

Т а б л и ц а 3.1

Различные события в мембранах различного типа

Фотосинтез	$h\nu$	$\Delta\psi$	$i$	$e$	АТФ (+ и -)
Дыхание	—	$\Delta\psi$	$i$	$e$	АТФ (+ и -)
Зрение	$h\nu$	$\Delta\psi$	$i$	—	АТФ (-)
Нервы	—	$\Delta\psi$	$i$	—	АТФ (-)
Мышцы	—	$\Delta\psi$	$i$	—	АТФ (-)

сти по мере проникновения в сущность биологических явлений. Мембранная физика должна сыграть важнейшую роль в понимании дифференциации клеток и морфогенеза.

В качестве введения в цитологию и физиологию мембран укажем книгу Поликара [6].

### § 3.2. ТЕРМОДИНАМИКА ПАССИВНОГО МЕМБРАННОГО ТРАНСПОРТА

Феноменологическое рассмотрение мембранного транспорта, основанное на термодинамике необратимых процессов, не касается молекулярной структуры мембраны и молекулярных механизмов транспорта. Термодинамика не столько объясняет физические явления, сколько организует наши знания, устанавливая связь между реальными физическими явлениями и их зависимостью от параметров рассматриваемой системы. В данном случае термодинамика выявляет зависимость транспортных потоков от усредненных характеристик растворов и мембраны [4, 7, 8].

Пассивный мембранный транспорт вещества определяется селективной проницаемостью мембраны. Рассмотрим простейшую модель — гомогенную мембрану, соприкасающуюся с двумя растворами (рис. 3.1). Потоки пересекают границы мембраны. Функцию диссипации внутри элемента  $dx$  мембраны можно записать в виде

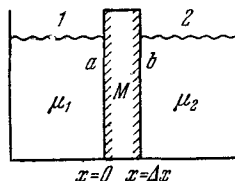


Рис. 3.1. К термодинамическому рассмотрению мембраны

$$T\sigma = \sum_i J_i \text{grad}(-\mu_i), \tag{3.1}$$

где  $J_i$  — векторный поток  $i$ -го вещества,  $\mu_i$  — его химический потенциал. Проинтегрировав это выражение по толщине мембраны, имеем

$$\Psi = \int_0^{\Delta x} \sigma T dx = \sum_i J_i [\mu_i(0) - \mu_i(\Delta x)] \equiv \sum_i J_i \Delta\mu_i, \tag{3.2}$$

где  $\Delta\mu_i$  — разность химических потенциалов на левой и правой границах, разделяющих мембрану и растворы. Естественно предположить, что значения  $\mu$  на поверхности мембраны те же, что и в примыкающих растворах; напротив,  $d\mu/dx$  испытывает разрыв непрерывности. Поток вещества через границу пропорционален этой производной

$$J = -L_I \left( \frac{d\mu}{dx} \right)_I = -L_{II} \left( \frac{d\mu}{dx} \right)_{II},$$

где индексы I и II относятся к раствору и к мембране.

Через мембрану идут потоки растворенных веществ и растворителя. Задача неравновесной термодинамики состоит в исследовании сопряжения этих потоков, для которых мембрана обладает различной проницаемостью.

В простейшем случае одного растворенного вещества

$$\Psi = J_s \Delta\mu_s + J_w \Delta\mu_w. \quad (3.3)$$

Индекс  $s$  относится к растворенному веществу,  $w$  — к растворителю (вода). Если скорости движения растворенного вещества и растворителя в точке  $x$  равны  $v_s$  и  $v_w$ , а их концентрации равны  $c_s$  и  $c_w$ , то

$$J_s = c_s v_s = \dot{n}_s, \quad J_w = c_w v_w = \dot{n}_w. \quad (3.4)$$

Химический потенциал растворителя можно представить в виде

$$\mu_w = \mu_w^0 + pV_w + \mu_w^c,$$

где  $p$  — давление,  $V_w$  — парциальный молярный объем растворителя,  $\mu_w^c$  и  $\mu_w^0$  — зависящий и не зависящий от концентрации вклады в  $\mu$ . Следовательно,

$$\begin{aligned} \Delta\mu_w &= \mu_w^0(0) - \mu_w^0(\Delta x) = \\ &= V_w [p(0) - p(\Delta x)] + \mu_w^c(0) - \mu_w^c(\Delta x) = V_w \Delta p + \Delta\mu_w^c. \end{aligned}$$

Как показывает теория осмотических явлений,

$$\Delta\mu_w^c = -\Delta\pi/c_w = -V_w \Delta\pi,$$

где  $\Delta\pi$  — разность осмотических давлений. Следовательно,

$$\Delta\mu_w = V_w (\Delta p - \Delta\pi) \quad (3.5)$$

и аналогично

$$\Delta\mu_s = V_s \Delta p + \Delta\mu_s^c. \quad (3.6)$$

Введем среднюю концентрацию растворенного вещества

$$\bar{c}_s \approx 1/2 (c_s(0) - c_s(\Delta x));$$

тогда

$$\Delta\mu_s^c = \frac{\Delta\pi}{\bar{c}_s}. \quad (3.7)$$

Из уравнений (3.3), (3.5) — (3.7) получаем

$$\Psi = (J_w V_w + J_s V_s) \Delta p + \left( \frac{J_s}{\bar{c}_s} - J_w V_w \right) \Delta\pi, \quad (3.8)$$

или

$$\Psi = J_V \Delta p + J_D \Delta\pi, \quad (3.9)$$

где  $J_V$  — полный объемный поток

$$\begin{aligned} J_V &= J_w V_w + J_s V_s \approx \bar{c}_w V_w v_w + \bar{c}_s V_s v_s = \\ &= \varphi_w v_w + \varphi_s v_s \approx \frac{J_w}{\bar{c}_w} + J_s V_s. \end{aligned} \quad (3.10)$$

мы заменили здесь  $c_w$  и  $c_s$  их средними значениями  $\bar{c}_w$  и  $\bar{c}_s$ , а

$$\varphi_w = \bar{c}_w V_w \approx 1 \gg \varphi_s = \bar{c}_s V_s.$$

Поток  $J_D$  есть обменный поток, т. е. поток растворенного вещества относительно воды:

$$J_D = \frac{J_s}{\bar{c}_s} - J_w V_w \approx \frac{J_s}{\bar{c}_s} - \frac{J_w}{\bar{c}_w} = v_s - v_w, \quad (3.11)$$

где  $v_s$  и  $v_w$  — скорости переноса растворенного вещества и растворителя через мембрану. При большом избытке растворителя, т. е. при  $\bar{c}_w V_w \gg \bar{c}_s V_s$ , имеем

$$J_V \approx v_w. \quad (3.12)$$

Таким образом, мы перешли к новым переменным, введя в качестве обобщенных сил не разности химических потенциалов, а разности давлений и осмотических давлений.

В линейной неравновесной термодинамике потоки  $J_V$  и  $J_D$  сопряжены

$$\left. \begin{aligned} J_V &= L_p \Delta p + L_{pD} \Delta\pi, \\ J_D &= L_{pD} \Delta p + L_D \Delta\pi. \end{aligned} \right\} \quad (3.13)$$

Коэффициент  $L_p$  характеризует механическую фильтрационную емкость мембраны, т. е. скорость жидкости, приходящуюся на единицу разности давлений.  $L_D$  выражает скорость жидкости на единицу разности осмотических давлений. Наконец,

$$L_{pD} = \frac{(J_V)_{\Delta p=0}}{\Delta\pi}$$

является коэффициентом осмотического потока. Для идеальной полупроницаемой мембраны, не пропускающей растворенное вещество ни при каких значениях  $\Delta p$  и  $\Delta \pi$ , поток  $J_s = 0$ . Следовательно,

$$J_V = -J_D,$$

и из (3.13) получаем при любых  $\Delta p$  и  $\Delta \pi$

$$(L_p + L_{pD})\Delta p + (L_{pD} + L_D)\Delta \pi = 0,$$

откуда

$$-L_{pD} = L_p = L_D;$$

при этом  $\Delta \pi = \Delta p$ . В самом деле, из (3.13) следует, что

$$(\Delta p)_{J_V=0} = -\frac{L_{pD}}{L_p} \Delta \pi.$$

Если мембрана не идеальна и пропускает растворенное вещество, то

$$\kappa \equiv -\frac{L_{pD}}{L_p} < 1.$$

Величина  $\kappa$  является мерой селективности мембраны и варьирует от 0 при полном отсутствии селективности до 1 для идеальной полупроницаемой мембраны. Величину  $\kappa$  можно назвать коэффициентом отражения [9]. Имеем

$$\left(\frac{J_D}{J_V}\right)_{\Delta \pi=0} = \left(\frac{v_s - v_w}{v_w}\right)_{\Delta \pi=0} = \frac{L_{pD}}{L_p} = -\kappa; \quad (3.14)$$

при  $\kappa = 0$   $v_s = v_w$ , при  $\kappa = 1$   $v_s = 0$ , при  $0 < \kappa < 1$   $v_s < v_w$  и, наконец, при  $\kappa < 0$   $v_s > v_w$ , т. е. речь идет об отрицательном аномальном осмосе. Перепишем выражение для  $J_V$  (см. (3.13)) в виде

$$J_V = L_p(\Delta p - \kappa \Delta \pi). \quad (3.15)$$

Из (3.10), (3.11), (3.13) и (3.14) при  $\bar{c}_s V_s \ll 1$  следует, что

$$J_s = (1 - \kappa)J_V + \omega \Delta \pi, \quad (3.16)$$

где

$$\omega = \bar{c}_s \frac{L_p L_D - L_{pD}^2}{L_p} \quad (3.17)$$

есть коэффициент проницаемости для растворенного вещества при нулевом объемном потоке. Очевидно, что

$$\omega = \left(\frac{J_s}{\Delta \pi}\right)_{J_V=0}. \quad (3.18)$$

Для идеальной полупроницаемой мембраны  $\omega = 0$ , для неselectивной мембраны  $L_{pD} = 0$ ,  $\omega = \bar{c}_s L_D$ . Коэффициенты  $\kappa$  и  $\omega$  легче определить экспериментально, чем  $L_D$ . В стационарном состоянии (см. § 2.3) поток  $J_V = 0$ . Согласно (3.14)

$$\kappa = \left( \frac{\Delta p}{\Delta \pi} \right)_{J_V=0} \quad (3.19)$$

и  $\omega$  определяется из (3.18).

В табл. 3.2 приведены значения  $\omega$  и  $\kappa$  для мембраны эритроцита человека [4].  $L_p$  в этом случае равно  $0,92 \cdot 10^{-11} \text{ см}^3/(\text{дин} \cdot \text{с})$ .

Физический смысл феноменологических коэффициентов раскрывается с помощью представлений о трении [4, 9].

Сила, движущая воду в точке  $x$  мембраны

$$X_w = - \frac{d\mu_w}{dx}, \quad (3.20)$$

в стационарном состоянии уравнивается силой трения воды о мембрану

$$X_{wt} = \beta_{wt} v_w, \quad (3.21)$$

где  $\beta_{wt}$  — коэффициент трения. Следовательно,

$$- \frac{d\mu_w}{dx} = \beta_{wt} v_w. \quad (3.22)$$

Поток воды в точке  $x$

$$J_w = c_w^m v_w, \quad (3.23)$$

где  $c_w^m$  — концентрация воды в мембране.

Коэффициент распределения воды между средой и мембраной равен

$$K_w \approx c_w^m V_w \equiv \varphi_w^m. \quad (3.24)$$

Имеем

$$- \frac{d\mu_w}{dx} = \frac{\beta_{wt} c_w^m v_w}{c_w^m} = \frac{J_w \beta_{wt}}{c_w^m} = \frac{J_w V_w \beta_{wt}}{\varphi_w^m}. \quad (3.25)$$

Таблица 3.2  
Коэффициенты  $\omega$  и  $\kappa$  для мембраны эритроцита человека

Растворенное вещество	$\omega, 10^{-15} \text{ моль} \cdot \text{дин}^{-1} \cdot \text{с}^{-1}$	$\kappa$
Мочевина	17	0,62
Этиленгликоль	8	0,63
Малонамид	0,04	0,83
Метанол	122	—

После интегрирования от 0 до  $\Delta x$  получаем при  $\Delta\pi = 0$  в левой части

$$\Delta\mu_w = V_w \Delta p;$$

в правой, считая  $\beta_{wm}$  и  $\varphi_w^m$  постоянными и учитывая (3.10), имеем

$$\int_0^{\Delta x} \frac{J_w V_w \beta_{wm}}{\varphi_w^m} dx = \frac{J_w \beta_{wm}}{\varphi_w^m} \Delta x.$$

Следовательно,

$$J_w = \frac{\varphi_w^m V_w}{\beta_{wm} \Delta x} \Delta p. \quad (3.26)$$

Сравнивая это уравнение с первым уравнением (3.13) при  $\Delta\pi = 0$ , находим

$$L_p = \frac{\varphi_w^m V_w}{\beta_{wm} \Delta x}. \quad (3.27)$$

Аналогичным образом рассматривается движение растворенного вещества. Движущая сила  $X_s$  уравновешивается силой трения, т. е. силой взаимодействия вещества с матриксом мембраны и силой трения о воду

$$X_s = X_{sm} + X_{sw} = v_s (\beta_{sw} + \beta_{sm}) - v_m \beta_{sw}. \quad (3.28)$$

В этом случае для растворителя

$$X_w = X_{wm} + X_{ws} = v_w (\beta_{wm} + \beta_{ws}) - v_s \beta_{ws}. \quad (3.29)$$

Коэффициент трения  $\beta_{sw}$  близок к коэффициенту трения в выражении для коэффициента диффузии

$$\beta_{sw}^0 = RT/D.$$

Согласно (3.3)

$$\left. \begin{aligned} X_w &= -\frac{d\mu_w}{dx} = -\frac{\beta_{ws} J_s}{c_s^m} + \frac{(\beta_{wm} + \beta_{ws}) J_w}{c_w^m}, \\ X_s &= -\frac{d\mu_s}{dx} = \frac{(\beta_{sw} + \beta_{sm}) J_s}{c_s^m} - \frac{\beta_{sw} J_w}{c_w^m}. \end{aligned} \right\} \quad (3.30)$$

Эти выражения для движущих сил эквивалентны обратным линейным соотношениям между силами и потоками

$$\left. \begin{aligned} X_w &= R_{11} J_w + R_{12} J_s, \\ X_s &= R_{21} J_w + R_{22} J_s, \end{aligned} \right\} \quad (3.31)$$

где

$$\left. \begin{aligned} R_{11} &= \frac{\beta_{ws} + \beta_{wm}}{c_w^m}, & R_{21} &= -\frac{\beta_{sw}}{c_w^m} = R_{12} = -\frac{\beta_{ws}}{c_s^m}, \\ R_{22} &= \frac{\beta_{sw} + \beta_{sm}}{c_s^m}. \end{aligned} \right\} \quad (3.32)$$

Расчет показывает, что коэффициенты  $\kappa$  и  $\omega$  следующим образом выражаются через коэффициенты трения [4]:

$$\omega \approx \frac{K_s}{\Delta x (\beta_{sw} + \beta_{sm})}, \quad \kappa \approx 1 - \frac{\omega V_s}{L_p} - \frac{\omega \beta_{sw} \Delta x}{\Phi_w^m}. \quad (3.33)$$

В табл. 3.3 приведены коэффициенты трения для двух целлюлозных мембран [4].

Таблица 3.3

Коэффициенты трения для целлюлозных мембран

Мембрана	Растворенное вещество	$\beta_{sw}$ $10^{16} \frac{\text{дин} \cdot \text{с}}{\text{моль} \cdot \text{см}}$	$\beta_{sm}$ $10^{16} \frac{\text{дин} \cdot \text{с}}{\text{моль} \cdot \text{см}}$	$\beta_{wm}$ $10^{16} \frac{\text{дин} \cdot \text{с}}{\text{моль} \cdot \text{см}}$
Visking для диализа	Мочевина	0,66	0,065	8,30
	Глюкоза	1,89	0,23	8,52
	Сахароза	3,25	0,65	8,55
Dupont «wet gel»	Мочевина	0,28	0,0046	1,68
	Глюкоза	0,78	0,030	1,71
	Сахароза	1,12	0,066	1,72

В дальнейшем была показана необходимость дополнения выражений, учитывающих трение, членами, характеризующими вязкое течение, зависящее от давления [10]. Дополненная теория дает лучшее согласие с опытом.

До сих пор мы рассматривали растворы неэлектролитов. Для биологии особенно существен транспорт ионов через мембраны, в частности, ионов  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{++}$  и  $\text{Mg}^{++}$ .

Если имеются заряженные частицы, то в выражение для внутренней энергии входит электрическая энергия

$$dU_{el} = \psi de,$$

где  $\psi$  — электрический потенциал мембраны,  $e$  — заряд. Соответственно, вместо химического потенциала  $\mu_i$  нужно рассматривать электрохимический потенциал

$$\bar{\mu}_i = \mu_i + z_i \mathcal{F} \psi, \quad (3.34)$$

где  $\mathcal{F}$  — число Фарадея,  $z_i$  — валентность заряженной частицы.

Условие равновесия двух растворов, 1 и 2, разделенных мембраной, имеет вид

$$\tilde{\mu}_i^{(1)} = \tilde{\mu}_i^{(2)}, \quad (3.35)$$

или

$$\Delta\mu_i + z_i \mathcal{F} \Delta\psi = 0, \quad (3.36)$$

где  $\Delta\psi$  — разность потенциалов между двумя сторонами мембраны. Имеем

$$\Delta\mu_i = RT \ln \frac{a_i^{(1)}}{a_i^{(2)}} \approx -z_i \mathcal{F} \Delta\psi, \quad (3.37)$$

здесь  $a_i^{(1)}$ ,  $a_i^{(2)}$  — активности, заменяемые в случае идеальных растворов концентрациями  $c_i^{(1)}$ ,  $c_i^{(2)}$ .

В изотермической и изобарической системе в отсутствие химических реакций функция диссипации равна (ср. (3.1))

$$T\sigma = \sum_i J_i \text{grad}(-\tilde{\mu}_i); \quad (3.38)$$

вместе с тем из уравнения Гиббса — Дюгема

$$S dT - V dp + \sum_i n_i d\tilde{\mu}_i = 0$$

следует

$$\sum_i c_i \text{grad} \tilde{\mu}_i = 0. \quad (3.39)$$

Из уравнений (3.38) и (3.39) получаем

$$T\sigma = \sum_{i=1}^{n-1} \left( J_i - \frac{c_i}{c_w} J_w \right) \text{grad}(-\tilde{\mu}_i) = \sum_{i=1}^{n-1} J_i^d \text{grad}(-\tilde{\mu}_i), \quad (3.40)$$

где  $J_i^d$  — диффузионный поток  $i$ -х ионов. В простейшем случае одного электролита, дающего ионы двух сортов 1 и 2,

$$J_1^d = J_1 - \frac{c_1}{c_w} J_w, \quad J_2^d = J_2 - \frac{c_2}{c_w} J_w$$

и линейные соотношения имеют вид

$$\left. \begin{aligned} J_1^d &= -L_{11} \text{grad} \tilde{\mu}_1 - L_{12} \text{grad} \tilde{\mu}_2, \\ J_2^d &= -L_{12} \text{grad} \tilde{\mu}_1 - L_{22} \text{grad} \tilde{\mu}_2. \end{aligned} \right\} \quad (3.41)$$

Коэффициент  $L_{11}$  характеризует подвижность катиона,  $L_{22}$  — аниона,  $L_{12}$  — взаимодействие разноименных ионов.



При наличии электрического поля  $E = -\text{grad } \psi$  и при однородной концентрации ( $\text{grad } \mu_i = 0$ ) имеем

$$\left. \begin{aligned} \text{grad } \bar{\mu}_1 &= z_1 \mathcal{F} \text{ grad } \psi = -z_1 \mathcal{F} E, \\ \text{grad } \bar{\mu}_2 &= z_2 \mathcal{F} \text{ grad } \psi = -z_2 \mathcal{F} E, \end{aligned} \right\} \quad (3.42)$$

и уравнения (3.41) принимают форму

$$\left. \begin{aligned} J_1^d &= (z_1 L_{11} + z_2 L_{12}) \mathcal{F} E, \\ J_2^d &= (z_1 L_{12} + z_2 L_{22}) \mathcal{F} E. \end{aligned} \right\} \quad (3.43)$$

Электрический ток в системе описывается уравнением

$$I = \sum_{i=1}^{n-1} z_i \mathcal{F} J_i^d, \quad (3.44)$$

и в нашем простейшем случае получаем

$$I = (z_1^2 L_{11} + 2z_1 z_2 L_{12} + z_2^2 L_{22}) \mathcal{F}^2 E. \quad (3.45)$$

Следовательно, коэффициент электропроводности системы равен

$$g = (z_1^2 L_{11} + 2z_1 z_2 L_{12} + z_2^2 L_{22}) \mathcal{F}^2. \quad (3.46)$$

С другой стороны,

$$J_1^d = c_1 (v_1 - v_w), \quad J_2^d = c_2 (v_2 - v_w)$$

и, так как

$$c_1 = \nu_1 c_s, \quad c_2 = \nu_2 c_s,$$

где  $\nu_1, \nu_2$  — стехиометрические коэффициенты, то имеем

$$\begin{aligned} I &= z_1 \mathcal{F} \nu_1 c_s (v_1 - v_w) + z_2 \mathcal{F} \nu_2 c_s (v_2 - v_w) = \\ &= z_1 \mathcal{F} \nu_1 c_s v_1 + z_2 \mathcal{F} \nu_2 c_s v_2 - v_w \mathcal{F} c_s (\nu_1 z_1 + \nu_2 z_2). \end{aligned} \quad (3.47)$$

Последний член в этой формуле равен нулю в силу электронейтральности раствора. Окончательно получаем

$$I = z_1 \mathcal{F} J_1 + z_2 \mathcal{F} J_2, \quad (3.48)$$

где

$$J_1 = \nu_1 c_s v_1, \quad J_2 = \nu_2 c_s v_2.$$

Для нахождения феноменологических коэффициентов мы полагаем пока одним выражением (3.46). Второе выражение дает число переноса, определяемое соотношением

$$t_i = \left( \frac{z_i \mathcal{F} J_i^d}{I} \right)_{\text{grad } \mu_i = 0}. \quad (3.49)$$

В нашем случае, пользуясь (3.43) и (3.45), находим

$$t_1 = 1 - t_2 = \frac{z_1 \mathcal{F} J_1^d}{I} = \frac{z_1 (z_1 L_{11} + z_2 L_{12})}{z_1^2 L_{11} + 2z_1 z_2 L_{12} + z_2^2 L_{22}}. \quad (3.50)$$

Наконец, третье выражение получается из рассмотрения диффузии электролита в отсутствие тока

$$z_1 J_1^d + z_2 J_2^d = I/\mathcal{F} = 0.$$

Поток нейтральной соли находим с помощью (3.41):

$$J_s^d = \frac{J_1^d}{\nu_1} = \frac{J_2^d}{\nu_2} = \frac{z_1 z_2}{\nu_1 \nu_2} \frac{L_{11} L_{22} - L_{12}^2}{z_1^2 L_{11} + 2z_1 z_2 L_{12} + z_2^2 L_{22}} \text{grad } \mu_s = -D \text{ grad } c_s. \quad (3.51)$$

Написав

$$\text{grad } \mu_s = \mu_{ss} \text{ grad } c_s,$$

где  $\mu_{ss} = d\mu_s/dc_s$ , получим из (3.46), (3.50) и выражения (3.51)

$$\left. \begin{aligned} L_{11} &= \frac{\nu_1^2 D}{\mu_{ss}} + g \left( \frac{t_1}{z_1 \mathcal{F}} \right)^2, \\ L_{22} &= \frac{\nu_2^2 D}{\mu_{ss}} + g \left( \frac{t_2}{z_2 \mathcal{F}} \right)^2, \\ L_{12} &= \frac{\nu_1 \nu_2 D}{\mu_{ss}} + \frac{g t_1 t_2}{z_1 z_2 \mathcal{F}^2}. \end{aligned} \right\} \quad (3.52)$$

В случае ионных растворов также можно представить феноменологические коэффициенты через коэффициенты трения [4, 7]. Ситуация здесь усложнена, так как число этих коэффициентов велико — уже для раствора NaCl в воде их шесть. Расчеты упрощаются, если мембрана сильно заряжена, и поэтому концентрация фиксированных противоионов в матриксе мембраны много выше концентрации нейтральной соли. Подробное рассмотрение проблемы применительно к простым и сложным мембранам (последние представляют собой систему параллельных слоев с различными характеристиками) проведено в работах [4, 7]. Здесь мы не будем на нем останавливаться.

Таким образом, неравновесная термодинамика дает физически осмысленное описание пассивного транспорта. Теория определяет кинетические характеристики мембраны (например,  $\kappa$  и  $\omega$ ), которые можно измерить на опыте. Основная идея теории состоит в том, что трактовка проницаемости мембран требует изучения неравновесных потоков вещества. Исходя из

этого, удается связать динамику транспорта со свойствами мембраны. На опыте установлена линейная зависимость потоков от обобщенных сил (градиентов химических и электрохимических потенциалов) для ряда пассивных искусственных и биологических мембран. Это означает близость к равновесию рассматриваемых сопряженных процессов.

### § 3.3. ТЕРМОДИНАМИКА АКТИВНОГО МЕМБРАННОГО ТРАНСПОРТА

Пассивный транспорт свойствен любым мембранам — как биологическим, так и искусственным. Биологические мембраны в этом смысле отличаются лишь гораздо большей селективностью.

Напротив, активный транспорт, происходящий в направлении, противоположном направлению падения химического или электрохимического потенциала, является одной из важнейших особенностей жизненных процессов. Поддержание присущей клетке и организму пространственной гетерогенности в сущности и означает наличие активного транспорта.

Активный транспорт разрешает одно из основных противоречий живой материи — противоречие между сохранением пространственной гетерогенности и метаболизмом — обменом веществом и энергией с окружающей средой.

Активный транспорт реализуется в результате сопряжения диффузионных потоков с химическими реакциями. Иными словами, перенос вещества через мембрану происходит за счет свободной энергии, получаемой в ходе химических реакций. Указанное сопряжение не тривиально. Как уже говорилось (см. стр. 57), коэффициенты сопряжения векторных и скалярных потоков в изотропной системе должны равняться нулю, иначе нарушался бы принцип Кюри (см. стр. 57). Сопряжение диффузии и химических реакций может быть косвенным, возникая в результате поддержания стационарного состояния, что было показано в § 2.4. С другой стороны, реализуется и прямое сопряжение вследствие анизотропии мембраны, в частности, вследствие хиральности образующих мембрану молекул (см. стр. 67).

Тем самым, первая задача, возникающая при рассмотрении активного транспорта, состоит в исследовании сопряжения диффузионных потоков и химических реакций.

В § 2.4 уже рассмотрено косвенное сопряжение транспорта вещества и химических процессов, реализуемое в стационарных условиях. В случае изотропной мембраны локальные перекрестные коэффициенты сопряжения равны нулю, но интегрирование с наложением стационарности приводит к отличным от нуля макроскопическим перекрестным коэффициентам.