

**Волгоградский государственный
медицинский университет
Кафедра нормальной физиологии**

Электрические явления в возбудимых тканях

Осадшая Л. Б., Кудрин Р. А.

План

- Организм, его строение и жизнедеятельность.
- Современные представления о строении и функции мембран. Транспорт веществ через биологические мембраны.
- Возбудимые ткани и их основные свойства
- Биоэлектрические явления в живых тканях. Мембранный потенциал.
- Возбуждение. Потенциал действия, механизм происхождения, фазы.
- Виды электрических ответов в зависимости от силы раздражителя

1. Организм, его строение и жизнедеятельность

Организм – это *целостная, саморегулирующаяся система.*

Он находится в постоянном *взаимодействии* с окружающей средой и *способен* поддерживать свое существование.

Структурной и функциональной единицей организма является **клетка**.

Животная клетка *отличается* от растительной:

- отсутствием целлюлозной оболочки;
- отсутствием пластидов.

1. Организм, его строение и жизнедеятельность

Эволюция живых существ характеризовалась *дифференцировкой* (разделением) клеток организма по *структуре и функциям*.

В результате возникла *специализация и приспособление* клеток к выполнению *определённых функций* (двигательных, секреторных, защитных и др.).

Объединение *дифференцированных* в таком направлении клеток привело к образованию **тканей**.

1. Организм, его строение и жизнедеятельность

Ткань – это сложившаяся в процессе *филогенеза* система клеток и неклеточных структур, обладающих *общим происхождением*, *строением* и выполняющих *определённую функцию*.

У человека и высших животных имеется *четыре типа* тканей:

- эпителиальная (покровная);
- соединительная (опорно-трофическая);
- мышечная;
- нервная.

1. Организм, его строение и жизнедеятельность

Приспособление организма к существованию во *внешней среде* привело к образованию **органов**.

Органы построены из *тканей*, обеспечивающих выполнение сложных специализированных *функций* (например, кровообращения, пищеварения, размножения, выделения).

1. Организм, его строение и жизнедеятельность

*Совокупность органов, выполняющих определённый вид деятельности, составляет анатоμο-физиологические **системы органов** (опорно-двигательная, сердечно-сосудистая, эндокринная системы, системы дыхания, пищеварения, выделения и др.).*

*Совершенная координация всех функций является следствием того, что живой организм представляет собой **саморегулирующуюся систему**.*

Саморегуляция осуществляется на всех уровнях организации живых систем: молекулярном, клеточном, органном, системном, организменном.

1. Организм, его строение и жизнедеятельность

Центральное место в любой саморегулирующейся системе занимает **полезный** для организма **приспособительный результат**.

Например, определённый (оптимальный) уровень химического состава крови, питательных веществ в крови, артериального давления, количества форменных элементов в крови.

1. Организм, его строение и жизнедеятельность

Аппаратом саморегуляции является функциональная система, описанная академиком П.К.Анохиным.

Регуляция функций в организме осуществляется двумя основными *механизмами*:

- гуморальным;
- нервным.

Гуморальный механизм является *более древним и менее совершенным*. Он осуществляется за счёт изменения **химического состава** жидких сред организма (крови, лимфы, тканевой жидкости).

Нервный механизм – *более молодой и совершенный*.

Он осуществляется при помощи нервных импульсов, приходящих по нервным путям из центральной нервной системы.

Нервный и гуморальный механизмы *взаимосвязаны*.

2. Современные представления о строении и функции мембран

Наружная плазматическая мембрана имеет трёхслойную молекулярную структуру и включает два слоя белковых молекул (наружный и внутренний), которые встроены в два ряда молекул фосфолипидов, находящихся между ними.

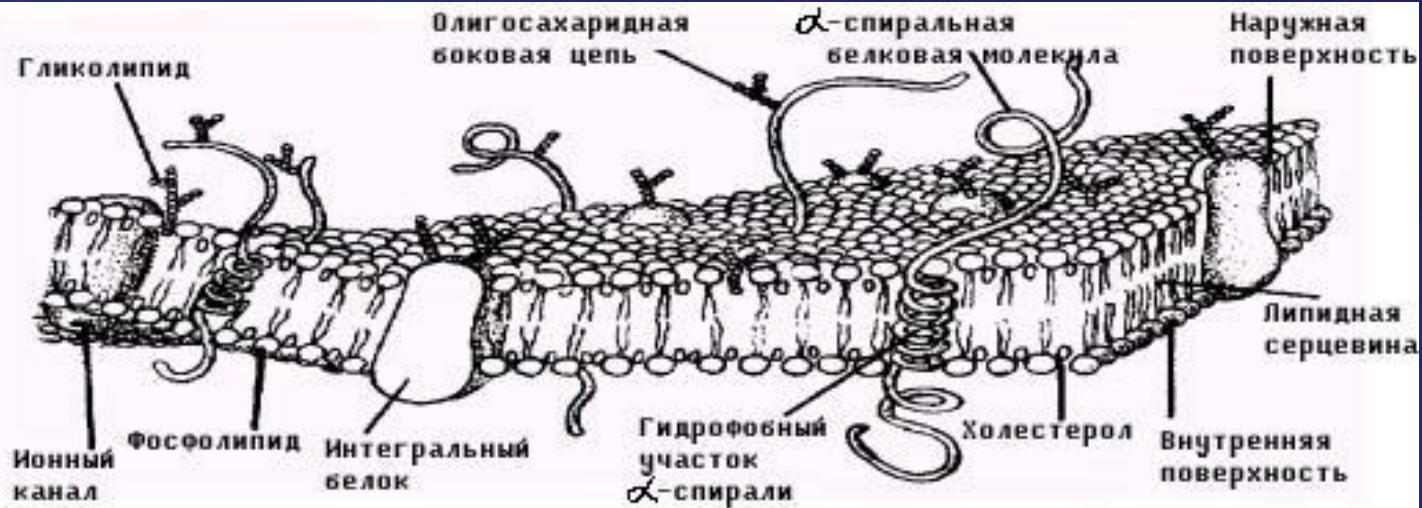
В мембране по *функциональному признаку* различают следующие **белки**:

- структурные;
- рецепторы;
- ферменты;
- каналы;
- насосы.

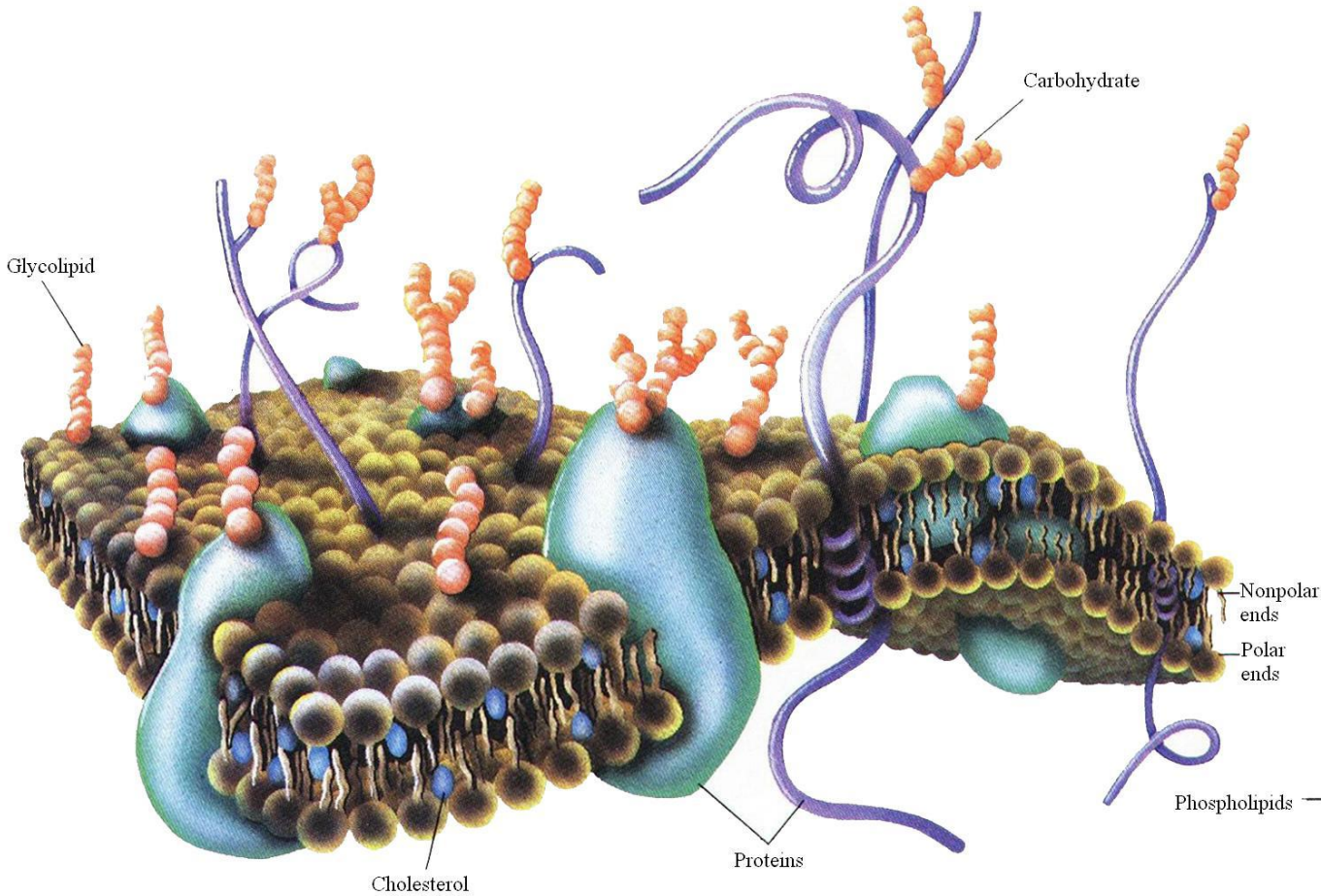
Структурные белки составляют остов или **основу** мембраны.

Остальные белки обеспечивают **транспорт** веществ через мембрану.

Трёхмерная схема жидкостно-мозаичной модели мембраны Сингера-Николсона



Extracellular side



Glycolipid

Carbohydrate

Nonpolar ends

Polar ends

Phospholipids

Proteins

Cholesterol

Intracellular side

2. Современные представления о строении и функции мембран

Рецепторы – это белковые образования, расположенные на мембране и обладающие избирательной чувствительностью к определённым химическим веществам.

При взаимодействии медиатора (лиганда) с этим рецептором может происходить открытие ионных каналов.

Ферменты – это белковые структуры, выполняющие роль **переносчиков** химических веществ через мембрану.

Некоторые из них обладают АТФ-азной активностью, то есть способны расщеплять АТФ и высвобождать энергию, которая затрачивается на перенос вещества.

2. Современные представления о строении и функции мембран

Ионный канал – это

транспортирующая система для соответствующего иона, которая образована интегральными белками мембраны.

Ионные каналы подразделяются на:

- ионоселективные
- каналы "утечки"
- каналы "насосы"

2. Современные представления о строении и функции мембран

Ионоселективные каналы:

- осуществляют пассивный транспорт ионов;
- участвуют в формировании на мембране электрических потенциалов;
- обладают селективностью – избирательной пропускной способностью для ионов Na^+ , K^+ , Cl^- , Ca^{2+} ;
- имеют "ворота", которые могут быть закрыты или открыты.

2. Современные представления о строении и функции мембран

Селективность зависит от:

- **диаметра** канала (только ион соответствующего диаметра может пройти через этот канал, при этом, в селективном фильтре он должен освободиться от гидратной оболочки, поскольку через него он может пройти только в "голом" виде; слишком большой ион не может войти в канал; слишком маленький ион не способен отдать гидратную оболочку в селективном фильтре, поэтому не может выскочить из канала);
- **расположения** в канале **заряженных** частиц (например, для катион-пропускающих каналов — это анионные частицы).

2. Современные представления о строении и функции мембран

Ионоселективные каналы подразделяются на:

- **потенциал-зависимые** (электровозбудимые) каналы. Они управляются за счёт разности потенциалов на мембране. Для этого рядом с каналом есть электрический сенсор, который в зависимости от величины мембранного потенциала, либо открывает ворота каналов, либо держит их закрытыми.
- **хемо-зависимые** (хемовозбудимые, рецептороуправляемые). В этом случае ворота каналов управляются за счёт рецептора, расположенного на поверхности мембраны.

2. Современные представления о строении и функции мембран

Каналы "утечки":

- осуществляют пассивный транспорт;
- не обладают селективностью;
- не имеют ворот (то есть всегда открыты);
- обладают низкой проницаемостью.

2. Современные представления о строении и функции мембран

Каналы "насосы" (Na-K-; Ca-насосы):

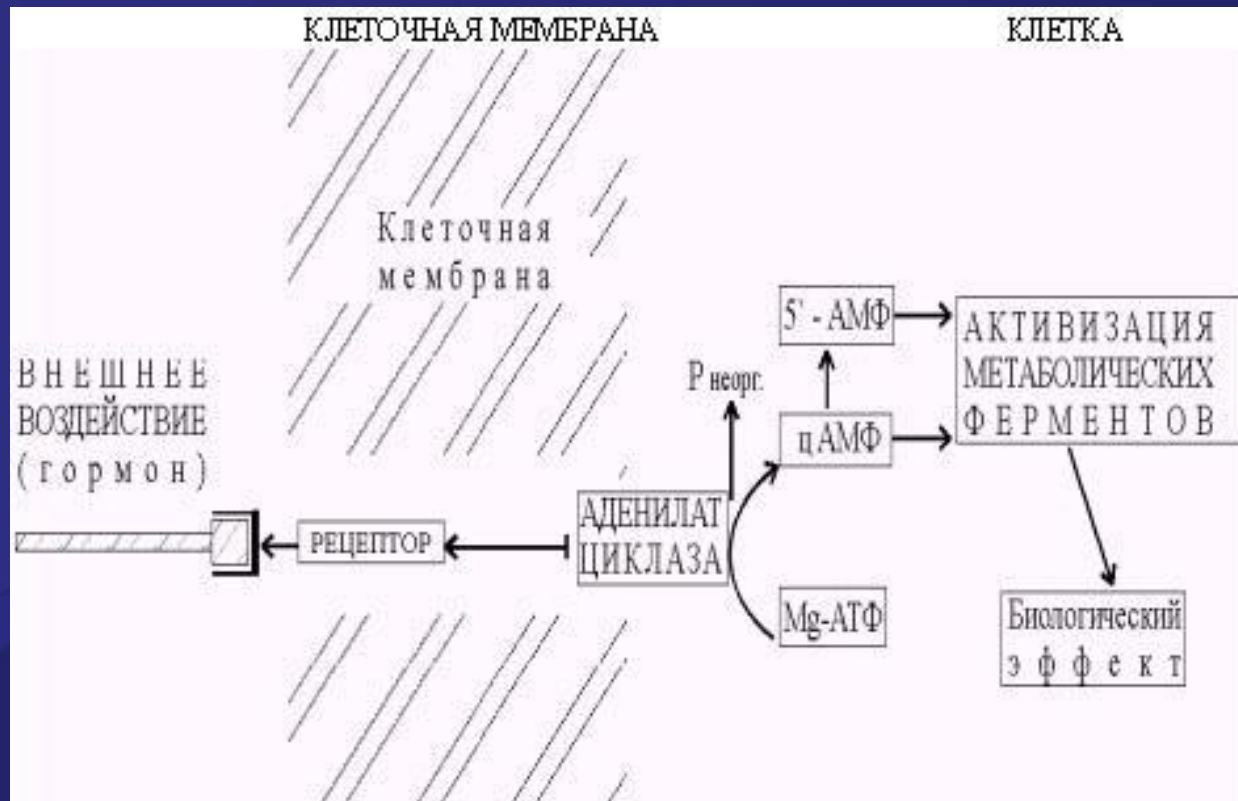
- осуществляют активный транспорт;
- как правило, работают против градиента концентраций;
- поддерживают ионную асимметрию;
- их работа осуществляется с затратой энергии;
- работают с участием переносчика, обладающего АТФ-азной активностью.

2. Транспорт вещества через биологические мембраны

Таким образом, к *функциям* биологических мембран относятся:

- пограничная;
- транспортная;
- рецепторная;
- регуляторная;
- осуществление контактов между клетками;
- осуществление процесса возбуждения и его проведения.

Регуляторная функция клеточной мембраны (на примере взаимодействия гормонов на клетку посредством ц-АМФ)



2. Транспорт вещества через биологические мембраны

Транспорт веществ через мембрану бывает *пассивным* и *активным*.

Пассивный транспорт осуществляется следующими *механизмами*:

- фильтрация (проникновение воды через *поры* мембраны по градиенту гидростатического давления);
- диффузия (перемещение частиц по *градиенту концентраций*, то есть из зоны с **большей** в зону с **меньшей** концентрацией);
- осмос (перемещение растворителя по *градиенту осмотического давления*, то есть из зоны **меньшего** в зону **большого** давления).

Пассивный транспорт не требует затрат энергии.
Диффузионно перемещается большинство лекарственных веществ.

Механизм осмоса

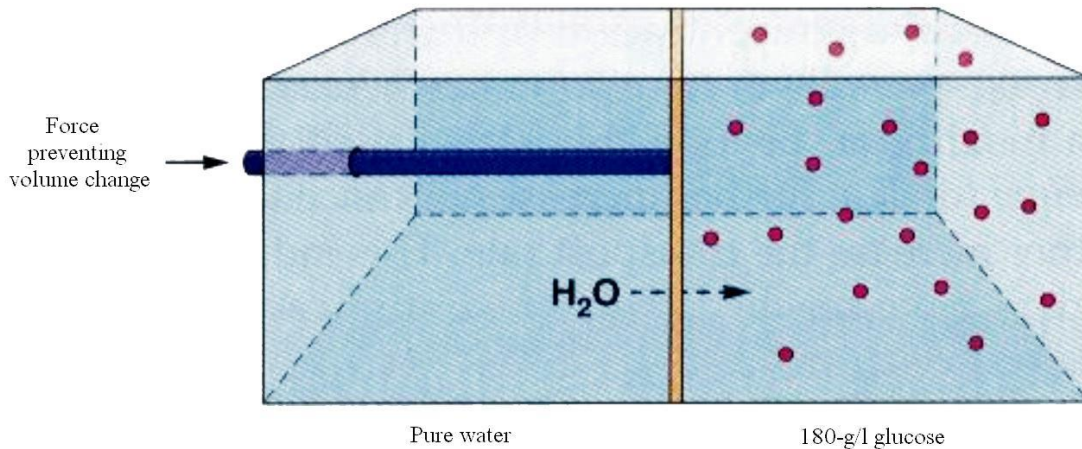


FIGURE 1.6

If a semipermeable membrane separates pure water from a 180-g/l glucose solution, water tends to move by osmosis into the glucose solution, thus creating a hydrostatic pressure that pushes the membrane to the left and expands the volume of the glucose solution. The amount of pressure that must be applied to just counteract this volume change is equal to the osmotic pressure of the glucose solution.

2. Транспорт вещества через биологические мембраны

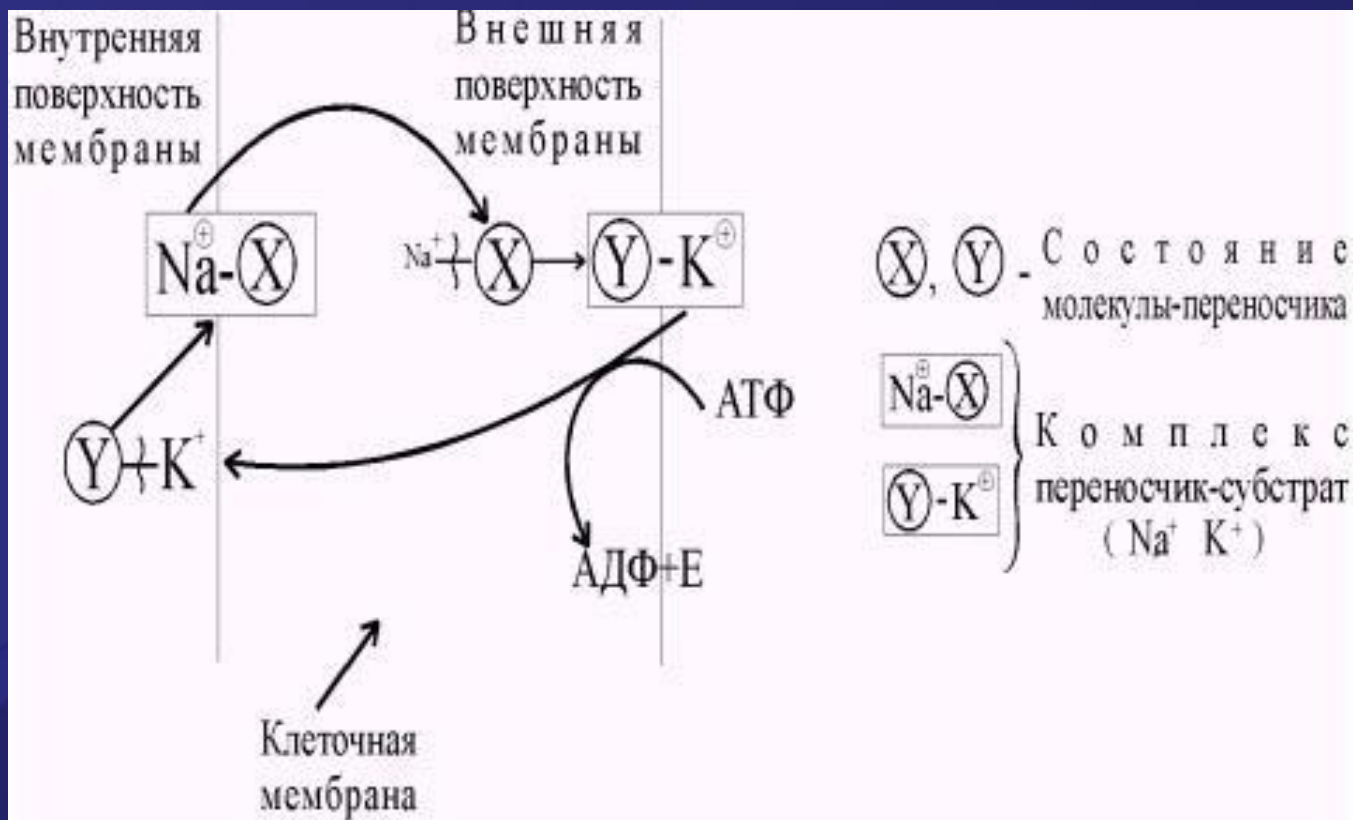
Активный транспорт осуществляется по следующим законам:

- осуществляется *против* градиента концентрации (из области *низкой* концентрации растворённого вещества в область *высокой концентрации*);
- осуществляется с обязательной затратой энергии;
- осуществляется с *участием переносчика*, которым является *мембранная АТФ-фаза*.

Энергия *образуется* при расщеплении АТФ до АДФ под влиянием фермента мембранной АТФ-азы.

Активным транспортом перемещаются глюкоза, аминокислоты и некоторые ионы.

Модель активного транспорта ионов Na^+ , и K^+ через клеточную мембрану посредством Na^+/K^+ АТФ-азы



3. Возбудимые ткани и их основные свойства

Возбудимые ткани – это ткани, которые способны воспринимать действие раздражителя и отвечать на него переходом в состояние возбуждения.

К возбудимым тканям относятся **три вида** тканей:

- нервная;
- мышечная;
- железистая.

Возбудимые ткани обладают рядом **общих** и **частных свойств**.

Общими свойствами возбудимых тканей являются:

- раздражимость;
- возбудимость;
- проводимость;
- память.

3. Возбудимые ткани и их основные свойства

Раздражимость – это способность клетки, ткани или органа воспринимать действие раздражителя и отвечать на него изменением метаболизма, структуры и функций.

Раздражимость является универсальным свойством всего живого и является основой приспособительных реакций живого организма к постоянно меняющимся условиям внешней и внутренней среды.

3. Возбудимые ткани и их основные свойства

Возбудимость – это способность клетки, ткани или органа отвечать на действие раздражителя переходом из состояния физиологического покоя в состояние физиологической активности.

Возбудимость – это новое, более совершенное свойство тканей, в которое (в процессе эволюции) трансформировалась раздражимость.

Разные ткани обладают различной возбудимостью: нервная > мышечная > железистая.

3. Возбудимые ткани и их основные свойства

Мерой возбудимости является **порог раздражения**.

Порог раздражения – это минимальная сила раздражителя, способная вызвать распространяющееся возбуждение.

Возбудимость и порог раздражения находятся в **обратной зависимости** (чем $>$ возбудимость, тем $<$ порог раздражения)

Возбудимость зависит от:

- величины потенциала покоя;

3. Возбудимые ткани и их основные свойства

Потенциал покоя – это разность потенциалов между внутренней и наружной поверхностями мембраны в состоянии покоя.

Критический уровень деполяризации (КУД) – это величина мембранного потенциала, которой необходимо достигнуть, чтобы возбуждение носило распространяющийся характер

Разница между значениями потенциала покоя и критическим уровнем деполяризации определяет **порог деполяризации** (чем $<$ порог деполяризации, тем $>$ возбудимость).

3. Возбудимые ткани и их основные свойства

Проводимость – это способность проводить возбуждение от возбуждённого участка к невозбуждённому.

Проводимость определяется:

- строением ткани;
- функциональными особенностями ткани;
- возбудимостью.

Память – это способность фиксировать изменения функционального состояния клетки, ткани, органа и организма на молекулярном уровне.

Определяется генетической программой.

Позволяет отвечать на действие отдельных, значимых для организма раздражителей с опережением.

3. Возбудимые ткани и их основные свойства

К частным свойствам возбудимых тканей относятся:

- сократимость;
- секреторная активность;
- автоматия.

Сократимость — способность мышечных структур изменять длину или напряжение в ответ на возбуждение.

Зависит от вида мышечной ткани.

3. Возбудимые ткани и их основные свойства

Секреторная активность – это способность выделять медиатор или секрет в ответ на возбуждение.

Терминали нейронов секретируют медиаторы.

Железистые клетки экскретируют пот, слюну, желудочный и кишечный сок, желчь, а также инкретируют гормоны и биологически активные вещества.

3. Возбудимые ткани и их основные свойства

Автоматия – это способность самостоятельно возбуждаться, то есть возбуждаться без действия раздражителя или приходящего нервного импульса.

Характерна для сердечной мышцы, гладкой мускулатуры, отдельных нервных клеток центральной нервной системы.

3. Возбудимые ткани и их основные свойства

Для возбудимых тканей характерно 2 вида **функциональной активности**.

Физиологический покой – состояние без проявлений специфической деятельности (при отсутствии действия раздражителя).

Возбуждение – активное состояние, которое проявляется структурными и физико-химическими сдвигами (специфическая форма реагирования в ответ на действие раздражителя или приходящего нервного импульса).

Различные виды функциональной активности определяются **структурой, свойством и состоянием** плазматических мембран.

4. Биоэлектрические явления в живых тканях

Наличие *биоэлектрических явлений* в тканях является важным показателем их *жизнедеятельности*.

Впервые утверждение о наличии "животного электричества" сделал **Л.Гальвани** (первый опыт) в 1791 г.

В 1792 г. **А.Вольт** выдвинул возражение утверждая, что источником тока в этом опыте является не спинной мозг лягушки, а возникновение электротока при замыкании цепи из разнородных металлов.

В ответ Гальвани видоизменил свой опыт, исключив из него металлы (второй опыт).

Позже (1840 г.) **Э.Дюбуа-Реймон** дал объяснение, показав, что повреждённый участок мышцы несёт "-" заряд, а неповреждённый "+".

4. Биоэлектрические явления в живых тканях

В состоянии *покоя* все живые клетки характеризуются определённой степенью *поляризации*, то есть наличием разных *электрических зарядов* на наружной и внутренней поверхностях мембраны (*наружная* поверхность заряжена *положительно*, *внутренняя* – *отрицательно*).

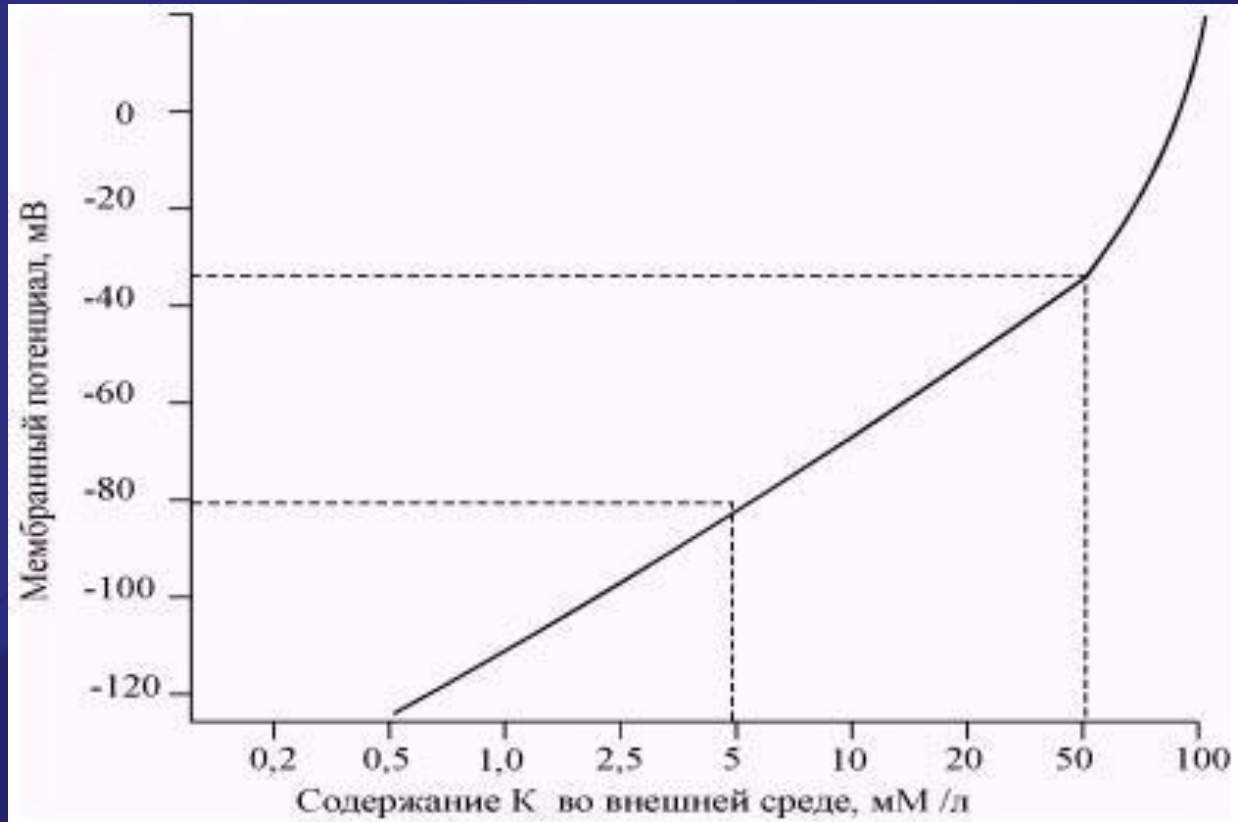
Разница потенциалов между наружной и внутренней сторонами мембраны получила название *мембранный потенциал*.

Мембранный потенциал покоя – это величина мембранного потенциала в покое.

В среднем он составляет -90 мВ (для поперечно-полосатой мышцы).

Графически он представлен следующим образом.

Зависимость потенциала покоя мышечной клетки лягушки от концентрации K^+ во внешней среде



4. Биоэлектрические явления в живых тканях

Возникающий при этом потенциал покоя соответствует изменению потенциалов, которые можно рассчитать по формуле Нернста:(1)

где E_m - разность потенциалов, R - универсальная газовая постоянная, T - абсолютная температура, F - число Фарадея, Z - валентность, $C(in)(out)$ концентрация ионов внутри и снаружи.

Поскольку проницаемость мембраны для различных ионов неодинакова, то для расчёта мембранного потенциала Д.Гольдман предложил следующий вариант уравнения Нернста:(2)

где P_{K^+} , P_{Na^+} , P_{Cl^-} - проницаемость ионов.

$$E_m = \frac{R * T}{Z * F} * \ln \frac{P_K [K^+]_o + P_{Na} [Na^+]_o + P_{Cl} [Cl^-]_i}{P_K [K^+]_i + P_{Na} [Na^+]_i + P_{Cl} [Cl^-]_o}$$

4. Биоэлектрические явления в живых тканях

Природу возникновения мембранного потенциала объясняет **мембранно-ионная теория** (предложил Ю. Бернштейн; модифицировали – А. Ходжкин, А.Хаксли, Б.Катц).

Теория основывается на:

- особенностях строения биологической мембраны;
- устойчивой трансмембранной ионной асимметрии (неодинаковой концентрации ионов Na^+ , K^+ , Cl^- , Ca^{2+} , HCO_3^-);

4. Биоэлектрические явления в живых тканях

Ионную асимметрию определяют следующие механизмы:

- избирательная проницаемость мембраны для различных ионов;
- работа трансмембранных насосов;
- наличие силы электростатического взаимодействия.

4. Биоэлектрические явления в живых тканях

В частности, во *внутриклеточной жидкости* содержится больше ионов K^+ (в 50 раз) и HCO_3^- ; во *внеклеточной жидкости* содержится больше ионов Na^+ (в 8-12 раз) и Cl^- (в 30 раз).

В состоянии *покоя* мембрана *высоко проницаема* для ионов K^+ и *мало проницаема* для ионов Na^+ , Cl^- и других ионов (особенно двух-, трёх- и больших валентностей).

4. Биоэлектрические явления в живых тканях

Катионы K^+ по концентрационному градиенту *пассивно* диффундируют через мембрану *из клетки* и *несут* с собой *положительный* заряд.

Анионы (глутамат, аспартат, сульфаты, органические фосфаты, белки и др.) *не могут* диффундировать через мембрану и задерживаются *внутри клетки*, где концентрируется *отрицательный* заряд. *Электростатические силы* удерживают *разноименные заряды*, сосредоточенные по разные стороны мембраны.

В результате *наружная* поверхность мембраны *заряжается положительно*, а *внутренняя* – *отрицательно*.

4. Биоэлектрические явления в живых тканях

Поддержание необходимой *концентрации* ионов K^+ в клетке и ионов Na^+ во *внеклеточной* жидкости (что необходимо для поддержания величины потенциала покоя) осуществляется работой *натрий-калиевого насоса*.

Он осуществляет *возврат* ионов K^+ в клетку и *вывод* ионов Na^+ из клетки.

Это обеспечивается *переносчиком АТФ-азой* с *затратой энергии АТФ*.

Активный перенос ионов происходит *против* *концентрационного градиента*.

5. Возбуждение

Возбуждение – это специфическая форма реагирования возбудимой ткани на действие раздражителя, проявляющаяся совокупностью структурных, физико-химических и функциональных изменений.

5. Потенциал действия

Действие раздражителя достаточной (пороговой) силы приводит к **структурной перестройке** мембраны, в результате чего **открываются** каналы для Na^+ (количество открытых Na-каналов зависит от силы раздражителя).

По **концентрационному градиенту** увеличивается ток Na^+ **в клетку**, который значительно превышает ток K^+ из клетки (одновременно имеет место слабое повышение ионного тока K^+). Следствием является **уменьшение** величины **мембранного потенциала**.

Сначала это процесс протекает **медленно**, то есть формируется начальная (слабая) **деполяризация**.

5. Потенциал действия

При достижении мембранного потенциала определённой величины (порядка -60 мВ), получившей название **критический уровень деполяризации**, происходит **резкое повышение** проницаемости мембраны для Na^+ и начинается **лавинообразное** пассивное (по концентрационному градиенту) **поступление** ионов Na^+ в клетку.

Величина "+" заряда наружной поверхности мембраны, а следовательно, и величина **мембранного потенциала** резко **уменьшается**, (то есть формируется быстрая деполяризация).

5. Потенциал действия

При достижении "0" значения продолжается **мощное пассивное** поступление Na^+ в клетку и происходит **перезарядка мембраны** или инверсия (наружная сторона заряжается "-", а внутренняя - "+").

Величина мембранного потенциала **увеличивается** (со знаком "+") до значения +20 - +30 мВ. На этом процесс деполяризации завершается.

Деполяризация — это уменьшение величины мембранного потенциала в ответ на действие раздражителя с последующей инверсией заряда мембраны.

5. Потенциал действия

Процесс деполяризации складывается из двух фаз:

- *фаза медленной деполяризации* (латентный или скрытый период);
- *фаза быстрой деполяризации.*

Пиковое значение мембранного потенциала сменяется его изменением в противоположную сторону, то есть формируется *реполяризация.*

Реполяризация – это восстановление исходного электрического равновесия мембраны.

5. Потенциал действия

Реполаризация возникает в результате резкой **Na инактивации** и **K активации**

Сначала этот процесс протекает очень **быстро** (**быстрая реполяризация**), поскольку проницаемость для Na^+ резко уменьшается, а для K^+ – увеличивается

По концентрационному градиенту K^+ быстро **выходит** из клетки, неся с собой "+" заряд.

На наружной поверхности мембраны "-" заряд начинает **уменьшаться** и положительный мембранный потенциал тоже начинает **уменьшаться**, устремляясь к нулевому значению.

Продолжающееся резкое увеличение выхода K^+ из клетки и уменьшение поступления Na^+ в клетку приводит к **реверсии** (восстановлению исходного заряда мембраны)

5. Потенциал действия

Наружная поверхность мембраны вновь заряжается **положительно**, а *внутренняя* – **отрицательно**.

После этого мембранный потенциал начинает **увеличиваться** (в сторону отрицательного значения). Одновременно **активируется** деятельность Na^+ - K^+ -**насоса**, что обеспечивает выведение избытка Na^+ из клетки и возврат K^+ в клетку.

Процесс, направленный в сторону восстановления исходного электрического равновесия, продолжается **быстро**, пока **выход** ионов K^+ не достигнет своего **максимума**.

При этом мембранный потенциал стремится в сторону нормы, но **превышает критический уровень деполяризации**.

5. Потенциал действия

Затем "K"-каналы начинают закрываться и **проницаемость** для K^+ (из клетки) **уменьшается**.

Проницаемость для Na^+ (в клетку) также продолжает уменьшаться.

Мембранный потенциал **увеличивается**, но **более медленно**.

Такая **медленная реполяризация** получила название **следовая деполяризация** (или "-" следовой потенциал)

Когда ионный ток Na^+ **нормализуется**, величина мембранного потенциала достигает исходного значения.

При этом выход K^+ из клетки продолжает **уменьшаться**, оставаясь **выше нормы**.

Одновременно **усиливается** поступление в клетку ионов Cl^-

5. Потенциал действия

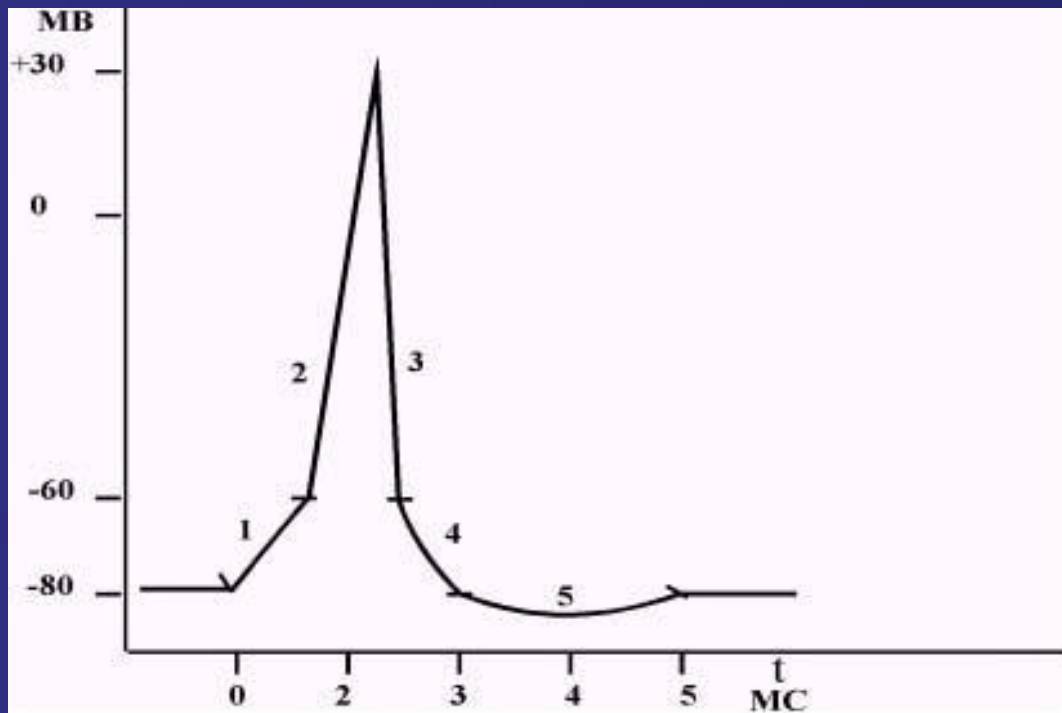
В результате, величина мембранного потенциала (увеличиваясь) становится **больше** величины потенциала покоя.

Такой вид медленной реполяризации получил название **следовая гиперполяризация** (или "+- следовой потенциал). Восстановление исходной проницаемости для K^+ возвращает изменённую величину мембранного потенциала к величине потенциала покоя.

На этом процесс возбуждения заканчивается.

Изменение мембранного потенциала во времени в ответ на действие раздражителя пороговой силы получило название **потенциал действия**.

5. Потенциал действия



1 – локальный ответ, 2 – фаза быстрой деполяризации, 3 – фаза реполяризации, 4 – отрицательный следовой потенциал (следовая деполяризация), 5 – положительный следовой потенциал (следовая гиперполяризация).

6. Виды электрических ответов в зависимости от силы раздражителя

В процессе развития возбуждения плазматической мембраны (изменения её ионной проницаемости и электрического состояния) в зависимости от *силы раздражителя* возникает *три вида электрических ответов*:

- электротонический потенциал;
- локальный ответ;
- потенциал действия.

6. Электротонический потенциал

- Возникает в ответ на действие катода постоянного тока по силе воздействия меньше 0,5 пороговой величины.
- Сопровождается пассивной, слабо выраженной электротонической деполяризацией за счёт "-" заряда катода (ионная проницаемость мембраны практически не изменяется), которая наблюдается только во время действия раздражителя.
- Развитие и исчезновение потенциала происходит по экспоненциальной кривой и определяется параметрами раздражающего тока, а также сопротивлением и ёмкостью мембраны.
- Такой вид возбуждения имеет местный характер и не может распространяться.
- Увеличивает возбудимость ткани.

6. Локальный ответ

- Возникает в ответ на действие раздражителя силой от 0,5 до 0,9 порога.
- Активная форма деполяризации, поскольку ионная проницаемость повышается в зависимости от силы подпорогового раздражителя.
- Градуален по амплитуде (амплитуда находится в прямой зависимости от силы и частоты раздражений).
- Развитие деполяризации происходит до критического уровня, причём не прямолинейно, а по S-образной кривой. При этом деполяризация продолжает нарастать после прекращения раздражения, а затем сравнительно медленно исчезает.
- Способен к суммации (пространственной и временной).
- Локализуется в пункте действия раздражителя и практически не способен к распространению, так как характеризуется большой степенью затухания
- Повышает возбудимость структуры.

6. Потенциал действия

- Возникает при действии раздражителей пороговой и сверхпороговой силы (может возникать при суммации подпороговых раздражителей вследствие достижения критического уровня деполяризации).
- Активная деполяризация протекает практически мгновенно и развивается пофазно (деполяризация, реполяризация).
- Не имеет градуальной зависимости от силы раздражителя и подчиняется закону "всё или ничего". Амплитуда зависит только от свойств возбудимой ткани.
- Не способен к суммации.
- Снижает возбудимость ткани.
- Распространяется от места возникновения по всей мембране возбудимой клетки без изменения амплитуды.

Спасибо за внимание!

