

Учреждение образования «Гомельский
государственный медицинский университет»

Кафедра медицинской и биологической физики

Лекция № 3 - **Физические свойства биологических
мембран.**

Мембранные потенциалы и их ионная природа.

г. Гомель, 2021

План лекции

- Строение и функции биологических мембран.
- Физические свойства биологических мембран.
- Диффузия. Уравнение Фика.
- Перенос заряженных частиц, уравнение Нернста-Планка.
- Транспорт веществ через клеточную мембрану.
- Мембранные потенциалы.
- Потенциал покоя.
- Уравнение Гольдмана-Ходжкина-Катца.
- Механизм генерации потенциала действия.
- Распространение потенциала действия по нервным волокнам.

Литература

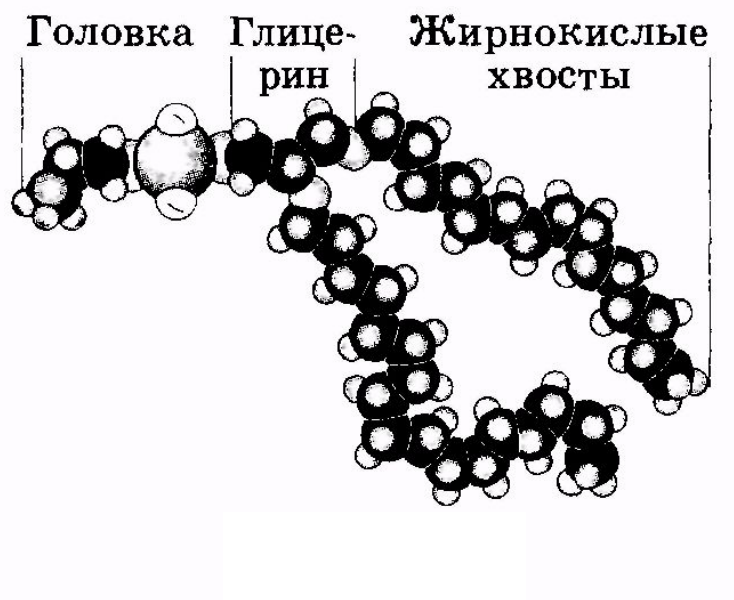
- Медицинская и биологическая физика: Учеб. для вузов / А.Н. Ремизов, А.Г. Максина, А.Я. Потапенко. – М.: Дрофа, 2004. – 560 с.
- Ливенцев Н.М. Курс физики Т.1. 6-е изд., доп. — Москва: Высшая школа, 1978. — 336 с.: ил.
- Савельев И.В. Курс общей физики: в 5 кн. – М.: АСТ: Астрель, 2008.

Строение биологических мембран

Мембрана» (лат. «**membrana**» - **кожица, пленка**), служит барьером между содержимым клетки и внешней средой, а также полупроницаемой перегородкой, через которую могут проходить вода и некоторые вещества.

В настоящее время общепринятой является **жидкостно-мозаичная модель строения мембраны** (Джонатан Сингер и Гарт Николсон, 1972). Основу биологической мембраны составляет **двойной слой липидов**, в котором гидрофобные хвосты липидов обращены внутрь слоя, а гидрофильные головки - наружу.

Молекулы липидов состоят из двух физически различных частей - **полярной головки и неполярных хвостов**.



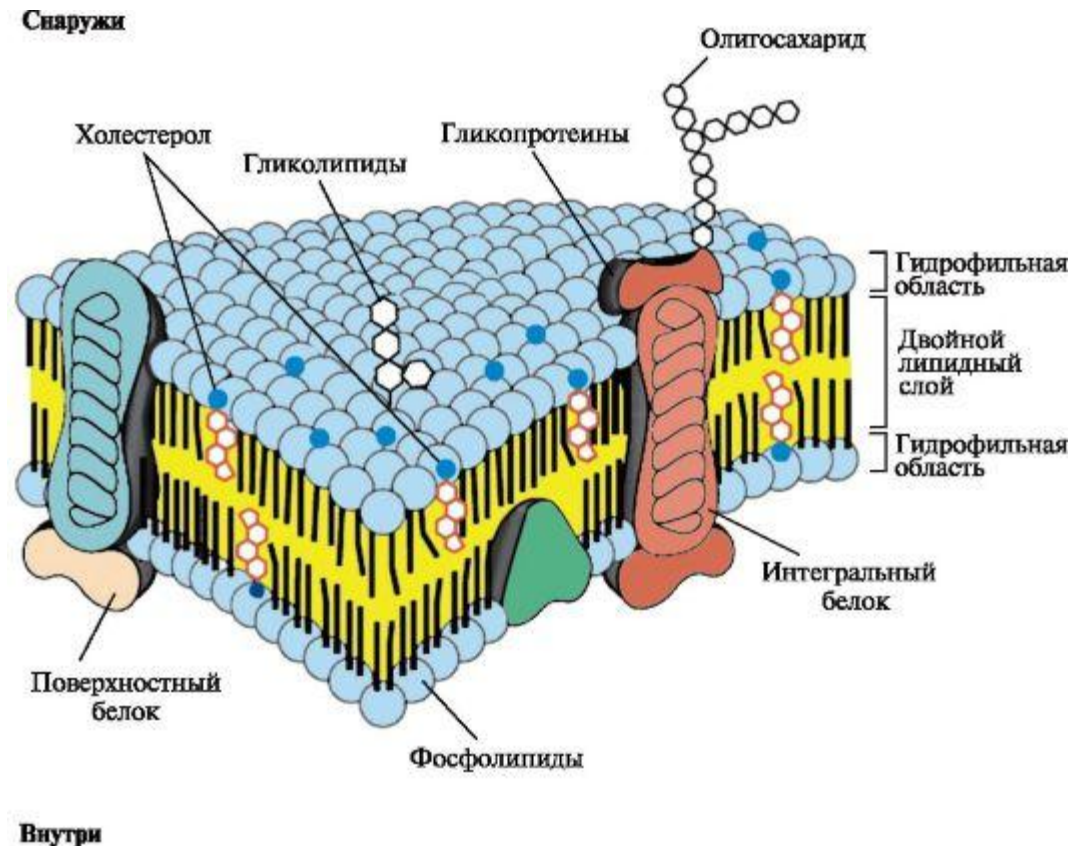
Головки гликолипидов представляют собой производные сахаров, головки фосфолипидов – остатки фосфорной кислоты, а **хвосты липидов – остатки жирных кислот**. **Связь** между головкой и хвостами осуществляется молекулой глицерина.

Строение биологических мембран

Липидная молекула состоит из двух частей:

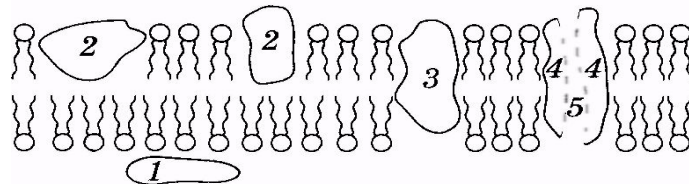
- ❖ несущей электрические заряды (*полярной*) *головки*, (*гидрофильная часть*)
- ❖ и длинных *хвостов*, не несущих электрического заряда (*гидрофобных*).
- ❖ *Хвосты* липидной молекулы - это длинные цепи, построенные из атомов углерода и водорода (остатки жирных кислот). Головки *заряжены либо отрицательно, либо нейтральны.*

В липидном бислое гидрофобные участки молекул взаимодействуют между собой, а гидрофильные участки обращены в окружающую среду.

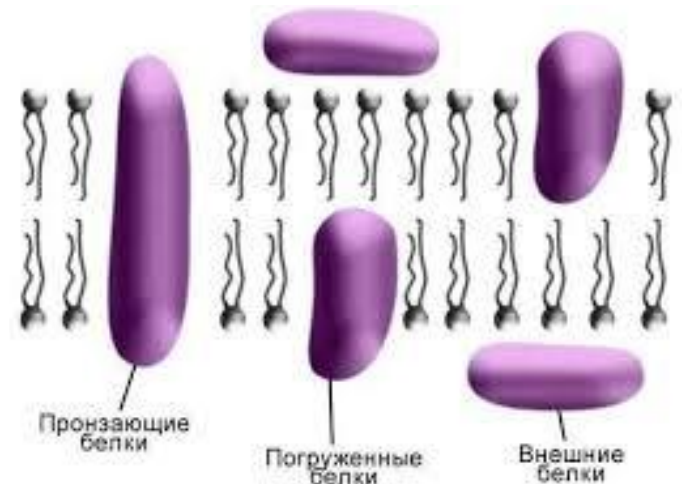


Характеристика мембранных белков

Интегральные белки	Периферические белки
<p>Глубоко внедрены в мембранную структуру и не могут быть удалены из мембраны без её разрушения.</p>	<p>Локализованы на поверхности бислоя и экстрагируются растворами солей или просто водой.</p>
<p>Амфифильные глобулярные структуры, центральная погружённая часть – гидрофобна, концевые участки – гидрофильны.</p>	<p>Глобулярные гидрофильные структуры.</p>
<p>Удерживаются в липидном бислое за счёт гидрофобных взаимодействий с углеводородными цепочками жирных кислот.</p>	<p>Удерживаются на поверхности бислоя за счёт ионных взаимодействий с полярными участками фосфолипидов и интегральных белков.</p>



1. *поверхностные белки,*
2. *полупогруженные белки,*
3. *полностью погруженные (интегральные) белки,*
- 4 — *белки, формирующие «ионный канал»* 5.



Функции биологических мембран

- **Ограничивают содержимое клетки**, защищают ее от вредных внешних воздействий;
- обеспечивают **транспорт веществ**;
- способствуют **генерации электрических потенциалов**;
- участвуют в **преобразовании энергии** (синтезе универсального аккумулятора энергии - аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ) ;
- выполняют **роль рецепторов** (получение и узнавание сигналов из окружающей среды).

! Важнейшее условие существования клетки — нормальное функционирование биологических мембран.

Свойства мембран

- ❖ **Текучесть** – большая часть, входящих в состав мембраны белков и липидов может перемещаться в плоскости мембраны.
- ❖ **Асимметрия** – внутренние и наружные по отношению к клетке стороны любой биологической мембраны всегда имеют разный липидный и белковый состав. Молекулы углеводов располагаются только на внешней стороне мембраны.
- ❖ **Избирательная проницаемость** – мембраны живых клеток, пропускают помимо воды, лишь определенные молекулы и ионы растворимых веществ.
- ❖ **Полярность** – внешняя сторона мембраны имеет (+) заряд, внутренняя несет (-) заряд.

- Мембрана по своей структуре напоминает плоский конденсатор, обкладки которого образованы поверхностными белками, а роль диэлектрика выполняет липидный бислой.
- Емкость такого конденсатора составляет значительную величину (табл.). Используя формулу плоского конденсатора, можно оценить диэлектрическую проницаемость ϵ гидрофобной и гидрофильной областей мембран.

$$C = \frac{\epsilon_0 \epsilon S}{d}$$

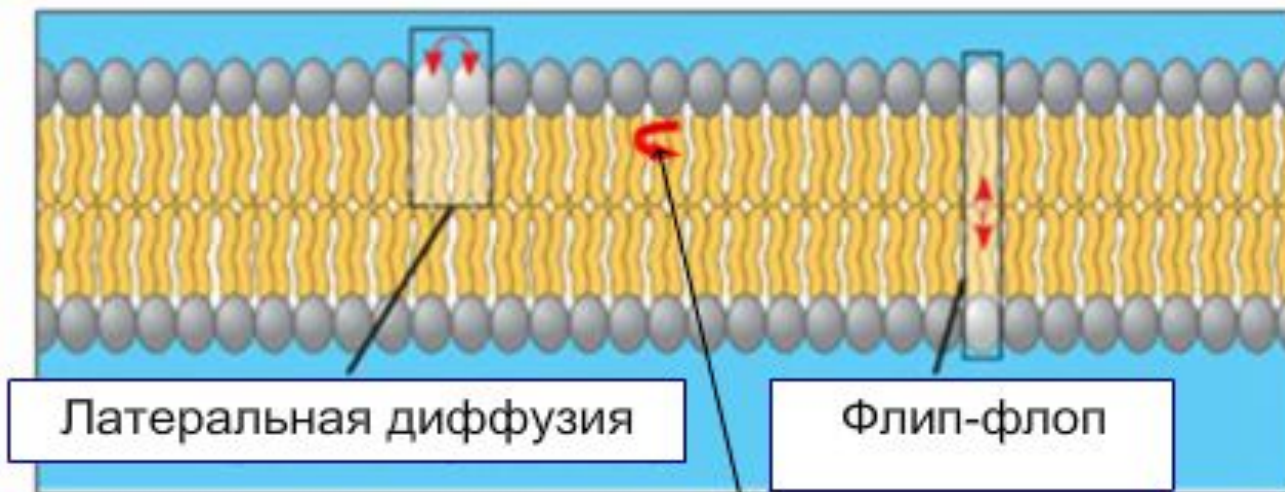
- Для фосфолипидной области мембраны значение $\epsilon = 2,0 - 2,2$, а для гидрофильной части $\epsilon = 10 - 20$. По электроизоляционным свойствам они значительно превосходят многие изоляционные материалы, применяемые в технике.

Физические свойства биологических мембран и липидных бислоев

<i>Физические параметры</i>	<i>Биологические мембраны</i>	<i>Липидные бислои</i>
Толщина, нм По данным электронной микроскопии, толщина мембраны (L) варьирует от 4 до 13 нм, причем различным клеточным мембранам присуща разная толщина.	4—13	4,6—9,0
Электрическое сопротивление, (Ом • см²) R (1 см ²) поверхности мембраны в десятки миллионов раз больше сопротивления внеклеточной жидкости или цитоплазмы	$10^2—10^5$	$10^3—10^9$
Емкость, мкФ • см⁻²	0,5—1,3	0,3—1,3
Потенциал покоя, мВ	20—200	0—140
Показатель преломления	1,55	1,37
Поверхностное натяжение, мН • м ⁻¹	0,03—3	0,2—6,0
Плотность липидного бислоя, кг/м³	800	760—900
Липидный слой мембраны имеет вязкость $\eta = 30-100$ мПас (что соответствует вязкости растительного масла)		
Эффективный модуль упругости, Па Мембрана обладает высокой гибкостью.	0,45	0,3—0,5

Виды движений липидов и белков в мембране

1). **Латеральная диффузия** - перемещение липидов и белков вдоль поверхности мембраны. **Скорость** латеральной диффузии липидов около 5 мкм/с , у белков **значительно меньше**



2). **Вращательная диффузия** - вращение липидов и белков вокруг своих осей. **Ее скорость** для **липидов** 10^9 рад/с , для **белков** - $10^4 - 10^6 \text{ рад/с}$.

3) **Флип-флоп** - переход липидов из одного монослоя в другой – движение **очень редкое** (~ 1 раз в месяц), в 10^{10} раз реже, чем латеральная диффузия.

Явления переноса

Диффузия

Перенос массы
вещества
 dm/dx (dC/dx)

Вязкость

Перенос импульса
 dv/dx

Теплопроводность

ь
Перенос энергии
 dT/dx

Диффузия – это процесс **самопроизвольного проникновения вещества из области его большей концентрации в область меньшей концентрации за счет энергии теплового движения.**

Уравнение диффузии (уравнение Фика)

$$J = -D \frac{dC}{dx}$$

или

$$J = -D \frac{dn}{dx}$$

$$J = \frac{\Phi}{S}$$



ПЛОТНОСТЬ ПОТОКА - отношение потока Φ к площади S , через которую он переносится

dC/dx \longrightarrow *градиент концентрации*

D \longrightarrow *коэффициент диффузии*

$$D = \frac{1}{3} \frac{\delta^2}{\tau}$$

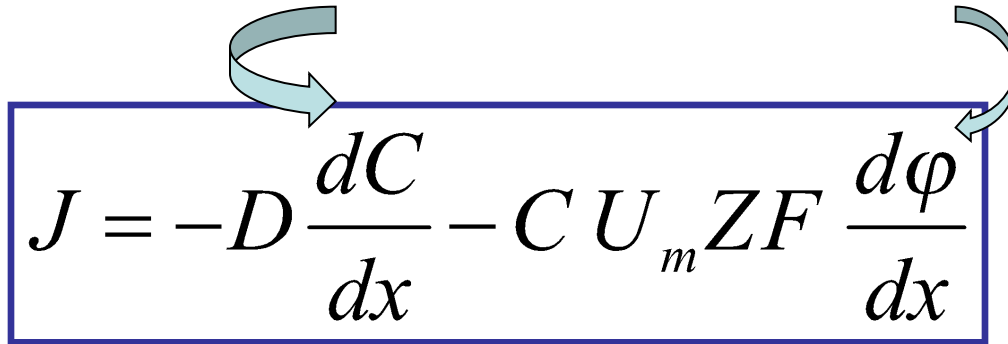
$$[D] = \text{м}^2/\text{с}$$

τ — среднее время свободного пробега молекулы, δ - среднее перемещение молекул (длина свободного пробега)

Знак «-» означает, что поток направлен в сторону убывания концентрации вещества (т.е. перенос происходит из области с большей концентрацией в область с меньшей концентрацией).

Перенос заряженных частиц, уравнение Нернста-Планка

- **Уравнение Фика** описывает как пассивный транспорт незаряженных частиц, так и пассивный транспорт заряженных частиц в отсутствии электрического поля.
- **Уравнение Нернста-Планка** (электродиффузное уравнение) устанавливает зависимость плотности диффузного потока ионов от концентрации ионов и от градиента потенциала ($d\phi/dx$).


$$J = -D \frac{dC}{dx} - C U_m Z F \frac{d\phi}{dx}$$

- C – молярная концентрация ионов, U_m – подвижность ионов
- $F = e \cdot N_A$ – постоянная фарадея,
- Z – заряд иона,
- $d\phi/dx = grad\phi$ – градиент потенциала. Для нейтральных частиц ($Z = 0$) уравнение Нернста-Планка переходит в уравнение Фика

ТРАНСПОРТ ВЕЩЕСТВ ЧЕРЕЗ КЛЕТОЧНУЮ МЕМБРАНУ



пассивный транспорт

– это перенос веществ через клеточную мембрану, на который клетка **не тратит** накопленную в ней **энергию** метаболических процессов.

- наиболее распространенный вид транспорта.

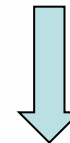
- проходит **по градиенту концентрации**
- Не требует затрат энергии



активный транспорт –

это перенос веществ через клеточную мембрану **за счет энергии** метаболических процессов, накопленной в клетке (в виде макроэргических связей молекулы **АТФ** и др.)

- Осуществляется **против градиента концентрации**
- Связан с затратами энергии (**датский ученый Уссинг**)



пассивный



- проходит по градиенту концентрации
- Не требует затрат энергии

Простая диффузия

- ❖ Диффузия вещества за счет его растворения в липидном бислое мембраны.
- ❖ Диффузия вещества через каналы в клеточной мембране.

Облегченная диффузия

- ❖ - перенос вещества через мембрану осуществляется с помощью специальных молекул – переносчиков;
- ❖ - эстафетный перенос (*молекулы-переносчики образуют временную цепочку поперек мембраны и передают друг другу диффундирующую молекулу*)

активный



- Осуществляется против градиента концентрации
- Связан с затратами энергии

за один цикл действия **Na⁺-K⁺ - насоса** из клетки переносится наружу 3 иона Na⁺, а внутрь – только 2 иона K⁺,

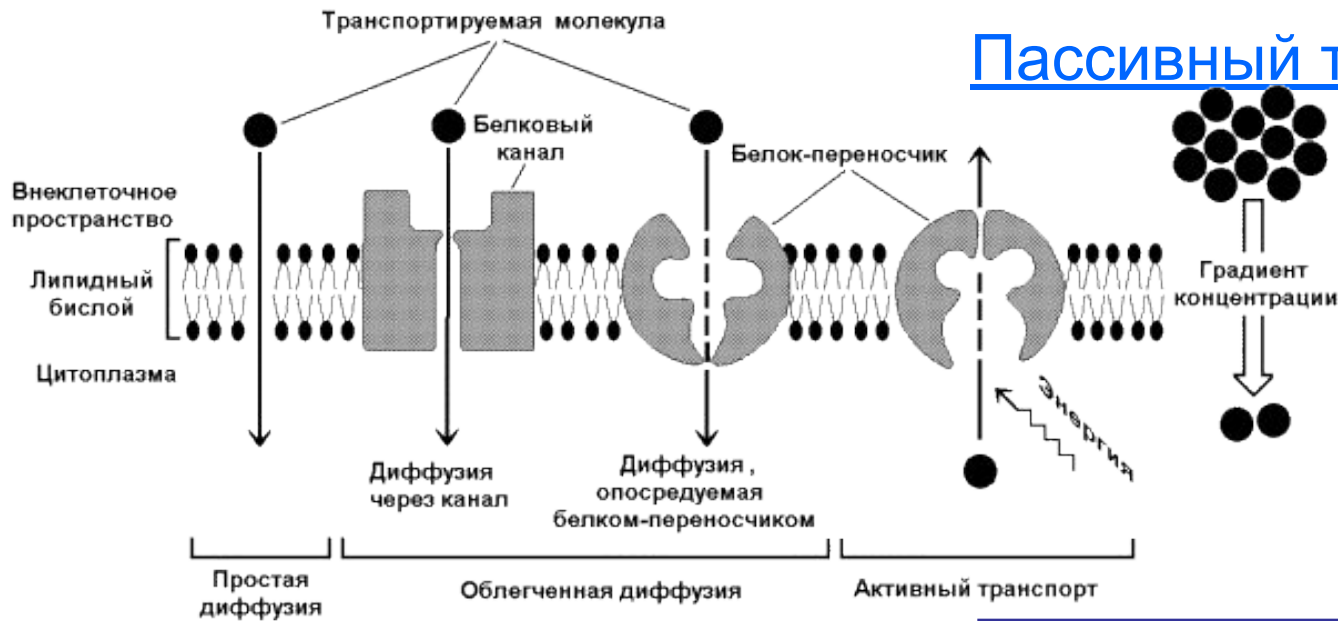
клетка теряет один положительный заряд,

ее внутренняя часть заряжается отрицательно, а внешняя - положительно,

что приводит к

возникновению разности потенциалов на клеточной мембране.

Пассивный транспорт



Простая диффузия - перенос веществ через мембрану без участия специальных механизмов.

- ❖ Транспорт происходит *по градиенту концентрации без затраты энергии.*
- ❖ Путём простой диффузии транспортируются малые биомолекулы – H_2O , CO_2 , O_2 , мочевины, гидрофобные низкомолекулярные вещества.
- ❖ **Скорость простой диффузии пропорциональна градиенту концентрации.**

Облегчённая диффузия - перенос веществ через мембрану при помощи белковых каналов или специальных белков-переносчиков.

- Осуществляется *по градиенту концентрации без затраты энергии.*
- Транспортируются *моносахариды, аминокислоты, нуклеотиды, глицерол, некоторые ионы.*
- **Характерна кинетика насыщения** – при определённой (насыщающей) концентрации переносимого вещества в переносе принимают участие все молекулы переносчика и скорость транспорта достигает предельной величины.

1. ДИФфуЗИЯ ПУТЕМ РАСТВОРЕНИЯ В ЛИПИДНОМ БИСЛОЕ



ПРАВИЛА ОВЕРТОНА:

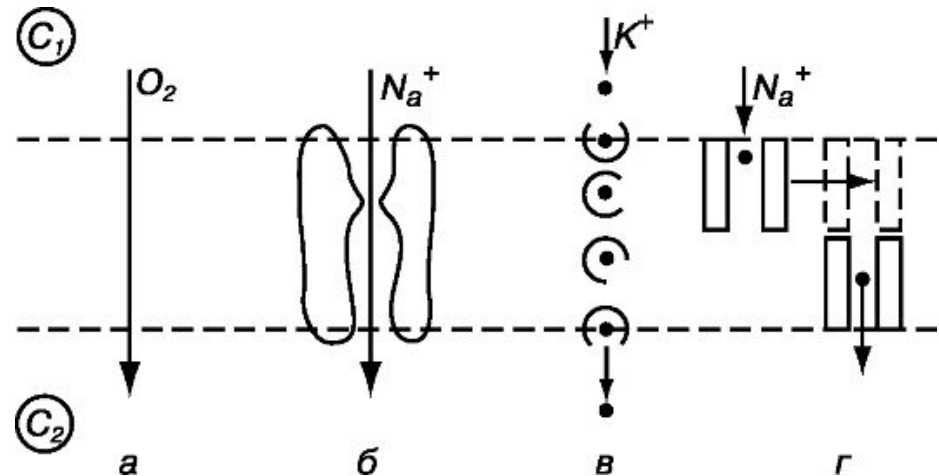
- 1). Проницаемость мембраны для органических молекул **уменьшается** по мере увеличения в них числа **полярных групп** (гидроксильных OH^- , карбоксильных $COOH$ и аминных NH_2);
- 2). Проницаемость мембраны для органических молекул **возрастает** по мере увеличения в них числа **неполярных групп** (метиловых, этиловых и фенильных).

Простая диффузия через липидный слой подчиняется уравнению Нернста-Планка. В живой клетке такая диффузия **обеспечивает прохождение кислорода и углекислого газа, ряда лекарственных веществ.**

Однако простая диффузия протекает достаточно медленно и не может снабдить клетку в нужном количестве питательными веществами.

2. Диффузия через каналы в мембране

- **Канал** - участок мембраны, включающий **белковые молекулы и липиды, который образует в мембране проход**. Этот проход допускает проникновение через мембрану молекул воды, крупных ионов.
- **Каналы в мембране предназначены для переноса неорганических ионов и полярных молекул** (напр. Воды). (Неорганические полярные молекулы и ионы в липидах не растворимы, поэтому они могут проникать через мембраны только при наличии в них специальных каналов, которые имеются в мембране).
- Обычно каналы занимают 2% -6% площади мембраны.
- **Наличие каналов увеличивает проницаемость Р**. Проницаемость Р зависит от числа каналов и от их радиуса.
- Каналы могут проявлять **селективность**

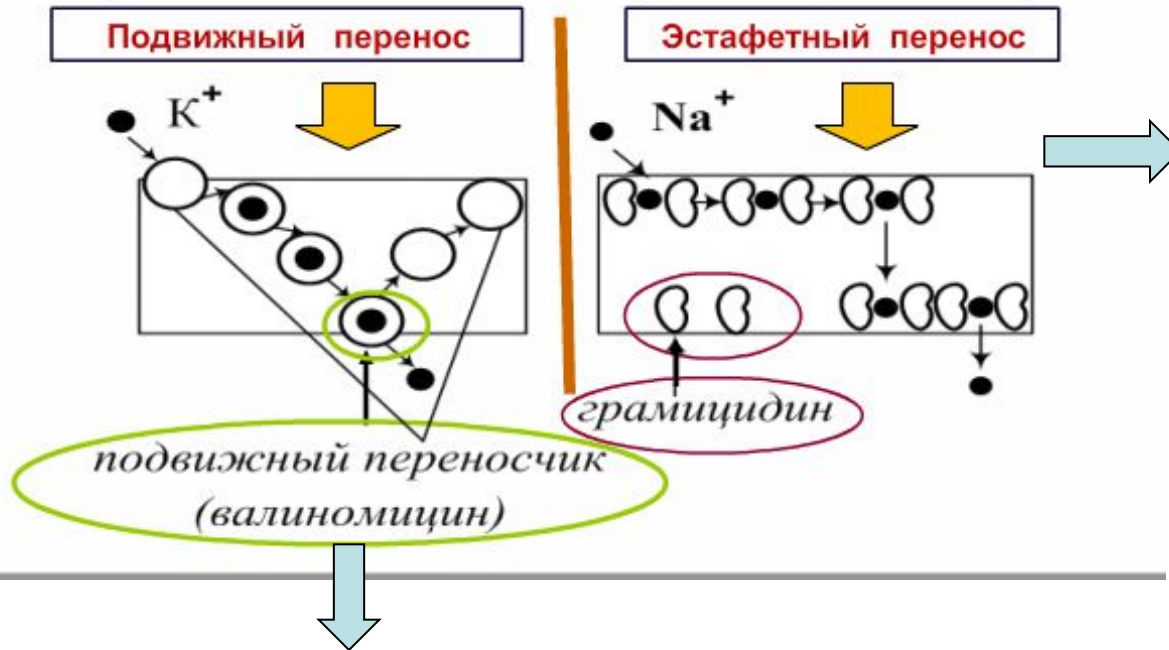


Виды пассивного транспорта: **простая диффузия (а)**, **транспорт через каналы (б)**, **облегченная диффузия (в)**, **эстафетная передача (г)**

3. Облегченная диффузия

Облегченная диффузия осуществляется с помощью **переносчиков**, каждый из которых отвечает за транспорт только определенных молекул. **Облегченная диффузия** – **самый избирательный вид транспорта**.

Таким образом в клетку транспортируются многие **ионы**, **сахара**, **аминокислоты** и многие другие полярные молекулы.



перенос ионов специальными молекулами-переносчиками за счет диффузии переносчика вместе с веществом.

- ❖ **Молекула валиномицина**, «захватив» ион K^+ , **образует растворимый в липидах комплекс** и проходит через мембрану, затем ион K^+ остается, а переносчик уходит обратно.
- ❖ **валиномицин осуществляет транспорт только ионов калия, захватывая их на одной стороне мембраны и транспортируя их на ее другую сторону.**

Эстафетная передача.

В этом случае **молекулы-переносчики образуют временную цепочку поперек мембраны и передают друг другу диффундирующую молекулу.**

При эстафетном переносе молекулы переносчика **встраиваются в мембрану друг за другом, образуя как бы мостик в ней.**

Захватив нужное вещество на **одной стороне**

мембраны, крайняя молекула переносчика передает его

соседней молекуле, та - следующей и так

далее **по "эстафете"**, в результате чего вещество

переносится через мембрану. Как и при любой диффузии,

преимущественный **поток вещества идет** из области его

большой концентрации в область меньшей концентрации.

Для облегченной диффузии характерны

- **Высокая скорость переноса**
- Явление **насыщения транспорта**



Рис. 4.5. Зависимости скорости переноса глюкозы от разности ее концентраций на мембране при простой (L-изомер) и облегченной (D-изомер) диффузии.

- при **одинаковой разности концентраций ΔC** скорость переноса при **облегченной диффузии** значительно выше, чем при **простой диффузии**.
- при **простой диффузии** скорость переноса растет прямо пропорционально ΔC , тогда как при **облегченной диффузии** она сначала тоже линейно и очень быстро растет с увеличением ΔC и **достигает насыщения**.
- **Изменить максимальную скорость переноса при облегченной диффузии** можно только путем изменения количества переносчиков в мембране.

Активный транспорт

Активный транспорт - это перенос молекул и ионов через мембрану **из** области **с меньшим значением** электрохимического потенциала μ **в область** его **бóльших значений**.

Активный транспорт всегда ведет к **увеличению разности энергий** μ по обе стороны мембраны и поэтому **требует затрат энергии**. Он **осуществляется за счет энергии метаболических процессов, накопленных** клеткой в виде макроэргических связей, напр. в **АТФ**.

Активный транспорт осуществляют **специальные белки**, катализирующие при определенных условиях расщепление молекулы **АТФ**:



$$E \approx 45 \text{ кДж/моль}$$

и использующие полученную энергию на активный транспорт.

Поэтому их называют **транспортными АТФ-азами**
(а *проще* – **активными насосами**).

- **АТФ** (аденозинтрифосфорная кислота)-

Основное вещество в процессе обмена веществ, в котором запасается энергия, выделяющаяся при распаде и окислении органических веществ.

- В процессе синтеза молекулы АТФ разрушаются, а энергия, запасенная в них расходуется на синтез новых органических веществ.

- **АДФ** (аденозиндифосфат)

- **Ф** (фосфатная группа)

- **Е** (освобождаемая при расщеплении АТФ энергия)

механизм активного транспорта на примере Na^+ - K^+ насоса.

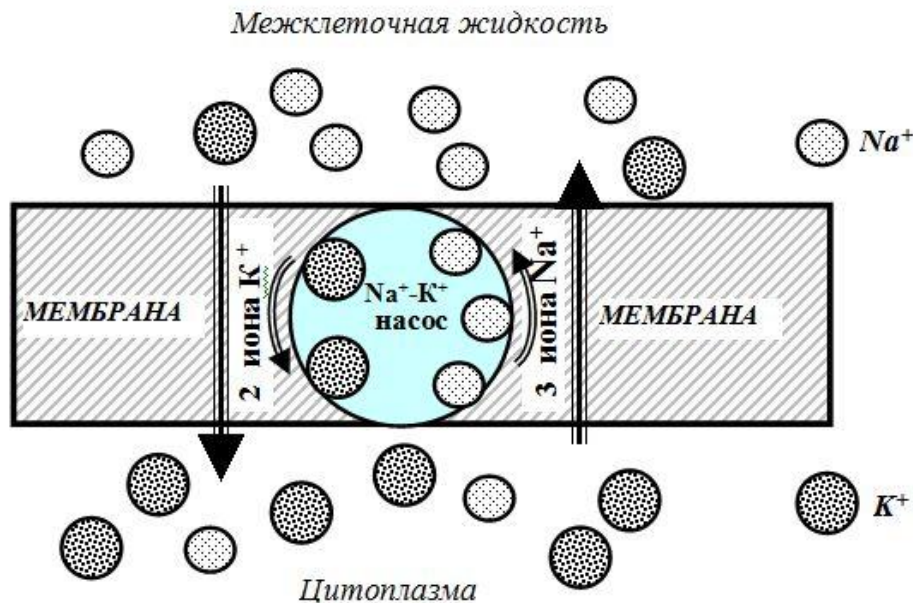


Рис. 4.7. Схема действия Na^+ - K^+ - насоса.

за один цикл действия Na^+ - K^+ - насоса из клетки переносится наружу 3 иона Na^+ , а внутрь – только 2 иона K^+ ,

то клетка теряет один положительный заряд, ее внутренняя часть заряжается отрицательно, а внешняя

что приводит к **возникновению разности потенциалов на клеточной мембране.**

- Под действием ионов Na^+ , находящихся на внутренней стороне мембраны, белок переносчик, (т.е. транспортная АТФ-аза), активируется и расщепляет молекулу АТФ на АДФ и Ф с выделением энергии $E = 45$ кДж/моль
- **АТФ → АДФ + Ф + E**
- происходит присоединение к транспортному белку **трех ионов Na^+** .
- **три иона Na^+** затем перемещаются белком-переносчиком на внешнюю сторону мембраны и там освобождаются
- Вместо них белок-переносчик захватывает на наружной стороне мембраны **два иона K^+** и транспортирует их в обратном направлении, снаружи **внутрь** клетки.
- **Na^+ и K^+ переносятся из области их меньшей концентрации в область их большей концентрации**, т.е. в направлении, противоположном их пассивному транспорту.

Мембранный потенциал

- Мембранным потенциалом φ_m называется разность электрических потенциалов между внутренней и наружной поверхностями мембраны: $\varphi_m = \varphi_i - \varphi_e$

мембранный потенциал подразделяют

потенциал покоя

- соответствует
состоянию покоя
клетки

потенциал действия

- сопровождает процесс
возбуждения клетки

- ❖ Внутренняя сторона мембраны клетки заряжена отрицательно по отношению к наружной.
- ❖ Принимая потенциал наружного раствора за нуль, МП записывают со знаком «минус»!
- ❖ Потенциал покоя внутри клетки относительно межклеточной жидкости отрицателен и составляет от -60 мВ до -100 мВ, в зависимости от вида клетки.
- ❖ В состоянии покоя клеточная мембрана **поляризована**.
- ❖ Уменьшение величины МП называют **деполяризацией**,
- ❖ увеличение — **гиперполяризацией**,
- ❖ восстановление исходного значения МПП — **реполяризацией** мембраны.

Мембранные потенциалы покоя

Определяются:

- 1) Разной **концентрацией** ионов K^+ , Na^+ и Cl^- по обе стороны мембраны (В состоянии покоя клеточная мембрана **хорошо проницаема для ионов K^+** , **менее проницаема для Na^+** и **практически непроницаема для внутриклеточных белков и других органических ионов.**

- 2) **Разной проницаемостью P_i** мембраны для этих ионов $P_i = \frac{D}{d}$

Поток ионов через мембрану определяется **уравнением Нерста-Планка**

$$J = -URT \frac{dC}{dx} - C U_m ZF \frac{d\varphi}{dx}$$

В состоянии покоя **суммарный поток равен нулю**, откуда следует

$$\frac{RT}{C} \frac{dC}{dx} = -ZF \frac{d\varphi}{dx}$$

т.е. **!!! в покое действие градиента концентрации компенсируется** действием **противоположно направленного градиента электрического потенциала** на мембране

Равновесный потенциал Нернста

- Предположим, что мембрана в покое проницаема только для одного вида ионов
- Образующийся в этом случае мембранный потенциал называется равновесным потенциалом Нернста
 - В покое, т.е. при термодинамическом электрохимические потенциалы по обе стороны мембраны равны: $\mu_i = \mu_e$.

Внутри клетки
электрохимический потенциал
равен

$$\mu_i = \mu_{0i} + RT \ln C_i + ZF\varphi_i$$

Вне клетки
электрохимический потенциал
равен

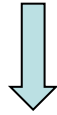
$$\mu_e = \mu_{0e} + RT \ln C_e + ZF\varphi_e$$

Поскольку по обе стороны мембраны одинаковый растворитель-вода, то $\mu_{0i} = \mu_{0e}$, и условие равновесия принимает вид:

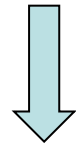
Уравнение Нернста для равновесного мембранного потенциала

- условие термодинамического равновесия принимает вид:

$$RT \ln C_i + ZF \varphi_i = RT \ln C_e + ZF \varphi_e$$



$$ZF (\varphi_i - \varphi_e) = -RT (\ln C_i - \ln C_e).$$



получаем уравнение
Нернста

для
равновесного мембранного
потенциала

$$\varphi_i - \varphi_e = -\frac{RT}{ZF} \ln \frac{C_i}{C_e}$$

- ❖ Определяет потенциал покоя клетки, если мембрана проницаема только для одного вида ионов
- ❖ величина равновесного потенциала для любого иона пропорциональна температуре T клетки и логарифму отношения концентраций этого иона *внутри* и *вне* клетки.
- ❖ Потенциал среды, окружающей клетку, обычно принимают равным нулю (т.е. $\varphi_e = 0$), поэтому мембранный потенциал представляет собой потенциал внутри клетки $\varphi_M = \varphi_i$

Именно **разность потенциалов на мембране клетки поддерживает**

высокий уровень градиента концентраций ионов K^+ , Na^+ и Cl^-

- Значения концентраций основных ионов на мембране и потенциалов Нернста для разных видов клеток

Клетка	Ионы	Межклеточная жидкость мМ/л	Цитоплазма мМ/л	Потенциал Нернста mV	Потенциал покоя ϕ_0 , mV
Мышцы млекопитающих	Na+	142	12	+64	-90
	K+	120	140	-92	
	Cl-		4	-89	
Аксон кальмара	Na+	<u>460</u>	<u>50</u>	+58	-70
	K+	<u>10</u>	<u>400</u>	-96	
	Cl-	540	40	-68	

- **Концентрации ионов K^+ , Na^+ и Cl^-** в цитоплазме и в межклеточной жидкости **различаются в десятки раз** (см. табл.)
- **Концентрация ионов K^+ внутри клетки в 40 - 60 раз выше**, чем в межклеточной жидкости, тогда как для Na^+ и Cl^- распределение концентраций противоположное.
- **Большая разность концентраций основных ионов на мембране клетки обеспечивается сильным электрическим полем**, которое создается **равновесным мембранным потенциалом**.

Полное выражение для мембранного потенциала клетки, **учитывающее диффузию всех трех ионов** (K^+ , Na^+ и Cl^-) было получено

Гольдманом, Ходжкиным и Катцем:

$$\varphi_m = -\frac{RT}{F} \ln \frac{P_K [K^+]_i + P_{Na} [Na^+]_i + P_{Cl} [Cl^-]_e}{P_K [K^+]_e + P_{Na} [Na^+]_e + P_{Cl} [Cl^-]_i}$$

P_K , P_{Na} , P_{Cl} - проницаемости мембраны для соответствующих ионов;

$[K^+]_i$, $[K^+]_e$ - их концентрации **внутри** (*internal*) и **вне** (*external*) клетки

Потенциал покоя φ_0 **большинства клеток** лежит **в пределах – 60 до –100 мВ**,

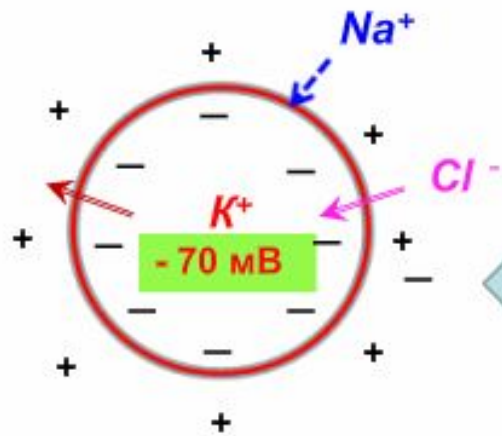
Учитывая, что толщина мембраны тоже мала (**8-10 нм**), **напряженность электрического поля в клеточной мембране огромна**

$$E = \frac{\varphi_0}{d} = \frac{80mV}{8nm} = \frac{80 \cdot 10^{-3}V}{8 \cdot 10^{-9}m} = 10^7 \frac{V}{m} = 10^5 \frac{V}{sm}$$

(**электрический пробой в воздухе наступает при 30 кВ/см**), а мембрана выдерживает **100 кВ/см**, это **условие ее нормальной деятельности!!!**, поскольку именно такое электрическое поле необходимо для поддержания разности концентраций ионов натрия, калия и хлора на мембране.

Именно такая большая напряженность электрического поля и его полярность (внутри клетки «-», а снаружи «+») поддерживают высокую разность концентраций ионов K^+ и Cl^- на мембране, необходимую для нормального функционирования клетки.

Но поддерживать таким же способом разность концентраций ионов Na^+ электрическое поле не может. Эту задачу оно выполняет другим путем: закрывает Na^+ - каналы, препятствуя входу Na^+ в клетку.

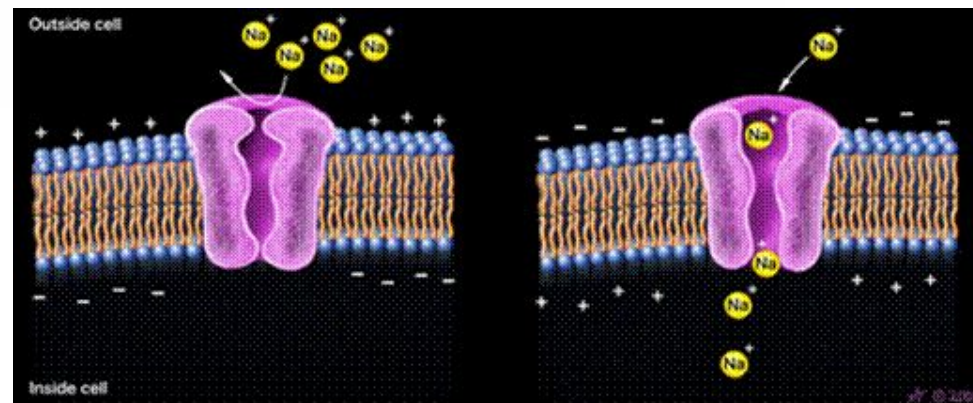


Для мембраны аксона кальмара
в покое:

$$P_{K^+} : P_{Na^+} : P_{Cl^-} = 1 : 0,04 : 0,45$$

← Состояние покоя клетки.

8



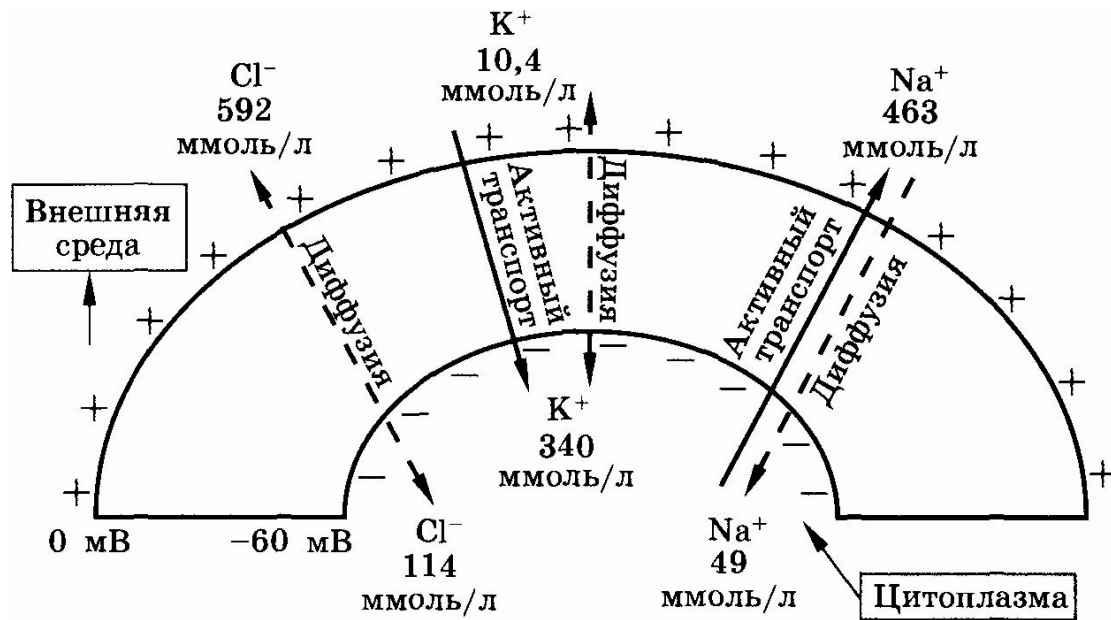


Рис. 11.16

Ионные потоки, существующие в состоянии **покоя** на мембране аксона кальмара (рис. 11.16).

На рисунке **жирными стрелками** указаны **потоки ионов**, осуществляемые **за счет активного транспорта**. **Пунктиром** обозначены стрелки, соответствующие **диффузионным потокам за счет градиентов концентрации соответствующих ионов**. Обозначены также концентрации ионов натрия, калия и хлора в цитоплазме и окружающей среде. диффузия калия и хлора идет в обе стороны. Натрий идет через мембрану за счет простой диффузии лишь в одну сторону — снаружи вовнутрь. Однако $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-АТФаза}$ интенсивно выводит ионы натрия из клетки, а калия — в клетку.

ВОЗБУЖДЕНИЕ КЛЕТКИ. ГЕНЕРАЦИЯ ПОТЕНЦИАЛА ДЕЙСТВИЯ

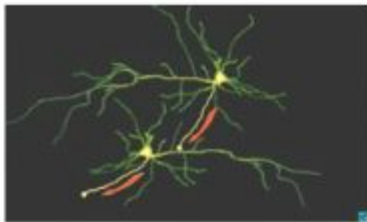
Посредством электрических нервных импульсов (*потенциалов действия*) в живом организме *передается информация* от рецепторов к нейронам мозга и от нейронов мозга к мышцам.

- **Способность** организма, органа, ткани или клетки **отвечать на раздражение** активной специфической реакцией (*генерацией нервного импульса*, сокращением, секрецией и т.п.) называется **возбудимостью**.

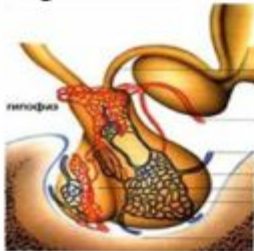
ВОЗБУЖДЕНИЕ КЛЕТКИ

Типы возбудимых клеток:

Нервные клетки



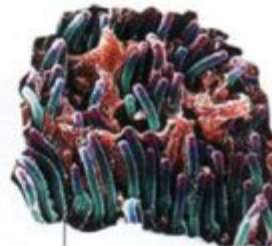
Секреторные клетки



Мышечные клетки



Рецепторные клетки



Все клетки возбудимых тканей под действием раздражителей способны переходить в состояние **возбуждения**

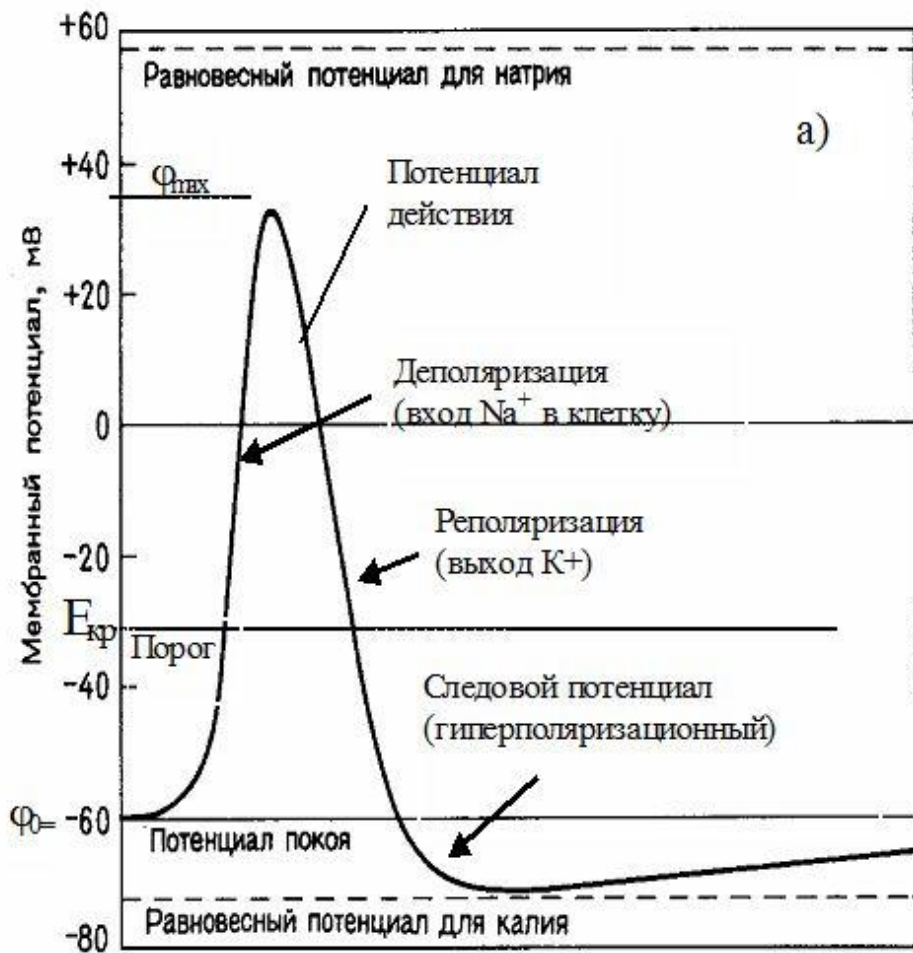
Генерация потенциала действия

Минимальная сила раздражителя, необходимая для возникновения возбуждения, **называется порогом возбуждения.**

Действие раздражителя приводит к изменению мембранного потенциала клетки на некоторую величину U , зависящую от силы раздражителя.

Потенциал на мембране изменяется и становится равным $\varphi_m = \varphi_o + U$, где φ_o - потенциал покоя клетки.

- ❖ **Если** под действием раздражителя **мембранный потенциал становится выше** (положительнее, при $U > 0$) **потенциала покоя**, то такое изменение мембранного потенциала называют **деполяризацией**
- ❖ **Если** же **мембранный потенциал становится ниже** (отрицательнее, при $U < 0$) **потенциала покоя**, то разность потенциалов на мембране увеличивается по модулю и такое состояние называют **гиперполяризацией**.
- ❖ **Возбуждение клетки происходит** только **при деполяризации** мембраны **до** определенного **значения**, которое называют **критическим потенциалом возбуждения** $E_{кр}$.



❖ При достижении $E_{кр}$ **натриевые каналы в мембране начинают открываться** и ионы Na^+ начинают быстро входить в клетку как под действием градиента концентрации, так и под действием электрического поля.

❖ поток ионов Na^+ в клетку еще больше увеличивает деполяризацию мембраны, ее **проницаемость для натрия резко возрастает**, и **происходит лавинообразное нарастание потока ионов натрия внутрь клетки**.

❖ Благодаря потоку положительных ионов, **первоначальный отрицательный потенциал внутри клетки быстро повышается, достигает нуля**, а затем становится **положительным** из-за продолжающегося потока ионов натрия в клетку

❖ по достижении максимального потенциала $\phi_{мах}$ **натриевые каналы закрываются** и **поток ионов натрия в клетку полностью прекращается**.

❖ В то же время проводимость калиевых каналов повышается и ионы калия под действием как градиента концентрации, так и электрического поля начинают **усиленно диффундировать наружу**, вынося с собой из клетки положительный заряд и восстанавливая тем самым прежний мембранный потенциал покоя. Этот процесс, называемый **реполяризацией**, приводит к восстановлению потенциала покоя на мембране.

ФАЗЫ ПОТЕНЦИАЛА ДЕЙСТВИЯ

1. При достижении $\phi_{кр}$ (т.А) в мембране открываются натриевые каналы и ионы натрия начинают лавинообразно входить в клетку, быстро повышая мембранный потенциал до ϕ_{max} (т.В). В этот момент Na^+ -каналы закрываются.

Т.о. **фаза деполяризации** обусловлена входом Na^+ в клетку.

Соотношение проницаемостей мембраны аксона кальмара:

в покое:

$$P_{K^+} : P_{Na^+} : P_{Cl^-} = 1 : 0,04 : 0,45$$

в фазе деполяризации: $P_{K^+} : P_{Na^+} : P_{Cl^-} = 1 : 20 : 0,45$.

2. **Фаза реполяризации** начинается в т.В и обусловлена выходом ионов K^+ из клетки.

3. **Следовой потенциал** продолжается до восстановления потенциала покоя клетки и обусловлен изменением проводимости K^+ -каналов при возбуждении клетки.

Длительность фазы деполяризации во всех случаях мала и для нервных и мышечных клеток составляет **0,5 – 1 мс**. При этом **скорость нарастания мембранного потенциала** в **фазе деполяризации** очень **велика** и **достигает значений 300 В/с**.

Длительность фазы реполяризации существенно зависит от вида клеток: для нервных клеток и клеток скелетных мышц она составляет от 0,5 до 10 мс, а для клеток сердечной мышцы - около 300 мс

Если сразу после начала генерации потенциала действия (при $\varphi_m = E_{кр}$) попытаться подействовать на клетку внешним надпороговым раздражителем, то возбуждение не возникает ни при каких значениях силы раздражителя.

Такое состояние полной невозбудимости мембраны и называют абсолютной рефрактерностью.

Рефрактерный период состоит из **абсолютного и относительного** периодов.

Абсолютный рефрактерный период – это период **полной невозбудимости** мембраны.

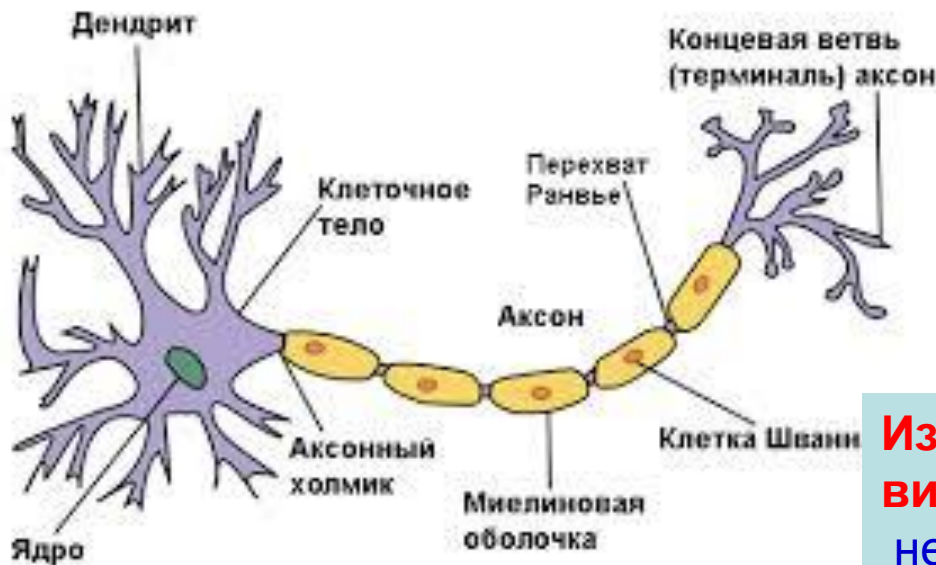
Относительный рефрактерный период – это период **пониженной возбудимости** мембран. В это время клетку можно возбудить только значительным **надпороговым** воздействием, но амплитуда потенциала действия будет ниже нормы.

Длительность рефрактерного периода зависит от вида клетки и составляет:

- для нервных клеток **1-2 мс;**
- для скелетных мышц **5-10 мс;**
- для миокарда **около 300 мс.**

Распространение потенциала действия по аксонам.

- **Нервный импульс** представляет собой **волну возбуждения, распространяющуюся по нервному волокну.**
- На небольшие расстояния (в несколько миллиметров) информация **может передаваться** и в виде местных потенциалов (локального ответа), амплитуда которых быстро затухает с расстоянием.
- На большие расстояния информация по нервной системе передается без затухания в виде распространяющихся по нервному волокну потенциалов действия.



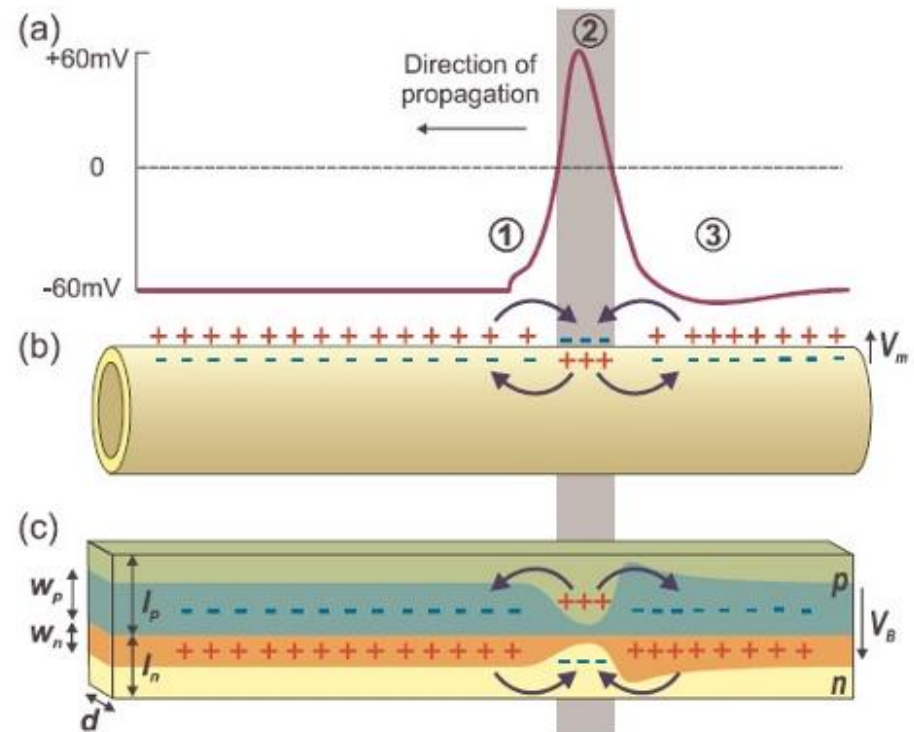
Нейрон состоит из тела клетки, **дендритов** (ветвей тела клетки), которые подводят к нему нервные импульсы, и длинного нервного волокна (**аксона**), по которому нервные импульсы передаются от тела клетки к эффекторам.

Известны два вида аксонов: безмиелиновые, не покрытые миелиновой оболочкой, и миелинизированные аксоны, имеющие такую оболочку.

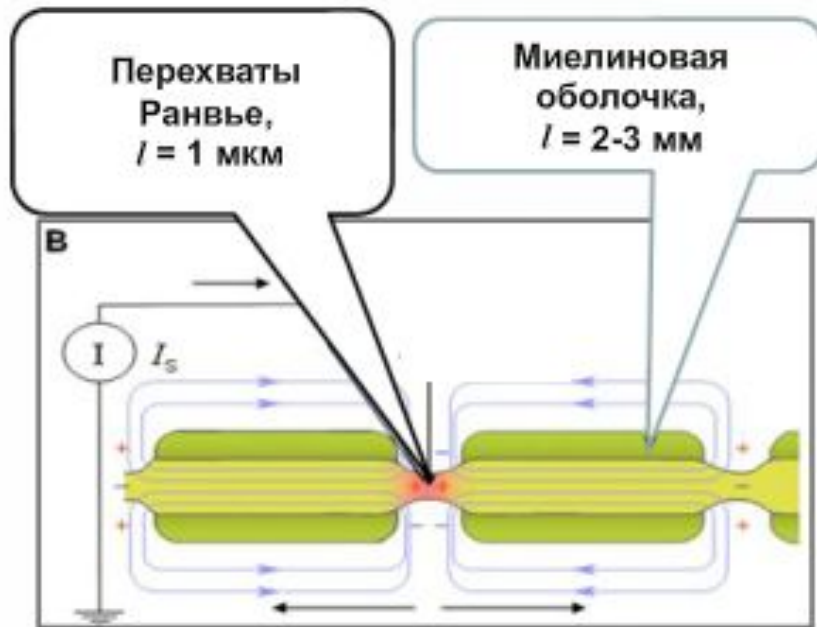
Распространение потенциала

действия по безмиелиновым аксонам.

- Возбуждение такого аксона на каком-то участке приводит к **полной деполяризации мембраны** в этом месте до значения φ_{\max}
- **в невозбужденных участках** потенциал остается отрицательным и **равным потенциалу покоя φ_0** .
- **Под действием разности потенциалов** ($\varphi_{\max} - \varphi_0$) между возбужденными и невозбужденными участками аксона в аксоплазме возникает **локальный ионный ток**.
- Подобный локальный ток возникает и на наружной стороне аксона



2. Распространение потенциала действия по миелинизированным аксонам



Этот аксон покрыт **миелиновой оболочкой** (шванновской клеткой), длиной **2-3 мм**, между которыми находятся "оголенные участки" - перехваты Ранвье, длиной **~1 мкм**. Такое строение аксона обеспечивает скорость распространения потенциала действия до **100 м/с** и **более**.

На участках аксона, покрытых миелином, мембрана полностью изолирована и не имеет контакта с межклеточной жидкостью, содержащей ионы **Na⁺**. Вследствие чего потенциал действия здесь формироваться не может.

Потенциал действия может сформироваться **только в перехватах Ранвье**, где имеет необходимый контакт с межклеточной жидкостью.

- ❑ **Наличие миелиновой оболочки** у аксона **приводит к затуханию распространяющегося нервного импульса**, так как в местах, покрытых миелином, **мембрана аксона не имеет контакта с межклеточной жидкостью и потенциал действия сформироваться на может!!!**
- ❑ При распространении нервного импульса по миелиновому волокну **амплитуда его экспоненциально уменьшается.**
- ❑ В перехватах Ранвье происходит регулярное **усиление ослабленного нервного импульса до прежнего значения.**
- ❑ В перехватах Ранвье миелиновая оболочка отсутствует и есть **непосредственный контакт мембраны с межклеточной жидкостью.**
- ❑ Когда распространяющийся по миелинизированному волокну затухающий нервный импульс достигает перехвата Ранвье, там **генерируется полноценный потенциал действия**, и происходит усиление передаваемого по нерву сигнала до первоначального значения.



Рис. 11.21

- ❖ Допустим, что один из перехватов Ранвье возбужден, т.е. **деполяризован до потенциала φ_{\max}** .
- ❖ Тогда под действием разности потенциалов ($\varphi_{\max} - \varphi_0$) между возбужденным и невозбужденным участками в аксоплазме и на наружной стороне мембраны **возникают локальные токи**, благодаря которым мембранный потенциал распространяется вдоль аксона как по электрическому кабелю и с большой скоростью.
- ❖ По мере удаления от возбужденного участка **мембранный потенциал аксона экспоненциально уменьшается**.
- ❖ Когда этот затухающий мембранный потенциал достигнет ближайшего перехвата Ранвье и повысит там φ_m до $E_{\text{кр}}$, в мембране этого перехвата открываются Na^+ -каналы и генерируется полноценный потенциал действия, что **приводит к увеличению мембранного потенциала до максимального значения φ_{\max}** .
- ❖ Весь процесс повторяется.
- ❖ **Потенциал действия последовательно генерируется лишь в перехватах Ранвье**, а на **миелинизированных участках аксона происходит его распространение с затуханием**, но с большой скоростью, благодаря чему и **достигается высокая скорость передачи возбуждения по такому нервному волокну**.

Скорость распространения потенциала действия

В **безмиелиновых** аксонах **скорость проведения** нервного импульса составляет **несколько метров в секунду**.

В **миелинизированных** аксонах **скорость проведения** нервного импульса составляет **десятки и сотни метров в секунду**.

Как в *безмиелиновых*, так и в *миелинизированных аксонах* **скорость распространения** мембранного потенциала **возрастает** с увеличением **диаметра** аксона.

СКОРОСТЬ ПРОВЕДЕНИЯ ПОТЕНЦИАЛА ДЕЙСТВИЯ
по разным типам волокон

ТИП	Функция волокна	Средний диаметр, мкм	Скорость проведения м/с
A α	Двигательные, чувствительные волокна скелетных мышц	15 -22	100 (70–120)
A β	Кожные сенсоры прикосновения и давления	8 -12	50 (30–70)
A γ	Двигательные волокна мышечных веретен	40-08	20 (15–30)
A δ	Кожные афференты температуры и боли	1 -4	15 (12–30)
B	Симпатические преганглионарные волокна	1 – 3,5	7 (3–15)
C	Кожные афференты боли	0,5 - 3	1 (0,5–2)