



M Ű E G Y E T E M 1 7 8 2

Budapesti Műszaki és Gazdaságtudományi Egyetem
Vegyésszmérnöki és Biomérnöki Kar
Fizikai Kémia és Anyagtudományi Tanszék

Biofizikai kémia

4. előadás

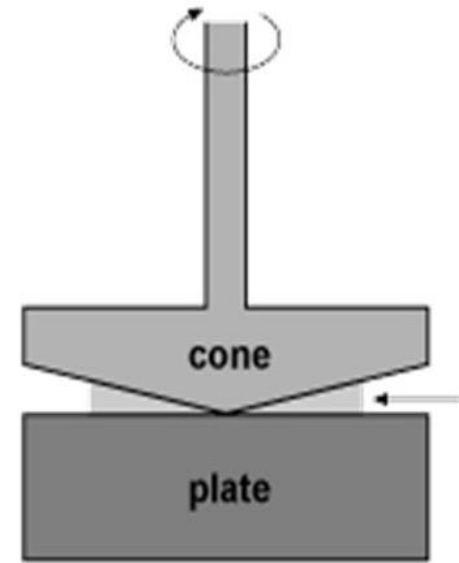
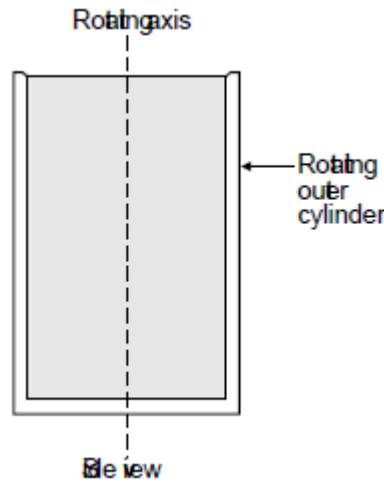
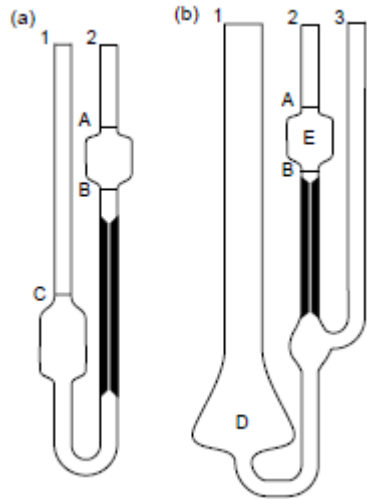
Gyarmati Benjámín

2019. november 22.

Viszkozitás: impulzustranszport

Viszkozitás: folyással szembeni ellenállás, Newton-féle viszkozitás törvény

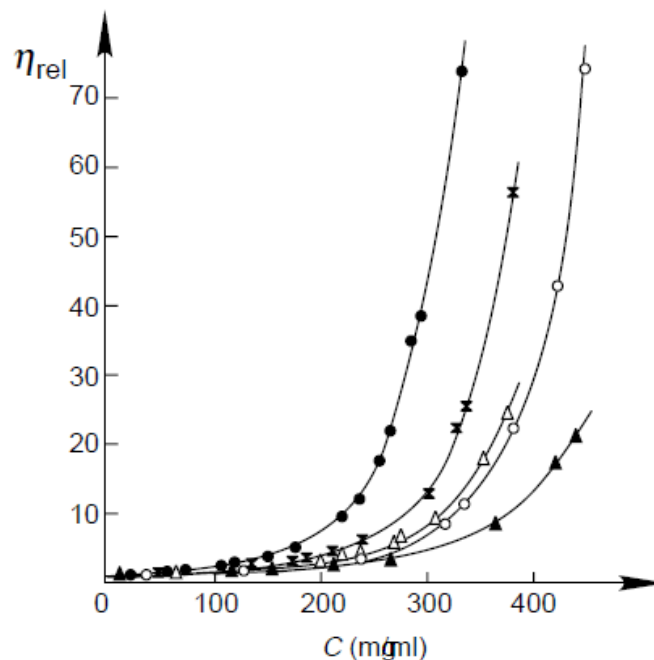
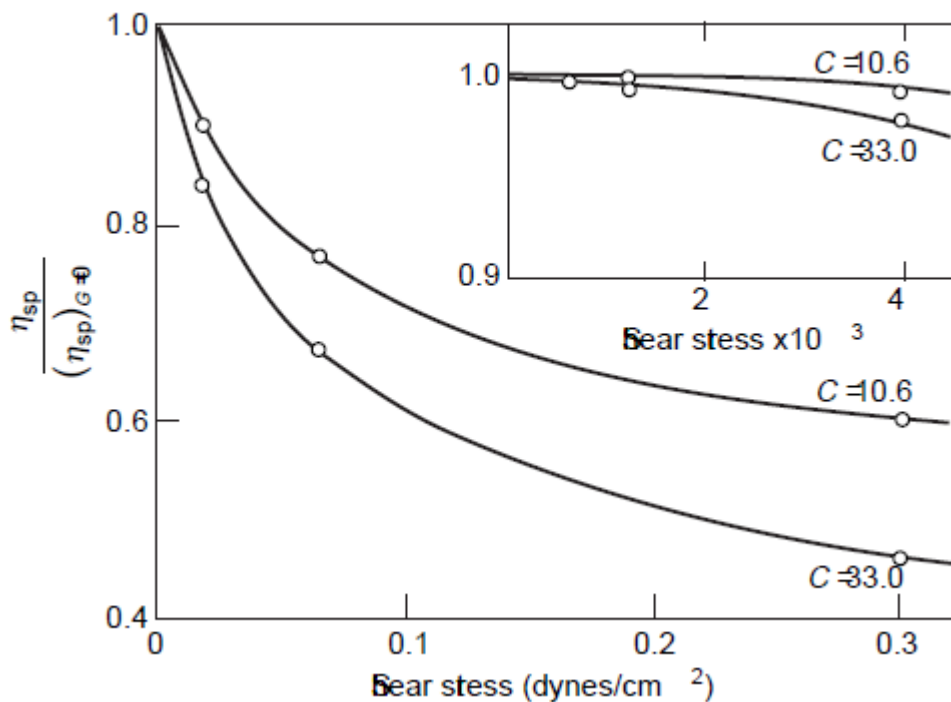
$$\tau = -F/A = \eta dv_x/dy$$



$$\eta = \pi h g r^4 t / 8 L V$$

(Hagen–Poiseuille)

Viszkozitás, a nyíróerő és koncentráció hatása

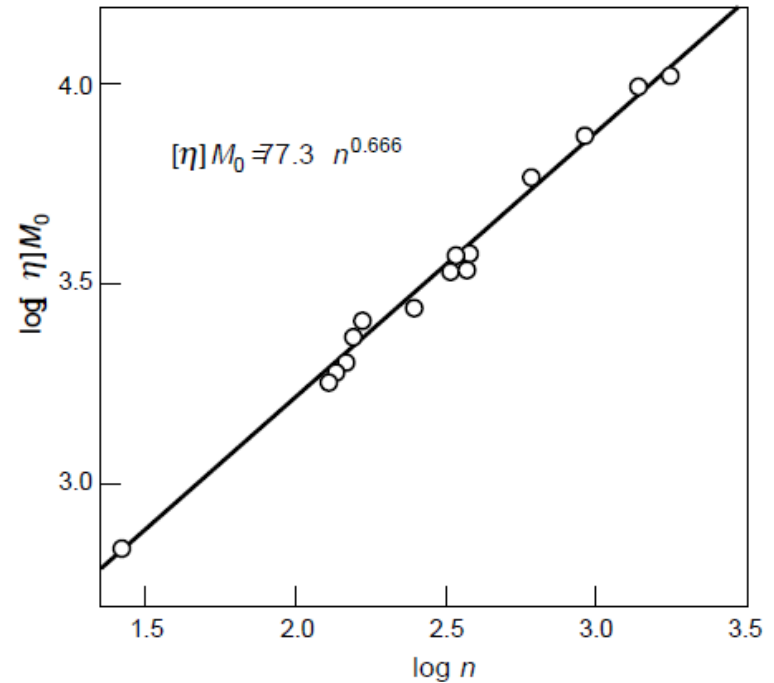
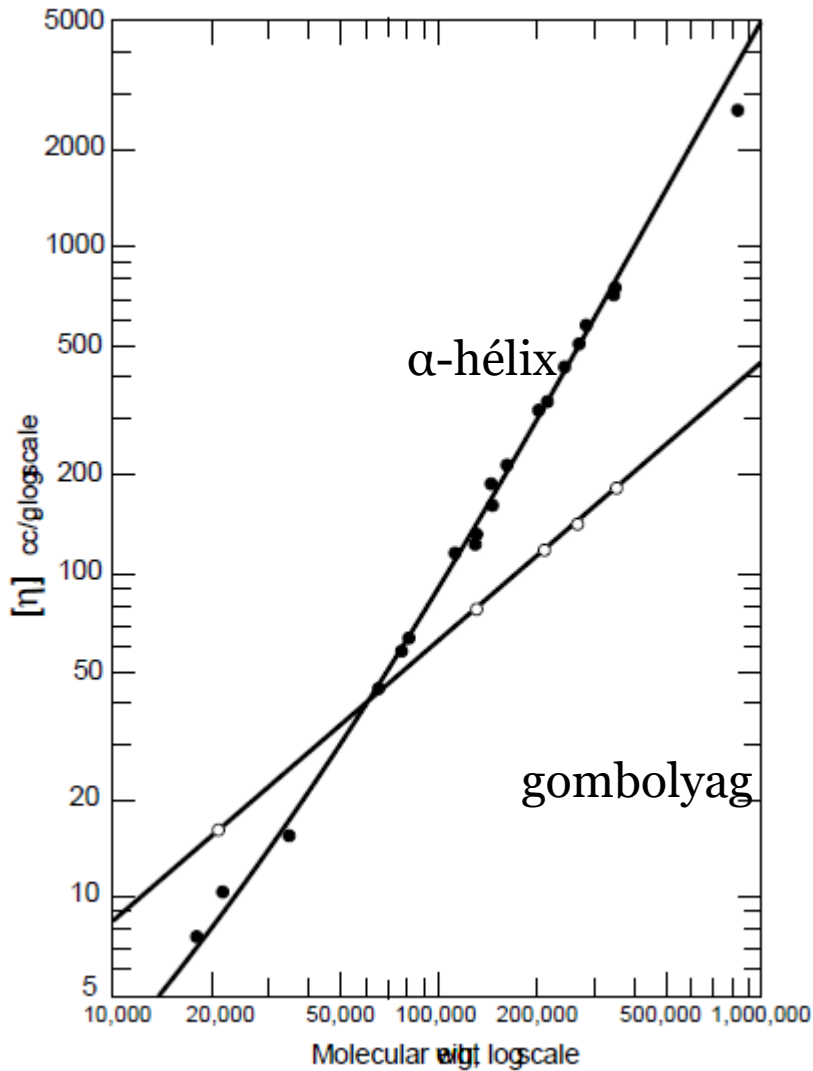


Orientáció hatása, deformálható részecskék esetén

$$\eta_{sp}/C = [\eta] + K_H[\eta]^2 C$$

A Huggins-állandó a konformációra jellemző

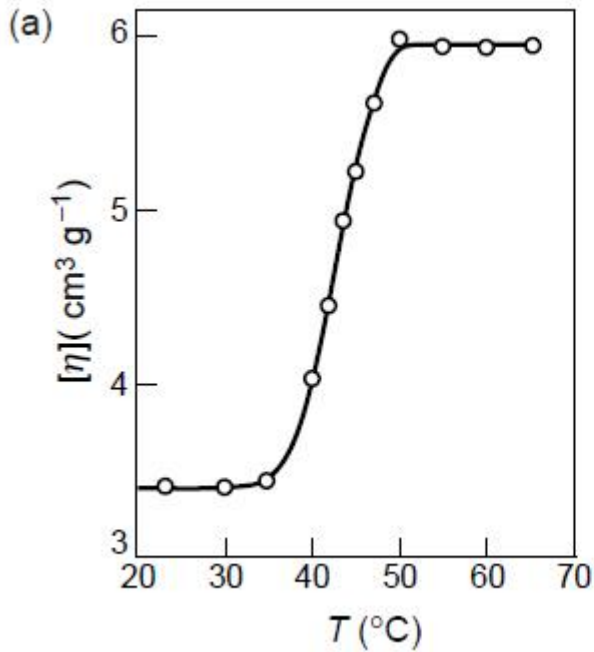
Viszkozitás és alak kapcsolata



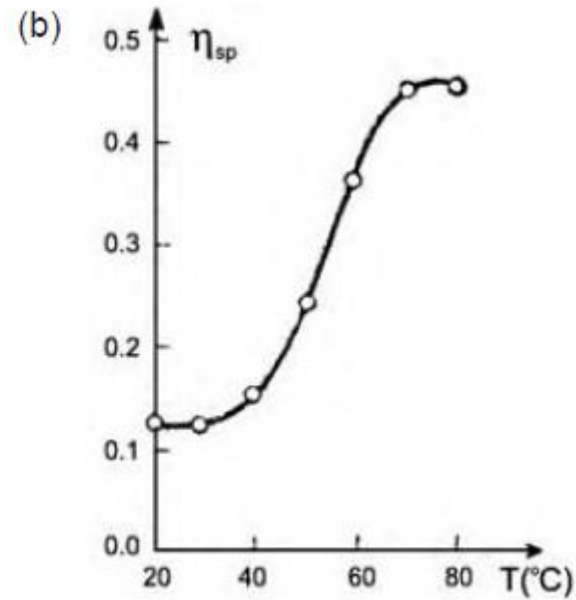
Rúd alak esetén sokkal nagyobb viszkozitásértékek (o sebességre extrapolált!)

Protein	Molecular mass (Da)	Intrinsic viscosity (cm ³ g ⁻¹)
Ribonuclease	13 683	3.30
Lysozyme	14 211	2.7
Myoglobin	17 836	3.15
Chymotrypsinogen	25 660	2.5–3.15
β -Lactoglobulin	36 800	3.4
Serum albumin	66 296	3.7
Haemoglobin	68 000	3.6
Catalase	250 000	3.9
Bushy stunt virus	10 700 000	3.4
Tropomyosin	70 000	52
Fibrinogen	330 000	27
Collagen	345 000	1150
Myosin	490 000	217
Tobacco mosaic virus	40 000 000	37

Denaturáció követése viszkozitás méréssel



Ribonukleáz H



Riboszomális 16S RNS

Egy különleges áramlás: a vér

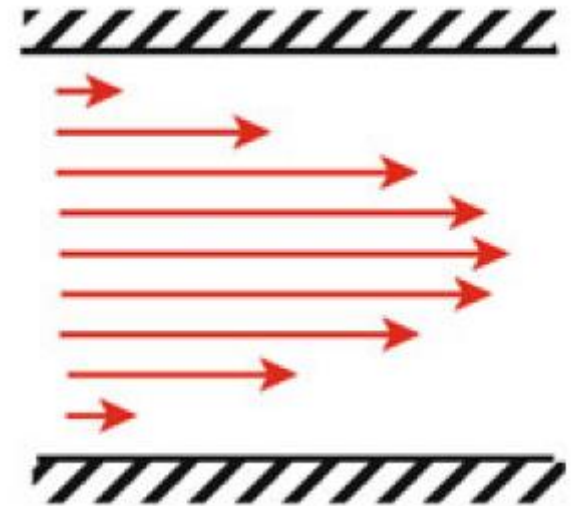
Nyíró (súrlódási) erő:
$$\mathbf{F}_F = 2 \pi r l \eta \frac{dv}{dr}$$

Nyomóerő:
$$\mathbf{F}_D = \pi r^2 \Delta p$$

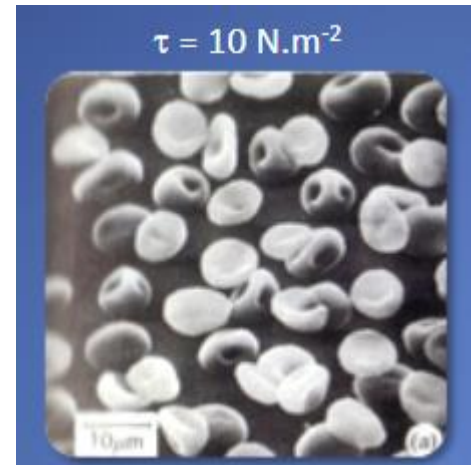
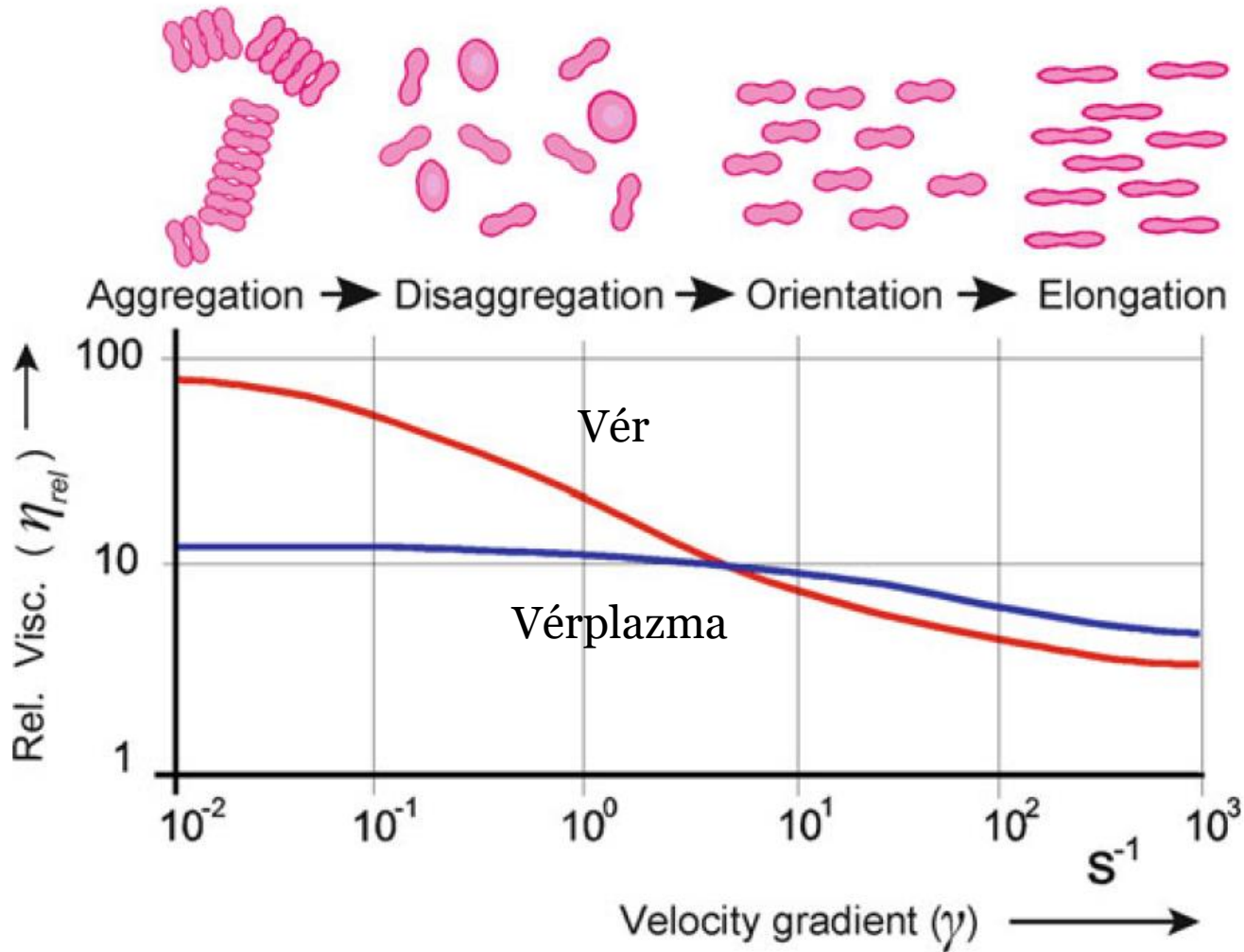
Stacioner esetben: $F_F = F_D$

Sebesség:
$$\mathbf{v}(r) = \frac{\Delta p}{4 l \eta} (r'^2 - r^2)$$

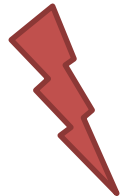
Térfogatáram (H-P):
$$\mathbf{J}_v = \frac{\pi \Delta p r'^4}{8 l \eta}$$



Nem-newtoni viselkedés

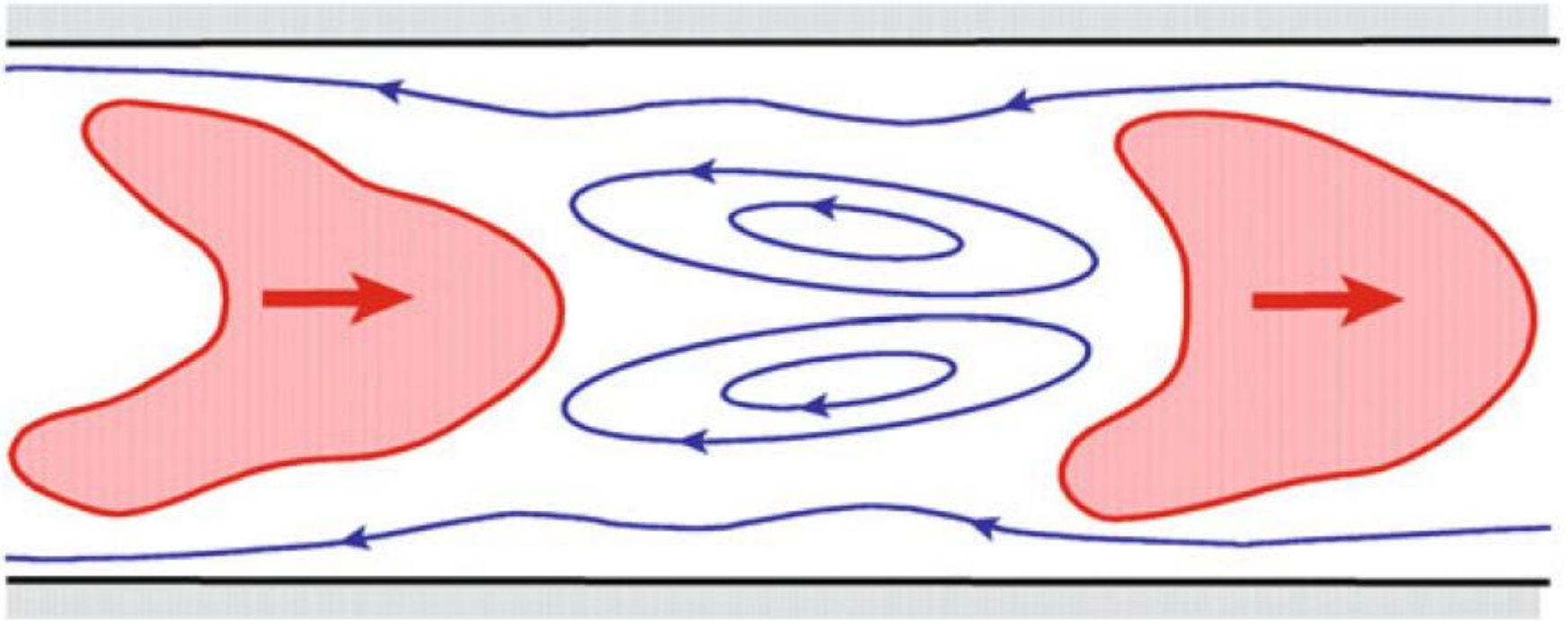


$$J_v = \frac{\pi \Delta p r'^4}{8 l \eta}$$



Állandó viszkozitásra érvényes!!!

Deformálódó komponensek, örvények...

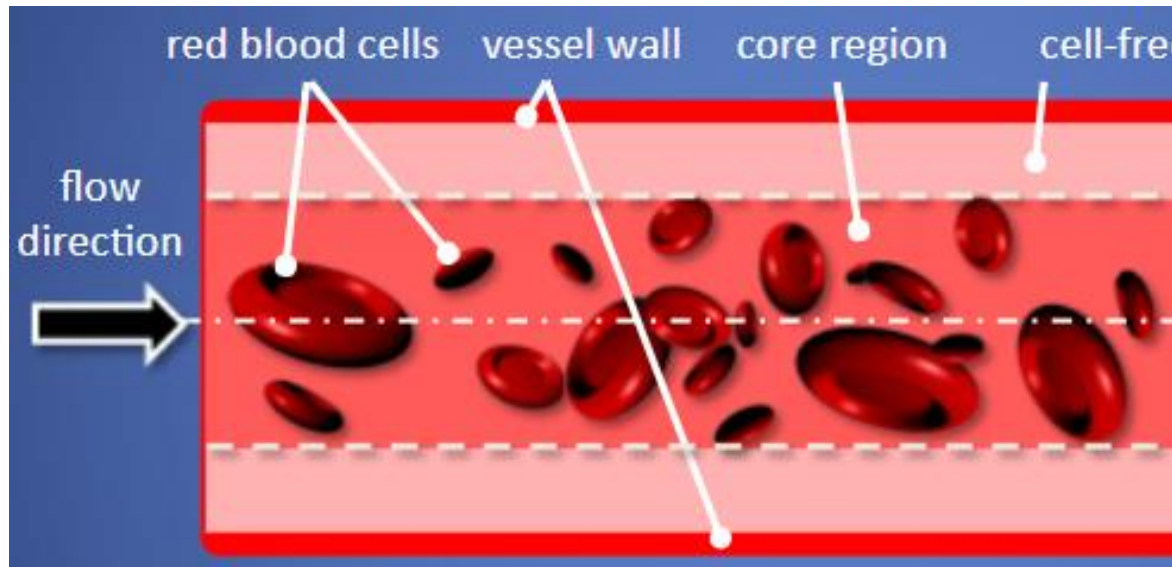


Nem homogén rendszer, hanem szuszpenzió

$$\eta_{sp} = 25 V_{rel}$$

A vörösvértetek deformálódnak, örvények keletkeznek (oxigén anyagcserét segítik)

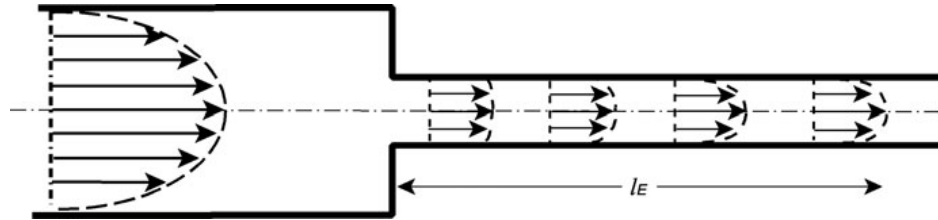
Fahraeus–Lindqvist effektus



Kis nyírófeszültségnél (kapilláris közepe) a nagy, alakos elemek dúsulnak (vvt), a kapilláris szélein plazma áramlik (a vérlemezkékkel, amelyek az alvadásban játszanak fontos szerepet)

A viszkozitás a kapilláris szélein alacsony, középen nagyobb, torzul a parabolikus áramlási profil

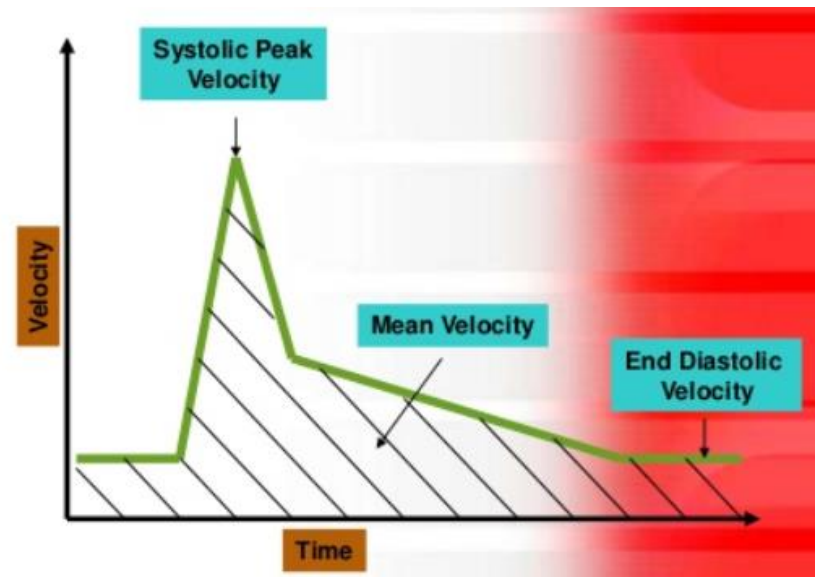
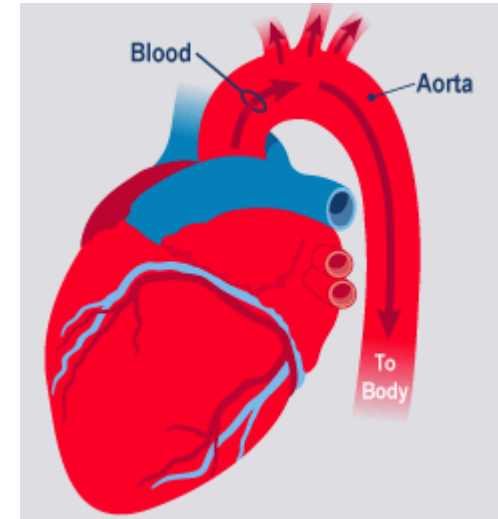
További eltérések a lamináris áramlástól



Belépési hatás: aortánál fontos (egyéb példa: légzés), tranziens hatás

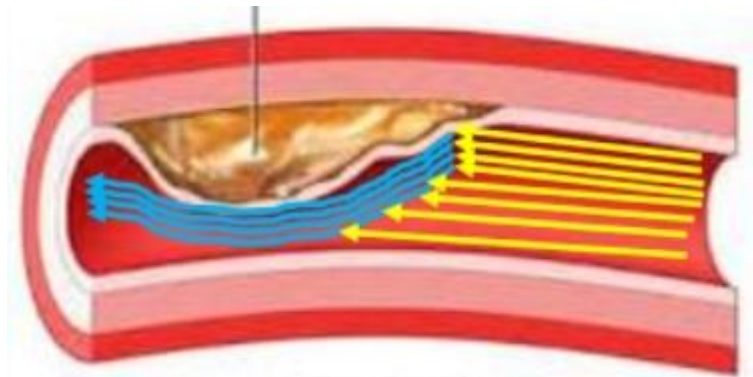
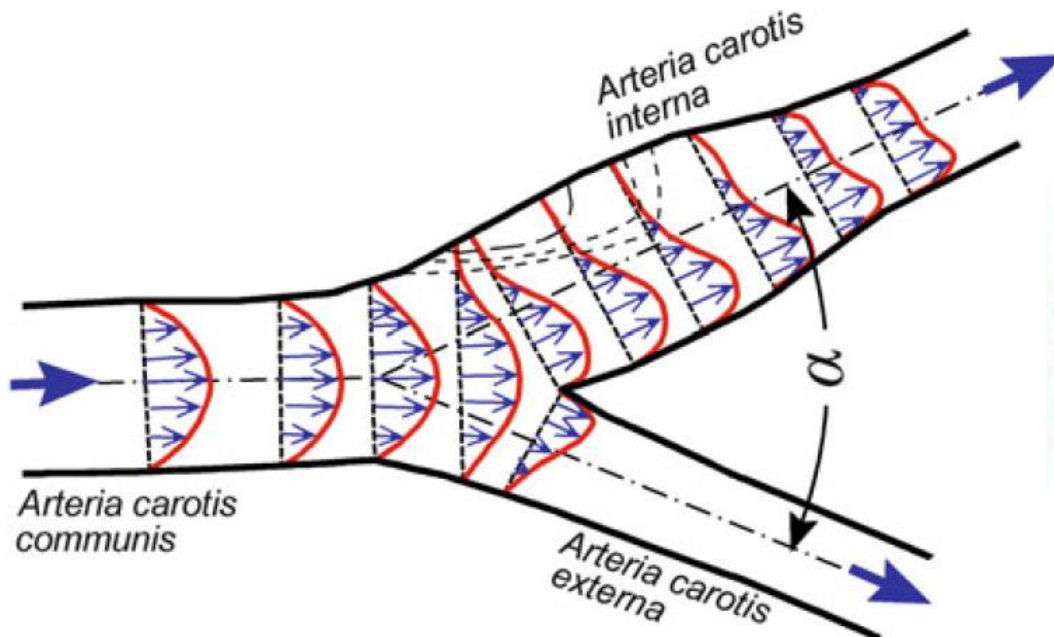
Az áramlás nem stacioner! Különösen a szív-aorta tekintetében:

- Belépési hatás
- Pulzálás (némileg csökkenti az érrugalmasság) – bonyolult áramlási viszonyok, lamináris áramlás és pulzálás kombinációja (végül a nyomásgradiens sem állandó...)

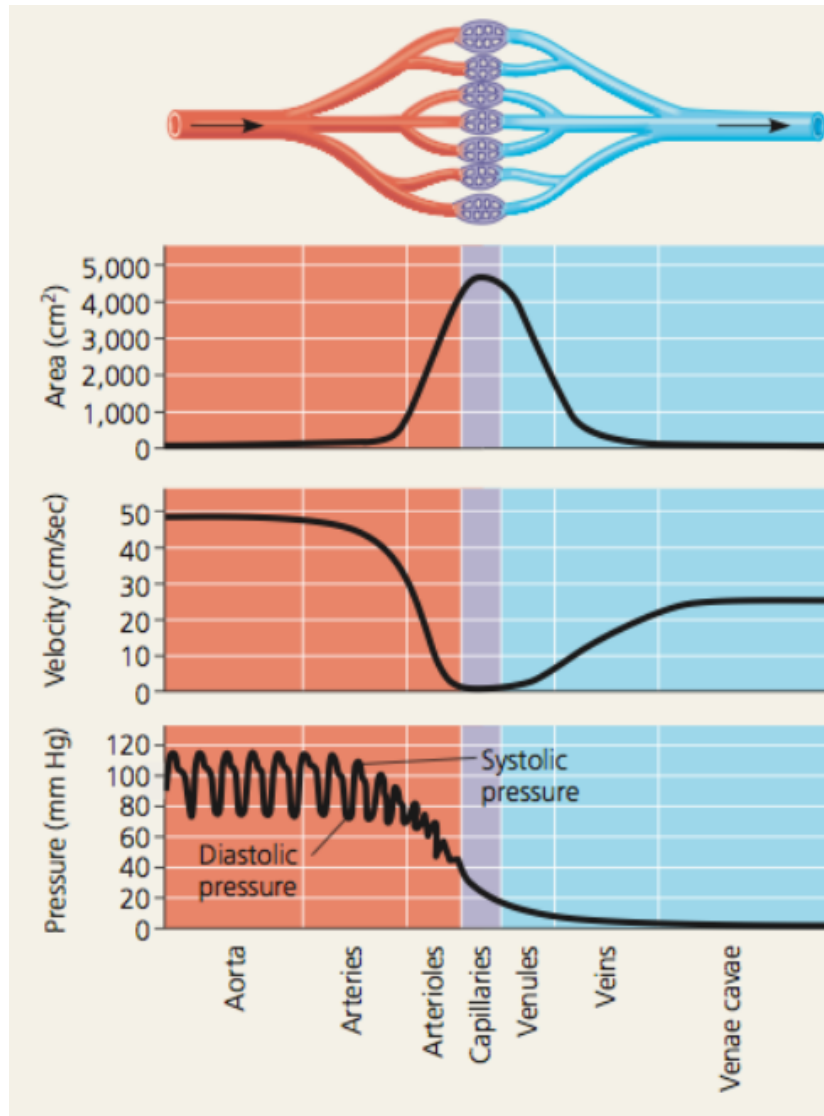


Véráram – turbulens áramlás?

Vessel	Average velocity $\text{m (s}^{-1}\text{)}$	Diameter (m)	Average wall shear rate (s^{-1})	Reynolds number (Re)
Aorta	$4.8 \cdot 10^{-1}$	$2.5 \cdot 10^{-2}$	155	$3.4 \cdot 10^3$
Artery	$4.5 \cdot 10^{-1}$	$4 \cdot 10^{-3}$	900	$5 \cdot 10^2$
Arteriole	$5 \cdot 10^{-2}$	$5 \cdot 10^{-5}$	8,000	$7 \cdot 10^{-1}$
Capillary	$1 \cdot 10^{-3}$	$8 \cdot 10^{-6}$	1,000	$2 \cdot 10^{-3}$
Venule	$2 \cdot 10^{-3}$	$2 \cdot 10^{-5}$	800	$1 \cdot 10^{-2}$
Vein	$1 \cdot 10^{-1}$	$5 \cdot 10^{-3}$	160	$1.4 \cdot 10^3$
Vena cava	$3.8 \cdot 10^{-1}$	$3 \cdot 10^{-2}$	100	$3.3 \cdot 10^3$



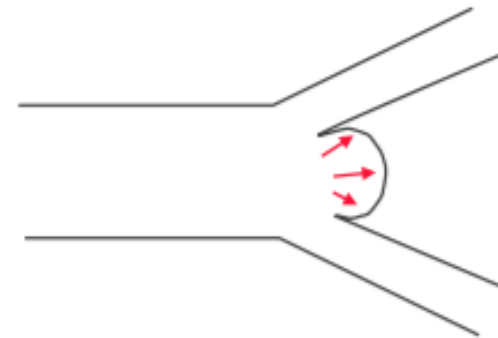
Bernoulli-egyenlet a véráram leírására



$$A_1 v_1 = A_2 v_2 = konst$$

$$p + \frac{1}{2} \rho v^2 + \rho gh = konst$$

Aneurizma: pozitív visszacsatolás (nagyon veszélyes!!!)



Molekuláris mozgásformák

Diffúzió: termikus energia révén, véletlenszerű mozgás (általában vizes fázisban (3D), vagy membránokban (lipid fázis, 2D))

Drift: erőterben mozgás, kitüntetett térirányban (elektromos tér)

Ha csak az elektromos erőter hatna (gyorsulás):

$$\mathbf{a} = \frac{\mathbf{F}}{m} = \frac{ze\mathbf{E}}{m}$$

De mindig van közegellenállás (a részecskék ütköznek):

$$v_{\text{drift}} = |\overline{\mathbf{v}}| = |\overline{\mathbf{a}\tau}| = \frac{ze\tau}{m} E = \frac{ze\tau}{m} \frac{(-d\varphi)}{dx} \rightarrow$$

$$J_v = \frac{d^2V}{dt dA} = \frac{cV}{At} = c v_{\text{drift}} .$$

Diffúzió

Fick-törvények (nem-egyensúlyi termodinamika):

$$I_N = \frac{dN}{dt} \rightarrow I_v = \frac{dN}{N_A dt} = \frac{dv}{dt},$$
$$J_N = \frac{dI_N}{dA} = -D \frac{dn}{dx} \rightarrow J_v = \frac{dI_v}{dA} = -D \frac{dn}{N_A dx} = -D \frac{dc}{dx}$$

A mozgást a termikus energiából adódóan végzik

$$\frac{1}{2} m \overline{v^2} = \frac{3}{2} k_B T \rightarrow v_T = \sqrt{\overline{v^2}} = \sqrt{\frac{3k_B T}{m}}$$

Gömb alakú részecskékre (Einstein-Stokes):

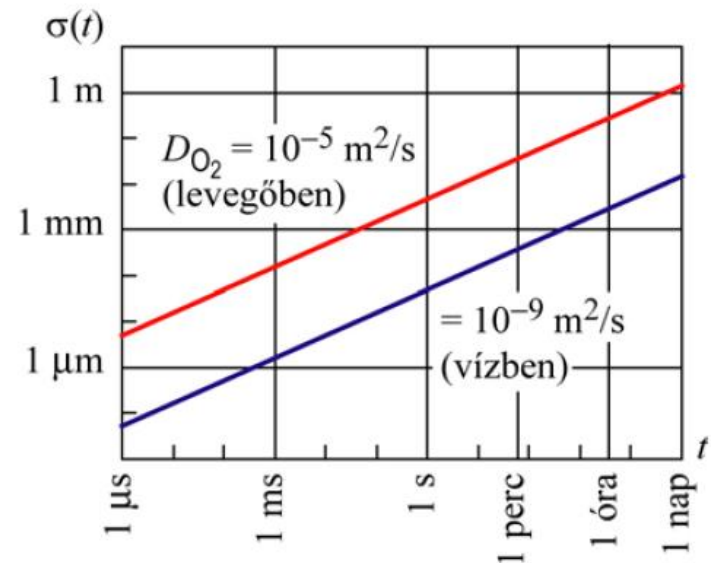
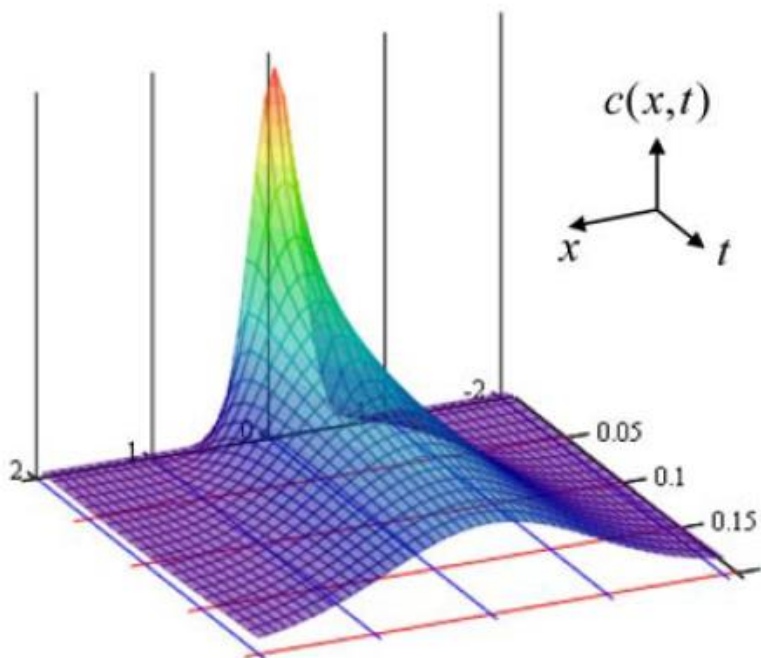
$$D = \frac{k_B T}{6\pi\eta r}$$

Korlátlan zónadiffúzió

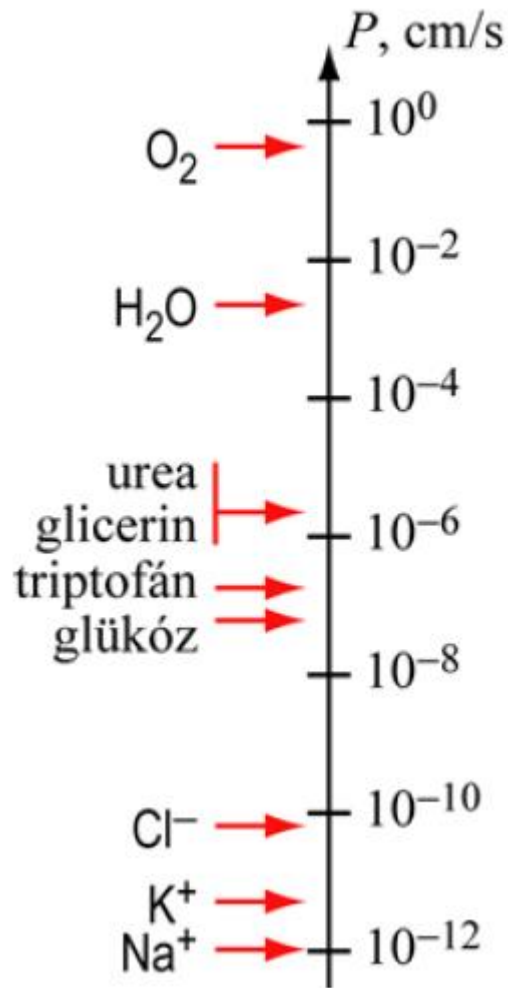
Fick II. törvénye:

$$D \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} = \frac{\partial c}{\partial t}$$

$$c(x, t) = \frac{c_0 \Delta x}{\sqrt{2\pi\sigma_x^2(t)}} e^{-x^2/(2\sigma_x^2)} \rightarrow \sigma_x(t) = \sqrt{2Dt}$$



Kismolekulák passzív transzportja



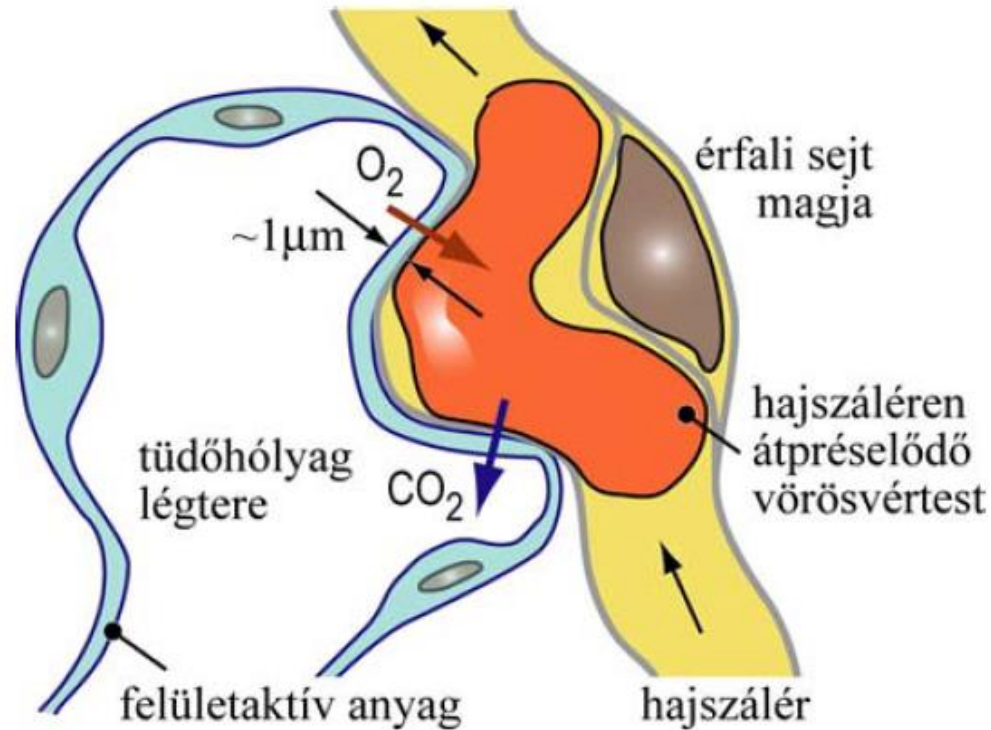
Semleges molekulák (pl. oxigén) belátható időn belül átjutnak a membránon, de a nátrium ion csak mintegy 2 óra alatt → biológiai értelemben a nátrium ion számára passzív diffúzióval átjárhatatlan a membrán

$$t = d (\text{membrán}) / P$$

Na-ionra:

$$t = 6 \text{ nm} / (0,001 \text{ nm/s}) = 6000 \text{ s}$$

Légzés és diffúzió



$$D(\text{O}_2) \approx 10^{-9} \text{ m}^2/\text{s} \rightarrow t(\text{O}_2) \approx 500 \mu\text{s},$$

$$D(\text{CO}_2) \approx 6 \cdot 10^{-9} \text{ m}^2/\text{s} \rightarrow t(\text{CO}_2) \approx 80 \mu\text{s}$$

Tartózkodási idő: fél másodperc körüli, hatékony diffúzió

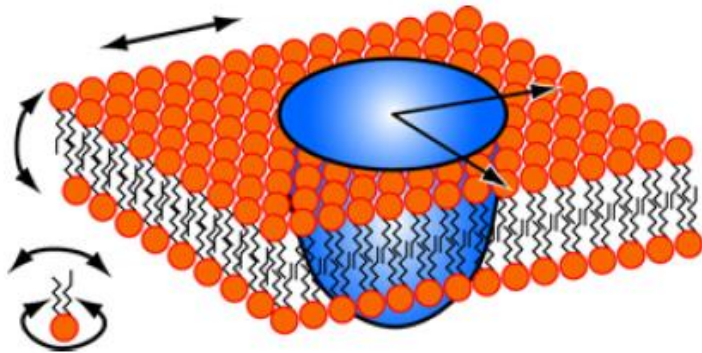
A szervezetben előforduló szállítási mechanizmusok, laterális diffúzió

Passzív diffúzió (ezt értjük a diffúzió alatt)

Facilitált diffúzió (iránya megegyezik a passzív diffúzióéval, de egyes komponensek transzportjához közvetítő molekulák szükségesek (pl. ionok))

Aktív transzport (koncentrációgradiens irányában)

Makromolekulák: exocitózis, endocitózis



- Nagy viszkozitás (200 mPas)
- Inhomogenitás (rendezett, folyadékkristályos, folyékony)
- Nagy felület a vastagsághoz képest
- Laterális, forgó mozgás, enzim aktivált flip-flop

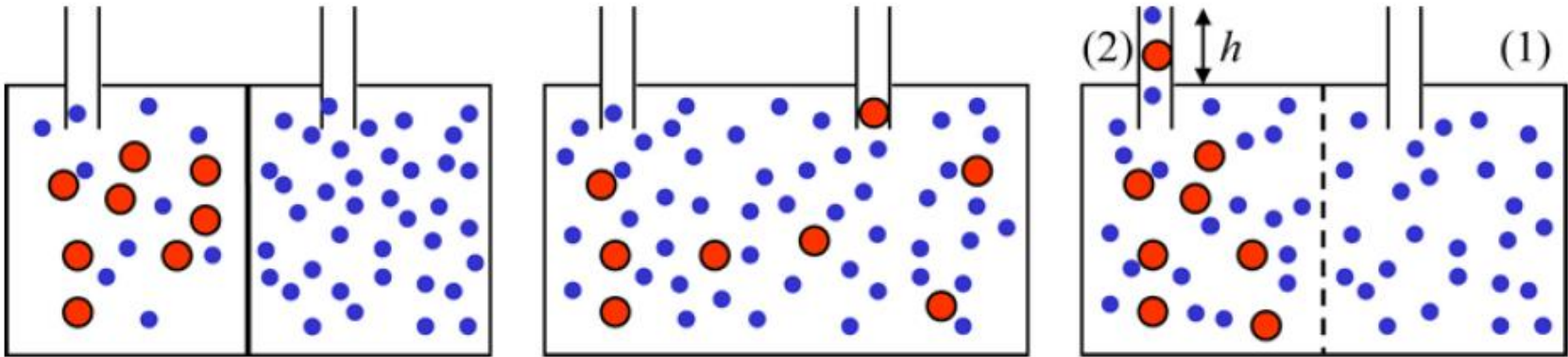
Fluiditás: $1/\text{viszkozitás}$

Lipidek: 10^{-8} - 10^{-12} m²/s

Fehérjék: 10^{-13} - 10^{-17} m²/s

Ozmózis

Speciális egyirányú anyagáramlás (diffúzió)



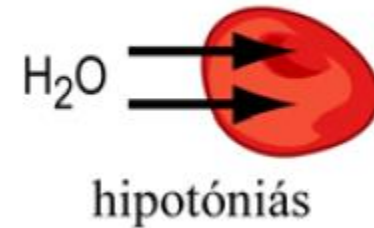
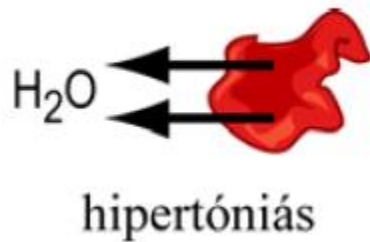
$$\left. \begin{aligned} \mu_{v,1} &= \mu_v^{(0)}(p_0, T) + RT \ln \frac{v_v}{V_v} + V_v(p_1 - p_0) \\ \mu_{v,2} &= \mu_v^{(0)}(p_0, T) + RT \ln \frac{v_v}{v_v + v_{\text{cuk}}} + V_v(p_2 - p_0) \end{aligned} \right\} \mu_{v,1} = \mu_{v,2}$$

$$p_{\text{ozm}} = \Delta p = p_2 - p_1 = -\frac{RT}{V_v} \ln \frac{v_v}{v_v + v_{\text{cuk}}}$$

Ozmózis

van't Hoff:

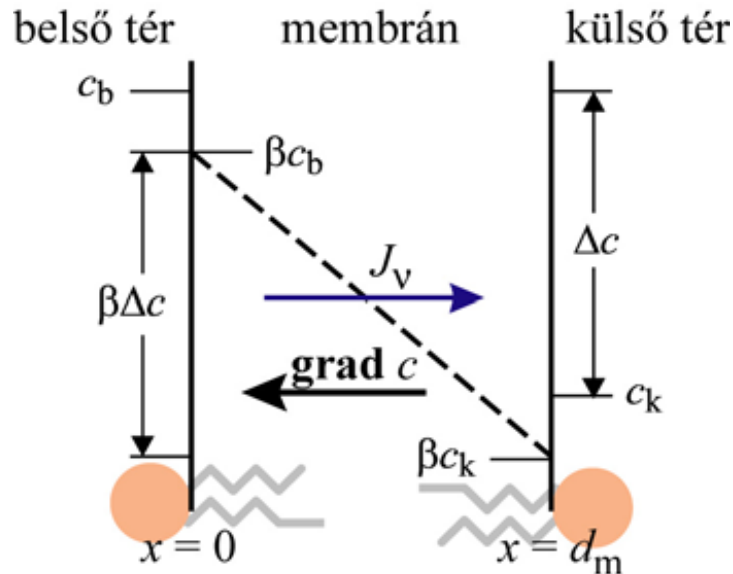
$$p = \frac{\nu}{V} R T = c_{\text{oldat}} R T$$



Jelentősége: pl. növények vízfelvétele, izotóniás sóoldat (kb. 0,9 m/v%), hipertóniás vizelet, hipotóniás nyál kiválasztása

Transzportfolyamatok membránokon

Passzív diffúzió: az adott részecske számára átjárható membránon keresztül a diffúzió koncentrációkülönbség (kémiai potenciál különbség) hatására játszódik le



A membrán határfelületén koncentrációszakadás alakul ki (megoszlási egyensúly)

$$\begin{aligned} J_v &= -D \frac{dc}{dx} \approx -\frac{D_m}{d_m} (c_{m,k} - c_{m,b}) \\ &= -P_m \Delta c_m = -P_m \beta \Delta c = -P \Delta c \end{aligned}$$

Diffúziós egyenletek, ionok diffúziója

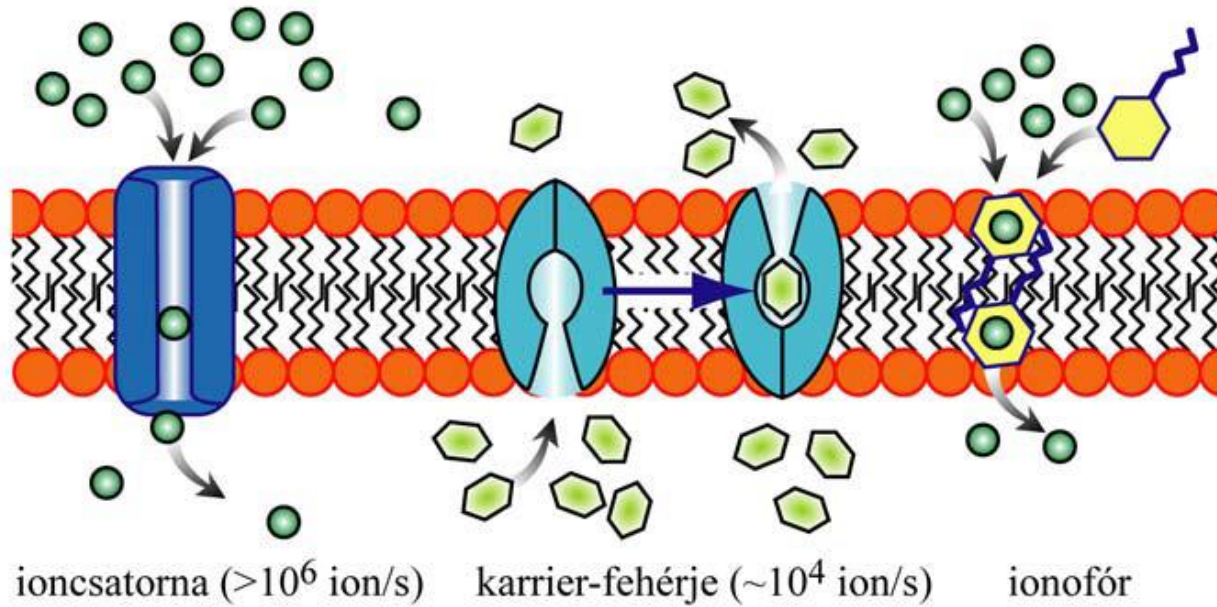
$$\left. \begin{aligned} J &= LF = L \frac{(-\Delta\mu)}{\Delta x} \\ \mu &= \mu^{(0)} + RT \ln \frac{c}{c^{(0)}} \end{aligned} \right\} J = -LRT \frac{\Delta(\ln \frac{c}{c^{(0)}})}{\Delta x} = -L \frac{1}{c} RT \frac{\Delta c}{\Delta x} = -D \frac{\Delta c}{\Delta x}$$

$$\left. \begin{aligned} J_{v,k} &= L_k F_k = L_k \frac{(-\Delta\mu_{e,k})}{\Delta x} = \frac{c_k D_k}{RT} \frac{(-\Delta\mu_{e,k})}{\Delta x} \\ \frac{\Delta\mu_{e,k}}{\Delta x} &= \frac{\Delta(\mu_k + z_k F \varphi)}{\Delta x} = \frac{1}{c_k} RT \frac{\Delta c_k}{\Delta x} + z_k F \frac{\Delta\varphi}{\Delta x} \end{aligned} \right\} J_{v,k} = J_{v,k}^{\text{diff}} + J_{v,k}^{\text{drift}}$$

$$J_{v,k} = -D_k \left(\frac{\Delta c_k}{\Delta x} + c_k \frac{z_k F}{RT} \frac{\Delta\varphi}{\Delta x} \right)$$

A hajtóerőben az elektromos potenciálok különbsége is szerepel!

Közvetített passzív diffúzió



- Sebessége gyorsabb lehet, mint amit a Fick-diffúzió jósolna
- Szelektív
- Telítésbe hajlik a sebessége (közvetítő molekulák)
- Mindkét irányban működhet
- Inhibitorokkal szelektíven gátolható

Közvetített passzív diffúzió (MM-analógia)

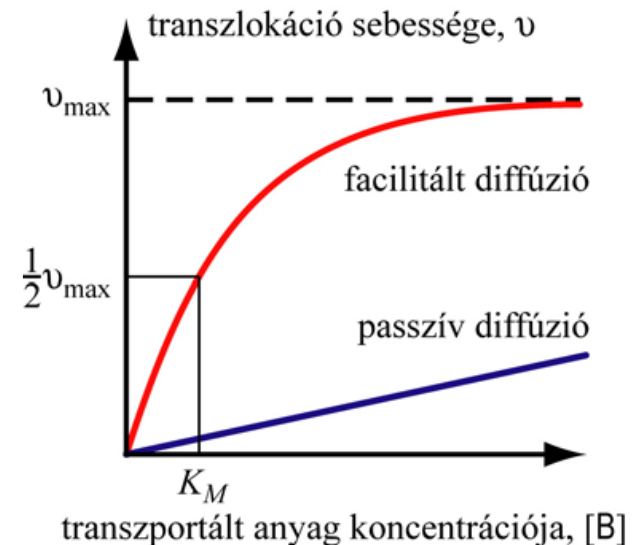
Stacionárius feltételezés (AB nem halmozódik és nem fogy):

$$v = \frac{\Delta[\mathbf{B}_{(\text{átjutott})}]}{\Delta t} = k_1[\mathbf{AB}] = k_2[\mathbf{A}][\mathbf{B}]$$

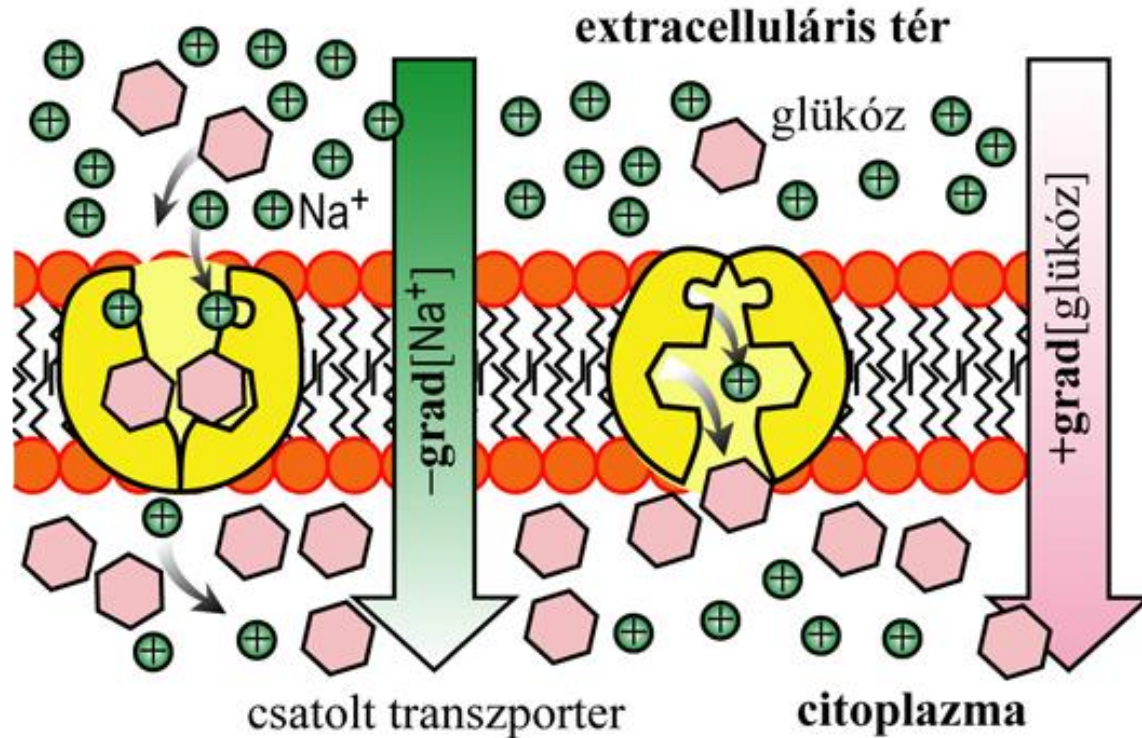
$$\frac{\Delta[\mathbf{AB}]}{\Delta t} = k_D[\mathbf{B}](\underbrace{[\mathbf{A}] - [\mathbf{AB}]}_{\text{telítődés}}) - \underbrace{k_{-D}[\mathbf{AB}]}_{\text{nem jut át}} - \underbrace{k_1[\mathbf{AB}]}_{\text{átjutó}} = 0$$

$$[\mathbf{AB}] = \frac{k_D[\mathbf{B}][\mathbf{A}]}{k_{-D} + k_1 + k_D[\mathbf{B}]} = \frac{[\mathbf{B}][\mathbf{A}]}{\frac{k_{-D} + k_1}{k_D} + [\mathbf{B}]}$$

$$v = k_1[\mathbf{AB}] = \frac{k_1[\mathbf{B}][\mathbf{A}]}{K_M + [\mathbf{B}]}, \quad K_M = \frac{k_{-D} + k_1}{k_D}$$

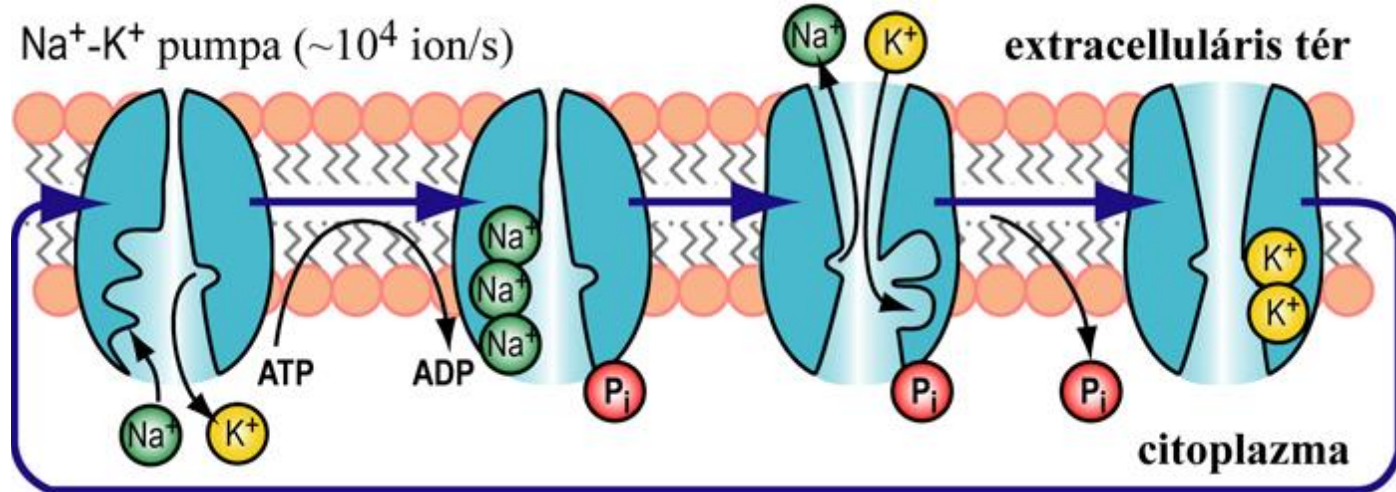


Aktív transzport I



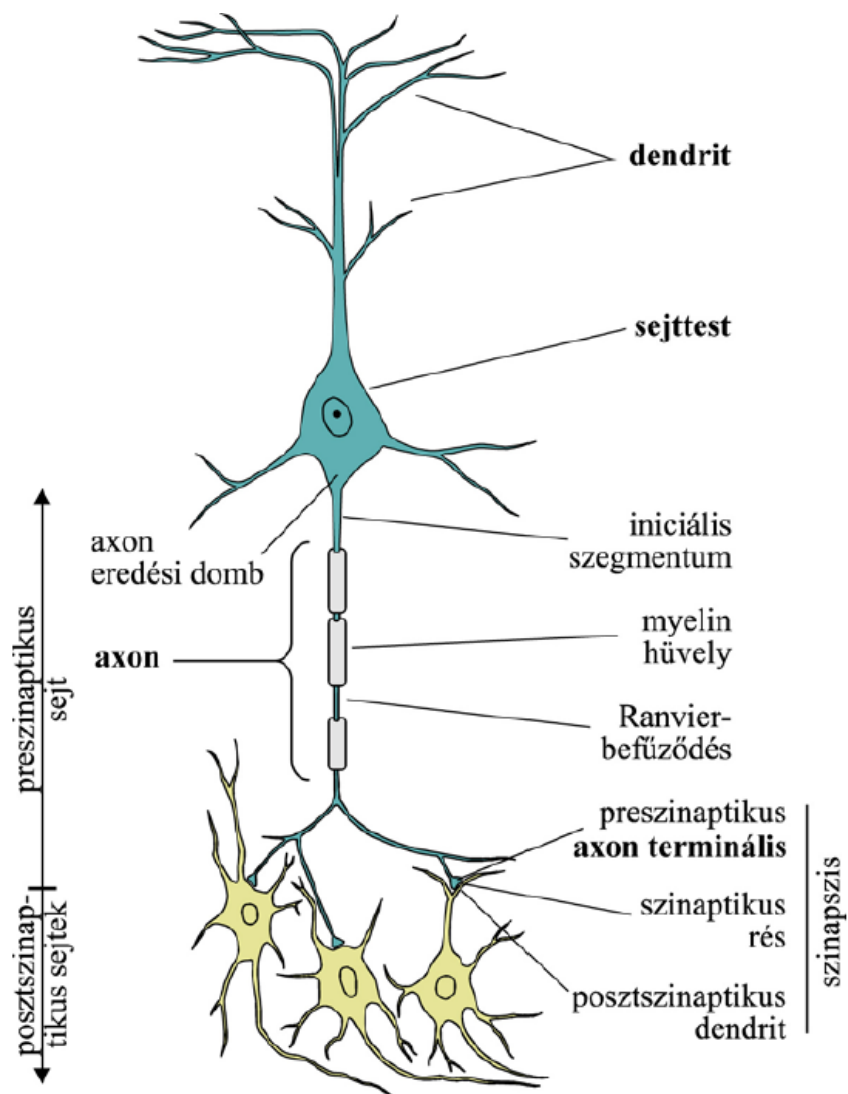
- Koncentráció gradienssel szemben képesek működni
- Típusok
 - ATP alapú
 - Fénnyel működő
 - Csatolt transzporterek

Aktív transzport II



- Típusok
 - Uniporter
 - Szipporter
 - Antiporter

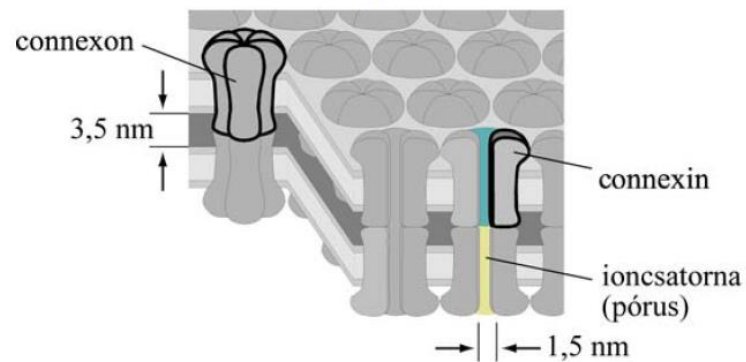
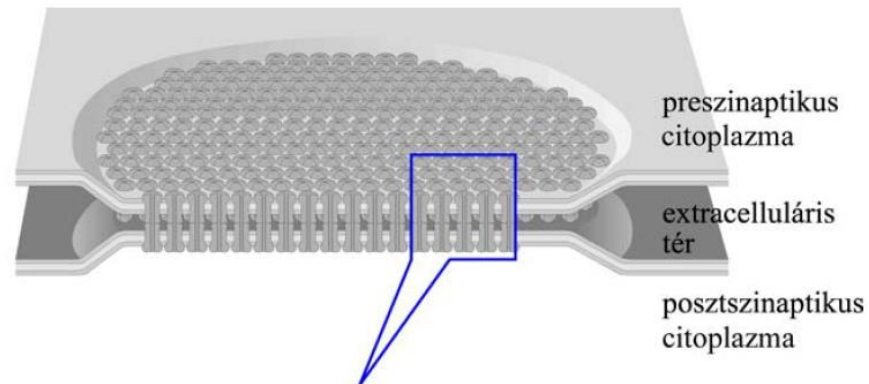
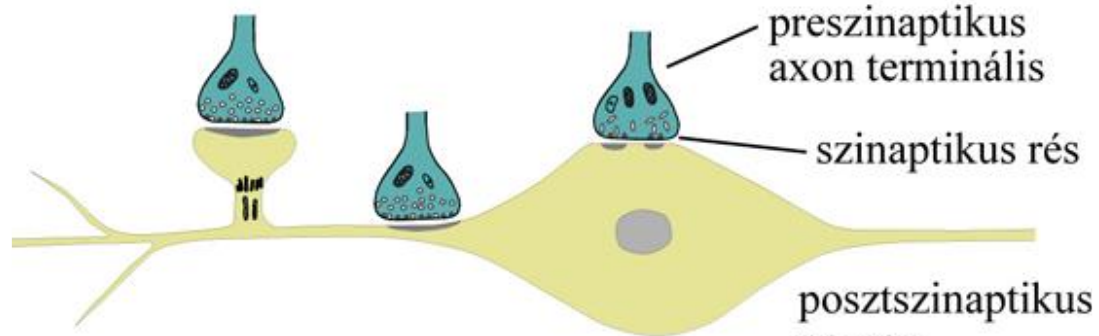
Speciális transzport: ingerületvezetés



Idegrendszeri funkciók:

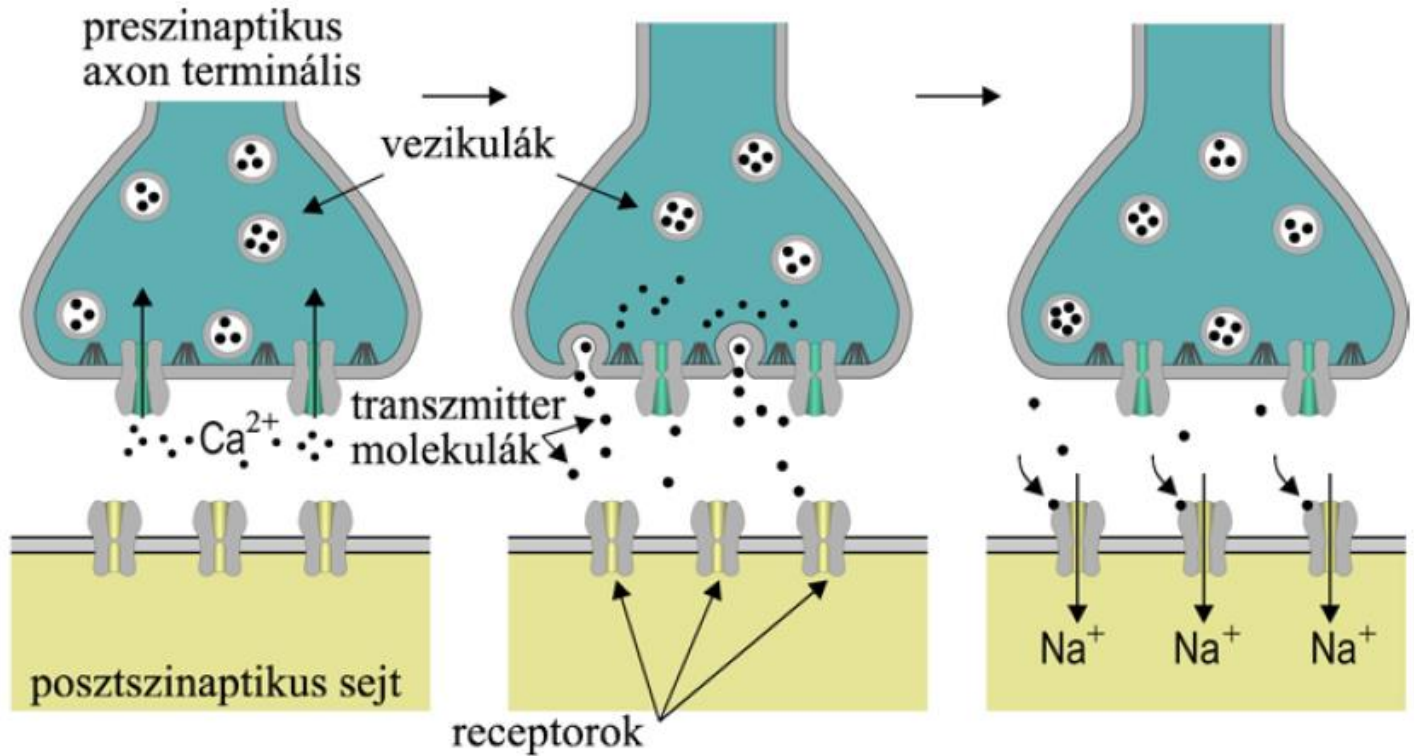
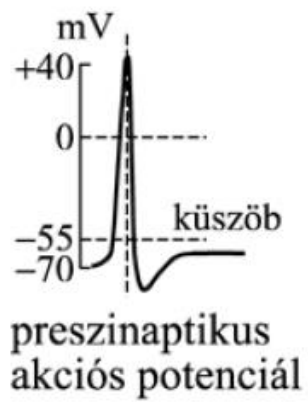
- Receptor
- Affektor
- Effektor

Szinapszisok



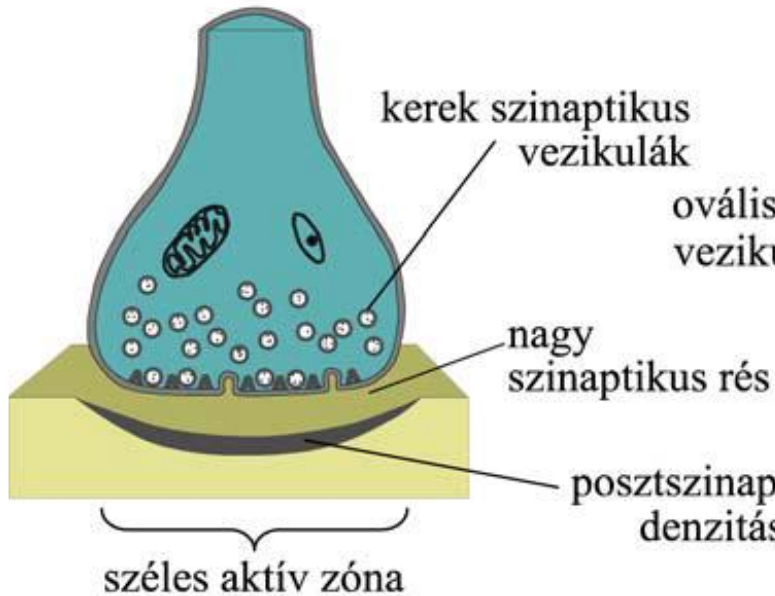
Elsősorban iontranszport (ritka)

A serkentő kémiai szinapszis

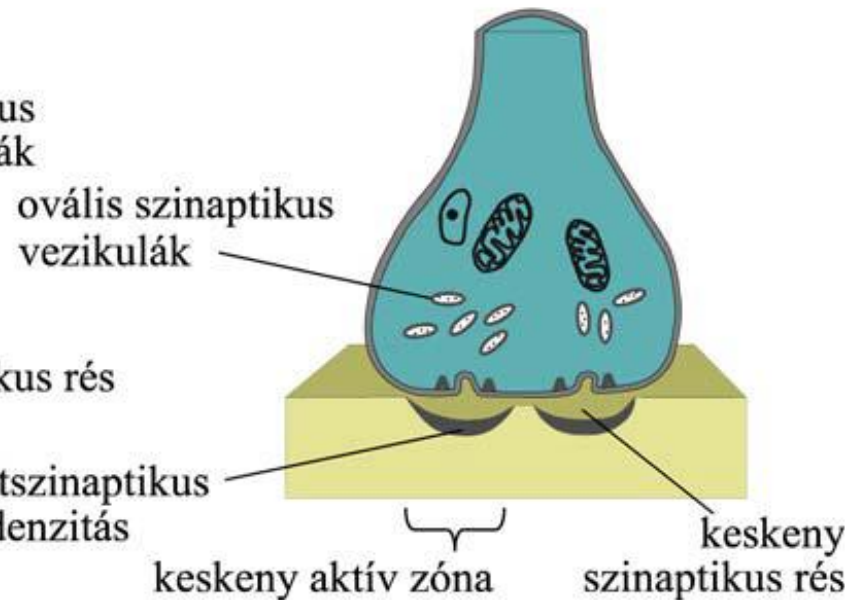


Kémiai szinapszisok

**aszimmetrikus (serkentő)
szinapszis**



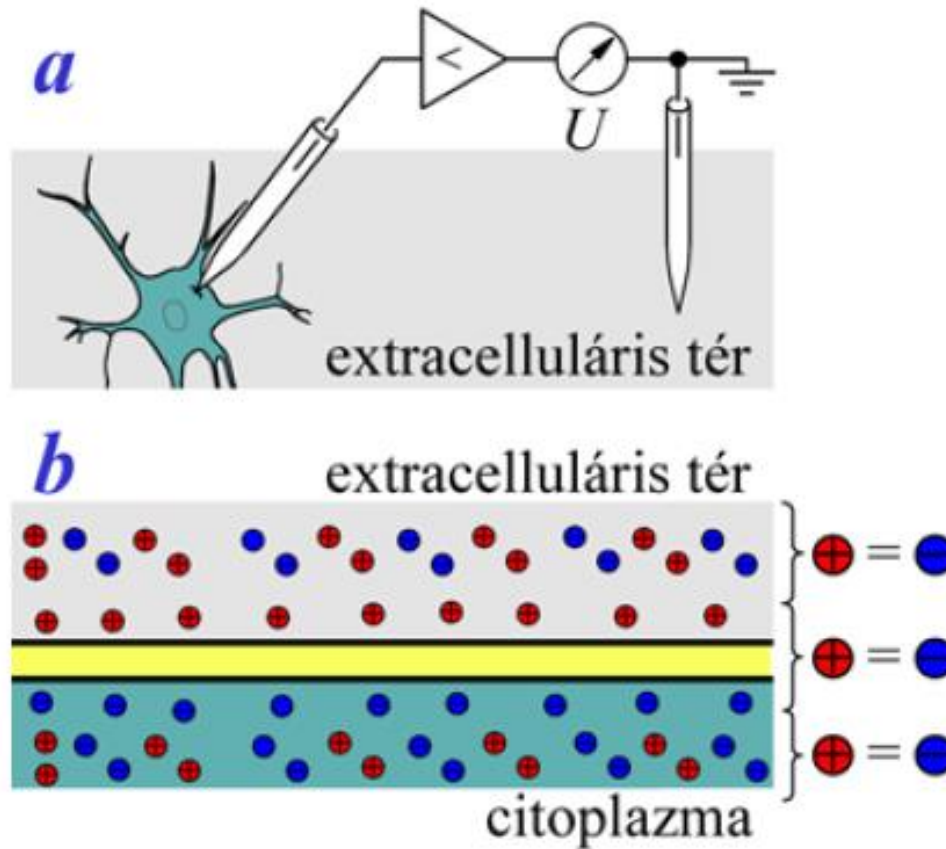
**szimmetrikus (gátló)
szinapszis**



Szigorúan egyirányú információátvitel (vezikuláris transzport a preszinaptikus oldalról a posztszinaptikus receptorhoz)

Membránpotenciál

Mérése először: tintahal axonon (több cm hosszú)



Stacioner állapot, egyensúly

Nernst-Planck-egyenlet:

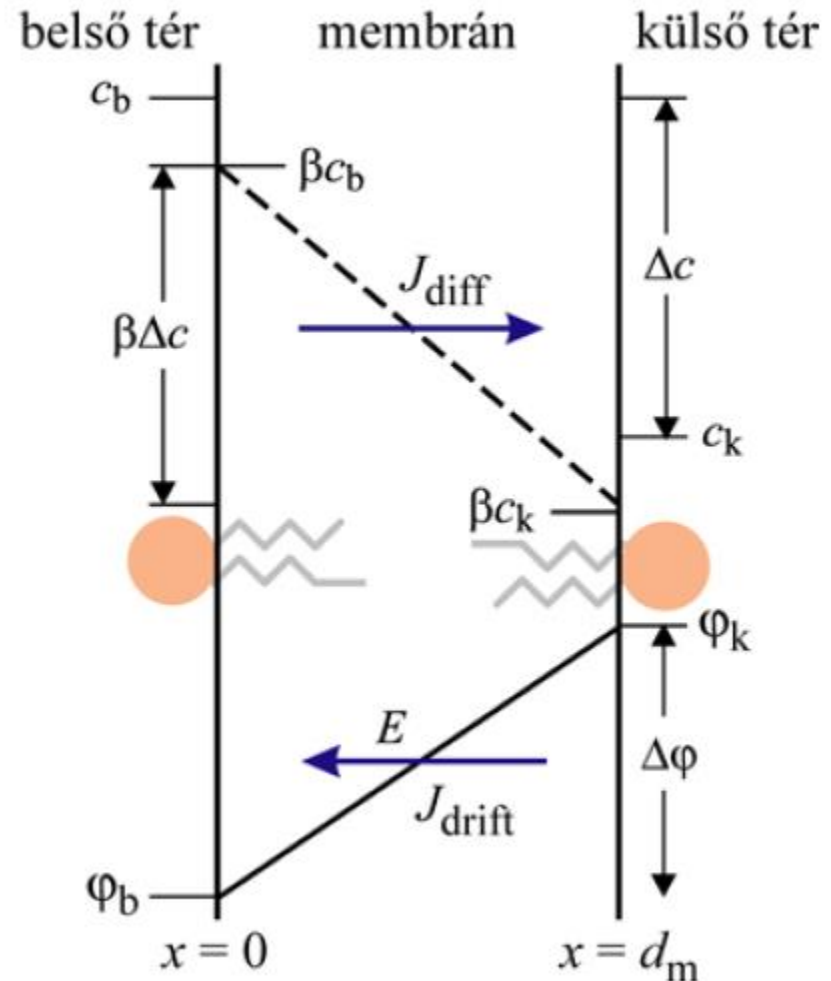
$$J = zF J_v = -zF D \left(\frac{dc}{dx} + c \frac{zF}{RT} \frac{d\varphi}{dx} \right)$$

Egyensúly feltétele: erők eredője zérus

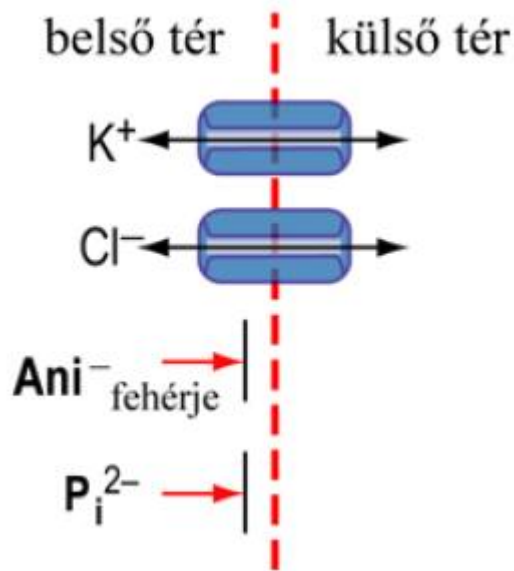
$$\frac{dc}{dx} + c \frac{zF}{RT} \frac{d\varphi}{dx} = 0 \rightarrow \int_{\varphi_b}^{\varphi_k} d\varphi = -\frac{RT}{zF} \int_{c_b}^{c_k} \frac{dc}{c}$$

$$\rightarrow \varphi_N \equiv \varphi_b \Big|_{\varphi_k=0} = \frac{RT}{zF} \ln \frac{c_k}{c_b}$$

emlős vázizom, $T=37^\circ\text{C}$			
ion	c_k , mmol/l	c_b , mmol/l	φ_N , mV
Na^+	145,0	12,0	+67
K^+	4,0	155,0	-98
Ca^{2+}	1,5	10^{-7}	+129
Cl^-	123,0	4,2	-90



Passzív ionmegoszlás, Donnan-egyensúly



$$\varphi_m = \frac{RT}{mF} \ln \frac{[\text{Kat}^{+m}]_k}{[\text{Kat}^{+m}]_b} = -\frac{RT}{nF} \ln \frac{[\text{Ani}^{-n}]_k}{[\text{Ani}^{-n}]_b} \rightarrow$$

$$\frac{1}{m} \ln \frac{[\text{Kat}^{+m}]_k}{[\text{Kat}^{+m}]_b} = \frac{1}{n} \ln \frac{[\text{Ani}^{-n}]_b}{[\text{Ani}^{-n}]_k}$$

$$\left(\frac{[\text{Kat}^{+m}]_k}{[\text{Kat}^{+m}]_b} \right)^{\frac{1}{m}} = \left(\frac{[\text{Ani}^{-n}]_b}{[\text{Ani}^{-n}]_k} \right)^{\frac{1}{n}}$$

$$\frac{[\text{K}^+]_k}{[\text{K}^+]_b} = \frac{[\text{Cl}^-]_b}{[\text{Cl}^-]_k}$$

$$\left. \begin{array}{l} [\text{K}^+]_b = [\text{Cl}^-]_b + [\text{Ani}^-]_b \\ [\text{K}^+]_k = [\text{Cl}^-]_k \end{array} \right\} [\text{K}^+]_b^2 = [\text{K}^+]_k^2 + [\text{Ani}^-]_b [\text{K}^+]_b \rightarrow \begin{cases} [\text{K}^+]_b > [\text{K}^+]_k \\ [\text{Cl}^-]_b < [\text{Cl}^-]_k \end{cases}$$

A membránfeszültség változása

Nyugalmi állapotban:

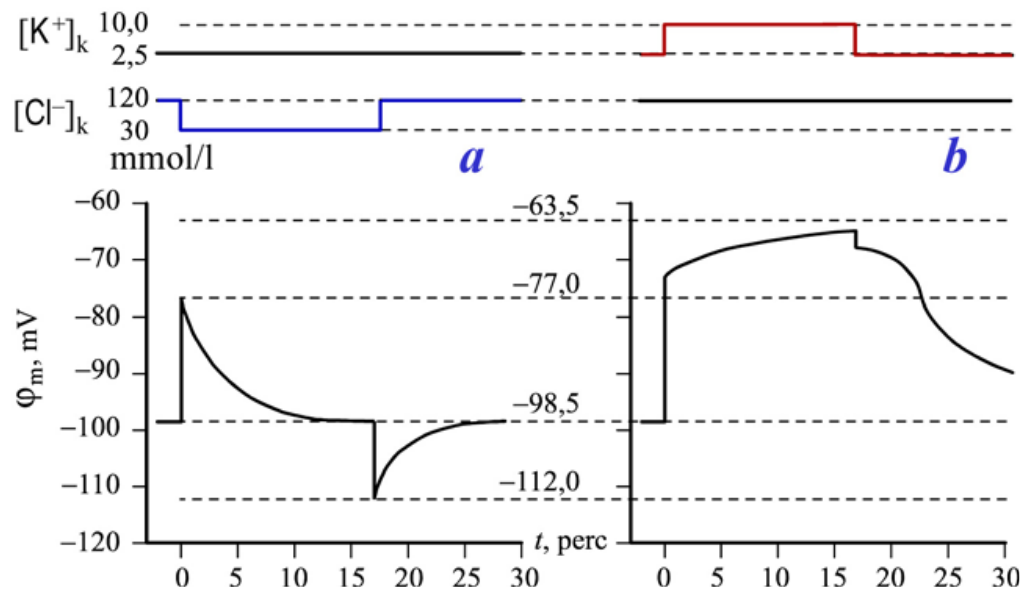
$$[K^+]_k = 2,5, \quad [K^+]_b = 125, \quad [Cl^-]_k = 120, \quad [Cl^-]_b = 2,4 \quad (\text{mmol/l}).$$

$$\varphi_m = \varphi_{N,K} = \varphi_{N,Cl} = -98,5 \text{ mV}$$

Kloridkoncentráció hirtelen csökkentése:

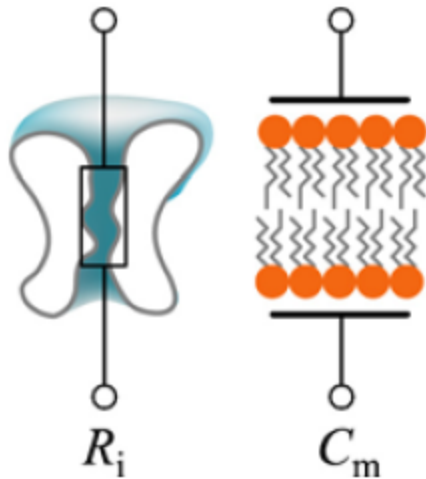
$$\varphi_{N,Cl} = -25,3 \cdot \ln(30/2,4) = -63,5 \text{ mV}$$

$$\varphi_N \equiv \varphi_b \Big|_{\varphi_k=0} = \frac{RT}{zF} \ln \frac{c_k}{c_b}$$

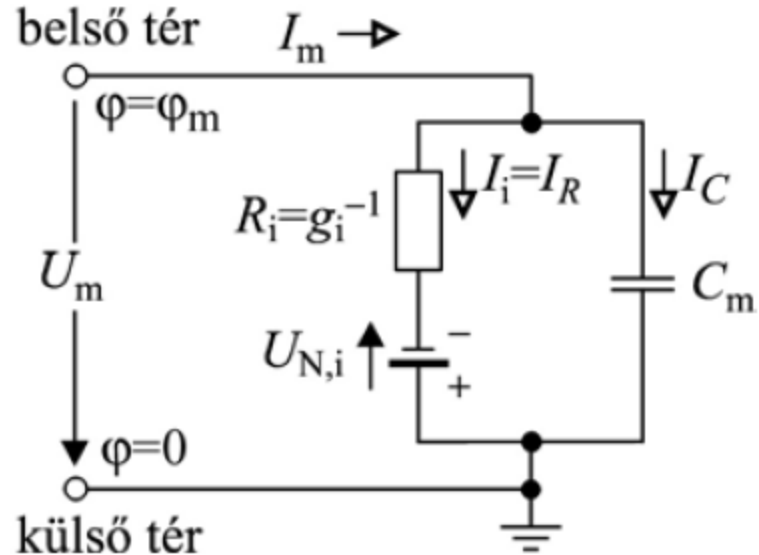


A sejtmembrán elektromos modellje

R_i és C_m értelmezése



áramköri helyettesítő kép



$$R_A \approx 10 \dots 10^6 \Omega \text{cm}^2; \quad C_{A,m} \approx 1 \text{ (neuron)} \dots 10 \text{ (izom)} \mu\text{F}/\text{cm}^2$$

$$Q_{\max} = CU|_{90 \text{ mV}} = 9 \cdot 10^{-7} \text{ C}/\text{cm}^2, \quad v = Q / (N_A e) = 9,3 \cdot 10^{-12} \text{ mol}/\text{cm}^2$$

$$d_{\text{ion}} \approx 0,7 \text{ nm.}$$

Időfüggetlen modell, áramegyenlet

$$J = zF J_v = -zF D \left(\frac{dc}{dx} + c \frac{zF}{RT} \frac{d\varphi}{dx} \right)$$

$$J \int_{x=0}^{x=d_m} \frac{e^{\frac{zF\varphi}{RT}}}{D_m} dx = -zF \left[c e^{\frac{zF\varphi}{RT}} \right]_0^{d_m} \xrightarrow[\varphi(d_m)=0]{\substack{c_m(0)=\beta c_b \\ c_m(d_m)=\beta c_k}} \rightarrow J = -zF \beta \frac{c_k - c_b e^{\frac{zF\varphi_b}{RT}}}{\int_0^{d_m} \frac{e^{\frac{zF\varphi}{RT}}}{D_m} dx}$$

Ha az elektromos tér állandó és független ionmozgást feltételezünk (Goldman–Hodgkin–Katz-modell):

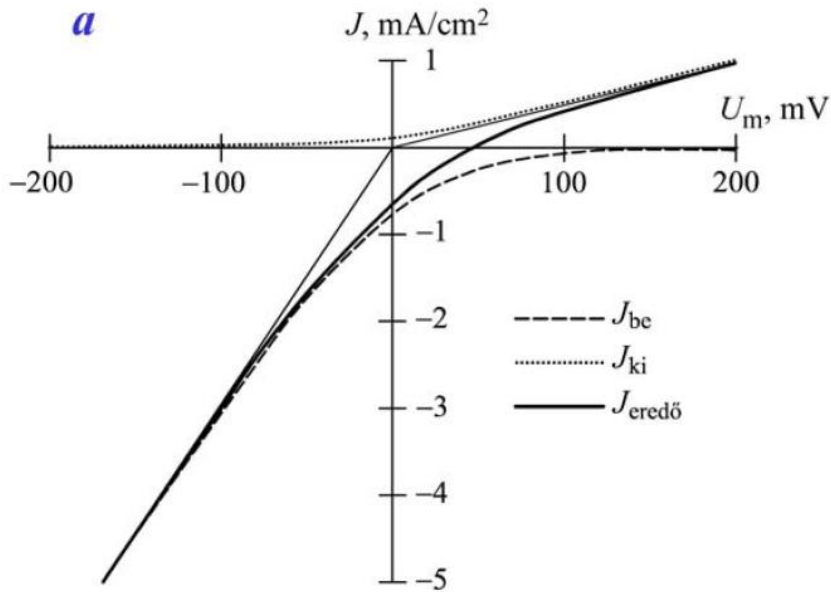
$$J = -zF \beta \frac{c_k - c_b e^{\frac{zFU}{RT}}}{\frac{RT d_m}{D_m zFU} \left(e^{\frac{zFU}{RT}} - 1 \right)} \quad \xi = FU/(RT)$$

$$= -z^2 F P \xi \frac{c_k - c_b e^{z\xi}}{e^{z\xi} - 1} = +z^2 F P \xi \frac{c_b - c_k e^{-z\xi}}{1 - e^{-z\xi}} = z^2 F P \xi \frac{c_b \left(1 - \frac{c_k}{c_b} e^{-z\xi} \right)}{1 - e^{-z\xi}}$$

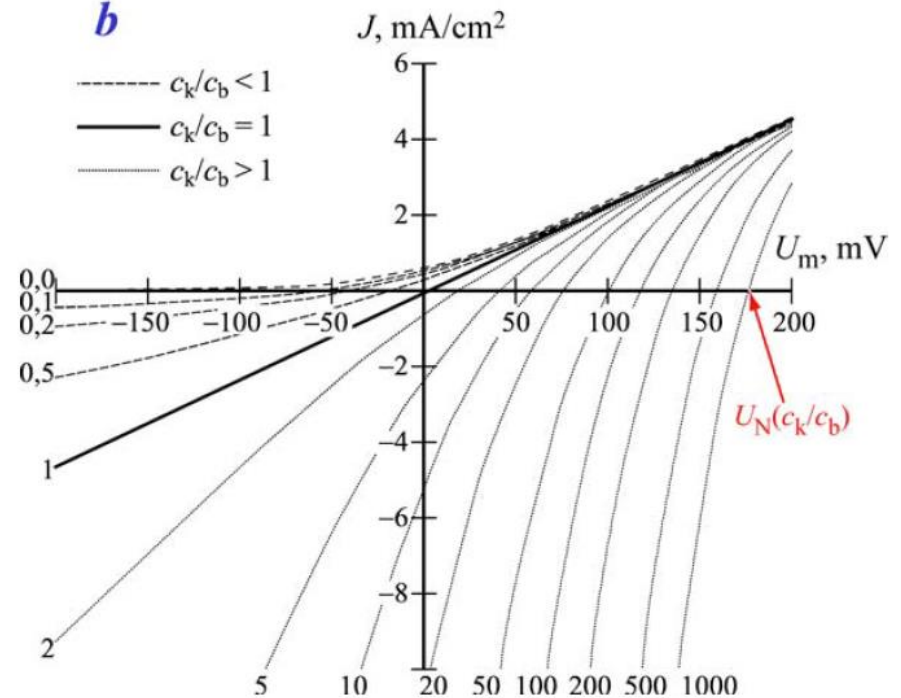
Időfüggetlen modell

$$J_{ki} = z^2 F P \xi \frac{c_b}{1 - e^{-z\xi}}, \quad J_{be} = -z^2 F P \xi \frac{c_k e^{-z\xi}}{1 - e^{-z\xi}}$$

a



b



Feszültségegyenlet

$$J = J_K + J_{Na} + J_{Cl} = \sum_{i=\{K^+, Na^+, Cl^-\}} P_i \xi_i z_i^2 F \frac{c_{b,i} - c_{k,i} e^{-z_i \xi_i}}{1 - e^{-z_i \xi_i}}$$

$$J = \frac{\xi F}{1 - e^{-\xi}} \left[P_K ([K^+]_b - [K^+]_k e^{-\xi}) + P_{Na} ([Na^+]_b - [Na^+]_k e^{-\xi}) + P_{Cl} ([Cl^-]_k - [Cl^-]_b e^{-\xi}) \right]$$
$$= \xi F \frac{y - w e^{-\xi}}{1 - e^{-\xi}}$$

$$y - w e^{-\xi} = 0 \rightarrow e^{-\xi} = \frac{y}{w} = e^{-\frac{FU}{RT}} = \frac{P_K [K^+]_k + P_{Na} [Na^+]_k + P_{Cl} [Cl^-]_b}{P_K [K^+]_b + P_{Na} [Na^+]_b + P_{Cl} [Cl^-]_k}$$

$$U = \frac{RT}{F} \ln \frac{P_K [K^+]_k + P_{Na} [Na^+]_k + P_{Cl} [Cl^-]_b}{P_K [K^+]_b + P_{Na} [Na^+]_b + P_{Cl} [Cl^-]_k}$$

A feszültség-egyenlet alkalmazása

$$[K^+]_b = 400 \text{ mmol}, [Na^+]_b = 50 \text{ mmol}, [Cl^-]_b = 40 \text{ mmol}$$

$$[K^+]_k = 20 \text{ mmol}, [Na^+]_k = 440 \text{ mmol}, [Cl^-]_k = 560 \text{ mmol}$$

$$P_K : P_{Na} : P_{Cl} = 1 : 0,03 : 0,1$$

$$U = V_m = 25,3 \ln \frac{1(20) + 0,03(440) + 0,1(40)}{1(400) + 0,03(50) + 0,1(560)} = -63,5 \text{ mV}$$

$$J = J_i + J_p = 0 \xrightarrow{\text{az egyes ionokra}} \left\{ \begin{array}{l} J_{Na} + J_{Na,P} = 0 \\ J_K + J_{K,P} = 0 \end{array} \right\} = Y J_K + J_{Na} = 0,$$

a pumpa egyenlete $\rightarrow Y J_{K,P} = -J_{Na,P}$

$$U_p = \frac{RT}{F} \ln \frac{Y P_K [K^+]_k + P_{Na} [Na^+]_k + P_{Cl} [Cl^-]_b}{Y P_K [K^+]_b + P_{Na} [Na^+]_b + P_{Cl} [Cl^-]_k}$$

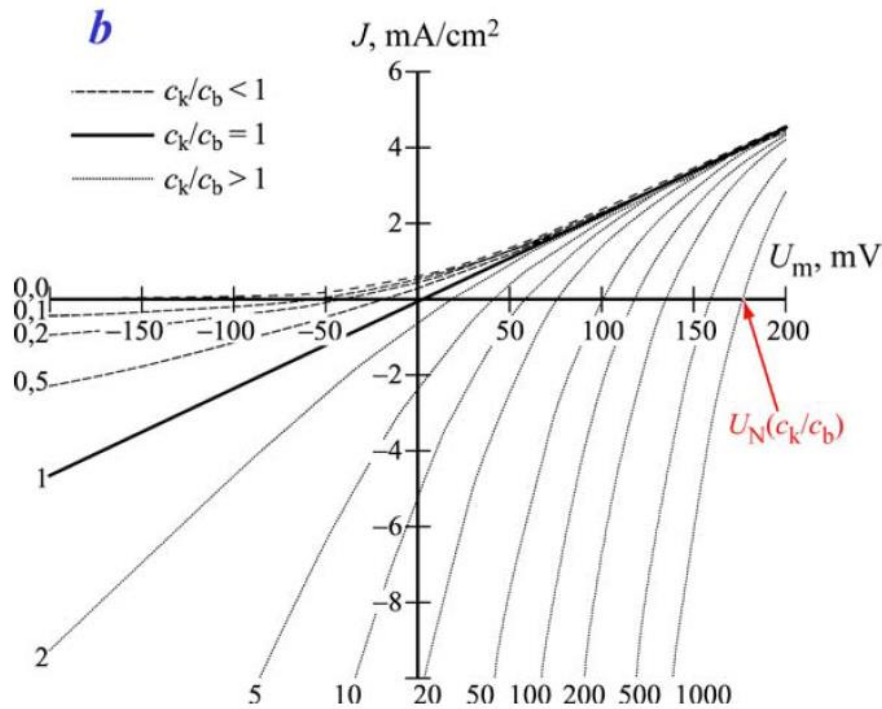
$$= 25,3 \ln \frac{1,5(20) + 0,03(440) + 0,1(40)}{1,5(400) + 0,03(50) + 0,1(560)} = -66,6 \text{ mV}.$$

Nemlineáris membránok

Lineáris membrán: $I_R = G U$.

Nemlineáris membrán: $I_R = I_R(U)$ nemlineáris

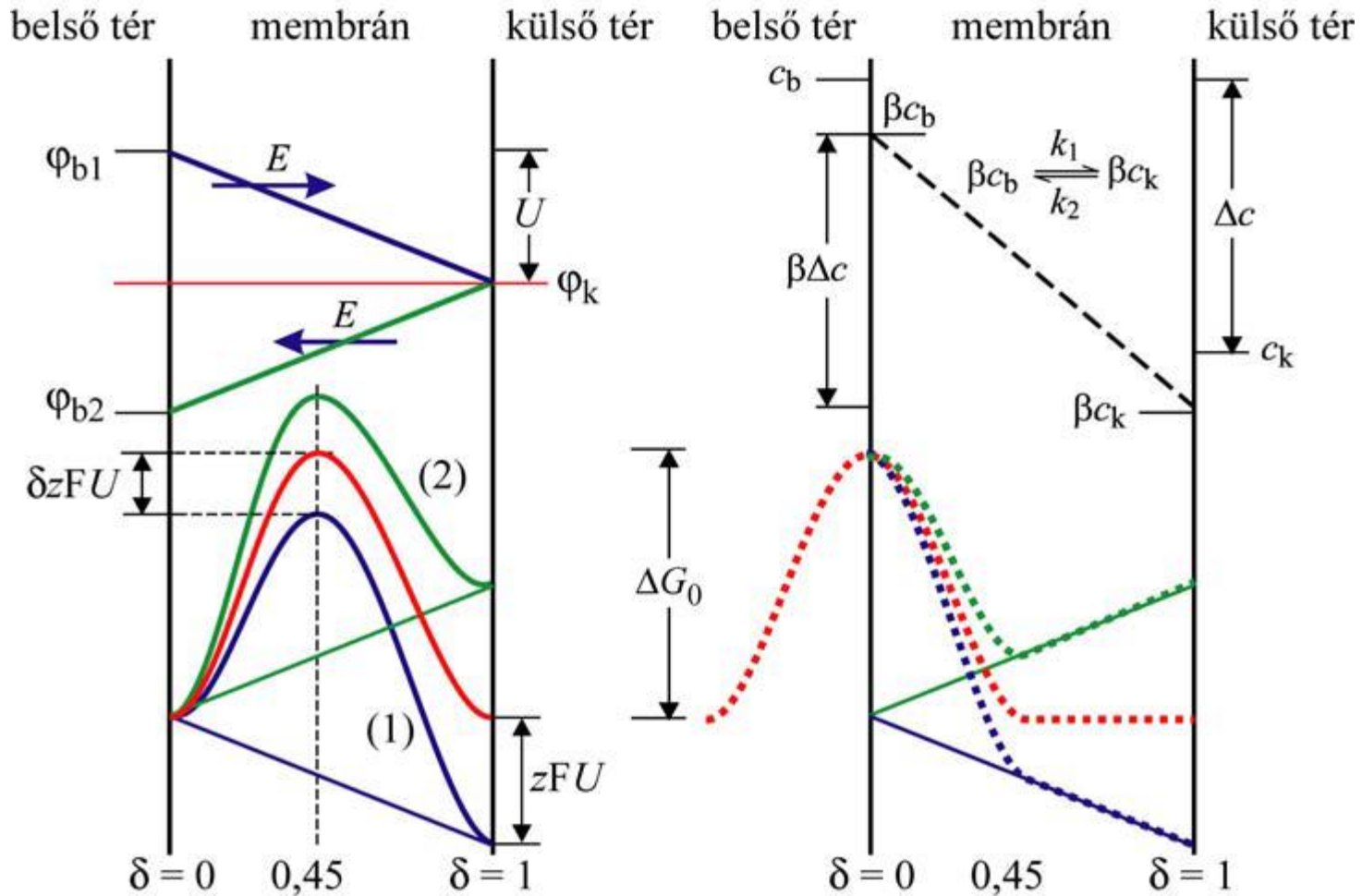
$I_R = I_R(U, t)$ időfüggő



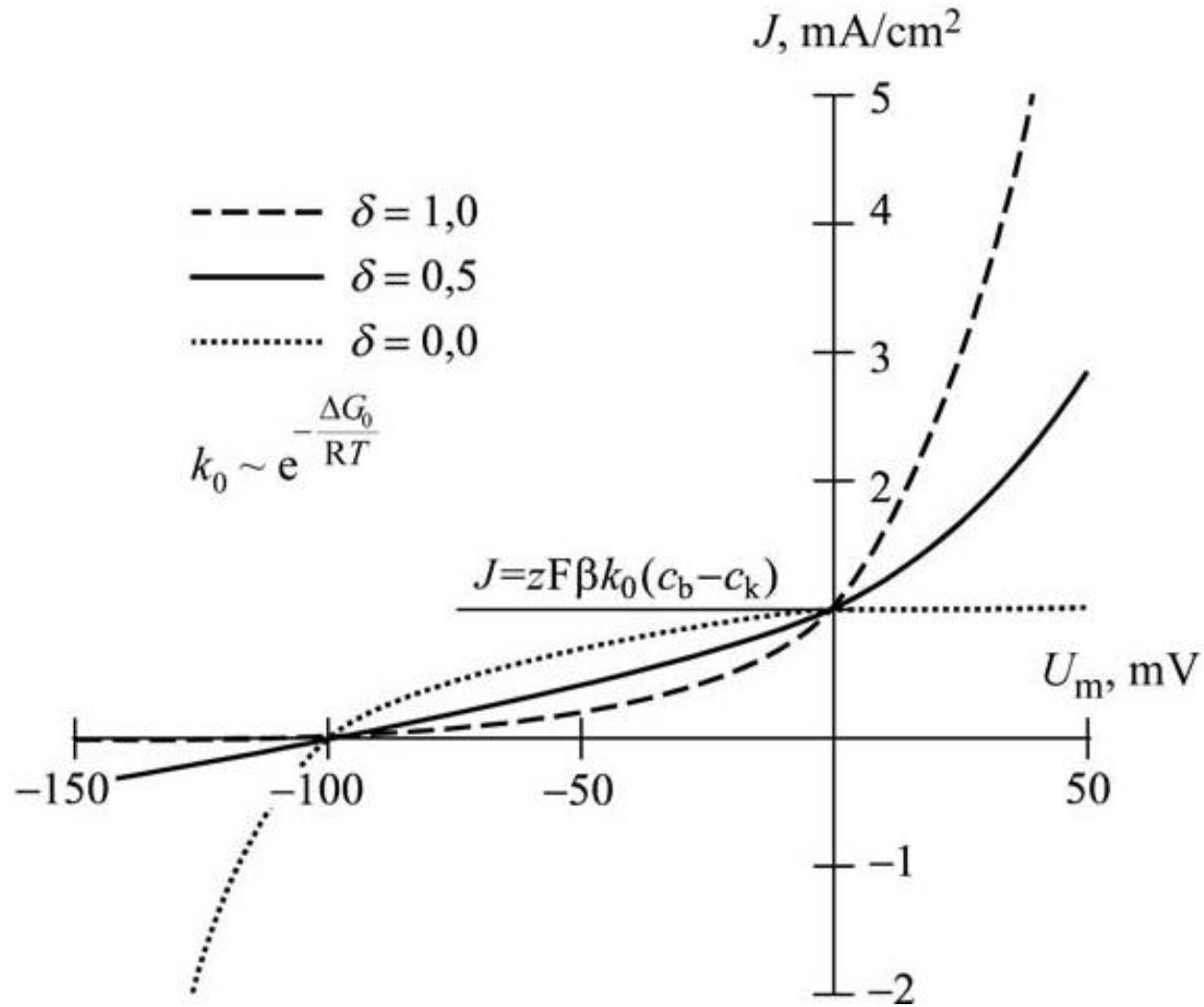
Passzív transzport: $I_R = I_R(U, U_{N,i}, t) = 0$ akkor és csak akkor, ha $U_m = U_{N,i}$

Nemlineáris membránok modelljei

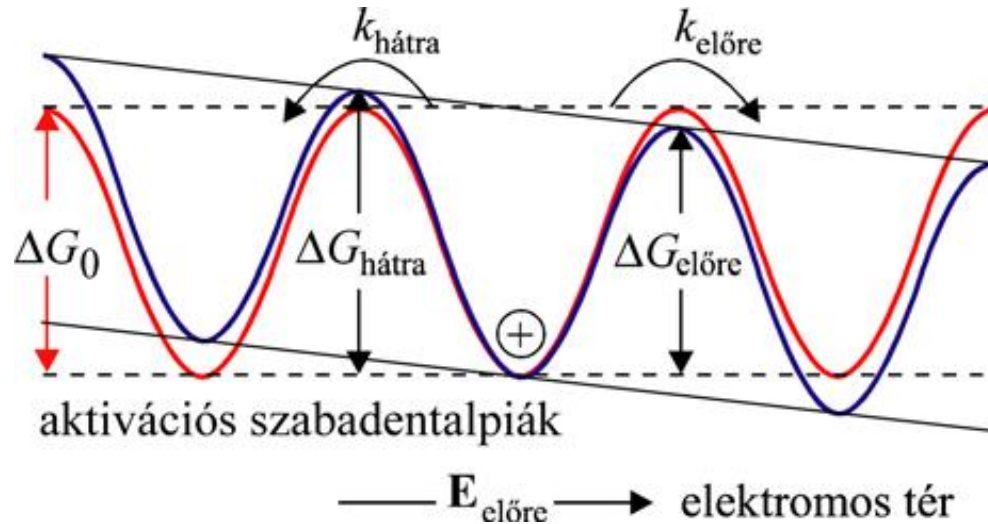
Egyszeres energiagát modell (Butler-Volmer-levezetés analógiája)



Nemlineáris membránok modelljei

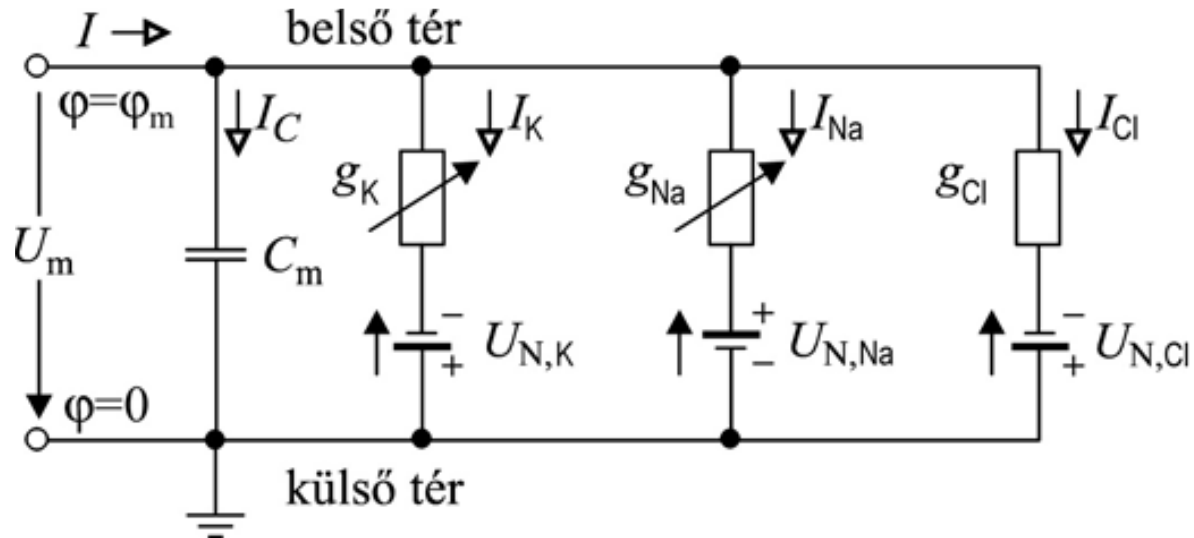


Többszörös energiagát modell



Elektromos tér nélkül csak diffúzió, elektromos tér jelenlétében drift is, az aktiválási szabadentalpia-profil torzul, egyirányú folyamat

Párhuzamos konduktanciák



Stacioner állapotban:

$$U = \frac{g_K U_{N,K} + g_{Na} U_{N,Na} + g_{Cl} U_{N,Cl}}{g_K + g_{Na} + g_{Cl}}$$

Időfüggő modell

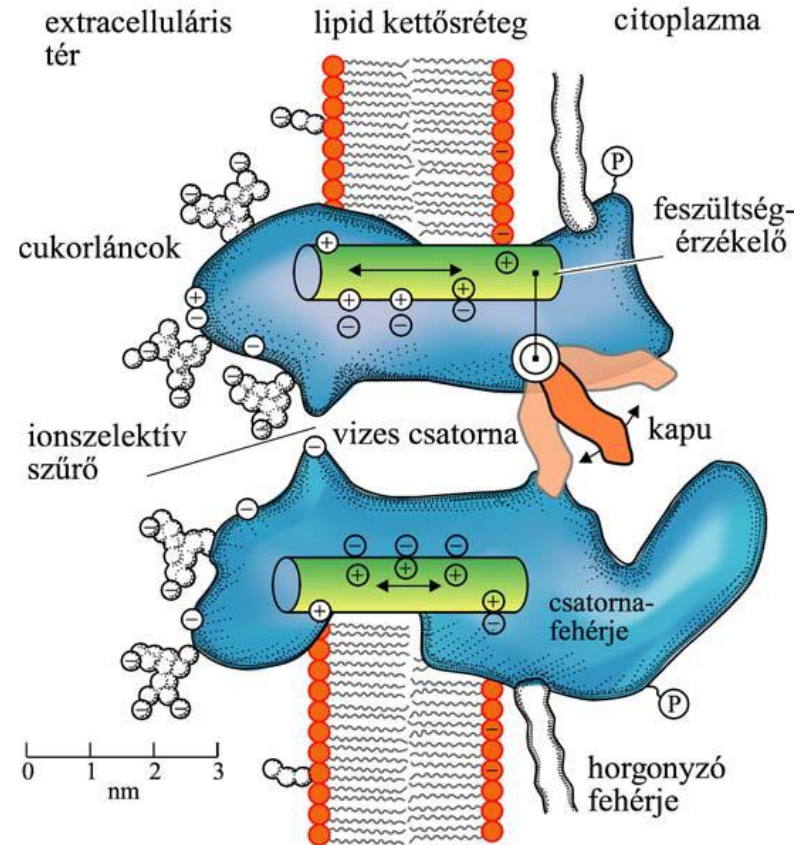
$$I = I_C + I_K + I_{Na} + I_L = C_m \frac{dU}{dt} + \sum_{i=\{K,Na\}} g_i(U,t) (U - U_{N,i}) + g_L (U - U_L)$$

Feszültségfüggő ioncsatornák
(fehérje konformációváltozás)

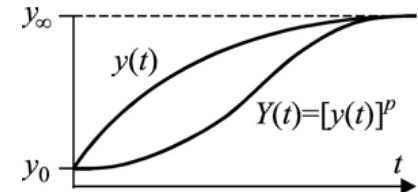
nyitott (1) $\xrightleftharpoons[k_{21}]{k_{12}}$ zárt (2),

$P(1) = y,$ $P(2) = 1 - y,$

$k_{12} \sim e^{U/U_1},$ $k_{21} \sim e^{-U/U_2}$

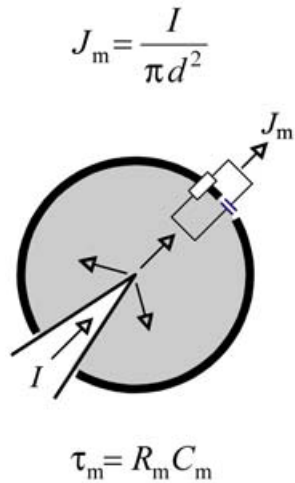


$$\frac{dy(t)}{dt} = k_{21}(1-y) - k_{12}y = 0 \rightarrow y(\infty) = \frac{k_{21}}{k_{12} + k_{21}}$$

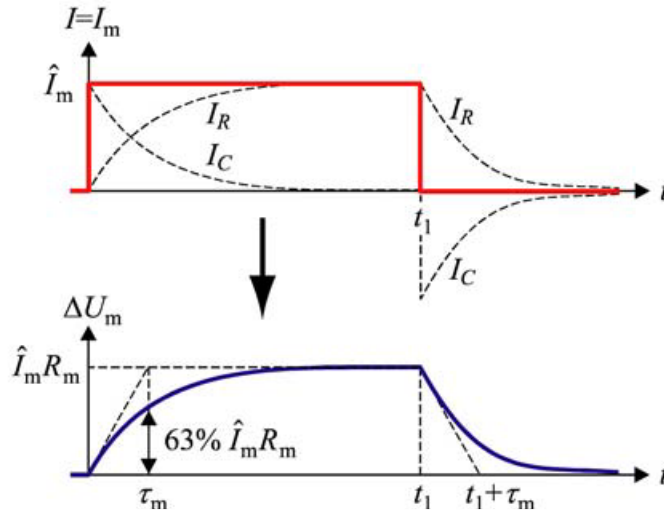


Membránpotenciálok függése a küszöbértéktől

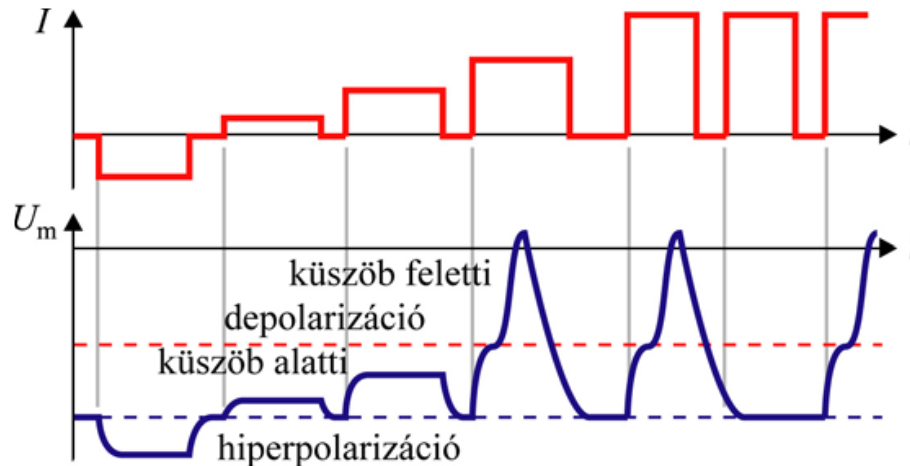
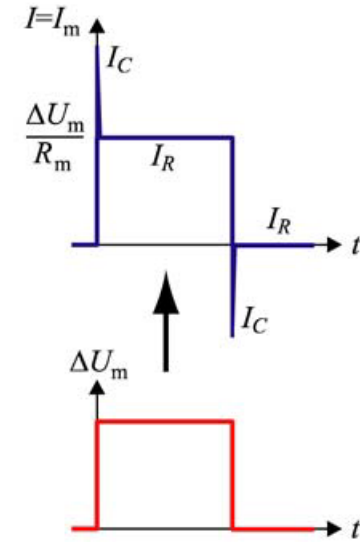
izopotenciális sejt



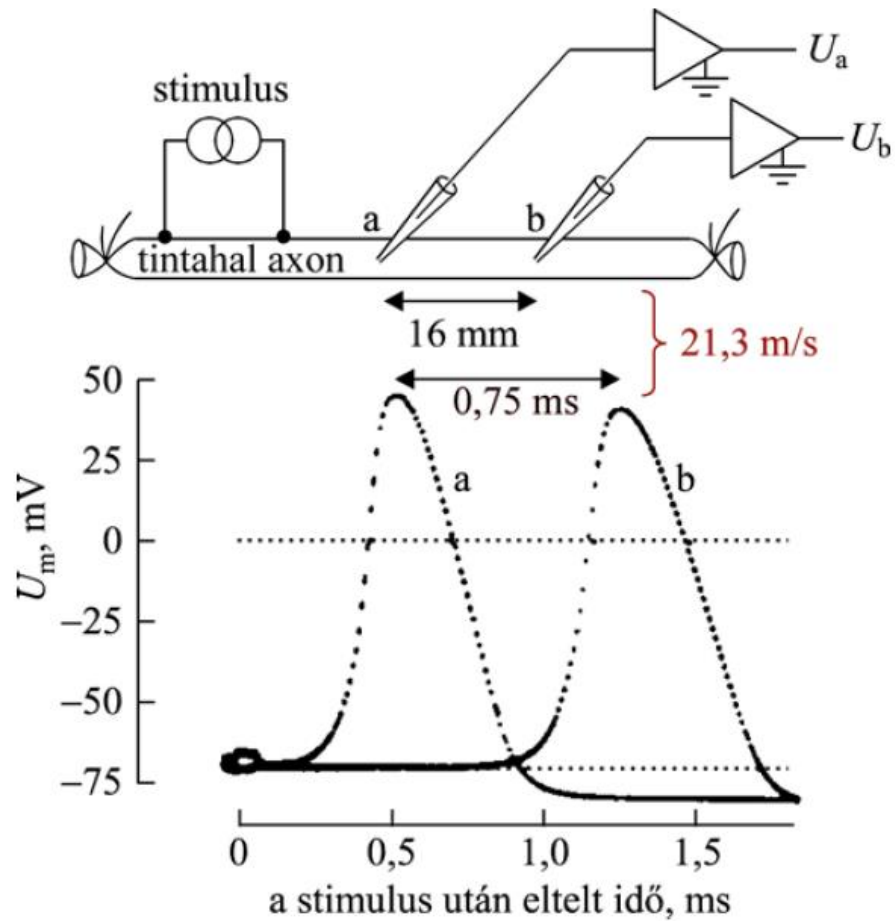
áramgenerátoros
(current-clamp)
ingerlésre adott válasza



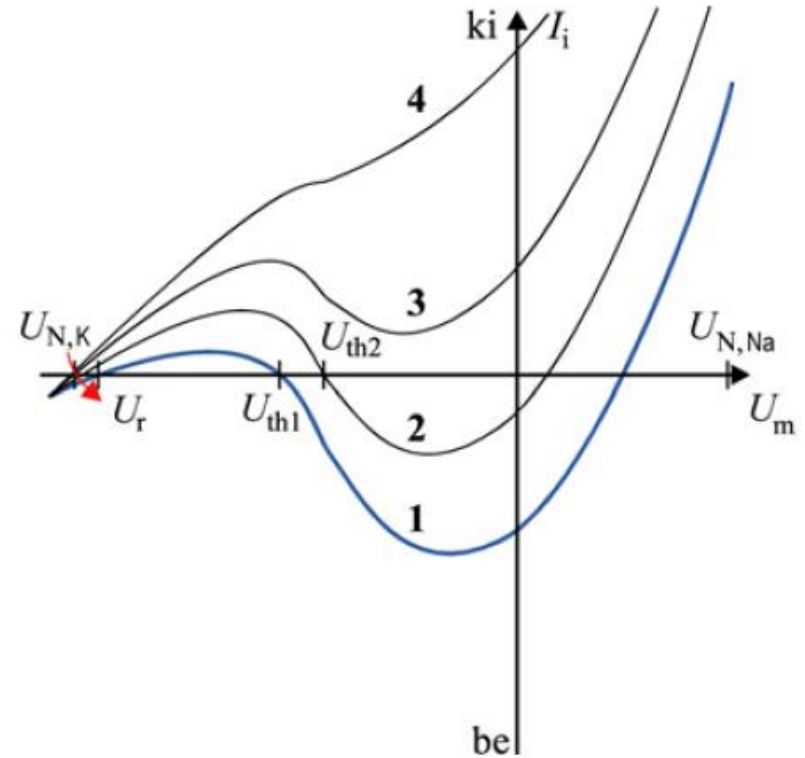
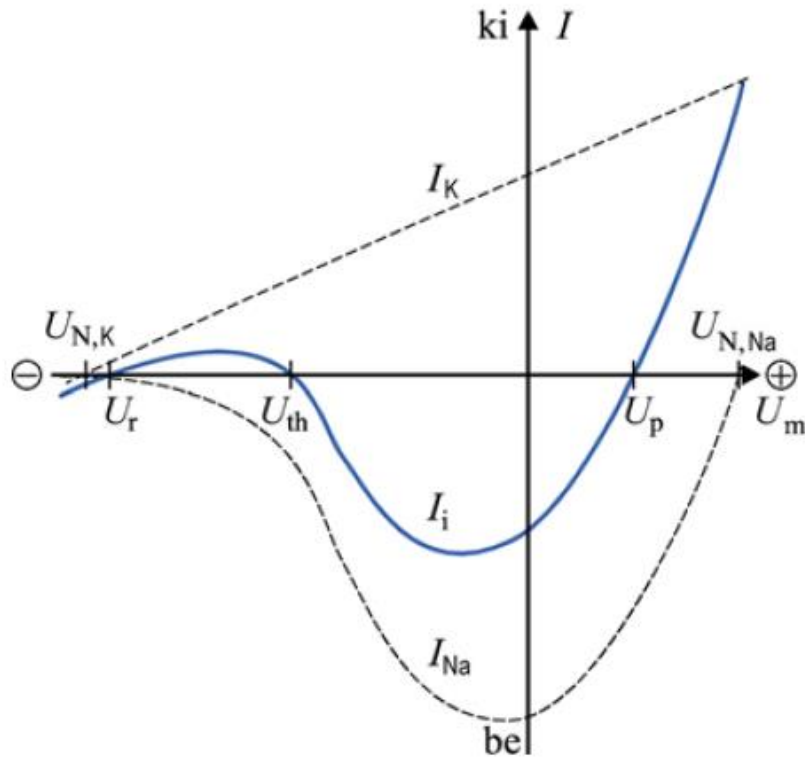
feszültséggenerátoros
(voltage-clamp)
ingerlésre adott válasza



Az akciós potenciál



Noble-modell

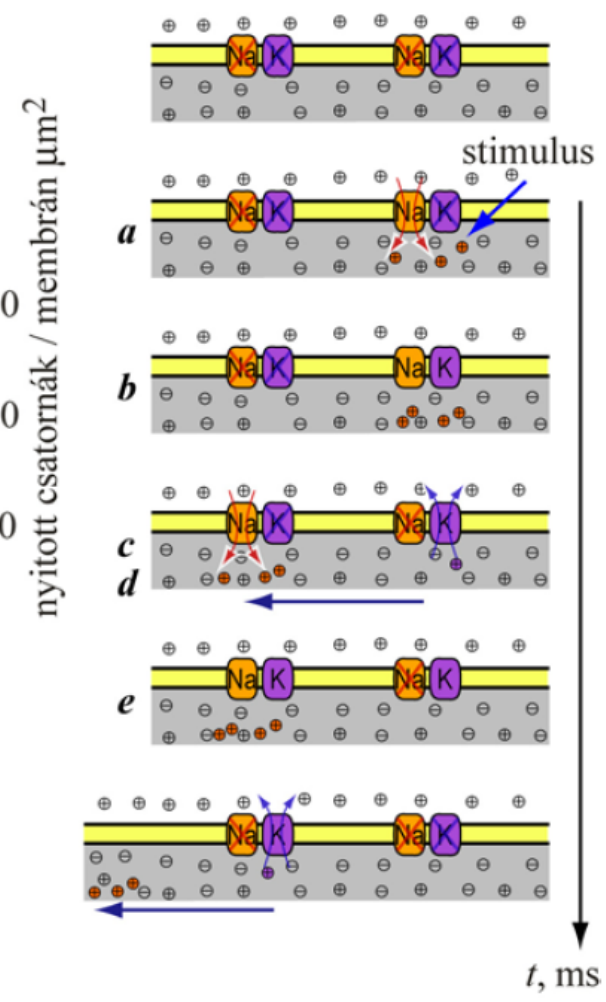
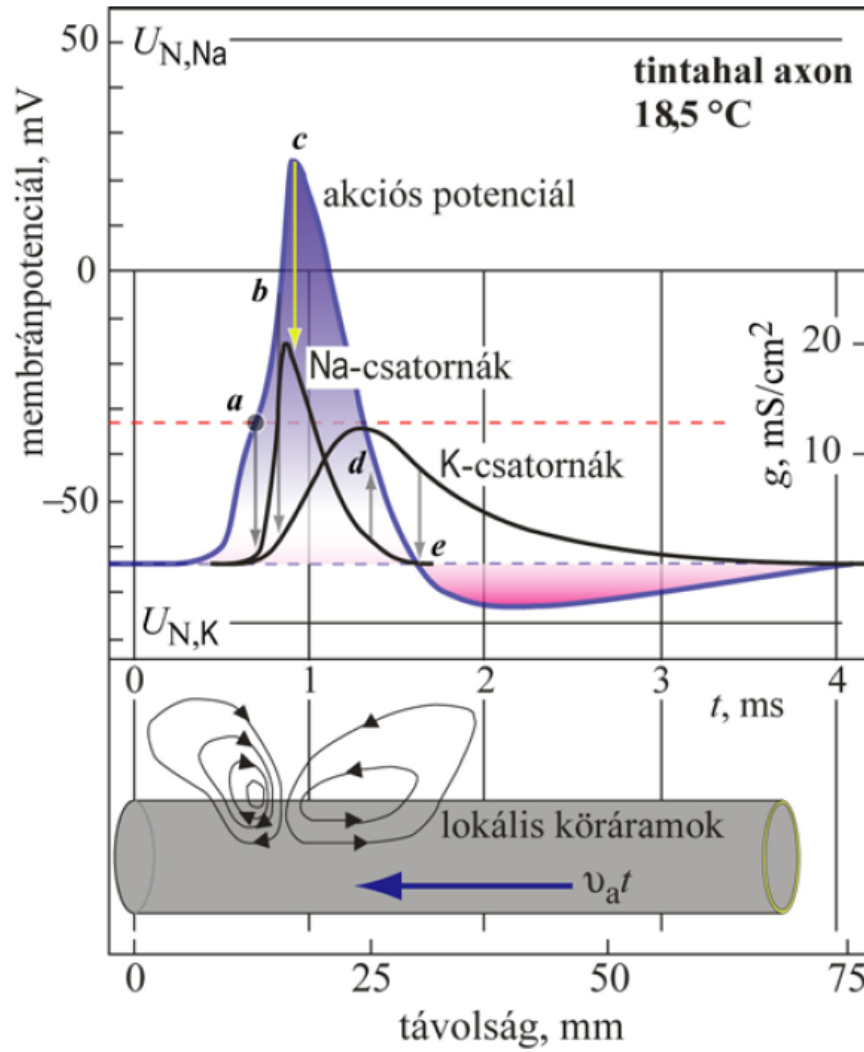


Egyszerűsítés:

- az ionáram csak a Na- és K-áramtól függ
- A K-áram a feszültség lineáris függvénye

A stimulus sebességétől függ, hogy kialakul-e akciós potenciál

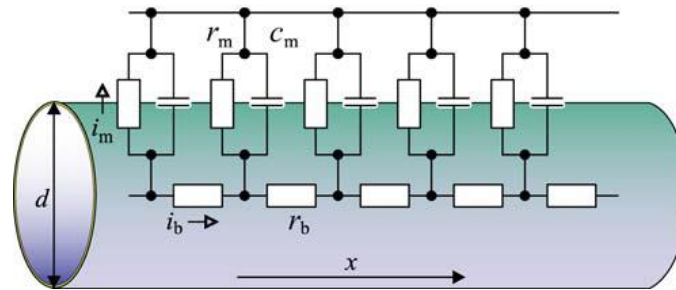
Akciós potenciál jelalak



Vezetési modell

Sorba kapcsolt ellenállás-kapacitás áramkörök (RC)

Kívül (extracellulár tér) ideális vezető, belül (axoplazma) véges ellenállás



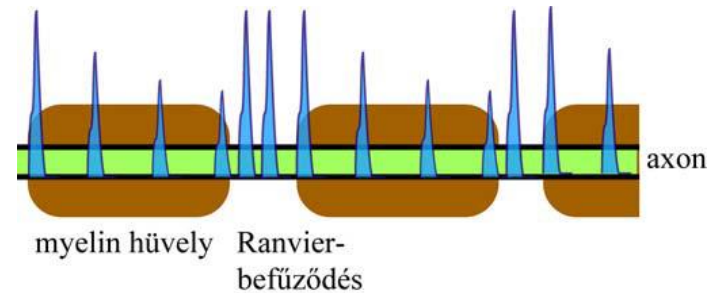
$$v_a = \sqrt{\frac{Kd}{4\rho_b C_{A,m}}} \sim \sqrt{d}$$

Számított:

$$v_a = 18,8 \text{ m/s}$$

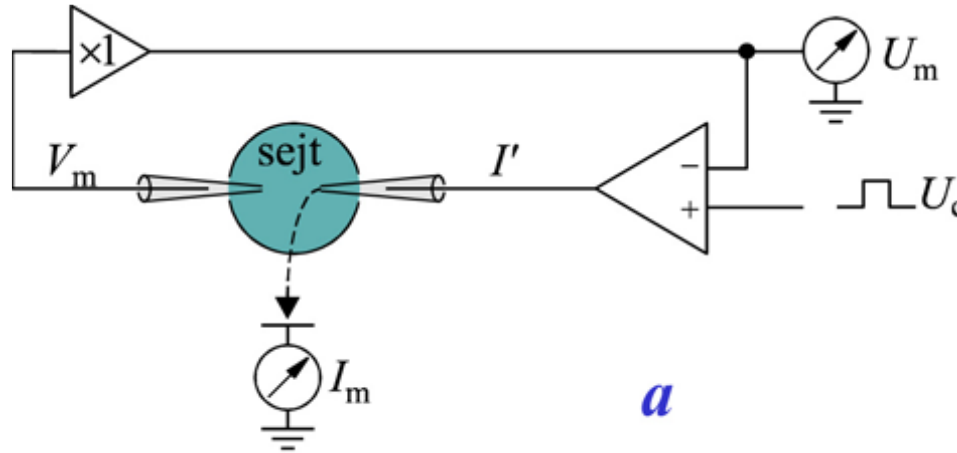
Kísérleti:

$$v_a = 21,3 \text{ m/s}$$

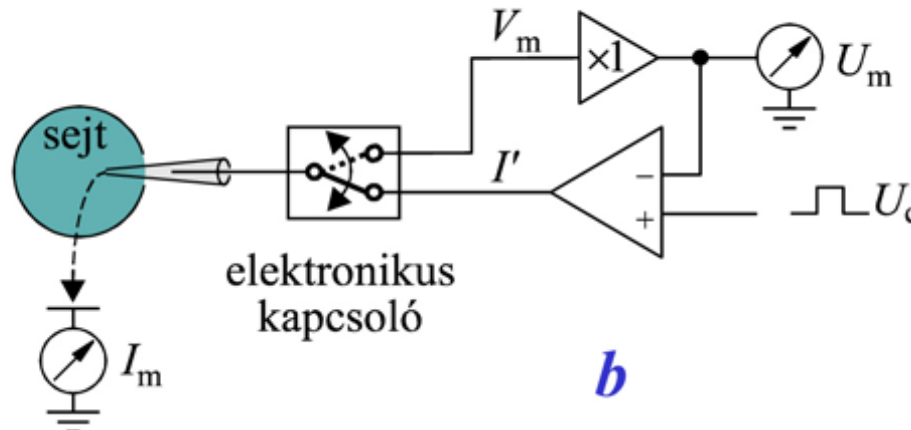


Mérés mikroelektródákkal

Kételektródos mérési elrendezés (áram és feszültségmérés)

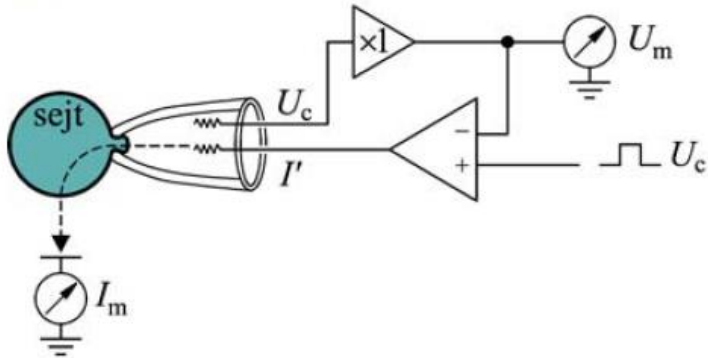


Egyelektródos mérési elrendezés

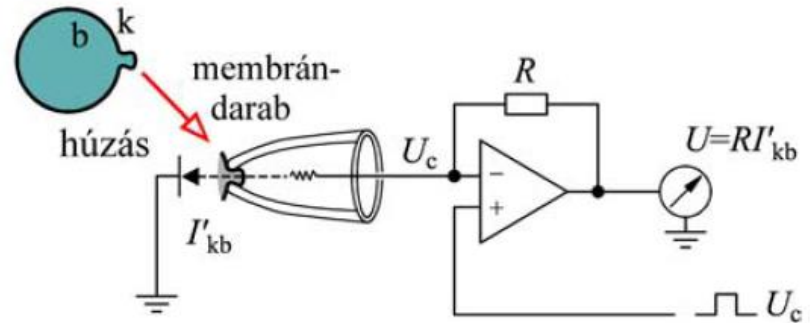


Patch-clamp technikák

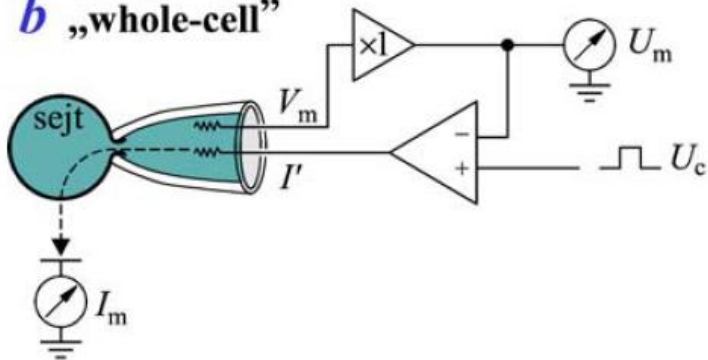
a „on-cell”



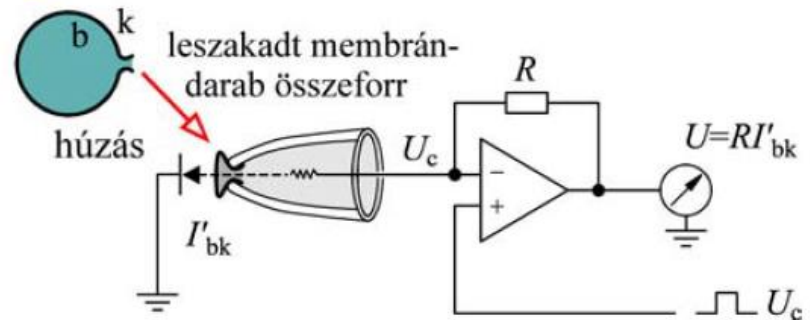
c „inside-out”



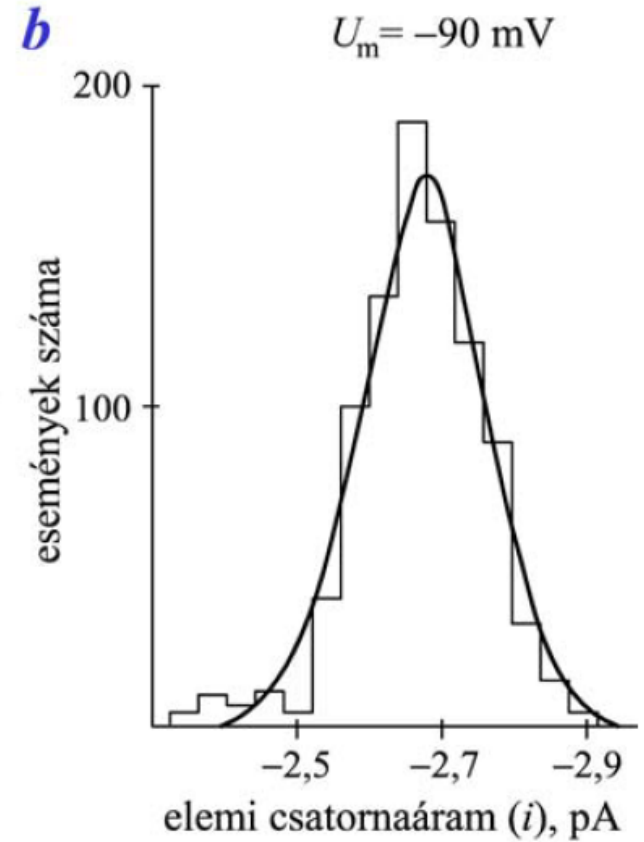
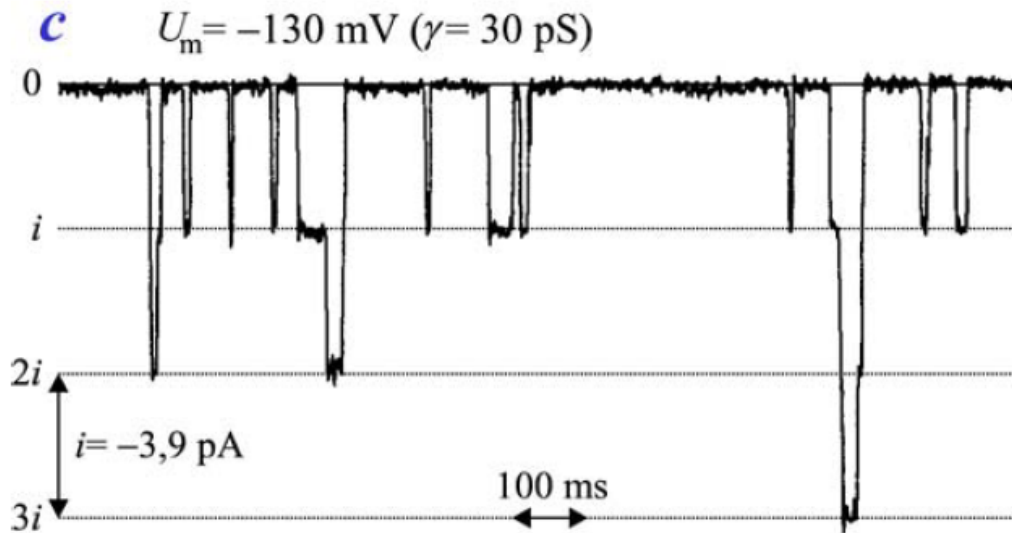
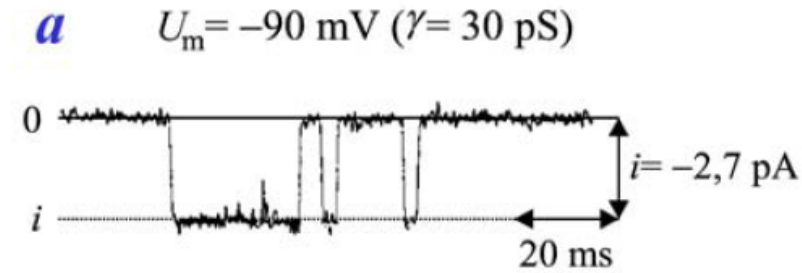
b „whole-cell”



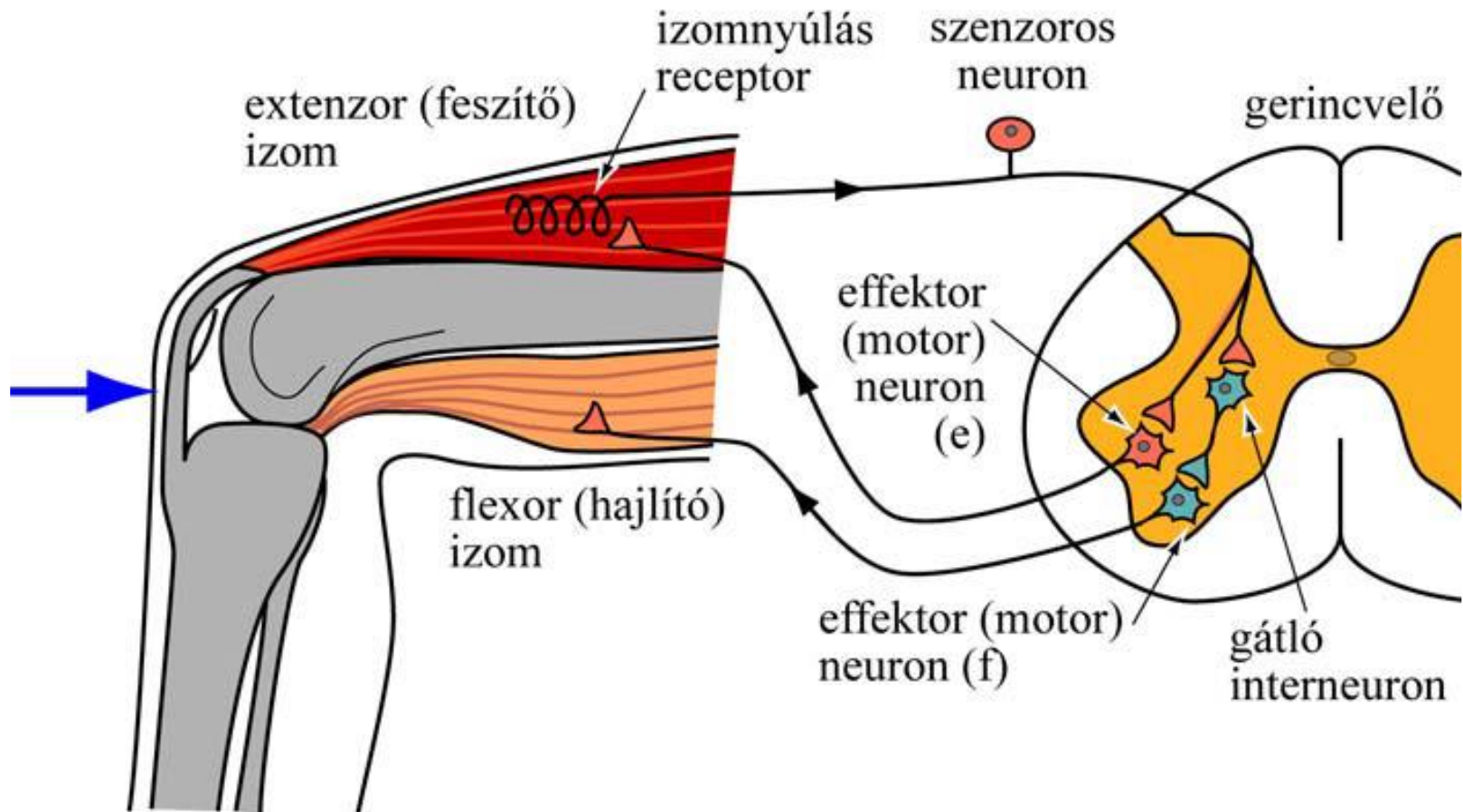
d „outside-out”



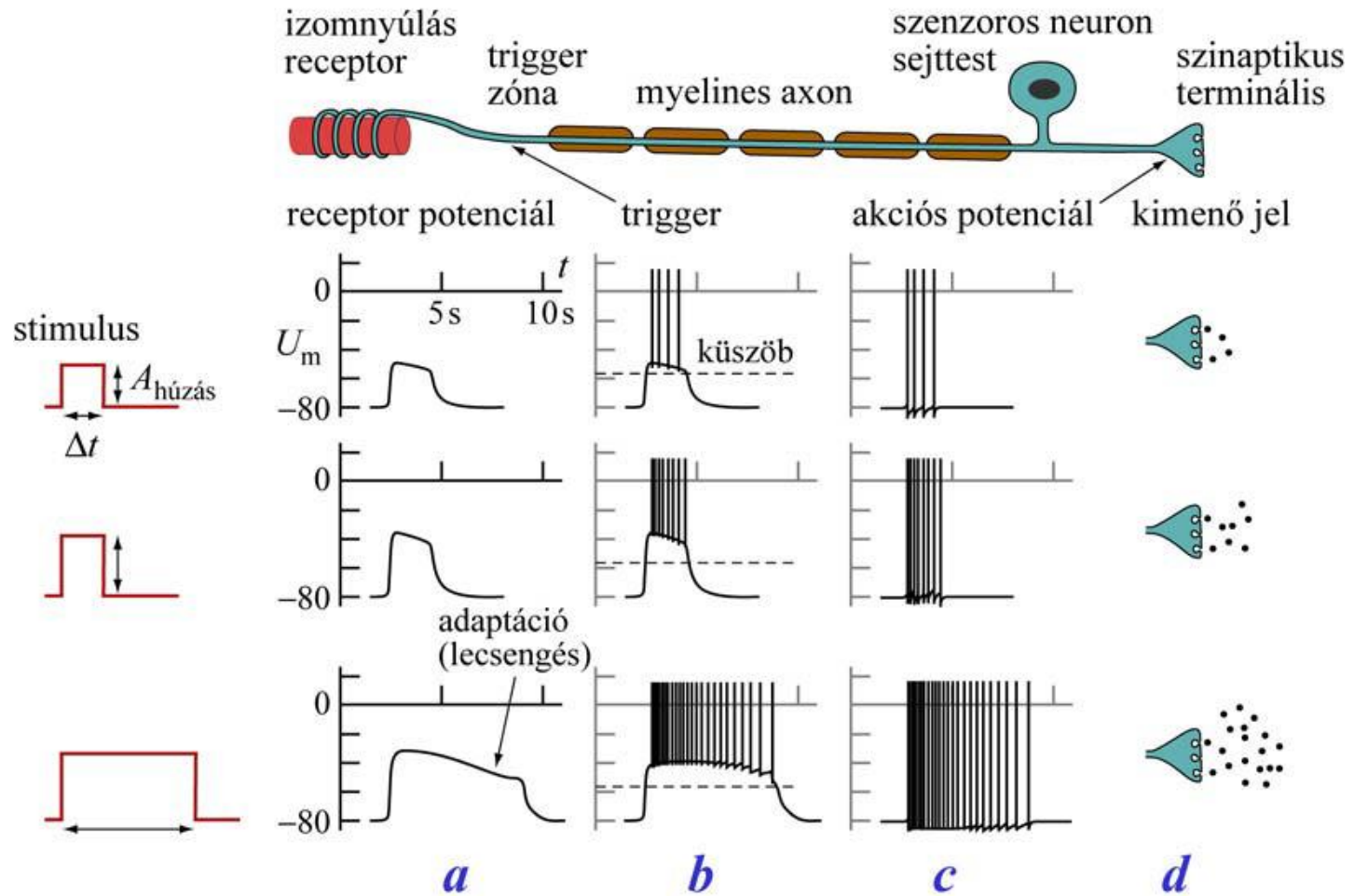
Egyedi ioncsatornák vizsgálata



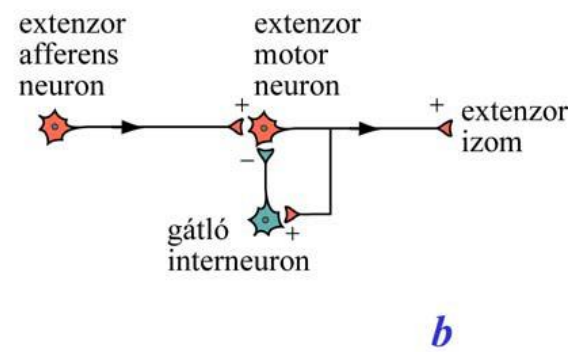
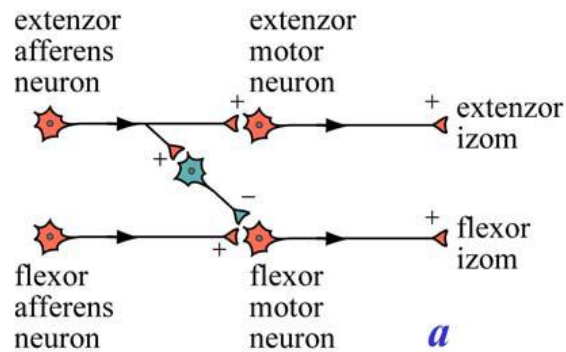
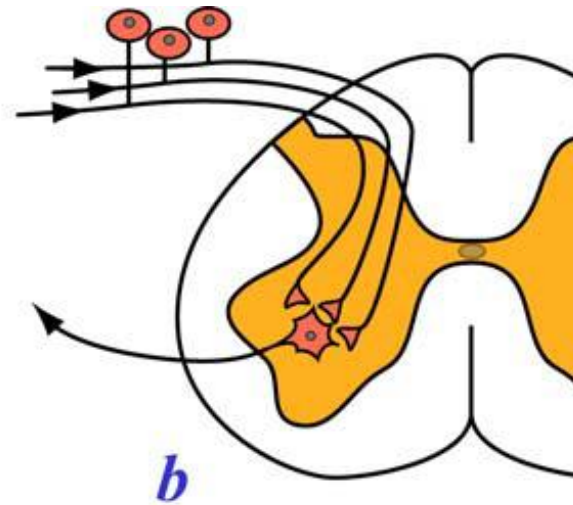
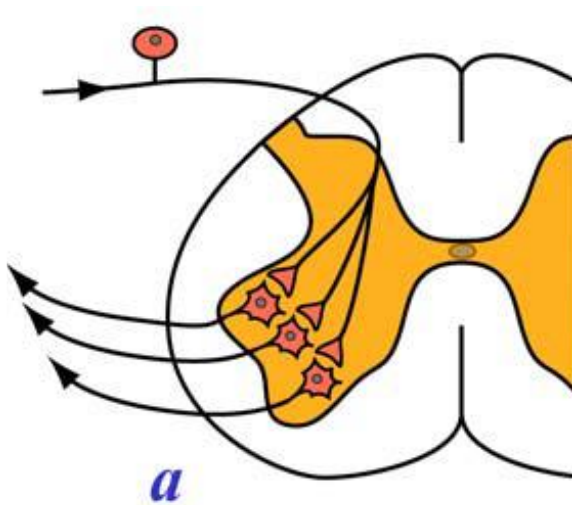
Térdreflex



Reflexkomponensek

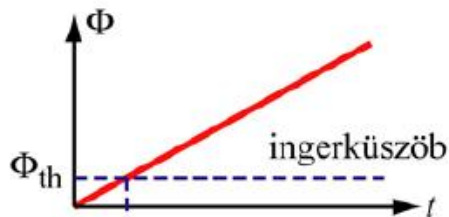
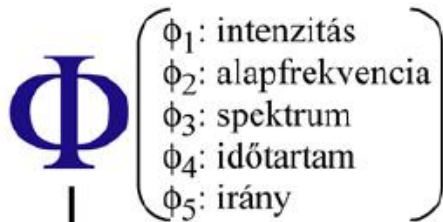


Idegi kapcsolatok, visszacsatolás



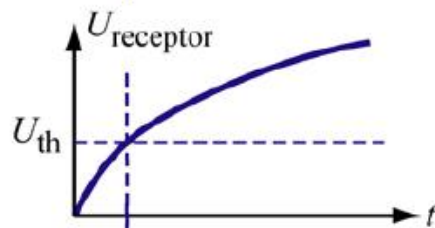
Az érzékelés folyamata

fizikai inger
(pl. hang)



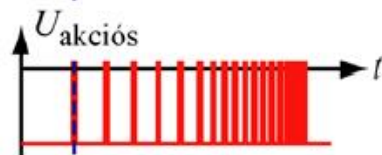
$$\Delta\phi = \phi_r - \phi$$

érezkszerv
receptor
(pl. fül)
modalitás
(érezélmód:
pl. hallás)



$$\Delta\phi = k\phi$$

idegrost
(idegi vezetés)



$$\Delta\psi = k \frac{\Delta\phi}{\phi} \rightarrow \psi = k \lg \frac{\phi}{\phi_0}$$

ézőközpont
(agyban)



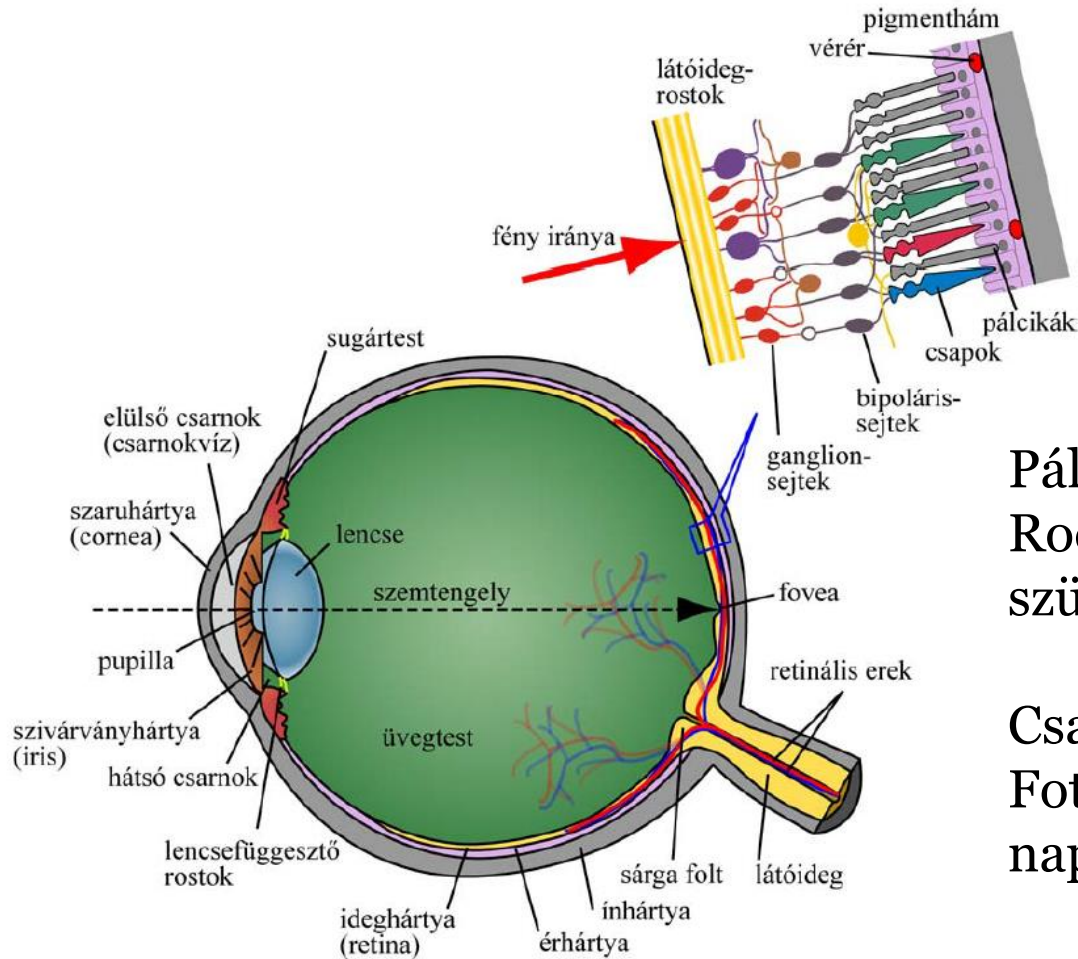
$$\frac{\Delta\psi}{\psi} = k \frac{\Delta\phi}{\phi} \rightarrow \psi = k \left(\frac{\phi}{\phi_0} \right)^n$$

pszichofizikai érzet
(felismerése,
értelmezése:
asszociáció,
percepció)



$N < 1$: kompresszív
 $N > 1$: expanszív

A legfontosabb érzékszerv: a szem



Pálcikák:
Rodopszin
szürkületi látás, 10^{-9} ..10 lux

Csapok:
Fotopszin
nappali és színes látás, 1 .. 10^5 lux

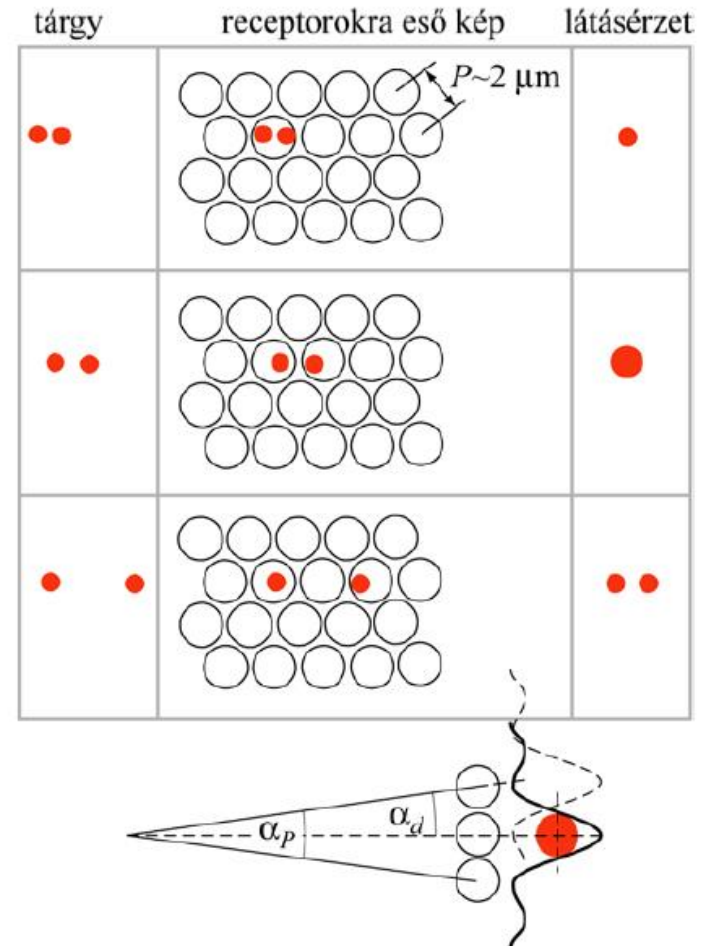
A szem felbontóképessége

Hullámoptikai felbontás:

$$\alpha_d(\lambda, d) = 1,22 \frac{\lambda}{d_{\text{pupilla}}} \rightarrow \begin{cases} \alpha_d(800 \text{ nm}, 2 \text{ mm}) \approx 1,76'' \\ \alpha_d(550 \text{ nm}, 4 \text{ mm}) \approx 0,60'' \end{cases}$$

Biológiai felbontás (mintavételezés):

$$\alpha_p(2P, K) = \frac{2P}{K} \rightarrow \alpha_p(4 \mu\text{m}, 17 \text{ mm}) \approx 0,85''$$

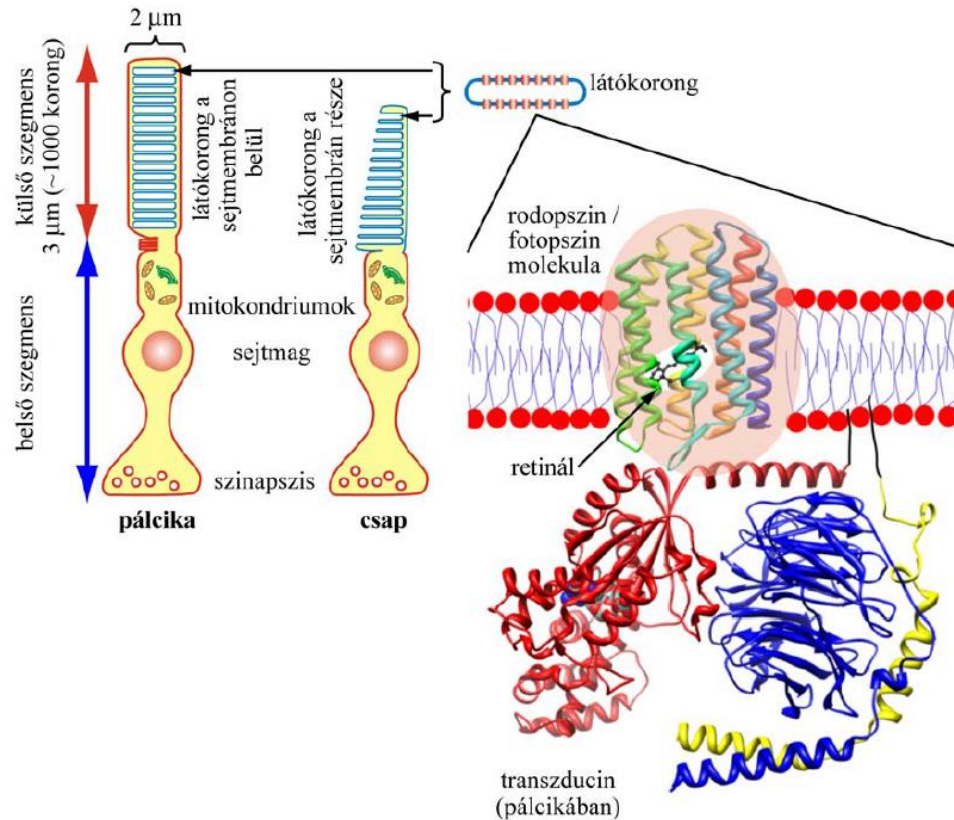


Látásérzet kialakulása

1-2 foton is kivált ingerületet, de látásérzet: min. 25 pálcika

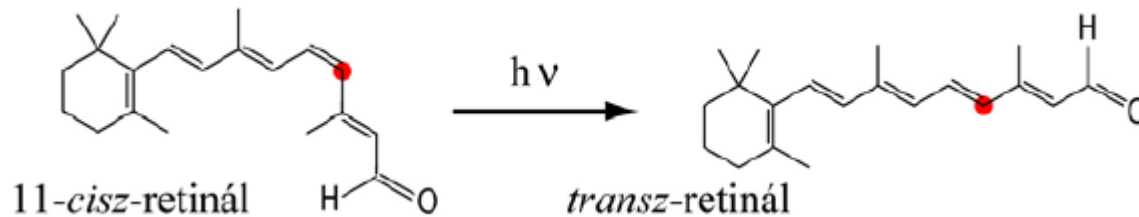
Csapok: nagyobb ingerküszöb, rövidebb integrálás, kisebb konvergencia

– nagyobb felbontás. Közvetlen neurotranszmitter szekréció



A látás biofizikája

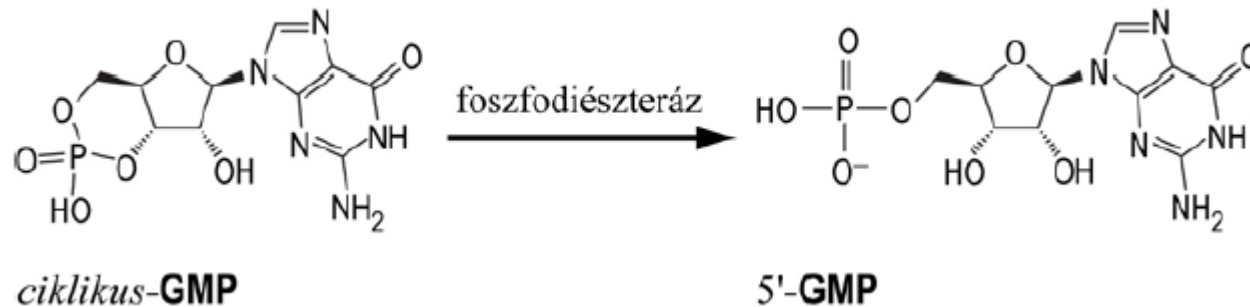
1. Foton \rightarrow retinal izomerizáció, opszin kötődés megszűnik, enzimatis hely aktiválódik



2. GTP-kötő fehérjék aktiválása

3. Ciklikus foszfodiészteráz bekapcsolása

4. cGMP hidrolízise

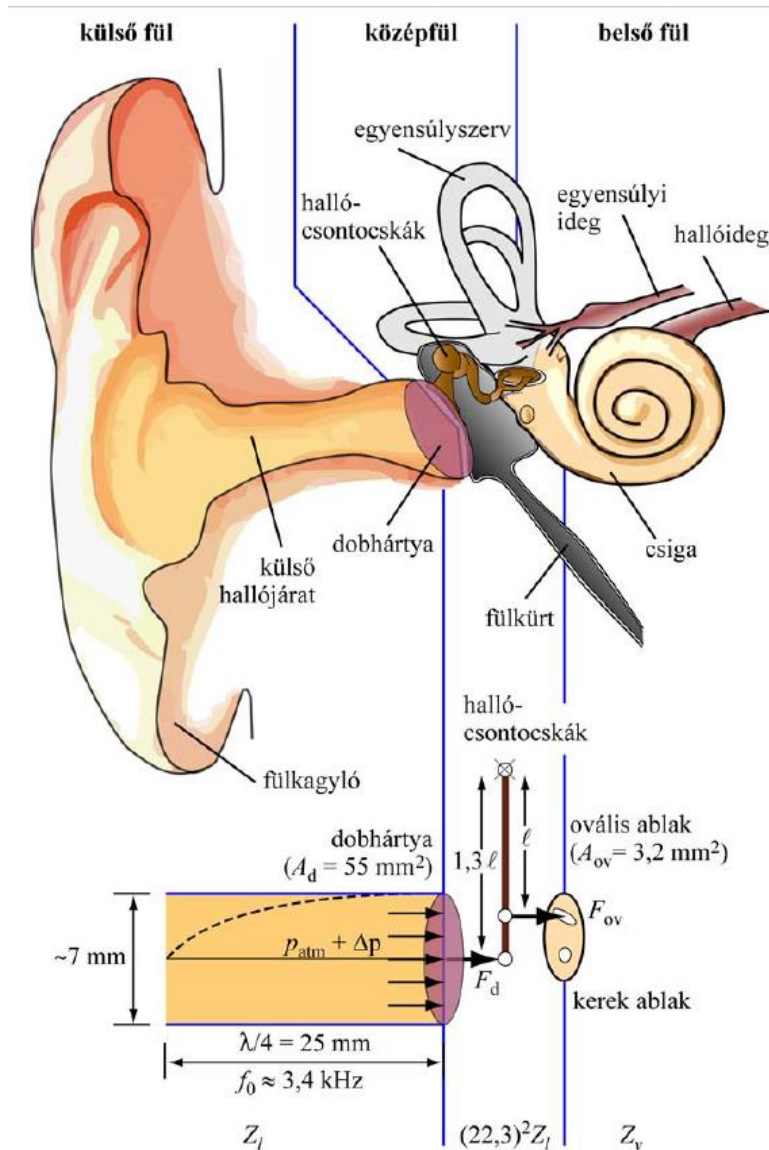


5. Nátrium-csatorna zárása, hiperpolarizáció

6. Gátló neurotranszmitterszint csökkenése

Negatív visszacsatolás: Ca^{2+} csatornán keresztül

A fül felépítése



Külső fül: hanggyűjtés

Középfül: mechanikai erősítés

Belső fül (csiga): érzékelés

Dobhártya: egyik végén zárt rezonátor

$$L = \frac{\lambda_0}{4} \rightarrow f_0 = \frac{v_a}{\lambda_0} = \frac{v_a}{4L}$$

$$\left. \begin{array}{l} v_a \approx 332 + 0,6T_{[^\circ\text{C}]} \\ T = 36^\circ\text{C} \end{array} \right\} \rightarrow f_0 \approx 3,5 \text{ kHz}$$

A hangra jellemző fizikai mennyiségek

Hangnyomás (hallásküszöbnél az amplitudó 10 pm körül):

$$p_{[\text{dB}]} = 20 \log \frac{\Delta p}{p_0}, \quad \Delta p = p - p_{\text{atm}}, \quad p_0 = \Delta p_0 = 20 \mu\text{Pa}$$

Akusztikus intenzitás (Ohm-törvény analógia):

$$I_a = \frac{\Delta p^2}{Z_a}, \quad I_{a,[\text{dB}]} = 10 \log \frac{I_a}{I_{a,0}}$$

$$Z_a \equiv \rho_0 v_a.$$

$$I_{a,0} = 10^{-12} \text{ W/m}^2 \text{ (1 kHz-en)}$$

Fájdalomküszöb: 120 dB (12 nagyságrend átfogható!)

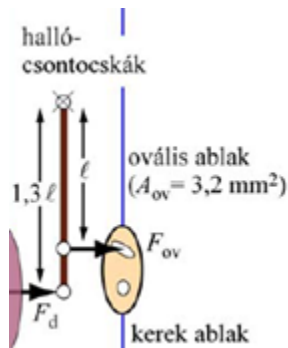
Reflexió, passzív erősítés

Közegváltás a középfül és belső fül között (levegő-folyadék):

$$\frac{Z_l(35^\circ\text{C})}{Z_v} = \frac{1,144\text{kgm}^{-3} \cdot 350\text{ms}^{-1}}{10^3\text{kgm}^{-3} \cdot 1440\text{ms}^{-1}} = \frac{400}{1,44 \cdot 10^6}$$

$$R_a = \frac{I_{l,\text{refl}}}{I_{l,\text{be}}} = \left(\frac{Z_v - Z_l}{Z_v + Z_l} \right)^2 = 0,9989;$$

$$1 - R_a = 0,0011.$$



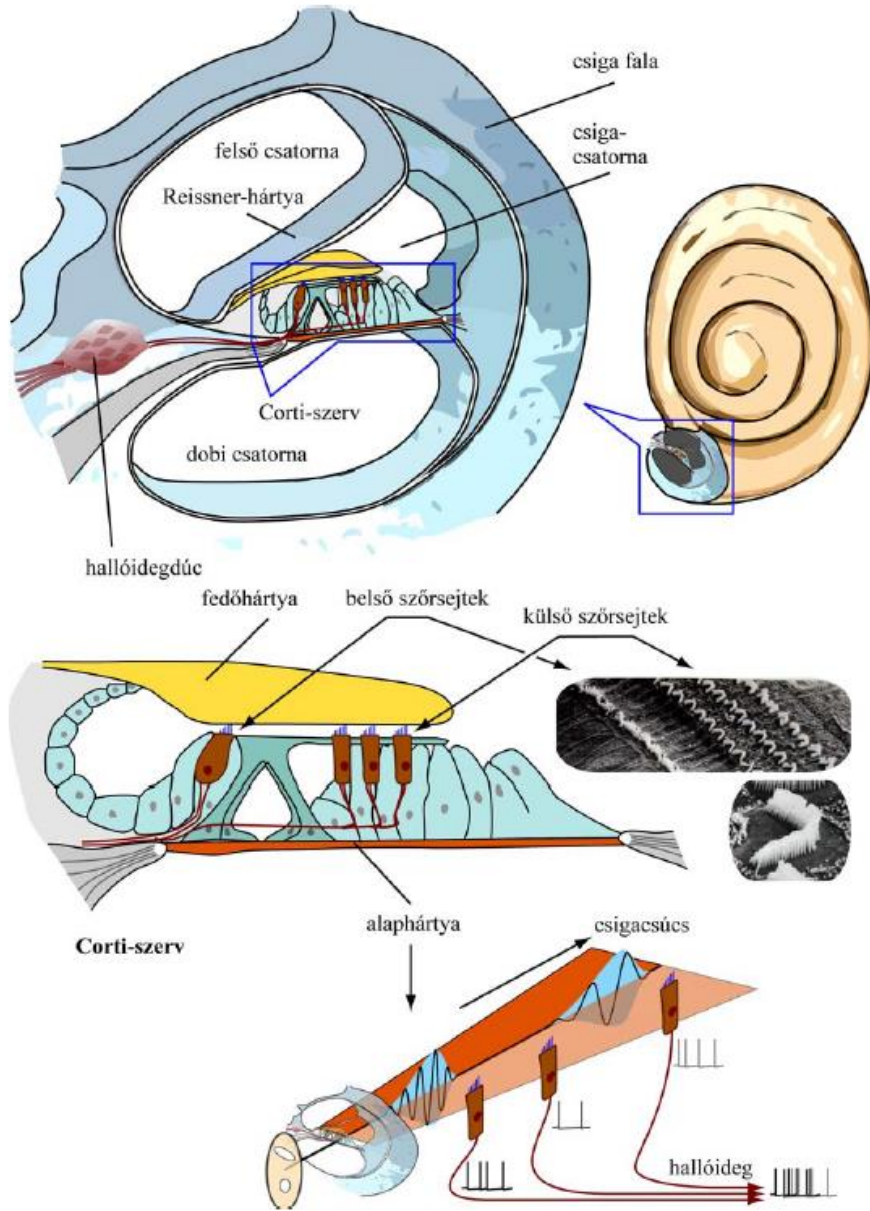
Passzív nyomáserősítés:

$$p_v = \frac{F_{ov}}{A_{ov}} = \frac{1,3\Delta p A_d}{A_{ov}} = 22,3\Delta p$$

$$\frac{I_v}{I_l} = \frac{p_v^2 / Z_v}{\Delta p^2 / Z_l} = 0,138$$

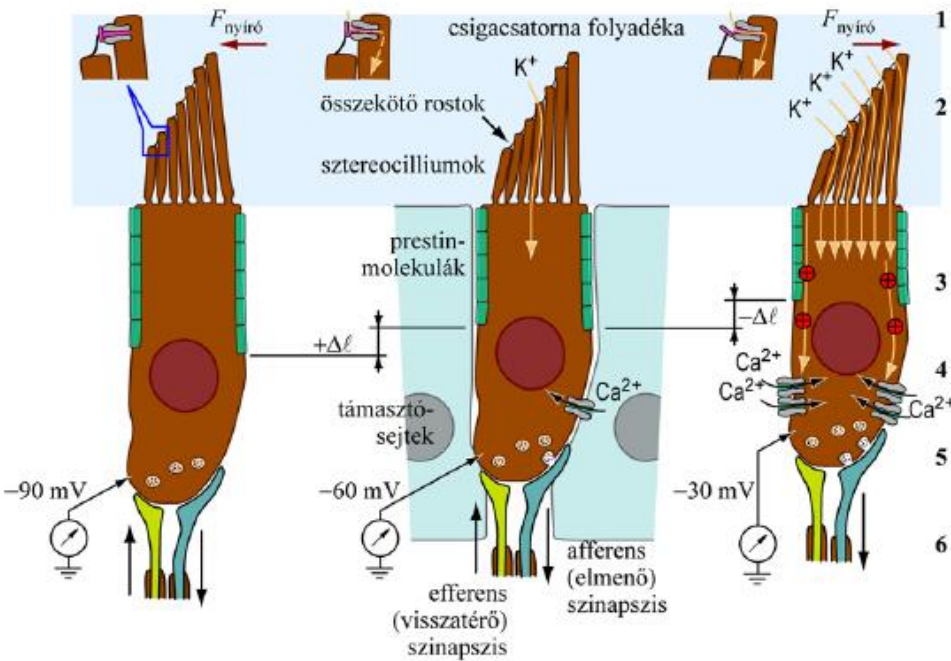
125-szörös erősítés (1 kHz-es kiemelés, 20 kHz-es levágás)

Corti-szerv



Rezgés: Reissner-hártya-
elmozdulás, alaphártya, kerek
dobi ablak nyomás

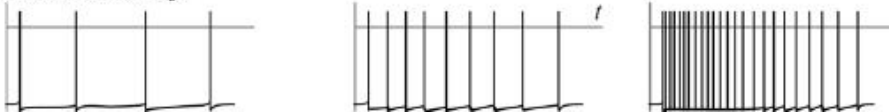
A hallás biofizikája



(1) K^+ -csatorna nyitási valószínűsége



(6) tüzelés frekvenciája



1. Szűrők megfeszülése
2. Deformáció-vezérelt K^+ -csatornák nyitása
3. Depolarizáció (K^+ -ion beáramlás)
4. Feszültségvezérelt Ca^{2+} -ioncsatornák nyitása (Ca^{2+} -beáramlás)
5. Serkentő neurotranszmitterek kibocsátása
6. Serkentő neuron depolarizáció, akciós potenciál kialakulása

Prestin-konformációváltozás:
50-szeres erősítés érhető el