

КРАТКИЙ КУРС ЛЕКЦИЙ ПО БИОФИЗИКЕ

САРАТОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ Н. Г. ЧЕРНЫШЕВСКОГО

Саратов 2017

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

КРАТКИЙ КУРС ЛЕКЦИЙ ПО БИОФИЗИКЕ

Издание первое

ИЗДАТЕЛЬСТВО САРАТОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2017

УДК 577.3(076.5)
ББК 28.071 Я 73
М54

Составители:

И.К. Миронова, М.В. Каневский

КРАТКИЙ КУРС ЛЕКЦИЙ ПО БИОФИЗИКЕ. / Сост.: И. К. Миронова, М.В. Каневский. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2017. – 44 с.

ISBN 5-292-02946-7

Пособие предназначено для ознакомления студентов с основами биофизической термодинамики и электропроводности живых объектов.
Для студентов биологического факультета.

Рекомендуют к печати:

Кафедра биохимии и биофизики Саратовского госуниверситета
Кандидат биологических наук, доцент *Л.Н. Шорина*

Печатается по решению ученого совета биологического факультета
Саратовского государственного университета

УДК 577.3(076.5)
ББК 28.071 Я 73

ISBN 5-292-02946-7

© И. К. Миронова, М.В. Каневский
составление, 2017

ВВЕДЕНИЕ

Начало девятнадцатого столетия характеризовалось ускоренным развитием всего естествознания, всей науки. Произошло радикальное изменение основ науки – изменились представления о пространстве и времени, веществе и поле. В физике сформировались две великие теории: теория относительности и квантовой механики. Прямым следствием этих теорий явилось преобразование основ химии. Возникла тенденция к интеграции научного мировоззрения, что предопределило появление целого ряда пограничных наук: геофизики, астрофизики, биофизики и молекулярной биологии. Достоверно установлено, что до XIX века термина «биофизика» не существовало. Возникшее научное направление известно под псевдонимом «этиология», т.е. учение о причинах. Именно этиология пыталась показать что факты биологии (морфологии, эмбриологии, физиологии) образуют частные случаи приложения общих физических законов. Термин «биофизика» своим появлением обязан двум ученым английскому математику и биологу Карлу Пирсену (1857-1936) и французскому физики Жаку Арсену Д'Арсонвалю (1851-1940). В 1892 году Пирсон организовал кафедру в Колледже де Франс, которую назвал «кафедрой биофизики», главной научной темой которой стало изучение воздействия переменных токов на биологические объекты.

Современная биофизика условно разделяется на три области: молекулярная биофизика, биофизика клетки и биофизика сложных систем.

Молекулярная биофизика, изучает физико-химические свойства биологически функциональных молекул, прежде всего биополимеров – белков и нуклеиновых кислот. Задачи молекулярной биофизики со-

стоят в раскрытии физических механизмов, ответственных за биологическую функциональность, например, за каталитическую активность белков-ферментов.

Теоретический аппарат молекулярной биофизики – равновесная и неравновесная термодинамика, статистическая и квантовая механика. Для экспериментального исследования биологически функциональных молекул применяется широкий арсенал физических методов: седиментация и ультрацентрифугирование, рассеяние света и рентгеновских лучей, рентгеноструктурный анализ, спектры поглощения в инфракрасной и ультрафиолетовой областях. Очень ценную информацию дают спектры ядерного и электронного парамагнитного резонансов (ЯМР и ЭПР) и электронная микроскопия.

Биофизика клетки изучает надмолекулярные клеточные и субклеточные структуры. Главные задачи связаны с изучением физики биологических мембран и биоэнергетических процессов. Биофизика клетки изучает генерацию и распространение нервного импульса, мышечное сокращение, фотосинтез и зрение. К методам биофизики клетки относятся микроэлектродные методы исследования электрических явлений в живой материи, а так же метод меченых атомов – радиоактивных и стабильных изотопов.

Биофизикой сложных систем условно называется теоретическая область биофизики. Эта область развивается на путях физико-математического моделирования биологических процессов в клетках и системах организма. С этой областью связаны наиболее общие вопросы биологической термодинамики, теории информации, физической теории биологического развития.

БИОЭНЕРГЕТИКА (I И II ЗАКОНЫ ТЕРМОДИНАМИКИ)

Одно из важнейших свойств живых систем это способность поглощать, отдавать, и использовать энергию. Солнечные лучи, поглощаясь зеленым листом, осуществляют процессы фотосинтеза, при которых энергия света превращается в химическую энергию, запасенную в органических соединениях, например в глюкозе. Химическая энергия глюкозы, превращается в ходе клеточного окисления частично в тепло, а частично в другую форму химической энергии (в энергию макроэргических связей АТФ). За счет АТФ может происходить перенос веществ из области меньшей в область большей концентрации (осмотическая работа), перенос ионов в область высокого электрического потенциала (электрическая работа), сокращение мышц (механическая работа) в организме животного. При этом происходит переход части химической энергии в осмотическую, электрическую и механическую энергию. За счет этих превращений энергии живой организм совершает работу. Общие закономерности процессов энергообмена, сопровождающие биохимические превращения изучает химическая термодинамика. Биологическая термодинамика опирается на нее и рассматривает термодинамическую возможность сопряжения процессов в живом организме. Любую часть окружающего нас мира, которую хотим исследовать с позиции термодинамики, называют системой. Термодинамической системой (ТС) можно назвать клетку, митохондрию, сердце, организм, биосферу. Методы термодинамики приложимы только к макроскопическим системам, состоящим из большого числа частиц.

ТС - называют тело или группу тел мысленно ограниченных от окружающей среды какой-то поверхностью. Система которая не может обмениваться со средой ни энергией, ни веществом называется изолированной, если происходит обмен энергией, то система называ-

ется замкнутой, а если и энергией и веществом – система открытая.

Живой организм в целом система открытая. И лишь в отдельных частях клетки, могут существовать отдельные участки характерные для замкнутых и даже изолированных систем. Каждая из этих систем обладает определенными свойствами или термодинамическими параметрами. Совокупность всех параметров определяет термодинамическое состояние системы, которое зависит от изменения каждого параметра. Они подразделяются на экстенсивные (факторы емкости) и интенсивные (факторы потенциала). Экстенсивные зависят от общего количества вещества в системе, изменяются пропорционально величине массы отдельных компонентов системы. Каждый из них равен сумме параметров отдельных подсистем. Интенсивные – не зависят от массы отдельных компонентов. В любой точке системы они имеют определенное значение, если система однородна, то их значения во всей системе одинаковы (температура, давление, плотность). Процессы, проходящие в системах и приводящие к ее изменению, могут быть равновесными (обратимыми или круговыми) и неравновесными (необратимыми).

Равновесные процессы протекают в системе так, что вызванные ими изменения могут идти в обратном направлении без дополнительных изменений в окружающей среде.

Неравновесные процессы (к ним относятся реальные превращения в природе) при протекании их в обратном направлении сопровождаются остаточными изменениями в окружающей среде.

При применении термодинамики к биологическим системам надо учитывать особенности их организации:

- 1) биологические системы открыты для потоков вещества и энергии;
- 2) процессы в живых системах в конечном счете имеют необратимый характер;

3) живые системы далеки от равновесия;

4) биологические системы гетерофазны, структурированы и отдельные фазы могут иметь небольшое число молекул.

Энергия – это мера определенной формы материи или превращение ее из одной формы в другую, отражает способность системы производить работу. Можно выразить энергию как произведение фактора интенсивности на фактор экстенсивности. Первый закон термодинамики рассматривает равновесное состояние закрытых систем. Он вытекает из закона сохранения энергии сформулированного Ломоносовым: общая сумма энергии остается постоянной независимо от изменений в системе. При превращении энергии соблюдается пропорция $1 \text{ ккал} = 1.427 \text{ ед. работы}$. Первый закон термодинамики выявляет общие закономерности взаимопревращения тепла и работы при изменениях состояния системы.

Если рассмотреть циклические процессы, протекающие в какой-либо системе, то можно отметить, что отношение величин перенесенной теплоты между системой и окружающей средой и совершенной работой является величиной постоянной. После цикла система возвращается в первоначальное состояние

Другими словами, теплота и работа в циклическом процессе эквивалентны, работа совершается только против сил внешнего воздействия:

$$\frac{A}{Q} = const$$

Это величина механического эквивалента теплоты и работы.

Для круговых процессов отношение работы к теплоте есть величина постоянная ($const$) и равная 1, а если они равны единице, то они равны между собой.

Если же в системе идут не круговые процессы, т.е. система может переходить из одного состояния в другое, то это равенство не соблюдается,

тогда const это изменения происходящие в окружающей среде

dU – это функция системы представляющая собой разницу между поглощенной энергией и совершенной работой.

$$dU = Q - A$$

Это внутренняя энергия системы, являющаяся суммой энергий всех видов движения, входящих в систему частиц, т.е. является экстенсивной функцией. Внутренняя энергия объединяет и энергию поступательного и вращательного движения молекул, количество движений атомов, молекулярное взаимодействие, внутриядерное взаимодействие. Эта функция не зависит от пути перехода из одного состояния в другое.

Первый закон термодинамики можно записать

$$Q = dU + A$$

Теплота поглощенная системой из внешней среды идет на увеличение внутренней энергии системы и совершение работы против внешних сил. В системе СИ энергия измеряется в джоулях $1 \text{ дж} = 0,239 \text{ кал}$.

Применимость первого закона термодинамики к живым системам была продемонстрирована Рубнером на микроорганизмах. Он показал, что энергия поступающая в бактерии с пищей разделяется в процессе потребления на две части 1-ая выделяется в среду в виде тепла и энергии, содержащейся в продуктах жизнедеятельности, 2-ая запасается в клеточном материале. Сумма этих двух частей равна внутренней энергии поступающей пищи. Аналогичные эксперименты подтверждения были получены Этуотером при изучении теплового баланса человека с помощью калориметра. Потребление одного литра кислорода и выделение одного литра углекислого газа при прямом сжигании или окислении в организме продуктов сопровождается выделением 21,2 кдж теплоты. Таким образом, организмы не являются независимым источником какой-либо формы энергии, а подчиняются первому закону термодинамики.

Какую же роль играют теплота и работа для системы. Представим себе некую термодинамическую систему с объемом V , в которой идут изотермические процессы (т.е. T и $P = \text{const}$) и на систему оказывается внешнее давление. Тогда работа, совершаемая в системе, будет направлена на преодоление сил внешнего воздействия

$$dA = PdV$$

дифференциальная величина, отсюда

$$dQ = dU + PdV,$$

$$dQ = d(U + PV),$$

dQ будет полным дифференциалом функции, а $U + PV$ – это величина химической энергии, энтальпия, обозначаемая буквой H (от греческого слова «нагреваю»), поэтому

$$dH = dU + PdV$$

Энтальпия зависит лишь от внутренней энергии U и от PV , являющихся параметрами состояния системы. Энтальпию называют теплосодержанием системы.

При $P = \text{const}$ $dQ = dH$

Т.е. энтальпия – это функция, определяющая превращение химической энергии в тепло.

При $T, V = \text{const}$,

$$dQ = dU$$

Т.е. тепло определяется величиной внутренней энергии. Когда V и $P = \text{const}$, то dQ становится функцией системы и ее изменения при переходе из одного состояния в другое не зависят от пути перехода. Последнее записанное выражение вытекает из первого закона термодинамики и при постоянной температуре, является количественным выражением **закона Гесса**, который звучит следующим **образом тепловой эффект химической реакции не зависит от пути перехода от исходных веществ к ко-**

нечным продуктам, а определяется лишь разностью энтальпий конечных и исходных продуктов.

$$U = H_{\text{нач}} - H_{\text{кон}} = \text{const}$$

Закон Гесса позволяет рассчитать тепловые эффекты реакций, которые не могут быть проведены экспериментально или протекают не однозначно и не до конца. Так, например, рассчитали, что окисление в организме глюкозы до углекислоты и кислорода идет с выделением 678 ккал, так же как и в пробирке.

Закон Гесса можно применить при расчете тепловых эффектов сложных химических реакций, когда задаются только начальные и конечные продукты. На практике с помощью закона Гесса можно рассчитать калорийность продуктов.

У животных и растений различаются пути потребления и расхода энергии. У животных энергия поступает с продуктами питания, накапливается в виде жиров, углеводов, макроэргических связей и расходуется на работу. Растения аккумулируют лучистую энергию за счет фотосинтеза, расход ее минимальный. Таким образом, все живые организмы подчиняются первому закону термодинамики и, следовательно, не представляют собой источник некоей неизвестной энергии. Или, иными словами, сколько энергии в организм втекает, столько же из него ее и вытекает. Так что общий энергетический баланс в среднем равен нулю. То же самое можно сказать и о веществе. Разумеется, и то и другое будет справедливо лишь для достаточно малых интервалов времени, когда можно пренебречь процессами размножения и роста.

В то время как физико-химические системы могут сохранять свой общий запас энергии и вещества, переводя или не переводя их из одной формы в другую, а могут и обмениваться в той или иной степени веществом и энергией с окружающей средой. Живые организмы обязательно должны

обмениваться и тем и другим с окружающими системами. Прекращение такого обмена быстро приводит к распаду их структуры. Некоторые биосистемы (например сложные и сбалансированные экосистемы или же биосфера в целом, т.е. системы осуществляющие воспроизводство своих материальных ресурсов благодаря циклическому характеру миграции в них таких биогенных элементов как С, О, N, Р) можно изолировать по веществу без серьезных нарушений их функционирования. Однако, изолировать по энергии любую биосистему без достаточно быстрого прекращения ее существования невозможно. Не только для роста, размножения совершения какой-либо работы, а просто для самого существования биосистемы необходим непрерывный приток энергии извне. С этим связана проблема соотношения биологических закономерностей и второго закона термодинамики.

Второй закон термодинамики. Первый закон термодинамики постулирует, что энергия изолированной системы остается постоянной, независимо от характера протекающих в ней равновесных и неравновесных процессов. Однако на основании первого закона нельзя определить направление самих процессов и тем самым сделать заключение о характере изменений системы. Вторым законом сформулированным Клаузиусом и Томсоном позволяет учесть всегда существующую необратимость или направленность реальных процессов.

Невозможно использовать циклический процесс для переноса теплоты от более холодной системы к более горячей без одновременного превращения некоторого количества работы в теплоту.

Т.е. самопроизвольно могут протекать лишь процессы, связанные с переносом энергии от более высокого уровня к более низкому по градиенту. Градиенты – это векторные величины. Живые системы – это системы с многочисленными градиентами. Концентрационный градиент обуславли-

вает транспорт веществ, осмотический градиент влияет на набухание, электрический градиент создает нервный импульс. Наличие градиентов позволяет системе совершать работу. Первый закон термодинамики можно представить в следующем виде

$$dU = dF + dQ$$

Изменение, внутренней полной энергии, зависит от суммы свободной энергии (энергии превращающейся в работу) и связанной энергии (энергия самопроизвольно превращающаяся в тепло). Если рассмотреть частный случай, когда система не совершает внешней работы. Если

$$dA = dF = 0, \text{ то } dU = dQ$$

Связанная энергия и представляет ту часть энергии, которая в данных условиях не переходит в другие формы энергии. Характеристика, которая указывает на количество энергии, идущее на бесполезное для системы тепловое движение, была названа энтропией и обозначается буквой S . Функция состояния системы энтропия определяется суммарной величиной поглощенных системой приведенных теплот:

$$S = \frac{Q}{T}$$

При бесконечно малом изменении состояния системы, изменение функции энтропии равняется элементарной приведенной теплоте, поглощенной системой, если процесс был равновесный:

$$dS = \frac{dQ}{T}$$

В случае неравновесных процессов равенство переходит в неравенство:

$$dS > \frac{dQ}{T}$$

Для круговых процессов суммарное изменение энтропии после завершения цикла всегда равняется нулю, поскольку энтропия есть одно-

значная функция состояния.

Неравенства означают, что в неравновесных круговых процессах количество приведенной теплоты, поглощенной системой меньше, чем для равновесных процессов перехода между теми же исходными и конечными состояниями. Следовательно, в случае неравновесных процессов окружающая среда получает от системы некоторое количество приведенной теплоты. Общий вид второго закона будет выглядеть:

$$dS \geq \frac{dQ}{T}$$

Для системы, не совершающей теплообмена с внешней средой, $dQ=0$ и уравнение становится $dS \geq 0$. Следовательно, в изолированной системе энтропия остается неизменной в равновесных процессах и возрастает в неравновесных. Это и является критерием направленности превращений в изолированной системе.

Таким образом, если в изолированной системе протекает самопроизвольный неравновесный процесс, то это всегда вызывает увеличение энтропии до ее максимальных значений при окончании процесса и установлении термодинамического равновесия. Это значит, что необратимыми в изолированной системе являются такие процессы, которые могли бы уравновеситься (превратятся в обратимые) лишь за счет притока в систему дополнительного количества теплоты. Первый и второй законы термодинамики устанавливают существование функций состояния системы внутренней энергии (U) и энтропии (S), приращение которых не зависит от пути перехода из одного состояния в другое. Однако по изменению этих функций в общем случае нельзя судить о величине производимой системой работы, которая не является полным дифференциалом. В классической термодинамике доказывалось существование других характеристических функций состояния системы, изменение которых в равновесных процессах

при условии постоянства определенных термодинамических параметров равно максимально полезной работе.

Представим систему, производящую работу которую можно описать:

$$dA = dQ - dU$$

$$dQ = TdS$$

$$dA = TdS - dU$$

Будем считать, что максимально полезная работа складывается из работы произведенной системой за минусом работы против сил внешнего давления ($A = PdV$).

$$dA_{max} = dA - A = TdS - dU - pdV,$$

в случае когда в системе могут протекать как равновесные, так и неравновесные процессы это выражение примет следующий вид:

$$dA_{max} \leq TdS - dU - pdV$$

Где знак неравенства соответствует необратимым процессам, отсюда в частности следует, что максимальная работа совершается в равновесном процессе. Протекание процессов в системе может сопровождаться изменением всех ее термодинамических параметров. Однако, если процессы идут с постоянством некоторых параметров, то в этих условиях величина (dA_{max}) приобретет свойства полного дифференциала и ее значения будут описываться соответствующими функциями. Рассмотрим условия превращения в системе, при которых сохраняются постоянными определенные пары параметров:

1. При $S, V = \text{const}$ из уравнения

$$dA_{max} \leq TdS - dU - pdV$$

$$dA_{max} \leq (dU)_{SV}$$

2. При $p, S = \text{const}$:

$$dA_{max} \leq -dU - pdV$$

$$dA_{max} \leq -d(U + pV) \leq dH$$

$$dA_{max} \leq -(dH)_{pS}$$

Таким образом, убыль внутренней энергии и убыль энтальпии при (P,S const) в системе связаны с величиной совершаемой полезной работы.

Согласно первому закону термодинамики изменения внутренней энергии и энтальпии в изотермическом процессе при постоянных температуре, объеме и давлении, также не зависят от пути перехода, но равняются в этих условиях не величине полезной работы, а тепловому эффекту реакции.

3. При T, V = const

$$dA_{max} \leq TdS - dU$$

$$dA_{max} \leq -d(U - TS) \leq dF_{TS}$$

F – свободная энергия из этого уравнения называется изохорным потенциалом или энергией Гельмгольца.

Величина свободной энергии dF есть часть внутренней энергии dU, которая превращается в работу, а TdS соответствует части внутренней энергии, превращаемой в тепло.

4. При T, p = const

$$dA_{max} = \leq TdS - dU - pdV \leq -d(U + pV - TS) \leq -(dG)$$

где G – функция состояния системы — изобарный потенциал или энергия Гибса.

При рассмотрении процессов в биологических системах большое значение имеют функции изобарного и изохорного потенциала, так как биохимические реакции протекают при постоянном объеме, давлении и температуре. Так как в большинстве случаев изменения объема в биохимических превращениях незначительно, то dG и dF практически совпадают, т.е. pdV = 0.

$$dG = dU - TdS + pdV$$

$$dF = dU - TdS$$

$$dF = dG$$

Таким образом, в живых системах работа будет определяться либо убылью свободной энергии в виде изохорного потенциала, либо убылью свободной энергии в виде изобарного потенциала.

Известна еще одна интерпретация энтропии как меры разупорядоченности системы. В природе степень упорядоченности соответствует степени сложности системы. Кибернетика называет степень отклонения системы от полного беспорядка – количеством информации. Энтропия зависит от степени организованности системы. Чем меньше число способов осуществления данного состояния, тем организованнее система и тем меньше энтропия. Энтропия показывает статистический вес, вероятность или равновесность системы. Если система имеет минимальное количество энтропии, то говорят, что эта система содержит отрицательную энтропию – негэнтропию. Негэнтропия и информация – это тесно связанные понятия, но имеющие существенные различия.

Энтропия характеризует неорганизованность системы, являющуюся результатом действия межмолекулярных сил и теплового движения (структурная вероятность системы). Информация характеризует материализованную программу, требующую определенного кода, являющуюся устойчивым ключом как сохранения вида, так и направленности развития (степень отклонения от полного беспорядка - количество информации). Больцман установил связь, существующую между энтропией и термодинамической вероятностью процессов в системе, выразив формулой:

$$S = K \ln W$$

Где $K = R \setminus N_A$ – постоянная Больцмана, складывающаяся из R - газовой постоянной и N_A – числа Авогадро, W – термодинамическая вероятность или число микросостояний, которые допускаются при данном макросостоянии системы. В устойчивых системах макросостояние определяется од-

ним способом, т.е. $W = 1$ и $S = 0$. По теории информации количество информации о единственном состоянии системы равно:

$$I = \log_2 W$$

За единицу информации (бит) принимается информация содержащаяся в сообщении при исходных возможных состояниях $W=2$.

$$1 = \log_2 W = 1 \text{ бит}$$

$$S = K \ln 2 = 3,31 \times 10^{24} \times 0,69 = 2,3 \times 10^{24}$$

$$1 \text{ бит} = 2,3 \times 10 \text{ энтр. единиц.}$$

Биологическое развитие как эволюционное, так и индивидуальное идет от простого к сложному, от низкоупорядочных к высокоупорядочным. Энтропия при биологическом развитии не возрастает, а убывает.

Живые организмы отличает именно высокая степень упорядочности. Для них наличие согласованной работы клеток, организованность химических и биологических процессов является основным условием существования.

Живые организмы ведут себя совершенно парадоксальным образом. Они противоречат закону возрастания энтропии. Вступая во взаимодействие с другими системами, они вместо того, чтобы в ходе реакций исчерпать свой энергетический потенциал и перейти к равновесию, либо разрушаться, они сохраняют свое устройство, сохраняя и внутреннюю свободную энергию (способную производить работу). Это необычно для неживых систем. Живые системы совершают сложную внешнюю и внутреннюю работу, непрерывно тратя на это свободную энергию. Они постоянно удерживают и даже увеличивают в себе работоспособность, энергию и энергетический потенциал. И следовательно не подчиняются закону возрастания энтропии. Живые системы - это самоорганизующиеся открытые системы. Особенностью их является обмен веществ, питание и выделение. Живая система далека от равновесия и находится в тесном контакте с

окружающей средой. Поэтому повышение упорядочности (уменьшение энтропии), развивающегося организма компенсируется возрастанием энтропии в окружающей среде, за счет выделения веществ и тепла. Учитывая это, необходимо рассматривать особенности открытых систем и проявление второго закона в открытых термодинамических системах.

Стационарное состояние и термодинамическое равновесие

В открытых системах существует равновесное состояние, которое называется стационарным состоянием. Стационарное состояние и термодинамическое равновесие сходны в том, что системы во времени сохраняют свои свойства постоянными, отличие в том, что при термодинамическом равновесии изменение свободной энергии вообще не происходит ($dF=0$), а в стационарном состоянии это происходит непрерывно, но с постоянной скоростью ($dF=const$). Стационарное состояние в каждый момент времени поддерживается только благодаря непрерывному поступлению свободной энергии из среды в количестве компенсирующим ее удаление. За счет этого в живой системе непрерывно поддерживаются различные градиенты и система сохраняет свою работоспособность. При определенном соотношении скоростей диффузии (поступления и удаления) и скоростей биохимических реакций (превращений) система будет стабильна во времени, т.е. возникает такое состояние когда концентрационные градиенты и физико-химические параметры сохраняются постоянными (ионные градиенты и рН). Изменение внешних или внутренних условий приводит к нарушению стационарного состояния, так добавление катализаторов или изменение температуры усиливает диффузионный перенос веществ из системы и приводит к новому поступлению реагиру-

ющих веществ в результате чего устанавливается новое стационарное состояние близкое к исходному, но не совпадающее с ним. Стационарная система имеет способность стабилизировать свое состояние при изменении внешних условий. В любой открытой системе может существовать неограниченное число стационарных состояний, за счет изменения любого параметра системы. В большинстве случаев при не очень высоких скоростях реакций система переходит от одного стационарного состояния в другое не по плавной кривой, а через экстремальное положение, вначале более резко отклоняясь от исходного состояния, а затем в какой-то мере приближаясь к нему.

Давайте сравним, как идут изменения процессов в закрытой и открытой системе на примере окисления аскорбиновой кислоты.

В закрытой системе, когда нет новых поступлений продуктов реакции, реакция окисления идет до конца. Если в эту систему внести фермент пероксидазу, то процесс только ускорится.

В открытой системе (цилиндр с целлофановой мембраной, омываемой водой, внутри находится 1,2% аскорбиновой кислоты и 0,2% раствор перекиси водорода) по мере расходования продуктов реакции из внешней среды поступают новые количества реагирующих веществ. После установления стационарного состояния в систему добавляли пероксидазу, после чего окисление ускорялось, а содержание аскорбиновой кислоты снижалось. Но за счет поступления нового количества реагентов в системе устанавливается вновь стационарное состояние близкое к исходному. При дальнейшем повышении скорости реакции путем введения большого количества фермента переход в новое стационарное состояние происходит уже без минимума, а затем она вообще теряет способность к установлению стационарного состояния, т.е. в системе существует известный предел выносливости

по отношению к изменению кинетических параметров.

Таким образом, в этой проточной ферментативной реакции проявляются характерные особенности реакций в открытых системах:

- 1) подвижность стационарных состояний,
- 2) способность к динамической стабилизации,
- 3) переходы стационарных состояний через экстремальные уровни.

В открытой системе фермент ведет себя не только как катализатор, но и как регулятор процессов, влияя не только на скорость превращения, но и на скорость выхода. т.е. смещает определенное динамическое равновесие. В открытых системах при нарушении стационарного состояния возникают компенсирующие процессы, которые восстанавливают определенный уровень. И этот процесс всегда идет через минимум и максимум, система сначала отклоняется от исходного уровня, а затем вновь приходит к нормальному состоянию. Этим свойством открытых систем и объясняется адаптация организма к внешним условиям (сокращение изолированного сердца).

Стационарное состояние открытых систем определяется наличием сил и вызываемых этими силами потоков. Силы - это химические и электрические потенциалы, диффузионные и температурные градиенты. Между силой и потоками существует тесная взаимосвязь. Так например, химический потенциал, определяющий скорость реакции, снижая концентрацию потребляемого вещества во внутренней среде. Вызывает появление диффузионного градиента и диффузионного потока из внешней среды, в то же время диффузионный поток, питающий реакцию, влияет на скорость химической реакции внутри системы. Таким образом существует прямопропорциональная зависимость между силой и потоком, изменяется скорость реакции изменяется и

поток и наоборот.

В открытых сложных системах происходит тесное взаимодействие многих сил и потоков.

$$\frac{dQ}{dt} = - \frac{dt}{dx}$$

Тепловой поток пропорционален градиенту температуры.

$$\frac{dm}{dt} = -D \frac{dc}{dx}$$

поток вещества пропорционален градиенту концентрации.

Так, например, реакции окисления в клетках снижают концентрацию в них кислорода и создают поток кислорода клетки, одновременно эта же сила создает диффузионный поток углекислоты из клетки наружу, поток тепла и целый ряд других потоков, связанных с окислением промежуточных продуктов.

Для биологии особый интерес представляет случай, когда в системе одновременно протекают несколько процессов, каждый из которых характеризуется собственной величиной скорости и движущими силами. Эти процессы могут взаимодействовать друг с другом, так что скорость каждого из них будет зависеть не только от своей силы, но и от всех других сил(уравнения Онзагера)

Согласно теории Онзагера это взаимодействие можно выразить системой линейных уравнений, если имеются два взаимодействующих потока и силы. Равенство коэффициентов является одним из признаков стационарного состояния.

Анализ общих свойств биологических систем на основе уравнения помогает объяснить внешнее противоречие между поведением организма и вторым законом термодинамики.

Действительно рост и развитие организмов сопровождается

усложнением их организации и с точки зрения классической термодинамики выглядит как самопроизвольное уменьшение энтропии живых систем. Однако, в термодинамической открытой системе энтропия образованная во время протекания реакций рассматривается как поток положительной энтропии, а свободную энергию поступающую в систему как поток отрицательной энтропии. В клетках поток положительной энтропии возникает в результате расщепления богатых энергией связей – фосфорной, углеродной. Поток отрицательной энтропии - это вещества поступающие в клетку и служащие источником энергии и материалом для синтетической деятельности. Общее изменение энтропии во времени в открытой системе описывается уравнением Пригожина-Виама:

$$\frac{diS}{dt} + \frac{deS}{dt} = \frac{dS}{dt} > 0, \text{ где}$$

diS/dt – скорость образования энтропии в клетках и тканях (поток положительной энтропии)

deS/dt – скорость энтропии, зависящей от скорости выведения деградированных энергетических соединений (отрицательная энтропия)

dS/dt – скорость возникновения энтропии во всей системе (клетка-внешняя среда).

Третий член уравнения в соответствии со вторым законом термодинамики должен быть положительным или равным нулю, тогда наступает стационарное состояние.

Последний случай наблюдается при стационарном состоянии, когда продуцирование энтропии в системе компенсируется оттоком энтропии во внешнюю среду или, что то же самое, равно поглощению отрицательной энтропии из среды, так что полное изменение энтропии во времени $dS/dt = 0$.

Если $dS/dt \neq 0$, то состояние будет не стационарным.

Таким образом, в отличие от термодинамического равновесия, когда внутри системы не происходит необратимых процессов, т.е. $diS/dt = 0$, при стационарном состоянии в системе непрерывно происходят необратимые процессы $diS/dt > 0$, но одновременное выделение энтропии во внешнюю среду, приводит к тому, что полное изменение энтропии системы остается постоянным.

Можем ли мы говорить, что изменения энтропии являются определяющим моментом в направлении процессов обмена в живом организме?

В некоторых простых системах при незначительных изменениях внутренней энергии, например при диффузии газов или смешении неполярных жидкостей, действительно увеличение энтропии является основной движущей силой процесса, доводящей его до конца. Однако, при смешении полярных веществ, например серной кислоты и воды, роль увеличения энтропии, благодаря большому изменению энтропии отстывает на второй план и основное значение для направления процесса приобретает изменение свободной энергии или изохорного потенциала. В живых организмах изменение энтропии только сопровождает химические и физические процессы и в этом смысле остается одним из факторов жизнедеятельности. Изменения энтропии не определяют ни направления процессов в организме, ни природы упорядочности биологических структур и слаженности процессов обмена веществ. Поэтому, ошибочна точка зрения Шредингера, давшего определение жизни как «поглощение или питание отрицательной энтропией». По Шредингеру, организм поддерживает себя постоянно на высоком уровне сложности, благодаря непрерывному потреблению упорядочности из окружающей среды в форме материи

пищевых продуктов. На самом деле живые организмы извлекают из среды не запас упорядочности, а запас свободной энергии, расход которой и обеспечивает им процессы жизнедеятельности. Энтропийный же член является одним из компонентов поглощаемой свободной энергии. Сложность процессов жизнедеятельности создается организмом за счет расхода свободной энергии исходя из требования биологического существования. Поэтому энтропия является подчиненной, сопутствующей величиной. В пределах суммарного увеличения энтропии системы организм-среда, собственное изменение энтропии организма может быть любым, Она может в определенный отрезок времени оставаться постоянной, увеличиваться или уменьшаться безотносительно к общему направлению процессов обмена. Слаженность процессов обмена веществ и направление их изменений является приспособлением организма к условиям его существования и к сохранению в процессе эволюции, т.е. определяется полностью биологическими закономерностями. А не стремлением к увеличению общей энтропии. Если потребуется для приспособления, то организм в процессе эволюционного развития может выработать тип обмена веществ с любым уровнем изменения энтропии, за счет поглощения необходимого количества свободной энергии из среды.

Значение теории открытых систем. Прилагая теорию открытых систем к биологическим явлениям, следует учитывать принципиальную невозможность замены биологических закономерностей, управляющих поведением биосистем, закономерностями более низших форм движения, представленных физическими или химическими открытыми системами. Живой организм представляет собой сложную совокупность многих открытых систем, причем по одним компонентам системы могут находиться в стационарном состоянии (уровень

сахара или рН крови), по другим колебаться в широких пределах. Поэтому теорию открытых систем не следует рассматривать в качестве биологической теории. В свете теории открытых систем только вносятся коррективы в принятые критерии жизни. Многие характерные явления химически открытых систем можно наблюдать в живых организмах: так например, единство внешнего и внутреннего является прототипом многоступенчатой модификации одних веществ в другие, чувствительность и сопротивляемость химического состояния является прототипом раздражимости. В живых системах эти явления имеют характер сложных физиологических функций. По-видимому, существует одно свойство, которое принципиально отличает самую простейшую форму жизни от самой сложной химически открытой системы - это способность живого тела к своему сохранению и воспроизведению. Каждый организм в процессе онтогенетического развития проходит ряд сменяющих друг друга стационарных состояний, приспособляясь к изменяющимся внешним условиям и подчиняясь при этом только внутренним биологическим закономерностям своего развития.

БИОЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ПОТЕНЦИАЛЫ

В живом организме в основе возбудимости клеток, регуляции внутриклеточных процессов, работы нервной системы и мышечного сокращения лежит процесс генерации и распространения электрических потенциалов.

Величина разности потенциалов в большинстве клеток и тканей не превышает 150 мВ. Бернштейн предложил классифицировать потенциалы по взаимосвязи их с процессами протекающими в клетках. Поэтому все разнообразие потенциалов можно свести к четырем группам.

1. Потенциалы покоя – это постоянно существующая разность потенциалов между внутренним содержимым клетки и наружным раствором.

2. Потенциалы повреждения или демаркационные, возникающие между поврежденным и неповрежденным участками ткани органа или клетки.

3. Потенциалы действия или возбуждения выявляются при нанесении на ткань или клетку раздражения или при естественном охвате возбуждением органа или его части. Ткань должна легко отвечать на электрические стимулы и быстро проводить волну возбуждения. Величина потенциалов не превышает 40 мВ и измеряются они шлейфным осциллографом.

4. Стационарные или метаболические потенциалы генерируются в процессе основного обмена, т.е. в состоянии покоя. Эти потенциалы возникают между участками с разной интенсивностью обмена веществ. При этом участок с более высоким обменом веществ становится электроотрицательным, по отношению к окружающим тканям.

Это крайне медленно меняющиеся потенциалы. Причиной возникновения разности потенциалов в любых системах является асимметричное распределение в них носителей электричества - электронов и ионов. В соответствие с этим все электрические потенциалы делятся по природе своего возникновения на электродные или электрохимические и ионные.

Электрохимические потенциалы.

В электрохимии под электродом понимают соединение металл-электролит. Из двух электродов складывается электрохимическая ячейка, причем электролиты соприкасаются либо непосредственно, либо через серию промежуточных растворов. Состав отдельных фаз записывают следующим образом

$Cu|CuSO_4||ZnSO_4|Zn$ двойная черта означает диафрагму, одинарная – межфазовую границу.

Разность потенциалов между металлом и электродом и называется напряжением- электрода (электродным потенциалом). Разность потенциалов между конечными фазами ячейки- напряжением ячейки. Потенциалы электродов и ячеек объединяются под названием электрохимические потенциалы. Они вычисляются только для условий равновесия. Потенциал электрода измеряется по электроду сравнения, которым является водородный электрод с собственным нулевым потенциалом. Электрохимический потенциал (μ) иона складывается из химического потенциала и электрической работы:

$$\mu = \mu_0 + z_i F E_i$$

Из термодинамики известно, что $\mu_i = RT \ln C$

где R – газовая постоянная, T – абсолютная температура, C – концентрация иона, тогда:

$$\mu = \mu_0 + RT \ln C + ZFE_i$$

Электрохимический потенциал – это мера работы, необходимой для переноса 1 моля ионов из раствора с данной концентрацией и данным электрическим потенциалом в бесконечно удаленную точку. Эта работа складывается из затрат на преодоление сил химического взаимодействия и работы по переносу зарядов в электрическом поле. Движущей силой переноса ионов является градиент электрохимического потенциала. К электрохимическим потенциалам относятся концентрационные и окислительно-восстановительные. Первые осуществляются при наличии металлических электродов обратимых по исследуемому иону. Например, если медные электроды опустить в растворы медного купороса с различными концентрациями и соединить их проводящей системой (агаровыми мостиками), которая тормозит диффузию и слияние компонентов, то возникает концентрационный потенциал:

$$E_1 = E_0 + \frac{RT}{ZF} \ln C_1$$

$$E_2 = E_0 + \frac{RT}{ZF} \ln C_2$$

Тогда:

$$E_{\text{конц}} = E_2 - E_1 = \frac{RT}{ZF} \ln \frac{C_2}{C_1}$$

Это формула Нернста, которая показывает, что в условиях электрохимического равновесия разность потенциалов определяется соотношением концентраций данного иона в двух соприкасающихся сосудах. При $T = 20^\circ$ соотношение $RT/ZF = 58$ мВ и если концентрации растворов отличаются в 10 раз, используются десятичные логарифмы, то $E_{\text{конц}} = 58 \lg 10 = 58$ мВ. Окислительно-восстановительные потенциалы или редокс осуществляются при наличии электродов из

инертного металла, опущенных в раствор веществ, между которыми идет реакция окисления- восстановления. В этой цепи электроды служат донорами электронов для окисленной формы и акцепторами для восстановленной.

$$E = \frac{RT}{ZF} \ln \frac{(ox)}{(red)} + E_0$$

$E_0 = \text{const}$, если $ox/red = 1$

Существует также иная группа цепей, где основная причина возникновения ЭДС – это неравномерное распределение анионов и катионов по две стороны границы раздела, т.е. где двойные электрические слои приурочены к самой среде. Это так называемые собственно биологические или ионные потенциалы, которые могут быть отведены с помощью жидкостных неполяризующихся электродов. Биологические потенциалы косвенно зависят от окислительно-восстановительных процессов, протекающих в тканях, в результате которых образуется большое количество ионизированных продуктов, неравномерное распределение которых и приводит к возникновению разности потенциалов.

В зависимости от механизма, неравномерного распределения ионов, создающего градиент концентрации в клетках и тканях могут возникать диффузионные, мембранные и фазовые потенциалы.

Диффузионные потенциалы регистрируются при наличии жидкостного контакта между растворами, содержащими один и тот же растворитель, но с разной подвижностью ионов. Разность потенциалов обусловлена разной скоростью диффузии катионов и анионов. Величину диффузионного потенциала можно вычислить по формуле Гендерсона для бинарного электролита, содержащего одновалентные ионы:

$$E = \frac{u + v}{u - v} \cdot \frac{RT}{zF} \cdot \ln \frac{C}{C_2}$$

и- подвижность катионов v-подвижность анионов.

Полярность диффузионного потенциала зависит от соотношения подвижностей. Если $u > v$, то более концентрированный раствор будет отрицательным по отношению к менее концентрированному, если $u < v$, то концентрированный раствор будет положительным. Диффузионная разность потенциалов велика в том случае, если ион одного знака имеет очень высокую или низкую подвижность по сравнению с противоположным. Так как особенно большими подвижностями обладают H и OH , то именно в растворах с этими ионами будет самая высокая разность диффузионных потенциалов. Одинаковой подвижностью обладают ионы калия и хлора ($K = 64,40 \text{ Cl} = 65,6 \text{ см}^2 \text{ ом}^{-1} \text{ г. экв}^{-1}$), поэтому раствором этого электролита пользуются для жидкостного контакта при измерениях биоэлектрических потенциалов с целью устранить или свести к минимуму диффузионную разность потенциалов.

Различия в подвижности противоположных ионов может быть значительно увеличено, когда их проникновение происходит через некоторые виды мембран. Такие мембраны обладают избирательной проницаемостью для катионов и анионов. Так, если подвижность анионов или катионов равна нулю, то разность потенциалов по обе стороны мембраны будет:

$$E_m = \pm \frac{RT}{zF} \ln \frac{C_1}{C_2}$$

Селективная проницаемость мембраны к катионам делает концентрированный раствор электроотрицательным по отношению к разбавленному.

В случае когда мембрана разделяет растворы разной концентрации разных электролитов, суммарный мембранный потенциал будет определяться не только разностью концентраций, но и относительной проницаемостью мембраны для ионов.

В живых системах существуют условия для создания мембранных потенциалов – это мембрана в состоянии покоя проницаема для ионов калия.

Потенциал покоя.

По обе стороны мембраны между содержимым клетки и средой существует мембранный потенциал. Если клетка не активируется извне, то этот потенциал сохраняется постоянным и называется потенциалом покоя. Он всегда отрицателен и равен $-75 - 100$ мВ. Мембрана хорошо проницаема для ионов калия и намного слабее для хлора и натрия. Вход калия описывается уравнением Нернста, которое должно учитывать и вход других ионов:

Потеря калия клеткой ведет к снижению величины потенциала покоя, что в свою очередь ведет к снижению концентрации хлора. Повышается осмотическое давление клетки и она начинает набухать до тех пор пока не выравниваются концентрации внутри и снаружи. Это пассивный процесс, но в создании потенциала покоя принимает участие активный транспорт натрия из клетки. Чем больше концентрация натрия в среде, тем больше разность потенциал.

Доннановское равновесие устанавливается между клеткой и средой, если клеточная мембрана проницаема для неорганических ионов, но не проницаема для органических соединений. Наиболее характерно равновесие Доннана для мертвых клеток или для клеток с ослаб-

ленным метаболизмом, так как по своей природе Доннановский потенциал равновесный, а не стационарный. В основе вывода уравнения Доннана, описывающего распределение ионов, лежит условие электронейтральности, т.е. равенства суммарной концентрации анионов, макромолекул и катионов внутри и снаружи. Представим себе два отсека клетки разделенных мембраной

Коллоид R связан с ионом хлора и отделен от раствора хлористого калия мембраной. Мембрана не проницаема для коллоида. Через некоторое время хлористый калий перейдет в первый отсек по концентрационному градиенту, обозначим это количество за «X», тогда концентрация калия и хлора во втором отсеке будет $(C_2 - X)^2$, а в первом $(C_1 + X) \times X$ т.е.

$$(C_2 - X)^2 = (C_1 + X)X$$

Правило Доннана гласит, что произведение диффундирующих ионов в одном отсеке равно произведению диффундирующих ионов в другом. Присутствие недиффундирующего иона приводит к неравновесному распределению ионов. Доннановский потенциал уравнивает концентрационный градиент ионов, способных к диффузии.

Фазовые потенциалы.

В биологических системах, которые являются гетерогенными системами, образованными водными, белковыми и липидными фазами, за счет неодинаковой растворимости в них катионов и анионов, безусловно существуют фазовые потенциалы.

Если поддерживать градиент концентрации ионов на определенном уровне, обеспечивающим непрерывную диффузию, т.е. поддерживать стационарное равновесие, то жидкостные фазовые цепи могут

быть источником ЭДС и создавать электрический ток.

Первой попыткой объяснить происхождение биопотенциалов явилась альтерационная теория разработанная Германом в 1878 году. Согласно ей демаркационная разность потенциалов обусловлена накоплением в месте повреждения живой ткани продуктов органического распада, создающих более или менее значительный диффузионный потенциал. То есть биопотенциалы возникают в протоплазме только в состоянии повреждения (альтерации). Теория Германа не допускает существования электрической поляризации на нормальной покоящейся протоплазматической поверхности. Между тем, наличие такой поляризации можно доказать на растительной клетке. При введении стеклянного электрода в протопласт, можно измерить разность потенциалов между внутренней и наружной поверхностью, совершенно изолируя при этом внутренний электрод от контакта с поврежденным участком.

В 1912 году Бернштейном была предложена новая мембранная теория биопотенциалов. Согласно ей, клеточная мембрана обладает избирательной проницаемостью, за счет которой на поверхности клетки образуется двойной электрический слой, одна сторона которого заряжена положительно, другая отрицательно. Благодаря этому возникает мембранная разность потенциалов или дзетапотенциал, уже заранее предопределенная в живой неповрежденной клетке. Концентрация ионов в клетке и в среде резко отличается создавая наличие высокой ионной асимметрии. Согласно Бернштейну при повреждении или возбуждении мембрана клетки становится проницаемой для ионов обоих знаков. Однако, анионы, обладающие меньшей подвижностью, скапливаются у поврежденной поверхности, создавая избыток отрицательных зарядов. Поэтому возбужденный или поврежденный участок всегда электроотрицателен по отношению к ин-

тактному. При этом отличие возбуждения от повреждения заключается в том, что изменения мембраны носят обратимый характер и ее нормальная поляризация вновь восстанавливаются.

Потенциал действия.

Впервые потенциал действия был описан Ходжкиным и Катцем при исследовании возбуждения гигантского аксона кальмара. Потенциал действия - это быстрый сдвиг потенциала покоя в положительном направлении, за счет асинхронности в возрастании потока натрия внутрь клетки, с последующим уравниванием этого потока выходом калия из клетки.

Потенциал действия имеет несколько фаз. Первая – это фаза нарастания или деполяризации. Во время нее клеточная мембрана теряет свой нормальный заряд. Деполяризация переходит за нулевую линию и мембранный потенциал становится положительным - это вторая фаза овершут, за ней следует фаза реполяризации. У некоторых клеток эта фаза может пересекать потенциал покоя и становиться по величине более отрицательной — это явление называется гиперполяризацией или следовым потенциалом. Уровень потенциала, при котором деполяризация дает начало потенциалу действия - называется порогом.

Состояние автоматического прогрессирующего нарушения мембранного потенциала называется возбуждением. Обычно возбуждение продолжается менее 1 мс. Клетки, в которых можно вызвать потенциалы действия называются возбудимыми (нервные и мышечные клетки).

На гигантском аксоне кальмара была доказана зависимость потенциала действия от концентрации ионов натрия в среде (при малых концентрациях амплитуда потенциала уменьшается).

В основе потенциала действия лежит кратковременная потеря клеткой избирательной проницаемости для калия и натрий устремляется в клетку. На некоторое время нужно для замены калия на натрий, последний перестает выкачиваться и наступает деполяризация мембраны. По мере приближения мембранного потенциала к уровню равновесного для натрия происходит уменьшение натриевого потока и повышается калиевая проводимость, что и приводит к реполяризации мембраны. Такое неравномерное изменение потоков натрия и калия приводит к превышению суммарной амплитуды потенциала действия над потенциалом покоя. Потенциал покоя не исчезает во время пика потенциала действия, а на него накладываются, в момент пробегания волны возбуждения, срочные кинетические разности потенциалов. Современная теория биопотенциалов, называемая сорбционной, была предложена Насоновым и Александровым. По этой теории разность потенциалов не предопределена заранее, а возникает заново только при определенных физиологических изменениях. Согласно этой теории протоплазма является многофазной гетерогенной системой и биопотенциалы обусловлены неодинаковой растворимостью и сорбцией катионов и анионов в каждой из фаз. Связанные ионы и обуславливают то, что потенциалы повреждения постепенно нарастают во времени и достигают своего максимуму через 30 минут.

Основные методы измерения потенциалов

Существует два способа отведения биопотенциалов: внеклеточный с помощью наружных электродов и внутриклеточный или микроэлектродный.

Электрод это связующее звено между объектом и измерительным прибором. Метод внутриклеточных отведений позволяет регистрировать разность потенциалов, существующих между внутренним содержимым клетки и окружающей средой, тогда как метод внеклеточного отведения измеряет потенциалы при повреждении и возбуждении между различными частями клетки или отдельными клетками. Микроэлектрод представляет тонкую стеклянную пипетку с диаметром кончика менее одного микрона, заполненную агаром на 3 М растворе хлористого калия. Чем меньше диаметр микроэлектрода, тем выше сопротивление электрода, но меньше повреждение клетки. Использование раствора хлористого калия позволяет уменьшить сопротивление электрода и уменьшить величину диффузионных потенциалов. Микроэлектрод, связанный через катодный повторитель с усилителем и осциллографом вводится в клетку, второй электрод помещается в раствор. Разность потенциалов регистрируется в момент прокола электродом клетки, луч осциллографа резко смещается вниз. Существуют многоканальные электроды, позволяющие вводить в клетку различные вещества. Для внеклеточного отведения применяются непляризующиеся электроды, один на интактную поверхность, другой на поврежденный. Регистрируется падение напряжения, создаваемое током, текущим между этими участками.

Электропроводность живых систем

Под электропроводностью живых субстратов понимают способность биомембран, клеток и тканей проводить электрический ток. В основу этого явления положены физические закономерности прохождения электрического тока через неживые объекты или заведомо убитые ткани.

Существует два механизма прохождения тока через вещество:

1. Электронный механизм проведения, свойственный металлам,
2. Электролитический – обусловленный передвижением ионов и характерный для жидких и твердых проводников.

Электронная проводимость.

Если электронный проводник поместить в электрическое поле, то на свободные электроны будет действовать сила, равная произведению заряда электрона на напряженность поля и направленная в противоположную сторону. Эта сила сообщает электрону противоположно направленное полю ускорение. Таким образом электроны приобретают среднюю скорость, пропорциональную напряженности поля. Установившееся под влиянием поля непрерывное одностороннее движение электронов обеспечивает прохождение электрического тока через проводник.

Ионная проводимость.

В электролитических проводниках перенос электричества происходит за счет движения ионов, причем анионы движется к положительному полюсу (аноду), катионы к отрицательному полюсу (катоду).

Удельная электропроводность вещества с электролитической проводимостью будет зависеть от количества ионов, от заряда и скорости движения ионов, степени диссоциации электролитов.

Так как ионы имеют различные заряды, передвигаются в определенной среде и вступают во взаимодействие друг с другом с молекулами растворителя, то скорость передвижения будет зависеть от: диэлектрической постоянной растворителя, вязкости, температуры, давления сил линейного притяжения и отталкивания и образования ионной атмосферы.

С ионной проводимостью непосредственно связан частотный эффект Дебая, который состоит в увеличении электропроводности при очень высоких частотах переменного тока. Такое увеличение электропроводности носит название дисперсии электропроводности, которая зависит от частоты переменного тока, а так же от валентности, подвижности, и концентрации ионов в растворе.

Эти два механизма проведения электрического тока относятся к неживой природе. Для живых систем природа электропроводности окончательно не выяснена. Однако, имеются все основания полагать, что и для них вряд ли могут существовать какие либо другие механизмы. До последнего времени исследователи занимающиеся изучением проведения электрического тока в живых объектах признавали второй механизм проведения. Однако, по последним данным в живых тканях возможно проведение электрического тока с помощью электронов. К таким тканям относят нервную ткань, которая по свойствам напоминает полупроводники.

Если на объект подать разность потенциалов U , то согласно закону Ома, через объект потечёт ток силой I .

Так как живой организм, его клетки, ткани являются проводниками второго рода, то перенос электрического тока зависит от величины направленного движения ионов в электрическом поле. Чем больше свободных подвижных ионов, тем выше электропроводность

объекта. В животных клетках основные катионы – это ионы калия, а основные анионы – это ионы органических кислот (угольной, лимонной и уксусной). В межклеточной и межтканевой жидкостях животных основными ионами являются натрий и хлор. Ионы биополимеров (белков, нуклеиновых кислот и их комплексов) не оказывают заметного влияния на величину электропроводности. Измерение электропроводности биологических объектов проводят на постоянном и переменном токах прямоугольной или синусоидальной формы с частотами от долей герца до 10 Гц.

При пропускании постоянного тока через живой объект наблюдается падение величины тока за счет развития поляризационных явлений на границах раздела в объекте. Различные виды поляризации обусловлены наличием в биологических объектах свободных и связанных зарядов, гетерогенность строения клеток, наличием мембран и поверхностей раздела. Свободные заряды (ионы и электроны) перемещаются под действием электрического поля, создавая ток проводимости. В клетках подвижность ионов ограничена наличием многочисленных мембранных компартментов, на которых создается ЭДС обратного направления по отношению к приложенному. Связанные заряды крупных органических ионов перемещаются в узких пределах, формируя токи смещения.

Различают несколько видов поляризации. Электронная поляризация - это смещение электронных орбит атомов относительно положительно заряженных ядер под действием приложенного электрического поля. Возникающий дипольный момент молекул имеет небольшую величину. Время образования и устранения электронной поляризации (время релаксации) лежит в пределах 10^{-16} - 10^{-14} сек.

Ионная поляризация - смещение иона в кристаллической решетке

с возникновением обратной ЭДС. Время релаксации 10^{-14} - 10^{-12} .

Дипольная (ориентационная) поляризация свойственна полярным молекулам, обладающим значительным дипольным моментом (вода, спирты, белки). Время релаксации составляет 10^{-10} - 10^{-8} .

Макроструктурная поляризация – зависит от неоднородности электрических свойств проводящей системы и связана с чередованием слоев высокой и низкой проводимости и накоплением свободных зарядов на границе слоев с низкой проводимостью, что свойственно биологическим объектам с их гетерогенностью и развитой сетью мембран, имеющих сопротивление порядка $\text{ом}\cdot\text{см}$. Время релаксации 10^{-6} – 10^{-4} с.

Поверхностная поляризация свойственна поверхности с двойным электрическим слоем. В электрическом поле происходит смещение ионов диффузной части в одну, а частиц в другую стороны. Время релаксации 10^{-3} с.

Электролитическая поляризация означает изменение концентрации зарядов в приэлектродном слое.

Для устранения различных видов поляризации измерение электропроводности проводят на переменном токе различной частоты. На высоких частотах (10 Гц) поляризация практически исключается. Возникновение сильной поляризации тканей при прохождении постоянного тока значительно затрудняет измерение их сопротивления. Поляризационная емкость это как бы конденсатор, заряжающийся в момент прохождения тока через живую клетку или ткань. Поляризационная емкость является характерным свойством живой неповрежденной клетки. Она достигает больших величин.

Существует две теории, объясняющие возникновение поляриза-

ционной емкости в живых объектах: мембранная и теория поляризации диэлектриков.

Клеточные мембраны проницаемы для ионов одного знака и непроницаемы для противоположных, которые при прохождении электрического тока накапливаются и вызывают поляризацию. Под мембраной подразумевают не морфологическую структуру типа оболочки, а тонкий пограничный слой или несколько монослоев с суммарной толщиной 150 Å. Теория поляризации диэлектриков, предложенная Вагнером, объясняет возможность возникновения поляризации неодинаковыми величинами электропроводности дисперсной фазы и дисперсной среды. В этом случае величина поляризации системы зависит от отношения проводимости среды и электропроводности взвешенных в ней частиц и от соотношения их объемов. При очень большой проводимости среды почти весь ток пройдет через нее и не произойдет адсорбции зарядов. Если же среда обладает небольшой проводимостью и взвешенные в ней частицы проводят ток, то он частично пройдет через них, а на межфазовых границах произойдет накопление зарядов. В случае проводника с гетерогенной структурой напряжение при включение тока распределяется таким образом, что большая часть его будет уменьшаться в слоях с малой проводимостью. При одной и той же силе тока в слое с большей проводимостью на границе двух фаз будет больше количества ионов одного знака, чем в слое с меньшей проводимостью. У границы раздела двух слоев диэлектрика произойдет избыточное накопление зарядов, появится вторичная ЭДС обратного знака. Сила тока в этом случае определяется величиной вторичной ЭДС. Т.е. поляризацией. По этой теории биологическая система рассматривается как гетерогенный двухслойный диэлектрик. Чтобы избежать сильной поляризации, живые объ-

екты помещают в поле переменного тока. При достаточно высокой частоте тока поляризационные явления могут быть совсем элиминированы.

Как правило, кривая изменения силы синусоидального переменного тока за один полупериод совпадает с кривой напряжения. Это справедливо только в том случае, когда ток на своем пути встречает только омическое сопротивление. В живых объектах кроме омического есть еще емкостное, поэтому происходит сдвиг фаз.

При прохождении переменного тока через живые объекты учитывается как омическое, так и емкостное сопротивление, причем первое мало зависит от частоты, а второе значительно уменьшается по мере увеличения частоты, что сказывается на увеличении проводимости всей системы.

$R_T = R_O + R_C$, где R_T – общее сопротивление ткани, R_O - омическое сопротивление R_C – емкостное сопротивление. Уменьшение общего суммарного сопротивления ткани за счет уменьшения емкостного сопротивления по мере увеличения частоты тока носит название дисперсии электропроводности. На частоте 10 Гц и выше импеданс зависит только от величины омического сопротивления цитоплазмы и межклеточной жидкости.

При гибели или медленном отмирании тканей происходит возрастание электропроводности на низких частотах, что объясняют повышением проницаемости биомембран для ионов.

С помощью импеданса можно вычислить ионную проводимость и объем межклеточников и цитоплазмы. Проницаемость мембран для ионов и величины емкости биомембран.

Физические и химические факторы обычно увеличивают проницаемость биомембран для ионов, что приводит к уменьшению импе-

данса и емкостного сопротивления.

Изменение электропроводности наблюдается при любых патологических процессах, происходящих в организме. Так при воспалительном процессе на первой стадии наблюдается увеличение сопротивления ткани, особенно при низких частотах. Это объясняется тем, что клетки начинают набухать, межклетники сильно уменьшаются в размерах, приводя к уменьшению тока. Обратное явление наблюдается при действии на ткани гистамина, который вызывает уменьшение объема клеток. В обоих случаях изменяется только омическое сопротивление ткани. Изменение структурных элементов крови ведет к изменению коэффициента поляризации, уменьшению крутизны дисперсии, сдвига фаз и других параметров, обусловленных емкостным сопротивлением. Такие явления наблюдаются при действии на ткани ионизирующей радиации. Обратное явление увеличение крутизны дисперсии наблюдается при процессах новообразования.