

**ЭЛЕКТРИЧЕСКОЕ ПОЛЕ КЛЕТКИ
МЕМБРАННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ
ПОКОЯ. ПОТЕНЦИАЛ
ДЕЙСТВИЯ И ЕГО
РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПО
НЕРВНОМУ ВОЛОКНУ.**



РОЛЬ БИОЭЛЕКТРИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ

Как ни удивительны электрические явления в неорганическом веществе, несравненно удивительнее электрические явления в биосистемах. Майкл Фарадей

Биоэлектрические процессы являются основным фактором, обеспечивающим согласованное функционирование всех клеток, тканей, органов, систем и организма в целом.

- 1. Каждая клетка обладает мембранным потенциалом покоя, который является следствием её неравновесного состояния, важной составляющей жизнедеятельности клетки и основой возникновения потенциалов действия в возбудимых тканях.**
- 2. В нервной системе с помощью потенциалов действия (ПД) передаётся информация от нейрона к нейрону;**
- 3. Нервная система управляет деятельностью всех органов с помощью ПД;**
- 4. Мышечные органы (скелетные мышцы, внутренние гладкомышечные органы, сердце) осуществляют сокращения только после распространения ПД по их мембране.**

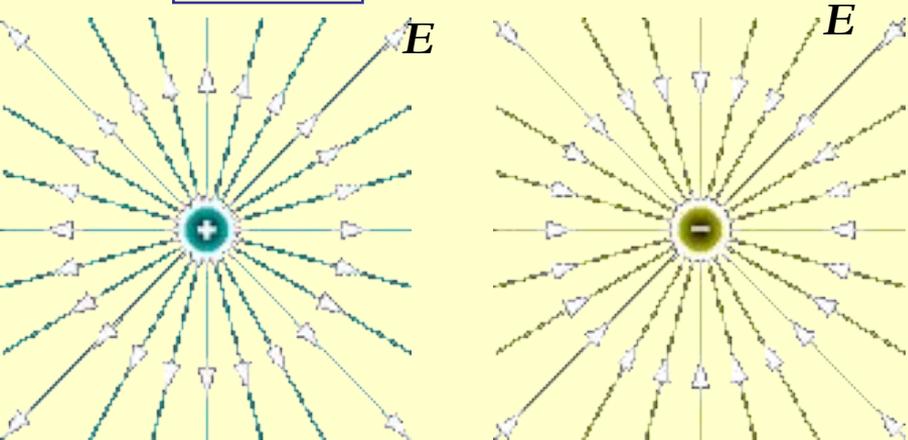
ЭЛЕКТРИЧЕСКОЕ ПОЛЕ И ЕГО ХАРАКТЕРИСТИКИ

ЭЛЕКТРИЧЕСКОЕ ПОЛЕ – это особый вид материи, посредством которой осуществляется силовое взаимодействие между заряженными частицами или телами. Они также являются источником электрического поля.

Силовой характеристикой электрического поля является **НАПРЯЖЁННОСТЬ** (E) – векторная величина, равная отношению силы, действующей в данной точке поля на точечный заряд, к величине этого заряда

$$E = \frac{F}{q}$$

$$B / m$$



Энергетической характеристикой электрического поля является **ПОТЕНЦИАЛ** (φ) – скалярная величина, равная работе по перемещению положительного электрического заряда в 1 Кл в электрическом поле в бесконечность.

$$\varphi_1 - \varphi_2 = \frac{A}{q}$$

$$\varphi = \frac{Q}{4\pi\epsilon\epsilon_0 r}$$

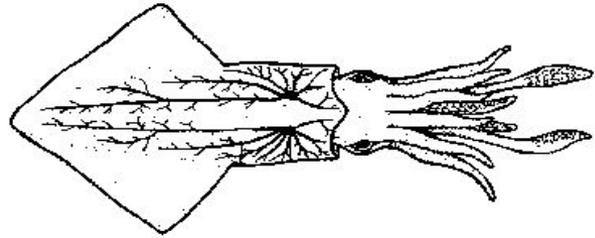
$\epsilon_0 \approx 8,84 \cdot 10^{-12} \text{Ф/м}$ – электрическая постоянная,
 ϵ – диэлектрическая проницаемость среды.

Потенциал электрического поля (точнее разность потенциалов) можно измерить!

Напряжённость поля вычисляют как отрицательный градиент электрического потенциала.

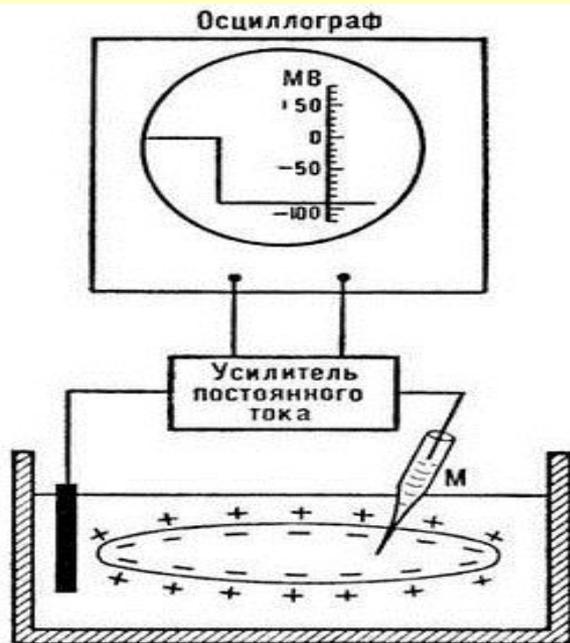
МЕМБРАННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ

- это разность потенциалов между внутренней и наружной сторонами плазматической мембраны.

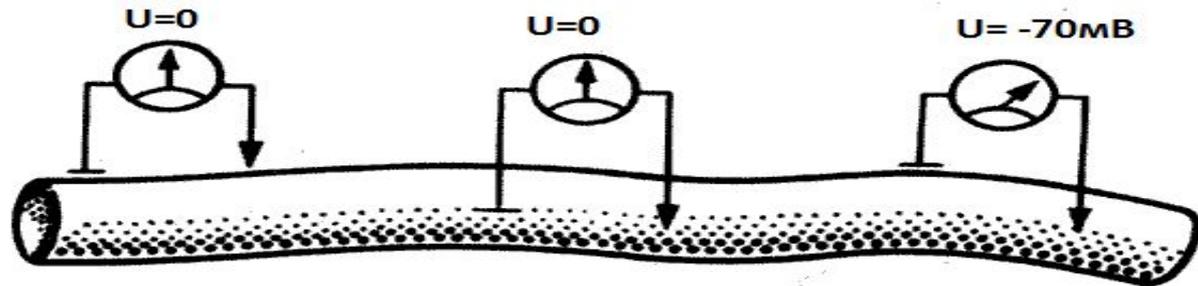


Впервые мембранный потенциал зарегистрировали Ходжкин и Хаксли (1939) на гигантском аксоне кальмара (1мм в диаметре) с помощью стеклянного электрода.

Сейчас мембранный потенциал регистрируют от любой клетки с помощью микроэлектродов, которые представляют собой микропипетку (диаметр кончика менее 1 мкм), изготовленную из стекла и заполненную раствором электролита (3М раствор калий хлорида).



Микроэлектрод погружают внутрь клетки, осторожно прокалывая мембрану. Второй электрод – размещают во внеклеточной жидкости. Через усилитель электроды соединяют с регистрирующим устройством (милливольтметром или осциллографом).



МЕМБРАННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ПОКОЯ И ЕГО ИОННЫЕ МЕХАНИЗМЫ

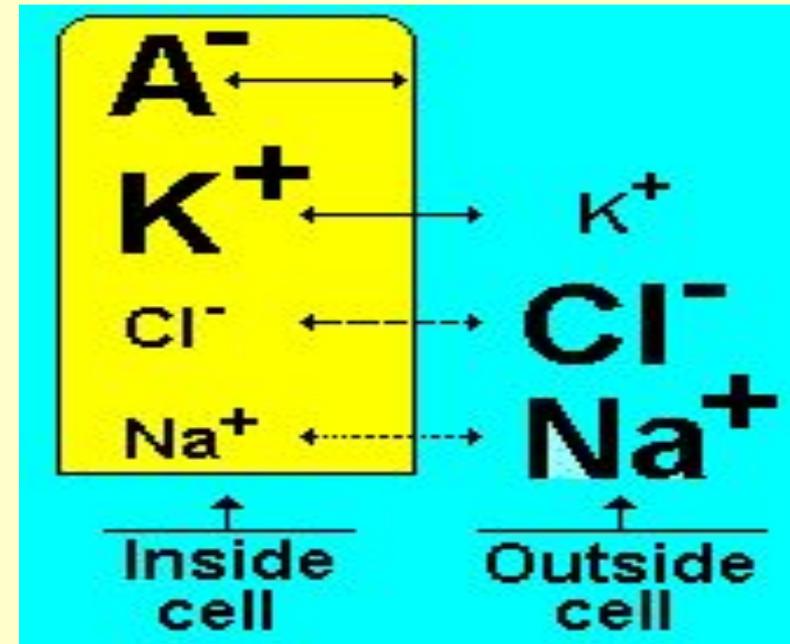
В покое мембранный потенциал клеток отрицательный. В нервной клетке его величина составляет около -70мВ. Благодаря тому, что клетка имеет МП, говорят, что мембрана электрически поляризована.

Деполаризация – состояние мембраны, при котором МП смещается в положительную сторону (МП по модулю становится меньшим).

Гиперполяризация – состояние мембраны, при котором МП смещается в отрицательную сторону, то есть увеличивается по модулю.

ПРИЧИНЫ МЕМБРАННОГО ПОТЕНЦИАЛА ПОКОЯ:

1. Неодинаковая концентрация различных ионов внутри и снаружи клетки. Внутри клетки много катионов калия и мало натрия, тогда как снаружи наоборот - много катионов натрия и мало калия. Такое распределение ионов создаётся работой натрий-калиевого насоса. В результате – имеются градиенты концентрации обоих катионов: калий стремится покинуть клетку, а натрий – попасть в неё.



Заряд катионов калия внутри клетки компенсируют органические анионы, для которых мембрана непроницаема, заряд натрия снаружи компенсируют хлор.

ПРИЧИНЫ МЕМБРАННОГО ПОТЕНЦИАЛА ПОКОЯ:

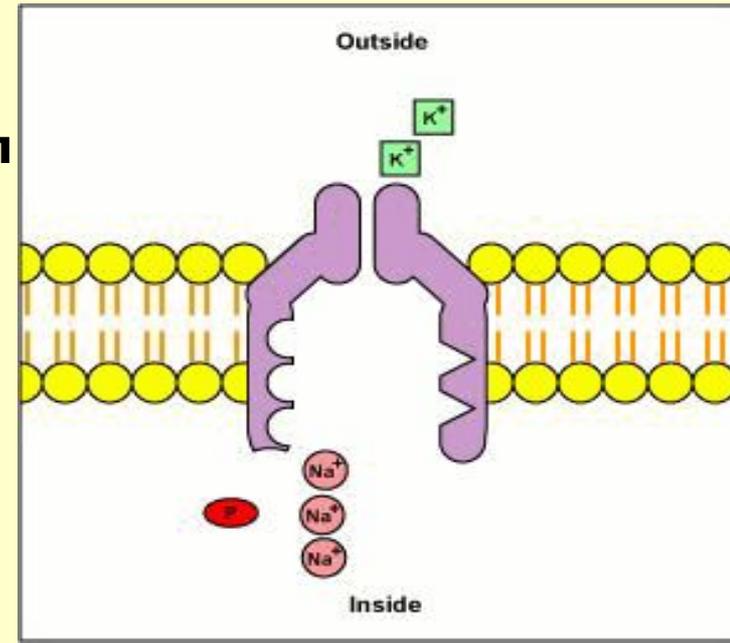
2. Неодинаковая проницаемость мембраны для различных ионов.

В покое мембрана нервного волокна проницаема для ионов калия, но мало проницаема для других ионов. Поэтому в покое постоянно происходит диффузия ионов калия изнутри клетки наружу. Концентрация ионов калия практически не меняется. Но электрический потенциал внутри клетки оказывается сниженным по отношению к электрическому потенциалу наружной среды, а мембранный потенциал покоя имеет отрицательное значение.

$$P_{K^+} : P_{Na^+} : P_{Cl^-} = 1 : 0,04 : 0,14$$

3. Электрогенность натрий-калиевого насоса

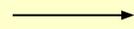
Натрий-калиевый насос выводит за один цикл 3 иона натрия из клетки, а вводит только два иона калия. Т.е. за один цикл на 3 выведенных положительных иона приходится 2 введенных положительных иона. На долю этого механизма приходится около 10% мембранного потенциала покоя



УРАВНЕНИЕ НЕРНСТА

Позволяет рассчитать потенциал **электрохимического равновесия иона** – разность потенциалов, которая уравнивает диффузию ионов по градиенту концентрации. В таком случае условием равновесия будет:

Электрохимический потенциал иона внутри клетки



$$\mu_i = \mu_o$$



Электрохимический потенциал иона снаружи клетки

$$\cancel{\mu_{cm}} + R \cdot T \cdot \ln C_i + F \cdot z \cdot \varphi_i = \cancel{\mu_{cm}} + R \cdot T \cdot \ln C_o + F \cdot z \cdot \varphi_o$$

$$F \cdot z \cdot \varphi_i - F \cdot z \cdot \varphi_o = R \cdot T \cdot \ln C_o - R \cdot T \cdot \ln C_i$$

$$\varphi_i - \varphi_o = \Delta\varphi = \frac{R \cdot T}{F \cdot z} \cdot \ln \frac{C_o}{C_i} = -\frac{R \cdot T}{F \cdot z} \cdot \ln \frac{C_i}{C_o}$$

Применительно к электрическим процессам в мембране необходимо принять, что мембрана проницаема только для одного вида ионов.

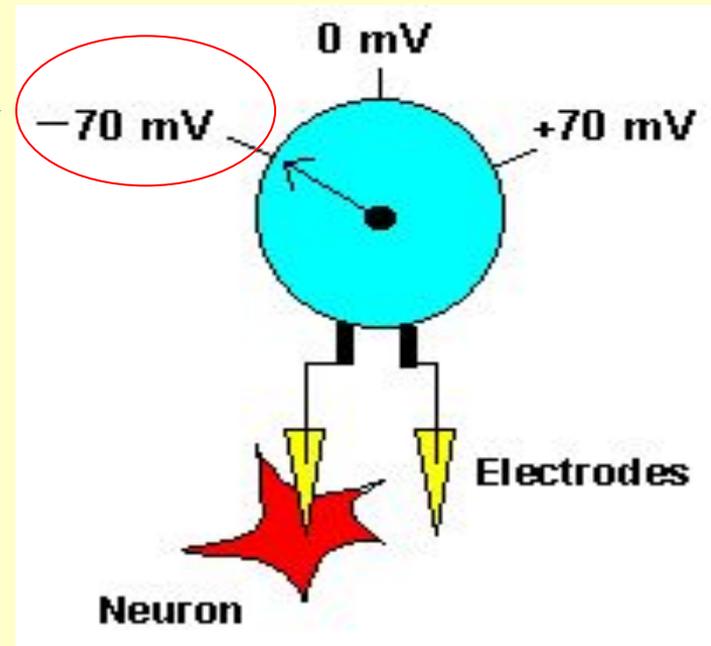
УРАВНЕНИЕ НЕРНСТА

Если измерить концентрации ионов калия, натрия и хлора внутри и снаружи клетки и подставить эти концентрации в уравнение Нернста можно рассчитать потенциалы электрохимического равновесия ионов:

$$\Delta\varphi = -\frac{R \cdot T}{F \cdot z} \cdot \ln \frac{[K^+]_i}{[K^+]_o} \approx -75 \text{ мВ}$$

$$\Delta\varphi = -\frac{R \cdot T}{F \cdot z} \cdot \ln \frac{[Na^+]_i}{[Na^+]_o} \approx +45 \text{ мВ}$$

$$\Delta\varphi = -\frac{R \cdot T}{F \cdot z} \cdot \ln \frac{[Cl^-]_o}{[Cl^-]_i} \approx -40 \text{ мВ}$$



Сравнение потенциалов электрохимического равновесия различных ионов со значением мембранного потенциала покоя, измеренного с помощью милливольтметра, показывает, что к его величине наиболее близок потенциал электрохимического равновесия ионов калия. Это доказывает, что **диффузия ионов калия изнутри клетки наружу – основная причина мембранного потенциала покоя.**

УРАВНЕНИЕ ГОЛЬДМАНА-ХОДЖКИНА

Рассчитанный по уравнению Нернста для ионов калия мембранный потенциал покоя сдвинут в отрицательную сторону по отношению к реальной (измеряемой) величине. Это связано с тем, что мембрана также немного проницаема в покое для ионов натрия и хлора.

Более точный расчёт мембранного потенциала покоя возможен на основе **уравнения Гольдмана-Ходжкина**, в котором учтены концентрации всех ионов, способных диффундировать через мембрану, и её проницаемость для различных ионов.

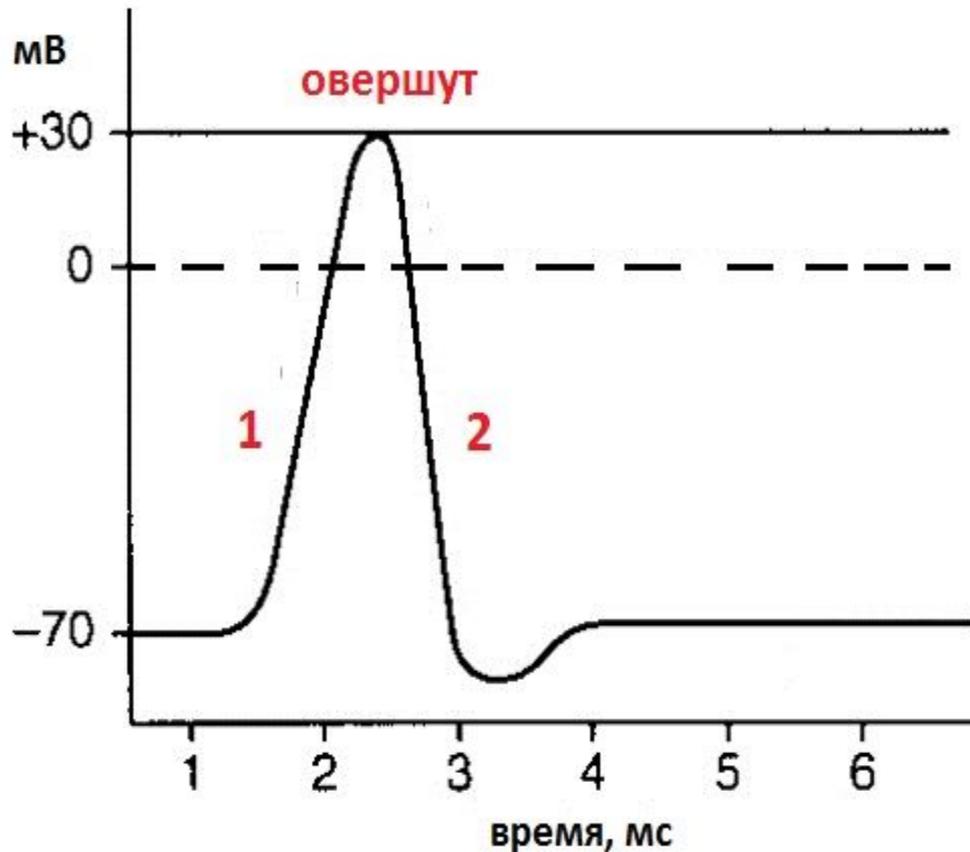
$$\Delta\varphi = -\frac{R \cdot T}{F \cdot z} \cdot \ln \frac{p_K \cdot [K^+]_i + p_{Na} \cdot [Na^+]_i + p_{Cl} \cdot [Cl^-]_o}{p_K \cdot [K^+]_o + p_{Na} \cdot [Na^+]_o + p_{Cl} \cdot [Cl^-]_i} \approx -70 \text{ мВ}$$

Таким образом, мембранный потенциал покоя может быть рассчитан:

1. на основе отношения концентраций калия внутри и снаружи клетки с помощью уравнения Нернста для ионов калия (приблизительно),
2. На основе отношения концентраций всех потенциалобразующих ионов и проницаемостей в покое для них мембраны по уравнению Гольдмана-Ходжкина (более точно)

ПОТЕНЦИАЛ ДЕЙСТВИЯ

- быстрое колебание величины мембранного потенциала от уровня потенциала покоя. (Синонимы – «нервный импульс», «распространяющееся возбуждение», «деполяризация», «спайк»).



Амплитуда ПД нервного волокна составляет около 100 мВ.

Длительность ПД нервного волокна составляет около 1-2 мс.

1 фаза – деполяризация – отклонение мембранного потенциала в положительную сторону

2 фаза – реполяризация – возврат мембранного потенциала к уровню потенциала покоя

Возникновение потенциала действия связано с резким увеличением проницаемости мембраны для ионов натрия, которое возникает по действием электрического или иного раздражения нервного волокна.

ИОННЫЕ МЕХАНИЗМЫ ПОТЕНЦИАЛА ДЕЙСТВИЯ

При возбуждении
нервного волокна

$$P_{K^+} : P_{Na^+} : P_{Cl^-} = 1 : 20 : 0,14$$

Таким образом, проницаемость мембраны для ионов натрия возрастает в 500 раз по сравнению с уровнем покоя, что приводит к её деполяризации

Процесс поступления натрия в клетку и деполяризации мембраны носит **регенеративный**, то есть сам себя поддерживающий характер.

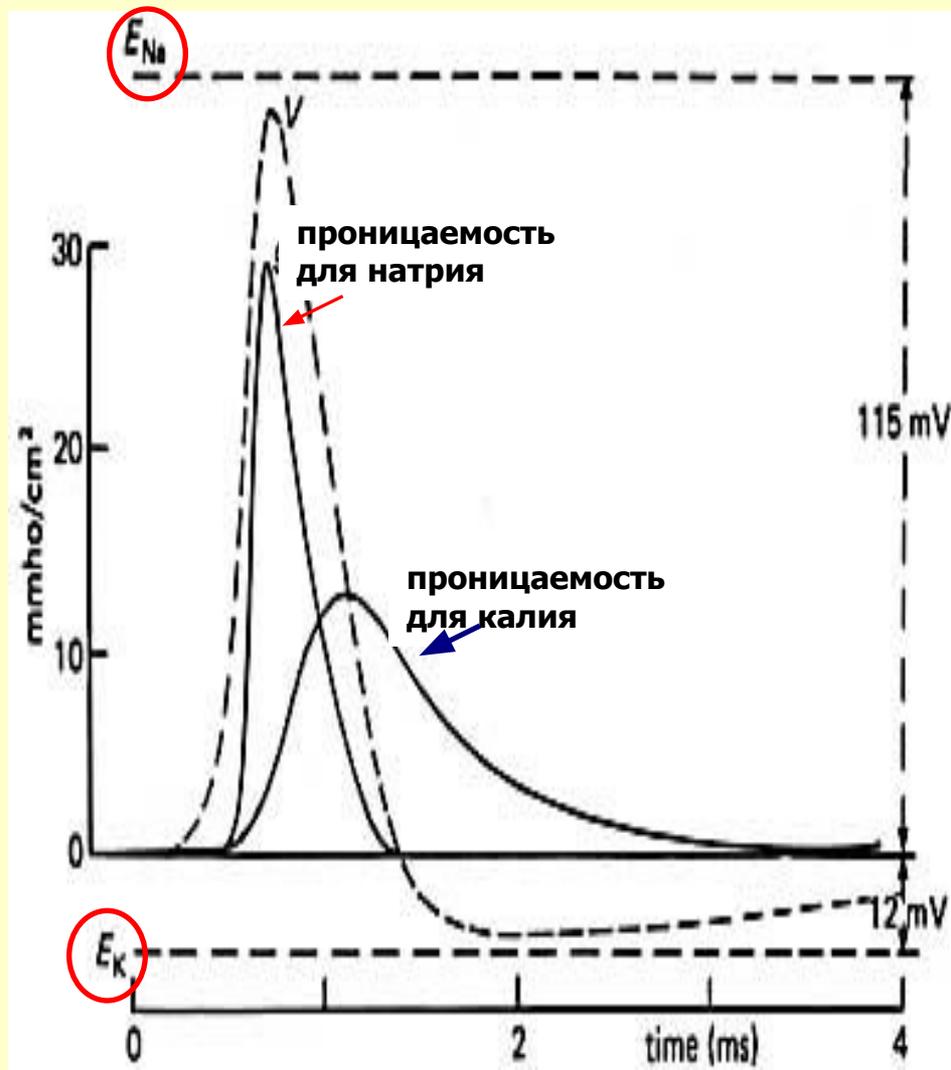
Открытие
натриевых
каналов

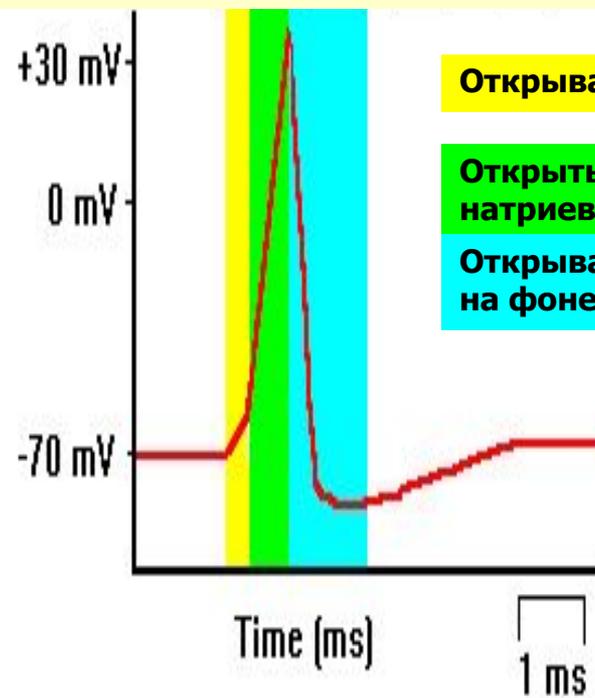
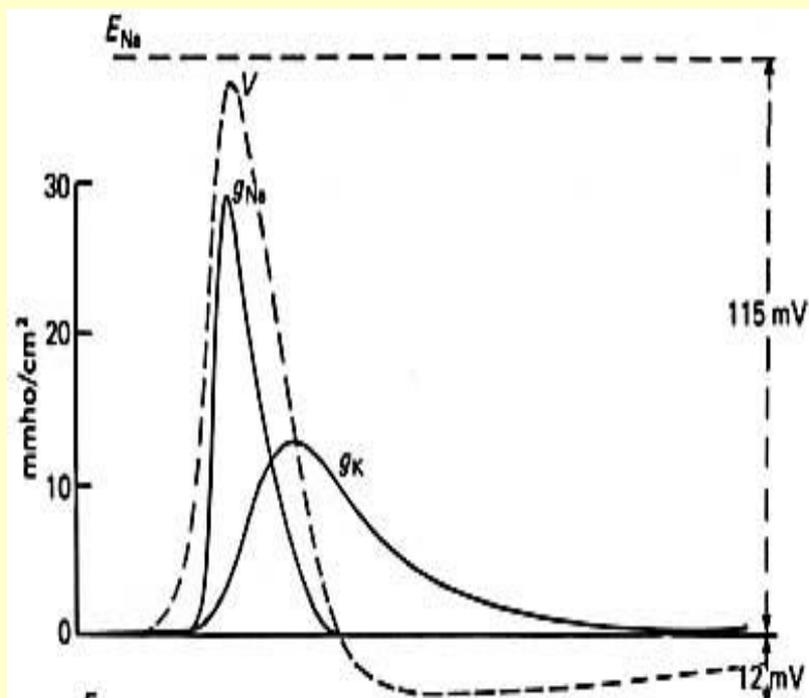
Вход
натрия
в клетку

Деполяризация

Инактивация натриевых каналов
(при определённом уровне
деполяризации)

Реполаризация мембраны имеет 2 причины: 1. инактивация натриевых каналов 2. увеличение проницаемости мембраны для ионов калия

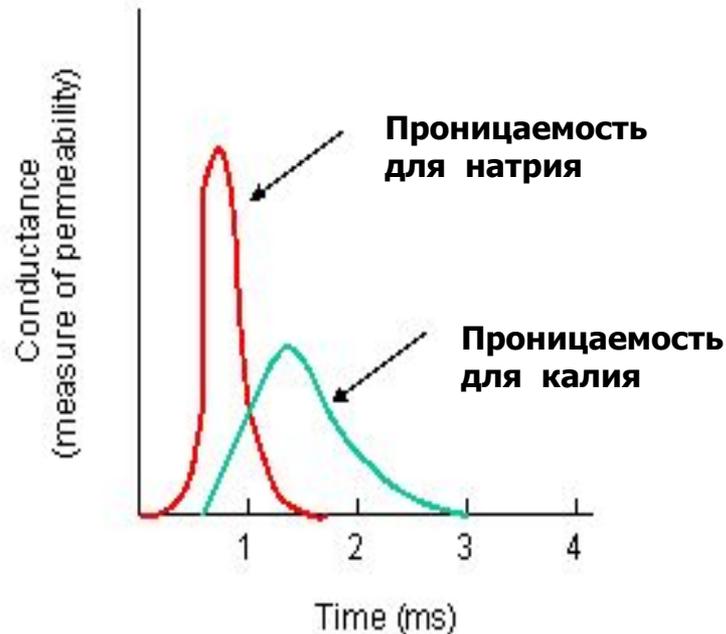




Открываются натриевые каналы

Открыты большинство натриевых каналов

Открываются калиевые каналы на фоне инактивации натриевых



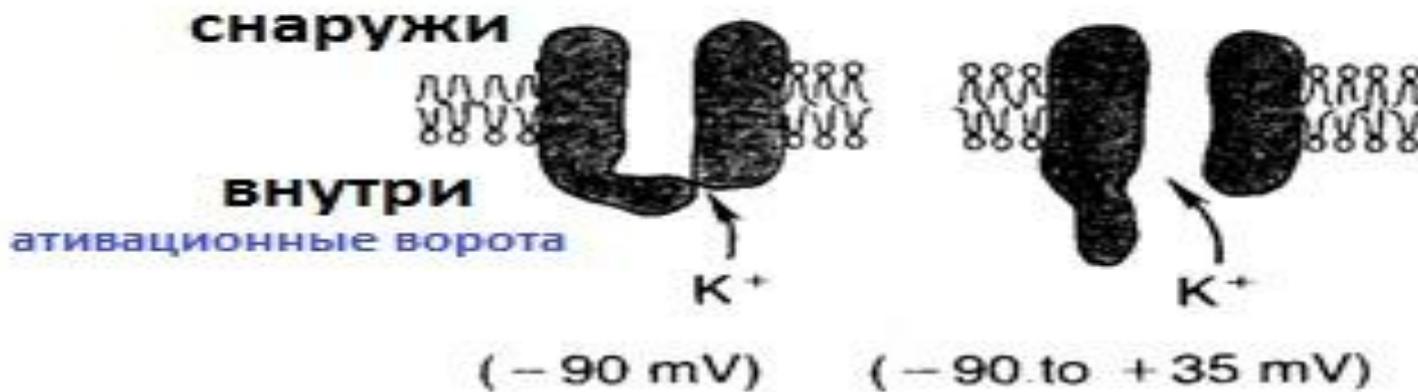
Каждый канал имеет **вольт-амперную характеристику** – зависимость протекающего через них электрического тока от величины мембранного потенциала. У **натриевых и калиевых каналов она различна.**

2 различие – наличие у натриевых каналов инактивационных ворот и, таким образом, инактивированного состояния.

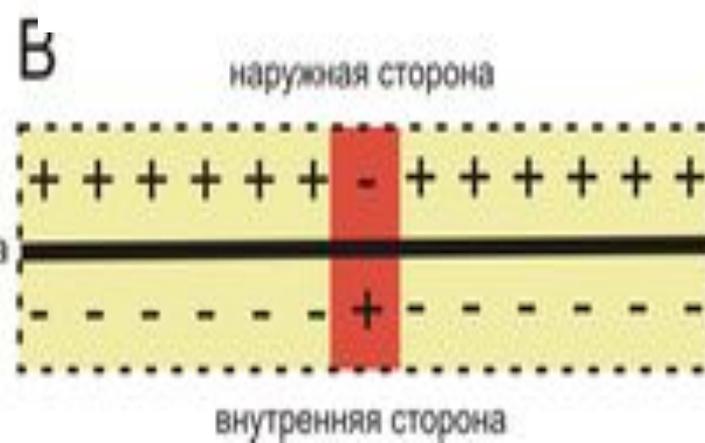
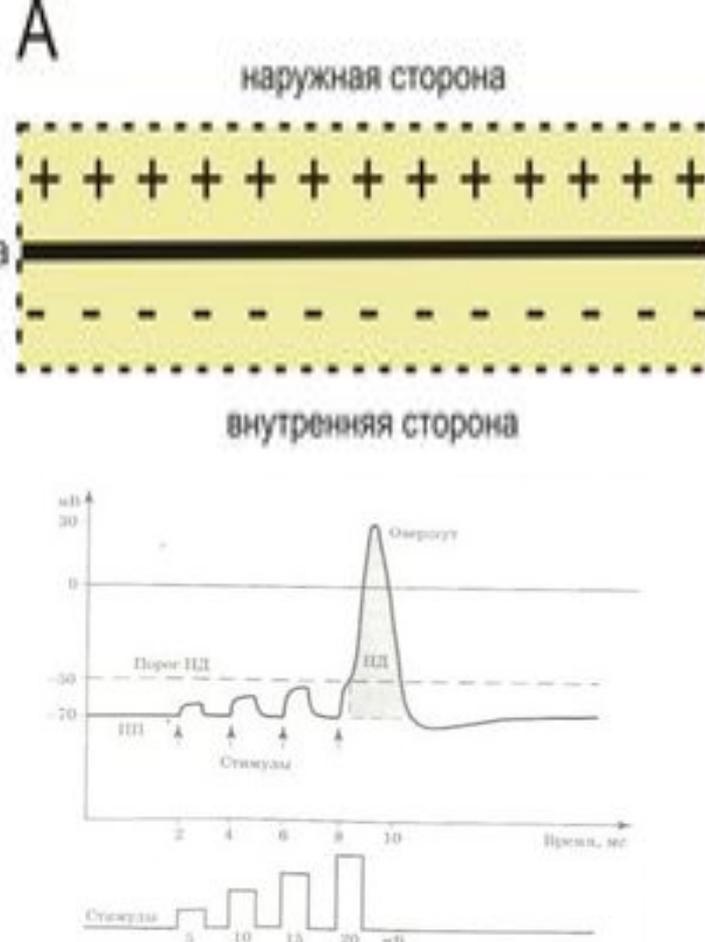
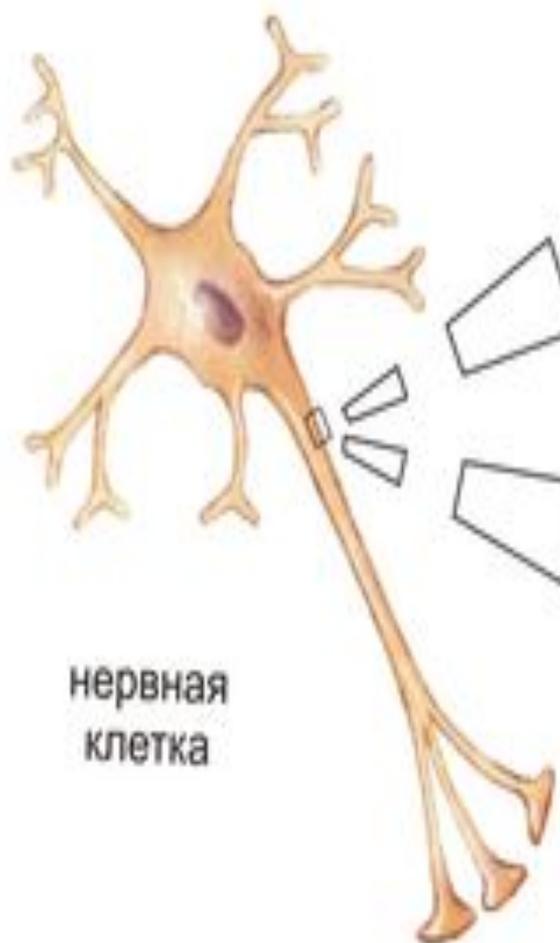
ДИНАМИКА СОСТОЯНИЯ НАТРИЕВЫХ И КАЛИЕВЫХ КАНАЛОВ МЕМБРАНЫ ВО ВРЕМЯ ПОТЕНЦИАЛА ДЕЙСТВИЯ



калиевый канал

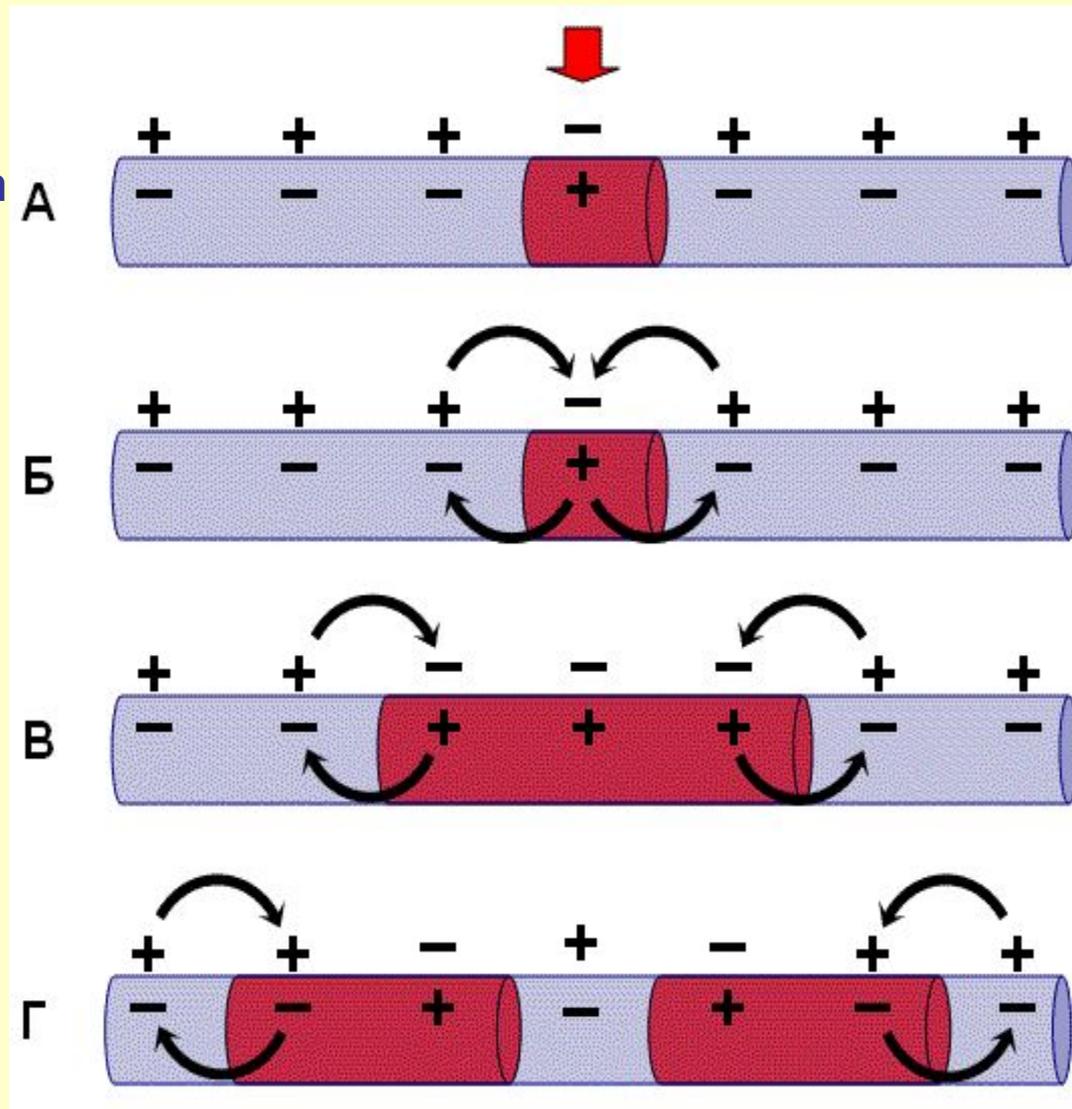


Возбуждение нервного волокна



ЗАКОНЫ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ВОЗБУЖДЕНИЯ ПО НЕРВНОМУ ВОЛОКНУ

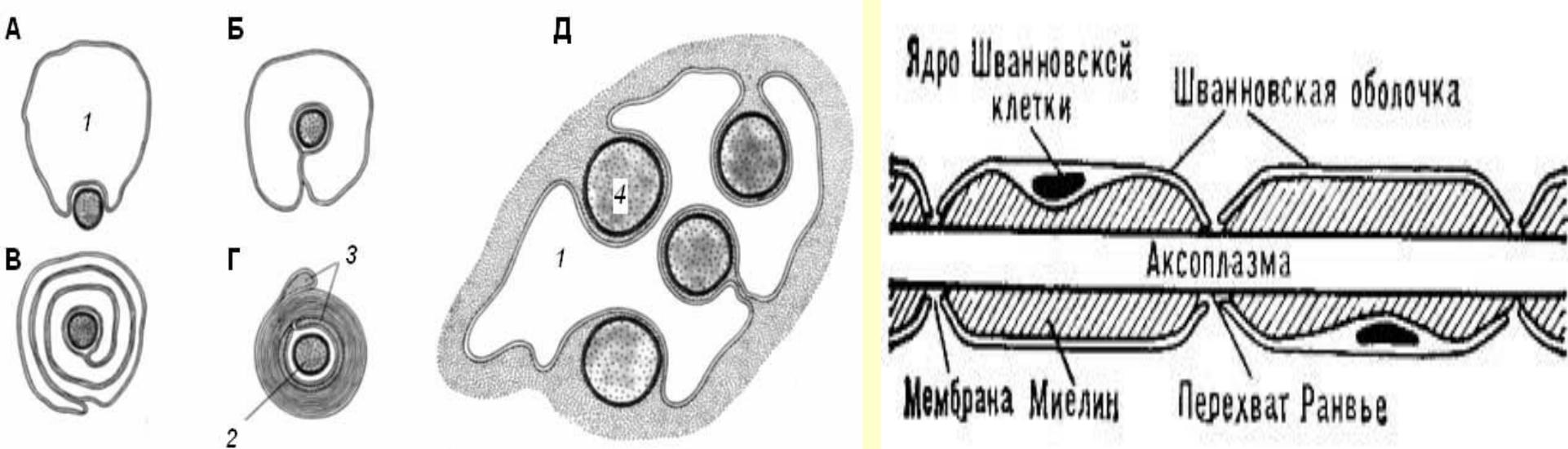
1. Закон непрерывного и бездекрементного распространения потенциала действия по нервному волокну, обладающему анатомической и физиологической целостностью.
2. Закон двустороннего, но не обратного распространения ПД по нервному волокну.
3. Закон изолированного проведения ПД по нервным волокнам в составе нерва, состоящего из множества нервных волокон.



Проведение по немиелинизированному (синоним – «безмякотное») волокну «от точке к точке». Стрелочки – направления местных токов (от «+» к «-»)

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПД ПО НЕРВНОМУ ВОЛОКНУ

1. Миелинизированное волокно покрыто миелином – жироподобным веществом, образованным мембранами шванновских клеток (на периферии) или олигодендроцитов (в головном мозге). Покрытие **несплошное**: непокрытые участки – перехваты Ранвье (длина около 1 мкм) чередуются с покрытыми миелином межперехватными участками (длиной 0,2-2 мм в зависимости от толщины волокна).



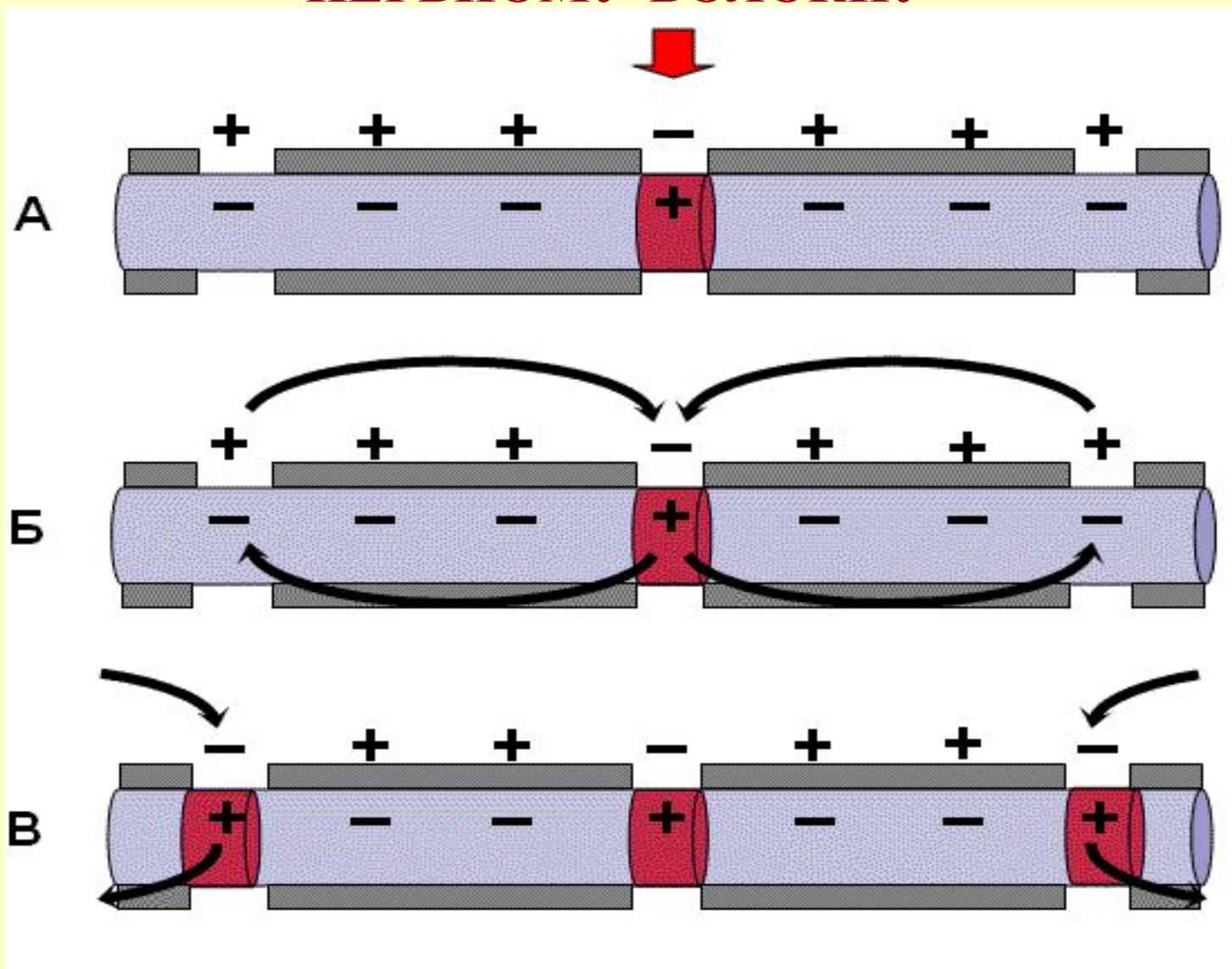
2. Миелин – хороший электрический изолятор.

ПД (нервный импульс) возникает только в перехватах Ранвье, между которыми возникают местные электрические токи.

Таким образом возникает «Сальтаторное» проведение ПД (скачками)

Перехваты Ранвье имеют большую плотность ионных каналов, малое электрическое сопротивление. Под миелиновой оболочкой почти нет каналов.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПД ПО МИЕЛИНИЗИРОВАННОМУ НЕРВНОМУ ВОЛОКНУ



По миелинизированным волокнам ПД распространяется быстрее, чем по немиелинизированным (т.к. по миелинизированным - скачками).

СКОРОСТЬ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ПД ПО НЕРВНОМУ ВОЛОКНУ

В пределах каждой группы – чем толще волокно, тем быстрее распространяется импульс.

В **безмиелиновых** волокнах это связано с соотношением электропроводностей мембраны и аксоплазмы. Скорость проведения ПД пропорциональна корню из диаметра волокна. В связи с этим возникли гигантские нервные волокна (как у кальмара). (1 мкм – 2 м/с, 1 мм – 20 м/с).

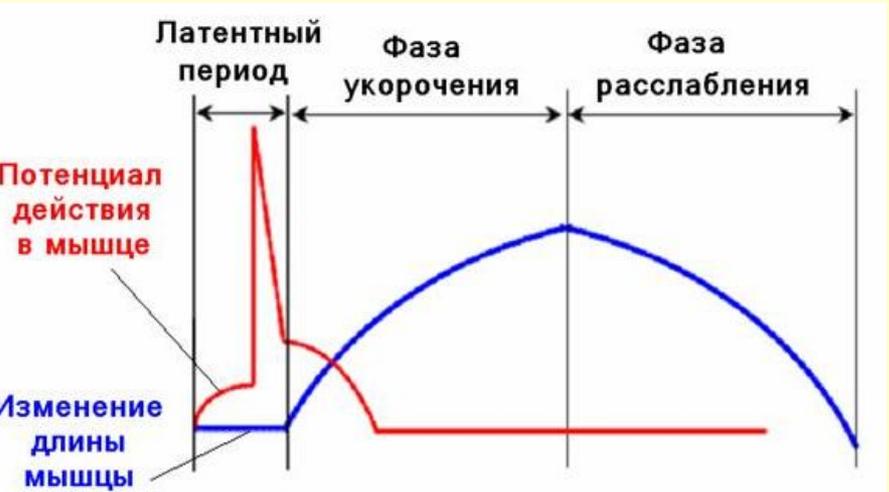
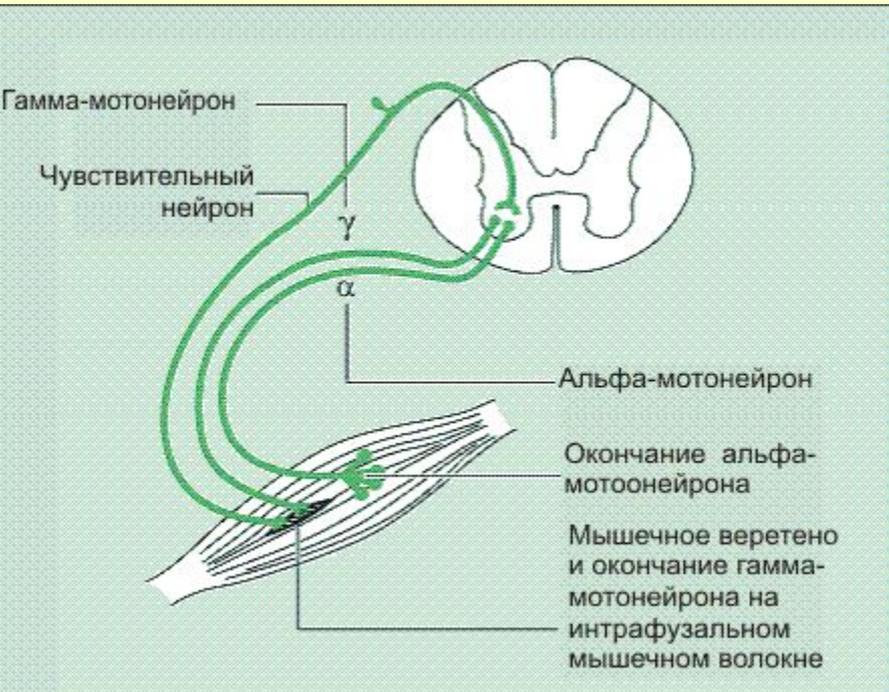
В **миелиновых** волокнах – чем толще волокно, тем длиннее межперехватный участок. Его ПД «перепрыгивает» за одно и то же время (0,07 мс), независимо от длины покрытого миелином участка. Скорость распространения пропорциональна диаметру волокна, т.е. для увеличения скорости нет необходимости слишком сильно наращивать диаметр. (20 мкм – 120 м/с)

Наибольшая скорость проведения ПД характерна для **толстых миелинизированных волокон** (тип А, по Эрлангеру и Гассеру).

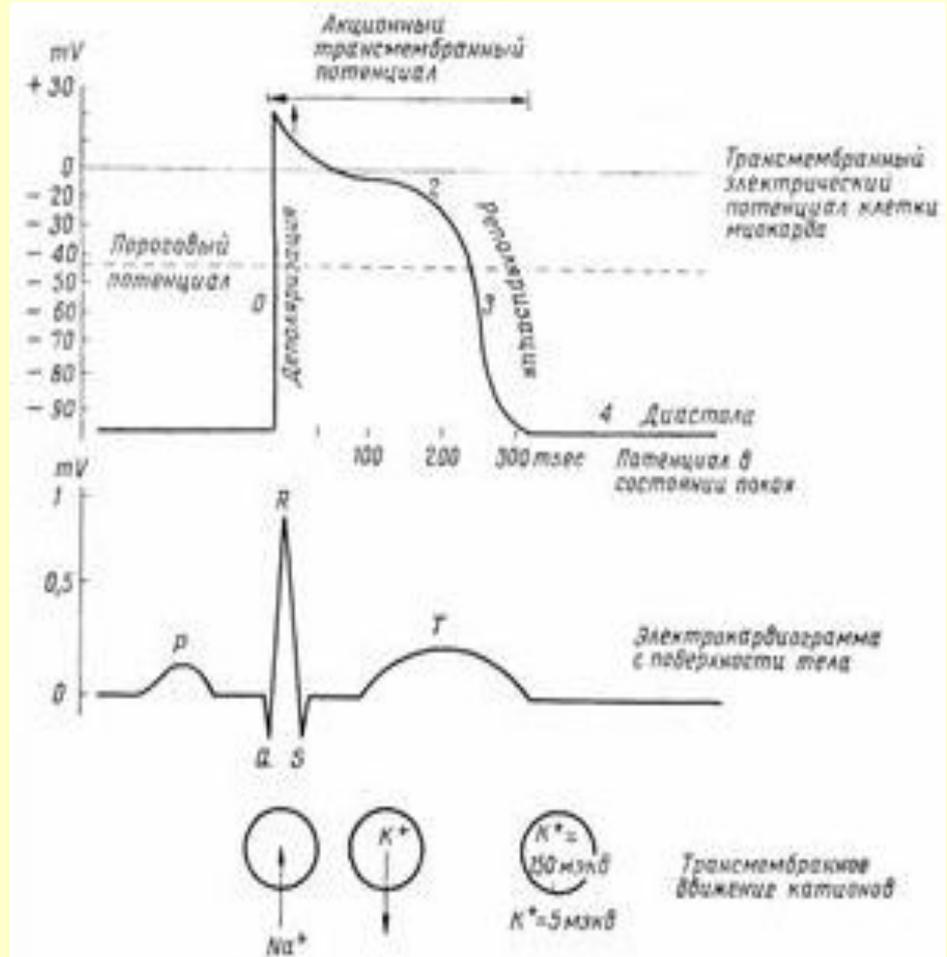
Наименьшая скорость проведения ПД – для **тонких немиелинизированных волокон** (тип С).

Группы волокон	Диаметр (мкм)	Относит. порог электр. раздраж.	Длительность пика (П/И) (мс)	Скорость проведения (м/с)
A α	13–22	1,0	0,4	70–120
A β	8–13			40–70
A γ	4–8			15–40
A δ	1–4			5–15
B	1–3	11,7	1,2	3–14
C	0,5–1,0	100,0	2,0	0,5–2

Возникновение ПД в нервной системе служит для инициации мышечных сокращений



Возникновение ПД в сердце вызывает его сокращения, а также появление электрического поля, связанного с циклом возбуждения в сердце. Его регистрацию проводят в ходе электрокардиографии.



СПАСИБО ЗА ВНИМАНИЕ!