

# БИОПОТЕНЦИАЛЫ

## Лекция

### ПРОВЕДЕНИЕ ВОЗБУЖДЕНИЯ ПО НЕРВНЫМ ВОЛОКНАМ

1. РОЛЬ ПОТЕНЦИАЛОВ ДЕЙСТВИЯ В ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ.
1. ОБ АКСОНАХ.
1. КАБЕЛЬНАЯ ТЕОРИЯ ПРОВЕДЕНИЯ.
1. НАПРАВЛЕНИЕ И СКОРОСТЬ ПРОВЕДЕНИЯ.
5. НЕПРЕРЫВНОЕ И САЛЬТАТОРНОЕ ПРОВЕДЕНИЕ.

# 1. РОЛЬ ПОТЕНЦИАЛОВ ДЕЙСТВИЯ В ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ

- **РАЗДРАЖИМОСТЬ –**

**СПОСОБНОСТЬ ЖИВЫХ  
КЛЕТОК ПОД ВЛИЯНИЕМ  
РАЗДРАЖИТЕЛЕЙ**

**(определенных факторов  
внешней или внутренней  
среды)**

**ПЕРЕХОДИТЬ ИЗ  
СОСТОЯНИЯ ПОКОЯ  
В СОСТОЯНИЕ АКТИВНОСТИ.**

**ПРИ ЭТОМ ВСЕГДА  
МЕНЯЕТСЯ**

**ЭЛЕКТРИЧЕСКОЕ  
СОСТОЯНИЕ МЕМБРАНЫ.**

- **ВОЗБУДИМОСТЬ –**

**СПОСОБНОСТЬ  
СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫХ  
ВОЗБУДИМЫХ КЛЕТОК**

**В ОТВЕТ НА ДЕЙСТВИЕ  
РАЗДРАЖИТЕЛЯ**

**ГЕНЕРИРОВАТЬ  
ОСОБУЮ ФОРМУ  
КОЛЕБАНИЯ  
МЕМБРАННОГО  
ПОТЕНЦИАЛА –  
ПОТЕНЦИАЛ ДЕЙСТВИЯ.**

# Реакции возбудимых клеток

В принципе возможны различные ответы возбудимых клеток на действие раздражителей:

- **ЛОКАЛЬНЫЙ ОТВЕТ**
- ПД
- и некоторые другие виды потенциалов

## ЛОКАЛЬНЫЙ ОТВЕТ:

ПОДПОРОГОВЫЙ  
раздражитель  
(50-75% от порогового)



ДЕПОЛЯРИЗАЦИЯ МЕНЬШЕ  
КРИТИЧЕСКОЙ



НЕБОЛЬШОЕ УВЕЛИЧЕНИЕ  
НАТРИЕВОЙ  
ПРОНИЦАЕМОСТИ,  
МЕХАНИЗМ П.О.С.  
НЕ ВКЛЮЧАЕТСЯ. –

ПРОЦЕСС БЫСТРО  
ЗАТУХАЕТ.

# Изменения возбудимости

В ПРОЦЕССЕ РАЗВИТИЯ ПД ВОЗБУДИМОСТЬ МЕНЯЕТСЯ.

- **СНИЖЕНИЕ ВОЗБУДИМОСТИ** называется **ОТНОСИТЕЛЬНОЙ РЕФРАКТЕРНОСТЬЮ**,
- **ПОЛНАЯ УТРАТА ВОЗБУДИМОСТИ** – **АБСОЛЮТНОЙ РЕФРАКТЕРНОСТЬЮ**.

Возбудимость повышается по мере приближения МП к уровню критической деполяризации и снижается по мере удаления от этого значения.



Последовательные изменения возбудимости при развитии ПД:

## *Последовательные изменения возбудимости*

**В НАЧАЛЕ  
ФАЗЫ ДЕПОЛЯРИЗАЦИИ –  
УВЕЛИЧЕНИЕ;**

**ПО МЕРЕ УДАЛЕНИЯ ОТ  
КРИТИЧЕСКОЙ ТОЧКИ –  
СНИЖЕНИЕ,**

**И НА ВЫСОТЕ ФАЗЫ  
ДЕПОЛЯРИЗАЦИИ –  
АБСОЛЮТНАЯ  
РЕФРАКТЕРНОСТЬ.**

**ПО МЕРЕ РЕПОЛЯРИЗАЦИИ  
АБСОЛЮТНАЯ  
РЕФРАКТЕРНОСТЬ  
СМЕНЯЕТСЯ  
ОТНОСИТЕЛЬНОЙ.**

**БЛИЖЕ К КОНЦУ ФАЗЫ  
РЕПОЛЯРИЗАЦИИ  
ВОЗБУДИМОСТЬ СНОВА  
УВЕЛИЧЕНА  
(СОСТОЯНИЕ  
«СУПЕРНОРМАЛЬНОСТИ»)**

**ВО ВРЕМЯ ФАЗЫ  
ГИПЕРПОЛЯРИЗАЦИИ –  
СНИЖЕНА.**

# Возбуждение

• **ВОЗБУЖДЕНИЕ –**  
ОТВЕТ  
СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫХ  
КЛЕТОК  
НА ДЕЙСТВИЕ ПОРОГОВЫХ  
И НАДПОРОГОВЫХ  
РАЗДРАЖИТЕЛЕЙ.

ЭТО СЛОЖНЫЙ  
КОМПЛЕКС  
ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИХ И  
ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ  
ИЗМЕНЕНИЙ,  
В ОСНОВЕ КОТОРОГО  
ЛЕЖИТ ПД.

РЕЗУЛЬТАТ ВОЗБУЖДЕНИЯ  
ЗАВИСИТ ОТ ТОГО,  
В КАКОЙ ТКАНИ ОНО  
РАЗВИВАЛОСЬ  
(ГДЕ ВОЗНИК ПД).

К СПЕЦИАЛИЗИРОВАН-  
НЫМ ВОЗБУДИМЫМ  
ТКАНЯМ ОТНОСЯТСЯ:

- **НЕРВНАЯ**
- **МЫШЕЧНАЯ**
- **ЖЕЛЕЗИСТАЯ**

# Нервный импульс

ПД  
ОБЕСПЕЧИВАЮТ  
ПРОВЕДЕНИЕ  
ВОЗБУЖДЕНИЯ  
ПО НЕРВНЫМ ВОЛОКНАМ  
И ИНИЦИИРУЮТ  
ПРОЦЕССЫ  
СОКРАЩЕНИЯ  
МЫШЕЧНЫХ  
И  
СЕКРЕЦИИ  
ЖЕЛЕЗИСТЫХ  
КЛЕТОК.

ПОТЕНЦИАЛ ДЕЙСТВИЯ,  
ВОЗНИКШИЙ В  
НЕРВНОМ ВОЛОКНЕ,-  
*НЕРВНЫЙ ИМПУЛЬС.*

## 2. ОБ АКСОНАХ

### АКСОНЫ

(НЕРВНЫЕ ВОЛОКНА) –  
ДЛИННЫЕ ОТРОСТКИ  
НЕРВНЫХ КЛЕТОК  
(НЕЙРОНОВ).

- **АФФЕРЕНТНЫЕ ПУТИ** –  
ОТ ОРГАНОВ ЧУВСТВ К ЦНС,
- **ЭФФЕРЕНТНЫЕ ПУТИ** –  
ОТ ЦНС К МЫШЦАМ.

- **ПРОТЯЖЕННОСТЬ –  
МЕТРЫ.**
- **ДИАМЕТР В СРЕДНЕМ  
1-100 МКМ,**  
**У ГИГАНТСКОГО АКСОНА  
КАЛЬМАРА – в среднем 600  
МКМ, ДО ММ.**



# Виды аксонов

## АКСОНЫ

**МИЕЛИНИЗИРОВАННЫЕ  
(МИЕЛИНОВЫЕ,  
МЯКОТНЫЕ)**

**ЕСТЬ  
МИЕЛИНОВАЯ ОБОЛОЧКА**

**НЕМИЕЛИНИЗИРОВАННЫЕ  
Е  
(АМИЕЛИНОВЫЕ,  
БЕЗМЯКОТНЫЕ)**

**НЕТ  
МИЕЛИНОВОЙ ОБОЛОЧКИ**

## **МИЕЛИНОВАЯ ОБОЛОЧКА –**

**окружающая аксон  
дополнительная  
многослойная  
(до 250 слоев)  
мембрана.**

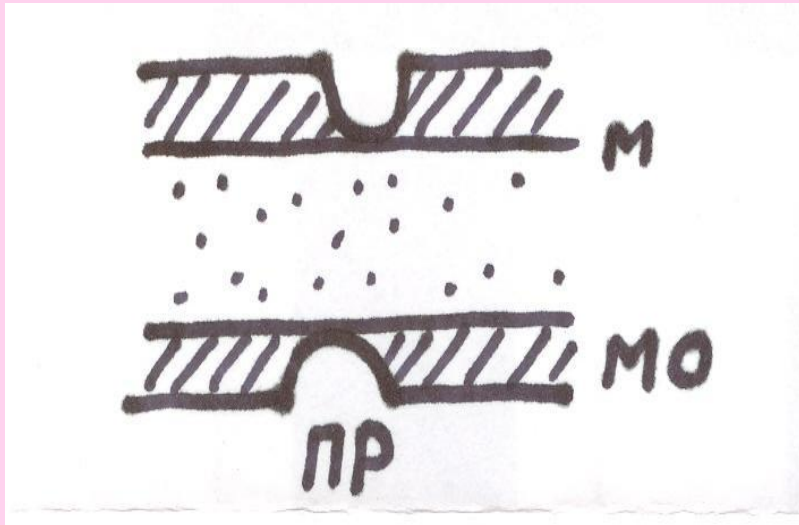
### **ОБРАЗОВАНИЕ:**

**внедрение в шванновскую  
клетку**

**(леммоцит,  
олигодендроцит)**

**и многократное наматывание  
мембраны этой клетки на  
аксон.**

## Миелиновая оболочка



- МИЕЛИН – ОЧЕНЬ ХОРОШИЙ ИЗОЛЯТОР.
- ЧЕРЕЗ КАЖДЫЕ 1-2 ММ - ПЕРЕХВАТЫ РАНВЬЕ, по 1 мкм.
- ТОЛЬКО В ОБЛАСТИ ПЕРЕХВАТОВ ВОЗБУДИМАЯ МЕМБРАНА КОНТАКТИРУЕТ С ВНЕШНЕЙ СРЕДОЙ.

# 3. КАБЕЛЬНАЯ ТЕОРИЯ ПРОВЕДЕНИЯ

## АКСОН ↔ КАБЕЛЬ:

- ПОЛАЯ ТРУБКА,
- ВНУТРЕННЕЕ СОДЕРЖИМОЕ – АКСОПЛАЗМА – ПРОВОДНИК (КАК И МЕЖКЛЕТОЧНАЯ ЖИДКОСТЬ),
- СТЕНКА – МЕМБРАНА – ИЗОЛЯТОР.

## МЕХАНИЗМ ПРОВЕДЕНИЯ ВОЗБУЖДЕНИЯ

(РАСПРОСТРАНЕНИЯ НЕРВНОГО ИМПУЛЬСА)

ВКЛЮЧАЕТ ДВЕ СТУПЕНИ.

## *Две ступени механизма проведения*

**ПЕРВАЯ СТУПЕНЬ (I) –**

**ВОЗНИКНОВЕНИЕ  
*ЛОКАЛЬНЫХ ТОКОВ***

**И РАСПРОСТРАНЕНИЕ  
ВОЛНЫ ДЕПОЛЯРИ-  
ЗАЦИИ ВДОЛЬ  
ВОЛОКНА.**

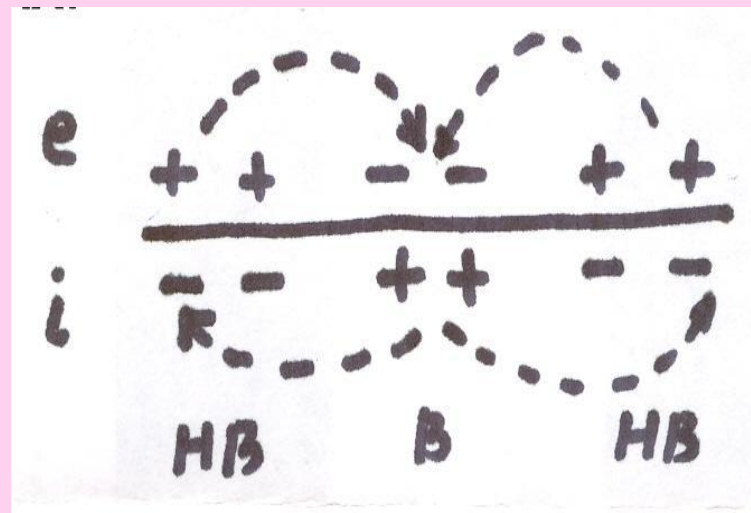
**ВТОРАЯ СТУПЕНЬ (II) –**

**ФОРМИРОВАНИЕ  
ПОТЕНЦИАЛОВ  
ДЕЙСТВИЯ  
НА НОВЫХ  
УЧАСТКАХ ВОЛОКНА.**

# Первая ступень

ЛОКАЛЬНЫЕ ТОКИ  
циркулируют между  
возбужденным и  
невозбужденным  
участками нервного  
волокна

ввиду разной  
полярности мембраны  
на этих участках:  
внутри клетки – от  
возбужденного участка  
к невозбужденному,  
снаружи - наоборот.



# *Первая и вторая ступени проведения*

**ЛОКАЛЬНЫЙ ТОК**



**СДВИГ МП  
СОСЕДНЕГО  
УЧАСТКА**



...

**РАСПРОСТРАНЕНИЕ  
ВОЛНЫ  
ДЕПОЛЯРИЗАЦИИ  
ПО ВОЛОКНУ,  
КАК ТОКА ПО КАБЕЛЮ.**

**II**

**КРИТИЧЕСКАЯ  
ДЕПОЛЯРИЗАЦИЯ  
ОЧЕРЕДНОГО УЧАСТКА**



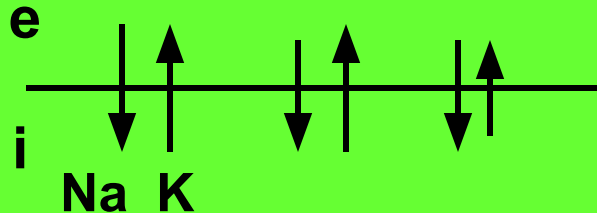
**ОТКРЫТИЕ  
ДОПОЛНИТЕЛЬНЫХ  
НАТРИЕВЫХ,  
ПОТОМ КАЛИЕВЫХ  
КАНАЛОВ,-**

**ВОЗНИКНОВЕНИЕ ПД**

# Энергетическое обеспечение проведения

В РАЗНЫХ УЧАСТКАХ  
ВОЛОКНА  
ПД ФОРМИРУЮТСЯ  
НЕЗАВИСИМЫМИ  
ИОННЫМИ ПОТОКАМИ  
ЧЕРЕЗ МЕМБРАНУ

(ПЕРПЕНДИКУЛЯРНЫМИ  
К НАПРАВЛЕНИЮ  
РАСПРОСТРАНЕНИЯ).



Величина потоков  
определяется  
не силой локальных токов  
вдоль мембраны,  
а концентрационными  
градиентами ионов.

Эти градиенты  
создаются насосами.

Работа насосов  
обеспечивается  
энергией гидролиза  
АТФ.

## *Свойство нервного импульса*



На каждом участке -  
энергетическая подпитка  
процесса



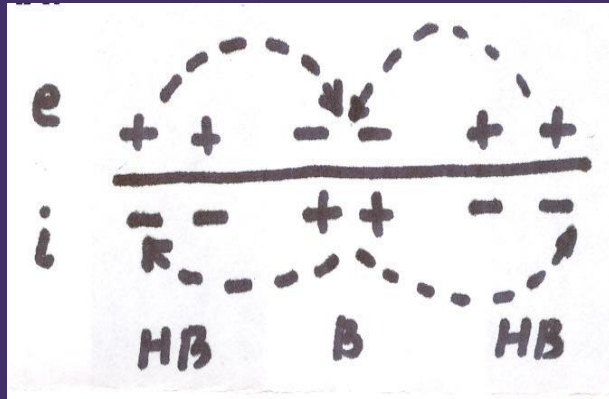
**НЕРВНЫЙ ИМПУЛЬС  
РАСПРОСТРАНЯЕТСЯ  
ВДОЛЬ ВОЛОКНА  
БЕЗ ЗАТУХАНИЯ  
(С НЕИЗМЕННОЙ  
АМПЛИТУДОЙ)**

Роль локальных токов -  
**ИНИЦИАЦИЯ** процесса  
путем деполяризации  
мембраны все новых  
участков  
до критического уровня.



# 4. НАПРАВЛЕНИЕ И СКОРОСТЬ ПРОВЕДЕНИЯ

В принципе локальные токи могли бы течь в двух направлениях:



Однако реально проведение **ОДНОСТОРОННЕЕ.**

Причины:

- 1) Наличие в нервной системе **СИНАПСОВ С ОДНОСТОРОННЕЙ ПРОВОДИМОСТЬЮ.**
- 2) Свойство **РЕФРАКТЕРНОСТИ** нервных волокон (импульс не может повернуть обратно).

# СКОРОСТЬ ПРОВЕДЕНИЯ

СКОРОСТЬ ПРОВЕДЕНИЯ  
ТЕМ ВЫШЕ,  
ЧЕМ БОЛЬШЕ КАБЕЛЬНЫЕ  
СВОЙСТВА ВОЛОКНА,

т.е.,

проводящие свойства  
аксоплазмы и  
изоляционные свойства  
мембраны.

ДЛЯ ИХ ОЦЕНКИ –  
КОНСТАНТА ДЛИНЫ  
НЕРВНОГО ВОЛОКНА:

$$\lambda = \sqrt{\frac{D b_m \rho_m}{4 \rho_a}}$$

# Константа длины

Здесь

$D$  – диаметр всего  
волокна,

$b_m$  – толщина его  
мембраны,

$\rho_m$  – удельное  
сопротив-  
ление мембраны,

$\rho_a$  - удельное  
сопротив-  
ление аксоплазмы.

**ФИЗИЧЕСКИЙ СМЫСЛ**

**$\lambda$ :**

**это**

**РАССТОЯНИЕ,  
НА КОТОРОМ  
ПОДПороГОВЫЙ  
ПОТЕНЦИАЛ  
УМЕНЬШИЛСЯ БЫ  
В «e» РАЗ.**

# СКОРОСТЬ ПРОВЕДЕНИЯ

ИОННЫЙ СОСТАВ  
АКСОПЛАЗМЫ  
ОДИНАКОВ  $\Rightarrow$

$\rho_a$  ОДИНАКОВО.

Т.е., константа длины  
может меняться за  
счет параметров

$D$ ,

$b_m$  и  $\rho_m$ .

БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ:  
УВЕЛИЧЕНИЕ  
ДИАМЕТРА  
ВОЛОКНА

ПОЗВОНОЧНЫЕ:  
УВЕЛИЧЕНИЕ ТОЛЩИНЫ  
И  
УДЕЛЬНОГО СОПРОТИВ-  
ЛЕНИЯ МЕМБРАНЫ  
ПУТЕМ ПРИОБРЕТЕНИЯ  
МИЕЛИНОВОЙ ОБОЛОЧКИ

# 5. НЕПРЕРЫВНОЕ И САЛЬТАТОРНОЕ ПРОВЕДЕНИЕ

Миелиновая оболочка не только увеличила толщину и удельное сопротивление мембраны, но и качественно изменила (в рамках кабельной теории) способ проведения.

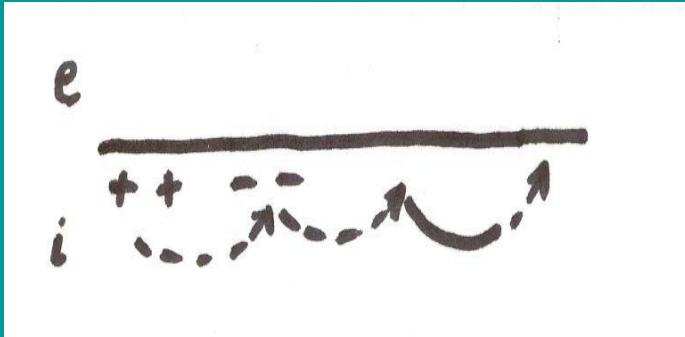
## ПРОВЕДЕНИЕ

**НЕПРЕРЫВНОЕ  
(АМИЕЛИНОВЫЕ  
ВОЛОКНА)**

**САЛЬТАТОРНОЕ  
(МИЕЛИНОВЫЕ  
ВОЛОКНА)**

# НЕПРЕРЫВНОЕ И САЛЬТАТОРНОЕ ПРОВЕДЕНИЕ

**ПРИ НЕПРЕРЫВНОМ  
ПРОВЕДЕНИИ  
ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНО, ОДИН  
ЗА ДРУГИМ  
ВСЕ УЧАСТКИ  
АМИЕЛИНОВОГО ВОЛОКНА  
ПЕРЕХОДЯТ В  
СОСТОЯНИЕ  
ВОЗБУЖДЕНИЯ.**



**САЛЬТАТОРНОЕ  
ПРОВЕДЕНИЕ –  
«СКАЧКООБРАЗНОЕ».**

- **ВОЗБУДИМАЯ МЕМБРАНА МЯКОТНОГО АКСОНА ОБНАЖЕНА ТОЛЬКО В ПЕРЕХВАТАХ РАНВЬЕ.**
- **ТОЛЬКО ТАМ ОТКРЫВАЮТСЯ НАТРИЕВЫЕ И КАЛИЕВЫЕ КАНАЛЫ,**
- **ТОЛЬКО В НИХ ПРОИСХОДИТ ГЕНЕРАЦИЯ ПД.**

# САЛЬТАТОРНОЕ ПРОВЕДЕНИЕ

ПРИ ВОЗБУЖДЕНИИ  
ОДНОГО ПЕРЕХВАТА  
ЛОКАЛЬНЫЕ ТОКИ  
ОБРАЗУЮТСЯ МЕЖДУ  
НИМ И СОСЕДНИМ,

И ИМПУЛЬС  
«ПЕРЕСКАКИВАЕТ» С  
ОДНОГО ПЕРЕХВАТА  
НА ДРУГОЙ.

ПО МИЕЛИНИЗИРОВАННОМУ  
ВОЛОКНУ ИМПУЛЬС РАСПРО-  
СТРАНЯЕТСЯ НА ПОРЯДОК  
БЫСТРЕЕ  $\Rightarrow$  У ПОЗВОНОЧ-  
НЫХ ЭВОЛЮЦИОННОЕ  
ПРЕИМУЩЕСТВО!

