

Залежність потенціалу спокою поперечносмугастого м'язового волокна від зовнішньої концентрації іонів K^+ , Na^+ і Cl^-

З. О. Сорокіна

Відомо, що більшість клітин містить значну кількість K^+ і дуже мало Na^+ і Cl^- . Довгий час цей факт вважали доказом того, що поверхнева мембрана проникна для K^+ і непроникна для Na^+ і Cl^- [1]. Проте дослідями Бойля і Конуея [2] було показано, що мембрана м'язового волокна жаби проникна не тільки для K^+ , а й для Cl^- і відносно непроникна для Na^+ і внутріклітинних білкових аніонів. Іони K^+ та Cl^- розподілені за умовами доннанівської рівноваги і, як припускають, оснований на ній потенціал спокою відноситься до концентрації K^+ та Cl^- згідно з рівнянням Нернста:

$$E_{сп} = \frac{RT}{nF} \lg \frac{[K^+]_{вн}}{[K^+]_{зовн}} \quad (1),$$

де $[K^+]_{вн}$ і $[K^+]_{зовн}$ — внутрішня і зовнішня концентрація K^+ .

Дальшими дослідями з радіоактивними ізотопами було встановлено, що непроникність мембрани для Na^+ не є абсолютною і що іон Na^+ може вільно дифундувати у волокно. Але оскільки в природних умовах всередині клітини концентрація Na^+ низька, було висунуто припущення про наявність спеціального активного механізму, який безперервно витісняє Na^+ через поверхню мембрани проти його електрохімічного градієнта [3—7].

Одним з методів експериментальної перевірки правильності цих уявлень є порівняння величин електрохімічних градієнтів іонів зовні і всередині клітини і потенціалів спокою, які при цьому виникають. Дуже зручна для цього методика внутріклітинного відведення потенціалів скляними мікроелектродами [8—9]. З її допомогою проведено ряд досліджень [10—15], проте їх результати не завжди узгоджуються між собою. Тому ми вирішили провести спеціальне дослідження залежності потенціалу спокою від співвідношення концентрацій іонів всередині та зовні клітини.

В даній роботі йдеться про залежність потенціалу спокою *m. sartorius* жаби (*R. ridibunda*) від зовнішньої концентрації K^+ , Na^+ і Cl^- .

Методика досліджень

Апаратура. Досліди проводились методом внутріклітинного відведення електричних потенціалів скляними мікроелектродами [16—18]. Для наших дослідів особливе значення має точність визначуванних потенціалів спокою. Тимчасом мікроелектроди виявляють помітний рідинний контактний потенціал у місці зіткнення з розчи-

нами. В нормальному розчині Рінгера величина його коливається від $-0,5-30$ мв. У рідких випадках вона буває позитивною. Для дослідів брали електроди з контактним потенціалом не більше -7 мв і зовсім не використовували електродів з позитивним потенціалом. При проникненні мікроелектрода всередину клітини контактний потенціал може змінитися, і ця зміна позначиться на величині потенціалу спокою. Для визначення можливої величини цієї зміни був приготовлений розчин, який має такий же сольовий склад, як і плазма м'яза ($\text{Na}-18,6$ мМ; $\text{K}-131,2$ мМ; $\text{Cl}-2,1$ мМ; $\text{HPO}_4-73,8$ мМ/л води волокна) і містить 1% желатини або агар-агару. Мікроелектрод вміщували в цю штучну плазму; вона ж з'єднувалась агаровим містком з тестовим розчином, в якому знаходився індиферентний електрод.

Потенціали реєстрували осцилографічно і фотографували на кіноплівці. Досліди проводились при температурі $21-22^\circ\text{C}$.

Розчини. Основним був фосфатний розчин Рінгера ($\text{Na}-116,25$ мМ; $\text{K}-2,5$ мМ; $\text{Ca}-1,8$ мМ; $\text{Cl}-117,1$ мМ; $\text{H}_2\text{PO}_4-0,75$ мМ; $\text{HPO}_4-2,25$ мМ/л). Розчини із збільшеною концентрацією K^+ готували шляхом заміщення необхідної кількості NaCl у розчині Рінгера еквівалентною кількістю KCl . Для зменшення K^+ в розчині Рінгера KCl замінювали на NaCl . Для вирівнювання зовнішньої і внутріклітинної концентрації Cl^- шляхом заміщення солянокислих солей фосфоринокислими або азотнокислими — готували розчин, який містив $2,1$ мМ Cl . Для створення необхідного осмотичного тиску до цього розчину додавали відповідну кількість глюкози. У розчинах із зменшеним вмістом Na^+ , Na_2HPO_4 або NaNO_3 заміщали еквімолекулярною кількістю глюкози. Розчини з глюкозою не зберігалися довше 48 год. рН розчинів коливався від 7,2 до 7,4.

Електролітний склад м'язів. Після дослідів м'яз промокали беззодолним фільтрувальним папером, зважували і розчиняли в суміші сірчаної та азотної кислот (1:1). Азотна кислота необхідна для зруйнування органічних речовин, а сірчана для перетворення летких солянокислих солей у нелеткі сірчанокислі. Розчин випаровували, а золу розчиняли в бідистильованій воді, де потім у полум'яному фотометрі визначали кількість K^+ і Na^+ .

Для визначення в м'язах кількості Cl^- їх мінералізували в присутності AgNO_3 , надлишок якого потім відтитровували KCNS [19].

Міжклітинна вода і вода м'язових волокон. Для визначення кількості міжклітинної води м'язи занурювали на 6—8 год. в ізотонічний розчин сахарози і за формулою:

$$\% \text{-ний вміст міжклітинної води} = \left[\frac{(A_1 - A_2) \cdot 100}{A_2} \right] \frac{100}{\text{вага м'яза}} \quad [II],$$

A_1 і A_2 — початкова і кінцева концентрації сахарози, підтримували процентний вміст міжклітинної води. Вона становила 12%. Внутріклітинну концентрацію електролітів у мМ/кг води волокна обчислювали, враховуючи їх концентрацію в міжклітинних проміжках:

$$C_{\text{вкл}} = \frac{C_{\text{м}} - 0,12 C_{\text{зовн.р}}}{0,68} \quad [III]$$

де $C_{\text{вкл}}$ — концентрація електролітів у волокні,

$C_{\text{м}}$ — у всьому м'язі,

$C_{\text{зовн.р}}$ — у зовнішньому розчині, а 0,68 — процентний вміст води волокон, який визначали шляхом висушування м'язів до постійної ваги.

Недоліком методу є те, що вимірювання потенціалів спокою в основному проводилось на поверхневих волокнах, а хімічному аналізу піддавали весь м'яз.

Результати досліджень

Величина потенціалу спокою в нормальному розчині Рінгера. При визначенні потенціалу спокою м'язи лежали в розчині протягом двох годин, і середню величину цього потенціалу вимірювали окремо для кожної півгодини досліді (на підставі визначення потенціалів 50 волокон). Для кожної середньої величини підраховували відхилення з точністю до 0,1 мв. Потенціал спокою за таких умов дорівнює $81,7 \pm 3,6$ мв (дані 250 вимірювань). У перші півгодини він становить $83 \pm 1,5$ мв, в другі — $82,5 \pm 2$ мв, далі $81 \pm 2,6$ мв і до кінця другої години зменшується до $80,4 \pm 2,8$ мв. Залежність між потенціалом спокою і величиною м'язових волокон виявити не вдалося. Не виявлено також і сезонних варіацій цього потенціалу.

Внутріклітинна концентрація електролітів у шийно вирізаному м'язі дорівнює: $K^+ - 131,2 \pm 2,7$ мМ; $Na^+ - 18,6 \pm 2,3$ мМ і $Cl^- - 2,1 \pm 1,4$ мМ/л води волокна. У м'яза, що пролежав дві години в розчині Рінгера, концентрація K^+ зменшується до $127,4 \pm 1,8$ мМ, Na^+ збільшується до $24,7 \pm 1,3$ мМ і Cl^- до $4,2 \pm 0,9$ мМ/л води волокна.

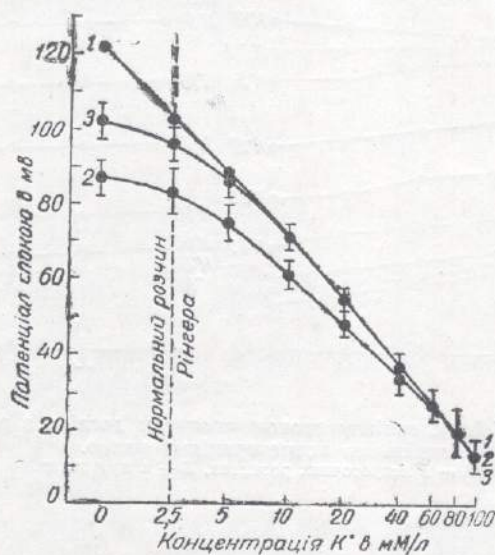


Рис. 1. Залежність потенціалу спокою від зовнішньої концентрації калію. Позначення кривих: 1 — теоретична, обчислена за рівнянням Нерста; 2 — експериментальна, одержана в непроточних розчинах; 3 — у проточних розчинах. На вертикалі — величини потенціалу спокою в мВ; на горизонталі — логарифми зовнішньої концентрації K^+ . На кривій 2 і 3 показані відхилення $\pm$ мВ від середньої величини потенціалу спокою.

Приблизно такі ж величини концентрації внутріклітинних електролітів одержали й інші автори [2, 20, 21].

Отже, ізолюваний м'яз жаби в розчині Рінгера перебуває в нестабільному стані, поступово втрачає K^+ і набуває Na^+ і Cl^- , що приводить до зменшення потенціалу спокою [див. також 2,21]. Для усунення деполяризуючої дії K^+ , що виходить з м'язів, ми провели серію вимірювань потенціалу спокою в проточному розчині Рінгера. Швидкість течії становила 9—10 мл/хв. В даних умовах цей потенціал дорівнює $96,2 \pm 2,4$ мВ (результати 200 вимірювань). На кінець другої години досліду він майже не змінюється.

У невеликій серії дослідів ми вимірювали потенціал спокою волокон у м'язах із збереженою іннервацією і кровообігом. За таких умов цей потенціал становить $103,2 \pm 1,6$ мВ.

Одержані нами результати добре узгоджуються з величинами потенціалу спокою, одержаними іншими авторами [9, 12, 15, 22].

Вплив зовнішньої концентрації K^+ . У розчинах із збільшеною концентрацією K^+ потенціал спокою змінюється приблизно в лінійній залежності від логарифма концентрації цих іонів. Відповідні результати наведені на рис. 1, де крива 2 одержана в непроточних розчинах і крива 3 — в проточних (кожну точку визначено вимірюванням потенціалів 200 м'язових волокон для кожної концентрації K^+).

Обчислення рівноважного калійового потенціалу провадили за формулою Нернста з урахуванням збільшення показника внутріклітинного K^+ при його великих зовнішніх концентраціях (крива 1).

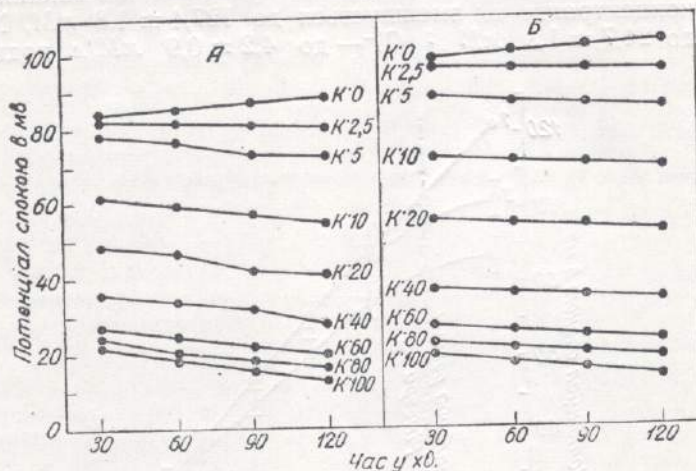


Рис. 2. Зміни потенціалу спокою протягом дослідів з різними зовнішніми концентраціями калію.
А — в непроточних розчинах, Б — в проточних.

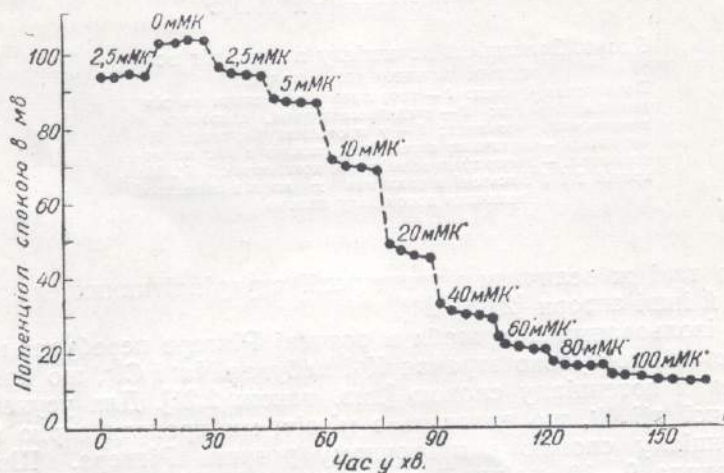


Рис. 3. Залежність потенціалу спокою м'язового волокна від зовнішньої концентрації калію на тому самому волокні. Зміни розчинів провадилися через кожні 15 хв.

Крива за своїм характером збігається з кривими інших авторів [12, 13, 15, 23, 24]. Як видно, експериментальні величини потенціалу спокою при концентраціях K^+ від 0 до 40 мМ нижчі від рівноважного калійового потенціалу. Особливо велика ця різниця при концентраціях K^+ менших від 10 мМ/л. При великих зовнішніх концентраціях K^+ (40—100 мМ) вимірюваний потенціал спокою точно збігався з його теоретичною величиною.

На рис. 2 показано зміни цього потенціалу протягом дослідів в розчинах з різною концентрацією K^+ . Як бачимо, наприкінці другої

а фор-
тинного

години дослідів він поступово зменшується тим сильніше, чим більше в розчині K^+ . Ці зміни особливо помітні в непроточних розчинах. У розчині Рінгера без K^+ потенціал спокою поступово збільшується, що, очевидно, пояснюється поступовим вимиванням K^+ з міжклітинних проміжків.

У невеликій серії дослідів на трьох жабах ми провели дослідження залежності потенціалу спокою від зовнішньої концентрації K^+ на одному волокні, в якому мікроелектрод містився протягом усього дослідів.

На рис. 3 показано зміни цього потенціалу одного з волокон. Вони повністю збігаються з результатами, одержаними методом середніх величин.

Вплив зовнішньої концентрації Cl^- . Для перевірки припущення, що в підтриманні потенціалу спокою беруть участь також іони Cl^- , ми зрівняли їх внутрішню і зовнішню концентрації. Виявилось, що в таких розчинах при зовнішній концентрації K^+ 0; 2,5 і 5 мМ/л потенціал спокою в проточних розчинах стає нижчим, а саме: $83,6 \pm \pm 2,3$ мВ у фосфатному розчині і $82,4 \pm 1,8$ мВ в нітратному. При високих зовнішніх концентраціях K^+ залежність цього потенціалу від аніона Cl^- не спостерігається.

За даними Конвея [25] й Едріана [15], коефіцієнт активності K^+ в хлоридному розчині такий самий, як і всередині клітини. Заміна Cl^- в розчині Рінгера на HPO_4^- або NO_3^- може призвести до зміни коефіцієнта активності K^+ в цих розчинах, що викличе збільшення або зменшення потенціалу спокою. Для обчислення коефіцієнта активності K^+ ми використали рівняння Дебая і Гюккеля [26], згідно з яким:

$$\log \beta = \frac{-0,509 Z_1 Z_2 \sqrt{\mu}}{1 + 3,3 a 10^7 \sqrt{\mu}} \quad [IV],$$

де β — коефіцієнт активності K^+ ;

Z_1, Z_2 — валентності іонів;

μ — іонна сила й a — радіус іона.

Іонну силу розчинів обчислювали за рівнянням Льюїса

$$\mu = \frac{C_1 Z_1^2 + C_2 Z_2^2 + \dots + C_n Z_n^2}{2} \quad [V],$$

де C_1 і C_2 — концентрації іонів.

Для розчину Рінгера і нітратного розчину μ однакова і дорівнює 0,121, у фосфатному розчині $\mu = 0,171$. Звідси β у перших двох розчинах становить 0,755, а у фосфатному розчині — 0,708.

Такі зміни коефіцієнта активності мають привести до збільшення потенціалу спокою на 1,9 мВ відповідно до

$$RT/F \lg(0,755/0,708).$$

Зміна активності пояснює різницю між фосфатним і нітратним розчином, але не спільне для них зниження потенціалу спокою, яке становить $13,8 \pm 0,6$ мВ і є наслідком відсутності в розчині іона Cl^- .

Вплив зовнішньої концентрації N^+ . Зрівнявши Cl^- і замінивши інші солянокислі солі на фосфорнокислі, ми могли далі з'ясувати вплив на потенціал спокою зміни концентрації Na^+ шляхом еквімолекулярного заміщення Na_2HPO_4 глюкозою. Концентрація K^+ становила 0; 2,5; 40 і 100 мМ/л.

Виявилось, що при низьких концентраціях K^+ потенціал спокою

збільшується при зменшенні в зовнішньому розчині Na^+ . При великих концентраціях K^+ цей потенціал зовсім не змінюється. Отже, з фізіологічними величинами концентрації K^+ Na^+ також бере участь у створенні потенціалу спокою, але на відміну від Cl^- і K^+ сприяє його зменшенню, а не збільшенню [див. також 15,22].

Обговорення результатів досліджень

З наведених експериментальних даних, так само як і з даних інших авторів, виходить, що лише при концентраціях K^+ , які значно перевищують фізіологічні, залежність потенціалу спокою від логарифма зовнішньої концентрації K^+ перебуває у відповідності з рівнянням Нернста для калійового електрода. В цих нефізіологічних умовах зміни концентрації інших іонів не впливають на потенціал спокою і, отже, можна гадати, що вони не беруть участі в його створенні. Таке положення може утворитись тоді, коли із збільшенням зовнішньої концентрації K^+ значно збільшуватиметься проникність до нього мембрани порівняно з проникністю до Na^+ і Cl^- . Це припущення підтверджується дослідженнями Гарріса і Барна [27], які на кравецькому м'язі жаби спостерігали збільшення калійових потоків через мембрану при великих зовнішніх концентраціях K^+ . Годжкін і Кейнс [28] на гігантському аксоні кальмара виявили 25-кратне збільшення калійової провідності при збільшенні K^+ зовн до 50 мМ/л.

Проте при фізіологічних зовнішніх концентраціях K^+ величини потенціалу спокою виявляються меншими в порівнянні з рівноважним калійовим потенціалом. Ця різниця хоч до певної міри зберігається і в м'язів із збереженою іннервацією і кровообігом, які, мабуть, перебувають у стабільному стані.

У фізіологічних умовах потенціал спокою залежить не тільки від зміни зовнішньої концентрації K^+ , а й від концентрації Na^+ і Cl^- , що вказує також і на їх участь у створенні потенціалу спокою. При цьому K^+ і Cl^- діють в одному напрямі, а Na^+ в іншому; співвідношення їх впливу на згаданий потенціал становить 1:0,04:0,15.

Саме участю інших іонів, крім K^+ , можна було б пояснити розходження між теоретичними величинами потенціалу спокою, обчисленими за калійовим концентраційним градієнтом, і його експериментальними величинами. Ступінь впливу цих іонів на згаданий потенціал, можливо, визначається проникністю до них клітинної мембрани. Спроба обліку ролі всіх іонів у створенні потенціалу спокою була здійснена Годжкіним і Кацом [4].

Використавши теорію постійного поля Гольдмана [26], вони одержали таке рівняння для обчислення потенціалу спокою:

$$E = \frac{RT}{nF} \log_e \frac{P_K [K^+]_{\text{вн}} + P_{Na} [Na^+]_{\text{вн}} + P_{Cl} [Cl^-]_{\text{зовн}}}{P_K [K^+]_{\text{зовн}} + P_{Na} [Na^+]_{\text{зовн}} + P_{Cl} [Cl^-]_{\text{вн}}} \quad \text{[VI]},$$

де P_K , P_{Na} і P_{Cl} — константи проникності відповідних іонів.

Припустивши, що відношення змін потенціалу спокою під впливом іонів K^+ і Cl^- відповідають проникності до них мембрани, ми підраховували за цим рівнянням теоретичні величини потенціалу спокою з різними зовнішніми концентраціями K^+ . Вони виявились значно меншими від експериментальних (рис. 4, крива 4). Якщо ж, навпаки, обчислити константи проникності за формулою VI шляхом розв'язання системи рівнянь з двома невідомими, а саме:

$$\begin{cases} 96 = \frac{RT}{nF} \log_e \frac{127,4 + P_{Na}[24,7] P_{Cl}[117,1]}{2,5 + P_{Na}[116,25] + P_{Cl}[2,2]} \\ 88 = \frac{RT}{nF} \log_e \frac{127,4 + P_{Na}[24,7] + P_{Cl}[117,1]}{5,0 + P_{Na}[116,25] + P_{Cl}[2,2]} \end{cases}$$

де 96 і 88 — експериментальні величини потенціалу спокою при двох різних зовнішніх концентраціях K^+ [див. 12], то вони виявляються рів-

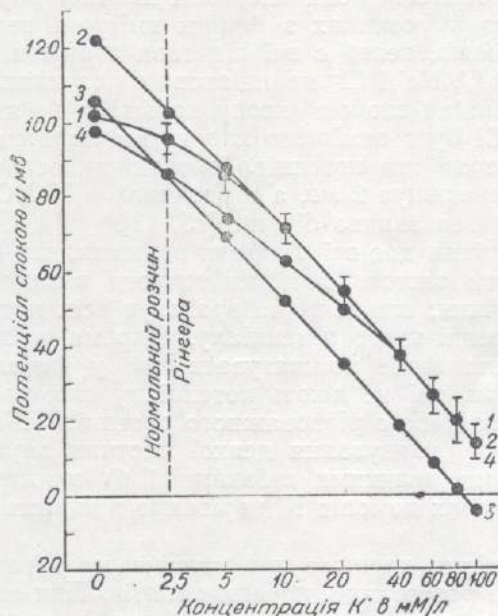


Рис. 4. Залежність потенціалу спокою від зовнішньої концентрації калію.

Позначення кривих: 1 — теоретична, обчислена за рівнянням Нерста; 2 — теоретична, коли 50% калію в м'язі перебувають у зв'язаному стані; 3 — експериментальна, одержана в проточних розчинах; 4 — теоретична, обчислена за рівнянням Годжкіна і Каца.

ними 1:0,01:0,12 і не збігаються з одержаними шляхом порівняння величин потенціалу спокою в розчинах з різним іонним вмістом. Аналогічні розходження між формулою VI і експериментальними величинами спостерігав Едріан [15].

Зрівняння внутрішньої і зовнішньої концентрацій Cl^- і заміна $NaNO_3$ або $NaHPO_4$ в розчині Рінгера глюкозою має привести, згідно з формулою VI, до збільшення потенціалу спокою до величини калієвого рівноважного потенціалу. Між тим, в цьому разі цей потенціал дорівнює 89 мВ в перші півгодини дослідів, далі він починає поступово збільшуватись і до кінця другої години дослідів досягає лише 94 мВ.

Можна було б гадати, що ці розходження між експериментальними величинами потенціалу спокою і обчисленими за формулою VI пояснюються такими обставинами:

1. Хімічні аналізи м'язів не дають досить точних відомостей про величини внутріклітинної концентрації електролітів. Але тоді треба припустити, що K^+ перевищує мМ/л води вол., що, звичайно, не може відповідати дійсності.

2. Величини потенціалу спокою змінені рідинним контактним потенціалом мікроелектрода. Проте, як було зазначено, в наших дослідах мікроелектроди мали невеликий негативний потенціал, який збільшувався при переході електрода з розчину Рінгера в штучну плазму на 1—5 мВ. Тому одержані нами величини потенціалу спокою збільшені на цю величину і різниця між показниками цього потенціалу в розчинах з глюкозою і обчисленими за формулою VI в дійсності має бути ще більшою.

3. Значення коефіцієнтів проникності мембрани до іонів K^+ , W^- і Cl^- не достовірні, оскільки вони одержані шляхом порівняння величин потенціалів спокою в розчинах з іонним вмістом, неспецифічним для даної тканини. Дійсно, тепер є всі підстави вважати, що проникність мембрани до іонів K^+ , Na^+ і Cl^- не однакова в розчинах з різним іонним вмістом. Так, потенціал спокою аксону кальмара не змінюється в розчинах, в яких $NaCl$ було заміщено хлористим амонієм [26]. Вплив Cl^- в сульфатному розчині на потенціал спокою кравецького м'яза жаби *Rana pipiens* не перевищує 2 мВ, а в розчинах з $NaNO_3$ і $NaHPO_4$ цей потенціал зменшується значно більше [15, 11].

Остання обставина дає всі підстави вважати, що формула VI, мабуть, не може бути застосована для точного визначення потенціалу спокою з тієї причини, що вона не враховує всіх процесів, які відбуваються при утворенні цього потенціалу, зокрема, можливої взаємодії між іонами. Можна лише констатувати, що у фізіологічних умовах діють якісь фактори, які не дають потенціалу спокою можливості досягати величини калійового рівноважного потенціалу. Такими факторами можуть бути: а) зв'язування деякої частини внутріклітинного K^+ білками або іншими великими аніонами і б) зниження проникності мембрани в цих умовах до іонів K^+ порівняно з іншими іонами і насамперед до Na^+ .

З метою перевірки першого припущення ми провели хімічні аналізи заморожених і розтертих у порошок м'язів. При екстрагуванні безводним ацетоном у розчин переходило близько половини внутріклітинного K^+ (56%). Тому можна гадати, що решта K^+ знаходиться в клітині у зв'язаному стані. Це припущення до деякої міри пояснює різницю між теоретичними і експериментальними величинами потенціалу спокою при фізіологічній концентрації зовнішнього K^+ , проте тоді важко пояснити відповідність теоретичних і експериментальних величин цього потенціалу при високих концентраціях K^+ . Слід відзначити, що такий метод визначення зв'язаного K^+ не можна вважати точним, оскільки можливо, що частина внутріклітинного K^+ зв'язана з білками не хімічно, а адсорбована на них і зберігає іонізовану форму.

Щодо другого припущення, то тепер ще нема достатніх даних про проникність мембрани м'язового волокна до окремих іонів.

На підставі всього викладеного вище треба визнати, що ми поки що не можемо дати точний математичний вираз залежності потенціалу спокою від внутрішньої і зовнішньої концентрації іонів і проникності до них клітинної поверхні. Безсумнівно лише, що значення іонів K^+ , Na^+ і Cl^- в утворенні цього потенціалу дуже відрізняються у фізіологічних і нефізіологічних умовах.

Висновки

1. За допомогою скляних мікроелектродів із зовнішнім діаметром кінчика 0,5—1 μ вимірювали потенціал спокою.
2. Величина потенціалу спокою в нормальному фосфатному роз-

чині Рінгера становить $81,7 \pm 3,6$ мв, в проточних розчинах із швидкістю течії 8—10 мл/хв вона збільшується до $96,2 \pm 2,4$ мв, а у м'язів із збереженою іннервацією і кровообігом дорівнює $103,2 \pm 1,6$ мв.

3. У свіжоізольованих м'язах внутріклітинна концентрація електролітів становить: K^+ — $131,2 \pm 2,7$ мМ; Na^+ — $18,6 \pm 2,3$ мМ і Cl^- — $2,1 \pm 1,4$ мМ/л води волокна. За дві години перебування в розчині Рінгера концентрація K^+ в м'язі зменшується до $127,4 \pm 1,8$ мМ, а Na^+ збільшується до $24,7 \pm 1,3$ мМ і Cl^- до $4,2 \pm 0,9$ мМ/л води волокна; відповідно потенціал спокою в непроточних розчинах зменшується на 2,6 мв, а в проточних — на 1,2 мв.

4. При збільшенні в розчині Рінгера концентрації іонів K^+ шляхом заміщення $NaCl$ еквімолекулярною кількістю KCl потенціал спокою при концентраціях K^+ більше 10 мМ/л знижується в лінійній залежності від логарифма концентрації цих іонів і дорівнює рівноважному калійовому потенціалу, який визначається за формулою Нернста. При зовнішніх концентраціях K^+ нижче 10 мМ/л згаданий потенціал менше від рівноважного калійового потенціалу.

5. Вирівнювання концентрацій Cl^- з обох боків мембрани волокна і наступна заміна $NaNO_3$ глюкозою показує, що частка Cl^- у підтриманні потенціалу спокою дорівнює $13,8 \pm 0,6$ мв, а Na^+ — $4 \pm 1,02$ мв.

6. Поки що не можна дати точний математичний вираз залежності потенціалу спокою від внутрішньої і зовнішньої концентрацій іонів і проникності до них клітинної поверхні. Безсумнівно лише, що значення іонів K^+ , Na^+ і Cl^- в утворенні потенціалу спокою дуже відрізняються у фізіологічних і нефізіологічних умовах.

ЛІТЕРАТУРА

- Bernstein J., Pflüger's Archiv, 92, 1902, 521.
- Boyle P. J. a. Conway E. J., J. Physiol., 100, 1941, 1.
- Dean R. B., Proc. Soc. Exp. Biol., N. G., 45, 1940, 817.
- Hodgkin A. L. a. Katz B., J. Physiol., 108, 1949, 37.
- Hodgkin A. L., Biol. Rev., 26, 1951, 339.
- Ussing H. H., Acta physiol. Scand., 17, 1949, 1.
- Levi H. a. Ussing H. H., Acta physiol. Scand., 16, 1948, 232.
- Graham J. a. Gerard R. W., J. Cell. Comp. Physiol., 28, 1946, 99.
- Ling G. a. Gerard R. W., J. Cell. Comp. Physiol., 34, 1949, 383.
- Nastuk W. L. a. Hodgkin A. L., J. Cell. Comp. Physiol., 35, 1950, 39.
- Harris E. J. a. Martins-Ferreira H., J. Exp. Biol., 32, 1955, 539.
- Jeney H. P., J. Cell. Comp. Physiol., 42, 1953, 427.
- Ling G. a. Gerard R. W., Nature (London), 165, 1950, 113.
- Nastuk W., J. Cell. Comp. Physiol., 42, 1953, 249.
- Adrian R. H., J. Physiol., 133, 1956, 631.
- Костюк П. Г., ДАН СССР, 105, 1955, 858.
- Голов Д. А. и Костюк П. Г., Физиол. журн. СССР, XLII, 1956, 114.
- Костюк П. Г., Биофизика, 2, 1957, 401.
- Петрунькин М. Л. и Петрунькина А. М., Практическая биохимия, Медгиз, 1951.
- Desmedt J. E., J. Physiol., 121, 1953, 191.
- Steinbach H. B., J. Biol. Chem., 133, 1940, 695.
- Huxley A. F. a. Stampfli R., J. Physiol., 112, 1951, 496.
- Фин Дэ-пэй и Лю Юй-минь, Шенли сюэбао, 19, 1953, 25.
- Furukawa Togo, Japan. J. Physiol., 3, 1953, 268.
- Conway B. E., Electrochemical Data. Amsterdam: Elsevier.
- Goldmann D. E., J. Gen. Physiol., 27, 1943, 37.
- Harris E. J. a. Burn G. P., Trans. Faraday Soc., 45, 1949, 508.
- Hodgkin A. L. a. Keynes R. D., J. Physiol., 128, 1955, 61.

Інститут фізіології Академії наук УРСР,
лабораторія загальної фізіології

Надійшла до редакції
30. X 1958 р.

Зависимость потенциала покоя поперечнополосатого мышечного волокна от наружной концентрации ионов K^+ , Na^+ и Cl^-

K^+ , Na^+ и Cl^-

З. А. Сорокина

Резюме

Методом внутриклеточного отведения потенциалов стеклянными микроэлектродами с наружным диаметром кончика $0,5-1\mu$ была исследована зависимость потенциала покоя портняжной мышцы лягушки от наружной концентрации ионов K^+ , Na^+ и Cl^- .

Величина этого потенциала в нормальном фосфатном растворе Рингера составляет $81,7 \pm 3,6$ мв; в проточных растворах со скоростью течения $8-10$ мл/мин. она увеличивается до $96,2 \pm 2,4$ мв, а у мышц с сохраненной иннервацией и кровообращением достигает $103,2 \pm 1,6$ мв. У свежееизолированных мышц внутриклеточная концентрация электролитов составляет: K^+ — $131,2 \pm 2,7$ мМ; Na^+ — $18,6 \pm 2,3$ мМ и Cl^- — $2,1 \pm 1,4$ мМ/л воды волокна. За два часа пребывания в растворе Рингера концентрация K^+ в мышцах уменьшается до $127,4 \pm 1,8$ мМ, а Na^+ увеличивается до $24,7 \pm 1,3$ мМ и Cl^- — до $4,2 \pm 0,9$ мМ/л воды волокна; соответственно потенциал покоя в непроточных растворах уменьшается на $2,6$ мв, а в проточных на $1,2$ мв.

При увеличении в растворе Рингера ионов K^+ путем замещения $NaCl$ эквимолекулярным количеством KCl потенциал покоя при концентрациях K^+ более 10 мМ/л снижается в линейной зависимости от логарифма концентрации этих ионов и равен равновесному калиевому потенциалу, вычисленному по формуле Нернста. При наружных концентрациях K^+ менее 10 мМ/л упомянутый потенциал меньше равновесного калиевого потенциала.

Уравнивание концентраций Cl^- с обеих сторон мембраны волокна и последующая замена Na_2HPO_4 глюкозой показывает, что доля Cl^- в поддержании потенциала покоя составляет $13,8 \pm 0,6$ мв, а Na^+ — $4,0 \pm 1,02$ мв.

Сделан вывод, что пока нельзя дать точное математическое выражение зависимости потенциала покоя от внутренней и наружной концентрации ионов и проницаемости к ним клеточной поверхности. Безусловно только, что значения ионов K^+ , Na^+ и Cl^- в образовании этого потенциала очень отличаются в физиологических и нефизиологических условиях.

Dependence of the Resting Potential of Striated Muscle Fibre on the External Concentration of K^+ , Na^+ and Cl^- Ions

Z. A. Sorokina

Summary

The method of intracellular tapping of potentials by means of glass microelectrodes with an outer diameter of the point of $0.5-1\mu$ was employed to study dependence of the resting potential (R. P.) of the frog sartorius on the external concentration of K^+ , Na^+ and Cl^- ions. With K^+ concentrations in Ringer's solution of over 10 mm l, the R. P. decreases in linear dependence on the logarithm of the concentration of these ions and equals the equivalent potassium potential computed by Nernst's formula. With external concentrations of K^+ of less than 10 mm l, the R. P. is less than the equivalent potassium potential. The part contributed by the Cl^- ion to the R. P. is 13.8 ± 0.6 mV, and that of Na^+ is 4.0 ± 1.02 mV.