

Transporteri aminokiselina

Grgić, Josipa

Undergraduate thesis / Završni rad

2016

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **Josip Juraj Strossmayer University of Osijek, FACULTY OF FOOD TECHNOLOGY / Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, Prehrambeno-tehnološki fakultet Osijek**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:109:073116>

Rights / Prava: [In copyright](#) / [Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-04-19**

REPOZITORIJ

PTF

PREHRAMBENO-TEHNOLOŠKI FAKULTET OSIJEK

dabar
DIGITALNI AKADEMSKI ARHIVI I REPOZITORIJ

Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Food Technology Osijek](#)



SVEUČILIŠTE JOSIPA JURJA STROSSMAYERA U OSIJEKU
PREHRAMBENO – TEHNOLOŠKI FAKULTET OSIJEK

PREDDIPLOMSKI STUDIJ PREHRAMBENE TEHNOLOGIJE

Josipa Grgić

Transporteri aminokiselina

završni rad

Osijek, 2016.

SVEUČILIŠTE J. J. STROSSMAYERA U OSIJEKU
PREHRAMBENO-TEHNOLOŠKI FAKULTET OSIJEK

PREDDIPLOMSKI STUDIJ PREHRAMBENE TEHNOLOGIJE

Završni rad

Transporteri aminokiselina

Biokemija

Predmetni nastavnik: izv. prof. dr. sc. Ivica Strelec

Studentica: Josipa Grgić (MB: 3741/13)

Mentor: izv. prof. dr. sc. Ivica Strelec

Predano (datum):

Pregledano (datum):

Ocjena:

Potpis mentora:

Transporteri aminokiselina

SAŽETAK

Aminokiseline su male organske molekule neophodne za rast, razvoj i održavanje organizma. Iako im je primarna uloga izgradnja proteina i biološki aktivnih peptida, ove molekule služe kao preteče određenih prijenosnika živčanih podražaja i hormona, te kao izvor energije. Proteini hrane glavni su izvor aminokiselina za organizam. U probavnom traktu se proteini razgrađuju do aminokiselina, aminokiseline apsorbiraju u stanice tankog crijeva i potom odašilju krvlju ka drugim stanicama našeg organizma. Prema trenutnim spoznajama apsorpcija aminokiselina u sve stanice našeg organizma odvija se sekundarnim aktivnim transportom primjenom različitih transportnih sustava. Upravo je cilj ovog završnog rada prikazati sve transportne sustave koji se koriste u membranskom transportu aminokiselina.

Ključne riječi: aminokiseline, sekundarni aktivni transport, transportni sustavi

Amino acid transporters

SUMMARY

Amino acids are small organic molecules necessary for growth, development and maintenance of organism homeostasis. Besides their primary role as building blocks of proteins and biologically active peptides, amino acid serves as precursors of several neurotransmitters and hormones, as well as source of energy in energetic metabolism. Food proteins are major source of amino acids for organism. After protein digestion in gastrointestinal tract, released amino acids are absorbed in small intestine, and subsequently to blood for supply. According to the current knowledge, amino acid absorption in different cells of organism is carried out by secondary active transport using various transport systems. The aim of this undergraduate thesis is to give overview on amino acid transport systems involved in secondary active transport.

Keywords: amino acids, secondary active transport, transport systems

Sadržaj

1. UVOD.....	1
2. TEORIJSKI DIO.....	3
2.1. Aminokiseline.....	3
2.2. Biološke membrane.....	3
2.3. Membranski transport.....	4
2.3.1. Pasivni transport.....	4
2.3.2. Aktivni transport.....	6
2.3.3. Drugi oblici aktivnog transporta.....	7
2.4. Transporteri aminokiselina.....	8
2.4.1. Transporteri neutralnih aminokiselina.....	14
2.4.2. Transporteri kationskih aminokiselina.....	15
2.4.3. Transporteri anionskih aminokiselina.....	15
2.4.4. Transporteri iminokiselina	16
2.4.5. Transporteri β -aminokiselina.....	17
3. ZAKLJUČAK.....	18
4. LITERATURA.....	19

1. Uvod

Biološke membrane su uređeni fosfolipidni dvosloji izgrađeni od fosfolipida, glikolipida, kolesterola i u fosfolipidni dvosloj uklopljenih proteina. Ove nekovalentne tvorevine fosfolipida, glikolipida, kolesterola i proteina sačinjavaju stanične membrane kao i membrane organela obavljajući funkciju zaštite od vanjskih utjecaja (okoline) te omogućavajući izmjenu tvari i energije.

Izmjena tvari i energije preko bioloških membrana naziva se membranskim transportom, a obzirom na činjenicu da li se za transport koristi energija ili ne, membranski transport dijelimo na pasivni i aktivni. Pri tome se za pasivni transport ne ulaže energija, nego molekule iz područja više prelaze u područje niže koncentracije, a za aktivni transport koristi, budući se molekule iz područja niže prebacuju u područje više koncentracije. U pasivni transport ubrajamo slobodnu i olakšanu difuziju, a u aktivni primarni i sekundarni aktivni transport. Ključnu ulogu u svim gore navedenim oblicima transporta, osim slobodne difuzije, imaju sastavni (integralni) membranski proteini koji djeluju kao transporteri, kanali i crpke. Jedna od skupina malih molekula neophodnih za rast i razvoj organizma su i aminokiseline. Iako im je ključna uloga izgradnja proteina i biološki aktivnih peptida, neke od aminokiselina služe kao preteče za sintezu iz aminokiselina izvedenih hormona i prijenosnika živčanih impulsa – neurotransmitera (Strelec, 2009., 2016.).

Kao i sve ostale molekule neophodne za rast, razvoj i održavanje organizma, aminokiseline u naš organizam unosimo putem prehrane. Pri tome je ključno naglasiti da se glavina aminokiselina u organizam unosi putem proteina, dok slobodne aminokiseline prisutne u hrani čine vrlo mali dio.

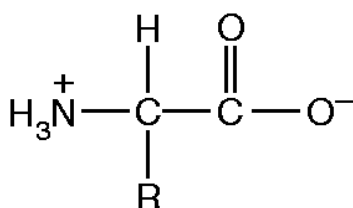
Proteini uneseni prehranom se razgrađuju u probavnom traktu na slobodne aminokiseline, di- i tri-peptide koji se potom membranskim transportom unose u stanice tankog crijeva (enterocite). Apsorbirani di- i tri-peptidi se potom u stanicama tankog crijeva razgrađuju na aminokiseline, i potom se sve aminokiseline iz enterocita otpuštaju u krv membranskim transportom. Aminokiseline iz krvi se zatim membranskim transportom unose u različite stanice organizma (Bröer, 2008.).

Upravo će se ovim završnim radom dati pregled vrsti membranskog transporta kojim se aminokiseline iz lumena crijeva prenose u enterocite, iz enterocita u krv, te iz krvi u različite stanice organizma.

2. Teorijski dio

2.1. Aminokiseline

Aminokiseline su male molekule organskog porijekla. Sastoje se od α -ugljikovog atoma na kojeg su vezane četiri skupine: karboksilna skupina, amino skupina, atom vodika i aminokiselinski ogranak (Slika 1). Obzirom na položaj amino skupine u odnosu na karboksilnu, aminokiseline dijelimo na α , β ili γ -aminokiseline, pri čemu su svakako ključne 20 standardnih α -aminokiselina koje se peptidnom vezom ugrađuju u proteine. Iznimku u α -aminokiselinama čini aminokiselina prolin koja se zapravo iminokiselina. Četiri različite skupine oko α -ugljikovog atoma se nalaze u tetraedarskom rasporedu zbog čega kažemo da su aminokiseline optički aktivne. Stoga, aminokiseline dolaze u obliku L- ili D-izomera, pri čemu je ključno naglasiti da samo L-izomeri aminokiselina izgrađuju proteine (Strelec, 2009.; Berg i sur., 2013.).



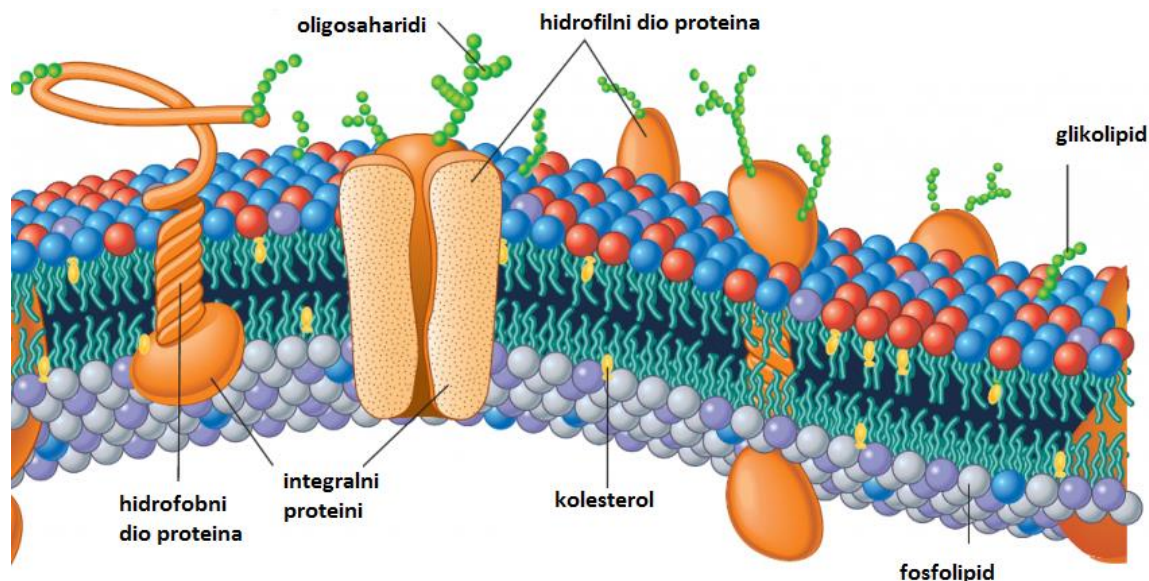
Slika 1. Opća formula aminokiseline (Strelec, 2009.)

Osim standardnih aminokiselina postoje i nestandardne koje se dijele u dvije skupine: aminokiseline modificirane u proteinima i aminokiseline koje se pojavljuju u živim organizmima, ali se ne ugrađuju u proteine. Među dvadeset standardnih α -aminokiselina nalazi se osam esencijalnih aminokiselina, odnosno aminokiseline koje naš organizam ne može sintetizirati već ih moramo unijeti prehranom (Strelec, 2009.).

2.2. Biološke membrane

Biološke membrane su fosfolipidni dvosloji sastavljeni od fosfolipida, glikolipida, kolesterola i u fosfolipidni dvosloj uklopljenih proteina (Slika 2). Funkcije membrana su nezamjenjive za održanje života. Ponajprije služe kao barijere i tako odjeljuju stanicu od okoline i štite ju od

vanjskih utjecaja. Sljedeća vrlo bitna funkcija membrana je da su visokoselektivne polupropusne barijere koji omogućuju ulazak i izlazak molekula u stanicu ili organelu (Strelec 2016; Berg i sur., 2013.).



Slika 2. Shematski prikaz bioloških membrana (slika preuzeta i prilagođena prema Stratton, 2015.)

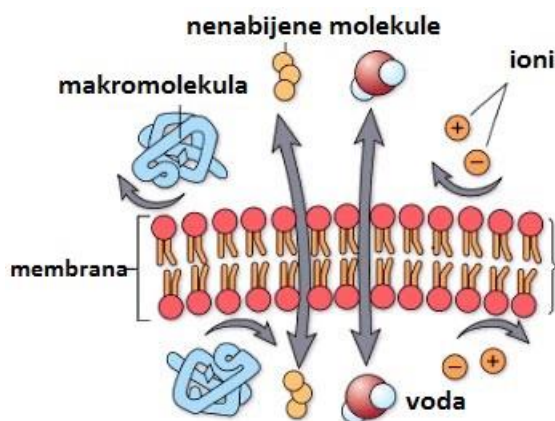
2.3. Membranski transport

Svaka izmjena tvari, energije i informacija između stanica i/ili organela unutar stanice provodi se preko membrana i stoga se taj prijenos naziva membranski transport. Promatramo li troši li se energija za transport ili ne, razlikujemo dvije vrste transporta: pasivni i aktivni transport. Pasivni transport je transport u kojemu se ne ulaže energija te transport teče iz područja više koncentracije u područje niže koncentracije (niz gradijent koncentracije). Nasuprot tome, aktivni transport je transport za koji se, da bi se neka tvar prenijela iz područja niže u područje više koncentracije, koristi energija (Strelec 2016).

2.3.1. Pasivni transport

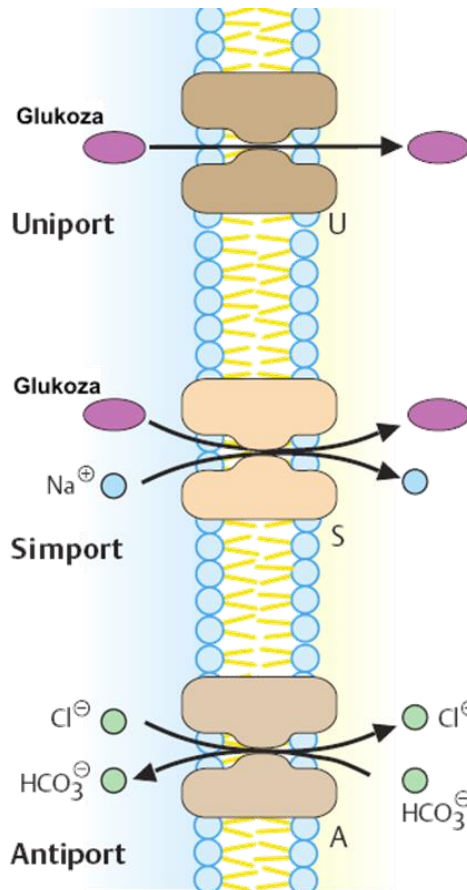
Kao što je već prije navedeno, pasivni transport je transport tvari iz područja više u područje niže koncentracije. Obzirom na način na koji se provodi, pasivni transport se dijeli u dvije skupine: slobodnu i olakšanu difuziju. Slobodnom difuzijom neka tvar slobodno prolazi,

odnosno difundira kroz fosfolipidni dvosloj sve dok se koncentracije te tvari unutar i izvan stanice ne izjednače (Slika 3). Na taj način kroz membranu mogu difundirati male polarne molekule kao što su voda, urea, ugljikov dioksid, glicerol i amonijak, kao i nepolarne molekule, dok velike polarne molekule i ioni ne mogu na ovaj način prolaziti kroz membranu (Strelec 2016).



Slika 3. Slobodna difuzija (Mader, 2001.)

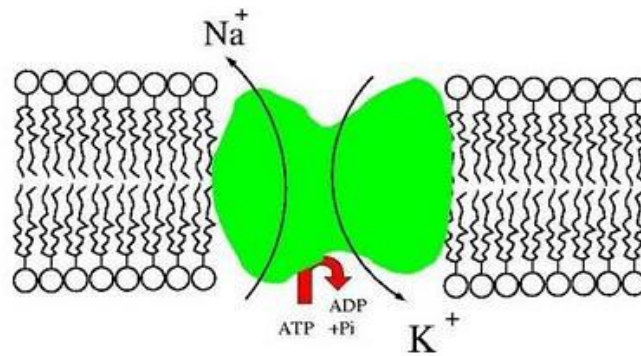
Olakšana difuzija (Slika 4) se razlikuje od slobodne po tome što se difuzija provodi uz pomoć specifičnih proteina koji djeluju kao kanali ili transporteri. Funkciju kanala i transportera imaju integralni membranski proteini, koji služe za prijenos točno određene molekule. Pri tome je ključno naglasiti da su proteinski kanali najčešće regulirani određenim receptorom koji ih može ili otvoriti ili zatvoriti za protok iona, dok u slučaju proteinskih nosača (transportera) dolazi do promjene njihove konformacije u svrhu prijenosa neke molekule s jedne strane membrane na drugu. Obzirom na činjenicu da proteinski transporteri mogu prenositi jednu ili više molekula istovremeno razlikujemo tri tipa transporta (Slika 4). Prvi tip transporta je uniport, odnosno transport samo jedne molekule uz pomoć transportera. Simport je drugi tip transporta, a odvija se na način da se dvije molekule vežu na transporter i prenose istovremeno u istom smjeru. Treći tip transporta je antiport i to je prijenos dviju različitih molekula istovremeno, ali na način da se jedna molekula prenosi u jednom smjeru, a druga molekula u drugom smjeru (Strelec, 2016.).



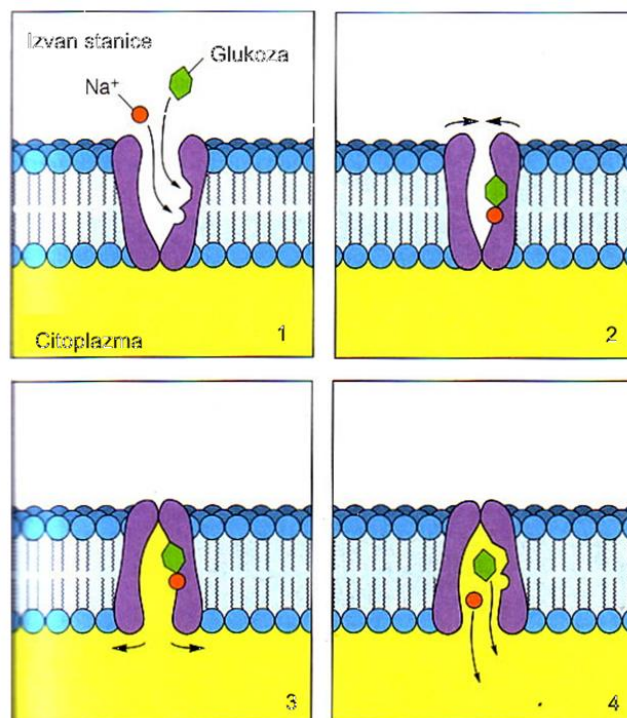
Slika 4. Olakšana difuzija (Strelec, 2016.)

2.3.2. Aktivni transport

Aktivni transport podrazumijeva transport neke tvari iz područja niže u područje više koncentracije (uz gradijent koncentracije) uz utrošak energije. Obzirom na vrstu energije koja se troši za transport razlikujemo primarni (Slika 5) i sekundarni aktivni transport (Slika 6). Kada se za transport neke tvari troši energija u obliku ATP-a govorimo o primarnom aktivnom transportu. Sekundarni aktivni transport je onaj kod kojeg se za transport neke tvari iz područja niže u područje više troši energiju gradijenta koncentracije neke druge tvari koja ide niz gradijent koncentracije (Strelec, 2016.).



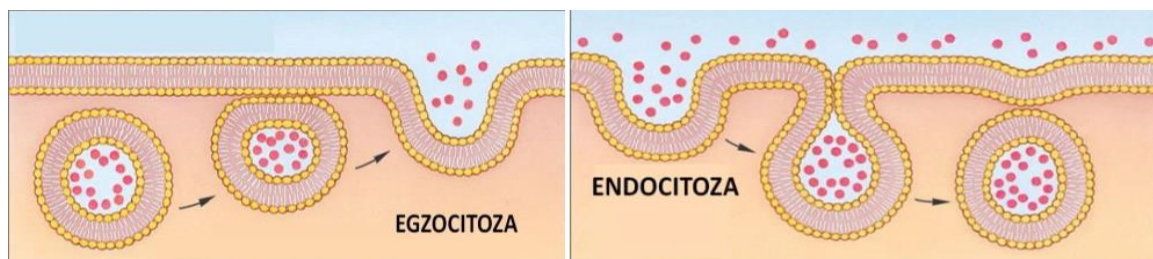
Slika 5. Primarni aktivni transport (Na/K pumpa) (Sabo, 2015.)



Slika 6. Sekundarni aktivni transport glukoze u stanice enterocita (Strelec, 2016.)

2.3.3. Drugi oblici aktivnog transporta

Posebni oblici aktivnog membranskog transporta su endocitoza i egzocitoza (Slika 7). Endocitoza je proces staničnog gutanja molekula, a egzocitoza je proces staničnog izlučivanja molekula (Strelec, 2016.).



Slika 7. Egzocitoza i endocitoza (Sabo, 2015.)

2.4. Transporteri aminokiselina

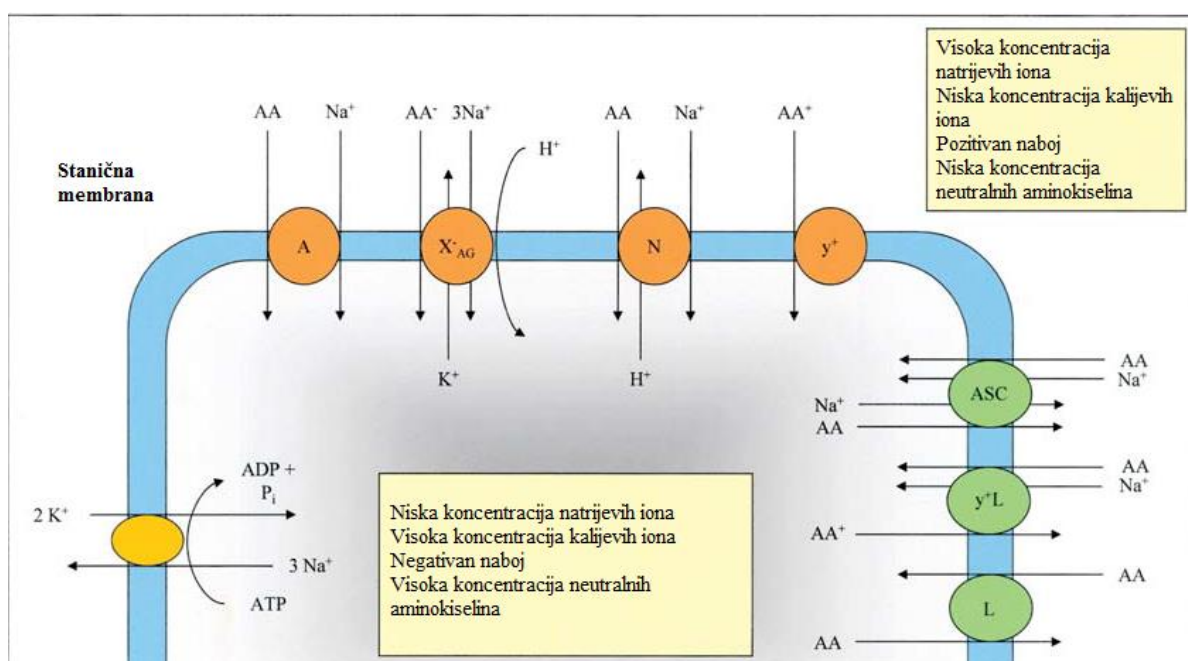
Nakon što se proteini hrane kao glavni izvor aminokiselina razgrade u probavnom traktu, nastali di- i tri-peptidi, te slobodne aminokiseline se apsorbiraju u stanice tankog crijeva (enterocite). Unutar enterocita di- i tri-peptidi se hidroliziraju i slobodne aminokiseline otpuštaju u krv. Aminokiseline se potom krvlju prenose do svih stanica, i apsorbiraju, kako bi poslužile kao građevni blokovi za sintezu proteina, preteče mnogih bioaktivnih molekula te kao izvor energije. Slobodne neapsorbirane aminokiseline zaostale u krvi se u bubrezima filtriraju i re-apsorbiraju kako bi se izbjegao njihov gubitak iz organizma. Svi ovi procesi apsorpcije i otpuštanja aminokiselina iz različitih stanica našeg organizma dešavaju se membranskim transportom (Bröer, 2008.).

Pri tome je ključno naglasiti da se za transport aminokiselina u različite stanice našeg organizma prije svega koristi sekundarni aktivni transport, budući je unutarstanična koncentracija aminokiselina u većini stanica našeg organizma viša od izvanstanične koncentracije (Hyde i sur., 2003.). Izuzetak čine stanice jetre (hepatociti) u kojima je unutarstanična koncentracija aminokiseline glutamin viša ili podjednaka izvanstaničnoj koncentraciji (Hyde i sur., 2003.; Zander i sur., 2015.).

Za sekundarni aktivni transport aminokiselina u i/ili izvan stanica koriste se prije svega natrijevi ioni (Na^+), ali isto tako i ioni kalija (K^+), klora (Cl^-), hidroksilni ioni (OH^-), protoni (H^+), kao i određene aminokiseline (Barker i Ellroy, 1990.; Souba i sur., 1992.; Hyde i sur., 2003., Bröer, 2008.; Zander i sur., 2015.). Važno je napomenuti da se u slučaju takozvanih polariziranih stanica, poput enterocita te stanica nefrona bubrega, na različitim stranama membrane (bazalnoj i apikalnoj) koriste različiti ioni ili molekule za sekundarni aktivni transport aminokiselina (Hyde i sur., 2003., Bröer, 2008.).

Transporteri aminokiselina pokazuju specifičnost za prijenos točno određenih skupina aminokiselina, te se obzirom na polarnost/naboj bočnog ogranka aminokiseline i položaj amino skupine u odnosu na karboksilnu skupinu, mogu podijeliti u 5 skupina (Slika 8) koje će detaljnije biti pojašnjene u narednim poglavljima:

1. Transportere neutralnih aminokiselina,,
2. Transportere kationskih aminokiselina,
3. Transportere anionskih aminokiselina,
4. Transportere iminokiselina, te
5. Transportere β -aminokiselina (Hyde i sur., 2003.; Bröer, 2008.; Zander i sur., 2015.).



Slika 8. Transporteri aminokiselina (slika preuzeta i prilagođena iz Hyde i sur., 2003.)

Na⁺/K⁺ crpka (primarni aktivni transport) prikazana žutom bojom osigurava nejednoliku razdiobu iona natrija i kalija unutar i izvan stanice. Transporteri aminokiselina (sekundarni aktivni transport) označeni narančastom bojom, poput sustava A, X_{AG} te y⁺ transportiraju aminokiseline iz područja niže u područje više koncentracije uz pomoć električnog i kemijskog gradijenta. Transporteri aminokiselina, znani kao i izmjenjivači aminokiselina, označeni zelenom bojom, poput sustava ASC, y⁺L i L prebacuju određene aminokiseline iz područja niže u višu koncentraciju pri tome koristeći gradijent koncentracije neke druge aminokiseline koja iz područja više prelazi u područje niže koncentracije. Sustavi transporta su pojašnjeni u Tablici 1.

Nadalje transporteri iste vrste aminokiselina obzirom na polarnost/naboj bočnog ogranka aminokiseline, se dodatno dijele i u sustave obzirom na afinitet prema točno specifičnim aminokiselinama, kao i ionu ili molekuli korištenoj u sekundarnom transportu (Hyde i sur., 2003.; Bröer, 2008; Zander i sur., 2015.). Pri tome je definiran čitav niz sustava transportera navedenih u Tablici 1.

Tablica 1. Sustavi aminokiselinskih transportera (Hyde i sur., 2003.; Bröer, 2008.)

Sustav	Gen	Preferirane aminokiseline*	Mehanizam transporta	Pokretačka sila transporta
A	SLC38A2	G, P, A, S, C, Q, N, H, M	Simport	Na ⁺
	SLC38A4	G, P, A, S, C, N, M, H, K, R		
ASC	SLC1A4	A, S, C	Antiport	Na ⁺
	SLC1A5	A, S, C, T, Q		
asc	SLC3A2/ SLC7A10	G, A, S, C, T	Antiport	Aminokiseline
B⁰	SLC6A19	AA ⁰	Simport	Na ⁺
	SLC6A15	P, L, V, I, M		
	SLC1A5	A, S, C, T, Q, F, W, Y		
B^{0,+}	SLC6A14	K, R, A, S, C, T, N, Q, H, M, I, L, V, F, Y, W, β-alanin	Simport	Na ⁺ , Cl ⁻
b^{0,+}	SLC3A1	R, K, O, Ci	Antiport	Aminokiseline
	SLC7A9	K, R, A, S, C, T, N, Q, H, M, I, L, V, F, Y, W, Ci		
β	SLC6A1	GABA	Simport	Na ⁺ , Cl ⁻
	SLC6A6	Taurin, β-alanin		
	SLC6A11	GABA, betain, taurin		
	SLC6A12	GABA, betain		
	SLC6A13	GABA, betain, β-alanin		
Gly	SLC6A5	G, sarkozin	Simport	Na ⁺ , Cl ⁻
	SLC6A9	G, sarkozin		
IMINO	SLC6A20	P, OH-P	Simport	Na ⁺ , Cl ⁻
L	SLC3A2/ SLC7A5	H, M, L, I, V, F, Y, W, Q	Antiport	Aminokiseline
	SLC3A2/ SLC7A8	A, S, C, T, N, Q, H, M, L, I, V, F, Y, W		
N	SLC38A3	Q, N, H	Simport	Na ⁺
	SLC36A1	Q, N, H, S, G	Antiport	H ⁺
imino	SLC36A1	P, G, A, β-alanin, GABA	Simport	H ⁺
	SLC36A2	P, G, A, β-alanin, GABA		
T	SLC6A10	F, Y, W	Simport	H ⁺
X_{AG}⁻	SLC1A1	E, D, C	Simport	Na ⁺ , H ⁺
	SLC1A2	E, D		
	SLC1A3	E, D		
	SLC1A6	E, D	Antiport	K ⁺
	SLC1A7	E, D		
x_c⁻	SLC3A2/ SLC7A11	E, Ci	Antiport	E, Ci
y⁺	SLC7A1	R, K, H	Antiport?	R, K, H?
y⁺L	SLC3A2/ SLC7A7	K, R, Q, H, M, L	Antiport	Na ⁺
	SLC3A2/ SLC7A6	K, R, Q, H, M, L, A, C	Simport	AA ⁰

* Preferirane aminokiseline označene su jednoslovnim oznakama. Dodatne oznake: AA⁰ – neutralne aminokiseline, AA⁺ - bazične aminokiseline, Ci – cistin, GABA – γ-aminobutirična kiselina, OH-P – hidroksiprolin,

Sustav A je sustav za sekundarni aktivni transport neutralnih aminokiselina kratkog ravnog lanca poput alanina, glicina i prolina. Svoj naziv dobio je obzirom na afinitet prema aminokiselini alanin. Ovim sustavom aminokiseline se iz područja niže u područje više koncentracije prenose simportom uz ione natrija koji iz područja više prelaze u područje niže koncentracije (Barker i Ellory, 1990.; Zander i sur., 2015.).

Sustav ASC, tzv. alanin, cistein, serin transportni sustav, je sustav sekundarnog transporta neutralnih aminokiselina koji najučinkovitije prenosi aminokiseline alanin, serin i cistein, prema kojima je dobio naziv, ali isto tako prenosi i aminokiselinu treonin. Ovim sustavom aminokiseline se iz područja niže u područje više koncentracije prenose antiportom uz ion natrija koji iz područja više prelazi u područje niže koncentracije (Barker i Ellory, 1990.; Zander i sur., 2015.).

Sustav acs je sustav za sekundarni aktivni transport neutralnih aminokiselina alanina, serina, cisteina i treonina. Ovim sustavom aminokiseline se iz područja niže u područje više koncentracije prenose antiportom uz neku drugu aminokiselinu koja iz područja više prelazi u područje niže koncentracije. Obzirom da sustav unosi jednu uz istovremeni iznos druge aminokiseline, ubraja se u transportere tipa aminokiselinskih izmjenjivača (Barker i Ellory, 1990.; Hyde et al., 2003.; Zander i sur., 2015.).

Sustav B⁰ je sustav za sekundarni aktivni transport neutralnih aminokiselina s razgranatim bočnim ogrankom (eng. bulky chain). Ovaj sustav sadrži 2 tipa transportera. Tip 1 transportera pokazuje široku specifičnost za različite neutralne aminokiseline, dok tip 2 prvenstveno za aminokiseline prolin, valin, leucin i izoleucin i metionin. Pri tome tip 1 pokazuje specifičnost sljedećim redoslijedom: Met, Leu, Ile, Val > Gln, Asn, Phe, Cys, Ala, Ser, Gly, Tyr, His, Pro > Trp > Lys. Ovim sustavom aminokiseline se iz područja niže u područje više koncentracije prenose simportom uz ione natrija koji iz područja više prelaze u područje niže koncentracije (Barker i Ellory, 1990.; Hyde i sur., 2003; Bröer, 2008.).

Sustav B^{0,+} je sustav za sekundarni aktivni transport kationskih i neutralnih aminokiselina. Široke je specifičnosti, a ovim se sustavom aminokiseline iz područja niže u područje više koncentracije prenose simportom uz ione natrija ili klora koji iz područja više prelaze u područje niže koncentracije (Barker i Ellory, 1990.; Hyde i sur., 2003; Bröer, 2008.).

Sustav b^{0,+} je sustav za sekundarni aktivni transport kationskih i neutralnih aminokiselina, koji djeluje kao aminokiselinski izmjenjivač. Ovim sustavom aminokiseline se iz područja niže u

područje više koncentracije prenose antiportom uz neku drugu aminokiselinu koja iz područja više prelazi u područje niže koncentracije (Barker i Ellory, 1990.; Hyde et al., 2003.; Bröer, 2008.; Zander i sur., 2015.).

Sustav β (beta) je sustav za sekundarni aktivni transport β -aminokiselina poput β -alanina, taurina, kao i transport γ -aminobutirične kiseline (GABA). Ovim sustavom aminokiseline se iz područja niže u područje više koncentracije prenose simportom uz ione natrija ili klora koji iz područja više prelaze u područje niže koncentracije (Barker i Ellory, 1990.; Hyde i sur., 2003; Bröer, 2008.).

Sustav Gly je sustav za sekundarni aktivni transport neutralnih aminokiselina glicina i sarkozina. Ovim sustavom se glicin ili sarkozin iz područja niže u područje više koncentracije prenose simportom uz ione natrija ili klora koji iz područja više prelaze u područje niže koncentracije (Barker i Ellory, 1990.; Hyde i sur., 2003; Bröer, 2008.).

Sustav IMINO je sustav za sekundarni aktivni transport neutralnih aminokiselina prolina i hidroksiprolina. Ovim se sustavom prolin i hidroksiprolin iz područja niže u područje više koncentracije prenose simportom uz ione natrija ili klora koji iz područja više prelaze u područje niže koncentracije (Barker i Ellory, 1990.; Hyde i sur., 2003; Bröer, 2008.).

Sustav L je sustav za sekundarni aktivni transport neutralnih aminokiselina sa velikim hidrofobnim bočnim ogrankom poput aminokiselina leucina, izoleucina i valina, te aromatskim ogrankom poput aminokiselina fenilalanina, tirozina i triptofana. Upravo zbog svoje velike specifičnosti prema aminokiselini leucinu, ovaj sustav je i dobio naziv L. Sustav djeluje kao aminokiselinski izmjenjivač, što znači da se aminokiseline iz područja niže u područje više koncentracije prenose antiportom uz neku drugu aminokiselinu koja iz područja više prelazi u područje niže koncentracije (Barker i Ellory, 1990.; Hyde i sur., 2003; Bröer, 2008.).

Sustav N je sustav za sekundarni aktivni transport neutralnih aminokiselina koji u svom bočnom ogranku sadrže dušik (asparagin i glutamin), te aminokiseline histidin kojoj je amino skupina bočnog ogranka pri fiziološkom pH (pH 7) više neutralna nego pozitivno nabijena. Upravo zbog visokog afiniteta za prijenos aminokiselina sa dušikom (**N**) u bočnom ogranku ovaj je sustav i dobio naziv N. Karakteristično svojstvo ovog sustava transportera je da djeluju kao simporteri i antiporteri. Naime gore navedene aminokiseline se iz područja niže u područje više koncentracije prenose simportom sa natrijevim ionima koji iz područja više prelaze u područje niže koncentracije, ili antiportom sa vodikovim ionima kojima isto tako iz područja

više prelaze u područje niže koncentracije (Barker i Ellory, 1990.; Hyde et al., 2003.; Bröer, 2008.; Zander i sur., 2015.).

Sustav imino je sustav za sekundarni aktivni transport neutralnih iminokiselina poput prolina i hidroksiprolina, te neutralnih aminokiselina β -alanina, γ -aminobutirične kiseline, glicina i alanina. Ovim se sustavom gore navedene aminokiseline iz područja niže u područje više koncentracije prenose simportom uz protone koji iz područja više prelaze u područje niže koncentracije (Barker i Ellory, 1990.; Hyde et al., 2003.; Bröer, 2008.; Zander i sur., 2015.).

Sustav T je sustav za sekundarni aktivni transport neutralnih aromatskih aminokiselina tritptofana, tirozina i fenilalanina. Svoj naziv (T) je dobio prema visokoj specifičnosti prema triptofanu. Ovim se sustavom gore navedene aminokiseline iz područja niže u područje više koncentracije prenose simportom uz protone koji iz područja više prelaze u područje niže koncentracije (Barker i Ellory, 1990.; Hyde et al., 2003.; Bröer, 2008.).

Sustav X_{AG}⁻ je sustav za sekundarni aktivni transport kiselih aminokiselina, glutaminske i asparaginske kiseline. Karakteristično svojstvo ovog sustava transportera je da djeluju kao simporteri i antiporteri. Naime gore navedene aminokiseline se iz područja niže u područje više koncentracije prenose simportom sa natrijevim ionima ili protonima koji iz područja više prelaze u područje niže koncentracije, ili antiportom sa kalijevim ionima kojima isto tako iz područja više prelaze u područje niže koncentracije. Nadalje postoje podvrste transportera koje za simport samo koriste protone (Hyde et al., 2003.; Bröer, 2008.; Zander i sur., 2015.).

Sustav x_c je sustav za sekundarni aktivni transport glutaminske kiseline i cistina. Ovaj sustav djeluje kao aminokiselinski izmjenjivač, što znači da jednu od gore navedenih aminokiselina prenosi iz područja niže u područje više koncentracije antiportom uz drugu aminokiselinu koju iz područja više prenosi u područje niže koncentracije (Hyde et al., 2003.; Bröer, 2008.).

Sustav y⁺ je sustav za sekundarni aktivni transport kationskih aminokiselina lizina, arginina i histidina. Iako nije u potpunosti definirano, čini se da ovaj transporter djeluje kao izmjenjivač kationskih aminokiselina, što znači da jednu od gore navedenih aminokiselina prenosi iz područja niže u područje više koncentracije antiportom uz drugu aminokiselinu koju iz područja više prenosi u područje niže koncentracije (Hyde et al., 2003.; Bröer, 2008.).

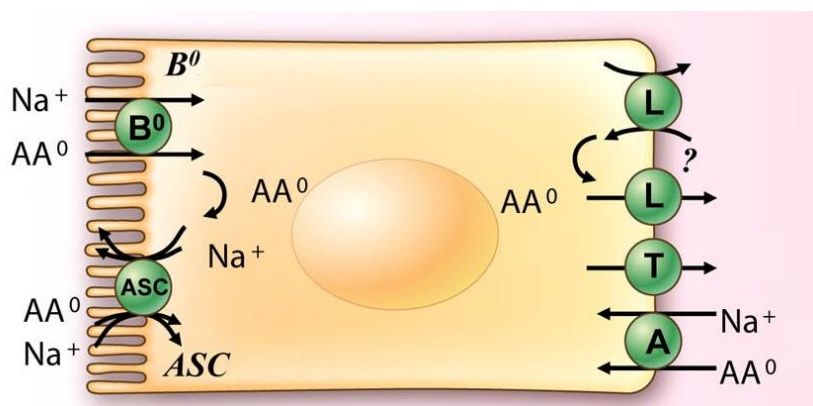
Sustav y^L je sustav za sekundarni aktivni transport kationskih aminokiselina lizina, arginina i histidina. Karakteristično svojstvo ovog sustava transportera je da djeluju kao antiporteri i simporteri. Naime gore navedene aminokiseline se iz područja niže u područje više

koncentracije prenose antiportom sa natrijevim ionima koji iz područja više prelaze u područje niže koncentracije, ili simportom sa neutralnim aminokiselinama koje iz područja više prelaze u područje niže koncentracije (Barker i Ellory, 1990.; Hyde et al., 2003.; Bröer, 2008.; Zander i sur., 2015.).

2.4.1. Transporteri neutralnih aminokiselina

Neutralnim aminokiselinama smatramo aminokiseline koje pri fiziološkom pH u svom bočnom ogranku ne sadrže naboj. U ovu skupinu aminokiselina uključujemo nepolarne aminokiseline - glicin, alanin, valin, leucin, izoleucin, fenilalanin i prolin te polarne aminokiseline - serin, treonin, cistein, metionin, triptofan, tirozin, asparagin i glutamin (Strelec, 2009.).

Za transport neutralnih aminokiselina sekundarnim aktivnim transportom postoji čitav niz sustava transportera (Tablica 1, Slika 8, Slika 9) koji uz užu i širu specifičnost prenose aminokiseline iz područja više u područje niže koncentracije. Pri tome kao pokretačku silu za prijenos koriste gradijent koncentracije natrijevih iona, kloridnih iona, protona ili samih aminokiselina. U skupinu transportera neutralnih aminokiselina spadaju sustavi A, ASC, asc, B⁰, B⁰⁺, L, T, N, te Gly sustav (Barker i Ellory, 1990.; Hyde et al., 2003.; Bröer, 2008.; Zander i sur., 2015.). Navedeni sustavi opisani su u poglavlju 2.4.



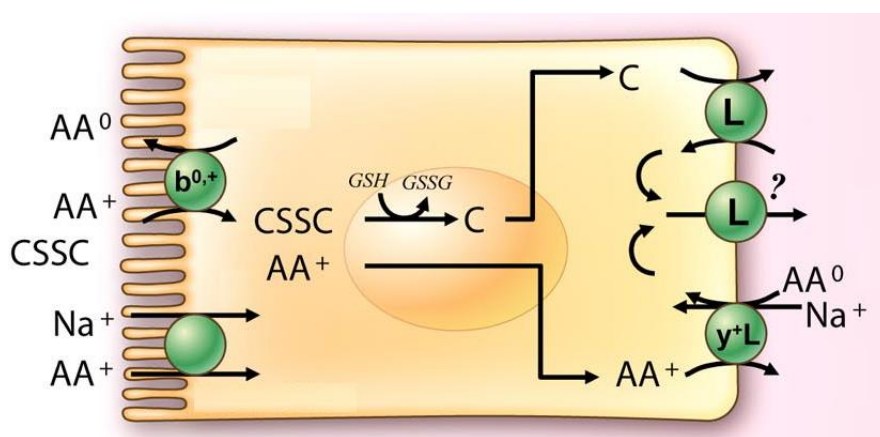
Slika 9. Primjer transporta neutralnih aminokiselina u stanice enterocita (slika preuzeta i prilagođena iz Bröer, 2008.).

Značenje pojmova: AA⁰ – neutralne aminokiseline, B⁰, ASC, L, T, A su sustavi transporta pojašnjeni u Tablici 1 i poglavlju 2.4.

2.4.2. Transporteri kationskih aminokiselina

Kationske aminokiseline nose pozitivan naboj u bočnom ogranku i u ovu skupinu ubrajamo lizin, arginin i histidin. Osim kationskih aminokiselina ovaj sustav transporta može poslužiti i za transport cistina, a time i indirektno aminokiseline cistein.

U transportere kationskih aminokiselina ubrajamo sljedeće sustave: γ^+ , γ^+L , $b^{0,+}$, te potencijalno sustav $B^{0,+}$ (Tablica 1, Slika 8, Slika 10). Kao pokretačka sila za transport kationskih aminokiselina uz gradijent koncentracije služe ili natrijevi ioni ili neutralne aminokiseline (Barker i Ellory, 1990.; Hyde et al., 2003.; Bröer, 2008.; Zander i sur., 2015.). Navedeni sustavi opisani su u poglavlju 2.4.



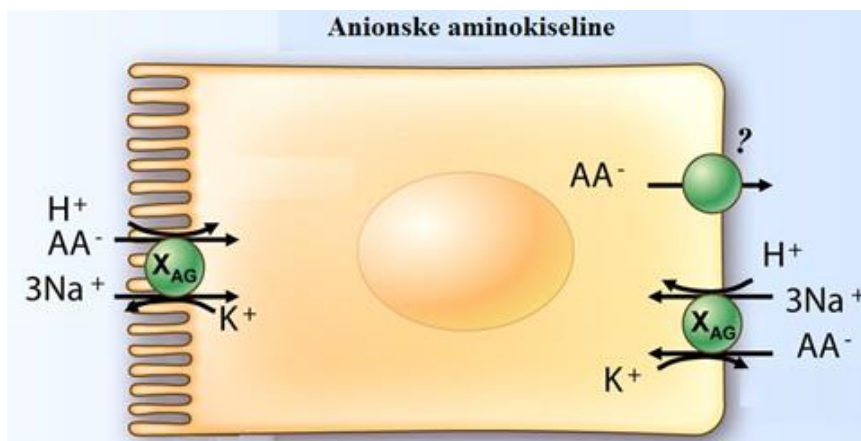
Slika 10. Primjer transporta kationskih aminokiselina u stanice enterocita (slika preuzeta i prilagođena iz Bröer, 2008.).

Značenje pojmova: AA^0 – neutralne aminokiseline, AA^+ – kationske aminokiseline, $CSSC$ – cistin, C – cistein, GSH – reducirani glutation, $GSSG$ – oksidirani glutation, γ^+L , $b^{0,+}$, L su sustavi transporta pojašnjeni u Tablici 1 i poglavlju 2.4.

2.4.3. Transporteri anionskih aminokiselina

U skupinu anionskih aminokiselina ubrajamo kisele aminokiseline, asparaginsku i glutaminsku kiselinu. Osim ovih aminokiselina sustav može poslužiti i za transport cistina. Kisele se aminokiseline u stanice unose sekundarnim aktivnim transportom (Tablica 1, Slika 8, Slika 11), pri čemu se kao pokretačka sila za njihov unos niz koncentracijski gradijent, koriste natrijevi i kalijevi ioni, protoni, kao i cistin.

Za transport anionskih aminokiselina prije svega se koriste sustavi X_{AG}^- te sustav x_c^- (Barker i Ellory, 1990.; Hyde et al., 2003.; Bröer, 2008.; Zander i sur., 2015.). Navedeni sustavi opisani su u poglavlju 2.4.

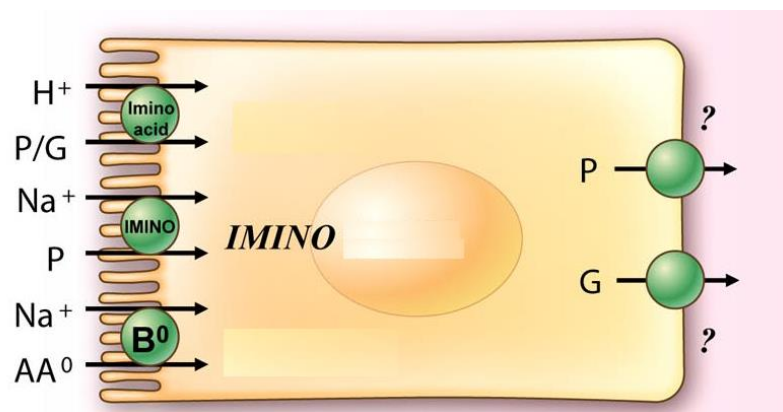


Slika 11. Primjer transporta anionskih aminokiselina u stanice renalnih tubula bubrega (slika preuzeta i prilagođena iz Bröer, 2008.).

Značenje pojmova: AA^- – anionske aminokiseline, X_{AG} (X_{AG}^-) je sustav transporta pojašnjen u Tablici 1 i poglavlju 2.4.

2.4.4. Transporteri iminokiselina

U iminokiseline ubrajamo prolin i hidroksiprolin. Sekundarni aktivni transport ove dvije aminokiseline provodi se IMINO sustavom (Tablica 1, Slika 12) pri čemu se prolin i hidroksiprolin uz gradijent koncentracije transportiraju simportom uz natrijeve ili kloridne ione koji iz područja više prelaze u područje niže koncentracije. Ključno je naglasiti da se transport prolina može provoditi i pomoću još nekoliko sustava: a) imino sustava, koji osim prolina služi i za simport, glicina, alanina, β -alanina i γ -aminobutirične kiseline pri čemu kao pokretačku silu koristi gradijent koncentracije protona, b) A sustava za transport neutralnih aminokiselina simportom sa natrijevim ionima, te B^0 sustavom za simport neutralnih iminokiselina uz natrijeve ione (Barker i Ellory, 1990.; Hyde et al., 2003.; Bröer, 2008.; Zander i sur., 2015.). Navedeni sustavi opisani su u poglavlju 2.4.

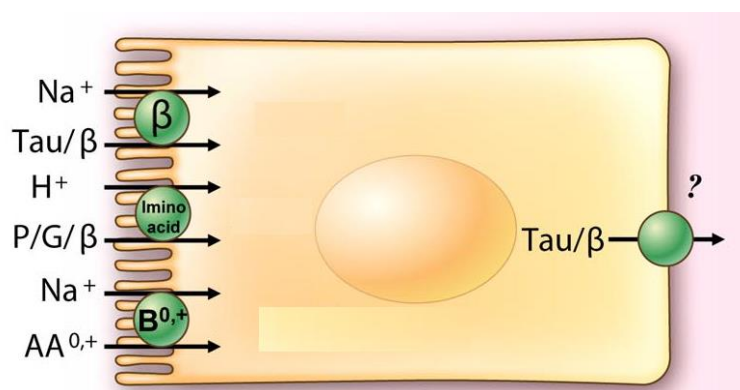


Slika 12. Primjer transporta iminokiselina u stanice enterocita (slika preuzeta i prilagođena iz Bröer, 2008.).

Značenje pojmova: P – prolin, G- glicin, IMINO, imino i B⁰ su sustavi transporta pojašnjeni u Tablici 1 i poglavlju 2.4.

2.4.5. Transporteri β -aminokiselina

β -aminokiseline su aminokiseline kod kojih se amino skupina u odnosu na α -karboksilnu skupinu nalazi na β -C-atomu. U ovu skupinu se prije svega uključuje aminokiselina β -alanin. Sekundarni aktivni transport β -alanina provodi se β (beta) sustavom pri čemu se β -alanin uz koncentracijski gradijent simportira pomoću natrijevih ili kloridnih iona koji iz područja više, prelaze u područje niže koncentracije (Tablica 1, Slika 13). Međutim sustav β , osim β -alanina služi i transportu taurina, betaina te γ -aminobutirične kiseline. Za transport β -alanina služi i imino sustav uz simport sa protonima, te B^{0,+} sustav za transport neutralnih aminokiselina uz simport sa natrijevim i kloridnim ionima (Barker i Ellory, 1990.; Hyde et al., 2003.; Bröer, 2008.; Zander i sur., 2015.). Navedeni sustavi opisani su u poglavlju 2.4.



Slika 13. Primjer transporta β -aminokiselina u stanice enterocita (slika preuzeta i prilagođena iz Bröer, 2008.).

Značenje pojmova: P – prolin, G- glicin, β - β -alanin, Tau – taurin, β , imino i B^{0,+} su sustavi transporta pojašnjeni u Tablici 1 i poglavlju 2.4.

3. Zaključak

Transport aminokiselina u različite stanice našeg organizma provodi se prvenstveno sekundarnim aktivnim transportom različitim transporterima. Aminokiseline se transportiraju ovisno o naboju (neutralne, anionske, kationske) i vrsti (α -aminokiselina, iminokiselina, β -aminokiselina). Pri tome se za transport aminokiselina uz koncentracijski gradijent kao glavna pokretačka sila koristi gradijent koncentracije natrijevih iona. Osim natrijevih iona kao pokretačka sila za sekundarni aktivni transport aminokiselina služe i kloridni i kalijevi ioni, te protoni. K tome, sekundarni aktivni transport aminokiselina provodi se i na način da se određeni tipovi aminokiselina (kationske, anionske) transportiraju uz koncentracijski gradijent pri tome trošeći gradijent koncentracije drugih tipova aminokiselina (nepolarne).

4. Literatura

- Barker GA, Ellory JC: The Identification of Neutral Amino Acid Transport Systems. *Experimental Physiology* 75:3-26, 1990.
- Berg JM, Tymoczko JL, Stryer L: *Biokemija*. Školska knjiga, Zagreb, 2013.
- Bröer S: Amino Acid Transport Across Mammalian Intestinal and Renal Epithelia. *Physiological Reviews* 88:249-286, 2008.
- Hyde R, Taylor PM, Hundal HS: Amino acid transporters: roles in amino acid sensing and signalling in animal cells. *Biochemical Journal* 373:1-18, 2003.
- Mader SS: *Inquiry Into Life*. The McGraw-Hill Companies, New York, 2001.
- Sabo M: Biologija (interna skripta). Prehrambeno-tehnološki fakultet Osijek, 2015. http://studenti.ptfos.hr/Preddiplomski_studij/Biologija/ [20.09.2016.]
- Souba WW, Pacitti AJ: How Amino Acids Get Into Cells: Mechanisms, Models, Menus, and Mediators. *Journal of Parenteral and Enteral Nutrition* 16:569-578, 1992.
- Stratton, Lorraine: *Cell Membranes*. 2015. <http://www.nclack.k12.or.us/Page/27913> [20.09.2016.]
- Strelec I: Struktura i svojstva aminokiselina. Prehrambeno-tehnološki fakultet Osijek, 2009. http://studenti.ptfos.hr/Preddiplomski_studij/Biokemija/ [20.09.2016.]
- Strelec I: Biološke membrane i membranski transport. Prehrambeno-tehnološki fakultet Osijek, 2016. http://studenti.ptfos.hr/Preddiplomski_studij/Biokemija/ [20.09.2016.]
- Zander C, Zhang Z, Albers T and Grever C: Amino Acid Transporters and Glutamine. U *Glutamine in Clinical Nutrition*. Springer Science+Business Media, New York, 2015.