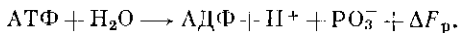


Энергетика клетки. В составе клетки имеются т. н. макроэргич. вещества, чаще всего аденозинтрифосфорная к-та (АТФ). При её гидролизе выделяется энергия и АТФ переходит в АДФ (аденозиндифосфорную к-ту). Схема реакции:



Величина  $\Delta F_p$  колеблется от 0,3 до 0,5 эВ.

Спонтанный гидролиз АТФ протекает очень медленно; ферментативный гидролиз, напротив, достаточно быстро; соответств. ферменты наз. АТФ-азами. Благодаря этим свойствам АТФ выполняет в клетке роль энергоносителя (или универсальной энергетич. «валюты»). АТФ запасается и хранится в клетке достаточно долго. Гидролизуется АТФ в тех местах и процессах, где требуется затрата энергии (биосинтез, активный транспорт, мышечное сокращение и т. п.), т. е. на тех макромолекулах и структурах, к-рые совершают работу (они же являются АТФ-азами). Энергия гидролиза идёт на покрытие дефицита эндоэргич. реакций.

Синтез АТФ требует затраты сторонней энергии (равной  $\Delta F_p$ ), он происходит в след. процессах: неполное окисление глюкозы в цитоплазме; полное окисление глюкозы (до углекислоты и воды) в митохондриях (о к с л и т. ф о с ф о р и л и р о в а н и е); поглощение света в хлоропластах (ф о т о с и н т е т и ч. ф о с ф о р и л и р о в а н и е). Два последних процесса более эффективны.

Клеточная мембрана. Клетка может существовать в нескольких функционально разл. состояниях. Переход между ними регулируется процессами, происходящими, в частности, в клеточной мембране, к-рая является как бы сенсорным органом клетки, т. е. мембрана воспринимает сигналы из внеш. среды, преобразует их и передаёт внутр. органеллам.

След. физ. свойства клеточной мембраны обеспечивают её регуляторные функции: а) высокая избирательность каналов, проводящих ионы; существуют разные каналы, каждый проводит преимущественно один тип ионов (натриевые каналы, калиевые каналы и т. д.); б) каналы могут быть в активном (проводящем) состоянии и в пассивном. Переход их в активное состояние (активация) зависит от присутствия в канале ионов — как переносимых, так и сторонних (другого знака). Сила связывания ионов в канале зависит от электрич. поля (т. е. от мембранной разности потенциалов  $\Delta\phi$ ). Эта зависимость различна для разл. каналов. Поэтому ионный ток через мембрану является нелинейной функцией величины  $\Delta\phi$ , эта ф-ция может иметь неск. экстремумов; в) в клеточной мембране возможны структурные переходы (их также наз. конформационными или фазовыми). В них принимают участие липидный слой мембраны, белковые микротрубочки и микрофиламенты на внутр. поверхности и полисахаридный слой на внеш. поверхности мембраны. Важную роль играют физ. свойства системы: механич. целостность внутр. и внеш. оболочек мембраны, их жёсткость, прочность и т. п. При переходе эти свойства резко меняются, вместе с ними изменяются вязкость, ионная проводимость и активность мембранных белков-ферментов. Структурные переходы играют важную роль в управлении делением клеток.

Нервный импульс. Описание механизма *первого импульса* — один из самых ярких примеров использования физ. идей в биологии. В исходном состоянии внутри клетки имеется избыток ионов  $\text{K}^+$  и недостаток ионов  $\text{Na}^+$ , при этом внутр. среда заряжена отрицательно по отношению к внешней. Мембранная разность потенциалов составляет  $\Delta\phi_0 \approx -70$  мВ (для сердечной ткани).

При внеш. воздействии, ведущем к увеличению  $\Delta\phi$  выше порогового значения,  $\phi_p \approx -50$  мВ, открываются натриевые каналы, возникает пассивный поток  $\text{Na}^+$ , что приводит к изменению знака  $\Delta\phi$ . По достижении макс. значения  $\Delta\phi_{\text{max}} \approx 20$  мВ натриевые каналы инак-

тивируются полем, поток  $\text{Na}^+$  компенсируется потоком  $\text{K}^+$  и потенциал  $\Delta\phi$  медленно уменьшается. В конце этой фазы (характерное время к-рой  $\sim 1$  мс) калиевые каналы насыщаются ионами  $\text{K}^+$ , что приводит к резкому увеличению потока  $\text{K}^+$  и быстрому падению  $\Delta\phi$  до значения  $\Delta\phi_{\text{min}} \approx -90$  мВ. Последний этап (период рефрактерности) — медленное (за время  $\sim 1$  мс) восстановление исходного состояния за счёт активации натриевых каналов. Распространение нервного импульса связано с электрич. влиянием соседних элементов мембраны друг на друга; это автоволновой процесс (см. Автоволны).

Клеточный цикл содержит четыре фазы:  $G_1$ -период; S-фаза, в к-рой происходит синтез ДНК и генетич. материал удваивается;  $G_2$ -период; фазу митоза M, в к-рой происходит деление клетки. Схема цикла представлена на рис. 2. Состояние, в к-ром клетка периодически проходит упомянутые фазы, наз. и р о л и ф е р а ц и е й. Кроме того, существуют состояния покоя  $G_{01}$  и  $G_{02}$ , в к-рых клетка может находиться и функционировать сколь угодно долго. Большинство клеток сложных организмов находятся в состоянии покоя; для перехода их к пролиферации необходимы внешние (по отношению к клетке) стимулы.

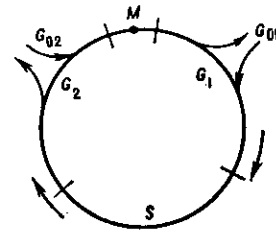


Рис. 2. Схема клеточного цикла.

Механизм стимуляции заключается в том, что воздействие вызывает структурный (фазовый) переход в клеточной мембране. Переход может быть вызван как неспецифич. воздействием на внеш. сторону мембраны (напр., механическим, электрическим и т. д.), так и специфическим (напр., гормональным). Гормоны образуют комплексы с соответств. комплементарными им рецепторами на поверхности клеточной мембраны; вязкоупругие свойства её при этом изменяются, что вызывает структурный переход. В результате структурного перехода становится иным состав цитоплазмы, в ней повышается концентрация циклической аденозинмонофосфорной к-ты, что является внутр. сигналом для перехода к пролиферации.

Такой механизм регуляции обеспечивает стандартизацию отклика (на разл. внеш. воздействия клетка отвечает одинаково) и возможность варьировать чувствительность к внеш. сигналам в широком диапазоне. Нарушение управляющего механизма (напр., механич. целостности внеш. или внутр. оболочек) может привести к тому, что клетка перестанет нуждаться во внеш. стимулах. Такой неуправляемый режим деления характерен для злокачеств. клеток. Матем. модель регуляции клеточного цикла (как и модель нервного импульса) относится к классу релаксац. автоколебат. моделей с N-образной характеристикой (см. ниже).

Биофизика сложных систем. В задачу этого раздела входят описание эволюц. процессов, включая возникновение жизни и развитие организма (см. Эволюция биологическая), изучение управления биол. системами (на всех уровнях от молекулярного до экологического) и биомеханика. Управление биол. системами и их эволюция имеют много общего, они содержат одинаковые явления: автоколебания, автоволны, диссипативные структуры и др. Для их описания используют метод матем. моделирования с помощью кинетич. ур-ний. Имеются два подхода: первый основан на теории марковских случайных процессов; составляют линейные ур-ния для вероятности  $P_i$  застать систему в определенном  $i$ -м состоянии

$$dP_i/dt = \sum_j k_{ij}P_j; \quad i, j = 1, 2, \dots, n, \quad (1)$$

кинетич. коэф.  $k_{ij}$  предполагаются заданными.