

§ 10.1. Мембраны клетки

Неклеточные формы жизни не существуют на Земле. Вирусы и бактериофаги не могут рассматриваться как самостоятельные живые системы — из всех функций живой клетки они обладают лишь способностью передавать генетическую программу. Напротив, основные характеристики жизни присущи как одноклеточным организмам, так и подавляющему большинству типов специализированных клеток многоклеточных. Строение и поведение отдельных клеток настолько сложно, что оказывается возможным формулировать проблемы поведения на клеточном уровне, проблемы *цитозологии* (Александров, 1970).

Построение надмолекулярной биологии начинается с изучения живой клетки. Биофизика клетки стремится провести рассмотрение клетки, пользуясь экспериментальными и теоретическими моделями, к которым применимы физические подходы.

Важнейшие физические и физико-химические функции клетки состоят в химическом метаболизме и биосинтезе, в биоэнергетических процессах запасаания энергии и ее преобразования при реализации электро- и механохимических процессов и регулируемого транспорта молекул и ионов. Как мы видели (§ 2.6), запасаание энергии происходит главным образом в форме АТФ — химическая энергия АТФ трансформируется в химическую, электрическую, осмотическую и механическую работу. Биосинтетическая и биоэнергетическая функции неразрывно связаны; они реализуются лишь в открытой неравновесной системе. Соответственно эти функции сопряжены с транспортом вещества из окружающей среды в клетку и из клетки в окружающую среду.

Сочетание транспорта вещества с сохранением и автономностью внутреннего устройства клетки осуществляется единственным возможным способом — для выполнения своих функций клетка как целое отделена от внешней среды полупроницаемой перегородкой. Каждая клетка окружена плазматической мембраной. Появление клеточной мембраны, по-видимому, было важным этапом в возникновении жизни — *компартаментация*, отделение внутриклеточного пространства от внешнего мира, определяла решительное ускорение добиологической и биологической эволюции (см. гл. 17).

С другой стороны, тонкая регуляция внутриклеточных процессов осуществляется на основе пространственного разделения органоидов клетки. Внутриклеточные мембраны служат для компартментации внутреннего содержимого клетки.

Биологические мембраны — надмолекулярные системы, протяженность которых в двух измерениях значительно превосходит их толщину, имеющую порядок 10 нм. Однако все механизмы, ответственные за биологическую функциональность мембраны, локализованы именно в ее толще.

Мембраны не являются пассивными полупроницаемыми оболочками, но принимают прямое и очень важное участие во всех функциях клетки. Мембраны обеспечивают *активный транспорт* вещества, идущий в направлении, противоположном градиенту химического или электрохимического потенциала. В мембранах локализованы основные биоэнергетические процессы — *окислительное фосфорилирование* и *фотосинтез*. АТФ синтезируется в мембранах *митохондрий*, в *тилакоидных мембранах хлоропластов* зеленых растений. Есть основания думать о связи между рибосомами, на которых синтезируется белок, и мембранной системой *эндоплазматического ретикулума*. Репликация ДНК и хромосом, по-видимому, происходит с участием мембран.

К важнейшим биоэнергетическим процессам относятся явления биоэлектрические — генерация *биопотенциалов*. Распространение нервного импульса есть мембранный процесс. Рецепция — механическая, акустическая, обонятельная, вкусовая, зрительная — происходит с непрерывным участием мембран.

Из сказанного следует, что физика мембран — одна из центральных областей биофизики. Мембранная физика и биология имеют фундаментальное значение и для теоретической науки, и для ее приложений в медицине и фармакологии.

Перечислим основные проблемы физики мембран.

1. Строение мембран, динамические свойства мембранной структуры, определяющие ее функциональность (§ 10.2 и 10.3).
2. Пассивный и активный мембранный транспорт (§ 10.4—10.6).
3. Свойства возбудимых мембран (гл. 11 и 12).
4. Биоэнергетика мембран (гл. 12—14).
5. Физика процессов рецепции (§ 11.7, 12.6, 14.6).

В заключение этого параграфа в табл. 10.1 представлены важнейшие события в биологических мембранах разного типа.

Т а б л и ц а 10.1. События в мембранах (Витт)

Фотосинтез	$\hbar\omega$	$\Delta\psi$	i	e	АТФ (+ и —)
Дыхание	—	$\Delta\psi$	i	e	АТФ (+ и —)
Зрение	$\hbar\omega$	$\Delta\psi$	i	—	АТФ (—)
Нервы	—	$\Delta\psi$	i	—	АТФ (—)
Мышцы	—	$\Delta\psi$	i	—	АТФ (—)

Квант $h\nu$ указывает на явления, связанные со световыми квантами, $\Delta\psi$ — изменение электрического потенциала, i — возникновение электрического (ионного) тока, e — транспорт электронов, АТФ (+) — синтез АТФ, АТФ (–) — распад АТФ.

§ 10.2. Структура мембран

Биологическая мембрана есть динамическая организованная система; необходимо исследовать как ее устройство, так и динамику ее поведения.

Мембраны состоят в основном из липидов и белков. В клетках млекопитающих содержатся и небольшие количества углеводов, связанных с белками (гликопротеиды) или с липидами. Во внутренних мембранах присутствуют в основном фосфолипиды, в плазматических содержатся и нейтральные липиды. Так, в мембранах эритроцитов 30% липидов составляет *холестерин*.

Выделение из мембран индивидуальных компонентов производится с помощью *детергентов* (например, додецилсульфата натрия), солюбилизирующих нерастворимые вещества, и разделения полученных белков путем электрофореза в полиакриламидном геле.

В большинстве случаев мембраны весьма гетерогенны. Фосфолипиды и липиды представлены в них целыми семействами. Так, в мембранах эритроцитов человека содержится не менее 20 видов лецитина. Липиды построены из полярной «головы» и двух длинных неполярных углеводородных «хвостов», обладающих гидрофобными свойствами.

Белки мембран также разнообразны. Около трети белков мембраны эритроцита образует спектрин, состоящий из двух компонентов с м. м. 255 000 и 220 000. Вторая треть — ряд белков с м. м. около 90 000 и третья — белки с м. м. 9 000—15 000. Существуют и мембраны более простого состава — внутренние мембраны палочек сетчатки содержат лишь один белок — *родопсин* (см. § 14.7).

Еще в 1935 г. Даниэлли и Давсон предложили так называемую *унитарную модель* биологической мембраны. Унитарная мембрана состоит из двойного липидного слоя, причем гидрофобные «хвосты» липидов обращены внутрь мембраны, а их «головы» выходят на поверхность, где они взаимодействуют с внешними мономолекулярными белковыми слоями (рис. 10.1).

Основным источником информации о строении клеток и клеточных мембран служит электронная микроскопия. Для получения снимков препараты оттягиваются OsO_4 , KMnO_4 и т. п. Химия происходящих при этом процессов еще недостаточно изучена; неясно также, что происходит при выделении мембран и подготовке препаратов. Здесь не исключены артефакты. Тем не менее основной принцип построения унитарной мембраны — двуслойное расположение липидов — правилен. Это доказывается и рентгенографическими данными. Что касается белков, то их рас-