

Опрацювавши матеріал цього розділу, ви маєте вміти:

- ✓ користуватись понятійним апаратом термодинаміки;
- ✓ пояснити I принцип термодинаміки та застосувати його до усіх ізопроеесів;
- ✓ назвати основні особливості живих об'єктів як відкритих систем;
- ✓ використовувати закон Гесса для обчислення теплового ефекту хімічних процесів та визначення калорійності продуктів харчування;
- ✓ дати визначення II принципу термодинаміки;
- ✓ пояснити фізичний зміст ентропії та її зв'язок із градієнтами для живих об'єктів; статистичний зміст ентропії;
- ✓ трактувати енергетику біологічних процесів з точки зору термодинамічної рівноваги (відкриті системи);
- ✓ пояснити принцип Онзагера та межі застосування термодинаміки незворотних процесів;
- ✓ тлумачити III принцип термодинаміки;
- ✓ охарактеризувати стаціонарний стан живих систем, пояснити теорему І. Пригожина та процес автостабілізації.

**3.1. ЗАГАЛЬНІ ПОНЯТТЯ
ТЕРМОДИНАМІКИ**

Термодинаміка ґрунтується на трьох законах (принципах), виявлених експериментально. Перший принцип термодинаміки описує кількісно та якісно процеси перетворення енергії, другий — дає змогу судити про напрям цих процесів, третій стверджує неможливість досягнення абсолютного нуля температури.

Термодинамічною системою називається тіло або сукупність тіл, умовно відокремлених від навколишнього середовища, яким властиві процеси, що супроводжуються перетворенням теплової енергії в інші види енергії та навпаки.

Якщо між системою та навколишнім середовищем не відбувається обмін ні речовиною, ні енергією, то така система називається ізольованою.

Замкнена система із середовищем обмінюється лише енергією. Маса такої системи стала, а енергія змінюється. Як закриту систему можна розглядати будь-яке тіло, яке віддає тепло під час зниження температури навколишнього середовища й отримує його із підвищенням цієї температури.

Відкриті системи обмінюються із навколишнім середовищем і енергією, і речовиною.

Термодинамічна система може перебувати в рівноважному або нерівноважному стані. Рівноважний стан — це стан, за якого параметри системи не змінюються і немає жодних стаціонарних потоків (внаслідок дії будь-яких зовнішніх джерел).

Організм — це нерівноважна динамічна система, яка складається з підсистем; стан цих підсистем наближений до рівноважного і може описуватися законами класичної термодинаміки.

Стан системи зумовлений її фізичними та хімічними властивостями; їх зміна призводить до зміни стану. Якщо зовнішні умови не змінюються,

Розділ 2. Термодинаміка

Термодинамічна рівновага

то термодинамічна система переходить згодом у стан термодинамічної рівноваги, припиняються всі зміни макроскопічних величин, що визначають її стан.

Параметри стану

Основними термодинамічними параметрами стану є температура, тиск, об'єм, маса, внутрішня енергія, концентрація, ентальпія. Перехід системи зі стану I (T_1, p_1, V_1) у стан II (T_2, p_2, V_2) називається термодинамічним. Такі процеси можуть відбуватися циклічно. Циклом або коловим процесом у термодинаміці називають процес, коли система після низки змін повертається в початковий стан. Якщо перехід зі стану I у стан II не супроводжується змінами в навколишньому середовищі, то такий процес називається зворотним, у супротивному випадку — незворотним. Практично в природі всі процеси незворотні.

Коловий процес

Живі організми належать до відкритих систем, оскільки їхньою специфічною особливістю є обмін речовиною й енергією з навколишнім середовищем. Проте розглядаючи живі системи злише як відкриті не зовсім правильно, тому що вони адекватно від інших відкритих систем тріаємо основними ознаками.

Зворотні та незворотні процеси

По-перше, живі організми є особливою формою існування біологічних тіл разом з іншими речовинами, що складають живі організми; по-друге, вони здатні самовідновлюватися і, по-третє, саморозвиватися.

3.2. ПЕРШИЙ ПРИНЦИП ТЕРМОДИНАМІКИ

Перший принцип термодинаміки

Вивчаючи фізичні закономірності, що лежать в основі фізіологічних процесів, які відбуваються в організмі, біологічна термодинаміка ґрунтується на першому принципі термодинаміки — законі збереження та перетворення енергії: енергія не виникає і не зникає, вона може лише перетворюватися

3.2. Закон збереження термодинаміки

з одного виду в інший в еквівалентних кількостях.

Перший принцип термодинаміки є узагальненим результатом великої кількості експериментів та спостережень. Численні узагальнення та закономірності можуть бути доведені лише на підставі цього закону.

Внутрішня енергія

Одним із основних параметрів термодинамічної системи є внутрішня енергія.

Внутрішня енергія включає енергію поступального та обертального рухів молекул, енергію внутрішньомолекулярного коливного руху атомів і атомних груп, що складають молекули, енергію руху електронів в атомах, енергію ядра тощо. Більшу внутрішню енергію мають більш нагріті тіла за інших рівних умов.

Внутрішня енергія системи залежить від маси, природи речовини і зовнішніх умов. Величину внутрішньої енергії неможливо виміряти. Тому визначають не абсолютну величину внутрішньої енергії, а зміну її ΔU , яка відбувається при переході системи з одного стану в інший:

$$\Delta U = U_2 - U_1, \quad (3.1)$$

Теплообмін

Витрати теплової енергії

де U_1 — початкова величина внутрішньої енергії, U_2 — внутрішня енергія в кінцевому стані. Якщо докличуться два тіла з різними температурами, то спостерігається передача енергії без виконання роботи — теплообмін, що відбувається під час обміну енергією між молекулами внаслідок їх хаотичного руху (кондуктивний — теплопровідність або конвективний — переміщення потоків рідин чи газів).

Складнішим видом теплообміну є випромінювання. Цей вид теплообміну не потребує дотику тіл; наприклад, енергія Сонця передається на Землю через космічний простір. Проте і в цьому випадку, щоб енергія тіла помітно змінювалася, необхідна наявність різниці температур. Тоді енергія самовільно переходить від тіла з більшою

Кількість
тепла

до тіла з меншою температурою.

Мірою переданої внутрішньої енергії в результаті теплообміну є кількість тепла. Кількість тепла — не запас, а саме міра переданої енергії. Тіло не має кількості тепла перед теплообміном і після нього, є лише деякий запас внутрішньої енергії U_1 і U_2 , а їх різниця дорівнює отриманій або відданій внаслідок теплообміну кількості тепла ($\Delta U = U_2 - U_1$). Отже, внутрішня енергія є функцією стану системи.

Внутрішня енергія системи може змінюватися двома принципово різними способами: виконанням роботи і через теплообмін.

У першому випадку зміна внутрішньої енергії системи дорівнює роботі зовнішніх сил:

$$\Delta U_1 = -\delta A, \quad (3.2)$$

де δA — робота зовнішніх сил.

У другому випадку зміна внутрішньої енергії рівна кількості теплоти, переданій системі:

$$\Delta U_2 = \delta Q. \quad (3.3)$$

Загалом сумарна зміна внутрішньої енергії дорівнює:

$$\Delta U = \Delta U_1 + \Delta U_2 = \delta Q - \delta A. \quad (3.4)$$

Буква δ означає, що теплота Q і робота A не є функціями стану і, очевидно, не можуть бути повиним диференціальами.

Кількість теплоти, отриманої системою зовні внаслідок теплообміну та виконання роботи, визначається так:

$$\delta Q = dU + \delta A. \quad (3.5)$$

Теплота, передана системі, але на зміну її внутрішньої енергії і виконання роботи. Це перший принцип термодинаміки або загальне формулювання закону збереження та перетворення енергії щодо теплових процесів.

Величини, що входять до формули (3.5), можуть бути додатними і від'ємними. Якщо за

Ізотермічний
процес

Адиабатичний
процес

Ізохорний
процес

певного процесу внутрішня енергія зменшилася, то $dU < 0$; якщо система віддала деяку кількість тепла, то $\delta Q < 0$; якщо над системою була виконана робота, то $\delta A < 0$.

Розглянемо перший принцип термодинаміки стосовно деяких ізопроектів. Для ізопротермічного процесу, коли $T = \text{const}$, внутрішня енергія системи не змінюється ($U = \text{const}$), тому $dU = 0$. У цьому випадку $\delta Q = \delta A$, тобто внаслідок ізопротермічного процесу вся надана системі теплота йде на виконання роботи проти зовнішніх сил.

У результаті адиабатичного процесу теплообміну не відбувається, $\delta Q = 0$, і тоді $\delta A = -dU$, тобто система виконує роботу завдяки зменшенню внутрішньої енергії.

Якщо в системі відбувається ізохорний процес ($V = \text{const}$), то робота не виконується. Усі кількість теплоти, отриманої системою, йде на зміну її внутрішньої енергії:

$$\delta Q = dU. \quad (3.6)$$

Отже, робота може виконуватися внаслідок зміни внутрішньої енергії або передачі системі деякої кількості теплоти.

Жива система (весь організм чи окремі органи) не може виконувати роботу лише завдяки отриманому зовні теплу, тобто вона не може працювати як теплова машина. Наведемо приклад.

Коефіцієнт корисної дії (к.к.д. — η) ідеальної теплової машини визначається за формулою:

$$\eta = \frac{T_2 - T_1}{T_2}, \quad (3.7)$$

де T_1 і T_2 — температури нагрівника та холодильника за шкалою Кельвіна.

Визначимо температуру M і W і T_1 , вважаючи, що він працює як теплова машина за температурою $+25^\circ\text{C}$, а к.к.д. дорівнює $1/3$ ($T_1 = 273^\circ + 25^\circ = 298\text{K}$).

Підставимо у формулу (3.7) ці дані й отримаємо:

$$\frac{T_1 - 298}{T_1} = \frac{1}{3} \Rightarrow T_1 = 447 \text{ K}. \quad (3.8)$$

Отже, якби м'яз працював як теплова машина, то він нагрівався б до температури $+174^\circ\text{C}$. Це абсолютно нереально, оскільки білки денатурують при $40\ldots 60^\circ\text{C}$.

Тому можна стверджувати, що в живому організмі робота виконується завдяки зміні внутрішньої енергії внаслідок перебігу біохімічних процесів або завдяки зміні ентропійного фактора.

Усі процеси в клітині відбуваються при сталому тиску, тому можна ввести замість внутрішньої енергії іншу функцію стану, яка характеризує термодинамічну систему і є важливою для вивчення хімічних реакцій у клітині. Робота, що виконується внаслідок зміни об'єму системи за сталого тиску ($p = \text{const}$) визначається за такою формулою:

$$A_p = p\Delta V. \quad (3.9)$$

З огляду на це перший закон термодинаміки можна записати так:

$$Q = \Delta U + p\Delta V = \Delta(U + pV) = \Delta H. \quad (3.10)$$

Ентальпія

Функція, що стоїть у дужках, і є новою функцією стану, та називається ентальпією:

$$H = U + pV. \quad (3.11)$$

Ентальпію називають тепломісткістю системи. У диференціальній формі її можна записати так:

$$dH = dU + pdV. \quad (3.12)$$

Закон Гесса

Ця нова функція стану використовується в законі Гесса: тепловий ефект хімічної реакції не залежить від шляху реакції, вихідних речовин та продуктів реакції, а визначається лише різницею ентальпій кінцевих і вихідних речовин:

$$Q = \Delta H = \sum H_{i,k} - \sum H_{j,m}, \quad (3.13)$$

де $\sum H_{i,k}$ — сума ентальпій усіх продуктів реакції;

$\sum H_{j,m}$ — сума ентальпій вихідних речовин.

Якщо система переходить зі стану I у стан II за сталого тиску, то виконується робота A_p ($p = \text{const}$). До повної роботи буде входити також корисна робота A_k , виконана під час скорочення м'язів або внаслідок транспортування зарядів через мембрану, і тоді:

$$A = A_p + A_k. \quad (3.14)$$

Підставимо цей вираз у рівняння першого принципу термодинаміки й отримаємо:

$$\Delta U = Q - A = Q - A_p - A_k = Q - p\Delta V - A_k. \quad (3.15)$$

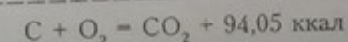
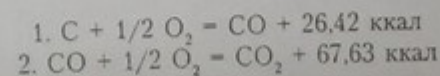
$$\Delta U + p\Delta V = Q - A_k. \quad (3.16)$$

$$H = Q - A_k. \quad (3.17)$$

Отже, бачимо аналогію між внутрішньою енергією та ентальпією, і вона так само, як і внутрішня енергія, є функцією стану системи.

Тепломісткість (ентальпія) системи дорівнює кількості поглинутої або виділеної теплоти, і, вочевидь, її можна визначити калориметричним методом.

Наприклад, сума теплових ефектів реакцій послідовного спалювання вуглецю, подана нижче, рівна тепловому ефекту реакції від повного спалювання вуглецю, здійсненого в одну стадію:



Закон Гесса використовується в медицині при визначенні калорійності продуктів харчування. Для цього їх спалюють у калориметричній колбі та визначають кількість утвореного тепла. Вона, за законом Гесса, дорівнює тій кількості тепла, яка утворюється внаслідок окиснення поживних речовин в організмі.

Перший закон термодинаміки можна застосувати до біологічних систем. Функціональну діяльність організму як явище, що піддається дослідженню, можна подати як суму зовнішніх робочих процесів. Будь-яка функція організму або окремого органу має характер повної зовнішньої роботи і, очевидно, може бути змодельована.

Найбільш загальною властивістю живої матерії є здатність виділяти тепло. Виділення тепла властиве усім метаболізуючим клітинам; будь-які фізіологічні функції супроводжуються виділенням тепла.

Результати численних дослідів на тваринах і людях свідчать, що за відсутності зовнішньої роботи загальна кількість тепла, яка виділяється організмом, дуже близька до кількості тепла, затраченої на спалювання органічних речовин, що містяться в їжі, до утворення CO_2 і H_2O . До цього дійшли Лавуазьє і Лаплас. Вони поміщали морську свинку в ізолювану камеру, в якій знаходився шматок льоду. За швидкістю танення льоду визначили кількість енергії, відданої твариною у вигляді тепла, і порівнювали з кількістю енергії їжі, яку споживала тварина під час експерименту.

Результати усіх подальших експериментів з прямою калориметрією та врахуванням дихального коефіцієнта, здійснені Рубнером на собаках і Етустером — на людях, підтвердили цей висновок.

Розрахунок теплового балансу людини за добу також підтверджується сказаним вище:

Надходження

56,8 г білка	—	237 ккал
140 г жиру	—	1307 ккал
79,9 г вуглеводів	—	336 ккал
Разом	—	1879 ккал

Витрати

Виділене тепло	—	1374 ккал
Видих, газів	—	43 ккал
Випаровування під час дихання	—	181 ккал
Фекалії і сеча	—	23 ккал
Випаровування через шкіру	—	227 ккал
Поправки	—	11 ккал
Разом		1859 ккал

Первинна
теплота

Макроергічні
зв'язки

Вторинна
теплота

В організмі під час калориметричних досліджень вимірюють не лише теплоту, яка продукується внаслідок окиснення харчових продуктів, а й теплоту, що виникає через розрив макроергічних зв'язків. Цю виділену організмом теплоту умовно називають первинною теплотою. Близько 50% енергії, що виникає внаслідок окиснення, зосереджується в макроергічних зв'язках (АТФ). Розрив цих зв'язків супроводжується вивільненням енергії, яка витрачається на виконання роботи і врешті-решт також перетворюється на тепло. Теплота, виділена внаслідок розриву макроергічних зв'язків, накопичена раніше в організмі та реалізована під час активної роботи, умовно називається вторинною.

Співвідношення між первинною і вторинною теплотою може змінюватися за таких умов:

- нормальний перебіг процесів життєдіяльності організму зумовлює накопичення в макроергічних зв'язках понад 50% енергії; внаслідок патологічних процесів більша частка тепла, виділеного організмом, припадає на первинну теплоту, оскільки

зменшується інтенсивність утворення макроергічних зв'язків;

- залежно від співвідношення інтенсивностей теплопродукції та тепловіддачі організму.

Із збільшенням тепловіддачі зростає теплопродукція, що забезпечує сталу температуру тіла. Це у багатьох випадках пов'язано зі збільшенням вторинної теплоти (посилення рухової реакції організму, тремтіння, "гусяча шкіра" тощо), запас енергії системи внаслідок цього зменшується.

3.3. ДРУГИЙ ПРИНЦИП ТЕРМОДИНАМІКИ

Другий
принцип
термодинаміки

Перший принцип термодинаміки дає змогу визначити кількісні співвідношення між різними видами енергії, які беруть участь у певному процесі, але не уможливорює визначення ймовірності перебігу цього процесу та його напрямку. Таку змогу дає другий принцип термодинаміки.

Стан
рівноваги

Закони класичної термодинаміки прийнятні для систем, що перебувають у стані рівноваги або у близькому до нього стані. У стані рівноваги система характеризується максимальною стабільністю; будь-які зміни в системі наближають її до рівноваги.

Поняття рівноваги та зворотності процесів пов'язані між собою: незворотними процесами або реакціями вважають звичайні хімічні реакції, під час яких вихідні речовини перетворюються в кінцеві, але самі реакції не сягають рівноваги.

Динамічна
рівновага

Процеси, що відбуваються у відкритих системах, до яких належать також живі організми, мають незворотний характер. Замкненим системам властивий рівноважний стан, а відкритим — динамічна рівновага.

Механічну енергію можна цілком перетворити на тепло, а зворотний процес не може відбуватися без будь-яких обмежень. Обмеження, що керують цим зворотним процесом, визначаються другим принципом термодинаміки.

Існує багато еквівалентних формулювань другого принципу термодинаміки. Наприклад:

Формулювання
Клаузіуса

- тепло не може самовільно переходити від менш нагрітого тіла до більш нагрітого (формулювання Клаузіуса);

Формулювання
Кельвіна

- неможливо сконструювати періодично діючу машину, єдиним результатом дії якої було б виконання механічної роботи внаслідок охолодження теплового резервуара (формулювання Кельвіна).

Із формулювання Клаузіуса випливає, що самовільно можуть відбуватися лише процеси, пов'язані з переходом енергії від вищого рівня до нижчого, тобто в напрямі градієнта.

Градієнт

Градієнтом будь-якого параметра називається зміна його, яка припадає на одиницю відстані між точками, у межах яких визначається цей параметр. Однією з відмінностей живих об'єктів від неживих є наявність градієнтів у перших. Основними видами градієнтів, які забезпечують життєдіяльність клітин, є концентраційний, осмотичний, електричний та градієнт гідростатичного тиску. Наприклад, електрична енергія може перетворюватися у роботу лише за наявності різниці потенціалів, тобто електричного градієнта. Дифузія може відбуватися тоді, коли наявний концентраційний градієнт. Внаслідок рівномірного розподілу речовин з обох боків мембрани настає термодинамічна рівновага — вирівнювання концентрацій і температур, градієнт зникає, система неспроможна перемішувати молекули речовини.

Електричний
градієнт

Концентраційний
градієнт

Отже, енергія системи визначається величиною градієнта. З другого принципу термодинаміки

впливає, що усі самовільні процеси в замкнених системах відбуваються в напрямі вирівнювання градієнтів. Ентропія в замкнених системах прямує до максимального значення. У живій клітині завжди наявні високі градієнти. При відмиранні клітин їхні градієнти зменшуються; у мертвих клітинах вони взагалі відсутні. За наявністю та величиною градієнта можна судити про життєздатність та працездатність біосистеми.

Із формулювання Кельвіна випливає, що тепло, певна річ, ніколи не може цілком перетворитися на роботу. Мірою втрати енергії (її деградації) є ентропія.

Проаналізуємо роботу теплової машини, яка складається із джерела тепла з температурою T_1 , робочого тіла та холодильника з температурою T_2 (рис. 3.1).

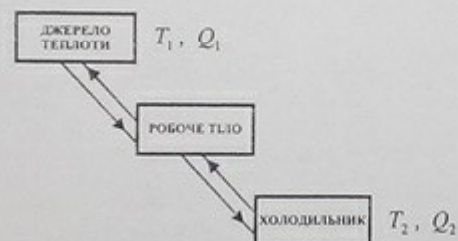


Рис. 3.1. Схема роботи теплової машини

Нехай під час роботи від джерела частина тепла Q_1 передається холодильникові з параметрами T_2 і Q_2 . Внаслідок зворотного процесу така сама кількість тепла буде переходити від холодильника до джерела завдяки енергії зовнішнього середовища. Відношення кількості теплоти ($Q_1 - Q_2$), перетвореної на роботу за один цикл, до загальної кількості теплоти, отриманої від нагрівника Q_1 , називається термодинамічним

коефіцієнтом корисної дії η . Якщо робочим тілом у тепловій машині є ідеальний газ, то η залежить лише від T_1 і T_2 :

$$\eta = \frac{A}{Q_1} = \frac{Q_1 - Q_2}{Q_1},$$

$$\text{або } \eta = \frac{T_1 - T_2}{T_1}.$$

$$\text{Тоді } \frac{Q_1 - Q_2}{Q_1} = \frac{T_1 - T_2}{T_1}.$$

Звідси отримаємо:

$$1 - \frac{Q_2}{Q_1} = 1 - \frac{T_2}{T_1},$$

$$\frac{Q_1}{T_1} = \frac{Q_2}{T_2}. \quad (3.18)$$

Ці відношення виражають ентропію (S) в стани 1 і 2:

$$S_1 = \frac{Q_1}{T_1}, \quad S_2 = \frac{Q_2}{T_2}. \quad (3.19)$$

Отже, деградована частина теплової енергії внаслідок зворотного процесу чисельно рівна ентропії:

$$\frac{Q_1}{T_1} = \frac{Q_2}{T_2}, \quad (3.20)$$

або

$$S_1 - S_2 = 0. \quad (3.21)$$

Будь-який незворотний процес (реальний) супроводжується істотною деградацією теплової енергії, тому

$$S_1 - S_2 > 0. \quad (3.22)$$

У живих системах робота виконується внаслідок хімічних реакцій і супроводжується утворенням тепла. Тепло розсіюється, і процес є незворотним.

Математично другий принцип термодинаміки можна виразити так:

$$dS = \frac{dQ}{T} \geq 0, \quad (3.23)$$

де знак рівності стосується зворотних процесів, знак нерівності — незворотних.

Отже, із другого принципу термодинаміки випливає, що в замкнених системах ентропія може залишатися сталою (процес зворотний) або зростати (процес незворотний).

Ентропія пов'язана із градієнтом; при незворотних процесах ентропія зростає внаслідок зменшення градієнта.

Таким чином, другий принцип термодинаміки визначає напрям незворотних процесів; вони завжди відбуваються в напрямі зростання ентропії.

Фізичний зміст ентропії стане більш зрозумілим, якщо скористатися визначенням Больцмана. Він характеризує кожен стан системи "термодинамічною ймовірністю", яка тим більша, чим хаотичнішим або невизначенішим є цей стан з огляду на розподіл параметрів механічного руху молекул. Зростання ентропії в цьому випадку означає, що система сама по собі переходить з одного стану в інший, з більшою термодинамічною ймовірністю.

Для прикладу розглянемо два різні гази, розділені мембраною. Якщо мембрана не буде, то внаслідок дифузії ці гази перемішуються (незворотний процес). Очевидно, малоімовірним буде повернення молекул у положення, які вони займали на початку в обох половинах об'єму; тепер об'єми заповнені сумішшю. Тобто, якщо система перебуває у малоімовірному стані, то молекули відразу починають перемішуватися. Незворотні процеси тривають до тих пір, доки не буде досягнуто найбільш імовірного стану, який характеризується максимумом ентропії.

Термодинамічному станові з певними параметрами може відповідати велика кількість

Термодинамічна ймовірність

механічних станів частинок W . За визначенням Больцмана, термодинамічна ймовірність певного стану прямо пропорційна кількості способів його реалізації, тобто:

$$S = k \ln W, \quad (3.24)$$

де k — стала Больцмана.

Таким чином, ентропія залежить від упорядкованості системи, оскільки чим менше способів досягнення певного стану, тим упорядкованішою є система і тим менша ентропія. Якщо система переходить із менш імовірного стану до більш імовірного, то ентропія зростає. Ентропія буде максимальною для рівноважного, найбільш імовірного стану системи. Згідно з другим принципом термодинаміки, будь-який самовільний процес, який відбувається в закритій системі, у випадку, якщо він незворотний, супроводжується збільшенням ентропії, тоді як вона не змінюється внаслідок зворотного процесу. Зворотні ізотермічні процеси відбуваються зі зміною ентропії, яка дорівнює відношенню теплового ефекту процесу до абсолютної температури:

$$dS = \frac{dQ}{T}. \quad (3.25)$$

Вільна енергія

Теплоту, поглинуту системою, може характеризувати вільна енергія. Другий принцип термодинаміки визначає співвідношення між перетворенням роботи і теплоти. В ізотермічних умовах максимальна робота процесу відповідає різниці між внутрішньою енергією U і тією частиною внутрішньої енергії TS , яка за цих умов не може бути перетворена у роботу зв'язаної енергії. Цю різницю за сталого об'єму системи називають вільною енергією:

$$F = U - TS. \quad (3.26)$$

За зміною вільної енергії можна визначити напрям самовільних процесів в ізольованих

системах та їх межу:

$$dF = dU - TdS. \quad (3.27)$$

За умов сталого тиску і сталої температури цю функцію характеризує вільна енергія Z , пов'язана з функцією F співвідношенням:

$$Z = F + p\Delta V, \quad (3.28)$$

де в системах змінного об'єму величина $p\Delta V$ визначає роботу. Таким чином, максимальна робота при ізотермічному процесі відповідає зменшенню зміни вільної енергії:

$$A_{\max} = -dF. \quad (3.29)$$

Вільна енергія не є особливою формою енергії. Вона зумовлена тією частиною внутрішньої енергії системи, яка використовується для виконання роботи.

Із другого принципу термодинаміки випливає, що вільна енергія системи зростає внаслідок виконання роботи над нею. Наприклад, підняття тіла на деяку висоту можливе за виконання роботи, внаслідок якої вільна енергія тіла зростає. Другий принцип термодинаміки накладає певні обмеження на взаємне перетворення енергії та дає змогу виявити межі процесів.

У живому організмі хімічна енергія використовується не цілком, що пояснюється недосконалістю механізмів біологічних процесів. Ефективність цих механізмів неоднорівняна; вона характеризується співвідношенням між виконаною роботою та затраченою на неї енергією. Живі організми виконують роботу завдяки вільній енергії реакцій. Коефіцієнт корисної дії таких процесів визначається так:

$$\eta = \frac{A}{\Delta F}, \quad (3.30)$$

де A — виконана робота; ΔF — вільна енергія, затрачена на цю роботу.

Чим більше коефіцієнт корисної дії наближається до одиниці, тим більшою є термодинамічна

ефективність біологічних процесів.

Тривалий час вважали, що другий принцип термодинаміки не можна застосовувати до біосистем, оскільки він пов'язаний із розсіюванням енергії, погіршенням її якості, а живі організми здатні накопичувати багаті на енергію сполуки, і життєдіяльність їх триває роками і десятиліттями. Однак ця нібито невідповідність пояснюється тим, що закони класичної термодинаміки поширюються на ізольовані системи, а живі організми є відкритими системами.

Л. Онзагер вивчав незворотні процеси. Він звернув увагу на те, що емпіричні закони, які відображають незворотні процеси різного характеру, мають багато спільного. Наприклад, закон Фіка для дифузії речовини відображає прямо пропорційну залежність між швидкістю дифузії, тобто зміною концентрації дифундуючої речовини в часі, та градієнтом цієї концентрації:

$$\frac{dc}{dt} = \text{grad } c. \quad (3.31)$$

Зв'язок між тепловим потоком та температурою має аналогічний характер:

$$\frac{dq}{dt} = \text{grad } T. \quad (3.32)$$

Закон Ома можна звести до подібного вигляду:

$$I = \frac{dq}{dt} = \text{grad } \varphi = U. \quad (3.33)$$

Онзагер запропонував будь-який незворотний процес зображати в загальному вигляді лінійною залежністю:

$$I = LX. \quad (3.34)$$

Термодинамічний потік

Термодинамічна сила

де I — зміна в часі деякої величини (маси речовини, тепла, заряду тощо) і називається термодинамічним потоком; X — характеризує причину, яка зумовлює цей термодинамічний потік (градієнти) і називається термодинамічною силою;

Феноменологічний потік

L — коефіцієнт пропорційності між термодинамічною силою та відповідним їй потоком, який називається феноменологічним потоком (наприклад, у законі Ома L — електричний опір).

Якщо в системі одночасно відбуваються два процеси, то вони можуть взаємодіяти. Коли таких процесів багато, то маємо:

$$I_i = \sum_k L_{ik} X_k \quad (3.35)$$

Деякі коефіцієнти L_{ik} можуть бути рівними нулеві, якщо процеси не взаємодіють між собою. Онзагер дійшов двох висновків:

Співвідношення Онзагера

- перехресні феноменологічні коефіцієнти з рівняння (3.35) рівні між собою (співвідношення Онзагера):

$$L_{ik} = L_{ki} \quad (3.36)$$

Дисипативна функція

- сума добутків термодинамічних потоків на сили — це дисипативна функція, яка спричинена продукуванням ентропії в одиниці об'єму:

$$\sum_{i=1}^n I_i X_i = \beta \quad (3.37)$$

Ці висновки разом із рівнянням (3.35) є основою термодинаміки лінійних незворотних процесів.

Одним із прикладів використання співвідношення Онзагера є аналіз явищ обміну між клітиною і середовищем; це співвідношення відіграло роль також у розвитку власне термодинамічної теорії.

Використовуючи співвідношення Онзагера, слід брати до уваги ті припущення, на яких воно ґрунтується:

- система, для якої прийнятне це співвідношення, виходить з рівноваги лише внаслідок малих, хоча й систематичних, випадкових флуктуацій;
- для такої системи властиві лінійні співвідношення між термодинамічними силами і

відповідними їм потоками;

- усі процеси, що відбуваються в такій системі на мікрорівні, цілком зворотні.

Такі основні висновки термодинаміки незворотних процесів і припущення, які лежать в їх основі.

І. Пригожин виокремив такий тип відкритих систем, для існування яких необхідний постійний обмін речовиною і енергією з навколишнім середовищем, тобто існує термодинамічна відмінність від систем закритих (обмін енергією) та ізольованих.

Відкриті системи характеризуються не лише значеннями тих чи інших параметрів і термодинамічних функцій, а також їх потоками, тобто похідними від цих величин за часом. Наприклад, маємо басейн, у якому через одну трубу вода вливається, через іншу — витікає, і хочемо його використати для зрошення. Нас цікавитиме не кількість води в басейні в цей час, а співвідношення потоків вливання і виливання. Саме різниця цих потоків (вона має бути додатною) визначає кількість води, яку можна використати за одиницю часу.

Отже, основними параметрами, які характеризують відкриту систему з термодинамічної точки зору, є термодинамічні потоки. Рівняння Гіббса-Гельмгольца для відкритих систем має вигляд:

Рівняння Гіббса-Гельмгольца для відкритих систем

$$\frac{dU}{dt} = \frac{dF}{dt} + T \frac{dS}{dt} \quad (3.38)$$

У це рівняння входить час, що є теж особливотою термодинаміки незворотних процесів. Другий доданок у правій частині рівняння визначає швидкість зміни зв'язаної енергії системи, зумовленої швидкістю зміни її ентропії. Швидкість зміни ентропії можна відобразити так:

$$\frac{dS}{dt} = \frac{d_e S}{dt} + \frac{d_i S}{dt} \quad (3.39)$$

де $\frac{d_e S}{dt}$ — обмін ентропією з навколишнім середовищем; $\frac{d_i S}{dt}$ — продукування ентропії всередині системи.

Продукування ентропії завжди додатне або рівне нулеві (стан рівноваги). Отже,

$$\frac{dS}{dt} \geq 0. \quad (3.40)$$

Швидкість
продукування
зв'язаної
енергії

Цю величину, віднесену до одиниці об'єму, позначають Θ , а її добуток на абсолютну температуру, тобто швидкість продукування зв'язаної енергії в одиниці об'єму, є дисипативною функцією, для якої Онзагер вивів рівняння

$$\beta = \sum_{i=1}^n X_i I_i.$$

Отже,

$$\beta = T\Theta = T \frac{1}{V} \frac{d_i S}{dt}. \quad (3.41)$$

Ця функція завжди додатна, за винятком стану термодинамічної рівноваги, коли термодинамічні сили X_i дорівнюють нулеві. Відкриті системи або рівноважні і в ці періоди не є стійкими, або перебувають у стаціонарному стані.

Стаціонарний стан характеризується термодинамічною рівновагою усіх потоків на вході і виході системи, зумовлюючи постійність її основних параметрів, без сумніву, і ентропії.

Умова
стаціонарного
стану

Умовою стаціонарного стану є сталість ентропії:

$$\frac{dS}{dt} = 0. \quad (3.42)$$

Це ж можливо лише, коли

$$\frac{d_e S}{dt} = -\frac{d_i S}{dt}. \quad (3.43)$$

Потік ентропії може мати будь-який знак; коли він від'ємний, тобто $dS/dt = 0$, то ентропія

середовища збільшується, компенсуючи зменшення ентропії системи.

Підтримання стаціонарного стану відкритої системи потребує неперервного зростання ентропії середовища, тобто неперервного потоку ентропії із системи в середовище або потоку від'ємної ентропії із середовища в систему.

Слід порівняти стаціонарний стан зі станом термодинамічної рівноваги. Термодинамічна рівновага може бути в закритій системі (сталими є параметри), і сама система з цього стану вийти не може (ентропія максимальна, вільна енергія рівна нулеві).

Аналізуючи різні процеси в умовах низьких температур, В. Нернст довів, що при температурах абсолютного нуля всі процеси відбуваються без зміни ентропії. Цей висновок можна подати аналітично у вигляді рівняння Нернста:

Рівняння
Нернста

$$\lim_{T \rightarrow 0} (S_2 - S_1) = 0. \quad (3.44)$$

Проте тут мова йде не про абсолютні значення ентропії, а про її зміну. За М. Планком, ентропія будь-якого конденсованого тіла зі зменшенням його температури до абсолютного нуля прямує до певного сталого значення незалежно від індивідуальних властивостей тіла. Можна сказати, що ентропія усіх тіл при абсолютному нулеві набуває однакового значення, яке дорівнює нулю. Отже, теорему Нернста (третій принцип термодинаміки) можна сформулювати так: при температурі абсолютного нуля ентропія дорівнює нулю, тобто:

Третій
принцип
термодинаміки
(теорема
Нернста)

$$\lim_{T \rightarrow 0} S = 0. \quad (3.45)$$

Третій принцип термодинаміки заперечує можливість досягнення абсолютного нуля, оскільки всі процеси, які відбуваються з теплопередачею, супроводжуються зміною ентропії.

За наявності біосинтезу в організмі може спостерігатися місцеве зменшення ентропії, але воно відбувається лише за рахунок ентропії в інших частинах організму або в навколишньому середовищі. В усіх випадках життєдіяльності ентропія системи "організм—середовище", з якої організм ізолювати не можна, обов'язково збільшується.

Через це термодинаміку живих організмів можна розглядати як термодинаміку відкритих систем.

Теорія відкритих систем пояснює енергетику біологічних процесів з позиції термодинамічної рівноваги.

Відкриті системи, до яких належать живі організми, перебувають у нерівноважному стані, тому що до них безперервно надходить енергія із середовища у вигляді енергоємких речовин і виділяється тепло. Нерівноважний стан системи пояснюється тим, що різні градієнти, які виникають в організмі, є силами, що спричиняють різні потоки — потік речовин, потік іонів, електронів тощо. Ці сили і зумовлені ними потоки відхиляють систему від термодинамічної рівноваги.

Нерівноважний стан, характерний для біологічних систем, залежить від співвідношень та швидкостей хімічних реакцій, що в них відбуваються. Певні співвідношення швидкостей хімічних реакцій і фізичних процесів зумовлюють такий стан живих організмів, за якого різні фізико-хімічні показники, концентраційні та інші градієнти є сталими (гомеостаз).

Наприклад, живим організмам властива сталість водневого показника pH , іонних градієнтів, осмотичного тиску тощо. Така сталість різних показників усередині організму є стаціонарним станом. Стаціонарний стан

характеризується не відсутністю змін, як при термодинамічній рівновазі, а сталою швидкістю хімічних реакцій і фізичних процесів в організмі. Між швидкостями різних потоків і термодинамічними силами, які їх зумовлюють, наявна лінійна залежність (прямо пропорційна), що характеризується коефіцієнтами, визначеними емпірично:

$$\frac{dx}{dt} = LY, \quad (3.46)$$

де dx/dt — термодинамічна швидкість; L — коефіцієнт пропорційності; Y — термодинамічна сила.

У термодинаміці відкритих систем ентропію різних реакцій в організмі можна розглядати як потік додатної ентропії, а вільну енергію, що надходить іззовні у вигляді енергоємних речовин, — як потік від'ємної ентропії.

Потік додатної ентропії виникає в організмі під час розщеплення багатих на енергію зв'язків — фосфорної, вуглеводної сполук тощо, внаслідок чого утворюються продукти розпаду, деградовані сполуки, які втратили велику частину своєї вільної енергії та виводяться з організму.

У стаціонарному стані вільна енергія змінюється безперервно, але зі сталою швидкістю ($\Delta F = \text{const}$), загальна ж енергія системи залишається сталою. Пояснюється це тим, що система безперервно отримує вільну енергію із середовища в кількостях, які компенсують її зміну в системі.

Згідно з принципом Ле-Шательє—Брауна зовнішня дія, що виводить систему з рівноваги, зумовлює виникнення в ній процесів, які призводять до послаблення цієї дії. За неістотних зовнішніх впливів стійкість системи зберігається, а за сильних дій система може перейти з одного

Принцип
Ле-Шательє—
Брауна

стійкого стану в інший. І. Пригожин поширив цей принцип на відкриті системи.

Якщо відкрита термодинамічна система під зовнішньою дією відхиляється від стаціонарного стану, то в ній відбуваються внутрішні процеси, що протидіють зовнішнім впливам і повертають систему в початковий стан.

Таким чином, повна зміна ентропії в живих організмах залежить від зміни ентропії внаслідок її зростання під час незворотних процесів (dS_i/dt) і від зміни ентропії при її обміні між організмом і середовищем (dS_e/dt), тобто

$$\frac{dS}{dt} = \frac{dS_i}{dt} + \frac{dS_e}{dt} \quad (3.47)$$

де dS/dt — загальна зміна ентропії.

Оскільки за стаціонарного стану в організмі наявні незворотні процеси, під час яких відбувається відплив ентропії у зовнішнє середовище та приплив від'ємної ентропії у вигляді вільної енергії, що компенсує цей процес, то повна зміна ентропії рівна нулю ($dS/dt=0$). Для підтримання стаціонарного стану затрачається деяка кількість енергії, причому в кожному випадку саме мінімальна. Організм намагається функціонувати на найбільш вигідному енергетичному рівні. Ентропія зростає при цьому також із мінімальною швидкістю. Ця спрямованість ентропії у відкритих системах до мінімальної величини призводить до того, що за будь-яких відхилень від стаціонарного стану в системі відбуваються такі зміни, які зумовлюють мінімум продукування ентропії. На цьому принципі ґрунтується саморегуляція — встановлення найекономічніших і найнадійніших рівнів у роботі живих систем.

Саморегуляція

Гомеостаз

Цей принцип лежить також в основі зворотних зв'язків та підтриманні гомеостазу в організмі.

Рівень стаціонарного стану визначається величиною термодинамічної сили, яка характеризує відхилення системи від термодинамічної рівноваги. Чим більше система відхиляється від термодинамічної рівноваги, тим інтенсивнішими є у ній потоки ентропії, тобто працездатність системи і швидкість реакцій збільшуються.

Теорія відкритих систем та їх стаціонарних станів дає змогу аналізувати низку біологічних процесів: біопотенціалів, процесів метаболізму, гомеостазу тощо. Суттєве значення має застосування термодинамічних закономірностей для характеристики фізико-хімічних і біохімічних процесів, що відбуваються в організмі, наприклад для характеристики перетворення хімічної енергії у корисну роботу — механічний рух, синтез речовин, перенесення речовин тощо. Зміна вільної енергії або термодинамічного потенціалу уможливорює визначення величини виконаної роботи, напряму процесу.

Значення другого принципу термодинаміки для вивчення біологічних систем полягає в тому, що він дає змогу визначити, який процес відбувається в ній у певний момент, а також напрям самовільних процесів.

Властивістю стаціонарної системи є наближення до мінімуму щосекундного приросту ентропії, тобто певна внутрішня стабільність.

В організмі не лише зберігається сталість параметрів, а й відбуваються чіткі реакції на зовнішню дію, яка може вивести систему із стаціонарного стану. М'язове скорочення, генерація нервового імпульсу, збудження є перехідними процесами між стаціонарними станами.

Стаціонарний стан системи може бути стійким або нестійким. У результаті досліджень, здійснених на моделях, виявлено, що для стійкого стаціонарного стану характерний мінімальний

Теорема
Пригожина

Автостабілі-
зація

приріст ентропії в системі, а для нестійкого — максимальний. Щоб нестійкий стаціонарний стан залишався стаціонарним, необхідно значне надходження від'ємної ентропії або вільної енергії для компенсації виникнення в системі додатної ентропії з максимальним приростом.

Таким чином, у нестійкому стані можуть перебувати лише відкриті системи, створення додатної ентропії всередині яких компенсується припливом від'ємної ентропії або вільної енергії зі середовища.

І. Пригожин довів та сформулював основну властивість стаціонарного стану: у стаціонарному стані швидкість зростання ентропії, зумовлена перебігом незворотних процесів, має додатне і мінімальне з усіх можливих значень.

Якщо система з якихось причин відхиляється від стаціонарного стану, то в ній відбуваються внутрішні зміни, які спрямовані на наближення системи до стаціонарного стану. Цю властивість стаціонарного стану називають автостабілізацією. Наприклад, із підвищенням температури хімічний стаціонарний стан зміщується в бік реакції, що відбувається з поглинанням тепла, а з підвищенням тиску — у бік реакції, перебіг якої супроводжується зменшенням об'єму, тобто кінцеві прирости температури і тиску будуть меншими від очікуваних.

ПЕРЕВІРТЕ СЕБЕ

Контрольні запитання та завдання

1. Що вивчає термодинаміка?
2. Яка система називається термодинамічною?
3. Чим відрізняється живий організм як відкрита система від інших відкритих систем?

4. Сформулюйте та поясніть I принцип термодинаміки.
5. Поясніть зміст закону Гесса та його значення для біології і медицини.
6. Яка теплота називається первинною і вторинною?
7. Як формулюється II принцип термодинаміки?
8. Що розуміємо під терміном ентропія? вільна енергія?
9. Які процеси називаються зворотними? незворотними?
10. У чому суть принципу Онзагера?
11. Сформулюйте та поясніть теорему І. Пригожина.
12. Який стан живої системи називають стаціонарним та як він підтримується?
13. Поясніть відмінність між стаціонарним станом та станом термодинамічної рівноваги.
14. Яке значення має II принцип термодинаміки для вивчення біооб'єктів?
15. Дайте тлумачення III принципу термодинаміки.
16. Поясніть властивість стаціонарного стану — автостабілізацію.

Завдання

1. В алюмінієву чашку налили гарячої води. Через певний час температури води і чашки зрівнялись. Якщо маси води і чашки однакові, а втрати внутрішньої енергії внаслідок теплообміну з повітрям не брати до уваги, то чи на однакову кількість градусів змінилися температури води і чашки?
2. Кожна речовина може перебувати в трьох агрегатних станах: твердому, рідкому і газоподібному. У якому стані величина внутрішньої енергії найбільша, якщо маса речовини незмінна?
3. Внутрішня енергія під час теплообміну самовільно переходить від тіл з вищою температурою до тіл з нижчою. Чи можна створити умови, за яких внутрішня енергія переходила б від тіл з нижчою температурою до тіл з вищою?

4. Обчисліть к.к.д. ідеальної парової турбіни, якщо температура пари в нагрівнику -480°C , а в холодильнику -80°C .
5. Температура льоду становить -5°C . Чи може він при цій температурі бути нагрівником?
6. Чотири молі CO_2 нагріто за сталого тиску на 100K . Обчисліть роботу розширення, зміну внутрішньої енергії газу та кількість тепла, наданого цьому газу.
7. Визначте зміну ентропії 200 г води, охолодженої від 18° до 0°C .
8. Шматок льоду масою $0,1\text{ кг}$, що має температуру $T_1 = 240\text{ K}$, перетворений у пару при 373 K . Обчисліть зміну ентропії, вважаючи, що тиск становить 10^6 Па і підтримується сталим.
9. Визначте зміну ентропії внаслідок перетворення 10 г льоду, температурою -20°C , на пару при 100°C .

МЕДИЦИНА ТА ФІЗИКА: ЕЛЕМЕНТИ ФАХОВОЇ КОМПЕТЕНТНОСТІ

Живі системи поглинають і трансформують енергію у різних формах, використовують її в метаболічних процесах, які забезпечують ріст, розвиток, розмноження. Це є причиною використання в біології і медицині методів класичної термодинаміки.

Реакція організмів на зовнішні і внутрішні чинники характеризується особливостями їх як відкритих систем.

Термодинамічні методи дають змогу розв'язати фізіологічні питання, наприклад вплив температури на енергетичний метаболізм поліклотермних тварин, аналізувати причини розбіжності даних прямої і непрямой калориметрії під час розвитку та росту організмів, перебігу фізіологічних процесів.

У відкритих системах у нормі і патології (живих

об'єктах) для встановлення стаціонарного стану беруть до уваги фактор часу, тобто енергетичні перетворення можна не лише характеризувати з точки зору статистичного балансу, а й розраховувати швидкість трансформації енергії. Такий підхід дає змогу оцінити також межі швидкості перебігу спряжених незворотних процесів.

ФРЕЙМ ДОДАТКОВОЇ ІНФОРМАЦІЇ

Перебіг багатьох захворювань екзогенного характеру супроводжується зміною енергетичного метаболізму і температури тіла. Проте зміна енергетичного метаболізму не завжди корелює зі зміною температури.

Велика кількість даних про енергетичний метаболізм отримана при вивченні інфекційних захворювань; зміна енергетичного метаболізму має дуже складний характер. Виявлено, що зміна основного обміну описується кривою з максимумами: початкове посилення змінюється послабленням основного обміну майже до норми, відтак знову зростає тощо (при туберкульозі). Як і у випадку інших інфекційних захворювань при туберкульозі зміна енергетичного метаболізму не завжди корелює зі зміною температури тіла (П. М. Весьолкін, Е. М. Беркович).

Внаслідок захворювання зміна стандартного (основного) обміну має коливний характер, і в кінцевому підсумку система повертається до початкового стаціонарного стану. Отже, під час

Опрацювавши матеріал цього розділу, ви маєте вміти:

- ✓ описати механізм виникнення внутрішнього тертя в рідинах;
- ✓ назвати основні реологічні характеристики рідин, сформулювати їхній фізичний зміст і назвати одиниці вимірювання;
- ✓ пояснити відмінність між ньютонівськими і неньютонівськими рідинами;
- ✓ охарактеризувати реологічні особливості крові;
- ✓ математично довести характер зміни швидкості рідини в перерізі трубки (судини) і величину об'ємної швидкості;
- ✓ пояснити характер руху крові в судинній системі за різних умов;
- ✓ експериментально визначати коефіцієнт в'язкості рідини.

4.1. ОСНОВНІ ПОНЯТТЯ РЕОЛОГІЇ

Основною реологічною характеристикою рідин і газів є в'язкість або внутрішнє тертя.

В'язкість визначається силами тертя між шарами газу або рідини, що переміщуються паралельно один до одного з різними за модулем швидкостями. З боку шару, котрий рухається швидше, на шар, який рухається повільніше, діє прискорююча сила. Навпаки, шар, що рухається повільніше, гальмує шари, які рухаються швидше. Сили тертя, що виникають при цьому, спрямовані по дотичній до поверхні дотику шарів. Це явище можна спостерігати в досліді, під час якого шар рідини перебуває між двома паралельними пластинами (рис. 4.1).

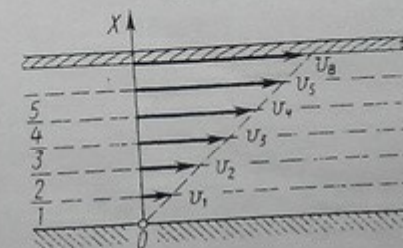


Рис. 4.1. Розподіл швидкостей по перерізу течії

Рідина дотикається до обох пластин, товщина її шару Δx . Нижня пластина закріплена. Рідина в'язка і прилипає до обох пластин, тому шар рідини, який безпосередньо межує з пластиною, не рухається відносно неї. Прикладемо до верхньої пластини горизонтальну силу F , під дією якої пластинка буде рухатись зі швидкістю v . Внаслідок "прилипання" верхній шар також рухатиметься зі швидкістю v . Він впливає на сусідній шар, зумовлюючи його рух, але з дещо меншою швидкістю. Кожний шар надає рух з меншою швидкістю шару, що лежить під ним, і так аж до нерухомого нижнього шару. Якщо

Ламінарний
плин

швидкість v достатньо мала, то такий рух називають ламінарним, тобто окремі шари рідини не змішуються.

Гradient
швидкості

Вивчаючи внутрішню тертя, Ньютон виявив, що сила тертя між шарами рідини, які рухаються з різними швидкостями, залежить від площі дотику шарів і зміни швидкості при переході від одного шару до іншого (gradient швидкості). Gradient швидкості визначається відношенням зміни швидкості руху двох шарів до найменшої відстані між ними:

$$\beta = \frac{dv}{dx}, \left[\frac{dv}{dx} \right] = \frac{m}{c \cdot m} = c^{-1}. \quad (4.1)$$

Сила внутрішнього тертя визначається так:

$$F_{\text{вн}} = \eta \frac{dv}{dx} S, \quad (4.2)$$

де η — коефіцієнт пропорційності, який залежить від виду рідини, її температури, тиску і називається динамічною в'язкістю.

Коефіцієнт
в'язкості

Швидкість руху молекул усередині речовин залежить від температури, отже, в'язкість є теж функцією температури. В'язкість рідини зменшується зі збільшенням температури, а зі збільшенням тиску — зростає. Користуючись формулою Ньютона, можна сформулювати фізичний зміст коефіцієнта в'язкості: η дорівнює силі в'язкості, що виникає між двома шарами рідини при одиничному gradientі швидкості і одиничній площі дотику шарів рідини. Одиницею вимірювання коефіцієнта в'язкості є:

$$[\eta] = \frac{H}{c^{-1} \cdot m^2} = Pa \cdot c.$$

Кінематична
в'язкість

Відношення коефіцієнта динамічної в'язкості до густини рідини або газу називається кінематичною в'язкістю (ν):

$$\nu = \frac{\eta}{\rho}, [\nu] = \frac{Pa \cdot c \cdot m^3}{kg}. \quad (4.3)$$

Коефіцієнт
плинності

Величина, обернена до η , називається коефіцієнтом плинності. Отже, ми розглянули реологічні характеристики — в'язкість і gradient швидкості, або швидкість зсуву. Відношення сили тертя до площі взаємодіючих шарів рідини називається напругою зсуву (вектор F_x лежить на площині S):

$$\sigma_x = \frac{F_x}{S}. \quad (4.4)$$

Формула Ньютона матиме вигляд:

$$\sigma_x = \eta \beta. \quad (4.5)$$

4.2. НЬЮТОНІВСЬКІ І НЕНЬЮТОНІВСЬКІ РІДИНИ. КРОВ

Ньютонівські
та неньютонівські рідини

Для більшості рідин коефіцієнт в'язкості не залежить від gradientа швидкості. Такі рідини описують формулою Ньютона і називають ньютонівськими або нормальними.

Рідини, що складаються з великих і складних молекул, наприклад розчини полімерів, які утворюють просторові структури, є неньютонівськими. Коефіцієнт в'язкості цих рідин залежить від gradientа швидкості. Такою рідиною є кров, яка своїми властивостями нагадує суспензію деформованих частинок.

Кров — органічна система, яка відображає найменші зміни, ледь помітні зсуви, що відбуваються в організмі під час відхилення від норми, тобто є чутливим індикатором стану організму. Кров поза організмом має фізико-хімічні властивості, відмінні від властивостей крові у судинах. Вона втрачає свою динаміку внаслідок запуску процесів зсідання крові, на неї впливає температура, світло, стінки посудини. Тому кров у пробірці і кров у судинах організму суттєво відрізняються. За реологічними уявленнями кров є в'язкопластичною рідиною.

Ефективна
в'язкість і
швидкість
осідання
еритроцитів

Основними гідродинамічними характеристиками крові є ефективна в'язкість і швидкість осідання еритроцитів.

У клінічній практиці використовують в'язкість крові як діагностичний тест; її визначають віскозиметричними методами.

Кров — це суспензія формених елементів у плазмі, яка, у свою чергу, є суспензією білків в електроліті.

Серед усіх формених елементів крові найбільший відсоток (93%) становлять еритроцити, тому вони суттєво впливають на її реологічні властивості.

Тромбоцити мало впливають на реологічні параметри крові, проте відіграють основну роль у її зсіданні.

В'язкість крові, як виявлено експериментально, збільшується за малих швидкостей зсуву і залежить від стану організму. Це пояснюється зміною балансу білків сироватки крові.

В'язкість крові залежить від віку: у новонароджених вона у 1,5 рази більша від норми, у жінок — дещо менша, ніж у чоловіків. Вона залежить від кількості еритроцитів; зі збільшенням їх кількості в'язкість зростає. Перебування в горах, деякі отруєння зумовлюють посилене утворення еритроцитів, і в'язкість зростає. Анемія пов'язана зі зменшенням в'язкості крові.

Виявлено, що коефіцієнт в'язкості крові різко спадає зі збільшенням швидкості зсуву (рис. 4.2).

За швидкостей зсуву менш ніж 100 с^{-1} дослідним даним для крові найбільше відповідає рівняння Кессона:

$$k = \frac{\sqrt{\sigma_{\text{ж}}} - \sqrt{\sigma_{\text{сп}}}}{\sqrt{\frac{dv}{dx}}}, \quad (4.6)$$

де $\sigma_{\text{сп}}$ — межа плинності.

Плин складних (неньютонівських) за струк-

турою рідин починається лише після перевищення деякого порогового значення — "межі плинності". Кров починає рухатись, коли $\sigma_{\text{ж}} > \sigma_{\text{сп}}$. Значення параметра Кессона k для крові $0,05 \dots 0,15 \sqrt{\text{Па} \cdot \text{с}}$, а $\sigma_{\text{сп}} = 0,001 \dots 0,005 \text{ Н/м}^2$. За високих напруг зсуву (і великих градієнтах швидкості $\sigma_{\text{ж}} \gg \sigma_{\text{сп}}$) рівняння Кессона перетворюється в рівняння Ньютона, де $\eta = k^2$. Ця властивість крові зумовлена тим, що за малих швидкостей зсуву еритроцити структуруються в ній у вигляді "монетних стовпчиків". Зі зростанням швидкості зсуву ці структури руйнуються, тому в'язкість зменшується і наближається до певної межі.

Експериментально виявлено, що в'язкість (η) слабо залежить від молекулярної маси, а більше — від форми макромолекул. Наприклад, за значенням в'язкості можна визначити вид білкових молекул (глобулярні, фібрилярні), а також ступінь гідратації макромолекул. Зазначимо, що завдяки дископодібній формі та еластичності оболонок еритроцитів, їх в'язкість незначна. Це важливо для зменшення навантаження на серце, яке прокачує кров судинами. Збільшення жорсткості стінок еритроцитів при патологічних процесах зумовлює зростання в'язкості крові і погіршення кровообігу.

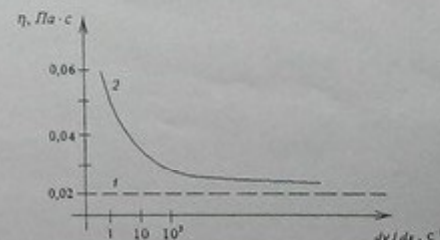


Рис. 4.2. Залежність коефіцієнта в'язкості від зміни швидкості зсуву: 1 — для неньютонівської рідини; 2 — для крові

В'язкість крові людини в нормі — $4 \cdot 10^{-3} \dots 5 \cdot 10^{-3} \text{ Па} \cdot \text{с}$, а за патологій вона коливається від $1,7 \cdot 10^{-3}$ до $22,9 \cdot 10^{-3} \text{ Па} \cdot \text{с}$. Венозна кров є дещо більш в'язкою, ніж артеріальна. Під дією фізичних навантажень в'язкість крові зростає. Збільшується вона також внаслідок деяких інфекційних захворювань, проте, наприклад, під час тифу і туберкульозу — знижується.

В'язкість цитоплазми зумовлена структурою біополімерів, що входять до її складу; величина її коливається від $2 \cdot 10^{-3}$ до $50 \cdot 10^{-3} \text{ Па} \cdot \text{с}$ і залежить від періодів клітинного циклу. Зокрема, в'язкість у різних частинах клітини різна. Залежність в'язкості цитоплазми від температури складна. Температура понад $40 \dots 50^\circ\text{C}$ і нижче від $12 \dots 15^\circ\text{C}$ зумовлює зростання в'язкості.

4.3. ПЛИН В'ЯЗКОЇ РІДИНИ. ФОРМУЛА ПУАЗЕЙЛЯ

Розглянемо ламінарний рух в'язкої рідини у трубці зі жорсткими стінками. Звичайно, сили взаємодії між молекулами рідини і внутрішніми стінками трубки набагато перевищують сили взаємодії молекул рідини між собою. Тому можна вважати, що шар рідини біля стінок трубки нерухомий. Визначимо закон розподілу швидкості руху рідини в площині поперечного перерізу трубки. Уявно виділимо в трубці, якою тече рідина, циліндр радіусом r (рис. 4.3).

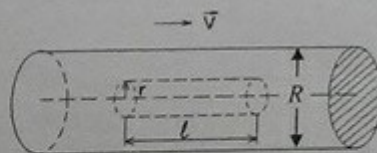


Рис. 4.3. Плин в'язкої рідини

По всій довжині циліндра наявна різниця тисків ($p_1 - p_2$). Результуюча сила тиску на об'єм рідини в циліндрі визначається так:

$$F = (p_1 - p_2)\pi r^2. \quad (4.7)$$

На бічну поверхню циліндра з боку шарів рідини, що прилягають до нього, діє сила тертя (в'язкості):

$$F_{\text{тр}} = \eta \frac{dv}{dr} S = \eta \frac{dv}{dr} 2\pi r l, \quad (4.8)$$

де $S = 2\pi r l$ — площа бічної поверхні циліндра.

Рідина рухається рівномірно, тому $F = -F_{\text{тр}}$. Тоді

$$(p_1 - p_2)\pi r^2 = -\eta \frac{dv}{dr} 2\pi r l. \quad (4.9)$$

Звідси

$$dv = -\frac{(p_1 - p_2)}{2l\eta} r dr. \quad (4.10)$$

Проінтегруємо це рівняння:

$$\int_0^v dv = -\frac{(p_1 - p_2)}{2l\eta} \int_R^r r dr, \\ v = \frac{(p_1 - p_2)}{4l\eta} (R^2 - r^2), \quad (4.11)$$

де R — радіус трубки потоку.

Таким чином, ми отримали параболічний закон зміни швидкості плинну рідини залежно від відстані до стінок трубки. У центрі трубки швидкість плинну максимальна і дорівнює (коли $r = 0$):

$$v_{\text{max}} = \frac{(p_1 - p_2)}{4l\eta} R^2. \quad (4.12)$$

Об'ємна швидкість

Формула Пуазейля

Знаючи закон розподілу швидкості рідини, неважко отримати формулу для обчислення кількості рідини Q , що протікає трубкою за одиницю часу (об'ємна швидкість) — формулу Пуазейля:

$$Q = \frac{\pi R^4 (p_1 - p_2)}{8l\eta}. \quad (4.13)$$

Об'ємна швидкість великою мірою залежить від радіуса трубки. Якщо за певної патології артеріальні стінки потовщуються (R зменшується), то послаблюється потік крові, що зумовлює виникнення болю в грудях (стенокардія). Причиною стенокардії є атеросклеротичне ушкодження артерій. У такому випадку вживають лікарські препарати, наприклад нітрогліцерин, які розслаблюють м'язи артеріальних стінок, збільшують просвіт судин, що посилює потік крові і зменшує навантаження на серце.

Використовуючи формулу Пуазейля, можна визначити спад тиску в аорті. Об'ємна швидкість крові в організмі людини (в стані спокою) становить приблизно $10^{-2} \text{ м}^3/\text{с}$. Радіус аорти 10^{-2} м . З рівняння Пуазейля визначаємо градієнт тиску:

$$\frac{(p_1 - p_2)}{l} = \frac{8Q\eta}{\pi R^4} = 80 \text{ Па/м} = 0,6 \text{ мм рт.ст./м} \quad (4.14)$$

Це спад тиску на один метр довжини судини. Отже, в аорті, при переході її у велику артерію, (відстань - 0,4 м) спад тиску порівняно зі середнім тиском крові біля виходу із серця незначний. Навіть під час великого фізичного навантаження, коли витрата крові може зростати у 5 разів, спад тиску в головній артерії невеликий.

Гідравлічний
опір

Величина

$$X = \frac{8\eta l}{\pi R^4} \quad (4.15)$$

називається гідравлічним опором. Спад тиску залежить від цієї величини.

Гідравлічний опір розгалужень можна розрахувати за формулами для паралельного та послідовного з'єднання провідників:

$$x = x_1 + x_2 + \dots + x_n \quad (4.16)$$

(послідовне з'єднання),

$$1/x = 1/x_1 + 1/x_2 + \dots + 1/x_n \quad (4.17)$$

(паралельне з'єднання).

Найменший опір мають аорта і порожнисті вени. В артеріях, особливо в артеріолах, опір зростає попри те, що збільшується загальна площа перерізу судин.

4.4. МЕТОДИ ВИЗНАЧЕННЯ КОЕФІЦІЄНТА В'ЯЗКОСТІ

Методи вимірювання в'язкості називають віскозиметрією. Формулу Пуазейля використовують для визначення в'язкості.

На рис. 4.4 зображено прилад для визначення в'язкості — віскозиметр Освальда.

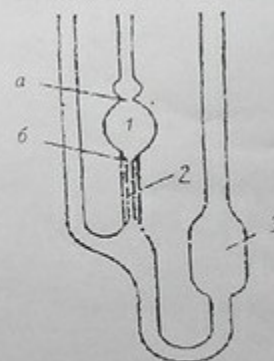


Рис. 4.4. Віскозиметр Освальда

Рідину наливають у порожнину (3), потім перекачують у лівий резервуар (1) так, щоб верхній рівень рідини був дещо вищим від позначки 'а'. Припинивши відкачування, дають змогу рідині витікати через капіляр (2), вимірюючи час її стікання до позначки 'б'. Для двох рідин (стандартної та досліджуваної) цей час буде різним. Різною буде також різниця тисків, під дією якої рідини стікають у резервуар (3): нехай для однієї рідини вона рівна ρgh , для іншої — $\rho_0 gh$.

Застосуємо формулу Пуазейля для визначення об'ємної швидкості руху обох рідин:

$$Q = \frac{\pi R^4 \rho g h t}{8 l \eta}, \quad (4.18)$$

$$Q_0 = \frac{\pi R^4 \rho_0 g h t_0}{8 l \eta_0}, \quad (4.19)$$

де t і t_0 — час витікання рівних об'ємів досліджуваної рідини і стандартної (води). Поділивши одне рівняння на друге і взявши до уваги, що $Q = Q_0$, ($V = V_0$), отримаємо:

$$\eta = \eta_0 \frac{\rho t}{\rho_0 t_0}. \quad (4.20)$$

В'язкість виявляється також внаслідок руху тіл у рідинах та газах. Для тіл сферичної форми залежність сили опору від швидкості руху та розмірів тіла виражається формулою Стокса:

$$F_{\text{то}} = 6\pi\eta r v. \quad (4.21)$$

Під час падіння кульки у в'язкому середовищі на неї діють три сили (рис.4.5):

а) сила тяжіння — $F_g = mg = \frac{4}{3}\pi r^3 \rho g$;

б) архімедова сила — $F_A = \rho_p g V = \frac{4}{3}\pi r^3 \rho_p g$;

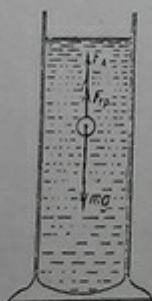


Рис. 4.5. Падіння кульки у в'язкому середовищі

в) $F_{\text{то}}$ — сила тертя, що визначається за формулою Стокса.

Сила опору падаючій кульці буде змінюватись до тих пір, доки рух не стане рівномірним. Тоді

$$m\vec{g} + \vec{F}_A + \vec{F}_{\text{то}} = 0, \quad (4.22)$$

або

$$\frac{4}{3}\pi r^3 \rho g = \frac{4}{3}\pi r^3 \rho_p g + 6\pi\eta r v, \quad (4.23)$$

де v — швидкість кульки під час рівномірного руху.

Розв'язавши це рівняння, отримаємо вираз для визначення коефіцієнта в'язкості:

$$\eta = \frac{2}{9} \frac{r^2 g (\rho - \rho_p)}{v}. \quad (4.24)$$

Основне навантаження у транспортуванні поживних речовин та кисню в організмі припадає на еритроцити. Це круглі або овальні дископодібні тільця, діаметром — 8 мікрон. В організмі людини еритроцитів — 25 трильйонів. Вони рухаються в плазмі крові завдяки своїй формі та осідають у в'язкій рідині. Швидкість осідання можна визначити методом Стокса-Панченкова (швидкість осідання еритроцитів — ШОЕ).

За ШОЕ можна судити про наявність запальних процесів в організмі людини. У нормі швидкість осідання еритроцитів у жінок становить 7...12 мм/год, у чоловіків — 3...9 мм/год. Метод Стокса використовують у гігієні, цим методом визначають швидкість осідання порошку, диму та інших відходів виробництва.

4.5. ТУРБУЛЕНТНИЙ ПЛИН РІДИН. ЧИСЛО РЕЙНОЛЬДСА

Стационарний плин є ламінарним, пошаровим; для нього виконується рівняння Бернуллі, прийнята формула Пуазейля. Збільшення швидкості

Число
Рейнольдса

плину в'язкої рідини, неоднорідність тиску по перерізу трубки (судини) зумовлюють утворення завихрень, внаслідок чого рух стає вихровим, турбулентним. Швидкість цього руху змінюється за величиною і напрямом.

Характер плину рідини трубкою (судиною) залежить від властивостей рідини і швидкості її плину, розмірів трубки (судини) і визначається числом Рейнольдса:

$$Re = \frac{\rho_p v D}{\eta}, \quad (4.25)$$

де ρ_p — густина рідини; D — діаметр трубки (судини).

Якщо число Рейнольдса більше від критичного, то плин — турбулентний (для гладких циліндричних трубок $Re_{кр} = 2300$). Визначено, що плин крові трубкою, діаметром 2 см, стає турбулентним за швидкості 50 см/с, але практично турбулентний рух виникає і за менших швидкостей.

Плин крові в артеріях у нормі є ламінарним, як і плин повітря в носоглотці. Наявність запальних процесів зумовлює виникнення турбулентного плину повітря, за якого дихальні м'язи виконують більшу роботу.

ПЕРЕВІРТЕ СЕБЕ

Контрольні запитання та завдання

1. Що називається в'язкістю рідини? Яка одиниця її вимірювання?
2. Чим пояснюється виникнення градієнта швидкості між шарами рідини при її плинні в трубці?
3. Від яких фізичних факторів і як саме залежить коефіцієнт в'язкості рідини?
4. Якими методами можна визначити коефіцієнт в'язкості?

Поясніть ці методи.

5. Які реологічні особливості крові?
6. Яке значення має коефіцієнт в'язкості крові для медичної практики?
7. На чому ґрунтується визначення швидкості осідання еритроцитів у лабораторній практиці?
8. Чим зумовлені аномальні (неньютонівські) властивості крові?
9. За яких умов плин рідини (крові) може перейти зі шаруватого (ламінарного) у турбулентний?
10. Який критерій використовують для визначення характеру плину крові?

Виберіть правильну відповідь

1. У клінічній практиці в'язкість крові використовується як діагностичний тест. Оцініть правильність міркувань:
 - 1) в'язкість крові залежить від кількості еритроцитів, із збільшенням їх кількості в'язкість зростає;
 - 2) температура тіла на в'язкість крові не впливає;
 - 3) в'язкість крові в жінок дещо більша, ніж у чоловіків;
 - 4) в'язкість крові не залежить від градієнта швидкості;
 - 5) в'язкість зменшується зі зменшенням температури.
2. Яка величина в'язкості крові людини в нормі?
 - 1) $4 \cdot 10^{-3} \text{ Па} \cdot \text{с}$;
 - 2) $4,5 \cdot 10^{-3} \text{ Па} \cdot \text{с}$;
 - 3) $6,1 \cdot 10^{-3} \text{ Па} \cdot \text{с}$;
 - 4) $1 \cdot 10^{-3} \text{ Па} \cdot \text{с}$;
 - 5) $6 \cdot 10^{-3} \text{ Па} \cdot \text{с}$.
3. Як залежить швидкість плину крові від площі перерізу (діаметру) судини?
 - 1) із збільшенням діаметру швидкість плину зменшується;
 - 2) швидкість плину від діаметра судини не залежить;
 - 3) швидкість плину обернено пропорційна до площі поперечного перерізу;
 - 4) швидкість плину залежить від в'язкості крові, а від діаметру не залежить;
 - 5) швидкість плину прямо пропорційна площі поперечного перерізу.

4. Яке з наведених нижче рівнянь виражає критерій Рейнольдса?

$$1) Re = \frac{\rho_p v D}{\eta};$$

$$2) Re = \frac{\rho_p D}{\eta v};$$

$$3) Re = \frac{\rho_p D}{\eta};$$

$$4) Re = \frac{\rho_p v D}{2\eta};$$

$$5) Re = \frac{\rho_p v D}{\eta^2}.$$

Задачі

1. Визначить загальну площу перерізу капілярів у тілі людини, вважаючи, що швидкість руху крові в капілярах становить 0,5 м/с, а в аорті радіусом 1,6 см — 20 см/с. Еластичністю судин можна знехтувати.
2. Діаметр аорти собаки становить 10 мм, довжина — 40 мм. З якою максимальною швидкістю може рухатися кров в аорті, щоб рух залишався ламінарним? Число Рейнольдса — 2300.
3. Збільшення швидкості осідання еритроцитів, зумовлене патологічними змінами в організмі, відбувається переважно внаслідок утворення з окремих еритроцитів грудок більшої величини. Визначить діаметр грудки, якщо швидкість осідання становить 50 мм/год, густина еритроцитів — $1,25 \cdot 10^3 \text{ кг/м}^3$.
4. Визначить в'язкість розчину білка, якщо він через капіляр віскозиметра витікає за 30 с, а вода — за 15 с. Коефіцієнт в'язкості води становить $0,001 \text{ Па} \cdot \text{с}$, густина розчину білка — 10^3 кг/м^3 .
5. Обчисліть час витікання крові через капіляр віскозиметра, якщо коефіцієнт в'язкості води становить $0,001 \text{ Па} \cdot \text{с}$, а крові — $0,005 \text{ Па} \cdot \text{с}$. Час витікання води через капіляр — 5с.
6. Швидкість осідання еритроцитів внаслідок патології в організмі змінюється. Це зумовлено утворенням з окремих еритроцитів істотно більших агрегатів. Визначить діаметр цих агрегатів, якщо швидкість осідання еритроцитів становить 45 мм/год, їх густина — $1,23 \cdot 10^3 \text{ кг/м}^3$, густина крові — $1,05 \cdot 10^3 \text{ кг/м}^3$, в'язкість крові — $0,005 \text{ Па} \cdot \text{с}$.

МЕДИЦИНА І ФІЗИКА: ЕЛЕМЕНТИ ФАХОВОЇ КОМПЕТЕНТНОСТІ

Розуміння механізму в'язкості і реологічних особливостей біологічних рідин дає змогу фахівцеві аналізувати зміни в'язких властивостей цих рідин, насамперед крові; робити висновок про наявність тієї чи іншої патології (серцево-судинної, неврологічної, гастроентерологічної та ін.).

Основними реологічними характеристиками є в'язкість, градієнт швидкості, напруження зсуву.

Сила внутрішнього тертя визначається за формулою Ньютона.

$$F_{\text{тр}} = \eta \frac{dv}{dx} S,$$

де η — коефіцієнт в'язкості. Звідси:

$$\eta = \frac{F_{\text{тр}}}{\frac{dv}{dx} S}, [\eta] = \text{Па} \cdot \text{с}.$$

Рідини поділяють на ньютонівські (нормальні) та неньютонівські (аномальні).

Кров — неньютонівська рідина, її коефіцієнт в'язкості залежить від градієнта швидкості.

Коефіцієнт в'язкості крові визначається в лабораторній практиці за допомогою віскозиметра Геса.

Коефіцієнт в'язкості є діагностичним показником під час інфекційних та запальних захворювань.

Методом Стокса визначають швидкість осідання еритроцитів.

Для руху крові в капілярах характерна мала швидкість зсуву (градієнт швидкості). Збільшення в'язкості крові за малих швидкостей зсуву пов'язане зі станом організму (тяжкі травми м'язів і т. ін.).

Опрацювавши матеріал цього розділу, ви маєте вміти:

- ✓ пояснити особливості структури біомембрани та її функції;
- ✓ назвати і пояснити основні фізичні властивості мембран, які забезпечують життєдіяльність клітин;
- ✓ охарактеризувати види та закономірності пасивного транспорту речовин;
- ✓ пояснити роль осмотичного тиску плазми крові у перенесенні води;
- ✓ пояснити роль онкотичного тиску в обміні водою між кров'ю і тканинною рідиною;
- ✓ охарактеризувати механізм активного транспорту.

6.1. СТРУКТУРА БІОЛОГІЧНИХ МЕМБРАН

Біліпідний шар
Плазматична мембрана

Периферичні білки

Інтегральні білки

Основу мембран становить біліпідний шар. У мембранах, що оточують клітину (плазматична мембрана), у цей шар входять також холестерин та гліколіпіди. На поверхні шару розміщені білки, які утримуються електростатичними силами і називаються периферичними. Інші білки контактують з гідрофобним шаром, з яким вони зв'язані гідрофобною взаємодією настільки міцно, що зруйнувати цей зв'язок можна, лише діючи на ліпідний подвійний шар органічними розчинниками. Такі білки називаються інтегральними. Загалом молекули фосfolіпідів є циліндричними, 1/3 або 1/4 з них — гідрофільні, а 2/3 або 3/4 — гідрофобні.



Рис. 6.1. Рідинно-мозаїчна модель мембрани

Білки, що входять до складу мембрани, становлять 70...75% її маси, а 25...30% — ліпіди. Біологічні мембрани порівнюють з ліпідним "морем", в якому плавають білки, причому море це бурхливе. Уся мембрана загалом — це динамічна рідкокристалічна система. Для рідкого кристала характерна, з одного боку, властивість рідини — плинність, а з іншого — певна впорядкованість в орієнтації молекул. Рідкі кристали — речовини, молекули яких мають форму планок, паличок, дисків, часто з чергуванням лінійних та циклічних угруповань атомів. Така форма молекул визначає паралельність їх розташування, тоді як у будь-

Ліпідні
глобули

якій рідині молекули розміщені хаотично. Останнім часом розвивається глобулярна теорія будови мембрани, згідно з якою мембрана складається з ліпідних глобул, оточених білками і стабілізованих гідрофобною взаємодією поверхневого шару білкових молекул. Ці глобули мають форму правильних шести- або п'ятигранних призм, діаметром 8...14 нм. Форма глобул залежно від функціонального стану мембрани може змінюватись — ставати видовженою або стислою. Під час зміни форми глобул між ними можуть утворюватися пори, величина яких також змінюється. Перетворення глобул з однієї форми в іншу відбувається за рахунок енергії АТФ. Отже, мембрани можуть мати два типи організації: пошаровий і глобулярний, які, можливо, переходять один в один. Біологічна мембрана — це окрема фаза, що не змішується з водою. Ця фаза характеризується:

- поверхневим зарядом;
- поверхневим потенціалом;
- внутрішньою в'язкістю;
- здатністю розчиняти в собі або зв'язувати певні речовини;
- властивістю змінювати свій фазовий стан.

Мембрана може перебувати в одній з двох фаз, між якими відбуваються фазові переходи типу плавлення. За температури, меншої від температури плавлення, мембрана має властивості кристала, а за температури, більшої від температури плавлення, для неї характерна рідкокристалічна фаза, тобто це бімолекулярна рідка плівка.

6.2. ФІЗИЧНІ ВЛАСТИВОСТІ МЕМБРАНИ ■

Проникність мембрани для різних речовин, робота мембранних ферментів і рецепторів великою мірою зумовлені фізичними властивостями мембранної фази. Основною фізичною властивістю є наявність поверхневого заряду і зумовлена ним зміна електричного потенціалу на межі мембрана-водне середовище. Наявність заряду забезпечує стабільність мембранних структур, а також зв'язує неорганічні й органічні іони. Завдяки заряду на межі мембрана-вода виникає міжфазова зміна потенціалу того ж знака, що й заряд, а величина зміни потенціалу тим більша, чим більша поверхнева густина заряду. Зміна потенціалу впливає на здатність мембрани зв'язувати іони з навколишньої водної фази.

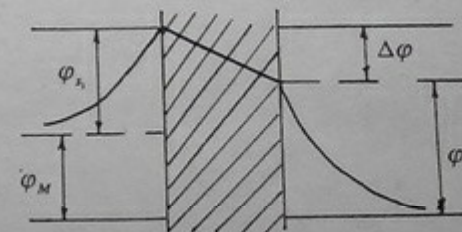


Рис. 6.2. Розподіл потенціалу електричного поля на межі мембрани з клітинною та позаклітинною водними фазами

У середині, де концентрація іонів невелика, а розчинені в ліпідному шарі іони мало впливають на потенціал, мембрана за властивостями подібна до конденсатора. Потенціал поля конденсатора змінюється лінійно, а напруженість поля стала. Тоді

$$E = \frac{\Delta\varphi}{\Delta x} \quad (6.1)$$

Із рис. 6.2. бачимо, що:

φ_{s_1} — мембранний стрибок потенціалу в міжклітинній водній фазі;

φ_{s_2} — мембранний стрибок потенціалу в клітині;

$\Delta\varphi$ — різниця потенціалів між межами мембрани;

φ_M — мембранний потенціал, різниця потенціалів між водними фазами з обох боків мембрани.

Отже:

$$\varphi_M + \varphi_{s_1} = \Delta\varphi + \varphi_{s_2}. \quad (6.2)$$

Для симетричної мембрани

$$\varphi_{s_1} = \varphi_{s_2} \text{ і } E = \frac{\Delta\varphi}{\Delta x} = \frac{\varphi_M}{\Delta x}. \quad (6.3)$$

Саме $\varphi_M / \Delta x$ визначає величину іонного потоку через мембрану. Цей потік пропорційний концентрації іонів у мембрані, яка залежить від мембранного стрибка потенціалу.

Умовно ліпідну фазу мембран можна розглядати як рідку фазу з певною в'язкістю, від якої залежить швидкість поступального та обертального рухів молекул (мембранних білків, іонів) і яка регулює проникність мембран та швидкість ферментативних реакцій у них. Один з методів визначення в'язкості мембран ґрунтується на вимірюванні поляризації флуоресцентного зонда, розчиненого в ліпідній фазі. Залежність коефіцієнта поляризації P від коефіцієнта в'язкості η має такий вигляд:

$$\frac{1}{P} - \frac{1}{3} = \left(\frac{1}{P_0} - \frac{1}{3} \right) \left(1 + \frac{TR}{V\eta} \right), \quad (6.4)$$

де P_0 — ступінь поляризації нерухомих молекул; T — температура; V — об'єм люмінесціюючих молекул; t — час життя їх у збудженому стані.

Суть методу у тому, що під час освітлення об'єкта поляризованим світлом флуоресценція теж буде поляризованою. Якщо за час свого життя в

збудженому стані молекула не встигає обернутися, то інтенсивність поляризованого світла не змінюється (P_0). Якщо ж молекула обертається — змінюється інтенсивність поляризованого світла. Молекули обертаються тим швидше, чим менша в'язкість. Цим методом можна визначити мікрров'язкість ліпідів. Наприклад, під час підвищення концентрації холестерину в плазмі крові мікрров'язкість ліпопротеїдів зростає. Це зумовлює порушення метаболізму ліпідів плазми.

6.3. ФУНКЦІЇ МЕМБРАН

1. Фізичні та фізико-хімічні функції клітини полягають у хімічному метаболізмі і біосинтезі, біоенергетичних процесах накопичення енергії та її перетворення під час електро- і механічних процесів та транспорту молекул й іонів. Хімічна енергія АТФ перетворюється в хімічну, електричну, осмотичну і механічну роботу.

Біоенергетична й біосинтетична функції пов'язані між собою та із транспортуванням речовин із середовища у клітину, і навпаки. Поєднання транспорту речовин зі збереженням вмісту клітини та її автономністю забезпечується клітинною мембраною. Клітинна мембрана — це напівпроникна перегородка завтовшки 7...10 нм, яка відіграє важливу роль в усіх функціях клітини. Мембрана має рідкокристалічну структуру, тому фізичні та хімічні закономірності рідких кристалів дають змогу зрозуміти механізм її функціонування.

Досліджують роль рідких кристалів у виникненні деяких захворювань в організмі людини. Основна функція клітини — обмін речовин. Рідкі кристали є ідеальним утворенням для цього.

Пружність мембран як рідких кристалів дає змогу пояснити явище фагоцитозу, що полягає у

Обмін
речовин

Фагоцитоз

захопленні та поглинанні частинки мембраною. Внаслідок дотику до сторонньої частинки мембрана деформується, охоплює цю частинку і поглинає її. Таким чином частинка потрапляє в клітину.

Правильне розміщення елементів рідких кристалів — сприятливе середовище для дії внутрішньоклітинних каталізаторів. За певних умов рідкі кристали можуть набрякати, а потім стискатись. Форма рідких кристалів зручна для біологічних процесів. Вона поєднує в собі стійкість до зовнішніх дій з пластичністю, гнучкістю. Рідкі кристали надзвичайно чутливі до різних внутрішньоклітинних процесів, швидко реагують на них.

Вочевидь, відхилення від рідкокристалічного стану може зумовити порушення тих чи інших функцій, виникнення захворювання. Існує гіпотеза, що старіння організму тією чи іншою мірою пов'язане із кристалізацією мембран. Твердокристалічні ділянки клітинної мембрани втрачають рухливість, погіршують обмін речовин, і організм старіє. Внаслідок утворення злоякісних клітин також порушується рідкокристалічний стан мембрани. Доведено, що існує прямий зв'язок між вмістом холестерину в крові та ступенем розвитку атеросклерозу. До складу атеросклеротичних бляшок крім холестерину та його сполук входять фосфоліпіди, які відрізняють його від складу неушкодженої тканини. У бляшках ефірів вміст холестерину становить 95%, фосфоліпідів — 1%, а в неушкодженій тканині вміст ефірів — 39%, фосфоліпідів — 39%. Рідкокристалічна фаза зв'язує холестерин і перешкоджає утворенню ефірів холестерину. Внаслідок порушень надлишкові ефіри виділяються у вигляді твердокристалічних атеросклеротичних бляшок.

Атеросклеротичні бляшки

За допомогою мембрани вмонтовані у ній білки "дізнаються" про дію один одного. Наприклад, якщо один із білків змінить своє положення, то

це призведе до деформації мембрани, і пружна хвиля, яка поширюється мембраною, "сповістить" інші білки про те, що "відбулося" з білком. Деформація шару фосфоліпідів зумовлює поляризацію та виникнення електричного поля, яке полегшує транспорт іонів через мембрану.

2. Мембрани беруть участь у процесах обміну речовин, які забезпечують життєдіяльність клітин. В усіх мембранних структурах є ферментні системи. Результати досліджень свідчать, що поверхня мембран є тим місцем у клітині, де відбувається більшість біохімічних реакцій.

3. Мембрани координують і регулюють біохімічні і біофізичні процеси в клітинах. Вони сприймають зовнішні сигнали, перетворюють їх у команди, які регулюють обмін речовин усередині клітини. При цьому важливе значення має проникність мембран. Якщо змінюється проникність, то змінюються стаціонарні концентрації реагуючих речовин у клітинах, що спричиняє зміни швидкостей біохімічних і біофізичних процесів. Про це свідчить те, що біологічна дія більшості гормонів полягає у зміні проникності клітинних мембран. Під час порушення гормонального і вітамінного балансів в організмі порушується нормальний стан клітинних мембран. Виявлено збільшення проникності мембран лізосом і вихід у цитоплазму лізосомних ферментів при авітамінозі, гіпоксії, дії іонізуючого випромінювання. Такі ж препарати, як кортизон і гідрокортизон, здатні стабілізувати мембрани лізосом, що є однією з причин протизапальної дії цих сполук.

Адгезія

4. Клітинні мембрани забезпечують адгезію — зчеплення клітин під час утворення тканини. З'єднання клітин забезпечується наявністю на їхній поверхні специфічних структур у вигляді виступів і впадин. Цим зумовлюється механічне

РОЗДІЛ 6. Біологічні мембрани. Мембранний транспорт

зчеплення типу "гніздо-шип", а також хімічне зчеплення. Міжклітинна рідина містить солі кальцію, які сполучаються з карбоксильними групами білків і фосфатними групами ліпідів, що зумовлює клейкоподібні властивості рідини. Стабільність тканин залежить від поверхневого заряду клітин. Тканини стабільні, якщо електричне відштовхування клітин зрівноважує сили їх молекулярного зчеплення. Проте клітини різних тканин мають неоднакову здатність до адгезії. Наприклад, мембрани клітин злоякісних пухлин втрачають структури, які забезпечують механічне та хімічне зчеплення. Вміст кальцію в пухлинах у 2 рази менший, ніж у нормі, а також зростають сили електричного відштовхування. Тому клітини пухлин є більш рухливими, вони відриваються від них, пливуть з течією рідини та утворюють метастази.

5. Мембрана визначає дихальну функцію клітин.

6. Мембрана — це середовище, в якому відбуваються біоенергетичні процеси: генерація біопотенціалів, окиснювальне фосфорилування.

7. Мембрана бере участь у поширенні нервового імпульсу і визначає рецепцію (механічну, акустичну, смакову, зорову та ін.).

Дихальна
функція

6.4. МЕМБРАННИЙ ТРАНСПОРТ

Клітина — відкрита термодинамічна система, яка обмінюється речовиною, енергією й інформацією зі середовищем. Транспортні процеси, що відбуваються в мембрані, регулюють об'єм клітини і підтримують її іонний склад у вузьких межах коливань, а це створює необхідні умови для прояву активності ферментів. Вони зумовлюють іонні градієнти, потрібні для виникнення мембранного потенціалу, підтримання збудливості, а також транспортування деяких

6.5. Пасивний транспорт речовин через мембрани

молекул та іонів. Системи транспорту в мембрані екстрагують зі середовища і концентрують у клітині речовини, що є джерелами енергії, а також необхідні для побудови компонентів клітини. Розрізняють такі типи транспорту:

- пасивний, зумовлений наявністю градієнтів;
- активний, пов'язаний з енергетичними затратами.

6.5. ПАСИВНИЙ ТРАНСПОРТ РЕЧОВИН ЧЕРЕЗ МЕМБРАНИ

Пасивний
транспорт,
його види

Пасивний транспорт речовин відбувається за наявності градієнтів. Основними з них є: концентраційний, осмотичний, електричний і градієнт гідростатичного тиску рідини. Для живого організму характерним є наявність одночасно декількох видів градієнтів. Відповідно до наявності названих вище градієнтів розрізняють такі види пасивного транспорту: дифузія, осмос, електроосмос, аномальний осмос, фільтрація.

Дифузія

Основним механізмом транспорту речовин є дифузія, яка відбувається за наявності концентраційного градієнта. Дифузія — самовільне проникнення речовини з ділянки із більшою в ділянку з меншою її концентрацією внаслідок теплового (хаотичного) руху молекул.

Рівняння
Фіка

Рівняння Фіка визначає густину потоку дифундуючої речовини Φ :

$$\Phi = -D \frac{dc}{dx}, \quad (6.5)$$

де D — коефіцієнт дифузії; dc/dx — градієнт концентрації.

Рівняння Фіка можна записати в еквівалентній формі:

$$dm = -DS \frac{dc}{dx} dt \quad \text{— маса дифундуючої} \quad (6.6)$$

РОЗДІЛ 6. Біологічні мембрани. Мембранний транспорт

Швидкість
дифузії

речовини за час dt ,

$$\frac{dm}{dt} = -DS \frac{dc}{dx} \quad \text{— швидкість дифузії.} \quad (6.7)$$

Розглянемо транспорт незаряджених частинок через мембрану.

Відобразимо цей процес графічною залежністю концентрації речовини $c(x)$ від координати x (рис. 6.3).

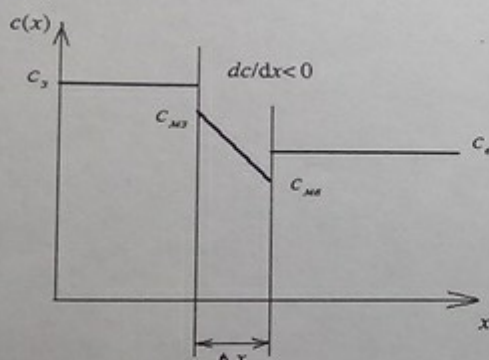


Рис. 6.3. Залежність концентрації речовини $c(x)$ від координати x : c_e , c_s — концентрація речовини у водному розчині всередині клітини і зовні; c_{me} , c_{mz} — концентрація речовин на зовнішній і внутрішній поверхнях мембран

За наявності різної концентрації частинок речовини з обох боків мембрани, усередині її виникає градієнт концентрації, тоді рівняння Фіка можна записати так:

$$\Phi = -D \frac{c_{mz} - c_{me}}{\Delta x} \quad (6.8)$$

Концентрація частинок речовини на стінках

6.5. Пасивний транспорт речовини через мембрани

Коефіцієнт
розподілу

мембран характеризується коефіцієнтом розподілу k речовини між мембраною і оточуючою водною фазою:

$$k = \frac{c_{mz}}{c_s} = \frac{c_{me}}{c_e} \quad (6.9)$$

Звідси

$$c_{me} = kc_e, \quad c_{mz} = kc_s \quad (6.10)$$

Тоді

$$\Phi = -\frac{Dk}{\Delta x} (c_s - c_e) = P(c_e - c_s), \quad (6.11)$$

Коефіцієнт
проникності

де $P = \frac{Dk}{\Delta x}$ — коефіцієнт проникності мембрани, пропорційний коефіцієнтові дифузії; $\Phi = P(c_e - c_s)$ — рівняння Фіка для пасивного транспорту речовин через мембрану.

Проникнення заряджених частинок через мембрану залежить як від концентраційного градієнта, так і від електричного. Транспорт речовин за наявності концентраційного, осмотичного й електричного градієнтів визначається загальним електрохімічним градієнтом, пов'язаним з електрохімічним потенціалом.

Електрохімічний
потенціал

Електрохімічний потенціал — це робота, яку слід виконати, щоб:

- 1) синтезувати 1 моль речовини з вихідних речовин ($\mu_2 - \mu_1$);
- 2) сконцентрувати розчин від концентрації c_1 до $c_2 - RT \ln(c_2/c_1)$;
- 3) подолати сили електричного поля при різниці потенціалів ($\phi_2 - \phi_1$):

$$\Delta\mu = (\mu_2 - \mu_1) + RT \ln \frac{c_2}{c_1} + FZ(\phi_2 - \phi_1), \quad (6.12)$$

де F — стала Фарадея; Z — валентність.

Рівняння
Теорелла

Густина потоку дифундуючих заряджених частинок визначається рівнянням Теорелла:

$$\Phi = -UC \frac{d\mu}{dx}, \quad (6.13)$$

де U — рухливість частинок; C — їх концентрація; $\frac{d\mu}{dx}$ — градієнт електрохімічного потенціалу.

Рівняння
Нернста-
Планка

Тоді

$$\Phi = -UC \frac{d(\mu + RT \ln C + FZ\phi)}{dx} = -URT \frac{dc}{dx} - ZUCF \frac{d\phi}{dx} \quad (6.14)$$

Це рівняння Нернста-Планка.

Завдяки дифузії переноситься речовина, а всі інші види пасивного транспорту зумовлюють перенесення води.

Осмос

Проникнення води в клітину і тканини відбувається в результаті осмосу і фільтрації. Осмос — рух молекул води через мембрану з ділянки з нижчою в ділянку з вищою концентрацією розчиненої речовини. Осмотичний тиск, що зумовлює цей процес, визначається рівнянням Вант-Гоффа:

Осмотичний
тиск

Рівняння
Вант-
Гоффа

$$p = icRT, \quad (6.15)$$

Ізотонічний
коефіцієнт

де i — ізотонічний коефіцієнт, який залежить від ступеня дисоціації молекул.

Швидкість осмотичного перенесення води через мембрану визначають так:

$$\frac{dm}{dt} = kS(p_1 - p_2). \quad (6.16)$$

Вода буде до тих пір проникати в клітину, доки різниця осмотичного тиску між клітиною і середовищем не стане рівною нулеві, або доки гідростатичний тиск у клітині, який зростає внаслідок набряку і розтягу клітинної мембрани, не зрівноважить осмотичний тиск.

Аномальний
осмос

Аномальний осмос — це перенесення води за одночасної наявності осмотичного й електричного градієнтів.

Фільтрація

Фільтрація — рух рідини через пори перетинки

Швидкість
фільтрації

під дією гідростатичного тиску. Швидкість фільтрації визначають за рівнянням Пуазейля:

$$\frac{dV}{dt} = \frac{\pi R^4 (p_1 - p_2)}{8\eta l} \quad (6.17)$$

Фільтрація відіграє важливу роль у багатьох фізіологічних процесах. Наприклад, утворення первинної сечі в ниркових нефронах відбувається завдяки фільтрації плазми крові під дією кров'яного тиску. Фільтрацією й осмосом пояснюється обмін водою між кров'ю і тканиною.

Осмотичний
тиск

Осмотичний тиск крові людини становить $7.8 \dots 7.8 \cdot 10^5$ Па. Цей тиск створюється сумою тисків усіх розчинених у плазмі крові речовин. Особливе значення водного обміну між кров'ю і тканиною рідиною має тиск, зумовлений високомолекулярними речовинами — білками. Ця частина осмотичного тиску називається онкотичним тиском. Онкотичний тиск набагато менший від осмотичного, але відіграє основну роль у потраплянні води у кров з тканинної рідини. Онкотичний тиск крові людини становить 30 мм рт. ст., а тканинної рідини і лімфи — 10 мм рт. ст. Під впливом цієї різниці тисків вода надходить з лімфи у кров. Проте водночас з градієнтом онкотичного тиску між кров'ю і лімфою існує градієнт гідростатичного тиску, зумовлений роботою серця. На артеріальному кінці капіляра гідростатичний тиск становить 30 мм рт. ст., на центральній його ділянці — 20, а на венозному кінці — 10 мм рт. ст. Внаслідок таких перепадів гідростатичного тиску крові в капілярі онкотичний і гідростатичний тиски зрівноважуються лише на центральних ділянках капілярів. Біля артеріального кінця гідростатичний тиск перевищує онкотичний на 10 мм рт. ст., а біля венозного — навпаки (рис. 6.4).

Онкотичний
тиск

Вода на артеріальних ділянках внаслідок фільтрації виходить з кров'яного русла у лімфу і сполучну тканину, а на венозних у результаті осмосу

РОЗДІЛ 6. Біологічні мембрани. Мембранний транспорт

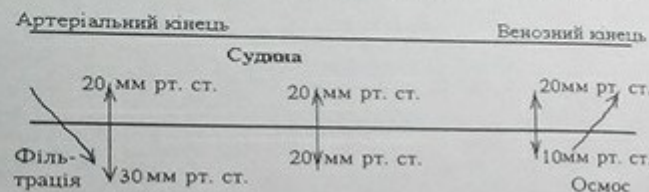


Рис. 6.4. Схема водного обміну між кров'ю і лімфою

надходить з тканини в плазму крові. За нормальних умов ці два процеси зрівноважуються, що відповідає стаціонарному станові. Порушення рівноваги може бути спричинене підвищенням кров'яного або зниженням онкотичного тиску крові внаслідок зменшення сумарного вмісту білків у плазмі або збільшення проникності капілярів. Підвищення кров'яного тиску відбувається при гіпертонії, а зниження онкотичного тиску крові може спостерігатися під час променевої хвороби, шоків, тривалого недоїдання. У таких випадках фільтрація під дією кров'яного тиску переважає над осмосом і розвивається набряк. За наявності набряку тканини зростаючий її гідростатичний тиск компенсує різницю між гідростатичним і онкотичним тисками крові.

6.6. АКТИВНИЙ ТРАНСПОРТ

Пасивний транспорт речовин відбувається в напрямі зменшення електрохімічного градієнта, що спричиняється до вирівнювання концентрації речовин у клітині та середовищі. Проте вміст клітини відрізняється за складом від оточуючого її середовища. Нерівномірний розподіл речовин між клітиною і міжклітинним середовищем не можна пояснити лише пасивним

6.6. Активний транспорт

Активний транспорт

транспорт. Перенесення молекул, іонів, яке відбувається завдяки енергії метаболічних процесів, називають активним транспортом.

Осмотична робота

Клітина виконує концентраційну або осмотичну роботу:

$$A = mRT \ln \frac{c_1}{c_2}$$

Ця робота полягає в накопиченні клітиною речовин, яких мало в середовищі, а з іншого боку — у виведенні в середовище речовин, які в ній є у великих концентраціях. Якщо через мембрану переносяться іони, то виконується робота і проти сил дифузії, і проти сил електричного поля поляризованої мембрани. Тоді загальна робота клітини визначається так:

$$A = mRT \ln \frac{c_1}{c_2} \pm Fmn(\varphi_1 - \varphi_2), \quad (6.18)$$

де F — стала Фарадея; m — кількість перенесених іонів; n — валентність іонів; $\varphi_1 - \varphi_2$ — різниця потенціалів між поверхнями мембрани. Знак (+) або (−) ставлять у рівнянні залежно від знаку іонів, що переносяться.

Білок-переносник

Механізм активного транспорту пояснює наявність спеціальних білків-переносників, які захоплюють молекули речовини і переносять їх на інший бік клітинної мембрани. Ці переносники називаються транспортними АТФазами. Важлива роль належить іонам K^+ і Na^+ , які зумовлюють генерацію біопотенціалів, проведення збудження.

Транспортні АТФази

У клітинну мембрану вмонтовані різні білкові молекули. Деякі з них відіграють роль помпи, яка накачує іони калію всередину клітини, а іони натрію — назовні. Це так звані іонні помпи, які функціонують завдяки енергії АТФ. Енергії, що виділяється внаслідок розпаду однієї молекули АТФ, достатньо для перенесення назовні трьох

Електрогенна
помпа

іонів натрію і внесення всередину клітини двох іонів калію. Таким чином, ця помпа електрогенна. Інтенсивно викачуючи натрій, помпа може помітно гіперполяризувати мембрану; мембранний потенціал може перевищувати на 20 мВ потенціал спокою. Отже, помпа не лише впливає на концентрацію іонів, а й є причиною помітної різниці потенціалів. Робота, яку слід виконати при перенесенні іонів Na^+ і K^+ за функціонування білка-переносника, залежить від мембранного потенціалу та градієнта концентрацій Na^+ і K^+ на мембрані і дорівнює:

$$A = 2RT \ln \frac{[\text{K}^+]_1}{[\text{K}^+]_2} + 3RT \ln \frac{[\text{Na}^+]_2}{[\text{Na}^+]_1} + F n \Delta \phi_m. \quad (6.19)$$

Існують інші помпи, наприклад кальцієва, яка переносить іони кальцію в зовнішнє середовище. Під час цього процесу іон Ca^{2+} обмінюється на два протони. Для функціонування м'язів потрібно багато кальцію. Усередині м'язових клітин є система порожнин і трубочок, утворених внутрішньою мембраною. Ця мембрана покрита молекулами кальцієвої помпи. Концентрація кальцію в порожнинах у розслабленому м'язі в тисячі разів вища, ніж в інших частинах клітин. На перенесення двох іонів Ca^{2+} помпа витрачає одну молекулу АТФ.

Іонні помпи забезпечують різні функції організму: постачання, харчування клітин, підтримання сольового обміну в організмі, регуляцію осмотичних процесів і т. ін.

Електричний транспорт можна використати для видалення деяких речовин із клітини. Наприклад, надлишок Ca^{2+} у клітині шкідливий для неї. Білок-переносник приєднує всередині іон кальцію, а зовні — три іони натрію і переносить кальцій назовні, а натрій — усередину клітини. На відміну від натрій-калієвої помпи, яка

використовує енергію АТФ, цей кальцієвий переносник працює завдяки енергії мембранного потенціалу.

Активний транспорт поділяється на транспорт іонів та органічних речовин (цукрів, амінокислот).

Білок-переносник приєднує на зовнішній поверхні мембрани молекулу цукру й іон натрію, набуваючи додатного заряду. Електричне поле втягує переносник до внутрішньої поверхні мембрани, де він від'єднує цукор і натрій. Після цього білок-переносник знову переходить через мембрану на поверхню, де захоплює нові молекули цукру і натрію. Надлишковий натрій, який накопичується в клітині, виводиться назовні натрієвою помпою.

Великі молекули і частинки речовини можуть проникати в клітину внаслідок ендоцитозу. Відомі три варіанти ендоцитозу. Один з них — фагоцитоз. У цьому випадку з поверхнею клітини зв'язуються частинки або великі комплекси молекул. Їх охоплює мембрана, і вони опиняються в клітині. У результаті фагоцитозу захоплюються бактерії та інші харчові частинки.

Захоплення клітинами міжклітинної рідини відбувається внаслідок піноцитозу і полягає в захопленні мембраною дрібних крапель рідини. Таким чином, усередину клітини потрапляють іони і дрібні молекули, розчинені у краплі рідини.

Третій вид ендоцитозу опосередковується рецепторами — мембранними білками. У рецепторі є ділянка зв'язування, припасована для того чи іншого ліганду — білка або невеликої частинки. Внаслідок опосередкованого рецепторами ендоцитозу в клітину потрапляють найрізноманітніші ліганди.

Кінцевою стадією секреції є екзоцитоз. Завдяки екзоцитозу секретуючі клітини виділяють різні продукти, а саме: нервові терміналі виділяють

Види
активного
транспорту

Ендоцитоз

Фагоцитоз

Піноцитоз

Екзоцитоз

РОЗДІЛ 6. Біологічні мембрани. Мембранний транспорт

медіаторні речовини, клітини травних залоз — ферменти, ендокринні клітини — гормони.

Сумарний процес у живому організмі є градієнтним, що зумовлює зменшення вільної енергії та зростання ентропії. Зменшення вільної енергії компенсується її поповненням з навколишнього середовища, що забезпечує життєдіяльність організму.

Отже, пасивний транспорт відбувається за градієнтами, які виникають внаслідок активного транспорту, а цей транспорт зумовлений градієнтним процесом (гідролізом АТФ).

ПЕРЕВІРТЕ СЕБЕ

Контрольні запитання та завдання

1. Які особливості структурної організації клітинних мембран?
2. Яке значення має проникність біомембран?
3. Якими шляхами відбувається обмін речовин між клітиною і середовищем?
4. За яких умов відбувається пасивний транспорт?
5. Яка відмінність у транспорті незаряджених і заряджених частинок через мембранні системи?
6. Який механізм активного транспорту?

Для кожного виду градієнтів виберіть відповідний вид транспорту речовин та аналітичний вираз процесу

- | | | |
|-----------------------------------|---------------------|--|
| 1. Концентраційний | 1. фільтрація | 1. $\Phi = -UC \frac{dp}{dx}$ |
| 2. Осмотичний | 2. електроосмос | 2. $\Phi = -D \frac{dc}{dx}$ |
| 3. Електричний | 3. аномальний осмос | 3. $\frac{dm}{dt} = KS(p_1 - p_2)$ |
| 4. Градієнт гідростатичного тиску | 4. дифузія | 4. $\frac{dv}{dt} = \frac{\pi R^4 (p_1 - p_2)}{8\eta e}$ |
| | 5. осмос | 5. $\frac{dm}{dt} = -DS \frac{dc}{dx}$ |

Медицина і фізика: елементи фахової компетентності

Доповніть речення

1. Клітинна мембрана складається з ... і утримується ця система ... силами.
2. Основними фізичними властивостями біомембран є ...
3. Мембрана — це динамічна рідкокристалічна структура, тому що:
1) ... ; 2) ...
4. Речовина переноситься через клітинну мембрану внаслідок ... , а вода — ...

Задачі

1. Між внутрішньою частиною клітини і зовнішнім розчином існує різниця потенціалів приблизно 80 мВ. Вважаючи, що електричне поле всередині мембрани однорідне і її товщина 8 нм, визначіть напруженість цього поля.
1) 10^4 В/м;
2) 10^7 В/м;
3) $5 \cdot 10^6$ В/м;
4) $4 \cdot 10^6$ В/м;
5) 10^6 В/м.
2. Мембрану з електричної точки зору можна моделювати паралельно сполученими ємністю (конденсатор) і двома джерелами струму (калієвий і натрієвий), які мають протилежні е. р. с. і внутрішні опори R_1 і R_2 . Ці опори змінні і визначаються калієвою і натрієвою провідностями. Чим визначається потенціал спокою?
1) калієвим струмом;
2) натрієвим струмом;
3) однаковою спрямованістю калієвого і натрієвого струмів;
4) протилежною спрямованістю калієвого і натрієвого струмів;
5) зрівноваженістю калієвого і натрієвого струмів.

МЕДИЦИНА І ФІЗИКА: ЕЛЕМЕНТИ ФАХОВОЇ КОМПЕТЕНТНОСТІ

Клітинна будова тканини дає змогу розмежовувати живе від неживого, аналізувати взаємодію клітин із середовищем і між собою, забезпечувати поділ вмісту клітини на окремі

фази — компартменти. Усі ці функції виконують біологічні мембрани. Ефективне виконання біологічними мембранами своїх функцій під час метаболізму є можливим завдяки властивостям їхніх компонент.

Мембрана — це динамічна рідкокристалічна структура у вигляді бімолекулярного шару ліпідів, з обох боків вкритого білковими молекулами (периферичні білки) і пронизаного наскрізь теч білками (інтегральними).

Основними фізичними властивостями клітинної мембрани, які визначають її проникність, роботу мембранних ферментів та рецепторів, є:

- наявність поверхневого заряду та зумовлена ним зміна потенціалу на межі мембрана-водне середовище;
- мікров'язкість.

Обмін речовиною та енергією між клітиною і середовищем відбувається завдяки проникності мембрани.

Деформація шару фосfolіпідів зумовлює поляризацію, а виникаюче внаслідок цього електричне поле полегшує транспорт іонів через мембрану.

Пасивний транспорт речовин відбувається завдяки наявності градієнтів. Речовина переноситься в результаті дифузії, вода — осмосу, аномального осмосу, фільтрації.

Активний транспорт відбувається проти електрохімічного градієнта і здійснюється клітиною завдяки енергії метаболічних процесів. Сумарний процес у живому організмі є градієнтним, що спричиняється до зменшення вільної енергії та зростання ентропії. Зменшення вільної енергії компенсується надходженням її з середовища, що забезпечує життєдіяльність організму.

Порушення транспорту речовин через біологічні мембрани зумовлює різні патології. Ефективність дії лікарських препаратів залежить від проникності клітинної мембрани.

Процеси метаболізму, генерація біопотенціалів, поширення нервового імпульсу теж пов'язані з транспортом речовин через клітинні мембрани.

ФРЕЙМ ДОДАТКОВОЇ ІНФОРМАЦІЇ

Еквівалентна електрична схема клітинної мембрани — це паралельно сполучені опір і ємність (рис. 6.5).

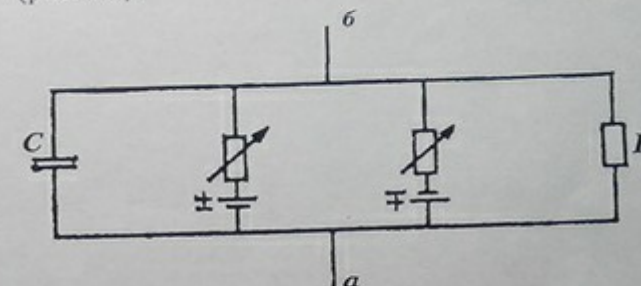


Рис. 6.5. Еквівалентна електрична схема клітинної мембрани: а — міжклітинне середовище, б — цитоплазма

Визначено, що питома ємність мембрани усіх видів клітин становить приблизно 1 мкФ/см^2 , а питомий опір протоплазми — близько $100 \text{ Ом} \cdot \text{см}$. Окрім цього, виявлено, що питомий опір мембран різних клітин відрізняється. Це пояснюється тим, що опір мембрани визначається молекулами білка, які вмонтовані в рідкий ліпідний шар і "плавають" у ньому, пронизуючи мембрану наскрізь. Ці молекули в різних клітинах відрізняються кількістю і властивостями, тому і різний питомий опір.

Питома ємність мембран різних клітин однакова. Вона визначається ліпідним шаром, який можна розглядати як діелектрик, розміщений між двома пластинами конденсатора. Ємність кон-

денсатора дорівнює:

$$C = \frac{\epsilon \epsilon_0 S}{d},$$

де ϵ — діелектрична проникність мембрани; S — її площа; d — товщина.

Оскільки і товщина, і діелектрична проникність біліпідних шарів майже однакова в різних клітинах, то і питома ємність однакова.

розділ 7

БІОЕЛЕКТРИЧНІ ПОТЕНЦІАЛИ

ВСТУП

Електричні властивості виявляються в діяльності нервової, м'язової, залозової та інших фізіологічних процесів, що відбуваються в організмі. Електричні сигнали можуть бути локалізовані в одній частині організму або передаватися від однієї частини до іншої.

Електрична активність — це властивість організму, що проявляється в вивченні електричних явищ у живих організмах. Це місце в біофізиці.

функціонування організму. Електричні сигнали можуть бути локалізовані в одній частині організму або передаватися від однієї частини до іншої. Електрична активність — це властивість організму, що проявляється в вивченні електричних явищ у живих організмах. Це місце в біофізиці.

Опрацювавши матеріал цього розділу, ви маєте вміти:

- ✓ пояснити значення біоелектричних потенціалів для дослідження функціонування клітин;
- ✓ назвати й охарактеризувати основні види потенціалів, які зумовлюють виникнення біоелектричних потенціалів;
- ✓ записати формулу Нернста та проінтерпретувати її;
- ✓ описати виникнення біопотенціалів клітин у стані спокою;
- ✓ пояснити механізм генерації потенціалу дії;
- ✓ охарактеризувати особливості поширення збудження нервовими волокнами.

7.1. ВИДИ ПОТЕНЦІАЛІВ

Біоелектричні потенціали

Біоелектричні потенціали зумовлені потенціалами, що переважно виникають внаслідок нерівномірного розподілу іонів. Такими потенціалами є дифузійні, мембранні та фазові.

Дифузійні потенціали

Дифузійні потенціали виникають на межі двох середовищ з різною рухливістю іонів або на межі двох розчинів одного й того ж електроліту з різною концентрацією.

Якщо в посудину з концентрованим розчином $ZnSO_4$ обережно налити слабкий розчин тієї ж солі, то іони Zn^{2+} та SO_4^{2-} почнуть дифундувати через межу розподілу і переносити електричні заряди. Однак швидкість дифузії іонів буде різною:

$$v = \sqrt{\frac{3kT}{m}} \quad (7.1)$$

Маса іона цинку менша, ніж маса іона SO_4^{2-} , тому іони цинку випереджають іони кислотного залишку під час їх дифузії через межу як вгору, так і вниз. Проте концентрація нижнього розчину вища, і загалом знизу вгору буде перенесено більше іонів цинку, а на межі поділу виникне подвійний електричний шар. Додатний заряд зосередиться з боку менш концентрованого розчину. Між двома цими розчинами виникає дифузійна різниця потенціалів:

$$\varphi = \frac{RT}{ZF} \cdot \frac{U-V}{U+V} \ln \frac{c_1}{c_2} \quad (7.2)$$

де U і V — відповідно рухливості катіонів та аніонів; c_1 і c_2 — концентрації розчинів.

Якщо ці два розчини розділені між собою мембраною, тобто поруватою перегородкою, проникною лише для іонів одного виду, то біопотенціали називають мембранними. Причиною виникнення таких біопотенціалів може бути різниця в діаметрах іонів, внаслідок чого великі іони не пройдуть через пори мембрани. Можливе також електричне відштовхування іонів одного

знаку зарядженими кінцями дипольних молекул, що розміщені на поверхні мембран. Якщо, наприклад, мембрана не пропускає аніони, то рухливість їх під час дифузії можна вважати рівною нулеві, і тоді:

$$\frac{U-V}{U+V} = \frac{U}{U} = 1. \quad (7.3)$$

Рівняння
Нерста

У цьому випадку рівняння для мембранного потенціалу матиме вигляд:

$$\phi = \frac{RT}{ZF} \ln \frac{c_1}{c_2}. \quad (7.4)$$

Мембранні
потенціали

Це рівняння Нерста. Мембранні потенціали можуть бути досить великими (50...55 мВ). Згідно зі сучасними уявленнями потенціали спокою, ушкодження, дії є за природою мембранними потенціалами.

Фазові
потенціали

Фазові потенціали виникають на межі двох фаз, які не змішуються. Такі потенціали виникають у клітинах на межі поділу різних фаз (компарментів). За величиною вони незначні і визначаються також за формулою Нерста.

7.2. ПОТЕНЦІАЛ СПОКОЮ

Основною причиною появи біоелектричних потенціалів є неоднакова проникність для різних іонів і виникнення внаслідок цього несиметричного розподілу іонів з обох боків мембрани.

Причини нерівномірності розподілу іонів та вплив на потенціал спокою можуть бути різними в різних клітинах.

Основні іони, які перебувають у великих кількостях у цитоплазмі клітини та в зовнішньому середовищі, — це іони K^+ , Na^+ , Cl^- та іони великого діаметра, наприклад аніони амінокислоти R^- .

Нехай усередині клітини (В) є іони K^+ і R^- , а зовні (З) — лише іони K^+ , Cl^- . Іони калію і хлору

дифундують через мембрану в обох напрямках, а іон R^- залишається всередині клітини (рис. 7.1).

Однак умови дифузії для іонів калію і хлору різні, тому що дифузії останніх зі зовнішнього середовища в клітину перешкоджає від'ємний заряд аніонів R^- . Внаслідок цього концентрації іонів калію та хлору зовні і всередині клітини будуть неоднаковими.

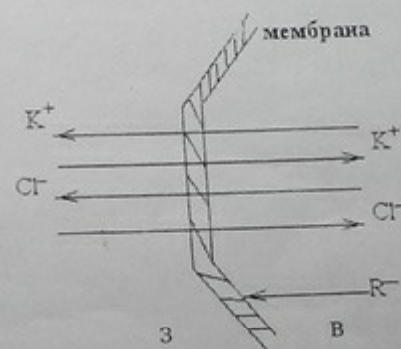


Рис. 7.1. Виникнення потенціалу спокою клітини

Рівновага
Доннана

Рівновага, що встановлюється в системі (рівновага Доннана), полягає в тому, що добуток концентрацій дифундуючих іонів з обох боків мембрани, тобто ззовні (З) і всередині (В), має бути однаковим:

$$[K^+]_z [Cl^-]_z = [K^+]_b [Cl^-]_b, \quad (7.5)$$

або

$$\frac{[K^+]_z}{[K^+]_b} = \frac{[Cl^-]_b}{[Cl^-]_z} \quad (7.6)$$

Рівновага Доннана встановлюється між клітиною і навколишнім середовищем, якщо клітинна мембрана добре пропускає неорганічні іони, але не пропускає нуклеїнові кислоти та інші великі

Потенціал спокою

органічні іони. Рівновага Доннана найбільш характерна для мертвих клітин та клітин з послабленим метаболізмом. Для більшості клітин нерівноважний розподіл іонів створюється внаслідок активного транспорту іонів через мембрану транспортними АТФазами. Різниця концентрацій іонів усередині і ззовні клітин зумовлює виникнення потенціалу спокою на цитомембрані.

Різницю потенціалів між зовнішньою та внутрішньою поверхнями мембрани під час фізіологічного спокою клітини називають потенціалом спокою.

Аніони, для яких мембрана непроникна, концентруються біля внутрішньої її поверхні, створюючи від'ємний заряд, яким вони притягають зі зовнішнього середовища катіони калію, утворюють додатно заряджений шар на зовнішній поверхні мембрани. Наслідком цього є виникнення різниці потенціалів, яка визначається величиною мембранного потенціалу:

$$\varphi_M = \frac{RT}{ZF} \ln \frac{c_1}{c_2}, \quad (7.7)$$

де c_1/c_2 — відношення концентрацій іонів калію. Якщо температура клітини становить 20°C , а валентність іонів дорівнює одиниці, то, перевівши логарифм натуральний у десятковий, отримаємо:

$$\varphi_M = -58 \ln \frac{[K^+]_B}{[K^+]_Z} \text{ (мВ)}, \quad (7.8)$$

Таким чином, наявність градієнта концентрацій іонів калію і хлору з обох боків мембрани призводить до виникнення біоелектричного потенціалу спокою, який є характерною особливістю живої клітини і становить близько 90 мВ.

Окрім калію, на виникнення потенціалів спокою впливають ще й інші іони. Наприклад,

різниця потенціалів, що виникає між ушкодженими та здоровими ділянками тканини, зумовлена градієнтом концентрацій водневих іонів. Важливою є роль іонів Na^+ . У біологічних рідинх іонів Na^+ є багато, але їхнє значення для виникнення біопотенціалів відрізняється від значення іонів K^+ . Усі живі клітини вміщують у 30 разів більше іонів калію, ніж їх є у міжклітинному середовищі, а іонів Na^+ у клітині в 10 разів менше, ніж поза клітиною. Така різниця зумовлена різним ефективним діаметром іонів калію та натрію. Окрім цього, можна вважати, що, проникаючи всередину клітини, іони натрію виштовхуються з неї завдяки особливому механізмові, який називається натрієвою помпою. Проте невелика кількість іонів натрію все ж потрапляє у клітину, дещо зменшуючи потенціал спокою.

Через клітинну мембрану дифундують також іони хлору, концентрація яких для більшості тканин вища в міжклітинному середовищі, ніж у клітині. Це також впливає на загальну величину мембранного потенціалу. Тому для точнішого визначення потенціалу використовують рівняння стаціонарного потенціалу Гольдмана-Ходжкіна-Каца:

Рівняння Гольдмана-Ходжкіна-Каца

$$\varphi = \frac{RT}{F} \ln \frac{P_K[K^+]_B + P_{Na}[Na^+]_B + P_{Cl}[Cl^-]_Z}{P_K[K^+]_Z + P_{Na}[Na^+]_Z + P_{Cl}[Cl^-]_B}, \quad (7.9)$$

де P_K , P_{Na} , P_{Cl} — коефіцієнти проникності для іонів калію, натрію та хлору; $[K^+]_B$, $[Na^+]_B$, $[Cl^-]_Z$ — активності цих іонів всередині (B) та ззовні (Z) клітини.

З'ясовано, що в стані спокою проникність іонів K^+ істотно більша, ніж Na^+ і Cl^- , а саме: для аксона кальмара $P_K : P_{Na} : P_{Cl} = 1 : 0,04 : 0,45$ (рис. 7.2). Це підтверджує основну роль іонів K^+ у генерації потенціалу спокою.

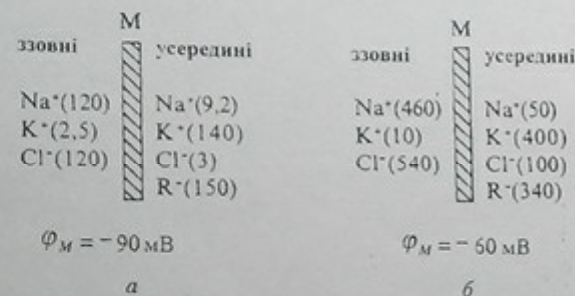


Рис. 7.2. Розподіл іонів у м'язових волокнах жаби (а) та в аксона кальмара (б): у дужках зазначена концентрація іонів, мМ/л

Швидкість зменшення мембранного потенціалу до критичного значення залежить від різниці потенціалу між збудженими й незбудженими ділянками і від кабельних властивостей волокна: ємності та опору мембран, ємності аксоплазми і середовища.

Залежно від типу клітин та умов їх перебування може переважати один із названих раніше механізмів виникнення мембранного потенціалу спокою, а саме:

- стаціонарний потенціал Гольдмана виникає внаслідок неоднакової концентрації катіонів і аніонів усередині і ззовні клітини, яка підтримується роботою мембранних pomp. Рівняння Гольдмана точно описує потенціал спокою в нервових волокнах;
- потенціал, безпосередньо пов'язаний з роботою електрогенної помпи, виникає внаслідок активної роботи помпи і великого електричного опору мембрани, щоб струм, зумовлений активним транспортуванням, міг дорівнювати струму витоку за достатньо великого потен-

ціалу. Цей механізм характерний для нервових клітин;

- якщо проникність мембрани для будь-якого іона істотно перевищує її проникність для інших, то виникає рівноважний потенціал Нернста, характерний для нервових і м'язових клітин і близький до калієвого потенціалу;
- доннанівський потенціал виникає, коли наявна висока концентрація непроникаючих іонів у клітині і висока проникність катіонів і аніонів, які входять до складу електроліту оточуючого середовища. Доннанівська рівновага іонів хлору створює потенціал на мембранах еритроцитів.

7.3. ПОТЕНЦІАЛ ДІЇ

Потенціал дії

У клітині внаслідок збудження виникає потенціал дії, який виявляється у швидкій зміні різниці потенціалів з обох боків клітинної мембрани. Потенціал дії спричиняє хвилю електричної активності, що поширюється нервовим або м'язовим волокном і відіграє роль переносника інформації або сигналу.

Причина цього явища полягає в тому, що дія на ділянку клітинної мембрани будь-яким чинником (механічним, тепловим, електричним) з силою, яка переважає певну межу, зумовлює відкриття натрієвих іонних каналів, і проникність цієї ділянки клітинної мембрани для іонів натрію зростає в сотні разів, тоді як для іонів калію — залишається незмінною. Внаслідок різниці концентрацій усередину клітини йде потік позитивно заряджених іонів натрію, які зменшують різницю потенціалів з обох боків мембрани. Це, у свою

чергу, сприяє подальшому проникненню в клітину іонів натрію, які створюють на внутрішній поверхні мембрани, на ділянці дії чинника, позитивний заряд. Цей процес називається деполяризацією.

Судячи з результатів досліджень, для мембрани аксона кальмара в цей час відношення коефіцієнтів проникності $P_K : P_{Na} : P_{Cl} = 1 : 20 : 0,45$. Якщо порівняємо його з таким співвідношенням для стану спокою: $P_K : P_{Na} : P_{Cl} = 1 : 0,04 : 0,45$, то побачимо, що проникність іонів натрію зросла в 500 разів. Це підтверджує механізм виникнення потенціалу дії надходженням іонів Na^+ у клітину.

Загальна зміна мембранного потенціалу внаслідок збудження складається з потенціалу спокою й потенціалу збудження:

$$\varphi = \frac{RT}{ZF} \left[\ln \frac{P_K [K^+]_в}{P_K [K^+]_з} + \ln \frac{P_{Na} [Na^+]_з}{P_{Na} [Na^+]_в} \right]. \quad (7.10)$$

Зростання проникності мембрани для іонів натрію триває короткий час, після чого вона зменшується, але водночас зростає її проникність для іонів калію, що сприяє відновленню потенціалу спокою. Це — фаза реполяризації. Тривалість потенціалу дії становить приблизно 2 мс, а швидкість його поширення — 100 м/с (рис. 7.3).

Наявність біоелектричних потенціалів є характерною ознакою життєдіяльності клітин, тому дія зовнішнього електричного поля на клітину не може не впливати на характер перебігу в ній життєвих процесів.

Окрім потенціалів, що виникають у клітинах, слід зазначити існування метаболічних потен-

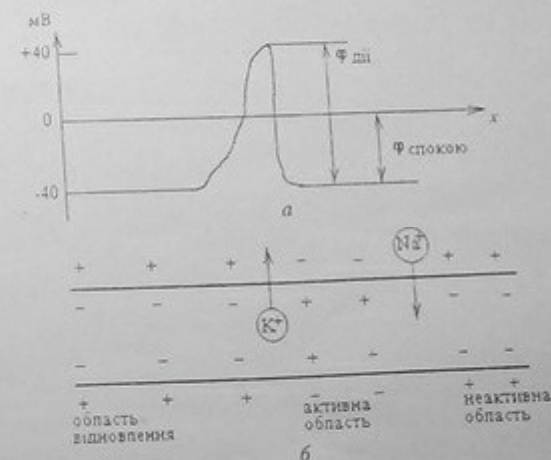


Рис. 7.3. Зміна проникності аксона нейрона (а) та відповідна зміна потенціалу на його мембрані (б)

Метаболічний потенціал

ціалів, зумовлених процесами метаболізму в організмі, тобто порушення обміну речовин. Обмінні реакції, пов'язані з перерозподілом електронів, виникають між протилежними поверхнями шкіри, стінок кишок тощо. Величина метаболічних потенціалів перебуває в межах 50...100 мВ. Позитивний потенціал створюється на тій частині тканини, де процеси метаболізму більш інтенсивні.

Вивчення явищ, пов'язаних з виникненням біоелектричних потенціалів як в окремих клітинах, так і в цілому живому організмі, відіграє вирішальну роль у біофізиці і клінічній практиці.

Провідність мембрани нервової клітини визначається також білками, які утворюють пори. Через пори можуть проходити іони калію, тому вони називаються калієвими іонними каналами. Пори, через які проходять іони натрію, назива-

Пори

Натрієвий іонний канал

ються натрієвими іонними каналами.

На першій стадії деполяризації основну роль відіграють потенціалозалежні натрієві канали. Провідність потенціалозалежних каналів контролюється величиною мембранного потенціалу. Електричний сигнал різко збільшує проникність мембрани для іонів натрію, відкриваючи натрієві канали. Іонний канал — це електрично керована транспортна система, білкова макромолекула, вбудована в мембранну систему.

Канал складається з трьох частин: транспортної системи, системи керування та пристрою інактивації. Транспортна система — це водяна пора, вистелена всередині гідрофільними групами. На зовнішній поверхні мембрани вона має ділянку, де відбувається розподіл іонів — електричний фільтр. Для регулювання їхнього потоку відповідно до зміни мембранного потенціалу слугує система керування. Регулювання забезпечується так званими воротами, розміщеними біля краю пори з внутрішнього боку клітини. Зміна електричного поля спричиняє конформаційні перебудови цієї частини каналу, що зумовлюють відкриття або закриття пори, яка керує проникненням іонів.

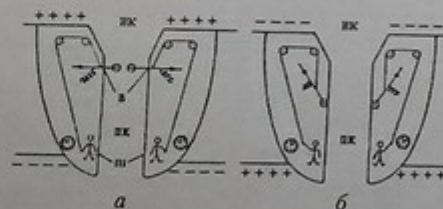


Рис. 7.4. Схема роботи іонного каналу: а — канал закритий; б — канал відкритий; ВК — вхід у канал; ПК — просвіт каналу, через який проходять іони; В — ворота каналу з негативно зарядженою групою, яка реагує на зміну потенціалу на мембрані; ПІ — пристрій інактивації, що закриває канал через деякий час після відкриття воріт

Ворота і пристрій інактивації (рис. 7.4) розміщені на різних ділянках каналу. Вважають, що ворота каналів — це заряджена група атомів, яка може зміщуватися в електричному полі, відкриваючи при цьому шлях для проходження іонів калію або натрію.

Іонним каналом натрій, концентрація якого в середовищі вища, надходить у клітину. При цьому нейтралізується негативний заряд на внутрішній поверхні мембрани (деполяризація). Зменшення мембранного потенціалу зумовлює відкриття дедалі більшої кількості каналів. Активация каналу супроводжується зміною його конформації. Деполяризація зумовлює виникнення іншого стану каналу — інактивованого. На цій стадії він не пропускає іони і не реагує на мембранний потенціал.

У цей час у мембрані аксона відкриваються потенціалозалежні калієві канали. Їх функціонування визначає стадію реполяризації мембрани, плин іонів калію в зовнішнє середовище, за градієнтом концентрації відновлює початковий заряд усередині клітини і мембранний потенціал, що зумовлює закриття натрієвих каналів. При цьому вони не пропускають іони, але можуть відкритися під час змін електричного сигналу.

Таким чином, проведення електричного сигналу полягає в поширенні процесу деполяризації-реполяризації вздовж усього аксона до наступного нейрона.

7.4. ПОШИРЕННЯ ЗБУДЖЕННЯ

Поширення потенціалу дії зумовлене виникненням локальних струмів, які циркулюють між збудженою і незбудженою ділянками клітини.

У стані спокою на зовнішній поверхні мембрани є надлишковий позитивний заряд, а на внутрішній — негативний (рис. 7.5). Під час збудження відбувається перезарядження мембрани,

Локальний
струм

внаслідок чого між збудженою і незбудженою ділянками поверхні мембрани виникає різниця потенціалів. Вона зумовлює появу між цими ділянками локальних струмів, які йдуть на поверхню від незбудженої ділянки до збудженої, а всередині клітини — навпаки.

Локальний струм подразнює наступні незбуджені ділянки, спричиняючи збільшення проникності мембрани. Потенціал спокою зменшується. Коли деполяризація сягає критичного значення, на цих ділянках виникає потенціал дії, а на ділянках, які були збудженими в цей час, відбувається реполяризація.

Знову збуджена ділянка набуває від'ємного заряду; виникаючий локальний струм подразнює наступну ділянку. Цей процес повторюється, і таким чином збудження поширюється клітиною.

У нервовій системі імпульси поширюються в одному напрямі, оскільки синапси мають односторонню провідність.

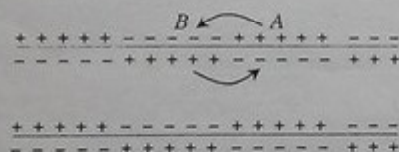


Рис. 7.5. Схема поширення збудження по нервовому волокну

Швидкість поширення потенціалу дії визначається переважно часом, потрібним для критичної деполяризації мембрани. Тоді

$$\Delta\varphi = \frac{\Delta q}{C}, \quad (7.11)$$

де Δq — заряд, необхідний для деполяризації мембрани на $\Delta\varphi$; C — ємність мембрани.

Час, протягом якого заряд мембрани зміниться на Δq , а потенціал — на $\Delta\varphi$, дорівнює:

$$t = \frac{\Delta q}{I}, \quad (7.12)$$

де I — локальний струм.

Оскільки

$$\Delta q = C\Delta\varphi, \quad (7.13)$$

то час дорівнює:

$$t = \frac{C\Delta\varphi}{I}. \quad (7.14)$$

Струм визначають за законом Ома:

$$I = \frac{U}{R}, \quad (7.15)$$

де U — різниця потенціалів між збудженою і незбудженою ділянками мембрани; R — опір усіх ділянок, якими проходить локальний струм, тобто сумарний опір мембрани, цитоплазми і позаклітинної рідини.

Підставивши формулу (7.15) у формулу (7.14), отримаємо:

$$t = \frac{\Delta\varphi \cdot CR}{U}. \quad (7.16)$$

Оскільки $\Delta\varphi$ і U — сталі величини, то $\Delta\varphi/U = k$. Тоді

$$t = kCR. \quad (7.17)$$

Добуток RC називають сталою часу мембрани. Швидкість поширення збудження обернено пропорційна сталій часу.

Поширення збудження нервовими волокнами залежить від наявності чи відсутності в них мієлінових оболонок, які через 1...3 мм перериваються з утворенням перехоплень Ранв'є. Мієлін — ізолятор, тому локальні струми через мієлінові оболонки проходити не можуть, а циркулюють між перехопленнями Ранв'є. Якщо яке-небудь перехоплення блокується, то імпульс йде не через нього, а через наступне. Проте, якщо два перехоплення заблоковані, наприклад, анестетиком, то імпульс далі не поширюється.

Мієлінова
оболонка
Перехоплен-
ня Ранв'є

ПЕРЕВІРТЕ СЕБЕ

Контрольні запитання та завдання

1. Які величини характеризують електричне поле?
2. Яка величина є силовою характеристикою поля?
3. Що є енергетичною характеристикою поля?
4. Внаслідок чого виникають біоелектричні потенціали?
5. Поясніть механізм виникнення біоелектричних потенціалів.
6. Що називається потенціалом спокою?
7. Затишіть формулу Нернста і проінтерпретуйте її.
8. Як виникає потенціал дії?
9. Як поширюється збудження по нервовому волокну?

Виберіть правильну відповідь

1. Біоелектричні потенціали виникають внаслідок:
1) різної концентрації іонів з обох боків клітинної мембрани;
2) однакової концентрації іонів Ca^{2+} і Cl^{-} ;
3) різної концентрації іонів Na^{+} і Cl^{-} ;
4) різної концентрації іонів Ca^{2+} і K^{+} ;
5) дифузії іонів.
2. Одиницею вимірювання біопотенціалів є:
1) В; 2) А/м; 3) В/м; 4) Вт; 5) Кл/Дж.
3. Головну роль у генерації потенціалу дії відіграють іони:
1) Ca^{2+} ; 2) Cl^{-} ; 3) K^{+} ; 4) Na^{+} ; 5) K^{+} і Na^{+} .
4. Мембранний потенціал визначають за формулою Нернста:
1) $\varphi_m = \frac{R}{ZF} \frac{C_1}{C_2}$; 2) $\varphi_m = \frac{RT}{ZF} \cdot \ln \frac{C_1}{C_2}$; 3) $\varphi_m = \frac{ZF}{RT} \cdot \ln \frac{C_1}{C_2}$;
4) $\varphi_m = \frac{ZF}{RT} \frac{C_1}{C_2}$; 5) $\varphi_m = \frac{F}{ZRT} \cdot \ln \frac{C_1}{C_2}$.
5. Мембрану з електричної точки зору можна моделювати паралельно сполученими ємністю (конденсатор) та двома джерелами струму (калієвий та натрієвий), які мають протилежні е.р.с. і внутрішні опори R_K і R_{Na} . Ці опори змінюються і

визначаються калієвою і натрієвою провідностями. Чим визначається потенціал спокою?

- 1) калієвим струмом;
- 2) натрієвим струмом;
- 3) однаковою спрямованістю калієвого і натрієвого струмів;
- 4) протилежною спрямованістю калієвого і натрієвого струмів;
- 5) зрівноваженістю калієвого і натрієвого струмів.

Завдання

1. Визначіть різницю потенціалів між початковою і кінцевою точками на траєкторії електрона в електричному полі, якщо його швидкість збільшилась від 10^6 до $3 \cdot 10^6$ м/с.
2. Якої швидкості може набути електрон, який перебуває у стані спокою, якщо прискорююча різниця потенціалів становить 1000 В?
3. Градієнт потенціалу електричного поля між двома паралельними, близько розташованими одна від одної і рівномірно зарядженими пластинами дорівнює 100 В/см. Визначіть величину заряду на пластині, якщо площа пластини становить 200 см².
4. Потенціал спокою нерва кінцівки крока — 89 мВ. Визначіть концентрацію іонів калію всередині нерва, якщо ззовні вона дорівнює 12 мМ/л. Прийняти температуру рівною 20° С.
5. Відомо, що у стані спокою провідність іонів K^{+} (g_K) приблизно у 23 рази більша, ніж провідність Na^{+} (g_{Na}). Визначіть потенціал спокою.

МЕДИЦИНА І ФІЗИКА: ЕЛЕМЕНТИ ФАХОВОЇ КОМПЕТЕНТНОСТІ

Під час функціонування клітин і тканин виникають електричні поля, енергетичною характеристикою яких є різниця потенціалів (біоелектричні потенціали).

Біопотенціали — це переважно потенціали, зумовлені нерівномірним розподілом іонів між клітиною і середовищем.

Біопотенціали пов'язані з метаболічними процесами та фізіологічним станом клітин, а тому є чутливим показником змін у клітинах внаслідок патології.