

# БИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕМБРАНЫ

Часть 2.

## МЕМБРАННЫЙ ТРАНСПОРТ

1. ПРОНИЦАЕМОСТЬ БМ.  
ВИДЫ ТРАНСМЕМБРАННОГО  
ПЕРЕНОСА ВЕЩЕСТВ.
2. ПАССИВНЫЙ МЕМБРАННЫЙ  
ТРАНСПОРТ – СПОСОБЫ,  
МАТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ.
3. МОЛЕКУЛЯРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ  
ПАССИВНОГО МЕМБРАННОГО  
ТРАНСПОРТА.
4. АКТИВНЫЙ МЕМБРАННЫЙ  
ТРАНСПОРТ.  
ХАРАКТЕРИСТИКА БИОНАСОСОВ.
5. МОЛЕКУЛЯРНАЯ ОРГАНИЗА-  
ЦИЯ И ЭТАПЫ РАБОТЫ КАЛИЙ-  
НАТРИЕВОГО НАСОСА.

# 1. ПРОНИЦАЕМОСТЬ БИОМЕМБРАН. ВИДЫ ТРАНСМЕМБРАННОГО ПЕРЕНОСА ВЕЩЕСТВ

- **ПРОНИЦАЕМОСТЬ** – СВОЙСТВО МЕМБРАНЫ ПРОПУСКАТЬ РАЗЛИЧНЫЕ ВЕЩЕСТВА.

- **СЕЛЕКТИВНОСТЬ (ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ)** – РАЗЛИЧНАЯ ПРОНИЦАЕМОСТЬ ДЛЯ РАЗНЫХ СОЕДИНЕНИЙ.  
**У БМ - ВЫСОКАЯ.**

ЕСТЬ ДВА ПРИНЦИПИАЛЬНО РАЗЛИЧНЫХ ТИПА ПЕРЕНОСА ВЕЩЕСТВА ЧЕРЕЗ МЕМБРАНУ:

- **ПАССИВНЫЙ ТРАНСПОРТ** и
- **АКТИВНЫЙ ТРАНСПОРТ.**

# Определение пассивного и активного транспорта

- **ПАССИВНЫЙ ТРАНСПОРТ – ПЕРЕМЕЩЕНИЕ ВЕЩЕСТВА ПО ЕГО ГРАДИЕНТАМ, КОНЦЕНТРАЦИОННОМУ И ЭЛЕКТРИЧЕСКОМУ.**

- **АКТИВНЫЙ ТРАНСПОРТ – ПЕРЕНОС ПРОТИВ ГРАДИЕНТА, КОНЦЕНТРАЦИОННОГО ИЛИ ЭЛЕКТРИЧЕСКОГО.**

## Пояснение

- ГРАДИЕНТ ХАРАКТЕРИЗУЕТ БЫСТРОТУ ИЗМЕНЕНИЯ ПАРАМЕТРА В ПРОСТРАНСТВЕ (ВДОЛЬ ВЫБРАННОГО НАПРАВЛЕНИЯ):

$$\Gamma_n = d\Pi/dx.$$

- В БИОФИЗИКЕ ГРАДИЕНТ НАПРАВЛЕН ОТ БОЛЬШЕГО ЗНАЧЕНИЯ ПАРАМЕТРА К МЕНЬШЕМУ.

$$\Gamma_c = dC/dx,$$
$$\Gamma_\phi = d\phi / dx.$$

## ХАРАКТЕРНЫЕ ЧЕРТЫ – КРИТЕРИИ – ПТ

- РАБОТЫ ПРОТИВ ВНЕШНИХ СИЛ НЕТ ⇒ ЭНЕРГИЯ МЕТАБОЛИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ НЕ РАСХОДУЕТСЯ.
- ГРАДИЕНТЫ УМЕНЬШАЮТСЯ.

- В ПРИНЦИПЕ ВОЗМОЖЕН ПЕРЕНОС ВЕЩЕСТВА В ОБОИХ НАПРАВЛЕНИЯХ – КАК В КЛЕТКУ, ТАК И ИЗ КЛЕТКИ.
- СВОЙСТВЕН ЛЮБЫМ МЕМБРАНАМ – И БИОЛОГИЧЕСКИМ, И ИСКУССТВЕННЫМ.

# ХАРАКТЕРНЫЕ ЧЕРТЫ – КРИТЕРИИ – АТ

- ТРЕБУЕТ ДОПОЛНИТЕЛЬНОЙ ЗАТРАТЫ ЭНЕРГИИ.

*ЭКЗЕРГОНИЧЕСКАЯ  
ХИМ. РЕАКЦИЯ*



*МАКРОЭРГИЧЕСКИЕ  
СВЯЗИ АТФ*



*ГИДРОЛИЗ АТФ*

- ГРАДИЕНТЫ УВЕЛИЧИВАЮТСЯ.

- МОЛЕКУЛЯРНЫЕ СИСТЕМЫ ХАРАКТЕРИЗУЮТСЯ *ВЕКТОРНОСТЬЮ* (СТРОГОЙ НАПРАВЛЕННОСТЬЮ).
- СВОЙСТВЕН ЛИШЬ БИОМЕМБРАНАМ.

## 2. ПАССИВНЫЙ МТ – СПОСОБЫ и МОЛЕКУЛЯРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ

- ПАССИВНЫЙ ПЕРЕНОС  
**РАСТВОРЕННОГО  
ВЕЩЕСТВА**  
ОСУЩЕСТВЛЯЕТСЯ ПУТЕМ  
ДИФФУЗИИ.

- ПАССИВНЫЙ ПЕРЕНОС  
**РАСТВОРИТЕЛЯ** –  
ПУТЕМ  
ОСМОСА И  
ФИЛЬТРАЦИИ.

Но это – тоже  
ДИФФУЗИЯ, МОЛЕКУЛ  
РАСТВОРИТЕЛЯ.

**ДИФФУЗИЯ** –  
САМОПРОИЗВОЛЬНОЕ  
ПЕРЕМЕЩЕНИЕ  
ВЕЩЕСТВА ПО ЕГО  
КОНЦЕНТРАЦИОННОМУ  
ИЛИ ЭЛЕКТРИЧЕСКОМУ  
ГРАДИЕНТУ  
за счет  
ХАОТИЧЕСКОГО  
ТЕПЛОВОГО ДВИЖЕНИЯ  
ЕГО МОЛЕКУЛ (ИОНОВ).

# ПАССИВНЫЙ ПЕРЕНОС = ДИФФУЗИЯ

↓  
ПРОСТАЯ

↓  
ЧЕРЕЗ  
ЛИПИД-  
НЫЙ  
БИСЛОЙ

ГФБ:  
ЛИПИДЫ, ЖК, ...

↓  
ПО  
КАНА-  
ЛАМ

↓  
ОБЛЕГЧЕННАЯ

ГФЛ:

АМИНОКИСЛОТЫ, САХАРА, СПИРТЫ,  
МИНЕРАЛЬНЫЕ ВЕЩЕСТВА, МОЧЕВИНА



## **ПРОСТАЯ ДИФфуЗИЯ (НЕОПОСРЕДОВАННЫЙ ПЕРЕНОС)**

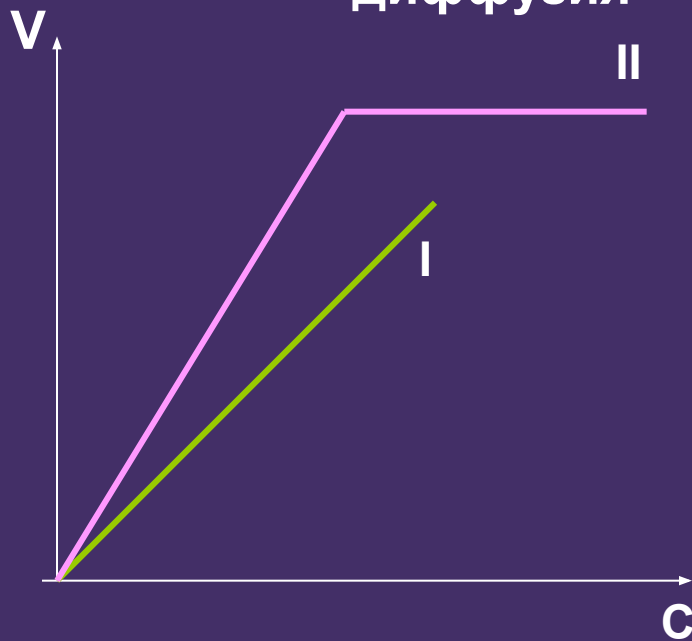
- **МОЛЕКУЛА В ПЕРВОНАЧАЛЬНОЙ (СВОБОДНОЙ) ФОРМЕ**
- **СКОРОСТЬ ЗАВИСИТ ОТ КОНЦЕНТРАЦИИ ПЕРЕНОСИМОГО ВЕЩЕСТВА (СУБСТРАТА)**

## **ОБЛЕГЧЕННАЯ ДИФфуЗИЯ (ОПОСРЕДОВАННЫЙ ПЕРЕНОС)**

- **ЧЕРЕЗ МЕМБРАНУ ПЕРЕМЕЩАЕТСЯ КОМПЛЕКС СУБСТРАТА С ВЕЩЕСТВОМ-ПЕРЕНОСЧИКОМ**
- **СКОРОСТЬ ПЕРЕНОСА ПРИ НЕКОТОРОЙ КОНЦЕНТРАЦИИ СУБСТРАТА ДОСТИГАЕТ ПРЕДЕЛЬНОЙ ВЕЛИЧИНЫ**

# ГРАФИК

I – простая, II – облегченная  
диффузия



ПОЯСНЕНИЕ

К

ОБЛЕГЧЕННОЙ ДИФФУЗИИ:

СКОРОСТЬ ПЕРЕСТАЕТ  
РАСТИ, ЕСЛИ ПРОИСХОДИТ

НАСЫЩЕНИЕ

ВСЕХ УЧАСТКОВ  
СВЯЗЫВАНИЯ СУБСТРАТА  
СИСТЕМОЙ ПЕРЕНОСА.

# СПОСОБ ПРОНИКНОВЕНИЯ ЧЕРЕЗ МЕМБРАНУ

ЗАВИСИТ ОТ  
ПОЛЯРНОСТИ  
ВЕЩЕСТВА.

Гидрофобные: простая  
диффузия через  
билипидный слой.

Гидрофильные:

- простая диффузия  
через каналы
- облегченная  
диффузия

КАНАЛЫ – СКВОЗНЫЕ,  
ИМЕЮТ БЕЛКОВУЮ  
ПРИРОДУ.

ИХ СТЕНКИ ВЫСТЛАНЫ  
ПОЛЯРНЫМИ ГРУППИ-  
РОВКАМИ.

ДИССОЦИАЦИЯ, АДСОРБЦИЯ  
ИОНОВ ИЗ РАСТВОРА ⇒  
НА ВНУТРЕННЕЙ ПОВЕРХ-  
НОСТИ –  
*ФИКСИРОВАННЫЕ*  
*ЗАРЯДЫ.*

# СКВОЗНЫЕ КАНАЛЫ В МЕМБРАНЕ

В большинстве каналов преобладают заряды **ОТРИЦАТЕЛЬНЫЕ**.

**ФАКТОРЫ,  
ЛИМИТИРУЮЩИЕ  
ПРОНИКНОВЕНИЕ  
Веществ через  
КАНАЛЫ:**

- **ВЕЛИЧИНА ИХ МОЛЕКУЛ (ИОНОВ)**



**МЕМБРАНА –  
«МОЛЕКУЛЯРНОЕ СИТО»  
ДЛЯ ПОЛЯРНЫХ  
СОЕДИНЕНИЙ**

- **НАЛИЧИЕ И ЗНАК ЗАРЯДА:  
ПРОНИЦАЕМОСТЬ ДЛЯ  
КАТИОНОВ ВЫШЕ,  
ЧЕМ ДЛЯ АНИОНОВ.**

# ПРОНИКНОВЕНИЕ ВОДЫ ЧЕРЕЗ ПОРЫ

**ЛУЧШЕ ВСЕГО МЕМБРАНА  
ПРОНИЦАЕМА  
ДЛЯ НЕБОЛЬШИХ И  
ЭЛЕКТРОНЕЙТРАЛЬНЫХ  
МОЛЕКУЛ ВОДЫ.**

**Дополнительный, особый  
механизм**

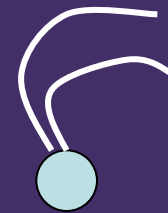
**проникновения воды и  
некоторых других  
веществ:**

**ЧЕРЕЗ ПОДВИЖНЫЕ  
ПОРЫ ЛИПИДНОЙ  
ПРИРОДЫ.**

Две основные конформации  
мембранных липидов:

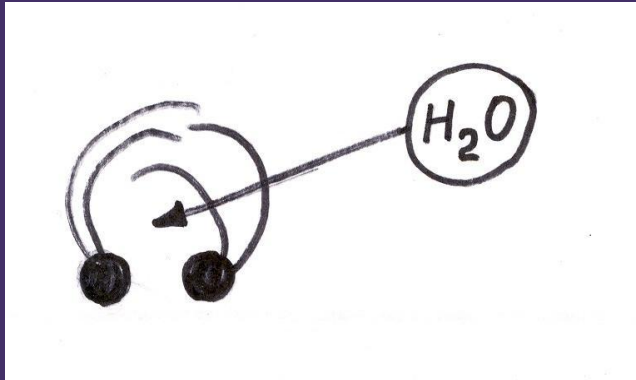
**ТРАНС- и ГОШ-  
(хвосты  
полностью  
вытянуты)**

**ГОШ-  
хвосты  
частично  
свернуты)**



# КИНКИ

**РЯДОМ С ГОШ-ИЗОМЕРАМИ В МЕМБРАНЕ ОБРАЗУЮТСЯ СВОБОДНЫЕ ОБЪЕМЫ – КИНКИ.**



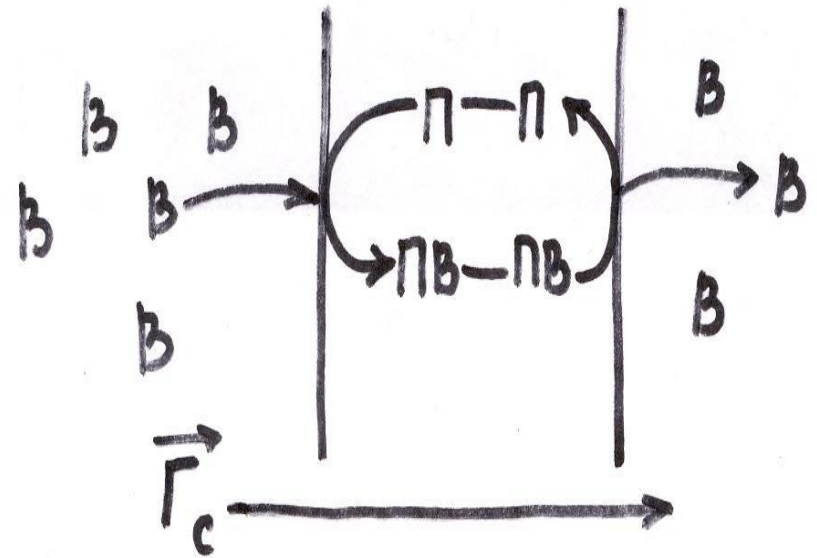
- **КИНКИ МОГУТ ПЕРЕМЕЩАТЬСЯ ЧЕРЕЗ МЕМБРАНУ ПРИ ДВИЖЕНИИ ХВОСТОВ И САМИХ ЛИПИДОВ.**
- **ВОДА ПОПАДАЕТ В КИНКИ И МИГРИРУЕТ С НИМИ.**

# ОБЛЕГЧЕННАЯ ДИФФУЗИЯ

СПЕЦИФИЧЕСКИЙ  
ПЕРЕНОСЧИК –  
КОМПОНЕНТ МЕМБРАНЫ,  
имеющий *ЦЕНТР*  
*СВЯЗЫВАНИЯ*  
СУБСТРАТА.

*ВАРИАНТЫ:*

1) Подвижный переносчик,  
растворимый в  
липидной фазе  $\Rightarrow$   
ДИФФУЗИЯ КОМПЛЕКСА  
«ПВ»



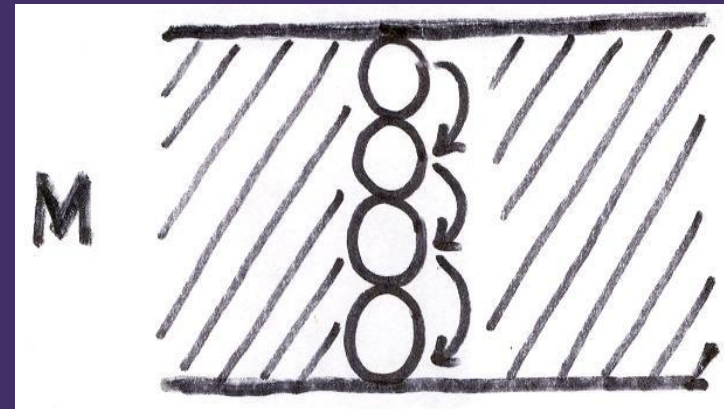
# ОБЛЕГЧЕННАЯ ДИФФУЗИЯ

2) Фиксированный переносчик, способный к конформационным перестройкам (белок)  $\Rightarrow$

ДИФФУЗИЯ В РЕЗУЛЬТАТЕ ИЗМЕНЕНИЯ КОНФОРМАЦИИ ПЕРЕНОСЧИКА ПРИ СВЯЗЫВАНИИ С СУБСТРАТОМ.

Если белок-переносчик не прошивающий, возможна

«ЭСТАФЕТНАЯ ПЕРЕДАЧА»:





## 4. АКТИВНЫЙ МЕМБРАННЫЙ ТРАНСПОРТ

В ОСНОВЕ –

### СОПРЯЖЕНИЕ

ПРОТИВОГРАДИЕНТНЫХ  
ПОТОКОВ ВЕЩЕСТВА

С ГИДРОЛИЗОМ АТФ .

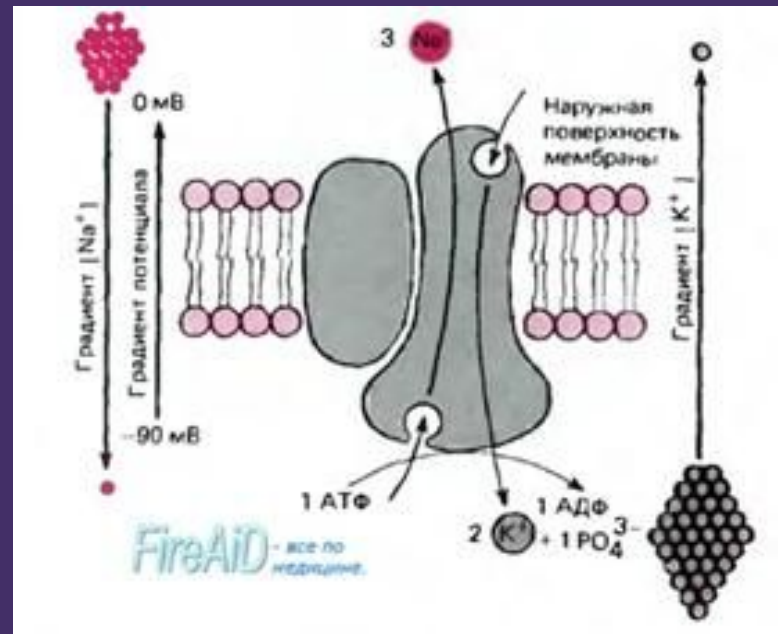
ЭТО СОПРЯЖЕНИЕ  
ОСУЩЕСТВЛЯЮТ  
**БИОЛОГИЧЕСКИЕ  
НАСОСЫ.**

**Молекулярный  
механизм,  
локализованный  
в мембране  
и способный  
транспортировать  
вещества  
за счет энергии  
гидролиза АТФ,  
называется  
БИОЛОГИЧЕСКИМ  
НАСОСОМ.**

# ИОННЫЕ НАСОСЫ

В ПРИРОДЕ  
ИМЕЮТСЯ ТОЛЬКО  
ИОННЫЕ НАСОСЫ:

- **КАЛИЙ –  
НАТРИЕВЫЙ**
- **КАЛЬЦИЕВЫЙ**
- **ПРОТОННЫЙ**



# КАЛИЙ-НАТРИЕВЫЙ НАСОС

- Калий-натриевый насос функционирует во всех клетках животных.

Он локализуется в плазматической мембране.

При гидролизе  
ОДНОЙ  
молекулы АТФ

выводит из цитоплазмы  
ТРИ иона НАТРИЯ

и вводит в цитоплазму  
из

межклеточной жидкости  
ДВА иона КАЛИЯ.

## *Роль калий-натриевого насоса*

1. СОЗДАЕТ И ПОДДЕРЖИВАЕТ НЕРАВНОМЕРНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИОНОВ НАТРИЯ И КАЛИЯ МЕЖДУ КЛЕТКОЙ И СРЕДОЙ:

КОНЦЕНТРАЦИЯ КАЛИЯ ВНУТРИ ЖИВЫХ КЛЕТОК НА ПОРЯДОК ВЫШЕ, ЧЕМ ВО ВНЕШНЕЙ СРЕДЕ:

$$K_i^+ \gg K_e^+;$$

ДЛЯ ИОНОВ НАТРИЯ – НАОБОРОТ:

$$Na_i^+ \ll Na_e^+.$$

# Роль калий-натриевого насоса

## 2. ЭЛЕКТРОГЕНЕН:

СПОСОБСТВУЕТ ТОМУ,

ЧТО ВНУТРЕННЯЯ

ПОВЕРХНОСТЬ

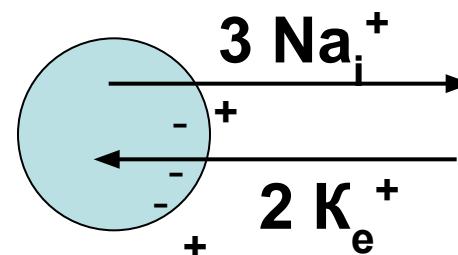
МЕМБРАНЫ

ЗАРЯЖАЕТСЯ

**ОТРИЦАТЕЛЬНО**

ОТНОСИТЕЛЬНО

ВНЕШНЕЙ.



# 5.1. МОЛЕКУЛЯРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КАЛИЙ-НАТРИЕВОГО НАСОСА

В КАЧЕСТВЕ НАСОСА  
РАБОТАЕТ

ФЕРМЕНТ

«КАЛИЙ, НАТРИЙ-  
АКТИВИРУЕМАЯ  
АТФ –АЗА».

(АДЕНОЗИНТРИФОСФАТАЗА)

Суммарная реакция,  
которую катализирует  
фермент, -

ГИДРОЛИЗ  
ВНУТРИКЛЕТОЧНОЙ  
АТФ:



( $\text{Ф}_\text{H}$  – неорганический  
фосфат, т.е.  $\text{H}_3\text{PO}_4$ )

Активируют фермент  
ИОНЫ

внутриклеточного  
натрия  $\text{Na}_\text{i}^+$  и

внеклеточного калия  $\text{K}_\text{e}^+$ .

# АТФ-аза

**АТФ-аза –  
мембранный  
ИНТЕГРАЛЬНЫЙ  
ПРОШИВАЮЩИЙ БЕЛОК.**

**Вторичная структура –  
спиральная.**

**Относится к глобулярным  
белкам,  
имеет четвертичную  
структуру.**

**Молекула фермента  
содержит две разные  
полипептидные цепи –**

**АЛЬФА-СУБЪЕДИНИЦУ  
и  
БЕТА-СУБЪЕДИНИЦУ.**

# Субъединицы фермента

БОЛЬШАЯ СУБЪЕДИНИЦА,  
*АЛЬФА*,  
ПЕРЕСЕКАЕТ МЕМБРАНУ  
МНОГО (10) РАЗ,  
ОБРАЗУЯ  
НЕСКОЛЬКО ПЕТЕЛЬ.

Оба конца  
пептидной цепи  
находятся в цитоплазме.

МЕНЬШАЯ  
СУБЪЕДИНИЦА,  
*БЕТА*,  
ПЕРЕСЕКАЕТ МЕМБРАНУ  
ТОЛЬКО ОДИН РАЗ.

Один ее конец  
находится в цитоплазме,  
другой обращен во  
внеклеточную среду.



## Функции субъединиц

**АЛЬФА-СУБЪЕДИНИЦА**  
имеет центры  
связывания ИОНОВ  
НАТРИЯ И КАЛИЯ

*(петля между вторым и  
третьим спирализован-  
ными участками),*

а также центр  
связывания  
ФОСФАТА,  
отщепляемого от АТФ  
*(петля между IV и V  
спиралями).*

**БЕТА-СУБЪЕДИНИЦА**  
не имеет центров  
связывания.

Ее роль –  
**ОБЕСПЕЧЕНИЕ  
ПРАВИЛЬНОЙ  
ОРИЕНТАЦИИ  
АЛЬФА-  
СУБЪЕДИНИЦЫ  
В МЕМБРАНЕ.**

## *Третичная и четвертичная структуры*

- Вместе субъединицы образуют компактную **ГЛОБУЛУ-ПРОТОМЕР.**
- Для выполнения функции катализа **НЕСКОЛЬКО ПРОТОМЕРОВ** (по всей видимости, **ЧЕТЫРЕ**) **ОБЪЕДИНЯЮТСЯ В ОЛИГОМЕРНЫЙ КОМПЛЕКС.**

**В ОСНОВЕ РАБОТЫ  
ФЕРМЕНТА  
В КАЧЕСТВЕ НАСОСА  
ЛЕЖИТ  
ЕГО СПОСОБНОСТЬ  
К ИЗМЕНЕНИЮ  
КОНФОРМАЦИИ.**

# Конформации фермента

В исходной  
конформации  $E_1$   
петли с активными  
центрами находятся в  
цитоплазме.

Фермент  
взаимодействует с  
АТФ и  
внутриклеточными  
ионами натрия.

ЕГО АКТИВНЫЕ  
ЦЕНТРЫ  
СВЯЗЫВАЮТ И  
УДЕРЖИВАЮТ  
ИОНЫ НАТРИЯ  
И ТЕРМИНАЛЬНЫЙ  
ФОСФАТ АТФ.

# Конформации фермента

При переходе  
в конформацию  
 $E_2$   
меняется  
локализация  
и структура  
ионных центров  
связывания.

В результате петля с  
ионным центром  
связывания  
оказывается не в  
цитоплазме,  
а внутри мембраны,  
ПРИЧЕМ САМ ЦЕНТР  
ОБРАЩЕН НАРУЖУ,  
ВО ВНЕКЛЕТОЧНУЮ  
СРЕДУ.

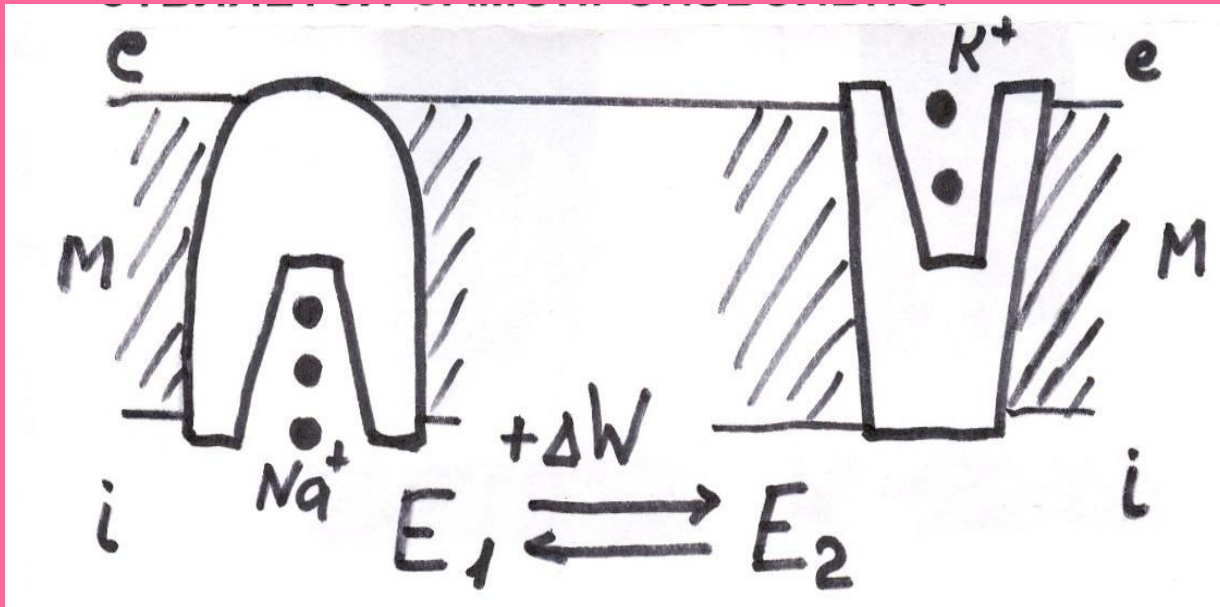
# Конформации фермента

ОН УТРАЧИВАЕТ  
СПОСОБНОСТЬ  
УДЕРЖИВАТЬ НАТРИЙ

И, НАОБОРОТ,  
ПРИБРЕТАЕТ  
ВЫСОКОЕ  
СРОДСТВО  
К КАЛИЮ.

- Минимуму свободной энергии отвечает ИСХОДНАЯ КОНФОРМАЦИЯ  $E_1$ , поэтому ПЕРЕХОД В КОНФОРМАЦИЮ  $E_2$  требует ДОПОЛНИТЕЛЬНОЙ ЭНЕРГИИ.
- ОБРАТНОЕ ПРЕВРАЩЕНИЕ ОСУЩЕСТВЛЯЕТСЯ САМОПРОИЗВОЛЬНО.

# Перемена конформаций



# *Стадии работы насоса*

**РАБОТА НАСОСА  
ОСУЩЕСТВЛЯЕТСЯ  
В ПЯТЬ СТАДИЙ.**

**I**

**ФОСФОРИЛИРОВАНИЕ  
ФЕРМЕНТА** за счет  
внутриклеточной АТФ.  
**АКТИВАТОРЫ –  
ВНУТРИКЛЕТОЧНЫЕ  
ИОНЫ НАТРИЯ.**

**II**

**ИЗМЕНЕНИЕ  
КОНФОРМАЦИИ  
ФЕРМЕНТА** за счет  
энергии  
**МАКРОЭРГИЧЕСКОЙ  
СВЯЗИ**  
и **ПЕРВЫЙ  
ПРОТИВОГРАДИЕНТ-  
НЫЙ ПЕРЕНОС ИОНОВ  
(Na<sup>+</sup>).**

## *Стадии работы насоса*

**III**

***ИОНООБМЕН:***

**ИОНЫ НАТРИЯ (3)  
ВЫСВОБОЖДАЮТСЯ  
И УХОДЯТ В СРЕДУ.**

**ИОНЫ КАЛИЯ (2)  
СВЯЗЫВАЮТСЯ (на  
наружной стороне  
мембраны)  
С АКТИВНЫМ  
ЦЕНТРОМ.**

**IV**

***ОБРАТНОЕ  
ИЗМЕНЕНИЕ  
КОНФОРМАЦИИ  
И  
ВТОРОЙ  
ПРОТИВОГРАДИЕНТ-  
НЫЙ ПЕРЕНОС  
ИОНОВ (K<sup>+</sup>).***



## *Стадии работы насоса*

**V**

### ***ЗАВЕРШЕНИЕ ГИДРОЛИЗА АТФ.***

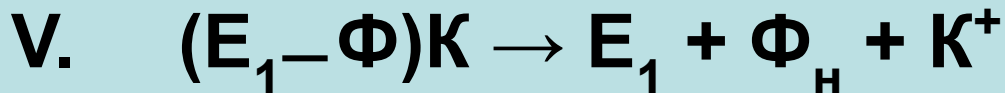
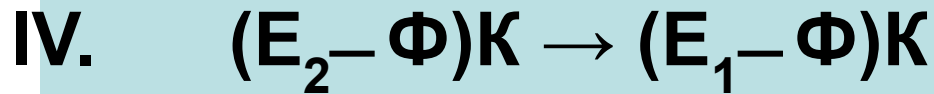
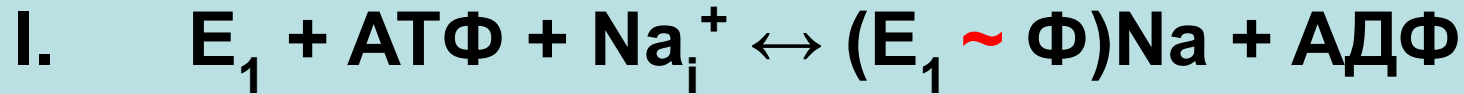
**Фосфат и ионы калия  
высвобождаются в  
цитоплазму.**

**Фермент возвращается в  
исходное свободное  
состояние**

**и готов к следующему  
циклу работы.**



## Уравнения стадий



# ОБЪЯВЛЕНИЕ

**СЛЕДУЮЩАЯ ЛЕКЦИЯ**

**ВМЕСТО 8 МАРТА**

**СОСТОИТСЯ 7 МАРТА, ВО ВТОРНИК,  
НА ПЕРВОЙ ПАРЕ (8.15 – 9.50),  
В ЛЕКЦИОННО АУДИТОРИИ №3.**

**ЛЕКЦИЯ БУДЕТ ПОСВЯЩЕНА  
БИОПОТЕНЦИАЛАМ, А ЭТО  
ЧРЕЗВЫЧАЙНО ВАЖНАЯ ТЕМА.**

# ПОЗДРАВЛЕНИЕ

**ВСЮ МУЖСКУЮ ЧАСТЬ АУДИТОРИИ  
ПОЗДРАВЛЯЮ С 23 ФЕВРАЛЯ!  
ЖЕЛАЮ СЧАСТЬЯ, УДАЧИ,  
ВЗАИМОПОНИМАНИЯ С ЖЕНСКОЙ  
ЧАСТЬЮ НАСЕЛЕНИЯ!**

**И ВСЕМ – ОТЛИЧНО ПРОВЕСТИ  
ВЫПАВШИЕ ЧЕТЫРЕ ДНЯ ОТДЫХА!**