

# 1

## Αρχές της κυτταρικής λειτουργίας

### ΜΑΘΗΣΙΑΚΟΙ ΣΤΟΧΟΙ

Με την ολοκλήρωση αυτού του κεφαλαίου, ο φοιτητής θα πρέπει να είναι σε θέση να απαντήσει στα ακόλουθα ερωτήματα:

1. Ποια οργανίδια συναντάμε σε ένα τυπικό ευκαρυωτικό κύτταρο, και ποια η λειτουργία τους;
2. Ποια είναι η σύσταση της κυτταρικής μεμβράνης;
3. Ποιες είναι οι κύριες κατηγορίες των μεμβρανικών πρωτεϊνών μεταφοράς και πώς πραγματοποιούν τη μεταφορά βιολογικά σημαντικών μορίων ή ιόντων κατά μήκος της μεμβράνης;
4. Τι είναι η ηλεκτροχημική κλίση και πώς χρησιμοποιείται για να καθορίσει πότε μια διαμεμβρανική μεταφορά ενός μορίου ή ιόντος είναι ενεργητική ή παθητική;
5. Ποιες είναι οι κατευθυντήριες δυνάμεις μεταφοράς νερού κατά μήκος της μεμβράνης και του τοιχώματος των αγγείων;

*Επιπρόσθετα, οι φοιτητές θα μπορούν να διακρίνουν και να κατανοήσουν τις ακόλουθες ιδιότητες των φυσιολογικά σημαντικών διαλυμάτων και υγρών:*

- Μοριακότητα και ισοκατανομή
- Ωσμωτική πίεση
- Ωσμογραμμομοριακότητα κατά βάρος και κατ' όγκο
- Ογκωτική πίεση
- Τονικότητα

Ο ανθρώπινος οργανισμός αποτελείται από δισεκατομμύρια κύτταρα. Παρόλο που τα κύτταρα μπορούν να πραγματοποιούν διαφορετικές λειτουργίες, μοιράζονται συγκεκριμένα κοινά στοιχεία. Αυτό το κεφάλαιο παρέχει μια περιλήψη αυτών των κοινών στοιχείων και εστιάζει στη σημαντική λειτουργία της μεταφοράς μορίων και νερού μέσα και έξω από το κύτταρο μέσω της κυτταρικής μεμβράνης.

### Περίληπτική αναφορά στα ευκαρυωτικά κύτταρα

Τα ευκαρυωτικά κύτταρα διακρίνονται από την παρουσία ενός πυρήνα που περιβάλλεται από μεμβράνη. Με την εξαίρεση των ώριμων ανθρώπινων ερυθρών αιμοσφαιρίων, όλα τα κύτταρα του οργανισμού περιλαμβάνουν έναν πυρήνα. Επομένως, το κύτταρο διαχωρίζεται αποτελεσματικά σε δύο τμήματα: τον πυρήνα και το κυτταρόπλασμα. Το κυτταρόπλασμα είναι ένα υδατικό διάλυμα που εμπεριέχει πολυάριθμα οργανικά μόρια, ιόντα, στοιχεία του κυτταρικού σκελετού και ένα πλήθος οργανιδίων. Πολλά από τα οργανίδια αποτελούν μεμβρανικά διαμερίσματα που πραγματοποιούν συγκεκριμένη κυτταρική λειτουργία. Ένα ιδεατό ευκαρυωτικό κύτταρο απεικονίζεται στην εικόνα 1.1, και οι

κύριες λειτουργίες ορισμένων συστατικών και διαμερισμάτων του κυττάρου συνοψίζονται στον πίνακα 1.1. Σε όσους αναγνώστες επιθυμούν μια πιο λεπτομερή παρουσίαση αυτού του υλικού συστήνεται να συμβουλευθούν ένα από τα πολλά βιβλία που διατίθενται με θέμα την κυτταρική και μοριακή βιολογία.

### Η κυτταρική μεμβράνη

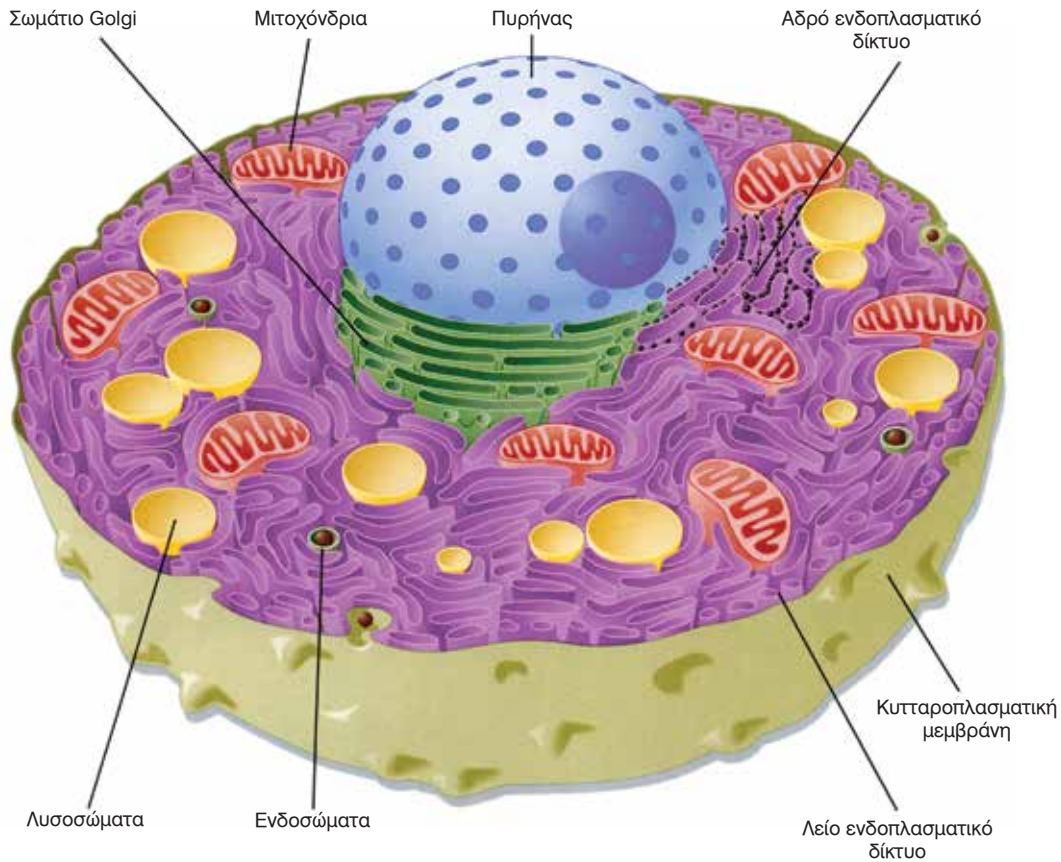
Τα κύτταρα του οργανισμού περικλείονται από μια κυτταρική μεμβράνη η οποία διαχωρίζει τα ενδοκυτταρικά περιεχόμενα από το εξωκυτταρικό περιβάλλον. Εξαιτίας των ιδιοτήτων αυτής της μεμβράνης, συγκεκριμένα της παρουσίας συγκεκριμένων μεμβρανικών πρωτεϊνών, η κυτταρική μεμβράνη συμμετέχει σε ένα πλήθος σημαντικών κυτταρικών λειτουργιών που περιλαμβάνουν τα ακόλουθα:

- Επιλεκτική μεταφορά μορίων προς και από το κύτταρο. Πρόκειται για μια λειτουργία που επιτελείται από μεμβρανικές πρωτεΐνες μεταφοράς.
- Κυτταρική αναγνώριση μέσω χρήσης αντιγόνων που βρίσκονται στην επιφάνειά τους.
- Κυτταρική επικοινωνία μέσω νευροδιαβιβαστών και υποδοχέων ορμονών και οδών μετάδοσης σημάτων.
- Οργάνωση ιστών, όπως προσωρινών και μόνιμων κυτταρικών συνδέσεων, καθώς και αλληλεπίδραση με την εξωκυτταρική μήτρα μέσω διαφόρων κυτταρικών μορίων προσκόλλησης.
- Μεμβρανιοεξαρτώμενη ενζυματική δράση.
- Καθορισμός του σχήματος του κυττάρου μέσω της σύνδεσης του κυτταρικού σκελετού με την κυτταρική μεμβράνη

Σε αυτό το κεφάλαιο θα αναλυθεί η δομή και λειτουργία της κυτταρικής μεμβράνης των ευκαρυωτικών κυττάρων. Πιο συγκεκριμένα, το κεφάλαιο εστιάζει στη μεταφορά μορίων και νερού κατά μήκος της κυτταρικής μεμβράνης. Εδώ παρουσιάζονται μόνο οι αρχές της μεμβρανικής μεταφοράς. Πρόσθετα στοιχεία σχετικά με συγκεκριμένα είδη κυττάρων παρουσιάζονται στις διάφορες ενότητες και τα κεφάλαια του βιβλίου.

### Δομή και σύσταση

Η κυτταρική μεμβράνη των ευκαρυωτικών κυττάρων αποτελείται από μια διπλοστοιβάδα λιπιδίων και πρωτεϊνών πάχους 5 nm (Εικ. 1-2). Κάποιες από τις πρωτεΐνες που σχετίζονται με την μεμβράνη ενσωματώνονται στη λιπιδική διπλοστοιβάδα, ενώ άλλες προσκολλώνται πιο χαλαρά στην εσωτερική και εξωτερική επιφάνεια της μεμβράνης, συχνά μέσω πρόσδεσης στις ήδη ενσωματωμένες πρωτεΐνες της μεμβράνης.

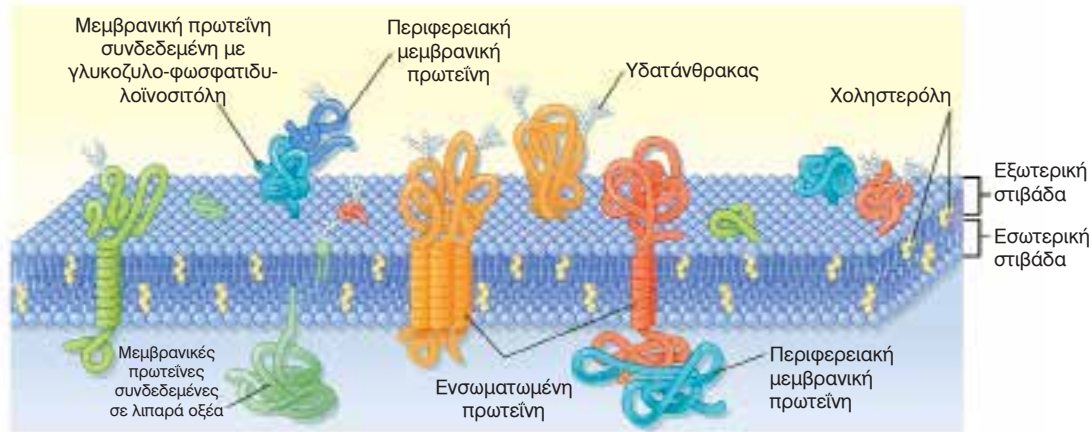


• **Εικόνα 1.1.** Σχηματική απεικόνιση ενός ευκαρυωτικού κυττάρου. Το επάνω τμήμα του κυττάρου έχει αφαιρεθεί, για να γίνει εμφανής ο πυρήνας και τα διάφορα ενδοκυτταρικά οργανίδια. Για λεπτομέρειες, βλέπε το κείμενο.

ΠΙΝΑΚΑΣ  
1.1

### Κύριες λειτουργίες ορισμένων ευκαρυωτικών κυτταρικών συστατικών και διαμερισμάτων

Συστατικό	Κύρια λειτουργία
Κυτοσόλιο	Μεταβολισμός, πρωτεϊνοσύνθεση (ελεύθερα ριβοσώματα)
Κυτταροσκελετός	Σχήμα και κίνηση του κυττάρου, ενδοκυτταρική μεταφορά
Πυρήνας	Γονιδίωμα (22 αυτοσωμικά και 2 φυλετικά χρωμοσώματα), σύνθεση DNA και RNA
Μιτοχόνδρια	Σύνθεση ATP με οξειδωτική φωσφορυλίωση, αποθήκη ιόντων Ca
Λείο ενδοπλασματικό δίκτυο	Σύνθεση λιπιδίων, αποθήκη ιόντων Ca
Ελεύθερα ριβοσώματα	Μετάφραση mRNA σε κυτοσολικές πρωτεΐνες
Αδρό ενδοπλασματικό δίκτυο	Μετάφραση mRNA σε μεμβρανοσχετιζόμενες πρωτεΐνες ή για έκκριση έξω από το κύτταρο
Λυσόσωμα	Ενδοκυττάρια αποικοδόμηση
Ενδόσωμα	Κυτταρική επαναπρόσληψη χοληστερόλης, απομάκρυνση υποδοχέων από την κυτταρική μεμβράνη, επαναπρόσληψη μικρών μορίων και νερού μέσα στο κύτταρο, ενδοκυττάρωση μεγάλων μορίων (πχ. Βακτήρια, κυτταρικά υπολείμματα)
Σύμπλεγμα Golgi	Τροποποίηση, διαλογή και πακετάρισμα πρωτεϊνών και λιπιδίων για μεταφορά σε άλλα οργανίδια μέσα στο κύτταρο ή για έκκριση έξω από το κύτταρο
Πρωτεόσωμα	Αποικοδόμηση ενδοκυττάρων πρωτεϊνών
Υπεροξειδισώματα	Αποτοξίνωση χημικών ουσιών
ATP, τριφωσφορική αδενοσίνη; mRNA, αγγειοφόρο RNA	



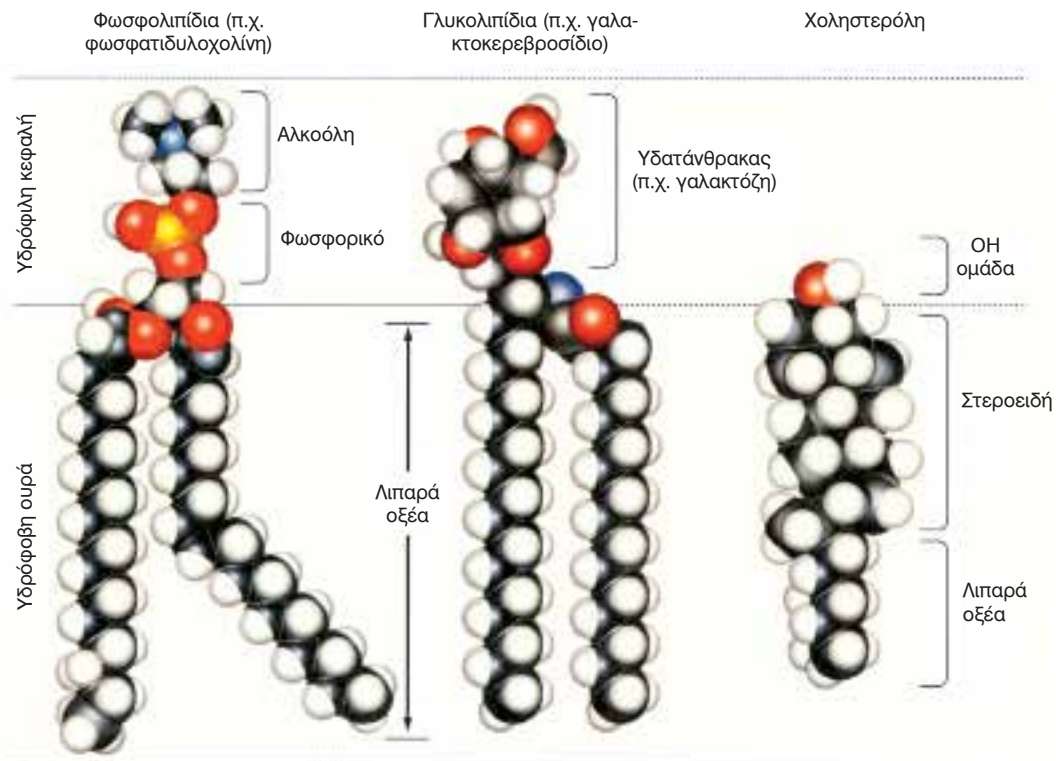
• **Εικόνα 1-2.** Σχηματική απεικόνιση της κυτταρικής μεμβράνης. Δεν απεικονίζονται οι λιπιδικές σχεδίες. Για λεπτομέρειες, βλέπε το κείμενο. (Τροποποιημένο από την Εικόνα 12-3 στο Cooper GM: *The Cell – A Molecular Approach*, 2nd ed. Washington DC, Sinauer, 2000.)

### Λιπίδια μεμβρανών

Τα μεγαλύτερα λιπίδια της κυτταρικής μεμβράνης είναι **φωσφολιπίδια** ή **φωσφολυκερίδια**. Τα φωσφολιπίδια είναι αμφίφιλα μόρια που περιέχουν μια φορτισμένη (ή πολική) υδρόφιλη κεφαλή και δύο (μη πολικές) υδρόφοβες αλυσίδες λιπαρών ακυλίων (Εικ. 1-3). Η αμφίφιλη φύση του φωσφολιπιδικού μορίου είναι ουσιώδους σημασίας για τον

σχηματισμό της διπλοστοιβάδας: Οι αλυσίδες υδρόφωβων λιπαρών ακυλίων συνιστούν τον πυρήνα της διπλοστοιβάδας και οι ομάδες πολικών κεφαλών βρίσκονται εκτεθειμένες στην επιφάνεια.

Η πλειονότητα των μεμβρανικών φωσφολιπιδίων έχουν έναν κορμό γλυκερόλης, στον οποίο προσκολλώνται αλυσίδες λιπαρών ακυλίων, καθώς και μια αλκοόλη συνδεδεμένη



• **Εικόνα 1-3.** Μοντέλα των κυριότερων κατηγοριών λιπιδίων της κυτταρικής μεμβράνης, που απεικονίζουν τις υδρόφιλες και υδρόφοβες περιοχές των μορίων. Τα μόρια είναι διατεταγμένα όπως βρίσκονται σε μία πτυχή της διπλοστοιβάδας. Η αντίθετη πτυχή δεν απεικονίζεται. Μία από τις αλυσίδες λιπαρών ακυλίων στο φωσφολιπιδικό μόριο είναι ακόρεστη. Η ύπαρξη αυτού του διπλού δεσμού δημιουργεί μια «συστροφή» στην αλυσίδα λιπαρών οξέων που παρεμποδίζει τη στενή συγκέντρωση μεμβρανικών λιπιδίων και αυξάνει τη ρευστότητα της μεμβράνης. (Τροποποιημένο από το Hansen JT, Koeppe BM: *Netter's Atlas of Human Physiology*. Teterboro, NJ, Icon Learning Systems, 2002.)

με γλυκερόλη μέσω μιας φωσφορικής ομάδας. Οι κοινές αλκοόλες είναι η χολίνη, η αιθανολαμίνη, η σερίνη, η ινοσιτόλη και η γλυκερόλη. Ένα άλλο σημαντικό φωσφολιπίδιο, η σφιγγομυελίνη, έχει ως κορμό την αμινο-αλκοόλη σφιγγοσίνη αντί της γλυκερόλης. Ο Πίνακας 1-2 αποτελεί κατάλογο αυτών των κοινών φωσφολιπιδίων. Οι αλυσίδες λιπαρών ακυλίων έχουν συνήθως μήκος 14 ως 20 ατόμων άνθρακα και μπορεί να είναι κορεσμένες ή ακόρεστες (δηλ. να περιέχουν έναν ή περισσότερους διπλούς δεσμούς).

Η σύνθεση των φωσφολιπιδίων της μεμβράνης διαφέρει μεταξύ διαφορετικών τύπων κυττάρων, ακόμη και μεταξύ των πτυχών της διπλοστοιβάδας. Για παράδειγμα, στην πλασματική μεμβράνη του ερυθροκυττάρου η φωσφατιδυλοχολίνη και η σφιγγομυελίνη εντοπίζονται κυρίως στην εξωτερική πτυχή της μεμβράνης, ενώ η φωσφατιδυλαιθανολαμίνη, η φωσφατιδυλοσερίνη και η φωσφατιδυλινοσιτόλη εντοπίζονται στην εσωτερική πτυχή. Όπως περιγράφεται λεπτομερώς στο Κεφάλαιο 3, η φωσφατιδυλινοσιτόλη διαδραματίζει σημαντικό ρόλο στην μετάδοση σημάτων και η θέση της στην εσωτερική πτυχή της μεμβράνης διευκολύνει την εκτέλεση αυτού του έργου της μετάδοσης σημάτων.

Το μόριο στερόλης **χοληστερόλη** είναι επίσης ένα πολύ σημαντικό συστατικό στοιχείο της διπλοστοιβάδας (Εικ. 1-3). Εντοπίζεται σε αμφότερες τις πτυχές και εξυπηρετεί την σταθεροποίηση της μεμβράνης σε κανονική θερμοκρασία σώματος (37° C). Το 50% των λιπιδίων της μεμβράνης είναι χοληστερόλη. Η μικρότερη κατηγορία λιπιδίων που περιέχονται στην κυτταρική μεμβράνη είναι τα γλυκολιπίδια. Αυτά τα λιπίδια, όπως φανερώνει και το όνομά τους, περιέχουν δύο αλυσίδες λιπαρών ακυλίων συνδεδεμένες σε ομάδες πολικών κεφαλών, οι οποίες αποτελούνται από υδατάνθρακες (Εικ. 1-3). Όπως αναλύεται και στην ενότητα των μεμβρανικών πρωτεϊνών, ένα γλυκολιπίδιο, η γλυκοφωσφατιδυλινοσιτόλη (GPI) διαδραματίζει σημαντικό ρόλο στην αγκύρωση πρωτεϊνών στην εξωτερική πτυχή της μεμβράνης. Τόσο η χοληστερόλη όσο και τα γλυκολιπίδια, όπως τα φωσφολιπίδια, είναι αμφίφιλα και προσανατολίζονται με τις πολικές τους ομάδες στην εξωτερική επιφάνεια της πτυχής της μεμβράνης. Τα υδρόφοβα τμήματά τους, επομένως, βρίσκονται εντός του εσωτερικού της διπλοστοιβάδας.

Η διπλοστοιβάδα των λιπιδίων δεν είναι μια στατική δομή. Τα λιπίδια και οι σχετιζόμενες πρωτεΐνες μπορούν να διαχέονται ελεύθερα στο επίπεδο τμήμα της μεμβράνης. Η ρευστότητα της μεμβράνης εξαρτάται από την θερμοκρασία και από την σύνθεσή της σε λιπίδια. Με την αύξηση της θερμοκρασίας, η μεμβράνη γίνεται πιο ρευστή. Η ύπαρξη ακόρεστων αλυσίδων λιπαρών οξέων σε φωσφολιπίδια και γλυκολιπίδια επίσης αυξάνει την ρευστότητα της μεμ-

βράνης. Αν μια αλυσίδα λιπαρών ακυλίων είναι ακόρεστη, η ύπαρξη ενός διπλού δεσμού προκαλεί μια «συστροφή» στο μόριο (Εικ. 1-3). Αυτή η συστροφή εμποδίζει το μόριο να συνδεθεί στενά με τα περιβάλλοντα λιπίδια και, ως εκ τούτου, αυξάνεται η ρευστότητα της μεμβράνης. Παρόλο που η λιπιδική διπλοστοιβάδα είναι «ρευστή» η μετακίνηση πρωτεϊνών στη μεμβράνη μπορεί να είναι περιορισμένη. Για παράδειγμα, μεμβρανικές πρωτεΐνες μπορεί να είναι αγκιστρωμένες σε συστατικά του κυτταρικού σκελετού, που περιορίζει τις μετακινήσεις τους. Επίσης, υπάρχουν και μεμβρανικές περιοχές που είναι απομονωμένες. Ένα σημαντικό παράδειγμα αυτού είναι συναντώνται σε επιθηλιακού ιστούς. Αποφρακτικά συμπλέγματα (πχ. Στενοσύνδεσμοι) διαχωρίζουν την πλασματική μεμβράνη του επιθηλιακού κυττάρου σε 2 περιοχές: τη κορυφαία και τη βασηοπλευρική (δες Κεφάλαιο 2). Ο στοχευμένος εντοπισμός των μεμβρανικών πρωτεϊνών στην μία ή την άλλη περιοχή επιτρέπει στα επιθηλιακά κύτταρα να πραγματοποιούν την μεταφορά μέσω φορέων των ουσιών από τη μια πλευρά του επιθηλιακού κυττάρου στην άλλη. Η ικανότητα να πραγματοποιούν αυτή τη μεταφορά είναι σημαντική για τη λειτουργία διαφόρων οργανικών συστημάτων (πχ. της γαστρεντερικής οδού και των νεφρών). Επιπρόσθετα, κάποιες μεμβρανικές περιοχές περιέχουν λιπίδια (πχ. σφιγγομυελίνη και χοληστερόλη) που συγκεντρώνονται στις επονομαζόμενες **λιπιδικές σχεδίες**. Αυτές οι λιπιδικές σχεδίες είναι συχνά συνδεδεμένες με συγκεκριμένες πρωτεΐνες και διαχέονται στον επίπεδο χώρο της μεμβράνης ως διακριτές μονάδες. Οι λιπιδικές σχεδίες εμφανίζονται να επιτελούν πλήθος λειτουργιών. Μια σημαντική λειτουργία αυτών των σχεδιών είναι ο διαχωρισμός των σηματοδοτικών μορίων.

### Μεμβρανικές πρωτεΐνες

Ένα ποσοστό της τάξης του 50% της μεμβράνης αποτελείται από πρωτεΐνες. Αυτές οι μεμβρανικές πρωτεΐνες ταξινομούνται ως ενσωματωμένες, αγκιστρωμένες σε λιπίδια ή περιφερικές.

Οι **ενσωματωμένες μεμβρανικές πρωτεΐνες** είναι ενσωματωμένες στην λιπιδική διπλοστοιβάδα, όπου υδρόφοβα υπολείμματα αμινοξέων συνδέονται με τις αλυσίδες υδρόφοβων λιπαρών ακυλίων των μεμβρανικών λιπιδίων. Πολλές ενσωματωμένες μεμβρανικές πρωτεΐνες διατρέχουν την διπλοστοιβάδα και ορίζονται ως **διαμεμβρανικές πρωτεΐνες**. Οι διαμεμβρανικές πρωτεΐνες διαθέτουν και υδρόφοβες και υδρόφιλες περιοχές. Η υδρόφοβη περιοχή, που συχνά έχει την μορφή μιας α έλικας με τα υδρόφοβα αμινοξέα προς τα έξω, διατρέχει την μεμβράνη. Τα υδρόφιλα υπολείμματα αμινοξέων εκτίθενται στο υδατικό περιβάλλον σε κάθε πλευρά της μεμβράνης. Οι διαμεμβρανικές πρωτεΐνες μπορούν να διαπεράσουν την μεμβράνη πολλές φορές.

Μια πρωτεΐνη μπορεί επίσης να προσκολλάται στην μεμβράνη μέσω **λιπιδικών αγκυρών**. Το γλυκολιπίδιο GPI αγκυρώνει τις πρωτεΐνες στην εξωτερική πτυχή της μεμβράνης. Οι πρωτεΐνες μπορούν να προσκολλώνται στην εσωτερική πτυχή μέσω του αμινοτελικού άκρου τους από λιπαρά οξέα (πχ. μυριστάτη ή παλμιτάτη) ή μέσω του καρβοξυτελικού άκρου τους μέσω πρηνυλιωμένων αγκυρών (πχ. φαρνεσύλη ή γερανυλγερανύλη).

Οι **περιφερειακές πρωτεΐνες** μπορούν να συνδέονται με τις ομάδες πολικών κεφαλών των μεμβρανικών λιπιδίων, αλλά πιο συχνά προσδένονται σε ενσωματωμένες πρωτεΐνες ή σε αγκιστρωμένες σε λιπίδια πρωτεΐνες.

ΠΙΝΑΚΑΣ  
1-2

Λιπίδια κυτταρικής μεμβράνης

Φωσφολιπίδιο	Θέση πτυχής
Φωσφατιδυλοχολίνη	Εξωτερική
Σφιγγομυελίνη	Εξωτερική
Φωσφατιδυλαιθανολαμίνη	Εσωτερική
Φωσφατιδυλοσερίνη	Εσωτερική
Φωσφατιδυλινοσιτόλη*	Εσωτερική

\* συμμετέχει στη μετάδοση σημάτων.



## ΣΤΟ ΚΥΤΤΑΡΙΚΟ ΕΠΙΠΕΔΟ

Υπάρχει μια υπεροικογένεια μεμβρανικών πρωτεϊνών που εξυπηρετούν ως υποδοχείς για πολλές ορμόνες, νευροδιαβιβαστές και πολυάριθμα φάρμακα. Αυτοί οι υποδοχείς συνδέονται με ετεροτριμερείς G-πρωτεΐνες και ονομάζονται υποδοχείς συζευγμένοι με G-πρωτεΐνες (βλ. Κεφάλαιο 3). Αυτές οι πρωτεΐνες διατρέχουν την μεμβράνη με επτά διαμεμβρανικές περιοχές α-έλικας. Η θέση πρόσδεσης του κάθε προσδέτη βρίσκεται είτε στο εξωκυτταρικό τμήμα της πρωτεΐνης (μεγάλοι προσδέτες) είτε στο διαμεμβρανικό τμήμα (μικροί προσδέτες). Το εξωκυτταρικό τμήμα της πρωτεΐνης περιέχει την θέση πρόσδεσης του συνδέτη, ενώ το κυτταροπλασματικό τμήμα συνδέεται με G-πρωτεΐνες. Η υπεροικογένεια των μεμβρανικών πρωτεϊνών συνιστά την τρίτη μεγαλύτερη οικογένεια γονιδίων στους ανθρώπινους οργανισμούς. Σχεδόν τα μισά από τα μη αντιβιοτικά φάρμακα που συνταγογραφούνται στοχεύουν υποδοχείς που συνδέονται με G-πρωτεΐνες.

Σε πολλά κύτταρα, μερικά από τα λιπίδια και τις πρωτεΐνες που βρίσκονται στην εξωτερική πλευρά της μεμβράνης είναι γλυκοζυλιωμένα (πχ. έχουν κοντές αλυσίδες σακχάρων, που ονομάζονται *ολιγοσακχαρίτες*, κολλημένα πάνω τους). Αυτά τα γλυκολιπίδια και οι γλυκοπρωτεΐνες σχηματίζουν τον γλυκοκάλυκα. Ανάλογα με τον τύπο του κυττάρου αυτά τα γλυκολιπίδια και οι γλυκοπρωτεΐνες μπορεί να εμπλέκονται στην κυτταρική αναγνώριση (πχ. αντιγόνα κυτταρικής επιφάνειας) και στη δημιουργία των κυτταρικών αλληλεπιδράσεων (πχ. προσκόλληση των ουδετεροφίλων στα αγγειακά ενδοθηλιακά κύτταρα).

### Μεμβρανική μεταφορά

Παρόλο που οι πρωτεΐνες της κυτταρικής μεμβράνης πραγματοποιούν πολλές σημαντικές λειτουργίες, όπως τονίστηκε προηγουμένως, το υπόλοιπο αυτού του κεφαλαίου εστιάζει σε μια ομάδα πρωτεϊνών της κυτταρικής μεμβράνης: τις μεμβρανικές πρωτεΐνες μεταφοράς, ή μεταφορείς. Υπολογίζεται ότι περίπου το 10% των ανθρώπινων γονιδίων (~2000) κωδικοποιούν πρωτεΐνες-μεταφορείς. Αποτελούν επίσης στόχο για διάφορα φάρμακα.

Η κανονική λειτουργία των κυττάρων απαιτεί συνεχή κίνηση του νερού και των διαλυτών εντός και εκτός του κυττάρου. Το ενδοκυτταρικό και εξωκυτταρικό υγρό αποτελείται κυρίως από  $H_2O$  στο οποίο διαλύονται διάφοροι διαλύτες (π.χ. ιόντα, γλυκόζη, αμινοξέα). Η κυτταρική μεμβράνη, με το υδροφόβο εσωτερικό της, συνιστά ένα αποτελεσματικό εμπόδιο στην κίνηση ουσιαστικά όλων αυτών των βιολογικά σημαντικών διαλυτών. Επιπλέον, περιορίζει την κίνηση του νερού διαμέσου της μεμβράνης. Η παρουσία συγκεκριμένων μεμβρανικών μεταφορέων στη μεμβράνη είναι υπεύθυνη για την μετακίνηση αυτών των διαλυτών και του νερού κατά μήκος της μεμβράνης.

### Πρωτεΐνες μεμβρανικής μεταφοράς

Οι μεμβρανικοί μεταφορείς μπορούν να ταξινομηθούν με πολλούς διαφορετικούς τρόπους. Σε αυτό το κεφάλαιο οι μεταφορείς χωρίζονται σε 4 γενικές κατηγορίες: διάλυοι νερού, ιοντικοί διάλυοι, πρωτεΐνες φορείς διαλυτών ουσιών και μεταφορείς εξαρτώμενοι από ATP. Ο Πίνακας 1-3 συγκεντρώνει όλες τις κύριες κατηγορίες πρωτεϊνών μεμβρα-

## ΠΙΝΑΚΑΣ 1-3 Κύριες κατηγορίες μεταφορέων της κυτταρικής μεμβράνης

Κατηγορία	Τρόπος μεταφοράς	Ρυθμός μεταφοράς
Πόροι	Ανοικτός (όχι ελεγχόμενος)	Έως $10^9$ μόρια/sec
Ιοντικοί διάλυοι	Ελεγχόμενος	$10^6$ - $10^8$ μόρια/sec
Πρωτεΐνη φορέας	Κυκλικός	$10^2$ - $10^4$ μόρια/sec
Εξαρτώμενος από το ATP διάλυοι	Κυκλικός	$10^2$ - $10^4$ μόρια/sec

Παραδείγματα περιλαμβάνουν τις πορίνες που υπάρχουν στην εξωτερική μεμβράνη των μιτοχονδρίων και διάλυους νερού (πχ. υδατοπορίνες) που λειτουργούν όπως οι πόροι.  
ATP, τριφωσφορική αδενοσίνη

νικής μεταφοράς, τον τρόπο μεταφοράς που ακολουθούν και τον ρυθμό με τον οποίο μεταφέρουν μόρια ή ιόντα κατά μήκος της μεμβράνης.

### Διάλυοι νερού

Οι διάλυοι νερού, αλλιώς γνωστοί και ως υδατοπορίνες (AQP) είναι οι κύριες οδοί για την μετακίνηση του νερού προς και από το κύτταρο. Κατανέμονται ευρέως σε όλο το σώμα (πχ. εγκέφαλο, πνεύμονες, νεφρά, σιελογόνοι αδένες, γαστρεντερική οδό και σκώτι). Τα κύτταρα εκφράζουν διαφορετικές ισομορφές υδατοπορινών, και μερικά κύτταρα εκφράζουν πολλές ισομορφές. Για παραδειγμα, τα κύτταρα στους σπειραματικούς σωλήνες των νεφρών εκφράζουν υδατοπορίνη 3 και 4 στη βασηοπλευρική μεμβράνη και υδατοπορίνη 2 στη κορυφαία μεμβράνη. Επίσης, η ποσότητα υδατοπορίνης 2 ρυθμίζεται από την αντιδιουρητική ορμόνη (που επίσης ονομάζεται βαζοπρεσίνη), η οποία είναι σημαντική για την ικανότητα των νεφρών να συγκεντρώνουν την ουρία (δες κεφάλαιο 35).

Παρόλο που όλες οι ισομορφές των υδατοπορινών επιτρέπουν την παθητική κίνηση του νερού κατά μήκος της μεμβράνης, μερικές ισομορφές παρέχουν επίσης μια οδό μετακίνησης και για άλλα μόρια, όπως η γλυκερόλη, η ουρία, η μανιτόλη, οι πουρίνες, πυριμιδίνες,  $CO_2$  και η αμμωνία. Επειδή η γλυκερόλη ήταν από τα πρώτα μόρια που αναγνωρίστηκαν να διαπερνούν την μεμβράνη μέσω κάποιων υδατοπορινών, αυτές ονομάστηκαν υδατογλυκεροπορίνες (δες επίσης Κεφάλαιο 34). Η ποσότητα του νερού που μπορεί να εισέλθει στο κύτταρο ή να εξέλθει από αυτό μέσω των υδατοπορινών ρυθμίζεται κυρίως με μεταβολή του αριθμού των υδατοπορινών στην μεμβράνη.



## ΣΤΟ ΚΥΤΤΑΡΙΚΟ ΕΠΙΠΕΔΟ

Κάθε μόριο υδατοπορίνης αποτελείται από 6 διαμεμβρανικές περιοχές και ένα κεντρικό πόρο μεταφοράς νερού. Τέσσερα μονομερή υδατοπορίνης συγκεντρώνονται ώστε να σχηματίσουν ένα ομοτετραμερές στην κυτταρική μεμβράνη με κάθε μονομερές να λειτουργεί ως διάλυοι νερού.