

David Sadava
David M. Hillis
H. Craig Heller
Sally D. Hacker



Η ΕΠΙΣΤΗΜΗ ΤΗΣ ΒΙΟΛΟΓΙΑΣ

Γενική Βιολογία · Γενετική · Εξέλιξη

Κεφάλαιο 6

Κυτταρικές Μembrάνες

Πρώτη ελληνική έκδοση
Ενδέκατη αμερικανική Έκδοση

Επιστημονική επιμέλεια
της ελληνικής έκδοσης
Μαρία Γαζούλη



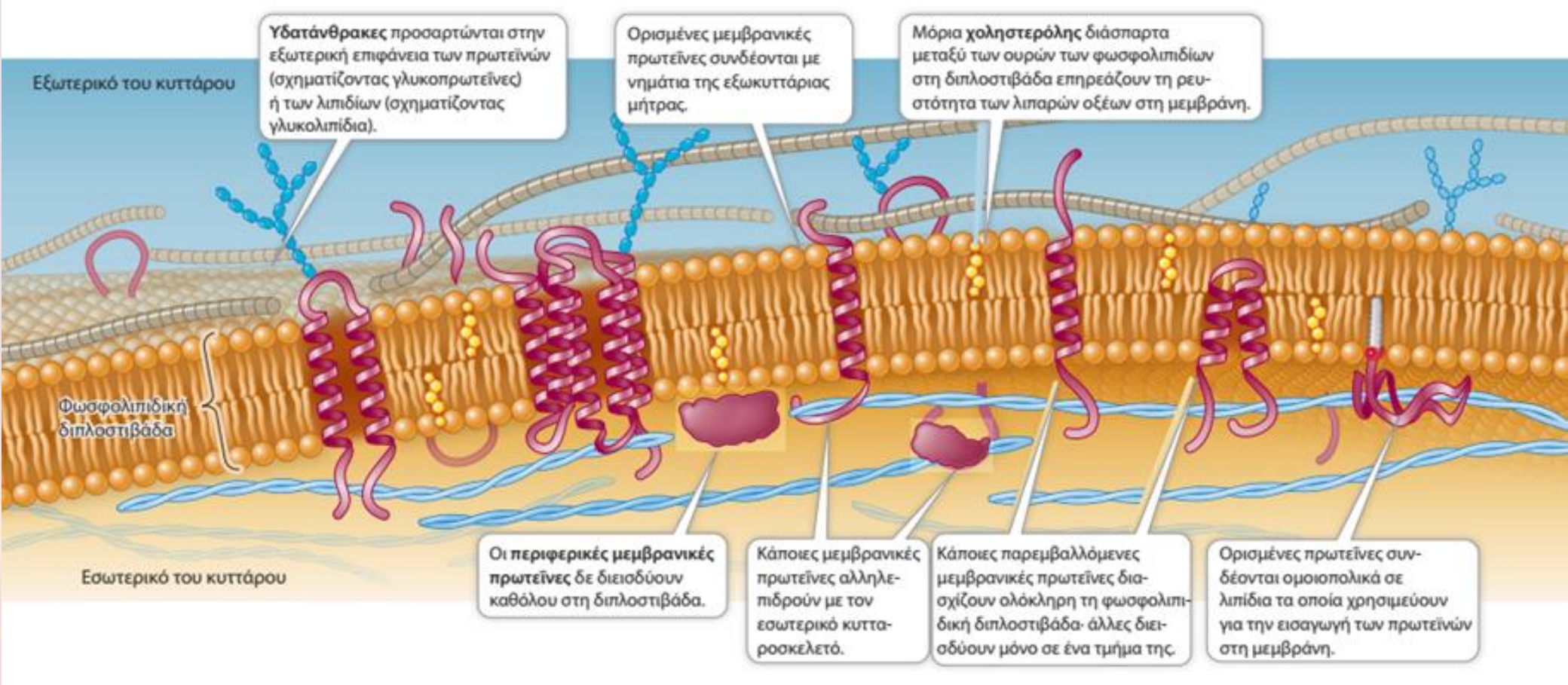
ΕΚΔΟΣΕΙΣ ΠΑΠΑΖΙΣΗ

- 6.1 Οι βιολογικές μεμβράνες είναι διπλοστιβάδες λιπιδίων-πρωτεϊνών
- 6.2 Η κυτταρική μεμβράνη είναι σημαντική για την κυτταρική προσκόλληση και αναγνώριση
- 6.3 Ενώσεις μπορούν να περάσουν τις μεμβράνες με παθητικές διαδικασίες
- 6.4 Η ενεργός μεταφορά διαμέσου των μεμβρανών απαιτεί ενέργεια
- 6.5 Τα μεγάλα μόρια εισέρχονται και εξέρχονται στο κύτταρα μέσω κυστιδίων

- Μία λιπιδική διπλοστιβάδα σχηματίζεται ως αποτέλεσμα δύο τύπων αλληλεπιδράσεων: υδρόφοβων αλληλεπιδράσεων των μη πολικών ουρών των φωσfolιπιδίων και υδρόφιλων αλληλεπιδράσεων μεταξύ των πολικών κεφαλών των φωσfolιπιδίων και των μορίων του νερού.
- Οι πρωτεΐνες που συνδέονται με τις μεμβράνες μπορεί να είναι ενσωματωμένες στη λιπιδική διπλοστιβάδα ή να συνδέονται με μέρη της μεμβράνης που προβάλλουν από αυτή.
- Οι μεμβράνες είναι δυναμικές δομές που υφίστανται συνεχή αλλαγή.
- Ο βαθμός ρευστότητας των μεμβρανών επηρεάζεται από τη λιπιδική σύσταση και τη θερμοκρασία.

- Το μοντέλο του ρευστού μωσαϊκού περιγράφει τη γενική δομή των βιολογικών μεμβρανών.
- Τα φωσφολιπίδια σχηματίζουν μια διπλοστιβάδα σαν λίμνη όπου ποικιλία πρωτεϊνών επιπλέει.
- Τα φωσφολιπίδια έχουν μια πολική υδρόφιλη κεφαλή και μια υδρόφοβη υδρογονανθρακική ουρά.
- Τα φωσφολιπίδια διαφέρουν στις αλυσίδες των λιπαρών οξέων που φέρουν. Αυτές μπορούν να διαφέρουν μεταξύ τους στο μήκος της υδρογονανθρακικής αλυσίδας και το βαθμό κορεσμού.

Εικόνα 6.1 Το Μοντέλο του Ρευστού Μωσαϊκού



Εικόνα 6.1 Το Μοντέλο του Ρευστού Μωσαϊκού Η γενική μοριακή δομή μιας βιολογικής μεμβράνης είναι μία συνεχής φωσφολιπιδική διπλοστιβάδα με πρωτεΐνες εγκλεισμένες σε αυτή ή συνδεόμενες με αυτή.

- Το εσωτερικό των μεμβρανών είναι ρευστό επιτρέποντας πλευρικές κινήσεις των μορίων.
- Τα μόρια πολύ σπάνια μπορούν να αλλάξουν επίπεδο μεταβαίνοντας από τη μια πλευρά στην άλλη πλευρά της μεμβράνης.
- Έτσι οι δύο στιβάδες της μεμβράνης (εσωτερική και εξωτερική πλευρά) διαφέρουν αρκετά μεταξύ τους.

Η ρευστότητα της μεμβράνης εξαρτάται από:

Λιπιδική σύσταση

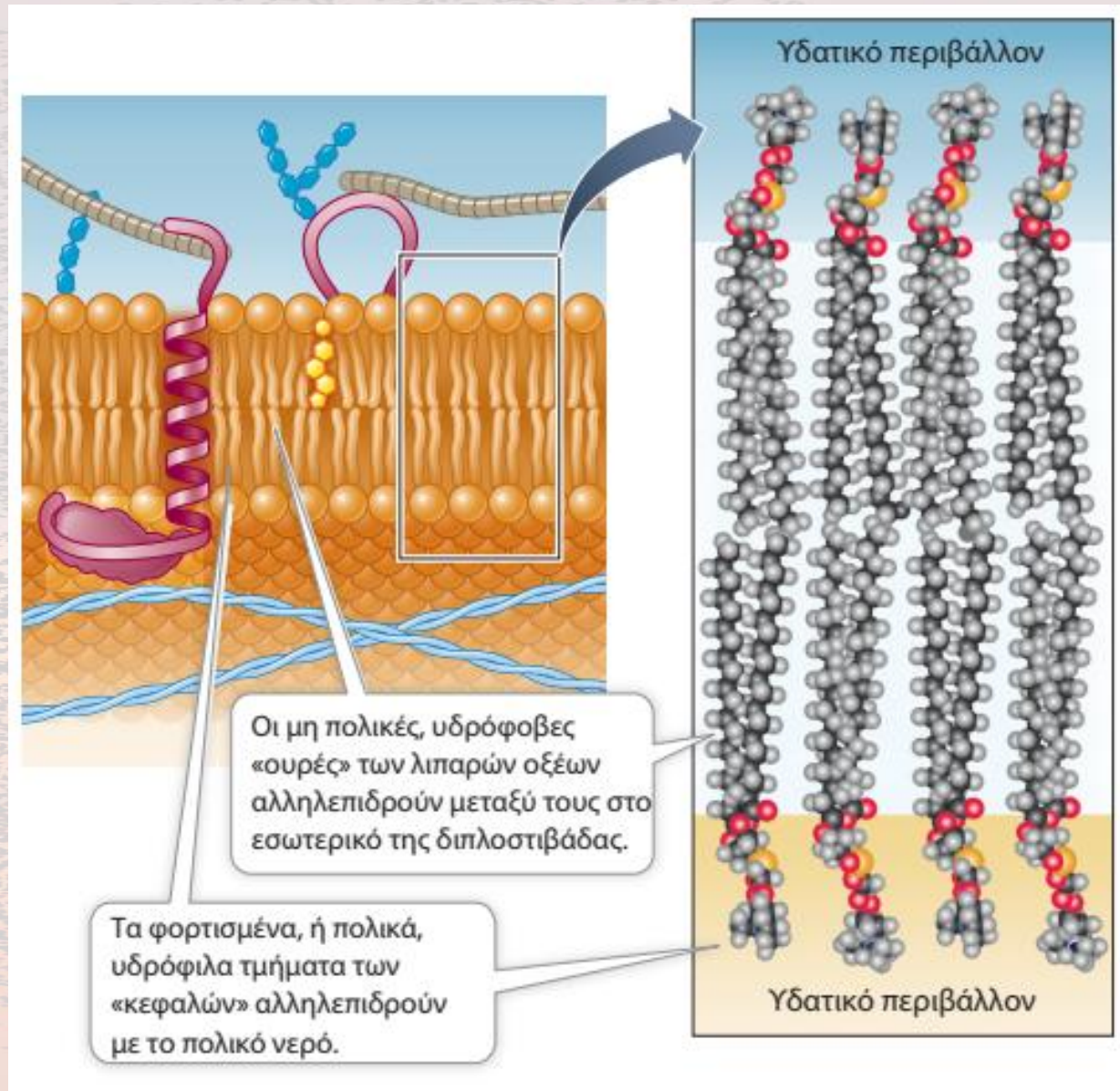
- Η χοληστερόλη και τα λιπαρά οξέα μακριάς αλυσίδας που είναι κορεσμένα κάνουν τη μεμβράνη λιγότερο ρευστή.
- Τα ακόρεστα λιπαρά οξέα εμφανίζουν κάμψη στο μόριό τους και έτσι πακετάρονται λιγότερο πυκνά οπότε η μεμβράνη είναι πιο ρευστή.

Θερμοκρασία

- Η ρευστότητα της μεμβράνης ελαττώνεται όσο μειώνεται η θερμοκρασία.
- Μερικοί οργανισμοί το λιπιδικό περιεχόμενο των κυτταρικών μεμβρανών όταν κρυώνουν αντικαθιστώντας τα κορεσμένα με ακόρεστα λιπαρά οξέα με μικρότερες υδρογονανθρακινές ουρές.

Εικόνα 6.2
Φωσφολιπιδική
Διπλοστιβάδα

Η φωσφολιπιδική διπλοστιβάδα διαχωρίζει δύο υδατικές περιοχές. Τα οχτώ μόρια φωσφολιπιδίων που παρουσιάζονται δεξιά αντιπροσωπεύουν μια μικρή εγκάρσια τομή μιας μεμβρανικής διπλοστιβάδας.



- Οι μεμβράνες περιέχουν επίσης πρωτεΐνες, ο αριθμός τους διαφέρει ανάλογα με τη λειτουργία της μεμβράνης.

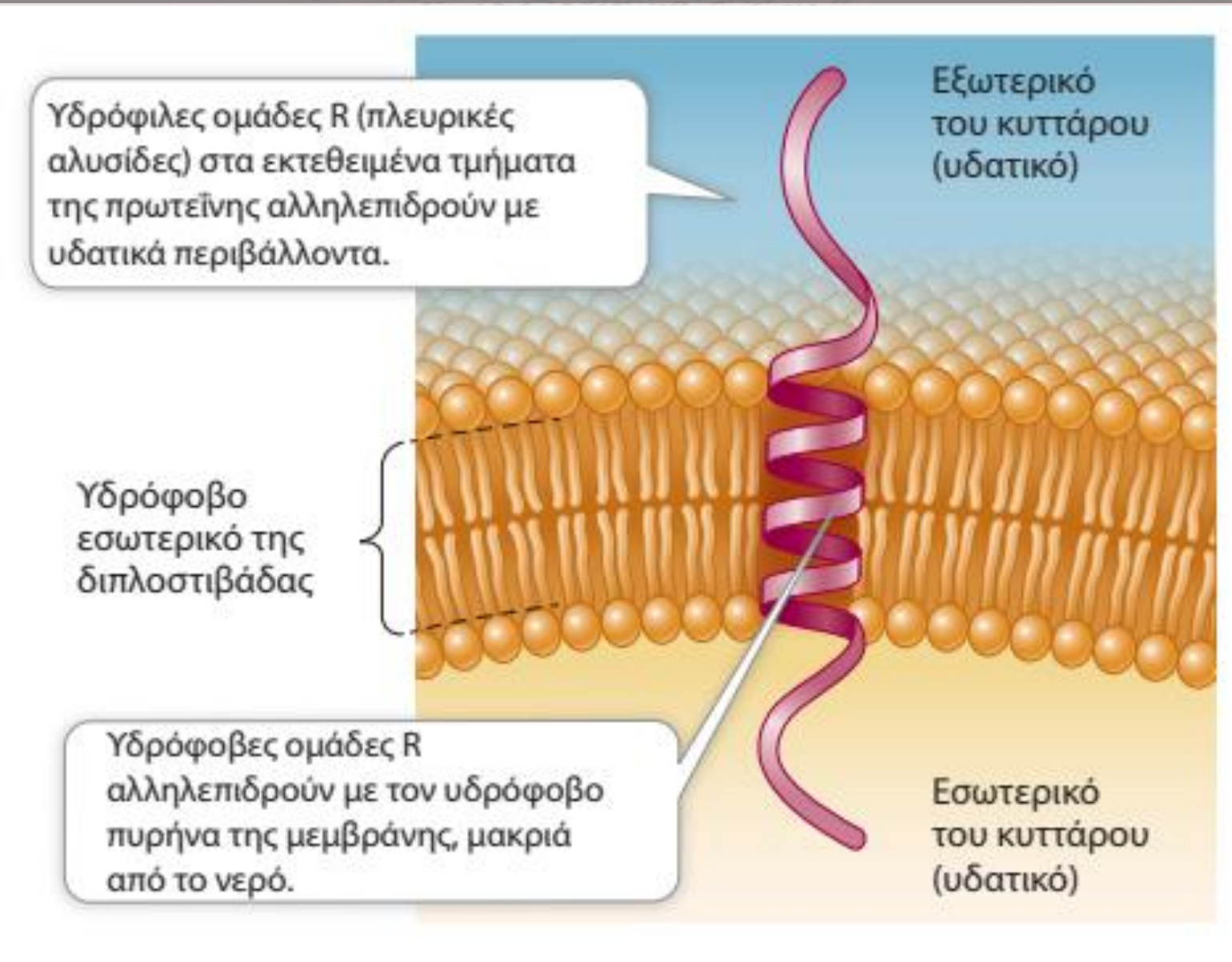
Κύριοι τύποι πρωτεϊνών:

- **Ενσωματωμένες:** έχουν υδρόφοβες και υδρόφιλες περιοχές. Μερικές διαπερνούν τη μεμβράνη ενώ άλλες είναι μερικώς ενσωματωμένες.
- **Περιφερικές:** δεν έχουν υδρόφοβες διαμεμβρανικές περιοχές και δεν διαπερνούν τη λιπιδική διπλοστιβάδα.

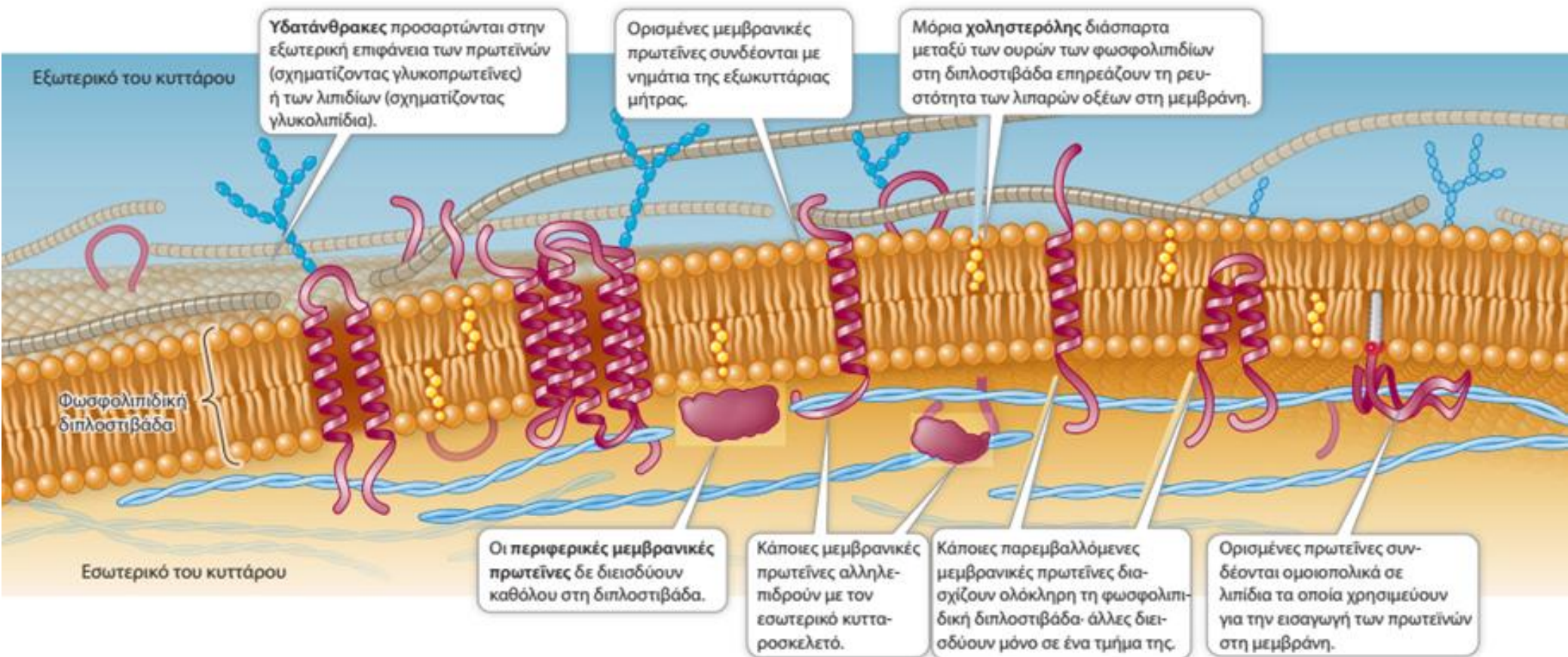
Οι μεμβρανικές πρωτεΐνες και τα λιπίδια αλληλεπιδρούν μη-ομοιοπολικά.

- **Πρωτεΐνες που αγκυροβολούν στη μεμβράνη μέσω λιπιδίων:** έχουν λιπίδια ομοιοπολικά συνδεδεμένα και μέσω αυτών αγκυροβολούν στη λιπιδική διπλοστιβάδα.

Εικόνα 6.3
Αλληλεπιδράσεις των Παρεμβαλλόμενων Μεμβρανικών Πρωτεϊνών Μια παρεμβαλλόμενη μεμβρανική πρωτεΐνη συγκρατείται στη μεμβράνη μέσω της κατανομής των υδρόφιλων και υδρόφοβων πλευρικών αλυσίδων στα αμινοξέα της. Τα υδρόφιλα τμήματα της πρωτεΐνης εκτείνονται στο υδατικό εξωτερικό περιβάλλον του κυττάρου και στο εσωτερικό κυτταρόπλασμα. Οι υδρόφοβες πλευρικές αλυσίδες αλληλεπιδρούν με τον υδρόφοβο λιπιδικό πυρήνα της μεμβράνης.



Εικόνα 6.1 Το Μοντέλο του Ρευστού Μωσαϊκού



Εικόνα 6.1 Το Μοντέλο του Ρευστού Μωσαϊκού Η γενική μοριακή δομή μιας βιολογικής μεμβράνης είναι μία συνεχής φωσφολιπιδική διπλοστιβάδα με πρωτεΐνες εγκλεισμένες σε αυτή ή συνδεόμενες με αυτή.

- Οι διαμεμβρανικές πρωτεΐνες προεξέχουν από τη λιπιδική διπλοστιβάδα την οποία διαπερνούν με μια ή περισσότερες διαμεμβρανικές περιοχές. Οι περιοχές που εκτείνονται στις δύο πλευρές της μεμβράνης μπορούν να έχουν ειδικές λειτουργίες.
- Οι περιφερικές μεμβρανικές πρωτεΐνες εντοπίζονται σε μια από τις πλευρές της μεμβράνης.
- Μερικές μεμβρανικές πρωτεΐνες μπορούν να μετακινούνται ελεύθερα μέσα στη λιπιδική διπλοστιβάδα. Μερικές είναι αγκυροβολημένες σε ειδικές περιοχές. Όταν τα κύτταρα συντήκονται πειραματικά οι πρωτεΐνες από κάθε κύτταρο κατανέμονται ομοιόμορφα στη νέα μεμβράνη.
- Οι μεμβράνες έχουν υδατάνθρακες (σάκχαρα) στην εξωτερική επιφάνεια της μεμβράνης που χρησιμεύουν μεταξύ άλλων ως θέσεις αναγνώρισης για άλλα κύτταρα και μόρια.
- **Γλυκολιπίδια**—υδατάνθρακες + λιπίδια
- **Γλυκοπρωτεΐνες**—υδατάνθρακες + πρωτεΐνη

Εικόνα 6.5 Γρήγορη Διάχυση των Μεμβρανικών Πρωτεϊνών

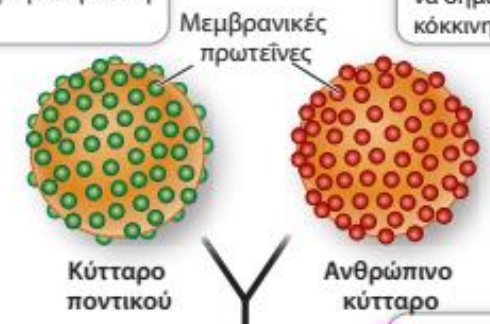
Πρωτότυπη εργασία: Frye, L. D. and M. Edidin. 1970. The rapid intermixing of cell surface antigens after formation of mouse-human heterokaryons. *Journal of Cell Science* 7: 319–335.

Δύο ζωικά κύτταρα μπορούν να συντηχθούν μεταξύ τους στο εργαστήριο, σχηματίζοντας ένα ενιαίο μεγάλο κύτταρο (ετεροκάρυο). Αυτό το φαινόμενο χρησιμοποιήθηκε για να ελεγχθεί αν οι μεμβρανικές πρωτεΐνες μπορούν να διαχέονται ανεξάρτητα στο επίπεδο της κυτταρικής μεμβράνης.

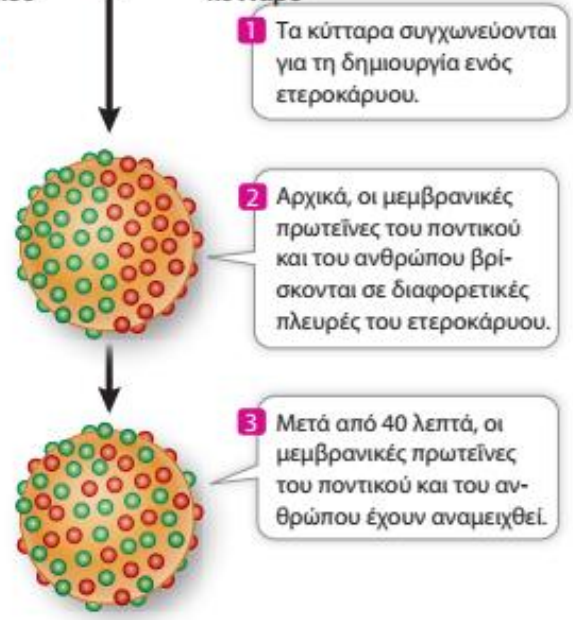
ΜΕΘΟΔΟΣ

Το κύτταρο του ποντικού έχει μια μεμβρανική πρωτεΐνη η οποία μπορεί να σημειωθεί με μια πράσινη χρωστική.

Το ανθρώπινο κύτταρο έχει μια μεμβρανική πρωτεΐνη η οποία μπορεί να σημειωθεί με μια κόκκινη χρωστική.



ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ



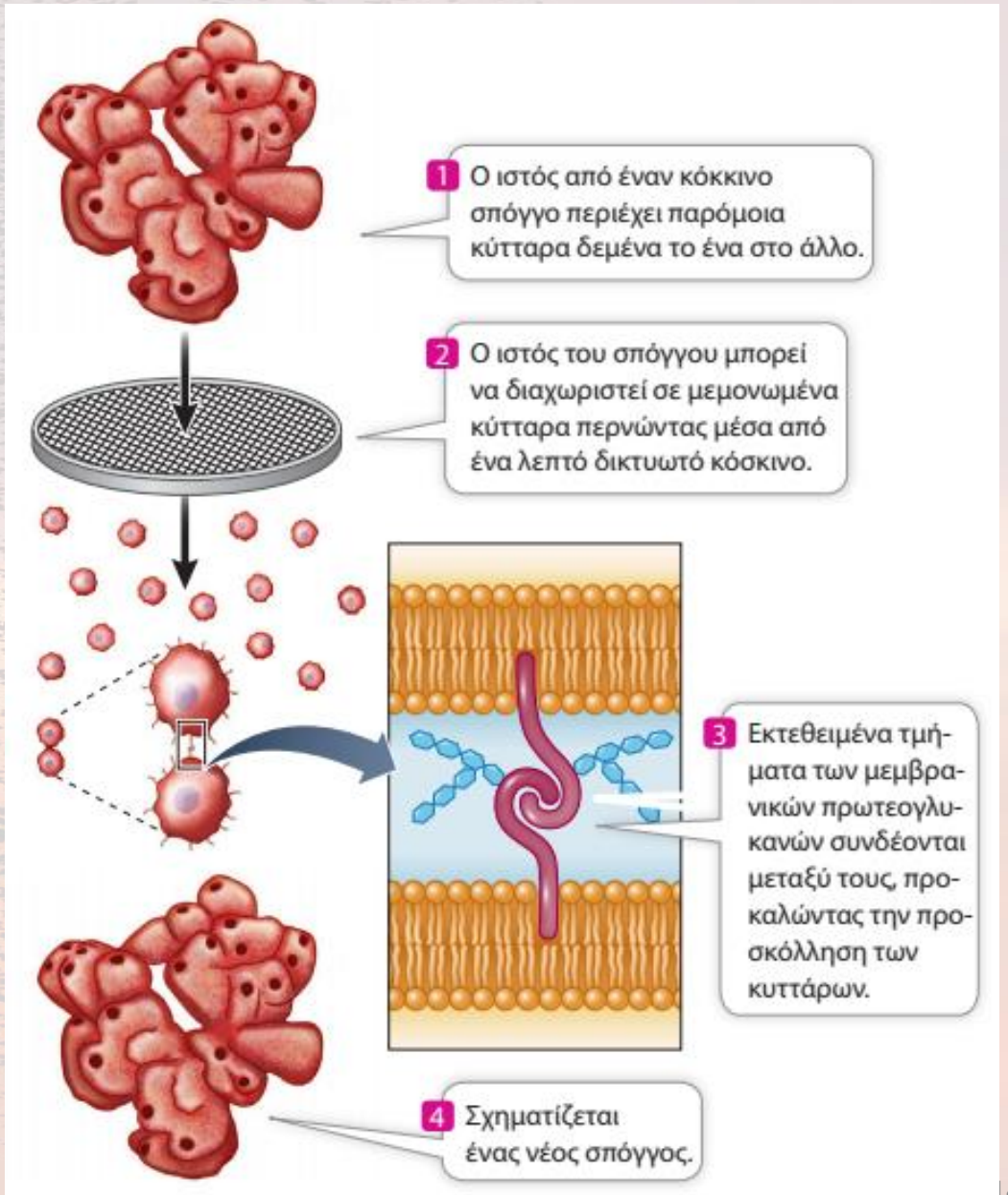
ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑ ▶ Οι μεμβρανικές πρωτεΐνες μπορούν να διαχέονται γρήγορα στο επίπεδο της μεμβράνης.

- Η κυτταρική προσκόλληση και αναγνώριση είναι ειδικές και εξαρτώνται από πρωτεϊνικά και υδατανθρακικά μόρια της κυτταρικής μεμβράνης.
- Όταν δύο κύτταρα αναγνωρίζονται και αλληλεπιδρούν σχηματίζουν σταθερές συνδέσεις που ενισχύουν τις προστατευτικές, δομικές λειτουργίες και την επικοινωνία του οργανισμού.

Τα μόρια που εμπλέκονται στην κυτταρική αναγνώριση και προσκόλληση είναι επιφανειακές πρωτεΐνες και υδατάνθρακες. Η κυτταρική προσκόλληση είναι συνήθως **ομοτυπική**-τα ίδια μόρια προεξέχουν και στα δύο κύτταρα και δεσμεύονται μεταξύ τους. **Ετεροτυπική δέσμευση:** Τα κύτταρα έχουν διαφορετικές πρωτεΐνες που δεσμεύονται μεταξύ τους.

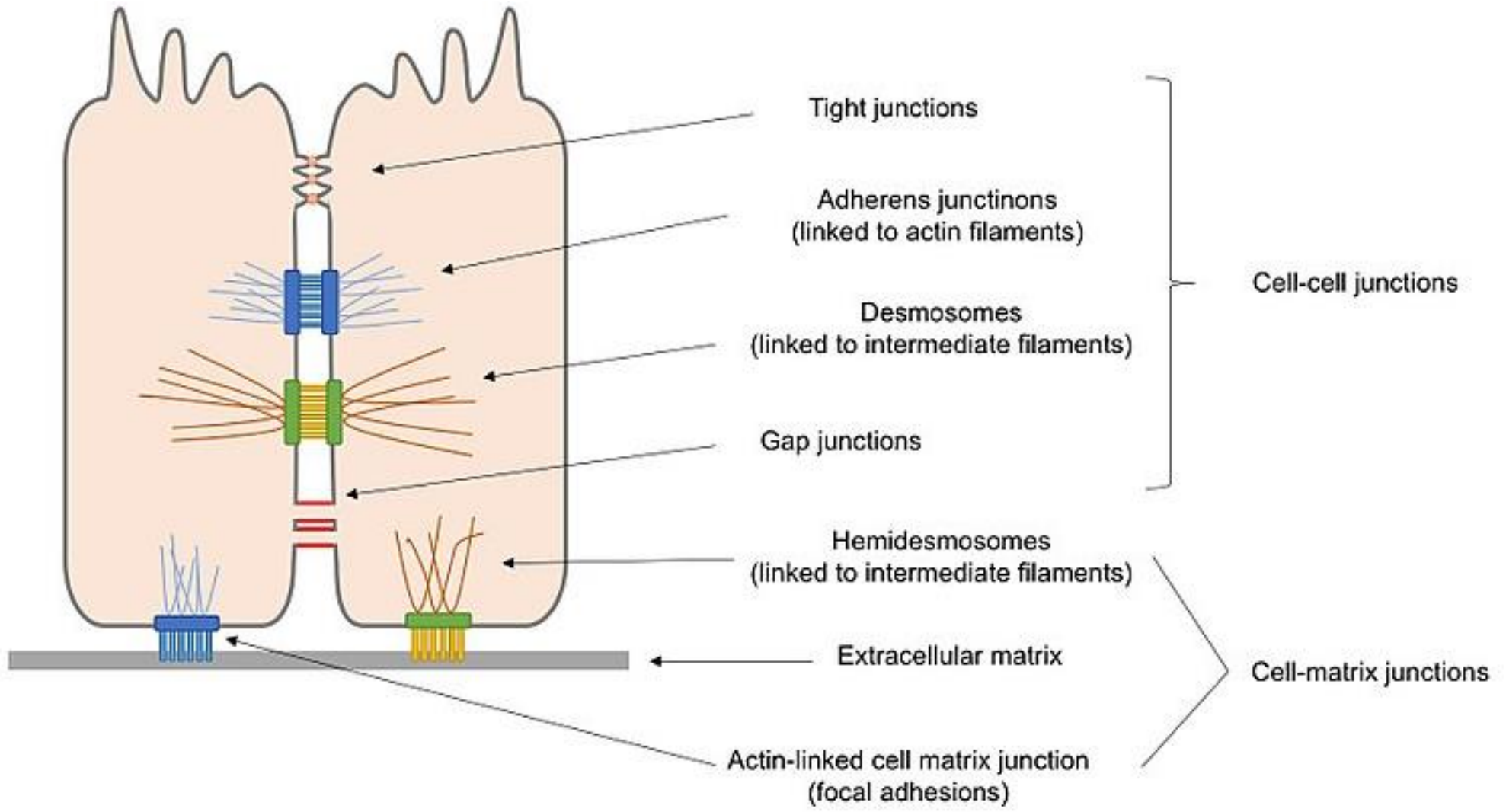
Εικόνα 6.6 Κυτταρική Αναγνώριση και Προσκόλληση

Στις περισσότερες περιπτώσεις (συμπεριλαμβανομένης της συσσωμάτωσης των ζωικών κυττάρων στους ιστούς), η σύνδεση μεταξύ μορίων είναι ομοτυπική (όμοιο προς όμοιο).



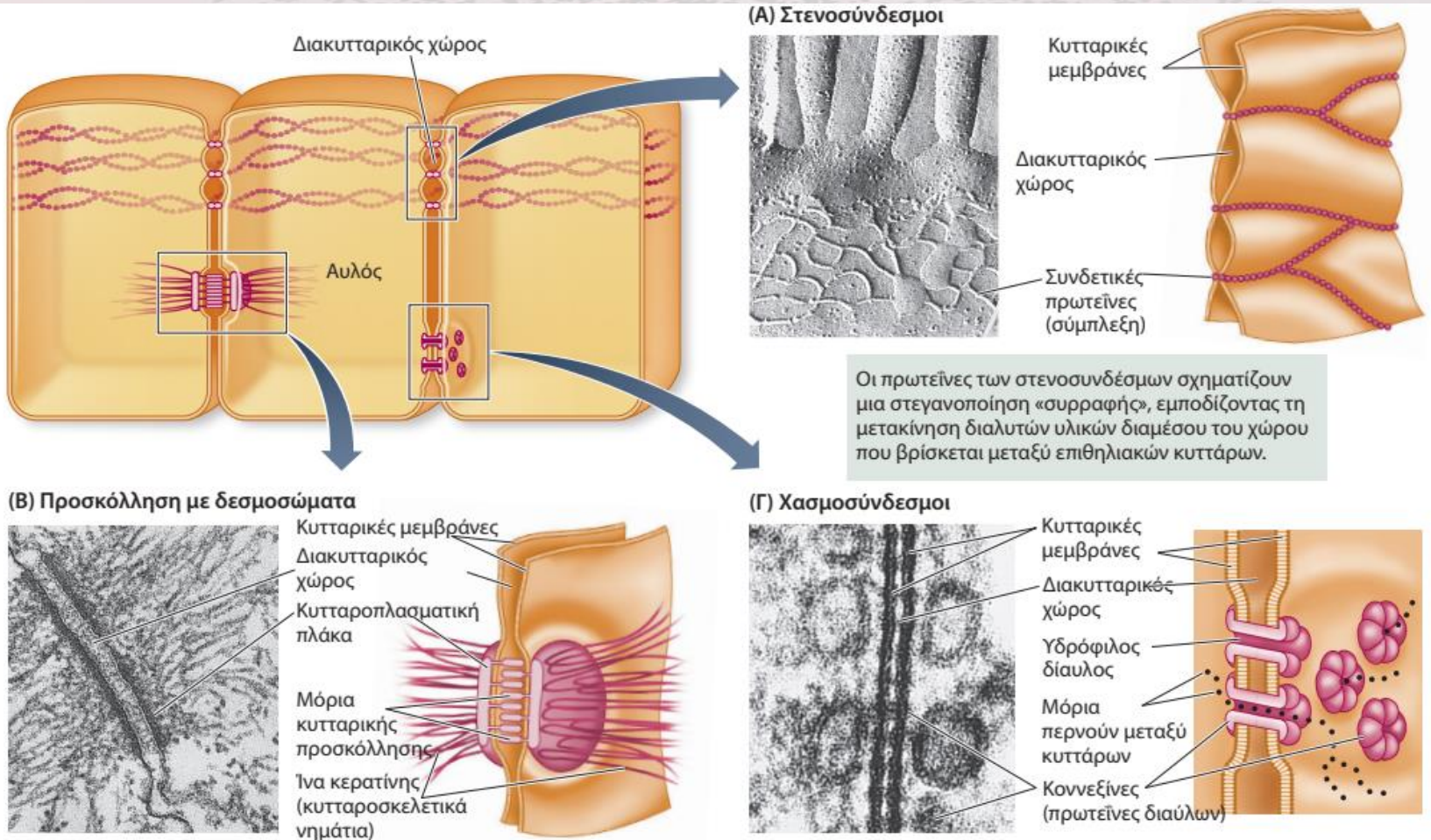
Οι κυτταρικές συνδέσεις είναι ειδικές δομές που συγκρατούν τα κύτταρα μεταξύ τους.

- **Στενοσύνδεσμοι** διασφαλίζουν τη κατευθυνόμενη μεταφορά των υλικών.
- **Σύνδεσμοι πρόσφυσης**
- **Δεσμοσώματα**
- **Χασμοσύνδεσμοι** επιτρέπουν την επικοινωνία.



Εικόνα 6.7 Σύνδεσμοι Συνενώνουν τα Ζωικά Κύτταρα

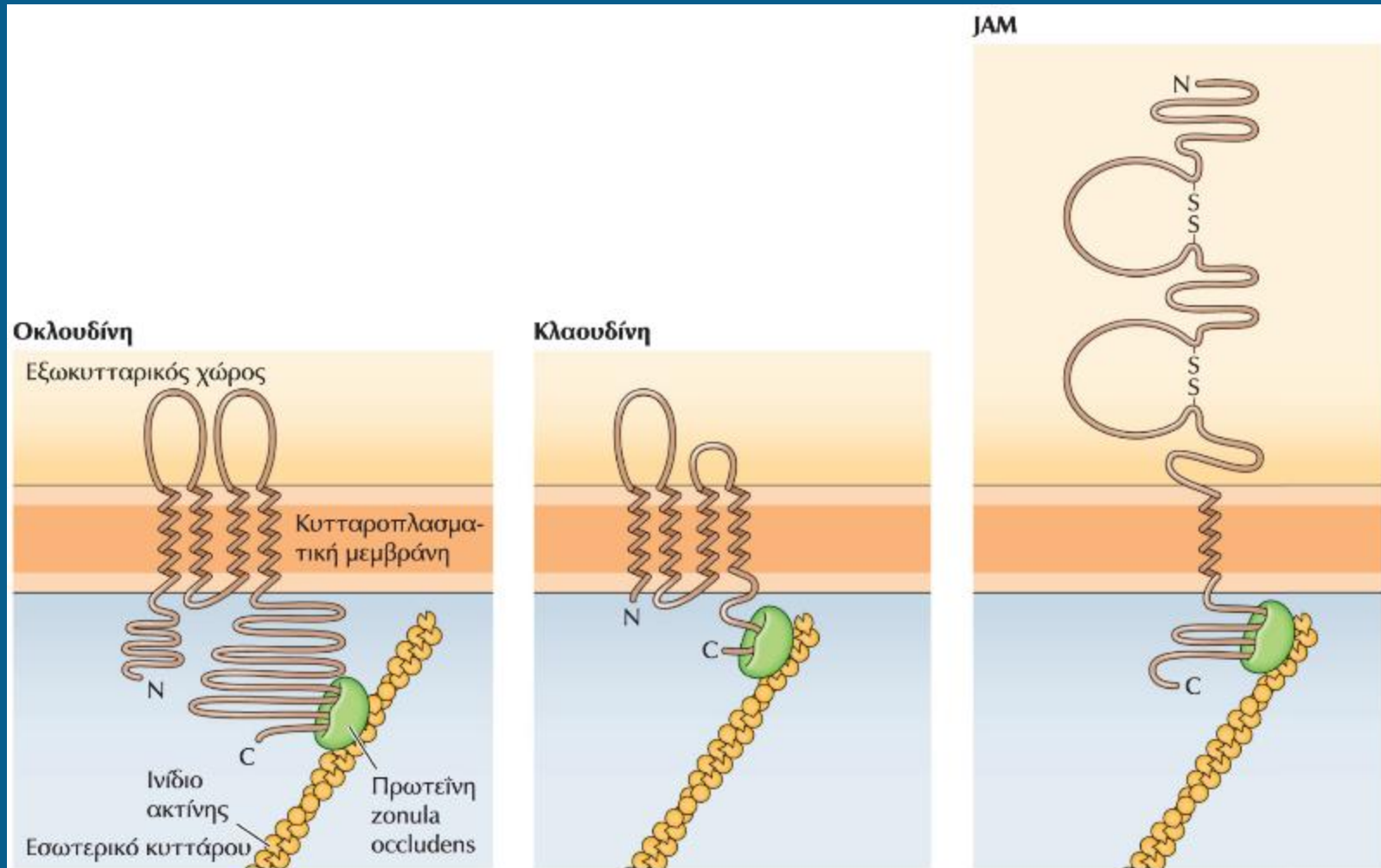
Εικόνα 6.7 Σύνδεσμοι Συνενώνουν τα Ζωικά Κύτταρα Στενοσύνδεσμοι (Α) και δεσμοσώματα (Β) είναι άφθονα στους επιθηλιακούς ιστούς. Χασμοσύνδεσμοι (Γ) βρίσκονται επίσης σε ορισμένους μυϊκούς και νευρικούς ιστούς, στους οποίους είναι σημαντική η γρήγορη επικοινωνία μεταξύ των κυττάρων. Παρότι και οι τρεις τύποι συνδέσμων παρουσιάζονται στο κύτταρο που βρίσκεται πάνω αριστερά, δεν είναι απαραίτητο να εμφανίζονται ταυτόχρονα και οι τρεις στα πραγματικά κύτταρα.



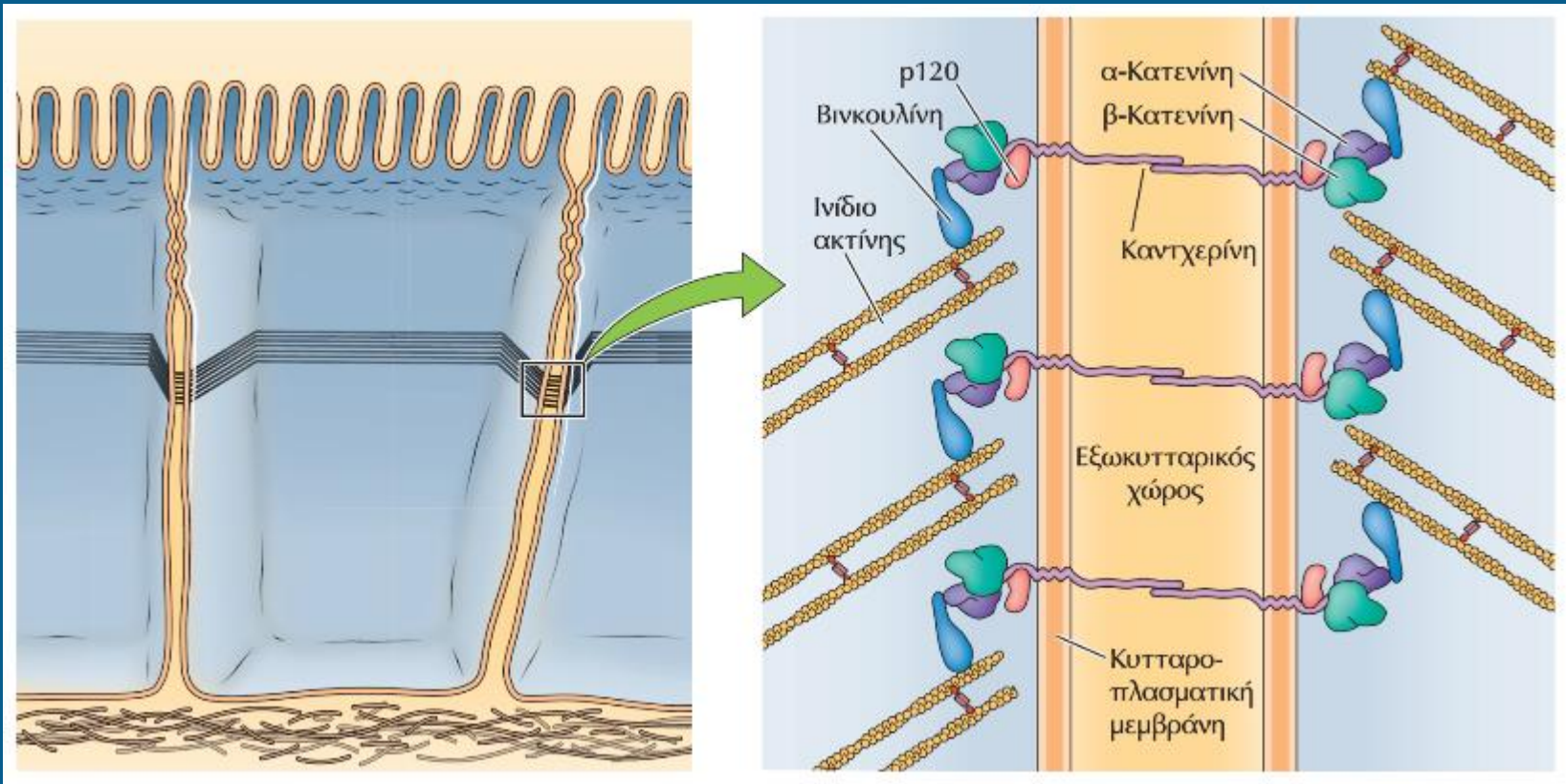
Οι πρωτεΐνες των στενοσυνδέσμων σχηματίζουν μια στεγανοποίηση «συρραφή», εμποδίζοντας τη μετακίνηση διαλυτών υλικών διαμέσου του χώρου που βρίσκεται μεταξύ επιθηλιακών κυττάρων.

Τα δεσμοσώματα συνδέουν σφικτά γειτονικά κύτταρα αλλά επιτρέπουν την κίνηση υλικών γύρω από αυτά στον διακυτταρικό χώρο.

Οι χασμοσύνδεσμοι επιτρέπουν την επικοινωνία μεταξύ παρακείμενων κυττάρων.

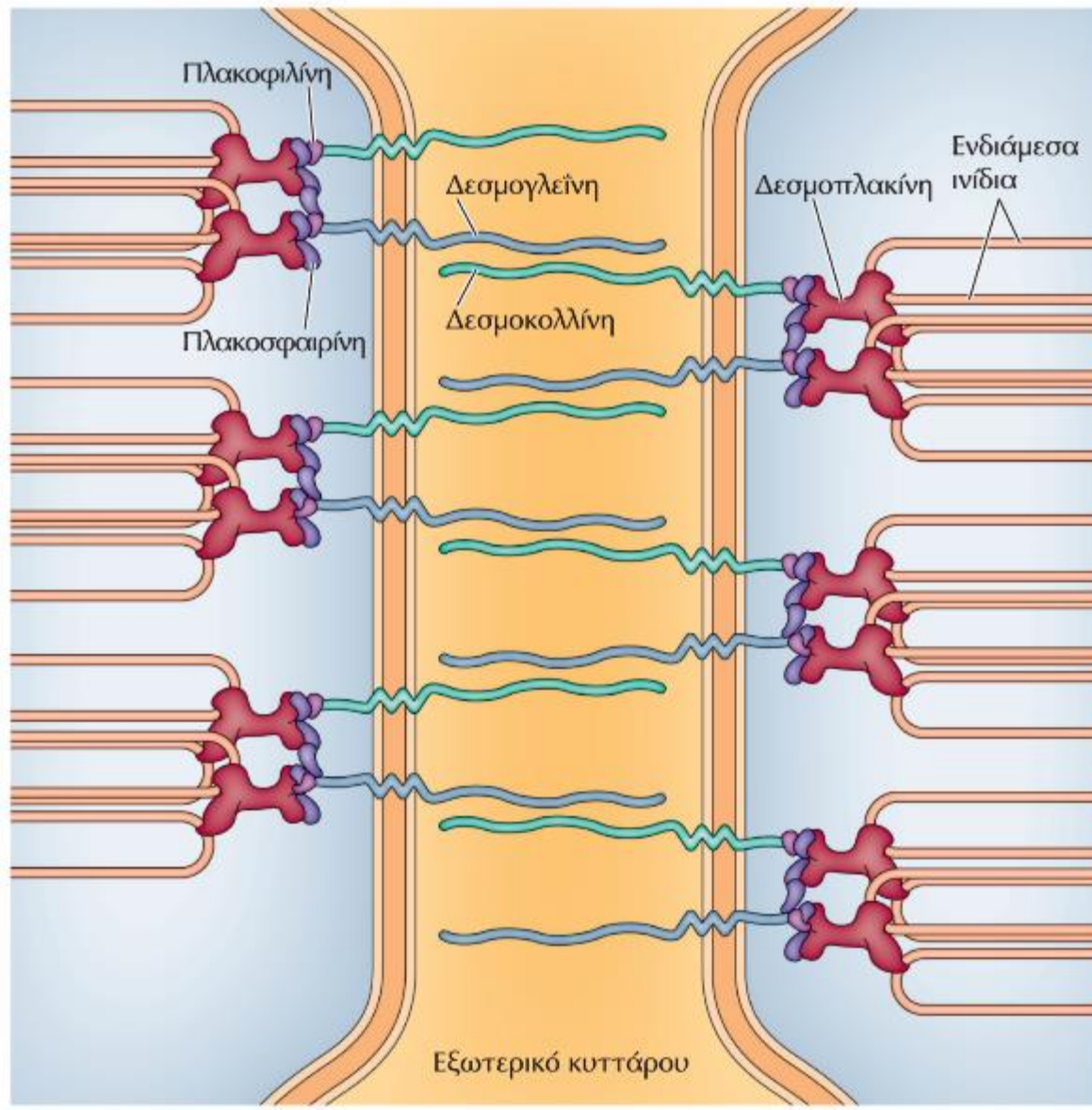


ΕΙΚΟΝΑ 15.28 Πρωτεΐνες στενοσυνδέσμων. Οι κύριες διαμεμβρανικές πρωτεΐνες σε έναν στενοσύνδεσμο είναι τρεις: η οκλουδίνη, η κλαουδίνη και το συνδετικό μόριο πρόσφυσης (JAM). Και οι τρεις αυτές διαμεμβρανικές πρωτεΐνες αλληλεπιδρούν με παρόμοιες πρωτεΐνες που προέρχονται από ένα γειτονικό κύτταρο, καθώς και με πρωτεΐνες της οικογένειας zonula occludens οι οποίες συνδέονται με ινίδια ακτίνης.



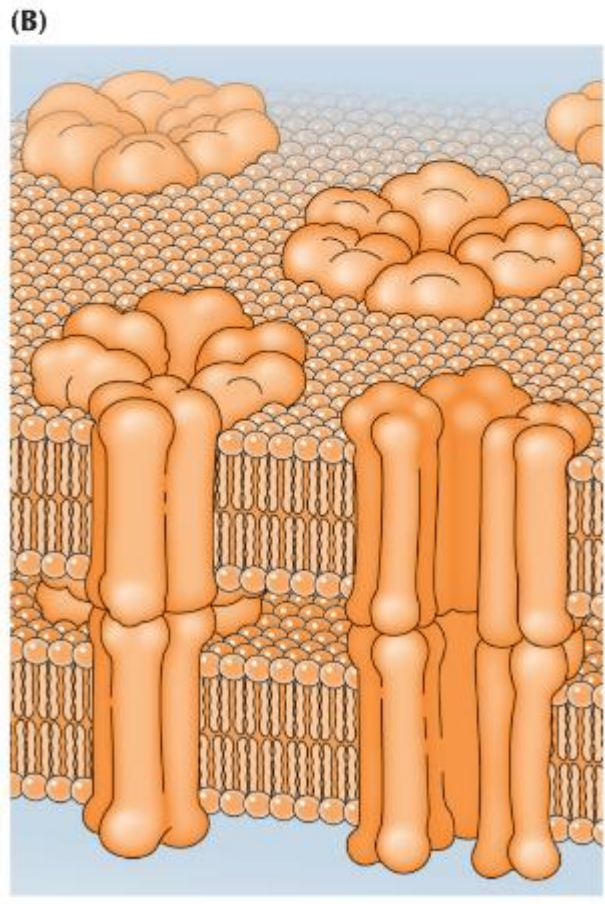
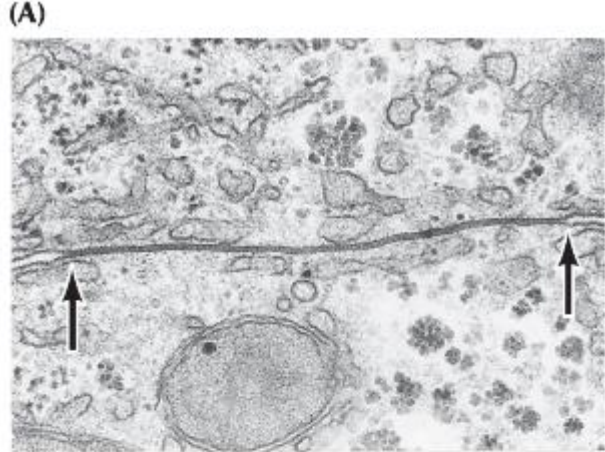
ΕΙΚΟΝΑ 13.16 Πρόσδεση των ινιδίων ακτίνης στους συνδέσμους πρόσφυσης. Οι επαφές μεταξύ κυττάρων στους συνδέσμους πρόσφυσης σχηματίζονται μέσω καντχερινών, οι οποίες λειτουργούν ως θέσεις πρόσδεσης των ινιδίων ακτίνης. Στις στιβάδες των επιθηλιακών κυττάρων, οι σύνδεσμοι αυτοί σχηματίζουν μια συνεχή ζώνη ινιδίων ακτίνης γύρω από κάθε κύτταρο. Οι διαμεμβρανικές καντχερίνες ρυθμίζουν τη σταθερότητα των συνδέσμων πρόσφυσης μέσω της πρόσδεσης β-κατενίνης και p120. Η β-κατενίνη προσδέεται επίσης στην α-κατενίνη, η οποία, μέσω της αλληλεπίδρασής της με τη βινκουλίνη, επιτρέπει τη σύνδεση των ινιδίων ακτίνης με τους συνδέσμους πρόσφυσης.

(B) Δεσμός



ΕΙΚΟΝΑ 13.55 Πρόσδεση των ενδιάμεσων ινιδίων στα δεσμοσώματα και στα ημιδεσμοσώματα. (B)

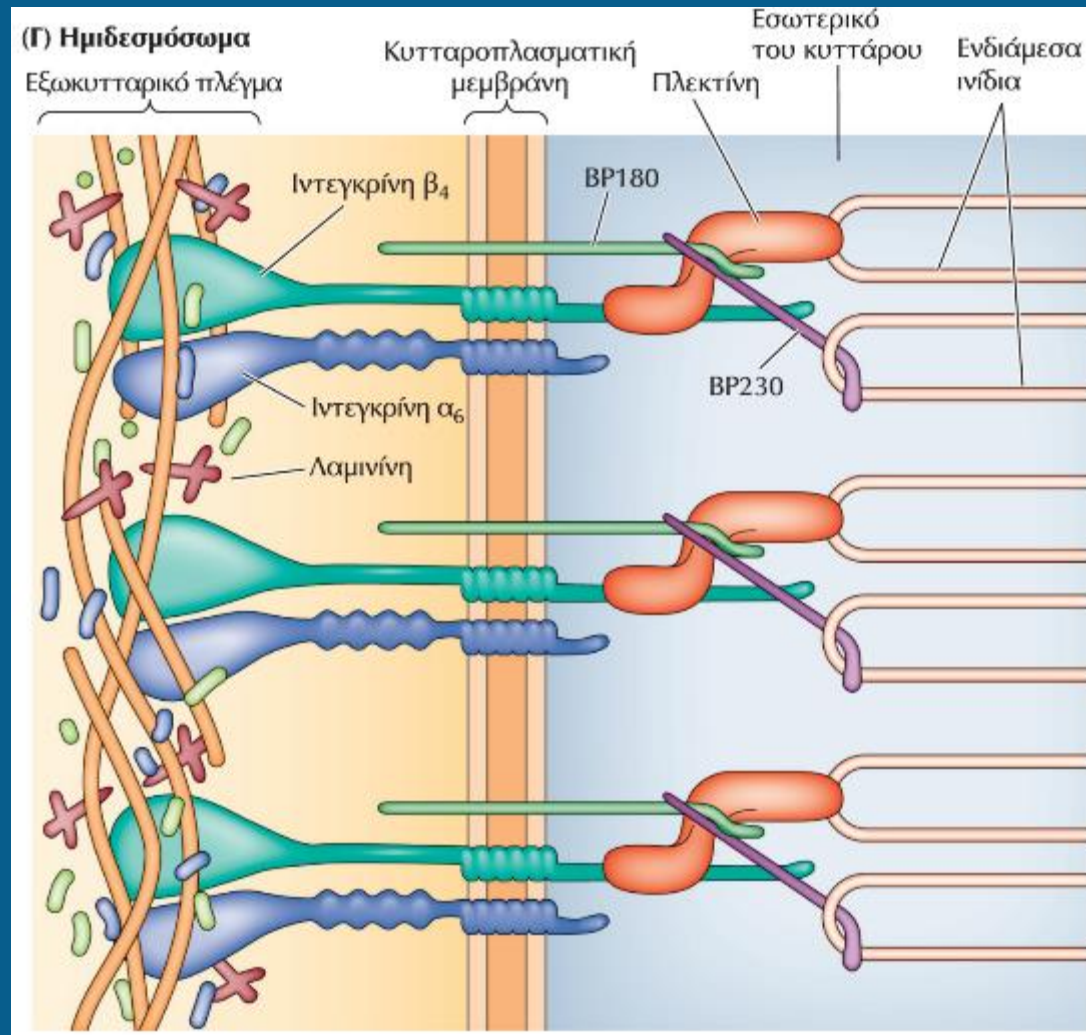
Σχηματική αναπαράσταση ενός δεσμοσώματος. Οι καντχερίνες των δεσμοσωμάτων (δεσμογλεΐνη και δεσμοκολλίνη) διασυνδέουν τα ενδιάμεσα ινίδια γειτονικών κυττάρων μέσω πλακοσφαιρίνης, πλακοφιλίνης και δεσμοπλακίνης.



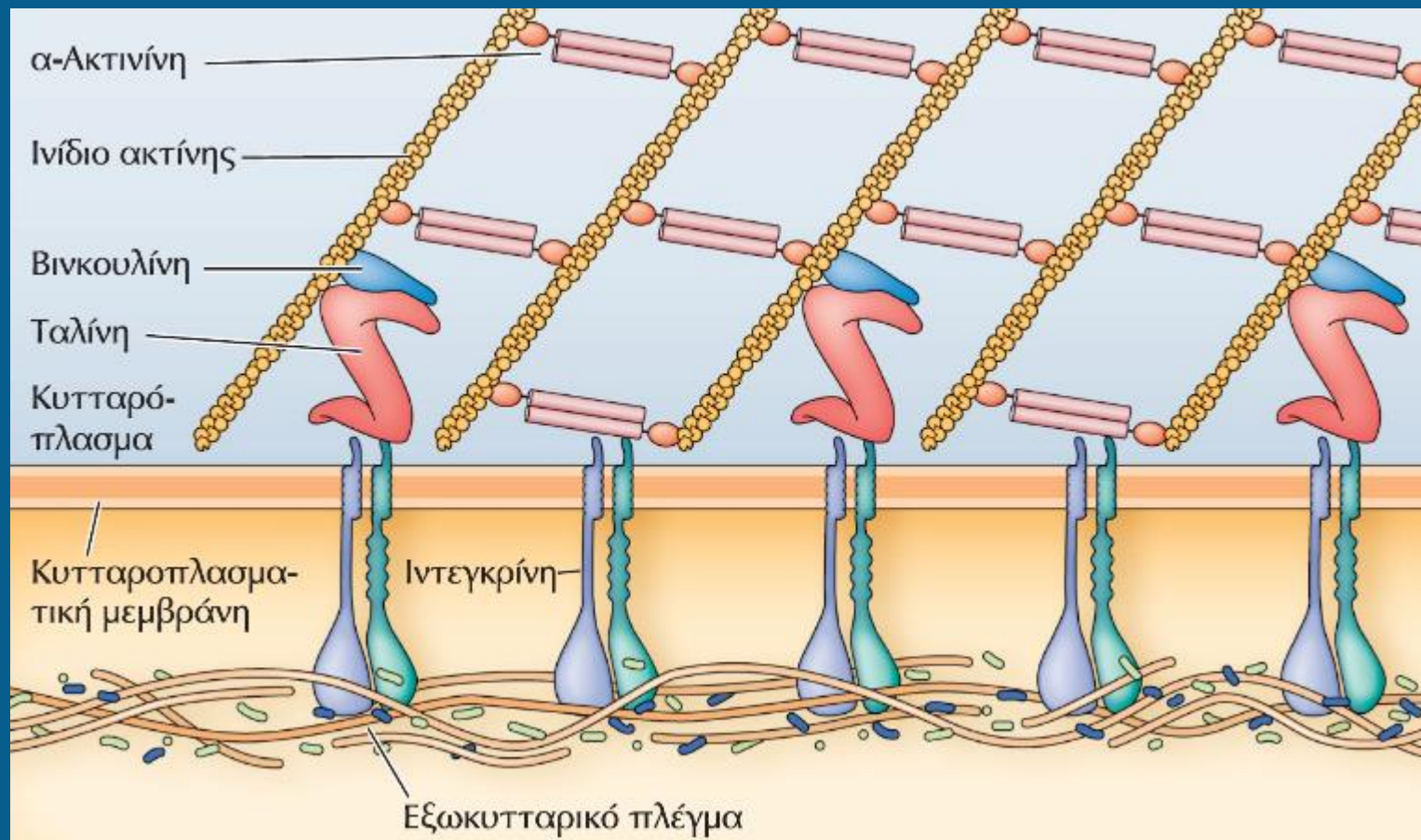
ΕΙΚΟΝΑ 15.29 Χασμοσύνδεσμοι. (A)

Φωτογραφία ηλεκτρονικού μικροσκοπίου που δείχνει έναν χασμοσύνδεσμο (βέλη) ο οποίος σχηματίζεται μεταξύ δύο ηπατικών κυττάρων. (B) Κάθε χασμοσύνδεσμος αποτελείται από συγκροτήματα έξι κονεξινών (σύμπλοκο που ονομάζεται κονεξόνιο), τα οποία σχηματίζουν συνεχόμενους ανοικτούς διαύλους μέσα από τις κυτταροπλασματικές μεμβράνες των γειτονικών κυττάρων.

- Οι κυτταρικές μεμβράνες επίσης προσκολλώνται στον εξωκυττάριο χώρο.
- Η διαμεμβρανικές πρωτεΐνες ιντεγκρίνες δεσμεύονται στον εξωκυττάριο χώρο έξω από το κύτταρο και ενδοκυττάρια με τα ινίδια της ακτίνης. Η δέσμευση είναι μη-ομοιοπολική και αντιστρεπτή.
- Τα κύτταρα μπορούν να μετακινηθούν μέσα σε έναν ιστό μέσω προσκόλλησης και αποκόλλησης των ιντεγκρινών στον εξωκυττάριο χώρο. Αυτή η διαδικασία είναι ιδιαίτερα σημαντική για παράδειγμα στο αναπτυσσόμενο έμβρυο και στη διασπορά των καρκινικών κυττάρων.

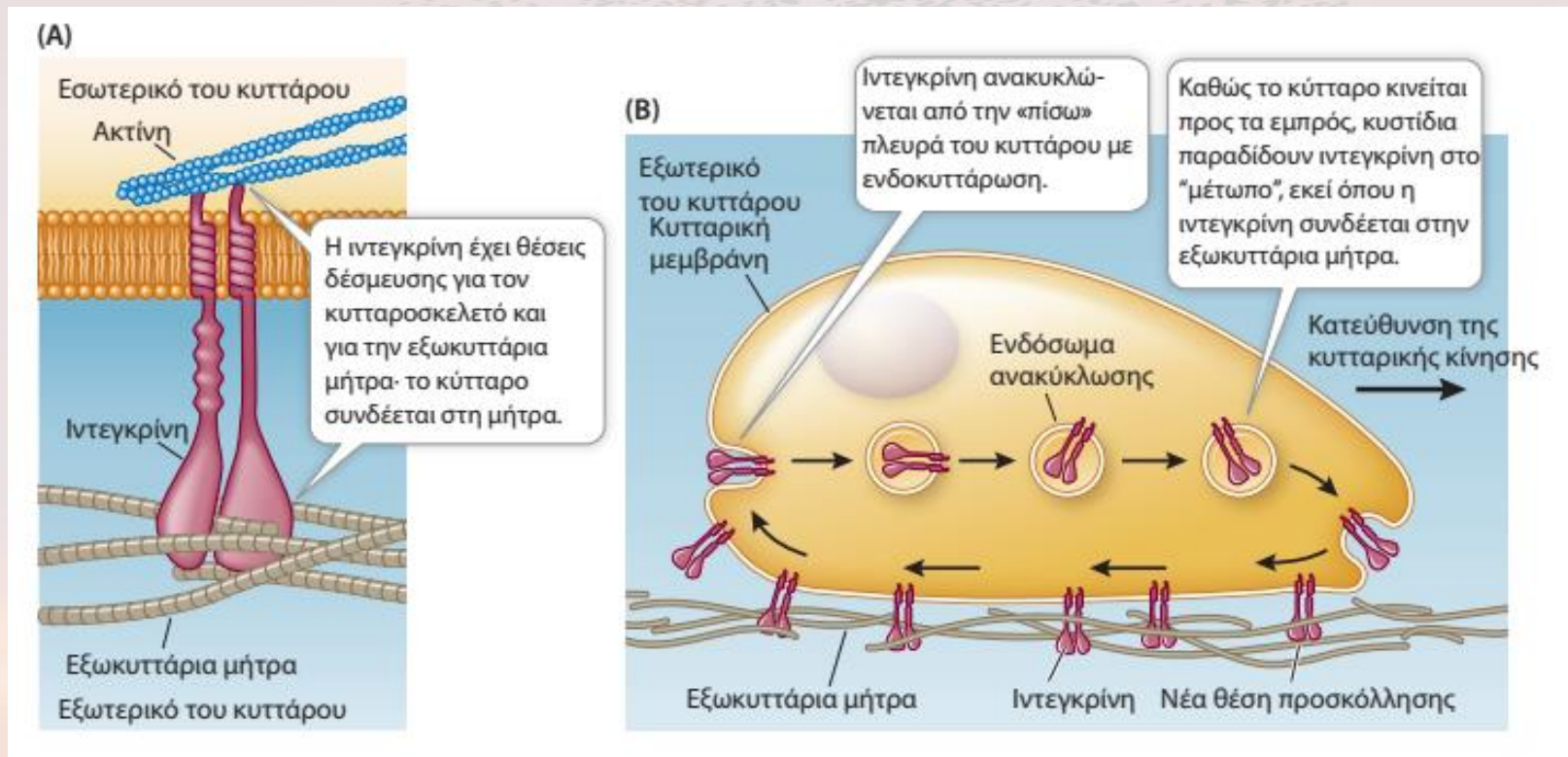


ΕΙΚΟΝΑ 13.55 Πρόσδεση των ενδιάμεσων ινιδίων στα δεσμοσώματα και στα ημιδεσμοσώματα. (Γ) Σχηματική αναπαράσταση ενός ημιδεσμοσώματος. Η ιντεγκρίνη α₆β₄ συνδέει τα ενδιάμεσα ινίδια στο εξωκυτταρικό πλέγμα μέσω πλεκτίνης. Οι πρωτεΐνες BP180 και BP230 ρυθμίζουν τη συναρμολότητα και τη σταθερότητα των ημιδεσμοσωμάτων.



ΕΙΚΟΝΑ 13.15 Πρόσδεση των ινιδίων απόκρισης σε μηχανικό στρες στις εστιακές προσφύσεις. Εστιακές προσφύσεις σχηματίζονται μέσω της πρόσδεσης ιντεγκρινών στο εξωκυτταρικό πλέγμα. Ινίδια απόκρισης σε μηχανικό στρες (δεμάτια ινιδίων ακτίνης που διασυνδέονται μέσω της α-ακτινίνης) προσδέονται στην κυτταροπλασματική επικράτεια των ιντεγκρινών μέσω σύνθετων συνδέσεων που απαιτούν τη συμμετοχή ενός αριθμού πρωτεϊνών. Στην εικόνα φαίνονται δύο από τις συνδέσεις που μπορεί να γίνουν: (1) πρόσδεση της ταλίνης τόσο στην ιντεγκρίνη όσο και στη βινκουλίνη και πρόσδεση του συμπλόκου ταλίνης και βινκουλίνης στην ακτίνη και (2) πρόσδεση της ιντεγκρίνης στην α-ακτινίνη.

Εικόνα 6.8 Ιντεγκρίνες και Εξωκυττάρια Μήτρα



Εικόνα 6.8 Ιντεγκρίνες και Εξωκυττάρια Μήτρα (A) Οι ιντεγκρίνες διαμεσολαβούν τη σύνδεση των κυττάρων στην εξωκυττάρια μήτρα. (B) Οι συνδέσεις ιντεγκρίνης διαμεσολαβούν στις κυτταρικές μετακινήσεις.

- Οι μεμβράνες εμφανίζουν εκλεκτική διαπερατότητα – μερικά συστατικά μπορούν να την διαπεράσουν ενώ άλλα όχι.
- Παθητική μεταφορά—δεν απαιτείται δαπάνη ενέργεια (διάχυση)
- Ενεργός μεταφορά—απαιτείται δαπάνη ενέργειας
- Η ενέργεια για την παθητική μεταφορά προέρχεται από τη βαθμίδωση της συγκέντρωσης του συστατικού μεταξύ των δύο πλευρών της μεμβράνης.

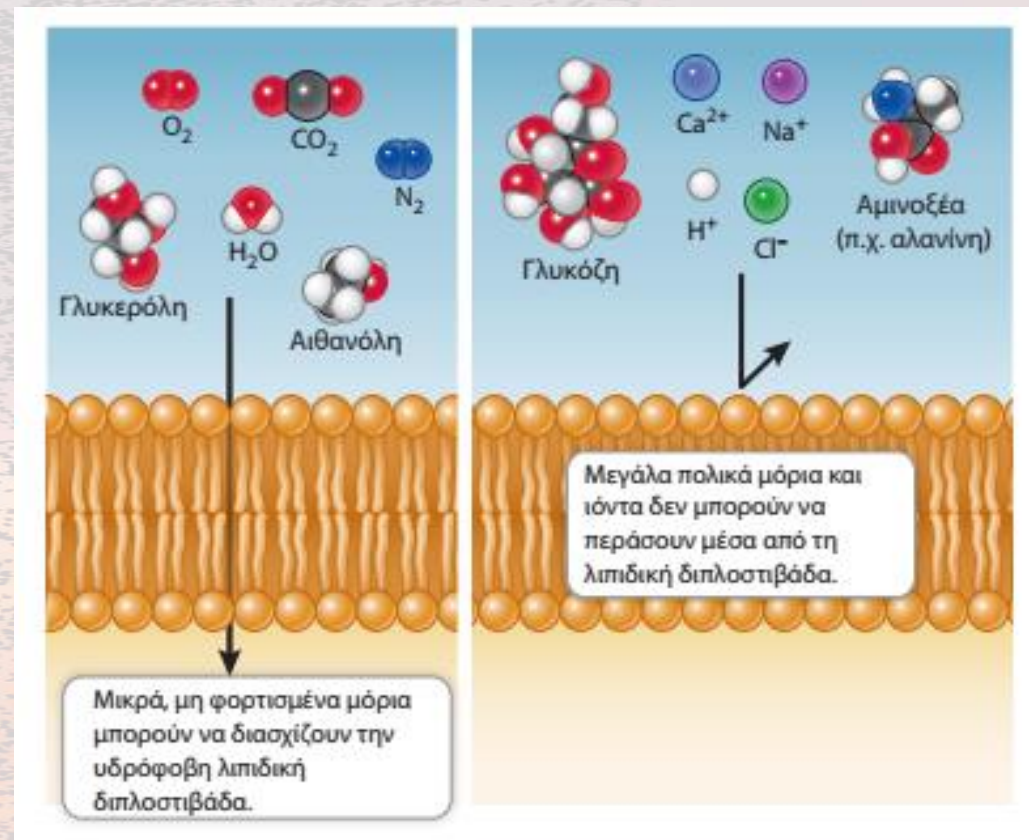
Διάχυση: Η διαδικασία της τυχαίας μετακίνησης περί της ισορροπίας.

- Η καθαρή μετακίνηση είναι προς μια κατεύθυνση μέχρι να επιτευχθεί.
- Η διάχυση είναι η καθαρή μετακίνηση από περιοχές μεγαλύτερης συγκέντρωσης σε περιοχές με μικρότερη συγκέντρωση.
- Η διάχυση λαμβάνει χώρα σε μικρές αποστάσεις (πχ. μέσα στο κύτταρο).
- Μια μεμβράνη είναι διαπερατή σε ουσίες που μπορούν να την διαπεράσουν και όχι σε εκείνες που δεν μπορούν.
- Τα μόρια περνούν μια διαπερατή μεμβράνη μέχρι η συγκέντρωσή τους να είναι ίση και στις δύο πλευρές της μεμβράνης.
- Έπειτα τα μόρια θα συνεχίσουν να διαχέονται μεταξύ των πλευρών της μεμβράνης αλλά δεν θα παρατηρηθεί μεταβολή της συγκέντρωσής τους στις δύο πλευρές.

Απλή διάχυση: Μικρά μόρια περνούν διαμέσου της λιπιδικής διπλοστιβάδας. Υδρόφοβα μόρια ή λιποδιαλυτά μόρια μπορούν να διαχυθούν διαμέσου της μεμβράνης. Ηλεκτρικά φορτισμένα μόρια και πολικά μόρια δεν μπορούν να περάσουν εύκολα.

Εικόνα 6.9 Διαπερατότητα των Φωσφολιπιδικών Διπλοστιβάδων

Μικρά, μη φορτισμένα μόρια μπορούν να διαχέονται διαμέσου της μεμβράνης, αλλά ιόντα και μεγάλα πολικά μόρια, όχι.



Ώσμωση : διάχυση του νερού

- Εξαρτάται από τη σχετική συγκέντρωση των μορίων του νερού.
- Ισότονο: ίσες συγκεντρώσεις διαλυμένων ουσιών
- Υπέρτονο: υψηλότερες συγκεντρώσεις διαλυμένων ουσιών
- Υπότονο: χαμηλότερες συγκεντρώσεις διαλυμένων ουσιών

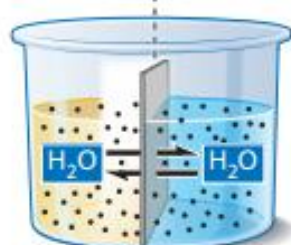
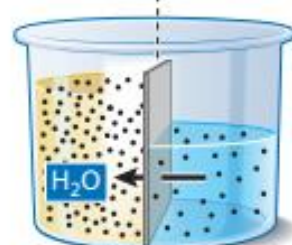
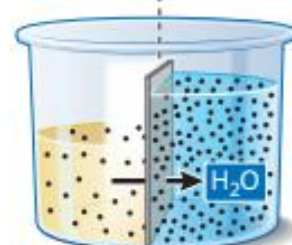
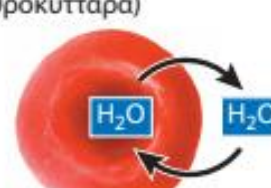

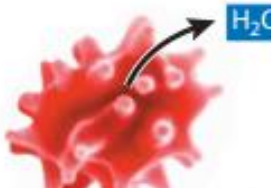
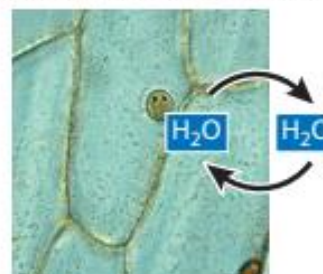
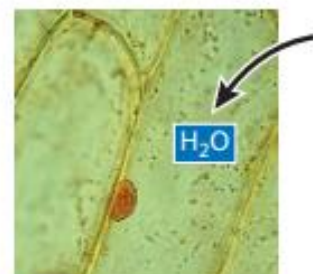

Εάν δύο διαλύματα διαχωρίζονται από μια μεμβράνη που επιτρέπει στο νερό να περάσει αλλά όχι στις διαλυμένες ουσίες τότε το νερό θα διαχυθεί από τη μια περιοχή με την υψηλότερη συγκέντρωση μορίων νερού (υπότονο) στην περιοχή με τη χαμηλότερη συγκέντρωση νερού (υπέρτονο).

Εικόνα 6.10 Η Ώσμωση Μπορεί να Τροποποιεί το Σχήμα των Κυττάρων

Εικόνα 6.10 Η Ώσμωση Μπορεί να Τροποποιεί το Σχήμα των Κυττάρων

Σε ένα διάλυμα που είναι ισότονο με το κυτταρόπλασμα (Α), ένα φυτικό ή ζωικό κύτταρο διατηρεί ένα φυσιολογικό, χαρακτηριστικό σχήμα, γιατί δεν υπάρχει καθαρή μετακίνηση νερού μέσα ή έξω από αυτό. Σε αυτά τα μοντέλα, θεωρείται ότι οι διαλυμένες ουσίες δε μετακινούνται διαμέσου της μεμβράνης. Σε ένα διάλυμα που είναι υπότονο ως προς το κυτταρόπλασμα (Β), εισέρχεται στο κύτταρο νερό. Ένα περιβάλλον υπέρτονο ως προς το κυτταρόπλασμα (Γ) έχει ως αποτέλεσμα την έξοδο νερού από το κύτταρο.

Ε: Αν υπερ-λιπάνετε το χώμα ενός φυτού σε γλάστρα, αυτό συχνά μαραίνεται. Γιατί;

(Α) Ισότονο (ίδια συγκέντρωση διαλυμένων ουσιών)	(Β) Υπότονο στο εξωτερικό (μικρή συγκέντρωση διαλυμένων ουσιών εξωτερικά)	(Γ) Υπέρτονο στο εξωτερικό (μεγαλύτερη συγκέντρωση διαλυμένων ουσιών έξω)
<p>Εσωτερικό του κυττάρου Εξωτερικό του κυττάρου</p> 		
<p>Ζωικό κύτταρο (ερυθροκύτταρα)</p>  <p>Οι ρυθμοί μετακίνησης του νερού μέσα και έξω είναι ίσοι.</p>	 <p>Τα κύτταρα προσλαμβάνουν νερό, διογκώνονται και διαρρηγνύονται.</p>	 <p>Τα κύτταρα χάνουν νερό και συρρικνώνονται.</p>
<p>Φυτικό κύτταρο (επιθηλιακά κύτταρα φύλλου)</p>  <p>Οι ρυθμοί μετακίνησης του νερού μέσα και έξω είναι ίσοι.</p>	 <p>Το κύτταρο σκληραίνει αλλά γενικά διατηρεί το σχήμα του γιατί υπάρχει ένα κυτταρικό τοίχωμα.</p>	 <p>Το κύτταρο συρρικνώνεται, έλκοντας την κυτταρική μεμβράνη μακριά από το κυτταρικό τοίχωμα (πλασμόλυση).</p>

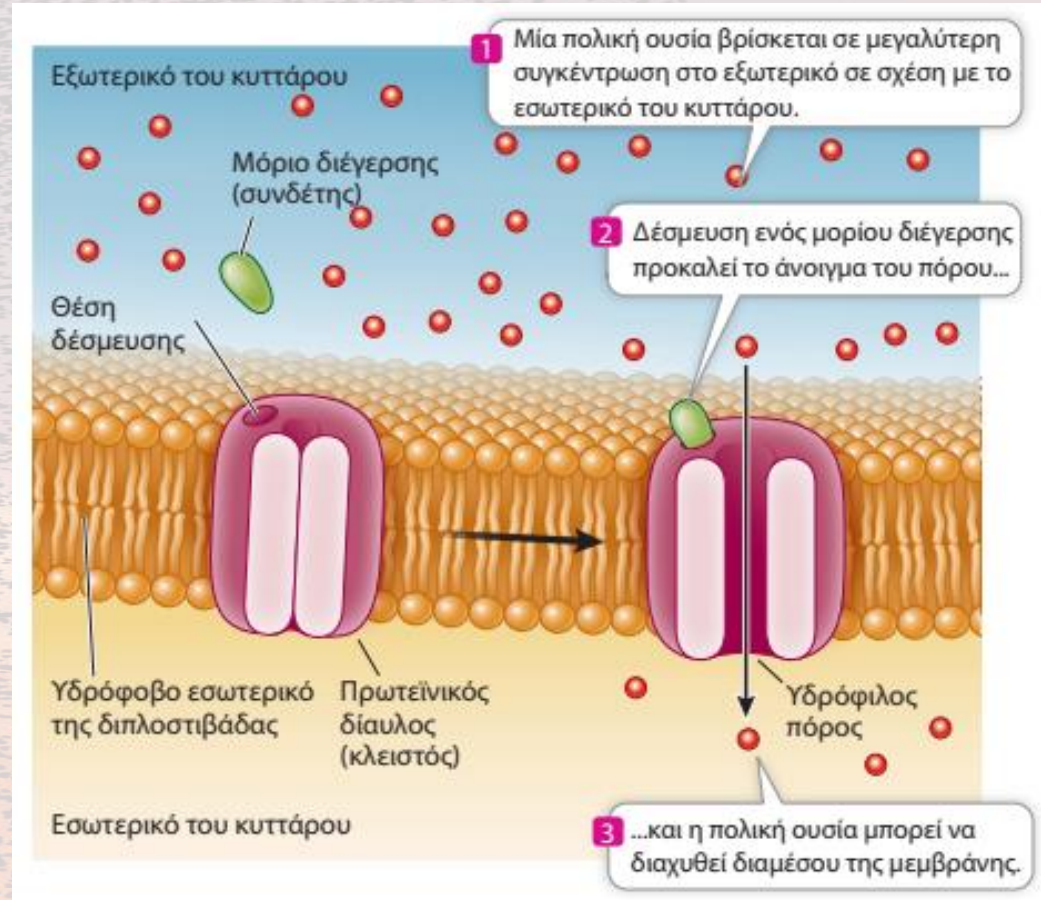
Υποβοηθούμενη διάχυση πολικών μορίων (παθητική)

- **Πρωτεϊνικοί διάυλοι:** Διαμεμβρανικές πρωτεΐνες που σχηματίζουν διαύλους.
- **Πρωτεΐνες μεταφορείς:** Μεμβρανικές πρωτεΐνες που δεσμεύουν κάποια συστατικά και επιταχύνουν την διάχυση τους διαμέσου της μεμβράνης.

Κανάλια ιόντων: Πρωτεϊνικοί διάυλοι με υδρόφιλους πόρους. Οι περισσότεροι εμφανίζουν πύλες που μπορούν να είναι ανοικτές ή κλειστές στη διέλευση ιόντων, Οι πύλες ανοίγουν όταν οι πρωτεΐνες διεγείρονται να αλλάξουν σχήμα από κάποιο χημικό σήμα (συνδέτης) ή διαφορά στην ηλεκτρική τάση (τασεο-ελεγχόμενος διάυλος).

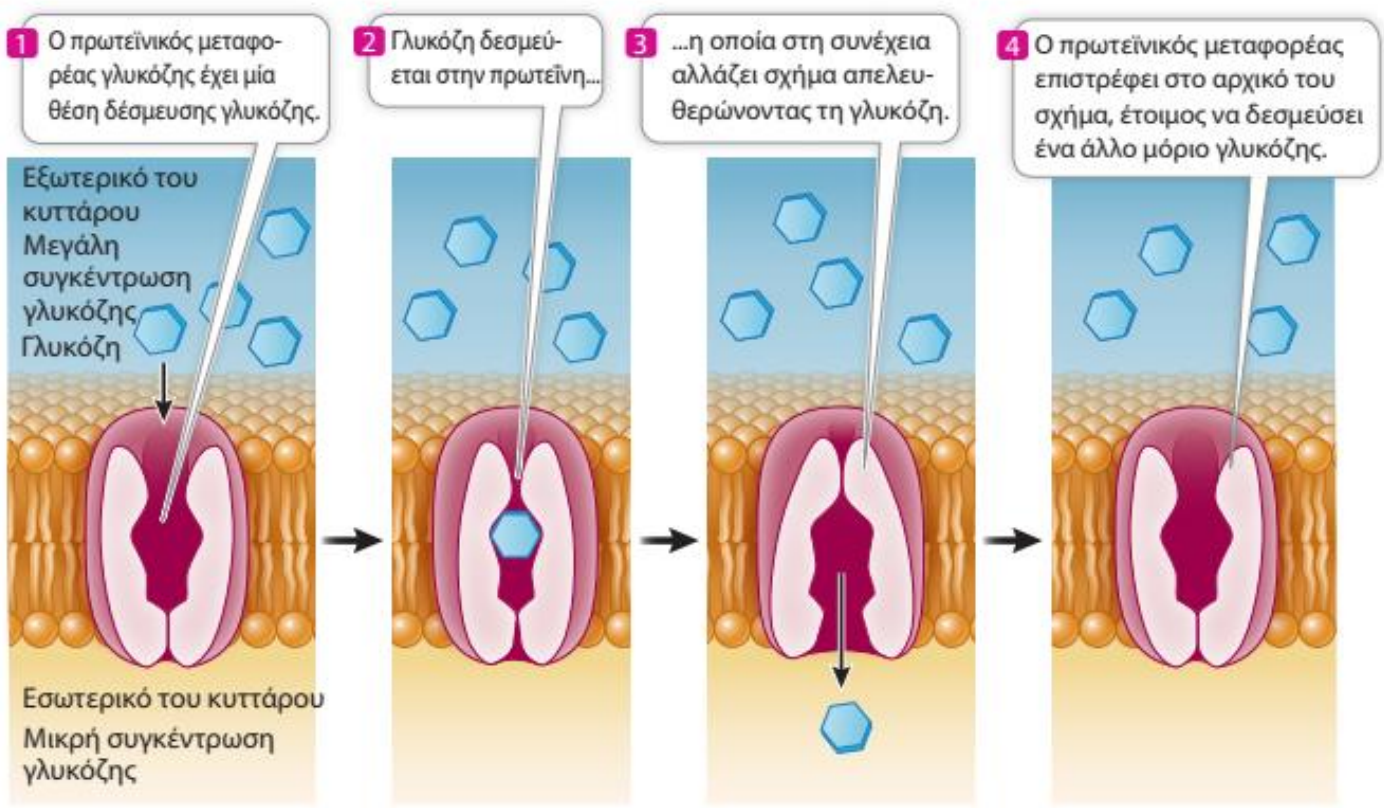
Πρωτεΐνες μεταφορείς: Μεταφέρουν πολικά μόρια όπως η γλυκόζη διαμέσου των μεμβρανών και προς τις δύο κατευθύνσεις. Η γλυκόζη δεσμεύεται στον μεταφορέα της προκαλώντας αλλαγή στη διαμόρφωσή του και τελικά την απελευθέρωσή της στην απέναντι πλευρά της μεμβράνης.

Εικόνα 6.11 Ένας Ελεγχόμενος Πρωτεϊνικός Δίαυλος Ανοίγει ως Απόκριση σε ένα Ερέθισμα Ο πρωτεϊνικός διάυλος έχει έναν πόρο από πολικά αμινοξέα και νερό. Είναι αγκυροβολημένος στην υδρόφοβη διπλοστιβάδα μέσω του εξωτερικού του καλύμματος που αποτελείται από μη πολικές ομάδες R. Η πρωτεΐνη υφίσταται αλλαγή στο τρισδιάστατο σχήμα της όταν ένα μόριο διέγερσης (συνδέτης) δεσμεύεται σε αυτή, ανοίγοντας τον πόρο ώστε να μπορούν να περάσουν μέσα από αυτόν συγκεκριμένες υδρόφιλες ουσίες. Άλλοι διάυλοι ανοίγουν ανταποκρινόμενοι σε ένα ηλεκτρικό δυναμικό (τάση) ή σε μηχανικά ερεθίσματα.



Εικόνα 6.12 Ένας Πρωτεϊνικός Μεταφορέας Διευκολύνει τη Διάχυση

(Α) Πρόσληψη γλυκόζης μέσω του μεταφορέα γλυκόζης



(Β) Σταδιακός κορεσμός των μεταφορέων γλυκόζης



Εικόνα 6.12 Ένας Πρωτεϊνικός Μεταφορέας Διευκολύνει τη Διάχυση Ο μεταφορέας γλυκόζης είναι ένας πρωτεϊνικός μεταφορέας ο οποίος επιτρέπει στη γλυκόζη να εισέρχεται στο κύτταρο με ταχύτερο ρυθμό από ό,τι θα ήταν εφικτό με απλή διάχυση. (Α) Ο μεταφορέας δεσμεύει γλυκόζη, τη φέρνει στο εσωτερικό της μεμβράνης και στη συνέχεια αλλάζει σχήμα, απελευθερώνοντάς τη στο κυτταρόπλασμα του κυττάρου.

(Β) Το γράφημα δείχνει τον ρυθμό εισαγωγής γλυκόζης μέσω ενός μεταφορέα ως προς τη συγκέντρωση της γλυκόζης στο εξωτερικό του κυττάρου. Όσο αυξάνεται η συγκέντρωση της γλυκόζης, ο ρυθμός διάχυσης αυξάνεται μέχρι το σημείο στο οποίο χρησιμοποιούνται όλοι οι διαθέσιμοι μεταφορείς (το σύστημα είναι κορεσμένο).

- Η ενεργός μεταφορά απαιτεί ενέργεια προκειμένου να μεταφερθεί μια ένωση αντίθετα προς τη βαθμίδωση της συγκέντρωσής της.
- Τρία είδη μεμβρανικών πρωτεϊνών εμπλέκονται στην ενεργό μεταφορά: μονομεταφορείς, συμμεταφορείς και αντιμεταφορείς.
- Η πρωτογενής ενεργός μεταφορά χρησιμοποιεί την υδρόλυση της ATP απευθείας για την παροχή ενέργειας για την μεταφορά, ενώ η δευτερογενής ενεργός μεταφορά χρησιμοποιεί την βαθμίδωση της συγκέντρωσης ενός ιόντος που έχει επιτευχθεί με προηγούμενη παροχή ενέργειας (μέσω υδρόλυσης της ATP).

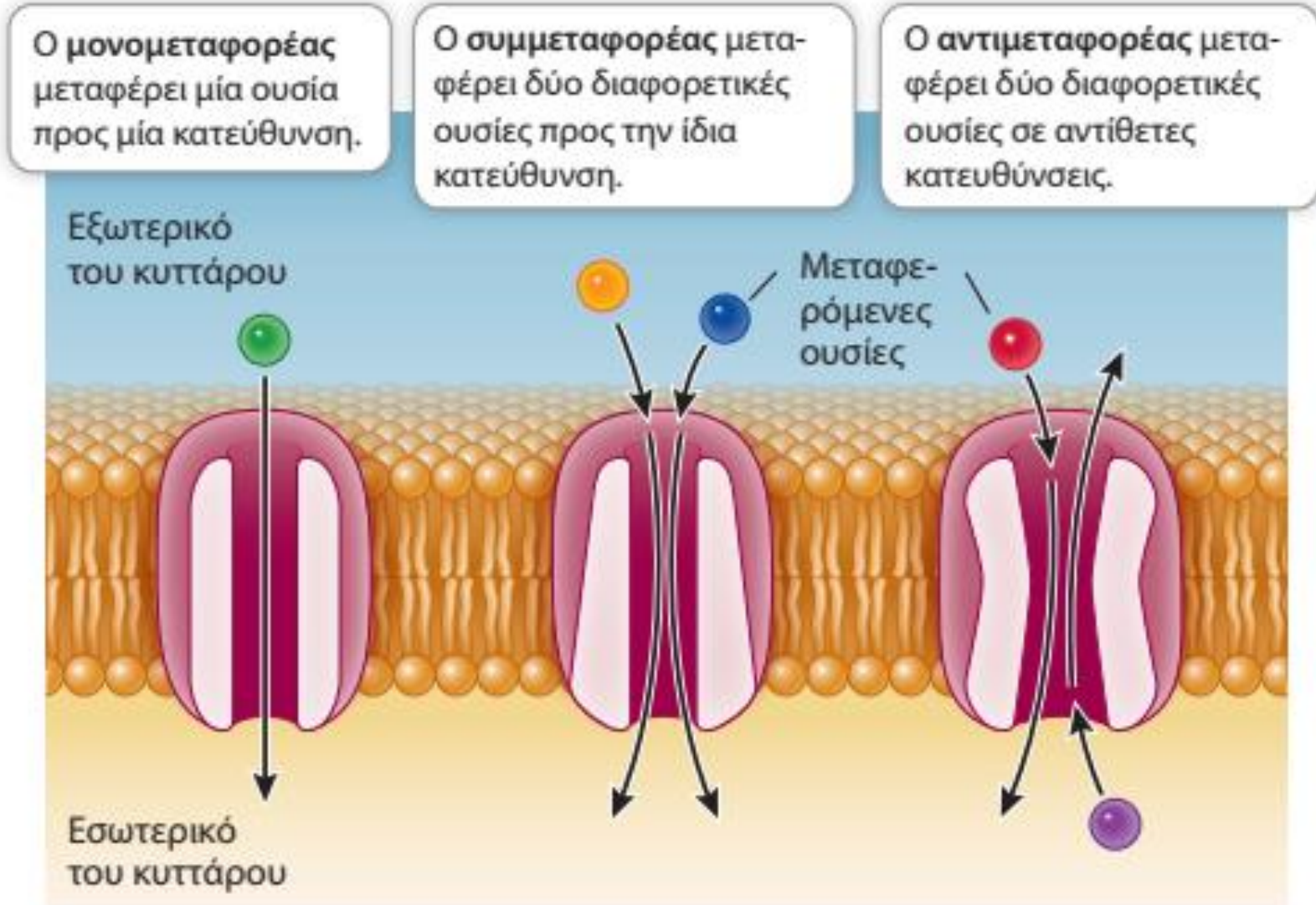
	Απλή διάχυση	Υποβοηθούμενη διάχυση (μέσω διαύλου ή μεταφορέα)	Ενεργητική μεταφορά
Απαιτείται ηλεκτρική ενέργεια;	Όχι	Όχι	Ναι
Κινητήρια δύναμη	Κλίση συγκέντρωσης	Κλίση συγκέντρωσης	Υδρόλυση ATP (αντίθετα στην κλίση συγκέντρωσης)
Απαιτείται μεμβρανική πρωτεΐνη;	Όχι	Ναι	Ναι
Εξειδίκευση	Όχι	Ναι	Ναι

- **Ενεργός μεταφορά:** Μετακινεί συστατικά ενάντια στην ηλεκτρική/χημική βαθμίδωση και απαιτεί δαπάνη ενέργειας. Δότης ενέργειας είναι η ATP.
- Οι ενεργοί μεταφορείς προκαλούν μεταφορά μιας ένωσης προς μια κατεύθυνση. Υπάρχουν τρία είδη μεταφορέων:
 - **Μονομεταφορείς**—μετακινούν μια ένωση προς μια κατεύθυνση
 - **Συμμεταφορείς**—μετακινούν δύο ενώσεις προς μια κατεύθυνση
 - **Αντιμεταφορείς**—μετακινούν δύο ενώσεις προς αντίθετες κατευθύνσεις

Εικόνα 6.13 Τρεις Τύποι Πρωτεϊνών για Ενεργητική Μεταφορά

Εικόνα 6.13 Τρεις Τύποι Πρωτεϊνών για Ενεργητική Μεταφορά

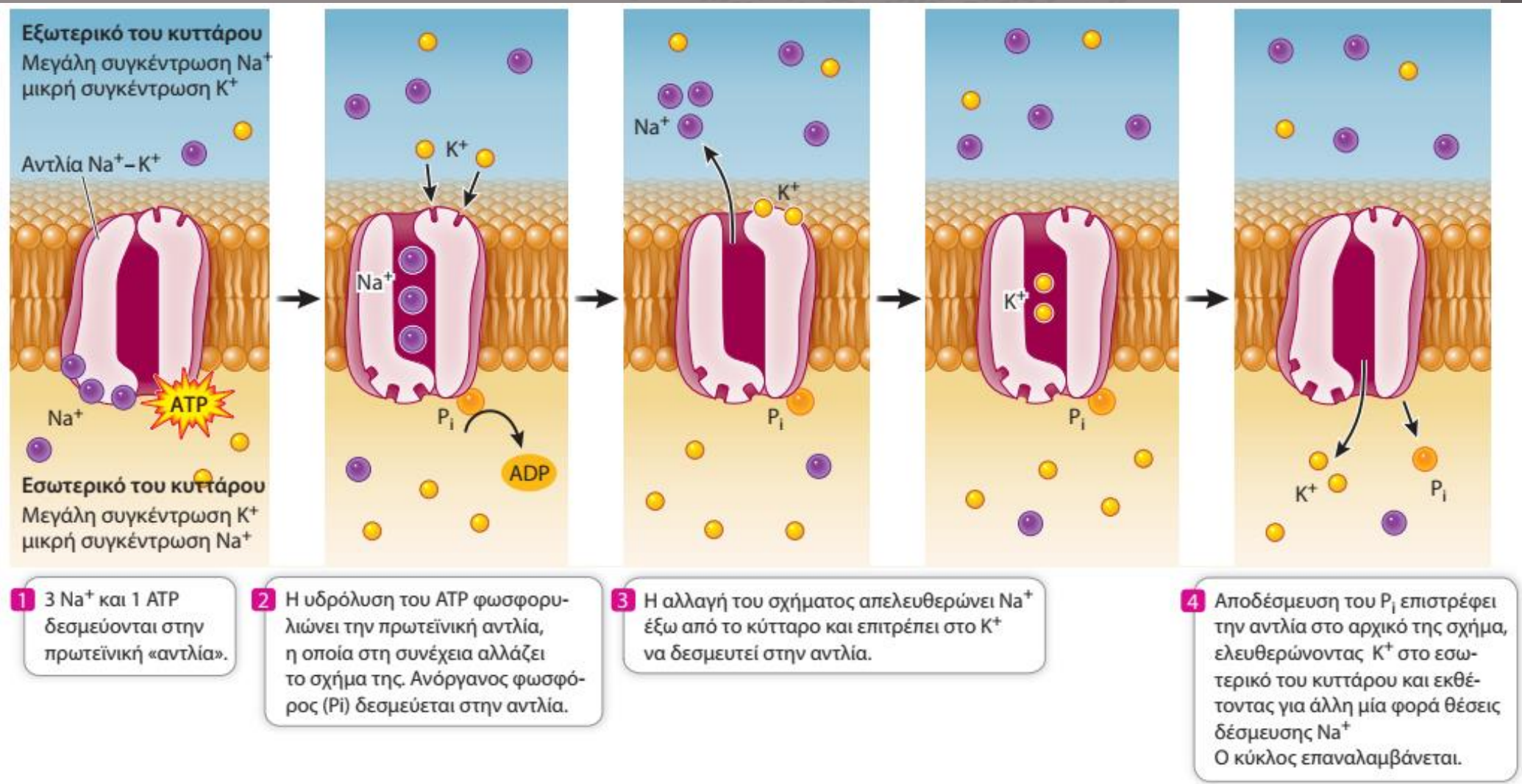
Σημειώστε ότι σε καθεμία από τις τρεις περιπτώσεις η μεταφορά είναι κατευθυνόμενη. Συμμεταφορείς και αντιμεταφορείς είναι παραδείγματα συζευγμένων μεταφορέων. Και οι τρεις τύποι μεταφορέων είναι συζευγμένοι με πηγές ενέργειας προκειμένου να μετακινούν ουσίες αντίθετα στην κλίση συγκέντρωσής τους.



Ο μονομεταφορέας μεταφέρει μία ουσία προς μία κατεύθυνση.

Ο συμμεταφορέας μεταφέρει δύο διαφορετικές ουσίες προς την ίδια κατεύθυνση.

Ο αντιμεταφορέας μεταφέρει δύο διαφορετικές ουσίες σε αντίθετες κατευθύνσεις.



Εικόνα 6.14 Πρωτογενής Ενεργητική Μεταφορά: Αντλία Νατρίου-Καλίου Στην ενεργητική μεταφορά, χρησιμοποιείται ενέργεια για τη μετακίνηση μίας διαλυμένης ουσίας αντίθετα στην κλίση συγκέντρωσής της. Εδώ, χρησιμοποιείται ενέργεια από το ATP για τη μετακίνηση Na^+ και K^+ αντίθετα στις κλίσεις συγκέντρωσής τους.

Εικόνα 6.15 Δευτερογενής Ενεργητική Μεταφορά

Πρωτογενής ενεργός μεταφορά:
Απαιτεί ενέργεια που λαμβάνεται από την υδρόλυση της ATP.

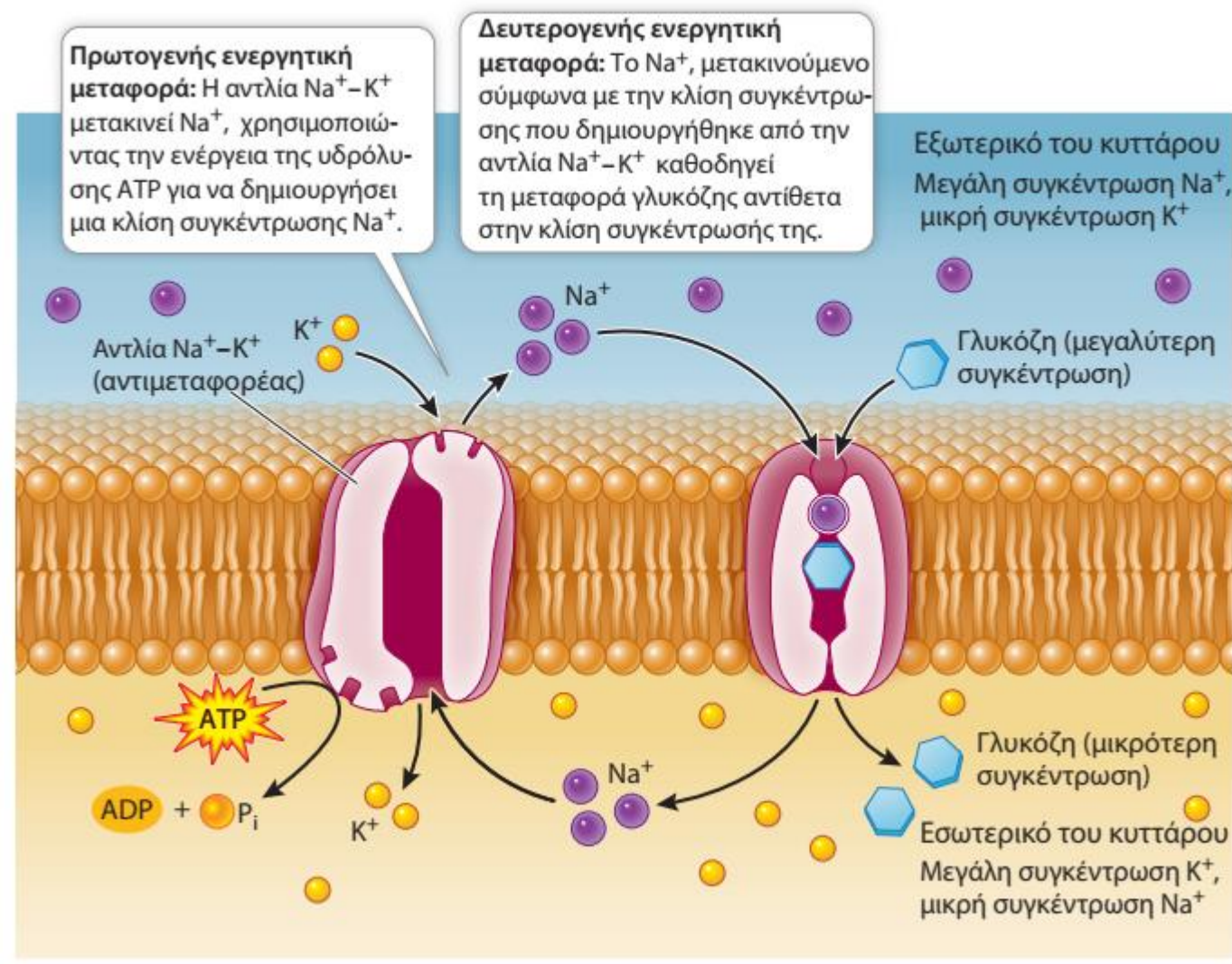
Δευτερογενής ενεργός μεταφορά: Η ενέργεια προέρχεται από την βαθμίδωση συγκέντρωσης ενός ιόντος που έχει επιτευχθεί με πρωτογενή ενεργό μεταφορά.

Η αντλία (Na⁺-K⁺):

- Πρωτογενής ενεργός μεταφορά
- Βρίσκεται σε όλα τα ζωικά κύτταρα
- Είναι διαμεμβρικός αντιμεταφορέας

Στη δευτερογενή ενεργό μεταφορά η ενέργεια μπορεί να εξαχθεί αφήνοντας τα ιόντα να μετακινηθούν διαμέσου της μεμβράνης σύμφωνα με την βαθμίδωση της συγκέντρωσής τους.

- Χρησιμεύει στην πρόσληψη αμινοξέων και υδατανθράκων
- Χρησιμοποιεί συμμεταφορείς και αντιμεταφορείς



Εικόνα 6.15 Δευτερογενής Ενεργητική Μεταφορά
Η κλίση συγκέντρωσης Na⁺ που δημιουργήθηκε από πρωτογενή ενεργητική μεταφορά μέσω μιας αντλίας νατρίου-καλίου (αριστερά) παρέχει ενέργεια για δευτερογενή ενεργητική μεταφορά γλυκόζης (δεξιά). Ένας πρωτεϊνικός συμμεταφορέας συνδυάζει τη μετακίνηση της γλυκόζης διαμέσου της μεμβράνης αντίθετα στην κλίση συγκέντρωσής της με την παθητική μετακίνηση του Na⁺ μέσα στο κύτταρο.

- Υπάρχουν τρεις τύποι ενδοκυττάρωσης στα κύτταρα.
- Τα κύτταρα λαμβάνουν μόρια από το περιβάλλον μέσω ενδοκυττάρωσης που διαμεσολαβείται από υποδοχείς.
- Η εξωκυττάρωση είναι μια διαδικασία με την οποία συστατικά εκκρίνονται από το κύτταρο.

Μακρομόρια όπως οι πρωτεΐνες, οι πολυσακχαρίτες και τα νουκλεϊκά οξέα που είναι πολύ μεγάλα για να διαπεράσουν την μεμβράνη προσλαμβάνονται ή εκκρίνονται από τα κύτταρα μέσω κυστιδίων.

Ενδοκυττάρωση: Φέρνει μόρια εντός του κυττάρου. Η κυτταρική μεμβράνη αναδιπλώνεται εσωτερικά (εγκολπώνεται) γύρω από κάποιο υλικό και σχηματίζει κυστίδιο.

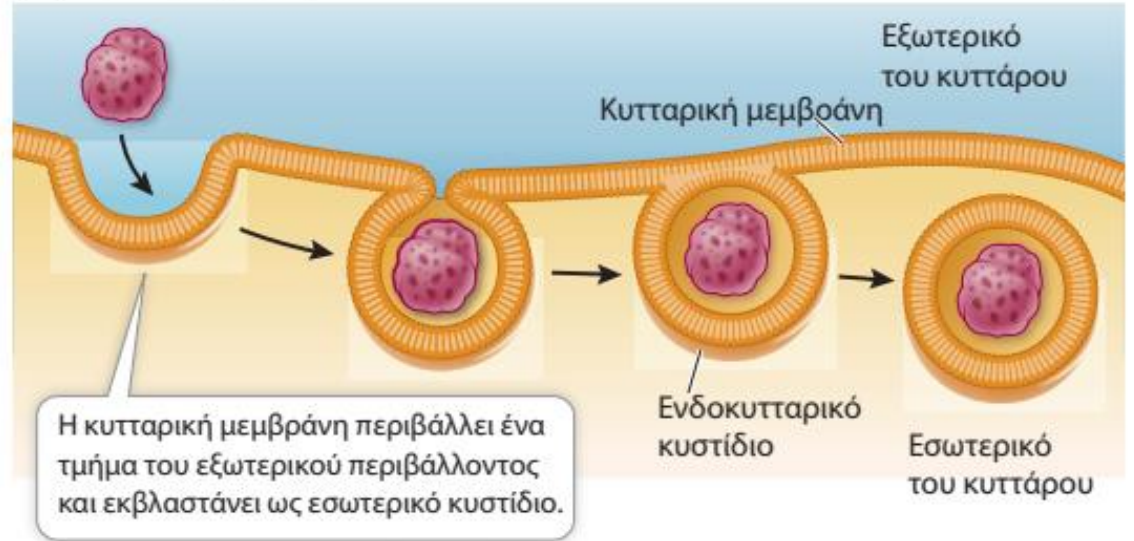
- **Φαγοκυττάρωση:** Μόρια ή ολόκληρα κύτταρα εγκολπώνονται. Μερικά πρώτιστα τρέφονται με αυτό τον τρόπο. Μερικά λευκοκύτταρα εγκολπώνουν συστατικά έτσι. Δημιουργείται ένα τροφικό κενοτόπιο ή ένα φαγόσωμα και συντήκονται με λυσοσώματα.
- **Κυτταροποσία:** Ένα κυστίδιο δημιουργείται που μεταφέρει μικρά διαλυτά μόρια ή υγρά μέσα στο κύτταρο. Τα κυστίδια είναι μικρότερα από αυτά της φαγοκυττάρωσης, Η κυτταροποσία είναι συνεχής στα ενδοθηλιακά κύτταρα των τριχοειδών αγγείων.
- **Ενδοκυττάρωση με μεσολάβηση υποδοχέων:** Μόρια στην κυτταρική επιφάνεια (υποδοχείς) αναγνωρίζουν συγκεκριμένα συστατικά και τα ενδοκυτταρώνουν όπως στην φαγοκυττάρωση.

Εικόνα 6.16 Ενδοκυττάρωση και Εξωκυττάρωση

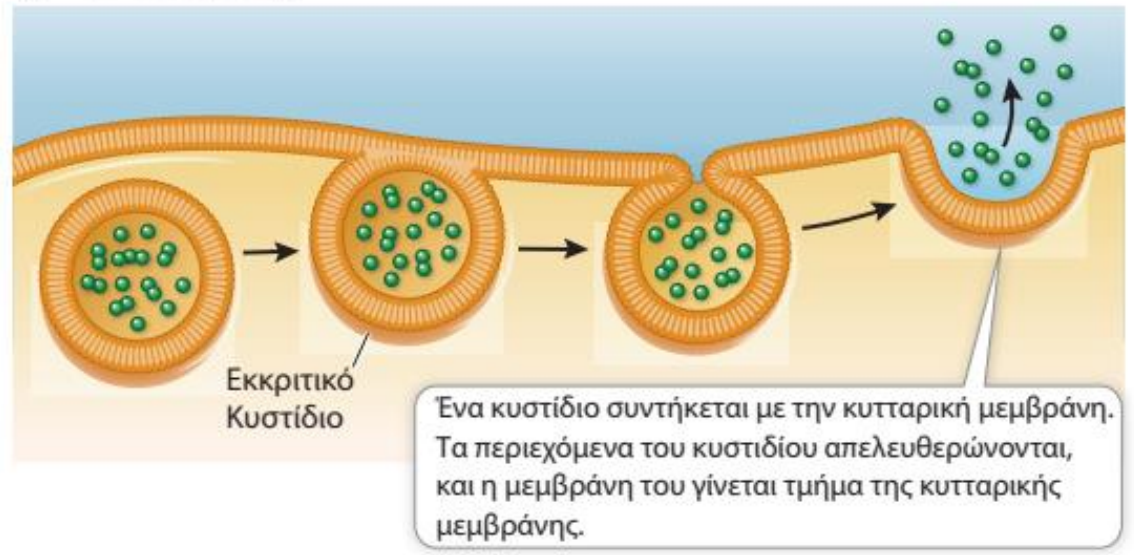
Ενδοκυττάρωση (A) και εξωκυττάρωση (B) χρησιμοποιούνται από τα ευκαρυωτικά κύτταρα για να προσλαμβάνουν και να απελευθερώνουν υγρά, μεγάλα μόρια και σωματίδια. Μικρότερα κύτταρα, όπως εισβάλλοντα βακτήρια, μπορούν να προσλαμβάνονται με ενδοκυττάρωση.

Εξωκυττάρωση: Υλικό που βρίσκεται σε κυστίδια εκκρίνεται από το κύτταρο. Άπεπτα υλικά επίσης εκκρίνονται. Επίσης εκκρίνονται πεπτικά ένζυμα, νευροδιαβιβαστές, πολυσακχαρίτες κτλ.

(A) Ενδοκυττάρωση



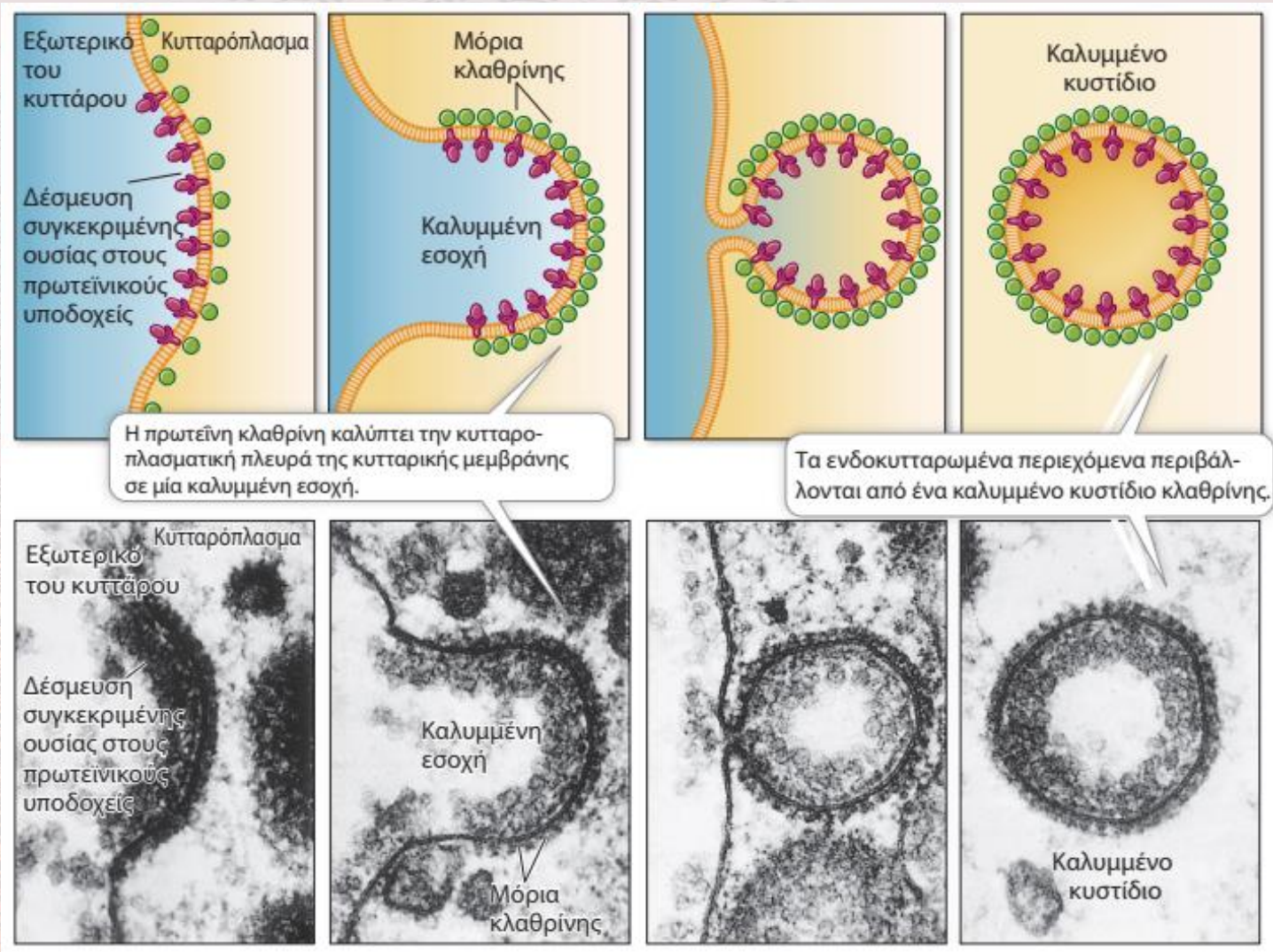
(B) Εξωκυττάρωση



Η ενδοκυττάρωση με μεσολάβηση υποδοχέων είναι ειδική

• Τα μακρομόρια που πρόκειται να μεταφερθούν δεσμεύονται σε υποδοχείς-διαμεμβρανικές πρωτεΐνες που βρίσκονται σε ειδικές θέσεις στην επιφάνεια του κυττάρου.

• Οι θέσεις αυτές επενδύονται εσωτερικά με ειδικές πρωτεΐνες όπως είναι η κλαθρίνη στο εσωτερικό. Τα κύτταρα μπορούν να προσλάβουν χοληστερόλη μέσω ενδοκυττάρωσης που μεσολαβείται από υποδοχείς. Στο ήπαρ η χοληστερόλη συσκευάζεται σε σωματίδια όπως οι LDL και εκκρίνεται στην κυκλοφορία του αίματος. Τα κύτταρα που χρειάζονται χοληστερόλη έχουν υποδοχείς για τις LDLs σχηματίζοντας κυστίδια που στο εσωτερικό επενδύονται τελικά από κλαθρίνη.



Εικόνα 6.17 Ενδοκυττάρωση με Μεσολάβηση Υποδοχέων Οι πρωτεϊνικοί υποδοχείς σε μία καλυμμένη εσοχή δεσμεύουν συγκεκριμένα μακρομόρια, τα οποία στη συνέχεια μεταφέρονται μέσα στο κύτταρο με ένα καλυμμένο κυστίδιο.

πίνακας 6.2 Ενδοκυττάρωση και Εξωκυττάρωση

Τύπος διαδικασίας	Παράδειγμα
Ενδοκυττάρωση	
Ενδοκυττάρωση με μεσολάβηση υποδοχέων	Ειδική πρόσληψη μεγάλων μορίων (π.χ. LDL)
Κυτταροποσία	Μη ειδική πρόσληψη εξωκυττάρου υγρού (π.χ. υγρά και διαλυμένες ουσίες από το αίμα)
Φαγοκυττάρωση	Μη ειδική πρόσληψη μεγάλων, αδιάλυτων σωματιδίων (π.χ. εισβάλλοντα βακτήρια από κύτταρα του ανοσοποιητικού συστήματος)
Εξωκυττάρωση	
Απελευθέρωση μεγάλων μορίων	Σύντηξη κυστιδίου με την κυτταρική μεμβράνη (π.χ. πεπτικά ένζυμα στο πάγκρεας)
Απελευθέρωση μικρών μορίων	Σύντηξη κυστιδίου με την κυτταρική μεμβράνη (π.χ. νευροδιαβιβαστές στη σύναψη)