

**3. Возбудимые ткани.  
Природа мембранных  
потенциалов.**

# 1. Возбудимые ткани: понятие и характеристики

## Возбудимые ткани

- Способны генерировать и проводить электрические импульсы (возбуждаться в ответ на действие раздражителя или спонтанно).
- Условия при которых клетка является возбудимой
  - Способность создавать и поддерживать ионную асимметрию – различную концентрацию ионов по обе стороны мембраны.
  - Способность избирательно изменять проницаемость клеточной мембраны в ответ на действие раздражителя. Раздражитель – изменение (стимул) внешней или внутренней среды, воспринимает клеткой и вызывающее ответную реакцию.
- Включают нервную, мышечную и железистую ткани.

## Невозбудимые ткани

- Не способны к возбуждению, но обладают (как и возбудимые ткани) **раздражимостью** – способностью отвечать на действие раздражителя изменением процессов клеточного метаболизма, роста, дифференцировки, деления и др.).

# Свойства возбудимых тканей

- **Возбудимость** – способность отвечать на действие раздражителя возбуждением.
  - **Возбуждение** – процесс возникающий в живой возбудимой ткани в ответ на действие раздражителя (или спонтанно) и характеризующийся распространяющейся деполяризацией клеточной мембраны в виде электрического импульса (потенциала действия) и специфической реакцией ткани: сокращением (для мышечной ткани), секрецией (железистая и нервная ткани) и проведением возбуждения (все возбудимые ткани).
- **Проводимость** – способность проводить возбуждение (потенциалы действия) с определённой скоростью.
- **Сократимость** – способность отвечать на возбуждение сокращением – укорочением длины мышечных волокон и/или увеличением напряжения (мышечная ткань).
- **Секреторная активность** – способность выделять секрет или медиатор при возбуждении (железистая и нервная ткани).
- **Лабильность** (функциональная подвижность) – способность к ритмической активности; скорость протекания одного цикла возбуждения.

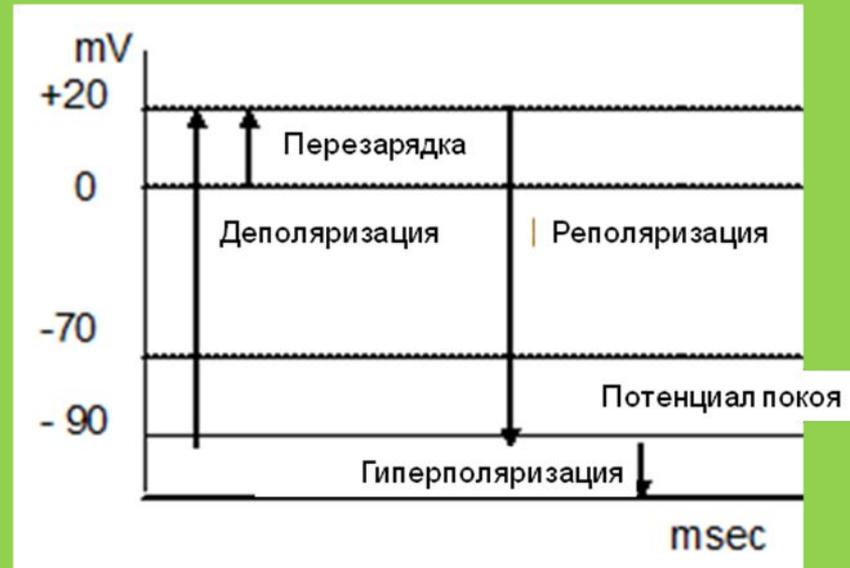
# 2. Биологические потенциалы: ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ

## Биопотенциалы возбудимых тканей



# Ключевые понятия

- **Мембранный потенциал покоя**
  - Относительно стабильная разница потенциалов между внутренней и наружной поверхностями плазматической мембраны находящейся в состоянии относительного покоя клетки.
  - Состояние **поляризации**.
- **Локальное возбуждение (локальный ответ)**
  - Местное (распространяющееся с затуханием) возбуждение плазматической мембраны в результате действия слабого (подпорогового раздражителя) (или спонтанно).
  - **Местная деполяризация мембраны** – уменьшение мембранного потенциала покоя (по модулю); уменьшение уровня поляризации (внутренняя сторона мембраны становится заряженной менее негативно по сравнению с наружной стороной).



## Распространяющееся возбуждение (потенциал действия, ПД)

Быстрое колебание потенциала мембраны, возникающее при возбуждении в результате достаточно сильного раздражения (порогового и надпорогового), распространяющееся без затухания (декремента).

Характеризуется фазными изменениями проницаемости мембраны для ионов и уровня поляризации. **Реполяризация** – возвращение потенциала мембраны к исходному уровню поляризации.

**Гиперполяризация** – увеличение уровня поляризации мембраны,

- **Виды раздражителей по силе**
  - Пороговый – раздражитель минимальной силы, которая достаточна для генерации ПД.
  - Подпороговые и надпороговые – раздражители меньшей или большей силы, чем пороговый.
- **Критический уровень деполяризации (КУД)**
  - Величина потенциала мембраны (уровень деполяризации) при достижении которого при возбуждении начинается генерация ПД.
- **Пороговый потенциал**
  - Разница между величинами мембранного потенциала покоя и КУД.
  - Мера возбудимости мембраны – чем меньше пороговый потенциал, тем выше возбудимость мембраны.

# 3. Ионная природа потенциала покоя.

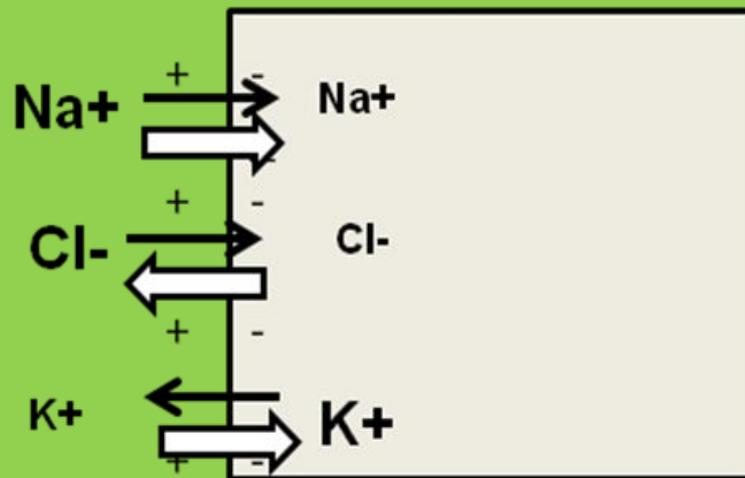
## Факторы, участвующие в установлении и поддержании трансмембранной разницы потенциалов – мембранного потенциала покоя

- **Ионная асимметрия**
  - Высокая внутриклеточная концентрация ионов калия, отрицательно заряженных органических фосфатов и протеинов.
  - Высокая концентрация ионов натрия и хлора во внеклеточной жидкости.
- **Избирательная проницаемость мембраны клетки для ионов в покое**
  - Высокая для ионов калия и низкая для натрия, хлора, белков, органических фосфатов. (Соотношение проницаемости мембраны для ионов  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Cl^-$  составляет 1 : 0,04 : 0,45).
- **Функционирование электрогенного  $Na^+-K^+$  насоса.**

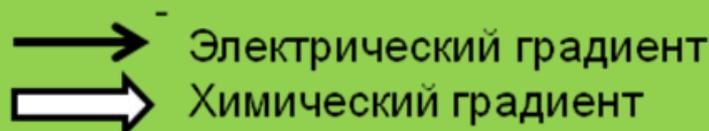
# Силы, действующие на ионы

## 1. Пассивные силы

- **Химический (концентрационный) градиент** – сила, перемещающая ион из области с высокой концентрацией в область с низкой концентрацией данного иона.
- **Электрический градиент** – сила, перемещающая ион в противоположно заряженную область.
- **Электрохимический градиент** – сумма электрического и химического градиентов.



Электрохимический градиент =  
Электрический + Химический  
градиенты



- **При пассивном транспорте**

- **Натрий** переносится в клетку по концентрационному и электрическому градиентам.
- **Хлор** переносится в клетку по концентрационному и против электрического градиента.
- **Калий** переносится из клетки по концентрационному и электрическому градиентам.

- **Потенциал равновесия (E)** или равновесный потенциал – трансмембранный потенциал при котором суммарный ток иона через мембрану равен нулю: вход и выход иона уравновешены.

- Зависит от отношения концентраций иона по обе стороны мембраны.
- При равновесном потенциале стремление иона диффундировать по концентрационному градиенту уравновешено электростатической силой – трансмембранной разности потенциалов.
- Рассчитывается по уравнению

$$E = \frac{-2.3RT}{zF} \log_{10} \frac{[C]_i}{[C]_e}$$

R = газовая постоянная

T = абсолютная температура (310 К при температуре тела 37°С)

F = постоянная Фарадея

Z = валентность иона

C = молярная концентрация иона (C<sub>е</sub> – снаружи, C<sub>и</sub> – внутри клетки).

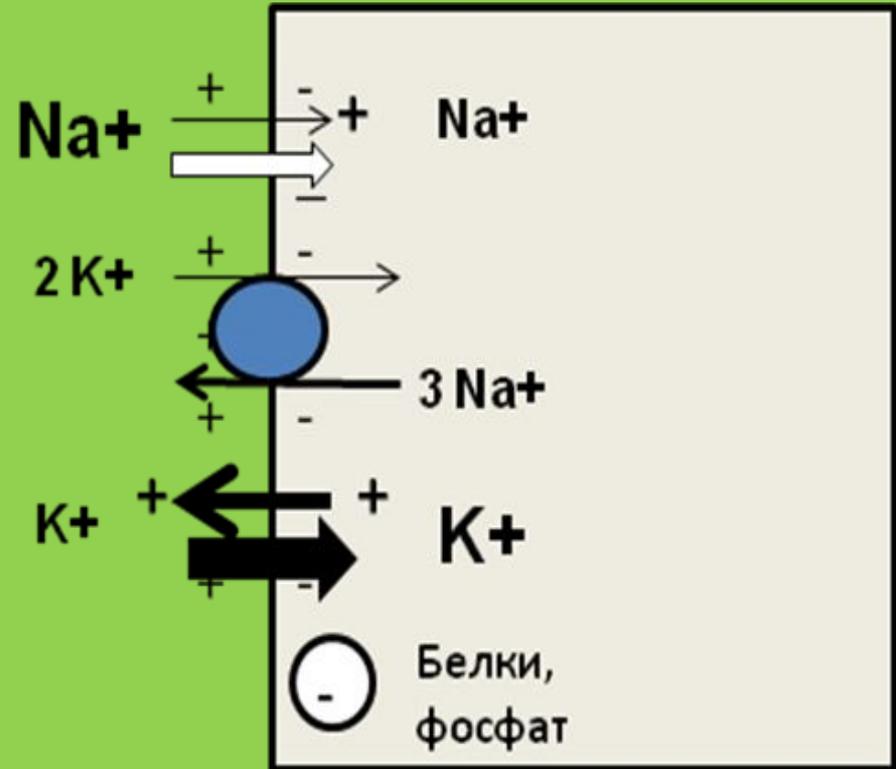
- Величина равновесного потенциала для различных ионов: E<sub>Na</sub> = +61 мВ, E<sub>K</sub> = -91 мВ, E<sub>Cl</sub> = -90 мВ.

## 2. Активный транспорт

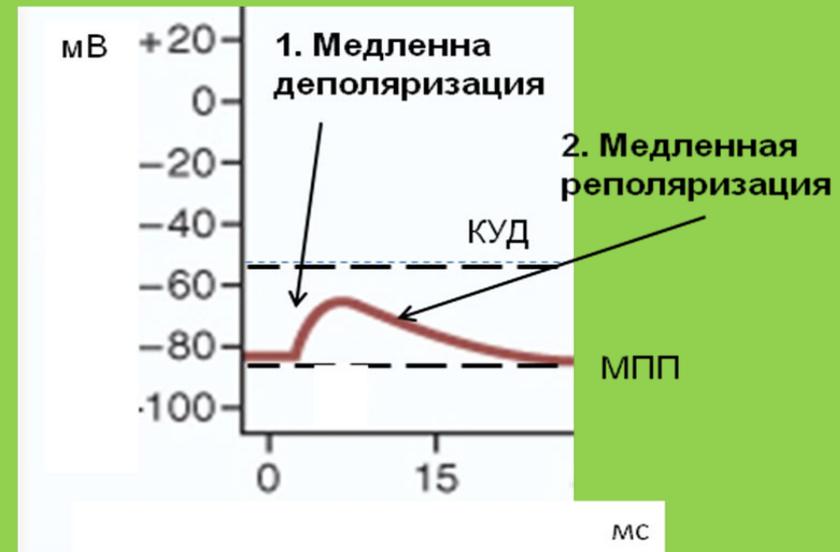
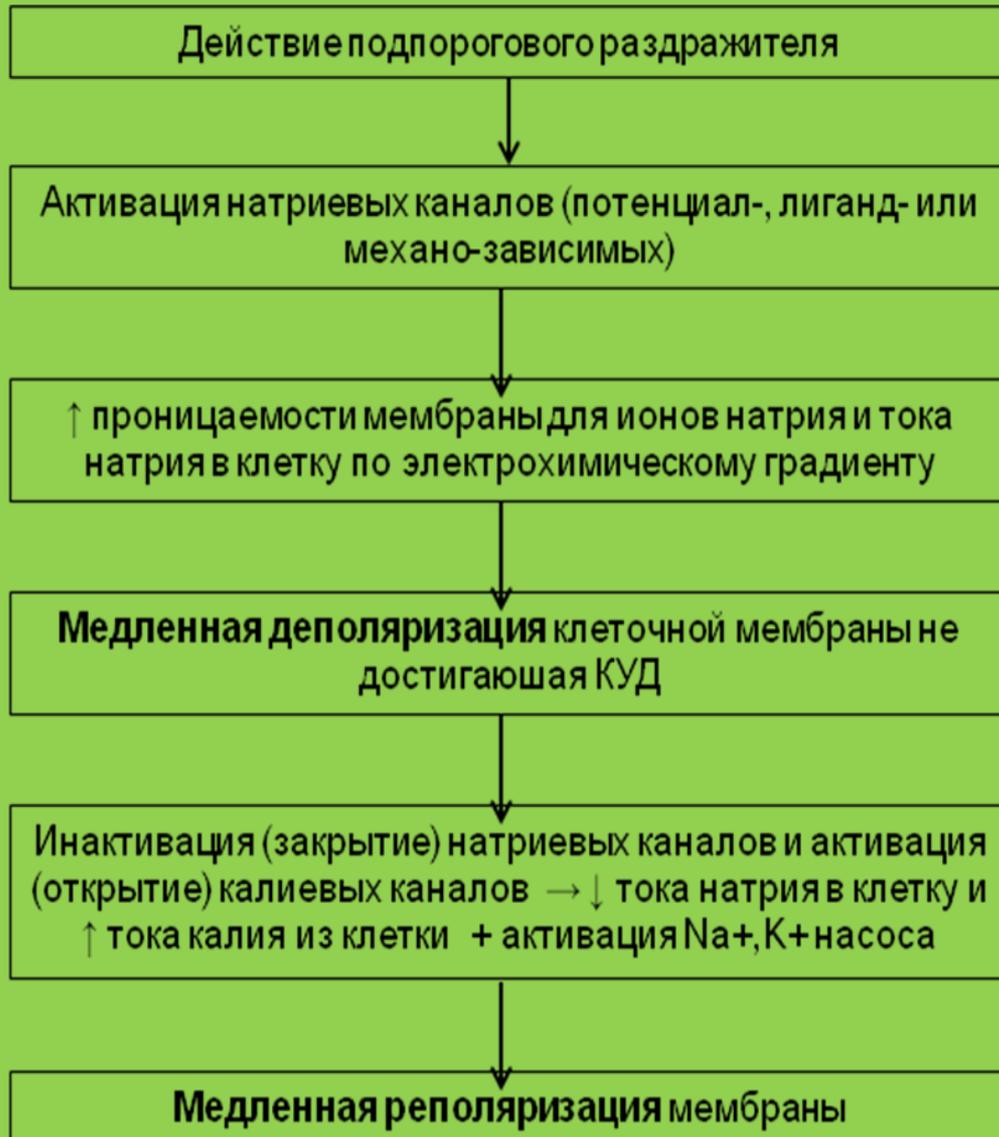
- **Электрогенный** – неравный перенос положительно и отрицательно заряженных ионов (например, натрий-калиевый насос).
- **Электронейтральный** – активный перенос одинакового количества положительных и отрицательных в одном направлении или контртранспорт одинакового количества противоположных зарядов (например, ионов натрия и водорода).

# Ионные механизмы мембранного потенциала покоя

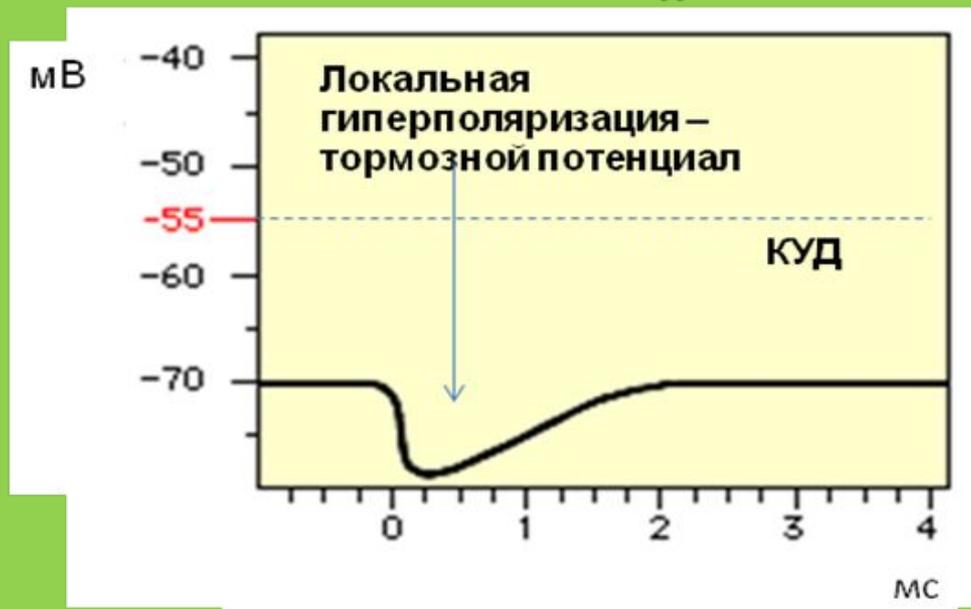
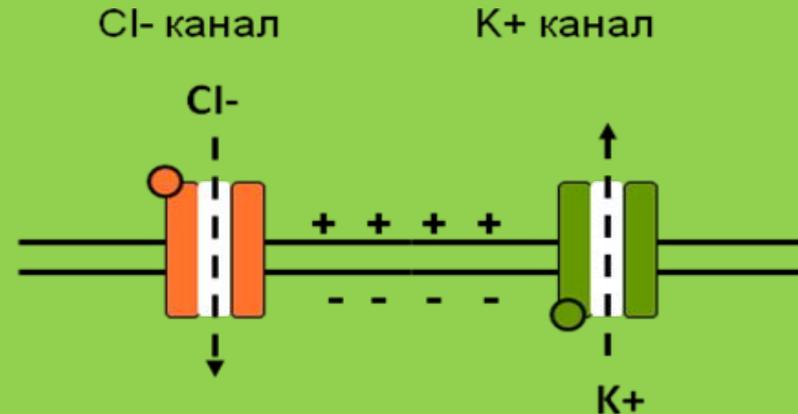
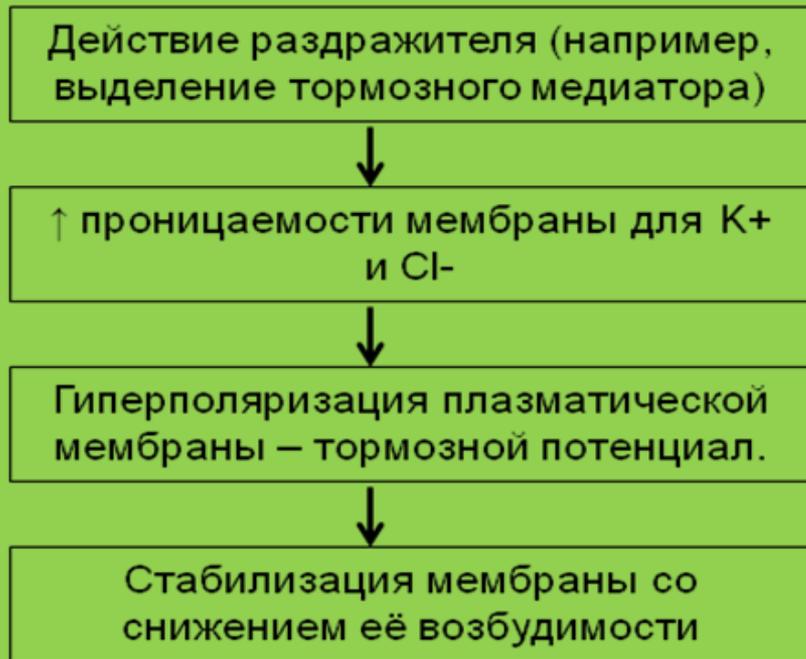
- Ведущая роль диффузии ионов калия через каналы утечки по концентрационному и против электрического градиента.
- Вклад ионов натрия
- Отсутствие вклада ионов хлора
- Вклад электрогенного натрий-калиевого



# 4. Ионная природа локального возбуждения



# Ионная природа локального тормозного потенциала



# 6. Ионная природа потенциала действия

Действие порогового или надпорогового раздражителя → открытие управляемых натриевых каналов → медленное увеличение проницаемости мембраны для натрия → **медленная деполяризация, достигающая КУД**

Медленная деполяризация вызывает активацию быстрых потенциалзависимых натриевых каналов (натриевая активация) – открытие активационных ворот

При достижении КУД открываются все потенциал зависимые натриевые каналы (закон «всё или ничего») проницаемость для натрия лавинообразно увеличивается (механизм положительной обратной связи) → **быстрая деполяризация мембраны с перезарядкой**

Инактивация натриевых каналов (закрытие инактивационных ворот), открытие потенциал зависимых калиевых каналов + активация натрий-калиевого насоса → суммарное движение положительных зарядов наружу → **быстрая реполяризация мембраны**

При достижении КУД скорость реполяризации уменьшается - **медленная реполяризация (отрицательный следовой потенциал)**

После закрытия натриевых каналов некоторые калиевые каналы остаются открытыми → **гиперполяризация плазматической мембраны (положительный следовой потенциал)**

Полное закрытие потенциалзависимых калиевых каналов и функционирование натрий-калиевого насоса возвращают МП к исходному уровню поляризации

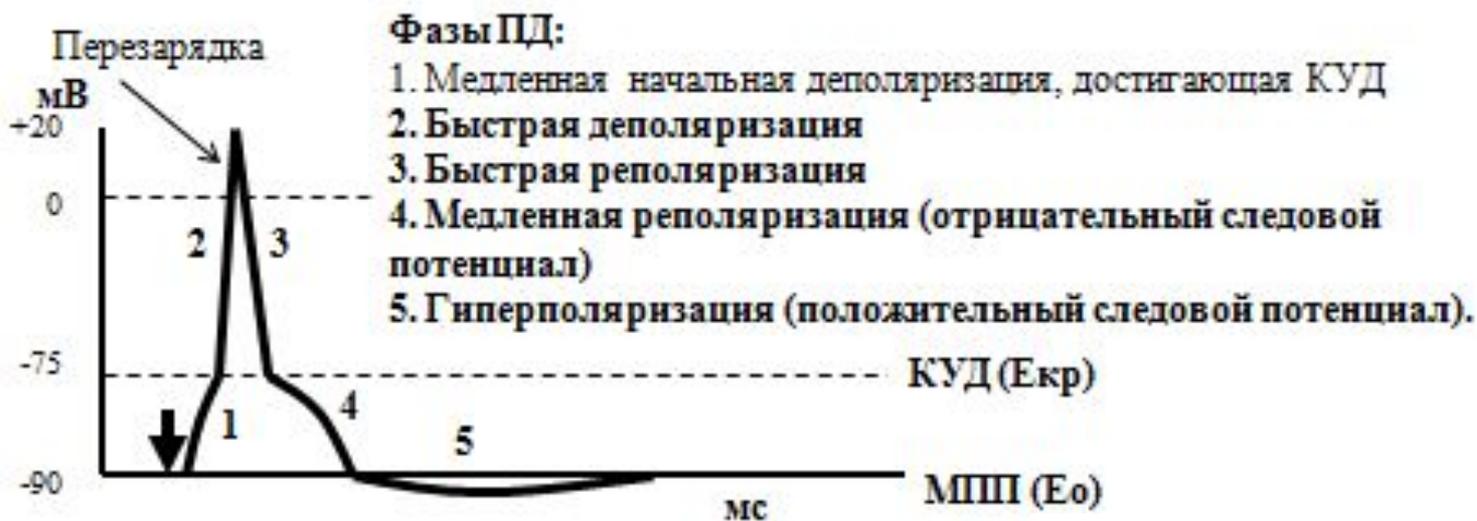
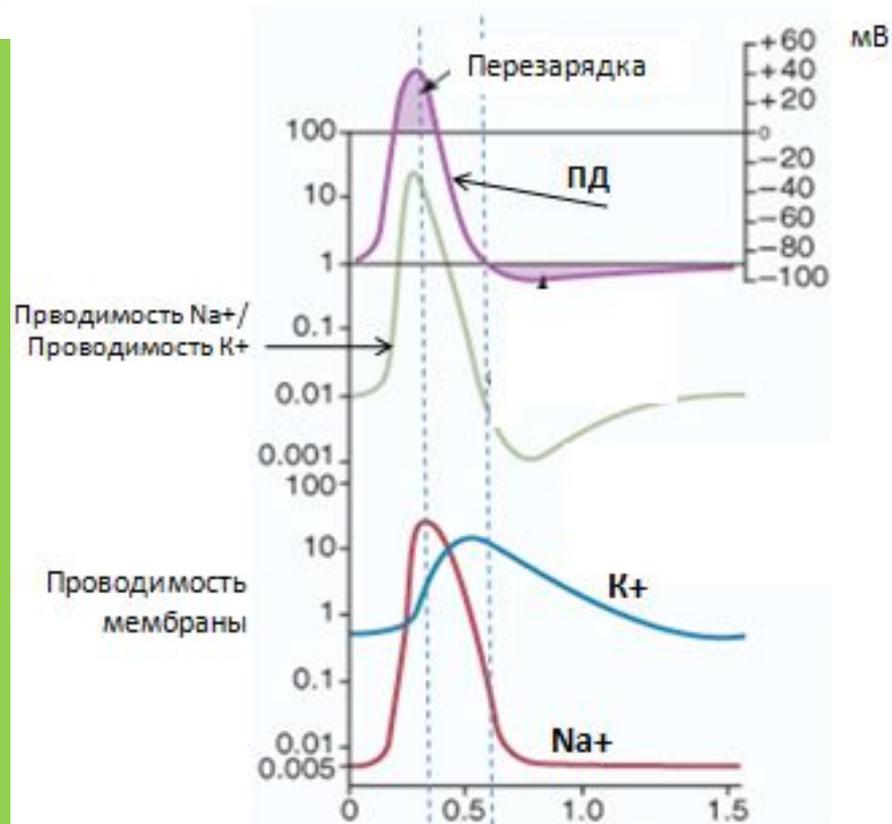


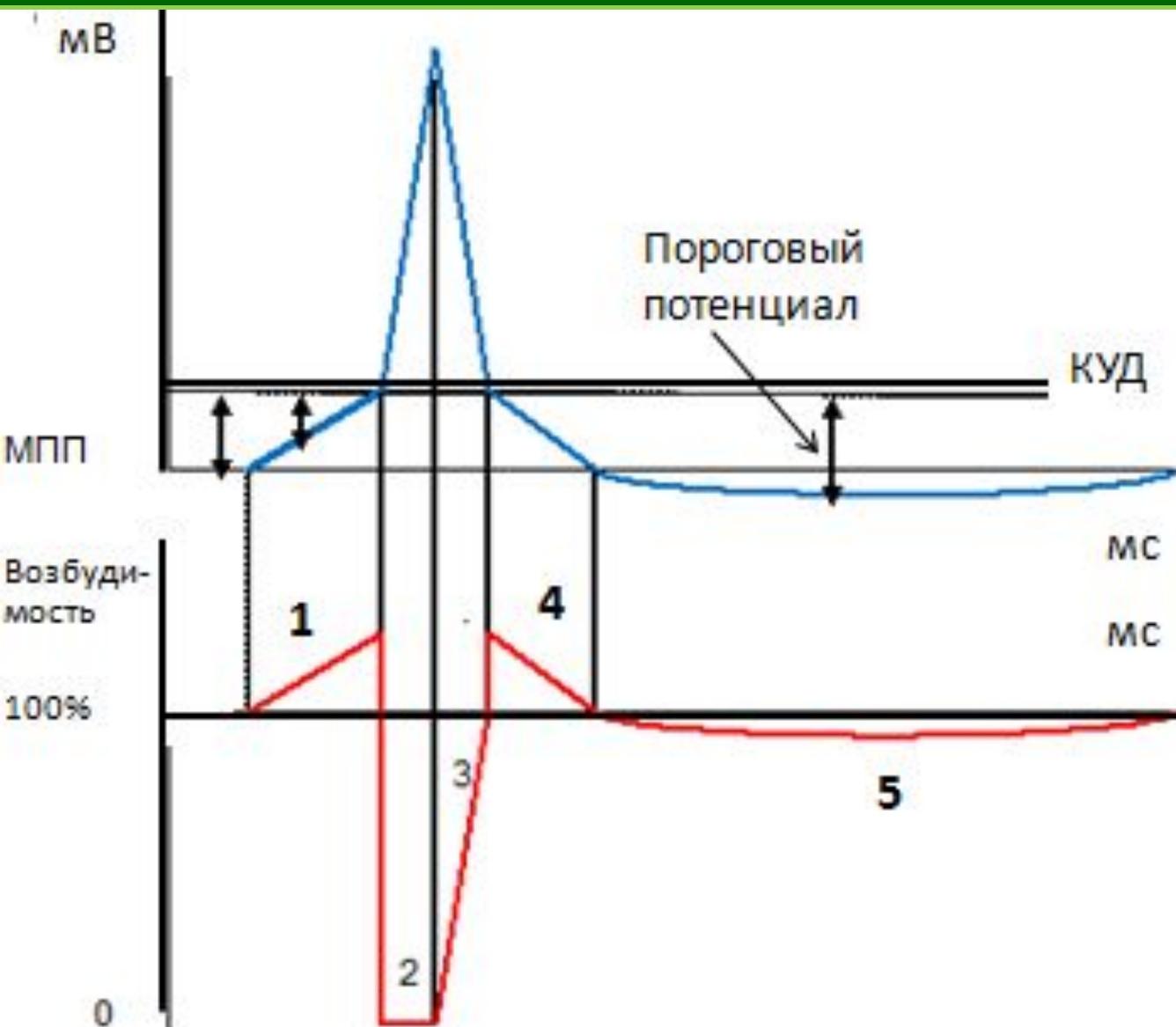
Рис. Изменения проводимости мембраны для ионов натрия и калия во время генерации ПД.



## Таблица. Различия между локальным ответом и ПД

Локальный ответ	ПД
1. Подчиняется <b>градуальному закону</b> : чем больше сила подпорогового раздражителя, тем больше амплитуда ЛО	1. Подчиняется закону <b>«Всё или ничего»</b> : подпороговые раздражители не могут инициировать генерацию ПД («ничего»), а пороговые и надпороговые вызывают генерацию ПД максимальной амплитуды («всё»).
2. Суммируются	2. Не суммируются
3. Проводятся с декрементом (уменьшением амплитуды)	3. Проводятся без декремента.
4. Во время ЛО возбудимость мембраны увеличена	4. Во время генерации ПД происходят фазовые изменения возбудимости мембраны.
5. Вызываются подпороговым раздражителем (50-99% от порогового).	5. Вызываются пороговым или надпороговым раздражителем.
6. Продолжительность различна в зависимости от исходного состояния мембраны	6. Продолжительность стандартна для каждого типа ПД
7. Иницируются воздействием внешнего стимула на рецептор, выделением медиатора или спонтанно.	7. Иницируются деполяризацией мембраны.
8. Ведущее значение имеют лиганд-зависимые ионные каналы.	8. Генерация не возможна без участия потенциал-зависимые ионные каналы.

# 7. Изменения возбудимости мембраны во время генерации ПД

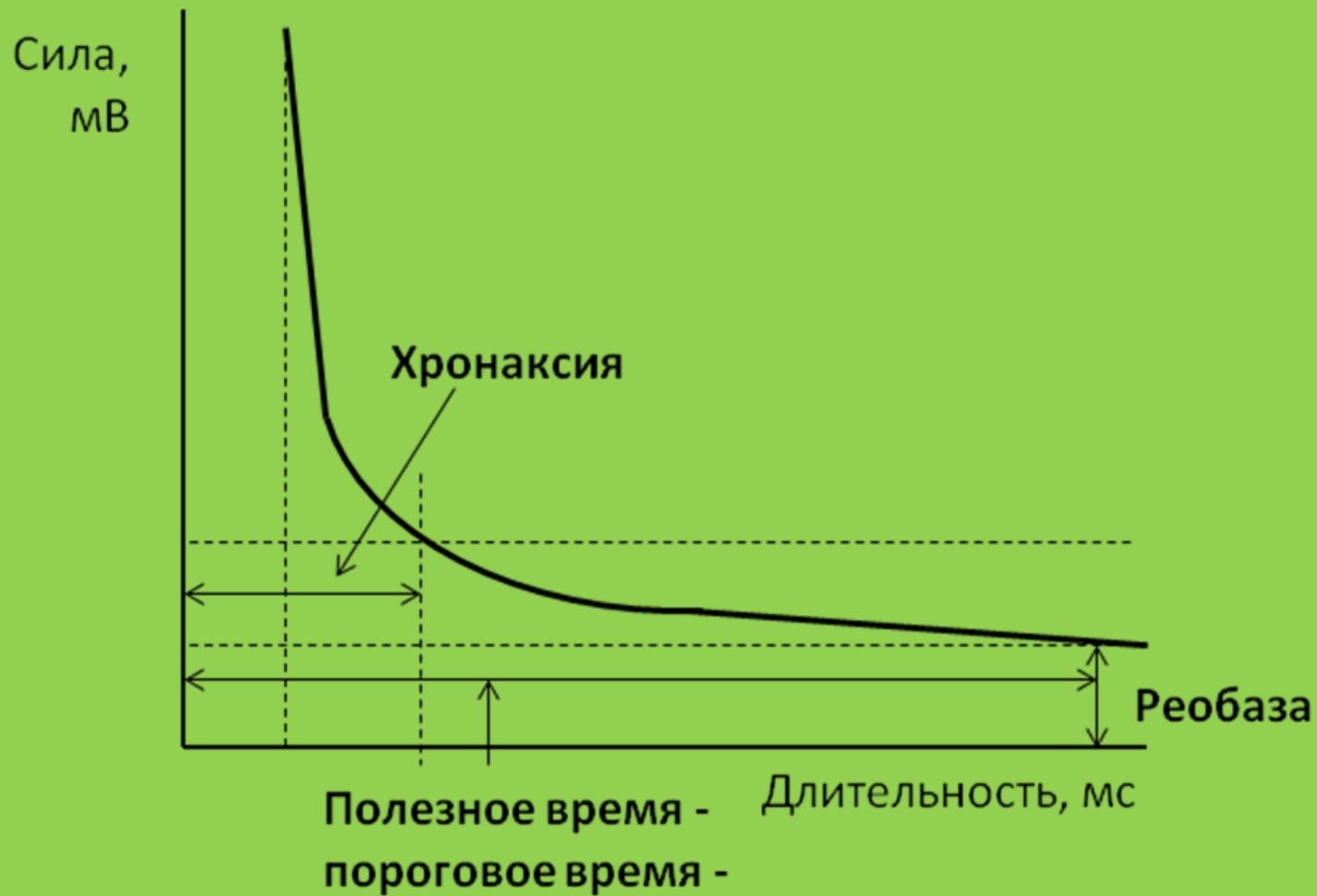


1. Во время локальной деполяризации (до достижения КУД) возбудимость мембраны увеличивается
2. Абсолютный рефрактерный период
3. Относительно рефрактерный период
4. Супернормальная возбудимость (экзальтация)
5. Субнормальная возбудимость

# 8. Условия, необходимые для генерации ПД возбудимой клеткой.

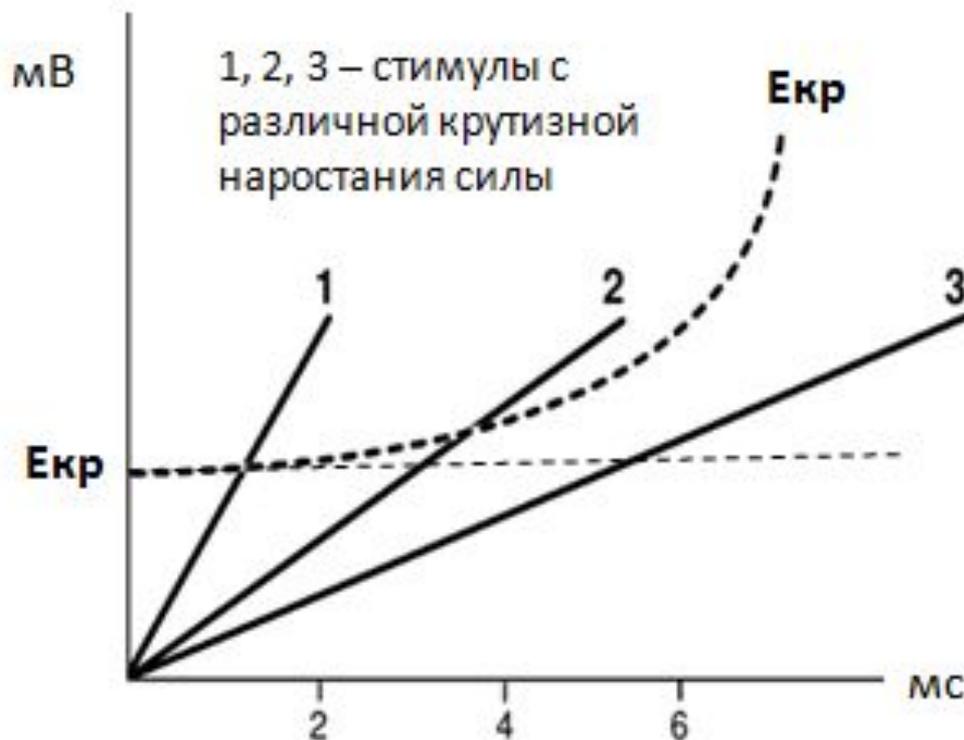
- Структурно-функциональное состояние мембраны – определенный уровень проницаемости для ионов натрия и калия; величина МПП, КУД, ПП, возбудимость
- Параметры раздражителя должны быть достаточны для генерации ПД
  - Достаточная сила (пороговая или выше) – закон силы.
  - Достаточное время – закон времени.
  - Достаточная крутизна нарастания стимула во времени.

# Кривая силы-времени



# Аккомодация плазматической мембраны

- **Аккомодация** – неспособность мембраны генерировать ПД в ответ на действие пороговых или надпороговых стимулов, действующих с низкой скоростью (крутизной) нарастания интенсивности стимула или когда мембрана находилась длительное время в деполяризованном состоянии



# Сравнение условий для возбуждения клеток и тканей

- Для возбудимой клетки законы силы и времени действуют по принципу **«всё или ничего»**.
- Возбудимая ткань состоит из множества клеток, обладающих различными функциональными свойствами, в том числе и возбудимость.
- Законы силы и времени для ткани действуют по принципу **«силовых отношений»**: реакция зависит от силы раздражителя (подпороговый, пороговый, надпороговый, субмаксимальный, максимальный, супермаксимальный).

# Меры возбудимости

- **Характеристики мембраны возбудимой клетки**
  - **Пороговый потенциал** – увеличение ПП снижает возбудимость
  - **Лабильность (функциональная подвижность)** – способность биосистемы в течении определенного времени разворачивать процесс возбуждения.
    - **Мера лабильности** – максимальное количество ПД, генерируемое в единицу времени при навязанном ритме стимуляции (ПД/с).
    - Определяется длительностью абсолютной рефрактерности.
- **Характеристики стимула**
  - **Порог раздражения, реобаза**
  - **Пороговое время, полезное время, хронаксия.**

# Вопросы для контроля