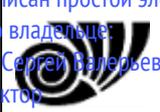


Документ подписан простой электронной подписью
Информация о владельце:
ФИО: Таскаев Сергей Валерьевич
Должность: Ректор
Дата подписания: 17.09.2025 11:02:17
Уникальный программный ключ:
04c19ed8bfb98f3b6cb77a486b9a8788b8322523



МИНОБРАЗОВАНИЯ РОССИИ Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Челябинский государственный университет» (ФГБОУ ВО «ЧелГУ»)	
Фонд оценочных средств по дисциплине «Биологические мембраны» по направлению подготовки 06.03.01 «Биология» ФГБОУ ВО «ЧелГУ»	стр. 1

УТВЕРЖДАЮ
Проректор по учебной работе
_____ В. Е. Федоров
« _____ » _____ 2023 г.

**Фонд оценочных средств
для промежуточной аттестации
по дисциплине (модулю)**

Биологические мембраны

Направление подготовки (специальность)
06.03.01 Биология

Направленность (профиль)
Биофизика

Присваиваемая квалификация
Бакалавр

Форма обучения
очная

Год (ы) набора: 2023

Челябинск, 2025 г.

1. ПАСПОРТ ФОНДА ОЦЕНОЧНЫХ СРЕДСТВ

Направление подготовки: **06.03.01 Биология**

Направленность (профили): Биофизика

Дисциплина: **Биологические мембраны**

Семестры изучения: 5

Форма промежуточной аттестации: зачет

2. ПЕРЕЧЕНЬ ФОРМИРУЕМЫХ КОМПЕТЕНЦИЙ

2.1. Компетенции, закреплённые за дисциплиной

Изучение дисциплины «**Биологические мембраны**» направлено на формирование следующих компетенций:

Коды компетенции (по ФГОС)	Содержание компетенций согласно ФГОС	Коды и содержание индикаторов	Перечень планируемых результатов обучения по дисциплине
1	2	3	4
ПК-1	Способен применять современные методы обработки, анализа и синтеза полевой, производственной и лабораторной биологической информации, правила составления научно-технических проектов и отчетов	ПК 1.2. Использует теоретические знания в лабораторной работе. ПК-1.4. Использует теоретические знания об основных биологических закономерностях. ПК-1.5. Использует методы работы с современной аппаратурой и вычислительными средствами; методы статистической обработки полученных экспериментальных данных.	Знать: Для достижения ПК-1.2. знать: основные правила и требования к работе в биологической лаборатории (включая вопросы техники безопасности). Для достижения ПК-1.4. знать: строение и функции клетки и мембранных клеточных органелл, роль мембран в поддержании клеточного гомеостаза, в межклеточных взаимодействиях. Уметь: Для достижения ПК-1.5. уметь: выполнять экспериментальные исследования в данной области биологии, работать с периодическими изданиями (журналами, сборниками) по биологии. Владеть: Для достижения ПК-1.2. владеть: современными методами молекулярно-клеточных исследований.
ПК-2	Способен применять знания по биофизике для решения задач медицинской, ветеринарной биофизики, радиобиологии и	ПК-2.1. Применяет базовые представления о фундаментальных основах биофизики, современных математических	Знать: Для достижения ПК-2.1. знать: методы создания искусственных биологических мембран, модельных мембран, закономерности изменения характеристик мембран при

	генетики	методах моделирования биологических процессов. ПК-2.2. Использует современные методы обработки данных.	действии физических и химических факторов. Уметь: Для достижения ПК-2.2. уметь: грамотно интерпретировать результаты исследований состояния биологических мембран, использовать технологии обработки собственных экспериментальных данных. Владеть: Для достижения ПК-2.1. владеть: навыками оценки радиационной устойчивости мембран, осмотической резистентности биологических мембран.
--	----------	---	---

3. СОДЕРЖАНИЕ ОЦЕНОЧНЫХ СРЕДСТВ ПО ДИСЦИПЛИНЕ

3.1 Виды оценочных средств

№ п/п	Код компетенции/планируемые результаты обучения	Контролируемые темы/разделы	Наименование оценочного средства для текущего контроля	Наименование оценочного средства на промежуточной аттестации № задания
1	<p>ПК-1 Знать: Для достижения ПК-1.2. знать: основные правила и требования к работе в биологической лаборатории (включая вопросы техники безопасности). Для достижения ПК-1.4. знать: строение и функции клетки и мембранных клеточных органелл, роль мембран в поддержании клеточного гомеостаза, в межклеточных взаимодействиях. Уметь: Для достижения ПК-</p>	<p>1. Введение в дисциплину 2. Структурная организация организмов. Биология клетки. 3. Структура и функции биологических мембран. 4. Липиды биологических мембран. 5. Общая характеристика мембранных белков. Классификация мембранных белков. 6. Транспортная функция мембран. 7. Действие электрических полей на мембраны. 8. Модели искусственных мембран.</p>	Устный опрос, реферат	Вопросы к зачету № 1-18

	<p>1.5. уметь: выполнять экспериментальные исследования в данной области биологии, работать с периодическими изданиями (журналами, сборниками) по биологии.</p> <p>Владеть: Для достижения ПК-1.2. владеть: современными методами молекулярно-клеточных исследований.</p>			
2	<p>ПК-2 Знать: Для достижения ПК-2.1. знать: методы создания искусственных биологических мембран, модельных мембран, закономерности изменения характеристик мембран при действии физических и химических факторов.</p> <p>Уметь: Для достижения ПК-2.2. уметь: грамотно интерпретировать результаты исследований состояния биологических мембран, использовать технологии обработки собственных экспериментальных данных.</p> <p>Владеть: Для достижения ПК-2.1. владеть: навыками</p>	<ol style="list-style-type: none"> 1. Структурная организация организмов. Биология клетки. 2. Структура и функции биологических мембран. 3. Липиды биологических мембран. 4. Общая характеристика мембранных белков. Классификация мембранных белков. 5. Транспортная функция мембран. 6. Действие электрических полей на мембраны. 7. Модели искусственных мембран. 	Устный опрос, реферат	Вопросы к зачету № 2-18

	оценки радиационной устойчивости мембран, осмотической резистентности биологических мембран.			
--	--	--	--	--

Примечание: типовые задания, критерии и показатели оценивания в рамках текущего контроля представлены в рабочей программе дисциплины (модуля). Полные комплекты оценочных средств и контрольно-измерительных материалов хранятся на кафедре.

3.2 Содержание оценочных средств

Оценочные средства промежуточной аттестации» представлены перечнем вопросов для зачета.

3.2.1 Теоретические вопросы к зачету

1. История развития представлений о структуре биологической мембраны. Модели строения: модель Дэвсона-Даниелли, гипотеза Робертсона. Жидкостно-мозаичная модель Сингера и Николсона.

Ответ: термин "мембраны" как окружающей клетку невидимой плёнки, служащей барьером между содержимым клетки и внешней средой, но полупроницаемой перегородкой был впервые использован ботаниками фонМодем и независимо К.фонНегели в 1855 г. для объяснения явлений плазмолиза.

В 1877 г. ботаник В.Пфедфер (1845–1920) опубликовал свой труд «Исследования осмоса», где постулировал существование клеточных мембран, основываясь на сходстве между клетками и осмометрами, имеющими искусственные полупроницаемые мембраны

А в 1902 году Овертон предложил первую модель строения биологических мембран. Он обратил внимание на корреляцию между скоростью, с которой небольшие молекулы проникают в растительные клетки, и коэффициентом их распределения между маслом и водой; это привело его к мысли о липидной природе мембран и предположил, что биологические мембраны состоят из тонкого слоя фосфолипидов.

В 1925 г. Гортер и Ф.Грендел показали, что липиды в мембране эритроцитов образуют биомолекулярный слой (липидный бислой). Вместе с тем имелись экспериментальные данные, которые свидетельствовали о том, что биологическая мембрана содержит в своем составе и белковые молекулы. Эти противоречия экспериментальных результатов были устранены Д.Даниелли и Х.Давсоном, предложившими в 1935 году «бутербродную» модель строения биологических мембран. Согласно этой модели, белки покрывают поверхность липидного бислоя.

Впоследствии Дж.Даниелли в совместной работе с В.Стейном (1956) усовершенствовал предложенную ранее модель, чтобы учесть возможность гидрофобных взаимодействий неполярных боковых цепей аминокислотных остатков с липидными молекулами. Было предположено, что белок на поверхности мембраны находится в развернутой конформации, а его алифатические цепи частично проируют в липидный

В 1959 г. на основании обширного набора данных электронной микроскопии ультратонких срезов клеток Робертсон выдвинул гипотезу об «унитарном», т.е. стандартном строении всех клеточных и внутриклеточных мембранных структур. Было сделано заключение трехслойный вид мембраны обусловлен расположением

центрального липидного бислоя между двумя слоями белка.

С. Дж. Сингер и Николсон предложили жидкостно-мозаичную модель в 1972 году. В соответствии с новой моделью, структурной основой биологических мембран является липидный бислой, в котором углеводородные цепи молекул фосфолипидов находятся в жидкокристаллическом состоянии. В бислое, имеющий вязкость растительного масла, погружены или встроены молекулы белков, способные передвигаться по мембране.

2. Характеристика липидной молекулы. Поведение липидных молекул в монослоях в зависимости от их строения.

Ответ: Основу мембран клетки составляет липидный матрикс, образуемый высокоорганизованными ансамблями липидов. Липидные бислои образуются амфифильными молекулами фосфолипидов и сфингомиелина в водной фазе. Амфифильными эти молекулы называют потому, что они состоят из двух частей, различных по своей растворимости в воде: полярной “головки”, обладающей высоким сродством к воде, т. е. гидрофильной, и “хвоста” образуемого неполярными углеводородными цепями жирных кислот; эта часть молекулы обладает низким сродством к воде, т. е. гидрофобна. С химической точки зрения фосфолипид состоит из четырёх частей: глицерина, двух жирных кислот с длинной углеводородной цепью, фосфорной кислоты и особой для каждого фосфолипида группы, которую мы будем называть характеристической группой. Примером амфифильной молекулы может служить молекула фосфатидилэтаноламина, пространственная структура которой показана на рис. В фосфатидилэтаноламине характеристической группой является остаток этаноламина. В других фосфолипидах такой группой может быть остаток холина, серина и другие полярные молекулы. В состав липидного слоя мембран входят также холестерин и сфингомиелины; последние близки к фосфолипидам по химическому строению и физическим свойствам.

Монослои липидных молекул формируются на границе раздела между водой и воздухом или водой и маслом. Обычно их получают, помещая на поверхность воды каплю раствора липидов в летучем растворителе. После испарения растворителя образуется пленка толщиной в один слой молекул, в котором полярные гидрофильные группировки молекул направлены в сторону воды, а углеводородные гидрофобные цепи группы - в сторону воздуха.

3. Липидный монослой: фазовый переход. Состояние «двумерного газа», «двумерной жидкости», «конденсированного монослоя».

Ответ: При отсутствии ограничений пленка липида на границе раздела вода—воздух стремится занять максимально возможную площадь, молекулы липида не взаимодействуют друг с другом. Образуется система, аналогичную так называемому «двумерному» газу. В этом состоянии монослоя молекулы липида свободно перемещаются вдоль поверхности воды

При постепенном сжатии монослоя, приводящем к увеличению плотности упаковки, молекулы начинают взаимодействовать между собой, и на поверхности воды образуется сплошная пленка липида, отвечающая жидкорастянному состоянию монослоя, другими словами, состоянию «двумерной жидкости».

При дальнейшем увеличении сжатия молекулы будут стремиться к максимально плотной упаковке. При этом они упорядочивают свою ориентацию в монослое так, что их полярные головки обращаются в сторону водной фазы, а углеводородные цепи выступают в воздух в виде своеобразного «частокола». Такая плотно упакованная пленка, в которой углеводородные цепи липидных молекул сохраняют определенную подвижность, называется конденсированным монослоем. Переход между жидким и твердым состоянием происходит «скачком», эта область сосуществования твердой и

жидкой фаз соответствует плавлению монослоя (область фазового перехода d). Если давление увеличивать и дальше, образуется твердый, практически несжимаемый конденсированный монослой, в котором площадь, приходящаяся на одну молекулу, минимальна. Когда же давление превысит некоторую предельную величину, называемую давлением коллапса, произойдет разрушение пленки, при котором монослой молекул надвигаются один на другой. Поверхностное давление монослоя может быть измерено с помощью специального устройства, называемого пленочными весами Лэнгмюра.

4. Мицеллы. Прямые и обращенные мицеллы. Способность мицелл к солюбилизации веществ.

Ответ: Мицеллы представляют собой простейшие агрегаты, образуемые липидными молекулами в объемной фазе растворителя. В зависимости от природы растворителя липиды могут давать либо мицеллы обычного типа, либо «обращенные» мицеллы. В обычных мицеллах гидрофильные полярные головки липидных молекул обращены в сторону водной фазы, тогда как неполярные углеводородные цепи образуют гидрофобное ядро, изолированное от водного окружения. В обращенных мицеллах, существующих в таких растворителях, как бензол, гексан и др., молекулы липидов имеют иную ориентацию: их гидрофобные цепи направлены в растворитель, а полярные головки формируют центральную гидрофильную область мицеллы. Образование обращенных мицелл значительно облегчается при добавлении следовых количеств воды в неполярный растворитель. К мицеллообразующим липидам относятся соли высших жирных кислот и лизоформы фосфолипидов, у которых на молекулу приходится всего лишь одна углеводородная цепь, а также фосфолипиды, имеющие две углеводородные цепи, но небольшой длины, такие, как дигексаноил- и диоктаноилфосфатидилхолины. Наличие в молекуле непомерно большой полярной головки, как, например, в ганглиозидах, даже при нормальной длине углеводородных цепей способствует мицеллообразованию в воде. Иные соотношения размеров полярных групп и углеводородных цепей типичны для липидов, способных образовывать обращенные мицеллы в неполярных растворителях. Формированию таких мицелл благоприятствуют малый объем полярных головок, нейтрализация их заряда, а также наличие в молекуле массивных углеводородных цепей. Важным свойством липидных мицелл является их способность солюбилизировать вещества, которые в отсутствие мицелл в среде нерастворимы. Так, обращенные мицеллы могут включать значительное количество воды во внутренний объем, ограниченный полярными головками липидных молекул. Например, в обращенные мицеллы фосфолипидов в углеводородных растворителях легко включаются такие белки, как цитохром С, фосфолипаза А₂, родопсин и реакционные центры *Rhodospseudomonas sphaeroides*, которые в этих условиях сохраняют свою пространственную структуру и функциональную активность.

5. Биомолекулярный липидный слой. Фазовый состояния липидного бислоя. Температура фазового перехода.

Ответ: Бислоем, или бимолекулярный липидный слой, представляет собой термодинамически наиболее выгодную форму ассоциации тех липидов, молекулы которых не способны образовывать в воде небольшие агрегаты мицеллярного типа. Возможность упаковки молекул в бислое определяется соотношением размеров полярной и неполярной частей молекулы. Бислое легко формируется липидами, у

© ФГБОУ ВО «ЧелГУ»

которых невелики различия между площадью, занимаемой полярной головкой, и поперечным сечением углеводородных цепей. Именно такое соотношение размеров характерно для большинства фосфолипидов, являющихся основными компонентами биологических мембран. В бислое агрегированные молекулы липидов уложены в виде двух параллельных монослоев, обращенных друг к другу своими гидрофобными сторонами. Полярные группы липидных молекул образуют соответственно две гидрофильные поверхности. Толщина липидного бислоя определяется длиной углеводородных цепей и обычно варьирует в пределах 4—5 нм. Она зависит также от наличия двойных связей и боковых заместителей в цепи. Присутствие в углеводородных цепях двойных связей в цис-конфигурации, боковых метильных групп и других заместителей нарушает плотность упаковки молекул и приводит к уменьшению толщины бислоя.

Внешним фактором, сильно влияющим на степень упорядоченности липидного бислоя, является температура. В зависимости от температуры липидный бислой может находиться в двух основных фазовых состояниях — кристаллическом (или гелевом) и жидкокристаллическом. Переход бислоя из кристаллического в жидкокристаллическое состояние (и обратно) происходит при строго определенной температуре, характерной для данного липида и называемой температурой фазового перехода гель—жидкий кристалл (t_n).

6. Значение пространственной изомерии при фазовых переходах. Диффузия липидов в бислой.

Ответ: Температура фазового перехода зависит как от строения углеводородных цепей липидных молекул, так и от природы их полярных головок. Как правило, чем длиннее углеводородные цепи в молекуле, тем выше температура фазового перехода. В гомологичном ряду липидов t_n обычно возрастает на 15—20 °С при увеличении длины насыщенной цепи на 2 метиленовых звена. Введение цис-этиленовой связи даже в одну углеводородную цепь липидной молекулы резко понижает температуру фазового перехода. Еще большее снижение t_n происходит при введении цис-двойной связи в другую углеводородную цепь. Аналогичным образом влияет введение метильной группы в углеводородные цепи липидных молекул: t_n сильнее всего снижается, если метильная группа находится в середине цепи, но практически не меняется, когда разветвление происходит на ее концевом участке. Различия в строении полярных головок липидных молекул также существенно сказываются на температуре фазового перехода. Например, при одних и тех же углеводородных цепях t_n для фосфатидилхолина на 20 °С ниже, чем для фосфатидилэтаноламина.

В плоскости липидного бислоя распределение липидных молекул может быть неоднородным в зависимости от состава липидов, условий окружающей среды и действия различных мембранотропных агентов. Перераспределение липидных молекул между различными доменами подразумевает их способность к латеральной диффузии. В жидкокристаллическом состоянии бислоя скорость латеральной диффузии липидных молекул очень высока. За 1 с фосфолипидная молекула совершает от 1000 до 100 000 скачков с размером шага, равным ее поперечнику (~ 1 нм). Скорость латеральной диффузии липидных молекул резко падает при переходе бислоя из

жидкокристаллического в гелевое состояние. Миграция липидов с одной стороны бислоя на другую обычно происходит чрезвычайно медленно. Этот процесс получил в литературе название «флип-флоп». Полупериод флип-флопа составляет величины порядка нескольких часов или даже дней, т. е. фосфолипидной молекуле для пересечения бислоя толщиной в 4—5 нм понадобится целый день, тогда как в ходе латеральной диффузии она преодолевает это расстояние за ~ 2,5 мкс.

7. Модельные мембраны. Бислойные липидные мембраны, многослойные липосомы.

Ответ: Бислойные липидные мембраны (БЛМ), называемые также «черными» липидными мембранами, представляют собой широко используемую экспериментальную модель, которая позволяет воспроизводить в искусственных условиях многие свойства и характеристики биологических мембран. Структурной основой таких мембран является одиночный липидный бислой, разделяющий две водные фазы и прикрепленный по периметру к инертной подложке из гидрофобного материала. Для формирования БЛМ могут быть использованы в чистом виде или в смеси практически любые липиды. Существенной является проблема стабильности бислойных мембран, так как рано или поздно, любая мембрана лопается. Время жизни мембран обычно варьирует от нескольких минут до 1-3 ч. Нестабильность бислойных мембран вызывают разнообразные факторы, такие, как наличие нежелательных примесей в образце, окисление липидов, загрязнение оборудования и посуды, неподходящий для формирования растворитель, колебания температуры, вибрация, резкие перепады концентрации и вязкости среды и т. д. Тем не менее образующийся липидный бислой обладает исключительно высокой механической прочностью и эластичностью. Используя БЛМ можно изучать следующие характеристики липидного бислоя: электрическая емкость, проводимость, потенциал пробоя, мембранные потенциалы и др. Липосомы. Использование липосом в качестве модельных систем позволило выяснить целый ряд вопросов, касающихся молекулярной организации и функционирования биологических мембран. Многослойные липосомы легко образуются при простом механическом встряхивании водной дисперсии набухшего липида. Толщина липидного бислоя в многослойных липосомах из яичного фосфатидилхолина составляет 4 нм, а толщина его диглицеридной части равна 3 нм. Большая часть внутренней воды многослойных липосом осмотически активна.

8. Модельные мембраны. Малые моноламеллярные липосомы, большие моноламеллярные липосомы.

Ответ: Использование липосом в качестве модельных систем позволило выяснить целый ряд вопросов, касающихся молекулярной организации и функционирования биологических мембран. Малые моноламеллярные липосомы могут быть получены при обработке многослойных липосом ультразвуком. Гомогенную фракцию малых липосом удастся выделить при их гель-фильтрации на крупнопористых агарозных гелях либо с помощью ультрацентрифугирования. Средний диаметр моноламеллярных липосом, полученных из яичного фосфатидилхолина обработкой ультразвуком, составляет 25 нм, а их молекулярная масса равна $1,5 \cdot 10^6 - 2,1 \cdot 10^6$. Это соответствует 2—3 тыс. молекул

фосфатидилхолина на одну липосому. Диаметр внутренней водной полости малых липосом составляет 7—8 нм. В отличие от многослойных малые моноламеллярные липосомы не проявляют осмотической активности. Размер липосом, получаемых обработкой ультразвуком, зависит от природы используемого липида. Липидные дисперсии, состоящие из малых моноламеллярных липосом, как правило, отличаются высокой устойчивостью к агрегации и не коагулируют в течение длительного времени. Поэтому эти дисперсии оказались весьма подходящими объектами для исследования различными спектральными методами. Недостатком малых липосом является небольшой внутренний объем, что ограничивает возможности их применения для моделирования транспортных функций мембранных систем.

Большие моноламеллярные липосомы в настоящее время широко используются для реконструкции различных систем мембранного транспорта. Большие моноламеллярные липосомы имеют значительный внутренний удельный водный объем (8—14 л/моль липида) и обладают осмотической активностью. В то же время к ним применимы многие спектральные методы, что позволяет более полно охарактеризовать свойства образующего их липидного бислоя. Методы получения включают удаление солибилизирующего детергента в условиях контролируемого диализа, а также инъекцию раствора липида в легколетучем растворителе. В процессе приготовления липосом в их внутренний водный объем включаются те вещества, которые содержатся в исходном водном растворе. Обмен этими веществами между липосомами и окружающей средой связан с их прохождением через липидный бислой, являющийся диффузионным барьером, вследствие чего липосомы широко используются для выяснения барьерной функции липидов и для моделирования различных транспортных процессов.

9. Формирование мембран.

Ответ: Процесс формирования клеточной мембраны идет непрерывно, путем введения в нее новых составных частей, обновления компонентов, прежде всего липидов, белков и т. п. Однако, несмотря на постоянное обновление всех мембранных элементов, их структурная организация в течение жизни клетки сохраняется неизменной. Биосинтез мембран начинается в эндоплазматическом ретикулуме, где образуется большая часть фосфолипидов, холестерина, синтезируются и многие интегральные мембранные белки. Затем образовавшиеся мембранные компоненты перемещаются к месту назначения, например в плазматическую мембрану; в этом случае они проходят последовательно через аппарат Гольджи и цитоплазму, модифицируясь в соответствии со своими функциональными потребностями. Перемещение осуществляется путем диффузии в форме липидных везикул; подходя к мембране, везикулы, часто нагруженные белками, встраиваются в тот или иной участок мембраны с помощью экзоцитоза. Скорость обновления различных липидов во внутриклеточных мембранах неодинакова. К наиболее быстро обновляемым липидам относятся фосфатидилинозит и фосфатидовая кислота, обмен которых может проходить за несколько минут в условиях действия на мембрану внешних стимулов. Что же касается мембранных белков, то их биосинтез и встраивание в мембрану осуществляются в

соответствии с механизмом, предложенным Г. Блобелом и Д. Сабатини. Перенос белка от места синтеза к месту сборки мембраны обычно сопровождается посттрансляционными изменениями его структуры. После этого синтезированные белки транспортируются в аппарат Гольджи, собираются в мембранных везикулах, которые отделяются от цистерн и транспортируются к другим клеточным мембранам. Секреторные пузырьки направляются к плазматической мембране и сливаются с ней; при этом содержимое пузырьков изливается наружу. У митохондрий, например, часть мембранных структур синтезируется внутри митохондриального матрикса и затем переносится к внутренней мембране, в то время как другая часть синтезируется в шероховатом эндоплазматическом ретикулуме, вне митохондрии, и транспортируется к ней через всю цитоплазму.

10. Свойства мембран. Подвижность молекулярных компонентов в мембранах.

Ответ: силы межмолекулярного взаимодействия не мешают молекулам в мембранах обмениваться друг с другом местами, поскольку площадь контакта между водой и гидрофобными участками молекул при этом практически не изменяется. Молекулы липидов легче всего совершают вращательное движение вокруг своей длинной оси. Время вращательного движения t_c молекул стеринов и жирных кислот в различных модельных и природных мембранах, находящихся в жидком состоянии, составляет примерно 10⁻⁹ сек. Диффузионное перемещение молекул липидов вдоль слоя - латеральная диффузия – также совершается достаточно быстро. Коэффициент латеральной диффузии во многих искусственных и природных биологических мембранах составляет 10⁻⁷ – 10⁻⁸ см²/с. За 1 сек молекула липида может переместиться на расстояние порядка 5000нм, т.е. может обогнуть всю плазматическую мембрану таких клеток, как эритроциты. Скорость латеральной диффузии существенно зависит от липидного состава мембран и температуры. При температурах ниже точки плавления углеводородных цепей липида константа латеральной диффузии снижается примерно на порядок и более.

Другой тип движения молекул липидов в мембранных системах – это трансбислойное движение – флип-флоп переход. Оно осуществляется в мембранах с относительно малой скоростью вследствие высокого барьера для пересечения полярной головкой молекулы липида углеводородной зоны мембран. В модельных сферических мембранах скорость флип-флоп перехода составляет 10⁻²⁰ ч и более. В природных мембранах этот процесс может быть быстрее в мембранах электрических органов угря это время составляет 3-7 мин., мембранах эритроцитов – 20-30 мин. При добавлении к мембранам молекул, индуцирующих появление искривленных структур, а также при нарушении равновесного распределения молекул между слоями (например, при действии фосфолипаз) скорость флип-флоп перехода резко возрастает. Очевидно, что сохранение ассиметричного распределения молекулярных компонентов в искусственных и природных мембранах возможно только при относительно медленной скорости флип-флоп переходов в этих системах.

11. Свойства мембран. Упругие свойства мембран

Ответ: Под упругостью понимают способность мембран изменять свое натяжение при растяжении или сжатии. При малых амплитудах и низких скоростях деформации под действием внешних сил процесс оказывается обратимым. Допущение, что мембрана изотропна вдоль всей своей поверхности, позволяет представить энергию упругости как функцию двух независимых переменных, характеризующих два типа деформации: 1. относительного изменений площади поверхности за счет изотропного растяжения/сжатия (модуль поверхностного сжатия). 2. деформационного растяжения поверхности при постоянной площади (модуль упругости). Эти два модуля – важнейшие характеристики мембран при механических воздействиях. В природных мембранах упругие свойства могут существенно изменяться за счет структурных белков.

12. Механизмы разрушения липидного бислоя. Электропробой.

Ответ: Время жизни мембраны ограничено и зависит от состава и внешних факторов. Обычно процесс разрушения мембран связывают с достижением параметрами системы критических значений, при которых процесс отклонения становится необратимым и наступает разрушение мембраны. Отклонения от равновесия можно вызвать при возникновении дефектов в структуре за счет локального сжатия в продольном или поперечном направлении. Одним из механизмов разрушения мембран является формирование дефекта типа сквозной поры. Предположительно, это сопровождается переориентацией молекул липида с образованием так называемой инвертированной поры. Для разрушения мембраны достаточно возникновение всего одного дефекта величиной радиуса выше критического значения. Многие природные мембраны функционируют в условиях, когда к ним приложена высокая разность электрических потенциалов (250-300мВ), это резко сокращает время жизни билипидной мембраны. Это указывает на возможность формирования простейших каналов под действием поля. Полное и детальное изучение электрического пробоя мембран проведено в работах Ю.А. Чизмаджаева. Установлено, что время жизни билипидной мембраны в электрическом поле падает при увеличении разности потенциалов на мембране. Дефекты малого радиуса будут иметь тенденцию к исчезновению. Дефекты, превышающие некоторое критическое значение радиуса, будут необратимы и увеличиваться, приводя к разрыву мембраны. Подведение к мембране разности потенциалов приводит к уменьшению критического значения радиуса поры, таким образом, увеличивается вероятность разрыва мембраны в электрическом поле. По-видимому, вероятность локальных искажений бислоя с образованием дефектов сквозных пор зависит от геометрии липидных молекул. Молекулы конической формы типа лизолецитина. Находясь в бислое, проявляют большую склонность к образованию водных пор, по сравнению с молекулами с молекулами, имеющими форму цилиндра или перевернутого конуса.

13. Дефекты типа сквозных пор при фазовом переходе.

Ответ: В липидной бимолекулярной пленке клеточной мембраны поры появляются в результате тепловых флуктуаций поверхности бислоя, электрического

пробоя, замораживания пленки, действия поверхностно-активных веществ, осмотического давления, перекисного окисления липидов и др.

Появление гидрофильных пор в мембранах при фазовом переходе из жидкокристаллического состояния в гель сопровождается значительным снижением константы латеральной диффузии липидов в мембране и микровязкости липидного бислоя, что замедляет процесс затекания пор. Рождение пор в липидном бислое обусловлено уменьшением упругой энергии бислоя. Появлением локальных пустот, переходящих в гидрофильную пору. Причиной образования пустот может быть изменение площади. Приходящейся на головку молекулы липида в результате гош-транс перехода. Минимальный размер, соответствующий устойчивой поре, равен 1,2 нм. Поры такого диаметра достаточно для выхода крупных молекул из клеток, в т. ч. молекулы гемоглобина из эритроцита. Один из наиболее типичных и хорошо изученных примеров дестабилизации биологических мембран - гемолиз эритроцитов. Это явление включает на начальном этапе набухание клеток в гипотонической среде в результате действия сил осмотического давления. При определенном пороговом уровне натяжения появляются гидрофильные липидные поры. Выход веществ сопровождается, в свою очередь, снижением разности осмотического давления, при этом натяжение мембраны уменьшается и поры залечиваются. Белки цитоскелета позволяют эритроциту сохранить форму, при этом образуется так называемая тень эритроцита. Тень сохраняет осмотическую активность и таким образом процесс дестабилизации приобретает циклический характер. Полного механического разрушения клетки в этом случае не происходит. При отсутствии цитоскелета или его недостаточного развития механическая прочность клетки целиком определяется судьбой липидных пор. Если пора имеет размер меньше критического, то она залечивается. В противном случае неограниченный рост поры приводит к разрушению мембраны.

14. Действие ионизирующих излучений на биологические мембраны: радиолиз воды, перекисное окисление липидов.

Ответ: Большинство свободных радикалов в облученной клетке возникают в результате радиолиза воды. Вода составляет значительную часть веса живых организмов и в водной среде находятся как малые, так и большие молекулы клеток. В клетке имеется вода двух типов: связанная с макромолекулами и не связанная. Перенос энергии излучения на молекулы воды приводит к возбуждению их атомов, к ионизации этих молекул и развитию целого каскада реакций с образованием реакционно-активных частиц: H_2O^+ , $\bullet OH$, e^- , H_2O_2 , $O_2^{\bullet-}$, синглетный кислород, $\bullet N$ и $\bullet O$, несущие неспаренные электроны. Все клеточные компоненты могут быть атакованы различными водо- и жирорастворимыми прооксидантами, но наибольшие последствия обусловлены эффектами гидроксид-радикала. Взаимодействуя с мембранами, гидроксид-радикал внедряется в липидный слой и инициирует цепные реакции липопероксидации. Мембраны наиболее подвержены окислительной деградации, так как содержат ненасыщенные жирные кислоты фосфолипидов, чувствительных к окислению. Большое содержание полиненасыщенных жирных кислот в фосфолипидах определяет высокую

способность мембран к цепным реакциям окисления и образованию новых инициаторов окисления, обладающих оксидазной активностью. Реакция цепного окисления липидов, иницируемая ионизирующими излучениями, способствует массовому накоплению избытка токсических продуктов окисления в связи с их многократным воспроизведением. Реакция окисления повторяется многократно, но протекает уже без участия поглощения кванта энергии. Иницирование цепной реакции начинается с того, что в липидный слой БМ проникают активные радикалы, например $\text{OH}\cdot$. В процессе облучения происходит активация взаимодействия активных радикалов с полиненасыщенными жирными кислотами (ЛН) и образование липидных радикалов $\text{L}\cdot$. Они вступают в реакцию с растворенным в среде молекулярным кислородом. При этом образуются прооксиданты свободные радикалы липидов: алкоксил - $\text{LO}\cdot$ или пероксил - $\text{LO}\cdot_2$, радикалы, которые в свою очередь взаимодействуют с соседними молекулами полиненасыщенных фосфолипидов мембран и образуют гидроперекись липида LOOH и вновь (стадии "продолжения" и "развития" цепи) липидный радикал $\text{L}\cdot$. Гидроперекись - LOOH и образованные ею конечные продукты перекисного окисления липидов ППОЛ содержатся в клетке в норме на стационарном уровне, не превышающем 1 мкМ. При действии ионизирующих излучений этот уровень возрастает и вследствие многократного накопления образуется избыток ППОЛ: гидроперекисей, эпоксидов, альдегидов, кетонов, которые оказывают токсическое действие на клетку.

15. Действие электрических полей на мембраны.

Ответ: При действии на суспензии клеток импульсных электрических полей высокой напряженности отмечается нарушение проницаемости клеточных мембран и гибель клетки. Электростимулируемый лизис клеток был отмечен для бактерий, дрожжей, эритроцитов и протопластов. Нарушение барьерных свойств мембраны обусловлено индукцией в электрическом поле трансмембранного потенциала величиной до 1В. Контроль параметров электрического воздействия позволяет вызвать обратимое падение проницаемости мембран с целью введения в клетку веществ, чужеродных генов и т.д. Воздействие электрических полей может активировать мембранные белки, стимулировать внутриклеточные процессы. Вызывать морфологические изменения клеток (вздутия, блябы на мембране). Эффекты действия электрических полей могут быть классифицированы следующим образом: 1-электропорация; 2-электрослияние; 3-движение в электрическом поле; 4-деформация мембран; 5-электротрансфекция; 6-электроактивация мембранных белков.

16. Функции биологических мембран: барьерная, матричная, механическая, энергетическая, рецепторная, ферментативная, осуществление генерации и проведения биопотенциалов, маркировка клетки.

Ответ: Биомембраны и их составляющие выполняют следующие функции: 1. Барьерная – обеспечивает регулируемый, избирательный, пассивный и активный обмен веществ с окружающей средой. Например, мембрана пероксисом защищает цитоплазму от опасных для клетки пероксидов. Избирательная проницаемость означает, что

проницаемость мембраны для различных атомов или молекул зависит от их размеров, электрического заряда и химических свойств. Избирательная проницаемость обеспечивает отделение клетки и клеточных компартментов от окружающей среды и снабжение их необходимыми веществами. 2. Матричная – обеспечивает определённое взаиморасположение и ориентацию мембранных белков, их оптимальное взаимодействие. 3. Механическая – обеспечивает автономность клетки, её внутриклеточных структур, также соединение с другими клетками (в тканях). Большую роль в обеспечении механической функции имеют клеточные стенки, а у животных – межклеточное вещество. 4. Энергетическая – при фотосинтезе в хлоропластах и клеточном дыхании в митохондриях в их мембранах действуют системы переноса энергии, в которых также участвуют белки. 5. Рецепторная – некоторые белки, находящиеся в мембране, являются рецепторами (молекулами, при помощи которых клетка воспринимает те или иные сигналы). Например, гормоны, циркулирующие в крови, действуют только на такие клетки-мишени, у которых есть соответствующие этим гормонам рецепторы. Нейромедиаторы (химические вещества, обеспечивающие проведение нервных импульсов) тоже связываются с особыми рецепторными белками клеток-мишеней. 6. Ферментативная – мембранные белки нередко являются ферментами. Например, плазматические мембраны эпителиальных клеток кишечника содержат пищеварительные ферменты. 7. Осуществление генерации и проведения биопотенциалов. С помощью мембраны в клетке поддерживается постоянная концентрация ионов: концентрация иона K^+ внутри клетки значительно выше, чем снаружи, а концентрация Na^+ значительно ниже, что очень важно, так как это обеспечивает поддержание разности потенциалов на мембране и генерацию нервного импульса. 8. Маркировка клетки – на мембране есть антигены, действующие как маркеры - «ярлыки», позволяющие опознать клетку. Это гликопротеины (то есть белки с присоединёнными к ним разветвлёнными олигосахаридными боковыми цепями), играющие роль «антенн». Из-за бесчисленного множества конфигурации боковых цепей возможно сделать для каждого типа клеток свой особый маркер. С помощью маркеров клетки могут распознавать другие клетки и действовать согласованно с ними, например, при формировании органов и тканей. Это же позволяет иммунной системе распознавать чужеродные антигены.

17. Транспортная функция мембран. Пассивный транспорт: диффузия, облегченная диффузия. Активный транспорт. Эндоцитоз. Пиноцитоз.

Ответ: Транспорт веществ через мембрану клетки осуществляется диффузией через липидный бислой или посредством двух классов мембранных белков — переносчиков или каналов. Малые жирорастворимые (неполярные) молекулы диффундируют быстро, например O_2 или N_2 . Крупные жирорастворимые молекулы, например, стероидные и тиреоидные гормоны, проходят через бислой с меньшей скоростью. Жиронерастворимые (полярные) молекулы способны проникать через бислой при условии малого размера и отсутствия полных зарядов, например, мочевины. Большая проницаемость мембраны для воды обусловлена также наличием белковых

каналов - аквапоринов. Также способны проходить через липидный бислой небольшие полярные молекулы этанола и глицерина. Заряженные молекулы (ионы), даже при условии небольшого размера практически не проникают через липидный бислой при отсутствии специальных транспортных механизмов. Транспорт ионов и больших полярных молекул обеспечивается специальными трансмембранными белками. Так переносятся большие незаряженные полярные молекулы типа глюкозы и сахарозы. Транспорт с помощью переносчиков может быть пассивным или активным.

Пассивный транспорт не требует прямого расхода энергии, может происходить непосредственно через фосфолипидный слой, через белки-переносчики или через белковые каналы. Движущая сила может обеспечиваться разностью концентрации транспортируемого вещества (диффузия) или осмотического давления (осмос) на разных сторонах мембраны; транспорт воды обеспечивается разностью осмотического давления с помощью белков-аквапоринов, или разностью электрического потенциала на мембране (если транспортируемое вещество несет заряд);

Простая диффузия – перенос веществ через мембрану по градиенту концентрации (из области высокой концентрации в область низкой концентрации) без затрат энергии.

Осмос – односторонняя диффузия растворителя (воды) через полупроницаемую мембрану в более концентрированный раствор. Из-за того, что более концентрированный раствор содержит меньшую концентрацию молекул растворителя, в него путем диффузии просачивается растворитель из менее концентрированного раствора и разбавляет его до тех пор, пока концентрация не станет равной по обе стороны мембраны.

Облегченная диффузия – процесс трансмембранного переноса веществ по градиенту концентрации с участием мембранных белков-переносчиков без затраты энергии, которые создают гидрофильный проход (облегченная диффузия).

Активный транспорт – процесс трансмембранного переноса веществ против их градиента концентрации с затратами энергии. Активный транспорт всегда происходит посредством белков-носителей, называемых транспортерами. Деятельность белкового насоса зависит от источника метаболической энергии. Транспортеры требуют прямого использования АТФ, например, транспортные механизмы для ионов Na, K, Ca, крупных молекул глюкозы и аминокислот. При этом вещества транспортируются против их электрохимического градиента, транспорт происходит только в одном направлении через плазматическую мембрану.

Транспорт крупных частиц внутрь клетки происходит совершенно иным путем — посредством эндоцитоза или экзоцитоза. При эндоцитозе (эндо — внутрь) определенный участок плазмалеммы захватывает и как бы обволакивает внеклеточный материал, заключая его в мембранную вакуоль, возникшую вследствие впячивания мембраны. Экзоцитоз (экзо — наружу) — процесс, обратный эндоцитозу. Благодаря ему клетка выводит внутриклеточные продукты или непереваженные остатки, заключенные в вакуоли или пузырьки. Пузырек подходит к цитоплазматической мембране, сливается с ней, а его содержимое выделяется в окружающую среду. Так выводятся пищеварительные ферменты, гормоны, гемицеллюлоза и др.

18. Общая характеристика мембранных белков. Структурные особенности мембранных белков. Классы мембранных белков.

Ответ: Во всех биологических мембранах присутствуют белки. Их содержание в мембранах колеблется от 20% до 75% в зависимости от типа клеток и типа организма. Мембранные белки имеют общее свойство – часть их структуры встраивается в липидный бислой. Часть мембранных белков погружена в липидный бислой, остальные белки ассоциированы с экзоплазматическим или цитозольным монослоями бислоя. Многие из этих белков имеют ряд общих черт в строении и могут быть сгруппированы в суперсемейства. Мембранные белки можно разделить на три большие категории в зависимости от механизмов взаимодействия с липидным бислоем: интегральные (трансмембранные), периферические (белок-прикрепленные) и липид-заякоренные. Большинство биологических мембран содержит все типы мембранных белков. Интегральные белки составляют 70–80% от числа всех мембранных белков. К этим белкам относятся антигены, рецепторы, транспортные белки и т. д. Трансмембранные сегменты интегральных мембранных белков взаимодействуют с углеводородными цепями липидного бислоя и имеют небольшое число гидрофильных остатков, экспонированных на их трансмембранных поверхностях. Периферические мембранные белки подобно другим водорастворимым белкам имеют гидрофильные остатки, экспонированные на их поверхностях, и сердцевину из гидрофобных остатков. Примерами периферических белков, локализованных на цитозольной стороне плазматической мембраны, служат белки цитоскелета эритроцитов – спектрин и актин, а также фермент протеинкиназа С. На внешней стороне мембраны локализованы некоторые белки внеклеточного матрикса. Периферические белки связываются с обеими поверхностями мембраны не ковалентными связями. Липидзаякоренные белки являются растворимыми глобулярными белками, ковалентно связанными с жирными ацильными, полипренильными или гликозирванными фосфатидилинозитольными группами, которые внедрены в мембрану. Липид-заякоренные мембранные белки связываются ковалентно с одной или большим числом молекул липидов мембраны. Таким образом, гидрофобные углеводородные цепи липидных молекул, прикрепленных к белку, заякоривают белок в монослое мембраны. Полипептидная цепь этих белков в фосфолипидный бислой не встраивается.

4. ПОРЯДОК ПРОВЕДЕНИЯ И КРИТЕРИИ ОЦЕНИВАНИЯ ПРОМЕЖУТОЧНОЙ АТТЕСТАЦИИ

4.1. Порядок проведения промежуточной аттестации

В рамках **текущего контроля** в течение семестра для оценки знаний, умений, навыков, получаемых в ходе изучения дисциплины, учитываются устные опросы и защита реферативных сообщений.

Критерием успешности освоения учебного материала **по окончании учебного семестра** (промежуточная аттестация) является экспертная оценка преподавателя,

учитывающая: текущую успеваемость в течение семестра (устный опрос, реферат). Кроме того, экспертная оценка преподавателя может основываться на регулярности посещения обязательных учебных занятий, успешности выполнения установленных на данный семестр объемов рабочей программы.

Промежуточная аттестация проводится в форме зачета по билетам. Билет содержит два теоретических вопроса.

4.2. Критерии оценивания промежуточной аттестации по видам оценочных средств

4.2.1. Критерии оценивания теоретического вопроса

Оценка «зачтено» выставляется обучающемуся, если: он знает основные определения, последователен в изложении материала, демонстрирует базовые знания дисциплины, владеет необходимыми умениями и навыками при выполнении практических заданий.

Оценка «не зачтено» выставляется обучающемуся, если: он не знает основных определений, непоследователен и сбивчив в изложении материала, не обладает определенной системой знаний по дисциплине, не в полной мере владеет необходимыми умениями и навыками при выполнении практических заданий.

4.3. Результаты промежуточной аттестации и уровни сформированности компетенций

При подведении итогов учитываются результаты текущей аттестации.

Особенности проведения процедуры оценивания результатов обучения инвалидов и лиц с ограниченными возможностями здоровья обозначены в рабочей программе дисциплины (модуля).

«1 уровень» - ознакомление (иметь общее представление, узнавать);

«2 уровень» - понимание учебного материала, излагаемого в учебнике, методической разработке или преподавателем;

«3 уровень» - умение логично, последовательно, достаточно полно и точно излагать изученный материал;

«4 уровень» - творчески использовать полученные знания.

Для удовлетворительной (положительной) оценки знаний требуется минимум 3-й уровень усвоения учебного материала.

Требования (критериальные показатели) к уровню освоения дисциплины

Результат зачета	Требования к знаниям
Зачтено	Знает основные определения, последователен в изложении материала, демонстрирует базовые знания дисциплины, владеет необходимыми умениями и навыками при выполнении практических заданий.

Не зачтено

Знает основных определений, не последователен и сбивчив в изложении материала, не обладает определенной системой знаний по дисциплине, не в полной мере владеет необходимыми умениями и навыками при выполнении практических заданий.

**06.03.01 Биология, направленность Биофизика, ФОС РПД
Биологические мембраны, форма обучения очная**

Проректор по учебной работе утверждено 24.02.2025 А.А. Саламатов

Ученым советом биологического факультета

Протокол заседания № 6 от 21.02.2025

Председатель Ученого совета

биологического факультета согласовано Д.С. Сташкевич

Заседанием кафедры радиационной биологии

Протокол заседания № 7 от 21.02.2025

Заведующий кафедрой согласовано А.В. Аклеев

Автор (составитель) Г.А. Тряпицына

**Структура рабочей программы соответствует приказу ректора
ФГБОУ ВО «ЧелГУ» от «13» апреля 2021 г. № 247-1**