

- Чанс Б. (Chance B.) 135, 332, 424, 448  
 Чен Л. Б. (Chen L. B.) 41, 284, 328, 350, 428  
 Чепцов Ю. С. 340—348, 354—359, 363, 365, 450  
 Черняк Б. В. 222, 223, 233, 393, 450  
 Чумаков К. М. 289, 393, 406—409  
 Шац Г. (Schatz G.) 104, 201, 272, 275, 277—279  
 Шеберт Б. (Schöbert B.) 175, 383, 384, 416, 449  
 Шенхайт П. (Schönheit P.) 251, 396, 398, 416  
 Шерман М. Ю. 333, 334, 393, 450  
 Шпрот Г. Д. (Sprott G. D.) 146, 374, 383, 398  
 Шувалов В. А. 50, 65, 68, 69, 73—75, 79, 86, 442  
 Эбри Т. (Ebrey T.) 44, 163, 167, 172, 173, 178  
 Эванс М. К. У. (Evans M. C. W.) 87, 89, 332  
 Энгельгард М. (Enghelhard M.) 158, 169, 172, 173  
 Эпстайн В. (Epstein W.) 251, 371, 417  
 Эрнстер Л. (Ernster L.) 138, 209, 217, 221, 243, 245, 246, 424, 425, 428  
 Юнге В. (Junge W.) 42, 176, 226, 238, 376, 449  
 Ягужинский Л. С. 259, 323, 328, 345, 435  
 Ясайтис А. А. 28, 33, 37, 38, 104, 123, 228, 286, 320, 428, 435, 437—439, 449

## Оглавление

<b>Предисловие . . . . .</b>	3
<b>Список сокращений . . . . .</b>	5
<b>Глава 1. Введение в мембранные биоэнергетику . . . . .</b>	6
1.1. Биоэнергетика в системе биологических наук . . . . .	6
1.2. Определение основных понятий . . . . .	8
1.2.1. Мембранные с точки зрения биоэнергетика . . . . .	8
1.2.2. Сообщающие ионы . . . . .	10
1.2.3. Конвертируемые энергетические «валюты» живой клетки . . . . .	12
1.3. $\Delta\bar{H}$ , $\Delta p$ , $\Delta\bar{H}Na$ и $\Delta s$ . . . . .	14
1.4. Аденозинтрифосфат . . . . .	15
1.5. Липидный компонент биомембран . . . . .	19
1.6. Липидный бислой . . . . .	22
1.7. Мембранные белки . . . . .	23
<b>Глава 2. Специфические методы мембранных биоэнергетики . . . . .</b>	27
2.1. Измерение мембранных потенциала ( $\Delta\Psi$ ) . . . . .	27
2.1.1. Протеолипосомы . . . . .	28
2.1.2. Прямое измерение генерации $\Delta\Psi$ протеолипосомами, сорбированными на коллоидной пленке . . . . .	29
2.1.3. Измерение $\Delta\Psi$ в интактных клетках и органеллах . . . . .	34
2.1.3.1. Микроэлектродный метод . . . . .	34
2.1.3.2. Природные проникающие ионы и ионофоры . . . . .	36
2.1.3.3. Синтетические проникающие ионы . . . . .	37
2.1.3.4. Флюоресцирующие проникающие ионы: наблюдение за $\Delta\Psi$ в отдельной клетке и органелле . . . . .	41
2.1.3.5. Каротиноидный сдвиг . . . . .	42
2.2. Измерение $\Delta pH$ . . . . .	43
2.3. Измерение быстрых процессов протонирования—депротонирования . . . . .	45
<b>Глава 3. Первичные <math>\Delta\bar{H}</math>-генераторы . . . . .</b>	47
3.1. Циклическая светозависимая редокс-цепь фотосинтезирующих бактерий . . . . .	47
3.1.1. Основные компоненты и принцип их действия . . . . .	47
3.1.2. Комплекс реакционных центров . . . . .	51
3.1.2.1. Белковый состав . . . . .	51
3.1.2.2. Расположение редокс-групп . . . . .	54
3.1.2.3. Последовательность реакций переноса электронов . . . . .	67
3.1.2.4. Механизм генерации $\Delta\bar{H}$ . . . . .	71
3.1.3. CoQ-цитохром c-редуктаза . . . . .	76
3.1.4. Пути использования $\Delta\bar{H}$ , образованной циклической редокс-цепью . . . . .	77

3.2. Нециклическая светозависимая редокс-цепь зеленых бактерий . . . . .	79
3.3. Нециклическая светозависимая редокс-цепь хлоропластов и цианобактерий . . . . .	82
3.3.1. Принцип действия . . . . .	83
3.3.2. Фотосистема I . . . . .	86
3.3.2.1. Субъединичный состав . . . . .	86
3.3.2.2. Механизм переноса электронов . . . . .	86
3.3.2.3. Механизм генерации $\Delta\bar{H}$ . . . . .	88
3.3.3. Фотосистема II . . . . .	88
3.3.4. $PQH_2$ -пластоцианин-редуктаза . . . . .	90
3.3.5. Судьба $\Delta\bar{H}$ , образованной фотосинтетической редокс-цепью хлоропластов . . . . .	95
3.4. Дыхательная цепь . . . . .	97
3.4.1. Принцип действия . . . . .	97
3.4.2. Источники восстановительных эквивалентов . . . . .	100
3.4.3. NADH—CoQ-редуктаза . . . . .	102
3.4.3.1. Белковый состав и редокс-центры . . . . .	102
3.4.3.2. Доказательство $\Delta\bar{H}$ -генерирующей способности NADH — CoQ-редуктазы . . . . .	104
3.4.3.3. Возможные механизмы генерации $\Delta\bar{H}$ . . . . .	104
3.4.4. CoQH <sub>2</sub> —цитохром c-редуктаза . . . . .	110
3.4.4.1. Структурные аспекты . . . . .	110
3.4.4.2. Функциональная модель . . . . .	119
3.4.4.3. Взаимосвязь с $CoQH_2(PQH_2)$ —цитохром c-редуктазами бактериальных фотосинтетических цепей . . . . .	122
3.4.5. Цитохромоксидаза . . . . .	123
3.4.5.1. Цитохром c . . . . .	123
3.4.5.2. Структура цитохромоксидазы . . . . .	124
3.4.5.3. Путь переноса электронов . . . . .	133
3.4.5.4. Механизм генерации $\Delta\bar{H}$ . . . . .	134
3.4.6. Три цикла в дыхательной цепи . . . . .	139
3.4.7. Укороченные дыхательные цепи, генерирующие $\Delta\bar{H}$ . . . . .	142
3.4.7.1. Восстановление нитрата . . . . .	142
3.4.7.2. Восстановление фумарата . . . . .	143
3.4.7.3. Метаногенез . . . . .	145
3.4.7.4. Окисление субстратов с положительным редокс-потенциалом . . . . .	147
3.4.8. Пути и эффективность использования $\Delta\bar{H}$ , образуемой дыхательной цепью. Отношение P/O . . . . .	149
3.5. Бактериородопсин . . . . .	152
3.5.1. Принцип действия . . . . .	152
3.5.2. Структура бактериородопсина . . . . .	154
3.5.3. Липиды бактериородопсиновых бляшек . . . . .	160
3.5.4. Организация бактериородопсиновой бляшки . . . . .	161
3.5.5. Фотоцикл бактериородопсина . . . . .	162

3.5.6. Светозависимый транспорт протонов бактериородопсином . . . . .	165
3.5.6.1. Корреляция фотоцикла, генерации $\Delta\Psi$ , освобождения и поглощения $H^+$ . . . . .	165
3.5.6.2. Возможный механизм перекачки протонов . . . . .	167
3.5.7. Бактериородопсин в темноте. Проблема утечки протонов . . . . .	174
3.5.8. Другие ретинальсодержащие белки . . . . .	175
3.5.8.1. Галородопсин . . . . .	175
3.5.8.2. Сенсорный родопсин и фобородопсин галобактерий . . . . .	177
3.5.8.3. Животный родопсин . . . . .	179
3.6. Первичные $\Delta\bar{H}$ -генераторы: заключение . . . . .	188
3.6.1. Количество типов $\Delta\bar{H}$ -генераторов в различных видах живых систем . . . . .	188
3.6.2. Соотношение процессов переноса протонов и электронов в механизмах, генерирующих $\Delta\bar{H}$ . . . . .	191
<b>Глава 4. <math>H^+</math>—ATРазы — вторичные <math>\Delta\bar{H}</math>-генераторы . . . . .</b>	193
4.1. Определение и классификация . . . . .	193
4.2. $H^+$ —ATРаза облигатно анаэробных бактерий . . . . .	195
4.3. $H^+$ —ATРаза внешней клеточной мембраны растений и грибов . . . . .	197
4.4. $H^+$ —ATРаза тонопласта . . . . .	199
4.5. Немитохондриальные $H^+$ —ATРазы животных клеток . . . . .	201
4.5.1. $H^+$ —ATРаза хромаффинных гранул . . . . .	201
4.5.2. Другие $H^+$ —ATРазы . . . . .	202
4.5.3. $H^+/K^+$ —ATРаза слизистой желудка . . . . .	203
4.6. Соотношение функций $H^+$ —ATРаз . . . . .	205
<b>Глава 5. Потребители <math>\Delta\bar{H}</math> . . . . .</b>	207
5.1. Химическая работа за счет $\Delta\bar{H}$ . . . . .	207
5.1.1. $H^+$ —ATР-синтаза . . . . .	207
5.1.1.1. Субъединичное строение . . . . .	207
5.1.1.2. Трехмерная структура и расположение в мемbrane . . . . .	218
5.1.1.3. Гидролиз АТР изолированным фактором $F_1$ . . . . .	221
5.1.1.4. Синтез связанного АТР изолированным фактором $F_1$ . . . . .	224
5.1.1.5. Проведение протонов через фактор $F_0$ . . . . .	225
5.1.1.6. Взаимопревращение $\Delta\bar{H} \leftrightarrow ATP$ , катализируемое $H^+$ —ATР-синтазой в протеолипосомах . . . . .	228
5.1.1.7. Стхиометрия $H^+/ATP$ . . . . .	229
5.1.1.8. Возможные механизмы превращения энергии . . . . .	230
5.1.1.9. Может ли локальная $\Delta\bar{H}$ участвовать в синтезе АТР? . . . . .	237
5.1.2. $H^+$ -пироfosфатсингаза . . . . .	242
5.1.3. $H^+$ -трансгидрогеназа . . . . .	243
5.1.3.1. Общая характеристика . . . . .	243
5.1.3.2. Механизм превращения энергии . . . . .	244

5.1.3.3. Биологические функции . . . . .	246
5.1.3.4. Другие системы обратного переноса восстановительных эквивалентов . . . . .	247
5.2. Осмотическая работа за счет $\Delta\bar{H}$ . . . . .	248
5.2.1. Определение и классификация . . . . .	248
5.2.2. $\Delta\Psi$ как движущая сила . . . . .	249
5.2.3. $\Delta pN$ как движущая сила . . . . .	252
5.2.4. Общая $\Delta\bar{H}$ как движущая сила . . . . .	254
5.2.5. $\Delta\bar{H}$ -зависимые транспортные каскады . . . . .	255
5.2.6. Карнитин как пример трансмембранныго переносчика химической группировки . . . . .	256
5.2.7. Некоторые примеры $\Delta\bar{H}$ - зависимых белков-переносчиков . . . . .	261
5.2.7.1. Лактоза, $H^+$ -симпортер из <i>E. coli</i> . . . . .	263
5.2.7.2. Митохондриальный ATP/ADP-антисимпортер . . . . .	266
5.2.7.3. Митохондриальный $H_2PO_4^-$ , $H^+$ -симпортер . . . . .	270
5.2.8. Роль $\Delta\bar{H}$ в транспорте макромолекул . . . . .	271
5.2.8.1. Транспорт митохондриальных белков. Биогенез митохондрий . . . . .	272
5.2.8.2. Транспорт бактериальных белков . . . . .	280
5.2.8.3. Роль $\Delta\bar{H}$ в транспорте белков и их укладке в мембране . . . . .	281
5.2.8.4. Транспорт бактериальной ДНК . . . . .	285
5.3. Механическая работа за счет $\Delta\bar{H}$ : движение бактерий . . . . .	287
5.3.1. Структура флагеллярного мотора бактерий . . . . .	287
5.3.2. $\Delta\bar{H}$ вращает ротор флагеллярного мотора . . . . .	290
5.3.3. Возможный механизм $H^+$ -мотора . . . . .	292
5.3.4. $\Delta\bar{H}$ - зависимая подвижность не содержащих флагелл прокариот и внутриклеточных органелл . . . . .	295
5.3.5. Подвижные симбионты эукариот и прокариот . . . . .	298
5.4. $\Delta\bar{H}$ как источник энергии для образования тепла . . . . .	300
5.4.1. Три способа превращения метаболической энергии в тепло . . . . .	300
5.4.2. Терморегуляторная активация свободного дыхания у животных . . . . .	301
5.4.2.1. Скелетные мышцы . . . . .	301
5.4.2.2. Бурый жир . . . . .	307
5.4.2.3. Печень . . . . .	313
5.4.3. Терморегуляторная активация свободного окисления у растений . . . . .	315
Глава 6. Регуляция, транспорт и стабилизация протонного потенциала . . . . .	319
6.1. Регуляция $\Delta\bar{H}$ . . . . .	319
6.1.1. Альтернативные функции дыхания . . . . .	319
6.1.2. Регуляция потоков восстановительных эквивалентов между цитозолем и митохондриями . . . . .	325
6.1.3. Взаимопревращение $\Delta\Psi$ и $\Delta pN$ . . . . .	328

6.1.4. Отношение системы контроля $\Delta\bar{H}$ к основным регуляторным механизмам эукариот . . . . .	329
6.1.5. Контроль $\Delta\bar{H}$ у бактерий . . . . .	331
6.2. Транспорт энергии вдоль мембран в форме $\Delta\bar{H}$ . . . . .	334
6.2.1. Общие положения . . . . .	334
6.2.2. Перенос $\Delta\bar{H}$ , образуемой светозависимыми $\Delta\bar{H}$ -генераторами, вдоль мембран галобактерий и хлоропластов . . . . .	335
6.2.3. Трансклеточный перенос энергии в трихомах цианобактерий . . . . .	336
6.2.4. Структура и свойства нитчатых митохондрий и митохондриального ретикулума . . . . .	337
6.2.4.1. Догма о мелких митохондриях . . . . .	337
6.2.4.2. Гигантские митохондрии и Reticulum mitochondriale . . . . .	338
6.2.4.3. Нитчатые митохондрии . . . . .	338
6.2.4.4. Митохондрии как внутриклеточные протонные кабели: доказательство гипотезы . . . . .	347
6.2.4.5. Возможный механизм передачи $\Delta\bar{H}$ вдоль мембран	353
6.2.4.6. Гигантские митохондрии как пути транспорта $Ca^{2+}$ , жирных кислот и кислорода . . . . .	355
6.2.4.7. Перенос восстановительных эквивалентов вдоль мембран . . . . .	361
6.2.4.8. Цитохром $b_5$ как межмембранный переносчик электронов . . . . .	365
6.3. $\Delta\bar{H}$ -буферы . . . . .	367
6.3.1. Градиенты $Na^+$ и $K^+$ как $\Delta\bar{H}$ -буфер у бактерий . .	370
6.3.2. Другие системы стабилизации $\Delta\bar{H}$ . . . . .	370
6.3.3. Карнозин и ансерин как специализированные рН-буферы . . . . .	374
6.3.4. Ацидоз и базоз . . . . .	375
Глава 7. Натриевый мир . . . . .	379
7.1. Генераторы $\Delta\bar{Na}$ . . . . .	379
7.1.1. Декарбоксилазы, транспортирующие $Na^+$ . . . . .	379
7.1.2. $Na^+$ -транспортирующая дыхательная цепь . . . . .	381
7.1.3. $Na^+$ -транспортирующие АТРазы . . . . .	385
7.1.3.1. Бактериальные $Na^+$ -АТРазы . . . . .	385
7.1.3.2. $Na^+/K^+$ -АТРаза и $Na^+$ -АТРаза животных . . . . .	386
7.2. Утилизация $\Delta\bar{Na}$ , образуемой первичными $\Delta\bar{H}$ -генераторами . . . . .	388
7.2.1. Осмотическая работа . . . . .	388
7.2.1.1. $Na^+$ -метаболит-симпортеры . . . . .	388
7.2.1.2. Ионы $Na^+$ и регуляция внутриклеточного рН . . .	390
7.2.2. Механическая работа . . . . .	393
7.2.3. Химическая работа . . . . .	394
7.2.3.1. $\Delta\bar{Na}$ - зависимый синтез АТР у анаэробных бактерий . . . . .	394
7.2.3.2. «Натриевое» дыхательное фосфорилирование у <i>V. alginolyticus</i> . . . . .	399
7.3. Как часто используется $Na^+$ -цикл живыми клетками? . . . . .	402

7.4. Возможные эволюционные отношения между протонным и натриевым миром . . . . .	404
7.5. $\text{Na}^+/\text{H}^+$ -антиспорт и роль $\text{H}^+$ как внутриклеточного посредника в животной клетке . . . . .	409
7.6. Общая схема соотношений протонного и натриевого циклов . . . . .	413
7.7. Превращение энергии в биомембранах без участия $\text{H}^+$ и $\text{Na}^+$ . . . . .	417
<b>Глава 8. Мембранные биоэнергетика: некоторые итоги и перспективы . . . . .</b>	<b>420</b>
8.1. Фундаментальные исследования . . . . .	420
8.2. На пути к прикладной биоэнергетике . . . . .	423
8.2.1. Медицинские аспекты . . . . .	423
8.2.1.1. Дефекты дыхательной цепи . . . . .	423
8.2.1.2. Рак: роль $\text{Na}^+/\text{H}^+$ -антиспортера . . . . .	426
8.2.1.3. Рак: противоопухолевое действие проникающих катионов . . . . .	428
8.2.1.4. Действие антимикробных агентов, направленное на системы мембранный энергетики . . . . .	429
8.2.2. Два примера возможного технологического применения мембранный биоэнергетики . . . . .	431
8.2.2.1. Регенерация АТР за счет энергии света . . . . .	431
8.2.2.2. Натриевый цикл у полезных бактерий . . . . .	432
<b>Глава 9. Исторический очерк исследований по энергетике биомембран . . . . .</b>	<b>433</b>
9.1. Первые идеи и наблюдения. Хемиосмотическая гипотеза . . . . .	433
9.2. Разобщители . . . . .	435
9.3. $\Delta\bar{\mu}\text{H}$ на природных мембранах . . . . .	436
9.4. $\Delta\bar{\mu}\text{H}$ на реконструированных мембранах . . . . .	437
9.5. Образование АТР за счет искусственно созданной $\Delta\bar{\mu}\text{H}$ . . . . .	438
9.6. Бактериородопсин и химерные протеолипосомы . . . . .	439
9.7. Новейшая история . . . . .	440
<b>Хронология мембранный биоэнергетики: важнейшие открытия предшествовавшие появлению этой отрасли биологии, и главные вехи ее развития . . . . .</b>	<b>448</b>
<b>Список литературы . . . . .</b>	<b>451</b>
<b>Предметный указатель . . . . .</b>	<b>539</b>
<b>Именной указатель . . . . .</b>	<b>553</b>

Научное издание

**Скулачев Владимир Петрович**  
**Энергетика биологических мембран**

Утверждено к печати  
Секцией химико-технологических  
и биологических наук АН СССР

Редактор О. Л. Оболонская  
Художественный редактор В. В. Алексеев  
Технический редактор Н. Н. Плохова  
Корректоры Н. Г. Васильева, Р. В. Молоканова

ИБ № 37597

Сдано в набор 03.10.88  
Подписано к печати 17.01.89  
T-00225. Формат 60×90 $\frac{1}{16}$   
Бумага типографская № 1  
Гарнитура обыкновенная  
Печать высокая  
Усл. печ. л. 35,5. Усл. кр. отт. 35,5. Уч.-изд. л. 41,0  
Тираж 2100 экз. Тип. зак. 2198  
Цена 7 р. 50 к.

Ордена Трудового Красного Знамени  
издательство «Наука»  
117864, ГСП-7, Москва, В-485,  
Профсоюзная ул., 90

2-я типография издательства «Наука»  
121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 6