

3.3 Diffusie en filtratie zijn passieve transportmechanismen die bijdragen aan het membraantransport

De doorlaatbaarheid of **permeabiliteit** van de plasmamembraan is de eigenschap waardoor precies wordt bepaald welke stoffen het cytoplasma in of uit kunnen gaan. Als er niets door een membraan heen kan, wordt deze **impermeabel** genoemd. Als alle stoffen de membraan zonder problemen kunnen passeren, is deze membraan **volledig permeabel**. Plasmamembranen zijn **selectief permeabel**; daardoor kunnen sommige stoffen vrij passeren en worden andere stoffen tegengehouden. Of een stof al dan niet door een plasmamembraan heen kan, wordt bepaald door de omvang, de elektrische lading, de vorm van het molecuul en de oplosbaarheid van de stof in vet of door een combinatie van deze factoren.

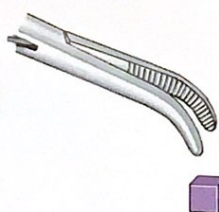
De verplaatsing van een stof door een membraan kan passief of actief zijn. Bij **passieve processen** worden ionen of moleculen door de plasmamembraan getransporteerd zonder dat dit de cel energie kost. **Actief transport** kost de cel energie, meestal in de vorm van adenosinetriphosfaat (ATP).

In deze paragraaf zullen we eerst twee typen passieve processen bestuderen: (1) **diffusie**, waaronder een speciale vorm van diffusie, de zogenoemde **osmose**; en (2)

filtratie. Daarna gaan we enkele typen van transport onderzoeken die door **dragerstoffen** worden gemedieerd. Dit kunnen zowel actieve als passieve processen zijn. We zullen de **gefaciliteerde diffusie** onderzoeken, een passief proces waarbij een dragerstof een rol speelt. Ook gaan we kijken naar **actief transport**, een actief proces waarbij een dragerstof een rol speelt. Ten slotte onderzoeken we twee actieve processen die vormen zijn van **vesiculair transport**: endocytose en exocytose.

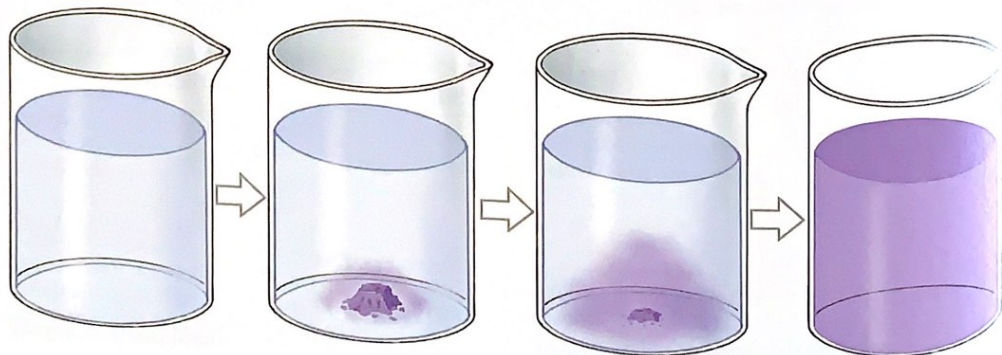
3.3.1 Diffusie

Ionen en moleculen zijn voortdurend in beweging: op hun weg botsen ze willekeurig tegen elkaar en tegen obstakels die ze tegenkomen. Het resultaat van dit bewegen is dat de moleculen zich gelijkmatig over een bepaalde ruimte zullen verspreiden en verdelen. **Diffusie** is de nettoverplaatsing van moleculen van een plaats met relatief hoge concentratie (veel botsingen) naar een gebied met een relatief lage concentratie (minder botsingen). Het verschil tussen de hoge en lage concentratie betekent dat er een **concentratieverschil** (concentratiegradiënt) is en diffusie wordt vaak omschreven als een verplaatsing 'met het concentratieverschil mee', of 'bergafwaarts'. Als gevolg van het diffusieproces raken de moleculen uiteindelijk gelijkmatig verdeeld en wordt het concentratieverschil opgeheven. Diffusie in lucht en water verloopt traag en speelt een belangrijke rol voor transport over zeer kleine afstanden. Met behulp van een voorbeeld uit het dagelijks



Figuur 3-4 Diffusie

Als een gekleurd suikerklontje in een beker met water oplost, verspreiden de suiker- en kleurstofmoleculen zich vanaf een plaats waar ze een hoge concentratie hebben naar een plaats waar deze concentratie lager (of nul) is. Uiteindelijk worden de moleculen gelijkmatig verdeeld en zijn de concentraties overal gelijk.

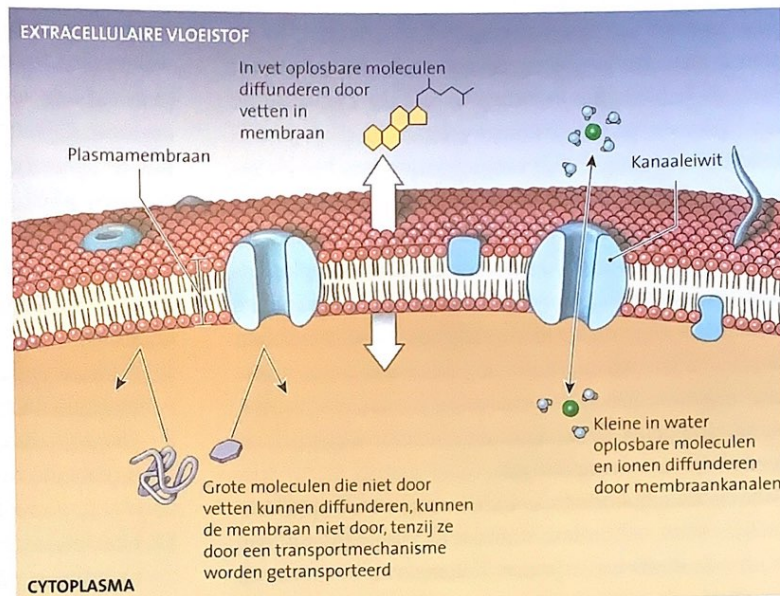


leven krijg je een idee van de werking van diffusie. Denk aan een suikerklontje dat in een beerglass met water wordt gegooid (figuur 3-4●). Naarmate het klontje oplost, ontstaat door de suiker- en de kleurstofmoleculen een groot concentratieverschil met het omringende kleurloze water. Uiteindelijk verspreiden opgeloste moleculen van beide typen zich door het water totdat ze gelijkmatig zijn verdeeld. Een glas water is echter van enorme afmetingen vergeleken met een cel. Bij de verdeling van een kleurstof over afstanden van centimeters, in tegenstelling tot micrometers, zijn echter additionele factoren in het spel die we hier buiten beschouwing laten.

Diffusie is belangrijk bij lichaamsvloeistoffen, omdat hierdoor plaatselijke concentratieverschillen worden opgeheven. Elke cel in het lichaam vormt bijvoorbeeld kooldioxide – de concentratie van dit gas binnen de cel (intracellulaire concentratie) is relatief hoog. De kooldioxideconcentratie is lager in de omringende extracellulaire vloeistof en nog lager in het stromende bloed. Doordat celmembranen vrij doorlaatbaar zijn voor kooldioxide, kan dit gas zijn concentratiegradiënt volgen; daardoor verspreidt het zich van de binnenkant van de cel naar de extracellulaire vloeistof en verplaatst het zich van daaruit naar het bloed. Het bloed brengt het gas naar de longen, waar het wordt verwijderd.

Diffusie door plasmamembranen

In extracellulaire vloeistoffen van het lichaam vindt vrije diffusie plaats van water en opgeloste stoffen. Een plasmamembraan werkt echter als barrière die de diffusie op selectieve wijze beperkt. Sommige stoffen kunnen gemakkelijk passeren, terwijl andere helemaal niet door de membraan heen kunnen. Een ion of molecuul kan onafhankelijk door een plasmamembraan diffunderen op een van de volgende twee manieren: (1) door verplaatsing door het vetgedeelte van de membraan; (2) door zich via een kanaaleiwit van de membraan te verplaatsen. De belangrijkste factoren die bepalen of



Figuur 3-5 Diffusie door plasmamembranen

De route die een stof neemt bij het passeren van een plasmamembraan hangt af van de omvang van de stof en van zijn oplosbaarheid in vet.

een stof door een plasmamembraan kan diffunderen, zijn dus: de mate waarin de stof in vet oplost en de omvang van de stof ten opzichte van de membraankanalen (figuur 3-5●).

Alcohol, vetzuren en steroiden kunnen de cel gemakkelijk binnengaan, doordat ze door de vetgedeelten van de membraan kunnen diffunderen. Opgeloste gassen zoals zuurstof en kooldioxide kunnen cellen eveneens in en uit via diffusie door de dubbele fosfolipidenlaag. Ionen en de meeste in water oplosbare verbindingen zijn niet in vetten oplosbaar, dus deze moeten membraankanalen passeren om het cytoplasma binnen te komen. Deze kanalen zijn zeer klein; hun diameter is circa 0,8 nm. Watermoleculen kunnen vrij naar binnen en naar buiten, evenals ionen zoals natrium en kalium, maar zelfs een klein organisch molecuul, zoals glucose, is te groot en kan niet door de kanalen heen. Watermoleculen kunnen het cytoplasma binnenkomen of verlaten via waterkanaaltjes, aquaporinen genoemd.

Osmose: een speciaal type diffusie

De diffusie van water door een semipermeabele membraan wordt **osmose** genoemd (*osmos*, druk). Zowel intracellulaire als extracellulaire vloeistoffen zijn oplossingen met verschillende **opgeloste stoffen**. Elke

opgeloste stof heeft de neiging te diffunderen alsof er geen andere stoffen in de oplossing aanwezig waren. Daarom hebben veranderingen van de concentratie van bijvoorbeeld kaliumionen geen invloed op de diffusiesnelheid of -richting van natriumionen. Enkele ionen en moleculen (opgeloste stoffen) diffunderen het cytoplasma binnen, andere diffunderen naar buiten en enkele, zoals eiwitten, kunnen niet door een plasmamembraan diffunderen. Maar als we de afzonderlijke moleculen negeren en eenvoudig de opgeloste ionen en moleculen tellen, blijkt dat de totale concentratie van opgeloste ionen en moleculen binnen de plasmamembraan gelijk is aan de totale concentratie opgeloste deeltjes buiten de membraan.

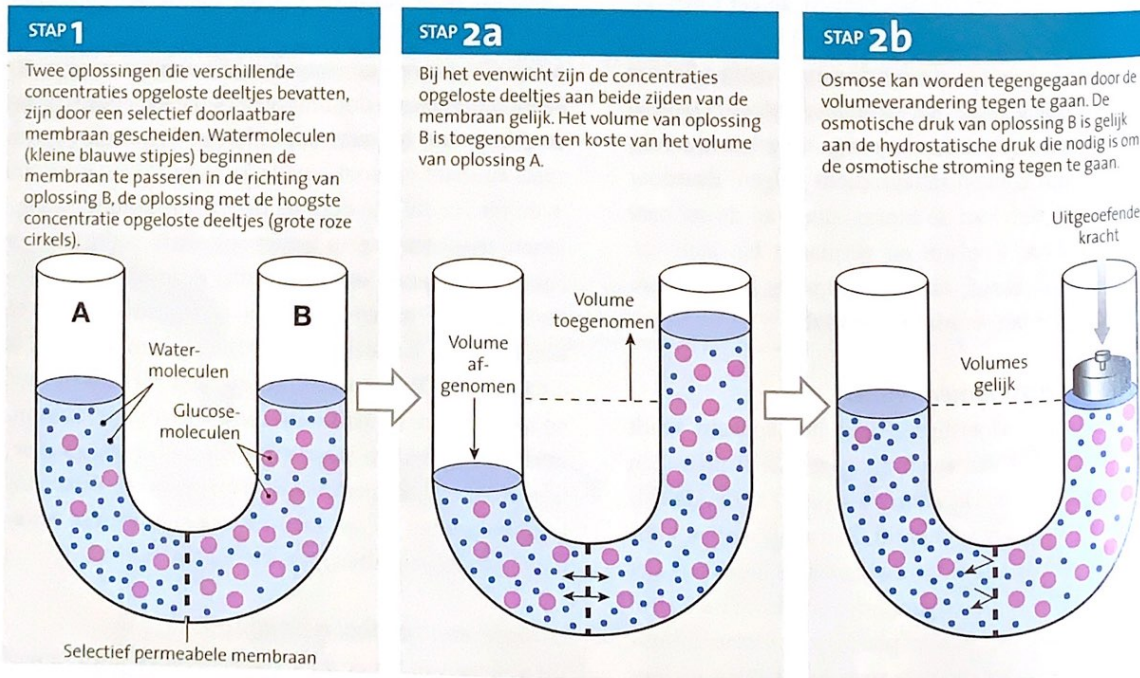
Deze evenwichtstoestand van het totaal aantal opgeloste deeltjes blijft behouden, doordat de plasmamembraan vrij doorlaatbaar is voor water. Telkens wanneer zich een verschil in de concentratie van opgeloste deeltjes voordoet aan weerszijden van een plasmamembraan, bestaat er eveneens een concentratieverschil voor water. Doordat de opgeloste deeltjes ruimte innemen die anders door watermoleculen zouden worden ingenomen, geldt: hoe hoger de concentratie opgeloste deeltjes, hoe

lager de concentratie water. Als gevolg daarvan hebben watermoleculen de neiging door een membraan te stromen in de richting van de oplossing die de hoogste concentratie opgeloste stoffen heeft; de waterverplaatsing volgt namelijk de concentratiegradiënt van water. De waterverplaatsing gaat zo lang door tot de waterconcentratie, en daarmee de totale concentratie opgeloste stoffen, aan beide zijden van de membraan gelijk is.

Drie kenmerken van osmose zijn belangrijk om te onthouden:

1. Osmose is de diffusie van water door een semipermeabele membraan.
2. Osmose treedt op door een selectief permeabele membraan die vrij doorlaatbaar is voor water, maar niet voor opgeloste deeltjes.
3. Bij osmose stroomt water door een semipermeabele membraan naar de oplossing die de hoogste concentratie opgeloste deeltjes heeft, doordat daar de concentratie van water lager is.

Osmose en osmotische druk In figuur 3-6 is het proces van osmose schematisch afgebeeld. In stap 1 zijn de twee oplossingen (A en B) met verschillende concen-



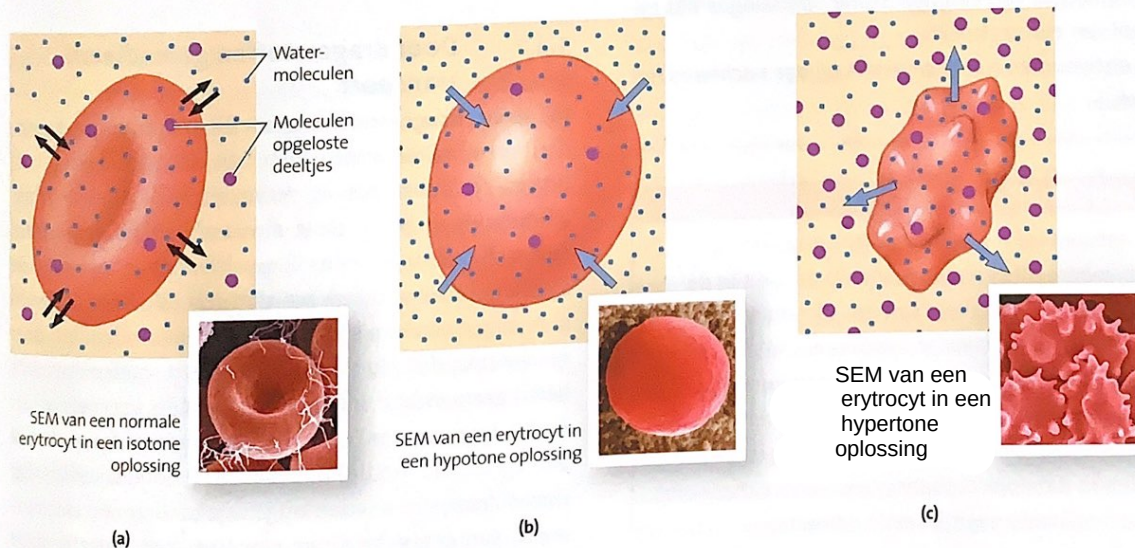
Figuur 3-6 Osmose

Door de osmotische stroming van water kan een osmotische druk ontstaan aan beide zijden van een semipermeabele membraan. De osmotische druk van oplossing B is gelijk aan de hydrostatische druk die nodig is om de osmotische stroming te stoppen.

traties opgeloste stoffen te zien, deze zijn gescheiden door een selectief permeabele membraan. Als er osmose plaatsvindt, passeren watermoleculen door de membraan tot de twee oplossingen een gelijke concentratie opgeloste deeltjes hebben (stap 2a). Daardoor neemt het volume van oplossing B toe, ten koste van het volume van oplossing A. Hoe groter het aanvankelijke verschil in concentraties opgeloste deeltjes, hoe sterker de osmotische stroom is. De **osmotische druk** van een oplossing is een indicatie voor de kracht van de waterbeweging *naar die oplossing toe* als gevolg van de concentratie opgeloste deeltjes. Naarmate de concentratie opgeloste deeltjes van een oplossing toeneemt, neemt ook de osmotische druk toe. Osmotische druk kan op verschillende manieren worden gemeten. Door een voldoende grote tegengestelde kracht kan bijvoorbeeld worden verhinderd dat watermoleculen binnenkomen. Door druk tegen een vloeistof ontstaat een *hydrostatische druk*. Bij stap 2b is de hydrostatische druk tegengesteld aan de osmotische druk van oplossing B, dus er treedt netto geen osmotische stroming meer op. Oplossingen met verschillende concentraties opgeloste deeltjes worden *isotoon*, *hypotoon* of *hypertoon* genoemd

met betrekking tot hun effect op de vorm en de spanning van de plasmamembraan van levende cellen. Hoewel de effecten van verschillende osmotische oplossingen in de meeste weefsels moeilijk te zien zijn, zijn ze bij erythrocyten (figuur 3-7●) gemakkelijk waarneembaar.

In een isotone oplossing (*iso*, gelijk en *tonos*, spanning) – een oplossing die geen netto watertransport in of uit de cel veroorzaakt – behouden erythrocyten hun normale uiterlijk (figuur 3-7a●). In dit geval bestaat er een evenwicht en terwijl er één watermolecuul de cel uitgaat, gaat er een ander molecuul de cel binnen om deze te vervangen. Als een erythrocyt in een hypotone oplossing wordt gelegd (*hypo*-, lager), gaat water de cel in, waardoor de cel opzwellt als een ballon (figuur 3-7b●). Uiteindelijk kan de cel ontploffen, of lyseert hij. In het geval van erythrocyten wordt dit hemolyse genoemd (*hemo*-, bloed en *lysis*, oplossing). Erythrocyten in een hypertone oplossing (*hyper*-, boven) zullen via osmose water verliezen. Als gevolg daarvan krimpen ze en drogen ze uit. Het krimpen van erythrocyten wordt crenatie genoemd (figuur 3-7c●).



Figuur 3-7 Osmotische stroming door een plasmamembraan

Zwarte pijlen geven een evenwicht weer zonder netto waterverplaatsing. Blauwe pijlen geven de richting aan van de netto osmotische waterverplaatsing. **(a)** In een isotone zoutoplossing treedt geen osmotische stroming op en heeft de erythrocyt een normaal uiterlijk. **(b)** Onderdompeling in een hypotone zoutoplossing leidt tot een osmotische waterstroming in de cellen. Soms gaat de zwelling door totdat de plasmamembraan scheurt, oftewel lyseert. **(c)** Blootstelling aan een hypertone zoutoplossing resulteert in een verplaatsing van water uit de cellen. De erythrocyten krimpen en ondergaan crenatie (karteling). (SEM's $\times 833$)