Biological membranes: structure and function

الأغشية البيولوجية: البنية والوظيفة

مقدمـــة

•**الأغشية البيولوجية** Biological membranes عبارة عن طبقات مزدوجة من الفسفوليبيد Phospholipids تندرج بروتينات فيها بشكل غير متناظر وغير متجانس. يُطلق على الغشاء الذي يحد الخلية اسم غشاء الهيولي أو البلازمي ويُطلق على أغشية العضيات باسم العضية المعنية (الغشاء النووي ، غشاء الميتوكوندريا ، إلخ).

- **توجد الأغشية البيولوجية على عدة أنواع، مثل:**

1. **الغشاء البلازمي:** يُحيط بالخلية ويفصل بين الداخل والخارج.
2. **غشاء جهاز غولجي:** يُحيط بجهاز غولجي ويساعد في نقل البروتينات والمواد بين أجزاء الخلية المختلفة.
3. **غشاء الشبكة الهيولية الداخلية:** مسؤول عن تجميع وتعديل البروتينات.
4. **غشائي النواة:** يُحيطان بالنواة ويفصلان المواد الوراثية عن باقي مكونات الخلية.
5. **غشاء الميتوكندري:** يحافظ على سلامة الميتوكندريا ويساهم في إنتاج الطاقة.

...إلخ.

Biological membranes exist in several types, such as:

- **Plasma membrane:** Surrounds the cell and separates the interior from the external environment.
- **Golgi apparatus membrane:** Encloses the Golgi apparatus and helps in transporting proteins and materials between different parts of the cell.
- **Endoplasmic reticulum membrane:** Responsible for the assembly and modification of proteins.
- **Nuclear membranes:** Surround the nucleus and separate the genetic material from the rest of the cell components.
- **Mitochondrial membrane:** Maintains the integrity of the mitochondrion and contributes to energy production.

الأغشية البيولوجية

- الأغشية ضرورية للحياة
- هي الحدود الفاصلة بين المحتوى الداخلي للخلية وخارجها
- تسمح للخلايا بالحفاظ على اختلاف الوسط الداخلي عن الوسط الخارجي
- تملك نفاذية جد اختيارية
- المركبات الرئيسية تتمثل في دهون وبروتينات

Biological membranes

- Membranes are essential for life
- They form the boundary between the internal contents of the cell and its external environment.
- They allow cells to maintain a difference between the internal and external environments.
- They possess highly selective permeability.
- Their main components are lipids and proteins

وظائف الاغشية البيولوجية

- **التجزئة** (الفصل بين الوسط الخارجي عن الداخلي للخلية
- **تبادل المعلومات** مع الخلايا الاخرى (المستقبلات الهرمونية، تقاطعات الفجوة)
- **تنظيم النقل** لـ : الآيونات ، البروتينات، السكريات، الدهون ، الخ)
- **الحركية الخلوية** (الارجل الكاذبة، الاطراح داخل–خارج خلوي)
- **ظاهرة التعارف** (المولدات الضد المتواجدة على السطح)
- **تنظيم الاستقلاب** (تحولات جينية داخل خلوية الى اشارات خارج خلوية)

Functions of biological membranes

- **Compartmentalization:** Separation between the external environment and the internal environment of the cell.
- **Information exchange with other cells:** Through hormone receptors and gap junctions.
- **Regulation of transport** of ions, proteins, sugars, lipids, etc.
- **Cell motility:** Such as pseudopodia and endo/exocytosis.
- **Cell recognition:** Due to surface antigens.
- **Regulation of metabolism:** Conversion of intracellular genetic changes into extracellular signals.

General Characteristics

- **General Characteristics**
- **Essential for life:** Membranes are indispensable for maintaining cellular integrity and homeostasis.
- **Selective barrier:** They separate the intracellular environment from the extracellular medium while allowing selective exchange of substances.
- **Dynamic and flexible:** Membranes are not static; they constantly move, fuse, and change shape during various cellular processes.
- **Asymmetrical and heterogeneous:** The composition and orientation of molecules differ between the inner and outer layers.

Structure of the plasma membrane

بنيـّة الغّشاء البـــــلازمي

Under optical microscopy, the plasma membrane appears as a fine boundary between the intra-cellular and extra-cellular environments.

بالمجهري الضوئي ، يظهر غشاء البلازما كحدود دقيقة بين الوسط الخلوي والوسط خارج الخلية.

Using the **transmission electron microscope (positive staining technique)**, a **trilaminar structure** of the membrane was observed:

بالمجهر الإلكتروني النّافذ (تلوين إيجابي) ، لوحظ تصفيح ثلاثي للغشاء:

– **وريقة** 3 نانومتر نيرة واضحة

– محاطة **وريقتين داكنتين** سمك كل منهما 2.5 نانومتر ؛

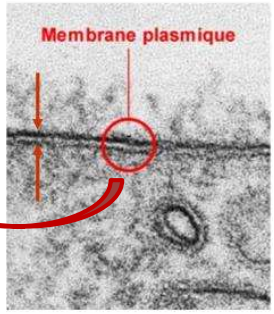
وبالتالي فإن السماكة الكلية حوالي 8 نانومتر.

A **clear central layer** about **3 nanometers thick**,

هذا جعل من الممكن إظهار بنية طبقة الفسفوليبيد ثنائية الطبقة لغشاء البلازما.

Bounded by two dark layers, each approximately **2.5 nanometers thick**. Thus, the **total membrane thickness** is about **8 nanometers**.
This observation made it possible to reveal the **bilayer phospholipid structure** of the plasma membrane.

- Épaisseur : 7 à 8 nm
- Deux feuillets visibles au microscope électronique



BIOCHEMICAL COMPOSITION OF THE PLASMA MEMBRANE

التركيب البيوكيميائي للغشاء البلازمي

- The membrane is made up of lipids, proteins and carbohydrates.
- The phospholipid bilayer contains proteins which can be glycolysed (presence of sugar chains).
- Certain proteins (not integrated into the membrane) are described as peripheral proteins with a chemical link to the membrane.

يتكون الغشاء من الدهون والبروتينات والكربوهيدرات.
في الواقع ، في طبقة ثنائية الفوسفوليبيد توجد بروتينات متكاملة يمكن أن تتكامل (وجود سلاسل سكرية).
تسمى بعض البروتينات (غير مدمجة في الغشاء) ببروتينات محيطية لها رابطة كيميائية تكافئية مع الغشاء.

Membranes are made up (by dry weight of membrane) of approximately:

- **Lipids** (phospholipids and cholesterol) **(≈49%)**

Forms the structure of the membrane

- **Proteins** (receptors, transporters, enzymes) **(≈43%)**

Often associated with phospholipids

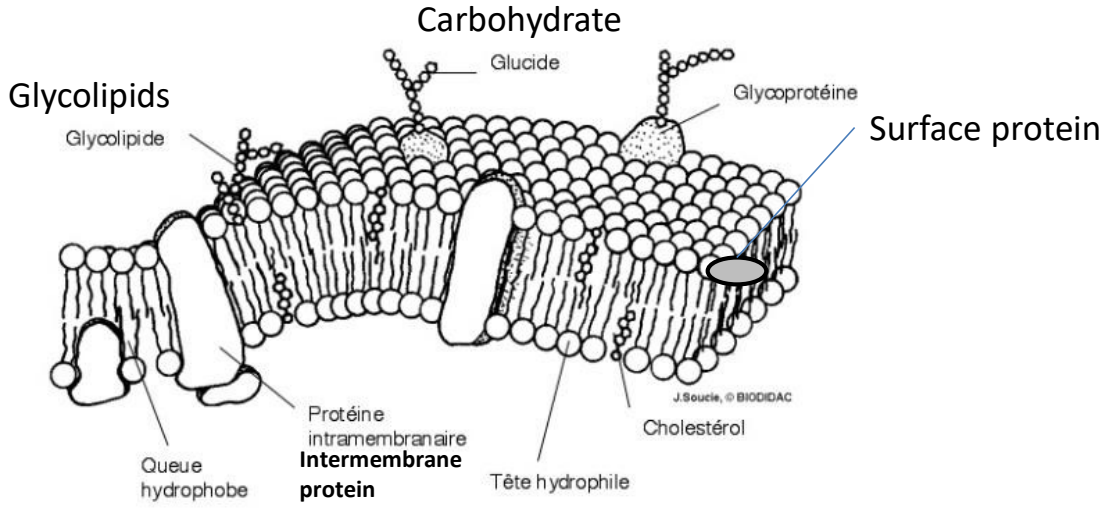
- **Glucosides** (phospholipids and glycoproteins) **(≈8%)**

تتكون الأغشية (الوزن الجاف للغشاء) من:

- **دهون** (فوفوليبيدات وكولستيرول) (≈49%)
تشكل هيكل الغشاء
- **بروتينات** (مستقبلات، نواقل ، إنزيمات) (≈43%)
في غالب ترتبط بالفوسفوليبيدات
- **غلوسيدات** (سكريات فوسفوليبيدية و بروتينات سكرية) (≈8%)

The 'Fluid mosaic Model'
Model 'Singer & Nicolson' (1970)

نموذج الـ "الفسيفسائي المـائع"
نموذج "Singer & Nicolson" (1970)



يوصف الغشاء بأنه "**فسيفسائي مائع**" (Singer & Nicolson، 1970) ، **فسيفسائي** بسبب التركيب غير المتجانس **والمائع** لأن مكوناته تتحرك باستمرار (لذلك فهو هيكل ديناميكي).

The membrane is described as a '**fluid mosaic**' (Singer & Nicolson, 1970), **mosaic** because of its heterogeneous composition and **fluid** because its constituents are constantly moving (therefore it is a dynamic structure).

1) Diversity of membrane lipids

Membrane lipids are **amphiphilic**, i.e. they have a **hydrophobic pole** (oriented towards the interior of the bilayer) and a **hydrophilic pole** (oriented towards either the extracellular aqueous medium or the intracellular aqueous medium).

Membrane lipids are composed of **phospholipids**, **cholesterol** and **glycolipids**.

These lipids are **asymmetrically** distributed within the membrane, are **mobile** and determine **membrane fluidity**.

1) تنوع الدهون الغشائية

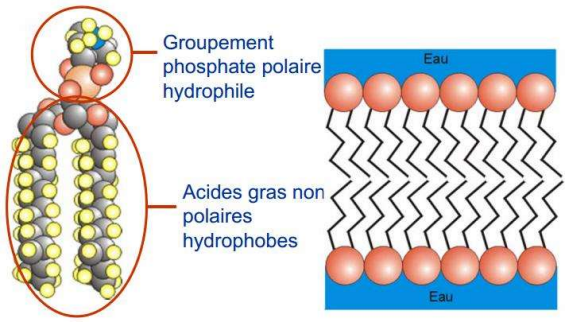
الدهون الغشائية هي **ثنائية القطب** بالنسبة للماء **amphiphiles**، أي لها قطب **كاره للماء** (موجه داخل الطبقة الثنائية) وقطب محب للماء (موجه إما نحو الوسط المائي خارج الخلية ، أو نحو الوسط. مائي داخل الخلايا).

من بين الدهون الغشائية هناك:

الفسفوليبيدات
والكوليسترول
والجليكوليبيدات

هذه الدهون لها **توزيع غير** متناظر(غير متماثل) داخل الغشاء ، وهي متحركة وتحدد **ميوعة الغشاء**.

الدهون الغشائية هي جزيئات ثنائية القطب



a) Phospholipides

Les phospholipides présentent tous une tête hydrophile (phosphate et groupement spécialisé) et une queue hydrophobe (chaîne d'acides gras).

On distingue **2 types de phospholipides:**

1. Les **glycérophospholipides** correspondent à l'association de ***glycérol***, de ***deux acides gras***, ***d'un acide phosphorique*** et d'*alcool* **ou** *d'acide aminé*.

2. Les **sphingophospholipides** correspondent à l'association de ***sphingosine***, ***d'acide gras*** , ***d'acide phosphorique*** et d'alcool **ou** d'acides aminés ; on obtient ainsi la sphingomyéline

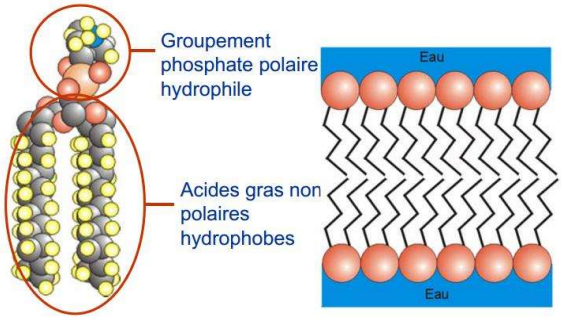
أ) الفوسفوليبيدات

تحتوي جميع الدهون الفوسفورية على رأس محب للماء (فوسفات ومجموعة متخصصة) وذيل كاره للماء (سلسلة الأحماض الدهنية).

هناك **نوعان من الدهون الفوسفورية:**

1. **الفوسفوليبيدات الجليسيرية Glycerophospholipids** هي مزيج من **الجلسرول** ، و **2 أحماض دهنية** ، **وحمض الفوسفوريك** وكحول **أو** أحماض أمينية.

2. **Sphingophospholipids** هي مزيج من السفينغوزين والأحماض الدهنية وحمض الفوسفوريك والكحول **أو** الأحماض الأمينية ؛ وهكذا نحصل على السفينغوميلين



b) **Glycolipids** (sugar-linked lipids)

There are two types of glycolipids: **glyceroglycolipids** and **sphingoglycolipids**.

c) **Cholesterol**

Cholesterol is only present in the membranes of animal cells; it is absent from plant cells and bacteria.

Cholesterol is made up of a hydrophobic steroid core, a hydrophobic tail and a hydrophilic alcohol function.

The molecule is therefore **amphiphilic**, represents around a quarter of membrane lipids and influences membrane fluidity.

ب) **الجليكوليبيدات** (الدهون المرتبطة بالسكريات)

الجليكوليبيدات من نوعين ، نجد **الجلسروجليكوليبيدات والسفينجو–جليكوليبيدات**.

ج) **الكوليسترول**

الكوليسترول موجود فقط في أغشية الخلايا الحيوانية ، في الواقع ، إنه غائب عن الخلايا النباتية والبكتيريا.
يتكون الكوليسترول من نواة ستيرويد كارهة للماء وذيل كاره للماء ووظيفة كحولية محبة للماء.
لذلك ، يكون الجزيء ثنائي القطب بالنسبة للماء amphiphile، ويمثل حوالي ربع دهون الغشاء ويؤثر على ميوعة الغشاء.

Propriétés des membranes

خصائص الغشاء

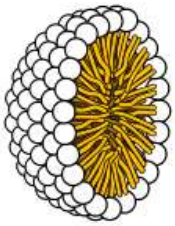
1) Self-assembly of lipids

Phospholipids, due to their physicochemical properties, automatically assemble into various types of structures depending on the environment:

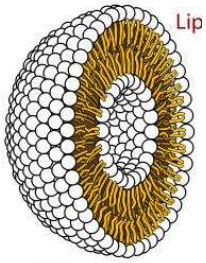
1) التجميع الذاتي للدهون

تتجمع الفسفوليبيدات ، نظرًا لخصائصها الفيزيائية والكيميائية ، تلقائيًا في أنواع مختلفة من الهياكل اعتمادًا على الوسط:

Monolayers — **أحادي الطبقات**



Micelles — **ميسيل**



Phospholipid bilayers allow the formation of spherical vesicles called **liposomes**.

تسمح **طبقات الفسفوليبيد الثنائية** بتكوين حويصلات كروية تسمى **الجسيمات الشحمية**.

2) Asymmetry of the membrane

2) عدم تماثل (تناظر) الغشاء

All biological membranes are made up of layers with different lipid compositions, except for cholesterol, which is found in equivalent quantities in one or other of the layers, and can easily switch from one to the other.

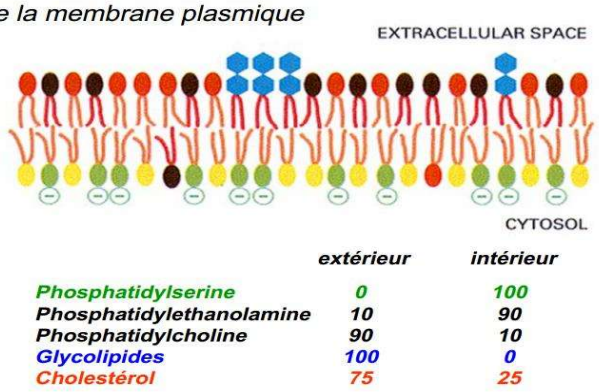
تتكون جميع الأغشية البيولوجية من صفائح ذات تركيبات دهنية مختلفة ، باستثناء الكوليسترول ، الذي يوجد بكمية مكافئة في إحدى **الوريقة** أو الأخرى ، والتي يمكن أن تنتقل بسهولة من واحدة إلى أخرى.

The **inner leaflet** is characterized by phosphatidylserine, phosphatidylethanolamine, and phosphatidylinositol.

The **outer leaflet** is characterized by sphingolipides, phosphatidylcholine, and glycolipides.

توزع الدهون غير متناظر وغير متماثل على وريقتي نفس الغشاء

exemple de la membrane plasmique



	extérieur	*intérieur*
Phosphatidylserine	*0*	*100*
Phosphatidylethanolamine	*10*	*90*
Phosphatidylcholine	*90*	*10*
Glycolipides	*100*	*0*
Cholestérol	*75*	*25*

تتميز **الوريقة الداخلية** بـ : **phosphatidyl-sérine, phosphatidyl-éthanol-amine و phosphatidyl-inositol.**

تتميز **الوريقة الخارجية** بما يلي: **sphingolipides, phosphatidyl-choline و glycolipides.**

13

3- Membrane fluidity and lipid mobility

Lipid mobility is essential for cellular activity. Lipids can move within the membrane in different ways:

1. By rapidly **rotating** around their axis.
2. By **lateral diffusion** within the same leaflet (a very common and fast movement).
3. **By transverse diffusion** (flip-flop: movement from one leaflet to the other), which is rare and slow.
4. By **bending** of the fatty acid chains of the lipids.

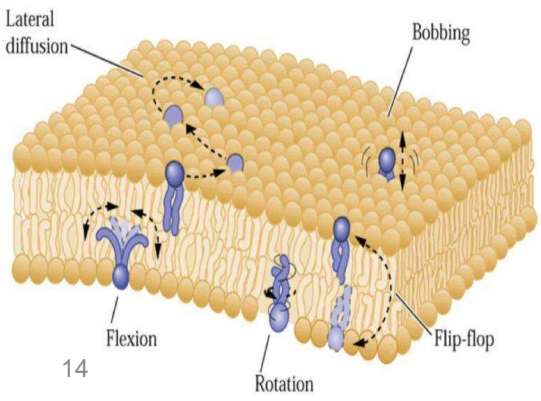
Membrane fluidity plays a role in various cellular functions: absorption, secretion, protection, adhesion, communication, interaction with the matrix, etc.

3- ميوعة الغشاء وحركية الدهون

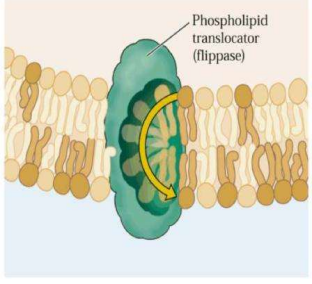
حركة الدهون ضرورية للنشاط الخلوي. يمكنهم التحرك بطرق مختلفة داخل الغشاء:

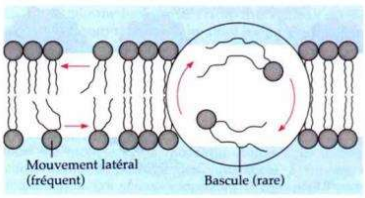
1. عن طريق **الدوران** السريع حول محورها.
2. عن طريق **الانتشار الجانبي** داخل نفس الوريقة (حركة جدّ **متكررة وسريعة**)
3. عن طريق **الانتشار المستعرض** (الوجه بالتخبط: المرور من وريقة إلى أخرى) وهو **نادر وبطيء**.
4. عن طريق **ثني** سلاسل الأحماض الدهنية للدهون.

تساهم ميوعة الغشاء في وظائف مختلفة للخلية : الامتصاص ، والإفراز ، والحماية ، والالتصاق ، والتواصل ، والتبادل مع الحشوة ، إلخ.



14





2) Membrane proteins

2) البروتينات الغشائية

Membrane proteins play specific roles within the phospholipid bilayer, including acting as receptors, transporters, cell adhesion molecules, enzymes, and signal transducers. They are anchored in the membrane in various ways:

بروتينات الغشاء لها أدوار محددة للغاية داخل الطبقة المزدوجة للفوسفوليبيد: المستقبلات ، النواقل ، التصاق الخلية ، التحفيز الإنزيمي ، محولات الإشارة ، إلخ.

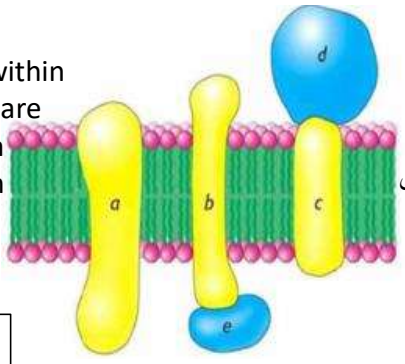
يتم تثبيت (رسو) البروتينات في الغشاء بطرق مختلفة:

Peripheral (extrinsic) proteins : Located outside the phospholipid bilayer, these proteins are attached to the membrane surface…… **(d,e)**

1. **بروتينات محيطية أو خارجية (d,e):** تقع خارج طبقة ثنائية الفسفوليبيد . ومتصلة بالغشاء

Integral (intrinsic) proteins: Embedded within the membrane **(a, b & c)**, some of which are transmembrane proteins interacting with cytosolic proteins. This type is involved in signal transmission, such as hormone receptors

2. **بروتينات متداخلة** : متكاملة او داخلية (a,b et c) وبعضها عبر الغشاء ويتفاعل مع بروتينات العصارة الخلوية (b) (هذا النوع الأخير من البروتين يدخل في نقل الإشارات (هرمون ..)



Some examples of transmembrane proteins include: ion channels, ion pumps, hormone and neurotransmitter receptors, and adhesion proteins.

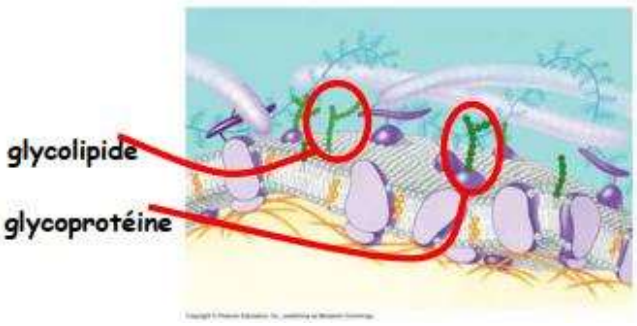
بعض الأمثلة على بروتينات الغشاء: القنوات الأيونية ، ومضخات الأيونات ، ومستقبلات الهرمونات والناقلات العصبية ، وبروتينات الالتصاق.

3) Membrane carbohydrates

The vast majority of membrane carbohydrates are in the form of glycoproteins, with a small portion existing as glycolipids.

- At the membrane level, carbohydrates do not exist in a free state;
- they are bound to proteins or lipids:

- **Glycoproteins**
- **Glycolipids***



- They are **exposed** on the outside of the cell.

The **glycocalyx**, also known as the cell coat or glycolemma, is a fibrillar coating visible under electron microscopy located on the outer face of the plasma membrane.

Le transport membrane

النفاذية الغشائية

Les membranes cellulaires ont une **perméabilité sélective** qui leur permet de contrôler l'entrée et la sortie des différentes molécules et ions entre le cytoplasme et le milieu extérieur.

تتمتع أغشية الخلايا بنفاذية انتقائية تسمح لها بالتحكم في دخول وخروج الجزيئات والأيونات المختلفة بين السيتوبلازم والوسط الخارجي.

- Les membranes ne sont perméables en fait qu'aux petites molécules hydrophobes (O2, N2, CO2, glycérol, ether, etc.).
- Le passage des autres molécules nécessite des protéines transmembranaires (perméases et canaux ioniques).

-الأغشية في الواقع غير نفوذة إلا للجزيئات الصغيرة الكارهة للماء فقط (O2، N2، CO2، الجلسرين ، الأثير ، إلخ).

-يتطلب مرور الجزيئات الأخرى بروتينات عبر الغشاء (بيرميز والقنوات الأيونية).

Le **passage de substances** à travers la membrane peut se faire:

I- Par transport passif (sans dépense d'énergie)
II- Par transport actif (avec dépense d'énergie)

يمكن **مرور المواد** عبر الغشاء وفق:

I. النقل السلبي غير الفعّال (بدون استهلاك طاقة)
II. النقل النشط الفعّال (باستهلاك الطاقة)

Nb : La membrane plasmique contient aussi des récepteurs de surface pour différents ligands hydrosolubles (exemples : hormones, neurotransmetteurs)

ملاحظة: يحتوي ايضا الغشاء الهيولي على مستقبلات سطحية لمختلف الروابط ligands القابلة للذوبان في الماء (مثل الرمونات، والناقلات العصبية)

Transports membranaires

Transports perméatifs (perméable)

Transports passifs

Sans apport d'énergie d'origine cellulaire

- **Diffusion simple** — A travers la couche phospholipidique
- **Diffusion facilitée** — Grâce à des transporteurs membranaires spécifiques

Selon le gradient de concentration

- **Osmose** — Passage de l'eau à travers les **aquaporines**

Contre le gradient de concentration

Transports actifs

Consommation d'énergie d'origine cellulaire

Contre le gradient de concentration

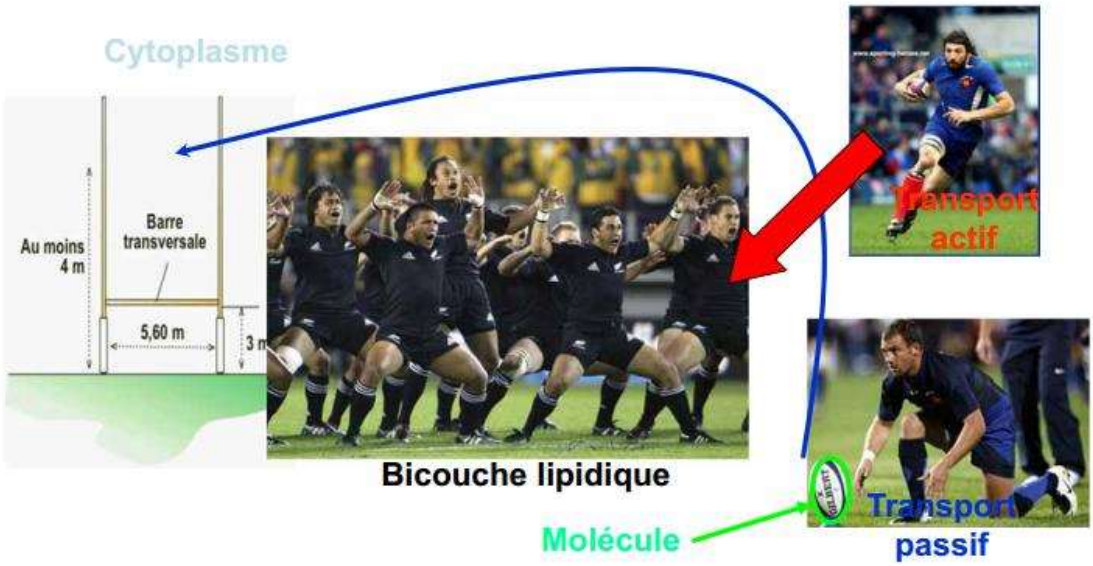
- **Transport actif primaire** (ATP)
- **Transport actif secondaire** — Transport de 2 solutés différents (Implique l'utilisation d'un gradient électrochimique)
  - **Antiport** — Dans des directions opposés
  - **Symport** — Dans la même direction

Transports cytosoliques

- **Endocytose**
  - **Phagocytose**
  - **Pinocytose**
- **Exocytose**

Pr. Moussi
U.Biskra

Transport actif / Transport passif



19

مفاهيـم

المذيب: الجزء الاهم في المزيج (ماء)

المذاب: الجزء المنحل في المحلول (سكر، قهوة، اكسيجين، الخ.)

الإنتشار: إتجاه وتوسع المذاب لشغل كل الفراغات المتاحة.

المحلول: مزيج متجانس

التركيز: نسبة المذاب/المذيب

او

المذاب/الحجم

التدرج في التركيز:

يكون عندما تتواصل منطقتان بتركيزات مختلفة.

مثل : خلية ووسط يحيطها

Quelques concepts

- Solvant : Partie la plus importante du mélange (eau)
- Soluté : Partie dissoute dans la solution (sucre, café, oxygène, etc.)
- Diffusion : Tendance du soluté à prendre tout l'espace disponible.
- Solution : mélange homogène (ne formant qu'une seule phase)

- Concentration : Rapport soluté / solvant ou soluté / volume
  - Ex : ml/L; %/ V; V/V; g/g
- Gradient de concentration
  - Existe lorsque deux zones de concentrations différentes communiquent.
    Exemple : cellules et le milieu environnant.

20

I- Les transports passifs

Transports qui se font dans le sens du gradient chimique ou électrochimique. Dans ce cas il n'y a pas besoin d'énergie.

On distingue 3 types de transport : **I-1. diffusion simple ; انتشار بسيط**
I-2. Diffusion facilitée; انتشار مسهل
I-3. Osmose الميز او الحلول او الاسموز

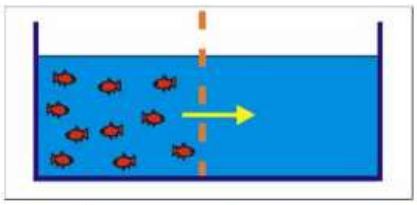
I-1. diffusion simple (sans transporteur protéique)

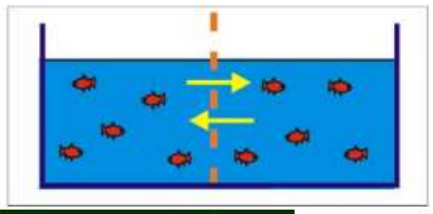
C'est le mode de transport pour les substances liposolubles (hydrophobes):

solvants des lipides (éther, chloroforme) ; les molécules polaires non chargées: éthanol, urée, les gaz (O2, CO2).

Il se fait dans le sens du gradient de concentration jusqu'à l'atteinte d'un équilibre.

Ce transport est **lent** et ne nécessite pas de perméase (pas de transporteur protéique).





Une substance diffuse suivant son ***gradient de concentration*** : de la zone la plus **concentrée** à la zone qui l'est moins.

Gradient = différence

Le gradient de concentration entre deux milieux c'est la différence de concentration entre les deux milieux.

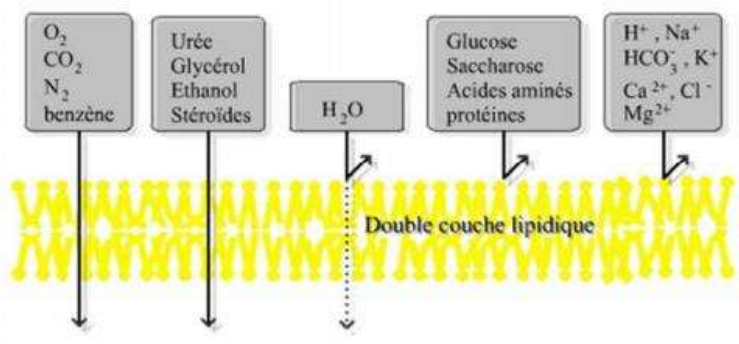
…mais il n'y a que quelques molécules qui traversent les membranes par simple diffusion

La membrane est perméable aux :

- **Petites molécules**
- **Molécules hydrophobes (liposolubles)**

La vitesse de diffusion d'une molécule est proportionnelle
- **Gradient**
- **Hydrophobicité**

La vitesse de diffusion d'une molécule est inversement proportionnelle à sa Taille

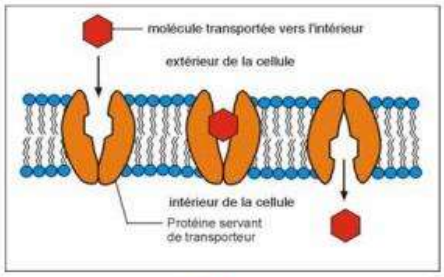


I-2. diffusion facilitée (avec transporteur protéique membranaire)

Pour les molécules de : - Grosse taille; - Non liposoluble; - Ex: Les sucres, les ions (Na+, K+ ..), ..

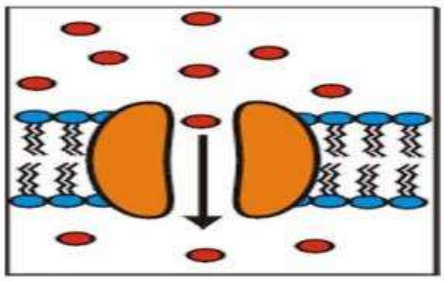
Ce transport se fait dans le sens du gradient de concentration mais nécessite un transporteur.
Ce transporteur peut être:
Les **protéines porteuses** ou perméases
Ou les **protéines tunnels** ou conductrines (un canal ionique).

Dans le cas des protéines tunnels (canal ionique) le transport n'est pas saturable.
Dans le cas d'une perméase, le transport est **saturable** puisque lorsque toutes les protéines de transport sont occupées la vitesse de transport ne peut plus augmenter.



Protéines porteuses (transporteurs)

- s'associent aux molécules à transporter et les déplacent dans la membrane

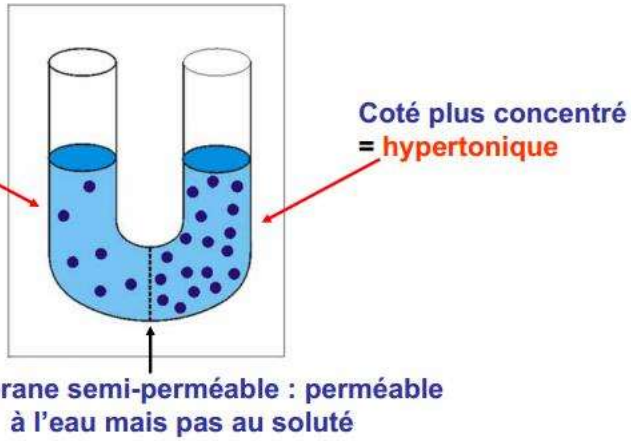


Protéines tunnels (canaux)

- Forment des pores à travers la membrane

I-3. Osmose (passage de l'eau)

L'eau traverse la membrane des cellules :
Passage lent à travers les phospholipides memebranaires
Passage rapide à travars des cannaux spécifiques aux molécules d'eau, les aquaporines.



Comment l'eau traverse la des cellules

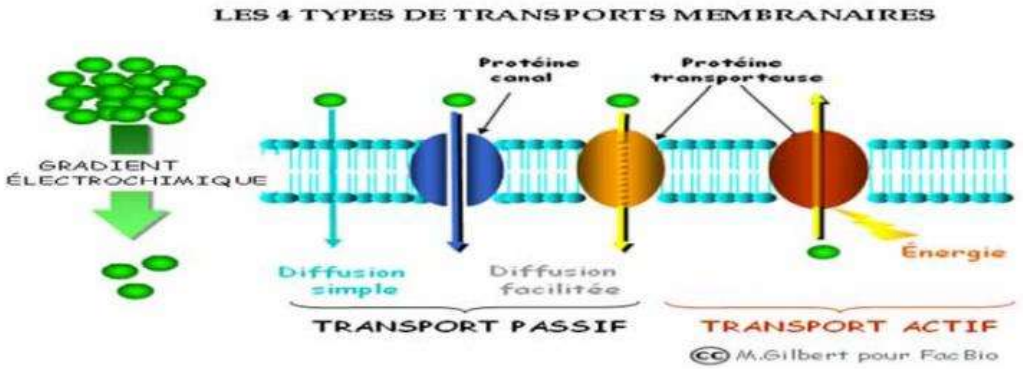
- Passage lent à travers les phospholipides membranaires
- Passage rapide à travers des canaux membranaires spécifiques aux molécules d'eau, les **aquaporines**

Les aquaporines (on en connaît plus de 200 sortes différentes dans la règne végétale qu'animale) permettent le passage de l'eau de part et d'autre de la membrane tout en empêchant les ions de pénétrer dans la cellule

Peter Agre s'est mérité le Nobel de chimie 2003 pour sa découverte des aquaporines en 1988

II-Transport actif

- Ressemble à la diffusion facilitée (nécessite la présence d'un **transporteur** membranaire) mais
  - Transport à l'encontre du gradient de concentration (du milieu moins concentré vers le milieu le plus concentré)
  - … donc besoin d'une source d'énergie (par exemple, la scission de l'ATP, la lumière, les réactions d'oxydo-réductions) qui entraîne le transport des molécules dans le sens défavorable au point de vue thermodynamique

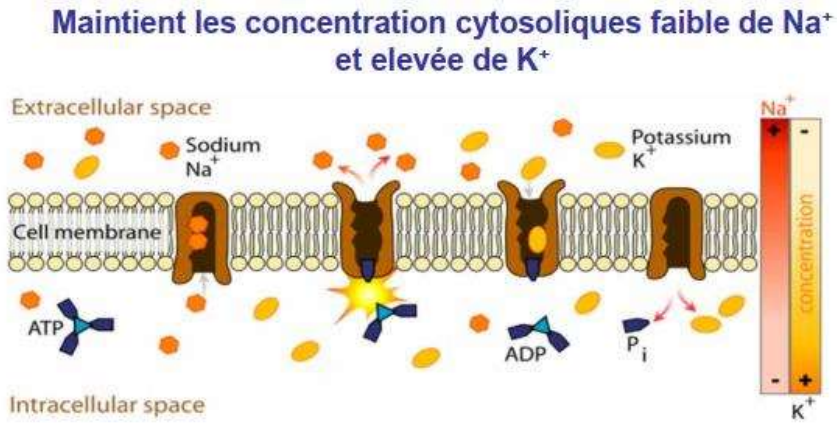


25

II- Transport actif

1-Transport actif primaires

- Les pompes ioniques qui utilisent l'ATP (activité ATP hydrolase) sont qualifiées de **transporteurs primaires**.
- Leur fonctionnement permet de maintenir un gradient ionique.
- **Exemple** : la pompe Na/K qui expulse le sodium contre l'entrée de potassium dans la cellule est essentielle pour maintenir le gradient sodium.
- ***Autres exemples*** : pompe H^+/K^+, pompe calcique.



26

2- Transport actif secondaires

- **Les transports qui utilisent un gradient ionique (souvent le sodium) pour déplacer un autre ion (ou une molécule) contre son gradient sont qualifiés de transporteurs secondaires.**
- ils utilisent le gradient ionique créé par un transport actif primaire.
- Lorsque l'ion (ou molécule) est déplacé dans le même sens que l'ion moteur (souvent le Na+) alors on parle de **SYMPORT**

Exemple: le **symport glucose/Na^+** utilise le gradient sodium pour faire rentrer le glucose dans la cellule.

- Lorsque l'ion (ou molécule) est déplacé dans le sens inverse alors on parle d' **ANTIPORT**

exemple **: l'échangeur sodium/calcium** utilise le gradient sodium pour faire sortir du calcium de la cellule.

Transport actif secondaire

Transport actif mû par un gradient d'ions : les Co-transporteurs

- Correspond au transport de 2 solutés différents de manière simultanée soit
  - Dans la même direction : c'est le symport
  - Dans des directions opposés c'est l'antiport
- Le transport de B (énergétiquement défavorable) utilise l'énergie de transport d'une autre molécule (A) (énergétiquement favorable)