

## ГЛАВА 4

# БІОФІЗИКА КЛІТИНИ.

# БІОЕНЕРГЕТИКА

Біофізика клітини вивчає фізичні основи функціонування клітини, будову й основні функції біологічних мембран (поверхневої плазматичної мембрани та мембран внутрішньоклітинних органоїдів) – проникності, каталітичної активності, електро- та хімізбудливості, енергетичні процеси клітини, її механічні та електричні властивості, транспорт крізь них речовин та енергії, генерацію і розповсюдження нервового імпульсу, процеси рецепції і перетворення енергії, більшість яких здійснюються на біомембранах.

### § 4.1. СТРУКТУРА І ФУНКЦІЇ КЛІТИННОЇ МЕМБРАНИ

Відповідно до сучасних уявлень, усі клітинні і внутрішньоклітинні мембрани схожі за будовою: основу складає подвійний молекулярний шар ліпідів (*біліпідний шар*), на якому і в товщі якого знаходяться білки (*рис. 5.1.1*).

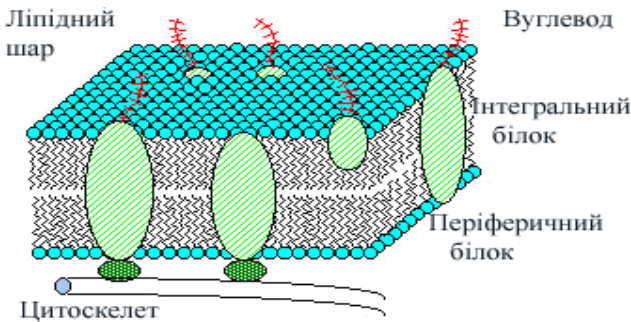


Рис. 4.1.1. Схема будови мембрани [2]

У всіх живих клітинах біологічні мембрани виконують *функцію бар'єра*, який відокремлює її від оточуючого середовища і поділяє внутрішній об'єм клітини на порівняно ізольовані «відсіки» (*compartments*). Ці перегородки побудовані з подвійної шару ліпідних молекул (біліпідний шар) і є практично недосяжними для проникнення іонів і

полярних молекул, розчинених у воді. Але у цьому біліпідному шарі вбудовані численні білкові молекули і молекулярні комплекси, деякі з яких володіють властивостями селективних (вибіркових) каналів для іонів і молекул, а інші – насосів, які здатні активно перекачувати іони крізь мембрану. Бар'єрні властивості мембран і робота мембранних насосів створюють нерівноважний розподіл іонів між клітиною і зовнішньо-клітинним середовищем, що лежить в основі процесів внутрішньоклітинної регуляції і передачі сигналів у формі електричного імпульсу між клітинами.

Інша функція, загальна для всіх мембран – це *функція «монтажного плато»* або матриці, на якій розташовуються у певному порядку білки і білкові ансамблі, що створюють системи перенесення електронів, запас енергії у формі АТФ, регуляцію внутрішньоклітинних процесів гормонами, які надходять ззовні, розпізнавання інших клітин і чужорідних білків, рецепцію світла і механічних впливів тощо. Крім того, гнучка і еластична плівка, якою по суті є всі мембрани, виконує і визначає певну *механічну* функцію: збереження клітини цілою при помірних механічних навантаженнях і порушеннях осмотичної рівноваги між клітиною і оточуючим середовищем.

Загальні для усіх мембран функції бар'єра для іонів та молекул і матриці для білкових ансамблів забезпечуються, головним чином, ліпідним бішаром. Однак набір білків є індивідуальним для кожного типу мембран, що дозволяє останнім брати участь у виконанні різноманітних функцій у клітинах і клітинних структурах (табл. 4.1.1).

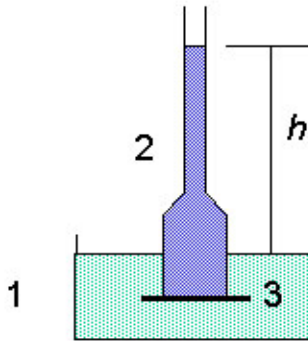
*Таблиця 4.1.1.*

**Мембрани клітини та їх функції**

<b>Клітини</b>	<b>Мембрани</b>	<b>Функції</b>
Усі клітини	Клітинні (цитоплазматичні)	Активне перенесення $K^+$ , $Na^+$ , $Ca^{2+}$ . Підтримання осмотичної рівноваги
Більшість клітин	Клітинні	Зв'язування гормонів і включення механізмів внутрішньоклітинної сигналізації
Нервові і м'язові клітини	Клітинні	Генерація потенціалів спокою та дії. Розповсюдження потенціалів дії
Більшість клітин (крім еритроцитів)	Внутрішня мембрана мітохондрій	Перенесення електронів на кисень та синтез АТФ (окислювальне фосфорилування)
Більшість клітин (крім еритроцитів)	Ендоплазматичний ретикулум	Перенесення іонів кальцію з клітинного соку всередину везикул
Клітини зорового епітелію	Мембрани зорових дисків	Поглинання квантів світла та генерація внутрішньоклітинного сигналу

Наявність біліпідного шару у клітинах є відповідальним за вибірковість проникнення через цей бар'єр тих чи інших речовин, що створює умови для виникнення на мембрані *осмотичного тиску*.

На *рис. 4.1.2.* наведено схему досліду, який ілюструє можливий спосіб демонстрації осмотичного тиску. В будь-який посуд з водою або з деяким іншим розчинником вводять трубку, нижній торець якої зачинений напівпроникненою мембраною. *Мембрана з напівпроникністю – це мембрана, яка володіє доброю проникністю для розчинника і поганою – для розчинених речовин (хоча б для деяких з них).* При цьому осмотичний тиск створюють лише ті речовини, які крізь мембрану не проходять.



**Рис. 4.1.2.** Дослід, що доводить існування осмотичного тиску.

У посуд *1* з розчинником (наприклад, чистою водою) опущена трубка *2*, закрита знизу напівпроникною мембраною *3*. У трубку налитий розчин речовини, для якого мембрана непроникна.

Створюється тиск (*h*-висота стовпа рідини).

Речовини, які створюють осмотичний тиск, мають назву *осмотично-активних* речовин.

Біологічні мембрани володіють порівняно доброю проникністю для води і поганою – для іонів і водорозчинних (гідрофільних) речовин. Тому більша частина водорозчинних речовин у клітині володіють осмотичною активністю.

## § 4.2. ПОТЕНЦІАЛ СПОКОЮ НА КЛІТИННІЙ МЕМБРАНІ

У клітині завжди присутні іони  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Cl^-$ , а швидкість їх дифузії й розподілу в рівноважному стані визначається не тільки проникністю мембрани й відмінностями в концентрації іонів по обидві її сторони (хімічний потенціал), але також і електричним потенціалом, що

виникають між внутрішнім зовнішнім боками мембрани. Тому вважається, що рух іонів зумовлений градієнтом електрохімічного потенціалу. Внаслідок цього між різними ділянками живої клітини й оточуючим середовищем можуть існувати різниці потенціалів.

Якщо розділити мембраною розчини з різною концентрацією іонів, що вільно дифундують, то між двома її боками виникне напруга, яка називається *трансмембранним потенціалом*. Його можна виміряти за допомогою двох мікроелектродів, з'єднаних із чутливим вольтметром: один електрод, зроблений зі скляного капіляра з діаметром приблизно 1 мкм, вводиться через клітинну стінку й плазмалемму всередину клітки, а інший електрод розташовується поза клітиною.

Клітинний мембранний потенціал визначають, як різницю потенціалів між внутрішньоклітинним й оточуючим середовищем. Ця різниця потенціалів має назву *потенціалу спокою*. Якщо зовнішній потенціал прийняти за 0, то внутрішній складає від  $-50$  до  $-90$  мВ, залежно від виду клітин. Тобто внутрішній бік мембрани заряджений електронегативно по відношенню до зовнішньої.

Потенціал спокою зумовлений вибірковою проникністю мембрани для іонів  $K^+$ . Концентрація  $K^+$  у протоплазмі приблизно у 50 разів вище, ніж у позаклітинній рідині, тому дифундуючи з клітини, іони виносять на зовнішній бік мембрани позитивні заряди, при цьому внутрішній бік мембрани, яка є практично не проникною для великих органічних аніонів, приймає від'ємно заряджений потенціал.

Потенціал спокою визначається рівноважним калієвим потенціалом і описується *рівнянням Нерста*:

$$\Delta\varphi = \frac{R \cdot T}{F} \ln \left[ \frac{K^+}{K^+} \right]_e, \quad (4.2.1.)$$

де  $R$  – універсальна газова постійна,  $T$  – абсолютна температура,  $F$  – число Фарадея,  $[K^+]_o$  і  $[K^+]_i$  – зовнішня і внутрішня концентрації іонів калію відповідно.

Якщо внутрішньоклітинна концентрація  $K^+$  у 50 разів перевищує зовнішню, то потенціал спокою при температурі  $27^\circ\text{C}$  складає  $-100,7$  мВ.

Визначимо залежність потенціалу спокою від концентрації і коефіцієнтів проникності іонів. У стаціонарному стані сума потоків іонів крізь мембрану дорівнює нулю:

$$J_{Na} + J_K - J_{Cl} = 0 \quad (4.2.2.)$$

При цьому потоки окремих іонів можуть і відрізнятися від нуля. Через те, що іони хлора заряджені негативно, то перед потоком іонів хлору ставиться знак « $\leftarrow$ ».

Використавши рівняння Гольдмана і зробивши відповідні перебудови, маємо:

$$\Delta\varphi = \frac{R \cdot T}{F} \ln \frac{P_K [K^+]_e + P_{Na} [Na^+]_e + P_{Cl} [Cl^-]_e}{P_K [K^+]_i + P_{Na} [Na^+]_i + P_{Cl} [Cl^-]_i}, \quad (4.2.3.)$$

де  $P_K, P_{Na}, P_{Cl}$  – проникності для іонів  $K, Na, Cl$  відповідно.

Цей вираз має назву *рівняння Гольдмана-Ходжкіна-Катца*.

У стані спокою мембранні проникності для іонів калію, натрію та хлору відносяться один до одного як:

$$P_K : P_{Na} : P_{Cl} = 1 : 0,04 : 0,45 \quad (4.2.4.)$$

Через те, що провідність клітини для іонів калію є набагато вищою її проникності для інших іонів, то *потенціал спокою визначається переважно різницею концентрацій іонів калію*.

Величина потенціалу спокою завжди дещо нижче рівноважного калієвого потенціалу, що пояснюється просочуванням всередину клітини іонів натрію, котрі приносять туди свій додатний заряд. Дифузія від'ємно заряджених іонів хлору, навпаки, сприяє збільшенню  $\Delta\varphi$ . Таким чином, внесок у формування потенціалу спокою вносять потоки всіх іонів, коефіцієнти проникненості яких відрізняються від нуля.

Підтримка різниці концентрацій іонів здійснюється за допомогою роботи іонних насосів, які використовують енергію АТФ.  $Na^+ - K^+$  насос до того ж сприяє збільшенню трансмембранного потенціалу, бо виводить три іони натрію і закачує у клітину лише два іони калію, що збільшує позитивний заряд міжклітинного середовища, а через це – збільшує потенціал спокою.

Оскільки проникність мембрани у спокої для  $Na^+$  є приблизно у 25 разів нижчою, ніж для  $K^+$ , дифузія натрію з позаклітинної рідини (де він є основним катіоном) у протоплазму мала і лише трохи знижує потенціал спокою, зумовлений іонами  $K^+$ . Таким чином, причиною виникнення потенціалу спокою є наявність градієнту концентрацій іонів  $K^+, Na^+, Cl^-$  на клітинній мембрані.

Збільшення трансмембранної різниці потенціалів називається *гіперполяризацією*, зменшення – *деполяризацією*. В останньому випадку може навіть змінитися знак внутрішньоклітинного потенціалу. Зменшенню потенціалу спокою сприяє вживання різних видів отрути (наприклад, батрахотоксину), які збільшують проникність клітинної мембрани для іонів натрію. До такого ж ефекту призводить гальмування процесів, які забезпечують у клітині синтез АТФ.

### § 4.3. ПОТЕНЦІАЛ ДІЇ

При впливі на клітину будь-якого подразника, її трансмембранний потенціал змінюється, виникає *потенціал дії*. Причиною такого коливання потенціалу спокою є зміна проникності мембрани для натрію, що у свою чергу, викликано відкриттям натрієвих іонних каналів. У цьому випадку проникності мембрани для іонів калію і натрію відносяться один до одного, як:

$$P_K:P_{Na} = 1:20 \quad (4.3.5.)$$

У результаті потік іонів натрію у клітину починає перевищувати потік іонів калію з клітини. Якщо раніше потенціал на мембрані був близьким до рівноважного калієвого потенціалу, то тепер він наближується до рівноважного натрієвого потенціалу, але не досягає останній внаслідок того, що провідності для іонів калію і хлору відрізняються від нуля.

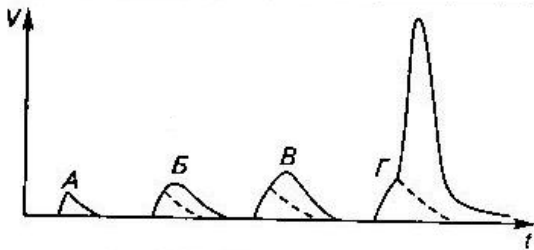
У клітині відбувається деполяризація мембрани: від'ємний потенціал клітини наближується до нуля, а згодом зовсім змінює знак на протилежний. Цей процес має назву *реверсії мембранного потенціалу*. Максимальне значення потенціалу дії складає зазвичай 30-40 мВ. Збільшення натрієвої провідності триває доли мілісекунд. Далі вона починає знижуватися, а калієва – зростати, в результаті чого у клітині знов встановлюється потенціал спокою. Цей процес має назву *реполяризації* клітинної мембрани.

Тривалість потенціалу дії відрізняється для різних клітин (коливається в межах від 0,5 до 3 мс) і істотно залежить від температури. При зменшенні температури на 10°C час існування потенціалу дії збільшується у 3 рази. Тривалість реполяризації звичайно перевищує тривалість деполяризації.

При виникненні потенціалу дії всередині клітині зменшується концентрація іонів  $K^+$  і збільшується концентрація іонів  $Na^+$ . Тому в цих умовах необхідна активація мембранних насосів, які здійснюють активний транспорт іонів. Через те, що для цього потрібні молекули АТФ, то в клітині активуються процеси дихання, збільшується використання кисню і теплообмін.

Дія подразника зазвичай призводить до *локальної деполяризації* мембрани. Це викликає відкриття натрієвих каналів, які є чутливими до змін потенціалу, а через це – збільшує натрієву провідність, що призводить до ще більшої деполяризації. Існування такого зворотного зв'язку забезпечує *регенеративну* (ту, що поновлюється) деполяризацію клітинної мембрани.

Величина потенціалу дії залежить від сили подразника, а сам він виникає лише у тому випадку, коли деполяризація перевищує деякий певний для кожної клітини граничний рівень. Це явище отримало назву «все, або нічого». Однак, якщо деполяризація складає 50-75 % від граничної величини, то в клітині може виникнути *локальна відповідь* (рис. 4.3.1.), амплітуда якої є значно нижчою за амплітуду потенціалу дії. Відсутність потенціалу дії при підграничному рівні деполяризації пояснюється тим, що при цьому недостатньо збільшується натрієва проникність, щоб викликати регенеративну деполяризацію. Рівень деполяризації, який виникає при цьому, не викликає відкриття нових натрієвих каналів, тому натрієва провідність швидко зменшується, і в клітині знов встановлюється потенціал спокою.



**Рис. 4.3.1.** Локальна відповідь *A*, *B*, *B* – зміна трансмембранного потенціалу при дії підграничного збудження; *A* – локальна відповідь відсутня; *B*, *B* – підгранична деполяризація стимулювала розвиток локальної відповіді (пасивні зміни потенціалу позначені переривчастою лінією); *G* – критичний рівень деполяризації переростає у потенціал дії.

Потрібно відмітити, що амплітуда потенціалу дії і граничний рівень деполяризації не є строго сталими величинами для певної клітини. Тривала деполяризація призводить до збільшення інактивзації натрієвих каналів і активації калієвих, наслідком чого є зменшення амплітуди потенціалу дії і збільшення граничного рівня деполяризації. Тривала гіперполяризація викликає зворотні ефекти: збільшення амплітуди потенціалу дії і зменшення граничного рівня деполяризації.

#### § 4.4. СИЛА, РОБОТА І ЕНЕРГІЯ В БІОЛОГІЧНИХ СИСТЕМАХ

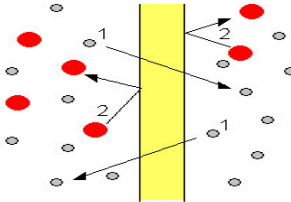
У біологічних системах діють ті самі сили, що і в неживій природі, але відносна роль тих чи інших сил є різною у живій і в неживій природі, і в різних біологічних системах. Так, сили гравітації є важливими для

життя організму, але не роблять прямого впливу на функціонування клітин і тканин. Це саме стосується і дії магнітних сил. На біологічні мембрани робить вплив сила осмотичного тиску, яку можна не брати до уваги при розгляді багатьох інших біологічних систем.

Електричні сили, що відіграють величезну роль на молекулярному рівні, навряд чи мають велике значення для функціонування системи кровообігу або дихання на макроскопічному рівні, рівні органів і тканин тощо. Сили, які відомі з курсу фізики, це:

- сили інерції, включаючи відцентрову й доцентрову;
- пружні сили, наприклад, сила стислої пружини;
- сила тертя, у тому числі сила опору рідкого середовища;
- сила тиску газу на стінку посудини;
- електричні сили, що діють на заряджені тіла.

У біофізиці розглядається також сила осмотичного тиску. Розглянемо, який тиск здійснюють на мембрану з напівпроникненістю молекули розчинника і розчиненої речовини.



**Рис. 4.4.1.** Тиск, який здійснює на напівпроникну мембрану молекулами розчинника (маленькі сірі кружальця) і розчиненої речовини. Молекули розчинника вільно проходять крізь мембрану й тиску на неї не створюють (1). Молекули розчиненої речовини не проходять крізь мембрану й натискають на неї, що дорівнює тиску газу на стінку.

На *рис. 4.4.1.* дано пояснення походження осмотичного тиску. Молекули розчинника (маленькі сірі кружальця) вільно проходять крізь мембрану й тиску на неї не створюють (1). Молекули розчиненої речовини (великі порожні кружальця) не проходять крізь мембрану й здійснюють на неї такий самий тиск, який здійснював би газ на стінку посуду при такій самій концентрації цих молекул і температурі. З газових законів відомо, що цей тиск можна описати рівнянням:

$$p \cdot V = m \cdot R \cdot T, \quad (4.4.1)$$



де  $p$  – тиск, Па;  $V$  – об'єм, м<sup>3</sup>;  $m$  – кількість речовини, моль;  $R$  – газова стала, Дж·моль<sup>-1</sup>·К<sup>-1</sup>;  $T$  – температура, К;

При цьому  $p$  – це осмотичний тиск. Величина  $C = \frac{m}{V}$  – це молярна концентрація осмотично-активних часток. Звідси рівняння осмотичного тиску має вигляд:

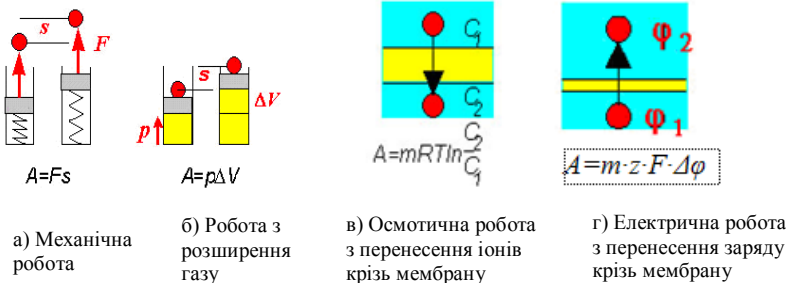
$$p = R \cdot T \cdot C \quad (4.4.2)$$

*Примітка:* молярна концентрація речовини зовсім не обов'язково дорівнює молярній концентрації осмотично-активних часток (яку називають ще *осмотичною концентрацією* або *осмомолярністю*).

Солі, такі як  $NaCl$  або  $KCl$ , у водному розчині повністю дисоціюють, і їх осмотична концентрація у два рази перевищує молярну концентрацію. Молекула  $CaCl_2$  дисоціює у водяному розчині на три частки, тому її осмотична концентрація буде перевищувати молярну у три рази.

#### § 4.5. ВИДИ РОБОТИ В БІОЛОГІЧНИХ СИСТЕМАХ

На *рис.4.5.1.* схематично зображені різні види роботи, що можуть бути здійснені в біологічній системі.



**Рис. 4.5.1.** Види роботи в біологічних системах

*Механічна робота* дорівнює добутку сили на переміщення. Роботу пружної сили зображено на *рис. 4.5.1., а.*

Важливим є окремий випадок роботи, яка пов'язана з переміщенням під дією сили – це *робота стисненого газу при його розширенні*. Якщо тиск газу дорівнює  $p$ , то на поршень площею  $S$  діє сила  $F = p \cdot S$ , і при переміщенні деякого тіла на відстань  $s$  буде виконана робота (*рис. 4.5.1., б*):

$$A = F \cdot s = p \cdot S \cdot s = p \cdot S \cdot \frac{\Delta V}{S} = p \cdot \Delta V, \quad (4.5.1.)$$

де  $\Delta V$  – зміна об'єму при розширенні газу.

*Осмотична робота* – це робота, яку потрібно виконати, щоб збільшити концентрацію речовини у певному розчині. Таку роботу буде здійснювати гіпотетичний пристрій, який зображено на *рис. 4.5.1., в.* Він складається з циліндру, в якому роль поршня виконує пластинка з напівпроникненої речовини. Крізь пластинку може вільно проходити розчинник, але не можуть проходити молекули (іони) розчиненої сполуки.

Приклавши до такої пластинки тиск  $p$ , можна стиснути об'єм розчину з вихідного  $V_1$  до кінцевого  $V_2$ ; робота, яка буде зроблена, як й у випадку стискування газу, дорівнюватиме:

$$A = p \cdot \Delta V \quad (4.5.2.)$$

При перенесенні іонів (молекул) крізь мембрану також відбувається осмотична робота, але обчислюється вона інакше, оскільки при цьому не відбувається зміни об'єму, але відбувається зміна концентрації, а отже, зміна осмотичного тиску (*рис. 4.2.1., в.*)

*Робота при зміні осмотичного тиску* на величину  $dp$  при постійному об'ємі  $V$  дорівнює:

$$dA = V \cdot dP = \frac{m}{C} \cdot dP = \frac{m}{C} \cdot d(R \cdot T \cdot C) = m \cdot R \cdot T \cdot \frac{dC}{C} \quad (4.5.3)$$

При перенесенні іона через мембрану з одного водяного розчину, де його концентрація дорівнює  $C_1$ , в інший водяний розчин, де концентрація іона дорівнює  $C_2$ , відбувається *осмотична робота*:

$$A = m \cdot R \cdot T \cdot \int_{C_1}^{C_2} \frac{dC}{C} = m \cdot R \cdot T \cdot \ln \frac{C_2}{C_1} \quad (4.5.4.)$$

Енергія системи дорівнює роботі, що була витрачена на створення цієї системи. *Осмотична енергія іонів (молекул) дорівнює роботі, яку потрібно затратити, щоб підвищити концентрацію іонів (молекул) до певної величини  $C$ .*

Усяка енергія обчислюється стосовно енергії деякої іншої системи, прийнятої за стандарт. У цьому випадку за стандарт приймають осмотичну енергію 1 молярного розчину. У такий спосіб *осмотична енергія іонів (молекул) у розчині з концентрацією  $C$  становить:*

$$E_{osm} = m \cdot R \cdot T \cdot \ln \frac{C(\text{моль/л})}{1(\text{моль/л})} = m \cdot R \cdot T \cdot \ln C \quad (4.5.5.)$$

В останньому рівнянні  $C$  – це безрозмірна концентрація, тому що це число, яке дорівнює відношенню молярної концентрації речовини до його концентрації 1М.

*Деякі відомості з електростатики:* Переміщення заряду  $q = z \cdot e$  в електричному полі з напруженістю  $E$  зумовлено дією на заряд сили  $F = z \cdot e$ . Переміщення заряду на відстань  $dx$  у напрямку, який є протилежним діючій на нього силі, потребує здійснення роботи, яка дорівнює:

$$dA = -F \cdot s = -z \cdot e \cdot E \cdot dx \quad (4.5.6.)$$

Напруженість поля пов'язана з градієнтом потенціалу в напрямку поля (вісь  $x$ ) рівнянням:

$$E_x = -\frac{d\phi}{dx} \quad (4.5.7.)$$

З останніх двох рівнянь робота, яка виконується на переміщення іона в електричному полі дорівнює:

$$dA = z \cdot e \cdot d\phi \quad (4.5.8.)$$

Таким чином, робота, яка виконується при перенесенні іона з зарядом  $z \cdot e$  із середовища з потенціалом  $\phi_1$  у середовище з потенціалом  $\phi_2$  дорівнює:

$$A = z \cdot e \cdot \int_{\phi_1}^{\phi_2} d\phi = z \cdot e \cdot (\phi_2 - \phi_1) = z \cdot e \cdot \Delta\phi, \quad (4.5.9.)$$

де  $e$  – елементарний заряд, тобто заряд протона у Кулонах, а  $z$  – безрозмірний заряд, який іноді називаний валентністю іона. Величина  $z$  для іонів  $Na^+$ ,  $K^+$ ,  $Cl^-$ ,  $Ca^{2+}$  й  $Fe^{3+}$  становить 1, 1, -1, 2, 3 відповідно.

*Робота при перенесенні зарядів крізь мембрану.* Робота, яка необхідна для переміщення  $m$  кіломолів іонів з області з потенціалом  $\phi_1$  в область з потенціалом  $\phi_2$ , дорівнює:

$$A = m \cdot N_A \cdot z \cdot e \cdot \Delta\phi = m \cdot z \cdot F \cdot \Delta\phi, \quad (5.5.10.)$$

де  $N_A$  – число Авогадро, а  $F$  – число Фарадея (заряд у Кулонах одного кіломоля одновалентних іонів).

### КОНТРОЛЬНІ ПИТАННЯ

1. Опишіть структуру біологічної мембрани та її основні функції.
2. Чим викликана наявність потенціалу спокою на міжклітинній мембрані клітини?
3. До якого потенціалу (калієвого, кальцієвого, натрієвого) наближується потенціал спокою клітини?
4. У чому виражаються гіперполяризація та деполяризація клітинної мембрани?
5. Що таке потенціал дії, і коли він виникає на клітинній мембрані?
6. Що є необхідною умовою для виникнення потенціалу дії?
7. Які кількісні відношення між іонами калію, натрію та хлору в клітинній мембрані у стані спокою та при збудженні?
8. Які процеси в клітинній мембрані відбуваються при дії електричного струму?
9. Що таке сила осмотичного тиску на біологічні мембрани? Чому вона дорівнює?
10. Які види роботи існують у біологічних системах?
11. У чому полягає осмотична робота у біологічних системах?
12. Що таке осмотична енергія іона або молекули?
13. У чому полягає електрична робота у живому організмі?
14. Чому дорівнює робота при перенесенні зарядів крізь клітинну мембрану?

### ПИТАННЯ ТЕСТОВОГО КОНТРОЛЮ

1. У стані спокою потенціал нервової клітини наближується до рівноважного:
  - a) кальцієвого потенціалу;
  - b) натрієвого потенціалу;
  - c) хлорного потенціалу;
  - d) калієвого потенціалу;
  - e) потенціалу протонів.
2. Під час генерації потенціалу дії потенціал нервової клітини наближується до рівноважного:
  - a) кальцієвого потенціалу;
  - b) натрієвого потенціалу;
  - c) хлорного потенціалу;

- d) калієвого потенціалу;
  - e) потенціалу протонів.
3. Проникність мембрани для іонів калію в стані спокою:
- a) значно більше проникності для іонів натрію;
  - b) значно менше проникності для іонів натрію;
  - c) приблизно дорівнює проникності для іонів натрію.
4. Під час генерації потенціалу дії проникність мембрани для іонів калію  $\epsilon$ :
- a) більшою за проникність для іонів натрію;
  - b) меншою за проникність для іонів натрію;
  - c) приблизно дорівнює проникності для іонів натрію.
5. Деполяризація – це:
- a) збільшення трансмембранної різниці потенціалів;
  - b) зменшення трансмембранної різниці потенціалів;
  - c) зміна знаку заряду в середині клітини;
  - d) зміна знаку заряду ззовні клітини.
6. Гіперполяризація – це:
- a) збільшення трансмембранної різниці потенціалів;
  - b) зменшення трансмембранної різниці потенціалів;
  - c) зміна знаку заряду в середині клітини;
  - d) зміна знаку заряду ззовні клітини.
7. Первинна дія на мембрану клітини електричним струмом призводить до:
- a) деполяризації мембрани;
  - b) гіперполяризації мембрани.
8. Для виникнення потенціалу дії необхідно виконання процесу:
- a) деполяризації мембрани;
  - b) гіперполяризації мембрани.
9. Для виникнення потенціалу дії при дії на клітину електричним струмом електроди розміщуються наступним чином:
- a) анод – всередину клітини, катод – ззовні;
  - b) катод – всередину клітини, анод – ззовні.

10. Виникнення потенціалу дії у клітині:

- a) залежить від сили подразника і не залежить від величини деполяризації мембрани клітини;
- b) залежить від сили подразника і залежить від величини деполяризації мембрани клітини;
- c) не залежить від сили подразника і залежить від величини деполяризації мембрани клітини;
- d) не залежить від сили подразника і не залежить від величини деполяризації мембрани клітини.

11. При дії електричного струму на клітину:

- a) завжди виникає потенціал дії;
- b) потенціал дії виникає лише тоді, коли величина деполяризації мембрани досягає певного граничного рівня;
- c) потенціал дії виникає лише тоді, коли діє подразнювач значної сили;
- d) потенціал дії залежить від потенціалу спокою клітини.

12. Потенціал дії виникає як наслідок:

- a) збільшення проникності для іонів калію;
- b) збільшення проникності для іонів хлору;
- c) збільшення проникності для іонів натрію, що спричиняє явище регенеративної деполяризації.

### ЗАДАЧІ ДЛЯ САМОСТІЙНОГО РОЗВ'ЯЗКУ

#### Задача 1.

Внутрішньоклітинна концентрація іонів  $Na^+$  складає  $C_i = 0,015$  моль/л, зовнішньоклітинна  $C_o = 0,15$  моль/л, внутрішньоклітинний потенціал дорівнює  $\varphi_i = -60$  мВ відносно зовнішнього, який дорівнює нулю. Температура клітини  $t = 37^\circ\text{C}$ . Визначте осмотичну  $A_{osm}$  і електричну  $A_{el}$  роботи при перенесенні іонів натрію крізь мембрану зсередини нервової клітини.

#### Задача 2.

Осмотична робота  $A_{osm}$ , яка витрачена на перенесення 3 нмоль іонів хлору з гігантського аксона кальмара, склала 8,7 мДж при температурі  $t = 27^\circ\text{C}$ . Визначте відношення концентрацій  $C_o/C_i$  ззовні і всередині клітини.

**Задача 3.**

Розрахувати роботу, яку потрібно затратити, для перенесення одного моля іонів  $Na^+$  із клітини в навколишнє середовище. Умови дано в таблиці.

**Концентрації натрію й потенціали усередині й поза клітиною**  
(гігантський аксон кальмара в морській воді)

Концентрація натрію в клітині $[Na^+]_i$ , мМ	69
Концентрація натрію в середовищі $[Na^+]_o$ , мМ	425
Внутрішньоклітинний потенціал $\phi_i$ , мВ	-60
Позаклітинний потенціал $\phi_e$ , мВ	0
Температура	27°C = 300 К

**Задача 4.**

Яка різниця потенціалів існує на міжклітинній мембрані, якщо при перенесенні 10 мкмоль іонів натрію у міжклітинне середовище було виконано роботу  $A_{ел} = 57$  мДж?

**Задача 5.**

При перенесенні 5 нмоль іонів калію з м'язового волокна жаби в міжклітинне середовище робота, яка витрачена на переборення сил електричного відштовхування, склала  $A_{ел} = 42,24$  мкДж. Розрахуйте різницю потенціалів  $\Delta\phi$  на цитоплазматичній мембрані.

**Задача 6.**

Розрахуйте рівноважний мембранний потенціал  $\Delta\phi$ , який створюється іонами калію, якщо їх внутрішньоклітинна концентрація  $C_i = 500$  ммоль/л, зовнішньоклітинна –  $C_o = 10$  ммоль/л. Температура  $t = 27^\circ\text{C}$ .

**Задача 7.**

Зовнішньо- і внутрішньоклітинна концентрації іонів хлора дорівнюють відповідно  $C_o = 500$  ммоль/л,  $C_i = 150$  ммоль/л. Потенціал спокою при цьому  $\Delta\phi = -32$  мВ. Розрахуйте температуру  $t$  клітини.

**Задача 8.**

У скільки разів внутрішньоклітинна концентрація іонів калію повинна перевищувати зовнішню, щоб потенціал спокою складав  $\Delta\phi = -32$  мВ? Температура  $t = 37^\circ\text{C}$ .

### Задача 9.

Розрахуйте теоретичне значення максимуму потенціалу дії  $\Delta\varphi$  при температурі  $t = 37\text{ }^{\circ}\text{C}$ , вважаючи, що цитоплазматична мембрана нервового волокна в цих умовах є проникненою лише для іонів натрію. Зовнішньо- і внутрішньоклітинна концентрації натрію дорівнюють відповідно  $C_o = 150\text{ ммоль/л}$ ,  $C_i = 23\text{ ммоль/л}$ .