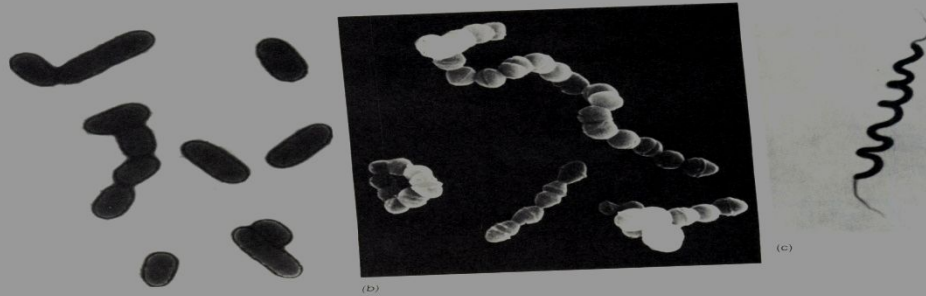


## • Лекция № 3

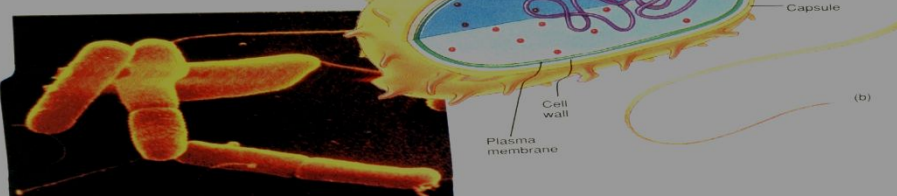
### • Клетка – элементарная единица живого. Поверхностный аппарат клетки

- 
- Среди живых организмов встречаются два типа организации клеток. К наиболее простому типу строения можно отнести клетки бактерий и синезеленых водорослей (прокариоты), к более высокоорганизованному - клетки всех остальных живых существ (эукариоты).
- Любая разновидность прокариотических и эукариотических клеток состоит из трех частей: поверхностного аппарата, цитоплазмы и ядерного аппарата.
- Поверхностный аппарат прокариотической клетки состоит из плазматической мембраны и клеточной стенки.
- В цитоплазме прокариотических клеток, из всех органоидов, характерных для эукариотических клеток, имеются только многочисленные рибосомы. Прокариотические клетки не имеют морфологически выраженного ядра, но имеется зона (нуклеоид) заполненная ДНК. ДНК не связана с гистонами, однореplikонная.
-



**FIGURE 5-5**  
An assortment of prokaryotes. The cells of *Pseudomonas* (a) are cylindrical, with daughter cells often adhering in short clusters. *Streptococcus* (b) has spherical cells that link together in long chains (34,000 ×). *Spirilla* (c) has long, twisted shapes with terminal flagella (5000 ×).

**FIGURE 5-6**  
Structure of a bacterial cell. Rod-shaped bacteria as seen by scanning electron microscopy (30,000 × (a)), and generalized cell organization of a bacillus bacterium (b).



ФОРМЫ МИКРООРГАНИЗМОВ



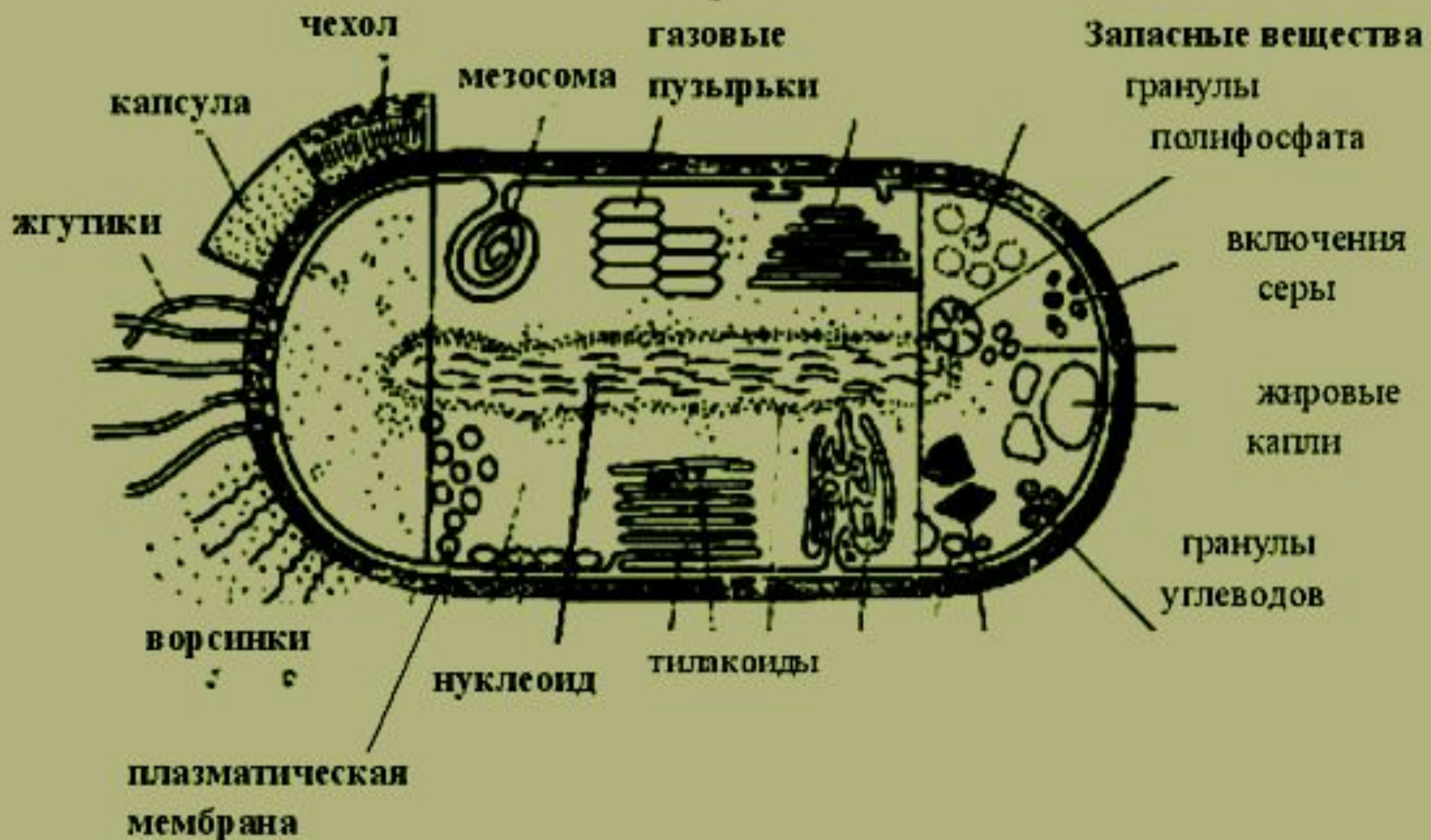
Цианобактерия  
Anabaena

- единственный организм, способный одновременно и к фотосинтезу, и к фиксации азота



# СТРОЕНИЕ ПРОКАРИОТИЧЕСКОЙ КЛЕТКИ

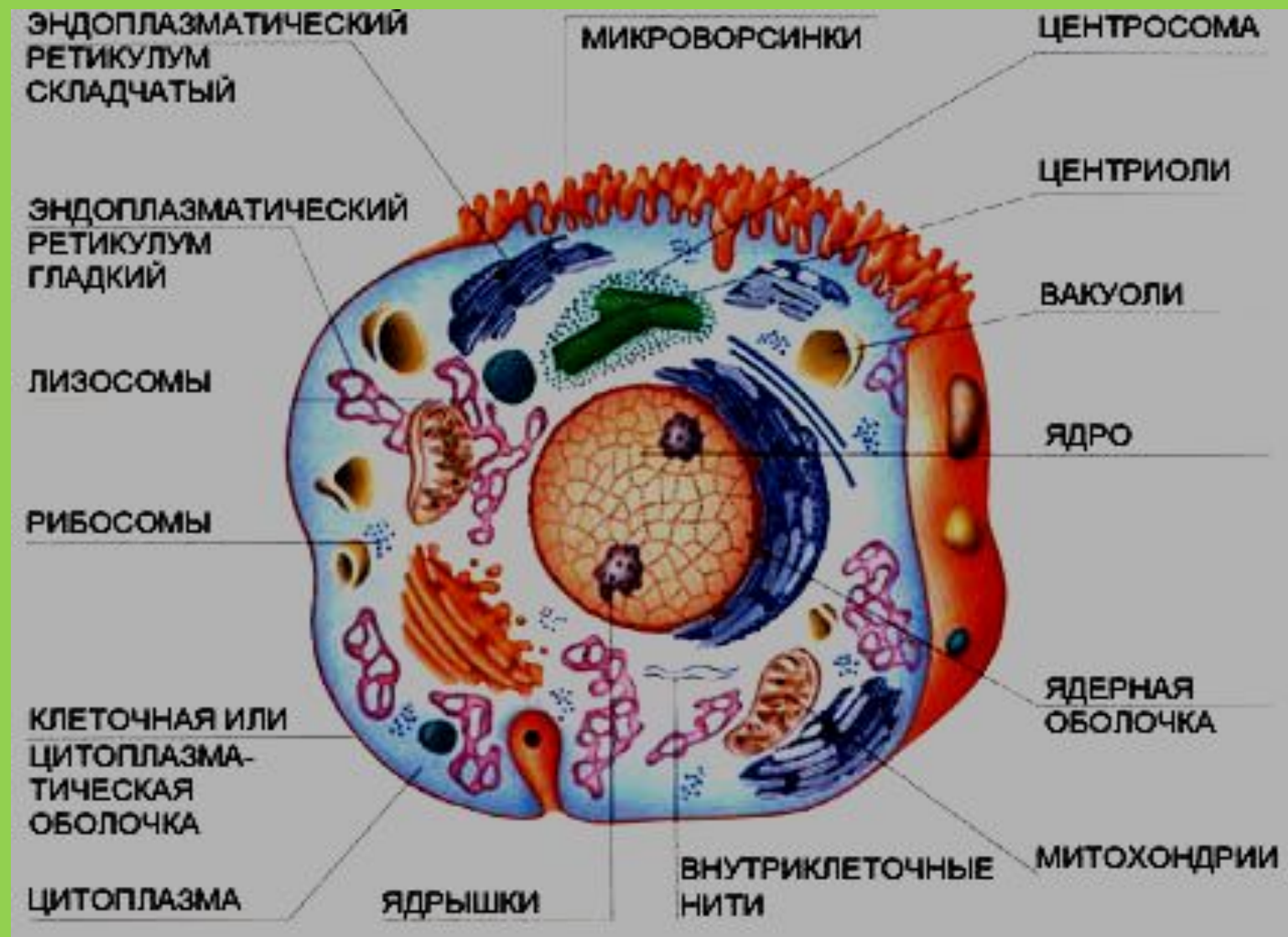
обобщенная схема



- Прокариоты имеют неоформленное ядро (нуклеоид). На ультратонких срезах зона нуклеоида представлена тонкими рыхлыми фибрилами толщиной 2-7 нм. Зона нуклеоида она заполнена рибосомами, различными гранулами и мембранами. Нуклеоиды бактерий на 80% состоят из ДНК, остальные 20% приходятся на различные белки и РНК.
- ДНК бактерий имеет кольцевую структуру. У *E. coli* на клетку приходится одна гигантская циклическая молекула ДНК. У других бактерий может быть от двух до девяти одинаковых молекул ДНК и соответственно несколько нуклеоидов.
- У *Azotobacter vinelandii* около 40 хромосом организованы в один нуклеоид.
- ДНК представляет собой один репликон (имеется одна точка начала репликации, где образуются две репликативные вилки, которые по мере синтеза ДНК движутся вдоль молекулы до терминальной точки).



# СТРОЕНИЕ ЭУКАРИОТИЧЕСКОЙ КЛЕТКИ

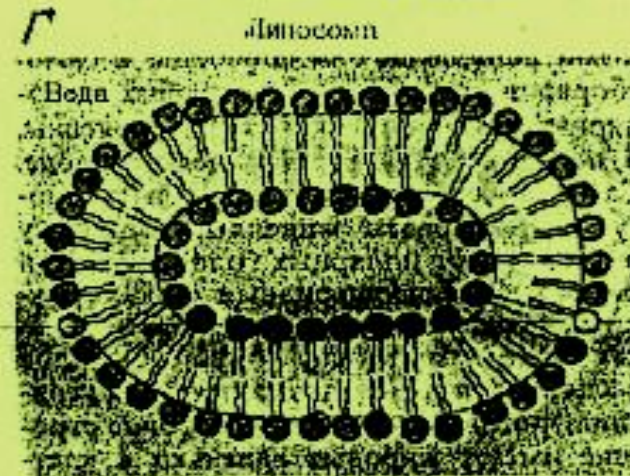
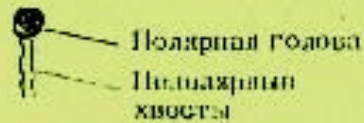


## • ПОВЕРХНОСТНЫЙ АППАРАТ КЛЕТОК

### • Общая характеристика поверхностного аппарата

- Любая разновидность прокариотических и эукариотических клеток состоит из трех частей: поверхностного аппарата, цитоплазмы и ядерного аппарата. Поверхностный аппарат осуществляет связь клетки с внешней средой и соседними клетками и выполняет три функции: барьерную, транспортную и рецепторную.
- Поверхностный аппарат клеток состоит из трех subsystemов: плазматической мембраны, надмембранного комплекса и субмембранного опорно-сократительного аппарата гиалоплазмы.
- Плазматическая мембрана – наиболее постоянная, основная, универсальная для всех клеток subsystemа поверхностного аппарата.
- Термин «мембрана» используется в биологии более 100 лет для обозначения клеточной границы служащей с одной стороны барьером между содержимым клетки и внешней средой, а с другой – полупроницаемой перегородкой, через которую могут проходить вода и некоторые растворенные в ней вещества.
- В 1851 г. немецкий физиолог Моль описал плазмолиз клеток растений, предположив, что клеточные оболочки функционируют как мембраны.
- В 1855 г. ботаник Негели наблюдал различия в проникновении пигментов в поврежденные и неповрежденные растительные клетки исследовал клеточную границу, которую и дал название «плазматическая мембрана». Он предположил, что плазматическая мембрана отвечает за осмотические свойства клетки.
- В 1890 г. немецкий физхимик и философ Освальд указывает на возможную роль мембран в биоэнергетических процессах.
- Овертон (1890 = 1899 гг) обнаружил, что проницаемость различных веществ через клеточную мембрану зависит от растворимости этих веществ в липидах.
- Неполарные молекулы легче переходят через клеточную мембрану, чем полярные соединения и Овертон высказывает предположение, что биологические мембраны имеют липидную природу.
- В 1925 г. Гorter и Грендель экстрагировали липиды из теней эритроцитов и определяли их количество, приходящееся на общую поверхность одного эритроцита. На основании полученных результатов они делают предположение, что биологическая мембрана представляет собой сплошной билипидный слой.

Обозначение молекулы полярного  
липида



Фосфолипидные структуры, самопроизвольно возникающие в водных растворах: А – мицелла, Б – монослой, В – бислой, Г – липосома



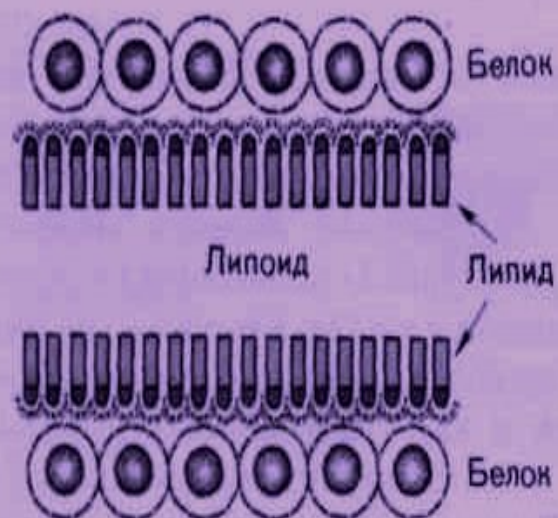


Рис. 312. Модель Даниелли — Давсона.

Впоследствии Дж. Даниелли в совместной работе с В. Стейном (1956) несколько усовершенствовал предложенную ранее модель, чтобы учесть возможность гидрофобных взаимодействий неполярных боковых цепей аминокислотных остатков с липидными молекулами, а также согласовать ее с уже известным в то время фактом облегченной диффузии через мембрану некоторых низкомолекулярных водорастворимых веществ. Было предположено, что белок на поверхности мембраны находится в развернутой конформации, а его алифатические цепи частично проникают в липидный бислой (рис. 313). На отдельных участках мембраны белок полностью пронизывает липидный бислой, формируя в нем поры, через которые могут транспортироваться различные водорастворимые вещества.

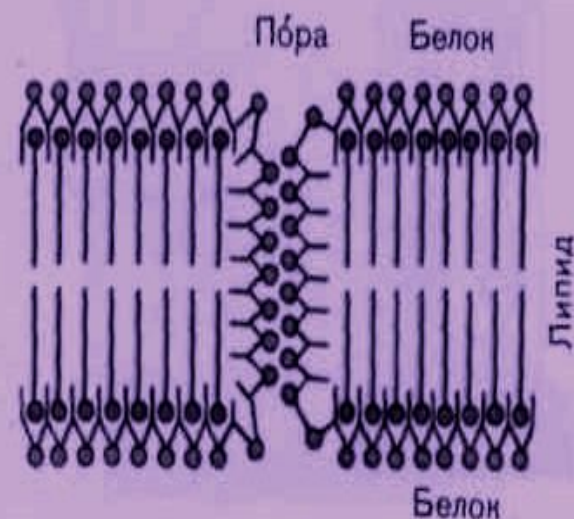
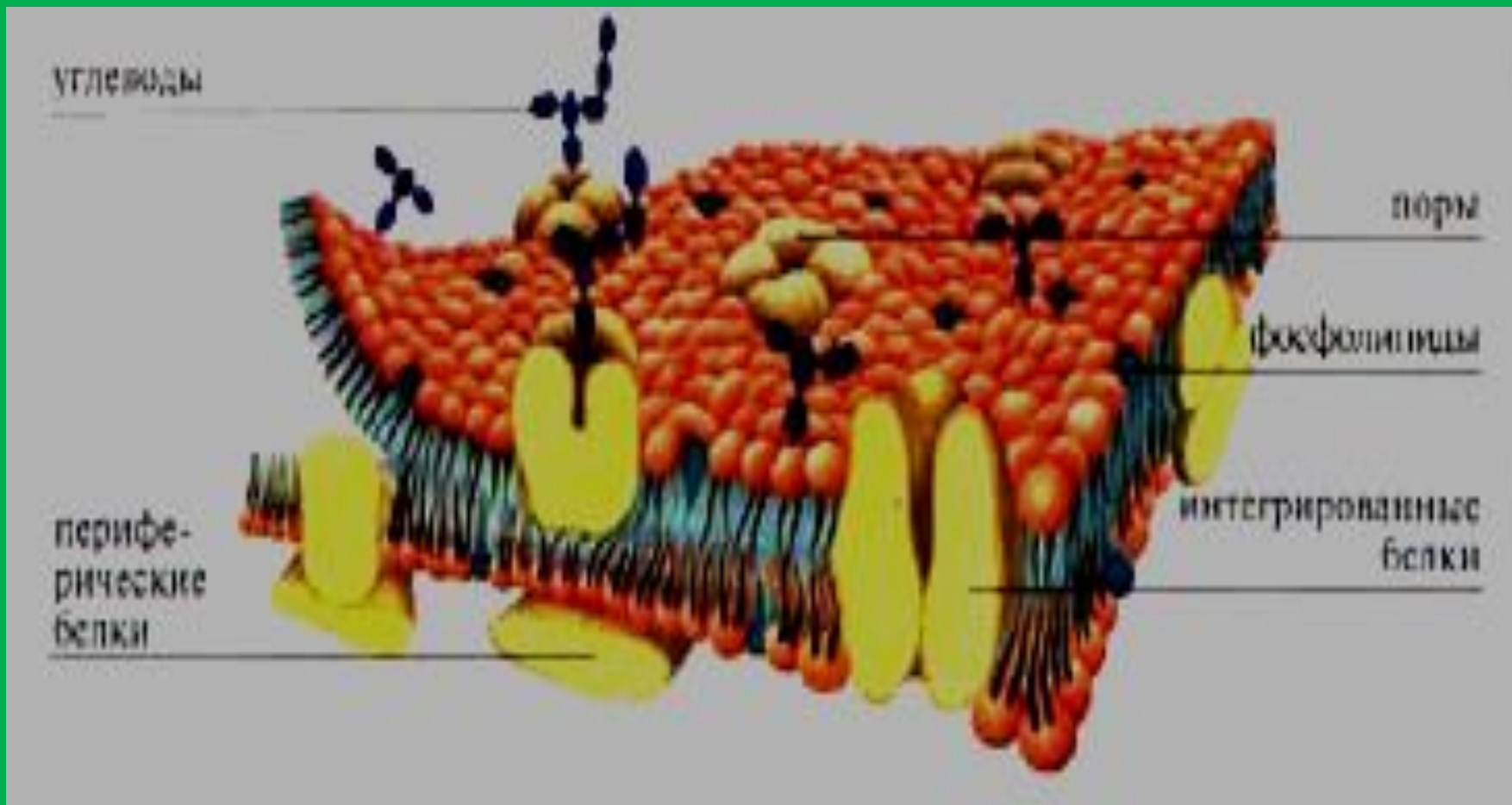


Рис. 313. Модель Стейна — Даниелли.



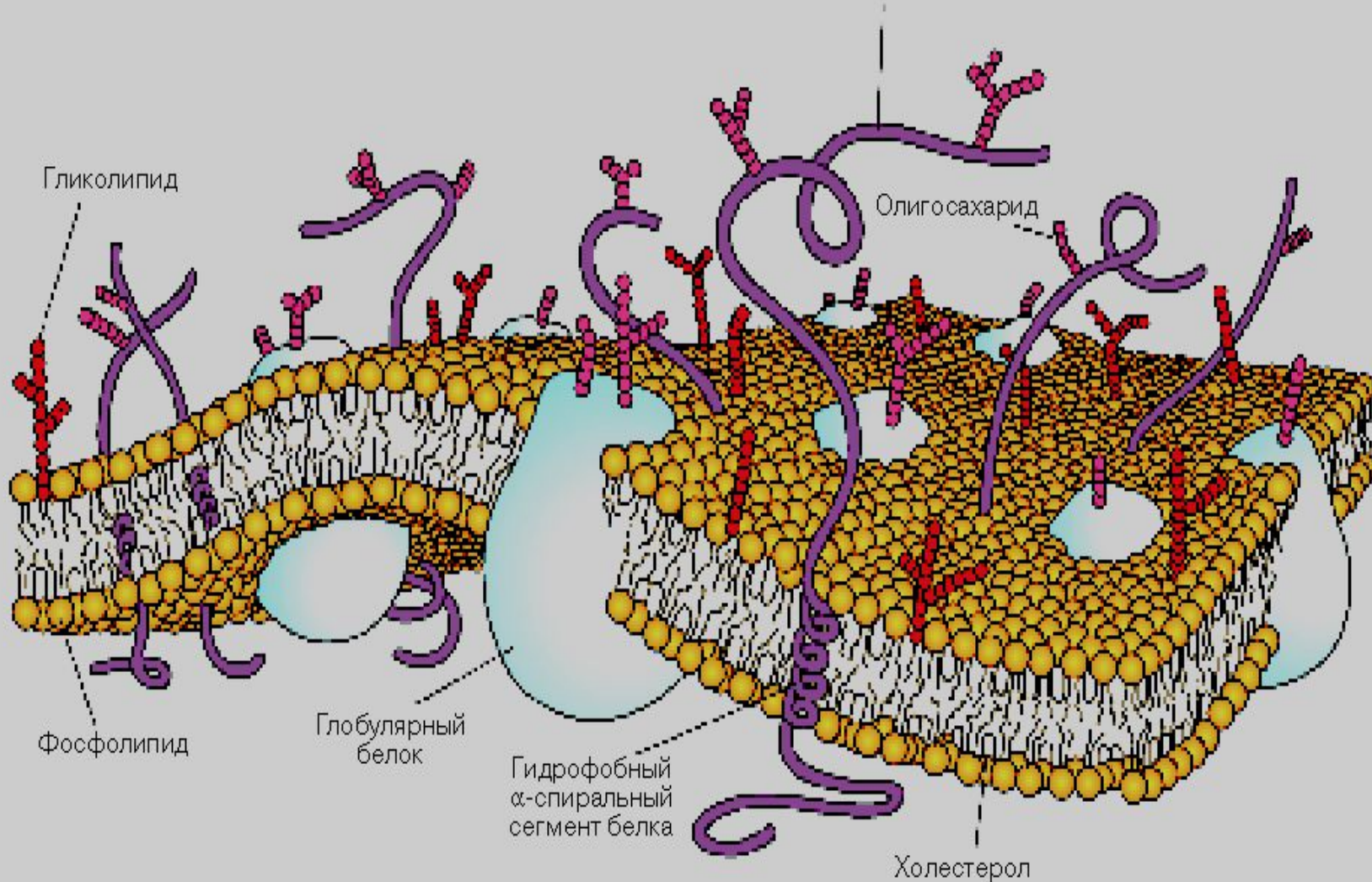
- **поверхностное натяжение таких пленок намного выше , чем у биологических мембран. При добавлении к липидным пленкам белка, поверхностное натяжение модельной пленки снижается и сПоследующий анализ билипидных пленок в модельных опытах показал, что тановится сравнимым с поверхностным натяжением биологических мембран. На основании этих результатов и данных по химическому составу мембран было сделано предположение, что в структуре плазматической мембраны большую роль играют белки.**
- **В 1935 г. Даниэли и Даусон предложили первую. Так называемую «бутербродную» модель строения клеточных мембран. Согласно этой модели остовом мембран служит двойной слой липидных молекул, покрытый с внешней и внутренней стороны сплошным белковым слоем, т.е. биологическая мембрана трехслойная ( белки- липиды –белки). Между белками и липидами образуются электростатические связи, а между липидами - гидрофобные связи.**
- **С середины 1960 годов появилось значительное количество данных свидетельствующих против «бутербродной» модели.**
- **Мюлеталер (1963г.) и Брэнтон(1966г) разработали метод электронной микроскопии не требующий предварительной фиксации и окрашивания мембранного препарата и поэтому устраняющий возможность появления артефактов. Метод получил название «замораживание - скалывание» и его модификация «замораживание - травление» основанный на раскалывании быстро замороженных препаратов мембран по их гидрофобной области. На электронных микрофотографиях поверхность скола многих мембран выглядела как гладкий матрикс, испещренный большим количеством нерегулярно расположенных внутримембранных частиц. Косвенные данные говорили о том, что эти частицы имеют белковую природу . Исходя из полученной картины, биологическую мембрану можно было представить как сложную мозаику , состоящую из билипидного слоя . в который вкраплены многочисленные мембранные белки**



## Мозаичная модель клеточных мембран

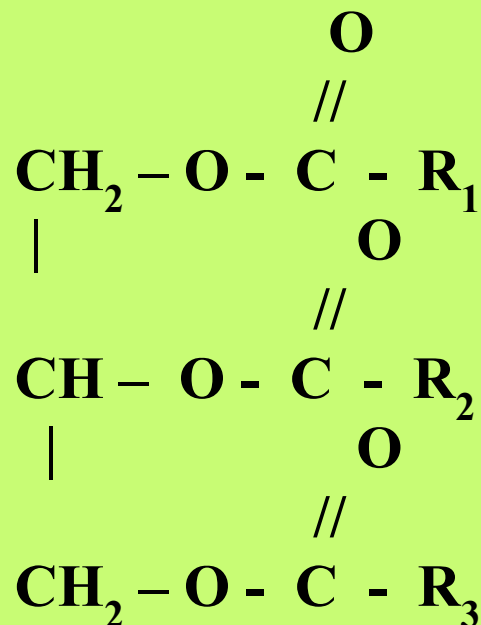
В 1972 г. Синджер и Николсон предложили новую модель молекулярной организации биологических мембран, получившей название жидко-кристаллической или мозаичной модели.

Белок с  $\alpha$ -спиралью,  
погруженный в мембрану





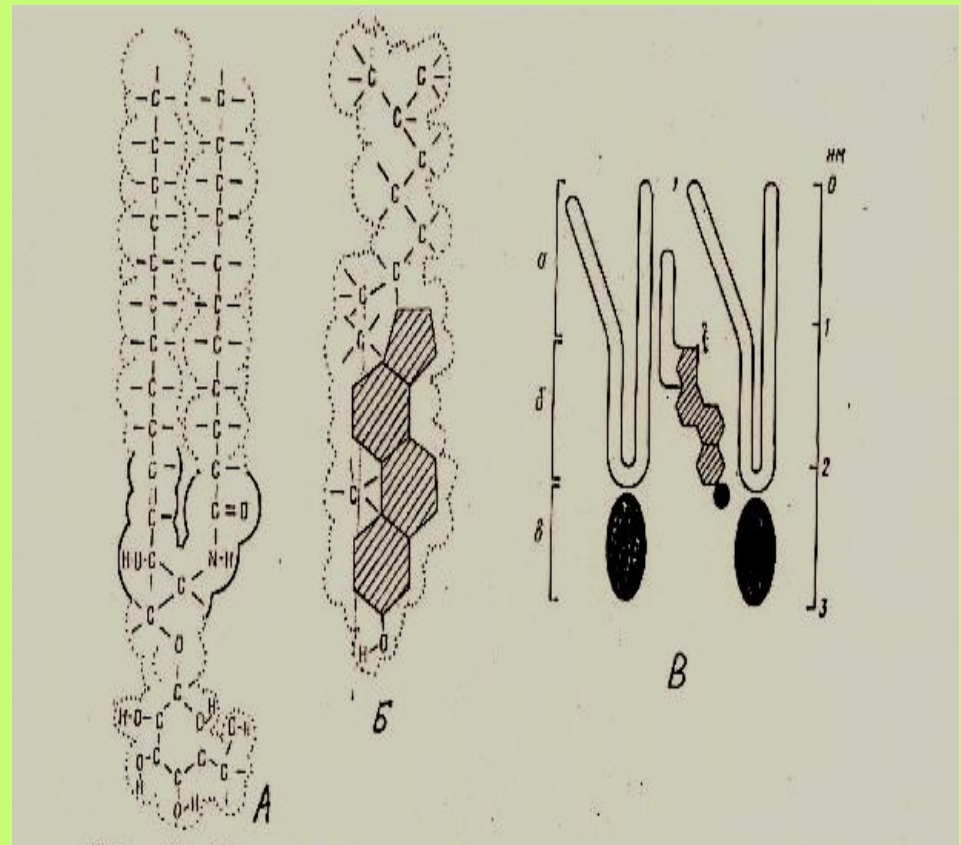
- Липиды – органические соединения с различной структурой, но общими свойствами. Они нерастворимы в воде, но хорошо растворимы в органических растворителях: эфире, бензине, хлороформе и др. По химической структуре жиры представляют собой сложные соединения трехатомного спирта глицерина и высокомолекулярных жирных кислот:



где  $\text{R}_1$ ,  $\text{R}_2$ ,  $\text{R}_3$  - радикалы жирных кислот. Из них чаще всего встречаются пальмитиновая ( $\text{CH}_3 - (\text{CH}_2)_{14} - \text{COOH}$ ), стеариновая ( $\text{CH}_3 - (\text{CH}_2)_{15} - \text{COOH}$ ), олеиновая ( $\text{CH}_3 - (\text{CH}_2)_7 - \text{CH} = \text{CH} - (\text{CH}_2)_7 - \text{COOH}$ ).

Липиды мембран - липидный состав клеточных мембран весьма разнообразен. Характерными представителями липидов клеточных мембран являются фосфолипиды (глицерофосфаты), сфингомиелины и из стероидных липидов - холестерин. В растительных клетках холестерин не обнаружен, его там заменяют фитостерины. У бактерий стерины отсутствуют.

Глицерофосфаты, или глицеролипиды, представляют собой сложные эфиры трехатомного спирта глицерина с двумя жирными кислотами и с фосфорной кислотой, которая может быть связана с различными химическими группами (холин, серин, инозит, этаноламин и др.) У сфингомиелинов глицерин замещен аминокислотой сфингозином



Распространенные гликолипиды и стероиды биологических мембран: А – цереброзид; Б - холестерин: В - упаковка молекулы холестерина между двумя молекулами фосфолипидов: а – наименее упорядоченная область бислоя, б – область, упорядочиваемая холестерином, в – область полярных головок

# Жирные кислоты

Соединение	Тривиальное название	Молекулярная масса, Да**	Температура плавления, °0
$C_{18:1(9c)}$	<b>олеиновая</b>	282,5	13,5
$C_{18:1(9t)}$	элаидиновая	282,5	44,5
$C_{18:1(7)}$	вакценовая	282,5	44,0
$C_{24:1(9)}$	нервоновая	366,6	42,5
$C_{18:2(9, 12)}$	<b>линолевая</b>	280,5	5, 0
$C_{18:3(9, 12, 15)}$	<b>линоленовая</b>	278,4	– 10,0
$C_{20:4(5, 8, 11, 14)}$	<b>арахидоновая</b>	304,5	– 49,5
$C_{22:5(7, 10, 13, 16, 19)}$	крупанодоновая	330,5	– 45,0
$C_{22:6(4, 7, 10, 13, 16, 19)}$	докозагексаеновая	328,5	– 44,1



Соединение	название	Да**	плавления, °0
C <sub>12:0*</sub>	лауриловая	200,3	44,2
C <sub>14:0</sub>	миристиновая	228,4	53,9
C <sub>16:0</sub>	<b>пальмитиновая</b>	256,4	63,1
C <sub>17:0</sub>	маргариновая	270,4	61,3
C <sub>18:0</sub>	<b>стеариновая</b>	284,5	69,6
C <sub>20:0</sub>	арахиновая	312,5	76,5
C <sub>22:0</sub>	бегеновая	340,6	81,5
C <sub>24:0</sub>	лигноцериновая	368,5	86,0
C <sub>26:0</sub>	пальмитостеариновая	396,6	91,5

**\* В классификации жирных кислот вслед за числом углеродных атомов через двоеточие указывается количество двойных связей, в скобках - номер первого из углеродов при двойной связи, считая от COOH-группы: иногда указывается также характеристика двойной связи - цис (c) «ли транс ,(t).**

**\*\* По международной системе СИ молекулярная масса измеряется в атомных единицах массы (а. е. м.). В биологии общепринято измерение молекулярной массы в дальтонах (Да) или кило-дальтонах (кДа).**

<b>Липид</b>	<b>Эритроциты человека</b>	<b>Миелин человека</b>	<b>Митохондрии сердца быка</b>	<b>Мембраны E. coli</b>
<b>Фосфатидная кислота</b>	<b>1,5</b>	<b>0,5</b>	<b>0,0</b>	<b>0</b>
<b>Фосфатидилхолин</b>	<b>19,0</b>	<b>10,0</b>	<b>39,0</b>	<b>0</b>
<b>Фосфатидилэтаноламин</b>	<b>18,0</b>	<b>20,0</b>	<b>27,0</b>	<b>65</b>
<b>Фосфатидилглицерин</b>	<b>0,0</b>	<b>0,0</b>	<b>0,0</b>	<b>18</b>
<b>Фосфатидилинозит</b>	<b>1,0</b>	<b>1,0</b>	<b>7,0</b>	<b>0</b>
<b>Фосфатидилсерин</b>	<b>8,5</b>	<b>8,5</b>	<b>0,5</b>	<b>0</b>
<b>Кардиолипин</b>	<b>0,0</b>	<b>0,0</b>	<b>22,3</b>	<b>12</b>
<b>Сфингомиелин</b>	<b>17,5</b>	<b>8,5</b>	<b>0,0</b>	<b>0</b>
<b>Гликолипиды</b>	<b>10,0</b>	<b>26,0</b>	<b>0,0</b>	<b>0</b>
<b>Холестерин</b>	<b>25,0</b>	<b>26,0</b>	<b>3,0</b>	<b>0</b>

**Липидный состав некоторых биологических мембран**

В состав биологических мембран входят липиды трёх основных классов: фосфолипиды, гликолипиды, стероиды

**Фосфолипиды** – наиболее часто встречаются в мембранах, они построены по единому плану. Несмотря на единообразие строения имеется огромное количество фосфолипидов, что связано с большим разнообразием жирных кислот, входящих в их состав. Фосфолипиды делятся на две группы:

**а) глицерофосфолипиды** – это сложные эфиры глицерина и жирных кислот, содержащие фосфорную кислоту и какую-либо полярную молекулу. К этой группе относятся фосфатидилхолин, фосфатидилэтаноламин, фосфатидилсерин, фосфатидилинозит.

**б) сфингофосфолипиды** – это сложные эфиры ненасыщенного аминспирта сфингозина и жирных кислот, а также фосфорной кислоты, связанной с полярной молекулой. Наиболее распространенные сфинголипиды – это церамиды, которые содержат фосфатидилхолин или фосфатидилэтаноламин. Миелин, изолирующий нервные волокна, содержит в основном сфингомиелин.



**Гликолипиды** мембран представлены **цереброзидами, сульфатидами** и ганглиозидами. Все они содержат углеводные компоненты.

**Цереброзиды** – углеводные производные церамида. Их углеводная часть представлена моно- или олигосахаридами. В эритроцитах человека большая часть гликолипидов представлена глюкозилцерамидом, галактозилглюкозилцерамидом и другими производными. Цереброзиды являются нейтральными соединениями, а их сульфэфиры, называемые сульфocereброзидами или сульфатидами, имеют кислый характер. Цереброзиды локализованы в мембранах ЦНС.

**Ганглиозиды – это гликолипиды,** концевые остатки углеводного скелета которых представлены N-ацетилнейраминовой кислотой, к ним относится более 60 видов молекул.

Полисахаридные участки ганглиозидов выступают над поверхностью клетки и служат специфическими рецепторами для различных молекул.

Ганглиозиды являются специфическими детерминантами межклеточного взаимодействия, т.к. они играют важную роль в росте и дифференцировке ткани. Нарушение обмена ганглиозидов может приводить к аутосомно-рецессивному заболеванию – ганглиозидозу. Различия между антигенами групп крови А, В и О определяются особенностями расположения углеводов в гликолипидах плазматических мембран клетки.

При некоторых заболеваниях человека наблюдается недостаточность ферментов, расщепляющих гликолипиды, что приводит к их накоплению и гибели клетки. Эти заболевания называются мукополисахаридозами

- **Молекула холестерина** состоит из компактного, жёсткого гидрофобного ядра, а полярной головкой является гидроксильная группа. Молекула холестерина состоит из 4-х углеводородных колец и линейной углеводородной цепи. Холестерол содержится в плазматических мембранах животных клеток, где составляет 30 % массы всех мембранных липидов, в лизосомах, эндосомах, в мембранах аппарата Гольджи. В растениях обнаружены фитостеролы – это ситостерол и стигмастерол, у микроорганизмов и дрожжей имеется эргостерол.
- В мембране играет важную роль ограничителя и контролера текучести бислоя.
- Участвует в выработке витамина D, является соучастником формирования половых гормонов.

- **Липидные плотики (рафты). Холестерин участвует в формировании рафтов — дискретных мембранных доменов, богатых сфинголипидами и холестерином. Рафты представляют собой жидкостно-упорядоченную фазу и обладают отличной от плазмолеммы плотностью и точкой плавления, так что они могут «плавать» на поверхности жидкостно-неупорядоченной плазмолеммы. Рафты перемещаются в мембране латерально и могут связывать различные мембранные белки, участвуют в эндоцитозе и способны модифицировать сигнальные каскады**



- В липидном бислое выделяют два пула липидов:
- **аннулярные**, или пограничные липиды взаимодействуют с мембранными белками и имеют ограниченную латеральную подвижность. Главная роль аннулярных липидов – поддержание строго определённого гидрофобного окружения мембранных белков.
- **пул свободных липидов**, удалённых от белков, которые образуют липидный матрикс, т.е. среду, где протекают мембранные процессы. На их долю приходится 70-80 % от всех липидов, остальные составляют аннулярный пул.

**Функции липидов мембран состоят в том, что они:**

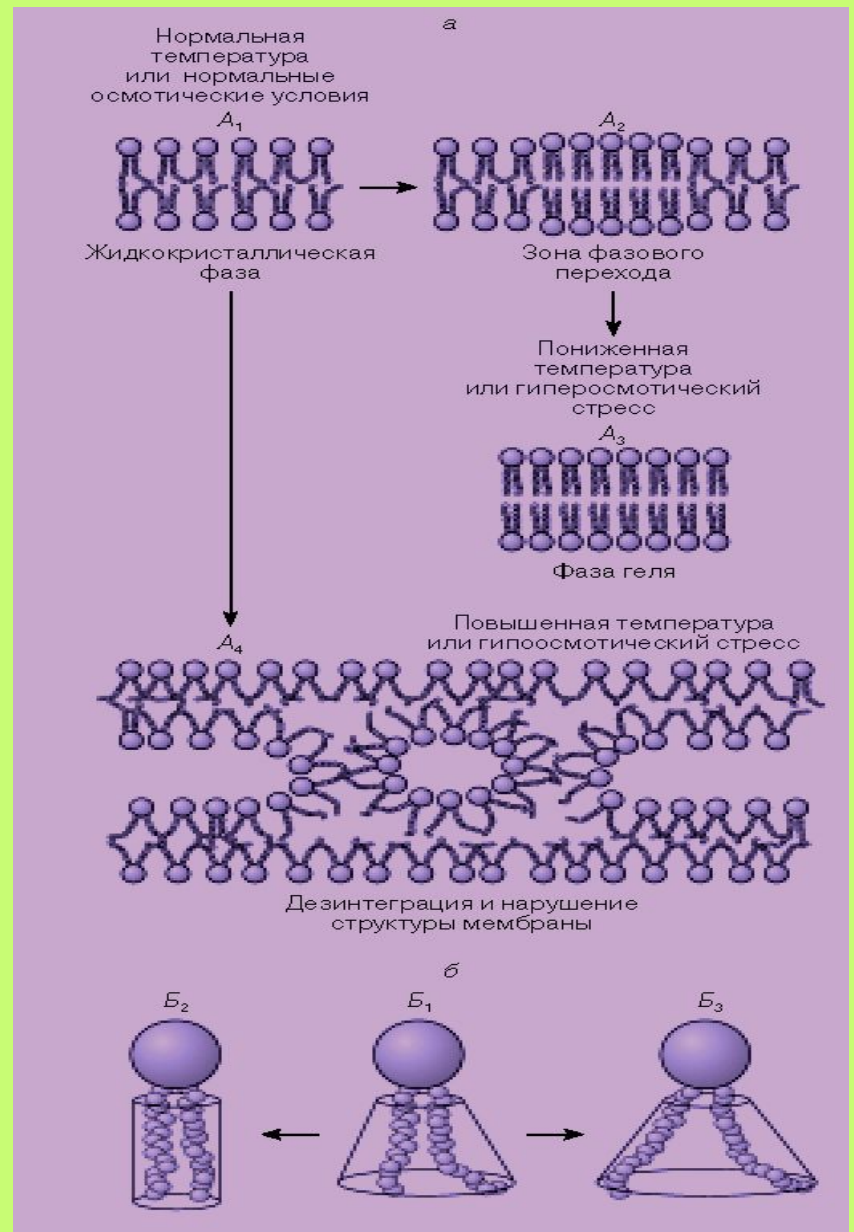
- **формируют липидный бислой - структурную основу мембран;**
- **обеспечивают необходимую для функционирования мембранных белков среду;**
- **участвуют в регуляции активности ферментов;**
- **служат «якорем» для поверхностных белков;**
- **участвуют в передаче гормональных сигналов.**
- **Изменение структуры липидного бислоя может привести к нарушению функций мембран**

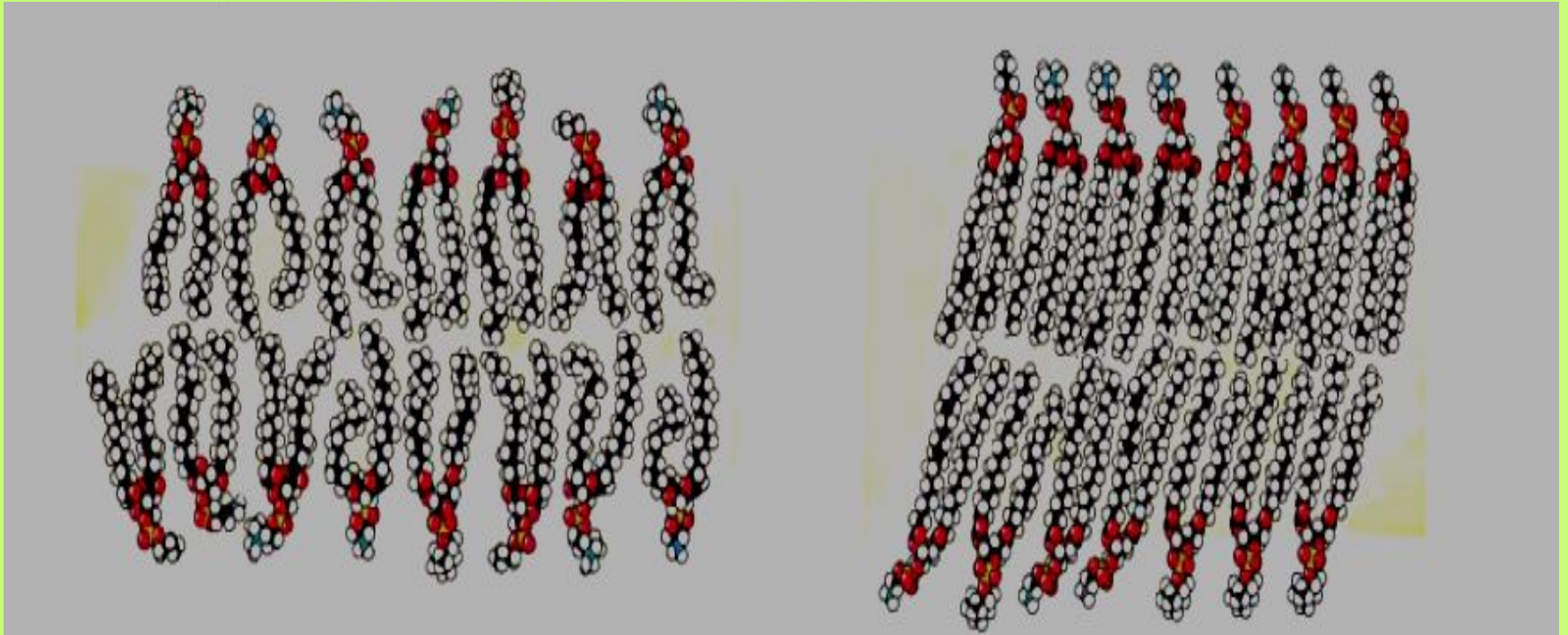
- Липидный бислой мембран находится в динамичном состоянии. Известно 4 вида интрамолекулярных движений липидов:
- латеральная диффузия, скорость которой достаточно велика ( $K_{л.д.} = 10^{-8} \text{ см}^2 \text{ с}^{-1}$ );
- вращательная диффузия;
- сегментарная подвижность;
- флип-флоп переходы, их скорость низка, т.к. требует затрат энергии.
- Фазовые переходы липидов в мембране.
- Липиды мембран могут находиться в двух состояниях: твёрдо-кристаллическом, или гелеобразном, и жидко-кристаллическом

- при постоянной длине ацильной цепи и температуре увеличение количества двойных связей повышают текучесть мембраны;
- при постоянном количестве двойных связей и постоянной температуре удлинение ацильной цепи уменьшает текучесть мембраны;
- при любой комбинации длины цепей и двойных связей увеличение температуры повышает текучесть мембраны .
- Если температура снижается или в клетке развивается гиперосмотический шок, молекулы жирных кислот приближаются друг к другу. Это означает сжатие мембраны, т.е. уменьшение её текучести, что в итоге может привести к гибели клетки



а - изменение структуры и свойств мембран при изменении температуры окружающей среды и осмотического давления.  $A_1$  - в норме мембрана находится в жидкокристаллической фазе. При снижении температуры в мембране могут возникать зоны разделения фаз и, в конечном счете, мембрана может перейти в фазу геля;  $A_2$ ,  $A_3$  - сближение полярных головок липидов также наблюдается при гиперосмотическом стрессе, когда происходят уменьшение объема клеток и сжатие мембран;  $A_4$  - при повышении температуры может произойти полная или частичная дезинтеграция мембран с их хаотичным слиянием и образованием инвертированных фаз внутри; б - схематическое изображение молекулярной геометрии липидов мембран при изменении температуры;  $B_2$  - при снижении температуры молекулы жирных кислот сближаются и их подвижность и радиус свободного вращения уменьшаются;  $B_3$  - при повышении температуры происходит обратный процесс - подвижность и радиус вращения молекул жирных кислот возрастают





$R \geq 10$  мкм/с

$R \leq 1$  мкм/с

**Фазовое состояние липидного бислоя (текучесть зависит от температуры)**

**Жидкокристаллический**

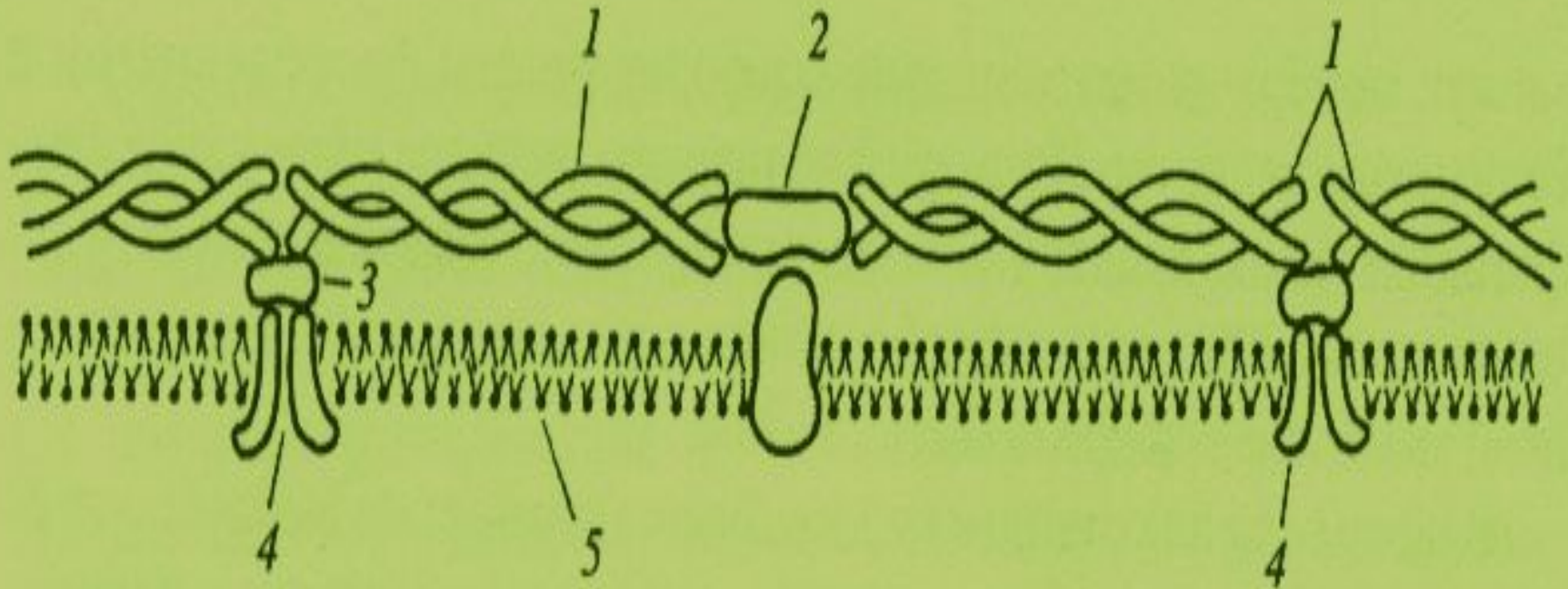
**твёрдокристаллический**

**T**

## **• Мембранные белки**

- Мембраны содержат от 20 до 82 % белка. Белки ответственны за функциональную активность мембран. К ним относятся разнообразные ферменты, транспортные белки, рецепторы, каналы, поры, которые обеспечивают уникальность функций каждой мембраны.**
- Мембранные белки в зависимости от типа локализации в мембране делятся на периферические и интегральные**

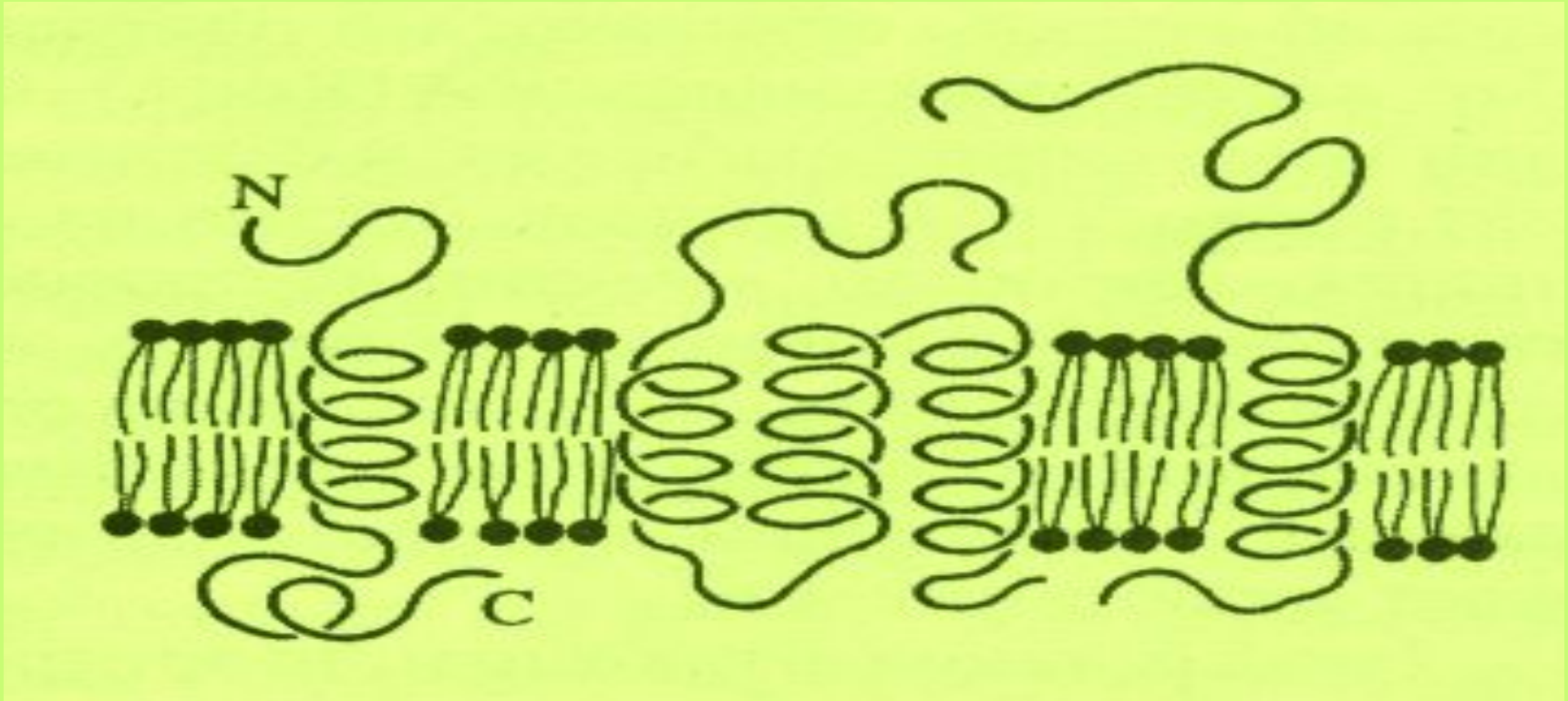
- **Периферические** белки связаны с поверхностью мембраны за счёт слабых электростатических взаимодействий с полярными головками липидных молекул или молекулами других белков



- **Примембранные белки эритроцитов**
- **1 – спектрин, 2 – анкирин, 4 – белок III – полосы, 5 - плазмалема**

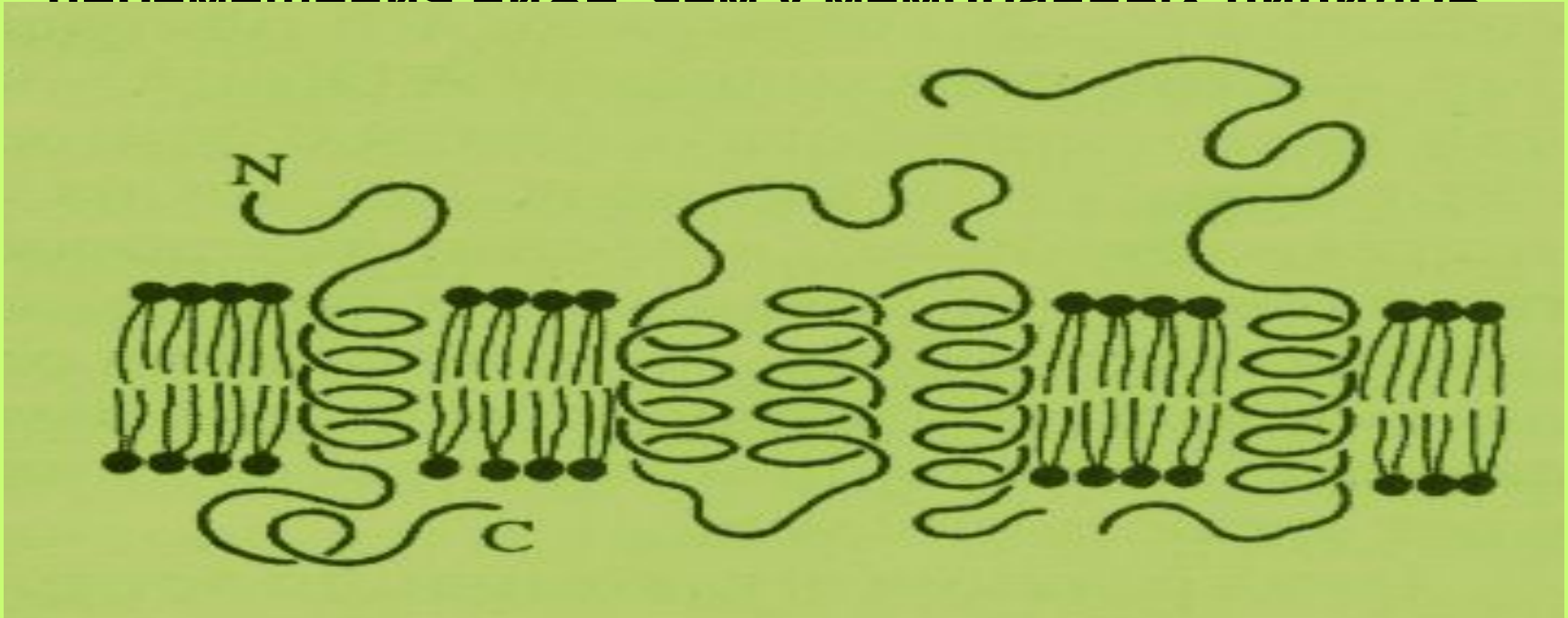


- **Интегральные, или внутренние, белки погружены в липидный бислой или пронизывают его, фиксируясь в мембране с помощью взаимодействий двух типов:**
  - **– электростатических, на уровне полярных головок фосфолипидов;**
  - **– гидрофобных, во внутреннем объёме бислоя.**
- **Мембранные белки могут включать в свой состав липидные или углеводные компоненты. Углеводная часть всегда обращена к внешней стороне мембраны. Интегральные белки обогащены гидрофобными аминокислотами, которые контактируют с липидным микроокружением.**
- **Интегральные белки могут располагаться в мембране путём:**
  - **– образования  $\alpha$ -спирали, один или несколько раз пронизывающей липидный бислой.**
  - **– образование «гидрофобного якоря», удерживающего белок в мембране**



**Трансмембранные белки**, пересекающие мембрану один раз, относятся к **МОНОТОПНЫМ** (например, гликофорин, рецепторы). Белки, многократно пронизывающие мембрану, называются **ПОЛИТОПНЫМИ** (например, рецепторы, сопряженные с G-белками).

- Мембранные белки встроены в бислой асимметрично. И, как мембранные липиды, находятся в динамическом состоянии, т.е. способны к латеральной, вращательной и трансмембранной подвижности, но скорость их перемещения ниже, чем у мембранных липидов.



Ассиметричное расположение молекул белков в мембранах, определяемое расположением полипептидных цепей с N-концевых и α-спиральных участков

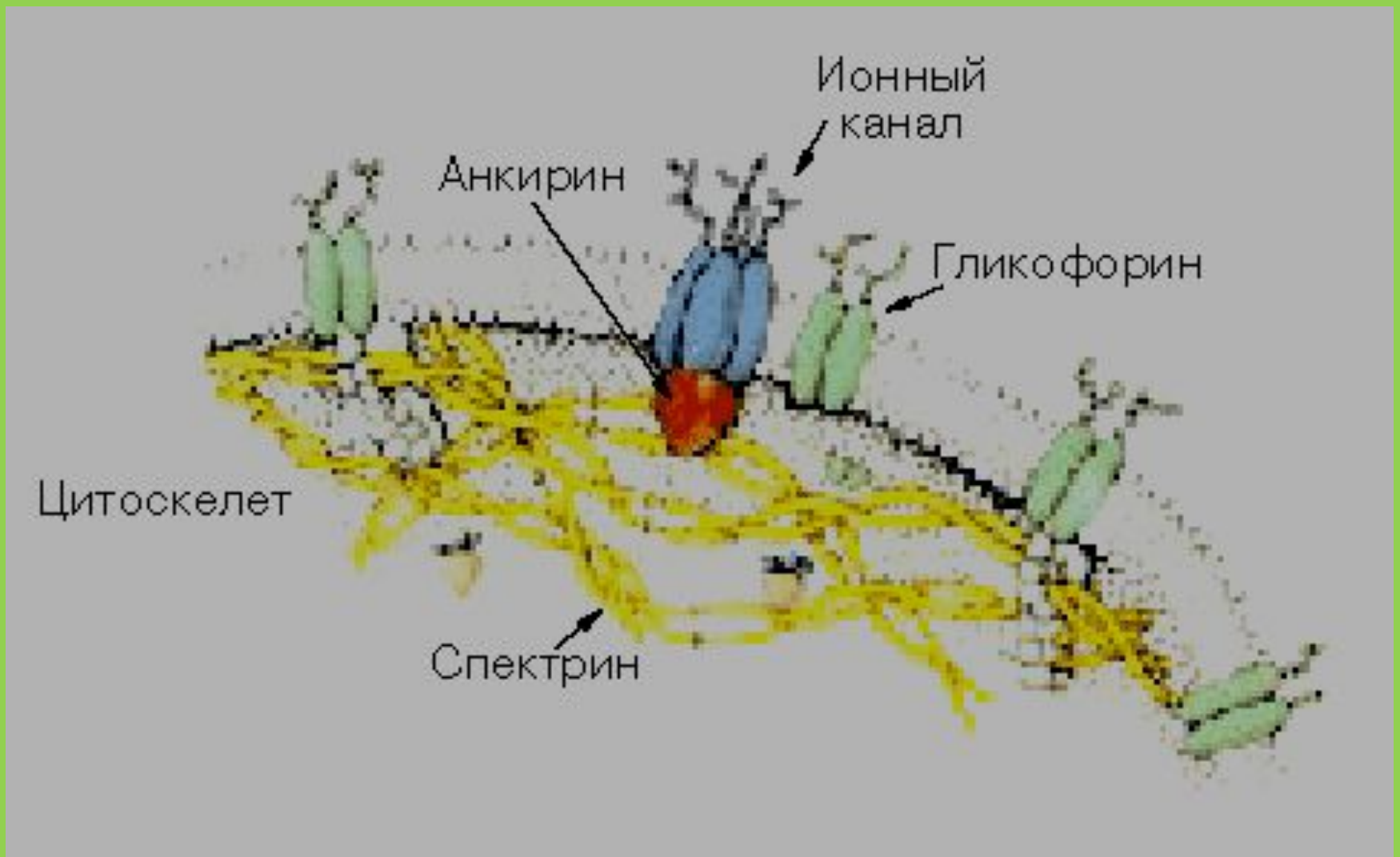
## **Углеводы мембраны**

**Данная группа веществ составляет примерно около 10% от общего состава соединений плазмалеммы. В простом виде моно-, ди-, полисахариды не встречаются, а только в форме гликопротеидов и гликолипидов.**

**Углеводный компонент представлен главным образом гликопротеидами. Цепочки углеводов располагаются в наружных слоях мембраны. Углеводы мембран представляют собой короткие линейные или разветвленные цепочки, в состав которых входят галактоза, маноза, фруктоза, сахароза, N-ацетилгалактозамин, пентозы (арабиноза, ксилоза), сиаловая кислота.**

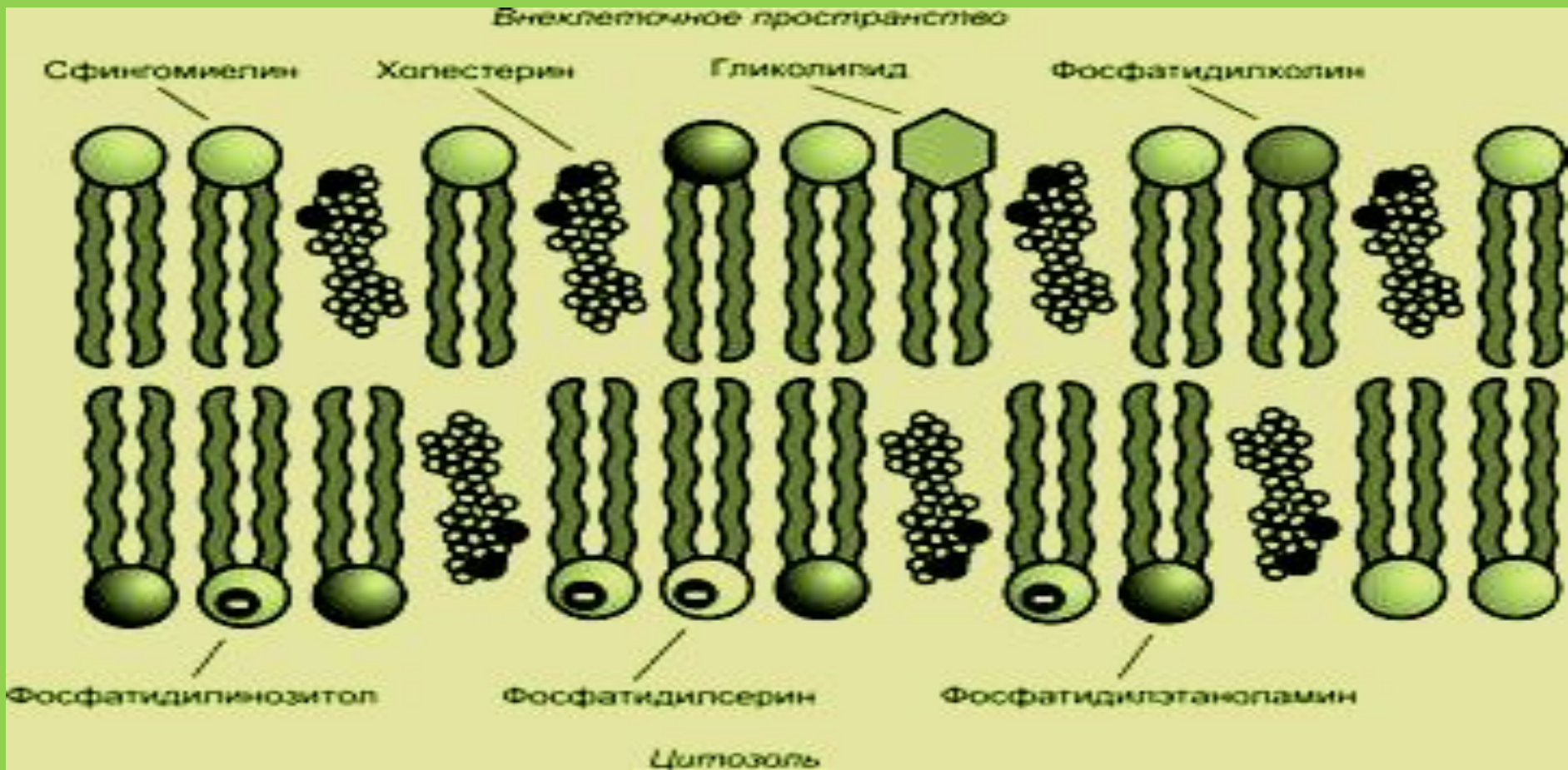
**Функции их заключаются в осуществлении контроля над внутри- и межклеточными взаимодействиями, поддержании определенной структуры и положения молекул белков в мембране, а также осуществлении рецепции.**





**Схематическое изображение клеточной мембраны. С внутренней стороны мембраны виден цитоскелет, с внешней - элементы углеводной шубы, инкрустирующие мембранные белки и формирующие гликокаликс**

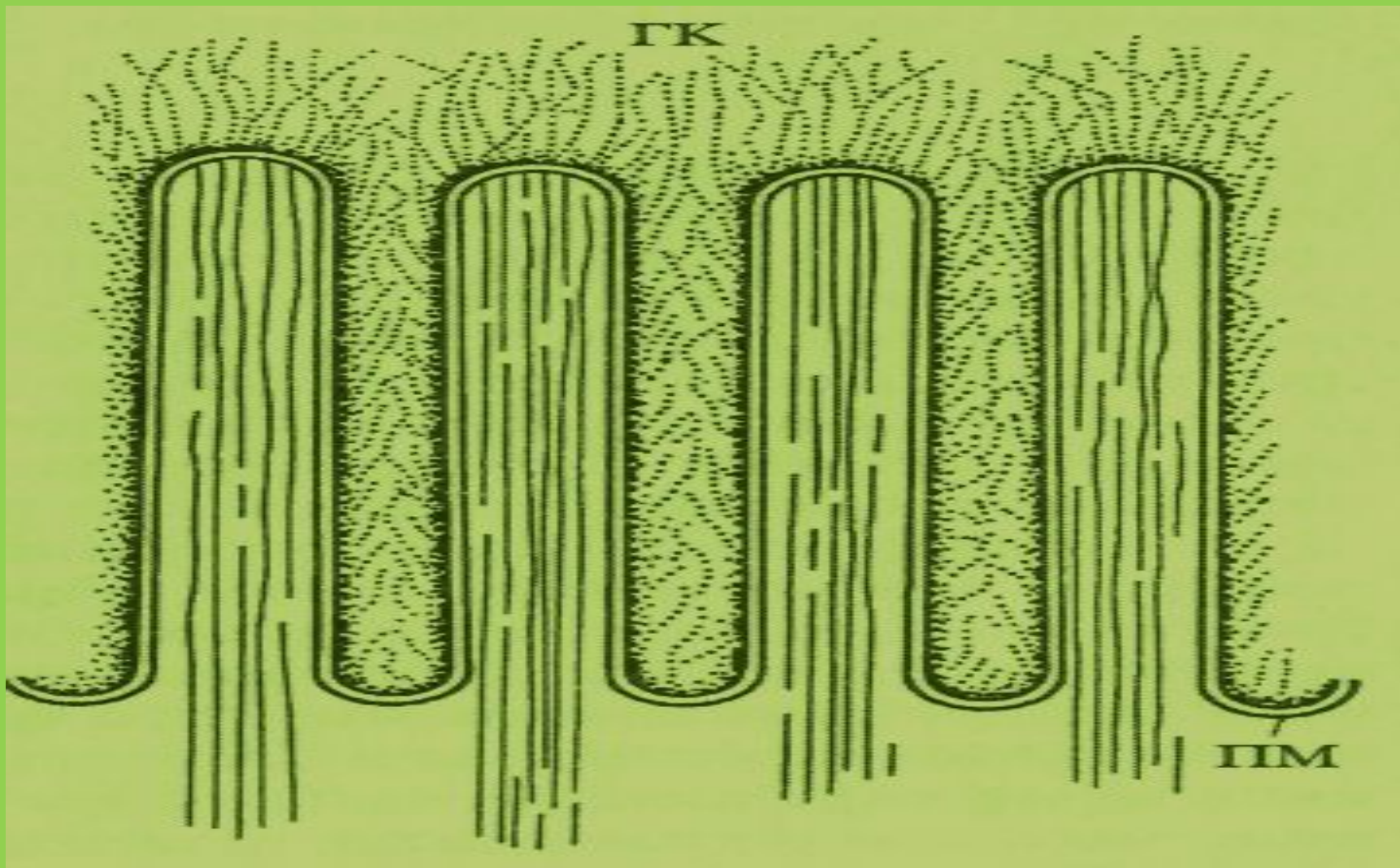




Наружная часть содержит преимущественно фосфатидилхолин(75%) , сфингомиелин (80%) , и фосфотидилэтаноламин(20%) . Внутренняя часть плазмолеммы, обращённая к цитозолю, содержит фосфатидилэтаноламин ( 80%) , весь фосфатидилсерин и фосфатидилинозитол. Холестерин распределён по обоим слоям. Показаны отрицательные заряды головок фосфатидилсерина и фосфатидилинозитола

- **80% сфингомиелина, 75% фосфотидилхолина и 20% фосфотидилэтаноламина локализованы на наружной поверхности плазматической мембраны**
- **На внутренней – располагается весь фосфатидилсерин и 80% фосфатидилэтаноламин**

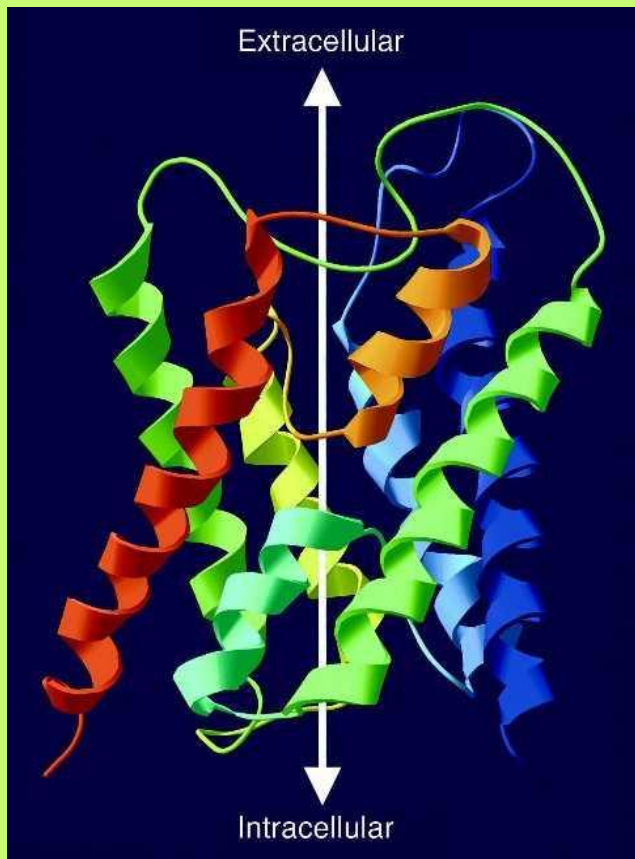




**Слой гликокаликса (ГК) на поверхности плазматической мембраны (ПМ) микроворсинок щеточной каемки энтероцита**

- Гликокаликс имеет вид рыхлого волокнистого слоя толщиной 3-4 нм, покрывающего всю поверхность клетки. Гликокаликс обнаружен практически у всех животных клеток, но особенно хорошо гликокаликс выражен в щеточной каёмке клеток всасывающего эпителия кишечника.
- Гликокаликс содержит полисахаридные цепочки мембранных интегральных белков – гликопротеидов. Эти цепочки содержат такие углеводы, как маноза, глюкоза, N-ацетилглюкозамин, сиаловая кислота и др. Такие углеводные гетерополимеры образуют ветвящиеся цепочки, между которыми могут располагаться выделенные из клетки гликолипиды и протеогликаны. Гликокаликс сильно обводнен, имеет желеподобную консистенцию, что значительно снижает в этой зоне скорость диффузии различных веществ. Здесь же могут находиться выделенные клеткой гидролитические ферменты, участвующие во внеклеточном расщеплении полимеров (внеклеточное пищеварение) до мономеров, которые затем транспортируются в цитоплазму через плазматическую мембрану.

- **Основным компонентом клеточных стенок, значение которого часто недооценивается, является вода. Матрикс клеточной стенки на 75% состоит из воды и напоминает плотный водный гель.**
- **Однако уникальность свойств клеточной стенки определяется присутствующими в ней полимерами, среди которых полисахариды, фенольные соединения (лигнин), белки.**
- **Ключевыми и универсальными полимерами клеточных стенок растительных клеток служат полисахариды. Основные моносахариды, входящие в полисахариды клеточной стенки: глюкоза, галактоза, манноза, рамноза, фукоза, которые содержат 6 атомов углерода, (рамноза и фукоза - дезоксисахара, у них отсутствует -ОН группа у шестого атома углерода), а также арабиноза и ксилоза - Распространенным компонентом полисахаридов растительной клеточной стенки являются уроновые кислоты – модифицированные сахара, у которых незамкнутая в кольцо  $-CH_2OH$  группа заменена на карбоксильную группу  $-COOH$ . Наиболее часто встречается галактуроновая кислота, являющаяся производным галактозы.**
- **содержат 5 атомов углерода.**



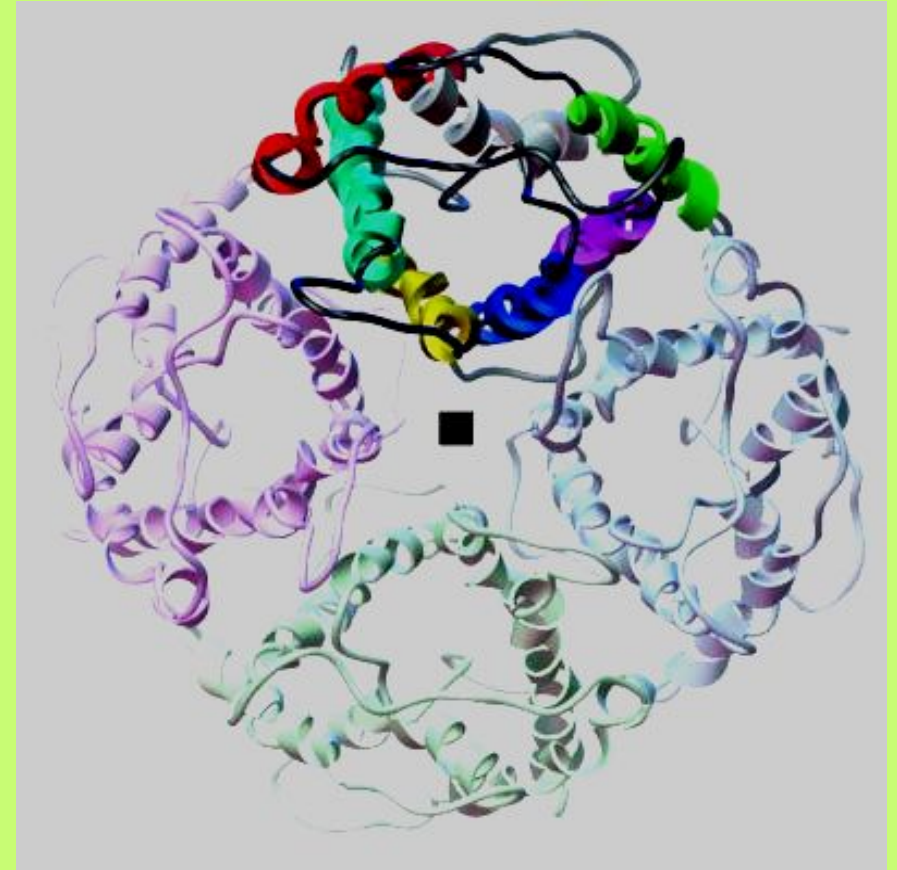
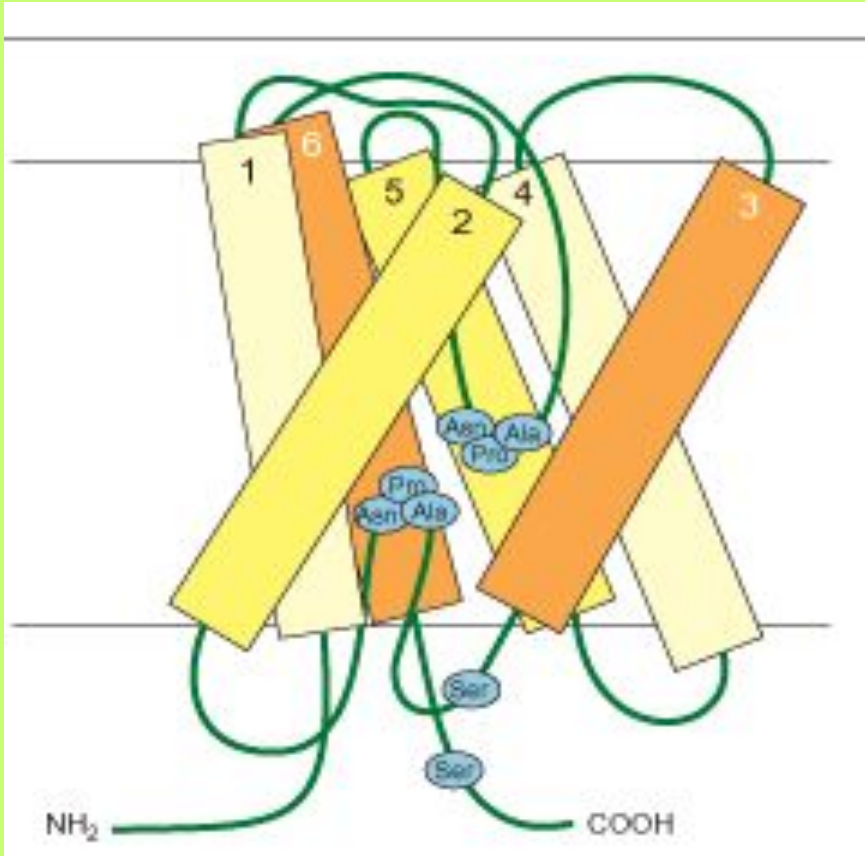
**Ленточная диаграмма структуры АП1.**

**Белая стрелка показывает водный канал, образуемый белком.**

Вода составляет примерно 70% массы большинства живых организмов. Однако содержание ее внутри и вне клетки различно, и, как ни странно, клетка вынуждена строго регулировать поступление этого "универсального" растворителя. Хотя некоторое количество воды способно пассивно проникать через липидные слои, составляющие основу клеточных мембран, скорость и интенсивность такого водообмена явно недостаточна. Следовательно, клетке необходим специальный механизм для регуляции водных потоков. Такой механизм должен к тому же быть очень специфичным, чтобы вместе с молекулой воды не проникали вредные водорастворимые (*гидрофильные*) соединения, которые могут повредить ДНК, клеточные белки, либо заблокировать внутриклеточные реакции. Удовлетворению этих потребностей служит семейство мембранных каналообразующих белков, обеспечивающих быстрый транспорт воды через биологические мембраны. Эти белки называют *аквапоринами*, Белок аквапорин состоит из четырех субъединиц, каждая из которых имеет индивидуальную водную пору. В первичной структуре субъединицы одного из таких белков, аквапорина 1 (АП1), обнаружены две повторяющиеся последовательности. Одна такая последовательность представляет собой три спиральных участка с короткой петлей, которые пронизывают мембрану и образуют одну половину поры. Две половинки поры ориентированы в мембране на  $180^\circ$  относительно друг друга и, встречаясь в центре бислоя, образуют полноценную пору. Концы цепи аквапорина расположены внутри клетки .



## Схема третичной структуры аквапорина: модель «песочные часы»



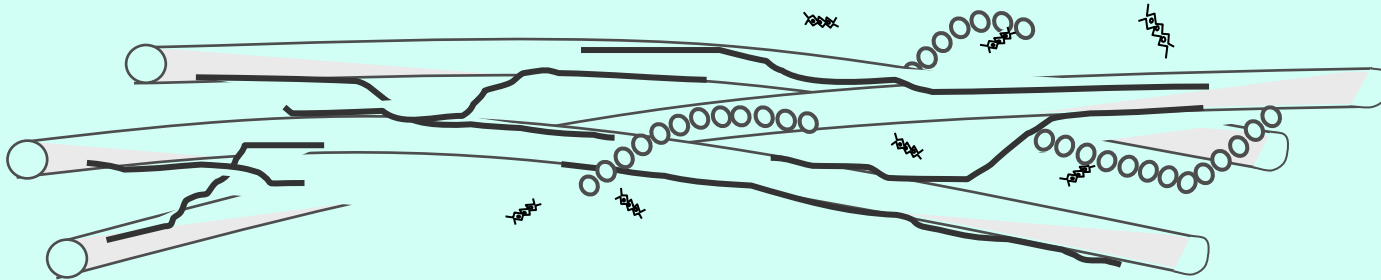
(из Kjellbom et. al., 1999)

- структура тетрамера
- (Из: Ren et al., 200



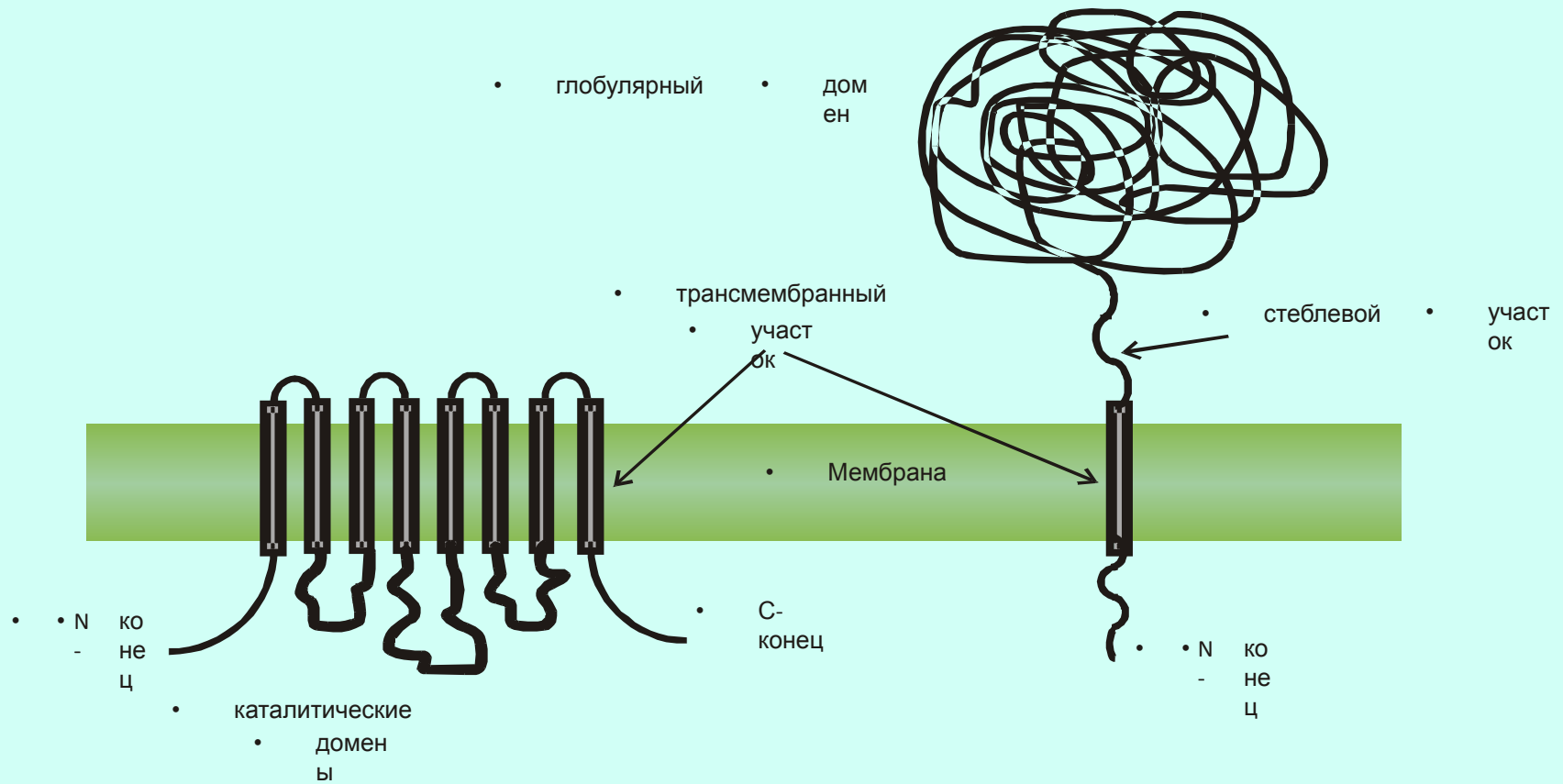
- **Аквапорины в высшей степени селективны для воды, они не пропускают даже ион гидроксония ( $\text{H}_3\text{O}^+$ ). В то же время некоторые представители семейства аквапоринов помимо воды способны пропускать небольшие нейтральные молекулы, такие как глицерин или мочеви́на, в связи с чем и получили название акваглицеропоринов.**
- **Хотя аквапорины не являются единственными молекулами, отвечающими за транспорт воды в клетку, предполагается, что они принимают участие в развитии ряда наследственных и приобретенных заболеваний, в том числе таких, как отек мозга, цирроз, сердечная недостаточность, глаукома, поэтому столь важным представляется дальнейшее изучение тонких структур и механизмов работы этих белков.**

- Молекулы целлюлозы (несколько десятков на поперечном срезе) собраны за счет водородных связей в микрофибриллы. Микрофибриллы – «голые палки», не ветвятся. Их соединяют между собой связующие гликаны



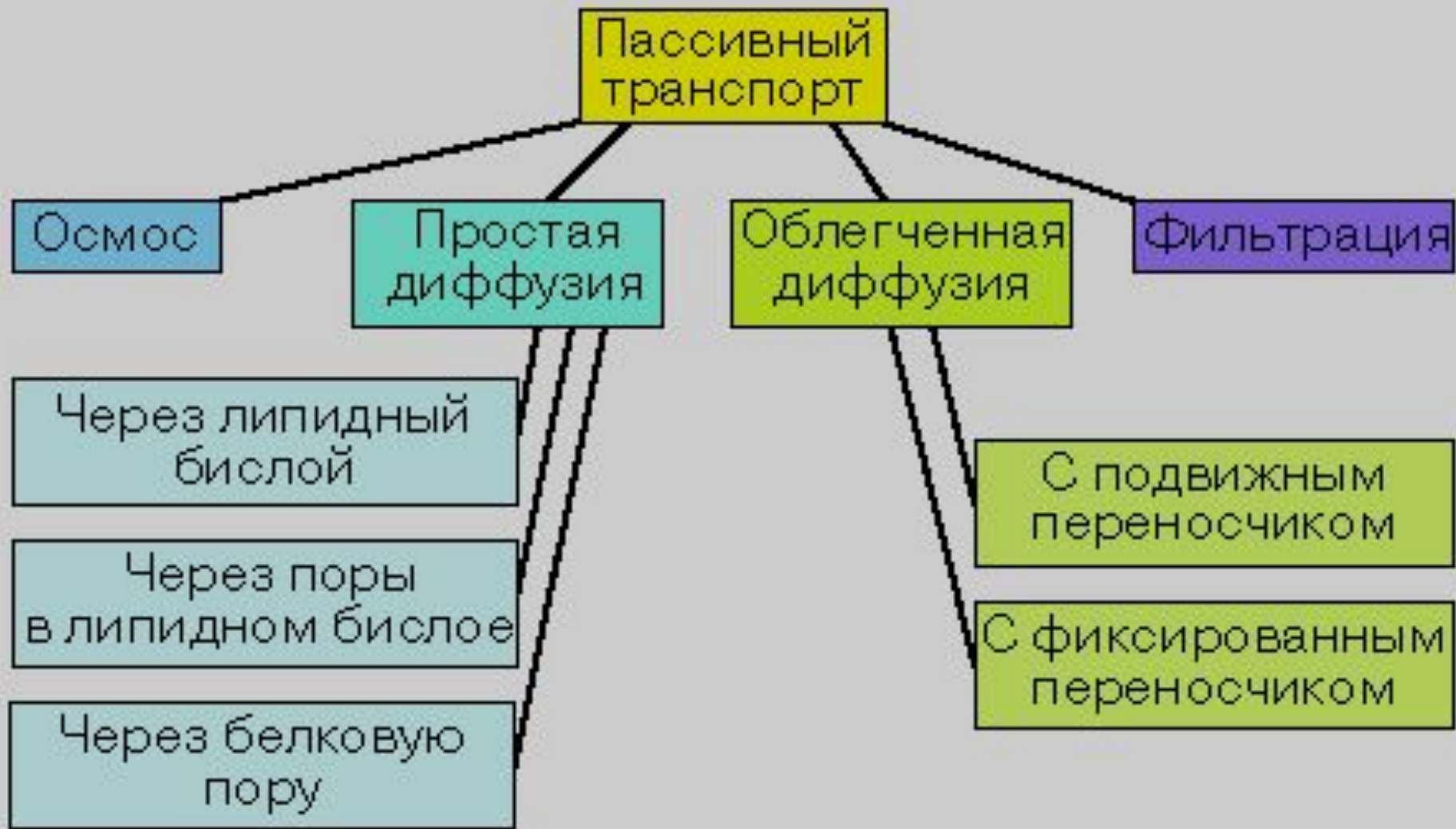
«Кусочек» простейшей первичной клеточной стенки с указанием основных полимеров

	<p>микрофибриллы целлюлозы</p>		<p>Ca<sup>2+</sup> сшивки полигалактуроновых кислот</p>
	<p>связующие гликаны</p>		<p>ЭКСТЕНСИНЫ</p>
	<p>пектиновые вещества</p>		

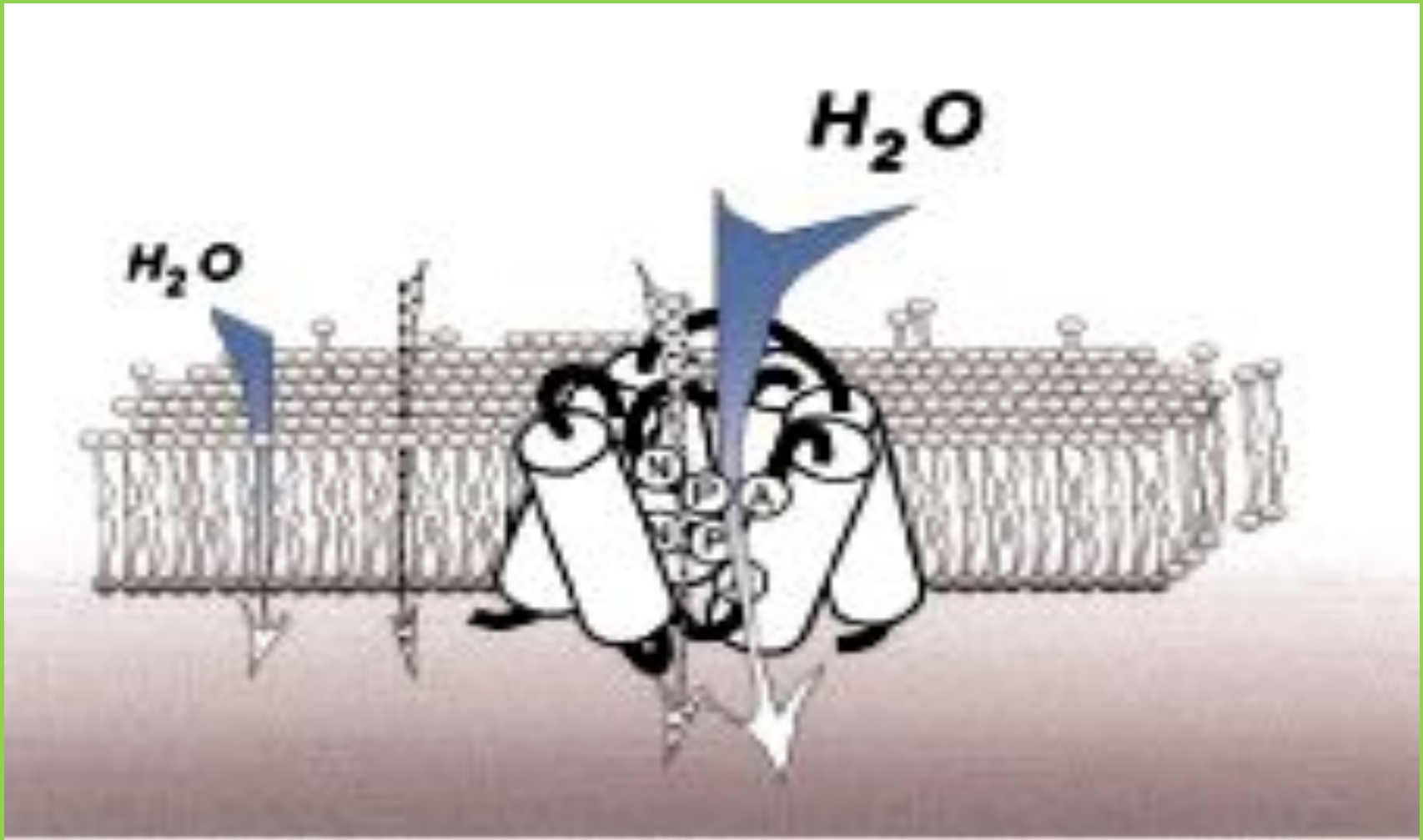


• Гликозилтрансферазы, участвующие в формировании полисахаридных молекул, являются мембраносвязанными ферментами.

По характеру взаимодействия с мембраной гликозилтрансферазы подразделяются на две группы: интегральные гликозилтрансферазы и мембраносвязанные гликозилтрансферазы типа II

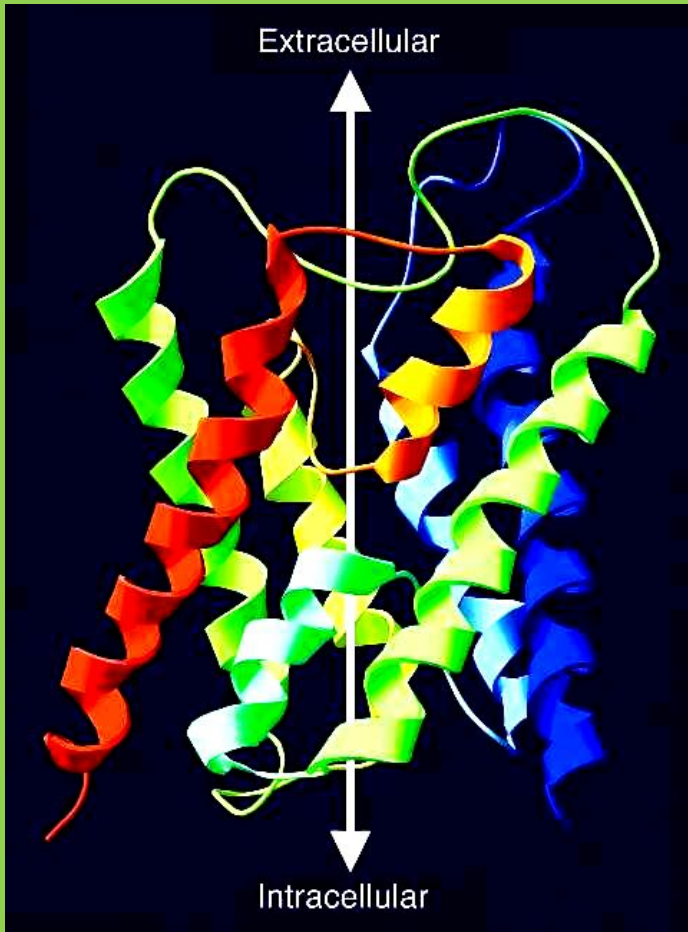


**Схема основных видов диффузии через мембрану**



**Транспорт воды через мембрану  
( из Maurel & Chrispeels, 2001**

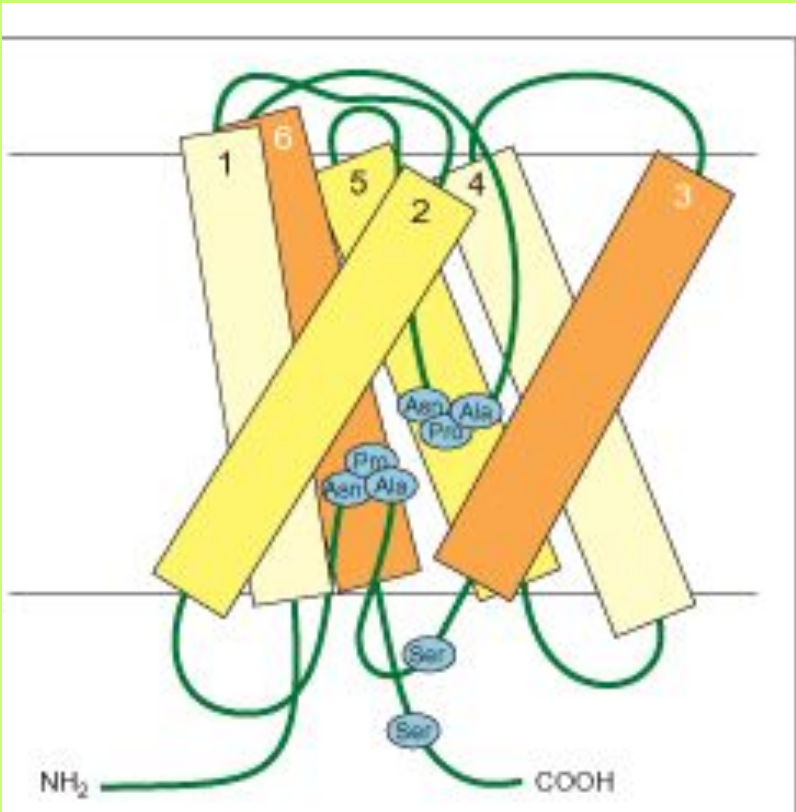




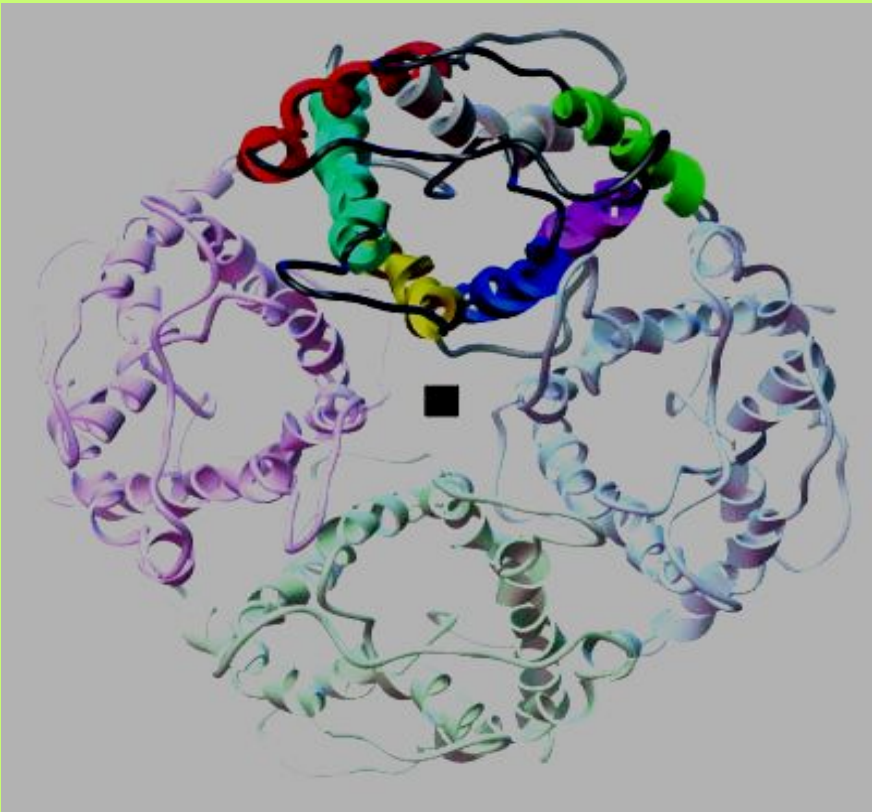
Ленточная диаграмма  
структуры АП1.  
Белая стрелка показывает  
водный канал

- . Вода составляет примерно 70% массы большинства живых организмов. Однако содержание ее внутри и вне клетки различно, и, как ни странно, клетка вынуждена строго регулировать поступление этого "универсального" растворителя. Хотя некоторое количество воды способно пассивно проникать через липидные слои, составляющие основу клеточных мембран, скорость и интенсивность такого водообмена явно недостаточна. Следовательно, клетке необходим специальный механизм для регуляции водных потоков. Такой механизм должен к тому же быть очень специфичным, чтобы вместе с молекулой воды не проникали вредные водорастворимые (*гидрофильные*) соединения, которые могут повредить ДНК, клеточные белки, либо заблокировать внутриклеточные реакции. Удовлетворению этих потребностей служит семейство мембранных каналообразующих белков, обеспечивающих быстрый транспорт воды через биологические мембраны. Эти белки называют *аквапоринами*, Белок аквапорин состоит из четырех субъединиц, каждая из которых имеет индивидуальную водную пору. В первичной структуре субъединицы одного из таких белков, аквапорина 1 (АП1), обнаружены две повторяющиеся последовательности. Одна такая последовательность представляет собой три спиральных участка с короткой петлей, которые пронизывают мембрану и образуют одну половину поры. Две половинки поры ориентированы в мембране на  $180^\circ$  относительно друг друга и, встречаясь в центре бислоя, образуют полноценную пору. Концы цепи аквапорина расположены внутри клетки .

# Схема третичной структуры аквапорина: модель «песочные часы»



(из Kjellbom et. al.,

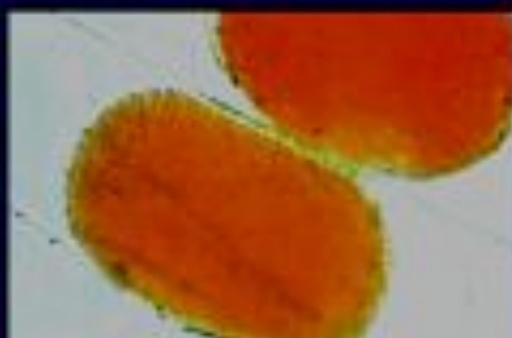
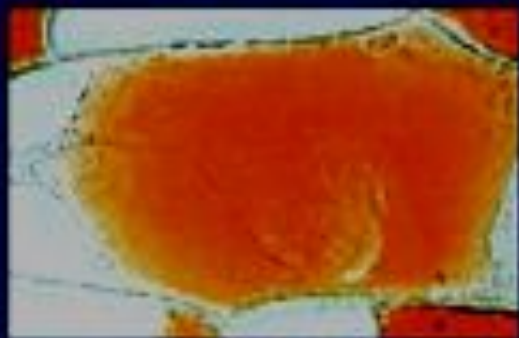


- структура тетрамера
- (Из: Ren et al., 200

- **Аквапорины в высшей степени селективны для воды, они не пропускают даже ион гидроксония ( $\text{H}_3\text{O}^+$ ). В то же время некоторые представители семейства аквапоринов помимо воды способны пропускать небольшие нейтральные молекулы, такие как глицерин или мочевины, в связи с чем и получили название акваглицеропоринов.**
- **Хотя аквапорины не являются единственными молекулами, отвечающими за транспорт воды в клетку, предполагается, что они принимают участие в развитии ряда наследственных и приобретенных заболеваний, в том числе таких, как отек мозга, цирроз, сердечная недостаточность, глаукома, поэтому столь важным представляется дальнейшее изучение тонких структур и механизмов работы этих белков.**



Процесс плазмолиза



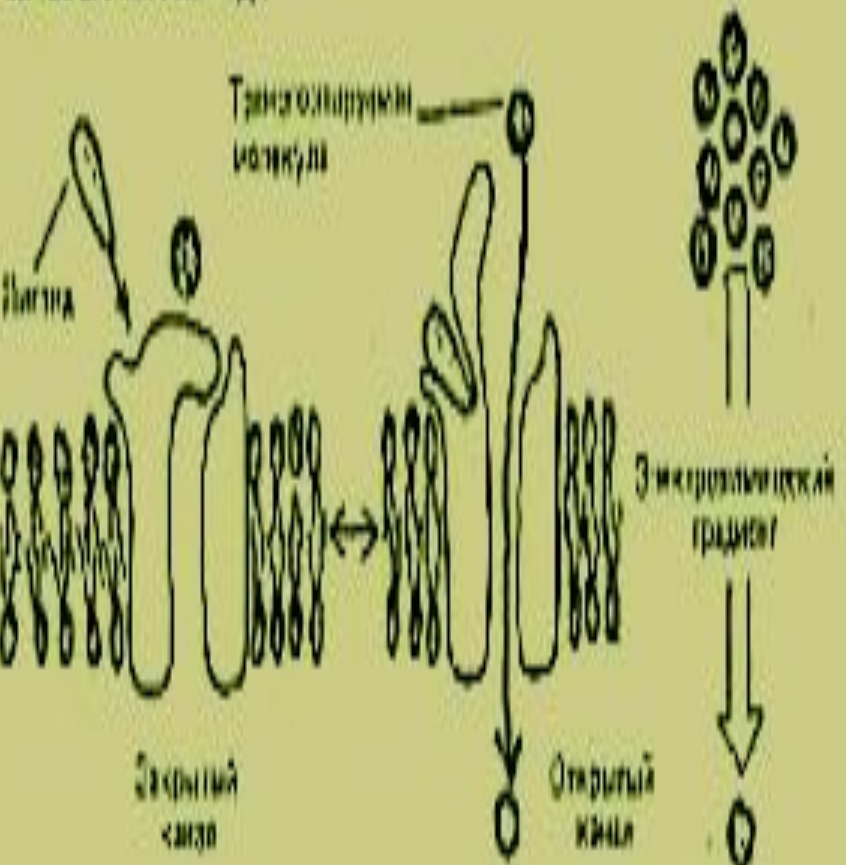
Тургор клетки. Цитоплазма плотно прилегает к клеточной стенке.

- **Пассивный транспорт характеризуется низкой специфичностью. Молекулы в обоих направлениях перемещаются по градиенту концентрации без затрат энергии. Так, при дыхании диффузия газов происходит по градиенту их концентрации, а определяющим диффузию фактором является парциальное давление газов (например,  $p_{O_2}$  и  $p_{CO_2}$ ).**
- **Движение небольших неполярных (например,  $O_2$ ,  $N_2$ ) и небольших полярных молекул (например,  $H_2O$ ,  $CO_2$ ) в обоих направлениях по градиенту концентрации или электрохимическому градиенту и без затрат энергии; характеризуется низкой специфичностью**

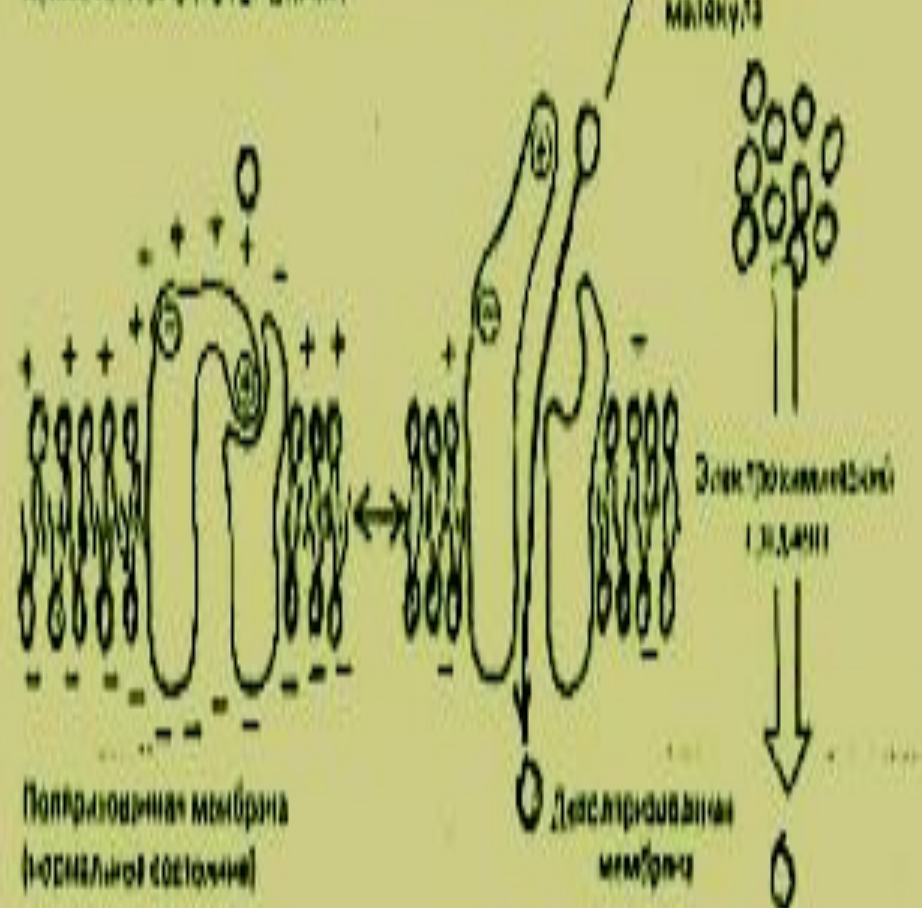




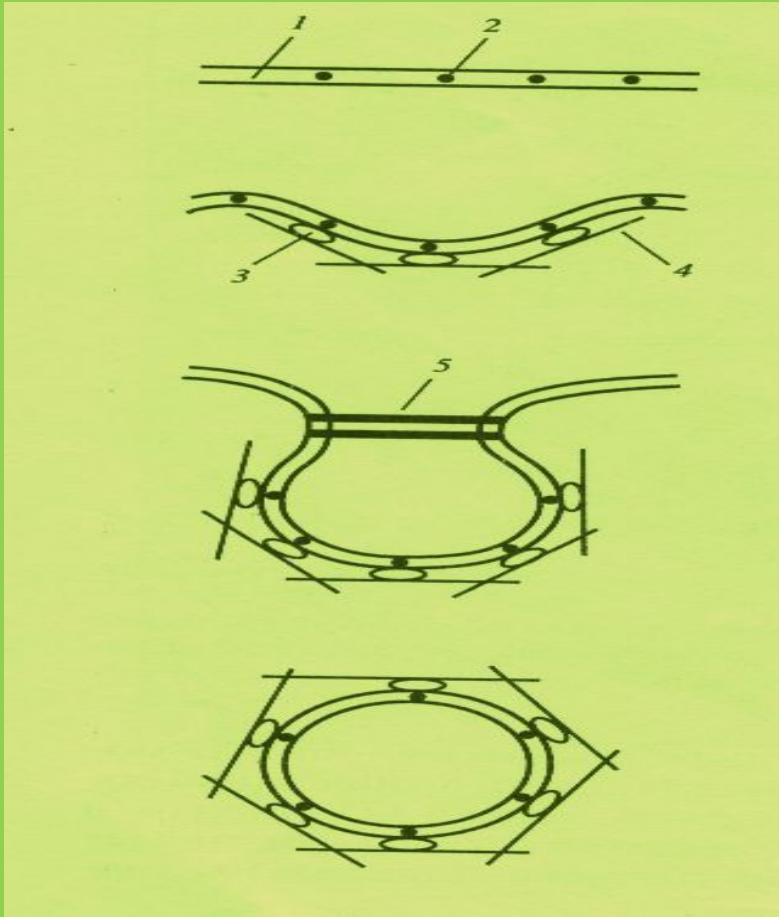
А. КАНАЛ, ОТКРЫВАЮЩИЙСЯ ПРИ СВЯЗЫВАНИИ ЛИГАНДА



Б. КАНАЛ, ОТКРЫВАЮЩИЙСЯ ПРИ ПОНИЖЕНИИ МЕМБРАННОГО ПОТЕНЦИАЛА

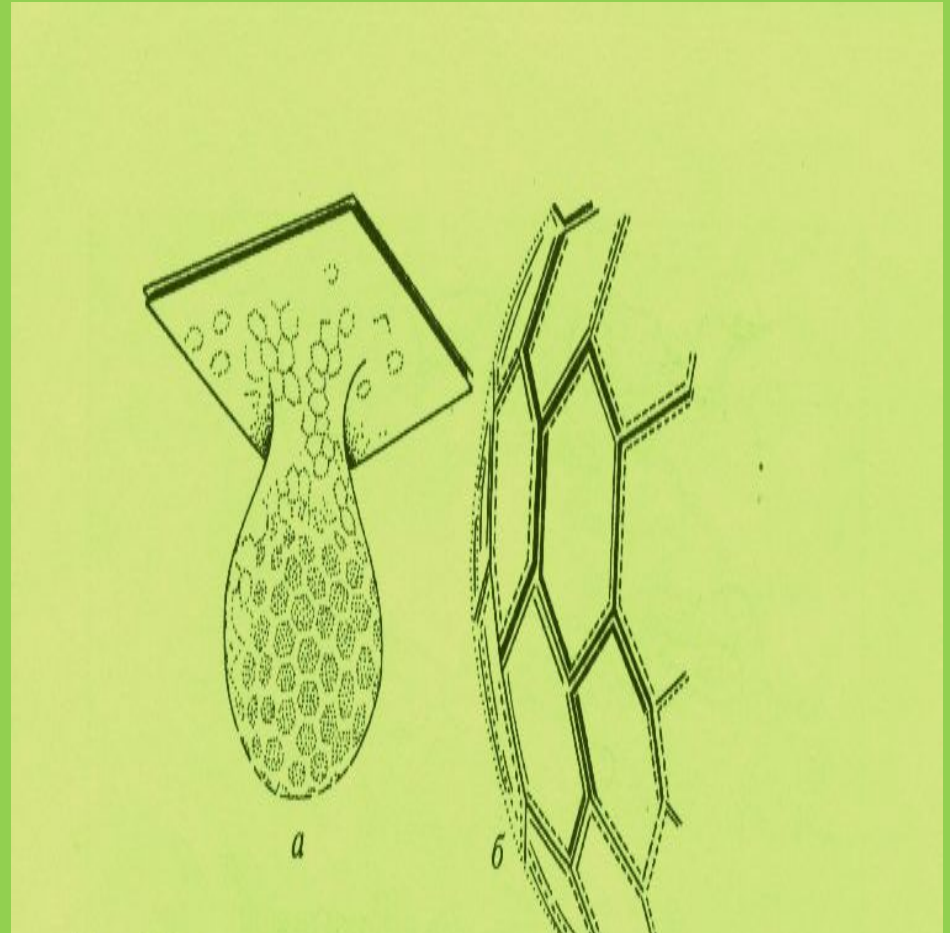


Различные типы каналов в клеточной мембране (слева - аллостерический, справа - потенциал-зависимый)



Последовательные стадии образования и отщепления окаймленного пузырька.

- 1 – плазматическая мембрана,
- 2 – интегральные белки,
- 3 – кэтирующие белковые частицы,
- 4 – клатрин, 5- динамин

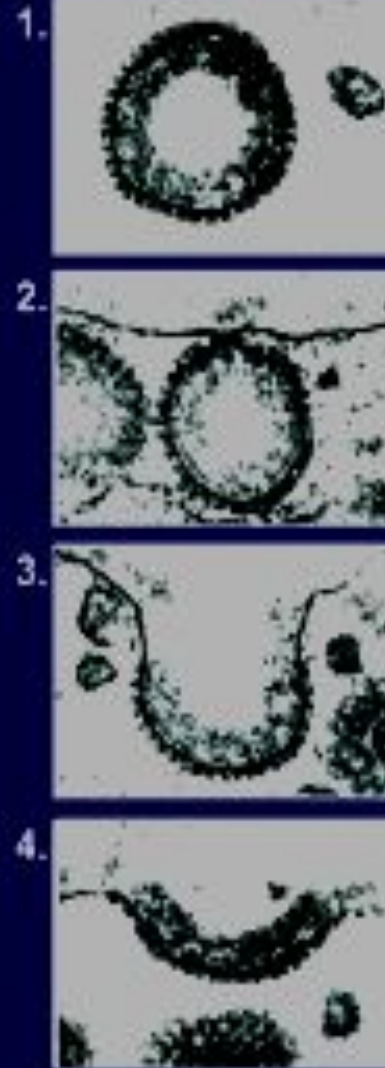
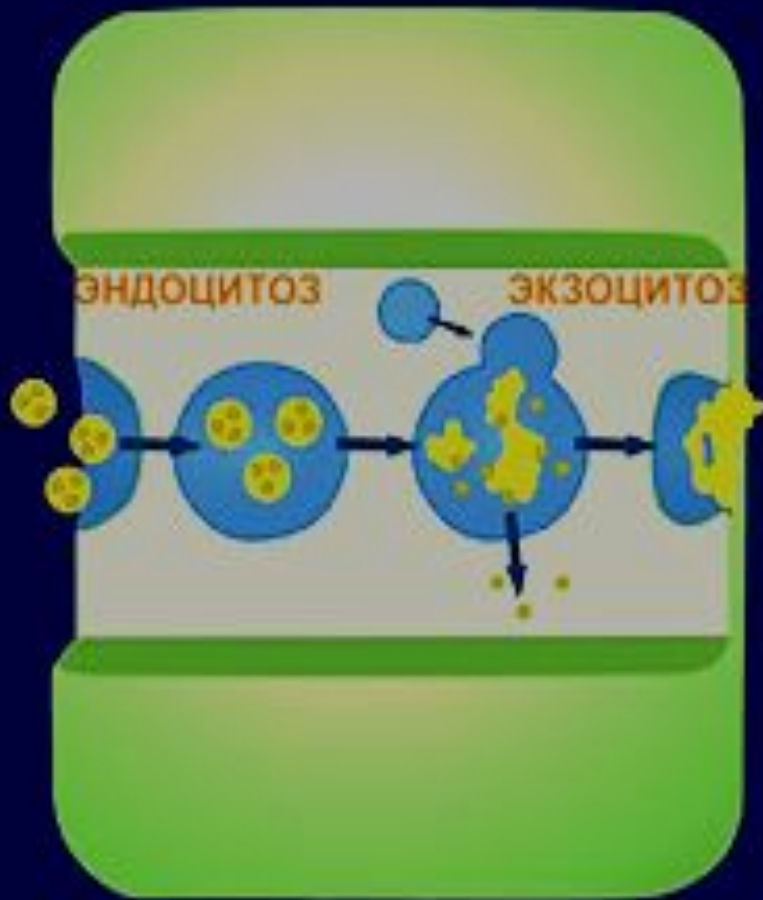


Окаймленные пузырьки

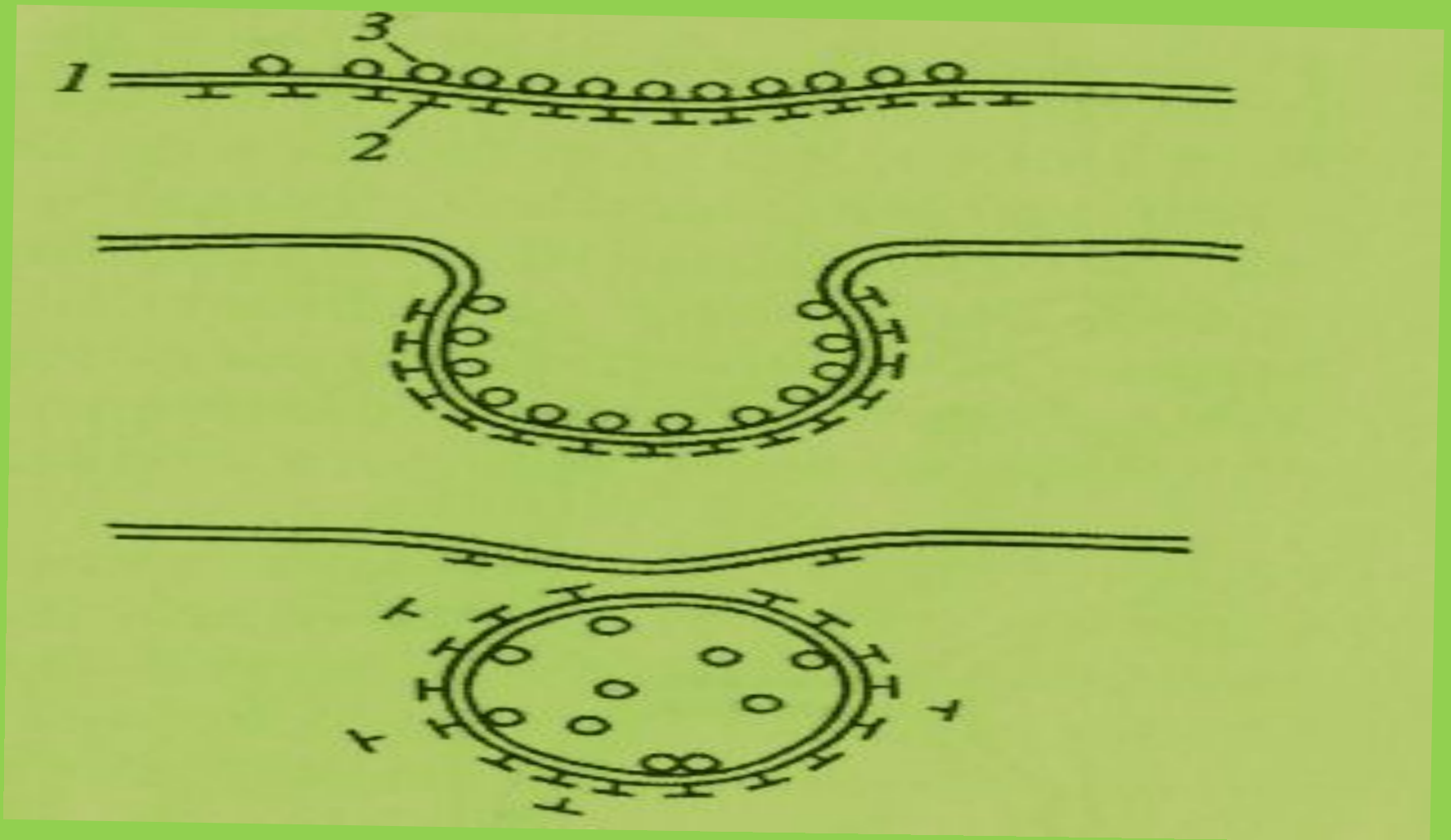
а–вид со стороны цитозоля

Б – трискелионы на поверхности пузырька

# Электронная микрофотография



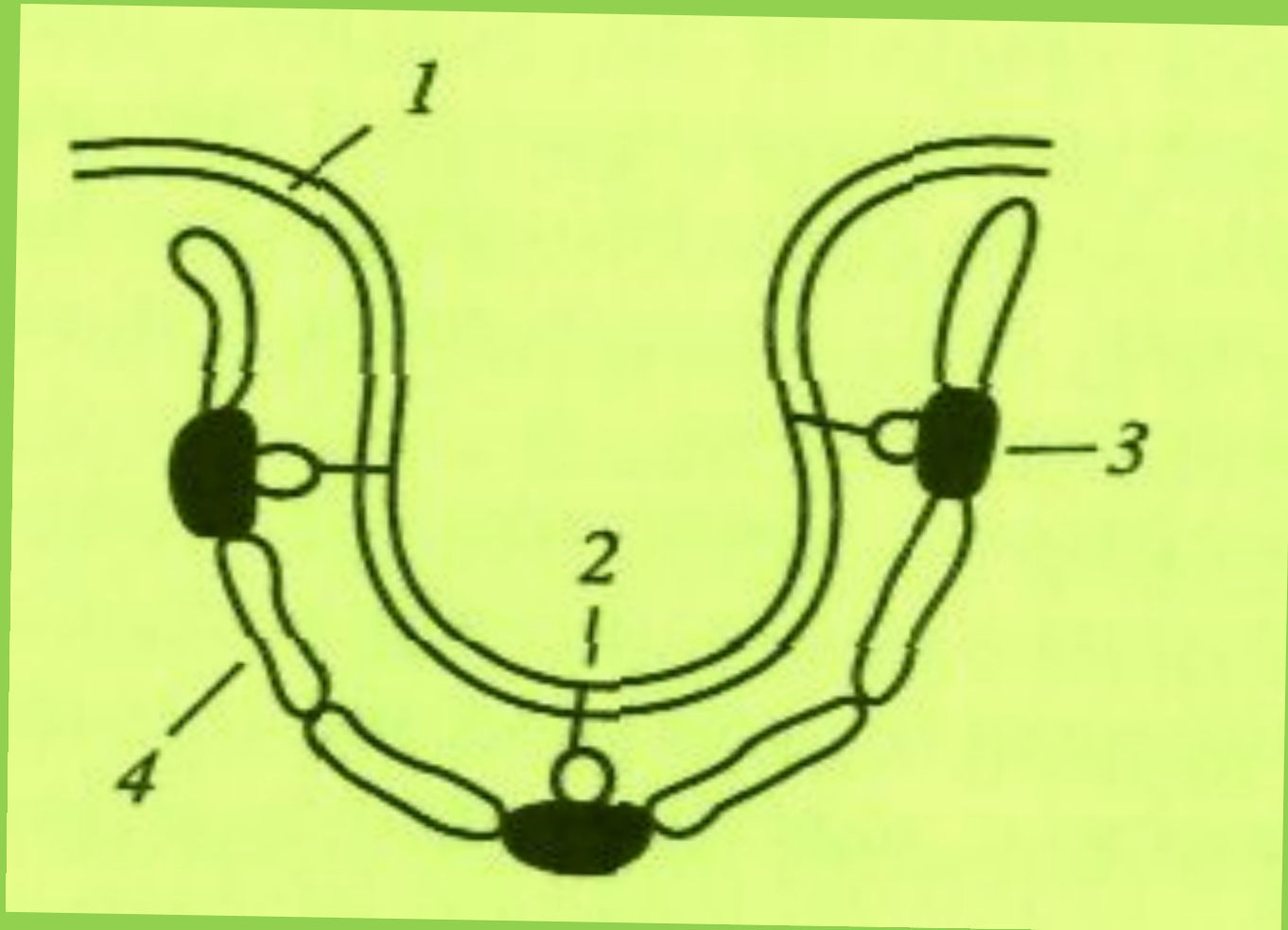




•с. Окаймленные ямки и вакуоли

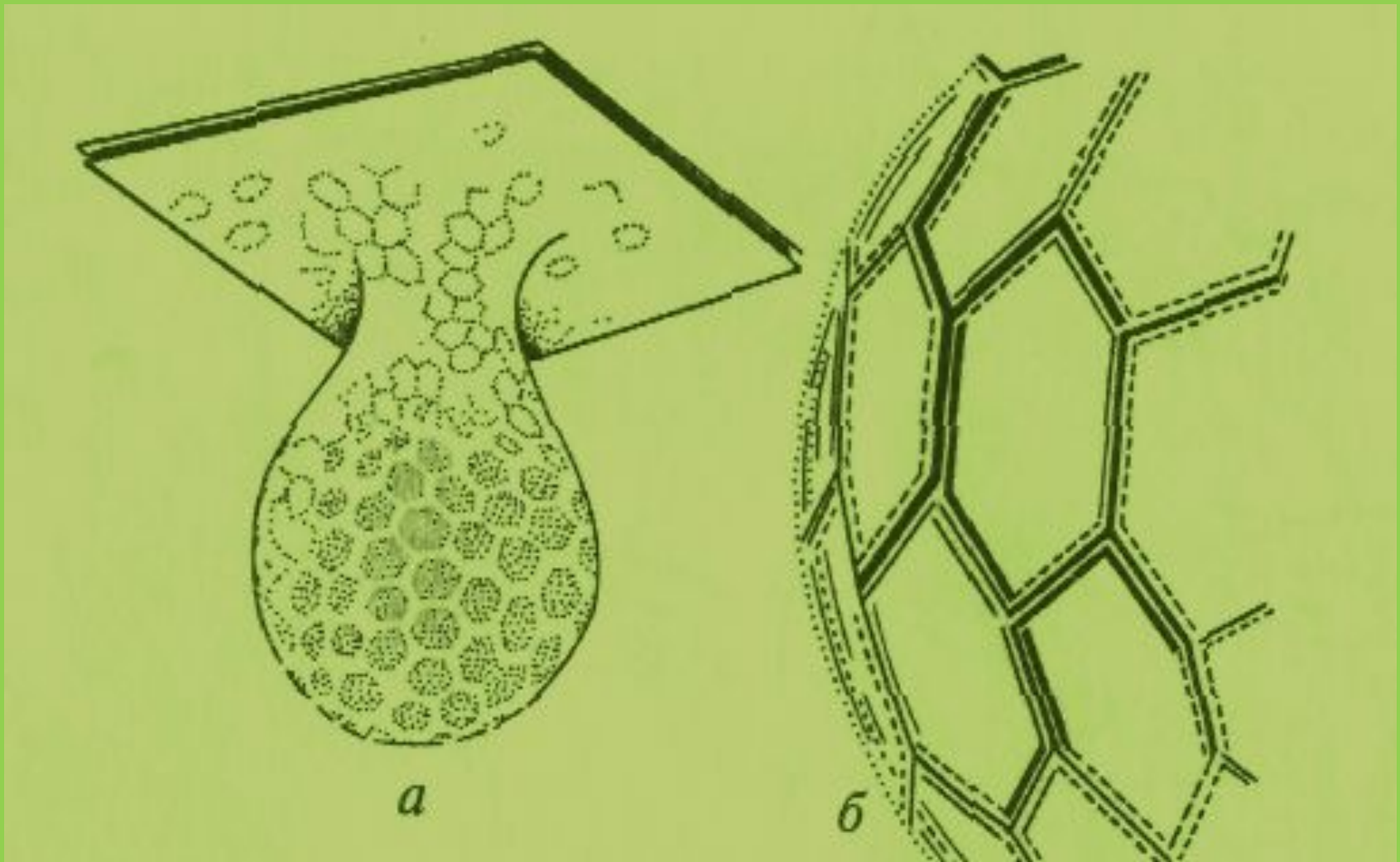
•Последовательные стадии связывания лигандов и образование вакуолей: 1— плазматическая мембрана, 2 - клатриновый слой («кайма»), 3 — сорбированные лиганды





. Образование отщепляющейся вакуоли

1- мембрана; 2- рецепторный белок; 3- белок, связывающий ГТФ; 4- белки, покрывающие вакуоль

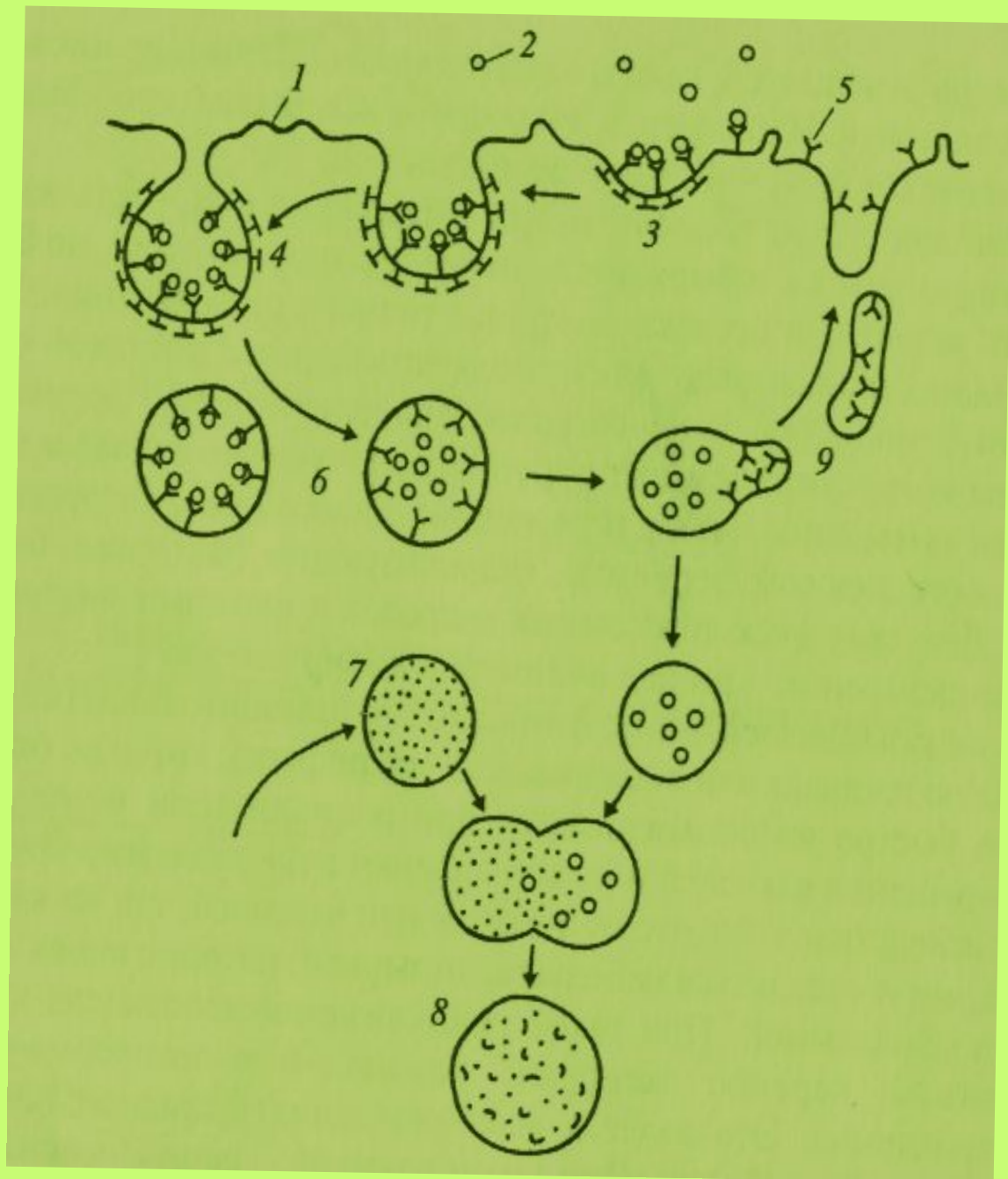


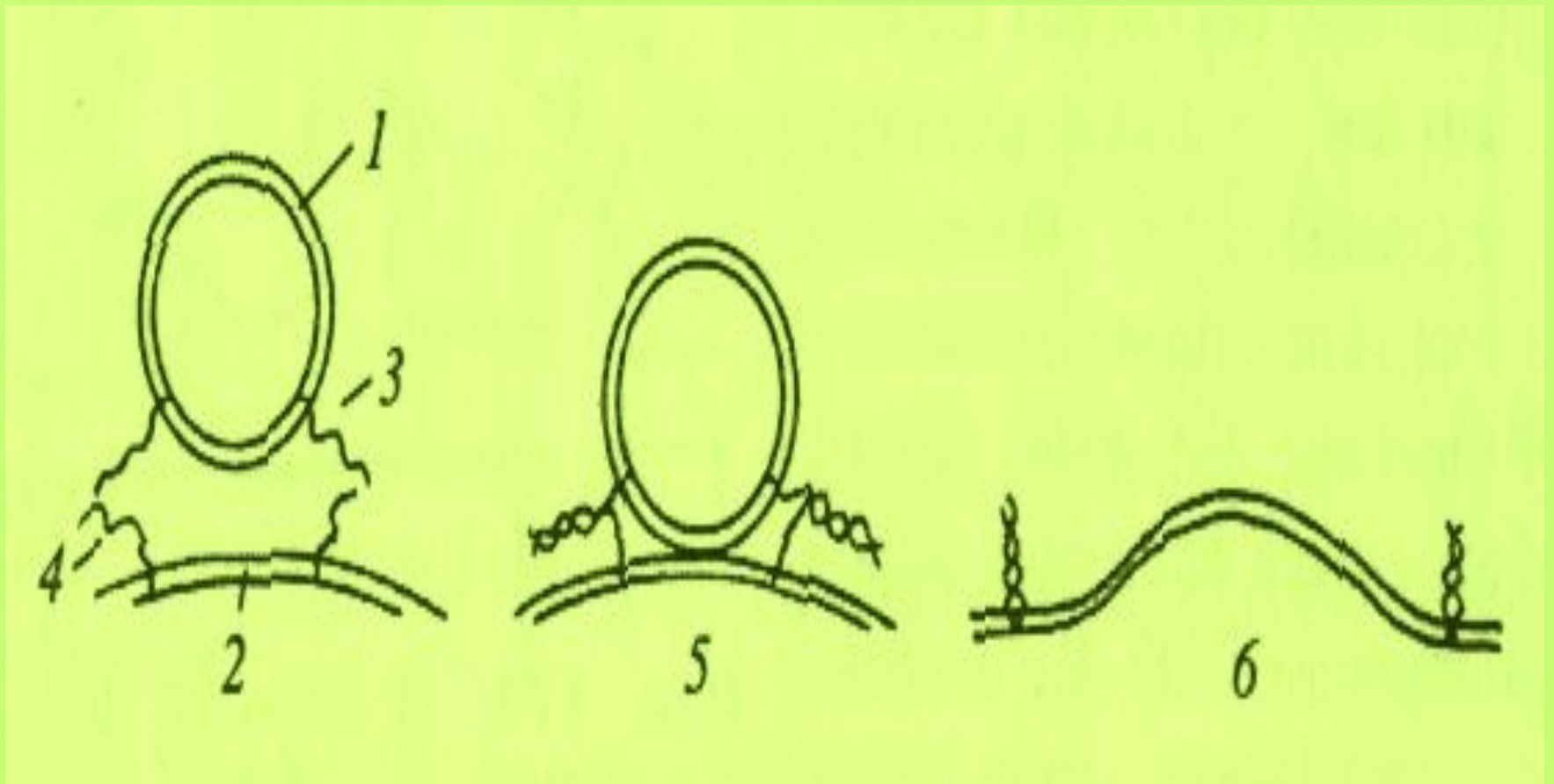
**. Окаймленные пузырьки**

**а - вид со стороны цитозоля; б - трискелеоны на поверхности пузырька**

**Поступление в клетку ЛНП(липопротеид низкой плотности) с помощью опосредуемого рецепторами эндоцитоза**

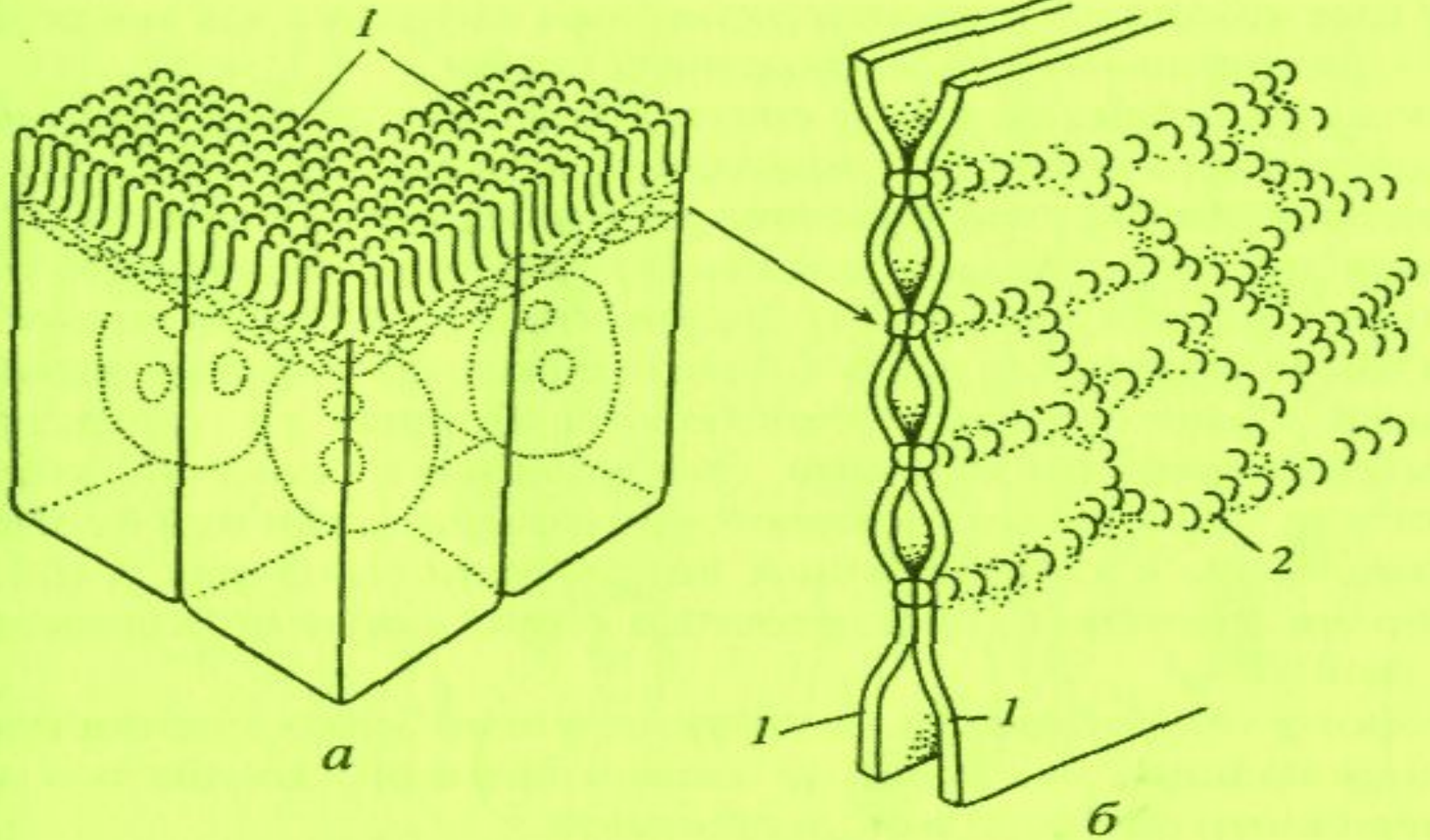
**1 - плазмалемма; 2 - частица ЛНП; 3 - окаймленная ямка; 4 - окаймленный пузырек; 5 - рецептор ЛНП; 6 - эндосома; 7 - первичная лизосома; 8 - вторичная лизосома; 9 - рециклизация рецепторов ЛНП**





- Процесс нахождения транспортной вакуолюю (1) мембраны (2), их сближение (5) и слияние (6) мишени
- 3 - белок V-SNARE; 4 - белок T-SNARE

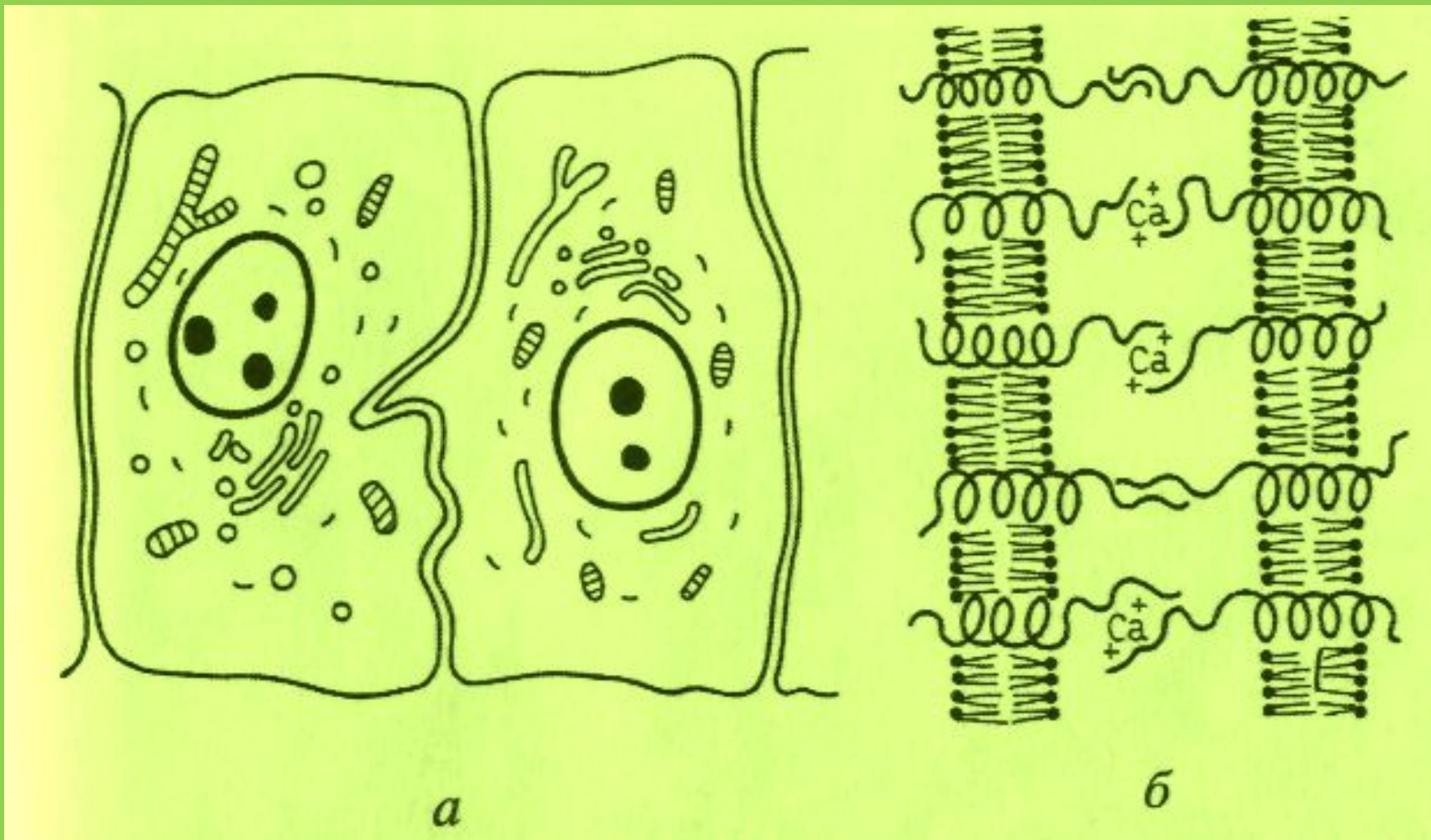




**. Схема плотного соединения**

**а — расположение плотного соединения (вставочная пластинка) на клетках (1) кишечного эпителия; б — трехмерная схема участка плотного соединения: 1 — плазматические мембраны соседних клеток, 2— глобулы белка окклюдина**





**Схема простого межклеточного соединения**  
**а - простое соединение, без участия специальных структур; б –**  
**трансмембранные гликопротеиды определяют связывание двух**  
**соседних клеток**

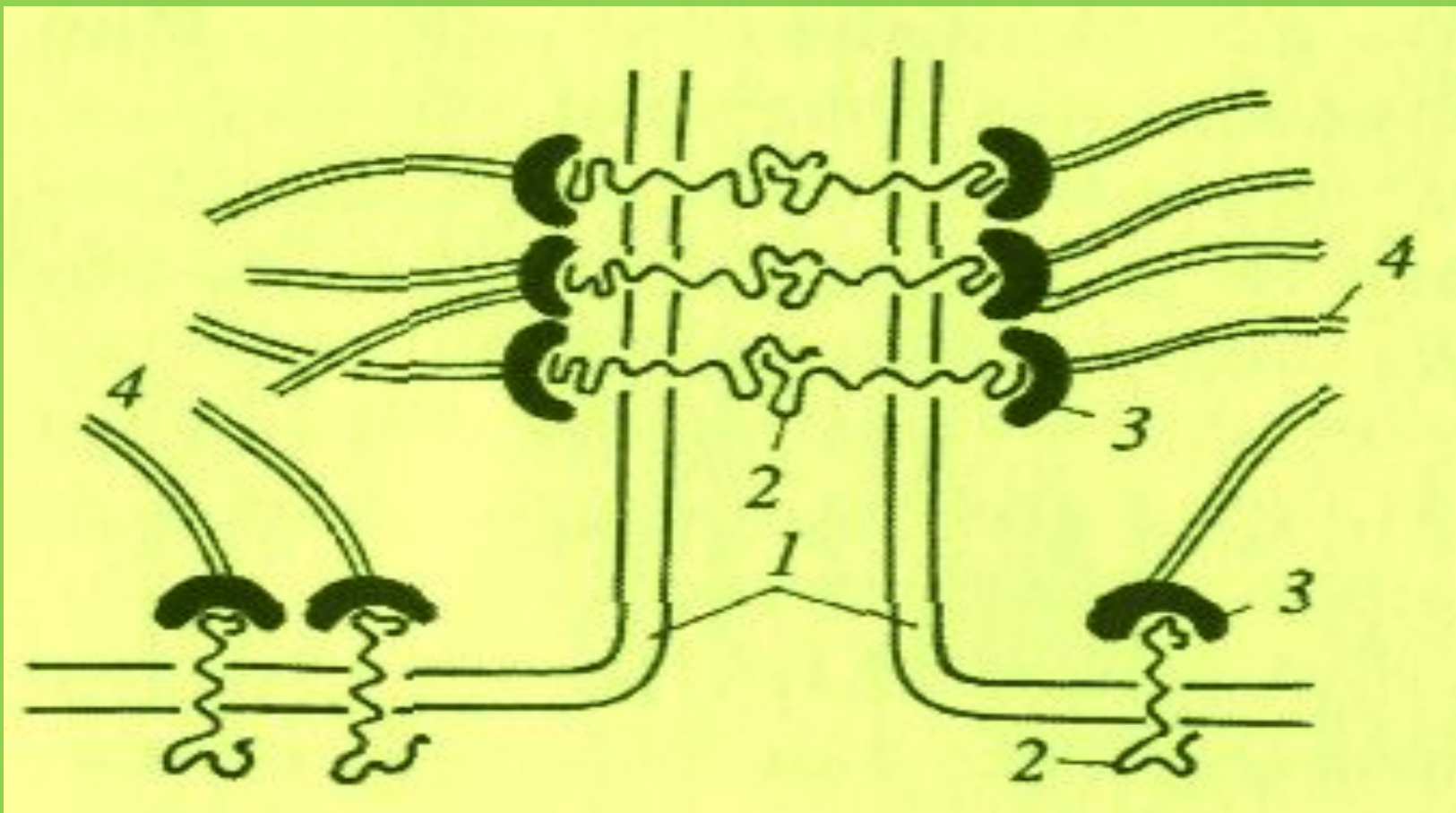
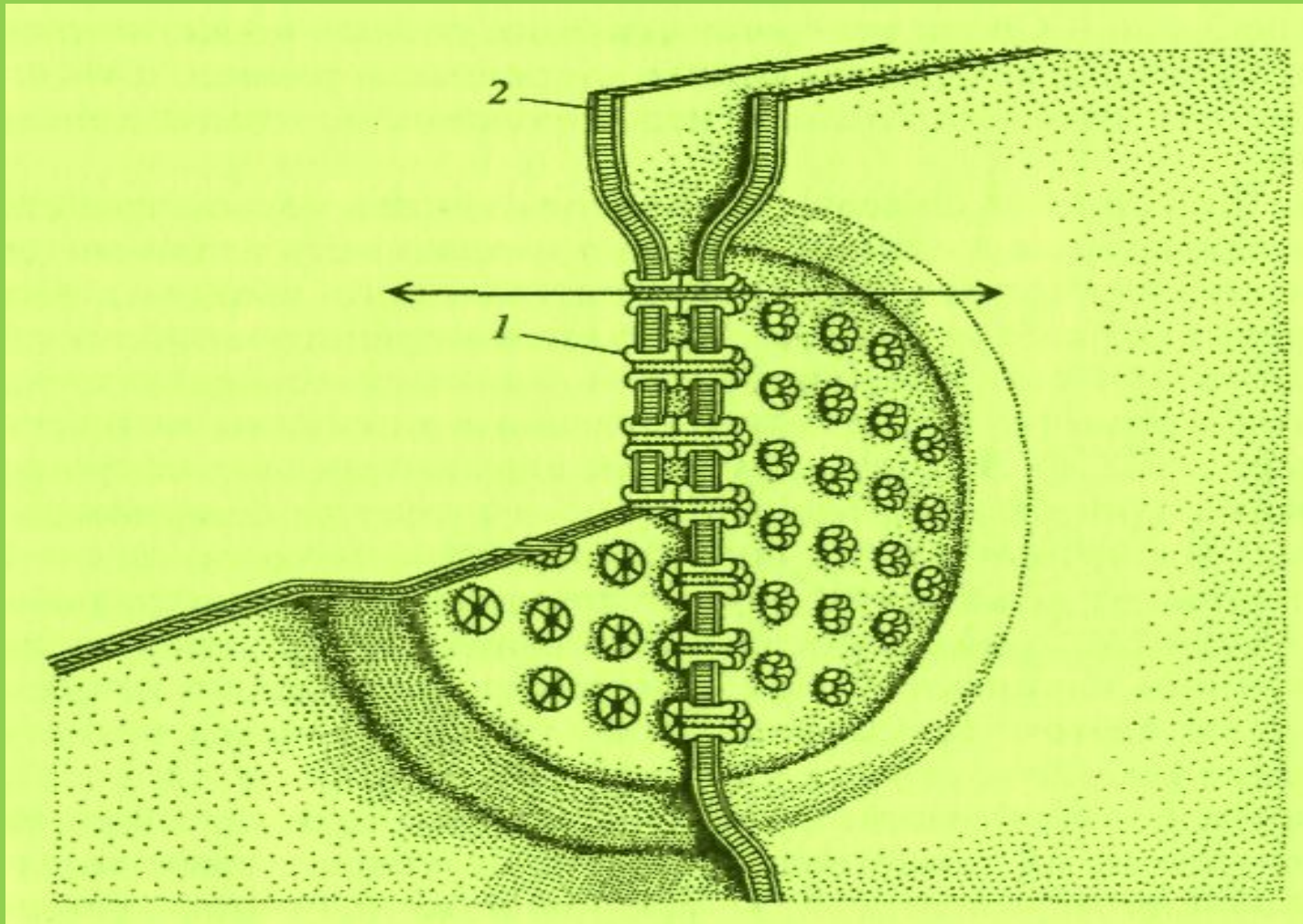
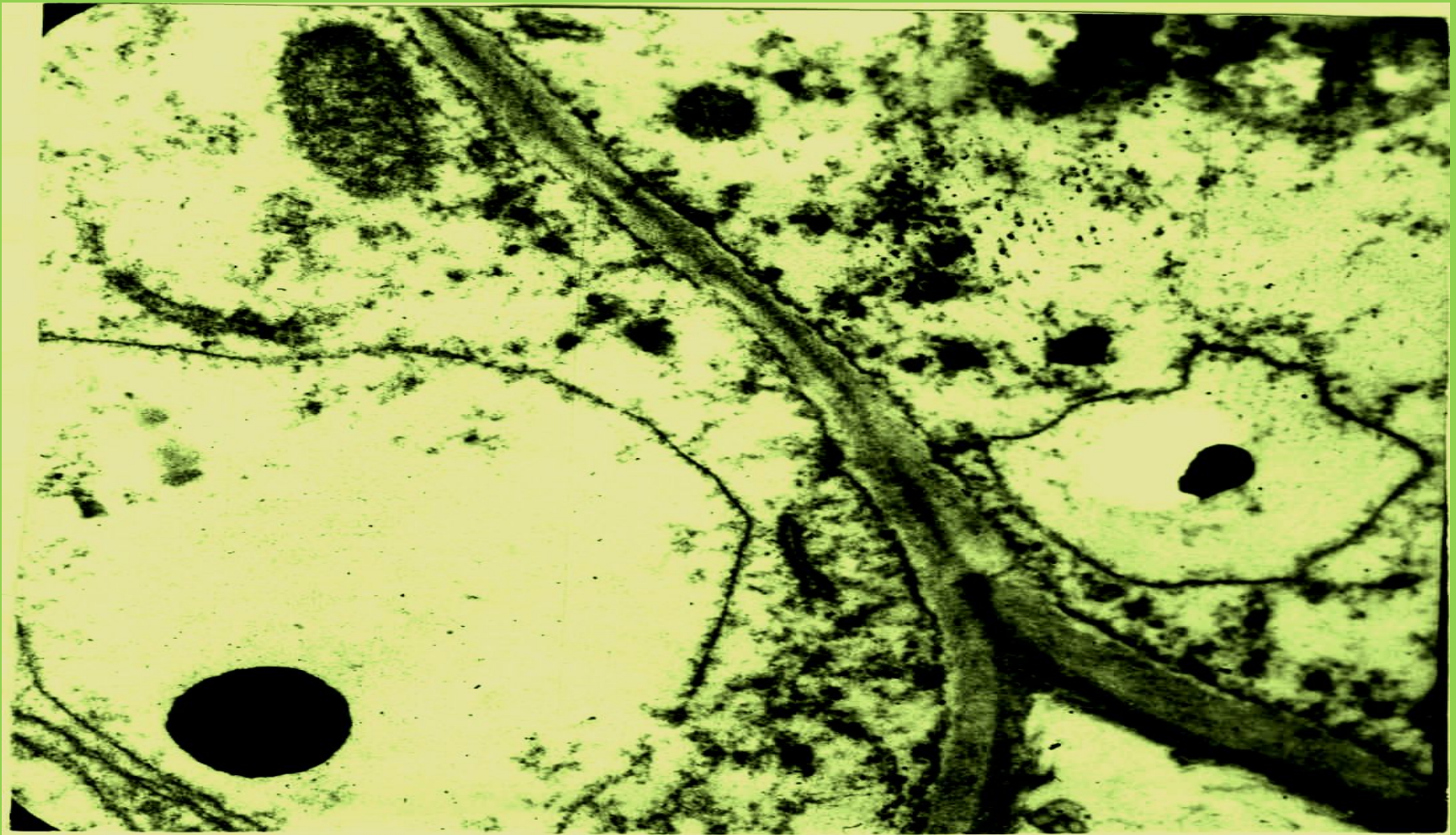


Схема строения заякоривающих адгезивных соединений  
1- плазматический мембрана; 2-трансмембранные линкерные гликопротеиды;  
3 - внутриклеточные белки сцепления; V—элементы цитоскелета





- Схема щелевого соединения
- 1 - коннексон; 2- плазматическая мембрана. Стрелка обозначает канал, образованный двумя коннексонами



- Фрагмент двух клеток лепестков подсолнечника. Ув. 20000.
- 1 - клеточные стенки двух клеток.