

WŁODZIMIERZ KOROHODA

## BŁONY PLAZMATYCZNE W KOMÓRCIE

Teoria komórkowej budowy organizmów sformułowana w latach 1838—1839 przez M. Schleidena i T. Schwanna jest jednym z najważniejszych uogólnień biologii. Organizmy zwierzęce i roślinne, pomimo różnorodności form, zbudowane są z podobnych elementów strukturalnych — komórek. Fakt ten jest często cytowany jako dowód jedności świata organicznego.

W miarę rozwoju biologii bliższe poznanie komórek wykazało, że budowa ich jest znacznie bardziej różnorodna i złożona niż początkowo sądzono. Istnieją znaczne różnice pomiędzy komórkami pochodzącymi z różnych tkanek. Stwierdzono również występowanie w komórkach obok jądra szeregu „narządów komórkowych” — organelli, posiadających określoną strukturę.

Badania przeprowadzone w ostatnich latach za pomocą mikroskopu elektronowego pozwoliły szczegółowiej zapoznać się z budową komórki. Gdy uzyskano powiększenia powyżej 250 tys. razy stwierdzono, że w większości struktur komórkowych: plastydach, mitochondriach, rybosomach, aparacie Golgiego, błonie jądrowej i reticulum endoplazmatycznym występują błony plazmatyczne podobne do błon otaczających protoplast (Sjöstrand 1959, Anfinsen 1959, Robertson 1960, 1962). Te ostatnie znano już wcześniej jako błonę komórkową komórek zwierzęcych i jako plazmalemmę i tonoplast w komórkach roślinnych.

Artykuł ten nakreśla obraz budowy błon plazmatycznych. Ze względu na bardzo obszerną literaturę odnoszącą się do tego zagadnienia ograniczono się do omówienia prac, które przyczyniły się do ugruntowania panujących dziś poglądów i wyobrażeń. Szczególny nacisk położono na błonę otaczającą protoplast, gdyż z jej właściwościami najwcześniej się zapoznano.

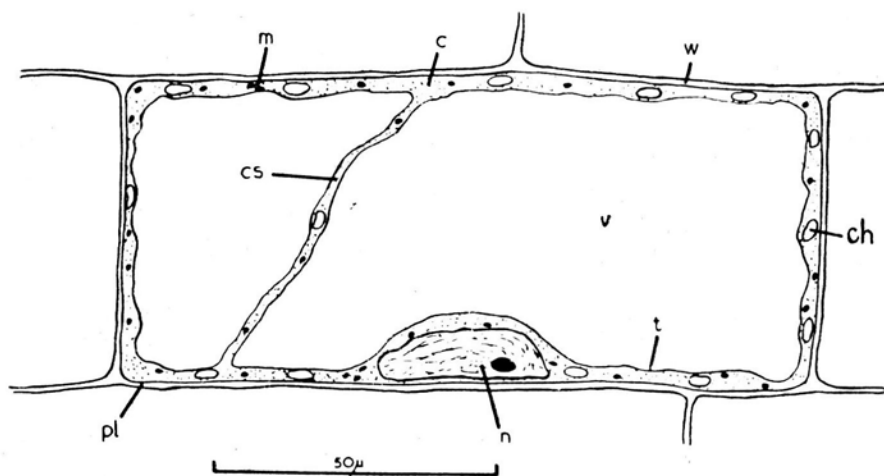
### Struktura plazmalemmy i tonoplastu

Pogląd, że każda protoplazmatyczna masa jest ograniczona błoną o określonej budowie, był rozpowszechniony już pod koniec XIX wieku. Termin „błona plazmatyczna” wprowadził w tym znaczeniu Pfeffer w 1891 r. (Hildebrand 1960). Chociaż nie dysponowano dowodami, przewidywano istnienie w komórce roślinnej

plazmalemmy i tonoplastu — dwu błon oddzielających protoplast od środowiska zewnętrznego i soku wakuoli. Wyobrażenia o nich oparte były na obserwacjach pośrednich. Ponieważ brak było metod pozwalających analizować strukturę takich błon, jako podstawę rozważań przyjmowano dane na temat ich przepuszczalności. Dopiero w ostatnich latach, dzięki zastosowaniu mikroskopu elektronowego i fizykochemicznych metod analizy, uzyskano możliwość bezpośrednich badań.

Na zwykle spotykanych schematach komórki roślinnej zaznaczane są dwie błony plazmatyczne: zewnętrzna, przylegająca do błony celulozowej, zwana plazmalemmą i wewnętrzna, oddzielająca cytoplazmę od wakuoli — tonoplast (ryc. 1).

O tym, że to nie błona celulozowa jest właściwą błoną półprzepuszczalną można



Rys. 1. Schemat komórki roślinnej; n — jądro, c — cytoplazma, v — wakuola, ch — chloroplasty, m — mitochondria, pl — plazmalemma, t — tonoplast (Briggs i inni 1961).

się przekonać plazmolizując komórkę (Thomas 1947, Frey-Wyssling 1948). W roztworach hipertonicznych następuje kurczenie się protoplastu, wywołane utratą przez niego wody, prowadzące zazwyczaj do oderwania się protoplastu od błony celulozowej.

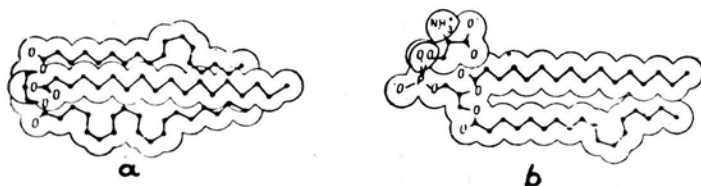
W starszej literaturze często nie odróżniano przepuszczalności plazmalemmy od przepuszczalności protoplazmy. Sam termin „przepuszczalność“ też był różnie rozumiany. Dla zoologów oznaczał on możliwość wejścia substancji do komórki, dla botaników możliwość przejścia substancji przez protoplast do wakuoli (Frey-Wyssling 1948, Collander 1959, Steward i Sutcliffe 1959). Aby rozstrzygnąć nasuwające się pytanie, czy własności selektywnej przepuszczalności związane są z plazmalemmą, czy z cytoplazmą, przeprowadzono szereg doświadczeń. Z nowszych badań instruktywne są pomiary oporu elektrycznego zlokalizowanego między wnętrzem wakuoli i cytoplazmą a roztworem otaczającym komórkę. Walker wykonał je za pomocą mikroelektrod na komórkach *Nitella* i wykazał, że niemal cały opór elektryczny między wakuolą a roztworem zewnętrznym określony jest przez opór plazmalemmy (Walker 1957, 1960). Jak wiadomo, prze-

wodzenie prądu elektrycznego w roztworach elektrolitów związane jest z ruchem jonów. Bariery utrudniające przepływ jonów posiadają duży opór elektryczny (Bayliss 1960). Pomiary Walkera świadczą więc o tym, że istnieje zewnętrzna bariera, trudno przepuszczalna dla jonów, co przemawia za istnieniem błony (plazmalemmy) o małej przepuszczalności w porównaniu z plazmą.

Pierwsze dane o strukturze zewnętrznych błon plazmatycznych zawdzięczamy obszernym badaniom przeprowadzonym przez Overtona na przełomie XIX i XX wieku (Heilbrunn 1948). Autor ten zbadał metodą plazmolizy przenikanie różnorodnych substancji do komórek. Porównanie wyników wykazało, że do wnętrza komórki najłatwiej penetrują związki rozpuszczalne w tłuszczach. Szybkość przenikania okazała się zależna od polarności tych związków. Im substancja jest bardziej polarna, tym wolniej dostaje się do wnętrza komórki. Jony, pomimo swoich małych rozmiarów (rzędu 1–3 Å), wnikają do komórki bardzo wolno. Dane te nasunęły wniosek, że błony plazmatyczne zbudowane są z lipidów.

Możliwość zbadania i poznania budowy membran komórkowych okazała się w dużym stopniu uwarunkowana rozwojem chemii zjawisk powierzchniowych. Dopóki nie znano praw orientacji molekuł na interfazach postęp był niemożliwy (Danielli 1958). Dalszym krokiem było więc poznanie zachowania się cząsteczek lipidów na granicy faz.

Tłuszcze, które są estrami gliceryny i wyższych kwasów tłuszczowych, wykazują charakterystyczny układ przestrzenny. Na rys. 2 przedstawiona jest



Rys. 2. Budowa cząsteczek lipidów (Oncley 1959). Bliższe objaśnienia w tekście

struktura dwu lipidów występujących w organizmach żywych. Rysunek 2a przedstawia typowy trójgliceryd powstały w wyniku połączenia gliceryny z trzema kwasami tłuszczowymi (arachidowym, stearynowym i linolowym). Końce kwasów tłuszczowych pokazane są w rozwiniętej formie. Rysunek 2b ilustruje fosfolipid z jednym końcem kwasu palmitynowego połączonym z fosfoseryną przez resztę glicerynową. Można w nim zauważyć trzy grupy jonizujące.

Grupy dysocjujące w lipidach zlokalizowane są na jednym końcu cząsteczki, natomiast łańcuchy kwasów tłuszczowych stanowią jak gdyby odnogi, względnie warkocze. Taki układ przestrzenny reszt glicerynowych i łańcuchów alkilowych powoduje, że jeden z końców cząsteczki jest polarny i hydrofilny (jest to koniec zawierający grupy dysocjujące), natomiast drugi koniec jest hydrofobowy (Dawson 1957, Willmer 1961). Te własności cząsteczek lipidów są jedną z przyczyn decydujących o charakterystycznym ustawianiu się ich na granicach faz. Drobiny

lipidów orientują się bowiem w wodzie z reguły w ten sposób, że ich hydrofilne grupy są w kontakcie z wodą, albo z innymi grupami hydrofilnymi, natomiast ich części węglowodorowe (łańcuchy alkilowe) są tak daleko, jak to tylko możliwe, odsunięte od wody. Zjawiska te opisali w latach dwudziestych Langmuir, Rideal i Adam. W pewnych warunkach może również powstać błona zbudowana z dwu warstw cząsteczek lipidów. Drobiną są w niej zorientowane prostopadle do granicy faz z ich polarnymi grupami przy tych granicach i z łańcuchami węglowodorowymi zwróconymi do wnętrza błony. Grubość takiej membrany wynosi około 45–65 Å (Danielli 1958, Beament 1961, Ries 1961).

W r. 1925 Gorter i Grendel stwierdzili, że gdyby wytworzyć jednocząsteczkową błonę z wszystkich lipidów wyekstrahowanych z cienia (ghost) erythrocytu, to zajęłaby ona powierzchnię dwukrotnie większą od powierzchni błony czerwonego ciała krwi. Z tego faktu wyciągnęli oni wniosek, że lipidy w błonie erythrocytu są ułożone w dwumolekularną blaszkę z hydrofilnymi grupami przy powierzchniach i hydrofobowymi łańcuchami węglowodorowymi skierowanymi do wnętrza błony.

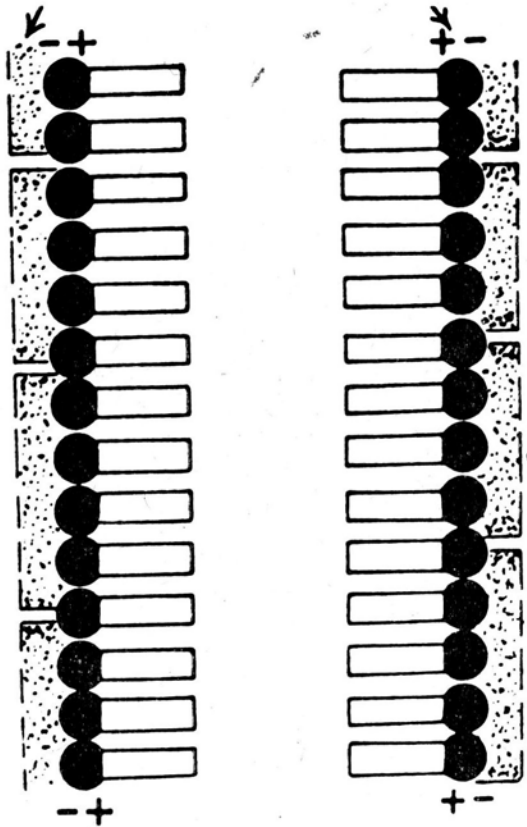
O grubości warstw (błon) dielektryków można również wnosić z danych dotyczących ich pojemności elektrycznej. Odpowiednie pomiary na błonach komórek zwierzęcych (wyniki rzędu  $1 \mu\text{F}/\text{cm}^2$ ) sugerują zgodnie z teorią Höbera, że grubość tych błon wynosi 50–100 Å (Robertson 1960).

Zbadanie napięcia powierzchniowego na błonach komórek zwierzęcych przyniosło jednak wyniki sugerujące nielipidowy charakter ich powierzchni. W r. 1932 Cole i Harvey wykonali szereg pomiarów na jajach jeżowców stwierdzając napięcie powierzchniowe w zakresie 0,2–0,54 dyn/cm. Podobne rezultaty otrzymali następnie Vexler dla powierzchni plazmodium śluzowca oraz Shapiro i Harvey dla leukocytów żaby (1,3 dyn/cm) (Harvey i Shapiro 1934, Heilbrunn 1948, 1956).

Aby wyjaśnić stwierdzenie niższego napięcia powierzchniowego niż wykazują lipidy Danielli i Harvey (1935) przyjęli, że powierzchnia komórki może mieć zaadsorbowaną w sposób odwracalny warstwę białek na każdej stronie błony. Białka, mające wysoką aktywność powierzchniową, byłyby odpowiedzialne za obniżenie napięcia powierzchniowego i stwierdzoną uprzednio sprężystość błon (Danielli 1944, 1958). Późniejsze badania wykazały, że założenie to, chociaż okazało się słuszne, było dosyć ryzykowne. Harkins podaje, że napięcie powierzchniowe oleju parafinowego na granicy wody wynoszące 40,6 dyn/cm może być obniżone do 0,01 dyn/cm przez dodanie chlorku sodu względnie oleinianu sodu. Obie te substancje podobnie jak białka występują w komórkach (Harkins 1952, Robertson 1960).

Wysunięte przez Danielliego sugestie doprowadziły do sformułowania teorii określającej strukturę błon. Koncepcja ta porównuje błonę z sandwichem (sandwich — po angielsku: kanapka) — lipoidalna błona „posmarowana“ jest z obydwu stron białkami. Schemat proponowanej przez tę teorię struktury błony jest przedstawiony na rys. 3.

Od kilkudziesięciu lat wiadano, że istnieje zależność pomiędzy wielkością cząsteczek a ich zdolnością przenikania przez błony. Na fakcie tym opierały się teorie przepuszczalności błon Traubego i Ruhlana. W r. 1937 Collander zakładał, że membrany zbudowane z lipidów posiadają pory. Według jego teorii



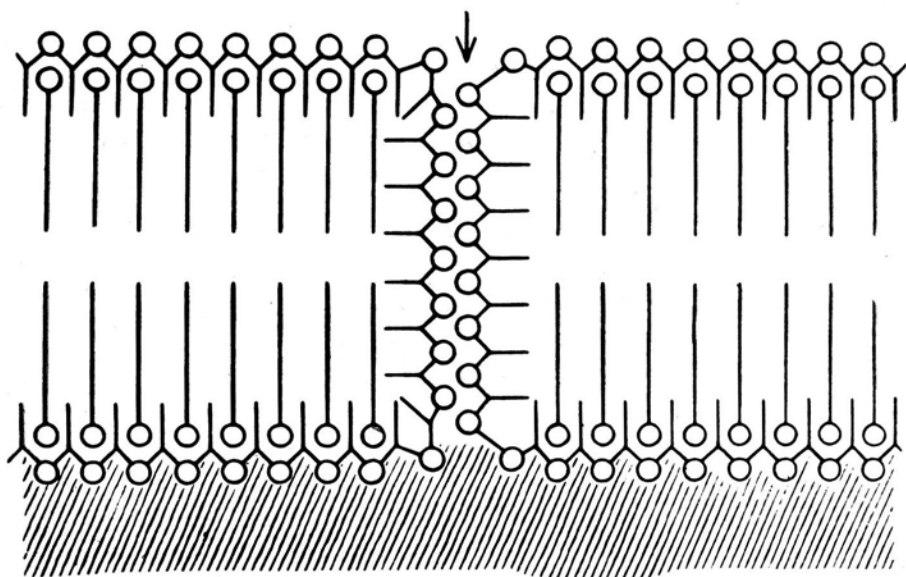
Rys. 3. Budowa błony lipoproteinowej wg koncepcji Danielliego (Danielli i Dawson 1952). Strzałki wskazują na białka i grupy polarne lipidów

substancje mniej polarne przenikałyby do cytoplazmy przez rozpuszczanie w membranie jako fazy, natomiast związki polarne i jony nieorganiczne wnikałyby tylko wówczas, gdy średnica ich byłaby mniejsza niż światło por. (Collander 1959, Ussing 1954).

Aby rozstrzygnąć, czy pory w błonach istnieją, wykonano pomiary przepuszczalności błon dla wody pod wpływem ciśnienia osmotycznego i hydrostatycznego. Gdyby nie było por i cząsteczki wody rozpuszczały się w fazie membrany, nie powinny wystąpić różnice w przepuszczalności. Otrzymane dane wykazały, że przepuszczalność osmotyczna dla wody jest większa od przepuszczalności dyfuzyjnej (Ussing 1954, Solomon 1959, Dainty 1960). Wyniki te potwierdziły

wyobrażenia o porowatej strukturze błon plazmatycznych. Fensom (1959) podaje, że średnica por w plazmalemmie jest rzędu 5–25 Å, natomiast w tonoplaście 20–50 Å.

Przytoczone powyżej dane doprowadziły do stworzenia przyjętego obecnie obrazu zasadniczej budowy błony plazmatycznej (Danielli 1958, Goldacre 1958, Ambrose i Easty 1960, Ambrose 1962, Haggis 1960, Holter 1961, Briggs i inni 1961, Willmer 1961, Robertson 1962, Curtis 1962). Schemat błony plazmatycznej narysowany na podstawie tych koncepcji jest przedstawiony na rys. 4. Widzimy na nim dwie warstwy drobin lipidów (mogą to być: tłuszcze, fosfolipidy, glikolipidy, sterole, sterydy z zaadsorbowanymi na powierzchni białkami.

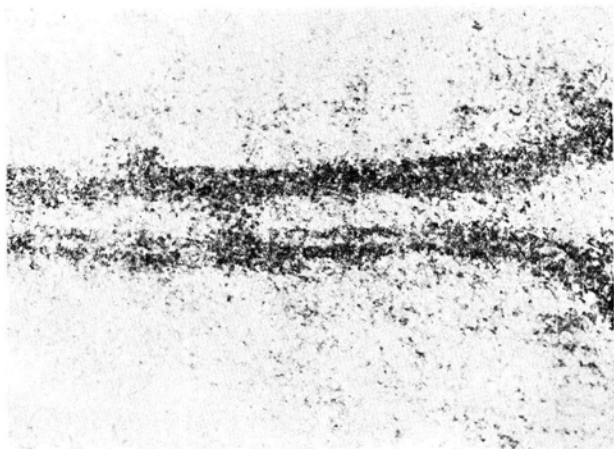


Rys. 4. Schemat zasadniczej budowy błony lipoproteinowej zgodnie z obecnie panującymi poglądami (Holter 1961). Kółka oznaczają grupy dysocjujące białek i lipidów

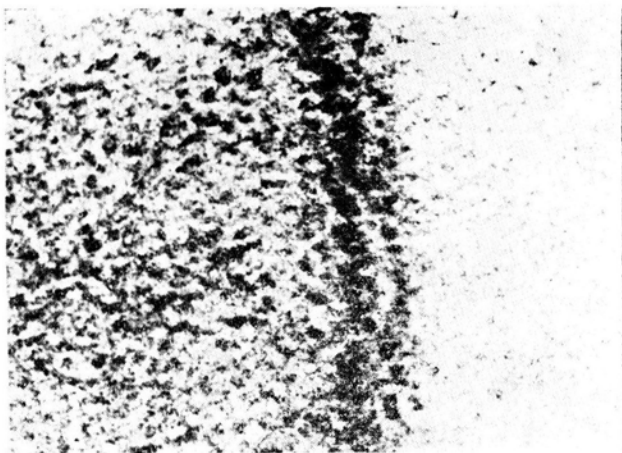
Cząsteczki lipidów ustawione są prostopadle do powierzchni, skierowane hydrofobowymi łańcuchami węglowodorowymi do wnętrza błony i grupami polarnymi na zewnątrz. Zewnętrzne warstwy błony stanowią białka. Również pory w membranach są „wyłożone“ białkami. Grubość takiej błony powinna wynosić około 85 Å i być sumą długości dwu cząsteczek lipidów i grubości dwu warstw zaadsorbowanych białek.

Przeprowadzone ostatnio badania nad zachowaniem się syntetycznych polipeptydów zaadsorbowanych na lipidach wskazują, że białka na powierzchni błon mogą występować w konfiguracji przestrzennej  $\alpha$ -helix (śruba  $\alpha$ ) (Malcolm 1962). Obserwacje te przemawiają za przypuszczeniem, że w błonach lipoproteinowych mogą być zlokalizowane liczne enzymy, co jest bardzo istotne dla zrozumienia fizjologii takich błon.

Do ukształtowania wyżej przytoczonych wyobrażeń o budowie błon doprowadziły dane pośrednie. Dopiero dzięki rozwojowi mikroskopii elektronowej i zastosowaniu do badań metod chemii fizycznej (analizy dyfrakcji promieni Roentgena i mikroelektroforezy) uzyskano również bezpośrednie potwierdzenie wysuniętych wcześniej sugestii (Holter 1961, Rideal i Adams 1958).



Rys. 5a



Rys. 5b

Rys. 5. a — Fragment przekroju dwu błon sąsiednich komórek zwierzęcych; powiększenie 400 tys. razy;  
b — przekrój błony erythrocytu; powiększenie 925 tys. razy (Robertson 1960, 1962)

Reprodukowane na rys. 5 zdjęcia wykonane zostały przez J. D. Robertsona z Harvard Medical School. Fotografia górna (rys. 5a) przedstawia błony dwu komórek zwierzęcych w powiększeniu 400 tys. razy. Widoczna jest podwójna struktura każdej z membran. Osmofilne warstwy białek dostrzegalne na zdjęciu



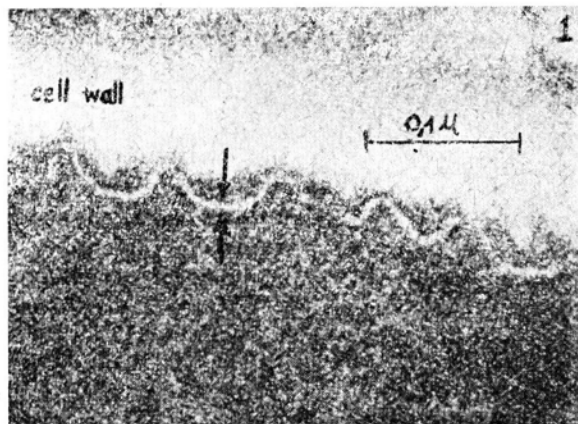
jako czarne kreski oddzielone są przezroczystą warstwą lipidów. Grubość każdej z błon wynosi około 85 Å, przy grubości odpowiednich warstw: 25 Å — białka i grupy polarne lipidów, 35 Å — części węglowodorowe tłuszczów, 25 Å — białka i grupy polarne lipidów. Komórki oddalone są od siebie o 150 Å. Fotografia dolna (rys. 5b) przedstawia przekrój błony czerwonego ciała krwi w powiększeniu 925 tys. razy. O skali powiększenia świadczy fakt, że w ujęciu tym długość erythrocytu (w rzeczywistości 7  $\mu$ ) wynosiłaby około 6,5 metrów. (W jednym mm<sup>3</sup> krwi człowieka znajduje się około 4 milionów erythrocytów). (Robertson 1960, 1962).

Wątpliwości, czy dostrzegalne w mikroskopie elektronowym struktury nie są artefaktami, usunęli swymi pracami Sjöstrand i współpracownicy (1953, 1959). Wykonali oni zdjęcia preparatów mitochondriów przygotowanych różnymi metodami. Opisane szczegóły budowy błon (gdyż podobne błony występują i w mitochondriach) były dostrzegalne na fotografiach niezależnie od sposobu przygotowania materiału. Również obserwacje w mikroskopie polaryzacyjnym i interferencyjnym potwierdziły obecność membran (b. c. 1959).

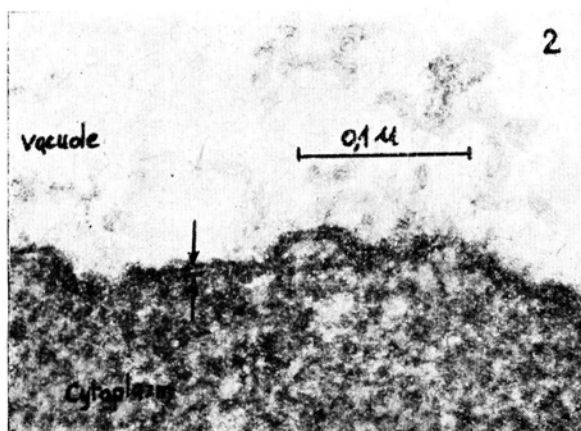
Przedstawione powyżej fakty odnoszą się w pierwszym rzędzie do błon komórek zwierzęcych. Większość botaników do ostatnich lat przypisywała plazmalemmie inną budowę. Opierając się na badaniach wnikania substancji do protoplazmy i przechodzenia ich do wakuoli sądzono, że istnieją istotne różnice pomiędzy budową plazmalemmy i tonoplastu. Wiadomo było, że np. jony magnezu łatwo wnikają do protoplastu, a bardzo wolno przechodzą do wakuoli i między innymi na tej podstawie przypisywano plazmalemmie większą przepuszczalność od tonoplastu (Frey-Wyssling 1948). Natomiast cytowane już wcześniej badania Walkera wskazują, że jest odwrotnie. Obecnie ze względu na złożony charakter przejścia substancji przez błony odróżniana jest przepuszczalność membran od sił wywołujących transport tychże substancji, czego dawniej nie uwzględniano (Teorell 1953). Rozpowszechniony był pogląd, że plazmalemma nie posiada określonej struktury, a różni się od zewnętrznej warstwy cytoplazmy jedynie mniejszą zawartością białek («protein framework») i odpowiednio większą zawartością składników lipidowych. Co najwyżej, porównywano plazmalemmę do pojedynczych filmów powstających na granicy faz (np. woda zawierająca lipidy — para nasycona), charakteryzujących się dużą zmiennością. Strukturę błony przypisywano jedynie tonoplastowi, który miał ograniczać przejście do wakuoli związków hydrofilnych i ułatwić usuwanie z protoplastu substancji rozpuszczalnych w tłuszczach. W myśl tych sugestii tonoplast stanowiłby błonę zbudowaną z dwu warstw cząsteczek lipidów ustawionych grupami hydrofilnymi na zewnątrz, a łańcuchami węglowodorowymi do wnętrza (Thomas 1947, Frey-Wyssling 1948). Identyčzną budowę przypisywali Gorter i Grendler w r. 1925 błonie erythrocytów. W latach trzydziestych toczyła się dyskusja, czy tonoplast należy rozpatrywać jako część cytoplazmy, czy też jako część wakuoli. W latach czterdziestych i na początku lat pięćdziesiątych przyjął się pogląd, że tonoplast zbudowany jest z lipidów w wyniku usuwania ich przez siły molekularne z plazmy i z wakuoli na granicę faz, nie da się więc określić, która jego część należy do plazmy, a która do wakuoli.



Stosunkowo mało jest dotychczas obserwacji plazmalemy i tonoplastu wykonanych przy dużych powiększeniach. Zdjęcia komórek drożdży opublikowane przez Northa w 1961 r. wykazują, że plazmalemma, podobnie jak błony komórek zwierzęcych, zbudowana jest z dwu warstw drobin lipidów i pokrywających zewnętrzne powierzchnie białek, a grubość jej wynosi 85 Å. Na fotografiach tych



Rys. 6a



Rys. 6b

Rys. 6. a — Błony komórkowa i plazmatyczna komórki drożdży, b — błona wakuoli komórki drożdży (North 1961)

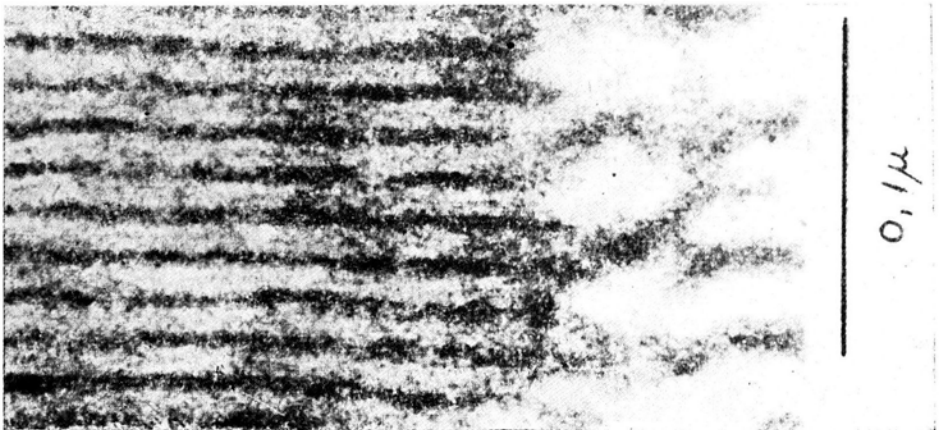
widoczne jest, w jaki sposób plazmalemma przylega do zewnętrznej, grubej błony zbudowanej z polisacharydów. Podobną w zasadzie budowę ma również tonoplast (rys. 6). Różnice fizjologiczne być może są związane z siłami wywołującymi transport substancji, względnie z różnicami wielkości por.

## Powszechność występowania błon lipoproteinowych

Membrany o przedstawionej powyżej budowie są podstawowym elementem strukturalnym większości organelli żywej komórki. W dalszym ciągu tego artykułu podano ogólny zarys budowy kilku organelli powszechnie występujących w ko-



Rys. 7a

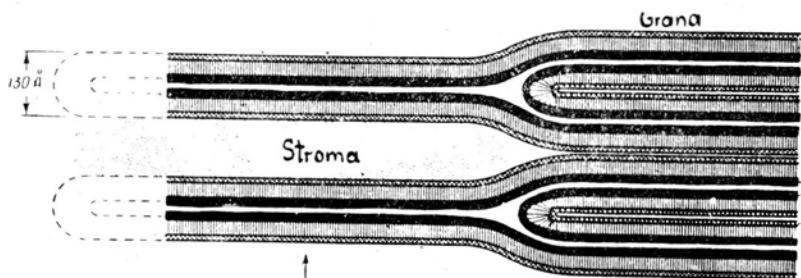


Rys. 7b

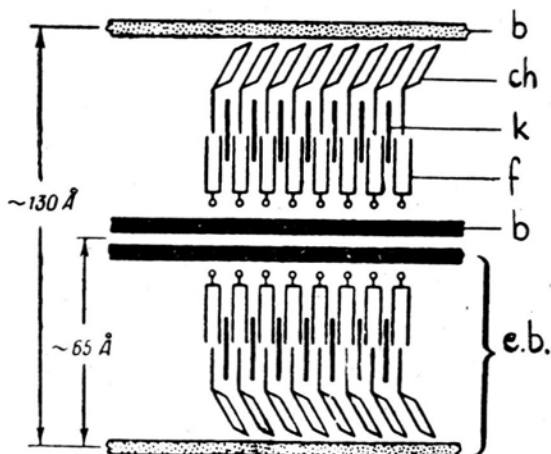
Rys. 7. Chloroplast z komórki miękiszu liścia kukurydzy (Hodge 1959). a — obraz uzyskany przy powiększeniu 30 tys. razy; widoczne grana zawieszona w stromie; b — powiększenie 370 tys. razy; widoczna lamelarna budowa gran

mórkach roślinnych. Szczegółowe opisy zastąpiono w miarę możliwości schematami.

Zdjęcia chloroplastów roślin wyższych uzyskane w mikroskopie elektronowym wykazują obecność struktur zwanych granami (rys. 7a). Obserwując grana pod dużymi powiększeniami można stwierdzić, że są one zbudowane z wielu elementarnych błon, z których każda ma grubość około 85 Å (rys. 7b) (Calvin 1959, Hodge 1959, Granick 1961). Badania fizykochemiczne wykazały, że są to jak



Rys. 8a

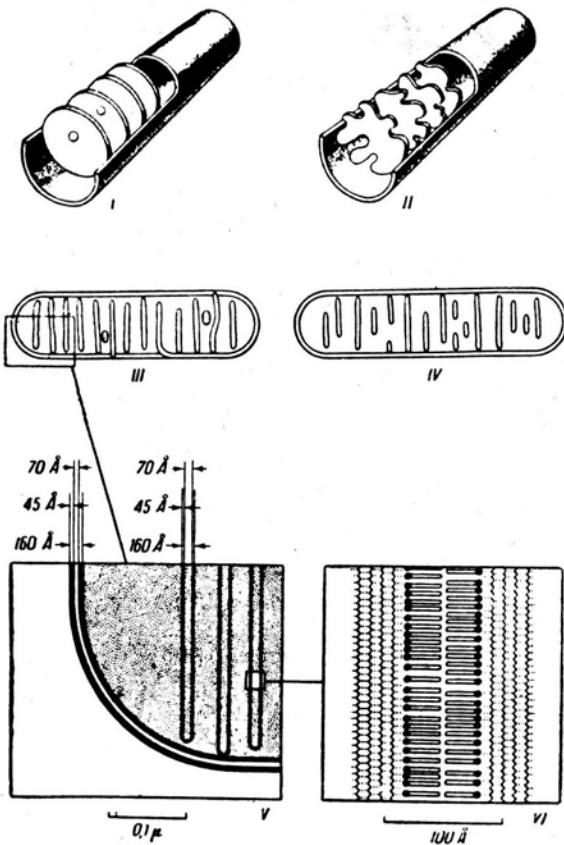


Rys. 8b

Rys. 8. Struktura gran w chloroplastach (wg Calvina): a — grana zbudowane z licznych spłaszczonych pęcherzyków o asymetrycznych błonach lipoproteinowych, b — molekularna budowa elementarnych błon, b — białko, ch — chlorofil, k — karoteny, f — fosfolipidy, e. b. — błona elementarna

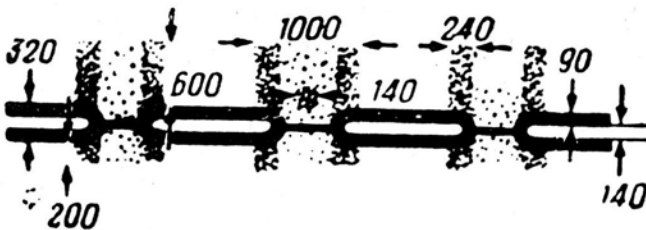
gdyby spłaszczone pęcherzyki, których ściany zbudowane są z asymetrycznych błon lipoproteinowych, tak jak to pokazano na rys. 8.

Podobne błony występują również w mitochondriach. Odnznaczają się one większą zawartością białek i grubością powyżej 100 Å. Rysunek 9 przedstawia mitochondrium z coraz bardziej szczegółowym uwzględnieniem jego budowy (Sjöstrand 1953, 1959, Novikoff 1961, Green 1962).



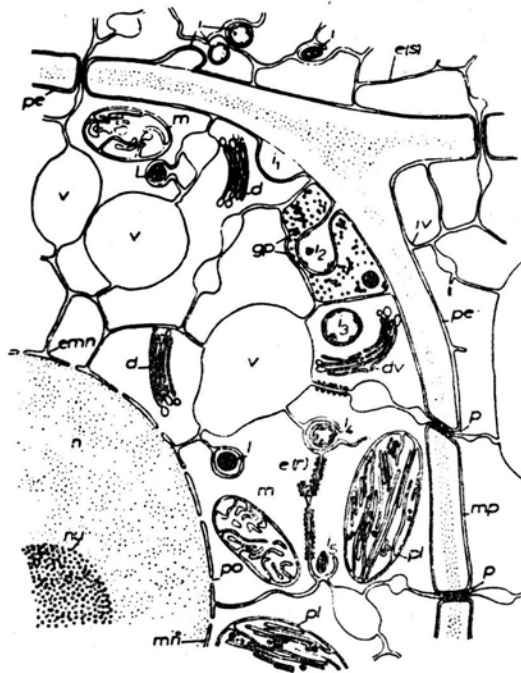
Rys. 9. Trójwymiarowa struktura mitochondriów i molekularna budowa ich błon (Sjöstrand 1959). Blizsze objaśnienia w tekście

Przekrój błony jądrowej według Afzeliusa (1955) jest przedstawiony na rys. 10. Membrana taka zbudowana jest z dwu podwójnych błon lipoproteinowych o licznych otworach (przewężeniach) przegrodzonych jedną błoną (Bennet 1959, Gay 1959, Mirski i Osawa 1961, Loewenstein i Karmo 1962).

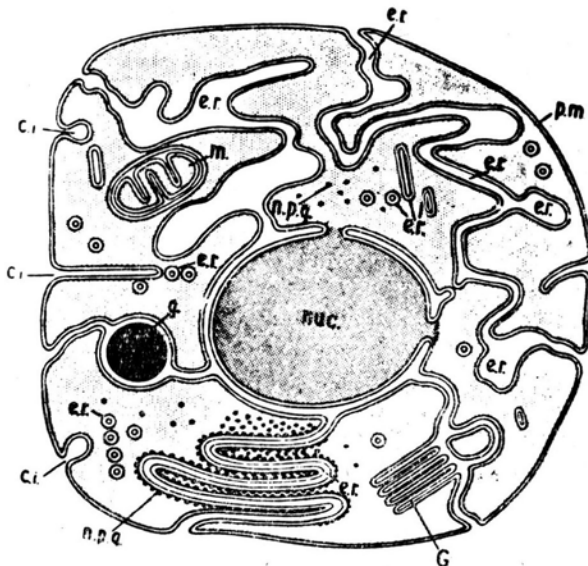


Rys. 10. Przekrój błony jądrowej wg Afzeliusa (1955). Jednolita czarna linia oznacza błonę lipoproteinową. Na rysunku podano pewne charakterystyczne wymiary w angstromach

Ostatnie lata potwierdziły poglądy o niejednorodnej strukturze cytoplazmy. W XIX wieku istniały już koncepcje fibrylarnej (Flemming, Heidengrand 1882), alveolarnej albo piankowej (Bütschli 1878) oraz ziarnistej (Altman



Rys. 11a



Rys. 11b

Rys. 11. a — Rysunek komórki miększu roślinnego z uwzględnieniem niektórych szczegółów widocznych w mikroskopie elektronowym: (Buvat 1958), pl — plastydy, m — mitochondria, v — wakuole, n — jądro, nu — jąderko, mu — błona jądrowa, d — błony reticulum, p — plazmodesmy; b — schemat przedstawiający budowę komórki zwierzęcej (Robertson 1962), nuc — jądro, m — mitochondrium, p. m. — błona komórkowa, e. r. — reticulum endoplazmatyczne, G — aparat Golgiego, n. p. g. — rybosomy

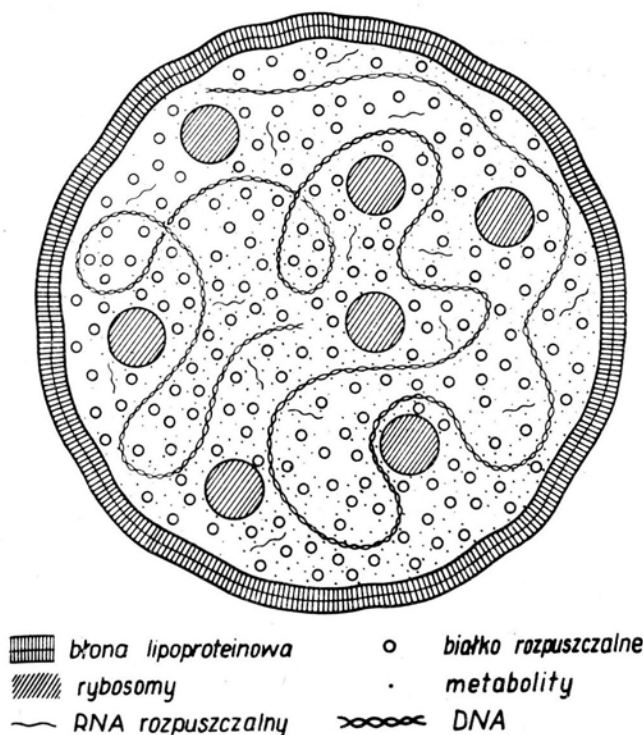
1880) budowy plazmy (Schmitt 1959). Dzisiaj wiemy, że obok plastydów i mitochondriów w cytoplazmie żywych komórek występuje reticulum endoplazmatyczne utworzone z błon lipoproteinowych (Picken 1960, Porter 1961, Brigs i inni 1961, Robertson 1962). Schematy komórek, roślinnej i zwierzęcej, uwzględniające reticulum są pokazane na rys. 11.

W stałych strukturach komórkowych, takich jak plazmalemma, tonoplast, chloroplasty, mitochondria i błona jądrowa występują błony lipidowe z zaadsorbowaną jednolitą warstwą białek. Grubość takich elementarnych błon wynosi 85 Å i więcej, a białka stanowią w nich czynnik nadający trwałość tym organellom. Błony reticulum endoplazmatycznego ( $\alpha$ -cytomembrany wg terminologii Sjöstranda) pozbawione w niektórych fragmentach takiej jednolitej warstwy białek mogą być bardziej labilne, ulegać ciągłym deformacjom, być przerywane i „zlepiane“, względnie nawet rozpuszczane i konstruowane od nowa (Porter 1961). Taki obraz reticulum wydaje się być zgodny zarówno z fizykochemicznymi własnościami tego typu membran, jak i z obserwacjami żywej komórki. W niektórych wyspecjalizowanych komórkach zwierzęcych reticulum może być strukturą stałą (szczególnie błony  $\beta$  i  $\gamma$ ), za czym przemawia występowanie podobnego ukształtowania membran w różnych komórkach tej samej tkanki. Stałość formy może być też tłumaczona jako wynik podobieństwa warunków wewnętrznych wpływających na ukształtowanie reticulum. Pewne obserwacje w komórkach siostrzanych po podziale wskazują na „regenerację“ błon reticulum z fragmentów błony jądrowej (Porter 1961). Błony lipoproteinowe wykazują szereg podobieństw do tzw. płynnych kryształów. Według Overbeeka, ze względu na to, iż cząsteczki lipidów w naturalnych warunkach tworzą nie sferyczne micelle, lecz płaskie membrany (w wyniku oddziaływania między drobinami sił elektrostatycznych i londonowskich), nie ma konieczności postulowania biologicznie specyficznych mechanizmów tworzenia membran (Stockmayer 1959).

### Rola błon plazmatycznych w życiu komórek

Według Cl. Bernarda i teorii homeostazy Walter Cannona warunkiem wszelkiego życia jest zdolność organizmu do utrzymania stałości środowiska wewnętrznego (Heilbrunn 1956). Komórka jest najmniejszą, zdolną do samodzielnego życia jednostką organizmu. Wszystkie znane nam dotychczas żywe komórki ograniczone są lipoproteinową błoną plazmatyczną. Jak niedawno stwierdzono, najmniejszymi organizmami, dającymi się hodować w pożywce nie zawierającej obcych komórek, są wywołujące pleuropneumonię *Mycoplasma laidlawii* i *Mycoplasma gallisepticum* (Morowitz i Tourtellotte 1962). Średnica ich komórek wynosi zaledwie 1000 i 2500 Å, a więc jest mniejsza niż bakterii i wielu wirusów. (Teoretycznie żadna komórka nie może być mniejsza niż 300 Å  $\varnothing$ . — Schrödinger 1951). Pomimo tak nikłych rozmiarów komórki *Mycoplasma* posiadają normalnie wykształconą, zewnętrzną błonę plazmatyczną (rys. 12), która odgrywa zapewne istotną rolę w homeostazie komórkowej. Oddzielając komórkę

od jej środowiska, kontrolując wymianę substancji między komórką a jej otoczeniem błona komórkowa jest jednym z czynników decydujących o utrzymaniu trwałości środowiska wewnętrznego. Własności jej determinowane zarówno przez samą komórkę, jak i warunki panujące w jej otoczeniu, odgrywają istotną rolę



Rys. 12. Schemat komórki *Mycoplasma gallisepticum* (Morowitz i Taurtellotte 1962)

w procesach przenikania substancji do komórki, pinocytozy i fagocytozy, w procesach wzrostu i różnicowania. Jednym z warunków koniecznych dla zrozumienia wymienionych procesów jest szczegółowe poznanie budowy i elektrochemii błon. Znaczenie plazmatycznej błony komórkowej podkreśla Ambrose (1962) pisząc: „We often hear it stated that life is not possible without protein and nucleic acid molecules. I am going to suggest that an even more basic requirement for life is the presence of a cell membrane“). (Ambrose 1962).

W miarę postępu fizjologii komórki przekonujemy się, że błony plazmatyczne są zaangażowane niemal we wszystkich procesach fizjologicznych. Wprowadzają do nich element uporządkowania przestrzennego. Błony reticulum, z którymi związane są rybosomy, są zdaniem wielu autorów miejscem syntezy białek w komórce (Campbell 1960, Porter 1961). Chloroplasty i mitochondria uważane są za główne ośrodki przemiany materii. Membrany w nich występujące (zarówno białka jak i lipidy) są bezpośrednio zaangażowane w transferze elektronów (Ris 1959).



Z przytoczonych wyżej faktów wynika wniosek, że procesy, które nazywamy życiem, są nierozdzielnie związane nie tylko z białkami, ale i z lipidami, których rola była często niedoceniana.

Z ewolucyjnego punktu widzenia ciekawy jest fakt, że istnieją pierwotne organizmy (Sinice), w protoplazmie których występuje błona lipoproteinowa tworząca nieregularną sieć (Sjöstrand 1959). Nie wyodrębnia ona części jądrowej komórki, a w komórkach tych nie występują mitochondria ani chloroplasty. Możliwe, że wykształcenie tych organelli w procesie ewolucji było wynikiem specjalizacji fragmentów pierwotnych błon lipoproteinowych.

#### LITERATURA

- Afzelius B. A., 1955. The ultrastructure of the nuclear membrane of the sea-urchin oocyte as studied with the electron microscope. *Exp. Cell Res.* 8, 147—158.
- Ambrose E. J., Easty G. C., 1960. Membrane Structure in Relation to Cellular Motility. *Proc. Roy. Soc. of Edinburg* 28, 53—64.
- Ambrose E. J., 1962. The Cell Surface. *Discovery* 8, 30—35.
- Anfinsen C. B., 1959. The molecular basis of evolution. 228 pp. London, J. Wiley.
- Bayliss L. E., 1960. Principles of General Physiology. 520 pp. London, Academic Press.
- Beament J. W. L., 1961. Electrical Properties of Orientated Lipid on a Biological Membrane. *Nature* 191, 217—221.
- Bennett H. S., 1959. Fine Structure of Cell Nucleus, Chromosomes, Nucleoli, and Membrane. *Reviews of Modern Physics* 31, 297—300.
- Briggs G. E., Hope A. B., Robertson R. N., 1961. Electrolytes and Plant Cells. 217 pp. Oxford, W. O. James.
- Calvin M., 1959. Energy Reception and Transfer in Photosynthesis. *Reviews of Modern Physics* 31, 147—156.
- Campbell P. N., 1960. The Synthesis of Proteins by the Cytoplasmic Components of Animal Cells. *Biol. Rev.* 35, 413—458.
- Collander R., 1959. Cell Membranes: Their Resistance to Penetration and Their Capacity for Transport. 3—102 pp. w *Plant Physiology*, vol. II, ed. F. C. Steward, New York and London, Academic Press.
- Curtis A. S. G., 1962. Cell contact and adhesion. *Biol. Rev.* 37, 82—130.
- Dainty J., 1960. Ion transport across plant cell membranes. *Proc. Roy. Soc. of Edinburg* 28, 3—14.
- Danielli J. F., Harvey E. N., 1935. The tension at the surface of macked egg oil with remarks on the nature of the cell surface. *J. cell comp. Physiol.* 5: 483—494.
- Danielli J. F., 1944. The Biological Action of Ions and the Concentration of Ions at Surfaces. *J. Exp. Biol.* 20, 167—176.
- Danielli J. F., 1958. Surface chemistry and cell membranes. 246—265 pp. w *Surface Phenomena in Chemistry and Biology*. 330 pp. New York, Paris, Pergamon Press.
- Dawson R. M. C., 1957. The animal phospholipids: their structure, metabolism and biological significance. *Biol. Rev.* 32, 188—229.
- Fensom D. S., 1959. The bio-electric potentials of plants and their functional significance. III. The production of continuous potentials across membranes in plant tissue by the circulation of the hydrogen ion. *Canad. J. Bot.* 37, 1003—1026.
- Fernandez-Moran H., 1959. Fine Structure of Biological Lamellar Systems. *Reviews of Modern Physics* 31, 319—330.
- Frey-Wyssling A., 1948. Submicroscopic morphology of protoplasm and its derivatives. 255 pp. Elsevier.

- Gay H., 1959. Morphological Organisation of Nucleus and Cytoplasm. 100—135 pp. w Biological Organisation Cellular and Subcellular. 328 pp. C. H. Waddington, London, Oxford, New York, Paris, Pergamon Press.
- Goldacre R. J., 1958. Surface films, their collapse on compression, the shapes and sizes of cells and the origin of life. 278—298 pp. w Surface Phenomena in Chemistry and Biology. ed. J. F. Danielli, London, New York, Paris, Pergamon Press.
- Gorter E., Grendel R., 1925. On bimolecular layers of lipid on the chromocytes of the blood. *J. Exp. Med.* 41, 439—443.
- Granick S., 1961. The Chloroplasts: Inheritance, Structure, and Function. 489—602 pp. w *The Cell. Biochemistry, Physiology, Morphology.* ed. J. Brachet, A. E. Mirsky.
- Green D., 1962. Power from the mitochondrion. *Discovery* 9, 28—34.
- Haggis G. H., 1960. Electron Microscopy and the Molecular Structure of Cell Membranes. *Proc. Roy. Phys. Soc. of Edinburg* 28, 115—119.
- Harkins W. D., 1952. *The Physical Chemistry of Surface Films.* 42 pp. New York, Reinhold Publishing Corp.
- Harvey E. N., Shapiro., 1934. The interfacial tension between oil and protoplasm within living cells. *J. Cell Comp. Phys.* 5, 225—268.
- Heilbrunn L. V., 1948. *An outline of general physiology.* 748 pp. Philadelphia, London, W. B. Saunders Comp.
- Heilbrunn L. V., 1956. *The dynamics of living protoplasm.* 327 pp. New York, Academic Press.
- Hildebrand E. M., 1960. Micrurgy and the plant cell. *Bot. Rev.* 26, 278—321.
- Hodge A. J., 1959. Fine Structure of Lamellar Systems as Illustrated by Chloroplasts. *Reviews of Modern Physics* 31, 331—341.
- Holter H., 1961. How Things Get into Cells. *Scient. Amer.* 205, 3, 167—180.
- Hope A. B., 1956. The electric properties of plant cell membranes. *Austr. J. Biol. Sci.* 9, 53—66.
- Hutton W. E., 1960. Ionic Exchange and the Structure and Function, Including Motility, of Cytoplasmic Membranes. *Nature* 185, 439—441.
- James A. M., 1958. The Electrochemistry of the Bacterial Surface. *Progress in Biophys.* 8, 95—142.
- Loewenstein W. R., Karmo Y., 1962. Some electrical properties of the membrane of a cell nucleus. *Nature* 195, 462—464.
- Malcolm B. R., 1962. Conformation of Synthetic Polypeptide and Protein Monolayers at Interfaces. *Nature* 195, 901—902.
- Mirsky A. E., Osawa S., 1961. The Intarphase Nucleus. 677—770 pp. w *The Cell. Biochemistry, Physiology, Morphology.* ed. J. Brachet, A. E. Mirsky.
- Mitchel P., 1957. A General Theory of Membrane Transport from Studies of Bacteria. *Nature* 180, 134—136.
- Morowitz H. J., Tourtellotte M. E., 1962. The smallest living cells. *Scient. Amer.* 206, 117—126.
- North R. J., 1961. Method for revealing the membrane systems in micro-organisms. *Nature* 190, 1215—1216.
- Novikoff A. B., 1961. Mitochondria (Chondriosomes). 299—422 pp. w *The Cell. Biochemistry, Physiology, Morphology.* ed. J. Brachet, A. E. Mirsky.
- Oncley J. L., 1959. Chemical Characterization of Proteins, Carbohydrates, and Lipids. *Reviews of Modern Physics* 31, 30—49.
- Picken L. E. R., 1960. *The Organization of Cells and other Organisms.* 629 pp. Oxford, Clarendon Press.
- Ponder E., 1961. The Cell Membrane and Its Properties. 1—84 pp. w *The Cell. Biochemistry, Physiology, Morphology.* ed. J. Brachet, A. E. Mirsky.
- Porter K. R., 1961. The Ground Substance; Observations from Electron Microscopy. 621—676 pp. w *The Cell. Biochemistry, Physiology, Morphology.* ed. J. Brachet, A. E. Mirsky.
- Rideal E., Adams D. M., 1958. The Surface Behaviour of Mycobacterium Phlei. 309—315 pp. w *Surface Phenomena in Chemistry and Biology.* 330 pp. ed. J. F. Danielli London, New York, Paris, Pergamon Press.

- Ries H. E., 1961. Monomolecular Films. *Scient. Amer.* 204, 152—165.
- Ris H., 1959. Dyskusja na temat: Morphological Organisation of Nucleus and Cytoplasm. 134 p. w *Biological Organisation Cellular and Subcellular*. 328 pp. ed. C. H. Waddington, London, Oxford, New York, Paris, Pergamon Press.
- Robertson J. D., 1960. The molecular structure and contact relationships of cell membranes. *Progress in Biophys.* 10, 343—418.
- Robertson J. D., 1962. The Membrane of the Living Cell. *Scient. Amer.* 206, 4, 64—72.
- Schmitt F. O., 1959. Molecular Biology and the Physical Basis of Life Processes. *Reviews of Modern Physics* 31, 5—10.
- Schrödinger E., 1951. *What is Life?* 92 pp. Cambridge, University Press.
- Sjöstrand F. S., 1953. Electron microscopy of mitochondria and cytoplasmic double membranes. *Nature* 171, 30—32.
- Sjöstrand F. S., 1959. Fine Structure of Cytoplasm: The Organization of Membranes Layers. *Reviews of Modern Physics* 31, 301—318.
- Solomon A. K., 1959. Equivalent pore dimensions in cellular membranes. 314—322 pp. w *Proceedings of the First National Biophysics Conference*. ed. H. Quastlerand, H. J. Morowitz. New Haven, Yale University Press.
- Steward F. C., Sutcliffe J. F., 1959. Plants in Relation to Inorganic Salts. 253—479 pp. w *Plant Physiology*, vol. 2, ed. F. C. Steward, New York, London, Academic Press.
- Stockmayer W. H., 1959. Forces between Macromolecules. *Reviews of Modern Physics* 31, 103—106.
- Teorell T., 1953. Transport Processes and Electrical Phenomena in Ionic Membranes. *Progress in Biophysics* 3, 305—369.
- Thomas M., 1947. *Plant Physiology*, 504 pp. London.
- Ussing H. H., 1954. Ion transport across biological membranes. 3—22 pp. w *Ion Transport across Membranes*. 298 pp. ed. H. Clarke, New York, London, Academic Press.
- Walker N. A., 1957. Ion permeability and the plasmalemma of the plant cell. *Nature* 180, 94.
- Walker N. A., 1960. The electric resistance of the cell membranes in a Chara and a Nitella species. *Aus. J. Biol. Sci.* 13, 468—478.
- Willmer E. N., 1961. Steroids and Cell Surfaces. *Biol. Rec.* 36, 368—398.