

Содержание:

Определение биологической мембраны – стр. 3

Строение биологической мембраны – стр. 5 - 7

Виды биологических мембран – стр. 4 - 5

Свойства биологических мембран – стр. 5

Функции биологических мембран – стр. 4 - 5

Пассивный транспорт: виды – стр. 12 - 16

Осмоз. Роль в живых системах – стр. 13 - 16

Активный транспорт: виды – стр. 16 - 19

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ МЕМБРАН. ЛИПИДЫ БИОМЕМБРАН. МЕХАНИЗМЫ ТРАНСПОРТА ВЕЩЕСТВ ЧЕРЕЗ БИОМЕМБРАНЫ

1. Многообразие мембранных структур и выполняемых ими функций.
2. Строение липидов, входящих в состав клеточных мембран: формулы фосфолипидов, гликолипидов, холестерина. Амфипатические свойства липидов мембран.
3. Белки мембран (интегральные, периферические): особенности структуры, свойства, функции. Взаимодействия белков и липидов в биологических мембранах.
4. Асимметрия мембран (примеры). Способность белков и липидов мембран к латеральной диффузии. Ограниченная возможность поперечной диффузии в мембранах.
5. Транспорт веществ через мембраны: простая и облегчённая диффузия, активный транспорт, экзо- и эндоцитоз, их особенности.
6. Na^+ , K^+ -АТФ-аза, механизм действия, роль в поддержании трансмембранного потенциала и возбудимости мембраны.

Раздел 9.1 Классификация липидов и их роль в организме.

9.1.1. Из курса биоорганической химии известно, что *липиды* – это большая группа соединений, которые существенно различаются по своему химическому строению и биологической роли. Общими признаками липидов являются:

нерастворимость в воде;

хорошая растворимость в неполярных растворителях (эфир, хлороформ, бензол);

наличие в структуре высших углеводородных радикалов;

распространённость в живых организмах.

Основные классы липидов представлены на рисунке 9.1.

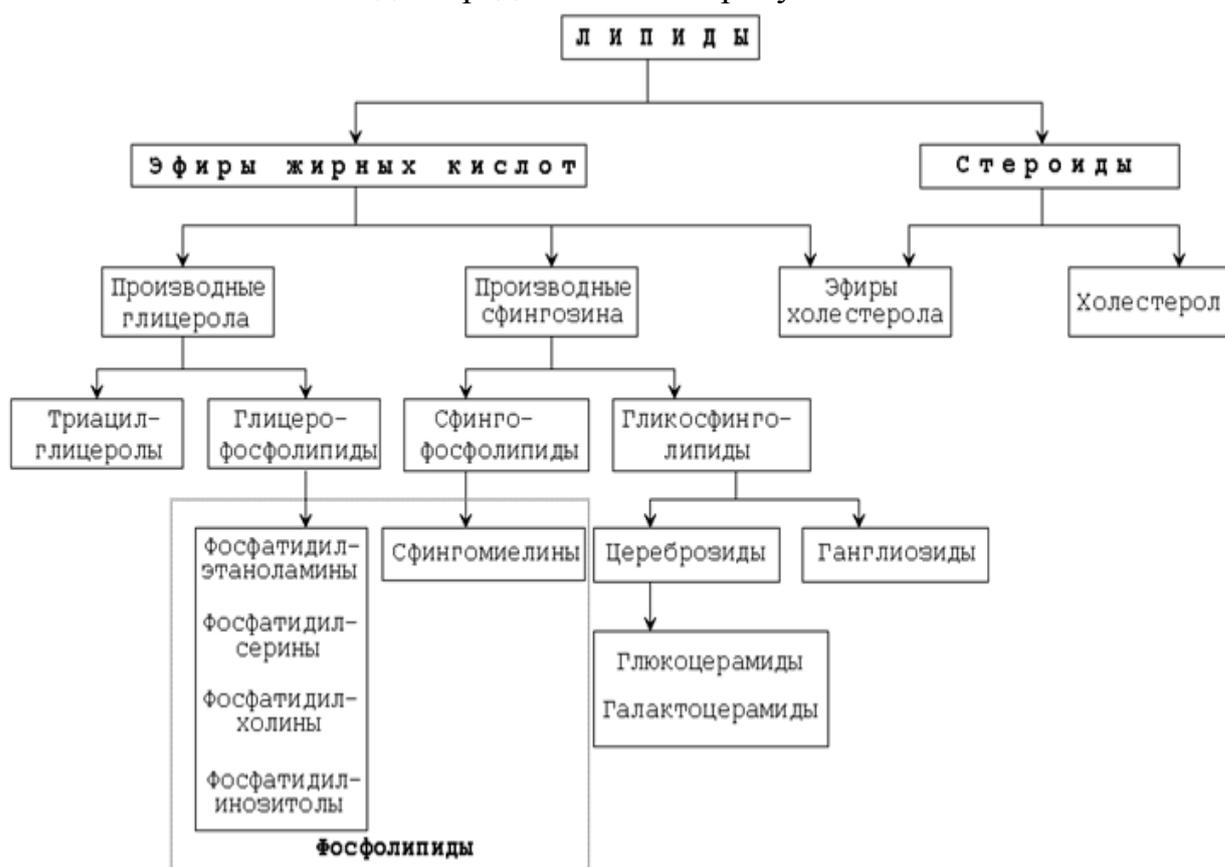


Рисунок 9.1. Основные классы липидов.

9.1.2. Липиды выполняют в организме ряд функций. Главными из них являются следующие:

Энергетическая функция – при окислении липидов в организме выделяется энергии больше, чем при распаде такого же количества углеводов или белков. Источниками энергии служат **триацилглицеролы** и **свободные жирные кислоты**.

Структурная функция – липиды образуют основу клеточных мембран и липопротеинов крови. В образовании этих структур участвуют **фосфолипиды**, **гликолипиды** и **холестерол**.

Защитная функция – тканевые липиды (**триацилглицеролы**) предохраняют внутренние органы от механических, термических и других воздействий.

Регуляторная функция - липиды служат источниками биологически активных веществ, в частности, витаминов и гормонов. Например, **холестерол** является предшественником желчных кислот, надпочечниковых и половых гормонов, витамина D₃; **арахидоновая кислота**, которая относится к жирным кислотам, может превращаться в простагландины и другие гормоноподобные вещества.

9.2.1. Биологические мембраны – сложные надмолекулярные структуры, окружающие все живые клетки и образующие в них замкнутые, специализированные компартменты – органеллы.

Основные разновидности биологических мембран представлены на рисунке 9.2. Мембрану, ограничивающую цитоплазму клетки снаружи, называют цитоплазматической или плазматической мембраной (1). Название внутриклеточных мембран обычно происходит от названия ограничиваемых или образуемых ими субклеточных структур. Различают ядерную (2), митохондриальную (3), лизосомальную (4) мембраны, мембраны комплекса Гольджи (5), эндоплазматический ретикулум (6) и другие.

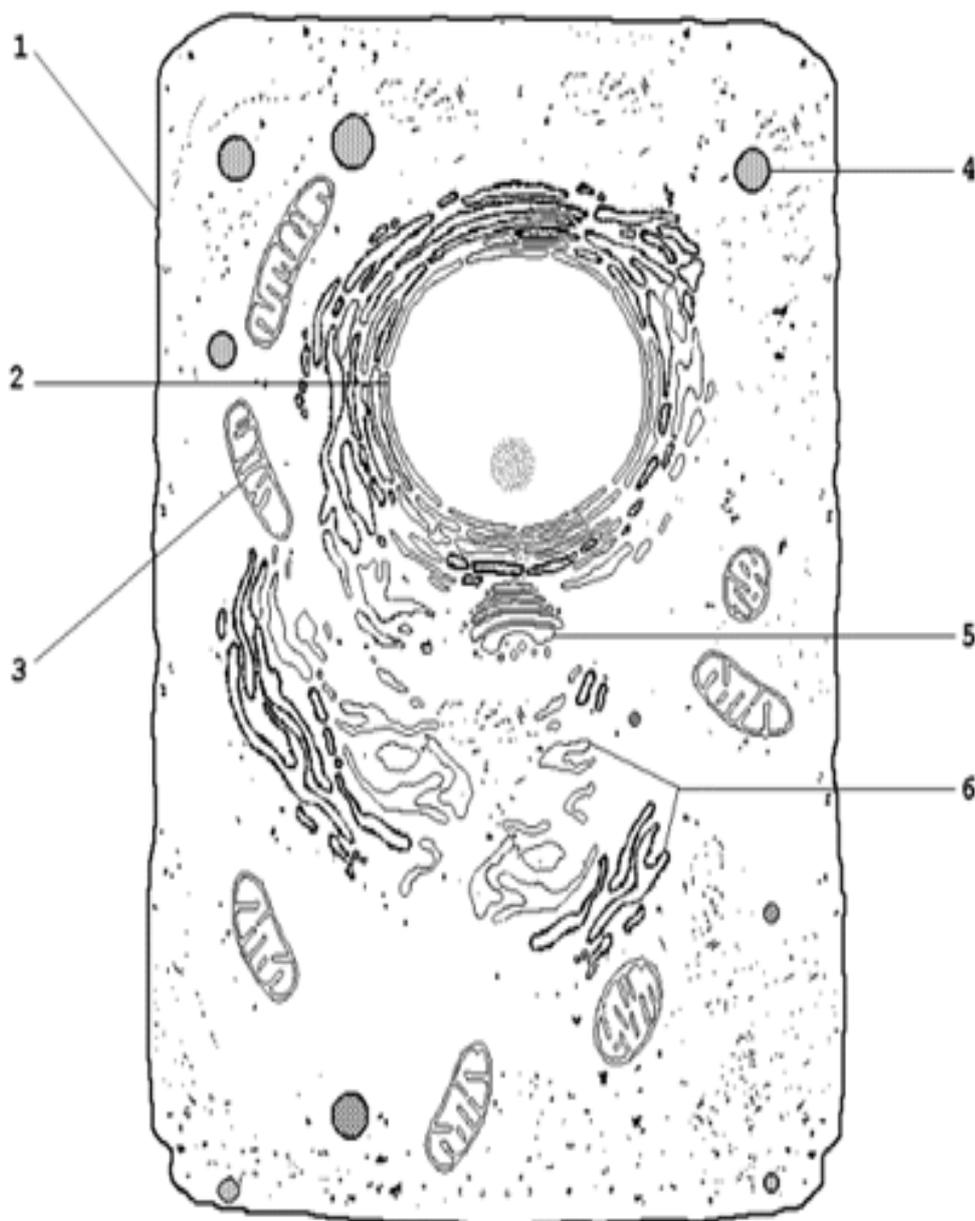


Рисунок 9.2. Схематическое изображение органелл животной клетки (объяснения в тексте).

9.2.2. Некоторые примеры функций биологических мембран.

Плазматическая мембрана – ограничивает содержимое клетки от внешней среды; осуществляет контакт с другими клетками, получение, обработку и передачу информации внутрь клетки, поддержание постоянства внутренней среды.

Ядерные мембраны (внешняя и внутренняя) – образуют ядерную оболочку, которая отделяет хромосомный материал от цитоплазматических органелл; через поры ядерной оболочки происходит транспорт белков и нуклеиновых кислот в ядро и из ядра.

Митохондриальные мембраны – осуществляют преобразование энергии в ходе окислительного фосфорилирования, синтез АТФ.

Лизосомальные мембраны – ограничивают гидролитические ферменты от цитоплазмы клетки, препятствуют самоперевариванию (аутолизу) клеток, способствуют поддержанию постоянства рН среды в лизосомах.

Мембраны эндоплазматического ретикулума – принимают участие в образовании новых мембран, осуществляют синтез белков, липидов, полисахаридов, окисление гидрофобных метаболитов и ксенобиотиков.

Раздел 9.3 Состав и строение мембран.

9.3.1. Все мембраны по своей организации и составу обнаруживают ряд общих свойств. Они:

состоят из липидов, белков и углеводов;

являются плоскими замкнутыми структурами;

имеют внутреннюю и внешнюю поверхности (асимметричны);

избирательно проницаемы.

9.3.2. Схема строения биологической мембраны, представлена на рисунке 9.3.

Основу мембраны составляет **липидный бислой** – двойной слой молекул липидов, которые обладают свойством **амфифильности** (содержат как гидрофильные, так и гидрофобные функциональные группы). В липидном бислое гидрофобные участки молекул взаимодействуют между собой, а гидрофильные участки обращены в окружающую водную среду.

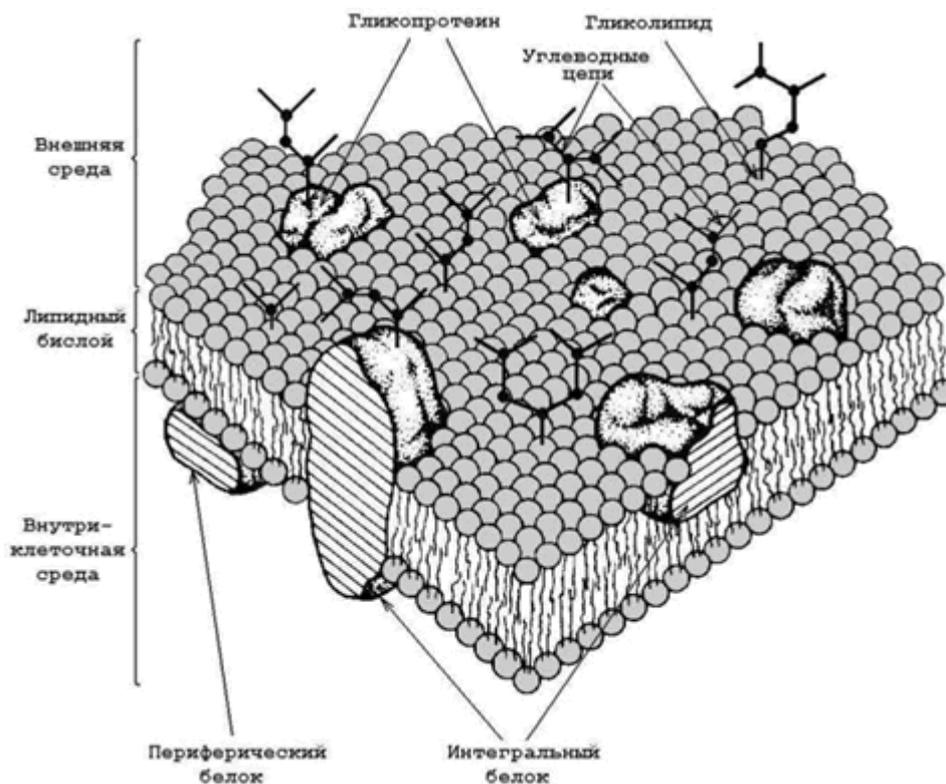


Рисунок 9.3. Схема строения биологической мембраны (по Сингеру и Николсону).

Мембранные липиды выполняют роль растворителя мембранных **белков**, создавая жидкую среду, в которой они могут функционировать. По степени влияния на структуру бислоя и по силе взаимодействия с ним мембранные белки делят на *интегральные* и *периферические*. Важнейшие особенности интегральных и периферических белков представлены в таблице 9.1.

Таблица 9.1

Характеристика мембранных белков

Интегральные белки

Глубоко внедрены в мембранную структуру и не могут быть удалены из мембраны без её разрушения.

Амфифильные структуры, погружённая часть – гидрофобна, концевые участки – гидрофильны.

Удерживаются в липидном бислое за счёт гидрофобных взаимодействий углеводородными жирными кислотами.

Периферические белки

Локализованы на поверхности бислоя и экстрагируются растворами солей или просто водой.

Глобулярные гидрофильные структуры.

Удерживаются на поверхности бислоя за счёт ионных взаимодействий с полярными участками фосфолипидов и интегральных белков.

По выполняемым функциям белки в составе мембран делятся на структурные; каталитические; рецепторные; транспортные.

Количество белков в мембранах могут существенно отличаться. Например, в миелиновой мембране, предназначенной для изоляции нервных волокон, белки составляют только 25% массы мембраны, а в мембранах митохондрий, связанных с процессами окислительного фосфорилирования, на долю белков приходится около 75% массы. В плазматической мембране доля белков и липидов примерно одинаковы.

Углеводы в составе мембран не представлены самостоятельными соединениями, а обнаруживаются только в соединении с белками (гликопротеины) или липидами (гликолипиды). Длина углеводных цепей колеблется от двух до восемнадцати остатков моносахаридов. Большая часть углеводов расположена на наружной поверхности плазматической мембраны. Функции углеводов в биомембранах – контроль за межклеточными взаимодействиями, поддержание иммунного статуса, рецепция, обеспечение стабильности белковых молекул в мембране.

Раздел 9.4 Липидный состав мембран

9.4.1. Как уже упоминалось (9.1), компонентами липидов являются остатки жирных кислот и одно- или многоатомных спиртов. Примеры жирных кислот, встречающихся в составе липидов мембран, представлены на рисунке 9.4. Выучите эти формулы.

Насыщенные жирные кислоты:
(без двойных связей)

пальмитиновая кислота	$C_{15}H_{31}COOH$
стеариновая кислота	$C_{17}H_{35}COOH$

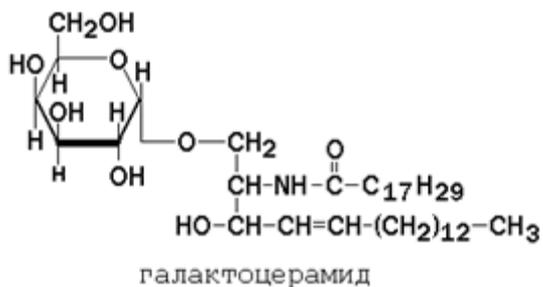
Мононенасыщенные жирные кислоты:
(с одной двойной связью)

олеиновая кислота	$C_{17}H_{33}COOH$
пальмитоолеиновая кислота	$C_{15}H_{29}COOH$

Полиненасыщенные жирные кислоты:
(с двумя и более двойными связями)

линолевая кислота	$C_{17}H_{31}COOH$
линоленовая кислота	$C_{17}H_{29}COOH$
арахидоновая кислота	$C_{19}H_{31}COOH$

Например, цереброзиды содержат в первом положении остаток глюкозы или галактозы:



а ганглиозиды содержат цепочку из нескольких остатков сахаров, одним из которых обязательно является сиаловая кислота.

Холестерол (рисунок 9.7) – одноатомный циклический спирт. Это один из главных компонентов плазматической мембраны клеток млекопитающих, в меньшем количестве может присутствовать также в митохондриях, мембранах комплекса Гольджи, ядерных мембранах. Особенно много его в нервной ткани.

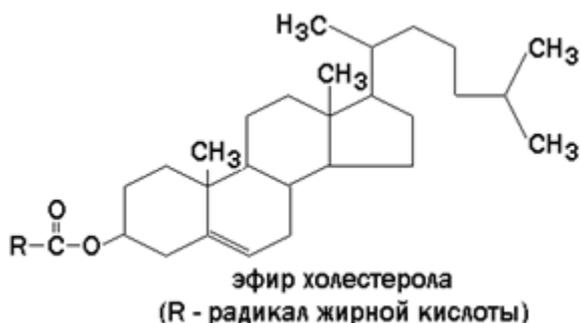
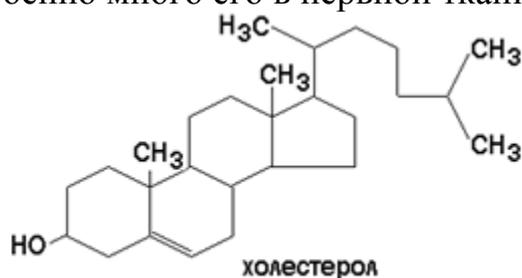


Рисунок 9.7. Структурные формулы холестерина и его эфира.

9.4.3. Как уже было сказано, характерной особенностью мембранных липидов является их **амфифильность** – наличие в молекуле одновременно гидрофобных и гидрофильных участков. Гидрофобная часть молекулы представлена остатками жирных кислот и боковой цепью сфингозина.

Гидрофильные участки представлены в фосфолипидах фосфорилированным спиртом, а в гликолипидах – остатками сахаров. Амфифильность холестерина выражена слабо – циклическая

структура и боковой радикал гидрофобны, и только гидроксильная группа гидрофильна.

Амфифильность мембранных липидов определяет характер их поведения в водной среде. Слипание гидрофобных участков молекул приводит к образованию упорядоченных замкнутых структур – **мицелл**, в которых гидрофобные области защищены от воды, а гидрофильные обращены в водную среду.

Молекулы холестерина встраиваются между радикалами жирных кислот гидрофобной части бислоя, а его гидроксильная группа примыкает к гидрофильным головкам фосфолипидов. Такая структура, стабилизированная нековалентными гидрофобными взаимодействиями, термодинамически очень устойчива и лежит в основе формирования биологических мембран.

9.4.4. Замкнутый липидный бислой определяет основные свойства мембран:

1) **текучесть** – зависит от соотношения насыщенных и ненасыщенных жирных кислот в составе мембранных липидов. Гидрофобные цепочки насыщенных жирных кислот ориентированы параллельно друг другу и образуют жёсткую кристаллическую структуру (рисунок 9.8, а). Ненасыщенные жирные кислоты, имеющие изогнутую углеводородную цепь, нарушают компактность упаковки и придают мембране бóльшую жидкость (рисунок 9.8, б). Холестерол, встраиваясь между жирными кислотами, уплотняет их и повышает жёсткость мембран.

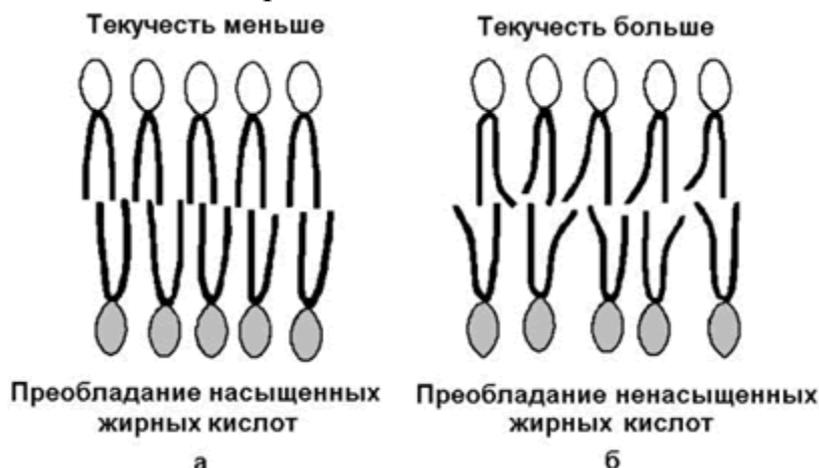


Рисунок 9.8. Влияние жирнокислотного состава фосфолипидов на текучесть липидного бислоя.

2) **латеральная диффузия** – свободное перемещение молекул относительно друг друга в плоскости мембран (рисунок 9.9,а).

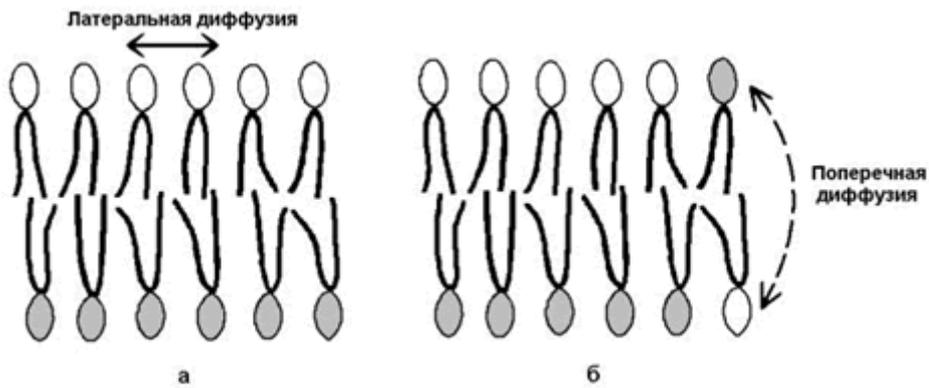


Рисунок 9.9. Виды перемещений фосфолипидных молекул в липидном бислое.

3) **ограниченная способность к поперечной диффузии** (переходу молекул из наружного слоя во внутренний и наоборот, см. рисунок 9.9, б), что способствует сохранению **асимметрии** – структурно-функциональных различий наружного и внутреннего слоёв мембраны.

4) **непроницаемость** замкнутого бислоя для большинства водорастворимых молекул.

Раздел 9.5 Трансмембранный перенос веществ.

9.5.1. Одна из главных функций мембран – участие в переносе веществ. Этот процесс обеспечивается при помощи трёх основных механизмов: простой диффузией, облегчённой диффузией и активным транспортом (рисунок 9.10). Запомните важнейшие особенности этих механизмов и примеры транспортируемых веществ в каждом случае.

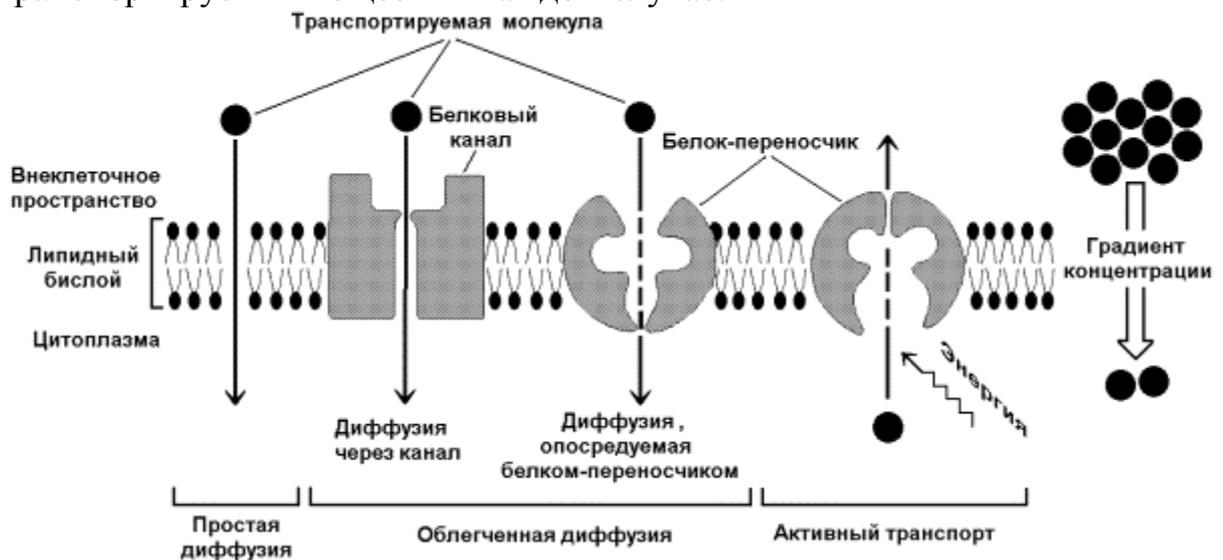


Рисунок 9.10. Механизмы транспорта молекул через мембрану
Пассивный транспорт

Виды:

- 1. Осмос** — движение молекул воды (растворителя) через мембрану из области меньшей в область большей концентрации растворенного вещества.

Осмотическим давлением называется то наименьшее давление, которое необходимо приложить к раствору для того, чтобы предотвратить перетекание растворителя через мембрану в раствор с большей концентрацией вещества.

Молекулы растворителя, как и молекулы любого другого вещества, приводятся в движение силой, возникающей вследствие разности химических потенциалов. Когда какое-либо вещество растворяется, химический потенциал растворителя уменьшается. Поэтому в области, где концентрация растворенного вещества выше, химический потенциал растворителя ниже. Таким образом, молекулы растворителя, перемещаясь из раствора с меньшей в раствор с большей концентрацией, движутся в термодинамическом смысле «вниз», «по градиенту».

Объем клеток в значительной степени регулируется количеством содержащейся в них воды. Клетка никогда не находится в состоянии полного равновесия с окружающей средой. Непрерывное движение молекул и ионов через плазматическую мембрану изменяет концентрацию веществ в клетке и, соответственно, осмотическое давление ее содержимого. Если клетка секретирует какое-либо вещество, то для поддержания неизменной величины осмотического давления она должна либо выделять соответствующее количество воды, либо поглощать эквивалентное количество иного вещества. Поскольку среда, окружающая большинство клеток гипотонична, для клеток важно предотвратить поступление в них больших количеств воды. Поддержание же постоянства объема даже в изотонической среде требует расхода энергии, поэтому в клетке концентрация веществ неспособных к диффузии (белков, нуклеиновых кислот и т.д.) выше, чем в околклеточной среде. Кроме того, в клетке постоянно накапливаются метаболиты, что нарушает осмотическое равновесие. Необходимость расходования энергии для поддержания постоянства объема легко доказывается в экспериментах с охлаждением или ингибиторами метаболизма. В таких условиях клетки быстро набухают.

Для решения «осмотической проблемы» клетки используют два способа: они откачивают в интерстиций компоненты своего содержимого или поступающую в них воду. В большинстве случаев клетки используют первую возможность — откачку веществ, чаще ионов, используя для этого *натриевый насос* (см.ниже).

В целом объем клеток, не имеющих жестких стенок, определяется тремя факторами:

- 1) количеством содержащихся в них и неспособных к проникновению через мембрану веществ;
- 2) концентрацией в интерстиций соединений, способных проходить через мембрану;
- 3) соотношением скоростей проникновения и откачки веществ из клетки.

Большую роль в регуляции водного баланса между клеткой и окружающей средой играет эластичность плазматической мембраны, создающей гидростатическое давление, препятствующее поступлению воды в клетку. При наличии разности гидростатических давлений в двух областях среды вода может фильтроваться через поры барьера, разделяющего эти области.

Явления фильтрации лежат в основе многих физиологических процессов, таких, например, как образование первичной мочи в нефроне, обмен воды между кровью и тканевой жидкостью в капиллярах.

Роль осмоса и осмотического давления в биологических системах

Явление осмоса играет важную роль во многих химических и биологических системах. Благодаря осмосу регулируется поступление воды в клетки и межклеточные структуры. Упругость клеток (тургор), обеспечивающая эластичность тканей и сохранение определенной формы органов, обусловлена осмотическим давлением. Животные и растительные клетки имеют оболочки или поверхностный слой протоплазмы, обладающие свойствами полупроницаемых мембран. При помещении этих клеток в растворы с различной концентрацией наблюдается осмос.

Растворы, имеющие одинаковое осмотическое давление, называются изотоническими. Если два раствора имеют различное осмотическое давление, то раствор с большим осмотическим давлением является гипертоническим по отношению ко второму, а второй – гипотоническим по отношению к первому. При помещении клеток в изотонический раствор они сохраняют свой размер и нормально функционируют.

При помещении клеток в гипотонический раствор вода из менее концентрированного внешнего раствора переходит внутрь клеток, что приводит к их набуханию, а затем к разрыву оболочек и вытеканию клеточного содержимого. Такое разрушение клеток называется лизисом, в случае эритроцитов этот процесс называется **гемолизом**. Кровь с клеточным содержимым, выходящим наружу при гемолизе, за свой цвет называется лаковой кровью.

При помещении животных клеток в гипертонический раствор вода из клеток уходит в более концентрированный раствор, и наблюдается сморщивание (высушивание) клеток. Это явление называется плазмолизом.

Биологические жидкости человека (кровь, лимфа, тканевые жидкости) представляют собой водные растворы низкомолекулярных соединений – NaCl, KCl, CaCl₂, высокомолекулярных соединений – белков, полисахаридов, нуклеиновых кислот и форменных элементов – эритроцитов, лейкоцитов, тромбоцитов. Их суммарным действием определяется осмотическое давление биологических жидкостей.

Осмотическое давление крови человека при 310°K (37°С) составляет 780 кПа (7,7 атм). Такое же давление создает и 0,9%-ный водный раствор NaCl (0,15 моль/л), который, следовательно, изотоничен с кровью (физиологический раствор). Однако в крови кроме ионов Na⁺ и Cl⁻ имеются и другие ионы, а также ВМС и форменные элементы. Поэтому в медицинских целях более правильно использовать растворы, содержащие те же компоненты и в том же количестве, что и входящие в состав крови. Эти растворы применяют в качестве кровезаменителей в хирургии.

Человеческий организм, помимо осмотического давления, характеризуется постоянством (гомеостазом) и других физико-химических показателей крови например кислотности. Допустимые колебания осмотического давления крови весьма незначительны и даже при тяжелой патологии не превышают нескольких десятков кПа.

При различных процедурах в кровь человека и животных в больших количествах можно вводить только изотонические растворы.

При больших потерях крови (например, после тяжелых операций, травм) больным вводят по несколько литров изотонического раствора для возмещения потери жидкости с кровью.

Явление осмоса широко используют в медицинской практике. Так, в хирургии применяют гипертонические повязки (марлю, смоченную в гипертоническом 10%-ном растворе NaCl), которые вводят в гнойные раны.

По закону осмоса ток жидкости раны через марлю направляется наружу, в результате чего рана постоянно очищается от гноя, микроорганизмов и продуктов распада.

Особенности осмоса растительных клеток

Если растительную клетку поместить в гипертонический раствор с более низким водным потенциалом, то вода начинает выходить из клетки путем осмоса через плазматическую мембрану. Сначала вода будет выходить из

цитоплазмы, затем через тонопласт из вакуоли. Живое содержимое клетки – протопласт при этом сморщивается и отстает от клеточной стенки. Происходит процесс **плазмолиза**. Пространство между клеточной стенкой и протопластом заполняет наружный раствор. Такая клетка называется плазмолизированной. Вода будет выходить из клетки до тех пор, пока водный потенциал протопласта не станет равен водному потенциалу окружающего раствора, после чего клетка перестает сморщиваться. Этот процесс обратим и растительная клетка не получает повреждений.

Если растительную клетку поместить в чистую воду или гипотонический раствор, то тургорное состояние клетки восстановится и происходит процесс **деплазмолиза**.

В условиях водного дефицита в молодых тканях резкое усиление потери воды приводит к тому, что тургорное давление клетки становится отрицательным и протопласт, сокращаясь в объеме, не отделяется от клеточной стенки, а тянет ее за собой. Клетки и ткани сжимаются. Это явление называется **циторризом**.

2. Простая диффузия - перенос веществ через мембрану без участия специальных механизмов. Транспорт происходит по градиенту концентрации без затраты энергии. Путём простой диффузии транспортируются малые биомолекулы – H_2O , CO_2 , O_2 , мочевины, гидрофобные низкомолекулярные вещества. Скорость простой диффузии пропорциональна градиенту концентрации.

3. Облегчённая диффузия - перенос веществ через мембрану при помощи белковых каналов или специальных белков-переносчиков. Осуществляется по градиенту концентрации без затраты энергии. Транспортируются моносахариды, аминокислоты, нуклеотиды, глицерол, некоторые ионы. Характерна кинетика насыщения – при определённой (насыщающей) концентрации переносимого вещества в переносе принимают участие все молекулы переносчика и скорость транспорта достигает предельной величины.

Активный транспорт – также требует участия специальных белков-переносчиков, но перенос происходит против градиента концентрации и поэтому требует затраты энергии. При помощи этого механизма через клеточную мембрану транспортируются ионы Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , через митохондриальную – протоны. Для активного транспорта веществ характерна кинетика насыщения.

9.5.2. Примером транспортной системы, осуществляющей активный транспорт ионов, является Na^+ , K^+ -аденозинтрифосфатаза (Na^+ , K^+ -АТФаза или Na^+ , K^+ -насос). Этот белок находится в толще плазматической мембраны

и способен катализировать реакцию гидролиза АТФ. Энергия, выделяемая при гидролизе 1 молекулы АТФ, используется для переноса 3 ионов Na^+ из клетки во внеклеточное пространство и 2 ионов K^+ в обратном направлении (рисунок 9.11). В результате действия Na^+ , K^+ -АТФазы создаётся разность концентраций между цитозолем клетки и внеклеточной жидкостью. Поскольку перенос ионов неэквивалентен, то возникает разность электрических потенциалов. Таким образом, возникает электрохимический потенциал, который складывается из энергии разности электрических потенциалов $\Delta\phi$ и энергии разности концентраций веществ ΔC по обе стороны мембраны.



Рисунок 9.11. Схема Na^+ , K^+ -насоса.

9.5.3. Перенос через мембраны частиц и высокомолекулярных соединений

Наряду с транспортом органических веществ и ионов, осуществляемым переносчиками, в клетке существует совершенно особый механизм, предназначенный для поглощения клеткой и выведения из неё высокомолекулярных соединений при помощи изменения формы биомембраны. Такой механизм называют **везикулярным транспортом**.

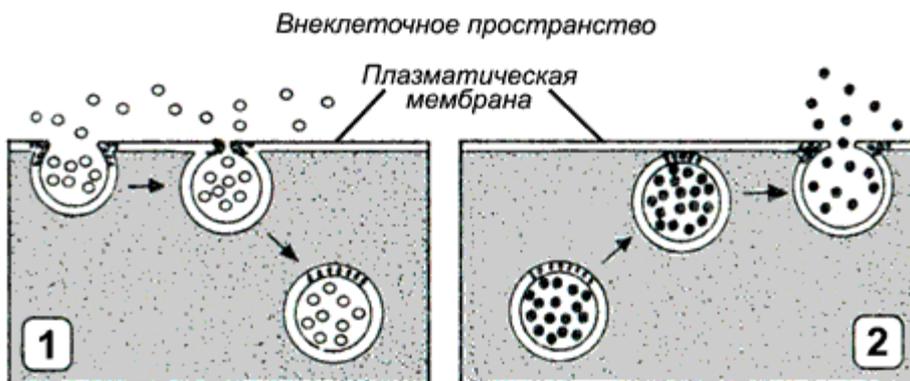


Рисунок 9.12. Типы везикулярного транспорта: 1 - эндоцитоз; 2 - экзоцитоз.

При переносе макромолекул происходит последовательное образование и слияние окружённых мембраной пузырьков (везикул). По направлению транспорта и характеру переносимых веществ различают следующие типы везикулярного транспорта:

Эндоцитоз (рисунок 9.12, 1) — перенос веществ в клетку. В зависимости от размера образующихся везикул различают:

а) **пиноцитоз** — поглощение жидкости и растворённых макромолекул (белков, полисахаридов, нуклеиновых кислот) с помощью небольших пузырьков (150 нм в диаметре);

б) **фагоцитоз** — поглощение крупных частиц, таких, как микроорганизмы или обломки клеток. В этом случае образуются крупные пузырьки, называемые фагосомами диаметром более 250 нм.

Пиноцитоз характерен для большинства эукариотических клеток, в то время как крупные частицы поглощаются специализированными клетками - лейкоцитами и макрофагами. На первой стадии эндоцитоза вещества или частицы адсорбируются на поверхности мембраны, этот процесс происходит без затраты энергии. На следующей стадии мембрана с адсорбированным веществом углубляется в цитоплазму; образовавшиеся локальные впячивания плазматической мембраны отшнуровываются от поверхности клетки, образуя пузырьки, которые затем мигрируют внутрь клетки. Этот процесс связан системой микрофиламентов и является энергозависимым. Поступившие в клетку пузырьки и фагосомы могут сливаться с лизосомами. Содержащиеся в лизосомах ферменты расщепляют вещества, содержащиеся в пузырьках и фагосомах до низкомолекулярных продуктов (аминокислот, моносахаридов, нуклеотидов), которые транспортируются в цитозоль, где они могут быть использованы клеткой.

Экзоцитоз (рисунок 9.12, 2) — перенос частиц и крупных соединений из клетки. Этот процесс, как и эндоцитоз, протекает с поглощением энергии.

Основными разновидностями экзоцитоза являются:

а) **секреция** - выведение из клетки водорастворимых соединений, которые используются или воздействуют на другие клетки организма. Может осуществляться как неспециализированными клетками, так и клетками эндокринных желёз, слизистой желудочно-кишечного тракта, приспособленными для секреции производимых ими веществ (гормонов, нейромедиаторов, проферментов) в зависимости от определённых потребностей организма.

Секретируемые белки синтезируются на рибосомах, связанных с мембранами шероховатого эндоплазматического ретикулума. Затем эти белки

транспортируются к аппарату Гольджи, где они модифицируются, концентрируются, сортируются, и затем упаковываются в пузырьки, которые отщепляются в цитозоль и в дальнейшем сливаются с плазматической мембраной, так что содержимое пузырьков оказывается вне клетки.

В отличие от макромолекул, секретируемые частицы малых размеров, например, протоны, транспортируются из клетки при помощи механизмов облегчённой диффузии и активного транспорта.

б) *экскреция* - удаление из клетки веществ, которые не могут быть использованы (например, удаление в ходе эритропоэза из ретикулоцитов сетчатой субстанции, представляющей собой агрегированные остатки органелл). Механизм экскреции, по-видимому, состоит в том, что вначале выделяемые частицы оказываются в цитоплазматическом пузырьке, который затем сливается с плазматической мембраной.

Березов Т.Т., Коровкин Б.Ф. Биологическая химия. Глава 9. Биомембраны и биоэнергетика. Основные принципы организации биомембран.