

# Pojmy, antiteze, protiklady a paradigma. Příklad: Chemiosmotická teorie.

## Úvod

Ve druhé polovině minulého století vznikla na pomezí biochemie a fyziologie chemiosmotická teorie. Jejím tvůrcem byl anglický biochemik Peter D. Mitchell (1920 – 1992). Chemiosmotická koncepce znamenala zásadní průlom (nové paradigma) v porozumění a výkladu základních energetických dějů v živé hmotě. Poprvé dokázala ve svých závěrech uvést do souladu tehdy známé představy o metabolismu s představami o dějích na biologických membránách. Její zrození překonáním antiteze proto zároveň názorně ilustruje dramatickou proměnu chápání obou klíčových biologických pojmů – metabolismu a membránového transportu – ve dvojici vnitřních (neantagonistických) protikladů.

## Metabolismus

Metabolismus v nejšířším slova smyslu je „látkovou výměnou“, tj. přeměnou látek (a s nimi přeměnou energií a informací) v organismech a jejich výměnou s prostředím (Webster's Dict., 1976). Definice samozřejmě nevyčerpává uvedený jev; z dalších podstatných rysů metabolismu se nejčastěji upozorňuje zejména na návaznost a koordinovanost přeměn látek v čase (Webster's Dict., 1976). Typicky se však termín metabolismus dodnes vysvětluje a chápe daleko úžeji – jako tzv. intermediární metabolismus, tj. jako soubor (bio)chemických pochodů v buňkách a v organismech (Lehninger, 1985).

Samotný proces metabolismu je ze své podstaty vnitřně rozporný. Zahrnuje na jedné straně katabolismus a na druhé anabolismus. Spojení mezi nimi zajišťuje tvorba a využití tzv. makroergních sloučenin, jejichž klíčovým představitelem je ATP. Díky znalosti tohoto spojovacího článku dnes prakticky nejsou žádné pochyby o tom, že oba uvedené pojmy jsou dvojicí protikladů v tom smyslu, jak toto označení zavedl a používal G. W. F. Hegel a po něm další.

Americký biochemik německého původu F. A. Lipmann publikoval v r. 1941 vynikající teoretickou práci o možnostech „aplikace metody skupinového přenosu v buněčném metabolismu“ (Lipmann, 1941), která dovolila zpřesnit, že v metabolismu jde o

- „... procesy přeskupení jednotek chemické organické struktury, jako jsou elektrony, atomy, chemické skupiny a molekuly ...“ (Mitchell, 1967).

Tyto procesy přeskupení jsou v živé hmotě ponejvíce katalyzovány biokatalyzátory – enzymy. Katalytická činnost enzymů spočívá ve snížení aktivační energie reakcí. To je zprostředkováno vazbou zpracovávaných substrátů na enzymy, vytvořením enzym-substrátových komplexů a uvolněním produktů z nich. Takto pojímány byly metabolické děje ústředním předmětem enzymologie přibližně tří čtvrtin minulého století (např. Lehninger, 1985).

## Membránový transport

Naproti tomu biologický transport – reprezentovaný hlavně tématy membránové permeability a sekrece – byl ve stejné době doménou fyziologie. Přibližně v polovině minulého století ale pokročilo poznání biologických membrán a transportních dějů natolik, že byly učiněny kroky k jejich přímému zkoumání na molekulární (biochemické) úrovni. Mezi jiným se zjistilo, že průnik látek skrze biologické membrány mohou usnadnit katalyzátory transportu – nosiče anebo přenašeče. Ukázalo se, že kinetický popis takto katalyzovaného pohybu je shodný s tím, který byl dříve rozpracován pro popis enzymových dějů.

Membránový transport se nicméně stále definoval jako proces,

- „... kterým je solut přenášen z jedné fáze do druhé, přičemž se v obou fázích nachází v tomtéž stavu." (Christensen, 1975).

Viděno zpětně, studium metabolismu a transportu po dlouhou dobu prodělávalo od sebe navzájem oddělený vývoj. Na jeho základě se jen postupně formulovaly otázky o vzájemném vztahu obou zkoumaných předmětů. Shrnutím snah o objasnění biologického transportu se v této fázi stala tzv. gradientová hypotéza (pro historický přehled viz např. Crane, 1977).

V roce 1948 upozornil T. Rosenberg, že „koncepte metabolické aktivity", jak se ustálila v té době v odborné literatuře, „není dobře definována" (Rosenberg, 1948). Poukázal na to, že „může stěží být definována tak, aby nezahrnovala všechny druhy biologického transportu" (Rosenberg, 1948). Píše o závislosti mezi transportem a metabolismem jako o závislosti mezi „dvěma funkcemi úzce spjatými v živých organismech" (Rosenberg, 1948). Rosenbergovo vynikající pojednání bylo předznamenáním dalšího vývoje řešení problematiky vzájemných vztahů obou domén – metabolismu a transportu.

## „Ústřední otázka" vztahu metabolismu a transportu

Gradientová hypotéza se ve vysvětlování hybných sil aktivních transportních jevů opírala o přítomnost nerovnoměrně rozdělených koncentrací iontů a látek (chemických anebo elektrických gradientů) na biologických membránách. Dokázala objasnit část těchto jevů – ty z nich, které dnes označujeme jako **sekundární aktivní transport**. Zároveň gradientová hypotéza narazila na svou nepřekonatelnou hranici, když nedovedla vysvětlit samotné předpoklady své platnosti, tj. vznik, původ a udržování gradientů na membránách.

Všechny gradienty konec konců vycházejí z tzv. primárních gradientů, které se vytvářejí **primárním aktivním transportem**. I když bylo zřejmé, že primární aktivní transport je umožněný spotřebou metabolických látek a že jeho původ musí být v metabolismu, gradientová hypotéza mohla konstatovat pouze tolik, že prvotním zdrojem gradientů je „metabolická energie" (Christensen, 1975; Crane, 1977).

Tak vyvstala „ústřední otázka ... o mechanismu energetického spřažení metabolismu a aktivního transportu" (Mitchell 1961a), kterou v rámci tradičních pohledů na metabolismus a transport nebylo možno vyřešit. Stále více okolností naznačovalo, že o transportním procesu lze uvažovat jako o „části metabolismu" (Mitchell, 1961b), nebo že je možno hovořit o „dvou hlavních typech procesů" v metabolismu (Mitchell, 1969), či o tom, že „je obvyklé považovat procesy metabolického toku ... za složené na jedné straně z chemických reakcí a na druhé z reakcí transportních" (Mitchell 1967). Hranice však, které se mezi pracovníky, bádajícími v oblasti metabolismu, a pracovníky, studujícími transport, vytvořily v minulosti, byly pokládány za absolutní. Metabolismus přestával být pouze souhrnem chemických přeměn, pozornost se přesouvala i na transportní oblast, ale i pak šlo nanejvýš jen o „součet" dvou samostatných jevů, existujících vedle sebe, byť v rámci jednoho celku.

## Formulace antinomie

Nové světlo do problematiky vnesl anglický biochemik P. D. Mitchell, který na přelomu 50. a 60. let minulého století vystoupil s názorem, že „ústřední otázka" je postavena na chybném

- „... předpokladu, že proces metabolismu se fundamentálně odlišuje od procesu transportu do té míry, že první je reprezentován chemickými přeměnami, zatímco druhý je reprezentován ... pohybem molekul nebo stabilních iontů v prostoru ..." (Mitchell, 1961a).

P. Mitchell zároveň poukázal na skutečnost, že „enzymologové ... studují a definují charakteristiky reakcí katalyzovaných enzymy v homogenním vodném roztoku", kde „časový integrál rozdělení a orientace částic ... dává ekvivalent izotropního kontinua". Takový přístup pak vede k mylné představě, že chemické reakce jsou „veskrze skalární jevy" (vše Mitchell, 1967). I když „biochemici poukazovali na to, že procesy metabolismu v neporušené buňce jsou doprovázeny pohyby metabolitů mezi různými kompartmenty ohraničenými

membránami", byl „transport všeobecně považován za pohyb celých ‚metabolitů‘ " (Mitchell, 1961a). Proto „bylo v rámci ortodoxní biochemické teorie obtížné přistoupit k otázce jeho integrace s metabolismem" (Mitchell, 1961a).

Mechanismus, jakým metabolické přeměny dávají vzniknout aktivním transportním jevům anebo — vyjádřeno termínem chemické termodynamiky — jsou s nimi spřaženy, zůstával skrytý. Bylo zde i další, nepřehlédnutelné termodynamické hledisko, tzv. Curieův teorém. Podle Curieova teorému nemůže spřažení skalárního (v diskutovaném případě biochemického — metabolického) a vektorového (transportního) děje vůbec nastat. Hledání uspokojivého vysvětlení vzájemného vztahu metabolismu a transportu tak vedlo k antinomii — musí-li transport vycházet z metabolismu, zároveň to — vzhledem k platnosti Curieova teorému — nebylo možné (Mitchell, 1967).

## **Identifikace shodných rysů biochemické reakce a transportního děje**

### **První – vektorová povaha (bio)chemických reakcí, přemístění chemického materiálu**

Podle P. Mitchella spočívá jádro rozšířené ale zjednodušené představy o (bio)chemické reakci v následujícím:

- „Chemická přeměna ... dává v jistém místě zmizet dané komponentě a vzniknout jiné, takže nastane difúze náležitých komponent do místa chemické změny a pryč z něho. " (Mitchell, 1962).

Tento přístup k reakci jako k „černé skříňce" (Mitchell, 1962) tedy předpokládá reakci jako okamžitou a vnitřně nečleněnou událost. Jestliže jsou chemické reakce zobrazovány jako skalární jevy, pak je Lipmannův skupinový potenciál chápán

- „... jen jako determinanta směru chemické reakce v ortodoxním skalárním smyslu" (Mitchell, 1962).

A v takovém případě Curieův teorém skutečně vylučuje spřažení chemické reakce s jakýmkoliv transportem. V převládající „fikci homogenosti" (Mitchell, 1967) lze pak jen s obtížemi odhalit, že

- „... procesy obsažené v difúzi a v chemické přeměně jsou si ve skutečnosti velmi podobné" (Mitchell, 1962).

Podobnost reakcí s transportními pochody (s difúzí) už dříve dokumentovala teorie absolutních reakčních rychlostí (Glasstone a spol., 1941). Vděčíme jí za poznání, že změna chemické látky se v chemické reakci uskutečňuje cestou vzájemných přeměn vibračních pohybů chemických skupin podél kritických vazeb její molekulární struktury v pohyby translační; při tom polohy kritických vazeb udávají (i když ne přísně jednoznačně) směry pohybu částic. Chemické děje tudíž probíhají stejně jako transportní děje pouze díky přemístění, které je orientované v prostoru.

### **Druhý – vazebné interakce při transportním ději**

Z teorie absolutních reakčních rychlostí rovněž vyplývá, že nejen (bio)chemické (reakční), ale i transportní (difúzní) procesy vyžadují ke svému průběhu dodání určitého, tzv. „aktivačního" množství energie. Skutečnost, že jak při výměně chemických skupin mezi reagujícími látkami v reakci, tak i při difúzi celé, kompletní částice při transportu dochází k výměnám vazebných interakcí, na něž je zapotřebí aktivační energie, je dnes dobře známa.

Zatímco procesy difúze zahrnují výměny nekovalentních, tzv. sekundárních chemických vazeb majících podobu méně stálých vodíkových můstků, elektrostatických interakcí, van der Waalsových sil apod., v chemických reakcích jde především (a navíc) o výměny silných chemických vazeb — tzv. primárních (kovalentních) vazeb. Je ovšem vhodné pamatovat, že v přírodě není hranice mezi oběma typy vazeb nijak ostrá.

## Třetí – kompartmentace, přítomnost bariér

Membránová rozhraní, která jsou podstatnou složkou biologického transportu, jsou nepropustná nebo jen málo propustná pro většinu molekul a iontů, které jsou obsaženy v prostředích po jejich stranách. Membrány jsou osmotickými bariérami. Formálně je tato vlastnost vyjádřena vysokými aktivačními energiemi potřebnými k průniku látek membránou z jedné fáze do druhé; podobné bariéry jsou u čistě fyzikální (prosté) difúze neobvyklé. Tato skutečnost staví jevy membránového transportu do blízkosti (bio)chemických reakcí – vysoké aktivační bariéry pohybu skrz membrány, snižované membránovými přenašeči, mají svůj protějšek ve vysokých aktivačních energiích reakcí zprostředkovaných enzymy. Zatímco v reakcích jde o změnu

- „... kompartmentace daného druhu chemické skupiny v navzájem odlišných stabilních kovalentních sloučeninách, které mohou být rozpuštěny v téže homogenní fázi" (Mitchell, 1979),

je transport změnou

- „... kompartmentace daného druhu solutu v navzájem různých ... fázích oddělených topologicky uzavřenými fyzikálními osmotickými bariérami" ((Mitchell, 1959; 1979).

Jinak to lze vyjádřit také tak, že

- „... osmotické a enzymové spřažení mohou být považovány za analogické mechanismy, které závisí na vlastnostech specifických proteinů" (Mitchell, 1957a).

Je zřejmé, že transportní děje v sobě obsahují významné rysy (bio)chemických reakcí a reakce v sobě zase nevyhnutelně obsahují prvky typické pro transportní pochody. Jak katalýza (bio)chemických, tak i katalýza transportních dějů spočívá v usnadnění výměny vazebných interakcí. Charakterizuje-li enzymy vysoká specifická k předmětu a procesu výměny vazeb, nacházíme tuto vlastnost i u katalyzátorů transportu. Katalyzátory metabolismu, enzymy, usnadňují výměnu primárních, kovalentních chemických vazeb. Katalyzátory transportu, membránové přenašeče, usnadňují výměny sekundárních vazeb. Obojí tato zařízení jsou po strukturní stránce proteiny, popř. proteinové komplexy.

Poukázání na vytváření a rušení vazeb mezi částicemi a jejich okolím při transportu (difúzi) a – na druhé straně – odhalení přítomnosti difúzní složky v reakci pak dovoluje přejít k dalšímu, podrobnějšímu popisu shodných rysů reakčních a transportních pochodů metabolismu. Docenění těchto skutečností se stalo základem chemiosmotické teorie.

## Nové paradigma – chemiosmotická teorie

Výše připomenuté přemístění jednotek chemické struktury je v chemiosmotické teorii postavení fundamentálního jevu, elementární „buňky" problémů vztahu metabolismu a transportu a přeměn metabolické energie. Část chemické struktury, chemická skupina, která podléhá přeskupení,

- „se v průběhu reakce musí pohybovat v určitém směru vzhledem ke svému donoru a akceptoru“ (Mitchell a Moyleová, 1958a).

V takovém pojetí se reakce přestává zdát jednorázovým, nečleněným skokem, „bodem" v čase a v prostoru a Lipmannova koncepce skupinového potenciálu (Lipmann, 1941) získává novou, vektorovou charakteristiku. Terminologicky se tato prostorová charakteristika uplatnila jako přídavek „osmotický" k přívlastku chemický – odtud pak chemiosmotická teorie (Mitchell, 1961c, 1976).

Klade-li se v katalýze transportu důraz na usnadnění pohybu částice, má analogický efekt důležitou úlohu i v katalýze (bio)chemických přeměn. Enzym, stejně jako přenašeč, jen usnadňuje pohyb chemického materiálu

(obvykle funkčních skupin) po spádu chemických potenciálů. Jinak řečeno, fakt, že transportovaná látka je při pohybu vystavena střídání vazeb mezi svými skupinami a okolím podobně jako chemická skupina přecházející z jednoho substrátu (donoru) na druhý (akceptor), dovoluje hovořit o proměnách solutu v procesech transportu jako o období jeho proměn při reakcích. Přemístění skupin v reakcích lze naopak považovat za období přenosu v transportních dějích.

Metabolismus tak může být znázorněn jako

- „... skládající se ze stupně, kdy difunduje substrát, následovaného stupněm, kdy difunduje skupina, po kterém následuje další difúze substrátu" (Mitchell, 1961a).

Odtud vyplývá, že

- „... odpovídající prostorově organizovaná difúze molekul substrátů a chemických skupin v systému představuje základní vektorovou složku metabolického procesu" (Mitchell, 1961a).

## **Důsledky nového paradigmatu – metabolické reakce a membránový transport jako integrální součásti téhož procesu**

Podle chemiosmotické teorie, podle jejího tzv. makroskopického topologického principu (Mitchell, 1979), jsou v membránách kromě jiného přítomny i takové biokatalyzátory, které lze označit za osmoenzymy (Mitchell, 1977). Osmoenzymy jsou vysvětlením primárního aktivního transportu. Jsou v membráně ukotveny asymetricky, tak, že přinejmenším některé z komponent reakce mohou prostřednictvím specificky vymezených přístupových cest v nebo snad na proteinu dosáhnout jejich aktivních míst jen z jedné strany membrány. Potom

- „... normálním atributem enzymu, když enzym tvoří část membrány ..." (Mitchell, 1957b),

může být, že

- „... chemická skupina musí v průběhu reakce katalyzované enzymem překročit membránu" (Mitchell a Moyleová, 1958b).

Takový enzym (osmoenzym) je schopen zajistit

- „... výměny primárních vazeb metabolismu s prostorově orientovanou redistribucí chemických komponent mezi ... jedním kompartmentem ... ohraničeným membránou a druhým" (Mitchell, 1969).

Má to významný důsledek:

- „Tímto způsobem mohou být membránový transport a metabolismus integrálními následky téhož procesu katalyzovaného enzymem" (Mitchell a Moyleová, 1958b).

Popsaný proces je pozoruhodný proto, že je, na jedné straně, přeskupením chemických funkčních skupin. Ruší se, popř. se vytvářejí, kovalentní vazby. Výchozí látky se mění v produkty. Katalyzátorem je enzym. Nesporně tedy jde o biochemickou reakci metabolismu.

Na druhé straně, prostředí s membránou je na rozdíl od poměrů v roztoku anizotropní. Asymetrická činnost katalyzátoru, fixovaného v membráně, se kvalitativně odlišuje od účinků enzymu v roztoku — přeskupující se funkční skupiny (částice) při svém pohybu překračují, a to je podstatné, hranice fází. Se stejným oprávněním lze tudíž hovořit o procesu transportním.

Tyto skutečnosti jsou zcela evidentní, jestliže osmoenzym zprostředkuje pohyb

- „... chemických partikulí, které jsou společné metabolismu i transportu" (Mitchell, 1963).

Partikule podobných vlastností existují; jsou jimi například protony. Na jedné straně jde o chemické reaktivní částice (funkční skupiny – jako o takové se o ně např. opírá učení o acidobazických dějích). Na druhé straně jsou protony stabilní, ve vodných prostředích vždy ve volném stavu a jako samostatné (solvatované) jednotky přítomné chemické objekty. Výjimečná (zdánlivá) rychlost jejich přesunů ve vodných prostředích nesvědčí pro kovalentní, ale pro sekundární charakter jejich vazeb k okolí; v tom se podobají solutům (a jiným stabilním iontům).

Při pohybu protonů osmoenzymem se pak dvojakost jejich povahy prolíná s dvojakostí samotného děje, katalyzovaného osmoenzymem – děje, který je zároveň reakcí i transportem.

## **Důsledky nového paradigmatu – rozšířená charakteristika pojmů metabolismus a transport**

### **Samostatnost pojmů metabolismus a transport**

Obě oblasti zájmu přírodovědců popisované diskutovanými tradičními pojmy – biochemické přeměny (enzymové reakce) a biologický transport (jevy permeability) – byly dlouhou dobu chápány jako proti sobě ohraničené, navzájem od sebe oddělené, nezávislé a samostatné.

Skutečně: Nelze hovořit o reakci, dokud solut zůstává daným solutem – takový solut je nanejvýš transportován. Přestává-li solut být (daným) solutem a mění-li se v jiný, nejde o transport, ale solut podléhá reakci. Transport je v tradičním pohledu podán jako kontinuální existence látky – neměnná sloučenina se v různých časových okamžicích vyskytuje na různých místech v prostoru. Klasická reakce je naproti tomu kratičkým intervalem naprosté diskontinuity – na jednom místě a naráz se končí existence jedné látky a začíná se existence jiné, předtím nepřítomné. Pokud jsou oba pojmy pojímány jako disjunktní, (bio)chemická přeměna a transport se vzájemně vylučují (vzájemně se popírají, nesnášejí se, vzpírají se vzdát se své samostatnosti).

### **Úzká časová a prostorová návaznost obou dějů**

Tradiční pohled však už zahrnuje nejenom charakteristiky samostatnosti, nýbrž i rysy určité vzájemné souvislosti obou jevů. Evidentní je časová návaznost – jeden děj následuje po druhém, po difúzi solutu (výchozí sloučeniny, substrátu) následuje difúze chemické skupiny, po difúzi skupiny v reakci následuje difúze (jiné, výsledné) sloučeniny (produktu). Metabolická reakce vede k syntéze a nahromadění látky v (daném) čase a místě, transportní děj vede k úbytku a hromadění látky v jiném čase a místě, nebo dokonce i v prostoru uzavřeném membránou, kde se látka zase může měnit (jinou) reakcí.

### **Vztah vzájemné podmíněnosti jednoho děje druhým**

Na blízký vztah obou dějů ukazuje také to, že žádný z nich nemůže v buňkách anebo v těle trvale probíhat sám o sobě. Oba děje se navzájem předpokládají – reakce látek (substrátů) jsou výsledkem jak vnějších (setkávání molekul), tak vnitřních (tj. vibračních, rotačních, difúzních atd.) pohybů – v reakci samé je tento fakt zahrnut jako její předpoklad. Rovněž transport (difúze) nikdy není transportem „odnikud", nebo „nikam"; tiše předpokládá anebo očekává místa proměn transportovaných látek. Sloučenina, aby vůbec mohla být (nebo aby mohla přestat být) objektem transportu (difúze), vzniká (popř. zaniká) právě a pouze (bio)chemickou reakcí; na druhé straně, „bod" reakce vzniká (příp. zaniká) jen setkáním (oddálením) přemísťujících se, tedy transportovaných látek. Reakce a transport se tedy navzájem také podmiňují.

### **Vztah vzájemného zprostředkování jednoho děje druhým**

Za pozornost konečně stojí i to, že látka nově vzniklá reakcí se buď „ihned" stává předmětem další přeměny (reakce tedy pokračuje), nebo předmětem transportního děje. Obráceně, difúze (transport) látek nevyhnutelně (s

určitou pravděpodobností) vede k jejich setkávání a to zase (opět s určitou pravděpodobností) k jejich přeměnám. Mezi oběma jevy je tudíž také vztah vzájemného zprostředkování a reprodukce; jeden z nich nutně vyvolává druhý a naopak.

Metabolismus a transport jsou tedy na jedné straně samostatné jevy, ale na druhé straně se navzájem předpokládají, podmiňují, zprostředkují a reprodukují.

### **Vzájemný přechod jednoho děje v druhý jdoucí až k jejich totožnosti**

Výše popsaná činnost osmoenzymů konečně dokumentuje vzájemný přechod metabolismu a transportu, který byl před érou chemiosmotické teorie naprosto neočekávaný a který jde až do totožnosti. Každý z obou sledovaných procesů, ať začne, katalyzován osmoenzymem na membráně, jakkoliv, se totiž ve svém průběhu stále více „stává“ „tím druhým“ a dokončuje se jako „ten druhý“ („zvrací se v něj“; „ten druhý“ v něm od počátku „prosvítá“, „doutná“; až ho nakonec „popírá“). V chemiosmotickém spřažení tak splývá metabolismus s transportem, tj. jeden děj s druhým, tak těsně, intimně, že je od sebe nelze ani oddělit, ani odlišit.

### **Shrnutí: Chemiosmotické děje — vztah dialektických protikladů**

Z analýzy vývoje pojmů metabolismus a biologický membránový transport bylo nejprve patrné, že každý z obou sledovaných dějů je samostatný a vylučný.

Přitom ale každý z nich v sobě obsahuje určité momenty druhého a jsou spolu nerozlučně spjaty. Metabolické aktivity v živém organismu je přítomna jen potud, pokud existuje biologický transport, transportní děje pak jen potud, pokud mají pokračování v metabolických přeměnách, anebo jsou samy jejich pokračováním. Biologické metabolické a transportní procesy se navzájem předpokládají a vycházejí jedny z druhých. Vzájemně se podmiňují, zprostředkují a reprodukují. Žádný z nich není zastupitelný tím druhým anebo nějakým jiným dějem.

Zvláště závažnou skutečností je zjištění, umožněné až chemiosmotickou teorií, že metabolické a transportní děje se navzájem pronikají, vzájemně přecházejí jedny v druhé, a to — v procesech primárního aktivního transportu — tak těsně, že spolu splývají, ztotožňují se; dokončují se jedny v druhých a stávají se jedny druhými.

Metabolismus a biologický transport tak i přes svou zřejmou rozdílnost tvoří nerozlučnou jednotu. Užší rámec přírodní vědy to vyjadřuje ve speciálních termínech:

- „... transport a metabolismus, jak jsou běžně pojímány biochemiky, mohou být ... považovány za různé stránky téhož děje — vektorového metabolismu“ (Mitchell, 1961c).

V obecné rovině lze analýzu vztahu metabolismu a biologického transportu dokončit konstatováním vypůjčeným z filosofické literatury:

- „... každé je jen jako to druhé toho druhého; a současně je jedno určení jen ve vztahu k druhému“ (Hegel, 1834, str. 70),

neboli

- „... jejich pravda spočívá jen v jejich vzájemném vztahu, a tedy v tom, že každé z nich ve svém vlastním pojmu obsahuje to druhé“ (Hegel, 1834, str. 66)

anebo — snad ještě výstižněji:

- „...každé rozličné, zvláštní, je odlišné od něčeho jiného, ale ne abstraktně od nějakého jiného, ale od svého jiného; každé je jen potud, pokud jeho jiné o sobě je obsaženo v jeho pojmu... „ (Hegel, 1833, str. 336; Hegel, 1961, str. 250).

Na těchto základech je namístě interpretovat metabolismus a transport jako dvě dialekticky protikladné stránky jednoho a téhož jevu, přičemž tento protiklad, jak vyplývá z rozboru, je vnitřním a neantagonistickým vztahem obsaženým v činnosti živých systémů. Nové paradigma, ustanovené chemiosmotickou teorií, tak zároveň představuje učebnicový příklad přírodovědného jazyka dialektiky.

### **Použitá literatura a literatura k dalšímu studiu**

Crane, R. K.: The gradient hypothesis and the other models of carrier-mediated active transport. *Rev. Physiol. Biochem. Pharmacol.*, 78: 99 – 155, 1977.

Glasstone, S., Laidler, K. J., Eyring, H.: *The Theory of Rate Processes: The Kinetics of Chemical Reactions, Viscosity, Diffusion and Electrochemical Phenomena*. McGraw-Hill, New York, 1941.

Hegel, G. W. F.: *Logika jako věda. Nauka o podstatě. Werke. Bd. IV. Berlín, 1834, str. 70*

Hegel, G. W. F.: *Logika jako věda. Nauka o podstatě. Werke. Bd. IV. Berlín, 1834, str. 66*

Hegel, G. W. F.: *Werke, Bd. XIII, Berlín, 1833, str. 336* anebo Hegel, G. W. F.: *Dějiny filosofie, sv. I, Praha 1961, str. 250.*

Christensen, H. N.: *Biological Transport*. W. A. Benjamin, Reading, Mas, USA, 1975.

Lehninger, A. L.: *Principles of biochemistry*. Worth, New York, USA, 1982.

Lipmann, F.: Metabolic generation and utilization of phosphate bond energy. *Adv. Enzymol.* 1, 99-182, 1941.

Mitchell, P.: The origin of life and the formation and organizing function of natural membranes. In: *The Origin of Life on the Earth. Reports on the International Symposium, August 1957, Moscow* (A. Oparin, Ed.). Publ. House of the Acad. Sci. USSR, Moscow, 1957a. Str. 229-234.

Mitchell, P.: A general theory of membrane transport from studies of bacteria. *Nature*, 180, 134-136, 1957b.

Mitchell, P.: Structure and function in microorganismus. *Biochem. Soc. Symp.* 16, 73-93, 1959.

Mitchell, P.: Biological transport phenomena and the spatially anisotropic characteristics of enzyme systems causing a vector component of metabolism. In: *Membrane Transport and Metabolism* (A. Kleinzeller, A. Kotyk, Eds.). Nakl. ČSAV, Praha 1961a.

Mitchell, P.: Diskuse. In: *Membrane Transport and Metabolism* (A. Kleinzeller, A. Kotyk, Eds.). Nakl. ČSAV, Praha, 1961b. Str. 101.

Mitchell, P.: Coupling of phosphorylation to electron and hydrogen transfer by chemiosmotic type of mechanism. *Nature* 191, 144-148, 1961c.

Mitchell, P.: Metabolism, transport, and morphogenesis: Which drives which. *J. Gen. Microbiol.* 29, 25-37, 1962.

Mitchell, P.: Reversible coupling between transport and chemical reactions. In: *Membranes and Ion Transport, Vol. 1* (E. E. Bittar, Ed.). Wiley, London, 1970.

Mitchell, P.: Molecule, group, and elektron translocation through natural membranes. *Biochem. Soxc. Symp.* 22, 142-168, 1963.

Mitchell, P.: Active transport and ion accumulation. In: *Compr. Biochem.*, vol 22, Bioenergetics (M. Florkin, E. H. Stolz, Eds.), Elsevier, Amsterdam, 1967. Str. 167-197.

Mitchell, P.: Chemiosmotic coupling and energy transduction. *Theoret. Exp. Biophys.* 2, 159-218, 1969.

Mitchell, P.: Vectorial chemistry and the molecular mechanics of chemiosmotic coupling: Power transmission by protisty. *Biochem. Soc. Trans.* 4, 399-430, 1976.

Mitchell, P.: Epilogue: From energetic abstraction to biochemical mechanism. *Symp. Soc. Gen. Microbiol.* 27, 383-423, 1977.

Mitchell, P.: Compartrmentation and communication in living systems. Ligand conduction: a general catalytic principle in chemical, osmotic and chemiosmotic reaction systems. *Eur. J. Biochem.* 95, 1-20, 1979.

Mitchell, P., Moyle, J.: Enzyme catalysis nad group-translocation. *Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh*, 27, 61-72, 1958a.

Mitchell, P., Moyle, J.: Group-translocation: A consequence of enzyme-catalyzed group-transfer. *Nature* 182, 372-373, 1958b.

Rosenberg, T.: On accumulation and aktive transport in biological systems. *Acta Chem. Scand.* 2, 14-33, 1948.

Webster's Third New International Dictionary. G. A C. Merriam, Springfield, Mass., USA, 1976.