

# DOCUMENTA BIOCHIMICA ET BIOPHYSICA

Formler - Fysiske konstanter - Talstørrelser

4. udgave, september 2000

Cellebiologisk kursus  
Det sundhedsvidenskabelige fakultet  
Københavns Universitet

Forord til 2. udgave

Biofysik (almen fysiologi) i det cellebiologiske kursus indgik tidligere som emnegruppe 1 i fysiologiundervisningen. I undervisningen inden for fysiologi fandt man det hensigtsmæssigt at udarbejde et hæfte (Documenta physiologica) med formler, fysiske konstanter og talstørrelser. Hæftet tjener som en vejledning under studiet og udleveres i en udgave med visse udeladelser, som forventes indlært, ved eksamen.

I det cellebiologiske kursus har vi fundet det naturligt, at studenterne gives samme mulighed for at have et mindre opslagsværk til hjælp under læsningen og under eksamen. I lighed med Documenta physiologica er visse afsnit og formler i nærværende hæfte markerede for at angive, at tekst og formler betragtes som huskestof, der ikke indgår i den udgave, som udleveres til eksamen. *Den markerede tekst er skrevet med denne skrifttype, og formlerne er markeret (\*)*. Den øvrige tekst, der udleveres til eksamen er skrevet med denne skrifttype.

Afsnittet vedrørende emnegruppe 1 (biofysik, almen fysiologi) fra Documenta physiologica ligger til grund for afsnittet om biofysik i dette hæfte. Visse afsnit, som i Documenta physiologica var medtaget for at komplettere pensum, er dog udeladt eller skrevet om. Afsnittene indgår nu i noterne og/eller lærebogen.

I undervisningen i biokemi har man hidtil udleveret en formelsamling. Denne formelsamling samt mere materiale, der ikke indgår som huskestof, er inkluderet i dette hæfte.

Forord til 3. udgave

I den foreliggende, 3. udgave er der kun foretaget mindre rettelser af typografiske fejl.

11. marts 1993

Medicinsk Fysiologisk Institut  
De biokemiske institutter

Forord til fjerde udgave

Denne udgave er en lettere modificeret version af 3. udgave med henblik på at lave en version, der kan lægges på institutternes hjemmeside og udskrives derfra. Som tidligere vil der være afsnit i denne udgave, som ikke er medtaget i den udgave, der udleveres til brug ved eksamen.

*De afsnit, som ikke er medtaget i eksamenseksemplaret er fortsat skrevet i kursiv, og de er desuden indrammet i denne udgave (som teksten i dette afsnit). Formler, som ikke medtages i eksamenseksemplaret, er ligeledes skrevet i kursiv og indrammet, men er ikke længere markeret med (\*).*

September 2000

Medicinsk Fysiologisk Institut  
De biokemiske institutter

**BIOKEMI**

1. 
$$T = \frac{I}{I_0}$$

T er transmissionen, I er intensiteten af det transmitterede lys og  $I_0$  er intensiteten af det indfaldende lys.

2. 
$$A \text{ (eller E)} = \epsilon \cdot c \cdot l$$

A (eller E) er absorbansen (extinktionen),  $\epsilon$  er den molære absorptionskoefficient (extinktionskoefficient) i  $M^{-1} \cdot cm^{-1}$ , c den molære koncentration, og l er lysvejen i cm.

3. 
$$A \text{ (eller E)} = \log \frac{I_0}{I} = -\log T$$

A (eller E), T, I og  $I_0$  er defineret som ovenfor.

4. 
$$A_{X+Y} = A_X + A_Y$$

$A_{X+Y}$  er absorbansen (extinktionen) for en blanding af X og Y,  $A_X$  er absorbansen (extinktionen) for X, og  $A_Y$  er absorbansen (extinktionen) for Y.

5. 
$$pH = -\log(H^+)$$

( $H^+$ ) er den molære hydrogenionkoncentration (egentlig aktivitet).

6. 
$$pK = -\log K_A$$

$K_A$  er ligevægtskonstanten for reaktionen  $HA \rightleftharpoons H^+ + A^-$

7. 
$$pH = pK_A + \log \frac{[\text{protonacceptor}]}{[\text{protondonor}]}$$

8. 
$$pI = \frac{pK_1 + pK_2}{2}$$

pI er det isoelektriske pH, og  $pK_1$  og  $pK_2$  er  $pK_A$  for protolyserbare grupper.

9. 
$$K'_{eq} = \frac{(C) \cdot (D)}{(A) \cdot (B)}$$

for reaktionen  $A + B \rightleftharpoons C + D$ .  $K'_{eq}$  er en konstant (pH 7,0 og 25 °C) og (A), (B), (C) og (D) er de molære koncentrationer ved ligevægt.

10. 
$$\Delta G^{o'} = -2,303 \cdot R \cdot T \cdot \log K'_{eq}$$

$\Delta G^{o'}$  er ændringen i standard fri energi ved pH 7,0. R er gaskonstanten ( $1,987 \cdot 10^{-3} \text{ kcal} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{grad}^{-1}$  eller  $8,314 \text{ Joule} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{grad}^{-1}$ ), og T er den absolutte temperatur = °C + 273.

11. 
$$\Delta G = \Delta G^{o'} + R \cdot T \cdot \ln \frac{(C) \cdot (D)}{(A) \cdot (B)}$$

for reaktionen  $A + B \rightleftharpoons C + D$ , hvor  $\Delta G$  er ændringen i fri energi og  $G^{o'}$ , R og T er defineret som ovenfor.

12. 
$$\Delta G_{total}^{o'} = \Delta G_A^{o'} + \Delta G_B^{o'} + \Delta G_C^{o'} + \dots$$

hvor  $\Delta G_{total}^{o'}$  er den samlede ændring i standard fri energi ved pH 7 af de koblede reaktioner A, B, C ....

**The Genetic Code**

1st position (5' end)	2nd position				3rd position (3' end)
↓	U	C	A	G	↓
U	Phe Phe Leu Leu	Ser Ser Ser Ser	Tyr Tyr STOP STOP	Cys Cys STOP Trp	U C A G
C	Leu Leu Leu Leu	Pro Pro Pro Pro	His His Gln Gln	Arg Arg Arg Arg	U C A G
A	Ile Ile Ile Met	Thr Thr Thr Thr	Asn Asn Lys Lys	Ser Ser Arg Arg	U C A G
G	Val Val Val Val	Ala Ala Ala Ala	Asp Asp Glu Glu	Gly Gly Gly Gly	U C A G

**BIOFYSIK (ALMEN FYSIOLOGI)**

**1. ENHEDER I SI-SYSTEMET**

**1.1. Decimale multipla af SI-enheder dannes ved hjælp af forstavelser**

Multiplikationsfaktor	Forstavelse	Symbol	Eksempler på omregninger
$10^{12}$	tera	T	
$10^9$	giga	G	$1 \text{ cm}^3 = (10^{-2} \text{ m})^3 = 10^{-6} \text{ m}^3$
$10^6$	mega	M	$1 \mu\text{s}^{-1} = (10^{-6} \text{ s})^{-1} = 10^6 \text{ s}^{-1}$
$10^3$	kilo	k	$1 \text{ mm}^2 \cdot \text{s}^{-1} = (10^{-3} \text{ m})^2 \cdot \text{s}^{-1} = 10^{-6} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$
$10^2$	hekto	h	Sammensatte forstavelser bruges ikke.
10	deca	da	Fx skrives nm (nanometer) i stedet for mµm.
$10^{-1}$	deci	d	
$10^{-2}$	centi	c	
$10^{-3}$	milli	m	
$10^{-6}$	mikro	µ	
$10^{-9}$	nano	n	
$10^{-12}$	pico	p	
$10^{-15}$	femto	f	
$10^{-18}$	atto	a	

### 1.2. Grundenheder i SI-systemet

Størrelse	Navn	Symbol
Længde	meter	m
Masse	kilogram	kg
Tid	sekund	s
Elektrisk strømstyrke	ampere	A
Temperatur	kelvin	K
Stofmængde	mol	mol
Lysstyrke	candela	cd

### 1.3. Nogle afledede enheder i SI-systemet

Størrelse	Navn	Symbol	Dimension
Kraft	newton	N	$\text{kg} \cdot \text{m} \cdot \text{s}^{-2}$
Energi, arbejde	joule	J	$\text{kg} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-2} = \text{N} \cdot \text{m} = \text{V} \cdot \text{C}$
Effekt	watt	W	$\text{J} \cdot \text{s}^{-1} = \text{V} \cdot \text{A}$
Tryk	pascal	Pa	$\text{N} \cdot \text{m}^{-2}$
Frekvens	hertz	Hz	$\text{s}^{-1}$
Elektrisk ladning	coulomb	C	$\text{A} \cdot \text{s}$
Elektrisk potential	volt	V	$\text{kg} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-3} \cdot \text{A}^{-1} = \text{J} \cdot \text{C}^{-1}$
Potentialforskel	volt	V	$\text{kg} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-3} \cdot \text{A}^{-1} = \text{J} \cdot \text{C}^{-1}$
Elektromotorisk kraft	volt	V	$\text{kg} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-3} \cdot \text{A}^{-1} = \text{J} \cdot \text{C}^{-1}$
Elektrisk modstand	ohm	$\Omega$	$\text{V} \cdot \text{A}^{-1}$
Elektrisk ledningsevne (konduktans)	siemens	S	$\Omega^{-1} = \text{V}^{-1} \cdot \text{A}$
Elektrisk kapacitet	farad	F	$\text{C} \cdot \text{V}^{-1}$

### 1.4. Andre enheders sammenhæng med SI-enhederne

Størrelse	Navn	Symbol	Dimension
Volumen	liter	l	$10^{-3} \text{ m}^3 = 1 \text{ dm}^3 = 10^3 \text{ cm}^3$
Tryk	atmosfære	atm	101325 Pa
Tryk	mm Hg	Torr	1/760 atm = 133,3 Pa
Kraft	dyn	dyn	$10^{-5} \text{ N}$
Kraft	kilogram-kraft	kf	9,81 N
Energi	kalorie	cal	4,1868 J
Energi	erg	erg	$10^{-7} \text{ J}$
Energi	liter-atmosfære	l · atm	101,3 J
Energi	elektronvolt	ev	$1,602 \cdot 10^{-19} \text{ J}$
Osmotisk koncentration	osmol	Osm*	

\*Osm =  $\Delta T/1,86$ , hvor  $\Delta T$  er opløsningens frysepunktsdepression

### 1.5. Symboler for nogle størrelser, der anvendes inden for biofysik

Navn	Symbol	Dimension
Mobilitet	B	$\text{m} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{N}^{-1}$
Diffusionskoefficient	D	$\text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$
Elektrisk potential	$\Psi$	V
Elektrisk potentialdifferens	$V = \Psi^{(1)} - \Psi^{(2)}$	V
Elektrisk felt	$E = -\frac{d\Psi}{dx}$	$\text{V} \cdot \text{m}^{-1}$
Permeabilitetskoefficient	$P = D \cdot (\Delta x)^{-1}$	$\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$
Fluks	J	$\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
Stofkoncentration	C (M = molær)	$\text{mol} \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{mol} \cdot \text{dm}^{-3}$
Antal elementarladninger pr. dissocieret molekyle (regnet med fortegn, dvs. positiv for kationer, negativ for anioner)	z	helt tal
Isotonisk forkortningshastighed	v	$\text{m} \cdot \text{s}^{-1}, \text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$
Isotonisk belastning	P	N
Maksimal tetanisk kraft	$P_0$	N

## 2. FYSISKE KONSTANTER

Navn	Symbol	Værdi	Dimension
Avogadros konstant	$N_A$	$6,023 \cdot 10^{23}$	molekyler $\cdot$ mol <sup>-1</sup>
Gaskonstanten	R	8,314	J $\cdot$ K <sup>-1</sup> $\cdot$ mol <sup>-1</sup>
		1,987	cal $\cdot$ K <sup>-1</sup> $\cdot$ mol <sup>-1</sup>
Boltzmanns konstant	$k = R \cdot N_A^{-1}$	$1,38 \cdot 10^{-23}$	J $\cdot$ K <sup>-1</sup>
Faradays konstant	F	96492	C pr. mol monovalent ion
Elementarladningen	$q_e = F \cdot N_A^{-1}$	$1,60 \cdot 10^{-19}$	C pr. univalent molekyle
Standard tyngdeacceleration	g	9,81	m $\cdot$ s <sup>-2</sup>
Molekylære frysepunktsdepression		1,86	K pr. mol udissocieret stof pr. liter (ideal opløsning)

## 3. STOFTRANSPORT

### 3.1. Migration og diffusion

#### 3.1.1. Transportligningen

Stofmængden  $J$ , som pr. tidsenhed passerer en arealenhed anbragt vinkelret på transportretningen (fluks, transportstrømtæthed) er givet ved

$$J = v \cdot C = B \cdot C \cdot f \quad \text{stofmængde} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$$

hvor  $v (= b \cdot f)$  er den stationære hastighed af de transporterede partikler,  $B$  disses mekaniske mobilitet og  $f$  er kraften, der virker på hver enkelt partikel. Stofmængden er bestemt ved koncentrationsmålet  $C$  (fx antal molekyler pr. m<sup>3</sup>, kg stof pr. m<sup>3</sup>, mol pr. m<sup>3</sup> etc.). Mængden  $S$ , som pr. tidsenhed passerer vinkelret på arealet  $A$ , er derfor

$$S = A \cdot J \quad \text{stofmængde} \cdot \text{s}^{-1}$$

#### 3.1.2. Fick's lov for diffusion

$$J = -D \cdot \frac{dc}{dx} \quad \text{stofmængde} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$$

hvor  $D$  er stoffets diffusionskoefficient. For de fleste små molekyler og ioner er  $D$  for diffusion i vandig opløsning af størrelsesordenen  $10^{-9} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-1} = 10^{-5} \text{ cm}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ .

#### 3.1.3. Diffusionskoefficienten

$D = k \cdot T \cdot B$  (Einstein-relationen);  $k$  er Boltzmann's konstant,  $T$  den absolutte temperatur.

$D = \frac{\langle s^2 \rangle}{2t}$  (Einstein-Smoluckowski ligningen), hvor  $\langle s^2 \rangle$  er middelværdien af de enkelte forskydningers kvadrater

til tiden  $t$ ;  $\bar{s} = \sqrt{\langle s^2 \rangle}$  er mål for middelforskydningen til et givet tidspunkt,  $t$ .

#### 3.1.4. Transport ved samtidig migration og diffusion

Nernst-Planck ligningerne for elektrodifffusion:

$$J_+ = -B_+ \cdot C_+ \left\{ \frac{kT}{C_+} \frac{dC_+}{dx} + z_+ q_e \frac{d\Psi}{dx} \right\}$$

$$J_- = -B_- \cdot C_- \left\{ \frac{kT}{C_-} \frac{dC_-}{dx} + |z_-| q_e \frac{d\Psi}{dx} \right\}$$

#### 3.1.5. Permeabilitetskoefficienten

$$P = \frac{\alpha D}{h} = \frac{\alpha kTB}{h} \quad \text{m} \cdot \text{s}^{-1}$$

hvor  $\alpha$  er fordelingskoefficienten for det transporterede stof mellem membranen og de to omgivende medier, og  $h$  er membrantykkelsen. Fick's lov for stoftransport gennem en membran ved diffusion i retningen  $i \rightarrow o$ :

$$J = -P \cdot [C^{(o)} - C^{(i)}] = P \cdot [C^{(i)} - C^{(o)}]$$

### 3.2. Ligevægtsfordeling af ioner over en selektivt permeabel membran

Membranpotentialet kan ved ligevægt over en selektivt permeabel membran beregnes ved hjælp af Nernst ligning:

$$V_m = \psi^{(1)} - \psi^{(2)} = \frac{RT}{zF} \ln \frac{C^{(2)}}{C^{(1)}} \quad \text{volt}$$

hvor  $C^{(1)}$  og  $C^{(2)}$  er koncentrationerne af den permeerende ion i de to faser, der adskilles af membranen.

Bemærk at følgende - principielt forskellige - forhold kan vurderes ved hjælp af Nernst ligning:

- Membranpotentialet ( $\psi^{(1)} - \psi^{(2)}$ ) såfremt den permeerende ion er i ligevægt mellem de to faser (nettostrømmen  $J = 0$ ).
- Såfremt der ikke er ligevægt i systemet, kan det beregnes ved hjælp af ligningen, hvilken potentialforskel, der skal etableres mellem de to faser for at opnå ligevægt for den permeerende ion ved de givne koncentrationer  $C^{(1)}$  og  $C^{(2)}$ . Dette potential, der kaldes ionens ligevægtpotential, kan altså afvige fra membranpotentialet. Den potentialforskel, der skal etableres for at opnå ligevægt, skal netop være så stor, at nettofluksen  $J = 0$ .

Det vil være undtagelsen, at potentialdifferensen mellem en celle og dens omgivelser kan udtrykkes ved Nernst ligning. Ligevægtpotentialet for en ion kan derimod altid beregnes af ligningen, når koncentrationerne i cellens og omgivelsernes vandfase er kendte.

### 3.3. Diffusionspotential

Er membranen ikke ideelt selektivt permeabel for enten an- eller kationer således, at begge iontyper kan permeere membranen, opstår der et diffusionspotential, såfremt de to ioners bevægeligheder ( $B_+$  og  $B_-$ ) er forskellige.

### 3.4. Osmose

En opløsnings osmotiske tryk, frysepunktsdepression, damptryksnedsættelse og kogepunktsforhøjelse er de kolligative egenskaber ved opløsningen, som alle er et mål for aktiviteten af opløsningsmidlet (sædvanligvis vand). En opløsnings osmotiske tryk manifesterer sig først, når opløsningen bringes i kontakt med det rene opløsningsmiddel gennem en membran, som er selektivt permeabel kun for opløsningsmidlet.

For tynde ideale opløsninger gælder van't Hoff's formel for det osmotiske tryk som en første ordens tilnærmelse

$$\Pi = R \cdot T \cdot C$$

hvor  $\Pi$  opløsningens osmotiske tryk. Trykenheden afhænger af de enheder for  $R$ , der anvendes. For en 1 molær opløsning af en anelektrolyt ved 0 °C har man således

$$\begin{aligned} \Pi &= (8,314 \text{ J} \cdot \text{K}^{-1} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot (273 \text{ K}) \cdot (10^3 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-3})) \\ &= 2,27 \cdot 10^6 \text{ Pa} \\ &= 2,27 \cdot 10^6 \cdot (9,87 \cdot 10^{-6} \text{ atm}) = 22,4 \text{ atm} \end{aligned}$$

idet 1 Pa = 1/101325 atm = 9,87 · 10<sup>-6</sup> atm.

Størrelsen af det osmotiske tryk er primært bestemt af antallet af opløste partikler pr. volumenenhed og i mindre grad af opløste partiklers særlige egenskaber.

En opløsning med osmolaliteten 1,0 har en frysepunktsdepression på 1,86 K.

Adjektiverne isoosmotisk, hypoosmotisk og hyperosmotisk anvendes til at karakterisere, at en opløsning har samme, lavere eller højere osmotisk tryk (frysepunktsdepression) end en given referenceopløsning.

Adjektiverne isoton, hypoton og hypertont anvendes for at karakterisere, om en normal celle vil ændre volumen (på grund af en osmotisk betinget nettobevægelse af vand), hvis cellen suspenderes i opløsningen.

Vandtransport ved filtration og osmose gennem en ideel semipermeabel membran:

$$\text{Filtration: } J_{\text{H}_2\text{O}} = -K_F [P^{(2)} - P^{(1)}]; \quad \Delta C_s = C^{(2)} - C^{(1)} = 0$$

$$\text{Osmose: } J_{\text{H}_2\text{O}} = -K_F \cdot RT \cdot \Delta C_s; \quad P^{(2)} + P^{(1)} = 0$$

hvor  $C^{(1)}$  og  $C^{(2)}$  koncentrationerne af opløst stof i de to omgivende faser, og hvor  $P^{(1)}$  og  $P^{(2)}$  er trykket i disse.  $K_F$  er filtrationskoefficienten som karakteriserer membranens gennemtrængelighed for vand drevet af en trykgradient både ved filtration og ved osmose.

### 3.5. Donnanfordeling af monovalente ioner, der kan permeere en membran

En donnanfordeling indtræder, når to elektrolytopløsninger, hvoraf den ene indeholder en makroion, bringes i kontakt med hinanden gennem en semipermeabel membran, som kun er impermeabel for makroionen (f.eks. proteinmolekyler). Ved ligevægt har hver kation (+) og anion (-), som kan permeere membranen, fordelt sig mellem de to faser (1) og (2) i overensstemmelse med nedenstående formel

eller

$$C_+^{(1)} \cdot C_-^{(1)} = C_+^{(2)} \cdot C_-^{(2)}$$

$$\frac{C_+^{(1)}}{C_+^{(2)}} = \frac{C_-^{(2)}}{C_-^{(1)}}$$

Ved ligevægt findes der en potentialforskel over membranen (Donnan-potentialet), hvis størrelse kan beregnes ud fra Nernst' ligning.

Tilstedeværelsen i den ene fase af en makroion, der ikke kan permeere membranen, medfører, at ligevægt ikke kan etableres, med mindre der etableres et overtryk (kolloid-osmotisk tryk) på den fase, der indeholder makroionen.

## 4. NERVEFYSIOLOGI

### 4.1. Perifere nerver

Nervemembranens tykkelse er af samme størrelsesorden som de fleste cellemembraner hos dyr,  $0,5-1 \cdot 10^{-8} \text{ m} = 5-10 \text{ nm}$  (50-100 Å).

Membrankapaciteten,  $C_m$ , (udtrykt pr.  $\text{m}^2$  membran) er ca.  $10^{-2} \text{ F} \cdot \text{m}^{-2} = 1 \mu\text{F} \cdot \text{cm}^{-2}$ .

Membranmodstanden,  $R_m$ , er den elektriske modstand af en arealenhed nervemembran. Den hvilende nerves membranmodstand (blækspruttens kæmpeaxon) er ca.  $0,1 \Omega \cdot \text{m}^2 = 1000 \Omega \cdot \text{cm}^2$ . Ledningsevnen (konduktansen)  $G_m = R_m^{-1}$  er derfor ca.  $10 \text{ S} \cdot \text{m}^{-2} = 1 \text{ mS} \cdot \text{cm}^{-2}$  ( $= 1 \text{ mmho} \cdot \text{cm}^{-2}$ ). Den exciterede membrans samlede konduktans øges indtil ca. 40 gange værdien i hvile. Konduktansen for  $\text{Na}^+$  øges under excitationen forbigående til ca. 500 gange (den meget lave) hvileværdi ( $0,04 \text{ mmho} \cdot \text{cm}^{-2}$ ).

Den specifikke resistans,  $\rho_i$ , af axoplasma er af størrelsesordenen  $1-3 \Omega \cdot \text{m}$  eller svarende til  $100-300 \Omega \cdot \text{cm}$ .

Hvilemembranpotentialet,  $V_m = \psi^{(i)} - \psi^{(o)} = \text{ca. } -70 \text{ mV}$ , hvor  $\psi^{(i)}$  og  $\psi^{(o)}$  er det elektriske potential i henholdsvis axoplasma og yderfasen (interstitiel væske, havvand). Transmembran potentialmåling er mulig på kæmpeaxoner ved hjælp af mikroelektrodeteknik. Målinger på nerveceller i CNS hos pattedyr har givet membranpotentialer af samme størrelse ( $-70 \text{ mV}$ ).

I den hvilende blækspruttenerve er forholdet mellem permeabiliteten af  $\text{K}^+$ ,  $\text{Cl}^-$  og  $\text{Na}^+ = 1 : 0,5 : 0,025$ .

Membrankonduktansen,  $G_j$ , for en ion af typen  $j$  er defineret ved

$$I_j = G_j \cdot (V_m - V_j^{eq})$$

hvor  $I_j$  er den transmembrane strøm pr. arealenhed, båret af iontypen  $j$ , og hvor  $V_j^{eq}$  er ligevægtspotentialet over membranen for denne iontype.

Aktionspotentialets amplitude målt transmembranalt er  $100-120 \text{ mV}$  og varer ca.  $1 \text{ ms}$ .

Tærskelirritamentet er den laveste irritamentstyrke, som under de givne betingelser kan udløse en nerveimpuls.

Tærskelpotentialet er det  $V_m$ , hvor et aktionspotential udløses.

Irritabilitetsændringer i umiddelbar tilslutning til stimulationen: a) irritamentstyrker mindre end tærskelirritamentet fremkalder i det stimulerede membranområde en fase med forbigående forøget irritabilitet; b) med irritamentstyrker større end tærskelirritamentet gennemløber det aktiverede membranområde følgende forbigående irritabilitetsændringer: først er membranen inexcitabel (den absolut refraktære periode), dernæst en fase, hvor irritabiliteten gradvis tiltager mod udgangsværdien (den relativt refraktære periode).

Refraktærperiode i  $\alpha$ -tråde fra n. ischiadicus hos frø har en absolut refraktær periode på ca.  $1 \text{ ms}$  og relativ refraktær periode på  $3-4 \text{ ms}$ .

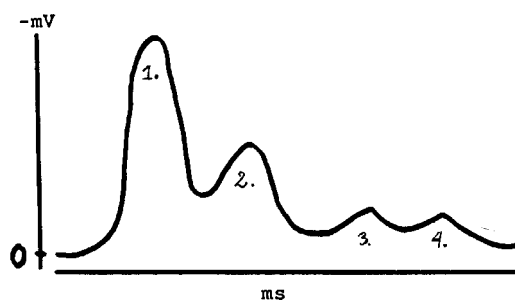
Rheobase er tærskelirritamentet for et "rektangulært" strømstød af vilkårlig lang (uendelig) varighed.

Chronaxi er varighed af det tærskelirritament, hvis styrke er lig med den dobbelte rheobase.

Nerveledningshastighed er bl.a. bestemt af axonernes diameter, myelinbeklædning og temperaturen.

A-fibre:

1.  $\alpha$  Tråde fra proprioreceptorer og somatiske, motoriske tråde:  
 $12-20 \mu\text{m}$ ,  $70-120 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$
2.  $\beta$  Tråde for berøring og tryk:  
 $5-12 \mu\text{m}$ ,  $30-70 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$
3.  $\gamma$  Motoriske tråde til muskulatur:  
 $3-6 \mu\text{m}$ ,  $15-30 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$
4.  $\delta$  Tråde for smerter og temperatur:  
 $2-5 \mu\text{m}$ , ca.  $10 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$



B-fibre: Præganglionære sympatiske tråde:  $<3 \mu\text{m}$ ,  $3-5 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ .

C-fibre: Postganglionære og afferente autonome tråde:  $0,3-1,3 \mu\text{m}$ ;  $0,6-2,3 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ .

#### 4.2. Synaptisk transmission

Den synaptiske spalte (afstanden fra det præsynaptiske til det postsynaptiske membrankompleks) er sædvanligvis  $2-5 \cdot 10^{-8} \text{ m}$  ( $= 200-500 \text{ \AA}$ ), men værdier ned til  $1 \cdot 10^{-8} \text{ m}$  er målt.

Den synaptiske forsinkelse er tiden, der forløber fra ankomsten af nerveimpulsen til den præsynaptiske terminal, indtil en potentialændring over den postsynaptiske membran netop kan registreres. Den postsynaptiske responstid er tiden herefter indtil tidspunktet for etableringen af et aktionspotential (klarest defineret ved den neuromuskulære transmission). Begge tider er ca.  $0,5-1 \text{ ms}$ .

Ved den neuromuskulære synapse (motoriske endeplade) er varigheden af endepladepotentialet ca.  $15 \text{ ms}$ . I interneuronale synapser varer de synaptiske potentialer fra få ms til flere hundrede ms.

*Frigørelse af excitatorisk transmitter fremkalder en samtidig forøgelse af membranens konduktans for  $\text{Na}^+$  og  $\text{K}^+$ , hvilket fører til en depolarisering af membranen. For at denne skal resultere i et propageret aktionspotential, kræves der fx ved den motoriske endeplade en depolarisering på  $30-40 \text{ mV}$ .*

*Nerveimpulser i hæmmende tråde fremkalder en frigørelse af inhibitorisk transmitter fra det præsynaptiske membrankompleks, som øger den postsynaptiske membrans konduktans for  $\text{K}^+$  eller  $\text{Cl}^-$ . Denne konduktansforøgelse fører til en stabilisering af membranpotentialet omkring ca.  $-70 \text{ mV}$  eller til en hyperpolarisation til ca.  $-80 \text{ mV}$ : det inhibitoriske postsynaptiske potential (IPSP).*

*Et enkelt neuron kan indgå i fra få hundrede op til ca.  $100.000$  synapser (Purkinje-celler). Integration og sortering af indkommende signaler sker ved samspillet mellem excitatoriske og inhibitoriske synapser (summation).*

### 5. MUSKELFYSIOLOGI

Nedenstående data gælder for tværstribet muskulatur fra frø ved ca.  $20 \text{ }^\circ\text{C}$ :

#### 5.1. Strukturelle forhold

Fiberdiameter		10 – 100	$\mu\text{m}$
Fibrildiameter		1 – 2	$\mu\text{m}$
Sarkomerlængde i slap tilstand	ca.	2,2	$\mu\text{m}$
Længde af A-filamenter		1,5	$\mu\text{m}$
Længde af I-filamenter målt fra Z-linien		1,0	$\mu\text{m}$

#### 5.2. Elektriske forhold

Membranpotential i hvile, $V_m = \psi^{(i)} - \psi^{(o)}$		$-90 - -95$	$\text{mV}$
Aktionspotentialets amplitude		$110 - 130$	$\text{mV}$
Varighed af spidspotential	ca.	2	$\text{ms}$
Varighed af "halen" (repolarisationen fra ca. $-70 \text{ mV}$ til $V_m$ )		$15 - 40$	$\text{ms}$
Tærskelpotential for udløsning af aktionspotential	ca.	$-60$	$\text{mV}$
Tærskelpotential for aktivering af kontraktile system	ca.	$-55$	$\text{mV}$

#### 5.3. Mekaniske egenskaber

Den isometriske enkeltkontraktion har en latenstid på  $2-5 \text{ ms}$ . Kontraktionens varighed er  $100-200 \text{ ms}$ , og maksimum for kraftudviklingen nås efter  $20-40 \text{ ms}$ .

En glat isometrisk tetanisk kontraktion kræver en stimulationsfrekvens på  $80-100 \text{ Hz}$ .

Den maksimale, isometriske kontraktionskraft pr. enhed tværsnitsareal er  $30-60 \text{ N} \cdot \text{cm}^{-2}$ . Ved isotonisk kontraktion kan den funktionelle sammenhæng mellem den initiale forkortningshastighed,  $v$ , og belastningen,  $P$ , beskrives ved Hill's formel:

$$(P + a) \cdot v = (P_0 - P) \cdot b$$

hvor  $a$  og  $b$  er konstanter.  $P_0$  er den isometriske tetaniske kraft ( $v = 0$ ) ved den pågældende længde. Den maksimale forkortningshastighed (svarende til belastningen  $P = 0$ ) er af størrelsesordenen  $10 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1} = 0,1 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ .