



ЛЕКЦИЯ 2-2012

Элементы физиологии клетки



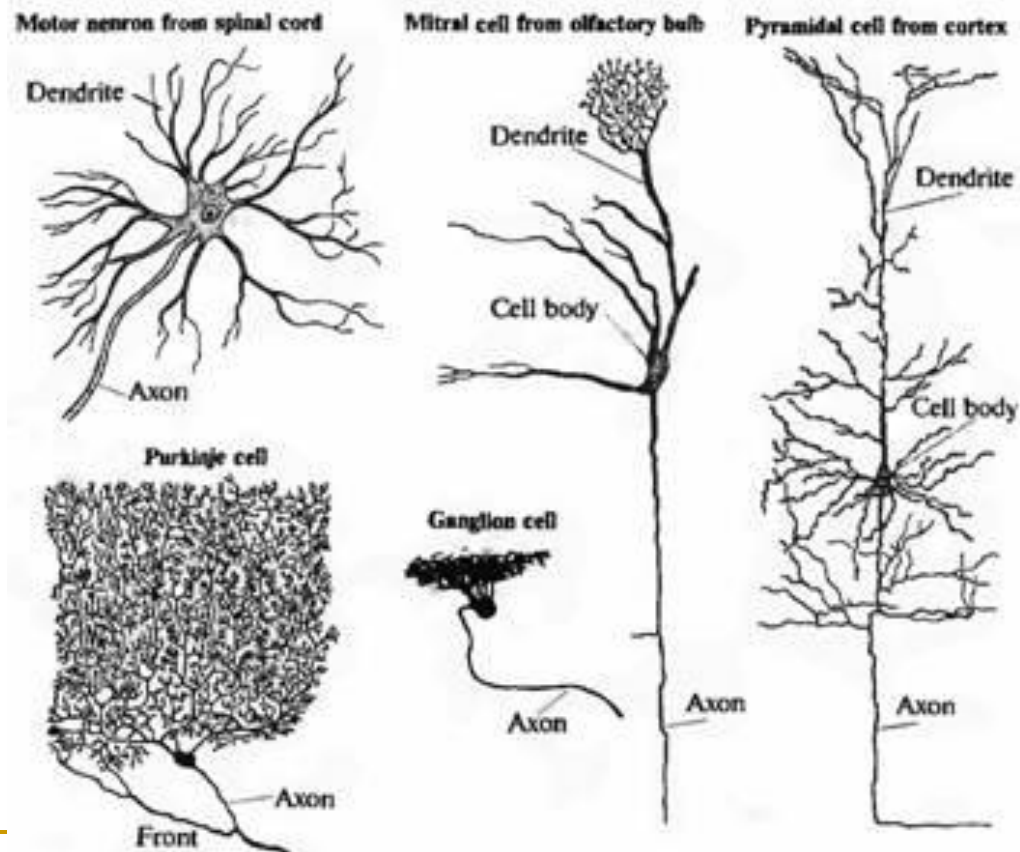
ВОПРОСЫ

- **Функции клеточных органелл**
 - **Компоненты мембраны возбудимой клетки как объект изучения физиологии**
 - **Белки – насосы и белки – ионные каналы.**
 - **Белки – рецепторы сигналов**
-

ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ

- Клетка – это наименьшая функциональная единица тканей и органов животного организма, располагающая специальным набором органелл и выполняющая специфические функции, обусловленные предшествующей пролиферацией и дифференцировкой.

Электровозбудимые клетки: нейроны, миоциты, glandocиты



Системы

- Под физиологической системой понимают анатомически детерминированную совокупность органов и тканей, выполняющую определенные функции.

Интегративные системы

- нервная,
 - эндокринная,
 - иммунная
-

Функциональные системы

- Функциональная система, согласно теории функциональных систем П.К.Анохина, — динамическая совокупность различных органов и физиологических систем, формирующаяся **для достижения полезного для организма приспособительного результата.**

Функциональные системы

- Функциональные системы поддерживают оптимальные физиологические показатели, обеспечивающие достижение полезного результата — **удовлетворение биологических и социальных потребностей.**
 - Набор органов и физиологических систем организма, включающихся в функциональные системы, определяется текущими потребностями организма.
-

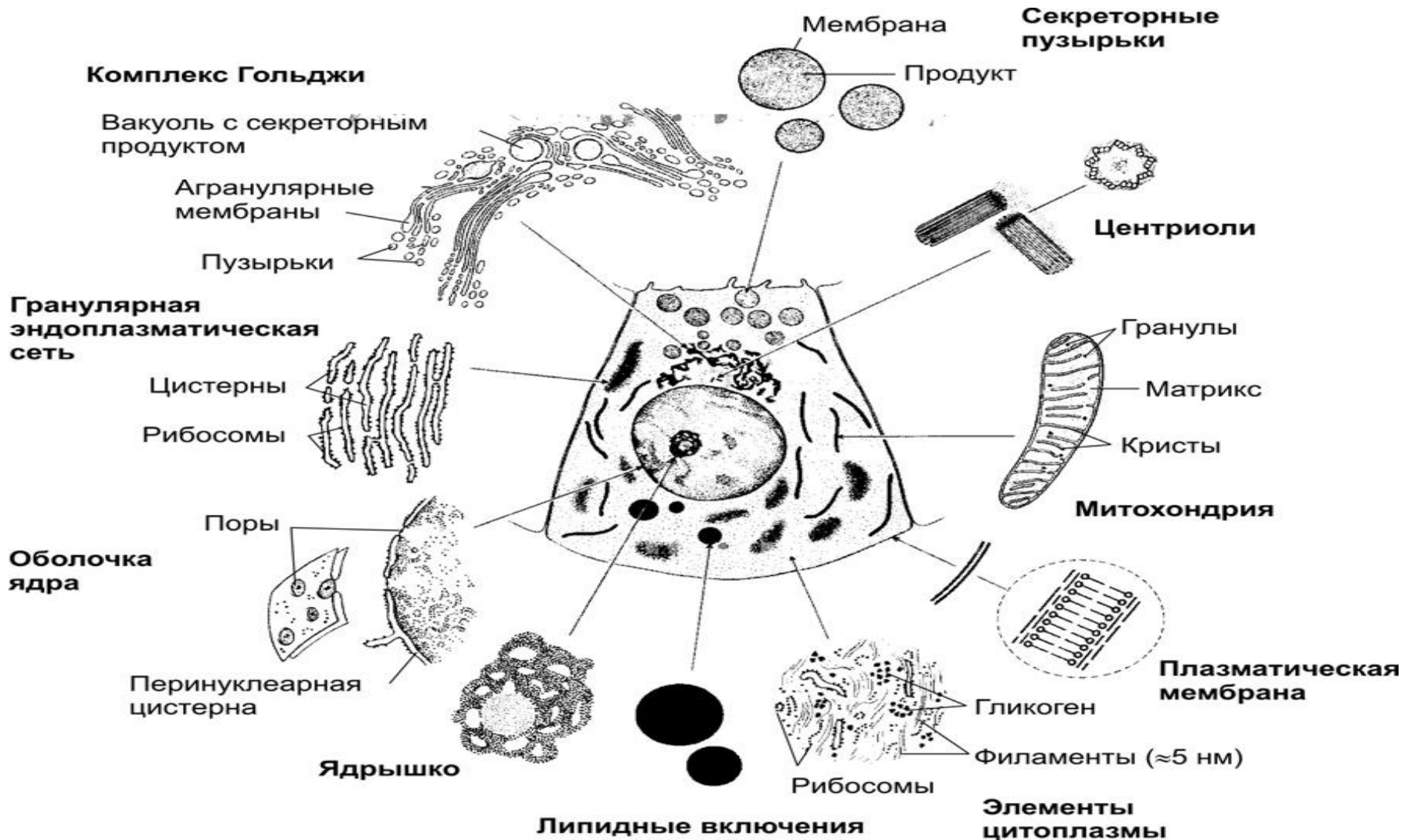
1. Функции клеточных органелл

Структура везикулы

Функции клетки

- 1. **Базовая основа жизни.** Мельчайшая часть организма, способная сохранять свойство жизни (в культуре живут все клетки, но разное время)
- 2. **Защита и поддержка жизни** (примеры - костная клетка или макрофаг)
- 3. **Движение.** (акто-миозиновый движитель)
- 4. **Коммуникации между клетками химическими и электрическими сигналами**
- 5. **Метаболизм и освобождение энергии**
- 6. **Хранение и передача генетической информации.**

Основные органеллы и включения



Структуры клетки человека

-
- **2. Компоненты мембраны возбудимой клетки как объект изучения физиологии.**

МНОГО ОБЩИХ ЧЕРТ ЛЕЖАТ В ОСНОВЕ РАЗНООБРАЗИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ МЕМБРАН

- Мембраны столь же разнообразны по структуре, как и по функции.
- 1. Мембраны – *плоскостные структуры*, с выраженным молекулярным бислоем, отделяющим компартменты клетки внутри нее и создающие границу/связь между отдельными клетками.

Толщина мембраны от 60А (6 нм) до 100 А (10 нм).

- **2. Мембраны состоят главным образом из липидов и белков. Их массовые отношения от 1:4 до 4:1.**
- Мембраны также содержат *углеводы*, которые связаны с липидами и белками.
- 3. Мембранные липиды - относительно маленькие молекулы, у которых есть гидрофобные и гидрофильные части. Эти липиды спонтанно формируют *закрытый бимолекулярный слой* – барьер для потока полярных молекул.

МНОГО ОБЩИХ ЧЕРТ ЛЕЖАТ В ОСНОВЕ РАЗНООБРАЗИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ МЕМБРАН

- 4. *Отличительные функции мембран зависят от набора определенных белков:*
 - **насосы,**
 - **каналы,**
 - **рецепторы,**
 - **преобразователи энергии,**
 - **ферменты.**
- Мембранные белки включены в двойные слои липида, которые создают подходящую окружающую среду для их действия.
- 5. **Мембраны - нековалентные образования. Составляющие их молекулы белков и липидов скрепляются многими нековалентными взаимодействиями.**
- 6. Мембраны *асимметричны*. Две стороны биологических мембран всегда отличаются друг от друга.

МНОГО ОБЩИХ ЧЕРТ ЛЕЖАТ В ОСНОВЕ РАЗНООБРАЗИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ МЕМБРАН

- 7. Мембраны - *жидкие структуры*. Молекулы липида двигаются быстро в объеме мембраны, также, как и белки, если они не заякорены определенными взаимодействиями.
 - 8. Большинство мембран клетки *электрически поляризовано*, таким образом, что внутренняя часть несет отрицательный заряд (около 60 милливольт (-60 мВ). Мембранный потенциал играет ключевую роль в транспорте, преобразовании энергии и возбудимости.
-

ЖИДКОСТНО-МОЗАИЧНАЯ МОДЕЛЬ

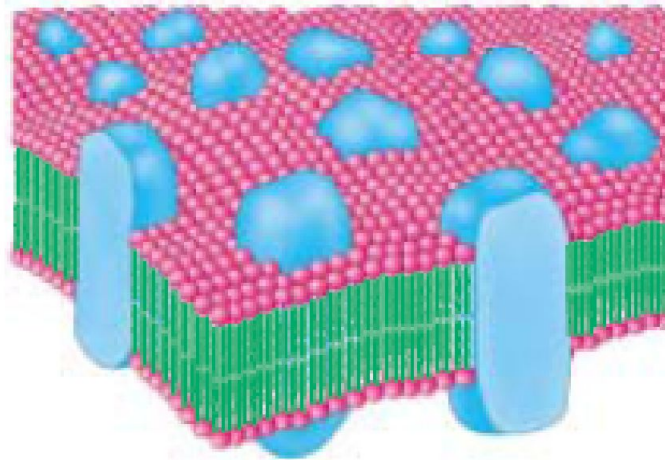
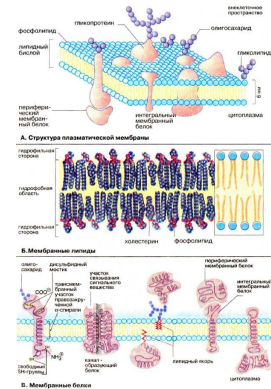


FIGURE 12.30 Fluid mosaic model. [After S. J. Singer and G. L. Nicolson, *Science* 175 (1972):723.]

-
- Клетки всех живых организмов окружены внешней мембраной – плазмолеммой, цитолеммой. Большинство клеток содержат мембраны и в цитоплазме, они составляют оболочки органоидов (органелл).
 - Биохимический состав и функции мембран специфичны для каждого типа клеток.
-

ЛИПИДЫ

- Структурную матрицу мембраны составляют **липиды**, на долю которых приходится от 15 до 50% сухой массы. Среди них имеются фосфолипиды, гликолипиды и стероиды.
- Ширина липидного бислоя приближается к 6 нм.
- Липидная матрица динамически устойчива и является каркасом для включения в нее белковых компонентов.



Белки мембраны условно разделяют на периферические и собственные (интегральные).

- Периферические белки расположены на поверхности липидного бислоя, интегральные же пронизывают его, либо погружены на определенную глубину.
 - Среди многообразных функций мембранных белков различают:
 - транспортную (белки-каналы и белки-переносчики);
 - каталитическую (белки-энзимы);
 - структурную (белки-усилители прочности мембраны);
 - рецепторную (белки-рецепторы)
 -
-

Рецептор связанный с G-белком

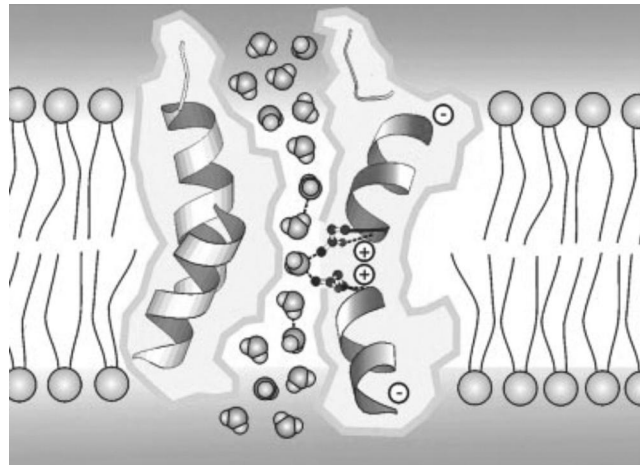
Мембранно связанный ЭНЗИМ

Внутриклеточный рецептор

Углеводы

- Углеводы клеточных мембран присутствуют в плазмолемме в виде соединений с белками (**гликопротеиды**)
 - и липидами (**гликолипиды**)
 - они интегрированы в рецептирующие структуры и обеспечивают рецепцию вирусов, антигенов, токсинов, гормонов, других биологически активных или сигнальных молекул.
-

Транспорт веществ: аквапорин



Транспорт веществ: диффузия

Осмоз и осмотические нарушения

Фильтрация и реабсорбция

Na⁺K⁺ помпа: активный транспорт

Вторично-активный транспорт: симпорт и антипорт, GLUT1-12



Относительное значение механизмов транспорта веществ

3. Белки – насосы и белки – ионные каналы.

Насосы

Классы ионных насосов

Разные формы цитоза: ЭНДОЦИТОЗ

ПИНОЦИТОЗ

Рецептор-опосредованный эндоцитоз ЛПНП

ЭКЗОЦИТОЗ

Обобщение видов транспорта через мембрану

Обобщение видов транспорта через мембрану

4. Белки-рецепторы химических и физических сигналов

Классификация рецепторов

- Мембранные рецепторы регистрируют наличие лиганда (пептидного гормона, производных аминокислот, нейромедиаторов, цитокинов) и передают сигнал внутриклеточным химическим соединениям, опосредующим конечный эффект, — вторым посредникам (G-белки, циклические нуклеотиды, ионы Ca^{2+} , инозитолтрифосфат и др.).

Классификация рецепторов

- 1) рецепторы, трансмембранный сегмент которых состоит из семи фрагментов (петель);
- 2) рецепторы, трансмембранный сегмент которых состоит из одного фрагмента (петли или цепи);
- 3) рецепторы, трансмембранный сегмент которых состоит из четырех фрагментов (петель).

К гормонам, рецептор которых состоит из семи трансмембранных фрагментов, относятся:

- АКТГ, ТТГ, ФСГ, ЛГ, хорионический гонадотропин, простагландины, гастрин, холецистокинин, нейропептид Y, нейромедин K, вазопрессин, адреналин (α-1 и 2, β-1 и 2), ацетилхолин (M1, M2, M3 и M4), серотонин (1A, 1B, 1C, 2), дофамин (D1 и D2), ангиотензин, вещество K, вещество P, или нейрокинин 1, 2 и 3 типа, тромбин, интерлейкин-8, глюкагон, кальцитонин, секретин, соматолиберин, ВИП, гипофизарный аденилатциклазаактивирующий пептид, глутамат (MG1 – MG7), аденин
-

Ко второй группе относятся гормоны, имеющие один трансмембранный фрагмент:

- СТГ, пролактин, инсулин, соматомаммотропин, или плацентарный лактоген, ИФР-1, нервные факторы роста, или нейротрофины,
 - фактор роста гепатоцитов, предсердный натрийуретический пептид типа А, В и С, онкостатин, эритропоэтин,
 - интерлейкины-2, 3, 4, 5, 6 и 7, гранулоцито-макрофагный колониестимулирующий фактор,
-

К гормонам третьей группы, рецептор которых имеет четыре трансмембранных фрагмента, относятся

- ацетилхолин (никотиновые мышечные и нервные рецепторы), серотонин, глицин, ГАМК



Количество имеет значение

- Количество клеточных рецепторов, как и других компонентов клетки, постоянно изменяется, отражая процессы их синтеза и деградации.
- Основная роль в регуляции количества рецепторов принадлежит гормонам.
- Имеется обратная зависимость между уровнем гормонов в межклеточной жидкости и количеством рецепторов.
- Так, например, концентрация гормона в крови и межклеточной жидкости очень низкая и составляет 10^{-14} М, что значительно ниже, чем концентрация аминокислот и других различных пептидов
- Абсолютное количество рецепторных мест на мембране клетки составляет от нескольких сотен до 100 000.

-
- В представлениях современной молекулярной физиологии клетки, основные процессы в воспринимающих сигнал клетках связаны с фосфорилированием и дефосфорилированием белковых молекул, подавляющее число которых являются ферментами.
 - **Путем фосфорилирования молекуле сообщается определенное количество энергии, она повышает реакционную способность, переходит в активированное состояние или меняет свою конформацию, необходимую для выполнения специфических функций.**
-

-
- Среди подвергаемых фосфорилированию и дефосфорилированию ферментов имеется набор протеинкиназ, осуществляющих регуляцию функций разнообразных белковых молекул.
 - Обычно этому процессу подвергаются тирозиновые, либо сериновые/треониновые аминокислотные фрагменты в пептидных молекулах.
 - Структурное подобие аминокислот серина и треонина не дифференцируется.
-

-
- Поэтому различают **сериновые/треониновые протеинкиназы**
 - и **тирозиновые протеинкиназы**.

 - Обратный процесс – дефосфорилирование обеспечивается **тирозиновыми** или **сериновыми фосфатазами**, но с меньшей удельной специфичностью для вторых.
-

- Другой путь, который используется при передаче сигналов между клетками, связан с активацией процессов в клетке, вовлекающих гуанилатциклазу и белковые комплексы – G-белки.
- **G-белки** взаимодействуют со вторыми (вторичными) посредниками (вестниками), среди которых хорошо изучены циклические нуклеотиды циклический АМФ и циклический ГМФ.
- Кроме них, в реакции нейронов на различные информационные сигналы вовлекаются диацилглицерол, инозитолтрифосфат, кальмодулин.
- Кроме того, сигнальная роль в клетке принадлежит ионизированному кальцию

Мембранные рецепторы подразделяют на:

- каталитические,
 - связанные с ионными каналами,
 - являющиеся ионными каналами,
 - оперирующие через G-белки
 - освобождающие факторы транскрипции
-

Классификация рецепторов

КАТАЛИТИЧЕСКИЕ 5 ТИПОВ	СВЯЗАННЫЕ С ИОННЫМИ КАНАЛАМИ	ИОННЫЕ КАНАЛЫ	ОПЕРИРУЮЩИЕ ЧЕРЕЗ G-БЕЛКИ	ОСВОБОЖДАЮЩИЕ ФАКТОРЫ ТРАНСКРИПЦИИ
Рецепторные гуанилатциклазы (ПНУФ NO)	$\alpha\beta$ адренорецепторы	H- х олинорецептор и ионотропные рецепторы	M- х олинорецепторы	сотни
Рецепторные сериновые и треониновые протеинкиназы Рецепторные тирозинкиназы (инсулиновый рецептор)	M- х олинорецепторы mGlu			
Рецепторы, связанные с тирозинкиназами (Ил) Тирозинфосфатазы				

Каталитические

- **1. Рецепторные гуанилатциклазы** катализируют образование цГМФ из ГТФ.
 - К таким мембранным рецепторным белкам-ферментам относятся 2 рецептора предсердного натриуретического фактора и рецептор NO – растворимая гуанилатциклаза
-

Каталитические

- **2.Рецепторные серин/треониновые киназы**
 - фосфорилируют остатки серина и/или треонина как самого рецептора (автофосфорилирование), так и внутриклеточных белков.
 - К этим рецепторам относятся рецепторы контролирующих рост и дифференцировку клеток цитокинов — трансформирующих факторов роста b
-

Каталитические

- **3.Рецепторные тирозинкиназы**
фосфорилируют остатки тирозина как самого белка-рецептора (автофосфорилирование), так и разных внутриклеточных белков. К этой группе рецепторов относятся рецептор инсулина и рецепторы многих факторов роста (фибробластов, нервов, инсулиноподобного I).
-

Рецептор к инсулину - тирозинкиназа

Каталитические

- **4.Рецепторы, связанные с тирозинкиназами,** взаимодействуют с цитоплазматическими тирозинкиназами, многие из которых являются протоонкогенами.
- К этой многочисленной группе рецепторов относятся рецепторы интерферонов (а, b, g), интерлейкинов (ИЛ2, ИЛ3, ИЛ4, ИЛ5, ИЛ6), колониестимулирующего фактора гранулоцитов и макрофагов (GM-CSF), эритропоэтина

Каталитические

- **5.Рецепторные тирозинфосфатазы** освобождают (дефосфорилируют) фосфатные группировки из фосфорилированных тирозилов внутриклеточных белков.
- К таким рецепторам относится общий для лимфоцитов CD45 (от англ. ***C**luster of **D**ifferentiation* — кластер дифференцировки), обнаруженный в большинстве гемопоэтических клеток. Различные сигналы посредством CD45 запускают дифференцировку таких клеток (в частности, лимфоцитов).

-
- **Рецепторы, связанные с ионными каналами,** влияют на проницаемость ионных каналов через вторые посредники.
 - К ним относятся адренорецепторы, мускариновые холинорецепторы, рецепторы серотонина, дофамина.
 - Рецепторы этого типа — *метаботропные рецепторы*, они активируются в клетке–мишени в результате различных метаболических процессов, происходящих после образования комплекса «лиганд–рецептор».
-

- **Управляемые лигандами ионные каналы** — интегральные мембранные белки — сочетают свойства рецептора и ионного канала и встроены в постсинаптическую мембрану нервных клеток, а также в постсинаптическую мембрану нервно-мышечного синапса между разветвлениями аксонов мотонейронов и скелетными МВ.
- Другими словами, некоторые рецепторы нейромедиаторов (например, никотиновые холинорецепторы, рецепторы глицина, серотонина, ГАМК и глутаминовой кислоты) сами по себе являются ионными каналами — ионотропные рецепторы (связывание лиганда с рецептором регулирует трансмембранную проницаемость за счёт ионного канала в составе рецептора).
- К этой же группе относятся рецепторы инозитолтрифосфата и рианодиновые рецепторы (саркоплазматический ретикулум)

Классификация синаптических рецепторов: ионотропные и метаботропные

- **Рецепторы, связанные с G-белком** — полипептидные цепочки, расположенные в плазматической мембране клетки–мишени таким образом, что полипептид пронизывает мембрану 7 раз, образуя при этом по 3 находящиеся снаружи и внутри от мембраны петли. Внеклеточный (N-конец) полипептида содержит связывающий лиганд участок, внутриклеточный (C-конец) расположен в цитозоле, а одна из обращённых внутрь клетки петель связывает G-белок



Лиганды связанных с G-белком мембранных рецепторов

- ангиотензин II, АТФ, ацетилхолин (мускариновые рецепторы), нейромедин В, гастрин–рилизинг гормон, брадикинин, вазопрессин, глюкагон, вещество Р, гистамин, глутамат, люлиберин, нейропептид Y, норадреналин, серотонин, тиреотропный гормон, фактор активации тромбоцитов PAF, холецистокинин, эндотелин, метионин–энкефалин
-

Ионы асимметрично распределены во внутренней среде

Таблица 1. Содержание основных ионов в клетках и внеклеточной жидкости некоторых животных в сравнении с ионным составом морской воды (в ммоль/л)

Объект	Натрий	Калий	Кальций	Магний	Хлор
Крыса					
мышцы	27	101	1,5	11,0	16
плазма крови	145	6,2	3,1	1,6	116
Лягушка					
мышцы	24	85	2,5	11,3	10
плазма крови	104	2,5	8,5	1,2	74
Осьминог					
мышцы	81	101	3,7	12,7	93
жидкость тела	525	12,2	11,6	57,2	480
Морская вода	440	9,5	9,6	56,0	535

ИОННЫЕ ГРАДИЕНТЫ НУЖНЫ ДЛЯ:

- ЗАПАСАНИЯ ЭНЕРГИИ
 - ГЕНЕРАЦИИ ВОЗБУЖДЕНИЯ
 - ТРАНСПОРТА ГЛЮКОЗЫ И
АМИНОКИСЛОТ
-

Для создания потенциалов нужны ионы
 Na^+ , K^+ , Ca^{++} , Cl^-

- Na^+ и K^+ существенно отличаются по физико-химическим свойствам



физико-химические отличия

ИОНОВ

- 1. Для создания электрохимического потенциала ионов K^+ нужно на порядок меньше, чем Na^+
- 2. У иона K^+ предельная величина температуры гидратации $+20^{\circ}C$, у Na^+ $+70^{\circ}C$.
- В физиологическом диапазоне температур калий более гидрофобен

физико-химические отличия ИОНОВ

- Из-за высокой гидрофобности K^+ проникает через мембрану в 5 раз легче, чем гидрофильный и гидратированный Na^+

Физико-химические отличия ионов

Ион	Радиус, Å	Координаци- онное число	Равновесный потенциал, мВ	Предельная температура, °С
Na ⁺	0,98	6–8	+60	20
K ⁺	1,33	6	-94	70

Таблица 3. Метаболические реакции, регулируемые ионами натрия и калия [6]

Реакция	Активатор	Ингибитор
Синтез ацетилхолина	K^+	Na^+
Синтез белка на рибосомах	K^+	Na^+
Синтез липидов	Na^+	—
Дыхание митохондрий	K^+	Na^+
ДНК-полимеразная реакция	K^+	Na^+
РНК-полимеразная реакция	K^+	—
Фосфофруктокиназная реакция	K^+	—

Стехиометрия

- Для встречного перемещения (антипорта) натрия и калия Na-K-АТФазой характерна **стехиометрия**, для аксона кальмара равная $3/2$. Это означает, что при гидролизе одной молекулы АТФ происходит транспорт трех ионов натрия (наружу) и двух ионов калия (внутри клетки). Потеря цитоплазмой трех положительных зарядов взамен двух несколько смещает мембранный потенциал (повышает электроотрицательность цитоплазмы), что обозначается как **электрогенность** ионного насоса

30% метаболизма

- Калий-натриевая помпа локализована в мембранах практически всех клеток организма, но относительно много молекул – насосов имеется там, где осуществляется особенно интенсивный транспорт ионов, например, в почечных или кишечных эпителиоцитах или в мембранах электровозбудимых клеток.
 - Но рекорд принадлежит клеткам электрических органов рыб, а также клеткам соляной железы альбатроса, в которой происходит опреснение морской воды активным транспортом из нее ионов натрия.
-

Ca-АТФазы

- **Кальциевый насос** поддерживает содержание ионов Ca^{++} в цитозоле на низком уровне.
- В качестве депо кальция выступают митохондрии и цистерны эндоплазматического ретикулума.
- Их мембраны и содержат **кальциевый насосный механизм**.
- Источником энергии для системы активного транспорта кальция служит АТФ.
- Компонентом насоса является Ca^{++} -активируемая АТФаза (сокращенно — Ca-АТФаза).
- В саркоплазматической сети на долю Ca-АТФазы приходится 60% общего мембранного белка. По-видимому, в мембране саркоплазматической сети нет другого интегрального белка, кроме Ca-АТФазы. Остальные 40% мембранных протеинов составляют периферические белки. На активный транспорт двух молей Ca^{++} затрачивается один моль АТФ.

Са-АТФазы

- В саркоплазматической сети на долю Са-АТФазы приходится 60% общего мембранного белка.
- По-видимому, в мембране саркоплазматической сети нет другого интегрального белка, кроме Са-АТФазы. Остальные 40% мембранных протеинов составляют периферические белки.
- На активный транспорт двух молей Са⁺⁺ затрачивается один моль АТФ.

Ионные каналы

- Некоторые из них являются высокоизбирательными для определенных ионов, их относят к классу **селективных** (например, для иона натрия или калия). Другие **неселективны** и способны переносить только или катионы, или анионы (ионы хлора).
- Ионные каналы могут находиться в открытом или закрытом состоянии, в зависимости от способа активации и общего заряда клеточной мембраны. Перемещение катионов и анионов через поры каналов происходит по градиенту их концентрации (концентрационному градиенту) или по градиенту потенциала (электрохимическому градиенту).

потенциал-активируемые ионные каналы (переход из закрытого в открытое состояние и обратно осуществляется конформацией белковой молекулы при изменении потенциала мембраны). Примером может служить потенциал-зависимый натриевый канал, определяющий деполяризацию клетки при генерации потенциала действия.

механочувствительные ионные каналы (открываются при воздействии на мембрану клетки механического стимула, например, при активации механорецепторов кожи).

лиганд-активируемые ионные каналы. По способу активации они подразделены на две группы (экстраклеточные и внутриклеточные) в зависимости от того, с какой стороны мембраны воздействует лиганд.

Структура ионного канала

Потенциал - управляемые каналы – воротный механизм

- Сенсор напряжения
- Шар на веревочке

Холинорецептор –
лиганд-управляемый канал

Токи в одном канале

ПП

- При **потенциале покоя** внутренняя сторона клеточной мембраны имеет заряд, знак которого (отрицательность) определяется наличием в цитоплазме органических анионов (белков и аминокислот, например, аспартата или глутамата), неспособных проникать через ионные каналы, и дефицитом их противоионов – катионов калия, способных проникать через «дежурные» калиевые ионные каналы.

ПП

- Из-за этого в клетке наблюдается избыток отрицательных ионов, и, следовательно, отрицательных зарядов, а в интерстиции – избыток положительного заряда. Величину отрицательного заряда в клетке и положительного заряда в межклеточном пространстве удастся предсказывать математически, но лишь для простых случаев, например для гигантского аксона кальмара или глиальной клетки.

Механизм электрогенеза

- Уравнение Гольдмана

Здесь R – газовая постоянная, T – температура, z – заряд иона, а F – константа Фарадея. Литерой p обозначается проницаемость иона.

$$V_m = \frac{RT}{zF} \ln \frac{p_K [K^+]_o + p_{Na} [Na^+]_o + p_{Cl} [Cl^-]_i}{p_K [K^+]_i + p_{Na} [Na^+]_i + p_{Cl} [Cl^-]_o}$$

- **Равновесный потенциал** – такой потенциал плазмолеммы клетки, при котором суммарный ток конкретного иона через мембрану равен нулю, несмотря на возможность отдельных ионов проникать через открытые каналы в обмен на такие же ионы, следующие в противоположном направлении.

Равновесный потенциал

- $E_K = -75$ мВ;
- $E_{Na} = +55$ мВ;
- $E_{Ca} = +150$ мВ;
- $E_{Cl} = -80$ мВ.

$$E_K = \frac{RT}{zF} \ln \frac{[K^+]_o}{[K^+]_i}$$

$$E_{Na} = \frac{RT}{zF} \ln \frac{[Na^+]_o}{[Na^+]_i}$$

Закон Ома $I=U/R$

- $i_{Na} = g_{Na} (V_m - E_{Na})$,
- где $g_{Na} = 1/R$ – проводимость, величина, обратная электрическому сопротивлению, измеряется в *сименсах*. Выражение в скобках называется движущей силой для ионов.
- $i_K = g_K (V_m - E_K)$

Направление ионного тока

- $i_K = g_K(V_m - E_K)$
- При $V_m = E_K$ ток равен 0
- При $V_m < E_K$ ток направлен наружу

- если клетка гиперполяризована, $V_m > E_K$ и ионы калия будут стремиться входить в клетку против концентрационного градиента до достижения равновесия.

12.1 MANY COMMON FEATURES UNDERLIE THE DIVERSITY OF BIOLOGICAL MEMBRANES

Membranes are as diverse in structure as they are in function. However, they do have in common a number of important attributes:

1. Membranes are *sheetlike structures*, only two molecules thick, that form *closed bimolecular* sheets between different compartments. The thickness of most membranes is between 60 Å (6 nm) and 100 Å (10 nm).

2. Membranes consist mainly of *lipids* and *proteins*. Their mass ratio ranges from 1:4 to 4:1. Membranes also contain *carbohydrates* that are linked to lipids and proteins.

3. Membranes are *fluid structures*, only two molecules thick. These *lipid bilayers* are barriers to the flow of *small molecules* between different

compartments. The thickness of most membranes is between 60 Å (6 nm) and 100 Å (10 nm). Proteins are embedded in lipid bilayers, which create suitable environments

for their action. Membranes also contain *carbohydrates* that are linked to lipids and proteins.

6. Membranes are *asymmetric*. The two faces of biological membranes always differ from each other.

7. Membranes are *fluid structures*. Lipid molecules diffuse rapidly in the plane of the membrane, as do proteins, unless they are anchored by specific interactions. In contrast, lipid molecules and proteins do not readily rotate

about their own axes. Membranes are *electrically polarized*, such that the inside is negative [typically, -60 millivolts (mV)]. Membrane potential plays a key role in transport, energy conversion, and excitability (Chapter 13).

4. *Specific proteins mediate distinctive functions of membranes*. Proteins serve as pumps, channels, receptors, energy transducers, and enzymes. Membrane proteins are embedded in lipid bilayers, which create suitable environments

for their action.

5. Membranes are *noncovalent assemblies*. The constituent protein and lipid molecules are held together by many noncovalent interactions, which are cooperative.

6. Membranes are *asymmetric*. The two faces of biological membranes always differ from each other.

7. Membranes are *fluid structures*. Lipid molecules diffuse rapidly in the plane of the membrane, as do proteins, unless they are anchored by specific interactions. In contrast, lipid molecules and proteins do not readily rotate

about their own axes. Membranes are *electrically polarized*, such that the inside is negative [typically, -60 millivolts (mV)]. Membrane potential plays a key role in transport, energy conversion, and excitability (Chapter 13).

4. *Specific proteins mediate distinctive functions of membranes*. Proteins serve as pumps, channels, receptors, energy transducers, and enzymes. Membrane proteins are embedded in lipid bilayers, which create suitable environments

for their action.

5. Membranes are *noncovalent assemblies*. The constituent protein and lipid molecules are held together by many noncovalent interactions, which are cooperative.

6. Membranes are *asymmetric*. The two faces of biological membranes always differ from each other.

7. Membranes are *fluid structures*. Lipid molecules diffuse rapidly in the plane of the membrane, as do proteins, unless they are anchored by specific interactions. In contrast, lipid molecules and proteins do not readily rotate about their own axes. Membranes are *electrically polarized*, such that the inside is negative [typically, -60 millivolts (mV)]. Membrane potential plays a key role in transport, energy conversion, and excitability (Chapter 13).







Спасибо за внимание!