

УДК 577.3

БИОФИЗИКА

Т. Г. Амбарцумян, С. М. Мартirosов

Уравнения мембранного потенциала при электрогенном активном транспорте катионов

(Представлено чл.-корр. АН Армянской ССР В. О. Казаряном 4/IX 1970)

На нервных и мышечных клетках с высокой внутриклеточной концентрацией ионов натрия рядом авторов было показано, что в период активного транспорта катионов через поверхность мембраны натриевый насос способен генерировать дополнительную э. д. с. сверх обычного потенциала покоя (<sup>1,2</sup>). Уравнения для описания мембранного потенциала в этот период основаны на модели, в которой предполагается, что за один транспортный цикл один ион натрия выводится из клетки с помощью переносчика и один ион калия входит в клетку по градиенту электрического поля (<sup>3</sup>). Однако известно, что сама транспортная система, локализованная в мембране, способна переносить как ионы натрия, так и ионы калия, причем в неэквивалентных количествах. По-видимому, указанная выше модель является лишь электрическим эквивалентом процесса.

В настоящей работе сделана попытка получить уравнения мембранного потенциала при электрогенном активном транспорте с учетом известного стехиометрического соотношения АТФ : Na<sup>+</sup> : K = 1 : 3 : 2 (<sup>4</sup>).

Предполагается, что на внутренней стороне мембраны на одной из ступеней химического цикла, ведущего к гидролизу АТФ, образуется комплекс переносчика с ионами натрия. Комплекс диффундирует к наружной границе мембраны по градиенту химического потенциала. Здесь, взаимодействуя с ионами калия, комплекс меняет конформацию и одновременно обменивает ионы натрия на неэквивалентное количество ионов калия. Образовавшееся соединение возвращается к внутренней границе мембраны. Здесь ионы калия и ортофосфат высвобождаются в клетку, а фермент и переносчик переходят в исходное состояние, то есть заканчивается весь транспортный цикл, включающий АТФ-азную реакцию и перенос ионов. Затем процесс повторяется. На рис. 1 изображен только цикл диффузии и не

указан характер сопряжения между гидролизом АТФ и транспортом ионов. Считается, что в одном транспортном цикле происходит гидролиз одной молекулы АТФ и перенос  $3\text{Na}^+$  и  $2\text{K}^+$ . Сохранение макроскопической электронейтральности внутриклеточного содержимого осуществляется за счет „третьего“ иона калия, который поступает в клетку через обычные каналы диффузии по градиенту электрического поля, создаваемого насосом. Для упрощения расчетов прием также, что мембрана является идеальным катионитом.

Система, представленная на рис. 1, находится в стационарном состоянии, и через мембрану имеют место диффузионные потоки ионов калия,  $J_K$ , поток комплекса  $X\text{Na}_3$ ,  $J_X$  поток комплекса  $Y\text{K}_2$ ,  $J_Y$ .

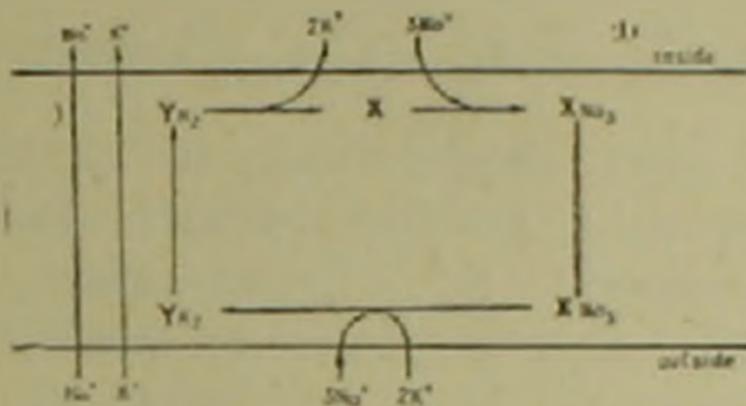


Рис. 1. Схема ионного обмена при активном транспорте катионов. Пояснение в тексте

Будем считать, что комплекс переносчика с ионами натрия является положительно заряженной частицей  $X\text{Na}_3^+$ , а комплекс  $Y\text{K}_2$  — электронейтральный комплекс.

Запишем уравнения потоков:

$$J_K = -RTu_K \frac{dC_K}{dx} - Fu_K C_K \frac{d\varphi}{dx}; \quad (1)$$

$$J_X = -RTu_X \frac{dC_X}{dx} - Fu_X C_X \frac{d\varphi}{dx}; \quad (2)$$

$$J_Y = -D_Y \frac{dC_Y}{dx}, \quad (3)$$

где  $C$  — концентрации,  $u$  — подвижности,  $D$  — коэффициент диффузии,  $\varphi$  — электрический потенциал в точке  $x$ ,  $R$  — газовая постоянная,  $T$  — абсолютная температура,  $F$  — число Фарадея.

Рассматривается стационарное состояние, устанавливающееся при разомкнутой цепи, когда суммарный ток через мембрану равен 0. Тогда:

$$J = F(J_K + J_X) = 0. \quad (4)$$

Подставляя уравнения (1) — (3) в (4) и после ряда преобразований, получаем:

$$\varphi_{im} - \varphi_{om} = \frac{RI}{F} \ln \frac{U_X(C_X)_0 + U_K(C_K)_0}{U_X(C_X)_i + U_K(C_K)_i}, \quad (5)$$

где  $\varphi_{i,m}$ ;  $\varphi_m$ ;  $(C)_i$  и  $(C)_o$  — электрические потенциалы и концентрации на внутренней и наружной границах мембраны.

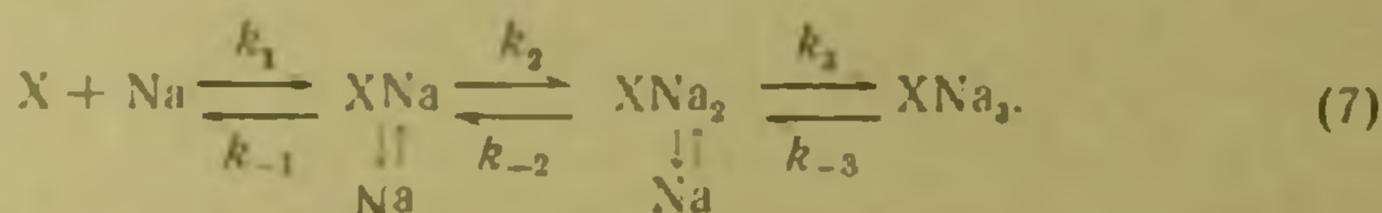
Для определения концентраций, стоящих в уравнении (5), сделаем ряд предположений.

Для рассматриваемого стационарного процесса можно принять квазиравновесное распределение ионов между границей мембраны и омывающей средой, и, следовательно, можно исходить из условия равенства электрохимических потенциалов в этих фазах. Это позволяет выразить концентрации ионов  $K^+$  на границах мембраны через концентрации этих ионов в среде и в клетке:

$$(C_k)_i = z [C_k] \exp \left[ -\frac{F}{RT} (\varphi_m - \varphi) \right], \quad (6)$$

где  $(C_k)_i$  и  $[C_k]$ ;  $\varphi_m$  и  $\varphi$  — концентрации  $K^+$  и электрические потенциалы на данной границе мембраны и в омывающей ее среде соответственно,  $z$  — коэффициент фазового различия, определяющий разницу в поведении иона в двух различных фазах при стандартных условиях.

Второе допущение делается при нахождении концентрации комплекса  $XNa_3$  на внутренней границе мембраны. Допустим, что внутренняя граница мембраны на очень небольшой толщине представляет собой достаточно хороший натриевый электрод и связывание переносчиком  $Na^+$  происходит после перехода ионов натрия из клетки на эту границу. Затем три иона натрия соединяются с переносчиком путем следующей реакции:



где  $k$  и  $k_-$  — константы скорости прямой и обратной реакций.

Если процесс образования комплекса  $XNa_3$  не лимитирован числом переносчиков  $X$  на внутренней границе мембраны и скорость реакции (7) определяется скоростью образования промежуточного соединения  $XNa_2$ , т. е.  $k_1 \ll k_2$  и  $k_3$ , то

$$(C_x)_i = k (C_{Na})_i. \quad (8)$$

Подставляя в уравнение (8), вместо концентрации ионов натрия на внутренней границе мембраны  $(C_{Na})_i$  ее значение, найденное по уравнению (6), получаем концентрацию комплекса  $XNa_3$  на той же границе:

$$(C_x)_i = k z, [Na]_i \exp \left[ -\frac{F}{RT} (\varphi_{i,m} - \varphi_i) \right], \quad (9)$$

где  $[Na]_i$  — внутриклеточная концентрация натрия,

$\varphi_i$  — электрический потенциал электролита клетки.

Третье предположение заключается в том, что на наружной гра-

նիցե մեմբրանի կոնցենտրացիոն խառնուրդը (XNa<sub>3</sub>) կարող է համարվել ռեակտիվի (XNa<sup>+</sup> + 2K<sup>+</sup> → YK<sub>2</sub> + 3Na<sup>+</sup>), որը տեղի է ունենում արտաքին սահմանի վրա, քանի որ արտաքին միջավայրում կալիումի և նատրիումի կոնցենտրացիաները ցածր են, քան ներքին միջավայրում: Այսպիսով, կարելի է ենթադրել, որ ռեակտիվը գտնվում է արտաքին սահմանի վրա:

Ստանդարտիզացնելով (6) և (9) հավասարումները, ստանում ենք:

$$V_a = \frac{RT}{F} \ln \frac{[K]_o}{[K]_i + \lambda [Na]_i} \quad (10)$$

որտեղ  $V_a$  — տարբերություն է մեմբրանի պոտենցիալի և արտաքին միջավայրի պոտենցիալի:

$\lambda = \frac{u_k k a_1}{u_k a_2} = \frac{p_k}{p_n}$  — կոնցենտրացիոն գործակալի գործակալը (10):

Վերջինից կարելի է եզրակացնել, որ կոնցենտրացիոն գործակալը արտաքին միջավայրում կալիումի և նատրիումի կոնցենտրացիաների հարաբերակցությունն է: Այսինքն, կարելի է ենթադրել, որ ռեակտիվը գտնվում է արտաքին սահմանի վրա:

Ստանդարտիզացնելով (10) հավասարումը, կարելի է ցուցաբերել, որ կոնցենտրացիոն գործակալը կալիումի և նատրիումի կոնցենտրացիաների հարաբերակցությունն է:

Ստանդարտիզացնելով (10) հավասարումը, կարելի է ցուցաբերել, որ կոնցենտրացիոն գործակալը կալիումի և նատրիումի կոնցենտրացիաների հարաբերակցությունն է:

Երևանի ֆիզիկական ինստիտուտ

Տ. Գ. ՀԱՄԲԱՐՁՈՒՄՅԱՆ, Ս. Մ. ՄԱՐՏԻՐՈՍՈՎ

Մեմբրանային պոտենցիալների հավասարումը էլեկտրոդեն ակտիվ ֆոխադրման ժամանակ

Մի շարք աշխատանքներում ցույց է տրված, որ նատրիում իոնների բարձր ներթափանցելիությունը կոնցենտրացիոն ունեցող ներքին և մեմբրանային բարձր ներթափանցելիությունը կոնցենտրացիոն ունեցող արտաքին միջավայրում կալիումի և նատրիումի կոնցենտրացիաների հարաբերակցությունն է: Այսինքն, կարելի է ենթադրել, որ ռեակտիվը գտնվում է արտաքին սահմանի վրա:

հիման վրա ստացված է մեմբրանային պոտենցիալի հավասարում, որը թույլ է տալիս քանակական վերլուծության ենթարկել էքսպերիմենտալ տվյալները և կետրոգեն ապտիվ փոխադրման ժամանակ:

#### ЛИТЕРАТУРА — ԳՐԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆ

- <sup>1</sup> G. A. Kerkut, and R. C. Thomas, *Comp. biochem. Physiol.*, 14, 167 (1965).  
<sup>2</sup> R. P. Kernan, *Nature*, 193, 986 (1962). <sup>3</sup> С. М. Мартыросов и Л. Г. Микаелян, „Биофизика“, 1, 104 (1970). <sup>4</sup> P. Y. Garrahan and I. M. Glyn, *J. Physiol.*, 192, 217 (1967). <sup>5</sup> R. D. Keynes and R. C. Swan, *J. Physiol.*, 147, 105 (1959).