

Vandrensning med aquaporiner

Af Claus Hélix Nielsen, DTU Fysik, Danmarks Tekniske Universitet og AQUAporin A/S.

Vandrensning og specielt fremstillingen af ultrarent vand er et hastigt voksende område af forskningen indenfor miljøvenlig og bæredygtig udvikling. Den kombinerede effekt af svindende drikkevandsressourcer og et stærkt stigende behov for ultrarent vand til fremstilling af nanoteknologiske produkter gør at vi står overfor store teknologiske udfordringer i produktionen af rent vand på en så effektiv og energibesparende måde som muligt. Imidlertid har naturen selv et elegant bud på hvordan vand renses effektivt. Her belyses hvordan vi kan lade os inspirere af naturens vandrensning til at udvikle en ny og mere effektiv vandrensningsteknologi.

Indledning

Alt vi kender til i hverdagen er på en eller anden måde relateret til vand og vands forunderlige egenskaber. Thales fra Milet, en græsk naturfilosof fra det 7. århundrede før vor tidsregning, gik ganske vist for vidt da han hævdede at *urstoffet* er vand, men med ham begyndte diskussionen af hvad naturen *er*, og han brød således med den forudgående mytiske forståelse af naturen. Den diskussion Thales begyndte, er fortsat i et tæt parløb med praktiske anvendelser, et parløb som ofte har resulteret i teknologiske landvindinger. Den naturvidenskabelige historie er rig på tilfælde hvor grundvidenskab og teknologi har beriget hinanden, og det er da også det udgangspunkt som kendetegner det på én gang grundvidenskabelige og teknologiske arbejde med naturens egne vandrensningsproteiner – aquaporiner – som denne artikel beskriver.

Ifølge FNs udviklingsprogramms industri og miljøcenter (UNEP-IE) findes der på Jorden omkring 1460 Teratons (1 Teraton = 10^{12} ton) vand mest i form af oceaner og søer som dækker 71 % af planetens overflade. Kun 1,6 % findes i vandholdige jordlag og kun 0,001 % i atmosfæren som vanddamp. Denne fordeling afspejler hvor lidt vand der umiddelbart er til rådighed som drikkevand og forsyningsvand til industrielle formål. Et voksent menneske har et væskeindtag svarende til 2-3 liter per døgn. På grund af overbefolkning og forurening mindskes til stadighed mængden af rent vand. Vand er dermed en strategisk ressource som spiller en stigende rolle i politiske

konflikter, og mere end 2 millioner mennesker dør årligt på grund af forurenet vand eller tørke. Selvom vi i Danmark er beriget med drikkevandsressourcer i verdensklasse, øges til stadighed behovet for vandrensning i forbindelse med fremstilling af industrielt vand og drikkevand. Specielt behovet for ultrarent vand er stærkt stigende da eksempelvis halvlederindustrien er storforbruger af ultrarent vand. Det er ikke ualmindeligt for en asiatisk producent af halvledere at producere og anvende mere end 10 millioner liter ultrarent vand per døgn [1] ca. svarende til en promise af verdens samlede drikkevandsbehov!

Produktion af ultrarent vand foregår i dag traditionelt ved en kombination af ionbytning og membran-separation. En ionbytter er et stof, der er i stand til at tiltrække og binde opløste ioner i vand og væsker. Ionbyttere findes i naturen i form af f.eks. kitosan, der er en deacetyleret polymer af polysaccharidet kitin og derfor har frie aminogrupper (kitin udgør hovedbestanddelen af f.eks. insekter og skaldyrs exoskeletter), men teknisk anvender man ionbyttere som er tilknyttet små polystyrenkugler.

Ionbyttere kan klassificeres som enten kationbyttere eller anionbyttere. Kationbyttere har en negativ ladning og er karakteriseret ved at indeholde et stort antal syregrupper, der binder de positive ioner (kationer), typisk Ca^{2+} , Mg^{2+} samt forskellige valenstrin af Fe, Zn og Cr. Anionbyttere har en positiv ladning (typisk ammoniumioner), der optager anionerne som Cl^- , NO_3^- og SO_4^{2-} .

Kvalitetsparameter	Enhed	Typisk drikkevand	Typisk ultrarent vand i dag
Resistivitet	M Ω -cm	0,004	~18
pH	–	8	6
Organisk kulstof	ppb	3.500	< 10
Ammonium	ppb	300	< 1
Calcium	ppb	22.000	< 1
Magnesium	ppb	4.000	< 1
Kalium	ppb	4.500	< 1
Silikat	ppb	4.780	< 10
Natrium	ppb	29.000	< 1
Klorid	ppb	15.000	< 1
Fluorid	ppb	740	< 1
Sulfat	ppb	42.000	< 1

Tabel 1. Tabellen viser en række vigtige kvalitetsparametre i forbindelse med vandrensning. Forkortelsen 'ppb' angiver antal enheder per milliard molekyler (parts per billion) [2]. Ultrarent vand (pH=7) absorberer let atmosfærisk CO_2 , som derved danner kulsyre. Kulsyren dissocierer til bicarbonat og videre til carbonat hvilket resulterer i en pH på ca. 6 i praksis.

Ionbytning og separation udnyttes i den såkaldte elektro-deioniseringsproces til fremstilling af ultrarent vand [3]. En af måderne hvorpå dette kan foregå er ved at vandet som skal filtreres passerer et kammer med en blandning af kation og anion-byttere som på den ene side er afgrænset af en membran som kun er gennemtrængelig for kationer og på den anden side afgrænset af en membran som kun er gennemtrængelig for anioner. Fuldt ioniserede atomer/molekyler opfanges så i ionbytter blandingen, men da man samtidigt har påtrykt et kraftigt elektrisk felt på tværs over vandstrømmen med to elektrodeplader trækkes de fuldt ioniserede atomer/molekyler ud af ionbytterne gennem de respektive ionselektive membraner hen mod modsat ladede elektrodeplader og dermed væk fra vandstrømmen. Følger vi vandstrømmen vil vi altså opleve at koncentrationen af 'stærke' ioner blive lavere og vandets ledningsevne falder. Det stærke elektriske felt splitter vandet på overfladen af ionbytterne i H_3O^+ - og OH^- -ioner. Disse kan så regenerere ionbytterne så de nu kan ionisere neutrale molekyler så som CO_2 (hvor $\text{CO}_2 + \text{OH}^- \rightarrow \text{HCO}_3^-$) og svagt ioniserede molekyler. Disse transporteres så væk fra vandstrømmen ligesom de fuldt ioniserede atomer/molekyler.

Naturens vandfiltre – aquaporiner

Elektro-deionisering er ganske effektiv, men også ret energiforbrugende p.g.a. det nødvendige stærke elektriske felt og kræver tilstedeværelsen af komplicerede ionbytter-materialer. Men naturen har selv udviklet en yderst elegant metode til fremstilling af ultrarent vand. Faktisk er den livsvigtig for alle kendte organismer, hvilket vores nyrer demonstrerer hele tiden. De filtrerer nemlig ca. 180 liter vand i døgnet, men udskiller kun ca. 2 liter urin. Så der er en stor recirkulation af vand – større end hvad ionkanaler (hvorigennem vand transporteres sammen med ioner) og passiv transport gennem cellemembranen kan forklare. Forklaringen på den gåde kom med opdagelsen af vandkanaler – aquaporiner – altså kanaler som lader *vand og kun vand* passere. Evnen til at filtrere store mængder vand leder naturligt til spørgsmålet om hvorvidt proteinet kan benyttes i en teknologisk sammenhæng hvor man udnytter vandkanaler i et filter til vandrensning.

Men hvad er egentlig baggrunden for vandkanalernes virkemåde? Identifikationen af aquaporiner var et meget tæt kapløb mellem flere forskere, som resulterede i at den amerikanske læge Peter Agre i 2003 fik Nobelprisen for opdagelsen. Agre studerede i 1980'erne hæmatologiske problemer – altså sygdomme relateret til blodet. Han var i gang med at finde Rhesus-antigener og stødte gang på gang ind i et ukendt protein, som intet havde med Rhesus-antigener at gøre. Men han fandt det alligvel så interessant, at hans forskningsgruppe gik videre og påviste at proteinet optræder i store mængder i røde blodceller, op til 200.000 proteiner per celle. Det svarer lidt til at køre en tur i Europa og så pludselig finde en by med 200.000 indbyggere som ikke er på kortet! Det gav Agre yderligere blod på tanden så at sige, og Agres gamle kliniske vejleder fortalte ham at

røde blodceller har en ekstrem høj gennemtrængelighed for vand – højere end hvad simpel diffusion gennem en proteinfri membran kan forklare. Det førte til Agres idé, at det ukendte protein kunne være et protein som transporterende vand. Herefter var opgaven at bestemme den DNA sekvens som koder for proteinet. Har man nemlig den, kan man sætte en celle til at lave – udtrykke – proteinet på en kontrolleret måde og så studere det. Agre fandt sekvensen og udtrykte proteinet i frøæg – et hyppigt anvendt modelsystem til den slags forsøg. Og nu var der videnskabelig gevinst. Agre anbragte frøæg med proteinet i vand og iagttog at æggene efter kort tid 'eksploderede'! De sugede vand og svulmede hvorefter de sprang som popkorn, mens ubehandlede frøæg ikke ændrede sig [4]. Ovenikøbet kunne eksplosionerne forhindres ved at tilsætte kviksølvforbindelser – noget som ikke ville have en effekt, hvis der bare var tale om passiv transport gennem den rene membran. Ydermere viste det sig at proteinet gav de samme spektakulære effekter, når det var indsat i kunstigt lavede membraner. Dette udelukkede, at det var andre mekanismer i frøægget som gav effekten. Måske mest betydningsfuld var opdagelsen, at når man havde forskellig surhedsgrad inden for og udenfor cellemembranen blev denne forskel opretholdt – selvom der transporteredes store mængder vand. Proteinets var med andre ord en selektiv vandkanal, og er siden blevet døbt aquaporin-1 (AQP-1). Som et-tallet antyder, er der siden kommet adskilligt flere aquaporiner til. Hos pattedyr kendes foreløbigt 13 aquaporiner, mens man i en plante som gåsemad til dato har identificeret ikke mindre end 35 slags aquaporiner [5].

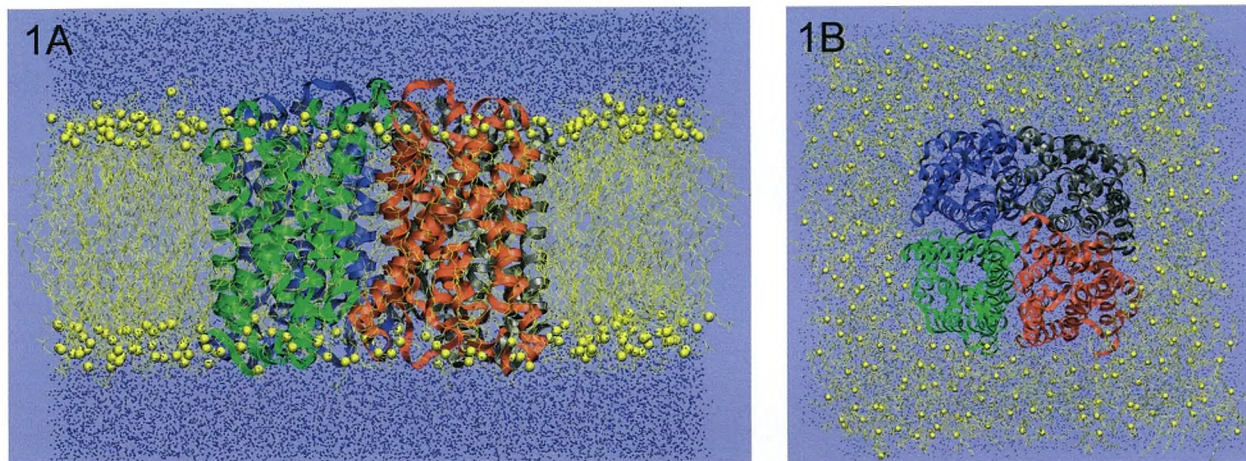
Proton-eksklusion

Den omstændighed at vandkanaler ikke ændrer cellens indre surhedsgrad betyder at vandkanaler ikke transporterer protoner. En proton er et brintatom uden sin elektron (noteres H^+ og kan for så vidt kaldes en brintion), men hvad har det med vand at gøre? Som vi så tidligere vil et stærkt elektrisk felt splitte vand i ioner. Uden det elektriske felt er langt de fleste vandmolekyler tilstede i form af H_2O , men ganske få er til stede som enten OH^- eller H_3O^+ -ioner – man kan tænke på det som to H_2O -molekyler hvor ét af dem har givet en proton (H^+) til det andet. Denne omstændighed er reflekteret i ultrarent vands høje resistivitet (se tabellen). En definition på en syre er noget som kan afgive en proton og en base er noget der kan modtage en proton. På den måde er vand på én gang en meget svag syre og en meget svag base. Protoner i vand optræder aldrig isoleret men altid sammen med ét eller flere vandmolekyler dvs. som H_3O^+ og sandsynligvis også sammen med to (som H_5O_2^+) eller fire (som H_9O_4^+) vandmolekyler. I et surt vandigt miljø er der overskud af H_3O^+ -ioner. Det som aquaporinkanalen er i stand til, er at lade H_2O passere men ikke H_3O^+ . For at se hvordan det kan lade sig gøre, må vi kigge nærmere på strukturen af aquaporin.

Som nævnt kunne kanalerne blokeres af kviksølvforbindelser. Kviksølvforbindelser reagerer

gerne med en bestemt slags aminosyre – cystein. Ved at bruge molekylærbiologiske teknikker kunne Agre og kolleger ændre på kanalernes cysteiner, og derved få indirekte information om kanalens form ved at se hvordan ændringerne påvirkede følsomheden overfor kviksølvforbindelserne. De fandt at kanalen er opbygget af fire enheder (en tetramer), hvor hver af de fire enheder i aquaporinkanalen har sin egen timeglasformede pore. Så vandmolekylerne passerende tilsyneladende gennem proteinet i gåsegang gennem de snævre porer, lidt som projektiler gennem et flirløbet gevær. Det blev bekræftet da man i år 2000 fik de første

krystalstrukturer som man kunne lave røntgenbilleder af [6]. Man kunne f.eks. se, at der var cystein i den del af proteinet som vender ind imod den centrale pore, og således forstå at kviksølvforbindelserne kunne blokere kanalen. Med røntgen-krystalbilledet havde man en komplet tredimensional struktur som man kunne lave computersimuleringer med (se figur 1). Den udfordring tog forskellige supercomputergrupper ledet af Klaus Schulten, Helmut Grobmüller og Bert de Groot op, og nu begyndte man at forstå aquaporins evne til at si H_3O^+ fra.



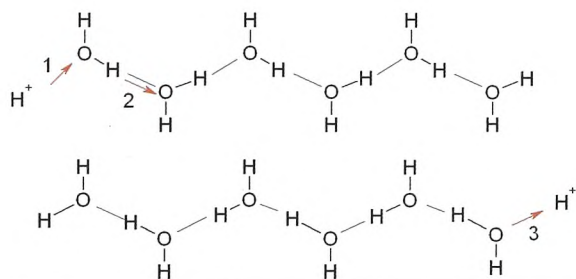
Figur 1. En spinat-aquaporin tetramer i en bimolekylær lipidmembran bestående af palmitoyl-oleoyl-fosfatidylkolin molekyler omgivet af vand (små blå symboler) på hver side. **A:** set i tværsnit, **B:** set fra toppen. Tetramere fire identiske enheder (grøn, rød blå og sort) er hver repræsenteret ved aminosyresekvensens rygrad som fremhæver den spirale struktur af de transmembranspændende dele. Lipidmolekylerne (orange) arrangerer sig således at de vandskyende (hydrofobe) fedtkæder er skjult fra de vandige faser og de vandelskende (hydrofile) hovedgrupper med fosfatgruppen (orange kugler). Bemærk at repræsentationerne ikke viser alle atomer og at hele strukturen derfor er mere 'tæt' end det umiddelbart fremgår. Figur 1A og 1B (samt figur 3) er venligst stillet til rådighed af Dr. Himanshu Khandelia, Syddansk Universitet.

Før vi med computerens hjælp begiver os ind i kanalen, må vi først se lidt på hvordan man generelt tænker sig at protoner bevæger sig gennem vand. Vandmolekyler er elektrisk neutrale men polære da elektronskyen er forskudt fra de to hydrogenatomer mod oxygen atomet. Herved får vand en 'positiv' side og en 'negativ' side. Positive ioner vil derfor umiddelbart omgive sig med en vandkappe hvor vandmolekylernes negative sider vender ind mod den positive ladning. Man kunne tro at da H_3O^+ -ionen med sin vandkappe, kun er en anelse mindre end K^+ med sin vandkappe, vil den bevæge sig omtrent lige så hurtigt som K^+ hvis man påtrykker et elektrisk felt – da de jo har samme ladning. Men det viser sig at H_3O^+ tilsyneladende bevæger sig langt hurtigere end K^+ ioner. Det er uforklarligt ud fra standardteorier om væskestrømninger. I et forsøg på en forklaring genopdagede forskere omkring 1900 en godt 100 år ældre afhandling fra 1806. I den foreslog den tyskfødte baltiske forsker Christian J. Theodor von Grotthuss, at vand er opdelt i en positiv brint-del og en negativ ilt-del (henholdsvis benævnt **h** og **o**) som kan skilles ad med elektricitet. Han byggede sin teori på det man ser, når man stikker to elektroder ned i vand og påtrykker en spænding. Ved den positive elektrode bobler ilt frem mens der ved den negative

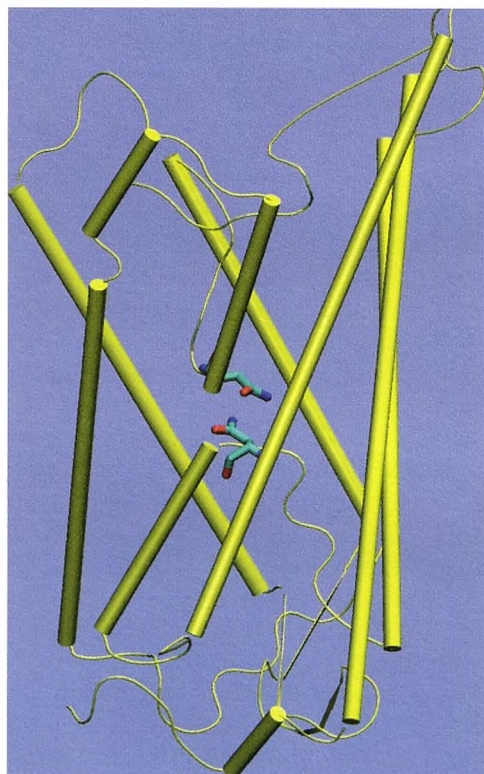
elektrode bobler brint frem. Grotthuss havde næsten ret – fem år senere bestemte en italiensk kemiker med det imponerende navn grev Lorenzo Romano Amedeo Carlo Avogadro di Quaregna e Cerreto (blandt kemikere kendt som Avogadro) vands sammensætning som H_2O . Grotthuss lavede også forsøg med forskellige saltopløsninger og beskrev de grenlignende mønstre der voksede frem i saltopløsningen mellem elektroderne, når han påtrykte en spænding. Grotthuss fik så den idé at vands **o** og **h** dele hopper fra molekyle til molekyle således at når et vandmolekyle (**o h** i Grotthuss formalismen) fraspalter sin **o** ved den positive elektrode hopper **h**-delen over på en anden nyankommen **o**, hvis **h** så finder en ny **o** og så fremdeles. Noget tilsvarende skulle ske for **h** med modsat retning ved den negative elektrode [7].

Grotthuss' idéer blev fra omkring år 1900 og frem udbygget til en Grotthuss-mekanisme, som skulle forklare H^+ transport. I den udbyggede version blev H^+ transport forklaret som H^+ hop fra H_2O til H_2O -molekyle (se figur 2, øverste række). De neutrale H_2O molekyler er bundet sammen af svage bindinger mellem de 'negative' iltatomer og de 'positive' brintatomer. Protonen starter med at knytte sig til det første vand-

molekyle (pil 1). Dette resulterer i at en anden proton fra det første H₂O-molekyle hopper til det næste H₂O i rækken (pil 2) og så fremdeles. Når dette er sket gennem hele kæden er resultatet en fri proton for enden af kæden (pil 3). Hoppene resulterer i en ny kædekonfiguration svarende til at H₂O-molekylerne alle er blevet drejet (sammenlign H₂O-molekylerne i øverste og nederste række). Hoppemekanismen kræver således, at alle vandmolekylerne danner en kæde bundet sammen af de svage bindinger med alle vandmolekylerne orienteret på samme måde, og efter hoppene er alle vandmolekylerne effektivt blevet reorienterede.



Figur 2. Grotthuss mekanismen for protontransport i en vandkæde. Mekanismen involverer både bindinger mellem vandmolekyler og reorientering. Protonen hopper langs de svage brintbindinger (blå linier) ved at bryde og danne de stærkere bindinger (sorte linier), som holder de enkelte vandmolekyler sammen.



Figur 3. Skematisk snit gennem en af de fire identiske porer, som tilsammen udgør aquaporin tetrameren i membranen. To dele af proteinet (hvor de spirale dele er vist som gule cylindre) ender hver med aminosyresekvensen alanin-prolin-asparagin. De to asparaginer, vist i blå 'stregrepræsentation', reorienterer vandmolekylerne forbigående i poren. Herved brydes kæden af de svage bindinger mellem vandmolekylerne, som er nødvendig for Grotthuss mekanismen (se figur 2). Tilsammen giver arrangementet en stor vandtransport uden transport af protoner.

Men hvad med aquaporins evne til at si H₃O⁺ fra? Det som super-computer grupperne så i deres simuleringer var hvordan kanalen bryder kæden af vandmolekyler. Proton-eksklusion sker tilsyneladende ved tre mekanismer. Den ene mekanisme bygger på, at i poren's snævraste del er der kun plads til ét vandmolekyle. Den anden mekanisme bygger på, at der hvor poren er snævrast, sidder den positivt ladede aminosyre arginin og den delvist positivt ladede aminosyre histidin. De positive ladninger frastøder H₃O⁺. Den tredje mekanisme bygger på at der lidt længere inde i poren sidder to asparagin aminosyrer (se figur 3). De fanger H₂O-molekylerne, og danner begge samtidigt svage bindinger til H₂O-molekylerne, hvilket betyder at H₂O en kort overgang reorienteres mellem de to aminosyrer på sin vej gennem kanalen og samtidigt forhindres de i at lave de bindinger med hinanden som er nødvendige for Grotthuss-transporten. Ydermere er mekanismen så fint justeret at hver pore kan lade en milliard vandmolekyler passere per sekund [8]!

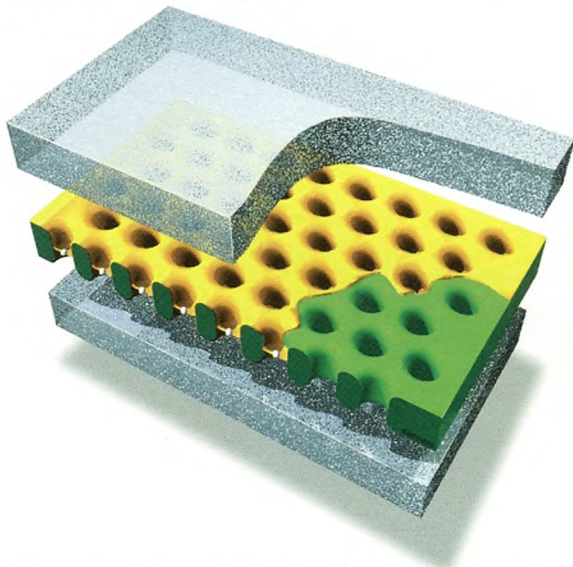
Fra natur til teknologi

Opbygningen og funktionen af aquaporin løser det samme problem som elektrode-deioniseringsprocessen gør, men med den forskel at alle processer er samlet i ét og samme protein. Det leder så til muligheden for – i alt fald i teorien – at fremstille ultrarent vand ved at filtrere en vandig opløsning gennem et filter opbygget af aquaporin proteiner som de aktive elementer. Selv hvis det i praksis ikke helt lykkes at bringe alle ppb værdierne i tabellen helt ned på nul vil man kunne filtrere vand gennem en aquaporin-holdig membran væsentligt billigere end elektro-deioniseringsprocessen, da der jo ikke kræves et påtrykt elektrisk felt. Dog vil der kræves en trykforskel svarende til hvad man i dag benytter i såkaldt omvendt osmose membraner. Disse membraner bygger på den osmotiske trykforskel mellem væsker. Denne forskel fremkommer ved at en opløsning bringes i kontakt med det rene opløsningsmiddel ved hjælp af en semi-permeabel membran som *kun* lader opløsningsmidlet (her vand) passere. Opløsningens osmotiske tryk fremkommer således som det overtryk der skal lægges på opløsningen for at hindre transport af opløsningsmidlet. Omvendt osmose fremkommer ved at overtrykket *øges* udover opløsningens osmotiske tryk. Herved presses vandet konvektivt gennem membranen (mod den osmotiske gradient) og filtreres således. Det er eksempelvis princippet bag de fleste eksisterende anlæg til afsaltning af havvand, og benyttes også som et trin før elektro-deionisering.

En fuldstændig perfekt ikke-gennemtrængelig membran med indbyggede aquaporin proteiner, vil principielt være en realisering af den idelle semi-permeable membran. Selvom membranen ikke udelukkende kan bestå af protein, men også må indeholde en matrix hvori proteinerne sidder, vil en sådan aquaporin-membran have en højere vandflux end eksisterende omvendt osmose membraner (ved det samme tryk) på grund af proteinets kombination af stor permeabilitet og selektivitet for vandmolekyler, og dermed kunne producere

ultrarent vand billigere end det kan gøres i dag.

På DTU Fysik er vi en gruppe som arbejder på at forstå vekselvirkningen mellem proteiner og deres omgivende membraner. Den viden prøver vi at omsætte i AQUaporin A/S, et dansk clean-tech firma grundlagt i 2005, hvor vi arbejder med at fremstille biomimetiske membraner (dvs. efterligninger af naturens lipid-dobbeltlag) til vandrensning hvori aquaporiner er indlejrede. Figur 4 viser princippet i en sådan membrans opbygning.



Figur 4. Principskitse af opbygningen af en aquaporinfilter til vandrensning. Aquaporinerne (de hvide legemer) er indbygget i en biomimetisk membran (den gule film) som holdes på plads af et bæremateriale (grønt). Støttemateriale (gråt) omgiver og beskytter den biomimetiske membran.

Aquaporinmolekylerne indeholder hydrofobe transmembrane segmenter så de kan spænde over membranen. Da den biomimetiske membran-matrix nødvendigvis må være tilpasset den hydrofobe længde af de transmembrane segmenter (se figur 1), vil tykkelsen af denne membran være af størrelsesordenen 3-5 nm. Dette er vigtigt da proteins funktion faktisk kan kontrolleres af denne tilpasning [9]. Et andet designkrav ligger i selve anvendelsen. Hvis en aquaporin membran skal kunne konkurrere med eksisterende teknologier kræver det effektive filterarealer i størrelsesordenen kvadratmeter. En kvadratmeter stor membran med en tykkelse på få nanometer vil for det første være meget svær at lave helt perfekt, og selv hvis man kunne, ville en sådan membran ikke kunne modstå særligt store trykforskelle. Disse problemer kan man minimere, hvis man laver små afgrænsede membranarealer som er omgivet af et eller flere støttematerialer. Figur 4 viser hvordan man kan afgrænse den biomimetiske membranmatrix ved at omgive filter-arealerne med et bæremateriale. Denne konstruktion omgives så igen af støttematerialer som sikrer at konstruktionen kan holde til de trykforskelle som anvendelserne kræver. Udfordringen består således i at bygge bro fra vandkanalernes nano-verden til vores makroskopiske verden, og vi må i udviklingsarbejdet involvere mange videnskabelige

discipliner og teknikker - fra atomar kraftmikroskopi til blikkenslagerarbejde!

Afslutningsvis kan det som fysikhistorisk kuriosum nævnes at vi i en forløber til det vi i dag kender som SI-systemet: *Décret relatif aux poids et aux mesures* af 7. april 1795, kan læse at definitionen på et gram faktisk bygger på rent vand: *Gramme: le poids absolu d'un volume d'eau pure égal au cube de la centième partie du mètre, et à la température de la glace fondante*. Selvom begrebet rent vand videnskabeligt set altså er mindst 200 år gammelt er forskning og udvikling inden for rent vand så levende som nogensinde.

Litteratur

- [1] Chase, V., Distilled Wisdom on Ultrapure Water Recycling. R&D Magazine, Advantage Business Media, 1995(June 1995): p. 61-62.
- [2] deGenova, J., Ultrapure water production. Department of Chemical and Environmental Engineering University of Arizona, 1999: p. 1-6.
- [3] Ganzi, G.C., et al., Electrodeionization: theory and practice of continous electrodeionization. Ultrapure Water, 1997. **14**: p. 64-68.
- [4] Preston, G.M., et al., Appearance of water channels in *Xenopus* oocytes expressing red cell CHIP28 protein. Science, 1992. **256**(5055): p. 385-7.
- [5] Gonen, T. and T. Walz, The structure of aquaporins. Q Rev Biophys, 2006. **39**(4): p. 361-96.
- [6] Murata, K., et al., Structural determinants of water permeation through aquaporin-1. Nature, 2000. **407**(6804): p. 599-605.
- [7] Cukierman, S., Et tu, Grotthuss! and other unfinished stories. Biochim Biophys Acta, 2006. **1757**(8): p. 876-85.
- [8] Tajkhorshid, E., et al., Control of the selectivity of the aquaporin water channel family by global orientational tuning. Science, 2002. **296**(5567): p. 525-30.
- [9] Nielsen, C., M. Goulian, and O.S. Andersen, Energetics of Inclusion-Induced Bilayer Deformations. Biophys. J., 1998. **74**: p. 1966-1983.

Claus Hélix Nielsen er lektor i biofysik på DTU Fysik med speciale i proteins vekselvirkning med lipidmembraner, samt forskningschef i AQUaporin A/S (www.aquaporin.dk) og teknisk medkoordinator på det EU financerede MEMBAQ projekt (www.membaq.eu) samt vandmembranprojektet finansieret af Højteknologifonden (www.watermembrane.dk) som begge sigter på at udvikle aquaporinmembraner.

