Мембранные потенциалы и их ионная природа

Содержание

1. Мембранные потенциалы и их ионная природа

1.1 Потенциал покоя, уравнение Нернста

1.2 Стационарный потенциал Гольдмана - Ходжкина

1.3 Уравнение электродиффузии ионов через мембрану в приближении однородного поля

1.4 Механизм генерации и распространения потенциала действия

Список использованных источников

1. Мембранные потенциалы и их ионная природа

Мембранная теория биопотенциалов была выдвинута еще в 1902 году Бернштейном. Но только в 50-х годах эта теория была по-настоящему развита и экспериментально обоснована Ходжкиным, которому принадлежат основные идеи и теории о роли ионных градиентов в возникновении биопотенциалов и о механизме распределения ионов между клеткой и средой.

Сущность этой теории заключается в том, что потенциал покоя и потенциал действия являются по своей природе мембранными потенциалами, обусловленными полупроницаемыми свойствами клеточной мембраны и неравномерным распределением ионов между клеткой и средой, которое поддерживается механизмами активного переноса, локализованными в самой мембране.

1.1 Потенциал покоя, уравнение Нернста

Между внутренней и наружной поверхностями клеточной мембраны всегда существует разность электрических потенциалов. Эта разность потенциалов, измеренная в состоянии физиологического покоя клетки, называется потенциалом покоя.

Причиной возникновения потенциалов клеток как в покое, так и при возбуждении является неравномерное распределение ионов калия и натрия между содержимым клеток и окружающей средой.

Концентрация ионов калия внутри клеток в 20 - 40 раз превышает их содержание в окружающей клетку жидкости. Напротив, концентрация натрия в межклеточной жидкости в 10 - 20 раз выше, чем внутри клеток.

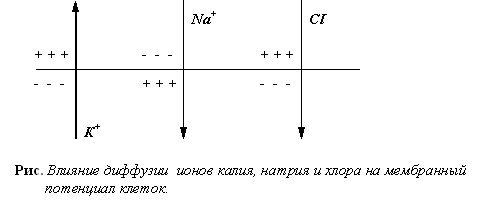
Такое неравномерное распределение ионов обусловлено активным переносом ионов - работой натрий-калиевого насоса.

Как было установлено, возникновение потенциала покоя обусловлено, в основном, наличием концентрационного градиента ионов калия и неодинаковой проницаемостью клеточных мембран для различных ионов.

Согласно теории Ходжкина, Хаксли, Катца, клеточная мембрана в состоянии покоя проницаема, в основном, только для ионов калия.

Ионы калия диффундируют по концентрационному градиенту через клеточную мембрану в окружающую жидкость; анионы не могут проникать через мембрану и остаются на ее внутренней стороне.

Так как ионы калия имеют положительный заряд, а анионы, остающиеся на внутренней поверхности мембраны, - отрицательный, то внешняя поверхность мембраны при этом заряжается положительно, а внутренняя - отрицательно.



Понятно, что диффузия продолжается только до того момента, пока не установится равновесие между силами, возникающего электрического поля и силами диффузии.

Если принять, что потенциал покоя определяется диффузией только ионов калия из цитоплазмы наружу, то его величина E может быть найдена из уравнения Нернста:

мембранный потенциал клетка электродиффузия

,



где [K]i и [K]e - активность ионов калия внутри и снаружи клетки; F - число Фародея;T - абсолютная температура; E - изменение потенциала; R - газовая константа.

1.2 Стационарный потенциал Гольдмана - Ходжкина

Для количественного описания потенциала в условиях проницаемости мембраны для нескольких ионов Ходжкин и Катц использовали представление о том, что потенциал покоя на равновесный, а стационарный по своей природе, то есть он отражает состояние системы, когда через мембрану непрерывно идут встречные потоки ионов K+, Na+, Cl- и других.

Суммарный поток положительно заряженных частиц через мембраны равен сумме потоков одновалентных катионов минус сумма потоков одновалентных анионов.

Основной вклад в суммарный поток зарядов практически во всех клетках вносят ионы Na+, K+ и Cl-, поэтому



Наличие суммарного потока приведет к изменению потенциала на мембране; скорость этого изменения зависит от емкости мембраны. Связь между плотностью тока j , удельной емкостью С и потенциалом ϕ (В) известна из курса физики:



,



де - скорость изменения потенциала . При этом величина плотности тока " j " связана с плотностью потока одновалентных катионов Ф, соотношением j = Ф ⋅ F, где F - число Фарадея.



Уравнение потенциала для трех ионов имеет следующий вид:



(P - проницаемость)

Это уравнение называется уравнением стационарного потенциала Гольдмана - Ходжкина - Катца.

1.3 Уравнение электродиффузии ионов через мембрану в приближении однородного поля

Рассмотрим перенос заряженных частиц (ионов). В отсутствие градиента концентрации главная движущая сила при переносе ионов - электрическое поле. Если частица (ион) в водном растворе или внутри мембраны находится во внешнем электрическом поле с градиентом потенциала , то она будет двигаться. Соблюдение Ома для таких систем означает, что между скоростью движения частицы "υ" и действующей силой имеется линейная зависимость:



где q - заряд частицы, b - подвижность носителя заряда (иона). Переходя к плотности тока j = qnυ, где n - число частиц в единице объема, получаем в направлении оси "X":

.



Поток частиц "Ф" равен потоку электричества "j", деленному на заряд каждой частицы "q", то есть

(1)



Выразим "Ф" как функцию градиента термодинамического потенциала, так как q = ze (e - заряд электрона), таким образом, согласно E = z F(ϕ2 - ϕ1 ), где E - энергия электрического поля, F - число Фарадея, z - заряд иона.

F = NA e, E = z e NA(ϕ2 - ϕ1) = qNA(ϕ2 - ϕ1),

тогда

, (G - свободная энергия), (2)



где NA - число Авогардо.

Сопоставив (1) и (2), получаем:



где - молярная концентрация частиц (Кмоль/м ).



Это уравнение соблюдается и для явлений диффузии, и для электрофореза в однородном растворителе.

Теорелл (1954 г.) обобщил это выражение для случая, когда изменяется не только концентрация вещества "с" и потенциал "ϕ", но и химическое сродство иона к окружающей среде "μ0" (в частности, к растворителю). Тогда уравнение потока принимает следующий вид (уравнение Теорелла):

(3)



где - электрохимический потенциал. То есть поток равен произведению концентрации носителя на его подвижность и на градиент его электрохимического потенциала. Знак "−" указывает на то, что поток направлен в сторону убывания .



Для однородной среды и учитывая значение , подставленное в (3) получается электродиффузное уравнение Нернста - Планка:



где R - универсальная газовая постоянная, T - абсолютная температура.



1.4 Механизм генерации и распространения потенциала действия

Все клетки возбудимых тканей при действии различных раздражителей достаточной силы способны переходить в состояние возбуждения. Обязательным признаком возбуждения является изменение электрического состояния клеточной мембраны.

Общее изменение разности потенциалов между клеткой и средой, происходящее при пороговом и сверхпороговом возбуждении клеток, называется потенциалом действия.

Потенциалы действия обеспечивают проведение возбуждения по нервным волокнам и инициируют процессы сокращения мышечных и секреции железистых клеток.

На основе обобщения большого экспериментального материала было установлено, что потенциалы действия возникают в результате избыточного по сравнению с покоем диффузии ионов натрия из окружающей жидкости внутрь клетки.

Формирование потенциала действия обусловлено двумя ионными потоками через мембрану: поток ионов натрия внутрь клетки приводит к перезарядке мембраны, а противоположно направленный поток ионов калия обусловливает восстановление исходного потенциала покоя.

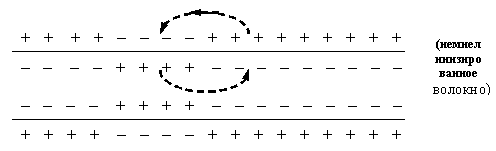
Потоки приблизительно равны по величине, но сдвинуты во времени. Благодаря этому сдвигу во времени и возможно появление потенциала действия.

Потенциал действия, возникнув в одном участке нервной клетки, быстро распространяется по всей ее поверхности.

Распространение потенциала действия обусловлено возникновением локальных токов, циркулирующих между возбужденным и невозбужденным участками клетки.

В состоянии покоя внешняя поверхность клеточной мембраны имеет положительный потенциал, а внутренняя - отрицательный.

В момент возбуждения полярность мембраны изменяется на обратную: ее внешняя поверхность заряжена отрицательно по отношению к внутренней (рисунок).



В результате этого между возбужденным и невозбужденным участками мембраны (B и H) имеется разность потенциалов. Наличие разности потенциалов приводит к появлению между этими участками электрических токов, называемых локальными токами или токами действия. На поверхности клетки локальный ток течет от невозбужденного участка к возбужденному; внутри клетки он течет в обратном направлении.

Локальный ток, как и любой электрический ток, оказывает раздражающее действие на соседние невозбужденные участки и вызывает увеличение проницаемости их мембран. Это приводит к снижению в них потенциала покоя.

Когда деполяризация достигает критического значения, в этих участках возникают потенциалы действия, а в том участке, который ранее был возбужденным, в это время уже происходят восстановительные процессы реполяризации. Вновь возбужденный участок, в свою очередь, становится электроотрицательным и возникающий локальный ток раздражает следующий за ним участок.

Этот процесс многократно повторяется и обусловливает распространение импульсов возбуждения по всей длине клетки в обоих направлениях. В нервной системе прохождение импульсов только в определенном направлении обусловлено наличием синапсов, обладающих односторонней проводимостью.

Под влиянием локальных токов волна возбуждения распространяется вдоль волокна без затухания (бездекрементное проведение). Это обусловлено тем, что локальные токи только деполяризуют мембрану до критического уровня, а потенциалы действия в каждом участке мембраны поддерживаются независимыми ионными потоками, перпендикулярными к направлению распространения возбуждения.

Скорость уменьшения мембранного потенциала до критического уровня зависит от разности потенциалов между возбужденным и невозбужденным участками и от кабельных свойств волокна: электрической емкости и сопротивления мембраны, сопротивлений аксоплазмы и окружающей среды.

Кабельные свойства волокна обеспечивают деполяризацию мембраны до критического уровня, а последующая диффузия натрия в клетку усиливает деполяризацию и обеспечивает незатухающее проведение импульса.

Количественно процесс может быть представлен следующим образом. Скорость распространения потенциала действия определяется в основном тем временем, которое необходимо для критической деполяризации мембраны. Обозначим деполяризацию до критического уровня "Δϕ ". Тогда "Δϕ ", емкость мембраны "с" и заряд "Δq", необходимый для деполяризации мембраны на "Δϕ " будут:

(4)



Заряд мембраны и ее потенциал изменяется вследствие протекания локального тока "I". Тогда время "t", в течение которого заряд мембраны изменяется на Δq, а потенциал на "Δϕ " будет

равно:

(5)



Из уравнений (4) и (5) получим:

(6)



Величина локального тока "I" по закону Ома определяется разностью потенциалов "U" между возбужденным и невозбужденным участками мембраны и сопротивлением "R" всех участков, по которым протекает локальный ток: Сопротивление "R" суммируется из сопротивлений всех последовательных участков, по которым протекает локальный ток: мембраны, цитоплазмы, окружающей клетку жидкости.



В основном оно определяется сопротивлением мембраны. Подставляя значение " I " в уравнение (6), получим:

(7)



Учитывая, что "Δϕ " и "U" величины постоянные, можно написать:

(8)



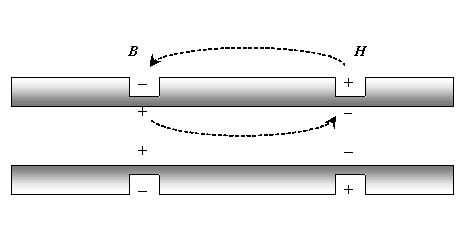
где k - коэффициент пропорциональности.

Уравнение (8) показывает, что время деполяризации мембраны и, следовательно, время проведения возбуждения пропорциональны произведению "RC", называемому постоянной времени мембраны. Тогда скорость проведения возбуждения будет обратно пропорциональна постоянной времени мембраны.

Скорость проведения импульса возрастает с увеличением диаметра волокна. Это объясняется тем, что с увеличением диаметра уменьшается сопротивление, приходящееся на единицу длины волокна.

В нервных волокнах характер распространения возбуждения зависит от наличия или отсутствия в них миелиновых оболочек. В безмякотных волокнах возбуждение распространяется непрерывно вдоль всей мембраны. Все участки мембраны при этом в свое время становятся возбужденными. В мякотных нервных волокнах возбуждение арспространяется несколько по иному.

Мякотные нервные волокна имеют толстые миелиновые оболочки, которые через 1 - 3 мм прерывается с образованием так называемых перехватов Ранвье.



В электрическом отношении миелин является изолятором; его удельное сопротивление в 10 млн раз превышает удельное сопротивление раствора Рингера.

В результате этого локальные токи через миелиновые оболочки протекать не могут; они циркулируют между перехватами Ранвье. При возбуждении одного перехвата Ранвье между ним и следующим перехватом возникают локальные токи и импульс как бы перескакивает на второй перехват, со второго - на третий и т.д. Такой способ проведения нервного импульса называется сальтаторным.

При блокировании одного перехвата Ранвье каким-либо анестезирующим веществом, например кокаином, импульс сразу передается на третий перехват. При блокировании сразу двух перехватов импульс дальше распространяться не может: сопротивление между первым и четвертым перехватами велико, и локальный ток между ними не достигает порогового значения.

В результате сальтаторного способа передачи скорость распространения первого импульса в мякотных волокнах примерно в 10 раз выше, чем в безмякотных, при одинаковом диаметре волокон.

Помимо этого, сальтаторный способ проведения возбуждения является более экономичным, поскольку в этом случае ионные потоки проходят не через всю поверхность клетки, как при непрерывном распространении, а только через поверхность в области перехватов Ранвье.

Список использованных источников

1. Волькенштейн М.В. Общая биофизика: Монография - М.: Наука, 1978. – 599 с.

2. Биофизика: Учебник / Тарусов Б.Н., Антонов В.Ф., Бурлакова Е. В. и др. – М.: Высшая школа, 1968. – 464 с.

3. Ю.А. Владимиров, Д.И. Рощупкин, А.Я. Потапенко, А.И. Деев Биофизика: Учебник. - М.: Медицина, 1983.

4. Ремизов А.Н. Медицинская и биологическая физика: Учеб. для мед. спец. Вузов. – М.: Высшая школа, 1999. – 616 с.