

$$\alpha_m(V) = \frac{0.1(25 - V)}{\exp\left(\frac{25 - V}{10}\right) - 1} \quad (32)$$

$$\alpha_h(V) = 0.07 \exp(-V/20), \quad (33)$$

$$\beta_m(V) = 4.0 \exp(-V/18), \quad (34)$$

$$\beta_h = \frac{1}{\exp\left(\frac{30 - V}{10}\right) + 1} \quad (35)$$

Све горе исписане једначине су неопходне за нумеричка израчунавања акционих потенцијала у ХХ моделу.

Закључак

У раду је објашњен узрок настанка мирног мембранског потенцијала. Дат је феноменолошки и термодинамички приступ којим се објашњава начин успостављања мирног мембранског потенцијала на ћелијској мембрани. Описани су процесгенерисања и простирање акционог потенцијала на примеру аксона нервне ћелије. Хочкин-Хакслијев модел, добро приказује процесстварања и преношења нервног импулса, укључујући и веома битне особине екситабилности неурона, као што су активација и деактивација протеинских канала, асагим тим и јонских струја, и то у различитим временским интервалима. Једначине којекористи овај модел описују један физички сложен систем - нервну ћелију, који има и разна нелинеарна својства. Математички ниво модела омогућава директну промену параметара у моделу ако експеримент тозахтева.

Литература

1. Н. Милошевић, З. Несторовић, М. Платиша, Д. Жикић, Н. Рајковић, *Биофизика у медицинској физиологији и медицинској биохемији*, Медицински факултет, Београд 2017.
2. Arthur C. Guyton and John E. Hall, *Медицинска физиологија*, Савремена администрација, Београд 2003.
3. Russell K. Hobbie, *Intermediate Physics for Medicine and Biology*, Springer Cham Heidelberg 2015.
4. Hodgkin, A. L. and A. F. Huxley, A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. *J Physiol*, 1952. 117(4): p. 500-44.
5. Hodgkin, A. L., A. F. Huxley, and B. Katz, Measurement of current-voltage relations in the membrane of the giant axon of Loligo. *J Physiol*, 1952. 116(4): p. 424-48.
6. Hodgkin, A. L. and A. F. Huxley, Currents carried by sodium and potassium ions through the membrane of the giant axon of Loligo. *J Physiol*, 1952. 116(4): p. 449-72.
7. Hodgkin, A. L. and A. F. Huxley, The components of membrane conductance in the giant axon of Loligo. *J Physiol*, 1952. 116(4): p. 473-96.
8. Hodgkin, A. L. and A. F. Huxley, The dual effect of membrane potential on sodium conductance in the giant axon of Loligo. *J Physiol*, 1952. 116(4): p. 497-506
9. Hodgkin, A. L. and A. F. Huxley, A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. *J Physiol*, 1952. 117(4): p. 500-44.

Трансурани, фисија и Павле Савић

Миодраг Крмар

*Депарتمان за физику, Природно-математички факултет,
Универзитет у Новом Саду*

Апстракт. Ретко је које ново сазнање у физици имало толико снажног утицаја на заједницу као откриће фисије. Веома брзо је постало јасно да је то механизам који може ослободити огромну енергију, употребљиву у сврхе војне доминације. Потреба поседовања убитачног наоружања је довела до стреловитог развоја нуклеарне физике, а његово постојање до данашњег дана одређује релације у свету. У овом раду ће укратко бити описано како се из погрешно тумачених резултата експеримената за које је уручена Нобелова награда, дошло до открића о могућности цепања језгра и коју је улогу наш знаменити научник Павле Савић имао у томе.

Кључне речи: фисија, трансурнски елементи, нуклеарне реакције

ПОЧЕТНИ КОРАЦИ

Бекереловим открићем радиоактивности и раним Радерфордним радovima, наука је добила најтајнственији објект за истраживање до тада. Наиме, историјски експеримент којег су у Радерфордској лабораторији извели Гајгер и Марсден, показао је да се алфа честице пролазећи кроз танке листиће злата расејавају у јаком централном потенцијалу којег ствара позитивно наелектрисано тело чак десет хиљада пута мање од самог атома. Тако се сазнало за постојање атомског језгра, и читава научна област, нуклеарна физика, се развила на његовом изучавању. А тај веома мали тајанствени објект сакривен иза електронског облака и јаког електричног потенцијала је давао тек по коју штуру информацију о себи, углавном путем зрачења којег је емитовао. Када се попунио периодни систем од олова до уранијума, испоставило се да је природних радиоактивних елемената, чије је зрачење првим истраживачима стајало на располагању, било тек десетак, са око четрдесет изотопа где су сви сконцентрисани у области тешких језгара. Неопходан је био неки други начин путем кога би се језгра у широком опсегу маса испровоцирала на било какав одговор. Испоставило се како на њега не може утицати ни један расположиви спољашњи фактор, типа температуре, притиска, јаких поља, итд. Стабилна језгра на спољашње утицаје нису реаговала, а нестабилна су се распадала тачно одређеном динамиком, на коју се такође није могло утицати.

Остало је да се покуша приближити језгру неким радиоуклида су једне стаје на урадили Гајгер и Марсден. Алфа честице природних радиоуклида су једне стаје на располагању у периоду када акцелератори нису постојали. Њихове енергије не превазилазе 10 MeV, али се убрзо испоставило да је и то било довољно да се савлада одбојни потенцијал лакших језгара. Године 1919. је Радерфорд извео прву нуклеарну реакцију. Пратећи атенуацију алфа честица у разним гасовима,

$$n_{\infty}(V_c) = \frac{\alpha_n(V_c)}{\alpha_n(V_c) + \beta_n(V_c)}, \quad (23)$$

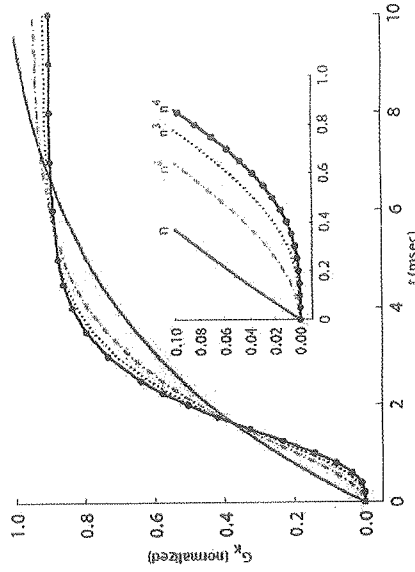
Решење диференцијалне једначине (21) које испуњава граничне услове (22,23) је експоненцијална функција:

$$n(t) = n_{\infty}(V_c) - [n_{\infty}(V_c) - n_{\infty}(0)]e^{-t/\tau_n}, \quad (24)$$

где је

$$\tau_n = \frac{1}{\alpha_n(V_c) + \beta_n(V_c)}. \quad (25)$$

Хочкин и Хагсли су покушали да на основу добијених експерименталних података најуоптималну функционалну зависност, користећи функцију $n(t)$. Због тога што се n креће између 0 и 1 (вероватноћа споменута раније), уведена је нормализована константа \bar{g}_k . Наслици 8 напратне су, ради једноставности, експерименталне тачке нормализоване проводљивости калијума G_k / \bar{g}_k .



Слика 8. График за фитовање функције проводљивости калијума [5].

Из распореда ових тачака закључили су да у коначном изразу за проводљивост ипак мора да учествује неки већи степен функције n , иако најпростије решење првог степена генерално одговара том распореду. Испробавањем су дошли до четвртог степена, јер су одступања од експеримента у том случају најмања. Коначно, проводљивост калијума записали су као $G_k = \bar{g}_k n^4$, то јест, пун израз:

$$G_k = \bar{g}_k [n_{\infty}(V_c) - (n_{\infty}(V_c) - n_{\infty}(0))e^{-t/\tau_n}]^4. \quad (26)$$

Аналогним поступком Хочкин и Хагсли су добили и одговарајућу функцију проводљивости натријумових канала у времену. Приликом фитовања овог графика, морали су да занемаре константе $m_{\infty}(0)$ и $h_{\infty}(V_c)$, што је било оправдано тиме да је проводљивост натријума у стању мировања много мања од стања „велике“ деполаризације, као и тиме да је при деполаризацији инактивација натријумових канала скоро потпуна. Коначан израз за проводљивост натријума гласи:

$$G_k = \bar{g}_k n^4 [m_{\infty}(V_c) - (m_{\infty}(V_c) - m_{\infty}(0))e^{-t/\tau_m}]^3 [h_{\infty}(V_c) - (h_{\infty}(V_c) - h_{\infty}(0))e^{-t/\tau_h}]. \quad (27)$$

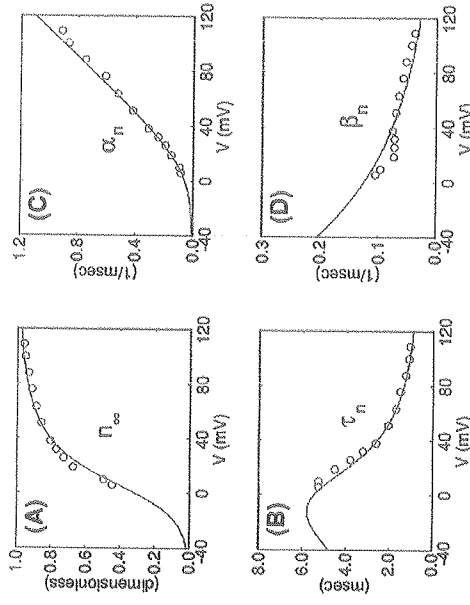
Константе пропорционалности у ХХ моделу

Вредности за параметре $n_{\infty}(V_c)$ и $\tau_n(V_c)$ које су директно добијене фитовањем експерименталних резултата за одговарајуће проводљивости јонских канала, омогућавају да се одреде величине $\alpha_n(V_c)$ и $\beta_n(V_c)$, које су одређене следећим изразима [[19-21]:

$$\alpha_n(V) = n_{\infty}(V) / \tau_n(V), \quad (28)$$

$$\beta_n(V) = \frac{1 - n_{\infty}(V)}{\tau_n(V)}. \quad (29)$$

На слици 9 кружићима су представљени експериментални резултати за $n_{\infty}(V_c)$, $\tau_n(V_c)$, $\alpha_n(V_c)$ и $\beta_n(V_c)$ као функције од напона.



Слика 9. Експериментални резултати и одговарајуће фитоване криве за $n_{\infty}(V_c)$, $\tau_n(V_c)$, $\alpha_n(V_c)$ и $\beta_n(V_c)$ [9].

Хочкин и Хагсли су одредили криве које најбоље фитују ове експерименталне резултате, и једначине тих крива су:

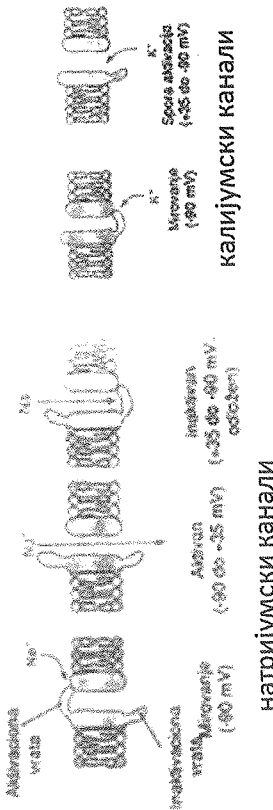
$$\alpha_n(V) = \frac{0.01(10 - V)}{\exp\left[\frac{10 - V}{10}\right] - 1}, \quad (30)$$

$$\beta_n(V) = 0.125 \exp(-V/80). \quad (31)$$

Коначно, за комплетирање свих диференцијалних једначине које се јављају у ХХ моделу, аналогно су нађене вредности и других параметара за остале капије у јонским каналима. Тако имамо следећи сет једначина

основа за ту зависност могу узети биофизичка својства канала у мембрани који контролишу проток наведених јона. Важно је напоменути да је, у време када су Хочкин и Хаксли развијали свој модел, врло мало информација у вези са биофизичком структуром мембране или молекуларним догађајима који су доводили до екситабилности мембране било доступно. Модеран концепт селективно-пропустљивих мембрана које пропуштају одређене јоне у одређено време био је тада само једна од многобројних идеја.

Макроскопска проводљивост из XX модела може да се посматра као да произилази из комбинаваних ефеката великог броја микроскопских јонских канала/уграђених у мембрану. Сваки појединачни јонски канал може да се посматра као дасадржи неки број физичких капија које регулишу проток јона кроз њега (натријумски канал има двоја врата (капије): активациона и инактивациона; калијумски канали имају двоја врата, слика 7).



Слика 7. Простирање акционог потенцијала дуж аксона [1]

Свака од тих капија може, наравно, бити у два стања: пропустљивом или непропустљивом. Када су све капије за одређени канал у стању пропустљивости, јони могу проћи кроз канал и канал је отворен. Ако је било која од капија у непропустљивом стању, јони не могу да пролазе кроз мембрану и канал је затворен. Напонска зависност проводљивости јона је уграђена у XX модел претпостављајући да вероватноћа, да свака појединачна капија буде пропустљива или не, зависи од вредности напона мембране. Ако узмемо у обзир капије одређеног типа i , можемо да дефинишемо број P_i , у интервалу између 0 и 1, који представља вероватноћу да појединачна капија буде у стању пропустљивости. Ако узмемо у обзир велики број канала, а не појединачни канал, можемо P_i протумачити као удео капија у стању пропустљивости у укупном делу капија. Прелази између два стања описани су једначином:

$$\frac{dP_i}{dt} = \alpha_i(V)(1 - P_i) - \beta_i(V)P_i, \quad (13)$$

где су α_i и β_i напонски зависне константе које описују прелаз из „непропустљивости у пропустљивост“ и „пропустљивости у непропустљивост“, респективно. Нанекој фиксној вредности напона мембране V_m , удео пропустљивих капија у неком тренутку достиже равнотежно стање тј. биће $dP_i/dt = 0$, а то ће сигурно бити када $t \rightarrow \infty$, па ће бити:

$$P_{i,t \rightarrow \infty}(V_m) = \frac{\alpha_i(V_m)}{\alpha_i(V_m) + \beta_i(V_m)}. \quad (14)$$

Када је један канал отворен, то доприноси укупној проводљивости за неку малу вредност. Макроскопска проводљивост је пропорционална броју отворених канала, који једнаке пропорционалне вероватноће да су одређене капије у пропустљивом стању. Одатле следи да је G_k , где k је тип јона, пропорционална производу вероватноћа за капије P_i :

$$G_k = \bar{g}_k \prod_i P_i, \quad (15)$$

где је \bar{g}_k нормализациона константа која одређује максималну могућу проводљивост у стању када су сви канали отворени. Индекс i у формули (3) означава тип капије.

Конкретно у XX моделу, за типове капија користе се ознаке m , n и h . Сваки канал је тако дефинисан да има дефинисан број ових капија. На пример, канал за натријум се моделује са три m капије и једну h капију. Тако долазимо до формуле за проводљивост натријума у следећем облику:

$$G_{Na} = \bar{g}_{Na} P_m^3 P_h = \bar{g}_{Na} m^3 h. \quad (16)$$

Слично, проводљивост калијума се моделује са $4n$ капије:

$$G_{K} = \bar{g}_K P_n^4 = \bar{g}_K n^4. \quad (17)$$

Конечно, сумирајући јонске струје за натријум и калијум, добијамо једну главну једначину у XX моделу:

$$I_{ion} = \bar{g}_{Na} m^3 h (V - E_{Na}) + \bar{g}_K n^4 (V - E_K) + \bar{g}_L (V - E_L), \quad (18)$$

и три помоћне једначине за удео m , h и n капија пропустљивом стању:

$$\frac{dm}{dt} = \alpha_m(V)(1 - m) - \beta_m(V)m, \quad (19)$$

$$\frac{dh}{dt} = \alpha_h(V)(1 - h) - \beta_h(V)h, \quad (20)$$

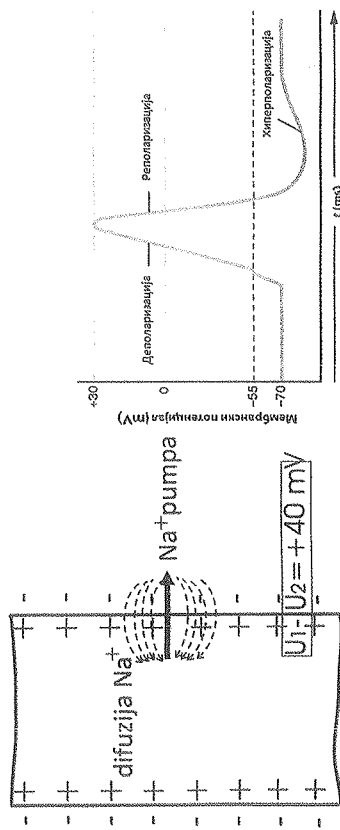
$$\frac{dn}{dt} = \alpha_n(V)(1 - n) - \beta_n(V)n. \quad (21)$$

Једначине (18-20) су довољне да се опише понашање мембранског потенцијала V у XX моделу. Константе α_m , α_h , α_n и β_m , β_h , β_n зависе од напона мембране. Хочкин и Хаксли дошли су до зависности константи α_i и β_i од напона кроз експерименте са калемом и аксоном велике лигње. У овим експериментима мембрански потенцијал се постепено повећава од нулте вредности ($V = 0$) а онда скоковито се повећа на вредност спољашњег напона V_c . Параметар n у почетку има вредност

$$n_\infty(0) = \frac{\alpha_n(0)}{\alpha_n(0) + \beta_n(0)}. \quad (22)$$

Кад напон V поприми вредност V_c , n ће у једном тренутку достићи стабилну вредност

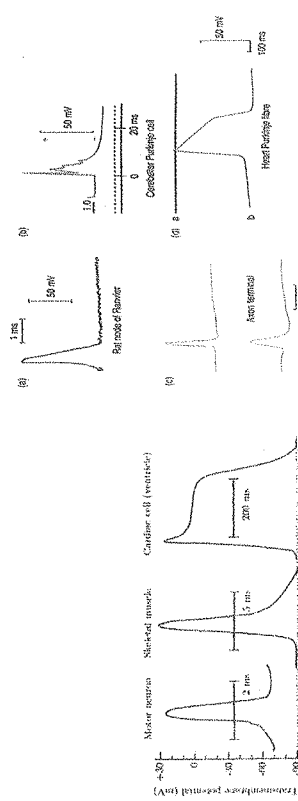
ћелијске мембране у оба смера. Надражљиве ћелије неће реаговати на сваки стимуланс. Најмањи интезитет стимуланса који доводи до стварања акционог потенцијала назива се *праг подражаја* или *прагови стимуланс*. Акциони потенцијал функционише по принципу „све или ништа“, при чему само стимуланс чија је јачина већа од пражног стимуланса доводе до настанка акционог потенцијала. Важну улогу у стварању акционог потенцијала имају волтажне зависни канали за натријум и калијум, као и канали за хлориде. Фазу деполаризације мембране карактерише отварање канала за натријум, док су у фази реполаризације мембране отворениканизакалијум и хлориде.



Слика 4. Нагла дифузија натријумових јона у ћелију и промена вредности мембранског потенцијала.

Промена коефицијента пермеабилности мембране за неку врсту јона може се објаснити њеном структуром. У ћелијској мембрани постоје јонски канали који су углавном затворени. Деловањем неког спољњег надражаја, долази до отварања тих канала и мембрана постаје пропустљива за одређене врсте јона. Ову теорију развили су Хочкин и Хаксли, и за то добили Нобелову награду.

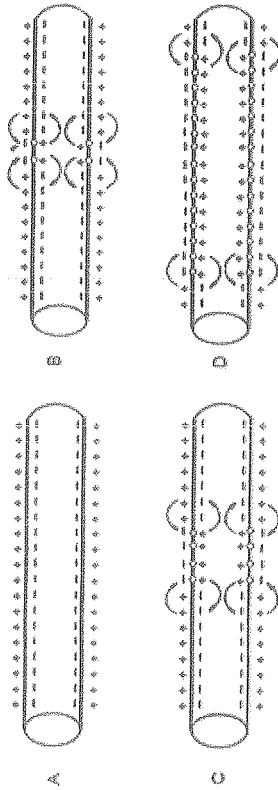
Облик и време настајања акционог потенцијала су различити за различите врсте ћелија. На слици 5. су приказани акциони потенцијали аксона нервне ћелије, ћелије скелетног и ћелије срчаног мишића.



Слика 5. Облик и време настајања акционог потенцијала за различите врсте ћелија.

Простирање акционог потенцијала

Промена мембранског потенцијала у неком локалном подручју мембране не остаје локализована, него она узрокује и промене потенцијала у суседним областима: пропацију акционог потенцијала дуж аксона (слика 6). На слици 6А је приказано нервно влакно у стању мировања, а на слици 6Б је то влакно у ексцитованом стању. У средњем делу нервног влакна дошло је до повећане пермеабилности (пропустљивости) за натријум. На том делу унутрашњи део мембране постаје све мање негативан. По уласку се, по дужини нервног влакна, шири позитивно наелектрисање које носе јони натријума и тако мења суседни поларитет. Промена поларитета изазива отварање нових канала за натријум и процес се наставља. Трансмисија поларизације, када су нервна влакна у питању, јавља се као нервни импулс. Нервни импулс се шири у свим правцима док се не деполарише читава мембрана. Једном када се акциони потенцијал побуди, он наставља да путује на обе стране ако има довољну промену потенцијала да побуди суседне канале, у супротном престаје. Из овога следи да сваки наредни акциони потенцијал треба да буде већи од претходног. Овај услов „већи од 1“ назива се *сигурносни фактор за поларизацију*. Брзина простирања акционог потенцијала у обичном немјелинском нервном влакнима је реда 1 m/s. У неким нервним влакнима брзина преноса акционог потенцијала може бити и до 120 m/s. Овако брз пренос се постиже тако што се око невне ћелије формира мијелински слој који је јако добар изолатор, и он повећава електрични отпор мембране.



Слика 6. Простирање акционог потенцијала дуж аксона [1].

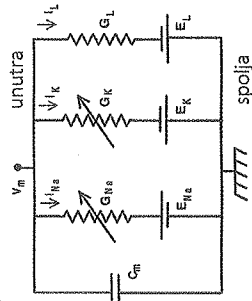
Хочкин-Хакслијев (XX) модел акционих потенцијал

Хочкин и Хаксли су 1952. године извршили низ експеримената којима су објаснили понашање аксона лигње, што их је и довело до формулације теорије акционих потенцијала на провођења нервног импулса [5-9]. У једном од тих експеримената показали су да је капацитет мембране по површини 1 mF/cm², и да се тај капацитет може моделовати као обичан кондензатор. Такође, приметили су да струја калијума много спорије опада на нулу одосталих струја, као и да је то опадање експоненцијално и зависи од потенцијала мембране. Да би објаснили експерименталне податке, Хочкин и Хаксли претпоставили су да се проводљивости G_{Na} и G_K мењају динамички као функције напона мембране. Данас знамо да се као

Брзог уласка натријума у ћелију нема због мале пермеабилности мембране за јоне натријума, а и зато што их Na-K пумпа враћа у ЕЦ простор.

Моделовање ћелијске мембране еквивалентним струјним колом

Овај модел је заснован на идеји да се електрична својства сегмената мембране нервне ћелије могу представити као еквивалентно коло приказано на слици 3. Мембрану (двослојна фосфолипидна структура) можемо представити као кондензатор, протејинске канале за натријум и калијум (пропустљивост мембране за различите врсте јона) као отпорнике променљиве отпорности, док разлике потенцијала са разних страна услед електрохемијског градијента можемо представити као изворе електромоторне силе [3, 4].



Слика 3. Еквивалентно струјно коло као модел сегмента ћелијске мембране

У овом колу, струја која тече кроз мембрану има две главне компоненте, једну повезану са пуњењем капацитивности мембране и једну у вези са кретањем специфичних врста јона кроз мембрану (Na⁺, K⁺). Јонска струја је даље подељена на три компоненте: струја натријума I_{Na}, струја калијума I_K и мала струја цурења I_L која првенствено одговара хлоридним јонима.

Капацитивност и електрична отпорност мембране

Производ мембранске капацитивности и електричне отпорности даје величину која има димензију времена и назива се мембранска временска константа, $\tau_m = C_m R_m$. С обзиром да су C_m и R_m инверзне функције од површине мембране, временска константа је величина која не зависи од површине биомембране. Мембранска временска константа τ_m представља основну временску скалу за промену мембранског потенцијала, и типична вредност ове константе износи 50 ms. Као што је познато, капацитивност се дефинише као $C_m = Q/V$, где је V интрацелуларни потенцијал (мембрански потенцијал). У електричном моделу мембране претпоставља се да је C_m константна. Диференцирањем по времену добија се једначина која описује флукс наелектрисања кроз мембрану:

$$\frac{dQ}{dt} = C_m \frac{dV}{dt} \quad (7)$$

Ово је фундаментална формула за одређивање мембранског потенцијала у електричном моделу мембране. Одавде видимо да је брзина промене мембранског потенцијала пропорционална брзини наелектрисавања ћелијске мембране. С обзиром да наелектрисање улази у ћелију или излази из ћелије кроз јонске канале који се налазе у самој мембрани, или струјом доведеном од стране експериментатора (спољашња струја), имамо:

$$\frac{dQ}{dt} = -I_{ion}(V, t) + I_{app}, \quad (8)$$

$$C_m \frac{dV}{dt} = -I_{ion}(V, t) + I_{app}, \quad (9)$$

где је I_{app} спољашња струја. Претзнак на десној страни ових једначина је узет по договору; за позитивно наелектрисање које улази у ћелију узима се предзнак плус. У случају да нема струје примењене од стране самог експериментатора, добијамо једначину:

$$C_m \frac{dV}{dt} + I_{ion}(V, t) = 0. \quad (10)$$

Овај облик једначине је основа за моделовање мембранског потенцијала. Овде I_{ion} представља укупну јонску струју која је алгебарска сума појединачних доприноса свих типова јона који учествују:

$$I_{ion} = \sum_k I_k = \sum_k G_k (V_m - E_k), \quad (11)$$

где се сумирање врши по струјама свих типова јона који дифундују кроз мембрану, E_k је равнотежни потенцијал (потенцијал за који је укупна јонска струја кроз мембрану нула). Свака врста јона k има своју проводљивост G_k . Конкретно за овај модел једначина (11) има форму

$$I_{ion} = G_{Na}(V - E_{Na}) + G_K(V - E_K) + G_{Le}(V - E_{Le}). \quad (12)$$

Акциони потенцијал

При неком процесу (електрично, топлотно, хемијско, механичко дејство), пропустљивост ћелијске мембране за натријум се може повећати услед чега велики број јона натријума врло брзо дифундује у ЕЦ простор. Због тога, унутрашња површина ћелијске мембране постаје позитивна, а спољашња негативна, што доводи до промене вредности мембранског потенцијала. (Деполаризација ћелијске мембране). Код аксона се вредност мембранског потенцијала мења од -85mV до +40mV. Поларизација мембране се готово истом брзином враћа у првобитно стање и тај процес се назива реполаризација мембране. Ове сукцесивне промене мембранског потенцијала, представљају акциони потенцијал који се у виду електричног сигнала преноси од места настајања дуж ћелијске мембране у оба смера (Слика4). Са престанком надражаја поларизација мембране се готово истом брзином враћа у првобитно стање и тај процес се назива реполаризација мембране. Ове сукцесивне промене мембранског потенцијала, деполаризација, реполаризација и хиперполаризација ћелијске мембране, представљају акциони потенцијал. Акциони потенцијал се у виду електричног сигнала преноси од места настајања дуж

дифузије супротан порасту концентрације. Релација (1) представља *Фиков закон дифузије*.

Размотримо случај када је флуks честица усмерен из спољне средине у унутрашњост ћелије. Претпоставимо да ћелија током овог процеса не мења ни своју површину S ни запремну V . Ако је на почетку процеса просечна концентрација честица у ћелији била C_0 , после времена t она ће достићи вредност C_1 . У бесконачно малом времену dt у ћелију ће продрети супстанција масе dm и променити концентрацију. Прираштај концентрације ће бити одређен релацијом $dC_1 = dm/V$. Подпретпоставком да је промена концентрације честица у екстрацелуларној течности толико мала да се може занемарити ($C_0 = const.$), густина масеног тока се може изразити на следећи начин [5]:

$$j_m = \frac{1}{S} \frac{dm}{dt} = \frac{V}{S} \frac{dC_1}{dt} = -P(C_0 - C_1). \quad (2)$$

Једначина (2) омогућује израчунавање концентрације неке супстанце уИЦ течности у функцији њене концентрације у ЕЦ течности и параметара, карактеристичних за ћелију и дату супстанцу. Овде је P коефицијент пермеабилности мембране чија вредност зависи од особина мембране и дифундујућих честица (јединица за P је m/s). Решавањем једначине (2), добија се

$$\frac{PS}{V} t = -\ln \frac{C_0 - C_1}{C_0 - C_0}. \quad (3)$$

Кончан израз за концентрацију супстанције c_1 у интрацелуларној течности је

$$C_1 = C_0 - (C_0 - C_0) e^{-\frac{PS}{V} t}. \quad (4)$$

Релација (4) показује, између осталог, колико је времена потребно да се у интрацелуларној течности достигне жељена концентрација супстанце при дајој концентрацији у екстрацелуларној течности. Уколико процес траје довољно дуго, други члан у једначини ће тежити нултој вредности па ће концентрација у екстрацелуларној течности на крају процеса достићи вредност концентрације у екстрацелуларној течности. Са друге стране, познавање вредности ових концентрација одређених неком другом методом омогућује израчунавање квалитативних и квантитативних параметара ћелије, као што су коефицијент пермеабилности мембране, површина ћелије, запремина ћелије и слично.

Нернстова и Голдманова једначина

Нернстов потенцијал је потенцијал који спречава даљу дифузију јона након њихова концентрација још увек није изједначена. Вредност овог потенцијала зависи од односа концентрација истог давог јона са различитих страна мембрана. Нернстова једначина за било који једновалентни јон на нормалној телесној температури (37 °C) је [3]:

$$EMF (mV) = \pm 61 \log \frac{\text{концентрација/унаутра}}{\text{концентрација/споља}}. \quad (5)$$

За овај потенцијал се претпоставља да је на унутрашњој страни мембране. За јон који је негативан потенцијал се означава као позитиван. Код позитивних јона,

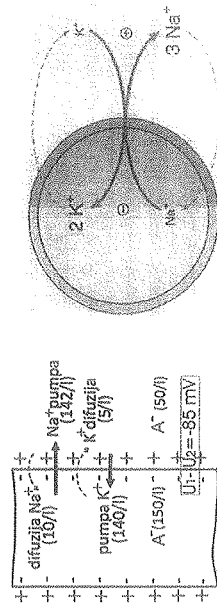
потенцијал је негативан. Код мембране која пропушта више различитих јона, дифузиони потенцијал који настаје зависи од три фактора: поларитета електричног наелектрисања сваког јона, пермеабилности (пропусливости, P) мембране за сваки јон, и концентрације (C) дотичних јона на унутрашњој (i) и спољашњој (o) страни мембране. За израчунавање мембранског потенцијала унутар мембране када фигуришу два једновалентна позитивна јона, натријум (Na^+) и калијум (K^+) и један једновалентни негативан јон хлора (Cl^-) користи се Голдманова једначина или Голдман-Хочкин-Кацова једначина у облику:

$$EMF (mV) = -61 \log \frac{C_{Na^+} P_{Na^+} + C_{K^+} P_{K^+} + C_{Cl^-} P_{Cl^-}}{C_{Na^+} P_{Na^+} + C_{K^+} P_{K^+} + C_{Cl^-} P_{Cl^-}}. \quad (6)$$

Најзначајнији јони за одржавање мембранске потенцијалне разлике су јони натријума, калијума и хлора. Њихово учешће у одржавању потенцијалне разлике је пропорционално пермеабилности мембране. Градијент концентрације позитивних јона од унутра према напољу узрокује електронегативност унутар мембране. То настаје услед тога што позитивни јони натријума и/или калијума дифундују напоље а унутра остају негативни јони хлора па се тако електронегативност унутра повећава. Градијент концентрације негативних јона од споља према унутра узрокује електронегативност унутар мембране. У овом случају, негативни јони хлора дифундују унутра повећавајући електронегативност унутра.

Натријумова и калијумова "пумпа"

Сумарни допринос Na , K , и осталих врста јона на вредност мировног мембранског потенцијала ћелије је део од -85 mV. Осим разлике концентрација јона, на потенцијал мембране утичу и неки механизми активног транспорта. Најважнији од њих је Na - K пумпа (слика 2). Она у сваком свом циклусу пумпа три јона натријума из ћелије у ЕЦ простор и два јона калијум јона из ЕЦ простора у ћелију, и на тај начин утиче на повећање негативног потенцијала мембране. Процењује се да она доприноси потенцијалу са -4 mV. Ако се урачунају оба доприноса: разлике концентрација јона на странама мембране и Na - K пумпе, укупан мировни мембрански потенцијал је око -90 mV.



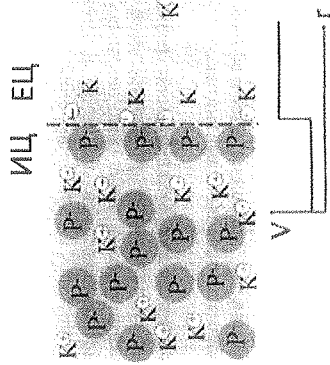
Слика 2. Шемагски приказ дифузије јона калијума и натријума кроз ћелијску мембрану аксона и настанак мембранског потенцијала као и приказ кретања јона у Na - K пумпи.

За јон натријума је равнотежни потенцијал $+61$ mV, а мировни мембрански потенцијал -90 mV. Овакав потенцијал условљава да и електрични и концентрациони градијент за јон натријума имају исти смер и теже да натријум дифундује у ћелију.

пшол/1, док јони калијума чине свега 4-5 пшол/1. Оваква неједнака расподела јона са две стране ћелијске мембране, као и селективна пропустљивост мембране за поједине јоне условљава настанак мембранског потенцијала.

“Калијумски и натријумски потенцијал” на ћелијској мембрани

Слика 1 показује успостављање “калијумског потенцијала” на ћелијској мембрани. Детаљније објашњавање за настанак калијумског и натријумског потенцијала налазимо у [1, 2].



Слика 1. Улога јона калијума на формирање мембранског потенцијала (ИЦ – интрацелуларни простор, ЕЦ- екстрацелуларни простор, P – јони протеина, K – јони калијума)

Нека је у почетном стању у интрацелуларном (ИЦ) простору велика концентрација калијум протеина, а у екстрацелуларном (ЕЦ) простору мала концентрација (слика 1 А). Мембрана је селективно пропустљива: она пропушта мале јоне калијума, а велике јоне протеина не пропушта, јер је пермеабилност мембране за јоне калијума много већа од пермеабилности за јоне протеина. Разлика потенцијала на странама мембране је једнака нули. У складу са градијентом концентрације јони калијума ће прелазити из ИЦ простора у ЕЦ. Због селективне пропустљивости ћелијске мембране јони протеина ће бити задржани на ИЦ страни ћелијске мембране, тако да ће она постати негативно наелектрисана. Нагомиланање негативних јона протеина на унутрашњој страни ћелијске мембране имаће две последице: (а) део јона калијума који су прешли у ЕЦ простор ће се задржати у близини спољашње стране мембране чиме ће се на странама мембране успоставити двојни електрични слој, (б) негативно наелектрисање са унутрашње стране ћелијске мембране ће успорити даљи ток јона калијума из ИЦ у ЕЦ простор. После извесног времена енергија термалног кретања јона калијума неће више бити довољна да савлада потенцијалну разлику успостављену на странама мембране и дифузија јона калијума се зауставља. Величина успостављеног потенцијала зависи од разлике концентрација на странама мембране. Потенцијал је негативнији са унутрашње стране мембране него са спољашње стране мембране, па је “калијумски потенцијал” мембране негативан.

На аналоган начин се може објаснити успостављање и “натријумског потенцијала”. Нека је у почетном стању у ЕЦ простору велика концентрација натријум протеина, а у ИЦ простору мала концентрација натријум протеина.

Мембрана је селективно пропустљива: она пропушта мале јоне натријума, а велике јоне протеина не пропушта, јер је пермеабилност мембране за јоне натријума много већа од пермеабилности за јоне протеина. Разлика потенцијала на странама мембране је једнака нули. Унутрашњост ЕЦ простора је електронеутрална и највише је хлора који је негативно наелектрисан. Пермеабилност мембране за натријум је већа него за друге јоне тако да јони натријума пролазе кроз мембрану (у складу са градијентом концентрације) док су негативни јони хлора задржани са спољашње стране мембране. Део јона натријума који су прешли у ИЦ простор задржаће се у близини унутрашње стране мембране. Тиме ће се на странама мембране успоставити двојни електрични слој (негативно наелектрисање са спољашње и позитивно наелектрисање са унутрашње стране мембране. Негативно наелектрисање са спољашње стране ћелијске мембране успориће даљи ток јона натријума из ЕЦ у ИЦ простор. После неког времена енергија термалног кретања јона натријума неће бити више довољна да савлада разлику потенцијала успостављену на странама мембране и дифузија јона натријума се зауставља. Успостављена разлика потенцијала је таква да је потенцијал негативнији са спољашње стране мембране него са унутрашње стране мембране. То значи да натријуму одговара позитиван потенцијал мембране.

Ако претпоставимо да је пермеабилност мембране за јоне хлора већа од пермеабилности за јоне натријума, ситуација ће бити обрнута од оне која је била у складу са натријумом. Јони хлора ће проћи на унутрашњу страну мембране и биће задржани из стране јона натријума који не могу да прођу кроз мембрану, па ће двојни електрични слој успорити даљу дифузију јона хлора. Успостављени потенцијал биће негативан са унутрашње стране мембране, што значи да јонима хлора одговара негативан мембрански потенцијал.

Дифузија кроз ћелијску мембрану

Дифузија представља транспорт супстанце у гасовитом или течном стању услед хаотичног кретања њихових молекула. Кретање се најчешће врши у смеру са места веће концентрације ка месту мање концентрације. Три основна начина транспорта супстанце су: пасивни транспорт, олакшани транспорт и активни транспорт. Пасивни транспорт представља просту дифузију честица кроз биомембрану под дејством градијента концентрације. У основи дифузије лежи Фиков закон дифузије. Масени ток (или масени флукс Φ_m) се може дефинисати као количина супстанције масе dm која прође кроз уочени попречни пресек у јединици времена из средине са вишом концентрацијом C_1 у средину са нижом концентрацијом C_2 :

$$\Phi_m = \frac{\Delta m}{\Delta t} = -D S \frac{\Delta C}{\Delta x} \quad (1)$$

где су S површина кроз коју се одвија транспорт, $\Delta C / \Delta x$ градијент концентрације који представља промену концентрације $\Delta C = C_1 - C_2$ дуж правца одвијања транспорта. Јединица масеног флукса је kg/s . Коefицијент сразмерности D је коефицијент дифузије, који зависи од дифундујућих честица и средине кроз коју оне дифундују. Негативан предзнак у релацији (1) се јавља зато што је смер

систематично и методичко трагање за решењем уз разматрање могућих комбинација ради исправног закључивања [3,5].

ЗАКЉУЧАК

Из анализе резултата овог истраживања види се да су такмичари, ученици седмог разреда, бирали сигуран и добро познат начин решавања задатка кроз примену формула и рачунање тражених физичких величина. Ученици Земунске гимназије су готово у истој мери користили директно очитивање са графика. Наведени су могући разлици који су на то утицали. Узимањем у обзир могућих фактора који утичу на успех и избор начина израде задатка, може се рећи да резултати истраживања не изненађују. Резултати указују на неопходност усклађивања програма, оснаживања и оспособљавања ученика да повезују и примењују знања. Будући да је новим програмом математике предвиђена обрада линеарне функције у шестом разреду, може се очекивати позитиван помак у разумевању и примени графика у физици.

ЛИТЕРАТУРА

1. McDermott L C, Rosenquist M L and van Zee, Emily H, 1986, Student difficulties in connecting graphs and physics: Examples from kinematics, *American Journal of Physics*, **55(6)** 503-513
2. Beichner R J, 1994, Testing student interpretation of kinematics graphs, *American Journal of Physics*, **62(8)** 750-762
3. Planinic M, Milin-Sipus Z, Katic H, Susa, A and Ivanjek L, 2012, Comparison of student understanding of line graph slope in physics and mathematics, *International Journal of Science and Mathematics Education*, **10** 1393-1414
4. Такмичење из физике ученика основних школа школске 2018/2019. године. Скинута 11.04.2021. са сајта <http://www.dfs.rs/takmicenja/predhodne%20godine/19/Okruzno19/Ok19.pdf>
5. Hutt W and Hummel J, 2003, Piaget's theory of cognitive development, *Educational Psychology Interactive*.

Физичке основе мембранског и акционог потенцијала

Милан С. Ковачевић, Ценана Гашанин

Природно-математички факултет, Крагујевац

Анстракт. Познато је да се са обе стране ћелијске мембране налазе позитивни или негативни јони услед чега је ћелијска мембрана поларизована (мембрански потенцијал). Промена мембранског потенцијала (деполаризација, реполаризација и хиперполаризација мембране) представља акциони потенцијал који се у виду електричног сигнала преноси од места настајања луж мембране у оба смера. У овом раду је представљена сажета теорија механизма настанка мембранског потенцијала у ћудском организму. Сажето је описана дифузија два најважнија јона, Na^+ и K^+ , који учествују у формирању мембранског потенцијала на мембранама живих ћелија. Промена мембранског потенцијала (деполаризација, реполаризација и хиперполаризација мембране) представља *акциони потенцијал* који се у виду електричног сигнала преноси од места настајања луж мембране у оба смера. Дата је сажета теорија механизма настанка акционог потенцијала на примеру аксона нерве ћелије. На крају је описан Хоккин-Хаклијев (Hodkin-Huxley) модел који представља основу за проучавање нервних импулса.

Мировни мембрански потенцијал

Сваку живу ћелију одликује разлика потенцијала са две стране ћелијске мембране. Она потиче од разлика у концентрацијама јона које се на њима одржавају. Разлике концентрација јона су последица селективне пропустљивости мембране односно разлика у пермеабилности ћелијске мембране за различите врсте јона. Ова разлика потенцијала назива се *мировни* (стационарни) *мембрански потенцијал*. Та разлика се може измерити помоћу специјалних микроелектрода и по правилу износи од -60 mV до -85 mV зависно од врсте ћелија. Честице које имају највеће концентрације на странама мембране ћелије су јони Na^+ , K^+ , Cl^- а осим њих и Ca^{2+} . Ови јони носе позитивно или негативно наелектрисање. Будући да се честице супротног наелектрисања међусобно привлаче, увек постоји тежња да се честице наелектрисани јони – катјони дифундују на место које обилује негативно наелектрисаним јонима – анијонима, и обрнуто. Кретање јона кроз ћелијску мембрану зависи од много фактора (пермеабилности мембране, заступљености појединих јонских канала...), а може се одвијати пасивно – дифузијом или активно – уз утросхак енергије. Пасиван начин транспорта је много важнији када је реч о поларности ћелијске мембране.

Два најважнија катјона, од чијег транспорта кроз мембрану ћелије зависи њена комплетна функционалност су управо натријум и калијум (Na^+ и K^+). Унутрашњост ћелије богата је јонима калијума, са око 150 mmol/l, док је релативно сиромашна јонима натријума са свега 10-14 mmol/l. Са друге стране ћелије, ситуација је супротна – ванћелијска средина обилује јонима натријума, са око 140