

სამედიცინო ფიზიკა და ბიოფიზიკა. I ნაწილი.

შემდგენელი: ალექსანდრე ეგოიანი - ფიზიკა-მათემატიკის დოქტორი, PhD.

სამედიცინო ფიზიკის და ბიოფიზიკის დანიშნულება.

სამედიცინო და ბიოლოგიური ფიზიკა - არის საგანი, რომელიც გამოყენებითი ფიზიკისა და ბიოფიზიკის სინთეზია. გამოყენებითი ფიზიკა შეისწავლის სამედიცინო დიაგნოსტიკის მეთოდებს, ხოლო ბიოფიზიკა ადამიანის ორგანოებისა და ქსოვილების ფუნქციონირების ფიზიკურ საფუძვლებს.

სამედიცინო ფიზიკა შეისწავლის ცოცხალ ორგანიზმში მიმდინარე ბიოლოგიური პროცესების და მათი შესაძლო განვითარების ფიზიკური საფუძვლების რაოდენობრივ მახასიათებლებს. ამდენად, სამედიცინო ფიზიკის კომპეტენციის ძირითადი მიმართულებაა ორგანიზმის მდგომარეობის დიაგნოსტიკის მეთოდების ფიზიკური არსის, ინსტრუმენტული არსის, ინსტრუმენტული ბაზის და მიღებული დიაგნოსტიკური ინფორმაციის შეფასება.

ბიოფიზიკა შეისწავლის ფიზიკური და ფიზიკურ-ქიმიური ტიპის ფუნდამენტურ პროცესებს და მათ ურთიერთქმედებას, საფუძვლად უდევს ბიოლოგიურ მექანიზმებს ორგანიზმში. ამასთან, ორგანიზმის ფიზიკური მახასიათებლები და მასში მიმდინარე პროცესები შეისწავლება სტრუქტურული ორგანიზაციის ყველა - მაკრომოლეკულების, სუბუჯრედული სტრუქტურების, უჯრედების, ქსოვილთა და ორგანოთა, ფიზიოლოგიური და ფუნქციური სისტემების, ორგანიზმის და გარემოს ურთიერთობის დონეზე.

ცოცხალი ორგანიზმი. ორგანიზმის სტაციონარული მდგომარეობა. ჰომეოსტაზი.

ორგანიზმი - ღია თერმოდინამიკური სისტემა - სტაციონარულ მდგომარეობას ინარჩუნებს გარემოდან თავისუფალი ენერგიის მიღების ხარჯზე. ორგანიზმი არაწონასწორულ მდგომარეობაში მყოფი სისტემაა და ის საკმაოდ დაშორებულია თერმოდინამიკური წონასწორობისგან. **სტაციონარული**, არაწონასწორული მდგომარეობის შენარჩუნებისათვის უაღრესად მნიშვნელოვანია ის, რომ ორგანიზმში ნივთიერებისა და ენერგიის ცვლა მიზანმიმართულად რეგულირდება, ე.ი. იფორმაციულ პროცესებთანაა დაკავშირებული.

ორგანიზმის ფუნქციონირების აუცილებელი პირობაა მისი ფიზიოლოგიური კონსტანტების - ოსმოსური და ონკოზური წნევა, ჰემოდინამიკის პარამეტრები, მინერალური მარილების კონცენტრაცია, სისხლის PH, სხეულის ტემპერატურა და ა. შ. მუდმივობა. ორგანიზმის ყველა კონსტანტა, რეალურად, განსაზღვრულ ფარგლებში ცვალებადობს. ზოგიერთი მაჩვენებელი საკმაოდ დიდ დიაპაზონშიც იცვლება.

სპეციფიკური ურთიერთქმედება ორგანიზმის შიგნით განაპირობებს სტაციონარულ მდგომარეობაში მყოფი სისტემის სასიცოცხლოდ მნიშვნელოვანი პარამეტრების მუდმივობას - **ჰომეოსტაზს**.

ცოცხალი ორგანიზმის ფუნქციონირების ძირითადი პრინციპები: თვითრეგულაცია და თვითორგანიზაცია.

ყველა შემთხვევაში ასეთი ტიპის ცვლილებები **თვითრეგულაციის** საფუძველზე უბრუნდება ნორმალურ დონეს. ამასთან, ცოცხალი სისტემის დამახასიათებელი თვისებაა სტრუქტურული ელემენტების განუწყვეტელი განახლება ფუნქციონირების რეჟიმშივე.

ორგანიზმის არსი შეიძლება ასე განისაზღვროს: ორგანიზმი არის ბიოპოლიმერისაგან აგებული მრავალპარამეტრული, ღია, თვითრეგულირებადი და თვითწარმომქნელი სისტემა, რომელიც გარემოსთან აუცილებელი ურთიერთქმედების პროცესში ნივთიერების, ენერგიის და ინფორმაციის ცვლის საფუძველზე მუდმივად თვითგანახლებადია.

ორგანიზმში სტრუქტურიზაციისა და რეგულაციის მრავალი დონე არსებობს. უჯრედში განარჩევენ რეგულაციის 3 დონეს: მოლეკულური, მემბრანული და ბირთვულ-გენომური.

იერარქიული თანადაქვემდებარების ძირითადი პრინციპები.

იერარქიული თანადაქვემდებარება ხასიათდება ზოგიერთი საერთო ნიშნით:

1. რეგულაციის უმაღლესი დონეები არ ერევიან უმდაბლესი დონეების მოქმედებაში, სანამ ეს უკანასკნელნი საერთო სისტემურ მოთხოვნებს აკმაყოფილებს;
2. რეგულაციის უმაღლესი დონეები მოქმედებენ უმდაბლესი დონის მექანიზმებით;
3. რეგულაციის უმაღლესი დონეები ფლობენ ინფორმაციას სისტემის შესახებ. ამასთან, ბევრი საკითხის „კომპეტენტური“, ადეკვატური გადაწყვეტა „დაბალ სართულებზე“ ხდება. იერარქიის მაღალი საფეხურები ერთვებიან სარეგულაციო/მართვის პროცესებში ქვედა დანაყოფების ფიზიოლოგიური რესურსის ამოწურვის შემდეგ;
4. გარემოში მკვეთრი ცვლილებების დროს იერარქიის ყველა საფეხურის ქმედებანი დამაბვის რეჟიმში ხორციელდება.

უკუკავშირი.

ცოცხალი სისტემის თვითრეგულაციის უნარს, რომელიც უზრუნველყოფს მის ადაპტაციურ (შემგუებლობით) მიზანდასახულ მართვას, **უკუკავშირი** განსაზღვრავს.

რეგულირების თეორიის თანახმად, ღია სისტემაში განარჩევენ მის ე. წ. **შესავალს** და **გამოსავალს**. შესავალი სიგნალი სისტემაზე ზემოქმედებს, გამოსავალი სიგნალი სისტემის რეაქციაა (პასუხი) ზემოქმედებაზე.

უკუკავშირი ეწოდება ზემოქმედების ანუ ინფორმაციის გადაცემას სისტემის გამოსავალიდან მის შესავალზე; სხვაგვარად, უკუკავშირი სამართავი ობიექტის ზემოქმედებაა მმართველ ორგანოზე. ეფექტური რეგულირება და მართვა შესაძლებელია მხოლოდ მარეგულირებელ და სარეგულაციო ობიექტებს შორის ინფორმაციის მიმოცვლის საფუძველზე. ინფორმაციის გადაცემა ხორციელდება კავშირის ხაზებში სიგნალების გატარებით. სიგნალი ინფორმაციის მატარებელია. იგი შეიძლება იყოს ნებისმიერი ფიზიკური ბუნების პროცესი ან სიმბოლო (მაგალითად, სინათლე, ზგერა, ასო, ციფრი, ელექტრული იმპულსი და ა. შ.).

ადამიანის ორგანიზმში ყველა ფიზიოლოგიური პროცესი უკუკავშირის პრინციპით მიმდინარეობს. მაგალითად, ორგანიზმში გლუკოზის შეყვანისას თავის ტვინს გადაეცემა იმპულსები (ინფორმაცია) შინაგანი გარემოს ამ პარამეტრის ცვლილების შესახებ. პასუხად ტვინი (მმართველი ორგანო) კუჭქვეშა ჯირკვალში (მართვადი ობიექტი) აგზავნის სიგნალს, რომელიც ზრდის სისხლში ინსულინის კონცენტრაციას.

ცოცხალი უჯრედი. უჯრედული თეორიის ძირითადი პრინციპები.

1830 წელს ლა ბოტანიკოსმა მათიას შლეიდენმა და ზოოლოგმა თეოდორ შვანმა წამოაყენეს რევოლუციური იდეა: მცენარეებისა და ცხოველების ყველა განსხვავებული ნაწილი უჯრედებისგანაა აგებული და უჯრედი უჯრედისგან წარმოიშობება.

ამ ადრეული ხანის მოაზროვნეების იდეები დღესდღეობით უჯრედულ თეორიაშია შეჯამებული, რომლის მიხედვითაც:

1. ყველა ცოცხალი ორგანიზმი შედგება ერთი ან რამდენიმე უჯრედისგან.
2. უჯრედი სიცოცხლის ძირითადი ერთეულია.
3. ახალი უჯრედები უკვე არსებული უჯრედებისგან წარმოიქმნება.

უჯრედების ტიპები, ზომები და ფარდობითი შემცველობა ადამიანის ორგანიზმში.

ჩვენს კანსა და საჭმლის მომნელებელ სისტემაში უამრავი ორგანიზმი სახლობს. დიახ, ჩვენ 100 ტრილიონამდე ბაქტერიული უჯრედის თავშესაფარს წარმოვადგენთ, რაც ისე შეეფარდება ჩვენი საკუთარი უჯრედების რაოდენობას, როგორც **10 ერთს**.

ეს ნიშნავს, რომ ჩვენი სხეული ფაქტობრივად ეკოსისტემაა. ეს, ასევე, ნიშნავს იმას, რომ ჩვენ უჯრედების ორ მთავარ სახეს მოვიცავთ: **პროკარიოტულსა და ეუკარიოტულს**.

ნებისმიერი უჯრედი ამ ორი კატეგორიიდან ერთ-ერთში ხვდება. მხოლოდ ერთუჯრედიანი ორგანიზმები ბაქტერიისა და არქეას დომენებიდან არიან პროკარიოტები - პრო ნიშნავს წინას, ხოლო კარიოს - ბირთვს. ცხოველები, მცენარეები, სოკოები და პროტისტები კი ეუკარიოტები არიან - ეუ ნამდვილს ნიშნავს - და ისინი ეუკარიოტული უჯრედებისგან არიან აგებულნი. ხშირად, როგორც ადამიანების შემთხვევაში, მათ ირგვლივ პროკარიოტული უჯრედებიცაა.

პროკარიოტული უჯრედის ზომა იცვლება შემდეგ დიაპაზონში: **0.1-5.0 მკმ.**

რა დიაპაზონში იცვლება ეუკარიოტული უჯრედის ზომა იცვლება შემდეგ დიაპაზონში: **10-100 მკმ.**

ცოცხალი უჯრედის ძირითადი ფუნქციები.

უჯრედულ მემბრანას 5 ძირითადი ფუნქცია აქვს: ბარიერული, სატრანსპორტო, სასიგნალო, ანტიგენური, კომუნიკაციური.

ბარიერული ფუნქცია. ბიოლოგიური მემბრანის ერთ-ერთი უმნიშვნელოვანესი თვისებაა - უჯრედის ციტოპლაზმის გარემომცველი არისაგან გამყოფი სელექციური ბარიერის წარმოქმნის უნარი და უჯრედის შიგთავსის ავტონომიის უზრუნველყოფა.

სატრანსპორტო ფუნქცია. სხვადასხვა მოლეკულა (ამინომჟავები, ტოქსინები, ატფ), რომლებსაც არ გააჩნიათ მემბრანაში თავისუფალი გადაადგილების უნარი, ტრანსპორტირდება ერთი უჯრედიდან მეორეში, ან სხვადასხვა უჯრედულ კომპარტამენტში მემბრანაში არსებული სპეციფიკური სატრანსპორტო სტრუქტურების, გადამტანების - არხების, სელექციური ფორებისა და ტუმბოების, საშუალებით.

სასიგნალო ფუნქცია. ქსოვილებისა და ორგანოების ფორმირებისთვის უმნიშვნელოვანესი პროცესების (უჯრედების პროლიფერაციის, დიფერენციაციის, დაჯგუფების) რეგულაცია ხორციელდება უჯრედულ მემბრანაზე განლაგებული სპეციფიკური ზედაპირული ინფორმაციული სტრუქტურების - **რეცეპტორების** - საშუალებით.

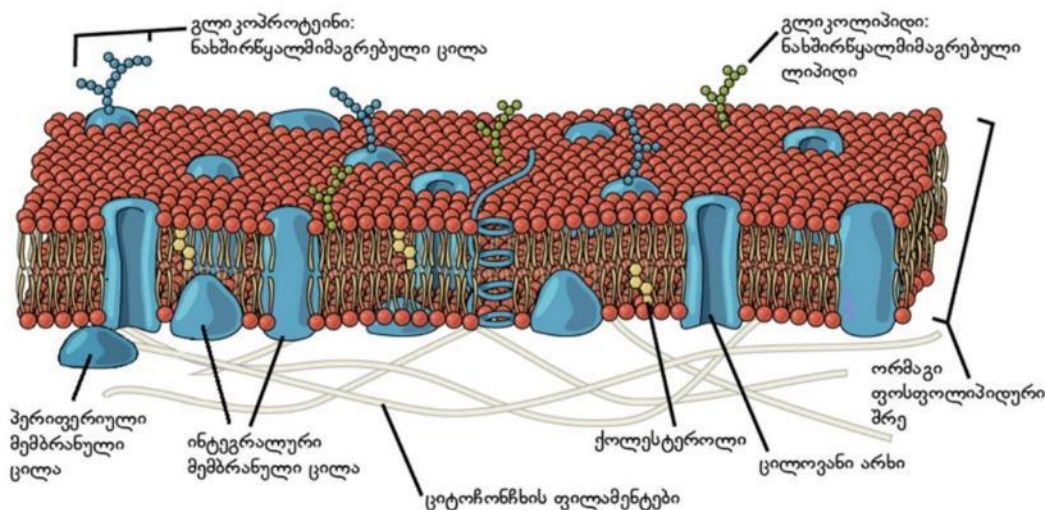
ანტიგენური ფუნქცია. მრავალი მემბრანული ცილა და ლიპიდი კოვალენტურად უკავშირდება მემბრანის გარეთა ზედაპირზე განლაგებულ ნახშირწყლების მოლეკულებს გლიკოპროტეინების და გლიკოლიპიდების წარმოქმნით. გლიკოპროტეინებისა და გლიკოლიპიდების გვერდითი ნახშირწყლოვანი ჯაჭვები (ე. წ. უჯრედული ზედაპირული სპეციფიკური ანტიგენები) განსაზღვრავს მემბრანის იმუნურ თვისებებს და განაპირობებს მემბრანის ზედაპირის მაღალ იმუნოგენობას. უჯრედის ზედაპირული ანტიგენების სტრუქტურა მკაცრად კონტროლირდება უჯრედის გენეტიკური აპარატის მიერ.

კომუნიკაციური ფუნქცია - უჯრედშორისი კონტაქტები. მემბრანული უჯრედშორისი კონტაქტების წარმოქმნა და უჯრედების ერთმანეთთან შეერთება აუცილებელია ქსოვილების ფორმირებისთვის. უჯრედების ერთმანეთთან შეკავშირების პროცესი

ცნობილია „ადჰეზიის“ სახელწოდებით. ადჰეზიის სხვადასხვა მექანიზმი არსებობს: მექანიკური, ქიმიური, ელექტრული და ა. შ.. სპეციალიზებული უჯრედშორისი კონტაქტების წარმოქმნა ხორციელდება მემბრანული ცილების მონაწილეობით. ეს ცილები ცნობილია ადჰეზიური ცილების სახელწოდებით. აღსანიშნავია უჯრედულ ზედაპირებზე სპეციალიზებული, მეზობელი უჯრედებისკენ მიმართული წანაზარდების არსებობა, რომლებიც ან სუფთა მექანიკურ, ან ქიმიური ბუნების კავშირებს წარმოქმნიან.

ცოცხალი უჯრედის თხევად-მოზაიკური მოდელი. მისი ძირითადი კომპონენტები და მათი დანიშნულება.

დღესდღეობით პლაზმური მემბრანის სტრუქტურულ მოდელად **თხევად-მოზაიკური მოდელია** მიღებული. თხევად-მოზაიკური მოდელის თანახმად, პლაზმური მემბრანა მოზაიკაა - შემდგარი ძირითადად ფოსფოლიპიდების, ქოლესტეროლისა და ცილებისგან, რომლებიც თავისუფლად მოძრაობენ და ტივტივებენ მემბრანის სიბრტყეში (სურ. 1).



სურ. 1. მემბრანის თხევად-მოზაიკური მოდელი.

პლაზმური მემბრანის ძირითადი კომპონენტებია: ლიპიდები (ფოსფოლიპიდები და ქოლესტეროლი), ცილები და ნახშირწყლოვანი ჯგუფები, რომლებიც ზოგ ლიპიდსა და ცილაზეა დამაგრებული.

ფოსფოლიპიდი ლიპიდია, რომელიც გლიცეროლის, ცხიმოვანი მჟავას ორი კუდისა და ფოსფატდაკავშირებული თავისგან შედგება. ბიოლოგიურ მემბრანებს, როგორც წესი, ფოსფოლიპიდების ორი შრე ქმნის. მათი კუდები შრის შიგნითაა მოქცეული, რითაც ორმაგი ფოსფოლიპიდური შრე იქმნება.

ქოლესტეროლი კიდევ ერთი ლიპიდია, რომელიც ოთხი ერთმანეთთან შერწყმული ნახშირბადული რგოლისგან შედგება, და იგი ფოსფოლიპიდებთან ერთად მემბრანის შუაგულშია მოთავსებული.

მემბრანული ცილები შესაძლოა, ნაწილობრივ მასში იყოს ჩასმული, მთლიანად კვეთდეს მემბრანას ან თავისუფლად ემაგრებოდეს შიდა ან გარეთა მხრიდან.

ნახშირწყლოვანი ჯგუფები მემბრანის მხოლოდ გარეთა ზედაპირზე მდებარეობენ და უკავშირდებიან ცილებს (წარმოქმნიან გლიკოპროტეინებს) ან ლიპიდებს (წარმოქმნიან გლიკოლიპიდებს).

მარტივი პასიური დიფუზია.

მარტივი პასიური დიფუზია - ნივთიერების გადაადგილების თვითინდუცირებული პროცესი გრადიენტის (კონცენტრაციული, ელექტრული ან ელექტროქიმიური) მიმართულებით, რომელიც ხორციელდება მოლეკულების (ან იონების) სითბური ქაოსური (ბროუნის) მოძრაობის ენერგიის ხარჯზე.

დიფუზია ბიოლოგიური ტრანსპორტის უმარტივესი მექანიზმია, რომელიც მიმდინარეობს ყველა ტიპის უჯრედებში, ორგანოებში, კომპლექსურ ქსოვილებში (სისხლძარღვებში, თირკმლისა და ინტერსტიციულ ეპითელიუმში) და ორგანოების სისტემებში.

ფიკის ფორმულა.

განვიხილოთ კონცენტრაციული გრადიენტით ინდუცირებული დიფუზიის მაგალითი. დიფუზია მათემატიკურად აღწერილ იქნა ადოლფ ფიკის მიერ 1955 წელს. ფიკის კანონის თანახმად, ნივთიერების დიფუზიის სიჩქარე (dm/dt) მისი კონცენტრაციული გრადიენტისა (dC/dx) და მემბრანის მონაკვეთის ფართობის (S) პირდაპირპროპორციულია.

$$(dm/dt) = -D \cdot S \cdot (dC/dx)$$

დიფუზიის სიჩქარე - ნივთიერების რაოდენობა (მოლეზში ან სხვა ერთეულებში), რომელიც დიფუნდირებს დროის ერთეულში მოცემული ფართობის გავლით.

კონცენტრაციული გრადიენტი - ნივთიერების კონცენტრაციის ცვლილება მონაკვეთის სიგრძის ერთეულზე (დიფუზიის მიმართულებით). განტოლების მარჯვენა მხარეს ნიშანი მიწისქვეშა გვიჩვენებს, რომ დიფუზია ყოველთვის მიმართულია მაღალი კონცენტრაციის არიდან დაბალი კონცენტრაციის არისკენ, რომ დიფუნდირებადი ნივთიერებების მასა ამ უბანში მცირდება.

ოსმოსის განმარტება.

მცენარის მიერ წყლის დაკარგვისას მცირდება უჯრედგარე სივრცეში არსებული წყალი, მაგრამ იონებისა და სხვა ნაწილაკების რაოდენობა იგივე რჩება. ეს გახსნილი

ნივთიერებების კონცენტრაციის ზრდას იწვევს, რის გამოც წყალი უჯრედებიდან გარეთ გამოდის. ამ პროცესს ოსმოსი ეწოდება.

ოფიციალური განმარტების თანახმად, ოსმოსი არის წყლის მოძრაობა ნახევრადგამტარ მემბრანაში გახსნილი ნივთიერების დაბალი კონცენტრაციიდან მაღალი კონცენტრაციისკენ.

იმის მიუხედავად, თუ ზუსტად რა მექანიზმი უდევს ოსმოსს საფუძვლად, მთავარი ისაა, რომ რაც უფრო მეტი გახსნილი მემბრანაში განუვლადი ნივთიერებაა წყალში, მით უფრო ნაკლებია იმის ალბათობა, რომ თავად წყალი მემბრანის გავლით მეორე სათავსოში გადასვლას მოახერხებს. ამიტომ, ამის ნაცვლად, მეორე სათავსოში არსებული წყალი გადმოდის აქეთ, გახსნილი ნივთიერებების დაბალი კონცენტრაციის არიდან მაღლისკენ.

ოსმოლარობა და ტონურობა. ჰიპოტონური, ჰიპერტონური და იზოტონური ხსნარების განმარტება.

ოსმოლარობა არის საზომი იმისა, თუ რამდენი ნივთიერება დაიშალა მეორეში.

ტონურობა განსაზღვრავს უჯრედგარე ხსნარის უნარს, ოსმოსის გზით წყალს უჯრედის შიგნით შესვლა ან მისგან გამოსვლა აიძულოს.

ისეთ სითხეს, რომლის უჯრედგარე ოსმოლარობა უფრო დაბალია, ვიდრე უჯრედის შიგნით, ეწოდება ჰიპოტონური.

ისეთ სითხეს, რომლის უჯრედგარე ოსმოლარობა უფრო მაღალია, ვიდრე უჯრედის შიგნით, ეწოდება ჰიპერტონური.

ისეთ სითხეს, რომლის უჯრედგარე ოსმოლარობა იგივეა, რაც უჯრედის შიგნით, ეწოდება იზოტონური.

ფილტრაცია. მისი სიჩქარის გამომთვლელი ფორმულა.

წყლის ტრანსპორტი შეიძლება ხორციელდებოდეს ფილტრაციის საშუალებითაც. აუცილებელია ჰიდროსტატიკური წნევის გრადიენტი.

ფილტრაცია - სითხის ტრანსმემბრანული გადაადგილებაა მემბრანაში არსებული ფორების საშუალებით ჰიდროსტატიკური წნევის ზემოქმედებით.

ფილტრაციის სიჩქარე გამოითვლება პუაზიელის ფორმულით:

$$dV/dt = \pi r^4 (P_1 - P_2) / 8l\eta$$

V - ფილტრირებული სითხის მოცულობა;

r - ფორის რადიუსი;

$(P_1 - P_2)$ - წნევათა სხვაობა ფორის დასაწყისში და ბოლოში;

l - ფორის სიგრძე;

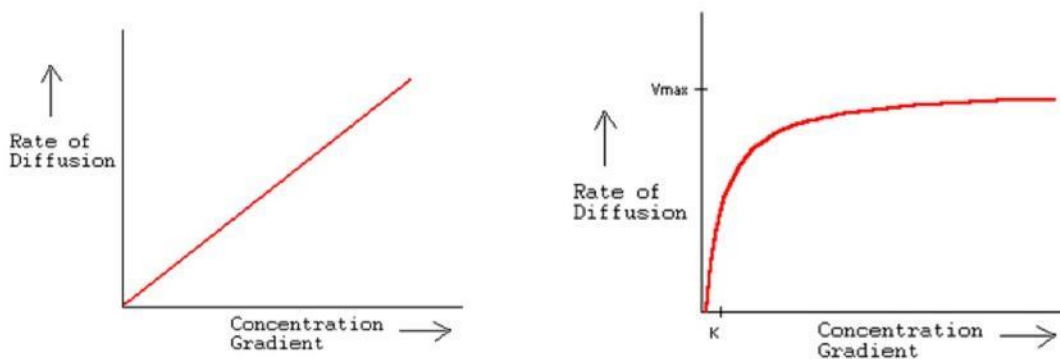
η - სითხის სიბლანტე.

გადვილებული პასიური დიფუზიის ფუნქციონირების პრინციპი. გაჯერების ფენომენი.

გადვილებული ტრანსპორტის დროს მემბრანაში ნივთიერების გრადიენტის მიმართულებით ტრანსპორტირებისთვის აუცილებელია სპეციალიზირებული გადამტანების არსებობა. ჩვეულებრივ გადამტანების როლს ასრულებენ მემბრანის ცილა-გადამტანები, ე.წ. ტრანსლოკაზები ისინი პასუხს აგებენ მემბრანის განვლადობაზე პოლარული გამხსნელების მიმართ.

გადამტანების საშუალებით გადაიტანება ნივთიერებები, რომლებსაც არ გააჩნიათ მემბრანაში მარტივი დიფუზიის უნარი. არსებობს გამონაკლისიც - წყალი. თირკმლის მილაკებსა და სეკრეტორული ეპითელური უჯრედების მემბრანები არსებობს სპეციალური გადამტანი ცილა - აქვაფორინი, რომელიც წყლის ტრანსპორტის გაძლიერებას უზრუნველყოფს.

გადვილებული ტრანსპორტისთვის დამახასიათებელია გაჯერების ფენომენი. კონცენტრაციული გრადიენტის ზრდასთან ერთად ტრანსპორტის ინტენსიფიკაცია უფრო ნელა მიმდინარეობს, ეს განპირობებულია გაჯერების ფენომენით. გაჯერების ფენომენი მოძრავ გადამტანებში (სურ. 2).



სურ. 2. დიფუზიის სიჩქარის დამოკიდებულება კონცენტრაციის გრადიენტზე: ა.) მარტივი დიფუზია; ბ.) გადვილებული დიფუზია.

მარტივი დიფუზიისგან განსხვავებით გადამტანის საშუალებით განხორციელებული ნივთიერების პასიური ტრანსპორტის დროს მოძრაობის ინტენსიობა გადასატანი ნივთიერების ტრანსმემბრანულ კონცენტრაციული გრადიენტის გარდა დამოკიდებულია გადამტანის მოლეკულების რაოდენობაზე, მათი ბრუნვის სიჩქარეზე და გადამტანის აფინობაზე სუბსტრატების მიმართ:

$$dm/dt = V_{\max} / (1 + K_m / (dC/dx)),$$

სადაც $V_{\max}$ - გაადვილებული დიფუზიის მაქსიმალურ სიჩქარეს განსაზღვრავს;

K_m - გადამტანსა და გადასატან მოლეკულას შორის ურთიერთქმედების ამსახველი მაჩვენებელი.

არხები და მათი როლი გაადვილებულ დიფუზიაში.

არხები - მულტიპლეტური სუბერთეულების შემცველი ტრანსმემბრანული დომენის მქონე ინტეგრალური ცილებია, რომლებიც მთელ სისქეზე განჭოლავენ მემბრანას. არხები წარმოქმნიან წყლით სავსე ფორებს, რომელთა საშუალებით ჰიდროფილური ნაერთები მოძრაობენ მემბრანაში, როგორც თავისუფალ ხსნარში.

გაადვილებული ტრანსპორტი ხორციელდება არა მხოლოდ მოძრავი, არამედ მემბრანაზე ფიქსირებული გადამტანების საშუალებით. მაგალითად, ანიონური არხები ერთროციტულ მემბრანაზე, K^+ -ის არხები აგზნებადი უჯრედების მემბრანაზე, Ca^{2+} -ის არხები სარკოპლაზმური რეტიკულუმის მემბრანაზე და ა.შ.

არხების ფუნქციონირებას მნიშვნელოვანი როლი ენიჭება უჯრედების ჰომეოსტაზის რეგულაციაში. სხვადასხვა დაავადებები - ეპილეფსია, სიბრმავე, შაკიკი, კარდიოართითმიები დაკავშირებულია მათ დისფუნქციასთან.

არხის განვლადობა იცვლება არხის ცილის კონფორმაციული ცვლილებების შედეგად. ამ კონფორმაციული ცვლილებების განხორციელებისთვის საჭირო ენერგიის წყაროს როლს სხვადასხვა სახის (ატომური, ელექტრული, ჰიდროფობული) ურთიერთქმედებები ასრულებს.

არამართვადი (ქონვადი) და მართვადი არხები.

არხების სტრუქტურული ცილები - მულტიპლეტური ინტეგრალური ცილებია. არხები განვლადობის მიხედვით შეიძლება დაიყოს ორ კლასად – არამართვადი (ქონვადი) და მართვადი არხები (მაგალითად, K^+ არხი).

არამართვადი არხების განვლადობა იონური ნაკადის მიმართ დროში არ იცვლება.

მართვადი არხების ფუნქციონირების დროს გადასატანი ნივთიერების ნაკადის ინტენსივობა დამოკიდებულია არხის კონფორმაციაზე. მის აქტიურ (“ღია”) ან ინაქტივირებულ („დახურულ“) მდგომარეობაზე, რომელიც რეგულირდება „ჭიმვის“ მექანიზმის საშუალებით. არხების “გახსნა” და “დახურვა” ხორციელდება ძალიან სწრაფად (მილიწამების განმავლობაში) გარეშე სტიმულების (ელექტრული სტიმულების, სასიგნალო მოლეკულებთან ურთიერთქმედების, G ცილის, ფოსფორილების და სხვ.) საშუალებით.

მემბრანის არხის განვლადობის რეგულაციის ვარიანტები.

მემბრანის განვლადობის რეგულაცია ხდება არხის ცილის ექსპრესიის და თვით არხის განვლადობის ცვლილებების მეშვეობით. ამისთვის აუცილებელი კონფორმაციული ცვლილებები ინდუცირდება: მემბრანული პოტენციალის ცვლილებებით, მოლეკულებთან ურთიერთქმედებით, მექანიკური სტიმულებით.

არხების განვლადობის ("გახსნა"/"დახურვა") რეგულაციისთვის აუცილებელი არხების შემადგენელი ცილების კონფორმაციული ცვლილებები ინდუცირდება სხვადასხვა სტიმულის მეშვეობით:

მემბრანული პოტენციალის ცვლილებებით – პოტენციალდამოკიდებული არხები (მაგალითად, K^+ , Na^+ , Ca^{2+} -ის არხი);

მოლეკულებთან ურთიერთქმედებით – ლიგანდდამოკიდებული არხები (მაგალითად აცეტილქოლინის ნიკოტინური რეცეპტორი (Na^+ -ის არხი), გლუტამატური რეცეპტორი (Ca^{2+} -ის არხი));

მექანიკური სტიმულებით.

გადამტანები-ტრანსლოკაზები.

გადამტანები-ტრანსლოკაზები პასუხს აგებს მემბრანის განვლადობაზე პოლარული გამხსნელების მიმართ.

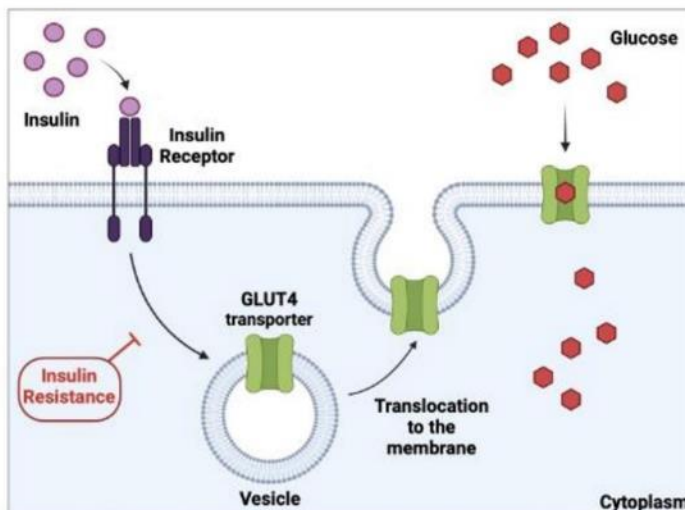
გადამტანები-ტრანსლოკაზები განიხილება როგორც "ფერმენტები", რომლებიც აკატალიზებენ მემბრანებში ნივთიერებების გადატანას. გადამტანები არ მონაწილეობს გრადიენტის საწინააღმდეგოდ მიმართული ტრანსპორტის პროცესებში, ისინი მხოლოდ ზრდიან მემბრანებში ნივთიერებათა ტრანსპორტის სიჩქარეს (მარტივ დიფუზიასთან შედარებით) გაადვილებულ ტრანსპორტში მონაწილე გადამტანები (ტრანსლოკაზები) ფერმენტების მსგავსად მაღალი სელექციურობით ხასიათდება (აღსანიშნავია, რომ ზოგიერთი გადამტანი არასელექციურია. გაადვილებული ტრანსპორტის სიჩქარე დამოკიდებულია ლიგანდის არხის ცილასთან შეერთების, ცილის კონფორმაციული ცვლილებისა და ლიგანდის გათავისუფლებისთვის საჭირო დროის ინტერვალის ხანგრძლივობაზე.

ენდოგენური გადამტანები.

ენდოგენური გადამტანები რიბოსომებზე სინთეზირებული ცილებია.

ენდოგენური გადამტანების მაგალითი: გლუკოზის პასიური ტრანსპორტი უჯრედულ მემბრანაში ხორციელდება გლუკოზის სპეციფიკური გადამტანების (GLUT-ტრანსპორტიორების) საშუალებით.

გლუკოზის მოლეკულასთან შეკავშირების შემდეგ GLUT-ტრანსპორტიორი განიცდის კონფორმაციულ ცვლილებებს, რის შედეგად გლუკოზის მოლეკულა გადაიტანება და თავისუფლდება მემბრანის მეორე მხარეს (სურ. 3).



სურ. 3. გლუკოზის ტრანსპორტი კუნთოვან ქსოვილში. ჰორმონი ინსულინი მემბრანული ინსულინის რეცეპტორის საშუალებით იწვევს GLUT 4-ის მოლეკულების ციტოპლაზმიდან უჯრედულ მემბრანაზე აკუმულაციას და ამ გზით ასტიმულირებს გლუკოზის მოხმარებას.

ეგზოგენური გადამტანები.

ეგზოგენური არარიბოსომულად სინთეზირებული გადამტანების რიცხვს მიეკუთვნება ცილები, რომლებიც არ წარმოადგენენ უჯრედული მემბრანის გენეტიკურად დეტერმინებულ (განსაზღვრულ, ამ უჯრედის გენომის მიერ კოდირებულ და უჯრედულ რიბოსომებზე სინთეზირებულ) გადამტან ცილას, არამედ უჯრედის გარეთაა სინთეზირებული (პოლიპეპტიდური ბუნების პრეპარატებია – ანტიბიოტიკები, ან წარმოიქმნება მიკრობების მიერ), ამ ცილებს შეუძლია განსაზღვრული იონების ტრანსპორტი და ამ გზით ისინი 'ხემოქმედებას ახდენენ უჯრედის მეტაბოლიზმზე, ასეთი ცილები ცნობილია იონოფორების სახელწოდებით. როგორც უკვე აღენიშნეთ, იონოფორებს მიეკუთვნება ანტიბიოტიკები და ბაქტერიული წარმოშობის მცირე ზომის პოლიპეპტიდები. მათი სატრანსპორტო უნარის მიხედვით იონოფორები იყოფა ორ ჯგუფად:

მოძრავი გადამტანები - გადაადგილდება მემბრანაში იონებთან ერთად;

ფიქსირებული გადამტანები (არხები, ფორები) - წარმოქმნის მემბრანის ფიქსირებულ არხს, რომელშიც გადაადგილდება იონები.

მოდრავი ეგზოგენური გადამტანი - ანტიბიოტიკი ვალინომიცინი, რომელსაც შეუძლია K^+ -ის იონების გადატანა მემბრანაში.

მეორე ტიპის გადამტანია ანტიბიოტიკი გრამიციდინი A (antibiotic gramicidin A, ბაქტერია *Bacillus brevis*-ის მიერ გამოიმუშავებული პეპტიდური ანტიბიოტიკი). ცნობილია "Killer"-არხის სახელწოდებით, შეუძლია პროტონული არხის შექმნა.

ნივთიერების ლიპიდური ხსნადობის ოვერტონის ემპირიული წესები.

დამოკიდებულება ნივთიერების ლიპიდურ ხსნადობასა და მისი მემბრანაში შეღწევიდობას შორის პირველად გამოვლენილ იქნა ოვერტონის მიერ 1895-1899 წწ, ოვერტონმა ჩამოაყალიბა ორი ემპირიული წესი:

- 1) უჯრედული მემბრანის შეღწევადობა სხვადასხვა ორგანული ნაერთის მიმართ მცირდება ამ ნაერთის მოლეკულებში ჰიდროქსილური, კარბოქსილური და ამინური ჯგუფების რაოდენობის ზრდასთან ერთად;
- 2) უჯრედული მემბრანის შეღწევადობა სხვადასხვა ორგანული ნაერთის მიმართ იზრდება ამ ნაერთის მოლეკულებში მეთილური, ეთილური და ფენოლური ჯგუფების რაოდენობის ზრდასთან ერთად.

აქტიური ტრანსპორტი. აქტიური ტრანსპორტის ტიპები.

ნივთიერებების კონცენტრაციული ან ელექტროქიმიური გრადიენტის საწინააღმდეგოდ გადასატანად უჯრედმა ენერგია უნდა დახარჯოს. აქტიური ტრანსპორტის მექანიზმები სწორედ ამას აკეთებენ: ხარჯავენ ენერგიას (ხშირად ატფ-ში შენახულს), რათა იონებისა და მოლეკულების საჭირო კონცენტრაცია შეინარჩუნონ ცოცხალ უჯრედებში. მეტიც, მეტაბოლიზმში „ამოღებული“ ენერგიის უდიდეს ნაწილს უჯრედები სწორედ აქტიურ ტრანსპორტზე ხარჯავენ. მაგალითად, სისხლის წითელი უჯრედის ენერგიის დიდი ნაწილი იმაზე იხარჯება, რომ მასში ნატრიუმისა და კალიუმის გარემოსგან განსხვავებული კონცენტრაციები შენარჩუნდეს.

აქტიური ტრანსპორტის ორი სახე არსებობს. პირველადი აქტიური ტრანსპორტის დროს ქიმიური ენერგია (მაგ., ატფ-ისა) პირდაპირ გამოიყენება მოლეკულების გრადიენტის საწინააღმდეგოდ გადასატანად მემბრანის მიღმა. მეორე მხრივ, მეორეული აქტიური ტრანსპორტი (კოტრანსპორტი) ხორციელდება სხვა ნივთიერების კონცენტრაციული გრადიენტის ენერგიის ხარჯზე. მეორეული აქტიური ტრანსპორტი როგორც წესი Na^+ და/ან H^+ იონების კონცენტრაციული გრადიენტის ენერგიის ხარჯზე ხორციელდება.

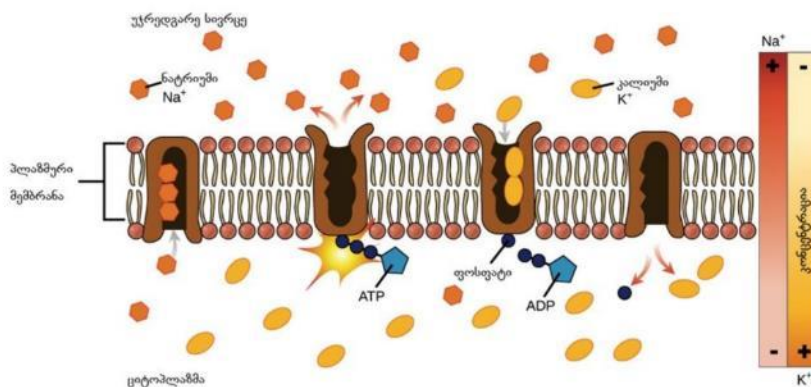
პირველადი აქტიური ტრანსპორტის მაგალითი: ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბო.

ცხოველურ უჯრედებში ერთ-ერთი ყველაზე მნიშვნელოვანი ტუმბო ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბოა, რომელსაც Na^+ უჯრედიდან გააქვს, K^+ კი - შიგ შეაქვს. ამ პროცესში

ატფ გამოიყენება ენერგიის წყაროდ, ამიტომ იგი პირველად აქტიურ ტრანსპორტად ითვლება (სურ. 4).

ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბო არამხოლოდ Na^+ -ისა და K^+ -ის საჭირო კონცენტრაციებს ინარჩუნებს ცოცხალ უჯრედებში, არამედ უმეტესწილად სწორედ მისი დამსახურებაა მემბრანული ვოლტაჟის წარმოქმნა ცხოველურ უჯრედებში. ასეთი ტუმბოები, რომლებიც მემბრანული პოტენციალის წარმოქმნასა და შენარჩუნებაში მონაწილეობენ, ელექტროგენურია. მცენარეებში ძირითადი ელექტროგენური ტუმბო წყალბადის იონებს H^+ ტუმბავს და არა - ნატრიუმსა და კალიუმს.

ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბოს ნატრიუმი უჯრედიდან გააქვს, კალიუმი კი შიგ შეაქვს, რაც ტუმბოს კონფორმაციის (ფორმის) ცვლილების განმეორებადი ციკლის წყალობით ხერხდება.



სურ. 4. ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბო.

Na^+ იონების უჯრედგარე კონცენტრაცია 10-15 ჯერ მეტია მის უჯრედშიგა კონცენტრაციაზე. K^+ იონების უჯრედშიგა კონცენტრაცია 38-40 ჯერ მეტია მის უჯრედგარე კონცენტრაციაზე. Na^+/K^+ სტექიომეტრია 3:2 შეადგენს. Na^+/K^+ ტუმბო P ტიპის ტუმბოა.

ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბოს ფუნქციონირების ციკლის არწერა.

თითოეულ ციკლში ნატრიუმის სამი იონი ტოვებს უჯრედს, ორი კალიუმი კი შიგნით შედის. ეს პროცესი რამდენიმე საფეხურისგან შედგება:

1. თავდაპირველად ტუმბო უჯრედის შიგნითა მხარესაა გახსნილი. ამ ფორმაში იგი დიდი სიამოვნებით უკავშირდება ნატრიუმის იონებს (ანუ, მაღალი აფინობა აქვს მათ მიმართ), უფრო ზუსტად კი, სამ ცალს.
2. ნატრიუმის იონების დაკავშირება ტუმბოს „ნიშანს აძლევს“, რომ ატფ-ის ჰიდროლიზი დაიწყოს (დამალოს ატფ). ატფ-ის ერთი ფოსფატური ჯგუფი ტუმბოს უკავშირდება, რასაც ფოსფორილება ეწოდება. ადგ თანაპროდუქტის სახით გამოთავისუფლდება.

3. ტუმბოს ფოსფორილება მისი ფორმის ცვლილებას იწვევს და იგი უჯრედის გარეთა მხარეს იხსნება. ამ კონფორმაციაში ტუმბოს აღარ სიამოვნებს ნატრიუმის იონებთან დაკავშირება (დაბალი აფინობა აქვს მათ მიმართ), ამიტომ სამივე იონი უჯრედის გარეთ გამოთავისუფლდება.
4. გარეთ მიმართულ კონფორმაციაში ტუმბო ახალ კავშირებს ამყარებს და ახლა უკვე კალიუმის იონებთან დაკავშირება მოსწონს ძალიან (მაღალი აფინობა აქვს მათ მიმართ). იგი ორ კალიუმს იკავშირებს, რაც ადრე, მეორე საფეხურზე მიმაგრებული ფოსფატური ჯგუფის მოცილებას იწვევს ტუმბოდან.
5. ფოსფატჩამოშორებული ტუმბო ისევ საწყის ფორმას უბრუნდება და უჯრედის შიგნითა მხარეს იხსნება.
6. შიგნითა მხარეს გახსნილ კონფორმაციაში ტუმბო ყოველგვარ ინტერესს კარგავს კალიუმის იონებისადმი (დაბალი აფინობა აქვს მათ მიმართ), ამიტომ ორივე იონი ციტოპლაზმაში გამოთავისუფლდება. ტუმბო ისევ თავდაპირველ მდგომარეობაში ბრუნდება, პირველ საფეხურზე, და ციკლი თავიდან იწყება.

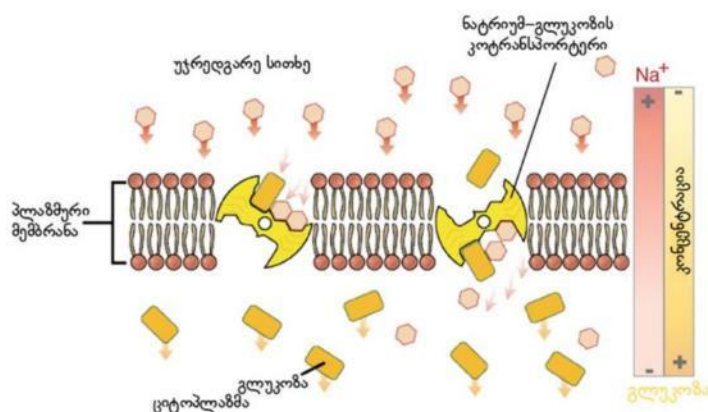
უნიპორტერი, სიმპორტერი და ანტიპორტერი: მათი განმარტება და მაგალითები.

მემბრანულ სატრანსპორტო ცილას, რომელსაც ერთი მოლეკულა ან იონი გადააქვს ერთი მიმართულებით, **უნიპორტერი** ეწოდება.

მაგალითი: ნატრიუმის, კალიუმის და კალციუმის პოტენციალდამოკიდებული არხები.

მემბრანულ სატრანსპორტო ცილას, რომელსაც ერთდროულად ორი ან რამდენიმე მოლეკულა ან იონი გადააქვს ერთი მიმართულებით, **სიმპორტერი** ეწოდება.

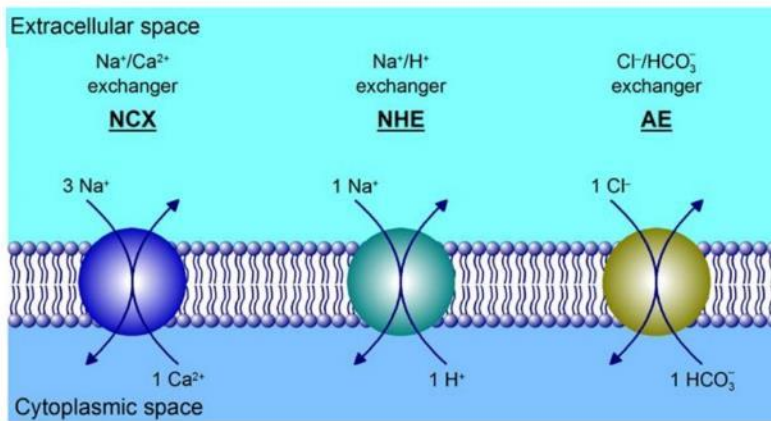
მაგალითი: ნატრიუმ-გლუკოზის კოტრანსპორტერი (სურ. 5).



სურ. 5. სიმპორტერის მაგალითი. ნატრიუმ-გლუკოზის კოტრანსპორტერი.

მემბრანულ სატრანსპორტო ცილას, რომელსაც ერთდროულად ორი ან რამდენიმე მოლეკულა ან იონი გადააქვს საწინააღმდეგო მიმართულებით, **ანტიპორტერი** ეწოდება.

მაგალითი: $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$, Na^+/H^+ -ის ანტიპორტერები (სურ. 6).



სურ.6. ანტიპორტერების მაგალითები.

F ტიპის ტუმბო.

F₀F₁ ატფ-აზა (F ტიპის ტუმბო) F₀F₁ ატფ-აზა განლაგებულია მიტოქონდრიის (მცენარეებში ქლოროპლასტის) შიგა მემბრანაზე.

F ტიპის ტუმბოს დუალური ფუნქცია გააჩნია: იგი უზრუნველყოფს პროტონების აქტიურ ტრანსპორტს მიტოქონდრიული მატრიქსიდან მემბრანათშორის სივრცეში (F₀F₁ ატფ-აზა) და აგრეთვე აკატალიზებს პროტონულ გრადიენტთან შეუღლებულ ატფ-ის სინთეზს (F₀F₁, ატფ-სინთაზა).

მიტოქონდრიების სუნთქვით ჯაჭვში სატრანსპორტო ცილებს შორის ელექტრონების გადაადგილების დროს გამოყოფილი ენერგია ხმარდება პროტონების მიტოქონდრიული მატრიქსიდან (მიტოქონდრიის შიგა მემბრანის გავლით) მემბრანათშორის არეში განდევნას, რაც პროტონული გრადიენტის წარმოქმნას განაპირობებს.

მიტოქონდრიის შიგა მემბრანაზე განლაგებული ცილოვანი F₀F₁ კომპლექსი ახორციელებს მიტოქონდრიის მემბრანათშორის არეში დაგროვებული პროტონების უკუტრანსპორტს (გრადიენტის მიმართულებით); ამ ტრანსპორტის დროს გამოყოფილი ენერგია ხმარდება ატფ-ს სინთეზს.

V ტიპის ტუმბო.

V₀V₁ ატფ-აზები (V ტიპის ტუმბო). V კლასის ატფ-აზები ექსპრესირდება მაღალი მეტაბოლური აქტივობის მქონე უჯრედების (ოსტეობლასტები, მაკროფაგების ლიზოსომები, გოლჯის აპარატი, სეკრეტორული ვეზიკულები, მცენარეების ვაკუოლები) პლაზმურ მემბრანებზე. V ტიპის ტუმბოები უზრუნველყოფს H⁺ იონების ტრანსპორტირებას ციტოზოლიდან ლიზოსომებში და სხვა ვეზიკულებში კონცენტრაციული გრადიენტის საწინააღმდეგოდ ატფ-ის ენერგიის ხარჯზე.

V ტიპის იონური ტუმბოები ხელს უწყობს ლიზოსომებში, ენდოსომებში, გოლჯისა და სხვა სეკრეტორულ ვეზიკულებში მაღალი მჟავიანობის (pH 4.5 – 5.0) შენარჩუნებას

(აციდიფიკაციას), აუცილებელ სხვადასხვა უჯრედული პროცესის მიმდინარეობისთვის (ცილების კონფორმაციის მოდიფიკაცია, ზიმოგენის აქტივაცია, რეცეპტორ-ინდუცირებული ენდოციტოზი, პროტონული გრადიენტის გენერაცია სინაპსურ ვეზიკულებში და ა. შ.).

მაგალითად, ოსტეობლასტების მემბრანის V ტიპის ატფ-აზა (პროტონული ტუმბო) უზრუნველყოფს ოსტეობლასტებიდან ძვლის ზედაპირს შორის არეში მაღალი მჟავიანობის შენარჩუნებას, აუცილებელი ძვლოვანი მატრიქსის მნიშვნელოვანი კომპონენტის, უხსნადი Ca-ფოსფატის მარილების აკუმულაციისთვის ნეიტრალური pH-ის პირობებში. ოსტეობლასტების V ტიპის ატპ-აზას დისფუნქცია განაპირობებს ოსტეოპოროზის განვითარებას.

P ტიპის ტუმბო.

P ტუმბოები (E_1E_2 ATP-აზები) ფართოდ გავრცელებული ტუმბოებია, რომლებსაც უჯრედის ცხოველქმედების პროცესებში ფუნდამენტალური ფიზიოლოგიური როლი აქვს. ეს ტუმბოები იყენებენ ATP-ის ჰიდროლიზის ენერგიას იონების გრადიენტების საწინააღმდეგოდ ტრანსპორტირებისა და იონური გრადიენტის წარმოქმნისათვის. ATP-ის ენერგიის რეალიზაცია ხორციელდება ფერმენტის ადენოზინტრიფოსფატაზით. ცნობილია მრავალი ATP-აზა, რომლებიც მონაწილეობს სხვადასხვა ნივთიერებების - არაორგანული კათიონების, პეპტიდების და არაპოლარული ნაერთების გადატანაში.

P ტიპის იონური ტუმბოების მუშაობის მექანიზმი მდგომარეობს სატრანსპორტო ცილის კოვალენტურ მოდიფიკაციაში.

რეაქციის პირველ სტადიაზე ფოსფატი ATP-ის მოლეკულიდან ტუმბოს წარმომქმნელი ცილის ასპარტატის ან გლუტამატის ამინომჟავური ნაშთის გვერდით ჯაჭვზე ტრანსპორტირდება და წარმოქმნის მაღალ ენერგეტიკულ ანჰიდრიდულ ბმას.

ტუმბოს წარმომქმნელი ცილის მოლეკულის ამინომჟავური ნაშთის ფოსფორილების შემდეგ ტუმბოზე ენერგია ტრანსფორმირდება.

რეაქციის მეორე სტადიაზე ფოსფატური ჯგუფი თავისუფლდება ჰიდროლიზის საშუალებით. განთავისუფლებული ენერგია ხმარდება ტუმბოს ცილის კონფორმაციის ცვლილებებს.

ტუმბოების მუშაობის ციკლი შეუქცევადია, როგორც წესი მათ გადააქვთ მხოლოდ კათიონები.

P ტუმბოებს მიეკუთვნება: Na^+/K^+ ATP-აზა, Ca^{2+} ATP-აზა, კუჭის წველის სეკრეტორული უჯრედების H-ტუმბო.

დიფუზური პოტენციალი.

დიფუზური პოტენციალები აღმოცენდება ორი თხევადი არის გაყოფის საზღვარზე გამყოფ ფაზაში იონების განსხვავებული ძვრადობის გამო. ელექტრული გრადიენტები (პოტენციალთა სხვაობა), წარმოქმნილი იონების არათანაბარი დიფუზიის შედეგად, მიმართული იქნება კონცენტრაციული გრადიენტის საწინააღმდეგოდ და ზემოქმედებას მოახდენს იონების შემდგომი ტრანსპორტირების პროცესზე.

რაც უფრო მაღალია დამუხტული ნაწილაკების (კათიონების და ანიონების) კონცენტრაციული გრადიენტი მემბრანის სხვადასხვა მხარეს, მით უფრო დიდი იქნება პოტენციალთა სხვაობა მემბრანის ზედაპირებს შორის და მით უფრო ძნელი გახდება იონების გადასვლა ელექტრული გრადიენტის საწინააღმდეგოდ (რადგან, რაც უფრო მეტია იონის ძვრადობა, მით უფრო სწრაფად და მეტი რაოდენობის იონი გადავა მემბრანის მეორე მხარეს, ვიდრე ნაკლებად ძვრადი იონი, და შექმნის ელექტრულ გრადიენტს, მისი მოძრაობის საწინააღმდეგოდ მიმართულს). ეს გამოიწვევს „სწრაფი“ იონების დამუხრუჭებას და “ნელი” იონების აჩქარებას. დიფუზური პოტენციალის გამოთვლა შესაძლებელია გენდერსონის განტოლებით:

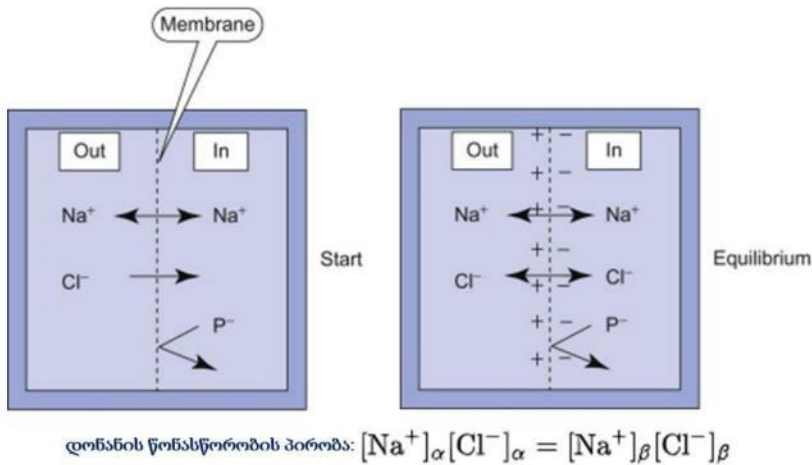
$$E_m = \frac{u - v}{u + v} \cdot \frac{R \cdot T}{z \cdot F} \cdot \ln \frac{[c]_1}{[c]_2}$$

სადაც U – კათიონის ძვრადობა, V – ანიონის ძვრადობა; C₁, C₂- იონების კონცენტრაცია უჯრედის შიგნით და უჯრედის გარეთ, z-იონების მუხტი, F-ფარადეის მუდმივა.

განტოლებიდან გამომდინარეობს, რომ დიფუზური პოტენციალი დამოკიდებულია კათიონებისა და ანიონების ძვრადობაზე. ცხადია, რომ დიფუზური პოტენციალი – არამდგრადი პოტენციალია და კათიონებისა და ანიონების ერთნაირი ძვრადობის, და კონცენტრაციული გრადიენტის არარსებობის შემთხვევაში მისი სიდიდე ნულის ტოლი იქნება.

დონანის პოტენციალი.

როდესაც მემბრანა აბსოლიტურად განუვლლადია რომელიმე ნიშნით დამუხტული იონების მიმართ მყარდება **დონანის წონასწორობა**. თუ მემბრანის ერთ მხარეს ხსნარი შეიცავს K და Cl ხოლო მეორე მხარეს K და Cl და Pr-ანიონებს. მემბრანა განუვლადია ცილის ანიონების მიმართ (Pr), ამიტომაც ანეიტრალიზაციასთვის საჭირო K იონთა ძვრადობა მარჯვნივ, ხოლო Cl იონთა მარცხნივ. შედეგად, ორივე იონი არათანაბრად გადანაწილდება მემბრანის ორივე მხარეს. არათანაბარი გადანაწილების ხარისხი დამოკიდებულია ცილის ანიონის კონცენტრაციაზე და მისი მუხტის სიდიდეზე. დონანის წონასწორობის დამყარებას საფუძვლად უდევს ელექტრონეიტრალობის პრინციპი (სურ. 7).



სურ. 7. დონანის პოტენციალის დამყარება.

მემბრანის პოტენციალის გამოანგარიშების ფორმულები: ნერნსტის ფორმულა, გოლდმანის ფორმულა.

ცალკეული ნაკადით შექმნილი მემბრანული პოტენციალები ჯამური მემბრანული პოტენციალის მნიშვნელობას განსაზღვრავს. იონების გადანაწილება უჯრედის შიგა და გარეთა არეებს შორის განისაზღვრება ამ იონების წონასწორობის ელექტროქიმიური გრადიენტით, რომელიც აისახება ნერნსტის განტოლებით:

$$E_{eq,K^+} = \frac{R \cdot T}{z \cdot F} \cdot \ln \frac{[K^+]_o}{[K^+]_i}$$

მემბრანის მოსვენების პოტენციალი განსხვავებულია ცალკეული იონებისათვის ნერნსტის განტოლებით გამოთვლილი წონასწორობის პოტენციალის მნიშვნელობისგან, რადგან არაა გათვალისწინებული ამ პოტენციალის წარმოქმნაში მონაწილე სხვა იონური ნაკადები. გოლდმანის განტოლების მიხედვით, მემბრანული პოტენციალი დამოკიდებულია იონების ჯამურ კონცენტრაციულ გრადიენტზე და განსაკუთრებით მგრძნობიარეა მაღალი ძვრადობის მქონე იონების კონცენტრაციის ცვლილებების მიმართ. იონების ძვრადობა მემბრანაში განისაზღვრება მემბრანული სელექციური იონური არხების განვლადობით და იონური ტუმბოების აქტივობით.

$$E_{eq,K^+} = \frac{R \cdot T}{F} \cdot \ln \left(\frac{P_K \cdot [K^+]_{out} + P_{Na} \cdot [Na^+]_{out} + P_{Cl} \cdot [Cl^-]_{out}}{P_K \cdot [K^+]_{in} + P_{Na} \cdot [Na^+]_{in} + P_{Cl} \cdot [Cl^-]_{in}} \right)$$

P_K, P_{Na}, P_{Cl} - შერწევადობა მემბრანაში.

მოსვენების პოტენციალის დახასიათება.

მოსვენების პოტენციალი – მემბრანის ზედაპირებს შორის მემბრანის ორივე მხარეს მუხტის არათანაბარი გადანაწილების შედეგად წარმოქმნილი პოტენციალთა სხვაობაა.

მოსვენების მდგომარეობაში მყოფი უჯრედებისთვის მემბრანის მოსვენების პოტენციალი მუდმივია. მოსვენების პოტენციალი განსაზღვრავს უჯრედის მემბრანის ენერგიის მარაგს, აუცილებელს უჯრედის ნორმალური ცხოველქმედებისთვის.

მემბრანის მოსვენების პოტენციალი დამახასიათებელია ყველა ცოცხალი უჯრედის მემბრანისთვის; ის განსაზღვრავს ენერგიის მარაგს (E_m), აუცილებელს უჯრედის ნორმალური ცხოველქმედებისთვის.

მოსვენების პოტენციალი უჯრედის შიგა და გარეთა სივრცეებს შორის მუხტის მქონე იონების ასიმეტრიული გადანაწილების შედეგია, რომლის ფორმირებაში სპეციფიკური იონური არხები და აქტიური ტუმბოები მონაწილეობს.

მოსვენების პოტენციალის ფორმირებაში მემბრანის შერჩევითი განვლადობა საკვანძო როლს ასრულებს; მემბრანის განვლადობის ცვლილება მემბრანული პოტენციალის შეცვლას იწვევს.

მემბრანის მოსვენების პოტენციალის ფუნქციები.

არააგზნებად უჯრედებში იონურ გრადიენტებზე დამოკიდებული მოსვენების პოტენციალი მონაწილეობს უჯრედის ცხოველქმედებისთვის მნიშვნელოვანი პროცესების რეგულაციაში, კერძოდ:

- მემბრანის მოსვენების პოტენციალი მცირე მოლეკულებისა და იონების უჯრედის შიგნით ტრანსპორტირებას და შემცველობის რეგულაციას უზრუნველყოფს;
- მემბრანული მოსვენების პოტენციალის ლოკალური დროებითი ცვლილებები (უჯრედშიდა Ca^{2+} და Na^{+} -ის იონების კონცენტრაციის შეცვლის შედეგად) უჯრედში სასიგნალო როლს ასრულებს.
- უჯრედში არსებული იონსელექციური მართული გადამტანების (არხების) განვლადობა კონტროლდება შიგაუჯრედული კალციუმის იონების შემცველობისა და pH-ის ცვლილებების, მემბრანაზე მექანიკური ზეწოლის, ან სხვა პარამეტრების მოდიფიკაციის საშუალებით.

მემბრანის განვლადობის ლოკალური ცვლილებები მემბრანის ზედაპირზე ელექტრული დენის აღმოცენებას და მემბრანული პოტენციალის შეცვლას განაპირობებს. მემბრანის მოსვენების პოტენციალის შეცვლა შესაძლებელია მისი დიფუზური პოტენციალის მოდიფიკაციით სხვადასხვა ფაქტორთან (მაგალითად, ფარმაკოლოგიურ პრეპარატებთან, სხვადასხვა ბაქტერიასთან, ვირუსთან) ურთიერთქმედების მექანიკური, ზემოქმედების შედეგად.

მაღალი პროლიფერაციული აქტივობის მქონე უჯრედების (სიმსივნური უჯრედები, ემბრიონის უჯრედები, ერითროციტები) ტრანსმემბრანული პოტენციალის მნიშვნელობა შედარებით მაღალია (-10 მვ - -30 მვ), ხოლო დაბალი პროლიფერაციული

აქტივობის მქონე უჯრედების (ნეირონები, ჩონჩხის მუსკულატურის უჯრედები) მემბრანული პოტენციალის მნიშვნელობა გაცილებით დაბალია (-70 მვ - -90 მვ).

ჰიპერპოლარიზაცია და დეპოლარიზაცია.

მემბრანას ეწოდება **პოლარიზებული**, თუ მის გარშემო არსებობს პოტენციალთა სხვაობა. ამოსვენებულ მდგომარეობაში ნეირონს აქვს -60-დან -70-მდე მილივოლტის ოდენობის მოსვენების პოტენციალი (მემბრანის გასწვრივ). ეს ნიშნავს, რომ უჯრედის ინტერიერი გარემოსთან შედარებით უარყოფითადაა დამუხტული.

ჰიპერპოლარიზაცია ნიშნავს, რომ მემბრანული პოტენციალი უფრო მეტად უარყოფითია ნეირონის მემბრანის განსაზღვრულ წერტილში, ხოლო **დეპოლარიზაცია**, როდესაც მემბრანული პოტენციალი უფრო ნაკლებად უარყოფითი (უფრო მეტად დადებითი) ხდება. დეპოლარიზაცია და ჰიპერპოლარიზაცია მაშინ ხდება, როდესაც იონური არხები იხსნება ან იხურება, რაც ცვლის განსაზღვრული ტიპის იონების უნარს, შევიდნენ ან გამოვიდნენ უჯრედიდან. მაგალითად:

არხების გახსნას, რაც დადებით იონებს უჯრედიდან გამოსვლის შესაძლებლობას აძლევს (ან უარყოფით იონებს - უჯრედში შესვლის), შეუძლია ჰიპერპოლარიზაციის გამოწვევა. მაგალითად: გახსნა არხებისა, რომლებიც უჯრედიდან გარეთ უშვებს K^+ იონებს ან შიგნით Cl^- -ს.

არხების გახსნას, რაც დადებით იონებს უჯრედში შესვლის შესაძლებლობას აძლევს, შეუძლია დეპოლარიზაციის გამოწვევა. მაგალითად: გახსნას არხებისა, რომლებიც უჯრედში Na^+ -ს უშვებს.

ამ არხების გახსნა და დახურვა შესაძლოა, დამოკიდებული იყოს სასიგნალო მოლეკულების, მაგალითად, ნეიროტრანსმიტერების, მიბმაზე (ლიგანდების მიერ მართული იონური არხები), ან მემბრანის გაყოლებაზე არსებულ ძაბვაზე (ძაბვის მიერ მართული იონური არხები).

საფეხუროვანი პოტენციალები.

ჰიპერპოლარიზაციასა თუ დეპოლარიზაციას შეუძლია **საფეხუროვანი პოტენციალის** გამოწვევა - მემბრანული პოტენციალის მცირე ცვლილებისა, რომელიც სტიმულის ზომის პროპორციულია. როგორც სახელიდან ჩანს, საფეხუროვანი პოტენციალი მხოლოდ ერთი ზომის არ არის - ნაცვლად ამისა, მას მრავალი, ერთმანეთისგან მცირედით განსხვავებული ზომა თუ გრადაცია აქვს. ამგვარად, თუკი მხოლოდ ერთი ან ორი არხი გაიღო (პატარა სტიმულის გამო, მაგალითად, ნეიროტრანსმიტერების რამდენიმე მოლეკულის მიბმით), საფეხუროვანი პოტენციალი პატარა იქნება, ხოლო უფრო მეტი არხის გახსნის შემთხვევაში (დიდი სტიმულის გამო), ის უფრო დიდი იქნება.

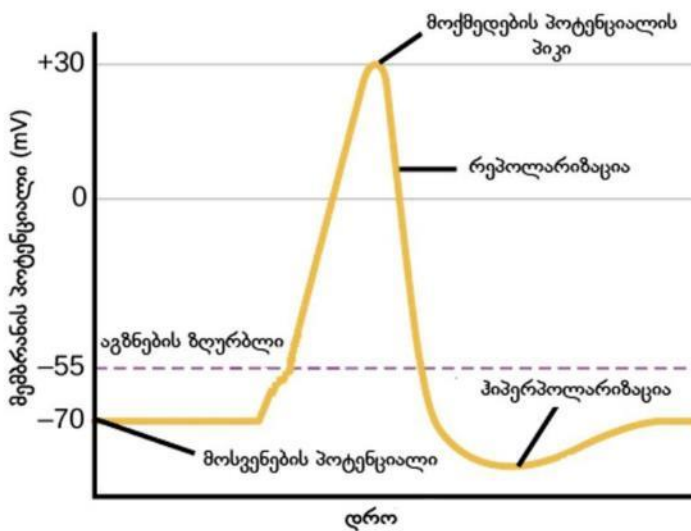
საფეხუროვანი პოტენციალები დიდ მანძილს არ გადის მემბრანის გაყოლებაზე, მხოლოდ მცირეს და გავრცელების პარალელურად მცირდება, საბოლოოდ კი ქრება.

მოქმედების პოტენციალი. მისი აქტივაციის და ინაქტივაციის პრინციპები.

ძლიერ დეპოლარიზაციას, მაგალითად, ერთდროულად მომხდარი რამდენიმე დეპოლარიზაციის შედეგს, შეუძლია **მოქმედების პოტენციალის** გამოწვევა. მოქმედების პოტენციალი, საფეხუროვანი პოტენციალისგან განსხვავებით, „ყველაფერი ან არაფერი“ ტიპის მოვლენაა: ის ხდება ან არ ხდება, მაგრამ როდესაც ხდება, ყოველთვის ერთისა და იმავე ზომისაა (და არ არის სტიმულის ზომის პროპორციული).

მოქმედების პოტენციალი მაშინ იწყება, როდესაც დეპოლარიზაცია ზრდის მემბრანის ძაბვას იმდენად, რომ ის სცდება **ზღვრულ მაჩვენებელს** (დაახლოებით -55 mV).

ამ ზღვარზე მემბრანაში არსებული, ძაბვის მიერ მართული Na^+ არხები იღება და ნატრიუმის იონებს უჯრედში შემოვარდნის საშუალებას აძლევს. ნატრიუმის იონების ეს შედინება მემბრანულ პოტენციალს ძალიან სწრაფად ზრდის და დაახლოებით $+40 \text{ mV}$ -მდე აყავს (სურ. 8).



სურ. 8. მოქმედების პოტენციალის გენერაციის ფაზები.

დროის მცირე მონაკვეთის შემდეგ ნატრიუმის არხები ავტომატურად ინაქტივირდება (იხურება და რეაქცია აღარ აქვს ძაბვაზე), რაც ნატრიუმის შედინებას წყვეტს. იხსნება ძაბვის მიერ მართული კალიუმის არხები, რისი მეშვეობითაც ელექტროქიმიური გრადიენტით მიმართული კალიუმი უჯრედიდან „გარბის“. ეს მოვლენები სწრაფად ამცირებს მემბრანულ პოტენციალს და მას ნორმალურ, მოსვენებულ მდგომარეობაში აბრუნებს.

ძაბვის მიერ მართული კალიუმის არხები იმაზე ოდნავ უფრო დიდი ხნით რჩება ღია, ვიდრე მემბრანის მოსვენების პოტენციალის დასაბრუნებლად საჭირო. ეს იწვევს ფენომენს, რომელსაც „მიუწვდომელობა“ (ინგლ. undershoot) ეწოდება და რომლის

დროსაც მემბრანული პოტენციალი სწრაფად ეშვება იმაზე ქვემოთ (ხდება უფრო უარყოფითი), ვიდრე მისი მოსვენების პოტენციალია.

საბოლოოდ ძაბვის მიერ მართული კალიუმის არხები იხურება და მემბრანული პოტენციალი მოსვენების პოტენციალის დონეზე სტაბილიზდება. ნატრიუმის არხები ნორმალურ მდგომარეობას უბრუნდება (რჩება დახურული, თუმცა ისევ უჩნდება ძაბვისადმი რეაგირების უნარი). ამის შემდეგ შესაძლებელია მოქმედების პოტენციალის წრებრუნვის ხელახლა დაწყება.

მოქმედების პოტენციალის გავრცელების მექანიზმი.

ნერვული იმპულსის გავრცელება ნეირონის გასწვრივ მის ზედაპირზე ელექტრული ველის ტალღის გავრცელებას გულისხმობს (მაგრამ ეს არ არის ელექტრონების ნაკადი (ელექტრული დენი). ამ ტალღის რეგისტრაცია შესაძლებელია მემბრანის ზედაპირზე ელექტრული მუხტის ცვლილებების (მოქმედების პოტენციალის, რომელიც ნერვული იმპულსის ბაზისს წარმოადგენს) საშუალებით (რეგისტრაცია ხდება კათოდური ოსცილოგრაფით ნეირონული მემბრანის გარეთა და შიგა ზედაპირზე განლაგებული ელექტროდების საშუალებით).

სიგნალის მიმართული გადაცემა ორი მიზეზის გამო ხდება:

პირველი: როდესაც მემბრანის ერთი უბანი (მაგალითად, აქსონის ბორცვთან) მოქმედების პოტენციალის ქვეშაა, უჯრედში მემბრანის ამ ნაწილიდან მრავალი Na^+ შემოდის. ეს იონები უჯრედში გვერდულად ვრცელდება და მათ შეუძლია მემბრანის მეზობელი უბნის დეპოლარიზება, რაც ასტიმულირებს ძაბვის მიერ მართული კალიუმის არხების გახსნას და მემბრანის მეზობელ უბანსაც საკუთარ მოქმედების პოტენციალს აღუძრავს.

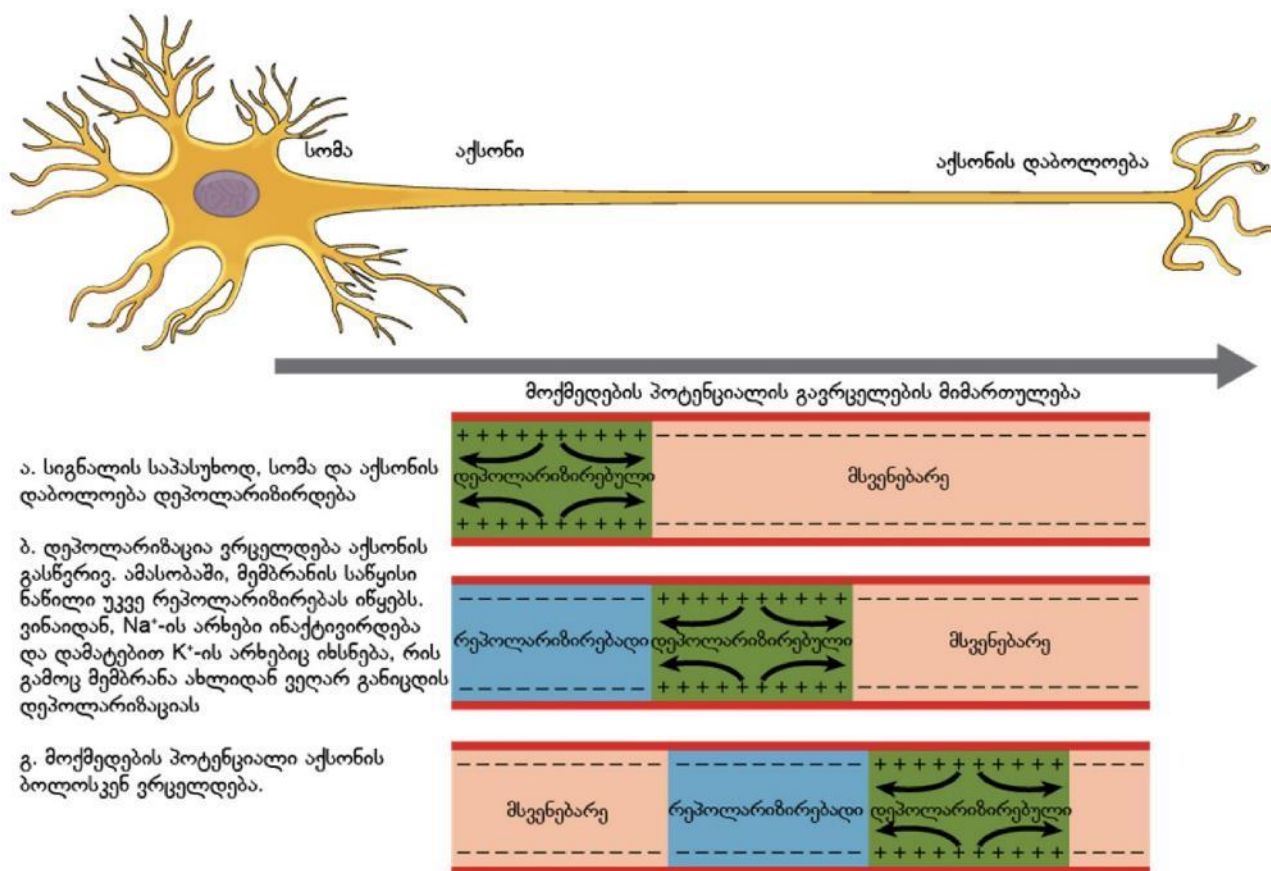
მეორე: მოქმედების პოტენციალი მხოლოდ ერთი მიმართულებით გადაიცემა — უჯრედის სხეულიდან აქსონის ტერმინალისკენ - რადგან მემბრანის ის უბანი, რომელშიც აღიძრა მოქმედების ერთი პოტენციალი, „რეფრაქტერულ პერიოდშია“ და არ შეუძლია მოქმედების მეორე პოტენციალის აღძვრა.

იმპულსი დეპოლარიზებული ტალღის სახით მთელი უჯრედის ზედაპირზე ვრცელდება.

ამრიგად, მოსვენების მდგომარეობაში მემბრანის გარეთა ზედაპირი დამუხტულია დადებითად, ხოლო შიგ - უარყოფითად. აგზნების მომენტში მემბრანის პოლარობა იცვლება. შედეგად, მემბრანის აგზნებულ და არააგზნებულ მონაკვეთებს შორის წარმოიქმნება პოტენციალთა სხვაობა, რაც, თავის მხრივ, ლოკალური დენების წარმოქმნას იწვევს.

მემბრანის გარეთა ზედაპირზე ლოკალური დენი მიმართულია მემბრანის არააგზნებული მონაკვეთიდან აგზნებულისკენ, უჯრედის შიგნით მისი მიმართულება

საპირისპიროა. მემბრანული მოქმედების პოტენციალის დროს ლოკალური დენი იწვევს მემბრანის მეზობელი არააგზნებული უბნების აგზნებას. Na^+ -ის იონების მიმართ მისი განვლადობის მომატებას, მოსვენების პოტენციალის ცვლილებას და ახალი მოქმედების პოტენციალის ინიციაციას (სურ. 9).



სურ. 9. მოქმედების პოტენციალის გავრცელების მექანიზმი.

კუნთის შეკუმშვის ტიპები.

მოქმედების პოტენციალის გავრცელება კუნთის ბოჭკოს გასწვრივ ააქტივებს მის კუმშვად აპარატს და იწვევს შეკუმშვას. იმ პირობებისაგან დამოკიდებულებით, რომელშიც ვითარდება კუნთის შეკუმშვა, არჩევენ ორი ტიპის შეკუმშვას: **იზოტონურსა** და **იზომეტრულს**.

იზოტონურს კუნთის ისეთ შეკუმშვას უწოდებენ, როდესაც მისი ბოჭკოები მოკლდება (სიგრძე იცვლება), მაგრამ მათი ძაბვა უცვლელი რჩება.

იზომეტრული ისეთ შეკუმშვას ეწოდება, როდესაც კუნთის ბოჭკოების სიგრძე უცვლელი რჩება, ხოლო მისი ძაბვა კუნთის შეკუმშვადი პროცესის განვითარებასთან ერთად იზრდება. ასეთი ტიპის შეკუმშვა ვითარდება, როდესაც კუნთის ორივე ბოლო ფიქსირებულია.

ბუნებრივი შეკუმშვები ორგანიზმში არ არის მხოლოდ იზოტონური, რადგან მუდმივი ტვირთის (იგულისხმება სხეულის ის ნაწილი, რომლის გადაადგილებასაც ახორციელებს მოცემული კუნთი) აწევის დროსაც კი, რეალური დატვირთვის გამო, კუნთი ცვლის ძაბვას; მაგალითად, ხელის ან ფეხის სახსრის კუთხის ცვლილების დროს იცვლება ბერკეტის მხარი, რომელზედაც კუნთი მოქმედებს.

მთლიანი ორგანიზმის მიმართ შეკუმშვის ტიპები სხვანაირად კლასიფიცირდება: არჩევენ **იზომეტრულ** შეკუმშვას, როდესაც კუნთის სიგრძე უცვლელი რჩება, **კონცენტრულს**, როდესაც კუნთი მოკლდება და **ექსცენტრულს**, რომელიც კუნთის დაგრძელების პირობებში ვითარდება (მაგალითად, ტვირთის ნელი ჩამოშვების დროს).

ბუნებრივ სამოძრაო აქტებში შესაძლებელია შეკუმშვის სამივე ტიპის განვითარება. უფრო მართებულია, რომ გამოიყოს შეკუმშვის ერთი ტიპი, რომელიც ბუნებრივ პირობებში ვითარდება ჩონჩხის კუნთებში. ეს **აუქსოტონური** შეკუმშვაა, როდესაც ერთდროულად ვითარდება კუნთის დამოკლება და ძაბვის გაზრდა.

კუნთის ბოჭკოების აგზნებადობა და აგზნება.

ჩონჩხის კუნთისა და ნერვული ბოჭკოების პოტენციალების გენერირების მექანიზმები პრინციპულად არ განსხვავდება, მაგრამ კუნთოვანი ბოჭკოების აგზნებადობა, მის მაინერვირებელ ნერვულ ბოჭკოებთან შედარებით, გაცილებით დაბალია. ეს შემდეგით აიხსნება: კუნთოვან და ნერვულ ბოჭკოებში კრიტიკული პოტენციალის (E_c) სიდიდე, რომლის დროსაც ხდება გავრცელებადი მოქმედების პოტენციალის აღმოცენება, დაახლოებით ერთნაირია - -50 მვ. მაგრამ კუნთოვანი ბოჭკოების მოსვენების პოტენციალი (E_0), ნერვული ბოჭკოების მოსვენების პოტენციალისგან განსხვავებით, 20 მვ-ით უფრო უარყოფითია (-90 მვ) ამიტომ, მოქმედების პოტენციალის გენერირებისათვის კუნთოვანი ბოჭკოს მემბრანული პოტენციალის გადანაცვლება უფრო მეტი სიდიდითაა საჭირო ($\Delta V \approx 40$ მვ), რათა მიაღწიოს კრიტიკული პოტენციალის სიდიდეს, ვიდრე ნერვული ბოჭკოს მემბრანული პოტენციალისა ($\Delta V \approx 20$ მვ). შესაბამისად, კუნთოვანი ბოჭკოებისათვის ზღურბლოვანი დენი უფრო მაღალია, ვიდრე ნერვული ბოჭკოსათვის.

უჯრედშიდა მიკროელექტროდით გაზომილი მოქმედების პოტენციალის ამპლიტუდა 120-130 მვ -ს შეადგენს.

კიდურებისა და სხეულის კუნთების ბოჭკოებში მისი ხანგრძლივობა 2-3 მწმ -ს უდრის, თვალის კაკლის კუნთებში კი 1 მწმ-ია.

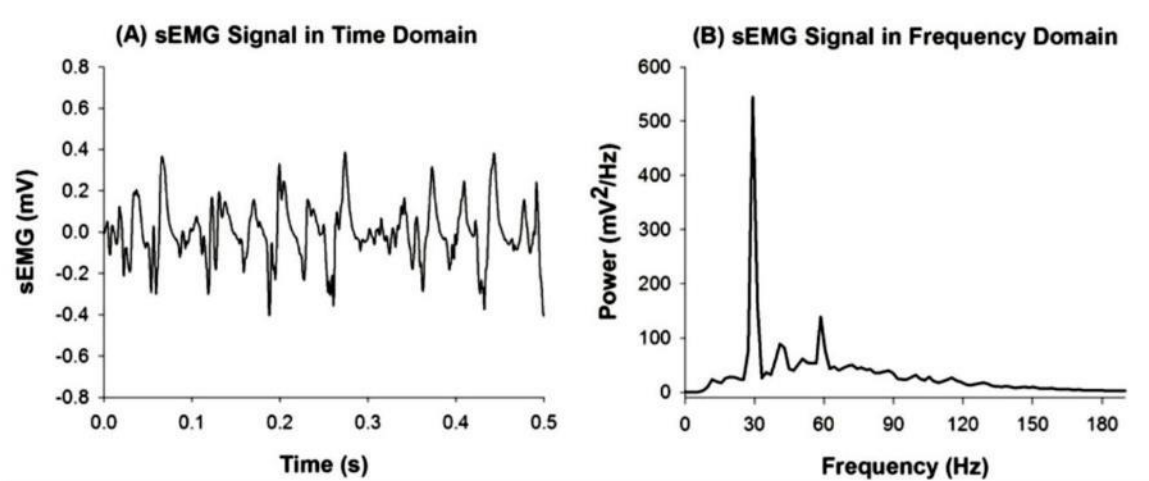
თბილისისხლიანი ცხოველების ჩონჩხის კუნთის ბოჭკოებში, სხეულის ნორმალური ტემპერატურის პირობებში, მოქმედების პოტენციალის გავრცელების სიჩქარე 3-5 მ/წმ-ია.

გაღიზიანების ადგილიდან მოქმედების პოტენციალი ვრცელდება ორმხრივი მიმართულებით ამპლიტუდის შეუმცირებლად (უდეკრემენტოდ).

ელექტრომიოგრაფია.

აგზნების დროს მთლიანი კუნთის ელექტრული აქტივობის აღრიცხვა შეიძლება კუნთზე გარედან მოთავსებული ან მასში შეყვანილი ელექტროდებით ან გამოყვანილი პოტენციალების შემდგომი გაძლიერებით. ამ მეთოდიკამ **ელექტრომიოგრაფიის**, ხოლო მისი საშუალებით რეგისტრირებულმა მრუდმა **ელექტრომიოგრამის** სახელწოდება მიიღო. ეს მრუდი სხვადასხვა კუნთის ბოჭკოში ასინქრონულად აღმოცენებული მრავალი მოქმედების პოტენციალის ინტერფერენციის შედეგს წარმოადგენს (სურ. 10).

ელექტრომიოგრაფია (EMG) საშუალებას იძლევა შევისწავლოთ **კუნთების ელექტრული აქტივობა**.



სურ. 10. ა.) ამპლიტუდების ანალიზი;

ბ.) სიხშირეების ანალიზი.

EMG არსებობს ორი სახის: ზედაპირული EMG და ინვაზიური ნემსის EMG.

სიგნალის დამუშავება. მიღებული სიგნალის დამუშავების მეთოდი დამოკიდებული იქნება იმ ანალიზის ტიპზე, რომლის გაკეთებაც გვსურს. ძირითადად ტარდება ორი ტიპის ანალიზი: **ამპლიტუდების ანალიზი** და **სიხშირეების ანალიზი**.

ამპლიტუდების ანალიზი. ეს ანალიზი მიზნად ისახავს ძალზე ცვალებადი დადებითი და უარყოფითი მნიშვნელობების შემცველი ელექტრომიოგრაფიული სიგნალის წარმოდგენას გრაფიკით, რომელიც მიახლოებულია კუნთის აქტივაციის დონესთან. ამ ანალიზში შედის: სიგნალის ფილტრაცია, სიგნალის ყველა უარყოფითი და დადებითი პოტენციალის გამოსწორება - გათანაბრება, დაგლუვების ალგორითმის გამოყენება, სტანდარტიზაცია MVC- ს მიხედვით.

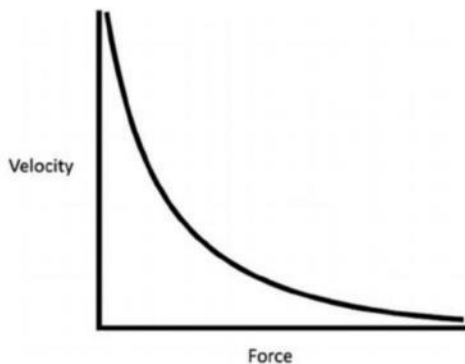
სიხშირეების ანალიზი. ამ ანალიზში შედის: გაფილტვრა და სწრაფი ფურიეს გარდაქმნის (FFT) გამოყენება სიგნალის დაშლისთვის სხვადასხვა სიხშირეებზე, რომელთაგან შედგება იგი. მიზანი არის ელექტრომიოგრაფიული სიხშირის სპექტრის განსაზღვრა.

ჰილის განტოლება.

ინგლისელმა მეცნიერმა ჰილმა 1938 წ. დაადგინა, რომ კუნთის შეკუმშვის სიჩქარე P დატვირთვის გაზრდის დროს მცირდება. როდესაც დატვირთვა $P > P_0$ კუნთი უკვე ვეღარ უწევს წინააღმდეგობას გაჭიმვას და იგი იწელება - კუნთის ექსცენტრული წაგრძელება. რადგან P_0 ეს კუნთის მიერ განვითარებული მაქსიმალური ძალაა იზომეტრული შეკუმშვის დროს და ამ დატვირთვის დროს კუნთის შეკუმშვის სიჩქარე $V = dl/dt = 0$, ე.ი. კუნთის სიგრძე მუდმივია $l = \text{const}$.

ჰილმა შეარჩია ისეთი განტოლება, რომელიც აღწერს კუნთის იზოტონური შეკუმშვის მრუდს, ე.წ. ჰილის განტოლება, რომელსაც აქვს სახე: $(P+a) \cdot V = b \cdot (P_0 - P)$,

სადაც a და b ჰილის მუდმივებია, V - კუნთის შეკუმშვის სიჩქარეა. ჰილის განტოლება - ეს კუნთის აქტიური შეკუმშვის მექანიკის ძირითადი განტოლებაა. კუნთის შეკუმშვის სიჩქარე ტოლია: $V = b \cdot (P_0 - P) / (P + a)$ (სურ. 11).



სურ.11. ჰილის განტოლების გრაფიკული გამოსახულება.

ერთხელობრივი შეკუმშვა.

კუნთის ან მისი მაინერვირებელი მამოძრავებელი ნერვის ერთხელობრივი სტიმულით გაღიზიანება კუნთის **ერთხელობრივ შეკუმშვას** იწვევს. მასში შეკუმშვის ორ ძირითად ფაზას არჩევენ: **დამოკლების** და **მოდუნების** ფაზებს.

შეკუმშვის ფაზის წინ აღინიშნება ძალიან ხანმოკლე ფარული (ლატენტური) პერიოდი. კუნთის ბოჭკოს შეკუმშვა უკვე მოქმედების პოტენციალის აღმავალი ფაზის დროს იწყება, თანაც, მისი დასაწყისი ემთხვევა იმ მომენტს, როდესაც გავრცელებადი მოქმედების პოტენციალი დეპოლარიზაციის დონე ბიომექანიკური პასუხისათვის საჭირო გარკვეულ ზღურბლოვან სიდიდემდე მიაღწევს $-\Delta V \approx 40$ მვ.

მამოძრავებელი ნერვის გაღიზიანებით ნერვ-კუნთოვანი შეერთების მიდამოში ან კუნთის პირდაპირი გაღიზიანებისას ელექტროდების მოთავსების მიდამოში წარმოქმნილი მოქმედების პოტენციალი და შეკუმშვის ტალღა კუნთის ბოჭკოს მთელ სიგრძეზე ვრცელდება. ბოჭკოს ყოველ წერტილში შეკუმშვის ხანგრძლივობა რამდენიმე

ათეულჯერ აღემატება მოქმედების პოტენციალის ხანგრძლივობას, ამიტომ, დგება მომენტი, როდესაც მოქმედების პოტენციალი გაივლის მთელი ბოჭკოს გასწვრივ და მთავრდება (მემბრანა რეპოლარიზდება), შეკუმშვის ტალღა კი მოიცავს მთელ ბოჭკოს და იგი ჯერ კიდევ დამოკლების (ან ძაბვის შეცვლის) მომენტს შეესატყვისება.

იზოლირებული კუნთოვანი ბოჭკოს ერთხელობრივი შეკუმშვის მრუდი თავისი ფორმით მთლიანი კუნთის ერთხელობრივი შეკუმშვის მრუდს ემთხვევა, იმ განსხვავებით, რომ ცალკეული ბოჭკოს შეკუმშვის ხანგრძლივობა მთლიან კუნთთან შედარებით ნაკლებია.

იზოლირებული კუნთის ბოჭკოს მოქმედების პოტენციალი და ერთხელობრივი შეკუმშვის ამპლიტუდა გაღიზიანების ძალაზე არ არის დამოკიდებული, ე.ი. ემორჩილება “სულ ან არაფრის” კანონს. მაგრამ მთელი კუნთის შეკუმშვა - რომელიც მრავალი ბოჭკოსაგან შედგება, ცალკეული ბოჭკოს აგზნებადობის ხარისხი კი განსხვავებულია - პირდაპირი გაღიზიანების დროს დიდადაა დამოკიდებული გაღიზიანების ძალაზე.

აღსანიშნავია, აგრეთვე, რომ ჩონჩხის კუნთის ბოჭკოში აგზნება იზოლირებულად ტარდება, ბოჭკოდან ბოჭკოზე არ გადადის. დენის ზღურბლოვანი ძალის მოქმედების დროს საპასუხო რეაქციაში ბოჭკოთა მცირე რაოდენობა ჩაერთვება; ამიტომაც, კუნთის შეკუმშვა ოდნავ შესამჩნევადაა გამოხატული. გაღიზიანების ძალის მატებით აგზნებულ ბოჭკოების რაოდენობაც მატულობს;

შეკუმშვა ძლიერდება მანამ, სანამ ყველა ბოჭკო არ შეიკუმშება (“მაქსიმალური შეკუმშვა”). გაღიზიანების ძალის შემდგომი მატება კუნთის შეკუმშვის ამპლიტუდაზე უკვე ვეღარ ახდენს გავლენას.

შეკუმშვათა სუმაცია და ტეტანუსი.

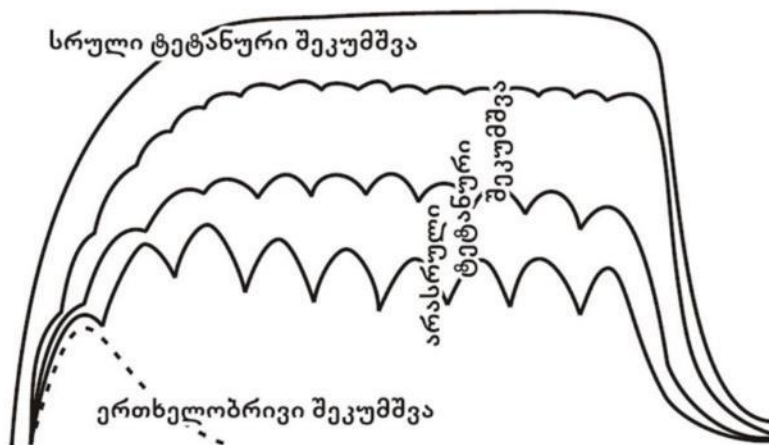
თუ ექსპერიმენტში ცალკეულ კუნთოვან ბოჭკოზე ან მთლიან კუნთზე მოქმედებს ორი (ან მეტი), ერთმანეთის სწრაფად მომდევნო ზღურბლოვანი ერთხელობრივი გამღიზიანებელი, მაშინ განვითარებულ შეკუმშვას მეტი ამპლიტუდა ექნება, ვიდრე მაქსიმალურ ერთხელობრივ შეკუმშვას. პირველი, მეორე და ა.შ. გაღიზიანებით მიღებული შეკუმშვის ეფექტები თითქოს ჯამდება. ამ მოვლენას **შეკუმშვათა სუმაცია** ეწოდება.

იგი აღინიშნება კუნთის როგორც პირდაპირი, ისე არაპირდაპირი გაღიზიანების დროს. სუმაციის მიღებისათვის აუცილებელია, რომ გაღიზიანებათა შორის ინტერვალს გარკვეული ხანგრძლივობა ჰქონდეს: იგი რეფრაქტურობის პერიოდზე მეტი უნდა იყოს (წინააღმდეგ შემთხვევაში მეორე გაღიზიანებაზე აგზნებადი და, მამასადამე, კუმშვადი პასუხიც არ მიიღება) და ნაკლები წინა შეკუმშვის მთელს ხანგრძლივობაზე (რათა მეორე გაღიზიანებამ კუნთზე უფრო ადრე იმოქმედოს, ვიდრე იგი მოდუნდება პირველი გაღიზიანების შემდეგ).

ამ დროს შესაძლებელია ორი ვარიანტი:

- თუ მეორე გაღიზიანება “მოდის”, როდესაც კუნთმა უკვე მოდუნება დაიწყო, მაშინ მيوგრაფიულ მრუდზე მეორე შეკუმშვის მწვერვალი პირველი შეკუმშვის მწვერვალიდან გამოცალკევებული იქნება მრუდის ჩავარდნით (**არასრული სუმაცია**);
- თუ მეორე გაღიზიანება მოქმედებს, როდესაც წინა შეკუმშვამ ჯერ თავის მწვერვალს ვერ მიაღწია, მაშინ მეორე შეკუმშვა ერთვის წინა შეკუმშვას და მასთან ერთად ქმნის ერთიან შეჯამებულ მწვერვალს (**სრული სუმაცია**).

შეკუმშვათა როგორც სრული, ისე არასრული სუმაციის დროს მოქმედების პოტენციალები არ ჯამდება.



სურ. 12. ერთხელობრივი შეკუმშვა, არასრული და სრული ტეტანური შეკუმშვა.

ამრიგად, თუ კუნთის ცალკეულ ბოჭკოზე ან მთლიან კუნთზე ისეთი სიხშირის რიტმული გაღიზიანებები მოქმედებენ, რომ მათი ეფექტები ჯამდება, მიიღება კუნთის ძლიერი და ხანგრძლივი შეკუმშვა, რომელსაც **ტეტანურ შეკუმშვას** ან **ტეტანუსს** უწოდებენ. მისი ამპლიტუდა, შესაძლებელია, რამდენჯერმე აღემატებოდეს მაქსიმალური სიდიდის ერთხელობრივ შეკუმშვას (სურ. 12).

ისეთი სიხშირით გაღიზიანებებისას, როდესაც ყოველი შემდეგი იმპულსი კუნთთან მოდის მოდუნების პერიოდში, მიიღება **არასრული (დაკბილული ტეტანუსი)**, ხოლო როდესაც ყოველი შემდეგი გაღიზიანება მოდის შეკუმშვის (დამოკლების პერიოდში) - **სრული (გლუვი) ტეტანუსი** (სურ. 12).

ტეტანური შეკუმშვის დროს კუნთის კუმშვადი პასუხები სუმირებულია, ხოლო მისი ელექტრული რეაქციები (მოქმედების პოტენციალები) არ ჯამდება და მათი სიხშირე შეესაბამება ტეტანუსის გამომწვევი რიტმული გაღიზიანების სიხშირეს.

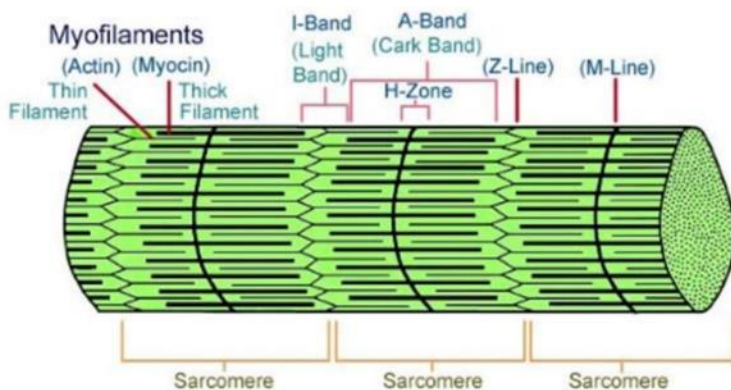
ტეტანური გაღიზიანების შეწყვეტის შემდეგ ბოჭკოები მაშინვე არ დუნდება, მათი საწყისი სიგრძე მხოლოდ გარკვეული დროის შემდეგ აღდგება. ამ მოვლენას ტეტანუსის შემდგომი ანუ ნარჩენი კონტრაქტურა ეწოდება.

კუნთის შეკუმშვის მექანიზმი.

მიოფიბრილები წარმოადგენენ კუნთის ბოჭკოს შემკუმშავ აპარატს. მათი დიამეტრი 1-2 მკმ-ია. განივზოლიან კუნთებში მიოფიბრილები განიყოფებიან თანაბრად, ერთიმეორის მიყოლებით განლაგებულ მიდამოებად (დისკოებად), რომელთაც სხვადასხვა ოპტიკური თვისებები ახასიათებთ. მათგან ზოგი **ანიზოტროპულია**, ე.ი. ორმაგი შუქმტეხობა ახასიათებთ. ჩვეულებრივ განათებაზე ისინი მუქად გამოიყურებიან, პოლარიზებულ შუქზე კი - გამჭვირვალედ გასწვრივი და გაუმჭვირვალედ - განივი მიმართულებით.

სხვა მიდამოები ჩვეულებრივ სინათლეზე ნათელი სჩანან - ისინი **იზოტროპულნი** არიან, ე.ი. ორმაგი შუქმტეხობით არ ხასიათდებიან. ანიზოტროპული მიდამოები აღინიშნება ასო A-თი, იზოტროპული კი - I-თი.

A დისკოს შუა ნაწილში არჩევენ ნათელ ზოლს (აქტინის ძაფებისგან თავისუფალ ვიწრო ზონას), I დისკოს შუა ნაწილში გადის მუქი Z ზოლი, რომელიც წარმოადგენს ნატიფ მემბრანას, რომლის ფორებში მიოფიბრილები გადიან. მონაკვეთი ორ მეზობელ Z-ზოლს შორის **სარკომერად** იწოდება. იგი ძირითადი განმეორებადი სტრუქტურაა მიოფიბრილაში (სურ. 13).



სურ. 13. მიოფიბრილის სტრუქტურა.

ჩვეულებრივ, სარკომერის სიგრძე 2-3 მკმ-ია. ამ საყრდენი სტრუქტურის (Z-ზოლის) არსებობის გამო ერთი ბოჭკოს შიგნით ცალკეული მიოფიბრილის პარალელურად განლაგებული ერთგვაროვანი დისკოები შეკუმშვის დროს ერთმანეთის მიმართ არ გადაადგილდებიან. ადამიანის კუნთის ტიპური სიგრძის ბოჭკოს (5 სმ) მიოფიბრილებში ≈ 20000 თანმიმდევრობით განლაგებული სარკომერია.

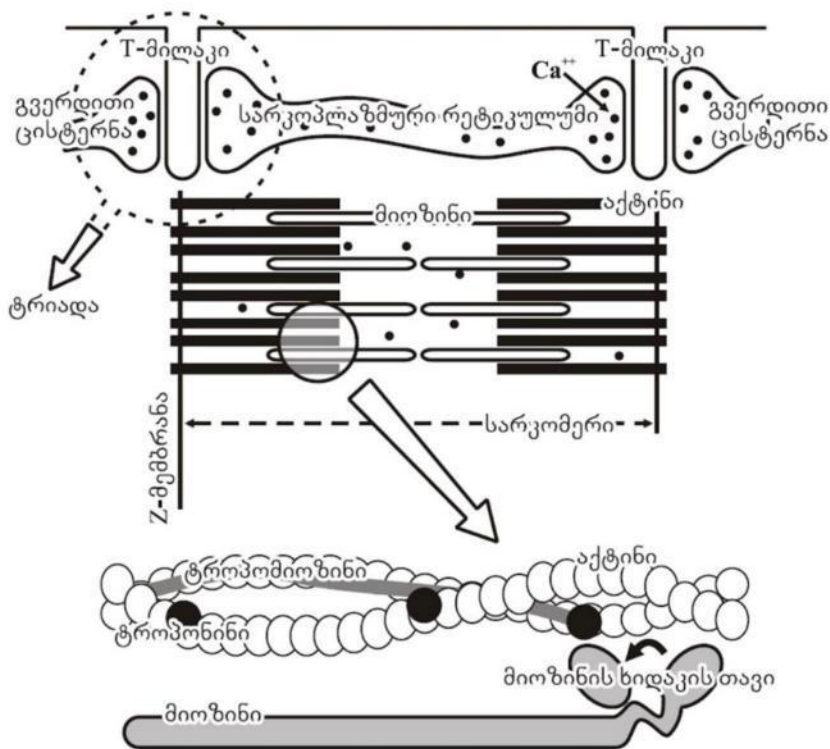
დადგინდა, რომ კუნთის ბოჭკოს თითოეული მიოფიბრილი (დაახლოებით ერთი მკმ დიამეტრით) საშუალოდ შედგება 2500 **პროტოფიბრილისაგან**, რომლებიც წარმოადგენენ კუმშვადი ცილების - **მიოზინისა** და **აქტინის** წაგრძელებულ პოლიმერიზებულ მოლეკულებს.

მიოზინის პროტოფიბრილები ან როგორც ჩვეულებრივ მათ უწოდებენ **ძაფები**, აქტინის ძაფთან შედარებით ორჯერ უფრო მსხვილია. მათი დიამეტრი 10 ნმ-ია. მოსვენებულ მდგომარეობაში კუნთის ბოჭკოს ძაფები მიოფიბრილებში ისეა განლაგებული, რომ

აქტინის წვრილი, გრძელი ძაფები თავისი ბოლოებით შედიან მიოზინის სქელი და უფრო მოკლე ძაფების შუალედებში.

მიოფიბრილების ულტრამიკროსკოპული სტრუქტურის მნიშვნელოვან კომპონენტს წარმოადგენს, აგრეთვე, მრავალრიცხოვანი **გარდიგარდმო ხიდაკები**, რომლებიც შეკუმშვისას მიოზინისა და აქტინის ძაფებს ერთმანეთთან აკავშირებს. კუნთის ბოჭკოს შეკუმშვის დროს მითითებული ძაფები არ მოკლდებიან, არამედ იწყებენ ერთმანეთის მიმართ სრიალს: აქტინის ძაფები შეიწვევიან მიოზინის ძაფებს შორის მოთავსებულ შუალედებში, რის შედეგადაც I დისკო მოკლდება, ხოლო A ინარჩუნებს თავის ზომას. ნათელი H ზოლი თითქმის ქრება, რადგან აქტინის ძაფები შეკუმშვის დროს თავისი ბოლოებით უახლოვდებიან ერთმანეთს.

სრიალის მიზეზია ცილებს - აქტინსა და მიოზინს შორის ქიმიური ურთიერთმოქმედება Ca^{2+} -სა და ადენოზინტრიფოსფორმჟავას (ატფ) თანაარსებობისას. აქ აღინიშნება თავისებური ქიმიური კბილა - ბორბალი, რომელიც თითქოსდა გადააბამს ერთი ჯგუფის ძაფებს მეორეზე. კბილანების როლს ამ პროცესში ზემოთ აღნიშნულ გარდიგარდმო ხიდაკებს მიაწერენ, რომლებიც უზრუნველყოფენ მიოზინისა და აქტინის ძაფების აქტიური ცენტრების ურთიერთმოქმედებას (სურ. 14).



სურ. 14. კუნთის შეკუმშვის მექანიზმი.

ლიტერატურა:

1. სანიკიძე თ., ანთია რ. - სამედიცინო ფიზიკა და ბიოფიზიკა. ტ. 1, ტეზუსი, თბილისი, 2016.
2. კალანდაძე ლ. - ლექციების კურსი სამედიცინო ფიზიკაში. ბათუმი, 2013.
3. ციბაძე ა. - სამედიცინო ფიზიკა და ბიოფიზიკა. თსსუ, თბილისი, 2007.
4. <https://ka.khanacademy.org/science/biology/membranes-and-transport>.