

Aula de **Bioquímica I**

Tema:

Micelas, Membranas e Transporte por membranas

Prof. Dr. Júlio César Borges

Depto. de Química e Física Molecular – DQFM

Instituto de Química de São Carlos – IQSC

Universidade de São Paulo – USP

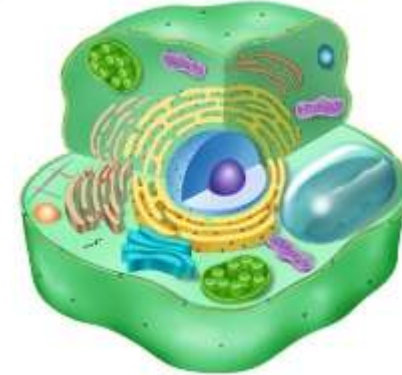
E-mail: borgesjc@iqsc.usp.br

Membranas Biológicas

Membrana biológica → Célula → Auto-organização



- Auto agregação dos lipídeos
- Definem limites externos das células;
- Controlam e regulam tráfego molecular;
- Organizam processos de extração de energia e comunicação celular



Em eucariotos: compartimentalização → separação de processos e componentes

Principais características das membranas

- **Flexibilidade** → sem ligações covalentes entre as unidades
 - **Autosselantes** → permitem fusão e cisão
 - **Permeabilidade seletiva a solutos polares**
- **Líquido bidimensional** → livre movimentação lateral → mosaico fluido
- **Proteínas de membranas** → transporte, organização da membrana, sinalização,
- **membranas diferentes** → composição diferenciada → especialização funcional (proteínas principalmente)
- **possui assimetria molecular** → “lateralização” → diferentes lipídios e proteínas na face interna e externa

Agregados lipídicos

Glicerofosfolídeos, esfingolídeos e esteróis

Insolúveis em água \Rightarrow formam agregados lipídicos

em H_2O

Agrupam porções hidrofóbicas entre si e os grupos

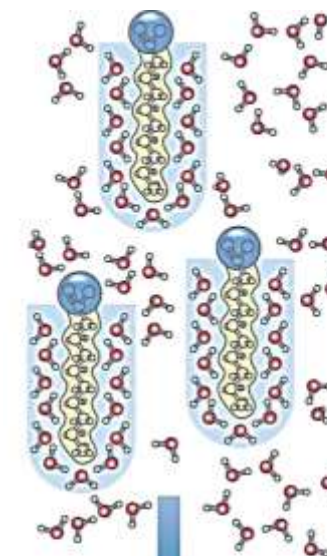
hidrofílicos interagem com a H_2O circundante

Agrupamento entre os lípidos: colapso hidrofóbico

\rightarrow reduz superfície hidrofóbica exposta a H_2O

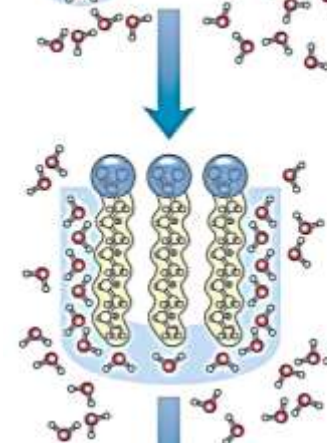
\rightarrow minimiza n° de moléculas de H_2O ordenada na interface

\rightarrow aumento da entropia



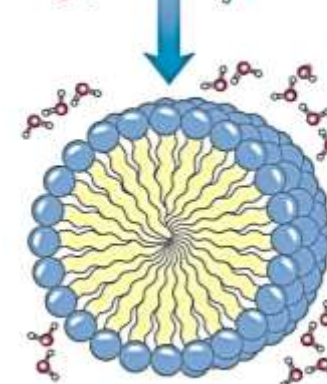
Dispersão de lípidos em água

As moléculas de lípido forçam as moléculas de água circundantes a se tornarem altamente ordenadas.



Aglomerados de moléculas lipídicas

Somente as porções lipídicas das extremidades do aglomerado forçam o ordenamento das moléculas de água. Menos moléculas de água são ordenadas, e a entropia aumenta.



Micelas

Todos os grupos hidrofóbicos são afastados da água; a superfície ordenada de moléculas de água é minimizada, e a entropia aumenta mais.

Agregados lipídicos: Micelas

→ Agregados globulares cujas cadeias de hidrocarbonetos estão excluídas da fase aquosa

→ Monocamada de moléculas anfifílicas

- O tamanho e forma da molécula anfifílica dita o tamanho e forma da micela

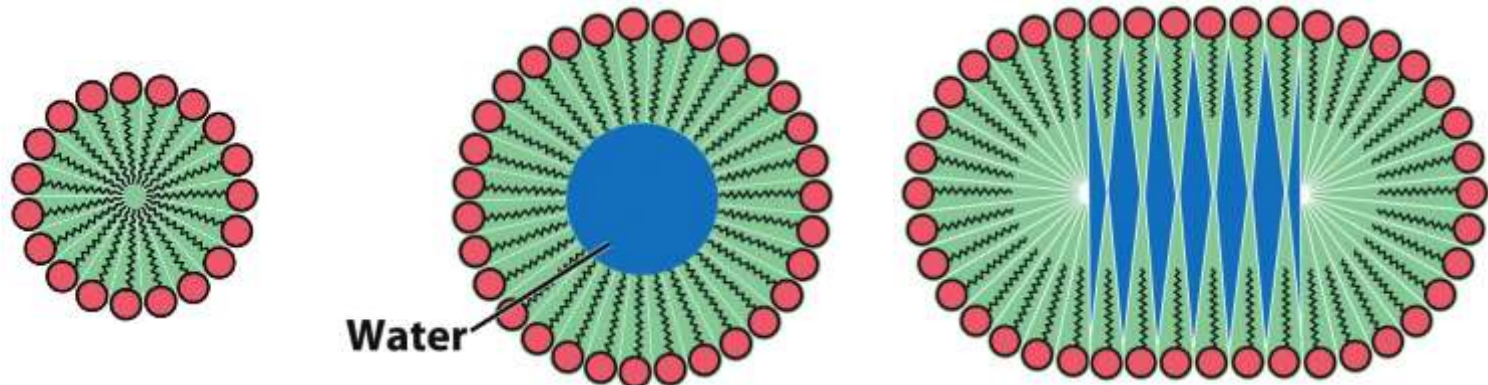
- Influencia do envelope de Van der Waals

→ Molécula anfifílica com 1 cauda de hidrocarboneto

Ácidos graxos, lisofosfolipídios e SDS

→ Forma cônica do envelope de Van der Waals

→ A água no interior desestabiliza a micela → limita tamanho da micela e número de moléculas por aglomerado lipídico



Agregados lipídicos: Bicamadas

Moléculas anfifílicas com duas caudas de hidrocarbonetos

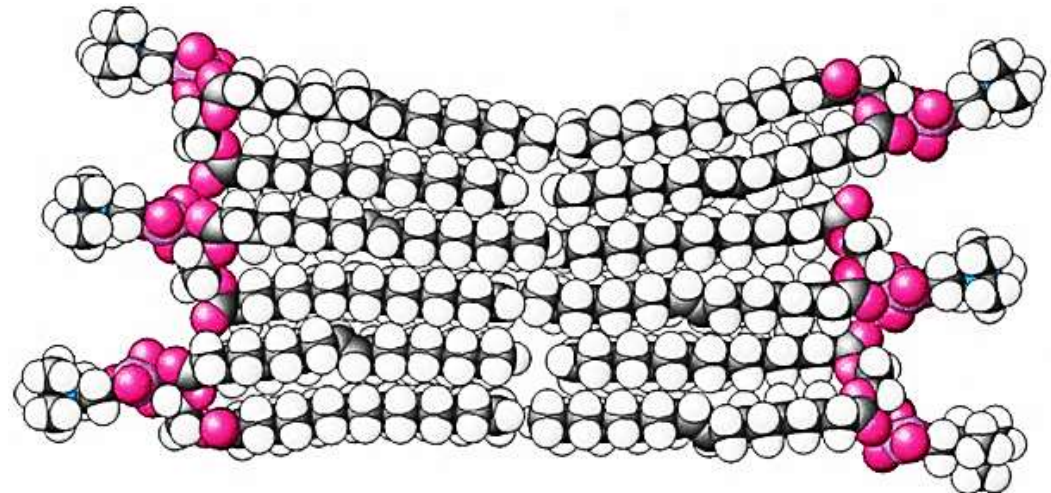
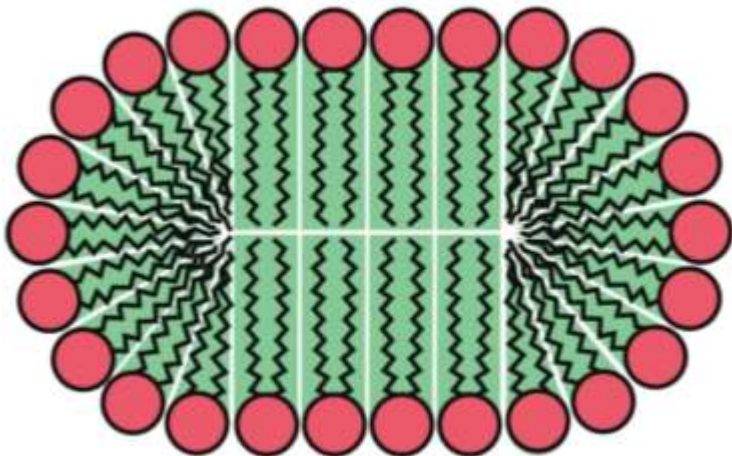
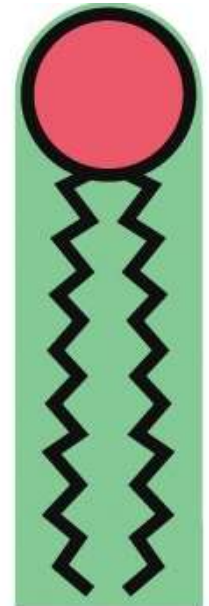
Glicerofosfolídeos e esfingofosfolídeos

- Aumenta o raio de Van der Waals
- Envelope retangular ou em bastão
- Evita formação de espaços de água
- Micelas achatadas ou discoides → bicamadas lipídicas

- Espessura de ~50-60 Å

- Cadeias de hidrocarbonetos distendidas → cerne hidrofóbico

- Tensionamento nas de hidrocarbonetos das bordas



Bicamada lipídica

3 tipos de agregados lipídicos em meio aquoso

Micelas:

Estruturas esféricas;

Regiões hidrofóbicas \Rightarrow porção interna

Ex.: Ác. Graxos

Bicamada:

2 camadas monolípídicas \Rightarrow

lâmina bidimensional

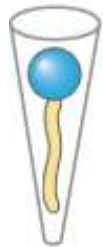
\rightarrow Bordas das regiões hidrofóbicas em contato com a $H_2O \Rightarrow$

instabilidade

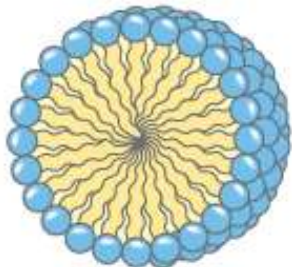
Vesículas:

Elimina exposição de regiões hidrofóbicas a H_2O ;

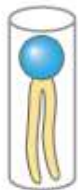
Compartimento interno aquoso
Precusores 1ª célula \approx vesícula



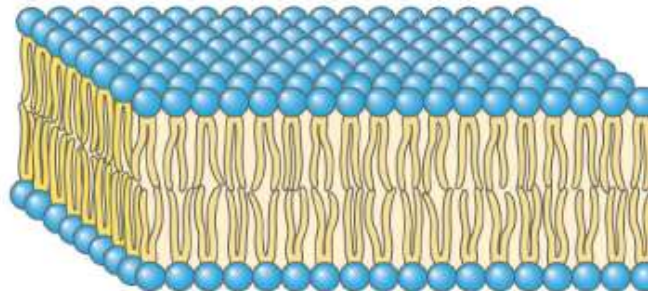
Unidades individuais têm a forma de cunha (seção transversal da cabeça maior do que a da cadeia lateral)



(a) Micela

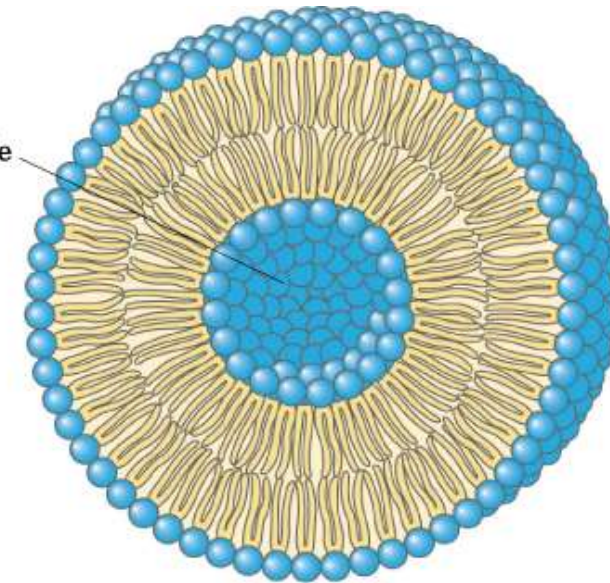


Unidades individuais são cilíndricas (seção transversal da cabeça e da cadeia lateral são iguais)



(b) Bicamada

Cavidade aquosa



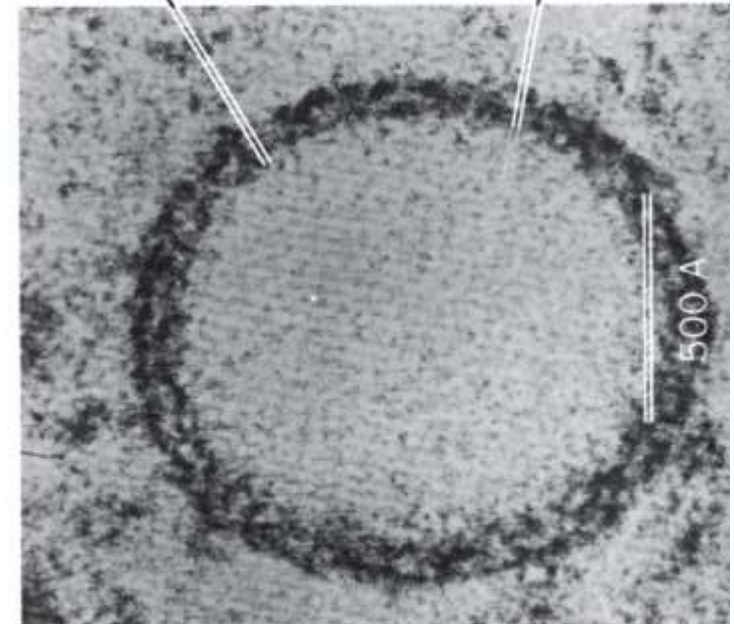
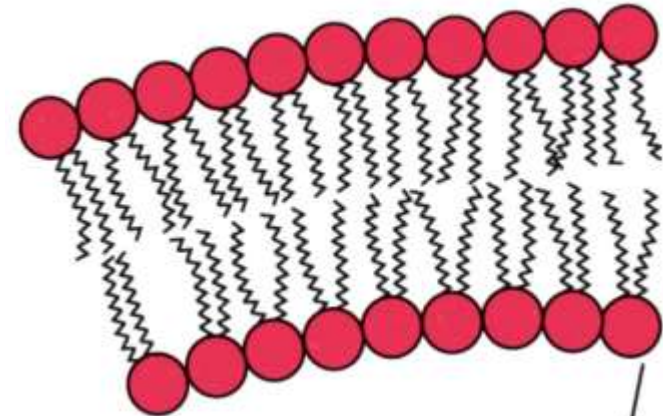
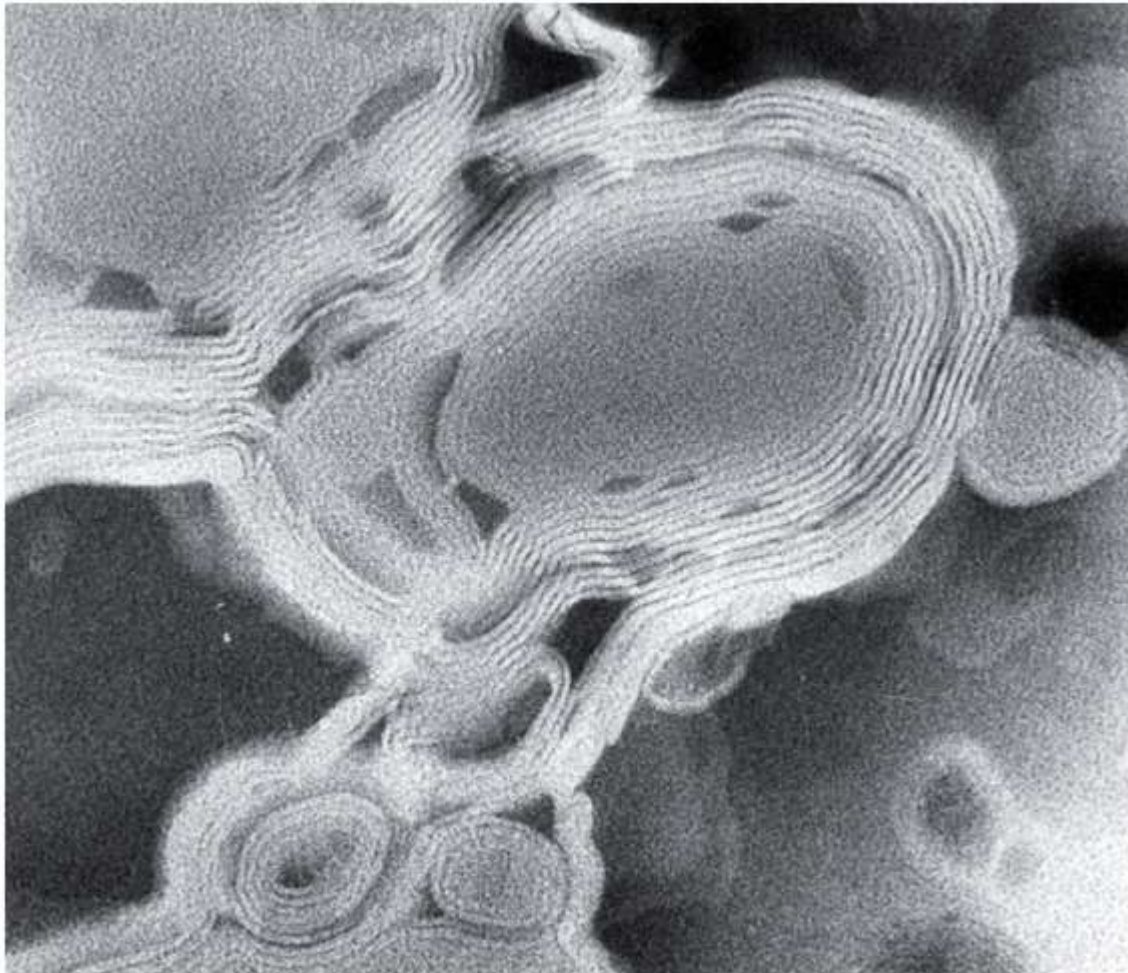
(c) Vesícula

Bicamada lipídica

Vesícula fosfolipídica multilamelar

Lipossomas

Aplicações como *drug delivery systems*



Propriedades das Membranas Biológicas

Impermeáveis: maioria dos solutos polares e carregados

Permeáveis: compostos apolares

→ 50 a 80 Å de espessura

→ Depende do tamanho:

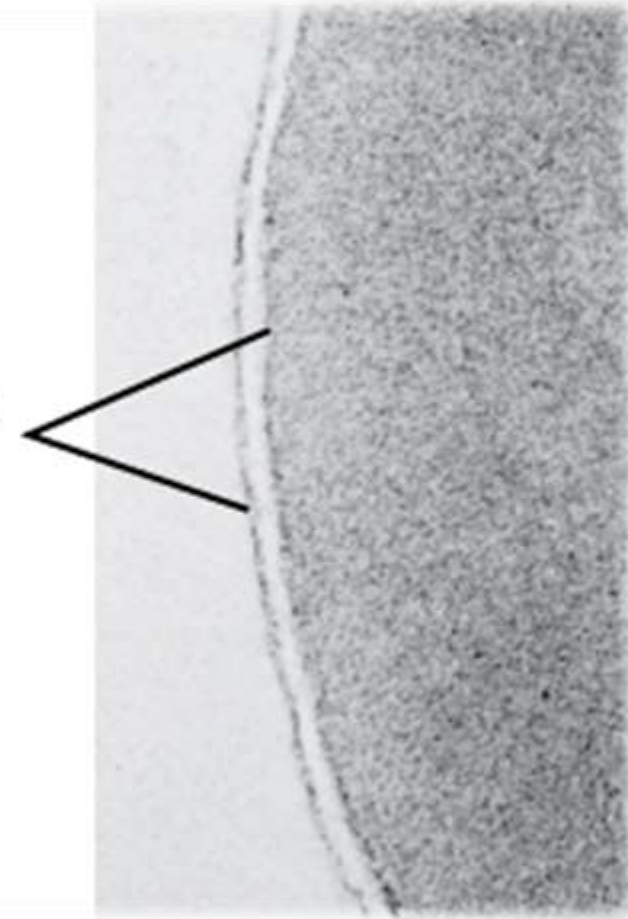
1) cadeia de hidrocarboneto (~15 Å x 2);

2) cabeça polar (~15 Å x 2)

3) da presença de proteínas de membranas nas faces

Aparência trilaminar → microscopia

Bicamada da membrana



Modelo do Mosaico Fluido

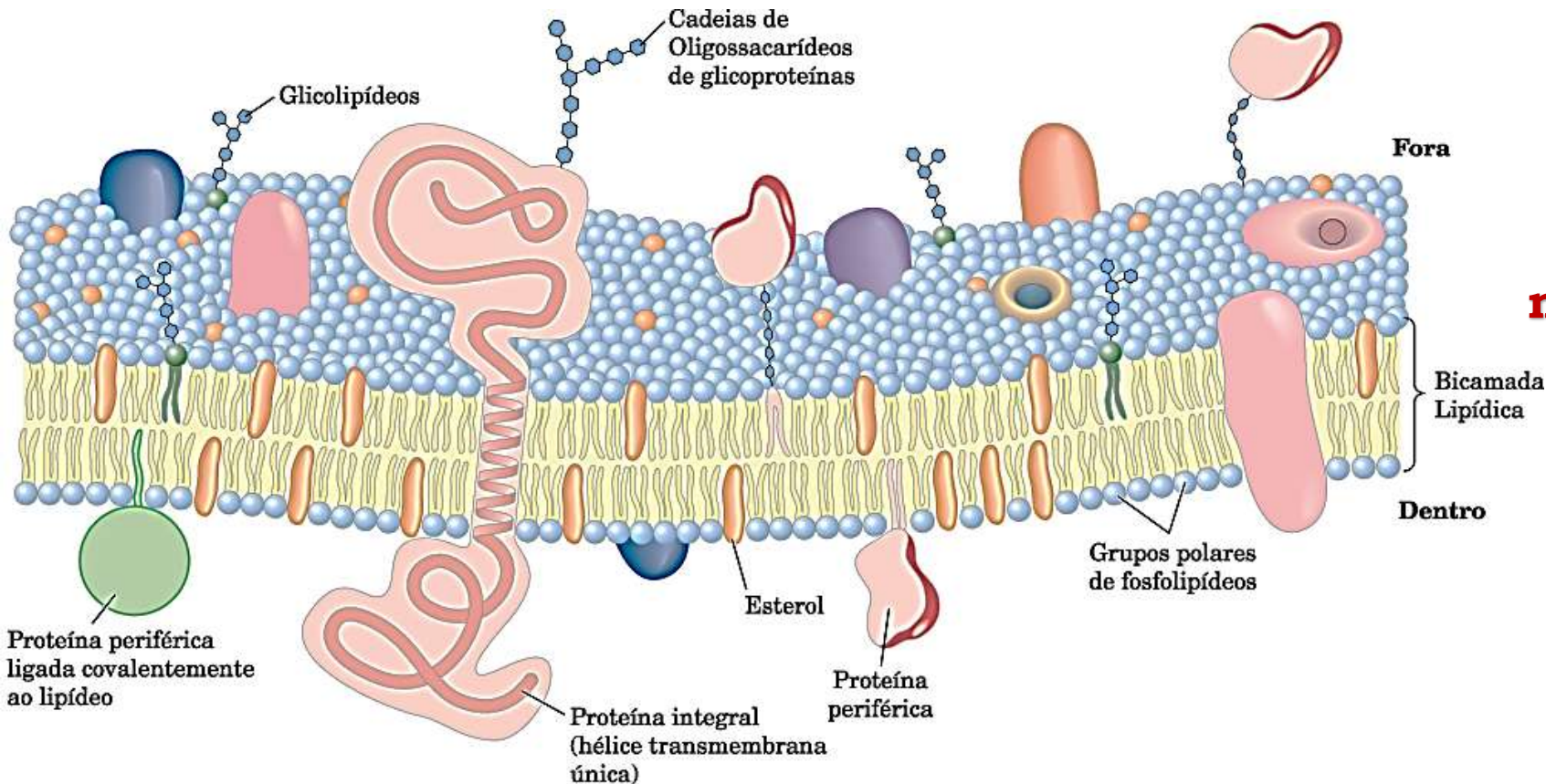
Modelo do mosaico fluido

→ Bicamada formada pelos **fosfolipídios**;

→ Proteínas embebidas na bicamada → interações hidrofóbicas

- projetam-se para um lado da membrana ou tem domínios em ambos os lados;

LATERALIZAÇÃO ⇒ orientação assimétrica das proteínas ⇒ **ASSIMETRIA FUNCIONAL**



Fluido ⇒ a maioria das interações é **não covalente**

⇒ **moléculas lipídicas e proteicas livres**

Composição das Membranas Biológicas

- Componentes comuns a todas as membranas
- Componentes exclusivos com funções específicas

Componentes moleculares: proteínas, lipídeos e carboidratos

Proteínas e lipídeos polares: proporção varia de acordo com o tipo de membrana

→ diversidade de funções biológicas

Carboidratos: glicoproteínas e glicolipídeos

Principais componentes das membranas plasmáticas em vários organismos

	Componentes (% por peso)				
	Proteína	Fosfolipídeo	Esterol	Tipo de esteroil	Outros lipídeos
Bainha de mielina humana	30	30	19	Colesterol	Galactolipídeos, plasmalogênios
Fígado de camundongo	45	27	25	Colesterol	—
Folha do milho	47	26	7	Sitosterol	Galactolipídeos
Levedura	52	7	4	Ergosterol	Triacilgliceróis, ésteres de esteril
Paramécio (protista ciliado)	56	40	4	Estigmasterol	—
<i>E. coli</i>	75	25	0	—	—

Nota: Os valores não totalizam 100% em nenhum dos casos, pois há outros componentes além de proteínas, fosfolipídeos e esteróis; as plantas, por exemplo, têm altos níveis de glicolipídeos.

Bicamada lipídica

Eritrócito

30 Å de espessura

Distribuição assimétrica ⇒ lipídeos nas
membranas

Lipídeos contendo colina ⇒ *lâmina externa*

Fosfatidilserina

Fosfatidiletanolamina ⇒ *lâmina interna*

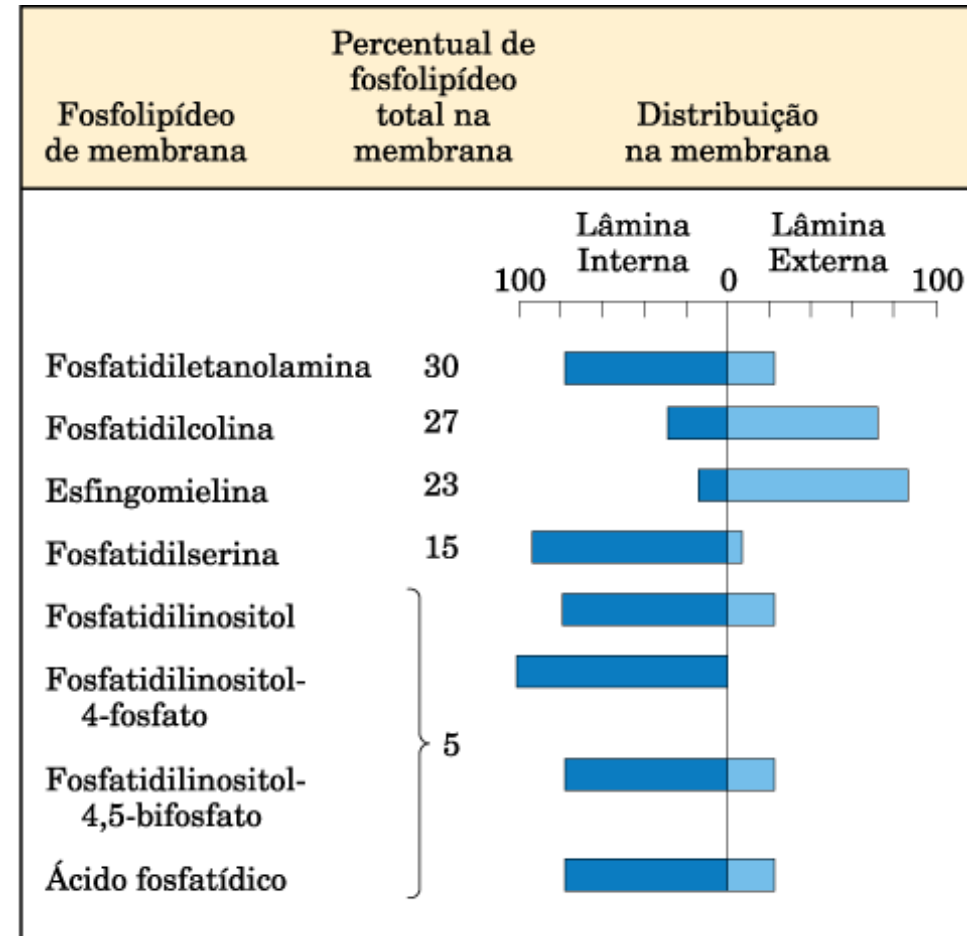
Fosfatidilinositol

Mudanças na distribuição entre as lâminas
⇒ consequências biológicas

Ex.: Fosfatidilserina ⇒ *lâmina externa* ⇒
plaqueta exerce seu papel na formação do
coágulo sanguíneo;

Fosfatidilserina ⇒ *lâmina externa* ⇒ morte
celular programada

Distribuição assimétrica de fosfolipídios



Composição das Membranas Biológicas

A especialização funcional de cada tipo de membrana aparece refletida na sua composição lipídica única

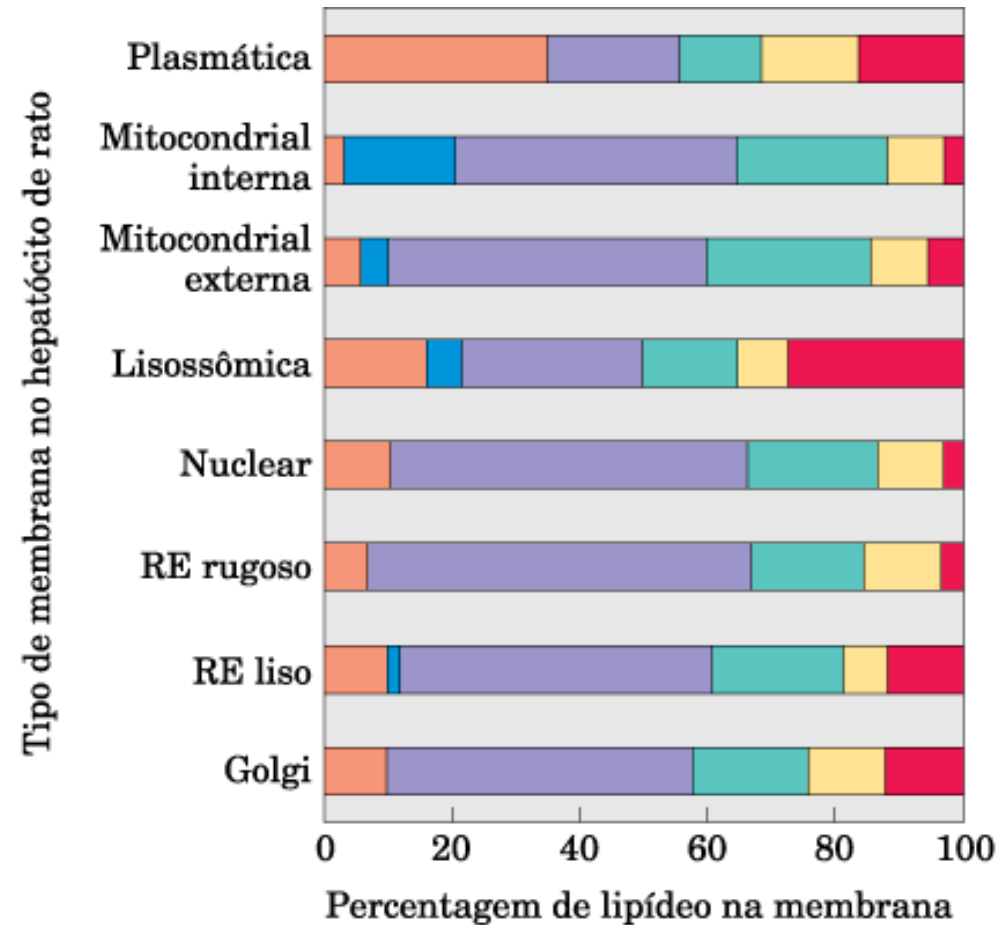
Composição proteica:

Maior variedade

Especialização funcional

Ligação covalente ⇔ carboidratos

⇔ lipídeos



Proteínas de membranas

Proteínas integrais de membrana

Firmemente associadas a bicamada lipídica:

- interações hidrofóbicas
- transmembrana ou ancoradas;
- Requerem solventes orgânicos, detergentes ou caotrópicos para retirada.

Proteínas periféricas de membrana

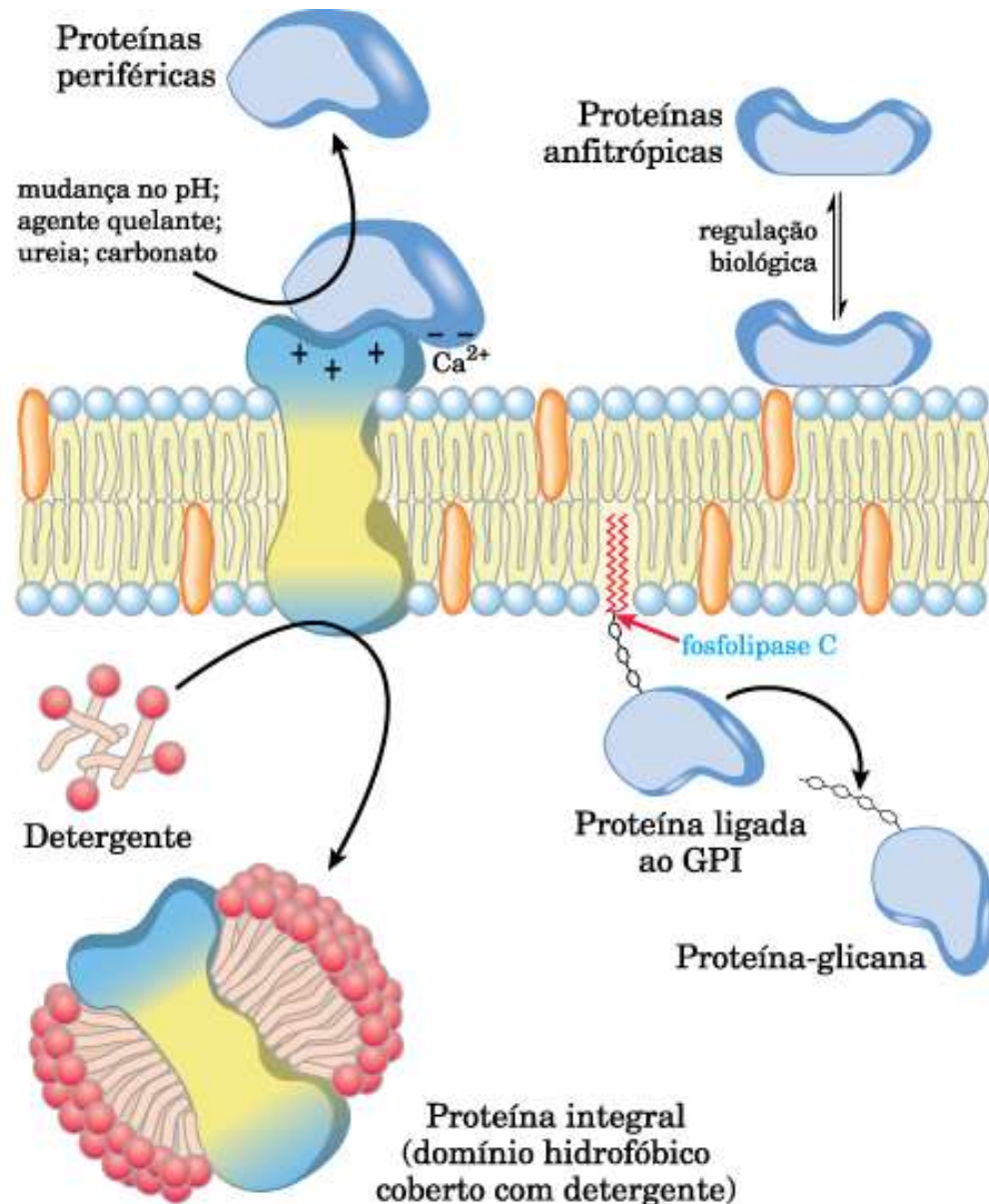
Associam-se fracamente a membrana:

- interações eletrostáticas e ligações de hidrogênio com domínios hidrofílicos de proteínas integrais ou cabeça polar dos lipídios
- São mais facilmente removidas nas membranas (NaCl 1 M, agentes quelantes, alterações no pH);
- São estáveis em solução aquosa.

Proteínas anfitrópicas

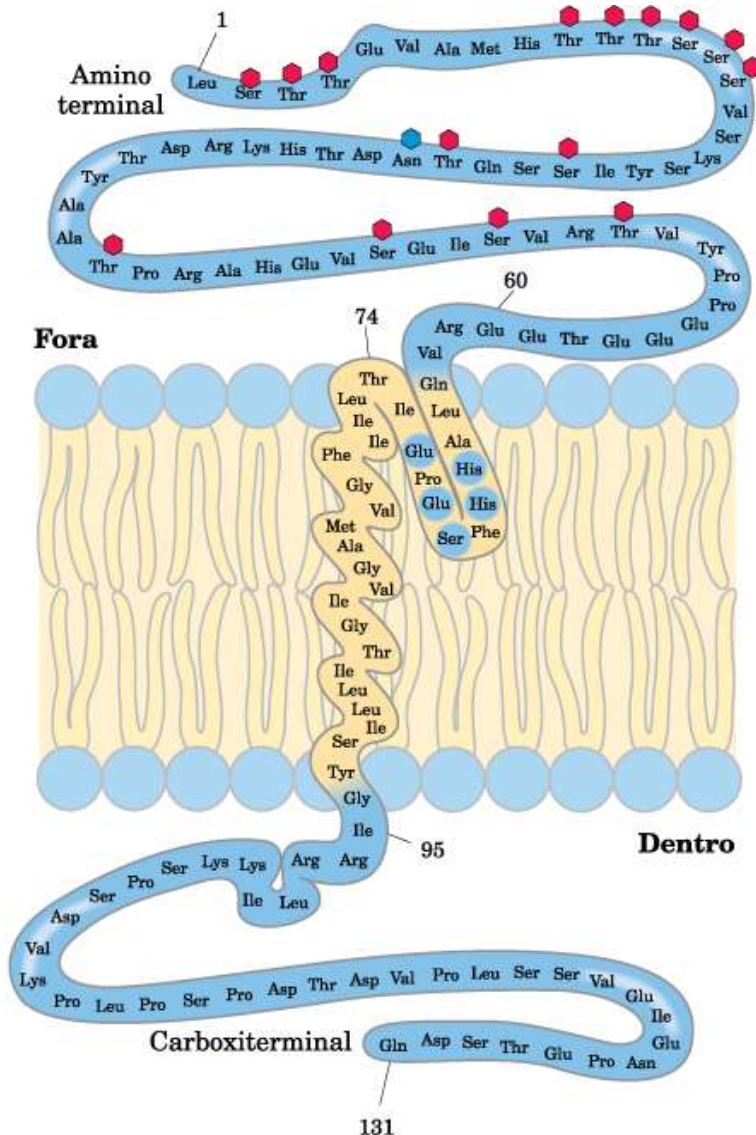
Encontradas tanto no citosol quanto em associações com membranas

- Regulação alostérica ou covalente



Proteínas de membranas

Topologia das proteínas



Muitas proteínas atravessam a bicamada

Glicoproteína de eritrócito ⇒ GLICOFORINA

N-terminal → superfície externa

C-terminal → projeta-se para o interior da célula

* Domínios hidrofílicos

Resíduos 75 a 93 → aa. Hidrofóbicos

→ Segmento transmembrana

*** Domínios glicosilados são encontrados invariavelmente na face extracelular da membrana

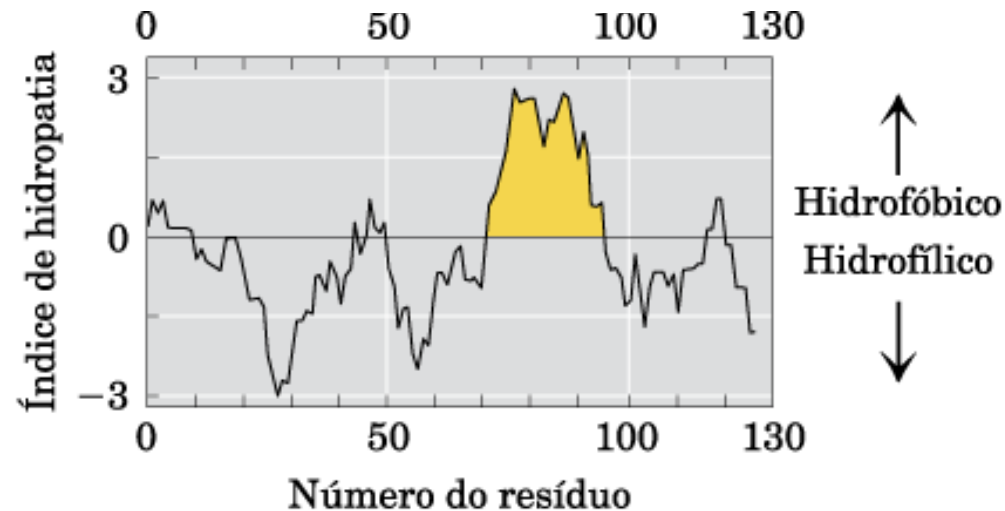
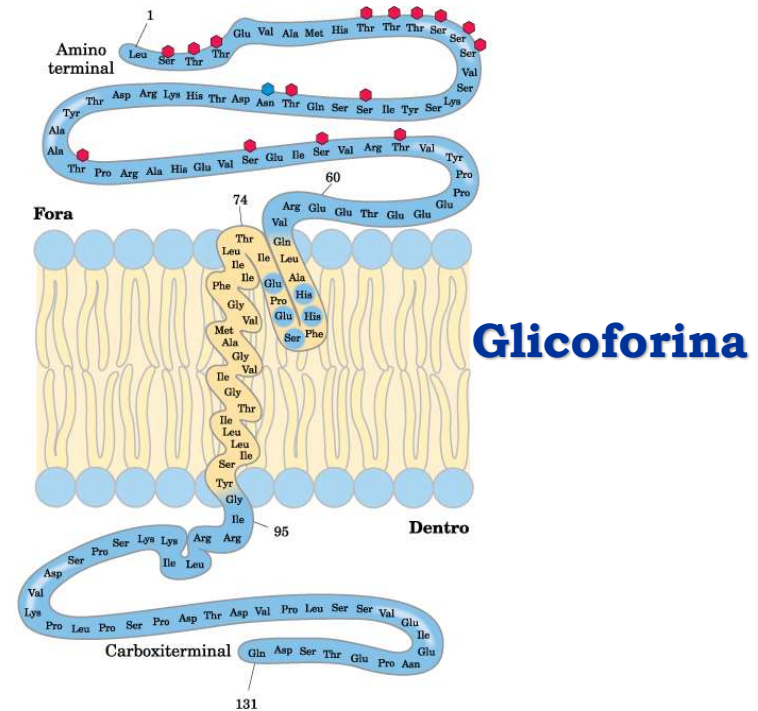
Proteínas de membranas

A topologia de um proteína integral de membrana pode ser prevista a partir da sua sequência de aminoácidos

Estruturas helicoidais: hélice α de ~20-25 resíduos hidrofóbicos (Ala, Ile, Leu, Val e Phe) é suficiente para atravessar a bicamada hidrofóbica de 30 Å

Em algumas espécies 20 a 30% de todas as proteínas são proteínas integrais de membrana

Índice de hidropatia ou hidrofobicidade
Soma das energia livre de transferência dos resíduos de aminoácidos em janelas de sequências de aminoácidos

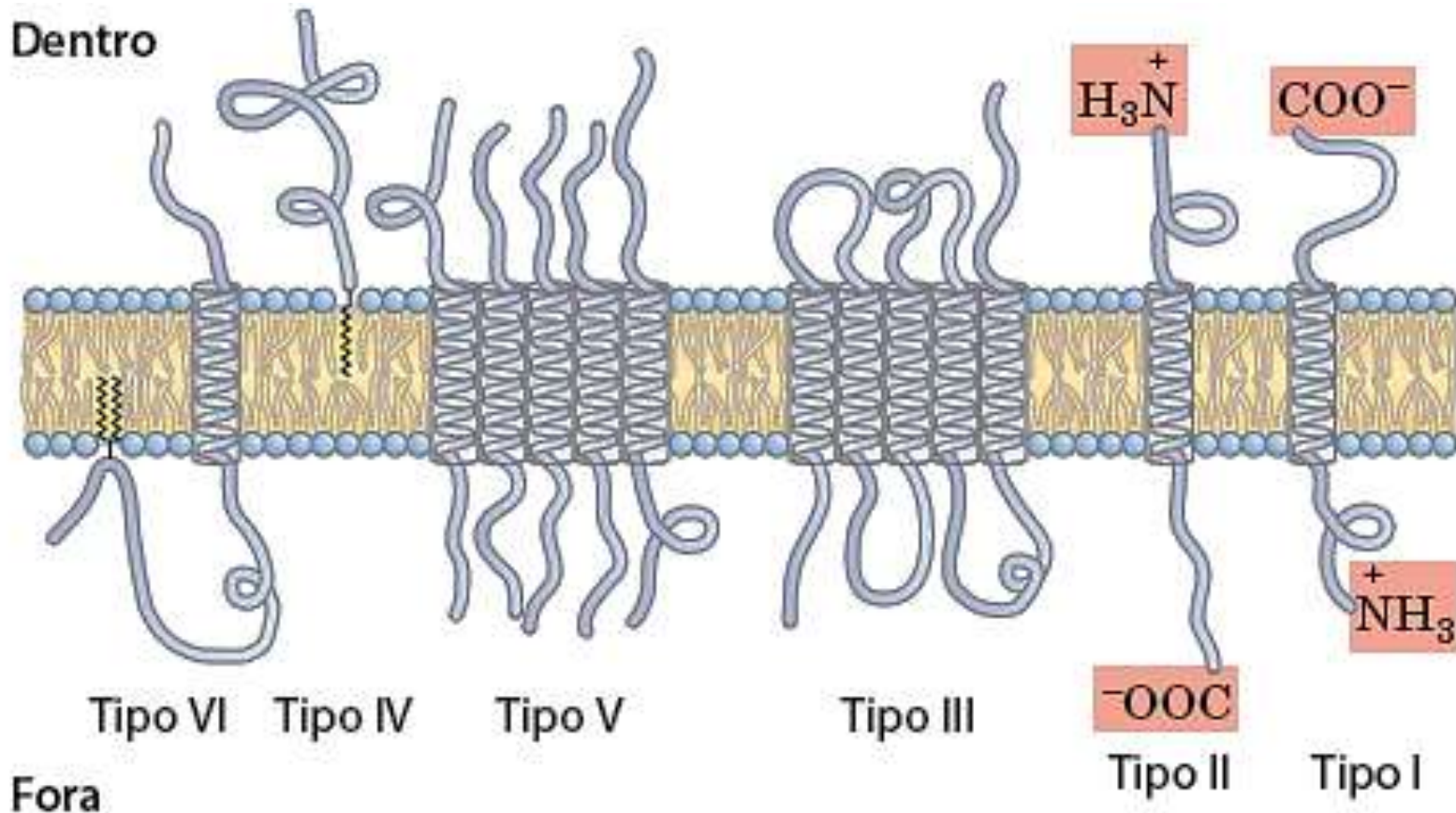


Proteínas de membranas

Proteínas integrais de membrana

→ Distribuição assimétrica específica na membrana → sem movimentos ponta-cabeça

→ As relações espaciais dos domínios das proteínas na bicamada lipídica se enquadram em seis categorias



Proteínas de membranas

Bacteriorodopsina

Bomba de prótons acionada pela luz

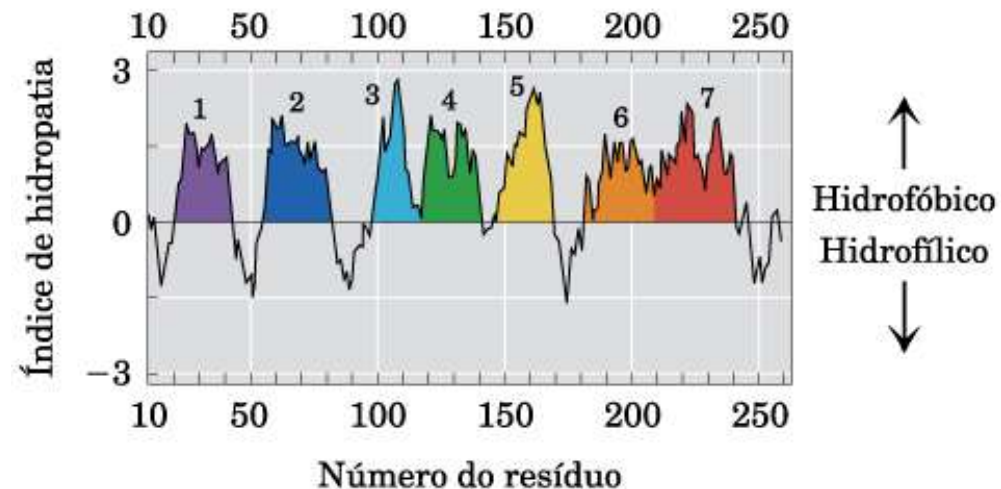
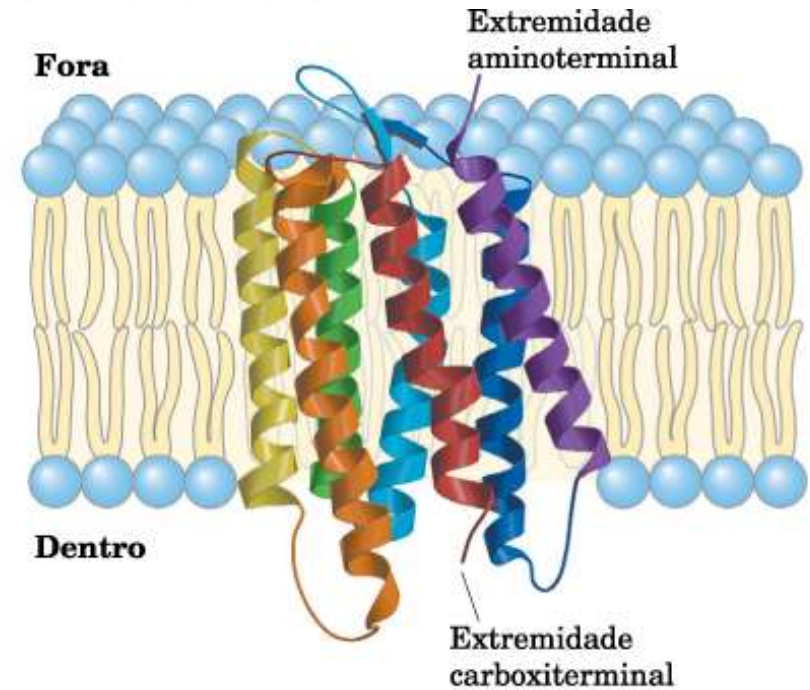
Halobacterium salinarum

⇒ Possui 7 sequências internas muito hidrofóbicas;

⇒ Atravessa 7 x a bicamada;

⇒ 7 segmentos (20 resíduos) α helicoidais;

⇒ Atravessa a membrana de forma aproximadamente perpendicular;



(b) Bacteriorrodopsina

Proteínas de membranas

Bacteriorodopsina

Bomba de prótons acionada pela luz

Halobacterium salinarum

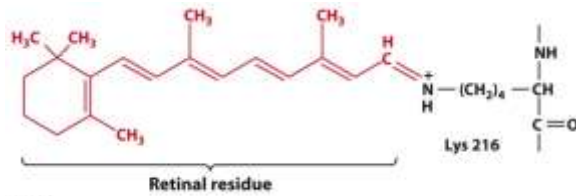
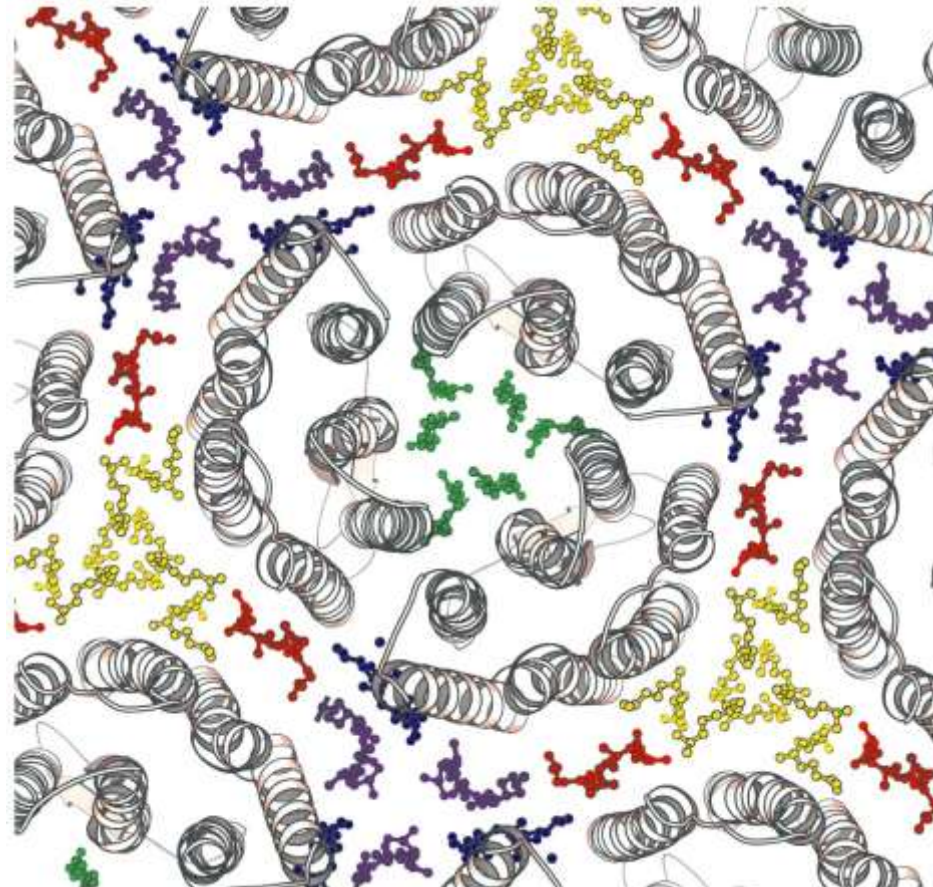
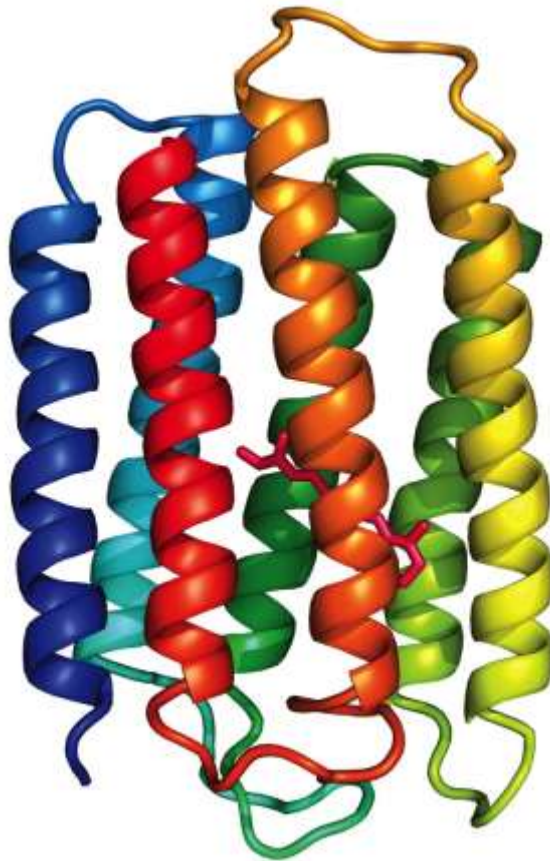
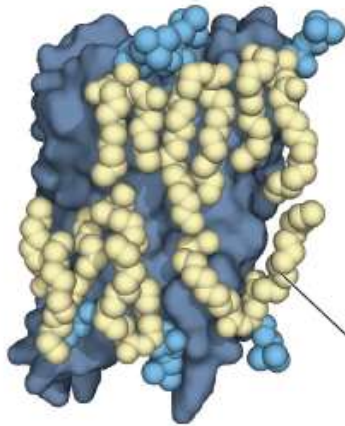


Figure 12-24
© 2008 W. H. Freeman & Co. All rights reserved.



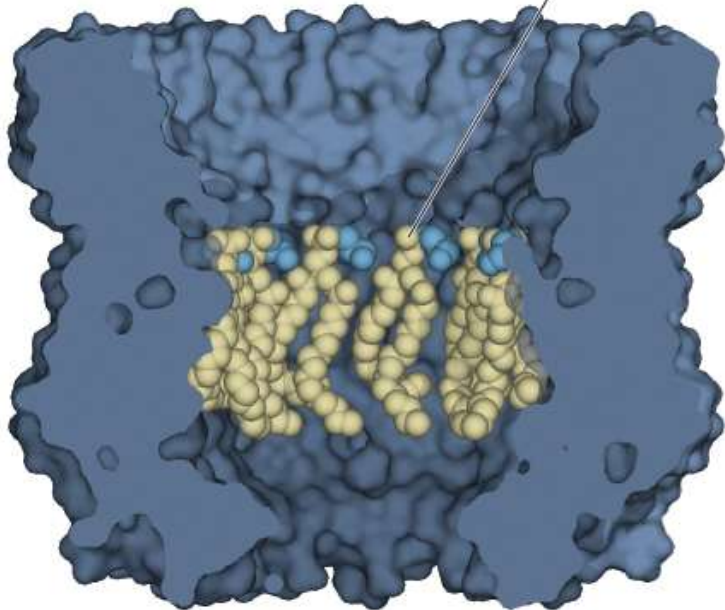
Proteínas de membranas

Segmentos transmembrana interagem fortemente com o cadeia de hidrocarboneto

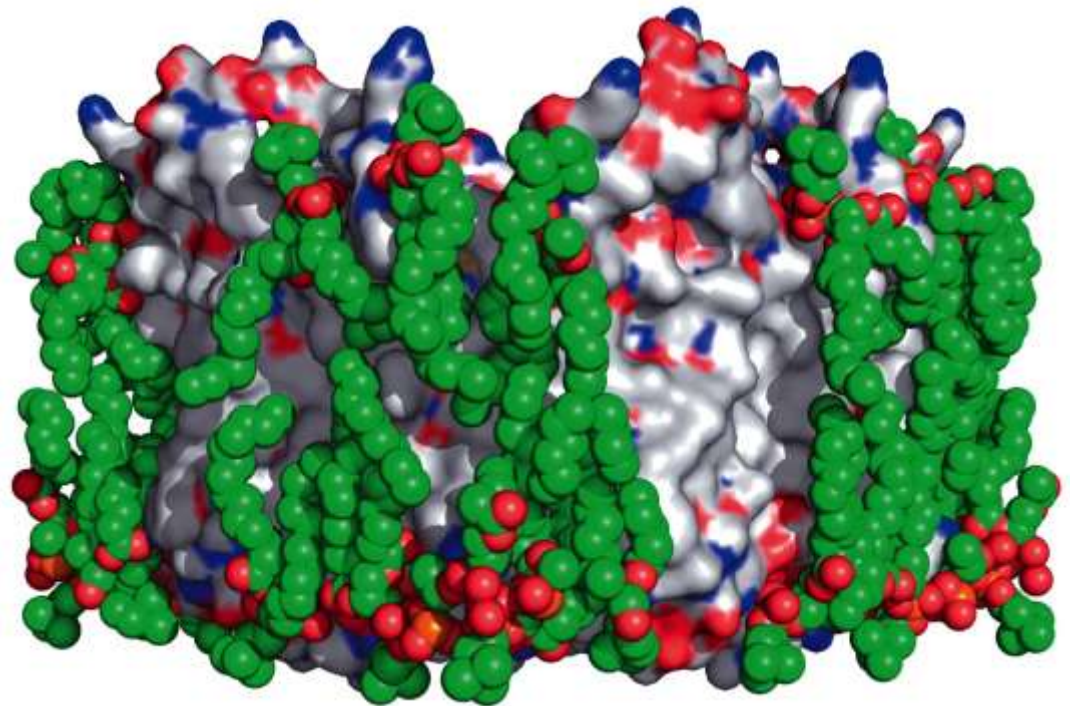


(a) Aquaporina de ovelha

Fosfolípidos



(b) V₀ da ATPase do tipo V



Proteínas de membranas

Localização relativa dos aminoácidos

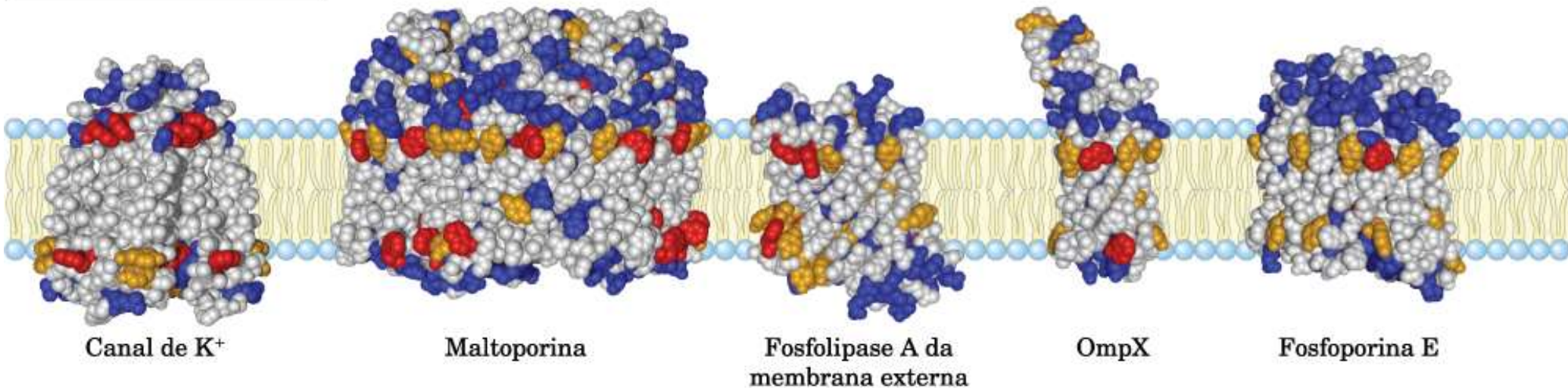
Resíduos de Tyr e Trp → interface entre lipídeos e água

As cadeias laterais atuam como âncoras na interface da membrana

Regra do *positivo-dentro*

Resíduos positivamente carregados de Lys, Arg e His ocorrem mais comumente na face citoplasmática da membrana

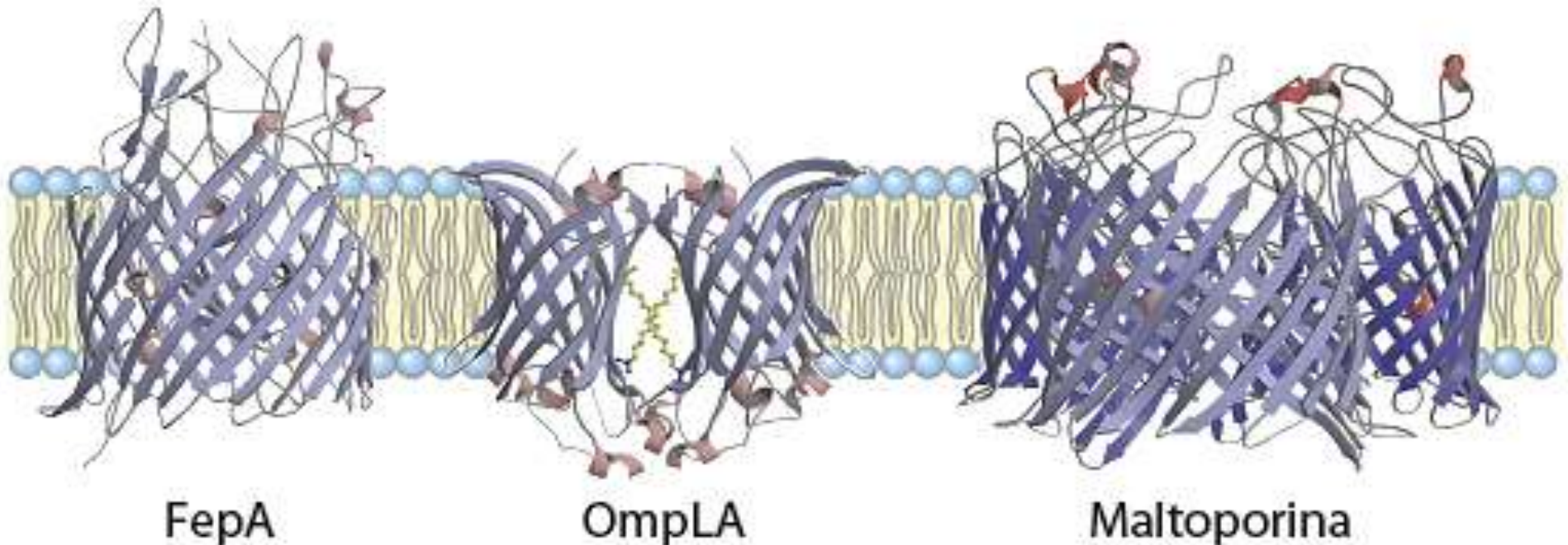
- Resíduos carregados
- Trp
- Tyr



Proteínas de membranas

Proteínas de membrana em barril β

- 20 ou mais segmentos transmembrana formam folhas β que formam um cilindro
- 7 a 9 resíduos na conformação β são necessários para atravessar a membrana 1 vez;
 - Cada segundo resíduo que atravessa a membrana é hidrofóbico
- Cadeias laterais aromáticas são comumente encontradas na interface lipídeo-proteína
- A análise de hidropatia não se aplica como visto para hélices transmembrana



Proteínas de membranas

Proteínas de membrana ligadas a lipídeos

Algumas proteínas contêm 1 ou mais lipídeos ligados

covalentemente → âncora hidrofóbica

→ Ácidos graxos de cadeia longa

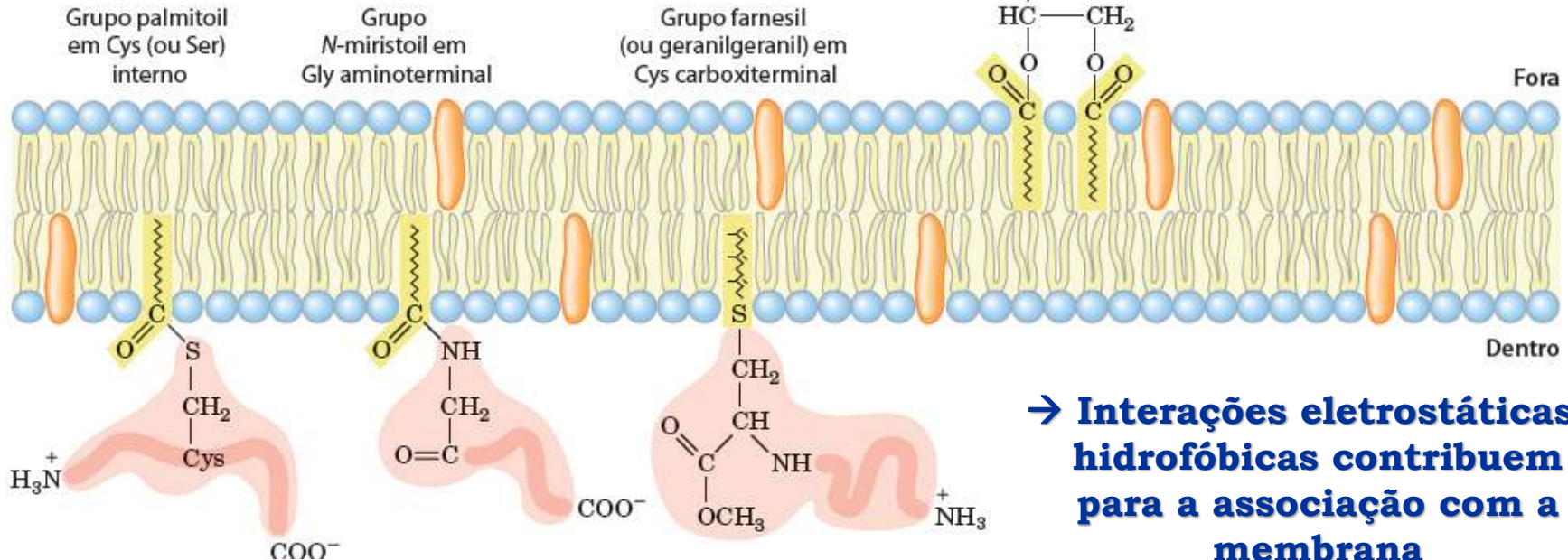
- Face interna

→ Isoprenóides;

→ Acil-graxos;

→ Derivados glicosilados de Glicoinositol fosfatidil (GPI)

Face externa



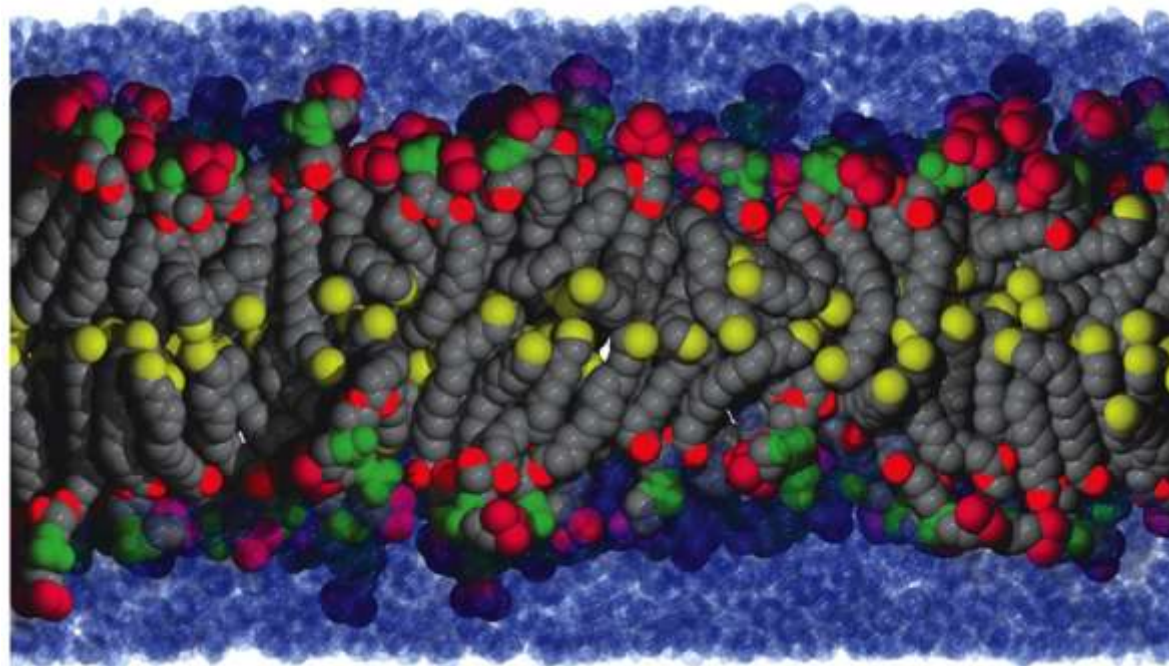
Dinâmica de membranas

Flexibilidade da membrana garante integridade e evita vazamentos

Mobilidade Lipídica

Modelo da bicamada lipídica em um dado instante

Sistema fluídico



- Movimento constante entorno das ligações C—C
- As cadeias são livres para dobrarem e entrelaçarem
- O grupo metil terminal de uma face está mergulhada na face oposta
- Interior apresenta alta viscosidade

Dinâmica de membranas

Característica marcante de membranas biológicas

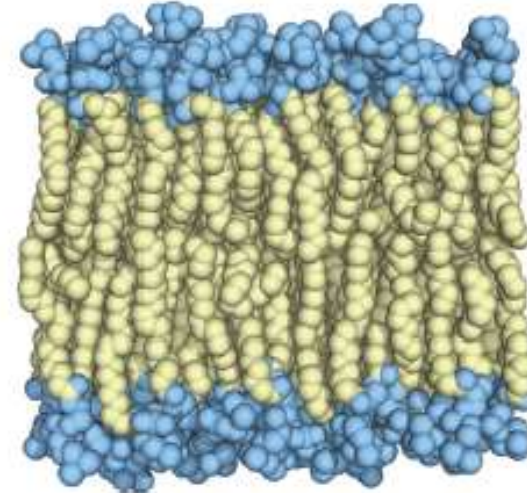
⇒ **FLEXIBILIDADE**

Mudar de forma sem perder sua integridade e gerar vazamento

A estrutura e a flexibilidade da bicamada lipídica dependem dos tipos de lipídeos presentes e mudam com a temperatura

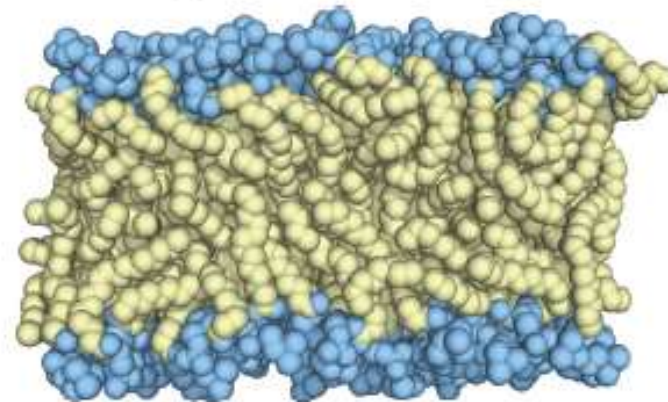
Transição gel → fluido

(a) Estado líquido ordenado L_o



↑
↓
O calor produz movimento térmico das cadeias laterais (transição $(L_o \rightarrow L_d)$).

(b) Estado líquido desordenado L_d



Paracristalino

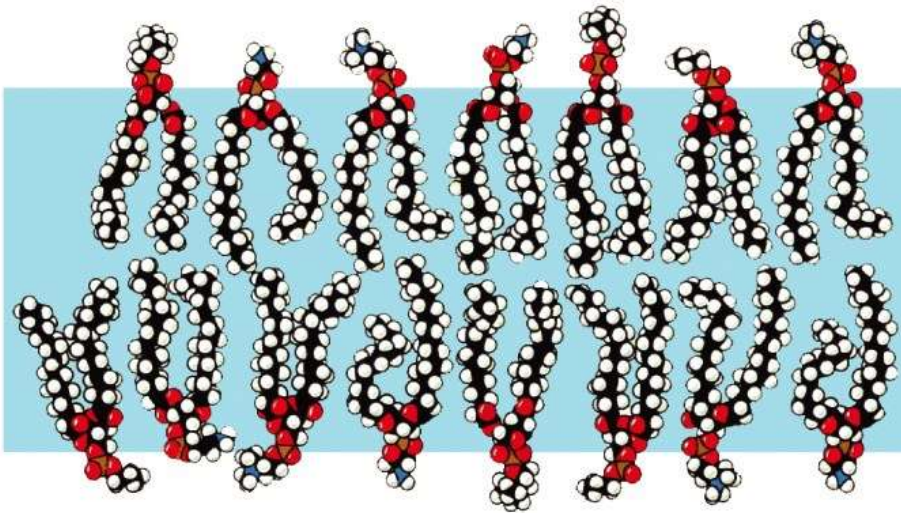
Muda dimensão

Dinâmica de membranas

Fase gel: estado líquido ordenado

Estado líquido desordenado/estado fluido

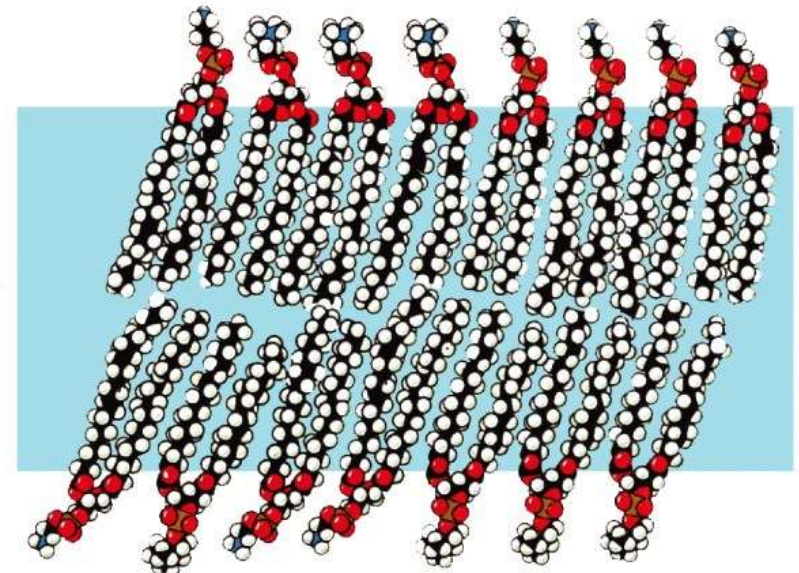
(a) Above transition temperature



Acima da temperatura de transição

- **Alta mobilidade**
- **Alta Fluidiez**
- **Estado de Cristal líquido**
- **Ordenados em algumas direções**
- **Desordenados em outras**

(b) Below transition temperature



Abaixo da temperatura de transição

- **Baixa mobilidade**
- **Baixa Fluidiez**
- **Estado de gel sólido**
- **Bicamada mais espessa**

Dinâmica de membranas

Mobilidade Lipídica

Fluidez da Bicamada lipídica depende da temperatura

→ A temperatura de transição aumenta com:

1) o tamanho da cadeia de carbono

2) o grau de saturação da cadeia de carbono

→ A fluidez da membrana é regulada por enzimas e depende das condições ambientais.

- Bactérias crescidas em temperaturas diferentes tem membrana com mesma fluidez devido a composição entre cadeia de hidrocarbonetos insaturados/saturados

→ Ajuste necessário para o funcionamento de proteínas na bicamada lipídica

Composição de ácidos graxos de células de *E. coli* cultivadas a diferentes temperaturas

	Porcentagem dos ácidos graxos totais [*]			
	10°C	20°C	30°C	40°C
Ácido mirístico (14:0)	4	4	4	8
Ácido palmítico (16:0)	18	25	29	48
Ácido palmitoleico (16:1)	26	24	23	9
Ácido oleico (18:1)	38	34	30	12
Ácido hidroximirístico	13	10	10	8
Razão entre insaturados e saturados [†]	2,9	2,0	1,6	0,38

Fonte: Dados de Marr, A.G. & Ingraham, J.L. (1962) Effect of temperature on the composition of fatty acids in *Escherichia coli*. *J. Bacteriol* **84**, 1260.

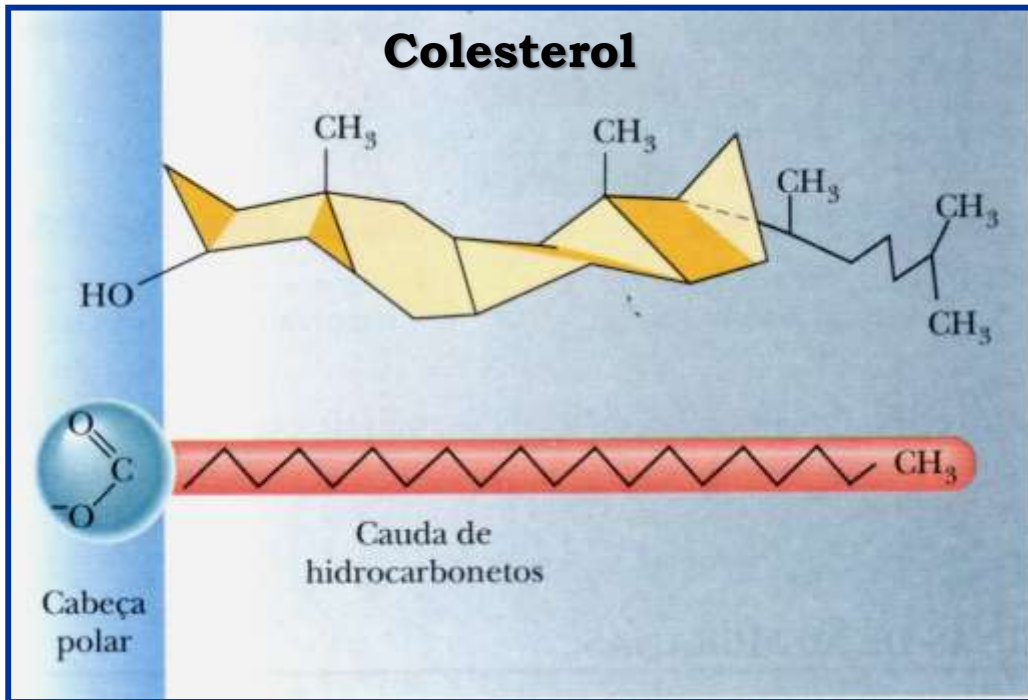
^{*} A composição exata de ácidos graxos depende não apenas da temperatura de crescimento, mas também do estágio de crescimento e da composição do meio de crescimento.

[†] Razões calculadas como porcentagem total de 16:1 mais 18:1 dividido pela porcentagem de 14:0 mais 16:0. O ácido hidroximirístico foi omitido deste cálculo.

Dinâmica de membranas

Mobilidade Lipídica

→ Os esteróis modulam a fluidez da membrana



→ O sistema de anéis esteroides rígidos reduz a mobilidade lipídica

→ Efeito paradoxal

- Com hidrocarbonetos saturados → ↓ empacotamento → ↑ flexibilidade
- Com hidrocarbonetos insaturados → ↑ empacotamento → ↓ flexibilidade

→ Aumenta a faixa de temperatura da fase de transição → dificulta a cristalização

→ Em membranas, o colesterol se associa preferencialmente com esfingolipídios formado “balsas” com mobilidade reduzida em relação a vizinhança

Dinâmica de membranas

Movimentos lipídicos na bicamada

→ responsável pela assimetria e lateralização de lipídios na membrana

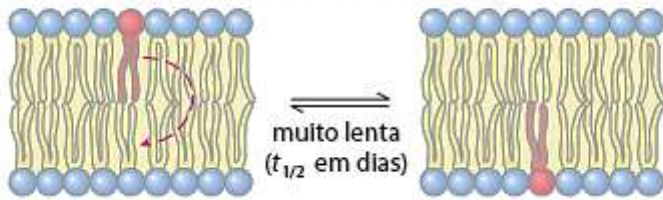
Movimento ponta-cabeça ou *flip-flop*

Ocorrem muito lentamente – $t_{1/2}$ = dias

Ocorre na minoria das membranas

Termodinamicamente desfavorável

(a) Difusão não catalisada transbicamada ("*flip-flop*")



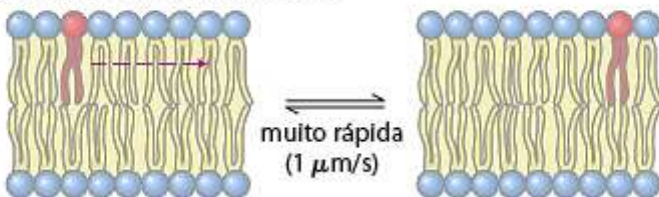
Difusão lateral no plano

Ocorre de modo muito rápido

Fluido bidimensional

Movimento segue balsas de biomoléculas

(b) Difusão não catalisada lateral



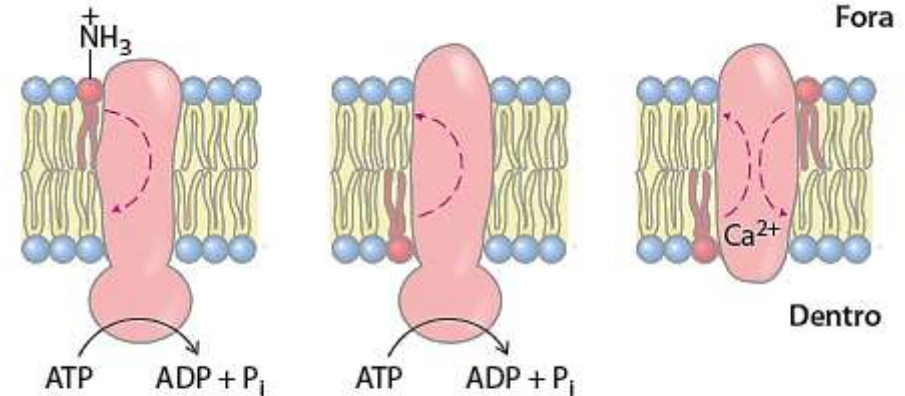
Movimento facilitado por enzimas

Flipases

Flopases

Flip-flopases → papel importante na apoptose

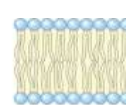
(c) Traslado transbicamada catalisado



Flipase
(ATPase tipo P)
move PE e PS da
lâmina externa
para a citosólica

Flopase
(Transportador ABC)
move fosfolípidos
da lâmina citosólica
para a externa

Flip-flopase
move lipídeos
nas duas direções,
para o equilíbrio



Dinâmica de membranas

Movimentos lipídicos:

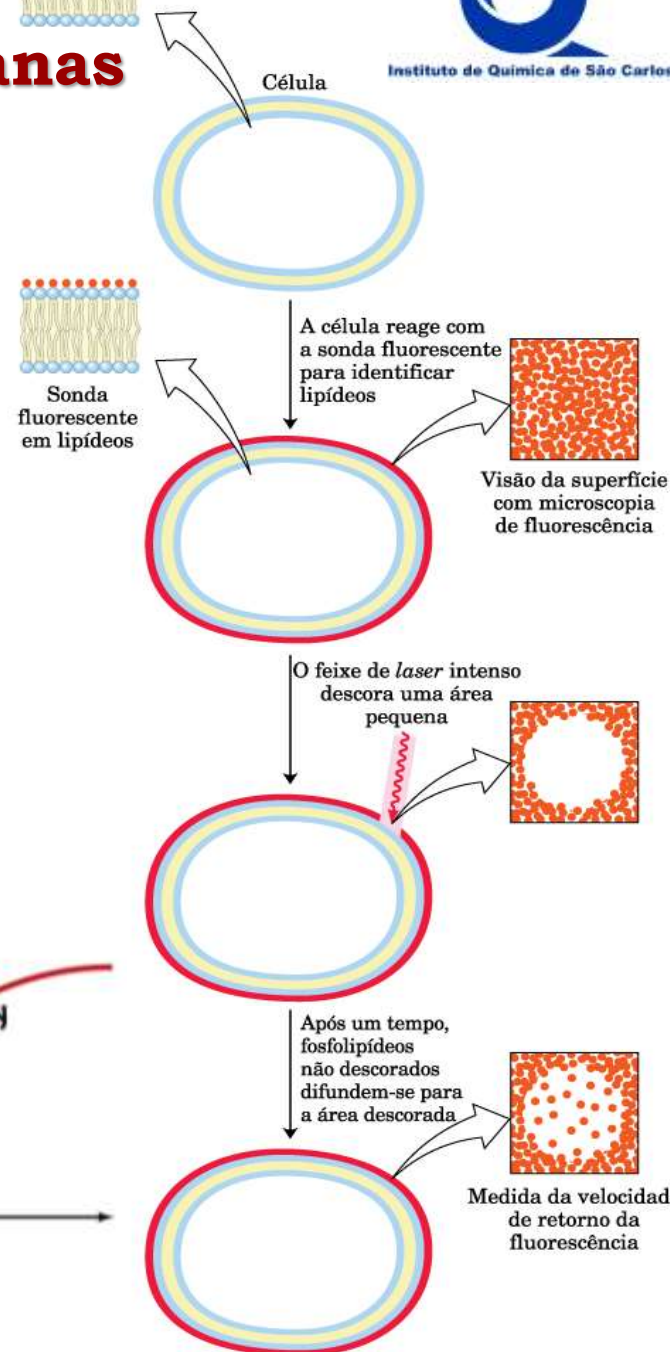
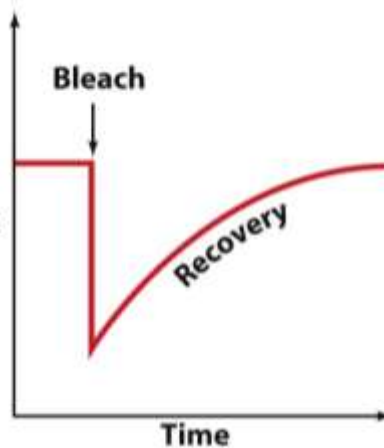
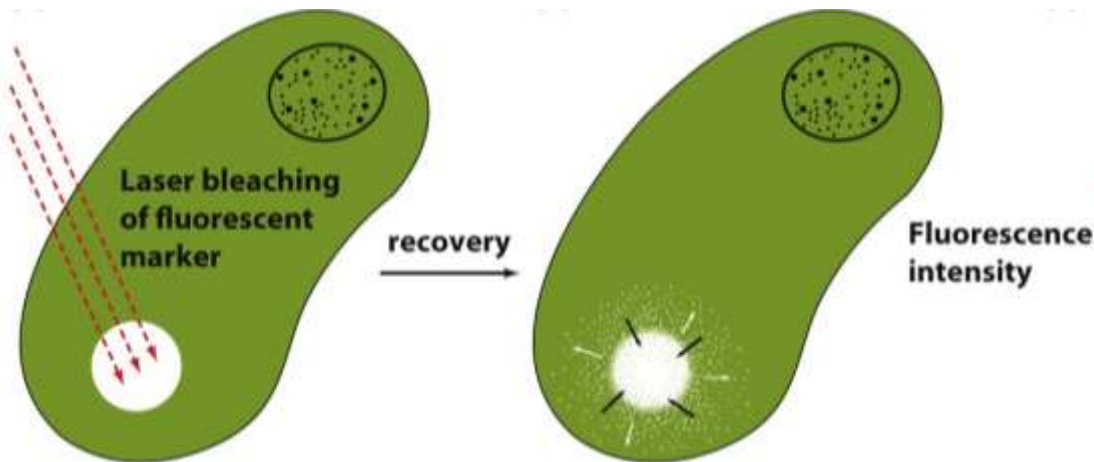
Difusão lateral de lipídeos e proteínas

Movimento browniano na face da bicamada

→ 1 μm/seg

Experimentos de fluorescência capazes de medir a velocidade de difusão de lipídeos e proteínas na bicamada lipídica

FRAP – fluorescence recovery after photobleaching



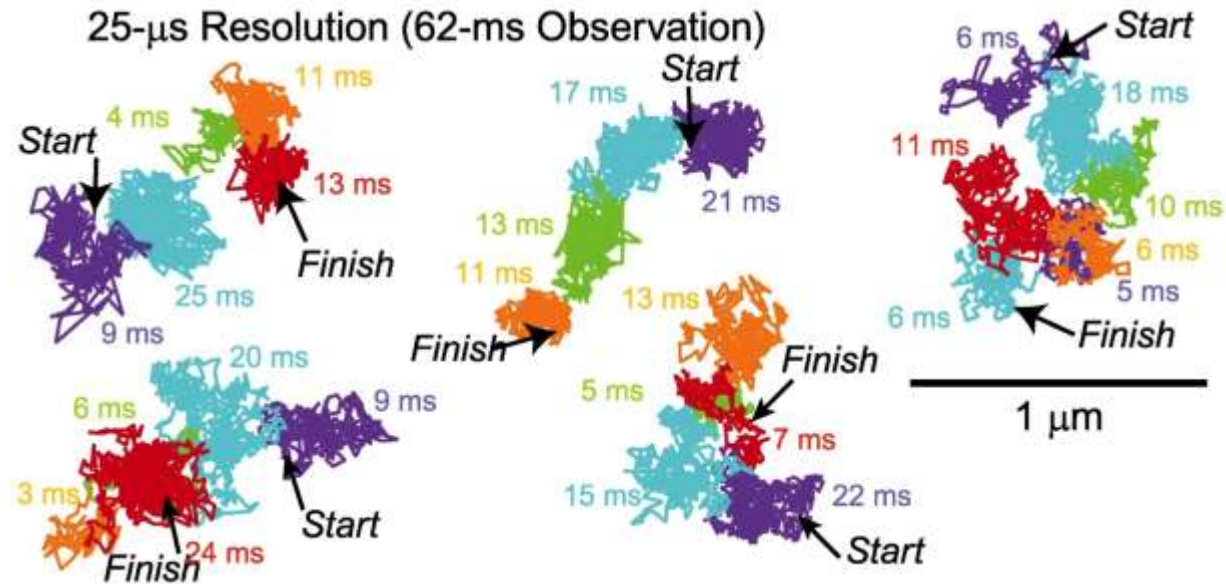
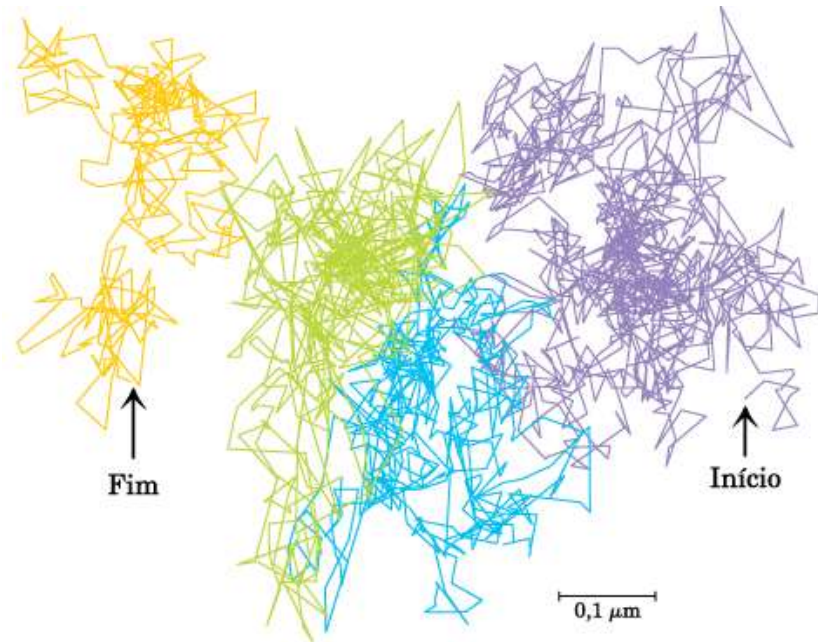
Dinâmica de membranas

Movimentos individuais de lipídios

Rastreamento de partícula única

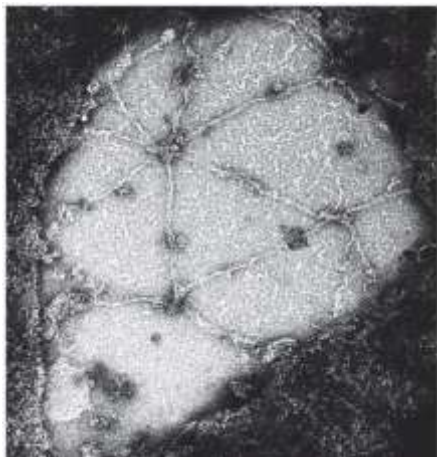
→ Acompanha o movimento de uma molécula lipídica na membrana plasmática em uma escala de tempo muito menor

→ Movimento de lipídios de membrana é limitado por “cercas”

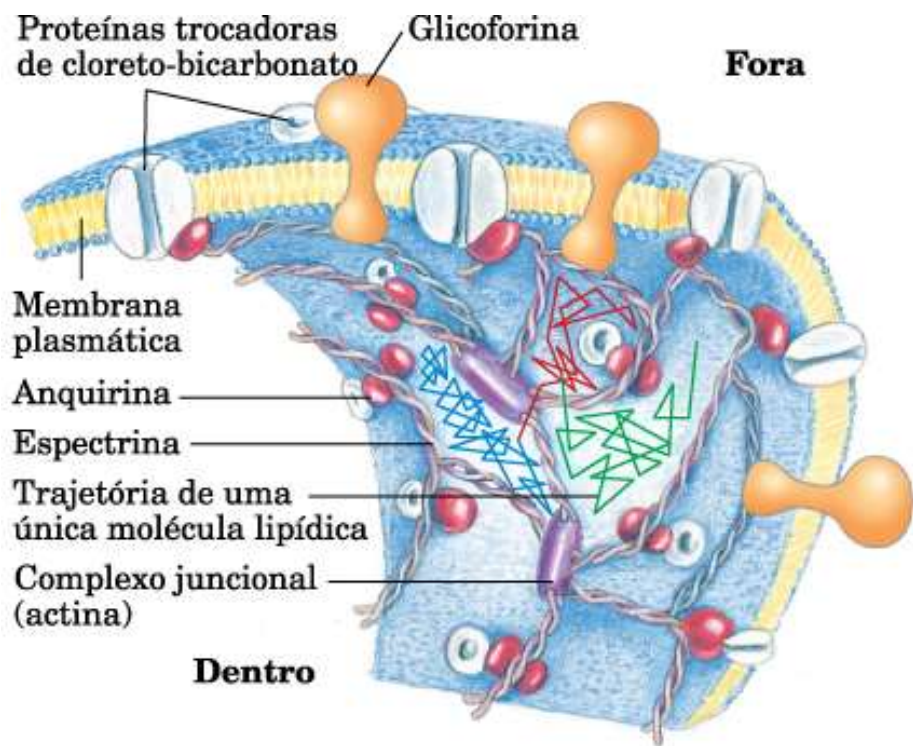
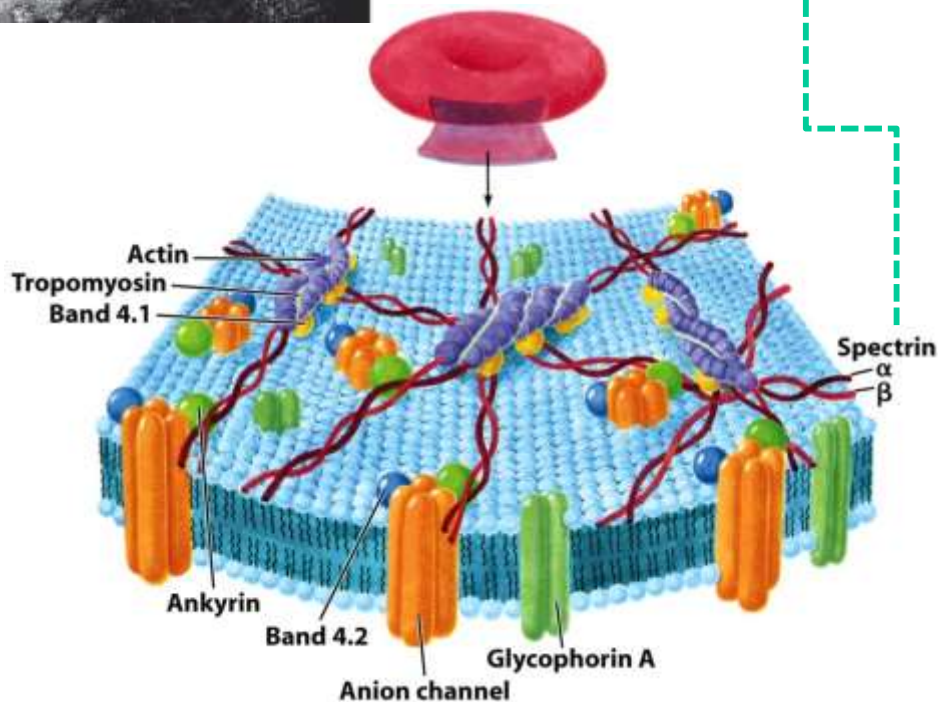


Dinâmica de membranas

O citoesqueleto – estrutura e flexibilidade celular

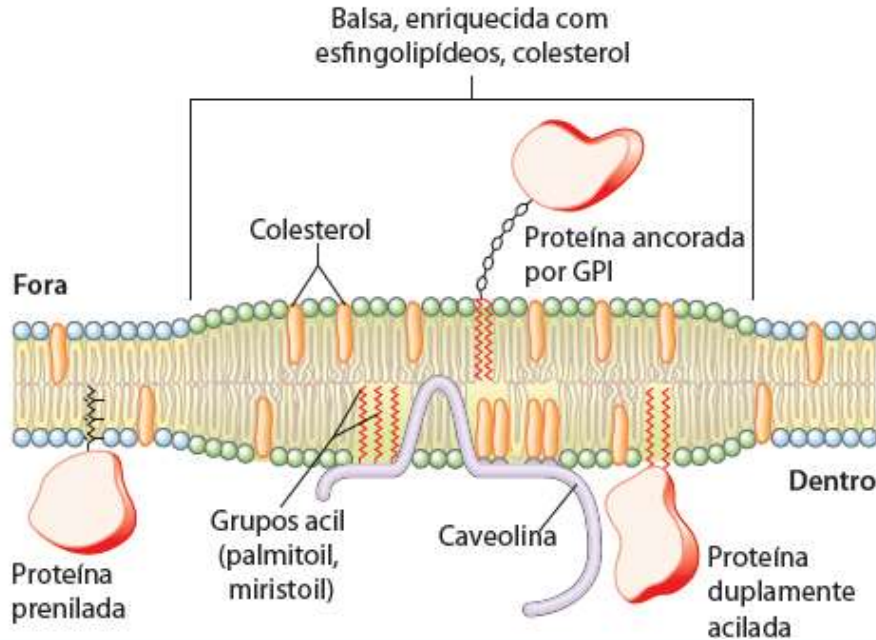


Proteínas de membrana imobilizadas com suas associações formam “cercas” – espectrina - que definem as regiões de movimento lipídico



Dinâmica de membranas

Balsas lipídicas



Microdomínios colesterol-esfingolípídeo

Interação preferencial devido ao tamanho da cadeia hidrocarboneto maior e saturada do esfingolípídeo em comparação ao glicerolípídeo

Formam Balsas

→ mais espessas e mais ordenadas que os domínios vizinhos (ricos em glicerofosfolípídeos → oceano flexível)

Ricas em proteínas integrais de membrana

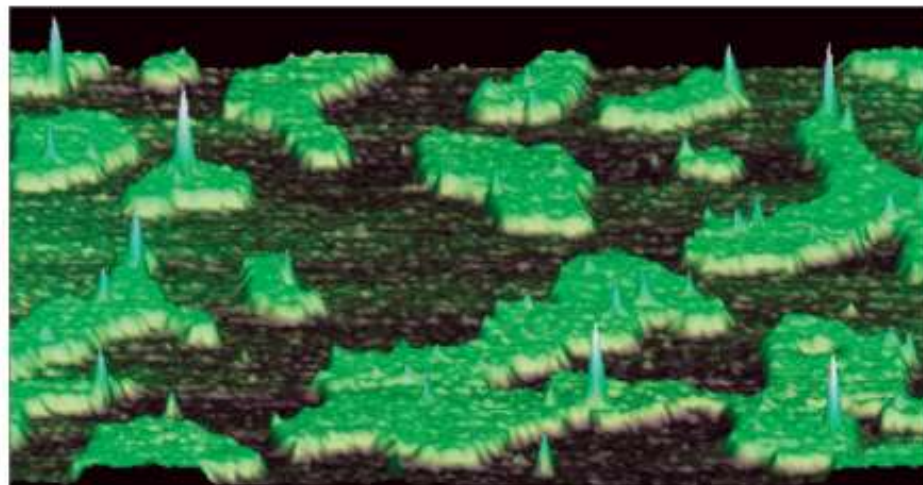
→ ancoradas por GPI ou duplamente aciladas

→ maior afinidade por colesterol

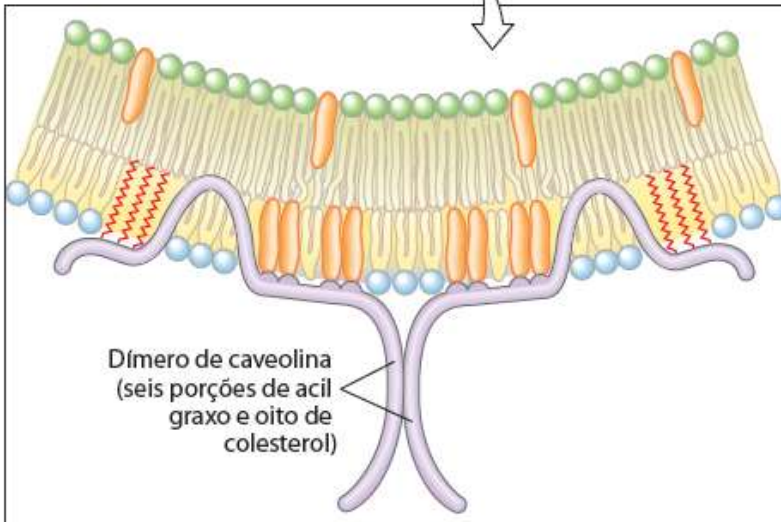
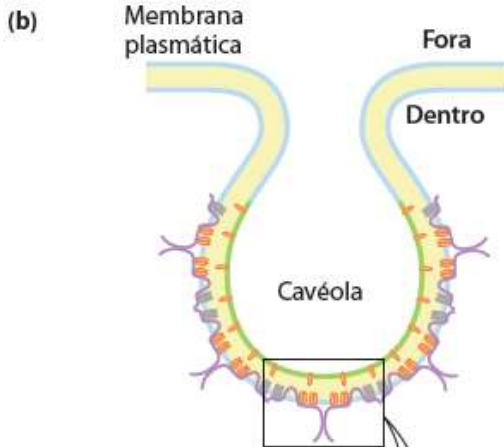
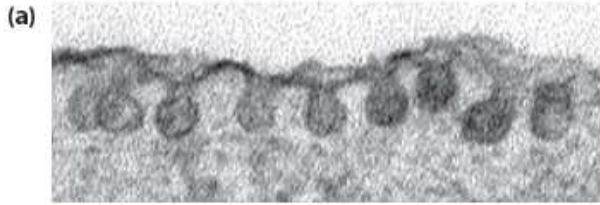
50 nm de diâmetro

→ Aumento da probabilidade de interação produtiva entre as proteínas numa mesma balsa

→ Retirada de colesterol → sem balsas → redução da sinalização mediada por receptores



Dinâmica de membranas



Caveolina

Formação de cavéolas: pequenas invaginações da membrana plasmática;

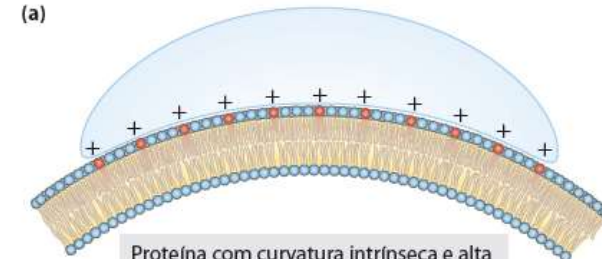
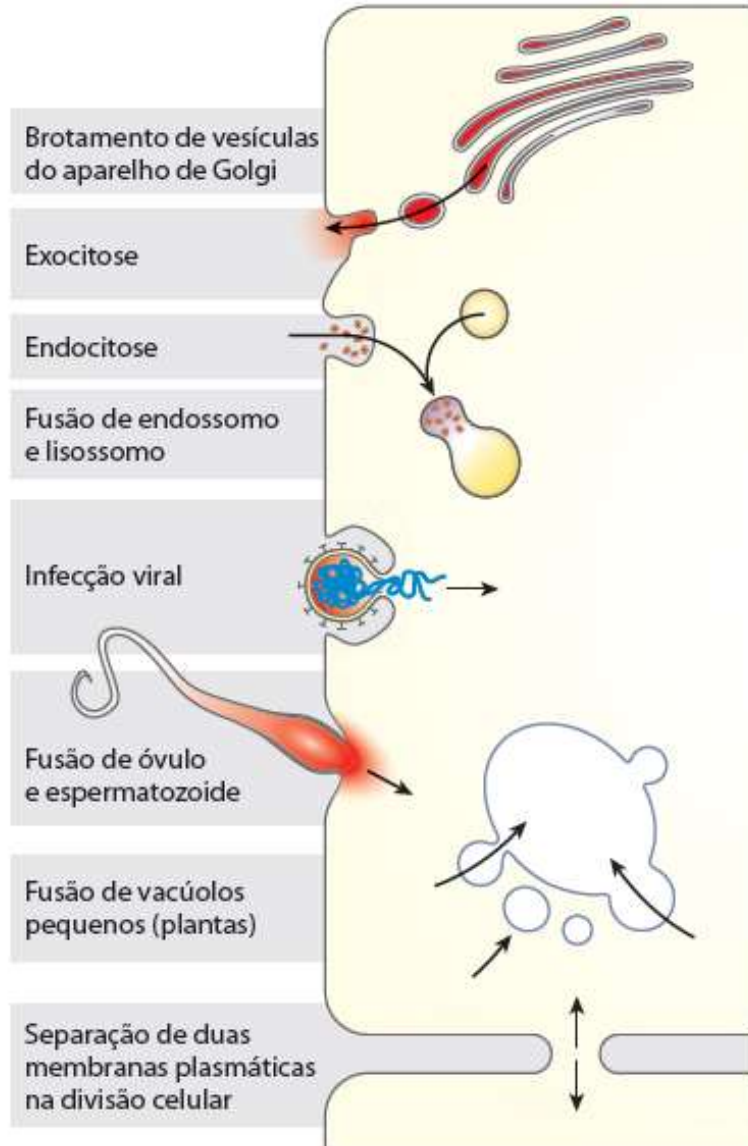
Formam Balsas incomuns

Várias funções celulares

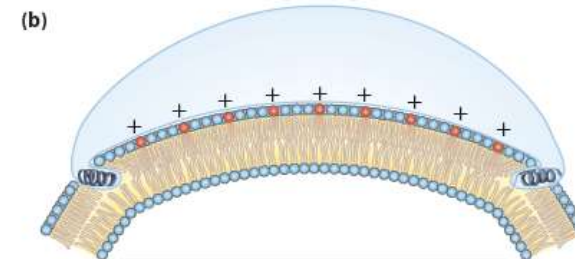
Tráfego celular e transdução de sinal

Dinâmica de membranas

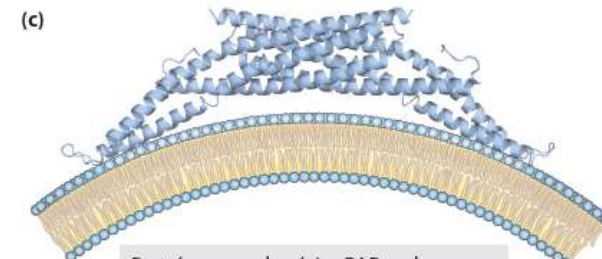
Curvatura da membrana e fusão são essenciais para os processos biológicos



Proteína com curvatura intrínseca e alta densidade de carga positiva na superfície côncava interage com os grupos polares carregados negativamente das cabeças dos fosfolípidos, favorecendo a curvatura da bicamada.



Proteína com uma ou várias hélices anfipáticas inseridas em uma lâmina da bicamada aglomera os lipídeos daquele lado, forçando a membrana a curvar-se.

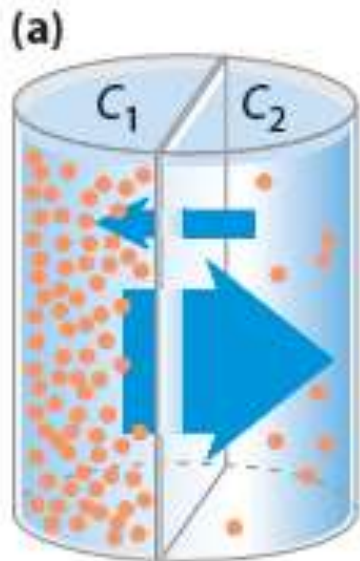


Proteínas com domínios BAR podem se polimerizar em uma superestrutura que favorece e mantém a curvatura.

Transporte por membranas

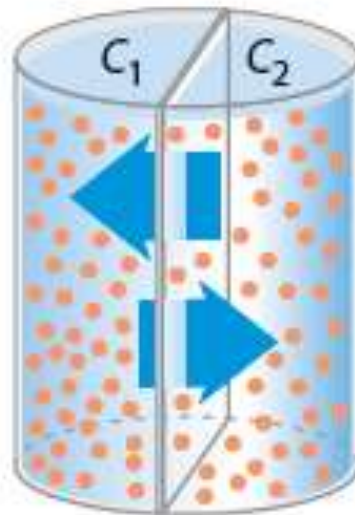
O soluto carregado e não-carregado

O movimento através da membrana acontece até alcançar equilíbrio químico entre os compartimentos



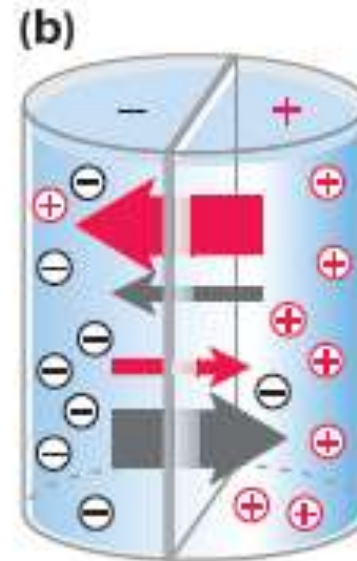
$$C_1 \gg C_2$$

Antes do equilíbrio
Fluxo efetivo



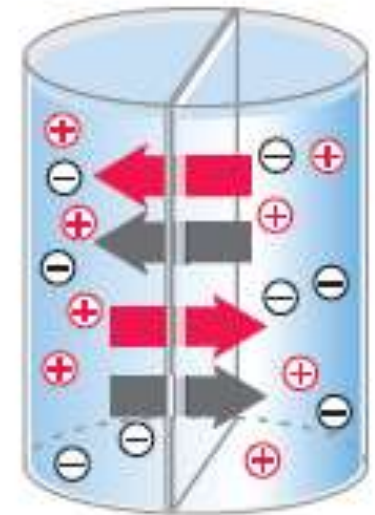
$$C_1 = C_2$$

No equilíbrio
Não há fluxo efetivo



$$V_m > 0$$

Antes do equilíbrio



$$V_m = 0$$

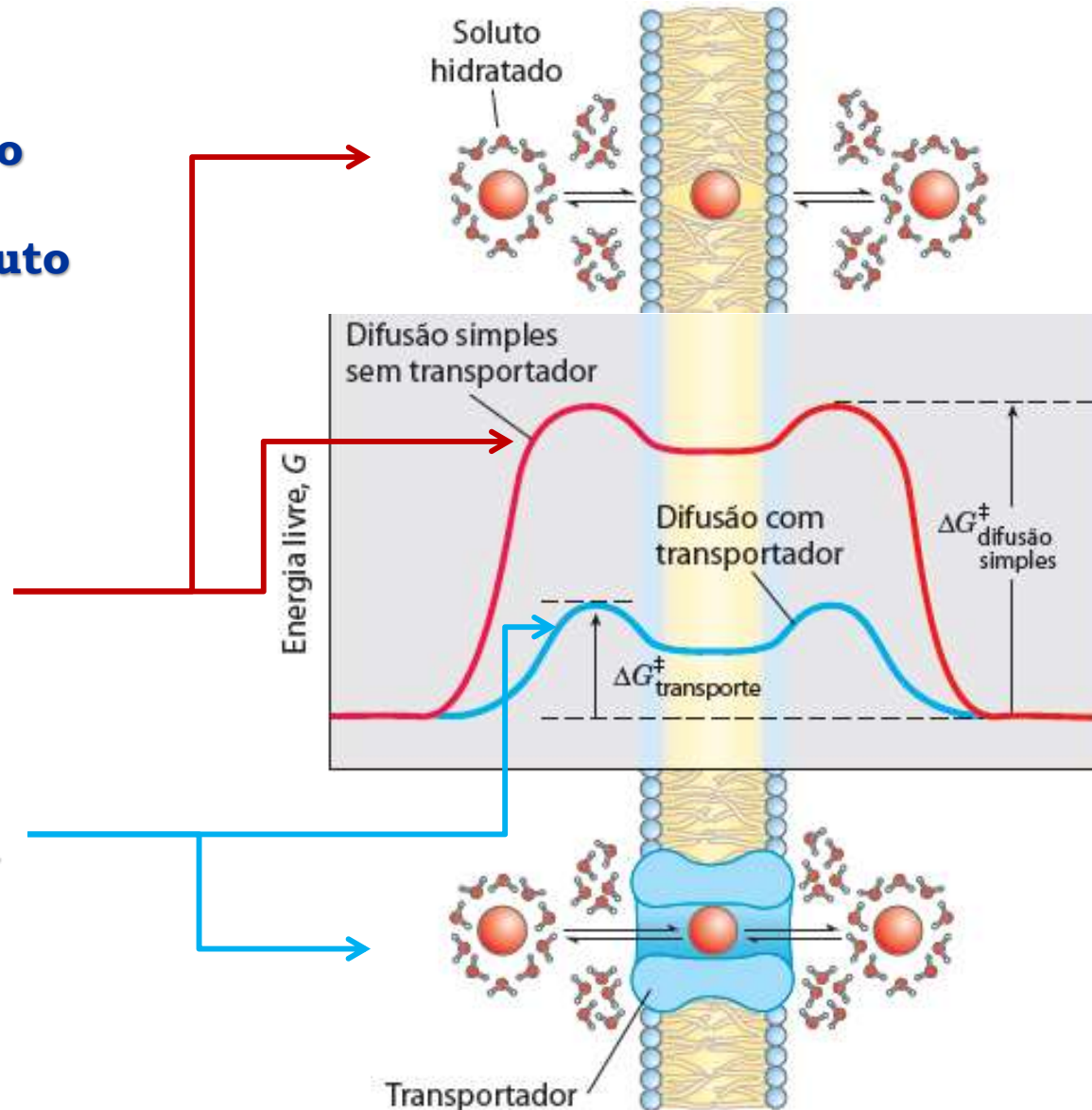
No equilíbrio

Transporte por membranas

A termodinâmica do transporte de um soluto polar/carregado

a) Difusão Simples

b) Difusão facilitada



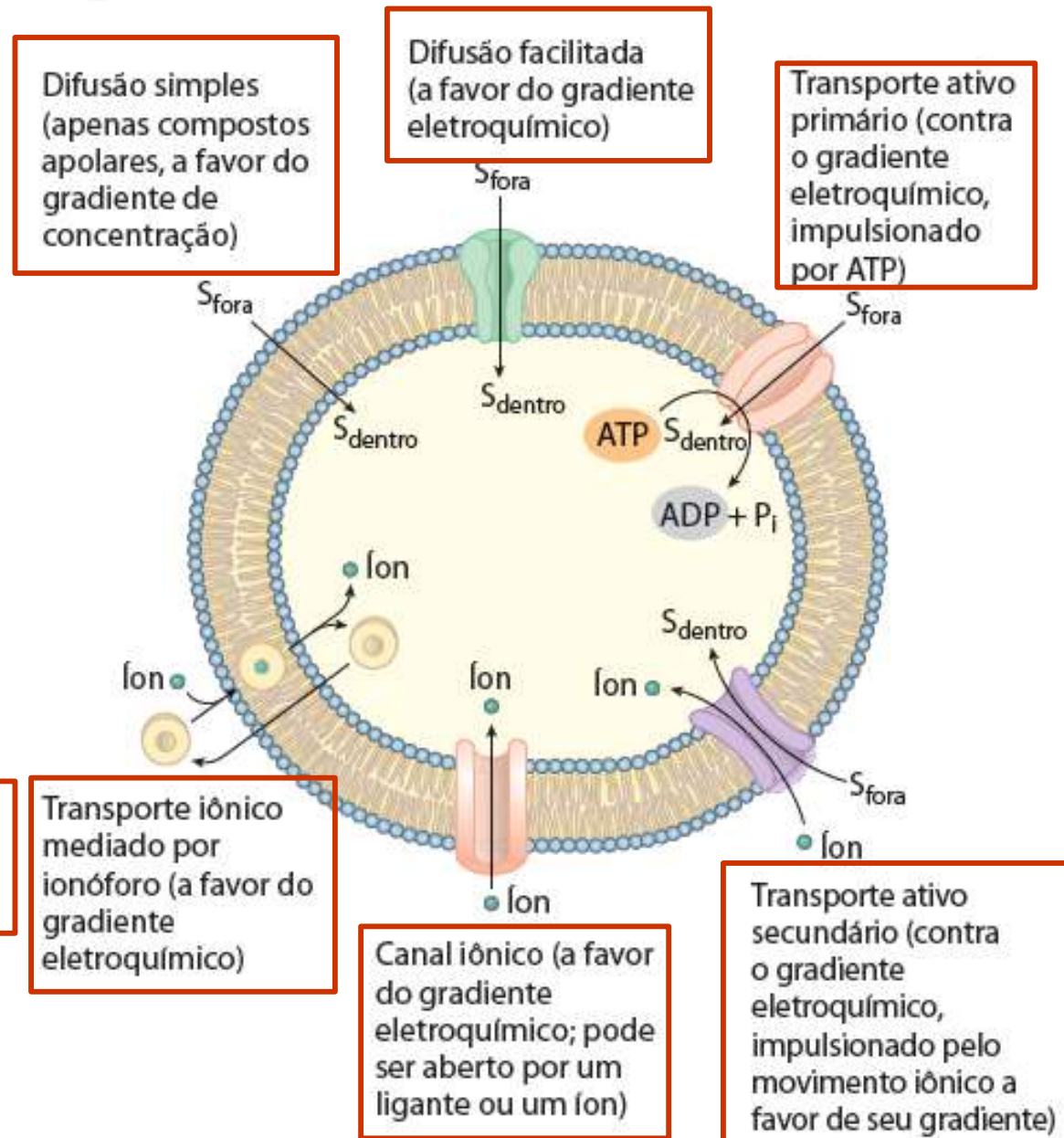
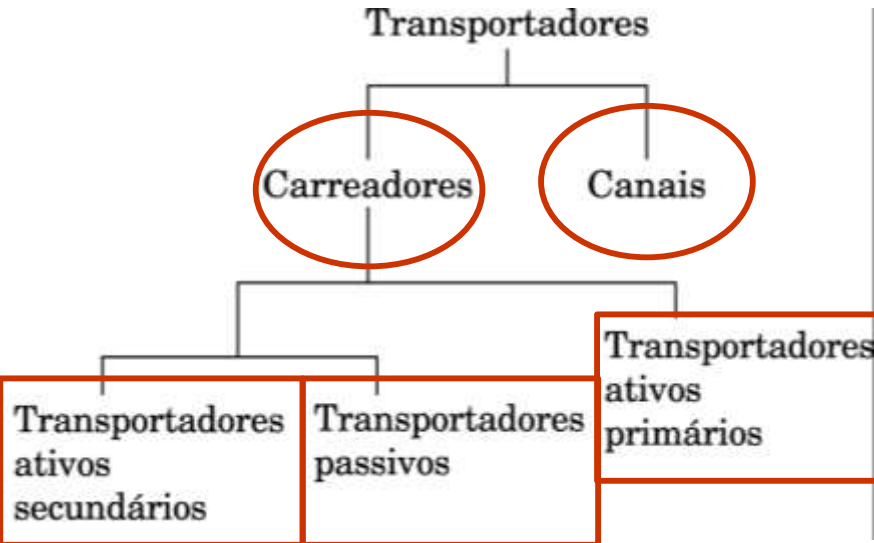
Transporte por membranas

Mecanismos

→ Difusão simples

→ Difusão facilitada

- Requer transportadores



Transporte por membranas

Tipos de sistemas de transporte

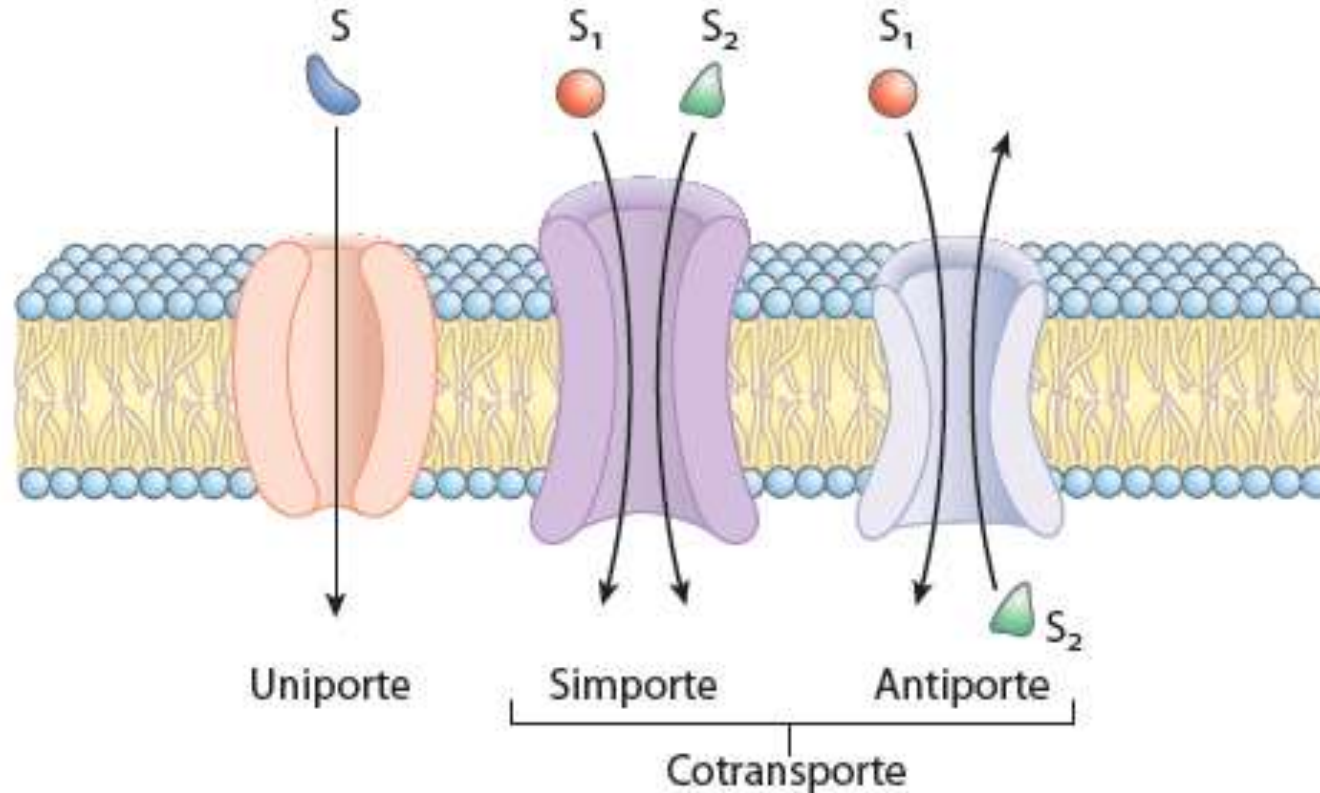


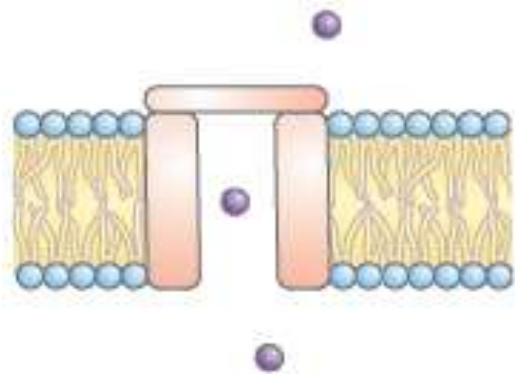
FIGURA 11-34 Três classes gerais de sistemas de transporte. Os transportadores diferem no número de solutos (substratos) transportados e na direção na qual cada soluto se move. Exemplos dos três tipos de transportadores são discutidos no texto. Observe que essa classificação não informa se esses processos requerem energia (transporte ativo) ou se são independentes de energia (transporte passivo).

Transporte por membranas

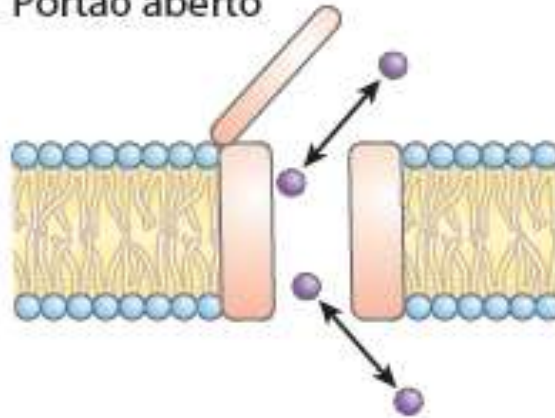
Canais e transportadores: são milhares de genes identificados

(a) Canal iônico: portão único

Portão fechado

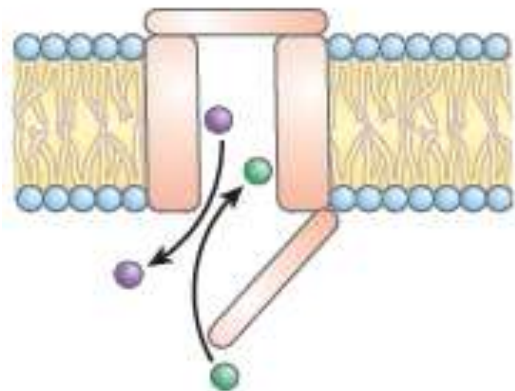


Portão aberto

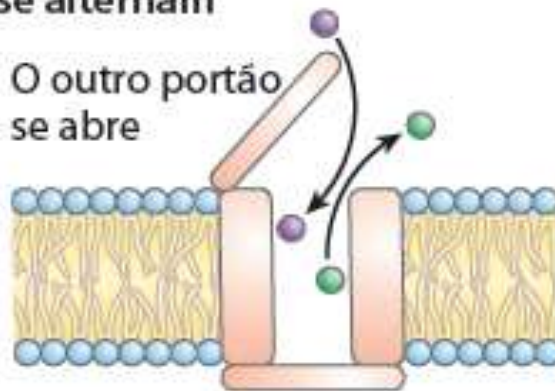


(b) Transportador (bomba): os portões se alternam

Um portão abre-se



O outro portão se abre



Canais iônicos

- Possuem baixa especificidade por algum íon
- Operam com velocidades próximas ao limite da difusão
 - Não sofrem saturação
 - Transporte a favor do gradiente eletroquímico

Transportadores

- Possuem alta especificidade
- Operam com velocidades muito abaixo ao limite da difusão
 - São saturáveis pelas suas moléculas alvo
- Podem ser Passivos ou Ativos

Transporte por membranas

O transporte ativo: 2 modelos diferentes ambos com gasto de ATP

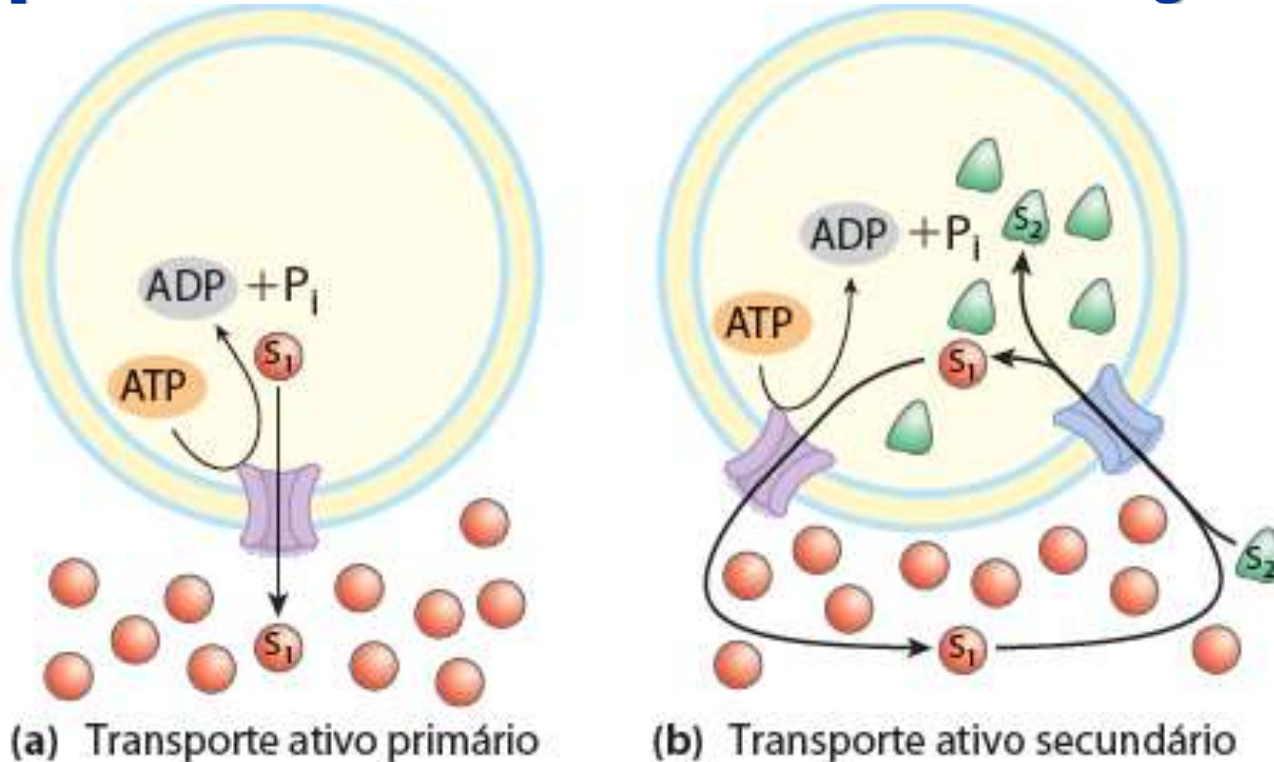


FIGURA 11-35 Dois tipos de transporte ativo. (a) No transporte ativo primário, a energia liberada pela hidrólise de ATP impulsiona o movimento de soluto (S_1) contra o gradiente eletroquímico. (b) No transporte ativo secundário, o gradiente de um íon X (S_1) (geralmente Na^+) se estabelece por transporte ativo primário. O movimento de X (S_1) a favor de seu gradiente eletroquímico provê agora energia para impulsionar o cotransporte de um segundo soluto (S_2) contra seu gradiente eletroquímico.

Transporte por membranas

Uniporte: transporte de glicose

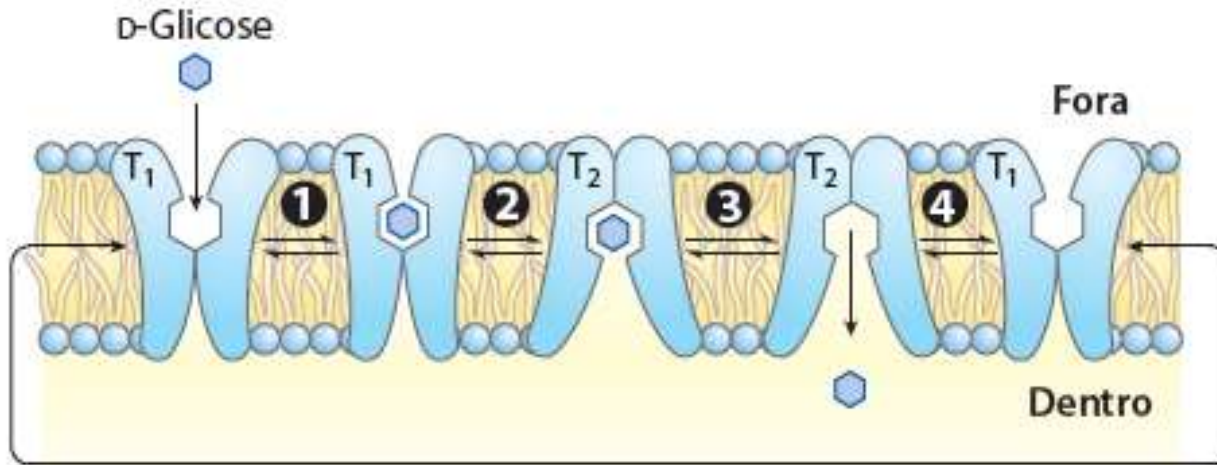
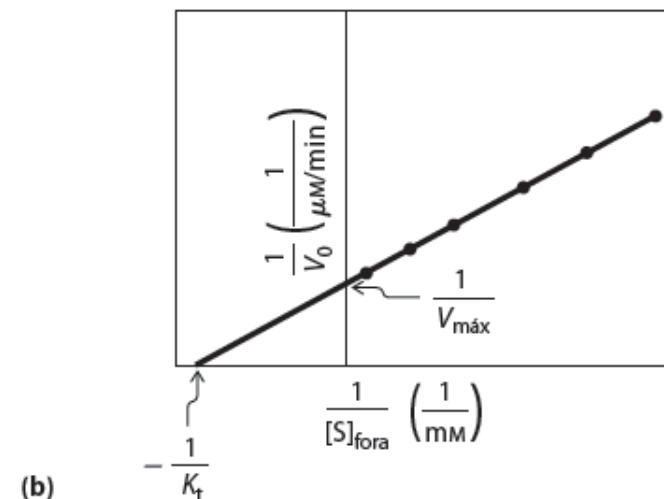
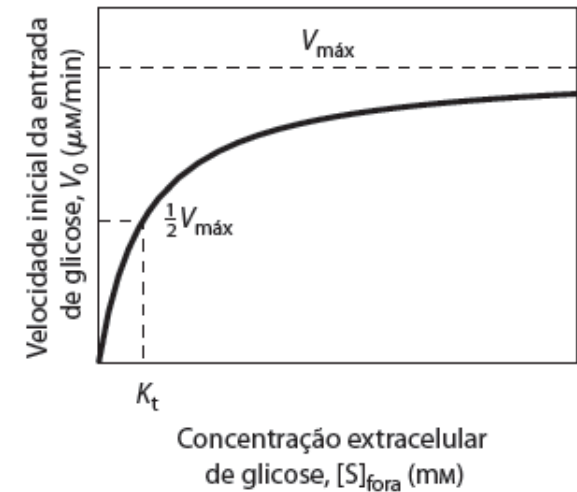
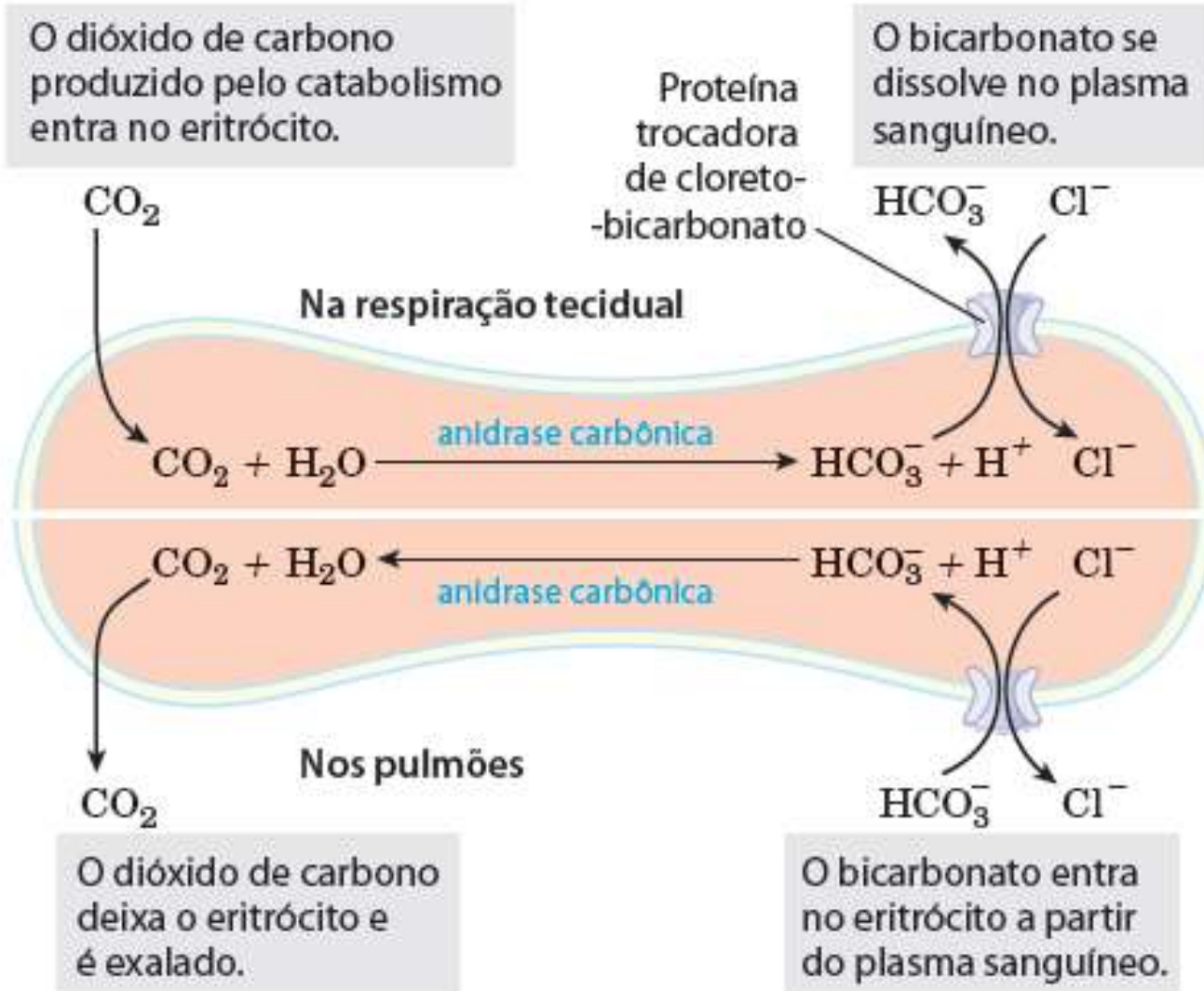


FIGURA 11-32 Modelo de transporte de glicose para dentro do eritrócito pelo GLUT1. O transportador existe em duas conformações: T_1 , com o sítio de ligação de glicose exposto na superfície externa da membrana plasmática, e T_2 , com o sítio de ligação exposto na superfície interna. O transporte de glicose ocorre em quatro passos. ❶ A glicose do plasma sanguíneo se liga ao sítio estereoespecífico em T_1 ; isso reduz a energia de ativação para ❷ uma mudança conformacional a partir de $\text{glicose}_{\text{fora}} \cdot T_1$ para $\text{glicose}_{\text{dentro}} \cdot T_2$, efetuando a passagem transmembrana da glicose. ❸ A glicose é liberada de T_2 para o citoplasma, e ❹ o transportador retorna à conformação T_1 , pronto para transportar outra molécula de glicose.



Transporte por membranas

Sistema Antiporte: transporte de bicarbonato e cloreto Comparações entre tecido periférico e pulmões



Transporte por membranas

Transporte ativo

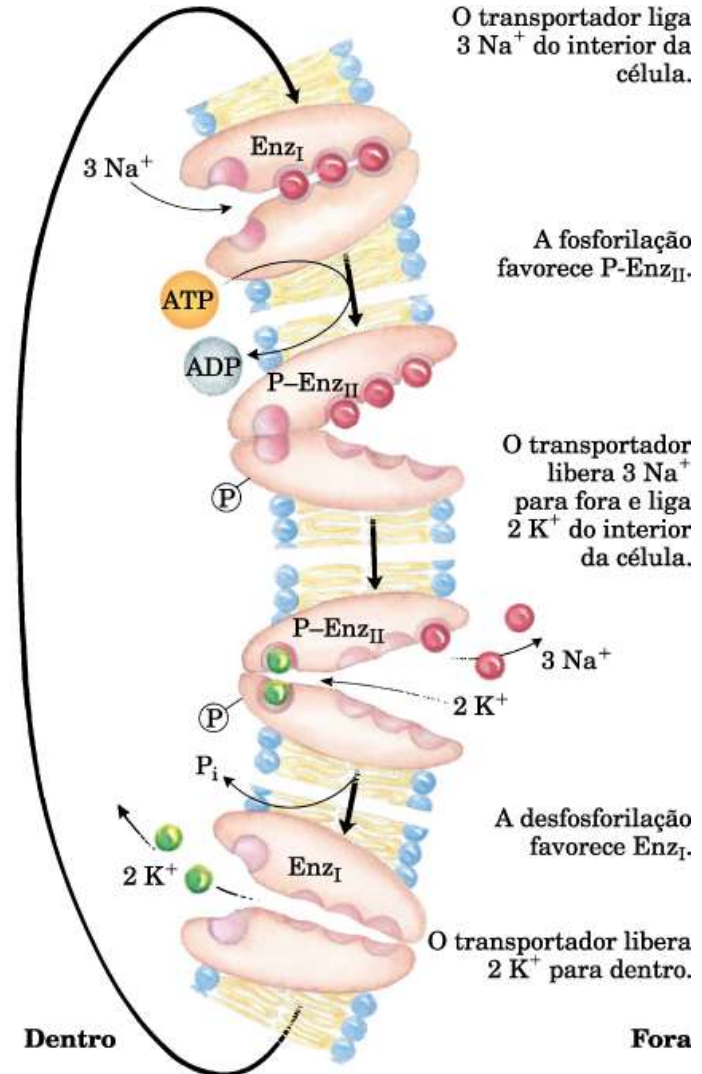
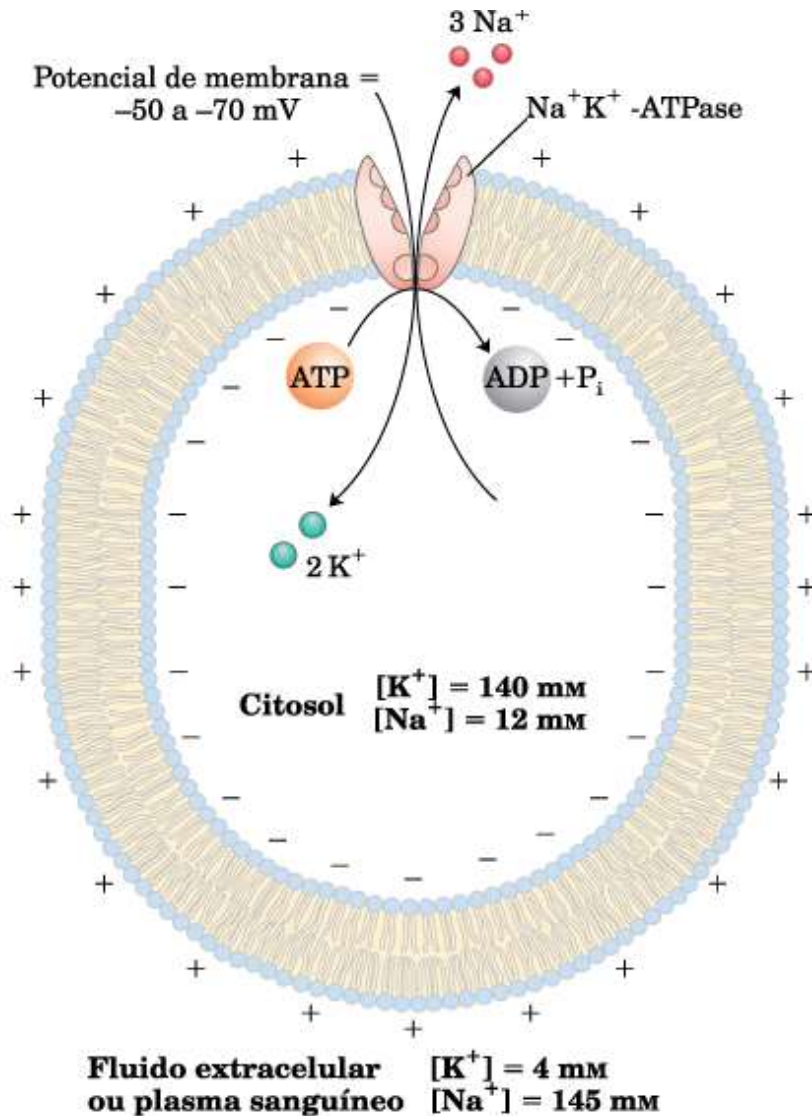


FIGURA 11-37 Mecanismos postulados de $\text{Na}^+ \text{K}^+ \text{-ATPase}$.

Transporte por membranas

Transporte ativo

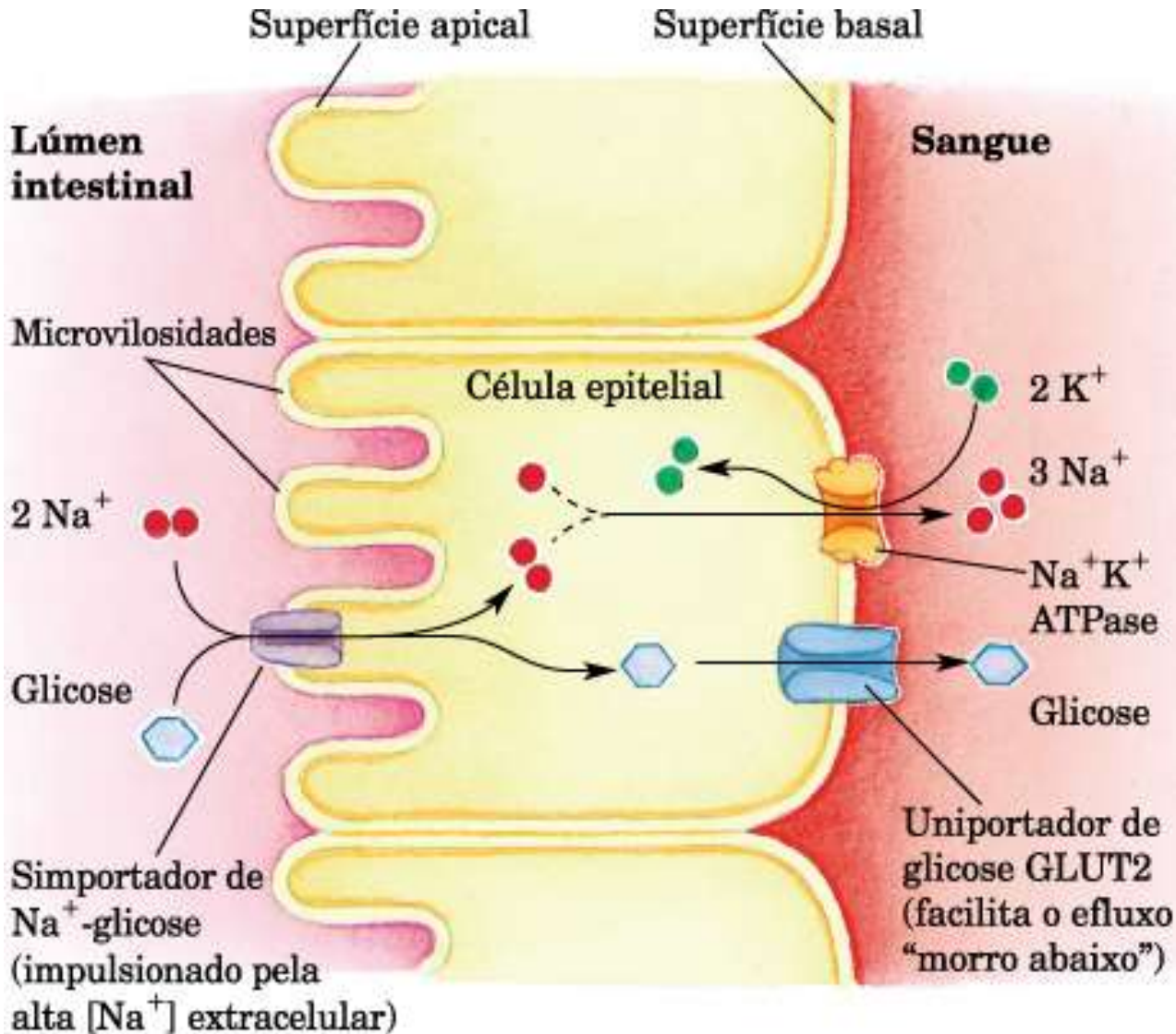


FIGURA 11-44 Transporte de glicose em células epiteliais do intestino. A glicose é cotransportada com Na⁺ para dentro da célula epitelial através da membrana plasmática apical. Ela se desloca ao longo da célula para a superfície basal, onde passa para o sangue via GLUT2, um uniportador passivo de glicose. A Na⁺K⁺ATPase continua a bombear Na⁺ para fora para manter o gradiente de Na⁺ que impulsiona a captação de glicose.

Transporte por membranas

Transporte de água: aquaporina

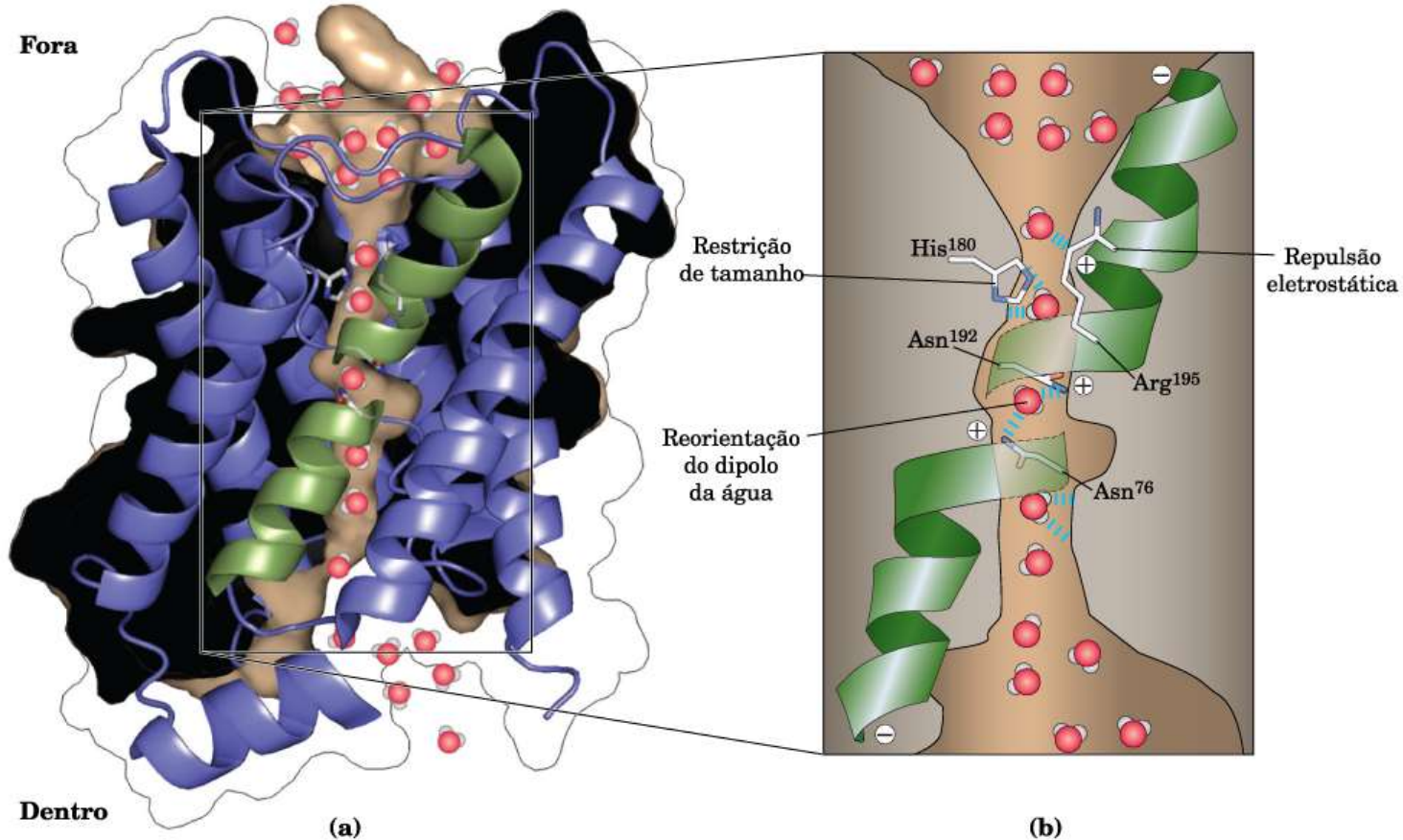


FIGURA 11-46 Aquaporina. A proteína é um tetrâmero de subunidades idênticas, cada qual com um poro transmembrana. **(a)** Um monômero da aquaporina de espinafre SoPIP2;1 (derivado do PDB ID 2B5F), visto no plano da membrana. As hélices formam um poro central, e dois segmentos helicoidais curtos (em verde) contêm as sequências Asn-Pro-Ala (NPA), encontradas em todas as aquaporinas que formam parte do canal de água. **(b)** Esse desenho de aquaporina 1 bovina (derivado do PDB ID 1J4N) mostra que o poro (em marrom; preenchido com moléculas de água mostradas em vermelho e branco)

se estreita em His¹⁸⁰ para um diâmetro de 2,8 Å (aproximadamente o tamanho da molécula de água), limitando a passagem de moléculas maiores do que H₂O. A carga positiva de Arg¹⁹⁵ repele cátions, incluindo o H₃O⁺, impedindo sua passagem pelo poro. As duas hélices curtas mostradas em verde estão orientadas com seus dipolos carregados positivamente apontando para o poro, de forma a forçar a molécula de água a se reorientar à medida que o atravessa; isso quebra as cadeias de hidrogênios ligadas nas moléculas de água, impedindo a passagem de prótons pelo “salto de prótons” (veja a Fig. 2-13).

Transporte por membranas

Junção comunicante em organismos multicelulares

→ permite livre transito de solutos pequenos entre células

- Papel nutricional

- Papel na comunicação

