

ЕЛЕКТРИЧНІ МЕМБРАННІ ПОТЕНЦІАЛИ СПОКОЮ З УРАХУВАННЯМ ТЕМПЕРАТУРНИХ ГРАДІЄНТІВ

С. П. Самко, О. В. Чалий

*Київський національний університет імені Тараса Шевченка, кафедра молекулярної фізики,
просп. Глушкова, 6, Київ, 03127, Україна*

*Національний медичний університет імені О. О. Богомольця, кафедра медичної та біологічної фізики,
бульв. Шевченка, 13, Київ, 01160, Україна*

(Отримано 6 червня 2002 р.)

Вивчено вплив температурних градієнтів на стаціонарний мембранний потенціал, який є найважливішим електричним потенціалом спокою. Досліджено температурну й концентраційну залежності електричного мембранного потенціалу для неізотермічних умов. Проаналізовано залежність електричного потенціалу спокою від градієнта температури й термодифузійних характеристик. Отримано чисельні оцінки впливу термодифузійних ефектів на значення електричних мембранних потенціалів спокою.

Ключові слова: електричний мембранний потенціал, клітинна мембрана, градієнт температури, термодифузія.

PACS number(s): 05.70.Ln, 87.10.+e

Багато життєво важливих процесів пов'язані з електричними властивостями біологічних мембран. Найважливішою різницею електричних потенціалів по обидва боки біомембран, тобто мембранного потенціалу, є однією з найважливіших властивостей живих клітин. На мембрані нормально функціонуючої незбудженої клітини існує так званий потенціал спокою. Він зумовлений різницею концентрацій йонів по обидва боки мембрани, а також різною проникністю мембрани для різних йонів. Залежність мембранного потенціалу спокою від концентрації різних неорганічних йонів вивчали Гольдман, Ходжкін і Катц. Відповідний потенціал, який вони встановили, називається стаціонарним мембранним потенціалом, або потенціалом Гольдмана-Ходжкіна-Катца (див. [1–4]):

$$\phi_{\text{stat}} = \frac{RT}{F} \ln \frac{P_{\text{K}}[\text{K}]_i + P_{\text{Na}}[\text{Na}]_i + P_{\text{Cl}}[\text{Cl}]_e}{P_{\text{K}}[\text{K}]_e + P_{\text{Na}}[\text{Na}]_e + P_{\text{Cl}}[\text{Cl}]_i}, \quad (1)$$

де $\phi_{\text{stat}} = (\phi_e - \phi_i)_{\text{stat}}$ — різниця електричних потенціалів між зовнішнім та внутрішнім середовищем клітини; $[\text{K}]_i$, $[\text{Na}]_i$, $[\text{Cl}]_i$ — концентрації відповідних йонів усередині клітини; $[\text{K}]_e$, $[\text{Na}]_e$, $[\text{Cl}]_e$ — концентрації цих йонів у зовнішньому розчині; P_{K} , P_{Na} , P_{Cl} — проникності мембрани для відповідних йонів; R — газова стала; F — число Фарадея; T — абсолютна температура.

Вираз (1) справедливий лише в тому разі, коли на біологічній мембрані є градієнти концентрацій цих йонів і, відповідно, градієнт потенціалу електричного поля. Сьогодні в медицині широко застосовують методи гіпер- та гіпотермії. В таких випадках ізотермічні умови в клітинних структурах порушуються. У цій статті, враховуючи наявність градієнта температури на біологічній мембрані, отримаємо вираз для стаціонарного мембранного потенціалу, який є най-

важливішим реальним потенціалом спокою на мембранах клітин.

Умова стаціонарності означає, що сумарна густина струму, зумовлена потоками всіх йонів через мембрану, дорівнює нулеві, тобто

$$\mathbf{j}_{\text{sum}} = \sum_n \mathbf{j}_n = 0. \quad (2)$$

Зауважимо, що кожна окрема величина \mathbf{j}_n загалом відмінна від нуля. Саме цією обставиною стаціонарний потенціал відрізняється від рівноважного потенціалу Нернста, умовою якого є рівність нулеві потоку лише одного певного сорту йонів. Будемо враховувати лише одновалентні йони калію, натрію та хлору. Тоді умова стаціонарності, яка описує йонні струми натрію Na^+ і хлору Cl^- , направлені в клітину, і струм йонів калію K^+ — із клітини назовні, матиме такий вигляд:

$$\mathbf{j}_{\text{sum}} = \mathbf{j}_{\text{K}} + \mathbf{j}_{\text{Na}} + \mathbf{j}_{\text{Cl}} = 0, \quad (3)$$

де $\mathbf{j}_{\text{K}} = e\mathbf{I}_{\text{K}}$, $\mathbf{j}_{\text{Na}} = e\mathbf{I}_{\text{Na}}$, $\mathbf{j}_{\text{Cl}} = -e\mathbf{I}_{\text{Cl}}$, e — величина елементарного заряду, а \mathbf{I}_{K} , \mathbf{I}_{Na} , \mathbf{I}_{Cl} — потоки відповідних йонів через мембрану.

У статті [5] отримано вираз для пасивного потоку йонів через біомембрану при наявності відразу трьох термодинамічних сил, пов'язаних з градієнтами концентрації, потенціалу електричного поля й температури:

$$I = \tilde{\psi} P \frac{C_e \exp \tilde{\psi} - C_i}{1 - \exp \tilde{\psi}}. \quad (4)$$

Тут P — коефіцієнт проникності мембрани для цього сорту йонів; C_e, C_i — концентрації цих йонів зовні та всередині клітини; $\tilde{\psi}$ — узагальнений безрозмірний мембранний потенціал ($\tilde{\psi} = \psi - \sigma\Delta T$, де $\psi = \frac{zF}{RT}(\phi_e - \phi_i)$ — безрозмірний мембранний потенціал, σ — коефіцієнт Соре для цього сорту йонів, $\Delta T = T_i - T_e$ — різниця температур між внутрішнім та зовнішнім середовищем клітини; z — валентність цього сорту йонів).

У неізотермічних умовах потоки йонів калію I_K й натрію I_{Na} описуються виразом (4). Розгляньмо їх докладніше з урахуванням виразу для узагальненого безрозмірного потенціалу:

$$I_K = (\psi - \sigma_K \Delta T) P_K \times \frac{[K]_e \exp(\psi) \exp(-\sigma_K \Delta T) - [K]_i}{1 - \exp(\psi) \exp(-\sigma_K \Delta T)}, \quad (5)$$

$$I_{Na} = (\psi - \sigma_{Na} \Delta T) P_{Na} \times \frac{[Na]_e \exp(\psi) \exp(-\sigma_{Na} \Delta T) - [Na]_i}{1 - \exp(\psi) \exp(-\sigma_{Na} \Delta T)}. \quad (6)$$

Тут σ_K, σ_{Na} — коефіцієнти Соре для йонів K^+ і Na^+ , які характеризують термодифузійний розділ для цих йонів. Для потоку йонів хлору I_{Cl} урахуємо від'ємність заряду йонів, що приводить до заміни знака в безрозмірному мембранному потенціалі ψ і відповідно до такого співвідношення:

$$I_{Cl} = (-\psi - \sigma_{Cl} \Delta T) P_{Cl} \times \frac{[Cl]_i \exp(\psi) \exp(\sigma_{Cl} \Delta T) - [Cl]_e}{1 - \exp(\psi) \exp(\sigma_{Cl} \Delta T)}, \quad (7)$$

де σ_{Cl} — коефіцієнт Соре для йонів хлору. Розглядатимемо невеликі градієнти температури. Враховуючи, що коефіцієнт Соре σ_j для різних сортів йонів має порядок 10^{-3} K^{-1} , будемо вважати, що добуток $\sigma_j \Delta T \ll 1$ ($j = K, Na, Cl$). Далі працюватимемо з виразом для потоку певного сорту йонів, що мають валентність $z = 1$ (наприклад, з виразом (5) для потоку йонів калію).

$$\begin{aligned} I &= (\psi - \sigma \Delta T) P \frac{C_e e^{\psi} e^{-\sigma \Delta T} - C_i}{1 - e^{\psi} e^{-\sigma \Delta T}} \approx (\psi - \sigma \Delta T) P \frac{C_e e^{\psi} (1 - \sigma \Delta T) - C_i}{1 - e^{\psi} (1 - \sigma \Delta T)} \\ &\approx \frac{(1 - \sigma \Delta T) P (C_e e^{\psi} - C_i - C_e e^{\psi} \sigma \Delta T)}{1 - e^{\psi}} \left(1 - \frac{e^{\psi}}{1 - e^{\psi}} \sigma \Delta T \right) = \\ &= \psi P \frac{C_e \exp \psi - C_i}{1 - \exp \psi} - P \frac{C_e \exp \psi - C_i}{1 - \exp \psi} \sigma \Delta T - \psi P \frac{C_e \exp \psi}{1 - \exp \psi} \sigma \Delta T - \psi P \frac{C_e \exp \psi - C_i}{1 - \exp \psi} \frac{e^{\psi}}{1 - e^{\psi}} \sigma \Delta T. \end{aligned}$$

Доданками другого порядку малости, пропорційними $(\sigma \Delta T)^2$, нехтуємо. Перший доданок в останній формулі збігається з виразом для потоку йонів певного сорту без урахування градієнта температури. Позначмо його I_0 . Тоді останній вираз матиме вигляд:

$$I = I_0 - \frac{\psi P}{1 - e^{\psi}} \sigma \Delta T \left\{ C_e \left(\frac{1}{\psi} + 1 + \frac{e^{\psi}}{1 - e^{\psi}} \right) e^{\psi} - C_i \left(\frac{1}{\psi} + \frac{e^{\psi}}{1 - e^{\psi}} \right) \right\}. \quad (8)$$

Отже, повний потік можна записати як

$$I = I_0 + I_1(\psi, P, C_i, C_e) \sigma \Delta T, \quad (9)$$

де

$$I_1(\psi, P, C_i, C_e) = \frac{\psi P}{1 - e^{\psi}} \left\{ C_i \left(\frac{1}{\psi} + \frac{e^{\psi}}{1 - e^{\psi}} \right) - C_e \left(\frac{1}{\psi} + 1 + \frac{e^{\psi}}{1 - e^{\psi}} \right) e^{\psi} \right\}. \quad (10)$$

Уведемо позначення

$$f(\psi) = \frac{1}{\psi} + \frac{e^{\psi}}{1 - e^{\psi}}.$$

Тепер формула (8) набирає вигляду

$$I = \frac{\psi P}{1 - e^\psi} \left\{ C_e (1 - (f + 1)\sigma \Delta T) e^\psi - C_i (1 - f\sigma \Delta T) \right\}. \quad (11)$$

Уведемо позначення

$$F_1^K = 1 - (f + 1)\sigma_K \Delta T, \quad F_2^K = 1 - f\sigma_K \Delta T,$$

$$F_1^{\text{Na}} = 1 - (f + 1)\sigma_{\text{Na}} \Delta T, \quad F_2^{\text{Na}} = 1 - f\sigma_{\text{Na}} \Delta T.$$

Тоді вирази (5), (6) для потоків йонів K^+ і Na^+ запишемо так:

$$I_K = \psi P_K \frac{[K]_e F_1^K e^\psi - [K]_i F_2^K}{1 - e^\psi}, \quad (12)$$

$$I_{\text{Na}} = \psi P_{\text{Na}} \frac{[\text{Na}]_e F_1^{\text{Na}} e^\psi - [\text{Na}]_i F_2^{\text{Na}}}{1 - e^\psi}. \quad (13)$$

Аналогічно для величини I_{Cl} отримуємо

$$I_{\text{Cl}} = -\psi P_{\text{Cl}} \frac{[\text{Cl}]_i F_1^{\text{Cl}} e^\psi - [\text{Cl}]_e F_2^{\text{Cl}}}{1 - e^\psi}, \quad (14)$$

де

$$F_1^{\text{Cl}} = 1 + (f + 1)\sigma_{\text{Cl}} \Delta T, \quad F_2^{\text{Cl}} = 1 + f\sigma_{\text{Cl}} \Delta T.$$

Підставляючи вирази (12), (13) і (14) в умову стаціонарності (3), маємо

$$\begin{aligned} & (P_K [K]_e F_1^K + P_{\text{Na}} [\text{Na}]_e F_1^{\text{Na}} + P_{\text{Cl}} [\text{Cl}]_i F_1^{\text{Cl}}) e^\psi \\ & = P_K [K]_i F_2^K + P_{\text{Na}} [\text{Na}]_i F_2^{\text{Na}} + P_{\text{Cl}} [\text{Cl}]_e F_2^{\text{Cl}}. \end{aligned}$$

Звідси для безрозмірного мембранного потенціалу ψ отримуємо такий вираз:

$$\psi = \ln \frac{P_K [K]_i F_2^K + P_{\text{Na}} [\text{Na}]_i F_2^{\text{Na}} + P_{\text{Cl}} [\text{Cl}]_e F_2^{\text{Cl}}}{P_K [K]_e F_1^K + P_{\text{Na}} [\text{Na}]_e F_1^{\text{Na}} + P_{\text{Cl}} [\text{Cl}]_i F_1^{\text{Cl}}}. \quad (15)$$

Як відомо [1-4], основну роль у встановленні мембранного потенціалу спокою відіграють йони калію. Це дозволяє скористатися отриманою формулою для оцінки величини потенціалу спокою, залишаючи в чисельнику та знаменнику під знаком логарифма лише доданки, які містять P_K . Маємо

$$\psi = \ln \frac{[K]_i F_2^K}{[K]_e F_1^K}.$$

Далі розглянемо відношення

$$\begin{aligned} \frac{F_2^K}{F_1^K} &= \frac{1 - f\sigma_K \Delta T}{1 - (f + 1)\sigma_K \Delta T} \\ &\approx (1 - f\sigma_K \Delta T) (1 + (f + 1)\sigma_K \Delta T) \\ &= 1 - (f + 1)\sigma_K \Delta T - f\sigma_K \Delta T + o(\sigma_K \Delta T)^2 \\ &\approx 1 + \sigma_K \Delta T. \end{aligned}$$

Таким чином, одержуємо формулу:

$$\begin{aligned} \psi &= \ln \left\{ \frac{[K]_i}{[K]_e} (1 + \sigma_K \Delta T) \right\} = \ln \frac{[K]_i}{[K]_e} + \ln(1 + \sigma_K \Delta T) \\ &\approx \ln \frac{[K]_i}{[K]_e} + \sigma_K \Delta T. \end{aligned}$$

Тут урахована та обставина, що $\ln(1 + x) \approx x$, де $x = \sigma_K \Delta T \ll 1$. У результаті для оцінки потенціалу спокою маємо

$$\phi_{\text{rest}} = \frac{R(T_i + T_e)}{2F} \left\{ \ln \frac{[K]_i}{[K]_e} + \sigma_K \Delta T \right\}. \quad (16)$$

Отже, узявши до уваги лише йони калію, з формули (15) переходимо до формули для концентраційного потенціалу Нернста з урахуванням термодифузійних ефектів (див. [6]). У статті [6] ця формула отримана з умови рівності термоелектрохімічних потенціалів по обидва боки мембрани.

Слід відзначити, що концентрації йонів у формулах (15) та (16) визначаються з урахуванням їх перерозподілу за рахунок термодифузійних процесів. Це питання докладно досліджено у праці [7], де отримані аналітичні залежності термодифузійної зміни йонних концентрацій по обидва боки мембрани від градієнта температури та термодифузійних характеристик (коефіцієнтів C_{ore}). Ці формули містять експоненційну залежність термодифузійного зсуву йонних концентрацій від добутків $\sigma_j \Delta T$. Значення мембранного потенціалу спокою, обчислені за формулою (16) для гігантського аксона кальмара, подані в статті [6]. Для оцінки коефіцієнта C_{ore} йонів K^+ використані відомі експериментальні дані [8,9].

Тепер отримаємо вираз для стаціонарного мембранного потенціалу в неізотермічних умовах з урахуванням усіх сортів йонів. Для зручності математичних викладок уведемо такі позначення:

$$\begin{aligned} \alpha &= P_K [K]_i + P_{\text{Na}} [\text{Na}]_i + P_{\text{Cl}} [\text{Cl}]_e, \\ \beta &= P_K [K]_e + P_{\text{Na}} [\text{Na}]_e + P_{\text{Cl}} [\text{Cl}]_i, \\ \chi &= P_K [K]_i \sigma_K + P_{\text{Na}} [\text{Na}]_i \sigma_{\text{Na}} - P_{\text{Cl}} [\text{Cl}]_e \sigma_{\text{Cl}}, \\ \delta &= P_K [K]_e \sigma_K + P_{\text{Na}} [\text{Na}]_e \sigma_{\text{Na}} - P_{\text{Cl}} [\text{Cl}]_i \sigma_{\text{Cl}}. \end{aligned}$$

Узявши до уваги ці позначення, формулу (15) запи-

суємо так:

$$\psi = \ln \frac{\alpha - \chi f \Delta T}{\beta - \delta (f + 1) \Delta T}. \quad (17)$$

Далі маємо

$$\begin{aligned} \psi &= \ln \frac{\alpha - \chi f \Delta T}{\beta \left(1 - \frac{\delta}{\beta} (f + 1) \Delta T\right)} \\ &\approx \ln \left\{ \left(\frac{\alpha}{\beta} - \frac{\chi}{\beta} f \Delta T \right) \left(1 + \frac{\delta}{\beta} (f + 1) \Delta T \right) \right\} \\ &\approx \ln \left\{ \frac{\alpha}{\beta} + \frac{\alpha \delta}{\beta \beta} \Delta T + \left(\frac{\alpha \delta}{\beta \beta} - \frac{\chi}{\beta} \right) f \Delta T \right\}. \end{aligned} \quad (18)$$

Вираз (18) — це трансцендентне рівняння щодо ψ . Розв'яжімо його методом послідовних наближень. У нульовому наближенні (при $\Delta T = 0$) $\psi^{(0)} = \ln \alpha / \beta$. Підставмо $\psi^{(0)}$ у праву частину рівняння (18) і знайдемо перше наближення

$$\psi^{(1)} = \ln \left\{ \frac{\alpha}{\beta} + \left(\frac{\alpha \delta}{\beta \beta} + \left[\frac{\alpha \delta}{\beta \beta} - \frac{\chi}{\beta} \right] f_0 \right) \Delta T \right\}, \quad (19)$$

де

$$f_0 = f(\psi^{(0)}) = \frac{1}{\ln \frac{\alpha}{\beta}} + \frac{\alpha}{\beta - \alpha}.$$

Перепишімо формулу (19) в іншому вигляді, а саме

$$\psi^{(1)} = \ln \left\{ \frac{\alpha}{\beta} \left(1 + \left[\frac{\delta}{\beta} + \frac{\delta}{\beta} f_0 - \frac{\chi}{\alpha} f_0 \right] \Delta T \right) \right\}, \quad (20)$$

звідки для малих температурних градієнтів маємо

$$\psi^{(1)} = \ln \frac{\alpha}{\beta} + \left(\frac{\delta}{\beta} + \frac{\delta}{\beta} f_0 - \frac{\chi}{\alpha} f_0 \right) \Delta T. \quad (21)$$

У результаті загальну формулу для стаціонарного мембранного потенціалу в неізотермічних умовах записуємо так:

$$\phi_{\text{stat}} = \frac{R(T_i + T_e)}{2F} \left\{ \ln \frac{\alpha}{\beta} + \left(\frac{\delta}{\beta} + \frac{\delta}{\beta} f_0 - \frac{\chi}{\alpha} f_0 \right) \Delta T \right\}. \quad (22)$$

Таким чином, отриманий вираз (22) містить аналітичну залежність стаціонарного мембранного потенціалу в неізотермічних умовах від таких основних факторів, як: 1) відмінність у стаціонарних концентраціях по обидва боки мембрани з урахуванням їх перерозподілу за рахунок термодифузії (див. [7]);

2) коефіцієнти проникності для різних сортів йонів; 3) характеристики термодифузійного розділу ($\sigma_K, \sigma_{Na}, \sigma_{Cl}$); 4) різниця температур по обидва боки мембрани. Слід відзначити, що при $\Delta T = 0$ формула (22) переходить у формулу (1) для стаціонарного мембранного потенціалу в ізотермічних умовах.

За отриманими в цій роботі теоретичними результатами побудовано графіки залежностей мембранних потенціалів від градієнтів температури та термодифузійних характеристик для гігантського аксона кальмара при температурі внутрішньоклітинного середовища $T_i = 293$ К. Так, на рисунках 1 і 2 подано залежності мембранного потенціалу спокою в аксоні кальмара від різниці температур по обидва боки мембрани та коефіцієнта σ_K для йонів K^+ .

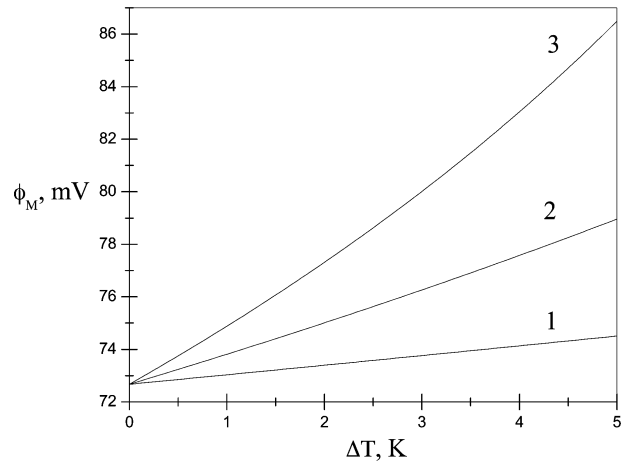


Рис. 1. Залежність мембранного потенціалу спокою від різниці температур $\Delta T = T_e - T_i$ за різних значень σ_K : 1) $1 \cdot 10^{-3}$; 2) $5 \cdot 10^{-3}$; 3) $1 \cdot 10^{-2} \text{ K}^{-1}$.

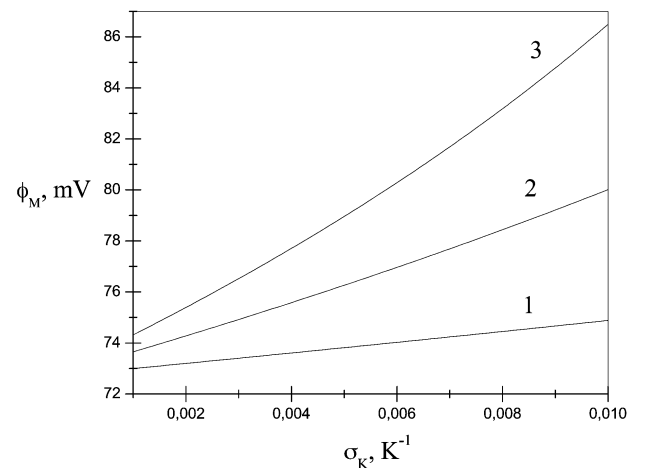


Рис. 2. Залежність мембранного потенціалу спокою від коефіцієнта σ_K для йонів калію за різних значень $\Delta T = T_e - T_i$: 1) 1; 2) 3; 3) 5 К.

Тепер проаналізуємо докладніше особливості залежностей мембранного потенціалу від градієнта

температури та коефіцієнтів C_{ore} . Як бачимо з формули (22), лінійна залежність мембранного потенціалу від ΔT зумовлена другим доданком, а також коефіцієнтом $(T_i + T_e)/2$. Доданок $\ln \alpha/\beta$, окрім звичайної відмінності в концентраціях йонів по обидва боки мембрани, враховує також термодифузійну зміну концентрацій і містить лише експоненційну залежність від добутків $\sigma_j \Delta T$, яка визначається формулами, одержаними в роботі [7]. Вираз, що стоїть в другому доданку перед ΔT , містить також лише експоненційну залежність від добутків $\sigma_j \Delta T$. Ця залежність, так само, як і в першому доданку, визначається через вирази для $\alpha, \beta, \chi, \delta$ за формулами для термодифузійної зміни йонних концентрацій [7]. Отже, в умовах, коли $\sigma_j \Delta T \ll 1$ й експоненти можна розкласти в ряди з урахуванням лінійних доданків, залежність мембранного потенціалу від σ_j чи ΔT можна описати лінійною залежністю (див. рис. 1–2). Зі збільшенням коефіцієнтів C_{ore} та градієнтів температури переважний внесок даватимуть доданки, які містять експоненційну залежність.

Таким чином, аналіз теорії показує, що отримані результати дають важливі оцінки (як кількісні, так і якісні) термодифузійних процесів у мембранних структурах і впливу їх на біологічні потенціали. Зокрема, з підвищенням температури із зовнішнього боку мембрани порівняно з температурою внутрішньоклітинного середовища мембранний потенціал спокою зростає, тобто внутрішньоклітинне середовище стає більш електронегативним щодо зовнішнього розчину. Чисельні розрахунки показали, що в інтервалі $\Delta T = (0 \div 5)$ К і $\sigma_j = (1 \cdot 10^{-3} \div 1 \cdot 10^{-2})$ К⁻¹ залежність мембранного потенціалу від градієнта температури й коефіцієнта C_{ore} майже лінійна. При цьому зміна мембранного потенціалу в указаному інтервалі досягає майже 19% від його значення в ізотермічних умовах. Виявляється, що мембранний потенціал змінюється на величину порядку 10^{-2} мВ при $\sigma_j = 1 \cdot 10^{-3}$ К⁻¹ та $\Delta T \sim 10^{-1}$ К. Таку величину здатна зареєструвати сучасна техніка для вимірювання електричних потенціалів на мембранах біологічних клітин.

- [1] *Биофизика*, под редакцией П. Г. Костюка (Выща школа, Киев, 1988).
 [2] А. Б. Рубин, *Биофизика* (Высшая школа, Москва, 1987).
 [3] А. В. Чалий, *Неравновесные процессы в физике и биологии* (Наукова думка, Киев, 1997).
 [4] *Медицина і біологічна фізика. Т. 2*, за редакцією О. В. Чалого (Віпол, Київ, 2002).
 [5] С. П. Самко, О. В. Чалий, Вісн. Київ. ун-ту, серія фіз.-

- мат. науки №1, 490 (2000).
 [6] С. П. Самко, О. В. Чалий, *Фізика живого* 8, 89 (2000).
 [7] С. П. Самко, О. В. Чалий, Вісн. Київ. ун-ту, серія фіз.-мат. науки №2, 495 (2001).
 [8] К. Э. Грю, Т. Л. Иббс, *Термическая диффузия в газах* (Гостехиздат, Москва, 1956).
 [9] А. И. Нарбеков, А. Г. Усманов, *Диффузия в газах и жидкостях*. Сб. научн. статей, 48 (Алма-Ата, 1974).

ELECTRIC MEMBRANE REST POTENTIALS WITH TEMPERATURE GRADIENTS

S. P. Samko, A. V. Chalyi
 Taras Shevchenko National University of Kyiv,
 Department of Molecular Physics,
 6 Glushkova Pr., Kyiv, UA-03127, Ukraine,
 e-mail: stan@mail.univ.kiev.ua

O. O. Bogomolets National Medical University, Department of Medical and Biological Physics,
 13 Shevchenko Blvd, Kiev, UA-01160, Ukraine,
 e-mail: avchal@nmu.kiev.ua

The stationary membrane potential, being the most important electric rest potential, is studied with temperature gradients being taken into account. The temperature and concentration dependences of electric membrane potential are examined for non-isothermal conditions. The dependence of electric rest potential on temperature gradient and thermodiffusion characteristics is analyzed. Numerical values of thermodiffusion effects on electric membrane rest potentials are evaluated.