

# **Транспорт веществ через биологические мембраны**

**Проницаемость мембраны** - это способность мембраны пропускать через себя атомы, ионы, молекулы веществ.

**Химическим потенциалом ( $\mu$ )** данного вещества называется величина, численно равная энергии Гиббса, приходящаяся на один моль этого вещества.

Для разбавленного раствора вещества с концентрацией  $C$ :

$$\mu = \mu_0 + RT \ln C ,$$

где  $\mu_0$  - стандартный химический потенциал, численно равный химическому потенциалу данного вещества при его концентрации 1 моль/л в растворе;  $R$  – газовая постоянная,  $T$  – температура.

## **Электрохимический потенциал $\mu'$** -

величина, численно равная энергии Гиббса  $G$  на один моль данного вещества, помещенного в электрическое поле.

Для разбавленных растворов:

$$\mu' = \mu_0 + RT \ln C + zF\varphi, \quad (1)$$

где  $F$  - число Фарадея,  $z$  - заряд иона электролита (в элементарных единицах заряда),  $\varphi$  - потенциал электрического поля.

Транспорт  
веществ  
через  
мембраны

```
graph TD; A[Транспорт веществ через мембраны] --> B[Пассивный]; A --> C[Активный]
```

Пассивный

Активный

# ***Пассивный перенос веществ через мембрану***

**Пассивный транспорт** - это перенос вещества из мест с большим значением электрохимического потенциала к местам с его меньшим значением. Пассивный транспорт идет с уменьшением энергии Гиббса, и поэтому этот процесс может идти самопроизвольно без затраты энергии.

Плотность потока вещества  $j_m$  при пассивном транспорте подчиняется ***уравнению Теорелла***:

$$j_m = - UC(d\mu'/dx), \quad (2)$$

где  $U$  - подвижность частиц,  $C$  – концентрация вещества. Знак минус показывает, что перенос происходит в сторону убывания  $\mu'$ .

**Плотность потока вещества** - это величина, численно равная количеству вещества, перенесенного за единицу времени через единицу площади поверхности, перпендикулярной направлению переноса:

$$j_m = m/(S \cdot t) \text{ [моль/(м}^2 \cdot \text{с)]} \quad (3),$$

Подставив в (3) выражение для электрохимического потенциала (1), получим для разбавленных растворов при  $\mu_0 = \text{const}$   
**уравнение Нернста—Планка:**

$$j_m = - URT(dC/dx) - UCzF(d\varphi/dx) \quad (4)$$

Итак, могут быть две причины переноса вещества *при пассивном транспорте*: градиент **концентрации ( $dC/dx$ )** и градиент **электрического потенциала ( $d\phi/dx$ )**.

Знаки минусов перед градиентами показывают, что градиент концентрации вызывает перенос вещества от мест с большей концентрацией к местам с его меньшей концентрацией; а градиент электрического потенциала вызывает перенос положительных зарядов от мест с большим к местам с меньшим потенциалом.



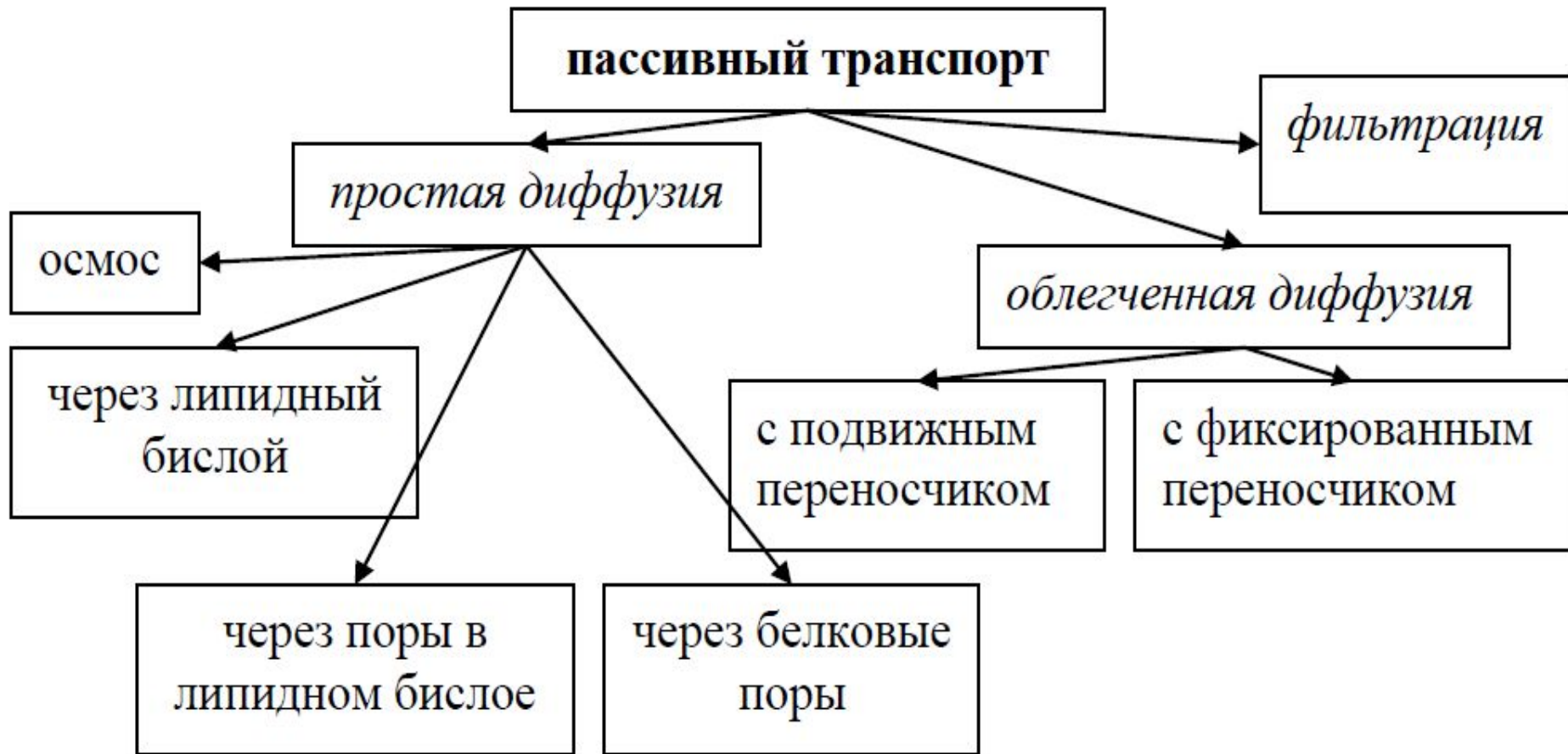
В случае незаряженных веществ ( $z = 0$ ) или отсутствия электрического поля ( $d\varphi/dx$ ) уравнение Теорелла переходит в уравнение:

$$j_m = -URT(dC/dx) \quad (5)$$

Согласно соотношению Эйнштейна, коэффициент диффузии  $D=URT$ . В результате получаем уравнение, описывающее простую диффузию - **закон Фика**:

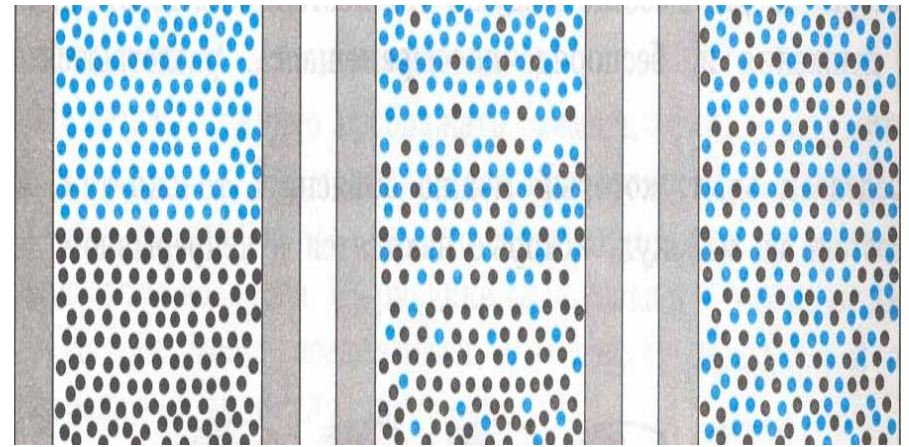
$$j_m = -D(dC/dx) \quad (6)$$

# Классификация видов пассивного транспорта



# Диффузия

В любом растворе происходит перемещение растворенных веществ из области высокой концентрации в область более низкой. Этот поток веществ в сторону меньшей концентрации (транспорт по градиенту концентрации) существует до тех пор, пока концентрации вещества в двух участках не выровняются. Перемещение вещества движущей силой которого является градиент концентрации, называется **диффузионным**, а процесс — **диффузией**



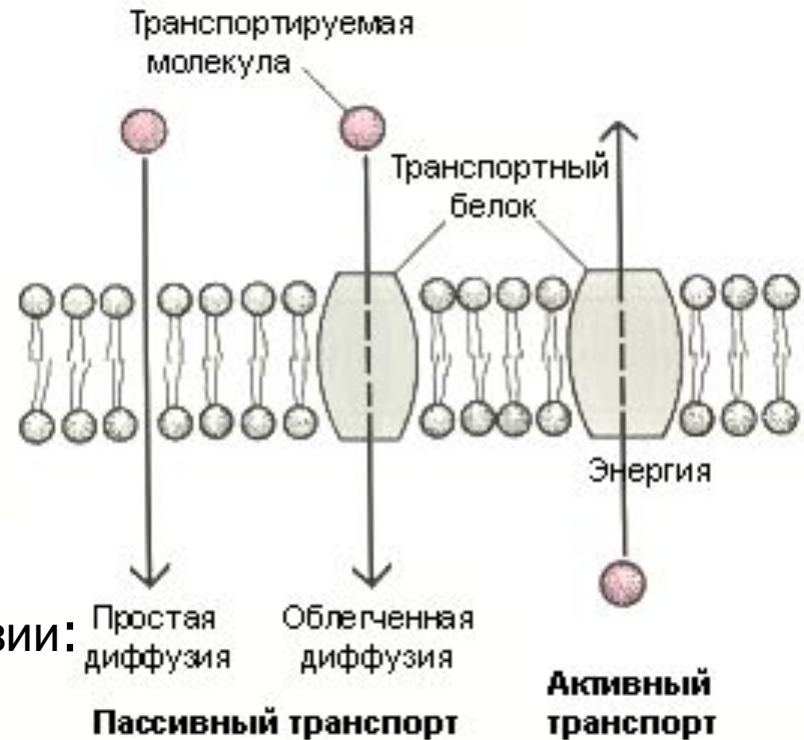
Диффузия - это распространение вещества в результате движения их ионов или молекул, которые стремятся выровнять свою концентрацию в системе.

# Простая диффузия

## Диффузия

—

самопроизвольное  
перемещение вещества из  
мест с большей  
концентрацией в места с  
меньшей концентрацией  
вещества вследствие  
хаотического теплового  
движения молекул.



**Уравнение Фика** для простой диффузии:

$$j_m = DK/l(C_1 - C_2)$$

$$j_m = P(C_1 - C_2)$$

$$P = DK/l$$

$C_1$  и  $C_2$  – концентрации диффундирующего вещества в растворах около одной и другой поверхностями мембраны,  $K$  – коэффициент распределения (соотношение концентрации вещества вне мембраны и внутри ее),  $l$  – толщина мембраны,  $P$  = коэффициент проницаемости мембраны [м/с].

# Простая диффузия

Коэффициент проницаемости (P) тем больше, чем больше коэффициент диффузии (чем меньше вязкость мембраны), чем тоньше мембрана (чем меньше  $l$ ) и чем лучше вещество растворяется в мембране (чем больше  $K$ ).

**Хорошо** растворимы в фосфолипидной фазе мембраны неполярные вещества, например, *органические жирные кислоты, эфиры.*

**Плохо** проходят через липидный бислой полярные, водорастворимые вещества: соли, основания, сахара, аминокислоты, спирты.

# Простая диффузия

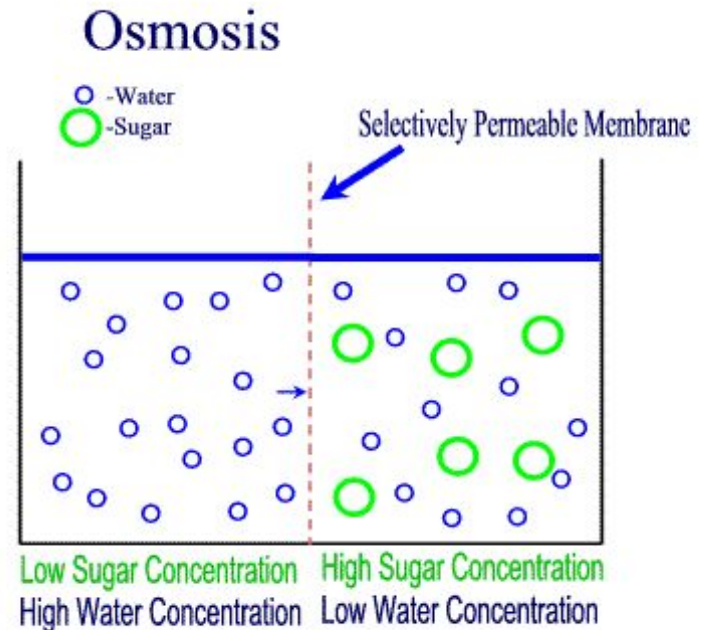
**Через липидные и белковые поры** сквозь мембрану проникают молекулы нерастворимых в липидах веществ и водорастворимые гидратированные ионы (окруженные молекулами воды).

Для таких веществ и ионов **мембрана** выступает как **молекулярное сито**: чем больше размер молекулы, тем меньше проницаемость мембраны для этого вещества. Избирательность переноса обеспечивается набором в мембране пор определенного радиуса, соответствующих размеру проникающей частицы (зависит от мембранного потенциала).

# ОСМОС

Вода поглощается клеткой преимущественно путем осмоса. **Осмоз** — это **диффузия воды** через полупроницаемую мембрану, вызванная разностью концентраций. Удобно рассматривать осмос как одну из форм диффузии, при которой перемещаются только молекулы воды.

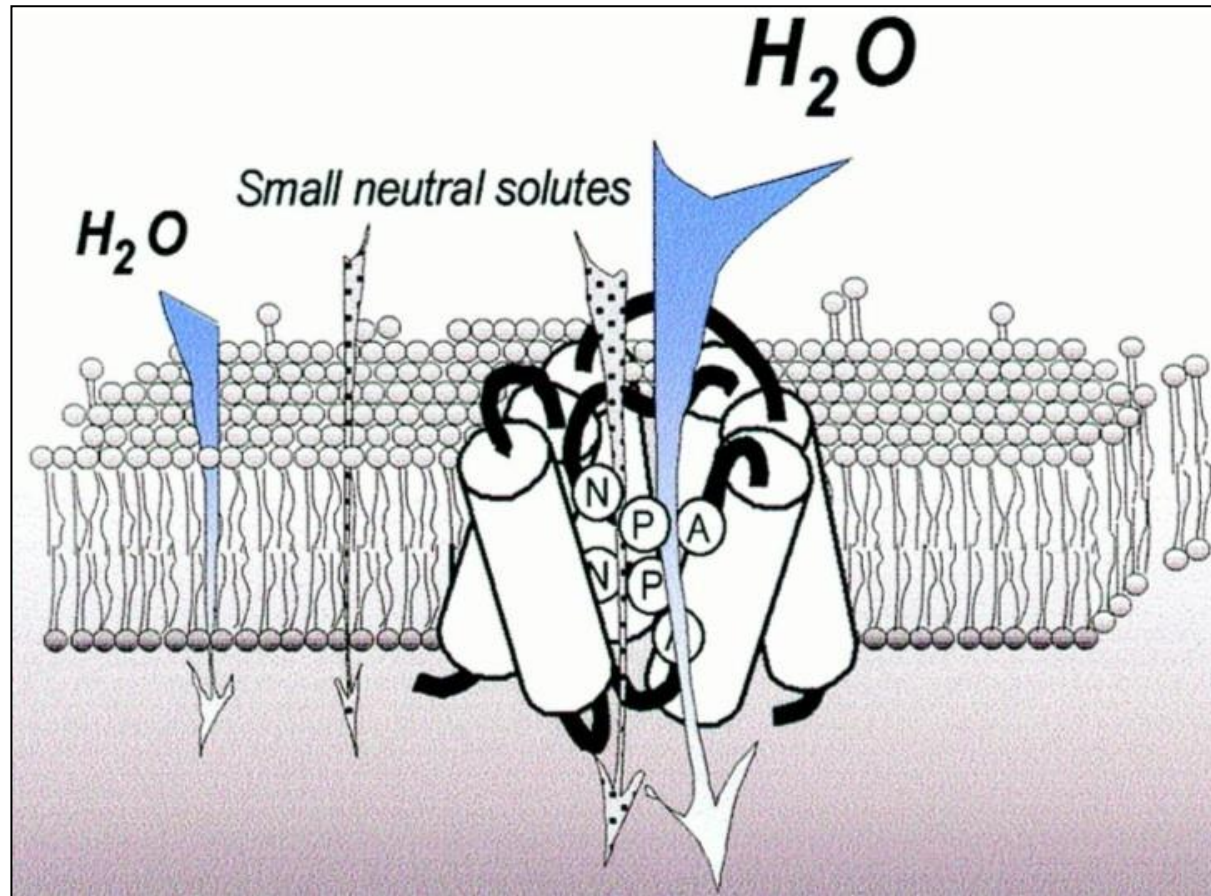
Если мембраной разделить растворы сахара с концентрацией 5 и 10% соответственно, то через нее в обоих направлениях будут проходить только молекулы воды. В результате в более разбавленном растворе концентрация сахара повысится, а в более концентрированном, наоборот, понизится. Когда концентрация сахара в обоих растворах станет одинаковой, наступит равновесие. Растворы, достигшие равновесия, называются **изотоническими**.



Частицы растворителя (синие) способны пересекать мембрану, частицы растворённого вещества (зеленые) — нет.



Существуют и **аквапорины** – белки, обеспечивающие быстрое прохождение воды через мембрану.





# Облегченная диффузия

**Облегченная диффузия** происходит при участии молекул переносчиков.

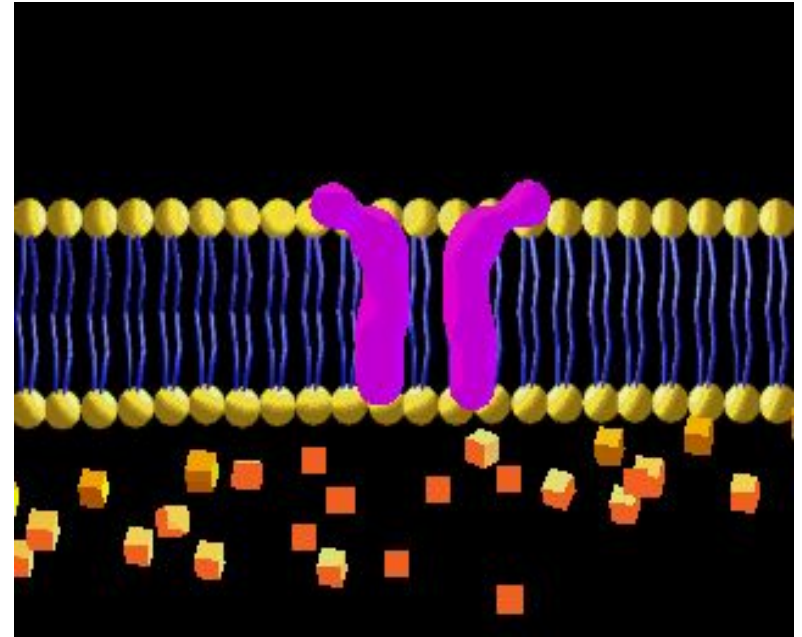
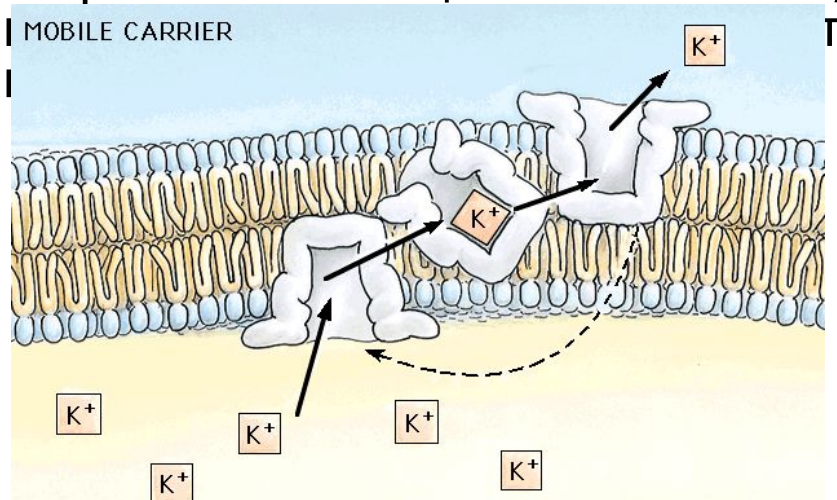
Переносимые вещества: ионы, аминокислоты, сахара, нуклеотиды и др.

## Отличия облегченной диффузии от простой:

1. Перенос вещества с участием переносчика происходит значительно быстрее;
2. Облегченная диффузия обладает свойством насыщения: при увеличении концентрации с одной стороны мембраны плотность потока вещества возрастает лишь до некоторого предела, когда все молекулы переносчика уже заняты;
3. При облегченной диффузии наблюдается конкуренция переносимых веществ в тех случаях, когда переносчиком переносятся разные вещества (одни вещества переносятся лучше, чем другие; добавление одних веществ затрудняет транспорт других);
4. Есть вещества, блокирующие облегченную диффузию – они образуют прочный комплекс с молекулами переносчиками, что приводит к подавлению транспорта вещества через мембрану.

# Облегчённая диффузия

- К белкам–переносчикам относятся ферменты **транслоказы** и **пермиазы**. Они связывают своим активным центром вещество с одной стороны мембраны и переносят его сквозь гидрофобный слой мембраны на ее другую поверхность.
- Еще один вариант такой диффузии: после присоединения транспортируемого вещества меняется конформация белка-переносчика и в мембране открывается специальный канал,



Модель работы ионного канала

При транспорте с помощью **неподвижных** молекул-переносчиков, фиксированных поперек мембраны, молекула переносимого вещества передается от одной молекулы переносчика к другой, как по эстафете.

# Фильтрация

**Фильтрация** – движение раствора через поры в мембране под действием градиента давления.

**Значение** – объяснение процессов переноса воды через стенки кровеносных сосудов.

Скорость переноса подчиняется **закону Пуазейля**:

$$dV/dt = (P_1 - P_2)/W,$$

где  $dV/dt$  – объемная скорость переноса раствора,  $w$  - гидравлическое сопротивление ( $w = 8\eta l/\pi r^4$ )  $l$  - длина поры,  $r$  - ее радиус,  $\eta$  -

# Активный транспорт

**Активный транспорт** – это перенос вещества из мест с меньшим значением электрохимического потенциала в места с его большим значением.

Активный транспорт в мембране сопровождается ростом энергии Гиббса, он не может идти самопроизвольно, а только за счет **затраты энергии**, запасенной в макроэргических связях АТФ (т.е. в сопряжении с процессом гидролиза АТФ).

# Активный транспорт

## Виды активного транспорта

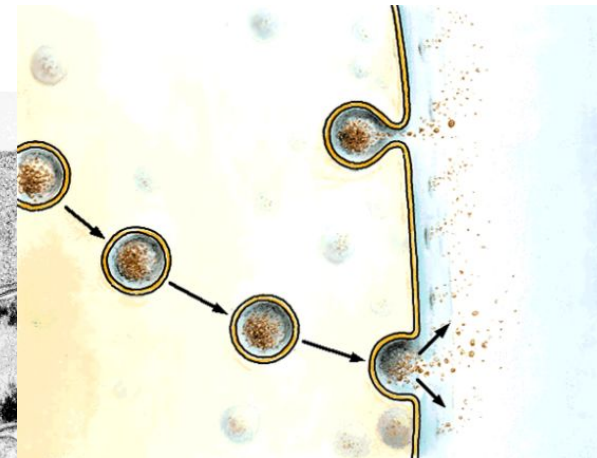
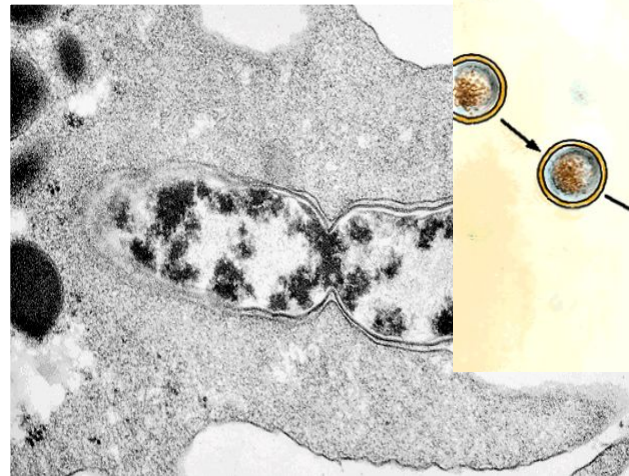
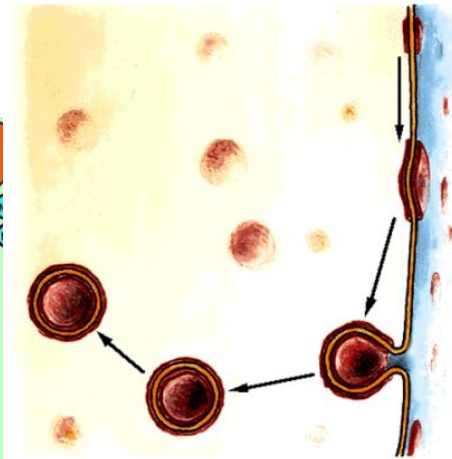
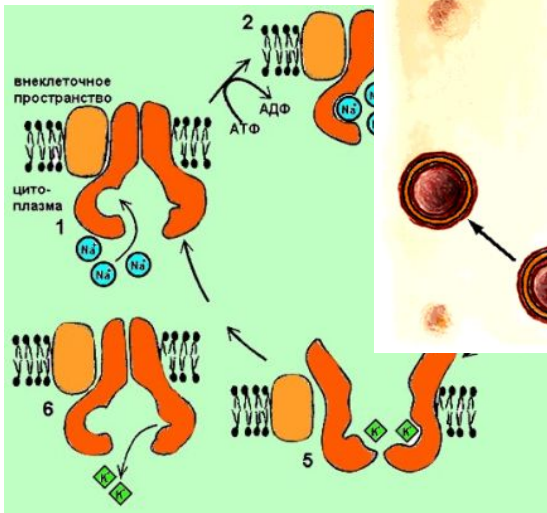
Ионные  
насосы

Экзоцитоз

Эндоцитоз

Фагоцитоз

Пиноцитоз



# Значение активного транспорта:

За счет активного транспорта в организме **создаются градиенты концентраций, градиенты электрических потенциалов, градиенты давления и т.д., поддерживающие жизненные процессы.**

Существование активного транспорта веществ через биологические мембраны впервые было доказано в **опытах Уссинга** (1949 г.) на примере переноса ионов натрия через кожу лягушки.



Согласно современным представлениям, в биологических мембранах имеются ионные насосы, работающие за счет энергии гидролиза АТФ, — специальные системы интегральных мембранных белков (транспортные АТФазы).

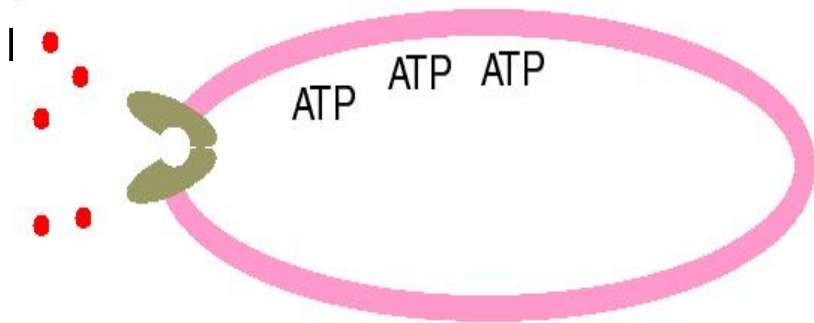
В настоящее время известны **три основных типа электрогенных ионных насосов**, осуществляющих активный перенос ионов через мембрану:

1) при работе  **$K^+$ - $Na^+$ -АТФазы** за счет энергии, освобождающейся при гидролизе одной молекулы АТФ, в клетку переносится **два иона калия** и одновременно из клетки выкачиваются **три иона натрия**. Таким образом, создается повышенная по сравнению с межклеточной средой концентрация в клетке ионов калия и пониженная натрия, что имеет огромное физиологическое значение;

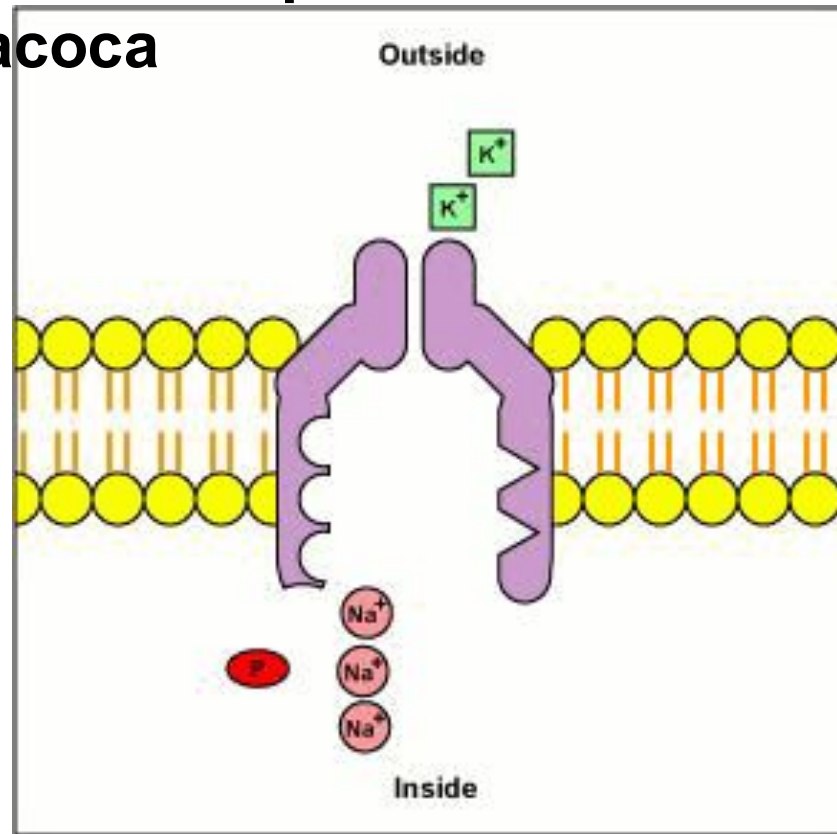
2) при работе  **$Ca^{2+}$ -АТФазы** за счет энергии гидролиза АТФ переносятся два иона кальция (из клетки);

3) в  **$H^+$ -АТФазе** ( $H^+$ -помпе) происходит перенос двух протонов.

Принцип работы АТФаз-насосов основан на конформационных перестройках белковой макромолекулы при взаимодействии с транспортируемым



## Работа натрий - калиевого насоса



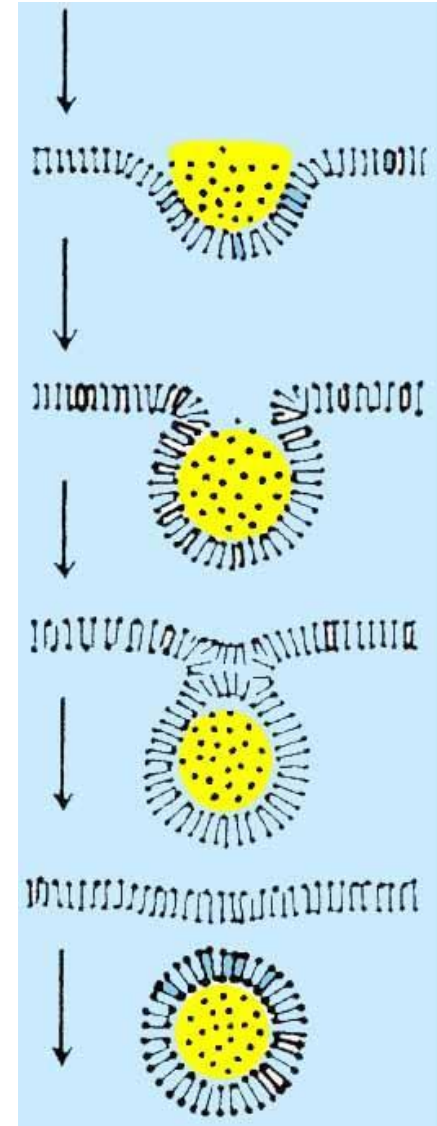
### Этапы работы АТФазы:

- 1) Образование комплекса фермента с АТФ на внутренней поверхности мембраны;
- 2) связывание комплексом трех ионов натрия;
- 3) фосфорилирование фермента с образованием АДФ;
- 4) переворот фермента внутри мембраны;
- 5) реакция ионного обмена натрия на калий (на внешней поверхности мембраны);
- 6) обратный переворот ферментного комплекса с переносом ионов калия внутрь клетки;
- 7) возвращение фермента в исходное состояние с освобождением ионов



# Активный транспорт

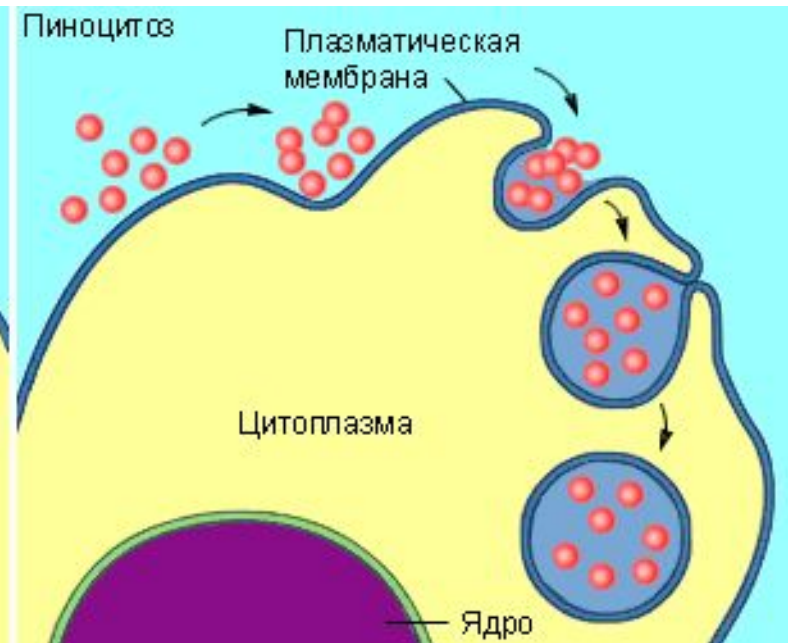
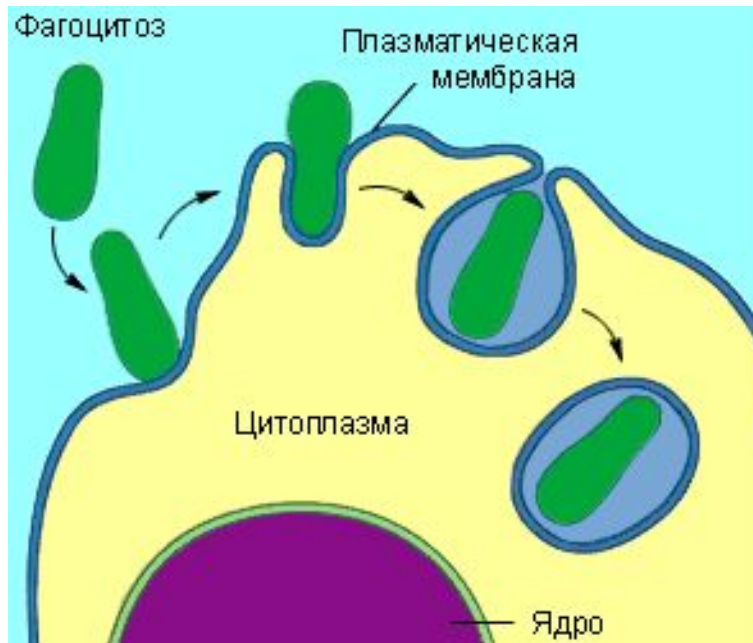
**Эндоцитоз** - процесс поглощения макромолекул клеткой. При эндоцитозе плазматическая мембрана образует впячивание, края ее сливаются, и происходит отшнуровывание в цитоплазму *везикул* – эндоцитарных вакуолей.



# Активный транспорт

**Фагоцитоз** — захват и поглощение крупных частиц (например, фагоцитоз лимфоцитов, простейших и др)

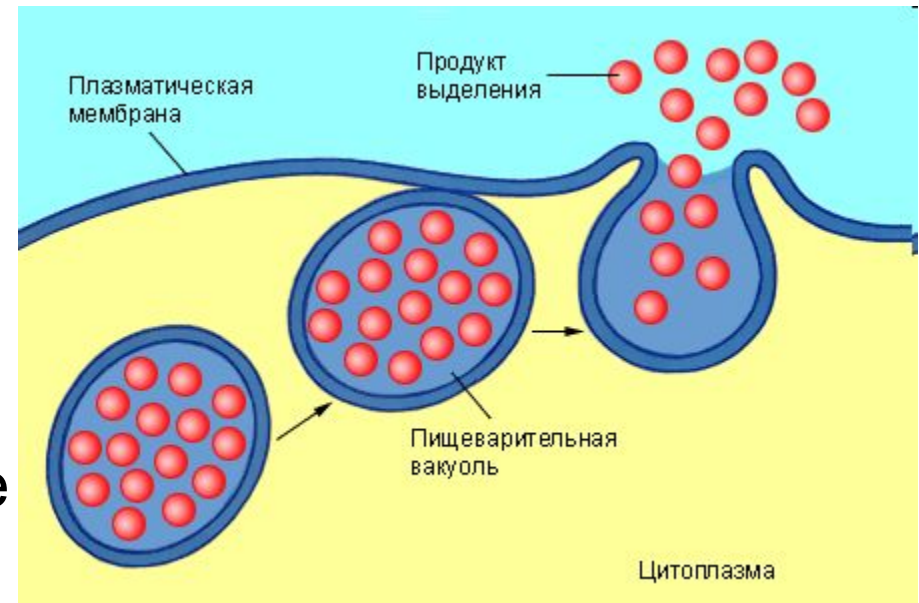
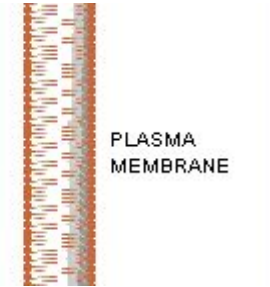
**Пиноцитоз** — процесс захвата и поглощения капелек жидкости с растворенными в ней веществами.



# Активный транспорт

## Экзоцитоз

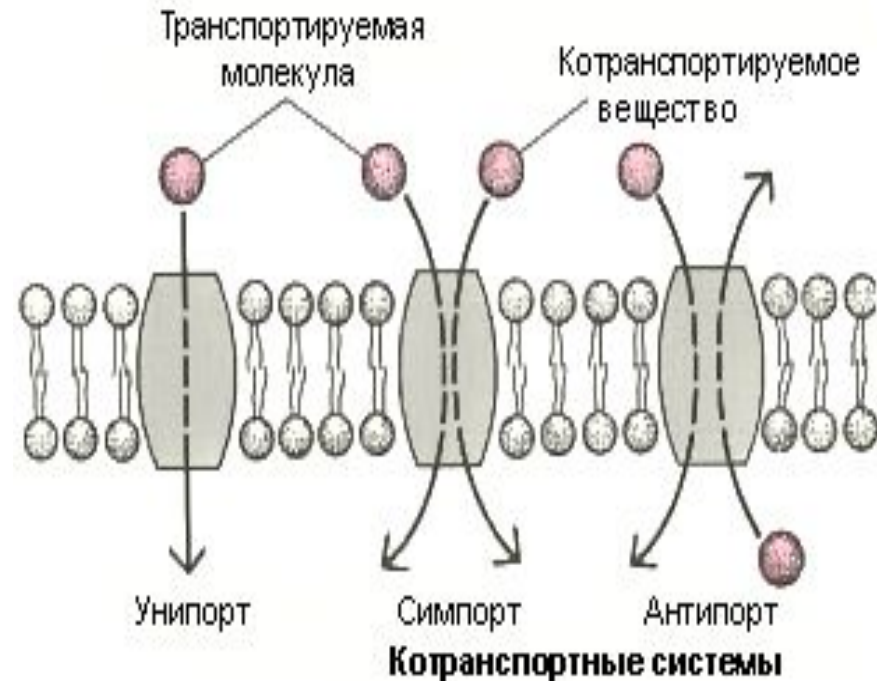
- **Экзоцитоз** - процесс, обратный эндоцитозу.
- Таким способом выводятся гормоны, полисахариды, белки, жировые капли и другие продукты клетки.
- Они заключаются в пузырьки, ограниченные мембраной, и подходят к плазмалемме.
- Обе мембраны сливаются, и содержимое пузырька выводится в среду, окружающую клетку.



Секреция посредством экзоцитоза

# Котранспорт

- Некоторые транспортные белки переносят одно растворённое вещество (молекул газов, воды) через мембрану - **унипорт**.
- Другие функционируют как **котранспортные** системы, в которых перенос одного растворённого вещества зависит от одновременного или последовательного переноса второго вещества.
- Второе вещество может транспортироваться в том же направлении - **симпорт** (ионов или молекул двух различных веществ, например перенос ионов натрия и глюкозы через мембрану клеток эпителия тонкой кишки) либо в противоположном - **антипорт**.



**Котранспорт** возможен как при **облегченной диффузии**, так и в процессе **активного транспорта**.

**Спасибо за внимание !**