ЖУРНАЛ ФІЗИЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ
т. 7, № 2 (2003) с. 156–160

JOURNAL OF PHYSICAL STUDIES
v. 7, No. 2 (2003) p. 156–160

ЕЛЕКТРИЧНІ МЕМБРАННІ ПОТЕНЦІЯЛИ СПОКОЮ З УРАХУВАННЯМ ТЕМПЕРАТУРНИХ ҐРАДІЄНТІВ

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 ґрадієнтів на стаціонарний мембранний потенціял, який є найважливішим електричним потенціялом спокою. Досліджено температурну й концентраційну залежності електричного мембранного потенціялу для неізотермічних умов. Проаналізовано залежність електричного потенціялу спокою від ґрадієнта температури й термодифузійних характеристик. Отримано чисельні оцінки впливу термодифузійних ефектів на значення електричних мембранних потенціялів спокою.

Ключові слова: електричний мембранний потенціял, клітинна мембрана, ґрадієнт температури, термодифузія.

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

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

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

де $\phi_{\text{stat}} = (\phi_e - \phi_i)_{\text{stat}}$ — різниця електричних потенціялів 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; $P_{\text{K}}, P_{\text{Na}}, P_{\text{Cl}}$ — 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 ґрадієнти концентрацій цих йонів і, відповідно, ґрадієнт потенціялу 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 ґрадієнта температури на біологічній мембрані, отримаємо вираз для стаціонарного мембранного потенціялу, який є найважливішим реальним потенціялом спокою на мембранах клітин.

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

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

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

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

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 $\mathbf{I}_{\text{K}}, \mathbf{I}_{\text{Na}}, \mathbf{I}_{\text{Cl}}$ — 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 ґрадієнтами концентрації, потенціялу електричного поля й температури:

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

Тут P — коефіцієнт проникности мембрани для цього сорту йонів; C_e, C_i — концентрації цих йонів зовні та всередині клітини; $\tilde{\psi}$ — узагальнений безрозмірний мембранний потенціял ($\tilde{\psi} = \psi - \sigma\Delta T$, де $\psi = \frac{zF}{RT}(\phi_e - \phi_i)$ — безрозмірний мембранний потенціял, 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 потенціялу:

$$I_{\mathrm{K}} = (\psi - \sigma_{\mathrm{K}}\Delta T)P_{\mathrm{K}} \times \frac{[\mathrm{K}]_e \exp(\psi)\exp(-\sigma_{\mathrm{K}}\Delta T) - [\mathrm{K}]_i}{1 - \exp(\psi)\exp(-\sigma_{\mathrm{K}}\Delta T)}, \tag{5}$$

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

Тут $\sigma_{\mathrm{K}}, \sigma_{\mathrm{Na}}$ — 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 потенціялі ψ і відповідно до такого співвідношення:

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

де σ_{Cl} — коефіцієнт Соре для йонів хлору. Розглядатимемо невеликі ґрадієнти 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).

$$I = (\psi - \sigma\Delta T)P\frac{C_e e^{\psi} e^{-\sigma\Delta T} - C_i}{1 - e^{\psi}e^{-\sigma\Delta T}} \approx (\psi - \sigma\Delta T)P\frac{C_e e^{\psi}(1 - \sigma\Delta T) - C_i}{1 - e^{\psi}(1 - \sigma\Delta T)}$$

$$\approx \frac{(1 - \sigma\Delta T)P(C_e e^{\psi} - C_i - C_e e^{\psi}\sigma\Delta T)}{1 - e^{\psi}}\left(1 - \frac{e^{\psi}}{1 - e^{\psi}}\sigma\Delta T\right) =$$

$$= \psi P\frac{C_e \exp\psi - C_i}{1 - \exp\psi} - P\frac{C_e \exp\psi - C_i}{1 - \exp\psi}\sigma\Delta T - \psi P\frac{C_e \exp\psi}{1 - \exp\psi}\sigma\Delta T - \psi P\frac{C_e \exp\psi - C_i}{1 - \exp\psi}\frac{e^{\psi}}{1 - e^{\psi}}\sigma\Delta T.$$

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 ґрадієнта температури. Позначмо його I_0. Тоді останній вираз матиме вигляд:

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

Отже, повний потік можна записати як

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

де

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

Уведемо позначення

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

Тепер формула (8) набирає вигляду

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

Уведемо позначення

$$F_1^{\mathrm{K}} = 1 - (f+1)\sigma_{\mathrm{K}} \Delta T, \qquad F_2^{\mathrm{K}} = 1 - f\sigma_{\mathrm{K}} \Delta T,$$

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

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

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

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

Аналогічно для величини I_{Cl} отримуємо

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

де

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

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

$$\left(P_{\mathrm{K}} [\mathrm{K}]_e F_1^{\mathrm{K}} + P_{\mathrm{Na}} [\mathrm{Na}]_e F_1^{\mathrm{Na}} + P_{\mathrm{Cl}} [\mathrm{Cl}]_i F_1^{\mathrm{Cl}} \right) e^{\psi} = P_{\mathrm{K}} [\mathrm{K}]_i F_2^{\mathrm{K}} + P_{\mathrm{Na}} [\mathrm{Na}]_i F_2^{\mathrm{Na}} + P_{\mathrm{Cl}} [\mathrm{Cl}]_e F_2^{\mathrm{Cl}}.$$

Звідси для безрозмірного мембранного потенціялу ψ отримуємо такий вираз:

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

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

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

Далі розгляньмо відношення

$$\frac{F_2^{\mathrm{K}}}{F_1^{\mathrm{K}}} = \frac{1 - f\sigma_{\mathrm{K}} \Delta T}{1 - (f+1)\sigma_{\mathrm{K}} \Delta T} \approx (1 - f\sigma_{\mathrm{K}} \Delta T)(1 + (f+1)\sigma_{\mathrm{K}} \Delta T) = 1 - (f+1)\sigma_{\mathrm{K}} \Delta T - f\sigma_{\mathrm{K}} \Delta T + o(\sigma_{\mathrm{K}} \Delta T)^2 \approx 1 + \sigma_{\mathrm{K}} \Delta T.$$

Таким чином, одержуємо формулу:

$$\psi = \ln \left\{ \frac{[\mathrm{K}]_i}{[\mathrm{K}]_e} (1 + \sigma_{\mathrm{K}} \Delta T) \right\} = \ln \frac{[\mathrm{K}]_i}{[\mathrm{K}]_e} + \ln(1 + \sigma_{\mathrm{K}} \Delta T) \approx \ln \frac{[\mathrm{K}]_i}{[\mathrm{K}]_e} + \sigma_{\mathrm{K}} \Delta T.$$

Тут урахована та обставина, що $\ln(1+x) \approx x$, де $x = \sigma_{\mathrm{K}} \Delta T \ll 1$. У результаті для оцінки потенціялу спокою маємо

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

Отже, узявши до уваги лише йони калію, з формули (15) переходимо до формули для концентраційного потенціялу Нернста з урахуванням термодифузійних ефектів (див. [6]). У статті [6] ця формула отримана з умови рівности термоелектрохемічних потенціялів 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 ґрадієнта температури та термодифузійних характеристик (коефіцієнтів Соре). Ці формули містять експоненційну залежність термодифузійного зсуву йонних концентрацій від добутків $\sigma_j \Delta T$. Значення мембранного потенціялу спокою, обчислені за формулою (16) для ґіґантського аксона кальмара, подані в статті [6]. Для оцінки коефіцієнта Соре йонів K^+ використані відомі експериментальні дані [8,9].

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

$$\alpha = P_{\mathrm{K}} [\mathrm{K}]_i + P_{\mathrm{Na}} [\mathrm{Na}]_i + P_{\mathrm{Cl}} [\mathrm{Cl}]_e,$$

$$\beta = P_{\mathrm{K}} [\mathrm{K}]_e + P_{\mathrm{Na}} [\mathrm{Na}]_e + P_{\mathrm{Cl}} [\mathrm{Cl}]_i,$$

$$\chi = P_{\mathrm{K}} [\mathrm{K}]_i \sigma_{\mathrm{K}} + P_{\mathrm{Na}} [\mathrm{Na}]_i \sigma \mathrm{Na} - P_{\mathrm{Cl}} [\mathrm{Cl}]_e \sigma_{\mathrm{Cl}},$$

$$\delta = P_{\mathrm{K}} [\mathrm{K}]_e \sigma_{\mathrm{K}} + P_{\mathrm{Na}} [\mathrm{Na}]_e \sigma \mathrm{Na} - P_{\mathrm{Cl}} [\mathrm{Cl}]_i \sigma_{\mathrm{Cl}}.$$

Узявши до уваги ці позначення, формулу (15) записуємо так:

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

Далі маємо

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

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 знайдімо перше наближення

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

де

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

Перепишімо формулу (19) в іншому вигляді, а саме

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

звідки для малих температурних ґрадієнтів маємо

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

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

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

Таким чином, отриманий вираз (22) містить аналітичну залежність стаціонарного мембранного потенціялу 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 проникности для різних сортів йонів; 3) характеристики термодифузійного розділу ($\sigma_{\text{K}}, \sigma_{\text{Na}}, \sigma_{\text{Cl}}$); 4) різниця температур по обидва боки мембрани. Слід відзначити, що при $\Delta T = 0$ формула (22) переходить у формулу (1) для стаціонарного мембранного потенціялу в ізотермічних умовах.

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

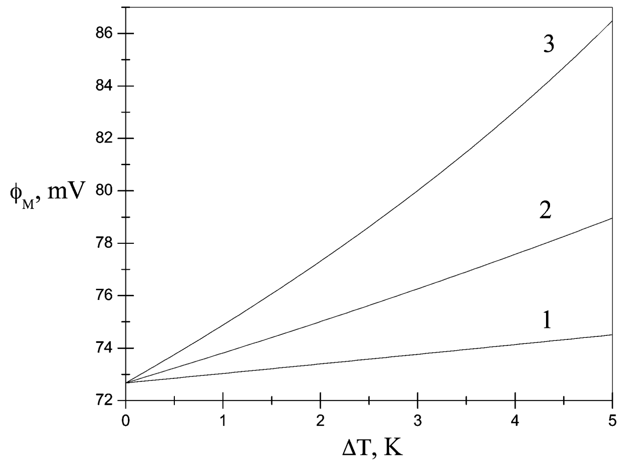

Рис. 1. Залежність мембранного потенціялу спокою від різниці температур $\Delta T = T_e - T_i$ за різних значень σ_{K}: 1) $1 \cdot 10^{-3}$; 2) $5 \cdot 10^{-3}$; 3) $1 \cdot 10^{-2}$ K^{-1}.

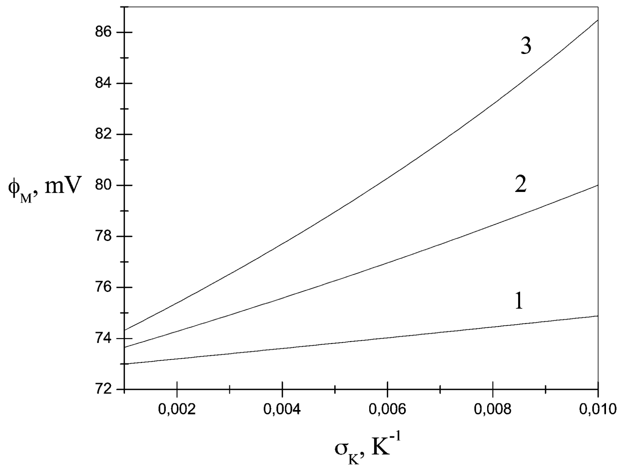

Рис. 2. Залежність мембранного потенціялу спокою від коефіцієнта Соре для йонів калію за різних значень $\Delta T = T_e - T_i$: 1) 1; 2) 3; 3) 5 K.

Тепер проаналізуймо докладніше особливості залежностей мембранного потенціялу від ґрадієнта температури та коефіцієнтів Соре. Як бачимо з формули (22), лінійна залежність мембранного потенціялу від ΔT зумовлена другим доданком, а також коефіцієнтом $(T_i + T_e)/2$. Доданок $\ln \alpha/\beta$, окрім звичайної відмінности 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 потенціялу від σ_j чи ΔT можна описати лінійною залежністю (див. рис. 1–2). Зі збільшенням коефіцієнтів Соре та ґрадієнтів 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 потенціяли. Зокрема, з підвищенням температури із зовнішнього боку мембрани порівняно з температурою внутрішньоклітинного середовища мембранний потенціял спокою зростає, тобто внутрішньоклітинне середовище стає більш електронеґативним щодо зовнішнього розчину. Чисельні розрахунки показали, що в інтервалі $\Delta T = (0 \div 5)$ K і $\sigma_j = (1 \cdot 10^{-3} \div 1 \cdot 10^{-2})$ K^{-1} залежність мембранного потенціялу від ґрадієнта температури й коефіцієнта Соре майже лінійна. При цьому зміна мембранного потенціялу в указаному інтервалі досягає майже 19% від його значення в ізотермічних умовах. Виявляється, що мембранний потенціял змінюється на величину порядку 10^{-2} мВ при $\sigma_j = 1 \cdot 10^{-3}$ K^{-1} та $\Delta T \sim 10^{-1}$ K. Таку величину здатна зареєструвати сучасна техніка для вимірювання електричних потенціялів 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. Чалый, *Неравновесные процессы в физике и биологии* (Наукова думка, Киев, 1997).
[4] *Медична 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.