

© 1991

ИОННЫЙ, ЭЛЕКТРИЧЕСКИЙ И ВОДНЫЙ БАЛАНС В ЖИВОТНОЙ КЛЕТКЕ. СИСТЕМА С АКТИВНЫМ ТРАНСПОРТОМ КАТИОНОВ, ГОЛЬДМАНОВСКИМИ КАНАЛАМИ И СИМПОРТОМ ТИПА $\text{Na} + \text{K} + 2\text{Cl}$

А. А. Веренинов, ст., А. А. Веренинов, мл.

Институт цитологии АН СССР и Физико-технический институт АН СССР, С.-Петербург

Проведен расчет стационарного распределения моновалентных ионов в модели животной клетки при наличии в клеточной мембране ионных транспортеров трех типов и при изменяющемся внутриклеточном электрическом заряде. Представлены кривые изменения внутриклеточного содержания калия, натрия и воды, а также разности электрических потенциалов между внутриклеточной и внешней средой при вариации скорости переноса ионов по Na, K-ATF азному тракту, калиевым, натриевым и хлорным каналам через систему симпорта типа $\text{Na} + \text{K} + 2\text{Cl}$ и при изменении внутриклеточного электрического заряда. Проанализированы связи между изменением трансмембранной разности электрических потенциалов (потенциалом покоя), содержанием в клетке воды (клеточным объемом) и отношением K/Na .

Основы современных представлений о природе асимметричного распределения ионов между внутриклеточной и внешней средой были заложены Бойлем и Конвеем (Boyle, Conway, 1941), показавшими, что система клетка—среда представляет собой двойную доннаноускую систему, образованную не проникающими через мембрану внутриклеточными анионами и внеклеточными катионами — ионами натрия. Проведенный ими расчет изменения концентрации и содержания в клетке калия, хлора и воды при изменении ионного состава среды хорошо согласовался с тем, что они получили в опытах на мышечных волокнах. Дальнейшее развитие этих представлений состояло, по существу, лишь в ревизии механизма асимметричного распределения натрия. Открытие активного транспорта натрия и калия привело в конце концов к компьютерным расчетам ионного, водного и электрического баланса между внутриклеточной и внешней средой (см. лит.: Веренинов, Марахова, 1986). Основные закономерности распределения моновалентных ионов в модели животной клетки, содержащей Na, K-ATF азную систему активного транспорта натрия и калия, ионные каналы Гольдмановского типа и систему симпорта типа $\text{Na} + \text{K} + 2\text{Cl}$, уже рассматривались нами ранее (Веренинов, Марахова, 1986), в том числе и для условий, когда внутриклеточный электрический заряд изменяется. В настоящем сообщении продолжен анализ этой модели с использованием той же вычислительной базы.

Модель, лежащая в основе современных представлений о механизме распределения ионов между внутриклеточной и внешней средой, отвечает приводимой ниже схеме.

Внутриклеточная среда ограничена растяжимой мембраной и содержит определенное количество осмотически активного материала A , неспособного покидать клетку, с суммарным зарядом zA . В мембране имеется набор ионных транспортеров, влияние которых на поток ионов через мембрану определяется параметрами β , γ , P_{Na} , P_{K} , P_{Cl} и Q . Концентрации ионов во внешней среде постоянны, а во

Внутриклеточная среда	Мембрана	Внешняя среда
Параметры	Параметры	Параметры
A — количество осмотически активного материала в клетке, осмоль на 1 клетку z — общий электрический заряд фиксированных в клетке компонентов на единицу A, экв./осмоль Переменные v — количество воды во внутриклеточной среде, л на 1 клетку K^+, Na^+, Cl^- — содержание ионов на единицу A, моль/осмоль K_i^+, Na_i^+, Cl_i^- — концентрации ионов во внутриклеточной воде, моль/л	β — константа скорости переноса ионов по Na, K-АТФазному тракту γ — отношение потока натрия по Na, K-АТФазному тракту к потоку калия P_{Na}, P_K, P_{Cl} — коэффициенты проницаемости мембраны по Гольдману Q — кинетический коэффициент переноса ионов по системе симпорта Переменные V — трансмембранная разность электрических потенциалов, мВ	K_0^+, Na_0^+, Cl_0^- концентрации ионов, моль/л

внутриклеточной среде зависят от перечисленных выше кинетических параметров и z . Соответственно различные значения могут принимать разность электрических потенциалов между внутриклеточной и внешней средой и содержание воды в клетке и тем самым ее объем.

Для того чтобы узнать, как зависят переменные от параметров, решается система уравнений, основанная на том, что при всех перемещениях ионов внутриклеточная среда должна оставаться в целом электронейтральной и что имеют место водно-осмотическое равновесие и баланс входного и выходного потоков для каждого из проникающих через мембрану видов ионов.

$$K_i + Na_i - Cl_i + \frac{zA}{v} = 0, \quad (1)$$

$$K_i + Na_i + Cl_i + \frac{A}{v} = K_0 + Na_0 + Cl_0, \quad (2)$$

$$P_{Na}VF/RT \frac{Na_i \exp VF/RT - Na_0}{1 - \exp VF/RT} - \beta Na_i + Q \left(1 - \frac{K_i Na_i Cl_i^2}{K_0 Na_0 Cl_0^2} \right) = 0, \quad (3)$$

$$P_K VF/RT \frac{K_i \exp VF/RT - K_0}{1 - \exp VF/RT} + \frac{\beta}{\gamma} Na_i + Q \left(1 - \frac{K_i Na_i Cl_i^2}{K_0 Na_0 Cl_i^2} \right) = 0, \quad (4)$$

$$P_{Cl} VF/RT \frac{Cl_0 \exp VF/RT - Cl_i}{1 - \exp VF/RT} + 2Q \left(1 - \frac{K_i Na_i Cl_i^2}{K_0 Na_0 Cl_0^2} \right) = 0. \quad (5)$$

Соотношение между v/A и $K^+ + Na^+$ можно получить, используя только уравнения (1) и (2). Это соотношение не зависит от кинетических параметров и определяется формулой (6), указывающей на линейную при постоянном z связь между содержанием воды в клетке, т. е. ее объемом, и суммарным содержанием в ней калия и натрия.

$$\frac{v}{A} = \frac{z + 1}{(K_0^+ + Na_0^+ + Cl_0^-) - 2(K_i^+ + Na_i^+)}. \quad (6)$$

Связь между разностью электрических потенциалов на мембране и содержанием в клетке воды выражается простой формулой (7) только в том случае, если в рассматриваемую модель вносится некоторое ограничение, а именно если

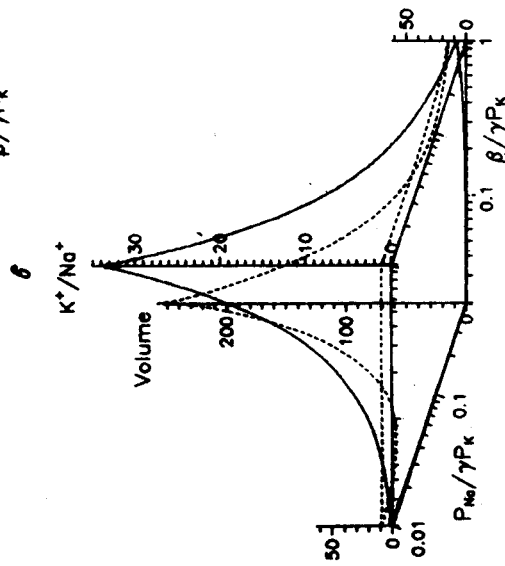
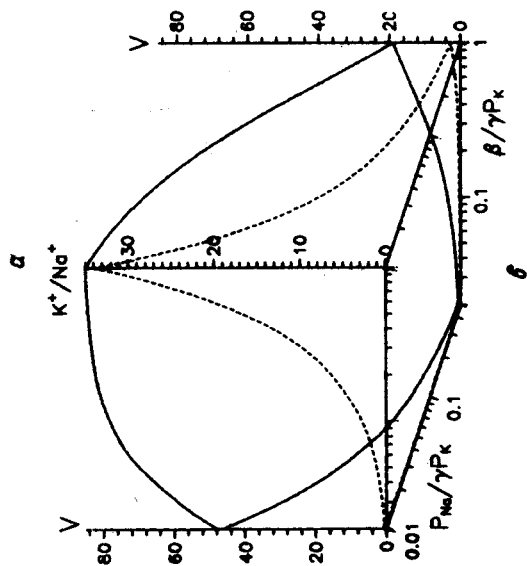


Рис. 1. Зависимость внутриклеточного содержания калия и натрия, объема клетки и разности электрических потенциалов между внутриклеточной и внешней средами от транспорта ионов через клеточную мембрану.

По оси X — отношение кинетических параметров $\beta/\gamma P_K$; по оси Y — отношение $P_{Na}/\gamma P_K$. По оси Z : a — отношение внутриклеточного содержания калия к содержанию натрия K^+/Na^+ (штриховая линия) или трансмембранная разность электрических потенциалов V , мВ (сплошная линия); b — объем клетки (содержание внутриклеточной воды на единицу внутриклеточных осмотиков A , л/моль, штриховая линия) или разность потенциалов V (сплошная линия); δ — отношение K^+/Na^+ (штриховая линия) или объем клетки (штриховая линия). Для z принято значение -1.5 экв./осмоль. Знак «минус» перед V опущен.

распределение ионов хлора отвечает условию электрохимического равновесия, т. е. при отсутствии симпорта ($Q = 0$) или если $P_{Cl} \gg \beta$.

$$V = \frac{RT}{F} \ln \left(1 + \frac{(z-1)A}{2Cl_0 V} \right). \quad (7)$$

Сказанное позволяет сформулировать довольно важное положение. В системе с равновесным распределением хлора и стационарным распределением калия и натрия при постоянном z и A изменение содержания воды, а стало быть, и объема клетки всегда противоположно по направлению изменению трансмембранной разности электрических потенциалов. Содержание воды в клетке и ее объем должны увеличиваться, если разность потенциалов (потенциал покоя) уменьшается, и, наоборот, уменьшаться при увеличении разности потенциалов. Изменение z , как будет показано ниже, всегда ведет к одинаковым по направлению изменениям объема клетки и трансмембранной разности потенциалов.

Известно, что потенциал покоя у разных животных клеток может варьировать от 10 до 100 мВ, в то время как содержание воды в расчете на 1 г клеточного белка изменяется в значительно более узких пределах. Из анализа модели следует, что у клеток с высоким потенциалом покоя содержание внутриклеточных осмотиков в расчете на 1 г клеточного белка и (или) заряд внутриклеточного материала должны быть выше, чем у клеток с низким потенциалом покоя.

Формулы (6) и (7) ничего не говорят о том, как влияют на состояние системы кинетические параметры β , γ , P_{Na} , P_K , P_{Cl} и Q , т. е. ионтранспортирующий аппарат клеточной мембраны. Интересующие нас зависимости можно получить путем численного решения уравнений (1)–(5). На рис. 1 представлены данные для модели без симпорта, которые показывают, как отношение K^+/Na^+ , содержание в клетке воды, калия и натрия, а также трансмембранная разность потенциалов зависят от кинетических параметров. Многие из этих зависимостей, по крайней мере на уровне качественного анализа, известны. Однако полезно рассмотреть их вместе.

Отметим следующие моменты. 1. Увеличение константы скорости переноса калия и натрия по Na , K -АТФазному тракту при прочих равных условиях увеличивает отношение K^+/Na^+ , разность электрических потенциалов на мембране и уменьшает объем клетки (содержание воды) и суммарное содержание калия и натрия. 2. Увеличение константы скорости переноса натрия по градиенту электрохимического потенциала, т. е. увеличение P_{Na} , изменяет перечисленные показатели в противоположном направлении. 3. Увеличение γP_K , равносильное при постоянных P_{Na} и β смещению влево по диагонали координат $P_{Na}/\gamma P_K - \beta/\gamma P_K$, сопровождается увеличением разности потенциалов на мембране, уменьшением объема клетки и уменьшением отношения K^+/Na^+ и соответственно K_1^+/K_0^+ . 4. Изменением транспорта ионов через мембрану нельзя поднять разность потенциалов на мембране выше определенного значения, величина которого определяется Доннановскими факторами: величиной внутриклеточного электрического заряда z , приходящегося на единицу осмотической активности внутриклеточного материала, и ионным составом окружающей клетку среды. 5. Существуют условия, при которых разность потенциалов на мембране и объем клетки сильно зависят от транспорта ионов через мембрану, и условия, при которых изменение кинетических параметров мало влияет на разность потенциалов (рис. 1, б). 6. Влияние активного транспорта на разность потенциалов может быть сильным не только при $\gamma \neq 1$, т. е. при разных стехиометрических коэффициентах переноса калия и натрия по Na , K -АТФазному тракту, но и при $\gamma = 1$, т. е. при эквивалентном переносе этих катионов. В конечном счете эффект определяется не абсолютным значением γ , а значением отношений $P_{Na}/\gamma P_K$ и $\beta/\gamma P_K$. Активный транспорт всегда «электрогенен», если иметь в виду влияние его на разность потенциалов в условиях стационарного распределения ионов. Для того чтобы различать эквивалентный и неэквивалентный переносы калия и натрия через

насос, лучше использовать, как это уже отмечалось (Stanton, 1983), термины «амперогенный» и «неамперогенный» режимы работы насоса. 7. Разность потенциалов на мембране может быть достаточно большой не только при большом, но и при малом отношении K^+/Na^+ , как это имеет место при малых значениях $P_{Na}/\gamma P_K$ и $\beta/\gamma P_K$. С другой стороны, большая величина отношения K^+/Na^+ может сочетаться с малой величиной разности потенциалов, как это бывает и в действительности, например у высококалийевых эритроцитов большинства высших животных. Таким образом, нет жесткой связи между величиной разности потенциалов на мембране и отношением K^+/Na^+ или K_i^+/K_o^+ .

Выше уже отмечалось, что при изменении кинетических параметров в рассматриваемой модели увеличению разности потенциалов всегда сопутствует уменьшение объема клетки, и наоборот. К этому следует добавить, что при одинаковых относительных изменениях кинетических параметров их влияние на объем в области низких значений разности потенциалов значительно сильнее, чем в области высоких значений (рис. 1, б). Как показывают графики на рис. 1, в, влияние кинетических параметров на объем особенно сильно выражено при низких отношениях K^+/Na^+ . Таким образом, из анализа модели следует, что у клеток с низким потенциалом покоя и малым отношением K^+/Na^+ ионный транспорт должен гораздо сильнее влиять на содержание воды и объем клетки, чем у клеток с высоким потенциалом покоя. Не с этим ли связано эмпирическое правило «при высоком потенциале покоя и „хорошем“ отношении K^+/Na^+ клетки устойчивее к нарушениям ионного транспорта, чем при низком потенциале покоя и низком отношении K^+/Na^+ »?

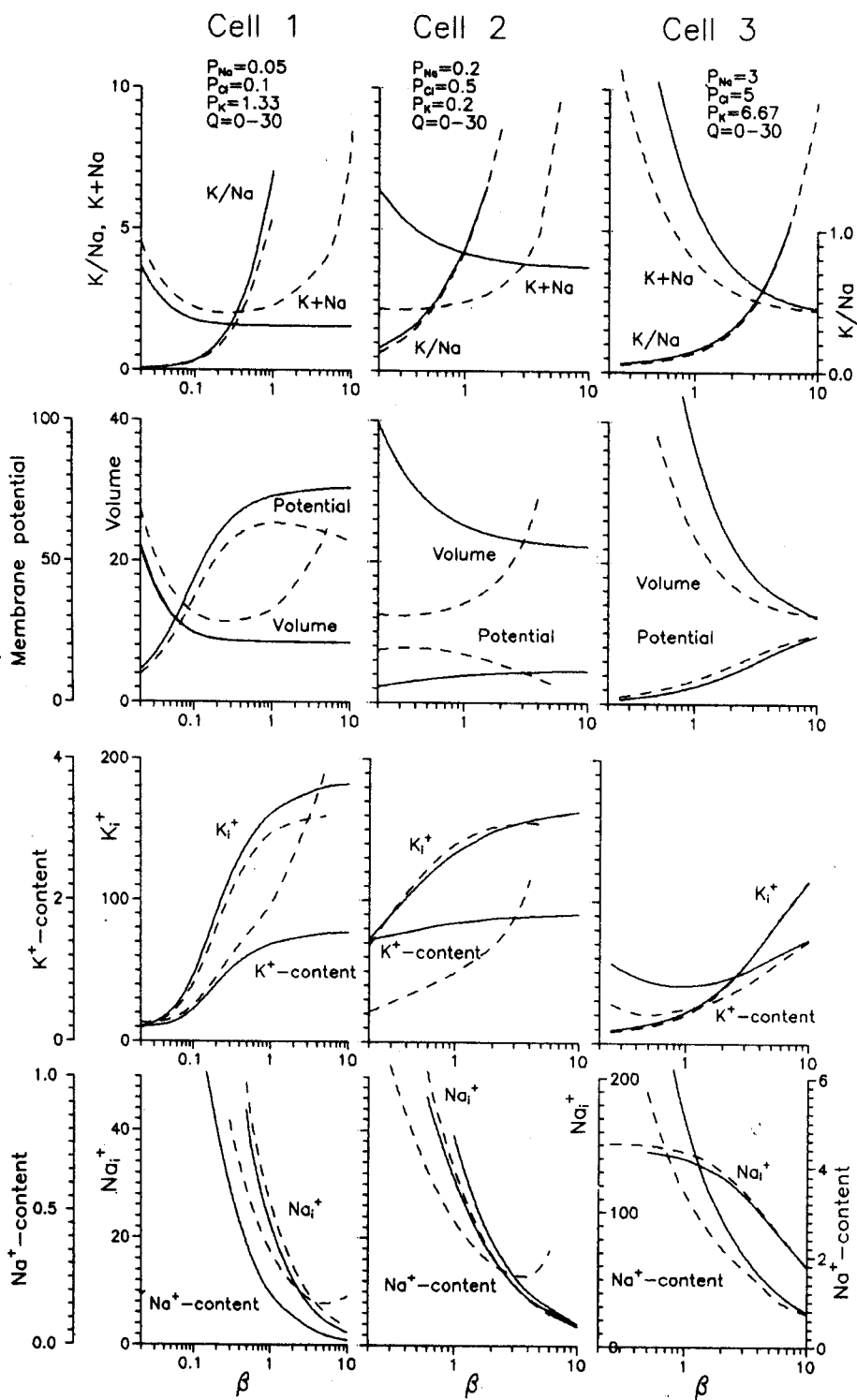
Поведение модели с симпортом отражают графики на рис. 2—7. Включение в модель симпорта приводит к тому, что общий баланс входных и выходных потоков хлора по разным трактам достигается при неодинаковых электрохимических потенциалах этого иона во внешней и внутриклеточной средах. При этом имеет место постоянный поток хлора по градиенту электрохимического потенциала, который компенсируется активным транспортом хлора против градиента через систему симпорта, осуществляемым за счет движения калия и натрия через систему симпорта по градиенту их электрохимических потенциалов. В модели с симпортом состояние системы становится зависящим от P_{Cl} .

Поскольку влияние того или иного параметра на состояние системы может быть различным в зависимости от того, в какой области находится рассматриваемая система, на рис. 2—7 приведены данные для клеток трех крайних типов: 1) клеток с большим отношением K^+/Na^+ и высоким потенциалом покоя (это аналог большинства клеток возбудимых тканей); 2) клеток с большим отношением K^+/Na^+ и низким потенциалом покоя, подобных эритроцитам большинства высших животных; 3) клеток с малым отношением K^+/Na^+ и низким потенциалом покоя, которые подобны низкокалийевым эритроцитам некоторых хищников и жвачных. Приводимый ниже материал является иллюстрацией важного для анализа механизма движения и распределения ионов между клетками и средой положения, смысл которого заключается в том, что влияние на систему изменения переноса ионов по какому-либо одному тракту существенно зависит от состояния других трактов.

Влияние потока калия и натрия по Na, K -АТФазному тракту на состояние клеток 1, 2 и 3-го типов показано на рис. 2. Зависимости для модели с симпортом показаны штриховой линией. Значения Q выбраны такими, чтобы величина потоков через

Рис. 2. Влияние константы скорости переноса катионов по Na, K -АТФазному тракту на ионный и электрический баланс между внутриклеточной и внешней средами.

По оси абсцисс — константа скорости переноса катионов по Na, K -АТФазному тракту β . По оси ординат: K/Na — отношение внутриклеточного содержания калия к содержанию натрия; $K+Na$ — суммарное внутриклеточное содержание калия и натрия на единицу A , моль/осмоль; Membrane potential — трансмембранная разность электрических потенциалов, мВ; K^+ -content и Na^+ -content — внутриклеточное содержание калия и соответственно натрия на единицу A , моль/осмоль; K_i^+ и Na_i^+ — концентрации калия и натрия во внутриклеточной воде, ммоль/л; Volume — объем клетки (содержание воды на единицу A л/осмоль). Сплошной линией показаны зависимости для модели без симпорта, штриховой линией — с симпортом. Значения кинетических параметров, для которых получены приведенные зависимости для каждого из трех типов (Cell 1—Cell) 3 указаны на рисунке. Для z принято значение — 1.5 экв./осмоль.



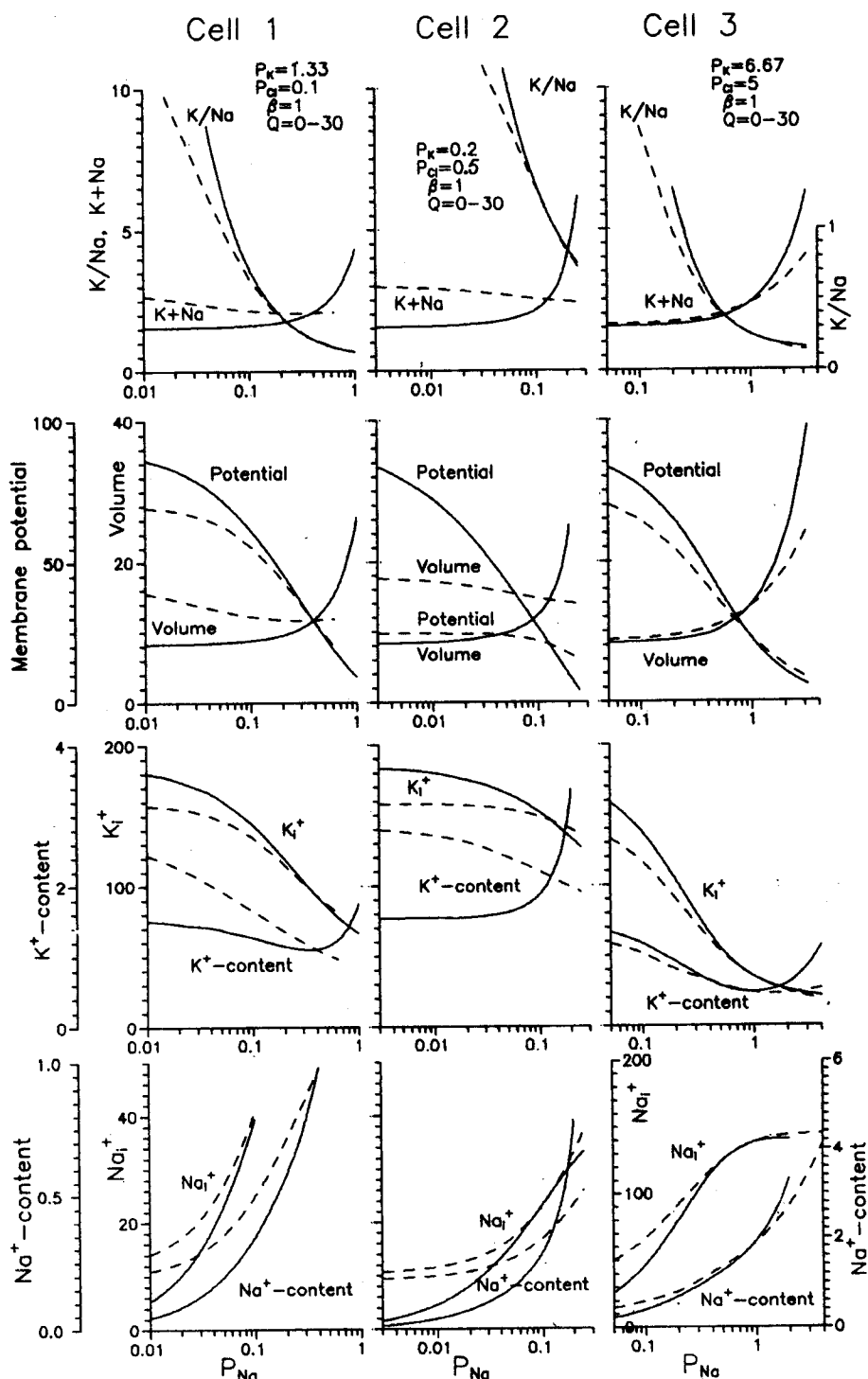


Рис. 3. Влияние коэффициента проницаемости мембраны для натрия на ионный и электрический баланс между внутриклеточной и внешней средами.

По оси абсцисс — коэффициент проницаемости мембраны для натрия P_{Na} . Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

систему симпорта была сопоставима с потоком соответствующих ионов по другим трактам (числовые примеры см.: Веренинов, Марахова, 1986). Как показывают представленные данные, при сходном у клеток всех трех типов изменении отношения K^+/Na^+ изменение других показателей зависит от типа клетки.

Увеличение β и соответственно потока калия и натрия по Na , K -АТФазному тракту увеличивает отношение K^+/Na^+ во всех случаях. Однако суммарное содержание калия и натрия и содержание в клетке воды (объем клетки) в зависимости от условий могут либо мало изменяться, либо снижаться, либо нарастать (клетки 1-го и 2-го типов с симпортом). Разность потенциалов с увеличением β при отсутствии симпорта нарастает, а при наличии симпорта может уменьшаться. Концентрация калия и натрия во внутриклеточной воде при вариации β в широком диапазоне условий изменяется в том же направлении, что и содержание этих катионов. Однако при особенно высоких отношениях K^+/Na^+ , возможно, выходящих за пределы физиологических значений, увеличение содержания натрия в модели с симпортом может сопровождаться снижением его концентрации во внутриклеточной воде.

Увеличение P_{Na} во всех случаях ведет к уменьшению отношения K^+/Na^+ . Суммарное содержание калия и натрия и соответственно объем клетки и содержание в ней воды при увеличении P_{Na} в модели без симпорта нарастают у клеток любого типа, но могут снижаться при наличии симпорта у клеток 1-го и 2-го типов. Клетки 2-го типа с симпортом интересны тем, что в данном случае вариация кинетического параметра сопровождается однонаправленными изменениями потенциала покоя и объема клетки. Увеличение P_{Na} у таких клеток ведет к уменьшению объема и снижению потенциала, а не повышению, как в модели без симпорта. Содержание калия и его концентрация во внутриклеточной воде при изменении P_{Na} при определенных условиях могут изменяться в противоположном направлении. Отметим в заключение, что изменение P_{Na} у клеток 1-го типа относительно сильно изменяет разность потенциалов и мало влияет на объем клетки, в то время как у клеток 2-го и 3-го типов сильно изменяет и разность потенциалов, и объем.

Увеличение P_K приводит к снижению отношения K^+/Na^+ во всех случаях (рис. 4). Влияние P_K на суммарное содержание калия и натрия, объем клетки и содержание в ней воды относительно невелико у клеток 1-го типа и значительно у клеток 2-го и 3-го типов. Увеличение P_K ведет всегда к более или менее значительному увеличению разности потенциалов на мембране и в модели без симпорта — к уменьшению объема. При наличии симпорта увеличение P_K у клеток 3-го типа ведет к увеличению и разности потенциалов, и объема. При вариации P_K могут иметь место случаи, когда увеличение содержания катионов сопровождается уменьшением их концентрации во внутриклеточной воде.

Влияние симпорта на состояние системы отражают графики на рис. 5. Пунктирной линией на них показаны значения соответствующих показателей без симпорта, сплошной линией — при наличии симпорта и относительно низкой проницаемости для хлора, а штриховой — с симпортом и высокой проницаемостью мембраны для хлора. Симпорт снижает отношение K^+/Na^+ у клеток 1-го типа и практически не изменяет это отношение у клеток 2-го и 3-го типов. Увеличение симпорта уменьшает разность потенциалов на мембране и увеличивает объем у клеток 1-го типа, а у клеток 2-го и 3-го типов, наоборот, увеличивает разность потенциалов и уменьшает объем. Таким образом, симпорт смягчает различия между клетками разных типов. Влияние симпорта в сильной степени зависит от величины P_{Cl} . На фоне высоких значений P_{Cl} (штриховая линия) симпорт изменяет разность потенциалов сильнее, чем на фоне низких значений P_{Cl} (сплошная линия), а объем, наоборот, — сильнее при низких значениях P_{Cl} . У клеток с высоким потенциалом покоя симпорт сказывается особенно сильно на трансмембранной разности потенциалов, тогда как у клеток с низким потенциалом покоя — больше на объеме клетки.

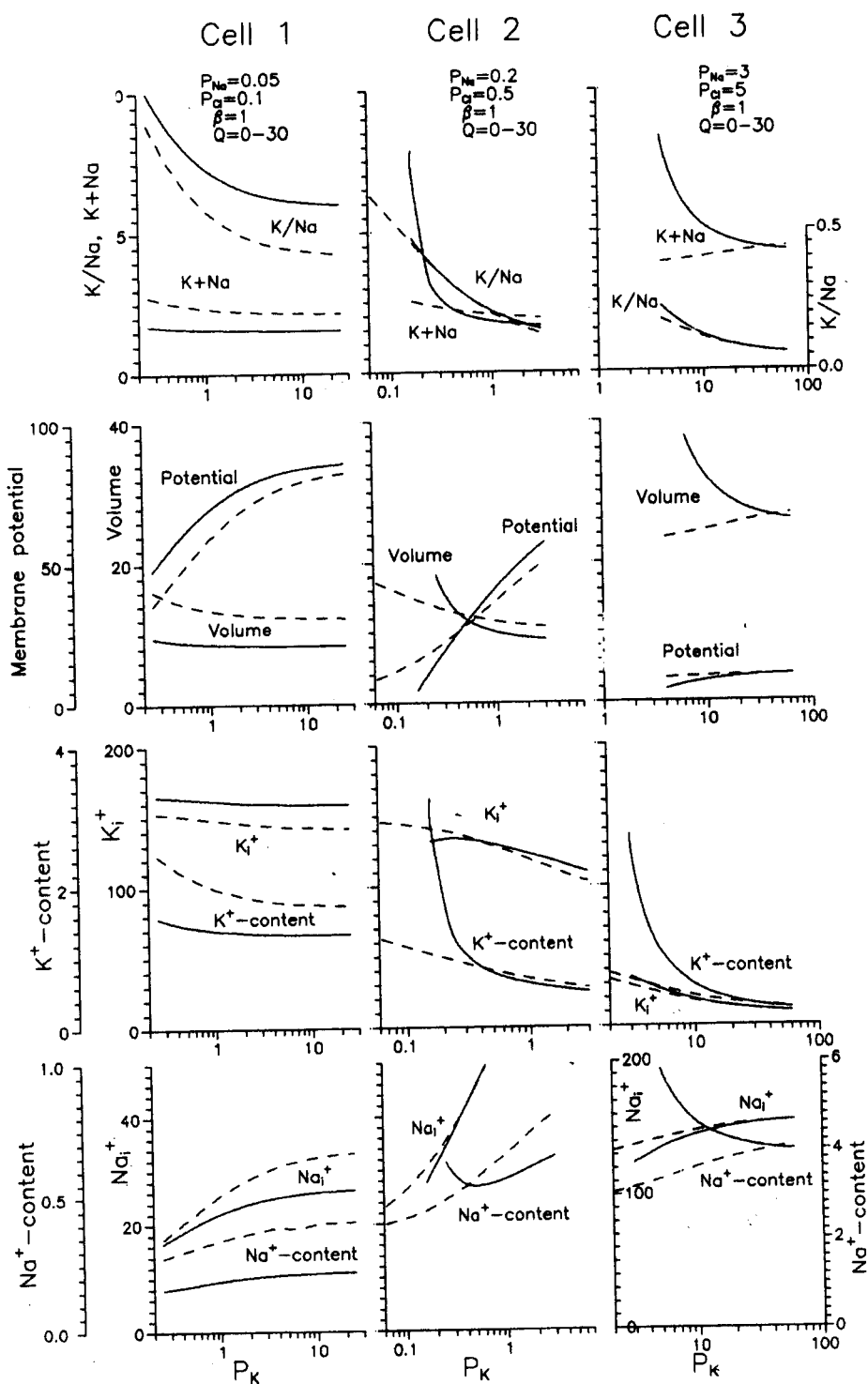


Рис. 4. Влияние коэффициента проницаемости мембраны для калия на ионный и электрический баланс между внутриклеточной и внешней средами.

По оси абсцисс — коэффициент проницаемости мембраны для калия P_K . Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

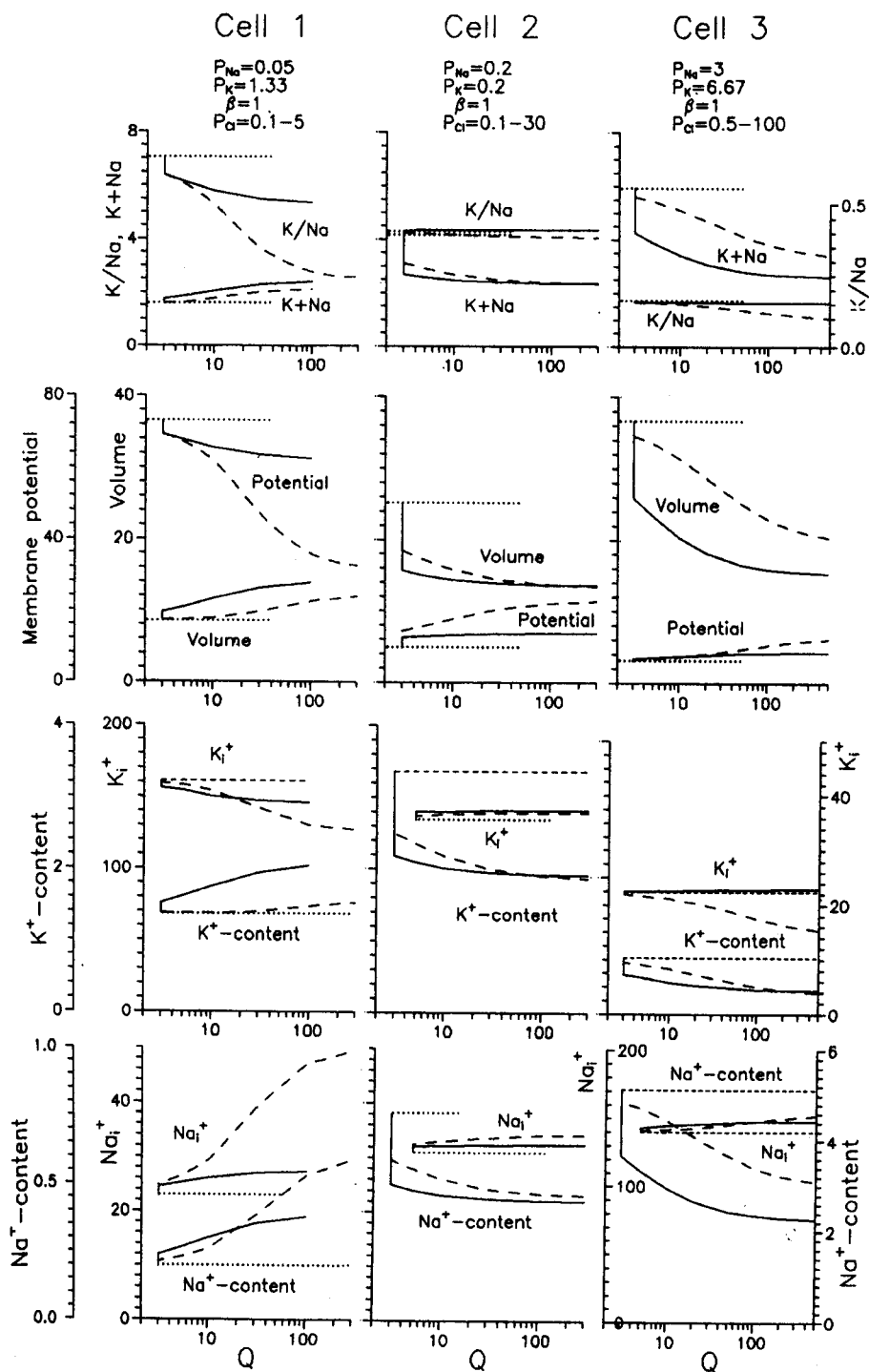


Рис. 5. Влияние транспорта калия, натрия и хлора через систему симпорта на ионный и электрический баланс между внутриклеточной и внешней средами.

По оси абсцисс — кинетический коэффициент переноса натриев через систему симпорта Q ; по оси ординат — то же, что и на рис. 2. Сплошной линией показаны зависимости при малом значении PC_1 , штриховой линией — при большом значении PC_1 , пунктирной линией — при отсутствии симпорта.

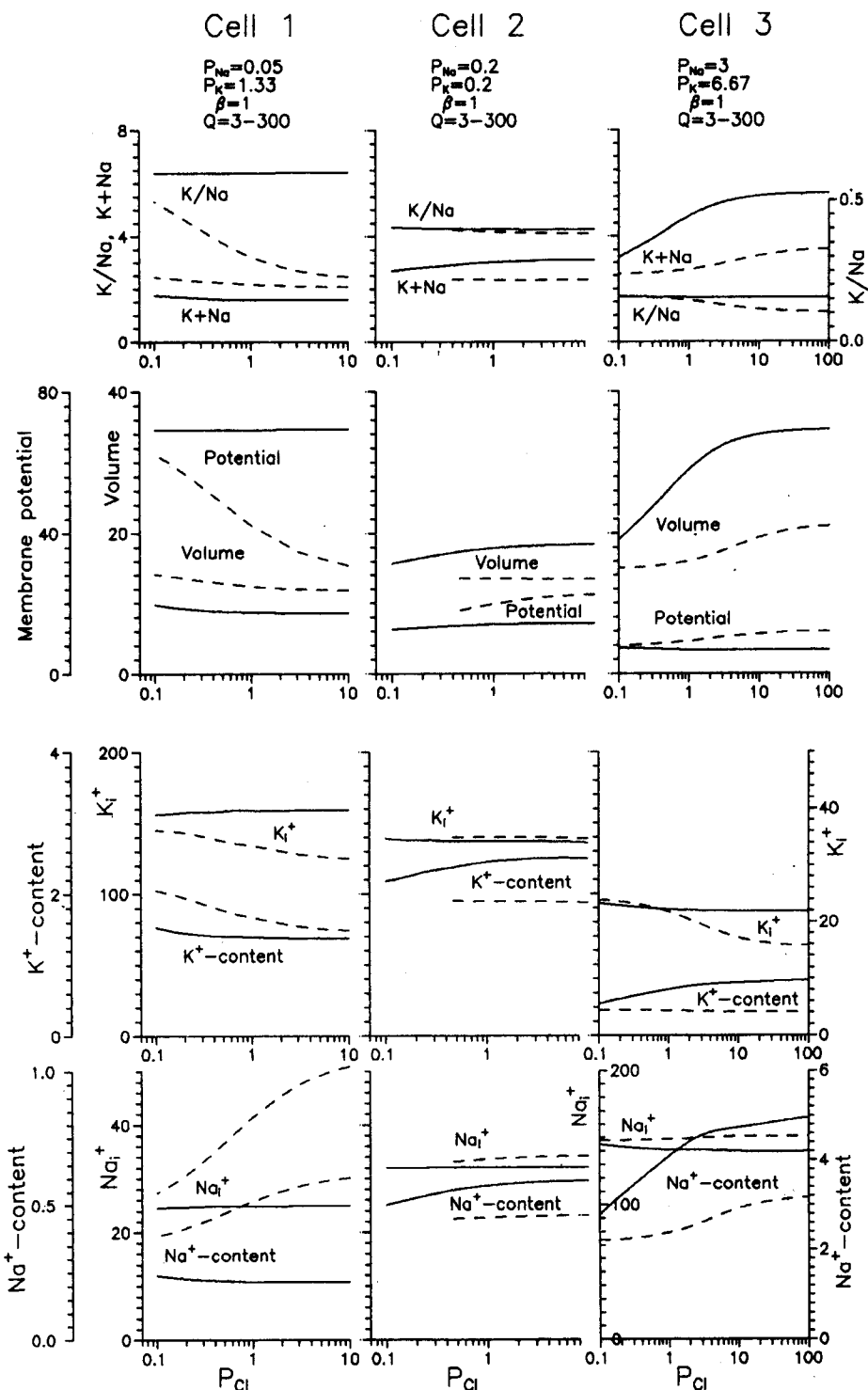


Рис. 6. Влияние коэффициента проницаемости мембраны для хлора на ионный и электрический баланс между внутриклеточной и внешней средами.

По оси абсцисс — коэффициент проницаемости мембраны для хлора P_{Cl} ; по оси ординат — то же, что и на рис. 2. Сплошной линией — показаны зависимости при малом значении Q , штриховой линией — при большом значении Q . Значения Q приведены на рисунке в верхнем столбце.

Изменение коэффициента проницаемости мембраны для хлора P_{Cl} влияет на состояние системы только в том случае, если есть симпорт (рис. 6). Увеличение P_{Cl} всегда в той или иной степени снижает отношение K^+/Na^+ . Суммарное содержание калия и натрия, объем клетки и содержание в ней воды могут при увеличении P_{Cl} как уменьшаться (клетки 1-го типа), так и увеличиваться (клетки 2-го и 3-го типов). Увеличение P_{Cl} может и снижать (клетки 1-го типа), и увеличивать (клетки 2-го и 3-го типов) разность потенциалов на мембране, причем увеличение потенциала покоя, вызванное увеличением P_{Cl} , может сопровождаться увеличением объема клетки.

На рис. 7 показано влияние на состояние системы параметра z , т. е. величины внутриклеточного электрического заряда, приходящегося на единицу осмотической активности внутриклеточного материала. Влияние z на различные показатели у клеток разного типа в количественном отношении может быть различным. Однако направление изменения всех показателей отвечает простому правилу. Все показатели — V , v/A , суммарное содержание калия и натрия, содержание каждого из катионов и их концентрации во внутриклеточной воде — увеличиваются с увеличением z .

Данные рис. 2—7 позволяют судить об изменении ионного, водного и электрического баланса между внутриклеточной и внешней средой при изменении состояния отдельных ионных транспортеров. В некоторых случаях необходимо решать обратную задачу, т. е. устанавливать, чем вызваны те или иные изменения ионного состава клетки, содержания в ней воды или трансмембранной разности

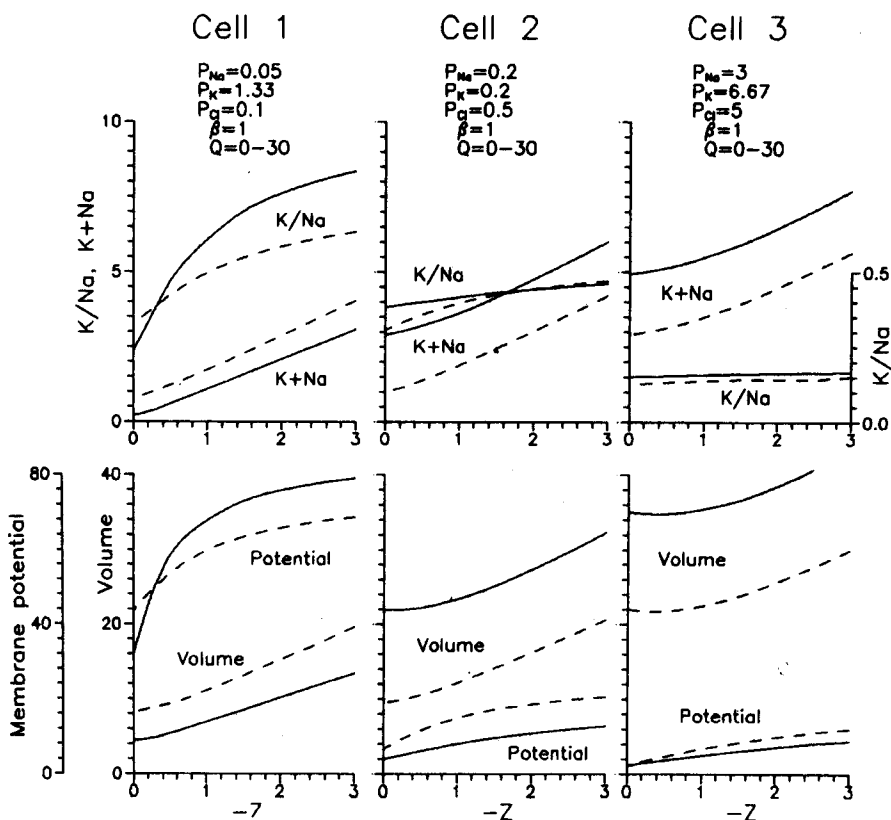


Рис. 7. Влияние внутриклеточного электрического заряда на ионный и электрический баланс между внутриклеточной и внешней средой.

По оси абсцисс — внутриклеточный электрический заряд z ; остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

Изменение ионного и электрического баланса между внутриклеточной и внешней средами в зависимости от ионного транспорта и внутриклеточного электрического заряда

Вариант расчета	Изменение показателя состояния клетки ^a			Без симпорта ^a			С симпортом ^a		
	$K^+ + Na^+ (v/A)$	K^+ / Na^+	V	Изменение параметров	K^+	Na^+	Изменение параметров	K^+	Na^+
1	+	+	+	$z + (1-3)$	+	+	$z + (1-3)$ $P_{Na} - (1, 2)$ $P_{Cl} - (1)$	+	—
2	+	+	—	$P_K - (1-3)$	+	—	$P_K - (1, 2)$ $\beta + (1, 2)$ $Q - (2, 3)$	+	—
3	+	—	+	Вариант не возможен			$\beta - (1^b)$ $P_K + (3)$ $P_{Cl} + (2, 3)$	0, —	—
4	+	—	—	$P_{Na} + (1-3)$ $\beta - (1-3)$	—	+	$P_{Na} + (3)$ $\beta - (3)$ $Q + (1)$	—	+

^a знак «+» соответствует увеличению, знак «—» — уменьшению показателя. Цифрами в скобках обозначен тип клетки. ^b Изменение параметров при большом отношении K^+ / Na^+ . ^c Изменение параметров при малом отношении K^+ / Na^+ .

электрических потенциалов. С задачей такого рода мы сталкивались, например, при исследовании изменений ионного транспорта в процессе роста и размножения клеток (Веренинов, Марахова, 1986; Веренинов и др., 1991). Здесь может быть полезной таблица, в которой представлены 4 возможных варианта изменения основных показателей ионного и электрического баланса между внутриклеточной и внешней средами и указаны изменения параметров, которые могли бы быть причиной соответствующих изменений ионного баланса. Пользуясь таблицей, можно легко найти условия, при которых отношение K^+ / Na^+ и трансмембранная разность электрических потенциалов изменяются в противоположном направлении (варианты 2 и 3), а также случаи изменения в одном направлении объема клетки и разности потенциалов на мембране (вариант 3, модель с симпортом). Данные таблицы показывают, что при отсутствии симпорта модели клеток всех трех типов ведут себя качественно одинаково, в то время как с симпортом — по-разному, а также то, что отношение K^+ / Na^+ в одних случаях изменяется преимущественно за счет изменения содержания калия, а в других — натрия.

Приведенные выше расчетные данные получены на основании достаточно широких предположений относительно механизма движения ионов через мембрану и потому могут сопоставляться с экспериментальными данными без особых ограничений. Необходимо напомнить лишь два момента. В расчете использовано условие баланса входного и выходного потоков по каждому виду проникающих через мембрану ионов. Поэтому когда речь идет об изменении содержания ионов в клетке, имеется в виду медленное изменение, при котором разностный поток мал по сравнению с обменным потоком (например, не превосходит 10% обменного потока). Это условие соблюдается, если 1.5-кратное изменение содержания каких-либо ионов достигается за время, в 5 раз превосходящее постоянную времени обмена данных ионов. Напомним, что ионный обмен у животных клеток в культуре идет обычно с постоянной времени по калию, равной 40—60 мин, а по натрию — примерно в 5 раз быстрее. Таким образом, изменение в содержании калия и натрия в клетках в масштабе времени порядка 5 ч можно анализировать, сопоставляя его с приведенными выше расчетными данными. Второй момент, на который следует обратить внимание, это то, что содержание ионов и воды в модельных расчетах дается на единицу внутриклеточных осмотиков, тогда как при работе с клетками содержание ионов и воды, как правило, относят к единице сухой массы или клеточного белка. Таким образом, изменение содержания ионов

в расчете на 1 г сухой массы клеток или 1 г клеточного белка может быть вызвано не только теми причинами, которые следуют из анализа модели, но, к тому же, и изменением осмотической активности внутриклеточного материала в расчете на 1 г сухой массы или клеточного белка.

Список литературы

- Веренинов А. А., Марахова И. И. Транспорт ионов у клеток в культуре. Л.: Наука, 1986. 292 с.
Веренинов А. А., Гусев Е. В., Казакова О. М., Клименко Е. М., Марахова И. И., Осипов В. В., Торопова Ф. В. Транспорт и распределение моновалентных катионов при бласттрансформации лимфоцитов периферической крови человека, активированных фитогемагглютинином // Цитология. 1991. Т. 33, № 11. С. 78—93.
Boyle P. J., Conway E. J. Potassium accumulation in muscle and associated changes // J. Physiol. 1941. Vol. 100. P. 1—63.
Stanton M. G. Origin and magnitude of transmembrane resting potential in living cells // Phil. Trans. Roy. Soc. London B. 1983. Vol. 301. P. 85—141.

Поступила 5 VIII 1991

IONIC, ELECTRICAL AND WATER BALANCE IN ANIMAL CELL. A MODEL WITH THE Na,K-ATPase ACTIVE TRANSPORT, GOLDMAN'S CHANNELS AND $\text{Na} + \text{K} + 2\text{Cl}$ SIMPORTER

A. A. Vereninov, A. A. Vereninov, Jr.

Institute of Cytology of the Academy of Sciences of the USSR and Physico-Technical Institute of the Academy of Sciences of the USSR, St. Petersburg

The relations between intracellular potassium, sodium water content and resting potential on the one hand and the ion transport parameters and intracellular electrical charge on the other hand were computed for a model of animal cell with a several ion transporters and variable intracellular charge. The case of the balanced ion distribution is considered. The results are presented in a graphical form.