

## Глава 7

# Мембраны

Мембраны — это высокоорганизованные структуры, отграничивающие внутреннее пространство клетки или ее отсеков, построенные из белков, липидов и углеводов.

### Функции мембран

1. Отделяют клетки от окружающей среды. Обладают избирательной проницаемостью, содержат специфические транспортные системы. Внутренние мембраны клеток ограничивают органеллы и формируют обособленные внутриклеточные отсеки — компартменты. Они обеспечивают функциональную специализацию клетки.
2. Мембраны играют центральную роль в системе межклеточных взаимодействий. В них располагаются рецепторы, воспринимающие химические, физические и другие внешние сигналы. Некоторые мембраны сами способны генерировать сигнал (химический или электрический).
3. Мембраны участвуют в процессах превращения энергии (фотосинтез, окислительное фосфорилирование).

### Структура мембран

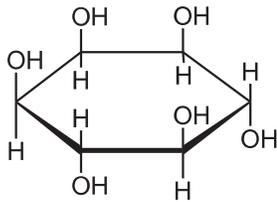
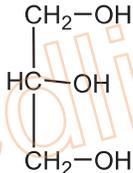
#### Характеристика мембран

Все биологические мембраны имеют общие признаки строения.

1. Мембраны являются *сложными структурами, построенными из липидов, белков и углеводов*. Основу мембран составляет липидный бислой, имеющий толщину 6–10 нм.
2. Соотношение белков и липидов в мембранах варьирует от 1 : 4 до 4 : 1 и зависит от типа клеток и органелл.
3. Мембраны являются *асимметричной* структурой с наружной и внутренней поверхностями.
4. Мембрана стабилизируется *нековалентными* связями и является *термодинамически стабильной и метаболически активной*.
5. Специфические белки встроены в мембраны и выполняют *специфические функции* рецепции управляющих сигналов, межклеточного взаимодействия, транспорта веществ и пр.
6. Мембраны — это *жидкостные* структуры.



Таблица 7.1. Структура глицерофосфолипидов

Глицерофосфолипид	Спирт
Фосфатидилэтаноламин	$\text{HO}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{NH}_2$
Фосфатидилхолин	$\text{HO}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{N}^+(\text{CH}_3)_3$
Фосфатидилсерин	$\text{HO}-\text{CH}_2-\text{CHNH}_2-\text{COOH}$
Фосфатилиинозитол	
Фосфатидилглицерол	

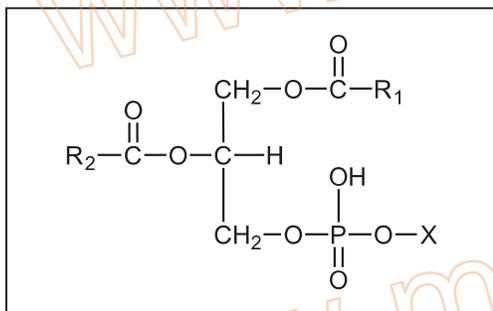


Рис. 7.1. Строение глицерофосфолипидов.  
 X — спирт.

7. Большинство мембран способны к *поляризации* (для внутренней поверхности мембран типично 60 мВ). Мембраны играют ключевую роль в транспорте, преобразовании энергии и хранении энергии.

## Липиды мембран

Основными липидами мембран являются фосфолипиды, гликолипиды и холестерол.

1. В мембранах присутствуют 2 основных класса *фосфолипидов*:

**1.1. Глицерофосфолипиды** являются основным компонентом большинства мембран и состоят из спирта *глицерола*, 2-х остатков *жирных кислот*, остатка *фосфорной кислоты* и *спирта*: холина (фосфатидилхолин), этаноламина (фосфатидилэтаноламин), серина (фосфатидилсерин), глицерола (фосфатидилглицерол), глицеролфосфата, треонина или инозитола (рис. 7.1, табл. 7.1).

Жирные кислоты содержат *четное число атомов углерода* (чаще 16 и 18). Жирные кислоты *неразветвленные* и могут быть *насыщенными* (чаще в 1 положении глицерофосфолипид) и *ненасыщенными* (чаще во 2 положении глицерофосфолипид).

*Жирные кислоты* — это углеводородные цепи различной длины и степени насыщенности, заканчивающиеся карбоксильной группой. Системное наименование происходит от родительского



углеводорода с окончанием –овая. Например,  $C_{18}$  насыщенная жирная кислота называется октадекановая кислота, поскольку родительский углеводород — октадекан.  $C_{18}$  ненасыщенная жирная кислота с одной двойной связью называется октадеценовая кислота, с двумя двойными связями — октадекадиеновая кислота, а с тремя двойными связями — октадекатриеновая кислота. Запись 18 : 0 означает  $C_{18}$  жирную кислоту без двойных связей; запись 18 : 2 означает, в жирной кислоте есть две двойные связи. *Нумерация углеродных атомов начинается от карбоксильной группы.* По другой классификации углеродные атомы 2 и 3 обозначают как  $\alpha$  и  $\beta$  углеродные атомы, соответственно. Наиболее отдаленный от карбоксильной группы концевой атом углерода называют  $\omega$ -углеродный атом. Положение двойной

связи обозначают символом  $\Delta$ . Например, *цис- $\Delta^9$*  означает наличие двойной связи между 9 и 10 углеродными атомами.



В медицинской литературе часто обозначают положение двойной связи по отношению к дистальному атому углерода, которому придается номер 1. Например,  $\omega$ -3 жирная кислота (рис. 7.2).

Жирные кислоты ионизированы при физиологическом значении pH, поэтому они получают суффикс -ат, например, пальмитат, олеат.

**1.2. Сфингомиелины** содержат спирт *сфингозин*. Жирная кислота присоединяется амидной связью к аминогруппе сфингозина. Первичная гидроксильная группа сфингозина эстерифицируется фосфорилхолином. Сфингомиелины находятся преимущественно в миелиновых оболочках (рис. 7.3).

**2. Гликолипиды** являются сахаросодержащими липидами и делятся на *ганглиозиды* и *цереброзиды*. *Цереброзиды* вместо фосфорилированного спирта содержат остаток гексозы (глюкозу или галактозу). *Ганглиозиды* содержат цепь из 3 и более остатков углеводов (например, сиаловые кислоты), которые присоединяются к первичной спиртовой группе сфингозина.

**3. Стероиды.** Основным стероидом в мембранах является *холестерол* (рис. 7.4),

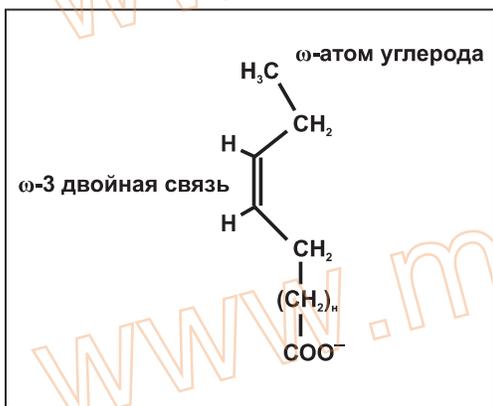
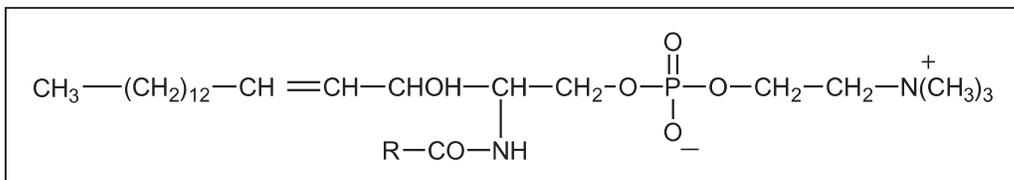


Рис. 7.2.  $\omega$ -3 жирная кислота.



Вст. 7.3. Сфингомиелин.



который находится преимущественно в плазматической мембране клеток.

Холестерол, в основном, встречается в *наружном слое* плазматической мембраны. Молекула *холестерола* встраивается в фосфолипидный бислой, причем гидроксильная группа в положении 3 образует водородные связи с полярными головками фосфолипидов, а сочлененные кольца палочкообразной формы располагаются в гидрофобной зоне ацильных остатков фосфолипидов бислоя.

### Мембрана является амфипатической структурой

1. Все молекулы липидов, входящих в состав мембран, имеют гидрофильную

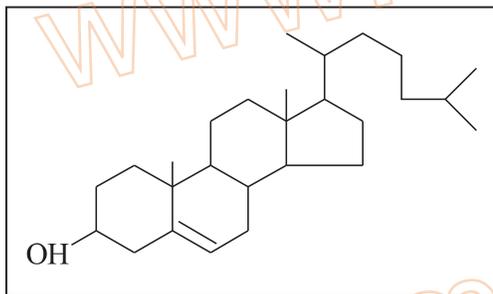


Рис. 7.4. Холестерол.

и гидрофобную области и поэтому являются *амфипатическими*.

2. Амфипатические липиды мембран имеют *полярную головку* и *неполярные гидрофобные хвосты* (рис. 7.5). Полярные головки нейтральны или имеют отрицательный заряд.

3. Насыщенные жирные кислоты имеют прямые хвосты, ненасыщенные жирные кислоты имеют цис-конформацию и изогнутые хвосты, что делает мембрану менее жесткой и более текучей.

4. Липиды формируют *бислой*, в котором гидрофобная область фосфолипидов защищена от воды, а гидрофильная область обращена к воде (рис. 7.6). Липидный бислой получают *in vitro* в виде липосом.

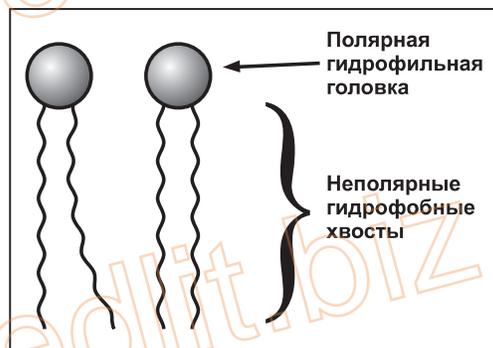


Рис. 7.5. Структура липидов мембран.

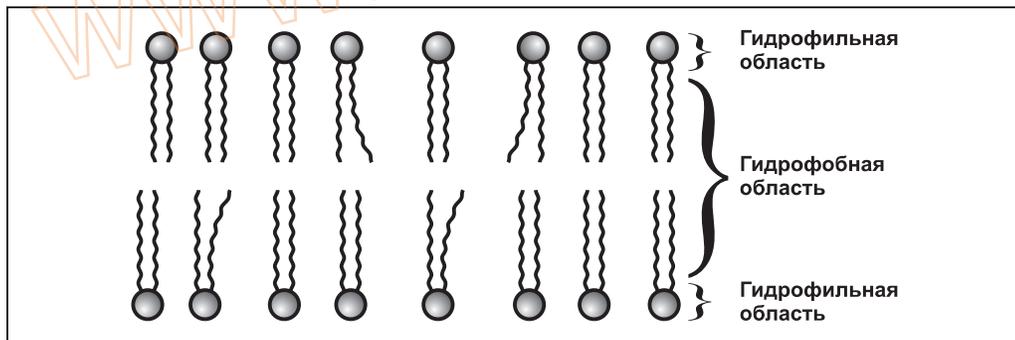


Рис. 7.6. Строение липидного бислоя.

Для формирования бислоя необходимо наличие *двух гидрофобных хвостов* у каждого фосфолипида. Утрата одного из них превращает данный фосфолипид в детергент (вещество, разрушающее фосфолипидный бислой). Например, возникает гемолиз эритроцитов при действии яда гюрзы за счет отщепления фосфолипазой  $A_2$  остатка жирной кислоты во втором положении глицерофосфолипида.

Липосомы нашли применение в медицине и косметике. Питательные и лекарственные вещества вводят в составе липосом. Липосомы могут перемещаться через плазматические мембраны многих клеток и тем самым доставлять биоактивные вещества в клетку. При встраивании белка в бислой липосомы получают *протеолипосомы*. Протеолипосомы используют для направленного транспорта лекарств в определенные клетки, а также для осуществления гетерогенного катализа, когда субстрат и фермент имеют различную растворимость (фермент — липаза водорастворим, а субстрат — триацилглицерол гидрофобен).

## Липосомы

Образование липидного бислоя из амфифильных молекул фосфолипидов в водной среде сыграло важнейшую роль в формировании живых организмов, поскольку возникла возможность отграничения биологически важных молекул от окружающей среды. В отличие от мицелл, размер которых менее 20 нм, из фосфолипидного бислоя можно формировать макроскопические образования размером  $10^6$  мм, т. е. мембраны. В основе их строения лежит структура липосомы (рис. 7.7).

Протеолипосомы — это модель мембран.

Для жизнедеятельности клетки важна проницаемость фосфолипидного слоя для различных веществ (рис. 7.8).

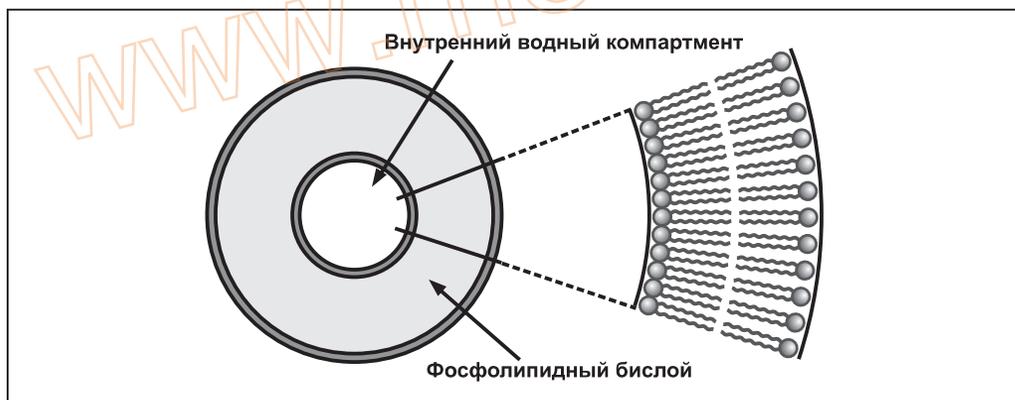


Рис. 7.7. Строение липосомы (Berg J. M., Tymoczko J. L., Stryer L., с изм.).

