



Потенциал покоя и потенциал действия

Мембранный потенциал покоя

- это разность электрических потенциалов (напряжение) между внутренней и наружной поверхностью мембраны в состоянии покоя (при отсутствии стимула).

Стекло-
капиллярный
электрод

↑ К вольтметру

Стекло-
капилляр

KCl



Плазма

Клетки

Камера

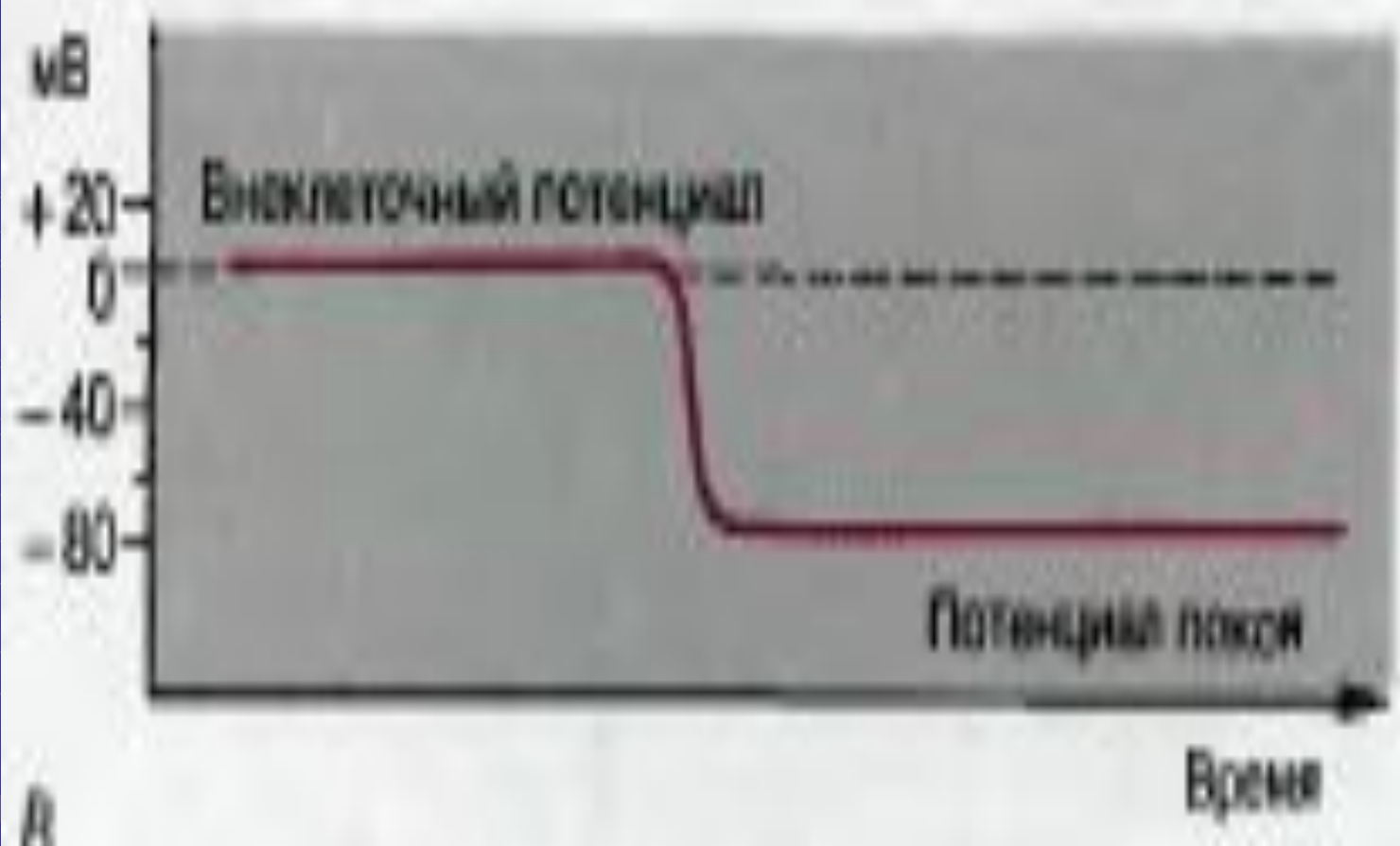


Внеклеточная
регистрация

Б

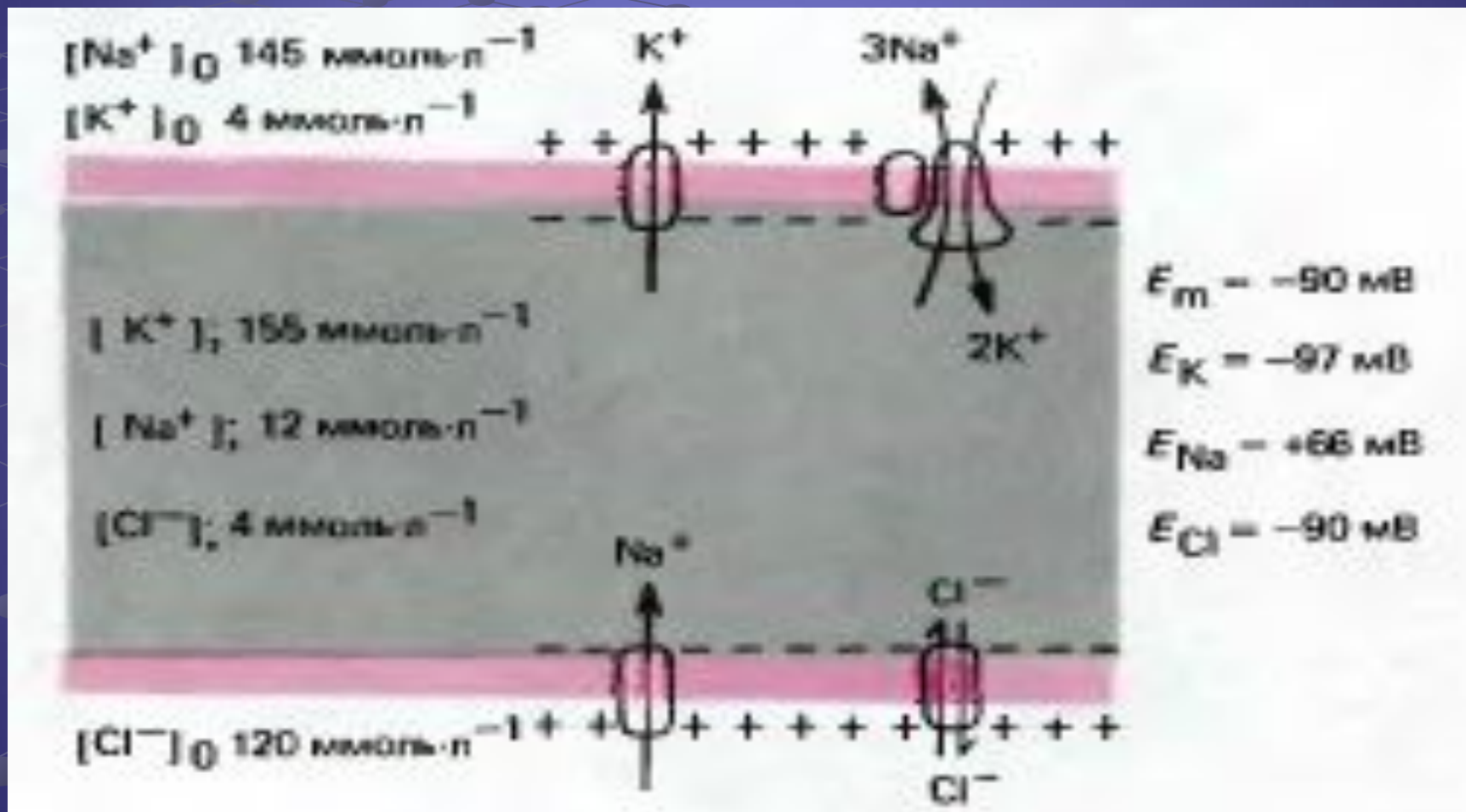


Внутриклеточная
регистрация

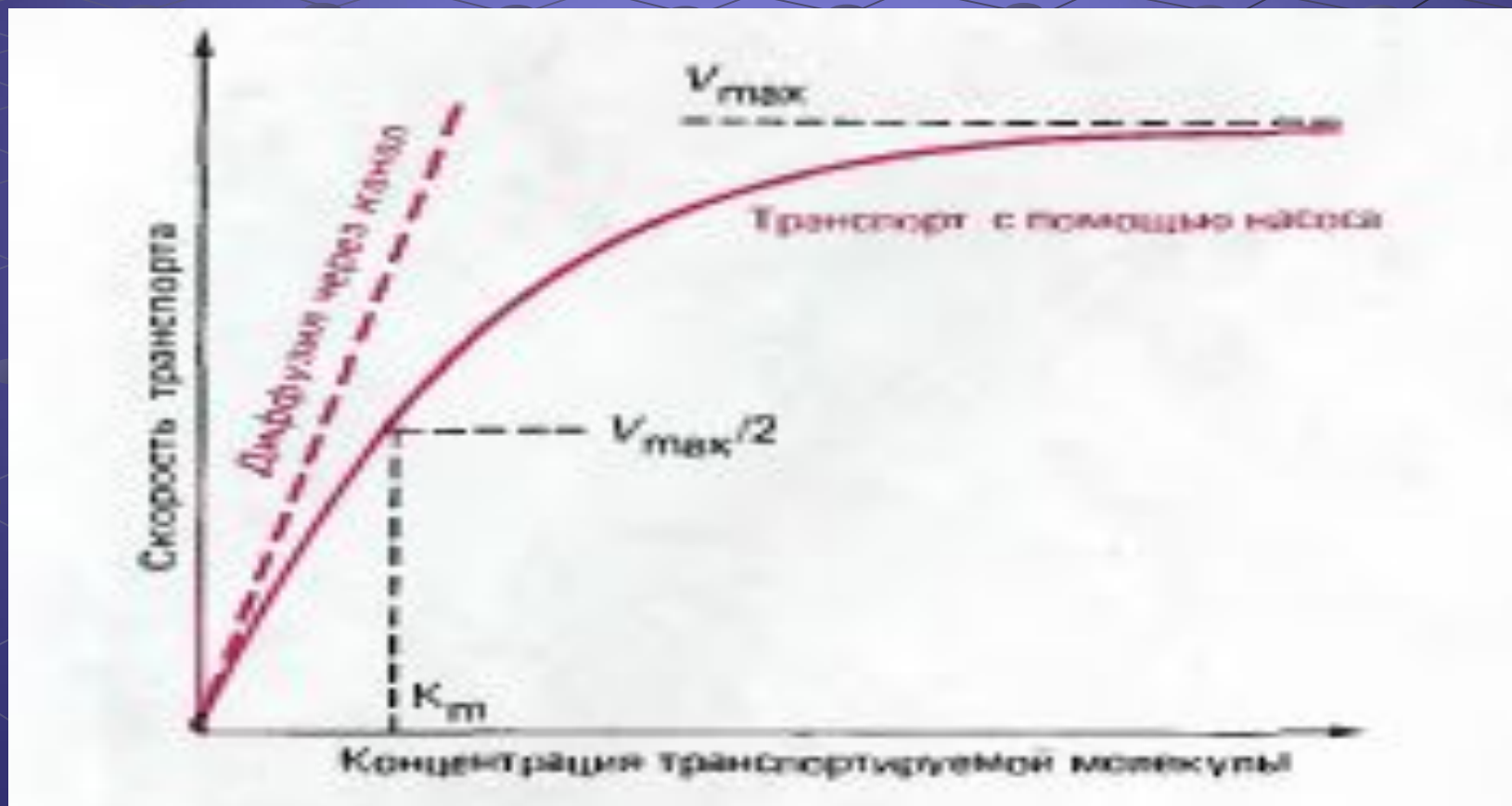


A

Концентрации ионов внутри и вне клетки



Соотношение между скоростью транспорта молекул и их концентрации



Причины отрицательности мембранного потенциала

- Покоящаяся клеточная мембрана более проницаема для ионов K^+ , чем для других ионов. Поскольку концентрация K^+ внутри клетки намного выше чем снаружи, K^+ через калиевые каналы выходит из клетки и создает избыток отрицательного заряда на цитоплазматической стороне клеточной мембраны
- Электорогенный Na/K - насос в мембране покоящейся клетки остается активен и также участвует в создании отрицательного заряда внутренней поверхности мембраны.

Равновесный потенциал для иона – это такая величина мембранного потенциала, который установился бы по обе стороны клеточной мембраны, если бы она стала избирательно проницаема только для данного иона. При таких условиях соотношение ионных потоков через мембрану находилось бы в равновесии (равные скорости входа и выхода)

Уравнение Нернста

$$V = \frac{RT}{FZ} \ln \frac{C_o}{C_i},$$

- V – равновесный потенциал в вольтах
- R – газовая постоянная (2 кал / М / ° К)
- F – постоянная Фарадея ($2,3 \times 10^4$ кал / В / М)
- Z – валентность иона
- C^o и C_i – концентрации положительно заряженных ионов внутри и вне клетки

Равновесные потенциалы K⁺ и Na⁺ в клетках

$$E_K = -60 \log \frac{[K_o]}{[K_i]} = -60 \log \frac{[140]}{[4]} \approx -90 \text{ мВ.}$$

$$E_{Na} = -60 \log \frac{[Na_o]}{[Na_i]} = -60 \log \frac{[14]}{[140]} \approx +60 \text{ мВ.}$$

Термины, описывающие изменения мембранного потенциала

- **Порог возбудимости** – уровень мембранного потенциала, достаточный для возникновения потенциала действия.
- **Деполаризация** – уменьшение величины отрицательного мембранного потенциала клетки; мембрана становится менее поляризованной.
- **Реполаризация** – повышение абсолютной величины отрицательного мембранного потенциала клетки после деполаризации.
- **Гиперполяризация** – увеличение мембранного потенциала клетки по сравнению с исходным потенциалом покоя.

- **Потенциал действия (ПД) –**
это последовательность
изменений, мембранного
потенциала, которая
запускается в ответ на
воздействие надпороговых
стимулов и приводит к
возбуждению клетки.

Потенциал действия



Внутренняя
поверхность клетки

Внеклеточное пространство

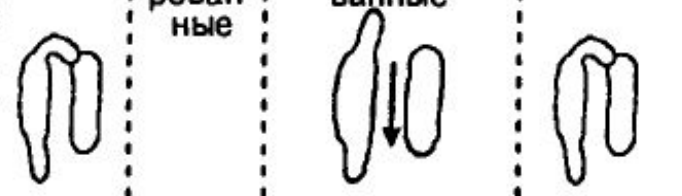
Внутренняя
поверхность клетки

Внеклеточное пространство

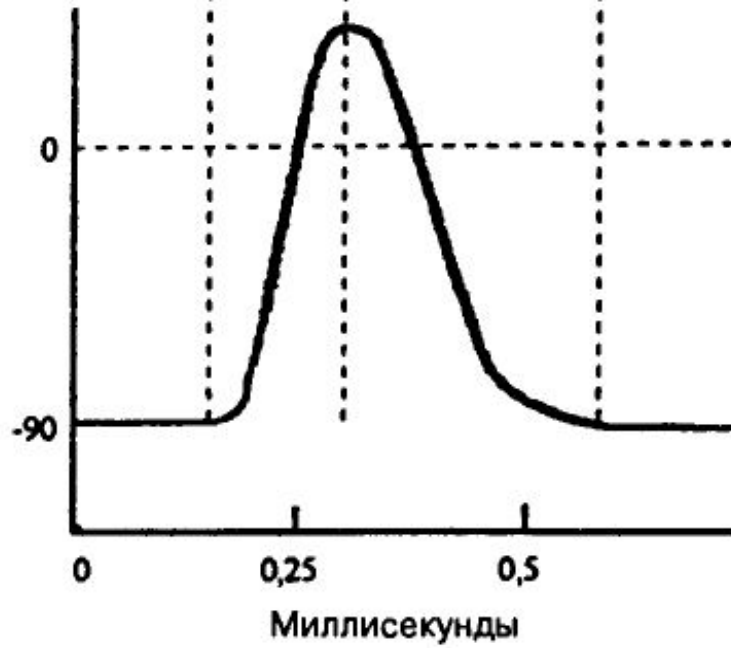
Na⁺
каналы



K⁺
каналы



Мембранный потенциал (мВ)



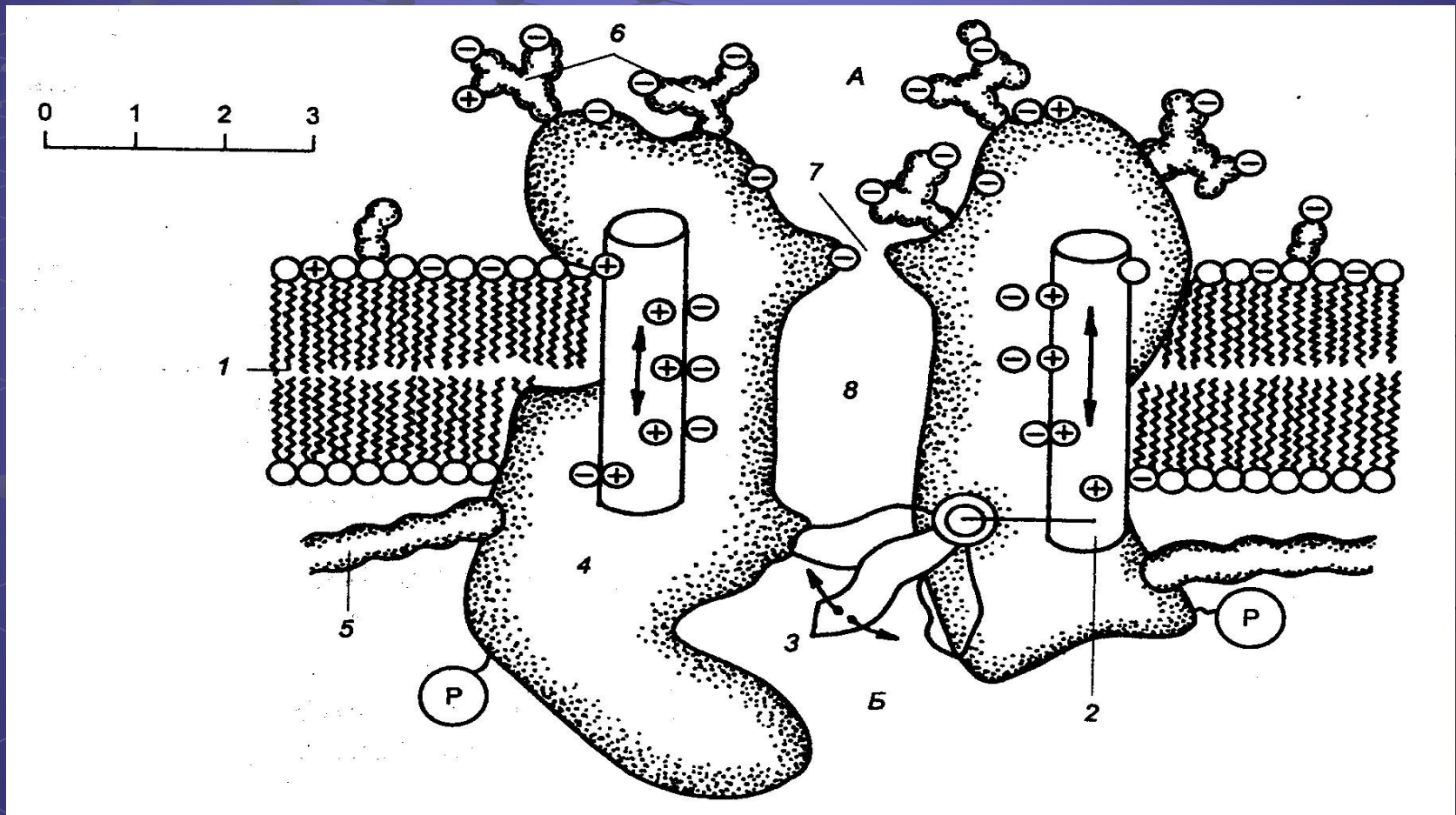
Конформационные изменения потенциалзависимых Na⁺ и K⁺-каналов, вызывающие потенциал действия в нервных клетках

- Стимуляция нервной клетки достигает порога возбудимости, необходимого для возникновения потенциала действия.
- Начальное изменение мембранного потенциала приводит к конформационным изменениям белка Na^+ - канала, который из состояния покоя переходит в активное состояние, что приводит к проникновению Na^+ в клетку по электрохимическому градиенту, что вызывает дальнейшую деполяризацию клетки. Потенциал действия развивается по закону **все или ничего** и реализует свою программу полностью независимо от других изменений в клетке.

- Поскольку деполяризация в клетке продолжается, открываются больше потенциалзависимых K^+ -каналов, и K^+ начинает по электрохимическому градиенту выходить из клетки. В то же время длительная деполяризация вызывает инактивацию Na^+ -каналов. Благодаря замедлению потока Na^+ и выходу положительно заряженных ионов K^+ начинается реполяризация клетки и возвращение мембранного потенциала к исходному уровню покоя.
- После восстановления исходного уровня мембранного потенциала Na^+ и K^+ каналы возвращаются в состояние покоя.

Строение потенциалозависимого ионного канала

1 — липидный бислой, 2 — сенсор напряжения, 3 — ворота, 4 — белковая макромолекула, 5 — якорный белок, 6 — углеводные цепи, 7 — селективный фильтр, 8 — водная пора, P — участок фосфорилирования канала, А — наружный раствор, Б — цитоплазма. Размеры указаны в нанометрах.



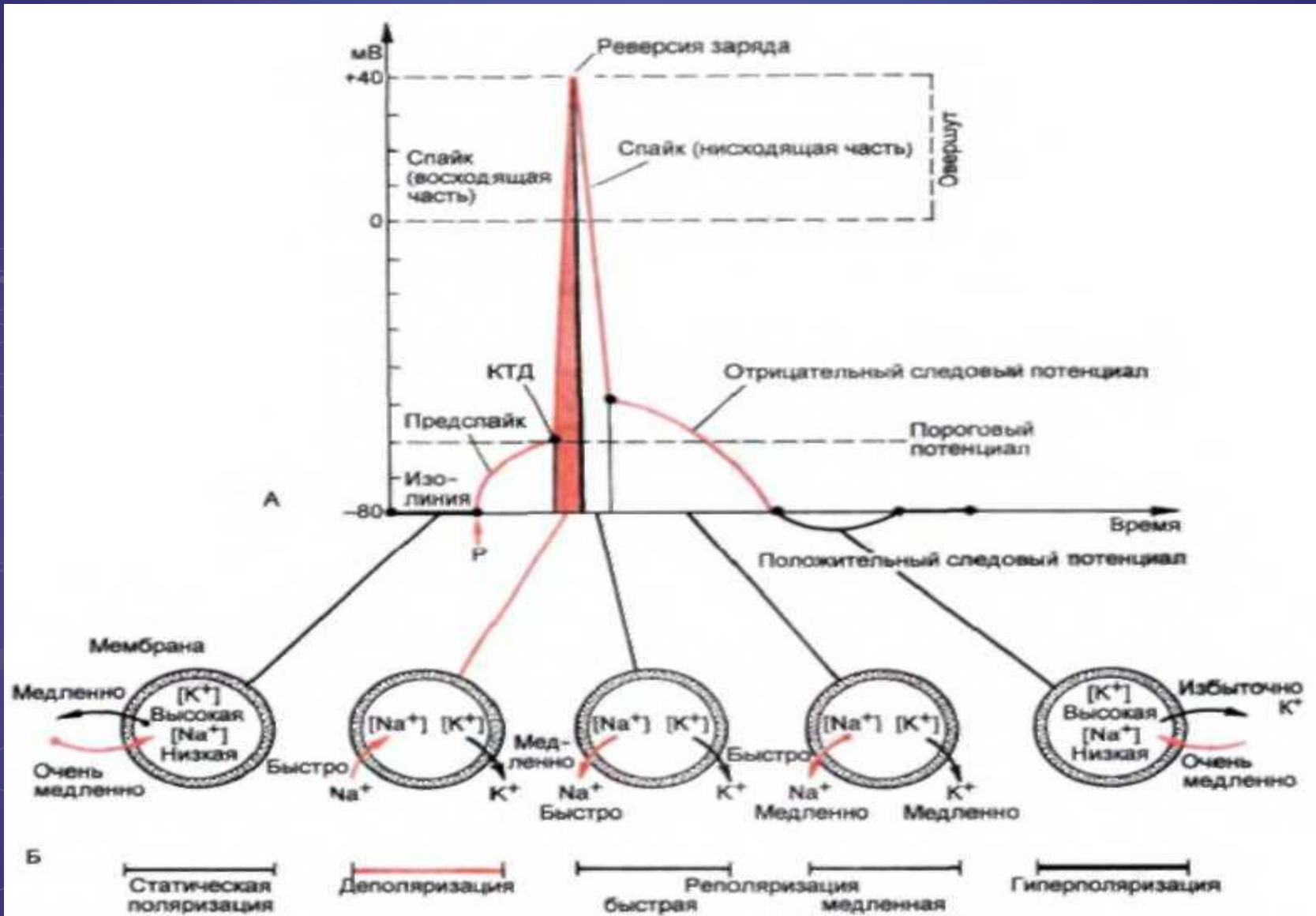


Рис. 3.2. Потенциал действия (А), ионные токи через мембрану аксона при проведении потенциала действия (Б).

- **Реактивность** как свойство целого организма изменять свою жизнедеятельность под влиянием воздействий внешней среды имеет ряд частных физиологических проявлений или показателей. Важнейшие из них:
- **Раздражимость** — важнейшее свойство каждой живой клетки отвечать функциональными и структурными изменениями на изменения окружающей среды. Раздражимость является наиболее элементарным свойством протоплазмы живой клетки. Различные состояния раздражимости клеток и прежде всего нервных клеток в сложном многоклеточном организме у высших животных формируют механизмы реактивности.
- **Возбудимость**. Понятие весьма близкое к раздражимости. Оно возникло из потребности физиологов количественно оценить состояние раздражимости в живых тканях. Порогом возбудимости называется минимальная сила раздражения раздражителя (механического, электрического, химического), которая способна вывести ткань из состояния покоя в состояние деятельности (сокращение, секреция).

Изменение возбудимости клетки

- Кратковременное повышение возбудимости в начале развития ПД, когда уже возникла частичная деполяризация клеточной мембраны.
- Абсолютная рефрактерная фаза – это полная невозбудимость клетки, она соответствует пику ПД и продолжается 1-2 мс. Если ПД более продолжителен, то более и продолжительным рефрактерная фаза.
- Относительная рефрактерная фаза – это период восстановления возбудимости, когда сильное раздражение может вызвать новое возбуждение.
- Фаза экзальтации – это период повышенной возбудимости. Он соответствует следовой деполяризации.

- **Лабильность** (от лат *labilis* — *скользящий, неустойчивый*) — функциональная подвижность, скорость протекания элементарных циклов возбуждения в нервной и мышечной тканях.

Понятие ввел Н.Е. Введенский который считал мерой лабильности наибольшую частоту раздражения ткани, воспроизводимую ею без преобразования ритма. Лабильность отражает **время**, в течение которого ткань восстанавливает работоспособность после очередного цикла возбуждения. Наибольшей лабильностью отличаются отростки нервных клеток — аксоны, способные воспроизводить до 500-1000 импульсов в 1 с.; менее лабильны центральные и периферические места контакта — синапсы (например, двигательное нервное окончание может передать на скелетную мышцу не более 100-150 возбуждений в 1 с.).

Угнетение жизнедеятельности тканей и клеток (например, холодом, наркотиками) уменьшает лабильность, т. к. при этом замедляются процессы восстановления и удлиняется рефрактерный период.

Введенский Николай Евгеньевич (1852- 1922)



Русский физиолог.

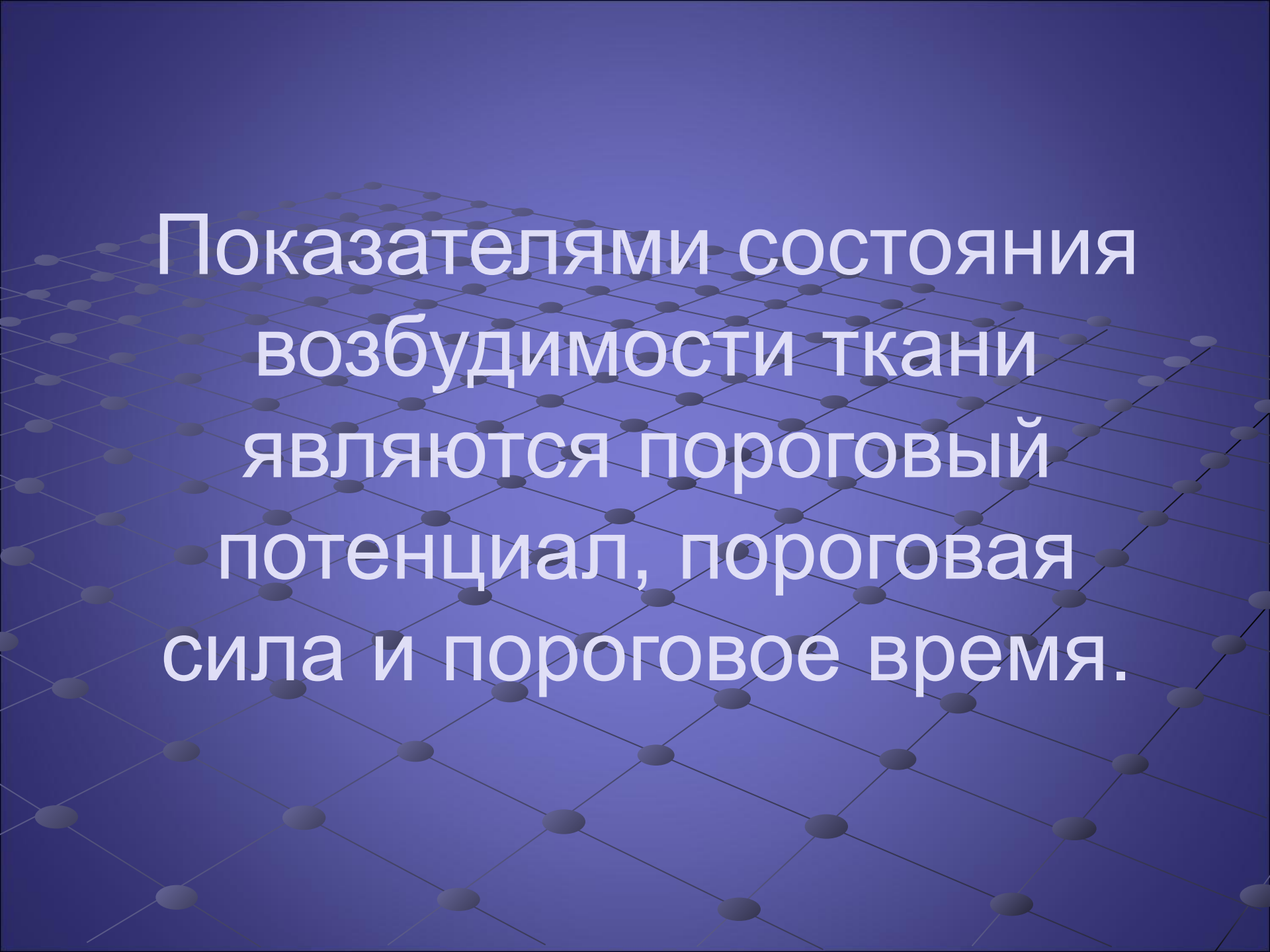
Ученик И. М. Сеченова

Член-корреспондент
Петербургской АН (1909).

По окончании Вологодской духовной семинарии поступил в Петербургский университет (1872). Окончил университет в 1879.

Работал в физиологических лабораториях Германии, Австрии и Швейцарии (1881—82, 1884, 1887).

С 1884 приват-доцент, с 1889, после переезда Сеченова в Москву, экстраординарный, а с 1895 ординарный профессор Петербургского университета.



Показателями состояния
возбудимости ткани
являются пороговый
потенциал, пороговая
сила и пороговое время.

- **Пороговый потенциал** – минимальная величина, на которую надо уменьшить МП, чтобы вызвать возбуждение. Возбудимость и пороговый потенциал находятся в обратном соотношении: чем меньше пороговый потенциал, тем выше возбудимость клетки. Однако во всех случаях ПД возникает только при достижении критического уровня деполяризации клеточной мембраны.

Критический уровень деполяризации (КУД) – это минимальная деполяризация клеточной мембраны, при которой возникает потенциал действия. КУД клеточной мембраны нейрона обычно составляет около -50 мВ. Пороговый потенциал можно рассчитать по формуле:

$$\delta V = E_0 - E_{кр},$$

где δV – пороговый потенциал; E_0 – ПП, или МП; $E_{кр}$ – КУД. При изменении концентрации Ca^{2+} и pH среды так же может измениться возбудимость клетки. Если концентрация Ca^{2+} в среде повышается, то возбудимость клетки падает, так как МП (E_0) возрастает и КУД увеличивается, а при снижении концентрации Ca^{2+} возбудимость возрастает, так как МП уменьшается. Такое повышение возбудимости лежит в основе синдрома тетании, связанного с дефицитом Ca^{2+} в крови. Изменение pH в среде действует на возбудимость нейронов так же, как и изменения концентрации ионов кальция. Пороговый потенциал, не смотря на свою исключительную точность, в эксперименте используется реже, так как требует сложности в определении.

- **Пороговая сила** – наименьшая сила раздражителя, способная вызвать импульсное возбуждение при неограниченном ее действии во времени.

Большая пороговая сила свидетельствует о низкой возбудимости ткани. Обычно раздражителем в эксперименте используется электрический ток. Наименьшая сила тока, способная вызвать ПД, называется **реобазой**. Если раздражитель по своей амплитуде меньше реобазы, то возбуждение не возникает. Если раздражитель нарастает постепенно и медленно, то возникает **аккомодация**, то есть понижение возбудимости клетки, вплоть до полного исчезновения ПД.

Аккомодация – это своеобразное привыкание клетки к раздражителю.

- **Пороговое время** – минимальное время, в течение которого раздражитель пороговой силы должен действовать на ткань, чтобы вызвать ее возбуждение. Пороговое время называют также полезным временем, так как раздражитель обеспечивает деполяризацию только до критического уровня.

Затем ПД развивается независимо от действия раздражителя. В эксперименте и в клинической практике обычно используют не полезное время, а **хронаксию** – наименьшее время, в течение которого должен действовать ток в две реобазы, чтобы вызвать возбуждение. Измерение хронаксии позволяет уточнить характер повреждения мышцы и ее нерва.

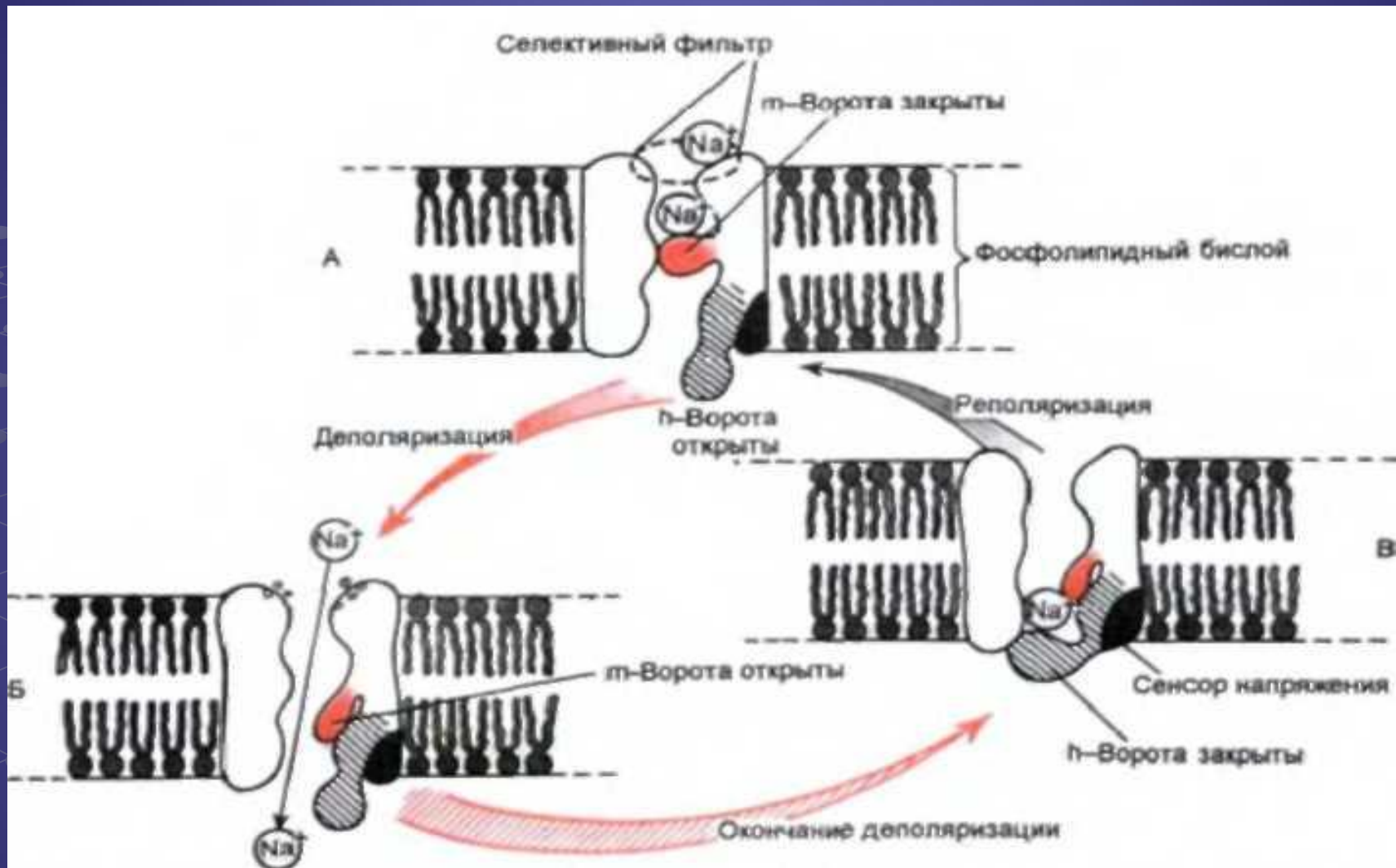
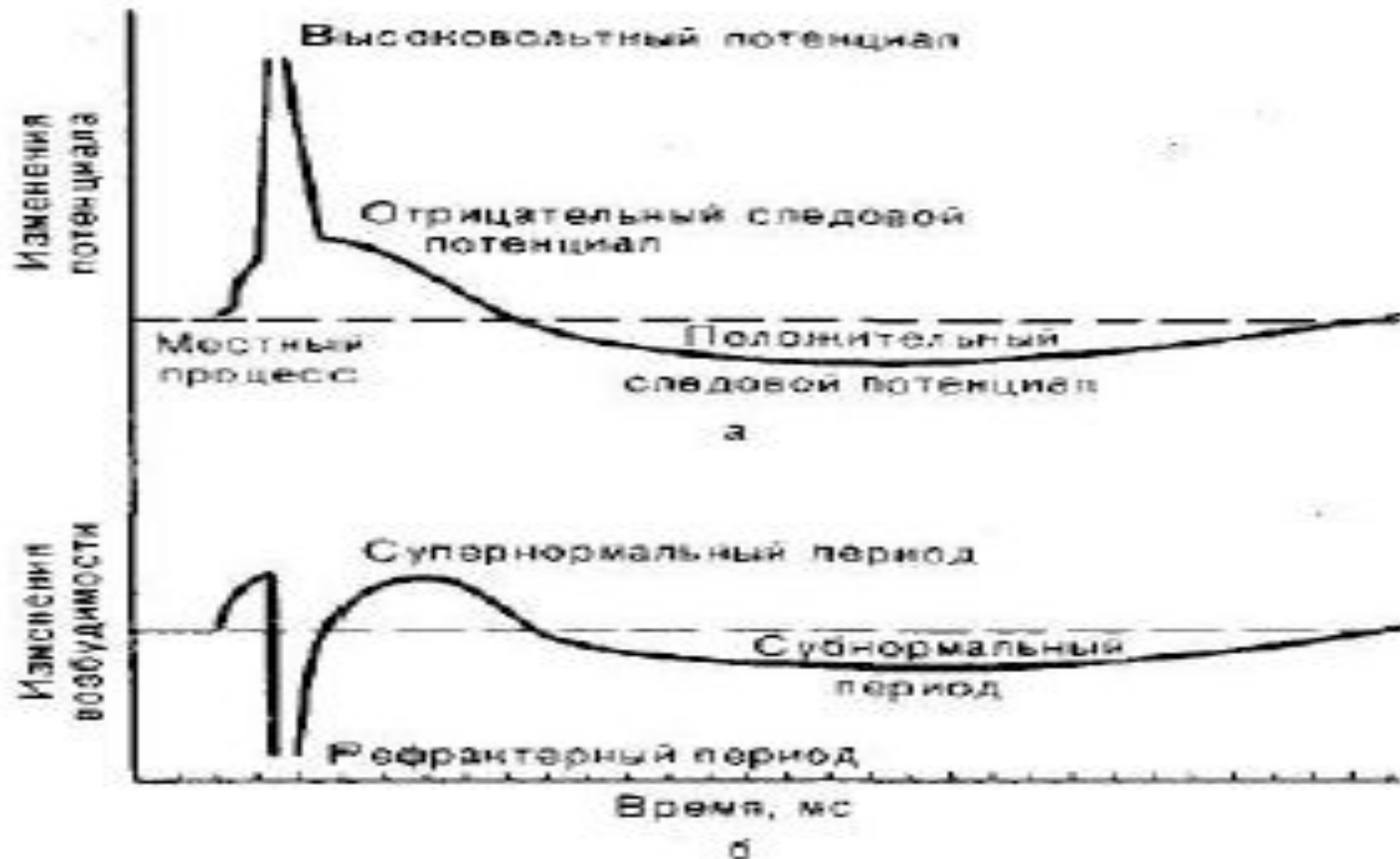


Рис. 3.1. Структура и механизм работы ионоселективных каналов (объяснение в тексте).

А — статическая поляризация, канал закрыт; Б — деполаризация, канал активирован; В — реполаризация, канал инактивирован.

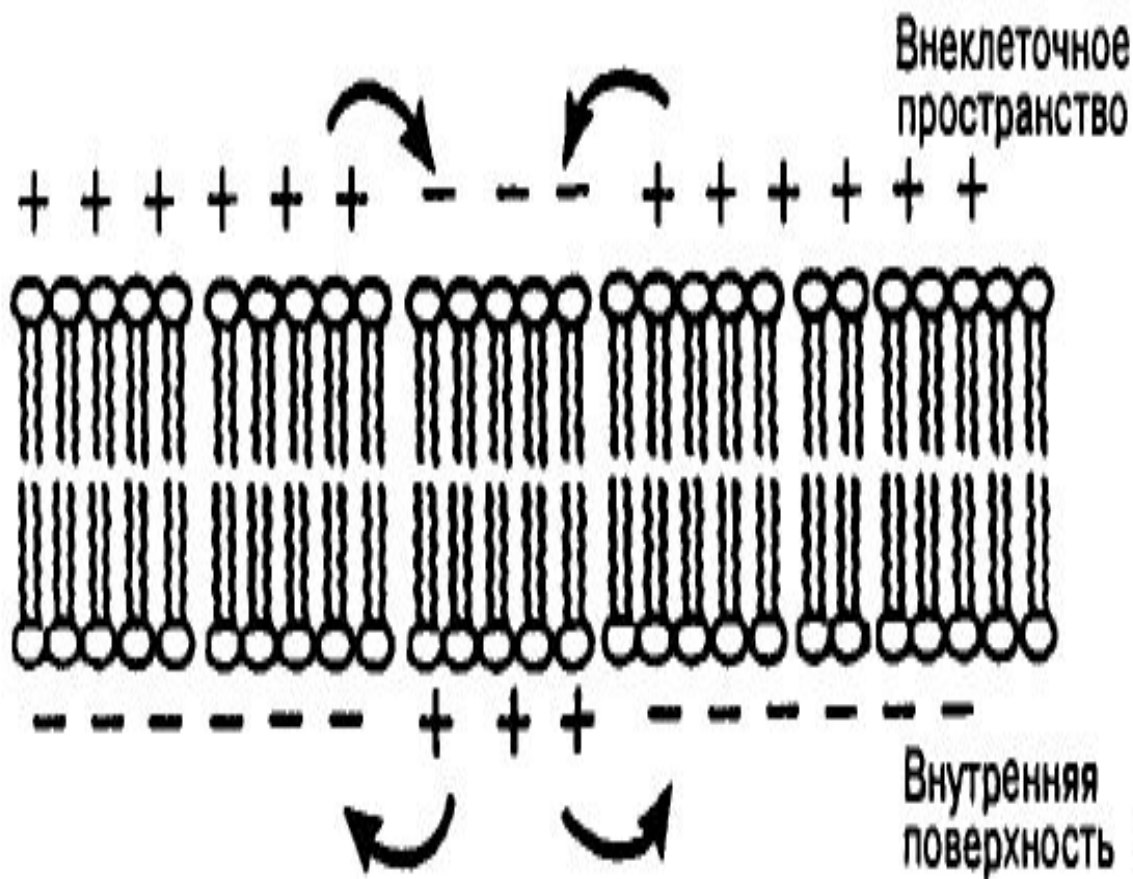
Изменение возбудимости нервного волокна в различные фазы развития потенциала действия



Свойства различных нервных волокон

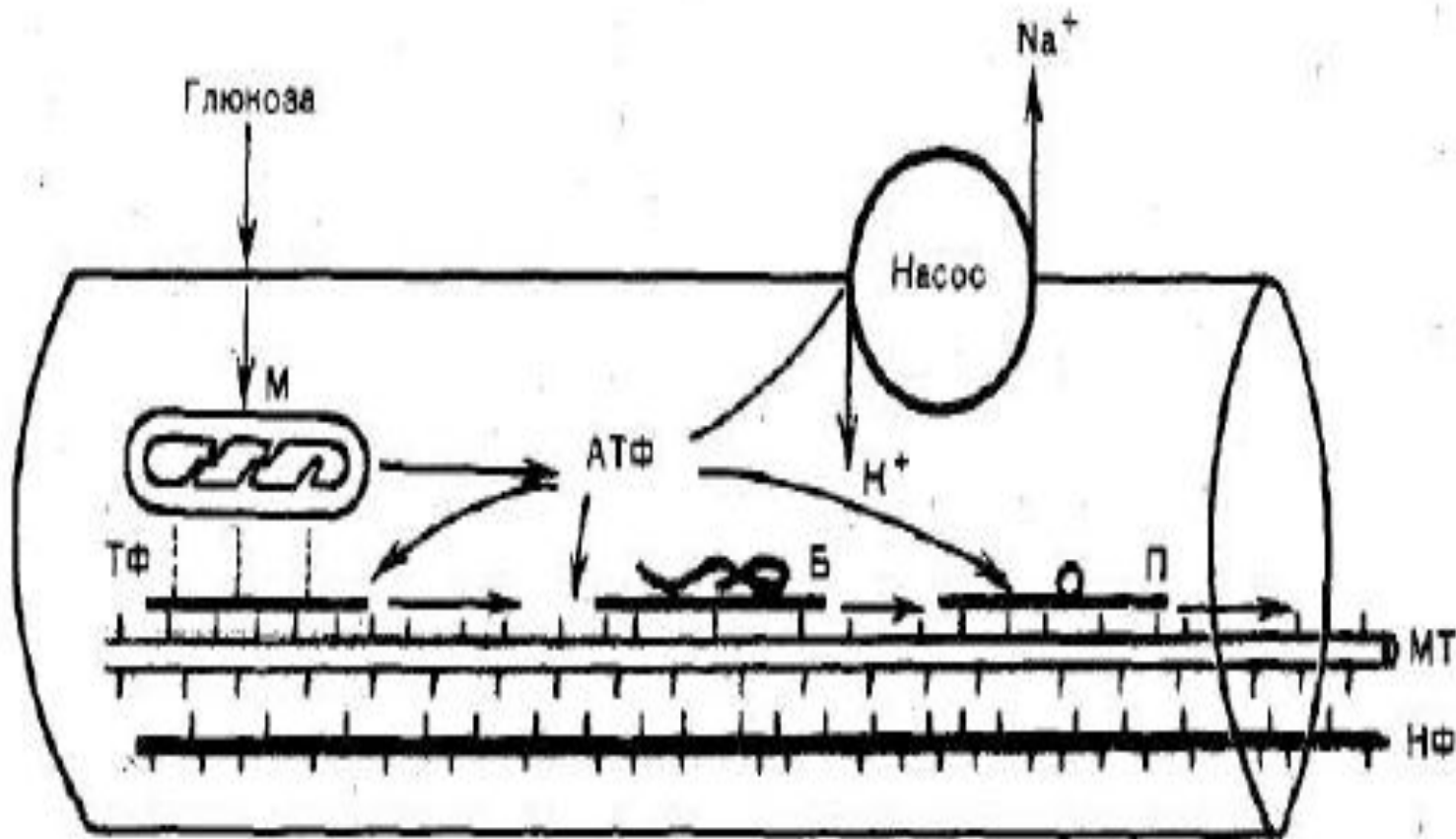
Группы волокон	Диаметр, мкм	Пороги электрического раздражения	Скорость проведения, м/с
A α	18,5	1—1,6	42
A β	14	1,8—2,9	25
A γ	11	3,3—4,5	25
C	0,4—0,5	100—300	2,5

Распространение ПД по волокну



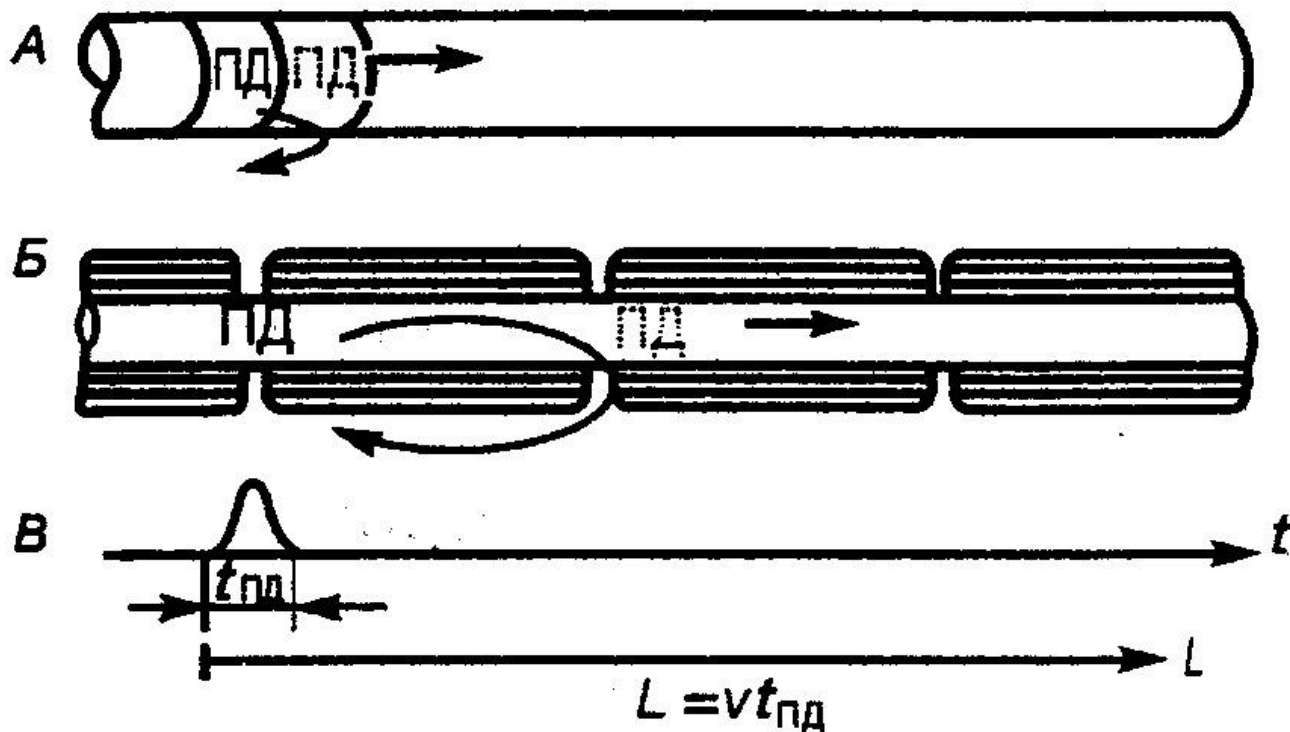
Распространение потенциала действия с помощью локального перемещения электрического заряда

Транспортный механизм нервного волокна

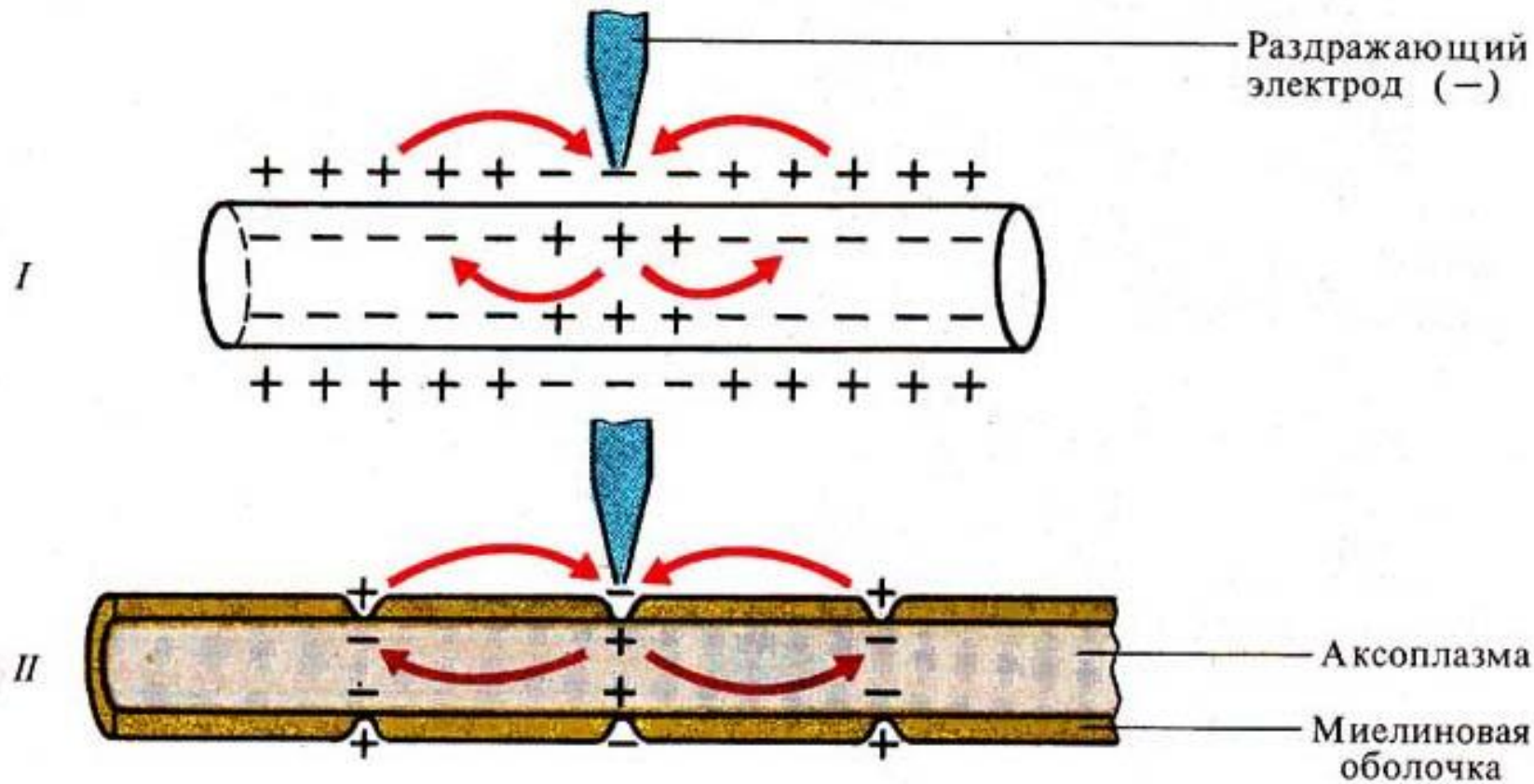


Распространение ПД в немиелинизированном (А) и миелинизированном (Б) волокнах и схема формирования пространственной «волны возбуждения», бегущей вдоль нервного

волокна (В)



Проведение возбуждения по нервным волокнам (по Дж. Бенделлу)



Факторы, определяющие скорость распространения ПД

- **Миелинизация** повышает скорость проведения потенциала действия по аксону. Перехваты Ранвье формируют последовательность участков высокоэффективного проведения нервного импульса, так как он перескакивает с одного перехвата к другому. Миелинизация может в 50 раз повышать скорость распространения потенциала действия.
- **Диаметр нервных волокон** прямо пропорционален скорости распространения потенциала действия. Следовательно, крупные миелинизированные нервные волокна, например, иннервирующие скелетные мышцы имеют наибольшую скорость проведения. Для небольших немиелинизированных нервных волокон, таких как симпатические постганглионарные волокна, характерна низкая скорость проведения импульса.

Закономерности проведения возбуждения по нервным

волокнам

- Двустороннее проведение возбуждения
- Изолированное проведение возбуждения в отдельных нервных волокнах
- Большая скорость проведения возбуждения
- Неутомляемость нервного волокна
- Возможность функционального блока проведения возбуждения при морфологической целостности нервных волокон.