



مطالعه‌ی پتانسیل غشائی حجره عصبی (نیورون) و نقش آیون‌های پتاشیم و سودیم در ایجاد آن

پوهنیار جاوید قادری^۱، پوهاند ریحانه پوپلزای^۲

^{۱,۲}دپارتمنت کیمیای فزیک، پوهنځی کیمیا، پوهنتون کابل، کابل، افغانستان
ایمیل: jawedqaderi1992@ku.edu.af

چکیده

در این مقاله راجع به پتانسیل غشائی که بین دو طرف غشای حجروی موجود اند و اختلاف پتانسیل برقی که ناشی از تفاوت غلظت انیون‌ها و کتیون‌ها در دو طرف غشای حجروی می‌باشند، بحث صورت گرفته است. تفاوت غلظت آیون‌ها در دو طرف غشای حجره یک اختلاف ولتاژ را به نام پتانسیل غشائی ایجاد می‌کند. بزرگ‌ترین تأثیر در این پتانسیل‌ها از طرف آیون Na^+ و آیون Cl^- با غلظت بیشتر در فضای خارج حجره و آیون پتاشیم K^+ با غلظت بیشتر در داخل فضای حجره صورت می‌گیرد. با پیشرفت علم الکتروفیزیولوژی و کشف فعالیت برقی نیورون‌ها، انتقال پیام عصبی از این حجرات به عضله‌ی مورد هدف ذریعه‌ی پتانسیل عمل، کشف شد. در این مقاله، به توضیح نقش ولتاژ غشای حجروی در فعالیت نیورون، انواع پتانسیل غشاء، چگونگی ایجاد پتانسیل در غشای نیورون‌ها و اهمیت آن در انتقال پیام عصبی پرداخته شده است.

اصطلاحات کلیدی: پتانسیل غشائی؛ فعالیت برقی نیورون‌ها؛ ایجاد پتانسیل؛ پتانسیل عمل؛ پتانسیل Synapse

A Study of Membrane Potentials of Nervous Cell (Neuron) and Role of Sodium and Potassium Ions in the Creation of Them

Jr. Teaching Asstt. Jawed Qaderi¹, Prof. Raihana Popalzai²

^{1,2} Department of Physical Chemistry, Faculty of Chemistry, Kabul University, Kabul, Afghanistan
Email: jawedqaderi1992@ku.edu.af

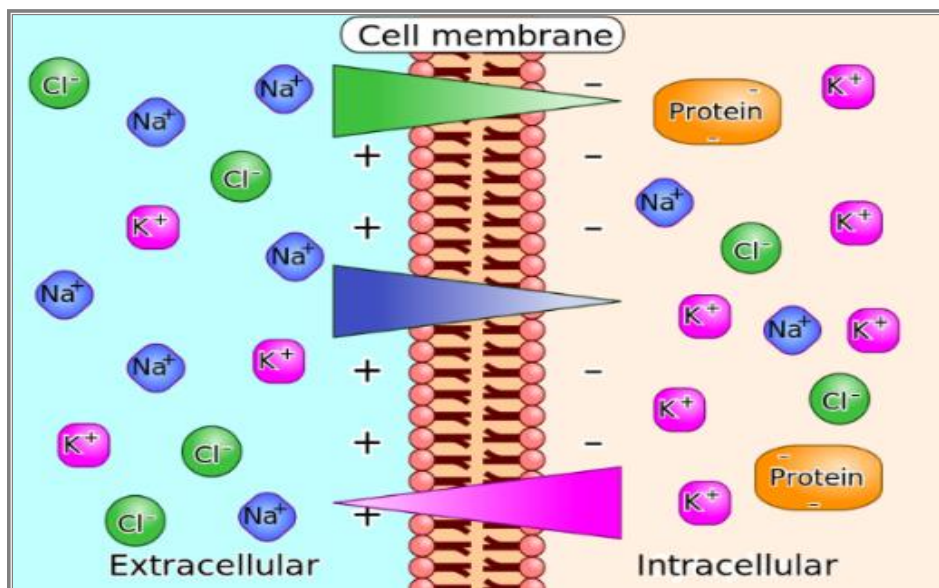
Abstract

In this article, the membrane potential which is present between the two sides of the cell membrane and the electrical potential difference due to the concentration difference of anions and cations on both sides of the cell membrane, are discussed. The difference in concentration of ions on the both side of the cell membrane creates a voltage difference called the membrane potential. The largest impact level in this potential is caused by Na^+ and Cl^- ions with higher concentration outside the cell and K^+ ions which are concentrated inside the cell. With the improvements in electrophysiology and discovery of the electrical activity of neurons, the transmitting neural messages from these cells to the target muscle, were found by action potential. In this article, explain the role of voltage in neuronal activity, types of membrane potentials, how to create potential in the membrane of neurons and its importance in the transmission of neural messages, has been discussed.

Keywords: Membrane potential; Electrical activity of neurons; Create potential; Action potential; Synapse potential

مقدمه

پتانسیل غشائی، پتانسیل برقی موجود بین دو طرف غشای حجروی تمام حجرات را گویند. این اختلاف پتانسیل برقی ناشی از تفاوت غلظت انیون‌ها و کاتیون‌ها در دو طرف غشای حجروی می‌باشد. با توجه به این نکته که فضای خارجی حجرات دارای آیون سودیم (چارج مثبت) و آیون کلورین (چارج منفی) بیشتری نسبت به داخل حجره است و هم‌چنین داخل حجره دارای آیون پتاشیم (چارج مثبت) بیشتری نسبت به خارج حجره می‌باشد، طبق توزین ولتاژی نتیجه می‌گیریم که در بیشتر قسمت‌های بدن و در پتانسیل حالت تعادل، چارج خارج حجره نسبت به داخل آن بیشتر مثبت است. به این اختلاف ولتاژ پتانسیل غشائی حجره گفته می‌شود. در حالت تعادل حجره، پتانسیل غشاء به پتانسیل تعادلی پتاشیم نزدیک تر است. در نیورون‌ها و عضلات با تغییر این پتانسیل و با توجه به شروع تحریک عمل انتقال سیاله‌ها ممکن می‌گردد. در ضمن همه‌ی حجرات (Eukaryote) در دو طرف غشای خود اختلاف پتانسیل دارند. تفاوت غلظت آیون‌ها در دو طرف غشای حجره یک اختلاف ولتاژ با نام پتانسیل غشائی ایجاد می‌کند. بیشترین تأثیر در این پتانسیل‌ها از طرف آیون سودیم (Na^+) و آیون (Cl^-) با غلظت بیشتر در فضای خارج حجره و آیون پتاشیم (K^+) با غلظت بیشتر در فضای داخل حجره صورت می‌گیرد. به تعداد هر آیون در طرفین و محاسبه ولتاژ دقت شود. غشاهای حجره در شکل (۱) نشان داده شده است (۱، ۲).



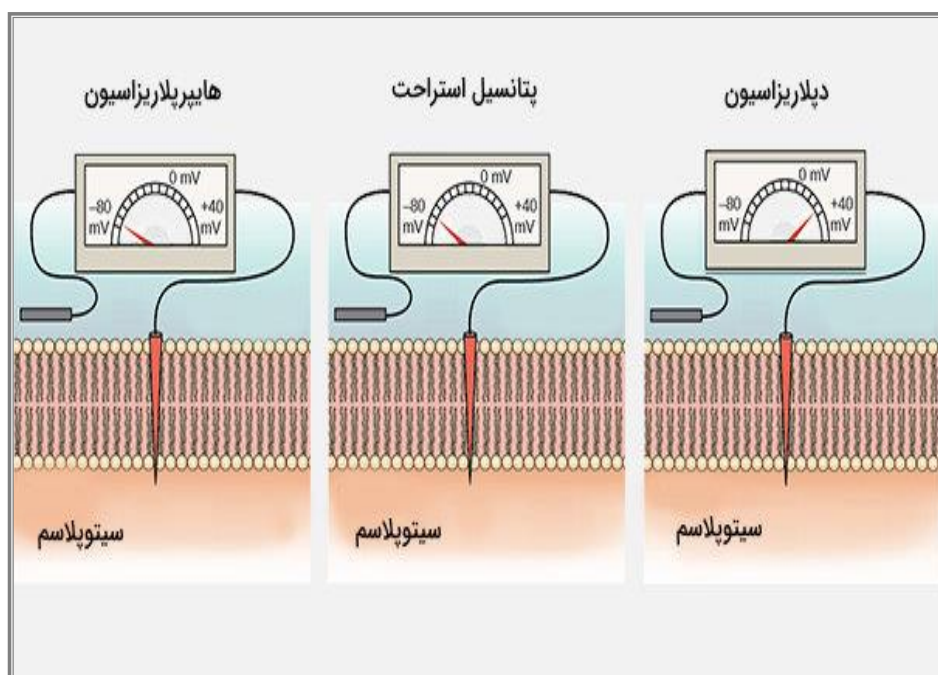
شکل ۱: غشاهای حجره (۲)

تا سال‌ها ارتباط میان حجرات عصبی و عضلات مورد <https://blog.faradars.org/%d8%a8%d8%a7%d9%81%d8%aa-%d8%b3%d9%84%d9%88%d9%84%db%8c/> هدف یک موضوع ناشناخته بین دانشمندان بود. با پیشرفت الکتروفیزیولوژی و کشف فعالیت برقی نیورون‌ها، انتقال پیام عصبی از این حجره‌ها به عضله مورد هدف از طریق پتانسیل عمل، کشف شد. در این مقاله به توضیح نقش ولتاژ غشای حجروی در فعالیت نیورون، انواع پتانسیل غشاء، چگونگی ایجاد پتانسیل در غشای نیورون‌ها و اهمیت آن در انتقال پیام عصبی می‌پردازیم.

غشای حجروی در حالت تعادل (relax) و پایدار، دارای پتانسیل تعادل است (۳، ۴، ۵، ۶). هنگامی که حجره تحریک و دچار تغییر در پتانسیل غشاء می‌شود، پتانسیل عمل مانند یک کلید دو حالت فقط دو حالت دارد یعنی این‌که یا به‌صورت تام اتفاق می‌افتد و یا هم هیچ اتفاق نمی‌افتد (قانون All-or-Nothing) (۱).

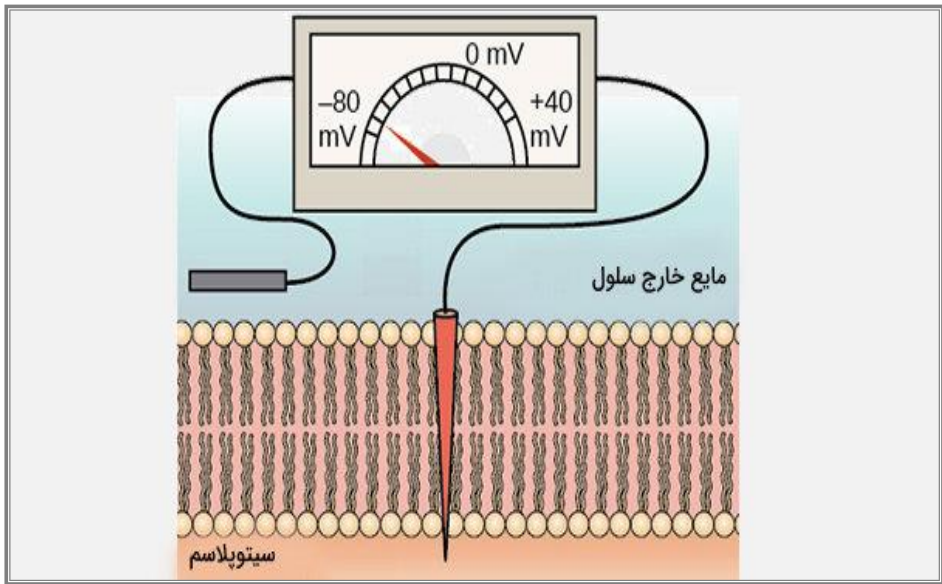
پتانسیل بعد از ساینپس (Postsynaptic Potential)

این پتانسیل دارای اهمیت زیاد بوده و توسط نیوروترانسмитرهاى نیورون Pre synaptic، تقویت یا مهار می‌شود (۳، ۴).



شکل ۲: انواع پتانسیل غشاء در حجره‌های نیورون (۷)

ولتاژ غشای نیورون در وضعیت تعادل، پتانسیل تعادل غشاء نامیده می‌شود. پتانسیل تعادل، با اندازه‌گیری غلظت آيون‌ها در طول غشاء و اندازه‌ی نفوذپذیری آن به آيون‌های مختلف تعیین می‌شود. در یک نیورون در حالت استراحت، در غلظت سدیم و پتاشیم یک نوسان وجود دارد یعنی اندازه‌ی این آيون‌ها در خارج و داخل غشاء یک‌سان نیست. مقدار ولتاژ لازم برای برقراری پتانسیل تعادل غشاء در حجره‌های مختلف فرق می‌کند و در نیورون‌ها در حدود ۷۰ میلی‌ولت است.



شکل ۳: پتانسیل تعادل غشای نیورون در حدود ۷۰ میلی‌ولت است (۷)

پتانسیل عمل، عامل انتقال پیام عصبی در سیستم عصبی است. نیورون‌ها این پیام‌های عصبی را در طول پروسه‌های خویش تولید و هدایت می‌کنند تا آن‌ها را به انساج مورد هدف منتقل کنند. پس از دریافت سیگنال، آن‌ها یا تحریک می‌شوند، یا مهار می‌شوند، یا به نوعی تعدیل می‌شوند. آيون‌ها در جهت غلظت خود از کانال‌های آيونی عبور می‌کنند که در نهایت این عملیه سبب ایجاد اختلاف چارج برقی در دو سمت غشاء و خروج حجره از حالت تعادل می‌شود. نفوذپذیری غشاء نسبت به آيون پتاشیم بیشتر از آيون سدیم است؛ بنابراین، پتانسیل تعادل نزدیک به پتانسیل محیطی پتاشیم خواهد بود (پتانسیل حاصل از وجود آيون پتاشیم به تنهایی). انتقال پیام عصبی در نیورون‌ها با همین میخانیکیت انجام می‌شود. فقط نیورون‌ها و حجرات عضلی قادر به دریافت محرک و تولید پتانسیل عمل در پاسخ به آن هستند (۷).

تفاوت پتانسیل عمل و پتانسیل Post synaptic

پتانسیل عمل در اثر محرک‌های تحت لبه و مافوق لبه و در طول غشای نیورون تولید می‌گردد و به انتهای آکسون می‌رسد. اما چه چیزی باعث پتانسیل عمل می‌شود؟ از جنبه‌ی برقی، توسط یک محرک با مقدار مشخصی که بر حسب میلی ولت (mV) بیان می‌شود، ایجاد می‌گردد. همه محرک‌ها نمی‌توانند باعث ایجاد پتانسیل عمل شوند. محرک کافی باید دارای مقدار برقی کافی باشد که منفی بودن حجره‌ی عصبی را تا لبه پتانسیل عمل کاهش دهد. در این طریقه، محرک‌های تحت لبه، در لبه و مافوق لبه وجود دارد. محرک‌های تحت لبه نمی‌توانند باعث ایجاد پتانسیل عمل شوند. محرک‌های در لبه دارای انرژی یا پتانسیل کافی برای تولید پتانسیل عمل (محرک عصبی) هستند. محرک‌های مافوق لبه‌یی نیز پتانسیل عمل را تولید می‌کنند، اما قدرت آن‌ها از محرک‌های در لبه بالاتر است (۱، ۸، ۹).

پتانسیل عمل چهار مرحله‌ی اصلی دارد:

۱. هایپو پولرایزیشن غشاء (Hypo polarization)؛

۲. دی پولرایزیشن (Depolarization)؛

۳. فاز بیش از حد در خیزش (Overshoot Phase) یعنی فازی که به هدف نه می‌خورد؛

۴. پولرایزیشن مجدد (Repolarization).

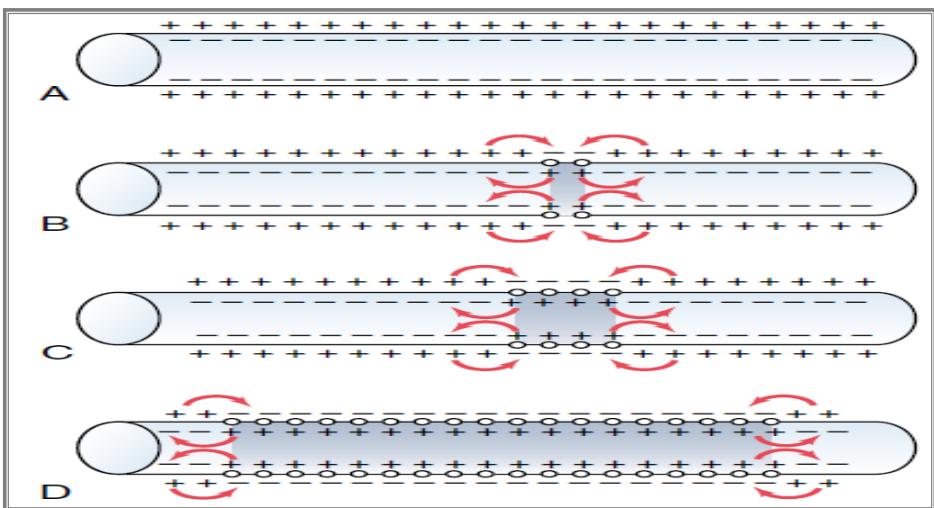
اختلاف پتانسیلی که در طول غشا وجود دارد و موجب تعادل غلظت آیونی می‌شود، پتانسیل حالت تعادل نام دارد. غشای پلازمایی متمایل به حفظ پتانسیل تعادل است. در حجره که فقط به یک نوع آیون نفوذپذیر باشد، پتانسیل تعادل غشاء، همان پتانسیل تعادل برای آیون متذکره خواهد بود. هرچه میل غلظت بیشتر باشد، پتانسیل برقی بیشتری برای رسیدن به وضعیت تعادل نیاز است. اگر غلظت پتاشیم را در دو طرف غشا بدانیم، می‌توان اندازه‌ی پتانسیل تعادل برای این آیون را محاسبه کرد (۸، ۹).

در نیورون‌های که پشتیبان حجرات در سیستم عصبی هستند، پتانسیل تعادل غشاء با پتانسیل تعادل پتاشیم برابر است. در نیورون‌ها پتانسیل تعادل به پتانسیل تعادل آیون پتاشیم نزدیک است اما با آن برابر نیست. تحت برخی شرایط فیزیولوژیک، پتانسیل تعادل غشای نیورون‌ها، کمی منفی‌تر از پتانسیل تعادل آیون پتاشیم است، بنابراین، دیگر آیون‌ها نیز در ایجاد پتانسیل تعادل غشاء نقش مهمی دارند (۸، ۹).

تغییر نفوذپذیری غشای نیورون‌ها نسبت به انتشار آیون‌های خاص، باعث اختلاف چارج برقی بین دو سمت غشاء و ایجاد یک جریان برقی می‌شود. این تغییرات از طریق ساینپس بین نیورون‌ها ادامه پیدا می‌کند که تمام این عملیه همان انتقال پیام عصبی است. در ادامه به بررسی پتانسیل تعادل و پتانسیل عمل در نیورون‌ها پرداخته‌ایم تا با بررسی این دو مسیر، جزئیات بیشتری را در مورد مسیر انتقال پیام عصبی توضیح دهیم (۱).

اگر دو الکترود داشته باشیم که یکی را داخل حجره و دیگری را بیرون از آن قرار دهیم، می‌توان اختلاف پتانسیل برقی یا همان ولتاژ را بین این دو الکترود اندازه‌گیری کرد. این اختلاف پتانسیل برقی، پتانسیل غشاء نام دارد. اختلاف پتانسیل مشابه به پتانسیل تغییر مکان، نسبت به یک نقطه‌ی مبدأ اندازه‌گیری می‌شود که برای پتانسیل غشای این مبدأ، در خارج حجره است. در بیشتر نیورون‌ها در حالت تعادل، اختلاف پتانسیل در طول غشاء در حدود ۳۰ تا ۹۰ میلی ولت بوده و فضای داخل حجره نسبت به فضای خارج، آن بیشتر منفی است. بنابراین، این مقدار ولتاژ، پتانسیل تعادل نیورون‌ها در نظر گرفته می‌شود. به دلیل این اختلاف پتانسیل در طول غشای حجروی، غشای پولرایز به شمار می‌آید (۱).

اگر پتانسیل غشاء از پتانسیل تعادل بیشتر مثبت باشد، یعنی غشاء دی پولرایز شده است. در صورتی که غشاء نسبت به پتانسیل تعادل بیشتر منفی باشد، غشاء‌های پولرایز محسوب می‌شود. تمام سیگنال‌های برقی که نیورون‌ها برای ارتباط با یک‌دیگر و انتقال پیام عصبی استفاده می‌کنند، شامل‌های پولرایز یا دیپولرایز شدن نسبت به پتانسیل تعادل غشای حجروی هستند. پتانسیل غشاء بر اساس اختلاف اندازه‌ی آیون‌ها در دو سمت غشاء و تفاوت نفوذپذیری غشاء نسبت به آیون‌ها اندازه‌گیری می‌شود (۱، ۵، ۶).



شکل ۴: پتانسیل غشاء با تغییر چارج برقی، در طول آکسون منتقل می‌شود (۱)

انواع آیون‌ها در نیورون

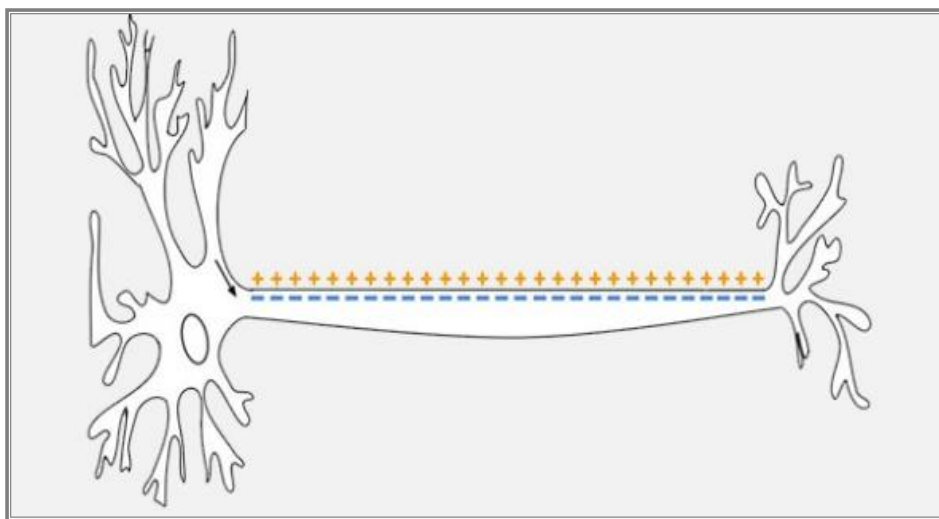
فراوان ترین کتیون‌ها وانیون‌ها در داخل نیورون و مایع اطراف آن، شامل انواع ذیل هستند:

الف. آیون‌های مثبت (کتیون): سدیم و پتاشیم

ب. آیون‌های منفی (انیون): کلوراید و آیون‌های عضوی مانند کاربوکسیل در بیشتر نیورون‌ها، پتاشیم و آیون‌های عضوی (مانند اتوم‌های چارجدار فاسفورس، یا گروپ کاربوکسیل امینواسیدها و پروتین‌ها) داخل نیورون غلظت بالاتری دارند. در مقابل، سدیم و کلوراید معمولاً در خارج از حجره دارای مقادیر بالاتری هستند. این یعنی برای بیشتر آیون‌ها میل غلظت پایدار در طول غشای حجروی وجود دارد (۱، ۸، ۹).

عبور آیون‌ها از غشای حجروی

به دلیل وجود چارج برقی، آیون‌ها نمی‌توانند مستقیماً از داخل غشای هایدروفوبیک (آب‌گریز) عبور کنند. اما در ساختمان غشاء، پروتین‌هایی در نقش کانال‌های اختصاصی وجود دارند که چارج برقی داخل آن‌ها برای عبور آیون‌های مختلف، فضای هایدروفوبیک به وجود آورده است. بعضی از این کانال‌ها همیشه باز هستند و نسبت به عبور آیون‌ها اختصاصی عمل نمی‌کنند؛ اما برخی دیگر، فقط در واکنش به اتصال و برخورد آیون یا سیگنال‌های خاصی باز می‌شوند و بسیار اختصاصی عمل می‌کنند. کانال‌های آیونی که آیون پتاشیم را عبور می‌دهند، کانال پتاشیمی و کانال‌های که به‌طور اخص سدیم را عبور می‌دهند، کانال‌های سدیمی نام دارند. در نیورون‌ها پتانسیل تعادل اساساً به جابه‌جایی پتاشیم ربط دارد (۱، ۱۰، ۱۱).



شکل ۵: سیتوپلاسم نیورون در پتانسیل عمل، نسبت به فضای خارجی آن، منفی‌تر است (۱، ۸، ۹).

همان‌طوری که ذکر شد، پتانسیل غشای حجروی در حالت تعادل، با تغییر مکان آیون پتاشیم ارتباط دارد. فرض می‌کنیم فقط پتاشیم بتواند از غشاء عبور کند و غلظت آن در داخل حجره بیشتر از مایع اطراف نیورون باشد، آیون‌های دیگری نیز حضور دارند؛ اما قادر به عبور از غشاء نمی‌باشند. اگر کانال‌های پتاشیمی باز شوند، آیون پتاشیم در جهت میل غلظت خود، از داخل نیورون به خارج حجره می‌رود. با خروج هر آیون پتاشیم، حجره یک چارج مثبت را از دست می‌دهد که در نهایت به مثبت‌تر شدن جزئی محیط خارجی حجره نسبت به داخل آن منجر می‌شود.

در نتیجه‌ی این تغییرات، اختلاف برقی در طول غشاء به‌وجود می‌آید. آیون‌هایی با چارج مخالف، مانند مقناطیس یک‌دیگر را جذب می‌کنند. بنابراین، هرچه چارج داخلی حجره به سمت منفی‌تر شدن می‌رود، خروج آیون‌های پتاشیم از حجره سخت‌تر خواهد شد چون چارج منفی داخل حجره افزایش می‌یابد که پتاشیم‌ها را جذب و برعکس در خارج حجره، آیون‌های مثبت، یک‌دیگر را دفع می‌کنند.

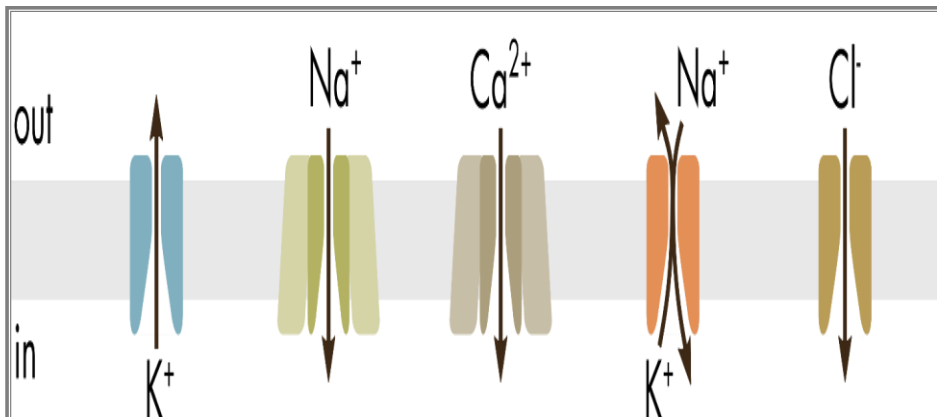
قوه‌های برقی و انتشاری که حرکت پتاشیم را تحت تأثیر قرار می‌دهند، همراه با هم گرادینت یا میل الکتروکیمیای را ایجاد می‌کنند که تعیین‌کننده جهت جابه‌جایی آیون‌ها است. جابه‌جایی آیون پتاشیم تا هنگامی انجام می‌شود که سطح قوه‌ی برقی حاصل از آن برای بازگشت آیون به داخل حجره و قوه‌ی کیمیای مورد نیاز برای خروج این آیون از غشاء، با هم برابر شوند. وقتی اختلاف پتانسیل در دو طرف غشا به این حد می‌رسد، پتاشیم دیگر در هیچ جهتی جابه‌جا نمی‌شود، سیستم به تعادل می‌رسد و با خروج هر پتاشیم، یک پتاشیم دیگر وارد حجره می‌شود (۱، ۱۰، ۱۱).

نقش آیون‌های سودیم و پتاشیم در ایجاد پتانسیل تعادل

سودیم و پتاشیم هر دو در ایجاد پتانسیل تعادل نیورون‌ها دخیل هستند. نفوذپذیری غشاء به آیون سودیم، علت اصلی تفاوت پتانسیل تعادل با پتانسیل تعادل پتاشیم است. فرض کنیم غشای حجروی فقط نسبت به آیون سودیم نفوذپذیری دارد. غلظت پتاشیم به‌طور معمول در خارج از حجره بیشتر است؛ بنابراین، جهت جابه‌جایی این آیون از خارج به سمت داخل حجره خواهد بود و موجب مثبت‌تر شدن داخل حجره می‌شود. به همین دلیل، پتانسیل تعادل سودیم (پتانسیل برقی برابر با میل غلظت سودیم)، مثبت خواهد بود.

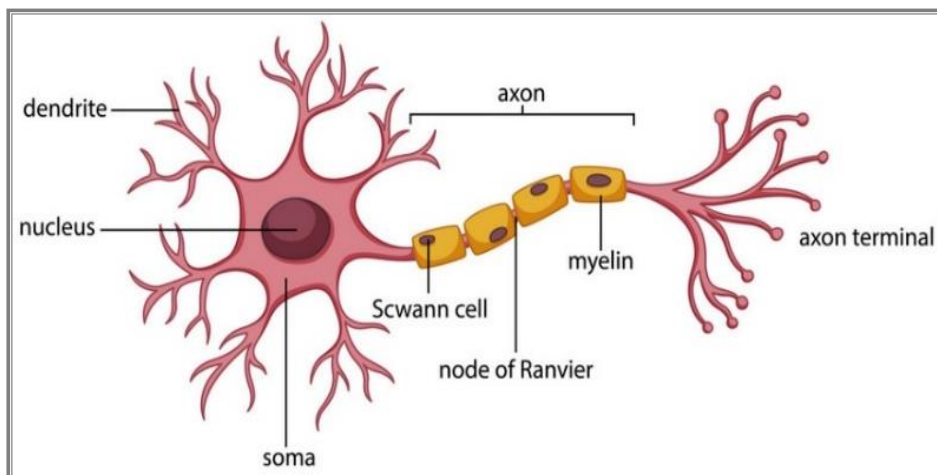
پس در یک سیستم که فقط نسبت به آیون سودیم نفوذپذیر باشد، پتانسیل غشاء مثبت خواهد بود. نیورون در وضعیت تعادل، نسبت به هر دو آیون پتاشیم و سودیم نفوذپذیری دارد. پتانسیل غشای حجروی بین پتانسیل تعادلی پتاشیم و سودیم قرار گرفته است اما به پتانسیل آیون که غشاء نسبت به آن نفوذپذیرتر است، نزدیک‌تر خواهد بود (۱).

در نیورون، پتانسیل تعادل غشاء به پتانسیل تعادل پتاشیم نزدیک‌تر است، چون غشاء در حالت استراحت نسبت به آیون پتاشیم نفوذپذیری بالاتری دارد. اگر کانال‌های پتاشیمی بیشتری در غشای نیورون وجود داشتند، غشاء‌های پرپولرایز و پتانسیل تعادل به پتانسیل تعادل پتاشیم نزدیک‌تر می‌شد، اما اگر کانال‌های سودیمی بیشتری وجود داشت، غشاء دیپولرایز می‌شد. بنابراین، تعداد کانال‌های موجود و کانال‌های باز، راهی برای کنترل پتانسیل غشاء و تولید سیگنال‌های برقی است، چنان‌چه که در شکل (۶) نشان داده شده است.



شکل ۶: انواع کانال آیونی در غشای نیورون به ترتیب از راست به چپ عبارت‌اند از کانال‌های کلورین، پتاشیم، کلسیم و سودیم (۱).

هر حجره‌ی عصبی در بدن انسان مرکب از یک قسمت اصلی و یک دنباله‌ی طویل به ضخامت 10^{-5} الی 10^{-3} سانتی‌متر به نام (Axon) آکسون می‌باشد، قرار شکل (۷). چنین غشای قسمت اصلی آکسون در حجره‌ی عصبی از موادی ساخته شده است که در قسمت غشاء‌های بیولوژیکی بررسی می‌شود. ترکیب مواد در داخل و خارج یک حجره‌ی عصبی در جدول (۱) درج گردیده است.



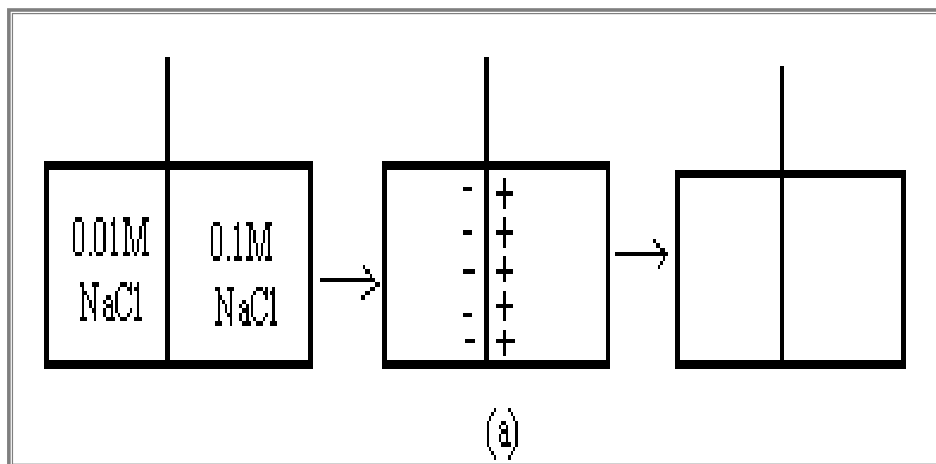
شکل ۷. یک حجره‌ی عصبی (۸، ۹).

جدول (۱): ترکیب مواد را در داخل و خارج یک حجره عصبی نشان می‌دهد، مایعی که در آکسون موجود است دارای همان ترکیبی است که در قسمت اصلی حجره عصبی موجود است (۷).

نوع آیون	غلظت داخل حجره عصبی (میلی مولار)	غلظت خارج حجره عصبی (میلی مولار)	نسبت غلظت خارج/داخل
K^+	155	4	0.026
Na^+	12	145	12
Cl^-	4	120	30
آیون‌های عضوی A-	100	-	

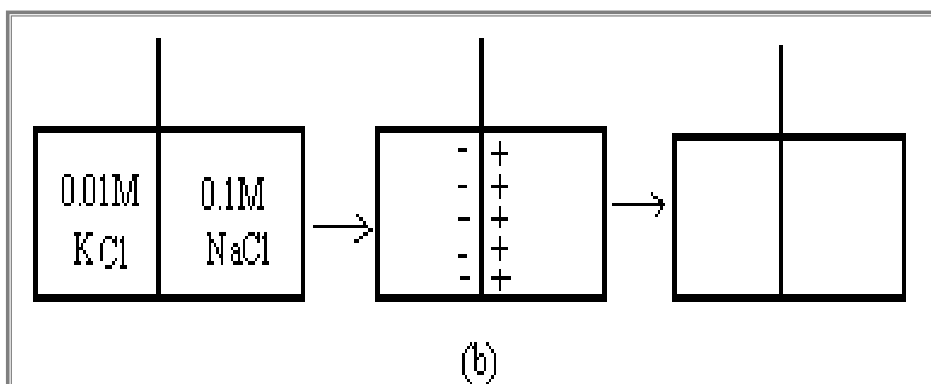
اختلاف غلظت آیونی در امتداد غشاء موجب برقرار شدن پتانسیل برقی می‌شود که آن را پتانسیل غشائی می‌نامند. به منظور توضیح بهتر ماهیت این نوع پتانسیل برقی به شرح چند مثال ساده می‌پردازیم.

الف. توسط غشاء دو محلول NaCl به ترتیب به غلظت ۰,۰۱ مولار (طرف چپ) و ۰,۱ مولار (طرف راست) را که نسبت به هر دو آیون خاصیت نیمه‌قابل عبور را دارد، جدا می‌سازند. واضح است که آیون‌های Cl^- و Na^+ از محلول غلیظ‌تر به ناحیه رقیق‌تر پخش می‌شوند. تعداد بیشتر آیون‌های کلورین نسبت به Na^+ از جدار غشائی نیمه‌نفوذ می‌گذرند. بناءً، در ابتدا ناحیه‌ی رقیق‌تر دارای پتانسیل منفی نسبت به ناحیه‌ی غلیظ‌تر است. استقرار چنین اختلاف پتانسیل برقی را پتانسیل پخش می‌خوانند، زیرا ماهیت آن ناشی از اختلاف در سرعت بخشیدن آیون‌ها در محلول است. اما این پتانسیل به مرور زمان که غلظت آیون‌های سودیم و کلورین در دو ناحیه مساوی می‌شود، از بین می‌رود (۸، ۹).



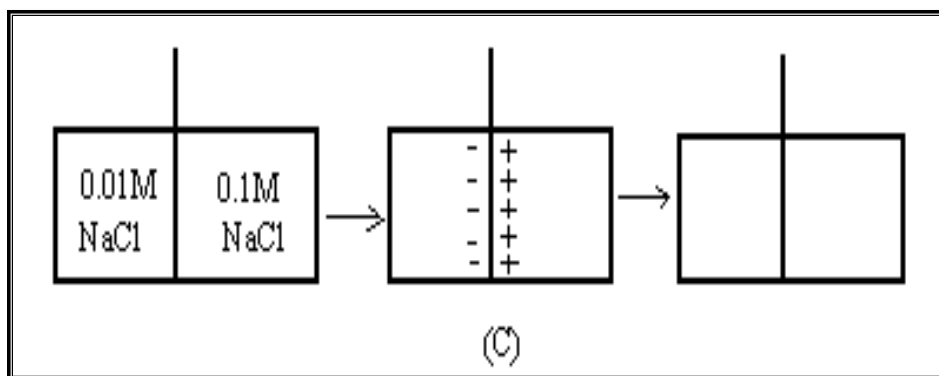
شکل ۸: غلظت آیون‌ها در دو ناحیه مساوی می‌شود (۸، ۹).

ب. دو محلول حاوی ۰,۱ مولار سودیم کلوراید (طرف راست) و محلول ۰,۱ مولار پتاشیم کلوراید (طرف چپ) را توسط یک جدار نیمه‌قابل نفوذ نسبت به هر سه آیون مورد نظر جدا می‌سازند. نظر به این‌که تحرک آیون K^+ بیشتر از Na^+ است، در ابتدا پتانسیل نفوذپذیری با ثبات می‌شود و ناحیه‌ی چپ نسبت به راست پتانسیل منفی پیدا می‌کند. در این حالت نیز سرانجام پتانسیل پخش بعد از مساوی شدن غلظت آیون‌های K^+ و Na^+ در دو ناحیه از بین می‌رود، قرار شکل ۹.



شکل ۹: غلظت آیون‌ها در دو ناحیه‌ی غیرمساوی (۸، ۹).

ج. همان حالت قبل را در نظر می‌گیریم، با این اختلاف که جدار انتخاب شده نسبت به پتاشیم نیمه‌قابل نفوذ و نسبت به Na^+ و Cl^- غیرقابل عبور باشد. در ابتدا، آیون‌های K^+ به سمت راست قرار می‌گیرند؛ طوری‌که ناحیه‌ی طرف راست، پتانسیل مثبت را اختیار می‌کند. پخش آیون‌های K^+ تا آن‌جا پیشرفت خواهد داشت، که فوق پخش آیون‌های K^+ دقیقاً مساوی به قوه‌های دفع گردد که به علت تجمع آیون‌های K^+ در امتداد غشاء، در داخل ناحیه‌ی راست، حاصل می‌شود. در چنین حالت، پتانسیل تولید شده در امتداد غشاء به مرور زمان از بین نخواهد رفت و برقرار شدن چنین حالت تعادل را پتانسیل غشائی می‌خوانند شکل ۱۰.



شکل ۱۰: حالت تعادل (۸، ۹).

مقدار پتانسیل غشائی برای هر نوع آیون، تابع اختلاف غلظت است که آن آیون در دو طرف غشاء دارا می‌باشد. هر قدر اختلاف غلظت بیشتر باشد مقدار پتانسیل غشائی بیشتر خواهد بود. غشاء نسبت به بعضی آیون‌ها غیر قابل عبور می‌باشد. این آیون‌ها از غشاء عبور نتوانسته و در نتیجه، نمی‌توانند باعث ایجاد پتانسیل پخش شوند. می‌توان مقدار پتانسیل غشائی را در مورد یک آیون قابل عبور مثلاً X براساس رابطه نرنست (Nernst) محاسبه نمود (۸، ۹).

$$E_X = \frac{RT}{nf} \ln \frac{[X]_{\text{outside}}}{[X]_{\text{inside}}}$$

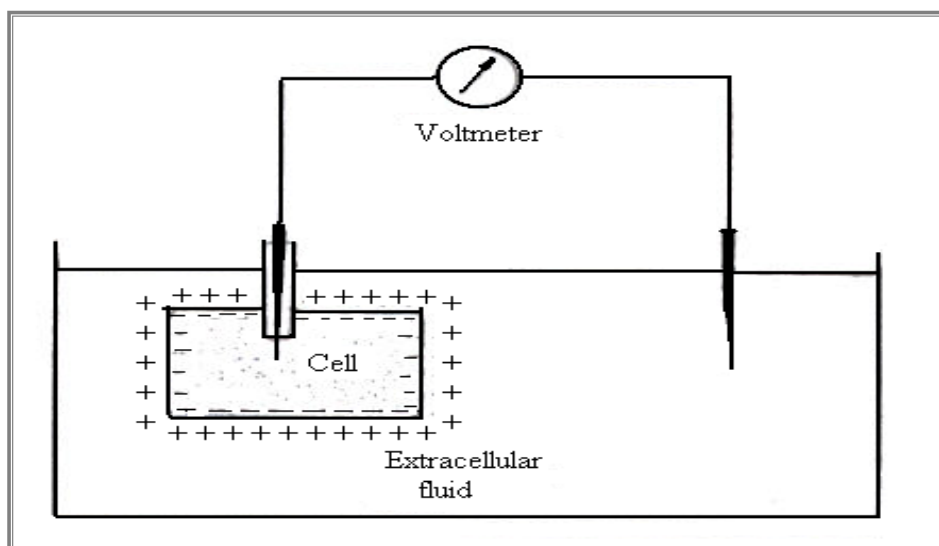
اگر مقدار پتانسیل غشائی را برای اختلاف غلظت آیون‌های K^+ در امتداد غشای حجرات عصبی در 298K محاسبه نمائیم، با توجه به مقدار $(RT/f) \times 2.3 = 0.059, n=1$ در 298 K خواهیم داشت (۱، ۸، ۹).

$$E_{K^+} = \frac{0.059 \log 15}{240} = -0.084 \text{ V} = -84 \text{ mV}$$

مفهوم علامت منفی این است که داخل حجره نسبت به خارج حجره منفی‌تر است. اگر به کمک تنظیم مطابق شکل ۱۲ مقدار پتانسیل غشائی اندازه‌گیری شود، مقدار پتانسیل غشائی تقریباً 75 mV می‌شود. اختلاف بین مقدار محاسبه‌شده برای K^+ و مقدار اندازه‌گیری‌شده آن است که در محاسبه پتانسیل غشائی سهم آیون‌های دیگر معین نشده است؛ چون غلظت آیون‌های Na^+ در مایع خارج حجره بیشتر از مایع داخل حجره می‌باشد.

حرکت آیون‌های Na^+ به طرف داخل حجره، نسبت به مثبت‌تر شدن پتانسیل غشائی 84 mV محاسبه خواهد شد. علاوه بر مقدار پتانسیل غشائی با اختلاف غلظت در دو ناحیه‌ی مجاور بستگی ندارد بلکه تابع خاصیت قابل عبور غشائی نسبت به آیون نیز می‌باشد. غشای حجره‌های عصبی در حالت استراحت و در حالت که تحریک نشده‌اند دارای خاصیت قابل عبور برای K^+ صد مرتبه بیشتر از Na^+ می‌باشد و بناءً، آیون‌های Na^+ سهم کوچکی را در پتانسیل غشائی دارا می‌شوند.

آیون‌های Cl^- برخلاف آیون‌های Na^+ و K^+ بر اثر انتقال فعالیت از جدار غشاء عبور نمی‌کنند و سرانجام چون مایع داخل محلول پتانسیل منفی دارد، لذا دارای پتانسیل مزاحم پخش عادی آیون‌های Cl^- و نسبت‌کندی حرکت آیون‌های Cl^- می‌شود (۸، ۹).



شکل ۱۱: پتانسیل غشائی (۸، ۹).

در حقیقت تجربیات انجام یافته بالای حجرات عصبی نشان می‌دهد که تغییر غلظت آیون‌های Na^+ و Cl^- به سختی بر پتانسیل غشاء در حالت استراحت اثر می‌گذارد. وقتی که بیش از یک نوع آیون در پتانسیل غشاء دخالت دارد، محاسبه مقدار پتانسیل غشاء براساس رابطه‌ی گولد من-هاکین-کاتز ((Goldman – Hodgkin – Katz صورت می‌گیرد که در خود حجرات عصبی از این قرار است (۱).

$$E_{\text{Membrane}} = \frac{RT}{nf} \ln \frac{[\text{K}^+]_{\text{outside}} \times p_{\text{K}^+} + [\text{Na}^+]_{\text{outside}} \times p_{\text{Na}^+} + [\text{Cl}^-]_{\text{outside}} \times p_{\text{Cl}^-}}{[\text{K}^+]_{\text{inside}} \times p_{\text{K}^+} + [\text{Na}^+]_{\text{inside}} \times p_{\text{Na}^+} + [\text{Cl}^-]_{\text{inside}} \times p_{\text{Cl}^-}}$$

که p اندازه قابلیت عبور غشاء را نسبت به آیون نشان می‌دهد. اگر اشتراک ناچیز آیون‌های Cl^- را در پتانسیل غشائی قابل صرف نظر بدانیم، رابطه‌ی فوق در 298 K برای حجرات عصبی عبارت می‌شود از:

$$E_{\text{Membrane}} = 0.06 \log \frac{[\text{K}^+]_{\text{outside}} \times p_{\text{K}^+} + [\text{Na}^+]_{\text{outside}} \times p_{\text{Na}^+}}{[\text{K}^+]_{\text{inside}} \times p_{\text{K}^+} + [\text{Na}^+]_{\text{inside}} \times p_{\text{Na}^+}}$$

و یا

$$\begin{aligned} E_{\text{Membrane}} &= 0.06 \log \frac{[\text{K}^+]_{\text{outside}} \times (p_{\text{K}^+} / p_{\text{Na}^+}) + [\text{Na}^+]_{\text{outside}}}{[\text{K}^+]_{\text{inside}} \times (p_{\text{K}^+} / p_{\text{Na}^+}) + [\text{Na}^+]_{\text{inside}}}, \quad (p_{\text{K}^+} / p_{\text{Na}^+}) \approx 100 \\ &= 0.06 \log \frac{(15 \times 100 + 440)}{(400 \times 100 + 20)} = -0.078 \text{ V} = -78 \text{ mV} \end{aligned}$$

که ۷۸ ملی ولت به مقدار اندازه‌گیری شده ۷۵ ملی ولت نزدیک‌تر است. اگر حجره‌ی عصبی به‌طور برقی، کیمیاوی و یا میخانیکی تحریک شود، خاصیت قابلیت عبور غشای حجره نسبت به Na^+ شدیداً تغییر و افزایش می‌یابد، با آن‌که خاصیت قابلیت عبور غشاء نسبت به آیون‌های K^+ عملاً تغییر نمی‌کند. این تغییر قابلیت عبور به شیوه‌یی است که مقدار $\text{P}_{\text{K}^+}/\text{P}_{\text{Na}^+}$ از ۰٫۱۷-۱۰۰، تنزیل می‌نماید، و یا به عبارت دیگر، قابلیت عبور غشاء نسبت به آیون Na^+ تقریباً ۶۰۰ مرتبه افزایش می‌یابد، اما هنوز میخانیکیت مالیکول‌های غشاء از نظر تغییر قابلیت عبور بررسی مشخص نشده است. اما می‌توان اتفاقاتی را که در اثر تحریک به وجود می‌آید، ذکر کرد. جزء کوچکی از آیون‌های Na^+ به داخل حجره‌ی عصبی وارد می‌شود: مقدار پتانسیل غشاء از ۷۵- به ۴۲ mV + تغییر می‌کند، و گفته می‌شود که غشاء پولاریزه شده است. مقدار ۴۲+ ملی ولت با استفاده از همان رابطه‌ی قبلی حاصل می‌شود (۱).

$$E_{\text{Membrane}} = 0.06 \log \frac{(15 \times 100 + 440)}{(400 \times 100 + 20)} = -0.078 \text{ V} = -78 \text{ mV}$$

برای مدت کوتاهی، کم‌تر از یک هزارم ثانیه پتانسیل غشائی ۷۵ mV- به ۴۲ mV+ می‌رسد. ولی سریعاً مقدار اولیه‌ی خود را به دست می‌آورد. صعود و تنزیل ناگهانی پتانسیل غشائی را «اثر پتانسیل» می‌نامند. از بررسی شکل ۱۱ معلوم می‌شود که تغییر شدید مقدار پتانسیل غشائی عملاً به تغییر اندازه‌ی قابلیت عبور غشاء نسبت به آیون‌های Na^+ بستگی دارد و ثانیاً قابلیت عبور غشاء نسبت به آیون‌های K^+ در حدود 1 mV s^{-1} بعد از تحریک افزایش می‌یابد و به همین دلیل پتانسیل غشاء که در ابتدا ۷۵ mV- است قبل از بازگشت به مقدار اولیه، حتی به مقدار کم‌تر از مقدار اولیه (۷۵- mV) تنزیل می‌نماید.

اثر پتانسیل در حجره‌ی عصبی، بدون هیچ‌گونه تغییر مقداری انتشار می‌یابد و سرعت انتشار اثر پتانسیل در حجره‌ی عصبی بدن انسان، حداکثر 30 m s^{-1} است. می‌توان اثر پتانسیل را در حجرات عضلانی مانند حجرات عصبی مشاهده نمود. در هر ضربان قلب بر اثر تحریک حجرات ماهیچه قلب، اثر پتانسیل شدیدی مشاهده می‌شود، به‌طوری‌که با قرار دادن الکترودها در سینه و عبور جریان و بالاخره تقویت و ثبت جریان عبور کرده، تشخیص بیماری‌های قلبی استفاده می‌کنند که این عمل (Electrocardiogram)، (EKG) نامیده می‌شود (۱).

نتیجه‌گیری

پتانسیل غشائی، پتانسیل برقی موجود بین دو طرف غشای حجروی تمام حجرات را گویند. این اختلاف پتانسیل برقی ناشی از تفاوت غلظت انیون‌ها و کتیون‌ها در دو طرف غشای حجروی می‌باشد. با توجه به این نکته، که فضای خارجی حجرات دارای مقادیر بیشتر آیون سودیم (چارج مثبت) و آیون کلورین (چارج منفی) نسبت به فضای داخل حجره است، و هم‌چنین داخل حجره دارای آیون پتاشیم (چارج مثبت) بیشتری نسبت به خارج حجره می‌باشد، طبق توزین ولتاژی نتیجه می‌گیریم که در بیشتر قسمت‌های بدن و در پتانسیل حالت تعادل، خارج حجره نسبت به داخل آن مثبت‌تر است. به این اختلاف ولتاژ پتانسیل غشائی حجره گفته می‌شود.

فراوان‌ترین کتیون‌ها و انیون‌ها در داخل نیورون و مایع اطراف آن عبارت از سودیم و پتاشیم، کلوراید و آیون‌های عضوی مانند کاربوکسیل می‌باشند. در بیشتر نیورون‌ها، پتاشیم و آیون‌های عضوی (مانند اتوم‌های چارجدار فاسفورس یا گروپ کاربوکسیل امینواسیدها و پروتین‌ها) داخل نیورون غلظت بالاتری دارند. در مقابل، سودیم و کلوراید معمولاً در خارج از حجره دارای مقادیر بالاتری هستند. این یعنی برای بیشتر آیون‌ها یک میل غلظت پایدار در طول غشای حجروی وجود دارد. سودیم و پتاشیم هر دو در ایجاد پتانسیل تعادل نیورون‌ها دخیل هستند.

نفوذپذیری غشاء به آیون سودیم، علت اصلی تفاوت پتانسیل تعادل با پتانسیل تعادل پتاشیم است. فرض کنیم غشای حجروی فقط نسبت به آیون سودیم نفوذپذیری دارد. غلظت سودیم به‌طور معمول در خارج از حجره بیشتر است؛ بنابراین؛ جهت جابه‌جایی این آیون از خارج به سمت داخل حجره خواهد بود و موجب افزایش چارج مثبت داخل حجره می‌شود. به‌همین دلیل، پتانسیل تعادل سودیم (پتانسیل برقی برابر با میل غلظت سودیم)، مثبت خواهد بود. می‌توان اثر پتانسیل را در حجرات عضلی مانند حجرات عصبی مشاهده نمود. در هر ضربان قلب بر اثر تحریک حجرات عضلی قلب، اثر پتانسیل شدیدی مشاهده می‌شود، به‌طوری‌که با قرار دادن الکترودها در صدر (سینه) و عبور جریان و بالاخره تقویت و ثبت جریان عبور کرده، تشخیص بیماری‌های قلبی استفاده می‌کنند که این عمل (Electrocardiogram)، (EKG) نامیده می‌شود.

منابع

- (1) Hall JE, Guyton AC. Textbook of Medical Physiology (12th ed.). Philadelphia, PA: Saunders Elsevier. 2011.
- (2) Electrochemical gradient. (2016, April 15). Retrieved April 23, 2016. from Wikipedia: https://en.wikipedia.org/wiki/Electrochemical_gradient.
- (3) Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM. Membrane potential. In Essentials of neuroscience and behaviour. Norwalk, CT: Appleton & Lange. 1995, pp.133-147.
- (4) Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM. Nerve cells and behavior. In Essentials of neuroscience and behaviour. Norwalk, CT: Appleton & Lange. 1995, pp. 31-35.
- (5) Nicholls JG, Martin AR, Wallace BG, Fuchs PA. Ionic basis of the resting potential. In from neuron to brain (4th ed.). Sunderland, MA: Sinauer Associates. 2001, pp. 77-90.
- (6) Nicholls JG, Martin AR, Wallace BG, Fuchs PA. Signalling in nerve cells. In from neuron to brain (4th ed.). Sunderland, MA: Sinauer Associates. 2001. pp. 9-15.
- (7) Openstax College, Biology. Nerve impulse transmission within a neuron. In OpenStax CNX; 2015, September 29. Retrieved from http://cnx.org/contents/GFy_h8cu@9.87:cs_Pb-GW@5/How-Neurons-Communicate.
- (8) Purves D, Augustine GJ, Fitzpatrick D, Katz LC, LaMantia AS, McNamara JO, Williams SM. How ionic movements produce electrical signals. In Neuroscience (2nd bed.). Sunderland, MA: Sinauer Associates; 1995. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK11054/>.
- (9) Purves D, Augustine GJ, Fitzpatrick D, Katz LC, LaMantia AS, McNamara JO. Electrical signals of nerve cells. In Neuroscience. Sunderland, MA: Sinauer Associates; 1997, pp. 37-50.
- (10) Sadava DE, Hillis DM, Heller HC, Berenbaum MR. How do neurons generate and transmit electrical signals? In Life: The science of biology (9th ed.). Sunderland, MA: Sinauer Associates. 2009, pp. 948-956.
- (11) Reece JB, Urry LA, Cain ML, Wasserman SA, Minorsky PV, Jackson RB. Ion pumps and ion channels establish the resting potential of a neuron. In Campbell biology (10th ed.). San Francisco, CA: Pearson. 2011, pp.1064-1066.