

Электрические процессы на мембране нейрона

Мембранные потенциалы

Потенциал покоя (*ПП*) нейрона

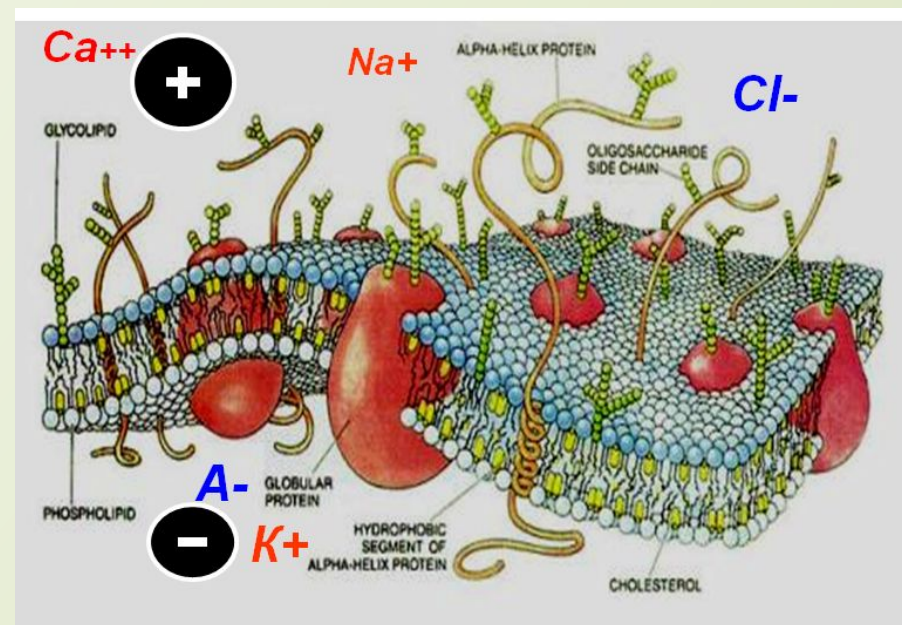
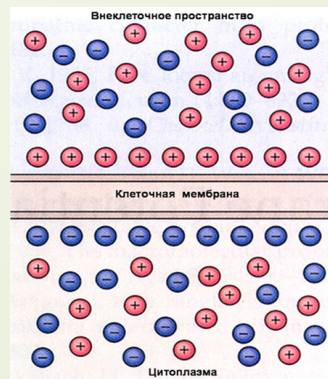
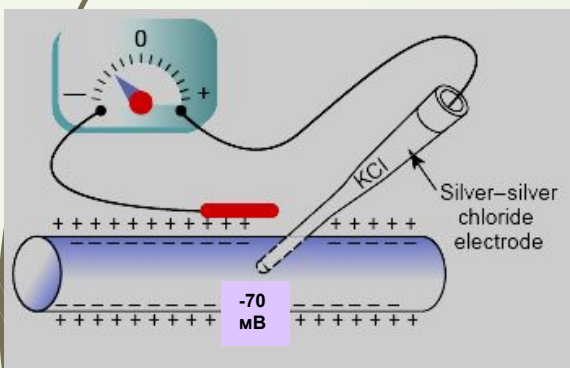
Потенциал покоя (ПП)

3

- ❖ *потенциал покоя (ПП)* – относительно стабильный мембранный потенциал невозбужденного нейрона
- ✓ величина ПП – в среднем **-70 мВ**

Ионы	Внутри клетки	Снаружи
Калий K⁺	120-140 мМ	2-4 мМ
Натрий Na⁺	10-12 мМ	125-145 мМ
Кальций Ca⁺⁺	< 1 мкМ	> 100 мкМ
Хлорид-анион Cl⁻	2-4 мМ	75-120 мМ
Органические анионы A⁻	130-140 мМ	15-35 мМ

- ❖ причины существования ПП – неравномерное распределение ионов снаружи и внутри клетки



Мембранно-ионная теория происхождения потенциала покоя (ПП)

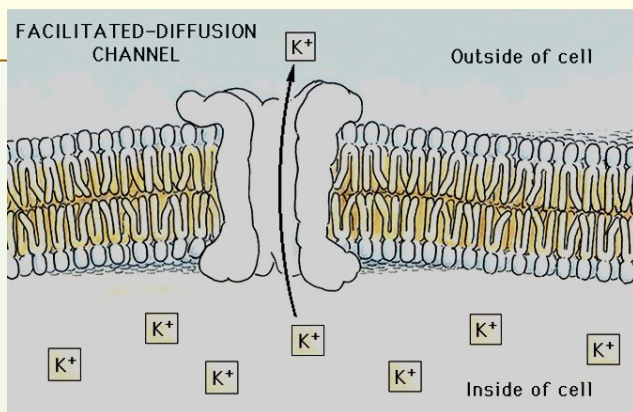
Авторы теории: Ходжкин, Катц, Хаксли 1949-1952 гг.

Механизмы поддержания ПП

4

✓ постоянно открытые ионные каналы

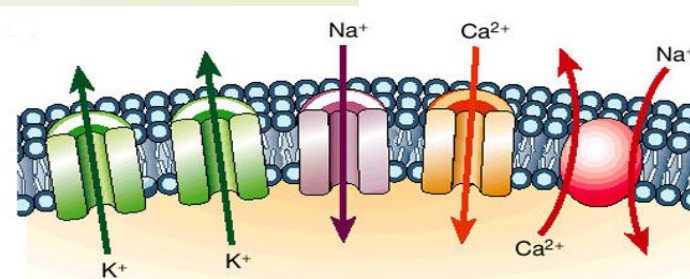
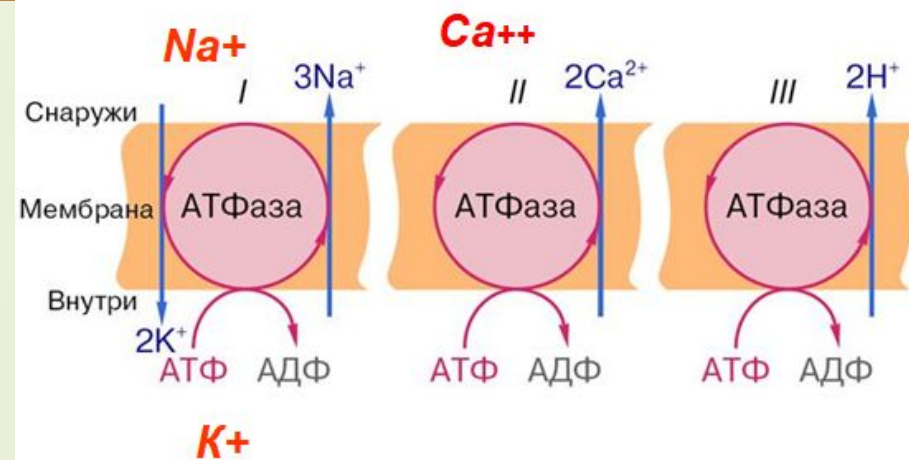
- диффузия ионов по градиенту концентрации (по закону осмоса)
- в направлении выравнивания концентрации



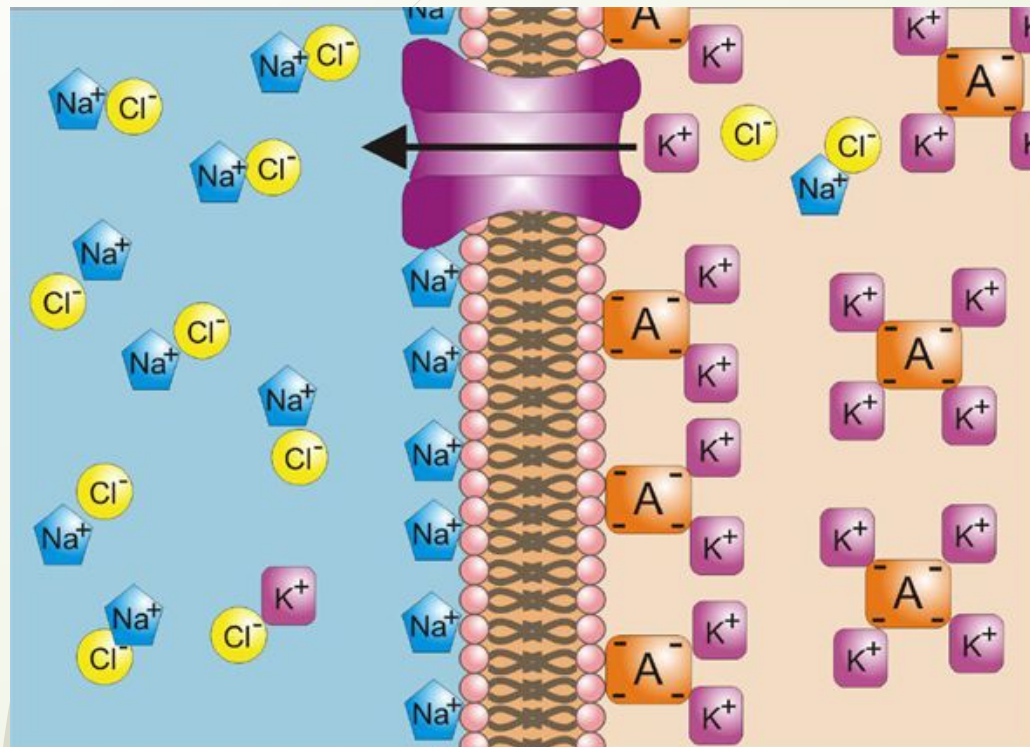
- K^+ - каналы → **выходящий** K^+ ток
- Na^+ - каналы → **входящий** Na^+ ток
- Ca^{2+} - каналы → **входящий** Ca^{2+} ток
- Cl^- - каналы → **входящий** Cl^- ток

✓ работа *ионных насосов*

- активный транспорт ионов против градиента концентраций
- работают с затратами $E_{ATФ}$ → их называют АТФазами

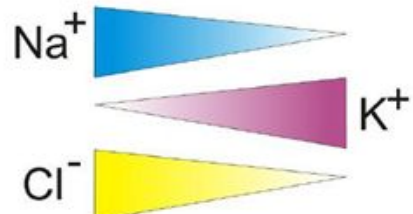


Постоянно открытые ионные каналы



Вне клетки + — Внутри клетки

Концентрация ионов



✓ в мембране нейрона количественное соотношение *постоянно открытых* ионных каналов следующее:

- наибольшее количество K^+ - каналов
- значительно меньше Na^+ - каналов
- еще меньше Cl^- каналов
- совсем мало Ca^{2+} - каналов

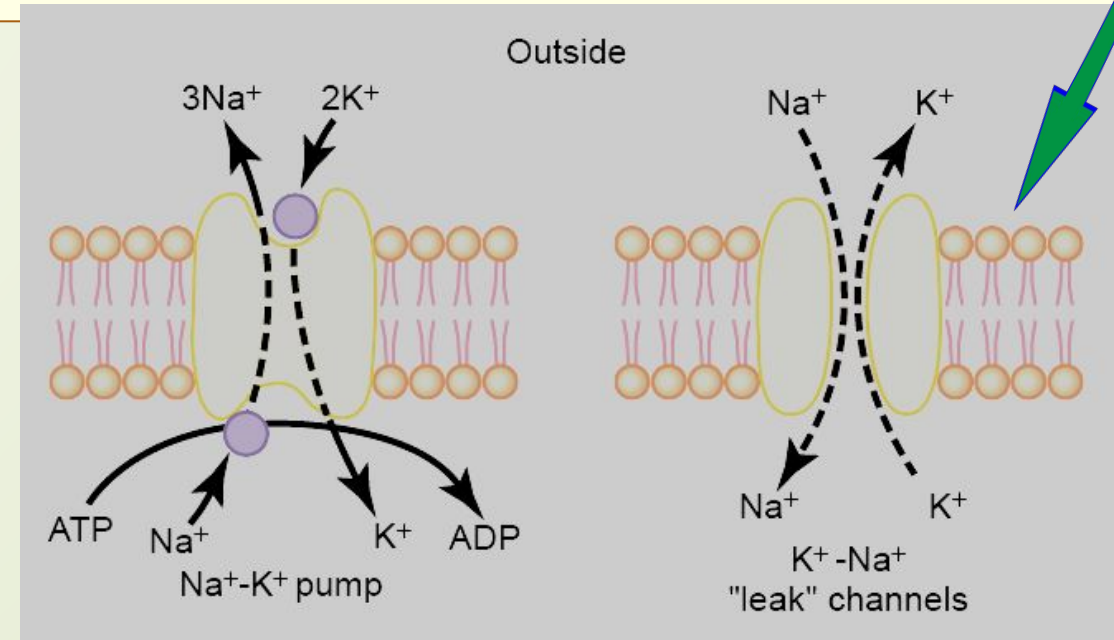
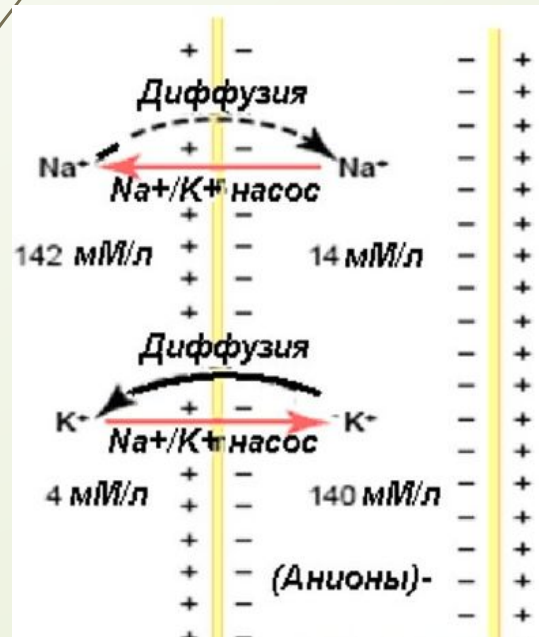
□ ионы K^+ играют ведущую роль в формировании ПП – они *выносят* «+» заряд из клетки (*выходящий K^+ ток*)

✓ для крупных анионов органических кислот не существует постоянно открытых каналов → они не могут свободно перемещаться через мембрану → создают «-» заряд на внутренней поверхности мембраны

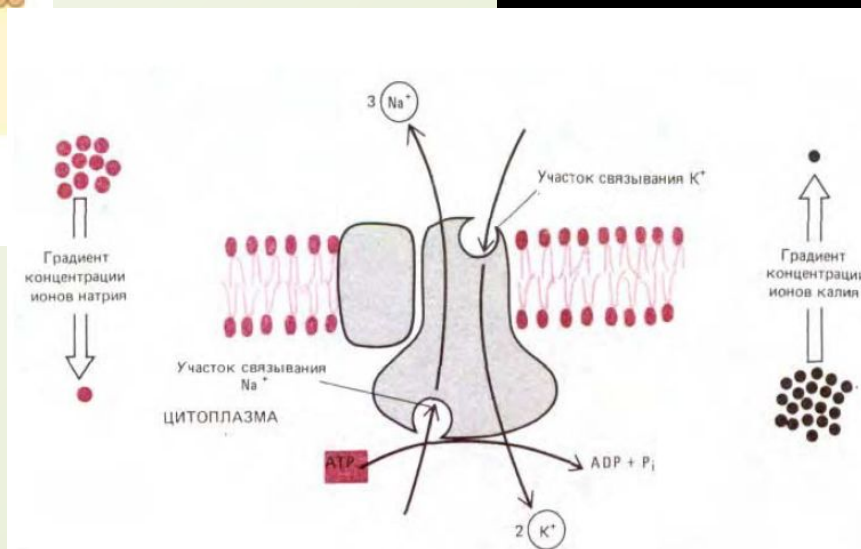
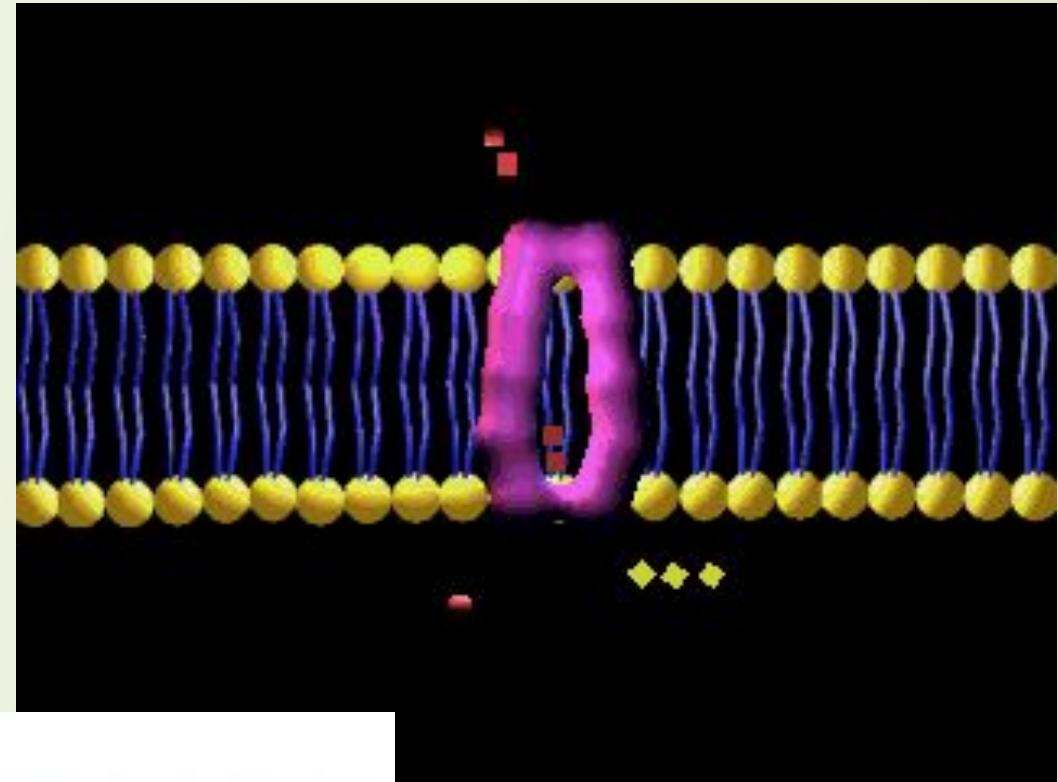
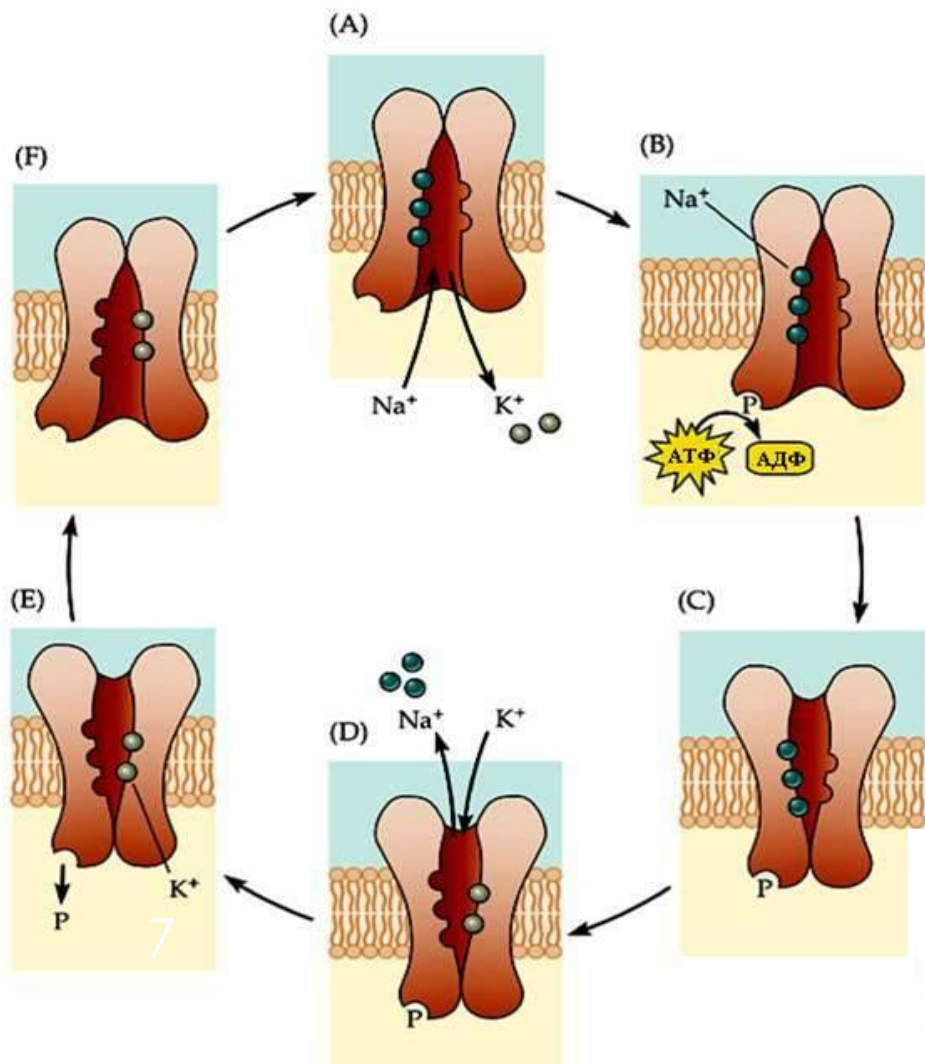
□ В ИТОГЕ – на внутренней поверхности мембраны преобладает «-» заряд, и он тем больше, чем сильнее *выходящий K^+ ток*, т.е. чем больше в мембране K^+ - каналов

Ионные насосы (помпы, АТФазы)

- ❖ на примере *Na/K-АТФ-азы*
 - расщепление 1 АТФ → вынос 3 Na⁺ *из* клетки и перенос 2 K⁺ *в* клетку
 - *поддерживает* внутри клетки:
 - концентрацию Na⁺ на низком уровне,
 - а концентрацию K⁺ на высоком уровне
 - обеспечивает возможность непрерывного движения ионов через открытые каналы
 - т.о. поддерживает *неравномерное* (неравновесное) распределение Na⁺ и K⁺
 - т.е. поддерживает *определенный уровень ПП*



Na/K-АТФ-аза



Потенциал покоя (ПП)

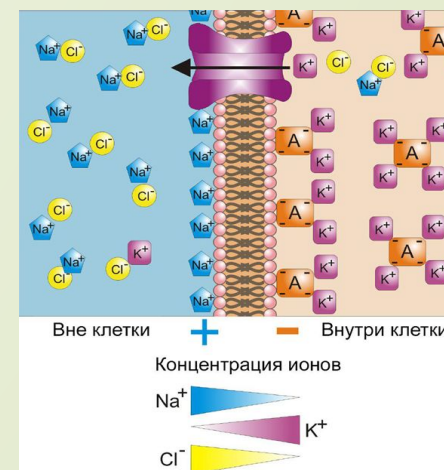
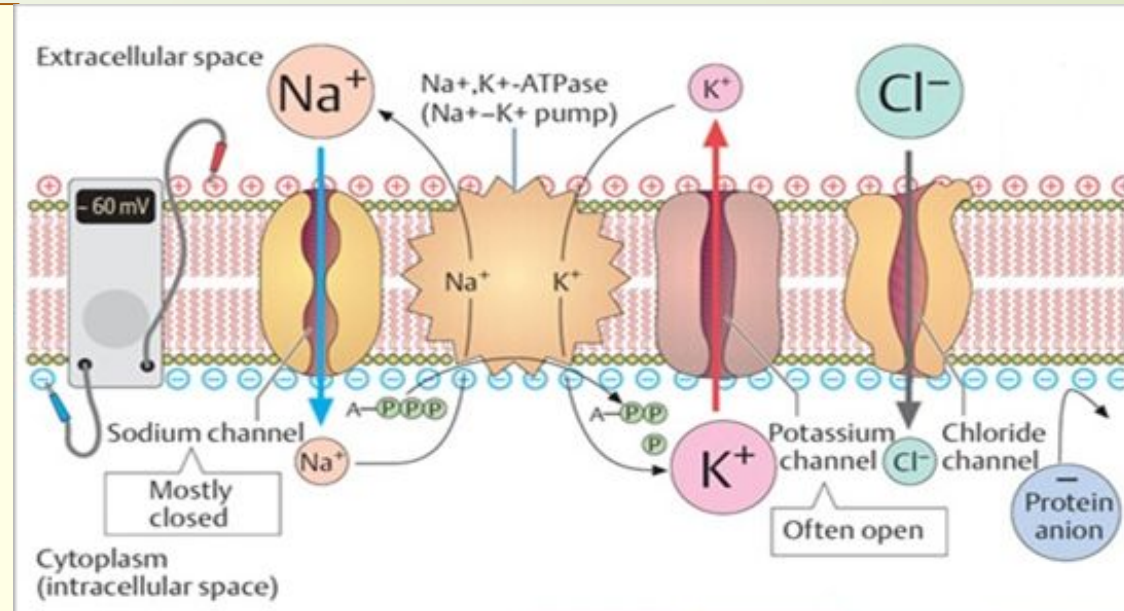
8

❖ *уровень (величина) ПП* – устойчивая характеристика нейрона (*генетически обусловлена*)

✓ определяется *количественным соотношением* постоянно открытых ионных каналов для K^+ , Na^+ , Cl^- и Ca^+

- ионы Na^+ и Ca^+ вносят в клетку «+» заряд → преобладание соответствующих каналов → уровень ПП смещен в сторону более *положительных* значений
- ионы K^+ выносят из клетки «+» заряд, а ионы Cl^- вносят в клетку «-» заряд → преобладание соответствующих каналов → уровень ПП смещен в сторону более *отрицательных* значений

❖ относительное постоянство ПП поддерживается работой ионных насосов



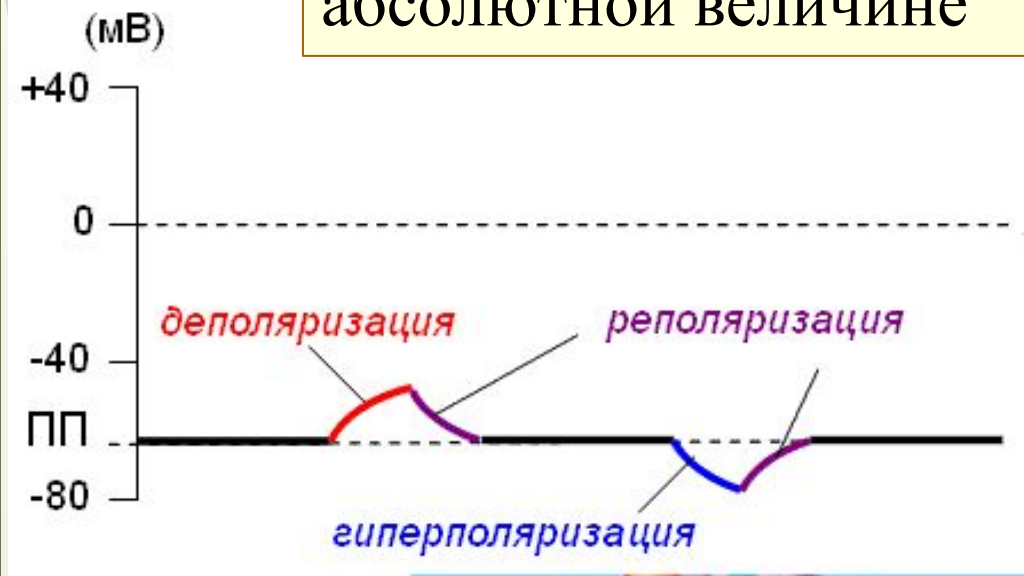
Потенциал действия (*ПД*) нейрона

Изменения мембранного потенциала

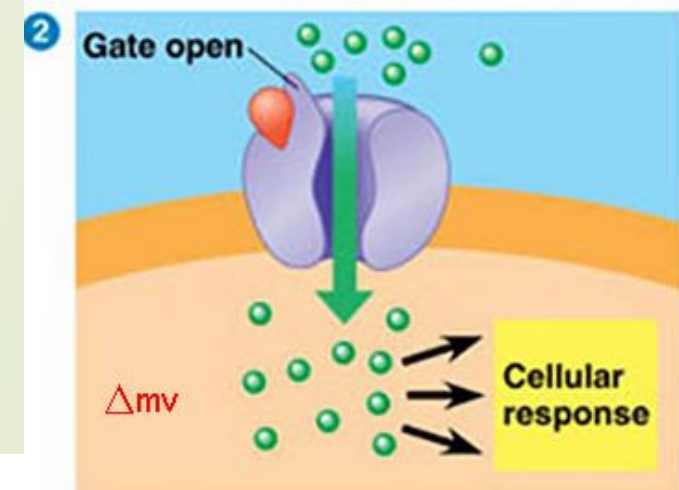
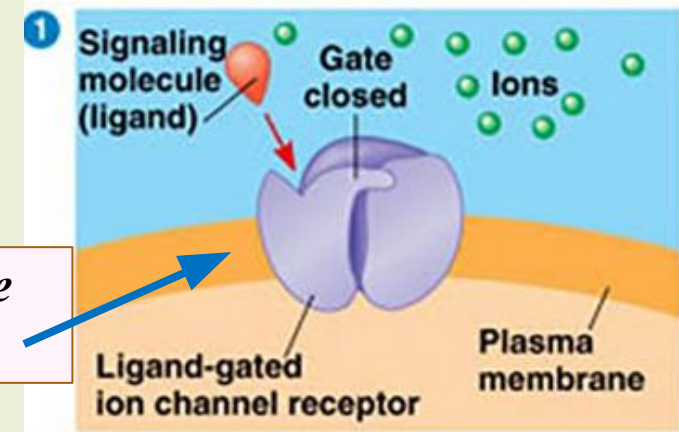
10

- **деполяризация** - процесс уменьшения разности потенциалов на мембране по абсолютной величине

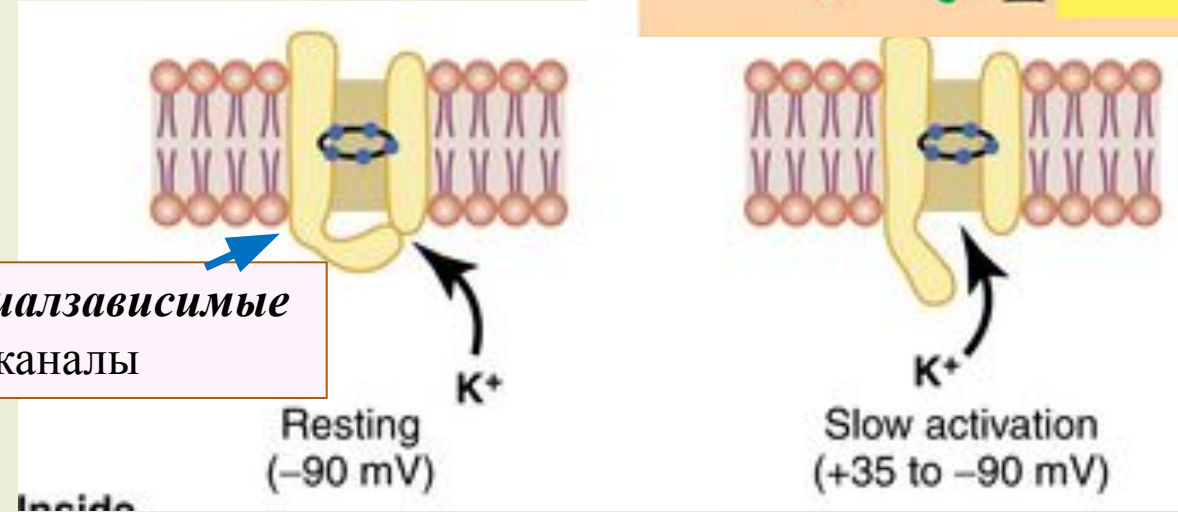
- **гиперполяризация** - процесс увеличения разности потенциалов на мембране по абсолютной величине



лигандзависимые ионные каналы



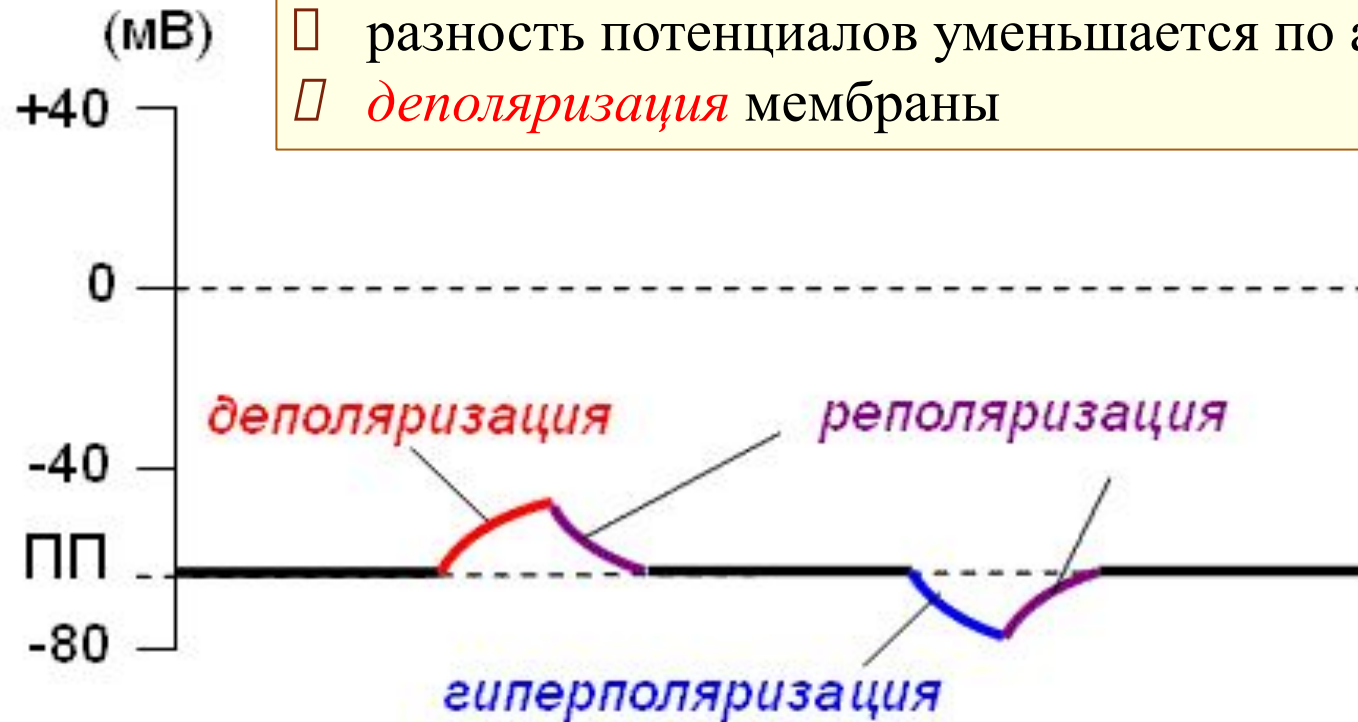
потенциалзависимые ионные каналы



Изменения мембранного потенциала

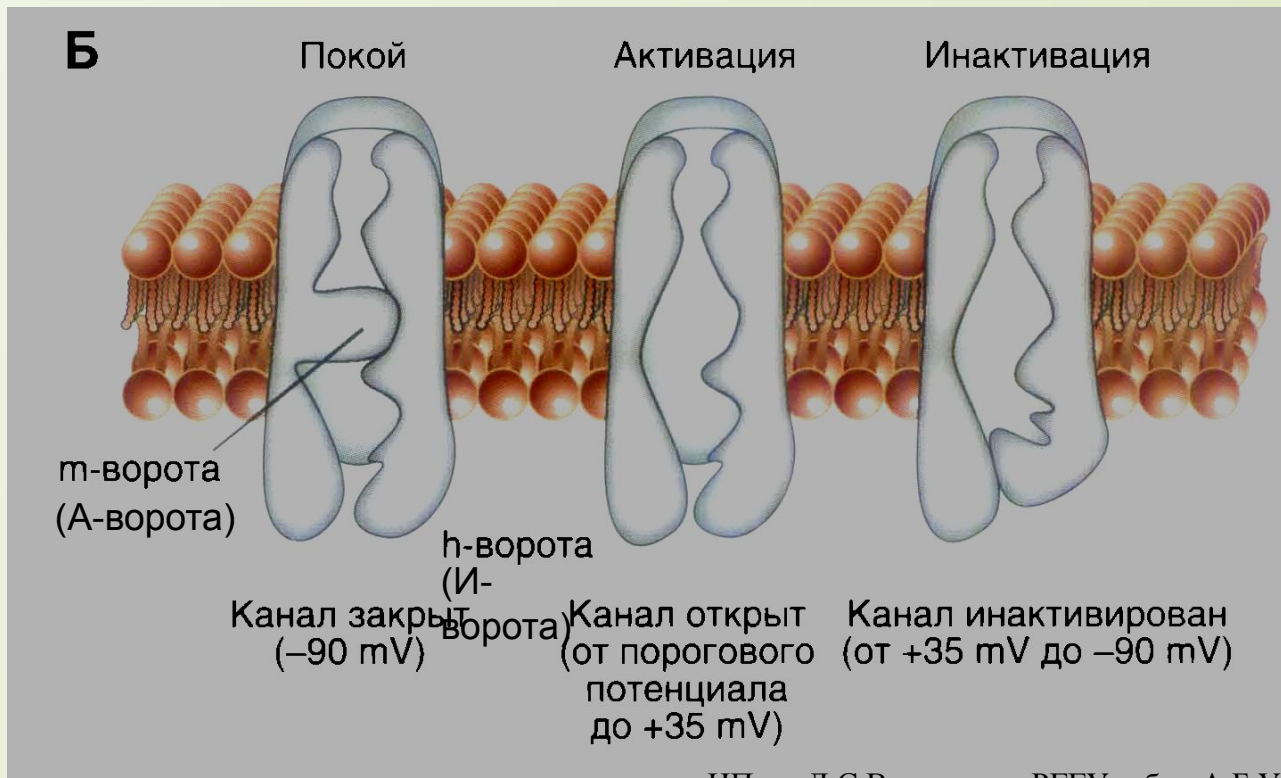
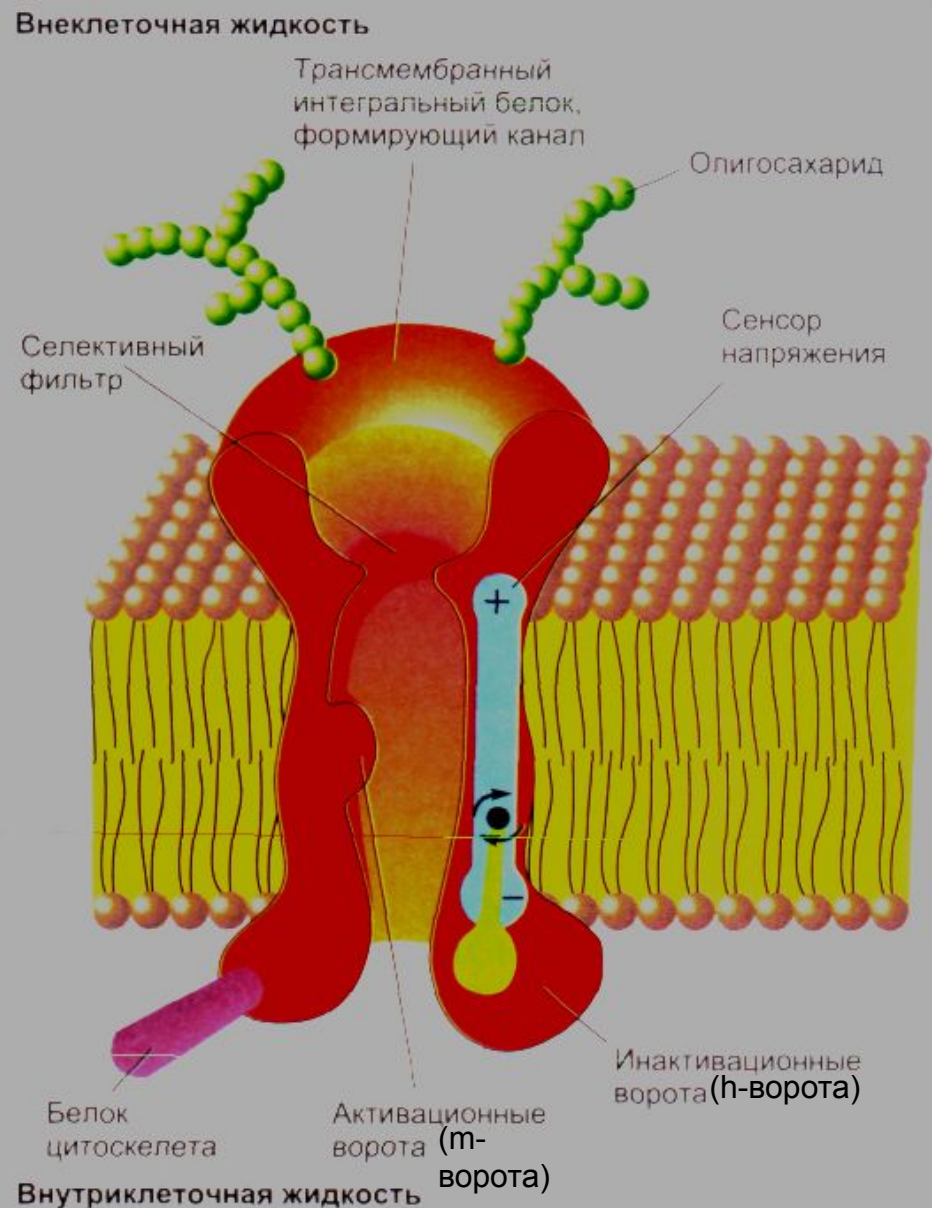
11

- ❖ *открываются* дополнительные Na^+ или Ca^+ -каналы
- *входящие* ионные токи Na^+ или Ca^+ вносят в клетку дополнительный «+» заряд
- разность потенциалов уменьшается по абсолютной величине
- *деполяризация* мембраны



- ❖ *открываются* дополнительные K^+ или Cl^- -каналы
- *выходящий* K^+ ток выносит из клетки «+» заряд
- *входящий* Cl^- ток вносит в клетку «-» заряд
- разность потенциалов увеличивается по абсолютной величине
- *гиперполяризация* мембраны

Потенциалзависимый Na⁺-канал

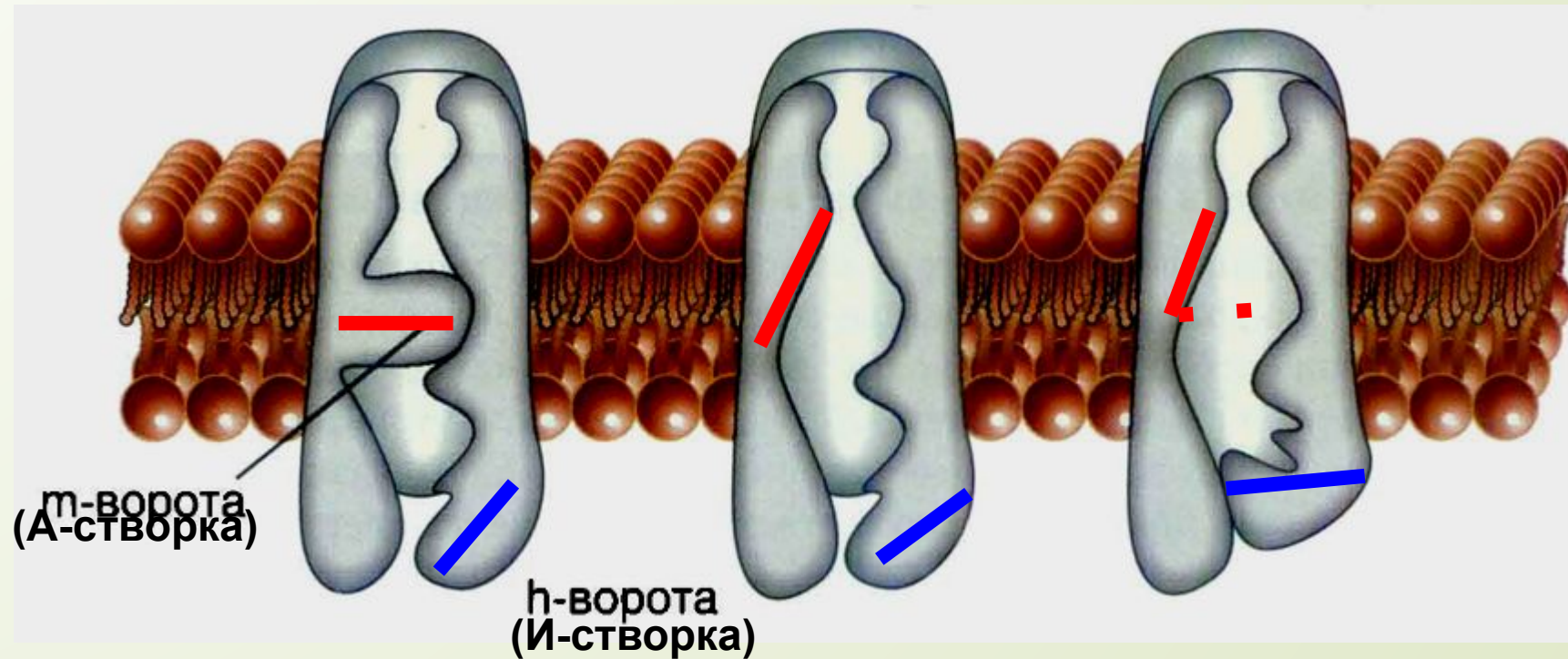


Потенциалзависимый Na⁺-канал

Канал закрыт,
готов к работе

Канал открыт

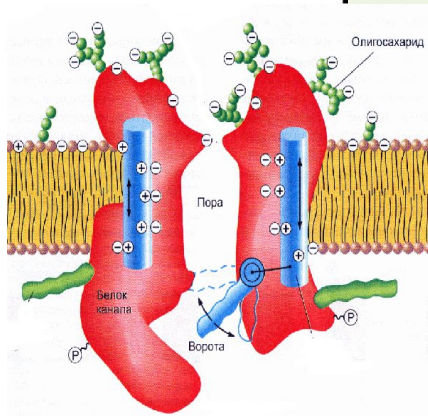
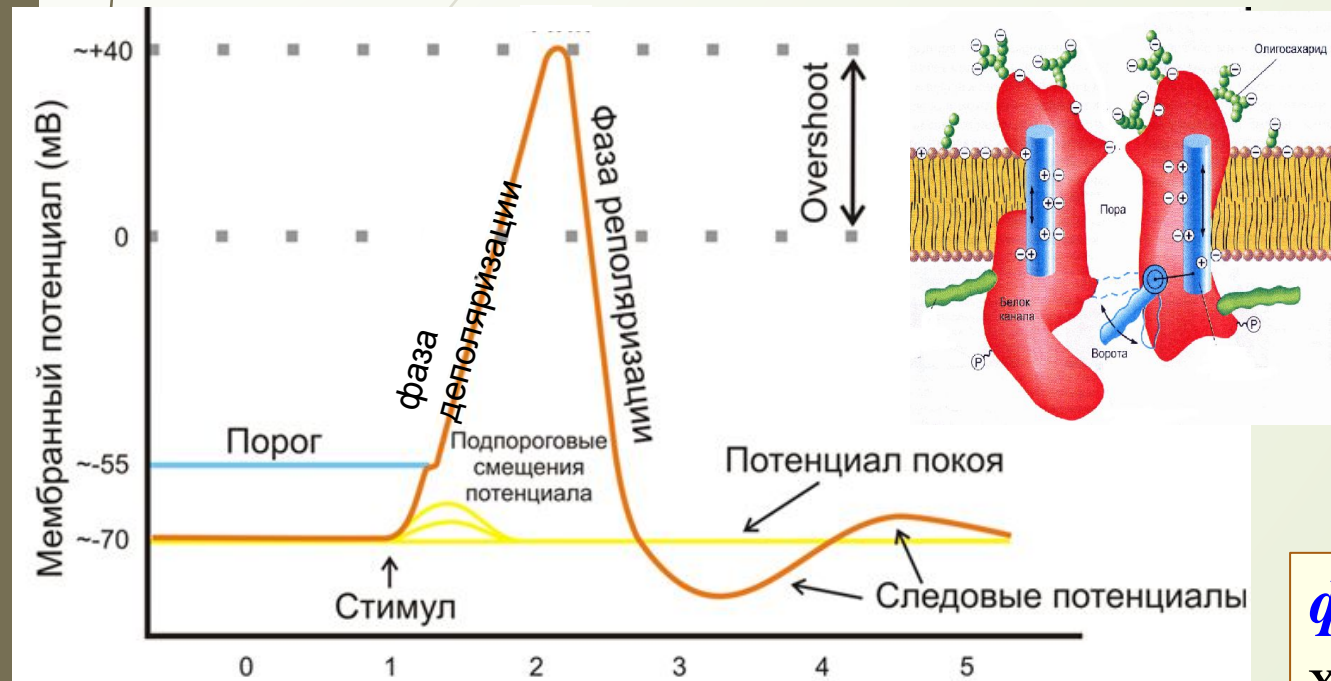
Канал закрыт,
инактивирован



Потенциал действия нейрона

- **потенциал действия** (ПД, **нервный импульс**) - резкий кратковременный скачок мембранного потенциала

- в форме ПД нейрон **кодирует** информацию и **проводит** ее по нервному отростку



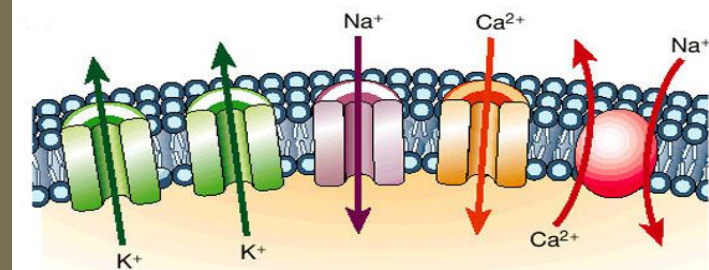
потенциалзависимый
ионный канал

- ✓ **длительность** ПД в нейронах - 1-2 мс
- ✓ **амплитуда** ПД – 100-120 мВ

форма и **амплитуда** ПД – стабильные характеристики каждого нейрона

- **не** зависят от **силы** запускающего стимула

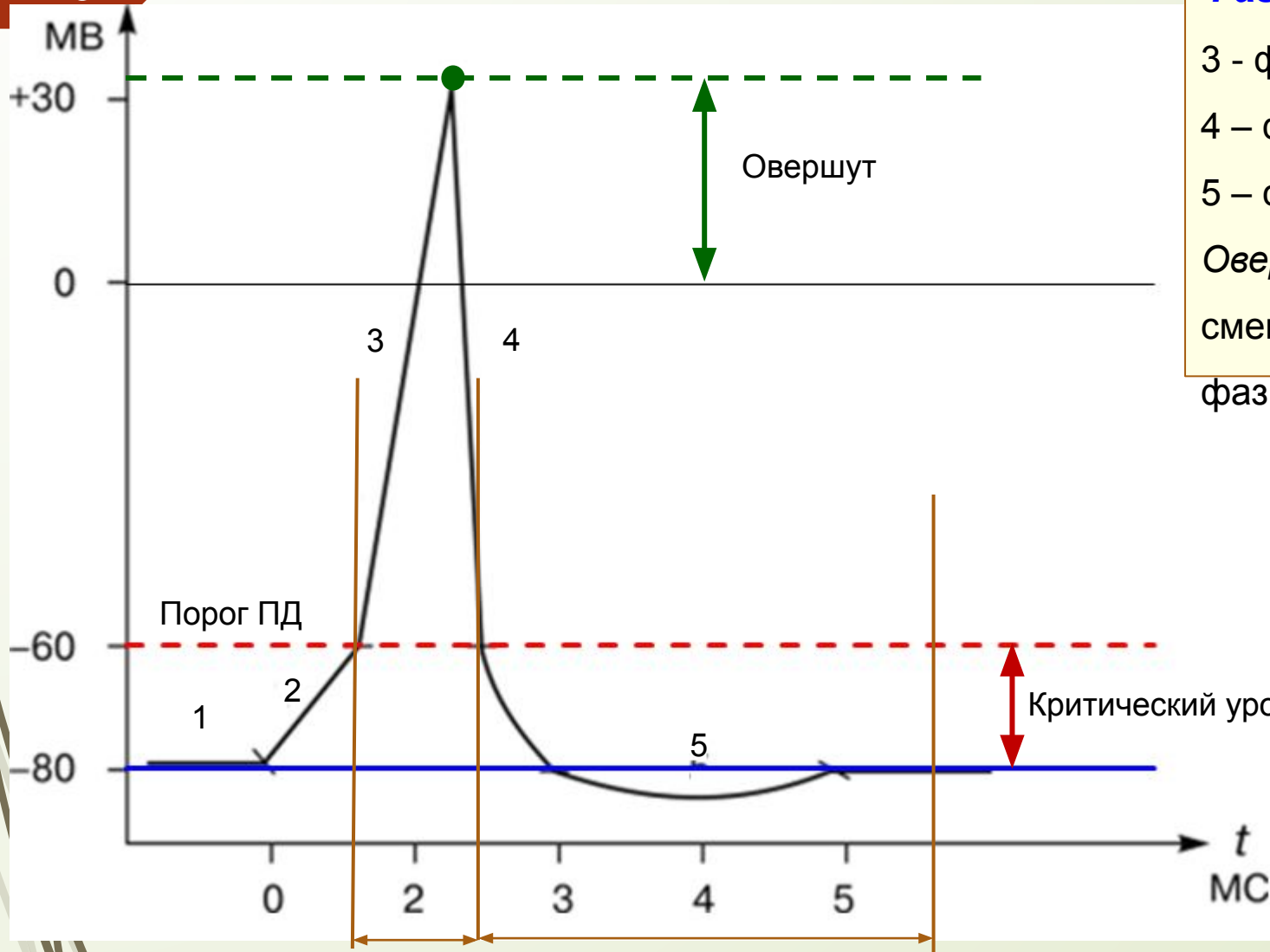
– закон «**все или ничего**»



постоянно открытые
ионные каналы

Фазы ПД

15



абсолютная
относительная

1 – потенциал покоя

2 – локальная деполяризация

Фазы ПД:

3 - фаза деполяризации (восходящая фаза)

4 – фаза реполяризации (нисходящая фаза)

5 – следовая гиперполяризация

Овершут – положительная фаза ПД / точка смены

фазы деполяризации на фазу реполяризации

Фазы ПД

16

❖ **порог ПД (порог генерации ПД)** – уровень (величина мембранного потенциала), при достижении которого начинается генерация ПД

❖ для большинства нейронов уровень порога ПД составляет **-50 - -60 мВ**

❖ **критический уровень деполяризации (КУД)** – величина деполяризации, необходимая для достижения порога генерации ПД

❖ сигналы, вызывающие деполяризацию ниже КУД – **подпороговые** – они не вызывают генерацию ПД

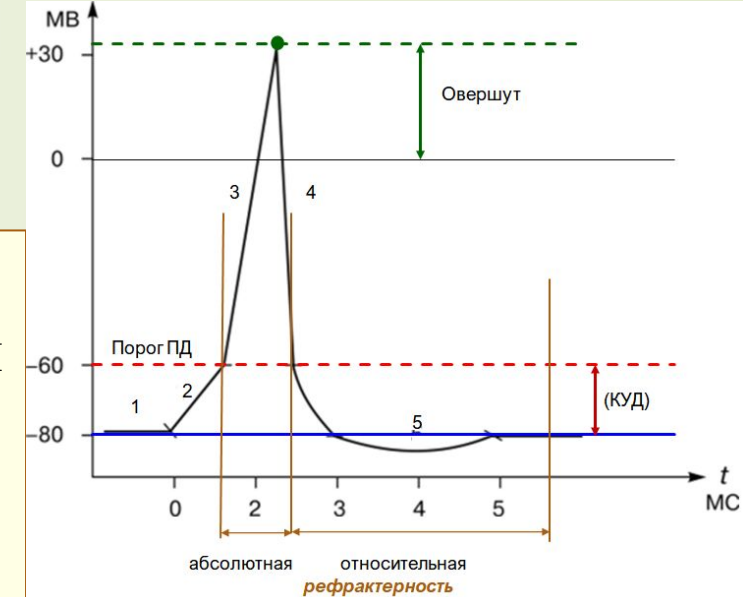
❖ при достижении порога ПД открываются А-створки всех потенциалзависимых **Na^+ -каналов** на данном участке мембраны → начинается генерация ПД - **фаза деполяризации**

□ фаза деполяризации обеспечивается работой **потенциалзависимых Na^+ -каналов**

□ **амплитуда и скорость нарастания ПД** зависят от:

✓ количества открывшихся Na^+ -каналов

✓ скорости движения их И-створки, которая начинает закрываться на этапе овершута



Потенциалзависимые Na⁺-каналы

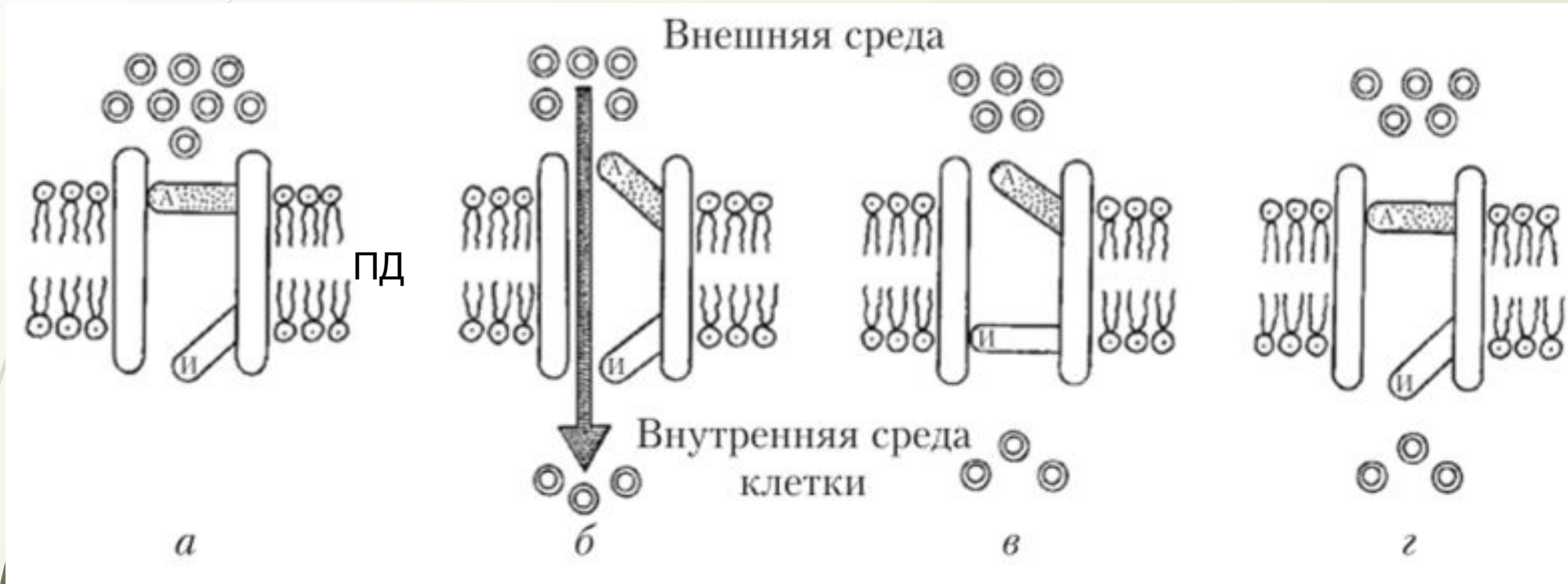
17

ПП, перед
генерацией ПД

ПД - фаза
деполяризации и
рефрактерность

ПД – фаза
реполяризации и
рефрактерность

ПП, перед
генерацией ПД



Канал закрыт,
готов к работе

Канал открыт

Канал закрыт,
инактивирован

Канал закрыт,
готов к работе

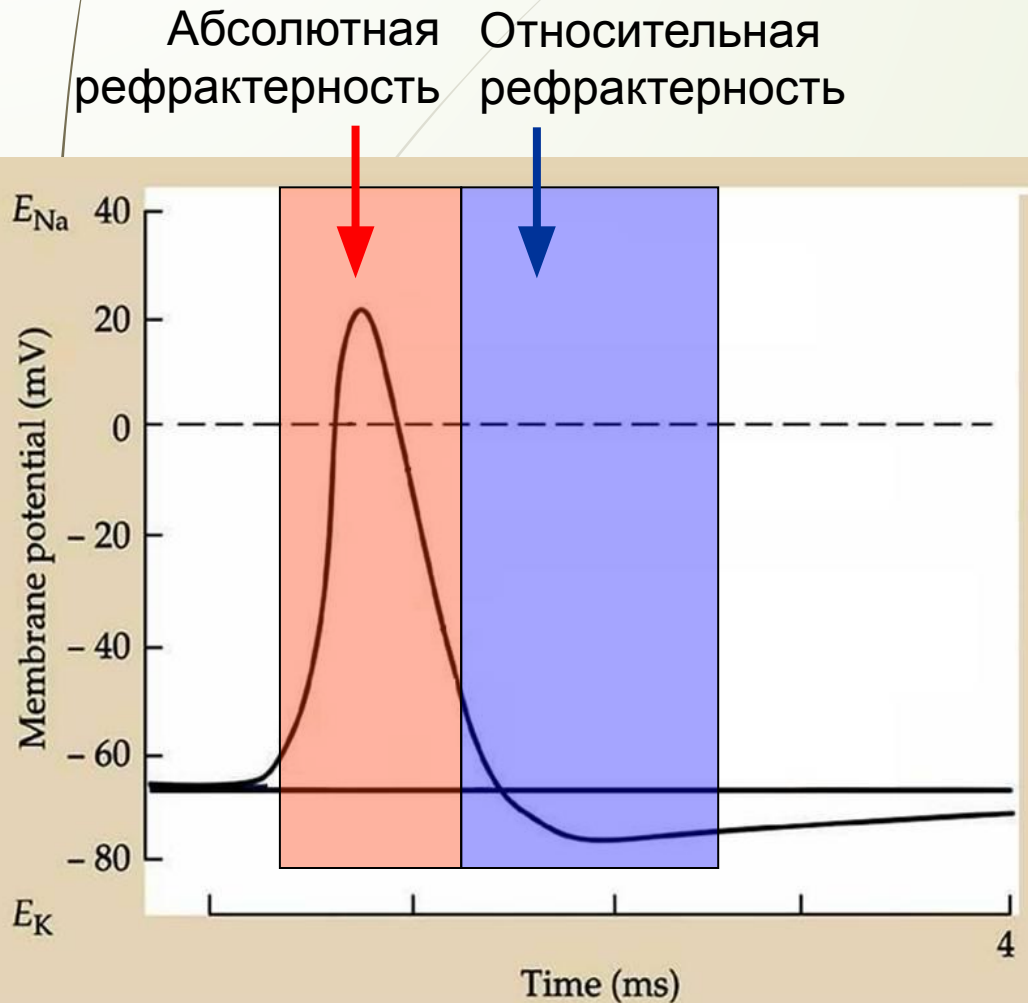
Рефрактерность и ее причины

19

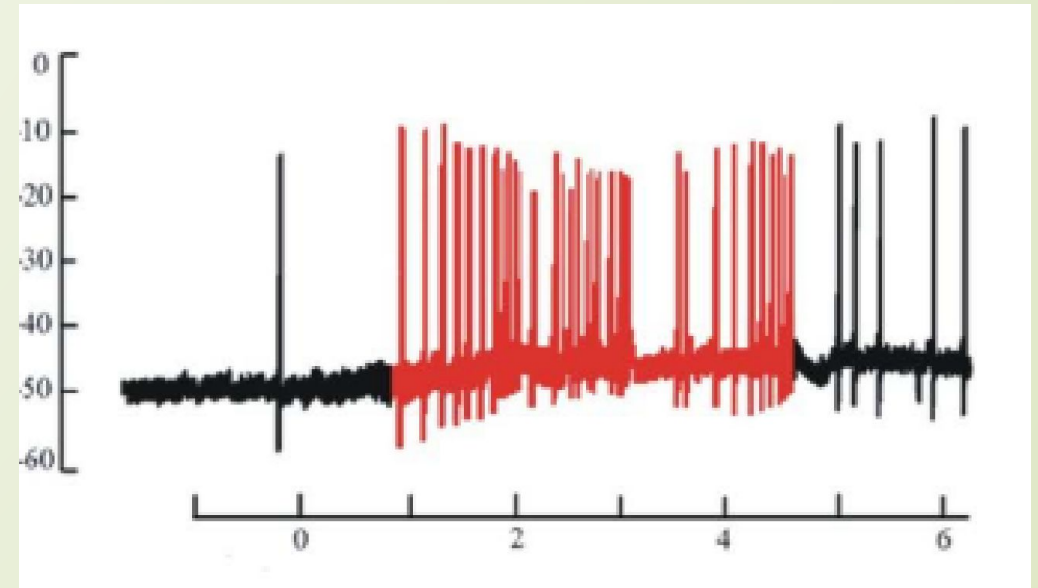
- ❖ **рефрактерность (рефрактерный период)** – период сниженной возбудимости нейрона, на протяжении которого нейрон не способен генерировать полноценный ПД
 - ✓ **абсолютный рефрактерный период** – интервал времени, в течение которого нейрон не способен генерировать ПД, в ответ на стимул любой силы
 - ✓ **относительный рефрактерный период** — интервал времени, в течение которого нейрон может генерировать ПД в ответ на более сильный, чем обычно, стимул, НО с меньшей амплитудой и с меньшей продолжительностью

- ❖ **причины рефрактерности:**
 - ✓ **инверсия** баланса ионов – Na^+ преобладает внутри клетки, а K^+ - снаружи → восстановление ионного баланса обеспечивает Na^+ - K^+ -насосы
 - ✓ состояние потенциалзависимых Na^+ -каналов – они **инактивированы**
- период рефрактерности завершается после:
 - ✓ восстановления ионного баланса
 - ✓ и перехода потенциалзависимых Na^+ -каналов в состояние готовности к работе (активированное состояние)

Рефрактерность и ее значение



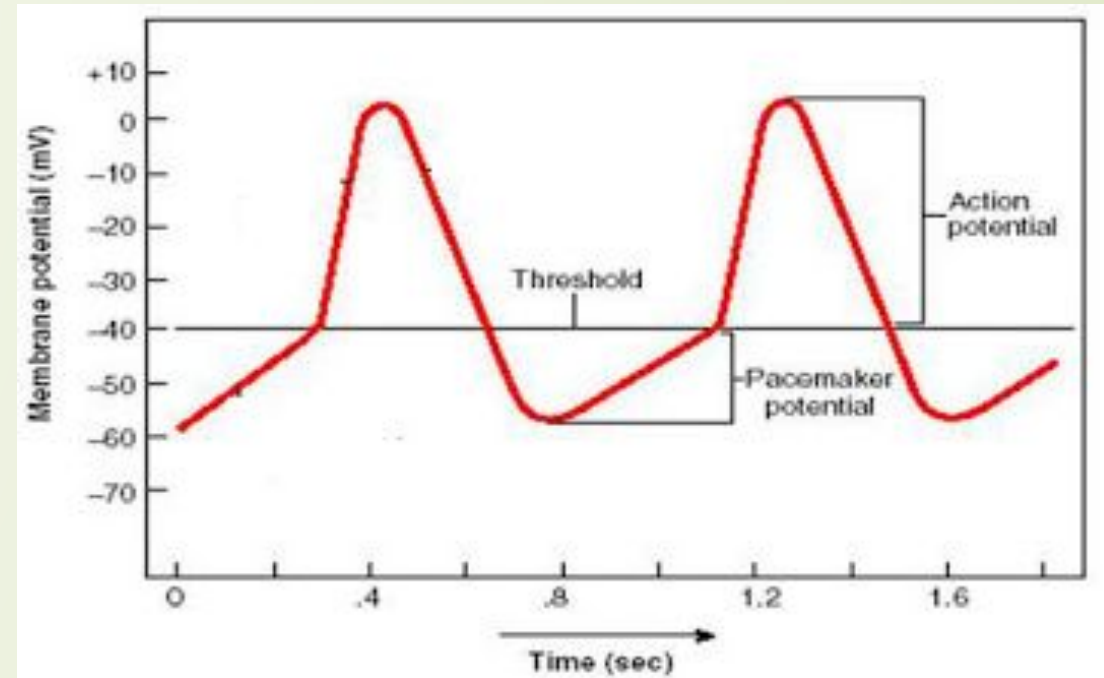
□ в связи с наличием рефрактерности ПД генерируются в виде *отдельных (дискретных)* скачков мембранного потенциала и *не* накладываются друг на друга (*не* суммируются)



Нейроны-пейсмекеры

21

- ❖ **пеймекерные** нейроны (*водители ритма*, англ. *pacemaker* - задающий ритм) - нейроны, способные самостоятельно (без внешнего воздействия) генерировать ПД в определенном ритме (с определенной частотой)
- ✓ они обладают способностью к самовозбуждению (спонтанной деполяризации)



- ❖ *расположение* пейсмекерных нейронов в структурах НС:
- ✓ гиппокамп
- ✓ супрахиазменные ядра и центр терморегуляции (преоптическое ядро) гипоталамуса
- ✓ неспецифические ядра таламуса
- ✓ дыхательный центр нижних отделов ствола ГМ
- ✓ кора мозжечка
- ✓ верхние оливы
- ✓ нейроны сетчатки

Свойства (характеристики) ПД

22

- ✓ **параметры** ПД – специфическое свойство каждого нейрона:
 - ✓ **длительность** ПД нейрона – 0,5-2 мс (в среднем)
 - ✓ **амплитуда** ПД – величина *постоянная* (не зависит от силы стимула, вызвавшего ПД), т.к. ПД развивается по закону «*все или ничего*» - если уровень деполяризации достигает порога ПД → ПД генерируется с максимально возможной для данного нейрона амплитудой, независимо от силы вызвавшего его стимула
- при **распространении** по нервному отростку ПД *не угасает (не затухает)* – его амплитуда не снижается, т.к. на каждом следующем участке мембраны ПД генерируется по закону «*все или ничего*»
- ✓ ПД *не суммируются* (в связи с наличием периода рефрактерности) → ПД – *дискретный ответ* нейрона на стимуляцию
- ✓ **лабильность** аксона – максимальная частота, с которой способен генерировать ПД данный нейрон

Возбудимость нейрона

- Это **свойство** нейрона оценивается в контексте его **готовности** к генерации ПД

- критический уровень деполяризации зависит от **уровня ПП** данного нейрона

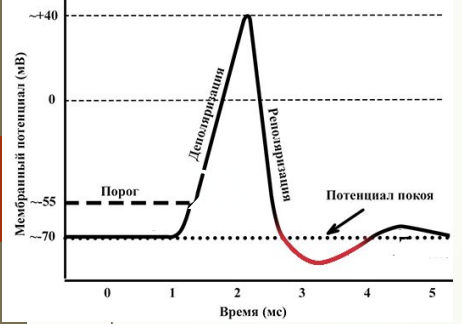
уровень ПП – генетически заданное свойство каждого нейрона

уровень ПП определяет уровень **возбудимости** данного нейрона

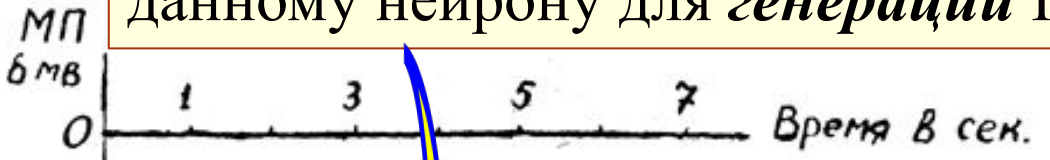
1 – уровень ПП → исходный уровень возбудимости нейрона

2 – деполяризация → уровень возбудимости нейрона повышен

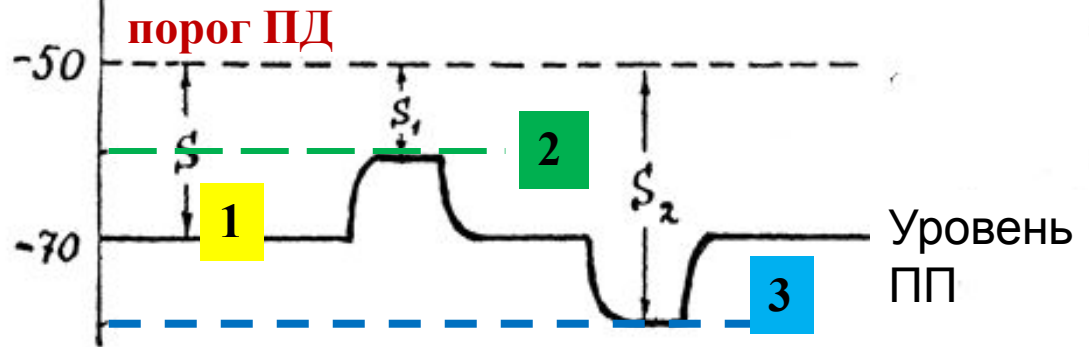
3 – гиперполяризация → уровень возбудимости нейрона снижен



какой **силы** стимул необходим данному нейрону для **генерации** ПД

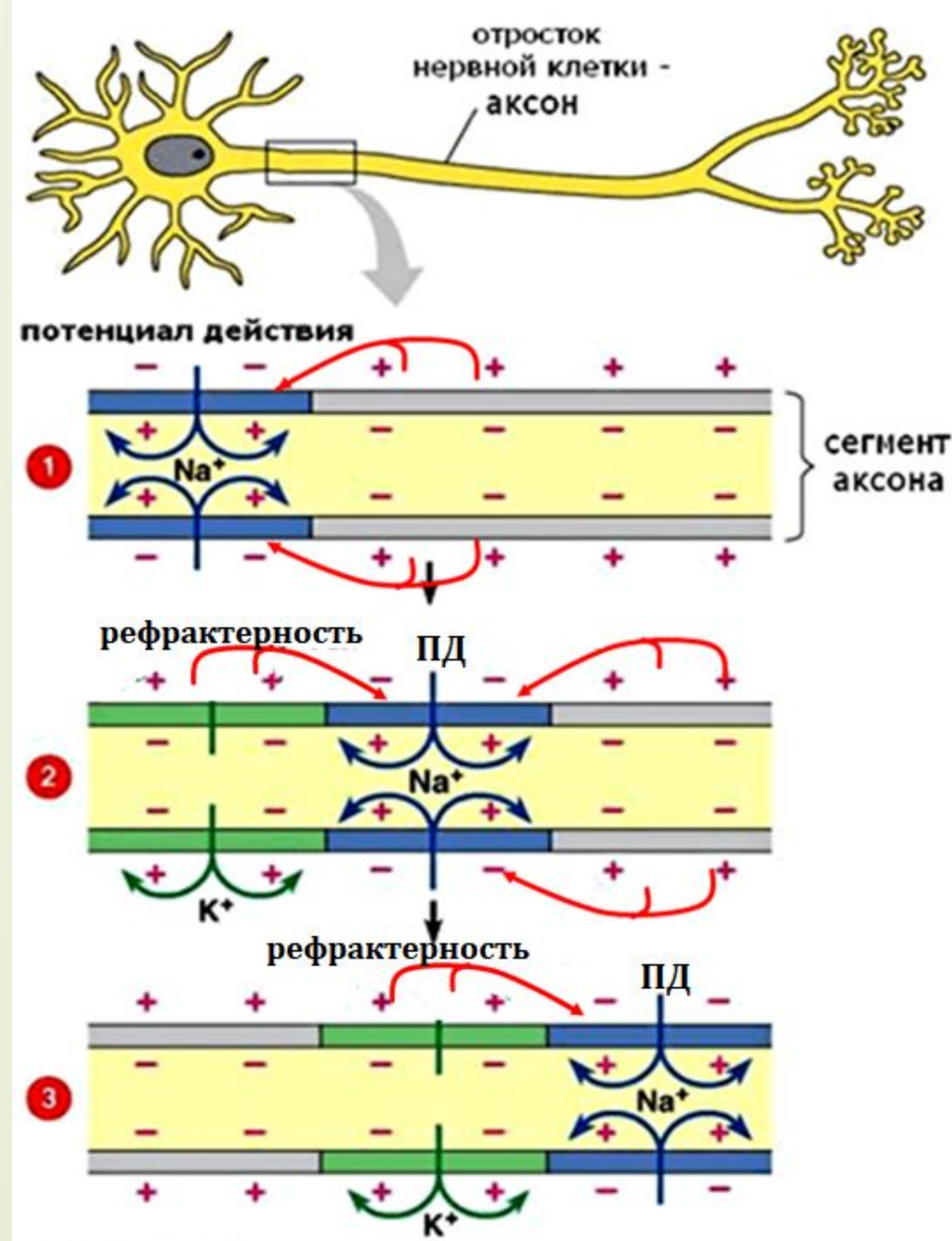
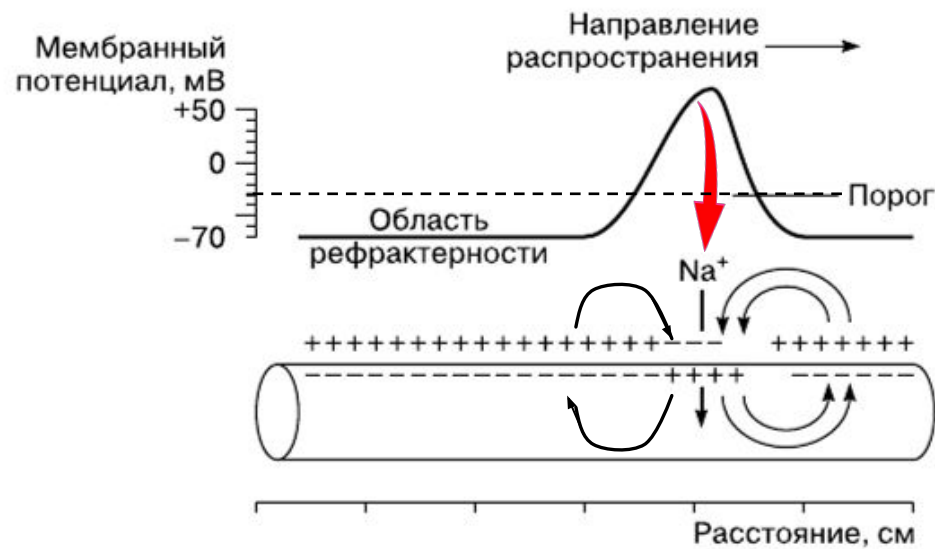


S - критический уровень деполяризации - величина деполяризации, необходимая данному нейрону для достижения **порога** ПД



Распространение ПД по *безмиелиновому* нервному отростку

24



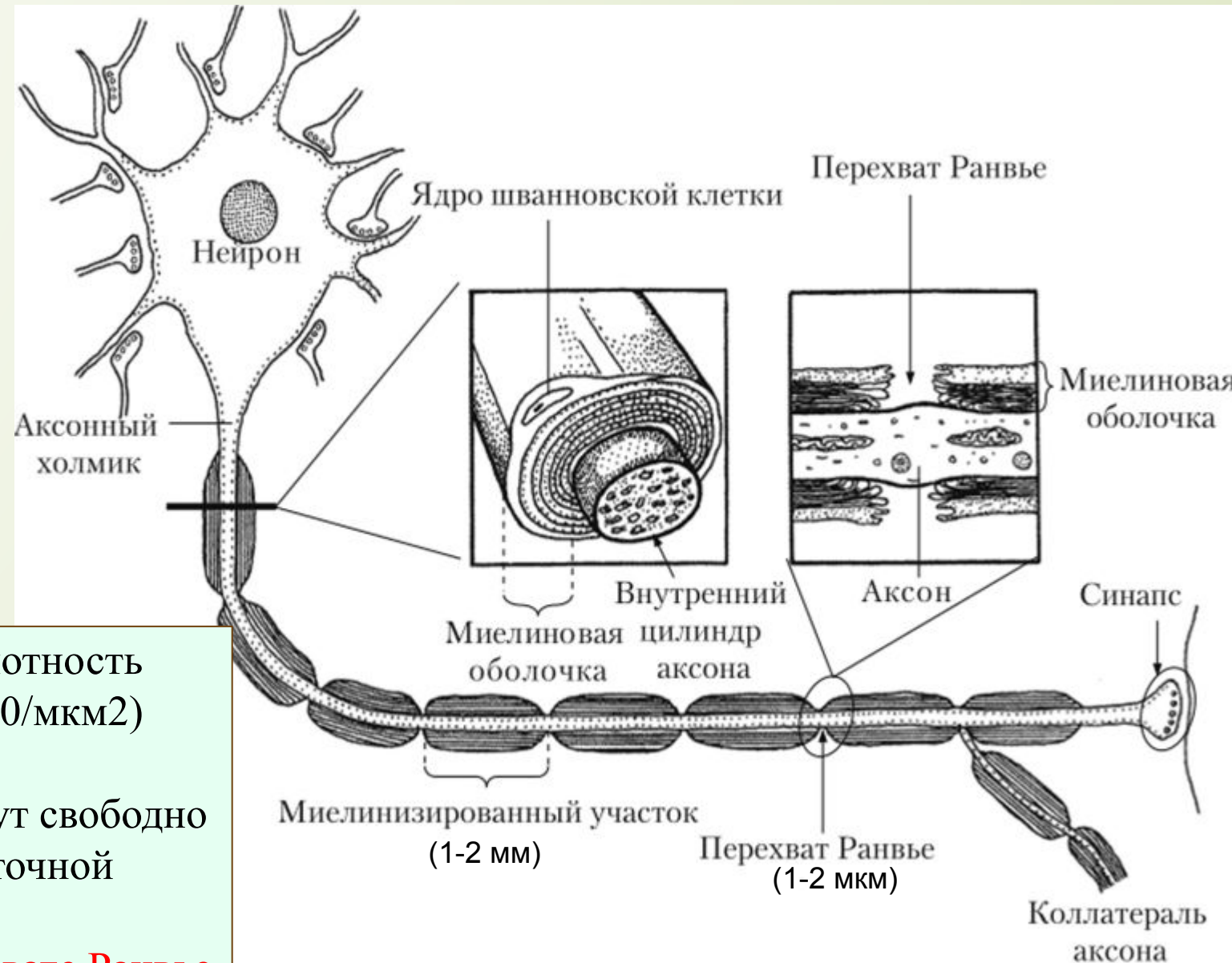
- ✓ входящий ток Na⁺ (первая фаза ПД) вызывает *электротоническое* смещение ионов Na⁺ с соседних (невозбужденных) участков мембраны → на этих участках возникает *деполяризация* → при *достижении порога* ПД здесь открываются потенциал-зависимые Na⁺-каналы → *генерация* ПД на следующем участке мембраны
- ✓ деполяризация охватывает *все* окружающие участки мембраны, но ПД распространяется *в одну сторону*, т.к. предыдущий участок мембраны находится в состоянии *рефрактерности*

Миелинизированный нервный отросток

25

- ✓ на участке мембраны отростка под **миелиновой оболочкой** потенциал-зависимые Na^+ -каналы отсутствуют
- ✓ **миелиновая оболочка** обладает высоким электрическим сопротивлением (хорошими изоляционными свойствами) → она не пропускает ионы к мембране отростка и от нее
- на **миелинизированном** участке мембраны **невозможна** генерация ПД

- ✓ в мембране **перехвата Ранвье** высокая плотность потенциал-зависимых Na^+ -каналов (до 12000/мкм²)
- ✓ в **перехвате Ранвье** происходит свободно перемещение (диффузия) ионов - ионы могут свободно диффундировать через мембрану из внеклеточной жидкости в аксоплазму и обратно
- генерация ПД **возможна только** в **перехвате Ранвье**



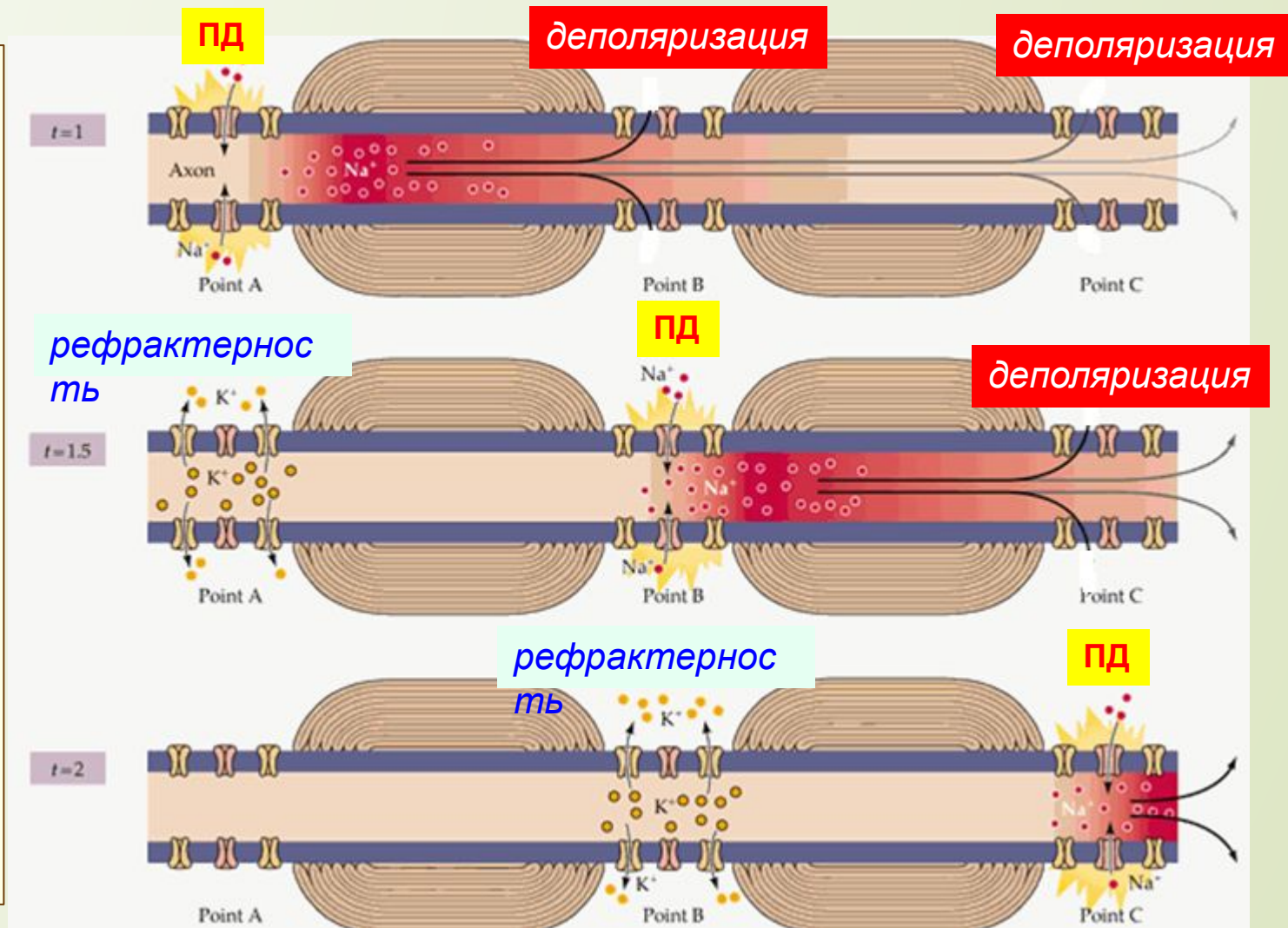
Распространение ПД по *миелинизированному* нервному отростку

26

✓ генерация ПД в одном перехвате Ранвье
→ возникает разность потенциалов между возбужденным и соседним невозбужденным перехватами Ранвье → между этими перехватами возникают *локальные токи ионов* (в аксоплазме)

□ *деполяризация* мембраны соседнего перехвата Ранвье → при *достижении порога* → *генерация ПД* в соседнем перехвате Ранвье

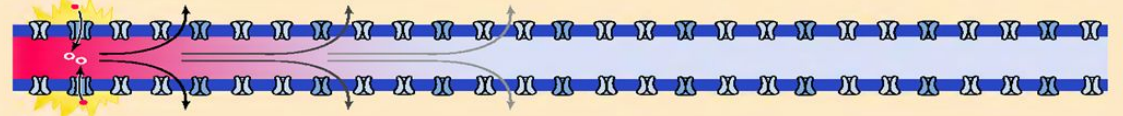
□ *сальтаторное* (скачкообразное) *распространение* ПД - ПД возникает только в перехватах Ранвье, «перескакивая» через миелинизированные участки нервного отростка



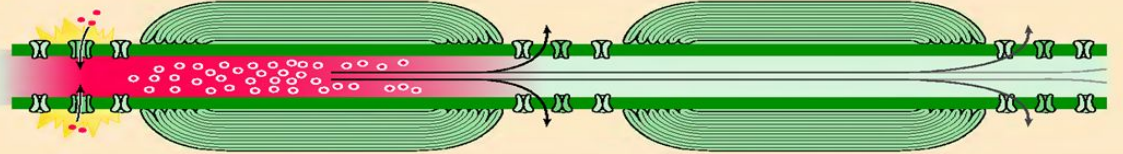
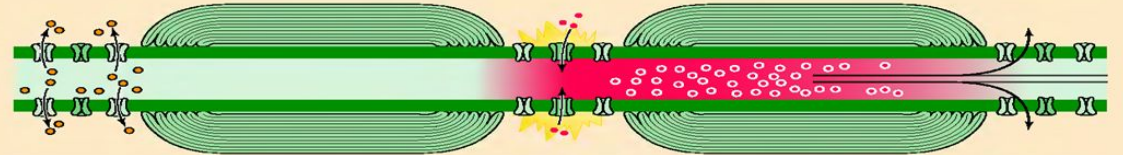
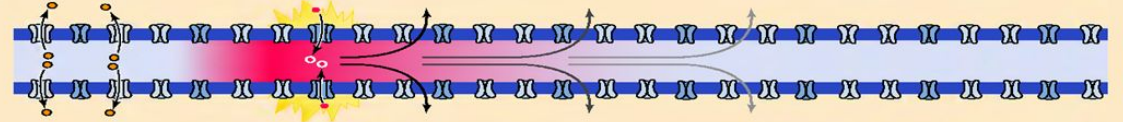
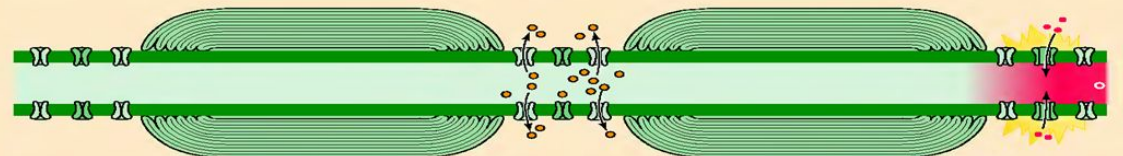
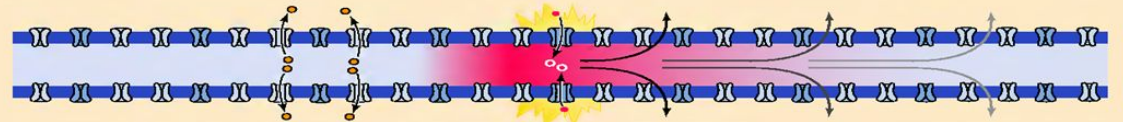
Ускорение проведения ПД
по *миелинизированному*
нервному отростку

 $t = 1$

Unmyelinated axon



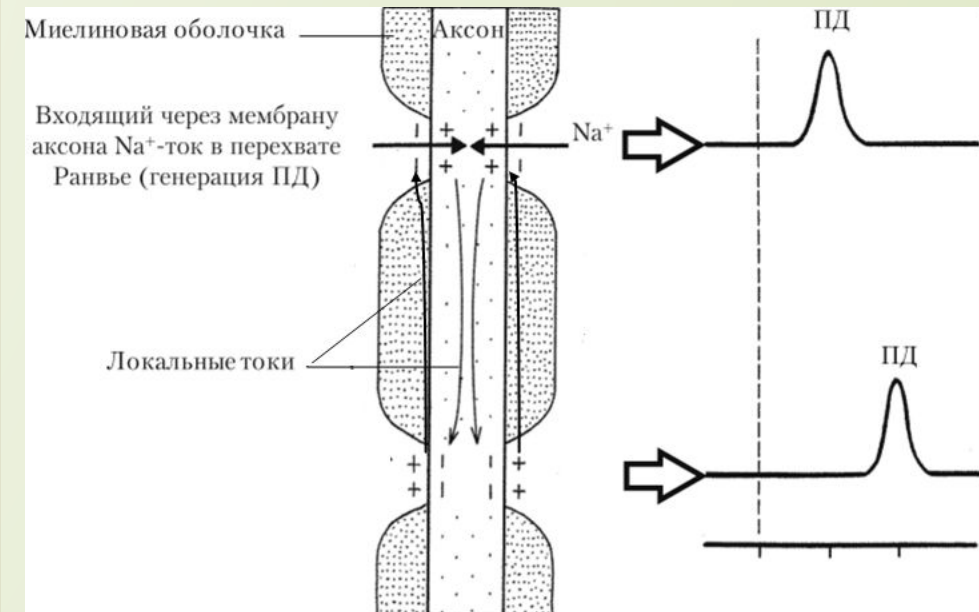
Myelinated axon

 $t = 2$  $t = 3$ 

Преимущества распространения ПД по *миелинизированному* нервному отростку

28

- ✓ механизм возникновения *локальных токов ионов* между соседними перехватами Ранвье *электротонический*
- ✓ сила и скорость *локальных токов* столь высоки, что они распространяются не только к соседнему, *но и к следующим* (одному-двум) перехватам Ранвье
- **надежность** проведения ПД – ПД будет распространяться по волокну, несмотря на повреждение одного-двух перехватов Ранвье
- сальтаторный механизм распространения обеспечивает **ускорение проведения** ПД по миелинизированному отростку в 5-50 раз



- ✓ сальтаторный механизм распространения ПД обеспечивает **экономия энергии** - снижаются затраты энергии АТФ, необходимые для работы ионных насосов, обеспечивающих восстановление разности концентраций ионов натрия и калия после проведения серии нервных импульсов

Закономерности распространения ПД по нервному отростку

- ✓ **генерация** ПД происходит лишь в тех участках мембраны нейрона, где находятся потенциал зависимые ионные каналы: аксонный холмик → аксон (дендриты биполярных и псевдоуниполярных нейронов)
- ✓ **одностороннее** распространение ПД - от места возникновения → к участку мембраны, на котором еще не было генерации ПД, т.к. предыдущий (ранее сгенерировавший ПД) участок мембраны находится в состоянии **рефрактерности**
- ✓ ПД распространяется по нервным волокнам **без угасания (затухания)** - амплитуда ПД одинакова на любом расстоянии от места его возникновения (закон «все или ничего»);
- ✓ **расстояние**, на которое распространяется ПД, ограничено только длиной нервного волокна;
- ✓ **распространение** ПД - **активный** процесс, т.к. он сопровождается:
 - изменением состояния ионных каналов мембраны отростка
 - расходом энергии АТФ, необходимой для восстановления трансмембранного баланса ионов;
- ✓ ПД распространяется по каждому нервному отростку **изолированно** - не переходит с одного отростка на другой (соседний отросток);
- ✓ **проведение** возбуждения по нервному отростку **возможно** лишь в том случае, если **сохранена** его анатомическая и физиологическая **целостность** → надежность проведения сигнала у миелинизированных нервных волокон выше, чем у немиелинизированных

Блокаторы ПОТЕНЦИАЛЗАВИСИМЫХ Na⁺каналов

