**Биологически мембраны**

Реферат по молекулярной биологии выполнила Бизето М.Ф., студентка 1 курса ВЗО, группа В-151

Мурманский Государственный Технический Университет

Кафедра биологии

Мурманск 2001 год

**I. Строение мембран.**

Важнейшее условие существования клетки, и, следовательно, жизни – нормальное функционирование биологических мембран. Мембраны – неотъемлемый компонент всех клеток.

Все биологические мембраны имеют толщину от 5 до 10 нм, содержат белки липиды, соотношение между которыми варьирует в зависимости от происхождения мембраны. Кроме того, в них присутствуют углеводы, неорганические соли, вода и ряд других соединений; в некоторых мембранах обнаружены следы РНК (до 0,1%). У млекопитающих мембраны содержат особенно особенно большое количество фосфолипидов и холестерола. В настоящее время общепринятой моделью строения мембран является жидкостно-мозаичная, предложенная в 1972 году С.Синджером и Дж.Николсоном.

Структурной единицей мембраны является фослолипидный бислой. Фосфолипиды – амфипатичекие молекулы, т.е. в одной молекуле имеются как гидрофильные, так и гидрофобные участки. Фосфолипидный бислой образуется за счет гидрофобного воздействия между цепями остатков жирных кислот, входящих в состав липидов. Он представляет собой листок, состоящий из 2 слоев фосфолипидов, причём их полярные головки обращенеы к воде, а цепи остатков жирных кислот формируют внутреннюю гидрофобную среду. При встряхивании фосфолипидов с водой они образуют шарообразные мицеллы, где цепи остатков жирных кислот направлены в сторону, противоположную гидрофильной поверхности.

Липидный бислой с обеих сторон покрыт белками. В соответсвии с жидкой мозаичной моделью мембраны сами липиды и некоторые белки способны передвигаться в плоскости бислоя.

Мембранные белки выполняют несколько функций:

они могут переносить молекулы через мембрану;

являются рецепторами для химических агентов ( таких, так гормоны);

через свои разветвленные углеводные цепи обеспечивают межклеточное взаимодействие, а также распознавание антигенов;

действуют в качестве ферментов;

Белки могут быть интегральными, прочно встроенными в мембрану или ассоциированными. Последние непрочно или обратимо связаны с мембраной и способны отцеплятся даже при мягких воздействиях. Интегральные белки могут был ковалентно связаны концевой карбоксильной группой белка с фосфолипидами мембраны. Многие интегральные белки нерастворимы в воде. Они погружены в мембрану и удерживаются там тремя основными силами:

ионными взаимодействиями с полярными головками;

гидрофобными взаимодействиями с внутренней липидной частью мембраны;

специфическими взаимодействиями с холестеролом и другими молекулами мембраны.

Большинство интегральных белков пронизывают липидный бислой и имеют полярные участки с двух сторон.

Новейшие данные, полученные методом рентгеноструктурного анализа, показали, что цепи мембранных белков сворачиваются, по-видимому так, что –спиральные и -структурные участки оказываются погруженными в гидрофобную область мембраны; находящиеся вне мембраны части молекулы образованы преимущественно неупорядоченными структурами.

У мембран различают наружную и внутреннюю стороны, которые в большинстве случаев имеют неодинаковый состав, то есть мембраны асимметричны. Липиды и белки, расположенные на наружной стороне плазматической мембраны, обычно имеют ковалентно связанные с ними углеводы. Внутренняя сторона мембраны и внутриклеточные мембраны, как правило, лишены углеводов. Углеводная часть представлена полисахаридами, включающими обычно не более 15 моносахаридных остатков, которые часто образуют разветвленные структуры. В плазмалемме эукариотических клеток часто обнаруживаются галактоза, манноза, фукоза, N-ацетилглюкозамин, N-ацетилгалактозамин, арабиноза, ксилоза, нейраминовая кислота. Гликолипиды представлены гликозилдиацилглицеринами (преимущественно в бактериальных мембранах) и гликосфинголипидами: цереброзиды, ганглиозиды и др. (в основном у эукариотических клеток).

Мембрана представляет собой динамическую структуру. Наиболее подвижным компонентом в ней являются липиды. Они довольно свободно двигаются в плоскости липидного слоя (латеральное перемещение), меняя своих “соседей” в среднем 106 раз /сек. Молекулы белков также могут перемещаться латерально в плоскости мембраны. Возможно также, что белковые молекулы вращаются вокруг перпендикулярных и параллельных плоскости бислоя осей, что может иметь большое значение при функционировании макромолекул и мембран в целом.

Однако белки распределены в мембране не статистически, образуя участки с различными функциями. Иначе говоря, белковые молекулы не абсолютно свободно перемещаются в плоскости мембраны, поскольку могут существовать взаимодействия между отдельными белковыми молекулами и, кроме того, между белками мембран и цитоскелетом клетки: структурными белками, микрофиламентами, микротрубочками, примыкающими к мембране изнутри. В свою очередь расположение белковых молекул в мембране оказывает влияние на распределение и ориентацию липидных молекул в зависимости от сродства конкретных белков и липидов.

Подвижность мембранных молекул в значительной мере зависит от состава жирных кислот. Более упорядоченной и стабильной является структура мембран, содержащая большое число насыщенных жирных кислот в фосфолипидах, менее упорядоченной – содержащая значительные количества ненасыщенных жирных кислот. При оптимальных для жизнедеятельности живых организмов температурах мембрана, как правило, имеет жидкокристаллическое состояние (промежуточное между жидким и твердым). Это состояние обусловлено прежде всего наличием в мембранах системы липид – белок – вода, формирующей различного типа упорядоченные структуры, обладающие в то же время определенной подвижностью. Такое состояние мембран оказывает существенное влиянием на их функционирование и объясняет большую чувствительность к различным внешним факторам.

Соседние клетки одной ткани должны сообщаться друг с другом для того, чтобы координировать свою жизнедеятельность и функционировать как целое в соответствии со спецификой ткани. Такое сообщение достигается с помощью специальных коротких “трубочек”, которые собраны в дискообразные структуры в местах так называемых щелевых контактов. Каждая трубочка состоит из двух цилиндрических белковых молекул – коннексонов. Молекула – коннексона частично погружена в клеточную мембрану, а ее выступающая часть способна связываться в межклеточном пространстве с коннексоном соседней клетки, так что образуется непрерывный канал, соединяющий внутренне пространство двух клеток.

Химия мембран. Мембраны состоят из белков, липидов и некоторого количества гликолипидов и гликопротеинов (“глико-” означает присутствие углеводного остатка).

К основным липидам мембран эукариот относят холестерол, сфинголипиды и фосфоглицериды (глицерофосфолипиды). Среди фосфоглицеридов, которых в мембране больше всего, преобладают лецитин (фосфатидилхолин) и кефалин (фосфатидилэтаноламин). Амфипатические молекулы сфинголипидов содержат длинные цепи остатков жирных кислот и амидную связь, входящую в состав полярной головки. Такое соединение называется церамидом. В составе гликосфинголипидов присутствует остаток сахара (глюкозы или галактозы), связанный с церамидом.к гликосфинголипидам относятся цереброзиды. Представитель цереброзидов, галактоцереброзиды, встречаются главным образом в центральной нервной системе.

Жесткие молекулы холестерола погружены в мембрану между молекул фосфолипидов. Гидрофобное четырехчленное стероидное кольцо молекулы холестерола взаимодействует с цепями остатков жирных кислот, входящих в состав фосфолипидов мембраны. В эукариотических клетках холестерол ограничивает текучесть мембраны при температуре 370 С. при более низких температурах он, наоборот, способствует поддержанию текучести мембраны, препятствуя слипанию углеводородных цепей. Текучесть мембраны зависит не только от содержания холестерола, но также от температуры и липидного состава. Наличие коротких ненасыщенных жирных кислот повышает текучесть. По некоторым данным, текучесть мембран ряды клеток зависит от диеты..

Мембраны разщличных клеток и внутриклеточных органелл обладают определенной специфичностью, обусловленной их строением, химическим составом и функциями. Выделяют следующие основные группы мембран у эукариотических организмов:

плазматическая мембрана (наружная клеточная мембрана, плазмалемма),

ядерная мембрана,

эндоплазматический ретикулум,

мембраны аппарата Гольджи, митохондрий, хлорпластов, миелиновых оболочек,

возбудимые мембраны.

У прокариотических организмов помимо плазматической мембраны существуют внутрицитоплазматические мембранные образования, у гетеротрофных прокариот они называются мезосомами. Последние образуются инвагинацией (впячиванием) внуть наружной клеточной мембраны и в некоторых случаях сохраняют с ней связь.

Мембрана эритроцитов. Хороший объект для изучения строения и свойств плазмалеммы представляют собой мембраны эритроцитов, их сравнительно легко получить в чистом виде, поскольку эритроциты не содержат внутриклеточных мембран. Эритроцитарная мембрана состоит из белков (50%), липидов (40%) и углеводов (10%). Основная часть углеводов (93%) связана с белками, остальная – с липидами.

В мембране липиды расположены асимметрично в отличие от симметричного расположения в мицеллах. Например, кефалин находится преимущественно во внутреннем слое липидов. Такая асимметрия поддерживается, по-видимому, за счет поперечного перемещения фосфолипидов в мембране, осуществляемого с помощью мембранных белков и за счет энергии метаболизма. Спонтанный переворот (флип-флоп) сфинголипидов и фосфоглицеридов в мембран – это процесс медленный, затрудненный неспособностью полярных головок проникать через годрофобный бислой. Он протекает в течение нескольких дней или недель.

Во внутреннем слое эритроцитарной мембраны находятся в основном сфингомиелин, фосфатидилэтаноламин, фосфатидилсерин, в наружной – фосфатидилхолин.

Мембрана эритроцитов содержит интегральный гликопротеин гликофорин, состоящий из 131 аминокислотного остатка и пронизывающий мембрану, и тек называемый белок полосы 3 (название произошло от его подвижности при электрофорезе в полиакриламидном геле). Состоящий из 900 аминокислотных остатков белок полосы 3, вероятно, участвует в облегченной диффузии анионов гидрокарбоната (НСО3 -) и СL через мембрану. Он связан в цитозоле с периферическим белком анкирином, который в свою очередь связан с белком спектрином, выполняющим структурную роль. Он прочно ассоциирован с актиноподобными белками эритроцитарной мембраны, образуя сходную с актомиозином АТФ-зависимую систему. Спектрин и анкирин входят в состав цитоскелета эритроцитов.

Углеводные компоненты гликофорина выполняют рецепторную функцию для вирусов гриппа, фитогемагглютининов, ряда гормонов.

В эритроцитарной мембране обнаружен и другой интегральный белок, содержащий мало углеводов и пронизывающий мембрану. Его называют туннельным белком (компонент а), так как предполагают, что он образует канал для анионов. Периферическим белком, связанным с внутренней стороной эритроцитарной мембраны, является спектрин.

1.3. Миелиновые мембраны, окружающие аксоны нейронов, многослойны, в них присутствует большое количество липидов (около 80%, половина из них – фосфолипидов). Белки этих мембран важны для фиксации лежащих друг над другом мембранных солев.

1.4. Мембраны хлоропластов. Хлоропласты покрыты двухслойной мембраной. Наружная имеет некоторое сходство с таковой у митохондрий. Помимо этой поверхностной мембраны в хлоропластах имеется внутренняя мембранная система – ламеллы. Ламеллы образуют или уплощенные пузырьки – тилакоиды, которые, располагаясь друг над другом, собираются в пачки (граны) или формируютмембранную систему стромы (ламеллы стромы). Ламеллы гран и стромы наружной стороне мембраны тилакоидов сосредоточены гидрофильные группировки, галакто- и сульфолипидов. Фитольная часть молекулы хлорофилла погружена в глобулу и находится в контакте в гидрофобными группами белков и липидов. Порфириновые ядра хлорофилла в основном локализованы между соприкасающимися мембранами тилакоидов гран.

1.5. Внутренняя (цитоплазматическая) мембрана бактерий по структуре сходна с внутренними мембранами хлоропластов и митохондрий. В ней локализованы ферменты дыхательной цепи, окислительного фосфорилирования, активного транспорта; ферменты, участвующие в образовании компонентов мембраны, например, гликозилтрансфераза, катализирующие синтез липополисахаридов наружной мембраны. Преобладающим компонентом бактериальных мембран являются белки: соотношение белок/липид (по массе) равно 3:1. Состав белков мембраны регулируется в зависимости от потребностей клетки и внешней среды. Наружная мембрана грамотрицательных бактерий по сравнению с цитоплазматической содержит меньшнн количество различных фосфолипидов и белков. Обе мембраны различаются по липидному составу. Во внешней мембране находятся белки, образующие поры для проникновения многих низкомолекулярных веществ. Характерным компонентом наружной мембраны является также специфический липополисахарид. Ряд белков наружной мембраны служит рецепторами для фагов.

1.6. Мембрана вирусов. Среди вирусов мембранные структуры характерны для содержащих нуклеокапсид, который состоит из белка и нуклеиновой кислоты. Это “ядро” вирусов окружено мембраной (оболочка). Она также состоит из двойного слоя липидов с включенными в него гликопротеинами, расположенными в основном на поверхности мембраны. У ряда вирусов (того-, микровирусы) в мембраны входит 70-80% всех белков, остальные белки содержатся в нуклеокапсиде.

Белки вирусных мембран – это специфические белки,. Например гемагглютинин, нейраминидаза. Значительную часть массы вирусной мембраны составляют углеводы. Специфичность олигосахаридов на поверхности вируса определяется в некоторой степени клеткой-хозяином, так как в присоединении углеводов к белкам оболочки участвуют трансферазы сахаров клеток-хозяев. Липиды вирусных мембран также происходят от мембран инфицированных клеток.

**Функции мембран.**

Мембраны выполняют большое число различных функций:

мембраны определяют форму органеллы или клетки;

барьерная: контролируют обмен растворимых веществ (например, ионов Na+ , K+ , Cl- ) между внутренним и наружным компартментом;

энергетическая: синтез АТФ на внутренних мембранах митохондрий и фотосинтез в мембранах хлоропластов; формируют поверхность для протекания химических реакций (фосфорилирование на митохондриальных мембранах);

являются структурой, обеспечивающей распознавание химических сигналов (на мембране расположены рецепторы гормонов и нейромедиаторов);

играют роль в межклеточном взаимодействии и способствуют передвижению клеток.

Транспорт через мембрану.

Мембрана обладает избирательной проницаемостью для растворимых веществ, что необходимо для:

отделения клетки от внеклеточной среды;

обеспечения проникновения в клетку и удержания в ней необходимых молекул (таких, как липиды, глюкоза и аминокислоты), а также удаления из клетки продуктов метаболизма (в том числе ненужных);

поддержания трансмембранного градиента ионов.

Внутриклеточные органеллы также могут обладать избирательно проницаемой мембраной. Например, в лизосомах мембрана поддерживает концентрацию ионов водорода (Н+) в 1000-10000 раз больше, чем в цитозоле.

Транспорт через мембрану может быть пассивным, облегченным или активным.

1.1. Пассивный транспорт – это движение молекул или ионов по концентрационному либо электрохимическому градиенту. Это может быть простая диффузия, как в случае проникновения через плазматическую мембрану газов (например О2 и СО2 ) или простых молекул (этанола). При простой диффузии растворенные во внеклеточной жидкости небольшие молекулы последовательно растворяются в мембране и затем во внутриклеточной жидкости. Указанный процесс неспецифичен, при этом скорость проникновения через мембрану определяется степенью гидрофобности молекулы, то есть ее жирорастворимостью. Скорость диффузии через липидный бислой прямо пропорциональна гидрофобности, а также трансмембранному градиенту концентрации или электрохимическому градиенту.

1.2. Облегченная диффузия – это быстрое движение молекул через мембрану с помощью специфических мембранных белков, называемых пермеазами. Этот процесс специфичен, он протекает быстрее простой диффузии, но имеет ограничение скорости транспорта.

Облегченная диффузия обычно характерна для водорастворимых веществ. Большинство (если не все) мембранных переносчиков являются белками. Конкретный механизм функционирования переносчиков при облегченной диффузии исследован недостаточно. Они могут, например, обеспечивать перенос путем вращательного движения в мембране. В последнее время появились сведения, что белки-переносчики при контакте с транспортируемым веществом изменяют свою конформацию, в результате в мембране открываются своеобразные “ворота”, или каналы. Эти изменения происходят за счет энергии, высвобождающейся при связывании транспортируемого вещества с белком. Возможен также перенос эстафетного типа. В этом случае сам переносчик остается неподвижным, а ионы мигрируют вдоль него от одной гидрофильной связи к другой.

Моделью переносчика такого типа может служить антибиотик грамицидин. В липидном слое мембраны его длинная линейная молекула принимает форму спирали и образует гидрофильный канал, по которому может мигрировать по градиенту ион К.

Получены экспериментальные доказательства существования природных каналов в биологических мембранах. Транспортные белки отличаются высокой специфичностью по отношению к переносимому через мембрану веществу, по многим свойствам напоминая ферменты. Они обнаруживают большую чувствительность к рН, конкурентно ингибируются соединениями, близкими по структуре к переносимому веществу, и неконкурентно – агентами, изменяющими специфически функциональные группы белков.

Облегченная диффузия отличается от обычной не только скоростью, но и способностью к насыщению. Увеличение скорости переноса веществ происходит пропорционально росту градиента концентрации только до определенных пределов. Последний определяется “мощностью” переносчика.

1.3. Активный транспорт – это движение ионов или молекул через мембрану против градиента концентрации за счет энергии гидролиза АТФ. Имеются три основных типа активного транспорта ионов:

натрий-калиевый насос – Na+ /K+–аденозинтрифосфатаза (АТФаза), переносящая Na+ наружу, а K+ внутрь;

кальциевый (Са2+) насос – Са2+-АТФаза, которая транспортирует Са2+ из клетки или цитозоля в саркоплазматический ретикулум;

протонный насос – Н+-АТФаза. Созданные активным транспортом градиенты ионов могут быть использованы для активного транспорта других молекул – таких, как некоторые аминокислоты и сахара (вторичный активный транспорт).

Котранспорт – это транспорт иона или молекулы, сопряженный с переносом другого иона. Симпорт – одновременный перенос обеих молекул в одном направлении; антипорт – одновременный перенос обеих молекул в противоположных направлениях. Если транспорт не сопряжен с переносом другого иона, этот процесс называется унипортом. Котранспорт возможен как при облегченной диффузии, так и в процессе активного транспорта.

Глюкоза может транспортироваться путем облегченной диффузии по типу симпорта. Ионы Cl- и HCO3- транспортируются через мембрану эритроцитов путем облегченной диффузии переносчиком, называемым полосой 3, по типу антипорта. При этом Cl- и HCO3- переносятся в противоположных направлениях, а направление переноса определяется преобладающим градиентом концентрации.

Активный транспорт ионов против градиента концентрации требует энергии, выделяемой при гидролизе АТФ до АДФ: АТФ 🡪 АДФ + Ф (неорганический фосфат). Для активного транспорта, как и для облегченной диффузии, характерны: специфичность, ограничение максимальной скорости (то есть кинетическая кривая выходит на плато) и наличие ингибиторов. В качестве примера можно привести первичный активный транспорт, осуществляемый Na+ /K+ - АТФазой. Для функционирования этой фрментной системы антипорта необходимо наличие Na+ , K+ и ионов магния. Она присутствует практически во всех клетках животных, причем ее концентрация особенно высока в возбудимых тканях (например, в нервах и мышцах) и в клетках, принимающих активное участие в движении осуществляемый Na+ через плазматическую мембрану (например, в корковом слое почек и слюнных железах).

Сам фермент АТФаза представляет собой олигомер, состоящий из 2 α-субъедениц по 110 кД и 2 гликопротеиновых β-субъдениц по 55 кД каждая.. при гидролизе АТФ происходит обратимое фосфорилирование определенного остатка аспартата на α-субъеденице с образованием β-аспартамилфосфата.. Для фосфорилирования необходимы Na+ и Мg2+, но не K+, тогда как для дефосфорилирования необходим K+, но не Na+ или Мg2+. Описаны два конформационных состояния белкового комплекса с различным энергетическим уровнем, которые принято обозначать Е1 и Е2 , поэтому АТФазу называют также переносчиком типа Е1 - Е2 . Сердечные гликозиды, например дигоксин и уабаин, подавляют активность АТФазы.. Уабаин вследствие хорпошой растворимости в воде широко применяют в экспериментальных исследованиях для изучения натриевого насоса.

Общепринятое представлени о работе Na+ /K+ - АТФазой , сводится к следующему. Ионы Na и АТФ присоединяются к молекуле АТФазы в присутствии Мg2+. Связывание ионов Na запускает реакцию гидролиза АТФ, в результате которой образуются АДФ и фосфорилированная форма фермента. Фосфорилирование индуцирует переход ферментативного белка в новое конформационное состояние и участок или участки, несущие Na, оказываются обращенными к внешней среде. Здесь Na+ обменивается на K+, так как для фосфорилированной формы ферментахарактерно высокое сродство к ионам К. обратный переход фермента в исходную конформацию инициируется гидролитическим отщеплением фосфорильной группы в виде неорганического фосфата и сопровождается освобождением K+ во внутреннее пространство клетки. Дефосфорилированный активный центр фермента способен присоединить новую молекулу АТФ, и цикл повторяется.

Количества поступивших в клетку в результате работы насоса ионов К и Na не равны между собой. На три выведенных иона Na приходится два введенных иона К при одновременном гидролизе одной молекулы АТФ. Открывание и закрывание канала на противоположных сторонах мембраны и чередующееся изменение эффективности связывания Na и К обеспечиваются энергией гидролиза АТФ. Транспортируемые ионы – Na и К - кофакторы данной ферментативной реакции. Теоретически можно представить самые различные насосы, действующие по этому принципу, хотя в настоящее время известны лишь немногие из них.

1.4. Транспорт глюкозы. Транспорт глюкозы может происходить по типу как облегченной диффузии, так и активного транспорта, причем в первом случае он протекает как унипорт, во втором – как симпорт. Глюкоза может транспортироваться в эритроциты путем облегченной диффузии. Константа Михаэлиса (Кm) для транспорта глюкозы в эритроциты составляет приблизительно 1,5 ммоль/л (то есть при этой концентрации глюкозы около 50% имеющихся молекул пермеазы будет связано с молекулами глюкозы). Поскольку концентрация глюкозы в крови человека составляет 4-6 ммоль/л, поглощение ее эритроцитами происходит практически с максимальной скоростью. Специфичность пермеазы проявляется уже в том, что L-изомер почти не транспортируется в эритроциты в отличие от D-галактозы и D-маннозы, но для достижения полунасыщения транспортной системы требуются более высокие их концентрации. Оказавшись внутри клетки, глюкоза подвергается фосфорилированию и более не способна покинуть клетку. Пермеазу для глюкозы называют также D-гексозной пермеазой. Она представляет собой интегральный мембранный белок с молекулярной массой 45кД.

Глюкоза может также транспортироваться Na+ -зависимой системой симпорта, обнаруженной в плазматических мембранах ряда тканей, в том числе в канальцах почек и эпителии кишечника. При этом одна молекула глюкозы переносится путем облегченной диффузии против градиента концентрации, а один ион Na – по градиенту концентрации. Вся система в конечном счете функционирует за счет насосной функции Na+ /K+ - АТФазы. Таким образом, симпорт является вторичной системой активного транспорта. Аминокислоты транспортируются аналогичным образом.

1.5. Ca2+ –насос представляет собой систему активного транспорта типа Е1 – Е2 , состоящую из интегрального мембранного белка, который в процессе переноса Ca2+ фосфорилируется по остатку аспартата. При гидролизе каждой молекулы АТФ происходит перенос двух ионов Ca2+. В эукариотических клетках Ca2+ может связываться с кальцийсвязывающим белком, называемым кальмодулином, и весь комплекс связывается с Ca2+-насосом. К Ca2+-связывающим белкам отнсятся также тропонин С и парвальбумин.

Ионы Са, подобно ионам Na, активно выводятся из клеток Ca2+-АТФазой. Особенно большое количество белка кальциевого насоса содержат мембраны эндоплазматического ретикулума. Цепь химических реакций, ведущих к гидролизу АТФ и перебросу Ca2+ , может быть записана в виде следующих уравнений:

Mg2+

2Сан + АТФ + Е1 ⇔ Са2 – Е – Р + АДФ

Mg2+

Са2 – Е – Р ⇔ 2Савн  + PO43- + Е2

Е2 ⇔ Е1

Где Сан  - Ca2+  , находящийся снаружи;

Савн  - Ca2+  , находящийся внутри;

Е1  и Е2 - различные конформации фермента переносчика, переход которых из одной в другую связан с использованием энергии АТФ.

Система активного вывода Н+ из цитоплазмы поддерживается двумя типами реакций: деятельностью электрон-транспортной цепи (редокс-цепи) и гидролизом АТФ. Оба – и редокс- и гидролитический Н+-насосы – находятся в мембранах, способных превращать световую или химическую энергию в энергию ΔμН+ (то есть плазматических мембранах прокариот, сопрягающих мембранах хлоропластов и митохондрий). В результате работы Н+ АТФазы и/или редокс-цепи транслоцируются протоны, и на мембране возникает протондвижущая сила (ΔμН+). Электрохимический градиент ионов водорода, как показывают исследования, может быть использован для сопряженного транспорта (вторичный активный транспорт) большого числа метаболитов – анионов, аминокислот, сахаров и т.д.

С активностью плазматической мембраны связаны обеспечивающие поглощение клеткой твердых и жидких веществ с большой молекулярной массой, - фагоцитоз и пиноцитоз (от герч. фагос – есть, пинос – пить, цитос – клетка). Клеточная мембрана образует карманы, или впячивания, которые втягивают вещества извне. Затем такие впячивания отшнуровываются и окружают мембраной капельку внешней среды (пиноцитоз) или твердые частицы (фагоцитоз). Пиноцитоз наблюдается в самых разнообразных клетках, особенно в тех органах, где происходят процессы всасывания.