

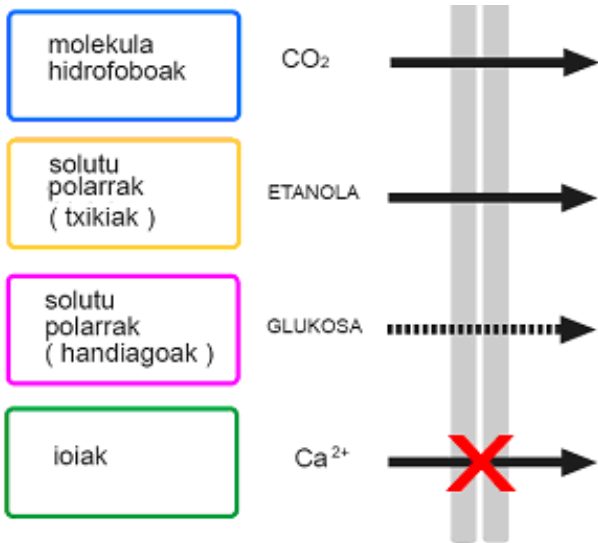
# 7

## MINTZEAN ZEHARREKO GARRAIOA



Garraio-proteinak zelula guztietako ezinbesteko osagaiak dira: solutuak mintzean zehar garraiatzeko erabiltzen dira (iturria: EurekaAlert!).

Zelulak egitura itxiak dira. Organulu zitoplasmaticoak ere bai. Baina isolamendua ez da osoa: gaien trukeak etengabe gertatzen dira zitoplasmaren eta zelulaz kanpoko ingurunearen artean edota zitoplasmaren eta organuluaren artean, eta, horretarako, garraio-mekanismoak asmatu dira. Baina, zein da truke horien helburua? Segur aski, ikuspuntu ebolutibotik, oinarrizko helburua kanpoko elikagaiak lortzea izan da. Denborarekin, berriz, zelulak ikasi egin du gai espezifikoaren garraioa erabiltzen, hainbat helburu lortzeko. Iaien garraioa, esate baterako, ezinbestekoa da ATParen sintesirako edo zelulen arteko komunikaziorako, besteak beste. Gainera, oso prozesu fisiologiko garrantzitsuak, hestean gertatzen den elikagaien xurgapena, giltzurrunean gertatzen den gerneraren eraketa edo nerbio-kinadaren transmisioa, azken finean, garraio-prozesuetan oinarritzen dira.

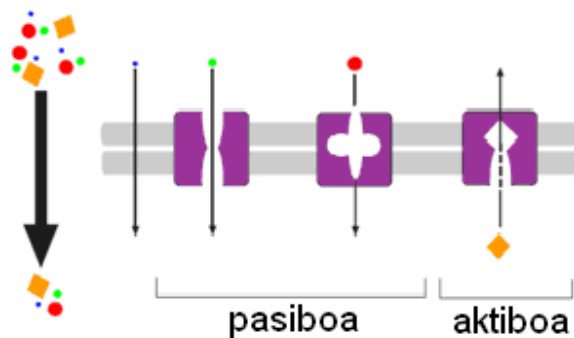


7-1 irudia. Lipido-geruza bikoitzaren iragazkortasuna.

### Lipido-geruza bikoitza iragazgaitza da solutu askorentzat

Oro har, lipido-geruza bikoitza, haren barne hidrofoboagatik, nahiko iragazgaitza da: solutu askok, berez, ezin dute zeharkatu geruza bikoitza, edo asko kostatzen zaie (denbora luzea). Hori esperimentalki frogatu da lipido-geruza bikoitza sintetikoak erabiliz. Emaitzak honako hauek izan dira: A) Molekula hidrofoboak eta txikiak erraz pasatzen dira ( $O_2$ ,  $CO_2$ , bentzenoa) B) Molekula polar txikiak ere arazorik gabe zeharkatzen dute geruza bikoitza ( $H_2O$ , urea). C) Molekula polar handiagoak (glukosa) denbora luzea behar dute geruza bikoitza zeharkatzeko D) Azkenik, karga duten molekulek ezin dute lipido-geruza bikoitza zeharkatu.

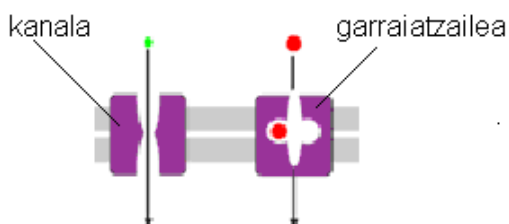
Esperimentu horietatik ondorioztatzen da solutuen difusioa baldintzatzen duten faktoreak tamaina, disolbagarritasuna eta karga elektrikoa direla: molekula txikiak eta lipodisolbagarriak azkarrago zeharkatuko dute mintza; handiak eta polarrak edo kargatuak, ordea, ez dira pasatzen, edo asko kostatzen zaie. Difusioa beti kontzentrazio-gradientearen alde gertatuko da, noski; hau da, solutu-kontzentrazio altua duen aldetik kontzentrazio baxuagoa duen alderantz. Zelulak, beraz, garraio-mekanismoak asmatu ditu, behar dituen solutuak garraiatzeko edota garraio-tasa handiagoa lortzeko: garraio-mekanismo horien eragileak garraio-proteinak dira.



7-2 irudia. Garraio pasiboa (solutuaren gradientearen alde) eta aktiboa (gradientearen aurka).

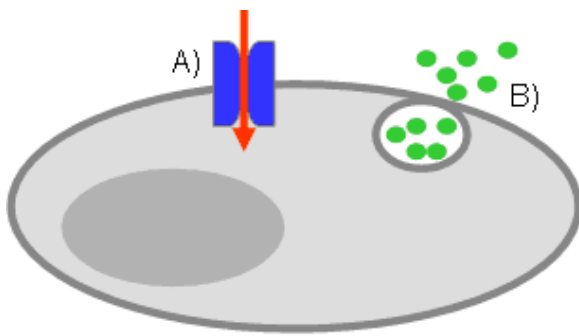
### Proteinak beharrezkoak dira solutuak mintzean zehar garraiatzeko

Garraio-proteinak mintz zelular guztietan agertzen dira. Proteina horiei esker, solutua mintzean zehar mugitzen da geruza bikoitzaren barnealde hidrofoboa ukitu gabe. Proteinien bidezko garraioa solutuen kontzentrazioaren aldekoa edo solutuen kontzentrazioaren aurkakoa izan daiteke. Lehenengo kasuan **garraio pasiboa** edo **difusio erraztua** deritzo; bigarren kasuan, energia-iturri baten beharra dago solutuak gradientearen aurka mugiarazteko: **garraio aktiboa** da (7-2 irudia). Solutuak mintzean zehar laguntzarik gabe (proteinarik gabe) higitzea **difusio sinplea** da. Azpimarratu behar dugu molekula bera, glukosa esate baterako, zelularen egoeraren arabera, garraio pasiboz ala aktiboz garraiatua izan daitekeela; dena den, kasu bakoitzean, garraio-proteina desberdinak erabiltzen dira.



7-3 irudia. Bi garraio-proteina motak: proteina garraiatzaileak eta kanalak.

Garraioaz arduratzen diren proteina guztiak mintzean zeharreko proteinak dira, oso proteina handiak (behin baino gehiagotan zeharkatzen dute mintza) eta oso espezifikoak: gehienetan, bakoitza molekula mota bat garraiatzeaz arduratzen da. Garraio-proteinak bi motatakoak dira: **proteina garraiatzaileak** eta **kanalak**. Proteina garraiatzaileek garraio pasiboa eta aktiboa egin ditzakete; kanalak, ordea, garraio pasiboa bakarrik (7-3 irudia).

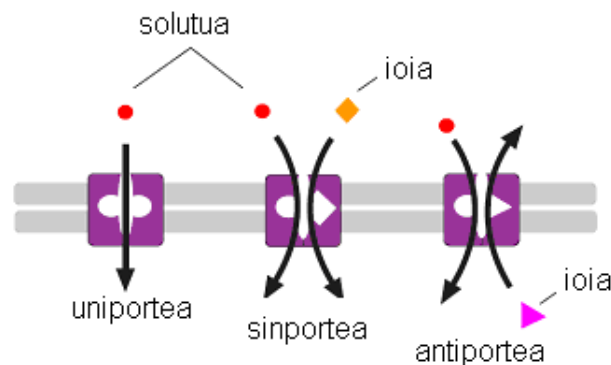


**7-4 irudia.** Animalia-zelulak: gaiak trukatzeko bi mekanismo nagusiak. A) Garraio-proteinen edo translokadoreen bidez. B) Besikulen bidez.

### Makromolekulak garraiatzeko, beste mekanismo batzuk erabiltzen dira

Makromolekulak garraiatzeko, bi mekanismo nagusi daude animalia-zeluletan: besikulen bidezkoa edo translokadoreen bidezkoa. Besikulen bidezko garraioan, makromolekula besikula batean harrapatzen da, eta besikula mugitzen da konpartimendu batetik bestera; horrela, makromolekulak geruza bikoitza zeharkatu gabe garraiatzen dira. Mintz plasmatikoa gertatzen denean, truke horri endozitosi (zelularen barrurantz) edo exozitosi (zelularen kanporantz) deritzo.

Bestalde, zenbait organulutan (erretikulu endoplasmatikoa, mitokondrioan, peroxisometan), eta mintz plasmatikoa ere bai, makromolekulen trukeak mintzean txertatuta dauden konplexu proteikoen bidez gerta daitezke; horiek translokadoreak dira. Kasu horretan, makromolekula translokadoreak uzten duen kanal batean zehar igarotzen da. Translokadoreak eta solutu txikiak garraiatzen dituzten garraio-proteinak desberdinak dira; hala ere, trukutzen ari den gaiak, bi kasuetan, lipido-geruza bikoitza zeharkatzen du (7-4 irudia).



**7-5 irudia.** Proteina garraiatzaileak. Uniporte, sinporte eta antiporte mekanismoak.

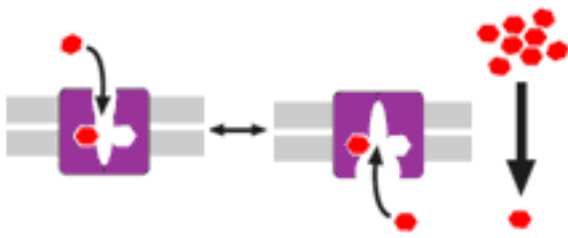
### PROTEINA GARRAIATZAILEAK

Proteina garraiatzaileek solutu espezifikoak eramaten dituzte mintzaren alde batetik bestera. Proteina garraiatzaile eta solutuaren arteko elkarrekintza entzima-substratu elkarrekintzaren antzekoa da: solutuarekin lotzeko gune espezifiko bat (edo batzuk) dago garraiatzailean. Garraio-prozesuan solutu ez da aldatzen, baina proteina garraiatzailea bai: molekularen konformazioan aldaketa bat gertatzen da, eta, hala, solutu mintzaren beste aldean askatzen da; gero, aurreko konformazioa berreskuratzen du garraio-proteinak.

Batzuetan, solutu bakar bat garraiatzen da; baina, bestetan, aldi berean bi solutu garraia daitezke. Lehenengo kasuan esaten da **“uniporte”** mekanismoa dela; bigarren kasuan, bi aukera daude: **“sinporte”** eta **“antiporte”** mekanismoak, bi solutuak norabide berean edo kontrako norabidean mugitzen direnean, hurrenez hurren (7-5 irudia).

### Proteina garraiatzaileek solutuen difusio azkarra eragiten dute

Difusio erraztuaren kasuan, garraioaren norabidea (kanporantz ala barrurantz) solutuaren kontzentrazio-gradienteak zuzentzen du, difusio sinplean gertatzen den bezala (7-6 irudia). Izan ere, solutuaren gradiente aldatzen bada, garraioaren norabidea ere aldatu egingo da. Orduan, zein da mekanismo horren abantaila?. Solutuaren garraio-tasa askoz

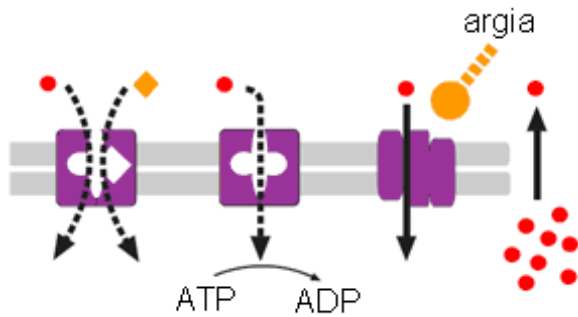


7-6 irudia. Proteina garraiatzaileen bidezko garraio pasiboa.

altuagoa izatea garraiatzaileari esker. Dena dela, solutua lotzeko gune guztiak okupatuta daudenean, garraio-tasa maximora heltzen da: kontzentrazio horretan, proteina garraiatzaileak aserik daude, eta solutu gehiago gehitzen dugun arren, garraio-tasa ez da igoko.

Animalia-zeluletan, difusio erraztuaren bidez barneratzen da glukosa. Glukosa oinarrizko erregaia da gure zelulentzat, eta normalean, kontzentrazio altuan egoten da zelulaz kanpoko gunean (elikagaietatik sortua); horregatik sar daiteke difusio erraztuaren bidez. Glukosaren proteina garraiatzaileak (familia bat da) oso molekula handiak dira: 12 alfa-helize dituzte lipido-geruza bikoitzean sartuta.

Bestalde, glukosaren garraiatzaileen erregulazioa oso ondo ezagutzen dugu: ingurunean azukre gutxi badago, proteina garraiatzaileak zelularen barruan metatzen dira, besikuletan; baina glukosak gora eginez gero, garraio-proteinak mintz plasmatikora bidaltzen dira glukosa barneratzeko. Seinale bat jasotzen duenean jabetzen da zelula gorakada horretaz; seinale hori intulina da, odoleko glukosa-maila jaisteko eragiten duen hormona.



7-7 irudia. Proteina garraiatzaileen bidezko garraio aktiboa eta erabiltzen den energiaren iturria.

**Proteina garraiatzaileek energia-iturri bat behar dute garraio aktiboa egiteko**

Garraio aktiboa solutuaren gradientearen kontra gertatzen da; hori dela eta, energia-iturri bat behar da derrigor (7-6 irudia). Garraiatzaile batzuk ATPasak dira, eta ATParen hidrolisitik ateratzen dute energia zuzenean. Beste kasu batzuetan, solutuaren garraio aktiboa beste solutu baten garraio pasiboari esker gertatzen da; horregatik, garraio akoplatu edo kogarraio deritzo. Animalia-zeluletan, bai ATPasak bai kogarraioa erabiltzen dira. Solutu bera ATPasa baten bidez edo garraio akoplatuaren bidez garraia daiteke, baina, kasu bakoitzean, bi proteina horiek desberdinak izango dira. Hirugarren energia-iturria argia izan daiteke, batez ere prokariotoetan: garraiatzaile horiek argiaren fotoiak harrapatzeko gai dira, eta energia hori erabiltzen dute solutua mugiarazteko.

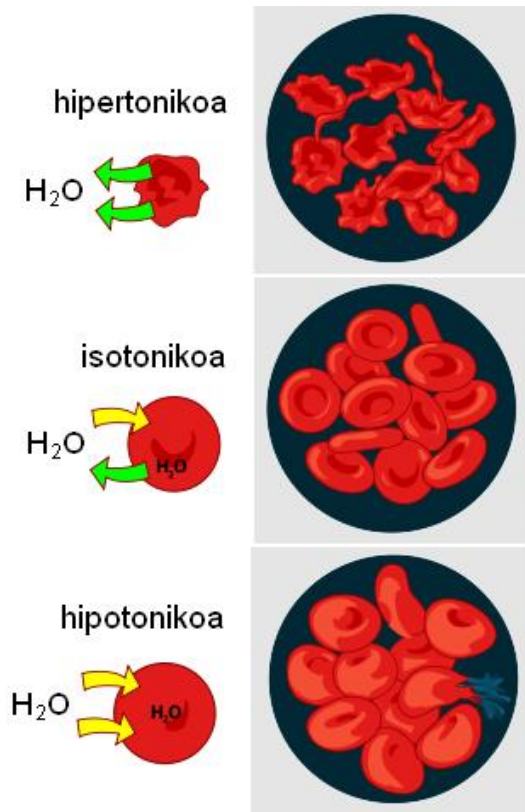
ATPasak diren proteina garraiatzaileen artean, funtsean, bi talde nagusi bereiziko ditugu: **ioi-ponpak**, ioien garraio aktiboaz arduratzen direnak, eta **ABC garraiatzaileak**. Ioien garraio aktiboa oso garrantzitsua da zelula guztietan, eta prozesu zelular askotan inplikaturik dago, baina, jarraian ikusiko dugun moduan, funtsezkoa da animalia-zeluletan: beharrezkoa da animalia-zelularen oreka osmotikoa mantentzeko.

**Ioien garraioa nahitaezkoa da animalia-zelularen bolumena kontrolatzeko/konstante mantentzeko**

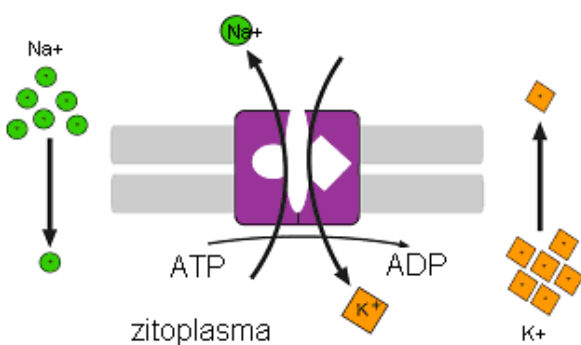
Ioien garraioa ez-organikoak (hala nola  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  edo  $\text{H}^+$ ) garraiatzen dituzte gradientearen kontra. Proteina garraiatzaile horiei esker, ioi espezifikoaren kontzentrazioak,

7-1 Taula

Ioia	Zitosolean (mM)	Kanpoan (mM)
$\text{Na}^+$	5-15	145
$\text{K}^+$	140	5
$\text{Ca}^{2+}$	$10^{-4}$	1-2
$\text{H}^+$	$7 \times 10^{-5}$	$5 \times 10^{-5}$
$\text{Cl}^-$	5-15	110



7-8 irudia. Eritrozitoek presio osmotikoaren arabera jasaten dituzten aldaketak (iturria: Wikipedia)



7-9 irudia. Na/K<sup>+</sup> ponpa.

zelularen barruan eta zelulaz kanpoko gunean daudenak, oso desberdinak izango dira (7-1 Taula); era berean, ponpen eraginez ioien kontzentrazioen desberdintasunak (ioien gradientek) ezar daitezke konpartimentu zelularren artean.

Animalia-zeluletan, ioi-gradientek beharrezkoak dira oreka osmotikoa mantentzeko, eta, ondorioz, zelularen bolumena kontrolatzeko. Izan ere, aldaketa osmotiko handiek zelularen heriotza eragin dezakete. Hori esperimentalki frogatu da (7-8 irudia): ingurune hipertoniko batean jartzen direnean (solutuen kontzentrazioa oso altua denean), ura zelulatik askatzen da, eta globulu gorriak zimurtzen dira; ingurune hipotoniko batean (solutu gutxi), berriz, ura zelularen barrura sartzen da, eta, azkenik, zelulak eztanda egiten du (esperimentua osmosi deritzon fenomenoan oinarritzen da: mintz batez banatuta dauden bi disoluziotan solutuen kontzentrazioa desberdina bada, ura mugituko da bi kontzentrazioak berdindu arte)

Egoera fisiologikoan, zelularen barnealdea hipertonikoa da, kanpoaldearekin konparatuz gero; beraz, printzipioz ura sartuko litzateke oreka osmotikoa berreskuratzeko. Animalia-zelulek asmatu duten irtenbidea ioiak kanporatzea da; horrela, solutuen kontzentrazioa zelularen inguruan zitosolekoa bezain altua izango da. Horretarako, funtsean, Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup> ponpa erabiltzen dute.

**Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup> ponparen eraginez, Na<sup>+</sup> ioien kontzentrazioa oso altua izaten da animalia-zelularen kanpoaldean**

Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup> ponpak oso ugariak dira mintz plasmatikoa: Na<sup>+</sup> ioiak etengabe kanporatzen dira. Zehazki, antiporte gisa jokutzen du: Na<sup>+</sup> kanporatzen denean (3 ioi), aldi berean, K<sup>+</sup> barneratzen da (2 ioi) (7-9 irudia). Ponpaketa bakoitzean, ziklikoki, proteinaren konformazioa aldatzen da, eta, ondorioz, ioien garraioa gauzatzen da. Zikloaren gertaeren segida hau da: 1) Na<sup>+</sup> ioiak lotzen dira ponparen alde zitosolikoan; ondorioz, ATParen hidrolisia gertatzen da (fosfato taldea proteinari lotuta geratzen da). 2) Gertatzen den konformazio-aldaketaren ondorioz, Na<sup>+</sup> ioiak askatzen dira kanpoan, eta K<sup>+</sup> lotzeko gunea agerian geratzen da. 3) Jarraian, fosfatoaren askapena gertatzen da, eta K<sup>+</sup>-a lotzen zaio proteinari; horrek beste konformazio-aldaketa eragiten du, K<sup>+</sup>-a askatzen da zitosolean, eta zikloa amaitu egiten da. Ponpaketa bakoitzean ATP molekula bat hidrolizatzen da.

Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup> ponparen jarduerak bi ondorio ditu. Alde batetik, Na<sup>+</sup> eta K<sup>+</sup> ioien kontzentrazioak oso desberdinak izango dira zelularen zitosolean eta zelulaz kanpoko gunean: barruan, Na<sup>+</sup>-aren kontzentrazioa oso txikia da; K<sup>+</sup>-arena, aldiz, oso handia; kanpoan, kontrako egoera dago. Gainera, ponpaketa bakoitzean karga positibo gehiago kanporatzen denez, ponpak korrante elektriko bat eragiten du mintzean zehar (ponpa elektrogenikoa dela esaten da): mintz plasmatikoa alde zitosolikoa negatiboa da, eta kanpoko aldea, positiboa.

Animalia-zelula tipiko batek kontsumitzen duen energiaren heren bat erabiltzen da  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  ponpa mantentzeko. Oraindik gehiago nerbio-zeluletan: nerbio-zelulak etengabe ari dira  $\text{K}^+$ -a galtzen eta  $\text{Na}^+$ -a eskuratzen nerbio-kinadaren transmisioaren ondorioz; hori dela eta, nerbio-zelulek energia gehiago gastatzen dute  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  ponpa sustatzeko (energiaren heren bi).

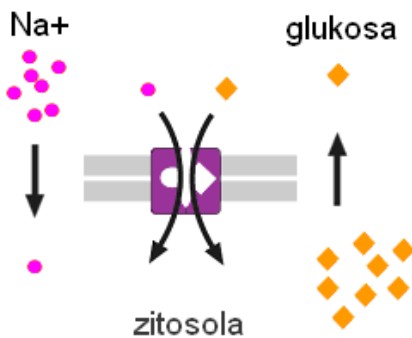
### $\text{H}^+$ ponpak eta $\text{Ca}^{2+}$ ponpak ezinbesteko funtzioak betetzen dituzte animalia-zeluletan

Eboluzioan zehar, ioi-kontzentrazioaren desberdintasun horiek erabiltzen ikasi du zelulak, hainbat funtzio betetzeko: pHa kontrolatzeko, energia sortzeko, mitokondrioan gertatzen den bezala, edo seinale moduan, prozesu zelular espezifikoak martxan jartzeko, besteak beste.

$\text{H}^+$  ponpak protoien garraio aktiboa eragiten du mintzean zehar. Zenbait organulutan erabiltzen dira, pHa jaisteko: lisosomen, endosomen eta jariatze-besikulen mintzean  $\text{H}^+$  ponpak oso ugariak dira. Horrez gain,  $\text{H}^+$  ponpak bereziki garrantzitsuak dira mitokondrioetan: ikusiko dugun moduan, protoiak gradientearen kontra ponpatzen dira; gero, sortutako protoi-gradientea erabiliko da ATP sintetizatzen.

Bestalde,  $\text{Ca}^{2+}$  ponpak beharrezkoak dira  $\text{Ca}^{2+}$ -kontzentrazio zitosoliko txikia mantentzeko.  $\text{Ca}^{2+}$ -ponpak  $\text{Ca}^{2+}$ -ioiak ezabatzen ditu zitosoletik, bai zelulaz kanpoko gunera, bai erretikulu endoplasmatikoaren lumenera; horregatik,  $\text{Ca}^{2+}$ -ponpa bereziki ugaria da mintz plasmatikoa eta erretikulu endoplasmatikoaren mintzean. Ponpaketa bakoitzean 2 ioi garraiatzen dira, eta ATP molekula baten hidrolisia gertatzen da. Ponpa horren jardueraren ondorioz,  $\text{Ca}^{2+}$ -ioi gutxi dago zitosolean ( $10^{-7}$  mM) (7-1. Taula). Egoera horri esker,  $\text{Ca}^{2+}$ -ak seinale intrazelular moduan joka dezake: muskulu-zeluletan, esate baterako,  $\text{Ca}^{2+}$ -aren gorakadak uzkurketa eragiten du.

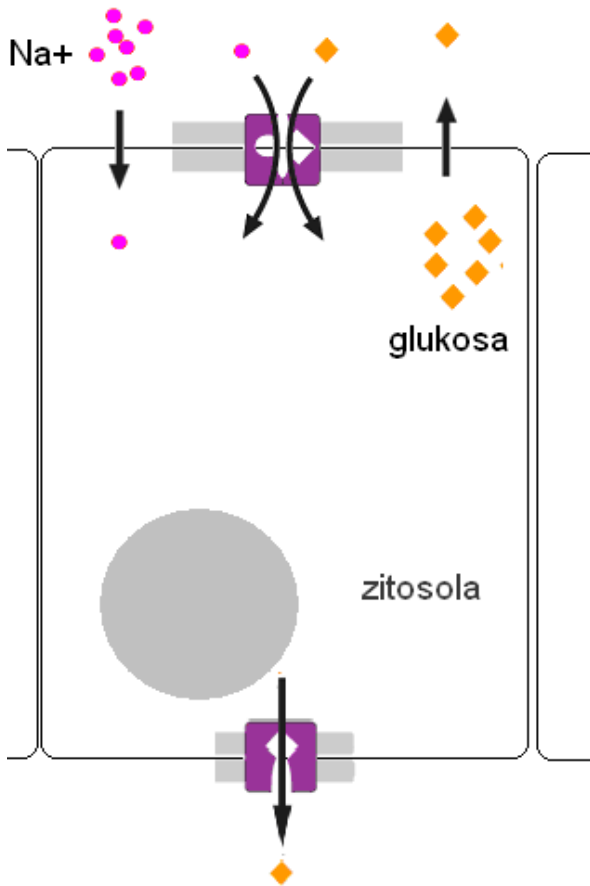
#### garraio akoplatua



**7-10 irudia.** Glukosaren garraio aktiboa  $\text{Na}^+$  gradientek zuzentzen du.

### Solutu baten garraio aktiboa beste solutu baten gradientek zuzendu dezake

Garraio akoplatuan, solutua gradientearen kontra mugitzen da, beste solutu baten garraio pasiboari esker. Proteina garraiatzaile berean akoplatuta daude bi garraio-prozesuak: bata energetikoki defaboragarria da, eta bestea, faboragarria. Askotan, mintz plasmatikoa garraio aktiboa  $\text{Na}^+$ -aren sarrerarekin batera gertatzen da.  $\text{Na}^+$ -aren gradientean metaturiko energia erabiltzen da, baina, gero, sartu diren  $\text{Na}^+$  ioiak berriro kanporatu behar dira, eta, horretarako,  $\text{Na}^+$  ioiak ponpatzen dira ATP-gastuarekin; beraz, azken finean garraio akoplatuan ere ATPa gastatzen da (garraio aktibo sekundario ere baderitzo: ATPasek zuzentzen dutena, ordea, garraio aktibo primarioa da).



**7-11 irudia.** Garraio transzellularra hesteko epitelio-zeluletan zehar.

Garraio akoplatuan, antiporte zein sinporte mekanismoak erabiltzen dira, kasuaren arabera.  $\text{Ca}^{2+}$  ioiak, esate baterako,  $\text{Na}^+$  ioien sarrerarekin batera kanporatzen dira zitosoletik (antiporte-garraioa). Bestalde, azukreak eta aminoazidoak zelularen barrura aktiboki garraiatzeko, sinporte motako garraiatzaileak erabiltzen dira: solutua sartzen da  $\text{Na}^+$ -arekin batera (7-10 irudia). Garraiatzaile horiek oso ugariak dira hesteko eta giltzurruneko epitelio-zeluletan zenbait molekula berreskuratzeko.

### **Garraio transzellularra: solutua zelularen alde batetik sartzen da, eta beste aldetik irteten da**

Zenbait zelulatan, zelula polarizatueta alegia, mintz plasmatikoa bi eremu egon daitezke, non proteina garraiatzaile espezifikoak dauden; hori dela eta, garraio-prozesu desberdinak gertatuko dira eremu bakoitzean. Izan ere, zelula berean solutu bera garraia daiteke kanporantz eta barrurantz, baina, noski, proteina garraiatzaile desberdinak erabiliz: horrela mugitzen da glukosa hesteko epitelioan zehar.

Epitelio-zelula horietan, mintz plasmatikoa, bi eremu bereizten dira. Glukosa alde batetik (alde apikaletik) inportatzen da gradientearen kontra  $\text{Na}^+$ -ak zuzendutako sinporte baten bidez; glukosa, ordea, ez da geratzen zelularen barruan, oinaldeko mintzean zehar difusio erraztuaren bidez kanporatzen baita. Azken finean, solutua (glukosa) zelularen alde batetik sartzen da eta gero bestetik irteten da; hori dela eta, prozesu horri **garraio transzellular** deritzo. (7-11 irudia).

### **ABC garraiatzaileak: garraio aktiboa eragiten duten talde heterogeneoa**

Ioi-ponpez gainera, ATPasa diren beste garraio-proteinak ABC garraiatzaileak dira. Proteina garraiatzaile horietan, ATPa lotzeko bi gune daude, eta ezaugarri horretatik dator izena: ATP Binding Cassettes (ATPa lotzeko guneak). Garraiatzaile-familia oso handia da (azken ikerketen arabera, handiena) eta, solutuaren arabera, oso heterogeneoa. Prokariotoetan erabiltzen dira elikagaiak (azukreak eta aminoazidoak, besteak beste) eta ioiak garraiatzeko; hala ere, badirudi solutu txiki horietaz gain, ABC garraiatzaileek molekula handiak ere (peptidoak, proteinak, polisakaridoak) garraia ditzaketela.

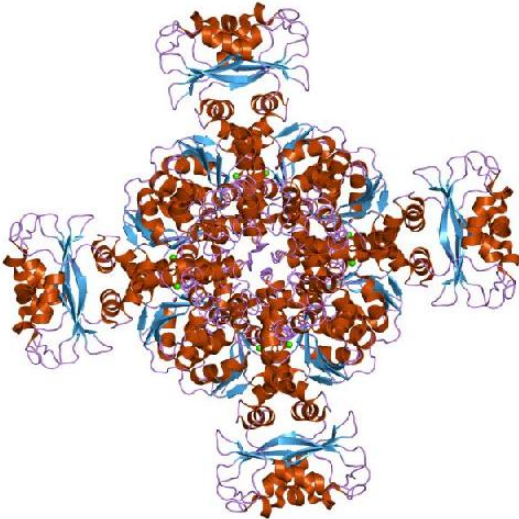
Animalia-zelulei dagokienez, badirudi batere izaera lipidikoa ez duten molekulak garraiatzen dituztela. Alde batetik, lipidoen translokazioa eragiten duten garraiatzaileak ("flip flop" izeneko mugimendua baimentzen duten proteinak edo flipasak) ABC familiakoak dira. Bestalde, ikuspuntu medikotik, ABC garraiatzaileen jardura kaltegarria izan daiteke: minbiziaren tratamenduan erresistentziak sor ditzakete. Tumore-zeluletan, garraiatzaile horiei esker, droga antitumoralak kanporatzen dira; horrela, droga horien eragin toxikoa sahiestu egiten da. Droga horietako batzuk, izaeraz, lipidikoa dira.

## KANALAK

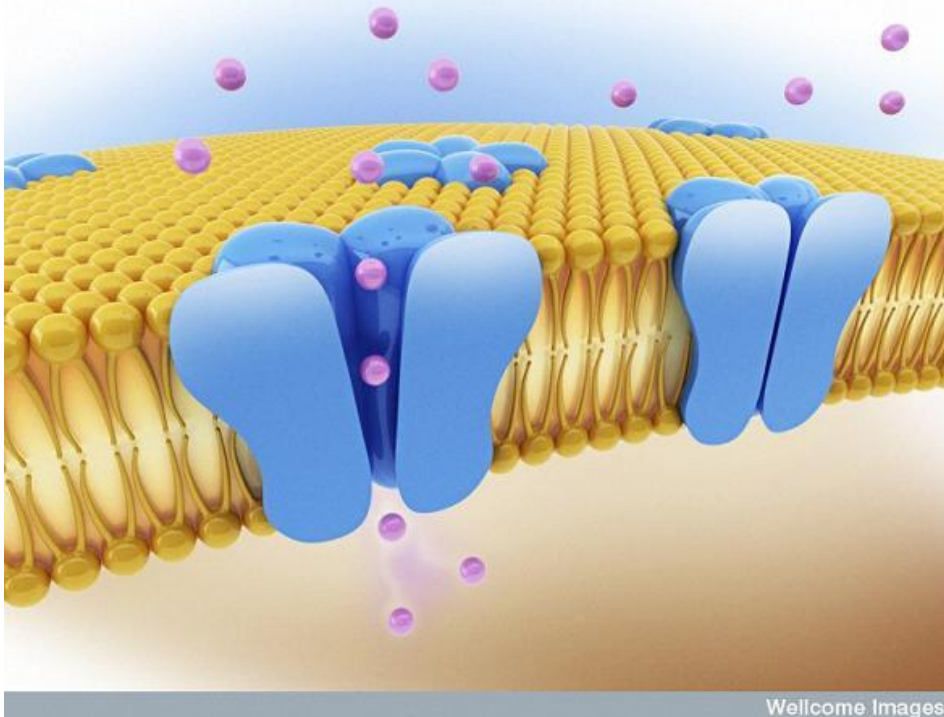
Kanalak, izenak adierazten duen bezala, mintzaren bi aldeetan dauden bi soluzioak zuzenean konektatzeko pasabideak dira, . Kanalek **poro hidrofiloak** sortzen dituzte lipido-geruza bikoitzean zehar; hala ere, ez dira zulo hutsak. Izan ere, jarraian ikusiko dugun bezala, batzuetan oso espezifikoak dira, eta solutu konkretu bat bakarrik garraiatzen dute.

Kanalen eta proteina garraiatzaileen ekintza-mekanismoak desberdinak dira: proteina garraiatzailea solutuarekin elkartzen da, eta mintzaren alde batetik bestera eramaten du, “ferry” bat izango balitz bezala. Kanalek ez daukate eremu espezifiko bat solutuarekin elkartzeko; batez ere, solutuaren igarotzea baimentzen dute, zubiak izango balira bezala. Kanalaren eta solutuaren arteko loturarik ez dagoenez, kanalen bidezko garraioa askoz azkarragoa da: garraio-tasa mila bider handiagoa izan daiteke. Bestalde, kanalek garraio pasiboa bakarrik egiten dute, beti solutuaren gradientearen alde.

Kanalen artean, bi mota nagusi ditugu, kanalaren diametroaren arabera: poro zabala edo permisiboa duten kanalak (**porinak** eta **lotura komunikatzaileak**), eta poro estua uzten dutenak (**ioi-kanalak** eta **ur-porinak**). Porinak ugariak dira prokariotoetan, baina eukariotoetan mitokondrioan bakarrik identifikatu dira; lotura komunikatzaileak, berriz, zelulen arteko atxikidura-egiturak dira (7-12 irudia). Kanal horiek hurrengo kapituluetan ikusiko ditugu; honetan, ioi-kanalak aztertzen dira.



A)



B)

Wellcome Images

7-12 irudia. Zelularen kanalak (iturria: A) Wikimedia, B) © Maurizio De Angelis/Wellcome Images. Creative Commons by-nc-nd 2.0 UK ).



### Ioi-kanalak ioien mugimendua baimentzen duten ate selektiboak dira

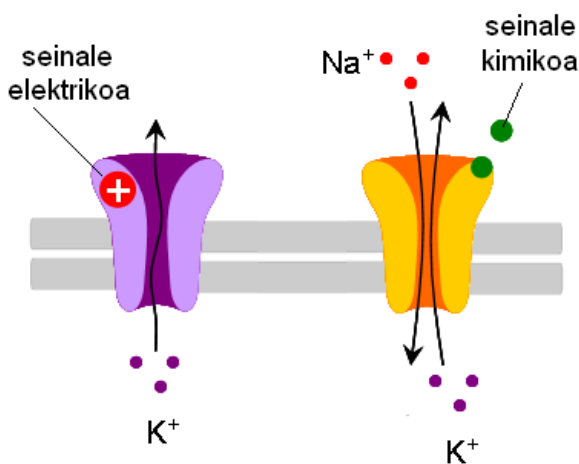
Ioi-kanalak ioi ez-organikoen garraioaz arduratzen dira, batez ere  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  edo  $\text{Cl}^-$  ioienaz. Zelula guztietan identifikatu dira (orain arte, 100 ioi-kanal baino gehiago), baina bereziki garrantzitsuak eta ugariak dira elektrikoki eszitazten diren zeluletan, neuronetan edo muskulu-zeluletan, alegia. Izan ere, ioi-kanalak oinarritzko elementuak dira nerbio-seinalizazioan. Mintz plasmatikoa zein organuluaren mintzetan ere aurkitu dira; erretikulu endoplasmatikoa mintzetan, esate baterako,  $\text{Ca}^{2+}$ -kanalak oso garrantzitsuak dira.

Ioi-kanalen eraginkortasuna ikaragarria da: segundoko 100 bat milioi ioi igaro daitezke kanaletik poroa irekita dagoenean. Garraio-tasa hori proteina garraiatzaileen tasarekin konparatzen badugu, 10.000 aldiz altuagoa da. Dena den, ioiak ez dira multzoka pasatzen, poro hidrofiloa oso estua da, eta ioiak banan-banan mugitzen dira kanalean zehar. Horren ondorioz, ioien kontzentrazioa oso altua bada, ioi-kanalak asetzen dira, eta garraio-abiadura maximora heltzen da. Bestalde, ioi-kanalak oso selektiboak dira, bai karga elektrikoari dagokionez (karga positiboa duten ioiak bakarrik pasa daitezke, esate baterako), bai ioiaren tamainari dagokionez. Zenbait kasutan, ioi jakin bat soilik pasa daiteke.

### Ioi-kanalak seinale baten eraginez irekitzen dira

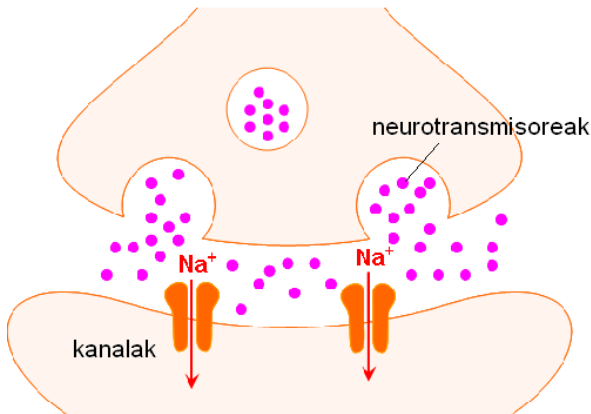
Ioi-kanalak ez daude etengabe irekita. Hori gertatuz gero, desastre hutsa izango litzateke zelularentzat: mintz plasmatikoa  $\text{Na}^+$  edo  $\text{Ca}^{2+}$ -kanalak irekita egongo balira  $\text{Na}^+$  edo  $\text{Ca}^{2+}$  ioien sarrera gertatuko litzateke, eta ioien kontzentrazio zitosolikoa aldatu; horren ondorioz, baita zelularen oreka osmotikoa ere. Azken finean, zelula hil egingo litzateke. Ioi-kanalak ulertzeko, beraz, ate moduan ikusi behar ditugu: normalean itxita egoten dira, eta estimulu baten eraginez bakarrik irekitzen dira. Kanala ireki ondoren, ioien difusioa gertatzen da, baina berehala garraioa eteten da, askotan seinalea desagertu baino lehen; hau da, badira mekanismoak ioi-kanalak inaktibatzen. Izan ere, ioi-kanalak hiru egoeratan egon daitezke: itxita, irekita eta inaktibo.

Seinale ugari daude, baina, funtsean, hiru motatakoak dira: kimikoa, elektrikoa edo mekanikoa. Seinale kimikoa, kanpoko edo zitosolikoa ioi-kanalari lotzen zaio gune espezifiko batean. Seinale elektrikoa mintzaren despolarizazioa gertatzen denean sortzen da, hau da, mintzaren ezaugarri elektrikoak aldatzen direnean (alde zitosolikoa negatiboa izatetik positiboa izatera pasatzen da), eta oso garrantzitsua da mintz plasmatikoa kasuan (7-13 irudia). Seinale elektriko batez irekitzen diren ioi-kanalak potentzial-diferentziaren menpeko kanalak dira. Azkenik, seinale mekanikoa batez ere zitoeskeletoak eragiten du.



**7-13 irudia.** Ioi-kanalak irekitzen dituzten mekanismoak.

**7-14 irudia.** [Nerbio-kinadaren axoian zeharreko transmisioa](#) (iturria: NCBI).



**7-15 irudia.** Neurotransmisoreak: ioi-kanalak irekitzen dituzten seinaleak.

### Ioi-kanalak funtsezkoak dira nerbio-kinada transmititzeko

Potenzial-diferentziaren menpeko ioi-kanalak, eta bereziki  $\text{Na}^+$ -kanalak nerbio-kinadaren sorreran zuzenean inplikaturik daude; horiek oso ugariak dira neuronen mintz plasmatikoa. Axonaren mintzean lokalki despolarizazioa gertatzen bada, han dauden  $\text{Na}^+$  kanalak irekitzen dira.  $\text{Na}^+$ -aren sarrerak, bere aldetik, ondoan dagoen mintz-eremuaren despolarizazioa eragiten du, eta beste  $\text{Na}^+$ -kanalak irekiko dira. Aldi berean, aurreko kanalak inaktibatzen dira. Prozesu hori axonaren mintzean zehar errepikatzen da; hau da, mintzaren despolarizazioa uhin bat bezala transmititzen da axonaren luzeran zehar. Uhin-moduko mintzaren eszitazio elektriko horri ekintza-potentziala deitzen diogu (edo nerbio-kinada) (7-14 irudia). Inaktibazioa funtsezkoa da; bestela, zelularen espasmo elektrikoa gertatuko litzateke.

$\text{Na}^+$ -kanal horietaz gain, neurotransmisoreen menpeko kanalak ere funtsezkoak dira nerbio-seinalearen transmisioan. Kasu horretan, ioi-kanala irekitzen da neurotransmisorea (zelulaz kanpoko seinale kimiko bat) lotu ondoren. Azetilkolinarekin hartzailea, esaterako, funtsezkoa da neuronek uzkurketa muskularra kontrolatzeko (7-15 irudia). Ez da oso espezifiko, eta hainbat katioiren difusioa baimentzen du ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$ ). Azetilkolina neurotransmisorea gune sinaptikoan askatzen da, eta, seinalea lotu ondoren, muskulu-zelularen mintzean dauden hartzaileak (ioi-kanalak) ireki eta, mintzaren despolimerizazioa gertatzen da. Horren ondorioz,  $\text{Ca}^{2+}$ -kanalak irekitzen dira,  $\text{Ca}^{2+}$ -kontzentrazio zitosolikoa gora joaten da, eta uzkurketa muskularra gertatzen da.

### Akuaporinak ur molekularak garraiatzeaz arduratzen dira

Akuaporinak ur molekulen garraioaz arduratzen dira. Lehenago ikusi dugun bezala, ura difusioz sar daiteke zeluletan (edo irten), baina horretaz gain, ura, proteina espezifikoekin laguntzarekin, mintzean mugi daiteke (difusio erraztuaren bidez). Akuaporinak zelula mota guztietan aurkitu dira, prokariotoetan ere bai. Garraio-tasa ikaragarria lortzen dute: akuaporina bakar batek 3.000 milioi ur molekula garraia ditzake segundoko. Garraioa bi norabideetan egin daiteke, zelularen egoera osmotikoaren arabera. Giza zeluletan hainbat akuaporina deskribatu dira: badirudi espezifikoak direla organo bakoitzean. Bestalde, prozesu fisiologiko garrantzietan inplikaturik daude: giltzurrunetan erabiltzen dira ura berreskuratzeko, listu-guruinetan, ordea, ura esportatzeko eta, horrela, listua ekoizteko.

## GAIA JORRATZEKO GALDERAK

- Zein da lipido-geruza bikoitzaren iragazkortasuna?
- Zer mekanismo erabiltzen dituzte zelulek molekulak kanporatzeko eta barneratzeko?
- Zer mekanismo daude molekulak garraiatzeko konpartimentuen artean?
- Zer mintz-proteina arduratzen dira solutu txikien garraioaz?
- Zein dira proteina garraiatzaileen ezaugarriak?
- Zein dira kanalen ezaugarriak?
- Garraio pasiboan, zer indarrek eragiten du solutuen mugimendua?
- Zein dira ioi-ponpen eta ioi-kanalen arteko desberdintasunak?
- Nondik sortzen da garraio aktiboa egiteko energia?
- Zertarako balio du  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  ponpak?
- Zergatik da hain txikia  $\text{Ca}^{2+}$ -aren kontzentrazio zitosolikoa?
- Zein dira garraio akoplatuaren ezaugarriak?
- Zer da solutu baten garraio transzelularra?
- Zer garrantzi dute ABC garraiatzaileek biomedikuntzan?
- Nola kontrolatzen da ioi-kanalen jarduera?
- Zer garrantzi dute ioi-kanalek nerbio-sisteman?
- Nola garraiatzen dira ur molekulak mintz zelularretan zehar?