

АЯ КОЛЛЕГИЯ

ответственный редактор)

Г. Богач, М. И. Гуревич, Б. Е. Есипенко,
Г. Костюк, А. А. Мойбенко, Н. И. Путилин,
С. З. А. Сорокина (ответственный секретарь)

нный совет

кий Я. П. Скляр
у Ю. А. Спасокукоцкий
ин Р. О. Файтельберг
А. Б. Фельдман

024, г. Киев, ул. Богомольца, 4
91-20-84

З. В. Войтенко

доктор Т. М. Немеровская

доктор О. В. Дивуля

М. М. Кацун

БФ 09176. Формат 70×108/16. Выс. печ. Усл. печ.
Тираж 860 экз. Заказ 7-732.

р. 252601, Киев, ГСП, ул. Репина 3.

Республиканского производственного объединения
УССР, 252004, Киев-4, ул. Репина, 4.

логический журнал», 1978

З. А. Сорокина

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ЦЕЛЕСООБРАЗНОСТЬ ДИСКРИМИНАЦИИ КЛЕТКАМИ КАЛИЯ И НАТРИЯ

Выход биологии на новый уровень исследований живой материи — молекулярный и субмолекулярный настоятельно требует глубокого осмысления и развития диалектико-материалистических представлений о вещественном составе материального субстрата живого. В первую очередь, речь идет о понимании роли низкомолекулярных неорганических соединений, воды и высокомолекулярных органических веществ. Эта проблема привлекает в последнее время все большее внимание как биологов, так и философов. Интерес к ней обусловлен, с одной стороны, позитивной стороной развития научного познания, проявляющегося в коренной ломке старых представлений и создании новых теорий, концепций и принципов, а с другой — мировоззренческим значением данных биологии.

Хотя химический состав живых организмов в основном известен, тем не менее его биологическая целесообразность изучена еще недостаточно. Совершенно очевидно, что это понятие надо рассматривать диалектически. Целесообразность характерна для всего живого. В этом его коренное отличие от неживой природы. Биологическая целесообразность представляет собой причинно-следственное явление. Возникает она не самопроизвольно, не вследствие лапласовского «стремления живых существ к совершенствованию», а детерминирована внешними и внутренними факторами. Надо полагать, что первичный механизм этого явления — химические взаимодействия отдельных молекул, которые в ходе эволюции слились в единую, высокоорганизованную, самокоординируемую целостную систему. Именно в этой целостности, где все компоненты находятся не в беспорядочном состоянии, а в рациональном соподчинении системе и являются неперенными участниками всех процессов жизнедеятельности, а система, в свою очередь, не может функционировать без какого-либо из своих компонентов — корни всех проявлений биологической целесообразности, сущность живой материи.

В таком представлении, являющемся привычным для широкого круга исследователей, занимающихся вопросами общей физиологии и биофизики клетки, на первый план выдвигается биологическая неравнозначность двух близких по своим свойствам щелочных металлов — калия и натрия. И действительно, клетки всех живых организмов нашей планеты, насчитывающих почти полтора миллиона видов животных и более полумиллиона видов растений и микроорганизмов, содержат много калия и поддерживают на низком уровне концентрацию натрия. Есть лишь единичные исключения из этого общего правила. К ним относятся эритроциты некоторых млекопитающих (коров, овец, коз, кошек, собак), содержащие больше натрия, чем калия, Шванновские клетки глубоководных кальмаров *Leptiothenthis*, в которых наблюдается значительный перевес натрия над калием и, наряду с этим, внутриклеточная концент-

рация калия превышает содержание этого иона в гемолимфе, и, наконец, клетки бактерии *Escherichia coli* и ряда грамм-положительных и грамм-отрицательных микроорганизмов в стационарной фазе, а также почвенной амёбы при переходе от активности в состояние цисты, содержащие калий и натрий в тех же концентрациях, что и во внешней среде. Весьма вероятно поэтому, что способность живых организмов дискриминировать калий и натрий и регулировать в своей среде их содержание представляет одну из кардинальных характеристик живого. Явление, носящее название ионной асимметрии, принадлежит к числу основных биологических закономерностей.

Биологическая значимость калия и натрия мало зависит от их концентрации в среде. Содержание их в земной коре и в вулканических породах составляет приблизительно 2,6—2,4%. В общем они встречаются примерно одинаково часто за исключением морской воды, где преобладает натрий. По-видимому, широкое распространение калия и натрия сыграло свою роль в процессе эволюции, когда шел отбор элементов формирующимися живыми организмами. В то же время были и другие предпосылки, побудившие эволюцию дискриминировать калий и натрий. Эти предпосылки выражены в специфике жизни и собственно биологических закономерностей, в своеобразии клеточных функций.

Жизнь — это сложная совокупность самосовершающихся химических реакций, составляющих биологический обмен веществ. Совершенно ясно поэтому, что постоянство внутренней среды необходимо для нормального существования клеток и является непременным условием их функционирования. Любое изменение соотношений химических компонентов протоплазмы может нарушить кинетику реакций и повлечь за собой серьезные последствия для клетки. Давно известно, что ионная асимметрия снижается при отмирании тканей, при утомлении, аноксии, охлаждении, ослаблении кровотока и потерях крови, при денервации, повышении кислотности среды и при действии целого ряда фармакологических веществ и, особенно, веществ, нарушающих нормальное течение метаболизма, так называемых ингибиторов (цианиды, динитрофенолы, моноиодацетат, барбитураты). Такого же рода изменения наблюдаются при патологических процессах в целом организме, при авитаминозах, алиментарной дистрофии, нарушениях сердечной деятельности, диабете и ряде других заболеваний. В настоящее время вряд ли кто-либо усомнится в том, что ионная асимметрия представляет собой несомненное отклонение от термодинамического равновесия, и ее устойчивое состояние должно поддерживаться за счет непрерывно идущего в клетках обмена веществ. Связь ионной асимметрии с метаболизмом имеет сейчас достаточно прочное экспериментальное обоснование. Каковы бы ни были интимные механизмы связи метаболизма и ионной асимметрии, любое изменение интенсивности метаболизма в конечном счете отражается на уровне равновесия между калием и натрием. Поэтому на вопрос о том, каков физиологический смысл регуляции ионного гомеостаза, напрашивается очевидный ответ: неорганический катионный состав цитоплазмы клеток регламентируется требованиями метаболизма. Несмотря на богатство фактических данных, касающихся ионной асимметрии, вокруг понятия ее биологической целесообразности, роли калия и натрия на молекулярном уровне и возможных механизмов их дискриминации на протяжении многих лет велась и ведется оживленная дискуссия. Наиболее отчетливо она проявилась в противоположности двух концепций относительно механизмов ионного гетерогенитета, представленных мембранной и фазовой (или сорбционной) теориями. Свою лепту внесли в нее и философы.

С точки зрения широко рас-
модействие химических элемент-
тер и подчиняется тем же зако-
Дискриминация калия и натрия
реакций метаболизма. Химизм э-
чается от обычных каталитичес-
поскольку они осуществляются
стоящими из белков-ферментов
специфичную пространственную
ный характер. В результате эт-
клеток в окружающую среду,
2; 5; 6; 8; 20].

Фазовая теория исходит из
клетках калия по сравнению с
ными свойствами всей протопла-
рой обнаруживают высокую селе-
взаимодействующий с протопла-
в диффузионном равновесии с
клеточная концентрация являет-
системах отлична по структуре и
тролитов. Вместе с калием и м-
единую высокоупорядоченную с-
полем [3, 7, 13, 23, 24]. Соглас-
тура воды важна для функциони-
образной «матрицей жизни».

В последние годы вещество-
ность стали привлекать присталь-
существует довольно обширная
су. Философы подошли к нему с
образом, через решение филосо-
тествознание. Несмотря на незн-
жизни, интеграция современных
сти дополнения в понятие «живо-
это система, состоящая из орган-
молекулярных компонентов, сист-
лесообразности вещественного
и выяснение давно привлекающе-
фике живого. Ею занимался еще
вклад внес Энгельс. Согласно с-
разность вещественного состава
предназначенным для приспособ-
существования с целью обеспеч-
ния и самовопроизведения. Фро-
ской целесообразности как «объе-
ся в характерных для живых сис-
организации метаболических п-

Совершенно очевидно, что
держания клеткой ионной асимме-

Электрофизиологические исс-
химии и биофизики с несомненно-
плазма представляет собой исти-
тов, основные физико-химические
свойств аналогичных растворов в
лочных металлов в протоплазме

этого иона в гемолимфе, и, накопившись в стационарной фазе, а также в состоянии цисты, концентрации в которой, что и во внешней среде, живых организмов дискриминировать в своей среде их содержание от характеристик живого. Явление, таким образом, принадлежит к числу основных

и натрия мало зависит от их концентрации в земной коре и в вулканических породах, 2,6—2,4%. В общем они встречаются в морской воде, где преобладает распространение калия и натрия. В эволюции, когда шел отбор элементов, в то же время были и другие организмы, которые могли дискриминировать калий и натрий в специфике жизни и собственно в организации клеточных функций.

Свойство самосовершенствующихся химических систем обмена веществ. Совершенствование среды необходимо для нормального существования и развития их в соотношении химических компонентов, кинетику реакций и повлечь за собой. Давно известно, что ионная концентрация в тканях, при утомлении, анемии, а также потерях крови, при денервации, и в действии целого ряда фармакологических веществ, нарушающих нормальное течение биохимических процессов (цианиды, динитрофенолы). Такого же рода изменения наблюдаются в целом организме, при авитаминозах, нарушениях сердечной деятельности. В настоящее время вряд ли можно говорить о нарушении химического равновесия, и ее устойчивость за счет непрерывно идущего ионного асимметричного с метаболизмом перемещения. Каким образом связи метаболизма и ионной асимметрии метаболизма в конечном счете связаны с калием и натрием. Поэтому на первый план выходит вопрос о регуляции ионного гомеостаза: неорганический катионный обмен регулируется требованиями метаболизма. В свете последних данных, касающихся ионной асимметрии биологической целесообразности, роли калия и возможных механизмов их взаимодействия в последние годы велась и ведется оживленная работа, она проявилась в противоположных направлениях механизмов ионного гетерогенитета, в теории (или сорбционной) теориями.

С точки зрения широко распространенной мембранной теории, взаимодействие химических элементов в протоплазме носит такой же характер и подчиняется тем же закономерностям, что и в неживой природе. Дискриминация калия и натрия осуществляется в ходе ферментативных реакций метаболизма. Химизм этих реакций также почти ничем не отличается от обычных каталитических реакций неживой природы. Однако, поскольку они осуществляются надмолекулярными комплексами, состоящими из белков-ферментов, липидов и других веществ, имеющих специфичную пространственную конформацию, то реакции носят векторный характер. В результате этого натрий выводится из протоплазмы клеток в окружающую среду, а калий накапливается клетками [1; 2; 5; 6; 8; 20].

Фазовая теория исходит из того, что избирательное накопление в клетках калия по сравнению с натрием обусловлено особыми сорбционными свойствами всей протоплазмы в целом, белковые структуры которой обнаруживают высокую селективность к калию. Напротив, натрий, не взаимодействующий с протоплазматическими структурами, находится в диффузионном равновесии с внешним раствором. Его низкая внутриклеточная концентрация является следствием того, что вода в живых системах отлична по структуре и свойствам от воды растворов полиэлектролитов. Вместе с калием и макромолекулами она образует в клетке единую высокоупорядоченную систему с регулярным электромагнитным полем [3, 7, 13, 23, 24]. Согласно Сент-Дьерди [9], именно такая структура воды важна для функционирования живых систем и является своеобразной «матрицей жизни».

В последние годы вещественный состав живого и его целесообразность стали привлекать пристальное внимание и философов. Ныне уже существует довольно обширная литература, посвященная этому вопросу. Философы подошли к нему с разных сторон. Во-первых, и главным образом, через решение философских проблем, которые выдвинуло естествознание. Несмотря на незыблемость энгельсовского определения жизни, интеграция современных научных знаний дала возможность внести дополнения в понятие «живое». Живое, как указывает Чепиков [18], это система, состоящая из органических веществ, воды и других низкомолекулярных компонентов, система единая. Во-вторых, к анализу целесообразности вещественного состава живого философов подводило и выяснение давно привлекающей к себе внимание проблемы о специфике живого. Ею занимался еще Аристотель, позже Гегель, и большой вклад внес Энгельс. Согласно современным представлениям, целесообразность вещественного состава живого является особым его качеством, предназначенным для приспособляемости к определенным условиям существования с целью обеспечения жизнеспособности, самосохранения и самовозрождения. Фролов [16] трактует понятие биологической целесообразности как «объективный факт природы, проявляющийся в характерных для живых систем особенностях строения и функций, организации метаболических процессов управления и регуляции».

Совершенно очевидно, что вопрос об определяющей причине поддержания клеткой ионной асимметрии является важнейшей частью проблемы биологической целесообразности дискриминации калия и натрия.

Электрофизиологические исследования последних лет, данные биохимии и биофизики с несомненностью свидетельствуют о том, что протоплазма представляет собой истинный водный раствор полиэлектролитов, основные физико-химические свойства которого не отличаются от свойств аналогичных растворов неживой системы. Основная масса щелочных металлов в протоплазме электрохимически свободна и присут-

ствуется в виде катионов. Небольшое количество калия и натрия избирательно связано компонентами протоплазмы. Связывание щелочных металлов осуществляется преимущественно в процессах клеточного метаболизма [14].

Таким образом, законы физики и химии сохраняют свое значение в клетке. Поэтому для объяснения природы ионной асимметрии нет необходимости постулировать особые сорбционные свойства протоплазмы. Такими свойствами обладают лишь некоторые ферментативные системы, в частности те, при функционировании которых осуществляется перенос калия и натрия через мембраны клеток. И дело здесь не только в высокой селективности активных центров ферментов к калию или натрию, и в матричном эффекте, благодаря которому ферментативные реакции имеют векторный характер, а в тех совершенно новых явлениях, характерных для этих компонентов живого, которые они обретают в клетках под воздействием целостной организации метаболизма. Транспортные процессы дифференцированы и локализуются в поверхностных протоплазматических мембранах. Однако, как бы ни был дифференцирован перенос калия и натрия внутрь и наружу клетки, он, вместе с тем, представляет собой соподчиненный процесс, деятельность которого находится под регуляторным воздействием со стороны целостной координированной системы метаболизма клетки. Реальное существование транспортных систем подтверждается опытами по изоляции и последующей реконструкции некоторых их элементов [12, 26, 27].

В свете сказанного становится понятным, что подобные механизмы регуляции неорганического ионного состава протоплазмы возможны только в живой клетке, в неживой природе их нет. Следовательно, неравномерность распределения калия и натрия и их биологическую неравнозначность можно вполне справедливо рассматривать как атрибуты живого, условие его существования.

По-видимому, регулируя качественный и количественный состав содержимого, клетки обеспечивают себе подходящее катионное окружение для жизненно важных макромолекул — белков и нуклеиновых кислот и создают наиболее благоприятные условия для метаболизма.

Современная биофизика и биохимия клетки изучают живую материю на различных уровнях ее организации — молекулярном, субклеточном и клеточном. Проблема уровней организации живого имеет огромное философское значение, поскольку она отражает специфику процессов, осуществляющихся на различных ступенях. В последние годы появилась тенденция видеть основу многих клеточных процессов в молекулярном уровне, в свойствах взаимодействующих веществ. Наиболее характерной особенностью этого уровня живого является высокая специфичность процессов, обеспечиваемая физическими, физико-химическими и химическими свойствами взаимодействующих компонентов. Отсюда следует вывод, что гармония вещественного состава живой материи зиждется на особом сочетании его свойств. Именно поэтому калий оказался биологически более предпочтительным.

В табл. 1 представлены важнейшие физические константы атомов калия и натрия. Основное различие между ними касается структуры предвнешнего энергетического слоя электронов. У натрия он имеет структуру неона, а у калия — аргона. Вследствие значительного экранирования положительного заряда ядер электронными оболочками инертных газов внешние электроны в атомах щелочных металлов связаны слабо. Связь тем слабее, чем выше главное квантовое число. Этим объясняется более электроположительный характер калия по сравнению с натрием. Кроме того, у калия энергии разных оболочек перекрываются.

Поскольку энергия $4s$ орбит несколько ниже энергии $3d$ орбит, то она называется заполненной, а пять $3d$ орбит свободны. На этих орбитах могут находиться одновременно 10 электронов, взаимнокомпенсированными, а значит, от одного до 5 орбитальных состояний с свободными спинами. Энергия $3p$ и $3d$ состояний составляет $3,6$ эВ, т. е. сравнительно невелика. Поэтому небольшое внешнее воздействие может перевести любой электрон в $3d$ состояние. В результате образуется ряд менее прочных связей по сравнению со связями, образуемыми электронами s - и p -типа. Образование химической связи в этом случае дает выигрыш в энергии. Вследствие этого энергия, затрачиваемая на возбуждение атома, сообщается в процессе химической реакции.

При сравнении свойств соединений натрия и калия важно отметить два обстоятельства (табл. 2). Во-первых, натрий, в некоторой степени больше приближается к щелочным металлам, подобно которым он образует ряд труднорастворимых солей, и энергии решеток всех соединений натрия исключены солей с очень непрочными анионами, выше, чем у калия. У натрия резче выражена способность к комплексообразованию. Во-вторых, тенденция к образованию ковалентных связей, как и следует ожидать из соотношения заряд/радиус, лучше выражена у натрия и слабее у калия. В этом прочностные ковалентные связи молекулах с натрием выше.

Нельзя не указать, наконец, на различие свойств воды в растворах содержащих калий и натрий (табл. 3). Судя по энергии гидратации, натрий закрепляет молекулы воды в гидратной оболочке с большей прочностью, чем калий. В результате структуры воды в растворах солей натрия оказываются более упорядоченной, чем у калия в чистом состоянии. Напротив, калий меньше изменяет структуру водной гидратной оболочки, но зато значительно нарушает ее в прилегающих слоях и тем самым смещает равновесие в сторону воды разупорядоченной.

количество калия и натрия избира-
оплазмы. Связывание щелочных ме-
твенно в процессах клеточного ме-

и химии сохраняют свое значение
природы ионной асимметрии нет необ-
сорбционные свойства протоплазмы.
некоторые ферментативные системы,
ии которых осуществляется перенос
эток. И дело здесь не только в высо-
ов ферментов к калию или натрию,
которому ферментативные реакции
совершенно новых явлениях, харак-
го, которые они обретают в клетках
изации метаболизма. Транспортные
ализуются в поверхностных прото-
о, как бы ни был дифференцирован
ружу клетки, он, вместе с тем, пред-
есс, деятельность которого находится
стороны целостной координирован-
Реальное существование транспорт-
по изоляции и последующей ре-
в [12, 26, 27].

понятным, что подобные механизмы
о состава протоплазмы возможны
природе их нет. Следовательно, не-
я и натрия и их биологическую не-
зедливо рассматривать как атрибуты

венный и количественный состав со-
бе подходящее катионное окружение
л — белков и нуклеиновых кислот и
ловия для метаболизма.

химия клетки изучают живую мате-
риализации — молекулярном, субклеточ-
й организации живого имеет огром-
ку она отражает специфику процес-
х ступенях. В последние годы появи-
х клеточных процессов в молекуляр-
одействующих веществ. Наиболее
ювня живого является высокая спе-
емая физическими, физико-химиче-
и взаимодействующих компонентов.
ния вещественного состава живой
ания его свойств. Именно поэтому
предпочтительным.

йшие физические константы атомов
е между ними касается структуры
я электронов. У натрия он имеет
а. Вследствие значительного экрани-
ер электронными оболочками инерт-
гомах щелочных металлов связаны
лавное квантовое число. Этим объяс-
й характер калия по сравнению с
ии разных оболочек перекрываются.

Поскольку энергия 4s орбит несколь-
ко ниже энергии 3d орбит, то она ока-
зывается заполненной, а пять 3d орбит
свободно. На этих орбитах могут на-
ходиться одновременно 10 электронов
со взаимнокомпенсированными спи-
нами, а значит, от одного до 5 элек-
тронов со свободными спинами. Раз-
ница энергий 3p и 3d состояний около
3,6 эВ, т. е. сравнительно невелика.
Поэтому небольшое внешнее воздей-
ствие может перевести любой из 3p
электронов в 3d состояние. В резуль-
тате образуется ряд менее прочных
связей по сравнению со связями, об-
разуемыми электронами s- и p-типов.
Образование химической связи всегда
дает выигрыш в энергии. Вследствие
этого энергия, затрачиваемая на воз-
буждение атома, сообщается в процес-
се химической реакции.

При сравнении свойств соедине-
ний натрия и калия важно отметить
два обстоятельства (табл. 2). Во-пер-
вых, натрий, в некоторой степени,
больше приближается к щелочно-зе-
мельным металлам, подобно которым
он образует ряд труднорастворимых
солей, и энергии решеток всех солей,
за исключением солей с очень неболь-
шими анионами, выше, чем у калия.
У натрия резче выражена способность
к комплексообразованию. Во-вторых,
тенденция к образованию ковалентных
связей, как и следует ожидать из от-
ношения заряд/радиус, лучше выра-
жена у натрия и слабее у калия. При
этом прочность ковалентных связей в
молекулах с натрием выше.

Нельзя не указать, наконец, на
различие свойств воды в растворах,
содержащих калий и натрий (табл. 3).
Судя по энергии гидратации, натрий
закрепляет молекулы воды в гидрат-
ной оболочке с большей прочностью,
чем калий. В результате структура во-
ды в растворах солей натрия оказыва-
ется более упорядоченной, чем у воды
в чистом состоянии. Напротив, калий
меньше изменяет структуру воды в
гидратной оболочке, но зато значи-
тельно нарушает ее в прилежащих
слоях и тем самым смещает равнове-
сие в сторону воды разупорядо-
ченной.

Таблица 1

Важнейшие физические константы атомов натрия и калия

Поряд- ковый номер	Название элемента	Сим- вол	Атомная масса	Плот- ность $\rho \cdot 10^{-3}$ кг/м ³	Ионные радиусы А			Ра- диус атома А	Потенциалы ионизации				Ионные потен- циалы (отно- шение заряда иона к его ра- диусу)	Электро- отрицатель- ность		Коор- дина- цион- ные числа
					по Гольд- шмид- ту	по По- линг	по Бокну		W M + + + W	M + + + e	M + + + e	W + + + M ²⁺ + e		по Мел- ликену	по По- линг	
11	Натрий	Na	22,989	0,971	0,98	0,95	0,98	1,86	118,0	1084,5	5,14	47,29	1,0	3,0	0,9	6
19	Калий	K	39,102	0,862	1,33	1,33	1,33	2,33	99,6	738,6	4,34	31,8	0,8	2,58	0,8	8

Свойства соединений натрия и калия

Таблица 2

А. Растворимость

Соединение	Количество граммов соли на 100 г воды							
	0°	10°	20°	30°	50°	70°	90°	100°
NaCl	35,6	35,7	35,8	36,0	36,7	37,5	38,5	39,1
KCl	28,5	32,0	34,7	37,4	42,8	48,3	53,8	56,6

Б. Ионность связей (по данным радиоспектроскопических исследований)

Связь	Таунес — Дейли	Винкесварлу	Гордон
Na — Cl	97	—	99
K — Cl	100	100	100
Na — Br	91	92	100
K — Br	99	99	99
Na — J	87	88	89
K — J	97	97	98

В. Энергия решеток некоторых кристаллических галогенидов щелочных металлов, ккал/моль

Соединение	Экспериментальное значение	Теоретическое значение
NaCl	183	182
KCl	165	162
Na Br	170	171
KBr	154	155
NaJ	159	158
KJ	144	144
NaF	216	213
KF	191	189

Таблица 3

Гидратация натрия и калия в водных растворах

Исследуемые показатели	Na ⁺	K ⁺
Радиус гидратированного иона, Å	2,76	2,32
Приблизительные значения гидратных чисел	16,6	10,5
Энергия гидратации, ΔH, ккал/моль	116	92
Электролитическая подвижность (при бесконечном разведении, 18°C)	43,5	64,4

На сегодняшний день можно назвать три основных причины, которые обуславливают биологическую неравнозначность калия и натрия. Это, во-первых, участие в метаболизме клетки. Сейчас известно более 60 ферментов, каталитическая активность которых проявляется лишь в присутствии в среде ионов калия и натрия. В табл. 4 приведен список

наиболее важных ферментов, активируемых ионами калия. За основу взята классификация, зависимость от природы химической группы, они разделены на два класса: фосфорилирования группировки O, NH₄ или CH₂, и класс K—E, в котором K—P, в свою очередь, разделен на класс А в роли атома Х выступают в подкласс С вошли ферменты, группы, R—C (=N—R) — OH.

Привлекает внимание тот факт, что ионы калия и натрия взаимозаменяемы. В отношении действия на ферменты они делятся на две группы: первая группа — осуществление каталитической деятельности при присутствии ионов калия. Вторая группа — действие этих ионов: от присутствия с белком очень слабо и неспецифично. Вторая группа — осуществление каталитического процесса стехиометрически, что способствует особенностям электролитической среды, в которой он проявляется. В группе неспецифичных химических свойств белка. Напротив, ионы калия являются ингибиторами ферментов, избирательно ингибируя ферменты.

Во второй группе относятся ферменты, осуществляющие селективность и осуществляющие ионы калия, так и натрия. Можно предположить, что ионы калия и натрия в обоих группах. Мало вероятно, чтобы щелочные металлы, так как они необходимы для осуществления каталитического процесса. У большинства таких процессов ионы калия и натрия выступают в роли «косубстратов» третичную или четвертичную структуру белка осуществляется путем создания в окрестности положительных электрических зарядов отрицательные заряды б. т. к. концентрации калия, необходимой активности, в большинстве случаев (100 ммоль) в сравнении с концентрацией натрия.

Нельзя не подчеркнуть, что в активированных только натрием. Доказано, что натрий активирует процессы синтеза белка. Действительно, неоднократно было показано, что содержание в инкубационной среде ионов калия и натрия ядра избирательно. Исследования последних лет подтверждают включение аминокислот в ядро белка. Эти данные являются основой для того, что натрий сводится скорее всего к активации в ядре.

Второй причиной дискриминации является особенность их взаимодействия

Таблица 2

Ион натрия и калия

Растворимость

в граммах соли на 100 г воды

0°	50°	70°	90°	100°
6,0	36,7	37,5	38,5	39,1
7,4	42,8	48,3	53,8	56,6

двухспектроскопических исследований)

Винкесварду	Гордон
—	99
100	100
92	100
99	99
88	89
97	98

и кристаллических галогенидов
галлов, ккал/моль

Экспериментальное значение	Теоретическое значение
183	182
165	162
170	171
154	155
159	158
144	144
216	213
191	189

Таблица 3

Калия в водных растворах

	Na ⁺	K ⁺
чисел	2,76	2,32
	16,6	10,5
	116	92
и бесконеч.	43,5	64,4

назвать три основных причины, кото-
рыми обусловлена неравнозначность калия и натрия
в жизнедеятельности клетки. Сейчас известно более
многообразие функций, в которых проявляется лишь в
наличии натрия. В табл. 4 приведен список

наиболее важных ферментов, активируемых ионами щелочных металлов. За основу взята классификация, предложенная Саилтером [28]. В зависимости от природы химической реакции, катализируемой этими ферментами, они разделены на два класса: класс К—Р, куда вошли процессы фосфорилирования группировок R—C(=X)—OH, где X — атомы O, NH₄ или CH₂, и класс К—Е, включающий реакции элиминирования. Класс К—Р, в свою очередь, разделен на три подкласса: А, В и С. В подклассе А в роли атома Х выступает кислород, в подклассе В — углерод. В подкласс С вошли ферменты, катализирующие фосфорилирование группы, R—C(=N—R)—OH.

Привлекает внимание тот факт, что калий и натрий отнюдь не всегда взаимозаменяемы. В отношении селективности все ферменты отчетливо делятся на две группы: первую группу составляют ферменты, для осуществления каталитической деятельности которых необходимо обязательное присутствие ионов калия. При этом обнаруживается широкий спектр действия этих ионов: от простого активирующего фактора, связанного с белком очень слабо и нестехиометрически, до кофактора, образующего высокоспецифичную связь с ферментом и вступающего в каталитический процесс стехиометрически. Функциям такого рода благоприятствует особенность электронной структуры атома калия, вследствие которой он проявляет большую реакционную способность и образует больше разнообразных химических связей. Как правило, в этой группе нельзя заменить калий на натрий без глубокого изменения ферментативных свойств белка. Напротив, натрий является даже конкурентным ингибитором ферментов, избирательно активируемых калием.

Ко второй группе относятся ферменты, не обнаруживающие высокой селективности и осуществляющие каталитический процесс в присутствии как калия, так и натрия. Можно полагать поэтому, что механизмы действия ионов металлов в обеих группах ферментов не вполне идентичны. Мало вероятно, чтобы щелочные металлы действовали в этой группе каталитически, так как они необходимы в слишком больших концентрациях. У большинства таких процессов константа активации, K_a, равна приблизительно 0,01 моль [19, 21]. Скорее всего ионы щелочных металлов выступают в роли «косубстрата», обеспечивая ферментативному белку третичную или четвертичную структуру. Возможно, что это осуществляется путем создания в окружающей среде определенной плотности положительных электрических зарядов, нейтрализующих фиксированные отрицательные заряды белка. Последнее тем более вероятно, т. к. концентрации калия, необходимые для максимальной ферментативной активности, в большинстве случаев необычно высоки (5—100 ммоль) в сравнении с концентрациями коферментов и субстратов.

Нельзя не подчеркнуть, что в природе нет ферментов, избирательно активируемых только натрием. До недавнего времени полагали, что натрий активирует процессы синтеза белка и нуклеиновых кислот в ядрах клеток. Действительно, неоднократно отмечалась зависимость включения аминокислот и предшественников РНК в изолированные ядра от содержания в инкубационной среде натрия. В условиях достаточной концентрации натрия ядра избирательно накапливают L-формы аминокислот. Исследования последних лет показали, однако, что натрий стимулирует включение аминокислот в ядра без видимого влияния на синтез белка. Эти данные явились основанием для предположения, что роль натрия сводится скорее всего к обеспечению аминокислотного пула в ядре.

Второй причиной дискриминации калия и натрия в живой природе является особенность их взаимодействия с органическими веществами

Таблица 4
Ферменты, активируемые калием и натрием (Составлена по данным 21 и 28)

Шифр	Систематическое название	Тривиальное название	Активатор	Ингибитор	Биологический источник
Класс К — Р. Фосфорилирование — $C(=X) - OH$, где $X = O, NH$ или CH_2					
Подкласс А: фосфорилирование группы: — $C(=O) - OH$					
ЕС.2.7.2.1.	АТФ : ацетат-фосфотрансфераза	ацетаткиназа	K, Na		Бактерии, дрожжи
Е.С.2.7.2.4.	АТФ : L-аспартат-4-фосфотрансфераза	аспартаткиназа	K, Na		Бактерии, дрожжи
Е.С.2.7.2.2.	АТФ : карбамат-фосфотрансфераза	карбаматкиназа	K, Na		Бактерии, печень крыс
Е.С.6.2.1.1.	Ацетат:CoA-лигаза (АМФ)	Ацетил-CoA-синтетаза	K	Na	Дрожжи, бактерии, сердце млекопитающих и другие ткани
Е.С.6.3.2.4.	D-Аланин : D-аланин-лигаза	D-аланилаланин-синтетаза	K, Na		Бактерии
Е.С.6.3.2.3.	γ -L-глутамил-L-цистеин: глицин-лигаза (АДФ)	глутатионсинтетаза	K, Na		Дрожжи, печень
Е.С.6.2.1.5.	Сукцинат : CoA-лигаза (АДФ)	сукцинил-CoA-синтетаза	K, Na		Бактерии
Е.С.6.3.2.2.	L-глутамат-L-цистеин- γ -лигаза (АДФ)	γ -глутамилцистеинсинтетаза	K, Na		Печень
Е.С.6.3.2.1.	L-пантотат, β -аланин-лигаза (АМФ)	пантотенатсинтетаза	K	Na	E. coli
Е.С.2.4.2.13.	АТФ : L-метионин-s-аденозинтрансфераза	метионин-аденозилтрансфераза	K		Дрожжи, печень
Е.С.6.3.5.1.	Дезамидо-НАД : L-глутамин-амидо-лигаза (АМН)	НАД-синтетаза	K		Бактерии, печень
Е.С.6.3.4.3.	Формиат:тетрагидрофолат-лигаза (АДФ)	формилтетрагидрофолатсинтетаза	K, Na		Дрожжи, бактерии, эритроциты, лейкоциты, различные ткани млекопитающих
Е.С.6.4.1.3.	Протонил-CoA:CO ₂ -лигаза (АДФ)	протонил-CoA-карбоксилаза	K, Na		Различные ткани животных
Е.С.6.1.1.1.	L-тирозин:s-RНК-лигаза (АМФ)	тирозил-s-RНК-синтетаза	K		Различные ткани животных
Е.С.6.1.1.4.	L-лейцин:s-RНК-лигаза (АМФ)	лейцил-s-RНК-синтетаза	K, Na		Бактерии, печень
Е.С.1.1.6.	L-лизин:s-RНК-лигаза (АМФ)	лизил-s-RНК-синтетаза	K		Печень, бактерии
Подкласс В : фосфорилирование группы : — $C(=CH_2) - OH$					
Е.С.2.7.1.40.	АТФ:пируват-фосфотрансфераза	пируваткиназа	K	Na	Дрожжи, мышцы, мозг, печень различных животных
Е.С.2.7.5.3.	АТФ:D-фруктоза-1-фосфотрансфераза	кетогексокиназа	K, Na		Печень, бактерии, мышцы
Е.С.2.7.1.11.	АТФ : D-фруктозо-6-фосфат-1-фосфотрансфераза	фосфоглюкокиназа	K		Дрожжи, различные ткани животных
Подкласс С: фосфорилирование группы : — $N = C(-OH) -$					
Е.С.7.3.5.3.	5' — фосфорибозилформил-глицинамид : L-глутамин-амидо-лигаза (АДФ)	фосфорибозил-формилглицин-амидин-синтетаза	K	Na	Печень

Шифр	Систематическое название
Класс К — Е. Р	
Е.С.4.2.1.20.	L-серин-гидро-лиаза (присоединяющая индол)
Е.С.6.2.1.13.	L-серин-гидролиаза (дезаминирующая)
Е.С.4.4.1.16.	L-треонин-гидролиаза (дезаминирующая)
Е.С.4.2.1.24.	5-аминолевулилат-гидро-лиаза (присоединяющая 5-аминолевулилат и цикли-рующая)
Е.С.4.3.1.4.	5'-формиминотетрагидрофо-лат-аммиак-лиаза (цикли-рующая)
Е.С.2.4.2.13.	АТФ:L-метионин-s-адено-зилтрансфераза
Е.С.2.5.1.4.	s-аденозилметионин-алкил-трансфераза (циклирую-щая)
Е.С.1.2.1.5.	Альдегид:НАД (Ф)-окси-доредуктаза
Е.С.1.1.1.6.	Глицерол : НАД оксидо-редуктаза
Е.С.1.1.1.38.	L-малат : НАД-оксидоре-дуктаза (декарбоксили-рующая)
Е.С.1.1.1.3.	L-гомосерин : НАД-окси-доредуктаза
Е.С.1.2.1.14.	ИМФ : НАД-оксидоредук-таза
Е.С.1.5.1.5.	5, 10-метилентетрагидро-фолат:НАД(Ф)-оксидоре-дуктаза
Некласс	
Е.С.2.7.1.37.	АТФ:протеин-фосфотранс-фераза
Е.С.3.1.4.1.	Фосфогидролаза ортофос-форных диэфиров
	Карбамилфосфат (ацетил фосфат) : фосфогидролаза
Е.С.3.6.1.3.	АТФ:фосфогидролаза
Е.С.3.6.1.3.	АТФ:фосфогидролаза
Е.С.2.7.3.2.	АТФ:Креатин-фосфотранс-фераза
Е.С.1.5.1.3.	5, 6, 7, 8-тетрагидрофо-лат : НАД (Ф)-оксидоре-дуктаза
Е.С.3.5.4.6.	АМФ-аминогидролаза

Таблица 4

(Составлена по данным 21 и 28)

Тривиальное название	Активатор	Ингибитор	Биологический источник
=X) — OH, где X — O, NH или CH ₂ , и группы: — C(=O) — OH			
ататкиназа	K, Na		Бактерии, дрожжи
артаткиназа	K, Na		Бактерии, дрожжи
рбаткиназа	K, Na		Бактерии, печень крыс
детил-КоА-интетаза	K	Na	Дрожжи, бактерии, сердце млекопитающих и другие ткани
-аланилаланин-интетаза	K, Na		Бактерии
иотатионсинтетаза	K, Na		Дрожжи, печень
укцинин-КоА-интетаза	K, Na		Бактерии
глютамилисинсинтетаза	K, Na		Печень
антотенатсинтетаза	K	Na	E. coli
етионин-аденоилтрансфераза	K		Дрожжи, печень
АД-синтетаза	K		Бактерии, печень
ормилтетрагидрофолатсинтетаза	K, Na		Дрожжи, бактерии, эритроциты, лейкоциты, различные ткани млекопитающих
ротонил-КоА-арбоксилаза	K, Na		Различные ткани животных
ириозил-s-PHK-интетаза	K		Различные ткани животных
ейцил-s-PHK-интетаза	K, Na		Бактерии, печень
изил-s-PHK-интетаза	K		Печень, бактерии
и группы: — C(=CH ₂) — OH			
ируваткиназа	K	Na	Дрожжи, мышцы, мозг, печень различных животных
етогексокиназа	K, Na		Печень, бактерии, мышцы
росфруктокиназа	K		Дрожжи, различные ткани животных
е группы: — N = C(— OH) —			
росфорибозил-ормилглицин-мидин-синтетаза	K	Na	Печень

Продолжение табл. 4

Шифр	Систематическое название	Тривиальное название	Активатор	Ингибитор	Биологический источник
Класс К — Е. Реакции элиминирования					
E.C.4.2.1.20.	L-серин-гидро-лиаза (при-соединяющая индол)	триптофан-синтетаза	K, Na		Бактерии
E.C.6.2.1.13.	L-серин-гидролиаза (дезаминирующая)	L-сериндегидро-таза	K, Na		Бактерии, дрожжи, печень
E.C.4.4.1.16.	L-треонин-гидролиаза (дезаминирующая)	треониндегидро-таза	K, Na		Бактерии, дрожжи, печень
E.C.4.2.1.24.	5-аминолевулилат-гидро-лиаза (присоединяющая 5-аминолевулилат и цикли-рующая)	порфолиноген-синтетаза, амина-левулилат-дегид-ротата	K, Na		Бактерии, ткани, животных
E.C.4.3.1.4.	5'-формиминотетрагидрофо-лат-аммиак-лиаза (цикли-рующая)	форминотетраги-дрофолатцикло-дезаминаза	K, Na		Бактерии, печень
E.C.2.4.2.13.	АТФ:L-метионин-s-адено-зилтрансфераза	метионин — аде-нозил — транс-фераза	K		Дрожжи, печень
E.C.2.5.1.4.	s-аденозилметионин-алкил-трансфераза (циклиру-ющая)		K, Na		Дрожжи, печень
E.C.1.2.1.5.	Альдегид:НАД (Ф)-окси-доредуктаза	альдегиддегид-рогеназа	K	Na	Дрожжи, бакте-рии
E.C.1.1.1.6.	Глицерол : НАД оксидо-редуктаза		K		Бактерии
E.C.1.1.1.38.	L-малат : НАД-оксидоре-дуктаза (декарбоксили-рующая)	малатдегидроге-наза (декарбо-ксилирующая)	K		Бактерии
E.C.1.1.1.3.	L-гомосерин : НАД-окси-доредуктаза	гомосериндеги-дрогеназа	K, Na		Дрожжи, бакте-рии
E.C.1.2.1.14.	ИМФ : НАД-оксидоредук-таза	ИМФ-дегидроге-наза	K, Na		Бактерии
E.C.1.5.1.5.	5, 10-метилентетрагидро-фолат:НАД(Ф)-оксидоре-дуктаза	метилентетра-гидрофолатде-гидрогеназа	K, Na		Дрожжи, печень
Неклассифицированы					
E.C.2.7.1.37.	АТФ:протеин-фосфотранс-фераза	протеникиназа	K, Na		Различные тка-ни животных
E.C.3.1.4.1.	Фосфогидролаза ортофос-форных диэфиров	фосфодиэстера-за	K, Na		Широко распро-странен
	Карбанилфосфат (ацетил фосфат) : фосфогидролаза		K, Na		Кора почек, ми-кросомы
E.C.3.6.1.3.	АТФ:фосфогидролаза	АТФ-аза (мио-зин)	K, Na		Мышцы, мебе-раны
E.C.3.6.1.3.	АТФ:фосфогидролаза	Na ⁺ , K ⁺ , АТФаза транс-портная	Na, K		Плотоплазматиче-ские мембраны
E.C.2.7.3.2.	АТФ:Креатин-фосфотранс-фераза	креатинкиназа	K		Ткани разных животных
E.C.1.5.1.3.	5, 6, 7, 8-тетрагидрофо-лат : НАД (Ф)-оксидоре-дуктаза	тетрагидрофо-латдегидрогена-за	K, Na		Печень, опухоли
E.C.3.5.4.6.	АМФ-аминогидролаза	АМ-дезаминаза	K, Na		Различные тка-ни

Продолжение табл. 4

Шифр	Систематическое название	Тривиальное название	Активатор	Ингибитор	Биологический источник
Е.С.2.1.2.3.	5'-фосфорибозил-5-формимидо-4-имидазолкарбоксамид : тетрагидрофолат-10-формилтрансфераза	Фосфорибозил-аминоимидазол-карбоксамид-формилтрансфераза	К		Печень
Е.С.2.3.1.8.	Ацетил-КоА : Ортофосфат-ацетилтрансфераза	Фосфатацетил-трансфераза	К	Na	Бактерии
Е.С.2.7.7.6.	Нуклеозидтрифосфат:РНК-нуклеотидилтрансфераза	РНК-нуклеотидил-трансфераза	К		Бактерии, различные ткани
Е.С.2.7.4.8.	АТФ:ГМФ-фосфотрансфераза		К, Na		Бактерии

цитоплазмы. Как уже указывалось, соединения калия характеризуются меньшей прочностью связи. Кроме того, они более растворимы, чем соединения натрия. Именно поэтому калий предпочтителен для внутренней осмотической среды клетки. Для ее сбалансированности помимо всего прочего необходимо присутствие свободных, легко подвижных ионов, возможно, в виде дискретных электрических зарядов, поскольку все частицы в цитоплазме находятся в электрическом взаимодействии друг с другом. Здесь главную роль играет фактор активности, и именно он в значительной степени определяет соотношения концентраций калия и натрия. Активные ионы должны обладать достаточной свободой движения, чтобы находиться в кинетическом взаимодействии с другими частицами, принимать участие в диффузионных процессах и поддерживать осмотическое давление внутриклеточной среды. Напротив, натрий обнаруживается в большом количестве в различных клеточных мембранах. По-видимому, он участвует, наряду с белками и фосфатами, в их структурообразовании.

Наконец, третья серьезная причина дискриминации — особенность взаимодействия калия и натрия с водой. Здесь важны два обстоятельства: первое — влияние калия и натрия на структуру объемной воды цитоплазмы, и второе — их воздействие на гидратные оболочки высокополимерных ингредиентов живых систем. Следует полагать, что парциальный химический потенциал и активность воды в цитоплазме имеют немаловажное значение для протекающих в ней процессов и в поведении сложных биологических макромолекул. Поэтому высокое содержание воды в клетке является важным условием ее нормальной деятельности. Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что чем интенсивнее обмен веществ в клетке, тем выше содержание в ней воды. Так, в клетках мозга воды около 80%, а в малоактивных клетках жировой ткани ее не более 40%. При утрате воды клетки становятся менее активными. Основная роль в процессах метаболизма принадлежит свободным, подвижным молекулам воды. Когда вода входит в состав льдоподобной структуры, она ограничена в подвижности, и такая вода метаболически инертна. Возможно, что благодаря этому снижается интенсивность метаболизма при понижении температуры тела. Следует подчеркнуть, что все факторы, влияющие на активность внутриклеточной воды, в конечном итоге осуществляют это воздействие путем изменения подвижности молекул воды за счет изменений ее молекулярной структуры. В отношении гидратации ионы калия и натрия ведут себя совершенно по-разному. Натрию свойственна положительная гидратация, поэтому эти ионы выступают как стабилизаторы структуры воды. Калий, напротив, гидратируется отрица-

тельно [10, 11]. Поэтому в вязкость и увеличивается коэф. Если рассматривать цитоплазму лекулярная структура которой сходящихся в ней веществ, то петь от количественного соотночающихся ее структуру факторлено влиянием белков, нуклеи а также положительно гидрати плазме калий вызывает измене самым он снижает, с одной ст движению внутриклеточной вод в ней белков. Последний эффект Величина его изменяется в бол солей калия вследствие того, ч ницаемость водной среды [17, 2 ти показывать, что именно кал ятные условия для протекани клетки. Но вода, как известно, ская решетка, окружающая г клетки—белки и нуклеиновые цифической структуры. Иными в стабилизации определенной проявляется удивительное свой вуют размерам пустот в карке увеличивает тем самым трансл каркаса и в то же время стаб верхности макромолекулы [4, ющий ион натрия, кристаллогр того выше, более активно ч частичное разрушение каркас молекул.

Таковы немногие более и дискриминации калия и натрия мание молекулярных механиз щий характер, и требует детал

Сегодня, конечно, вряд ли на какой именно стадии биопо нентов до возникновения полн калия и натрия. Представленн соединения щелочных металл эволюции мира, поскольку ро тельна, чем роль органически бие жизни — многомолекуляр дающие определенным строен вовать с окружающей внешней должно было иметь все пред тать, что становление этого п занными путями. Один из эти каталитических свойств белк целом, поскольку посредство ния метаболизма. Второй пут мых систем транспорта, подде среды. По всей вероятности, т нейших проблем, разрешенны

Продолжение табл. 4

Инициальное азвание	Активатор	Инигибитор	Биологический источник
Урибозил- имидазол- оксиди- илтрансфе-	K		Печень
Ацетил- фераза	K	Na	Бактерии
нуклеоти- рансфераза	K		Бактерии, раз- личные ткани
	K, Na		Бактерии

дискриминации — особенность. Здесь важны два обстоятельства: на структуру объемной воды на гидратные оболочки высокомолекулярных веществ. Следует полагать, что парциальная мольная доля воды в цитоплазме имеет значение для протекания в ней процессов и в поведении клеток. Поэтому высокое содержание воды в ее нормальной деятельности. Чем выше интенсивнее обмен веществ, тем больше потребность в ней воды. Так, в клетках мозга, богатых жирной тканью, ее не более 60%, а в менее активных. Основная часть воды находится в свободном, подвижном состоянии. В льдоподобной структуре, она метаболически инертна. Возникновение метаболизма подчеркивает, что все факторы, влияющие на обмен веществ, в конечном итоге обуславливают подвижность молекул воды. В отношении гидратации воды можно по-разному. Натрий своим свойством эти ионы выступают как против, гидратируется отрица-

Сегодня, конечно, вряд ли возможно достаточно точно определить, на какой именно стадии биопоза, от образования молекулярных компонентов до возникновения полноценных клеток, началась дискриминация калия и натрия. Представленный материал дает основание полагать, что соединения щелочных металлов всегда принимали участие в химической эволюции мира, поскольку роль их в жизни организмов не менее значительна, чем роль органических веществ. По-видимому, уже первое подобие жизни — многомолекулярные фазово-обособленные системы, обладающие определенным строением и функциями, способные взаимодействовать с окружающей внешней средой, используя ее вещества и энергию, должно было иметь все предпосылки для дискриминации. Можно считать, что становление этого процесса осуществлялось двумя взаимосвязанными путями. Один из этих путей был связан с совершенствованием каталитических свойств белков и ферментативного аппарата клетки в целом, поскольку посредством его осуществлялись важнейшие изменения метаболизма. Второй путь базировался на создании саморегулируемых систем транспорта, поддерживающих постоянство своей внутренней среды. По всей вероятности, транспортная проблема была одной из важнейших проблем, разрешенных в процессе эволюции.

Литература

1. Аскоченская Н. А., Петин Н. С. Структура воды и ее роль в биологических системах.— Усп. соврем. биол., 1972, 73, № 2, с. 188—207.
2. Веренинов А. А. Электрические явления.— В кн.: Руководство по цитологии, т. II. М.—Л., «Наука», 1965, с. 5—45.
3. Гусев Н. А. Состояние воды в растении. М., «Наука», 1974. 236 с.
4. Иванов И. Д., Маргуни М. В. Изучение структуры воды и ее влияния на конформацию молекулы альдолазы при помощи метода полярографии.— Укр. биохим. журн., 1969, 41, № 1, с. 96—101.
5. Костюк П. Г. Ионные механизмы деятельности нервной системы.— В кн.: Физиология нейрона и синаптической передачи. Киев, Изд-во АН УССР, 1966, с. 17—34.
6. Костюк П. Г. Сравнительно-физиологические исследования клеточных механизмов основных нервных процессов.— Журн. эвол. биохим. физиол. 1967, 3, № 5, с. 489—496.
7. Курелла Г. А. Физико-химические основы происхождения разности потенциалов при покое.— Труды Московск. Общества испыт. природы. Отд. биол. 1964, 9, с. 74—82.
8. Никольский Н. Н. Распределение веществ между клеткой и средой (проблема проницаемости).— В кн.: Руководство по цитологии. Т. I. М.—Л., «Наука», 1965, с. 491—557.
9. Сент-Дьерди А. Биоэнергетика. М., Физматгиз, 1960. 214 с.
10. Самойлов О. Я. Структура водных растворов электролитов и гидратация ионов. М., Изд-во АН СССР, 1957. 196 с.
11. Самойлов О. Я. Общие вопросы теории гидратации ионов в водных растворах.— В кн.: Состояние и роль воды в биологических объектах. М., «Наука», 1967, с. 31—41.
12. Скулачев В. П. Роль мембранных структур в биоэнергетике.— Вестн. АН СССР, 1974, № 3, с. 47—59.
13. Скульский И. А. О физико-химической природе особенностей распределения макро- и микроэлементов щелочной группы в тканях животных.— Журн. общ. биол., 1969, 30, № 4, с. 724—733.
14. Сорокина З. А. Состояние калия, натрия и воды в цитоплазме клеток. Киев, «Наукова думка», 1978.
15. Тихомиров В. И. О действии ионов на взаимную упорядоченность молекул воды в водных растворах.— Журн. структ. химии, 1963, 4, № 3, с. 521—526.
16. Фролов И. Т. Проблема целесообразности в свете современной науки. М., «Знание», 1971. 178 с.
17. Хиппель П., Шлейх Т. Влияние нейтральных солей на структуру и конформационную стабильность макромолекул в растворе.— В кн.: Структура и стабильность биологических макромолекул. М., «Мир», с. 320—480.
18. Чепиков М. Г. Современная революция в биологии. Философский анализ. М., Изд-во полит. лит., 1976. 134 с.
19. Яковлев В. А., Познанская А. А. Роль моновалентных катионов в ферментативном катализе.— Журн. Всесоюз. хим. Об-ва им. Д. И. Менделеева, 1976, 21, № 6, с. 626—637.
20. Cooke R., Kuntz J. D. The properties of water in biological systems.— Annu. Rev. Biophys. and Bioeng., 1974, 3, N 1, p. 95—126.
21. Evans H. J., Sorger G. S. Role of mineral elements with emphasis on the univalent cations.— Ann. Rev. Plant. Physiology, 1966, 17, p. 47—76.
22. Forslind E. Biowater.— In: Lyotrop. Liquid Cryst. and Struct. Biomembran. Washington, D. C., 1976, p. 114—120.
23. Ling G. N. A physical theory of the living state: association—induction hypothesis. New York: Blaisdell. 267 p.
24. Ling G. N. A new model for the living cell: a summary of the theory and recent experimental evidence in its support.— Intern. Rev. Cytol., 1969, 26, N 1, p. 1—61.
25. Meryman H. T. The modification of water structure by divalent cations as a mechanism of membrane permeability control.— In: Biomembranes, vol. 3, Passive Permeability of cell membranes. Plenum Publishing Corp., New York, 1972, p. 341—378.
26. Racker E. Reconstitution and mechanism of ion translocation system.— J. Biochem., 1976, 79, N 4, p. 461—478.
27. Razin S. Reconstruction of biological membranes.— Biochem. et biophys. acta, 1972, 265, N 2, p. 241—296.

Отдел общей физиологии нервной системы
Института физиологии им. А. А. Богомольца
АН УССР, Киев

Поступила в редакцию
15.XI 1977 г.

УДК 612.821.2

Е. А. Рум

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ НЕПОСРЕДСТВЕННО

Ранее нами было выполнено физиологическое исследование умозаключений [5—9]. В настоящей работе приводятся умозаключения, т. е. тех, которые [3].

Метод

Нами разработана методика опытов. Перед опытами испытуемый должен усвоить (на основании исследования).

Aab — символ общеутвердительно-утвердительно-утвердительно: Все собаки — млекопитающие. (Пример: Все собаки — млекопитающие.)

Eab — символ общеотрицательно-отрицательно-отрицательно: Ни один треугольник не является квадратом. (Пример: Ни один треугольник не является квадратом.)

Iab — символ частичноутвердительно-утвердительно-утвердительно: Некоторые собаки — черные млекопитающие — собаки. Некоторые треугольники — квадраты. (Примеры: Некоторые собаки — черные млекопитающие — собаки. Некоторые треугольники — квадраты.)

Oab — символ частичноотрицательно-отрицательно-отрицательно: Некоторые собаки — не млекопитающие. Некоторые треугольники — не квадраты. (Примеры: Некоторые собаки — не млекопитающие. Некоторые треугольники — не квадраты.)

После прочтения испытуемый должен ответить, на которой напечатано:

Определить, является ли вторая формула логическим следствием первой; если вторая формула не является логическим следствием первой, то вторая формула не является логическим следствием первой.

Aab $\supset$ *Iab*

Aab $\supset$ *Oab*

Eab $\supset$ *Oab*

Iab $\supset$ *Eab*

Oab $\supset$ *Iab*

Aab $\supset$ *Iba*

* Если все собаки млекопитающие (если *Aab*, то и *Iab*).

** Если ни один треугольник не является квадратом (если *Eab*, то и *Oab*).

*** «Верно» — значит всегда верно.