

Лекция №9.

Тема: Доннановское равновесие и потенциал Доннана.

Доннановское равновесие устанавливается между клеткой и окружающей средой, если клеточная мембрана хорошо проницаема для неорганических ионов, но непроницаема для белков, нуклеиновых кислот и других крупных органических ионов. Наиболее характерно равновесие Доннана для мертвых клеток или для клеток с ослабленным метаболизмом.

В основе вывода уравнений, описывающих распределение ионов в доннановской системе, лежит условие электронейтральности, т. е. равенства суммарной концентрации анионов (в основном Cl^- и макромолекул P^-) и катионов K^+ как внутри клетки:

$$[\text{K}^+]_j = [\text{Cl}^-]_j + n[\text{P}^-]_j \quad (1)$$

так и снаружи:

$$[\text{K}^+]_o = [\text{Cl}^-]_o + n[\text{P}^-]_o, \text{ где } (2)$$

n – число отрицательных зарядов на каждой белковой молекуле.

В межклеточной жидкости содержание катионов значительно выше, чем макромолекул P^- . Это позволяет написать:

$$[\text{K}^+]_o = [\text{Cl}^-]_o = C_o, \text{ где } (3)$$

C_o – молярная концентрация электролитов во внеклеточной среде.

С другой стороны, между концентрацией проникающего иона и потенциалом имеется соотношение:

$$E - \psi = \psi_2 - \psi_1 = \frac{RT}{zF} \ln C_1/C_2 \quad (\text{уравнение Нернста})$$

Тогда по определению логарифма можно записать:

$$\frac{[\text{K}^+]_j}{[\text{K}^+]_o} = \frac{[\text{Cl}^-]_o}{[\text{Cl}^-]_j} = e^{-\psi} = r \quad (4), \text{ где}$$

ψ – безразмерный потенциал; $\psi = \frac{zF}{RT} \psi$

r – так называемое отношение Доннана.

Условие доннановского равновесия следует из уравнения (4):

$$[K^+]_j [Cl^-]_j = [K^+]_o [Cl^-]_o$$

В мышечных клетках неравномерное распределение калия между клеткой и средой, определяемое работой Na^+-K^+ -АТФазой, создает мембранный потенциал, который в свою очередь, который в свою очередь обеспечивает доннановское распределение хлора в соответствии с уравнением (4).

В эритроцитах доннановское равновесие само создает мембранный потенциал. Величину этого потенциала можно получить из уравнений (3) и (4):

$$[K^+]_j = C_o e^{-\psi}; \quad [Cl^-]_j = C_o e^{\psi} \quad (5)$$

Подставив полученные величины в уравнение (1), получаем:

$$e^{-\psi} - e^{\psi} = n[P^-]_j / C_o$$

Обычно концентрация белков в клетке имеет порядок 1 мМ, число зарядов n равно 10-20 на молекулу, а концентрация электролитов в окружающей среде около 150 мМ, т.е. $n[P^-]_j / C_o = 0,1$.

Из математики известно, что выражение $(e^x - e^{-x})$, если его величина $\ll 1$, приблизительно равно $2x$ (при $x = 0,1$ с точностью до 0,003%).

Отсюда

$$\psi = - n[P^-]_j / C_o = \phi \cdot F / RT, \text{ т.е.}$$

доннановский потенциал прямопропорционален концентрации белков в клетке и обратно пропорционален концентрации окружающего электролита.

Например, при $C_o = 150$ мМ, $n = 15$, $[P^-]_j = 1$ мМ, $\phi = -1,4$ мВ.

Мы видим, что доннановские потенциалы невелики, они ни в какой мере не могут объяснить высокие значения потенциалов покоя большинства живых клеток – 60-90 мВ в нервных и мышечных клетках.

Мембранный потенциал покоя в нервных и мышечных волокнах обусловлен тем, что внутренность клетки заряжена отрицательно по отношению к наружной стороне. В 1902 году Бернштейн предложил

объяснить его существование трансмембранной разностью потенциалов, которая возникает в результате неравномерного распределения ионов калия.

Согласно гипотезе Бернштейна (равновесный потенциал), потенциал покоя обусловлен проницаемостью мембраны для ионов калия, создается потенциал, описываемый уравнением Нернста.

Если концентрации этих ионов по обе стороны не равны, то возникает разность потенциалов.

Для калия

$$E_K = \frac{RT}{F} \ln \frac{[K^+]_o}{[K^+]_j}$$

E_K – калиевый равновесный потенциал,

F – постоянная Фарадея,

K_o – концентрация калия снаружи,

K_j – концентрация калия внутри

O – разбавленный,

j – концентрированный.

Допускают, что градиент электрического потенциала в мембране постоянен, т.е.

$$\frac{d\phi}{dx} = \frac{E}{d}, \text{ где}$$

E – мембранный потенциал.

Но калиевая теория не описывает наблюдаемые факты. Причина отклонения в том, что мембрана проницаема для других ионов.

Для количественного описания потенциала в условиях проницаемости мембраны для нескольких ионов Ходжкин и Катц использовали представление о том, что потенциал покоя не равновесный, а стационарный по своей природе, т.е. он отражает состояние системы, когда через мембрану

непрерывно идут встречные потоки ионов K^+ , Na^+ , Cl^- и других. Суммарный поток положительно заряженных частиц через мембрану равен сумме потоков одновалентных катионов минус сумма потоков одновалентных анионов. Наличие суммарного потока приведет к изменению потенциала на мембране, скорость этого изменения зависит от ёмкости мембраны. Возникающий потенциал (поляризация мембраны) тормозит дальнейший перенос ионов. Величина потоков K^+ , Na^+ , Cl^- зависит от градиента их концентрации на мембране и от мембранного потенциала.

Уравнение потенциала для 3 ионов:

$$\varphi_m = \frac{RT}{F} \ln \frac{P_K[K^+]_o + P_{Na}[Na]_o + P_{Cl}[Cl^-]_o}{P_K[K^+]_j + P_{Na}[Na]_j + P_{Cl}[Cl^-]_j}$$

Это уравнение Гольдмана – Ходжкина – Катца или просто уравнение Гольдмана.

Всякое равновесие можно рассматривать как частный случай уравнения Гольдмана. Уравнение Нернста – это частный случай уравнения Гольдмана при условии, если проницаемость одного из ионов гораздо выше, чем для других.