

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.

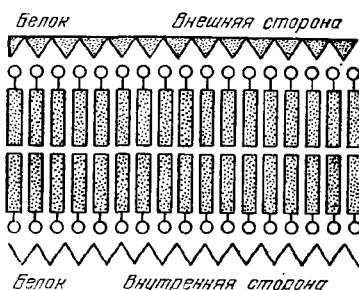
Белки мембран также разнообразны. Около трети белков мембраны эритроцита образует спектрин, состоящий из двух компонентов с м. м. 255 000 и 220 000. Вторая треть — ряд белков с м. м. около 90 000 и третья — белки с м. м. 9 000—15 000. Существуют и мембраны более простого состава — внутренние мембраны 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 оттеняются  $\text{OsO}_4$ ,  $\text{KMnO}_4$  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-

положение отличается от предполагаемого в симметричной унитарной модели, согласно которой мембранные белки имеют гидрофильные поверхности, взаимодействующие с полярными «головами» липидов. Были проведены исследования выделенных мембранных белков и мембран косвенными методами — воздействием

Рис. 10.1. Унитарная модель биологической мембраны. Кружки — полярные «головы», прямоугольники — неполярные «хвосты» липидов



на них протеолитических ферментов и включением в мембранные белки различных меток. Оказалось, что белки мембран можно разделить на два класса. Одни из них связываются только поверхностями мембраны; подобно глобулярным белкам, функционирующим в водном окружении, они имеют гидрофильную поверхность. Белки второго класса способны проникать в мембрану, взаимодействуя с гидрофобными «хвостами» липидов. Эти белки нерастворимы в воде, их поверхности гидрофобны. Исследования мембран методами инфракрасной спектроскопии, спектрополяриметрии, ЯМР и т. д. указывают на разнообразие белковых структур и на межбелковые взаимодействия, не учитываемые в унитарной модели. Установлено, что белки распределены в мембранах асимметрично (Бергельсон, 1970).

Важные результаты получены методом скальвания в замороженном состоянии (freeze etching). Мембраны быстро замораживают при температуре жидкого азота и дробят в вакууме. Лед сублимируется, образец оттеняют, реплицируют платиной и углеродом и исследуют под электронным микроскопом. Выяснилось, что излом проходит вдоль внутренней гидрофобной области мембраны эритроцита. При этом обнаружили глобулярные частицы диаметром до 7.5 нм. Эти частицы — белки.

Унитарная модель не раз модифицировалась. В настоящее время наиболее правдоподобной представляется мозаичная модель мембраны, показанная на рис. 10.2. Билипидный слой фигурирует и в этой модели. Действительно, искусственные липидные мембраны, имеющие двуслойное строение, оказались во многих отношениях сходными с биологическими мембранами. Искусственные мембраны получают при контакте смеси фосфолипидов и нейтральных липидов, растворенных в органических растворителях, с водой. При этом можно получить «черные» мембраны, т. е. тонкие слои, лишенные интерференционных цве-

тов, имеющие толщину менее 10 нм. Установлено, что эти мембраны имеют указанное двуслойное строение. В табл. 10.2 сопоставлены свойства искусственных двуслойных липидных и биологических мембран.

Искусственные мембраны лишены метаболической активности и не обладают столь высокой селективностью, как биологические

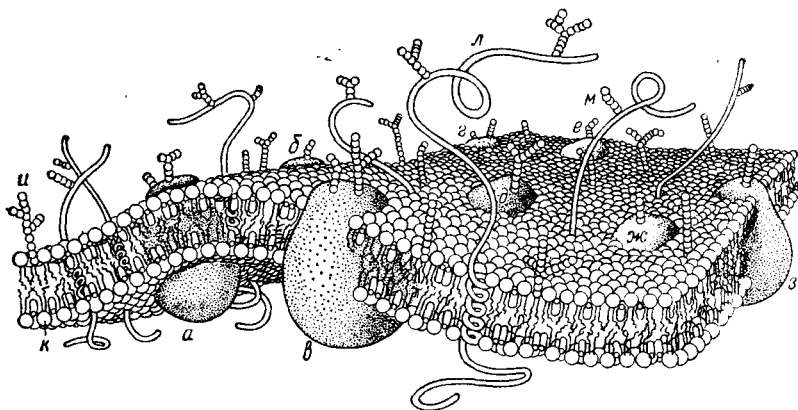


Рис. 10.2. Современная схема строения клеточной мембраны: а — з — глобулярные белки, и — гликолипид, к — фосфолипид, л —  $\alpha$ -спиральный белок, м — боковая цепь олигосахарида

мембраны. Вместе с тем они моделируют важные свойства биомембран, позволяют изучать и транспорт вещества, и возбудимость.

Установлено, что в системах липиды — вода образуются жидкокристаллические структуры сложного и разнообразного строе-

Т а б л и ц а 10.2. Сравнение свойств двуслойных липидных и биологических мембран

Свойства	Биологические мембраны при 25 °С	Двуслойные мембраны при 36 °С
Толщина, нм	6—10	6,7—7,5
Емкость, пФ/мм <sup>2</sup>	0,5—1,3	0,38—1,0
Сопротивление, Ом·см <sup>2</sup>	10 <sup>2</sup> —10 <sup>5</sup>	10 <sup>6</sup> —10 <sup>9</sup>
Напряжение пробоя, мВ	100	150—200
Поверхностное натяжение, Н/см <sup>2</sup>	(0,03 ÷ 1,0) · 10 <sup>-5</sup>	(0,5 ÷ 2,0) · 10 <sup>-5</sup>
Проницаемость для воды, мкм/с	0,37—400	31,7
Энергия активации для транспорта воды, кДж/моль	40,3	53,3

ния, с дальним порядком. Эти системы представляют самостоятельный научный интерес. Есть основания думать, что многофазность липидных систем имеет прямое отношение к функциям биологических мембран (см. далее).