

Лекція 3

ПОТЕНЦІАЛ СПОКОЮ НЕРВОВИХ І М'ЯЗОВИХ ВОЛОКОН

Між внутрішньою і зовнішньою поверхнями плазматичної мембрани усіх клітин існує різниця електричних потенціалів. Її називають мембранним потенціалом, а в збудливих клітинах – *потенціалом спокою*.

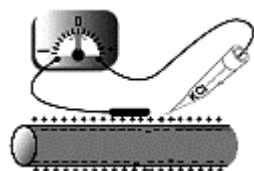
Мембранний потенціал (МП) – це трансмембранна різниця потенціалів, яка існує між внутрішньою та зовнішньою поверхнями плазматичної мембрани.

Потенціал спокою (ПС) – це мембранний потенціал збудливих клітин, які перебувають у стані спокою. Іншими словами, ПС – це окремий випадок мембранного потенціалу.

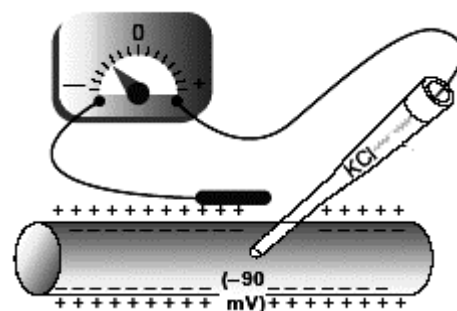
Методи реєстрації ПС

Реєстрацію ПС здійснюють за допомогою електродів. Залежно від їх розміщення розрізняють два методи реєстрації ПС.

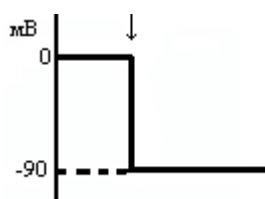
I *Внутрішньоклітинне відведення ПС*. Здійснюють за допомогою скляного електрода, діаметр кінчика якого менше 1 мкм. Таким мікроелектродом проколюють клітинну мембрану і вводять його у цитоплазму. У момент проколу мембрани за допомогою пристрою (вольтметра) реєструють різницю потенціалів.



А



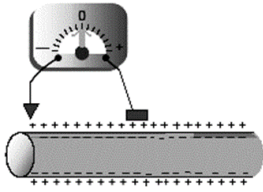
Б



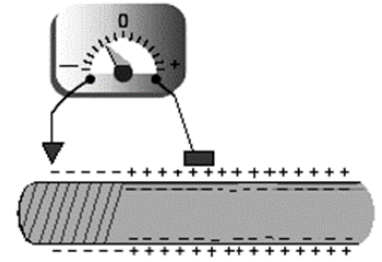
В

Внутрішньоклітинна реєстрація мембранного потенціалу: А – до, Б – після введення мікроелектрода у клітину; В – запис ПС на осцилографі

II *Позаклітинне відведення ПС*. У цьому методі обидва електроди розміщені поза клітиною. Названий метод дозволяє реєструвати потенціал пошкодження – різницю потенціалів між інтактною та пошкодженою ділянками тканини. Пошкоджена ділянка є деполаризованою щодо інтактної.



А



Б

Позаклітинна реєстрація мембранного потенціалу : А – інтактне нервово волокно; Б – нервово волокно з ушкодженою ділянкою (заштрихована)

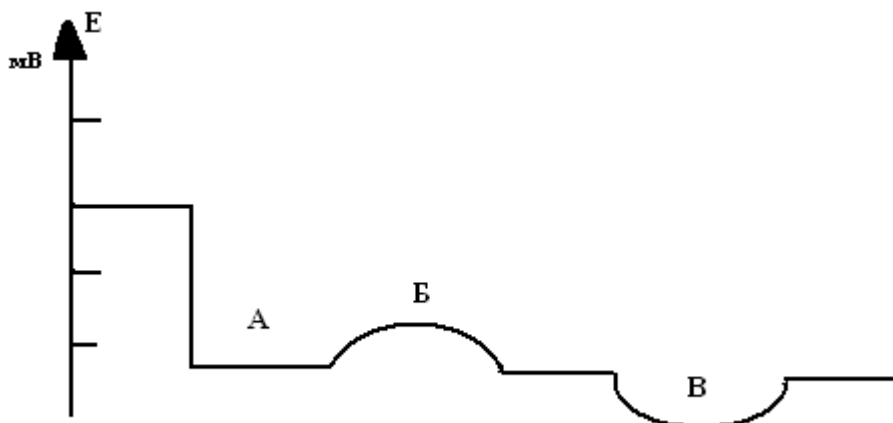
Основні фізичні характеристики ПС

1 *Полярність.* На внутрішній поверхні мембрани потенціал спокою є електронегативним щодо “нуля” Землі. Іншими словами, зовнішня поверхня мембрани заряджена позитивно, а внутрішня – негативно.

2 *Сталість величини.* Величина ПС для певної структури (нервово волокно, м’язова клітина, нейрон) є сталою.

3 *Абсолютне значення.* ПС має такі значення: нервові волокна – -90 мВ, скелетні м’язові волокна – -90 мВ, гладенькі м’язи – -50-60 мВ, нейрони центральної нервової системи – -40-60 мВ.

Під впливом деяких факторів абсолютне значення ПС може змінюватися. Розрізняють два види змін величини ПС – деполяризацію і гіперполяризацію..



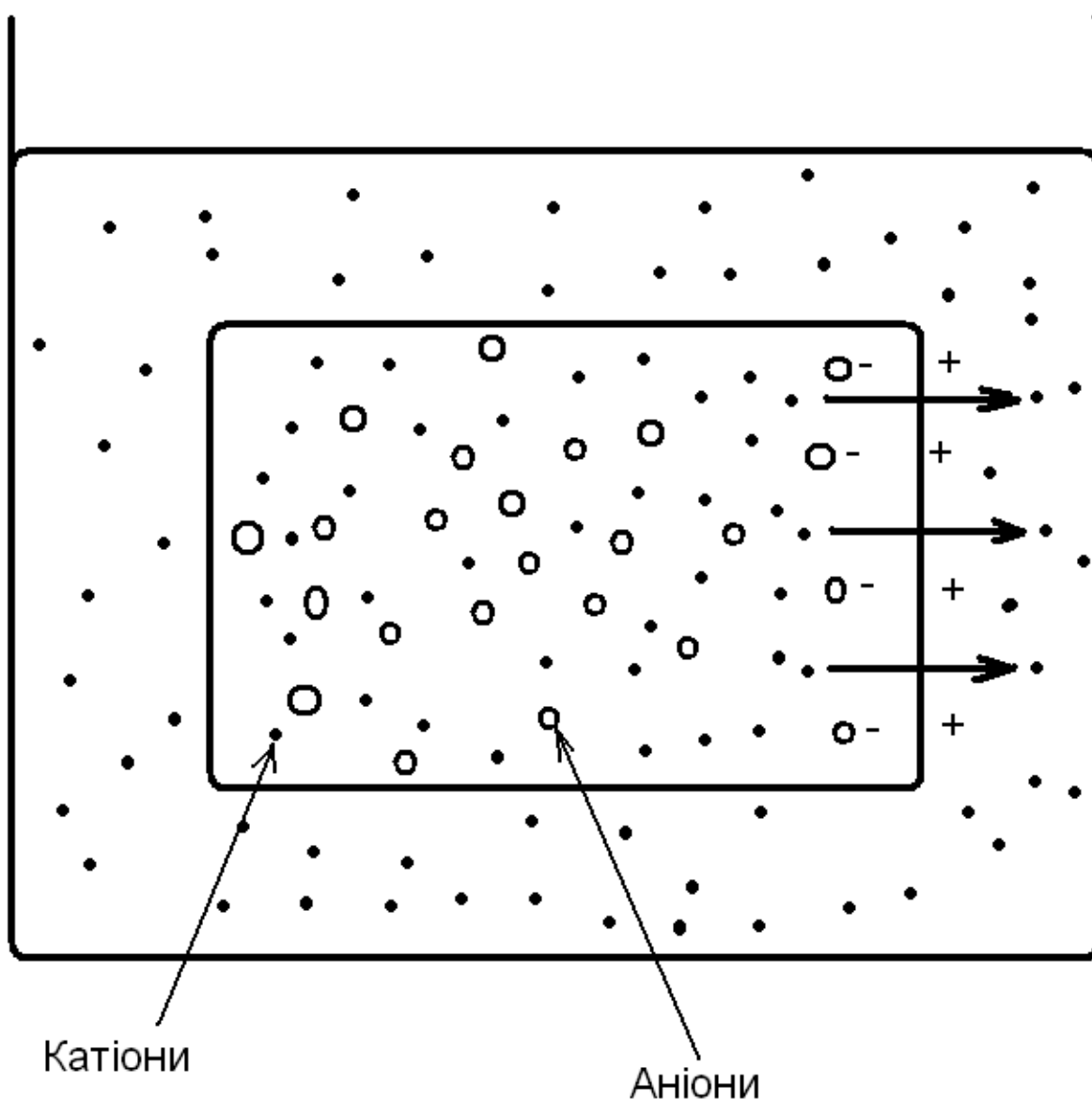
Зміни абсолютного значення ПС : А – потенціал спокою; Б – деполяризація; В – гіперполяризація

Деполяризація мембрани – це зменшення, а *гіперполяризація* – збільшення абсолютного значення ПС.

Іонні механізми походження потенціалу спокою

Вперше гіпотезу про іонні механізми походження мембранного потенціалу запропонував у 1896 р. представник української школи фізіологів В.Ю. Чаговець, що очолював кафедру в Київському університеті ім. Св. Володимира.

Сьогодні остаточно доведено, що виникнення мембранного потенціалу пов'язане з дифузією іонів. Для того, щоб зрозуміти суть явища, уявимо собі клітину, у якій цитоплазма заміщена розчином електроліту, який складається з дрібних часток катіонів (наприклад, іонів калію) і крупніших часток аніонів (наприклад, білка). Маленькі частки катіонів можуть легко дифундувати через пори мембрани, в той час як мембрана клітини непроникна для аніонів. Помістимо клітину, заповнену таким електролітом, у середовище, в якому його немає або його концентрація значно менша, ніж у клітині.



Дослід, який пояснює іонні механізми виникнення ПС

У цьому випадку частки катіонів (іонів K^+) за законами дифузії будуть виходити з клітини в середовище за градієнтом концентрації, а аніони будуть залишатися у клітині, оскільки мембрана до них непроникна. Перехід катіонів з клітини в позаклітинне середовище призводить до того, що на внутрішній поверхні мембрани створюється надлишок іонів K^+ (з'являється знак "+"), а на зовнішній поверхні рівно на

стільки ж збільшується кількість аніонів (з'являється знак “-“). Іншими словами, між внутрішньою і зовнішньою поверхнями мембрани виникає різниця потенціалів, тобто мембранний потенціал.



Схема, що пояснює іонні механізми виникнення ПС

Як довго буде продовжуватися дифузія катіонів з клітини у позаклітинне середовище?

Річ у тому, що позитивний заряд, який створюється на зовнішній поверхні мембрани, буде перешкоджати подальшій дифузії іонів K^+ за градієнтом концентрації. Калій почне переходити у клітину за електричним градієнтом

(мембрана зсередини заряджена негативно, а калій заряджений позитивно). Врешті-решт, при певному мембранному потенціалі настає стан рівноваги. Це означає, що кількість іонів K^+ , яка виходить з клітини за градієнтом концентрації, дорівнює кількості іонів K^+ , яка входить у клітину за електричним градієнтом. Величина мембранного потенціалу, при якій настає такий стан рівноваги, отримала назву рівновагового потенціалу для даного іона.

Таким чином, *потенціал рівноваги* – це рівень електричного потенціалу мембрани, при якому дифузія іона за градієнтом концентрації урівноважується протилежно спрямованою дифузєю даного іону за електричним градієнтом. Або,

іншими словами, це рівень електричного потенціалу на мембрані, який повністю припиняє дифузійний потік іона за градієнтом концентрації.

Потенціал спокою нервових і скелетних волокон

Внутрішньоклітинне відведення мембранного потенціалу великих нервових і скелетних м'язових волокон свідчить про те, що потенціал спокою у цих структурах дорівнює -90 мВ. Таке значення потенціалу спокою пояснюється існуванням основних і додаткових чинників, які впливають на мембранний потенціал у цих структурах.

Основні чинники:

1 Різниця концентрацій іонів K^+ у цитоплазмі і в позаклітинній рідині. Так, у цитоплазмі нервового волокна вміст іонів K^+ у 35 разів вищий, ніж у позаклітинному середовищі.

2 Висока проникність мембрани до іонів K^+ , низька проникність до іонів Na^+ і непроникність до внутрішньоклітинних білків - аніонів.

Саме іони K^+ та особливості проникності клітинної мембрани визначають значення потенціалу спокою. Про це свідчить той факт, що потенціал спокою нервових і скелетних м'язових волокон (-90 мВ) дуже близький за значенням до калієвого рівновагового потенціалу (-94 мВ).

Додаткові чинники :

1 Пасивний вхід іонів Na^+ у клітину. Хоча у стані спокою проникність мембрани для іонів Na^+ в багато разів менша, ніж для іонів K^+ (приблизно у 100 разів), постійно існує дифузія іонів Na^+ в клітину. Вона обумовлена, з одного боку, дуже великим електрохімічним градієнтом для іонів Na^+ , спрямованим у клітину (концентрація іонів Na^+ поза клітиною в 10 разів вища, ніж всередині, крім того, іони Na^+ намагаються увійти у клітину, всередині якої знак “-”), а з іншого боку, – наявністю у мембрані клітин білків, здатних пропускати через себе іони Na^+ , коли клітина перебуває у стані спокою. Такі білки отримали назву “калій-натрієві канали витікання”. Вони є неселективними іонними каналами, через які дифундують іони через мембрану, що перебуває у стані спокою. Ці білки значно легше пропускають через себе іони K^+ , ніж Na^+ (приблизно у 100 разів).

Постійний пасивний вхід Na^+ у клітину зменшує її мембранний потенціал, тому його величина насправді менша від калієвого рівновагового потенціалу.

Розрахунки за формулою Гольдмана-Ходжкіна-Катца показують, що при існуючому пасивному вході Na^+ у клітину потенціал спокою повинен був би дорівнювати

-86 мВ. А насправді він дорівнює -90 мВ. Чому? Це пояснює наступний додатковий чинник, що впливає на ПС.

2 Робота Na^+ , K^+ -насосу.

Na^+ , K^+ -насос – це білки клітинної мембрани, які здійснюють активний транспорт іонів Na^+ та K^+ проти градієнтів їх концентрацій. Робота цього насоса має два наслідки:

- підтримується градієнт концентрації іонів Na^+ і K^+ по обидва боки мембрани, незважаючи на пасивний вхід Na^+ і вихід K^+ з клітини;

- здійснюється безпосередній вплив на величину ПС завдяки електрогенності насоса. За один цикл роботи насоса відбувається нееквівалентний обмін іонів Na^+ і K^+ (із клітини видалюється 3 іони Na^+ , а надходить тільки 2 іони K^+), що призводить до незначної гіперполяризації мембрани, внаслідок чого потенціал спокою нервових і скелетних м'язових волокон дорівнює -90 мВ, а не -86 мВ, як слід було б очікувати з проведених розрахунків за формулою Гольдмана-Ходжкіна-Катца.

Фізіологічне значення потенціалу спокою

Наявність ПС на мембрані клітин визначає таку їх рису, як збудливість, тобто здатність збуджуватись у відповідь на дію подразника.

З точки зору електрофізіології це означає, що наявність ПС є необхідною умовою для виникнення потенціалу дії (ПД).

Зміни ПС в умовах патології

В умовах патології зміни ПС збудливих клітин найбільш часто обумовлені такими порушеннями:

Зміни позаклітинної концентрації іонів K^+ .

Можливі два варіанти порушень:

- гіперкаліємія. При цьому іони K^+ входять у клітину і розвивається деполяризація мембрани;
- гіпокаліємія. У цьому випадку, навпаки, іони K^+ виходять з клітини, що призводить до гіперполяризації мембрани.

Зміни внутрішньоклітинної концентрації іонів K^+ :

- при посиленому розпаді білків (збільшення швидкості катаболізму). У даному випадку в результаті зменшення концентрації внутрішньоклітинних білків зменшується внутрішньоклітинна концентрація іонів K^+ , що призводить до деполяризації мембрани;
- посиленому синтезі білків (збільшенні швидкості анаболізму). При цьому, навпаки, збільшення вмісту білків всередині клітини супроводжується збільшенням внутрішньоклітинної концентрації іонів K^+ . Останнє призводить до гіперполяризації мембрани.

Збільшення проникності клітинної мембрани до іонів Na^+ .

- при пошкодженні клітинної мембрани (порушення її бар'єрної функції);
- при появі (адсорбції) нових білків або інших сполук, що пропускають через себе іони Na^+ (наприклад, адсорбція комплексів антиген + антитіло, антибіотиків – іонофорів).

Порушення роботи Na^+ - K^+ -насосів.

Найпоширенішою причиною таких порушень є дефіцит АТФ. При розладах функції Na^+ - K^+ -насосів відбувається зменшення ПС, обумовлене пасивним входом Na^+ у клітину.

Незалежно від причин зміни ПС в умовах патології (деполяризація або гіперполяризація) призводить до стійкого зменшення збудливості клітин, що виявляється широким спектром порушень з боку нервової системи, серця, скелетних м'язів і органів, до складу яких входить гладенька мускулатура.