

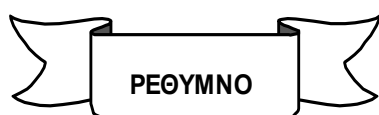
# **ΒΙΟΛΟΓΙΑ**

## **Στοιχεία Μεταβολισμού και Γενετικής**

**Γ. Α. ΔΑΡΑΚΗΣ**

**Παιδαγωγικό Τμήμα Δημοτικής Εκπαίδευσης**

**ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΚΡΗΤΗΣ**



**\*\*\* 1996 \*\*\***

## 1. Το κύτταρο

### 1.1. Το κύτταρο μια βασική μονάδα ζωής

Κάθε ζωντανός οργανισμός, σαν οργανωμένο φυσικοχημικό σύστημα που είναι, απαιτεί ενέργεια για τη διατήρηση της δομής του, ώστε να αντισταχθεί στην συνεχή αύξηση της εντροπίας, δηλ. της τάσης για αποδιοργάνωση. Οι βιολογικοί οργανισμοί είναι αντιεντροπικά συστήματα και τούτο το πετυχαίνουν (μέσα σε όρια) με την εκμετάλλευση των πηγών του περιβάλλοντος. Παρόλα αυτά φθείρονται και ο μόνος τρόπος για να εξακολουθεί να υπάρχει η ζωή είναι η αναπαραγωγή της. Η βασική δομική και λειτουργική μονάδα που εκδηλώνει το φαινόμενο της ζωής και εκπληρεί και τις παραπάνω προϋποθέσεις είναι το κύτταρο.

Μολονότι υπάρχουν σημαντικές διαφορές μεταξύ κυττάρων, υπάρχουν και αρκετές ομοιότητες, ώστε να καθίσταται αναμφισβήτητο το γεγονός ότι το κύτταρο είναι η βασική μονάδα των ζωντανών οργανισμών. Ένα τυπικό ζωικό κύτταρο έχει διάμετρο περίπου ένα χιλιοστό του εκατοστού του μέτρου, ορατό μόνο με μικροσκόπιο. Σε πολύπλοκους πολυκύτταρους οργανισμούς, κάθε ιστός τους ή όργανο αποτελούνται από κύτταρα που έχουν την ίδια βασική δομή, αλλά διαφέρουν στις λεπτομέρειες.

Μια πρώτη και βασική ανάλυση του κυττάρου αφορά το διαχωρισμό του σε δύο μέρη, τον πυρήνα και το κυτόπλασμα. Αν θεωρήσουμε το κύτταρο σαν βιομηχανικό εργοστάσιο, τότε ο πυρήνας μπορεί να παρομοιαστεί με τα γραφεία του εργοστασίου, δηλ., το μέρος όπου λαμβάνονται οι βασικές αποφάσεις για το τι είδους λειτουργίες θα έχει το συγκεκριμένο κύτταρο. Είναι το μέρος όπου βρίσκεται το γενετικό υλικό. Στον πυρήνα περιέχεται επίσης και ο μηχανισμός διπλασιασμού του κυττάρου, μέσω της διαδικασίας της μιτωτικής διαίρεσης.

Αντίθετα το κυτόπλασμα είναι το κέντρο παραγωγής. Είναι το μέρος όπου γίνεται όλη η παραγωγή του κυττάρου, όπου τα μηχανήματα και οι γραμμές παραγωγής είναι στρατηγικά τοποθετημένα για την αποτελεσματική λειτουργία, η δε ενέργεια κατευθύνεται προς το κάθε μέρος που τη χρειάζεται. Το κυτόπλασμα είναι ένα πολύ καλά οργανωμένο σύνολο και περιέχει δομές, που συλλογικά ονομάζονται υποκυτταρικά οργανίδια, εντός των οποίων λαμβάνουν χώρα συγκεκριμένες βιοχημικές διεργασίες. Ας σημειωθεί ότι μέσα στο κυτόπλασμα υπάρχουν οργανίδια που παράγουν ενέργεια, που σπάζουν μεγάλα μόρια σε πολύ μικρότερα και οργανίδια που παράγουν πρωτεΐνες.

### 1.2. Χημική σύσταση του κυττάρου

#### 1.2.1. Γενικά

Τα ζωντανά κύτταρα περιέχουν πολλά μικρά μόρια, όπως νερό, άλατα σάκχαρα και οργανικές ουσίες, που επιτελούν εξειδικευμένες λειτουργίες ή αποτελούν δομικούς λίθους του κυττάρου. Το χαρακτηριστικό των ζωντανών κυττάρων, όμως, είναι ότι περιέχουν μεγάλα μόρια ή μακρομόρια. Τα μακρομόρια κατατάσσονται σε τέσσερις μεγάλες κατηγορίες: πρωτεΐνες, υδατάνθρακες, λίπη και νουκλεϊκά οξέα. Τα μακρομόρια αποτελούνται από μικρομόρια (απλούστερες χημικές ενώσεις) που αποτελούν τους δομικούς τους λίθους. Δομικοί λίθοι των πρωτεϊνών είναι τα αμινοξέα, των υδατανθράκων (πολυσακχαριτών) οι μονοσακχαρίτες, των λιπών τα λιπαρά οξέα και η γλυκερίνη, ενώ των νουκλεϊκών οξέων (DNA, RNA) δομικοί λίθοι είναι τα νουκλεοτίδια.

Επίσης, όλα τα μακρομόρια, εξ αιτίας της ποικιλίας των χημικών ομάδων που περιέχουν, έχουν τη δυνατότητα να δημιουργήσουν πιο σύνθετα πλέγματα. Π.χ. οι πρωτεΐνες μπορούν να ενωθούν με τα νουκλεϊκά οξέα και να σχηματίσουν νουκλεοπρωτεΐνες (χρωματίνη, ριβοσώματα κ.α), με λίπη και να σχηματίσουν λιποπρωτεΐνες (μεμβράνες) και με σάκχαρα, οπότε δημιουργούνται γλυκοπρωτεΐνες που έχουν το ρόλο των υποδοχέων ορμονικών κυρίως ερεθισμάτων.

Πιο κάτω θα αναφερθούμε περιληπτικά σε δύο κατηγορίες μακρομορίων τους πολυσακχαρίτες και τα λιπίδια, ενώ πιο αναλυτικά θα εξεταστούν οι πρωτεΐνες και τα νουκλεϊκά οξέα.

### 1.2.2. Πολυσακχαρίτες

Ο ρόλος των πολυσακχαριτών στα ζωικά κύτταρα είναι καθαρά ενεργειακός. Οι κυριότεροι πολυσακχαρίτες είναι το γλυκογόνο, το άμυλο και η κυτταρίνη. Από αυτούς μόνο το γλυκογόνο υπάρχει στα ζωικά κύτταρα, ενώ το άμυλο και η κυτταρίνη στα φυτικά. Το γλυκογόνο χρησιμεύει σαν αποθήκη γλυκόζης στα ζωικά κύτταρα. Οι πολυσακχαρίτες αποτελούνται από μονοσακχαρίτες που είναι συνήθως μόρια εξόζης (δηλ., σάκχαρα με 6 άτομα άνθρακα). Κυριότερες εξόζες είναι η γλυκόζη, η φρουκτόζη και η γαλακτόζη.

Εκτός από τους μονοσακχαρίτες υπάρχουν και οι δισακχαρίτες κυριότεροι από τους οποίους είναι οι σακχαρόζη και η λακτόζη. Η σακχαρόζη αποτελείται από ένα μόριο γλυκόζης και ένα μόριο λακτόζης. Είναι η μορφή με την οποία προσλαμβάνεται συνήθως η γλυκόζη από τους ζωικούς οργανισμούς. Η λακτόζη αποτελείται από ένα μόριο γλυκόζης και ένα μόριο γαλακτόζης και είναι το κύριο σάκχαρο στο γάλα.

### 1.2.3. Λιπίδια

Τα λιπίδια χρησιμεύουν για ενεργειακούς σκοπούς αλλά έχουν και σημαντικό ρόλο στη δόμηση των κυττάρων. Υπάρχουν δύο είδη λιπιδίων: τα ουδέτερα λίπη και τα φωσφολιπίδια.

Τα ουδέτερα λίπη σχηματίζονται από τη συνένωση ενός μορίου γλυκερίνης (αλκοόλη με τρεις υδροξυλικές ομάδες) και τριών μορίων λιπαρών οξέων. Έτσι τα ουδέτερα λίπη έχουν τρεις λιπόφιλες (ή υδρόφοβες) ομάδες και είναι επομένως αδιάλυτα στο νερό. Τα ουδέτερα λίπη χρησιμεύουν συνήθως σαν αποθήκες ενέργειας.

Τα φωσφολιπίδια σχηματίζονται επίσης από τη συνένωση γλυκερίνης και λιπαρών οξέων, αλλά σε αντίθεση με τα ουδέτερα λίπη, διαθέτουν δύο λιπόφιλες ομάδες και μία λιπόφιλη (υδρόφιλη) ομάδα που περιέχει ένα μόριο φωσφορικού οξέος. Έτσι, το υδρόφιλο μέρος τους στρέφεται προς το νερό και το υδρόφοβο το αποφεύγει. Η ιδιότητά τους αυτή τα καθιστά πολύτιμα για τη δομή των κυτταρικών μεμβρανών.

### 1.2.4. Πρωτεΐνες

Όπως προαναφέρθηκε, οι υδατάνθρακες και τα λιπίδια λειτουργούν κυρίως ως δομικά συστατικά και ως ουσίες αποθήκευσης ενέργειας. Αντίθετα οι πρωτεΐνες και τα νουκλεϊκά οξέα είναι μακρομόρια επιφορτισμένα με ειδικούς ρόλους.

Οι πρωτεΐνες είναι στην ουσία πολύ έξυπνα σχεδιασμένες μοριακές μηχανές. Αιώνες εξέλιξης απέφεραν την εκπληκτικά αποτελεσματική εξειδίκευση της κάθε μιας σε μία συγκεκριμένη λειτουργία. Είναι άγνωστο πόσες διαφορετικές πρωτεΐνες υπάρχουν στο ανθρώπινο σώμα, αλλά υπολογίζεται ότι ίσως ανέρχονται στις εκατό χιλιάδες. Αν εξαιρεθούν ορισμένα καθαρά φυσικοχημικά φαινόμενα, όπως η διάχυση και η διάσταση των ηλεκτρολυτών, καμία εργασία δεν πραγματοποιείται τόσο στο επίπεδο ολόκληρου του οργα-

νισμού, όσο και στο επίπεδο του κυττάρου και του υποκυτταρικού ακόμα στοιχείου, χωρίς την παρεμβολή κάποιας πρωτεΐνης. Η κίνηση, η αναπνοή, η θρέψη, η αναπαραγωγή, η άμυνα των ανώτερων ζωικών οργανισμών και όλα γενικά τα φαινόμενα που χαρακτηρίζουν τη ζωή χρειάζονται, πρωτεΐνες.

Από πλευράς χημικής δομής, οι πρωτεΐνες είναι μακρομόρια που αποτελούνται από μικρότερες μονάδες (δομικούς λίθους), τα αμινοξέα. Είκοσι (20) διαφορετικά αμινοξέα συμμετέχουν στην κατασκευή των πρωτεϊνών και συνδέονται μεταξύ τους με πεπτιδικούς δεσμούς. Τα αμινοξέα έχουν ένα άτομο C του οποίου οι 4 μονάδες συγγενείας είναι συνδεδεμένες με: α) μία αμινομάδα  $-NH_2$ , β) μία καρβοξυλομάδα  $-COOH$ , γ) ένα άτομο H και δ) μία ομάδα R που ποικίλει από αμινοξύ σε αμινοξύ.

Οι λόγοι που συντελούν στην ύπαρξη μεγάλης ποικιλίας των πρωτεϊνών όσον αφορά τη μορφή αλλά και τη λειτουργία τους, όπως θα δούμε παρακάτω, είναι η μεγάλη ποικιλία στην πλευρική ομάδα R των αμινοξέων, που αποτελούν την πεπτιδική αλυσίδα. Η δομή τους είναι υπεύθυνη σε ένα πολύ μεγάλο ποσοστό για το σχηματισμό δεσμών μεταξύ τους, και επομένως, για τη δημιουργία της συγκεκριμένης χωροδιάταξης της πρωτεΐνης, δηλ., το σχήμα της. Ο πεπτιδικός δεσμός, καθώς και οι δεσμοί μεταξύ των πλευρικών ομάδων R των αμινοξέων, θα καθορίσουν τον τρόπο με τον οποίο θα αναδιπλωθεί η πρωτεΐνη στο χώρο. Οι δυνατοί συνδυασμοί ενός αριθμού, (π.χ. α) αμινοξέων, ώστε να δημιουργηθούν διαφορετικές πρωτεΐνες είναι  $20^a$ , επειδή υπάρχουν 20 διαφορετικά αμινοξέα.

### Πίνακας I.

Τα είκοσι κυριότερα αμινοξέα. Η διαφορετική σύσταση και διάταξη των αμινοξέων αυτών οδηγεί στην ποικιλομορφία των πρωτεϊνών. Ανάλογα με την ομάδα R τα αμινοξέα κατατάσσονται σε τρεις κατηγορίες: 1) μη πολικά, υδρόφοβα αμινοξέα, 2) πολικά, υδρόφιλα, μη ιονιζόμενα αμινοξέα, 3) πολικά, υδρόφιλα, ιονιζόμενα αμινοξέα.

Μη πολικά, υδρόφοβα αμινοξέα	Πολικά, υδρόφιλα, μη ιονιζόμενα αμινοξέα	Πολικά, υδρόφιλα, ιονιζόμενα αμινοξέα
<i>Αλανίνη</i>	<i>Γλυκίνη</i>	<i>Ασπαρτικό οξύ</i>
<i>Βαλίνη</i>	<i>Σερίνη</i>	<i>Γλουταμινικό οξύ</i>
<i>Λευκίνη</i>	<i>Θρεονίνη</i>	<i>Λυσίνη</i>
<i>Ισολευκίνη</i>	<i>Κυστεΐνη</i>	<i>Αργινίνη</i>
<i>Προλίνη</i>	<i>Τυροσίνη</i>	
<i>Φαινυλαλανίνη</i>	<i>Ιστιδίνη</i>	
<i>Τρυπτοφάνη</i>	<i>Ασπαραγίνη</i>	
<i>Μεθειονίνη</i>	<i>Γλουταμίνη</i>	

Από πλευράς βιολογικού ρόλου, οι πρωτεΐνες μπορούν να καταταχθούν σε δύο μεγάλες κατηγορίες: στις *δομικές* και τις *λειτουργικές*.

Οι δομικές πρωτεΐνες συμβάλλουν στη διαμόρφωση της υφής και διατήρηση της μορφολογικής σταθερότητας των ιστών ή ακόμα και των υποκυτταρικών στοιχείων. Τέτοιες πρωτεΐνες είναι το κολλαγόνο, οι κερατίνες, καθώς και ορισμένες πρωτεΐνες των μεμβρανών.

Οι λειτουργικές πρωτεΐνες έχουν ένα σημαντικό κοινό χαρακτηριστικό: μπορούν να αναγνωρίζουν και να δεσμεύουν εκλεκτικά ορισμένα μόρια που ονομάζονται ligands. Η φύση των ligands ποικίλει από μεγάλου μοριακού βάρους ενώσεις, έως ανόργανα ιόντα. Στην κατηγορία των λειτουργικών πρωτεϊνών ανήκουν οι εξής μεγάλες ομάδες:



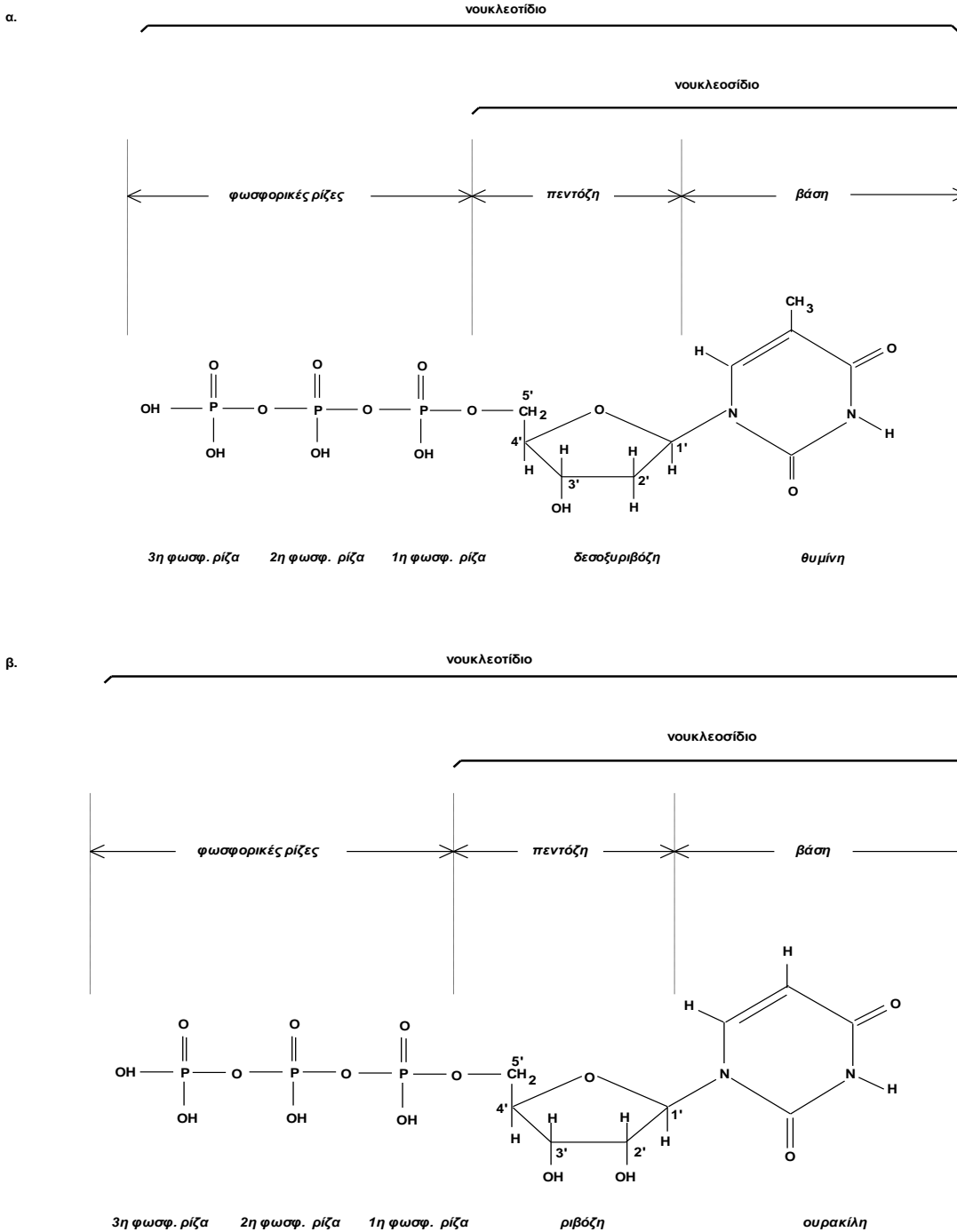
Οι υπόλοιπες πρωτεΐνες που δεν είναι ένζυμα επιδεικνύουν τον ίδιο μεγάλο βαθμό εξειδίκευσης. Τα αντισώματα που εξουδετερώνουν ξένες ουσίες και μικροοργανισμούς (αντιγόνα) είναι εξειδικευμένα: το αντίσωμα εναντίον της ιλαράς δεν έχει κανένα αποτέλεσμα εναντίον της πολιομυελίτιδας. Συγκεκριμένα τα αντισώματα αντιπροσωπεύουν στην ουσία οκτώ διαφορετικές πρωτεΐνες, αλλά με μικρές και φαινομενικά ασήμαντες διαφορές στη δομή τους. Η ποικιλότητα αυτή ευθύνεται για το γεγονός ότι π.χ. ο κάθε ανθρώπινος οργανισμός μπορεί να κατασκευάσει έως εκατό εκατομμύρια διαφορετικά αντισώματα, που καθένα κατευθύνεται εναντίον διαφορετικού εισβολέα. Η αιμοσφαιρίνη έχει την ειδική ικανότητα να δεσμεύει οξυγόνο στους πνεύμονες, όπου η συγκέντρωση του οξυγόνου είναι μεγάλη, και να το εναποθέτει στους ιστούς, όπου η συγκέντρωση του είναι χαμηλή (επειδή χρησιμοποιείται συνεχώς από τα κύτταρα). Και σ' αυτή την περίπτωση, η αιμοσφαιρίνη επιτελεί αυτό το ζωτικό έργο υφιστάμενη διάφορες αλλαγές, οι οποίες της επιτρέπουν να δεσμεύει και μετά να απελευθερώνει το οξυγόνο.

Είναι, λοιπόν, ξεκάθαρο ότι η δομή των πρωτεϊνών συνδέεται στενά με τη σωστή λειτουργία τους. Ακριβώς οι διαφορές στη δομή των πρωτεϊνών καθορίζουν τις διαφορές στη λειτουργική συμπεριφορά των κυττάρων και γενικότερα τον μεταβολισμό του οργανισμού.

### 1.2.5. Νουκλεϊκά οξέα

Το γενετικό υλικό, που βρίσκεται στον πυρήνα, θα πρέπει να έχει τις εξής ιδιότητες: α) να μπορεί να διπλασιάζεται να παράγει αντίγραφα, β) να μπορεί να αποθηκεύει μεγάλες ποσότητες πληροφοριών, γ) να μπορεί να προγραμματίζει την έκφραση των πληροφοριών που περιέχει και, δ) να μπορεί να αλλάζει (να μεταλλάσσεται). Σήμερα γνωρίζουμε ότι τις ιδιότητες αυτές τις συγκεντρώνουν τα νουκλεϊκά οξέα, το DNA και το RNA.

Οτιδήποτε κληρονομείται από γενιά σε γενιά θα πρέπει κατά κάποιο τρόπο να είναι αποθηκευμένο στα νουκλεϊκά οξέα. Για ένα διάστημα μεγαλύτερο από αιώνα, ήταν γνωστό ότι ορισμένες κληρονομικές ασθένειες οφείλονταν στην έλλειψη κάποιων ενζύμων, η οποία είχε σαν αποτέλεσμα το σταμάτημα κάποιου μεταβολικού μονοπατιού στον οργανισμό. Στην φαινυλκετονουρία (PKU), για παράδειγμα, ήταν γνωστό ότι υπήρχε συσσώρευση φαινυλαλανίνης στο αίμα, πράγμα που κατέληγε σε πνευματική αναπηρία των ατόμων που έπασχαν από αυτή την κληρονομική ασθένεια. Αντίθετα, φυσιολογικά άτομα είχαν την ικανότητα να μετατρέπουν τη φαινυλαλανίνη σε τυροσίνη. Η κληρονομική αυτή ανωμαλία, όπως εξ άλλου και οι περισσότερες, εκφραζόταν σαν έλλειψη ενζύμου. Χρειάστηκαν αρκετά χρόνια μέχρις ότου δείχτεί ότι υπήρχε άμεση σύνδεση μεταξύ κληρονομικού (γενετικού) υλικού και πρωτεϊνών ή καλύτερα μεταξύ γονιδίου και πολυπεπτιδίου.



### Εικόνα 2.

**α.** Δομή ενός δεσοξυριβονουκλεοτιδίου που είναι ο δομικός λίθος του DNA. Ένα μόριο δεσοξυριβονουκλεοτιδίου αποτελείται από ένα μόριο αζωτούχου βάσης (αδενίνη, θυμίνη, κυτοσίνη, γουανίνη), ένα μόριο δεσοξυριβόζης και ένα (δύο ή τρία) μόρια φωσφορικού οξέος.

**β.** Δομή ενός ριβονουκλεοτιδίου που είναι ο δομικός λίθος του RNA. Ένα μόριο ριβονουκλεοτιδίου αποτελείται από ένα μόριο αζωτούχου βάσης (αδενίνη, ουρακίλη, κυτοσίνη, γουανίνη), ένα μόριο ριβόζης και ένα (δύο ή τρία) μόρια φωσφορικού οξέος.

Από χημική άποψη, τα νουκλεϊκά οξέα το DNA (δεσοξυριβονουκλεϊκό οξύ) και το RNA (ριβονουκλεϊκό οξύ), σαν μακρομόρια που είναι, αποτελούνται από απλούστερες ενώσεις (μονομερείς ενώσεις). Οι δομικοί αυτοί λίθοι των νουκλεϊκών οξέων είναι τα νουκλεοτίδια και συνδέονται μεταξύ τους με φωσφοδιεστερικό δεσμό.

Τα νουκλεοτίδια διακρίνονται στα δεσοξυριβονουκλεοτίδια και τα ριβονουκλεοτίδια.

Τα δεσοξυριβονουκλεοτίδια είναι τα νουκλεοτίδια από τα οποία αποτελείται το DNA, ενώ τα ριβονουκλεοτίδια είναι τα μονομερή του RNA. Γενικά το νουκλεοτίδιο αποτελείται από ένα μόριο αζωτούχου βάσης + ένα μόριο πεντόζης (δηλ., σάκχαρο με 5 άτομα C) + ένα ως τρία μόρια φωσφορικού οξέος. Η ένωση ενός μορίου αζωτούχου βάσης και ενός μορίου ριβόζης λέγεται γενικά νουκλεοσίδιο.

Τα είδη πεντοζών που υπάρχουν στα νουκλεοτίδια είναι: η δεσοξυριβόζη και ριβόζη. Τα δεσοξυριβονουκλεοτίδια αποτελούνται αποκλειστικά από δεσοξυριβόζη, ενώ τα ριβονουκλεοτίδια αποτελούνται αποκλειστικά από ριβόζη.

Τα είδη αζωτούχων βάσεων που υπάρχουν στα νουκλεοτίδια είναι τα εξής πέντε: η Αδενίνη (A), η Γουανίνη (G), η Κυτοσίνη (C), η Θυμίνη (T) και η Ουρακίλη (U). Από αυτά στα δεσοξυριβονουκλεοτίδια υπάρχουν τέσσερα είδη: η A (Αδενίνη), η G (Γουανίνη), η C (Κυτοσίνη) και η T (Θυμίνη), ενώ στα ριβονουκλεοτίδια υπάρχουν επίσης τέσσερα είδη: A (Αδενίνη), η G (Γουανίνη), η C (Κυτοσίνη) και η U (Ουρακίλη).

Έτσι, επειδή υπάρχει ένα μόνο μόριο βάσης σε κάθε μόριο του νουκλεοτιδίου και τέσσερα είδη βάσεων για κάθε κατηγορία νουκλεοτιδίων, υπάρχουν τέσσερα (4) είδη δεσοξυριβονουκλεοτιδίων και τέσσερα (4) είδη ριβονουκλεοτιδίων.

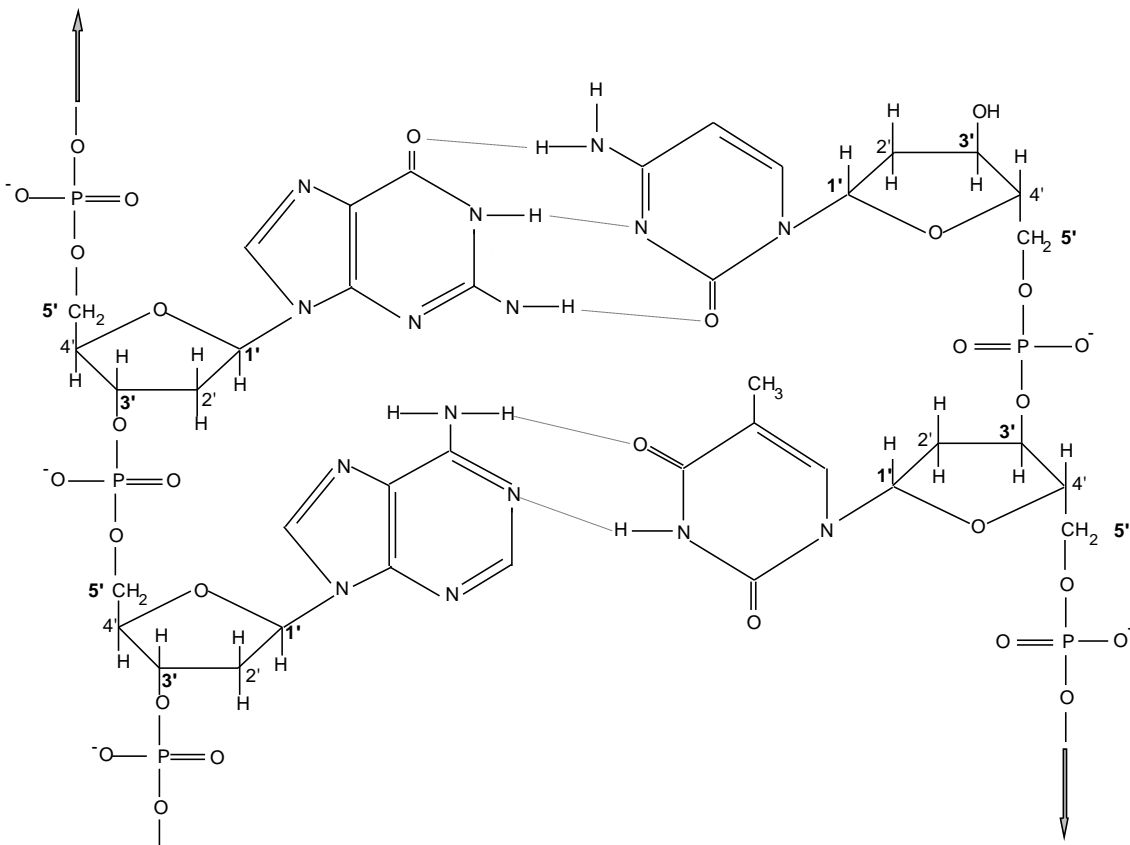
Όλη η γενετική πληροφορία που περιέχουν τα νουκλεϊκά οξέα, ή η κωδική λειτουργία βρίσκεται στις βάσεις. Σε αντίθεση με τις πρωτεΐνες που είναι τα λειτουργικά στοιχεία του κυττάρου και η λειτουργία τους εξαρτάται από την τελικά διαμορφωμένη τρισδιάστατη δομή τους, η λειτουργία των νουκλεϊκών οξέων εξαρτάται από τη γραμμική αλληλουχία των βάσεων.

Το DNA στον πυρήνα αποτελείται από δύο πολυνουκλεοτιδικούς κλώνους που μοιάζουν σαν ζευγαρωμένοι κλώνοι μιας κυκλικής διπλής σκάλας. Πρόκειται για το μοντέλο της διπλής έλικας των J. Watson και F. Crick (1953). Οι επαναλήψεις του σακχάρου και της φωσφορικής ομάδας σχηματίζουν τη σπονδυλική στήλη των δύο κλώνων και οι βάσεις προεξέχουν και είναι ζευγαρωμένες και συνδεδεμένες μεταξύ τους μέσω δεσμών στο μέσο της έλικας. Αυτό το ζευγάριωμα γίνεται σύμφωνα με τον κανόνα της συμπληρωματικότητας: απέναντι από την A τοποθετείται T και απέναντι από την C τοποθετείται G.

Αντίθετα το RNA είναι συνήθως μονόκλωνο και υπάρχουν τρία είδη: αγγελιοφόρο (mRNA), μεταφορικό (tRNA) και ριβοσωμικό (rRNA).

Το κύριο γνώρισμα του DNA είναι ότι αποτελεί ένα νήμα με γονίδια (γόνους), όπου το κάθε γονίδιο περιέχει την κωδικοποιημένη πληροφορία για τη δομή μιας πρωτεΐνης. Το DNA βρίσκεται πάντα μέσα στο πυρήνα. Το RNA είναι πολλών ειδών, αλλά το σημαντικότερο είναι το αγγελιοφόρο RNA (ή mRNA). Αυτό το μόριο μπορεί να θεωρηθεί σαν εύχρηστο αντίγραφο του αρχικού σχεδίου του DNA και μετακινείται από τον πυρήνα στο κυτόπλασμα, όπου και χρησιμοποιείται για την παραγωγή πρωτεϊνών.





**Εικόνα 3.**

Λεπτομερής χημική δομή του DNA. Αποτελείται από δύο αντιπαράλληλους πολυνουκλεοτιδικούς κλώνους που σχηματίζονται από τη σύνδεση των δεσοξυριβονουκλεοτιδίων μεταξύ τους με ισχυρούς δεσμούς (φωσφοδιεστερικούς). Κάθε βάση του ενός κλώνου συνδέεται με τη βάση του άλλου κλώνου με δεσμούς υδρογόνου (που αναπαριστούνται με διακεκομμένες γραμμές). Απέναντι από την αδενίνη βρίσκεται η θυμίνη και απέναντι από την κυτοσίνη η γουανίνη.

### 1.3. Δομή του κυττάρου

#### 1.3.1. Γενικά

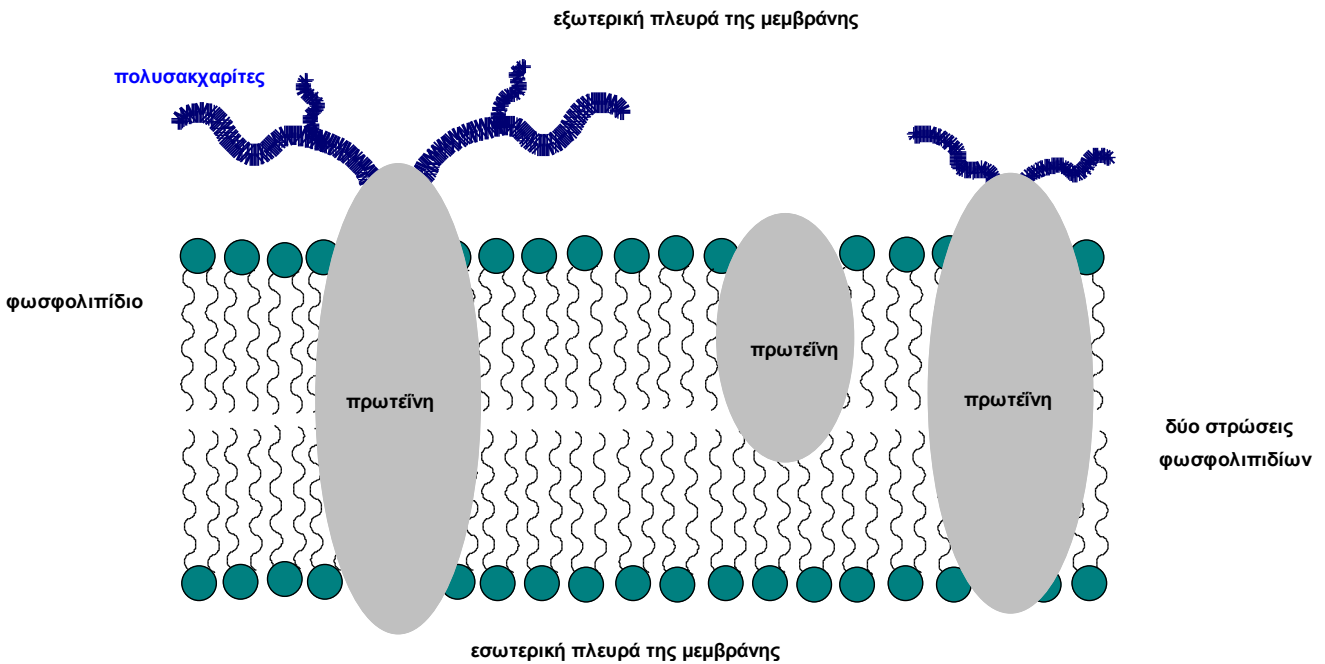
Το ζωντανό κύτταρο δεν είναι ένας άμορφος σάκος από πρωτεΐνες λίπη και σάκχαρα, αλλά μια εξαιρετικά οργανωμένη δομή όπου συγκεκριμένα οργανίδια φέρουν εις πέρας εξειδικευμένες λειτουργίες. Για τη δημιουργία αυτών των οργανιδίων σημαντικό ρόλο παίζουν οι βιολογικές μεμβράνες.

Βασικά όλα τα κύτταρα αποτελούνται από ένα σύστημα βιολογικών μεμβρανών του οποίου ορισμένα μέρη αποτελούν ανεξάρτητα μορφώματα, όπως η συσκευή του Golgi, το ενδοπλασματικό δίκτυο, τα μιτοχόνδρια κ.λ.π., ενώ άλλα περιβάλλουν διάφορα μορφώματα του κυττάρου όπως τον πυρήνα και αυτό το ίδιο το κύτταρο.

Έτσι σε κάθε μέρος του κυττάρου, που συνιστά ένα υποκυτταρικό στοιχείο (ή οργανίδιο) γίνονται συγκεκριμένες βιοχημικές αντιδράσεις.

Μέσα σ' αυτό το σύστημα των μεμβρανών υπάρχει μια υδάτινη φάση, που λέγεται κυτόπλασμα και περιέχει διαλυμένες ουσίες από ανόργανα ιόντα έως μεγάλου μοριακού βάρους μακρομόρια (πολυσακχαρίτες, λιπίδια, πρωτεΐνες κ.λ.π.).

Όλα τα κύτταρα έχουν τα εξής κοινά λειτουργικά χαρακτηριστικά: α) διακωδικοποιούν τις πληροφορίες για τη δική τους σύνθεση με το φαινόμενο του πολλαπλασιασμού, β) αξιοποιούν ενέργεια από το περιβάλλον τους για τη μετατροπή μορίων, που και αυτά τα προσλαμβάνουν από το εξωτερικό τους περιβάλλον, σε μακρομόρια χαρακτηριστικά της δικής τους δομής. γ) ελέγχουν το εσωτερικό τους περιβάλλον ρυθμίζοντας τις αντιδράσεις που γίνονται μέσα τους, με τέτοιο αρμονικό τρόπο, ώστε να δημιουργούν τις πιο κατάλληλες συνθήκες για το μεταβολισμό τους. Τέλος τα κύτταρα των πολυκύτταρων οργανισμών μπορούν να λειτουργούν και σε ομάδες κάτω από τον έλεγχο ολόκληρου του οργανισμού.



**Εικόνα 4.**

Δομή της κυτταρικής μεμβράνης.

### 1.3.2. Μεμβράνες

Οι χημικές αντιδράσεις μέσα στο κύτταρο λαμβάνουν χώρα σε υδατικό περιβάλλον. Ανάλογο περιβάλλον υπάρχει και στο εξωτερικό του κυττάρου, που ονομάζεται *εξωκυττάριο υγρό*. Τα μόρια στο εσωτερικό του κυττάρου απομονώνονται από αυτό το εξωκυττάριο περιβάλλον από ένα περίβλημα που είναι η κυτταρική μεμβράνη. Το ίδιο ισχύει και για τις μεμβράνες που περιβάλλουν τα κυτταρικά οργανίδια από το κυτόπλασμα. Αυτό το περίβλημα αποτελεί αδιαπέραστο φραγμό για τα περισσότερα μόρια, διατηρώντας έτσι την ακεραιότητα και την αυτονομία του κυττάρου. Φυσικά υπάρχουν ειδικοί «δίοδοι» που επιτρέπουν είτε την είσοδο μορίων στο κύτταρο, τόσο για τροφή όσο και για μεταβίβαση μηνυμάτων, είτε και για την έξοδο όσων πρέπει να καταλήξουν σε κύτταρα άλλων ιστών. Η μεμβράνη, λοιπόν, είναι πολύ δυναμική και λειτουργική οντότητα.

Τα κοινά χαρακτηριστικά των βιολογικών μεμβρανών είναι τα εξής:

1) σχηματίζονται μεταξύ χώρων διαφορετικής σύστασης, 2) περιέχουν λιπίδια και πρωτεΐνες και, 3) είναι δομικά ασύμμετρες, δηλ., η εσωτερική πλευρά είναι διαφορετική από την εξωτερική.

Συγκεκριμένα, οι βιολογικές μεμβράνες αποτελούνται από ένα διπλό στρώμα φωσφολιπιδίων που είναι έτσι διατεταγμένα ώστε τα υδρόφοβα (λιπόφιλα) συστατικά τους να είναι στραμμένα προς το εσωτερικό της μεμβράνης, ενώ το υδρόφιλο (λιπόφοβο) να είναι στραμμένο προς το εξωτερικό περιβάλλον. Μέσα σ' αυτό το στρώμα των φωσφολιπιδίων είναι βυθισμένες και από τις δύο επιφάνειες οι πρωτεΐνες των μεμβρανών σε διαφορετικό βάθος. Ορισμένες από τις πρωτεΐνες αυτές λειτουργούν σαν ευαίσθητες κεραίες, αφού έχουν κατασκευαστεί έτσι ώστε να δέχονται σήματα και μηνύματα διαφόρων ειδών από γειτονικά κύτταρα ή από ορμόνες που κυκλοφορούν στο εξωκυττάριο υγρό.

Ειδικότερα η μεμβράνη που περιβάλλει το κύτταρο ονομάζεται *κυτταρική ή πλασματική μεμβράνη* και προσδίδει ξεχωριστή οντότητα στο κύτταρο (δηλ., το ξεχωρίζει από τα γειτονικά). Συνοπτικά οι άλλες λειτουργίες της κυτταρικής μεμβράνης είναι:

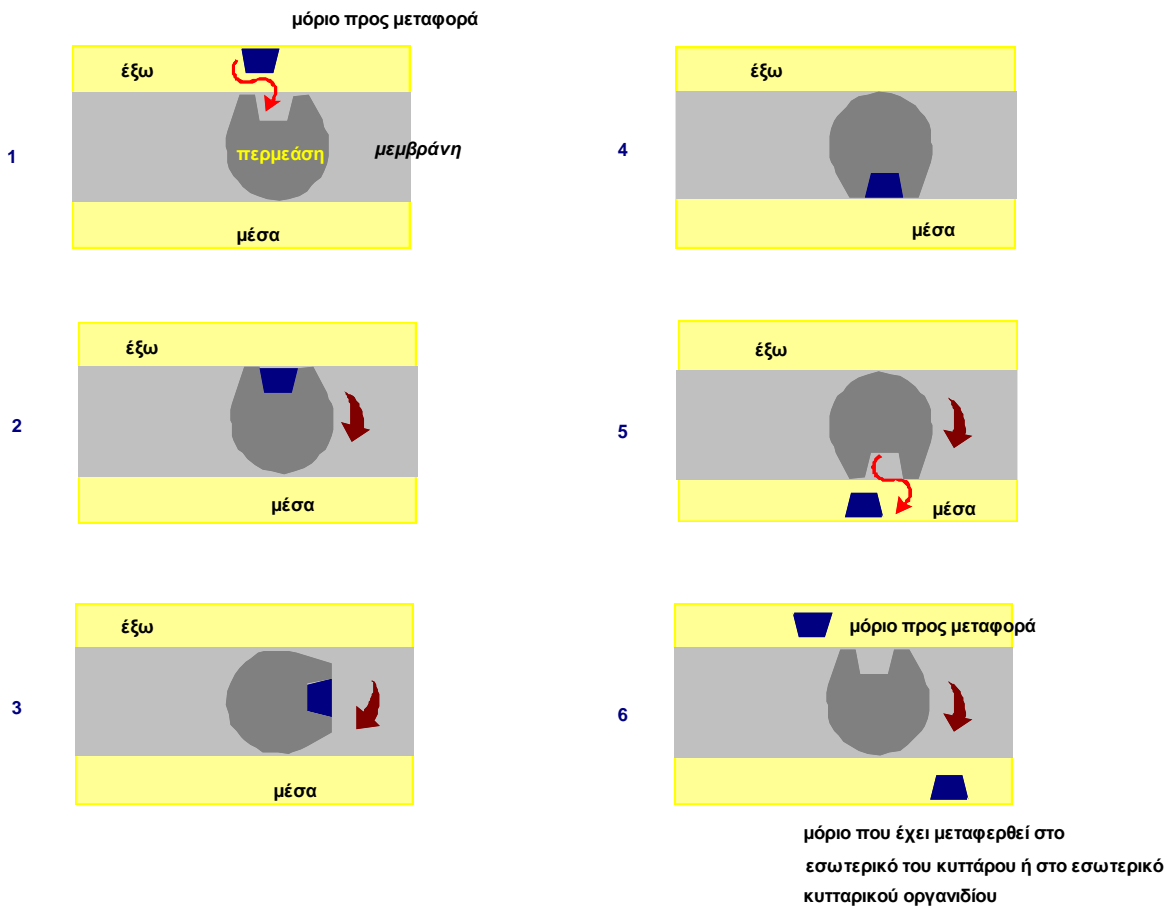
α) η δυνατότητα αναγνώρισης κυττάρων για την δημιουργία ιστών. Αυτό γίνεται με τη βοήθεια ορισμένων γλυκοπρωτεϊνών που βρίσκονται στην κυτταρική μεμβράνη.

β) η ύπαρξη ειδικών πρωτεϊνικών υποδοχέων πάνω στην μεμβράνη που δέχονται ορμονικά και νευρικά ερεθίσματα. Με τα ερεθίσματα αυτά ρυθμίζεται ο μεταβολισμός του κυττάρου και ο συντονισμός των κυττάρων ενός ιστού με τη λειτουργία ενός άλλου.

γ) εκλεκτική διαπερατότητα δηλ., επιτρέπει την εκλεκτική διέλευση ουσιών από το ένα κύτταρο στο άλλο.

Οι μεμβράνες που περιβάλλουν τα οργανίδια έχουν παρόμοιες λειτουργίες. Συνοπτικά ο ρόλος των μεμβρανών που βρίσκονται μέσα στο κύτταρο και περιβάλλουν τα κάθε είδους οργανίδια είναι: α) η διαμερισματοποίηση και η ανομοιομέρεια, β) αύξηση ενεργού επιφανείας για μαζικότερες και ταχύτερες βιοχημικές αντιδράσεις και γ) εκλεκτική διαπερατότητα από το ένα διαμέρισμα στο άλλο.

Εδώ θα σταθούμε στην λειτουργία της εκλεκτικής διαπερατότητας. Η κυτταρική μεμβράνη καθώς και μεμβράνη που περιβάλλει τα οργανίδια του κυττάρου επιτρέπει την είσοδο και την έξοδο συγκεκριμένων μορίων. Αυτό επιτυγχάνεται με τη λειτουργία ειδικών πρωτεϊνών, που λέγονται *περμεάσες*. Οι περμεάσες δεσμεύουν το μόριο που πρόκειται να μεταφερθεί σε ειδικό σημείο με την ίδια διαδικασία που προσδέεται το υπόστρωμα στο ενεργό κέντρο του ενζύμου, όπως θα δούμε παρακάτω. Στη συνέχεια με τη περιστροφή του συμπλόκου «περμεάση + μόριο» το μόριο απελευθερώνεται στην άλλη πλευρά της μεμβράνης (εικόνα 5). Η περιστροφή της περμεάσης γίνεται με κατανάλωση ενέργειας. Αυτός ο τρόπος μεταφοράς ουσιών λέγεται ενεργός μεταφορά και διαφέρει από την διάχυση που είναι παθητική μεταφορά των μορίων και δεν απαιτεί την προσφορά ενέργειας.



### Εικόνα 5.

Διαδοχικά στάδια μεταφοράς μορίων διαμέσου της μεμβράνης με τη βοήθεια περμεάσης. Τα μόρια προσδένονται σε ειδικό σημείο της περμεάσης με την ίδια διαδικασία που προσδένεται το υπόστρωμα στο ενεργό κέντρο του ενζύμου (1). Στη συνέχεια το σύμπλοκο «περμεάση + μόριο» περιστρέφεται (2, 3, 4), έτσι ώστε το ειδικό σημείο πρόσδεσης να βρεθεί προς την εσωτερική πλευρά της μεμβράνης, όπου απελευθερώνεται το μόριο (5). Η ελεύθερη περμεάση συνεχίζει να περιστρέφεται μέχρις ότου το ειδικό σημείο πρόσδεσης να βρεθεί προς την εξωτερική πλευρά της μεμβράνης και να επαναληφθεί η παραπάνω διαδικασία (6).

### 1.3.3. Κυτταρικά οργανίδια (υποκυτταρικά στοιχεία)

Αναλυτικότερα, τα διάφορα στοιχεία ενός τυπικού κυττάρου έχουν την εξής δομή και εκτελούν τις ακόλουθες λειτουργίες.

- *Πυρήνας*

Ο πυρήνας περιβάλλεται από μια διπλή μεμβράνη που το διαχωρίζει από το κυτόπλασμα και ονομάζεται πυρηνική μεμβράνη. Ο κύριος ρόλος του πυρήνα είναι να παρέχει το κατάλληλο περιβάλλον για τη συντήρηση και έκφραση του γενετικού υλικού του κυττάρου. Οι γενετικές πληροφορίες, όπως θα δούμε αναλυτικά πιο κάτω, είναι αποθηκευμένες στο μόριο του δεσοξυριβονουκλεϊκού οξέος (DNA) που βρίσκεται στον πυρήνα σε συνδυασμό με πρωτεΐνες. Οι νουκλεοπρωτεΐνες αυτές είναι οργανωμένες σε χρωμοσώματα. Μέσα στον πυρήνα ακόμη βρίσκεται ένα μόρφωμα που λέγεται πυρηνίσκος, ο οποίος αποτελείται κυρίως από ριβονουκλεϊκό οξύ (RNA).

Οι προκαρυωτικοί οργανισμοί (βακτήρια και κυανοβακτήρια) διαφέρουν από τους ευκαρυωτικούς στο ότι δεν διαθέτουν πυρηνική μεμβράνη και το γενετικό τους υλικό δεν είναι οργανωμένο σε χρωμοσώματα.

- *Μιτοχόνδρια*

Τα μιτοχόνδρια, μετά τον πυρήνα, είναι τα μεγαλύτερα μορφώματα των ζωικών κυττάρων. Μπορούμε να πούμε ότι τα μιτοχόνδρια είναι οι σταθμοί παραγωγής ενέργειας του κυττάρου. Ο ρόλος τους είναι η παραγωγή ενέργειας με τους μηχανισμούς που συλλήβδην είναι γνωστοί σαν βιολογικές καύσεις.

Στα μιτοχόνδρια οι καύσεις αυτές, όπως θα δούμε και παρακάτω, γίνονται με τέτοιο τρόπο ώστε η παραγόμενη ενέργεια να μη εκλύεται πολύ γρήγορα και να διασκορπίζεται. Δημιουργούν μικρά και ευκίνητα πακέτα ενέργειας (τα μόρια ATP) για να χρησιμοποιηθούν στις πολυάριθμες χημικές αντιδράσεις που θα πρέπει να λάβουν χώρα στο κύτταρο κάθε λεπτό.

Τα μιτοχόνδρια αποτελούνται από δύο μεμβράνες: μια εξωτερική που είναι λεία και μια εσωτερική που έχει εγκοιλώματα (πτυχές). Ως εκ τούτου το μιτοχόνδριο διαιρείται σε δύο χώρους: ένα εσωτερικό που περικλείεται από την εσωτερική μεμβράνη και ένα εξωτερικό που βρίσκεται μεταξύ της εσωτερικής και εξωτερικής μεμβράνης. Τα ένζυμα που είναι υπεύθυνα για τις διεργασίες των βιολογικών καύσεων είναι κατανεμημένα στα διάφορα διαμερίσματα του μιτοχονδρίου. Στον εσωτερικό χώρο του μιτοχονδρίου γίνονται οι αντιδράσεις παραγωγής του διοξειδίου του άνθρακα ( $\text{CO}_2$ ) και υδρογόνων ( $\text{H}^+ + \text{e}^-$ ) από τρι- και δικαρβονικά οξέα (κύκλος του Krebs). Πάνω στις πτυχές της εσωτερικής μεμβράνης γίνονται οι αντιδράσεις μεταφοράς των υδρογόνων (αναπνευστική αλυσίδα) και οι αντιδράσεις της σύνθεσης του ATP (οξειδωτική φωσφορυλίωση).

Τα μιτοχόνδρια, όπως και οι χλωροπλάστες, περιέχουν δικό τους DNA, δηλ. δικό τους γενετικό υλικό, αλλά διαθέτουν επίσης και ριβοσώματα. Έτσι, έχουν μια σχετική αυτοδυναμία, μιας και είναι δυνατό να εκφραστεί η γενετική πληροφορία που μεταφέρουν.

- *Χλωροπλάστες*

Οι χλωροπλάστες είναι τα χαρακτηριστικά οργανίδια των φυτικών κυττάρων και βρίσκονται στα πράσινα μέρη του φυτού. Οι χλωροπλάστες ανήκουν σε μια κατηγορία οργανιδίων που ονομάζονται πλαστίδια. Περιέχει διάφορες χρωστικές, από τις οποίες οι κυριότερες είναι οι χλωροφύλλες, στις οποίες οφείλεται το πράσινο χρώμα των φυτών. Το σχήμα του χλωροπλάστη είναι συνήθως φακοειδές ή και ωοειδές. Περιβάλλεται από διπλή μεμβράνη, όπως και το μιτοχόνδριο, αλλά σε αντίθεση μ' αυτό η εσωτερική μεμβράνη δεν παρουσιάζει πτυχώσεις.

Οι χλωροπλάστες είναι μεμβρανώδη μορφώματα με μια εξωτερική και μια εσωτερική μεμβράνη. Η εσωτερική μεμβράνη αναδιπλώνεται σε αποπλατυσμένους σάκους που ονομάζονται θυλακοειδή. Τα θυλακοειδή αυτά βρίσκονται στοιβαγμένα σχηματίζοντας τα grana. Οι χρωστικές δηλ., η χλωροφύλλη και τα καροτενοειδή βρίσκονται στις μεμβράνες που περιβάλλουν τα θυλακοειδή. Ο εσωτερικός χώρος των χλωροπλάστων, η διαλυτή, δηλ., η υδάτινη φάση, ονομάζεται στρώμα, όπου και περιέχονται τα ένζυμα που είναι απαραίτητα για την φωτοσύνθεση.

- *Ριβοσώματα*

Διάχτα μέσα σ' όλα τα κύτταρα υπάρχουν μικρά κοκκιώδη οργανίδια, που ονομάζονται ριβοσώματα. Συχνά παρουσιάζονται ως σύνολα από δέκα έως είκοσι, οπότε ονομάζονται πολυριβοσώματα. Ο ρόλος των

ριβοσωμάτων, όπως θα δούμε αναλυτικά πιο κάτω είναι σημαντικός, επειδή είναι τα εργαλεία που εμπλέκονται στην ανάγνωση του γενετικού κώδικα για τη σύνθεση των πρωτεϊνών.

Τα ριβοσώματα είναι οργανίδια που αποτελούνται από δύο ανισομεγέθεις υπομονάδες και η χημική τους σύσταση είναι πρωτεΐνες και RNA. Επίσης, δεν περιβάλλονται από μεμβράνη.

- *Ενδοπλασματικό δίκτυο*

Όταν το κύτταρο συνθέτει πρωτεΐνες για δική του αποκλειστικά χρήση χρησιμοποιεί ριβοσώματα που βρίσκονται ελεύθερα στο κυτόπλασμα. Πολλά εξειδικευμένα κύτταρα όμως συνθέτουν πρωτεΐνες οι οποίες πρέπει να εγκαταλείψουν το κύτταρο και οδεύσουν προς κύτταρα άλλων ιστών, όπου είναι και απαραίτητα. Εδώ θα αναφέρουμε το χαρακτηριστικό παράδειγμα της παραγωγής ινσουλίνης και αντισωμάτων. Η ινσουλίνη παράγεται από κύτταρα του παγκρέατος και ρυθμίζει τις μεταβολικές διαδικασίες σε κάθε κύτταρο του ανθρώπινου σώματος. Με τη σειρά τους τα αντισώματα είναι πρωτεΐνες που αναγνωρίζουν και εξουδετερώνουν τους ξένους «εισβολείς» που μπαίνουν μέσα στο σώμα. Φτιάχνονται από εξειδικευμένα κύτταρα που ονομάζονται λεμφοκύτταρα και εκκρίνονται από αυτά μέσα στο αίμα. Η δράση των παραπάνω μορίων λαμβάνει χώρα σε οποιοδήποτε μέρος του οργανισμού μεταφερθούν με τη κυκλοφορία του αίματος. Το ενδοπλασματικό δίκτυο είναι ένα είδος ποτάμιου συστήματος που καθοδηγεί όλα τα μόρια τα οποία πρόκειται να εξαχθούν από το κύτταρο στο κατάλληλο κέντρο συσκευασίας.

Συγκεκριμένα το ενδοπλασματικό δίκτυο είναι ένα σύστημα μεμβρανών που δημιουργούν κοιλότητες και μικροσκοπικούς αυλούς, που αναστομώνονται μεταξύ τους. Μέσα από αυτό το δίκτυο ρέουν οι πρωτεΐνες. Το δίκτυο διασχίζει όλο το κυτόπλασμα και τμήματά του αναστομώνονται τόσο με την πυρηνική όσο και με την κυτταρική μεμβράνη.

Υπάρχουν δύο είδη ενδοπλασματικού δικτύου: το λείο και το αδρό. Το λείο ενδοπλασματικό δίκτυο είναι γυμνό και πιστεύεται ότι εκεί γίνεται σύνθεση στεροειδών, φωσφολιπιδίων και πολυσακχαριτών. Το αδρό ενδοπλασματικό δίκτυο έχει στην επιφάνειά του προσκολλημένα ριβοσώματα είτε μονήρη είτε σε ομάδες, δηλ., πολυριβοσώματα. Τα πολυριβοσώματα που συνθέτουν οι οποίες προορίζονται για εξαγωγή στο κύτταρο, είναι συνδεδεμένα μ' αυτές τις μεμβράνες, ώστε να μην υπάρχει καμιά αμφιβολία για το ότι το νεοσυντιθέμενο προϊόν που προορίζεται για εξαγωγή θα κατευθυνθεί στο σωστό μέρος.

- *Συσκευή Golgi*

Οι πρωτεΐνες που προορίζονται για εξαγωγή προχωρούν προς ένα σύστημα μεμβρανών που βρίσκεται στο κυτόπλασμα, ακριβώς δίπλα στον πυρήνα. Αυτό το σύστημα ονομάζεται συσκευή Golgi και αποτελείται από μεμβρανώδεις ασκούς ή κυστίδια που αποτελούν συνέχεια του ενδοπλασματικού δικτύου.

Στους ασκούς αυτούς υφίστανται τροποποιήσεις διάφορες πρωτεΐνες που είχαν συντεθεί στο ενδοπλασματικό δίκτυο, αποθηκεύονται και στη συνέχεια απεκκρίνονται στο εξωτερικό του κυττάρου. Δηλαδή η συσκευή Golgi αποτελεί το κέντρο συμπίκνωσης και συσκευασίας (πακεταρίσματος) διαφόρων προϊόντων. Όταν οι πρωτεΐνες είναι έτοιμες να εξαχθούν από το κύτταρο, μετακινούνται, όντας μέσα σε μικρά κυστίδια, από τη συσκευή Golgi προς την κυτταρική μεμβράνη, όπου και απελευθερώνονται στον εξωκυττάριο χώρο. Σε διάφορα σημεία του ταξιδιού από το ενδοπλασματικό δίκτυο προς τον εξωκυττάριο χώρο, μπορεί να προστεθούν σάκχαρα στις πρωτεΐνες.

- *Λυσοσώματα και υπεροξυσωμάτια*

Τα λυσοσώματα είναι απαραίτητα στο «πεπτικό σύστημα» ενός κυττάρου. Τα κύτταρα προσλαμβάνουν από το περιβάλλον μεγάλη ποικιλία ουσιών. Ορισμένα κύτταρα, όπως τα φαγοκυτταρικά λευκά αιμοσφαίρια, είναι αδηφάγα, καταπίνοντας ακόμη και μεγάλα σωματίδια όπως μολυσματικούς μικροοργανισμούς ή κομμάτια νεκρών κυττάρων. Άλλα κύτταρα προσλαμβάνουν μόνο μόρια που προορίζονται για τη θρέψη τους και τα οποία βρίσκονται μέσα στο υγρό που τα περιβάλλει. Ανεξάρτητα από την λειτουργία των κυττάρων, το υλικό που εισέρχεται στο κύτταρο πρέπει να τεμαχιστεί σε μικρότερα τμήματα κατάλληλα για χρήση στον κυτταρικό μεταβολισμό. Απαιτείται, λοιπόν, η δράση πεπτικών ενζύμων και, όπως στο ανθρώπινο στομάχι, ένα όξινο περιβάλλον. Αν τέτοια ένζυμα και οξέα διέρρεαν ελεύθερα στο κυτόπλασμα τα αποτελέσματα θα ήταν καταστροφικά. Γι' αυτό ακριβώς το κύτταρο κρατάει τα οξέα και τα ένζυμα αυτά αποθηκευμένα μέσα στα λυσοσώματα. Τα θρεπτικά υλικά που προσλαμβάνει το κύτταρο με τη διαδικασία της φαγοκυττάρωσης παραμένουν αρχικά μέσα μικρούς μεμβρανικούς σάκους. Τα λυσοσώματα αδειάζουν το περιεχόμενό τους μέσα σ' αυτά τα φαγοκυτταρικά κυστίδια, ώστε να μπορέσει να προχωρήσει η πέψη.

Τα λυσοσώματα έχουν περίπου το μέγεθος των μιτοχονδρίων και έχουν τη μορφή ασκών που περιβάλλονται από μια μεμβράνη.

Τα υπεροξυσωμάτια είναι σωματίδια αντίστοιχα προς τα λυσοσώματα που περιέχουν ένζυμα τα οποία πραγματοποιούν την οξειδωση διαφόρων ουσιών.

- *Κυτταρικό τοίχωμα*

Η κυτταρική (πλασματική) μεμβράνη των φυτικών κυττάρων περιβάλλεται από ένα ακόμη περίβλημα, το κυτταρικό τοίχωμα. Από χημική άποψη η σύσταση των κυτταρικών τοιχωμάτων χαρακτηρίζεται από μεγάλες ποσότητες υδατανθράκων ή παραγώγων τους. Η πρώτη ουσία που δημιουργείται είναι η πεκτίνη (πολυγαλακτορονικό οξύ) και ακολουθεί η κυτταρίνη. Στους κατώτερους φυτικούς οργανισμούς, όπως στους μύκητες και ορισμένες ζύμες, βρίσκεται χιτίνη, ενώ στα ξυλώδη φυτά ένα πολυμερές αρωματικών ενώσεων, την λιγνίνη. Ο κύριος ρόλος των κυτταρικών τοιχωμάτων είναι η προστασία των κυττάρων από τις βλαβερές επιδράσεις είτε χημικών παραγόντων, είτε φυσικών παραγόντων, όπως μηχανικές και οσμωτικές δυνάμεις.

- *Κυτταρικός σκελετός*

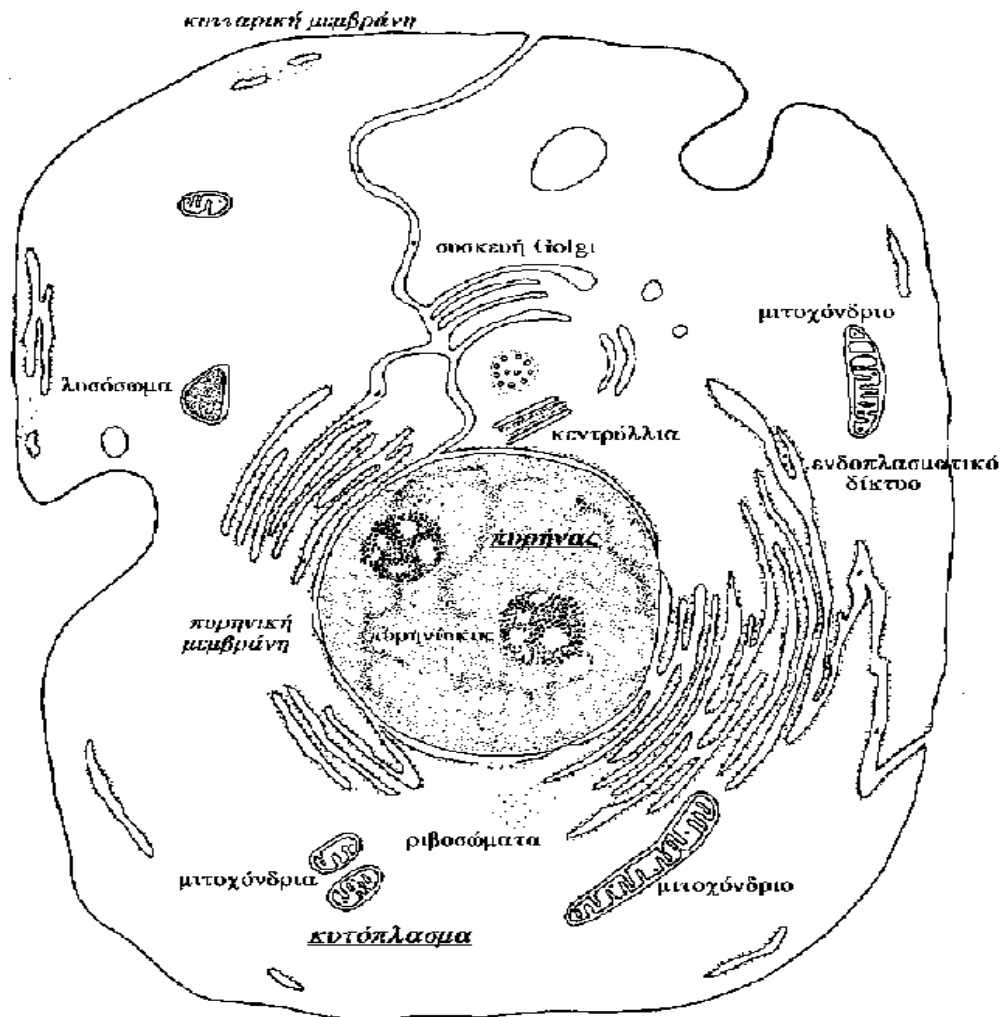
Το κυτταρόπλασμα περιέχει ένα κυτταροσκελετικό πλέγμα στο σχηματισμό του οποίου συμμετέχουν ινίδια πρωτεϊνικής υφής. Δύο κύριες κατηγορίες ινιδίων μπορούν να διακριθούν: τα μικροϊνίδια και οι μικροσωληνίσκοι. Τα μικροϊνίδια παίζουν ρόλο στη κυτταρική κίνηση, λόγω της ιδιότητας που έχουν να συστέλλονται. Ο κύριος ρόλος των μικροσωληνίσκων βρίσκεται στην κίνηση των χρωμοσωμάτων κατά την κυτταρική διαίρεση.

- *Χυμοτόπια*

Τα χυμοτόπια είναι μεγάλοι χώροι του φυτικού κυττάρου που περιβάλλονται από μια μεμβράνη. Χρησιμεύουν κυρίως σαν αποθήκες νερού και παρέχουν το απαραίτητο νερό στο κύτταρο κάτω από συνθήκες λειψυδρίας. Στα ώριμα κύτταρα τα χυμοτόπια έχουν μεγαλύτερο μέγεθος από τα νεώτερα. Το μέγεθος των χυμοτοπίων είναι ένας δείκτης της ηλικίας των φυτικών κυττάρων. Περιέχουν επίσης διάφορα προϊόντα του κυτταρικού μεταβολισμού, αλλά και οργανικά άλατα, σάκχαρα, διάφορες πολυμερείς ενώσεις κ.α.

- **Κεντρόσωμα**

Το κεντρόσωμα βρίσκεται κοντά στην πυρηνική μεμβράνη και αποτελείται από δύο κεντρώλια. Τα κεντρώλια έχουν σχήμα κυλινδρικό και βρίσκονται τοποθετημένα σε ορθή γωνία το ένα προς το άλλο. Στην αρχή της κυτταρικής διαίρεσης τα δύο κεντρώλια διπλασιάζονται και κάθε ζεύγος τοποθετείται σε εκ διαμέτρου αντίθετες θέσεις γύρω από τον πυρήνα. Οι σχηματισμοί αυτοί χρησιμεύουν στην δημιουργία της πυρηνικής ατράκτου που εμφανίζεται κατά την κυτταρική διαίρεση.



**Εικόνα 6.**

Σχηματική παράσταση ενός ζωικού κυττάρου. Η πρώτη διάκριση που μπορεί να γίνει είναι μεταξύ πυρήνα και κυτοπλάσματος. Το κυτόπλασμα περιβάλλει τον πυρήνα και χωρίζεται από τον εξωτερικό κόσμο με μια μεμβράνη, την κυτταρική (ή πλασματική) μεμβράνη. Στο κυτόπλασμα διακρίνονται ορισμένα οργανίδια, όπως τα μιτοχόνδρια, η συσκευή Golgi, το ενδοπλασματικό δίκτυο με τα ριβοσώματα (αδρό ενδοπλασματικό δίκτυο), τα λυσοσώματα και το κεντρόσωμα που αποτελείται από δύο κεντρώλια. Τα περισσότερα από τα οργανίδια αυτά είναι μεμβρανώδεις σχηματισμοί εκτός από τα ριβοσώματα, το κεντρόσωμα και τα στοιχεία του κυτταρικού σκελετού που δεν περιβάλλονται από μεμβράνες. Η μεμβράνη που περιβάλλει τα οργανίδια, λόγω της εκλεκτικής της διαπερατότητας σε διάφορα μόρια, τα καθιστά ανεξάρτητα μορφώματα, στα οποία γίνονται συγκεκριμένες βιοχημικές αντιδράσεις.

Ο πυρήνας του κυττάρου χωρίζεται από το κυτόπλασμα με την πυρηνική μεμβράνη, στην οποία υπάρχουν πόροι. Αυτοί οι πυρηνικοί πόροι χρησιμεύουν για την είσοδο και την έξοδο ουσιών. Στον πυρήνα βρίσκεται το γενετικό υλικό (χρωματίνη). Η χρωματίνη είναι αποτελείται από DNA και πρωτεΐνες. Κατά τη διάρκεια της κυτταροδιαίρεσης η χρωματίνη συμπυκνώνεται και σχηματίζει τα χρωμοσώματα. Άλλος σχηματισμός που διακρίνεται μέσα στον πυρήνα είναι ο πυρηνίσκος. Ο πυρηνίσκος αποτελείται από RNA και πρωτεΐνες και εκεί είναι εντοπισμένο το τμήμα του DNA που φέρει τις πληροφορίες για το ριβοσωμικό RNA (rRNA).



### 1.3.4. Διαφορές μεταξύ των κυττάρων

Σαν αποτέλεσμα της διαφοροποίησης των κυττάρων, υπάρχει μεγάλη ποικιλία στην μορφή των κυττάρων που προέρχονται από διαφορετικούς ιστούς του ίδιου οργανισμού. Τα κυτταρικά οργανίδια υπάρχουν σε όλα τα κύτταρα, με τη μόνη διαφορά ότι είναι σε διαφορετικούς αριθμούς και αρκετές φορές με διαφορετική μορφή.

Διαφορές υπάρχουν και μεταξύ των κυττάρων που προέρχονται από διαφορετικούς οργανισμούς. Πιο κάτω, θα αναφερθούμε στις διαφορές α) μεταξύ ζωικών και φυτικών κυττάρων και β) μεταξύ κυττάρων των προκαρυωτικών και ευκαρυωτικών οργανισμών.

- *Διαφορές μεταξύ ζωικών και φυτικών κυττάρων*

Οι σημαντικότερες διαφορές μεταξύ ζωικών και φυτικών κυττάρων είναι οι εξής:

α) Το φυτικό κύτταρο διαθέτει οργανίδια και σχηματισμούς που δεν υπάρχουν στα ζωικά. Αυτά είναι: οι χλωροπλάστες, το κυτταρικό τοίχωμα και, τα χυμοτόπια.

β) Στο ζωικό κύτταρο υπάρχουν κεντροσωμάτια (με εξαίρεση μερικά πρωτόζωα και ωοκύτταρα κατά τη διάρκεια των μειωτικών διαιρέσεων), ενώ στο φυτικό δεν υπάρχουν. Αντί γι' αυτά υπάρχει μια ειδική πολική περιοχή που καταλήγουν οι μικροσωληνίσκοι της ατράκτου.

γ) Ο τρόπος διαίρεσης (αποχωρισμού) των δύο θυγατρικών κυττάρων μετά το τέλος της τελόφασης διαφέρει στα φυτικά και στα ζωικά. Στα ζωικά δημιουργείται μια περίσφιξη, ενώ στα φυτικά ένα διάφραγμα που ονομάζεται φραγμοπλάστης.

- *Διαφορές μεταξύ κυττάρων των προκαρυωτικών και ευκαρυωτικών οργανισμών*

Η διάκριση ανάμεσα σε προκαρυωτικά και ευκαρυωτικά κύτταρα στηρίζεται κυρίως στο ότι τα πρώτα δεν έχουν οργανωμένα πυρήνα, το γενετικό υλικό δεν συνδέεται με πρωτεΐνες και είναι συνήθως κυκλικό. Άλλες διαφορές ανάμεσα σε προκαρυωτικά και ευκαρυωτικά κύτταρα είναι ότι τα προκαρυωτικά δεν παρουσιάζουν μεμβρανικά οργανίδια, όπως το ενδοπλασματικό δίκτυο, το σύστημα Golgi, τα λυσοσώματα και υπεροξυσώματα, τα μιτοχόνδρια και τους χλωροπλάστες. Στα προκαρυωτικά κύτταρα, μερικές από τις λειτουργίες των μιτοχονδρίων συνδέονται με την πλασματική τους μεμβράνη και σε εκείνα που υπάρχει χλωροφύλλη, τα μόρια της συνδέονται με μεμβράνες που όμως δεν αποτελούν κλειστά συστήματα, όπως οι χλωροπλάστες. Άλλες διαφορές βρίσκονται στα ριβοσώματα, που στους προκαρυωτικούς οργανισμούς είναι μικρότερα, στα μαστίγια (όπου υπάρχουν) που έχουν διαφορετική δομή και στη σύσταση των κυτταρικών τοιχωμάτων.

## 2. Μεταβολισμός

### 2.1. Αναβολισμός και καταβολισμός

Με τον όρο μεταβολισμό εννοούμε το σύνολο των αντιδράσεων εκείνων που έχουν σαν αποτέλεσμα την σύνθεση και την αποικοδόμηση ουσιών. Οι διαδικασίες της σύνθεσης και της αποικοδόμησης σε ένα κύτταρο είναι συνδεδεμένες μεταξύ τους.

Για τη διατήρηση της κυτταρικής δομής, αλλά και για όλες τις λειτουργίες του κυττάρου που απορρέουν από αυτές τις δομές (όπως κίνηση, αντιμετώπιση περιβάλλοντος, μεταφορά ουσιών κ.α.), το κύτταρο χρειάζεται ενέργεια, που προέρχεται από την αποδόμηση (καύση) χημικών ουσιών. Το σύνολο των διαδικασιών αποδόμησης των σύνθετων χημικών ουσιών, κυρίως μακρομορίων σε απλούστερες χημικές ουσίες λέγεται *καταβολισμός*. Αντίθετα, το σύνολο των διαδικασιών σύνθεσης από απλούστερες χημικές ουσίες, περισσότερο πολύπλοκων μορίων που αποτελούν τα δομικά συστατικά του κυττάρου λέγεται *αναβολισμός*.

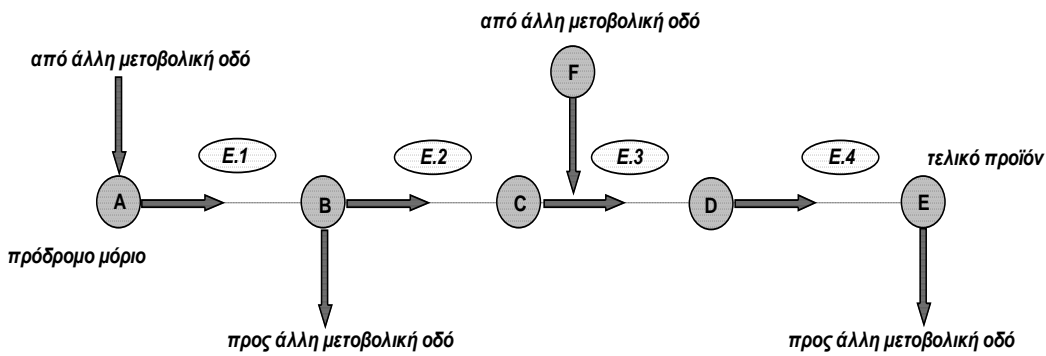
Οι δύο αυτές κατηγορίες βιοχημικών αντιδράσεων συναποτελούν το μεταβολισμό, ο οποίος αποτελεί μια από τις βασικότερες εκδηλώσεις της ζωής.

Η μεταβολική (αναβολική ή καταβολική) δραστηριότητα καθορίζεται τα ένζυμα, όπως θα δούμε παρακάτω, το καθένα από αυτά καταλύει μια συγκεκριμένη βιοχημική αντίδραση. Ο μεταβολισμός, αν ειδικωθεί στο σύνολό του, κατευθύνεται από τη δράση πολυενζυματικών συστημάτων. Αυτά τα πολυενζυματικά συστήματα είναι δυνατόν να αποτελούνται από 2 ως 20 διαφορετικά ένζυμα τα οποία λειτουργούν με συγκεκριμένη σειρά. Η διαδοχική δράση των ενζύμων αυτού του συστήματος ορίζει και μια συγκεκριμένη μεταβολική οδό.

Δηλαδή, μια μεταβολική οδός συνίσταται από μια σειρά αλληλοδιαδοχικών βιοχημικών αντιδράσεων, όπου το προϊόν μιας βιοχημικής αντίδρασης που καταλύεται από ένα ένζυμο, είναι το αντιδρών σώμα άλλης που καταλύεται από ένα διαφορετικό ένζυμο. Κάθε διαδοχικό βήμα που γίνεται σε μια μεταβολική οδό επιφέρει αλλαγές στη χημική δομή του μορίου (ή των μορίων), συνήθως την απόσπαση, μεταφορά ή προσθήκη ενός συγκεκριμένου ατόμου, μορίου ή λειτουργικής μονάδας.

Έτσι, το αρχικό (πρόδρομο) μόριο (π.χ. A) μιας μεταβολικής οδού μετά από διαδοχικές βαθμιαίες μεταβολές ( $B \rightarrow C \rightarrow D \rightarrow E$ ) μετατρέπεται στο τελικό προϊόν (E). Τα ενδιάμεσα προϊόντα της μεταβολικής οδού (B, C, D) ονομάζονται γενικά μεταβολίτες και αποτελούν ενδιάμεσες μορφές μεταξύ του αρχικού (πρόδρομου) μορίου και του τελικού προϊόντος.

Οι περισσότερες μεταβολικές οδοί (αναβολικές και καταβολικές) είναι ευθείες, αλλά ορισμένες είναι κυκλικές, όπως π.χ. ο κύκλος του Krebs. Συνήθως, στις μεταβολικές οδούς υπάρχουν κλάδοι που τις ενώνουν με άλλες. Δηλαδή, υπάρχουν ενδιάμεσα ή τελικά προϊόντα μιας μεταβολικής οδού που συμμετέχουν και σε άλλες μεταβολικές οδούς σαν αρχικά ή ενδιάμεσα προϊόντα.



**Εικόνα 7.**

Ευθεία μεταβολική οδός. Το αρχικό μόριο A μετατρέπεται στο τελικό προϊόν E σε τέσσερα διαδοχικά στάδια, κατά τα οποία παράγονται τα ενδιάμεσα προϊόντα B, C, D. Με E1, E2, E3 και E4 συμβολίζονται τα ένζυμα που δρουν σε κάθε στάδιο. Σε κάθε στάδιο το προϊόν μιας βιοχημικής αντίδρασης είναι το αντιδρών σώμα άλλης. Κάθε τέτοια βιοχημική αντίδραση καταλύεται από ένα συγκεκριμένο ένζυμο. Η μεταβολική οδός μπορεί να έχει διακλαδώσεις που την ενώνουν με άλλες μεταβολικές οδοούς. Το αρχικό μόριο A μπορεί να είναι τελικό ή ενδιάμεσο προϊόν μιας άλλης μεταβολικής οδού, ορισμένα ενδιάμεσα προϊόντα ή το τελικό προϊόν μπορούν να συμμετέχουν σε άλλες μεταβολικές οδοούς ή ακόμα για να προχωρήσει ένα στάδιο απαιτείται η συμμετοχή ενός μεταβολίτη που παράγεται από μια άλλη μεταβολική οδό.

Μια πρώτη διάκριση μεταξύ αναβολικών και καταβολικών οδών είναι ότι ακολουθούν μια αντίστροφη πορεία. Στις αναβολικές οδοούς έχουμε σύνθεση μακρομορίων από μικρομόρια (μικρομόρια → μακρομόρια) και στις καταβολικές διάσπαση των μακρομορίων σε μικρομόρια (μακρομόρια → μικρομόρια). Έτσι, για παράδειγμα, αναβολικές οδοί είναι οι:

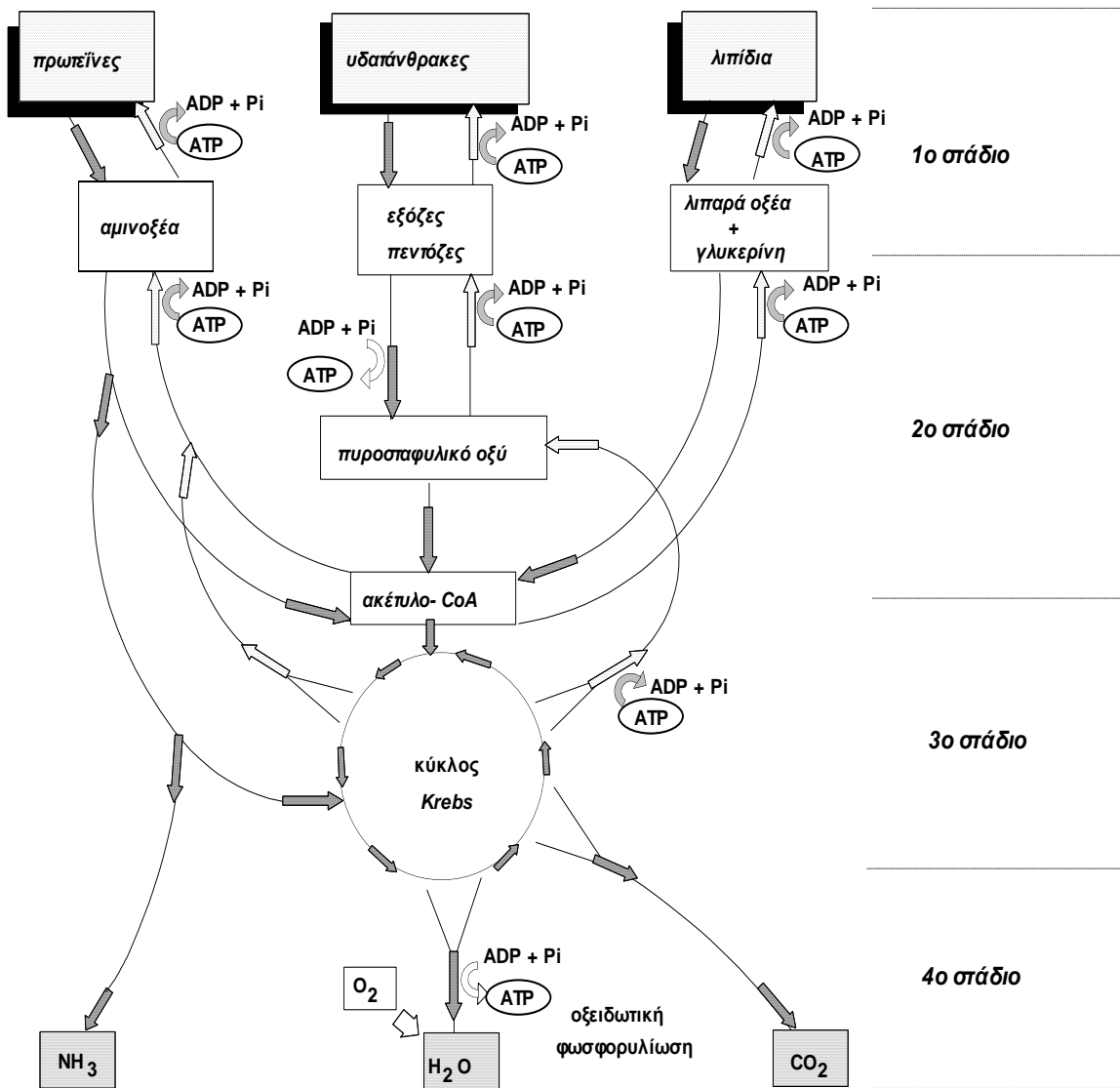
μονοσακχαρίτες (εξόζες ή πεντόζες) → υδατάνθρακες (πολυσακχαρίτες),  
 λιπαρά οξέα + γλυκερίνη → λιπίδια,  
 αμινοξέα → πρωτεΐνη.

Αντίστοιχα, καταβολικές οδοί είναι οι:

υδατάνθρακες (πολυσακχαρίτες) → μονοσακχαρίτες (εξόζες ή πεντόζες),  
 λιπίδια → λιπαρά οξέα + γλυκερίνη,  
 πρωτεΐνη → αμινοξέα.

Επίσης, από θερμοχημική άποψη οι καταβολικές οδοί διαφέρουν από τις αναβολικές. Οι καταβολικές αντιδράσεις είναι γενικά εξώθερμες, επειδή απελευθερώνουν ενέργεια, η οποία αποθηκεύεται στο μεγαλύτερο μέρος της στους δεσμούς του αδενοσινοτριφωσφορικού οξέος ή τριφωσφορικής αδενοσίνης (ATP). Το σύνολο των βιοχημικών αυτών αντιδράσεων, λέγονται βιολογικές καύσεις ή κυτταρική αναπνοή (θα εξεταστούν αναλυτικότερα στην επόμενη παράγραφο).

Αντίθετα οι αναβολικές αντιδράσεις είναι ενδόθερμες, δηλ., απαιτούν ενέργεια για να προχωρήσουν. Η πηγή ενέργειας για αυτές τις ενδόθερμες βιοχημικές αντιδράσεις, είναι κυρίως το ATP, ένα μόριο που διασπάται κάθε φορά που ο οργανισμός έχει ανάγκη γρήγορης προσφοράς ενέργειας. Οι αναβολικές οδοί ξεκινούν στο στάδιο του κύκλου του Krebs (βλέπε επίσης επόμενη παράγρ.) από ένα μικρό αριθμό πρόδρομων μορίων και χρησιμοποιούν την ενέργεια της διάσπασης του ATP για τη σύνθεση διαφόρων μακρομορίων του κυττάρου.



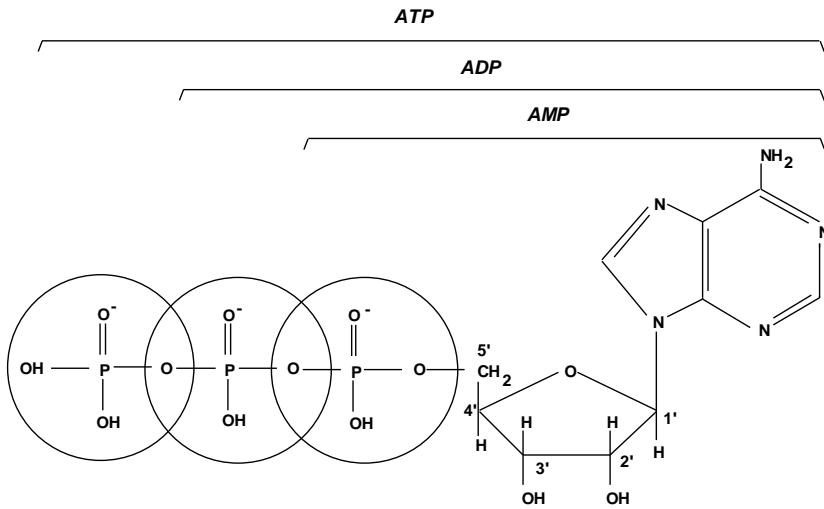
**Εικόνα 8.**

Απλουστευμένο σχήμα του κυτταρικού μεταβολισμού. Οι καταβολικές οδοί (μαύρα βέλη) καταλήγουν στη παραγωγή αμμωνίας, νερού και διοξειδίου του άνθρακα και οδηγούν στη σύνθεση ATP κατά το 4ο στάδιο. Οι αναβολικές οδοί (λευκά βέλη) ξεκινούν στο 3ο στάδιο από ένα μικρό αριθμό πρόδρομων μορίων και χρησιμοποιούν την ενέργεια της διάσπασης του ATP για τη σύνθεση διαφόρων μακρομορίων του κυττάρου.

## 2.2. A.T.P

Το ATP μπορεί να θεωρηθεί σαν το «ενεργειακό νόμισμα» του κυττάρου και κατ' επέκταση του ολόκληρου του οργανισμού. Το ATP καταναλώνεται κάθε φορά που ο οργανισμός χρειάζεται γρήγορη προσφορά ενέργειας.

Το ATP αποτελείται από ένα μόριο ριβόζης, ένα μόριο αδενίνης και τρία μόρια φωσφορικού οξέος. Γενικά το ATP συντίθεται από διφωσφορική αδενοσίνη (ADP) και  $P_i$  (φωσφορική ρίζα,  $PO_4^{-3}$ ) και για να πραγματοποιηθεί η σύνθεσή του χρησιμοποιείται η ενέργεια που απελευθερώνεται κατά τη διάρκεια μιας καταβολικής αντίδρασης.



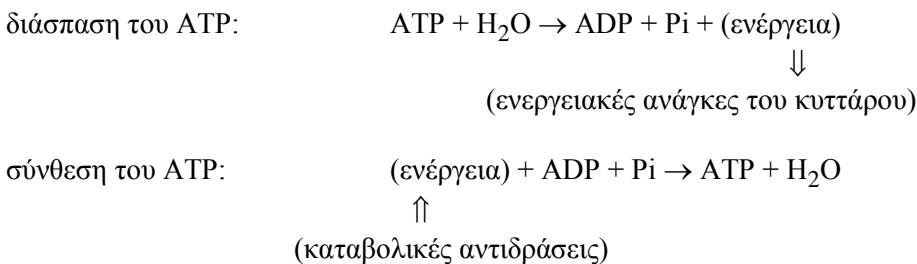
**Εικόνα 9.**

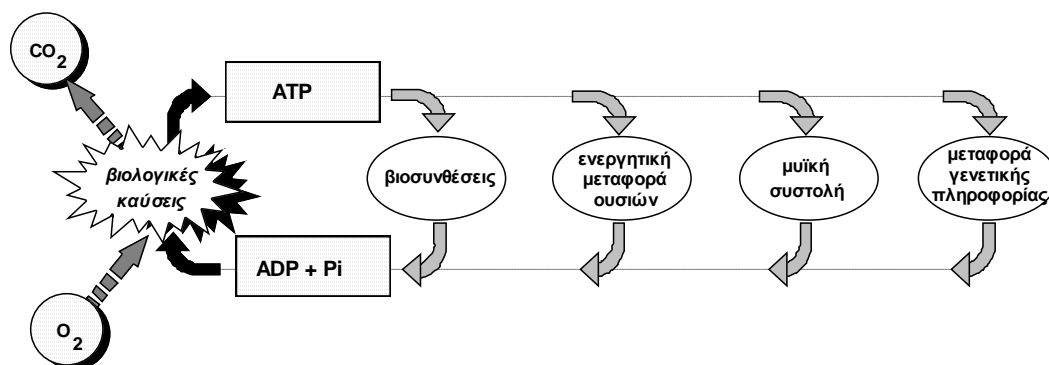
Η δομή του ATP (αδενοσινοτριφωσφορικού οξέος), ADP (αδενοσινοδιφωσφορικού οξέος) και του AMP (αδενοσινομονοφωσφορικού οξέος). Το ATP αποτελείται από ένα μόριο ριβόζης, ένα μόριο αδενίνης και τρία μόρια φωσφορικού οξέος. Το ADP και το AMP έχουν την ίδια σύσταση, αλλά το μεν πρώτο αποτελείται από δύο μόρια φωσφορικού οξέος, το δε άλλο από ένα μόριο φωσφορικού οξέος. Οι δύο τελευταίες ρίζες των φωσφορικών ιόντων είναι ενωμένες με δεσμούς υψηλής ενέργειας (πυροφωσφορικούς).

Αντίθετα το ATP με τη διάσπαση του (με υδρόλυση) σε ADP και  $\text{Pi}$  ( $\text{PO}_4^{-3}$ ) απελευθερώνει την αποθηκευμένη χημική ενέργεια ώστε να χρησιμοποιηθεί για τις ενεργειακές ανάγκες του κυττάρου (αναβολικές αντιδράσεις, κίνηση, διατήρηση βιολογικών δομών κ.λ.π.). Η αντίδραση της σύνθεσης και της διάσπασης του ATP γίνεται σύμφωνα με την παρακάτω χημική εξίσωση:  $\text{ATP} + \text{H}_2\text{O} \leftrightarrow \text{ADP} + \text{Pi} + 7,3 \text{ Kcal/mol}$ .

Ο πυροφωσφορικός δεσμός στο ATP, δηλ., ο δεσμός μεταξύ του 2ου και 3ου φωσφορικού ιόντος είναι δεσμός υψηλής ενέργειας και σ' αυτό τον δεσμό οφείλεται η ικανότητα του ATP να αποταμιεύει και να αποδίδει ενέργεια. Γενικά, δεσμός υψηλής ενέργειας λέγεται ο χημικός δεσμός, για το σχηματισμό του οποίου απαιτείται προσφορά μεγάλου ποσού ενέργειας. Αυτό το ποσό της ενέργειας παραμένει αποταμιευμένο και αποδίδεται σχετικά εύκολα επειδή ο δεσμός αυτός είναι ασταθής. Ειδικά στην περίπτωση του πυροφωσφορικού δεσμού η ενέργεια που αποταμιεύεται είναι ίση με 7,3 Kcal/mol.

Το ποσό του ATP που ανακυκλώνεται (δηλ., συντίθεται και διασπάται σε ADP, χωρίς να αθροίζεται) κάθε 24 ώρες, υπολογίζεται γύρω στα 50-70 Kg.





**Εικόνα 10.**

Ο κύκλος του ATP στο κύτταρο.

### 2.3. Ένζυμα

Ο ρόλος των ενζύμων είναι σημαντικός για όλες σχεδόν τις μεταβολικές διαδικασίες που λαμβάνουν χώρα μέσα στο κύτταρο. Τα ένζυμα επιτυγχάνουν τον καταβολισμό των τροφών, βοηθούν στη μεταφορά και αποθήκευση ενέργειας, είναι απαραίτητα για τη σύνθεση μακρομορίων (αναβολικές διαδικασίες) και φυσικά έχουν ζωτική σημασία για το διπλασιασμό του κυττάρου.

Τα ένζυμα είναι βιοκαταλύτες, διευκολύνουν δηλαδή μια βιοχημική αντίδραση, ώστε να προχωρήσει γρήγορα και αποτελεσματικά. Τα αντιδρώντα σώματα μιας βιοχημικής αντίδρασης ονομάζονται *υποστρώματα*.

Όπως είναι γνωστό, καταλύτης είναι η ουσία που επιταχύνει μια χημική αντίδραση, δίχως όμως να καταναλώνεται κατά τη διάρκεια της αντίδρασης αυτής. Σε πολλά χημικά συστήματα, για να προχωρήσει η αντίδραση, πρέπει κατά κάποιο τρόπο να διατεθεί ενέργεια ώστε να αυξηθεί η συχνότητα των ενεργοποιημένων μορίων και έτσι να προχωρήσει η αντίδραση. Στην περίπτωση των χημικών αντιδράσεων, την ενέργεια αυτή τη δίνουμε θερμαίνοντας όλο το σύστημα. Στην περίπτωση, όμως των βιοχημικών αντιδράσεων που γίνονται στους έμβιους οργανισμούς, αυτό δεν είναι δυνατό. Οι οργανισμοί δεν μπορούν να επηρεάσουν τις αντιδράσεις τους με μεταβολές στη θερμοκρασία, επειδή καταστρέφονται σε υψηλές θερμοκρασίες. Γι' αυτό χρησιμοποιούν καταλυόμενες αντιδράσεις, όπου μπορούν, εκτός των άλλων να ασκούν και έλεγχο στη ταχύτητά τους. Χωρίς τον έλεγχο αυτό δεν μπορούν να γίνουν οι φυσιολογικές λειτουργίες των οργανισμών και έτσι καταστρέφονται.

Γενικά, για να αντιδράσουν δύο ενώσεις A και B και να δημιουργήσουν τα προϊόντα Γ και Δ, πρέπει πρώτα να υπερβούν ένα ενεργειακό φράγμα και να μεταπέσουν σε μια μεταβατική κατάσταση, όπου δημιουργούν ένα ενεργοποιημένο σύμπλοκο (A·B). Το σύμπλοκο αυτό θα μετατραπεί στη συνέχεια στα προϊόντα Γ και Δ. Χαρακτηριστικό του συμπλόκου αυτού είναι ότι έχει μεγαλύτερη ενέργεια απ' ό,τι έχουν οι ενώσεις A και B μαζί. Έτσι, για να πραγματοποιηθεί η αντίδραση, το σύστημα πρέπει να αποκτήσει την επί πλέον ενέργεια, που ονομάζεται ενέργεια ενεργοποίησης. Στην περίπτωση των χημικών αντιδράσεων, για να

φθάσουν τα μόρια του υποστρώματος στη μεταβατική κατάσταση πρέπει να συγκρουστούν μεταξύ τους και επί πλέον η σύγκρουση αυτή πρέπει να γίνει με τον κατάλληλο προσανατολισμό.

Τα ένζυμα μειώνουν την ενέργεια ενεργοποίησης ενώ παράλληλα επιτυγχάνεται ο κατάλληλος προσανατολισμός των μορίων. Με την πρόσδεση του υποστρώματος στο ενεργό τους κέντρο, τα ένζυμα προκαλούν την εξασθένηση των χημικών δεσμών του υποστρώματος. Μ' αυτό τον τρόπο, μειώνεται η ενέργεια που χρειάζεται για την ενεργοποίηση των μορίων και τη μετατροπή του υποστρώματος. Παράλληλα αυξάνονται σημαντικά οι πιθανότητες αποδοτικών συγκρούσεων μεταξύ μορίων των υποστρωμάτων.

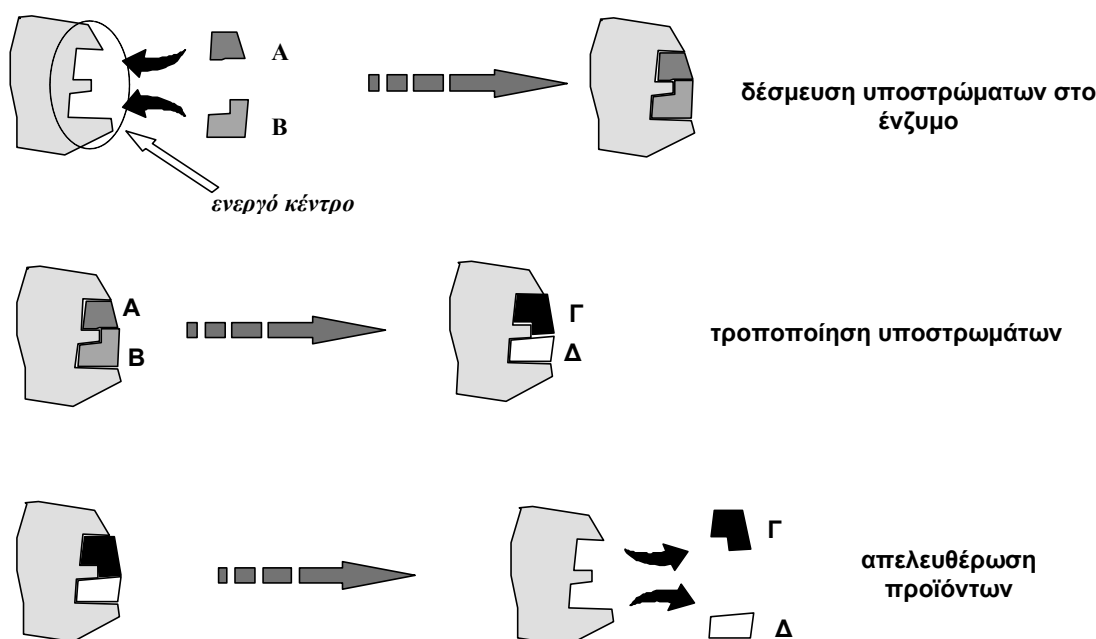
Η σημαντικότερη ιδιότητα του ενζύμου είναι η *εξειδίκευσή* του. Το ένζυμο που διασπά τη σακχαρόζη (το σάκχαρο της κοινής ζάχαρης) είναι διαφορετικό από το ένζυμο που διασπά τη λακτόζη, το σάκχαρο του γάλακτος, και κανένα από τα δύο αυτά ένζυμα δεν μπορεί να διασπάσει τον πολυσακχαρίτη που ονομάζεται γλυκογόνο. Η εξειδίκευση του ενζύμου εξαρτάται από το γεγονός, ότι υπάρχει μια συγκεκριμένη περιοχή στην επιφάνειά του, το ενεργό κέντρο, που έχει συμπληρωματική δομή σε σχέση με τη δομή του υποστρώματος, δηλ., του μορίου πάνω στο οποίο δρα το ένζυμο. *Κάθε βιοχημική αντίδραση στο κύτταρο γίνεται εξ αιτίας της ύπαρξης εξειδικευμένου ενζύμου που την καταλύει.* Σε πολλές περιπτώσεις, η συγκεκριμένη βιοχημική μετατροπή απαιτεί και μία σειρά διαδοχικών βιοχημικών αντιδράσεων. Αυτό μπορεί να σημαίνει ότι ολόκληρη σειρά ενζύμων είναι διατεταγμένα στην κατάλληλη σειρά στο χώρο ή σε ένα εξειδικευμένο μεμβρανικό δίκτυο. Κάθε ένζυμο επιτελεί συγκεκριμένο τμήμα του συνόλου του έργου και προωθεί στη συνέχεια το προϊόν στο επόμενο ένζυμο, όπως περίπου μια μηχανή.

Εδώ θα πρέπει να σημειωθεί ότι υπάρχει ένας αρκετά σημαντικός αριθμός ενζύμων που χρησιμοποιούν για την καταλυτική τους ενέργεια ορισμένες χαμηλού συγκριτικά μοριακού βάρους ενώσεις, που ονομάζονται συνένζυμα (ή προσθετικές ομάδες). Το σύμπλοκο συνενζύμου και ενζύμου (που σ' αυτή τη περίπτωση καλείται αποένζυμο) ονομάζεται ολοένζυμο. Το ολοένζυμο είναι χαλαρό και μπορεί να διασπαστεί αλλά και να σχηματιστεί σύμφωνα με την αντίδραση:



Τα σημαντικότερα συνένζυμα, αρκετά από τα οποία θα συναντήσουμε παρακάτω, είναι: το NAD (νικοτιναμιδο-αδενινο-δινουκλεοτίδιο), FAD (φλαβινο-αδενινο-δι-νουκλεοτίδιο), FMN (φλαβινο-μονο-νουκλεοτίδιο) ουβοκινόνες (Q), συνένζυμο A (Co A), τετραϋδρο-φολικό οξύ, γλουταθειόνη, ασκορβικό οξύ (βιταμίνη C), καρβοξυ-βιοτίνη (βιταμίνη H), πυροφωσφορική θειαμίνη (βιταμίνη B<sub>1</sub>), κοβαλαμίνη (βιταμίνη B<sub>12</sub>), κ.α.

Οι κυριότεροι παράγοντες που επηρεάζουν την ενζυματική δραστηριότητα είναι: α) η συγκέντρωση του υποστρώματος, β) το pH, γ) η θερμοκρασία και δ) η συγκέντρωση του ενζύμου.



**Εικόνα 11.**

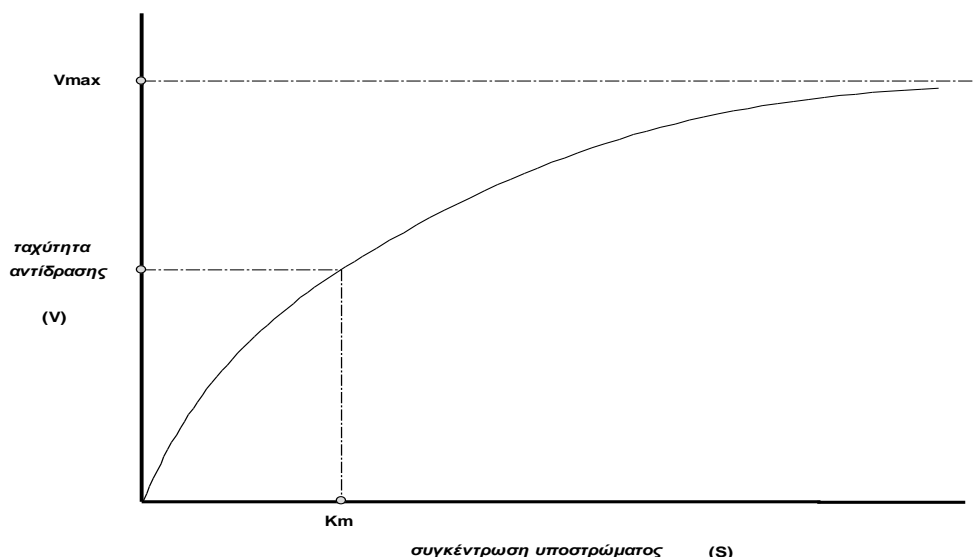
Σχηματική παράσταση ενζυμικής δράσης. Το ενεργό κέντρο του ενζύμου, που έχει συμπληρωματική δομή σε σχέση με τη δομή του υποστρώματος (ή των υποστρωμάτων) είναι το σημείο στο οποίο θα προσδεθούν οι χημικές ουσίες Α και Β που λέγονται υποστρώματα. Η αλληλεπίδραση μεταξύ υποστρώματος και ενεργού κέντρου θα προκαλέσει εξασθένιση των χημικών δεσμών του υποστρώματος, πράγμα που θα οδηγήσει στην μετατροπή των υποστρωμάτων σε προϊόντα Γ και Δ. Το ένζυμο μετά το τέλος της ενζυμικής αντίδρασης παραμένει αναλλοίωτο.

Η ταχύτητα μιας ενζυμικής αντίδρασης σε χαμηλές συγκεντρώσεις εξαρτάται από την συγκέντρωση του υποστρώματος, ενώ σε υψηλές συγκεντρώσεις είναι ανεξάρτητη από αυτόν τον παράγοντα. Έτσι, από μια συγκέντρωση και μετά όσο και να αυξηθεί η συγκέντρωση του υποστρώματος η ταχύτητα της αντίδρασης ουσιαστικά δεν μεταβάλλεται. Η καμπύλη που προκύπτει από την μελέτη της επίδρασης της συγκέντρωσης του υποστρώματος στην ταχύτητα της ενζυμικής αντίδρασης, είναι μια ορθογώνια υπερβολή και η ταχύτητα τείνει προς μια τιμή (χωρίς όμως να την φθάνει) που ονομάζεται μέγιστη ταχύτητα. Αυτή η συμπεριφορά των ενζυμικών αντιδράσεων οφείλεται στο ότι υπάρχει μια συγκέντρωση υποστρώματος που προκαλεί κορεσμό του ενζύμου.

Η ταχύτητα μιας ενζυμικής αντίδρασης εξαρτάται επίσης από τη συγκέντρωση ιόντων υδρογόνου. Για τη συντριπτική τους πλειοψηφία τα ένζυμα παρουσιάζουν δραστηριότητα μεταξύ τιμών pH 5 και 9.

Όπως και στις περισσότερες χημικές αντιδράσεις, έτσι και στις ενζυμικές, η θερμοκρασία αυξάνει την ταχύτητά τους. Υπάρχει όμως μια ορισμένη τιμή θερμοκρασίας που ποικίλλει από ένζυμο σε ένζυμο, πάνω από την οποία το ένζυμο παύει να είναι σταθερό και αρχίζει η καταστροφή του.





**Εικόνα 12**

Επίδραση της συγκέντρωσης του υποστρώματος στην ταχύτητα της ενζυμικής αντίδρασης. Η σχέση που συνδέει την ταχύτητα της αντίδρασης με την συγκέντρωση του υποστρώματος, που είναι γνωστή σαν εξίσωση Michaelis-Menten είναι η εξής:  $V = V_{\max} \cdot \frac{S}{(K_m + S)}$ , όπου:  $V$  είναι η ταχύτητα,  $V_{\max}$  η μέγιστη ταχύτητα,  $S$  η συγκέντρωση του υποστρώματος και  $K_m$ , μια σταθερά, γνωστή σαν σταθερά Michaelis-Menten που ορίζεται σαν η συγκέντρωση εκείνη του υποστρώματος όπου η ενζυμική αντίδραση είναι η μισή της μέγιστης.

Η ταχύτητα της ενζυμικής αντίδρασης είναι ευθέως ανάλογη της συγκέντρωσης του ενζύμου. Άλλοι παράγοντες που επηρεάζουν την δράση των ενζύμων είναι και ορισμένα μόρια: οι αναστολείς και οι ενεργοποιητές. Οι αναστολείς (ή παρεμποδιστές) είναι ουσίες που αναστέλλουν τη δράση των ενζύμων. Αντίθετα, οι ενεργοποιητές είναι ουσίες που ενεργοποιούν τα ένζυμα, και σε ορισμένες περιπτώσεις είναι απόλυτα απαραίτητες, μέχρι του σημείου που χωρίς αυτές η αντίδραση να μη μπορεί να προχωρήσει.

## 2.4. Κυτταρική αναπνοή

### 2.4.1. Τα στάδια της κυτταρικής αναπνοής

Όπως προαναφέρθηκε όλες οι κυτταρικές λειτουργίες χρειάζονται ενέργεια, την οποία παίρνει το κύτταρο κατά τις καταβολικές διαδικασίες δηλ, τη διάσπαση ορισμένων ουσιών, κυρίως σακχάρων και λιπαρών οξέων. Το σύνολο των διαδικασιών αυτών ονομάζονται επίσης και καύσεις ή κυτταρική αναπνοή.

Όπως στην τεχνολογία οργανικές ουσίες καίγονται προς διοξείδιο του άνθρακα ( $\text{CO}_2$ ) και νερό ( $\text{H}_2\text{O}$ ) με ταυτόχρονη παραγωγή (έκλυση) ενέργειας, έτσι και στους ζωντανούς οργανισμούς οι τροφές «καίγονται» και παράγονται τα ίδια προϊόντα, (δηλ. γίνεται παραγωγή (έκλυση) ενέργειας και παράγονται  $\text{CO}_2$  και  $\text{H}_2\text{O}$ ).

Οι βιολογικές καύσεις διαφέρουν από τις χημικές στα εξής σημεία:

α) Στις χημικές καύσεις η μετατροπή των οργανικών μορίων σε  $\text{CO}_2$  και  $\text{H}_2\text{O}$  γίνεται με μιας, ενώ στις βιολογικές καύσεις η διάσπαση των πολύπλοκων οργανικών μορίων γίνεται βαθμιαία. Τα οργανικά μόρια διασπώνται σε μικρότερα, ενώ ταυτόχρονα παράγονται  $\text{CO}_2$  και υδρογόνο ( $\text{H}_2$ ). Η παραγωγή  $\text{CO}_2$  γίνεται βαθμιαία με απλές αποκαρβοξυλιώσεις (απώλεια των  $-\text{COO}^-$ ) και το  $\text{H}_2$  δημιουργείται με αφυδρογονώσεις.

β) Στις βιολογικές καύσεις κάθε ένα από τα παραπάνω στάδια γίνεται σε διαφορετικό σημείο του κυτάρου.

γ) Στις χημικές καύσεις παρατηρείται σημαντική αύξηση της θερμοκρασίας και ανεξέλεγκτη έκλυση θερμότητας. Οι βιολογικές καύσεις γίνονται στην σταθερή θερμοκρασία του σώματος. Ένα μόνο μέρος εμφανίζεται σαν θερμότητα, ενώ το κύριο μέρος της παραγόμενης ενεργείας μετατρέπεται σε χημική ενέργεια (ATP).

Έτσι, τα προϊόντα των βιολογικών καύσεων παράγονται βαθμιαία, όπως βαθμιαία γίνεται και η έκλυση ενέργειας που αποθηκεύεται αμέσως στους χημικούς δεσμούς του ATP.

Η όλη διεργασία της κυτταρικής αναπνοής γίνεται στα στάδια που αναφέρονται παρακάτω. Κάθε στάδιο της κυτταρικής αναπνοής γίνεται σε συγκεκριμένο μέρος του κυττάρου.

1ο στάδιο: Τα μακρομόρια, πρωτεΐνες, υδατάνθρακες και λιπίδια διασπώνται στα δομικά στοιχεία (μικρομόρια) από τα οποία αποτελούνται δηλ: αμινοξέα, μονοσακχαρίτες και λιπαρά οξέα. Οι διεργασίες αυτές γίνονται στο κυτόπλασμα του κυττάρου.

2ο στάδιο: Τα πολύπλοκα αυτά οργανικά μόρια διασπώνται πρώτα σε κομμάτια από 2 άτομα C (οξικές ομάδες) δηλ. ενεργό οξικό οξύ (ακετυλο-συνένζυμο A), που είναι και το τελικό προϊόν του καταβολισμού των σακχάρων, λιπαρών οξέων και αμινοξέων. Ειδικότερα, το σύνολο των βιοχημικών αντιδράσεων κατά τις οποίες η γλυκόζη (εξόζη) μετατρέπεται σε ενεργό οξικό οξύ ονομάζεται γλυκόλυση. Οι βιοχημικές αυτές αντιδράσεις γίνονται επίσης στο κυτόπλασμα του κυττάρου.

3ο στάδιο: Η παραπέρα διάσπαση του ενεργού οξικού οξέος (ακέτυλο-συνένζυμου A) γίνεται βαθμιαία με αποτέλεσμα: α) τη δημιουργία μορίων CO<sub>2</sub> από αποκαρβοξυλιώσεις οργανικών οξέων χωρίς ουσιαστική ενεργειακή μεταβολή, και β) ατόμων υδρογόνου, H, δηλ. (H<sup>+</sup> + e<sup>-</sup>), που θα χρησιμοποιηθούν στη συνέχεια. Τα άτομα υδρογόνου ενώνονται με ορισμένα μόρια (κατά κύριο λόγο με το νουκλεοτίδιο NAD και κατά δεύτερο λόγο με το νουκλεοτίδιο FAD), που παίζουν το ρόλο της μεταφοράς των ατόμων υδρογόνου. Αυτό το στάδιο ονομάζεται κύκλος του κιτρικού οξέος ή κύκλος του Krebs. Ο κύκλος του Krebs γίνεται στο εσωτερικό του μιτοχονδρίου.

Επίσης ο κύκλος του Krebs είναι ο κρίκος που ενώνει αναβολικές με καταβολικές οδούς, καθώς τα προϊόντα του κύκλου μπορούν να χρησιμοποιηθούν στη σύνθεση υδατανθράκων, λιπιδίων, νουκλεϊκών οξέων και πρωτεϊνών.

4ο στάδιο: Το τελικό στάδιο γίνεται στις πτυχές της εσωτερικής μεμβράνης του μιτοχονδρίου, ονομάζεται τελική οξειδωτική φωσφορυλίωση. Τα άτομα υδρογόνου που παράχθηκαν κατά το κύκλο του Krebs μεταφέρονται μέσω των συνενζύμων NADH<sub>2</sub> και FADH<sub>2</sub> σε μια σειρά συμπλόκων ενώσεων που είναι ένζυμα και συνένζυμα και τα οποία είναι τοποθετημένα σε συγκεκριμένη διάταξη πάνω στην εσωτερική μεμβράνη του μιτοχονδρίου. Η διάταξη αυτή ονομάζεται αναπνευστική αλυσίδα.

Τα ένζυμα και τα συνένζυμα της αναπνευστικής αλυσίδας έχουν αυξανόμενο δυναμικό οξειδοαναγωγής. Αυτό σημαίνει ότι το κάθε συνένζυμο έχει μικρότερη ικανότητα να κρατήσει τα άτομα υδρογόνου από ότι έχει το επόμενο να τα προσλάβει.

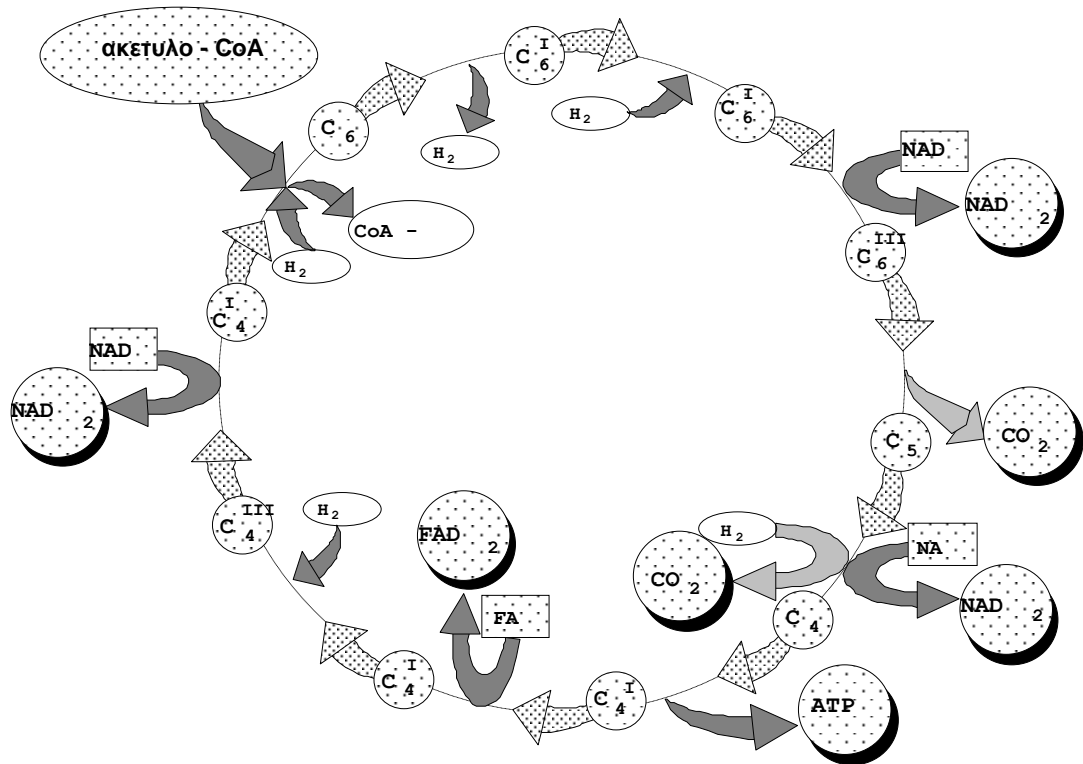
Έτσι διασφαλίζεται μία συνεχής ροή H, (H<sup>+</sup> + e<sup>-</sup>), από το ένα συνένζυμο στο επόμενο και ο τελικός αποδέκτης των H είναι το μοριακό οξυγόνο (O<sub>2</sub>), που έχει τη μεγαλύτερη ικανότητα πρόσληψης H.

Αυτή η μεταφορά των H μέσω των συνενζύμων της αναπνευστικής αλυσίδας αποτελεί μια σειρά εξώθερμων οξειδοαναγωγικών αντιδράσεων και η ενέργεια που εκλύεται χρησιμεύει για τη σύνθεση του ATP σύμφωνα με την αντίδραση: ADP + PO<sub>4</sub><sup>-3</sup> + Ενέργεια → ATP. Μ' αυτόν τον τρόπο λειτουργίας της αναπνευστικής αλυσίδας, η έκλυση της ενέργειας και ο σχηματισμός του ATP γίνεται τμηματικά και όχι μονο-

μιάς. Σε αντίθετη περίπτωση η μεγάλη ποσότητα εκλυόμενης ενέργειας θα ήταν ικανή να καταστρέψει το κύτταρο.

Τα δύο τελευταία στάδια, δηλ., ο κύκλος του Krebs και η οξειδωτική φωσφορυλίωση είναι κοινά για όλα τα είδη των καταβολιζόμενων μακρομορίων (πολυσακχαρίτες, λίπη, πρωτεΐνες).

Πιο κάτω θα μελετηθεί ο καταβολισμός των πολυσακχαριτών που είναι η κύρια ουσία που χρησιμοποιούν οι έμβιοι οργανισμοί για να αντιμετωπίσουν τις ενεργειακές τους ανάγκες.



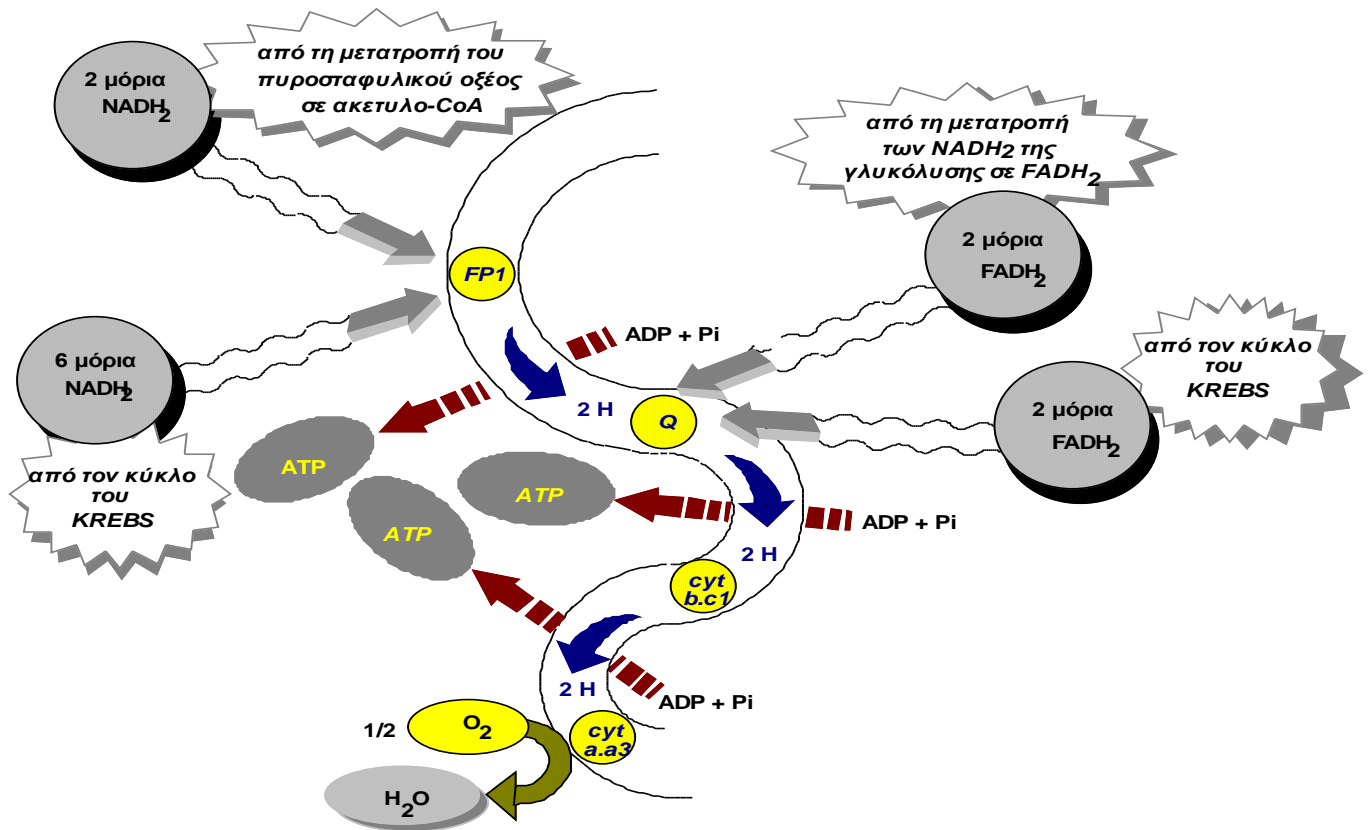
**Εικόνα 13.**

Σχήμα που δίνει περιληπτικά τις αντιδράσεις του κύκλου του Krebs. Οξικές ομάδες με δύο άτομα C (άνθρακα) που είναι συνδεδεμένες με το συνένζυμο A (CoA) αντιδρούν με το οξαλοξικό οξύ που έχει 4 άτομα C και συνθέτουν ένα οργανικό οξύ με 6 άτομα C. Στη συνέχεια αυτό το οργανικό οξύ αποκαρβοξυλιώνεται και δίνει ένα οργανικό οξύ με 5 άτομα C, ενώ ταυτόχρονα παράγεται και ένα μόριο διοξειδίου του άνθρακα. Το οργανικό αυτό οξύ με τη σειρά του αποκαρβοξυλιώνεται και δίνει ένα οργανικό οξύ με 4 άτομα C, ενώ ταυτόχρονα παράγεται και ένα μόριο διοξειδίου του άνθρακα. Από το τελευταίο αυτό οξύ αναγεννιάται το αρχικό οργανικό οξύ, το οξαλοξικό οξύ, και έτσι συνεχίζεται ο κύκλος. Στα ενδιάμεσα αυτών των αντιδράσεων γίνονται αφυδρογονώσεις δηλ., αποσπώνται άτομα υδρογόνου και σχηματίζονται άλλα οργανικά οξέα που έχουν όμως τον ίδιο αριθμό ατόμων C. Τα άτομα υδρογόνου δεσμεύονται από τις ενώσεις NAD και FAD (που λέγονται συνένζυμα) και έτσι σχηματίζονται NADH<sub>2</sub> και FADH<sub>2</sub> που είναι φορείς των υδρογόνων.

Το συνολικό αποτέλεσμα του κύκλου του Krebs είναι η δημιουργία δύο μορίων διοξειδίου του άνθρακα (CO<sub>2</sub>) και τριών μορίων NADH<sub>2</sub> και ενός μορίου FADH<sub>2</sub>. Αυτά τα τελευταία μόρια θα χρησιμοποιηθούν στη συνέχεια από την αναπνευστική αλυσίδα. Οι αντιδράσεις του κύκλου του Krebs γίνονται στο εσωτερικό του μιτοχονδρίου και ως εκ τούτου τα συνένζυμα αυτά αξιοποιούνται εύκολα από την αναπνευστική αλυσίδα που βρίσκεται πάνω στις πτυχές της εσωτερικής μεμβράνης του μιτοχονδρίου.

Ο ρόλος του κύκλου του Krebs είναι επίσης σημαντικός επειδή: i) είναι ο κρίκος που ενώνει αναβολικές με καταβολικές οδούς, καθώς τα προϊόντα του κύκλου μπορούν να χρησιμοποιηθούν στη σύνθεση υδατανθράκων, λιπιδίων, νουκλεϊκών οξέων και πρωτεϊνών και, ii) παράγει CO<sub>2</sub> που είναι απαραίτητο για τις καρβοξυλιώσεις (πρόσληψη -

COO-) που γίνονται στον οργανισμό. Το CO<sub>2</sub> είναι απαραίτητο για τους φωτοσυνθετικούς (αυτότροφους) οργανισμούς, αλλά και για τη ρύθμιση του pH του αίματος σε μορφή διττανθρακικών ιόντων.



**Εικόνα 14.**

Σχήμα που δίνει περιληπτικά τις αντιδράσεις της τελικής οξειδωσης (οξειδωτικής φωσφορυλίωσης). Τα συνένζυμα NADH<sub>2</sub> και FADH<sub>2</sub> που παράχθηκαν κατά το κύκλο του Krebs μεταφέρουν τα άτομα υδρογόνου σε μια σειρά συμπλόκων ενώσεων που ονομάζονται ένζυμα και συνένζυμα της αναπνευστικής αλυσίδας και τα οποία είναι τοποθετημένα σε συγκεκριμένη διάταξη πάνω στην εσωτερική μεμβράνη του μιτοχονδρίου κατ' αύξουσα τιμή του δυναμικού οξειδοαναγωγής. Τα κυριότερα συνένζυμα της αναπνευστικής αλυσίδας είναι τα κυτοχρώματα που περιέχουν σίδηρο και μπορούν να μεταφέρουν ηλεκτρόνια.

Τα άτομα του υδρογόνου που μεταφέρονται από το μόριο NADH<sub>2</sub> οδεύουν στις φλαβινοπρωτεΐνες (FP<sub>1</sub>) και μετά στο συνένζυμο Q. Από εκεί μεταφέρονται στα κυτοχρώματα b και c και a (οξειδάση του κυτοχρώματος) και στο τέλος στο μοριακό O<sub>2</sub>.

Αυτή η μεταφορά των H μέσω των συνενζύμων της αναπνευστικής αλυσίδας αποτελεί μια σειρά εξώθερμων οξειδοαναγωγικών αντιδράσεων. Συγκεκριμένα, το μόριο NADH<sub>2</sub> χάνει τα H και οξειδώνεται ενώ οι φλαβινοπρωτεΐνες που τα παίρνουν ανάγονται. Στη συνέχεια οι φλαβινοπρωτεΐνες χάνουν τα H και οξειδώνονται και το συνένζυμο Q που τα παίρνει ανάγεται. Η ίδια πορεία ακολουθείται μέχρις ότου τα άτομα του υδρογόνου καταλήγουν στο O<sub>2</sub> που το ανάγουν σχηματίζοντας νερό (H<sub>2</sub>O).

Αυτές οι οξειδοαναγωγικές αντιδράσεις είναι εξώθερμες (δηλ. παράγουν ενέργεια). Η ενέργεια αυτή χρησιμεύει για τη σύνθεση ATP από ADP και Pi. Η σύνθεση του ATP γίνεται σε συγκεκριμένα σημεία της αναπνευστικής αλυσίδας. Έτσι για ένα μόριο NADH<sub>2</sub> παράγονται συνολικά 3 (τρία) μόρια ATP. Τα άτομα του υδρογόνου που μεταφέρονται από το μόριο FADH<sub>2</sub> οδεύουν απ' ευθείας στο συνένζυμο Q, παρακάμπτοντας έτσι τις φλαβινοπρωτεΐνες, ακολουθώντας στην συνέχεια την ίδια πορεία. Για ένα μόριο FADH<sub>2</sub> παράγονται συνολικά 2 (δύο) μόρια ATP.

Πρέπει να σημειωθεί ότι μ' αυτόν τον τρόπο λειτουργίας της αναπνευστικής αλυσίδας, η έκλυση της ενέργειας και ο σχηματισμός του ATP γίνεται τμηματικά και όχι μονομιάς. Σε αντίθετη περίπτωση η εκλυόμενη ενέργεια θα ήταν ικανή να καταστρέψει το κύτταρο.

### 2.4.2. Καταβολισμός υδατανθράκων

- Διάσπαση των πολυσακχαριτών σε εξόζες (πρώτο στάδιο)

Στα περισσότερα θηλαστικά η κυριότερη πηγή υδατανθράκων είναι το άμυλο που η διάσπασή του αρχίζει κιάλας από το στόμα, επειδή υπάρχει ένα ειδικό ένζυμο (η αμυλάση) στο σάλιο. Η πλήρης υδρόλυση του αμύλου σε εξόζες, και κυρίως γλυκόζη, γίνεται στο λεπτό έντερο με τη δράση ενός ειδικού ενζύμου που βρίσκεται στο παγκρεατικό υγρό. Άλλοι πολυσακχαρίτες δεν είναι αξιοποιήσιμοι σαν τροφές επειδή δεν υπάρχουν ένζυμα για να τους διασπάσουν. Η κυτταρίνη, για παράδειγμα, δεν αξιοποιείται παρά μόνο σε μικρή έκταση, κι' αυτό επειδή επιδροούν πάνω της ειδικά ένζυμα των μικροβίων της εντερικής χλωρίδας.

- Γλυκόλυση (δεύτερο στάδιο)

Η τέλεια οξείδωση (καύση) της γλυκόζης γίνεται σύμφωνα με την εξής χημική εξίσωση:  $C_6H_{12}O_6 + 6 O_2 \rightarrow 6 CO_2 + 6 H_2O + \text{ενέργεια}$ .

Κατά τη βιολογική οξείδωση της γλυκόζης παράγονται τα ίδια προϊόντα με την ίδια στοιχειομετρία, αλλά το καθένα σε διαφορετικό στάδιο. Όπως θα δούμε πιο κάτω, το διοξείδιο του άνθρακα μέσα στο μιτοχόνδριο κατά τη μετατροπή του πυροσταφυλικού οξέος σε ακετυλο-συνένζυμο Α (2 μόρια  $CO_2$  ανά μόριο γλυκόζης) και στον κύκλο του Krebs (4 μόρια  $CO_2$  ανά μόριο γλυκόζης). Η αναγωγή του οξυγόνου σε  $H_2O$  και η παραγωγή ενέργειας λαμβάνει χώρα κατά το τελευταίο στάδιο, αυτό της οξειδωτικής φωσφορυλίωσης που γίνεται πάνω στην εσωτερική μεμβράνη του μιτοχονδρίου.

Πριν όμως πραγματοποιηθούν αυτά, πρέπει πρώτα το μόριο της γλυκόζης να μετατραπεί σε οξική ομάδα. Αυτή η μετατροπή γίνεται με τη διαδικασία της γλυκόλυσης.

Η γλυκόλυση (ή γλυκολυτική οδός) είναι μια σειρά βιοχημικών αντιδράσεων που λαμβάνει χώρα στο κυτόπλασμα όλων σχεδόν των κυττάρων, στα οποία έχει μεταφερθεί η γλυκόζη μέσω του αίματος.

Στα πρώτα στάδια της γλυκόλυσης απαιτείται ενέργεια. Η ενέργεια αυτή προέρχεται από την υδρόλυση του ATP. Χωρίς την παροχή της ενέργειας από το ATP, οι αντιδράσεις δε θα μπορούσαν να προχωρήσουν.

Έτσι, αρχικά δημιουργείται η φωσφορική γλυκόζη που μετατρέπεται αμέσως στο ισομερές της, τη φωσφορική φρουκτόζη. Στη συνέχεια με την υδρόλυση του ATP δημιουργείται η διφωσφορική φρουκτόζη.

Το μόριο της διφωσφορικής φρουκτόζης που είναι μια εξόζη διασπάται σε δύο τριόζες: τη φωσφογλυκεριναλδεΐδη και τη φωσφο-διϋδροξυ-ακετόνη που μετατρέπεται και αυτή σε φωσφο-γλυκεριναλδεΐδη. Έτσι από τη διάσπαση της διφωσφορικής φρουκτόζης προκύπτουν συνολικά δύο μόρια φωσφογλυκεριναλδεΐδης.

Ακολουθώντας, με ταυτόχρονη φωσφορυλίωση, τα μόρια της φωσφογλυκεριναλδεΐδης οξειδώνονται σε διφωσφογλυκερινικό οξύ, ενώ παράλληλα ανάγεται το συνένζυμο NAD σε  $NADH_2$ .

Στο επόμενο στάδιο το διφωσφο-γλυκερινικό οξύ, που είναι ένωση υψηλής ενέργειας, μετατρέπεται σε 3,φωσφο-γλυκερινικό οξύ και η ενέργεια που περιέχεται στη φωσφορική ομάδα χρησιμεύει για τη σύνθεση του ATP. Στη συνέχεια το 3,φωσφο-γλυκερινικό οξύ μετατρέπεται στο ισομερές 2, φωσφο-γλυκερινικό οξύ. Το τελευταίο με αφυδάτωση μετατρέπεται σε μια ένωση υψηλής ενέργειας, το φωσφοενολ-πυροσταφυλικό οξύ. Το φωσφοενολ-πυροσταφυλικό οξύ με τη σειρά του μετατρέπεται σε πυροσταφυλικό οξύ και η ενέργεια που περιέχεται στη φωσφορική ομάδα χρησιμεύει για τη σύνθεση του ATP.

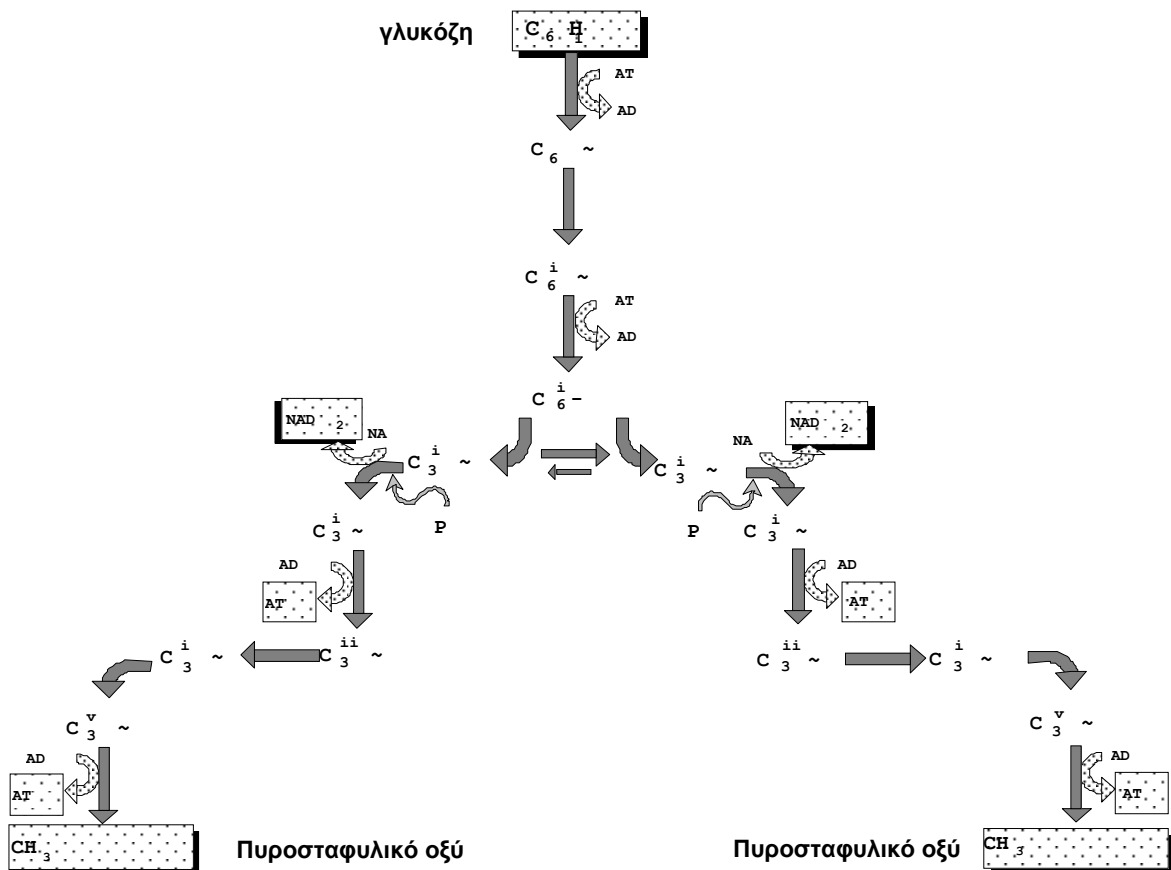
Συνοπτικά κατά τη γλυκολυτική οδό με την οξείδωση 1 (ενός) μορίου γλυκόζης παράγονται: α) ενέργεια με τη μορφή 2 (δύο) μορίων ATP, β) 2 (δύο) μόρια συνενζύμων NADH<sub>2</sub> και, γ) 2 (δύο) μόρια πυροσταφυλικού οξέος.

Ειδικότερα, η γλυκόλυση έχει σαν καθαρό αποτέλεσμα την αποθήκευση ενέργειας σε 2 (δύο) μόρια ATP για κάθε μόριο γλυκόζης. Δημιουργούνται βέβαια 4 μόρια ATP, αλλά τα 2 από αυτά καταναλώνονται στα αρχικά στάδια για τη φωσφορυλίωση της εξόζης.

Επίσης ανάγονται 2 (δύο) μόρια NAD και έτσι δημιουργούνται 2 (δύο) μόρια NADH<sub>2</sub> για κάθε μόριο γλυκόζης. Όπως θα δούμε παρακάτω, η οξείδωση των NADH<sub>2</sub> δημιουργείται είτε στην αναπνευστική αλυσίδα (αερόβια αναπνοή) ή με την αναγωγή του πυροσταφυλικού οξέος σε γαλακτικό οξύ (αναερόβια αναπνοή).

Όσον αφορά το πυροσταφυλικό οξύ, υπάρχουν δύο δυνατότητες: είτε να μετατραπεί σε ακετυλο-συνένζυμο Α (αερόβια αναπνοή) ή να μετατραπεί σε γαλακτικό οξύ (αναερόβια αναπνοή).

Παρακάτω θα μελετηθεί η αερόβια αναπνοή, όπου η κύρια τύχη του πυροσταφυλικού οξέος είναι η είσοδος του στο μιτοχόνδριο και η μετατροπή του σε ακετυλο-συνένζυμο Α (ενεργό οξικό οξύ). Κατά τη μετατροπή αυτή, που γίνεται μέσα στο εσωτερικό του μιτοχονδρίου, παράγεται ένα μόριο CO<sub>2</sub> και ένα μόριο NADH<sub>2</sub> για κάθε μόριο πυροσταφυλικού οξέος.



**Εικόνα 15.**

Περίληψη των αντιδράσεων της γλυκόλυσης. Στα αρχικά στάδια καταναλώνονται 2 μόρια ATP, ενώ παράγονται συνολικά 4 μόρια ATP. Το καθαρό ενεργειακό κέρδος της πορείας της γλυκόλυσης είναι 2 μόρια ATP ανά μόριο γλυκόζης.

- Κύκλος του Krebs (τρίτο στάδιο)

Στο κύκλο του Krebs το πυροσταφυλικό οξύ, που παράχθηκε κατά τη γλυκόλυση, μετατρέπεται σε ακετυλο-συνένζυμο A (ενεργό οξικό οξύ) με ταυτόχρονη παραγωγή  $\text{CO}_2$  και  $\text{NADH}_2$ .

Όπως προαναφέρθηκε, για να αξιοποιηθούν οι τροφές σαν πηγές ενέργειας, πρέπει πρώτα να μετατραπούν σε οξικές ομάδες. Αυτό έχει επιτευχθεί στα προηγούμενα στάδια δηλ, κατά τη γλυκόλυση και τη μετατροπή του πυροσταφυλικού οξέος σε ακετυλο-συνένζυμο A.

Η οξική ομάδα είναι τώρα ενωμένη με το συνένζυμο A (Co A) και συνιστά το αρχικό μόριο του κύκλου του Krebs που είναι το ακετυλο-συνένζυμο A (ενεργό οξικό οξύ). Το μόριο αυτό βαθμιαία διασπάται σε μόρια διοξειδίου του άνθρακα ( $\text{CO}_2$ ) και άτομα υδρογόνου (H) που στη συνέχεια θα μεταφερθούν στα συνένζυμα NAD και FAD. Οι διασπάσεις αυτές οφείλονται στις αποκαρβοξυλιώσεις (απώλεια ομάδων  $-\text{COO}^-$ ) και αφυδρογονώσεις (απώλεια ατόμων H). Το τελικό αποτέλεσμα των συνεχών αυτών μετατροπών είναι η μετατροπή του οξικού οξέος, (με τη μορφή ακετυλο-συνένζυμου A) σε 2 (δύο) μόρια  $\text{CO}_2$  και 8 (οκτώ) άτομα υδρογόνου (H).

Ο μηχανισμός αυτός είναι γνωστός σαν κύκλος του Krebs (από τον επιστήμονα που συνέβαλε περισσότερο από κάθε άλλον στην αποκάλυψη των σταδίων του) ή κύκλος του κιτρικού οξέος ή κύκλος των τρικαρβονικών οξέων. Ο μηχανισμός αυτός είναι κυκλικός, πράγμα που σημαίνει ότι γίνεται μια συνεχής αναγέννηση των ενδιάμεσων προϊόντων, αρκεί να διατίθενται συνεχώς οξικές ομάδες και νερό.

Στο κύκλο του Krebs συμβαίνουν περιληπτικά τα εξής γεγονότα: οξικές ομάδες με 2 άτομα άνθρακα αντιδρούν με οξαλοξικό οξύ, που είναι ένα δικαρβονικό οξύ με 4 άτομα άνθρακα και συνθέτουν ένα τρικαρβονικό οξύ με 6 άτομα άνθρακα, το κιτρικό οξύ. Ένα ισομερές του κιτρικού οξέος αποκαρβοξυλιώνεται σε μετατρέπεται σε κετογλουταρικό οξύ, που είναι ένα δικαρβονικό οξύ με 5 άτομα άνθρακα και αυτό με τη σειρά του αποκαρβοξυλιώνεται πάλι προς ένα δικαρβονικό οξύ, το ηλεκτρικό οξύ, με 4 άτομα άνθρακα. Το οξαλοξικό οξύ αναγεννάται από το ηλεκτρικό οξύ.

Το τελικό αποτέλεσμα του κύκλου του Krebs είναι η δημιουργία από ένα μόριο ακετυλο-Co A 2 (δύο) μορίων  $\text{CO}_2$ , 3 (τριών) μορίων  $\text{NADH}_2$  και 1 (ενός) μορίου  $\text{FADH}_2$ . Το σύνολο των 8 (οκτώ) ατόμων υδρογόνου που βρίσκονται στα συνένζυμα αυτά θα καταναλωθούν κατά το επόμενο στάδιο στην αναπνευστική αλυσίδα. Οι αντιδράσεις του κύκλου του Krebs γίνονται στο εσωτερικό χώρο του μιτοχονδρίου και ως εκ τούτου τα προαναφερόμενα συνένζυμα αξιοποιούνται εύκολα από την αναπνευστική αλυσίδα που βρίσκεται στην εσωτερική μεμβράνη του μιτοχονδρίου.

Η βιολογική σημασία του κύκλου του Krebs είναι μεγάλη. Είναι ένας μηχανισμός-κλειδί για όλη την ενδιάμεση ανταλλαγή της ύλης. Συγκεκριμένα πετυχαίνει τους εξής σκοπούς:

α) Είναι το σημείο που ενώνονται οι καταβολικές οδοί των υδατανθράκων, των λιπών και των πρωτεϊνών. Τα λιπαρά οξέα οξειδώνονται και αυτά σε μόρια ακετυλο-συνένζυμου A, ενώ τα περισσότερα αμινοξέα, που προέρχονται από την αποικοδόμηση των πρωτεϊνών, μπορούν επίσης να καταλήξουν είτε σε ενδιάμεσα προϊόντα του κύκλου του Krebs, είτε ακόμα σε μόρια ακετυλο-συνένζυμου A. Όλα λοιπόν τα μόρια του ακετυλο-συνένζυμου A, ανεξάρτητα από την προέλευσή τους (λίπη, υδατάνθρακες, πρωτεΐνες), μεταβολίζονται στον κύκλο του Krebs.

β) Παράγει μεγάλα ποσά υδρογόνου που σε μορφή  $\text{NADH}_2$  και  $\text{FADH}_2$  είναι υπεύθυνα για τη λειτουργία της αναπνευστικής αλυσίδας, που είναι η κύρια πηγή ενέργειας στους ζωικούς οργανισμούς.

γ) Παράγει CO<sub>2</sub> που είναι απαραίτητο τόσο για καρβοξυλιώσεις (πρόσληψη -COO<sup>-</sup>) στον οργανισμό, όσο και για τη ρύθμιση του pH του αίματος σε μορφή διττανθρακικών ιόντων. Επίσης το CO<sub>2</sub> είναι απαραίτητο για τους φωτοσυνθετικούς (αυτότροφους) οργανισμούς.

δ) Είναι ο κρίκος που ενώνει αναβολικές και καταβολικές οδούς, καθώς τα προϊόντα του κύκλου αποτελούν πρόδρομα μόρια που χρησιμοποιούνται στη σύνθεση υδατανθράκων, λιπιδίων, νουκλεϊκών οξέων και πρωτεϊνών.

- Τελική οξείδωση ή οξειδωτική φωσφορυλίωση (τέταρτο στάδιο)

Στις βιολογικές καύσεις η ενεργειακά σημαντική αντίδραση είναι η αναγωγή του O<sub>2</sub> σε H<sub>2</sub>O, δηλ.:  $O_2 + 4e^- + 4H^+ \rightarrow 2H_2O$ . Η ενέργεια που απελευθερώνεται κατά τη δημιουργία ενός mol νερού είναι 57 Kcal.

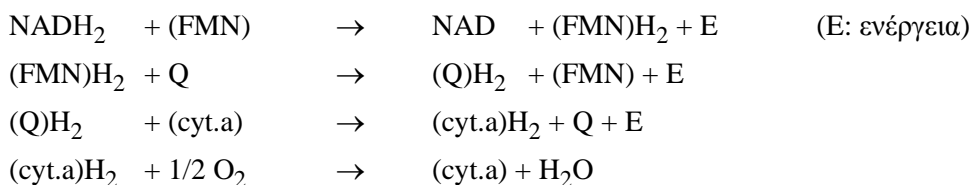
Στο κύτταρο όμως δεν οξειδώνεται μοριακό υδρογόνο, αλλά κάποια υποστρώματα που είναι τα συνένζυμα NADH<sub>2</sub> και FADH<sub>2</sub>. Στην τελευταία αυτή περίπτωση η απόδοση της ενέργειας είναι 52 Kcal, ποσό όμως που για μια βιοχημική αντίδραση είναι πολύ μεγάλο. Γι' αυτό το λόγο, η αναγωγή του οξυγόνου δε γίνεται σε ένα στάδιο αλλά σε πολλά, που στο καθένα κατανέμεται μέρος της ενέργειας.

Συγκεκριμένα, τα συνένζυμα NADH<sub>2</sub> και FADH<sub>2</sub> που παράχθηκαν κατά το μεγαλύτερο ποσοστό τους κατά στον κύκλο του Krebs, μεταφέρουν τα άτομα υδρογόνου στα συστατικά της αναπνευστικής αλυσίδας, που βρίσκονται στις πτυχές της εσωτερικής μεμβράνης του μιτοχονδρίου. Τα συστατικά αυτά ονομάζονται ένζυμα και συνένζυμα της αναπνευστικής αλυσίδας και τα κυριότερα από αυτά είναι τα κυτοχρώματα που περιέχουν σίδηρο.

Κάθε στάδιο μεταφοράς υδρογόνων πάνω στην αναπνευστική αλυσίδα αντιστοιχεί σε μια οξειδοαναγωγική αντίδραση που ταυτόχρονα είναι και εξώθερμη (δηλ., εκλύεται ενέργεια). Για να διασφαλιστεί η ροή των ατόμων υδρογόνου από τα συνένζυμα NADH<sub>2</sub> και FADH<sub>2</sub> ως το οξυγόνο, τα συστατικά της αναπνευστικής αλυσίδας είναι τοποθετημένα σε συγκεκριμένη διάταξη πάνω στην εσωτερική μεμβράνη του μιτοχονδρίου κατ' αύξουσα τιμή του δυναμικού οξειδοαναγωγής. Η ενέργεια που εκλύεται από τις οξειδοαναγωγικές αυτές αντιδράσεις διατίθεται για τη σύνθεση του ATP.

Τα στάδια αυτά, όπως δείχνει το σχήμα, έχουν περιληπτικά ως εξής: άτομα υδρογόνου μεταφέρονται από τα συνένζυμα NADH<sub>2</sub>, μέσω των φλαβινοπρωτεϊνών (FMN), στο συνένζυμο Q. Αυτό οξειδώνεται από το κυτόχρωμα b και στη συνέχεια τα άτομα υδρογόνου μεταφέρονται μέσω των κυτοχρωμάτων c και a στο οξυγόνο, που αντιδρά και σχηματίζεται τελικά νερό.

Η πιο κάτω σειρά διαδοχικών εξώθερμων οξειδοαναγωγικών αντιδράσεων αναπαριστά τις χημικές αντιδράσεις που λαμβάνουν χώρα στην αναπνευστική αλυσίδα.



Τα ένζυμα και τα συνένζυμα της αναπνευστικής αλυσίδας έχουν αυξανόμενο δυναμικό οξειδοαναγωγής. Δηλαδή, η τάση (ικανότητα) πρόσληψης των ατόμων υδρογόνου (H<sup>+</sup> + e<sup>-</sup>) από τα συνένζυμα της αναπνευστικής αλυσίδας και το οξυγόνο (O<sub>2</sub>), είναι με τη σειρά O<sub>2</sub> > (cyt.a) > Q > FMN. Αυτό σημαίνει ότι το κάθε συνένζυμο έχει μεγαλύτερη ικανότητα να προσλάβει τα άτομα υδρογόνου από ότι έχει το προηγούμενο να τα κρατήσει και μικρότερη ικανότητα να κρατήσει τα άτομα υδρογόνου από ότι έχει το επόμενο να τα

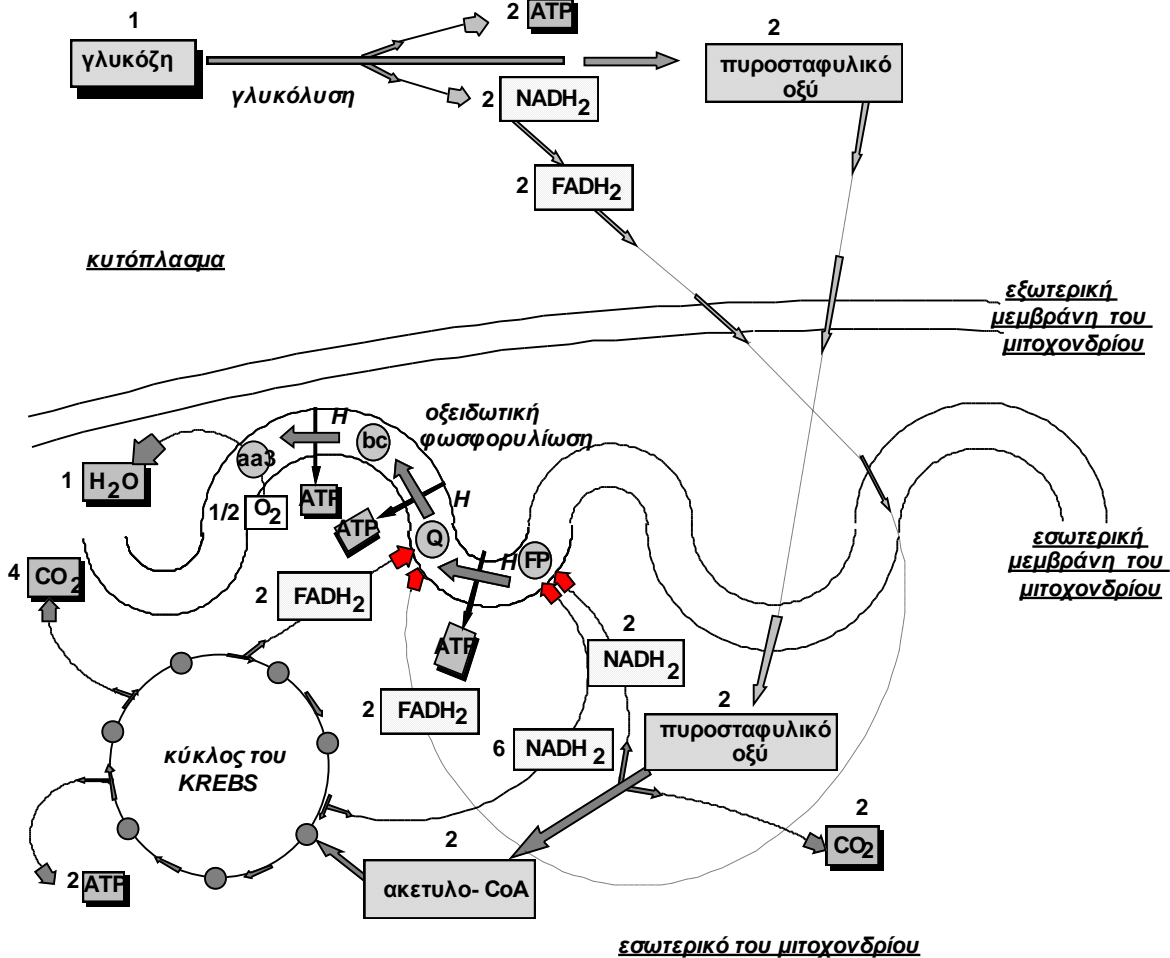


προσλάβει. Μ' αυτό τον τρόπο διασφαλίζεται η ροή των ατόμων υδρογόνου από τα συνένζυμα  $\text{NADH}_2$  και  $\text{FADH}_2$  ως το οξυγόνο.

Η αντίδραση « $\text{NADH}_2 + 1/2 \text{O}_2 \rightarrow \text{NAD} + \text{H}_2\text{O} + 3 \text{E}$ » είναι το άθροισμα των πιο πάνω επί μέρους αντιδράσεων. Η αντίδραση αυτή από καθαρά χημική άποψη είναι δυνατή. Δεν είναι όμως δυνατή από βιολογική άποψη αν γίνει σ' ένα μόνο στάδιο. Και αυτό, επειδή από την αντίδραση αυτή, εκλύεται συνολικό ποσό ενέργειας (ίσο με το άθροισμα των ποσών ενέργειας που παράγονται στις επί μέρους εξώθερμες αντιδράσεις) που είναι ικανό να καταστρέψει το κύτταρο.

Η ενέργεια που εκλύεται από κάθε στάδιο χρησιμεύει για τη φωσφορυλίωση (σύνθεση του ATP) σύμφωνα με την αντίδραση « $\text{E} + \text{ADP} + \text{P}_i \rightarrow \text{ATP} + \text{H}_2\text{O}$ ».

Έτσι για ένα μόριο  $\text{NADH}_2$  παράγονται συνολικά 3 (τρία) μόρια ATP. Τα άτομα του υδρογόνου που μεταφέρονται από το μόριο  $\text{FADH}_2$  οδεύουν απ' ευθείας στο συνένζυμο Q, παρακάμπτοντας έτσι τις φλαβινοπρωτεΐνες, ακολουθώντας στην συνέχεια την ίδια πορεία. Επομένως, για ένα μόριο  $\text{FADH}_2$  παράγονται συνολικά 2 (δύο) μόρια ATP.



**Εικόνα 16.**

Καταβολισμός ενός μορίου γλυκόζης. Η διαδικασία της γλυκόλυσης γίνεται στο κυτόπλασμα. Η μετατροπή του πυροσταφυλικού οξέος σε ακετυλο-CoA στο εσωτερικό του μιτοχονδρίου. Ο κύκλος του Krebs γίνεται επίσης στο εσωτερικό του μιτοχονδρίου. Το τελικό στάδιο, η οξειδωτική φωσφορυλίωση γίνεται στην εσωτερική μεμβράνη του μιτοχονδρίου.

Στην αναπνευστική αλυσίδα οξειδώνονται τα συνένζυμα που παράχθηκαν στα προηγούμενα στάδια, δηλ., κατά: α) τη γλυκόλυση, β) τη μετατροπή του πυροσταφυλικού οξέος και γ) τον κύκλο του Krebs. Από τις διαδικασίες της οξειδωτικής φωσφορυλίωσης θα παραχθεί ενέργεια που θα αποθηκευτεί στους δεσμούς του ATP.

#### 2.4.3. Παραγωγή ενεργειακών μορίων κατά τον καταβολισμό της γλυκόζης

Συγκεκριμένα, στην περίπτωση της οξείδωσης ενός μορίου γλυκόζης σε αερόβιες συνθήκες παράγονται τα εξής μόρια συνενζύμων και ATP:

α) κατά τη γλυκόλυση: παράγονται 2 μόρια ATP και 2 μόρια εξωμιτοχονδριακού  $\text{NADH}_2$ . Εδώ θα πρέπει να σημειωθεί ότι η γλυκόλυση γίνεται στο κυτόπλασμα και ότι η μιτοχονδριακή μεμβράνη είναι διαπερατή στα  $\text{FADH}_2$ , αλλά όχι στα  $\text{NADH}_2$ . Γι' αυτό τα υδρογόνα των πηγαίνουν πρώτα σε FAD σχηματίζοντας έτσι  $\text{FADH}_2$ . Στη συνέχεια τα  $\text{FADH}_2$  οξειδώνονται στην αναπνευστική αλυσίδα. Έτσι, επειδή 1 μόριο εξωμιτοχονδριακού  $\text{NADH}_2$  δίνει 2 μόρια ATP, θα έχουμε από την οξείδωση του εξωμιτοχονδριακού  $\text{NADH}_2$ , 4 μόρια ATP.

Επομένως κατά το στάδιο αυτό θα έχουμε συνολικά 6 μόρια ATP/μόριο γλυκόζης.

β) κατά την οξείδωση του πυροσταφυλικού οξέος σε ακετυλο-συνένζυμο Α: παράγεται 1 μόριο  $\text{NADH}_2$  (ενδομιτοχονδριακού) που οξειδώνεται στην αναπνευστική αλυσίδα και δίνει 3 μόρια ATP.

Επομένως κατά το στάδιο αυτό θα έχουμε συνολικά 3 μόρια ATP/μόριο πυρ. οξέος. Επειδή όμως, 1 μόριο γλυκόζης διασπάται τελικά κατά τη γλυκόλυση σε 2 μόρια πυρ. οξέος, θα έχουμε αντίστοιχα, συνολική παραγωγή 6 μορίων ATP ανά μόριο γλυκόζης.

γ) κατά τον κύκλο του Krebs: παράγονται 1 μόριο ATP, 3 μόρια  $\text{NADH}_2$ , που οξειδώνονται στην αναπνευστική αλυσίδα και δίνουν συνολικά 9 μόρια ATP, και 1 μόριο  $\text{FADH}_2$ , που οξειδώνεται στην αναπνευστική αλυσίδα και δίνει 2 μόρια ATP.

Επομένως κατά το στάδιο αυτό θα έχουμε συνολικά 12 μόρια ATP/μόριο πυρ. οξέος.

Επειδή 1 μόριο γλυκόζης διασπάται τελικά κατά τη γλυκόλυση σε 2 μόρια πυρ. οξέος, θα έχουμε αντίστοιχα παραγωγή 24 μορίων ATP ανά μόριο γλυκόζης στο στάδιο αυτό.

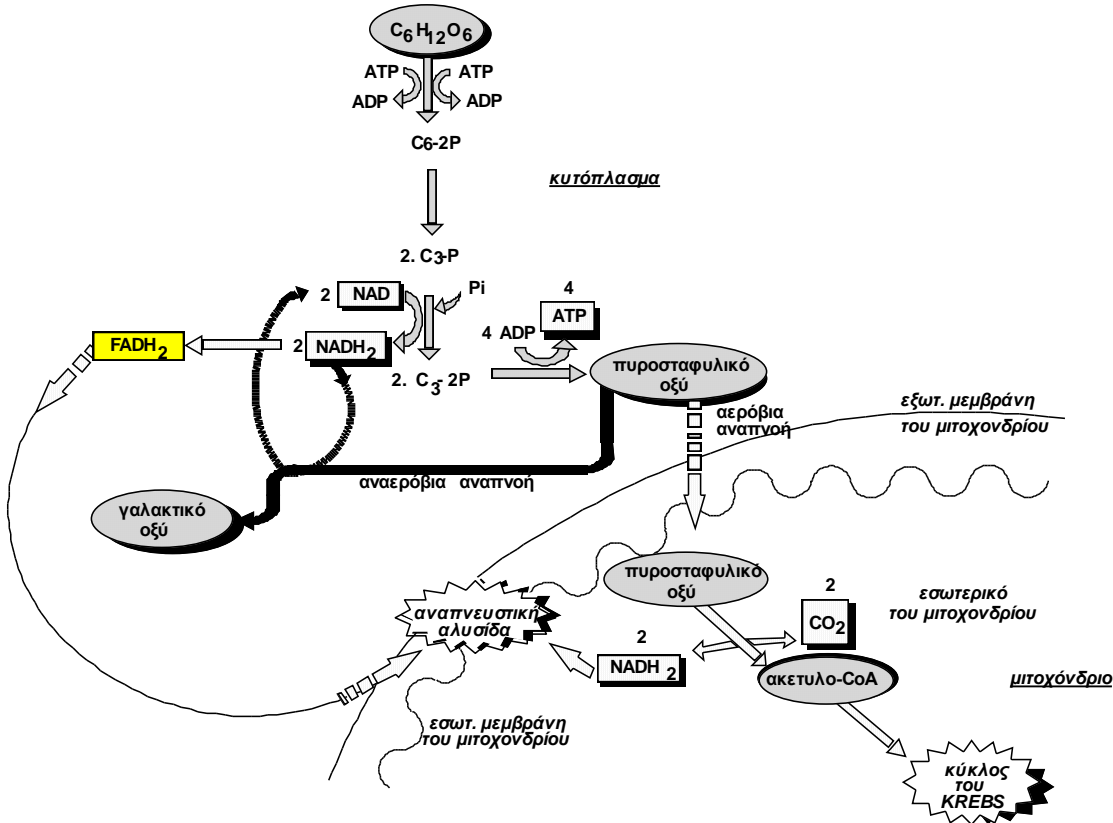
Επομένως θα παραχθούν συνολικά 36 μόρια ATP κατά την οξείδωση 1 μορίου γλυκόζης.

#### 2.4.4. Αερόβια και αναερόβια αναπνοή

Απαραίτητη προϋπόθεση για την παραγωγή ενέργειας και κατά συνέπεια για την ίδια την ύπαρξη της ζωής είναι η παροχή οξυγόνου. Υπάρχουν όμως περιπτώσεις κατά τις οποίες υπάρχει έλλειψη της απαιτούμενης ποσότητας οξυγόνου για τις αναγκαίες καύσεις. Αυτό συνήθως συμβαίνει σε παρατεταμένη μυϊκή λειτουργία, όταν καταναλώνονται μεγάλα ποσά ενέργειας και το οξυγόνο που προσφέρεται από το αίμα στους ιστούς δεν επαρκεί για την απελευθέρωση της απαιτούμενης ενέργειας μέσω του κύκλου του Krebs και της οξειδωτικής φωσφορυλίωσης. Τότε οι μυϊκοί ιστοί αντλούν την επιπλέον ενέργεια με τις διαδικασίες της αναερόβιας αναπνοής. Έτσι το γλυκογόνο που βρίσκεται αποθηκευμένο στους μυς και η γλυκόζη μεταβολίζονται αναερόβια. Συγκεκριμένα το πυροσταφυλικό οξύ μετατρέπεται σε γαλακτικό οξύ, ενώ ταυτόχρονα τα συνένζυμα  $\text{NADH}_2$  οξειδώνονται σε NAD. Έτσι αναγεννώνται τα συνένζυμα NAD που επαναχρησιμοποιούνται στην γλυκόλυση, η οποία μ' αυτόν τον τρόπο μπορεί να συνεχιστεί. Το ενεργειακό κέρδος της αναερόβιας αναπνοής είναι 2 μόρια ATP για κάθε μόριο γλυκόζης.

Το γαλακτικό οξύ είναι η ουσία που συντελεί στη δημιουργία του αισθήματος του μυϊκού κόπματος και συνήθως αποβάλλεται από τον οργανισμό.

Πρέπει επίσης να σημειωθεί ότι η αναερόβια αναπνοή είναι η βασική οδός παραγωγής ενέργειας στο κυοφορούμενο έμβρυο των περισσότερων ανώτερων οργανισμών και του ανθρώπου.



**Εικόνα 17.**

Αερόβια και αναερόβια αναπνοή. Με μαύρα βέλη συμβολίζονται οι αντιδράσεις της αναερόβιας αναπνοής και με λευκά εκείνες της αερόβιας.

Κατά τη γλυκόλυση παράγονται δύο είδη μορίων που ακολουθούν διαφορετική πορεία, ανάλογα με το αν οι συνθήκες είναι αερόβιες ή αναερόβιες. Αυτά είναι το πυροσταφυλικό οξύ και τα συνένζυμα  $\text{NADH}_2$ .

Μετά το τέλος της γλυκόλυσης υπάρχουν δύο δυνατότητες για το πυροσταφυλικό οξύ: είτε να μετατραπεί σε ακετυλο-συνένζυμο Α (αερόβια αναπνοή) ή να μετατραπεί σε γαλακτικό οξύ (αναερόβια αναπνοή). Η οξείδωση των  $\text{NADH}_2$  δημιουργείται είτε στην αναπνευστική αλυσίδα (αερόβια αναπνοή) ή με την αναγωγή του πυροσταφυλικού οξέος σε γαλακτικό οξύ (αναερόβια αναπνοή).

Στην περίπτωση της αερόβιας αναπνοής, το πυροσταφυλικό οξύ εισέρχεται στο μιτοχόνδριο και μετατρέπεται σε ακετυλο-συνένζυμο Α (ενεργό οξικό οξύ). Κατά τη μετατροπή αυτή, που γίνεται μέσα στο εσωτερικό του μιτοχονδρίου, παράγεται ένα μόριο  $\text{CO}_2$  και ένα μόριο  $\text{NADH}_2$  για κάθε μόριο πυροσταφυλικού οξέος. Τα μόρια  $\text{NADH}_2$  οξειδώνονται στην αναπνευστική αλυσίδα.

Παράλληλα, τα υδρογόνα των μορίων του κυτοπλασματικού  $\text{NADH}_2$  που παράχθηκαν στην γλυκόλυση μεταφέρονται στα  $\text{FADH}_2$ . Αυτό συμβαίνει, επειδή η μιτοχονδριακή μεμβράνη είναι διαπερατή στα  $\text{FADH}_2$ , αλλά όχι στα  $\text{NADH}_2$ . Στη συνέχεια τα  $\text{FADH}_2$  οξειδώνονται στην αναπνευστική αλυσίδα. Το ενεργειακό κέρδος της αναερόβιας αναπνοής είναι 36 μόρια ATP για κάθε μόριο γλυκόζης.

Στην περίπτωση της αναερόβιας αναπνοής το πυροσταφυλικό οξύ ανάγεται σε γαλακτικό οξύ, ενώ ταυτόχρονα το  $\text{NADH}_2$  οξειδώνεται σε  $\text{NAD}$  σύμφωνα με την αντίδραση  $\text{CH}_3\text{COCO}_2\text{H} + \text{NADH}_2 \rightarrow \text{CH}_3\text{CHOHCO}_2\text{H} + \text{NAD}$ . Αυτό είναι σημαντικό επειδή αναγεννώνται τα συνένζυμα  $\text{NAD}$  που επαναχρησιμοποιούνται στην γλυκόλυση, η οποία μ' αυτόν τον τρόπο μπορεί να συνεχιστεί. Το ενεργειακό κέρδος της αναερόβιας αναπνοής είναι 2 μόρια ATP για κάθε μόριο γλυκόζης.

#### 2.4.5. Ενεργειακή απόδοση της βιολογικής οξείδωσης διαφόρων μορίων

Η απαιτούμενη ενέργεια για τους οργανισμούς προέρχεται από τη βιολογική οξείδωση ορισμένων ουσιών, κυρίως σακχάρων και λιπαρών οξέων. Εδώ θα επιχειρηθεί η σύγκριση της ενεργειακής απόδοσης μεταξύ εξοζών και λιπιδίων.

Για παράδειγμα, η τριπαλμιτίνη είναι ένα τριγλυκερίδιο (ουδέτερο λιπίδιο) που έχει το μοριακό τύπο  $C_{51}H_{95}O_6$  και μοριακό βάρος 803. Η τριπαλμιτίνη αποτελείται από ένα μόριο γλυκερίνης και τριών μορίων παλμιτικού οξέος. Η ενέργεια που προκύπτει από τη βιολογική οξείδωση ενός μορίου τριπαλμιτίνης σε  $CO_2$  και  $H_2O$  αποθηκεύεται σε 410 μόρια ATP. Από αυτά, 20 μόρια ATP προέρχονται από τον καταβολισμό της γλυκερίνης και 390 από τον καταβολισμό των τριών μορίων του λιπαρού οξέος. Η ενέργεια, λοιπόν, που αποθηκεύεται σ' αυτά τα μόρια είναι 2993 Kcal/mol τριπαλμιτίνης (= 410 mol ATP/mol τριπαλμιτίνης · 7,3 Kcal/mol ATP).

Όπως είδαμε προηγουμένως, από τη βιολογική οξείδωση ενός μορίου γλυκόζης (που έχει μοριακό βάρος 180) παράγονται 36 μόρια ATP. Η ενέργεια, λοιπόν, που αποθηκεύεται σ' αυτά τα μόρια είναι περίπου 263 Kcal/mol γλυκόζης (= 36 mol ATP/mol γλυκόζης · 7,3 Kcal/mol ATP).

Από τα παραπάνω, φαίνεται για ένα mol από τις παραπάνω ενώσεις η τριπαλμιτίνη αποδίδει 11 φορές περισσότερη ενέργεια από τη γλυκόζη. Αν αυτά τα ποσά ενέργειας υπολογιστούν ανά μονάδα μάζας, τότε θα έχουμε 3,72 Kcal/gr τριπαλμιτίνης και 1,46 Kcal/gr γλυκόζης. Δηλαδή, η ενέργεια που αποδίδεται κατά τον καταβολισμό τριπαλμιτίνης είναι 2,5 φορές μεγαλύτερη από εκείνη που αποδίδεται κατά τον καταβολισμό ισοβαρούς ποσότητας γλυκόζης.

Γενικά, όμως, ένα μόνο ποσοστό της ενέργειας που βρίσκεται αποθηκευμένη στους δεσμούς των σακχάρων και των λιπιδίων μετατρέπεται σε ATP. Όπως προκύπτει μετά από μέτρηση σε ειδικό θερμιδόμετρο, η χημική καύση της γλυκόζης σε  $CO_2$  και  $H_2O$  απελευθερώνει 686 Kcal για ένα mol γλυκόζης. Αν αυτό το ποσό συγκριθεί με το ποσό που περικλείεται στους δεσμούς του ATP, προκύπτει ότι 38% της δυναμικής ενέργειας της γλυκόζης μετατρέπεται σε ενέργεια που μπορεί να χρησιμοποιηθεί από τον οργανισμό. Σύμφωνα με το δεύτερο νόμο της Θερμοδυναμικής, κατά τη μετατροπή μιας μορφής ενέργειας σε άλλη, κάποιο ποσό της ενέργειας μετατρέπεται σε θερμότητα. Η θερμότητα, όμως, βοηθά στην διατήρηση της θερμοκρασίας του σώματος των ομοιόθερμων οργανισμών σε σταθερά επίπεδα.

#### Πίνακας II.

Διάφορες τροφές και τα θρεπτικά συστατικά τους.

Τροφές	Ενέργεια (σε cal/gr)	Σύσταση (%)			
		νερό	πρωτεΐνες	λίπη	υδατάνθρακες
λαχανικά (σπανάκι)	26	91	3	0,5	5,5
κρέας (βοδινό)	364	48	22	30	0
ψάρι (μπακαλιάρος)	158	68	19	6	7
αβγά	162	74	13,5	12	0,5
γάλα	68	88	4	3,5	4,5

## 2.5. Φωτοσύνθεση

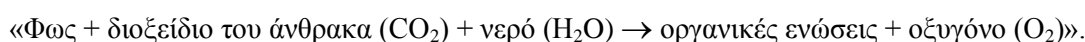
### 2.5.1. Αυτότροφοι και ετερότροφοι οργανισμοί

Ένας πρώτος τύπος ταξινόμησης των ζωντανών οργανισμών τους τοποθετεί σε δύο κατηγορίες: τους αυτότροφους και τους ετερότροφους. Οι αυτότροφοι οργανισμοί είναι ικανοί να παράγουν και να αποθηκεύσουν τροφή. Από ανόργανες χημικές ενώσεις οι οργανισμοί αυτοί κατασκευάζουν με τη βοήθεια της ηλιακής ενέργειας πολύπλοκες οργανικές ενώσεις από τις οποίες και αποτελούνται. Αντίθετα, οι ετερότροφοι δεν μπορούν να κατασκευάσουν οργανικές ενώσεις και παίρνουν τη τροφή που τους χρειάζεται από άλλους οργανισμούς: αυτότροφους ή/και ετερότροφους. Με λίγα λόγια υπάρχουν διάφοροι τύποι αλληλοεπιδράσεων μέσα στη μεγάλη ποικιλία των έμβιων όντων, οι οποίοι βασίζονται σε ορισμένες βασικές σχέσεις. Σύμφωνα μ' αυτές ένας αυτότροφος οργανισμός (παραγωγός) παράγει τροφή για τον εαυτό του και ένας ετερότροφος (καταναλωτής) εξαρτάται από τους αυτότροφους για την ενέργεια που του χρειάζεται. Η ενέργεια δεν ανακυκλώνεται διαρκώς μέσα σ' ένα σύστημα και για αυτό το λόγο ένα οικοσύστημα εξαρτάται από την εισαγωγή ηλιακής ενέργειας για να μπορεί να λειτουργεί. Σε πρώτη θεώρηση η παραπάνω διάκριση θυμίζει τη παλιά ταξινόμηση των ζωντανών οργανισμών σε φυτά και ζώα. Βέβαια, τα περισσότερα φυτά είναι αυτότροφα, αλλά μερικά «φυτά», όπως οι βασιδιομύκητες (μανιτάρια) είναι ετερότροφα. Από την άλλη μεριά πάλι, τα περισσότερα βακτήρια είναι ετερότροφα, αλλά υπάρχουν και μερικά που είναι αυτότροφα. Η χρησιμοποίηση φωτός (ηλιακής ενέργειας) από τους αυτότροφους οργανισμούς για τη σύνθεση οργανικών ενώσεων λέγεται φωτοσύνθεση.

### 2.5.2. Φωτοσύνθεση - Γενικά

Η διαδικασία της φωτοσύνθεσης είναι θεμελιώδους σημασίας για τη ζωή και τη συντήρηση των έμβιων οργανισμών. Είναι η γέφυρα μεταξύ της ηλιακής ενέργειας και των ενεργειακών αναγκών των οργανισμών πάνω στη γη. Η φωτεινή ενέργεια που απορροφούν τα φυτά μετατρέπεται σε ενέργεια που αποθηκεύεται στους χημικούς δεσμούς των οργανικών μορίων που παράγονται (χημική ενέργεια). Έτσι, μπορούμε να πούμε ότι η φωτοσύνθεση είναι ο μηχανισμός μετατροπής της φωτεινής σε χημική ενέργεια. Η ενεργειακή αυτή μετατροπή γίνεται από τους φωτοσυνθετικούς οργανισμούς, οι οποίοι απορροφούν την ηλιακή ενέργεια και την χρησιμοποιούν για να «αξιοποιήσουν» μόρια διοξειδίου του άνθρακα και νερού και να σχηματίσουν νέους δεσμούς μεταξύ τους, πλούσιους σε ενέργεια. Το άλλο προϊόν αυτής της διεργασίας είναι και το αέριο οξυγόνο που χρησιμεύει για την αερόβια αναπνοή των έμβιων οργανισμών.

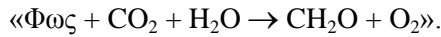
Η πιο απλή εξίσωση που περιγράφει την διαδικασία της φωτοσύνθεσης που γίνεται στα φυτά είναι η εξής:



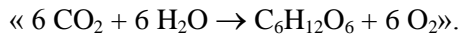
Οι οργανικές ενώσεις που παράγονται από τη λειτουργία αυτή έχουν περισσότερη χημική ενέργεια από ό,τι το διοξείδιο του άνθρακα (CO<sub>2</sub>) και το νερό (H<sub>2</sub>O). Επομένως, η επιπλέον ενέργεια δεν μπορεί παρά να

προέρχεται από το φως. Καμιά άλλη κυτταρική λειτουργία εκτός από την φωτοσύνθεση δεν μπορεί να χρησιμοποιήσει άμεσα την φωτεινή ενέργεια. Μπορεί να χρησιμοποιηθεί μόνο μετά από τη μετατροπή της σε χημική ενέργεια.

Οι οργανικές ενώσεις που παράγονται κατά τη φωτοσύνθεση είναι υδατάνθρακες. Εφ' όσον η σχέση μεταξύ του αριθμού των ατόμων άνθρακα, υδρογόνου και οξυγόνου στο μόριο των υδατανθράκων είναι 1:2:1, ο γενικός μοριακός τύπος των υδατανθράκων μπορεί να γραφεί  $\text{CH}_2\text{O}$ . Έτσι, η εξίσωση της φωτοσύνθεσης γράφεται:



Στην παραπάνω εξίσωση που χρησιμοποιείται για να περιγράψει την φωτοσύνθεση των φυτών, οι λέξεις «φυτά» και «φως» συνήθως δεν αναγράφονται. Ο τύπος  $\text{CH}_2\text{O}$  δεν αντιπροσωπεύει μια πραγματική ουσία που παράγεται από τα φυτά, παριστάνει μόνο το λόγο των ατόμων άνθρακα, υδρογόνου και οξυγόνου. Αν κάθε μέλος της παραπάνω εξίσωσης πολλαπλασιαστεί επί 6, τότε η εξίσωση μας δείχνει τη δημιουργία της ουσίας  $6 \times \text{CH}_2\text{O}$  ή  $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ . Η εξόζη αυτή, είναι το συνηθέστερο φυτικό σάκχαρο, η γλυκόζη. Η εξίσωση λοιπόν γίνεται:

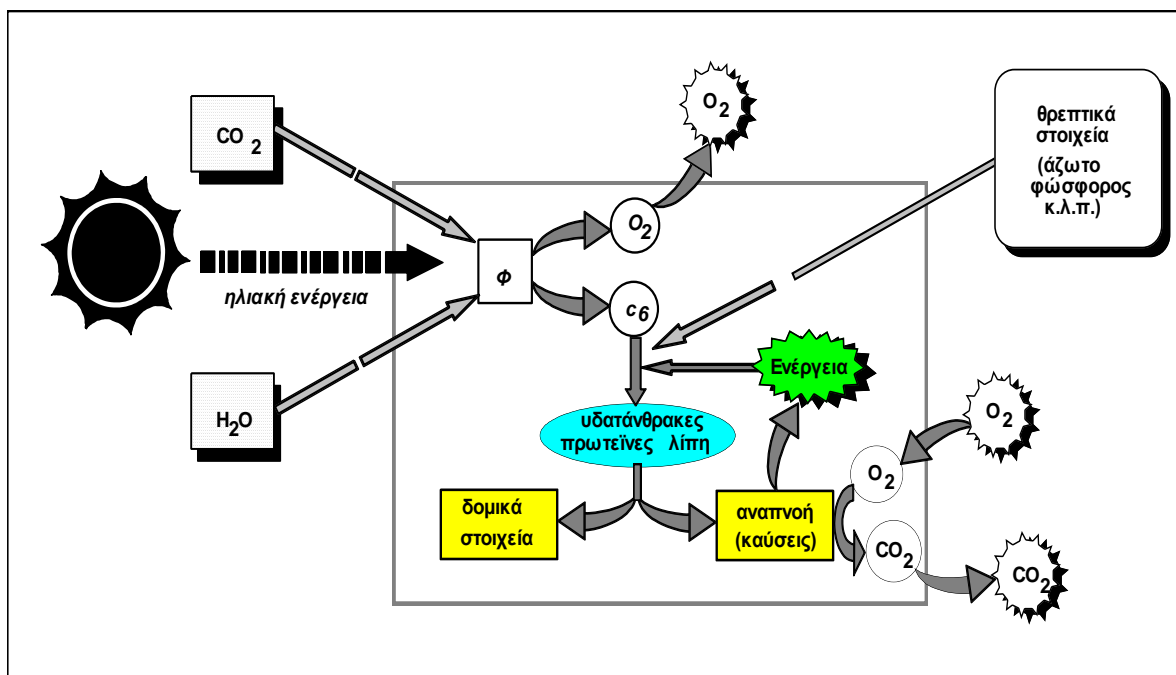


Εδώ πρέπει να σημειωθεί ότι η παραπάνω εξίσωση είναι η αντίστροφη εκείνης της καύσης της γλυκόζης που μελετήσαμε κατά τον καταβολισμό ( $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6 \text{O}_2 \rightarrow 6 \text{CO}_2 + 6 \text{H}_2\text{O}$ ). Η συνολική διαδικασία καύσης της γλυκόζης από θερμοχημική άποψη είναι εξώθερμη αντίδραση, ενώ η διαδικασία της φωτοσύνθεσης είναι ενδόθερμη.

Τα φυτά χρησιμοποιούν την γλυκόζη που παράγουν με τις διαδικασίες της φωτοσύνθεσης, σαν βασική ύλη για την παραγωγή άλλων υδατανθράκων, αμινοξέων, λιπών, βιταμινών και άλλων υλικών που απαιτούνται για την κυτταρική αύξηση και την αναπαραγωγή. Από αυτά πάλι, ένα μέρος προορίζεται για βιολογικές καύσεις (καταβολικές διαδικασίες) που είναι αναγκαίες για την παραγωγή ενέργειας. Η ενέργεια αυτή θα χρησιμεύσει για την επίτευξη των παραπάνω αναβολικών διαδικασιών. Επίσης για τις βιοσυνθέσεις εκτός από τον άνθρακα, το υδρογόνο και το οξυγόνο είναι αναγκαία και άλλα στοιχεία όπως το άζωτο (N), ο φώσφορος (P), αλλά και ιχνοστοιχεία όπως το κάλιο το μαγνήσιο κ.λπ. Τα θρεπτικά αυτά συστατικά προσλαμβάνονται από τα φυτά με τη βοήθεια των ριζών με τη μορφή αλάτων διαλυμένων στο νερό.

Πρέπει να τονισθεί ότι το φυτό παράλληλα με τη διαδικασία της φωτοσύνθεσης, επιτελεί και την διαδικασία της αναπνοής με τον ίδιο τρόπο που είδαμε και στα προηγούμενα κεφάλαια.

Με άλλα λόγια η διαδικασία της αναπνοής είναι η ίδια και στα ζώα και στα φυτά. Τα φυτά όμως, επειδή φωτοσυνθέτουν μόνο με την παρουσία φωτός, κατά τη διάρκεια της ημέρας απορροφούν διοξείδιο του άνθρακα και απελευθερώνουν οξυγόνο. Τη νύχτα, πραγματοποιείται μόνο η αναπνοή και έτσι, απορροφούν οξυγόνο και απελευθερώνουν διοξείδιο του άνθρακα.



**Εικόνα 18.**

Σχηματική αναπαράσταση της διαδικασίας της φωτοσύνθεσης και άλλων μεταβολικών οδών σ' ένα αυτότροφο οργανισμό. Παρατηρούνται οι ανταλλαγές αερίων κατά τη διάρκεια της φωτοσύνθεσης και της κυτταρικής αναπνοής. Τα θρεπτικά συστατικά υπό μορφή διαλυμένων στο νερό αλάτων προσλαμβάνονται από τα φυτά με τη βοήθεια των ριζών. (Φ : φωτοσυνθετικός μηχανισμός του φυτού, C<sub>6</sub>: σάκχαρο με 6 άτομα άνθρακα)

### 2.5.3. Ο μηχανισμός της φωτοσύνθεσης

Όπως σε ένα αυτοκίνητο η μηχανή μετατρέπει την χημική ενέργεια του καυσίμου σε μηχανική ενέργεια που κινεί τους τροχούς, έτσι και η «μηχανή» της φωτοσύνθεσης μετατρέπει την φωτεινή ενέργεια σε χημική ενέργεια. Αυτή η μηχανή της φωτοσύνθεσης για τα ανώτερα φυτά είναι οι χλωροπλάστες. Αυτά τα οργανίδια περιέχουν χλωροφύλλη που είναι η φυτική χρωστική που απορροφά το φως, καθώς και ένζυμα και άλλους καταλύτες που χρειάζονται για την μετατροπή της ενέργειας από φωτεινή σε χημική. Ο αριθμός των χλωροπλάστων στα φωτοσυνθετικά κύτταρα είναι πολύ διαφορετικός. Ένα κύτταρο φύλλου μπορεί να περιέχει από 20 ως 100 χλωροπλάστες, ενώ ένα μονοκύτταρο φύκος μόνο ένα ή δύο.

Οι χλωροπλάστες είναι τα χαρακτηριστικά οργανίδια των φυτικών κυττάρων και βρίσκονται στα πράσινα μέρη του φυτού. Οι χλωροπλάστες ανήκουν σε μια κατηγορία οργανιδίων που ονομάζονται πλαστίδια. Περιέχει διάφορες χρωστικές, από τις οποίες οι κυριότερες είναι οι χλωροφύλλες, στις οποίες οφείλεται το πράσινο χρώμα των φυτών. Το σχήμα του χλωροπλάστη είναι συνήθως φακοειδές ή και ωοειδές. Περιβάλλεται από διπλή μεμβράνη, όπως και το μιτοχόνδριο, αλλά σε αντίθεση μ' αυτό η εσωτερική μεμβράνη δεν παρουσιάζει πτυχώσεις.

Οι χλωροπλάστες, όπως είδαμε σε προηγούμενα κεφάλαια, είναι μεμβρανώδη μορφώματα με μια εξωτερική και μια εσωτερική μεμβράνη. Η εσωτερική μεμβράνη αναδιπλώνεται σε αποπλατυσμένους σάκους που ονομάζονται θυλακοειδή. Τα θυλακοειδή αυτά βρίσκονται στοιβαγμένα σχηματίζοντας τα grana. Οι χρωστικές δηλ., η χλωροφύλλη και τα καροτενοειδή βρίσκονται στις μεμβράνες που περιβάλλουν τα θυλα-

κοειδή. Ο εσωτερικός χώρος των χλωροπλαστών, η διαλυτή, δηλ., η υδάτινη φάση, ονομάζεται στρώμα, όπου και περιέχονται τα ένζυμα που είναι απαραίτητα για την φωτοσύνθεση.

Οι διαδικασίες της φωτοσύνθεσης, όπως ακριβώς συμβαίνει και με την κυτταρική αναπνοή, δεν γίνονται μονομιάς αλλά σε διάφορα στάδια. Το πρώτο στάδιο περιλαμβάνει το στάδιο των αντιδράσεων που γίνονται μόνο στο φως και ονομάζεται στάδιο των φωτεινών αντιδράσεων. Το δεύτερο στάδιο περιλαμβάνει τις αντιδράσεις που γίνονται είτε στο φως είτε στο σκοτάδι και ονομάζεται στάδιο των σκοτεινών αντιδράσεων. Και πάλι, όπως συμβαίνει με την κυτταρική αναπνοή που γίνεται στα μιτοχόνδριο, κάθε ένα από τα παραπάνω στάδια γίνεται σε συγκεκριμένο χώρο μέσα στον χλωροπλάστη. Οι φωτεινές αντιδράσεις γίνονται στις μεμβράνες των θυλακοειδών και οι σκοτεινές στο στρώμα.

Για να κατανοήσουμε τα βασικά σημεία της φωτοσυνθετικής διαδικασίας, ας ξαναδούμε την συνολική εξίσωση της αντίδρασης της φωτοσύνθεσης. Βλέπουμε ότι για να κατασκευασθεί ένα μόριο γλυκόζης από τον φωτοσυνθετικό μηχανισμό του φυτού απαιτούνται άτομα άνθρακα (C), υδρογόνου (H) και οξυγόνου (O). Τα άτομα του άνθρακα και του οξυγόνου θα προέλθουν από το μόριο του διοξειδίου του άνθρακα (CO<sub>2</sub>), ενώ τα άτομα του υδρογόνου δεν μπορούν παρά να προέλθουν από το νερό. Έτσι στις αντιδράσεις της φωτοσύνθεσης θα πρέπει να συμπεριλαμβάνεται η αντίδραση της διάσπασης του νερού από την οποία θα δημιουργηθούν άτομα υδρογόνου και μοριακό οξυγόνο. Στη συνέχεια τα άτομα του άνθρακα και του οξυγόνου του μορίου του διοξειδίου του άνθρακα θα ενωθούν με τα άτομα του υδρογόνου για να κατασκευασθεί η γλυκόζη. Για την επίτευξη όμως αυτής της αναβολικής διαδικασίας, όπως και για όλες που γίνονται μέσα στους ζωντανούς οργανισμούς, είναι απαραίτητη η προσφορά ενέργειας, που όπως έχουμε δει βρίσκεται στους δεσμούς του ATP. Επομένως πριν από την σύνθεση της γλυκόζης θα πρέπει να έχει γίνει σύνθεση του ATP (φωσφορυλίωση του ADP).

Έτσι στο πρώτο στάδιο της φωτοσύνθεσης, το στάδιο των φωτεινών αντιδράσεων, δημιουργούνται: α) ATP (ενέργεια που απαιτείται για την μετέπειτα σύνθεση της γλυκόζης), β) άτομα υδρογόνου και γ) μοριακό οξυγόνο. Από αυτά τα δύο πρώτα, δηλ., το ATP και τα άτομα του υδρογόνου είναι εκείνα που θα συμμετάσχουν στο επόμενο στάδιο.

Στο δεύτερο στάδιο, το στάδιο των σκοτεινών αντιδράσεων, το διοξείδιο του άνθρακα μαζί με τα άτομα υδρογόνου και το ATP που παράχθηκαν στο προηγούμενο στάδιο θα χρησιμοποιηθούν για τη σύνθεση της γλυκόζης.

Τα στάδια αυτά θα εξεταστούν με λεπτομέρειες πιο κάτω.

#### 2.5.4. Φωτοχημικό φαινόμενο

Όπως αναφέρθηκε προηγουμένως κατά τη διάρκεια των διαδικασιών της φωτοσύνθεσης η φωτεινή ενέργεια μετατρέπεται σε χημική. Στην πραγματικότητα όμως η φωτεινή ενέργεια που απορροφάται από ορισμένα μόρια μετατρέπεται πρώτα σε ροή ηλεκτρονίων. Η μετατροπή αυτή ονομάζεται επίσης και *φωτοχημικό φαινόμενο*. Όπως θα δούμε αμέσως μετά, αυτή η ροή ηλεκτρονίων πάνω σε συγκεκριμένα μόρια που βρίσκονται στη μεμβράνη των θυλακοειδών, είναι εξαιρετικά σημαντική από ενεργειακή άποψη. Κάθε στάδιο μεταφοράς των ηλεκτρονίων αντιστοιχεί σε μια οξειδοαναγωγική αντίδραση που είναι εξώθερμη. Αυτή την διαδικασία την είχαμε συναντήσει κατά τη μελέτη της κυτταρικής αναπνοής, όπου η ροή H<sup>+</sup> και e<sup>-</sup> πάνω



στα συνένζυμα της αναπνευστικής αλυσίδας ήταν υπεύθυνα για τη παραγωγή ενέργειας με τη μορφή ATP. Το ίδιο θα συμβεί και κατά τα πρώτα στάδια της φωτοσύνθεσης, όπου η φωτεινή ενέργεια θα μετατραπεί σε χημική με τη μορφή του ATP. Πρώτα όμως θα δούμε πως η φωτεινή ενέργεια μετατρέπεται σε ροή ηλεκτρονίων

Οι φωτοχημικές διαδικασίες επιτελούνται από ειδικά μόρια που ονομάζονται χλωροφύλλες. Οι χλωροφύλλες λοιπόν έχουν την ιδιότητα να μετατρέπουν την φωτεινή ενέργεια σε ροή ηλεκτρονίων.

### 2.5.5. Χλωροφύλλη

Η χλωροφύλλη στα φυτά απαντάται σε δύο μορφές: την α και τη β.

Οι μοριακοί τύποι των δύο αυτών τύπων χλωροφύλλης δείχνουν ότι αυτά τα μόρια είναι περίπλοκα και αποτελούνται από πέντε διαφορετικά είδη ατόμων:

χλωροφύλλη α:  $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$

χλωροφύλλη β:  $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$

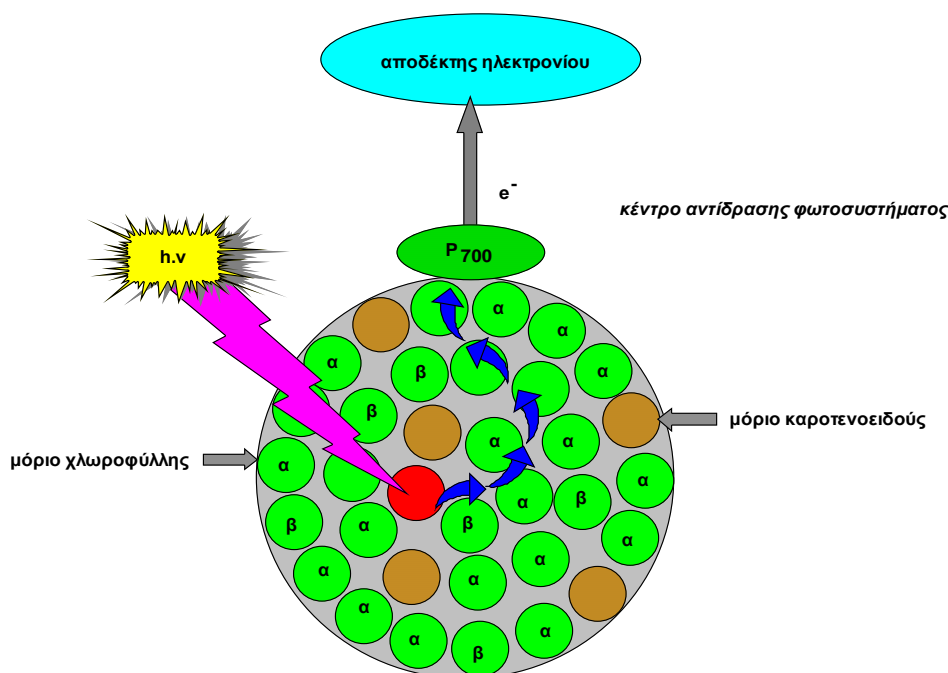
Αυτά τα είδη των χλωροφυλλών δίνουν το γνωστό πράσινο χρώμα των φύλλων. Η χλωροφύλλη απορροφά κυρίως το ιώδες και το κόκκινο μήκος κύματος, αλλά πολύ λίγο το πράσινο. Τα μήκη κύματος του φωτός που δεν απορροφώνται, ανακλώνται και γι' αυτό τον λόγο βλέπουμε τα φύλλα πράσινα.

Επίσης άλλες φωτοσυνθετικές χρωστικές βρίσκονται πάντα μαζί με την χλωροφύλλη. Είναι ορισμένες κίτρινες και πορτοκαλί χρωστικές που ονομάζονται καροτενοειδή. Ο ρόλος τους είναι η απορρόφηση ορισμένων μήκων κύματος του φωτός και η μεταφορά της ενέργειας στη χλωροφύλλη.

Υπάρχουν σημαντικές λειτουργικές διαφορές μεταξύ των χλωροφυλλών α και β. Οι χλωροφύλλες α παρουσιάζονται σε δύο μορφές. Η μια μορφή τους, δέχεται την φωτεινή ενέργεια υπό μορφή φωτονίων ( $h\nu$ ) και διεγείρεται (δηλ., τα ηλεκτρόνια πηγαίνουν σε στιβάδα με υψηλότερο επίπεδο ενέργειας), ενώ η άλλη δέχεται την φωτεινή ενέργεια και ιονίζεται (δηλ., αποδεσμεύονται ηλεκτρόνια από την εξωτερική στιβάδα). Αντίθετα οι χλωροφύλλες β έχουν μία μόνο δυνατότητα. Να διεγείρονται μόλις δεχθούν φωτεινή ενέργεια.

### 2.5.6. Φωτοσυστήματα

Τα μόρια των χρωστικών είναι οργανωμένα σε φωτοσυνθετικές μονάδες που ονομάζονται *φωτοσυστήματα*. Κάθε φωτοσύστημα είναι μια διάταξη μορίων χρωστικών: χλωροφυλλών α και β και καροτενοειδών, από τα οποία απορροφάται η ενέργεια φωτός και τελικά καταλήγει σε ένα συγκεκριμένο μόριο χλωροφύλλης α το οποίο ιονίζεται. Σημαντικό τμήμα του φωτοσυστήματος είναι το *κέντρο αντίδρασης* που αποτελείται από αυτό το μόριο χλωροφύλλης α και ένα ειδικό πρωτεϊνικό παράγοντα που συνιστά τον αποδέκτη ηλεκτρονίων. Η ενέργεια που απορροφάται από τα μόρια των χρωστικών μεταφέρεται από το ένα μόριο στο άλλο μέχρις ότου φθάσει στην χλωροφύλλη α του κέντρου αντίδρασης του φωτοσυστήματος.



**Εικόνα 19.**

Σχηματικό διάγραμμα της επιφάνειας ενός φωτοσυστήματος (του φωτοσυστήματος I) που βρίσκεται στη μεμβράνη του θυλακοειδούς. Το φωτοσύστημα περιέχει μερικές εκατοντάδες μόρια χλωροφύλλης και καροτενοειδών. Η φωτεινή ενέργεια με μορφή κβάντων φωτός ( $h\nu$ ) απορροφάται από τις χλωροφύλλες που απαρτίζουν το φωτοσύστημα και μεταφέρεται μέσω των άλλων μορίων των χρωστικών στην ειδική χλωροφύλλη του κέντρου αντίδρασης του φωτοσυστήματος η οποία στη συνέχεια αποιονίζεται. Η πορεία της ενέργειας που έχει απορροφηθεί αναπαρίσταται με τα σκοτεινόχρωμα βέλη. Αν και όλα τα μόρια χρωστικών μπορούν να απορροφούν το φως, μόνο το κέντρο αντίδρασης του φωτοσυστήματος μπορεί να μετατρέψει την ενέργεια του φωτονίου σε ροή ηλεκτρονίων.

Υπάρχουν δύο είδη φωτοσυστημάτων, που το καθένα από αυτά έχουν το δικό τους κέντρο αντίδρασης. Το φωτοσύστημα I και το φωτοσύστημα II. Οι κυριότερες διαφορές μεταξύ των φωτοσυστημάτων είναι δύο:

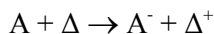
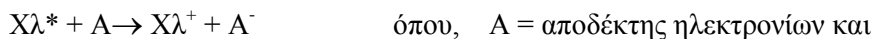
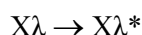
α) Η αναλογία μεταξύ μορίων χλωροφύλλης  $\alpha$  και  $\beta$  είναι υψηλότερη στο φωτοσύστημα I.

β) Η σύσταση του ενεργού κέντρου τους (που όπως είδαμε είναι σύμπλοκο ενός μορίου χλωροφύλλης  $\alpha$  και μιας ειδικής πρωτεΐνης) είναι διαφορετική. Εξ αιτίας κυρίως αυτής της διαφοράς το καθένα από τα φωτοσυστήματα παρουσιάζει μέγιστη απορρόφηση σε διαφορετικά μήκη κύματος. Έτσι το φωτοσύστημα I παρουσιάζει μέγιστη απορρόφηση στα 710 nm και το φωτοσύστημα II στα 680 nm. Για αυτό το λόγο το ενεργό κέντρο του φωτοσυστήματος I λέγεται  $P_{700}$  και το ενεργό κέντρο του φωτοσυστήματος II λέγεται  $P_{680}$ .

### 2.5.7. Φωτοχημικό φαινόμενο

Πιστεύεται ότι το φωτοχημικό φαινόμενο προχωρεί ως εξής. Όταν ένα μόριο χλωροφύλλης  $\alpha$  (Χλ) απορροφήσει ένα κβάντο φωτός, ( $h\nu$ ), διεγείρεται και η ενέργεια που υπάρχει στο κβάντο αυτό του φωτός χρησιμεύει για να ανεβάσει ένα  $e^-$  σε υψηλότερο επίπεδο ενεργείας. Η ενεργοποιημένη χλωροφύλλη (Χλ\*) αποδίδει ένα ηλεκτρόνιο και έτσι δημιουργείται μία ελεύθερη ρίζα, δηλ., το μόριο της χλωροφύλλης ιονίζεται. Το  $e^-$  αυτό το παραλαμβάνει ένας αποδέκτης  $e^-$  (Α) και η χλωροφύλλη επανέρχεται στην αρχική της κατάσταση, αφού αποϊονισθεί δηλ., δεχτεί ένα  $e^-$ , από ένα δότη (Δ). Έτσι η χλωροφύλλη δρα τόσο σαν οξειδωτικός όσο και σαν αναγωγικός παράγοντας.

Περίληπτικά τα παραπάνω φαινόμενα μπορούν να απεικονισθούν με τις παρακάτω εξισώσεις χημικών αντιδράσεων :



Μ' αυτό τον τρόπο, στο φωτοχημικό φαινόμενο η φωτεινή ενέργεια μετατρέπεται σε ροή ηλεκτρονίων. Φυσικά αυτές οι φωτοχημικές διαδικασίες λαμβάνουν χώρα κατά το στάδιο των φωτεινών αντιδράσεων.

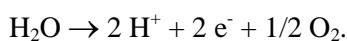
Αμέσως μετά, θα εξετάσουμε την πορεία αυτή των ηλεκτρονίων και θα δούμε με ποιο τρόπο παράγεται ενέργεια με τη μορφή ATP, αλλά και πως παράγονται άτομα υδρογόνου και μοριακού οξυγόνου από το νερό.

### 2.5.8. Στάδιο των φωτεινών αντιδράσεων

Ας δούμε τώρα από κοντά πως λειτουργούν τα φωτοσυστήματα και απογίνονται τα ηλεκτρόνια που δημιουργούνται με τον ιονισμό της χλωροφύλλης. Το καθένα από τα δύο φωτοσυστήματα έχει διαφορετικούς δότες και αποδέκτες ηλεκτρονίων και γι' αυτό κάνουν και διαφορετική δουλειά.

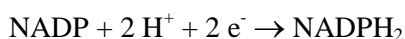
Έτσι αφού διεγερθεί η P<sub>700</sub> του φωτοσυστήματος I αποδίδει το ηλεκτρόνιό της σ' έναν αποδέκτη την FRS (μια μικρού μοριακού βάρους πρωτεΐνη). Από εκεί τα ηλεκτρόνια μεταφέρονται στην φερρεδοξίνη, FDX, μια μικρού μοριακού βάρους πρωτεΐνη που περιέχει σίδηρο), και τέλος, στο NADP.

Για την χημική σύσταση του ενεργού κέντρου του φωτοσυστήματος II γνωρίζουμε πολύ λιγότερα. Πιθανόν να μοιάζει με εκείνη του P<sub>700</sub> του φωτοσυστήματος I, δηλ., σύμπλοκο χλωροφύλλης α και πρωτεΐνης. Ο πρώτος αποδέκτης ηλεκτρονίων δεν είναι επίσης πλήρως γνωστός και συνήθως περιγράφεται σαν παράγοντας Z. Έτσι τα ηλεκτρόνια που προέρχονται από τον ιονισμό της χλωροφύλλης α του φωτοσυστήματος II οδεύουν πρώτα στον ισχυρό αυτό οξειδωτικό παράγοντα Z και τον ανάγουν. Έτσι, δημιουργείται ένα «κενό» ηλεκτρονίου στην χλωροφύλλη. Ο αποϊονισμός του P<sub>680</sub> γίνεται από τα ηλεκτρόνια του υδρογόνου του νερού που φωτολύεται και διασπάται σε H<sup>+</sup> και O<sub>2</sub> σύμφωνα με την αντίδραση:

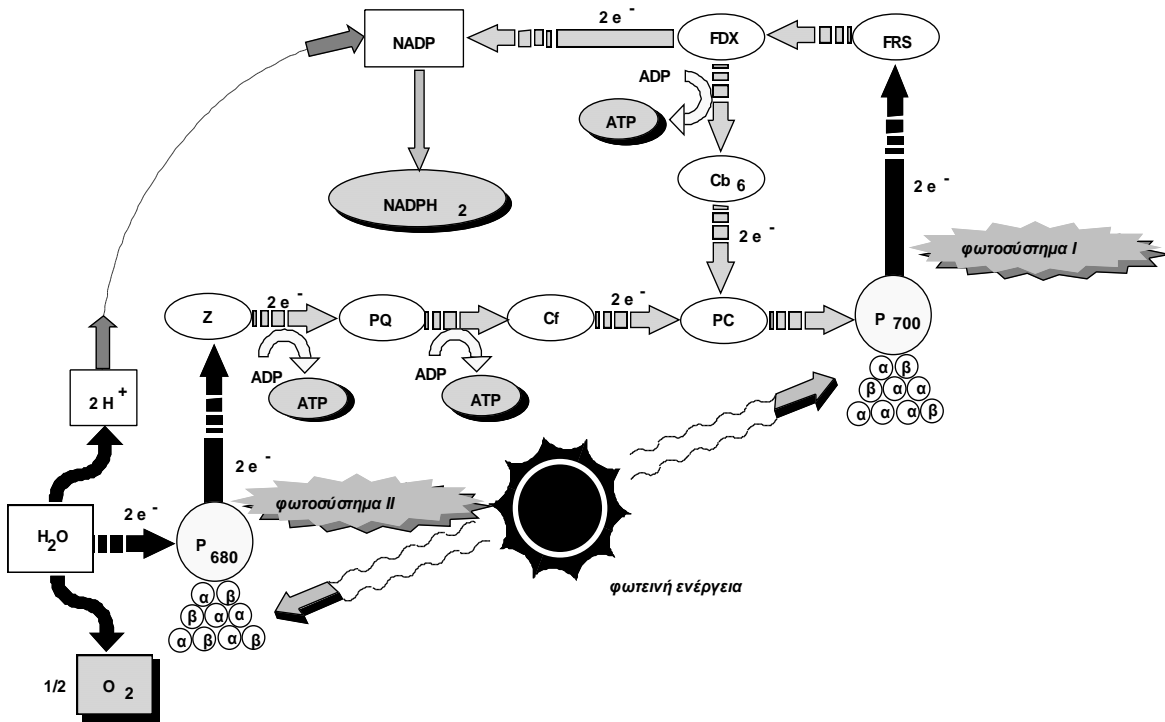


Η αντίδραση αυτή γίνεται με τη βοήθεια ενός ενζύμου που περιέχει Mn<sup>+2</sup> και ονομάζεται δευδρογενάση του H<sub>2</sub>O.

Το μόριο του NADPH<sub>2</sub> σχηματίζεται από NADP, ηλεκτρόνια που προέρχονται από τον ιονισμό μορίων χλωροφύλλης, και πρωτόνια που προέρχονται από την φωτόλυση σύμφωνα με την αντίδραση:



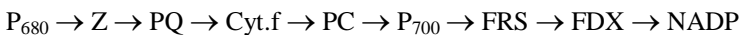
Η τελευταία αυτή αντίδραση καταλύεται από το ένζυμο ρεδοκτάση της φερρεδοξίνης-NADP.



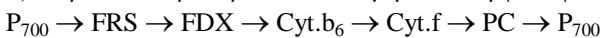
**Εικόνα 20.**

Διαγραμματική αναπαράσταση ροής ηλεκτρονίων κατά το στάδιο των φωτεινών αντιδράσεων της φωτοσύνθεσης και των αντιδράσεων της μη κυκλικής και κυκλικής φωτοφωσφορυλίωσης. Τα έντονα κάθετα βέλη δείχνουν ενδόθερμες αντιδράσεις και τα υπόλοιπα εξώθερμες.

i) Πορεία των ηλεκτρονίων κατά μη κυκλική φωτοφωσφορυλίωση:



ii) Πορεία των ηλεκτρονίων κατά μη κυκλική φωτοφωσφορυλίωση:



Κατά την μη κυκλική φωτοφωσφορυλίωση συμβαίνει η φωτόλυση του νερού και ο σχηματισμός του NADPH<sub>2</sub>

Κατά την φωτόλυση αποσπώνται  $e^-$  από το νερό και αποϊονίζονται την  $P_{680}$  που έχουν ιονισθεί (έχουν χάσει  $e^-$ ). Ο ακριβής πάντως μηχανισμός είναι ακόμα άγνωστος. Έτσι το μόριο του νερού διασπάται (φωτολύεται) σύμφωνα με την παρακάτω εξίσωση:  $H_2O \rightarrow 2H^+ + 2e^- + 1/2 O_2$

Το μόριο του NADPH<sub>2</sub> σχηματίζεται από NADP, ηλεκτρόνια που προέρχονται από τον ιονισμό μορίων χλωροφύλλης, και πρωτόνια που προέρχονται από την φωτόλυση ( $NADP + 2H^+ + 2e^- \rightarrow NADPH_2$ )

Μετά τον παράγοντα Z, τα ηλεκτρόνια πηγαίνουν στην πλαστοκινόνη, λιποειδές μόριο που μοιάζει πολύ με την ουβοκινόνη της αναπνευστικής αλυσίδας και την ανάγουν. Στη συνέχεια τα ηλεκτρόνια μεταφέρονται με την ίδια διαδικασία στο σύστημα μεταφορέων που αποτελείται από πρωτεΐνες μεταξύ των οποίων και κυτοχρώματα a, b, και f καθώς και πλαστοκινόνη (μια πρωτεΐνη που περιέχει χαλκό). Η τελική κατάληξη των ηλεκτρονίων που προέρχονται από την  $P_{680}$  του φωτοσυστήματος I είναι η χλωροφύλλη του  $P_{700}$ . Έτσι μ' αυτό τον τρόπο η  $P_{700}$  αποϊονίζεται από τα ηλεκτρόνια  $P_{680}$ .

Τα δύο φωτοσυστήματα συνδέονται μεταξύ τους με μια σειρά μεταφορέων ηλεκτρονίων που έχουν αυξανόμενο δυναμικό οξειδοαναγωγής. Κατά τη διάρκεια της ροής αυτής των ηλεκτρονίων πάνω στους μεταφορείς γίνεται και σύνθεση ATP από ADP και  $P_i$ . Τα στάδια μετάβασης των ηλεκτρονίων από τον ένα στον άλλο μεταφορέα αντιστοιχούν σε εξώθερμες οξειδοαναγωγικές αντιδράσεις και η ενέργεια που εκλύεται χρησιμεύει για την σύνθεση του ATP. Η σύνθεση ATP, από ADP και  $P_i$ , που συνδέεται με τον φωτοσυνθετικό μηχανισμό ονομάζεται *φωτοφωσφορυλίωση*. Αυτή την διαδικασία την είχαμε συναντήσει κατά τη μελέτη της οξειδωτικής φωσφορυλίωσης, όπου η ροή  $H^+$  και  $e^-$  πάνω στα συνένζυμα της αναπνευστικής αλυσίδας ήταν υπεύθυνη για τη παραγωγή ενέργειας με τη μορφή ATP.

Σχηματικά η ροή των ηλεκτρονίων από το νερό στο NADP αναπαριστάται στην εικόνα 20. Σ' αυτή βλέπουμε επίσης ότι τα ηλεκτρόνια που προέρχονται από το φωτοσύστημα I μπορεί να πάνε είτε προς το NADP ή να επιστρέψουν στο ενδιάμεσο σύστημα μεταφοράς ηλεκτρονίων μέσω του κυτοχρώματος b. Έτσι διακρίνουμε δύο τύπους μεταφοράς ηλεκτρονίων: την μη κυκλική και την κυκλική μεταφορά.

Κατά τη μη κυκλική μεταφορά τα ηλεκτρόνια που προέρχονται από την  $P_{680}$  πηγαίνουν στην  $P_{700}$  και από κει στο NADP. Στην περίπτωση της κυκλικής εμπλέκεται μόνο το φωτοσύστημα I. Τα ηλεκτρόνια που προέρχονται από την  $P_{700}$  επανέρχονται πάλι στην ίδια ( $P_{700}$ ). Η μη κυκλική μεταφορά των ηλεκτρονίων αντιστοιχεί στην διαδικασία που ονομάζεται *μη κυκλική φωτοφωσφορυλίωση*, ενώ η κυκλική στην *κυκλική φωτοφωσφορυλίωση*.

Έτσι συνοπτικά κατά την μη κυκλική φωτοφωσφορυλίωση, όπου συμμετέχουν και τα δύο φωτοσυστήματα, φωτολύεται το νερό και παράγονται ένα μόριο  $NADPH_2$  και δύο μόρια ATP. Κατά την κυκλική φωτοφωσφορυλίωση, όπου συμμετέχουν μόνο το φωτοσύστημα I, παράγεται ένα μόριο ATP. Η κυκλική φωτοφωσφορυλίωση λειτουργεί σε περιπτώσεις όπου το φυτό βρίσκεται σε συνθήκες ξηρασίας. Οι διαφορές μεταξύ κυκλικής και μη κυκλικής φωτοφωσφορυλίωσης συνοψίζονται στον παρακάτω πίνακα.

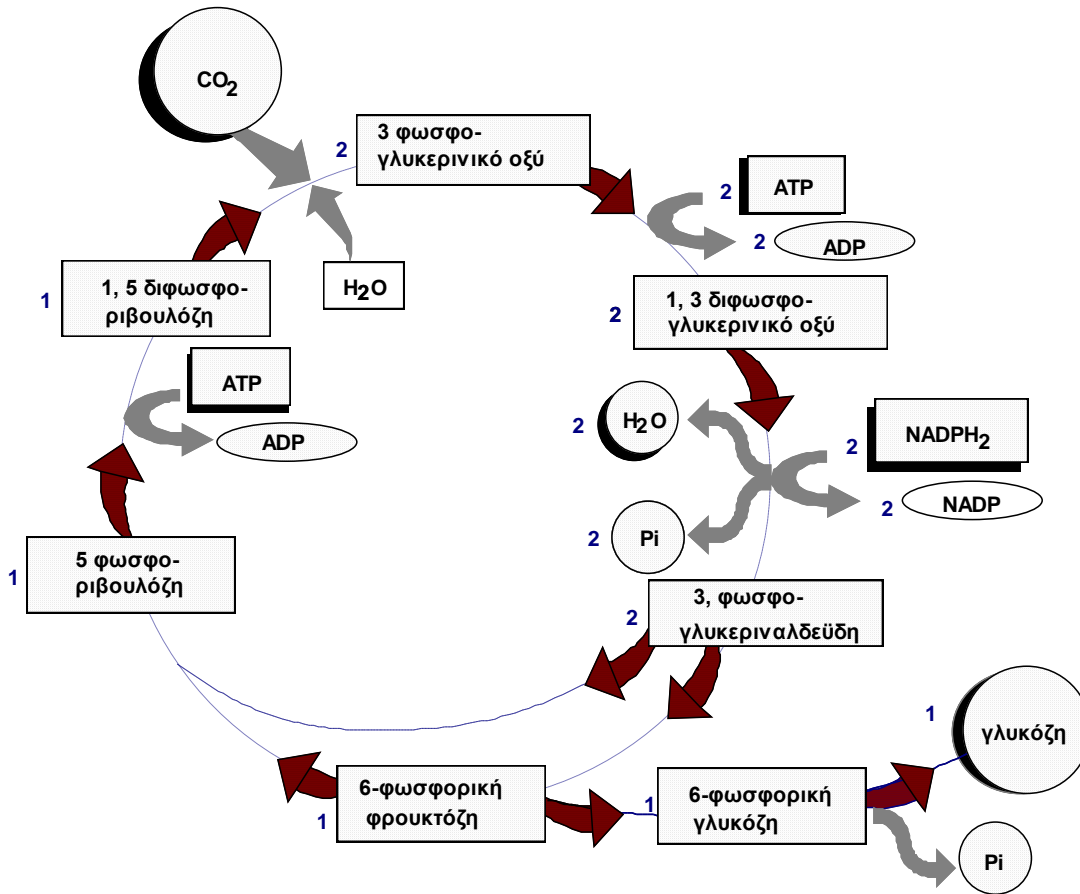
### Πίνακας III.

Ομοιότητες και διαφορές μεταξύ κυκλικής και μη κυκλικής φωτοφωσφορυλίωσης.

	<i>Μη κυκλική φωτοφωσφ\ση</i>	<i>Κυκλική φωτοφωσφ\ση</i>
<b>1</b>	Ιονίζονται τα φωτοσυστήματα I και II ( $P_{700}$ και $P_{680}$ )	Ιονίζεται το φωτοσύστημα I ( $P_{700}$ )
<b>2</b>	Αποϊονίζονται τα μόρια της $P_{700}$ του φωτοσυστήματος I από τα $e^-$ της $P_{680}$ του φωτοσυστήματος II	Αποϊονίζονται τα μόρια της $P_{700}$ από τα $e^-$ του ίδιου φωτοσυστήματος τα οποία επανέρχονται σ' αυτά
<b>3</b>	Παράγονται 2 μόρια ATP	Παράγεται 1 μόριο ATP
<b>4</b>	Παράγεται $O_2$	Δεν παράγεται $O_2$
<b>5</b>	Παράγεται $NADPH_2$	Δεν παράγεται $NADPH_2$
<b>6</b>	Γίνεται φωτόλυση του $H_2O$ . Τα $e^-$ που προέρχονται από την φωτόλυση του $H_2O$ αποϊονίζουν τα μόρια της $P_{680}$	Δεν γίνεται φωτόλυση του $H_2O$

Έτσι στο τέλος των φωτεινών αντιδράσεων έχουν παραχθεί: α) μοριακό οξυγόνο ( $O_2$ ), β)  $NADPH_2$ , δηλ., άτομα υδρογόνου (H) που μεταφέρονται με το NADP, και γ) ενέργεια με τη μορφή ATP. Από αυτά, τα

δύο τελευταία δηλαδή το  $\text{NADPH}_2$  (που μεταφέρει τα άτομα υδρογόνου) και το ATP θα χρησιμοποιηθούν στο επόμενο στάδιο, εκείνο των σκοτεινών αντιδράσεων.



**Εικόνα 21.**

Διαγραμματική απλουστευμένη αναπαράσταση των αντιδράσεων που γίνονται κατά το στάδιο των σκοτεινών αντιδράσεων (κύκλος του Calvin). Σημαντικό σημείο του κύκλου αυτού είναι η μετατροπή του διφωσφογλυκερινικού οξέος σε φωσφορογλυκεριναλδεύδη, όπου και οξειδώνεται το  $\text{NADPH}_2$  που παράχθηκε στις φωτεινές αντιδράσεις. Μέρος της φωσφορογλυκεριναλδεύδης μετατρέπεται σε γλυκόζη, ενώ ένα άλλο μέρος της χρησιμοποιείται για τον επανασηματισμό του αρχικού μορίου του κύκλου, της διφωσφορικής ριβουλόξης.

### 2.5.9. Στάδιο των σκοτεινών αντιδράσεων

Το στάδιο των σκοτεινών αντιδράσεων ή κύκλος του Calvin είναι το στάδιο εκείνο κατά το οποίο θα δεσμευθεί  $\text{CO}_2$  και θα σχηματιστεί γλυκόζη. Η εικόνα () είναι μία απλοποιημένη μορφή του κύκλου τον άνθρακα.

#### 1) Δέσμευση $\text{CO}_2$

(α) Το διοξείδιο του άνθρακα αντιδρά με μία ένωση 5 ατόμων άνθρακα, τη διφωσφορική ριβουλόζη, που έχει από μία φωσφορική ομάδα σε κάθε άκρο, για να δώσει ένα ενδιάμεσο προϊόν 6 ατόμων άνθρακα. Το ενδιάμεσο προϊόν είναι ασταθές και διασπάται σε δύο μόρια φωσφογλυκερινικού οξέος, σύμφωνα με τη συνοπτική χημική εξίσωση

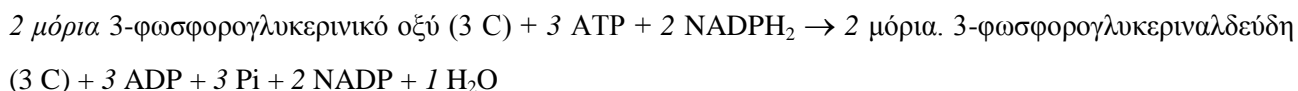
1 μόριο 1,5 διφωσφοριβουλόζη (5 C) +  $\text{CO}_2$  → 1 μόριο ασταθές προϊόν (6 C) → 2 μόρια 3-φωσφορογλυκερινικό οξύ (3 C).

## 2) Σχηματισμός γλυκόζης

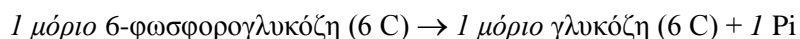
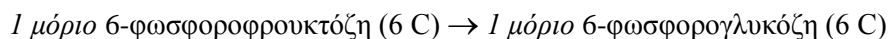
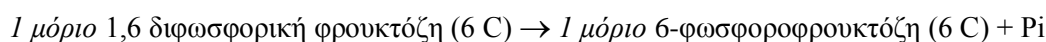
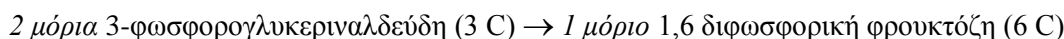
i) Στη συνέχεια, το φωσφογλυκερινικό οξύ λόγω της διάσπασης του ATP σε ADP και Pi, δέχεται άλλη μία φωσφορική ομάδα και μετατρέπεται σε μία διφωσφορική ένωση, το διφωσφογλυκερινικό οξύ.

ii) Το διφωσφογλυκερινικό οξύ δέχεται τα άτομα υδρογόνου του NADPH<sub>2</sub> και ανάγεται σε σάκχαρο 3 ατόμων άνθρακα, τη φωσφορική τριόζη, 3,φωσφογλυκεριναλδεύδη.

Η συνολική χημική αντίδραση των δύο αυτών αντιδράσεων είναι η εξής:



iii) Μέρος της φωσφορογλυκεριναλδεύδης μετατρέπεται σε γλυκόζη, αφού μετατραπεί πρώτα σε διφωσφορική φρουκτόζη και υποστεί διαδοχικές αποφωσφορυλιώσεις. Η φωσφορογλυκεριναλδεύδη ακολουθεί την παρακάτω πορεία:



## 3) Επανασχηματισμός της διφωσφορικής ριβουλόζης

Ένα άλλο μέρος της φωσφορογλυκεριναλδεύδης χρησιμοποιείται για το σχηματισμό ένωσης 5 ατόμων άνθρακα, τη 5, φωσφορική ριβουλόζη, μέσω μιας πολύπλοκης σειράς αντιδράσεων.

Η φωσφορική ριβουλόζη δέχεται μία δεύτερη φωσφορική ομάδα και μετατρέπεται σε 1,5 διφωσφορική ριβουλόζη, η οποία είναι έτοιμη να αντιδράσει με ένα καινούργιο μόριο διοξειδίου του άνθρακα, ώστε να αρχίσει πάλι ένας νέος κύκλος του άνθρακα. Η εικόνα () δείχνει πώς ένα μόριο του διοξειδίου του άνθρακα μεταφέρεται μέσω των αντιδράσεων του κύκλου του άνθρακα. Αλλά ένα μόριο CO<sub>2</sub> μπορεί να προμηθεύσει μόνο ένα από τα έξι άτομα άνθρακα του μορίου της γλυκόζης. Τα υπόλοιπα 5 άτομα άνθρακα θα πρέπει να ήταν ήδη παρόντα στο κύτταρο.

Για να σχηματισθεί ένα ολόκληρο μόριο γλυκόζης από απορροφούμενα CO<sub>2</sub>, θα έπρεπε να περάσουν από τον κύκλο τον άνθρακα 6 μόρια CO<sub>2</sub>, όπως φαίνεται στην εικόνα ()

### Πίνακας IV.

Διαφορές και ομοιότητες μεταξύ κυτταρικής αναπνοής και φωτοσύνθεσης

#### α) Ομοιότητες

1	Και στις δύο γίνεται μεταφορά e-
2	Και στις δύο γίνονται φωσφορυλιώσεις (παραγωγή ATP)
3	Και οι δύο γίνονται σε μεμβρανώδη κυτταρικά οργανίδια (χλωροπλάστες, μιτοχόνδρια αντίστοιχα)

## β) Διαφορές

	<i>Κυτταρική αναπνοή</i>	<i>Φωτοσύνθεση</i>
1	Είναι ανεξάρτητη από το φως	Γίνεται μόνο παρουσία φωτός
2	Χρησιμοποιεί μοριακό O <sub>2</sub>	Χρησιμοποιεί H <sub>2</sub> O και CO <sub>2</sub>
3	Ελευθερώνει CO <sub>2</sub>	Ελευθερώνει O <sub>2</sub>
4	Σχηματίζεται H <sub>2</sub> O	Σχηματίζεται εξόζη C <sub>6</sub> H <sub>12</sub> O <sub>6</sub>
5	Εξώθερμη αντίδραση	Ενδόθερμη αντίδραση
6	οργανικές ουσίες (εξόζη) + O <sub>2</sub> → CO <sub>2</sub> + H <sub>2</sub> O+ (ενέργεια)	CO <sub>2</sub> + H <sub>2</sub> O + (ενέργεια) → οργανικές ουσίες (εξόζη)
7	Γίνεται στα μιτοχόνδρια	Γίνεται στους χλωροπλάστες
8	Παραγωγή ATP με οξειδωτική φωσφορυλίωση	Παραγωγή ATP με φωτοφωσφορυλίωση
9	Γίνεται σε όλους τους οργανισμούς (Μετατροπή χημικής σε χημική ενέργεια)	Γίνεται σε όλους τους αυτότροφους οργανισμούς (Μετατροπή φωτεινής σε χημική ενέργεια)

## 2.6. Συνολική εικόνα του μεταβολισμού

## 2.6.1. Γενικά

Οι καταβολικές και οι αντίστοιχα αντίστροφές τους αναβολικές οδοί μεταξύ ενός πρόδρομου και ενός τελικού μορίου (π.χ πρωτεΐνη → αμινοξέα και αμινοξέα → πρωτεΐνη) δεν ακολουθούν την ίδια πορεία. Είναι δυνατό να χρησιμοποιούν διαφορετικά ενδιάμεσα προϊόντα ή διαφορετικές ενζυμικές αντιδράσεις κατά τα στάδια που μεσολαβούν μεταξύ πρόδρομου και τελικού μορίου. Για παράδειγμα, για την αποδόμηση της γλυκόζης σε πυροσταφυλικό οξύ στα κύτταρα του ήπατος είναι απαραίτητη η αλληλουχία 11 ειδικών ενζύμων. Εν τούτοις, η βιοσύνθεση της γλυκόζης δεν συμβαίνει με μια απλή αντιστροφή των πιο πάνω βιοχημικών σταδίων. Πραγματοποιείται με τη χρησιμοποίηση μόνο των 9 αντίστροφων βιοχημικών σταδίων της αποδόμησης της γλυκόζης. Τα υπόλοιπα 2 στάδια αντικαθίστανται από ένα τελειώς διαφορετικό πολυενζυματικό σύστημα. Αυτή η αναντιστοιχία της πορείας μεταξύ αναβολικών και καταβολικών αντιδράσεων συμβαίνει κυρίως για τρεις λόγους. Πρώτα, η μεταβολική οδός που χρησιμοποιείται για την αποδόμηση ενός μορίου μπορεί να είναι ενεργητικά ασύμφορη για να χρησιμοποιηθεί για τη βιοσύνθεσή του. Ένας άλλος βασικός λόγος είναι ότι η καταβολική και η αντίστοιχη αναβολική οδός πρέπει να ρυθμίζονται ανεξάρτητα η μία από την άλλη. Αν, για παράδειγμα, μια αμφίδρομη πορεία χρησιμοποιούταν ταυτόχρονα από αναβολικές και καταβολικές οδούς, μια επιβράδυνση της καταβολικής οδού θα προκαλούσε επίσης μια επιβράδυνση της αναβολικής οδού. Επίσης, θα πρέπει να σημειωθεί ότι οι καταβολικές και οι αντίστοιχα αντίστροφές τους αναβολικές οδοί γίνονται σε διαφορετικά μέρη του κυττάρου, όπου υπάρχουν διαφορετικά ένζυμα.

Τα παραπάνω δείχνουν την πολυπλοκότητα των αντιδράσεων του μεταβολισμού. Γενικά όλες οι αντιδράσεις του μεταβολισμού είναι συνδεδεμένες μεταξύ τους. Ο μεταβολισμός είναι ένα εξαιρετικά σύνθετο δίκτυο βιοχημικών αντιδράσεων. Αν η ροή των θρεπτικών ουσιών από το ένα μέρος αυτού του δικτύου στο άλλο ελαττωθεί ή παρεμποδιστεί, ολόκληρο το δίκτυο θα διαφοροποιήσει τις λειτουργίες του ώστε να αντισταθμίσει τις αλλαγές αυτές. Κάθε μεταβολική οδός, είτε είναι αναβολική ή καταβολική ρυθμίζεται με τέ-



τοιο τρόπο ώστε να μπορεί να ανταποκριθεί ο οργανισμός στις στιγμιαίες ανάγκες της οικονομίας του κυττάρου. Οι αντιδράσεις του καταβολισμού και του αναβολισμού διευθετούνται έτσι ώστε να πραγματοποιούνται όσο γίνεται περισσότερο οικονομικά, με την ελάχιστη άσκοπη χρήση ύλης και ενέργειας.

### 2.6.2. Βασικός ρυθμός μεταβολισμού

Έχει υπολογιστεί ότι τα 2/3 περίπου του ενεργειακού περιεχομένου της τροφής που καταναλώνεται από άτομο που βρίσκεται σε ανάπαυση χρησιμοποιούνται για τη διατήρηση του βασικού ρυθμού μεταβολισμού. Ο βασικός ρυθμός μεταβολισμού είναι ο ρυθμός με τον οποίο η ενέργεια πρέπει να απελευθερώνεται ώστε να μπορούν να εκτελεστούν ζωτικές λειτουργίες του οργανισμού, όπως καρδιακοί παλμοί, αναπνοή, βιοσύνθεση πρωτεϊνών και άλλων σημαντικών μορίων. Κατά τη βρεφική και παιδική ηλικία ο βασικός ρυθμός μεταβολισμού είναι πολύ υψηλότερος, επειδή είναι περισσότερη η ενέργεια που απαιτείται για τη βιοσύνθεση των κυτταρικών συστατικών που λαμβάνει χώρα κατά την αύξηση. Από τη περίοδο της ωρίμανσης μέχρι τη μέση ηλικία ο βασικός ρυθμός μεταβολισμού παραμένει περίπου σταθερός, ενώ από εκεί και πέρα όσο αυξάνει η ηλικία βαθμιαία μειώνεται.

Οι άντρες έχουν συνήθως υψηλότερο βασικό ρυθμό μεταβολισμού από τις γυναίκες. Αυτό οφείλεται στο ότι οι άντρες έχουν μικρότερη ποσότητα λίπους ανά μονάδα μάζας και επιφανείας σώματος.

Η κατανάλωση της ενέργειας σε δραστήρια άτομα συμπεριλαμβάνει και το ποσό που απαιτείται για την κίνηση του σώματος. Ως εκ τούτου, οι ενεργειακές ανάγκες του οργανισμού εξαρτώνται από πολλούς παράγοντες, όπως ηλικία, φύλο, βάρος σώματος και το μέγεθος της φυσικής δραστηριότητας. Οι ενεργειακές απαιτήσεις της γυναίκας αυξάνουν κατά την περίοδο της εγκυμοσύνης για να εξυπηρετήσουν την εμβρυϊκή ανάπτυξη και, μετά τη γέννηση τις απαιτήσεις του θηλασμού. Γι' αυτό το λόγο, σ' αυτή την περίπτωση, ο παγκόσμιος οργανισμός υγείας συνιστά την επιπρόσθετη παροχή ενέργειας, η οποία είναι περίπου 1500 KJ (ή 357 Kcal) ημερησίως.

Αν η ενέργεια που εισέρχεται στον οργανισμό υπό μορφή τροφής είναι μεγαλύτερη από τις άμεσες ανάγκες του, τότε αποθηκεύεται με τη μορφή λίπους, γεγονός που έχει σαν συνέπεια την αύξηση της μάζας του σώματος.

#### Πίνακας V.

Μέση ημερήσια κατανάλωση ενέργειας για άντρες και γυναίκες.

Ασχολία	ύπνος 8h (βασικός)	εργασία 8 h	ελεύθερος χρόνος 8 h	σύνολο 24 h
άντρες	2000 KJ	3500 KJ	5500 KJ	11000 KJ
σε ανάπαυση				
μέτρια δραστηριότητα				
υψηλή δραστηριότητα	2000 KJ	7500 KJ	5500 KJ	15000 KJ
γυναίκες	1750 KJ	3500 KJ	3750 KJ	9000 KJ
στο σπίτι ή το γραφείο				

**Πίνακας VI.**

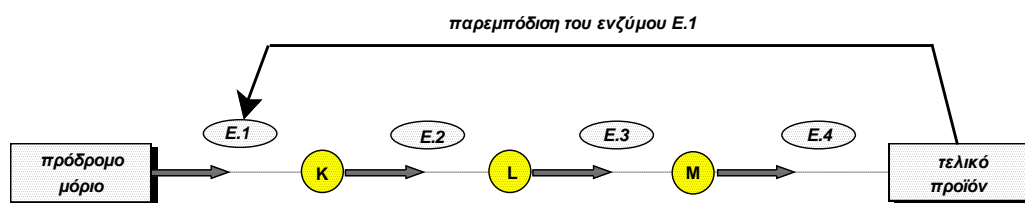
Συνιστώμενο ποσό προσφερόμενης ενέργειας ημερησίως σε KJ (ή Kcal) ανά Kg σώματος για άτομα αρσενικού φύλου σε διάφορες ηλικίες.

Ηλικία	Συνιστώμενο ποσό προσφερόμενης ενέργειας ημερησίως σε KJ ανά Kg σώματος
0-3 μηνών	500 KJ
6-9 μηνών	460 KJ
1-2 ετών	430 KJ
3-4 ετών	410 KJ
4-5 ετών	400 KJ
ενήλικος	180 KJ

**2.6.3. Ρύθμιση του μεταβολισμού**

Η ρύθμιση της λειτουργίας των μεταβολικών οδών πραγματοποιείται με τρεις διαφορετικούς τύπους μηχανισμών: α) τους αναδραστικούς μηχανισμούς, β) την ορμονική ρύθμιση και γ) την γονιδιακή ρύθμιση.

Ο πρώτος και πιο άμεσος τρόπος ρύθμισης είναι οι *αναδραστικοί μηχανισμοί* (feedback) που οφείλονται στην δράση ειδικών ρυθμιστικών ενζύμων (αλλοστερικών ενζύμων). Σε πολλές μεταβολικές οδούς, το παραγόμενο τελικό προϊόν είναι ειδικός αναστολέας ή ενεργοποιητής του ενζύμου που καταλύει την πρώτη συνήθως αντίδραση στην σειρά. Μ' αυτό τον τρόπο ο οργανισμός δεν σπαταλά ενέργεια για την σύνθεση ενός προϊόντος που υπάρχει σε περίσσεια. Με το να αναστέλλεται μάλιστα η πρώτη αντίδραση στη σειρά, αποφεύγεται και η συσσώρευση των ενδιάμεσων προϊόντων (μεταβολιτών). Βλέπουμε λοιπόν ότι μ' αυτόν τον τρόπο έχουμε ένα μεταβολικό έλεγχο της ενζυμικής δράσης, μια και τα ίδια τα προϊόντα του μεταβολισμού ελέγχουν την δραστικότητα των ενζύμων και ως εκ τούτου τις βιοχημικές αντιδράσεις. Για παράδειγμα, σε ορισμένες καταβολικές οδούς, όπου παράγεται ATP από ADP, το τελικό προϊόν ATP δρα ως αναστολέας ενός από τα αρχικά στάδια της καταβολικής οδού. Αντίθετα, σε ορισμένες αναβολικές οδούς, το αμινοξύ που είναι τελικό προϊόν δρα ως αναστολέας ενός από τα αρχικά στάδια της αναβολικής οδού.

**Εικόνα 22.**

Ρύθμιση μιας μεταβολικής οδού με αναδραστικό μηχανισμό. Η δράση του ενζύμου E1 αναστέλλεται από το τελικό προϊόν της μεταβολικής οδού. Τα K, L και M είναι τα ενδιάμεσα προϊόντα της μεταβολικής οδού και E1, E2, E3 και E4 είναι τα ένζυμα που δρουν σε κάθε στάδιο. Το πρώτο ένζυμο (E1) της μεταβολικής οδού είναι αλλοστερικό ένζυμο.

Ο έλεγχος του μεταβολισμού πραγματοποιείται επίσης σ' ένα δεύτερο επίπεδο στους ανώτερους οργανισμούς, με την *ορμονική ρύθμιση*. Οι ορμόνες είναι οργανικά μόρια που μεταφέρουν πληροφορίες από μια μεριοχή κυττάρων σε μια άλλη. Εκκρίνονται από ενδοκρινείς αδένες, μεταφέρονται μέσω του αίματος σε άλλους ιστούς ή όργανα, όπου ενεργοποιούν ή αναστέλλουν κάποια ειδική μεταβολική δραστηριότητα. Η λειτουργία των ορμονών θα εξεταστεί εκτενέστερα σε επόμενο κεφάλαιο.

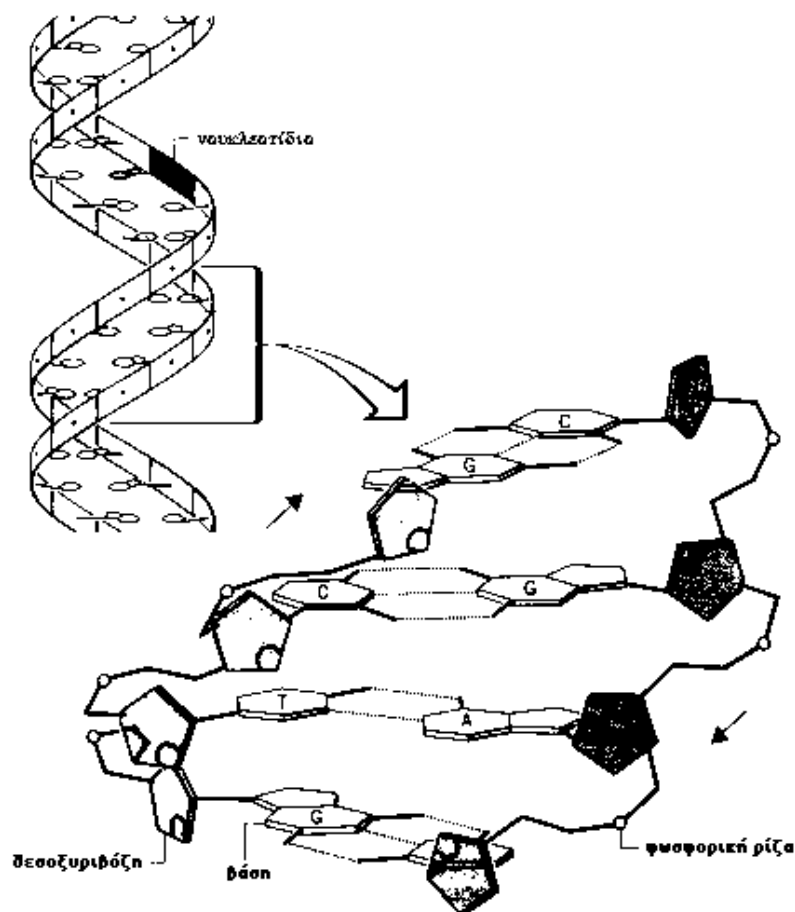
Το τρίτο επίπεδο στο οποίο εξασκείται ρύθμιση του μεταβολισμού είναι η *γονιδιακή ρύθμιση*. Με τη γονιδιακή ρύθμιση μεταβάλλεται η συγκέντρωση ενός ορισμένου ενζύμου στο κύτταρο. Η παρουσία ενός υποστρώματος σε υψηλές συγκεντρώσεις στο κύτταρο μπορεί να προκαλέσει την αύξηση της βιοσύνθεσης μιας σειράς ενζύμων που απαιτούνται για τη βιοχημική μετατροπή αυτού του υποστρώματος. Όπως θα δούμε πιο κάτω, η βιοσύνθεση των ενζύμων γίνεται πάνω στα ριβοσώματα με τη διαδικασία της πρωτεϊνικής σύνθεσης σύμφωνα με τις πληροφορίες που είναι εγγεγραμμένες σε μόρια mRNA. (βλέπε σχετικά στο αντίστοιχο κεφάλαιο). Λεπτομέρειες για την γονιδιακή ρύθμιση παρατίθενται σε επόμενο κεφάλαιο.

### 3. Γενετική

#### 3.1. Μοριακή βάση της κληρονομικότητας

##### 3.1.1. Το κεντρικό δόγμα της Βιολογίας

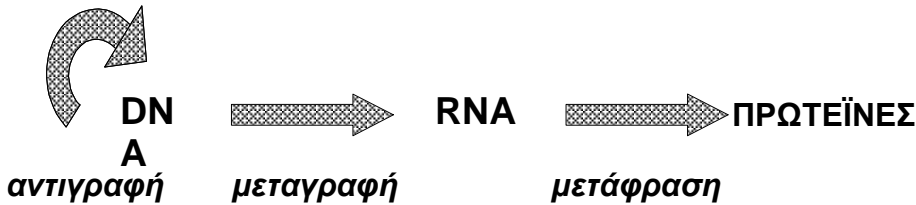
Το κάθε γονίδιο έχει τουλάχιστον δύο λειτουργίες: α) κατασκευάζει κι' άλλα γονίδια πανομοιότυπα με τον εαυτό του χρησιμεύοντας ως πρότυπο για την παραγωγή αντιγράφων του και β) μεταβιβάζει τη γενετική πληροφορία που είναι αποθηκευμένη στο DNA του για να κατευθύνει τις μεταβολικές λειτουργίες του κυττάρου και τελικά του σώματος που το περιέχει. Το μοντέλο της διπλής έλικας, όχι μόνο εξηγεί μ' επιτυχία την πρώτη λειτουργία, αλλά δείχνει και τον ακριβή τρόπο με τον οποίο γίνεται η δεύτερη, αποδεικνύοντας έτσι την αλήθεια της αρχικής υπόθεσης «ένα γονίδιο-ένα πολυπεπτιδίο». Οι δύο αυτές λειτουργίες περιγράφονται συνοπτικά στο κεντρικό δόγμα της Βιολογίας.



Εικόνα 23.

Σχηματική αναπαράσταση της δίκλωνης δομής του DNA.

Δύο διαδικασίες, η μεταγραφή και η μετάφραση, μεσολαβούν μεταξύ του «γονιδίου» και της «πρωτεΐνης» (ή καλύτερα, του πολυπεπτιδίου). Σύμφωνα μ' αυτές η γενετική πληροφορία, η οποία βρίσκεται γραμμένη στο μόριο του DNA, μεταγράφεται στο μόριο του mRNA και μέσω αυτού μεταφέρεται σε ειδικά οργάνια του κυτοπλάσματος, τα ριβοσώματα, για να μεταφραστεί τελικά σε πολυπεπτιδική αλυσίδα.



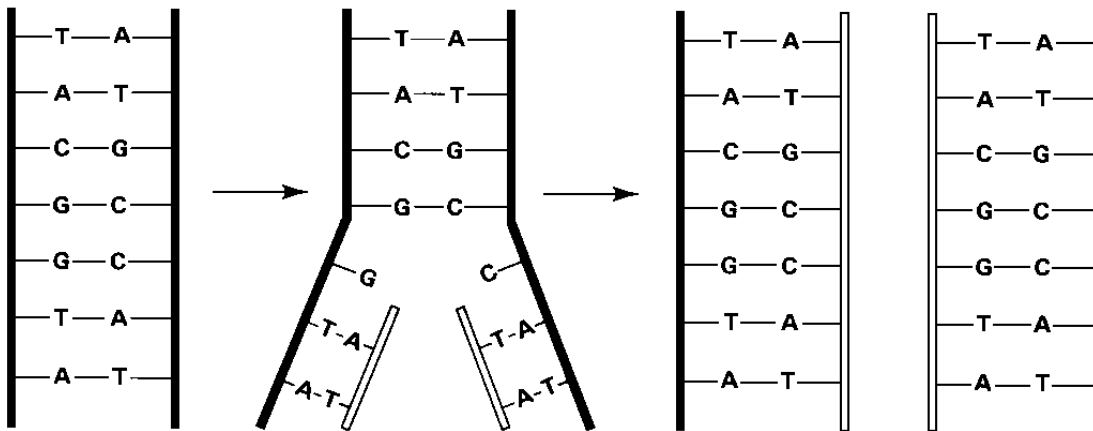
**Εικόνα 24.**

Διάγραμμα που παριστάνει το κεντρικό δόγμα της Βιολογίας. Το DNA αυτοδιπλασιάζεται (αντιγραφή), κατασκευάζει το RNA (μεταγραφή) και το RNA κατευθύνει το σχηματισμό των πολυπεπτιδίων (μετάφραση). Η αντιγραφή και η μεταγραφή γίνονται στον πυρήνα, ενώ η μετάφραση στο κυτόπλασμα.

- *Αντιγραφή*

Το πρότυπο της δίκλωνης έλικας του DNA μας επιτρέπει να αντιληφθούμε πως το μόριο του DNA και κατά συνέπεια, τα γονίδια κατευθύνουν τον ακριβή πολλαπλασιασμό τους. Η φάση της ζωής του κυττάρου κατά την οποία γίνεται αντιγραφή (αυτοδιπλασιασμός) του DNA είναι η μεσόφαση. Κατά τη φάση του αυτοδιπλασιασμού του DNA ανοίγει η διπλή έλικα σε πολλά σημεία κατά μήκος του DNA και διάφορα νουκλεοτίδια έρχονται στις αντίστοιχες θέσεις του DNA ακολουθώντας τον κανόνα της συμπληρωματικότητας των βάσεων. Στη συνέχεια, τα διάφορα νουκλεοτίδια ενώνονται μεταξύ τους και έτσι δημιουργούνται θυγατρικές αλυσίδες, οι οποίες είναι συμπληρωματικές των αλυσίδων του αρχικού μορίου.

Η σύνδεση των δεσοξυριβονουκλεοτιδίων για να δημιουργηθεί το μόριο του θυγατρικού DNA γίνεται με τη βοήθεια του ενζύμου DNA-πολυμεράση. Το ένζυμο DNA-πολυμεράση καταλύει την αντίδραση πολυμερισμού των δεσοξυριβονουκλεοτιδίων τα οποία ενώνονται μεταξύ τους με φωσφοδιεστερικούς δεσμούς.

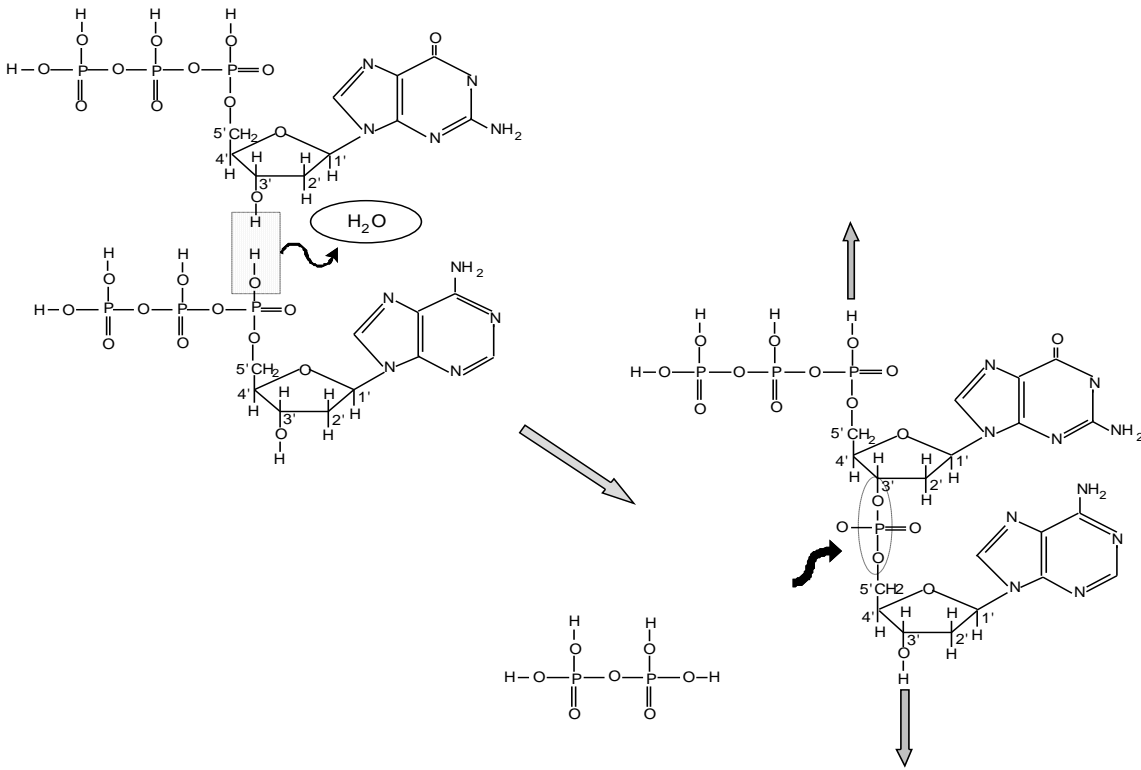


**Εικόνα 25.**

Ημισυντηρητικός τρόπος αντιγραφής (αυτοδιπλασιασμού) του DNA. Το αρχικό (πατρικό) μόριο DNA ανοίγει, και πάνω στις δύο αλυσίδες δημιουργούνται οι συμπληρωματικές αλυσίδες από τις οποίες θα σχηματιστεί το θυγατρικό μόριο DNA. Μετά το τέλος του αυτοδιπλασιασμού έχουν σχηματιστεί δύο θυγατρικά δίκλιωνα μόρια DNA. Κάθε θυγατρικό μόριο αποτελείται από μια πατρική και μια καινούργια αλυσίδα. Με μαύρο χρώμα συμβολίζονται οι αλυσίδες του πατρικού (αρχικού) μορίου και με λευκό οι αλυσίδες που συντίθενται κατά τη διαδικασία της αντιγραφής.

Φωσφοδιεστερικός δεσμός είναι ο δεσμός μεταξύ του φωσφορικού οξέος του ενός νουκλεοτιδίου και της πεντόζης του επόμενου νουκλεοτιδίου. Παράλληλα σχηματίζεται ένα μόριο νερού και απελευθερώνεται ένα μόριο πυροφωσφορικού οξέος (που αποτελείται από δύο μόρια φωσφορικού οξέος). Από τα δύο νουκλεοτίδια προκύπτει ένα δινουκλεοτίδιο, η δε προσθήκη και άλλου νουκλεοτιδίου με τον ίδιο τρόπο δίνει τρινουκλεοτίδιο κ.ο.κ. Έτσι με αυτό τον τρόπο τελικά σχηματίζονται αλυσίδες πολυνουκλεοτιδίων.

Το τελικό αποτέλεσμα είναι η δημιουργία ενός ζευγαριού δίκλωνων ελίκων που είναι όμοιες με την πατρική.



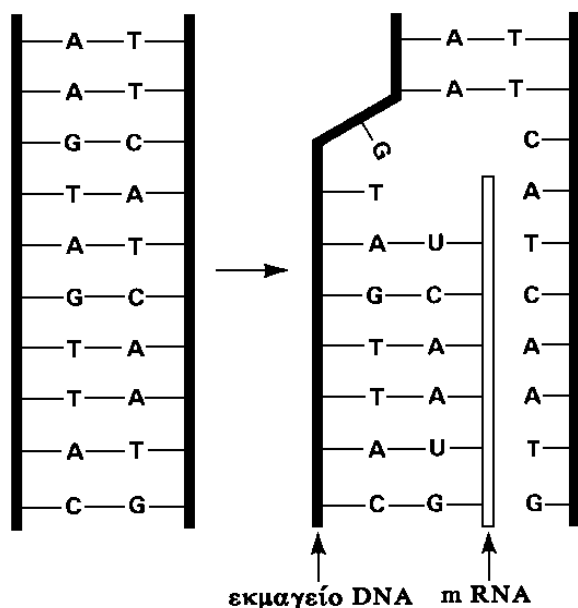
**Εικόνα 26.**

Σχηματισμός πολυνουκλεοτιδικών αλυσίδων DNA από δεσοξυριβονουκλεοτίδια. Τα διάφορα νουκλεοτίδια ενώνονται μεταξύ τους με φωσφοδιεστερικούς δεσμούς. Φωσφοδιεστερικός δεσμός είναι ο δεσμός μεταξύ του φωσφορικού οξέος του ενός νουκλεοτιδίου και της πεντόζης του επόμενου νουκλεοτιδίου. Το υδροξύλιο (-OH) του φωσφορικού οξέος, που είναι ενωμένο με το πέμπτο άτομο C της πεντόζης του ενός νουκλεοτιδίου, ενώνεται με το άτομο H (υδρογόνου) του υδροξύλιου, που με τη σειρά του είναι ενωμένο με το τρίτο άτομο C της πεντόζης του επόμενου νουκλεοτιδίου. Έτσι σχηματίζεται ο φωσφοδιεστερικός δεσμός, δηλ. ο δεσμός:  $>CH-O-(OH)P(=O)-O-CH_2-$  μεταξύ των δύο νουκλεοτιδίων, ενώ παράλληλα σχηματίζεται ένα μόριο νερού και απελευθερώνεται ένα μόριο πυροφωσφορικού οξέος (που αποτελείται από δύο μόρια φωσφορικού οξέος), δηλ.  $-HO-(OH)P(=O)-O-(OH)P(=O)-OH$ . Από τα δύο νουκλεοτίδια προκύπτει ένα δινουκλεοτίδιο, η δε προσθήκη και άλλου νουκλεοτιδίου με τον ίδιο τρόπο δίνει τρινουκλεοτίδιο κ.ο.κ. Έτσι με αυτό τον τρόπο τελικά σχηματίζονται αλυσίδες πολυνουκλεοτιδίων. Με τον ίδιο τρόπο, πραγματοποιείται η σύνδεση των ριβονουκλεοτιδίων για το σχηματισμό του μορίου RNA κατά τη μεταγραφή.

- *Μεταγραφή*

Η μεταγραφή είναι η διεργασία κατά την οποία η κωδικοποιημένη πληροφορία που υπάρχει στο DNA, δε μεταφέρεται ως έχει, αλλά μεταγράφεται σε ένα άλλο μόριο το αγγελιοφόρο RNA ή mRNA. Η διαδικασία της μεταγραφής του DNA σε RNA γίνεται στον πυρήνα κατά ανάλογο τρόπο με εκείνο της αντιγραφής. Ανοίγει η διπλή έλικα σε ένα σημείο και διάφορα ριβονουκλεοτίδια έρχονται στις αντίστοιχες θέσεις του ενός κλώνου (ή σε τμήματα του ενός ή του άλλου κλώνου) του DNA ακολουθώντας τον κανόνα της συμπληρωματικότητας των βάσεων. Η μεταγραφή του DNA σε RNA είναι ασυμμετρική διαδικασία. Και αυτό επειδή, μεταγράφεται μόνο ο ένας κλώνος του πρότυπου DNA ή και μόνο μέρη του ενός ή του άλλου. Ποτέ όμως και οι δύο μαζί. Έτσι με εκμαγείο τον ένα μόνο κλώνο κατασκευάζεται το συμπληρωματικό της μόριο, το RNA.

Τα μόρια RNA που κατασκευάζονται έχουν συμπληρωματικές βάσεις με τη μία αλυσίδα του DNA, αλλά ίδιες με την άλλη με τη μόνη διαφορά ότι απέναντι από Α του μορίου DNA τοποθετείται U για το RNA.



**Εικόνα 27.**

Ασυμμετρική μεταγραφή μια περιοχής του DNA σε RNA. Μεταγράφεται μόνο ο ένας κλώνος του πρότυπου DNA ή και μόνο μέρη του ενός ή του άλλου. Ποτέ όμως και οι δύο μαζί. Έτσι με εκμαγείο τον ένα μόνο κλώνο κατασκευάζεται το συμπληρωματικό της μόριο, το RNA. Τα μόρια RNA που κατασκευάζονται έχουν συμπληρωματικές βάσεις με τη μία αλυσίδα του DNA, αλλά ίδιες με την άλλη με τη μόνη διαφορά ότι απέναντι από την Α του μορίου DNA τοποθετείται U για το RNA.

Η σύνδεση των ριβονουκλεοτιδίων για να δημιουργηθεί το μόριο του RNA γίνεται με τη βοήθεια του ενζύμου RNA-πολυμεράση. Το ένζυμο RNA-πολυμεράση καταλύει την αντίδραση πολυμερισμού των ριβονουκλεοτιδίων τα οποία ενώνονται μεταξύ τους με φωσφοδιεστερικούς δεσμούς. Έτσι δημιουργείται το μονόκλωνο μόριο RNA, το οποίο είναι συμπληρωματικό της μίας αλυσίδας του DNA. Από τα μόρια RNA που συντίθενται το αγγελιοφόρο mRNA

- *Μετάφραση*

Η μετάφραση είναι η διαδικασία με την οποία διαβάζεται το κωδικοποιημένο μήνυμα του αγγελιοφόρου RNA, με αποτέλεσμα τη σύνθεση της συγκεκριμένης πρωτεΐνης. Η έκφραση της γενετικής πληροφορίας γίνεται στο κυτόπλασμα και ειδικότερα στα ριβοσώματα του αδρού ενδοπλασματικού δικτύου για τους ευκαρυωτικούς οργανισμούς. Αυτή η διαδικασία, που ονομάζεται και πρωτεϊνική σύνθεση, θα εξεταστεί εκτενέστερα αμέσως μετά.

### 3.1.2. Πρωτεϊνική σύνθεση

Όπως στη γλώσσα, έτσι και εδώ, το κωδικοποιημένο μήνυμα του γονιδίου γίνεται πραγματικότητα μόνο όταν μεταφραστεί σε πρωτεΐνη. Έτσι η «γλώσσα» του γονιδίου που αποτελείται από τέσσερα γράμματα (δηλ. τις βάσεις) θα μεταφραστεί στη «γλώσσα» της πρωτεΐνης που αποτελείται από είκοσι γράμματα (τα αμινοξέα). Ο κώδικας που χρησιμοποιείται για αυτή την αποκρυπτογράφηση λέγεται *γενετικός κώδικας* και ισχύει για όλα τα έμβια είδη.

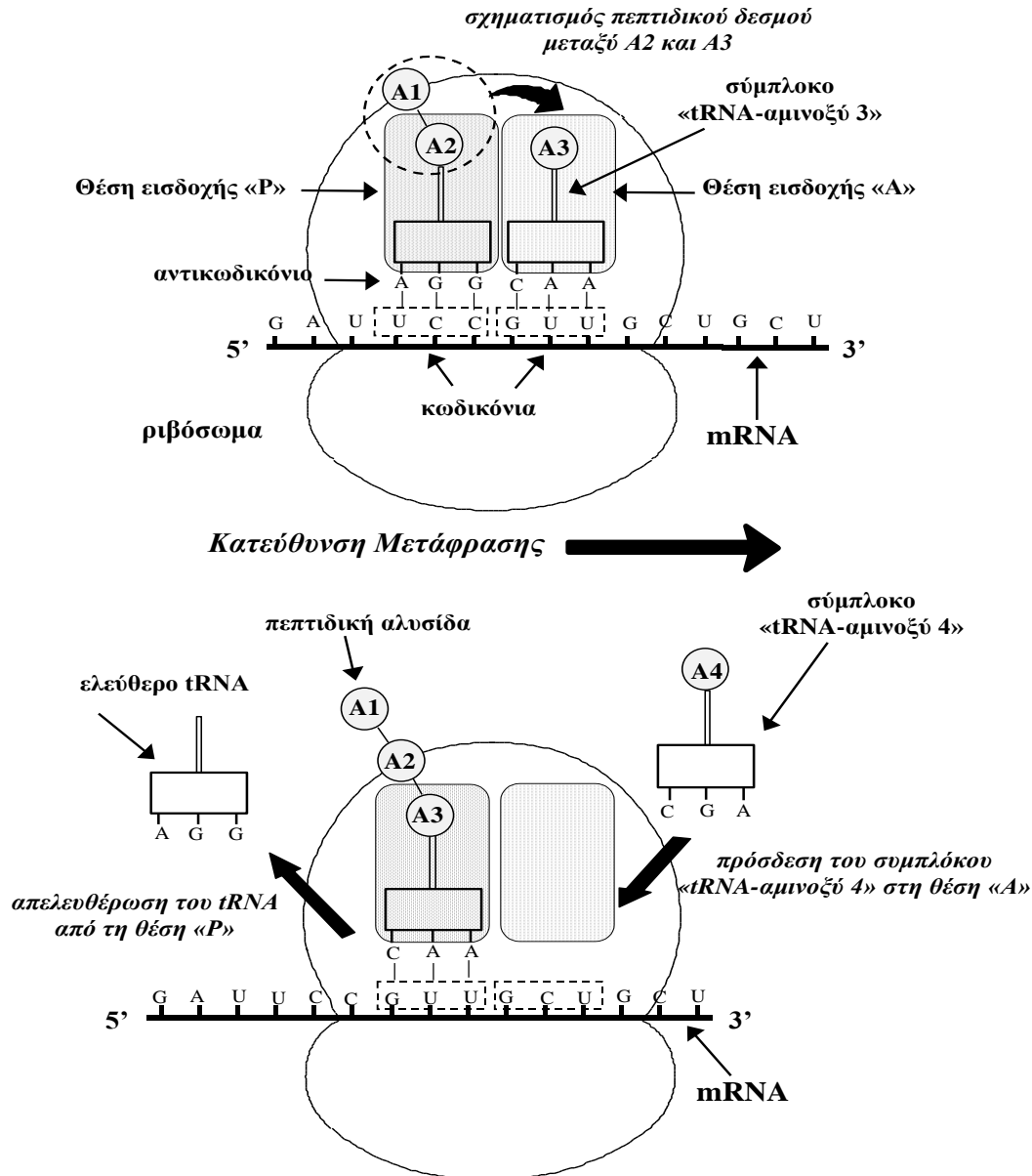
Γενετικός κώδικας είναι το σύστημα της αντιστοιχίας μεταξύ τριάδων βάσεων RNA (ριβονουκλεοτιδίων), που λέγονται *κωδικόνια*, και αμινοξέων. Για παράδειγμα, η αλληλουχία των βάσεων ACG κωδικοποιεί το αμινοξύ θρεονίνη, ενώ η αλληλουχία AGC κωδικοποιεί το αμινοξύ σερίνη. Υπάρχουν  $4^3$  (δηλ. 64) δυνατοί συνδυασμοί των τεσσάρων βάσεων ανά τρεις και έτσι τα περισσότερα αμινοξέα κωδικοποιούνται από περισσότερες από μία τριπλέτες βάσεων. Επίσης τρία από αυτά τα κωδικόνια (UGA, UAA, και UAG) δεν κωδικοποιούν κανένα αμινοξύ και καθορίζουν την λήξη της σύνθεσης της πρωτεϊνικής αλυσίδας, δηλ. χρησιμοποιούνται ως σήματα λήξης.

### Πίνακας VII.

Ο γενετικός κώδικας. Το κωδικόνιο της μεθειονίνης AUG καθορίζει επίσης την έναρξη της μετάφρασης. Τα τρία κωδικόνια UAA, UAG και UGA χαρακτηρίζονται «χωρίς νόημα» επειδή δεν κωδικοποιούν κανένα αμινοξύ και δρουν σαν σήματα λήξης της βιοσύνθεσης του πολυπεπτιδίου. Έτσι, τα κωδικόνια AUG, UAA, UAG και UGA είναι σαν τα σημεία στίξης που οριοθετούν και περιορίζουν το «κείμενο» (μέγεθος) μιας πολυπεπτιδικής αλυσίδας.

βάση 1	βάση 2				βάση 3
	U	C	A	G	
U	Φαινυλαλανίνη	Σερίνη	Τυροσίνη	Κυστεΐνη	U
	Φαινυλαλανίνη	Σερίνη	Τυροσίνη	Κυστεΐνη	C
	Λευκίνη	Σερίνη	Λήξη (**)	Λήξη (**)	A
	Λευκίνη	Σερίνη	Λήξη (**)	Τρυπτοφάνη	G
C	Λευκίνη	Προλίνη	Ιστιδίνη	Αργινίνη	U
	Λευκίνη	Προλίνη	Ιστιδίνη	Αργινίνη	C
	Λευκίνη	Προλίνη	Γλουταμίνη	Αργινίνη	A
	Λευκίνη	Προλίνη	Γλουταμίνη	Αργινίνη	G
A	Ισολευκίνη	Θρεονίνη	Ασπαραγίνη	Σερίνη	U
	Ισολευκίνη	Θρεονίνη	Ασπαραγίνη	Σερίνη	C
	Ισολευκίνη	Θρεονίνη	Λυσίνη	Αργινίνη	A
	(μεθειονίνη)*	Θρεονίνη	Λυσίνη	Αργινίνη	G
G	Βαλίνη	Αλανίνη	Ασπαρτικό οξύ	Γλυκίνη	U
	Βαλίνη	Αλανίνη	Ασπαρτικό οξύ	Γλυκίνη	C
	Βαλίνη	Αλανίνη	Ασπαρτικό οξύ	Γλυκίνη	A
	Βαλίνη	Αλανίνη	Ασπαρτικό οξύ	Γλυκίνη	G





**Εικόνα 28.**

Σχηματική αναπαράσταση της πρωτεϊνικής σύνθεσης. Το ριβόσωμα μετατοπίζεται πάνω στο mRNA και αλλάζει συνεχώς η θέση του. Η μετακίνηση του mRNA κατά μήκος του ριβοσώματος γίνεται παθητικά και δεν απαιτεί ειδικό μηχανισμό. Παράλληλα γίνεται και ο σχηματισμός των συμπλόκων μορίων αμινοξέος-tRNA. Για κάθε αμινοξύ υπάρχει τουλάχιστον ένα ειδικό μόριο tRNA. Για παράδειγμα, το αμινοξύ A1 συνδέεται με το ειδικό μόριο tRNA<sub>1</sub> και το αμινοξύ A2 με το ειδικό μόριο tRNA<sub>2</sub>.

Κάθε ριβόσωμα έχει δύο θέσεις όπου μπορούν να προσδεθούν δύο μόρια αμινοξέος-tRNA. Η μία ονομάζεται P (πεπτιδική) και η άλλη A (αμινο-ακυλο) θέση.

Το μόριο A1-A2-tRNA<sub>2</sub>, που έχει ήδη σχηματιστεί, προσδένεται στη θέση P και το επόμενο μόριο, το A3-tRNA<sub>3</sub>, που καθορίζει η αντίστοιχη τριπλέτα του mRNA (κωδικόνιο), προσδένεται στη θέση A. Τότε :

α) σχηματίζεται πεπτιδικός δεσμός μεταξύ των αμινοξέων A2-A3.

β) σχεδόν ταυτόχρονα αποδεσμεύεται το tRNA<sub>2</sub> που ήταν συνδεδεμένο με το διπεπτίδιο A1-A2 και την θέση του (την θέση P) καταλαμβάνει το μόριο A1-A2-A3-tRNA<sub>3</sub>.

γ) το επόμενο μόριο A4-tRNA<sub>4</sub>, σύμφωνα πάντα με τον κανόνα της συμπληρωματικότητας των βάσεων, θα προσδεθεί στην θέση A, απέναντι στην αντίστοιχη τριπλέτα του mRNA (κωδικόνιο).

δ) θα επακολουθήσουν οι ίδιες διαδικασίες δηλ., θα σχηματισθεί δεσμός μεταξύ A3 και A4 (και έτσι θα δημιουργηθεί το τετραπεπτίδιο A1-A2-A3-A4), θα αποδεσμευτεί το tRNA<sub>3</sub> που έφερε το τριπεπτίδιο A1-A2-A3. Την θέση P θα την καταλάβει το μόριο A1-A2-A3-A4-tRNA<sub>4</sub> και το επόμενο μόριο A5-tRNA<sub>5</sub> θα προσδεθεί στην θέση A, απέναντι στην αντίστοιχη τριπλέτα του mRNA (κωδικόνιο) κ.ο.κ.

Όταν το ριβόσωμα συναντήσει ένα κωδικόνιο λήξης στο mRNA (UGA, UAA, UAG), τότε η πεπτιδική αλυσίδα απομακρύνεται από το tRNA της θέσης P με υδρόλυση και με την βοήθεια ορισμένων ειδικών πρωτεϊνικών παραγόντων λήξης.

Η μετάφραση είναι μια περίπλοκη διαδικασία. Τα μόρια που είναι αναγκαία για την πρωτεϊνική σύνθεση είναι: το μόριο mRNA που μεταφέρει την γενετική πληροφορία, τα μεταφορικά t-RNA που θα μεταφέρουν τα αντίστοιχα αμινοξέα στο ριβόσωμα, τα απαιτούμενα αμινοξέα, ορισμένα ένζυμα καθώς και ενέργεια (GTP, ATP). Τα ριβοσώματα προσδένονται στο mRNA και μετατοπίζονται καθώς «διαβάζουν» την αλληλουχία των βάσεων του αγγελιαφόρου μορίου. Με αυτόν τον τρόπο, οι τριάδες των βάσεων του mRNA, που βρίσκονται στο ριβόσωμα αλλάζουν θέση. Τα διάφορα σύμπλοκα μόρια t-RNA, (δηλαδή, μόρια t-RNA που έχουν ήδη δεσμεύσει το καθένα από ένα αμινοξύ), έχουν μία τριάδα βάσεων (*αντικωδικόνιο*) η οποία βοηθά στην προσωρινή προσκόλληση τους απέναντι από την συμπληρωματική τριάδα του mRNA. Έτσι, καθώς μετατοπίζονται τα ριβοσώματα, μεταφέρονται σ' αυτά, με τη βοήθεια των t-RNA, διάφορα αμινοξέα τα οποία στη συνέχεια ενώνονται μεταξύ τους με πεπτιδικό δεσμό και σχηματίζουν τελικά την πρωτεΐνη. Έχει υπολογισθεί ότι σε άριστες συνθήκες για να συντεθεί μια πολυπεπτιδική αλυσίδα αποτελούμενη από εκατό περίπου αμινοξέα, χρειάζεται χρόνος δέκα δευτερολέπτων.

Μετά την σύνθεση της η πρωτεϊνική αλυσίδα, αποχωρίζεται από το ριβόσωμα και βρίσκεται ελεύθερη είτε στο κυτόπλασμα είτε στο ενδοπλασματικό δίκτυο. Αναδιπλώνεται στην σωστή της μορφή σύμφωνα με την αλληλουχία των αμινοξέων από τα οποία αποτελείται. Σε ορισμένες περιπτώσεις, ειδικά ένζυμα προσθέτουν αλυσίδες σακχάρων στο μόριο της πρωτεΐνης. Πολλές πρωτεΐνες είναι αθροίσματα πολλών διαφορετικών πολυπεπτιδικών αλυσίδων. Για παράδειγμα, το μόριο της ινσουλίνης αποτελείται από δύο αλυσίδες, μία είκοσι έξι αμινοξέων που συνδέεται με τη δεύτερη, που έχει τριάντα αμινοξέα. Επίσης, τα μόρια των αντισωμάτων αποτελούνται από τέσσερις αλυσίδες: δύο πανομοιότυπες ελαφριές αλυσίδες, που έχουν περίπου διακόσια είκοσι αμινοξέα η καθεμιά, και δύο πανομοιότυπες βαριές αλυσίδες, περίπου διπλάσιου μήκους.

Η διαδικασία καθορισμού της δομής των άλλων μακρομορίων, όπως των λιπιδίων και των υδατανθράκων, εξαρτάται, και αυτή, από τη λειτουργία των ενζύμων. Τα ένζυμα, όντας πρωτεΐνες, κωδικοποιούνται από γονίδια. Οι υδατάνθρακες και τα λιπίδια δημιουργούνται μέσω της ενζυμικής δράσης από μικρότερα μόρια. Αν για κάποιο λόγο αλλάξει η δομή και κατά συνέπεια η λειτουργία των ενζύμων, τότε αλλάζει και η τελική δομή αυτών των μακρομορίων.

### 3.2. Ρύθμιση γονιδιακής έκφρασης

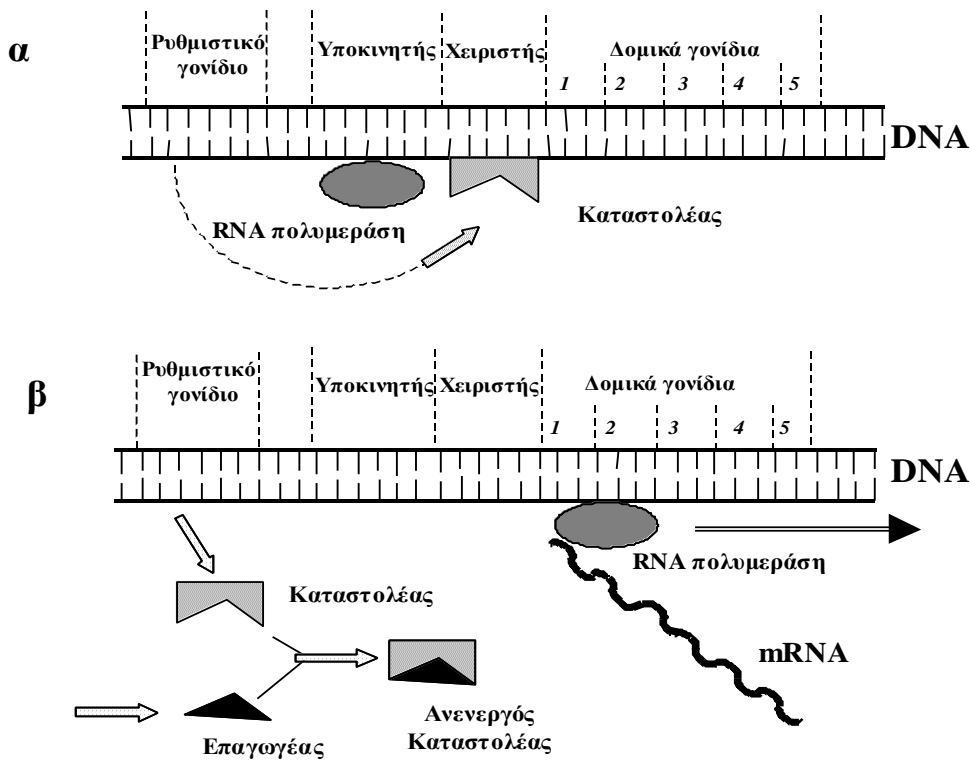
Οι τρεις διαδικασίες (αντιγραφή, μεταγραφή, μετάφραση), που περιγράφονται παραπάνω, δεν γίνονται και οι τρεις σε όλα τα κύτταρα, ανεξάρτητα από την εξειδίκευσή του, αλλά ούτε και σε κάθε στάδιο της ζωής του κυττάρου.

Κάποτε ήταν διαδεδομένη η αντίληψη ότι η δράση ενός γονιδίου ήταν ένα παραπροϊόν της σύνθεσης που έκανε το ίδιο και ότι όλα τα γονίδια δρούσαν σε συνεργασία με τη κυτταρική διαίρεση. Τα τωρινά δεδομένα, όμως, αποκλείουν αυτές τις πιθανότητες. Η μεταγραφή της γενετικής πληροφορίας του DNA μπορεί να συμβεί ανεξάρτητα από τον αυτοδιπλασιασμό του όπως, π.χ., σε κύτταρα που δε διαιρούνται, όπως είναι οι νευρώνες.

Το γενετικό υλικό ενός τυπικού κυττάρου θηλαστικού που αποτελείται από  $3 \cdot 10^9$  ζεύγη βάσεων μπορεί να κωδικοποιήσει θεωρητικά  $10^9$  αμινοξέα. Εν τούτοις, μόνο ένα μόνο μικρό ποσοστό του DNA είναι υπεύ-

θυνο για την σύνθεση των πρωτεϊνών. Διάφοροι υπολογισμοί απέδειξαν ότι για τον άνθρωπο μόνο το 5% - 10% του γενετικού υλικού μεταγράφεται και καθορίζει την σύνθεση μορίων RNA (mRNA, tRNA, rRNA) που φθάνουν στο κυτόπλασμα. Όπως είδαμε και προηγουμένως, δεν μεταγράφεται ένας ολόκληρος κλώνος του μορίου του DNA, αλλά τμήματά του ή τμήματα του ενός ή του άλλου κλώνου. Αυτό οφείλεται στο γεγονός ότι η μεταγραφή στον πυρήνα του κυττάρου όλων των ανώτερων οργανισμών γίνεται εκλεκτικά. Δηλαδή, μεταγράφεται μόνο ένα μέρος του γενώματος σε κύτταρα ορισμένων ιστών και σε διάφορα οντογενετικά στάδια.

Επί πλέον το μόριο του RNA που θα προκύψει, περιέχει πολύ συχνά αλληλουχίες βάσεων που δεν έχουν καμία κωδικοποιητική αλληλουχία και η λειτουργία τους είναι άγνωστη. Αυτό το μόριο ονομάζεται πρωτογενές μεταγράφημα και πριν εξέλθει στο κυτόπλασμα, υφίσταται και άλλες τροποποιήσεις μέσα στον πυρήνα που αποσκοπούν στην αφαίρεση των «χωρίς νόημα» αλληλουχιών. Έτσι, ένα μόνο ποσοστό του μορίου του DNA μεταγράφεται σε RNA και από αυτό ένα πάλι ποσοστό μεταγράφεται σε mRNA υπεύθυνο για τη σύνθεση πρωτεϊνών.



**Εικόνα 29.**

Σχήμα της ρύθμισης της γονιδιακής έκφρασης κατά F. Jacob και J. Monod. Στο α ο καταστολέας παρεμποδίζει τη μεταγραφή, στο β ο επαγωγέας έχει απενεργοποιήσει τον καταστολέα με αποτέλεσμα η μεταγραφή να προχωρεί ανεμπόδιστα.

Κύτταρα που ανήκουν σε διαφορετικούς ιστούς έχουν τις ίδιες σειρές γονιδίων. Διαφορετικές όμως σειρές γονιδίων, όπως προαναφέρθηκε, δρουν σε διαφορετικούς ιστούς. Τα περισσότερα γονίδια ενός ορισμένου ιστού είναι ανενεργά σ' ένα ορισμένο στάδιο της ανάπτυξης του σώματος και μόνο ένα μικρό ποσο-

στό τους μεταγράφεται σε mRNA και σε πρωτεΐνες. Η διαφοροποίηση κυττάρων και ιστών κατά τη διάρκεια της ανάπτυξης των πολυκύτταρων οργανισμών μπορεί να θεωρηθεί σαν μια διαδοχή αντιδράσεων μεταξύ των γονιδίων των διαφόρων κυττάρων του εμβρύου και τις λειτουργίες που γίνονται σε γειτονικά κύτταρα. Μερικά γονίδια ενεργοποιούνται και άλλα αποενεργοποιούνται σε διαφορετικούς ιστούς και σε διαφορετικά στάδια της ανάπτυξης. Οι τρόποι ελέγχου της γονιδιακής δράσης διαφόρων κυττάρων δεν είναι απόλυτα καθορισμένοι, αν και γίνεται έρευνα σ' αυτόν το σπουδαίο τομέα. Η κλασική πια μελέτη των Jacob και Monod (1961) στο βακτήριο *E. coli*, οδήγησε στην αναγνώριση των λειτουργικών ομάδων των γονιδίων, τα οποία σχηματίζουν οπερόνια και βρίσκονται μόνο στους προκαρυωτικούς οργανισμούς.

Ένα οπερόνιο (operon) αποτελείται από μερικά δομικά (structural) γονίδια που κωδικοποιούν ένζυμα, ένα γονίδιο χειριστή (operator) που βρίσκεται πάνω στο χρωμόσωμα κοντά στα δομικά γονίδια τα οποία και ελέγχει και την περιοχή του DNA που λέγεται προαγωγέας (promoter), στην οποία προσδένεται η RNA-πολυμεράση για να πραγματοποιηθεί η μεταγραφή.

Άλλα είδη στοιχείων ελέγχου είναι τα ρυθμιστικά (regulator) γονίδια που μπορεί να είναι τοποθετημένα μακριά από τα γονίδια που ελέγχουν. Το ρυθμιστικό γονίδιο είναι υπεύθυνο για τη σύνθεση μιας πρωτεΐνης που ονομάζεται καταστολέας και η οποία συνδυάζεται με τον χειριστή και έτσι παρεμποδίζει το ένζυμο RNA-πολυμεράση να πραγματοποιήσει την μεταγραφή των δομικών γονιδίων του οπερόνιου.

Αν όμως ο καταστολέας ενωθεί με ένα ειδικό μόριο που λέγεται επαγωγέας (repressor), τότε αποενεργοποιεί τον καταστολέα ο οποίος αποδεσμεύεται από την περιοχή του χειριστή. Με αυτόν τον τρόπο επιτρέπεται η συνέχιση της μεταγραφής και έτσι, τα δομικά γονίδια μπορούν να μεταγραφούν σε μόρια mRNA. Στη συνέχεια τα μόρια mRNA διαχέονται στο κυτόπλασμα, όπου με τη διαδικασία της μετάφρασης οδηγούν στον σχηματισμό πολυπεπτιδίων (ενζύμων ή συστατικών των ενζύμων).

Πολύ γρήγορα συσσωρεύονται στοιχεία που δείχνουν ότι τα ρυθμιστικά γονίδια έχουν σημαντική σημασία και στην ανάπτυξη των ανώτερων οργανισμών. Οι ποσότητες του DNA διαφέρουν σημαντικά στους πυρήνες διαφόρων οργανισμών. Έτσι, έχει διατυπωθεί η υπόθεση ότι αυτές οι διαφορές οφείλονται στο ότι οι ανώτεροι οργανισμοί έχουν μεγαλύτερους αριθμούς ρυθμιστικών, παρά δομικών γονιδίων. Σύμφωνα μ' αυτήν, η κύρια διαφορά ανάμεσα σ' ένα σπύγγο κι' ένα θηλαστικό, όπως ο άνθρωπος, μπορεί να βρίσκεται στο βαθμό της ολοκληρωμένης δραστηριότητας και συνεπώς σε μια εξαιρετικά περίπλοκη ρύθμιση, κι' όχι σε μια εξαιρετικά μεγάλη αύξηση του αριθμού των δομικών γονιδίων. Έτσι, είναι πολύ πιθανό, ότι στον άνθρωπο μια πολύ μεγαλύτερη ποσότητα DNA μπορεί να αντιπροσωπεύει τα ρυθμιστικά μάλλον παρά τα δομικά γονίδια.

### 3.3. Κυτταρική εξειδίκευση

Σε κάθε πολυκύτταρο ανώτερο οργανισμό, κάθε συγκεκριμένο κύτταρο συνθέτει (και πρέπει να συνθέτει) μόνο ένα μικρό κλάσμα του συνόλου των πρωτεϊνών που μπορεί να συνθέσει ο οργανισμός. Τα κύτταρα του στομάχου παράγουν το γαστρικό υγρό, αυτά του θυροειδούς τις ορμόνες του θυροειδούς, τα πλασματόκύτταρα συνθέτουν αντισώματα, ενώ τα νευρικά κύτταρα δημιουργούν όλο τον πολύπλοκο μηχανισμό που απαιτείται για τη μεταβίβαση των νευρικών ώσεων (ερεθισμάτων). Ο μηχανισμός γονιδιακής ρύθμισης, που περιγράφηκε παραπάνω, είναι υπεύθυνος για την κυτταρική εξειδίκευση. Έτσι αυτά τα στοιχεία ελέγχου διατηρούν την καταστολή του γονιδίου της ινσουλίνης στο ερυθροκύτταρο, ενώ ταυτόχρονα επιτρέπουν την έκφραση του στο σωστό κύτταρο στο πάγκρεας. Υποθέτουμε πως η φύση θα μπορούσε να χρησιμοποιήσει

μία από τις δύο στρατηγικές για να πετύχει αυτό το σκοπό. Μπορούσε κατ' αρχάς, να είχε αποφασίσει ότι τα κύτταρα θα έχαναν όλα τα γονίδια που δεν τους χρειαζόνταν καθ' οδόν προς την εξειδίκευσή τους. Αυτό όμως δεν θα προσέφερε καμιά ευελιξία στα κύτταρα. Κανένα κύτταρο δεν θα «άλλαζε γνώμη» για τη συγκεκριμένη λειτουργία του. Η εναλλακτική λύση θα ήταν να κρατήσει το κύτταρο όλα τα γονίδια με τα οποία ξεκίνησε. Με τη διαφοροποίηση του κυττάρου σε κάποιο εξειδικευμένο κύτταρο με συγκεκριμένη λειτουργία και στόχο, ορισμένα γονίδια θα ενεργοποιούνταν ενώ τα υπόλοιπα θα παρέμεναν ανενεργά. Στην πραγματικότητα, η φύση υιοθέτησε τη δεύτερη στρατηγική. Αυτό σημαίνει ότι η κυτταρική εξειδίκευση είναι το αποτέλεσμα της διαφορετικής ενεργοποίησης των γονιδίων, διαφορετικών για κάθε είδος κυττάρων. Η μελέτη της γονιδιακής ενεργοποίησης, ως της διαδικασίας που αποτελεί το κλειδί του σχηματισμού των εξειδικευμένων κυττάρων και κατά συνέπεια των ιστών, είναι ένας από τους πιο ενδιαφέροντες και ταχύτερα εξελισσόμενους τομείς της κυτταρικής Βιολογίας.

### 3.4. Κληρονομικότητα και γονίδια

#### 3.4.1. Η έννοια της κληρονομικότητας

Ορισμένοι επιστήμονες υπελόγισαν ότι ο αριθμός των ανθρώπων που έζησαν ποτέ στη γη βρίσκεται κάπου στα 80 δισεκατομμύρια ( $8 \cdot 10^{10}$ ). Αν υποθέσουμε ότι ένας άνθρωπος είναι ετερόζυγος για 3200 γονίδια (ένας σαφώς υποεκτιμημένος αριθμός) κατά μέσο όρο, τότε ο πιθανός αριθμός των γαμετών είναι  $2^{3200}$  ή  $10^{963}$ . Έτσι, αν εξαιρέσουμε τα μονοωογενή δίδυμα, η πιθανότητα να υπάρχουν στον κόσμο δύο άτομα με ακριβώς τους ίδιους γενετικούς συνδυασμούς είναι ελάχιστη. Η σειρά των γενοτύπων που συνθέτουν το ανθρώπινο είδος σήμερα θα αντικατασταθεί από μια νέα σειρά στην επόμενη γενιά. Ποιοι γενότυποι θα πραγματοποιηθούν και ποιοι όχι μέσα σε μια πάμικτη ομάδα ή ακόμα και μέσα σε ένα είδος, είναι σε μεγάλο βαθμό θέμα τύχης. Αν η μεγαλοφυΐα έχει γενετική βάση, τότε ένας μεγαλοφυής άνθρωπος είναι πιθανό να εμφανιστεί ή να μην εμφανιστεί σε μια ορισμένη γενιά ή ποτέ.

Η κληρονομικότητα είναι μια συντηρητική δύναμη και τα γονίδια λειτουργούν ως εκμαγεία για την παραγωγή των πιστών αντιγράφων τους. Η κληρονομικότητα κάνοντας τα παιδιά να μοιάζουν με τους γονείς τους, εξασφαλίζει σταθερότητα για τα βιολογικά συστήματα. Η πιστότητα της κληρονομικότητας όμως, επηρεάζεται από κάποια αστάθεια. Αυτό το ταίρι της κληρονομικότητας είναι η *ποικιλομορφία (variability)*. Η ποικιλομορφία αντιπροσωπεύει τις διαφορές που μπορούν να παρατηρηθούν ανάμεσα σε άτομα ή ομάδες μέσα σε ένα είδος ή τις διαφορές ανάμεσα στα είδη.

Οι βιολογικοί οργανισμοί αυξάνονται και αναπαράγονται. Η αύξηση γίνεται με την αφομοίωση υλικών που προέρχονται από το περιβάλλον και τη μετατροπή αυτών των υλικών σε συστατικά του σώματος. Δηλαδή ο οργανισμός αναπαράγει τον εαυτό του στους απογόνους του από τη τροφή που προσλαμβάνει. Η ουσία της κληρονομικότητας είναι οι διαδικασίες που χρησιμοποιούνται για να γίνει αυτή η αναπαραγωγή. Το φαινόμενο της αναπαραγωγής αποσκοπεί στη δημιουργία απογόνων και τη μεταφορά μέσω αυτών βιολογικών πληροφοριών (δηλ. οι ιδιότητες και τα γνωρίσματα

που βρίσκουμε στους γονείς και τους απογόνους) από γενιά σε γενιά. Έτσι περιληπτικά μπορούμε να πούμε ότι τα γνωρίσματα αυτά ονομάζονται κληρονομικοί χαρακτήρες και κληρονομικότητα ονομάζεται η ιδιότητα των ατόμων να ομοιάζουν με τους προγόνους τους.

Στα προηγούμενα επιχειρήθηκε η εξήγηση της κληρονομικότητας με τη βοήθεια της αναγωγικής μεθόδου (που έγινε δηλαδή, με βάση φυσικοχημικές ερμηνείες), όπου και εξετάσθηκε περιληπτικά η μοριακή βάση της κληρονομικότητας. Υπάρχουν όμως περιοχές της Βιολογίας, όπου φυσικοχημικές αρχές δεν παίζουν κανένα ή παίζουν ελάχιστο ρόλο και μάλιστα έχουμε εκμεταλλευθεί με επιτυχία ένα μεγάλο τέτοιο αριθμό βιολογικών θεωριών που δεν έχουν φυσικοχημικό χαρακτήρα. Έτσι, για παράδειγμα, η Μεντελική κληρονομικότητα αν και δεν προήλθε από τις μελέτες πάνω στη χημεία του DNA, εν τούτοις κατορθώνει να εξηγήει με επιτυχία τον τρόπο με τον οποίο κληρονομούνται τα διάφορα γνωρίσματα από γενιά σε γενιά. Τα αποτελέσματα της έρευνας στη μοριακή Βιολογία εμπλούτισαν και συμπλήρωσαν τις γνώσεις μας στη Γενετική χωρίς να απορρίψουν τις βασικές αρχές της Μεντελικής κληρονομικότητας, η οποία παραμένει και σήμερα ένα απαραίτητο εργαλείο για τη μελέτη των μηχανισμών μεταβίβασης του γενετικού υλικού. Στη συνέχεια θα επιχειρηθεί η μελέτη του μηχανισμού της κληρονομικότητας στον άνθρωπο ακολουθώντας τους νόμους της κλασικής Γενετικής.

### 3.4.2 Βασικές έννοιες

*Γενετική* είναι ο κλάδος της Βιολογίας που ασχολείται με τα φαινόμενα της κληρονομικότητας καθώς και με την μελέτη των νόμων που την διέπουν.

*Πολλαπλασιασμός* είναι η δημιουργία νέων απογόνων. Αναπαραγωγή είναι ο τρόπος δημιουργίας ενός νέου ατόμου. Οι τρόποι αναπαραγωγής είναι ο μονογονικός ή αγενής και ο αμφιγονικός ή εγγενής τρόπος αναπαραγωγής. Ο μονογονικός (αγενής) τρόπος αναπαραγωγής είναι ο τρόπος αναπαραγωγής κατά τον οποίο ένας οργανισμός μπορεί μόνος του να δώσει απογόνους. Στην περίπτωση που χρειάζονται δύο άτομα (του ίδιου είδους) για την δημιουργία απογόνων, τότε ο τρόπος αναπαραγωγής χαρακτηρίζεται σαν αμφιγονικός. Ο μονογονικός τρόπος αναπαραγωγής παρατηρείται στα βακτήρια, πρωτόζωα, κατώτερα μετάζωα και φυτά.

Στον αμφιγονικό (εγγενή) τρόπο αναπαραγωγής, είναι απαραίτητη η συνεργασία δύο διαφορετικών αναπαραγωγικών συστημάτων, ενός αρσενικού και ενός θηλυκού. Καθένα από αυτά παράγει εξειδικευμένα κύτταρα που λέγονται γαμέτες και τα οποία μετά την συνένωσή τους θα δώσουν το νέο άτομο. Οι αρσενικοί γαμέτες ονομάζονται σπερματοζώαρια και οι θηλυκοί, που είναι πολύ μεγαλύτεροι από τους αρσενικούς, ωάρια.

*Γονιμοποίηση* καλείται η διαδικασία με την οποία επιτυγχάνεται ο αμφιγονικός τρόπος αναπαραγωγής και κατά την οποία συνενώνονται δύο γαμέτες, που προέρχονται από δύο άτομα διαφορετικού φύλου, για να δημιουργήσουν ένα νέο άτομο. Το ζυγωτό είναι το κύτταρο που προκύπτει από την συνένωση δύο γαμετών και που στην συνέχεια εξελίσσεται σε ένα νέο άτομο.

### 3.4.3. Φαινότυπος και Γενότυπος

Οι όροι φαινότυπος και γενότυπος προτάθηκαν από τον Johanssen (1909) και εξακολουθούν να είναι βασικοί στην κατανόηση των προβλημάτων γενετικής. Σήμερα μπορούν να ορισθούν ως εξής. Ο *φαινότυπος* ενός ατόμου είναι οτιδήποτε γίνεται αντιληπτό με παρατήρηση: οι δομές και οι λειτουργίες του οργανισμού ή σε συντομία, πώς φαίνεται στα αισθητήρια όργανά μας ένας οργανισμός, με τη βοήθεια ή χωρίς τη βοήθεια διαφόρων συσκευών. Ο *γενότυπος* είναι το σύνολο των κληρονομικών υλικών που παίρνει ένα άτομο από τους γονείς και τους άλλους προγόνους του. Ο φαινότυπος ενός ατόμου αλλάζει συνέχεια από τη γέννηση του μέχρι το θάνατό του. Αν εξαιρέσουμε τις σωματικές μεταλλάξεις, ο γενότυπος παραμένει σταθερός. Αυτή η σταθερότητα οφείλεται στο ότι τα γονίδια αναπαράγουν τον εαυτό τους, και όχι στο ότι τα γονίδια είναι χημικά αδρανή υλικά ή είναι κατά κάποιο τρόπο απομονωμένα από το περιβάλλον. Το λάθος του Λαμαρκισμού, που πίστευε ότι κληρονομούνται τα επίκτητα χαρακτηριστικά, οφείλεται στην αποτυχία του να αναγνωρίσει ότι ο φαινότυπος είναι το αποτέλεσμα της γονιδιακής δράσης, ενώ τα γονίδια αναπαράγονται χρησιμοποιώντας τον εαυτό τους ως πρότυπο όταν γίνεται η αντιγραφή τους. Η δήλωση ότι ο γενότυπος δεν αλλάζει κατά τη διάρκεια της ζωής ενός ατόμου πρέπει να διευκρινισθεί για να αποφευχθούν τυχόν παρερμηνείες. Η ποσότητα του DNA σ' ένα κύτταρο διπλασιάζεται στο διάστημα ανάμεσα σε δύο διαδοχικές διαιρέσεις (μεσόφαση). Νέες αλυσίδες DNA συντίθενται πάνω στις παλιές. Έχει ένα ενήλικο άτομο τα ίδια γονίδια που είχε ως έμβρυο, ή ως γονιμοποιημένο ωάριο; Η απάντηση είναι ότι έχει πιστά αντίγραφα αυτών των γονιδίων. Είναι ακόμα πιο εύκολο να υπάρξει παρανόηση σχετικά με τη δήλωση ότι τα γονίδια περνούν χωρίς αλλαγή μέσα από πολλές γενιές ατόμων. Ένα άτομο έχει αντίγραφα από μερικά γονίδια των προγόνων του. Η έλλειψη αλλαγής σημαίνει μόνο ότι η διαδικασία αντιγραφής των γονιδίων είναι ένας κανόνας σχολαστικά ακριβής.

Ένα γονίδιο είναι μια λειτουργική μονάδα που αντιστοιχεί σ' ένα τμήμα της αλυσίδας του DNA που κωδικοποιεί μια ορισμένη σειρά αμινοξέων σε μια πρωτεΐνη. Αν ισχύει αυτή η περιγραφή της δράσεως των δομικών γονιδίων, τότε ένα οποιοδήποτε γονίδιο μπορεί, αν λειτουργεί να δώσει ένα και μόνο ένα κύριο προϊόν. Στην πραγματικότητα όμως, η διαδικασία της ανάπτυξης είναι περισσότερο περίπλοκη. Ανάμεσα στα γονίδια και τα μόρια mRNA που παράγουν από τη μια μεριά, και τους φαινοτύπους των ενηλίκων από την άλλη, παρεμβάλλεται μια σειρά αναπτυξιακών διαδικασιών, που στους ανώτερους οργανισμούς και ειδικότερα στον άνθρωπο, μπορεί να έχει εξαιρετικά μεγάλη διάρκεια και να είναι περίπλοκη. Αυτό το φαινόμενο δίνει την ευκαιρία στην ομοιόμορφη κύρια λειτουργία του γονιδίου να καταλήξει σε μια ποικιλία εκφράσεων στους φαινοτύπους που αναπτύσσονται. *Ο γενότυπος συνεπώς, δεν καθορίζει το φαινότυπο, αλλά καθορίζει το φάσμα των δυνατών φαινοτύπων.* Το φάσμα των δυνατών φαινοτύπων που μπορούν να αναπτυχθούν μ' ένα ορισμένο γενότυπο ορίζεται με τον τεχνικό όρο πεδίο (norm) της αντίδρασης του γενότυπου. Ποιες από τις δυνατότητες του πεδίου (norm) της αντίδρασης θα εκφραστούν στην πραγματικότητα σ' ένα ορισμένο άτομο και σ' ένα ορισμένο στάδιο της ανάπτυξής του, εξαρτάται από τη διαδοχή των διαφόρων καταστάσεων του περιβάλλοντος μέσα στις οποίες προχωρεί η ανάπτυξη.

### 3.4.4. Γονίδια και χαρακτηριστικά

Η υπόθεση «ένα γονίδιο-ένα πολυπεπτιδίο» δηλώνει ότι κάθε γονίδιο μεταγράφεται σ' ένα μόνο μόριο αγγελιαφόρου RNA και αυτό με τη σειρά του μεταφράζεται μόνο σε μια πολυπεπτιδική αλυσίδα μιας πρωτεΐνης, η οποία μπορεί να είναι ενδεχομένως ένζυμο. Τις περισσότερες φορές η πολυπεπτιδική αλυσίδα αποτελεί ένα μόνο από τα δομικά στοιχεία της πρωτεΐνης και δεν αντιπροσωπεύει την όλη δομή της. Συνεπώς δεν θα πρέπει να ταυτίζεται η παραπάνω υπόθεση με εκείνη, που ήταν παραδεκτή πριν να σημειωθεί αρκετή πρόοδος στο τομέα της μοριακής βιολογίας από μερικούς γενετιστές, και δήλωνε ότι κάθε γονίδιο είναι υπεύθυνο για την παραγωγή ενός και μόνο ενζύμου. Επίσης, τα παραπάνω δεν έχουν με κανένα τρόπο το νόημα ότι κάθε γονίδιο είναι υπεύθυνο για μόνο ένα χαρακτηριστικό ή γνώρισμα. Αυτή η παρανόηση αποκρούεται από την εντυπωσιακή πολλαπλή (πλειοτροπική) δράση πολλών γονιδίων, δηλαδή, γονιδίων που επηρεάζουν περισσότερα του ενός γνωρίσματα.

Η διεργασία της ανάπτυξης ενός οργανισμού δεν πρέπει να παρερμηνευθεί ως βαθμιαία συσσώρευση και αλληλεπικάλυψη των ανεξάρτητων συνεισφορών των γονιδίων του. Στην πραγματικότητα, η ανάπτυξη είναι ένα περίπλοκο δίκτυο διεργασιών. Σ' αυτές τις διεργασίες τα γονίδια παίζουν βέβαια τους κύριους ρόλους. Αν όμως τις πάρουμε όλες μαζί, οι διάφορες διεργασίες ολοκληρώνονται σε αρμονικά συστήματα που είναι ικανά να ζουν. Με άλλα λόγια, τα γενετικά υλικά των οργανισμών είναι αθροίσματα επί μέρους ή ατομικών γονιδίων. Επομένως, η ανάπτυξη είναι ένα ενοποιημένο δίκτυο συγγενών γεγονότων.

Η φαινοτυπική έκφραση ενός γονιδίου ποικίλλει και εξαρτάται από τ' άλλα γονίδια που έχουν σχέση μ' αυτό. Εξαρτάται δηλαδή, από το εσωτερικό γενετικό περιβάλλον ενός οργανισμού και κυρίως από τη λεγόμενη επιστατική δράση ορισμένων γονιδίων. Λόγω της παρουσίας των επιστατικών γονιδίων αναστέλλεται μέσω των προϊόντων τους η αλυσίδα των βιοχημικών αντιδράσεων και ο τελικός φαινότυπος δεν σχηματίζεται.

Η φαινοτυπική έκφραση των γονιδίων μπορεί ν' αλλάξει κάτω από τη δράση διάφορων φυσικών, χημικών, ή βιολογικών παραγόντων του περιβάλλοντος. Τέτοιες αλλαγές, όπως θα δούμε παρακάτω, μπορεί να σημαίνουν τη διαφορά ανάμεσα στη ζωή και το θάνατο.

### **3.5. Το γενετικό υλικό**

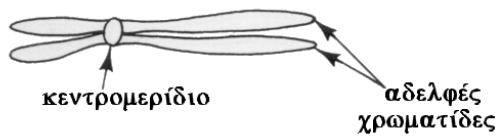
#### **3.5.1. Γονίδια και χρωμοσώματα**

Υπάρχουν μορφολογικές διαφορές μεταξύ των χρωμοσωμάτων των ευκαρυωτικών και των προκαρυωτικών οργανισμών. Οι προκαρυωτικοί έχουν απλά δακτυλιοειδή ή μη χρωμοσώματα, ενώ οι ευκαρυωτικοί έχουν χρωμοσώματα οργανωμένα σε ζεύγη ομολόγων χρωμοσωμάτων.

Επίσης σε ορισμένους ιστών διαφόρων οργανισμών εμφανίζονται τα πολυταινικά χρωμοσώματα που είναι αποτέλεσμα ανώμαλου κυτταρικού κύκλου.

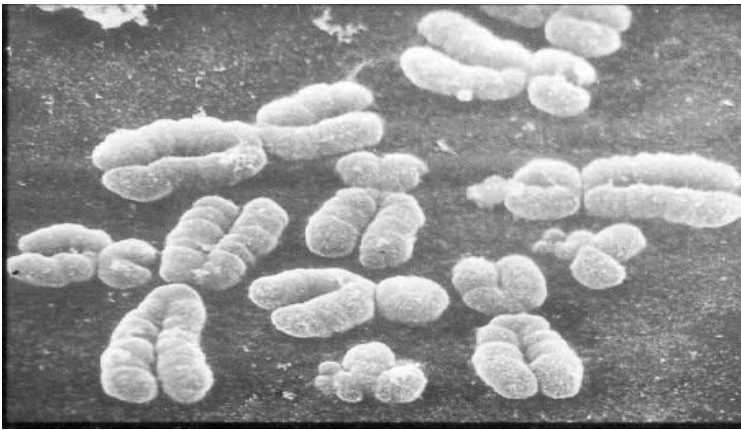
Το γενετικό υλικό του πυρήνα των ευκαρυωτικών οργανισμών είναι οργανωμένο σε χρωμοσώματα. Η μορφολογία των χρωμοσωμάτων εξαρτάται από τη φάση της μιτωτικής διαίρεσης στην οποία βρίσκεται το κύτταρο.





**Εικόνα 30.**  
Μορφή των χρωμοσωμάτων κατά το τέλος της μεσόφασης.

Είτε έχουν συνολικά τη μορφή ενός αποσυσπειρωμένου λεπτού νημάτιου χρωματίνης, (το σύνολο των οποίων αποτελεί το δίκτυο χρωματίνης του πυρήνα), είτε κάθε ένα αποτελείται από δύο (2) συσπειρωμένα νημάτια χρωματίνης που ονομάζονται αδελφές χρωματίδες και οι οποίες συγκρατούνται σ' ένα σημείο τους, το κεντρομερίδιο. Η κάθε μία από τις δύο αδελφές χρωματίδες κάθε χρωμοσώματος είναι πιστό αντίγραφο της άλλης, πράγμα που σημαίνει ότι έχουν την ίδια χημική σύσταση. Τα χρωμοσώματα έχουν την αποσυσπειρωμένη μορφή (μη διαμορφωμένη μορφή) στην αρχή της μεσόφασης και παίρνουν την συσπειρωμένη μορφή τους κατά το τέλος αυτής της φάσης.



**Εικόνα 31.**  
Φωτογραφία χρωμοσωμάτων ανθρώπου σε ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σάρωσης (Science Photo Library, Cosmos).

Η μοριακή δομή του χρωμοσώματος ενός ευκαρυωτικού κυττάρου στην αρχή της μεσόφασης είναι σχετικά πολύπλοκη αν και οφείλεται σε δύο μόνο είδη μακρομορίων: νουκλεϊκά οξέα και πρωτεΐνες, που ονομάζονται νουκλεοπρωτεΐνες. Το χρωμόσωμα αποτελείται από μόριο δίκλωνου DNA, που περιβάλλεται από βασικές πρωτεΐνες (ιστόνες) και όξινες πρωτεΐνες και μικρή ποσότητα RNA. Στο τέλος της μεσόφασης και στην αρχή της πρόφασης το DNA έχει ήδη διπλασιασθεί και κάθε αδελφή χρωματίδα αποτελείται από ένα μόριο δίκλωνου DNA.

Σύμφωνα με τη χρωμοσωμική θεωρία της κλασικής Γενετικής, που διατυπώθηκε πρώτα από τον Sutton (1903), τα γονίδια είναι «σωματίδια» που καθορίζουν τα κληρονομικά χαρακτηριστικά και βρίσκονται πάνω στα χρωμοσώματα. Σήμερα αυτή η άποψη έχει αποδειχθεί και γνωρίζουμε ότι τα γονίδια είναι τμήματα DNA με καθορισμένη αλληλουχία βάσεων και είναι υπεύθυνα για τη σύνθεση συγκεκριμένου λειτουργικού ή δομικού πολυπεπτιδίου.

Ο ρόλος των χρωμοσωμάτων είναι η αντιγραφή, η διατήρηση και η μεταφορά της γενετικής πληροφορίας. Οι περισσότεροι ευκαρυωτικοί οργανισμοί είναι διπλοειδείς, δηλ. οι πυρήνες τους περιέχουν δύο γενώματα.

*Γένωμα* στους ευκαρυωτικούς οργανισμούς ονομάζεται μία απλοειδής πλήρης σειρά χρωμοσωμάτων του είδους, τα οποία φέρουν μία πλήρη σειρά γονιδίων. Δεδομένου ότι υπάρχουν δύο χρωμοσώματα, κάθε

γένωμα ανευρίσκεται δύο φορές. Τα χρωμοσώματα που έχουν όμοια μεταξύ τους ορατή δομή και τα ίδια γονίδια στην αυτή σειρά ονομάζονται *ομόλογα* (homologous). Έτσι, το χρωμοσωμικό υλικό του πυρήνα των περισσότερων ευκαρυωτικών οργανισμών είναι οργανωμένο σε  $N$  ζεύγη ομολόγων χρωμοσωμάτων και έτσι, περιέχει συνολικά  $2N$  χρωμοσώματα.

Τα γονίδια που κατέχουν αντίστοιχες θέσεις σε ένα ζεύγος ομολόγων χρωμοσωμάτων και ελέγχουν το ίδιο χαρακτηριστικό γνώρισμα ονομάζονται *αλληλόμορφα* ή *πολλαπλά αλληλόμορφα* (allelomorphs). Δηλαδή τα αλληλόμορφα αποτελούν διαφορετικές μορφές του ίδιου γονιδίου και ελέγχουν το ίδιο γνώρισμα ή γνωρίσματα αλλά με διαφορετικό τρόπο. Το «κ» (καστανό χρώμα ματιών) είναι αλληλόμορφο του «π» (πράσινο χρώμα ματιών), όχι όμως του «μ» (μαύρο χρώμα κόμης).

Η διάκριση μεταξύ των χρωμοσωμάτων γίνεται αν βαφούν με κατάλληλη χρωστική, οπότε και εμφανίζονται ζώνες που είναι χαρακτηριστικές για κάθε χρωμόσωμα. Επίσης, η θέση του κεντρομεριδίου είναι διαφορετική στα διάφορα χρωμοσώματα και ορίζει και το χαρακτηριστικό σχήμα του χρωμοσώματος. Σε μερικά είναι στο κέντρο, σε άλλα στη μία και σε άλλα στην άλλη άκρη. Έτσι, τα χρωμοσώματα κατατάσσονται σε μετακεντρικά (εκείνα που έχουν δύο περίπου ίσους βραχίονες, έχουν δηλ., το κεντρομερίδιο περίπου στη μέση), σε υπομετακεντρικά (εκείνα που έχουν άνισους βραχίονες) και σε ακροκεντρικά (εκείνα που έχουν το κεντρομερίδιο πολύ κοντά στην άκρη και ο ένας βραχίονας έχει πολύ μικρό μέγεθος σε σχέση με τον άλλο. Η απεικόνιση των χρωμοσωμάτων ενός ατόμου, όπου φαίνεται ο αριθμός, το μέγεθος, το σχήμα τους και η θέση του κεντρομεριδίου, ονομάζεται *καρυότυπος*. Κατά την μετάφαση είναι ορατά τα χρωμοσώματα και κατά την διάρκεια αυτής της φάσης γίνονται οι απαραίτητες εργασίες φωτογράφισής τους.

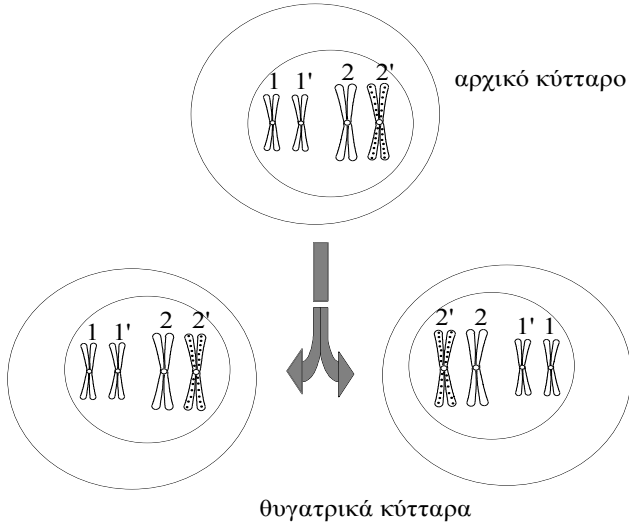
Στα σωματικά κύτταρα του ανθρώπου περιέχονται 23 ζεύγη ομολόγων χρωμοσωμάτων, δηλαδή 46 χρωμοσώματα. Στον πυρήνα των σωματικών κυττάρων του ανθρώπου περιέχονται 22 ζεύγη αυτοσωμικών χρωμοσωμάτων και ένα ζεύγος φυλετικών χρωμοσωμάτων. Τα φυλετικά χρωμοσώματα είναι τα χρωμοσώματα  $X$  και  $Y$ , που σε εξαίρεση από τον κανόνα, δεν είναι ομοιόμορφα μεταξύ τους, όπως όλα τα άλλα ζεύγη των ομολόγων χρωμοσωμάτων. Τα σωματικά κύτταρα των θηλυκών ατόμων του ανθρώπου περιέχουν τα  $XX$  φυλετικά χρωμοσώματα, και των αρσενικών ατόμων τα  $XY$  φυλετικά χρωμοσώματα. Το φύλο στον άνθρωπο καθορίζεται από την ύπαρξη ή μη του  $Y$  χρωμοσώματος. Το φυσιολογικό αρρεν άτομο έχει χρωμοσωμική σύσταση  $22AA XY$  και το θήλυ  $22AA XX$ .

### 3.5.2. Κυτταρική διαίρεση (Μίτωση, Μείωση)

Οι τρόποι κυτταρικής διαίρεσης είναι δύο: η *μίτωση* και η *μείωση*. Τα κυριότερα χαρακτηριστικά της κάθε μίας είναι ότι κατά τη Μίτωση διπλοειδή κύτταρα ( $2N$ ) δίνουν διπλοειδή κύτταρα, ( $2N$ ) ενώ κατά τη μείωση διπλοειδή κύτταρα ( $2N$ ) δίνουν απλοειδή κύτταρα ( $N$ ) που λέγονται γαμέτες (ωάρια και σπερματοζωάρια). Γενικά, η μίτωση λαμβάνει χώρα κατά την αύξηση όλων των οργανισμών και τη μονογονική αναπαραγωγή κατωτέρων οργανισμών, η δε μείωση στα άωρα γεννητικά κύτταρα οργανισμών που αναπαράγονται εγγενώς, και φυσικά στον άνθρωπο.

### Μιτωτική διαίρεση (Μίτωση)

Η διαδικασία της μιτωτικής διαίρεσης του κυττάρου περιλαμβάνει μια σειρά από αλληλένδετα γεγονότα που συμβαίνουν μέσα στο κύτταρο, τα οποία εκτυλίσσονται διαδοχικά και διακρίνονται σε τέσσερα στάδια: πρόφαση, μετάφαση, ανάφαση και τελόφαση.



#### **Εικόνα 32.**

Με τη μιτωτική διαίρεση σχηματίζονται δύο νέα θυγατρικά κύτταρα που έχουν τον ίδιο αριθμό χρωμοσωμάτων και το ίδιο γενετικό υλικό με το αρχικό κύτταρο.

Υπάρχει όμως, και ένα χρονικό διάστημα που μεσολαβεί από το τέλος της κυτταρικής διαίρεσης μέχρι ν' αρχίσει η πρώτη φάση της επόμενης διαίρεσης. Αυτό το διάστημα λέγεται μεσόφαση και είναι το στάδιο κατά το οποίο προπαρασκευάζεται το κύτταρο για την μίτωση. Η μεσόφαση καταλαμβάνει το μεγαλύτερο μέρος του κύκλου της ζωής του κυττάρου σε σχέση με τις άλλες φάσεις της μιτωτικής διαίρεσης. Συγκεκριμένα καταλαμβάνει 90-95% του κύκλου της ζωής του κυττάρου, ενώ τα άλλα στάδια μόνο το 5-10%.

Κατά την μεσόφαση επιτυγχάνεται ο διπλασιασμός (αντιγραφή) του DNA, που έχει σαν αποτέλεσμα τον διπλασιασμό των νημάτων της χρωματίνης. Έτσι, το κάθε νηματίο αντιπροσωπεύεται δύο φορές σχηματίζοντας τις αδελφές χρωματίδες. Δηλαδή ενώ στην αρχή της μεσόφασης τα χρωμοσώματα βρίσκονται με τη μορφή αποσυσπειρωμένων λεπτών νηματίων (δίχτυ χρωματίνης), στο τέλος τα χρωμοσώματα παίρνουν την συσπειρωμένη μορφή (με δύο αδελφές χρωματίδες που συνδέονται με το κεντρομερίδιο). Παράλληλα όμως αυξάνεται η κυτταρική αναπνοή και η βιοχημική δραστηριότητα, ώστε να εξοικονομηθεί η ενέργεια που θα χρησιμεύσει στα επόμενα στάδια. Σε κάθε φάση της μιτωτικής διαίρεσης γίνονται τα εξής:

#### *Πρόφαση*

Σ' αυτή τη φάση γίνεται η προετοιμασία του πυρήνα ώστε να καταστεί δυνατός ο ακριβής καταμερισμός δύο απόλυτα όμοιων σειρών χρωμοσωμάτων στους νέους θυγατρικούς πυρήνες που πρόκειται να δημιουργηθούν.

- εξαφανίζονται πυρηνίσκος και πυρηνική μεμβράνη,
- διαιρείται το κεντροσωμάτιο σε δύο θυγατρικά κεντροσωμάτια που πηγαίνουν στους δύο «πόλους» του κυττάρου,
- σχηματίζεται η πυρηνική άτρακτος από πρωτεϊνικά νημάτια (μικροσωληνίσκους).

#### *Μετάφαση*

- τα χρωμοσώματα μετακινούνται προς τον «ισημερινό» του κυττάρου,
- τα χρωμοσώματα διατάσσονται τυχαία στο ισημερινό επίπεδο,
- τα νημάτια της ατράκτου ασκούν αντίθετη έλξη στα κεντρομερίδια των χρωμοσωμάτων,
- τα κεντρομερίδια διαιρούνται,
- αρχίζει ο αποχωρισμός των αδελφών χρωματίδων,
- αρχίζει η μετακίνηση των χρωματίδων προς τους «πόλους» του κυττάρου.

#### *Ανάφαση*

Είναι το κατ' εξοχή κινητικό στάδιο της μίτωσης. Ολοκληρώνεται η μετακίνηση των χρωματοσωμάτων προς τους πόλους.

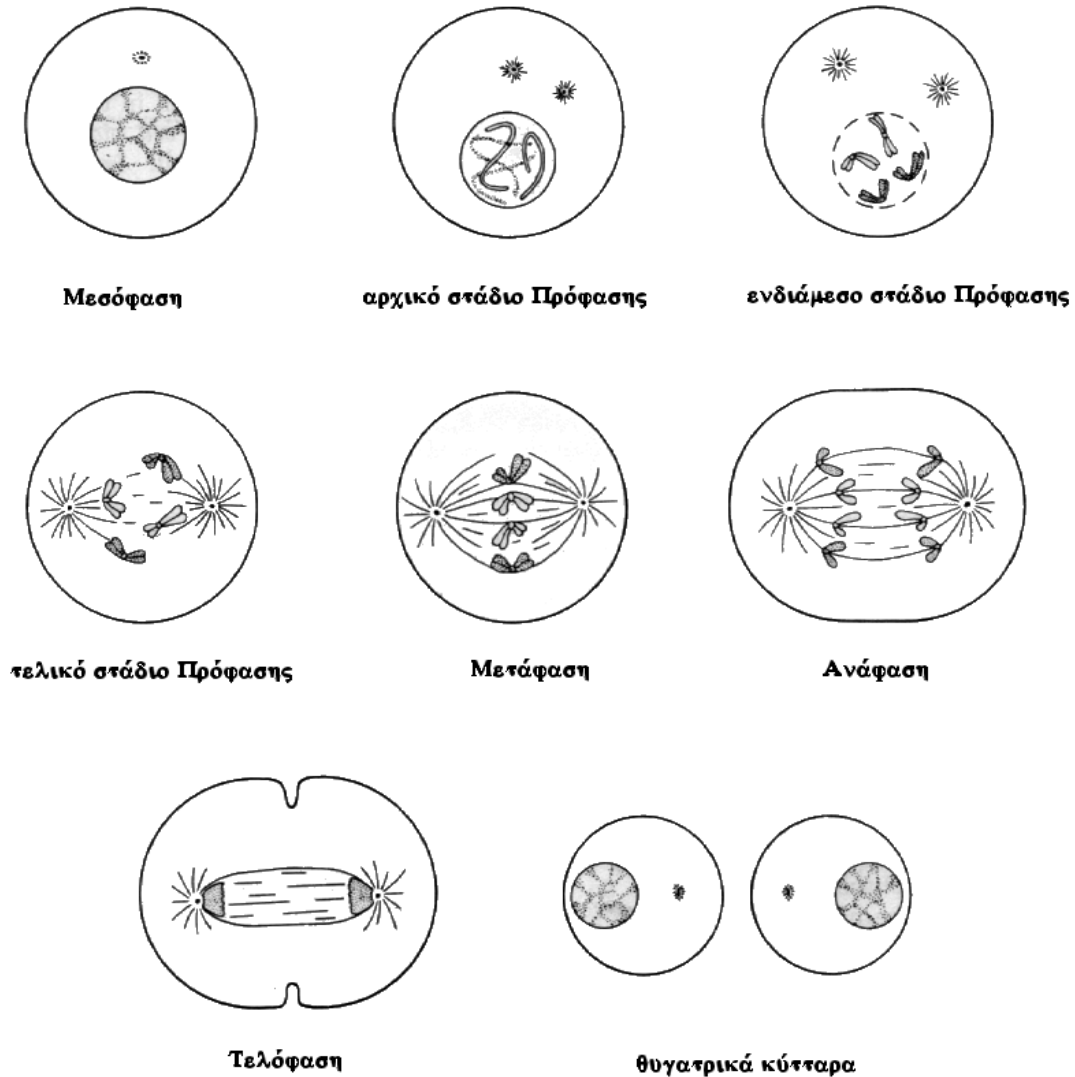
#### *Τελόφαση*

Σ' αυτή τη φάση συμβαίνουν διαδικασίες αντίστροφες από αυτές της πρόφασης, δηλ.:

- επανεμφανίζονται πυρηνίσκος και πυρηνική μεμβράνη,
- τα χρωμοσώματα παίρνουν τη μορφή του αποσυσπειρωμένου λεπτού νημάτιου χρωματίνης (αποσυσπειρωμένη μορφή),
- η άτρακτος εξαφανίζεται (διαλύεται),
- περισφίγγεται το κυτταρόπλασμα στο ισημερινό επίπεδο και το κύτταρο διαιρείται σε δύο νέα θυγατρικά κύτταρα.

Η συχνότητα της μίτωσης ποικίλει για τους διάφορους ιστούς και τα διάφορα είδη οργανισμών. Έτσι, για παράδειγμα, τα νευρικά κύτταρα του ανθρώπινου οργανισμού σταματούν να διαιρούνται μετά από τους πρώτους μήνες από την γέννηση, ενώ τα κύτταρα του ερυθρού μυελού και τα επιθηλιακά κύτταρα του εντέρου διαιρούνται συνεχώς, σύμφωνα με τις ανάγκες του οργανισμού, μέχρι το τέλος της ζωής.

Η διάρκεια της μίτωσης είναι μικρότερη από εκείνη της μείωσης. Σ' ένα τυπικό κύτταρο ο κυτταρικός κύκλος διαρκεί περίπου 20 ώρες. Η μίτωση διαρκεί μία ώρα, ενώ ο άλλος χρόνος καλύπτεται από την μεσόφαση. Επίσης η διάρκεια της μίτωσης εξαρτάται από διάφορους παράγοντες, όπως διατροφή, θερμοκρασία, κ.λ.π.



**Εικόνα 33.**

Διαδοχικά στάδια μιτωτικής διαίρεσης ζωικού κυττάρου.

Υπάρχουν επίσης και διαφορές μεταξύ ζωικών και φυτικών κυττάρων όσον αφορά στη διαδικασία της μίτωσης.

1) Στα φυτικά κύτταρα, επειδή λείπει το κεντροσωμάτιο, η άτρακτος σχηματίζεται απλώς από νημάτια που συγκλίνουν προς τους δύο αντίθετους πόλους χωρίς να οργανώνονται από το κεντροσωμάτιο,

2) κατά την τελόφαση τα φυτικά κύτταρα δεν αποχωρίζονται αλλά μένουν ενωμένα με τον φραγμοπλάστη. Φραγμοπλάστης είναι πηκτινο-κυτταρινικό χώρισμα, που σχηματίζεται στη θέση του ισημερινού επιπέδου κατά την διάρκεια της τελόφασης της μίτωσης των φυτικών κυττάρων.

### Μειωτική διαίρεση (Μείωση)

Η διαδικασία της μείωσης περιλαμβάνει συνοπτικά δύο διαδοχικές κυτταρικές διαιρέσεις, με τις οποίες ένα άωρο γεννητικό κύτταρο με αριθμό χρωμοσωμάτων  $2N$  (διπλοειδές κύτταρο), δίνει τέσσερα θυγατρικά κύτταρα με αριθμό χρωμοσωμάτων  $N$  (απλοειδή κύτταρα), που είναι οι γαμέτες.

#### *Πρώτη μειωτική διαίρεση*

Τα στάδια είναι τα ίδια με τη μιτωτική διαίρεση (πρόφαση, μετάφαση, ανάφαση, τελόφαση), αλλά υπάρχουν οι εξής σημαντικές διαφορές:

- Στο τέλος της πρόφασης, τα ομόλογα χρωμοσώματα τοποθετούνται το ένα απέναντι στο άλλο, και όχι τυχαία όπως κατά τη μίτωση. Το φαινόμενο αυτό ονομάζεται *σύναψη* των ομόλογων χρωμοσωμάτων. Κατά την διάρκεια της σύναψης γίνεται αλληλοεπικάλυψη και ανταλλαγή τμημάτων μεταξύ των μη αδελφών χρωματίδων των ομολόγων χρωμοσωμάτων. Το φαινόμενο αυτό ονομάζεται *διασκελισμός (επιχιασμός)*.
- Στην αρχή της ανάφασης της πρώτης μειωτικής διαίρεσης, δεν διαιρούνται τα κεντρομερίδια, και έτσι οι αδελφές χρωματίδες κάθε χρωμοσώματος παραμένουν ενωμένες. Έτσι, στο τέλος της 1ης μειωτικής διαίρεσης σχηματίζονται δύο (2) θυγατρικά κύτταρα, που έχουν απλοειδή αριθμό χρωμοσωμάτων και το κάθε ένα κύτταρο έχει μία σειρά χρωμοσωμάτων, δηλ., ένα χρωμόσωμα από κάθε ζεύγος ομολόγων χρωμοσωμάτων, και τα οποία είναι οργανωμένα σε δύο αδελφές χρωματίδες.

#### *Δεύτερη μειωτική διαίρεση*

Κατά την 2η μειωτική διαίρεση επαναλαμβάνονται οι φάσεις της μιτωτικής διαίρεσης. Στην αρχή της μετάφασης της 2ης μειωτικής διαίρεσης, και σε αντίθεση με ό,τι συμβαίνει κατά την ανάφαση της 1ης μειωτικής διαίρεσης, γίνεται κανονικά διαίρεση των κεντρομεριδίων και έτσι στο τέλος σχηματίζονται τέσσερα (4) κύτταρα, δηλαδή, δύο (2) από κάθε κύτταρο που προήλθε από την 1η διαίρεση. Κάθε κύτταρο από αυτά έχει απλοειδή αριθμό χρωμοσωμάτων (δηλαδή, έχει μία σειρά χρωμοσωμάτων) και τα οποία αποτελούνται από μία χρωματίδα. Τα κύτταρα αυτά είναι οι γαμέτες: τα θήλυκα για τα θηλυκά άτομα και τα σπερματοζώαρια για τα αρσενικά. Η διάρκεια της μείωσης είναι μεγαλύτερη από εκείνη της μίτωσης. Συνήθως διαρκεί μέρες ή βδομάδες. Από τις δύο πυρηνικές διαιρέσεις η πρώτη διαρκεί περισσότερο.

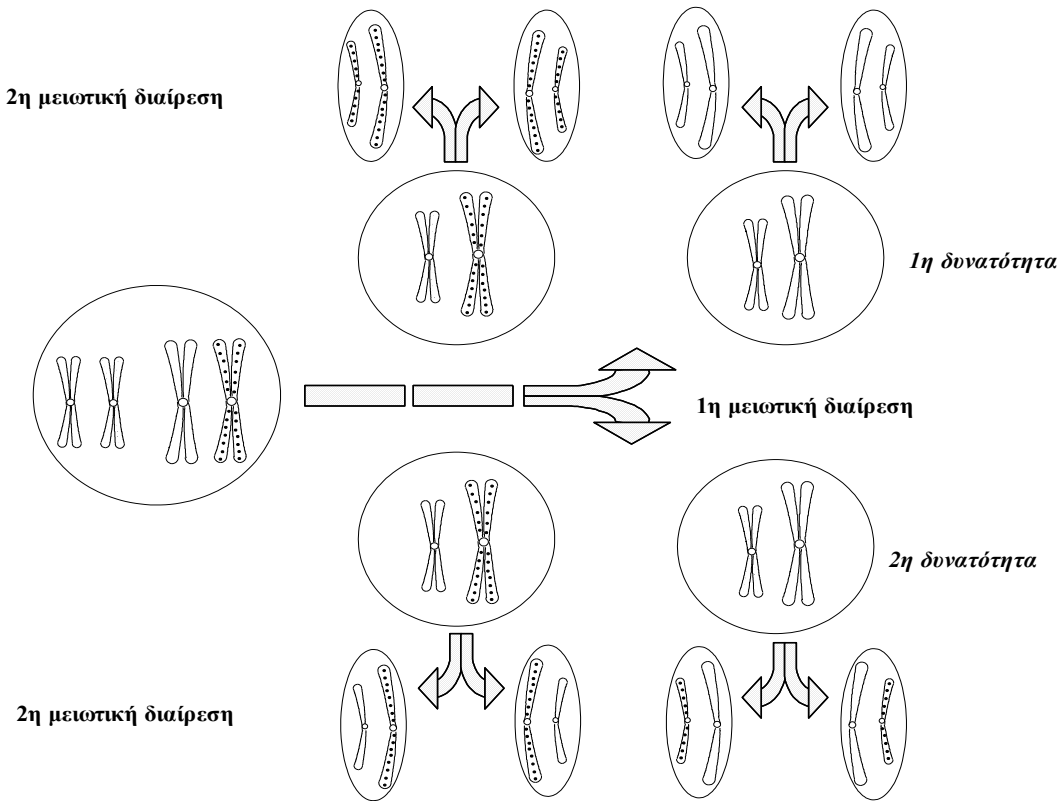
Αν υποθέσουμε ότι ένας οργανισμός έχει τρία ζεύγη ομολόγων χρωμοσωμάτων: Αα, Ββ, Γγ, τα διαφορετικά είδη γαμετών που μπορούν να προέλθουν από τον οργανισμό αυτό είναι οκτώ (8). Δηλαδή θα έχουμε:

Α και Β με το Γ και το γ : δηλ., γαμέτες ΑΒΓ, ΑΒγ

Α και β με το Γ και το γ : δηλ., γαμέτες ΑβΓ, Αβγ

α και Β με το Γ και το γ : δηλ., γαμέτες αΒΓ, αΒγ,

α και β με το Γ και το γ : δηλ., γαμέτες αβΓ, αβγ



**Εικόνα 34.**

Τα κύρια στάδια της μειωτικής διαίρεσης ενός άωρου γεννητικού κυττάρου, που έχει δύο ζεύγη ομόλογων χρωμοσωμάτων. Η όλη διαδικασία περιλαμβάνει δύο διαδοχικές κυτταρικές διαιρέσεις.

Στο τέλος της πρώτης μειωτικής διαίρεσης κάθε θυγατρικό κύτταρο περιλαμβάνει μία απλοειδή σειρά χρωμοσωμάτων τα οποία αποτελούνται από δύο αδελφές χρωματίδες. Στην πιο πάνω περίπτωση, για δύο ζεύγη ομόλογων χρωμοσωμάτων έχουμε δύο πιθανές διαιρέσεις και επομένως τέσσερις δυνατούς συνδυασμούς μη ομόλογων χρωμοσωμάτων. Γενικά για «N» ζεύγη ομόλογων χρωμοσωμάτων, έχουμε  $2^N$  δυνατούς συνδυασμούς μη ομόλογων χρωμοσωμάτων.

Στο τέλος της δεύτερης μειωτικής διαίρεσης κάθε θυγατρικό κύτταρο, που είναι ο γαμέτης, περιλαμβάνει μία απλοειδή σειρά χρωμοσωμάτων τα οποία αποτελούνται μόνο από μία χρωματίδα.

(Για απλούστευση του σχήματος έχουν σχεδιασθεί μόνον οι πυρήνες των κυττάρων).

Είναι προφανές από τα παραπάνω ότι 1 (ένα) ζεύγος χρωμοσωμάτων δίνει δύο (2) τύπους γαμετών, δύο (2) ζεύγη χρωμοσωμάτων δίνουν τέσσερις (4) τύπους γαμετών, τρία (3) ζεύγη χρωμοσωμάτων δίνουν οχτώ (8) τύπους κ.ο.κ. Η πρόοδος 2, 4, 8 .... μπορεί να εκφραστεί με τον τύπο  $2^N$ , όπου N είναι ο αριθμός των χρωμοσωμικών ζευγών.

Επομένως οι δυνατοί συνδυασμοί των μη ομόλογων χρωμοσωμάτων που μπορούν να βρισκονται σ' ένα γαμέτη είναι  $2^N$ , όπου N είναι ο αριθμός των μη ομόλογων χρωμοσωμάτων. Έτσι για τον άνθρωπο υπάρχουν  $2^{23}$  τέτοιοι διαφορετικοί συνδυασμοί, δηλαδή οι δυνατοί διαφορετικοί γενετικά τύποι των γαμετών (ωαρίων ή σπερματοζωαρίων) που μπορούν να προκύψουν είναι  $8,4 \cdot 10^6$  περίπου, χωρίς βέβαια να υπολογισθούν και οι γαμέτες που προέρχονται από διασκελισμό.

Σύμφωνα με τη χρωμοσωμική θεωρία οι τρεις βασικές ιδιότητες χρωμοσωμάτων (και γονιδίων) είναι οι εξής:

1. τα χρωμοσώματα και τα γονίδια βρίσκονται ανά ζεύγη σ' όλα τα σωματικά κύτταρα των ανώτερων οργανισμών,
2. τα χρωμοσώματα και τα γονίδια διαχωρίζονται κατά την μείωση και μόνο η μία χρωματίδα από κάθε ζευγάρι περιλαμβάνεται μέσα στον γαμέτη και,

3. τα χρωμοσώματα και τα γονίδια διατηρούν την ατομικότητά τους κατά την διάρκεια του διαχωρισμού. Κάθε ζευγάρι γονιδίων διαχωρίζεται ανεξάρτητα από τα άλλα ζευγάρια, εκτός αν βρίσκεται στο ίδιο χρωμόσωμα, οπότε δεν ισχύει ο νόμος του ελεύθερου συνδυασμού τους

### 3.6. Μηχανισμοί μεταβίβασης του γενετικού υλικού

#### 3.6.1 Ορολογία της Γενετικής

*Γονίδιο* είναι η μονάδα κληρονομικότητας υπεύθυνη για την έκφραση ενός χαρακτηριστικού, που βρίσκεται στα χρωμοσώματα και που μεταφέρεται από τους γονείς στους απογόνους. Είναι τμήμα DNA με καθορισμένη αλληλουχία βάσεων και είναι υπεύθυνο για τη σύνθεση συγκεκριμένου λειτουργικού ή δομικού πολυπεπτιδίου.

*Ο αριθμός των γονιδίων* των σωματικών κυττάρων είναι διπλάσιος από τον αριθμό των γονιδίων που περιέχονται στους γαμέτες. Στα σωματικά κύτταρα των διπλοειδών οργανισμών υπάρχουν δύο γονίδια για κάθε χαρακτηριστικό γνώρισμα. Το καθένα από αυτά βρίσκεται σ' ένα από τα δύο ομόλογα χρωμοσώματα και το ένα προέρχεται από τον πατέρα και το άλλο από την μητέρα. Αντίθετα στα γεννητικά κύτταρα υπάρχει ένα γονίδιο για κάθε χαρακτηριστικό γνώρισμα

*Ανεξάρτητα γονίδια* ονομάζονται τα γονίδια που βρίσκονται σε διαφορετικά χρωμοσώματα.

*Συνδεδεμένα γονίδια* ονομάζονται τα γονίδια που βρίσκονται στα ίδια χρωμοσώματα.

*Πατρική γενεά (P)* είναι τα άτομα με τα οποία πραγματοποιείται η αρχική διασταύρωση.

*Θυγατρική γενεά  $F_1$*  είναι η πρώτη γενεά ατόμων που προέρχονται από την αρχική διασταύρωση των ατόμων της P

*Θυγατρική γενεά  $F_2$*  είναι η γενεά ατόμων που προέρχονται από την διασταύρωση των ατόμων της γενεάς  $F_1$  μεταξύ τους.

*Φαινότυπος* είναι το σύνολο των χαρακτηριστικών γνωρισμάτων της φυσικής εμφάνισης ενός οργανισμού που μπορούν να μετρηθούν ή είναι ευδιάκριτα και, που οφείλονται στην έκφραση των γονιδίων του.

*Γενότυπος* είναι το σύνολο των γονιδίων ενός οργανισμού.

*Αλληλόμορφα* ή πολλαπλά αλληλόμορφα γονίδια είναι τα γονίδια που είναι υπεύθυνα για την έκφραση ενός ορισμένου χαρακτηριστικού και βρίσκονται στην ίδια θέση του ομόλογου χρωμοσώματος. Κάθε διπλοειδής οργανισμός, όπως ο άνθρωπος, έχει ένα ζεύγος αλληλομόρφων γονιδίων για ένα χαρακτηριστικό, και το κάθε γονίδιο βρίσκεται σ' ένα από τα δύο ομόλογα χρωμοσώματα.

*Ομόζυγος* οργανισμός για ένα χαρακτηριστικό είναι ο οργανισμός που έχει δύο ίδια μεταξύ τους αλληλόμορφα για το συγκεκριμένο χαρακτηριστικό. Η μορφή αυτή του γενότυπου λέγεται ομοζυγωτία. Ο ομόζυγος οργανισμός δίνει ένα είδος μόνον γαμετών όσον αφορά το χαρακτηριστικό αυτό.

*Ετερόζυγος* οργανισμός για ένα χαρακτηριστικό είναι ο οργανισμός που έχει διαφορετικά μεταξύ τους αλληλόμορφα για το συγκεκριμένο χαρακτηριστικό. Η μορφή αυτή του γενότυπου λέγεται ετεροζυγωτία. Ο ετερόζυγος οργανισμός δίνει δύο είδη γαμετών όσον αφορά το χαρακτηριστικό αυτό.



Οι κυριότερες σχέσεις που υπάρχουν μεταξύ των αλληλομόρφων γονιδίων είναι: α) η σχέση επικρατούς-υπολειπόμενου και β) η σχέση ισοεπικράτειας. Αυτές οι σχέσεις καθορίζουν τον φαινότυπο ενός ατόμου.

**α.** επικρατή και υπολειπόμενα γονίδια: όταν ένα ζεύγος αλληλομόρφων γονιδίων εκφράζεται φαινοτυπικά μόνον σε ομοζυγωτία, τότε το αλληλόμορφο λέγεται υπολειπόμενο. Το αλληλόμορφο που εκφράζεται φαινοτυπικά τόσο σε ομοζυγωτία όσο και σε ετεροζυγωτία λέγεται επικρατές.

**β.** ισοεπικρατή γονίδια: τα αλληλόμορφα γονίδια σε ετεροζυγωτία που δίνουν φαινότυπο διαφορετικό από εκείνο που θα έδινε ομόζυγος γενότυπος για το ένα ή το άλλο αλληλόμορφο λέγονται ισοεπικρατή.

### 3.6.2. Οι νόμοι του Mendel

Οι νόμοι που διατύπωσε ο Mendel και οι οποίοι αποτελούν την βάση για τη μελέτη της κληρονομικότητας είναι οι εξής:

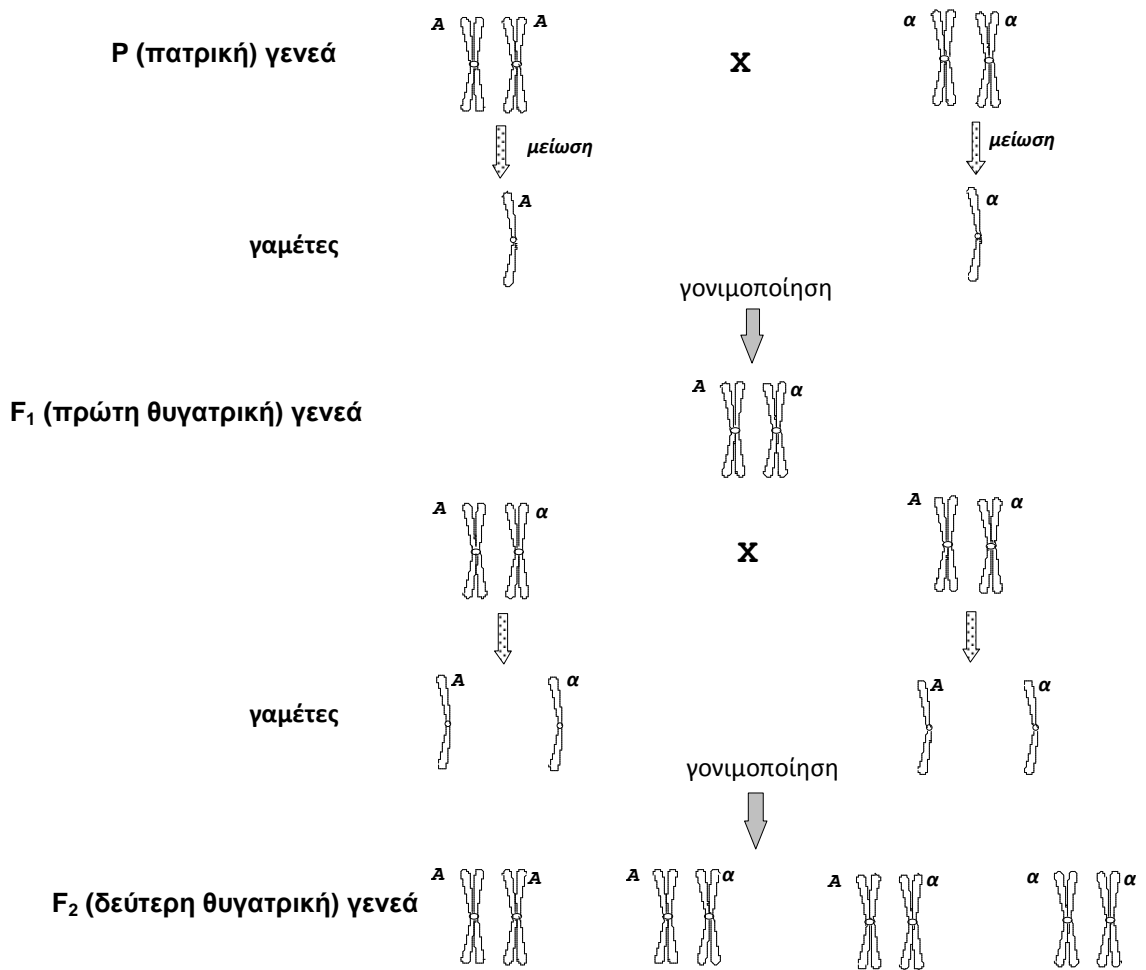
1) νόμος της ομοιομορφίας: τα άτομα της  $F_1$  γενεάς, που προκύπτουν από την διασταύρωση αμιγών φυλών που διαφέρουν κατά μία ιδιότητα είναι ομοιόμορφα μεταξύ τους,

2) νόμος του διαχωρισμού: όταν τα άτομα της  $F_1$  γενεάς διασταυρωθούν, τότε διαχωρίζουν στους απογόνους τις ιδιότητες των γονέων σύμφωνα με ορισμένες αριθμητικές αναλογίες.

Οι παραπάνω νόμοι αφορούν την περίπτωση του μονοϋβριδισμού, δηλαδή τον τρόπο κληρονομικότητας μίας μόνο ιδιότητας.

Οι γενοτυπικές και φαινοτυπικές αναλογίες, που μπορούν να υπάρξουν στα άτομα της  $F_1$  και  $F_2$  γενεάς στην περίπτωση του μονοϋβριδισμού, δίνονται στα παρακάτω παραδείγματα.

### 3.6.3. Παραδείγματα μονοϋβριδισμού και διϋβριδισμού



**Εικόνα 35.**

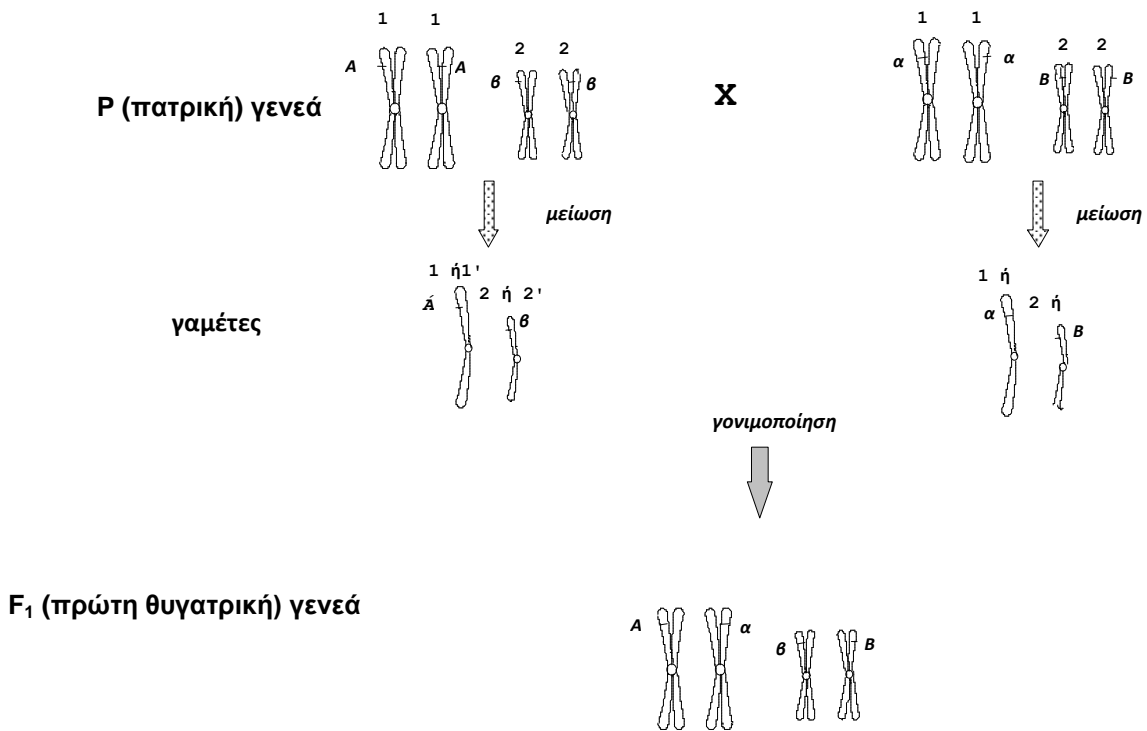
Παράδειγμα μονοϋβριδισμού. Διασταύρωση δύο ατόμων που είναι ομόζυγοι για τα γονίδια A και α αντίστοιχα και διασταύρωση των απογόνων μεταξύ τους.

Τα γονίδια A και α είναι αλληλόμορφα (δηλ., ελέγχουν το ίδιο χαρακτηριστικό αλλά με διαφορετικό τρόπο) και βρίσκονται στην ίδια θέση πάνω στα ομόλογα χρωμοσώματα. Γενικά, στα σωματικά κύτταρα των διπλοειδών οργανισμών υπάρχουν δύο γονίδια για κάθε χαρακτηριστικό γνώρισμα. Αντίθετα στα γεννητικά κύτταρα υπάρχει ένα γονίδιο για κάθε χαρακτηριστικό γνώρισμα.

Κατά τη μείωση κάθε άτομο επειδή είναι ομόζυγο, δίνει ένα είδος γαμέτη, όσον αφορά το μελετώμενο γονίδιο.

Κατά την γονιμοποίηση (δηλ, την συνένωση των δύο ώριμων ετερόφυλων γεννητικών κυττάρων) σχηματίζονται άτομα της F<sub>1</sub> (πρώτης θυγατρικής) γενεάς που είναι όλα ετερόζυγα δηλ., έχουν την γενοτυπική σύσταση Aα. Το καθένα από αυτά τα γονίδια βρίσκεται σ' ένα από τα δύο ομόλογα χρωμοσώματα και το ένα προέρχεται από τον πατέρα και το άλλο από την μητέρα. Κατά τη μείωση κάθε ετερόζυγο άτομο δίνει δύο είδη γαμετών, όσον αφορά το μελετώμενο γονίδιο.

Οι απόγονοι μιας διασταύρωσης μεταξύ των ατόμων της F<sub>1</sub> (πρώτης θυγατρικής) γενεάς αποτελούν την F<sub>2</sub> (δεύτερη θυγατρική) γενεά. Η γενοτυπική τους αναλογία είναι 1 AA : 2 Aα : 1 αα.

**Εικόνα 36.**

Παράδειγμα διϋβριδισμού. Το ένα άτομο είναι ομόζυγο για το γονίδιο A που βρίσκεται πάνω στο πρώτο ζεύγος ομόλογων χρωμοσωμάτων και επίσης ομόζυγο για το γονίδιο β που βρίσκεται πάνω στο δεύτερο ζεύγος. Το άλλο άτομο είναι επίσης ομόζυγο για το γονίδιο α και το γονίδιο B.

Τα γονίδια A, α και τα γονίδια B, β είναι αλληλόμορφα μεταξύ τους και βρίσκονται στην ίδια θέση πάνω στα ομόλογα χρωμοσώματα. Είναι ανεξάρτητα γονίδια επειδή βρίσκονται σε διαφορετικά ζεύγη ομόλογων χρωμοσωμάτων. Τα A, α βρίσκονται πάνω στο πρώτο ζεύγος ομόλογων χρωμοσωμάτων και τα γονίδια B, β πάνω στο δεύτερο ζεύγος ομόλογων χρωμοσωμάτων. Γενικά, στα σωματικά κύτταρα των διπλοειδών οργανισμών υπάρχουν δύο γονίδια για κάθε χαρακτηριστικό γνώρισμα. Αντίθετα στα γεννητικά κύτταρα υπάρχει ένα γονίδιο για κάθε χαρακτηριστικό γνώρισμα.

Κατά τη μείωση κάθε άτομο επειδή είναι ομόζυγο, δίνει ένα είδος γαμέτη, όσον αφορά τα μελετώμενα γονίδια.

Κατά την γονιμοποίηση σχηματίζονται τα άτομα της F<sub>1</sub> (πρώτης θυγατρικής) γενεάς που είναι όλα ετερόζυγα και για τα δύο χαρακτηριστικά, δηλ., έχουν την γενοτυπική σύσταση Aα βB. Το καθένα από αυτά τα γονίδια βρίσκεται σ' ένα από τα δύο ομόλογα χρωμοσώματα και το ένα προέρχεται από τον πατέρα και το άλλο από την μητέρα.

## \* Μονοϋβριδισμός \*

- 1η περίπτωση: επικρατή και υπολειπόμενα γονίδια.

Παράδειγμα: έστω AA και αα οι γενότυποι της P γενεάς, όπου A επικρατές και α υπολειπόμενο γονίδιο. A και a οι φαινότυποι που οφείλονται στα A και α γονίδια αντίστοιχα.

F <sub>1</sub> γενεά:	Γενότυπος:	όλα Aα
	Φαινότυπος:	όλα <u>A</u>
F <sub>2</sub> γενεά:	Γενότυπος:	1 (AA) : 2 (Aα) : 1 (αα)
	Φαινότυπος:	3 ( <u>A</u> ) : 1 ( <u>a</u> )

- 2η περίπτωση: ισοεπικρατή γονίδια.

Παράδειγμα: έστω GG και ΓΓ οι γενότυποι της P γενεάς, όπου Γ και G ισοεπικρατή γονίδια.  $\underline{G}$ ,  $\underline{\Gamma}$  και  $\underline{I}$  οι φαινότυποι που οφείλονται στους γενοτύπους GG, ΓΓ και ΓG αντίστοιχα.

F <sub>1</sub> γενεά:	Γενότυπος:	όλα ΓG
	Φαινότυπος:	όλα $\underline{I}$
F <sub>2</sub> γενεά:	Γενότυπος:	1 (GG) : 2 (ΓG) : 1 (ΓΓ)
	Φαινότυπος:	1 ( $\underline{G}$ ) : 2 ( $\underline{I}$ ) : 1 ( $\underline{\Gamma}$ )

#### \* Διϋβριδισμός \*

Ο τρόπος κληρονομικότητας δύο ιδιοτήτων ονομάζεται διϋβριδισμός. Οι γενοτυπικές και φαινοτυπικές αναλογίες που υπάρχουν στα άτομα της F<sub>1</sub> και F<sub>2</sub> γενεάς σ' αυτήν περίπτωση δίνονται στο παρακάτω παράδειγμα.

Παράδειγμα: έστω AA ββ και αα BB οι γενότυποι της P γενεάς, όπου A επικρατές και α υπολειπόμενο γονίδιο για την 1η ιδιότητα και B επικρατές και β υπολειπόμενο γονίδιο για την 2η ιδιότητα.  $\underline{A}$ ,  $\underline{a}$ ,  $\underline{B}$ , και  $\underline{b}$  οι φαινότυποι που οφείλονται στα A, α, B, και β γονίδια αντίστοιχα.

F <sub>1</sub> γενεά:	Γενότυπος:	όλα Aα Bβ
	Φαινότυπος:	όλα $\underline{AB}$
F <sub>2</sub> γενεά:	Γενότυπος:	1 (AA BB) : 2 (AA Bβ) : 1 (AA ββ) : 2 (Aα BB)
		: 4 (Aα Bβ) : 2 (Aα ββ) : 1 (αα BB) : 2 (αα Bβ)
		: 1 (αα ββ)
	Φαινότυπος :	9 ( $\underline{AB}$ ) : 3 ( $\underline{Aβ}$ ) : 3 ( $\underline{αB}$ ) : 1 ( $\underline{αβ}$ )

Τα γενικά συμπεράσματα που προκύπτουν από την παραπάνω περίπτωση διϋβριδισμού είναι τα εξής: α) οι φαινότυποι των ατόμων της F<sub>1</sub> γενεάς είναι όμοιοι και τα άτομα ετερόζυγα, β) στην F<sub>2</sub> επανεμφανίζονται άτομα με φαινότυπο και γονότυπο όμοιο εκείνων της P, αλλά και άτομα με τελείως διαφορετικό φαινότυπο και γονότυπο.

Σημείωση: Οι νόμοι του Mendel ισχύουν μόνο για τα ανεξάρτητα γονίδια. Δεν ισχύει ο δεύτερος νόμος του Mendel ως προς τις φαινοτυπικές αναλογίες για τα συνδεδεμένα γονίδια. Π.χ, αν διασταυρωθούν δύο άτομα που διαφέρουν σε δύο γνωρίσματα, και τα οποία οφείλονται σε επικρατή γονίδια, αλλά τα οποία είναι συνδεδεμένα, τότε στην F<sub>2</sub> γενεά η φαινοτυπική αναλογία είναι διαφορετική της αναμενόμενης 9:3:3:1.

### 3.7. Γονίδια και περιβάλλον

#### 3.7.1. Γενικά

Επειδή για την σύνθεση των πρωτεϊνών (λειτουργικών και δομικών) λαμβάνονται δομικά υλικά από το περιβάλλον, και το περιβάλλον (εσωτερικό και εξωτερικό) επηρεάζει αυτή τη σύνθεση και με άλλους τρό-

πους, έπεται ότι η πρωτεϊνική σύνθεση, αλλά και το σύνολο των βιοχημικών αντιδράσεων που ελέγχεται από την δράση των ενζύμων, επηρεάζεται από το περιβάλλον.

Επομένως ο φαινότυπος ενός ατόμου δεν αντιπροσωπεύει πάντοτε την γενετική σύσταση αλλά η διάπλασή του εξαρτάται από τις αλληλεπιδράσεις μεταξύ του γενετικού υλικού και του περιβάλλοντος. Έτσι, εκτός από τις σχέσεις που υπάρχουν μεταξύ των αλληλόμορφων γονιδίων υπάρχουν και τα φαινόμενα της διεισδυτικότητας και της εκφραστικότητας των χαρακτηριστικών γνωρισμάτων.

*Διεισδυτικότητα ή εκδηλωτικότητα (penetrance)* ενός γνωρίσματος είναι το φαινόμενο κατά το οποίο εξωτερικοί ή εσωτερικοί παράγοντες παρεμποδίζουν την εκδήλωση ενός ή περισσότερων γονιδίων, έτσι ώστε ένα ποσοστό μόνο από τα άτομα που το(α) φέρουν να εκδηλώνουν το γνώρισμα. Ορίζεται δε, σαν ο λόγος του πλήθους των ατόμων στα οποία εκδηλώνεται το αποτέλεσμα της δράσης του γονιδίου, προς το πλήθος των ατόμων τα οποία φέρουν το γονίδιο.

*Εκφραστικότητα (expressivity)* ενός γνωρίσματος είναι το φαινόμενο κατά το οποίο ο βαθμός εκδήλωσης του γνωρίσματος που καθορίζεται από ένα γονίδιο δεν είναι ο ίδιος σε όλα τα άτομα.

Οι παράγοντες που επηρεάζουν την εκδηλωτικότητα και την εκφραστικότητα των χαρακτηριστικών γνωρισμάτων οφείλονται: 1. στο εξωτερικό περιβάλλον και 2. στο εσωτερικό περιβάλλον.

### 3.7.2. Επίδραση εξωτερικού περιβάλλοντος

Οι κυριότεροι παράγοντες, που επηρεάζουν την εκδηλωτικότητα και την εκφραστικότητα των γνωρισμάτων, είναι α) η θερμοκρασία, β) το φως και γ) η τροφή. Ειδικά για τον παράγοντα «τροφή», χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελεί εκείνο του σακχαρώδη διαβήτη (κληρονομική νόσος), ο οποίος χαρακτηρίζεται από διαταραχή του μεταβολισμού των υδατανθράκων, λόγω ανεπάρκειας της ποσότητας της ινσουλίνης. Εν τούτοις, κατάλληλη ρύθμιση της διαίτας μπορεί τις περισσότερες φορές να συντελέσει στη μη εκδήλωση της πλήρους κλινικής εικόνας της νόσου.

### 3.7.3. Επίδραση εσωτερικού περιβάλλοντος

Σ' αυτήν την περίπτωση οι κυριότεροι παράγοντες είναι α) το φύλο, β) η ηλικία, γ) τα υποστρώματα και, δ) η δράση των άλλων γονιδίων.

Η διάκριση μεταξύ του προκαλούμενου αποτελέσματος από το εξωτερικό ή το εσωτερικό περιβάλλον δεν είναι πάντοτε εύκολη. Επίσης, αν υπάρχει δράση παραγόντων του εσωτερικού περιβάλλοντος, δεν πρέπει να αποκλεισθεί το γεγονός ότι μερικοί από αυτούς έχουν εξωτερική προέλευση.

- *Φύλο*

Ορισμένα γονίδια εκδηλώνουν τη δράση τους μόνο στο ένα φύλο αν και τα δύο έχουν τον ίδιο γενότυπο. Παράδειγμα τέτοιων γονιδίων είναι εκείνα που ελέγχουν τα δευτερεύοντα χαρακτηριστικά φύλου. Άλλη κατηγορία γονιδίων πάλι, εκδηλώνουν τη δράση τους συνήθως στο ένα φύλο και σπανίως στο άλλο. Η αλωπεκίαση (φαλάκρα), για παράδειγμα, είναι χαρακτηριστικό γνώρισμα που εκδηλώνεται με μεγαλύτερη συχνότητα στους άνδρες από τις γυναίκες.

- *Ηλικία*

Στον άνθρωπο, ενώ όλα τα γονίδια για την εκδήλωση των χαρακτηριστικών υπάρχουν κατά τη γονιμοποίηση, εν τούτοις, η δράση τους εκδηλώνεται σε διαφορετική ηλικία.

Γενετικός χαρακτήρας	Ηλικία στην οποία εκδηλώνεται
<i>Αντιγόνα ομάδας αίματος</i>	<i>Πριν από τη γέννηση</i>
<i>Αλκαπτονουρία</i>	<i>Κατά τη γέννηση</i>
<i>Βρεφική αμαυρωτική ιδιοτεία</i>	<i>4 - 6 μηνών</i>
<i>Περιοδική παράλυση</i>	<i>10 ετών</i>
<i>Σακχαρώδης διαβήτης</i>	<i>40 - 60 ετών</i>
<i>Πρότυπο αλωπεκίας (φαλάκρας)</i>	<i>20 - 30 ετών</i>

- *Υποστρώματα*

Για παράδειγμα, η κληρονομική ασθένεια *γαλακτοζαιμία* χαρακτηρίζεται από την παρουσία γαλακτόζης και λακτόζης στο αίμα. Τα βρέφη που πάσχουν από αυτή τη νόσο εμφανίζουν γενική σωματική και πνευματική καθυστέρηση, δημιουργία καταρράκτη και άλλα συμπτώματα. Η ασθένεια οφείλεται στην έλλειψη ενός ενζύμου που κανονικά μεταβολίζει την γαλακτόζη. Αποτέλεσμα αυτής της έλλειψης είναι η συγκέντρωση σακχάρων στο αίμα και τους ιστούς. Η έγκαιρη διάγνωση της ασθένειας αυτής και η χορήγηση τροφών, που δεν περιέχουν γαλακτόζη ή λακτόζη, βελτιώνει τη κατάσταση των ασθενών.

Επίσης ο *κναιμισμός* (αιμολυτική αναιμία) οφείλεται στην ανεπάρκεια ενός ενζύμου, του οποίου η σύνθεση ελέγχεται από φυλοσύνδετο γονίδιο. Στα άτομα που στερούνται το ένζυμο αυτό προκαλείται μια μορφή αιμολυτικής αναιμίας στην περίπτωση που φάνε κουκιά ή πάρουν ανθελονοσιακά φάρμακα ή άλλες χημικές ουσίες (πριμακίνη, βιταμίνη Κ, κ.λ.π).

- *Δράση άλλων γονιδίων*

Η δημιουργία ενός φαινοτύπου οφείλεται στη δράση άλλων γονιδίων και συγκεκριμένα στις πολύπλοκες αντιδράσεις των προϊόντων των γονιδίων που συμβαίνουν κατά τη διάρκεια της ανάπτυξης του ατόμου. Τα γονίδια αυτά κατατάσσονται στις παρακάτω κατηγορίες: α) επιστατικά γονίδια, β) προσθετικά γονίδια και, γ) πλειοτροπικά γονίδια. Επίσης μια σημαντική κατηγορία γονιδίων είναι τα θνησιγόνα γονίδια.

*Επιστατικά γονίδια* : Τα γονίδια αυτά καλύπτουν ή παρεμποδίζουν την δράση άλλου (ή άλλων) γονιδίου που λέγονται υποστατικά. Τα δύο αυτά γονίδια παίρνουν μέρος, δια μέσου των πρωτεϊνών που καθορίζονται από αυτά, στην ίδια αλυσίδα βιοχημικών αντιδράσεων. Έτσι, λόγω της παρουσίας του επιστατικού γονιδίου, αναστέλλεται η αλυσίδα των βιοχημικών αντιδράσεων και ο τελικός φαινότυπος δεν σχηματίζεται.

*Προσθετικά γονίδια* : Είναι τα γονίδια που ελέγχουν ποσοτικούς χαρακτήρες όπως χρώμα, ύψος κ.λ.π, και συνεργάζονται ποσοτικά για την εκδήλωση ενός χαρακτηριστικού. Τα γονίδια, που είναι αλληλόμορφα των συμβαλλόντων γονιδίων και τα οποία είναι υπεύθυνα για την εκδήλωση του ελαχίστου ποσοτικού χαρακτήρα, ονομάζονται ουδέτερα γονίδια.

*Πλειοτροπικά γονίδια* : Σ' αυτήν την κατηγορία υπάγονται τα γονίδια που επηρεάζουν περισσότερα από ένα γνωρίσματα. Προσεκτική μελέτη απόδειξε ότι ένας μεγάλος αριθμός γονιδίων επηρεάζουν περισσότερους από ένα φαινοτυπικούς χαρακτήρες.

*Θνησιγόνα γονίδια* : Η δράση πολλών γονιδίων επιδρά στη βιωσιμότητα των ατόμων που τα φέρουν και έτσι επέρχεται ο θάνατος τους στα αρχικά στάδια ανάπτυξης ή πριν από την σεξουαλική ωριμότητα. Διακρίνονται σε: α) επικρατή και β) υπολειπόμενα.

Τυπικό παράδειγμα επικρατούς θνησιγόνου γονιδίου είναι το γονίδιο το υπεύθυνο για τη βραχυφαλαγγία. Σε ομοζυγωτία τα υπολειπόμενα θνησιγόνα γονίδια οδηγούν σε θάνατο, σε ετεροζυγωτία μπορούν: α) να μη έχουν καμία επίδραση στον φαινότυπο του ατόμου, ή β) να οδηγούν στην εκδήλωση ενός χαρακτηριστικού γνωρίσματος. Έτσι, υπάρχουν δύο περιπτώσεις, όσον αφορά την φαινοτυπική αναλογία των απογόνων από μία διασταύρωση μεταξύ δύο ατόμων ετερόζυγων για ένα υπολειπόμενο θνησιγόνο γονίδιο: α) 3 κανονικά : 1 νεκρό ή β) 1 κανονικό : 2 με κάποιο χαρακτηριστικό γνώρισμα : 1 νεκρό

Από την άλλη μεριά, η βρεφική αμαυρωτική ιδιοτεία είναι χαρακτηριστικό παράδειγμα κληρονομικής νόσου που οφείλεται σε υπολειπόμενο θνησιγόνο γονίδιο. Πρόκειται για μια βιοχημική διαταραχή, γνωστή με το όνομα σύνδρομο Tay-Sachs, που χαρακτηρίζεται από ανωμαλίες στο μεταβολισμό των λιποειδών, με αποτέλεσμα την εναπόθεσή τους στους ιστούς, κυρίως στον εγκέφαλο και στον αμφιβληστροειδή. Τα άτομα, που παρουσιάζουν το σύνδρομο αυτό, έχουν κανονική ανάπτυξη τα πρώτα χρόνια της ζωής τους ως το 6ο έτος, σύντομα, όμως, αρχίζουν να παρουσιάζουν έκπτωση στις νοητικές τους λειτουργίες, ελαττωματική όραση, προϊούσα εξασθένηση των μυών και τελικά πεθαίνουν κατά την εφηβική ηλικία.

### 3.8. Κληρονομικότητα που σχετίζεται με το φύλο

#### 3.8.1. Καθορισμός φύλου

Τα περισσότερα είδη των ανωτέρων φυτών και πολλά είδη των κατώτερων ζώων είναι *μόνοικα* (monoecious), δηλ., το ίδιο άτομο του είδους παράγει αρσενικούς και θηλυκούς γαμέτες. Στα είδη αυτά όλα τα χρωμοσώματα των σωματικών κυττάρων βρίσκονται σε ομόλογα ζεύγη. Αντίθετα, τα περισσότερα είδη των ζώων και μερικά των φυτών είναι *δίοικα* (dioecious), δηλ., είδη στα οποία τα ωάρια και τα σπερματοζωάρια παράγονται από διαφορετικά άτομα, τα θηλυκά και τα αρσενικά. Υπάρχουν διαφορές στη χρωμοσωμική σύσταση μεταξύ αρσενικών και θηλυκών γαμετών. Δηλαδή, ενώ όλα τα ζεύγη είναι ομόλογα, σε ένα ζευγάρι, αυτό των φυλετικών χρωμοσωμάτων, υπάρχει διμορφισμός.

Φυλετικός διμορφισμός είναι η κατάσταση κατά την οποία τα άτομα ενός είδους διακρίνονται ανάλογα με ορισμένους χαρακτήρες σε άρρενα και θήλεα. Σε όλα τα κύτταρα των θηλυκών και αρσενικών ατόμων των ανώτερων και μερικών κατώτερων οργανισμών περιέχονται τα ίδια αυτοσωμικά χρωμοσώματα αλλά διαφορετικά φυλετικά χρωμοσώματα.

Υπάρχουν κυρίως δύο τρόποι με τους οποίους γίνεται ο καθορισμός του φύλου ενός οργανισμού: ο χρωμοσωμικός φυλοκαθορισμός και ο γονιδιακός φυλοκαθορισμός.

Χρωμοσωμικός φυλοκαθορισμός είναι ο καθορισμός του φύλου ενός οργανισμού με βάση τα φυλετικά χρωμοσώματα. Δηλαδή, όταν το φύλο καθορίζεται από την ύπαρξη ή μη του χρωμοσώματος Y, ή την αναλογία του αριθμού των X χρωμοσωμάτων προς τον αριθμό των αυτοσωμικών. Αντίθετα, γονιδιακός φυλο-

καθορισμός είναι ο καθορισμός του φύλου ενός οργανισμού με βάση ορισμένα γονίδια και όχι τα φυλετικά χρωμοσώματα. Αυτός ο τύπος φυλοκαθορισμού εφαρμόζεται στην περίπτωση των μελισσών.

Για τον καθορισμό του φύλου υπάρχουν αρκετές θεωρίες. Σύμφωνα με τη κυριότερη εκείνη των αναλογιών του Bridges, στην *Drosophila* και πιθανόν σε άλλους οργανισμούς, το φύλο καθορίζεται από την αναλογία του αριθμού των X χρωμοσωμάτων προς τον αριθμό των αυτοσωμικών.

Στα αρσενικά υπάρχει η αναλογία:  $X/A=0.5$ ,

Στα θηλυκά υπάρχει η αναλογία:  $X/A=1$ ,

Υπάρχουν όμως και περιπτώσεις που υπάρχει παρέκκλιση από τις παραπάνω αναλογίες. Αυτές είναι οι εξής:

υπεράρρενα:  $X/A < 0.5$ ,

υπερθήλα:  $X/A > 1$  και,

μεσόφυλα:  $0.5 < X/A < 1$ .

Το φύλο στον άνθρωπο καθορίζεται από την ύπαρξη ή μη του Y χρωμοσώματος. Το φυσιολογικό αρσενικό άτομο έχει χρωμοσωμική σύσταση AA XY και το θηλυκό AA XX. Στη φύση όμως αυτό δεν ισχύει για όλα τα είδη. Υπάρχουν οργανισμοί οι οποίοι δεν παρουσιάζουν αυτού του τύπου την διαφορά. Υπάρχουν γενικά τρεις κύριοι τύποι χρωμοσωμικού φυλοκαθορισμού στα φυτά και τα ζώα:

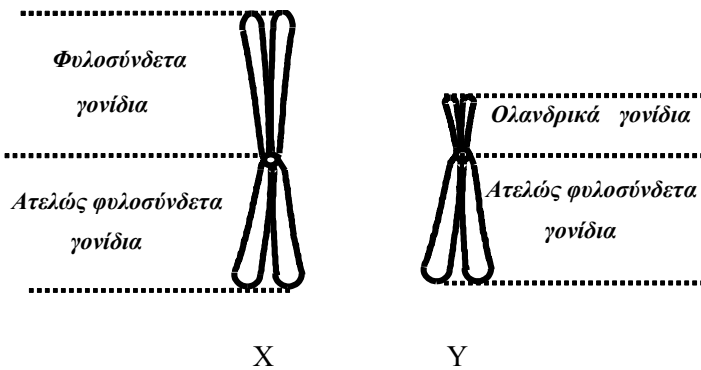
1) (τύπος *Lygaeus*): στον άνθρωπο, σε λίγα ψάρια, στα θηλαστικά και σε πολλά ανώτερα φυτά, το Y χρωμόσωμα περιέχεται στα κύτταρα του αρσενικού και όχι του θηλυκού ατόμου,

2) (τύπος *Abraxas*): στα πτηνά, στα περισσότερα ψάρια, στα λεπιδόπτερα από τα έντομα, μερικά αμφίβια και λίγα φυτά, το Y χρωμόσωμα περιέχεται στα κύτταρα του θηλυκού και όχι του αρσενικού ατόμου.

3) (τύπος *Protenor*): σε ορισμένους οργανισμούς απουσιάζει από τα κύτταρα του αρσενικού ατόμου ένα φυλετικό χρωμόσωμα. Η απουσία του χρωμοσώματος συμβολίζεται με 0. Έτσι, η χρωμοσωμική σύσταση του εντόμου *Protenor* είναι για το θηλυκό AA XX και για το αρσενικό AA X0.

### 3.8.2. Τα φυλετικά χρωμοσώματα

Οι πρωτεύοντες και οι δευτερεύοντες του φύλου ελέγχονται από τα γονίδια που υπάρχουν πάνω στα φυλετικά χρωμοσώματα, το X και το Y. Οι πρωτεύοντες χαρακτήρες του φύλου είναι τα γεννητικά όργανα και οι δευτερεύοντες το στήθος, λεκάνη κ.α. (στις γυναίκες), φωνή, τρίχωμα κ.α. (στους άνδρες).



**Εικόνα 37.**

Σχηματική απεικόνιση των φυλετικών χρωμοσωμάτων X και Y. Διακρίνονται οι διάφορες περιοχές που έχουν ή δεν έχουν ομολογία μεταξύ τους. Οι αντίστοιχες θέσεις περιέχουν αντίστοιχες κατηγορίες γονιδίων.

Τα φυλετικά χρωμοσώματα είναι ανισομεγέθη μεταξύ τους. Το X χρωμόσωμα είναι μεγαλύτερο από το Y. Έτσι, πολλά γονίδια που βρίσκονται στο X χρωμόσωμα δεν έχουν αλληλόμορφα στο Y. Οι περισσότερες χαρακτηριστικές, περιοχές που μπορούν να διακριθούν στα φυλετικά χρωμοσώματα, είναι: 1) οι περιοχές



των χρωμοσωμάτων X και Y που έχουν ομολογία μεταξύ τους και, 2) οι περιοχές των χρωμοσωμάτων X και Y που δεν έχουν ομολογία μεταξύ τους.

Αντίστοιχα, τα γονίδια που βρίσκονται στα φυλετικά χρωμοσώματα διακρίνονται στις εξής κατηγορίες: α) φυλοσύνδετα, β) ολανδρικά και γ) ατελώς φυλοσύνδετα.

*Φυλοσύνδετα γονίδια* ονομάζονται τα γονίδια που βρίσκονται στη περιοχή του χρωμοσώματος X που δεν έχει ομόλογη περιοχή με το χρωμόσωμα Y.

*Ολανδρικά γονίδια* ονομάζονται τα γονίδια που βρίσκονται στη περιοχή του χρωμοσώματος Y που δεν έχει ομόλογη περιοχή με το χρωμόσωμα X.

*Ατελώς φυλοσύνδετα γονίδια* ονομάζονται τα γονίδια που βρίσκονται στις ομόλογες περιοχές των χρωμοσωμάτων X και Y.

### 3.8.3. Περιπτώσεις κληρονομικότητας που σχετίζεται με το φύλο

- *Φυλοσύνδετη κληρονομικότητα*

Τα βασικότερα φυλοσύνδετα γονίδια στον άνθρωπο, που είναι υπεύθυνα για την εκδήλωση κληρονομικών ασθενειών, είναι το γονίδιο της αιμορροφιλίας και το γονίδιο της αχρωματοψίας. Και τα δύο είναι υπολειπόμενα και έτσι, εκφράζονται στα αρσενικά άτομα, εφ' όσον φέρουν το γονίδιο, ενώ στα θηλυκά άτομα μόνο όταν είναι σε ομοζυγωτία. Οι κληρονομικές αυτές ασθένειες εκδηλώνονται περισσότερο συχνά στα αρσενικά άτομα, στα οποία κληροδοτούνται τα υπεύθυνα γονίδια από τις μητέρες τους.

Αιμορροφιλία είναι η κληρονομική ασθένεια κατά την οποία δεν γίνεται κανονικά η πήξη του αίματος, λόγω απουσίας του αντι-αιμοφιλικού παράγοντα, του υπεύθυνου για την παραγωγή της θρομβοπλαστικής, ουσίας απαραίτητης για την πήξη του αίματος.

Αχρωματοψία ή δαλτωνισμός είναι η κληρονομική ασθένεια κατά την οποία τα άτομα δεν διακρίνουν σωστά τα διάφορα χρώματα. Ανάλογα με το βαθμό εκδήλωσης διακρίνεται σε: 1) ολική, όταν το άτομο είναι τυφλό για όλα τα χρώματα και, 2) μερική, όταν το άτομο αναγνωρίζει μόνο ορισμένα χρώματα. Η μερική αχρωματοψία υποδιαιρείται σε: α) πρωτανοπία, όταν το άτομο δεν αναγνωρίζει το κόκκινο χρώμα, β) δευτερανοπία όταν το άτομο δεν αναγνωρίζει το πράσινο χρώμα, γ) πρωτανωμαλία και δ) δευτερανωμαλία όταν το άτομο έχει μειωμένη αντίληψη για το κόκκινο και το πράσινο χρώμα, αντίστοιχα. Η συχνότητα της αχρωματοψίας στην Ελλάδα, για τους άνδρες είναι 6%, και για τις γυναίκες 0,35% περίπου.

Οι γονοτυπικές και φαινοτυπικές αναλογίες της  $F_1$  γενεάς του ανθρώπου, στην περίπτωση κληρονόμησης ενός φυλοσύνδετου χαρακτήρα, δίνονται στα δύο παρακάτω παραδείγματα:

1η περίπτωση: Διασταύρωση αρσενικού ατόμου με γνώρισμα οφειλόμενο σε υπολειπόμενο φυλοσύνδετο γονίδιο με θηλυκό άτομο με γνώρισμα οφειλόμενο σε επικρατές φυλοσύνδετο γονίδιο.

Παράδειγμα: έστω αρσενικό άτομο με γονότυπο  $X^aY$  που διασταυρώνεται με θηλυκό με γονότυπο  $X^AX^A$ , όπου  $A$  και  $a$  επικρατές και υπολειπόμενο φυλοσύνδετο γονίδιο.  $A$  και  $a$  οι φαινότυποι που οφείλονται στα  $A$  και  $a$  γονίδια αντίστοιχα.

$F_1$ γενεά :	<u>θηλυκά</u>	:	<u>αρσενικά</u>
Γενότυπος:	1 ( $X^AX^a$ )	:	1 ( $X^AY$ )
Φαινότυπος:	όλα ( $A$ )	:	όλα ( $A$ )
Γενικός φαινότυπος:		:	όλα ( $A$ )

2η περίπτωση: Διασταύρωση αρσενικού ατόμου με γνώρισμα οφειλόμενο σε επικρατές φυλοσύνδετο γονίδιο με θηλυκό άτομο με γνώρισμα οφειλόμενο σε υπολειπόμενο φυλοσύνδετο γονίδιο.

Παράδειγμα: έστω αρσενικό άτομο με γονότυπο  $X^AY$  που διασταυρώνεται με θηλυκό με γονότυπο  $X^aX^a$ , όπου  $A$  και  $a$  επικρατές και υπολειπόμενο φυλοσύνδετο γονίδιο.  $A$  και  $a$  οι φαινότυποι που οφείλονται στα  $A$  και  $a$  γονίδια αντίστοιχα.

$F_1$ γενεά :	<u>θηλυκά</u>	:	<u>αρσενικά</u>
Γενότυπος:	1 ( $X^AX^a$ )	:	1 ( $X^aY$ )
Φαινότυπος:	όλα ( $A$ )	:	όλα ( $a$ )
Γενικός φαινότυπος:	1 ( $A$ )	:	1 ( $a$ )

Το βασικό συμπέρασμα που προκύπτει από την 2η περίπτωση (αντίστροφη διασταύρωση από εκείνη της 1ης) είναι ότι τα άτομα της  $F_1$  γενεάς δεν είναι ομοιόμορφα. Τα θηλυκά άτομα έχουν τον ίδιο φαινότυπο με τον πατέρα, ενώ τα αρσενικά έχουν τον ίδιο φαινότυπο με την μητέρα.

Άλλες κληρονομικές ασθένειες που οφείλονται σε υπολειπόμενα φυλοσύνδετα γονίδια είναι: η νυκταλωπία (ελαττωματική όραση στο λυκόφως), ο κυαμισμός (μορφή αιμολυτικής αναιμίας), Ichthyosis vulgaris (μορφή διαβήτη). Επίσης, το φαιό χρώμα των δοντιών οφείλεται σε επικρατές φυλοσύνδετο γονίδιο.

- *Ολανδρικά γονίδια*

Στον άνθρωπο για 17 χαρακτήρες υπάρχουν ενδείξεις ότι ακολουθούν ολανδρικό τρόπο μεταβίβασης. Τα γνώρισμα αυτά μεταβιβάζονται από τον πατέρα στους γιους και ποτέ στις κόρες. Ορισμένα παραδείγματα ολανδρικών γονιδίων είναι η υπερτρίχωση αυτιών στους άνδρες, η ιχθύωση (μια μορφή καταρράκτη) κ.λ.π.

- *Ατελώς φυλοσύνδετα γονίδια*

Τα γονίδια αυτά κληρονομούνται όπως και τα αυτοσωμικά γονίδια. Στον άνθρωπο πιστεύεται ότι 9 χαρακτήρες είναι ατελώς φυλοσύνδετοι, π.χ το γονίδιο για την κληρονομική ασθένεια Retinitis pigmentosa (μια μορφή τύφλωσης).

- *Άλλες κατηγορίες γονιδίων*

Υπάρχουν γονίδια, που δεν εδράζονται στα φυλετικά χρωμοσώματα X και Y, αλλά ελέγχουν μερικούς χαρακτήρες φύλου ή εκδηλώνονται κάτω από ορισμένες προϋποθέσεις περισσότερο στο ένα φύλο. Αυτά τα γονίδια είναι: α) τα φυλοπεριορισμένα και, β) φυλοεπηρεαζόμενα γονίδια.

*Φυλοπεριορισμένα γονίδια* ονομάζονται τα γονίδια που ελέγχουν δευτερεύοντα φυλετικά χαρακτηριστικά αλλά εκδηλώνονται μόνο στο ένα φύλο, λόγω διαφορών ορμονικού περιβάλλοντος ή διαφορών στη σωματική διάπλαση μεταξύ των δύο φύλων. Τέτοια παραδείγματα φυλοπεριορισμένων γονιδίων είναι εκείνα που είναι υπεύθυνα για την έντονη τριχοφύα στις γυναίκες και τη γυναικομαστία στους άνδρες.

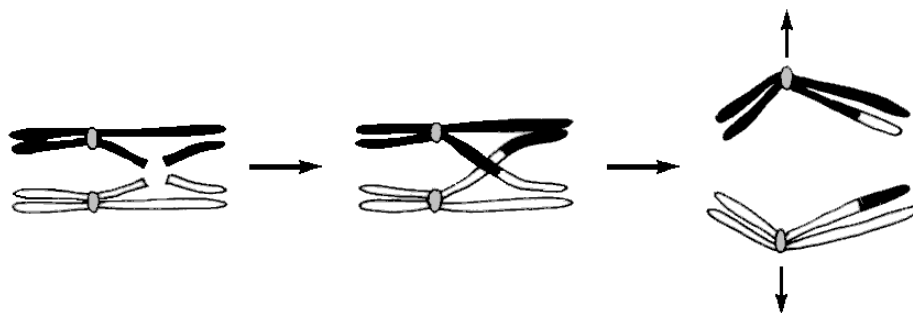
*Φυλοεπηρεαζόμενα γονίδια* ονομάζονται τα γονίδια που ελέγχουν ορισμένους χαρακτήρες και συμπεριφέρονται σαν επικρατή ή υπολειπόμενα ανάλογα με το φύλο, λόγω διαφοράς μεταξύ φυλετικών ορμονών. Δύο χαρακτηριστικά παραδείγματα φυλοεπηρεαζόμενων γονιδίων είναι: το γονίδιο το υπεύθυνο για την αλωπεκίαση (φαλάκρα) και το γονίδιο για την παρουσία του ρόζου του Heberden (μεταξύ των δύο τελικών φαλάγγων του χεριού). Το μεν γονίδιο της φαλάκρας είναι επικρατές στους άνδρες και υπολειπόμενο στις γυναίκες, το δε γονίδιο για το ρόζο του Heberden είναι επικρατές στις γυναίκες και υπολειπόμενο στους άνδρες.

### 3.9. Χιασματυπία

Στα προηγούμενα μελετήσαμε τον τρόπο κληρονόμησης των ανεξάρτητων γονιδίων, δηλ., των γονιδίων που βρίσκονται στο ίδιο χρωμόσωμα. Εδώ θα προσπαθήσουμε να δώσουμε μια περιγραφή του τρόπου με τον οποίο κληρονομούνται τα συνδεδεμένα γονίδια δηλ., τα γονίδια που βρίσκονται στο ίδιο χρωμόσωμα.

Ο βασικός παράγοντας που υπεισέρχεται στη μελέτη της κληρονομικότητας των συνδεδεμένων γονιδίων είναι η χιασματυπία (διασκελισμός).

Όπως είδαμε, η χιασματυπία λαμβάνει χώρα κατά την διάρκεια της σύναψης που συμβαίνει κατά τη διάρκεια της μείωσης. Αυτή η διαδικασία περιλαμβάνει την αλληλοεπικάλυψη και ανταλλαγή τμημάτων μεταξύ των μη αδελφών χρωματίδων των ομολόγων χρωματοσωμάτων (εικόνα ). Οι πιθανοί σχηματιζόμενοι γαμέτες μετά από την χιασματυπία θα έχουν διαφορετική γονιδιακή σύσταση. Έτσι, ο δεύτερος νόμος του Mendel δεν ισχύει για τα συνδεδεμένα γονίδια. Π.χ., αν διασταυρωθούν δύο άτομα που διαφέρουν σε δύο γνωρίσματα, που οφείλονται σε επικρατή γονίδια, αλλά τα οποία είναι συνδεδεμένα, τότε στην  $F_2$  γενεά η φαινοτυπική αναλογία είναι διαφορετική της αναμενόμενης 9:3:3:1. Οι νόμοι του Mendel ισχύουν για τα ανεξάρτητα γονίδια.



**Εικόνα 38.**

Σχηματική αναπαράσταση χιασματυπίας

Η χιασματυπία μπορεί να λαμβάνει χώρα και στα δύο φύλα. Αυτό όμως εξαρτάται από το είδος του οργανισμού. Στον άνθρωπο γίνεται και στα δύο φύλα, στην *Drosophila* μόνο στο θηλυκό, και στον μεταξοσκώληκα μόνο στο αρσενικό.

Ο τρόπος εύρεσης των γενοτυπικών και φαινοτυπικών αναλογιών της  $F_2$  γενεάς ενός είδους στην περίπτωση κληρονομής ζεύγους συνδεδεμένων γονιδίων δίνεται από το παρακάτω παράδειγμα.

Το ποσοστό των εκ χιασματυπίας απογόνων είναι στο παραπάνω παράδειγμα 10% για κάθε περίπτωση. Γενικά το ποσοστό των εκ χιασματυπίας απογόνων εξαρτάται από την απόσταση των γονιδίων μεταξύ τους. Όσο μεγαλύτερη είναι η απόσταση των γονιδίων μεταξύ τους, τόσο μεγαλύτερο είναι το ποσοστό των απογόνων που προέρχονται από χιασματυπία.

Παράδειγμα:

Έστω θηλυκό άτομο *Drosophila* με επικρατή συνδεδεμένα γονίδια A και B σε ομοζυγωτία διασταυρώνεται με αρσενικό που έχει τα αντίστοιχα υπολειπόμενα γονίδια a και b σε ομοζυγωτία. Οι θηλυκοί απόγονοι επαναδιασταυρώνονται με τα αρσενικά της προηγούμενης διασταύρωσης (της πατρικής γενεάς). A, a, B και b οι φαινότυποι που οφείλονται στα γονίδια A, a, B και b αντίστοιχα.

θηλυκά



$P_1$  γενεά  
X

αρσενικά



γαμέτες



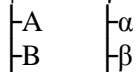
$F_1$  γενεά



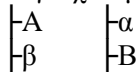
$P_2$  γενεά  
X



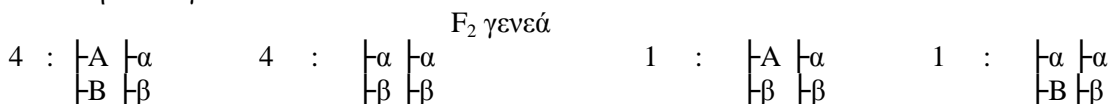
γαμέτες φυσιολογικοί



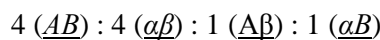
γαμέτες λόγω χιασματυπίας



γονοτυπική αναλογία



φαινοτυπική αναλογία



Το ποσοστό των εκ χιασματυπίας απογόνων είναι στο παραπάνω παράδειγμα 10% για κάθε περίπτωση. Γενικά το ποσοστό των εκ χιασματυπίας απογόνων εξαρτάται από την απόσταση των γονιδίων μεταξύ τους.

Όσο μεγαλύτερη είναι η απόσταση των γονιδίων μεταξύ τους, τόσο μεγαλύτερο είναι το ποσοστό των απογόνων που προέρχονται από χιασματυπία.

Σύμφωνα με το παραπάνω παράδειγμα, μπορούμε να παρατηρήσουμε τα εξής:

1) αν τα γονίδια ήταν ανεξάρτητα, η φαινοτυπική αναλογία θα ήταν:

$$1 (AB) : 1 (αβ) : 1 (Aβ) : 1 (αB), \text{ σύμφωνα με τους νόμους του Mendel.}$$

2) αν δεν συνέβαινε χιασματυπία η φαινοτυπική αναλογία θα ήταν:

$$1 (AB) : 1 (αβ).$$

### 3.10. Κληρονομικές ασθένειες

#### 3.10.1. Μεταλλάξεις

Μετάλλαξη (ή μεταλλαγή) ονομάζεται η αιφνίδια κληρονομήσιμη μεταβολή γενετικού υλικού, η οποία δεν προκαλείται από τους γνωστούς μηχανισμούς του γενετικού ανασυνδυασμού των γονιδίων. Ο οργανισμός που φέρει μετάλλαξη ή μεταλλάξεις λέγεται μεταλλαγμένος οργανισμός. Αυτού του είδους οι οργανισμοί παρουσιάζουν μια (ή πολλές) ιδιότητα (ή ιδιότητες) που δεν προϋπάρχουν ούτε στον ένα ούτε στον άλλο γονέα.

Ανάλογα με το σημείο του γενετικού υλικού που υπέστη τη μόνιμη αλλαγή και προξενήθηκε μετάλλαξη διακρίνουμε τις μεταλλάξεις σε: 1) γονιδιακές και 2) χρωμοσωμικές ανωμαλίες.

Οι μεταλλάξεις διακρίνονται ακόμα σε: 1) γεννητικές μεταλλάξεις, αν η μετάλλαξη συμβεί στους γαμέτες ενός οργανισμού και 2) σωματικές μεταλλάξεις, αν η μετάλλαξη συμβεί σε σωματικά κύτταρα.

#### 3.10.1. Γονιδιακές μεταλλάξεις

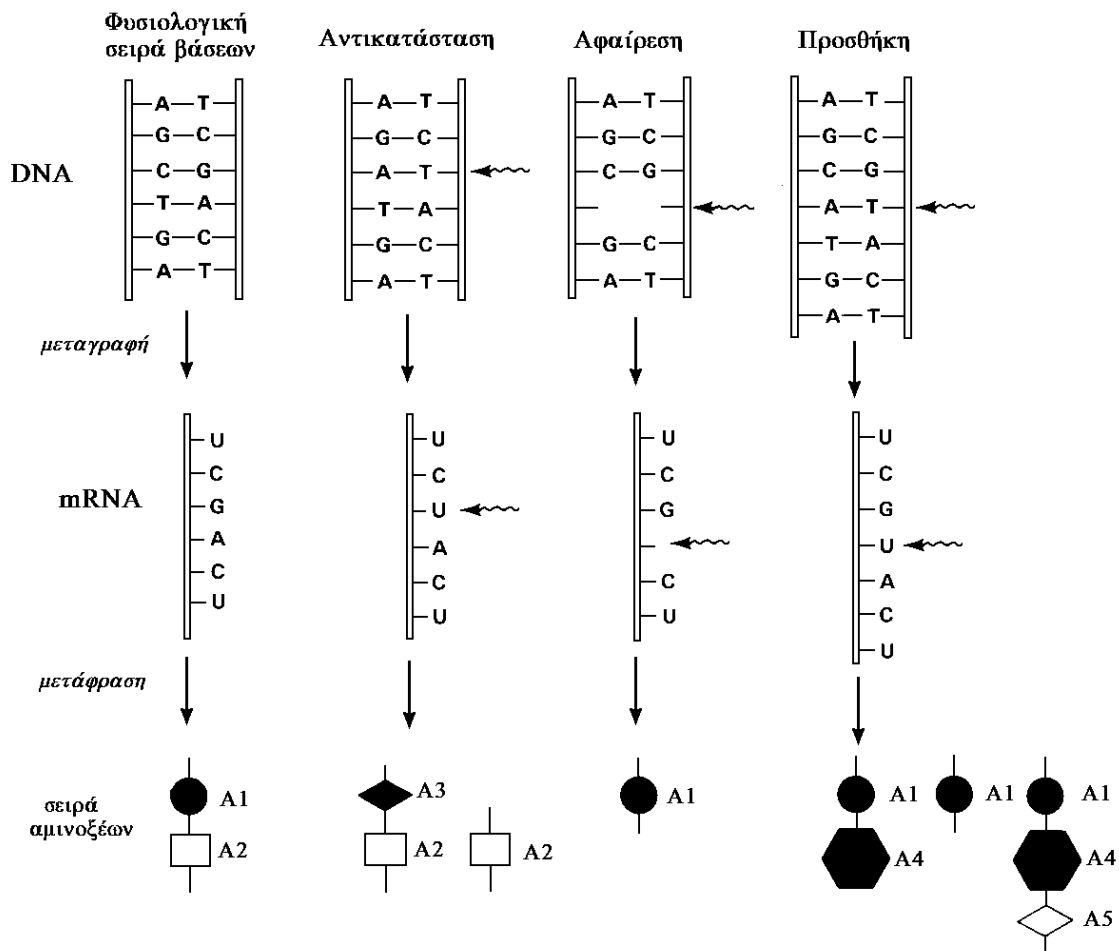
Γονιδιακές μεταλλάξεις είναι οι μεταλλάξεις που προέρχονται από κάποια αλλαγή των βάσεων στο μόριο του DNA με αποτέλεσμα τη δημιουργία ενός νέου αλληλόμορφου. Οι γονιδιακές μεταλλάξεις είναι ποιοτικές μεταβολές του γενοτύπου. Αυτού του είδους οι μεταλλάξεις προκαλούνται από: α) ακτινοβολία, συνήθως υπεριώδη, β) διάφορες χημικές ουσίες και γ) τυχαία.

Αυτή η αλλαγή των βάσεων στο μόριο του DNA μπορεί να οφείλεται: 1) σε προσθήκη, 2) σε αφαίρεση, 3) σε αντικατάσταση βάσης ή βάσεων. Η αλλαγή μίας και μόνο βάσης είναι δυνατόν να προκαλέσει σημαντική αλλαγή στο φαινότυπο ενός ατόμου. Για παράδειγμα, αν το κωδικόνιο (τριάδα βάσεων) για το γλουταμινικό οξύ, GAA, υποστεί αλλαγή σε μια βάση και τροποποιηθεί σε GUA, τότε θα κωδικοποιεί για το αμινοξύ βαλίνη. Αν η αλλαγή αυτή συμβεί σε μια συγκεκριμένη θέση του γονιδίου, που είναι υπεύθυνο για τη σύνθεση της β αλυσίδας της αιμοσφαιρίνης, τότε θα έχουμε ελαττωματική αιμοσφαιρίνη, που είναι χαρακτηριστική της δρεπανοκυτταρικής αναιμίας.

Οι σωματικές μεταλλάξεις αφορούν τις μεταλλάξεις που συμβαίνουν στα σωματικά κύτταρα και όχι στους γαμέτες. Διακρίνονται κι αυτές σε γονιδιακές μεταλλάξεις και χρωμοσωμικές ανωμαλίες. Το αν θα έχουν αποτέλεσμα στον τελικό φαινότυπο του ανθρώπου, εξαρτάται από τις εξής προϋποθέσεις: α) αν συμβεί σε κύτταρα στα οποία είναι δυνατόν να εκδηλωθεί η δράση της, π.χ μετάλλαξη που αφορά το χρώμα της

ίριδας του ματιού, δηλ. αν συμβεί σε κύτταρα από τα οποία θα προέλθει η ίριδα, β) αν είναι επικρατής και γ) αν συμβεί στο χρωμόσωμα X του αρσενικού ατόμου (φυλοσύνδετη μετάλλαξη). Κυρίως, όμως, εξαρτάται από το χρόνο που συμβαίνει αυτή η μετάλλαξη κατά τη διάρκεια της ανάπτυξης. Έτσι, αν συμβεί μετάλλαξη σε ένα από τα 2, 4, 8, κ.ο.κ. θυγατρικά βλαστομερίδια κατά τη διαίρεση του ζυγωτού, τότε θα προκύψει άτομο του οποίου το 1/2, 1/4, 1/8 κ.ο.κ. αντίστοιχα θα φέρει τη μετάλλαξη. Αν η μετάλλαξη εκδηλωθεί, τότε θα προκύψει άτομο μωσαϊκό κατά το 1/2, 1/4, 1/8 κ.ο.κ. αντίστοιχα.

Έτσι, για παράδειγμα, αν το ένα από τα δύο γονίδια υπεύθυνα για το γαλανό χρώμα των ματιών ενός εμβρύου σε κύτταρα της καταβολής της ίριδας του αριστερού ματιού υποστεί μετάλλαξη προς το επικρατές αλληλόμορφο του, υπεύθυνο για το καστανό χρώμα, τότε τα μάτια του παιδιού που θα γεννηθεί θα έχουν διαφορετικό χρώμα. Το αριστερό θα έχει καστανό χρώμα και το δεξί θα είναι γαλανό.



**Εικόνα 39.**

Διάγραμμα μηχανισμού προέλευσης γονιδιακών μεταλλάξεων.

### 3.10.2 Χρωμοσωμικές ανωμαλίες

Χρωμοσωμικές ανωμαλίες λέγονται οι αλλαγές στη δομή και τον αριθμό των χρωμοσωμάτων ενός οργανισμού.

Τα είδη χρωμοσωμικών ανωμαλιών που υπάρχουν, λόγω αλλαγής της δομής των χρωμοσωμάτων, οφείλονται: 1) από έλλειψη, 2) από σπάσιμο, 3) αναστροφή, 4) από διπλασιασμό και, 5) από μετατόπιση τμήματος χρωμοσώματος.

Οι χρωμοσωμικές ανωμαλίες του ανθρώπου, που αφορούν την αλλαγή του αριθμού των χρωμοσωμάτων οφείλονται σε ελαττωματικές διαδικασίες της μειωτικής διαίρεσης. Έτσι, αν ένα ατύχημα εμποδίζει τη φυσιολογική λειτουργία της ατράκτου, ένα ή περισσότερα χρωμοσώματα μπορεί να μη μετακινηθούν σωστά κατά την ανάφαση. Αποτέλεσμα αυτού του μη-αποχωρισμού, είναι ότι ένα θυγατρικό κύτταρο παίρνει και τα δύο ομόλογα χρωμοσώματα. Η καθυστέρηση ενός χρωμοσώματος κατά τη διάρκεια της κυτταρικής διαίρεσης τυχαίνει ορισμένες φορές να καταλήγει σε αποκλεισμό αυτού του χρωμοσώματος από ένα θυγατρικό πυρήνα. Έτσι, οι προκύπτοντες γαμέτες είναι ανώμαλοι. Μερικοί είναι ανευπλοειδείς (δηλ., έχουν ένα περισσότερο ή λιγότερο χρωμόσωμα), και άλλοι είναι ευπλοειδείς (με φυσιολογικό διπλοειδή αριθμό χρωμοσωμάτων).

Αν συμβεί στην πρώτη μειωτική διαίρεση, και τα τέσσερα κύτταρα-προϊόντα (γαμέτες) είναι ανώμαλα: τα δύο έχουν ένα παραπάνω χρωμόσωμα και τα δύο άλλα έχουν έλλειμμα. Αν συμβεί κατά τη δεύτερη μειωτική διαίρεση, μόνο δύο κύτταρα είναι ανώμαλα, ενώ τα άλλα δύο έχουν ένα φυσιολογικό αριθμό χρωμοσωμάτων (ευπλοειδή). Το ζυγωτό, που προέρχεται από την γονιμοποίηση ενός τέτοιου ανώμαλου γαμέτη από ένα φυσιολογικό, είναι ανευπλοειδές και όλα τα κύτταρα του οργανισμού που προκύπτει από ένα τέτοιο ζυγωτό είναι ανευπλοειδή.

Σωματικές χρωμοσωμικές ανωμαλίες έχουμε όταν συμβεί μη-αποχωρισμός κατά τη μιτωτική διαίρεση. Τα αποτελέσματα του μη-αποχωρισμού εξαρτώνται από τα χρωμοσώματα που παίρνουν μέρος σ' αυτόν, αλλά κυρίως, από το χρόνο που συμβαίνει κατά τη διάρκεια της ανάπτυξης. Αν συμβεί αργά κατά τη διάρκεια της ανάπτυξης του ανθρώπου, τότε μόνο τα κύτταρα που προέρχονται απ' ευθείας απ' αυτή την ελαττωματική μίτωση είναι ανευπλοειδή (δηλ., έχουν ένα περισσότερο ή λιγότερο χρωμόσωμα). Το άτομο είναι μωσαϊκό, δηλ. μερικοί ιστοί του είναι ευπλοειδείς (με φυσιολογικό διπλοειδή αριθμό χρωμοσωμάτων) και μερικοί είναι ανευπλοειδείς: μονοσωμικοί και τρισωμικοί. Αν μόνο ένα μικρό ποσοστό του συνολικού είναι ανευπλοειδές, τότε πιθανόν το αποτέλεσμα πάνω στη ανάπτυξη του ατόμου να είναι πολύ μικρό και η ανευπλοειδία να περάσει απαρατήρητη. Αν το φαινόμενο του μη-αποχωρισμού κατά τη μίτωση, συμβεί νωρίς στην ανάπτυξη, τότε το άτομο είναι δυνατό να παρουσιάσει έντονα τα αποτελέσματα της ανευπλοειδίας.

### 3.11. Αίμα και κληρονομικότητα

*\* Οι ομάδες αίματος του ανθρώπου \**

Οι βασικοί παράγοντες με βάση τους οποίους διαφοροποιούνται τα ερυθρά αιμοσφαίρια των ανθρώπων είναι: το συγκολλητινογόνο, που είναι μία πρωτεΐνη, δηλ. αντιγόνο, και η οποία βρίσκεται στην επιφάνεια των ερυθρών αιμοσφαιρίων. Υπάρχουν δύο είδη συγκολλητινογόνων: το Α και το Β.

Επί πλέον οι βασικοί παράγοντες με βάση τους οποίους διαφοροποιείται ο ορρός του αίματος των ανθρώπων είναι: η συγκολλητίνη, που είναι αντίσωμα, δηλ, πρωτεΐνη, που βρίσκεται στον ορρό του αίματος. Υπάρχουν δύο είδη συγκολλητινών: η αντι-Α και η αντι-Β, οι οποίες αντιδρούν με βάση μία εξειδικευμένη αντίδραση με τα συγκολλητινογόνα Α και Β αντίστοιχα.

Οι ομάδες αίματος σύμφωνα με το παραπάνω σύστημα κατάταξης, (το ABO), είναι τέσσερις (4): η Α, η Β, η ΑΒ και η Ο. Συγκεκριμένα, τα είδη συγκολλητινών και συγκολλητινογόνων που υπάρχουν σε κάθε μία είναι τα εξής:

*η Α έχει αντιγόνα Α και αντισώματα αντι-Β*  
*η Β έχει αντιγόνα Β και αντισώματα αντι-Α*  
*η ΑΒ έχει αντιγόνα Α και Β, και δεν έχει αντισώματα*  
*η Ο δεν έχει αντιγόνα και έχει αντισώματα αντι-Α και αντι-Β.*

Οι ομάδες αίματος ελέγχονται κληρονομικά από τρία αλληλόμορφα γονίδια: τα  $I^A$ ,  $I^B$  και  $I^O$ . Τα  $I^A$  και  $I^B$  είναι μεταξύ τους ισοεπικρατή, ενώ είναι επικρατή έναντι του  $I^O$ .

Η γνώση της ομάδας αίματος χρησιμεύει: στις μεταγγίσεις αίματος και στον έλεγχο πατρότητας.

Γενικά συγκόλληση αντιγόνων και αντισωμάτων συμβαίνει κατά τις μεταγγίσεις, όταν το αντιγόνο Α βρεθεί μαζί με το αντίσωμα αντι-Α, ή/και το αντιγόνο Β βρεθεί μαζί με το αντίσωμα αντι-Β. Έτσι αυτό που πρέπει να αποφεύγεται κατά τις μεταγγίσεις είναι να μη αντιδρούν μεταξύ τους τα αντιγόνα των ερυθρών αιμοσφαιρίων του αίματος του δότη με τα αντισώματα του ορρού του αίματος του δέκτη. Αν γίνει αυτό, τότε έχουμε συγκόλληση των ερυθρών αιμοσφαιρίων του δότη από τον ορρό του δέκτη. Η αντίστροφη της πιο πάνω περίπτωσης, δηλ, η αντίδραση μεταξύ αντισωμάτων του ορρού του αίματος του δότη με τα αντιγόνα των ερυθρών αιμοσφαιρίων του δέκτη δεν είναι δυνατή τις περισσότερες φορές, επειδή τα αντισώματα που βρίσκονται στο μεταγγιζόμενο αίμα αραιώνονται πολύ και δεν αντιδρούν με τα ερυθροκύτταρα του δέκτη.

Η ομάδα Ο είναι γενικός αιμοδότης, επειδή δεν περιέχει κανένα αντιγόνο και έτσι, καλείται πανδότης. Η ομάδα ΑΒ είναι γενικός αιμοδέκτης, επειδή δεν περιέχει κανένα αντίσωμα και έτσι, καλείται πανδέκτης.

*όταν ο δέκτης είναι Α, ο δότης πρέπει να είναι Α ή Ο.*  
*όταν ο δέκτης είναι Β, ο δότης πρέπει να είναι Β ή Ο.*  
*όταν ο δέκτης είναι Ο, ο δότης πρέπει να είναι μόνο Ο.*  
*όταν ο δέκτης είναι ΑΒ, ο δότης μπορεί να είναι οποιασδήποτε ομάδος.*

Οι περιπτώσεις κατά τις οποίες επιτρέπεται η μετάγγιση αίματος μεταξύ των διαφόρων ομάδων είναι οι εξής:

Η γνώση της ομάδος αίματος χρησιμεύει επίσης και στον έλεγχο πατρότητας. Συγκεκριμένα η γνώση των ομάδων αίματος του παιδιού, της μητέρας και του υποτιθέμενου πατέρα μπορεί να οδηγήσει στον αποκλεισμό της περίπτωσης πατρότητας του ατόμου αυτού, αλλά φυσικά όχι και να αποδείξει την πατρότητα ενός ατόμου.



Ένα άλλο σημαντικό αντιγόνο, το οποίο βρίσκεται στα ερυθρά αιμοσφαίρια της πλειοψηφίας του ανθρώπινου πληθυσμού (85% περίπου), είναι το αντιγόνο Rhesus (Ρέζους). Το αντιγόνο ή παράγοντας Rhesus (Ρέζους) είναι ένα αντιγόνο που ελέγχεται από το επικρατές γονίδιο R. Έτσι, τα άτομα που φέρουν το γονίδιο R και επομένως το αντιγόνο Ρέζους ονομάζονται Ρέζους θετικά ( $Rh^+$ ), ενώ τα άτομα που δεν φέρουν το γονίδιο R και επομένως ούτε το αντιγόνο Ρέζους ονομάζονται Ρέζους αρνητικά ( $Rh^-$ ). Επομένως σύμφωνα με τα παραπάνω οι δυνατοί γενότυποι των  $Rh^+$  είναι RR ή Rr, και των  $Rh^-$  είναι rr.

Το αντιγόνο ή παράγοντας Ρέζους έχει μεγάλη σημασία στις μεταγγίσεις αίματος και αυτό, επειδή σε περίπτωση που ο δότης είναι  $Rh^+$  και ο δέκτης  $Rh^-$ , τότε ο δέκτης θα ευαισθητοποιηθεί με τα αντιγόνα Rh, και σε μία δεύτερη πιθανή μετάγγιση από άτομο πάλι  $Rh^+$  θα γίνει συγκόλληση μεταξύ αντιγόνων Rh και αντισωμάτων αντι- Rh.

### 3.12. Γενετική μηχανική

Γενετική μηχανική είναι η τεχνική με την οποία μεταφέρεται γενετικό υλικό από ένα οργανισμό σε άλλο.

Σαν δέκτης και μεταφορέας γενετικού υλικού χρησιμοποιείται το πλασμίδιο, κυκλικό μόριο DNA που βρίσκεται εκτός του «χρωμοσώματος» του βακτηρίου και μπορεί να αναπαράγεται όσο αναπαράγεται το βακτηριακό κύτταρο.

Ανασυνδασμένο DNA λέγεται το πλασμίδιο που περιέχει τμήμα DNA από άλλο οργανισμό, δηλ., το πλασμίδιο που περιέχει ξένα γονίδια.

Η κατασκευή του ανασυνδασμένου DNA γίνεται σύμφωνα με τα ακόλουθα στάδια:

1) με ειδικά ένζυμα ανοίγει το δίκλωνο μόριο του DNA του πλασμιδίου σε δύο συγκεκριμένα σημεία, έτσι ώστε τα συμπληρωματικά νουκλεοτίδια των δύο κλώνων που μένουν αζευγάρωτα να είναι διευθετημένα σύμφωνα με μία αξονική συμμετρία.

2) με την βοήθεια ειδικών ενζύμων εισάγεται στο πλασμίδιο το τμήμα του DNA του ξένου οργανισμού που έχει και αυτό τμήματα αζευγάρωτων νουκλεοτιδίων στα άκρα κάθε μίας από τις δύο αλυσίδες του μορίου του και τα οποία είναι συμπληρωματικά με τα νουκλεοτίδια των αζευγάρωτων κλώνων του πλασμιδίου.

Στη συνέχεια τα πλασμίδια αυτά αναμειγνύονται με τα βακτήρια που μπορεί να είναι εκείνα από τα οποία αποσπάστηκαν και εκεί μπορούν να αναπαράγονται όσο αναπαράγονται τα βακτήρια. Οι καλλιέργειες των βακτηρίων αυτών κάτω από ορισμένες συνθήκες μπορούν να παράγουν τα πρωτεϊνικά προϊόντα που κωδικοποιούνται από το ξένο γονίδιο. Επειδή τα βακτήρια αναπαράγονται μονογονικά σε πολύ γρήγορο ρυθμό, μπορούμε να έχουμε σε λίγο χρόνο πολλά βακτήρια και κατά συνέπεια αντίγραφα των γονιδίων που μεταφέρθηκαν στο πλασμίδιο.

Κλώνος είναι το σύνολο ομοίων γενετικά ατόμων που προήλθαν από ένα αρχικό άτομο με μονογονία. Στη περίπτωση της γενετικής μηχανικής, είναι το σύνολο των βακτηρίων που το κάθε ένα έχει πλασμίδιο με το «ξένο» γονίδιο.

Γενικά με την κλωνοποίηση και με την γενετική μηχανική επιτυγχάνεται:

1) απομόνωση γονιδίων σε μεγάλες ποσότητες, έτσι ώστε να γίνεται δυνατή η μελέτη τους,

- 2) παραγωγή χρήσιμων για τον άνθρωπο μεταβολιτών, όπως: ινσουλίνης, ορισμένων βιταμινών, ορμονών, ενζύμων, αντιβιοτικών, εμβολίων κ.λ.π.,
- 3) προοπτική θεραπείας κληρονομικών ασθενειών με εισαγωγή των φυσιολογικών γονιδίων στον πάσχοντα οργανισμό και,
- 4) βελτίωση της φυτικής και ζωικής παραγωγής.

**ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ**

<b>1.</b>	<b>Το κύτταρο</b>	<b>2</b>
<b>1.1.</b>	<b><i>Το κύτταρο μια βασική μονάδα ζωής</i></b>	<b>2</b>
<b>1.2.</b>	<b><i>Χημική σύσταση του κυττάρου</i></b>	<b>2</b>
<b>1.2.1.</b>	<b>Γενικά</b>	<b>2</b>
<b>1.2.2.</b>	<b>Πολυσακχαρίτες</b>	<b>3</b>
<b>1.2.3.</b>	<b>Λιπίδια</b>	<b>3</b>
<b>1.2.4.</b>	<b>Πρωτεΐνες</b>	<b>3</b>
<b>1.2.5.</b>	<b>Νουκλεϊκά οξέα</b>	<b>6</b>
<b>1.3.</b>	<b><i>Δομή του κυττάρου</i></b>	<b>9</b>
<b>1.3.1.</b>	<b>Γενικά</b>	<b>9</b>
<b>1.3.2.</b>	<b>Μεμβράνες</b>	<b>10</b>
<b>1.3.3.</b>	<b>Κυτταρικά οργανίδια (υποκυτταρικά στοιχεία)</b>	<b>12</b>
<b>1.3.4.</b>	<b>Διαφορές μεταξύ των κυττάρων</b>	<b>17</b>
<b>2.</b>	<b>Μεταβολισμός</b>	<b>18</b>
<b>2.1.</b>	<b><i>Αναβολισμός και καταβολισμός</i></b>	<b>18</b>
<b>2.2.</b>	<b><i>ΑΤΡ</i></b>	<b>20</b>
<b>2.3.</b>	<b><i>Ένζυμα</i></b>	<b>22</b>
<b>2.4.</b>	<b><i>Κυτταρική αναπνοή</i></b>	<b>25</b>
<b>2.4.1.</b>	<b>Τα στάδια της κυτταρικής αναπνοής</b>	<b>25</b>
<b>2.4.2.</b>	<b>Καταβολισμός υδατανθράκων</b>	<b>29</b>
<b>2.4.3.</b>	<b>Παραγωγή ενεργειακών μορίων κατά τον καταβολισμό της γλυκόζης</b>	<b>34</b>
<b>2.4.4.</b>	<b>Αερόβια και αναερόβια αναπνοή</b>	<b>34</b>
<b>2.4.5.</b>	<b>Ενεργειακή απόδοση της βιολογικής οξείδωσης διαφόρων μορίων</b>	<b>36</b>

<b>2.5. Φωτοσύνθεση</b>	<b>37</b>
2.5.1. Αυτότροφοι και ετερότροφοι οργανισμοί	37
2.5.2. Φωτοσύνθεση - Γενικά	37
2.5.3. Ο μηχανισμός της φωτοσύνθεσης	39
2.5.4. Φωτοχημικό φαινόμενο	40
2.5.5. Χλωροφύλλη	41
2.5.6. Φωτοσυστήματα	41
2.5.7. Φωτοχημικό φαινόμενο	42
2.5.8. Στάδιο των φωτεινών αντιδράσεων	43
2.5.9. Στάδιο των σκοτεινών αντιδράσεων	46
<b>2.6. Συνολική εικόνα του μεταβολισμού</b>	<b>48</b>
2.6.1. Γενικά	48
2.6.2. Βασικός ρυθμός μεταβολισμού	49
2.6.3. Ρύθμιση του μεταβολισμού	50
<b>3. Γενετική</b>	<b>52</b>
<b>3.1. Η μοριακή βάση της κληρονομικότητας</b>	<b>52</b>
3.1.1. Το κεντρικό δόγμα της Βιολογίας	52
3.1.2. Πρωτεϊνική σύνθεση	55
<b>3.2. Ρύθμιση της γονιδιακής έκφρασης</b>	<b>58</b>
<b>3.3. Κυτταρική εξειδίκευση</b>	<b>60</b>
<b>3.4. Κληρονομικότητα και γονίδια</b>	<b>61</b>
3.4.1. Η έννοια της κληρονομικότητας	61
3.4.2. Βασικές έννοιες	62
3.4.3. Φαινότυπος και Γενότυπος	63
3.4.4. Γονίδια και χαρακτηριστικά	64
<b>3.5. Το γενετικό υλικό</b>	<b>65</b>
3.5.1. Γονίδια και χρωμοσώματα	65

<b>3.5.2. Κυτταρική διαίρεση (Μίτωση, Μείωση)</b>	<b>67</b>
<b>3.6. Μηχανισμοί μεταβίβασης του γενετικού υλικού</b>	<b>72</b>
<b>3.6.1 Ορολογία της Γενετικής</b>	<b>72</b>
<b>3.6.2. Οι νόμοι του Mendel</b>	<b>73</b>
<b>3.6.3. Παραδείγματα μονοϋβριδισμού και διϋβριδισμού</b>	<b>74</b>
<b>3.7. Γονίδια και περιβάλλον</b>	<b>76</b>
<b>3.7.1. Γενικά</b>	<b>76</b>
<b>3.7.2. Επίδραση εξωτερικού περιβάλλοντος</b>	<b>77</b>
<b>3.7.3. Επίδραση εσωτερικού περιβάλλοντος</b>	<b>77</b>
<b>3.8. Κληρονομικότητα που σχετίζεται με το φύλο</b>	<b>79</b>
<b>3.8.1. Καθορισμός φύλου</b>	<b>79</b>
<b>3.8.2. Τα φυλετικά χρωμοσώματα</b>	<b>80</b>
<b>3.8.3. Περιπτώσεις κληρονομικότητας που σχετίζεται με το φύλο</b>	<b>81</b>
<b>3.9. Χιασματυπία</b>	<b>83</b>
<b>3.10. Κληρονομικές ασθένειες</b>	<b>85</b>
<b>3.10.1. Μεταλλάξεις</b>	<b>85</b>
<b>3.10.1. Γονιδιακές μεταλλάξεις</b>	<b>85</b>
<b>3.10.2. Χρωμοσωμικές ανωμαλίες</b>	<b>87</b>
<b>3.11. Αίμα και κληρονομικότητα</b>	<b>87</b>
<b>3.12. Γενετική μηχανική</b>	<b>89</b>