτρικά, μηχανικά, χημικά και άλλα ερεθίσματα. Η διέγερση αυτή εκδηλώνεται με την ανάπτυξη ενός δυναμικού δράσης που διαδίδεται κατά μήκος της μεμβράνης του κυττάρου και στη συνέχεια προκαλεί τη συστολή του. Υπάρχουν, όπως αναφέρθηκε και παραπάνω, τρεις διαφορετικές μορφές μυϊκού ιστού, δηλαδή, ο γραμμωτός, ο καρδιακός και ο λείος κάθε μία από τις οποίες παρουσιάζει δικές της ανατομικές και λειτουργικές ιδιομορφίες.

6.2.1. Μορφολογία του μυϊκού ιστού

Γραμμωτός: Ο μυς ολόκληρος περιβάλλεται από συνδετικό ιστό που λέγεται επιμύιο. Αυτό συγκρατεί το μυ σαν σύνολο και τον συνδέει με τα οστά. Επίσης φέρει τα αγγεία. Το επιμύιο προσεκβάλλει με τη μορφή διαφραγμάτων στο εσωτερικό του μυ. Τα διαφράγματα αυτά περιβάλλουν δεσμίδες μυϊκών ινών και το σύνολό τους ονομάζεται περιμύιο. Τέλος το περιμύιο αποστέλλει λεπτότατες δικτυωτές ίνες που περιβάλλουν κάθε μυϊκή ίνα ξεχωριστά. Αυτές αποτελούν το ενδομύιο. Ανάμεσα στις μυϊκές ίνες πορεύονται και τα τριχοειδή.

Λείος: Ο λείος μυϊκός ιστός αποτελείται από στενόμακρα ατρακτοειδή κύτταρα που μπορεί να είναι πλατιά 5-10 μm σε διάμετρο και 30-200 μm σε μήκος. Αυτά τα κύτταρα είναι τις πιο πολλές φορές τοποθετημένα σε στρώματα που κυρίως υπάρχουν στα τοιχώματα που έχουν τα κοίλα σπλάγχνα, τ' αγγεία κ.λ.π.. Κρατιούνται στη θέση τους από ένα λεπτό δίκτυο από δικτυωτές ίνες.

Καρδιακός: Ο μυς αυτός αποτελείται από επιμήκη κύτταρα που είναι μαζεμένα σε στήλες και αναστομώνονται ακανόνιστα. Η τοποθέτηση που έχουν οι στήλες είναι άτακτη και περιβάλλονται από ένα λεπτό περίβλημα συνδετικού ιστού που αντιστοιχεί στο ενδομύιο του σκελετικού ιστού.

Οι τρεις μορφές λοιπόν του μυϊκού ιστού εμφανίζουν μορφολογικές διαφορές. Οι βασικές αυτές διαφορές φαίνονται στο σχήμα 85. Η δομή της μυϊκής ίνας, αναπτύχθηκε στο δεύτερο κεφάλαιο.

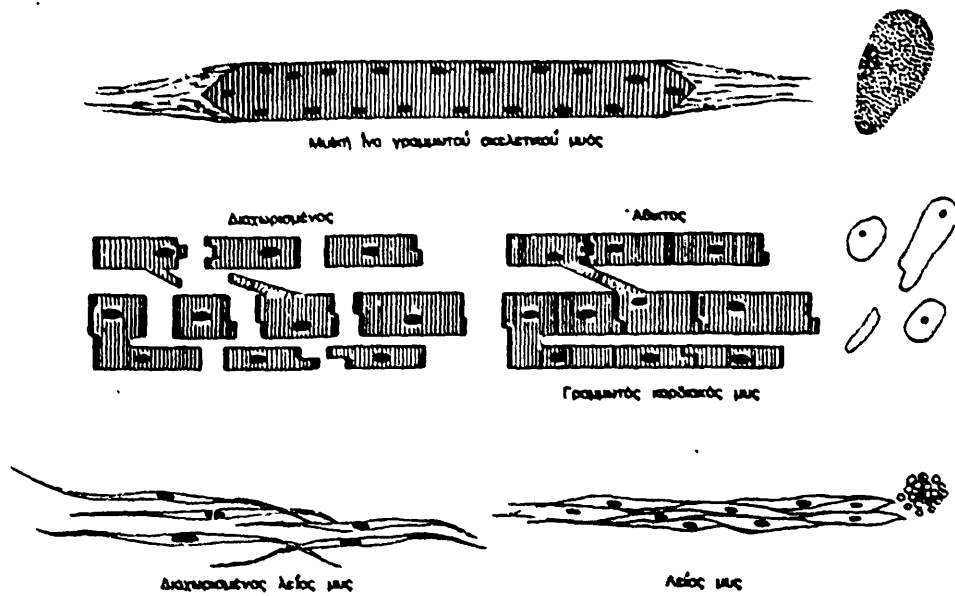
6.2.2. Διέγερση μεμβράνης-Μετάδοση ερεθισμού

Γραμμωτός

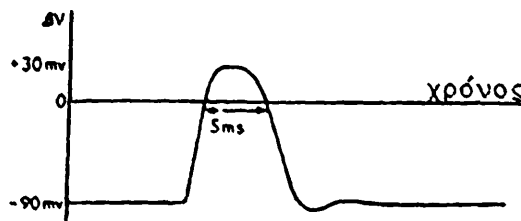
Απλοποιώντας την κατάσταση, θα μπορούσαμε να δεχθούμε ότι οι ηλεκτρικές ιδιότητες των γραμμωτών μυϊκών κυττάρων είναι παρόμοιες με αυτές των νευρώνων που δεν φέρουν έλυτρα μυελίνης. Οι διαφορές οφείλονται στα ειδικά ανατομικά χαρακτηριστικά των μυϊκών κυττάρων και στο ρόλο που παίζουν εκτός από τα ιόντα Na^+ και K^+ και τα ιόντα ασβεστίου (Ca^{++}) του σαρκοπλάσματος στην ηλεκτρική διέγερση του μυϊκού κυττάρου. Ένα τυπικό δυναμικό δράσης γραμμωτού μυός φαίνεται στο σχήμα 86. Η διαφορά αυτού του δυναμικού από εκείνο των νευρώνων είναι στο ότι το μέγιστο του δυναμικού διαρκεί πολύ περισσότερο στους μυς παρά στους νευρώνες.

Ενώ στους νευρώνες η διέγερση αρχίζει κατά κανόνα στο ένα από τα δύο άκρα τους, στις μυϊκές ίνες η διέγερση γίνεται πολλές φορές στο μέσο





Σχήμα 85: Διάγραμμα της δομής των τριών μυϊκών τύπων. Πάνω: Γραμμωτός μυϊκός ιστός. Κέντρο: Καρδιακός μυϊκός ιστός. Κάτω: Λείος μυϊκός ιστός. Τα διαγράμματα στα δεξιά δείχνουν σε εγκάρσιες τομές αυτούς τους τρεις μυϊκούς τύπους. Ο σκελετικός γραμμωτός μυς αποτελείται από μεγάλα στενόμακρα πολυπύρρηνα κύτταρα (ίνες). Ο καρδιακός μυϊκός ιστός αποτελείται από ακανόνιστα διακλαδισμένα κύτταρα που ενώνονται κατά μήκος. Ο λείος μυϊκός ιστός είναι ένα άθροισμα από ατρακτοειδή κύτταρα. (Από Rassmore και Robson, 1968).



Σχήμα 86: Δυναμικό δράσης γραμμωτού μυός.

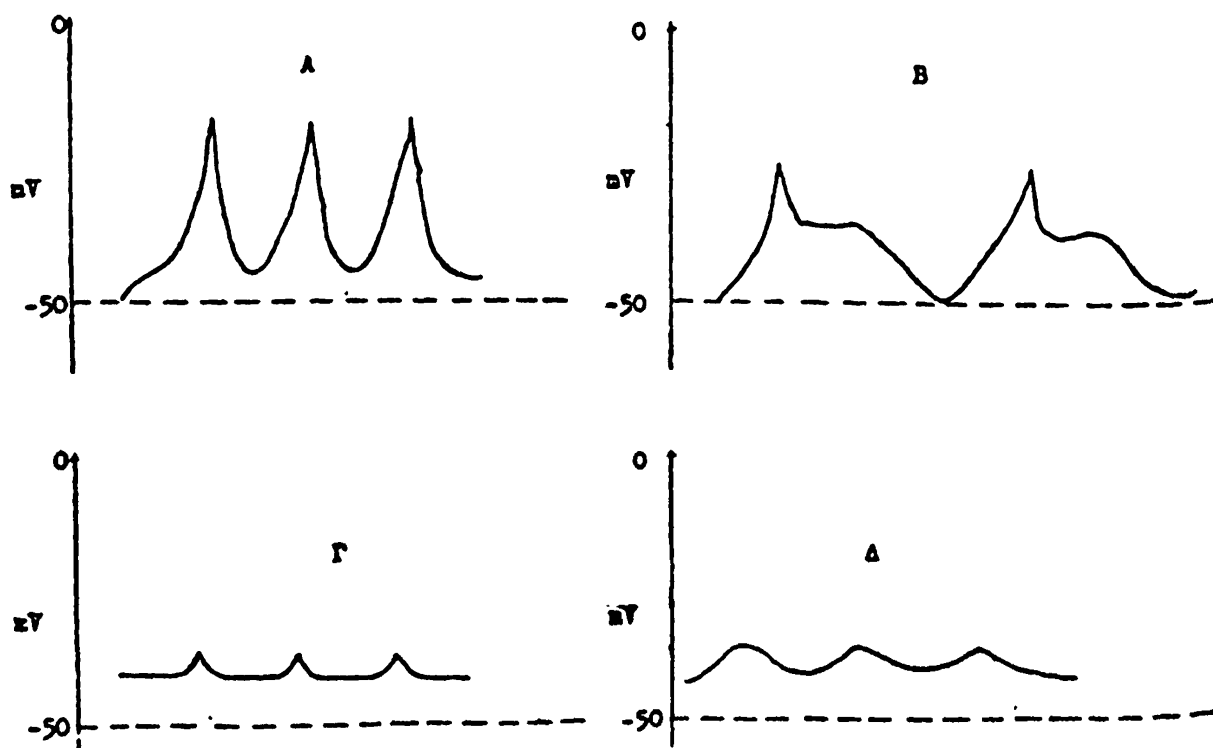
τους ή ακόμα σε διάφορα σημεία της ίνας, έτσι ώστε να εξασφαλίζεται συντονισμένη δράση. Ακόμη λόγω της απουσίας του μονωτικού στρώματος της μυελίνης το δυναμικό δράσης μπορεί να διαδοθεί στις παράπλευρες ίνες με αποτέλεσμα ένας αριθμός ινών να συσπάται ταυτόχρονα.

Σε όλους τους σκελετικούς μυς υπάρχουν νευρικοί (αισθητικοί) υποδοχείς που ειδοποιούν το κεντρικό νευρικό σύστημα για την κατάσταση του μυϊκού συστήματος. Όταν χρειαστεί, το κεντρικό νευρικό σύστημα στέλνει σήματα με τα κινητικά νεύρα και αλλάζει την κατάσταση του μυϊκού συστήματος. Επομένως, η πολυπλοκότητα του νευρομυϊκού συστήματος επαυξάνεται από την ύπαρξη αρνητικών μηχανισμών ανάδρασης που του επιτρέπουν να αυτοελέγχεται.



Λείος και καρδιακός

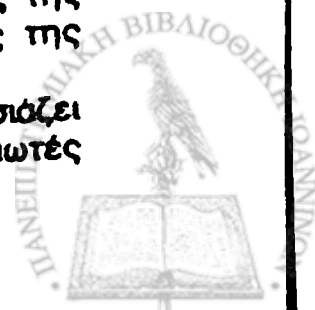
Τα δυναμικά δράσης των λείων μυϊκών ινών εμφανίζουν μεγάλη ποικιλομορφία. Έτσι η εμφάνιση δυναμικών αιχμής (Α), σχήμα 87, είναι σχετικά σπάνια. Πολύ συχνότερα συναντούμε δυναμικά με ψηλό και παρατεταμένο "οροπέδιο εκπόλωσης". Τα δυναμικά αυτού του τύπου διαρκούν σχετικά μεγάλο χρονικό διάστημα μέχρι και 5s. Άλλη μορφή δυναμικών δράσης είναι εκείνη που εμφανίζει μικρές αιχμές ύψους μόνο λίγων mV (Γ) ή μικρές και κυματοειδείς αυξομειώσεις (Δ) της τιμής πόλωσης της μεμβράνης. Κάτω από ορισμένες συνθήκες εμφανίζεται πλήρης εκπόλωση της μεμβράνης που διαρκεί για μακρό διάστημα και φτάνει μέχρι και τέλειο μηδενισμό της διαφοράς δυναμικού μεταξύ του εσωτερικού και εξωτερικού του κυττάρου. Παρ' όλο ότι καθ' όλη τη διάρκεια των διαφόρων αυτών δυναμικών δράσης παρουσιάζεται συστολή των μυϊκών ινών, η έναρξη και λήξη της συστολής αυτής δεν εμφανίζει πάντοτε απόλυτη χρονική συσχέτιση με την έναρξη και τη λήξη των δυναμικών δράσης. Σαν γενικός κανόνας ισχύει ότι αυξημένη συχνότητα εμφάνισης μικρότερων ή μεγαλύτερων αιχμών συνδυάζεται με αυξημένη κατάσταση συστολής, δηλαδή αυξημένο "μυϊκό τόνο". Ελαττωμένη συχνότητα των αιχμών αυτών ή και τέλεια εξαφάνιση συνδυάζεται με αντίστοιχη χαλάρωση του λείου μυ.



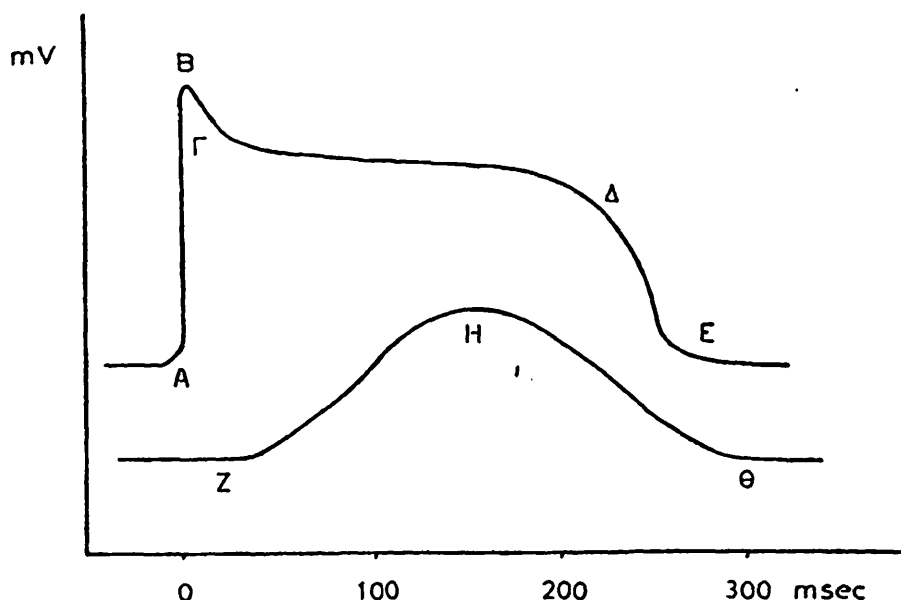
Σχήμα 87: Δυναμικά δράσης λείων μυϊκών ινών.

Είναι ευνόητο ότι οι διάφορες μεταβολές του δυναμικού πόλωσης της μεμβράνης έχουν άμεση σχέση και εξάρτηση από τις μεταβολές της διαπερατότητας της μεμβράνης στα ιόντα Na^+ και K^+ .

Η αρχική φάση του δυναμικού δράσης στον καρδιακό μυ, παρουσιάζει πολλές αναλογίες με την αντίστοιχη φάση στις νευρικές ή στις γραμμωτές



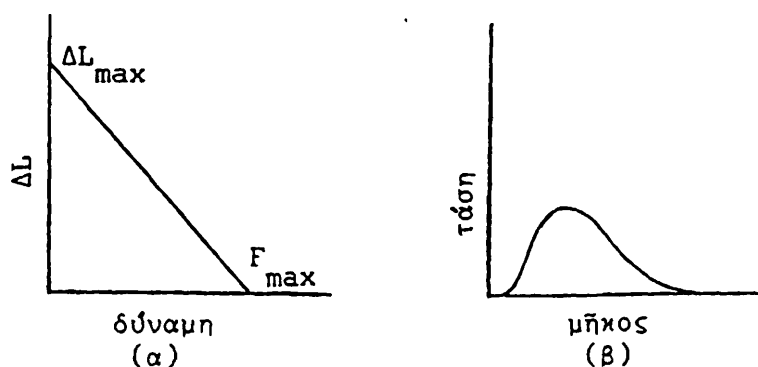
μυϊκές ίνες. Αντίθετα, η φάση επαναπόλωσης (BE), σχήμα 88, διαρκεί για μεγαλύτερο χρονικό διάστημα μέχρι 200 ms. Κατά το διάστημα επαναπόλωσης διακρίνονται τρεις χωριστές φάσεις. Μια αρχική βραχεία φάση ταχείας επαναπόλωσης (BΓ), μια δεύτερη βραδύτατης επαναπόλωσης (ΓΔ) και τελικά μια τρίτη φάση επαναπόλωσης γρήγορου πάλι ρυθμού (ΔΕ). Είναι σίγουρο ότι οι διακυμάνσεις στο ρυθμό επαναπόλωσης, οφείλονται σε ειδικές μεταβολές της διαπερατότητας της μεμβράνης στα ιόντα Na^+ και K^+ που είναι χαρακτηριστικές για τον τύπο αυτό του μυϊκού ιστού.



Σχήμα 88: Δυναμικό δράσης καρδιακού μυ (άνω καμπύλη). Μηχανική σύσπαση καρδιακού μυ (κάτω καμπύλη).

6.2.3. Φυσικές αλλαγές κατά τη διάρκεια της μυϊκής συστολής

Η διάδοση ενός δυναμικού δράσης σε μια μυϊκή ίνα προκαλεί τη μυϊκή σύσπασή της. Ο όλος μηχανισμός έχει αναφερθεί στο δεύτερο κεφάλαιο. Η μυϊκή σύσπαση είναι ισομετρική όταν το μήκος της ίνας παραμένει σταθερό και αυξάνεται η τάση. Είναι ισοτονική όταν βραχύνεται το μήκος και είναι σταθερή η τάση. Όταν συμβαίνουν και τα δύο είναι αυξοτονική (σχήμα 89). Το μέγεθος της συστολής μιας μυϊκής ίνας εξαρτάται από το μήκος της πριν

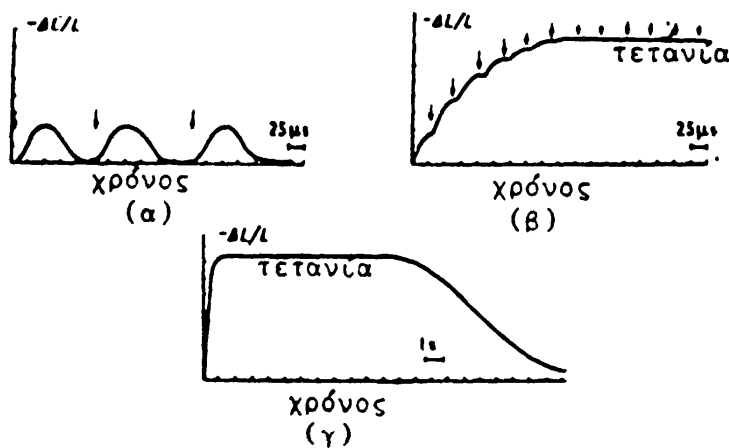


Σχήμα 89: (α) ισοτονική συστολή: σχέση του μήκους με τη δύναμη (β) ισομετρική συστολή: σχέση της τάσης με το μήκος (Από Ackerman, 1962).



τη συστολή. Για κάθε μυ υπάρχει ένα ορισμένο αρχικό μήκος στο οποίο αντιστοιχεί κατά τη συστολή η μέγιστη απόδοση του μυ.

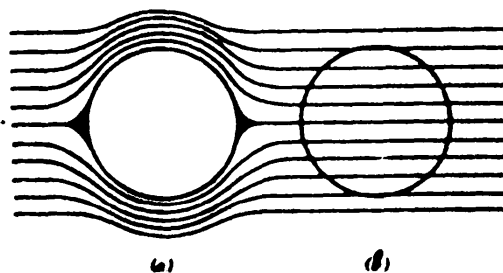
Αν τα ερεθίσματα απέχουν το ένα με το άλλο αρκετό χρονικό διάστημα, ο μυς μεταξύ των συσπάσεων χαλαρούται και επανέρχεται κάθε φορά στο αρχικό του μήκος. Η καμπύλη συστολής για ιστονικές συστολές φαίνεται στο σχήμα 90(α). Αν το ερέθισμα επαναλαμβάνεται πριν ο μυς χαλαρώσει και επανέρθει στο αρχικό του μήκος, τότε έχουμε άθροιση των ερεθισμάτων όπως φαίνεται στο σχήμα 90(β), ενώ αν το ερέθισμα επαναλαμβάνεται πολύ γρήγορα έχουμε σαν αποτέλεσμα την καμπύλη του σχήματος 90(γ). Η συνεχής συστολή ονομάζεται τετανία.



Σχήμα 90: Καμπύλες συστολής. (α) Τα ερεθίσματα απέχουν μεταξύ τους αρκετό χρονικό διάστημα. (β) Τα ερεθίσματα επαναλαμβάνονται πριν ο μυς χαλαρώσει και επανέρθει στο αρχικό του μήκος. (γ) Τα ερεθίσματα επαναλαμβάνονται πολύ γρήγορα. Τα βέλη δηλώνουν ερεθίσματα. (Από Ackertman, 1962).

6.3. Ηλεκτρική αγωγιμότητα ιστών

Η ηλεκτρική αγωγιμότητα στο σώμα είναι βασικά ιοντική. Αυτό οφείλεται στη σχετικά μεγάλη συγκέντρωση ιόντων τόσο στο εξωκυττάριο όσο και στο ενδοκυττάριο υγρό. Ενώ όμως το εξωκυττάριο υγρό παρουσιάζει μια κάποια συνέχεια μέσα στο σώμα, το ενδοκυττάριο υγρό κάθε κυττάρου είναι κλεισμένο μέσα στην κυτταρική μεμβράνη. Όπως όμως αναφέρθηκε στα προηγούμενα, η κυτταρική μεμβράνη παρουσιάζει

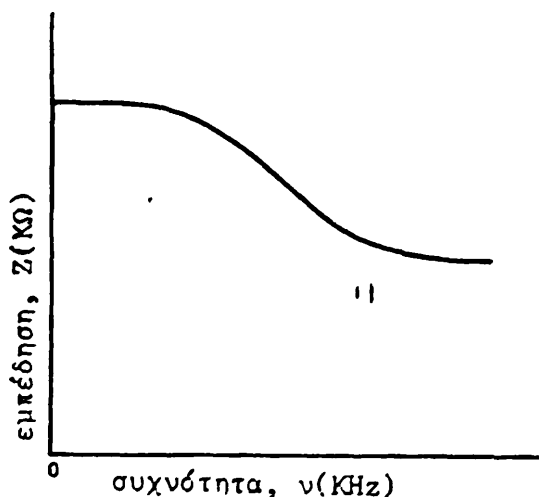


Σχήμα 91: Αγωγιμότητα (α) συνεχούς και χαμηλής συχνότητας ηλεκτρικού ρεύματος, (β) υψίσυχνου ηλεκτρικού ρεύματος μέσα στους ιστούς. (Από Geddes και Baker, 1975).



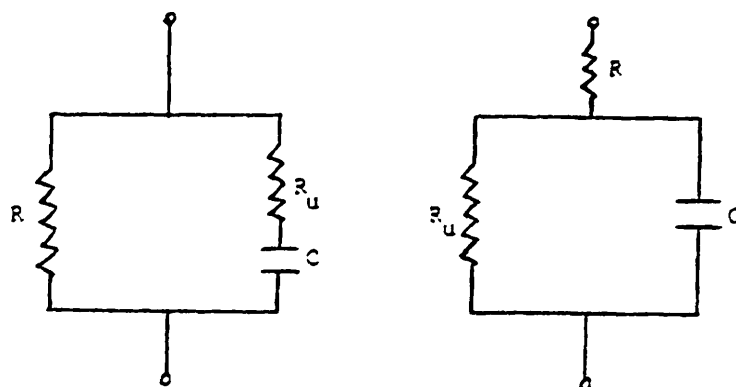
χαρακτηριστικές ιδιότητες πυκνωτή. Από τα παραπάνω είναι φανερό ότι στην περίπτωση που οι ιστοί διαρρέονται από συνεχές ή και χαμηλής συχνότητας ρεύμα, αυτό παρακάμπτει τα κύτταρα και η αγωγιμότητα οφείλεται βασικά στα ιόντα του εξωκυττάριου υγρού (σχήμα 91(a)). Στην περίπτωση υψίσυχνων ρευμάτων, η χωρητική αντίσταση (Z_c) της κυτταρικής μεμβράνης μικραίνει ($Z_c = 1/\omega c$) και το ρεύμα περνά μέσα από τα κύτταρα (σχήμα 91(β)).

Η μεταβολή στην ολική εμπέδηση (σύνθετη αντίσταση) Z σε συνάρτηση με τη συχνότητα (ν) του ηλεκτρικού ρεύματος εξαρτάται από το είδος του ιστού. Μια τυπική καμπύλη της συναρτήσεως $Z=f(\nu)$ δίνεται στο σχήμα 92.



Σχήμα 92: Μεταβολή στην εμπέδηση Z των ιστών σε συνάρτηση με τη συχνότητα ν , του ηλεκτρικού ρεύματος. (Από Geddes και Baker, 1975).

Η ύπαρξη ωμικών αντιστάσεων στο εξωκυττάριο (R) και ενδοκυττάριο (R_u) υγρό και χωρητικότητας C στην κυτταρική μεμβράνη, οδήγησε στην ταυτοποίηση των ηλεκτρικών χαρακτηριστικών των ιστών με ισοδύναμα ηλεκτρικά κυκλώματα. Στο σχήμα 93 δίνονται δύο απλά ισοδύναμα κυκλώματα των ιστών, αν και μερικές φορές χρησιμοποιούνται περισσότερο πολύπλοκα κυκλώματα.



Σχήμα 93: Ισοδύναμα ηλεκτρικά κυκλώματα ζώντων ιστών. (Από Geddes και Baker, 1975).



Στην πραγματικότητα, τα βιολογικά ρευστά παρουσιάζουν διαφορετικές ηλεκτρικές ιδιότητες. Αυτό συμβαίνει γιατί μπορεί να περιέχουν διαφορετικά ιόντα ή τα ίδια ιόντα σε διαφορετικές συγκεντρώσεις. Σε πολλές μάλιστα περιπτώσεις τα βιολογικά ρευστά δεν είναι απλοί ηλεκτρολύτες αλλά περιέχουν και άλλα στοιχεία, όπως μακρομόρια, οργανίδια ή κύτταρα. Από την άλλη μεριά, οι διάφοροι ιστοί αποτελούνται από κύτταρα με διαφορετικό σχήμα, διάταξη ή και ηλεκτρικές ιδιότητες. Συνηθισμένο χαρακτηριστικό των ιστών είναι η ηλεκτρική ανισοτροπία. Για παράδειγμα, μπορεί να παρουσιάζουν διαφορετική αγωγιμότητα σε διαφορετικές διευθύνσεις. Ακόμη, οι διάφοροι ιστοί δεν είναι κανονικά ή ομοιόμορφα κατανομημένοι μέσα στο ανθρώπινο σώμα.

Από τα παραπάνω γίνεται φανερό ότι είναι πολύ δύσκολη η μελέτη της κατανομής του ηλεκτρικού ρεύματος άρα και η μέτρηση της αγωγιμότητας σε ένα ζώντα ιστό. Στην πράξη η κατάσταση απλοποιείται και η ηλεκτρική συμπεριφορά των ζώντων ιστών μπορεί να εκτιμηθεί από μετρήσεις αγωγιμότητας σε διάφορα δείγματα ιστών *in vitro*. Θα πρέπει όμως εδώ να σημειωθεί ότι συνήθως οι ζώντες ιστοί εμφανίζουν μικρότερη αγωγιμότητα από τους αντίστοιχους νεκρούς ιστούς.

Έχει παρατηρηθεί ότι η αγωγιμότητα του ανθρώπινου σώματος μεταβάλλεται με την εποχή του έτους, με τον τρόπο λειτουργίας των ενδοκρινών αδένων, με την ηλικία, το γένος. Τα παραπάνω κατά πάσα πιθανότητα οφείλονται σε μεταβολές του πάχους, της εφύδρωσης του δέρματος, σε εναπόθεση υποδόριου λίπους κ.λ.π.

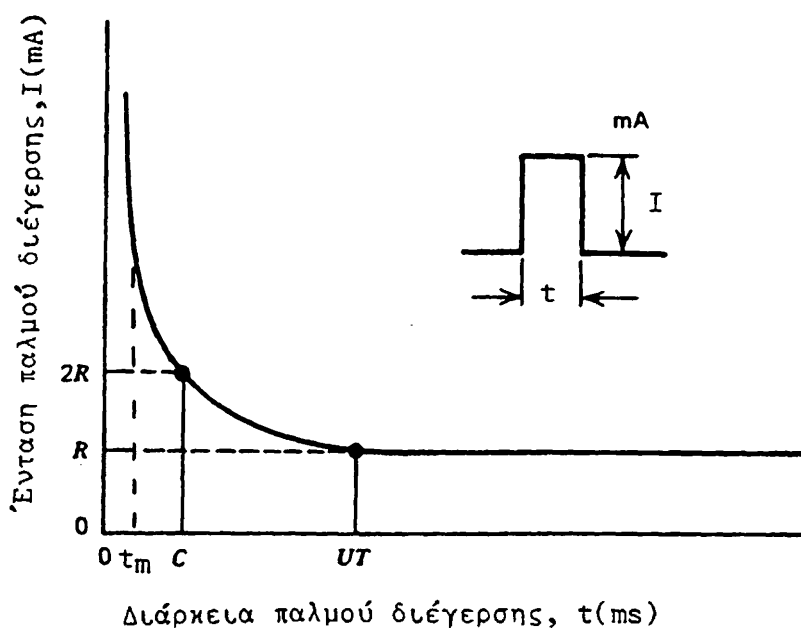
6.4. Ηλεκτρική διέγερση ευερέθιστων ιστών

Όταν ηλεκτρικό ρεύμα περνά μέσα από τον ογκώδη αγωγό του σώματος συναντά και ευερέθιστους ιστούς, όπως το μυϊκό, το νευρικό κ.λ.π., τους οποίους μπορεί να διεγείρει. Όπως είπαμε, για να διεγερθεί το νευρικό κύτταρο και να ξεκινήσει ένα δυναμικό δράσης, πρέπει η ηλεκτρική διέγερση να είναι αρκετά μεγάλη ώστε το δυναμικό ηρεμίας της μεμβράνης ($U_m \sim -80\text{mV}$) να ξεπεράσει το δυναμικό κατωφλίου της ($U_k \sim -60\text{mV}$).

Στην περίπτωση που το ηλεκτρικό ρεύμα δεν είναι συνεχές αλλά υψίσυχνο, μπορούμε να θεωρήσουμε ότι αποτελείται από μια σειρά επαναλαμβανόμενων ομοιόμορφων παλμών έντασης (ή τάσης). Ένα υψίσυχνο ρεύμα μπορεί να διεγείρει κάποιο ευερέθιστο ιστό μόνο όταν και κάθε ένας από τους ηλεκτρικούς παλμούς του είναι ικανός να διεγείρει τον ιστό αυτό. Αποδεικνύεται ότι για να μπορέσει ένας παλμός ρεύματος (ή τάσης) να διεγείρει τους ευερέθιστους ιστούς, πρέπει να υπάρχει ορισμένη σχέση ανάμεσα στο ύψος I (ή U) και στη διάρκεια (t) του παλμού. Μια τυπική καμπύλη που δίνει αυτή τη σχέση έχουμε στο σχήμα 94.

Από την καμπύλη του σχήματος 94 που έχει μορφή υπερβολής, βλέπουμε ότι για παλμούς πολύ μικρής διάρκειας ($t < t_m$), όσο μεγάλη και αν είναι η ένταση I του ηλεκτρικού παλμού, δεν θα γίνει διέγερση των ιστών. Αυτό έχει σαν αποτέλεσμα τη δυνατότητα να περάσουμε μέσα από το σώμα υψίσυχνο ρεύμα μεγάλης έντασης ($\sim 1\text{A}$) χωρίς να γίνει αισθητό από τον άνθρωπο και χωρίς να προξενήσει βλάβη, εφ' όσον δεν διεγείρονται οι





Σχήμα 94: Καμπύλη που δίνει την ένταση και διάρκεια των ηλεκτρικών παλμών οι οποίοι είναι ικανοί να διεγείρουν τους ευερέθιστους ιστούς. (Από Geddes και Baker, 1975).

ευερέθιστοι ιστοί (μυϊκός, νευρικός κ.λ.π.). Στο τελευταίο στηρίζονται διάφορες διαγνωστικές και θεραπευτικές εφαρμογές του ηλεκτρισμού. Ακόμη στην καμπύλη αυτή, όπως θα περίμενε κανείς, εμφανίζεται ένα κατώφλι έντασης I_k (ή τάσης U_k). Παλμοί έντασης με ύψος $I < I_k$ δεν μπορούν να διεγείρουν τους ιστούς όσο μεγάλη και αν είναι η διάρκειά τους, ακόμη και αν υπήρχε συνεχής ηλεκτρική διέγερση.

6.5.1. Επίδραση ηλεκτρικού ρεύματος στο ανθρώπινο σώμα

Αν μεταξύ δύο σημείων του σώματος εφαρμοστεί διαφορά δυναμικού και το σώμα είναι μέρος ενός ηλεκτρικού κυκλώματος ώστε να επιτρέψει τη διέλευση ηλεκτρικού ρεύματος, τότε αυτό που θα συμβεί δεν εξαρτάται από τη διαφορά δυναμικού, αλλά από το ρεύμα i που διέρχεται ή από την ισχύ $N = i^2 R$ που αποθηκεύεται. Η ισχύς αυτή δεν μπορεί να είναι μεγαλύτερη από την ισχύ τροφοδοσίας.

Η αγωγιμότητα του σώματος είναι ιοντική και η μεγάλη περιεκτικότητά του σε νερό, το κάνει να είναι αρκετά καλός αγωγός του ηλεκτρισμού. Όμως, υπάρχει στο σώμα μια "επιφανειακή αντίσταση" που είναι σχετικά μεγάλη. Αυτή οφείλεται στην όχι πάντα καλή επαφή αγωγού-δέρματος (για ξηρά δέρματα) και στην κάπως μεγάλη αντίσταση του δέρματος. Άρα το δέρμα εκτός από τα άλλα, προστατεύει το σώμα και από ηλεκτρικά σοκ. Όταν το ρεύμα περάσει μέσα στο σώμα, διαχέεται από το σημείο εισόδου (επαφής) διαλέγοντας διάφορους δρόμους διέλευσης χαμηλής αντίστασης μέσα στον ογκώδη αγωγό που αποτελεί το σώμα. Άρα μπορεί ένα άτομο να έρθει σε επαφή με πηγή σχετικά μεγάλης τάσης και να πάθει ένα μικρό ηλεκτρικό σοκ. Ενώ, αν μια μικρή σχετικά τάση εφαρμοστεί σε μια εσωτερική κοιλότητα του σώματος, μπορεί να βάλει σε άμεσο κίνδυνο και τη ζωή του ανθρώπου.

6.5.2. Επίδραση ρεύματος στη λειτουργία του νευρικού και καρδιακού ιστού.

Το μούδιασμα είναι επίδραση (διέγερση) των αισθητηρίων νεύρων του δέρματος από τον ηλεκτρισμό. Αν κινητικά νεύρα ή μυς ερεθιστούν, αποτέλεσμα είναι η σύσπαση των μυών. Ειδικά ο κίνδυνος είναι μεγάλος στην περίπτωση του μυοκαρδίου.

Έχουμε δύο είδη ηλεκτροσόκ:

α) Μικροσόκ που μπορεί να συμβεί από ρεύματα πολύ μικρής έντασης που συνήθως δεν γίνονται αισθητά από υγιές άτομο, αλλά μπορεί να είναι καταστρεπτικά για ένα ηλεκτρικά εκτεθειμένο άτομο, για παράδειγμα άτομο συνδεδεμένο με ηλεκτρονικές συσκευές παρακολούθησης.

β) Μακροσόκ, όπου ρεύμα μεγάλης έντασης περνά το δέρμα, με αποτέλεσμα τη δημιουργία εγκαυμάτων και άλλων επιπλοκών.

Για ηλεκτρικό ρεύμα που διέρχεται από το δέρμα δεχόμαστε αυθαίρετα τα 500 μA ως μέγιστο επιτρεπτό ρεύμα εισόδου.

Η διέλευση του ηλεκτρικού ρεύματος μπορεί να προκαλέσει τρία γενικά φαινόμενα: θέρμανση των ιστών, ηλεκτρική διέγερση ιστών και ηλεκτροχημικά εγκαύματα.

Παρακάτω αναφέρουμε προσεγγιστικά τις περιοχές ρευμάτων που παράγουν το κάθε φαινόμενο.

10 μA - 100 μA	μέγιστο επιτρεπτό ρεύμα διαρροής ηλεκτρικών συσκευών
1 mA	γίνεται το ρεύμα αισθητό
1mA - 10mA	αίσθηση πόνου
10mA - 100mA	σύσπαση μυών (πόνος, λιποθυμία, πιθανότητα σοβαρότερων κινδύνων)
100mA-1000mA=1A	Μαρμαρυγή (ινίδωση)
> 1 και < 6 A	Μόνιμη σύσπαση μυοκαρδίου
> 10 A	Εγκαύματα, ο εγκέφαλος και τα νεύρα χάνουν κάθε λειτουργικότητα και η βίαιη συστολή των μυών μπορεί να δημιουργήσει ρήξη τενόντων.

Για εσωτερικό ρεύμα, δηλαδή όταν η ηλεκτρική τάση εφαρμοστεί σε μια εσωτερική κοιλότητα του σώματος, δεχόμαστε ότι πρέπει να είναι μικρότερο από το ρεύμα διαρροής των ηλεκτρικών συσκευών $i_{\text{max}} < 10 \mu\text{A}$.



ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΕΒΔΟΜΟ

ΕΠΙΔΡΑΣΕΙΣ ΔΙΑΦΟΡΩΝ ΜΟΡΦΩΝ ΕΝΕΡΓΕΙΑΣ ΣΤΑ ΚΥΤΤΑΡΑ

ΜΗ ΙΟΝΤΙΖΟΥΣΕΣ ΑΚΤΙΝΟΒΟΛΙΕΣ

7.1. Θερμική ενέργεια

Οι διάφορες μορφές ενέργειας που εναποτίθενται μέσα στο σώμα, τελικά μετατρέπονται σε θερμότητα. Η θερμότητα διαχέεται σ' όλο το σώμα με αγωγιμότητα και μέσου του αίματος. Αν ο ρυθμός παραγωγής της θερμότητας είναι μεγαλύτερος από το ρυθμό διαχύσεως, τότε έχουμε τοπική ανύψωση της θερμοκρασίας.

Η τοπική ανύψωση της θερμοκρασίας προκαλεί:

- (1) αγγειοδιαστολή με αποτέλεσμα την αύξηση της ροής του αίματος και τη δημιουργία ερυθήματος.
- (2) η δραστηριότητα πολλών ενζύμων περίπου διπλασιάζεται με κάθε ανύψωση της θερμοκρασίας κατά 10°C.
- (3) όταν η τοπική θερμοκρασία είναι άνω των 50°C, οι πρωτεΐνες μετουσιώνονται και πήγνυνται. Τα ένζυμα παύουν να είναι δραστηριοποιημένα. Χημικές αλλοιώσεις οδηγούν στην εξασθένηση των μεμβρανών και στη θραύση τους. Με τη θραύση των μεμβρανών, ενδοκυτταρικά ένζυμα όπως η γαλακτική διϋδρογενάση και η κρεατινοφωσφοκινάση, απελευθερώνονται και βρίσκονται πια στο αίμα. Έτσι μπορούν να μετρηθούν.

7.2. Ηλεκτρομαγνητική ενέργεια

Τα μέρη του φάσματος της ηλεκτρομαγνητικής ακτινοβολίας μπορεί να ταξινομηθούν σε τέσσερις κατηγορίες: στη θερμική περιοχή (υπέρυθρος), στην ορατή, στη φωτοχημική (υπεριώδης) και στην ιοντίζουσα περιοχή.

7.2.1. Θερμική ακτινοβολία (υπέρυθρος)

Η ηλεκτρομαγνητική ακτινοβολία στην υπέρυθρο περιοχή, δηλαδή με μήκος κύματος μεγαλύτερο από 700 nm, είναι πάντα συνδυασμένη με τη θερμική ενέργεια εκείνων των μορίων που περιέχουν μόνιμα δίπολα. Η απορρόφηση της υπέρυθρου ακτινοβολίας έχει σαν αποτέλεσμα την αύξηση των περιστροφών και των ταλαντώσεων των μορίων και επομένως αύξηση της θερμοκρασίας. Για το λόγο αυτό, οι υπέρυθρες ακτινοβολίες ονομάζονται "θερμές ακτίνες".

Η διαπερατότητα της υπέρυθρου ακτινοβολίας στους ιστούς είναι μικρή. Η υπέρυθρος ακτινοβολία μικρού μήκους κύματος (700-900 nm) διεισδύει σε πάχος 3 mm κάτω από το δέρμα ανεξάρτητα από το χρώμα του δέρματος. Το θερμικό αποτέλεσμα της απορρόφησης της ακτινοβολίας από το τελείως εξωτερικό μέρος του δέρματος μπορεί να γίνει αισθητό κάτω από την επιφάνεια λόγω της θερμικής αγωγιμότητας των ιστών. Επειδή ο ιστός αποτελείται 85% από νερό, η πιο μεγάλη απορρόφηση θα πρέπει να αναμένεται κοντά στα μήκη κύματος που απορροφούνται από το νερό. Όταν πολύ ισχυρή υπέρυθρος ακτινοβολία απορροφάται από τους ιστούς έχει σαν



αποτέλεσμα την εμφάνιση διάφορων παθολογικών αλλοιώσεων όπως το σχηματισμό φυσαλίδων πάνω στο δέρμα.

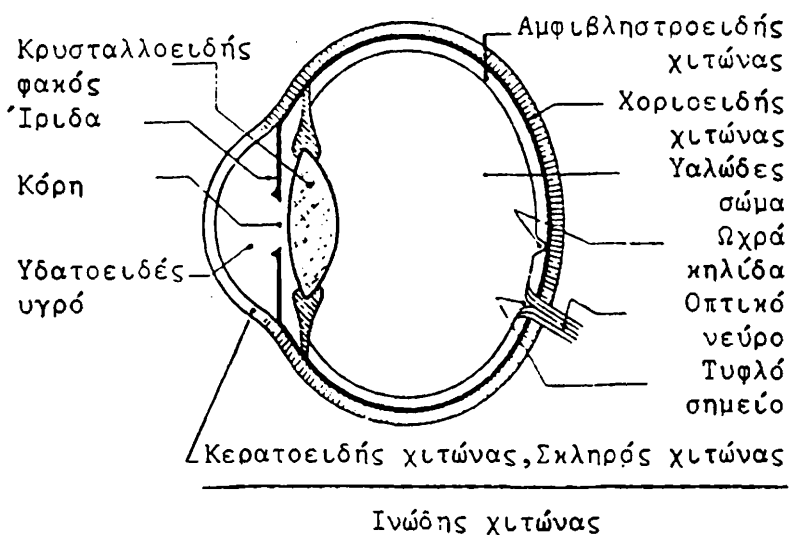
Δέρματα ανεξαρτήτου χρώματος αντανakλούν την υπέρυθρο ακτινοβολία μικρού μήκους κύματος, περίπου το ίδιο. Έτσι, φωτογραφίες με υπέρυθρο ακτινοβολία δέρματος διαφορετικών χρωμάτων είναι περίπου οι ίδιες. Η φωτογράφιση με υπέρυθρο ακτινοβολία βρίσκει εφαρμογή στην αποτύπωση της κατανομής των φλεβών στο στήθος. Καρκίνος ή άλλες ασθένειες μπορεί να αλλάξουν την κατανομή αυτή. Θα πρέπει όμως εδώ να σημειωθεί ότι από άτομο σε άτομο, σε φυσιολογική κατάσταση, η κατανομή των φλεβών μπορεί να διαφέρει κατά πολύ. Έτσι, η τεχνική αυτή δεν μπορεί να θεωρηθεί αξιόλογη. Υπέρυθρος ακτινοβολία μεγάλου μήκους κύματος, χρησιμοποιείται στη θερμογραφία. Κατά την τεχνική αυτή, μετράται η υπέρυθρος ακτινοβολία που εκπέμπεται από το σώμα με συνέπεια να έχουμε μια ένδειξη της θερμοκρασίας του σώματος. Στις περισσότερες περιπτώσεις καρκίνου του μαστού η θερμοκρασία πάνω από τον όγκο είναι αυξημένη περίπου κατά 1°C . Επομένως, λεπτομερής μέτρηση της θερμοκρασίας σε ορισμένες περιοχές του σώματος μπορεί να είναι ενδεικτική για κάποια κακοήθεια.

7.2.2. Ορατή ακτινοβολία

Η ορατή περιοχή παρουσιάζει ιδιαίτερο ενδιαφέρον γιατί η ανθρώπινη όραση περιορίζεται στη φωτεινή ακτινοβολία με μήκη κύματος περίπου από 400 nm μέχρι 700 nm που προέρχονται από διηγεργμένα άτομα.

Ο οφθαλμός του ανθρώπου βρίσκεται μέσα σε κοιλότητα του κρανίου που ονομάζεται οφθαλμική κόγχη και αποτελείται από το βολβό, από βοηθητικά και προστατευτικά όργανα και από σύστημα μυών. Έξι ζεύγη μυών στηρίζουν τον οφθαλμό και κινούν το βολβό προς όλες τις διευθύνσεις. Οι μύς αυτοί ελέγχονται από τρία ζεύγη νεύρων.

Ο βολβός έχει σχήμα σφαιρικό (σχήμα 95). Η εξωτερική διάμετρος είναι περίπου 2,3 cm. Το τοίχωμά του αποτελείται από τρεις χιτώνες: τον ινώδη



Σχήμα 95: Οφθαλμός (Από Αλεξόπουλο, τόμος 5ος, 1966).



(εξωτερικό), το χοριοειδή και τον αμφιβληστροειδή. Ο ινώδης χιτώνας είναι πολύ ανθεκτικός και προφυλάσσει τα ευαίσθητα μέρη του οφθαλμού. Το μπροστινό του μέρος είναι διαφανές για να μπαίνει το φως και ονομάζεται κερατοειδής χιτώνας και το υπόλοιπο τμήμα του είναι αδιαφανές, εξωτερικά λευκό και ονομάζεται σκληρός χιτώνας. Ο μεσαίος χιτώνας είναι ο χοριοειδής του οποίου το εξωτερικό στρώμα φέρει τα αιμοφόρα αγγεία ενώ η εσωτερική μεμβράνη του έχει σκούρο χρώμα για να απορροφά το φως που σκεδάζεται. Ο χιτώνας αυτός καταλήγει στο μπροστινό μέρος σε κυκλικό διάφραγμα, την *ίριδα* που στο κέντρο της έχει μια οπή, την *κόρη*, από όπου μπορεί η φωτεινή δέσμη να περάσει μέσα στον οφθαλμό (σύστημα ανάλογο με το διάφραγμα της φωτογραφικής μηχανής). Η αυτόματη ρύθμιση στη διάμετρο της κόρης που γίνεται με ειδικό σύστημα μυών, ελέγχει το φως που μπαίνει στον οφθαλμό και προστατεύει τη φωτοευαίσθητη εσωτερική του επιφάνεια. Ο τρίτος χιτώνας (ο πιο εσωτερικός) ονομάζεται *αμφιβληστροειδής* και αποτελεί τον αισθητήριο χιτώνα του βολβού γιατί πάνω σ' αυτόν καταλήγει το αισθητήριο νεύρο της όρασης που μεταδίδει τους ερεθισμούς από τα οπτικά κύτταρα, τους *κώνους* και τα *ραβδία* στον εγκέφαλο.

Μια φωτεινή δέσμη μπαίνει στον οφθαλμό από το διαφανή κερατοειδή χιτώνα. Ο χιτώνας αυτός είναι εξογκωμένος προς τα έξω και έχει διάμετρο 1,2 cm και ακτίνα καμπυλότητας περίπου 0,8cm. Το σχήμα του κερατοειδή χιτώνα τον κάνει να λειτουργεί σαν μια απλή σφαιρική διαθλαστική επιφάνεια, έτσι ώστε να μπορεί να εστιάζει τη φωτεινή δέσμη που μπαίνει στον οφθαλμό.

Πίσω από την *ίριδα* βρίσκεται ο *κρυσταλλοειδής φακός* που είναι διαφανής και έχει σχήμα αμφίκυρτου φακού με διάφορες ακτίνες καμπυλότητας. Ο χώρος ανάμεσα στον κερατοειδή χιτώνα και το φακό ονομάζεται *πρόσθιος θάλαμος* και είναι γεμάτος με το διαφανές και άχροο *υδατοειδές υγρό* ενώ ο χώρος που βρίσκεται πίσω από το φακό είναι γεμάτος από διαφανές αλλά πηκτό υγρό που ονομάζεται *υαλώδες σώμα*. Στη θέση που το οπτικό νεύρο μπαίνει στον οφθαλμό δεν υπάρχουν καθόλου οπτικά κύτταρα και η περιοχή ονομάζεται *τυφλό σημείο*. Η *ωχρά κηλίδα* που βρίσκεται στην περιοχή όπου ο άξονας της όρασης συναντά τον αμφιβληστροειδή, είναι η πιο ευαίσθητη περιοχή του αμφιβληστροειδή. Η περιοχή αυτή περιέχει μόνο κώνους και μάλιστα σε μεγάλο αριθμό. Όσο απομακρυνόμαστε από την *ωχρά κηλίδα*, αρχίζουν να εμφανίζονται *ραβδία* και ο λόγος του αριθμού των *ραβδίων* προς τους κώνους αυξάνει προοδευτικά. Στην περίμετρο του αμφιβληστροειδή, αν και σε αριθμό κυριαρχούν τα *ραβδία*, υπάρχουν ακόμη κώνοι.

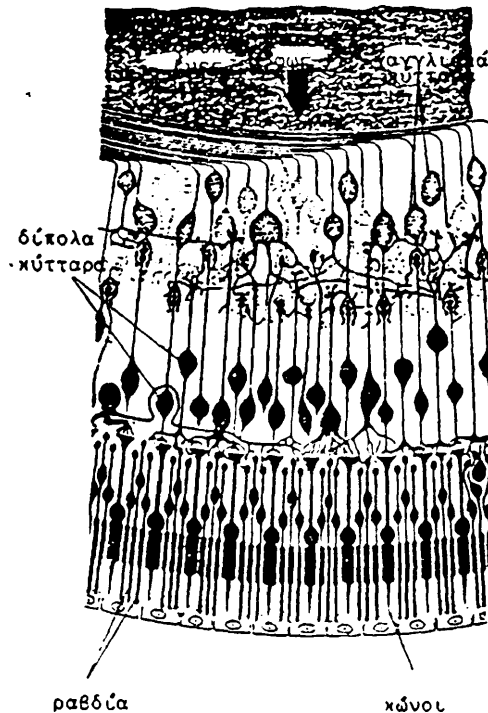
Ο οφθαλμός είναι σύνθετο οπτικό σύστημα με τρία διαθλαστικά μέρη: (α) *υδατοειδές υγρό* με δείκτη διαθλάσεως 1,34 (β) *κρυσταλλοειδής φακός* με δείκτη διαθλάσεως 1,37-1,42 και (γ) *υαλώδες σώμα* με δείκτη διαθλάσεως 1,34. Διάθλαση των ακτίνων συμβαίνει πρώτα κατά την είσοδό τους στο *υδατοειδές υγρό*, στη συνέχεια κατά την είσοδο στο φακό και τέλος κατά την είσοδο στο *υαλώδες σώμα* γιατί όπως αναφέραμε παραπάνω έχουν διάφορους δείκτες διαθλάσεως. Στο σύνολό τους τα τρία αυτά μέρη συμπεριφέρονται σαν ένας λεπτός φακός εστιακής απόστασης f που



σχηματίζει στον αμφιβληστροειδή πραγματικό και ανεστραμμένο είδωλο του αντικειμένου.

Ο κρυσταλλοειδής φακός, μπορεί να μεταβάλλει την εστιακή του απόσταση, μεταβάλλοντας το σχήμα του με τη βοήθεια συστήματος ειδικών μυών που με τη μορφή δακτυλίου περιβάλλουν το φακό.

Ο οφθαλμός δέχεται ηλεκτρομαγνητική ακτινοβολία, την εστιάζει και τη μετατρέπει σε ηλεκτρική ενέργεια που είναι απαραίτητη για τη μετάδοση των νευρικών ερεθισμάτων. Στον αμφιβληστροειδή χιτώνα υπάρχουν τα οπτικά κύτταρα που είναι δύο ειδών: οι κώνοι και τα ραβδία που ονομάζονται έτσι λόγω του μικροσκοπικού τους σχήματος (σχήμα 96).

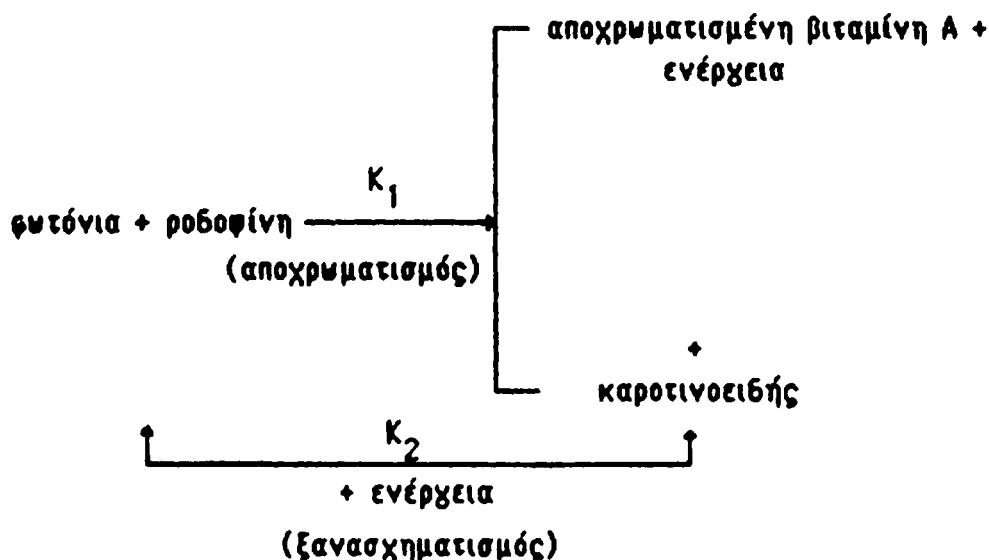


Σχήμα 96: Το φως που εισέρχεται στον οφθαλμό πρέπει πριν φθάσει στα ραβδία και τους κώνους να περάσει από την καροτινοειδή ουσία του αμφιβληστροειδούς χιτώνα (Από Gregory, 1966).

Οι κώνοι χαρακτηρίζονται από τη δυνατότητα να διακρίνουν τα χρώματα και τις λεπτομέρειες του αντικειμένου και τα ραβδία παρόλο ότι δεν βοηθούν στη διάκριση των χρωμάτων και των λεπτομερειών, λόγω της ευαισθησίας τους ακόμη και σε πολύ μικρή ένταση φωτός, χρησιμεύουν για τη νυκτερινή όραση (λυκαυγής όραση). Κάθε οπτικό κύτταρο (ραβδίο ή κώνος) συνάπτει με ένα δίπολο κύτταρο το οποίο με τη σειρά του συνάπτει με ένα γαγγλιακό κύτταρο. Οι νευράξονες των γαγγλιακών κυττάρων σχηματίζουν μια δέσμη που ονομάζεται οπτικό νεύρο και περνάει κατευθείαν από τον εγκέφαλο. Γενικά, κάθε δίπολο κύτταρο ενός κώνου συνάπτει με μερικούς άλλους κώνους και κάθε γαγγλιακό κύτταρο δέχεται πληροφορίες από μερικά μόνο δίπολα κύτταρα με τα οποία συνάπτεται. Το αντίθετο συμβαίνει με τα ραβδία όπου ένα δίπολο κύτταρο συνάπτει με πολλά ραβδία και κάθε γαγγλιακό κύτταρο δέχεται πληροφορίες από πολλά δίπολα

κύτταρα. Αυτό εξηγεί την ευαισθησία των ραβδίων ακόμη και σε πολλή μικρή ένταση φωτός, όπως αναφέρθηκε πιο πάνω.

Το χρωστικό μόριο που είναι υπεύθυνο για την όραση είναι η ροδοψίνη ή ερυθροψίνη. Είναι ένα προϊόν συμπυκνώσεως της καροτινοειδούς (χρυσοκίτρινη χρωστική του αμφιβληστροειδούς) και μιας πρωτεΐνης που ονομάζεται οψίνη. Η καροτινοειδής είναι η αλδεΐδη της βιταμίνης Α. Η ροδοψίνη αποχρωματίζεται από το λευκό φως. Το χρώμα της ξεθωριάζει γρήγορα ενώ στο σκοτάδι αποκαθίσταται. Με άλλα λόγια το φως αλλάζει τη μορφή της. Με μια σειρά χημικών αντιδράσεων η καροτινοειδής αποχωρίζεται από την οψίνη και εμφανίζεται σαν βιταμίνη Α. Η ύπαρξη βιταμίνης Α είναι απαραίτητη για το συνεχή σχηματισμό της ροδοψίνης. Η όλη λειτουργία συνοψίζεται ως εξής:

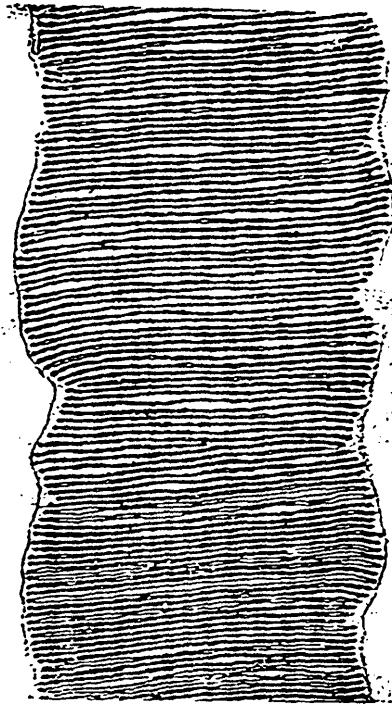


Αν ένα τμήμα κώνου ή ραβδίου εξεταστεί στο ηλεκτρονικό μικροσκόπιο δίνει τη μορφή του σχήματος 97. Δηλαδή, μια ομάδα στοιβάδων που περικλείονται από μια μεμβράνη πάχους περίπου 5 nm.

Έτσι, με τη διεύθησή αυτή, ένα ηλεκτρόνιο που παράγεται κατά τον αποχωρισμό της καροτινοειδούς ουσίας από την οψίνη, μπορεί εύκολα να μεταφερθεί στο τέλος της δομής όπου βρίσκονται οι νευρικοί υποδοχείς και να δημιουργήσει μια ηλεκτρική απόκριση.

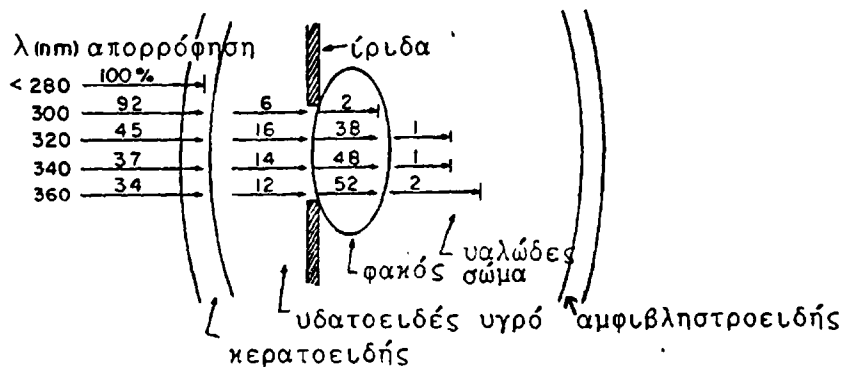
Τα οπτικά κύτταρα είναι ευαίσθητα ακόμη και σε ακτινοβολίες όπως η υπεριώδης που το φάσμα τους βρίσκεται έξω από το ορατό φάσμα. Ο λόγος που δεν μπορούμε να δούμε σ' αυτά τα μήκη κύματος οφείλεται στο ότι ο κερατοειδής χιτώνας απορροφά έντονα τις ακτινοβολίες με μήκος κύματος μικρότερο από 300 nm. Επίσης ο κρυσταλλοειδής φακός απορροφά έντονα τις ακτινοβολίες με μήκος κύματος κάτω από 380 nm. Αυτό είναι και το μικρότερο μήκος κύματος που μπορεί να φθάσει στον αμφιβληστροειδή (σχήμα 98). Εξάλλου, τα μόρια ύδατος στον κερατοειδή χιτώνα και στο υδατοειδές υγρό απορροφούν έντονα τις ακτινοβολίες με μήκος κύματος μεγαλύτερο από 1200 nm. Οι ακτινοβολίες με μεγάλα μήκη κύματος περιορίζονται ακόμη περισσότερο λόγω της μικρής ευαισθησίας των οπτικών





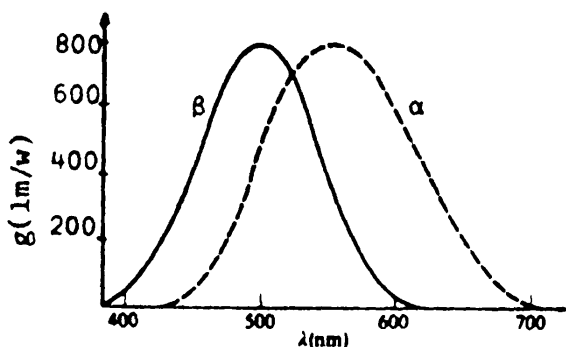
Σχήμα 97: Μια ηλεκτρονική μικρογραφία τμήματος ενός ραβδίου (Από MacDonald και Burns, 1975).

κυττάρων σε μήκη κύματος μεγαλύτερα από 700 nm. Ακόμη και μέσα στο ορατό φάσμα (380 nm-700 nm), ο οφθαλμός δεν αποκρίνεται το ίδιο σε όλα τα μήκη κύματος.



Σχήμα 98: Η υπεριώδης ακτινοβολία, ανάλογα με το μήκος κύματος, απορροφάται κατά διαφορετικά ποσά από τον κερατοειδή χιτώνα και τον κρυσταλλοειδή φακό.

Η ευαισθησία του οφθαλμού, g , σε σχέση με το μήκος κύματος αποδίδεται στο σχήμα 99. Από την καμπύλη του σχήματος αυτού προκύπτει ότι ο οφθαλμός έχει τη μέγιστη ευαισθησία για πρασινοκίτρινο φως, μήκους κύματος 555 nm. Αυτό ισχύει όταν ο οφθαλμός δέχεται φωτισμό όχι πολύ ασθενή. Αν ο φωτισμός είναι περίπου κάτω των 3 lx, οι κώνοι δεν αποκρίνονται και η όραση γίνεται μόνο με τα ραβδία (λυκαυγής όραση). Η ευαισθησία των ραβδίων γίνεται μέγιστη σε μήκος κύματος 520 nm, αντί 555 nm, έχει δηλαδή μετατοπιστεί προς τα μικρότερα μήκη κύματος (σχήμα 99,



Σχήμα 99: Καμπύλη ευαισθησίας του οφθαλμού (Από MacDonald και Burns, 1975).

καμπύλη β). Στη μετατόπιση αυτή που λέγεται φαινόμενο Purkinije, οφείλεται το κυανίζον χρώμα των επιφανειών που φωτίζονται πολύ λίγο, για παράδειγμα, από το φως της σελήνης.

Φως που προσπίπτει στον αμφιβληστροειδή χιτώνα ερεθίζει τα οπτικά κύτταρα. Το φωτοερέθισμα δίνεται από τη σχέση:

$$H = \Phi / n \quad (46)$$

όπου Φ , η φωτεινή ροή που εισέρχεται στον οφθαλμό και n , ο αριθμός των οπτικών κυττάρων που διεγείρονται.

Το φωτοερέθισμα H προκαλεί στον εγκέφαλο το αίσθημα της όρασης μέτρο του οποίου είναι το φυσικό μέγεθος φωτοαίσθημα A . Ο οφθαλμός μπορεί να λειτουργήσει σε πολύ πλατιά όρια φωτεινών εντάσεων, δηλαδή από πολύ ασθενείς μέχρι πολύ ισχυρές φωτεινές εντάσεις. Αυτό συμβαίνει γιατί το φωτοαίσθημα που παράγεται είναι ανάλογο του λογαρίθμου του φωτοερεθίσματος. Έτσι, για να προκληθούν φωτοαισθήματα που αποτελούν αριθμητική πρόοδο πρέπει τα αντίστοιχα φωτοερεθίσματα να αποτελούν γεωμετρική πρόοδο. Ο νόμος αυτός αποτελεί ειδική περίπτωση του γενικού ψυχοφυσικού νόμου Fechner-Weber που συνδέει την ένταση ενός οποιοδήποτε αισθήματος με την ένταση του ερεθίσματος που το προκαλεί. Η λογαριθμική σχέση μεταξύ φωτοαισθήματος και φωτοερεθίσματος είναι η εξής:

$$A = c \ln H/H_0 \quad (47)$$

όπου H_0 είναι το ελάχιστο φωτοερέθισμα που πρέπει να προκαλεί η φωτεινή δέσμη για να γίνει αισθητή και c , είναι μία σταθερά.

Ένα σχετικά περίπλοκο πρόβλημα είναι να υπολογισθεί ο ελάχιστος αριθμός των φωτονίων που πρέπει να ερεθίσουν ένα οπτικό κύτταρο για να γίνει το φως αντληπτό (κβαντική απόκριση του οφθαλμού). Ακόμη και αν μετρηθεί η ένταση της φωτεινής δέσμης που προσπίπτει στον κερατοειδή χιτώνα, η απορρόφηση της δέσμης μέσα στον οφθαλμό δεν επιτρέπει τον κατ' ευθεία προσδιορισμό του μέσου αριθμού φωτονίων που προσπίπτουν στον αμφιβληστροειδή και μάλιστα αυτών που προσπίπτουν πάνω σε ένα μεμονωμένο οπτικό κύτταρο. Παρ' όλα αυτά όμως, από συνδυασμό θεωρητικών στατιστικών κατανομών και πειραματικών αποτελεσμάτων θα μπορούσαμε να δεχθούμε ότι ένα οπτικό κύτταρο διεγείρεται μετά από απορρόφηση ενός σχετικά μικρού αριθμού φωτονίων (1-8). Αυτό όμως δεν ισχύει στην πράξη. Οι νευρικές ίνες που εκκινούν από ομάδες οπτικών



κυττάρων συνενούνται μεταξύ τους σχηματίζοντας δεμάτια νευρικών ιών (περίπου 5000 κύτταρα συνδέονται σε κάθε δεμάτιο ιών). Η χρονική ή τοπική, σε διάφορα κύτταρα, σύμπτωση δεκάδων σημάτων (φωτονίων) σε ένα δεμάτιο ιών, είναι απαραίτητη προϋπόθεση για να διεγερθεί το οπτικό νεύρο που μεταφέρει την πληροφορία στον εγκέφαλο.

Ο μηχανισμός αυτός είναι ανάλογος με τη λειτουργία των ηλεκτρονικών κυκλωμάτων σύμπτωσης που χρησιμοποιούνται συνήθως για να βελτιώσουν το λόγο σήμα/θόρυβος. Η θερμική ενέργεια των οπτικών κυττάρων κυμαίνεται συνεχώς γύρω από μια μέση τιμή που καθορίζεται από τη θερμοκρασία. Η στατιστική κατανομή της θερμικής αυτής ενέργειας είναι τέτοια που περίπου σε κάθε δευτερόλεπτο, κάποιο κύτταρο θα αποκτήσει αρκετή ενέργεια για να διεγερθεί. Επιπλέον, μεμονωμένα φωτόνια από το υπόστρωμα ή από σκέδαση μπορούν να περάσουν από την κόρη και να διεγείρουν κάποιο οπτικό κύτταρο. Αν σε περιπτώσεις σαν κι αυτές υπήρχε απόκριση, ο εγκέφαλος θα λάμβανε σήμα και θα διεγειρόταν χωρίς κανένα λόγο. Η ύπαρξη των μηχανισμών σύμπτωσης στα δεμάτια των ιών εξασφαλίζει την αποκοπή αυτών των ανεπιθύμητων μεμονωμένων σημάτων (θορύβου).

7.2.3. Φωτοχημική ακτινοβολία (υπεριώδης)

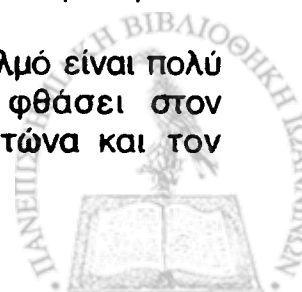
Η υπεριώδης ακτινοβολία διεγείρει τα ηλεκτρόνια διαφόρων ατόμων. Η ενέργεια που απορροφάται μπορεί να μεταδοθεί σε γειτονικά μόρια με τη μορφή θερμικής ενέργειας ή μπορεί να ξαναεκπεμφθεί σαν υπεριώδης ακτινοβολία ή μπορεί να διεγείρει το μόριο από το οποίο απορροφάται και να το κάνει πιο ευαίσθητο σε χημική προσβολή από τα γειτονικά μόρια. Έτσι, στην τελευταία περίπτωση η υπεριώδης ακτινοβολία μπορεί να παρέχει μερική ή όλη την ενέργεια που χρειάζεται για να γίνει μια αντίδραση.

Από τις συνθετικές βιολογικές αντιδράσεις πιο σπουδαίες είναι οι φωτοκαταλυτικές συνθέσεις των βιταμινών. Η σύνθεση αυτή στο ανθρώπινο σώμα γίνεται κάτω από την επιφάνεια του δέρματος.

Όταν το σώμα είναι κάτω από τον ήλιο για παρατεταμένο χρονικό διάστημα, τα χρωστικά μόρια του δέρματος μπορεί να καταστραφούν και να δημιουργηθεί ερύθημα. Για παράδειγμα, κατά μέσο όρο απαιτούνται μόνο 20μW υπεριώδους ακτινοβολίας ($\lambda=254$ nm) να πέσουν στο δέρμα επί 15 λεπτά για να δημιουργηθεί ερύθημα. Είναι ευτύχημα ότι η υπεριώδης ακτινοβολία μεγάλης έντασης που προέρχεται από τον ήλιο, σκεδάζεται, απορροφάται ή μετατρέπεται σε ακτινοβολία μικρότερης έντασης από το όζο και το άζωτο της ατμόσφαιρας.

Η υπεριώδης ακτινοβολία μήκους κύματος κάτω από 290 nm έχει θανάσιμες επιπτώσεις στα βακτήρια. Το γεγονός αυτό χρησιμοποιείται για την καταστροφή των βακτηρίων που βρίσκονται στην τροφή ή το νερό. Κάθε ένα βακτήριο χρειάζεται $14 \times 10^{-13} \text{J}$ ακτινοβολίας για να καταστραφεί. Ακόμη, μερικές φορές χρησιμοποιείται για την αποστείρωση ιατρικών εργαλείων.

Οι επιδράσεις της υπεριώδους ακτινοβολίας στον οφθαλμό είναι πολύ γνωστές. Η ακτινοβολία αυτή απορροφάται πριν φθάσει στον αμφιβληστροειδή χιτώνα, κυρίως από τον κερατοειδή χιτώνα και τον



κρυσταλλοειδή φακό (σχήμα 98). Λόγω τού μεγάλου ποσοστού της ακτινοβολίας που απορροφάται από τα δύο αυτά μέρη του οφθαλμού μπορεί να έχει σαν συνέπεια την ανάπτυξη του καταρράκτη ή της φλεγμονής του κερατοειδούς χιτώνα.

Η υπεριώδης ακτινοβολία είναι μια από τις βασικές αιτίες καρκίνου του δέρματος. Το μεγαλύτερο ποσοστό καρκίνου του δέρματος εμφανίζεται σε ανθρώπους που εκτίθενται στον ήλιο μεγάλο χρονικό διάστημα, όπως είναι οι ψαράδες και οι αγρότες. Η δημιουργία του καρκίνου ίσως συνδέεται με το γεγονός ότι η υπεριώδης ακτινοβολία απορροφάται από το DNA των κυττάρων. Ο καρκίνος του δέρματος συνήθως εμφανίζεται σε εκείνα τα σημεία του σώματος που δέχονται το μεγαλύτερο ποσοστό της ακτινοβολίας όπως είναι η κορυφή της μύτης και των αυτιών και το πίσω μέρος του λαιμού.

7.3. Βιολογικές επιδράσεις των μικροκυμάτων

Περίπου 40% από την προσπίπτουσα ενέργεια των μικροκυμάτων απορροφάται και μετατρέπεται σε θερμότητα σε μήκη κύματος μικρότερα από 10 cm και πάνω από 30 cm. Η απορρόφηση στην περιοχή από 10 cm μέχρι 30 cm ποικίλει. Μπορεί να συμβεί ακόμη και 100% απορρόφηση.

Οι επιδράσεις των μικροκυμάτων είναι ποικίλες:

(1) Επιδρούν στο νευρικό σύστημα. Παρουσιάζονται αλλαγές στους δένδριτες των νευρώνων και στη μυελίνη, συγκεκριμένα πάχυνσή τους. Επίσης, εμφανίζονται ορισμένες αλλαγές στις συνάψεις μεταξύ των νευρώνων. Τα δυναμικά δράσης ελαττώνονται και σημειώνονται αλλαγές στις αντιδράσεις στα διάφορα ερεθίσματα, ακόμη μπορεί να μη υπάρξει καθόλου αντίδραση.

(2) Η ανάπτυξη της θερμότητας λόγω των μικροκυμάτων καταστρέφει τη σπερματογένεση. Έχουν επίσης παρατηρηθεί διάφορες ανωμαλίες στα χρωματοσώματα καθώς και μιτωτικές ανωμαλίες ιδιαίτερα σε ορισμένες φάσεις της μίτωσης.

(3) Κάτω από ορισμένες συνθήκες δημιουργείται ανάπτυξη των λεμφοκυττάρων. Επίσης εμφανίζονται αλλαγές στη δομή των πυρήνων τους. Ακόμη, επηρεάζεται η παραγωγή των ερυθρών αιμοσφαιρίων.

(4) Επιδρούν στο ενδοκρινικό σύστημα.

ΙΟΝΤΙΖΟΥΣΑ ΑΚΤΙΝΟΒΟΛΙΑ

7.4.1. Ιονισμός -Διέγερση

Οι ακτινοβολίες α, β, γ και χ λέγονται ιοντίζουσες ακτινοβολίες γιατί κατά την αλληλεπίδρασή τους με την ύλη την ιονίζουν.

Στην κανονική κατάσταση, το άτομο είναι ηλεκτρικά ουδέτερο αφού ο αριθμός των αρνητικά φορτισμένων ηλεκτρονίων είναι ίσος με τον αριθμό των θετικά φορτισμένων πρωτονίων. Επίσης, κάθε ατομικό ηλεκτρόνιο πρέπει να βρίσκεται στη χαμηλότερη ενεργειακή κατάσταση, τη λεγόμενη θεμελιώδη κατάσταση. Αν με οποιοδήποτε τρόπο δοθεί από εξωτερική πηγή ενέργεια στο ηλεκτρόνιο, αυτό μπορεί να μεταβεί σε μια υψηλότερη ενεργειακή στάθμη. Τότε, αν και το άτομο εξακολουθεί να παραμένει ηλεκτρικά



ουδέτερο η κατάσταση του είναι ασταθής και λέγεται *διεγερμένη κατάσταση*.

Σε περίπτωση που το ηλεκτρόνιο πάρει ενέργεια μεγαλύτερη από τη δυναμική ενέργεια σύνδεσης, το ηλεκτρόνιο διαφεύγει από το άτομο. Η διαδικασία αυτή λέγεται *ιονισμός*. Κατ' αυτή, το άτομο μένει με περίσσεια θετικού φορτίου. Το ελεύθερο ηλεκτρόνιο και το θετικά φορτισμένο άτομο ονομάζονται ζεύγος ιόντων.

Και στις δύο περιπτώσεις διέγερσης και ιονισμού, το άτομο επανέρχεται στην αρχική του (θεμελιώδη) κατάσταση. Αυτό σημαίνει ότι ηλεκτρόνια από υψηλότερες ενεργειακές στάθμες, μεταπίπτουν σε χαμηλότερες για να συμπληρώσουν το κενό που άφησαν τα ηλεκτρόνια που έχουν αποσυνδεθεί ή απλώς διεγερθεί. Αποτέλεσμα είναι η εκπομπή φωτονίων με συχνότητες που αντιστοιχούν στην ενεργειακή διαφορά των δύο σταθμών. Τα φωτόνια που εκπέμπονται καλούνται χαρακτηριστικές ακτίνες χ επειδή οι ενεργειακές διαφορές των διαφόρων ενεργειακών επιπέδων για ένα άτομο είναι συγκεκριμένες και χαρακτηριστικές.

7.4.2. Αλληλεπίδραση ιοντίζουσας σωματιδιακής ακτινοβολίας με την ύλη.

Τα υψηλής ενέργειας φορτισμένα σωματία χάνουν την ενέργειά τους και επιβραδύνονται καθώς διασχίζουν την ύλη λόγω αλληπάλληλων συγκρούσεων με τα άτομα και τα μόρια του υλικού μέσου. Η ενέργεια που χάνεται από τα φορτισμένα σωματία μεταφέρεται στο υλικό με κύριο αποτέλεσμα τους ιονισμούς και τις διεγέρσεις των ατόμων και μορίων. Το μεγαλύτερο μέρος αυτής της ενέργειας μετασχηματίζεται τελικά σε θερμότητα (ατομικές και μοριακές ταλαντώσεις). Τις σημαντικότερες όμως συνέπειες έχει ο ιονισμός. Πράγματι, ο ιονισμός είναι ο μηχανισμός που είναι ο κύριος υπεύθυνος για τις ραδιοβιολογικές επιδράσεις.

Οι συγκρούσεις που γίνονται μεταξύ των φορτισμένων σωματίων και των ατόμων ή μορίων του υλικού μέσου δεν είναι μηχανικές συγκρούσεις αλλά αλληλεπιδράσεις μεταξύ των ελκτικών ή απωστικών δυνάμεων. Έτσι, όταν ένα φορτισμένο σωματίο περνά κοντά από ένα άτομο, εξασκεί ηλεκτρικές δυνάμεις στα τροχιακά ηλεκτρόνια του ατόμου. Η ένταση της ηλεκτρικής δυνάμεως εξαρτάται από την απόσταση μεταξύ του φορτισμένου σωματίου και του τροχιακού ηλεκτρονίου. Αν η απόσταση είναι μικρή, τότε η ένταση της δυνάμεως είναι μεγάλη και μπορεί να προκαλέσει ιονισμό του ατόμου. Διαπερνώντας την ύλη το σωματίο χάνει την ενέργειά του σε αυτές τις αλληπάλληλες "σκληρές συγκρούσεις". Αν η απόσταση είναι μεγάλη, τότε το αποτέλεσμα της αλληλεπίδρασης μπορεί να μην είναι ιονισμός, αλλά η μεταπήδηση ενός τροχιακού ηλεκτρονίου σε διεγερμένη ενεργειακή κατάσταση. Εδώ, η απώλεια ενέργειας του φορτισμένου σωματίου είναι μικρότερη από την περίπτωση του ιονισμού και δαπανάται σε μοριακές ταλαντώσεις ή ατομικές εκπομπές υπερύθρου, ορατής ή υπεριώδους ακτινοβολίας. Αν το φορτισμένο σωματίο διαπεράσει το νέφος των τροχιακών ηλεκτρονίων, τότε αλληλεπιδρά με τον πυρήνα. Αν έχει μεγάλο βάρος και υψηλή ενέργεια (α σωματία, πρωτόνια κ.λ.π) η αλληλεπίδραση αυτή είναι δυνατόν να προκαλέσει πυρηνικές αντιδράσεις, παρόμοιες με



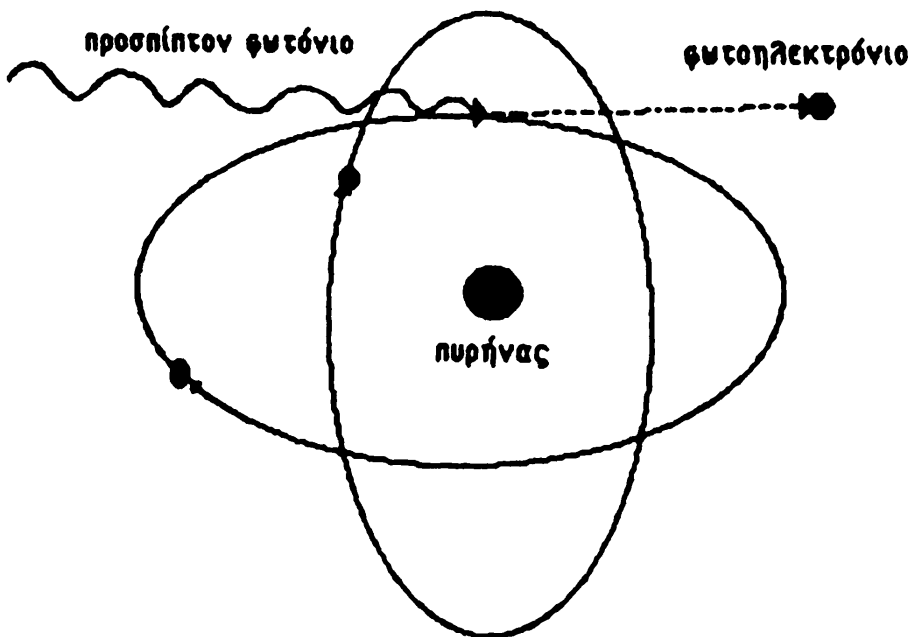
αυτές που χρησιμοποιούνται στην παρασκευή τεχνητών ραδιονουκλιδίων. Όμως, τις περισσότερες φορές, ιδιαίτερα όταν τα σωματρία είναι ελαφρά, το αποτέλεσμα της αλληλεπίδρασης είναι η αλλαγή διεύθυνσης του φορτισμένου σωματίου από τις ισχυρές ελκτικές δυνάμεις του πυρήνα. Αλλαγή διεύθυνσης συνεπάγεται επιβράδυνση του σωματίου και εκπομπή ηλεκτρομαγνητικής ακτινοβολίας ή ακτινοβολία πέδης (Bremsstrahlung). Η ενέργεια των φωτονίων αυτών κυμαίνεται από σχεδόν μηδενική (όταν το σωματριο αλλάζει ελαφρά τη διεύθυνση), μέχρι ένα μέγιστο που ισούται με την κινητική ενέργεια του σωματίου που προσπίπτει. Αυτός είναι και ο κύριος μηχανισμός παραγωγής ακτινοβολίας χ.

7.4.3. Αλληλεπίδραση ακτινοβολίας χ και γ με την ύλη.

Υπάρχουν τρεις κύριοι τρόποι αλληλεπίδρασης της ακτινοβολίας χ ή γ με την ύλη: το φωτοηλεκτρικό φαινόμενο, το φαινόμενο Compton και η δίδυμη γέννηση.

Στο φωτοηλεκτρικό φαινόμενο ένα φωτόνιο χ ή γ αλληλεπιδρά με ένα δεσμευμένο ηλεκτρόνιο. Το φωτόνιο προσφέρει ενέργεια στο δεσμευμένο ηλεκτρόνιο το οποίο εκδιώκεται από το άτομο σαν φωτοηλεκτρόνιο. Στη συνέχεια, το φωτοηλεκτρόνιο χάνει την κινητική του ενέργεια σε συγκρούσεις με άλλα άτομα προκαλώντας στο δρόμο του ιονισμούς και διεγέρσεις (σχήμα 100).

Ενέργεια του χ ή γ φωτονίου = Ενέργεια του εκδιωκόμενου φωτοηλεκτρονίου + Ενέργεια που χρειάζεται να εκδιωχθεί το ηλεκτρόνιο από το άτομο. Ενέργεια σύνδεσης

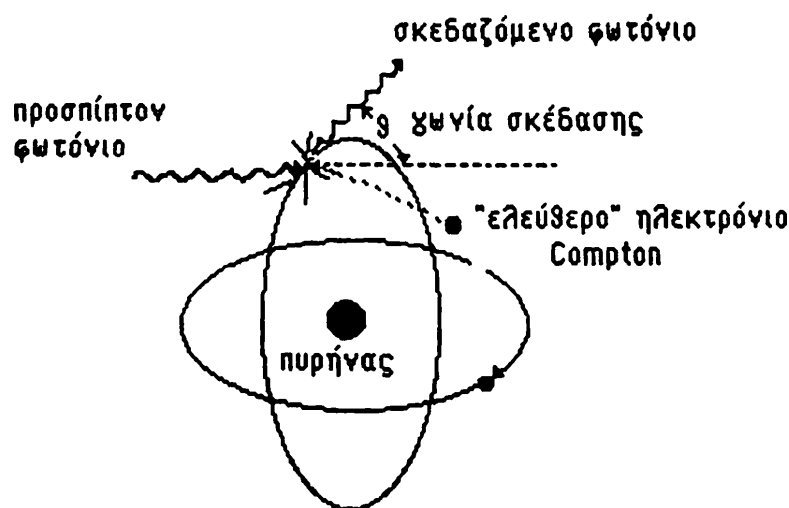


Σχήμα 100: Σχηματική παράσταση φωτοηλεκτρικού φαινομένου.



Η ενέργεια σύνδεσης, για παράδειγμα της K στοιβάδας του Ιωδίου είναι 29 KeV. Το άτομο που συμμετέχει στην αρχική αλληλεπίδραση παραμένει με ένα επιπλέον θετικό φορτίο αφού έχει μείνει με ένα λιγότερο ηλεκτρόνιο. Αυτή η κατάσταση είναι μια ασταθής κατάσταση του ατόμου και η κενή θέση ηλεκτρονίου στην τροχιά μπορεί να καλυφθεί από ένα άλλο εξωτερικό ηλεκτρόνιο. Το ηλεκτρόνιο αυτό θα χάσει δυναμική ενέργεια καθώς πέφτει μέσα στην κενή θέση της τροχιάς ίση με την ενέργεια που χρειάζεται για να εκδιωχθεί από την τροχιά κατά την αρχική αλληλεπίδραση. Η συγκεκριμένη ενέργεια εκπέμπεται σαν χαρακτηριστικό φωτόνιο και καλείται *χαρακτηριστική ακτινοβολία*.

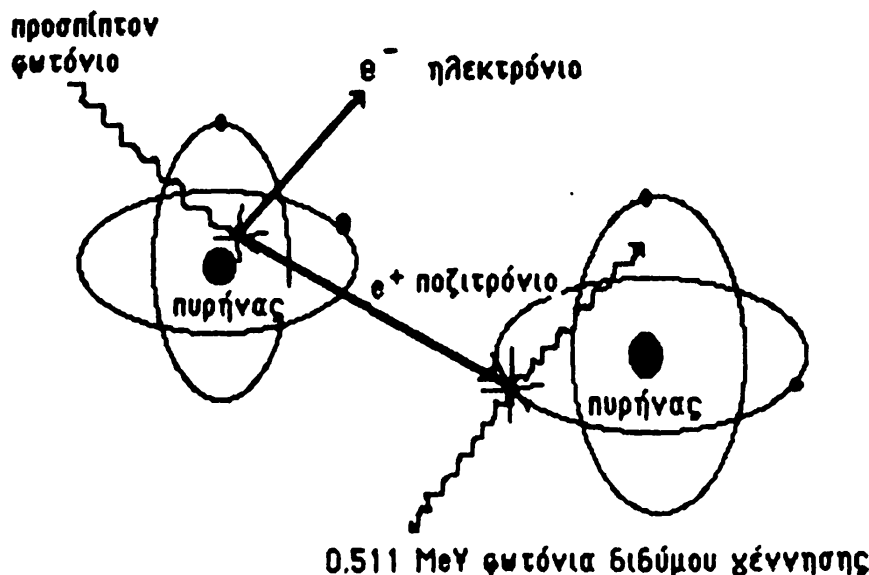
Στο φαινόμενο *Compton* το φωτόνιο χ ή γ δεν απορροφάται αλλά σκεδάζεται με χαμηλότερη ενέργεια. Το φωτόνιο που προσπίπτει χάνει μέρος της ενέργειάς του και όχι όλη όπως στο φωτοηλεκτρικό φαινόμενο (σχήμα 101). Η αλληλεπίδραση αυτή γίνεται με ηλεκτρόνια τα οποία θεωρούνται "ελεύθερα", αφού η σκέδαση Compton συμβαίνει όταν η ενέργεια σύνδεσης των ηλεκτρονίων είναι μικρή σε σχέση με την ενέργεια των φωτονίων που προσπίπτουν. Μερικές φορές, το ηλεκτρόνιο ανάκρουσης (*recoil electron*) λέγεται ηλεκτρόνιο Compton και με την ενέργειά του προκαλεί επιπλέον ιονισμούς.



Σχήμα 101: Σχηματική παράσταση σκέδασης Compton.

Δίδυμη γέννηση συμβαίνει με χ ή γ φωτόνια υψηλής ενέργειας πάνω από 1.02 MeV. Όταν υπάρξει αλληλεπίδραση μεταξύ του φωτονίου και πολύ ισχυρού ηλεκτρικού πεδίου του πυρήνα, το φωτόνιο εξαφανίζεται και η ενέργειά του μετατρέπεται σε δύο σωματίδια, ένα ηλεκτρόνιο και ένα ποζιτρόνιο που χάνουν την ενέργειά τους κατά μήκος της διαδρομής τους προκαλώντας ιονισμούς (σχήμα 102). Συνήθως μετά το χάσιμο της κινητικής τους ενέργειας, το ποζιτρόνιο θα συνδεθεί με ένα ηλεκτρόνιο και τα δύο σωματίδια θα εξαφανισθούν. Η μάζα ηρεμίας τους (1.02 MeV) θα εμφανισθεί σαν ακτινοβολία με τη μορφή δύο φωτονίων 0.51 MeV που εκπέμπεται σε ακριβώς αντίθετες διευθύνσεις. Αυτή καλείται *ακτινοβολία εξαύλωσης* (*annihilation radiation*).





Σχήμα 102: Σχηματική παράσταση "δίδυμης γέννησης".

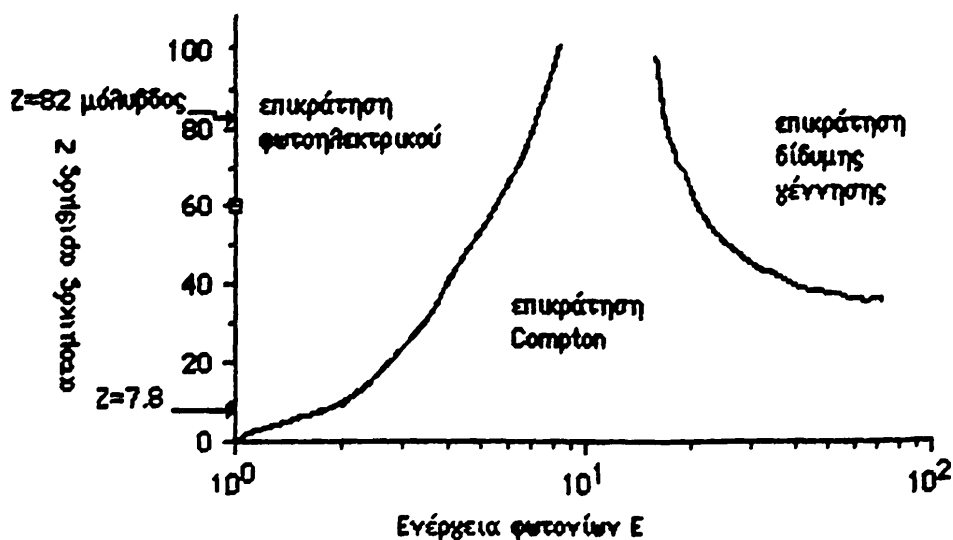
Η πιθανότητα αλληλεπίδρασης με κάποιον από τους παραπάνω μηχανισμούς εξαρτάται από την ενέργεια E των φωτονίων και από τον ατομικό αριθμό Z του υλικού του εξασθενητή. Για παράδειγμα, η δίδυμη γέννηση συμβαίνει μόνο για φωτόνια ενέργειας πάνω από 1.02 MeV. Για τον ανθρώπινο ιστό με ενεργό ατομικό αριθμό $Z=7.8$, το φωτοηλεκτρικό φαινόμενο επικρατεί για ενέργειες φωτονίων πάνω από τα 50 KeV, το Compton για ενέργειες πάνω από 30 KeV και η δίδυμη γέννηση για ενέργειες πάνω από 10 MeV. Στον πίνακα 3 και στο σχήμα 103 δίνεται η εξάρτηση της πιθανότητας αλληλεπίδρασης με την ύλη με κάποιον από τους παραπάνω μηχανισμούς σε σχέση με την ενέργεια E των φωτονίων και τον ατομικό αριθμό Z του εξασθενητή.

Πίνακας 3

Οι τρεις βασικοί μηχανισμοί αλληλεπίδρασης ηλεκτομαγνητικής ιοντίζουσας ακτινοβολίας.

Μηχανισμός αλληλεπίδρασης	Δευτερογενή προϊόντα από την αλληλεπίδραση	Εξάρτηση από τον ατομικό αριθμό(Z)	Εξάρτηση από την ενέργεια(E)
Φωτοηλεκτρικό φαινόμενο	Φωτοηλεκτρόνιο, χαρακτηριστική ακτινοβολία	ανάλογο Z^3	ανάλογο $1/E^3$
Φαινόμενο Compton	Σκεδαζόμενο φωτόνιο μικρότερης ενέργειας, ηλεκτρόνιο ανάκρουσης	ανεξάρτητο Z	ελαττώνεται αργά με την αύξηση της E
Δίδυμη γέννηση	Ζεύγος ηλεκτρονίου ποζιτρονίου, ακτινοβολία εξαύλωσης	ανάλογο Z	αυξάνει με την αύξηση της E πάνω από τα 1.02MeV





Σχήμα 103: Πιθανότητα αλληλεπίδρασης των φωτονίων με κάποιο μηχανισμό σε σχέση με τον ατομικό αριθμό της ύλης και την ενέργειάς τους.

7.4.4. ΜΕΤΡΗΣΗ ΙΟΝΤΙΖΟΥΣΑΣ ΑΚΤΙΝΟΒΟΛΙΑΣ

Ορισμοί μονάδες

Η ιοντίζουσα ακτινοβολία μετράται από τις επιδράσεις της στην ύλη (ιονισμοί, διεγέρσεις, χημικές μετατροπές, αύξηση της θερμοκρασίας κ.λ.π.)

Μέτρο της ιοντιστικής ικανότητας ενός πεδίου ακτινοβολίας είναι η έκθεση (exposure). Σαν έκθεση X ενός πεδίου ηλεκτρομαγνητικής ακτινοβολίας ορίζεται το πηλίκο του ηλεκτρικού φορτίου Q αρνητικού ή θετικού που απελευθερώνεται στον αέρα κάτω από τη δράση του πεδίου, δια της μάζας m του αέρα μέσα στον οποίο έγιναν οι ιονισμοί.

$$X = Q/m \quad (48)$$

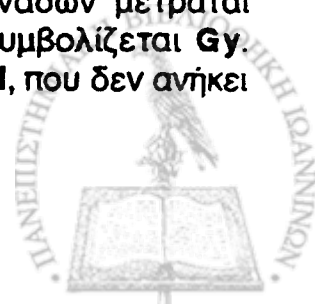
Μονάδα έκθεσης στο Διεθνές Σύστημα Μονάδων (S.I) είναι το Ckg^{-1} . Σήμερα πλατιά χρησιμοποιείται και η παλαιότερη μονάδα R (Rontgen) η οποία συνδέεται με τη μονάδα του S.I. με τη σχέση: $1 R = 2.58 \cdot 10^{-4} Ckg^{-1}$. Η μονάδα αυτή χρησιμοποιείται μόνο για ηλεκτρομαγνητικές ακτινοβολίες ενέργειας μέχρι 3 MeV.

Από την ενέργεια της ακτινοβολίας που διέρχεται μέσα από ένα σώμα μόνο ένα μέρος απορροφάται. Η ενέργεια δίνεται στην πραγματικότητα στα φωτοηλεκτρόνια και στα ηλεκτρόνια Compton τα οποία παράγονται κατά τις αλληλεπιδράσεις της ακτινοβολίας με την ύλη. Τα ηλεκτρόνια στη συνέχεια προκαλούν ιονισμούς οι οποίοι είναι υπεύθυνοι για τα βιολογικά αποτελέσματα της ακτινοβολίας.

Η απορροφούμενη δόση, D , ορίζεται σαν το πηλίκον της μέσης ενέργειας E που απορροφάται από κάποιο υλικό ορισμένου όγκου, δια της μάζας m του όγκου αυτού.

$$D = E / m \quad (49)$$

Η απορροφούμενη δόση στο Διεθνές Σύστημα Μονάδων μετράται σε J/Kg. Αυτή η μονάδα ονομάζεται Gray (γκράι) και συμβολίζεται Gy. Επίσης, συχνά χρησιμοποιείται και η παλαιότερη μονάδα, rad, που δεν ανήκει



σε κανένα σύστημα και ορίζεται αυθαίρετα σαν $1 \text{ rad} = 100 \text{ erg/g}$. Μεταξύ τους οι μονάδες συνδέονται με τη σχέση :

$$1 \text{ rad} = 0.01 \text{ Gy} \quad \text{ή}$$

$$1 \text{ Gy} = 100 \text{ rad}$$

Πολύ συχνά χρησιμοποιούνται οι χρονικές μεταβολές αυτών των μεγεθών. Τότε μιλάμε για ρυθμό έκθεσης R/s ή για ρυθμό απορροφούμενης δόσης Gy/s .

Κάτω από ορισμένες προϋποθέσεις, η απορροφούμενη δόση D σε rad είναι ανάλογη της έκθεσης σε R , δηλαδή ισχύει $D = f R$. Αν είναι γνωστή η έκθεση στην ακτινοβολία σε R σε ορισμένο σημείο, είναι δυνατόν να υπολογισθεί η δόση που θα απορροφηθεί σε rad στο σημείο αυτό με τη βοήθεια του παράγοντα f . Ο παράγοντας f έχει διαφορετικές τιμές για ακτινοβολίες διαφορετικής ενέργειας και για διαφορετικούς ιστούς (πίνακας 4).

Πίνακας 4

Παράγοντας f για διάφορες ενέργειες και ιστούς

ακτινοβολία		rad/R		
		νερό	μυς	οστά
100	KeV X	0.910	0.940	3.10
150	"	0.920	0.940	2.70
200	"	0.940	0.950	2.00
250	"	0.950	0.950	1.76
280	"	0.970	0.960	1.22
400	"	0.970	0.960	1.11
^{137}Cs	(ακτίνες γ)	0.975	0.965	0.93
^{60}Co	"	0.975	0.965	0.93

Η βλαπτική επίδραση των ιοντιζουσών ακτινοβολιών δεν είναι η ίδια. Εξαρτάται όχι μόνο από την απορροφούμενη δόση αλλά και από ένα αριθμό άλλων παραγόντων όπως:

1. Το είδος της ακτινοβολίας (π.χ. τα νετρόνια και τα βαριά ιόντα είναι πιο δραστικά από ότι η ακτινοβολία γ ή χ και τα ηλεκτρόνια)
2. Η κατάτμηση της δόσης, αν δηλαδή η δόση απορροφηθεί σε μικρό χρονικό διάστημα ή τμηματικά ή με ένα συνεχή ρυθμό
3. Η θερμοκρασία του ιστού
4. Η τάση οξειγόνου του ιστού
5. Η ηλικία
6. Το φύλλο κ.λ.π.

Όπως είναι αυτονόητο, στην ακτινοπροστασία, είναι αδύνατον να λάβουμε υπόψη μας όλους αυτούς τους παράγοντες. Για το λόγο αυτό



χρησιμοποιούμε ένα μέγεθος που είναι το ίδιο για όλα τα άτομα, ένα δηλαδή δείκτη επίδρασης των ιοντιζουσών ακτινοβολιών σε αυτά για σκοπούς καθαρά ακτινοπροστασίας. Το μέγεθος αυτό είναι η ισοδύναμη δόση, H , (σχήμα 104) που ορίζεται από τη σχέση:

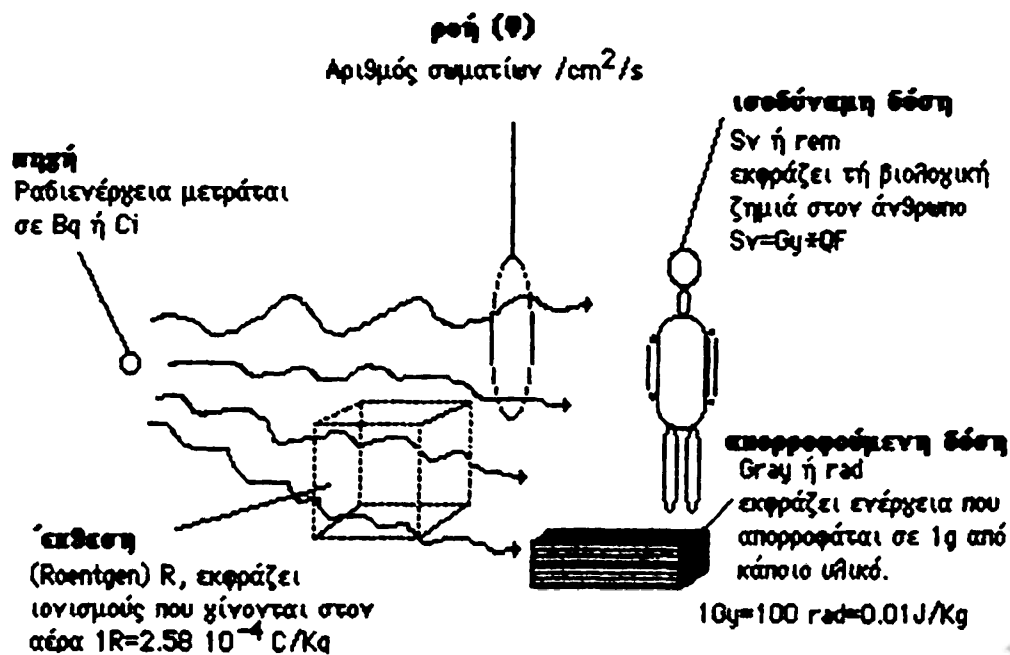
$$H = D Q N \quad (50)$$

D είναι η απορροφούμενη δόση. Q είναι ένας παράγοντας αριθμητικός που εξαρτάται από το είδος της ακτινοβολίας (για την ακρίβεια από το ρυθμό απώλειας της ενέργειας της ακτινοβολίας ανά μονάδα μήκους, LET) και ονομάζεται παράγοντας ποιότητας της ακτινοβολίας. Τέλος N είναι το γινόμενο διαφόρων τροποποιητικών παραγόντων (το N σήμερα θεωρείται ίσο με τη μονάδα.) (Πίνακας 5).

Πίνακας 5

Παράγοντας Q για διάφορα είδη ιοντιζουσας ακτινοβολίας

είδος ακτινοβολίας	παράγοντας Q
ακτίνες χ , γ και ηλεκτρόνια	1
πρωτόνια ή άλλα φορτισμένα σωμάτια με φορτίο ίσο ή αντίθετο με αυτό του πρωτονίου και μάζα μεγαλύτερη του πρωτονίου	10
γρήγορα νετρόνια, σωμάτια άλφα και σωμάτια με φορτίο μεγαλύτερο αυτού του πρωτονίου.	20



Σχήμα 104: Σχηματική παράσταση μονάδων που σχετίζονται με την ακτινοβολία και το αντικείμενο αναφοράς τους.



Αν και το μέγεθος ισοδύναμη δόση έχει και αυτό μονάδες "ενέργεια/μάζα", όπως και η απορροφούμενη δόση, όμως σαν μονάδα για το μέγεθος αυτό στο S.I. χρησιμοποιούμε το Sievert(σιβέρτ) που συμβολίζεται Sv. Ακόμη, χρησιμοποιούμε συχνά την παλιά μονάδα rem. Η σχέση που συνδέει τις δύο μονάδες είναι $1 \text{ Sv} = 100 \text{ rem}$.

Από τον παραπάνω πίνακα βλέπουμε ότι δόση 1 Gy από ακτινοβολία γ αντιστοιχεί σε ισοδύναμη δόση 1 Sv, ενώ η ίδια δόση από γρήγορα νετρόνια αντιστοιχεί σε ισοδύναμη δόση 20 Sv. Σε περίπτωση που το ανθρώπινο σώμα δεν απορροφά ομοιόμορφα τη δόση, πρέπει να λάβουμε υπόψη και την ακτινοευαισθησία των διαφόρων ιστών ή οργάνων του σώματος καθώς και τη βαρύτητα των αποτελεσμάτων.

7.5. ΑΚΤΙΝΟΒΟΛΗΣΗ ΤΗΣ ΖΩΣΑΣ ΥΛΗΣ

7.5.1. Γενικά

Η έκθεση της ζώσας ύλης σε ιοντίζουσα ακτινοβολία μπορεί να προκαλέσει χημικές μεταβολές στα κύτταρα που είναι επικίνδυνες για το μεταβολισμό του. Το βιολογικό αποτέλεσμα καθορίζεται από το ποσό της δόσης που απορροφάται, το είδος της ακτινοβολίας και την ειδική ακτινοευαισθησία του βιολογικού υλικού.

Ο μηχανισμός με τον οποίο η ιοντίζουσα ακτινοβολία μπορεί να προκαλέσει χημικές μεταβολές στα βιολογικά συστήματα δεν είναι πλήρως γνωστός. Δυο θεωρίες κυριαρχούν: η θεωρία του άμεσου στόχου και η θεωρία των ελεύθερων ριζών.

Στην πρώτη γίνεται δεκτός ο άμεσος μηχανισμός δράσης της ακτινοβολίας. Εδώ, η ακτινοβολία προκαλεί ιοντισμούς και διεγέρσεις στο ίδιο το μόριο του βιολογικού συστήματος με συνέπεια τη διάσπαση ή αλλοίωση του μορίου.

Στη δεύτερη γίνεται δεκτός ο έμμεσος μηχανισμός. Το μόριο που υφίσταται τη χημική μεταβολή δεν απορροφά απευθείας την ενέργεια της ακτινοβολίας, αλλά η βλάβη προκαλείται έμμεσα από τη δημιουργία άλλων χημικών ενώσεων (ελεύθερες ρίζες) που με τη σειρά τους προκαλούν βλάβες στα σημαντικά βιολογικά μόρια-στόχους (DNA-RNA κ.λ.π).

Αν και οι δύο μηχανισμοί μπορεί να συμβούν, η πιθανότητα της έμμεσης δράσης της ακτινοβολίας είναι μεγαλύτερη γιατί: (α) για άμεση δράση απαιτείται μεγάλη δόση, (β) ο αριθμός των μορίων νερού που υπάρχει στα βιολογικά συστήματα είναι μεγάλος. Έτσι, η ραδιόλυση του νερού δίνει πολλές ελεύθερες ρίζες. Τα στάδια ραδιόλυσης είναι τα εξής:

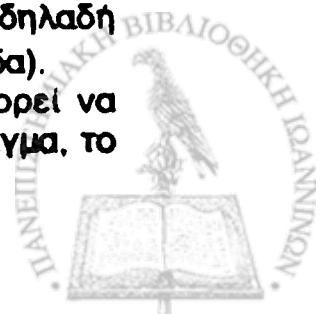


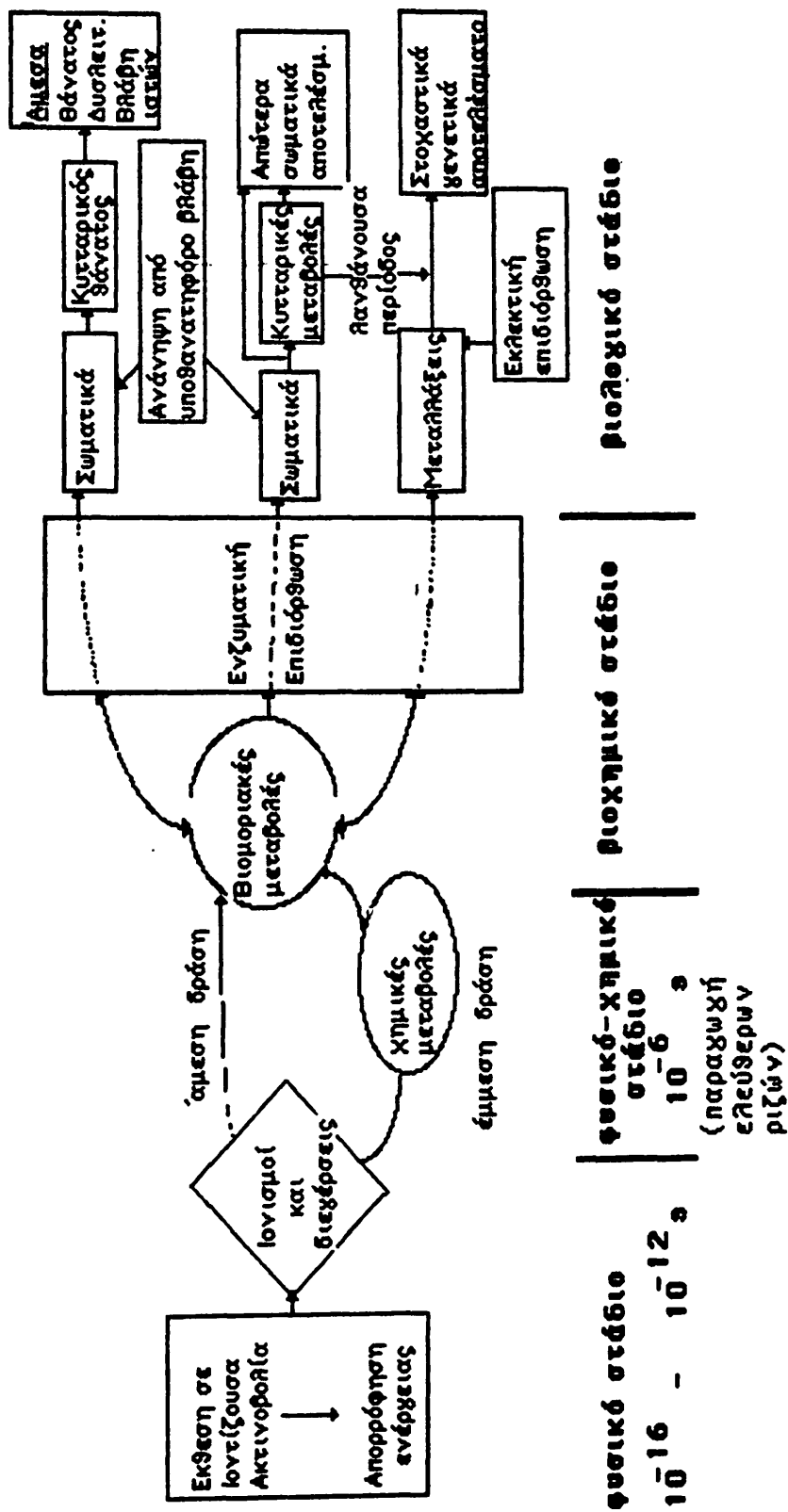
Το ηλεκτρόνιο χάνει ενέργεια πολύ κοντά στο μητρικό ιόν, έτσι:



$\text{H}_2\text{O}^* \longrightarrow \text{H}^\bullet + \text{OH}^\bullet$ (πολύ δραστικές ελεύθερες ρίζες, δηλαδή άτομα ή μόρια με ασύζευκτα ηλεκτρόνια στην εξωτερική τους στοιβάδα).

Όπως αναφέραμε, οι ελεύθερες ρίζες είναι εκείνες που μπορεί να δράσουν με το μόριο-στόχο και να προκαλέσουν βλάβη. Για παράδειγμα, το





Σχήμα 105: Δράση της ιοντιζουσας ακτινοβολιας στη ζωσα ύλη.



75% των βλαβών από ακτινοβολία στο DNA οφείλεται στη δράση των ριζών OH.

Για τη δημιουργία μιας βιολογικής βλάβης η σειρά των φάσεων ή σταδίων που ακολουθείται φαίνεται στο σχήμα 105.

Έτσι κατά το φυσικό στάδιο, το οποίο διαρκεί 10^{-16} - 10^{-12} s, γίνεται η απορρόφηση της ενέργειας και οι ιονισμοί.

Κατά το φυσικοχημικό στάδιο που διαρκεί 10^{-4} - 10^{-3} s, έχουμε το σπάσιμο χημικών δεσμών και την παραγωγή ελεύθερων ριζών και διεγερμένων μορίων.

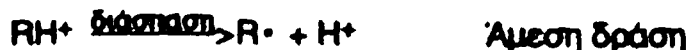
Στο βιοχημικό στάδιο οι ελεύθερες ρίζες αντιδρούν με διάφορα οργανικά μόρια του κυττάρου. Αποτέλεσμα αυτών των αντιδράσεων είναι η αλλοίωση της φυσικοχημικής κατάστασης των μορίων και η παθολογική έκφραση της βλάβης. Η ανάπτυξη αυτής της μοριακής βλάβης μπορεί να διαρκέσει από δευτερόλεπτα μέχρι και ώρες.

Το βιολογικό στάδιο για τους οργανισμούς με ανώτερη οργάνωση (θηλαστικά), μπορεί να διαρκέσει από λεπτά μέχρι και έτη. Αν τα αποτελέσματα εκδηλωθούν "αμέσως", δηλαδή 30 ημέρες έως και λίγες εβδομάδες μετά την ακτινοβολία, τότε μιλάμε για άμεσα αποτελέσματα, ενώ αν εκδηλωθούν σε μεγαλύτερο χρόνο τότε μιλάμε για "απώτερα" αποτελέσματα της ακτινοβολίας.

Τα αποτελέσματα αυτά είναι δυνατόν να αφορούν μόνο τον οργανισμό που ακτινοβολήθηκε, δηλαδή τα σωματικά του κύτταρα, οπότε τα ονομάζουμε "σωματικά" αποτελέσματα και είναι επικίνδυνα μόνον για τον ίδιο οργανισμό. Μπορεί όμως η βλάβη να αφορά τα γενετικά κύτταρα, "γενετικά" αποτελέσματα. Συνήθως τα γενετικά αποτελέσματα είναι απώτερα.

7.5.2. Δράση της ακτινοβολίας στα μακρομόρια (πρωτεΐνες)

Η δράση της ακτινοβολίας, (με τον έμμεσο ή άμεσο μηχανισμό) στις πρωτεΐνες ή νουκλεϊκά οξέα (RH) δημιουργεί διάφορες μακρομοριακές ρίζες:



Οι μακρομοριακές αυτές ρίζες ($R\cdot$, $RHH\cdot$, $RHOH\cdot$) αντιδρούν με διάφορες ουσίες που είναι διαλυμένες στο νερό ή και μεταξύ τους με αποτέλεσμα τη διάσπαση, την οξειδωση ή τη συνένωσή τους. Αυτό έχει σαν απώτερη συνέπεια τη βλάβη στη λειτουργία του μακρομορίου.



Η ακτινοβολία προκαλεί διάσπαση των πολυπεπτιδικών αλυσίδων με συνέπεια παραγωγή μορίων με μικρότερο μοριακό βάρος και καταστροφή της λειτουργίας της πρωτεΐνης. Για τις πρωτεϊνικές βλάβες είναι κυρίως υπεύθυνη η έμμεση δράση της ακτινοβολίας.

Η ακτινοβόληση νουκλεϊκών οξέων προκαλεί χημικές μεταβολές σε όλα τα τμήματα του μορίου όπως:

-διάσπαση των υδρογονικών δεσμών μεταξύ σακχάρου - φωσφορικού οξέος με αποτέλεσμα διάσπαση της αλυσίδας σακχάρου - φωσφορικού οξέος

-απώλειες βάσεων

-αλλοιώσεις στο σάκχαρο. ..

-αλλοιώσεις στα φωσφορικά οξέα κ.ά.

-Σε μικρές δόσεις συνήθως παρατηρούνται:

-συνενώσεις μεταξύ γειτονικών μορίων

-συνενώσεις μέσα στο ίδιο μόριο

-σπάσιμο του ενός ή και των δύο κλώνων

Το DNA έχει τη δυνατότητα επιδιόρθωσης ορισμένων ακτινικών βλαβών, για παράδειγμα συνένωση δύο γειτονικών βάσεων στο ίδιο μόριο. Έτσι, ακτινική βλάβη δεν συνεπάγεται πάντα καταστροφή του DNA. Σπάσιμο του ενός κλώνου δεν συνεπάγεται καταστροφή του DNA.

Κατάτμηση του DNA σε δύο ή περισσότερα τμήματα συμβαίνει μόνο όταν διασπαστούν και οι δύο κλώνοι στο ίδιο ή σε κοντινά σημεία. Η κατάτμηση του DNA είναι σημαντική βλάβη γιατί χάνονται γενετικές πληροφορίες.

Οι ακτινοβολίες υψηλού LET έχουν μεγάλες πιθανότητες να προκαλέσουν διπλή θραύση αφού η απώλεια ενέργειας ανά μμ είναι πολύ μεγάλη. Η διαδικασία επιδιόρθωσης απαιτεί κάποιο χρόνο γι αυτό και η ακτινοβόληση κυττάρων με αργό ρυθμό δόσεων δίνει την ευκαιρία για επιδιορθώσεις.

7.5.3. Δράση της ακτινοβολίας στα κύτταρα

Οι μοριακές και μακρομοριακές μεταβολές επηρεάζουν τη λειτουργία των κυττάρων και προκαλούν ανωμαλίες. Το κυριότερο αποτέλεσμα των ακτινοβολιών στα κύτταρα είναι ο αναπαραγωγικός θάνατος.

Αναπαραγωγικός θάνατος σημαίνει:

α) ανικανότητα του κυττάρου να αναπαραχθεί με το φυσιολογικό του ρυθμό.

β) πλήρη ανικανότητα αναπαραγωγής με διατήρηση του μεταβολισμού του.

γ) άμεσος θάνατος του κυττάρου.

Συνήθως, χρησιμοποιείται ο αναπαραγωγικός θάνατος για τον καθορισμό της ακτινοευαισθησίας ενός κυτταρικού πληθυσμού.

Η σχέση αναπαραγωγικής ικανότητας των κυττάρων που έχουν ακτινοβληθεί σε συνδυασμό με τη δόση, ή με άλλα λόγια το ποσοστό επιβίωσης των κυττάρων σαν συνάρτηση της δόσης, δίνεται από την καμπύλη επιβίωσης.



Ερμηνεία των καμπύλων επιβίωσης με τη θεωρία στόχου

Η θεωρία στόχου δέχεται ότι:

α) Η ακτινοβολία μεταφέρει ενέργεια ασυνεχώς με διακριτές ποσότητες ενέργειας.

β) Κάθε κύτταρο έχει έναν αριθμό "στόχων" που μπορεί να αδρανοποιηθούν με ένα ή περισσότερα χτυπήματα. Η αδρανοποίηση όλων των στόχων οδηγεί σε αναπαραγωγικό θάνατο.

γ) Κάθε χτύπημα στόχου είναι τυχαίο φαινόμενο και κάθε φορά ανεξάρτητο από προηγούμενες πλήξεις.

Στη θεωρία στόχου υπάρχουν δύο μοντέλα κυτταρικής επιβίωσης:

α) Το μοντέλο ενός στόχου - ενός χτυπήματος

Σύμφωνα με το μοντέλο αυτό, στο κύτταρο υπάρχει ένας "στόχος" που αδρανοποιείται με ένα χτύπημα και προκαλεί αναπαραγωγικό θάνατο.

Εφαρμόζεται σε ένζυμα, ιούς, βακτηρίδια.

β) Το μοντέλο πολλαπλών στόχων - ενός χτυπήματος

Στο μοντέλο αυτό, στο κύτταρο, υπάρχουν περισσότεροι από έναν στόχοι. Κάθε στόχος αδρανοποιείται με ένα χτύπημα. Αναπαραγωγικός θάνατος συμβαίνει με την αδρανοποίηση όλων των στόχων.

Εφαρμόζεται στα κύτταρα θηλαστικών.

Μοντέλο ενός στόχου - ενός χτυπήματος

Η μαθηματική εξίσωση της καμπύλης του σχήματος 106 είναι:

$$S = N/N_0 = e^{-D/D_0} \text{ επομένως, } N = N_0 \cdot e^{-D/D_0} \quad (51)$$

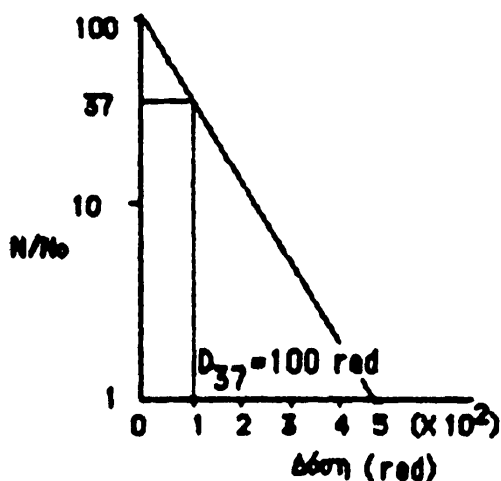
όπου N_0 = ο αρχικός αριθμός των κυττάρων

N = ο αριθμός των κυττάρων που επιβίωσαν

D = η δόση

D_0 = η δόση για την οποία επιζεί το 37% των κυττάρων.

Σε κάθε αύξηση της δόσης θανατώνεται το ίδιο ποσοστό κυττάρων.

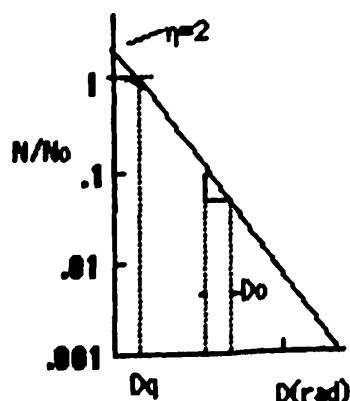


Σχήμα 106: Καμπύλη επιβίωσης κυττάρων του μοντέλου ενός στόχου ενός χτυπήματος.



Μοντέλο πολλαπλών στόχων-ενός χτυπήματος

Η μαθηματική έκφραση της καμπύλης του σχήματος 107 είναι:



Σχήμα 107: Η καμπύλη είναι η τυπική καμπύλη επιβίωσης κυττάρων θηλαστικών σε ημιλογαριθμική κλίμακα.

$$S = N/N_0 = 1 - (1 - e^{-D/D_0})^n \quad (52)$$

όπου D_0 = η δόση που επιζεί το 37% των κυττάρων.

n = ο αριθμός των στόχων (βρίσκεται από την τομή του εκθετικού μέρους της καμπύλης με τον άξονα των Y). Παίρνει τιμές από $1,5 \cdot 10^2$ με συνηθέστερες τιμές 2-3.

Περιοχή ώμου: η δόση είναι μικρή και συμβαίνει υποθανατηφόρος ή επιδιορθώσιμη βλάβη. Μέτρο υποθανατηφόρου βλάβης:

$$D_q = D_0 \ln(n) \quad (53)$$

Μία μοριακή θεωρία για την ερμηνεία των καμπύλων επιβίωσης

Τα προηγούμενα μοντέλα:

- α) δεν περιγράφουν με ακρίβεια τις καμπύλες επιβίωσης σε όλα τα θηλαστικά
- β) δεν δίνουν εξηγήσεις για τη μεταβλητότητα των βιολογικών αποτελεσμάτων κάτω από διαφορετικές συνθήκες ακτινοβολήσης.

Η μοριακή θεωρία δέχεται ότι:

- α) Τα κύτταρα αποτελούνται από μερικά κρίσιμα μόρια η κατάσταση των οποίων καθορίζει την αναπαραγωγή των κυττάρων.
- β) Κρίσιμα μόρια υποθέτουμε ότι είναι το DNA. Αναπαραγωγικός θάνατος επέρχεται με το διπλό σπάσιμο στις δύο έλικες του DNA.
- γ) Το κύριο αποτέλεσμα της ακτινοβολίας στα κύτταρα είναι το σπάσιμο μοριακών δεσμών στον κλώνο του DNA. Υπάρχουν όμως μηχανισμοί επιδιόρθωσης. Έτσι συχνά αποφεύγεται η καταστροφή του κυττάρου.
- δ) Θεωρούμε ότι οι μηχανισμοί επιδιόρθωσης οφείλονται σε διαδικασίες ανασυνδυασμού, αποκατάστασης και ενζυματικής επιδιόρθωσης.

Ένα μοντέλο που βασίζεται στη θεωρία αυτή είναι το Quadratic (σχήμα 108).

Η μαθηματική έκφραση αυτού του μοντέλου είναι:

$$S = \exp [-(a \cdot D + b \cdot D^2)] \quad (54)$$

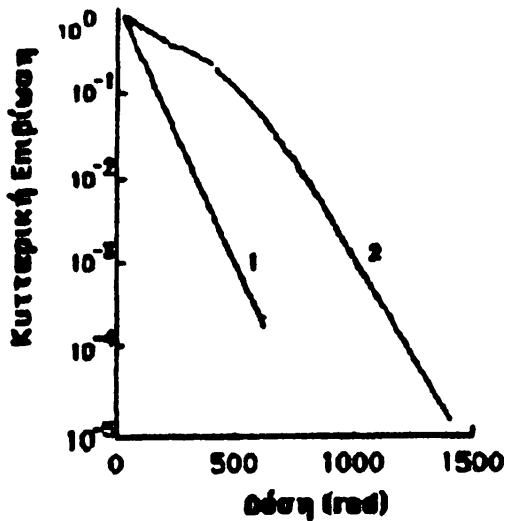
a, b : σταθερές που εξαρτώνται από όλους τους παράγοντες που τροποποιούν τη βιολογική επίδραση της ακτινοβολίας εκτός από τη δόση.



Πλεονεκτήματα του μοντέλου Quadratic:

α) έχει δύο μόνο παραμέτρους τα a, b

β) ταιριάζουν εύκολα τα θεωρητικά και πειραματικά δεδομένα.



Σχήμα 108: Ταίριασμα των θεωρητικών καμπύλων επιβίωσης με τα πειραματικά δεδομένα τα οποία λαμβάνονται για T-1g κύτταρα που ακτινοβολήθηκαν με 15 MeV νετρόνια και για 250 KVp ακτίνες -Χ. Καμπύλη 1: 15 MeV νετρόνια, Καμπύλη 2: 250 KVp ακτίνες Χ.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Ackerman, E. (1962). Biophysical Science.
Prentice-Hall Int.
- Aird, E.G.A. (1975). An Introduction to Medical Physics.
William Clowes and Sons Ltd.
- Alberts, B., Bray, D., Lewis, J., Raff, M., Roberts, K. and Watson, J.D. (1983).
Molecular Biology of the Cell.
Garland Publishing Inc.
- Cameron, J.R. and Skofronick, J.C. (1978). Medical Physics.
John Wiley and Sons, Inc.
- Casey, E.J. (1962). Biophysics. Concepts and Mechanisms.
Reinhold Publishing Co.
- Darnell, J., Lodish, H. and Baltimore D. (1990). Molecular Cell Biology.
Scientific American Books.
- Dickerson, R.E. (1964). The Proteins (Neurath, H. ed.).
Acad. Press.
- Gabler, R. (1978). Electrical interaction in molecular biophysics.
Acad. Press.
- Geddes, L.A. and Baker, L.E. (1975). Principles of applied biomedical
instrumentation.
John Wiley and Sons Inc.
- Goldberg, B.B., Kotler, M.N., Ziskin, M.C. and Waxham, R.D. (1975).
Diagnostic uses of Ultrasound.
Grune and Stratton Inc.
- Goodhew, P.J. (1975). Electron microscopy and analysis.
Wykeman Publications Ltd.
- Gregory, R.L. (1966). Eye and Brain: The Psychology of Seeing.
McGraw-Hill, Inc.
- Haggis, G.H. (1974). Introduction to molecular biology.
Longman Group Ltd.
- Hobbie, R.K. (1978) Intermediate Physics for Medicine and Biology.
John Wiley and Sons, Inc.



- Hoppe, W., Lohmann, W., Markl, H. and Ziegler, H. (1983). *Biophysics*. Springer - Verlag.
- Hughes, W. (1979). *Aspects of Biophysics*. John Wiley and Sons, Inc.
- Lehninger, A.L. (1975). *Biochemistry*. Worth Publishers Inc.
- MacDonald, S.G.G and Burns, D.M. (1975). *Physics for the life and health science*. Addison-Wesley Publishing Co.
- Ματθόπουλος Δ. (1994). *Γενικές αρχές Βιολογίας*. Εκδόσεις Πανεπιστημίου Ιωαννίνων.
- Metcalf, H.J. (1980). *Topics in classical biophysics*. Prentice-Hall, Inc.
- Mould, R.F. (1985). *Radiation Protection in Hospitals*. Adam Hilger Ltd.
- Myrray, J.M. and Weder, A. (1974). *The cooperative action of Muscle proteins*. Scientific American, Inc.
- Pirenne, M.H. (1967). *Vision and the Eye*. Chapman-Hall, London.
- Quinn, P.J. (1975). *The molecular Biology of cell membranes*. The Macmillan Press Ltd.
- Vander, A.J., Sherman, J.H. and Luciano, D.S. (1975). *Human Physiology. The mechanisms of body function*. McGraw-Hill Publishing Co., Ltd.
- Van Holde, K.E. (1971). *Physical biochemistry*. Prentice-Hall, Inc.
- Watson, J.D. (1977). *Molecular Biology of the Gene*. Benjamin Inc.
- Wells, P.N.T. (1977). *Ultrasonics in Medicine and Biology*. in *Physics in Medicine and Biology*, vol. 22, p. 629-669. IOP Pub. Ltd.





Τυπώθηκε στο Πανεπιστημιακό Τυπογραφείο
με δαπάνη του Πανεπιστημίου Ιωαννίνων.

**ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΑΚΟ
Τυπογραφείο**

Δαντέμεται δωρεάν στους φοιτητές.

