DOI: https://doi.org/10.30898/1684-1719.2026.10.6

УДК: 577.352.26

Релаксационные процессы при поляризации бислойных липидных мембран

А.В. Валиев[1], И.В. Таранов[2], Е.Д. Борисова[1], Е.Ю. Смирнова[1], А.Д. Старостин[3], В.А. Черепенин[2], А.А. Аносов[1,2]

[1]Первый МГМУ им. И.М. Сеченова Минздрава России (Сеченовский Университет), Россия, Москва

[2]ИРЭ им. В.А. Котельникова РАН, Россия, Москва

[3]Национальный исследовательский ядерный университет «МИФИ», Россия, Москва

Статья поступила в редакцию 13 октября 2026 г.

Аннотация. Исследовано влияние релаксационных процессов в бислойных липидных мембранах (БЛМ) на результаты определения их электропроводности в режимах постоянного и переменного треугольного напряжения (частота 0,5 Гц). Эксперименты выполнены на 59 БЛМ, сформированных из азолектина и дифитаноилфосфатидилхолина (ДФФХ) в водных растворах KCl (5 и 100 мМ) с использованием хлорсеребряных электродов (Ag/AgCl). Установлено, что проводимость БЛМ, измеренная при циклическом изменении потенциала, систематически превышает значения, полученные в условиях постоянного напряжения. Выявленные различия интерпретированы в рамках модели существования как минимум двух типов релаксационных процессов с характерными временами порядка 20-35 мс и нескольких секунд. Предложена эквивалентная электрическая схема БЛМ с разделением общей емкости структуры на две компоненты, каждая из которых характеризуется собственным временем релаксации. Обнаружены также медленные релаксационные процессы

с временами порядка десятков секунд. Сделан вывод, что пренебрежение низкочастотными релаксационными эффектами приводит к систематической ошибке при оценке проводимости БЛМ методом треугольного напряжения.

Ключевые слова: бислойные липидные мембраны (БЛМ), проводимость мембраны, релаксационные процессы, поляризация мембраны, треугольное напряжение, емкость мембраны, азолектин, ДФФХ, электроды Ag/AgCl

Финансирование: Работа выполнена за счет гранта Российского научного фонда № 23-12-00125-П, https://rscf.ru/project/23-12-00125-П/

Автор для переписки: Таранов Игорь Владимирович, i.v.t@bk.ru

Введение

Изменение поляризации плазматических мембран возбудимых клеток является фундаментальным этапом генерации и проведения нервного импульса. Характерное время релаксации мембранных структур в процессах деполяризации и реполяризации, как правило, не превышает нескольких миллисекунд. Для детального изучения физико-химических закономерностей поляризации биологических мембран широко применяются модельные бислойные липидные мембраны (БЛМ), исследование электрофизических свойств которых представляет и самостоятельный интерес.

Экспериментальные данные свидетельствуют о том, что времена релаксации модельных липидных бислоев варьируют в широком диапазоне – от микросекунд до десятков секунд. При анализе релаксационных явлений традиционно рассматривают квадратичную зависимость емкости мембраны от приложенного напряжения. Так, в работе [1] были выявлены три кинетические стадии релаксации с характерными временами порядка 5 мс, 0,5 с и 5 с. Ранее в работе [2] было экспериментально продемонстрировано, что индуцированное потенциалом приращение емкости БЛМ происходит в широком временном интервале и не описывается моноэкспоненциальной функцией, при этом основное изменение емкости завершается в течение 200 мс. Релаксационные электрострикционные

эффекты с постоянными времени от 2 до 50 мс были зарегистрированы также в работе [3].

В то же время природа субмиллисекундных процессов остается предметом дискуссии. В частности, авторы работы [4] связывали быстрые релаксационные процессы длительностью 20-60 мкс не с макроскопической электрострикцией бислоя, а с его локальными тепловыми флуктуациями. Позднее было показано, что время релаксации пропорционально теплоемкости липидного матрикса [5,6]. При этом кинетические параметры существенно зависят от геометрии и состава системы: время релаксации в многослойных структурах дипальмитоилфосфатидилхолина (ДПФХ) составляло около 30 с, в больших однослойных везикулах ДПФХ – 1-2 с, а в препаратах легочного сурфактанта – порядка 100 мс.

В недавнем исследовании релаксационных явлений в модельных и биологических мембранах [7] авторы выделили три ключевых процесса:

- быстрая перезарядка геометрической емкости конденсатора в растворе электролита, лимитируемая сопротивлением водной фазы;
- структурные перестройки в бислое, обусловленные индуцированным напряжением изменением емкости;
- медленное изменение спонтанной поляризации мембраны, связанное с переориентацией полярных головок липидов или локальными изменениями кривизны бислоя.

Релаксация БЛМ может быть формально описана посредством введения эффективного сопротивления доступа, учитывающего как омическое сопротивление электролита, так и задержку поляризации структуры, обусловленную вязкостью углеводородного ядра бислоя и растворителя. В работе [8] предложен подход, основанный на разделении общей емкости мембраны на компоненты с различными характерными временами релаксации; данная теоретическая модель использована в настоящем исследовании.

Для определения электропроводности БЛМ традиционно применяют методы измерения при постоянном потенциале, а также в режиме переменного

треугольного напряжения, когда проводимость рассчитывают как отношение приращения тока к вызвавшему его изменению потенциала (при условии завершения переходных процессов). Известно, что в низкочастотной области, в частности при 0,1-10 Гц, собственная проводимость липидного бислоя не зависит от частоты и остается постоянной величиной [9]. Однако на частотах ниже 1 Гц на результаты измерений начинает существенно влиять околоэлектродная поляризация, способная вызывать ложное занижение регистрируемой величины проводимости. Во избежание возникновения артефактов поляризации в экспериментах целесообразно использовать неполяризующиеся хлорсеребряные электроды (Ag/AgCl).

Несмотря на обилие данных о релаксационных свойствах БЛМ, кинетика этих процессов в низкочастотном диапазоне при динамическом изменении потенциала изучена недостаточно, что затрудняет корректную интерпретацию результатов вольтамперометрических измерений.

Цель настоящей работы – количественная оценка влияния релаксационных процессов в липидном бислое на результаты определения проводимости БЛМ в режимах постоянного и переменного треугольного напряжения при частотах сканирования менее 1 Гц.

1. Материалы и методы

Реактивы и формирование БЛМ. В работе использовали азолектин производства Sigma-Aldrich (США) и дифитаноилфосфатидилхолин (ДФФХ) производства Avanti Polar Lipids (США). Плоские БЛМ формировали по методу Мюллера [10] на круглом отверстии площадью 0,5 мм² в перегородке двухкамерной тефлоновой ячейки. Для формирования мембран использовали раствор азолектина или ДФФХ в n-декане в концентрации 27 мг/мл. Электролит в обеих камерах содержал водный раствор KCl в концентрации 5 или 100 мМ, забуференный с помощью 5 мМ трис(гидроксиметиламинометан) гидрохлорида (pH 7,0). Эксперименты проводили при комнатной температуре (21 ± 1 °C).

Электрофизиологические измерения. Электрический контакт с растворами осуществляли с помощью неполяризующихся хлорсеребряных электродов сравнения STREF1 (OHAUS Corporation, США). Трансмембранный ток регистрировали в режиме фиксации потенциала (voltage-clamp) с помощью патч-кламп усилителя VA-10X (NPI Electronic GmbH, Германия). В цепи обратной связи усилителя использовали резистор сопротивлением 5 ГОм; постоянная времени регистрации составляла 20 мс. Оцифровку электрических сигналов выполняли с частотой дискретизации 1 кГц с помощью 16-разрядного аналого-цифрового преобразователя (Л-Кард, Россия).

Режимы сканирования и обработка данных. Для определения электропроводности БЛМ в стационарных условиях на мембрану подавали постоянное смещающее напряжение. Измерения в динамическом режиме, а также оценку электрической емкости БЛМ проводили при приложении периодического напряжения треугольной формы с частотой 0,5 Гц и амплитудой в диапазоне 25-50 мВ. Расчет емкости бислоя осуществляли по полуразности токовых ответов на растущую и падающую ветви треугольного импульса, а динамическую проводимость определяли по полусумме соответствующих токов согласно алгоритму, описанному в работе [8].

Эквивалентная схема мембраны представлена на рис. 1. Схема предполагает два вида релаксации с разными временными характеристиками $\tau_1 = R_{д1}C_1$ и $\tau_2 = R_{д2}C_2 \gg \tau_1$, $C = C_1 + C_2$, $C_1 \gg C_2$, где $C = C_1 + C_2$ – емкость мембраны, C_1, C_2 – доли емкости с разной скоростью поляризации, $R_{д1}$, $R_{д2}$ – эффективные сопротивления доступа.

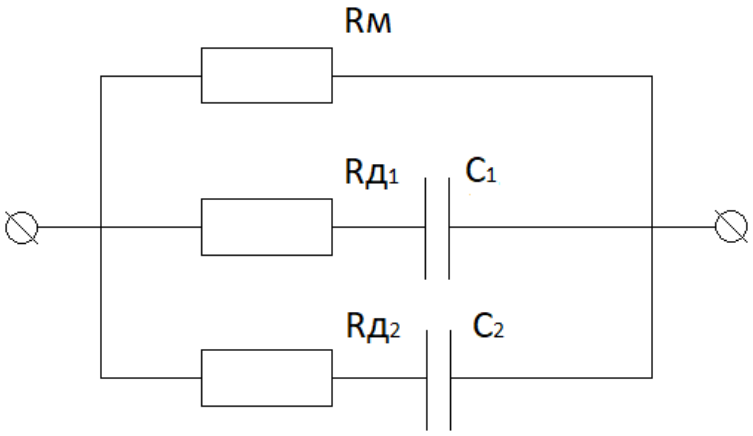


Рис. 1. Эквивалентная схема мембраны:
$R_м$ – сопротивление мембраны, $C = C_1 + C_2$ – емкость мембраны,
C_1, C_2 – доли емкости с разной скоростью поляризации,
$R_{д1}$, $R_{д2}$ – эффективные сопротивления доступа,
определяющие (совместно с C_1, C_2) времена релаксации.

С генератора подается пилообразное напряжение $U_г$:

$$U_г = \begin{cases} -U_{max} + 4U_{max} ft, & 0 \le t \le \dfrac{T}{2} \\ U_{max} - 4U_{max} f\left(t - \dfrac{T}{2}\right), & \dfrac{T}{2} \le t \le T \end{cases}, \tag{1}$$

где U_{max}, T, f – амплитуда, период и частота пилообразного напряжения.

Тогда мембранный ток записывается в виде:

$$I_м = \begin{cases} \dfrac{4U_{\max}C_1}{T}\left[1 - \dfrac{2e^{-\frac{t}{R_{д1}C_1}}}{1+e^{-\frac{T}{2R_{д1}C_1}}}\right] + \dfrac{4U_{\max}C_2}{T}\left[1 - \dfrac{2e^{-\frac{t}{R_{д2}C_2}}}{1+e^{-\frac{T}{2R_{д2}C_2}}}\right] + \\ \quad + \dfrac{-U_{\max} + 4U_{\max} ft}{R_м}, \ 0 \le t \le \dfrac{T}{2} \\ \dfrac{4U_{\max}C_1}{T}\left[-1 + \dfrac{2e^{-\frac{\left(t-\frac{T}{2}\right)}{R_{д1}C_1}}}{1+e^{-\frac{T}{2R_{д1}C_1}}}\right] + \dfrac{4U_{\max}C_2}{T}\left[-1 + \dfrac{2e^{-\frac{\left(t-\frac{T}{2}\right)}{R_{д2}C_2}}}{1+e^{-\frac{T}{2R_{д2}C_2}}}\right] + \\ \quad + \dfrac{U_{\max} - 4U_{\max} f\left(t - \dfrac{T}{2}\right)}{R_м}, \ \dfrac{T}{2} \le t \le T \end{cases} \tag{2}$$

Согласно общепринятой практике (см., например, в [11]), проводимость мембраны при подаче треугольного напряжения после завершения переходного процесса определяется как отношение $dI_{\text{м}} / dU_{\text{г}}\big|_{t=T/4} \approx 1/R_{\text{м}}$, то есть должна совпадать с проводимостью по постоянному току.

Однако, если переходной процесс не завершен, видимая проводимость мембраны при подаче треугольного напряжения определяется выражением:

$$\mathrm{G}(\mathrm{f}) = \frac{2e^{-\frac{t}{R_{\text{д}1}\mathrm{C}_1}}}{\left(1+e^{-\frac{1}{2fR_{\text{д}1}\mathrm{C}_1}}\right)R_{\text{д}1}} + \frac{2e^{-t/\left(R_{\text{д}2}\mathrm{C}_2\right)}}{\left(1+e^{-\frac{1}{2fR_{\text{д}2}\mathrm{C}_2}}\right)R_{\text{д}2}} + \frac{1}{R_{\text{м}}}, \qquad (3)$$

которое отличается от проводимости по постоянному току.

2. Результаты

Всего в работе было исследовано 59 БЛМ: 48 сформированных из азолектина и 11 – из ДФФХ. Из 48 азолектиновых мембран 23 были сформированы в условиях низкой ионной силы окружающего раствора (5 мМ KCl), а 25 – при высокой ионной силе (100 мМ KCl). Все 11 мембран из ДФФХ исследованы в растворе, содержащем 5 мМ KCl. В качестве растворителя во всех сериях экспериментов использовали n-декан.

В ходе измерений регистрировали проводимость мембран при постоянном токе (G_{DC}), а в режиме переменного напряжения определяли емкость бислоя, динамическую проводимость и сопротивление доступа. На рис. 2а представлена зависимость отношения проводимостей, измеренных в динамическом и стационарном режимах, от величины проводимости бислоя постоянному току. На приведенных зависимостях каждая экспериментальная точка соответствует отдельной мембране. Во всех исследованных образцах проводимость БЛМ, определенная при переменном напряжении, превышала значения, полученные в условиях постоянного смещающего потенциала.

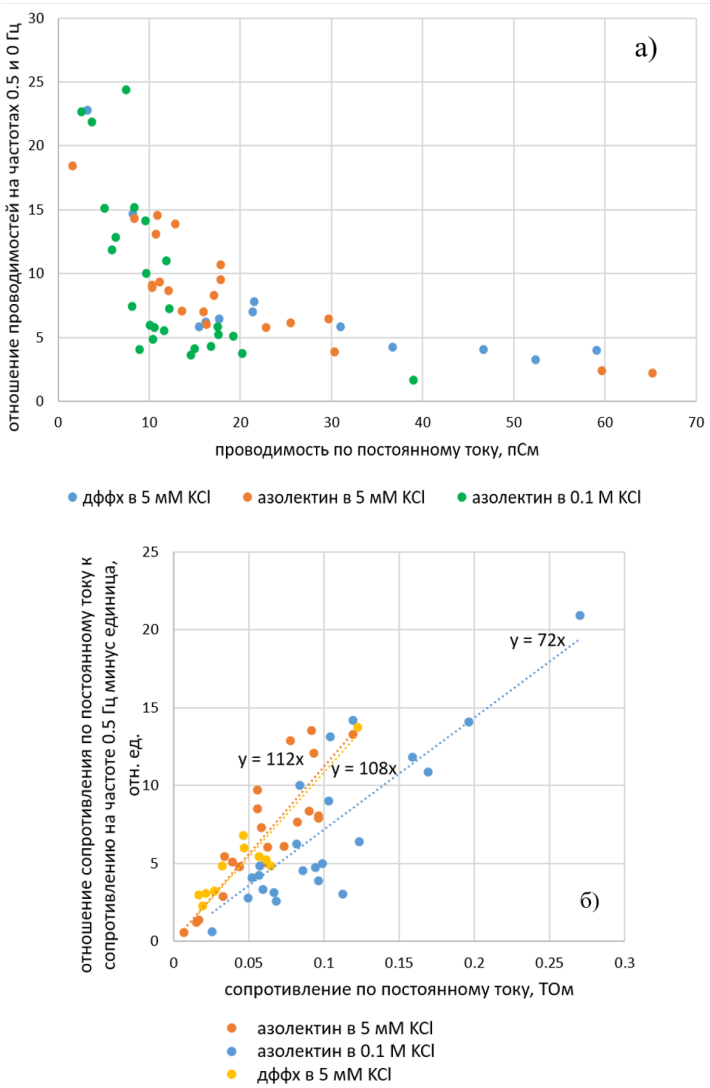


Рис. 2. Зависимости электрических характеристик БЛМ, определенных в режимах постоянного и переменного напряжения.
а) зависимость отношения динамической и стационарной проводимостей (G_{AC}/G_{DC}), от величины проводимости мембраны постоянному току (G_{DC});
б) зависимость величины $R_{DC}/R_{AC} - 1$ от сопротивления мембраны постоянному току (R_{DC}). Сплошными линиями показаны аппроксимирующие прямые, проходящие через начало координат.

Для аппроксимации экспериментальных зависимостей, представленных на рис. 2а, была использована гиперболическая функция:

$$\frac{G_{\mathrm{AC}}}{G_{\mathrm{DC}}} = 1 + \frac{a}{G_{\mathrm{DC}}} \qquad (4)$$

где G_{AC} – проводимость при переменном напряжении, a – эмпирическая константа, характеризующая приращение проводимости при частоте сканирования 0,5 Гц по сравнению со стационарными условиями. В этом случае зависимость

величины $G_{AC}/G_{DC} - 1$ от сопротивления мембраны постоянному току (R_{DC}) аппроксимируется прямой линией, выходящей из начала координат (рис. 2б).

Из данных, приведенных на рис. 2б, получены значения параметра a для исследованных систем. На рис. 3 сопоставлены абсолютные значения разности проводимостей (параметр $a = G_{AC} - G_{AD}$), зарегистрированные на частоте 0,5 Гц и при постоянном токе. Проводимость БЛМ, измеренная в двух различных режимах, демонстрирует статистически значимые различия. Различие параметра a для азолектиновых БЛМ в растворах 5 мМ и 100 мМ KCl является статистически значимым (уровень значимости $a = 8\times10^{-4}$). Сходный уровень значимости зафиксирован при сравнении мембран из ДФФХ в 5 мМ KCl и азолектиновых мембран в 100 мМ KCl ($a = 3\times10^{-4}$). При этом в условиях одинаковой ионной силы (5 мМ KCl) различия между параметрами азолектиновых БЛМ и мембран из ДФФХ статистически недостоверны ($a = 0{,}41$).

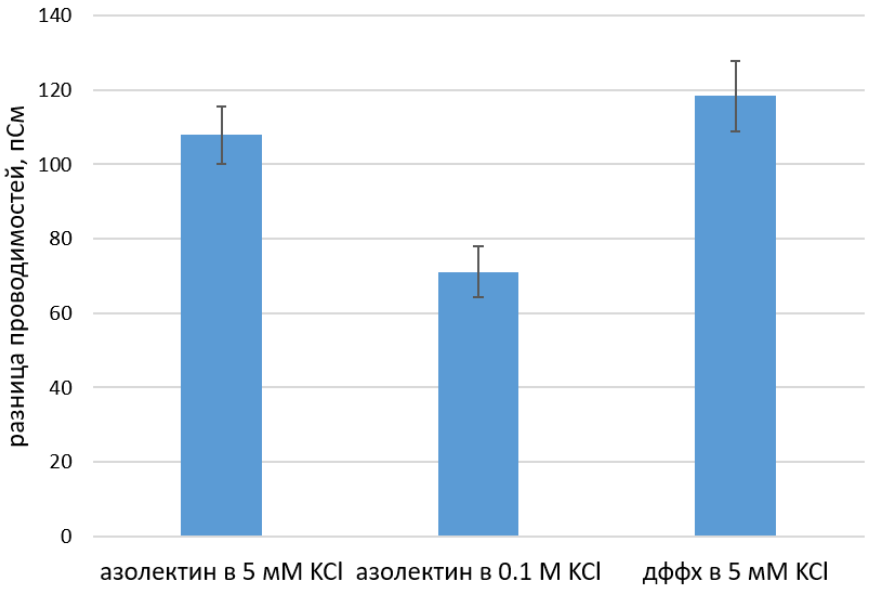


Рис. 3. Приращение проводимости БЛМ (параметр a) при переменном напряжении частотой 0,5 Гц по сравнению со стационарными условиями для различных экспериментальных систем.

На рис. 4 представлены временные зависимости трансмембранного тока при приложении к БЛМ периодического треугольного напряжения амплитудой 50 мВ и частотой 0,5 Гц. Аппроксимацию экспериментальных данных выполняли

двумя способами. В первом случае расчет проводили с использованием параметров однокомпонентной емкостной модели: $C = C_1 = 410$ пФ, $C_2 = 0$ пФ, $R_{д2} = \infty$, динамическая проводимость $G_{AC} = 102{,}3$ пСм, сопротивление доступа $R_{д1} = 17{,}7$ МОм. Во втором случае расчет параметров осуществляли в рамках двухкомпонентной модели со следующими значениями: $C_1 = 1420$ пФ, $C_2 = 10$ пФ, $R_{д1} = 18$ МОм, $R_{д2} = 100$ ГОм, при этом проводимость мембраны соответствовала стационарной величине ($G_{DC} = 15{,}38$ пСм).

Как видно из рис. 4, оба теоретических подхода адекватно описывают экспериментальную кривую трансмембранного тока. Однако преимуществом второго способа аппроксимации является то, что заложенная в математическую модель электропроводность мембраны строго соответствует ее физическому значению, непосредственно измеренному в стационарных условиях при постоянном потенциале.

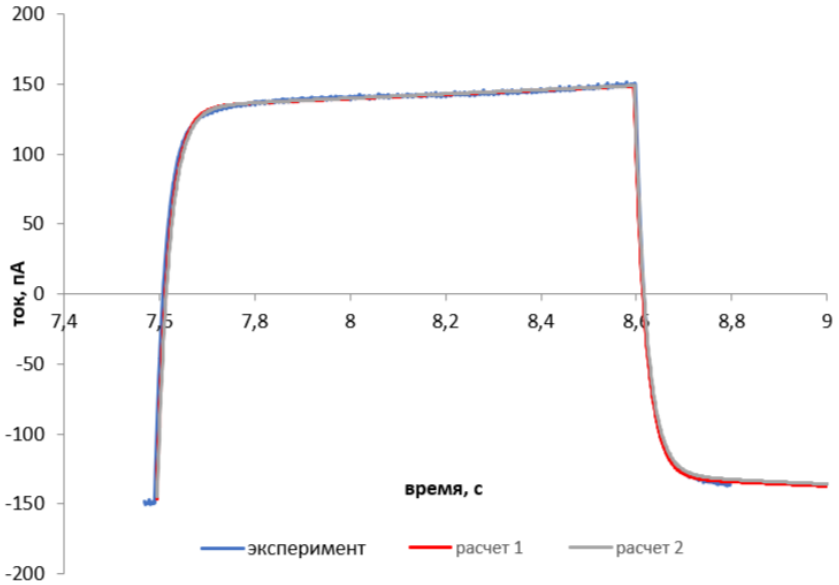


Рис. 4. Экспериментальный и расчетные мембранные токи при подаче на мембрану напряжения амплитудой 50 мВ, частотой 0,5 Гц. При расчете 1 использовались значения емкости 1410 пФ, проводимости 102,3 пСм, сопротивления доступа 17,7 МОм, при расчете 2 – емкости $C_1 = 1420$ пФ, $C_2 = 10$ пФ, $R_{д1} = 18$ МОм, $R_{д2} = 100$ ГОм.

Характерное время медленной релаксации, рассчитанное как $\tau = C_2 R_{д2}$, составляет 1 с. Подобные процессы длительностью до 5 с ранее отмечались в литературе [1]. Для обнаружения таких медленных переходов были построены

вольт-амперные характеристики (ВАХ) БЛМ. Расчет ВАХ выполняли раздельно для восходящей и нисходящей ветвей напряжения (рис. 5). При этом релаксационные эффекты проявляются в виде гистерезиса ВАХ, площадь петли которого уменьшается при увеличении паузы между изменением потенциала и моментом измерения тока.

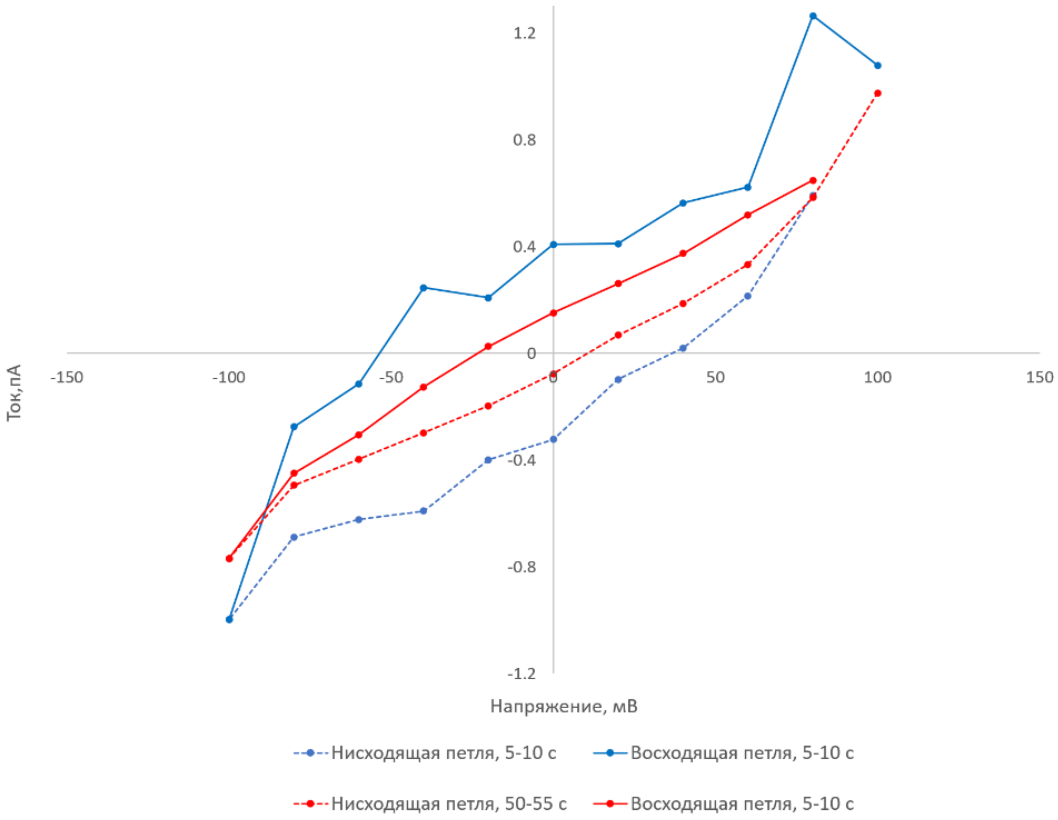


Рис. 5. Вольт-амперные характеристики азолектиновой БЛМ в 0,1 М KCl, полученные при увеличении (восходящая петля) и при уменьшении (нисходящая петля) напряжения через 5-10 с и через 50-55 с после изменения напряжения.

3. Обсуждение результатов

Таким образом, проводимость БЛМ, определенная на частоте 0,5 Гц, существенно превышает значения, полученные в стационарных условиях при постоянном токе. Если при стационарной проводимости $G_{DC} > 30$ пСм отношение G_{AC}/G_{DC} варьирует в диапазоне 1,5-4,8, то в области низких значений ($G_{DC} < 7$ пСм) измеряемые величины различаются более чем на порядок.

Известно [9], что в частотном интервале 0,1-10 Гц проводимость мембраны не зависит от частоты и остается постоянной. В этом диапазоне БЛМ ведет себя

как классический изолятор с низкой проводимостью, величина которой для мембраны площадью 0,5 мм² обычно составляет 0,5-500 пСм. Это согласуется с данными настоящего исследования, где проводимость мембран по постоянному току находилась в пределах 1,6-144 пСм. Поскольку на частотах ниже 1 Гц на результаты измерений может влиять электродная поляризация, вызывающая ложное занижение регистрируемой проводимости, в экспериментах использовали неполяризующиеся хлорсеребряные электроды (Ag/AgCl). Контрольные тесты исключили артефакты влияния входных цепей усилителя или электродов на измеряемую проводимость как при постоянном токе, так и на частоте 0,5 Гц.

Следовательно, при измерении проводимости методом треугольного напряжения возникает систематическая ошибка, накладывающая ограничения на применение данного подхода, описанного ранее [11]. Опираясь на данные работы [1], в которой были обнаружены релаксационные стадии с характерными временами от ~5 мс до ~5 с, можно предположить существование как минимум двух независимых релаксационных процессов. Первый процесс с характерным временем 20-35 мс отчетливо регистрируется на кривых мембранного тока (рис. 4). Второй процесс, менее выраженный, имеет характерное время порядка нескольких секунд. Именно он обусловливает расхождение между величиной G_{DC} и проводимостью, определяемой из соотношения: $G_{\text{AC}} = \frac{dI_{\text{м}}}{dU_{\text{г}}}|_{t=T/4}$.

В соответствии с подходом [8], общая емкость мембраны в рамках используемой модели была разделена на две компоненты с индивидуальными временами релаксации.

Следует отметить, что подход, предложенный в работе [12], в которой электрическая схема мембраны представлена как последовательное соединение параллельных сопротивления и емкости гидрофобной и двух гидрофильных частей мембраны, не объясняет наблюдаемый эффект. Расчеты и эксперименты на лецитиновых БЛМ показали, что действительная часть комплексной проводимости (admittance) возрастает в диапазоне частот 0,1-100 Гц, однако

теоретический анализ этой схемы указывает на независимость величины $dI_м/dU_г$ от частоты.

На основании литературных данных можно предположить, что быстрая релаксация, проявляющаяся в момент изменения знака производной напряжения (рис. 4), обусловлена задержкой поляризации мембраны вследствие вязкости углеводородной части бислоя и органического растворителя. Напротив, обнаруженная медленная релаксация, определяющая разность между проводимостями, измеренными при постоянном и переменном напряжении, не зависит от молекулярного строения гидрофобной области мембраны, поскольку ее параметры практически идентичны для БЛМ из азолектина и ДФФХ. Ослабление эффекта медленной релаксации при увеличении ионной силы раствора указывает на вклад поляризационных явлений. Наконец, выявленный гистерезис вольт-амперных характеристик свидетельствует о наличии еще более медленных релаксационных процессов, природа которых требует дальнейшего детального исследования.

Заключение

В работе экспериментально продемонстрировано, что проводимость бислойных липидных мембран, определенная в режиме переменного треугольного напряжения с частотой 0,5 Гц, систематически превышает значения проводимости, полученные в стационарных условиях при постоянном напряжении. Данное расхождение характерно для всех исследованных типов БЛМ (из азолектина и ДФФХ) во всем диапазоне изученных концентраций KCl (5 и 100 мМ), причем отношение динамической проводимости к стационарной возрастает по мере снижения собственной проводимости мембраны постоянному току.

Полученные результаты не являются следствием околоэлектродной поляризации или артефактов измерительной системы. Выявленный эффект обусловлен наложением как минимум двух релаксационных процессов с существенно различающимися характерными временами. Быстрый процесс

(с постоянной времени порядка 20-35 мс) проявляется в виде переходного процесса в момент изменения знака производной напряжения. Медленный процесс (с характерным временем порядка нескольких секунд) отвечает за систематическое завышение динамической проводимости. Экспериментальные данные указывают также на существование более длительных релаксационных явлений с временами порядка десятков секунд.

Предложенная эквивалентная электрическая схема, основанная на разделении общей емкости мембраны на две компоненты с индивидуальными сопротивлениями доступа и временами релаксации, адекватно описывает экспериментальные временные зависимости трансмембранного тока. Быстрая релаксация обусловлена вязкостью углеводородной части бислоя и растворителя. Напротив, медленная релаксация не зависит от природы липидного матрикса, но чувствительна к ионной силе раствора, что указывает на ее поляризационную природу.

Таким образом, метод определения проводимости мембран с использованием треугольного напряжения в низкочастотном диапазоне (≤ 1 Гц) содержит систематическую ошибку, вызванную незавершенностью релаксационных процессов в липидном бислое. Для корректного определения истинной проводимости БЛМ необходимо проводить измерения в условиях постоянного напряжения либо вводить поправки на релаксационные эффекты на основании предложенной эквивалентной схемы. Полученные результаты имеют принципиальное значение для корректной интерпретации данных электрофизиологических измерений на модельных и биологических мембранах в низкочастотной области.

Финансирование: Работа выполнена за счет гранта Российского научного фонда № 23-12-00125-П, https://rscf.ru/project/23-12-00125-П/

Литература

1. Schoch, P. Capacitance and conductance as tools for measuring asymmetric surface potentials and energy barriers of lipid bilayer membranes / P. Schoch, D. F. Sargent, R. Schwyzer. – Text : electronic // Journal of Membrane Biology. – 1979. – Vol. 46, iss. 1. – P. 71–89. – https://doi.org/10.1007/BF01959975 (date of access: 06.10.2026).
2. Benz, R. Electrical capacitance of black lipid films and of lipid bilayers is formed from monolayers / R. Benz, O. Fröhlich, P. Läuger, M. Montal. – Text : electronic // Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Biomembranes. – 1975. – Vol. 394, iss. 3. – P. 323–334. – https://doi.org/10.1016/0005-2736(75)90142-4 (date of access: 06.10.2026).
3. Sargent, D. F. Voltage jump/capacitance relaxation studies of bilayer structure and dynamics. Studies on oxidized cholesterol membranes / D. F. Sargent. – Text : electronic // Journal of Membrane Biology. – 1975. – Vol. 23, iss. 3/4. – P. 227–247. – https://doi.org/10.1007/BF01870252 (date of access: 06.10.2026).
4. Экспериментальное и теоретическое изучение природы быстрого изменения емкости бислойных липидных мембран в электрическом поле / И. Г. Абидор, И. Ю. Глазунов, С. Л. Лейкин, Ю. А. Чизмаджиев. – Текст: непосредственный // Биологические мембраны. – 1986. – Т. 2, № 6. – С. 627–637.
5. Grabitz P, Ivanova VP, Heimburg T. Relaxation kinetics of lipid membranes and its relation to the heat capacity. Biophys. J. 2002;82(1):299–309. https://doi.org/10.1016/S0006-3495(02)75395-4
6. Seeger HM, Gudmundsson ML, Heimburg T. How anesthetics, neurotransmitters, and antibiotics influence the relaxation processes in lipid membranes. J. Phys. Chem. B. 2007;111(49):13858–13866. https://doi.org/10.1021/jp0754460
7. Zecchi, K. A. Non-linear Conductance, Rectification, and the Formation of Mechanosensitive Channels in Lipid Membranes / K. A. Zecchi, T. Heimburg. – Text : electronic // Frontiers in Cell and Developmental Biology. – 2021. – Vol. 8. – Art. 592520. – https://doi.org/10.3389/fcell.2020.592520 (date of access: 06.10.2026).

8. Smirnova, E. Yu. Bilayer Lipid Membrane as a Memcapacitance: Overlapping Voltage-Capacitance Hysteresis Loop and Negative Incremental Conductance / E. Yu. Smirnova, A. A. Anosov. – Text : electronic // Membranes. – 2023. – Vol. 13, iss. 1. – Art. 97. – https://doi.org/10.3390/membranes13010097 (date of access: 06.10.2026).
9. Tien, H. T. Planar lipid bilayers / H. T. Tien. – Text : electronic // Progress in Surface Science. – 1985. – Vol. 19, iss. 3. – P. 169–274. – https://doi.org/10.1016/0033-6882(85)90011-8 (date of access: 06.10.2026).
10. Mueller, P. Reconstitution of Cell Membrane Structure in vitro and its Transformation into an Excitable System / P. Mueller, D. O. Rudin, H. T. Tien, W. C. Wescott. – Text : electronic // Nature. – 1962. – Vol. 194. – P. 979–980. – https://doi.org/10.1038/194979a0 (date of access: 06.10.2026).
11. Abramson, J. J. Anionic detergents as divalent cation ionophores across black lipid membranes / J. J. Abramson, A. E. Shamoo. – Text : electronic // Journal of Membrane Biology. – 1979. – Vol. 50, iss. 3. – P. 241–255. – https://doi.org/10.1007/BF01668891 (date of access: 06.10.2026).
12. Coster, H. G. L. The molecular organization of bimolecular lipid membranes. A study of the low frequency Maxwell-Wagner impedance dispersion / H. G. L. Coster, J. R. Smith. – Text : electronic // Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Biomembranes. – 1974. – Vol. 373, iss. 2. – P. 151–164. – https://doi.org/10.1016/0005-2736(74)90142-4 (date of access: 06.10.2026).

Для цитирования:

Валиев А.В., Таранов И.В., Борисова Е.Д., Смирнова Е.Ю., Старостин А.Д., Черепенин В.А., Аносов А.А. Релаксационные процессы при поляризации бислойных липидных мембран // Журнал радиоэлектроники. – 2026. – №. 10. https://doi.org/10.30898/1684-1719.2026.10.6