

## 활동전위의 측정과 전기생리학적 특성해석

서 창 국

(非會員)

연세대학교 의과대학 생리학교실

### I. 서 론

모든 세포들은 세포막을 경계로 하여 세포안이 세포 밖과는 다른 환경에 처해 있다. 세포내부에는 세포가 생존하기 위해 필요한 여러 종류의 단백질이나 DNA, RNA 등을 포함하고 있을 뿐 아니라, 전하를 띠고 있는 이온들의 조성도 세포 밖과는 다르다. 세포내의 중요한 이온을 칼륨( $K^+$ )으로 세포밖 농도인 5m moles/liter 보다 약 20배 정도 농도가 높으며 소듐( $Na^+$ )은 이와 반대로 세포밖 농도인 140m mole/liter 보다 20배 정도 농도가 낮다. 이외 세포의 여러 작용에 중요한 역할을 하는 칼슘( $Ca^{++}$ ) 이온은 세포내의 농도가  $10^{-7}$  moles/liter로 세포밖에 비해 약  $10^4$ 배 정도 낮다. 이외 세포내와 세포밖에는 각각 여러 종류의 음이온( $Cl^-$ ,  $HCO_3^-$ ,  $HPO_4^{2-}$  등)이 있어 전기적 중성을 이루고 있다. 또한 이런 이온들의 세포막을 통한 투과도(permeability)가 서로 다르다. 안정상태(resting state)에서는 대개  $K^+$ 의 투과도가 다른 이온에 비해 최소 100배 정도 높다.

이런 세포막을 사이에 둔 이온 조성의 차이와 각 이온들의 세포막 투과도의 차이는 세포막 전압을 형성하는 주된 요인이다. 세포막 전압을 형성하는 이온의 조성을 지속적으로 유지하기 위해서, 즉 세포가 살아 있기 위해서 세포는 에너지를 이용한다. 예를 들면 높은 농도의 세포밖의  $Na^+$ 이 세포안으로 들어오게 되면 세포는 ATP를 이용하여  $Na^+$ 을 세포밖으로 유출하여 세포내의  $Na^+$  농도를 낮게 유지한다.

이렇게 형성되는 세포막 전압은 거의 모든 종류의 세포에서 나타나며, 그 크기는 대개  $-30mV$  내지  $-100mV$ 로 세포내가 음전위를 갖고 있다. 이 세포막 전압은 세포가 갖고 있는 작용에 따라 쓰여진다. 예를 들면 신경 세포들 사이의 연결을 수 msec의 활동전압이 형성, 전파되어 이루며, 내분비에 관여하는 세포는 세포막 전압이 탈분극(depolarization)되어 호르

몬을 분비한다(excitation-secretion coupling). 또한 심장근을 포함한 근육 세포에서는 세포막 전압이 탈분극되어 근육이 수축한다(excitation-contraction coupling).

이런 세포막 전압의 탈분극은 세포막을 통한 이온들의 움직임, 즉 이온 전류(ionic current)들의 합으로써 이루어진다.

이와 같은 세포막을 통한 이온의 이동은 물로 채워진 세포막의 구멍(pore)을 통해 일어나며 이를 이온 통로(ionic channel)이라 한다. 이 이온 통로들은 모든 세포들의 세포막에서 볼 수 있다. 이 이온 통로들은 안정 세포막 전위(resting membrane potential)을 형성하며, 생체 내에서의 전기적 신호를 만든다. 또한 세포내 messenger인  $Ca^{++}$ 을 비롯한 이온들의 세포막을 통한 움직임을 가능케하여 여러 종류의 세포 기능을 수행하게 한다.

### II. 세포막 전위의 형성기전

세포막을 경계로한 전위차, 세포막 전위는 전기를 띤 이온들의 분포에 의해 형성된다. 이온들의 분포는 각 이온의 세포막 투과도와 능동적 이동에 의해 유지된다. 각 이온의 세포막을 통한 이동을 가능케 하는 에너지원은 electro-static 에너지와 여러 수의 particle에 의한 화학 에너지이다. 즉 세포막과 세포안, 세포밖 공간을 하나의 closed system으로 보면 steady-state, 즉 평형전위(equilibrium potential)를 이룰 때는 이 system의 에너지 변화( $\Delta \bar{\mu}_i$ )는 없을 것이다. 즉

$$\Delta \bar{\mu}_i = Z_i F \Delta \psi + RT \ln C_i = 0$$

$$\Delta \psi = (\psi' - \psi^0) = \frac{RT}{Z_i F} \ln \frac{C_i^0}{C_i'}$$

$Z_i$ : 이온 i의 valence

F : Faraday 상수

R : 기체상수

T : 온도

$C_i$  : 이온 i의 농도

$\psi$  : 전위

이 전위차  $\Delta\psi$ 를 이온 i의 Nernst equilibrium potential이라 한다. 이라 한다. 이와 같은 전기 화학적 에너지를 이용한 이온 i의 Flux( $J_i$ )는

$$J_i = -C_i U_i (d\tilde{\mu}_i / dx)$$

$U_i$  : 이동도(mobility)

$$J_i = -D_i \left[ \frac{dC_i}{dx} + \frac{C_i Z_i F}{RT} \cdot \frac{d\psi}{dx} \right]$$

$D_i$  : 확산계수

로 표시되며, 세포막을 통한 확산 계수가 일정하고 세포막 내부의 전위차가 일정하다고 가정하면(the constant field assumption) 세포막을 통한 flux는

$$J_i = -\frac{P_i Z_i F \Delta\psi}{RT} \left[ \frac{C_i^o - C_i^i \exp(Z_i F \Delta\psi / RT)}{1 - \exp(Z_i F \Delta\psi / RT)} \right]$$

where  $P_i$  = 투과계수

로 표시되며, 이를 Goldman Hodgkin-Katz식이라 한다. 이런 이온 i에 대한 식을 세포막을 경계로  $Na^+$ 과  $K^+$ ,  $Cl^-$ 에 적용하여, 안정상태시의 세포막 전위를 계산하면

$$\Delta\psi = \frac{RT}{F} \ln \left( \frac{P_{Na} C_{Na}^o + P_K C_K^o + P_{Cl} C_{Cl}^i}{P_{Na} C_{Na}^i + P_K C_K^i + P_{Cl} C_{Cl}^o} \right)$$

이와 같이 각 이온들의 세포안 농도( $C^i$ )와 세포막 농도( $C^o$ ) 그리고 각 이온의 세포막 투과도에 의해 결정된다. (자세한 이론적 가정과 계산은 Schultz(1930)의 단행본에 수록되어 있다.)

이와는 달리, 보다 전기학적인 해석 방법은 Hodgkin-Huxley가 처음 giant axon의 흥분성을 분석한 것 같이 각 이온들의 세포막 통과를 전류의 흐름으로 간주하여 분석하는 것이다. 세포막을 흐르는 총 전류량은 각 이온에 의한 전류(ionic current)와 세포막 capacitance에 의한 전류(capacitative current)의 합으로 표시된다.

$$I_{total} = I_{cap} + I_{ionic}$$

$$I_{total} = C_M \frac{dE_M}{dt} + \sum g_i (E_M - E_i)$$

$E_M$  : 세포막전위

$C_M$  : 세포막 capacitor

$g_i$  : 이온 i의 conductance

$E_i$  : 이온 i의 평형전위

특히 세포막 전위가 변하지 않도록 하면(Voltage clamp 방법), 세포막 전류는

$$I_{total} = \sum_i g_i (E_M - E_i)$$

각 이온들에 의한 전류의 합으로 나타난다. 세포막 안정 상태에서의 전위는,  $I_{total} = 0$ 일때 이므로

$$E_M = \frac{1}{\sum_i g_i} \sum_i g_i E_i$$

Goldman식과는 달리 각 이온의 평형전위의 linear summation으로 표시된다.

이와 같이 세포막 전위의 형성, 즉 안정막 전위나 활동전압의 형성 과정을 각 이온들의 conductance와 평형전압을 측정하여 알 수 있다. 세포막 전위를 조절하여 이때의 이온의 conductance를 측정하여 이를 바탕으로 세포막 전위의 기전을 알고자 하는 것이 "Voltage clamp" 방법이다.

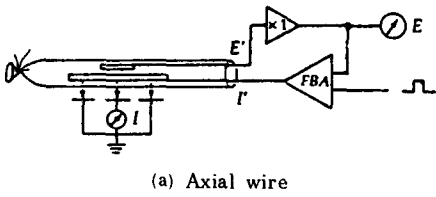
### III. Voltage clamp

전기 생리학적 연구에서는 일반적으로 자극(stimulus) 전류를 세포내로 투입하여 glass microelectrodes를 이용하여 막 전위를 측정한다. 이때 투여된 전류는 이온 전류와 capacitative 전류로 세포막을 흐르며 또한 이웃한 세포막을 통해 전파해 나간다. 앞에서 언급한 대로 Voltage clamp 방법은 이 과정을 반대로 하는 것으로 세포막 전위차를 형성하여 세포막을 통과하는 전류를 측정한다. 이때 capacitative 전류와 세포막을 따라 전파되는 전류를 최소화 혹은 없애도록 하여, 측정된 전류가 특정한 전위에서 세포막을 흐르는 이온 전류의 직접적인 측정이 되도록 한다.

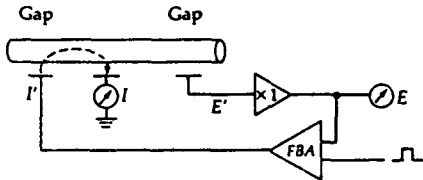
세포막에 이상적인 건전지를 연결하여 세포막 전류를 상대적으로 전류를 흐르게 하면 세포막 전위는 일정하게 유지될 것이다. 그러나 전극을 통해 세포막 전위를 일정하게 유지할 때에 세포막과 그 주위 조직들에 의해 전위차가 생기기 때문에 실제로는 세포막 전위가 아닌 전극에의 전위가 일정하게 된다. (이는 세포 조직에 의한 series resistance에 의해 생기는 전위차이다.) 대개의 실험에서는 한 전극으로는 세포막 주위의 전위를 측정하고 또다른 전극을 이용하여 전위차를 일정하게 유지하기 위해 전류를 공급하게 한다. 또한 이온의 세포막 투과도가 빨리 변하기 때문에 light frequency

response가 아주 좋은 feedback amplifier를 이용하여 전류를 지속적으로 공급한다.

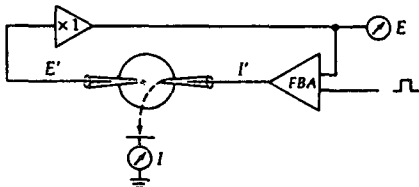
세포막의 Voltage clamp 실험방법을 간단히 표시하면 그림 1과 같다. 세포막 전위를 측정하기 위해 세포내 전극(intracellular electrode)과 follower 회로를 쓰며, 측정된 전위와 clamp 전위와의 차이(error signal)를 amplify하기 위해 feedback amplifier를 쓴다. 세포막 전위 측정에 쓰이는 전극 외에 다른 전극을 이용하



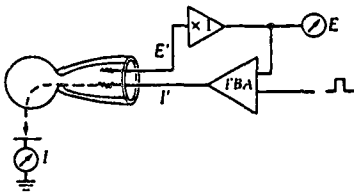
(a) Axial wire



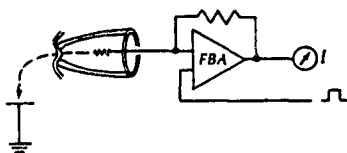
(b) Double gap



(c) Two microelectrode



(d) Suction pipette



(e) Patch clamp

$E'$  : 전위 측정 전극

$I'$  : 전류유입 전극

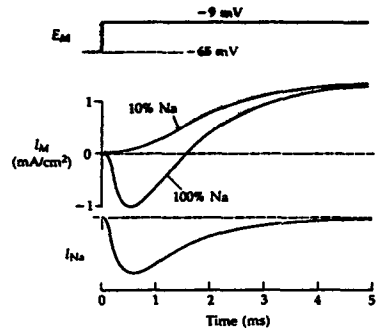
FBA : Feedback amplifier

그림 1. Voltage clamp 방법

여 feedback amplifier로부터 나온 전류를 세포내로 공급하여 원하는 값의 세포막 전위로 고정하게 된다.

세포막을 따라 생기는 전류의 확산을 없애기 위해서 세포막 전위가 균일한 부위의 세포막에서 전류를 측정한다. 이런 space-clamp 조건을 만족하기 위해, 그림 1(a)에와 같이 conducting axial 전극을 squid giant axon과 같은 긴 세포내에 삽입하여 전류를 측정한다. 다른 종류의 세포조직에서는 세포의 해부조직을 이용하거나(Two microelectrode 방법), 인위적으로 조성된 gaps들에 의해 전류를 측정한다.(Sucrose gap 방법). 그림 1(b)에서와 같이 세포의 공간을 vaseline이나 sucrose로 세 부분으로 나누어 끝 부분은  $K^+$  농도가 높은 세포내 용액으로 채워 세포내로 전류를 공급할 수 있게 한다. 이때 세포막 전위는 같은 세포내 용액으로 채워진 반대 끝쪽 부분에서 측정되며, 이때 흐르는 세포막 전류는 세포의 용액이 채워져 있는 중앙부분에서 측정된다.

Voltage clamp 방법에 의해 squid axon에서 측정된  $Na^+$  내향전류와  $K^+$  외향전류는 그림 2에 표시된 것과 같다.



이온전류는 squid giant axon에서 측정되었음. 90%의 NaCl가 choline chloride로 대체된 용액에서는 외향전류만 기록되었음. 100% NaCl 용액에서 기록된 전류와 10% NaCl 용액에서 기록된 전류와의 차이가  $Na^+$ 에 의한 내향전류이다.

그림 2.  $Na^+$  내향전류와  $K^+$  외향전류

$Na^+$  내향전류는  $K^+$  외향전류와는 달리 시간에 따라 활성-비활성(activation-inactivation) 현상을 나타낸다.

1976년 Neher와 Sakmann이 세포막의 단일 이온 channel의 전류를 측정 한 이후 대부분의 전기생리학적 실험들은 거시적 측정인 세포조직을 이용한 Voltage clamp 방법에서 미시적 측정인 단일 세포를 이용한 patch clamp 방법으로 전환되었다. 이런 전환은 첫째 세포막과 유리전극 사이에 아주 좋은 접합을 이룰 수 있

었으며(gigaseal 방법), 둘째로는 low-voltage noise 와  $10^{-12}$ ampere 이하의 input 전류를 갖는 field-effect transistors의 개발로 이를 수 있었다. 전류 측정에서의 Thermal noise에 의한 current variance는

$$\sigma_i^2 = \frac{4kTB}{R}$$

- B: 측정 bandwidth
- T: 온도
- k: 기체상수
- R: 측정 저항

측정 저항에 반비례하므로 10GΩ저항과 2KHz bandwidth를 갖는 측정 전류의 표준 편차는 0.06pA까지 줄일 수 있어 1MΩ저항으로 측정할 때보다 100배 정도 적은 양의 전류를 측정할 수 있다.

Patch clamp방법은 단일 세포의 전류 측정에서 여러 형태로 이용된다. 그림 3에서 표시된 대로 pipette을 세포막에 붙여 gigaohm seal을 형성하여 단일 채널 전류를 측정한다. (“on-cell” patch). “on-cell” patch가 형성된 pipette을 세포막으로부터 떼내어 “inside-

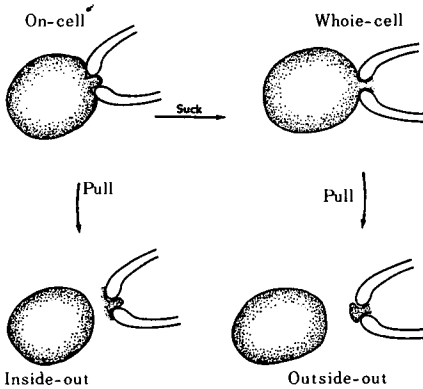


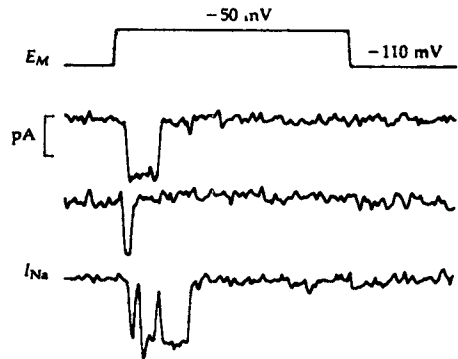
그림 3. Patch clamp 방법

out” 형태의 patch를 형성하면 세포내 용액과 같은 실험 용액 속에 넣어 전류를 측정할 수 있다. 또한 “on-cell” patch가 형성되어 있는 상태에서 patch된 부위의 세포막을 파괴하면 단일 세포내의 전위를 직접 측정할 수 있다. (“whole-cell” patch). 이때 pipette을 세포로부터 분리하면 세포막의 바깥부분이 pipette의 밖으로 나오게 된다. (“outside-out” patch). “Inside-out” patch나 “outside-out” patch방법은 실험 용액을 자유로이 쉽게 바꿀 수 있는 장점이 있다.

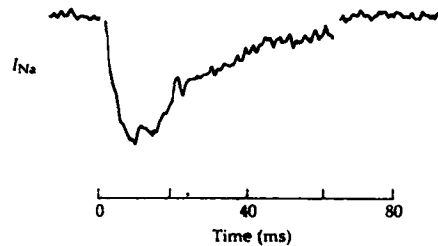
그림 1은 patch clamp 방법을 이용하여 조직배양된 rat myotube 세포막으로부터 측정된  $Na^+$  current이다. Patch clamp된 세포막의 전위를 60mV 탈분극 시킬때 약 1pA 크기로 pulse 형태의 내향 전류가 나타난다. 이 pulse형 내향전류는 단일  $Na^+$  channel이 열렸다가 닫히는 것을 의미한다. 이런 단일  $Na^+$  channel을 통한 전류를 여러번 측정하여 평균하면(signal-averaging), 그림 2에서 같이 voltage clamp 방법을 이용하여 측정된  $Na^+$  current와 유사한 time course를 갖는 전류로 나타난다.

Voltage clamp 방법은 아주 많은 숫자의  $Na^+$  channel들로부터 전류를 측정하므로 활성-비활성 과정으로 나타나는 평균된 전류(그림 4(b))는 단일  $Na^+$  channel이 열려 있을 확률을 의미한다.

Patch clamp 방법의 자세한 내용은 Sakman 및 Neher(1983;1984)의 단행본이나 연구논문에 자세히 설명되어 있다.



(a) 조직 배양된 rat myotube 세포에서 기록된  $Na^+$  channel 전류



(b) 144회 걸쳐 측정된 단일  $Na^+$  channel 전류의 평균전류

그림 4. 단일  $Na^+$  channel의 전류

IV. 세포막 전위의 생리학적 의의

심장 근육 세포를 포함한 excitable 세포나 다른 세포들에서의 세포막 전위와 세포막을 통하는 이온전류들에 대하여서는 앞 장에서 기술한 바와 같이 glass microelectrode를 사용하여 세포막 전위를 직접 측정하고, 세포막 전위 형성에 관여하는 이온전류들은 voltage clamp 방법으로 그 동안 많은 연구가 이루어졌다. 또한 patch clamp 방법에 의해 이온전류들의 존재가 재확인되고 또 규명되고 있다. 여러 다른 종류의 세포막에서 측정된 이온전류들 중 가장 많은 종류가 측정된 심근 세포막의 이온전류들을 보면 표 1 과 같다.

세포막 전위에 의해 활성화(activation)되는 전류와 세포내 Ca<sup>++</sup>에 의해서 활성화되는 전류, 그리고 호르몬에 의해 활성화되는 전류들로 나누어진다. 또한 각 전류들의 심근 세포에서의 작용 관계를 보면, 심근 세포의 안정막 전위는 주로 K<sup>+</sup>에 의한 외향전류에 의하

며, 안정막 전위로부터 활동전압이 형성될 때의 탈분극은 Na<sup>+</sup>내향전류에 의해 이루어진다. 이는 신경 세포의 활동전압 형성때와 같다. 그 외에 심장의 박동을 조절하는 pacemaker 세포(sinoatrial node)에서는 Na<sup>+</sup>과 K<sup>+</sup>에 의한 전류(I<sub>p</sub>)가 있어 심근 세포막을 서서히 탈분극시켜 활동전압을 일으키게 한다. 심근 세포가 신경 세포나 골격근 세포와 아주 다른 것은 활동전압이 형성되어 재분극되기까지 탈분극된 세포막 전위가 상당기간(약 100m sec) 유지되는 것이다. 이를 심근 세포 활동전압의 "plateau"라 하며 주로 완만내향전류(I<sub>s</sub>)에 의해 형성되며, 심근 세포의 흥분-수축 과정(excitation-contraction coupling)에 작용하는 상당량의 Ca<sup>++</sup>이 세포내로 들어온다.

신경 세포의 활동전압에 비교하면, 심박동의 율동에 따라 수축하는 심근 세포의 활동전압은 심근 세포가 충분히 수축할 수 있도록 형성된다고 생각할 수 있다.

표 1. Ion channels in cardiac cell membranes

Current	Charge carrier	Activation mechanism	Single channel conductance (pS)	Function
<b>Inward currents:</b>				
I <sub>Na</sub>	Na <sup>+</sup>	voltage	15(s.) <sup>a</sup> (137[Na] <sub>o</sub> ;9)	AP-upstroke
I <sub>Ca</sub> (I <sub>si</sub> )	Ca <sup>2+</sup>	voltage	9-25(s.) <sup>a</sup> 6.5(c.) <sup>b</sup> (10-95[Ba] <sub>o</sub> , [Ca] <sub>o</sub> ; 15, 66, 69, 73)	AP-plateau, pacemaker, e. c.-coupling
I <sub>t</sub> (Tl)	NA+K <sup>+</sup>	[Ca <sup>2+</sup> ] <sub>i</sub>	30-40(c.) <sup>a</sup> (140[Na] <sub>o</sub> , [K] <sub>o</sub> ;23)	after-depolarization
I <sub>p</sub> (I <sub>h</sub> )	Na+K <sup>+</sup>	voltage	? 28(c.) <sup>c</sup> (100[K] <sub>o</sub> ;24)	pacemaker
<b>Outward currents:</b>				
I <sub>k1</sub>	K <sup>+</sup>	voltage	6-35(s.) <sup>a</sup> (11-150[K] <sub>o</sub> ;74, 79)	resting potential, repolarization
I <sub>x1</sub>	K <sup>+</sup> (+Na <sup>+</sup> )	voltage	? 28(c.) <sup>c</sup> (100[K] <sub>o</sub> ;24)	repolarization
I <sub>k1</sub> (ACh)	K <sup>+</sup>	acetylcholine	5-39(s.) <sup>a</sup> (20-70[K] <sub>o</sub> ;74, 77) 3.7(c.) <sup>b</sup> (3[K] <sub>o</sub> ;76)	hyperpolarization, inhibition
I <sub>k</sub> (Ca)	K <sup>+</sup>	[Ca <sup>2+</sup> ] <sub>i</sub>	?	repolarization
I <sub>cl</sub>	Cl <sup>-</sup>	voltage(?)	55(c) <sup>c</sup> (100[Cl] <sub>o</sub> ;24)	?

In parentheses:c.=chord conductance;s.=slope conductance;concentrations of charge carriers (mM); references.

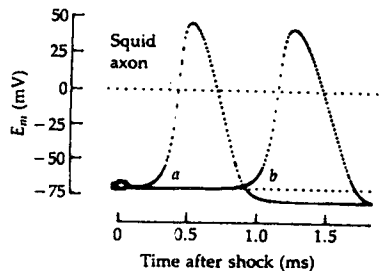
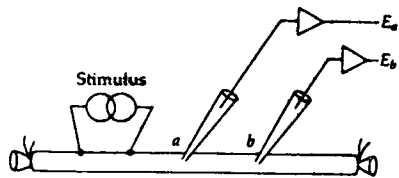
<sup>a</sup>direct single-channel recording.

<sup>b</sup>noise analysis.

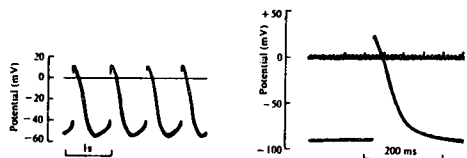
<sup>c</sup>reconstituted channels.

심근 세포에서 발견된 여러 종류의 이온전류들은 그림 5에 표시된 바와 같이 부위에 따라 달리 나타나는 활동전압을 형성하는데 특성있게 관여한다. Pacemaker 인 sinoatrial node에서는  $Na^+$  전류가 거의 없어  $I_f$ 와  $I_{s1}$ 로 활동전압의 탈분극을 일으켜 박동을 발생 조절한다. 발생된 박동을 각 부위로 전달하는 조직인 Purkinje fiber는 아주 많은 양의  $Na^+$  전류가 관련하여 탈분극 속도가 아주 높게 활동전압이 형성된다. 신경 세포에서와 같이 박동의 전달 속도를 빨리하기 위함이라 할 수 있다.

심방과 심실근의 활동전압은 앞에서 언급한대로 심근이 충분히 수축토록 탈분극 상태를 오랫동안 유지되며  $I_{s1}$ 가 큰 역할을 한다.

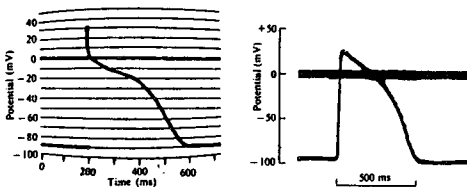


(a) Squid giant axon에서 기록된 활동전압. 점a와 점b간의 거리는 16mm이고 전파속도는 약 21.3m/sec이다.



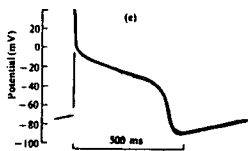
(a) Sinoatrial node

(b) 심방근



(c) Purkinje fiber

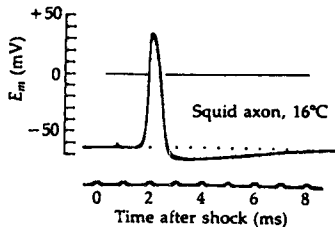
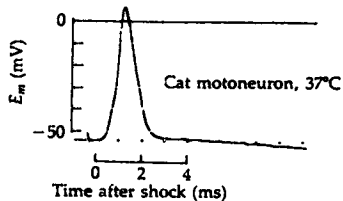
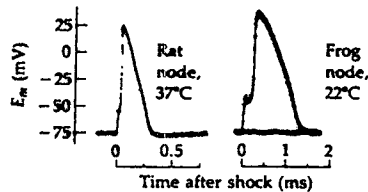
(d) 심실근



(e) 심박동을 나타내는 purkinje fiber

그림 5. 심장의 각 부위로부터 측정된 활동전압

신경 세포의 활동전압은 그림 6에 표시된 바와 같이 심근 세포와는 달리  $Na^+$ 내향전류와  $K^+$ 외향전류로 형성되며, 그 크기는 약 100mV이며 폭은 2~3msec이다. 한 세포에서 형성된 활동전압은 신경 세포 axon을 따라 그 크기와 모양은 일정하게 (all-or-none phenomena) 전파된다. 신경 세포의 활동전압이 그 크기가 변함없이 전파되므로 전기적 신호전달은 활동전압의 빈도에 의해서 수행된다. Axon의 끝부분인 nerve ending



(b) 여러 신경 세포들의 활동전압

그림 6. 신경세포의 활동전압

에 전달된 활동전압은 빈도에 따라 아세틸콜린(Ach)을 유리시켜 이어진 세포(post-synapse)로 신호를 전달한다. 유리된 Ach의 양에 따라 post-synaptic 세포

막의  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{++}$  전류들을 활성화하여 세포막 전위를 형성한다 (graded response). 이와 같은 과정이 반복되어 신경 세포들 사이의 신호전달이 이루어진다. 신경과 근육간의 연결(neuro muscular junction)도 같은 방법으로 이루어진다.

이외 호르몬을 생성, 유리하는 세포들에서도 세포막 전위와 호르몬 유리가 연관되어 있어(excitation-secretion coupling) 많은 연구가 진행되고 있으며, 암세포들에서의 세포막 전위와 이에 관련된 이온전류에 대한 연구가 활발히 진행되고 있다.

이와 같이 생체의 세포막은 그 세포의 생리학적 기능에 따라 세포막 전위와 활동전압을 형성하며, 이때 이온전류들도 세포의 작용에 따라 특징있게 세포막 형성에 관계한다 할 수 있다.

결론적으로 전자공학 기술의 개발로 인하여 세포막의 이온전류를 더 깊고 자세히 측정 규명할 수 있게 되었으며, 세포의 기능과 세포막 전위를 같은 시각에서 볼 수 있게 되고 있다.

#### 參 考 文 獻

- [1] Baker, P.F., Hodgkin, A.L. and Show, T.I. (1962) replacement of the axoplasm of giant nerve fibers with artificial solutions. *J. Physiol.* 164, 330-354.
- [2] del Castillo, J. and Moore, J.W. (1959) On increasing the velocity of a nerve impulse. *J. Physiol.* 148, 665-670.
- [3] Dodge, F.A. (1963) "A study of ionic permeability changes underlying excitation in myelinated nerve fibers of the frog." Ph.D. thesis, Rockefeller University.
- [4] Hamill, O.P., Marty, A, Neher, A., Sakmann, B. and Sigworth, F.J. (1981) Improved patch-clamp techniques for high-resolution current recording from cells and cell-free membrane patches. *Pflugers Arch.* 391, 85-100.
- [5] Hodgkin, A.L. and Huxley, A.F. (1952a) Currents carried by sodium and potassium ions through the membrane of the giant axon of *Loligo*. *J. Physiol.* 116, 449-472.
- [6] Hodgkin, A.L. and Huxley, A.F. (1952b) A quantitative description of membrane and its application to conduction and excitation in nerve. *J. Physiol.* 117, 500-544.
- [7] Reuter, H. (1984) Ionic channels in cardiac cell membranes. *Ann. Rev. Physiol.* 64, 473-484.
- [8] Sakmann, B. and Neher, E. (1983) "Single-channel recording." Plenum Press, New York.
- [9] Schultz, S.G. (1980) "Basic Principles of membrane transport." Cambridge University Press.\*

#### ◆ 用 語 解 說 ◆

##### 원자로 위성 (Nuclear Reactor Satellites)

소형 원자로를 동력원으로 하는 인공위성으로서 궤도 상의 정찰용 레이더 전원 또는 이온 엔진, 플라즈마 엔진등 대출력의 전력을 필요로 하는 경우 발전용 원자로를 적재한다. 소련은 Cosmos 위성 시리즈 중에서 원자로를 적재한 해양 정찰 위성을 10개 이상 쏘아 올렸는데, 파편에서 나오는 방사능에 의한 대기 오염등이 큰 문제가 되어서 국제연합 우주공간평화이용위원회에서 원자로 위성의 발사에 대한 규제책이 논의되었지만 미국에서도 Snap 계획하에 원자로 위성이 개발되어 1965년에 Snap 10A가 발사되었다.

##### 정지 위성 (Stationary Satellite)

지구의 적도 상공에 궤도를 유지하면서 지구의 자전과 같은 방향, 주기로 지구를 도는 위성으로서 지구에서 보면 마치 정지해 있는 것처럼 보이는데, 위성의 가시 범위내에 있는 지구국 상호간에는 항상 통신하는 것이 가능하다. 이 위성의 고도는 지상 35,800(km) 정도로 높아서 많은 지구국과 상호 통신이 가능하고 3개의 위성만으로 극 지방을 제외한 전 지구를 커버하는 등의 장점이 있지만 거리가 너무 멀어 수신 전력이 낮고 지연 시간이 270(ms) 정도인 점과 남·북위 81.25° 이상은 커버할 수 없다는 단점이 있다. 1965년에 쏘아올린 Early Bird 나 그 후에 쏘아올린 INTELSAT 및 ATS 등이 있다.