

КАЗАНСКИЙ  
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ  
МЕДИЦИНСКИЙ  
УНИВЕРСИТЕТ



2025г.

# Тема № 3

## Строение и функция плазматической мембраны

лекция

Тяпкина Оксана Викторовна

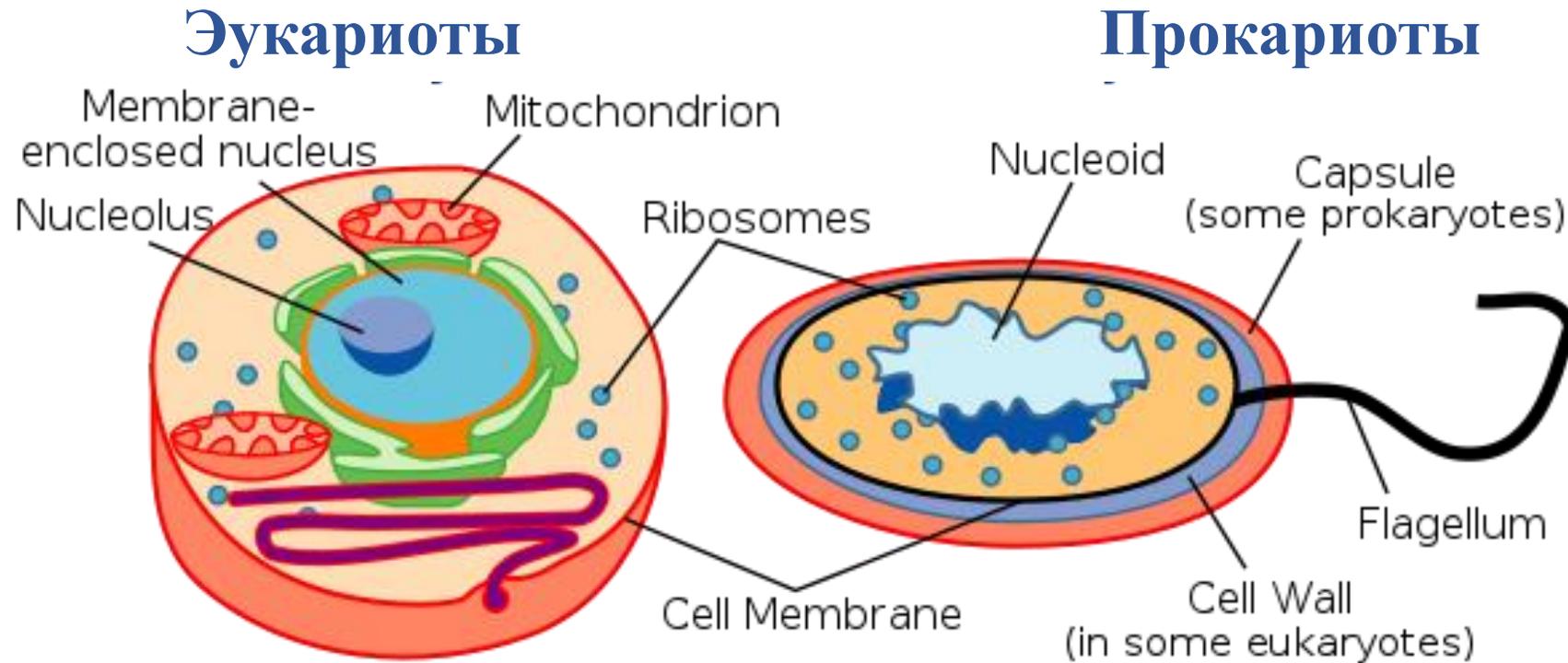
к.б.н., доцент кафедры  
медицинской биологии и генетики  
КГМУ

## ПЛАН

1. Молекулярная организация клеточной мембраны и основные механизмы транспорта веществ через плазмолемму.

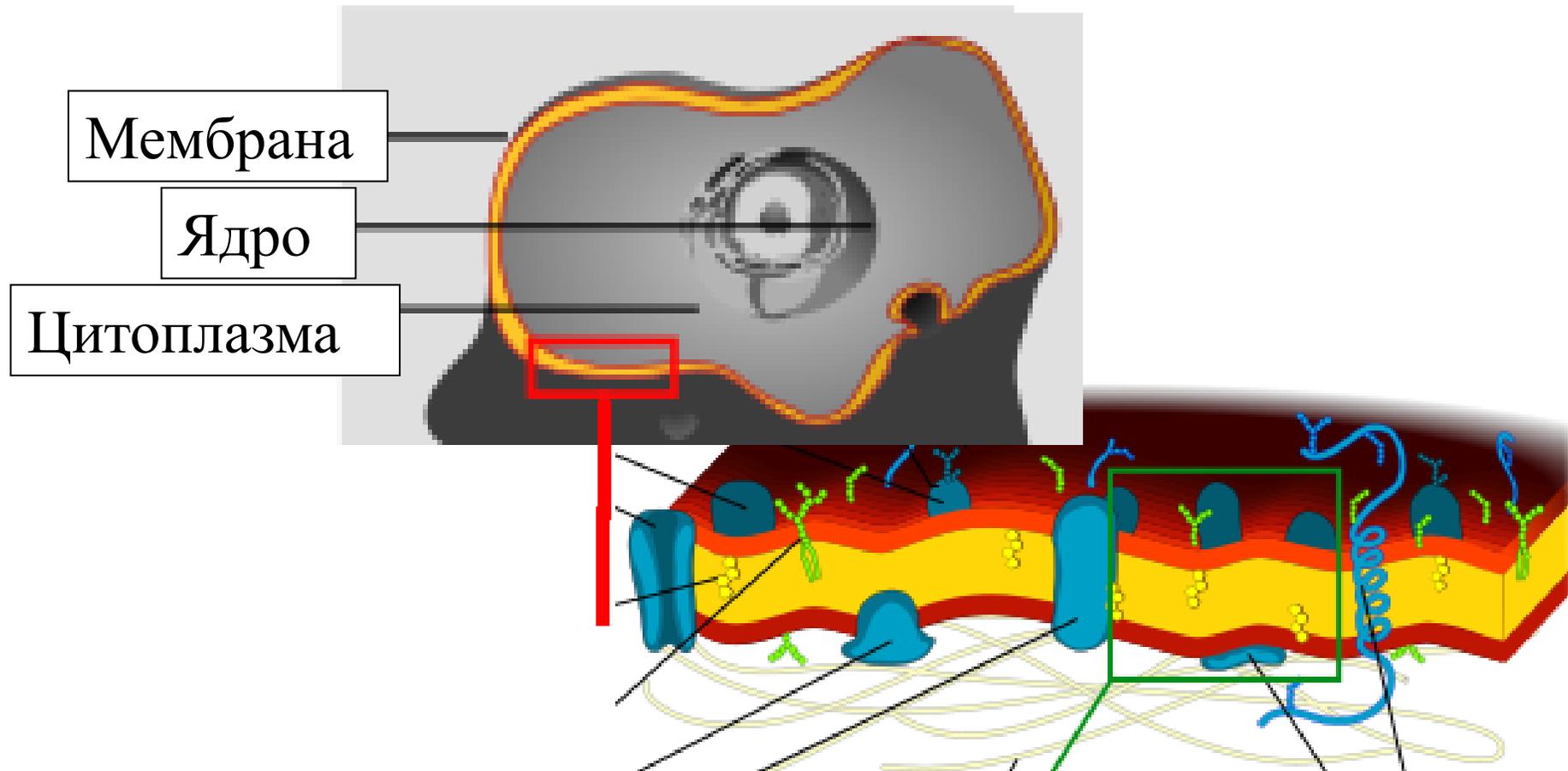
2. Сформировать представление о важности механизмов переноса веществ через клеточные мембраны для нужд практической медицины.

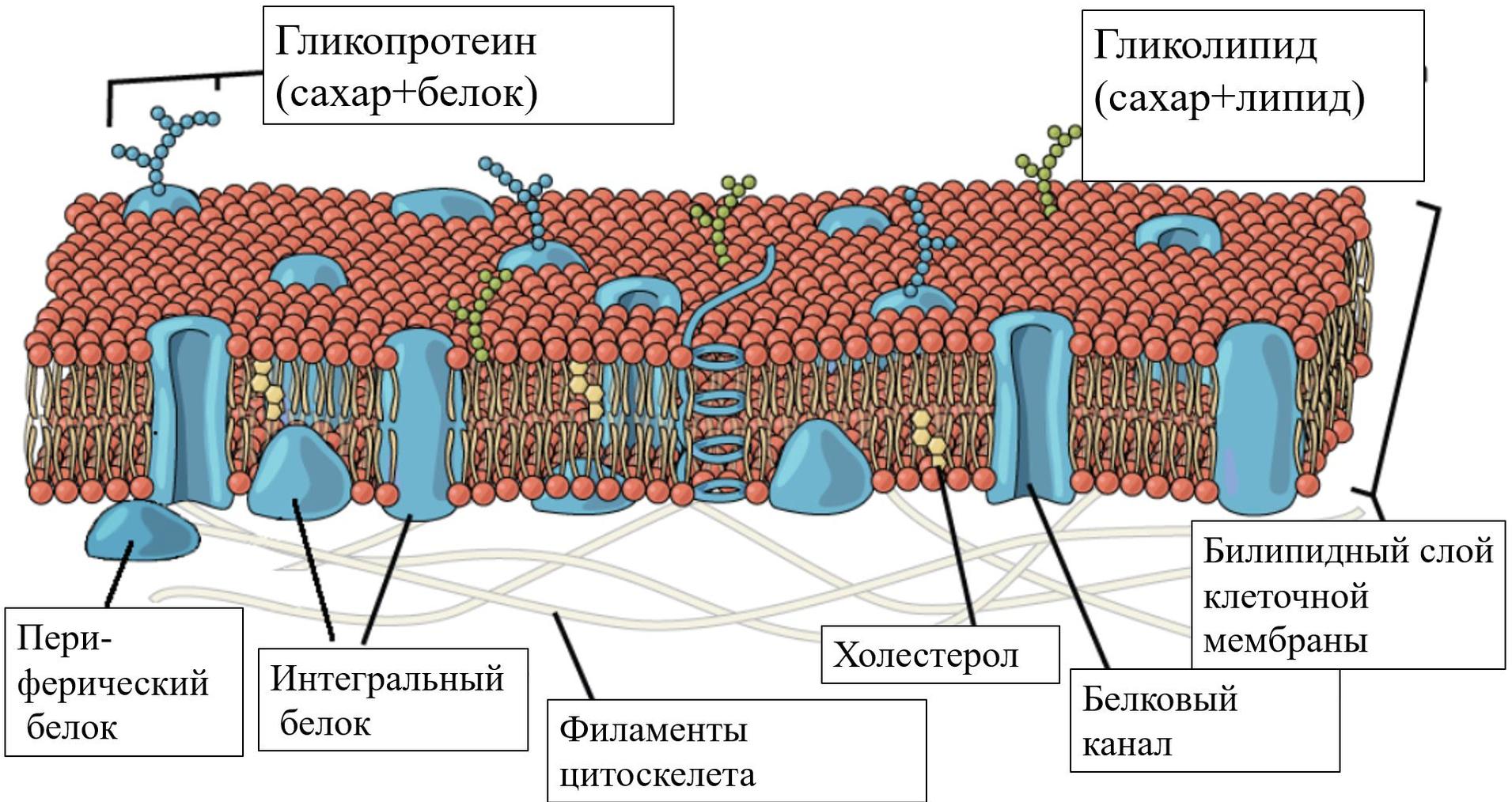
**Плазматическая мембрана** отграничивает содержимое клетки от окружающей ее, определяет ее границы и поддерживает необходимые различия между цитозолем и внеклеточной средой.



**Плазматическая мембрана содержит комплекс структур: двойной липидный слой, белки.**

КЛЕТКА





Гликопротеин  
(сахар+белок)

Гликолипид  
(сахар+липид)

Пери-  
ферический  
белок

Интегральный  
белок

Филаменты  
цитоскелета

Холестерол

Белковый  
канал

Билипидный слой  
клеточной  
мембраны

Биологические мембраны состоят из непрерывного двойного слоя липидных молекул, в который встроены белки. Этот **липидный бислой** обладает текучестью, отдельные липидные молекулы способны быстро диффундировать в пределах своего монослоя. Мембранные липидные молекулы амфифильны. При помещении в воду они самопроизвольно собираются в бислои, которые формируют замкнутые компартменты.

**Липидный бислой** — базовая структура всех клеточных мембран. Бислой легко увидеть в электронный микроскоп, и его структура полностью задана особыми свойствами липидных молекул, которые спонтанно упаковываются в бислой даже в простых искусственных условиях.

Функции клеточных мембран:

роль мембран в синтезе АТФ,

участие в трансмембранном транспорте малых молекул ;

роль в клеточной сигнализации и клеточной адгезии;

внутренние мембраны клетки и миграцию белков через них и между ними.

До появления электронной микроскопии в 1950-х годах ученые не знали ни структуры клеточной мембраны, ни ее компонентов.

Вначале был сделан вывод о том, что мембраны состоят из двойного слоя липидов и белков.

Появление электронного микроскопа, позволило ученым Сингеру и Николсону сформулировать современную модель строения клеточной мембраны под названием **«жидкостно-мозаичная модель»** которая общепринята принята сегодня.

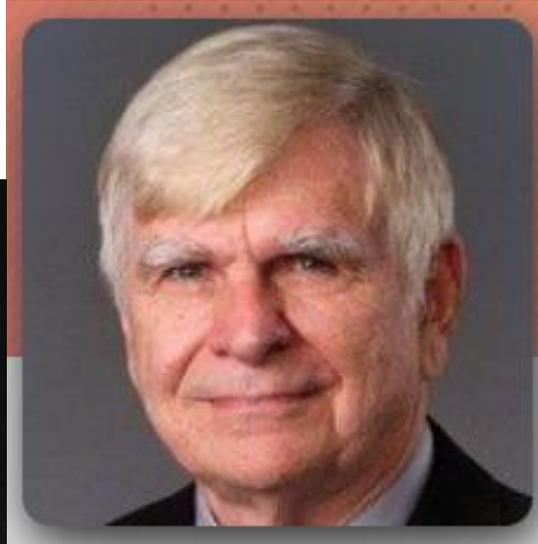
В 1972 году Сингер и Никольсон предложили

**«ЖИДКОСТНО-МОЗАИЧНУЮ МОДЕЛЬ»**,

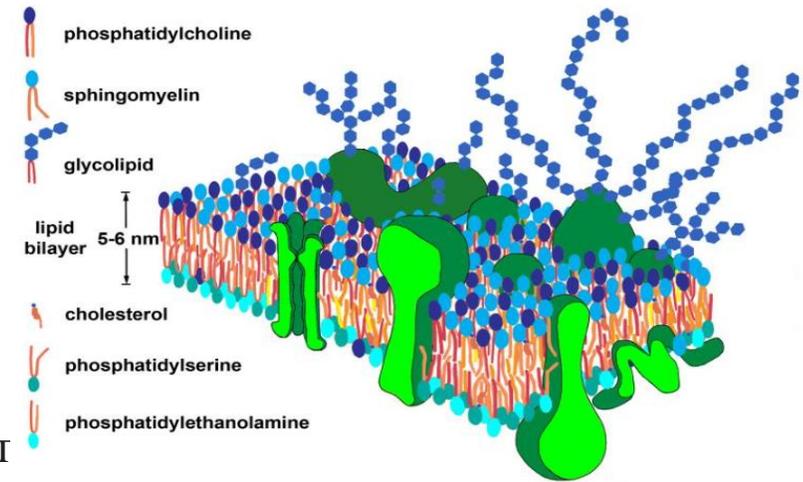
согласно которой белки частично погружены в двойной липидный слой.



**Сеймур Джонатан  
Сингер**  
(23 мая 1924 — 2 февраля 2017)  
американский клеточный  
биолог.



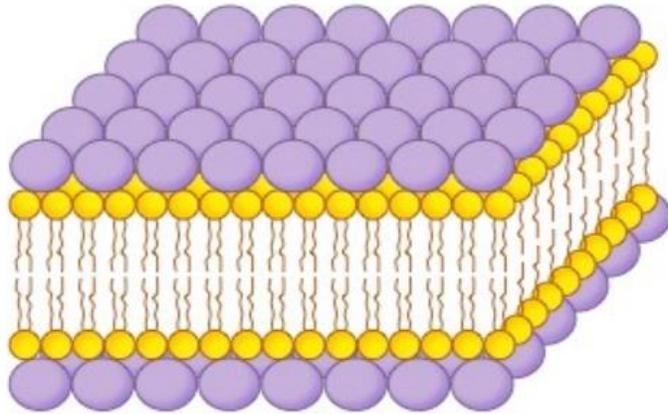
**Гарт Л. Николсон**  
(родился 1 октября 1943 г  
американский биохимик.



Схематичное и упрощенное  
изображение  
модели жидкостно-мозаичного  
строения клеточной мембраны.  
Видна гетерогенность и  
асимметрия в организации.

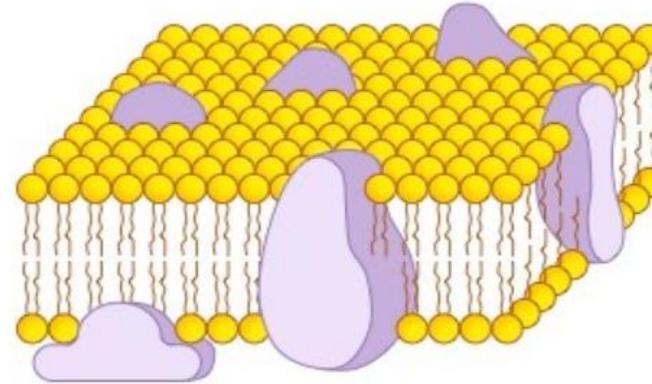
## Models of Membrane Structure

**Davson-Danielli Model (1935)**



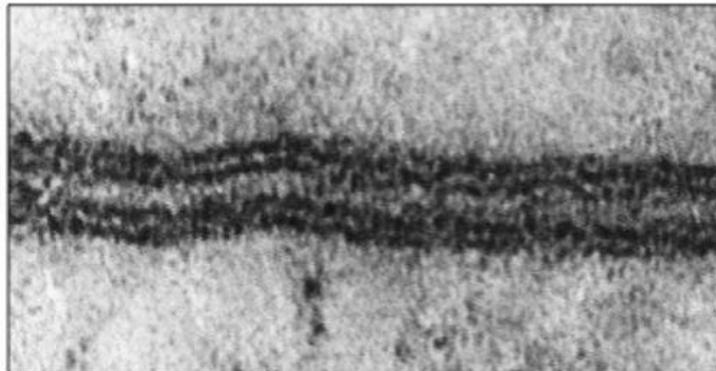
Proteins form distinct layers (*sandwich*)

**Singer-Nicolson Model (1972)**

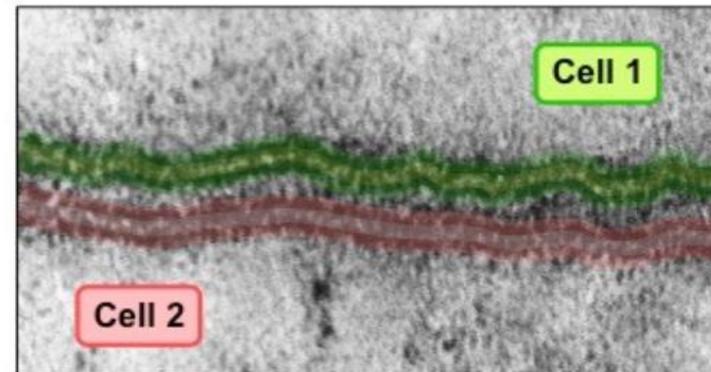


Proteins embedded within bilayer (*fluid-mosaic*)

## Electron Micrograph of Plasma Membrane

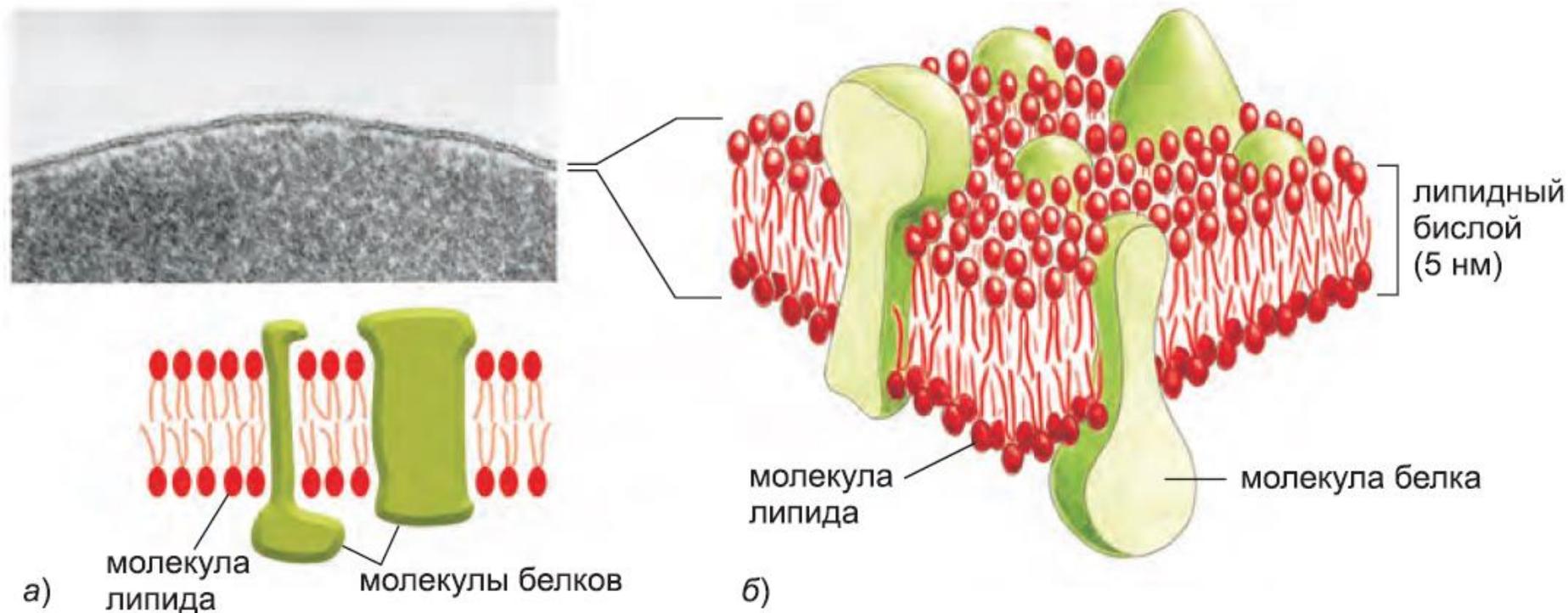


Membrane of two adjoining cells



'Trilaminar' appearance highlighted

# Клеточная мембрана



(а) Электронная микрофотография среза плазматической мембраны (красного кровяного тельца человека).

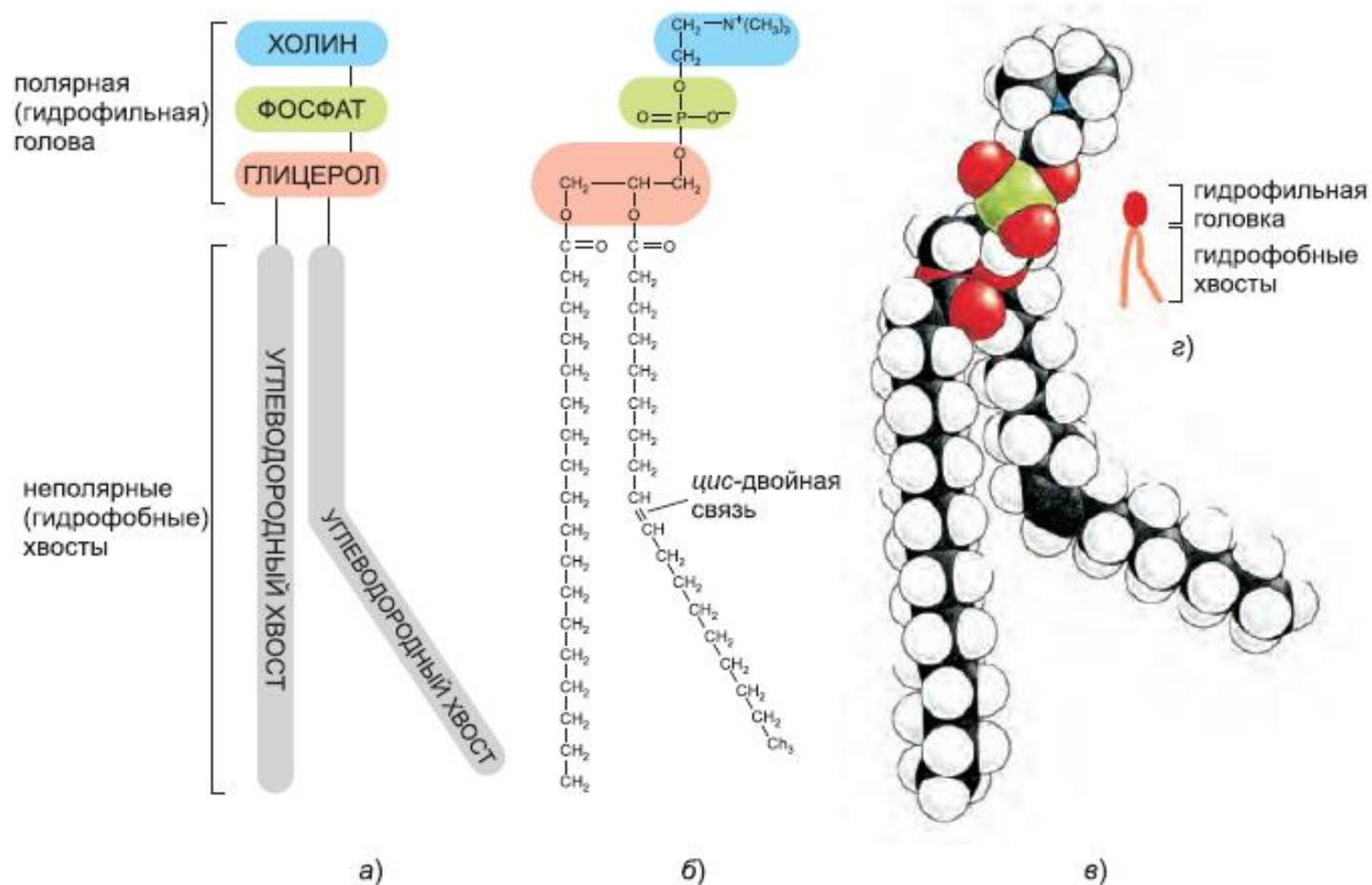
(б и в) Двумерный и трехмерный виды клеточной мембраны и общее расположение ее липидных и белковых составляющих.

При помещении в воду липиды самопроизвольно собираются в бислои, которые формируют замкнутые компартменты. Клетки содержат 500–1 000 различных видов липидов.

Существуют три основных класса мембранных липидов: **фосфолипиды, холестерин и гликолипиды.**

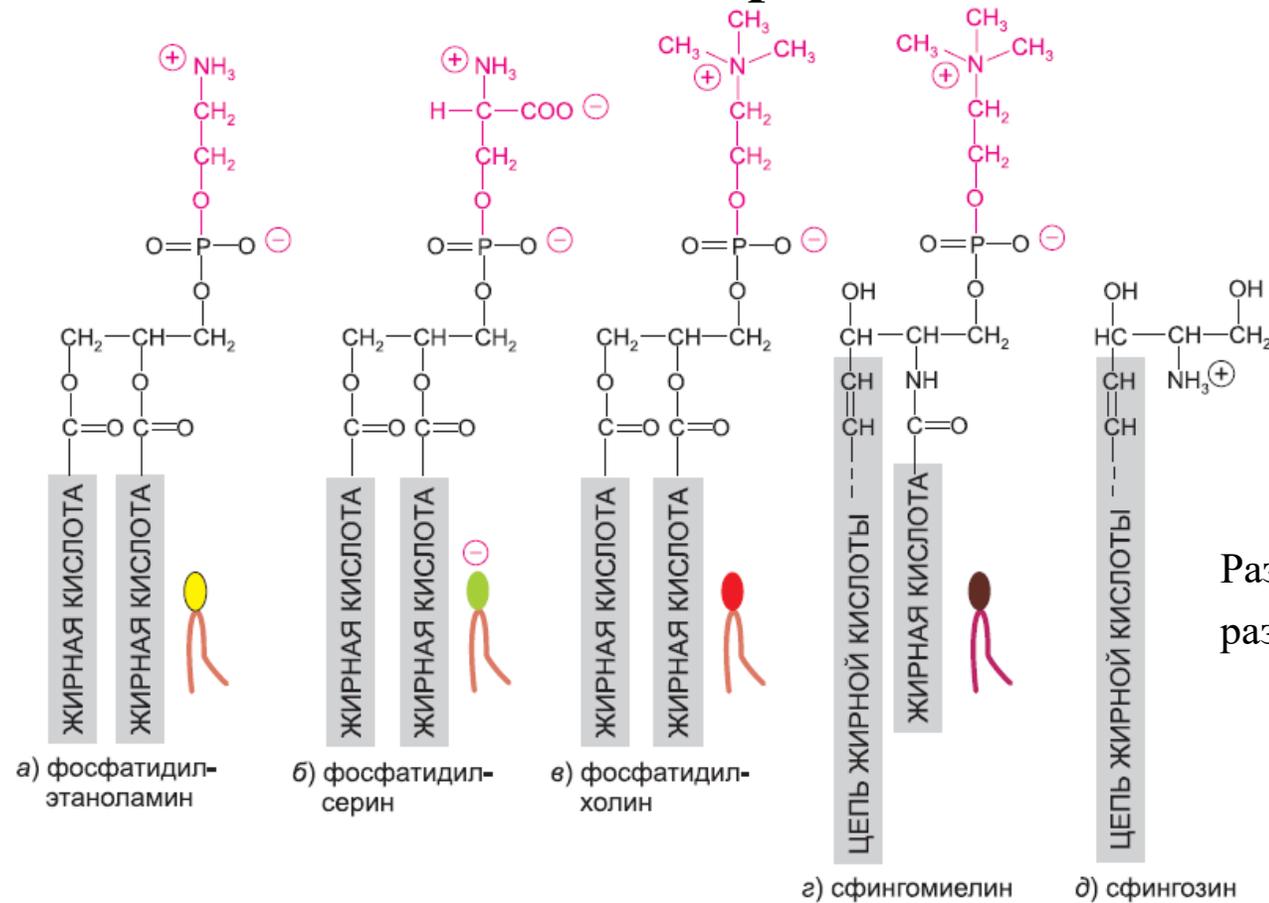
Липидный состав внутреннего и внешнего монослоев различается, отражая различные функции двух поверхностей клеточной мембраны. Различные смеси липидов обнаружены в мембранах клеток различного типа, так же как и в различных мембранах отдельной эукариотической клетки.

## Большого всего в мембране содержится фосфолипидов



**Части молекулы фосфоглицерида.** (а) схема, (б) формула, (в) пространственная модель и (г) символ фосфатидилхолина. Изгиб (кинк), вызванный наличием двойной *цис*-связи, преувеличен для наглядности.

# Четыре основных фосфолипида плазматических мембран млекопитающих



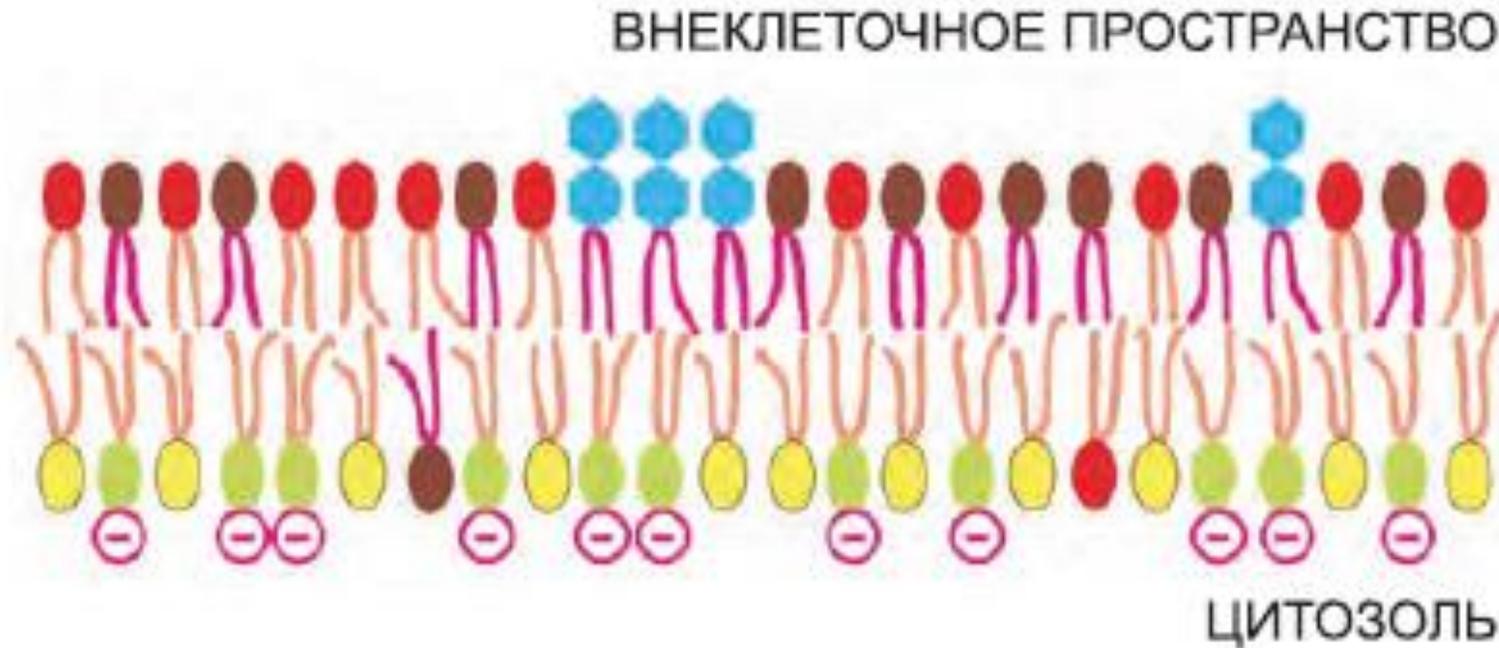
Разные «головки» показаны разными цветами на символах.

(а–в) — это фосфоглицериды, синтезируемые из глицерина;

(г) — это сфингомиелин, синтезируемый из сфингозина; (д) сфингозин, относящийся к сфинголипидам. Эти три фосфолипида электрически нейтральны при физиологическом значении рН и несут один положительный и один отрицательный заряды

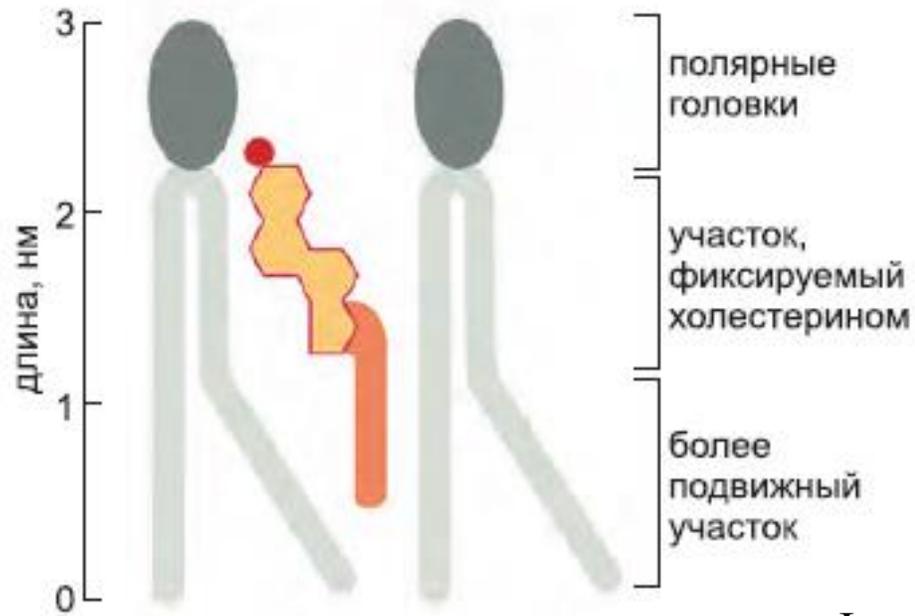
Только фосфатидилсерин обладает отрицательным суммарным зарядом, обсудим ниже; остальные.

**Помимо фосфолипидов, в липидных бислоях многих клеточных мембран содержатся холестерин и гликолипиды**



**Асимметричное распределение фосфолипидов и гликолипидов в липидном бислое красной клетки крови человека.** Цвета «головок» фосфолипидов соответствуют предыдущему рисунку. Гликолипиды изображены с дополнительными шестиугольными полярными «головками» (*голубые*). Холестерин (не показан) распределен по монослоям примерно одинаково.

# Холестерин в липидном бислое



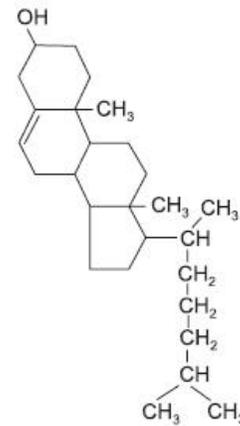
Схематическое изображение молекулы холестерина, взаимодействующей с двумя фосфолипидными молекулами в одном монослое липидного бислоя.

## Структура холестерина

Формула

Схема

Пространственная модель



а)

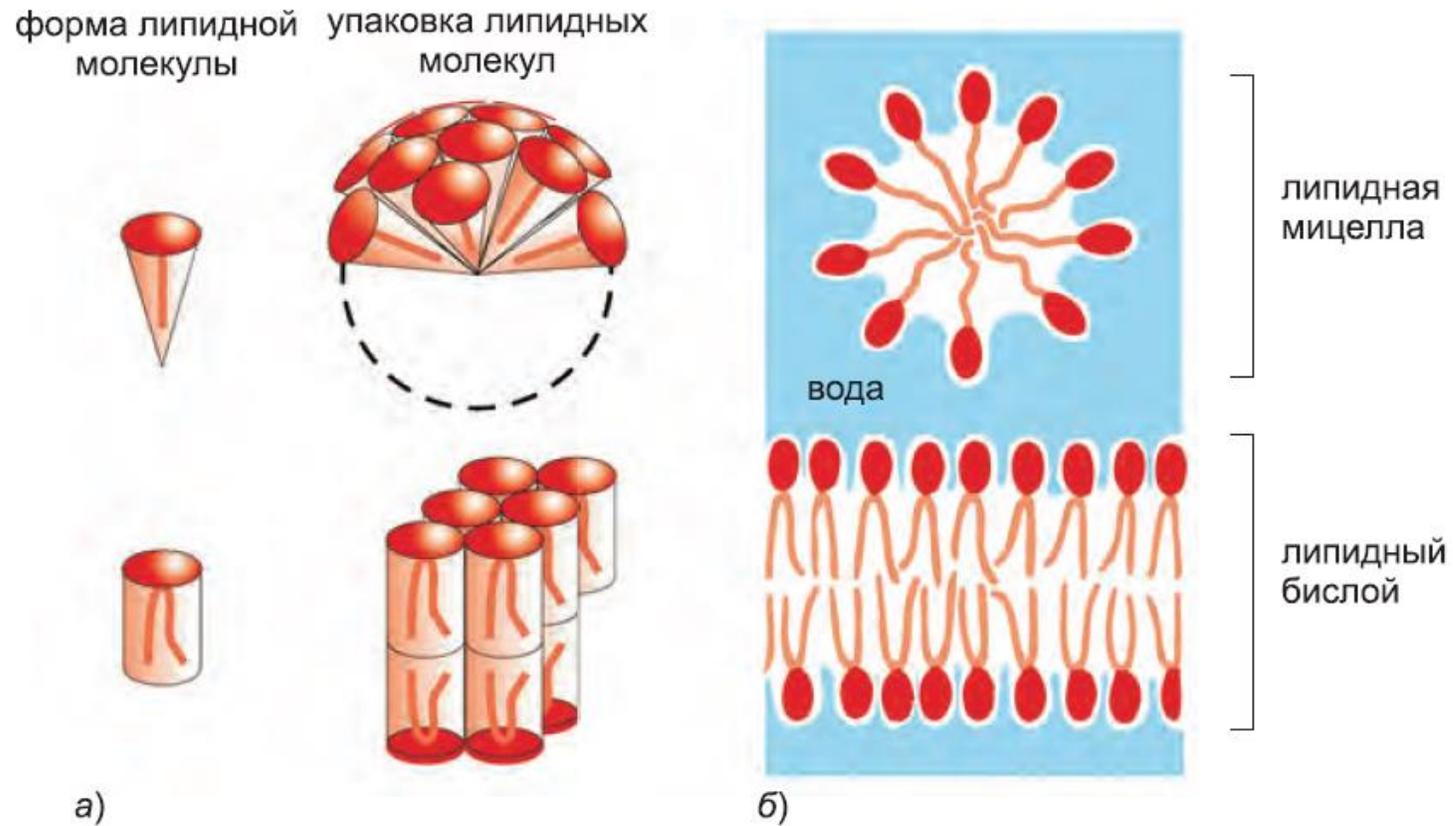


б)



в)

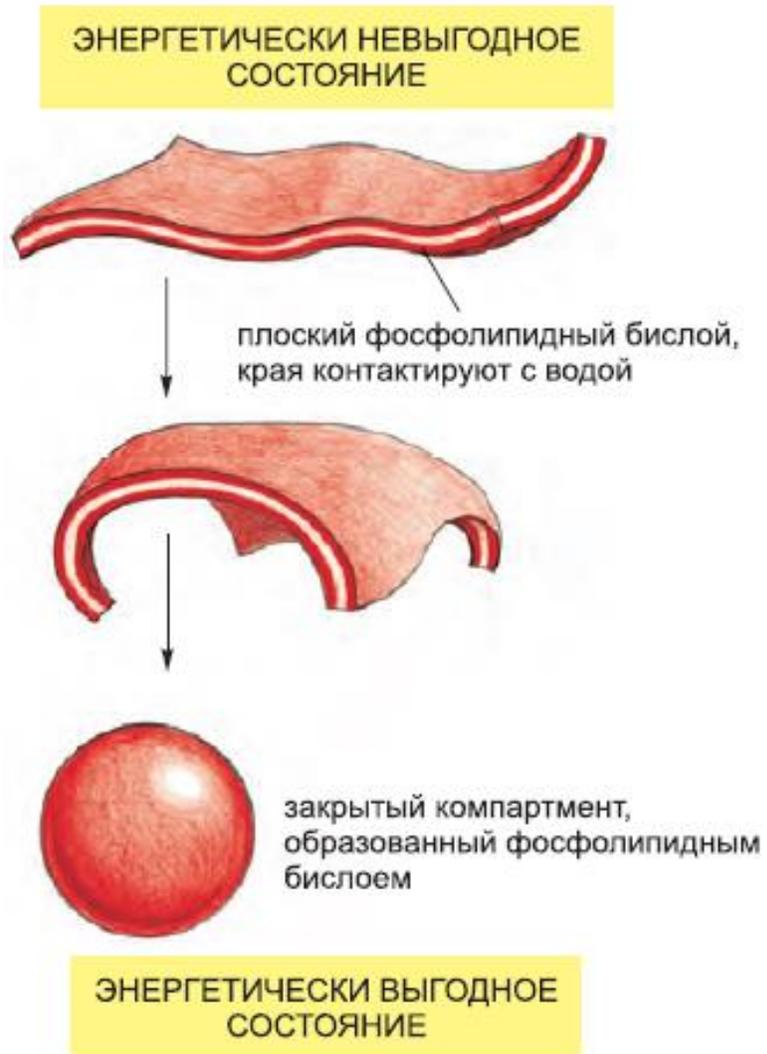
# Упаковка липидных молекул в водном окружении



(а) Конусообразные липидные молекулы (вверху) образуют мицеллы, тогда как цилиндрические фосфолипидные молекулы (внизу) образуют бислой.

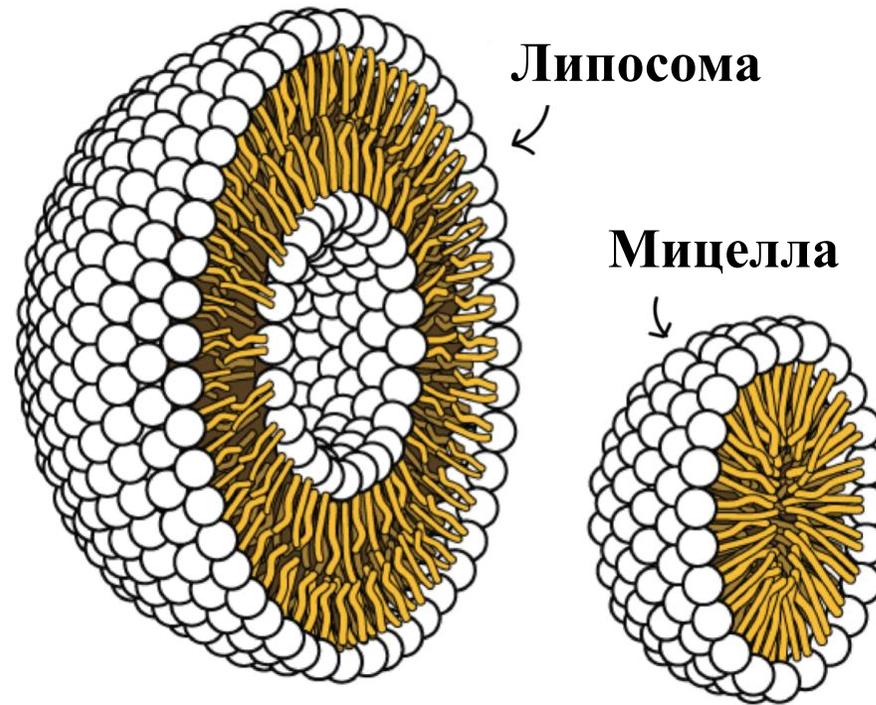
(б) Поперечные срезы липидной мицеллы и липидного бислоя. Липидные молекулы в воде в зависимости от своей формы самопроизвольно образуют одну из этих структур.

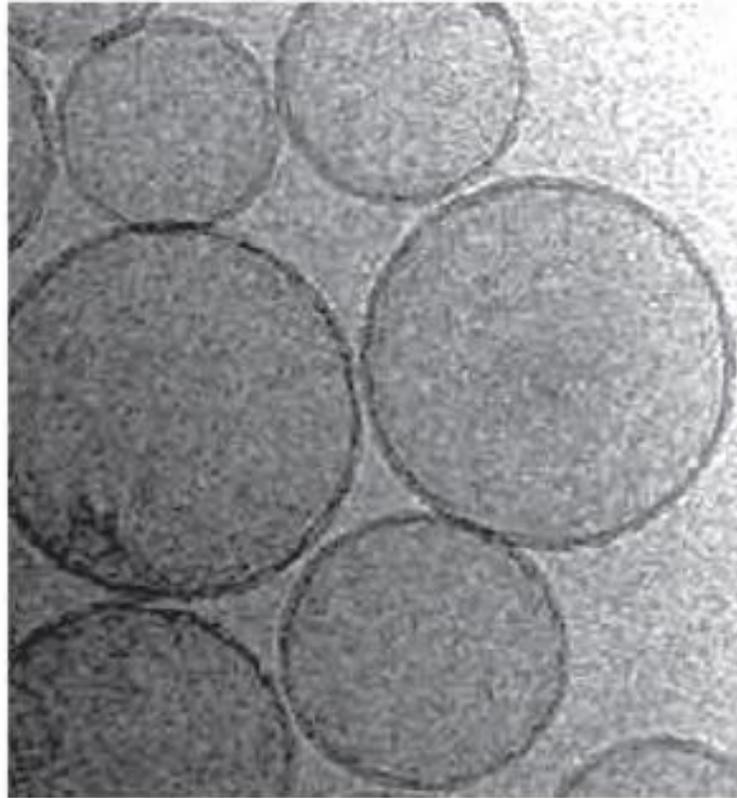
# Спонтанное замыкание фосфолипидного бислоя и формирование закрытого компартмента



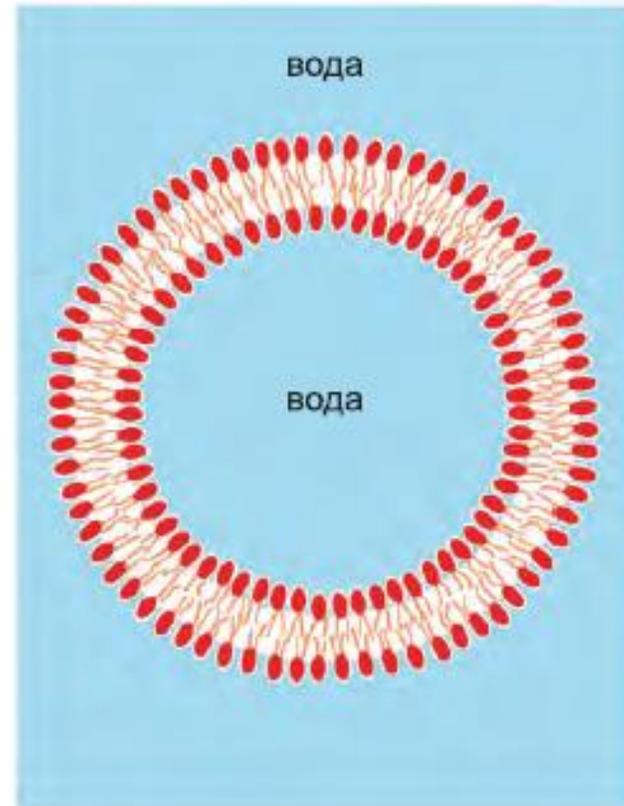
Замкнутая структура устойчива, поскольку она не позволяет гидрофобным углеводородным «хвостам» взаимодействовать с водой, что энергетически невыгодно.

Фосфолипиды, расположенные в виде бислоя, составляют основную часть плазматической мембраны. Они имеют как гидрофильные, так и гидрофобные участки.





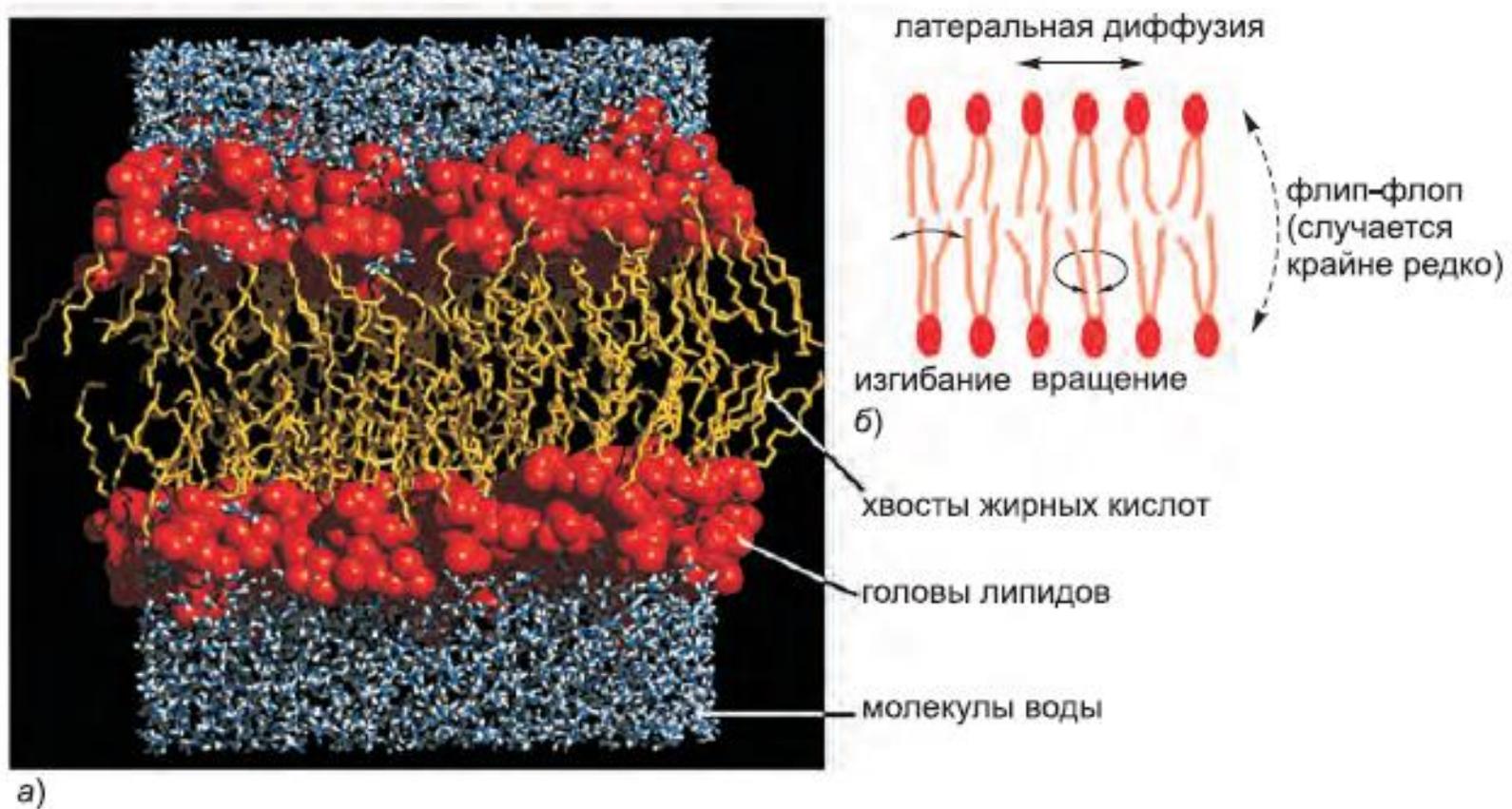
а)



б)

25 нм

**Липосомы.** (а) Электронная микрофотография нефиксированных, неокрашенных липидных везикул — липосом — в воде после быстрой заморозки при температуре жидкого азота. (б) Схема поперечного среза маленькой сферической липосомы. Липосомы широко используют в качестве модельных мембран в экспериментальных исследованиях.



**Подвижность молекул фосфолипидов в искусственном липидном бислое.** Теоретические расчеты установили положение каждого атома в модели 100 молекул фосфатидилхолина через 300 пикосекунд молекулярной динамики. . (а) «Хвосты» в одном монослое могут взаимодействовать с «хвостами» в другом. (б) Различные движения молекулы липида в бислое.

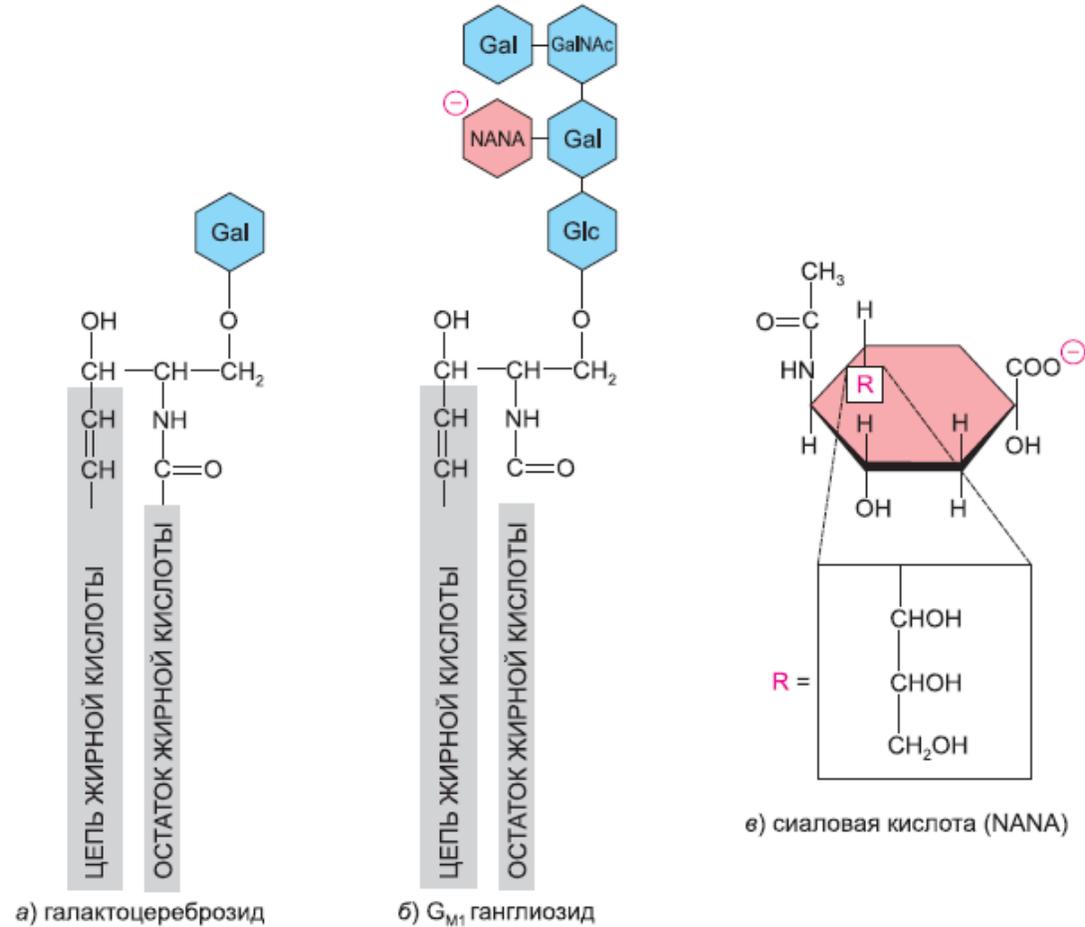
## Примерный липидный состав различных клеточных мембран

Липид	Процент от всех липидов по массе					
	Плазматическая мембрана клеток печени	Плазматическая мембрана красных клеток крови	Миелин	Митохондрия (внутренняя и внешняя мембраны)	Эндоплазматический ретикулум	Бактерия <i>E. coli</i>
Холестерин	17	23	22	3	6	0
Фосфатидл-этаноламин	7	18	15	28	17	70
Фосфатидилсерин	4	7	9	2	5	Следовые количества
Фосфатидилхолин	24	17	10	4	40	0
Сфингомиелин	19	18	8	0	5	0
Гликолипиды	7	3	28	Следовые количества	Следовые количества	0
Другие липиды	22	14	8	23	27	30

Масс-спектрометрический анализ мембранных липидов показал, что липидный состав типичной клеточной мембраны составляет 500–1 000 различных видов липидов.

## Молекулы гликолипидов

У бактерий и растений почти все гликолипиды синтезируются из глицерина, как и большинство фосфолипидов, в животных клетках почти все гликолипиды в своей основе имеют сфингозин, как и сфингомиелин.



(а) Галактоцереброзид (*нейтральным гликолипид* - сахар, формирующий его «головку», не заряжен.

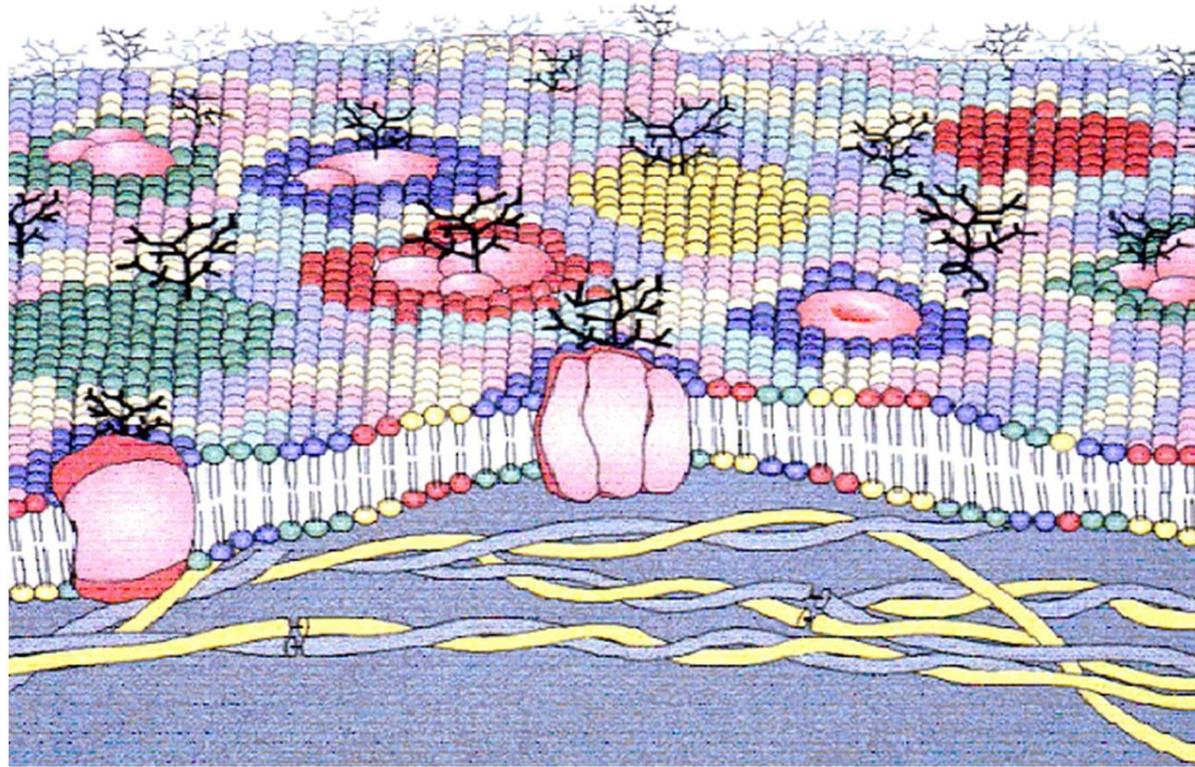
(б) Ганглиозид содержит один или несколько отрицательно заряженных остатков сиаловой кислоты (*N*-ацетилнейраминовая кислота, *англ.* *N*-acetylneuraminic acid, NANA) на (в). Gal — галактоза, Glc — глюкоза, GalNAc — *N*-ацетилгалактозамин; эти три сахара не заряжены.

**Инозитольные фосфолипиды** — минорный класс фосфолипидов. Они располагаются в цитоплазматическом монослое липидного бислоя плазматической мембраны и играют важную роль в клеточной сигнализации:

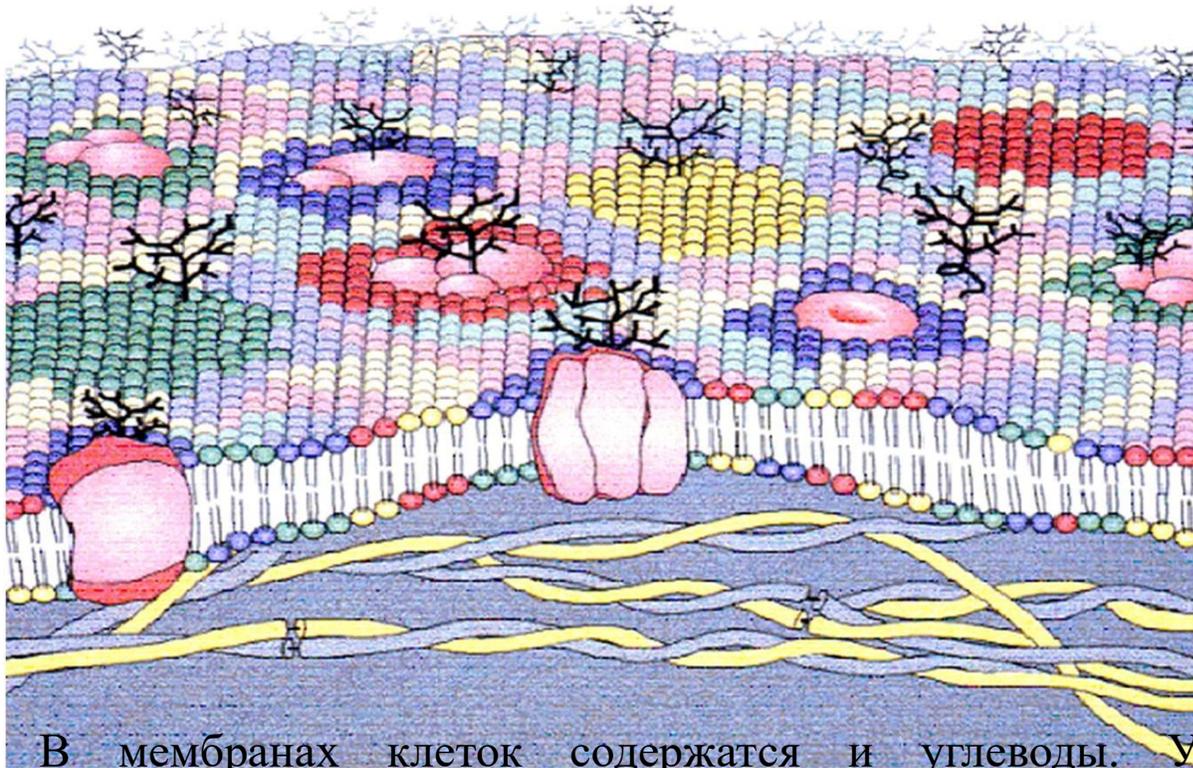
1) в ответ на внеклеточные сигналы специфические липидкиназы фосфорилируют «головки» этих липидов, создавая сайты докинга цитоплазматических сигнальных белков;

2) специфические фосфолипазы расщепляют определенные инозитольные фосфолипиды с образованием меньших сигнальных молекул.

**Мембранные белки составляют около 30 % белков, кодируемых  
геномом животных клеток.**



В плазматической мембране имеются поры. Поры окружены белками и гидрофильными группами, это делает их легко проходимыми для водорастворимых веществ.



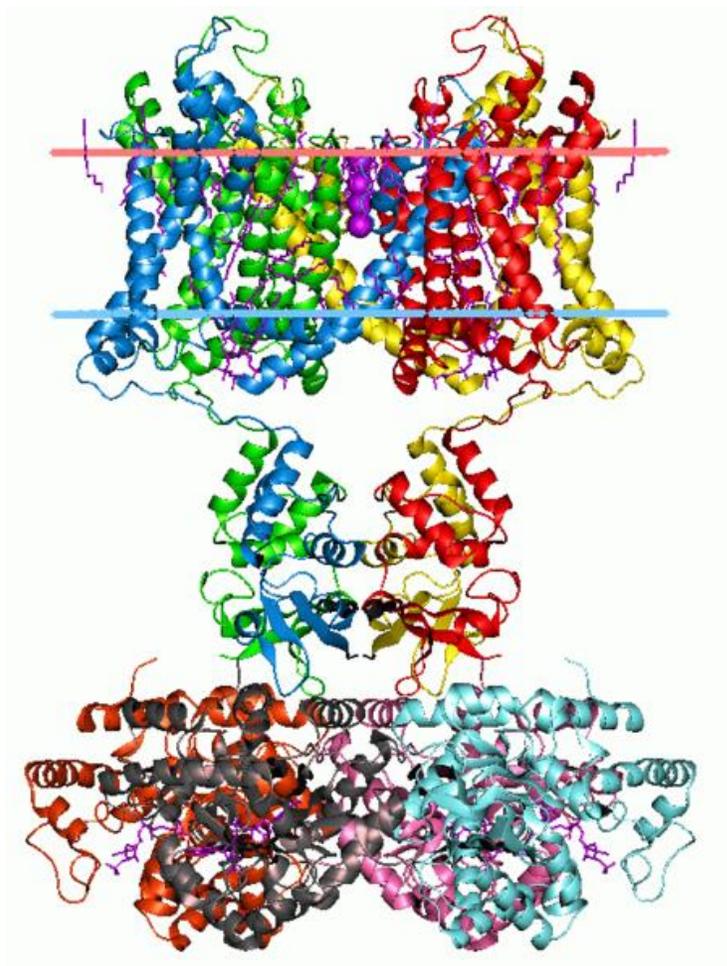
**Функция углеводных цепочек:**

рецепторная.

В мембранах клеток содержатся и углеводы. Углеводные компоненты формируют короткие цепочки, которые находятся только на внешней стороне мембраны. Некоторые полисахариды присоединяются к фосфолипидам (гликолипиды), но большинство прикрепляются к белкам и формируют гликопротеиды.

**Мембранные белки выполняют множество функций, жизненно важных для выживания организмов:**

- 1) Белки мембранных рецепторов передают сигналы между внутренней и внешней средой клетки.
- 2) Транспортные белки перемещают молекулы и ионы через мембрану.
- 3) Мембранные ферменты могут иметь множество активностей, например оксидоредуктазную, трансферазную или гидролазную.
- 4) Молекулы клеточной адгезии позволяют клеткам идентифицировать друг друга и взаимодействовать (например, белки, участвующие в иммунном ответе).



Кристаллическая структура калиевого канала Kv1.2/2.1.

Рассчитанные углеводородные границы липидного бислоя показаны красной и синей линиями.

## Свойства мембраны:

1. Жидкостьность

2. Вязкость

3. Упругость

(обеспечивается липидами)

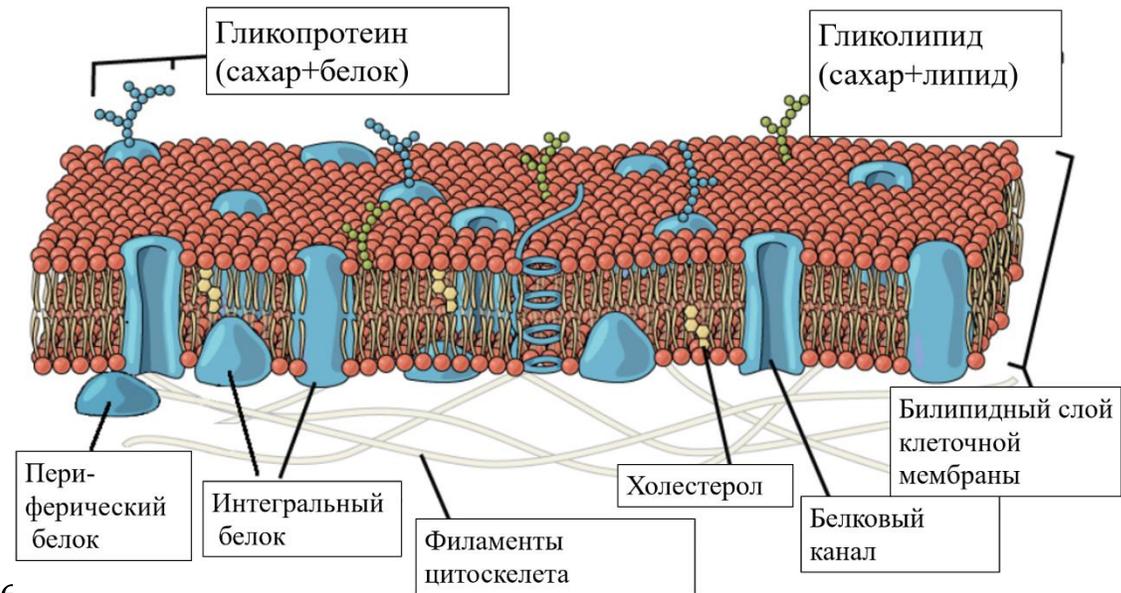
4. Жесткость

5. Избирательная проницаемость

6. Мозаичность

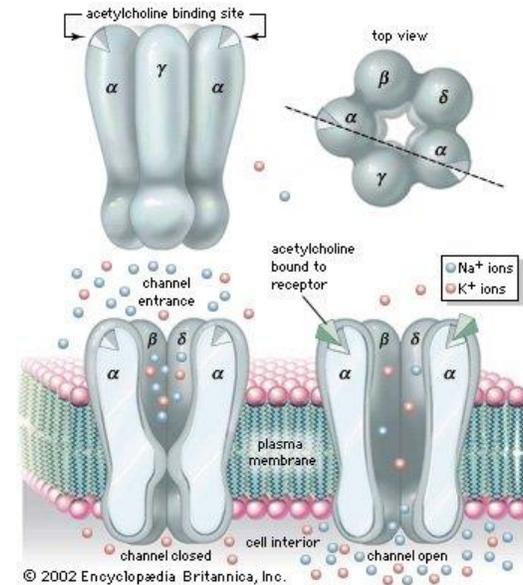
(обеспечивается белками)

7. Рост и самосборка



## Функции мембраны:

1. Энергетическая (например, мембраны крист митохондрий)
2. Синтетическая (мембраны ЭПС и аппарата Гольджи)
3. Рецепторная
4. Транспортная (перенос веществ)



## 2. Механизмы проникновения веществ в клетку.

Клеточная мембрана контролирует прохождение растворенных веществ в клетку и из клетки. Многие мелкие частицы способны пройти сквозь нее. Большие молекулы, такие как белки и крахмал, не могут пройти самостоятельно. Движение материала сквозь клеточную мембрану в или из клетки называется **транспорт**.

В основном известно три типа транспорта:

пассивный транспорт,

активный транспорт,

транспорт в мембранной упаковке.

## Пассивный транспорт характеризуется

- 1) Вещества перемещаются из области большей концентрации в область меньшей концентрации (по градиенту концентрации).
- 2) Вещества перемещаются **без** затраты энергии АТФ.
- 3) Зависит от температуры.
- 4) Зависит от давления.

## **Виды пассивного транспорта:**

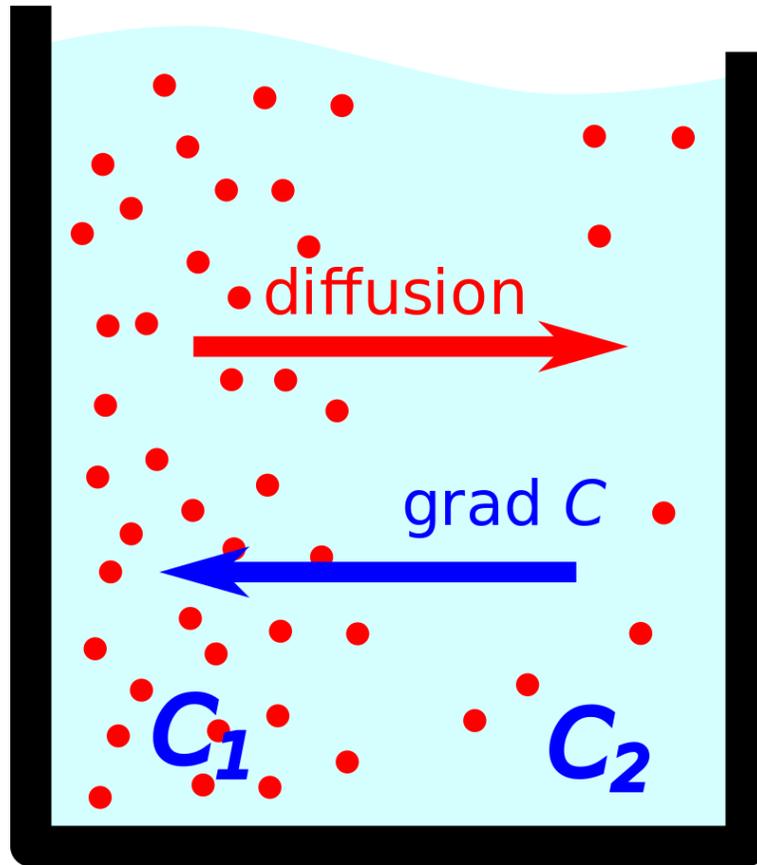
- 1) Простая диффузия
- 2) Облегченная диффузия
- 3) Осмос

**Диффузия** – перенос молекул вещества из области большей концентрации в область меньшей концентрации без расщепления молекул АТФ.

**Осмоз** – перенос молекул растворителя (воды, спиртов, жиров) из области большей концентрации растворителя в область меньшей концентрации растворителя.

**Диффузия** является важным процессом в движении молекул и ионов в и их клетки. Например, при дыхании, концентрация кислорода в клетках будет ниже, чем в крови и тканевой жидкости. В результате концентрационного градиента молекула кислорода диффундирует в клетку из вне. Концентрация углекислого газа выше внутри клетки, где он формируется. В результате этого молекулы углекислого газа диффундируют из клетки. В отношении кислорода и углекислого газа мембрана является полностью проницаемой для этих газов – это называется простой диффузией.

## Диффузия через плазматическую мембрану

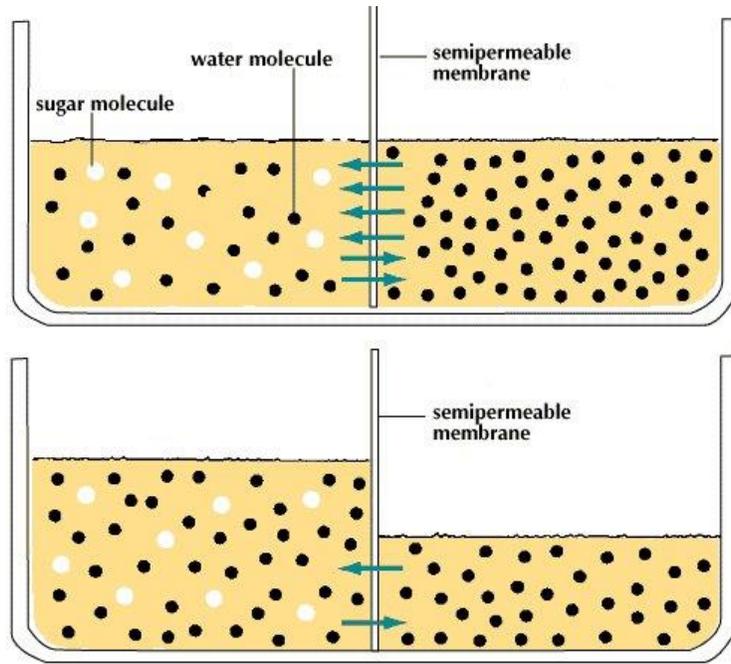


Принцип проникновения можно проиллюстрировать различиями в диффузии сахара и воды через мембрану. Крупные молекулы сахара в растворе не могут пройти через мембрану в воду (вверху). Напротив, небольшие молекулы воды легко диффундируют через мембрану (внизу). Способность воды легко проникать через мембраны жизненно важна для установления равновесия.

## **Диффузия**

Некоторые вещества, такие как глюкоза, не способны диффундировать быстро через клеточную мембрану сами. Они соединяются с белками в клеточной мембране и белки переносят их сквозь мембрану. Это называется облегченная диффузия.

## Диффузия через плазматическую мембрану



Принцип проникновения можно проиллюстрировать различиями в диффузии сахара и воды через мембрану. Крупные молекулы сахара в растворе не могут пройти через мембрану в воду (вверху). Напротив, небольшие молекулы воды легко диффундируют через мембрану (внизу). Способность воды легко проникать через мембраны жизненно важна для установления равновесия.

### 3. Осмотические свойства клеток.

## **Осмос**

Плазматическая мембрана является **избирательно проницаемой** (полупроницаемой), т.е. позволяет проникать одним веществам, а другим – нет.

Мембрана является проницаемой для молекул воды, но непроницаемой для таких больших молекул, как сахар. Это движение молекул воды через полупроницаемую мембрану называют **осмосом**.

Критическое давление, которое развивается в растворе при прохождении молекул воды при осмосе, называется **осмотическим давлением**.

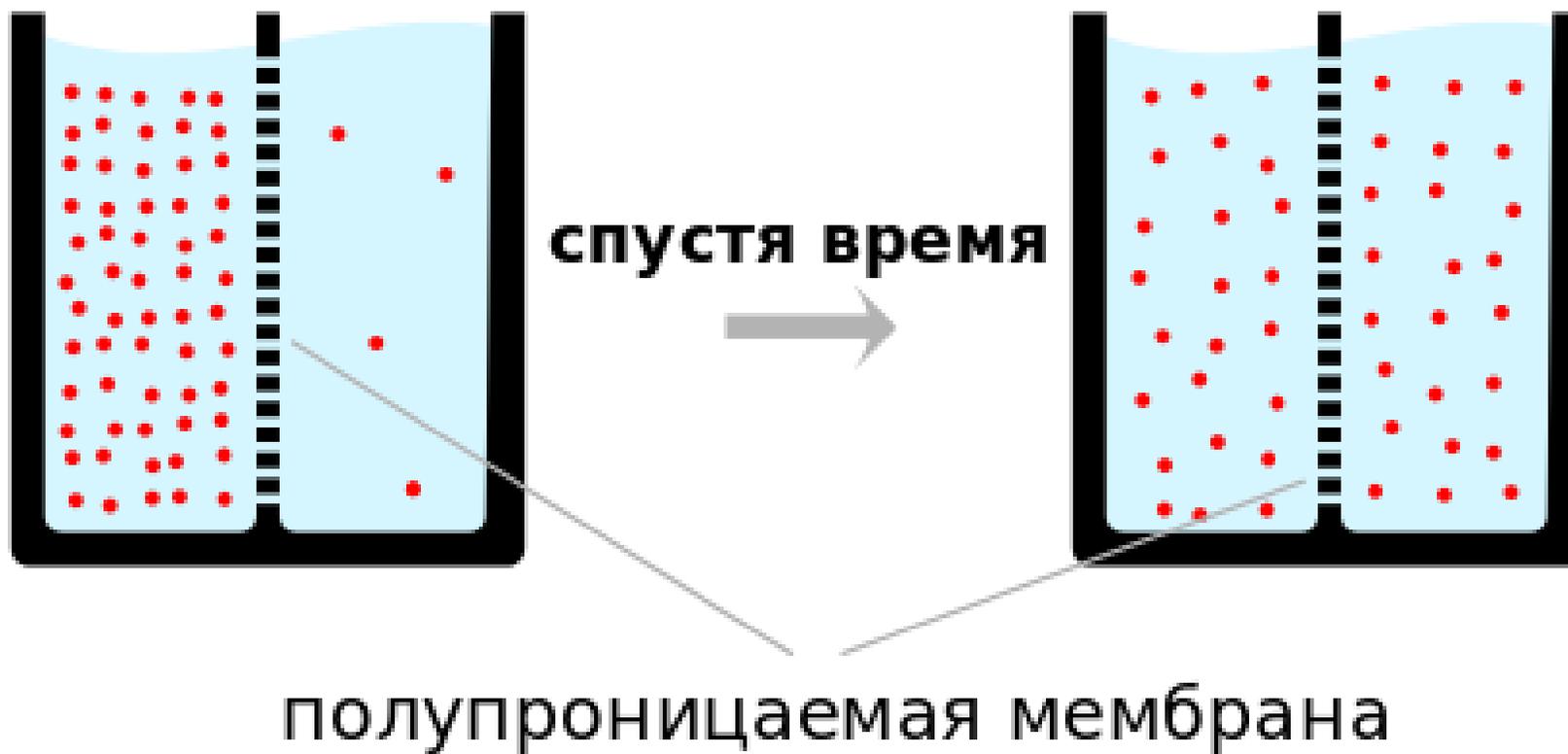
## **Осмоз**

Растворы содержат молекулы или ионы одних субстанций (**растворенное вещество**), растворенные в других (**растворитель**). В биологических системах растворителем является вода. Осмос происходит тогда, когда молекулы растворителя отделяются от молекул растворенного вещества полупроницаемой мембраной. Если концентрация растворенных веществ является одинаковой с обеих сторон мембраны, молекулы воды будут двигаться в равной мере в обоих направлениях.

## Растворы

Если клетка окружена чистой водой, или концентрация вещества ниже, чем в клетке, вода втекает в клетку путем осмоса и клетка разбухает. Раствор называют **гипотоническим** для клетки. Если клетка окружена раствором в котором концентрация вещества выше, чем в клетке, вода вытекает из клетки, которая в следствии сжимается. В этом случае внешний раствор называют **гипертоническим** для клетки. 0,9 %-раствор NaCl (натрий хлор) является изотоническим для клеток человека, и если эритроциты помещаются в такой раствор, они не будут ни сжиматься, ни разбухать. Если они помещаются в гипертонический раствор солей, они заметно сжимаются. Это известно как **зазубривание** (кренация) эритроцита. Если эритроциты поместить в воду (гипертонический раствор), они разбухают и могут даже лопнуть. Этот феномен известен как **гемолиз**.

Схема осмоса через полупроницаемую мембрану

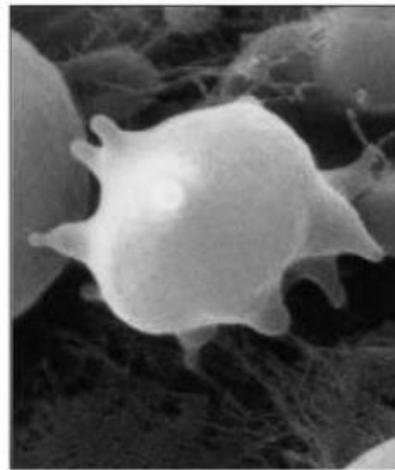


В клетках растений концентрация растворителя выше, чем в окружающей среде. Растворитель находится в основном в соке вакуоли и окружен двумя избирательно проницаемыми мембранами – плазматической мембраной и тонопластом. Когда клетки окружаются слабым раствором, вода входит в вакуоль путем осмоса. В результате этого клетки набухают, но не лопаются, потому что целлюлозная стенка устойчива к любым воздействиям на клетку. Вода входит в вакуоль путем осмоса, когда внешнее гидростатическое давление выше, чем давление протопласта на клеточную стенку. Это называется **тургорным давлением**. Тургор играет важную роль в поддержании растений, и в особенности, их внешнего вида и формы.

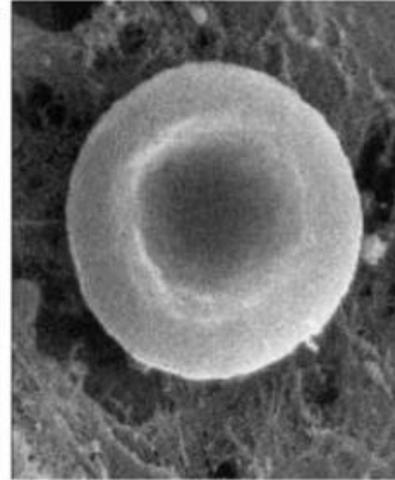
Если клетку помещают в раствор, в котором концентрация веществ выше, чем в клетке – происходит отхождение протопласта от клеточной стенки. Это называется **плазмолиз**.

**Эффект тоничности на эритроцитах**  
(a) в гипертоничном растворе (2% NaCl)  
(b) в изотоничном (0.9% NaCl)  
(c) в гипотоничном растворе

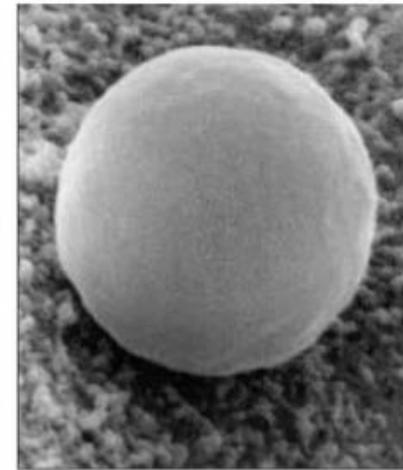
**Эритроцит, помещенный в гипертонический и гипотонический растворы**



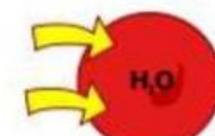
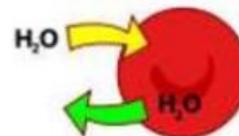
Hypertonic



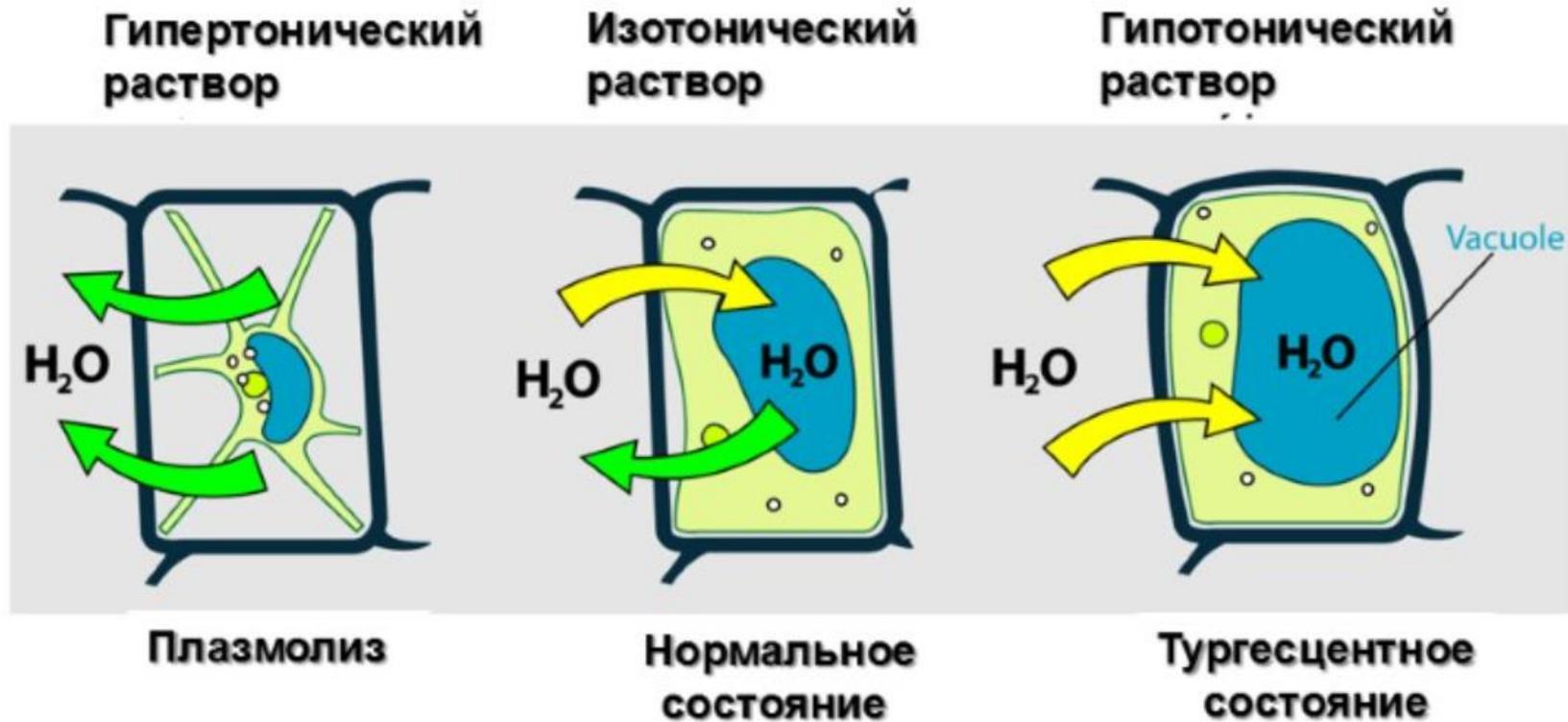
Isotonic



Hypotonic



# Схема поведения растительной клетки, помещенной в гипотонический или гипертонический раствор



## **Активный транспорт характеризуется**

- 1) Вещества проникают из области меньшей концентрации вещества в сторону большей концентрации вещества (против градиента концентрации).
- 2) Транспорт идет с использованием белков переносчиков
- 3) С затратой энергии.

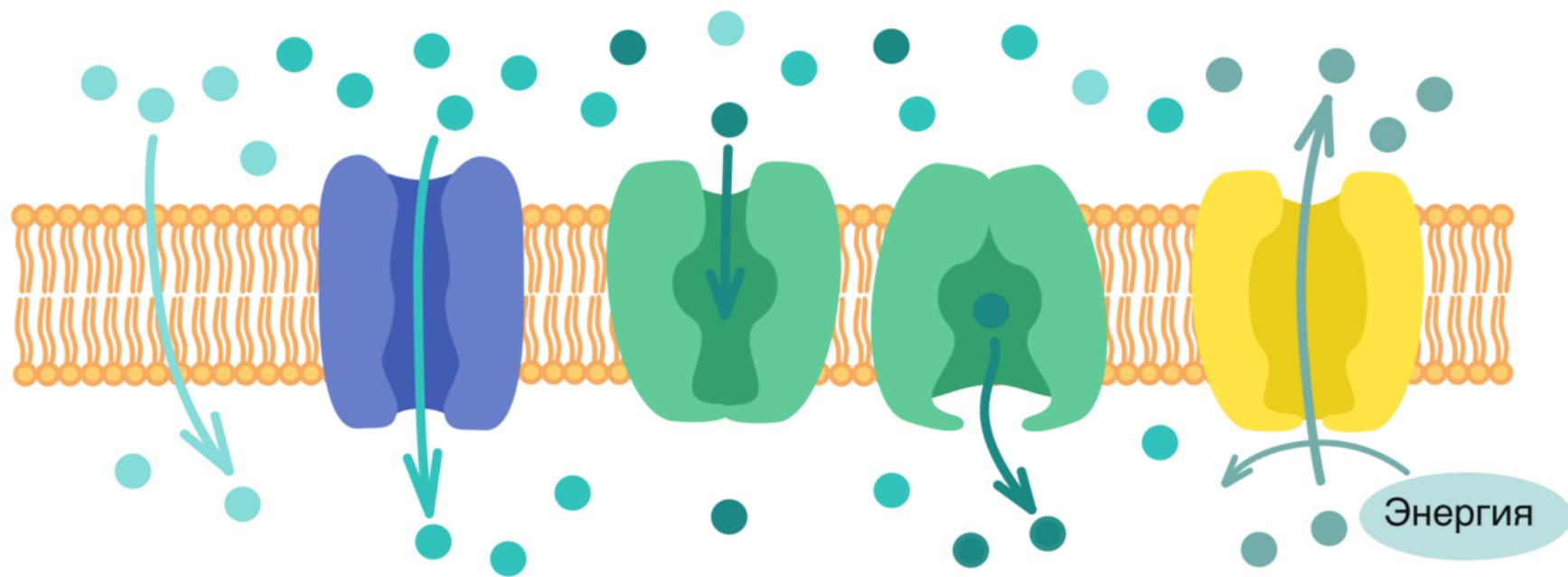
## **Активный транспорт характеризуется**

Активный транспорт имеет место только в живых системах, которые активно продуцируют энергию при дыхании. Необходимая энергия вырабатывается (происходит) при гидролизе АТФ.

Многие животные и растительные клетки поглощают ионы калия, но выводят ионы натрия. Механизм, отвечающий за это называют **калий-натриевым насосом**.

# Модель активного переноса низкомолекулярных веществ и ионов через клеточную мембрану





**Простая  
диффузия**

Диффузия  
через канал

Диффузия с  
помощью  
переносчика

**Активный  
транспорт**

Энергия

**Облегчённая диффузия**

## Транспорт в мембранной упаковке

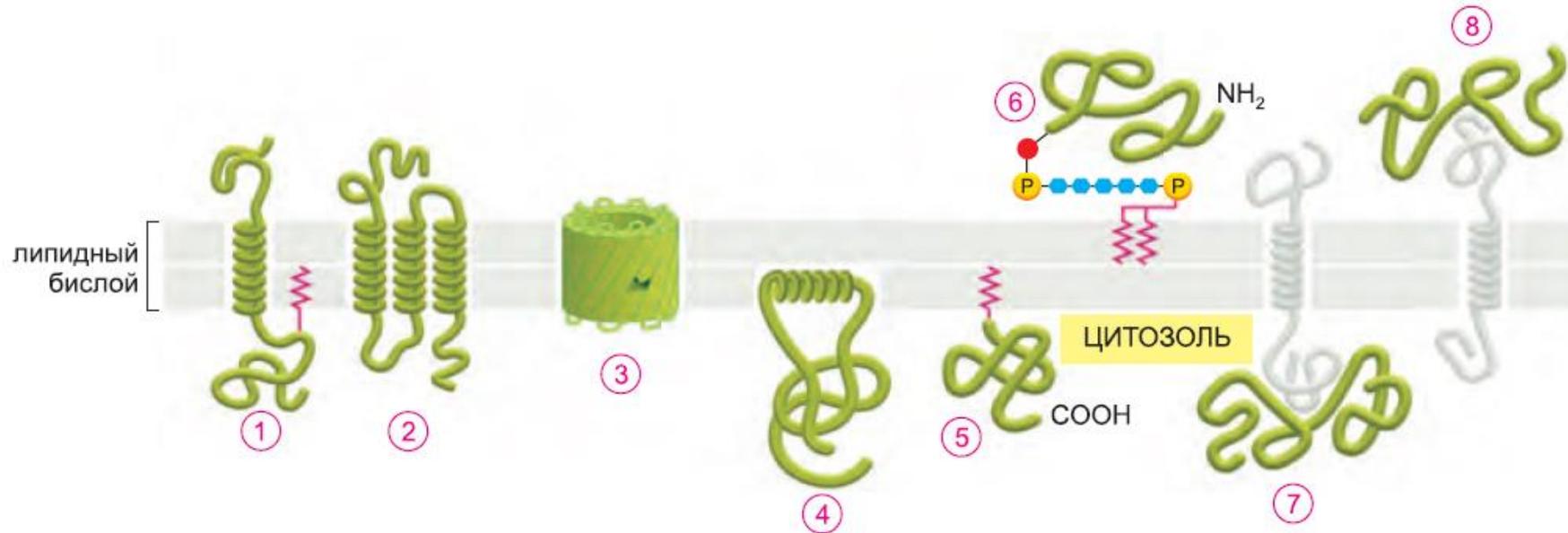
Различают **Эндоцитоз** – захват и поглощение материала из внешней среды и **Экзоцитоз** – механизм опорожнения везикул (выброс материала из клетки во внешнюю среду).

К эндоцитозу относят фагоцитоз и пиноцитоз.

Характеристика:

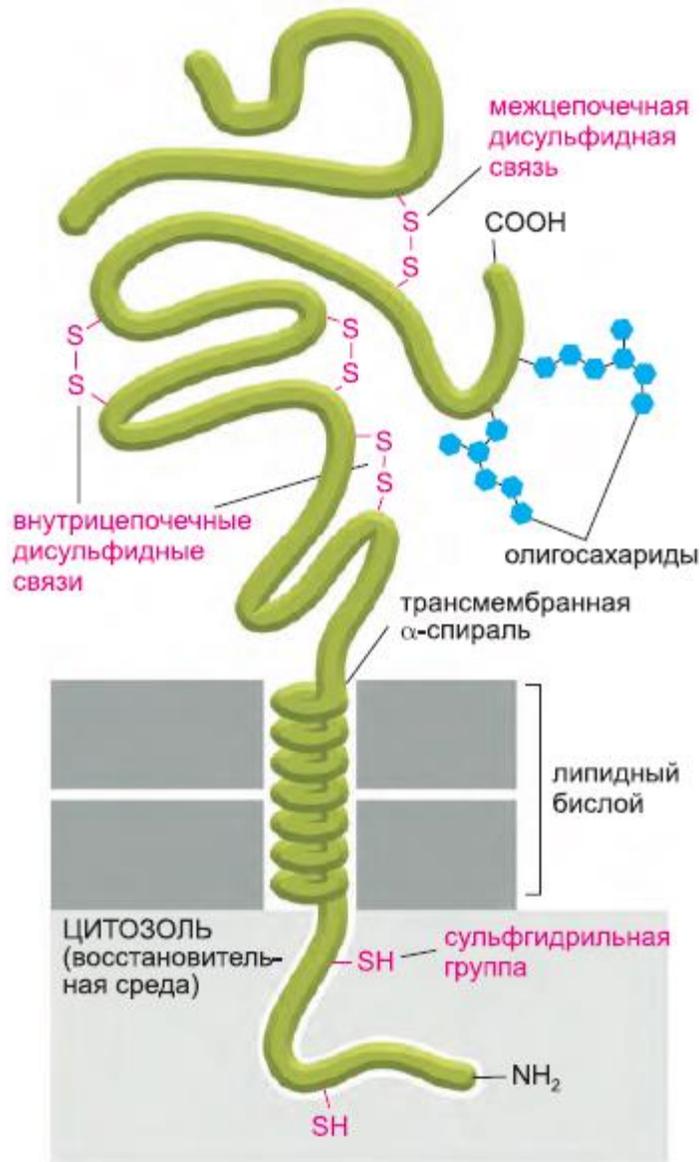
- 1) Процесс избирательный (клетки выбирают какую частицу захватить)
- 2) Необходим внеклеточный  $Ca^{2+}$
- 3) Развитая система микрофиламентов
- 4) Процесс идет с затратой энергии

## Различные способы прикрепления мембранных белков к липидному бислою.

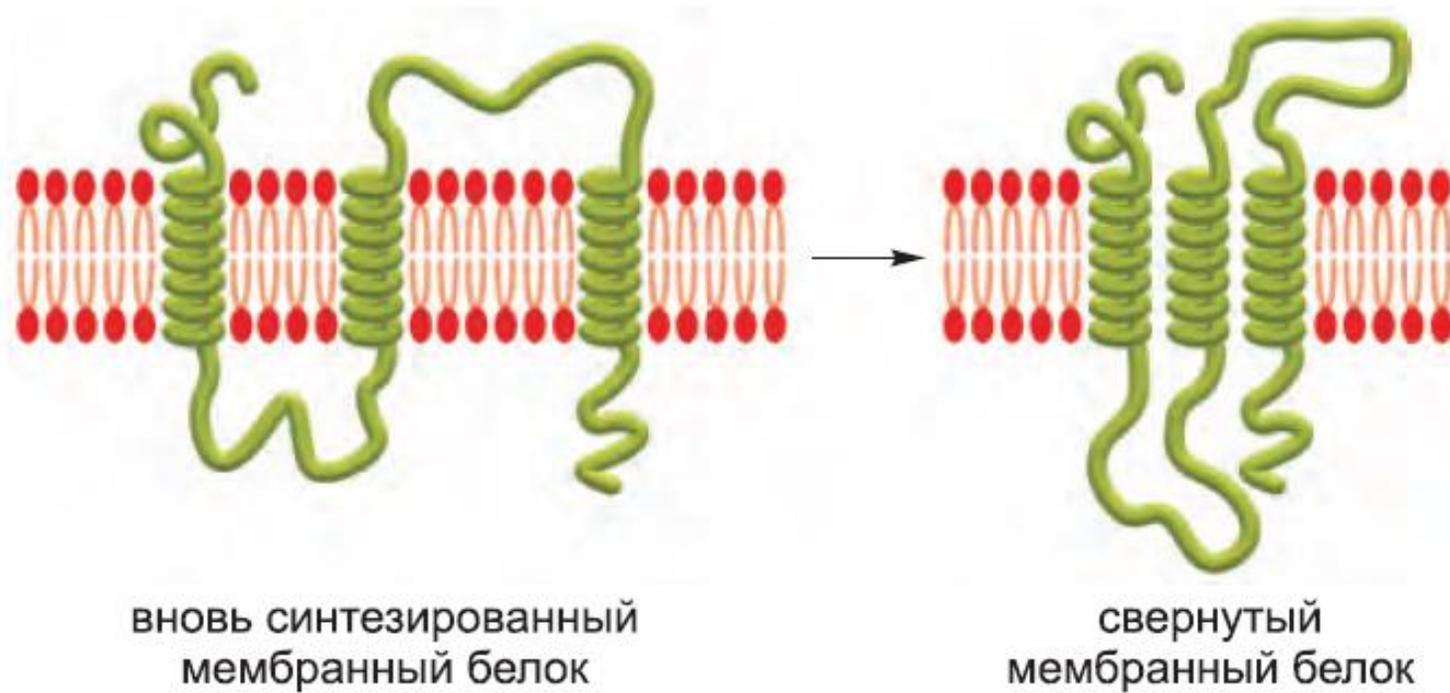


Трансмембранные белки простирается через мембрану в виде (1) единственной  $\alpha$ -спирали, (2) нескольких  $\alpha$ -спиралей или (3) свернутых  $\beta$ -структур ( $\beta$ -бочонка). «Однопроходные» и «многопроходные» белки несут ковалентно связанную жирнокислотную цепь, входящую в цитоплазматический липидный монослой (1). Другие мембранные белки полностью располагаются только с одной стороны мембраны. (4) Некоторые из них заякорены на цитоплазматической поверхности амфифильной  $\alpha$ -спиралью, которая проникает в цитоплазматический монослой своей гидрофобной стороной. (5) Другие белки взаимодействуют с бислоем только через ковалентно связанную липидную цепь – либо жирнокислотную, либо пренильную группу — в цитоплазматическом монослое или (6) через олигосахаридный линкер (GPI-якорь), связанный с фосфатидилинозитолом в нецитоплазматическом монослое. (7, 8) Наконец, многие белки связаны с мембраной исключительно за счет нековалентных взаимодействий с другими мембранными белками.

# Однопроходный мембранный белок

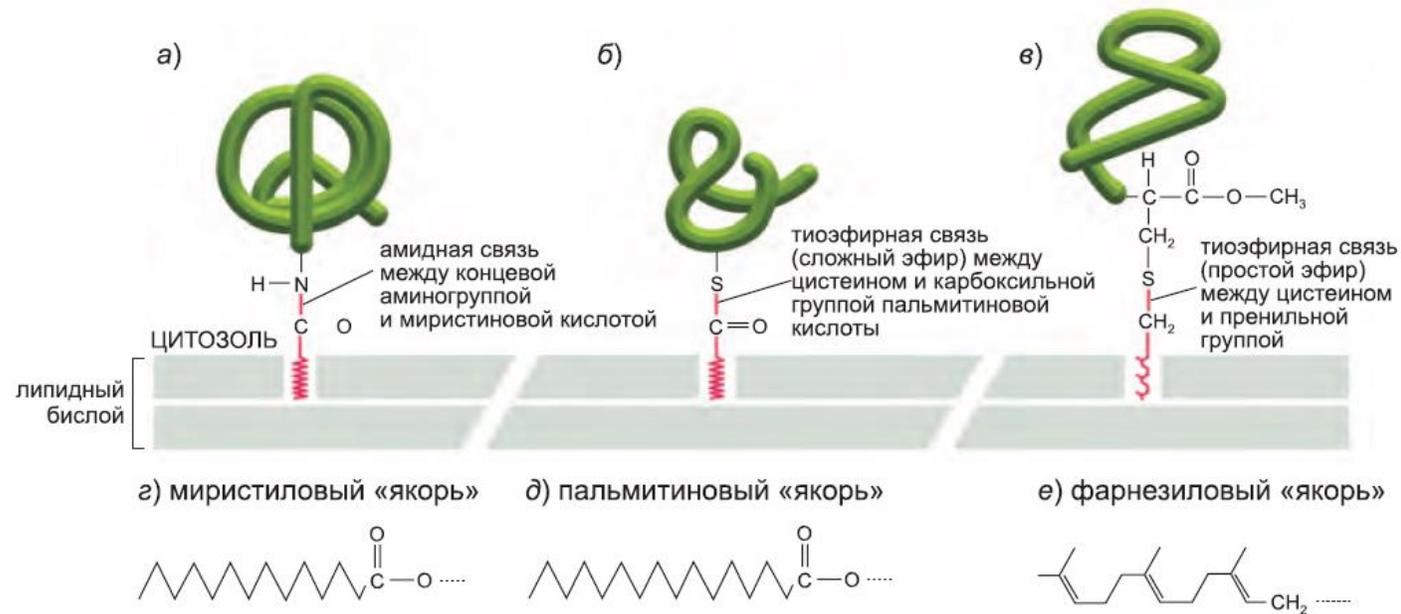


Однопроходный мембранный белок. Полипептидная цепь проходит через бислой в виде правозакрученной  $\alpha$ -спирали, а все олигосахаридные цепи и дисульфидные связи располагаются на внешней стороне мембраны. Сульфгидрильные группы в цитоплазматическом домене белка обычно не образуют дисульфидные связи, поскольку восстановительная среда цитозоля поддерживает эти группы в восстановленном ( $-SH$ ) состоянии.



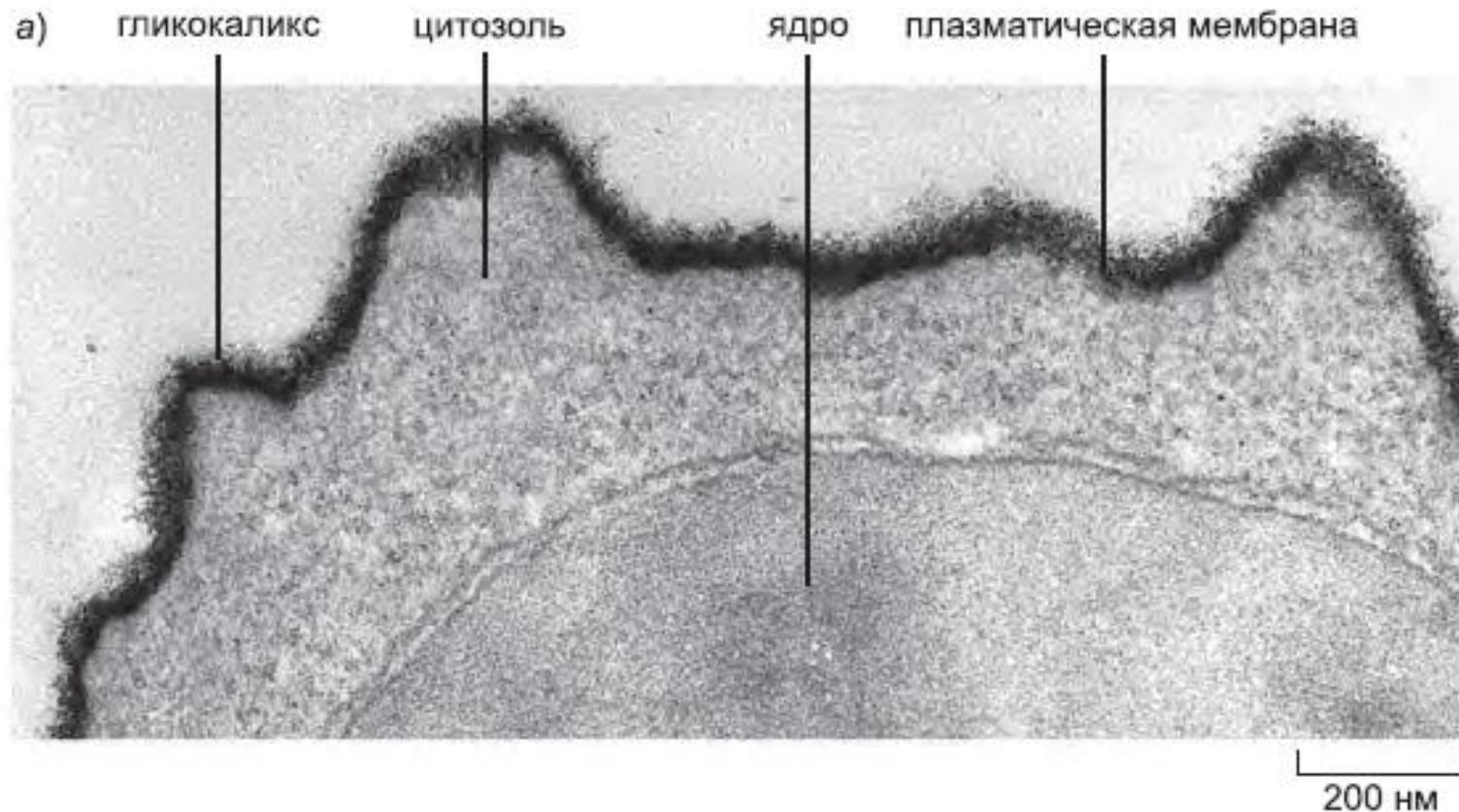
**Этапы фолдинга многопроходного трансмембранного белка.** Когда синтезированные трансмембранные  $\alpha$ -спирали проникают в липидный бислои, они оказываются в окружении липидных молекул. По мере сворачивания белка контакты между спиралями вытесняют некоторые из молекул липидов, окружающих спирали.

# Присоединение мембранных белков через жирнокислотную цепь или пренильную группу

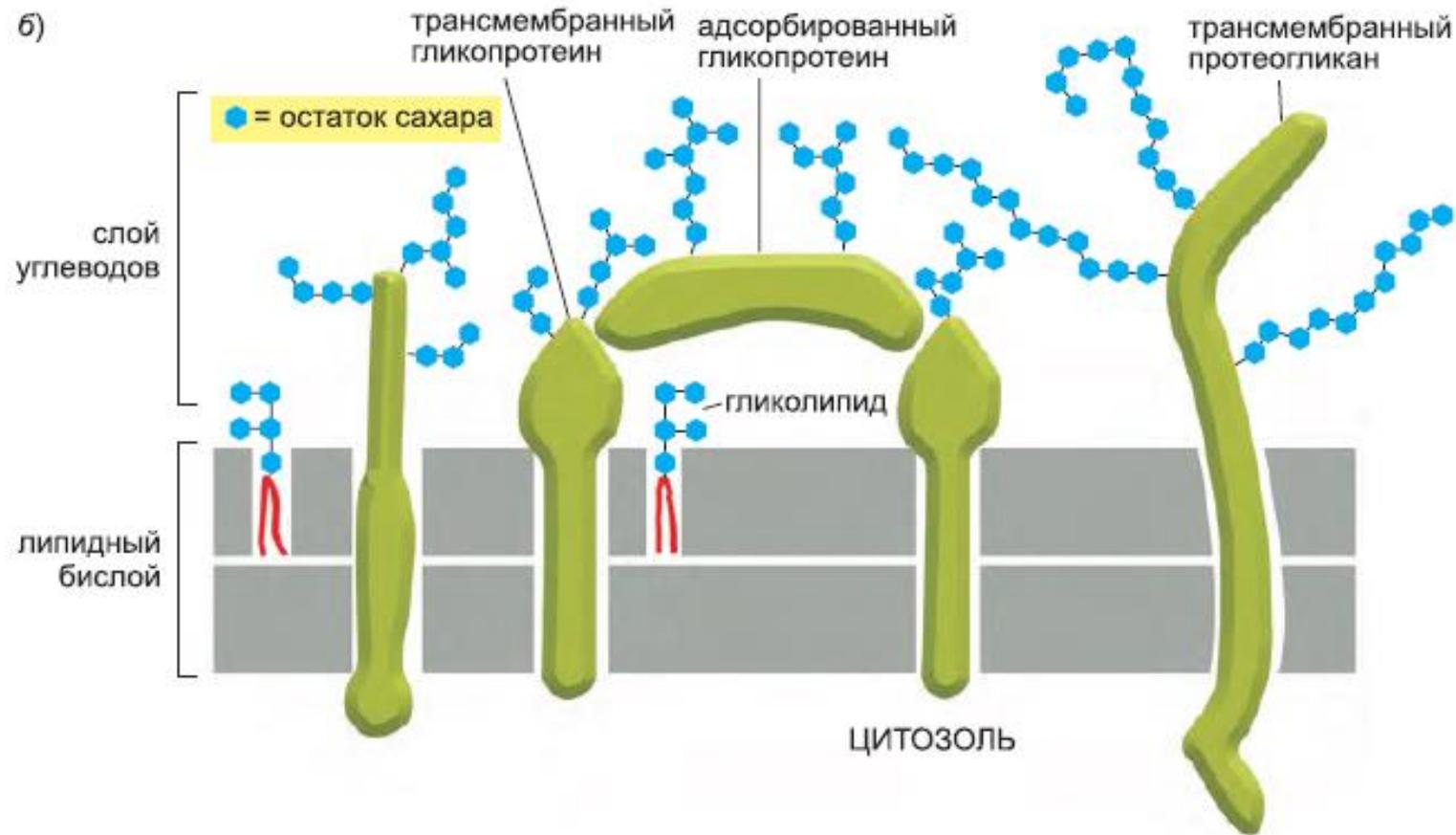


Ковалентная связь посредством одного из этих двух типов липидов позволяет присоединить водорастворимые белки к мембране после их синтеза в цитозоле. (а) Жирнокислотная цепь (миристиновая кислота) присоединяется через амидную связь к N-концевому глицину. (б) Жирнокислотная цепь (пальмитиновая кислота) присоединяется посредством тиосложноэфирной связи к цистеину. (в) Пренильная группа (либо фарнезильная, либо более длинная геранил-геранильная группа) присоединяется через тиоэфирную связь к цистеиновому остатку, который сначала располагается на расстоянии четырех остатков от С-конца белка. Структуры липидных якорей показаны внизу: (г) миристиновый якорь (14-углеродная насыщенная жирная кислота), (д) пальмитиновый якорь (16-углеродная насыщенная жирная кислота) и (е) фарнезильный якорь (15-углеродная ненасыщенная углеводородная цепь).

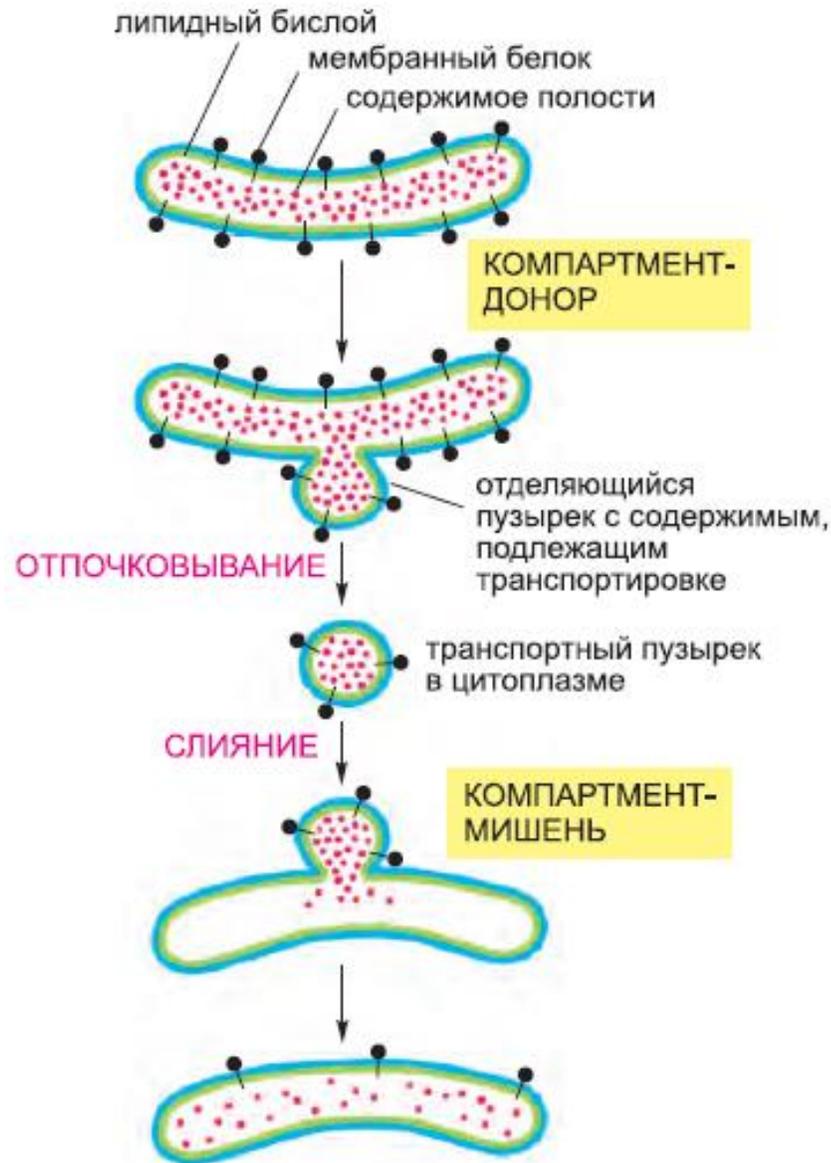
## Углеводный слой на поверхности клетки



Электронная микрофотография поверхности лимфоцита, окрашенного рутением красным, виден толстый обогащенный углеводами слой, окружающий клетку. (б) Углеводный слой состоит из олигосахаридных боковых цепей гликолипидов, интегральных мембранных гликопротеинов и полисахаридных цепей интегральных мембранных протеогликанов.



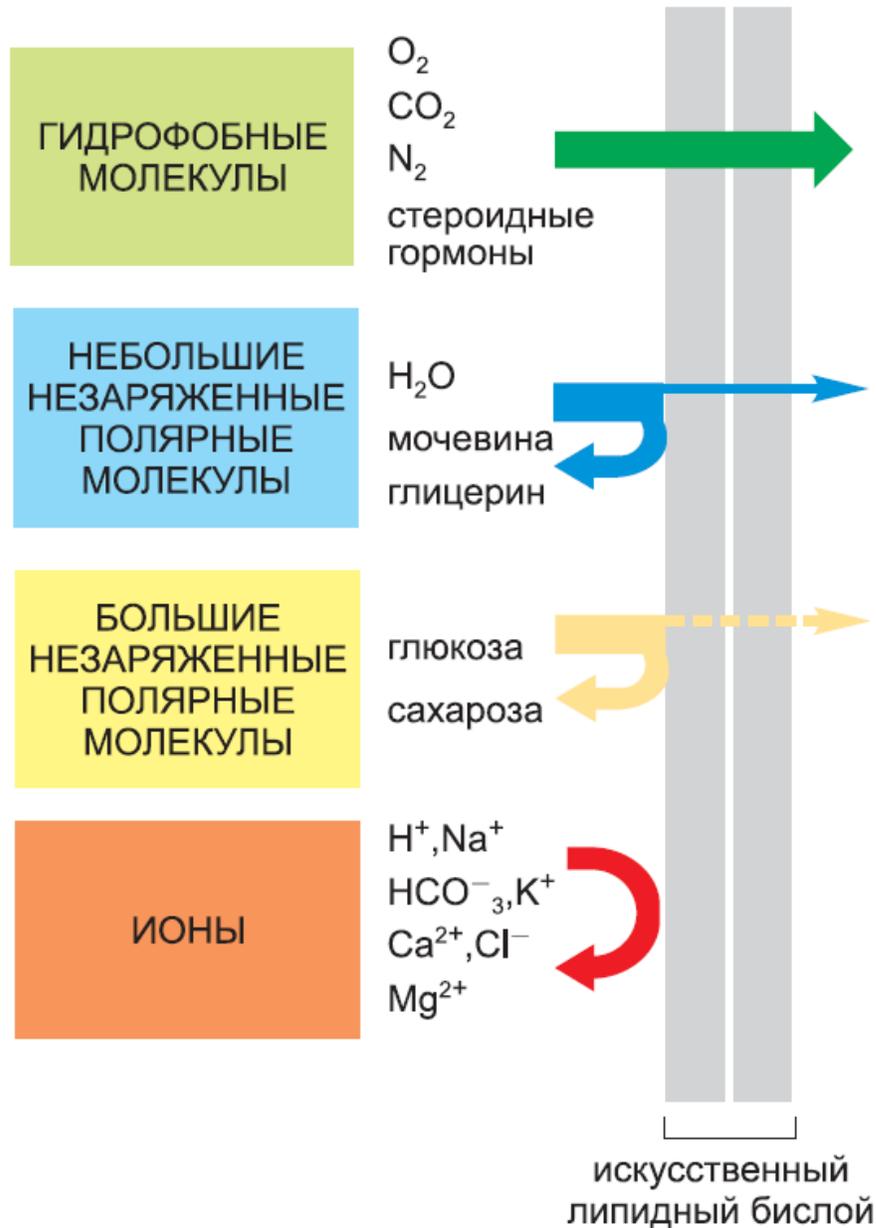
Углеводный слой состоит из олигосахаридных боковых цепей гликолипидов, интегральных мембранных гликопротеинов и полисахаридных цепей интегральных мембранных протеогликанов. Адсорбированные гликопротеины и адсорбированные протеогликаны (не показаны) также вносят вклад в углеводный слой многих клеток. Все углеводы располагаются на нецитоплазматической стороне мембраны.



Отпочковывание и слияние пузырьков во время везикулярного транспорта. Транспортные пузырьки отпочковываются от одного компартмента (донора) и сливаются с другим (мишенью). В процессе растворимое содержимое (красные точки) переносится из люмена в люмен. Обратите внимание, что мембрана также переносится, и что исходная ориентация как белков, так и липидов в мембране донорного компартмента сохраняется в мембране компартмента-мишени. Таким образом, мембранные белки сохраняют свою асимметричную ориентацию, т. е. одни и те же домены сообщаются с цитозолем.

## Сравнение концентраций ионов внутри и снаружи типичной клетки млекопитающих

Компонент	Внутриклеточная концентрация мМ	Внеклеточная концентрация мМ
Катионы		
Na <sup>+</sup>	5–15	145
K <sup>+</sup>	140	5
Mg <sup>2+</sup>	0,5	1–5
Ca <sup>2+</sup>	10 <sup>4</sup>	1–2
H <sup>+</sup>	7 × 10 <sup>5</sup> (10 <sup>7.2</sup> М или рН = 7,2)	4 × 10 <sup>5</sup> (10 <sup>7.4</sup> М или рН = 7,4)
Анионы*		
Cl <sup>-</sup>	5–15	110



**Относительная проницаемость искусственного липидного бислоя для различных классов молекул.**

Чем меньше молекула и, что важнее, чем слабее она связывается с водой, тем быстрее она диффундирует через липидный бислой.



**Относительная проницаемость искусственного липидного бислоя для различных классов молекул.**

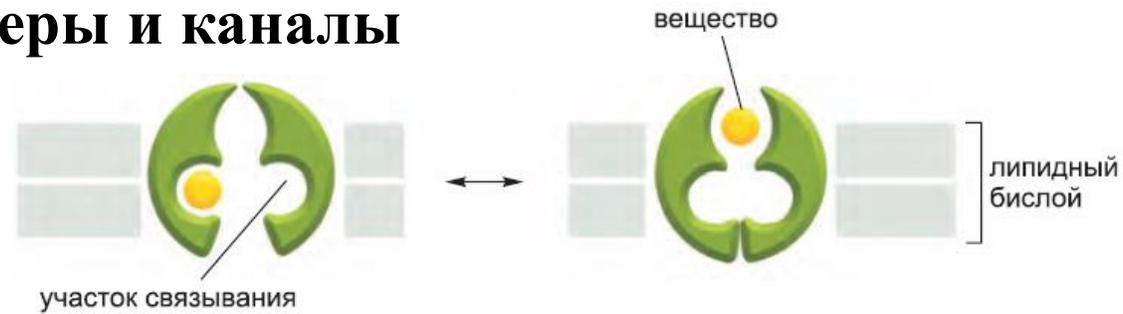
Чем меньше молекула и, что важнее, чем слабее она связывается с водой, тем быстрее она диффундирует через липидный бислой.

## **Два основных класса мембранных транспортных белков — транспортеры и каналы.**

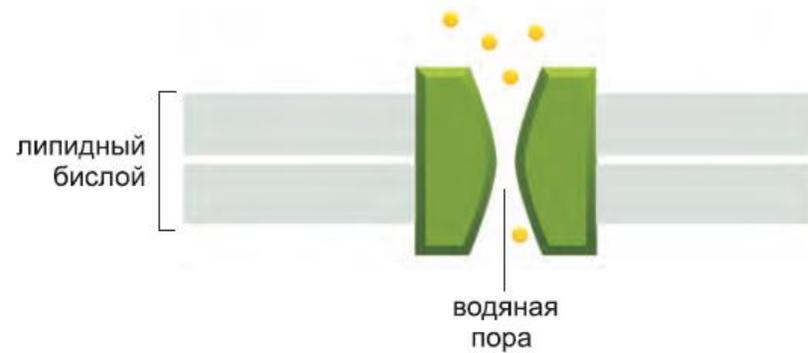
**Транспортеры** (*переносчики* или *пермеазы*) связывают определенное растворенное вещество и претерпевают серию конформационных перестроек, позволяющих связанной молекуле пройти через мембрану.

**Каналы**, гораздо слабее взаимодействуют с растворенным веществом и формируют в липидном бислое заполненные водой поры; когда они открыты, определенные растворенные вещества (обычно неорганические ионы соответствующего заряда и размера) свободно проходят через них и, следовательно, пересекают мембрану.

# Транспортеры и каналы



а) БЕЛОК-ПЕРЕНОСЧИК

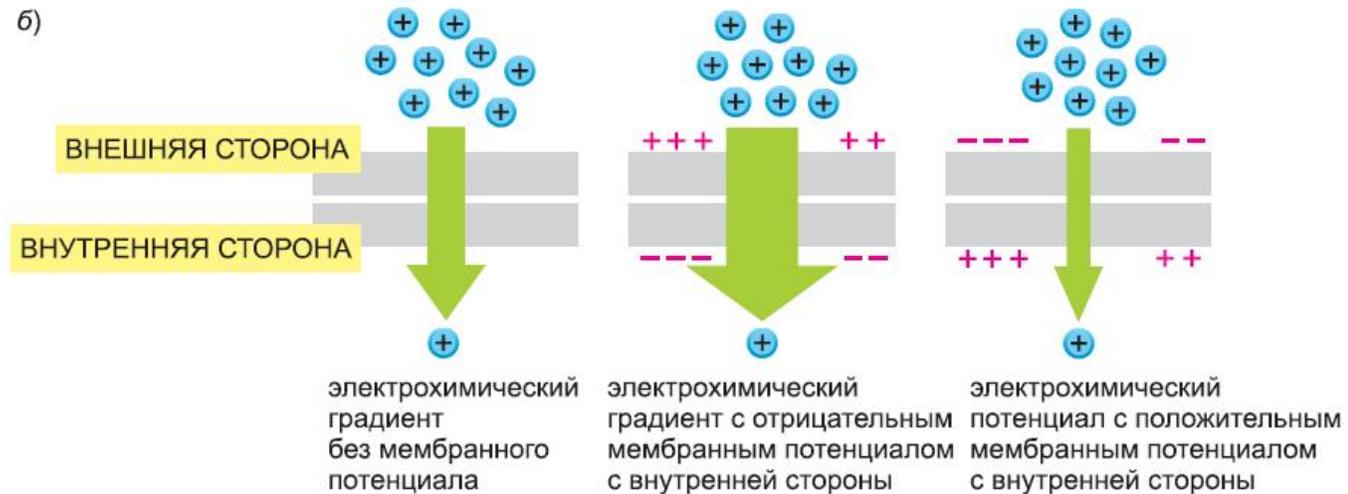
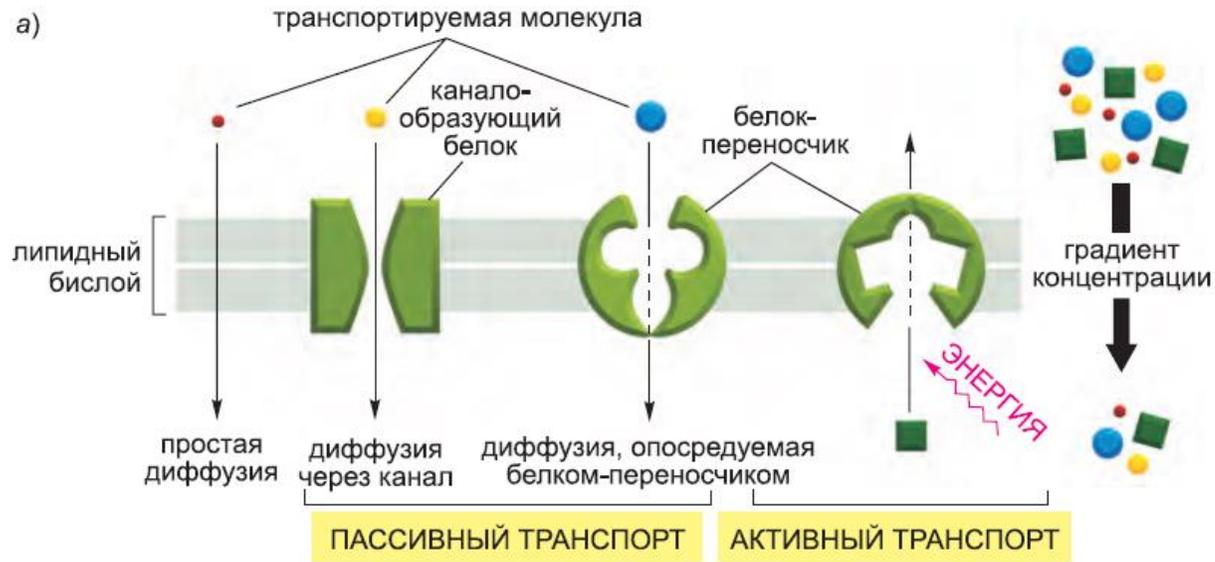


б) КАНАЛООБРАЗУЮЩИЙ БЕЛОК

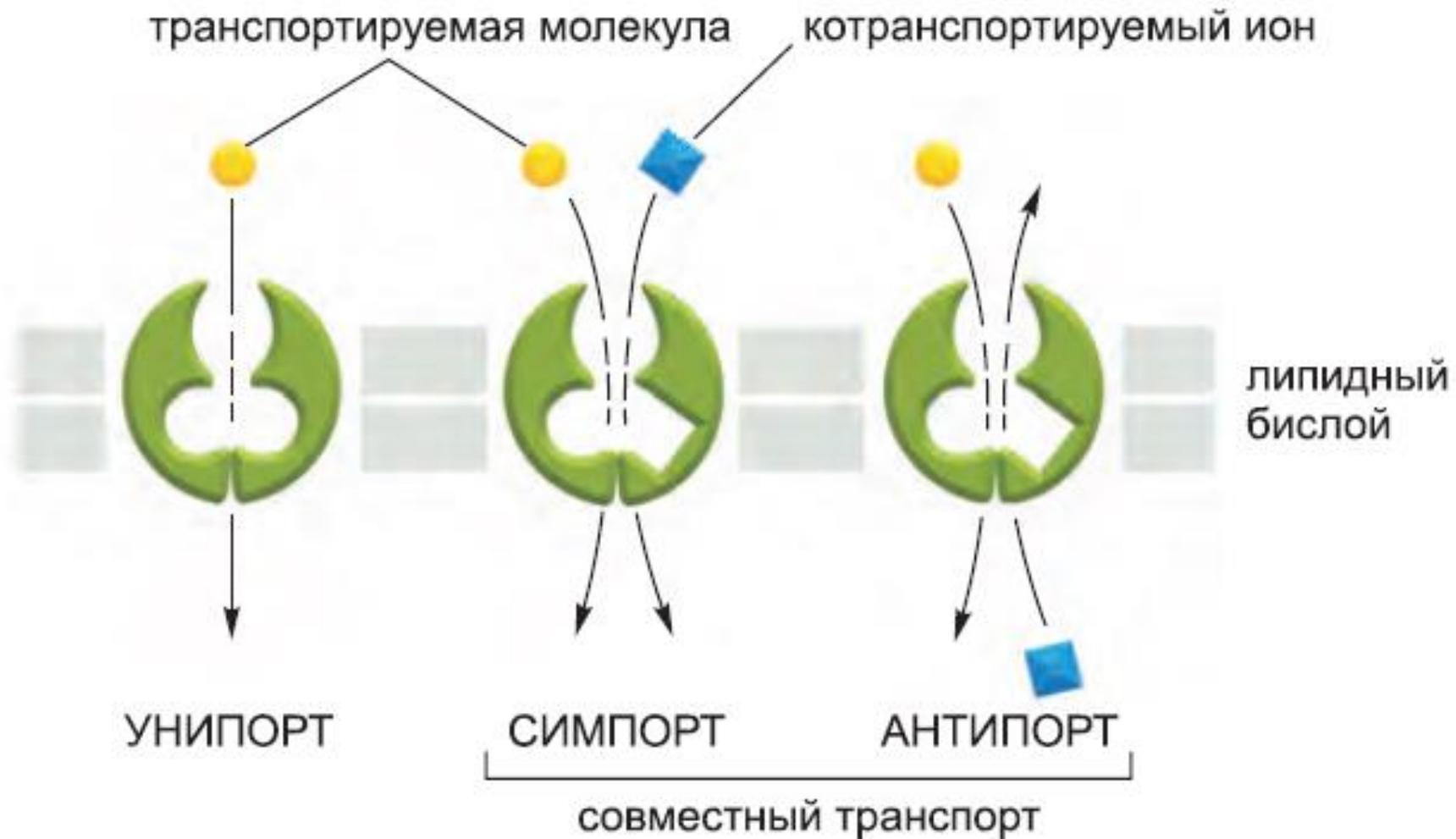
(а) Транспортер меняет свою конформацию таким образом, чтобы сайт связывания растворенного вещества попеременно располагался сначала на одной стороне бислоя, а затем на другой.

(б) Белок-канал, напротив, образует в липидном бислое заполненную водой пору, через которую могут диффундировать определенные вещества.

# Сравнение активного и пассивного транспорта



## Три типа сопряженного транспорта транспортерами



## Три класса АТР-зависимых насосов

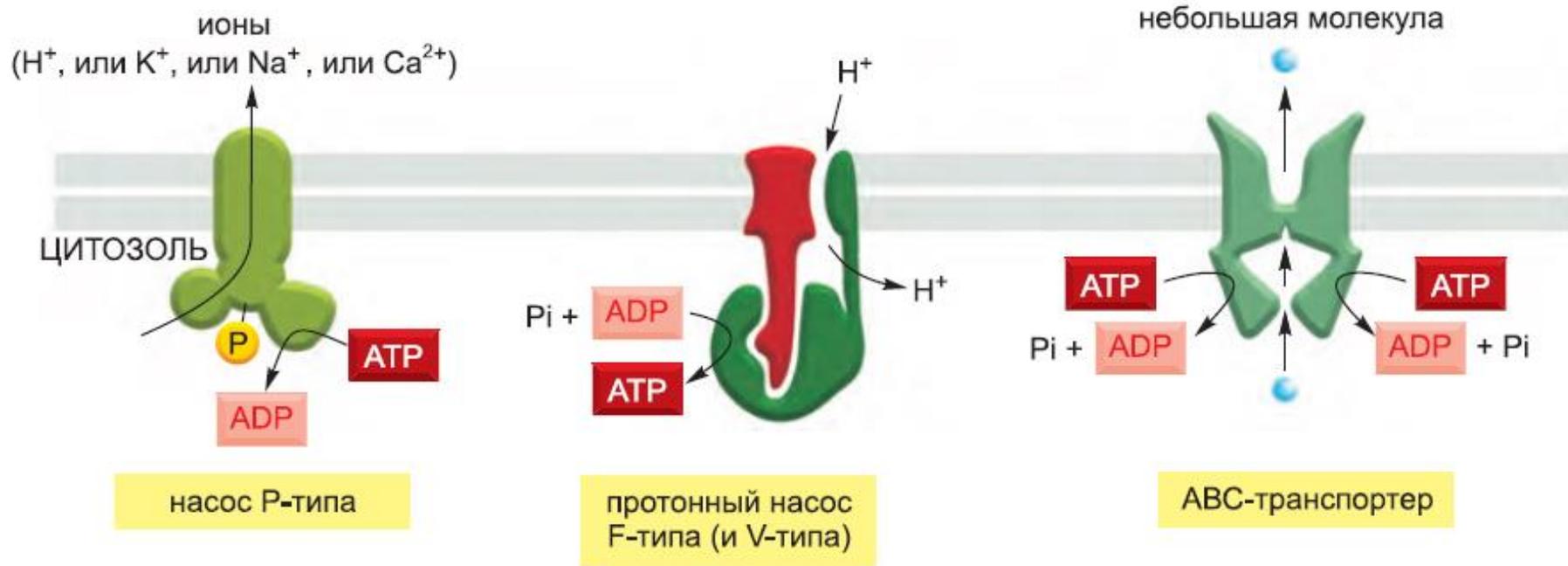
1. **Насосы Р-типа** представляют собой структурно и функционально родственные многопроходные белки. Они называются насосами Р-типа, потому что во время транспортного цикла они фосфорилируют себя. Этот класс включает в себя многие ионные насосы, отвечающие за создание и поддержание градиентов  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{H}^+$  и  $\text{Ca}^{2+}$  через мембрану.

2. **Насосы F-типа** представляют собой роторные белки, состоящие из нескольких различных субъединиц, структурно отличаются от АТРаза Р-типа и располагаются в плазматической мембране бактерий, внутренней мембране митохондрий и тилакоидной мембране хлоропластов. Их часто называют *АТР-синтазами*, поскольку в норме они работают в обратном направлении: вместо того чтобы использовать гидролиз АТР для транспорта  $\text{H}^+$ , они используют градиент  $\text{H}^+$  через мембрану для синтеза АТР из АДФ и фосфата. Градиент  $\text{H}^+$  создается либо в процессе транспорта электронов при окислительном фосфорилировании (в аэробных бактериях и митохондриях), либо в процессе фотосинтеза (в хлоропластах), либо за счет работы светозависимого  $\text{H}^+$ -насоса (бактериородопсина) в *Halobacterium*.

Семейство АТРаза *V-tina* структурно родственно АТРазам F-типа. Эти белки в норме качают  $\text{H}^+$ , а не синтезируют АТР. Они переносят  $\text{H}^+$  в такие органеллы, как лизосомы, синаптические пузырьки и растительные вакуоли для закисления внутренней среды этих компартментов.

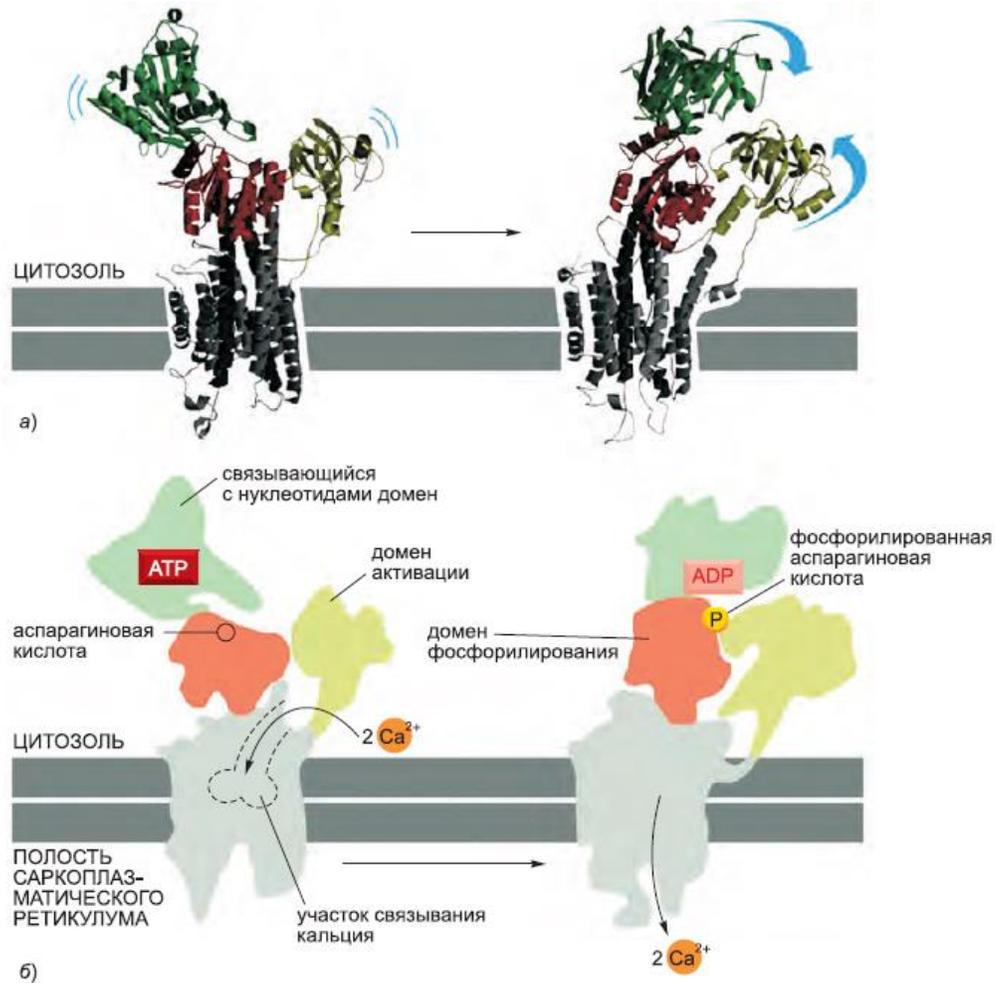
3. **АВС-переносчики** в основном транспортируют через клеточные мембраны малые молекулы. Этим они отличаются от АТРаза Р-, F- и V-типа, которые специализируются на ионах.

## Три типа АТФ-зависимых насосов



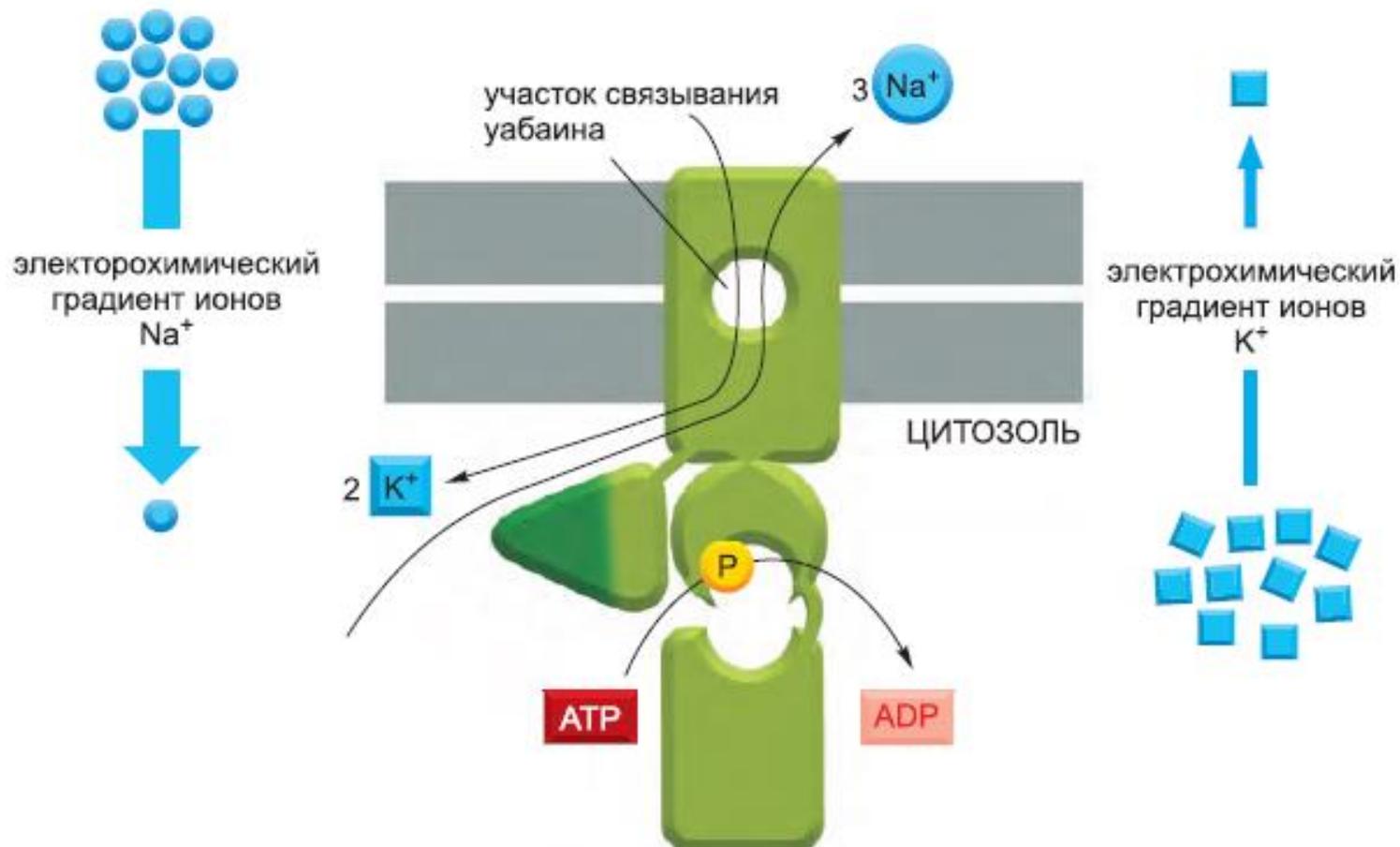
Показаны различия молекулярного устройства насосов. Насосы могут работать в обратном направлении: когда электрохимические градиенты растворенных веществ меняют направление, и отношение АТФ/АДП мало, они могут синтезировать АТФ из АДФ, как показано для АТФазы F-типа, которая в норме работает в этом режиме.

# Модель переноса $\text{Ca}^{2+}$ -насосом саркоплазматического ретикулума.



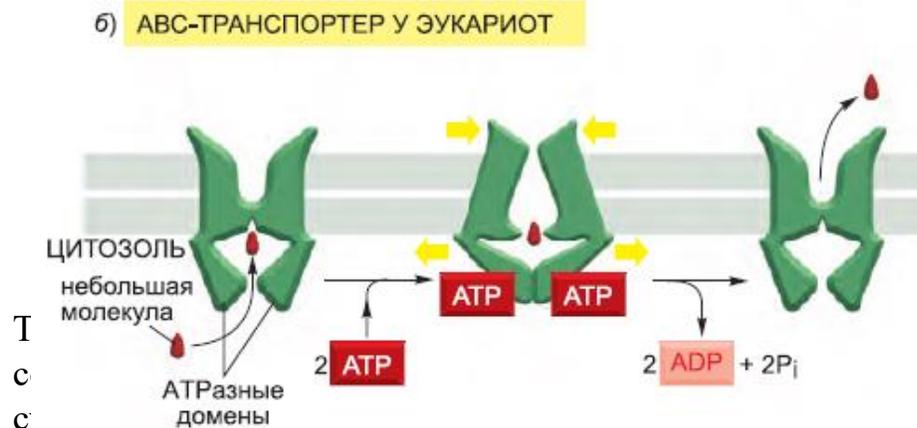
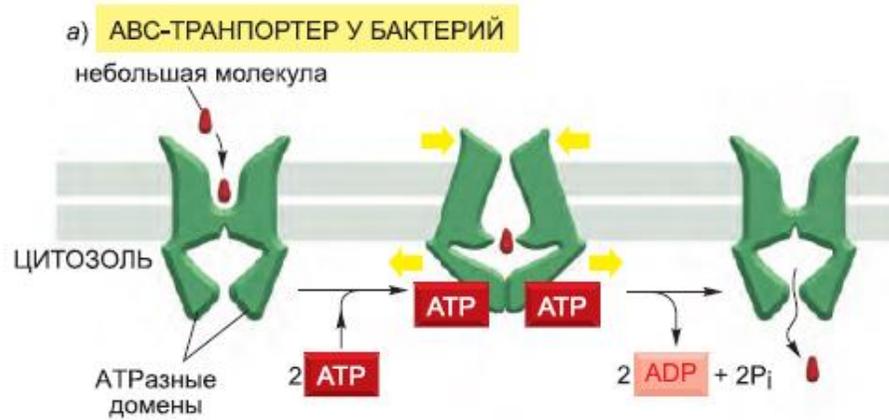
а) Структуры нефосфорилированного, связанного с  $\text{Ca}^{2+}$  состояния (слева) и фосфорилированного, свободного от  $\text{Ca}^{2+}$  состояния (справа), расшифрованные методом рентгеноструктурного анализа. (б) Модель показывает, как связывание и гидролиз АТФ вызывают значительные конформационные изменения, приводящие к сближению нуклеотид-связывающего сайта и домена фосфорилирования. Предполагают, что эта перестройка приводит к повороту активаторного домена на  $90^\circ$ , что вызывает смещение трансмембранных спиралей, нарушающее  $\text{Ca}^{2+}$ -связывающую щель. В результате  $\text{Ca}^{2+}$  входит в люмен саркоплазматического ретикулума.

## Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>-насос



Этот транспортер активно откачивает Na<sup>+</sup> из клетки и закачивает в клетку K<sup>+</sup> против их электрохимических градиентов. На каждую гидролизованную внутри клетки молекулу АТФ из клетки выкачиваются три иона Na<sup>+</sup> и закачиваются два иона K<sup>+</sup>. Специфический ингибитор уабаин и K<sup>+</sup> конкурируют за один сайт связывания на внеклеточной стороне насоса.

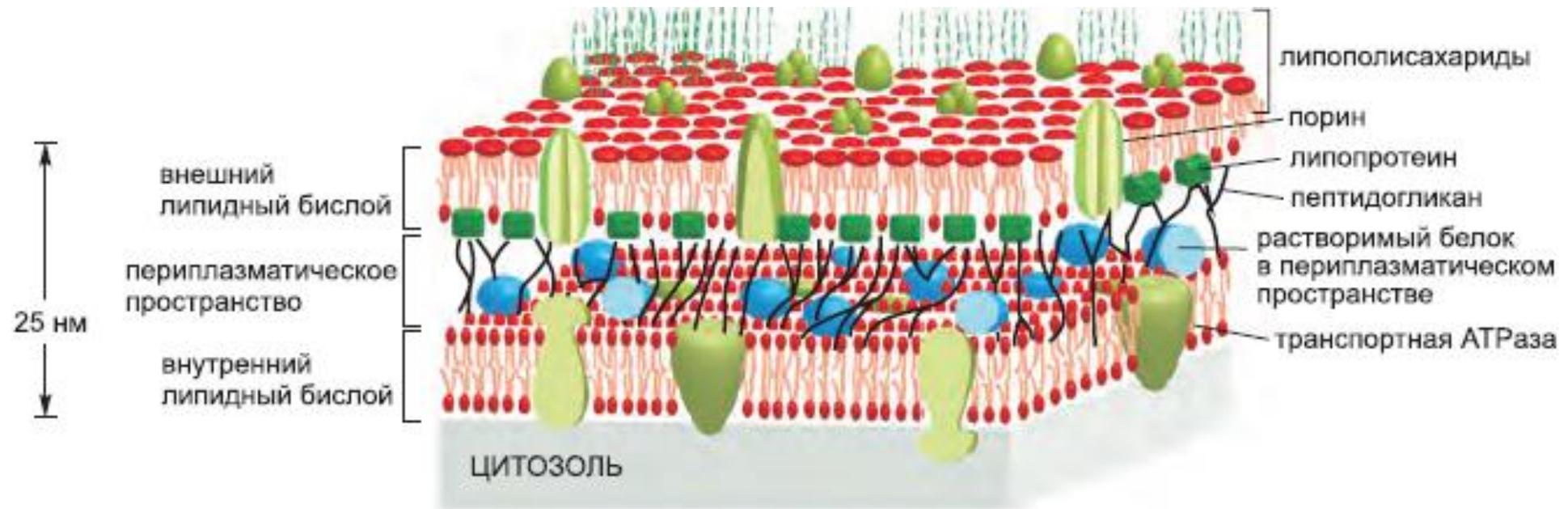
# АВС-переносчики составляют самое большое семейство мембранных транспортных белков



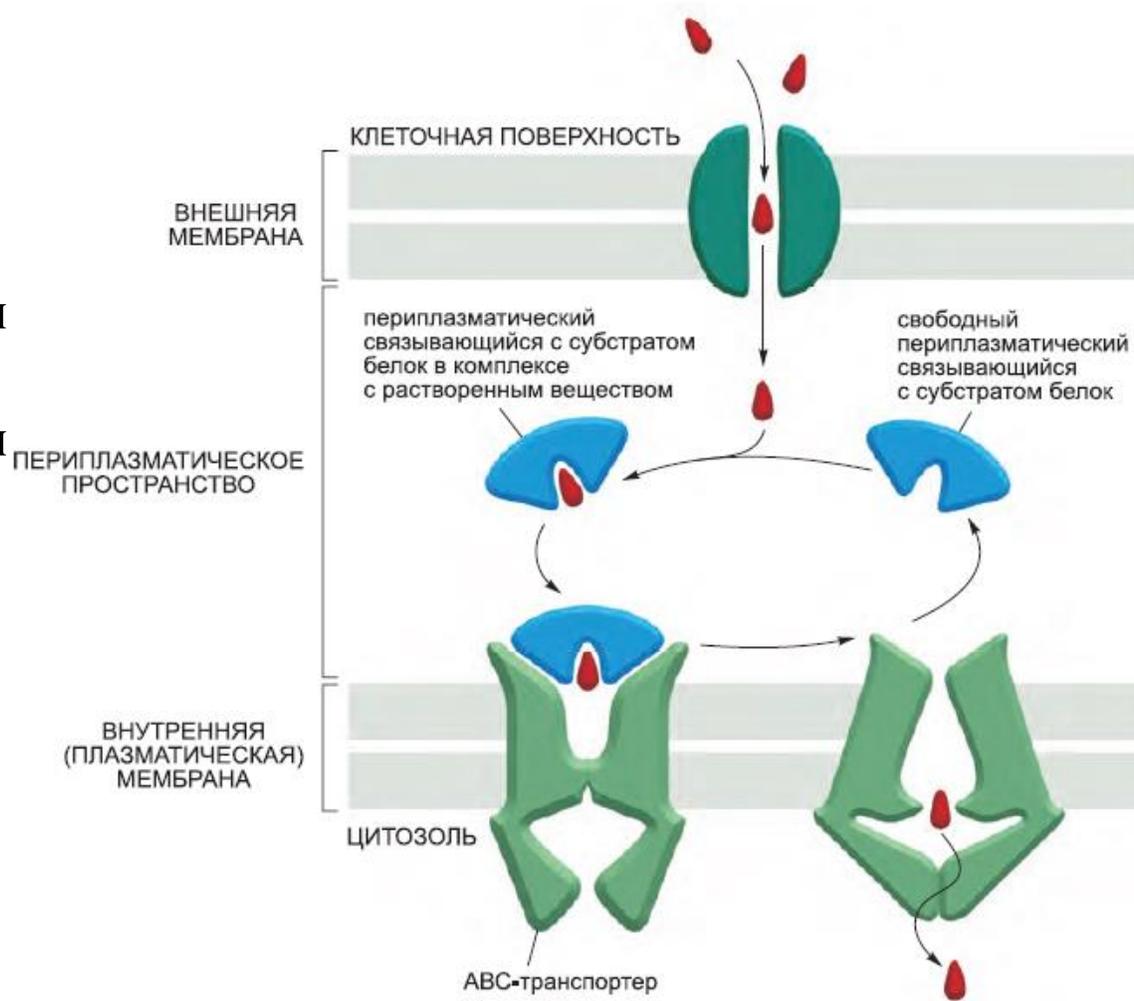
Т  
с  
с

з двух гидрофобных доменов, каждый из которых формирующих путь переноса и определяющих генов (также называемых АТФ-связывающими кассетами), выступающих в цитозоль. В некоторых случаях обе половины транспортера образованы одним полипептидом, тогда как в других случаях они состоят из двух и более полипептидов, упакованных в сходную структуру. В отсутствие связанного АТФ сайт связывания транспортера располагается либо с внеклеточной стороны (у прокариот), либо с внутриклеточной стороны (у эукариот или прокариот). Связывание АТФ вызывает конформационные перестройки, в результате которых субстрат-связывающий «карман» переходит на другую сторону; гидролиз АТФ и последующая диссоциация АДФ возвращают транспортер в его исходную конформацию. Большинство АВС-переносчиков работает в обоих направлениях. В бактериях обнаружены как импортирующие, так и экспортирующие АВС-транспортеры, но у эукариот почти все АВС-переносчики экспортируют вещества из цитозоля либо во внеклеточное пространство, либо в замкнутые мембранные компартменты, например ЭР или митохондрии.

## Участок двойной мембраны бактерии *E. coli*.

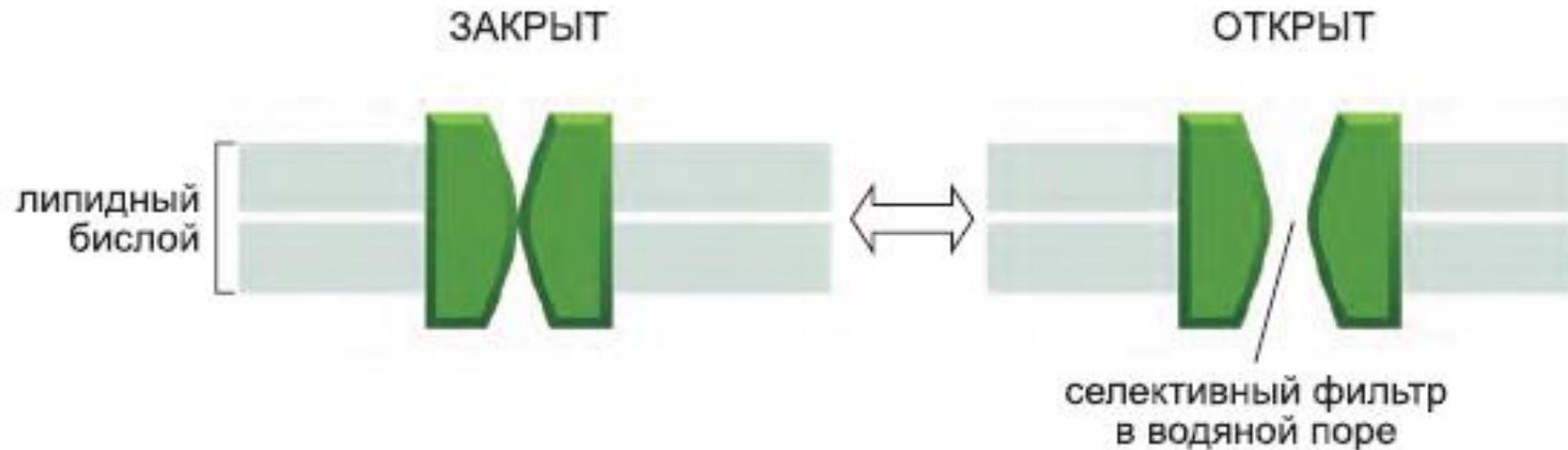


**Вспомогательные  
транспортные системы,  
связанные с  
транспортными АТРазами  
бактерий  
с двойными мембранами**

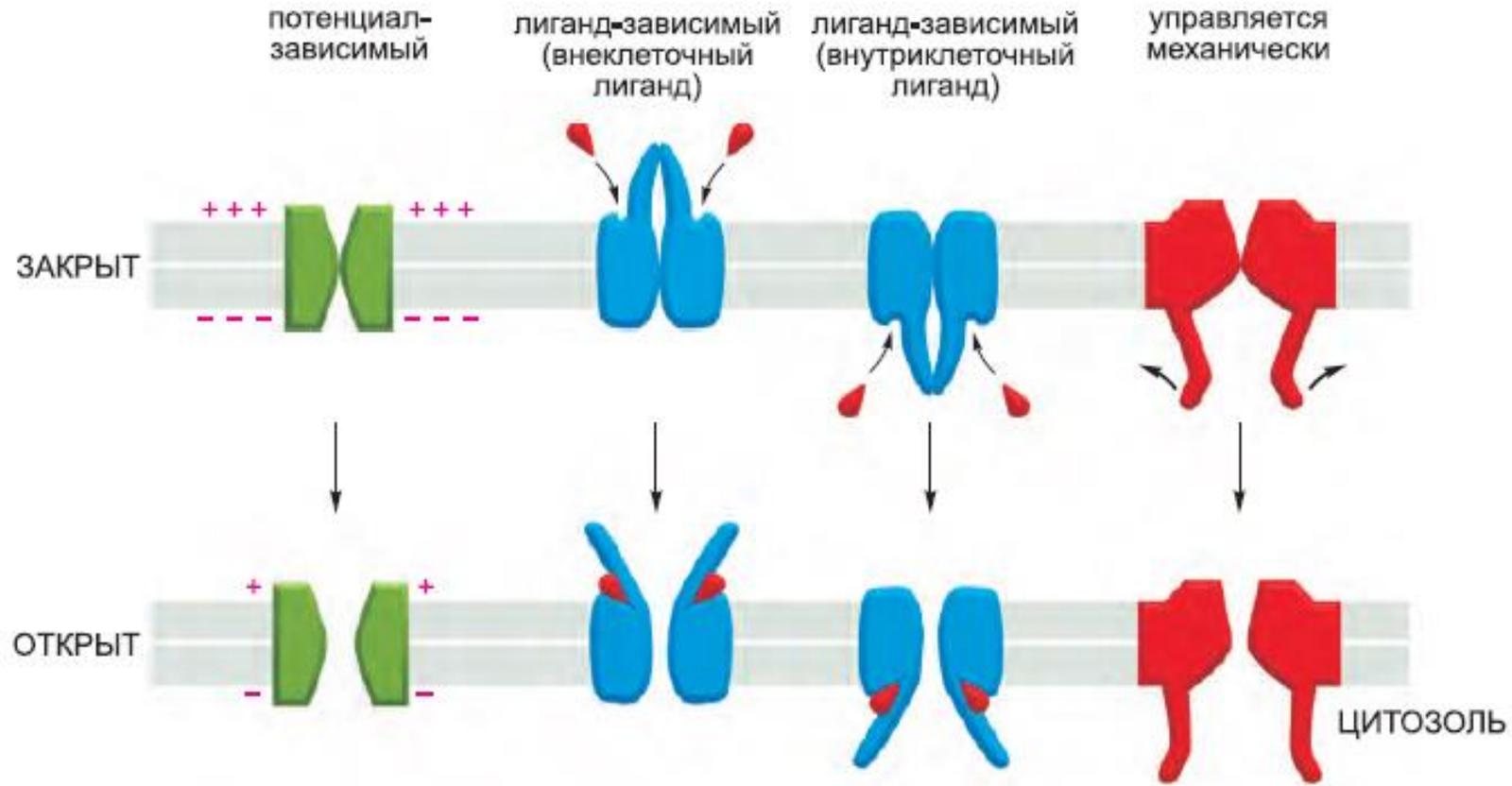


Растворенное вещество диффундирует через каналобразующие белки (порины) во внешней мембране и связывается с периплазматическим субстрат-связывающим белком, который претерпевает конформационные перестройки, позволяющие ему связаться с АВС-транспортёром в плазматической мембране. Затем АВС-транспортёр связывает растворенное вещество и активно переносит его через плазматическую мембрану в реакции, сопряженной с гидролизом АТР. Пептидогликан опущен для наглядности; его пористая структура позволяет субстрат-связывающим белкам и водорастворимым веществам двигаться посредством простой диффузии

## Ионные каналы ион-селективны и флуктуируют между открытым и закрытым состояниями

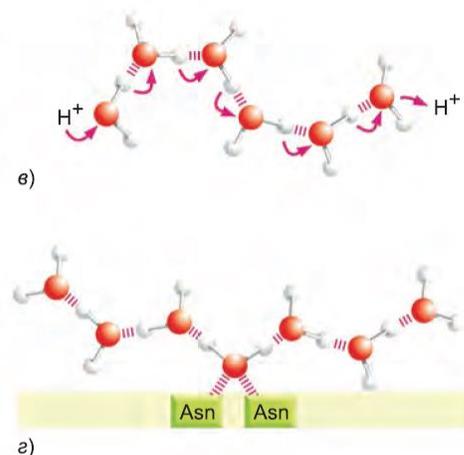
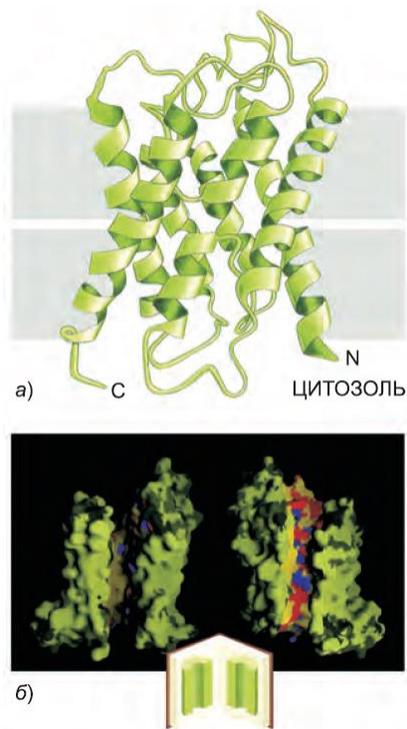


**Типичный ионный канал, флуктуирующий между открытым и закрытым состояниями.** Показанный здесь в поперечном срезе каналный белок образует в липидном бислое гидрофильную пору только в «открытой» конформации. Предполагают, что стенки поры выстланы полярными группами, а боковые цепи гидрофобных аминокислот взаимодействуют с липидным бислоем (не показано). На одном из участков (в селективном фильтре) пора сужается до атомных размеров, что в значительной степени определяет селективность фильтра.



**Ворота ионных каналов.** Разные виды стимулов, открывающих ионные каналы. У механо-чувствительных каналов часто есть цитоплазматические ответвления, связывающие канал с цитоскелетом (не показано).

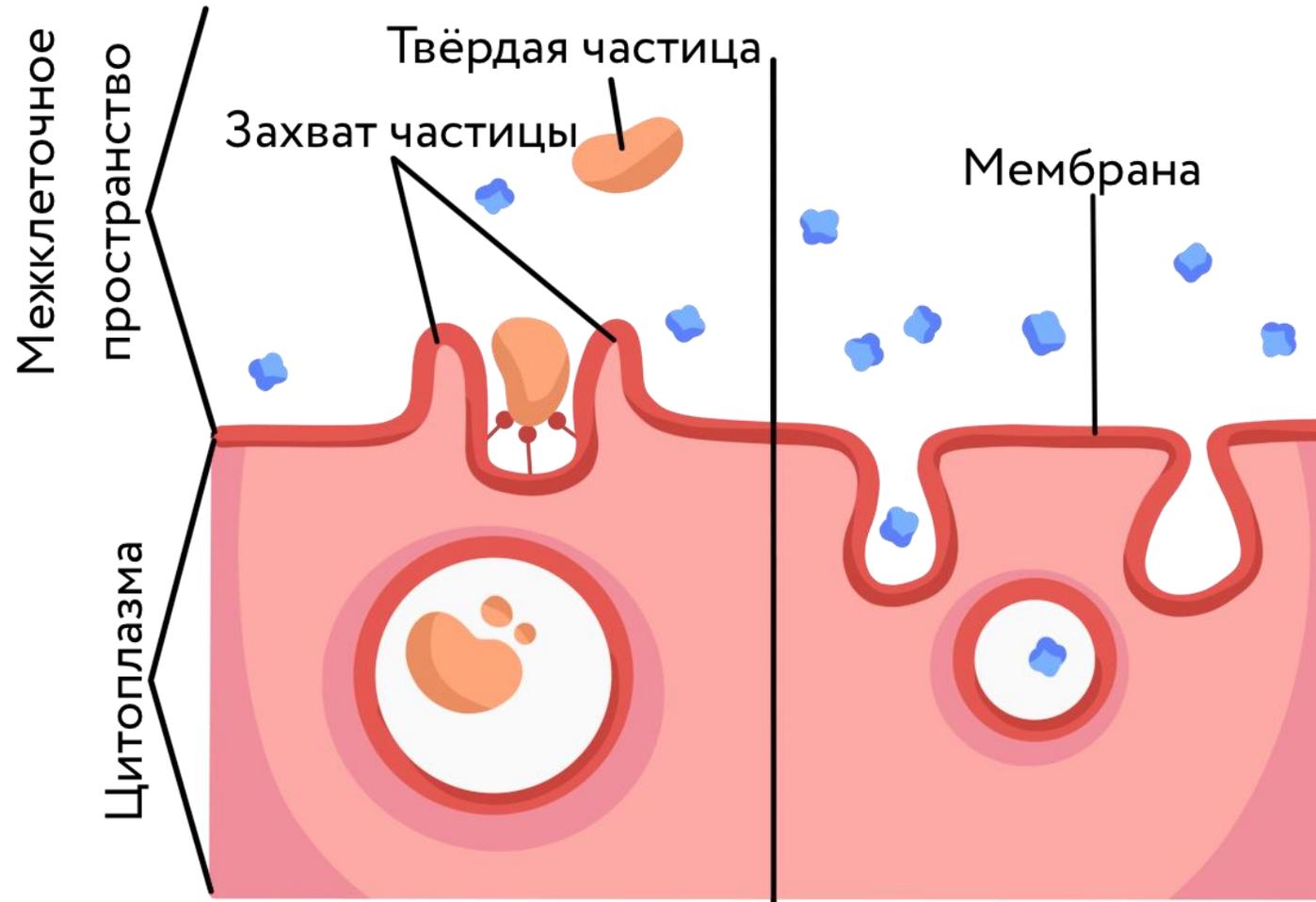
## Ворота ионных каналов. Структура аквапоринов



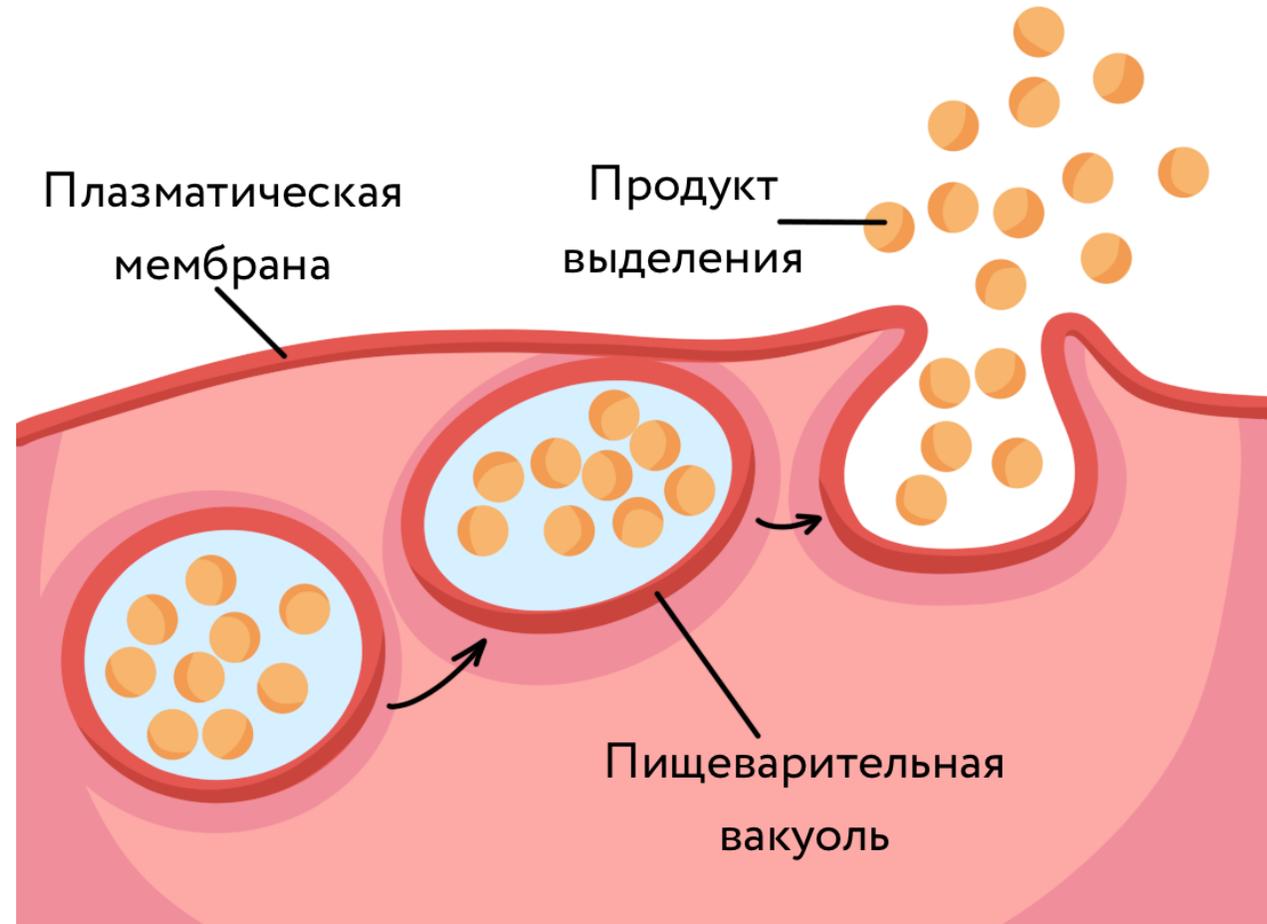
(а) Мономер аквапорина. В мембране аквапорины объединяются в тетрамеры, каждый мономер которых имеет пору в центре. (б) Пространственная модель мономера разрезанного и видна внутри пора. Гидрофильные аминокислоты, выстилающие пору, окрашены *красным* и *синим*, гидрофобные — *желтым*. Аминокислоты, не участвующие в образовании поры, показаны *зеленым*.

Одна сторона поры состоит преимущественно из гидрофильных аминокислот, образующих короткоживущие водородные связи с молекулами воды; эти связи способствуют ориента-

При **эндоцитозе** (*эндо* — *внутри*) определенный участок плазмалеммы захватывает и как бы обволакивает внеклеточный материал, заключая его в мембранную вакуоль, возникшую вследствие впячивания мембраны. В дальнейшем такая вакуоль соединяется с лизосомой, ферменты которой расщепляют макромолекулы до мономеров.



**Экзоцитоз (экзо — наружу)** — процесс, обратный эндоцитозу. Благодаря ему клетка выводит внутриклеточные продукты или непереваренные остатки, заключенные в вакуоли или пузырьки. Пузырек подходит к цитоплазматической мембране, сливается с ней, а его содержимое выделяется в окружающую среду. Так выводятся пищеварительные ферменты, гормоны, гемицеллюлоза и др.



## Транспорт в мембранной упаковке

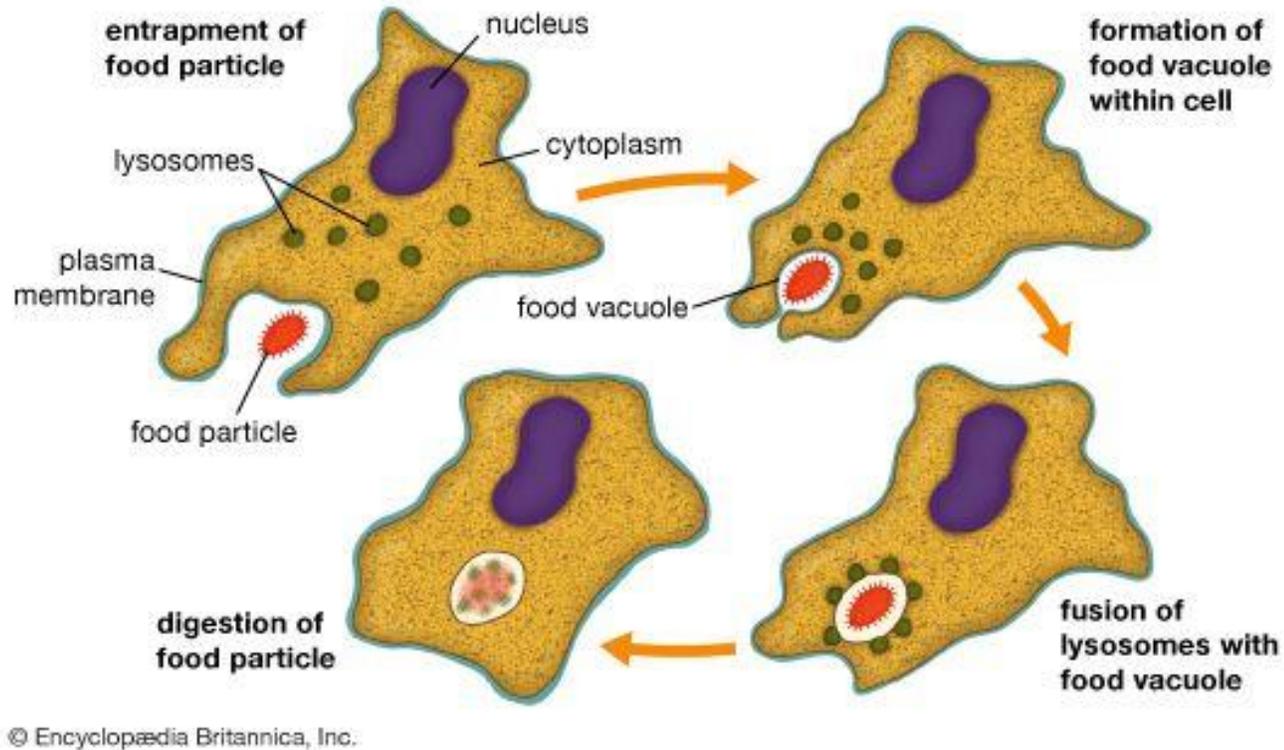
### Фагоцитоз.

Некоторые специализированные клетки могут поглощать крупные частицы с помощью процесса который называется **фагоцитоз**. Впервые наблюдали это явление на белых клетках крови (лимфоцитах), которые поглощали бактерии, а позднее – у Амёбы, которая поедала разнообразные мелкие организмы.

В обоих этих случаях происходит: плазматическая мембрана инвагинируется и образуется колбообразное выпячивание, ограничивающее частицы.

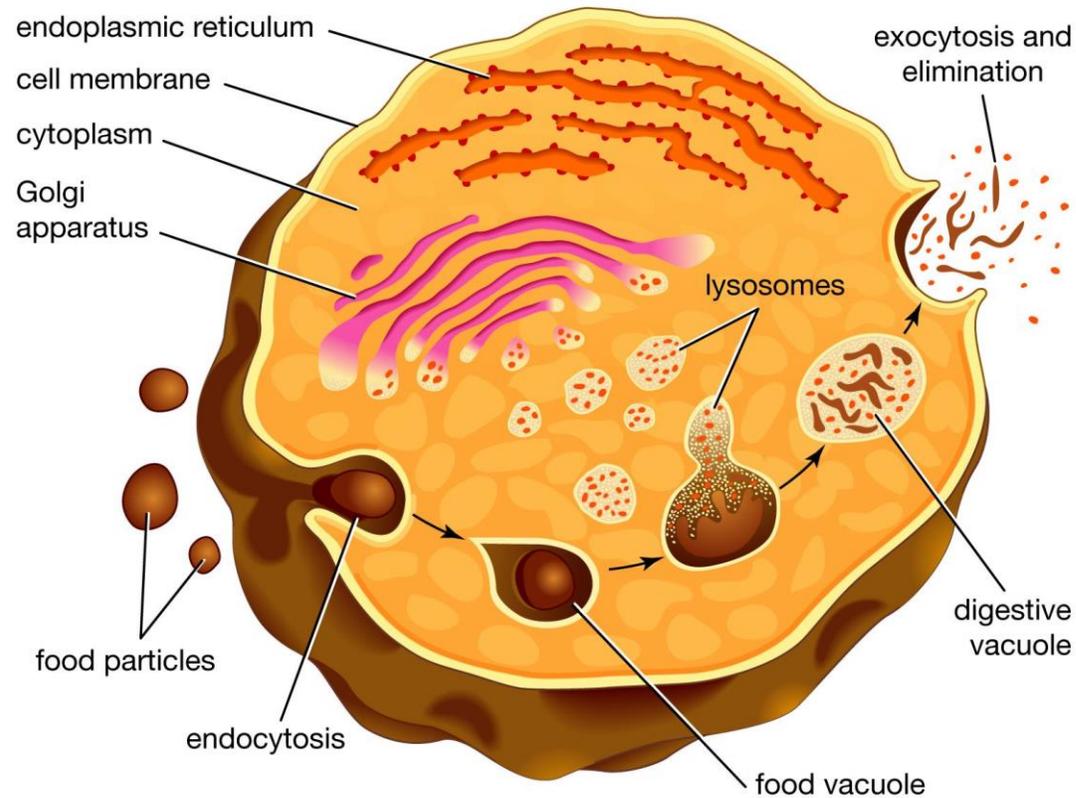
Горлышко колбы затем закрывается и инвагинированный участок запечатывается в фагоцитирующую визикулу или пищеварительную вакуоль, которая мигрирует к центру клетки.

## Схема фагоцитарного переваривания пищевых частиц внутри клетки



Процесс, посредством которого клетки поглощают твердое вещество, называется фагоцитозом. Фагоцитоз состоит из четырех основных этапов: (1) плазматическая мембрана захватывает пищевую частицу, (2) внутри клетки образуется вакуоль, содержащая пищевую частицу, (3) лизосомы сливаются с пищевой вакуолью и (4) ферменты лизосомы переваривают пищевую частицу.

## Схема фагоцитарного переваривания пищевых частиц внутри клетки

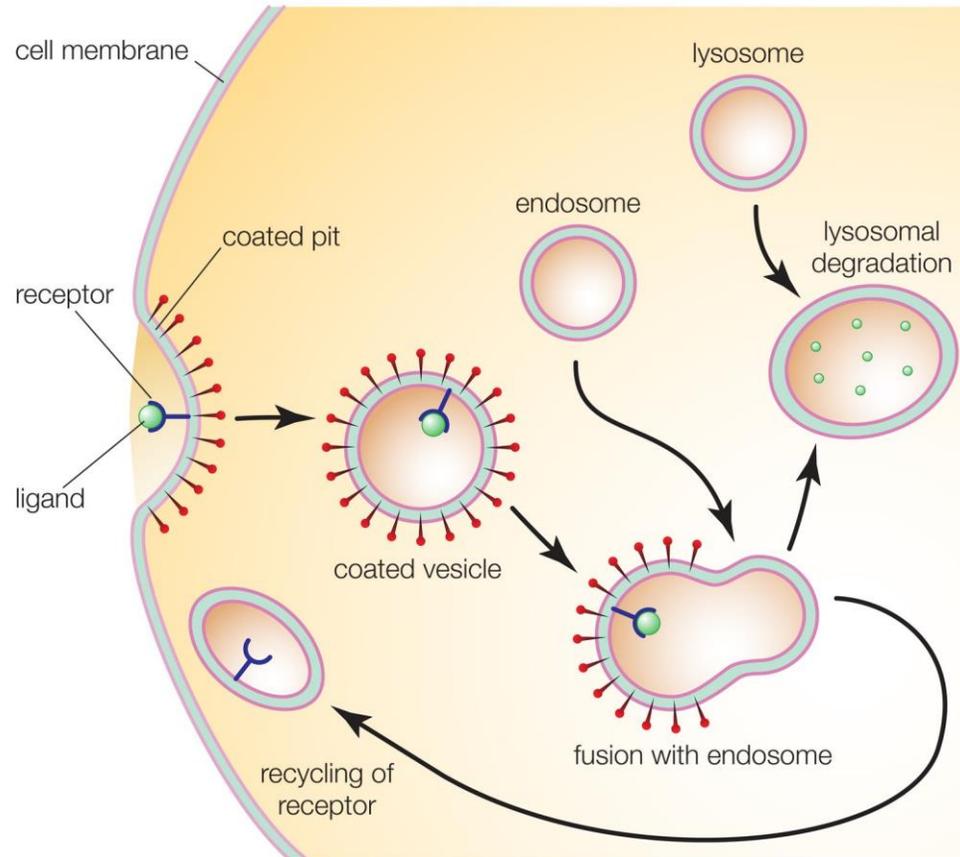


© Encyclopædia Britannica, Inc.

Эндоцитоз и экзоцитоз лежат в основе процесса внутриклеточного пищеварения. Пищевые частицы попадают в клетку путем эндоцитоза в вакуоли. Лизосомы прикрепляются к вакуоли и выделяют пищеварительные ферменты для извлечения питательных веществ. Остаточные продукты пищеварения переносятся на плазматическую мембрану вакуолями и удаляются в процессе экзоцитоза.

## Схема фагоцитарного переваривания пищевых частиц внутри клетки

### Receptor-mediated endocytosis



© 2010 Encyclopædia Britannica, Inc.

Рецепторы играют ключевую роль во многих клеточных процессах. Например, опосредованный рецептором эндоцитоз позволяет клеткам поглощать молекулы, такие как белки, которые необходимы для нормального функционирования клеток.

## Транспорт в мембранной упаковке

**Пиноцитоз.** Означает «клетка пьющая» и протекает сходно с фагоцитозом. Крошечные пиноцитозные каналы формируются на клеточной поверхности при инвагинации мембраны. От внутреннего конца каждого канала отщепляется маленькая вакуоль, и она движется к центру клетки. Маленькие везикулы затем могут отщепляться от каждой вакуоли и затем мигрировать к разным участкам клетки. Пиноцитоз не заменяет транспорт через плазматическую мембрану, но дополнительный процесс, содействующий ему.



Спасибо за внимание!