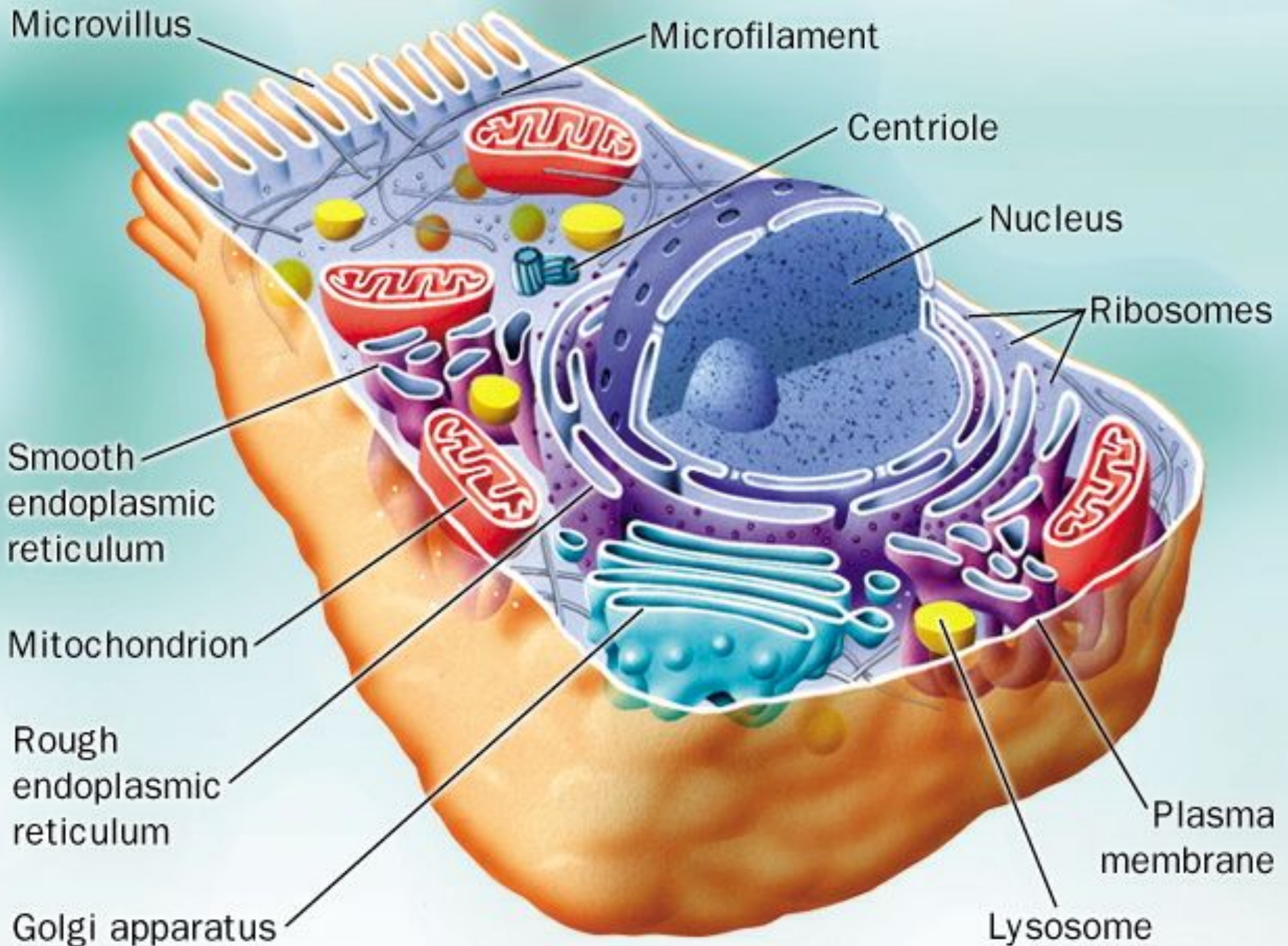
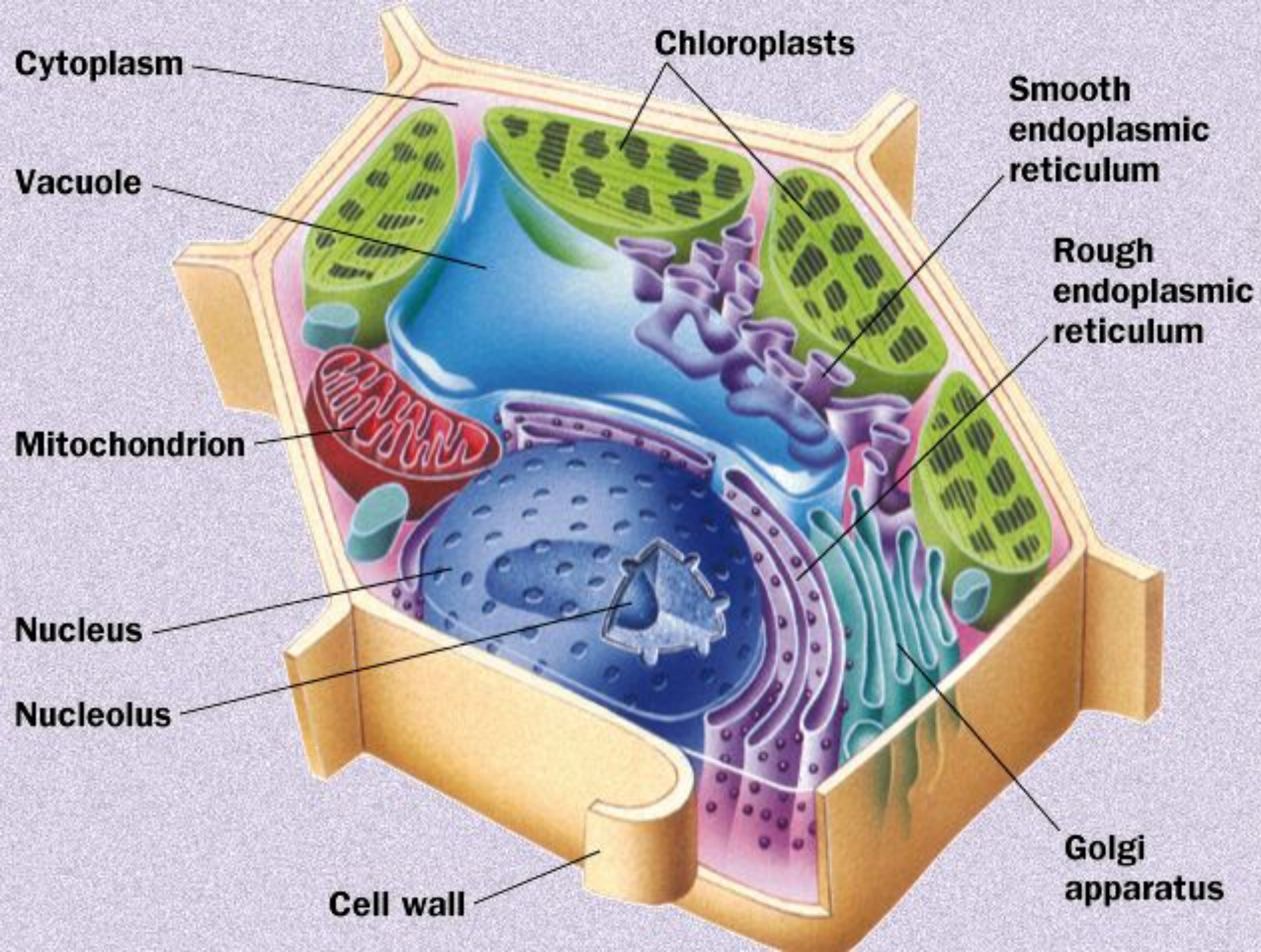


Биомембраны

Биомембраны являются одним из основных элементов клеточной организации, основой структуры и функции всех органов и тканей. Большинство клеточных органелл имеют в основе строения и функций мембранные структуры. Они характерны для эндоплазматической сети, пластинчатого комплекса Гольджи, оболочек и крист митохондрий, лизосом, вакуолей, пластид, ядерной оболочки и наружной клеточной мембраны.



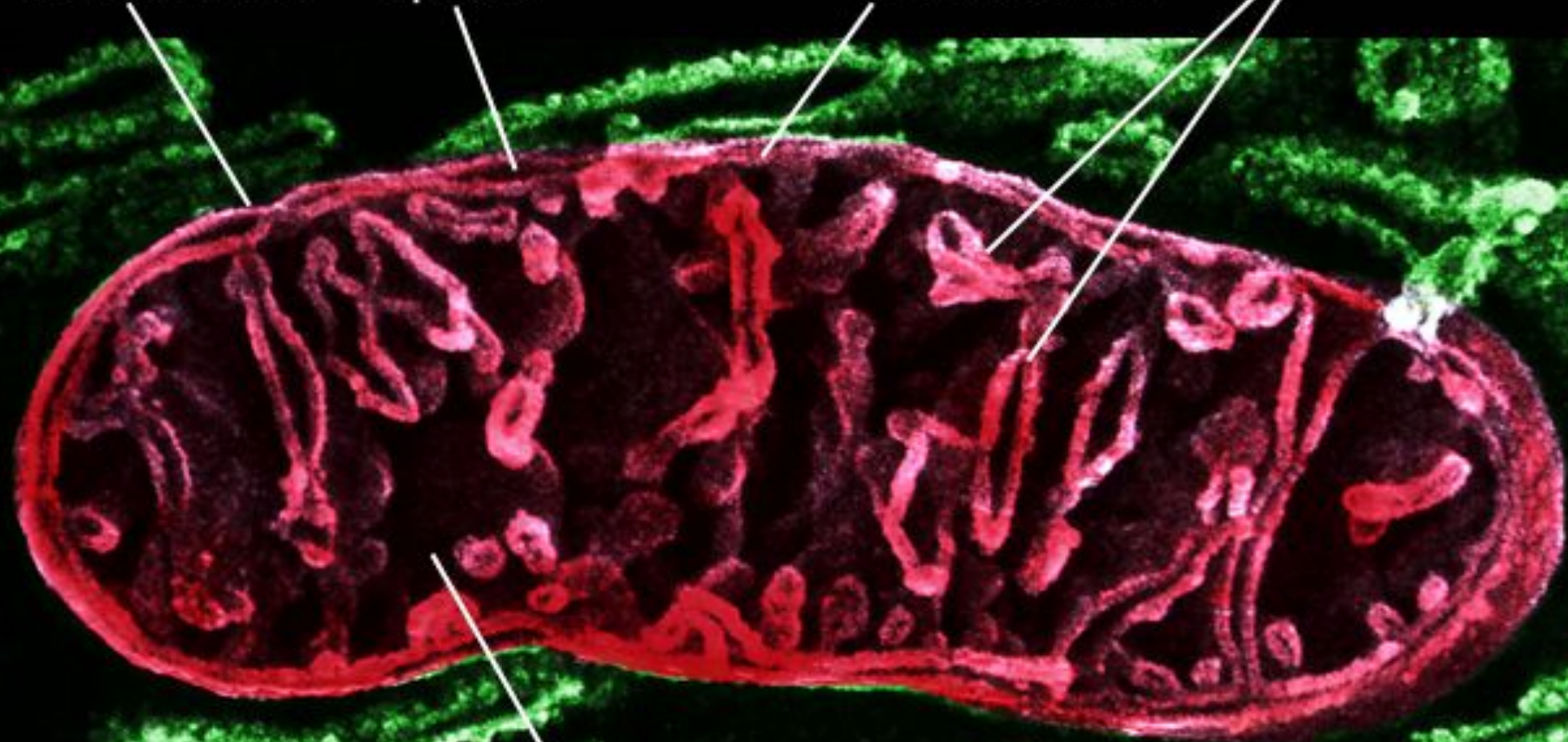


Outer
membrane

Intermembrane
space

Inner
membrane

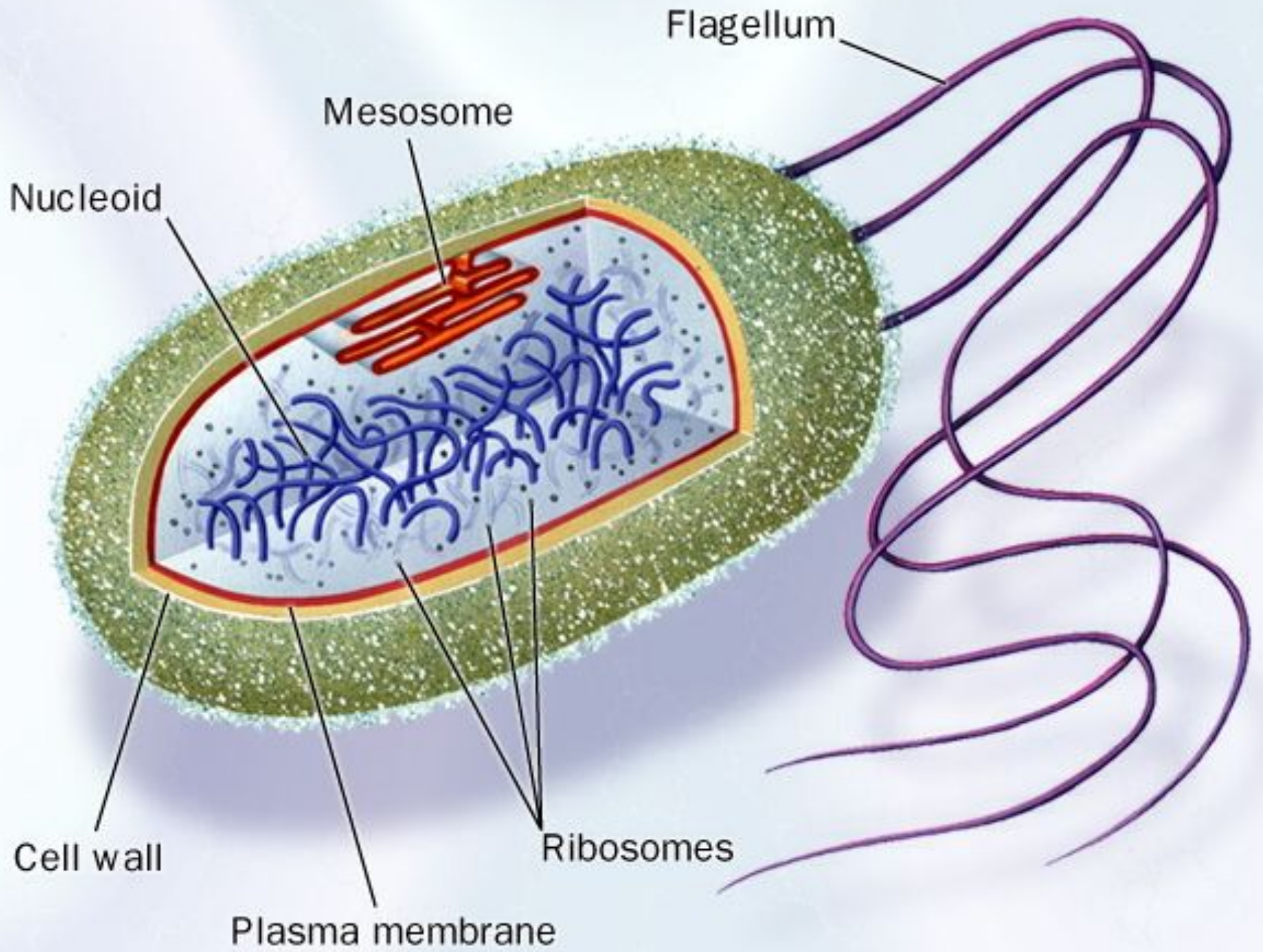
Cristae



Cytosol

Matrix

RER



Функции и разнообразие

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ФУНКЦИИ МЕМБРАН

- • отграничить живое от неживого
- • организовать внутри клетки компартменты с различными свойствами
- • контролировать проникновение в клетку и выход из нее метаболитов
- • служить запасом ряда биологически активных соединений (арахидоната, холестерина)
- • реагировать на внешние сигналы – рецепторы, трансформация сигналов
- • создать гидрофобную среду для защиты гидрофобных белков и обеспечения их функций
- • обеспечить инструмент контроля за функцией мембранных белков

ЧЕМ СОЗДАЕТСЯ БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ МЕМБРАН

- • Мембранные липиды:
 - – самосборка, подвижность компонентов,
 - – асимметрия, фазовые состояния
 - – дефектные зоны; роль холестерина
- • Мембранные белки
 - – особенности строения
 - – встраивание в бислои
 - – олигомерная организация мембранных белков

Мембраны – сложные молекулярные системы; высокоупорядоченные, ответственные за основные процессы жизнедеятельности клеток. Например, это разделение содержимого клетки на отсеки (органеллы), благодаря чему в клетке одновременно могут протекать различные, даже разнонаправленные, процессы. Мембранами осуществляется регуляция метаболических путей клетки; поддержание необходимой концентрации веществ (ионов, метаболитов) путём их избирательного перемещения, создания разности электрических потенциалов на биомембране, участие в ферментативных процессах и др.

Мембраны являются основой для точного размещения ферментов, что обуславливает строгую последовательность биохимических реакций. Например, в шероховатой эндоплазматической сети происходит синтез белков, в гладкой – жирных кислот и фосфолипидов; в матриксе митохондрии осуществляется окисление органических веществ, а на внутренних мембранах – синтез АТФ. Множество заболеваний человека и животных связано с нарушениями в строении и функциях мембран.

Структура и свойства мембран

У разных организмов мембраны могут иметь различный белковый и липидный состав, отличаться деталями строения. Аналогично, биомембраны разных органелл имеют свои особенности строения. Но принцип организации всех разновидностей мембран у разных животных, растений, грибов, простейших и бактерий один и тот же.

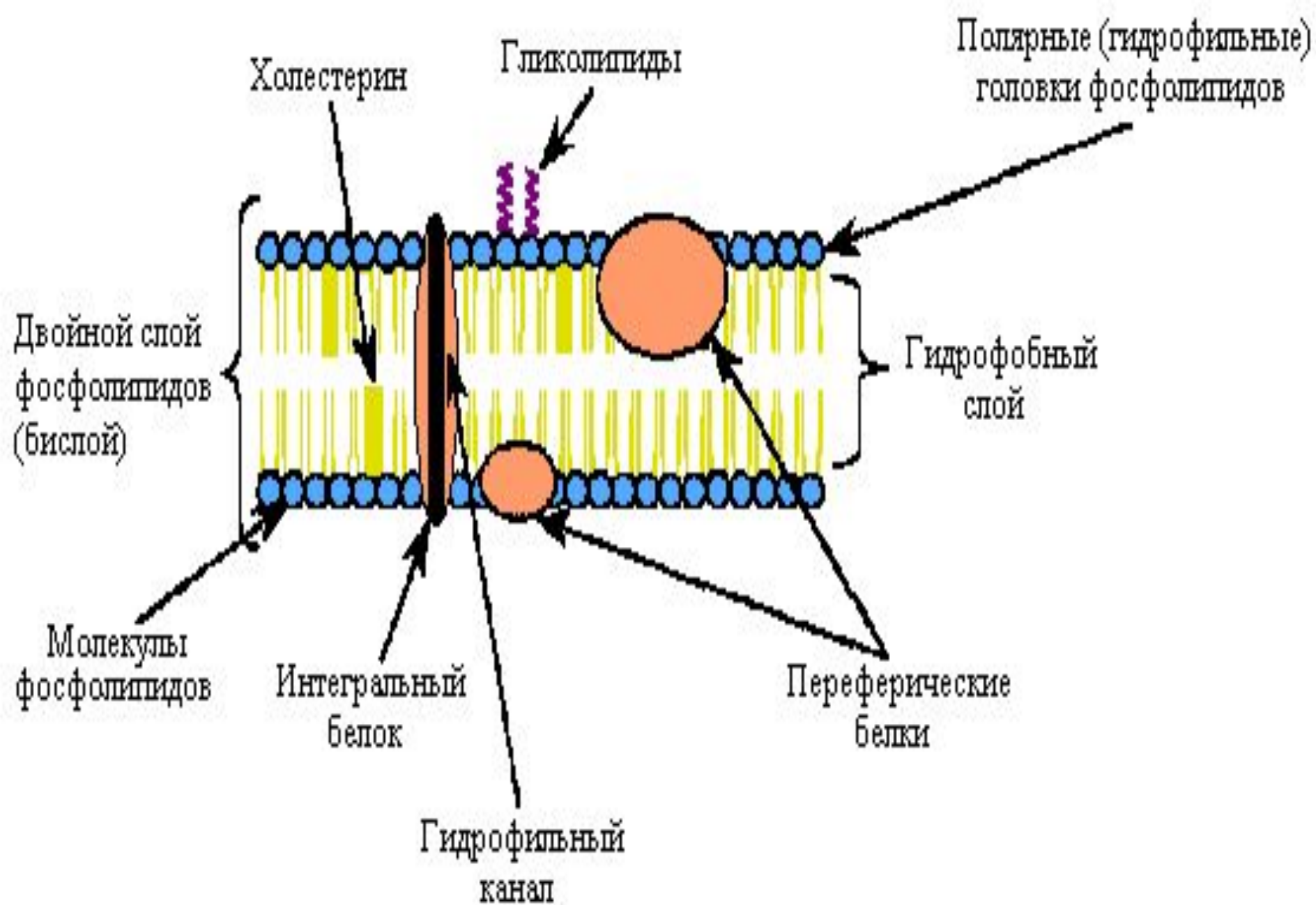


Рис. 2.17 Схема строения и основные компоненты биомембраны.

Неодинаковый липидный и белковый состав мембран разных органелл обеспечивает их разнообразные функции. Каждая разновидность мембран содержит около 50 % белков. Мембраны имеют так же значительный процент углеводов. Например, мембрана эритроцитов содержит ~ 40 % липидов, 52 % белков и 8 % углеводов. Белки не образуют слои, а расположены неравномерно в виде мозаики из глобул; при этом одни из них находятся только на поверхности, другие погружены в липидную фазу частично или полностью, иногда пронизывая ее насквозь. Липидный бислой представляет собой жидкость, в которой отдельные молекулы липидов способны диффундировать в пределах своего монослоя, а также могут иногда перемещаться из одного монослоя в другой. Вязкость и подвижность липидного бислоя зависит от его состава и температуры.

Цитоплазматическая мембрана снаружи покрывает клетку и является важнейшей в системе биомембран, необходимым условием существования любой клетки. Одним из условий возникновения жизни явилось появление поверхностной оболочки клетки. Цитоплазматическая мембрана имеет один и тот же принцип строения, как и другие мембраны. Однако ее строение более сложное, т.к. она является полифункциональной системой и выполняет больше общих, важных для всей клетки, функций.

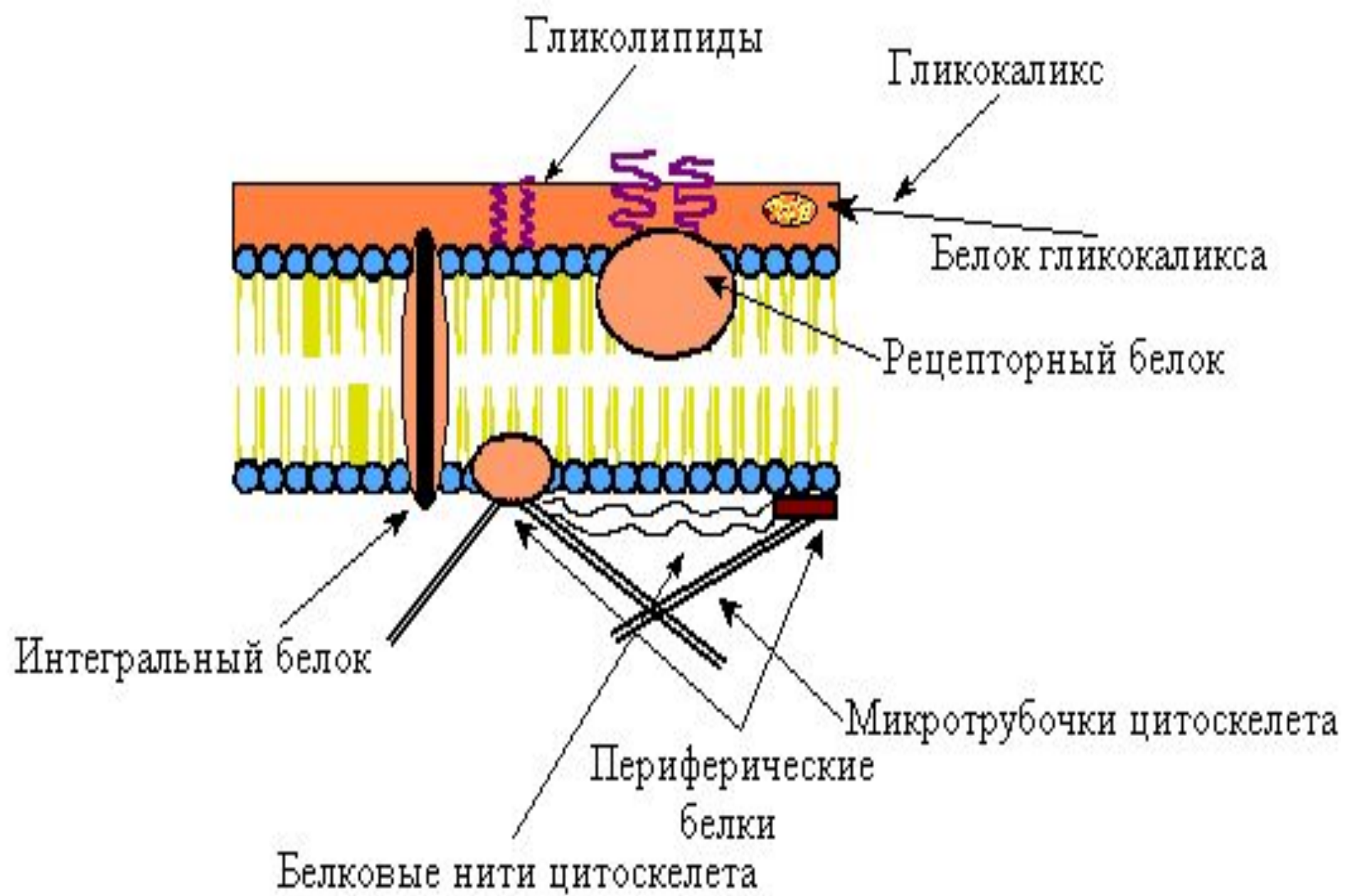
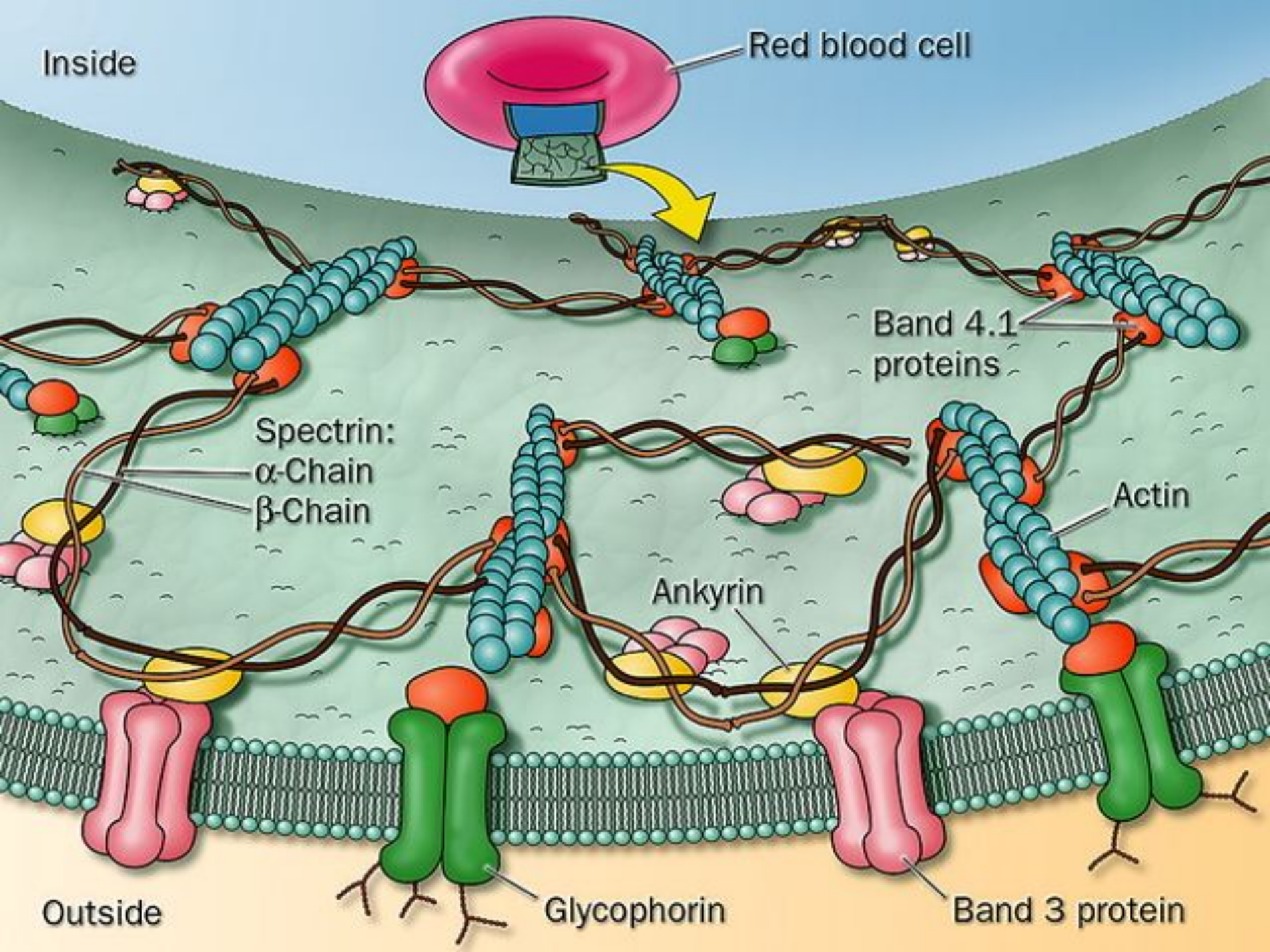


Рис. 2.18 Схема строения цитоплазматических мембран.



В состав цитоплазматических мембран кроме липидов и белков входят также молекулы гликолипидов и гликопротеидов с разветвленными углеводными цепями. Эти разветвленные цепи на поверхности клетки переплетаются друг с другом, образуя как бы каркас с вплетенными в него молекулами белков (гликокаликс), состоящий из олигосахаридов, ковалентно связанных с гликопротеинами и гликолипидами плазмолеммы. Функциями гликокаликса являются: а) межклеточное узнавание, б) межклеточное взаимодействие, в) пристеночное пищеварение.

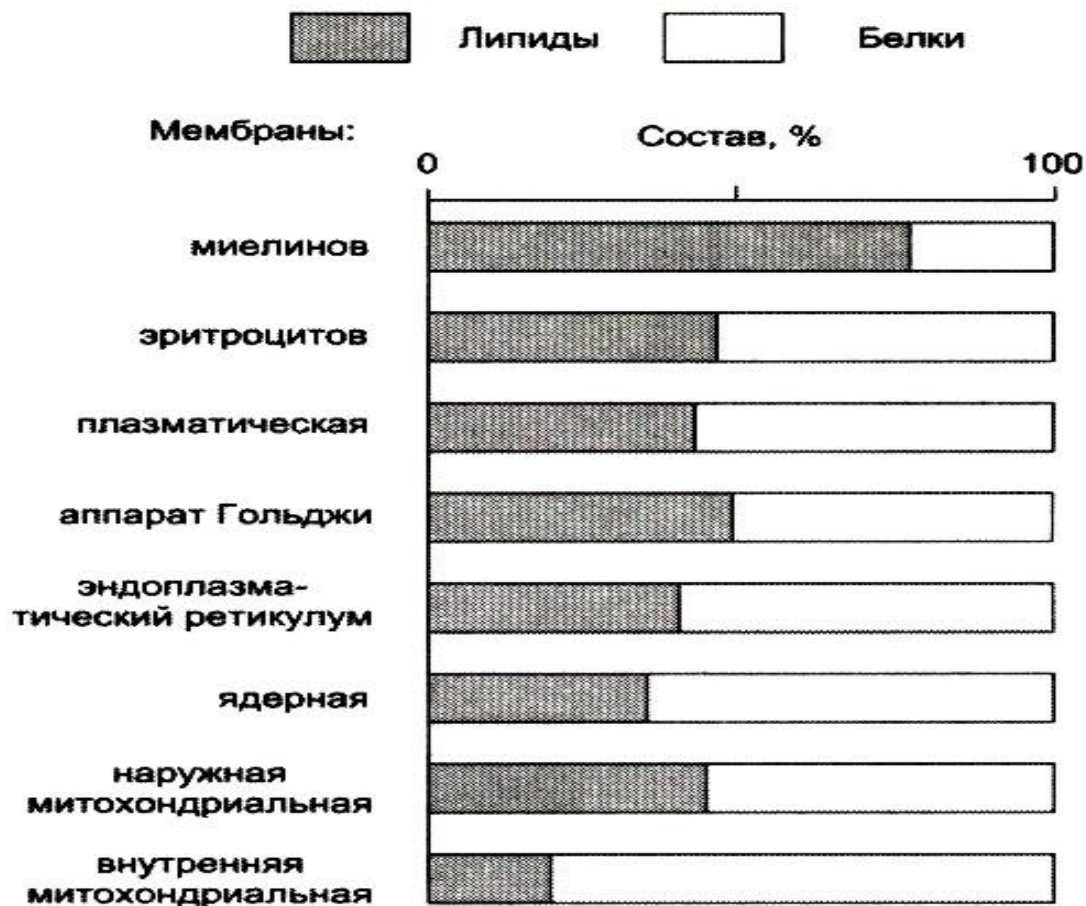
С внутренней стороны клетки, белки и гликопротеиды связаны с микротрубочками и белковыми нитями, составляющими элементы цитоскелета. Часто плазматическая мембрана образует множество пальцевидных выступов — микроворсинок. Это значительно увеличивает всасывающую поверхность клеток, облегчая перенос веществ через наружную мембрану и их прикрепление к поверхности субстрата.

Цитоплазматическая мембрана выполняет ряд важных функций: ограничивает клетку от внешней среды, сохраняет и поддерживает ее внутреннее содержимое, избирательно переносит различные вещества, обеспечивает связь с внешней средой, участвует в ферментативных процессах.

Липиды биомембран

Мембранные липиды - амфипатические молекулы (т.е. обладают как гидрофобными, так и полярными свойствами) и в водной среде самопроизвольно образуют двойной слой (бислой). Эти бислой самоорганизуются в закрытые компартменты, которые способны самопроизвольно восстанавливаться при повреждениях. В мембранах имеются три основных класса липидных молекул - фосфолипиды, холестерин и гликолипиды.

Содержание липидов и белков в различных клеточных мембранах (%)



Фосфолипидный состав клеточных органелл и плазматической мембраны гепатоцитов

Фосфолипиды с разным строением полярных «голов»	Доля от суммарного количества фосфолипидов, %				
	МИТО- хондрии	ЛИЗОСОМЫ	ядерная мембрана	мембраны аппарата Гольджи	плазматическая мембрана
Кардиолипин	18	1	4	1	1
Фосфатидилэтаноламин	35	14	13	20	23
Фосфатидилхолин	40	40	55	50	39
Фосфатидилинозитол	5	5	10	12	8
Фосфатидилсерин	1	2	3	6	9
Фосфатидная кислота		1	2	1	1
Сфингомиелин	1	20	3	8	16

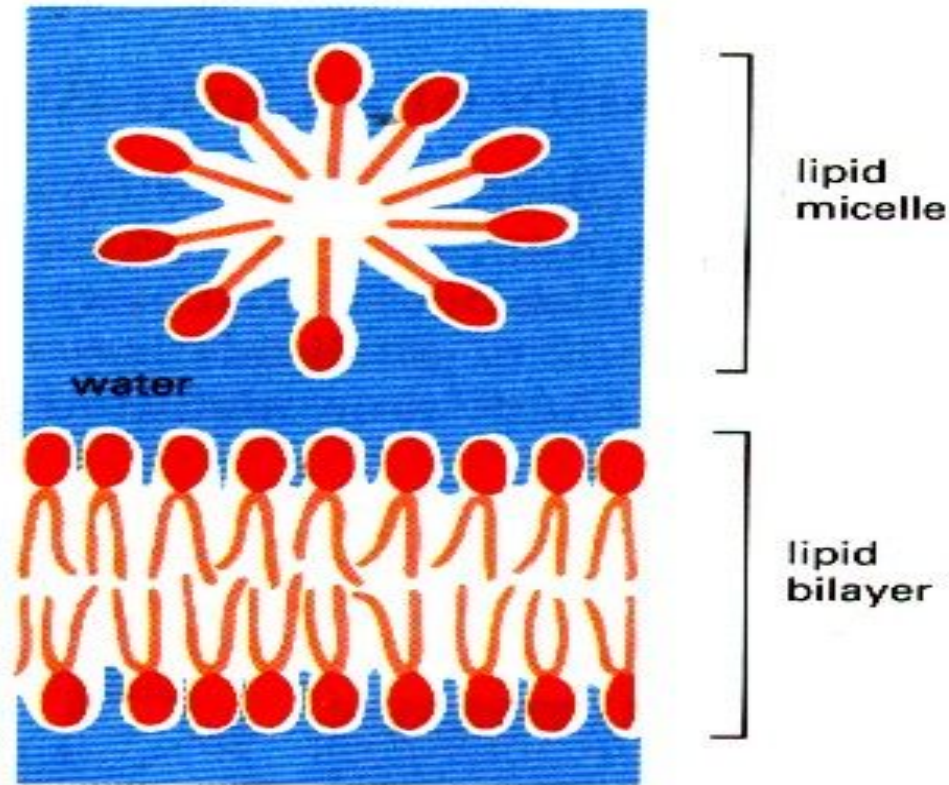
Жирно-кислотный состав некоторых мембран печени

Жирные кислоты, % (по массе)	Мембранная фракция				
	Мембраны митохондрий		ЭР	Аппарат Гольджи	Плазматическая мембрана
	наружная	внутренняя			
Миристиновая 14:0	0,4	0,3	0,4	0,9	0,9
Пальмитиновая 16:0	4,0	3,6	3,1	–	–
Пальмито- олеиновая 16:1	21,0	18,0	26,5	22,5	31,2
Стеариновая 18:0	13,5	15,8	14,9	18,5	12,9
Арахидоновая 20:4	15,7	18,5	14,0	14,5	11,1
Цервоновая 22:6	3,5	3,8	0,7	–	–

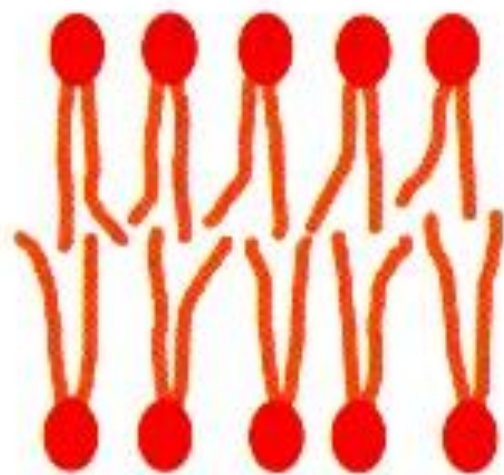
Состав липидного бислоя биомембран и значение его компонентов.

	Структура липидов	Значение
1. Фосфолипиды	Соединения жирных кислот и глицерина, содержащие фосфатную группу. Молекулы состоят из полярной (гидрофильной) головки и двух неполярных (гидрофобных) хвостов.	Амфиполярные свойства фосфолипидов обуславливают спонтанную агрегацию молекул в полярной среде и образование двойного слоя, внутри которого образуется гидрофобная зона, обуславливающая полупроницаемые свойства мембран. Благодаря липидным компонентам бислоя, которые находятся в жидком состоянии, мембрана обладает подвижностью. Подвижность мембран клеток облегчает процессы транспорта через биомембраны.
2. Гликолипиды	Соединения липидов с углеводами. Состоят из полярной головки и неполярных хвостов.	Участвуют в рецепторной функции мембраны, образовании гликокаликса.
3. Холестерин	Относится к классу стероидов. Имеет полностью неполярную молекулу.	Количественный состав холестерина определяет степень жидкостности бислоя мембран.

Мицелла и бислои фосфолипидов



Влияние «ненасыщенных» жирных кислот

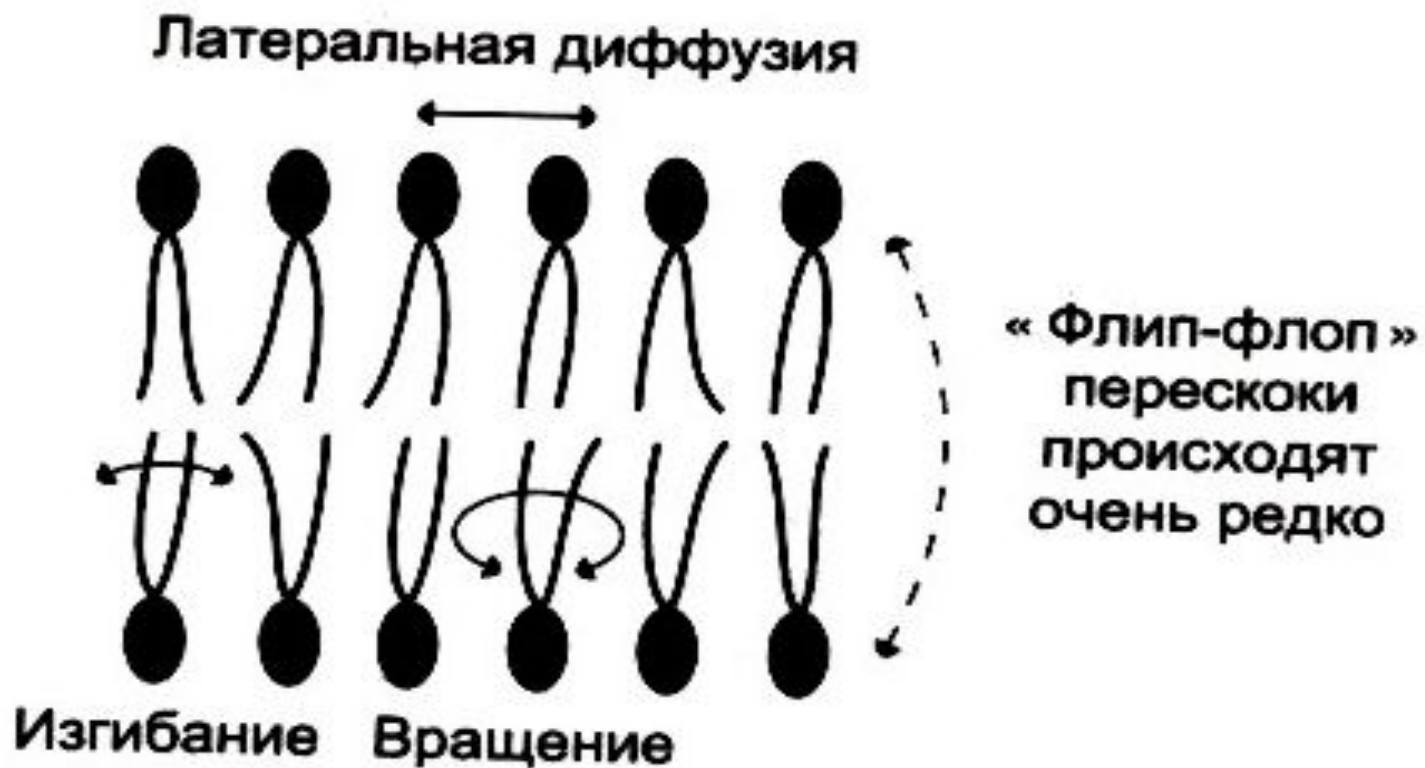


unsaturated hydrocarbon chains with *cis*-double bonds

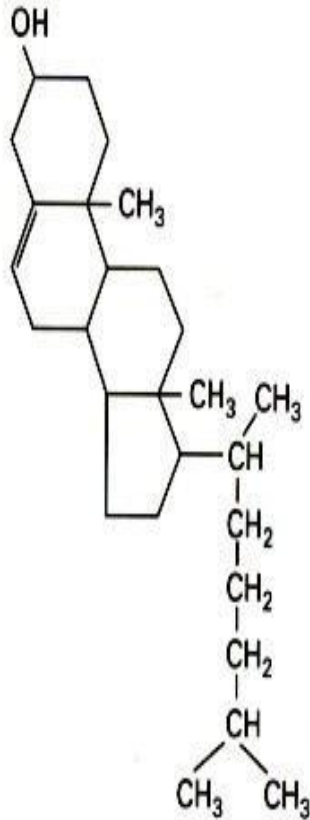


saturated straight hydrocarbon chains

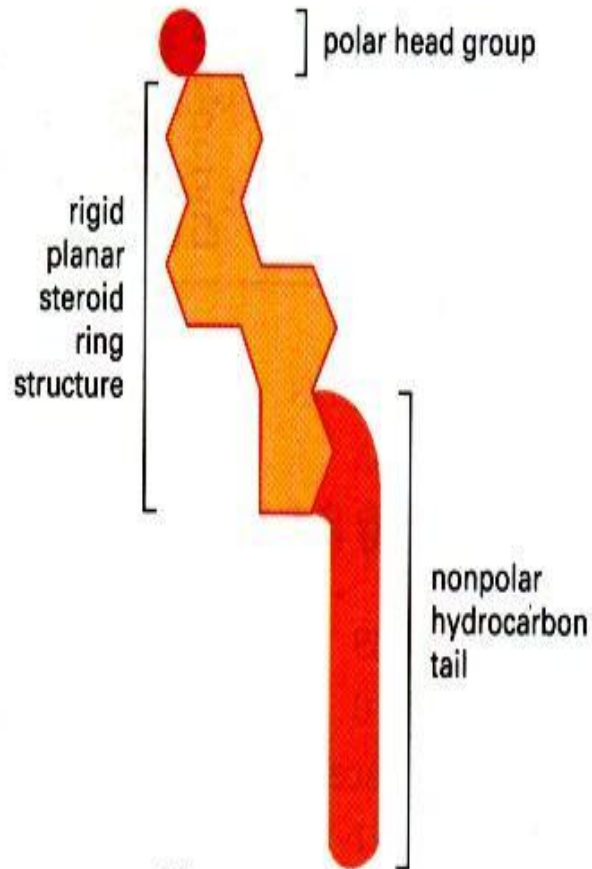
Типы движения липидных молекул в бислое мембран



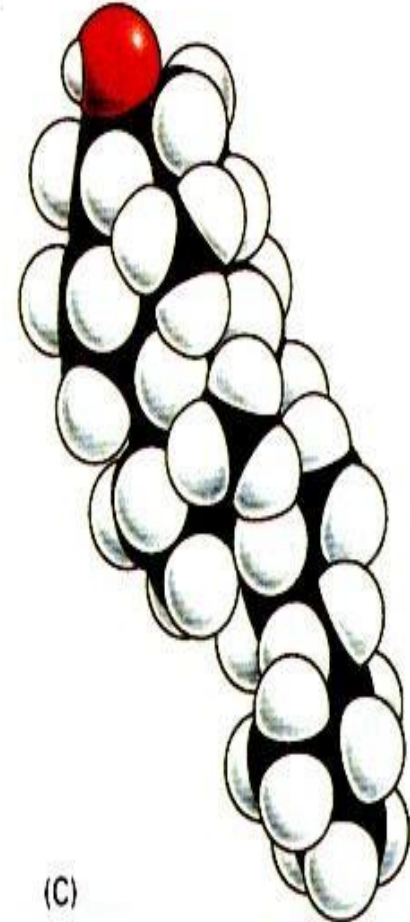
Холестерин



(A)

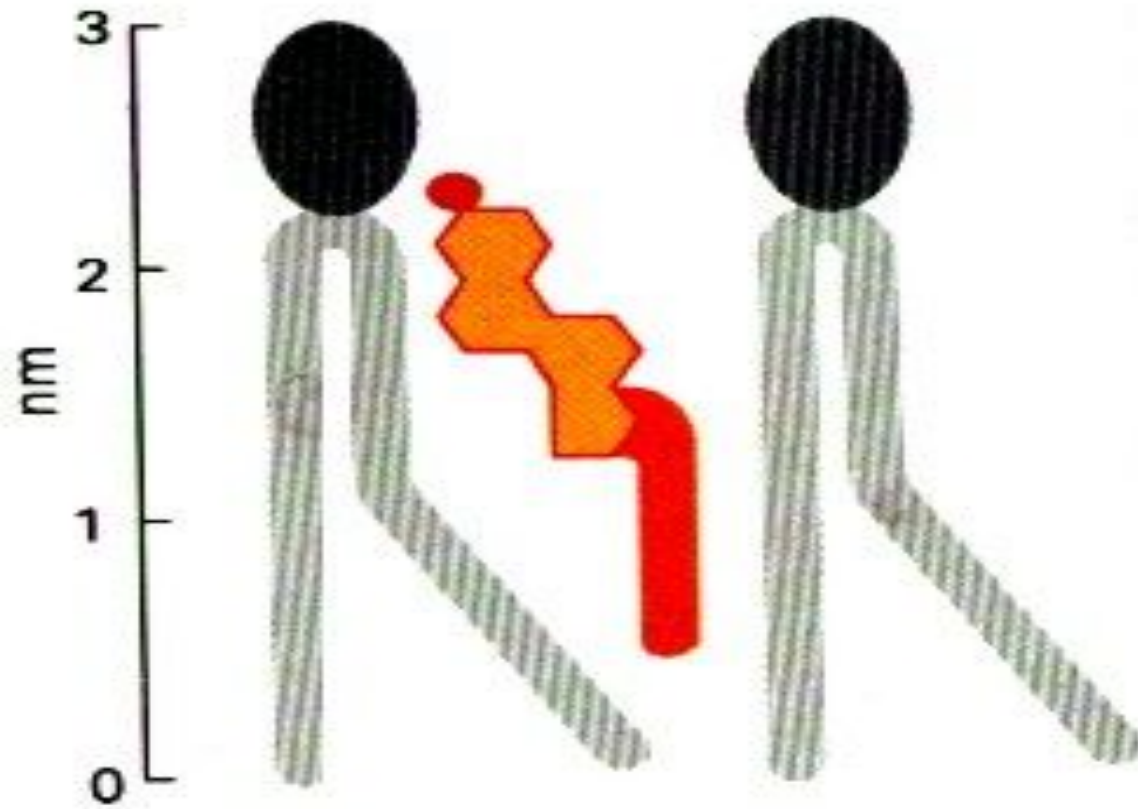


(B)

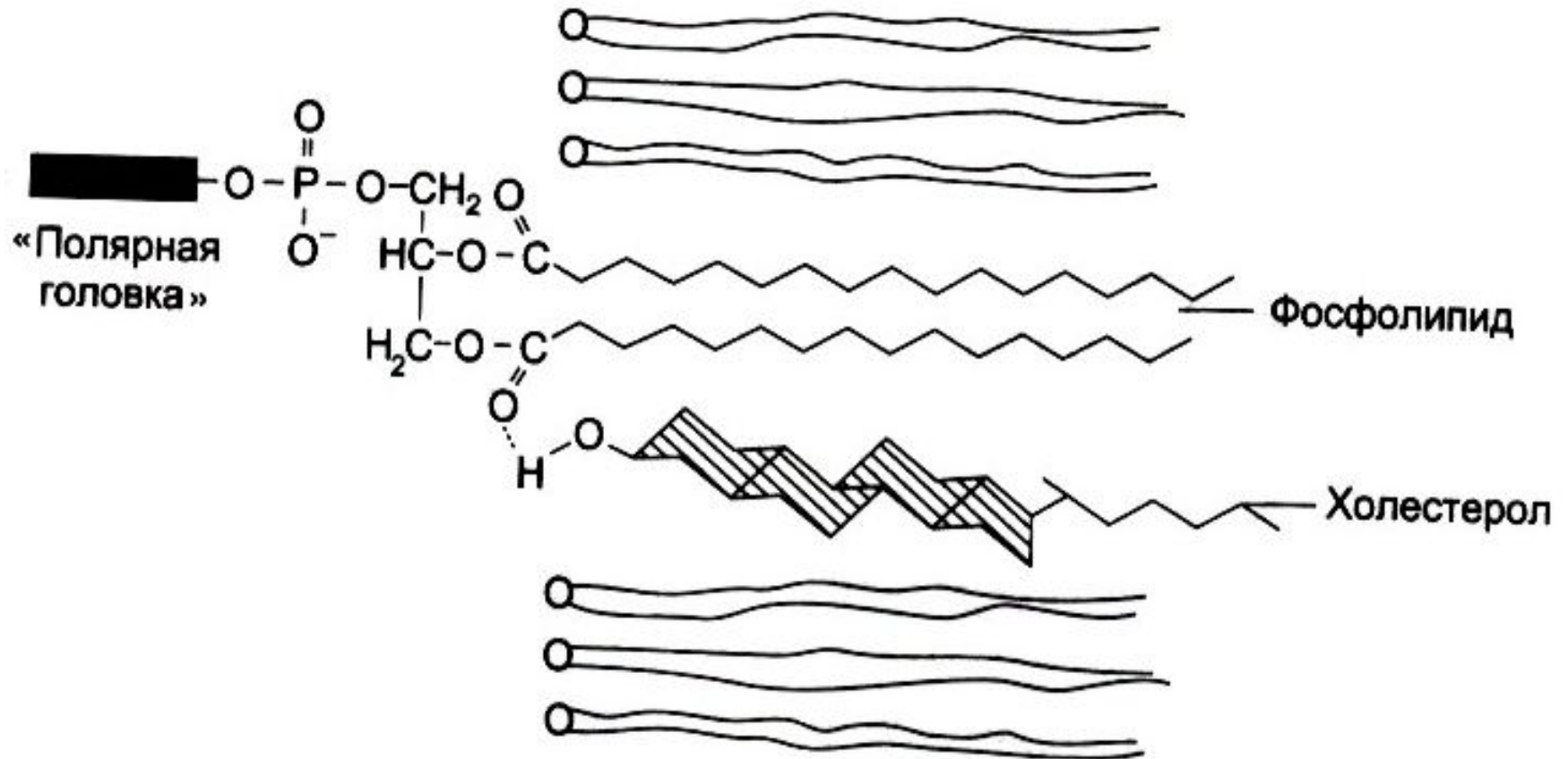


(C)

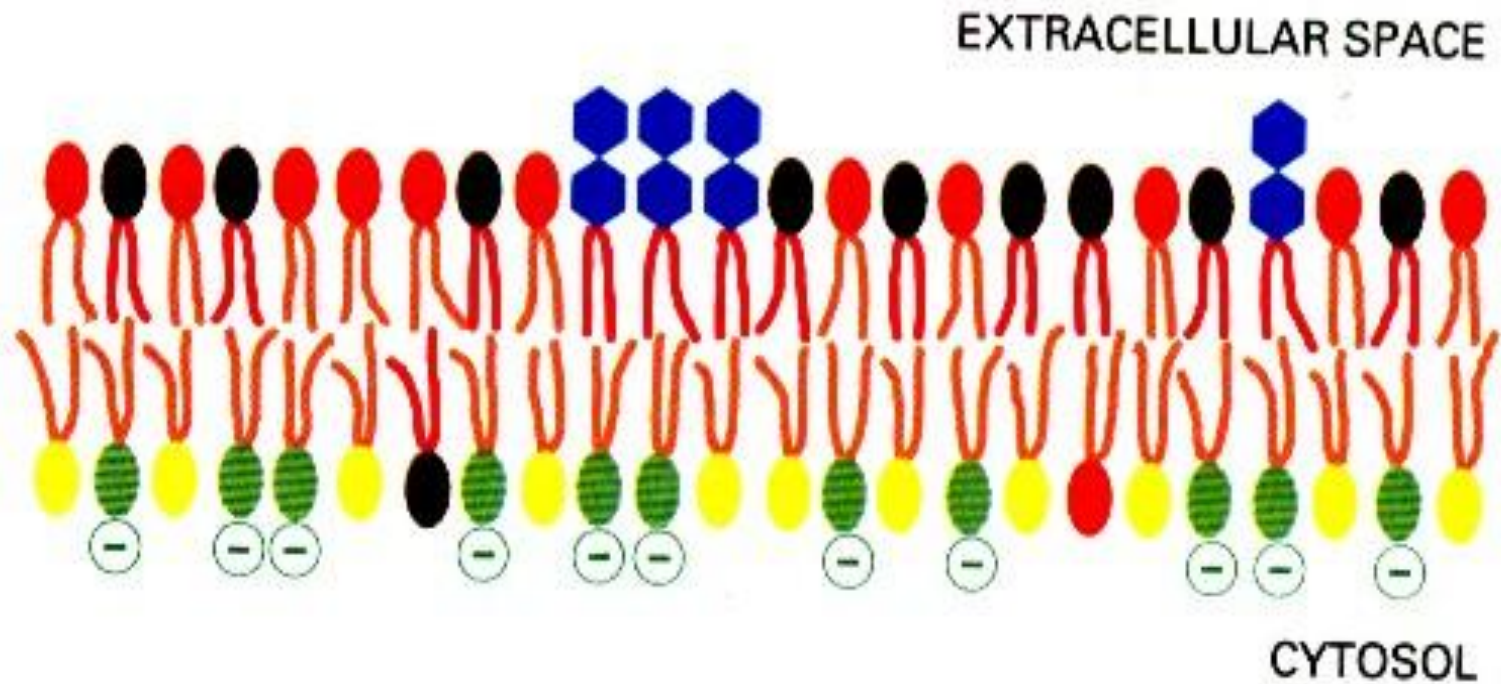
Холестерин в липидном бислое



Положение молекулы холестерина в мембране



Ассиметричное расположение фосфолипидов



Состав внутреннего и наружного слоев мембран отличается друг от друга. Разный липидный состав характерен как для всех типов клеток, так и для разных органоидов одной и той же эукариотической клетки. Липидные бислои служат растворителем для мембранных белков. Многие мембранные белки функционируют только в присутствии определенных липидов. Липидный бислой мембран асимметричен, что обеспечивает правильную ориентацию белков и полупроницаемые свойства.

Свойства	Значение
1 . Жидкостность	Индивидуальные липидные молекулы могут перемещаться в плоскости монослоя и с одной стороны на другую. Этим обеспечивается подвижность мембран.
2. Асимметричность	Состав внешнего монослоя отличается от внутреннего, что обеспечивает их различные функции.
3. Липид является растворителем для гидрофобных белков	Белки надежно фиксируются в липидном бислое, но могут перемещаться в плоскости мембраны.
4. Гидрофобность	Гидрофобные "хвосты" фосфолипидов формируют сплошной гидрофобный слой, окружающий клетку. Именно он является <u>основным барьером</u> для большинства веществ. Гидрофобная зона мембран необходима так же для протекания ряда важных метаболических процессов.
5. Полярность	Полярные "головки" фосфолипидов образуют полярные внешние поверхности мембраны, обеспечивают контакт с водным содержимым цитоплазмы и внеклеточной средой.

Белки биомембран

Белки составляют более 50 % массы мембран, большинство из них имеет глобулярную структуру (табл. 2.11). Многие мембранные белки могут свободно перемещаться в фосфолипидном бислое, но большинство зафиксированы в определенных местах в плоскости мембран. Мембранные белки распределены по внешнему и внутреннему бислою неравномерно (асимметрично). Для мембран различных органелл характерен различный белковый состав. Группы белков мембраны, расположенные в одном месте и связанные друг с другом, образуют группы (кластеры), выполняющие общую функцию, например, транспорт электронов в дыхательной цепи митохондрий. Некоторые мембранные белки зафиксированы в бислое микрофиламентами и микротрубочками цитоскелета. Липидный бислой определяет основные структурные особенности биологических мембран, тогда как белки ответственны за большинство мембранных функций.

Способы ассоциации белков с бислоем

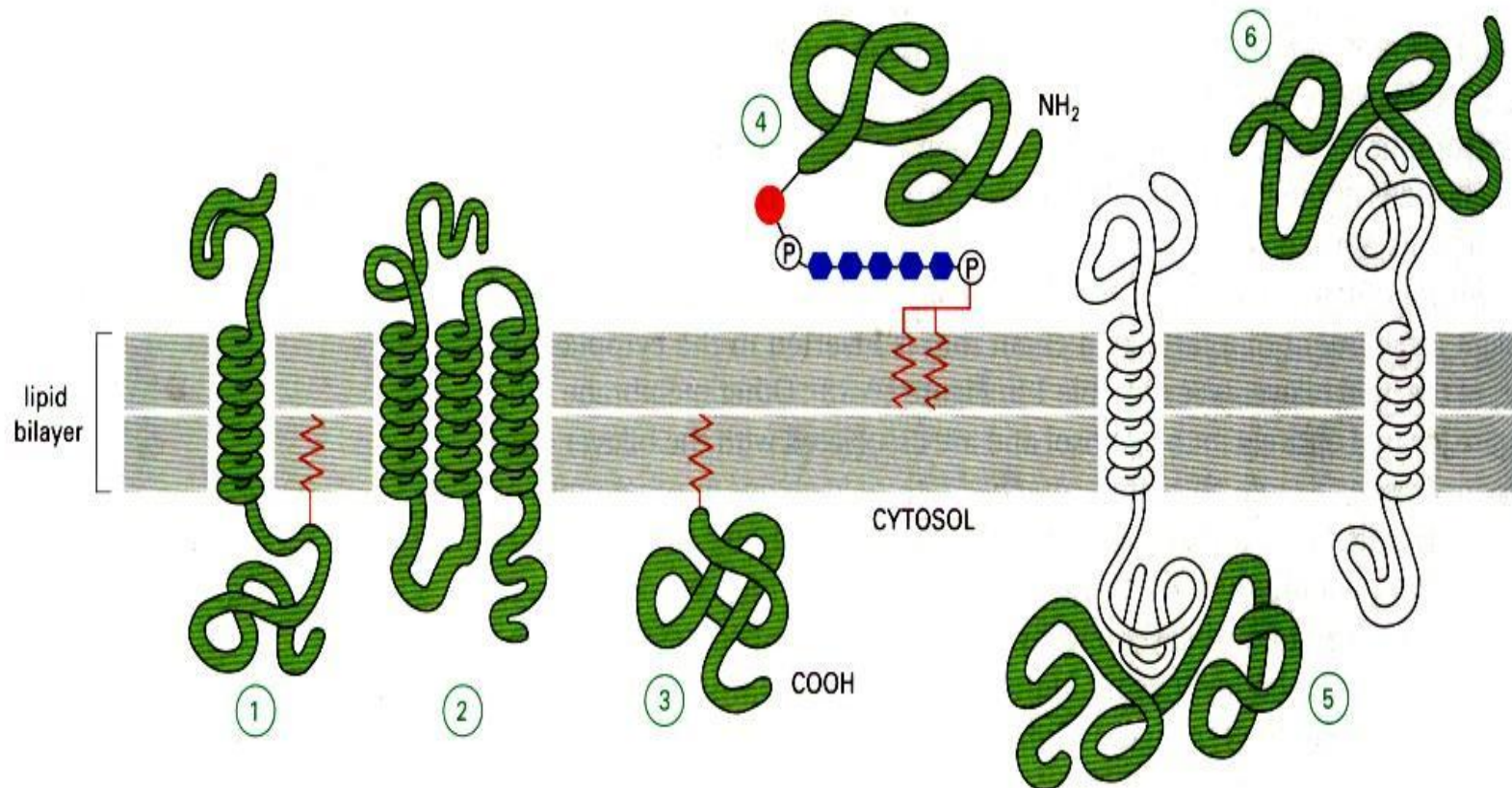
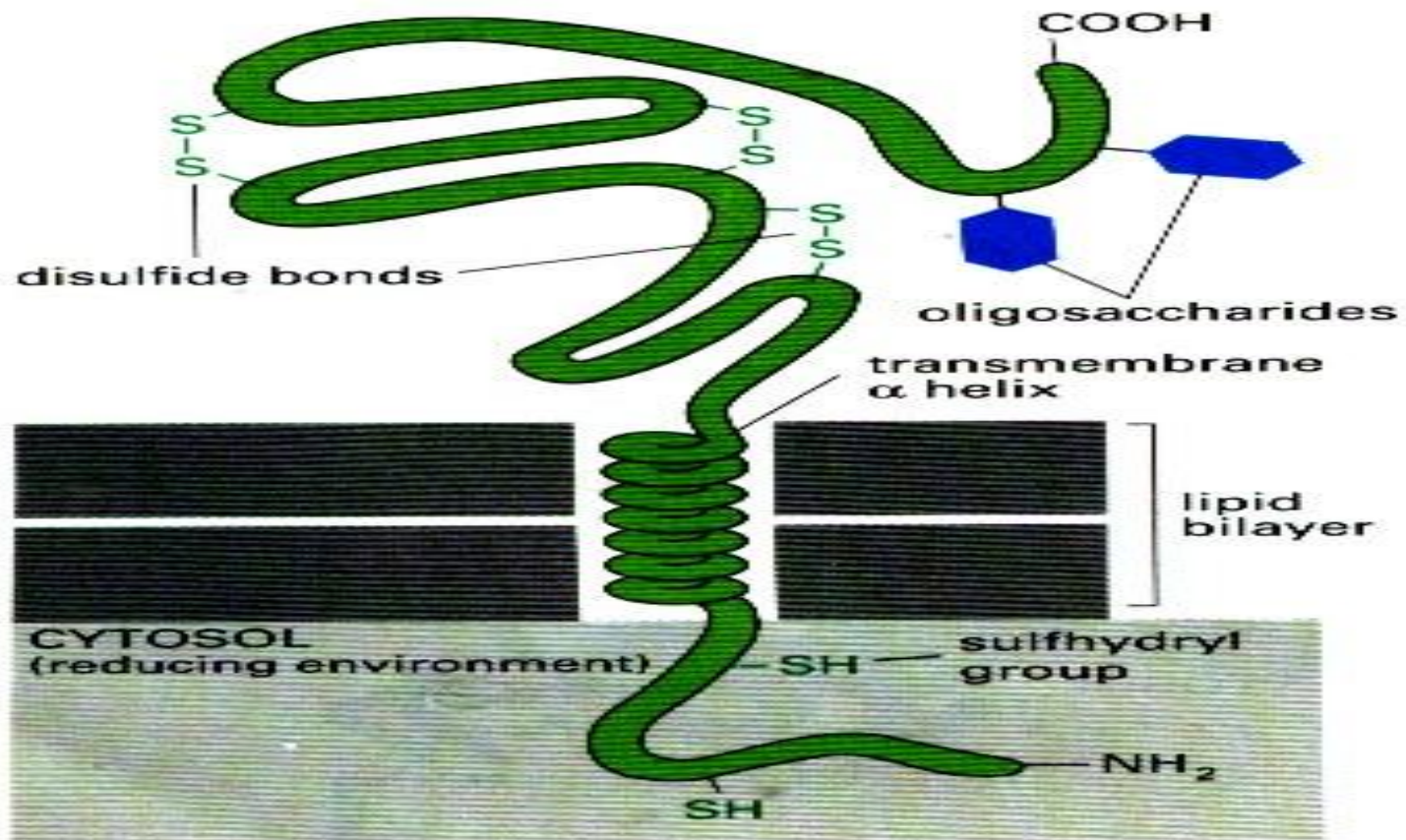
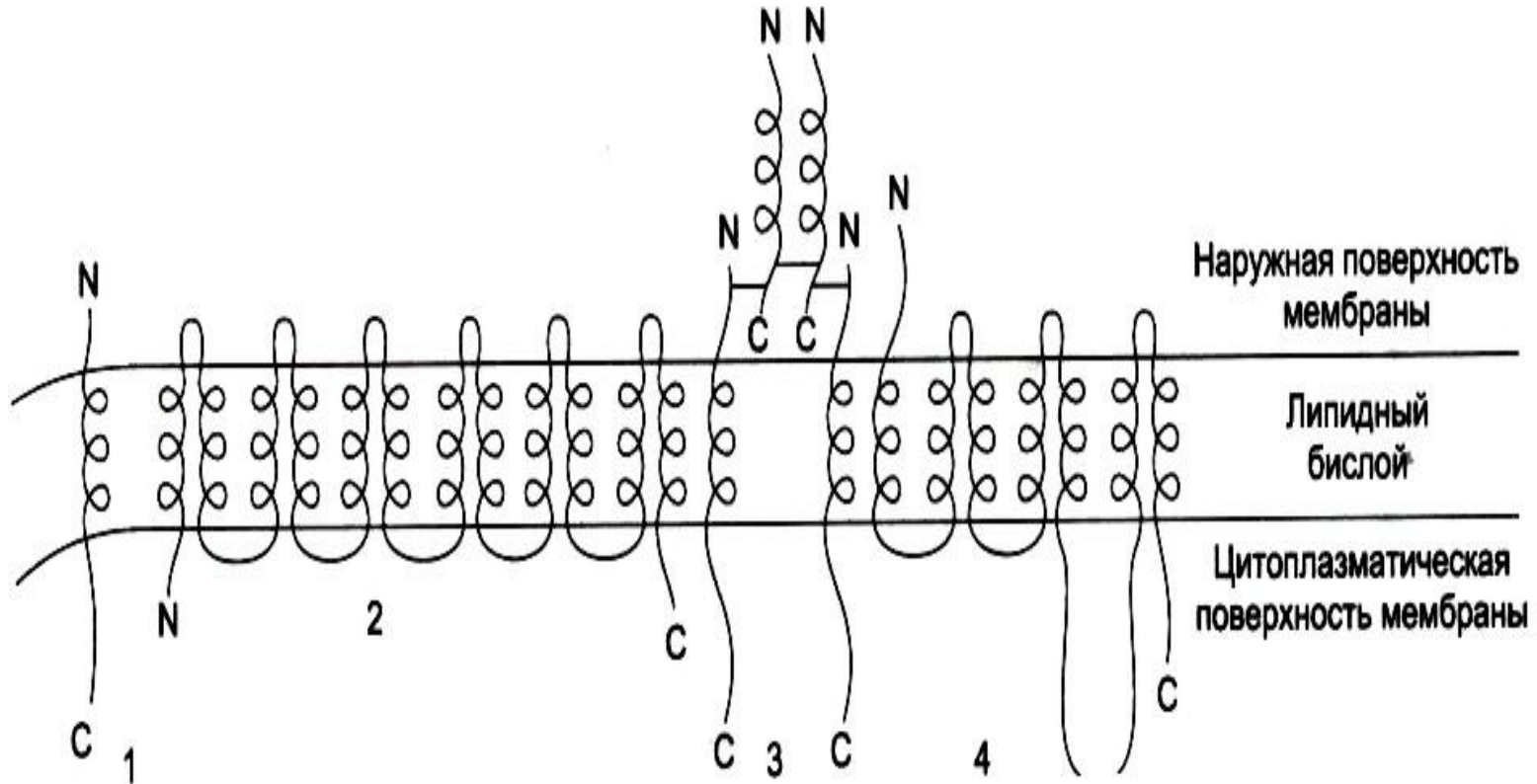


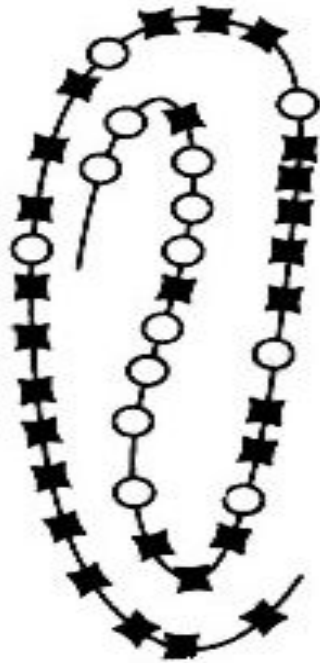
Схема типичного расположения белка в бислое



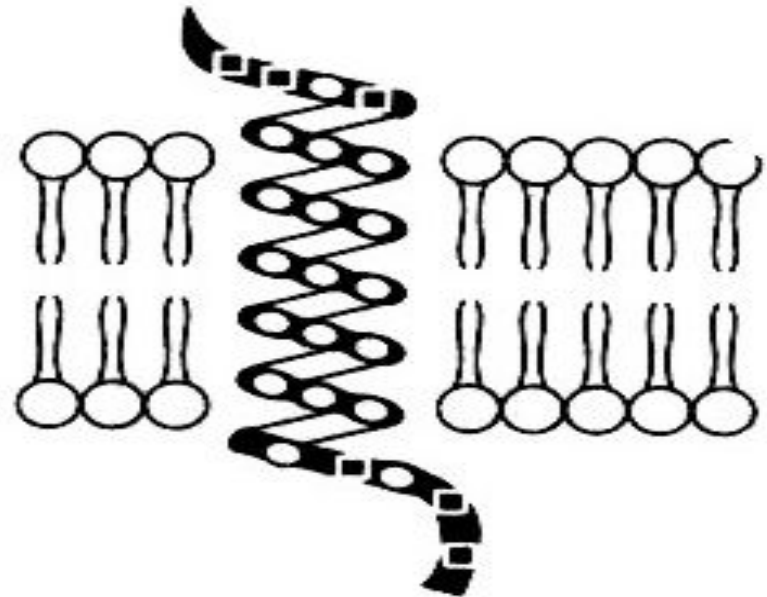
Интегральные белки мембран, содержащие от 1 до 12 трансмембранных доменов



Локализация неполярных и полярных аминокислот в растворимых и мембранных белках

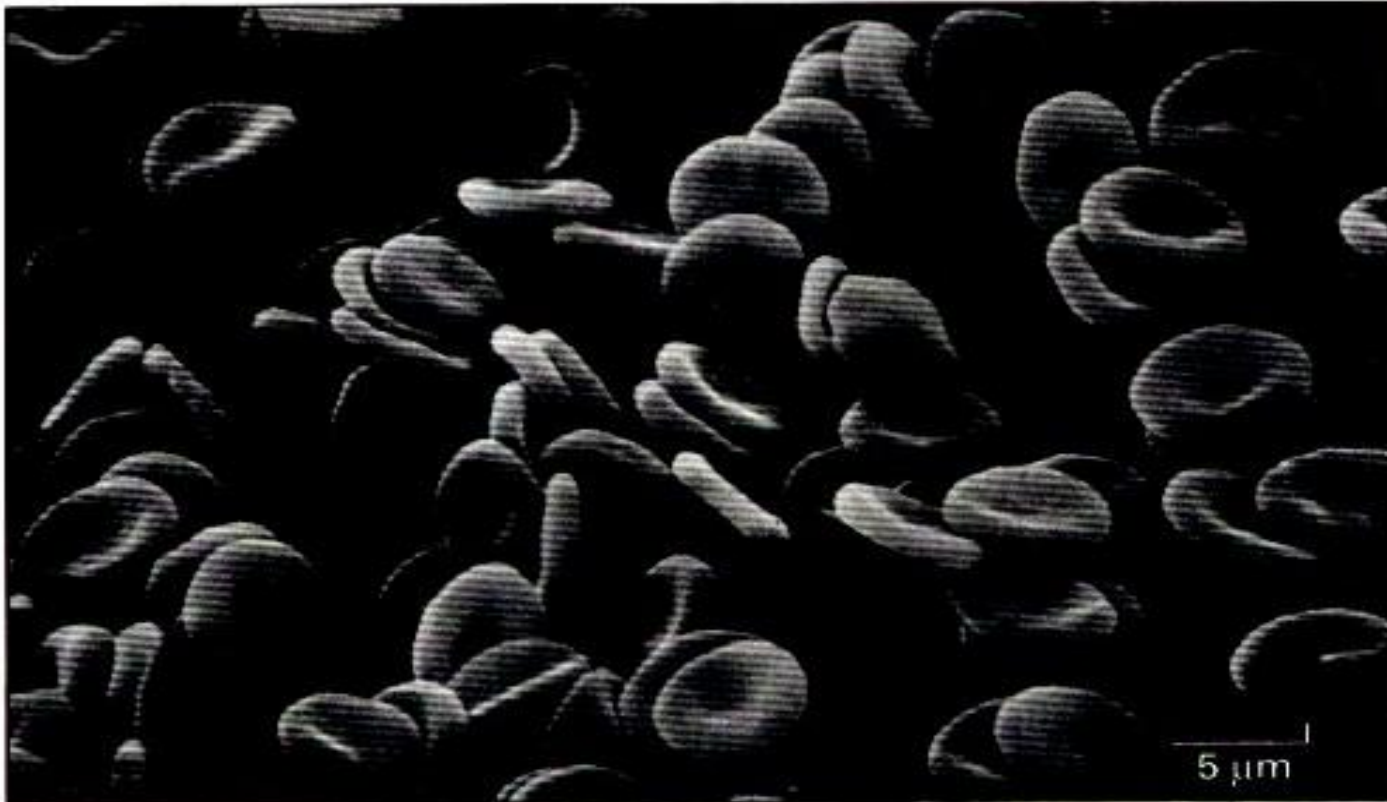


Растворимый белок

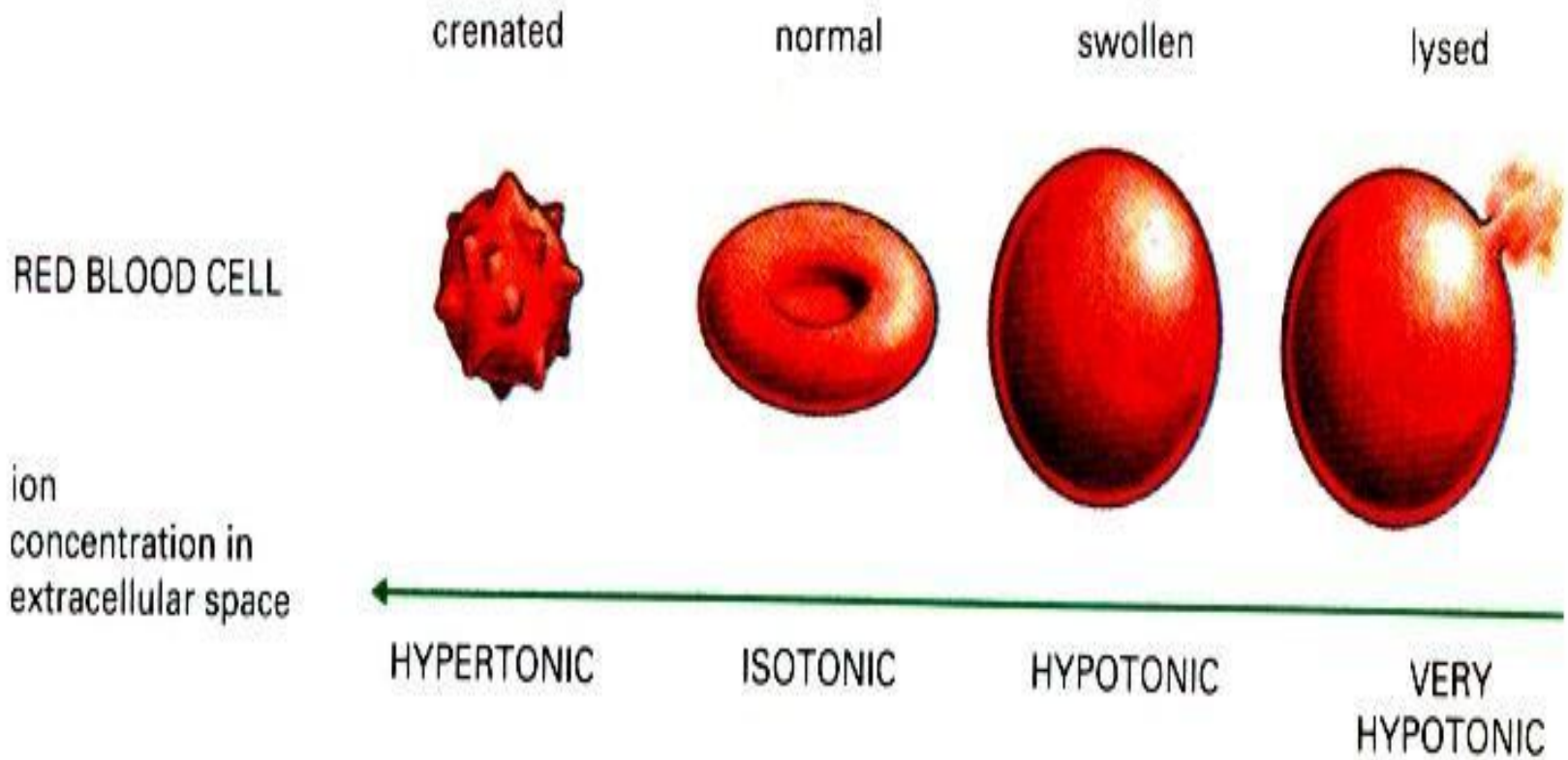


Мембранный белок

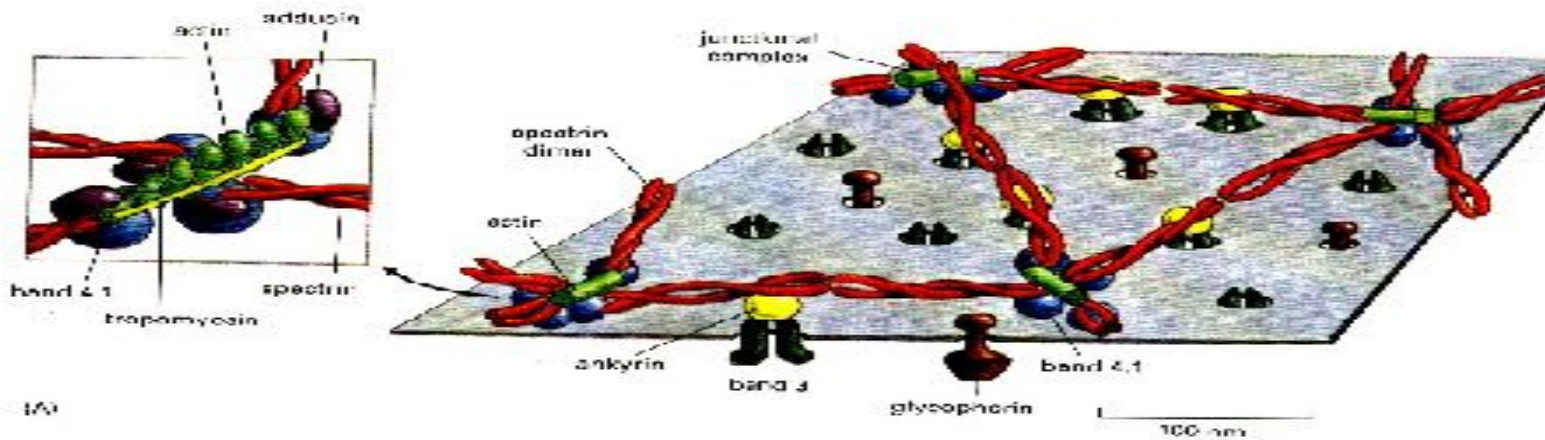
Эритроциты человека



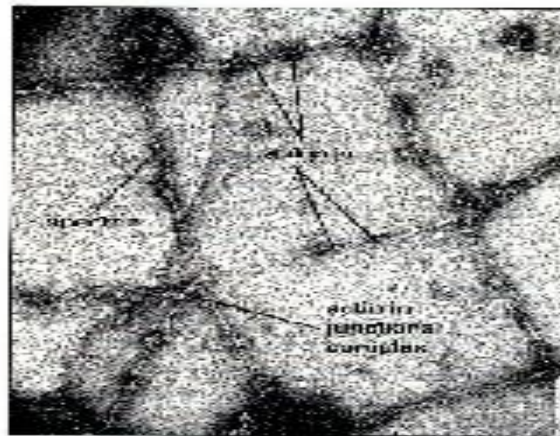
Формы эритроцитов в растворах разной осмолярности



Цитоскелет эритроцитов



(A)



(B)

Избирательное расположение белков в мембране эпителиальных клеток

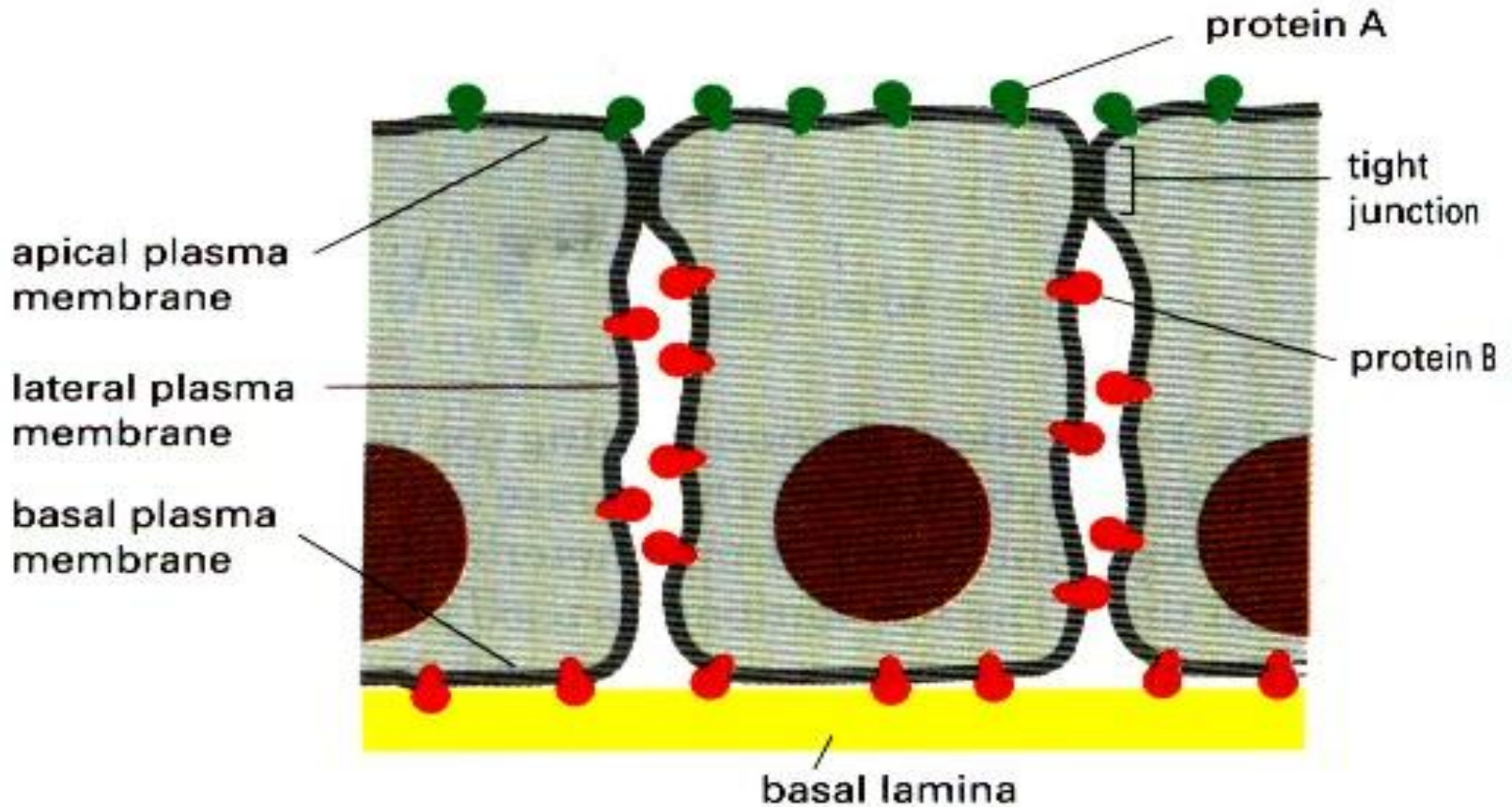
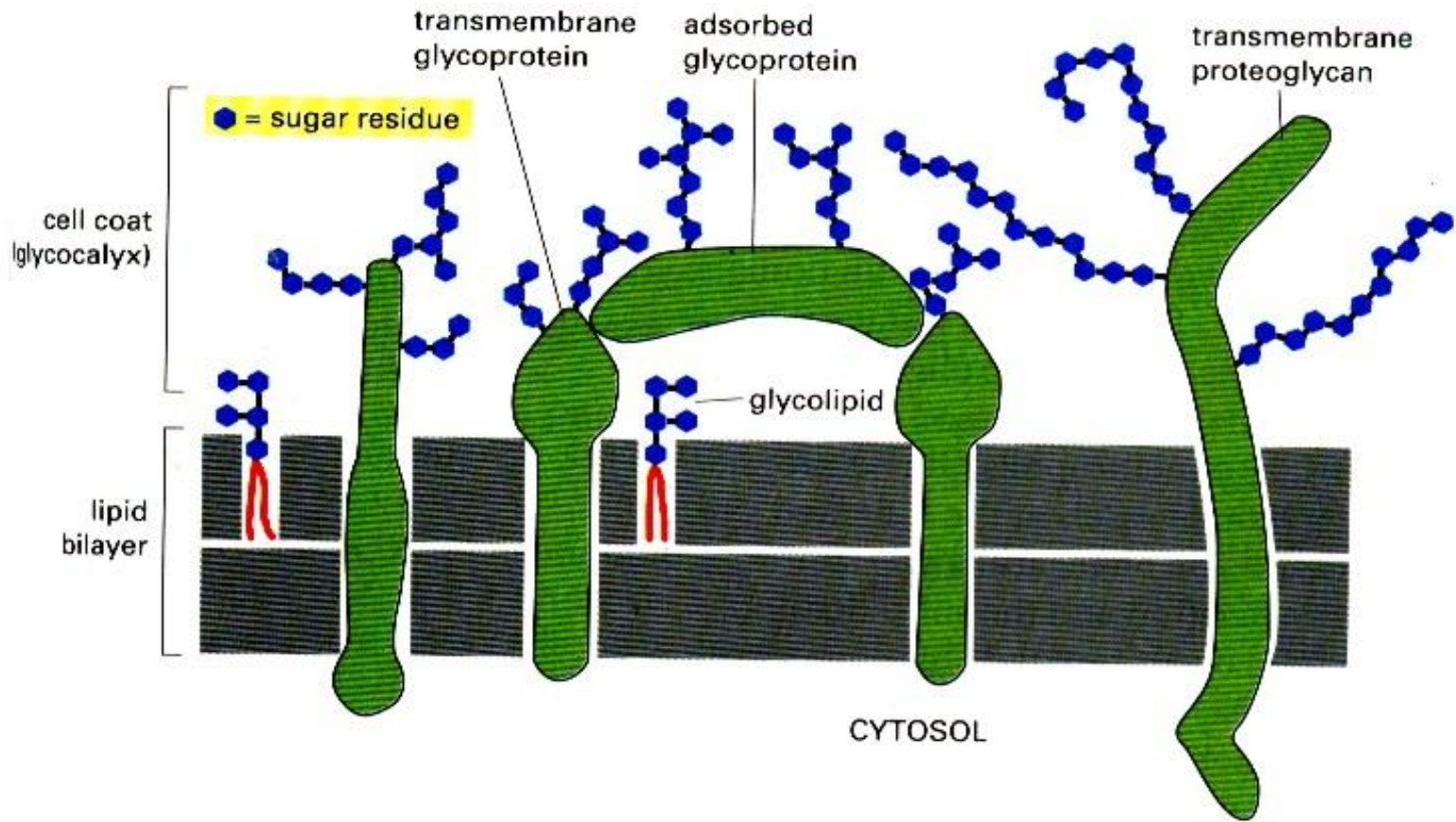
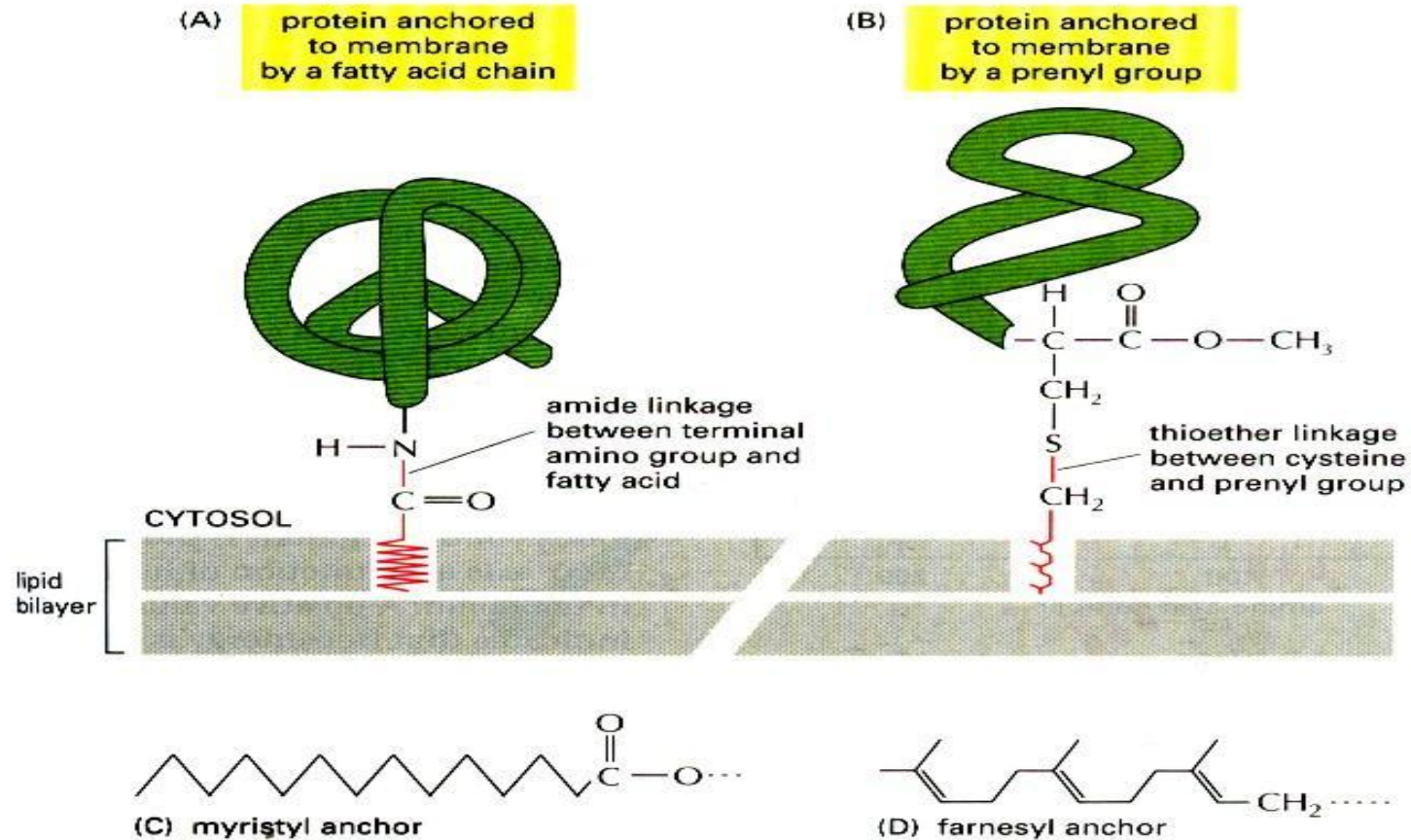


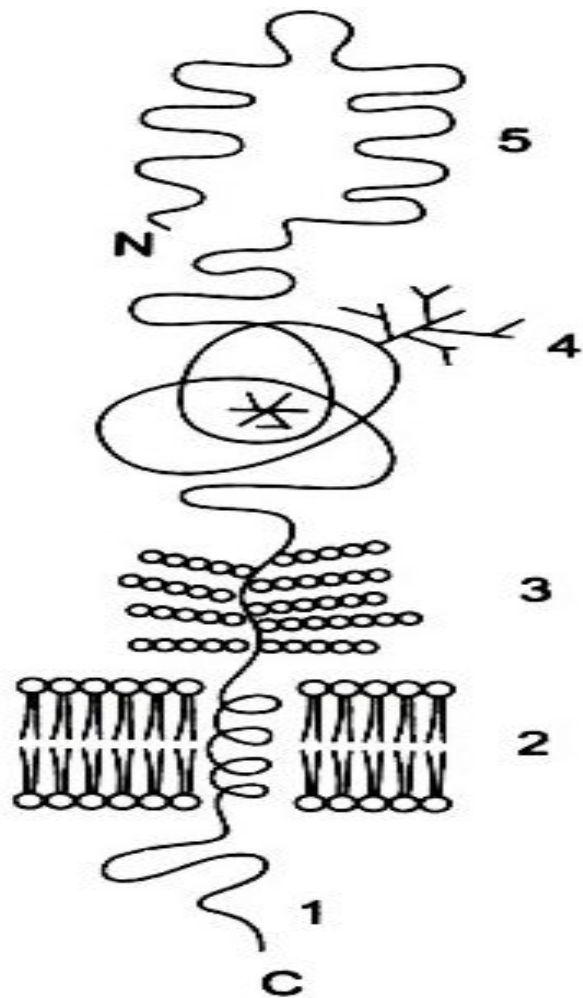
Схема строения гликокаликса



Ковалентные связи белков с мембраной



Строение рецептора липопротеина низкой плотности



Положение рецепторов ЛПНП в цитоплазматической мембране

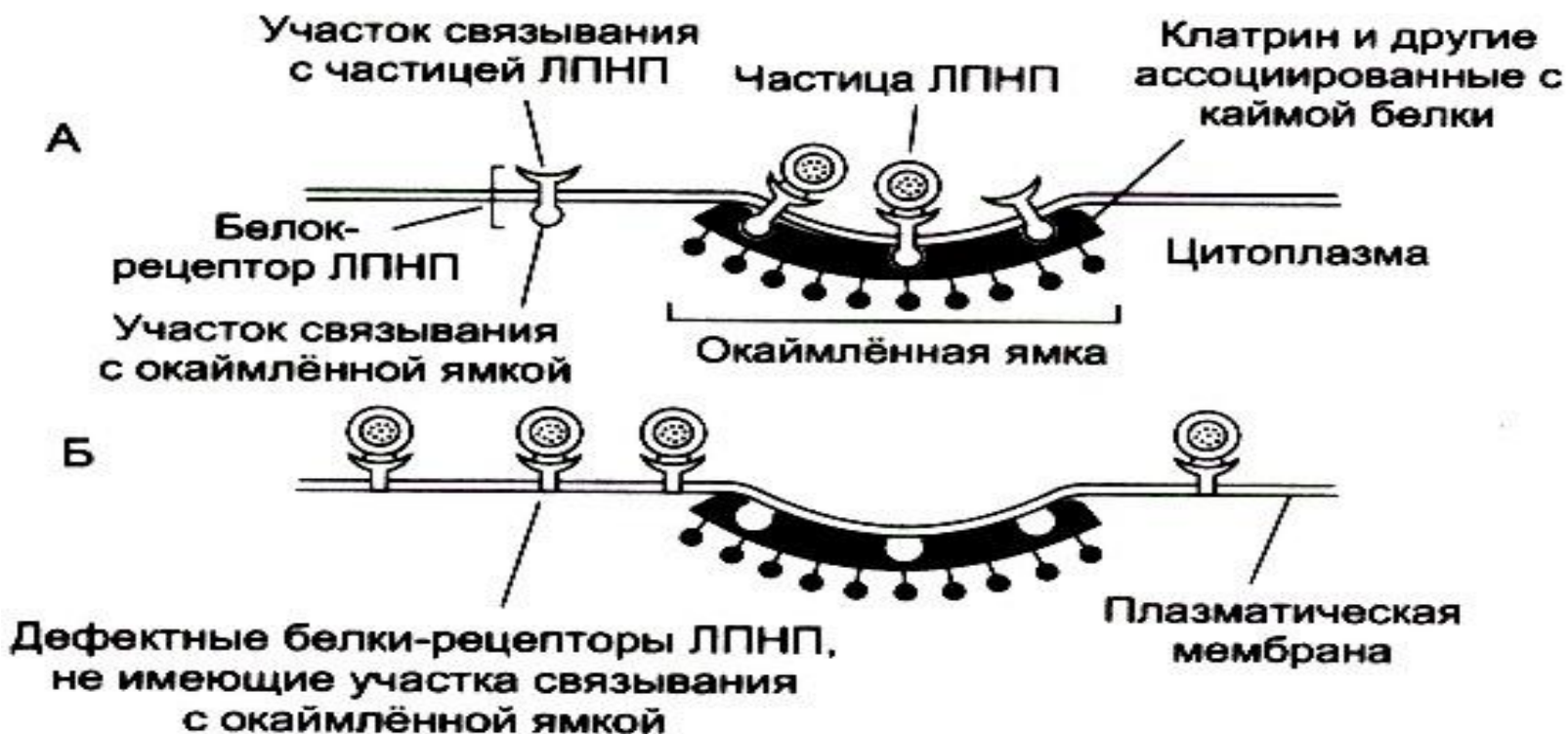
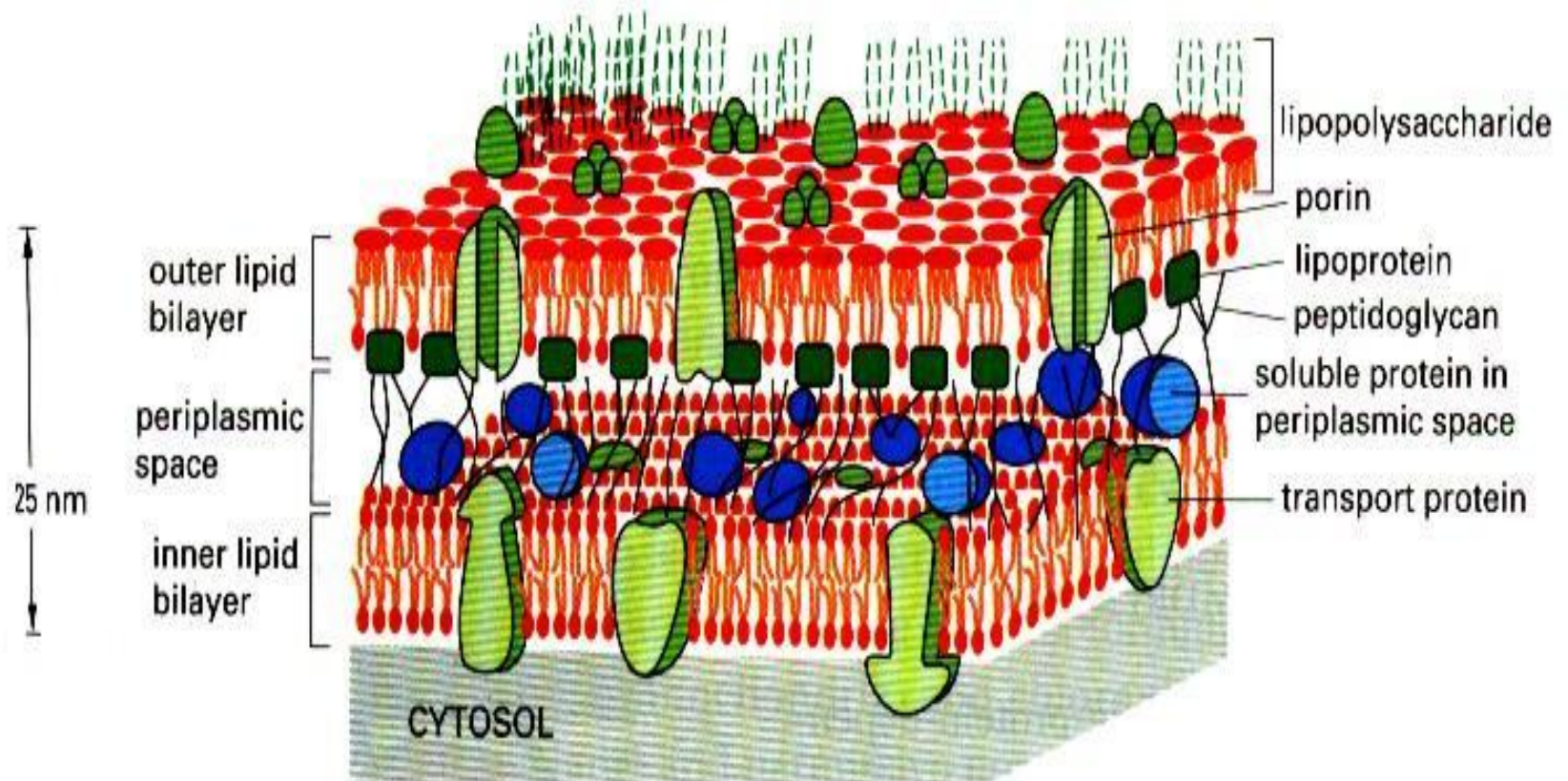


Схема двойной мембраны *E. coli*



Белки биомембран.

Вид белков	Характеристика	Пример
Интегральные белки	Прочно встроены в липидный бислой. Их гидрофильные аминокислоты взаимодействуют с гидрофильными фосфатными группами фосфолипидов, а гидрофобные аминокислоты - с гидрофобными цепями жирных кислот. <u>Трансмембранный белок пронизывает мембрану насквозь.</u>	Белки ионных каналов, рецепторные белки
Периферические белки	Находятся на одной поверхности мембраны (наружной или внутренней). Связаны полярными связями с "головками" фосфолипидов и интегральными белками. Могут быть частично погружены в гидрофобный слой.	Рецепторные белки наружной поверхности; белки цитоскелета внутренней поверхности; связывающие белки.

Функции биологических мембран

Мембраны выполняют или участвуют в выполнении огромного количества разнообразных функций. Причем функции биомембран в значительной степени определяют свойства и физиологию клетки. Например, секреторные клетки содержат много мембран АГ и ЭПС. Нервные клетки имеют мембранные отростки (дендриты и аксоны) проводящие электрический ток. Мышечные клетки содержат очень много митохондрий.

Определение Функций	Характеристика функции
Пограничная	Мембрана ограничивает цитоплазму от межклеточного пространства, а большинство клеточных органоидов от цитоплазмы. Защищает от проникновения ненужных веществ, поддерживает гомеостаз клетки.
Формирование гидрофобной зоны	Гидрофобная зона является основным барьером, предохраняющим клетку от проникновения большинства веществ. Ряд важнейших метаболических процессов протекает только в неполярной среде.
Транспортная	Это перенос веществ через биомембраны. Мембрана обеспечивает избирательное перемещение молекул и ионов; создает трансмембранную разность электрического потенциала. Основные три типа переноса веществ: 1. пассивный (осмос, простая диффузия, облегченная диффузия); 2. активное перемещение веществ против градиента концентраций; 3. эндо- и экзоцитоз.
Компартментализация клетки	Система внутренних мембран разделяет содержимое клетки на отсеки (компартменты), которые имеют специфическую структуру. В них сосредоточены определенные молекулы, необходимые для выполнения конкретных функций. Все мембранные органоиды являются внутриклеточными компартментами.
Образование органелл	Мембранные органеллы обеспечивают одновременное протекание многих разнонаправленных метаболических процессов.
Рецепторная	Наличие в мембране разнообразных рецепторов, воспринимающих химические сигналы от гормонов, медиаторов и других биологически активных веществ обуславливает способность изменять метаболическую активность клетки.
Образование межклеточных контактов	Биомембраны могут создавать следующие виды контактов: 1. простой контакт (сближение мембран клеток на расстояние 15-20 нм); 2. плотный замыкающий контакт, непроницаемый для макромолекул и ионов (слияние участков плазмолеммы соседних клеток); 3. десмосомы (участки уплотнения между клетками, образующие механические связи); 4. щелевой контакт; 5. синаптический контакт (нервные клетки). Перечисленные контакты важны для взаимодействия клеток и образования тканей.

Мембрана состоит из участков (кластеров), имеющих свой набор липидов, белков, а также и других молекул. Специфичность комплексного набора макромолекул определяет функциональную особенность данного участка мембраны. В результате этого, на различных участках той же мембраны одновременно могут протекать разные процессы. Например, на внутренней митохондриальной мембране сразу происходят несколько процессов, которые точно координированы и являются частями одной интегральной функции - преобразования энергии. Мембрана обладает кооперативными свойствами. То есть действие экзогенного фактора на определенную область приводит к одновременным структурным перестройкам не только в этой части, но и в других областях. Таким образом, мембрана реагирует на сигнал как целостная система.

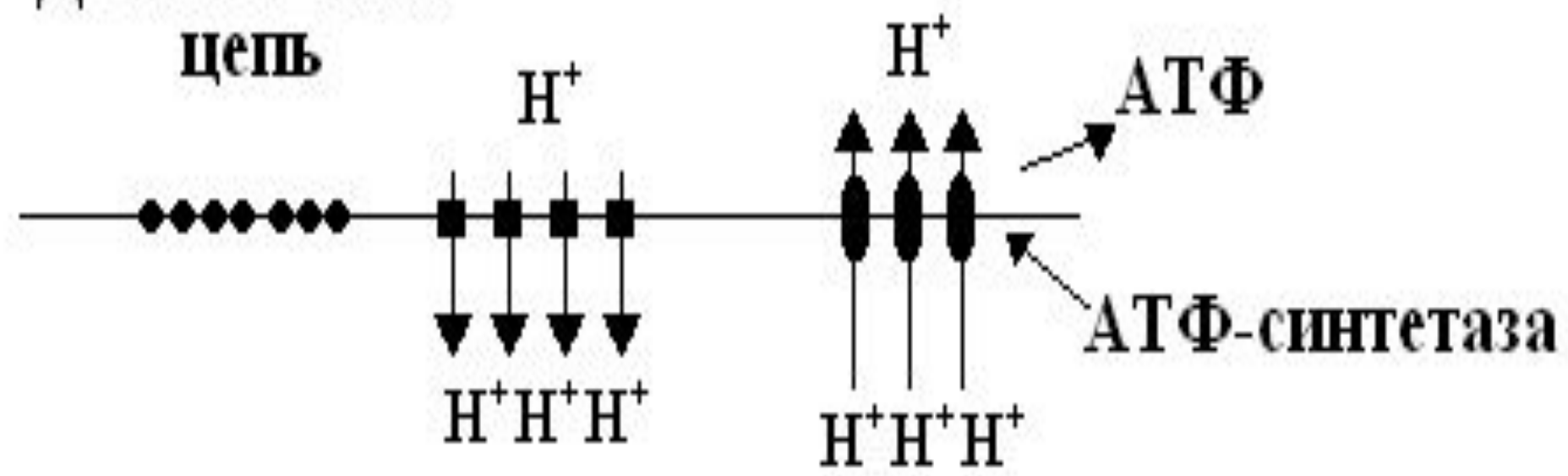
А**Б****В****Дыхательная
цепь**

Рис. 2.19 Схема одновременного протекания процессов на внутренней мембране митохондрий. *А* - транспорт электронов по дыхательной цепи, *Б* - перенос H^+ из матрикса в межмембранное пространство, *В* - образование АТФ АТФ-синтетазами за счет энергии движения H^+ .

Транспорт веществ через мембрану

Липидный бислой практически непроницаем для большинства полярных водорастворимых молекул, поскольку внутренняя часть его гидрофобна. Благодаря такому барьеру предотвращается утечка водорастворимого содержимого клетки. Разные вещества имеют разную способность проникать через этот барьер.

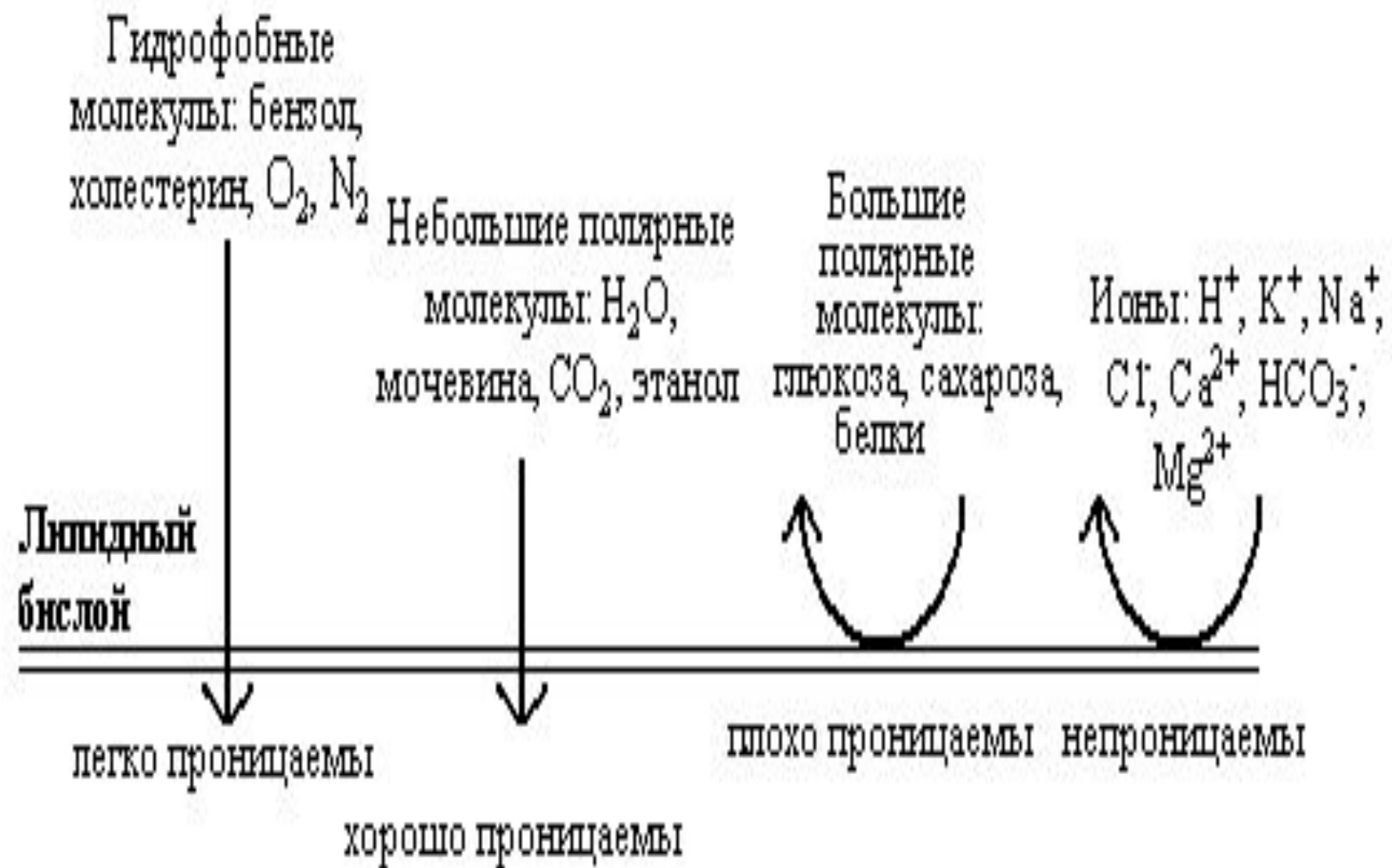
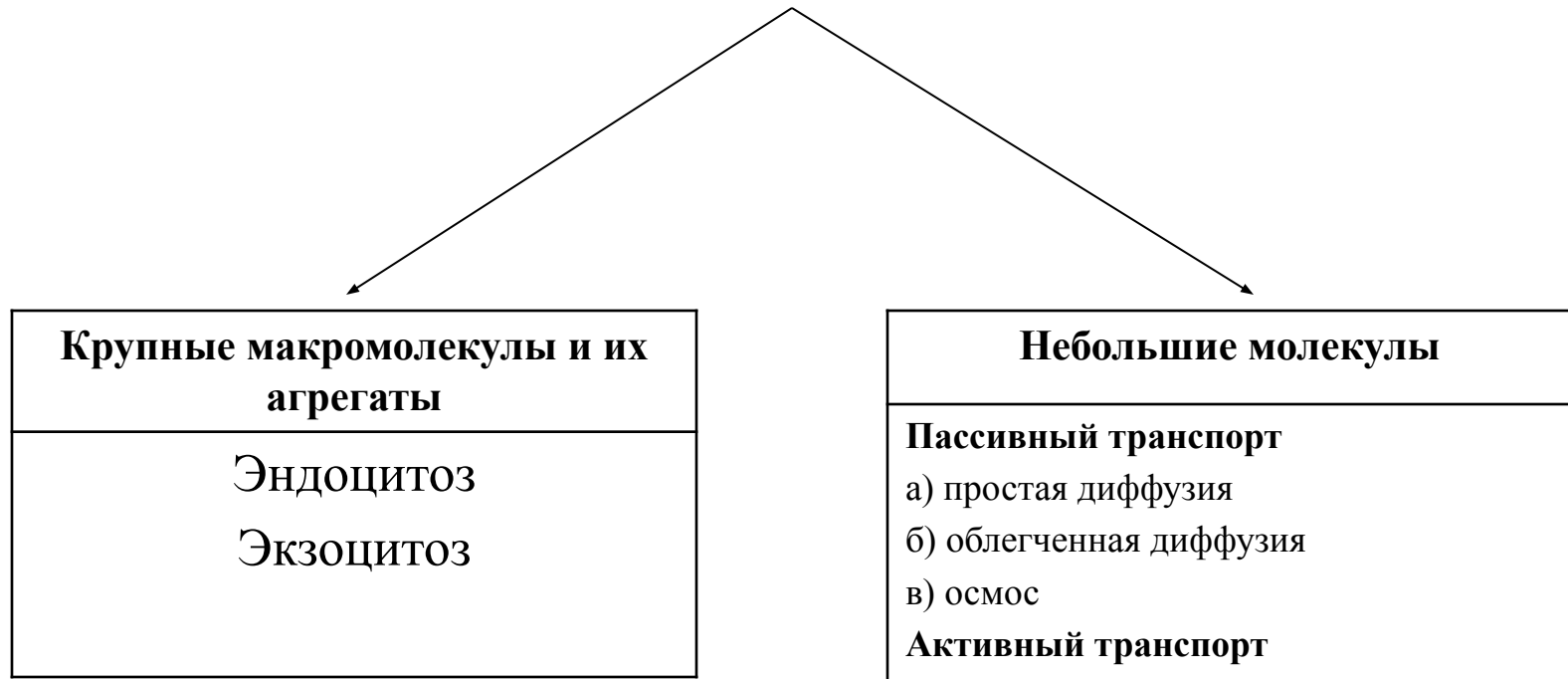


Рис. 2.20 Относительная проницаемость липидного бислоя для различных классов молекул.

Разновидности переноса веществ через мембраны

Крупные макромолекулы (белки, жиры) и их агрегаты не могут проникать через мембрану. Для их переноса существует "макромеханизм" - захват клеткой и перенос в определенном направлении (эндоцитоз и экзоцитоз). Небольшие молекулы переносятся посредством специальных молекулярных механизмов через мембрану: пассивного и активного транспорта.

Транспорт веществ



Разновидности транспорта веществ через биологические мембраны.

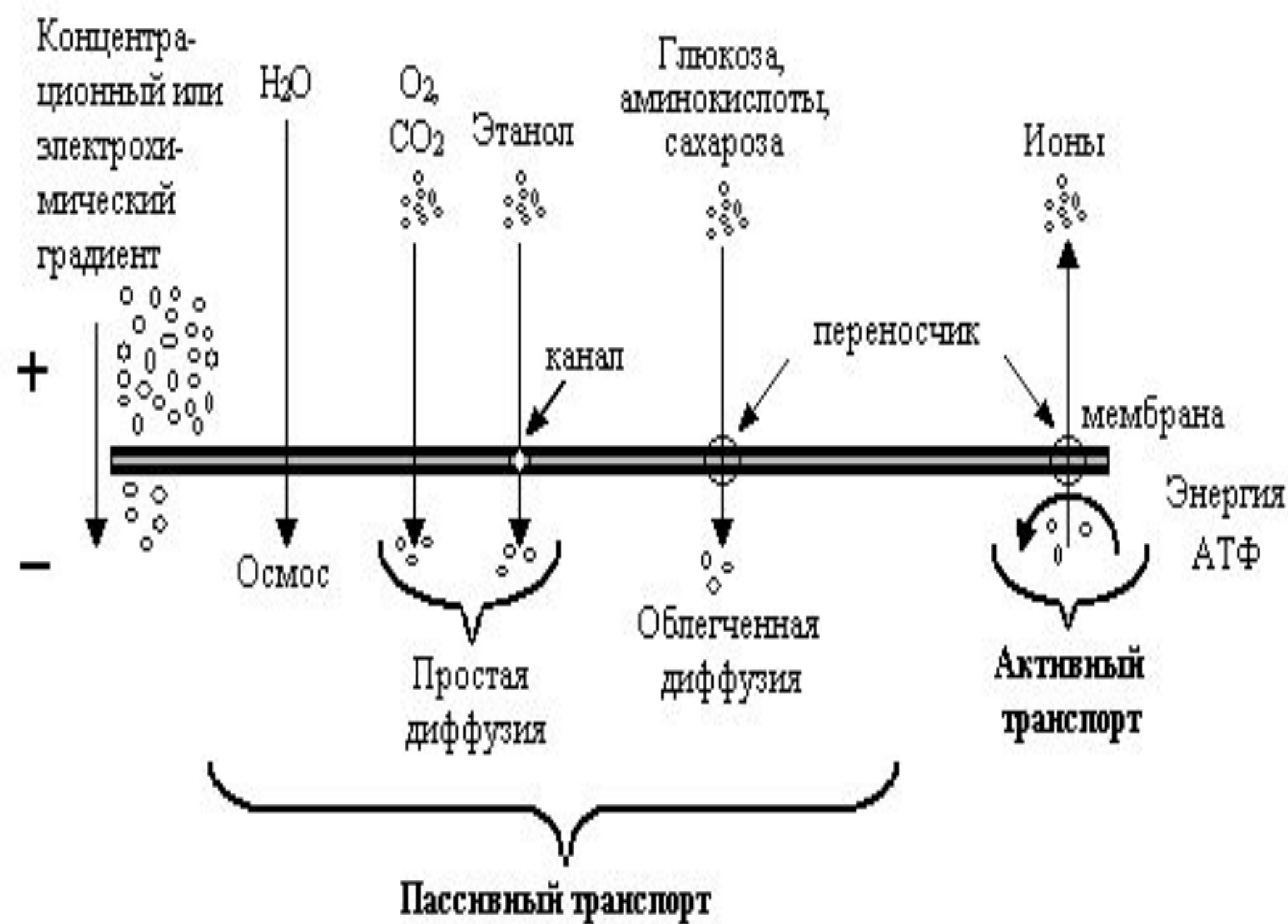


Рис 2.22 Схема разных механизмов транспорта молекул через биомембрану.

Транспорт небольших молекул

Для избирательной транспортировки водорастворимых молекул в мембране содержится большое количество различных транспортных белков, каждый из которых ответственен за перенос определенного вещества. Существуют два типа переноса необходимых молекул через мембрану: пассивный и активный транспорт.

Пассивный транспорт - перемещение небольших полярных (CO_2 , H_2O) и неполярных (O_2 , N_2) молекул по градиенту концентрации или электрохимическому градиенту без затрат энергии. Примером пассивного транспорта является: а) Простая диффузия газов при дыхании между полостью альвеол легких и просветом кровеносных капилляров (аэрогематический барьер). Характеризуется низкой избирательностью мембраны к переносимым веществам, б) Облегченная диффузия проходит с участием компонентов мембраны (каналы и переносчики) чаще всего в одном направлении (в клетку) по градиенту концентрации без непосредственных затрат энергии, характеризуется избирательностью к переносимым веществам, в) Осмоз - процесс диффузии растворителя (H_2O) через полупроницаемую мембрану по концентрационному градиенту из высокой концентрации растворителя в сторону низкой концентрации.

Клетка имеет два класса мембранных транспортных белков, формирующих сквозные пути через гидрофобный слой: многочисленные белки-переносчики и ионные каналы. Белки-переносчики - это сложные глобулярные белки, имеющие сродство к определенным молекулам, обеспечивают их перенос через мембрану.

Некоторые белки-переносчики биомембран и их функции.

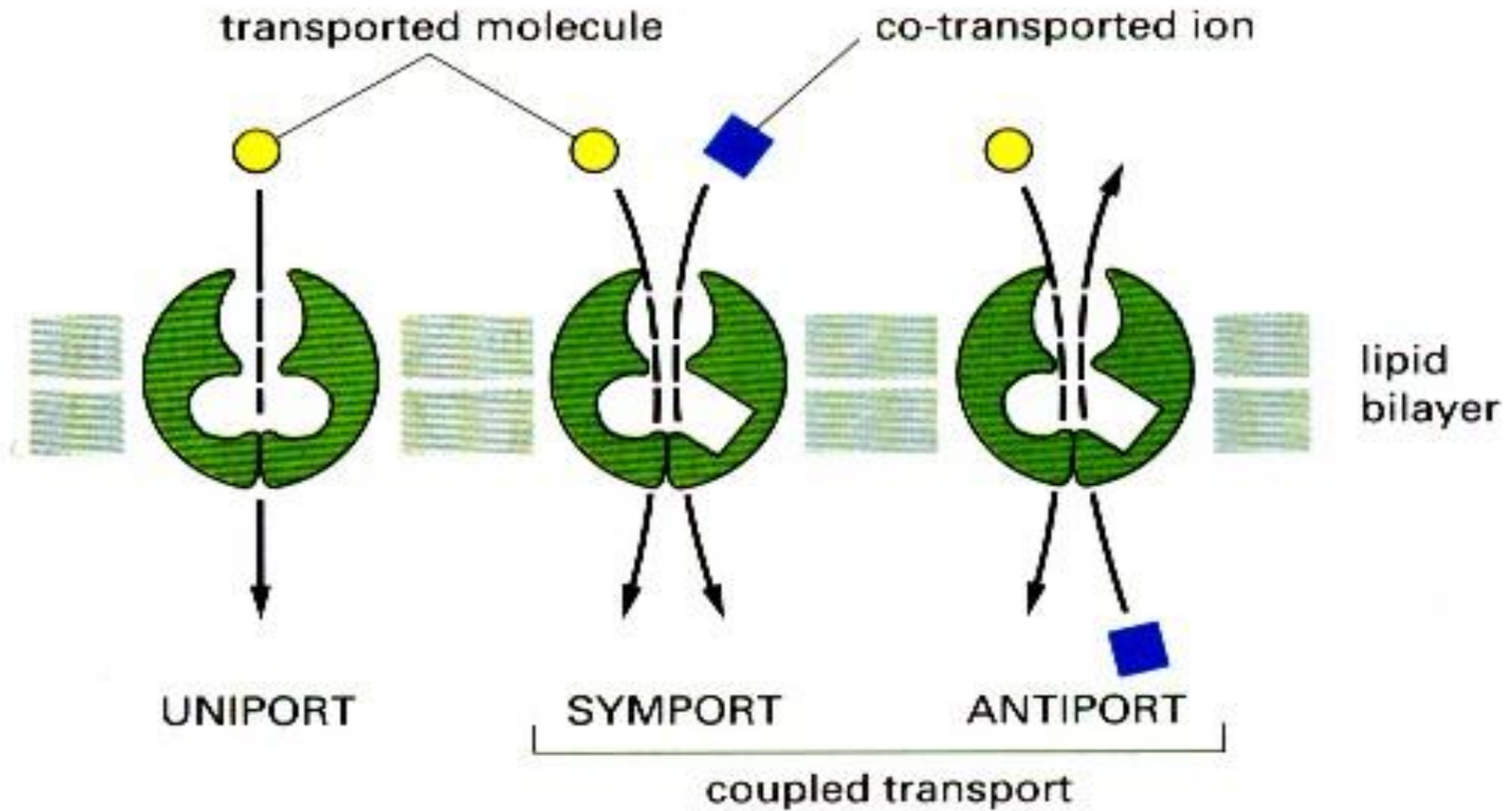
Белок-переносчик	Функции
Переносчик Глюкозы	Интегральный гликопротеин. Переносит глюкозу в клетки. Инсулин увеличивает захват глюкозы, повышает количество переносчиков в мембранах.
Переносчики Аминокислот	Перенос аминокислот в клетки. Для каждой аминокислоты имеется свой переносчик. Обеспечивают всасывание аминокислот в кишечнике, реабсорбцию их из крови в клетки всех тканей и органов.
Ионообменники	Перенос анионов и катионов в клетки и из клеток. Обеспечивает поддержание внутриклеточного ионного гомеостаза.

Ионные каналы биомембран.

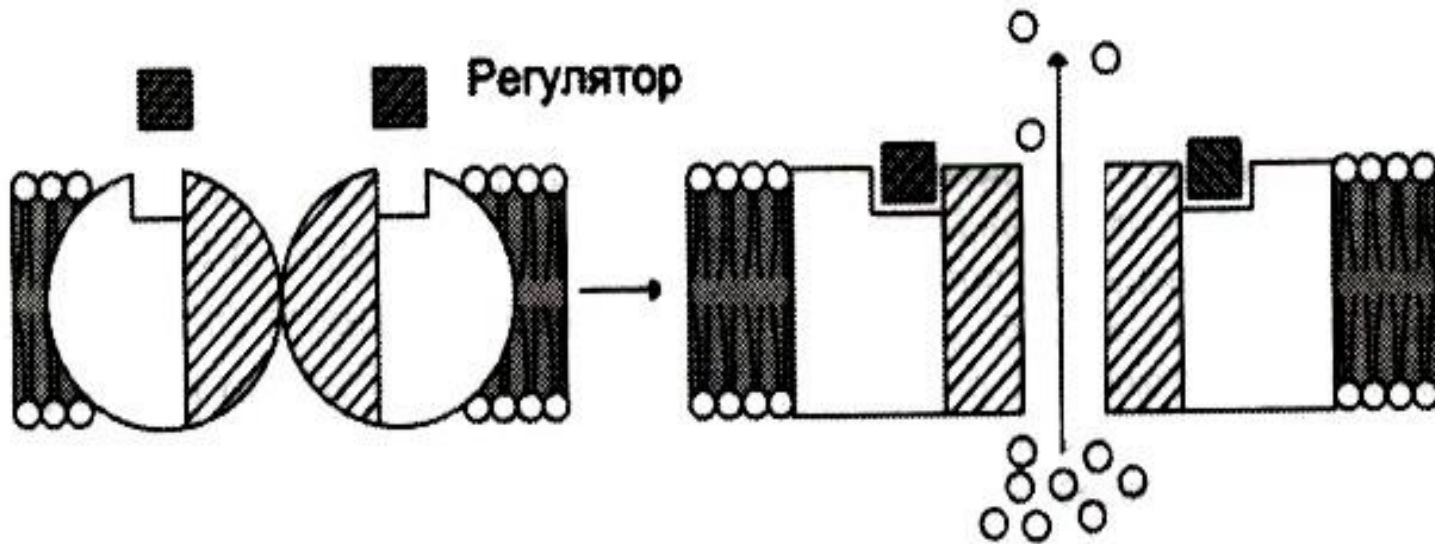
Ионные каналы - состоят из нескольких связанных между собой белковых субъединиц, формирующих в мембране большую пору. Через нее по электрохимическому градиенту проходят ионы.

Канал	Функции
Натриевые каналы	Присутствуют во всех клетках. Обеспечивают быстрый перенос ионов Na^+ . Участвуют в создании мембранного потенциала.
Калиевые каналы	Обнаружены во всех клетках. Обеспечивают быстрый перенос K^+ . Поддерживают мембранный потенциал, регулируют объем клетки.
Кальциевые каналы	Контролируют низкую концентрацию свободного Ca^{2+} в клетках.
Хлорные каналы	Обнаружены во всех клетках. Обеспечивают быстрый перенос Cl^- . Участвуют в создании мембранного потенциала, регулируют возбудимость плазмолеммы.
Водные каналы (аквапорины)	Присутствуют во всех клетках. Обеспечивают перенос H_2O из клетки и в клетку.

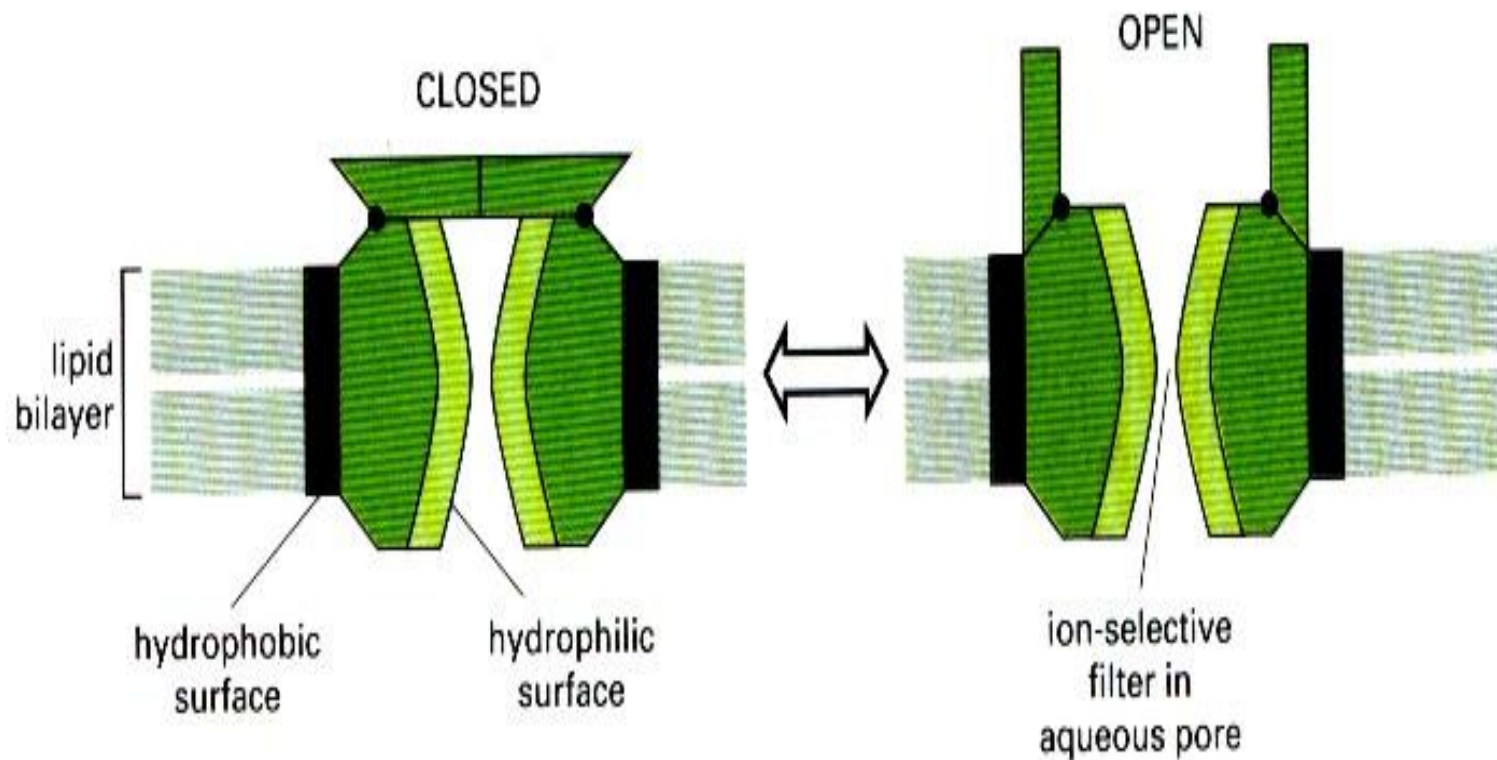
Типы переносчиков через мембраны



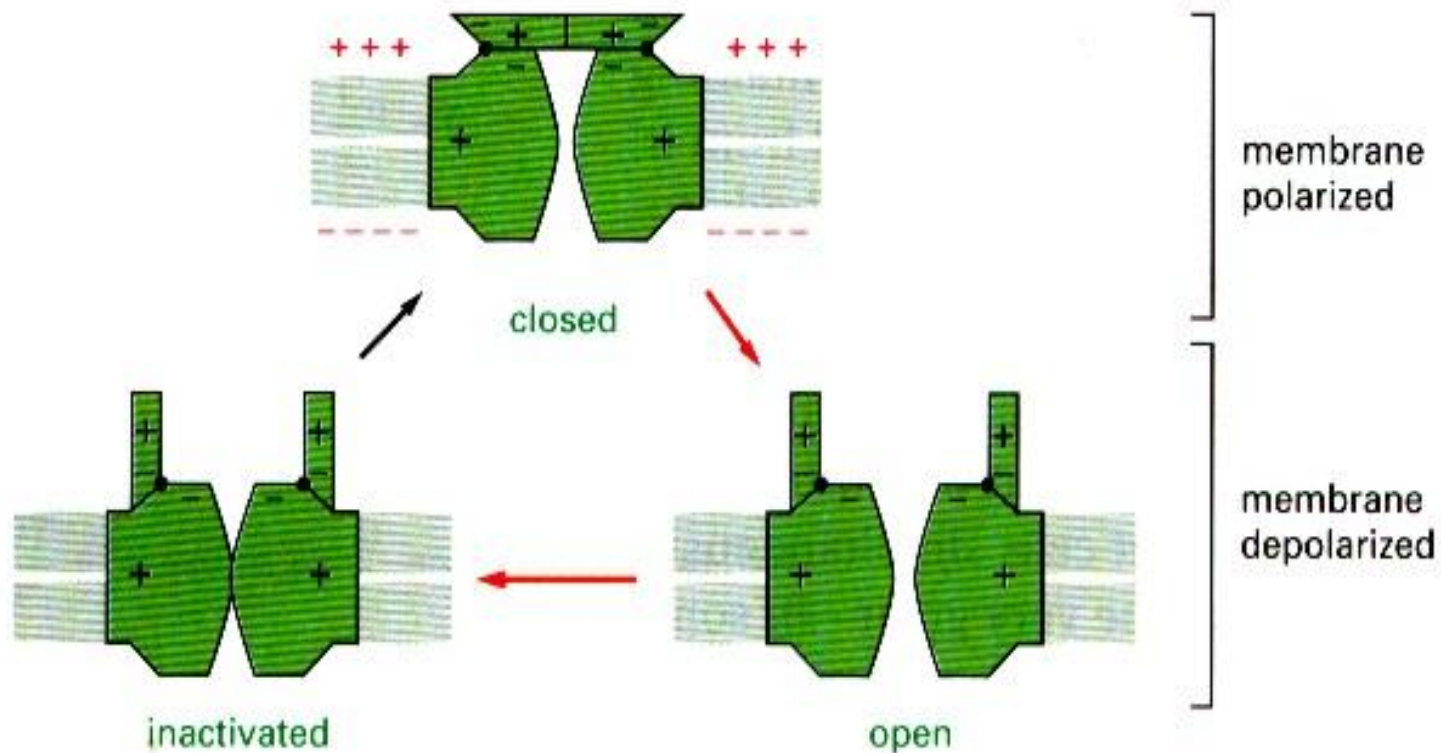
Регулируемый канал



Открытая и закрытая конформация ионного канала

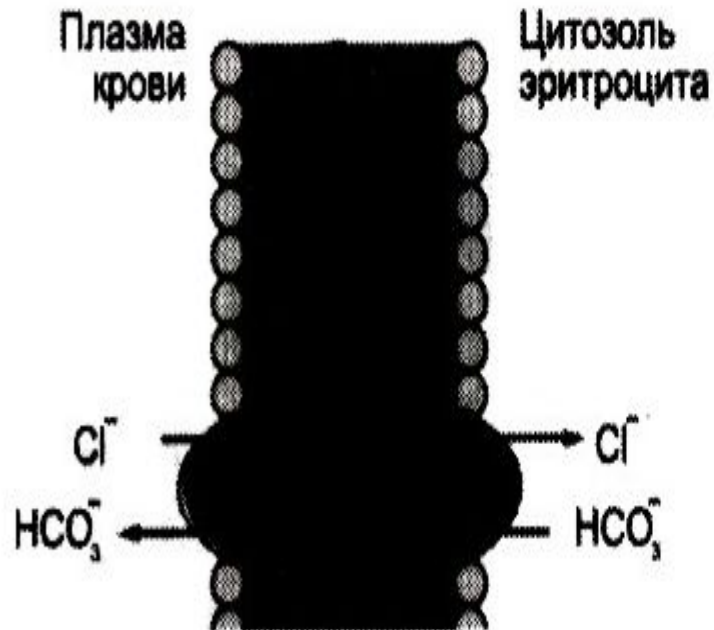


Состояние канала зависит от поляризации мембраны

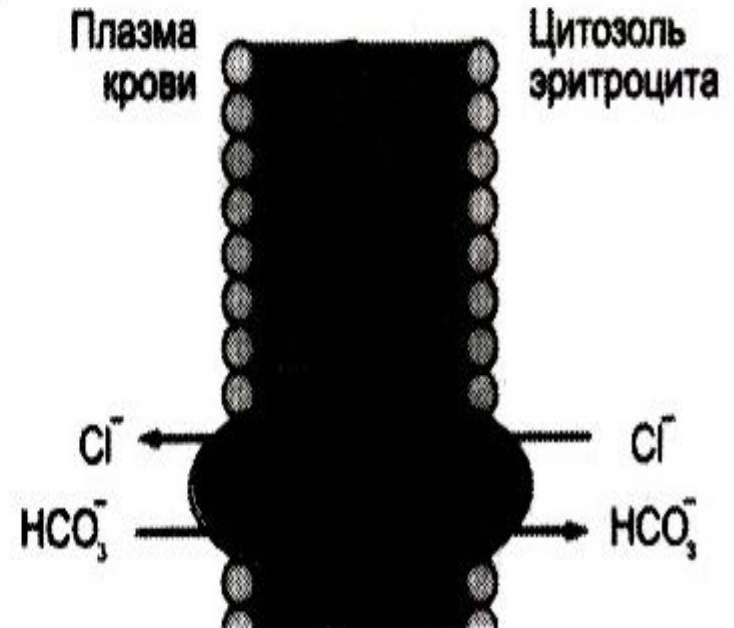


Пассивный антипорт анионов HCO_3^- и Cl^- через мембрану эритроцитов

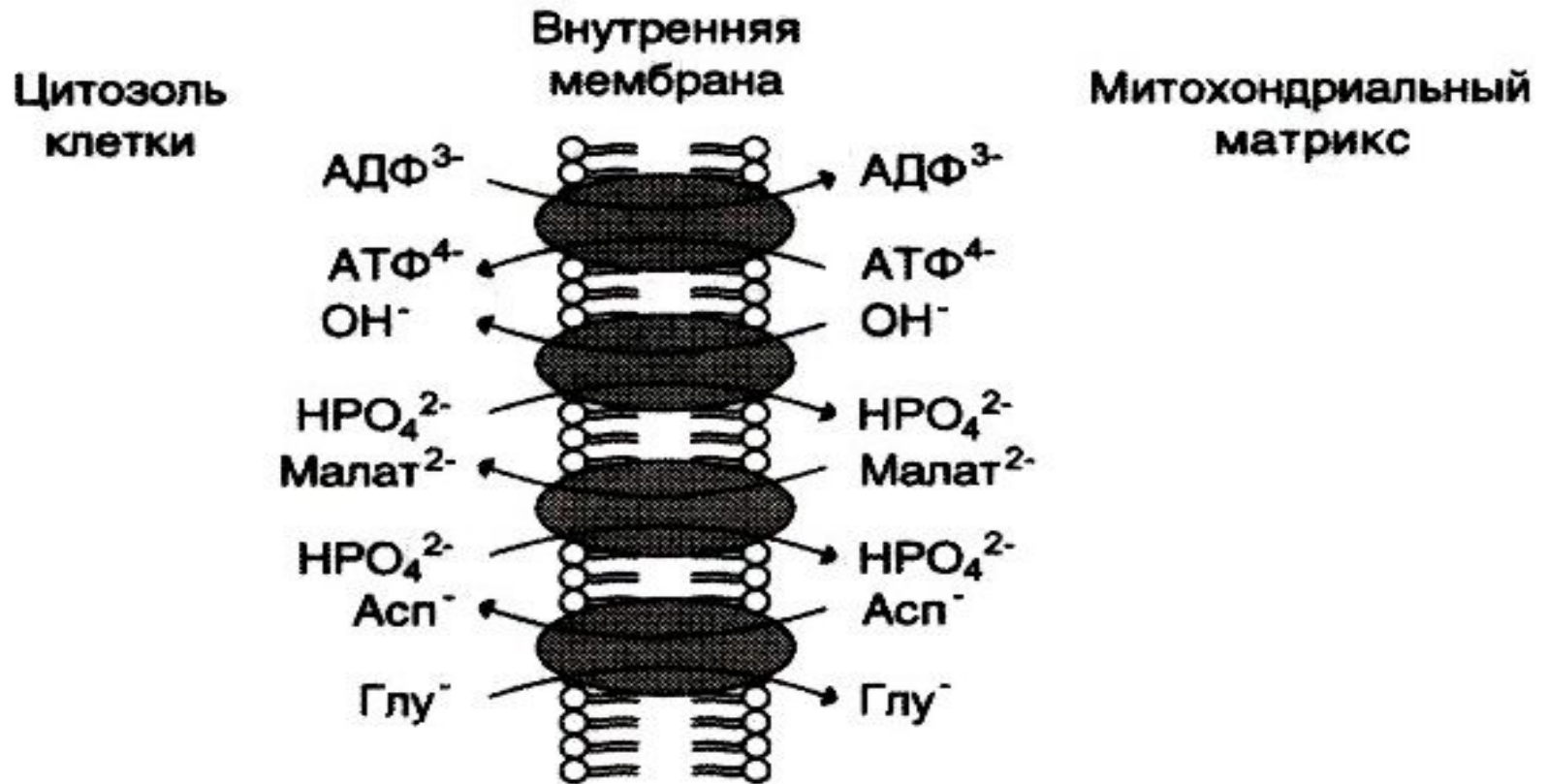
А



Б



Некоторые митохондриальные переносчики



Активный транспорт - перенос молекул через мембрану с помощью специальных белков против концентрационного и или электрохимического градиента с использованием энергии АТФ.

Белки-переносчики являются одновременно ферментами и называются АТФазами.

Наиболее изученные АТФ азы.

АТФазы	Функции
<p><u>1. Натрий-калиевая АТФаза</u> (Na^+, K^+ - АТФаза или Na^+, K^+ - насос). Фермент является трансмембранным интегральным белком, состоящим из 2-х субъединиц. Встречается в плазматических мембранах всех клеток.</p> <p>2. Кальциевая АТФаза (Ca^{2+} - АТФаза или Ca^{2+} - насос) Фермент является трансмембранным интегральным белком, состоящим из 2-х субъединиц.</p>	<p>Na^+, K^+ - насос выкачивает Na^+ из клетки в обмен на поступающий внутрь K^+. Фермент регулирует концентрацию Na^+ и K^+ внутри клетки, регулирует потоки H_2O, поддерживает постоянный объем клетки, обеспечивает Na^+ - связанный транспорт многих других молекул, участвует в создании мембранного потенциала и потенциалов действия.</p> <p>Ca^{2+} - насос выкачивает ионы кальция из клетки. Регулирует концентрацию Ca^{2+} в цитоплазме. Участвует в регуляции мышечного сокращения.</p>

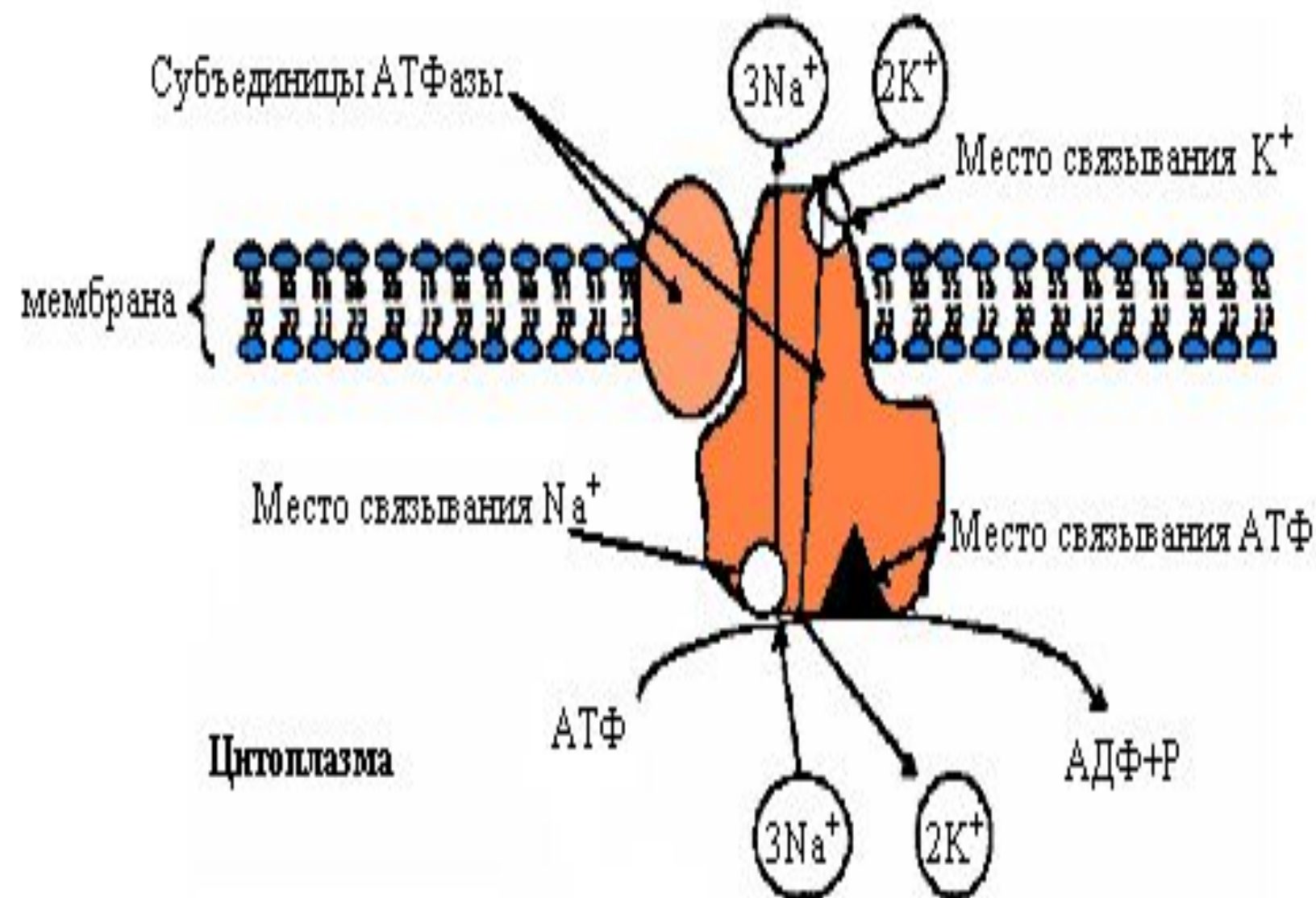
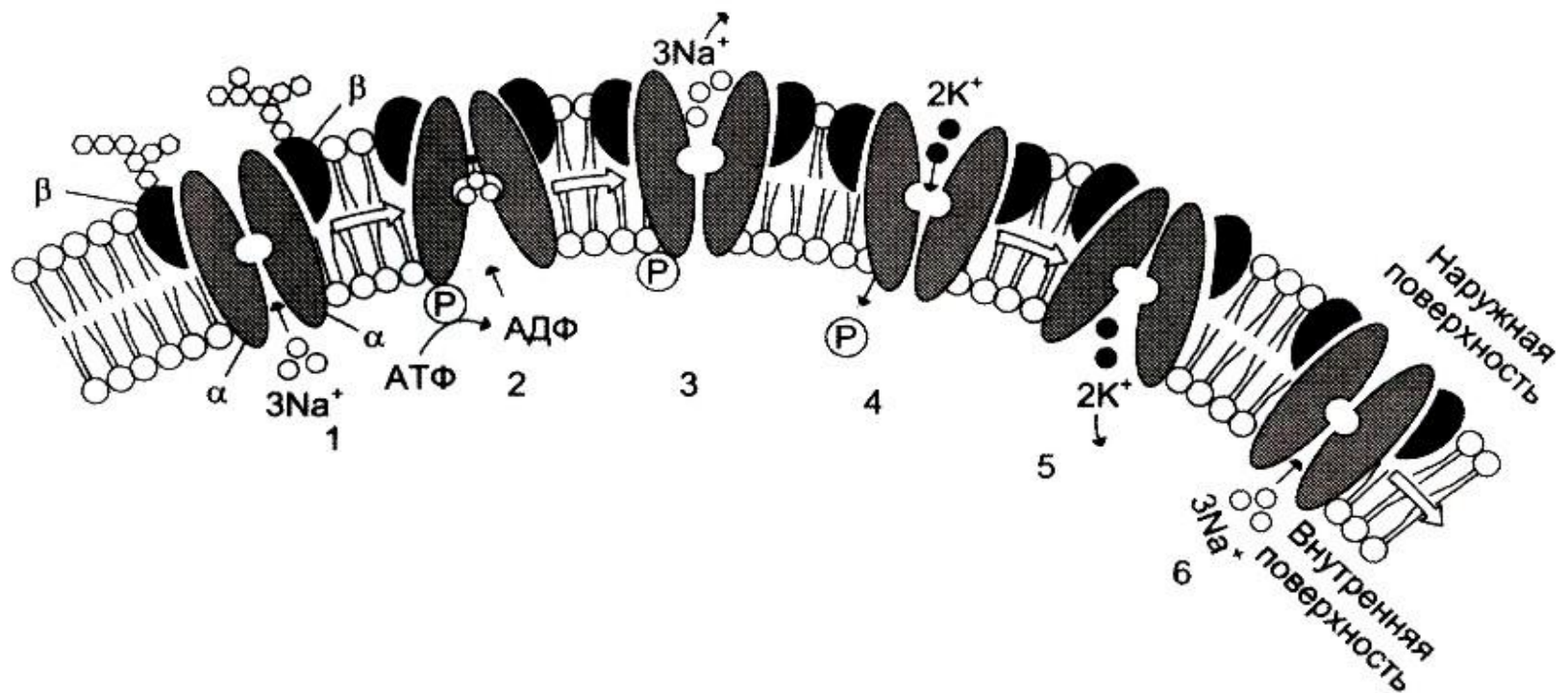
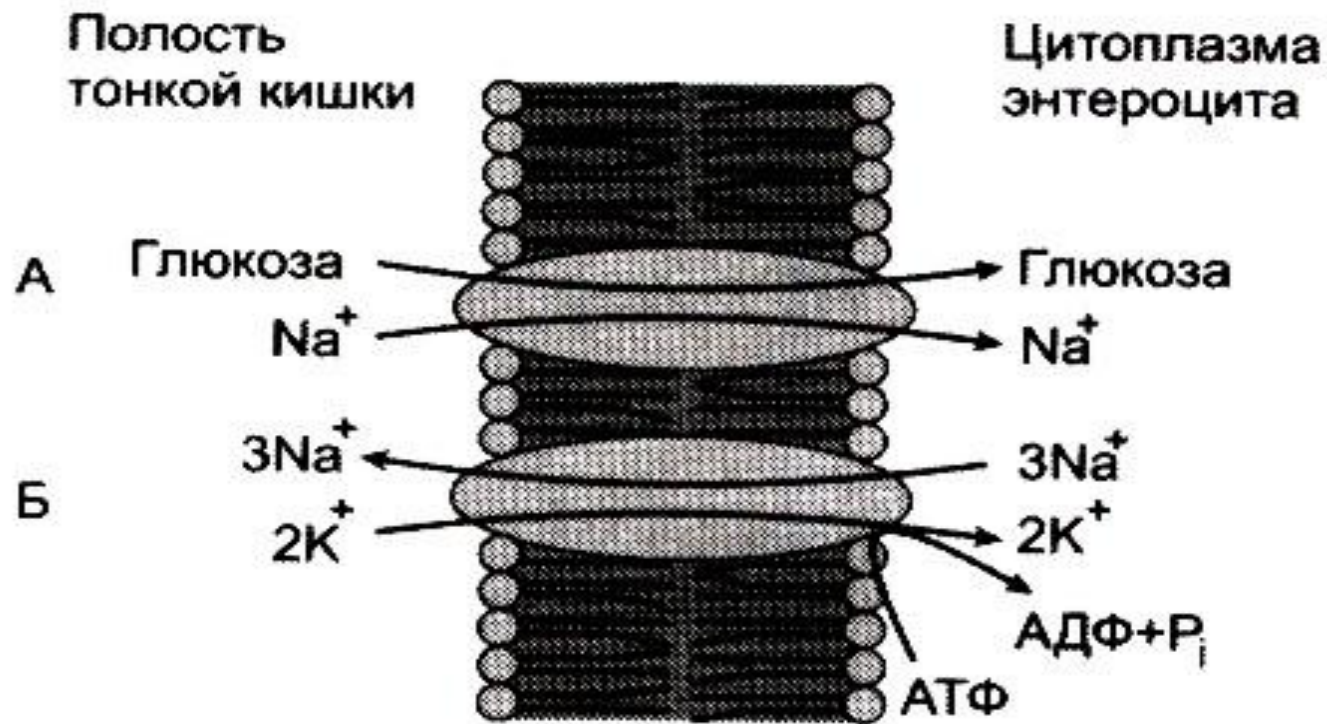


Рис. 2.23 Схема строения и работы Na^+ , K^+ - АТФазы. При гидролизе одной молекулы АТФ три иона Na^+ выкачиваются из клетки, а два иона K^+ поступают в клетку.

Строение и функционирование Na^+ , K^+ - АТФазы плазматической мембраны

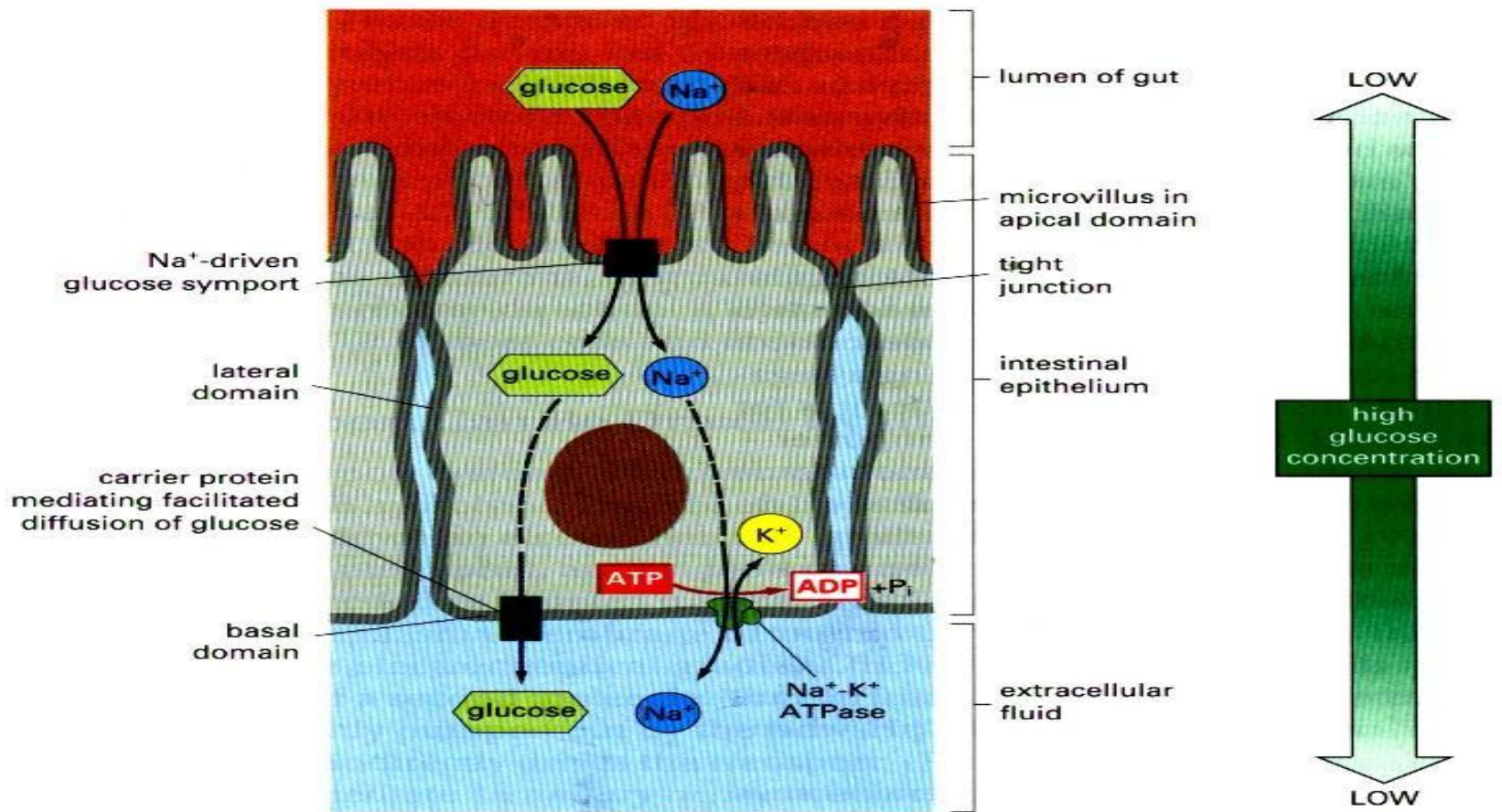


Механизм активного симпорта



В мембранах имеются также рецепторные белки. Они специфически связывают сигнальные молекулы и обуславливают определенную реакцию клеток. Это обычно трансмембранные белки, имеющие специальные области для связывания физиологических активных молекул: гормонов и нейромедиаторов. Многие рецепторные белки в ответ на связывание определенных молекул изменяют транспортные свойства мембран для различных молекул. В результате этого может меняться полярность мембран, генерироваться нервный импульс или изменяться обмен веществ.

Трансклеточный транспорт ГЛЮКОЗЫ



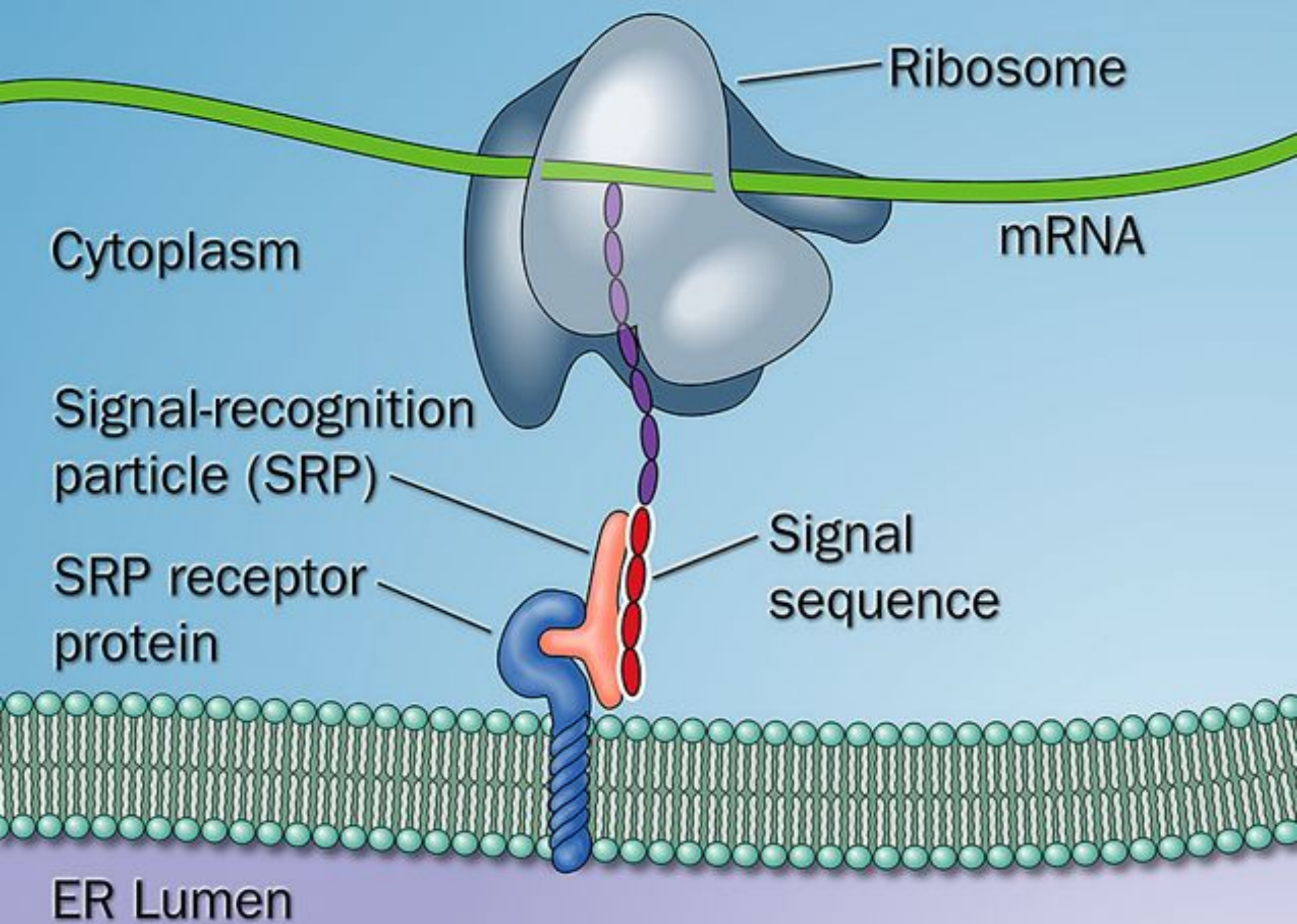
Транспорт агрегатов крупных молекул

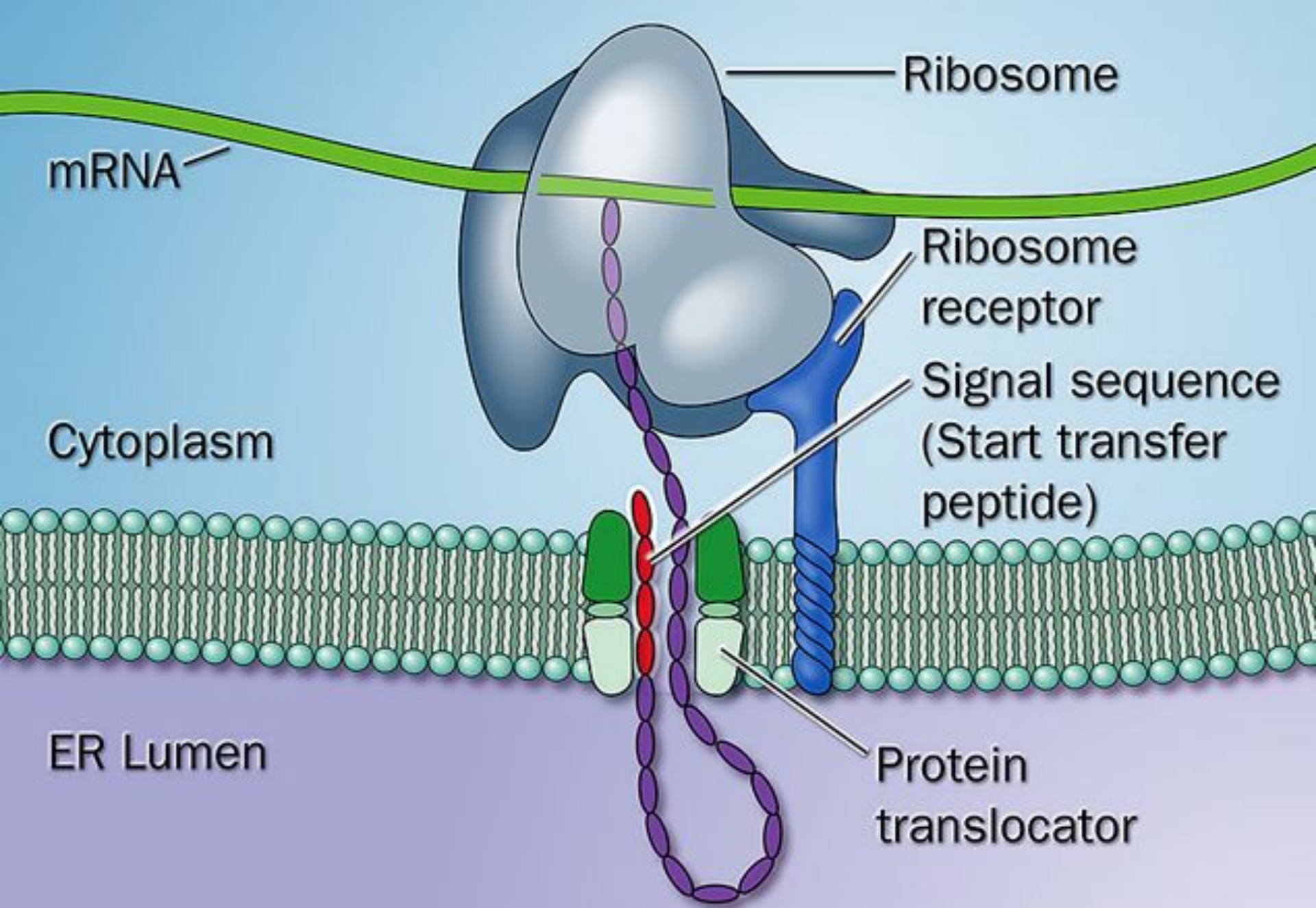
Эндоцитоз - сложный активный процесс поглощения клеткой крупных молекул, частиц, микроорганизмов. Разновидности: пиноцитоз, фагоцитоз, опосредованный рецепторами эндоцитоз.

Пиноцитоз - поглощение жидкости и растворенных веществ с образованием специфических мембранных пузырьков.

Фагоцитоз - поглощение твердых, крупных частиц (микроорганизмов, участков клеток). При этом образуются большие плотные эндоцитозные пузырьки - фагосомы. Фагосомы сливаются с лизосомами и формируются фаголизосомы.

Опосредуемый рецепторами эндоцитоз характеризуется поглощением из внеклеточной жидкости определенных макромолекул, которые связываются со специальными рецепторами на поверхности мембраны.





Ribosome

mRNA

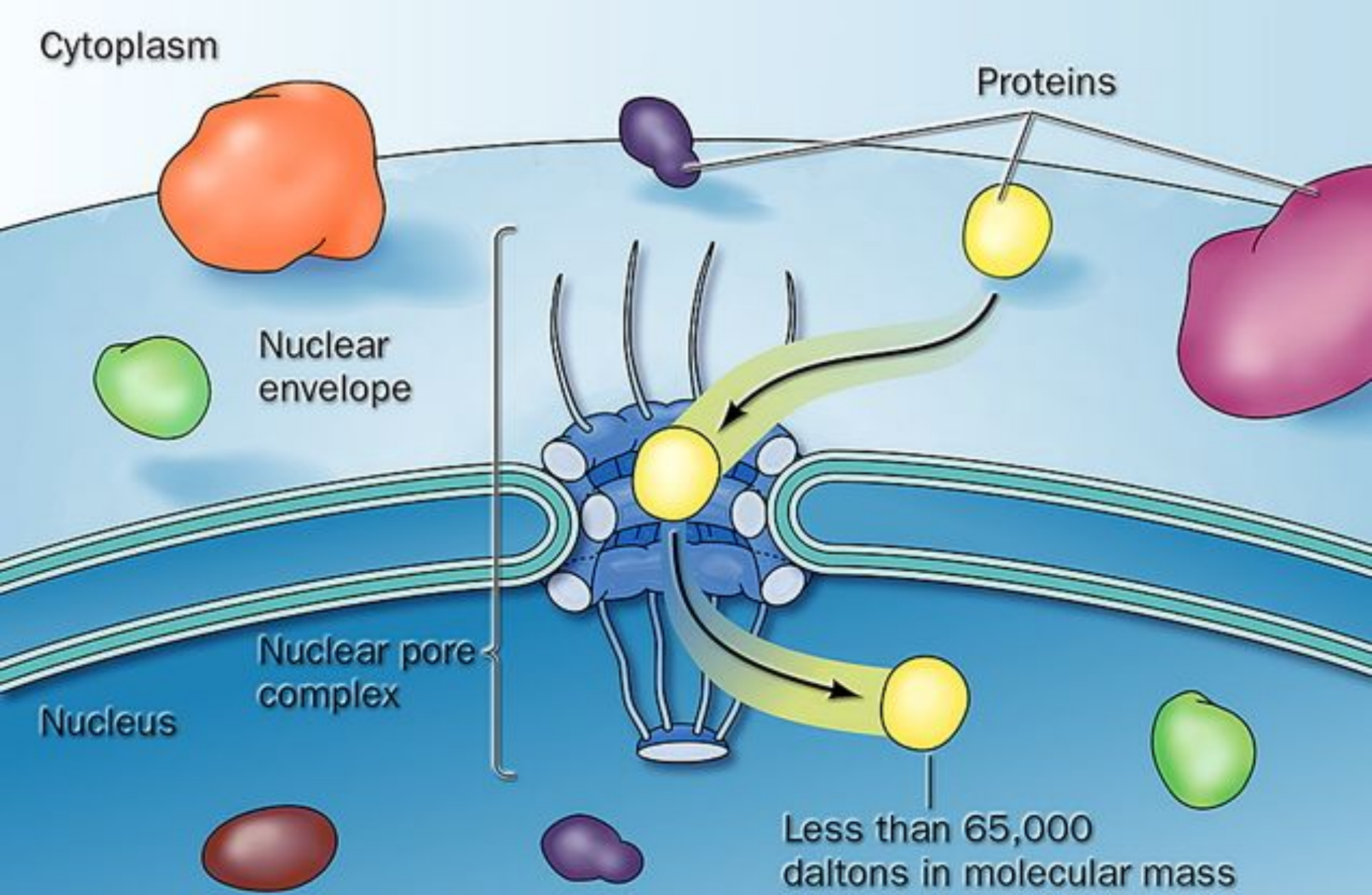
Ribosome receptor

Cytoplasm

Signal sequence (Start transfer peptide)

ER Lumen

Protein translocator



Nuclear Import (Passive)

Cytoplasm

Importin receptor

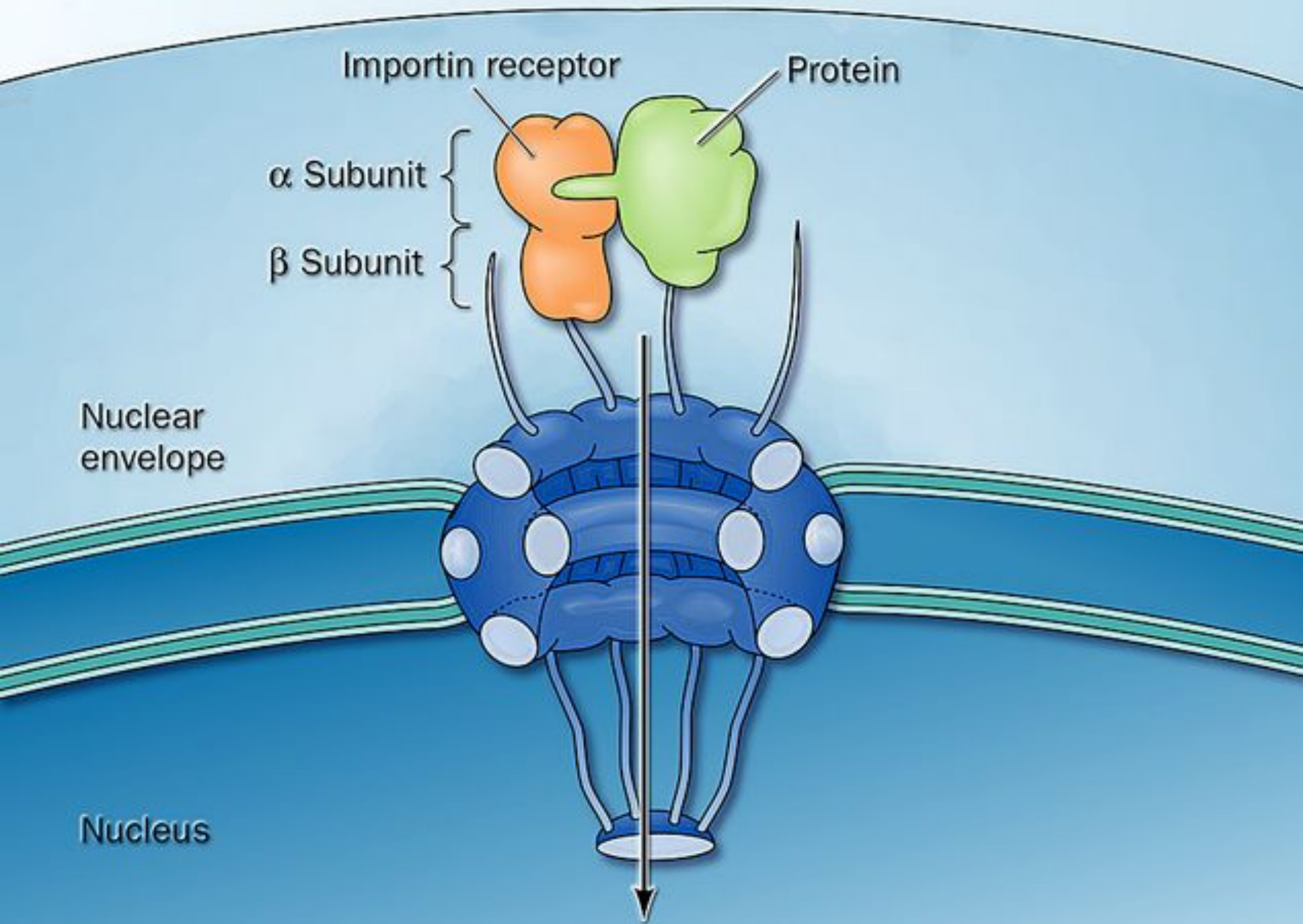
Protein

α Subunit

β Subunit

Nuclear envelope

Nucleus



Экзоцитоз - процесс выведения макромолекул, при котором внутриклеточные секреторные пузырьки сливаются с плазмолеммой и их содержимое освобождается из клетки.

Спонтанная секреция происходит без участия регуляторов, обеспечивает постоянный уровень секреции.

Регулируемая секреция происходит при участии специализированных сигналов со стороны клетки или извне.

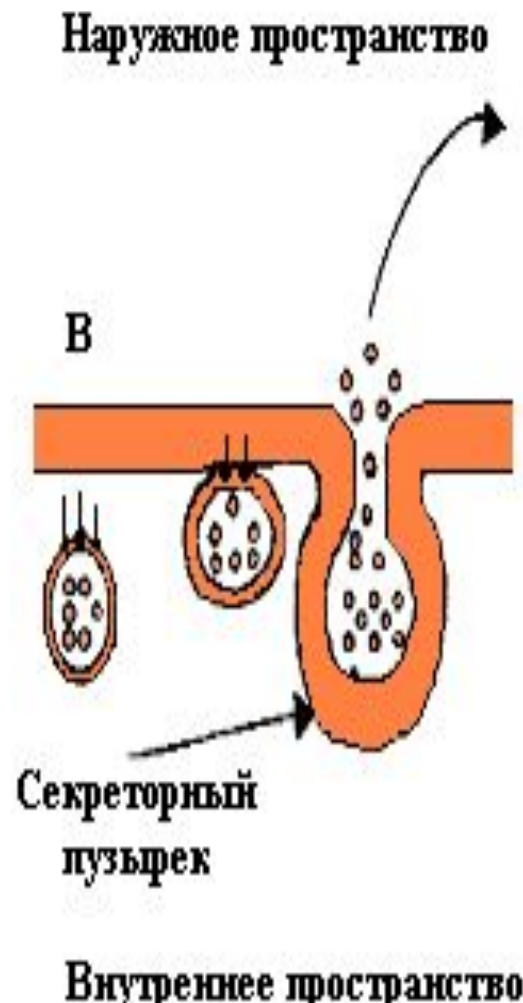
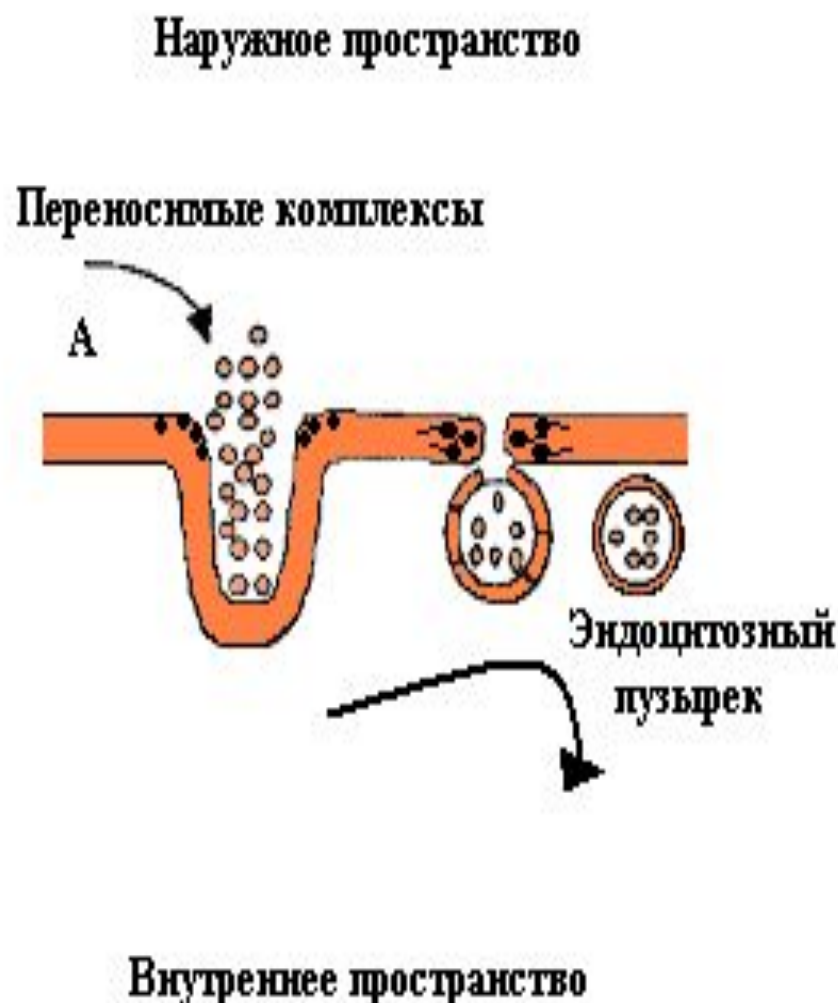


Рис 2.24 Схема эндоцитоза (А) и экзоцитоза (В). При эндоцитозе участок плазматической мембраны стягивается и замыкается. Образуется эндоцитозный пузырьек, содержащий поглощенный материал. При экзоцитозе мембрана секреторных пузырьков сливается с плазматической мембраной и содержимое высвобождается во внеклеточное пространство.

Cytosol

Clathrin coated pit

Coated pit pinches off

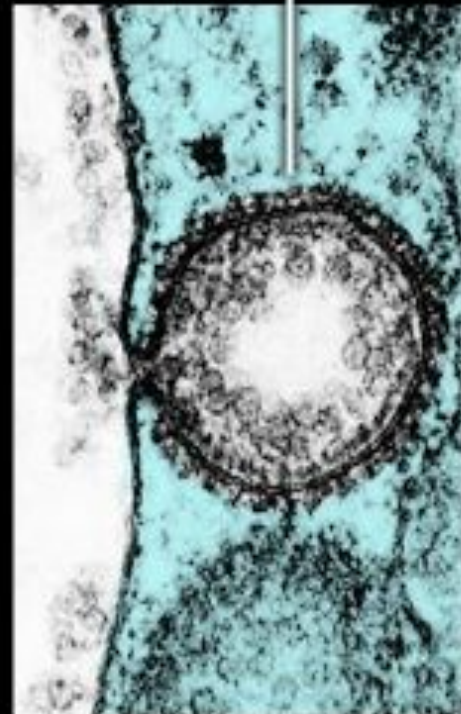
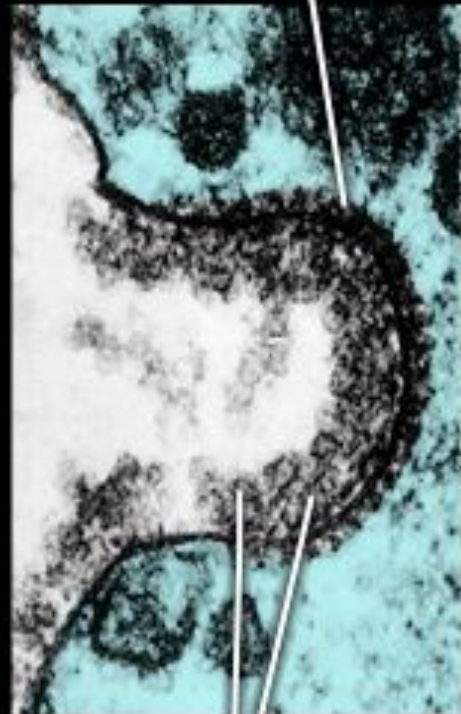
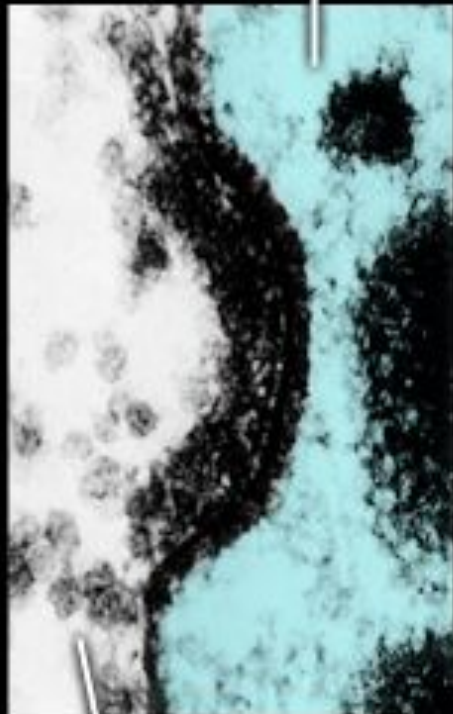
Coated vesicle

A

B

C

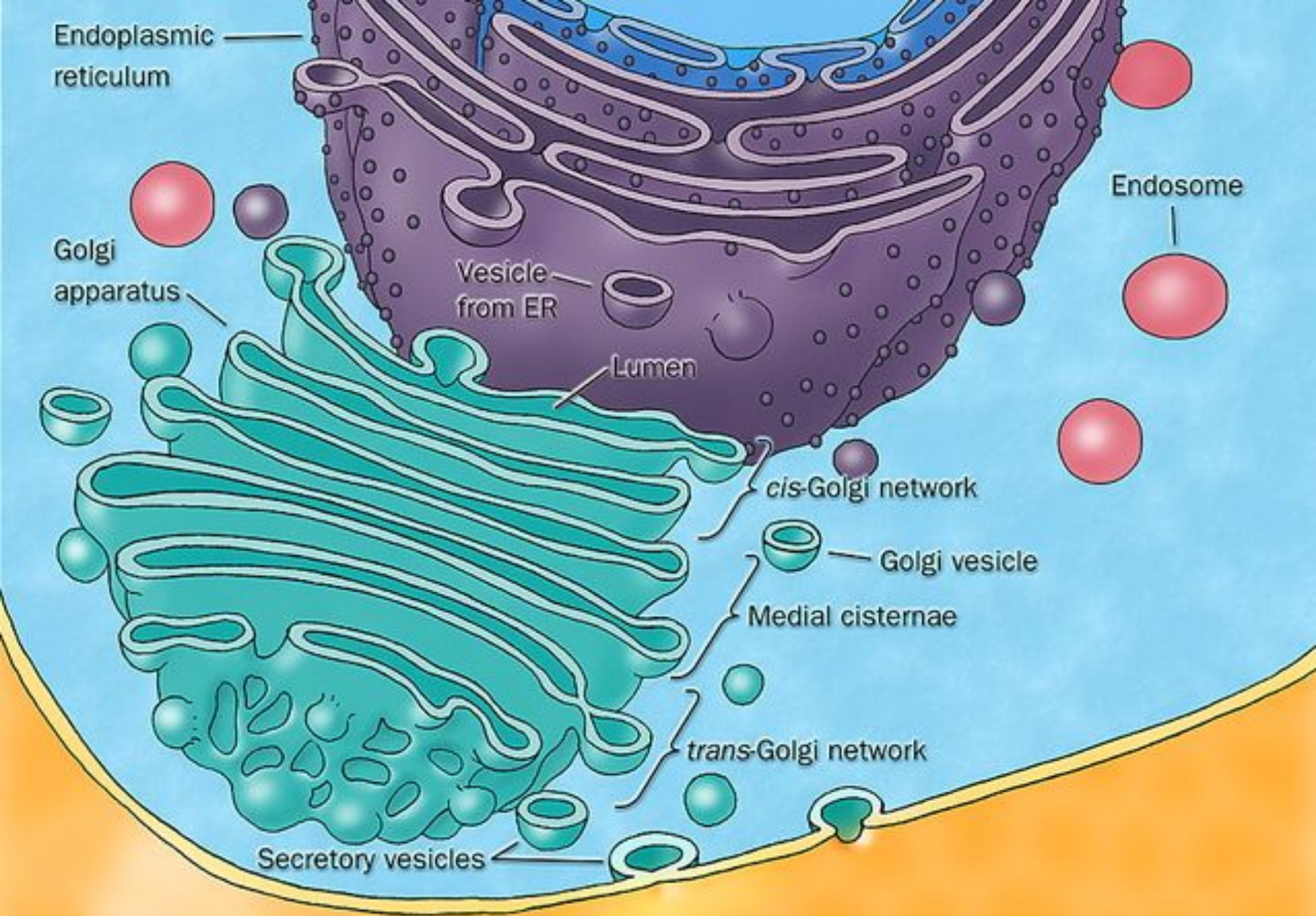
D



Outside cell

Macromolecules bound to receptors

Macromolecules in vesicle



Blood

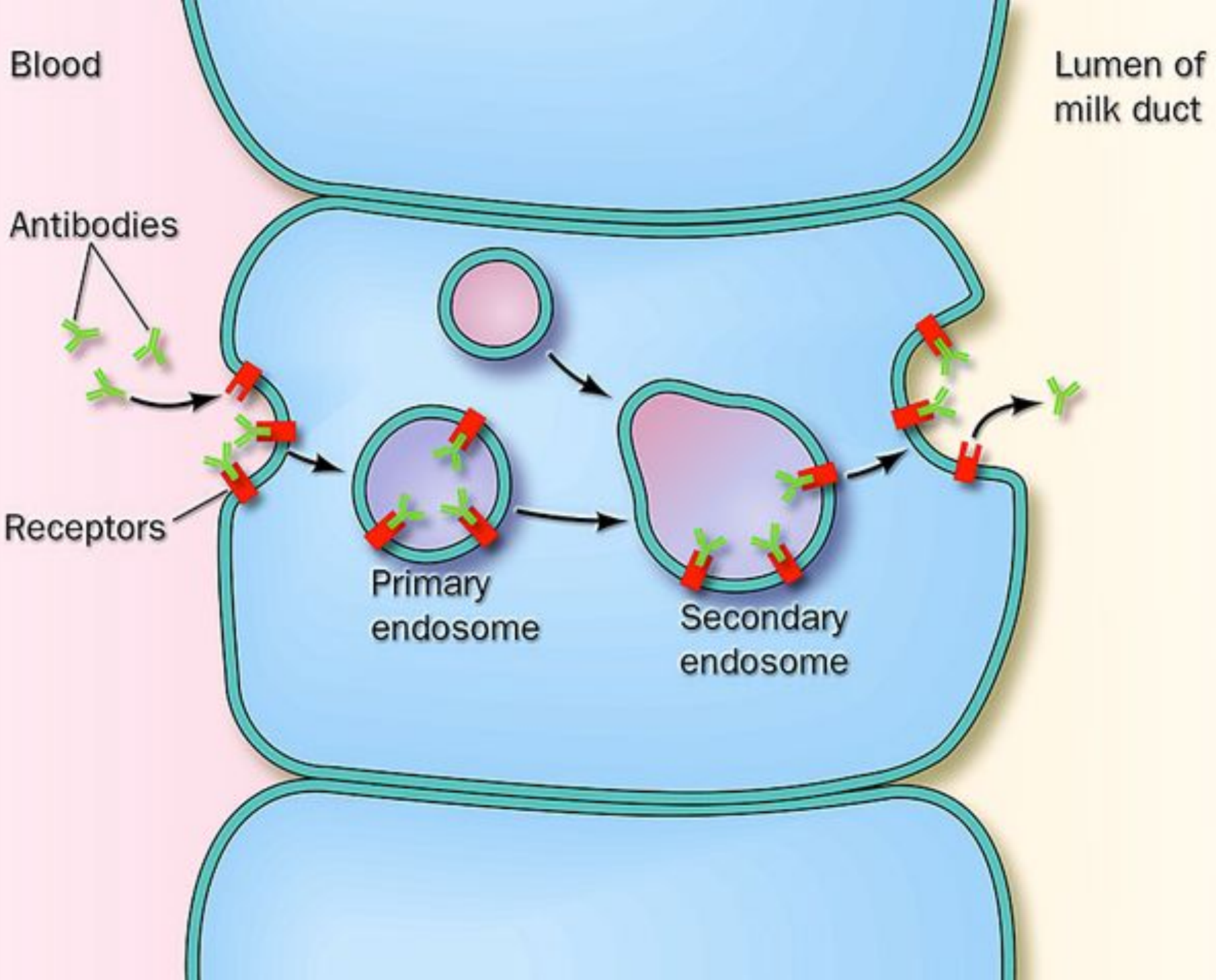
Lumen of
milk duct

Antibodies

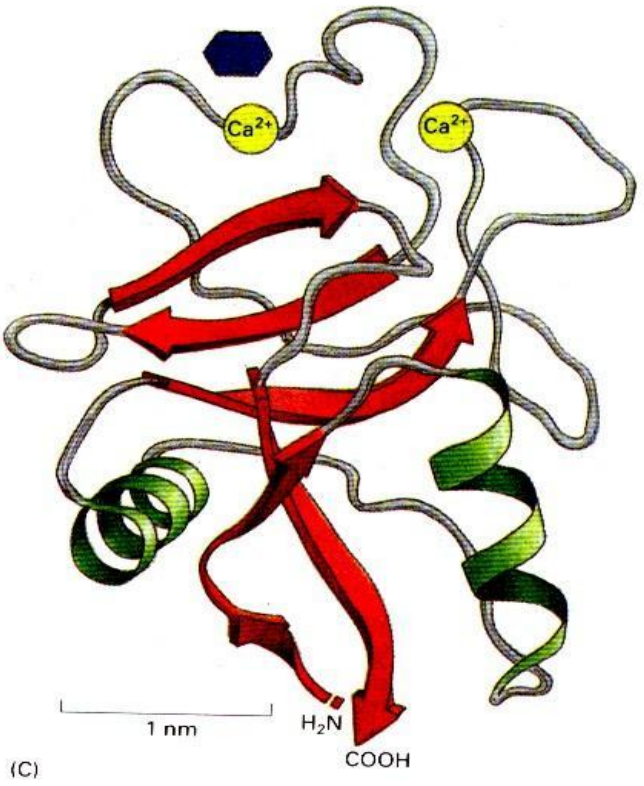
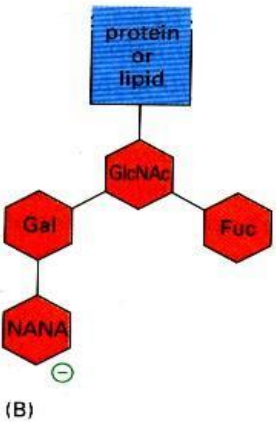
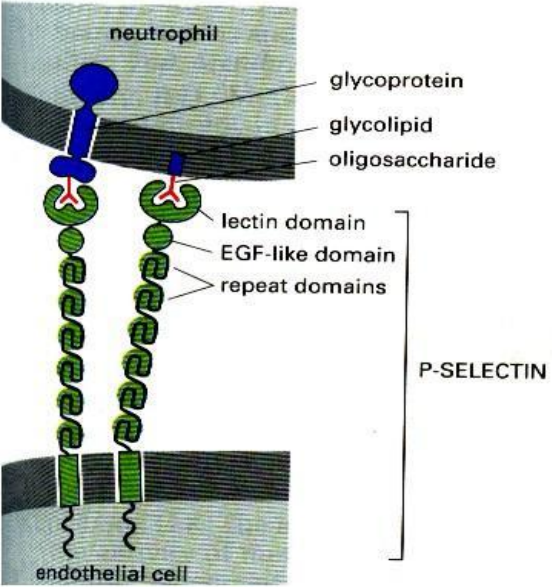
Receptors

Primary
endosome

Secondary
endosome



Молекулярные механизмы адгезии



Сфингофосфолипиды-производные церамида

