

**9. Потенциал действия,  
определение, кривая ПД.  
Фазы ПД, ионные  
механизмы их  
возникновения.**

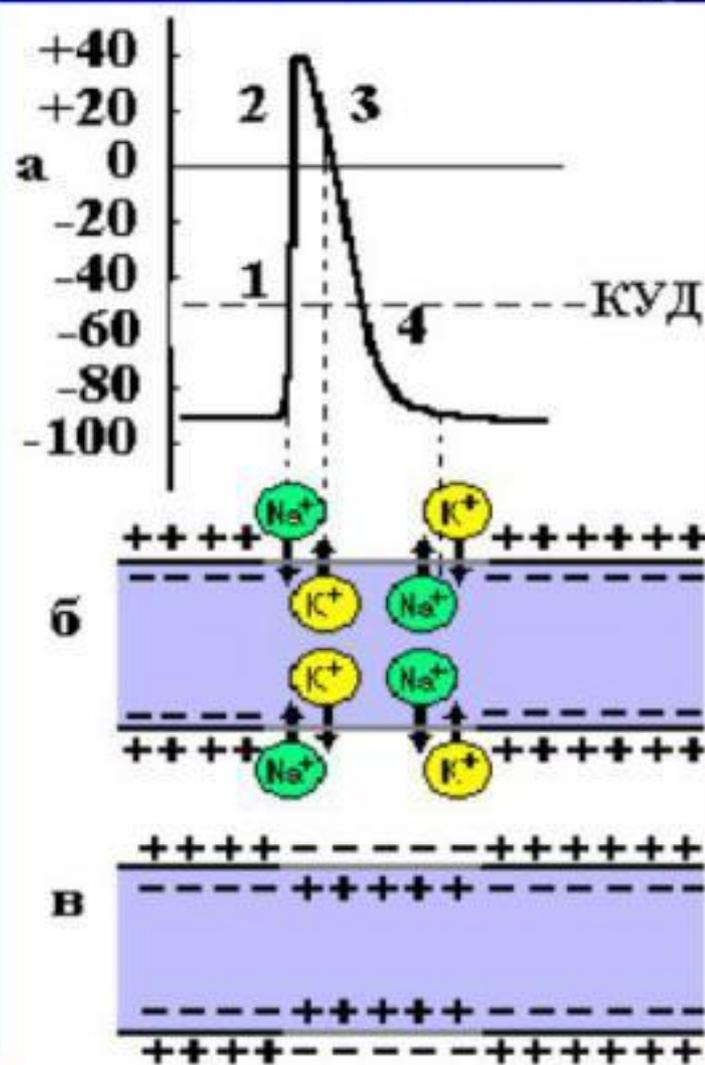
# Формирование ПД.

- Бернштейн.
- Согласно мембранной теории электрических потенциалов в живых образованиях, существом возбуждения является кратковременная потеря мембраной своих полупроницаемых свойств, в результате чего возбужденный ее участок образует короткое замыкание для трансмембранной разности потенциалов. Это положение является основой современных представлений о природе возбуждения.
- 
- Но – при возбуждении нервного волокна потенциал действия представляет собой не просто снижение предсуществующего мембранного потенциала, а перезаряд мембраны – внутренняя ее сторона при этом становится положительно заряженной по отношению к наружной стороне. Причиной этого является избирательное повышение проницаемости мембраны для ионов натрия. Эти ионы, концентрация которых вне клетки значительно выше, чем внутри нее, начинают с большой скоростью диффундировать внутрь, перенося через мембрану положительные заряды и соответственно перезаряжая ее.

- Мембрана нервной клетки, как и мембрана любой другой клетки, имеет значительное электрическое сопротивление и емкость. При пропускании тока на ее сопротивлении возникает падение напряжения, которое суммируется с существующим мембранным потенциалом. За счет наличия у мембраны емкости ее деполяризация достигает максимума. Когда деполяризация достигает порога, появляется ПД.
- 
- Порог раздражения – мера возбудимости. Минимальная величина внешнего воздействия, способная вызвать возбуждение данной структуры.

- Функция аксона заключается в проведении нервных импульсов. Потенциал действия возникает в результате кратковременной реверсии мембранного потенциала, волнообразно распространяющейся вдоль аксолеммы. Обычно потенциал действия зарождается в начальном, ближайшем к телу клетки сегменту аксона, и пробегает по аксону к его окончаниям. На препарате изолированного аксона ПД можно вызвать, приложив к его мембране короткий толчок электрического тока. Амплитуда ПД (100-125 мВ) и его длительность (1-2 мс) мала, и поэтому, для того, чтобы получить изображение, его необходимо усилить и вывести на экран осциллоскопа.

## Возникновение потенциала действия (ПД)



- А - Фазы развития ПД
- 1 – деполяризации,
- 2 – овершут,
- 3 – реполяризации,
- 4 – покоя (ПП).
- Б – Ионные потоки.
- В – Изменение заряда мембраны.

- Величина противоположно направленной разности потенциалов вычисляется по формуле Нернста:
- $E_m = ((R \cdot T) / F) \cdot \ln([Na]_{вн} / [Na]_{нар})$ .
- $E_m = -59 \cdot \ln([Na]_{вн} / [Na]_{нар})$ .
  
- R – газовая постоянная.
- T – абсолютная температура.
- F – число Фарадея.
- $[K]_{вн} : [K]_{нар}$  – отношение концентрации калия внутри и снаружи клетки.
  
- Амплитуда ПД изменяется пропорционально логарифму изменения концентрации ионов натрия.
- 
- Единственным путем создания активной реакции этого типа является деполяризация мембраны до критического уровня, независимо от того, имеет ли место пропускание электрического тока или естественное раздражение (синаптическое действие, действие адекватного раздражения на рецептор и т.д.).

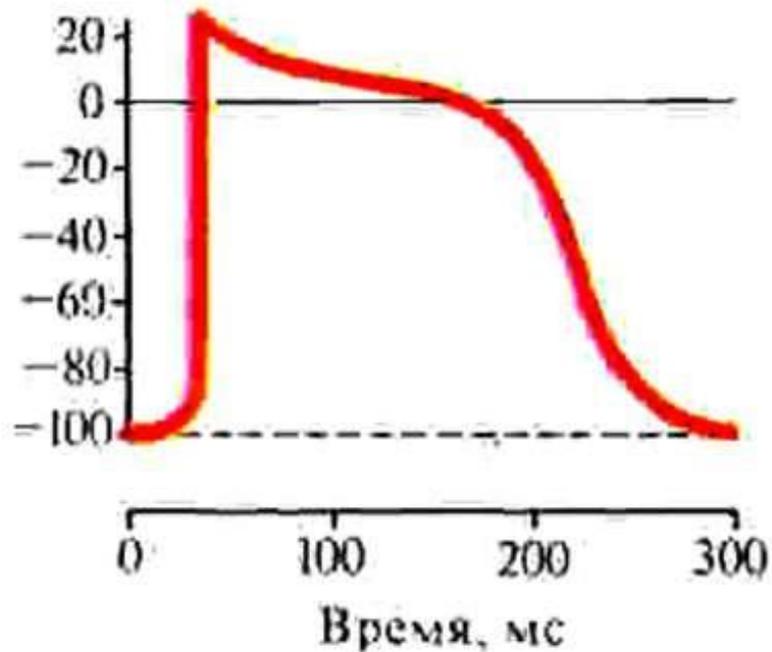
# Фазы ПД.

- ПД состоит из 2 фаз:
- 1. Фаза деполяризации.
- Соответствует быстрому изменению мембранного потенциала (деполяризации мембраны) примерно на 110 мВ. Мембранный потенциал изменяется от уровня покоя (около -70 мВ) до значения, близкого к равновесному потенциалу – потенциал при котором входящий ток принимает нулевое значение ( $E_{Na^+}$  (примерно 40 мВ)).
- 2. Фаза реполяризации.
- Мембранный потенциал вновь достигает уровня покоя (мембрана реполяризуется), после чего наступает гиперполяризация до значения примерно на 10 мВ меньшего (более отрицательного), чем потенциал покоя, т.е. примерно -80 мВ.

**Возбуждение** - это процесс, в результате которого возникает **потенциал действия (ПД)**

### **Фазы ПД:**

1. Деполяризация
2. Начальная быстрая реполяризация
3. Плато (медленная реполяризация)
4. Быстрая реполяризация - конечная



- Ионное обеспечение фаз ПД.
- Фаза деполяризации ПД.
- Обусловлена временным *повышением проницаемости* мембраны аксона для натрия. В этот момент открываются специфические натриевые каналы, и натрий лавинообразно устремляется в клетку. Этот приток положительных ионов приводит к деполяризации мембраны.
- 
- Фаза реполяризации ПД.
- Связана с закрытием натриевых и открытием калиевых каналов. Вход натрия в аксон снижается *из-за падения натриевой проницаемости*; повышение же калиевой проницаемости приводит к увеличению выхода ионов калия. Т.к. по мере выхода ионов калия удаляются положительные заряды, мембрана реполяризуется.
- 
- Гиперполяризация мембраны до уровня большего (более отрицательного), чем потенциал покоя, обусловлена очень высокой калиевой проницаемостью в фазу реполяризации.
- 
- Закрытие калиевых каналов приводит к восстановлению исходного уровня мембранного потенциала; значения проницаемости для калия и натрия при этом также возвращаются к прежним.

# Рефрактерность и лабильность.

- Потенциал действия, который возникает в нервной клетке при снижении заряда ее мембраны до критической величины и выражает собой процесс возбуждения, имеет ряд постоянных, очень характерных для него свойств:
- 1. Амплитуда ПД не зависит от силы раздражения, т.е. от величины деполяризации мембраны (ПД имеет постоянную величину).
- Причина такого поведения ПД – ПД обусловлен клеточной реакцией, которая сама себя поддерживает и носит, как говорят, регенеративный характер.
- Свойство регенеративности является очень важным для поддержания основной функции нервной клетки – передачи сигналов на большое расстояние.

- **2. Рефрактерность** – неспособность мембраны немедленно произвести повторный потенциал действия. Второе раздражение останется без ответа, даже если оно в несколько раз превышает пороговую величину (*период абсолютной рефрактерности*).
- Способность переходить в активное состояние восстанавливается постепенно; поэтому через некоторое время приложение деполяризующего тока уже вызовет ПД, но он окажется частично инактивированным, и его амплитуда будет не полной. Период появления неполных ответов – *период относительной рефрактерности*; он следует сразу же за периодом абсолютной рефрактерности.
- Длительность периода рефрактерности тесно связана с длительностью самого ПД: чем медленнее он развивается, тем длительнее у него рефрактерный период.

- Различные типы нервных клеток довольно существенно отличаются по длительности ПД и, следовательно по длительности рефрактерного периода.
- В основе – явление инактивации – несмотря на поддерживаемую деполяризацию мембраны, ток после достижения максимума начинает быстро ослабевать и вскоре полностью прекращается.
- Наличие рефрактерного периода приводит к существованию предельной частоты возбуждения, которую клетка может пропустить без изменений.
- 1. Лабильность – это максимальное число импульсов, которое данная структура может передать в единицу времени без искажений.

# Изменения возбудимости при возбуждении.

- Еще одним свойством ПД является способность оставлять после себя длительные следовые изменения возбудимости, которые проявляются в изменении порога для последующих раздражений.
- После периода рефрактерности возбудимость клетки постепенно восстанавливается; этот период восстановления длится примерно 3 мс. Далее возбудимость на какой-то период может даже превосходить исходный уровень, так что ПД оказывается возможным вызвать более слабым стимулом. Затем на протяжении очень длительного периода возбудимость оказывается снова пониженной; общая длительность этого периода может достигать 0,1 сек.
- Таким образом, нервный импульс хотя и длится сам по себе всего несколько миллисекунд, оставляет после себя примерно в 100 раз более длительный след.

- Фазы:
- 1. *Следовая супернормальность* – следовое повышение возбудимости.
- 2. *Следовая субнормальность* – следовое понижение возбудимости.
- Их выраженность и длительность очень варьирует у нервных клеток различных типов.

- Наличие следовой субнормальности еще больше затрудняет передачу клеткой ритмических импульсов.
- Наличие длительных следовых процессов стабилизирует работу клетки на определенной низкой частоте, сохраняя в то же время для нее возможность генерации при повышении интенсивности раздражения более частого разряда, поскольку более сильный стимул может преодолеть следовое уменьшение возбудимости и все же вызвать ПД. У клетки существует как бы резерв, который может быть использован в том случае, когда интенсивность попадающих на нее раздражений резко возрастает.
- Благодаря наличию таких стабилизирующих свойств, клетка, очевидно, никогда не работает «на пределе».

- Свойства сомы клетки и ее аксонов в этом отношении оказываются резко отличными (пр: у сомы двигательной клетки следовые процессы выражены почти в 10 раз сильнее, чем у ее аксона). Это объясняется тем, что функция аксона – только передать без искажений то, что он получил из клетки и ее дендритов, которые в естественных условиях являются единственными интегрирующими образованиями, преобразующими поступающие к клетке сигналы.

# Основы изменения

## возбудимости клетки при

### следовых процессах:

- Определенные изменения электрической поляризации мембраны.
- После окончания ПД мембранный потенциал не возвращается к начальной величине. Сначала имеет место небольшая *следовая деполяризация*. Затем на протяжении примерно 100 мс мембрана клетки оказывается гиперполяризованной.  
*Длительность следовой гиперполяризации = длительности следового понижения возбудимости.*
- *И наконец, еще одним важным свойством ПД является его способность к самораспространению за счет тех электрических токов, которые он создает.*

# Электрическая теория

## распространения электронного

### импульса.

- Если какая-то часть клетки возбуждена – на поверхности невозбужденной части наружная сторона мембраны положительна по отношению к внутренней, а на поверхности возбужденной – отрицательна.
- Таким образом, на поверхности клетки возникает продольная разность потенциалов. Так как клетка находится в токопроводящей среде, то возникают электрические токи от невозбужденной ее части к возбужденной, которые будут снижать мембранный потенциал невозбужденной части.
- Т.к. амплитуда ПД большая – вызываемая им деполяризация невозбужденных участков мембраны всегда будет выше пороговой -> в них также появится регенеративный ПД, и процесс возбуждения переместится на следующий участок.
- Так будет происходить до тех пор, пока импульс не дойдет до конца отростка нервной клетки, где уже возникнут явления другого порядка.

