



# NA-K-ATФАЗА

Выполнил студент группы 371742-3  
Янкитов Н.Ю.

- **Ионные насосы (помпы)** – интегральные белки, которые обеспечивают активный перенос ионов против градиента концентрации. Энергией для транспорта служит энергия гидролиза АТФ. Различают  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  помпу (откачивает из клетки  $\text{Na}^+$  в обмен на  $\text{K}^+$ ),  $\text{Ca}^{2+}$  помпу (откачивает из клетки  $\text{Ca}^{2+}$ ),  $\text{Cl}^-$  помпу (откачивает из клетки  $\text{Cl}^-$ ) и  $\text{H}^+$  помпу.
- В результате работы ионных насосов создаются и поддерживаются трансмембранные ионные градиенты:
  - концентрация  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Cl}^-$  внутри клетки ниже, чем снаружи (в межклеточной жидкости);
  - концентрация  $\text{K}^+$  внутри клетки выше, чем снаружи.

- Активный транспорт веществ через биологические мембраны имеет огромное значение. *За счет активного транспорта в организме создаются разности концентраций, разности электрических потенциалов, давления, поддерживающие жизненные процессы*, то есть с точки зрения термодинамики активный перенос удерживает организм в неравновесном состоянии, поддерживает жизнь, так как равновесие – это смерть организма. Существование активного транспорта веществ через биологические мембраны впервые было доказано в опытах Усинга (1949 год) на примере переноса ионов натрия через кожу лягушки (рис. 8).
- Экспериментальная камера Усинга, заполненная нормальным раствором Рингера, была разделена на две части свежееизолированной кожей лягушки. В опыте исследовали однонаправленные потоки ионов натрия через кожу лягушки в прямом и обратном направлениях.
- На изолированной коже лягушки, разделяющей раствор Рингера, возникает разность потенциалов  $\varphi_{\text{вн}} - \varphi_{\text{нар}}$  (внутренняя сторона кожи положительна по отношению к наружной). В установке имелось специальное устройство: электрическая батарея с потенциометром – делителем напряжения, с помощью которых компенсировалась разность потенциалов на коже лягушки:  $\Delta\varphi = \varphi_{\text{вн}} - \varphi_{\text{нар}} = 0$ , что контролировалось вольтметром. Кроме того, концентрация ионов натрия с внешней и внутренней сторон поддерживалась одинаковой.

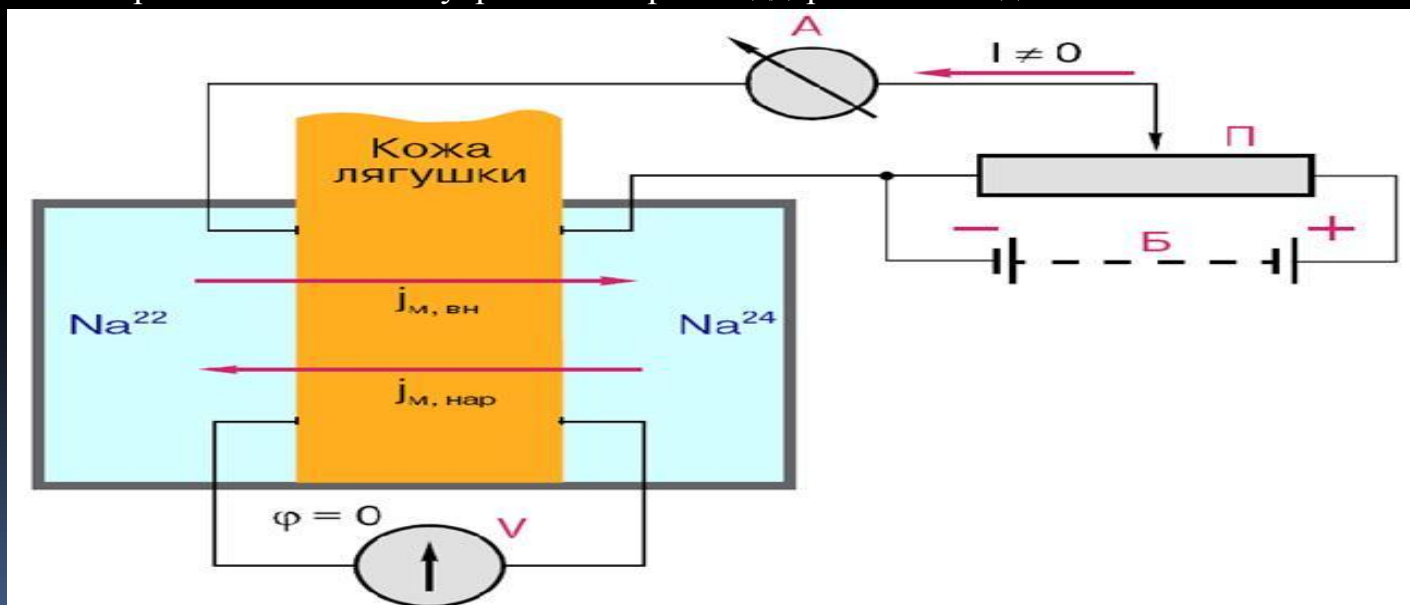
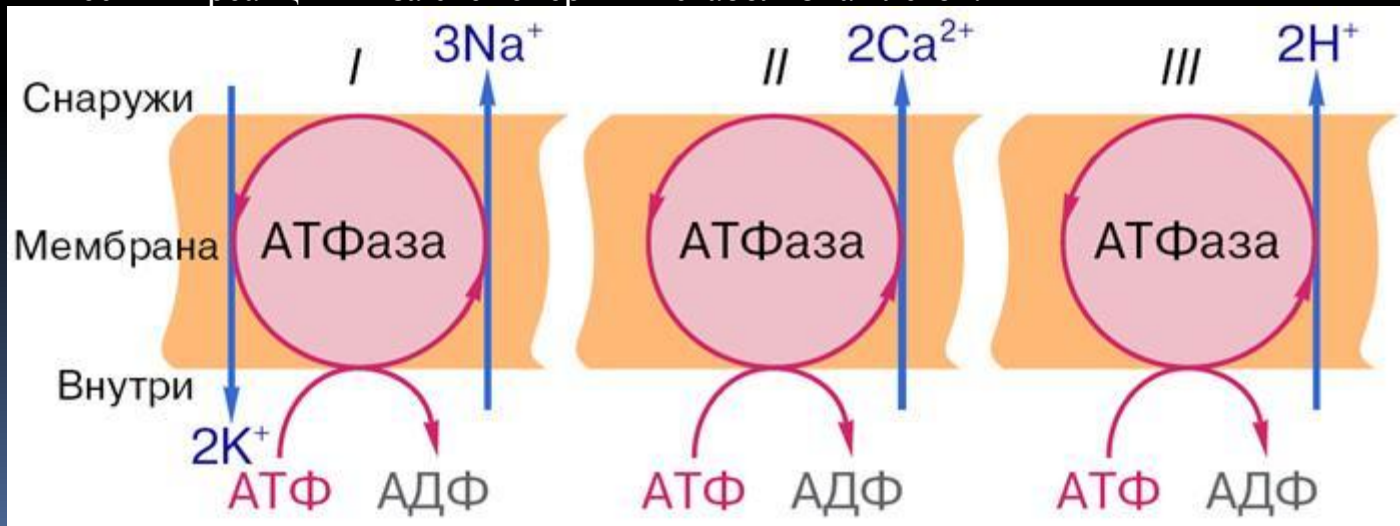
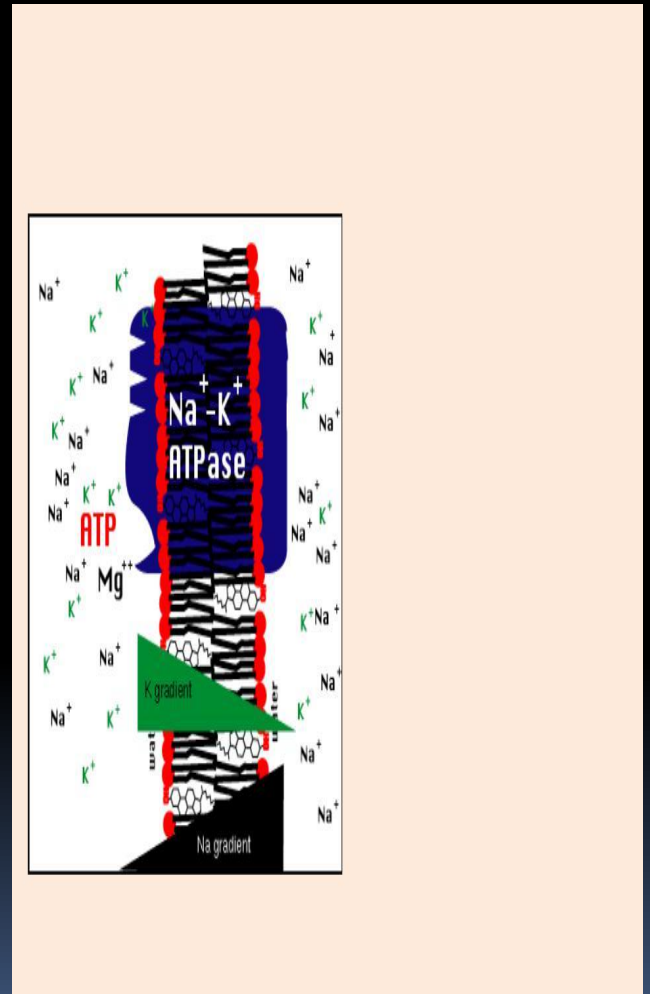


Схема опыта Усинга на коже лягушки. В – вольтметр для измерения разности потенциалов на коже лягушки, А – амперметр для измерения трансмембранного тока, Б – батарейка, П – потенциометр.

- Суммарный поток ионов через мембрану должен был бы отсутствовать. Его наличие свидетельствовало бы о переносе ионов против перепада концентрации, то есть об активном переносе. Для доказательства этого в левую часть экспериментальной камеры были добавлены радиоактивные изотопы  $^{22}\text{Na}$ , а в правую –  $^{24}\text{Na}$ .  $^{22}\text{Na}$  распадается с излучением жестких  $\gamma$ -квантов, излучение  $^{24}\text{Na}$  фиксировалось по мягким  $\beta$ -лучам. Было показано, что поток  $^{22}\text{Na}$  больше потока  $^{24}\text{Na}$ . О наличии тока в цепи свидетельствовали и показания миллиамперметра.
- Эти экспериментальные данные неопровержимо свидетельствовали о том, что перенос ионов натрия через кожу лягушки не подчиняется уравнению пассивного транспорта. Более того, оказалось, что суммарный поток ионов натрия исключительно чувствителен к факторам, влияющим на энергетический обмен в клетках кожи: наличию кислорода, действию разобщителей окислительного фосфорилирования, действию низких температур. Следовательно, речь должна идти об особом способе переноса ионов, названном впоследствии активным. Позднее было установлено, что активный перенос ионов натрия в коже лягушки обеспечивается ионными насосами, локализованными в клетках базального эпителия. Работа насоса блокировалась специфическим ингибитором оубаином.
- Дальнейшие исследования показали, что в биологических мембранах имеется несколько разновидностей ионных насосов, работающих за счет свободной энергии гидролиза АТФ, – специальные системы интегральных белков (транспортные АТФазы) (рис. 9). Перенос ионов транспортными АТФазами происходит вследствие сопряжения процессов переноса с химическими реакциями за счет энергии метаболизма клеток.



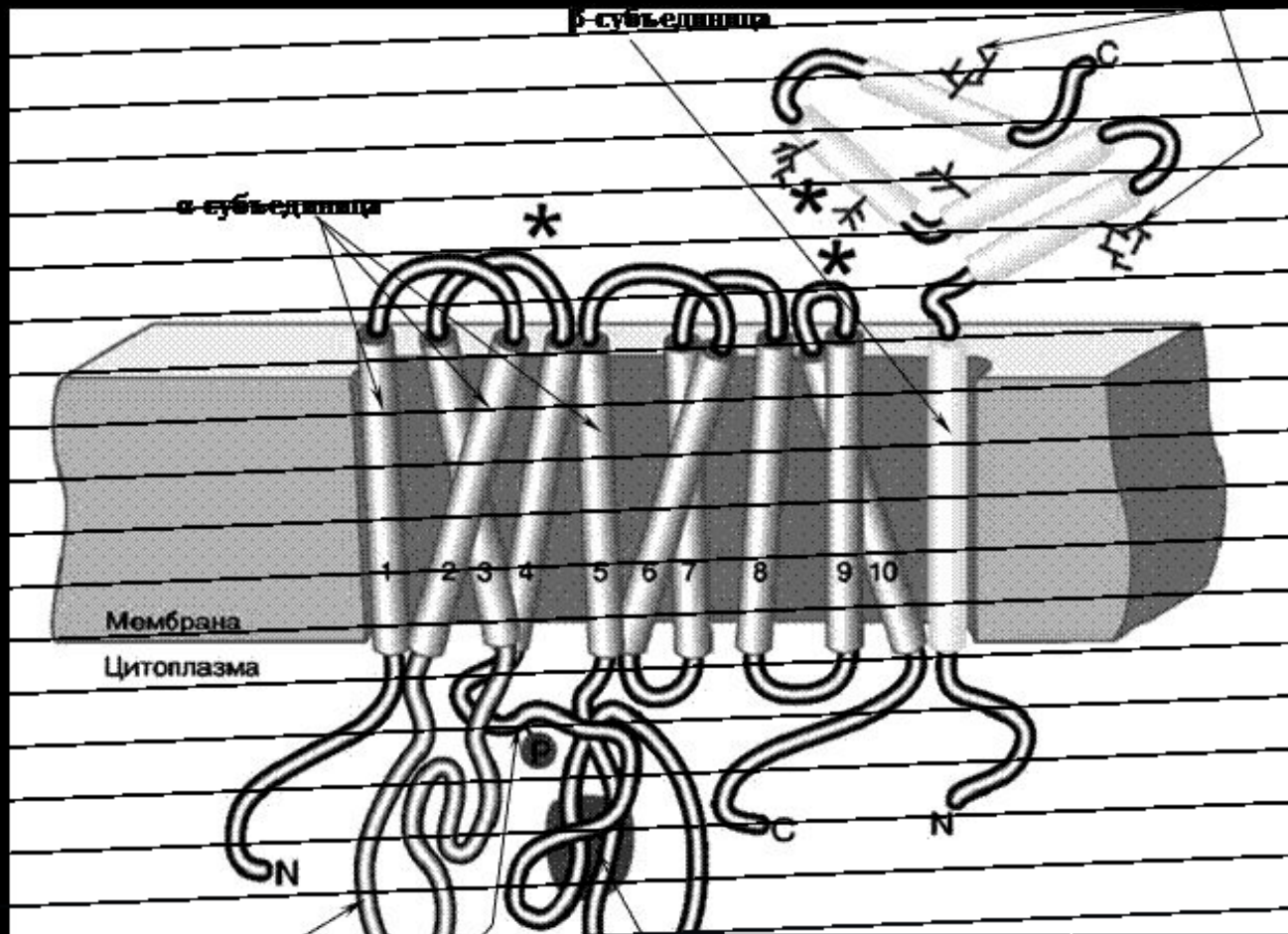
- Na/K-АТФаза - фермент клеточной мембраны животных тканей, который избирательно выкачивает из клетки ионы натрия и аккумулирует в ней ионы калия, используя для этой работы энергию АТФ. Создаваемая ферментом разница концентраций одновалентных катионов используется для протекания ключевых реакций жизнедеятельности - генерации возбуждения, водно-солевого обмена, а также для регуляции клеточного метаболизма.



- Na/K-АТФаза представляет собой сложный белок, встроенный в наружную мембрану клетки и имеющий центры связывания для ионов натрия и калия, а также активный центр, где осуществляются связывание и гидролиз АТФ (рис. 10).
- Функциональная единица фермента состоит из двух полипептидных цепей: большей ( $\alpha$ -субъединицы) и меньшей ( $\beta$ -субъединицы), входящих в состав ферментного комплекса в соотношении 1:1. Меньшая субъединица пересекает мембрану только один раз, в то время как большая – много раз, образуя 5 двойных петель, при этом оба конца пептидной цепи обращены в цитоплазму. Активный центр фермента также обращен в цитоплазму и доступен для цитоплазматического АТФ. Центры связывания переносимых ионов локализованы в петле между второй и третьей спиралями, пронизывающими мембрану.
- Таким образом,  $\alpha$ -субъединица может выполнять функцию насоса независимо от  $\beta$ -субъединицы. Однако оба полипептида образуют компактную глобулу, насквозь пронизывающую мембрану. Та часть  $\beta$ -субъединицы, которая обращена во внеклеточную среду, несет на себе ковалентно присоединенные углеводные фрагменты.
- По массе и наличию углеводов этот полипептид можно отнести к лектинам – мембранным гликопротеинам, которые отвечают за межклеточное узнавание и адгезию. В процессе белковой синтеза обе субъединицы встраиваются в мембрану одновременно. Существуют данные, согласно которым  $\beta$ -субъединица обеспечивает правильную ориентацию  $\alpha$ -субъединицы в мембране. Гидролизует АТФ, чтобы обеспечить энергией активный транспорт ионов, Na/K-АТФаза осуществляет сложную многостадийную реакцию, в которой участвуют ионы натрия, калия и магния, а также АТФ. Фермент имеет лабильную структуру. Он легко изменяет свою конформацию (так называют взаимное расположение и упаковку отдельных частей молекулы белка в пространстве) в зависимости от того, какой ион к нему присоединяется.

▪

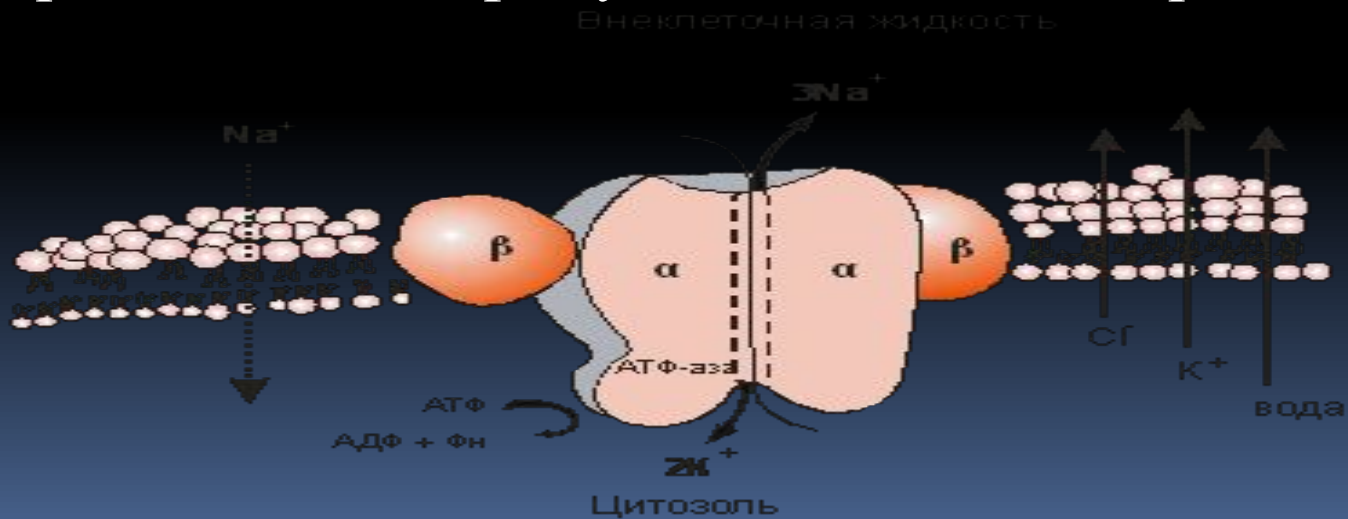




- Активный транспорт ионов против их концентрационного градиента зависит от наличия в клетке АТФ. В нейронах мозга, например, на его осуществление затрачивается до 30% всего фонда аденозинтрифосфата, причем спящий мозг расходует на поддержание разницы в распределении одновалентных катионов внутри и вне нейронов почти столько же энергии, сколько и бодрствующий. Использует эту энергию для реализации активного транспорта одновалентных катионов через клеточную мембрану специальный фермент - (Na / K)-активируемая аденозинтрифосфатаза или Na / K-АТФаза. Она представляет собой сложный белок, встроенный в наружную мембрану клетки и имеющий центры связывания для ионов натрия и калия, а также активный центр, где осуществляются связывание и гидролиз АТФ (рис. 1).
- Функциональная единица фермента состоит из двух полипептидных цепей: большей (альфа-субъединицы) и меньшей (бета-субъединицы), входящих в состав ферментного комплекса в соотношении 1 : 1. Меньшая субъединица пересекает мембрану только один раз, в то время как большая - много раз, образуя несколько петель, при этом оба конца пептидной цепи обращены в цитоплазму. Активный центр фермента обращен в цитоплазму и доступен для цитоплазматического АТФ. Центры связывания переносимых ионов локализованы в петле между второй и третьей спиралями, пронизывающими мембрану. Таким образом, альфа-субъединица может выполнять функцию насоса независимо от бета-субъединицы. Однако оба полипептида образуют компактную глобулу, насквозь пронизывающую мембрану.



- Та часть бета-субъединицы, которая обращена во внеклеточную среду, несет на себе ковалентно присоединенные углеводные фрагменты. По массе и наличию углеводов этот полипептид можно отнести к лектинам - мембранным гликопротеинам, которые отвечают за межклеточное узнавание и адгезию. В процессе белкового синтеза обе субъединицы встраиваются в мембрану одновременно. Существует мнение, что бета-субъединица обеспечивает правильную ориентацию альфа-субъединицы в мембране.



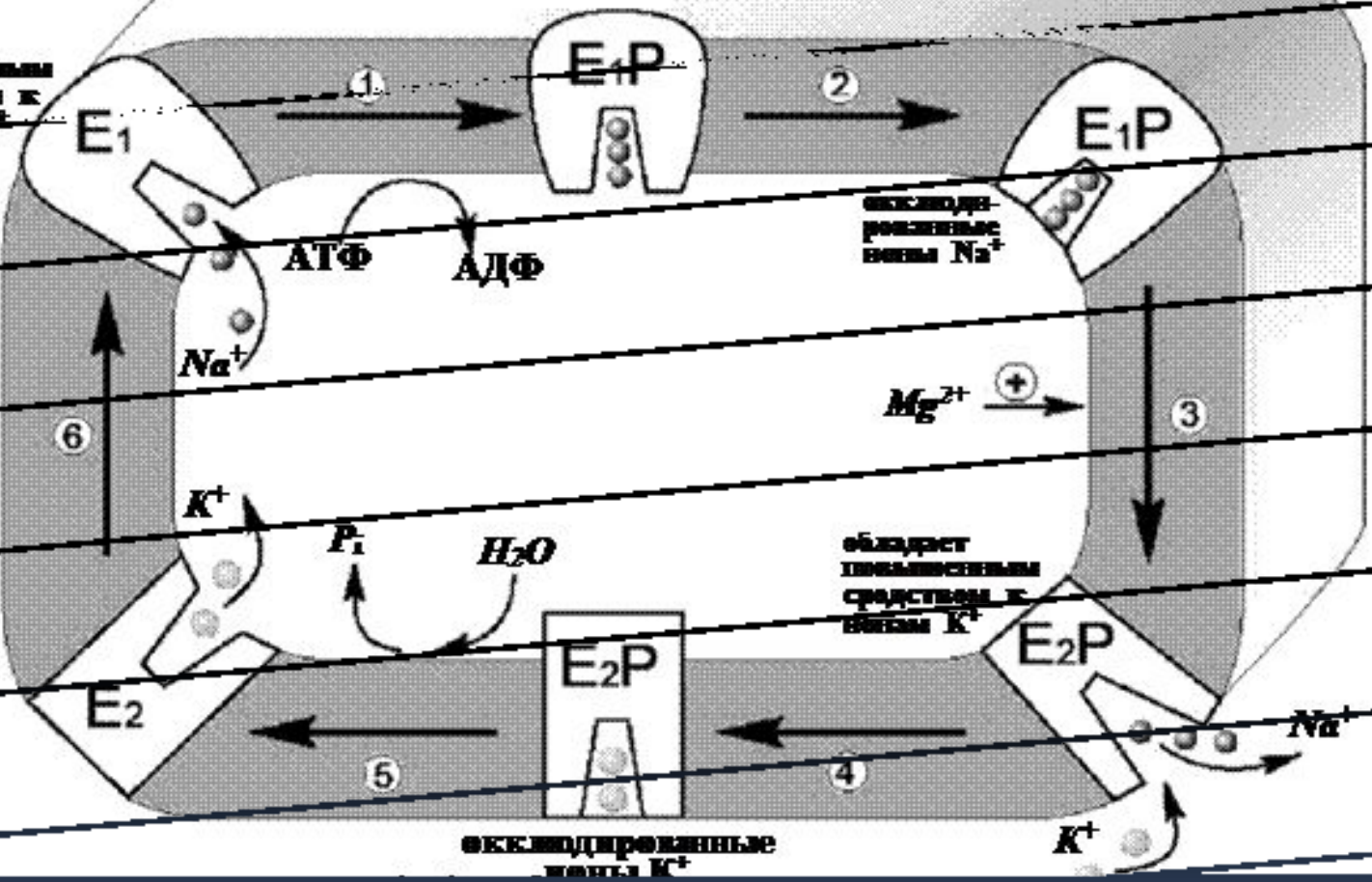
# ПОЧЕМУ НАТРИЙ И КАЛИЙ БЫЛИ ВЫБРАНЫ ПРИРОДОЙ ДЛЯ ОТЛИЧИЯ ЖИВОГО ОТ НЕЖИВОГО

Одно из неотъемлемых свойств живой клетки - способность реагировать на повреждение. Ионная асимметрия является условием этой реакции, и, вероятно, калий и натрий выбраны живыми системами как своеобразные индикаторы повреждения мембраны из-за их повсеместного распространения. При том ионном составе среды обитания, с которым, по-видимому, столкнулись первичные формы жизни, накопление натрия внутри клетки для создания электрохимического потенциала, достаточного для информации о целостности мембраны, должно было бы составлять несколько молей на 1 л внутриклеточной среды, для калия же эта величина составляет всего 0,10-0,12 моля на 1 л. При этом создается трансмембранный потенциал клетки величиной 90-120 мВ.

- Кроме того, натрий и калий в ионизированном состоянии не отличаются друг от друга по заряду и числу создаваемых ими координационных связей, но существенно отличаются по величине предельной температуры, то есть той температуры, выше которой разрешена их гидратация ( $T_{\text{пред}}$ ). Для натрия она составляет + 20 С, а для калия + 70 С. Таким образом, по крайней мере в диапазоне температур выше + 20 С, в котором функционируют большинство живых организмов, натрий легко взаимодействует с молекулами воды, образуя гидратную оболочку, а калий отталкивает воду и потому лишен гидратной оболочки (табл. 2). Таким образом, ион калия по своим свойствам является более гидрофобным, чем ион натрия.

- Поскольку гидратированный ион натрия близок по размерам к негидратированному иону калия, то ни по заряду, ни по размерам эти ионы не отличаются друг от друга и наиболее существенным различием для их дискриминации является величина гидрофобности. Количественно эта величина может быть выражена энергией гидратации, которая при комнатной температуре составляет для натрия +1,03 кДж/моль, а для калия -1,05 кДж/моль.
- Липиды хорошо различают  $\text{Na}^+$  и  $\text{K}^+$ , вероятно, именно благодаря различиям в их гидрофобности. Если приготовить везикулы из смеси природных липидов (такой упрощенный прообраз клеточных структур называют липосомами), оказывается, что скорость простой диффузии через их мембраны будет в 3-7 раз выше для калия, чем для натрия (в зависимости от состава липидов, ионной силы и других условий). Таким образом, "неживые" липосомы способны создавать градиент одновалентных ионов на своей мембране, похожий на тот, что создается живыми клетками.
- Нуклеиновые кислоты, несущие информацию о синтезе белков и этим определяющие белковое "лицо" клетки, тоже реагируют на изменение ионного состава среды, в которой они функционируют. Так, ионы натрия влияют на упаковку и взаимодействие нуклеотидов в двойной спирали, а ионы калия регулируют прочность контактов между рибосомами и РНК, с участием которых происходит синтез полипептидной цепи. Белковые молекулы также не являются исключением. Они способны различать натрий и калий в водных растворах. Интенсивность многих ферментативных процессов в клетке зависит от ионов натрия и калия: в большинстве случаев ион калия является активатором, а ион натрия - ингибитором клеточных реакций. Исключение составляют процессы синтеза липидов, активируемые натрием. Таким образом, повреждение клеточной мембраны и увеличение соотношения  $\text{Na} / \text{K}$  в клетке ускоряют образование липидов, необходимых для репарации мембраны.

область  
высокого  
давления к  
ионы  $Na^+$



оксидоредукционные  
центры K<sup>+</sup>

# КАК РАБОТАЕТ Na/K-АТФаза

- Специфическим механизмом распознавания ионов калия и натрия обладает и Na / K-АТФаза. Впервые этот фермент был обнаружен Йенсом Христианом Скоу в 1957 году. За несколько лет до этого (в 1953 году) Г. Шатцман описал эффект группы соединений, называемых сердечными гликозидами, заключающийся в подавлении АТФ-зависимого переноса ионов натрия и калия через мембрану эритроцитов. Автор показал, что в результате выдерживания клеток в среде с этими соединениями разница в концентрации соответствующих одновалентных катионов по обе стороны мембраны уменьшается. Он предположил, что это происходит вследствие подавления активного транспорта катионов, который в присутствии гликозидов переставал компенсировать их пассивную утечку. Наиболее эффективным представителем этой группы гликозидов являлся строфантин G (убаин).
- Й. Скоу решил выявить ту ферментную систему, которая обеспечивает активный транспорт ионов Na и K через клеточную мембрану. Она должна была, по его мнению, удовлетворять следующим условиям: осуществлять гидролиз АТФ, используя этот процесс как источник энергии для переноса ионов Na и K против их концентрационных градиентов; активироваться переносимыми ею ионами; ингибироваться убаином. Для исследований Скоу выбрал аксоны краба: в нервных клетках активный транспорт ионов ярко выражен. Действительно, оказалось, что гомогенат нервных клеток гидролизует АТФ и совместное присутствие ионов натрия и калия активирует этот процесс, а убаин подавляет его. Выяснилось, что активность фермента регулируется одновалентными катионами - изменение соотношения Na / K в реакционной среде специфически изменяет активность фермента (рис. 2). Оптимум активности приходится на 130 mM Na<sup>+</sup> и 20 mM K<sup>+</sup> при их сумме 150 mM, типичной для нервных клеток.

# КАК РАБОТАЕТ Na/K-АТФаза

- Однако в покоящейся клетке соотношение концентраций ионов натрия и калия противоположно тому, которое необходимо для максимальной активности Na / K-АТФазы. В этих условиях она составляет лишь 10-12%. Однако стоит немного повредить клеточную мембрану или другим способом активировать вход в клетку натрия и выход из нее калия, как произойдет активация АТФазы и ее работа будет восстанавливать ионную асимметрию. Таким образом, Na / K-АТФаза работает в клетке как молекулярная машина по перекачке ионов натрия и калия, поэтому ее также называют Na / K-насосом.
- Гидролизую АТФ, чтобы обеспечить энергией активный транспорт ионов, Na / K-АТФаза осуществляет сложную многостадийную реакцию, в которой участвуют ионы натрия, калия и магния, а также АТФ. Фермент имеет лабильную структуру. Он легко изменяет свою конформацию (так называют взаимное расположение и упаковку отдельных частей молекулы белка в пространстве) в зависимости от того, какой ион к нему присоединяется.



# КАК РАБОТАЕТ Na/K-АТФаза

- Начинается гидролитический цикл с взаимодействия белка с ионами натрия. "Натриевая" конформация фермента (или Na-конформер) обозначается как E1 . Конформация, обладающая высоким сродством к калию, обозначается как E2 (K-конформер). Переход от K-конформера к Na-конформеру (E2 → E1) вызывается присоединением натрия (вытеснением калия) и ускоряется АТФ.
- Уже в первых экспериментах было показано, что в присутствии натрия фермент легко взаимодействует с АТФ, в результате чего терминальный фосфат АТФ переносится на карбоксил аспарагиновой кислоты белковой цепи, образуя фосфорилированный фермент (сокращенно E-P), где E обозначает молекулу белка-фермента, а P - фосфорильный остаток. Было показано, что гидролиз этой связи (дефосфорилирование фермента) активируется калием, и первая схема гидролиза АТФ, катализируемого Na / K-АТФазой, выглядела так (знак Pi обозначает неорганический фосфат - inorganic phosphate):
  - $E1 + \text{АТФ} \rightleftharpoons \text{АДФ} + E1\text{-P} \xrightarrow{\text{K}^+} E2\text{-P} \xrightarrow{\text{H}_2\text{O}} E2 + \text{P}_i$

- Позже было установлено, что при гидролизе АТФ действительно наблюдается образование фосфорилированного интермедиата. В настоящее время цикл Na / K-АТФазы охарактеризован более подробно. Основные стадии можно описать следующим образом .
- 1. Когда фермент находится в состоянии E1 , он способен взаимодействовать с ионами натрия и АТФ с внутренней стороны мембраны. В результате фосфорилирования молекулы образуется E1-P, а АДФ высвобождается из активного центра и возвращается в цитоплазму.
- 2. Фосфорилированный белок переходит в состояние, при котором ионы натрия не способны высвободиться ни по внутреннюю, ни по внешнюю стороны мембраны - они недоступны для обмена, окклюдируются.
- 3. Переход фермента в следующую стадию существенно активируется ионами магния. Хотя специальных центров связывания магния на молекуле фермента не обнаружено, его эффект очень важен - он заключается в ускорении перехода фосфорилированного фермента из конформации E1 в конформацию E2 . Эта стадия отражает молекулярные перемещения отдельных частей белковой глобулы, связанные с непосредственным переносом ионов натрия через мембрану Na / K-насосом. Таким образом, перенос натрия через мембрану осуществляется синхронно с конформационным переходом E1 E2 . Вследствие этого конформационного перехода центр связывания ионов становится более гидрофобным, и ионы натрия диссоциируют от фермента по другую сторону мембраны, где с этим же центром связываются ионы калия.
- 4. Калий подвергается такой же окклюзии, что и натрий, в ходе этого процесса осуществляется перенос ионов калия через мембрану.
- 5. Комплекс E2P отличается от своего предшественника тем, что окружение фосфатной группировки становится более гидрофильным. Фосфат оказывается доступным для атаки молекулой воды. Происходит водный гидролиз E-P (дефосфорилирование фосфофермента) и высвобождение неорганического фосфата во внутриклеточную среду.
- 6. После этого ионы калия также диссоциируют от центра связывания, высвобождаясь в цитоплазму. Их место занимает натрий. Последняя стадия цикла одновременно подготавливает фермент для начала нового цикла - конформер E2 превращается в конформер E1 . Этот процесс ускоряется АТФ, повышающим сродство фермента к натрию и понижающим его сродство к калию.

# Потенциал покоя

- **Мембранные транспортные структуры** — натрий-калиевые насосы — создают предпосылки для возникновения потенциала покоя. Предпосылки эти — разность в концентрации ионов на внутренней и наружной сторонах клеточной мембраны. Отдельно проявляет себя разность концентрации по натрию и разность концентрации по калию. Попытка ионов калия ( $K^+$ ) выровнять свою концентрацию по обе стороны мембраны приводит к его утечке из клетки и потере вместе с ними положительных электрических зарядов, за счёт чего значительно усиливается общий отрицательный заряд внутренней поверхности клетки. Эта «калиевая» отрицательность составляет бóльшую часть потенциала покоя ( $-60$  мВ в среднем), а меньшую его часть ( $-10$  мВ) составляет «обменная» отрицательность, вызванная электрогенностью самого ионного насоса-обменника.

- В норме, когда нервная клетка находится в физиологическом покое и готова к работе, у неё уже произошло перераспределение электрических зарядов между внутренней и наружной сторонами мембраны. За счёт этого возникло электрическое поле, и на мембране появился электрический потенциал — мембранный потенциал покоя.

Как известно из физики, электрические заряды (движущиеся и неподвижные) формируют в пространстве электромагнитное поле, которое влияет на тела, обладающие электрическим зарядом. С точки зрения электромагнетизма клеточную мембрану можно представить как плоский конденсатор, заполненный однородным диэлектриком из неполярных молекул. Если конденсатор заряжен, то внутри него возникает электрическое поле, обусловленное поверхностной плотностью заряда. На поверхности мембраны возникают uncompensated заряды: положительные у «отрицательной» поверхности и отрицательные — у «положительной».

Таким образом, мембрана оказывается поляризованной. Это означает, что она имеет разный электрический потенциал наружной и внутренней поверхностей. Разность между этими потенциалами вполне возможно зарегистрировать.

В этом можно убедиться, если ввести внутрь клетки микроэлектрод, соединённый с регистрирующей установкой. Как только электрод попадает внутрь клетки, он мгновенно приобретает некоторый постоянный электроотрицательный потенциал по отношению к электроду, расположенному в окружающей клетку жидкости. Величина внутриклеточного электрического потенциала у нервных клеток и волокон, например, гигантских нервных волокон кальмара, в покое составляет около  $-70$  мВ. Эту величину называют мембранным потенциалом покоя (МПП). Во всех точках аксоплазмы этот потенциал практически одинаков.

- Макроскопические физические тела, как правило, электрически нейтральны, т.е. в них в равных количествах содержатся как положительные, так и отрицательные заряды. Зарядить тело можно, создав в нем избыток заряженных частиц одного вида, например, трением о другое тело, в котором при этом образуется избыток зарядов противоположного вида. Учитывая наличие элементарного заряда ( $e$ ), полный электрический заряд любого тела можно представить как  $q = \pm N \times e$ , где  $N$  — целое число.

Потенциал электростатического поля  $\phi$  определяется как отношение потенциальной энергии  $W$  пробного заряда  $q$  к величине этого заряда:  $\phi = W/q$ , откуда следует, что потенциал численно равен потенциальной энергии, которой обладает в данной точке поля единичный положительный заряд. Единицей измерения потенциала служит вольт (1 В). В некоторых случаях потенциал электрического поля нагляднее определяется как физическая величина, численно равная работе внешних сил против сил электрического поля  $E$  при перемещении единичного положительного точечного заряда из бесконечности в данную точку. Последнее определение удобно записать следующим образом:

В электрофизиологии кроме потенциала покоя рассматриваются и другие электрические потенциалы: локальные постсинаптические и рецепторные потенциалы (возбуждающие и тормозные), электротонические и следовые потенциалы, миниатюрные потенциалы концевой пластинки, концентрационный потенциал и потенциал действия.

Потенциал покоя — это разность электрических потенциалов, имеющих на внутренней и наружной сторонах мембраны, когда клетка находится в состоянии физиологического покоя. Его величина измеряется изнутри клетки, она отрицательна и составляет в среднем  $-70$  мВ (милливольт), хотя в разных клетках может быть различной: от  $-35$  мВ до  $-90$  мВ.

- Важно учитывать, что в нервной системе электрические заряды представлены не электронами, как в обычных металлических проводниках, а ионами — химическими частицами, имеющими электрический заряд. И вообще в водных растворах в виде электрического тока перемещаются не электроны, а ионы. Поэтому все электрические токи в клетках и окружающей их среде — это ионные токи.
- Изнутри клетка в покое заряжена отрицательно, а снаружи — положительно. Это свойственно всем живым клеткам, за исключением, разве что, эритроцитов, которые, наоборот, заряжены отрицательно снаружи. Если говорить конкретнее, то получается, что снаружи вокруг клетки будут преобладать положительные ионы (катионы  $\text{Na}^+$  и  $\text{K}^+$ ), а внутри — отрицательные ионы (анионы органических кислот, не способные свободно перемещаться через мембрану, как  $\text{Na}^+$  и  $\text{K}^+$ ).
- чем больше отрицательность внутри клетки — тем ниже в отрицательную сторону от нуля смещён потенциал, а чем меньше отрицательность — тем ближе отрицательный потенциал к нулю. Это намного проще понять, чем каждый раз разбираться в том, что же именно означает выражение «потенциал возрастает» — возрастание по абсолютному значению (или «по модулю») будет означать смещение потенциала покоя вниз от нуля, а просто «возрастание» — смещение потенциала вверх к нулю. Термин «отрицательность» не создаёт подобных проблем неоднозначности понимания.

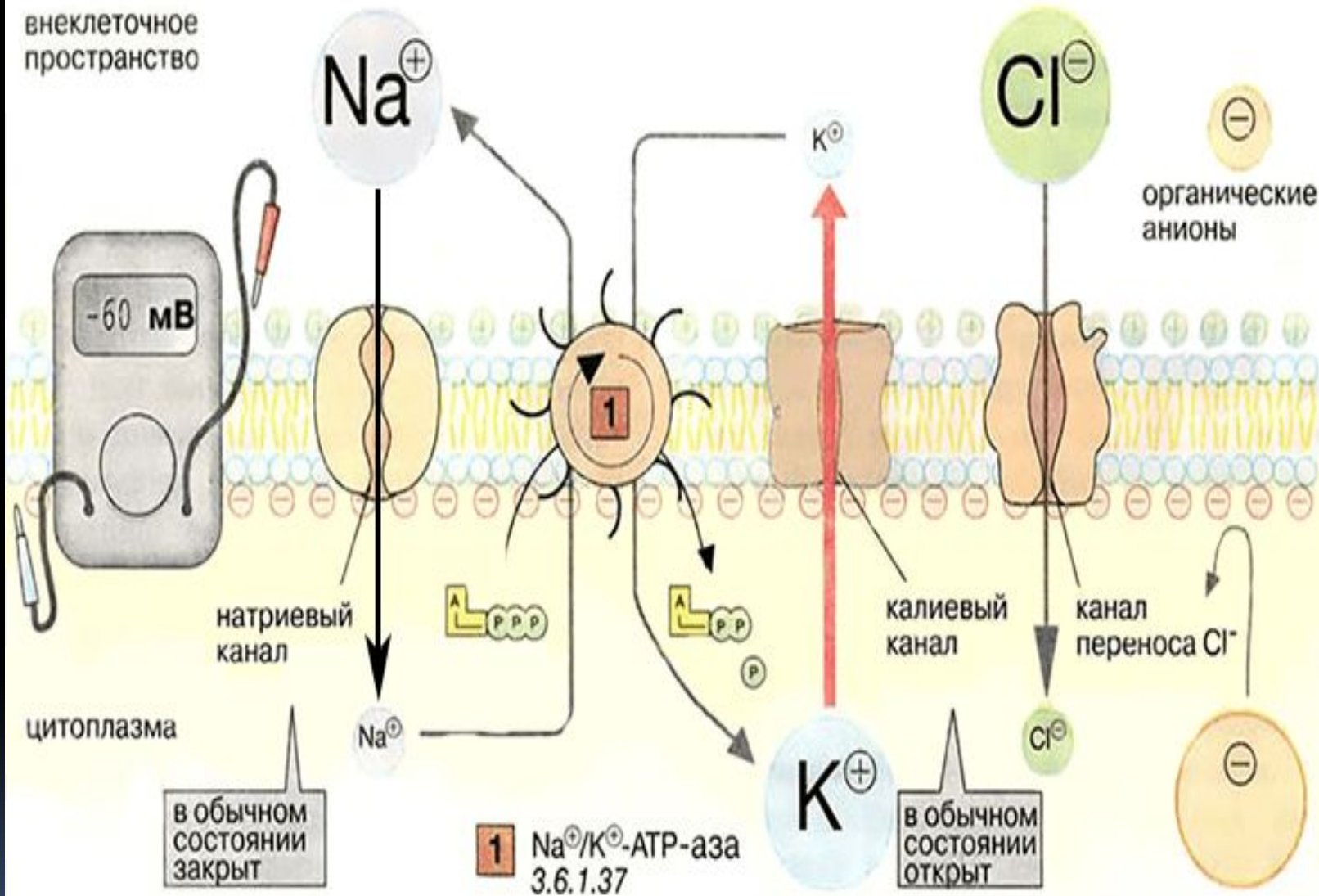


- Электрические силы связаны с химическими по уравнению Гольдмана. Его частным случаем является более простое уравнение Нернста, по формуле которого можно рассчитать трансмембранную диффузионную разность потенциалов на основе различной концентрации ионов одного вида по разные стороны мембраны. Так, зная концентрацию ионов калия снаружи и внутри клетки, можно рассчитать калиевый равновесный потенциал  $E_K$ :

где  $E_K$  — равновесный потенциал,  $R$  — газовая постоянная,  $T$  — абсолютная температура,  $F$  — постоянная Фарадея,  $K^{+}_{\text{внеш}}$  и  $K^{+}_{\text{внутр}}$  — концентрации ионов  $K^{+}$  снаружи и внутри клетки, соответственно. По формуле видно, что для расчёта потенциала между собой сравниваются концентрации ионов одного вида —  $K^{+}$ .

Более точно итоговая величина суммарного диффузионного потенциала, который создаётся утечкой нескольких видов ионов, рассчитывается по формуле Гольдмана-Ходжкина-Катца. В ней учтено, что потенциал покоя зависит от трех факторов: (1) полярности электрического заряда каждого иона; (2) проницаемости мембраны  $P$  для каждого иона; (3) [концентраций соответствующих ионов] внутри (внутр) и снаружи мембраны (внеш). Для мембраны аксона кальмара в покое отношение проводимостей  $P_K : P_{Na} : P_{Cl} = 1 : 0,04 : 0,45$

внутриклеточное пространство



в обычном состоянии закрыт

1 Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>-ATP-аза 3.6.1.37

в обычном состоянии открыт



Спасибо за внимание!