

1

Η μελέτη της λειτουργίας του ανθρώπινου σώματος

Στόχοι

Μετά τη μελέτη του κεφαλαίου, ο αναγνώστης πρέπει να είναι σε θέση:

1. να περιγράφει, σε γενικές γραμμές, τα θέματα που μελετά η Φυσιολογία και να εξηγεί τη σημασία της φυσιολογίας στη σύγχρονη Ιατρική.
2. να περιγράφει τα χαρακτηριστικά γνωρίσματα της επιστημονικής μεθόδου.
3. να ορίζει την «ομοιόσταση» και να εξηγεί πώς χρησιμοποιείται η έννοια αυτή στη Φυσιολογία και στην Ιατρική γενικότερα.
4. να περιγράφει τη φύση των μηχανισμών αρνητικής παλίνδρομης ρύθμισης και να εξηγεί πώς οι παραπάνω μηχανισμοί εξασφαλίζουν την ομοιόσταση.
5. να εξηγεί πώς η ανταγωνιστική δράση των τελεστικών οργάνων βοηθά στο να επιτευχθεί η ομοιόσταση.
6. να περιγράφει τη φύση των μηχανισμών θετικής παλίνδρομης ρύθμισης και να εξηγεί τη λειτουργικότητα των παραπάνω μηχανισμών στο σώμα.
7. να διακρίνει την ενδογενή από την εξωγενή ρύθμιση και να περιγράφει, σε γενικές γραμμές, τον ρόλο του νευρικού και ενδοκρινικού συστήματος στη ρύθμιση των σωματικών λειτουργιών.
8. να εξηγεί, χρησιμοποιώντας την ινσουλίνη ως παράδειγμα, πώς η αρνητική παλίνδρομη ρύθμιση (αναστολή) βοηθά τη ρύθμιση της έκκρισης των ορμονών.
9. να απαριθμεί τους τέσσερεις κύριους ιστούς και τους υποτύπους τους και να περιγράφει τα χαρακτηριστικά γνωρίσματα του καθενός από αυτούς.
10. να συσχετίζει τη δομή κάθε κύριου ιστού με τις λειτουργίες του.
11. να περιγράφει, χρησιμοποιώντας ως παράδειγμα το δέρμα, το πώς οι κύριοι ιστοί σχηματίζουν τα διάφορα όργανα.
12. να περιγράφει τη φύση των εξωκυττάρων και ενδοκυττάρων διαμερισμάτων του σώματος και να εξηγεί τη σημασία αυτής της διαμερισματοποίησης.

Περιεχόμενα κεφαλαίου

Εισαγωγή στη Φυσιολογία	4
Η επιστημονική μεθοδολογία	4
Ομοιόσταση και παλίνδρομη ρύθμιση	6
Ιστορία της Φυσιολογίας	6
Αρνητική παλίνδρομη ρύθμιση	6
Θετική παλίνδρομη ρύθμιση	9
Ρύθμιση μέσω νευρικού συστήματος και μέσω ενδοκρινών αδένων	9
Παλίνδρομη ρύθμιση της ορμονικής έκκρισης	10
Οι κύριοι ιστοί	11
Μυϊκός ιστός	11
Νευρικός ιστός	12
Επιθηλιακός ιστός	12
Συνδετικός ιστός	15
Όργανα και συστήματα	18
Το δέρμα ως όργανο-παράδειγμα	18
Τα συστήματα	20
Διαμερίσματα των υγρών του σώματος	20
Περίληψη	21
Ερωτήσεις επανάληψης	22
Σχετικές ιστοσελίδες	23

Εκμεταλλευθείτε την τεχνολογία

Επισκεφθείτε τα ηλεκτρονικά κέντρα μελέτης για τις εξής επιπλέον πηγές:

- Διαδραστικά κουίζ
- Διαδικτυακός οδηγός μελέτης
- Πρόσφατα νέα
- Σταυρόλεξα και κάρτες εκμάθησης της ορολογίας
- Δραστηριότητες αναγνώρισης ανατομικών δομών

www.mhhe.com/fox9



Καρδιακός μυϊκός ιστός

Ο καρδιακός μυϊκός ιστός είναι γραμμωτός, διαφέρει εντούτοις σημαντικά από τον σκελετικό ως προς την εμφάνιση. Καρδιακός μυϊκός ιστός ανευρίσκεται μόνο στην καρδιά· τα **μυοκαρδιακά κύτταρα** είναι λιγότερο επιμηκυσμένα, διακλαδίζονται κατά την πορεία τους και αναστομώνονται μεταξύ τους σχηματίζοντας ένα συνεχές δίκτυο. Χαρακτηριστικό του καρδιακού μυός είναι η ύπαρξη ειδικών περιοχών σύνδεσης μεταξύ παρακειμένων κυττάρων που ονομάζονται **εμβόλιμοι δίσκοι** (Εικόνα 1.8) και βρίσκονται σκουρόχρωμοι στις ιστολογικές τομές.

Οι εμβόλιμοι δίσκοι συνδέουν τα μυοκαρδιακά κύτταρα τόσο μηχανικά όσο και ηλεκτρικά. Έτσι, αντίθετα με τον σκελετικό μυϊκό ιστό, η καρδιά δεν μπορεί να μεταβάλει την ένταση της συστολής της ανάλογα με τον αριθμό των κυττάρων που συσπώνται κάθε φορά. Η δομή της είναι τέτοια, ώστε η διέγερση ενός μόνο μυοκαρδιακού κυττάρου να προκαλεί τη διέγερση όλων των υπολοίπων, με αποτέλεσμα μια «μαζική» συστολή.

Λείος μυϊκός ιστός

Όπως δηλώνει το όνομά τους, τα λεία μυϊκά κύτταρα (Εικόνα 1.9) δεν έχουν τις χαρακτηριστικές γραμμώσεις του σκελετικού και καρδιακού μυϊκού ιστού. Λείος μυϊκός ιστός ανευρίσκεται στον γαστρεντερικό σωλήνα, στα αγγεία, στα βρογχόλια (μικροί αεραγωγοί στον πνεύμονα) και στο ουροποιητικό και γεννητικό σύστημα. Η κυκλοτερής διάταξη του λείου μυϊκού ιστού σε αυτά τα όργανα προκαλεί τη στένωση του αυλού (της κοιλότητας), όταν τα λεία μυϊκά κύτταρα συστέλλονται. Ο γαστρεντερικός σωλήνας περιέχει επίσης στιβάδες λείων μυϊκών ινών διατεταγμένες κατά τον επιμήκη άξονα. Η κατά κύματα (κατά ώσεις) συστολή των κυκλοτερών και επιμηκών λείων μυϊκών ινών γνωστή ως *περίσταση* προωθεί την τροφή κατά μήκος του γαστρεντερικού σωλήνα.

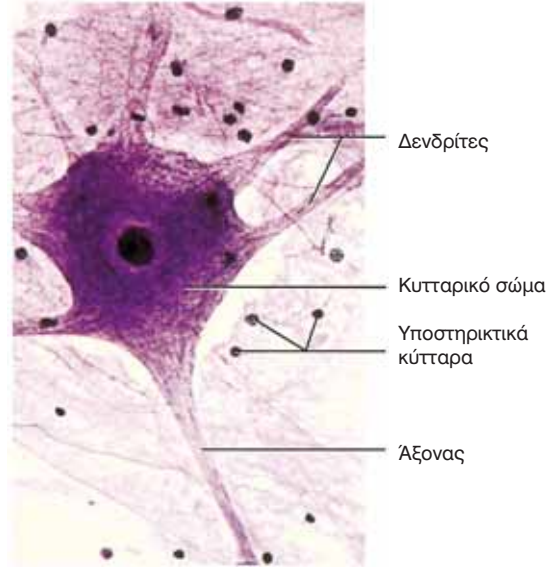
Πιο εκτενής αναφορά στους τρεις τύπους του μυϊκού ιστού γίνεται στο Κεφάλαιο 12.

Νευρικός ιστός

Ο **νευρικός ιστός** αποτελείται από τα νευρικά κύτταρα ή αλλιώς **νευρώνες** τα οποία έχουν εξειδικευτεί στην παραγωγή και μεταβίβαση των διεγέρσεων και τα **στηρικτικά κύτταρα** τα οποία παρέχουν στους νευρώνες ανατομική και λειτουργική στήριξη. Τα στηρικτικά κύτταρα στον εγκέφαλο και στον νωτιαίο μυελό ονομάζονται *νευρογλοιακά κύτταρα*.

Σε κάθε νευρώνα διακρίνουμε τρία μέρη: 1) το **κυτταρικό σώμα**, 2) τους **δενδρίτες** και 3) τον **άξονα** (Εικόνα 1.10). Το κυτταρικό σώμα περιέχει τον πυρήνα και αποτελεί το μεταβολικό κέντρο του κυττάρου. Οι δενδρίτες (=κλάδοι) είναι κυτταροπλασματικές αποφυάδες που διακλαδίζονται σε λεπτότερους κλάδους και δέχονται ερεθίσματα από άλλους νευρώνες ή κυτταρικούς υποδοχείς. Ο νευράξονας είναι μια μονή κυτταροπλασματική αποφυάδα που εκφύεται από το κυτταρικό σώμα και μπορεί να φθάνει αρκετά μέτρα σε μήκος. Είναι εξειδικευμένος στη μεταβίβαση νευρικών διεγέρσεων από ένα νευρικό κύτταρο σε ένα άλλο ή σε έναν εκτελεστικό όργανο (μυ ή αδένες).

Τα υποστηρικτικά κύτταρα δεν μεταβιβάζουν διεγέρσεις, αλλά χρησιμεύουν στη σύνδεση των νευρώνων μεταξύ τους, στην τροποποίηση του εξωκυττάρου περιβάλλοντός τους και παίζουν σημαντικό ρόλο στη διατροφή και στην ηλεκτρική τους δραστηριότητα. Τα στηρικτικά κύτταρα είναι περίπου πέντε φορές περισσότερα από τους νευρώνες στο νευρικό σύστημα και, αντίθετα με αυτούς, διατηρούν έστω και κάποια περιορισμένη ικανότητα για μιτωτική διαίρεση κατά τη διάρκεια της ζωής του οργανισμού.



Εικόνα 1.10 Μικροφωτογραφία του νευρικού ιστού. Στο σχήμα φαίνονται ένας νευρώνας και πολλά μικρότερα υποστηρικτικά κύτταρα.

Τα νευρικά και υποστηρικτικά κύτταρα συζητώνται με περισσότερες λεπτομέρειες στο Κεφάλαιο 7.

Επιθηλιακός ιστός

Ο **επιθηλιακός ιστός** αποτελείται από κύτταρα που σχηματίζουν **μεμβράνες**, οι οποίες καλύπτουν και επενδύουν διάφορες επιφάνειες του σώματος, και από **αδένες**, οι οποίοι προέρχονται από τις μεμβράνες αυτές. Υπάρχουν δύο κατηγορίες αδένων. Οι *εξωκρινείς* (έξω = εξωτερικοί) *αδένες* εκκρίνουν χημικές ουσίες διά μέσου ενός πόρου στο εξωτερικό μιας μεμβράνης και ως εκ τούτου στο εξωτερικό μιας επιφάνειας του σώματος. Οι *ενδοκρινείς αδένες* (από την ελληνική λέξη *ένδο* = μέσα) εκκρίνουν χημικές ουσίες που καλούνται *ορμόνες* μέσα στην κυκλοφορία του αίματος. Οι ενδοκρινείς αδένες αναπτύσσονται στο Κεφάλαιο 11.

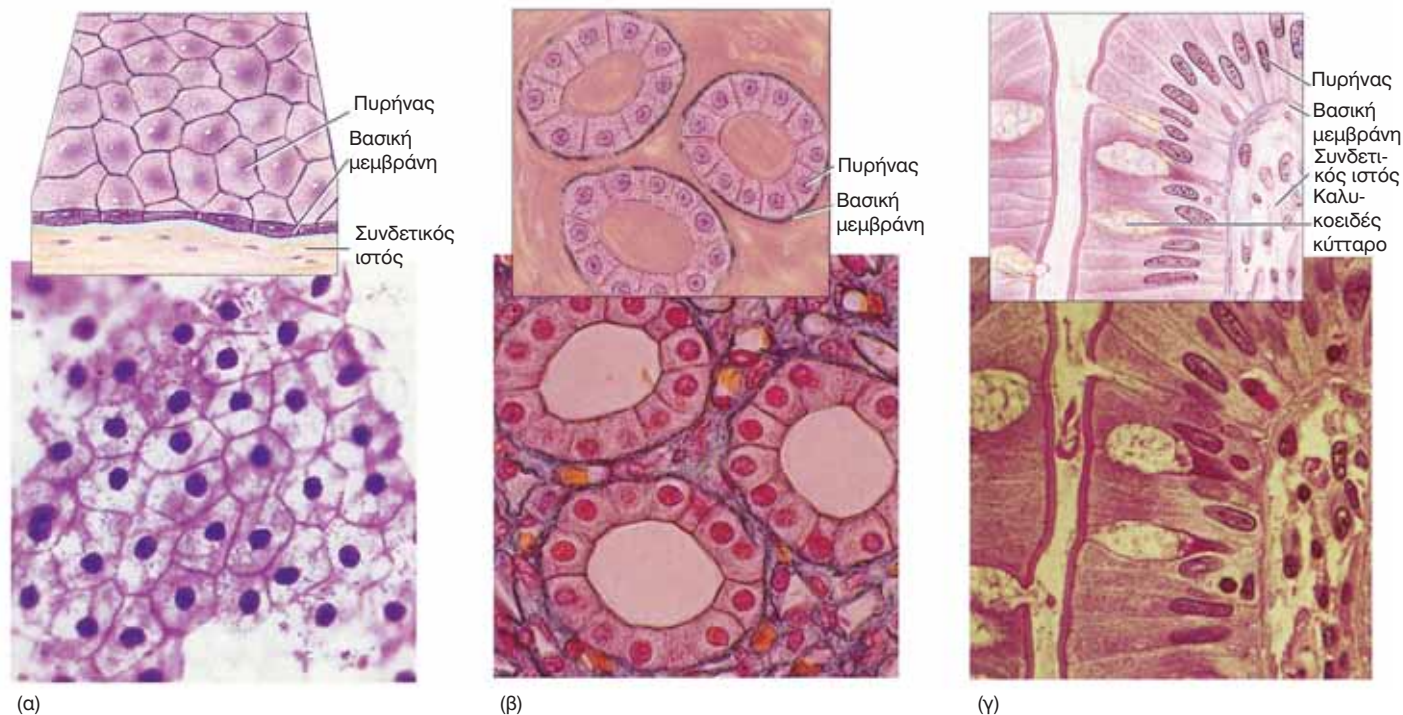
Επιθηλιακές μεμβράνες

Οι επιθηλιακές μεμβράνες ταξινομούνται ανάλογα με τον αριθμό των στιβάδων τους και τη μορφολογία της επιφανειακής στιβάδας τους (Πίνακας 1.3). Τα επιθηλιακά κύτταρα που εμφανίζονται πεπλατυσμένα ονομάζονται **πλακώδη**· αυτά που έχουν περισσότερο ύψος απ' ό,τι πλάτος ονομάζονται **κυλινδρικά**· τέλος αυτά που έχουν το ίδιο ύψος και πλάτος καλούνται **κυβοειδή** (Εικόνα 1.11 α-γ). Οι επιθηλιακές μεμβράνες που περιέχουν μόνο έναν στίχο κυττάρων ονομάζονται **μονόστιβες μεμβράνες**, ενώ αυτές που αποτελούνται από περισσότερους στίχους καλούνται **πολύστιβες μεμβράνες**.

Οι επιθηλιακές μεμβράνες καλύπτουν όλες τις επιφάνειες του σώματος και περιγράφουν την κοιλότητα (αυλό) κάθε κοίλου οργάνου. Επομένως, οι επιθηλιακές μεμβράνες παρέχουν το διαχωριστικό σημείο μεταξύ του εξωτερικού και του εσωτερικού περιβάλλοντος του σώματος. Οι πολύστιβες επιθηλιακές μεμβράνες ειδικεύονται στο να παρέχουν προστασία. Οι μονόστιβες επιθηλιακές μεμβράνες, αντιθέτως, ειδικεύονται στο να παρέχουν ελάχιστη προστασία· αντι γι' αυτό, λειτουργούν ως μέσο μεταφοράς των ουσιών ανάμεσα στο εσωτερικό και στο εξωτερικό περιβάλλον. Προκειμένου μια ουσία να εισχωρήσει στο σώμα, πρέπει να περάσει από μία επιθηλιακή μεμβράνη και τα μονόστιβα επιθήλια ειδικεύονται σε αυτό. Για παράδειγμα,

Πίνακας 1.3 Οι επιθηλιακές μεμβράνες

Τύπος	Δομή και Λειτουργία	Εντόπιση
Μονόστιβο Επιθήλιο	Μία μόνο στιβάδα κυττάρων· η λειτουργία ποικίλλει ανάλογα με τον τύπο του επιθηλίου	Εξωτερική επιφάνεια των σπλάγχνων· εσωτερικό τωνσωματικών κοιλιοτήτων, των σωλήνων και των εκφορητικών πόρων
Μονόστιβο πηλακώδες επιθήλιο	Μια στιβάδα αποπληατισμένων, πολύ στερεά συνδεδεμένων κυττάρων· διάχυση και διήθηση ουσιών	Τοίχωμα τριχοειδών· πνευμονικές κυψελίδες· εξωτερικό των σπλάγχνων· εσωτερικό των κοιλιοτήτων του σώματος
Μονόστιβο κυβοειδές επιθήλιο	Μια στιβάδα κυβοειδών κυττάρων· έκκριση, απέκκριση, απορρόφηση	Εξωτερική επιφάνεια ωοθήκης· εσωτερικό των νεφρικών σωληναρίων, των σιελογόνων πόρων και του παγκρεατικού πόρου
Μονόστιβο κυλινδρικό επιθήλιο	Μια στιβάδα μη κροσσωτών, ψηλών, κυλινδρικών κυττάρων· προστασία, έκκριση, απορρόφηση	Εσωτερικό του μεγαλύτερου τμήματος του γαστρεντερικού σωλήνα
Μονόστιβο κροσσωτό κυλινδρικό επιθήλιο	Μια στιβάδα κροσσωτών, κυλινδρικών κυττάρων· η κίνηση των κροσσών παίζει ρόλο στη μεταφορά διαφόρων μορίων	Εσωτερική επένδυση των αγωγών
Ψευδοπολύστιβο κροσσωτό κυλινδρικό επιθήλιο	Μια στιβάδα κροσσωτών, ανώμαλου σχήματος κυττάρων· πολλή καλυκοειδή κύτταρα· προστατευτική δράση, έκκριση, προώθηση μέσω της κίνησης των κροσσών	Εσωτερικό των αναπνευστικών οδών
Πολύστιβο επιθήλιο	Δύο ή περισσότερες στιβάδες κυττάρων· η λειτουργία ποικίλλει ανάλογα με τον τύπο του επιθηλίου	Επιδερμίδα του δέρματος· εσωτερικό κοιλιοτήτων, πόρων και της ουροδόχου κύστης
Πολύστιβο πηλακώδες επιθήλιο (κερατινοποιημένο)	Πολυάριθμες στιβάδες που περιέχουν κερατίνη· οι επιφανειακές στιβάδες με αποπληατισμένα και νεκρά κύτταρα· προστασία και ανθεκτικότητα	Επιδερμίδα του σώματος
Πολύστιβο πηλακώδες επιθήλιο (μη κερατινοποιημένο)	Πολυάριθμες στιβάδες κυττάρων χωρίς κερατίνη· οι επιφανειακές στιβάδες περιέχουν ζωντανά κύτταρα· προστατευτική δράση και ευκαμψία	Εσωτερικό στοματικής και ρινικής κοιλότητας, κόλπου και πρωκτικού δακτυλίου
Πολύστιβο πηλακώδες επιθήλιο	Συνήθως δύο στιβάδες κυβοειδών κυττάρων· ενίσχυση των αυλικών τοιχωμάτων	Μεγάλοι εκφορητικοί πόροι ιδρωτοποιών αδένων, σιελογόνων αδένων και παγκρέατος
Μεταβατικό επιθήλιο	Πολυάριθμες στιβάδες υποστρώγιων, μη κερατινοποιημένων κυττάρων· διάταση του οργάνου	Τοίχωμα ουρητήρα, μέρος της ουρήθρας και ουροδόχου κύστης



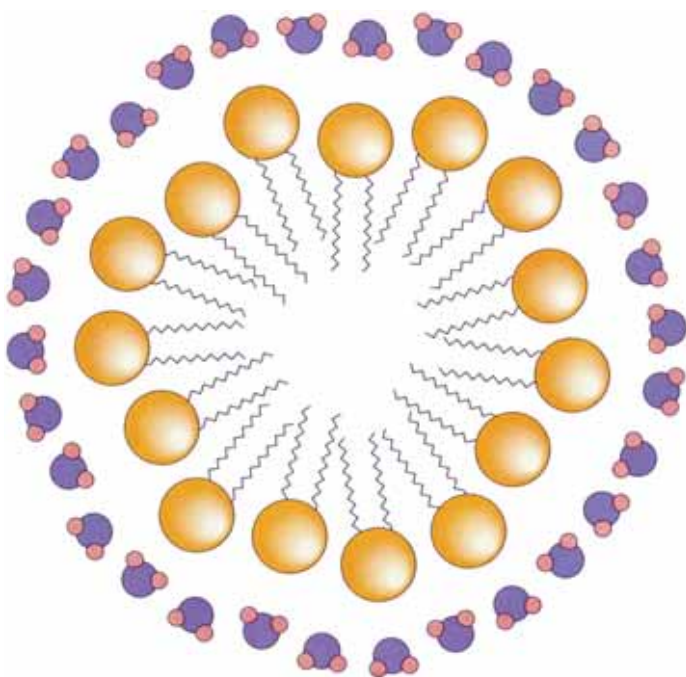
Εικόνα 1.11 Διάφοροι τύποι απλών επιθηλιακών μεμβρανών. (α) Απλό πλακώδες επιθήλιο, (β) απλό κυβοειδές επιθήλιο και (γ) απλό κυλινδρικό επιθήλιο. Ο ιστός κάτω από κάθε μεμβράνη είναι συνδετικός ιστός.

μεταβάλουν τις αλληλεπιδράσεις μεταξύ των μορίων του νερού ελαττώνοντας έτσι την επιφανειακή του τάση. Έχουν, δηλαδή, τα φωσφολιπίδια **δράση επιφανειοδραστική** (επιφανειοδραστικοί παράγοντες). Η επιφανειοδραστική ενέργεια των φωσφολιπιδίων εμποδίζει τη σύμπτωση των πνευμόνων κατά την εφαρμογή δυνάμεων επιφανείας (βλέπε Κεφάλαιο 16). Τα φωσφολιπίδια είναι επίσης το κύριο συστατικό των κυτταρικών μεμβρανών, όπως θα περιγραφεί στο Κεφάλαιο 3.

Στεροειδή

Τα **στεροειδή**, από άποψη δομής, διαφέρουν σημαντικά τόσο από τα τριγλυκερίδια όσο και από τα φωσφολιπίδια. Συμπεριλαμβάνονται, όμως, στην κατηγορία των λιπιδίων γιατί είναι μη πολικά κι αδιάλυτα στο νερό. Όλα τα στεροειδή έχουν την ίδια βασική δομή: τρεις δακτυλίους με έξι άτομα άνθρακα ο καθένας ενωμένους με ένα δακτύλιο αποτελούμενο από πέντε άτομα άνθρακα (Εικόνα 2.21). Υπάρχουν όμως και διαφορές. Έτσι, τα διάφορα είδη στεροειδών έχουν διαφορετικές λειτουργικές ομάδες συνδεδεμένες με τη βασική αυτή δομή κι επιπλέον εμφανίζουν ποικιλία τόσο στον αριθμό όσο και στη θέση των διπλών ομοιοπολικών δεσμών μεταξύ των ατόμων άνθρακα των δακτυλίων.

Η **χοληστερόλη** είναι ένα σημαντικό βιομόριο, καθώς χρησιμεύει σαν πρόδρομη ουσία στη σύνθεση των στεροειδών ορμονών που παράγονται από τις γονάδες και τον φλοιό των επινεφριδίων. Οι όρχεις και οι ωθήκες (με μία λέξη ονομάζονται *γονάδες*) εκκρίνουν τα **στεροειδή του φύλου** που είναι η οιστραδιόλη και η προγεστερόνη από τις ωθήκες και η τεστοστερόνη από τους όρχεις. Ο φλοιός των επινεφριδίων εκκρίνει τα **κορτικοστεροειδή**, δηλαδή την υδροκορτιζόνη και την αλδοστερόνη. Η χοληστερόλη, επίσης, είναι σημαντικό συστατικό των κυτταρικών μεμβρανών και εξυπηρετεί ως προάγγελος για τα χολικά άλατα και τη βιταμίνη D₃.



Εικόνα 2.21 Ο σχηματισμός ενός μικυλλίου από φωσφολιπίδια όπως είναι η **λεκιθίνη**. Το υδρόφιλο εξωτερικό των μικυλλίων είναι προσανατολισμένο προς το υδατοειδές περιβάλλον.

Προσταγλανδίνες

Οι **προσταγλανδίνες** αποτελούν μία ομάδα λιπαρών οξέων που έχουν κυκλικούς δακτυλίους υδρογονανθράκων στο μόριό τους. Παρά το γεγονός ότι αρχικά απομονώθηκαν στο σπέρμα και, όπως δηλώνει το όνομα τους, θεωρήθηκαν προϊόντα έκκρισης του προστάτη, αργότερα αποδείχθηκε η παραγωγή και δράση τους στα περισσότερα όργανα του σώματος. Έτσι οι προσταγλανδίνες ενέχονται στην ωρρηξία, στις συσπάσεις της μήτρας κατά τον τοκετό, στη διαδικασία της φλεγμονής, στην πήξη του αίματος, στη ρύθμιση της διαμέτρου των αιμοφόρων αγγείων και σε πολλές ακόμη λειτουργίες. Οι δομικοί τύποι διαφόρων προσταγλανδινών φαίνονται στην Εικόνα 2.22.

Αξιολογήστε τον εαυτό σας πριν προχωρήσετε

1. Περιγράψτε τη χαρακτηριστική δομή των υδατανθράκων και βρείτε τις διαφορές μεταξύ των μονοσακχαριτών, των δισακχαριτών και των πολυσακχαριτών.
2. Χρησιμοποιώντας τις αντιδράσεις συμπύκνωσης και υδρόλυσης εξηγήστε την αλληλομετατροπή δισακχαριτών-μονοσακχαριτών καθώς και τη σύνθεση και διάσπαση των τριγλυκεριδίων.
3. Περιγράψτε τα χαρακτηριστικά ενός λιπιδίου και συζητήστε για τις διάφορες υποκατηγορίες των λιπιδίων.
4. Συσχετίστε τις λειτουργίες των φωσφολιπιδίων με τη δομή τους κι εξηγήστε τη σημασία των προσταγλανδινών.

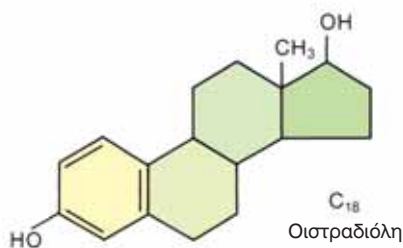
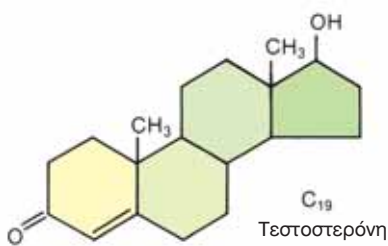
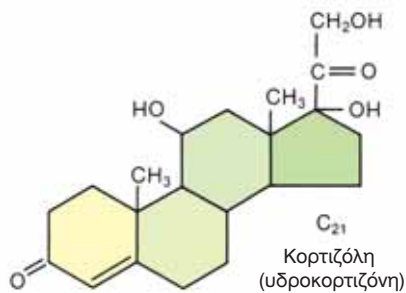
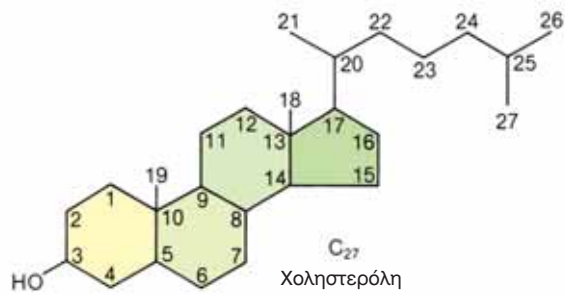
Πρωτεΐνες

Οι πρωτεΐνες είναι μεγάλα μόρια που συντίθεται από τα αμινοξέα. Η ποικιλία των πρωτεϊνικών δομών είναι τεράστια, καθώς υπάρχουν είκοσι διαφορετικοί τύποι αμινοξέων που μπορούν να χρησιμοποιηθούν στην κατασκευή μιας δεδομένης πρωτεΐνης. Η ποικιλία αυτή επιτρέπει σε κάθε τύπο πρωτεΐνης να επιτεθεί εξειδικευμένες λειτουργίες.

Η τεράστια ποικιλομορφία των πρωτεϊνικών δομών οφείλεται στο γεγονός ότι υπάρχουν είκοσι διαφορετικές υπομονάδες –τα αμινοξέα– που χρησιμοποιούνται στη σύνθεση των πρωτεϊνών. Τα αμινοξέα, όπως θα συζητηθεί παρακάτω, συνδέονται μεταξύ τους και σχηματίζουν μία αλυσίδα. Χάρη στις χημικές αλληλεπιδράσεις μεταξύ των αμινοξέων, η αλυσίδα μπορεί να περιελιχθεί και να αναδιπλωθεί κατά έναν ορισμένο τρόπο. Η αλληλουχία των αμινοξέων μιας πρωτεΐνης και συνεπώς η ειδική της δομή καθορίζεται γενετικά. Η γενετική πληροφορία που αφορά στη σύνθεση μιας πρωτεΐνης περιέχεται σε μία άλλη κατηγορία οργανικών μορίων, τα νουκλεϊκά οξέα, στην οποία περιλαμβάνονται τα μακρομόρια DNA και RNA. Η δομή των νουκλεϊκών οξέων και οι μηχανισμοί με τους οποίους η κωδικοποιημένη γενετική πληροφορία κατευθύνει την πρωτεϊνική σύνθεση περιγράφονται στο Κεφάλαιο 3.

Δομή των πρωτεϊνών

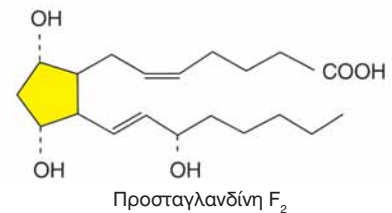
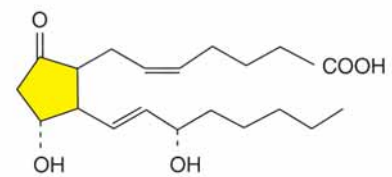
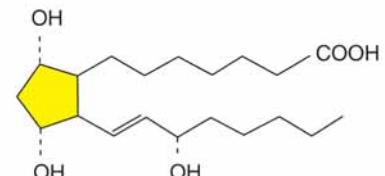
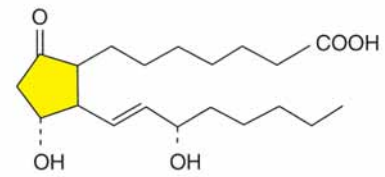
Οι πρωτεΐνες αποτελούνται από μακριές αλυσίδες βασικών δομικών μονάδων που καλούνται **αμινοξέα**. Όπως υπονοεί το όνομά του, κάθε αμινοξύ περιέχει μία **αμινο-ομάδα** (NH₂) στο ένα



Εικόνα 2.22 Η χοληστερόλη και ορισμένες στεροειδείς ορμόνες που προκύπτουν από αυτή. Οι στεροειδείς ορμόνες εκκρίνονται από τις γονάδες και το φλοιό των επινεφριδίων.

άκρο του μορίου του και μία *όξινη καρβοξυλική ομάδα* (COOH) στο άλλο. Υπάρχουν είκοσι διαφορετικά αμινοξέα που παίρνουν μέρος στη σύνθεση των πρωτεϊνών· καθένα από αυτά έχει ξεχωριστή δομή και ξεχωριστές ιδιότητες. Οι διαφορές μεταξύ τους οφείλονται στις διαφορές των *λειτουργικών τους ομάδων*. Στον γενικό τύπο ενός αμινοξέος, η *λειτουργική ομάδα* συμβολίζεται με το γράμμα «R» (Εικόνα 2.24). (Το σύμβολο R προέρχεται από την αγγλική λέξη *residue* = υπόλοιπο· θεωρείται δηλαδή ότι η λειτουργική ομάδα αποτελεί το «υπόλοιπο τμήμα» του μορίου εκτός από τη βασική δομή).

Όταν τα αμινοξέα ενώνονται μεταξύ τους με αντιδράσεις συμπύκνωσης, το υδρογόνο από το αμινοτελικό άκρο ενός αμινοξέος συνδέεται με το υδροξύλιο του καρβοξυτελικού άκρου ενός



Εικόνα 2.23 Δομικοί τύποι διαφόρων προσταγλανδινών. Οι προσταγλανδίνες είναι μία οικογένεια ρυθμιστικών ενώσεων που προέρχονται από ένα μεμβρανικό λιπίδιο γνωστό ως αραχιδονικό οξύ.

άλλου. Σχηματίζεται έτσι ένας ομοιοπολικός δεσμός μεταξύ των αμινοξέων και παράγεται νερό (Εικόνα 2.25). Ο δεσμός μεταξύ δύο γειτονικών αμινοξέων ονομάζεται **πεπτιδικός δεσμός** και η ένωση που σχηματίζεται, **πεπτίδιο**. Δύο αμινοξέα συνδεδεμένα μαζί αποτελούν ένα **διπεπτίδιο**· τρία, ένα **τριπεπτίδιο**. Πολυάριθμα αμινοξέα που σχηματίζουν με τον παραπάνω τρόπο μία αλυσίδα, αποτελούν ένα **πολυπεπτίδιο**.

Τα μήκη των πολυπεπτιδικών αλυσίδων ποικίλλουν. Για παράδειγμα, η ορμόνη που ονομάζεται TRH (*ορμόνη που απελευθερώνει θυροτροπίνη*) περιέχει τρία μόνο αμινοξέα, ενώ η μυοσίνη, μία πρωτεΐνη του μυός, περιέχει περίπου 4.500 αμινοξέα. Όταν το μήκος της πολυπεπτιδικής αλυσίδας είναι πολύ μεγάλο (συμμετέχουν περισσότερα από 100 αμινοξέα) το μόριο καλείται **πρωτεΐνη**.

Τα δομικά χαρακτηριστικά των πρωτεϊνών διαχωρίζονται σε τέσσερις υποκατηγορίες. Κατ' αρχήν, περιγράφεται η αλληλουχία των αμινοξέων σε μία πρωτεϊνική αλυσίδα· αυτό αποκαλείται **πρωτοταγής δομή** της πρωτεΐνης. Κάθε τύπος πρωτεΐνης έχει διαφορετική πρωτοταγή δομή, όμως τα δισεκατομμύρια *αντίγραφα* ενός ορισμένου τύπου πρωτεΐνης, στο ίδιο άτομο, έχουν ακριβώς την ίδια δομή. Αυτό συμβαίνει γιατί η γενετική πληροφορία για τη σύνθεση της συγκεκριμένης πρωτεΐνης βρίσκεται κωδικοποιημένη στα γονίδια του ατόμου. Η πρωτοταγής δομή μιας πρωτεΐνης φαίνεται σχηματικά στην Εικόνα 2.26α.

Ασθενείς δεσμοί υδρογόνου μπορεί να σχηματιστούν ανάμεσα στο άτομο υδρογόνου της αμινομάδας ενός αμινοξέος και σε

Κλινική διερεύνηση

Η Brenda είναι δευτεροετής φοιτήτρια και προπονείται για να μπει στην ομάδα κοθύμβησης. Στις πρώτες προπονήσεις κουραζόταν αρκετά και παρατήρησε ότι προσπαθούσε να πάρει πιο πολύ και πιο συχνά αέρα σε σχέση με τις άλλες κοθύμβητριες. Ο προπονητής της τη συμβούλησε να αηλιάξει τις διατροφικές τις συνήθειες, να τρώει λιγότερες πρωτεΐνες και περισσότερους υδατάνθρακες και να προπονείται πιο τακτικά. Μετά από μία ιδιαίτερα έντονη προπόνηση εμφάνισε έντονο πόνο στην αριστερή θωρακική περιοχή και αναζήτησε ιατρική βοήθεια.

Τι μπορεί να ευθύνεται για τα συμπτώματα της Brenda;

Η γλυκόλυση και η μεταβολική οδός του γαλακτικού οξέος

Στην κυτταρική αναπνοή, η διάσπαση της γλυκόζης σε διαδοχικά μεταβολικά βήματα και άλλων μορίων προκαλεί την απελευθέρωση ενέργειας. Ένα τμήμα της ενέργειας αυτής χρησιμοποιείται στη σύνθεση της ATP. Η τέλεια καύση της γλυκόζης προϋποθέτει την παρουσία οξυγόνου και αποδίδει τριάντα μόρια ATP για κάθε αρχικό μόριο γλυκόζης. Ενέργεια, όμως, απελευθερώνεται και χωρίς τη συμμετοχή του οξυγόνου μέσω μιας μεταβολικής οδού που οδηγεί στον σχηματισμό γαλακτικού οξέος. Η διαδικασία αυτή έχει καθαρή απόδοση δύο μόρια ATP ανά μόριο γλυκόζης.

Όλες οι αντιδράσεις που συμβαίνουν στο σώμα μας, με τις οποίες μια μορφή ενέργειας μετατρέπεται σε μια άλλη, ονομάζονται με μια λέξη **μεταβολισμός**. Ο μεταβολισμός υποδιαιρείται σε δύο κατηγορίες: τον *αναβολισμό* και τον *καταβολισμό*. Οι αντιδράσεις καταβολισμού αποδίδουν ενέργεια, συνήθως μέσω της διάσπασης οργανικών μεγαλομορίων σε μικρότερα μόρια. Οι αναβολικές αντιδράσεις, αντίθετα, πραγματοποιούνται με προσφορά ενέργειας και περιλαμβάνουν βιοσυνθέσεις μεγάλων μορίων που χρησιμεύουν ως αποθήκες ενέργειας του κυττάρου, όπως το γλυκογόνο, το λίπος και οι πρωτεΐνες.

Οι καταβολικές αντιδράσεις της διάσπασης της γλυκόζης, των λιπαρών οξέων και των αμινοξέων αποτελούν την κύρια πηγή ενέργειας για τη σύνθεση της ATP. Ας πάρουμε για παράδειγμα τη γλυκόζη: ένα τμήμα της ενέργειας που περιέχεται στους χημικούς δεσμούς της, μεταφέρεται στους δεσμούς υψηλής ενέργειας της ATP. Καθώς η μετατροπή της ενέργειας από μία μορφή σε μια άλλη δεν έχει ποτέ 100% απόδοση (σύμφωνα με τον δεύτερο νόμο της θερμοδυναμικής), ένα ποσό της ενέργειας των χημικών δεσμών της γλυκόζης μετατρέπεται σε θερμότητα.

Στις μεταφορές ή μετατροπές ενέργειας ενέχονται αντιδράσεις οξειδο-αναγωγής. Όπως εξηγήσαμε στο Κεφάλαιο 4, ένα μόριο οξειδώνεται όταν χάνει ηλεκτρόνια. Η οξείδωση είναι πάντα συζευγμένη με την αναγωγή ενός άλλου ατόμου ή μορίου που δρα ως αποδέκτης ηλεκτρονίων. Κατά τη διάσπαση της γλυκόζης και άλλων μορίων με συνοδό έκλυση ενέργειας,

κάποια ηλεκτρόνια των αντιδρώντων μορίων μεταφέρονται σε ενδιάμεσους διαβιβαστές και στη συνέχεια σε έναν τελικό αποδέκτη ηλεκτρονίων. Στα ζωικά κύτταρα, ο *τελικός αποδέκτης ηλεκτρονίων* κατά την πλήρη οξείδωση ενός μορίου σε διοξείδιο του άνθρακα και νερό είναι πάντα ένα άτομο οξυγόνου. Η μεταβολική εκείνη οδός που με τη συμμετοχή του οξυγόνου είναι υπεύθυνη για τη μετατροπή της γλυκόζης και των λιπαρών οξέων σε διοξείδιο του άνθρακα και νερό (μεταφέροντας έτσι ένα ποσό ενέργειας στην ATP) ονομάζεται **αερόβια κυτταρική αναπνοή**. Το οξυγόνο που απαιτείται για τη διεργασία αυτή προέρχεται από την κυκλοφορία του αίματος. Στο αίμα, το οξυγόνο φθάνει από τον εισπνεόμενο αέρα με τους πνεύμονες μέσω της λειτουργίας της αναπνοής, όπως περιγράφεται στο Κεφάλαιο 16. Η αναπνευστική λειτουργία είναι επίσης απαραίτητη για την αποβολή του διοξειδίου του άνθρακα που αποτελεί προϊόν της αερόβιας κυτταρικής αναπνοής.

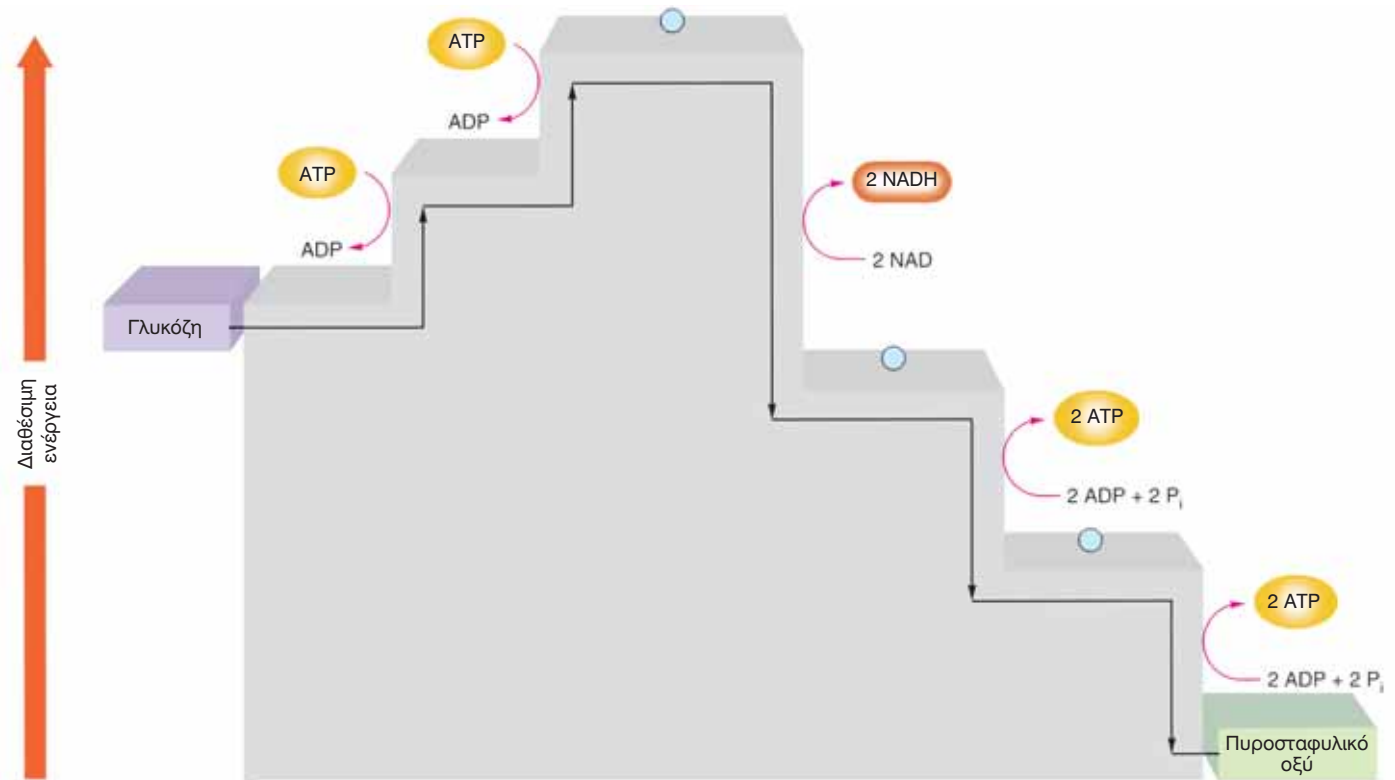
Αντίθετα με τις αντιδράσεις καύσης που, αμέσως, εκλύουν ενέργεια με τη μορφή θερμοκρασίας (μπορεί να μετρηθεί ποσοτικά σε χιλιοθερμίδες ή Kcal, βλέπε Κεφάλαιο 4), η μετατροπή της γλυκόζης σε διοξείδιο του άνθρακα και νερό, μέσα στα κύτταρα, πραγματοποιείται με σύντομα, μεταβολικά βήματα που καταλύονται από ένζυμα. Το οξυγόνο χρειάζεται μόνο στο τελευταίο βήμα. Ένα μικρό μέρος της ενέργειας που περικλείεται στους χημικούς δεσμούς της γλυκόζης απελευθερώνεται στα αρχικά μεταβολικά βήματα, έτσι ώστε μερικοί ιστοί του σώματος να προσλαμβάνουν ενέργεια για τη σύνθεση της ATP ακόμη και σε προσωρινή έλλειψη του οξυγόνου. Η διαδικασία αυτή περιγράφεται στις επόμενες δύο ενότητες.

Η γλυκόλυση

Η διάσπαση της γλυκόζης με απόδοση ενέργειας είναι μια πολύπλοκη μεταβολική οδός που λαμβάνει χώρα στο κυτταρόπλασμα του κυττάρου και είναι γνωστή ως **γλυκόλυση**. Με τη γλυκόλυση, η γλυκόζη –ένα σάκχαρο με έξι άτομα άνθρακα (εξόζη) (Εικόνα 2.13)– μετατρέπεται σε δύο μόρια πυροσταφυλικού οξέος ή πυροσταφυλικού ανιόντος (θυμηθείτε πάλι την ονοματολογία των οργανικών οξέων στο Κεφάλαιο 2). Παρά το γεγονός ότι κάθε μόριο πυροσταφυλικού οξέος είναι σε μέγεθος περίπου το μισό ενός μορίου γλυκόζης, η γλυκόλυση δεν είναι απλά και μόνο η διάσπαση της γλυκόζης σε δύο τμήματα, αλλά ένας σύνθετος μεταβολικός δρόμος που εμπεριέχει πολλαπλά βήματα που καταλύονται από ένζυμα.

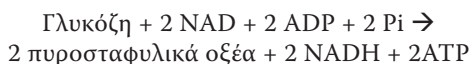
Κάθε μόριο πυροσταφυλικού οξέος που προκύπτει περιέχει τρία άτομα άνθρακα, τρία άτομα οξυγόνου και τέσσερα άτομα υδρογόνου (Εικόνα 5.3). Ο αριθμός των ατόμων άνθρακα και οξυγόνου σε ένα μόριο γλυκόζης $-C_6H_{12}O_6-$ ισούται με το συνολικό αριθμό των ατόμων άνθρακα και οξυγόνου σε δύο μόρια πυροσταφυλικού οξέος. Κάτι τέτοιο δεν ισχύει, όμως, για τα άτομα υδρογόνου: από τα δώδεκα άτομα υδρογόνου που περιέχονται στο αρχικό μόριο γλυκόζης, βρίσκουμε μόνο οκτώ συνολικά στα δύο μόρια πυροσταφυλικού οξέος που παράγονται. Είναι λοιπόν προφανές ότι στην πορεία της γλυκόλυσης απομακρύνονται τέσσερα άτομα υδρογόνου (δύο ζεύγη). Κάθε ζεύγος των ατόμων υδρογόνου ανάγει ένα μόριο NAD, προσδίδοντας σε αυτό δύο ηλεκτρόνια. Το αναχθέν NAD συνδέεται με ένα πρωτόνιο που προέρχεται από τα άτομα υδρογόνου, ενώ το άλλο πρωτόνιο παραμένει ελεύθερο ως H^+ (βλέπε Κεφάλαιο 4, Εικόνα 4.17). Έτσι, ένα μόριο γλυκόζης με τη διαδικασία της γλυκόλυσης αποδίδει δύο μόρια NADH και δύο H^+ . Για λόγους απλότητας, στο εξής θα γράφουμε το αναχθέν NAD ως NADH.

Η διεργασία της γλυκόλυσης είναι εξεργονική (εξώθερμη) και ένα ποσό από την ενέργεια που εκλύεται κατά την ολοκλή-



Εικόνα 5.1 Η σπατάλη και το κέρδος σε ενέργεια κατά τη γλυκόλυση. Παρατηρήστε ότι υπάρχει ένα καθαρό κέρδος 2 μορίων ATP και 2 μορίων NADH για κάθε μόριο γλυκόζης που εισέρχεται στη μεταβολική οδό της γλυκόλυσης. Τα μόρια που συμβολίζονται με αριθμούς είναι τα εξής: (1) 1,6-διφωσφορική φρουκτόζη, (2) 1,3-διφωσφογλυκερικό οξύ, (3) 3-φωσφογλυκερικό οξύ (βλέπε Εικόνα 5.2).

ρωσή της χρησιμοποιείται στην προώθηση της ενδεργονικής αντίδρασης $\text{ADP} + \text{P}_i \rightarrow \text{ATP}$. Έτσι, στο τέλος της γλυκολυτικής μεταβολικής οδού υπάρχει ένα καθαρό κέρδος δύο μορίων ATP κατά τον σχηματισμό δύο μορίων πυροσταφυλικού οξέος από ένα μόριο γλυκόζης, όπως φαίνεται από τη συνολική αντίδραση:



Ενώ η συνολική αντίδραση της γλυκόλυσης είναι εξεργονική, στην αρχή της μεταβολικής αυτής οδού η γλυκόζη πρέπει να «ενεργοποιηθεί». Η ενεργοποίησή της απαιτεί την προσοχή δύο φωσφορικών ομάδων που προέρχονται από δύο μόρια ATP. Έτσι, στην αρχή της γλυκόλυσης συμβαίνει κατανάλωση ενέργειας που εκλύεται από την αντίδραση $\text{ATP} \rightarrow \text{ADP} + \text{P}_i$. Η κατανάλωση των δύο μορίων ATP απεικονίζεται ως μία «σκάλα-άνοδο» στην Εικόνα 5.1. Παρατηρήστε ότι οι φωσφορικές ομάδες δεν αναγράφονται πουθενά στην Εικόνα 5.1, καθώς δεν παραμένουν ελεύθερες, αλλά προστίθενται σε ενδιάμεσα μόρια της γλυκολυτικής πορείας. Η προσθήκη μιας φωσφορικής ομάδας σε ένα μόριο ονομάζεται *φωσφορυλίωση*. Η φωσφορυλίωση της γλυκόζης (σε 6-φωσφορική γλυκόζη) έχει διπλό ρόλο: αφενός έχει ζωτική σημασία για τη γλυκολυτική διαδικασία, αφετέρου συγκρατεί τη γλυκόζη μέσα στα κύτταρα. Αυτό συμβαίνει γιατί τα φωσφορυλιωμένα οργανικά μόρια αδυνατούν να διαπεράσουν την κυτταρική μεμβράνη, οπότε παγιδεύονται στο εσωτερικό των κυττάρων.

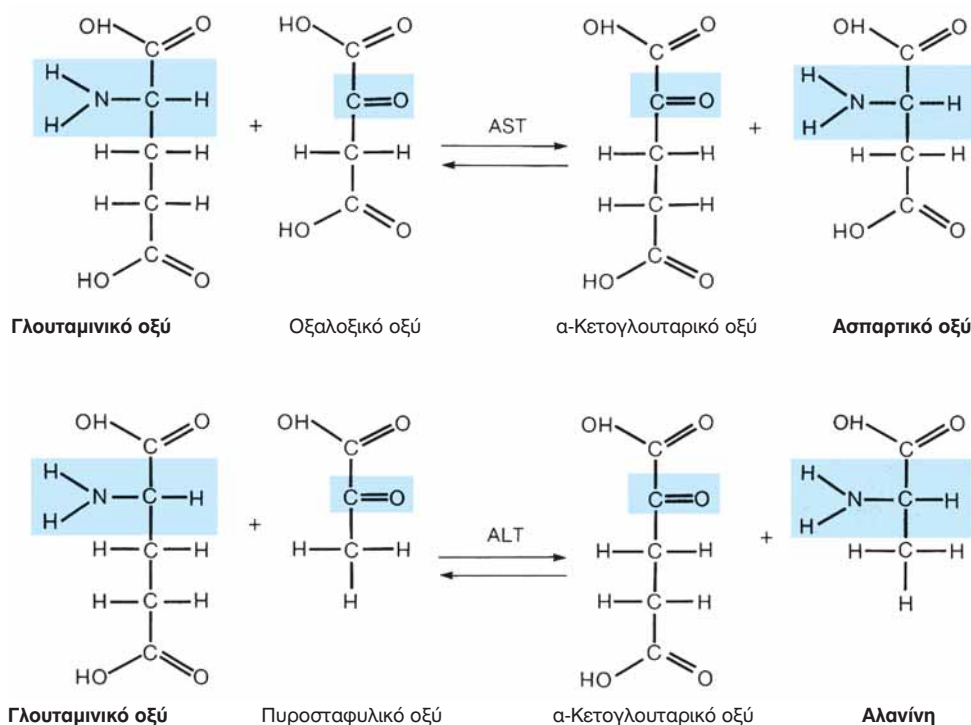
Σε επόμενα στάδια της γλυκόλυσης, παράγονται τέσσερα μόρια ATP (και ανάγονται δύο μόρια NAD). Η έκλυση ενέργειας μέσω του σχηματισμού τεσσάρων μορίων ATP απεικονίζεται ως μία «σκάλα-κάθοδος» στην Εικόνα 5.1. Αφαιρώντας τα δύο

μόρια ATP που καταναλώθηκαν στην αρχή για την «ενεργοποίηση» της γλυκόζης, στο τέλος της γλυκολυτικής πορείας έχουμε ένα καθαρό κέρδος δύο μορίων ATP και δύο μορίων NADH. Η συνολική αντίδραση της γλυκόλυσης αποτελεί υπεραπλούστευση της μεταβολικής αυτής οδού που, όπως έχει ήδη αναφερθεί, αποτελείται από εννέα διαδοχικά, μεταβολικά βήματα. Αυτά παριστάνονται σχηματικά στην Εικόνα 5.2.

Στην Εικόνα 5.2 η γλυκόζη φωσφορυλιώνεται σε 6-φωσφορική γλυκόζη με τη χρήση ATP στο βήμα 1, και μετατρέπεται στη συνέχεια στο ισομερές, 6-φωσφορική φρουκτόζη, στο βήμα 2. Μια άλλη ATP χρησιμοποιείται για τον σχηματισμό 1,6-διφωσφορικής φρουκτόζης στο βήμα 3. Σημειώστε ότι το μόριο με τα 6 άτομα άνθρακα διασπάται σε δυο ξεχωριστά μόρια με 3 άτομα άνθρακα το καθένα στο βήμα 4. Στο βήμα 5, δυο ζευγάρια υδρογόνου απομακρύνονται και χρησιμοποιούνται για να ελαττώσουν δυο NAD σε δυο $\text{NADH} + \text{H}^+$. Αυτά τα ελαττωμένα συνένζυμα είναι σημαντικά προϊόντα της γλυκόλυσης. Στη συνέχεια, στο βήμα 6, μια φωσφορική ομάδα απομακρύνεται από κάθε 1,3-διφωσφογλυκερικό οξύ σχηματίζοντας δυο ATP και δυο μόρια 3-φωσφογλυκερικού οξέος. Τα βήματα 7 και 8 είναι ισομερισμοί. Στη συνέχεια, στο βήμα 9, απομακρύνεται η τελευταία φωσφορική ομάδα από κάθε διάμεση ουσία. Αυτό προκαλεί τον σχηματισμό δυο ATP (το καθαρό κέρδος είναι δυο ATP), και δυο μορίων πυροσταφυλικού οξέος.

Η μεταβολική οδός του γαλακτικού οξέος

Η διαδικασία της γλυκόλυσης απαιτεί την παρουσία ικανών ποσών NAD που να είναι διαθέσιμα να δράσουν ως αποδέκτες ατόμων υδρογόνου. Για τον λόγο αυτόν, τα μόρια NADH που παράγονται στην γλυκόλυση, πρέπει με τη σειρά τους να οξειδώνονται, απο-



Εικόνα 5.14 Δύο σημαντικές αντιδράσεις τρανσαμίνωσης. Οι περιοχές που βάφονται μπλε παριστάνουν τα τμήματα των μορίων που μεταβάλλονται. (AST = τρανσαμίνωση του ασπαρτικού. ALT = τρανσαμίνωση της αλανίνης. Τα αμινοξέα αναγράφονται πιο έντονα για να διακρίνονται από τα κετοξέα.)

στη μετατροπή δύο μορίων ακετυλοCoA σε παράγωγα οξέος με τέσσερα άτομα άνθρακα που ονομάζονται *ακετοξικό* και *β-υδροξυβουτυρικό οξύ*. Τα προϊόντα αυτά, μαζί με την ακετόνη, η οποία αποτελεί ένα παράγωγο του ακετοξικού οξέος με μια αλυσίδα τριών ατόμων άνθρακα, είναι γνωστά με το όνομα **κετονικά σώματα** (Κεφάλαιο 2, Εικόνα 2.19).

Τα κετονικά σώματα, που χρησιμοποιούνται ως καύσιμα για παραγωγή ενέργειας από πολλὰ όργανα, κυκλοφορούν φυσιολογικά στο αίμα μας. Σε συνθήκες παρατεταμένης νηστείας ή σε σακχαρώδη διαβήτη, ωστόσο, η αυξημένη απελευθέρωση ελεύθερων λιπαρών οξέων από τον λιπώδη ιστό οδηγεί σε αυξημένη παραγωγή κετονικών σωμάτων από το ήπαρ. Η έκκριση παθολογικά μεγάλων ποσών κετονικών σωμάτων στην κυκλοφορία του αίματος δημιουργεί μια κατάσταση γνωστή ως **κέτωση**, η οποία αποτελεί χαρακτηριστικό γνώρισμα της νηστείας (ασισίας) ή του αρρυθμισμού σακχαρώδη διαβήτη. Σε ένα άτομο με κέτωση μπορεί να διαπιστωθεί η χαρακτηριστική οσμή ακετόνης στην αναπνοή του (οφείλεται στο ότι η ακετόνη είναι πτητική και μεταφέρεται από το αίμα στον εκπνεόμενο αέρα).



ΚΛΙΝΙΚΗ ΠΑΡΑΤΗΡΗΣΗ

την τροφή ή υποφέρουν από χρόνιες νόσους που διαταράσσουν τη θρέψη, παρουσιάζουν *αρνητικό ισοζύγιο αζώτου*. Αποβάλλουν περισσότερο άζωτο από αυτό που προσλαμβάνουν, διότι εμφανίζουν αποδόμηση των ιστικών τους πρωτεϊνών.

Οι υγιείς ενήλικες διατηρούν το ισοζύγιο του αζώτου σε ισορροπία, πράγμα που σημαίνει ότι το ποσό του αζώτου που αποβάλλεται ισούται με αυτό που προσλαμβάνεται. Η διατήρηση του ισοζυγίου του αζώτου απαιτεί την καθημερινή πρόσληψη αμινοξέων, ώστε να αναπληρώνονται οι καθημερινές απώλειες πρωτεϊνών. Όταν τα αμινοξέα που προσλαμβάνονται με την τροφή είναι περισσότερα από αυτά που χρησιμοποιούνται για την ανακύκλωση των πρωτεϊνών, η περίσσειά τους εναποθηκεύεται (η μυϊκή αύξηση και ενδυνάμωση δεν επιτυγχάνεται αυξάνοντας απλά και μόνο την πρωτεΐνη των τροφών). Από το απόθεμα αυτό, απομακρύνονται οι αμινομάδες και οι «ανθρακικοί σκελετοί» των οργανικών οξέων που απομένουν είτε χρησιμοποιούνται ως καύσιμο για άμεση παραγωγή ενέργειας είτε μετατρέπονται σε υδατάνθρακες και λίπος.

Τρανσαμίνωση

Ο σχηματισμός των ιστικών πρωτεϊνών και η αναπλήρωση των πρωτεϊνών εκείνων που χάνονται καθημερινά απαιτούν την παρουσία σε ικανοποιητικά ποσά και των είκοσι αμινοξέων. Ωστόσο, οκτώ αμινοξέα (στους ενήλικες) ή εννέα (στην περίπτωση των παιδιών) δεν είναι δυνατόν να συντεθούν από το σώμα μας, οπότε πρέπει να ληφθούν εξωγενώς (μέσω της διατροφής). Αυτά τα αμινοξέα καλούνται **απαραίτητα αμινοξέα** (Πίνακας 5.2). Τα υπόλοιπα αμινοξέα θεωρούνται «μη απαραίτητα» υπό την έννοια ότι είναι εξίσου απαραίτητα για τον σχηματισμό των πρωτεϊνών, αλλά δεν είναι απαραίτητα να περιέχονται στη διατροφή (συντίθενται στο σώμα αρκεί να υπάρχουν αρκετοί υδατάνθρακες και βέβαια τα απαραίτητα αμινοξέα).

Ο μεταβολισμός των αμινοξέων

Ο μεταβολισμός του αζώτου αρχίζει με την πέψη των πρωτεϊνών της τροφής, συνεχίζεται με την είσοδο των αμινοξέων στο αίμα και λήγει με την αποβολή της ουρίας στα ούρα. Στην παιδική ηλικία, το ποσό του αζώτου που αποβάλλεται είναι μικρότερο από αυτό που προσλαμβάνεται λόγω των αυξημένων αναγκών σε αμινοξέα και πρωτεΐνες που χρησιμοποιούνται για τη δόμηση και ανάπτυξη των ιστών του σώματος. Έτσι, λέμε ότι ένα παιδί σε ηλικία ανάπτυξης, έχει *θετικό ισοζύγιο αζώτου*. Αντίθετα, άνθρωποι που στερούνται

Διάχυση και ώσμωση

Η καθαρή διάχυση ενός μορίου ή ιόντος μέσα από μια κυτταρική μεμβράνη συμβαίνει πάντα προς την κατεύθυνση της χαμηλότερης συγκέντρωσης. Τα μη πολικά μόρια διαπερνούν τον φωσφολιπιδικό φραγμό της μεμβράνης, ενώ τα μικρά ανόργανα ιόντα περνούν μέσα από κανάλια (πόρους) της μεμβράνης. Η καθαρή διάχυση του νερού μέσα από μια κυτταρική μεμβράνη (ημιδιαπερατή μεμβράνη) ονομάζεται ώσμωση.

Ένα διάλυμα αποτελείται από τον διαλύτη, νερό και τα μόρια διαλύματος που ανιχνεύονται μέσα στο νερό. Τα μόρια ενός διαλύματος (ο διαλύτης και το διάλυμα) βρίσκονται σε μία κατάσταση διαρκούς, τυχαίας κίνησης, που οφείλεται στη θερμική τους ενέργεια (θερμότητα). Έτσι, κάθε φορά που δημιουργείται μια διαφορά συγκέντρωσης ή αλλιώς κλίση συγκέντρωσης μεταξύ δύο περιοχών ενός διαλύματος, η διαρκής μετακίνηση των μορίων τείνει να εξαλείψει τη διαφορά αυτή έτσι ώστε τα μόρια να κατανομηθούν ομοιόμορφα (Εικόνα 6.2). Αυτή η τυχαία κίνηση των μορίων ονομάζεται **διάχυση**. Σύμφωνα με τον δεύτερο νόμο της θερμοδυναμικής, η κλίση συγκέντρωσης αντιστοιχεί σε μια ασταθή κατάσταση υψηλής οργάνωσης (χαμηλής εντροπίας), η οποία μεταβάλλεται με σκοπό τη δημιουργία ενός ομοιογενούς διαλύματος που εμφανίζει τη μέγιστη δυνατή αποδιοργάνωση (υψηλή εντροπία).

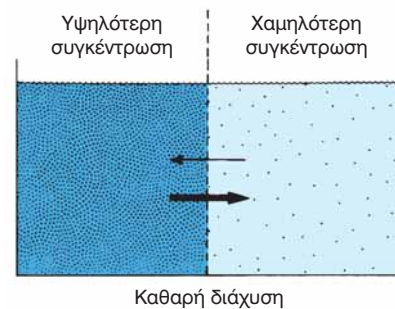
Ως αποτέλεσμα της τυχαίας μοριακής κίνησης, τα μόρια στο τμήμα του διαλύματος με την υψηλότερη συγκέντρωση μετακινούνται προς την περιοχή της χαμηλότερης συγκέντρωσης. Υπάρχουν βέβαια, μόρια που κινούνται και προς την αντίθετη κατεύθυνση, αλλά κάτι τέτοιο δεν συμβαίνει συχνά. Έτσι, η **καθαρή διακίνηση** των μορίων από μια περιοχή υψηλής συγκέντρωσης προς μια άλλη χαμηλότερης συγκέντρωσης, έως ότου η διαφορά συγκέντρωσης να εξαλειφθεί εντελώς, ονομάζεται **καθαρή διάχυση**. Η καθαρή διάχυση είναι ένα φυσικό φαινόμενο που παρατηρείται κάθε φορά που δημιουργείται διαφορά συγκέντρωσης στις δύο πλευρές μιας μεμβράνης η οποία είναι διαπερατή στη διαχεόμενη ουσία.

Διάχυση διά μέσου της κυτταρικής μεμβράνης

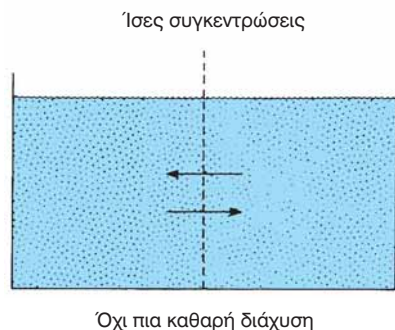
Η κυτταρική μεμβράνη είναι, στην ουσία, μια διπλοστιβάδα φωσφολιπιδίων, συνεπώς μη πολικά, λιποδιαλυτά μόρια διαπερνούν εύκολα όλο το πάχος της. Η κυτταρική μεμβράνη, με άλλα λόγια, δεν αποτελεί φραγμό στη διάχυση των μη πολικών μορίων στα οποία περιλαμβάνονται το αέριο οξυγόνο (O_2). Οι στεροειδείς ορμόνες και, τέλος, μικρά μόρια περιέχουν πολωμένους ομοιοπολικούς δεσμούς χωρίς να φέρουν φορτίο όπως το CO_2 , η αιθανόλη και η ουρία. Καθαρή διάχυση των μορίων αυτών παρατηρείται κάθε φορά που δημιουργείται διαφορά στη συγκέντρωσή τους μεταξύ του ενδοκυττάριου και εξωκυττάριου διαμερίσματος.

Για παράδειγμα, η συγκέντρωση του οξυγόνου στο εξωκυττάριο υγρό είναι σχετικά υψηλή, διότι το οξυγόνο μεταφέρεται από τους πνεύμονες στους ιστούς με την κυκλοφορία του αίματος. Αντίθετα, στο εσωτερικό των κυττάρων είναι χαμηλότερη, γιατί στην πορεία της αερόβιας κυτταρικής αναπνοής, το οξυγόνο ενώνεται με το υδρογόνο και σχηματίζει νερό. Η κλίση συγκέντρωσης για το διοξείδιο του άνθρακα είναι προς την αντίθετη κατεύθυνση καθώς τα κύτταρα παράγουν CO_2 . Έτσι, η **ανταλλαγή των αερίων** λαμβάνει χώρα με διάχυση μεταξύ των κυττάρων και του εξωκυττάριου υγρού (Εικόνα 6.3).

Ενώ το νερό δεν είναι λιποδιαλυτό, τα μόρια του διαχέονται μέσα από την κυτταρική μεμβράνη, λόγω του μικρού τους μεγέθους και της έλλειψης φορτίου. Σε ορισμένες μεμβράνες, ωστόσο, η δίοδος του νερού υποβοηθείται από ειδικά κανάλια που ανοί-



(α)



(β)

Εικόνα 6.2 Διάχυση μιας ουσίας. (α) Η καθαρή διάχυση πραγματοποιείται όταν υπάρχει διαφορά συγκέντρωσης (ή αλλιώς κλίση συγκέντρωσης) ανάμεσα σε δύο περιοχές ενός διαλύματος, με την προϋπόθεση ότι η μεμβράνη που διαχωρίζει τις περιοχές αυτές είναι διαπερατή στη διαχεόμενη ουσία. (β) Η διάχυση τείνει να εξισώσει τις συγκεντρώσεις των περιοχών αυτών, έτσι ώστε να εξουδετερώσει τη διαφορά συγκέντρωσης.

Στους νεφρούς, το αίμα διηθείται μέσα από τους πόρους των τριχοειδικών τοιχωμάτων και το διήθημα που σχηματίζεται μετατρέπεται αργότερα σε ούρα. Οι άχρηστες ουσίες και άλλα διαλυμένα σωματίδια διαπερνούν τους πόρους, οι οποίοι είναι όμως αδιαπέραστοι στα ερυθρά αιμοσφαίρια και τις πρωτεΐνες. Στη συνέχεια, τα μόρια που είναι απαραίτητα για τη λειτουργία του οργανισμού επαναρροφώνται από το διήθημα πίσω στην κυκλοφορία του αίματος με μηχανισμούς μεταφοράς. Οι άχρηστες ουσίες, όμως, παραμένουν στο διήθημα και αποβάλλονται στα ούρα. Όταν τα νεφρά αδυνατούν να επιτελέσουν τη φυσιολογική τους λειτουργία, τα άχρηστα προϊόντα πρέπει να απομακρυνθούν από το αίμα τεχνητά με την εφαρμογή μιας μεθόδου **διάλυσης**. Με τη μέθοδο αυτή, οι άχρηστες ουσίες απομακρύνονται από το αίμα μέσω της διέλευσής τους από μία τεχνητή, πορώδη μεμβράνη. Τα άχρηστα προϊόντα του μεταβολισμού διαχέονται μέσα σε ένα διάλυμα (υγρό διάλυσης) που περιβάλλει τη μεμβράνη διάλυσης. Τα μόρια που πρέπει να διατηρηθούν στο αίμα επιπλέον ως συστατικά του υγρού διάλυσης. Με τον τρόπο αυτόν, προλαμβάνεται η καθαρή διάχυση καταργώντας τα υλικά συγκέντρωσης.

ΚΛΙΝΙΚΗ ΠΑΡΑΤΗΡΗΣΗ

Η σοβαρή διάρροια είναι υπεύθυνη σχεδόν για τους μισούς θανάτους παιδιών κάτω από 4 ετών παγκοσμίως (περίπου 4 εκατομμύρια θάνατοι τον χρόνο). Επειδή πολλές φορές η ενδοφλέβια ενυδάτωση δεν είναι εφικτή, ο Διεθνής Οργανισμός Υγείας (WHO) ανέπτυξε μια πιο απλή, πιο οικονομική μέθοδο, η οποία ονομάζεται **στοματική θεραπεία ενυδάτωσης (ORT)**. Στα τέλη της δεκαετίας του '40, η ORT αποτελούταν από ένα ισορροποιημένο αλατούχο διάλυμα, στο οποίο προστέθηκε αργότερα γλυκόζη ως πηγή ενέργειας. Κατά τύχη, αυτό οδήγησε στην ανακάλυψη ότι η παρουσία της γλυκόζης βοηθά στην εντερική απορρόφηση Na^+ και νερού. Γνωρίζουμε τώρα ότι η γλυκόζη και το Na^+ συμμεταφέρονται μέσω του εντερικού επιθηλίου και το νερό ακολουθεί αυτές τις ουσίες μέσω ώσμωσης. Ο WHO δίνει σε αυτούς που χρειάζονται ένα μείγμα (το οποίο μπορεί να διαλυθεί με νερό της βρύσης στο σπίτι) το οποίο περιέχει γλυκόζη και Na^+ καθώς και άλλα ιόντα. Η γλυκόζη στο μείγμα προωθεί τη συμμεταφορά Na^+ και η μεταφορά Na^+ προωθεί την ωσμωτική μετακίνηση του νερού από το έντερο στο αίμα. Έχει εκτιμηθεί ότι η στοματική ενυδάτωση σώζει πάνω από ένα εκατομμύριο ζωές μικρών παιδιών κάθε χρόνο.



ΚΛΙΝΙΚΗ ΠΑΡΑΤΗΡΗΣΗ

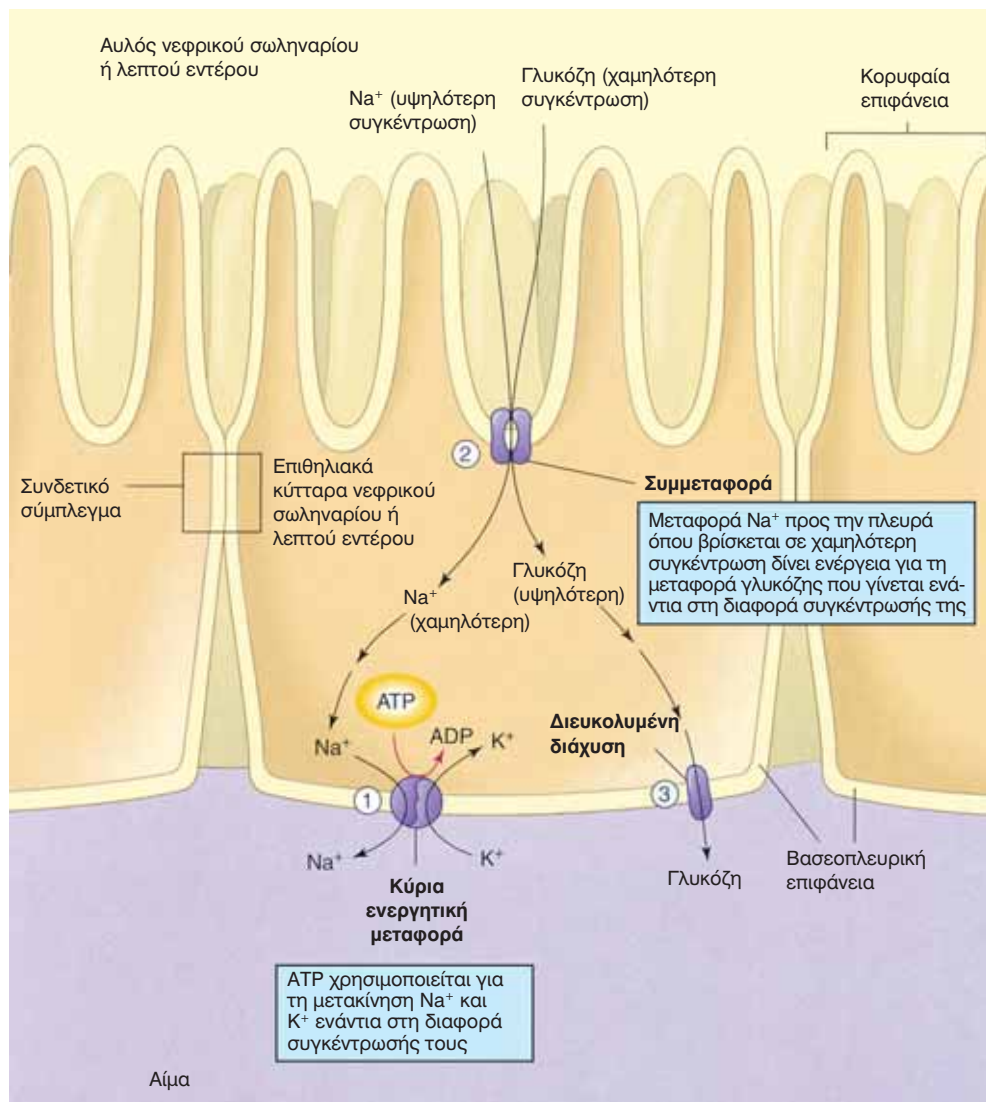
Μεταφορά μακρομορίων (μαζική μεταφορά)

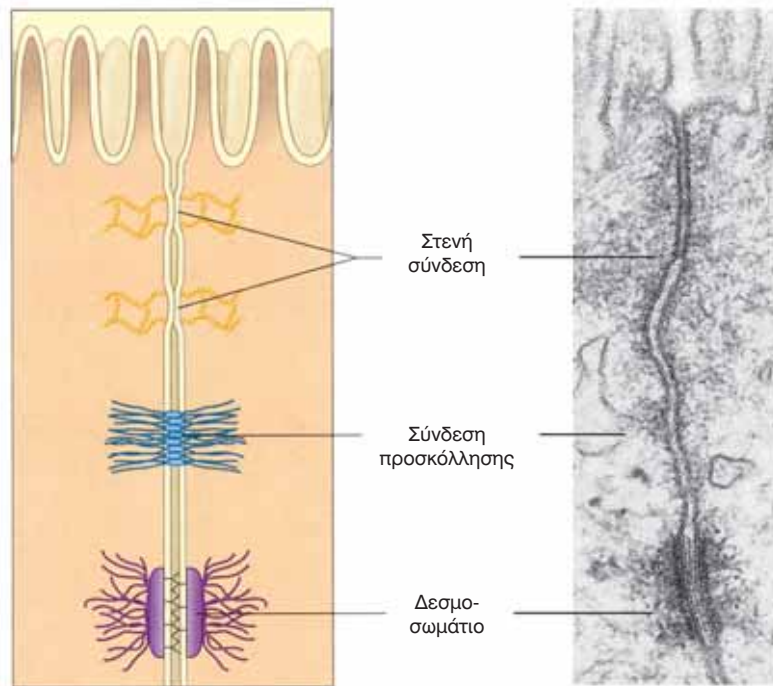
Τα πολυπεπτίδια, οι πρωτεΐνες και άλλα μακρομόρια, λόγω του μεγέθους τους, δεν μεταφέρονται διά μέσου της κυτταρικής μεμβράνης με το σύστημα των φορέων που περιγράψαμε στις προηγούμενες ενότητες. Έτσι, πολλά κύτταρα εκκρίνουν τέτοια μακρομόρια –για παράδειγμα, ορμόνες και νευροδιαβιβαστές– με τη διαδικασία της **εξωκύτωσης**. Όπως περιγράψαμε στο Κεφάλαιο 3, η διαδικασία αυτή περιλαμβάνει τη συγχώνευση ενός κυστιδίου που περιέχει τα κυτταρικά προϊόντα και περικλείεται από μεμβράνη με την κυτταρική μεμβράνη, έτσι ώστε οι δύο μεμβράνες να γίνουν μία συνεχόμενη (Εικόνα 6.21).

Η **ενδοκύτωση** (βλέπε Εικόνα 3.4) μοιάζει με αντίστροφη εξωκύτωση. Στην ενδοκύτωση με μεσολάβηση υποδοχέα, ορισμένα μόρια, όπως η δεσμευμένη με πρωτεΐνη χοληστερόλη, προσλαμβάνεται από το κύτταρο χάρη στην αλληλεπίδραση μεταξύ της πρωτεΐνης-φορέα της χοληστερόλης και του πρωτεϊνικού της υποδοχέα στη μεμβράνη του κυττάρου. Η χοληστερόλη απομακρύνεται από τα τοιχώματα των αιμοφόρων αγγείων και την κυκλοφορία του αίματος μέσω της λειτουργίας του ήπατος και, πιο συγκεκριμένα, με τον παραπάνω μηχανισμό.

Η εξωκύτωση και η ενδοκύτωση παρέχουν μαζί τη **μαζική μεταφορά** προς το εξωτερικό και εσωτερικό ενός κυττάρου αντιστοι-

Εικόνα 6.19 Οι διαδικασίες μεταφοράς που συμμετέχουν στην επιθηλιακή απορρόφηση γλυκόζης. Όταν απορροφάται η γλυκόζη μέσω των επιθηλιακών μεμβρανών των νεφρικών σωληναρίων ή του λεπτού εντέρου συμμετέχουν διάφορες διαδικασίες. (1) Η κύρια ενεργητική μεταφορά (αντλίες Na^+/K^+) στη βασική μεμβράνη χρησιμοποιεί ATP για τη διατήρηση χαμηλής ενδοκυττάριας συγκέντρωσης Na^+ , (2) η δευτερογενής ενεργητική μεταφορά χρησιμοποιεί φορείς στην κορυφαία μεμβράνη για να μεταφέρει γλυκόζη ενάντια στη διαφορά συγκέντρωσής της, χρησιμοποιώντας ενέργεια από την «κατηφορική» ροή του Na^+ στο κύτταρο. Τέλος, (3) η διευκολυμένη διάχυση γλυκόζης χρησιμοποιεί φορείς στη βασική μεμβράνη επιτρέποντας στη γλυκόζη να φύγει από τα κύτταρα και να εισέλθει στο αίμα.



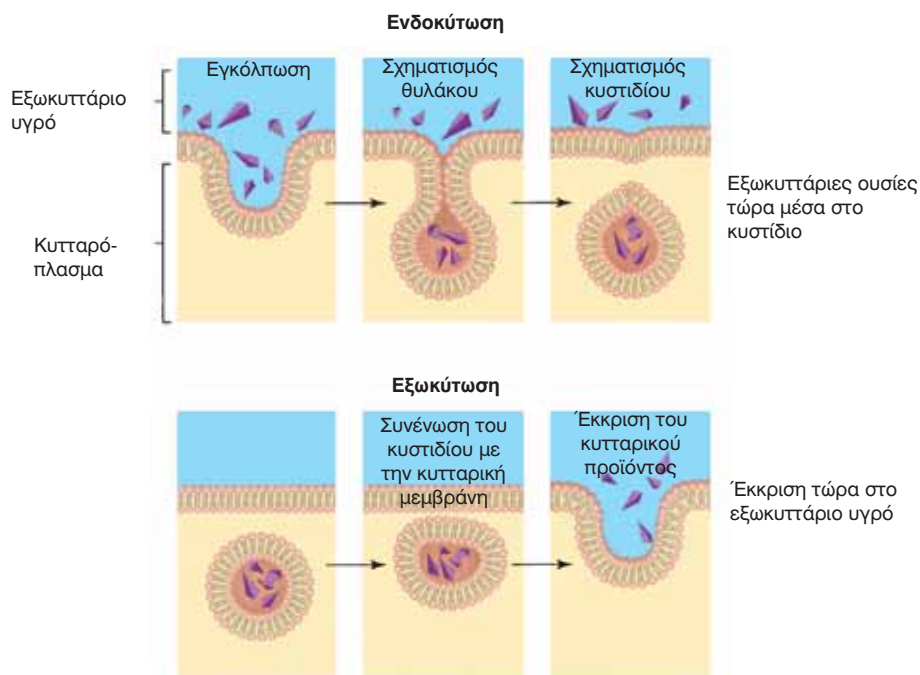


Εικόνα 6.20 Συμπλέγματα σύνδεσης παρέχουν ένα φραγμό μεταξύ γειτονικών επιθηλιακών κυττάρων. Οι πρωτεΐνες διεισδύουν στις πλασματικές μεμβράνες των δύο κυττάρων και συνδέονται στον κυτταροσκελετό κάθε κυττάρου. Τα συμπλέγματα σύνδεσης αποτελούνται από τρία συστατικά: τις στενές συνδέσεις, τις συνδέσεις προσκόλλησης και τα δεσμοσωμάτια. Οι επιθηλιακές μεμβράνες διαφέρουν στον αριθμό και στην οργάνωση αυτών των συστατικών, τα οποία απεικονίζονται αριστερά και παρουσιάζονται σε ηλεκτρονική μικροφωτογραφία δεξιά.

χως. (Ο όρος «μαζική» χρησιμοποιείται γιατί τα μόρια μετακινούνται την ίδια στιγμή.) Θα πρέπει να σημειώσουμε ότι τα μόρια, τα οποία προσλαμβάνονται από ένα κύτταρο μέσω ενδοκύτωσης παραμένουν διαχωρισμένα από το κυτταρόπλασμα μέσω της μεμβράνης του κυστιδίου ενδοκύτωσης. Μερικά από αυτά τα μόρια, όπως οι

μεμβρανοί υποδοχείς, θα επιστρέψουν στην πλασματική μεμβράνη, ενώ τα υπόλοιπα θα καταλήξουν στα λυσοσωμάτια.

Η Εικόνα 6.19 αποκαλύπτει ότι υπάρχει μια απόλυτη κατεύθυνση, ή *πολικότητα*, για τη μεταφορά στα επιθηλιακά κύτταρα. Αυτή η εικόνα απεικονίζει την πόλωση των μεμβρανικών δια-



Εικόνα 6.21 Ενδοκύτωση και εξωκύτωση. Η ενδοκύτωση και η εξωκύτωση είναι υπεύθυνες για τη μαζική μεταφορά των μορίων προς το εσωτερικό και εξωτερικό ενός κυττάρου.

10.4). Ορισμένοι άλλοι υποδοχείς αποκρίνονται με μια ταχεία, σύντομη «έκρηξη» ώσεων, όταν το ερέθισμα πρωτοεκδηλώνεται, και μετά με άλλη ταχεία, σύντομη «έκρηξη» ώσεων, όταν αυτό απομακρύνεται. Έτσι, αυτοί οι φασικοί υποδοχείς παρέχουν πληροφορίες πάνω στην έναρξη και την πάυση του ερεθίσματος. Οι υποδοχείς αντίθετα που χαρακτηρίζονται από σχετικά σταθερή ανταπόκριση στη συνεχή εφαρμογή κάποιου ερεθίσματος αποκαλούνται *τονικοί υποδοχείς* (Εικόνα 10.1).

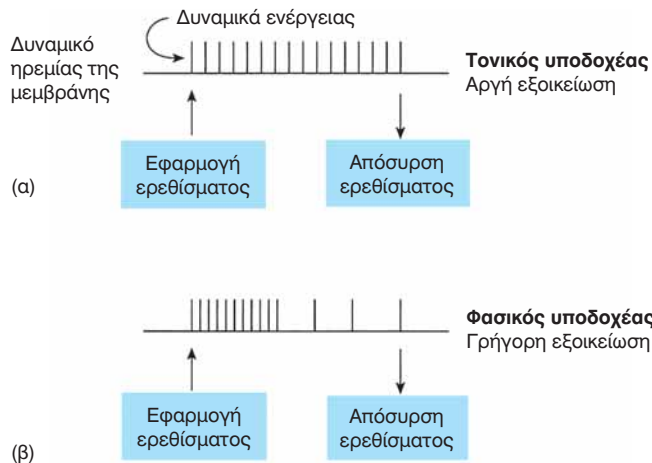
Οι φασικοί υποδοχείς μας προειδοποιούν για επερχόμενες –έστω και ελάχιστες– μεταβολές των αισθητικών ερεθισμάτων, έτσι ώστε να είμαστε σε θέση να ρυθμίσουμε εκ των προτέρων την αντίδρασή μας. Το ειδικό αυτό χαρακτηριστικό ονομάζεται **εξοικείωση των υποδοχέων**. Η όσφρηση, η αφή και η αίσθηση της θερμοκρασία εμφανίζουν πολύ γρήγορα εξοικείωση. Για παράδειγμα, αισθανόμαστε αρχικά το νερό στην μπανιέρα πολύ ζεστό, ενώ αργότερα συνηθίζουμε. Αντίθετα, οι υποδοχείς του πόνου εξοικειώνονται ελάχιστα, αν όχι καθόλου.

Αρχή της ειδικής ενέργειας

Η ειδικότητα των νευρικών ιών να μεταβιβάζουν μόνο έναν χαρακτήρα αισθήματος –αφή, ψυχρό, πόνο κ.λπ.– ονομάζεται **αρχή της ειδικής ενέργειας**. Δηλαδή, κάθε τύπος υποδοχέα είναι πάρα πολύ ευαίσθητος σε έναν συγκεκριμένο τύπο ερεθίσματος –το *φυσιολογικό* ή *ικανό ερέθισμα* (Πίνακας 10.1)– για το οποίο προορίζεται και σχεδόν αναίσθητος στη φυσιολογική ένταση των άλλων τύπων αισθητικών ερεθισμάτων. Το φυσιολογικό ερέθισμα για τους φωτοϋποδοχείς του ματιού, για παράδειγμα, είναι το φως, με αποτέλεσμα έστω και μόνο ένα φωτόνιο να εκκλύει δυναμικά ενέργειας. Αν οι ίδιοι υποδοχείς δεχθούν κάποιο άλλο ερέθισμα –όπως μία γροθιά στο μάτι– αυτό θα πρέπει να είναι πολύ έντονο για να τους δραστηριοποιήσει.

Η αντίληψη ενός «*παράδοξο αισθήματος του ψυχρού*» αποτελεί μία ακόμη έκφραση της αρχής της ειδικής ενέργειας. Όταν το άκρο μίας ψυχρής μεταλλικής ράβδου ακουμπήσει στο δέρμα, η αντίληψη του ψυχρού βαθμιαία θα εξαφανιστεί, καθώς η ράβδος παίρνει τη θερμοκρασία του σώματος. Στη συνέχεια, αν το άκρο της ράβδου θερμανθεί στους 45°C και εφαρμοστεί στο ίδιο σημείο του δέρματος, η αίσθηση του ψυχρού επανέρχεται. Αυτό το «παράδοξο αίσθημα του ψυχρού» δημιουργείται, διότι η θερμότητα μέσω της ελαφράς βλάβης των απολήξεων των υποδοχέων, για την οποία ευθύνεται, παράγει ένα «ρεύμα βλάβης» που διεγείρει τον υποδοχέα.

Συμπεραίνουμε, λοιπόν, ότι άσχετα από τον μηχανισμό διέγερσης του αισθητικού νευρώνα, μόνον ένας τύπος αισθήματος γίνεται αντιληπτός. Η ειδικότητα αυτή οφείλεται σε συναπτικά κυκλώ-



Εικόνα 10.1 Σύγκριση μεταξύ τονικών και φασικών υποδοχέων. Οι τονικοί υποδοχείς (α) διατηρούν έναν σχετικά σταθερό ρυθμό εκφόρτισης σε όλη τη διάρκεια παραμονής του ερεθίσματος. Οι υποδοχείς αυτοί χαρακτηρίζονται από καθυστερημένη εξοικείωση. Οι φασικοί υποδοχείς (β), στην αρχή της εφαρμογής ενός ερεθίσματος, ανταποκρίνονται με πολύ μεγάλη συχνότητα ώσεων, στη συνέχεια όμως η ταχύτητα της αντίδρασής τους μειώνεται, καθώς το ερέθισμα παραμένει. Οι υποδοχείς αυτοί εξοικειώνονται ταχύτατα.

ματα του εγκεφάλου που δραστηριοποιούνται από τον αισθητικό νευρώνα. Η ικανότητα των αισθητικών υποδοχέων να διεγείρονται από έναν μόνο τύπο ερεθίσματος (το φυσιολογικό ή ικανό ερέθισμα) επιτρέπει την ακριβή και λεπτομερή αντίληψη και ερμηνεία του από τον εγκέφαλο κάτω από φυσιολογικές συνθήκες.

Δυναμικό υποδοχέα

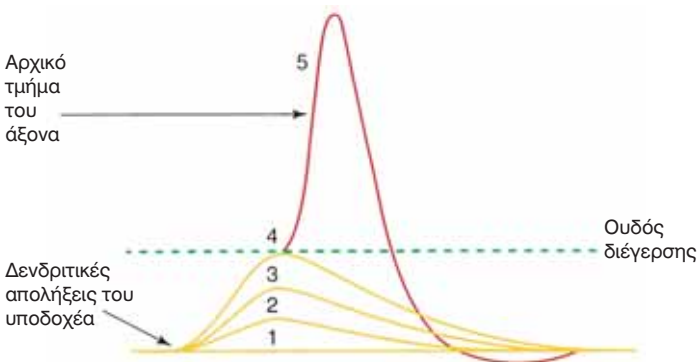
Η ηλεκτρική δραστηριότητα των αισθητικών νευρικών απολήξεων είναι παρόμοια με αυτήν των δενδριτών άλλων νευρώνων. Κατόπιν διέγερσης από ένα ερέθισμα του περιβάλλοντος, οι αισθητικές απολήξεις παράγουν τοπικές, κλιμακούμενης έντασης, μεταβολές του δυναμικού μεμβράνης. Στις περισσότερες περιπτώσεις, αυτές οι μεταβολές δυναμικού είναι εκπολώσεις που αντιστοιχούν σε διεγερτικά μετασυναπτικά δυναμικά (EPSP), όπως περιγράφηκαν στο Κεφάλαιο 7. Στις αισθητικές απολήξεις, ωστόσο, διαφορές δυναμικού λόγω επίδρασης περιβαλλοντικών διεγέρσεων ονομάζονται **δυναμικά του υποδοχέα**, γιατί διεγείρουν με τη σειρά τους δυναμικά ενέργειας στην αισθητική νευρική ίνα. Εφόσον οι αισθητικοί νευρώνες (Κεφάλαιο 7) είναι ψευδομονόπολοι, τα δυναμικά ενέργειας που προέρχονται από το αρχικό δυναμικό υποδοχέα άγονται συνεχώς από την περιφέρεια προς το ΚΝΣ.

Πίνακας 10.1 Ταξινόμηση των υποδοχέων με βάση το φυσιολογικό γι' αυτούς (ή «ικανό») ερέθισμα

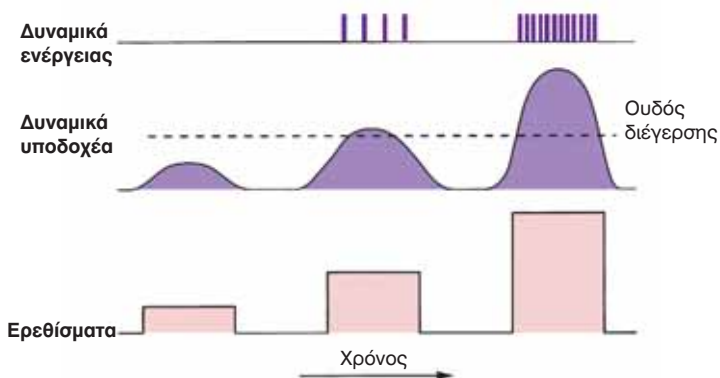
Υποδοχέας	Φυσιολογικό ερέθισμα	Μηχανισμοί	Παραδείγματα
Μηχανοϋποδοχείς	Μηχανική δύναμη	Παραμορφώνεται η κυτταρική μεμβράνη των αισθητικών δενδριτικών απολήξεων ή παραμορφώνονται τα τριχωτά κύτταρα που ενεργοποιούν τις αισθητικές νευρικές απολήξεις	Υποδοχείς αφής και πίεσης στο δέρμα, αισθητικότητα συσκευής και κοιλίας
Υποδοχείς πόνου	Ιστική βλάβη	Οι κατεστραμμένοι ιστοί εκκλύουν χημικές ουσίες που ερεθίζουν τις αισθητικές απολήξεις	Δερματικοί υποδοχείς πόνου
Χημειοϋποδοχείς	Διαλυμένα χημικά μόρια	Χημικές αλληλεπιδράσεις επηρεάζουν τη διαπερατότητα των αισθητικών κυττάρων στα διάφορα ιόντα	Όσφρητικοί και γευστικοί (εξωδεκτικοί) ωσμώυποδοχείς και χημειοϋποδοχείς των καρωτιδικών σωματίων (σπληαχνικοί υποδοχείς)
Φωτοϋποδοχείς	Το φως	Η φωτοχημική αντίδραση επηρεάζει τη διαπερατότητα του υποδοχέα στα ιόντα	Ραβδία και κωνία του αμφιβληστροειδούς

Τα πεταλιώδη σωματίδια ή αλλιώς σωματίδια Pacini (βλέπε Εικόνα 10.4) χρησιμεύουν ως παράδειγμα μετάδοσης αισθητικών ώσεων. Η απλή επαφή των υποδοχέων αυτών προκαλεί μία μικρή εκπόλωση (το δυναμικό υποδοχέα). Η αύξηση της πίεσης που ασκείται στα σωματίδια Pacini, αυξάνει το εύρος του δυναμικού υποδοχέα μέχρι αυτό να ξεπεράσει τελικά τον ουδό διέγερσης που απαιτείται για την παραγωγή του δυναμικού δράσης (Εικόνα 10.2). Το σωματίδιο Pacini είναι φασικός υποδοχέας. Σε παρατεταμένη εφαρμογή ερεθίσματος, το μέγεθος του παραγόμενου δυναμικού υποδοχέα γρήγορα ελαττώνεται. Είναι ενδιαφέρον να τονίσουμε ότι η φασική αντίδραση είναι αποτέλεσμα ενός συστήματος πολλών ομόκεντρων πεταλιών (όπως ένα κρεμμύδι) που περιβάλλει τη δενδριτική νευρική απόληξη. Αν η αισθητική αυτή ίνα απογυμνωθεί από τα έλυτρα της και διεγερθεί άμεσα, θα συμπεριφερθεί ως τονικός υποδοχέας.

Η διέγερση ενός τονικού υποδοχέα παράγει ένα δυναμικό υποδοχέα που είναι ανάλογο με την ένταση του ασκούμενου ερεθίσματος. Μετά την παραγωγή του πρώτου δυναμικού δράσης, προοδευτικά ισχυρότερα δυναμικά υποδοχέα έχουν ως αποτέλεσμα την αύξηση της *συχνότητας* των παραγόμενων δυναμικών ενέργειας (Εικόνα 10.3). Έτσι, η συχνότητα των δυναμικών ενέργειας της νευρικής ίνας (συχνότητα των ώσεων) που μεταβιβάζονται στο ΚΝΣ αποτελεί έκφραση της έντασης του ερεθίσματος. Όπως έχει ήδη αναφερθεί στο Κεφάλαιο 7, αυτή



Εικόνα 10.2 Δυναμικό υποδοχέα. Τα αισθητικά ερεθίσματα προκαλούν τοπικές, κλιμακούμενης έντασης, μεταβολές δυναμικού που είναι γνωστές ως δυναμικά υποδοχέα (αριθμοί 1-4). Αν το δυναμικό υποδοχέα φθάσει ή ξεπεράσει τον ουδό διέγερσης, στον αισθητικό νευρώνα παράγονται δυναμικά ενέργειας (αριθμός 5).



Εικόνα 10.3 Αντίδραση τονικών υποδοχέων σε ερεθίσματα. Τρία διαδοχικά ερεθίσματα αυξανόμενης έντασης καταφθάνουν στον υποδοχέα. Το αυξανόμενο εύρος του δυναμικού υποδοχέα οδηγεί σε αύξηση της συχνότητας των παραγόμενων δυναμικών ενέργειας – αύξηση η οποία διατηρείται σε όλη τη διάρκεια παραμονής του ερεθίσματος.

η σχέση μεταξύ της συχνότητας των νευρικών ώσεων και της έντασης του ερεθίσματος είναι πολύ σημαντική, γιατί η ένταση των παραγόμενων δυναμικών ενέργειας είναι σταθερή (αρχή του «όλου ή ουδενός»). Επομένως, οι τονικοί υποδοχείς, μέσω μεταβολών της συχνότητας των δυναμικών ενέργειας, παρέχουν σημαντικές πληροφορίες για τη σχετική ένταση του ασκούμενου ερεθίσματος.

Αξιολογήστε τον εαυτό σας πριν προχωρήσετε

1. Η αντίληψή μας για τον κόσμο που μας περιβάλλει είναι προϊόν του εγκεφάλου μας, αναφέρεται δε στη φυσική πραγματικότητα με έμμεσο και ημιτελή τρόπο. Εξηγήστε την άποψη αυτή χρησιμοποιώντας ως παράδειγμα την όραση και την αίσθηση του ψυχρού.
2. Εξηγήστε τη σημασία της αρχής της ειδικής ενέργειας και του ικανού ερεθίσματος. Συνδέστε τις αρχές αυτές με την Ερώτηση 1.
3. Περιγράψτε τον μηχανισμό εξοικείωσης των οσφρητικών υποδοχέων και των υποδοχέων πόνου. Χρησιμοποιώντας ένα σχεδιάγραμμα, αποδώστε τους μηχανισμούς εξοικείωσης ενός τονικού και ενός φασικού υποδοχέα.
4. Εξηγήστε πώς το μέγεθος (ένταση) ενός αισθητικού ερεθίσματος μεταφράζεται σε δυναμικό υποδοχέα και με ποιον τρόπο το μέγεθος του δυναμικού υποδοχέα στη συνέχεια εκφράζεται (κωδικοποιείται) μέσα στην αισθητική νευρική ίνα.

Δερματικά αισθητικά ερεθίσματα

Στο δέρμα μας συναντούμε πολλούς διαφορετικούς τύπους αισθητικών υποδοχέων. Κάθε τύπος υποδοχέα είναι έτσι κατασκευασμένος, ώστε να γίνεται εξαιρετικά ευαίσθητος σε ένα μονάχα είδος ερεθίσματος. Ο υποδοχέας ενεργοποιείται μετά από διέγερση δεδομένης επιφάνειας του δέρματος. Η επιφάνεια αυτή ονομάζεται πεδίο διέγερσης του συγκεκριμένου υποδοχέα. Μία διαδικασία, που είναι γνωστή ως πλάγια αναστολή, συντελεί στην προβολή της μέγιστης διέγερσης και στον αποκλεισμό της πλάγιας διασποράς της διεγερτικής ώσης.

Τα **δερματικά αισθητικά ερεθίσματα** της αφής, της πίεσης, του θερμού και ψυχρού και του πόνου, όσον αφορά στο δέρμα μας, ανιχνεύονται και μεταβιβάζονται με τις δενδριτικές νευρικές απολήξεις διαφορετικών αισθητικών νευρώνων. Οι υποδοχείς για το θερμό-ψυχρό και τον πόνο δεν είναι άλλοι από τις ελεύθερες (γυμνές) απολήξεις αισθητικών νευρώνων. Στους απτικούς υποδοχείς συμπεριλαμβάνονται οι ελεύθερες δενδριτικές απολήξεις που είναι περιτυλιγμένες γύρω από τους θυλάκους των τριχών καθώς και οι διακλαδισμένες δενδριτικές απολήξεις των σωματίων του Ruffini και οι αποπλατυσμένες απολήξεις των δίσκων του Merkel. Η αίσθηση της αφής και της πίεσης εξυπηρετείται επίσης από δενδρίτες οι οποίες περιβάλλονται από ένα ποικιλόμορφο συνδετικό έλυτρο μαζί με το οποίο σχηματίζουν τους υποδοχείς (Πίνακας 10.2). Οι υποδοχείς αυτοί

υμένας περιέχει στην επιφάνειά του πολυπληθή μικροσκοπικά κρυσταλλικά σωματίδια ανθρακικού ασβεστίου που ονομάζονται ωτόλιθοι. Οι κρύσταλλοι αυτοί αυξάνουν τη μάζα του υμένα, με αποτέλεσμα μεγαλύτερη αδράνεια (αντίσταση σε κάθε μεταβολή της κίνησης).

Λόγω του διαφορετικού προσανατολισμού των προσεκβολών των τριχωτών κυττάρων τους μέσα στην ωτολιθοφόρο μεμβράνη, το ελλειπτικό κυστίδιο ανιχνεύει με μεγαλύτερη ευαισθησία την οριζόντια επιτάχυνση, ενώ το σφαιρικό κυστίδιο είναι πιο ευαίσθητο στην κάθετη επιτάχυνση. Όταν το σώμα επιταχύνεται προς τα εμπρός, η ωτολιθοφόρος μεμβράνη μένει πίσω σε σχέση με τα τριχωτά κύτταρα, οπότε οι τριχοειδείς προσεκβολές του ελλειπτικού κυστιδίου σπρώχνονται προς τα πίσω (Εικόνα 10.15). Αυτό μας θυμίζει την προς τα πίσω μετατόπιση του σώματος όταν το αυτοκίνητο επιταχύνει απότομα προς τα εμπρός. Με παρόμοιο τρόπο, η αδράνεια της ωτολιθοφόρου μεμβράνης σπρώχνει τις τρίχες του σφαιρικού κυστιδίου προς τα πάνω κάθε φορά που ένα άτομο κατεβαίνει μέσα σε ανελκυστήρα με μεγάλη ταχύτητα. Οι δράσεις αυτές, όπως και οι ακριβώς αντίθετες, δημιουργούν μεταβλητά «πρότυπα» δυναμικών ενέργειας στις αισθητικές νευρικές ίνες, πράγμα που πληροφορεί το νευρικό σύστημα για τη θέση του σώματος και επιτρέπει τη διατήρηση της στατικής ισορροπίας σε συνάρτηση με τη βαρύτητα κατά τη διάρκεια γραμμικής επιτάχυνσης.

Ημικύκλιοι σωλήνες

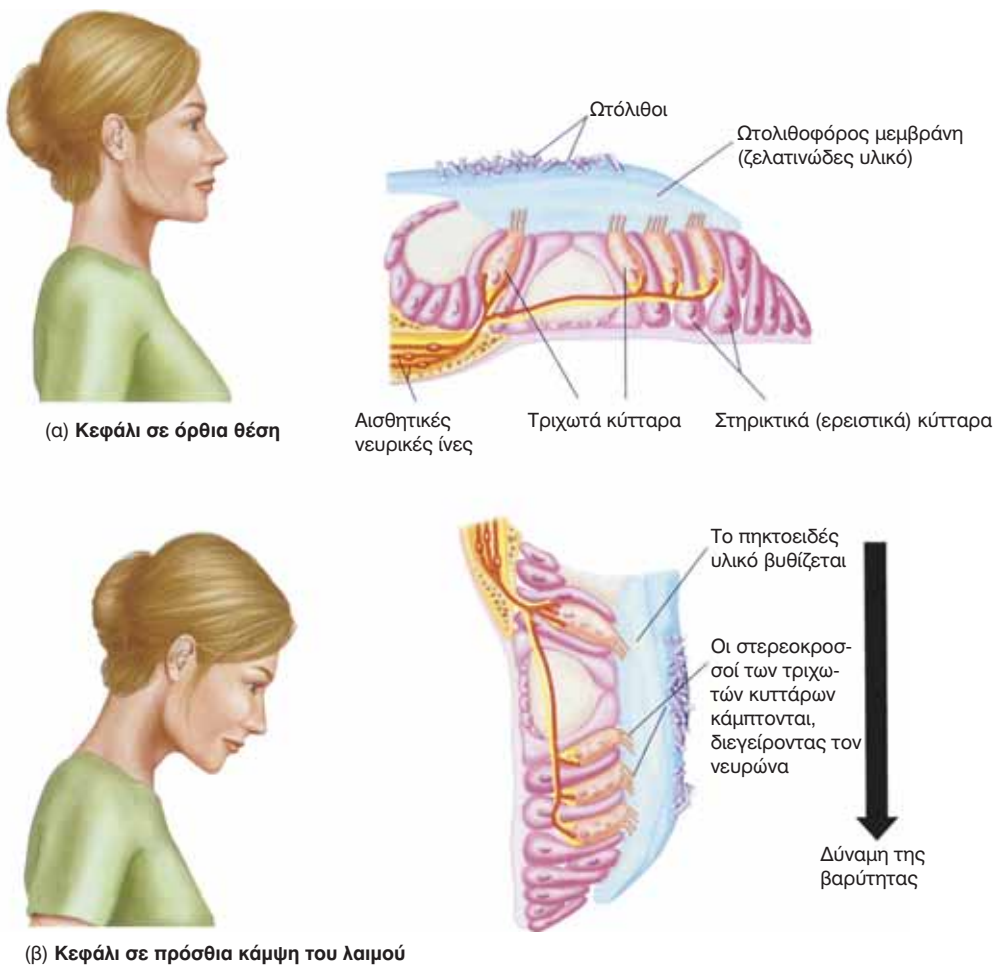
Οι τρεις ημικύκλιοι σωλήνες είναι τοποθετημένοι σε σχεδόν ορθές γωνίες μεταξύ τους και έτσι αντιπροσωπεύουν τρία δια-

φορητικά επίπεδα στον χώρο. Κάθε σωλήνας περιέχει μία εσωτερική προέκταση του υμενώδους λαβυρίνθου που ονομάζεται ημικύκλιος πόρος και στη βάση κάθε πόρου παρατηρείται μία διόγκωση, η λεγόμενη λήκυθος. Οι ακουστικές ακρολοφίες – μία παχύτερη και ανυψωμένη περιοχή της ληκύθου – είναι η θέση εντόπισης των αισθητικών τριχωτών κυττάρων. Οι προσεκβολές των κυττάρων αυτών εμβαπτίζονται σε μία πηκτοειδή μεμβράνη, το **κυπέλλιο** (Εικόνα 10.15), της οποίας η πυκνότητα είναι μεγαλύτερη από την πυκνότητα της ενδολέμφου που την περιβάλλει. Σαν «φτερό στον άνεμο», το κυπέλλιο σπρώχνεται προς τη μία ή την άλλη κατεύθυνση με κατάλληλες κινήσεις της ενδολέμφου.

Η έσω λέμφος των ημικύκλιων σωλήνων έχει παρόμοια λειτουργία με την ωτολιθική μεμβράνη – παρέχει αδράνεια, έτσι ώστε οι αισθητικές εξεργασία να μπορούν να λυγίσουν προς μια κατεύθυνση αντίθετη με αυτήν της γωνιακής επιτάχυνσης. Για παράδειγμα, όταν περιστρέφεται το κεφάλι προς τα δεξιά η έσω λέμφος προκαλεί κάμψη του κυπέλλιου προς τα αριστερά διεγείροντας έτσι τα τριχωτά κύτταρα. Τα τριχωτά κύτταρα στον πρόσθιο ημικύκλιο σωλήνα διεγείρονται κατά τη διάρκεια μιας τούμπας στον αέρα (sommersault), αυτά στον οπίσθιο ημικύκλιο σωλήνα κατά την εκτέλεση ενός «τροχού» (cartwheel) και αυτά στον πλάγιο ημικύκλιο σωλήνα κατά την περιστροφή του σώματος γύρω από τον άξονά του.

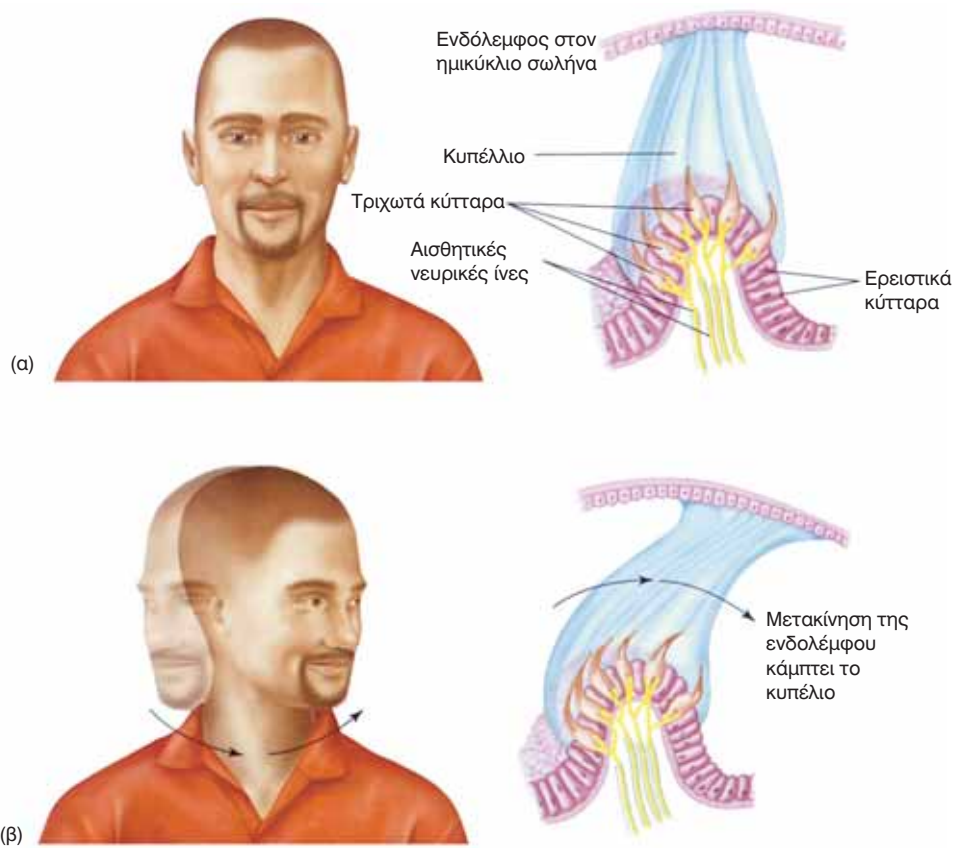
Νευρικές οδοί

Η διέγερση των τριχωτών κυττάρων της αιθουσαίας συσκευής ενεργοποιεί αισθητικούς νευρώνες του *αιθουσαιοκοχλιακού νεύ-*



Εικόνα 10.14 Ακουστική κηλίδα. (α) Όταν το κεφάλι βρίσκεται σε όρθια θέση, το βάρος των ωτόλιθων ασκεί άμεση πίεση στις ευαίσθητες κυτταροπλασματικές προσεκβολές των τριχωτών κυττάρων. (β) Καθώς το κεφάλι γέρνει προς τα εμπρός, οι προσεκβολές των τριχωτών κυττάρων κάμπτονται αντιδρώντας στην βαρύτητα, με αποτέλεσμα τη διέγερση των αισθητικών νευρικών ινών.

Εικόνα 10.15 Το κυπέλλιο και τα τριχωτά κύτταρα στους ημικύκλιους σωλήνες. (α) Δομές σε ηρεμία ή σε μια σταθερή ταχύτητα, (β) κίνηση τής έσω λέμφου κατά τη διάρκεια μιας περιστροφής προκαλεί κάμψη του κεπέλλου διεγείροντας έτσι τα τριχωτά κύτταρα.



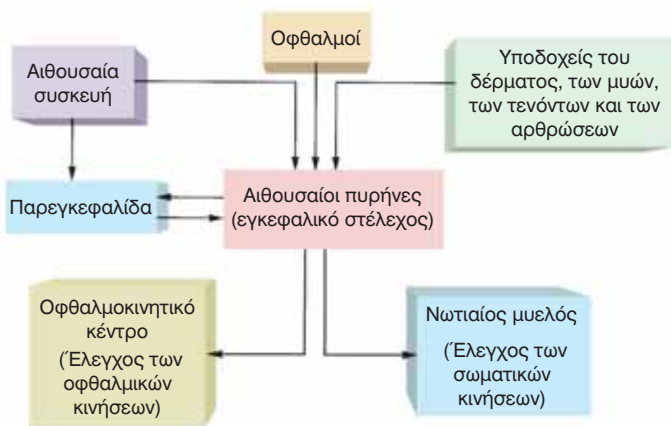
ρου (VIII). Οι νευρικές αυτές ίνες μεταβιβάζουν νευρικές ώσεις στην παρεγκεφαλίδα και τους αισθησιαίους πυρήνες του προμήκους μυελού. Οι αισθησιαίοι πυρήνες με τη σειρά τους εκπέμπουν ίνες στο οφθαλμοκινητικό κέντρο του εγκεφαλικού στελέχους και στο νωτιαίο μυελό (Εικόνα 10.16). Οι νευρώνες του οφθαλμοκινητικού κέντρου ελέγχουν τις κινήσεις των ματιών ενώ οι νευρώνες του νωτιαίου μυελού προκαλούν κινήσεις της κεφαλής, του τραχήλου και των κάτω άκρων. Οι κινήσεις των ματιών και του σώματος που παράγονται από αυτές τις οδούς χρησιμεύουν στη διατήρηση της ισορροπίας και στη «σταθεροποίηση» του οπτικού πεδίου κατά την περιστροφή.

Νυσταγμός και ίλιγγος

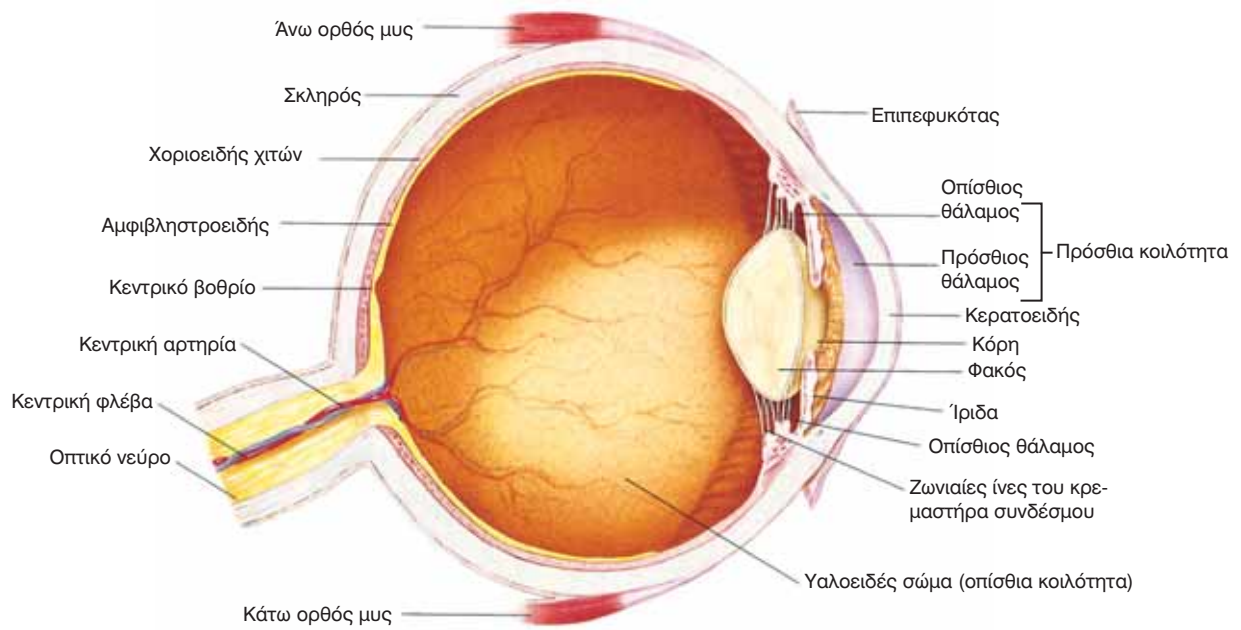
Όταν ένα άτομο αρχίζει να περιστρέφεται, η ενδολέμφος των ημικύκλιων σωλήνων, εξαιτίας της αδράνειάς της, σπρώχνει το κυπέλλιο στην αντίθετη κατεύθυνση. Καθώς, όμως, η περιστροφή συνεχίζεται, η αδράνεια της ενδολέμφου εξουδετερώνεται και το κυπέλλιο παύει να γέρνει και ξαναγυρίζει στη θέση ηρεμίας. Τη στιγμή αυτή, η ενδολέμφος και το κυπέλλιο μετακινούνται προς την ίδια κατεύθυνση και με την ίδια ταχύτητα. Αν η περιστροφή σταματήσει απότομα, η ενδολέμφος χάρη στη μεγαλύτερη αδράνεια που εμφανίζει, εξακολουθεί να κινείται προς την προηγούμενη κατεύθυνση, ενώ το κυπέλλιο κάμπτεται με την ίδια φορά.

Η κάμψη του κυπέλλου μετά την παύση της περιστροφής επηρεάζει τις μυϊκές κινήσεις των οφθαλμών και του σώματος διά μέσου των νευρικών οδών που αναφέρθηκαν πιο πριν. Τα μάτια αργά μετακινούνται προς την κατεύθυνση της προηγούμενης περιστροφής και μετά γρήγορα επανέρχονται στη μέση γραμμή, εκτελώντας έτσι ακούσιες κινήσεις ταλάντωσης. Οι κινήσεις αυτές αποτελούν τον **αιθουσαίο νυσταγμό** και τα άτομα που βιώνουν μία τέτοια εμπειρία αισθάνονται ότι αυτά τα ίδια ή οι χώροι, στους οποίους βρίσκονται, περιστρέφονται. Η απώλεια της ισορροπίας που συνοδεύει το αίσθημα της περιστροφής ονομάζεται **ίλιγγος**.

Ο ίλιγγος ως αποτέλεσμα της περιστροφής είναι μια φυσιολογική απάντηση της αίσθησας. Παθολογικά, ο ίλιγγος μπορεί να προκληθεί από οτιδήποτε μεταβάλλει τον ρυθμό πυροδότησης του ενός αιθουσοκοχλιακού νεύρου (δεξι ή αριστερό) σε σχέση με το άλλο. Αυτό οφείλεται συνήθως σε λοίμωξη από ιό που προκαλεί αιθουσαία νευρίτιδα. Έντονος ίλιγγος συνοδεύεται συχνά από ζάλη, ωχρότητα, εφίδρωση, ναυτία και έμετο λόγω συμμετοχής του αυτόνομου νευρικού συστήματος, που ενεργοποιείται από αιθουσαίες ώσεις προς το εγκεφαλικό στέλεχος.



Εικόνα 10.16 Νευρικές οδοί που εξυπηρετούν την ισορροπία. Οι αισθητικές εκφορτίσεις εισέρχονται στους αισθησιαίους πυρήνες και την παρεγκεφαλίδα, όπου γίνεται ο συντονισμός των κινήσεων.

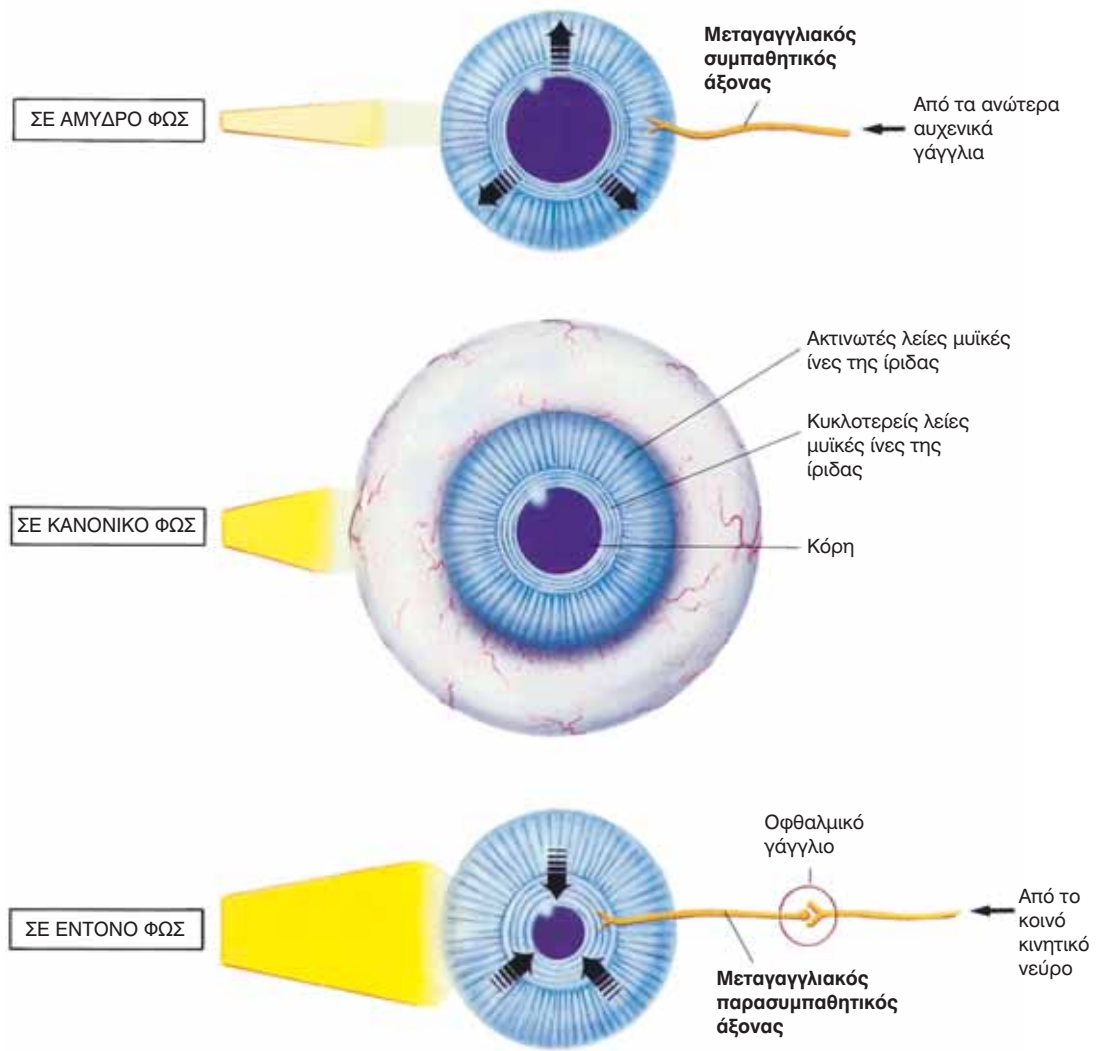


Εικόνα 10.26 Ανατομική οργάνωση του οφθαλμικού βολβού. Το φως εισέρχεται στο μάτι από τα δεξιά του διαγράμματος και εστιάζεται στον αμφιβληστροειδή.

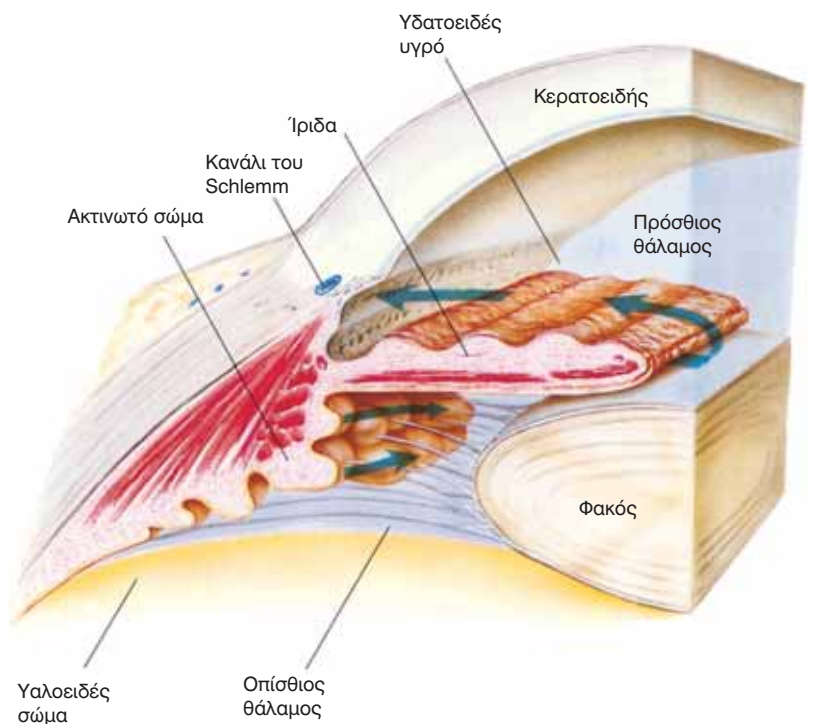
Πίνακας 10.4 Περιεχόμενα του οφθαλμικού βολβού

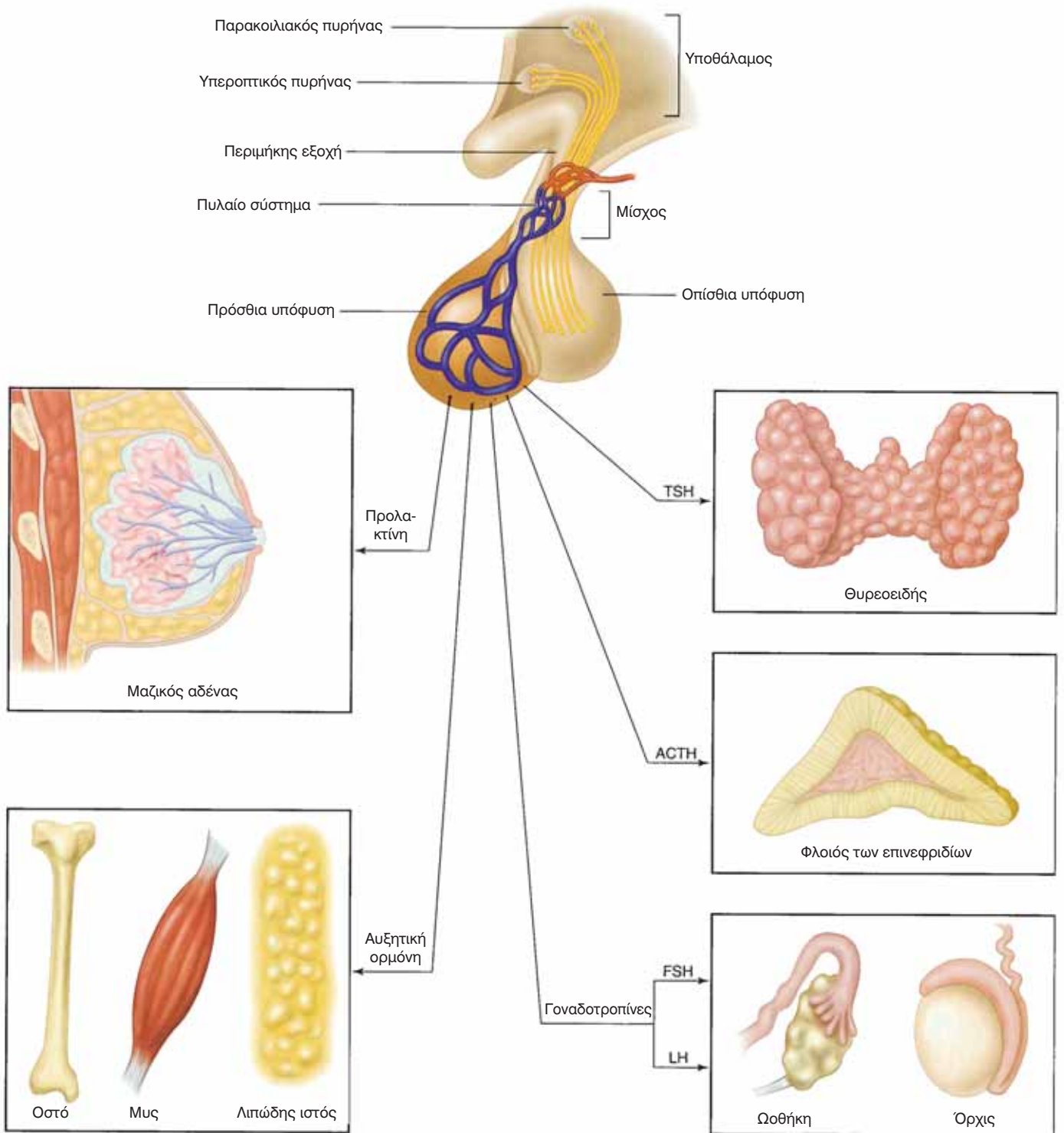
Χιτώνες και δομές	Εντόπιση	Σύσταση	Λειτουργία
Ινώδης χιτώνας	Έξω στιβάδα βολβού	Συνδετικός ιστός χωρίς αγγεία	Προσδίδει σχήμα στον βολβό
Σκληρός	Οπίσθια έξω στιβάδα, το «άσπρο» του ματιού	Πυκνή διάταξη ελαστικών και κολλαγονικών ινών	Στηρίζει και προστατεύει τον βολβό
Κερατοειδής	Πρόσθια επιφάνεια βολβού	Πυκνός συνδετικός ιστός – διαφανής και κυρτός	Μεταβιβάζει και διαθλά το φως
Αγγειώδης χιτώνας	Μέση στιβάδα βολβού	Αγγειοβρίθης ιστός που φέρει χρωστική	Παρέχει αίμα, εμποδίζει την ανάκλαση του φωτός
Χοριοειδής	Μέση στιβάδα του οπίσθιου τμήματος του βολβού	Πολυπληθή αγγεία	Παρέχει αίμα στον βολβό
Ακτινωτό σώμα	Πρόσθια μοίρα του αγγειώδους χιτώννα	Λείες μυϊκές ίνες και αδενικό επιθήλιο	Στηρίζει τον φακό με τον κρεμαστήρα σύνδεσμο και καθορίζει το πάχος του. Εκκρίνει το υδατοειδές υγρό
Ίριδα	Πρόσθια μοίρα του αγγειώδους χιτώννα, συνεχεται με το ακτινωτό σώμα	Κύτταρα χρωστική και λείες μυϊκές ίνες	Ρυθμίζει τη διάμετρο της κόρης και συνεπώς το φως που εισέρχεται στο υαλοειδές σώμα
Έσω χιτώνας	Έσω στιβάδα βολβού	Πυκνή διάταξη από φωτοϋποδοχείς, νευρώνες, αιμοφόρα αγγεία και συνδετικό ιστό	Παρέχει θέση και στήριξη για τα κωνία και τα ραβδία
Αμφιβληστροειδής	Κύρια μοίρα τού έσω χιτώννα	Φωτοδοκτικοί νευρώνες (ραβδία και κωνία), δίπολοι νευρώνες και γαγγλιακοί νευρώνες	Σχηματισμός οπτικής εικόνας, μεταβίβαση ώσεων
Φακός (δεν ανήκει σε κανέναν χιτώννα)	Μεταξύ του πρόσθιου θαλάμου και του υαλοειδούς σώματος, υποστηρίζεται από τον κρεμαστήρα σύνδεσμο του ακτινωτού σώματος	Πυκνή διάταξη πρωτεϊνικών ινών, διαφανής	Διάθλαση του φωτός και εστίαση στο κεντρικό βοθρίο

Εικόνα 10.27 Διαστολή και συστολή της κόρης. Σε αμυδρό φως, οι λείες μυϊκές ίνες που διατάσσονται ακτινωτά, ενεργοποιούνται από το συμπαθητικό νευρικό σύστημα, οπότε συσπώνται, με αποτέλεσμα τη διαστολή της κόρης. Σε έντονο φως αντίθετα, διεγείρονται οι κυκλωτερείς λείες μυϊκές ίνες από παρασυμπαθητικούς νευρώνες, με συνέπεια τη συστολή της κόρης.



Εικόνα 10.28 Η σύνθεση και αποχέτευση του υδατοειδούς υγρού. Το υδατοειδές υγρό είναι υπεύθυνο για την ενδοφθάλμια πίεση του πρόσθιου και οπίσθιου θαλάμου. Αρχικά εκκρίνεται στον οπίσθιο θάλαμο, στη συνέχεια ρέει μέσω της κόρης στον πρόσθιο θάλαμο και, τελικά, απομακρύνεται από τον οφθαλμικό βολβό μέσω του πόρου του Schlemm.





Εικόνα 11.14 Ορμόνες που εκκρίνονται από την πρόσθια υπόφυση και τα όργανα-στόχοι τους. Αξίζει να σημειωθεί ότι η πρόσθια υπόφυση ελέγχει ορισμένους (όχι όμως όλους) από τους υπόλοιπους ενδοκρινείς αδένες.

Παλίνδρομη ρύθμιση της πρόσθιας υπόφυσης

Θεωρητικά, ο υποθάλαμος μπορεί να χαρακτηριστεί ως ο «κυρίαρχος αδένας», αν λάβει κανείς υπ’ όψιν την έκκριση των εκλυτικών και ανασταλτικών υποθαλαμικών ορμονών. Η ιεραρχία, ωστόσο, και η σχέση μεταξύ των ενδοκρινών αδένων δεν είναι ευθέως ανάλογες. Έτσι, τόσο ο υποθάλαμος όσο και η υπόφυ-

ση δεν αποτελούν «κυρίαρχους αδένες», αφού οι ίδιες τους οι εκκρίσεις ελέγχονται από τη λειτουργία των αντίστοιχων αδένων-στόχων τους.

Η έκκριση της ACTH, της TSH και των γοναδοτροπινών (FSH και LH) από την πρόσθια υπόφυση σχετίζεται με τις ορμόνες των αντίστοιχων αδένων-στόχων μέσω ρυθμιστικών μηχανισμών **αρνητικής παλίνδρομης αναστολής**. Η έκκριση της ACTH αναστέλλεται από μία αύξηση της έκκρισης κορτικοστεροειδών ενώ η έκκριση της TSH μειώνεται αυτόματα

Πίνακας 11.7 Υποθαλαμικές ορμόνες που συντελούν στον έλεγχο της πρόσθιας υπόφυσης

Υποθαλαμική ορμόνη	Δομή	Επίδραση στην πρόσθια υπόφυση
Εκλυτική ορμόνη της κορτικοτροπίνης (CRH)	41 αμινοξέα	Διέγερση έκκρισης της επινεφριδιοτρόπου ορμόνης (ACTH)
Εκλυτική ορμόνη των γοναδοτροπινών (GnRH)	10 αμινοξέα	Διέγερση έκκρισης της θυλακιοτρόπου (FSH) και της ωχροτρόπου (LH) ορμόνης
Ανασταλτική ορμόνη της προλακτίνης (PIH)	Ντοπαμίνη	Αναστολή έκκρισης προλακτίνης
Σωματοστατίνη	14 αμινοξέα	Αναστολή έκκρισης αυξητικής ορμόνης
Εκλυτική ορμόνη της θυρεοτροπίνης (TRH)	3 αμινοξέα	Διέγερση έκκρισης της θυρεοτρόπου ορμόνης (TSH)
Εκλυτική ορμόνη της αυξητικής ορμόνης (RHRH)	44 αμινοξέα	Διέγερση έκκρισης της αυξητικής ορμόνης

λόγω άμεσης επίδρασης των αυξημένων ποσών θυροξίνης που εκκρίνονται από τον θυρεοειδή. Οι συνέπειες των επιδράσεων αρνητικής παλίνδρομης ρύθμισης γίνονται κατανοητές μετά την αφαίρεση των τελικών αδένων-στόχων. Για παράδειγμα, ο ευνουχισμός (χειρουργική αφαίρεση των γονάδων) ακολουθείται από αύξηση της έκκρισης FSH και LH. Παρομοίως, η αφαίρεση των επινεφριδίων ή του θυρεοειδούς συνεπάγεται παθολογική αύξηση της έκκρισης ACTH ή TSH αντίστοιχα, από την πρόσθια υπόφυση.

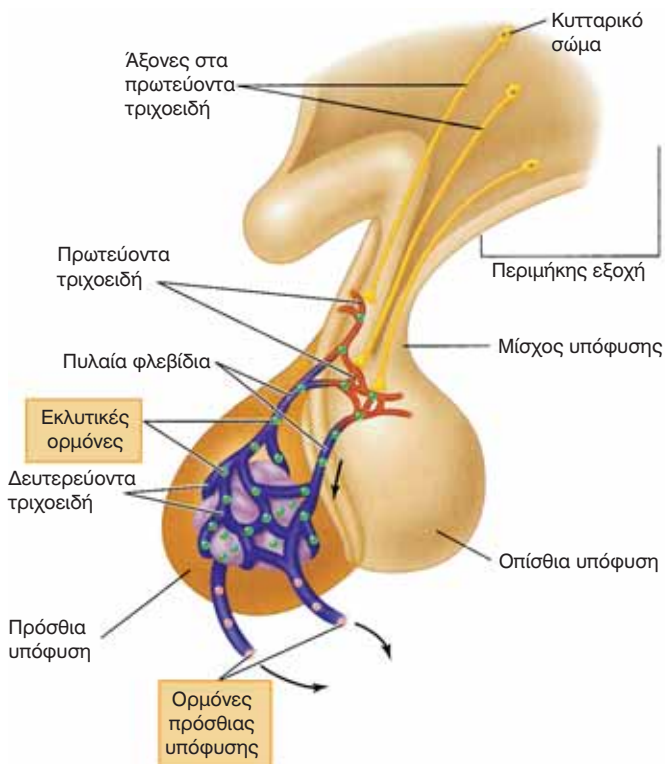
Κλινικό πρόβλημα

Θυμηθείται ότι τα επίπεδα της ACTH στο αίμα της Rosemary αντιστοιχούν μόνο στο ένα πεντηκοστό των φυσιολογικών.

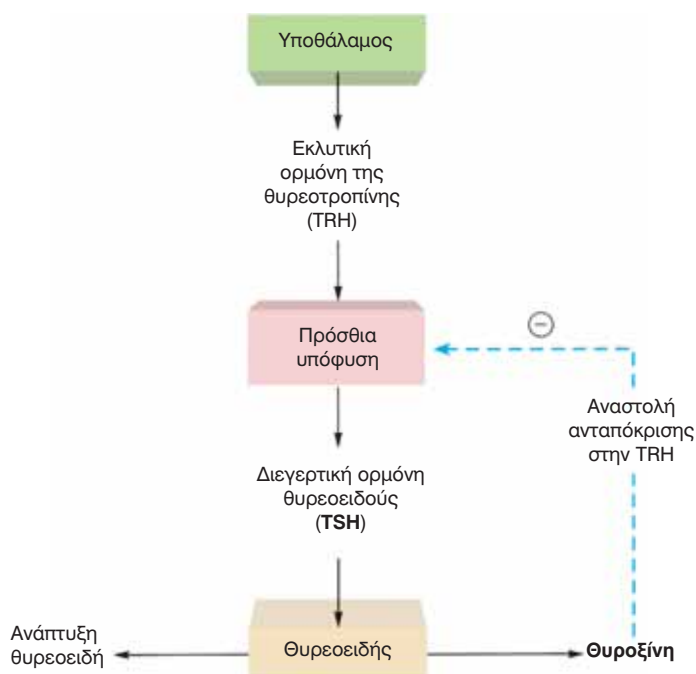
Πού μπορεί να οφείλεται η χαμηλή έκκριση ACTH από τον πρόσθιο λοβό της υπόφυσης;

Οι συνέπειες της αφαίρεσης των αδένων-στόχων αποδεικνύουν ότι, σε φυσιολογικές συνθήκες, οι αδένες αυτοί εξασκούν ανασταλτική δράση στην πρόσθια υπόφυση. Η ανασταλτική δράση ασκείται σε δύο επίπεδα: (1) οι ορμόνες των αδένων-στόχων επιδρούν στον υποθάλαμο, αναστέλλοντας την έκκριση των εκλυτικών υποθαλαμικών ορμονών, και (2) οι ίδιες ορμόνες επιδρούν άμεσα στην υπόφυση, παρεμβαίνοντας αρνητικά στην ανταπόκρισή της στις εκλυτικές ορμόνες του υποθαλάμου. Για παράδειγμα, η θυροξίνη φαίνεται ότι αναστέλλει την ανταπόκριση της πρόσθιας υπόφυσης στην TRH, με τελικό αποτέλεσμα την έκπτωση της έκκρισης TSH (Εικόνα 11.16). Αντίθετα, οι στεροειδείς ορμόνες του φύλου, ελαττώνουν την έκκριση των γοναδοτροπινών αναστέλλοντας τόσο την έκκριση του υποθαλαμικού GnRH όσο και την ικανότητα της πρόσθιας υπόφυσης να ανταποκρίνεται στη διεγερτική δράση του GnRH (Εικόνα 11.17).

Υπάρχουν ενδείξεις παλίνδρομης παροχής αίματος από την



Εικόνα 11.15 Υποθαλαμικός έλεγχος της πρόσθιας υπόφυσης. Οι νευρώνες του υποθαλάμου εκκρίνουν εκλυτικές ορμόνες (απεικονίζονται ως κουκίδες) στα αγγεία του υποθαλαμο-υποφυσιακού πύλαιου συστήματος. Οι εκλυτικές αυτές ορμόνες διεγείρουν την πρόσθια υπόφυση να εκκρίνει τις ορμόνες της στη συστηματική κυκλοφορία.



Εικόνα 11.16 Άξονας υποθαλάμου-υπόφυσης-θυρεοειδούς (σύστημα ελέγχου). Η έκκριση θυροξίνης από τον θυρεοειδή διεγείρεται από την εκλυτική ορμόνη του θυρεοειδούς (TSH) της πρόσθιας υπόφυσης. Η έκκριση της TSH διεγείρεται από την εκλυτική ορμόνη της θυρεοτροπίνης (TRH) που εκλύεται από τον υποθάλαμο. Η διεγερση αντρροπείται από την αρνητική παλίνδρομη δράση (αναστολή-μπλε βέλος) που εξασκεί η θυροξίνη, η οποία ελαττώνει την ανταπόκριση της πρόσθιας υπόφυσης στη διεγερτική επίδραση της TRH.