

2 Το Σύμα: Ένα Ανοικτό Σύστημα με Εσωτερικό Περιβάλλον

„...αν διασπάσουμε έναν ζωντανό οργανισμό απομονώνοντας τα διαφορετικά τμήματά του, αυτό έχει σκοπό μόνο την ευκολία της ανάλυσης και με κανένα τρόπο την ξεχωριστή τους κατανόηση. Στην πραγματικότητα όταν δέλουμε να αποδώσουμε σε μια φυσιολογική ιδιότητα την αξία και την πραγματική σημασία της, πρέπει πάντα να την προσδιορίζουμε με αναφορά σ' αυτό το σύνολο και να βγάζουμε τελικά συμπεράσματα μόνο σε σχέση με τις επιδράσεις της στο σύνολο“.

Claude Bernard (1865)

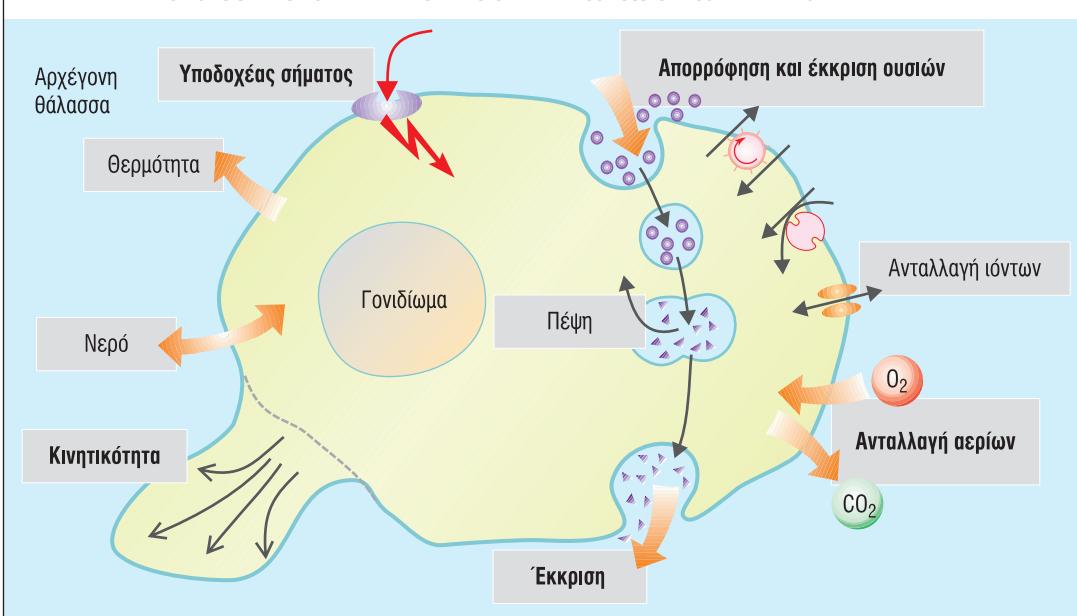
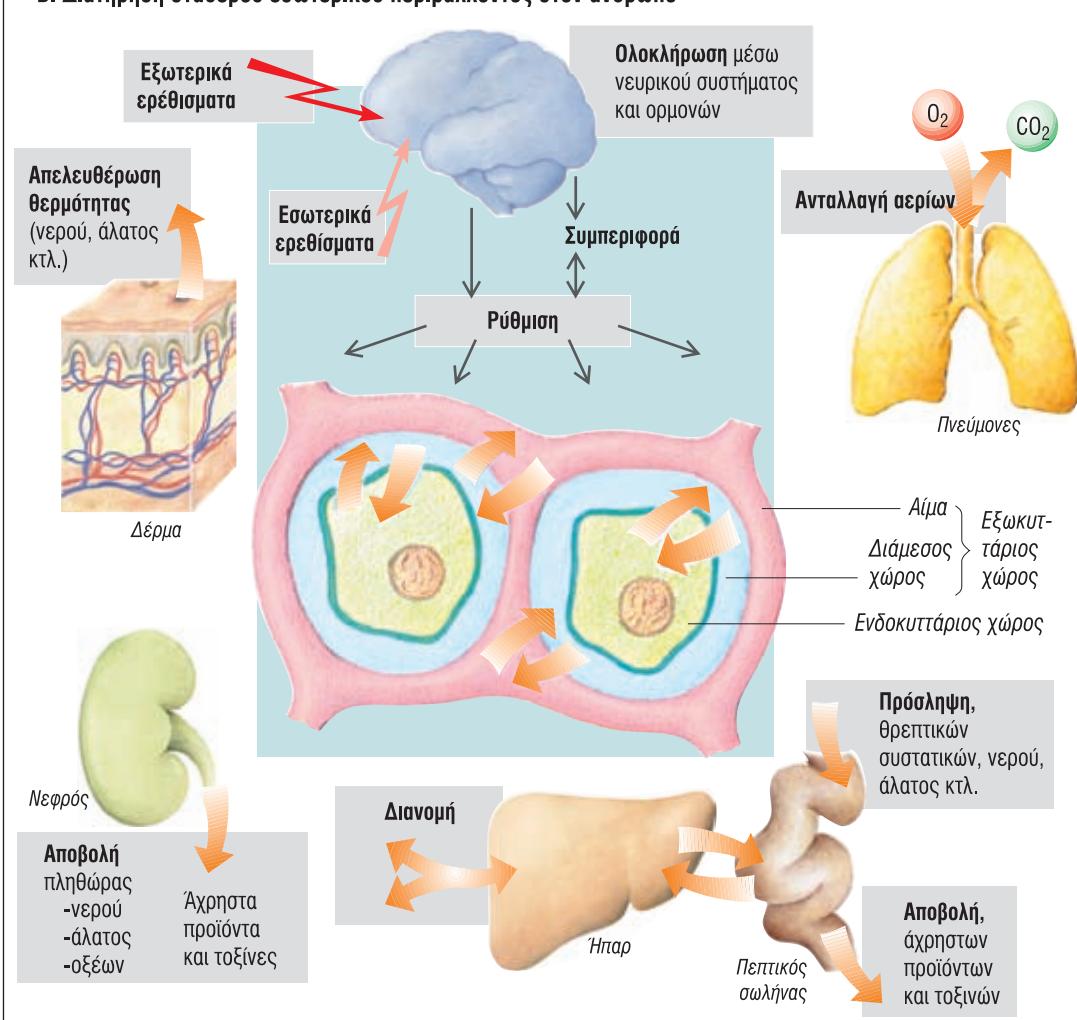
Οι μονοκύτταροι οργανισμοί αποτελούν την απλούστερη δομική μονάδα της ζωής. Ωστόσο, ακόμα και τα απλά πρώτιστα για να επιβιώσουν πρέπει να πληρούν δυο βασικές αλλά αντίδετες αρχές. Από την μία κάθε μονοκύτταρος οργανισμός, όπως κάθε "ανοικτό σύστημα" (→ σελίδα 40), έχει ανάγκη το περιβάλλον για την ανταλλαγή δερμότητας, οξυγόνου, δρεπτικών συστατικών, άχρηστων προϊόντων και πληροφοριών και από την άλλη πρέπει να απομονώνει τον εαυτό του από κάθε φαινομενική διαταραχή του άψυχου περιβάλλοντός του.

"Η απομόνωση" επιτυγχάνεται κυρίως μέσω της κυτταρικής μεμβράνης. Πράγματι, οι υδρόφοβες ιδιότητες της κυτταρικής μεμβράνης την προστατεύουν από τη δυνητικά δανατηφόρο επαφή των υδρόφιλων της συστατικών με το υδάτινο περιβάλλον εντός και εκτός του κυττάρου. Η διαπερατότητα του μεμβρανικού φραγμού επιτυγχάνεται μέσω των πρωτεΐνων της κυτταρικής μεμβράνης, οι οποίες απαντούν με τη μορφή των πόρων (διαύλων) ή πιο σύνδετων μεταφορικών δομών που ονομάζονται μεταφορείς (→ εικόνα σελίδα 26). Οι δύο παραπάνω τύποι πρωτεΐνών είναι εκλεκτικοί για συγκεκριμένες ουσίες και η δράση τους ελέγχεται στενά. Η κυτταρική μεμβράνη είναι σχετικά καλά διαπερατή από υδρόφοβα μόρια όπως είναι τα αέρια. Το παραπάνω είναι χρήσιμο για την ανταλλαγή του O_2 και CO_2 αλλά και για την πρόσληψη λιπόφιλων σηματοδοτικών ουσιών, ωστόσο εκδέτει τα κύτταρα σε δηλητηριώδη αέρια όπως είναι το μονοξείδιο του άνδρακα (CO) και σε διάφορες επιβλαβείς λιπόφιλες ουσίες όπως είναι οι οργανικοί διαλύτες. Επιπρόσθετα, η κυτταρική μεμβράνη περιέχει πρωτεΐνες όπως είναι τα ένζυμα και οι υποδοχείς. Οι υποδοχείς δέχονται σήματα από το εξωτερικό περιβάλλον την οποία μετατρέπουν σε πληροφορία στο εσωτερικό του κυττάρου (μετάβαση σήματος). Τα ένζυμα συμβάλλουν στο μεταβολισμό των εξωκυττάριων ουσιών.

Ας φανταστούμε την αρχέγονη δάλασσα ως το εξωτερικό περιβάλλον ενός μονοκύτταρου οργανισμού (→ A). Συνήθως, το περιβάλλον αυτό παραμένει σταδερό παρά το γεγονός ότι ο οργανισμός απορροφά δρεπτικά συστατικά και αποβάλλει άχρηστα προϊόντα σε αυτό. Παρά την απλή του μορφή ο μονοκύτταρος οργανισμός είναι ικανός να κινείται αποκρινόμενος σε σήματα του περιβάλλοντος. Το παραπάνω επιτυγχάνεται μέσω της κίνησης, για παράδειγμα, των φευδοποδίων ή των μαστιγίων που εί-

ναι σε δέση να αποκρίνονται σε μεταβολές της συγκέντρωσης της τροφής.

Η εξέλιξη από μονοκύτταρο σε πολυκύτταρο οργανισμό, η μετάβαση από εξειδικευμένες ομάδες κυττάρων σε όργανα, η ανάπτυξη των δύο φύλων, η συνύπαρξη διαφορετικών ατόμων σε κοινωνικές ομάδες και η μεταφορά από τον υδάτινο κόσμο στη στεριά αύξησαν σημαντικά την αποτελεσματικότητα, την επιβιώση, το εύρος δράσεων και την ανεξαρτησία των ζώντων οργανισμών. Η διαδικασία αυτή απαιτεί την ταυτόχρονη ανάπτυξη μια σύνδετης υποδομής εντός του οργανισμού. Παρά ταύτα τα μεμονωμένα κύτταρα του οργανισμού εξακολουθούν για την επιβιώση τους να χρειάζονται ένα είδος περιβάλλοντος όπως αυτό της αρχέγονης δάλασσας. Σήμερα είναι γνωστό ότι το εξωκυττάριο υγρό, είναι υπεύθυνο για την διατήρηση σταδερών περιβαλλοντολογικών συνδηκών, αλλά ο όγκος του πλέον σε αντίδεση με τη δάλασσα δεν είναι άπειρος. Στην πραγματικότητα είναι μικρότερος του συνολικού ενδοκυττάριου όγκου (→ σελίδα 168), (→ B). Τα κύτταρα, στην περίπτωση που δεν είχαν αναπτύξει όργανα ικανά να διατηρούν σταδερό το εσωτερικό τους περιβάλλον, δα κατακλύζονταν από άχρηστα προϊόντα λόγω της μεταβολικής τους δραστηριότητας και της ταχείας κατανάλωσης οξυγόνου και αποθηκευμένων δρεπτικών συστατικών. Το παραπάνω επιτυγχάνεται μέσω της ομοιόστασης, μιας συντονισμένης φυσιολογικής διαδικασίας που μέσω φυσιολογικών, αυτορυθμιστήκαν μηχανισμών (δεξιά παρακάτω) διατηρεί σταδερό το εσωτερικό του οργανισμού. Εξειδικευμένα όργανα εξασφαλίζουν τη συνεχή απορρόφηση δρεπτικών συστατικών, ηλεκτρολυτών και ύδατος καθώς και την απομάκρυνση των άχρηστών συστατικών μέσω των ούρων και των κοπράνων. Το αίμα της κυκλοφορίας συνδέει τα όργανα σε κάθε σημείο του οργανισμού και επιτρέπει την ανταλλαγή των συστατικών μεταξύ του αίματος και των διάμεσου χώρου εξασφαλίζοντας ένα σταδερό περιβάλλον στα κύτταρα. Όργανα, όπως είναι ο πεπτικός σωλήνας και το ήπαρ, απορροφούν δρεπτικά συστατικά, τα μεταβολίζουν, τα καθιστούν διαδέσιμα και τα διανέμουν σε όλο τον οργανισμό. Οι πνεύμονες είναι υπεύθυνοι για την ανταλλαγή των αερίων (πρόσληψη O_2 και απομάκρυνση CO_2). Το ήπαρ και οι νεφροί ευδύνονται για την απομάκρυνση άχρηστων και τοξικών ουσιών, και το δέρμα για την απελευθέρωση της δερμότητας. Επίσης, οι νεφροί και οι πνεύμονες παιζουν σημα-

A. Μονοκύτταρος οργανισμός στο σταθερό περιβάλλον της αρχέγονης θάλασσας**B. Διατήρηση σταθερού εσωτερικού περιβάλλοντος στον άνθρωπο**

► ντικό ρόλο στη ρύθμιση του εσωτερικού περιβάλλοντος, π.χ. περιεχόμενο ύδατος, ωσμωτικότητα, συγκέντρωση ηλεκτρολυτών, pH (νεφροί, πνεύμονες) και πίεση O_2 και CO_2 (πνεύμονες) (→ Β).

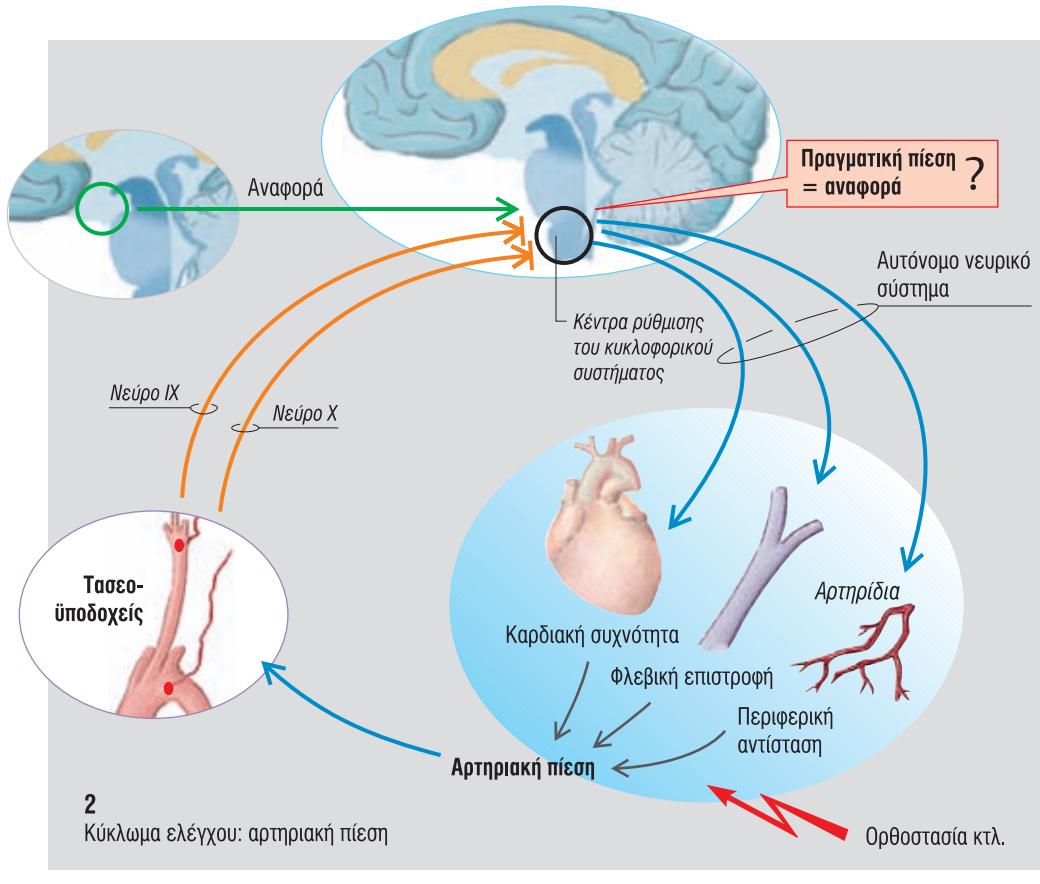
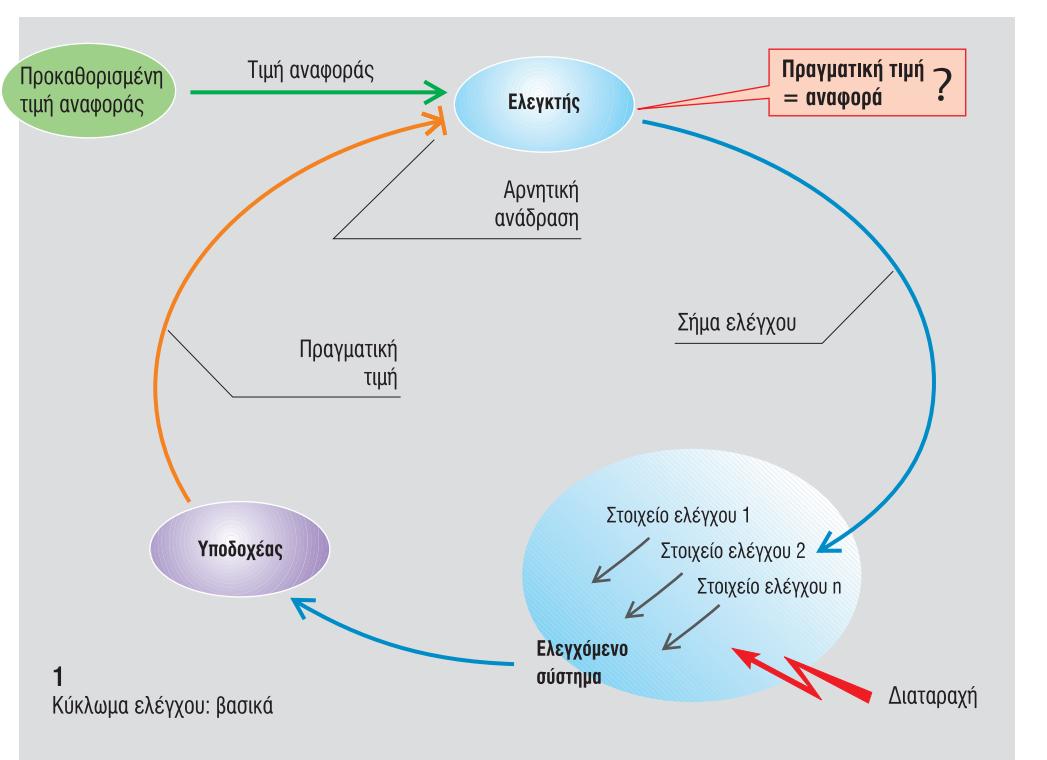
Φυσιολογικά, τα κύτταρα και τα όργανα είναι σε δέση να επιτελούν εξειδικευμένες λειτουργίες μέσω της διαδικασίας της **ολοκλήρωσης** (integration) η οποία για παράδειγμα, επιτυγχάνεται με την αγωγή (μετάδοση) σε μεγάλες αποστάσεις (κυκλοφορικό ή αναπνευστικό σύστημα), τη μεταφορά πληροφοριών (օρμόνες) και τη μετάδοση ηλεκτρικών σημάτων (νευρικό σύστημα). Οι παραπάνω μηχανισμοί μέσω της προσφοράς και της απομάκρυνσης διατηρούν σταθερό το περιβάλλον ακόμα και σε συνθήκες ιδιαίτερα υψηλών απαιτήσεων και στρες. Επιπρόσθετα, οι μηχανισμοί αυτοί ρυθμίζουν και ελέγχουν λειτουργίες που εξασφαλίζουν την επιβίωση και συνεπώς τη **διατήρηση των ειδών**. Σημαντικοί παράγοντες στην παραπάνω διαδικασία αποτελούν η χρονική ανάπτυξη των αναπαραγωγικών οργάνων, η διαδεσμότητα των γαμετών κατά τη σεξουαλικά ώριμη ηλικία, αλλά και ο έλεγχος της στύσης, της εκσπερμάτισης, της γονιμοποίησης και της εμφύτευσης του γονιμοποιημένου ωαρίου στο ενδομήτριο. Επιπρόσθετοι παράγοντες είναι ο συντονισμός των λειτουργιών της μητέρας και του εμβρύου κατά την κύηση, και η ρύθμιση του τοκετού και της γαλουχίας.

Το **κεντρικό νευρικό σύστημα** (ΚΝΣ) άγει σήματα από τους περιφερικούς αισθητήρες (απλά αισθητικά κύτταρα ή αισθητικά όργανα), ενεργοποιεί τους τελεστές (π.χ. **σκελετικούς μύες**) και επηρεάζει τους ενδοκρινικούς **αδένες**. Κατά τον έλεγχο της ανδρώπινης ή ζωικής **συμπεριφοράς**, το ΚΝΣ αποτελεί το κέντρο της μελέτης. Επίσης, το ΚΝΣ βοηθά στον εντοπισμό της τροφής ή του νερού και προστατεύει από τη δερμότητα και το φύκος. Επιπρόσθετα, το ΚΝΣ παίζει σημαντικό ρόλο στην επιλογή του συντρόφου, στην φροντίδα των απογόνων αρκετά μετά τη γένεση και στην ένταξη στο κοινωνικό σύνολο. Το ΚΝΣ συμμετέχει επίσης στην ανάπτυξη και έκφραση συναισθημάτων όπως είναι η επιδυμία, ο ενδουσιασμός, ο πόδος, η περιέργεια, η ευτυχία, ο δυμός και το μίσος καθώς και χαρακτηριστικών όπως η δημιουργικότητα, η περιέργεια, η αυτογνωσία και η υπευθυνότητα. Τα παραπάνω ξεπερνούν το σκοπό της φυσιολογίας – η οποία με τη στενή έννοια του όρου αποτελεί τη μελέτη των λειτουργιών του σώματος – και συνεπώς του παρόντος εγχειρίδιου. Αν και η κοινωνιολογία και η ψυχολογία, που συνιστούν την επιστήμη της συμπεριφοράς, είναι κλάδοι που συνορεύουν με την φυσιολογία, πραγματικοί σύνδεσμοι μεταξύ των και της φυσιολογίας έχουν αναπτυχθεί μόνο σε ορισμένες περιπτώσεις.

Έλεγχος και Ρύθμιση

Για την αποτελεσματική συνεργασία των διαφορετικών οργάνων του σώματος είναι απαραίτητο οι λειτουργίες τους να προσαρμόζονται ώστε να ικανοποιούν τις συγκεκριμένες ανάγκες. Συνεπώς, τα όργανα πρέπει να υπόκεινται σε συνεχή έλεγχο και ρύθμιση. Με τον όρο **έλεγχος** εννοούμε ότι μια παράμετρος ελεγχόμενη όπως είναι η αρτηριακή πίεση υποκείται σε εκλεκτική εξωτερική ρύθμιση, για παράδειγμα, μέσω της μεταβολής της καρδιακής συχνότητας (→ σελίδα 218). Επισης, καθώς αρκετοί παράγοντες επηρεάζουν την αρτηριακή πίεση και την καρδιακή συχνότητα οι ελεγχόμενες μεταβλητές διατηρούνται σταθερές μόνο μέσω της συνεχούς μέτρησης της αρτηριακής πίεσης, της σύγκρισης με το αναφερόμενο σήμα και της διόρθωσης κάθε απόκλισης. Αν για παράδειγμα κατά την ταχεία μετάβαση από την ύπτια στην όρδια δέση, η αρτηριακή πίεση μειωθεί, δα παρατηρηθεί αύξηση της καρδιακής συχνότητας μέχρις ότου αποκατασταθεί η αρτηριακή πίεση. Μόλις η αρτηριακή πίεση αυξηθεί πάνω από ένα συγκεκριμένο όριο η καρδιακή συχνότητα δα μειωθεί και η αρτηριακή πίεση δα επανέλθει στα φυσιολογικά επίπεδα. Ο συγκεκριμένος τύπος ρύθμισης ονομάζεται **σύστημα ελέγχου αρνητικής ανάδρασης** ή **κύκλωμα ελέγχου** (→ Γ1). Το σύστημα αυτό αποτελείται από ένα ρυθμιστή με μια προγραμματισμένη τιμή αναφοράς (τιμή στόχος) και από τα ρυθμιστικά στοιχεία (τελεστές) που προσαρμόζουν την παράμετρο προς έλεγχο στην τιμή αναφοράς. Επισης, το σύστημα φέρει αισθητήρες που καταγράφουν συνεχώς την πραγματική τιμή της παραμέτρου ενδιαφέροντος, ενημερώνοντας (ανατροφοδότηση) έτσι τον ρυθμιστή ο οποίος ακολούθως συγκρίνει την πραγματική τιμή της παραμέτρου με την τιμή αναφοράς και βαίνει στις απαραίτητες τροποποιήσεις στην περίπτωση που παρατηρείται διαταραχή λόγω ασυμφωνίας των τιμών. Ο έλεγχος του ρυθμιστικού συστήματος επιτελείται από τα ίδια τα όργανα (αυτορρύθμιση) ή μέσω ενός ανώτερου οργάνου όπως είναι το κεντρικό νευρικό σύστημα ή ενδοκρινικοί αδένες. Σε αντίδεση με την απλή ρύθμιση, τα συστατικά του κυκλώματος ελέγχου δε λειτουργούν με ακριβεία χωρίς τις απαιτούμενες παρεμβάσεις σε περίπτωση αποκλίσεως. Επιπρόσθετα, τα κυκλώματα ελέγχου είναι ικανά να αποκρίνονται σε μη αναμενόμενες διαταραχές. Για παράδειγμα, στην περίπτωση της ρύθμισης της αρτηριακής πίεσης το σύστημα αποκρίνεται σε καταστάσεις όπως είναι η ορδοστασία (→ Γ2) ή η αιφνίδια απώλεια αίματος (→ σελίδα 204). ►

Γ. Κύκλωμα ελέγχου



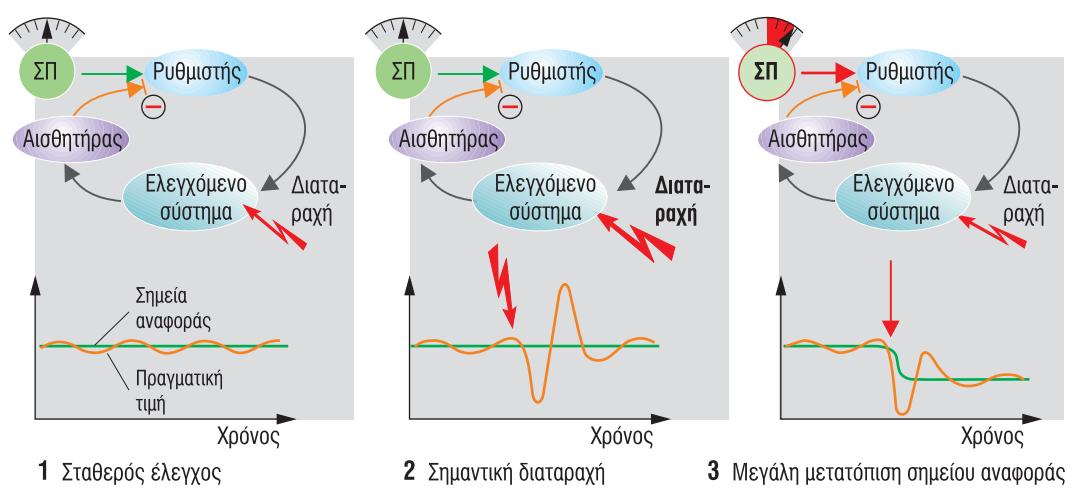
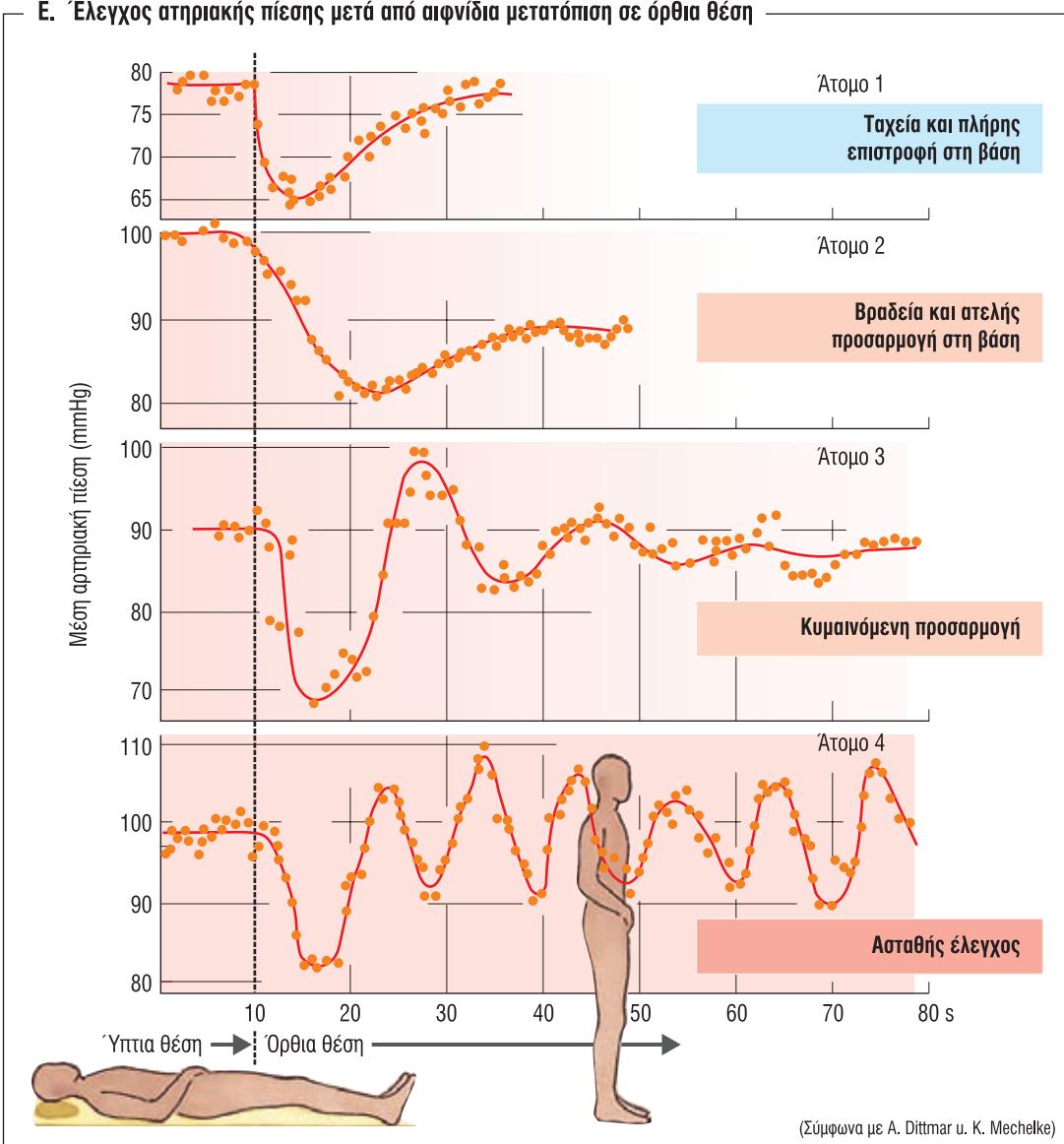
► Ο τύπος του κυκλώματος ελέγχου που περιγράφαμε παραπάνω διατηρεί σταδερές τις παραμέτρους ελέγχου όταν οι **μεταβλητές διαταραχής** τη μετατοπίζουν από την τιμή αναφοράς (→ Δ2). Στον οργανισμό η τιμή αναφοράς σπάνια παραμένει σταδερή αλλά "μετατοπίζεται" όταν οι ανάγκες το απαιτούν. Στην προκειμένη περίπτωση, η διακύμανση της τιμής αναφοράς εξηγεί την απόκλιση μεταξύ της ονομαστικής και πραγματικής τιμής οδηγώντας συνεπώς στην ενεργοποίηση των ρυθμιστικών παραμέτρων (→ Δ3). Όταν η ρυθμιστική διαδικασία οφείλεται σε διακυμάνσεις της τιμής αναφοράς (και όχι σε μεταβολές των παραμέτρων) ονομάζεται **αναδραστικός μηχανισμός ή σερβομηχανισμός**. Παράδειγμα του παραπάνω μηχανισμού είναι ο πυρετός (→ σελίδα 226) και η προσαρμογή του μήκους μυών μέσω των μυϊκών ατράκτων και των γκινητικών νευρώνων (→ σελίδα 318).

Εκτός από τις απλές παραμέτρους όπως είναι η αρτηριακή πίεση, το ρΗ των κυττάρων, το μήκος των μυών, το σωματικό βάρος και η συγκέντρωση της γλυκόζης πλάσματος ο οργανισμός ρυθμίζει σύνδετες αλληλουχίες γεγονότων όπως είναι η γονιμοποίηση, η κύηση, η ανάπτυξη, η διαφοροποίηση των οργάνων, η μεταφορά των αισθητικών πληροφοριών και η κινητική δραστηριότητα των σκελετικών μυών, π.χ. για τη διατήρηση της ισορροπίας κατά το τρέξιμο. Η διαδικασία της ρύθμισης μπορεί να διαρκέσει από μερικά δευτερόλεπτα (π.χ., εκούσια κίνηση) έως αρκετά χρόνια (π.χ., ανάπτυξη).

Στα κυκλώματα ελέγχου που περιγράψαμε παραπάνω οι παράμετροι ελέγχου διατηρούν σταδερές μέσες τιμές με μεγάλες κυματόμορφες αποκλίσεις. Η αιφνίδια μεταβολή των μεταβλητών διαταραχής οδηγεί σε σημαντικές αποκλίσεις οι οποίες φυσιολογικοποιούνται ταχέως σε ένα σταδερό κύκλωμα ελέγχου (→ Ε, αντικείμενο Νο.1). Ο **βαθμός της απόκλισης** ποικίλει από μικρός σε ορισμένες περιπτώσεις ή σημαντικός σε άλλες. Το τελευταίο ισχύει, για παράδειγμα, στην περίπτωση της συγκέντρωσης της γλυκόζης του αίματος η οποία μετά τα γεύματα σχεδόν διπλασιάζεται. Ο τύπος αυτός

ρύθμισης προστατεύει μόνο από τις ακραίες αυξομειώσεις (π.χ., υπερ- ή υπογλυκαιμία) ή τις χρόνιες αποκλίσεις της παραμέτρου. Η διατήρηση της παραμέτρου ελέγχου σε πιο στενά όρια απαιτεί υψηλότερα επίπεδα ευαισθησίας (ισχυρός παράγοντας ενίσχυσης). Ωστόσο, αυτό παρατείνει το ρυθμιστικό χρόνο (→ Ε, αντικείμενο Νο.3) και μπορεί να οδηγήσει σε ρυθμιστική αστάθεια, δηλαδή σε κατάσταση όπου η πραγματική τιμή μεταβάλλεται μεταξύ ακραίων τιμών (ασταθής διακύμανση, → Ε, αντικείμενο Νο. 4).

Η **διακύμανση** της παραμέτρου ελέγχου ως αποτέλεσμα της παραμέτρου διαταραχής προκαλείται μέσω δύο διαφορετικών μηχανισμών. Πρώτον, αισθητήρες με διαφορετικά χαρακτηριστικά (Δ ή Δ αισθητήρες) εξασφαλίζουν ότι η ένταση του αισθητικού σήματος αυξάνει ανάλογα με το ρυθμό με τον οποίο η παράμετρος ελέγχου αποκλίνει από την τιμή αναφοράς (→ εικόνα σελίδα 314). Δεύτερον, ο **τροφοδοτικός έλεγχος**, εξασφαλίζει ότι στον ρυθμιστή καταγράφεται η πληροφορία σχετικά με την αναμενόμενη ένταση της διαταραχής πριν μεταβληθεί η τιμή της παραμέτρου ελέγχου. Ο τροφοδοτικός έλεγχος εξηγεί για παράδειγμα τη διαδικασία της φυσιολογικής θερμορύθμισης, όπου οι υποδοχείς ψύχους του δέρματος πυροδοτούν την αντίστροφη ρύθμιση πριν εκδηλωθεί η μεταβολή της πραγματικής τιμής (θερμοκρασία του σώματος) (→ σελίδα 226). Το μειονέκτημα της παρουσίας μόνο αισθητήρων Δ στο κύκλωμα ελέγχου αντικατοπτρίζεται από το παράδειγμα της αρτηριακών τασεοιασθητήρων (τασεοϋποδοχέων) κατά την οξεία ρύθμιση της αρτηριακής πίεσης. Βραδείες αλλά σταδερές μεταβολές όπως αυτές που παρατηρούνται στην αρτηριακή υπέρταση διαφεύγουν της ρύθμισης. Στην πραγματικότητα, σε έναν υπερτασικό ασθενή η αιφνίδια πτώση της αρτηριακής πίεσης μπορεί δυνητικά να οδηγήσει σε αντίθετη ρύθμιση αυξάνοντας την τιμή της αρτηριακής πίεσης. Συνεπώς, για τη μακροχρόνια ρύθμιση της αρτηριακής πίεσης είναι απαραίτητη η παρουσία διαφορετικών ρυθμιστικών συστημάτων.

Δ. Απόκριση του κυκλώματος ελέγχου σε διαταρχές ή αποκλίσεις από την τιμή αναφοράς**Ε. Έλεγχος ατηριακής πίεσης μετά από αιφνίδια μετατόπιση σε όρθια θέση**

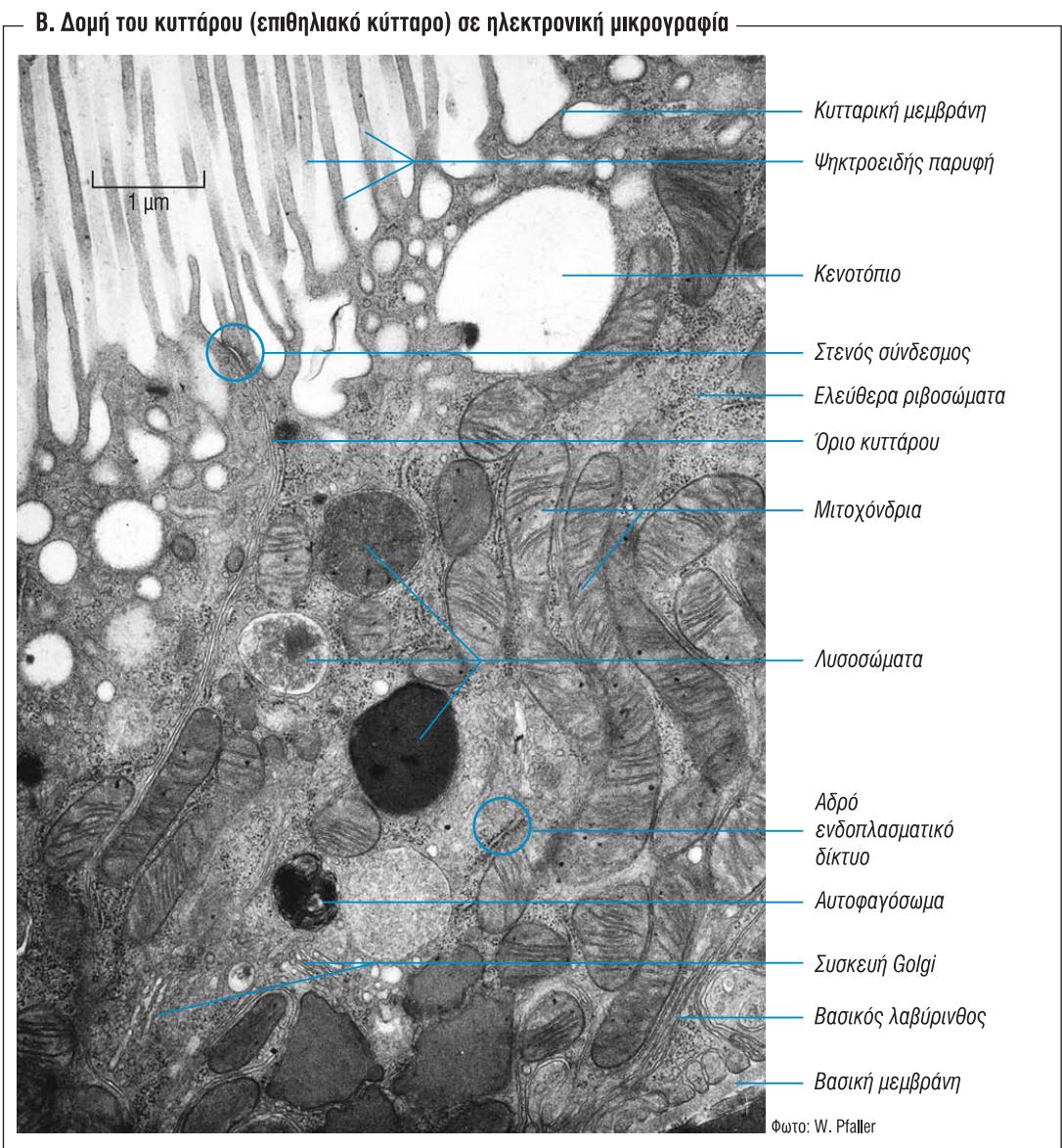
Το κύτταρο αποτελεί τη βασική λειτουργική μονάδα των ζωντανών οργανισμών. Με άλλα λόγια, ένα κύτταρο είναι ικανό να επιτελεί ζωτικής σημασίας λειτουργίες όπως είναι ο μεταβολισμός, η ανάπτυξη, η κίνηση, η αναπαραγωγή και κληρονομική μεταβίβαση (W Roux) (→ σελ 4). Η ανάπτυξη, η αναπαραγωγή και η κληρονομική μεταβίβαση πραγματοποιούνται μέσω της κυτταρικής διαίρεσης.

Συστατικά κυττάρου. Τα κύτταρα αποτελούνται από μια κυτταρική μεμβράνη, το κυττόπλασμα ή κυτταρόπλασμα (η οποία συνιστά περίπου το 50% του όγκου) και τα ενδοκυττάρια στοιχεία ή οργανύλλια (→ A, B). Τα οργανύλλια των ευκαρυωτικών κυττάρων είναι ιδιαίτερα εξειδικευμένα. Για παράδειγμα, το γενετικό υλικό των κυττάρων απαντά στον κυτταρικό πυρήνα, τα "πεπτικά" ένζυμα απαντούν στα λυσοσώματα και η οξειδωτική παραγωγή ATP πραγματοποιείται στα μιτοχόνδρια.

Ο **κυτταρικός πυρήνας** αποτελείται από ένα υγρό στοιχείο γνωστό ως καρυολύμφη, τον πυρηνίσκο και την χρωματίνη. Η χρωματίνη περιέχει τα δεσοξυριβονουκλεινικά οξέα (DNA) που αποτελούν τους φορείς των γενετικών πληροφοριών. Οι δύο αλυσίδες του DNA που σχηματίζουν τη διπλή έλικα (μήκους μέχρι 7cm) συστρέφονται και πτύχωνται για να σχηματίσουν τα χρωμοσώματα που έχουν μήκος περίπου 10μμ. Φυσιολογικά, ο πυρήνας του ανδρώπινου κυττάρου περιέχει 46 χρωμοσώματα αποτελούμενα από 22 ζεύγη αυτοσωμικών χρωμοσωμάτων και τα χρωμοσώματα που καθορίζουν το φύλο XX στα θηλυκά και XY στα αρσενικά). Κάθε αλυσίδα DNA αποτελείται από νουκλεοτίδια, κάθε ένα από τα οποία φέρει τρία συστατικά: ένα μόριο πεντόζης (δεσοξυριβόζη), μια φωσφορική ομάδα και μια βάση. Κάθε μόριο γλυκόζης του μονοτονικού κορμού φωσφορικών-γλυκόζης της αλυσίδας (...δεσοξυριβόζης-φωσφορικού-δεσοξυριβόζης...) συνδέεται με μία από τέσσερις διαφορετικές βάσεις (A,T,G,C). Η αλληλουχία των βάσεων αντιπροσωπεύει το γενετικό κώδικα για κάθε μια από τις περίπου 100.000 διαφορετικές πρωτεΐνες που παράγουν τα κύτταρα κατά τη διάρκεια του κύκλου της ζωής τους (έκφραση γονιδίων). Στη διπλή έλικα του DNA κάθε βάση της μιας αλυσίδας του DNA συνδέεται με τη συμπληρωματική βάση της δεύτερης αλυσίδας σύμφωνα με τον ακόλουθο κανόνα: αδενοσίνη (A) με δυμίνη (T) και γουανίνη (G) με κυτοσίνη (C). Η αλληλουχία των βάσεων στη μία αλυσίδα της διπλής έλικας (→ E) αποτελεί τον "καδρέφτη" της συμπληρωματικής αλυσίδας. Συνεπώς, κάθε αλυσίδα μπορεί να χρησιμοποιηθεί ως βάση για τη δημιουργία μιας νέας συμπληρωματικής αλυσίδας, οι πληροφορίες της οποίας είναι ταυτόσημες με αυτές της αρχικής. Η κυτταρική διαίρεση αποτελεί τη διαδικασία μέσω της οποίας επιτυγχάνεται ο διπλασιασμός της γενετικής πληροφορίας (αντιγραφή).

Το αγγελιαφόρο RNA (mRNA) ευδύνεται για τη μεταβίβαση των γενετικών πληροφοριών δηλαδή των κωδικοποιημένων αλληλουχιών από το DNA του πυρήνα (αλληλουχία βάσεων) στο κυτταρόπλασμα για τη σύνδεση των πρωτεΐνών (αλληλουχία αμινοξέων) (→ Γ1). Το mRNA σχηματίζεται στον πυρήνα και διαφέρει από το DNA στο ότι αποτελείται από μια μόνο απλή αλυσίδα και ότι συστατικά του είναι η ριβόζη αντί της δεσοξυριβόζης και η ουρακίλη (U) αντί της δυμίνης. Κάθε αμινοξύ (π.χ. Γλουταμικό, → E) που απαιτείται για τη σύνδεση μιας πρωτεΐνης κωδικοποιείται από ένα σετ τριών γειτονικών συνεχιζόμενων βάσεων του DNA που ονομάζεται κωδικόνιο ή τριπλέτα (C-T-C στην περίπτωση του γλουταμικού). Για να γίνει μεταγραφή μιας τριπλέτας DNA πρέπει να σχηματίσει το συμπληρωματικό κωδικόνιο του mRNA (πχ G-A-G για το γλουταμικό). Η ανάγνωση των κωδικονίων πραγματοποιείται (→ Γ2) μέσω ενός μικρού σχετικά μορίου που ονομάζεται μεταφορικό RNA (tRNA) στα ριβοσώματα. Για το σκοπό αυτό το tRNA περιέχει ένα συμπληρωματικό κωδικόνιο που ονομάζεται αντικωδικόνιο. Το αντικωδικόνιο του γλουταμικού είναι το C-U-C (→ E1).

Στον πυρήνα η **σύνδεση του RNA** ελέγχεται από τις RNA πολυμεράσες (τύπος I-III) των οποίων φυσιολογικά η δράση στο DNA εμποδίζεται μέσω μιας ανασταλτικής πρωτεΐνης. Αν η δράση του αναστολέα περιοριστεί (μη καταστολή) και ο γενικός μεταγραφικός παράγοντας συνδεθεί με την αλληλουχία εκκινητή του DNA (T-A-T στην περίπτωση της πολυμεράσης II) τότε πραγματοποιείται η πολυμεράση φωσφορυλώνεται. Ακολούθως, οι δύο αλυσίδες του DNA διαχωρίζονται σε ένα συγκεκριμένο σημείο ώστε το κωδικόνιο της μιας αλυσίδας να διαβαστεί και να μεταγραφεί σχηματίζοντας το mRNA (μεταγραφή, → Γ1 a, Δ). Τα ετερογενή πυρηνικά μόρια του RNA (hnRNA) που συντίθενται από τις πολυμεράσες διαδέτουν ένα χαρακτηριστικό "cap" στο 5' τελικό άκρο τους και μια πολύ-αδενινική ουρά στο 3' τελικό άκρο τους (A-A-A-...) (→ Δ). Αμέσως μετά τη σύνδεση τους "εσωκλείονται" σε μια πρωτεΐνη κάψα αποδίδοντας έτσι τα ετερογενή ριβονουκλεοπρωτεϊνικά πυρηνικά σωματίδια (hnRNP). Το πρόδρομο RNA ή pre-mRNA του hnRNA περιέχει αλληλουχίες κωδικοποιησης (εξώνια) και μη - κωδικοποιησης (εσώνια). Τα εξώνια κωδικοποιούν τις αλληλουχίες των αμινοξέων για τις πρωτεΐνες που πρόκειται να συντεθούν ενώ τα εσώνια δε συμμετέχουν στην παραπάνω διαδικασία κωδικοποιησης. Τα εσώνια που περιέχουν από 100 έως 10.000 νουκλεοτίδια αποκόπτονται από την αρχική αλυσίδα του mRNA μέσω ματίσματος (→ Γ1 β, Δ) και ακολούθως αποδιδούνται. Τα εσώνια περιέχουν τις πληροφορίες για την ακριβή δέση του ματίσματος. Το μάτισμα είναι μια ATP-εξαρτώμενη διαδικασία που απαιτεί την αλληλεπιδραση ενός αριθμού πρωτεΐνων εντός μιας σύμπλοκης ριβονου-



► κλεοπρωτεΐνης που ονομάζεται ματισματοσωμάτιο (*spliceosome*). Τα εσώνια αποτελούν το κύριο μέρος των πρόδρομων pre-mRNA μορίων. Για παράδειγμα, το 95% της σύστασης της νουκλεοτιδικής αλυσίδας του παράγοντα πήξης VIII, αποτελείται από 25 εσώνια. Το mRNA τροποποιείται επίσης (π.χ. μέσω της μεδυλιώσης) κατά τη διάρκεια των μεταμεταγραφικών τροποποιήσεων.

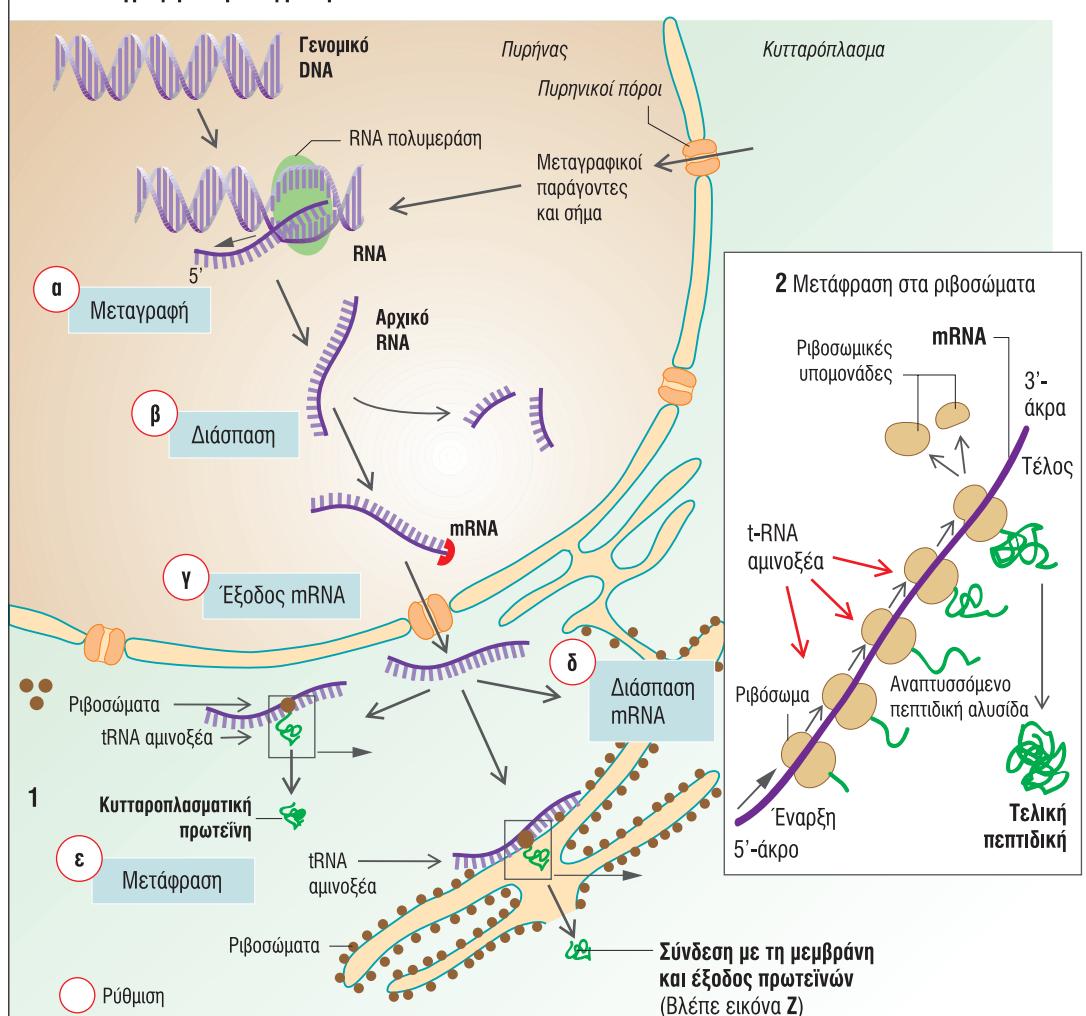
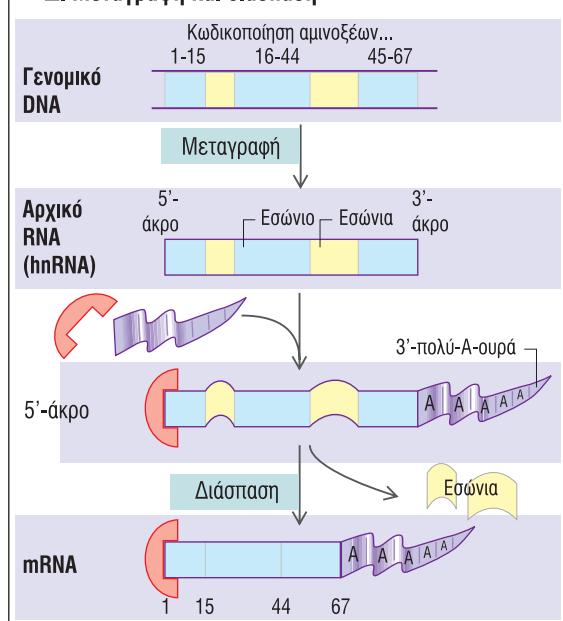
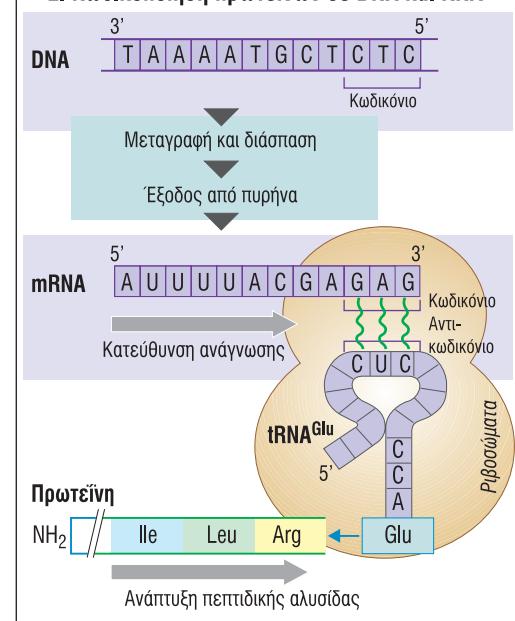
Κατόπιν, το RNA εγκαταλείπει τον πυρήνα μέσω των πυρηνικών πόρων (περί τους 4000 ανά πυρήνα) για να εισέλθει στο κυτταρόπλασμα (→ Γ1γ). Οι πυρηνικοί πόροι είναι πρωτεϊνικά συμπλέγματα μεγάλου μοριακού βάρους (125 MDa) που απαντούν εντός της πυρηνικής μεμβράνης και επιτρέπουν τη διακίνηση μεγάλων μορίων μεταξύ πυρήνα και κυτταροπλάσματος (όπως είναι η είσοδος μεταγραφικών παραγόντων, RNA πολυμερασών, στεροειδικών ορμονών και η έξοδος mRNA και tRNA). Για την (ATP-εξαρτώμενη) αυτή μεταφορά ενός μορίου απαιτείται η βοήθεια ενός ειδικού σήματος που κατευδύνει το μόριο στον πόρο. Για παράδειγμα, το 5' "cap" που αναφέραμε ευδύνεται για την έξοδο του mRNA από τον πυρήνα. Επίσης, για την είσοδο των πρωτείνων στον πυρήνα απαιτούνται ως σήματα μια ή δύο αλληλουχίες αμινοξέων (κατιόντων). Οι αλληλουχίες αυτές σχηματίζουν μέρος της πεπιδικής αλυσίδας των πυρηνικών πρωτείνων και πιθανά ευδύνονται για τη δημιουργία αγκύλης στην επιφάνεια των πρωτείνων. Στην περίπτωση του κυτταροπλασματικού υποδοχέα των γλυκοκορτικοειδών (→ σελίδα 4) το σήμα της πυρηνικής εντόπισης καλύπτεται από πρωτεϊνικά σύμπλοκα που ονομάζονται σαπερόνια (chaperones) (πρωτείνη δερμικής καταπληξίας 90, hsp90) και απελευθερώνεται μόνο μετά τη σύνδεση της ορμόνης και συνεπώς την αποδέσμευση της hsp90 από τον υποδοχέα. Κατόπιν, ο "ενεργοποιημένος" υποδοχέας φτάνει στον κυτταρικό πυρήνα όπου συνδέεται σε ειδικές αλληλουχίες του DNA ρυθμίζοντας έτσι την έκφραση γονίδιων.

Ο πυρηνικός φάκελος αποτελείται από δύο μεμβράνες (= δύο φωσφολιπιδιαιμικές διπλοστιβάδες) αποτελούμενες από διαφορετικά συστατικά που συγχωνεύονται στη δέση των πυρηνικών πόρων. Η εξωτερική μεμβράνη αποτελεί συνέχεια της μεμβράνης του ενδοπλασματικού δίκτυου (ΕΔ) που περιγράφεται παρακάτω (→ Ζ).

Το mRNA μετά την έξοδο του από τον πυρήνα μεταφέρεται στα ριβοσώματα (→ Γ1). Τα ριβοσώματα απαντούν ελεύθερα στο κυτταρόπλασμα ή βρίσκονται προσκολλημένα στην κυτταροπλασματική επιφάνεια του ενδοπλασματικού δίκτυου, όπως περιγράφεται παρακάτω. Κάθε ριβόσωμα αποτελείται από πρωτείνες σε συνδυασμό με μερικά μόρια RNA που ονομάζονται ριβοσωμικά RNA (rRNA). Αρχικά οι δύο υπομονάδες του ριβοσώματος μεταγράφονται στο πυρήνιο από rRNA γονίδια και κα-

τόπιν μεμονωμένα εξέρχονται από τον πυρήνα μέσω των πόρων. Η συνάδροιση των υπομονάδων οδηγεί στο σχηματισμό των ριβοσωμάτων που αποτελούν τη βιοχημική "μηχανή" της πρωτεΐνοσύνθεσης (μετάφραση) (→ Γ2). Η σύνδεση μιας πεπιδικής αλυσίδας απαιτεί επίσης την παρουσία ειδικών tRNA μορίων (τουλάχιστον 1 για κάθε ένα από τα 21 αμινοξέων των πρωτεϊνών). Στην περίπτωση αυτή, το αμινοξύ στόχος συνδέεται με το C-C-A άκρο του tRNA μορίου (το οποίο είναι ίδιο σε όλα τα tRNAs), ενώ στο αντίδετο άκρο απαντά το αντίστοιχο αντικαρδικόνιο που αναγνωρίζει το κωδικόνιο του mRNA (→ Ε). Κάθε ριβόσωμα έχει δύο δέσεις δέσμευσης για το tRNA: μια για το tRNA που φέρει το τελευταίο προστεθέν αμινοξύ και μια δεύτερη για το tRNA που φέρει το επόμενο προς ενσωμάτωση στην πεπιδική αλυσίδα αμινοξύ (δεν απεικονίζονται στην Ε). Η διαδικασία της πρωτεινοσύνθεσης αρχίζει όταν διαβαστεί το κωδικόνιο έναρξης και τερματίζει όταν διαβαστεί το κωδικόνιο τερματισμού. Κατόπιν, το ριβόσωμα διασπάται στις δύο του υπομονάδες και το mRNA απελευθερώνεται (→ Γ2). Τα ριβοσώματα μπορούν να προσδέσουν περίπου 10-20 αμινοξέα ανά δευτερόλεπτο. Ωστόσο, καθώς η αλυσίδα του mRNA μεταφράζεται ταυτόχρονα σε διαφορετικές δέσεις από πολλά ριβοσώματα (πολυριβοσώματα ή πολυσώματα), η αντίστοιχη πρωτείνη συντίθεται ταχύτερα συγκριτικά με το mRNA της. Για παράδειγμα, στο μετέλο των οστών κάθε δευτερόλεπτο παράγονται περίπου 5×10^{14} αντίγραφα αιμοσφαιρίνης αποτελούμενα από 540 αμινοξέα.

Το ενδοπλασματικό δίκτυο (ΕΔ, → Γ, Η) παίζει κεντρικό ρόλο στη σύνδεση των πρωτείνων και λιπιδίων. Επίσης, το ΕΔ αποτελεί την ενδοκυττάρια αποδήκη Ca^{2+} (→ σελίδα 17Α). Το ΕΔ αποτελείται από ένα δίκτυο συνδεδεμένων σωληνοειδών διαύλων και επίπεδων κυστίδων που περιβάλλονται από μεμβράνη. Οι σάκοι (δεξαμενές - cisterns) συνιστούν το 10% περίπου του κυτταρικού όγκου ενώ η μεμβράνη του ΕΔ αποτελεί έως το 70% της μάζας των μεμβρανών του κυττάρου. Τα ριβοσώματα μπορεί να βρίσκονται προσκολλημένα στην κυτταροπλασματική επιφάνεια του ΕΔ σχηματίζοντας το αδρό ενδοπλασματικό δίκτυο (ΑΕΔ). Τα ριβοσώματα αυτά συνδέονται τις πρωτείνες που πρόκειται να εκκριδούν από το κύτταρο και τις διαμεμβρανικές πρωτείνες της πλασματικής μεμβράνης, του ενδοπλασματικού δίκτυου, της συσκευής Golgi, των λυσοσοσωμάτων κ.τ.λ. Η έναρξη της πρωτείνοσύνθεσης (στο αμινοτελικό άκρο) από τα ριβοσώματα (ελεύθερα) επάγει τη σηματοδοτική αλληλουχία στην οποία προσκολλάται το σωματίδιο αναγνώρισης σήματος (SRP) του κυτταροπλάσματος. Ως αποτέλεσμα, (α) η σύνδεση προσωρινά διακόπτεται και (β) το ριβόσωμα προσκολλάται ζεύση του SRP και SRP υποδοχέα) στο ριβοσωμικό υποδοχέα της ►

Γ. Μεταγραφή και μετάφραση**Δ. Μεταγραφή και διάσπαση****Ε. Κωδικοποίηση πρωτεϊνών σε DNA και RNA**

► ΕΔ μεμβράνης, για να ακολουθήσει η συνέχεια της σύνδεσης. Μόλις ολοκληρωθεί η σύνδεση των πρωτεΐνων που προορίζονται για έκκριση, μια πρωτεΐνη μεταφοράς μεταφέρει την πεπτιδική αλυσίδα σε κυττίδιο. Η σύνδεση των μεμβρανώδων πρωτεΐνων διακόπτεται αρκετές φορές (ανάλογα με τον αριθμό των διαμεμβρανικών της τμημάτων) (→ Η2), μέσω του κλεισίματος των πρωτεΐνων μεταφοράς, όπου η αντίστοιχη (άνδροφοβική) πεπτιδική αλληλουχία μεταφέρεται στην φωσφαλιπιδική μεμβράνη. Το λείο ενδοπλασματικό δίκτυο (ΛΕΔ) δεν περιέχει ριβοσώματα και αποτελεί τη δέση παραγωγής των λιπιδίων (π.χ., λιποπρωτεΐνων, → εικ σελ 256) και άλλων ουσιών. Η μεμβράνη του ΕΔ που περιέχει τις μεμβρανικές πρωτεΐνες που έχουν συντεθεί ή τις πρωτεΐνες που πρόκειται να εκκριδούν σχηματίζει κυττίδια τα οποία μεταφέρονται στη συσκευή Golgi.

Η συσκευή Golgi (→ Ζ) αποτελείται από τμήματα που είναι λειτουργικά συνδεδεμένα με το ΕΔ για την περαιτέρω επεξεργασία των προϊόντων τους. Αποτελείται από ένα cis- Golgi δίκτυο (πύλη εισόδου απέναντι από το ΕΔ), από στρώματα αποπλατυσμένων κυττάδων και από ένα trans-Golgi δίκτυο (βράχυνση και διανομή).

Οι λειτουργίες της συσκευής Golgi είναι:

- Η σύνδεση των πολυσακχαριτών.
- Η διαδικασία της επεξεργασίας των πρωτεΐνων (**μεταμεταφραστικές τροποποιήσεις**), π.χ. γλυκοζυλίωση ορισμένων αμινοξέων των μεμβρανικών πρωτεΐνων που κατόπιν εμφανίζονται ως γλυκοκάλυκες στην εξωτερική επιφάνεια του κυττάρου (δες παρακάτω) και γ-καρβοξυλίωση του γλουταμικού (→ σελίδα 102).
- Φωσφορυλίωση των σακχάρων των γλυκοπρωτεΐνων (π.χ. της φωσφορικής-δ μαννόζης, δες παρακάτω).
- "Πλακετάρισμα" των πρωτεΐνων που προορίζονται για έκκριση σε εκκριτικά κυττίδια (εκκριτικά κοκκιώματα) το περιεχόμενο των οποίων εξωκυττώνεται στον εξωκυττάριο χώρο (για παράδειγμα δες σελίδα 248).

Συνεπώς, η συσκευή Golgi αποτελεί το κύριο κέντρο της **τροποποίησης, διανομής και ανακατανομής** των πρωτεΐνων και των λιπιδίων που προέρχονται από το ΕΔ.

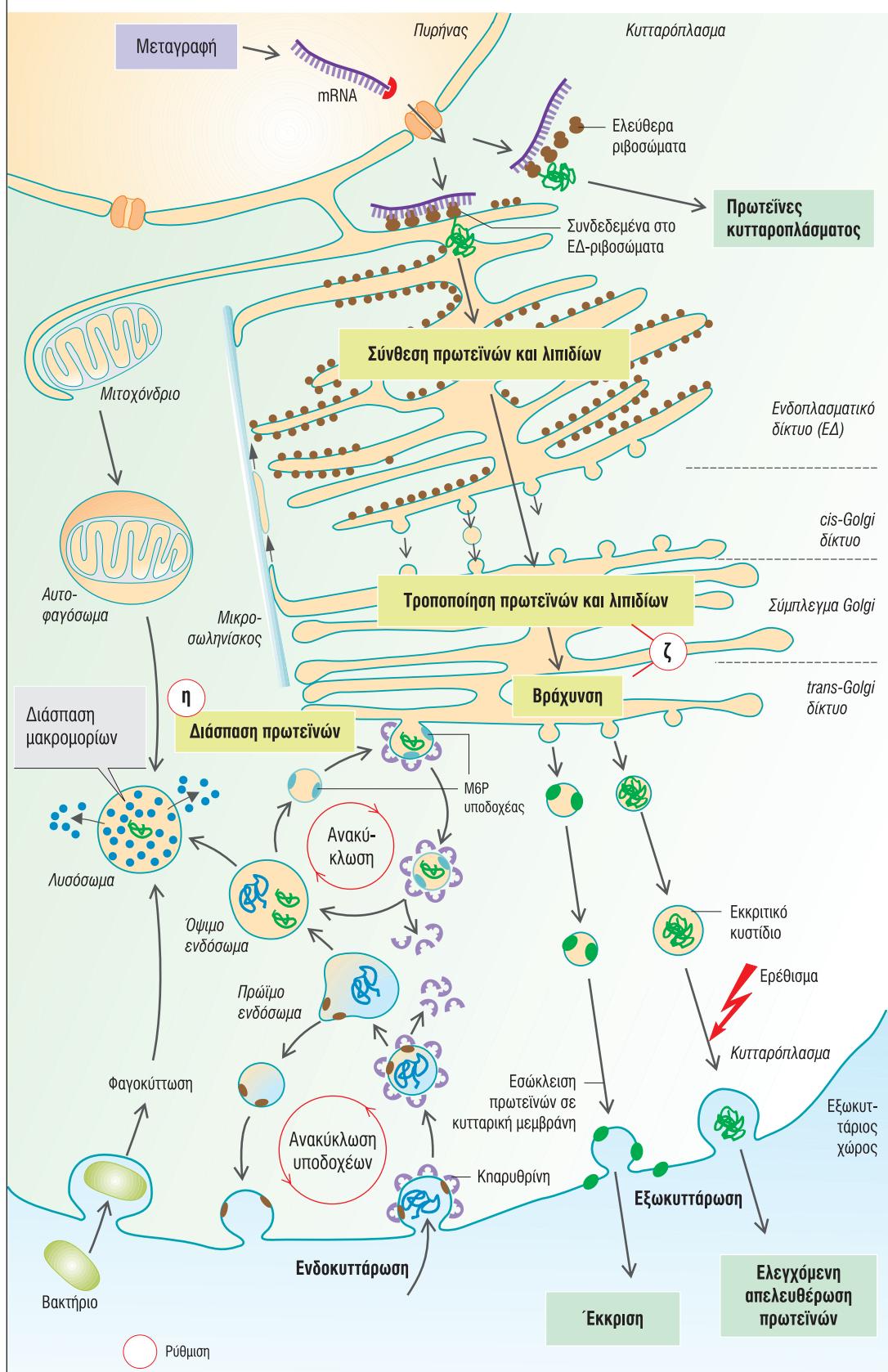
Η ρύθμιση της γονιδιακής **έκφρασης** λαμβάνει χώρα στο επίπεδο της αντιγραφής (→ Γ1 α), της τροποποίησης του RNA (→ Γ1 β), της μετάφρασης (→ Γ1 γ), της τροποποίησης, της βράχυνσης (→ εικόνα Ζ) και της αποδόμησης των πρωτεΐνων (→ Ζ, η).

Τα **μιτοχόνδρια** (→ Α, Β, σελ 17Β) αποτελούν τη δέση οξειδωσης των υδατανθράκων και των λιπιδίων σε CO_2 και H_2O και σχετίζονται με την κατανάλωση O_2 . Ο κύκλος του Krebs (κύκλος κιτρικού οξείος), η αναπνευστική αλυσίδα και η σχετιζόμενη

σύνθεση του ATP, πραγματοποιούνται στα μιτοχόνδρια. Τα κύτταρα που είναι έντονα ενεργά σε μεταβολική και μεταφορική δραστηριότητα είναι πλούσια σε μιτοχόνδρια όπως π.χ. τα ηπατοκύτταρα, τα εντερικά και νεφρικά επιδηλιακά κύτταρα. Τα μιτοχόνδρια περιβάλλονται από μια διπλή μεμβράνη η οποία αποτελείται από μια λεία εξωτερική μεμβράνη και μία εσωτερική μεμβράνη. Η τελευταία παρουσιάζει βαθιές πτυχώσεις σχηματίζοντας μια σειρά πτυχών και προβολών (ακρολοφίες) και έχει σημαντικό μεταφορικό ρόλο (→ σελίδα 17Β). Τα μιτοχόνδρια πιθανά να προσήλθαν μέσα από τη συμβίωση αερόβιων βακτηρίων και αναερόβιων κυττάρων (ιπόδεση συμβίωσης). Το μιτοχονδριακό DNA (mtDNA) της βακτηριακής προέλευσης και η διπλή μεμβράνη των μιτοχόνδριων αποτελούν κατάλοιπα της αρχαίας ιστορίας τους. Επίσης, τα μιτοχόνδρια περιέχουν ριβοσώματα τα οποία συνθέτουν όλες τις πρωτεΐνες που κωδικοποιούνται από το mtDNA.

Τα **λυσοσώματα**, είναι κυττίδια (→ Ζ, η) που προέρχονται από το ΕΔ (μέσω της συσκευής Golgi) και συμμετέχουν στην ενδοκυττάρια πέψη των μακρομοριακών ουσιών. Οι τελευταίες προσλαμβάνονται από τα κύτταρα μέσω της ενδοκύττωσης (π.χ., πρόσληψη αλβουμίνης από τα νεφρικά σωληνάρια, → σελίδα 158), ή μέσω της φαγοκύττωσης (π.χ., πρόσληψη βακτηρίων από τα μακροφάγα, εικόνα σελίδα 94). Επίσης, προέρχονται από την αποδόμηση των κυτταρικών οργανιδίων (αυτοφαγία π.χ. των μιτοχόνδριων) που μεταφέρονται μέσω των αυτοφαγοσωμάτων (→ Β, Ζ). Μέρος των "υλικών" που ενδοκυττάρωνται από τη μεμβράνη ανακυκλώνεται (π.χ. η ανακύκλωση των μεμβρανικών υποδοχέων στον μηχανισμό της ενδοκύττωσης, που επάγεται από υποδοχείς [receptor mediated endocytosis]). Τα πρώιμα και όψιμα **ενδοσώματα** αποτελούν ενδιάμεσους κρίκους στη μεταφορά των κυττάδων. Τα όψιμα ενδοσώματα και τα λυσοσώματα περιέχουν υδρολάσες οξειδωσης (πρωτεάσες, νουκλεάσες, λιπάσες, γλυκοσιδάσες, φωσφατάσες κ.τ.λ. οι οποίες ενεργοποιούνται μόνο σε όξινο περιβάλλον). Η μεμβράνη περιέχει μια H^+ -ATPάση η οποία δημιουργεί όξινο περιβάλλον (ρΗ 5) στο εσωτερικό των λυσοσωμάτων, και μεταφορικές πρωτεΐνες οι οποίες (α) απελευθερώνουν τα προϊόντα πέψης (π.χ. αμινοξέα) στο κυτταρόπλασμα και (β) εξασφαλίζουν τη διατήρηση του φορτίου κατά την πρόσληψη των H^+ (διαύλοι Cl^-). Τα ένζυμα αυτά και οι μεταφορικές πρωτεΐνες διανέμονται μέσω των αρχικών λυσοσωμάτων από τη συσκευή Golgi. Η φωσφορική -6 μαννόζη (Μ6Ρ) λειτουργεί ως "σήμα" στην παραπάνω διαδικασία. Επίσης, συνδέεται με τον υποδοχέα της Μ6Ρ στη μεμβράνη του Golgi, η οποία όπως στην περίπτωση της ενδοκύττωσης μέσω του υποδοχέα, συστοίχεται στη μεμβράνη με τη βοήθεια ενός δικτύου κλαρυδρίνης. Στο όξινο περιβάλλον των λυσοσωμάτων, τα ένζυμα και οι μεταφορικές ►

Ζ. Σύνθεση, βράχυνση, ανακύκλωση και διάσπαση πρωτεΐνων



► πρωτείνες διαχωρίζονται από τον υποδοχέα και η M6P αποφασιφωρυλιώνεται. Ο υποδοχέας της M6P επιστρέφει στη συσκευή Golgi (ανακύκλωση, → Z). Ο υποδοχέας της M6P δεν αναγνωρίζει πλέον τις αποφασιφωρυλιώμενες πρωτεΐνες, εμποδίζοντας την επιστροφή τους στη συσκευή Golgi.

Τα **υπεροξεισώματα**, είναι μικροσωμάτια που περιέχουν ένζυμα (που εισέρχονται μέσω μια σηματοδοτικής αλληλουχίας) και επιτρέπουν την οξείδωση ορισμένων οργανικών μορίων (R-H₂), όπως είναι τα αμινοξέα και τα λιπαρά οξέα:

$R-H_2 + O_2 \rightarrow R + H_2O_2$. Τα υπεροξεισώματα περιέχουν επίσης, καταλάσες οι οποίες μετατρέπουν το $2H_2O_2$ σε $O_2 + H_2O$ και οξειδώνουν τις τοξίνες όπως το αλκοόλ και άλλες ουσίες.

Ενώ η μεμβράνη των οργανιδίων ευδύνεται για την ενδοκυττάρια διαμερισματοποίηση τους η κύρια λειτουργία της κυτταρικής μεμβράνης (→ H) είναι διαχωρισμός του εσωτερικού των κυττάρων από τον εξωκυττάριο χώρο (→ σελίδα 2). Η κυτταρική μεμβράνη αποτελεί μια **φωσφολιπιδική διπλοστιβάδα** η οποία μπορεί να είναι λεια ή με βαθιές πτυχώσεις όπως είναι η Ψηκτροειδής παρυφή ή ο βασικός λαβύρινθος. Ανάλογα με τον κυτταρικό τύπο η κυτταρική μεμβράνη περιέχει ποικίλα ποσά φωσφολιπιδίων, χοληστερόλης, και γλυκολιπιδίων (π.χ. εγκαφολοσιδες). Τα φωσφολιπίδια αποτελούνται κυρίως από φωσφατιδική χολίνη, φωσφατιδική αιδανολαμίνη και σφιγγομελίνη. Τα υδροφοβικά συστατικά των μεμβρανών αντιτίθενται το ένα του άλλου ενώ το υδρόφιλα στο υγρό που τα περιβάλλει όπως είναι το εξωκυττάριο υγρό ή τα κυτταρόπλασμα (→ H4). Η λιπιδική σύσταση των δύο στιβάδων της μεμβράνης διαφέρει σημαντικά. Τα γλυκολιπίδια απαντούν μόνο στην εξωτερική στιβάδα όπως περιγράφεται παρακάτω. Η χοληστερόλη (που απαντά και στις δύο στιβάδες) μειώνει τη ρευ-

στότητα της μεμβράνης και τη διαπερατότητα της πολικών ουσιών. Εντός της διοδιάστατης υγρής φωσφολιπιδαιμικής μεμβράνης απαντούνται πρωτεΐνες που, ανάλογα με τον τύπο της μεμβράνης, συνιστούν το 25% (μετελινική μεμβράνη) με 75% (έσω μεμβράνη μιτοχονδρίων) της μεμβρανικής μάζας. Πολλές από τις πρωτεΐνες αυτές διασχίζουν το σύνολο της λιπιδαιμικής διπλοστιβάδας μία (→ H1) ή περισσότερες φορές (→ H2) (διαμεμβρανικές πρωτεΐνες), λειτουργώντας ως ιοντικοί δίαυλοι, μεταφορικές πρωτεΐνες, ορμονικοί υποδοχείς κ.τλ. Οι πρωτεΐνες προσκολλώνται στη μεμβράνη μέσω των λιπόφιλων αμινοξέων τους ή συνδέονται με πρωτεΐνες οι οποίες είναι συνδεδεμένες στη μεμβράνη. Ορισμένες πρωτεΐνες μετακινούνται σχεδόν ελεύθερα εντός της μεμβράνης ενώ άλλες όπως ο αντιμεταφορέας ανιόντων των ερυθρών κυττάρων προσκολλάται στον κυτταροσκελετό. Η επιφάνεια του κυττάρου καλύπτεται κυρίως από τον γλυκοκάλυκα ο οποίος συνιστά ένα μωσαϊκό γλυκοπρωτεΐνων και γλυκολιπιδίων της κυτταρικής μεμβράνης (→ H1,4) και του εξωκυττάριου στρώματος. Ο γλυκοκάλυκας επιτελεί τις κύτταρο-κυτταρικές συνδέσεις (επιφανειακή αναγνώριση, κυτταρική προσκόλληση κ.τλ.). Για παράδειγμα, συστατικά των γλυκοκαλυκών των ουδετερόφιλων προσκολλώνται στις ενδοθηλιακές μεμβράνες που ονομάζονται σελεκτίνες (→ σελίδα 94).

Ο **κυτταροσκελετός** επιτρέπει στα κύτταρα να διατηρούν και να μεταβάλλουν το σχήμα τους (κατά την κυτταρική διαίρεση κ.τ.λ.), να επιτελούν επιλεκτικές κινήσεις (μετανάστευση, μαστίγια), και να άγουν ενδοκυττάριες μεταφορικές δραστηριότητες (κυστίδια, μίτωση). Αποτελούνται από νημάτια ακτίνης καδώς και από μικροσωληνίσκους και διάμεσα ινίδια (π.χ. νημάτια δεσμίνης), νευροϊνίδια, ινίδια κερατίνης) τα οποία εκτείνονται από το κεντρόσωμα.