

8. БІОЕЛЕКТРИЧНІ ПОТЕНЦІАЛИ КЛІТИНИ

Основні поняття електростатики. Електричний заряд

Всі тіла в природі здатні набувати електричний заряд. Його наявність проявляється в тому, що заряджені тіла взаємодіють між собою. Існує два види зарядів, які умовно позначаються як позитивний і негативний. Заряди одного знака відштовхуються один від одного, різних знаків - притягуються.

Електричний заряд є невід'ємною властивістю деяких елементарних частинок. Так, електрони мають негативний заряд, а протони - позитивний. Заряд всіх елементарних частинок однаковий за абсолютною величиною і тому називається *елементарним*.

Число елементарних зарядів у макроскопічних тілах дуже велике. В цілому вони, як правило є електронейтральними, оскільки заряди в них розподілені з однаковою густиною. Тіла виявляються зарядженими у випадку переважання частинок того або іншого знака. Одиницею електричного заряду є *кулон (Кл)*.

Електричне поле. Закон Кулона

Закон Кулона описує електричну силу, яка діє між двома точковими зарядами q_1 і q_2 :

$$\vec{F} = k \cdot \frac{q_1 \cdot q_2}{r^2}$$

k - константа, що визначається умовами, в яких здійснюється взаємодія зарядів; r - відстань між ними.

Згідно закону Кулона, сила діє в напрямку лінії, що з'єднує два заряди. Величина сили пропорційна величині кожного з зарядів і обернено пропорційна квадрату відстані між ними.

Кожен електричний заряд утворює в своєму навколишньому просторі *електричне поле*. За його допомогою заряди взаємодіють один з одним. Пробний заряд, внесений в електричне поле іншого заряду, "відчуває" його присутність. Пробний заряд може притягуватись до заряду, який створює електричне поле, або відштовхуватися від нього.

Електричне поле можна представити у вигляді силових ліній, які показують напрямок електричних сил. Прийнято вважати, що цей напрям відповідає напрямку переміщення позитивного заряду. Тому силові лінії спрямовані від позитивного заряду і до негативного.

Характеристики електричного поля

1). *Напруженість* електричного поля є його силовою характеристикою. Коли в поле, створене електричним зарядом, вносять інший електричний заряд q , то на нього діє сила, пропорційна величині q і силівній характеристиці самого поля, яка називається напруженістю:

$$\vec{F} = q \cdot \vec{E}$$

Напруженість електричного поля в будь-якій його точці чисельно дорівнює електричній силі, яка діє на одиничний позитивний заряд q , поміщений в цю точку:

$$\vec{E} = \frac{\vec{F}}{q}$$

Напруженість є векторною величиною, яка має напрямок. Одиницею виміру напруженості є вольт, поділений на метр.

Принцип накладення(суперпозиції) полягає в тому, що сумарна напруженість електричного поля, створеного безліччю зарядів, визначається складанням напруженостей полів, створених кожним зарядом, за правилами додавання векторів.

2). *Електричний потенціал* є енергетичною характеристикою електричного поля. Для того, щоб перемістити заряд проти діючої на нього електричної сили, необхідно виконати роботу. Вона не залежить від шляху переміщення заряду в електричному полі, а визначається початковим і кінцевим положеннями заряду.

В разі переміщення заряду з однієї точки електричного поля в другу точку проти електричної сили, його потенціальна електростатична енергія збільшується. Електричний потенціал в будь-якій точці поля чисельно дорівнює тій електростатичній потенціальній енергії W_p , яку має одиничний позитивний заряд q в цій точці:

$$\varphi = \frac{W_p}{q}$$

Електричний потенціал є скалярною величиною і вимірюється в вольтах(B). Реально виміряти можна лише різницю потенціалів між двома точками поля.

Величина напруженості електричного поля дорівнює негативному градієнту електричного потенціалу, який показує, як змінюється потенціал з відстанню x :

$$\vec{E} = -\frac{d\varphi}{dx}$$

Електричне поле клітини. Мембранний потенціал спокою

Кожна жива клітина створює і підтримує своє електричне поле. На це витрачається значна частина енергії, яку клітина отримує в процесі обміну речовин.

Експерименти показали, що на плазматичній мембрані кожної живої клітини існує різниця електричних потенціалів. Вона відіграє дуже важливу роль в різних життєвих процесах, які відбуваються в клітині.

Мембранний потенціал клітини - це різниця електричних потенціалів між цитоплазмою клітини і зовнішнім середовищем (між внутрішньою і зовнішньою сторонами плазматичної мембрани).

Мембранний потенціал клітини, якщо вона знаходиться в звичайному (незбудженому для нервових і м'язових клітин) стані, називають *потенціалом спокою*.

У стані спокою цитоплазма клітини має *негативний електричний потенціал* відносно навколишнього середовища. Мембранний потенціал спокою у різних клітин може складати від – 30 мВ до -90 мВ.

Для вимірювання мембранного потенціалу клітини необхідні два електроди. Один з них повинен знаходитися всередині клітини, а інший - в навколишньому середовищі. Електроди приєднують до вимірювального приладу. Цей дослід був вперше проведений А. Ходжкіним і Е. Хакслі (1939) на гігантському нервовому волокні кальмара. Діаметр такого волокна складає 0,5-0,8 мм, що дозволило ввести всередину нього тонкий електрод, не викликаючи істотних пошкоджень мембрани.

В подальшому для вимірювання мембранного потенціалу почали застосовувати скляні мікроелектроди. Вони представляють собою мікропіпетки з діаметром кінчика близько 0,1 мкм. Їх виготовляють із скляних тонких трубок, розтягуючи їх при нагріванні. Мікроелектроди заповнюють концентрованим розчином електроліту, який є провідником електричного струму. За допомогою мікроманіпулятора мікроелектрод вводять в клітину, проколюючи плазматичну мембрану і не викликаючи її значних пошкоджень. В момент проколу мембрани вимірювальний прилад, приєднаний до мікроелектроду і референтного електроду, фіксує величину мембранного потенціалу клітини (рис. 8.1).

Походження мембранного потенціалу спокою

В основі існування мембранного потенціалу спокою лежать

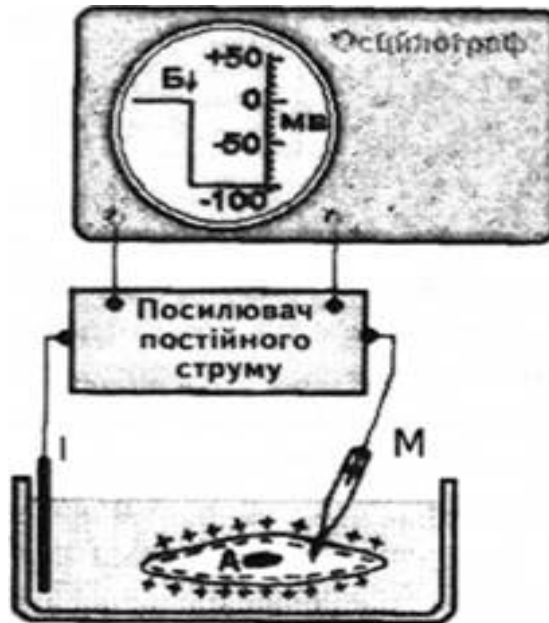


Рис. 8.1 Вимірювання мембранного потенціалу клітини: І - референтний електрод, М – мікроелектрод

http://pidruchniki.com/1628041459762/meditsina/fiziologiya_nervovogo_volokna

особливості розподілу іонів в цитоплазмі клітин і їх навколишньому середовищі (таблиця 1). Головне значення має розподіл катіонів. Завдяки роботі натрій-калієвого насоса плазматичної мембрани в цитоплазмі підтримується відносно висока концентрація іонів калію. В оточуючому клітину середовищі (тканинної рідини, крові, лімфі) переважають іони натрію. На роботу натрій - калієвого насоса клітина витрачає значну енергію, джерелом якої є обмін речовин.

Таблиця 1

Розподіл основних іонів всередині і зовні нервового волокна кальмара

Іон	Концентрація (ммоль / л)	
	внутрішньоклітинна	позаклітинна
Калій	392	22
Натрій	78	462
Хлор	104	286

З числа аніонів у цитоплазмі переважають великі органічні іони, які синтезуються в клітині. Вони не здатні дифундувати через плазматичну мембрану. В оточуючому клітину середовищі переважають іони хлору. В наведеній нижче таблиці вказана концентрація основних іонів в цитоплазмі нервового волокна кальмара і його навколишньому середовищі.

Безпосередньою причиною існування мембранного потенціалу спокою є дифузія іонів через відповідні канали мембрани. Першу гіпотезу, що пояснює походження мембранного потенціалу спокою, дав Ю.Бернштейн (1902). Він припустив, що негативний потенціал цитоплазми відносно зовнішнього середовища пов'язаний з дифузією іонів калію, спрямованою зсередини клітини назовні. Причиною дифузії є різниця концентрації цих іонів по обидві сторони мембрани.

Подальші дослідження надали докази справедливості цього припущення. По-перше, було встановлено, що іони калію в цитоплазмі знаходяться у вільному стані і, отже, здатні дифундувати. По-друге, виявилось, що плазматична мембрана клітини в стані спокою набагато більш проникна для іонів калію, ніж для іонів натрію. Наприклад, для гігантського аксона кальмара співвідношення проникності мембрани в спокої для різних іонів складає $P_{K^+} : P_{Na^+} : P_{Cl^-} = 1 : 0,04 : 0,15$.

Це свідчить, що саме дифузія катіонів калію є основним чинником, що зумовлює величину мембранного потенціалу спокою. Тому в першому наближенні можна знехтувати проникністю мембрани для іонів натрію і хлору і розглядати лише процеси, пов'язані з дифузією іонів калію.

Іони калію дифундують через калієві канали мембрани зсередини клітини назовні. Більшість аніонів цитоплазми не проникають через мембрану. Тому в стані спокою створюється негативний потенціал цитоплазми відносно зовнішнього середовища. Він перешкоджає дифузії іонів калію за градієнтом концентрації. Результатом цього є встановлення рівноваги між потоками калію, що надходять в клітину і виходять з неї. В цьому випадку мембранний потенціал спокою повинен бути близький до рівноважного потенціалу іонів калію.

Рівноважний стан передбачає, що електрохімічний потенціал іонів калію всередині клітини μ_i і зовні μ_0 дорівнюють один одному:

$$\tilde{\mu}_i = \tilde{\mu}_0$$

В таких умовах різницю електричних потенціалів між цитоплазмою

клітини φ_i і зовнішнім середовищем φ_o (тобто мембранний потенціал спокою φ_m) характеризує *рівняння Нернста*. Така різниця залежить від співвідношення концентрації іонів калію всередині клітини $[K^+]_i$ і в зовнішньому середовищі $[K^+]_o$.

$$\varphi_m = -\frac{R \cdot T}{F \cdot z} \cdot \ln \frac{[K^+]_i}{[K^+]_o}$$

Експерименти А. Ходжкіна на гігантському аксоні кальмара показали, що величина мембранного потенціалу спокою точно описується рівнянням Нернста лише при відносно високій концентрації іонів калію у зовнішньому середовищі. При більш низькій їх концентрації, близької до фізіологічної, реальне значення мембранного потенціалу відрізняється від розрахункового. Виявилося, що для точного розрахунку величини мембранного потенціалу спокою необхідно враховувати дифузію не тільки іонів калію, а також іонів натрію через мембрану. Її проникність для іонів натрію в спокої невелика, але їх дифузія все ж існує. Дифузійний потік іонів натрію спрямований всередину клітини, і він дещо зменшує величину мембранного потенціалу в порівнянні з потенціалом рівноваги для іонів калію.

Більш точний математичний опис мембранного потенціалу спокою можна отримати, якщо виходити з того, що на мембрані підтримується не іонна рівновага, а стаціонарний стан, при якому потоки різних іонів, що проходять через мембрану, впливають один на другий. Можливість перетину мембрани одним іоном не залежить від присутності інших іонів.

Робиться також допущення про те, що електричне поле в мембрані є постійним, тобто градієнт електричного потенціалу в ній однаковий по всій її товщині (теорія постійного поля Гольдмана-Ходжкіна-Катца). Таке припущення приводить до *рівняння Гольдмана-Ходжкіна*. Воно дає найбільш точний математичний опис величини мембранного потенціалу клітини. Ця величина залежить від концентрацій іонів калію, натрію і хлору в цитоплазмі клітини $[K^+]_i$, $[Na^+]_i$, $[Cl^-]_i$ і зовнішньому середовищі $[K^+]_o$, $[Na^+]_o$, $[Cl^-]_o$, а також проникності P плазматичної мембрани для цих іонів.

$$\varphi_m = -\frac{R \cdot T}{F \cdot z} \cdot \ln \frac{p_{K^+} [K^+]_i + p_{Na^+} [Na^+]_i + p_{Cl^-} [Cl^-]_o}{p_{K^+} [K^+]_o + p_{Na^+} [Na^+]_o + p_{Cl^-} [Cl^-]_i}$$

Найбільше значення для величини мембранного потенціалу в стані

спокою має дифузія іонів калію, оскільки проникність мембрани до них в цьому стані найбільш велика. На проникність для калію впливає цілий ряд факторів: концентрація кальцію в клітині, АТФ та ін.

Значно менша в стані спокою роль іонів натрію. Іони хлору в більшості клітин розподіляються пасивно по обидві сторони мембрани відповідно величині мембранного потенціалу, тобто знаходяться в стані, близькому до рівноважного.

Певне значення в походженні мембранного потенціалу спокою має і натрій-калієвий насос. В ході кожного робочого циклу кількість іонів натрію, що виводяться з клітини, в півтора рази перевищує кількість іонів калію, що надходять всередину. Тому активність натрій-калієвого насосу сприяє підтримці негативного потенціалу цитоплазми. Це явище визначають як *електрогенність натрій-калієвого насосу*. Однак роль цього механізму порівняно невелика, і його внесок в мембранний потенціал спокою складає декілька мілівольт.

Мембранний потенціал клітини разом з різницею концентрацій іонів в цитоплазмі і зовнішньому середовищі визначають величину градієнта електрохімічного потенціалу - значний запас потенціальної енергії, який клітина постійно створює і підтримує. Ця енергія витрачається на різні види життєдіяльності клітини. Величина мембранного потенціалу спокою позначається на багатьох її фізіологічних функціях. Вона може змінюватися під дією різних факторів. Зміна цієї величини у позитивний бік називається *деполяризацією* плазматичної мембрани, а в негативну сторону - *гіперполяризацією*.

У нервових клітин зміни величини мембранного потенціалу полягають в основі процесів збудження і гальмування. Вони становлять сутність передачі, обробки та зберігання інформації в нервовій системі.

Електрична збудливість мембрани. Потенціал дії

Нервові і м'язові клітини є збудливими. Вони здатні під дією певних факторів переходити зі стану спокою в стан збудження. Воно проявляється в тому, що в плазматичних мембранах клітин виникають потенціали дії.

Нейрони генерують потенціали дії (нервові імпульси), які є сигналами - носіями інформації в нервовій системі. Потенціали дії нейронів мають однакову форму і поширюються по їх аксонам без згасання на значну відстань.

В мембрані м'язових клітин потенціали дії виконують іншу функцію - вони запускають процес м'язового скорочення.

Потенціал дії - це електричний імпульс, тобто швидке коливання мембранного потенціалу. В клітинах різних збудливих клітин потенціали дії відрізняються за величиною і тривалістю. Амплітуда потенціалу дії в нервових клітинах досягає 110 - 130 мілівольт, а тривалість становить 0,5 - 1,0 мілісекунд. В клітинах скелетних м'язів тривалість потенціалів дії дорівнює декілька мілісекунд, а в клітинах серцевого м'яза - сотні мілісекунд (рис. 8.2).

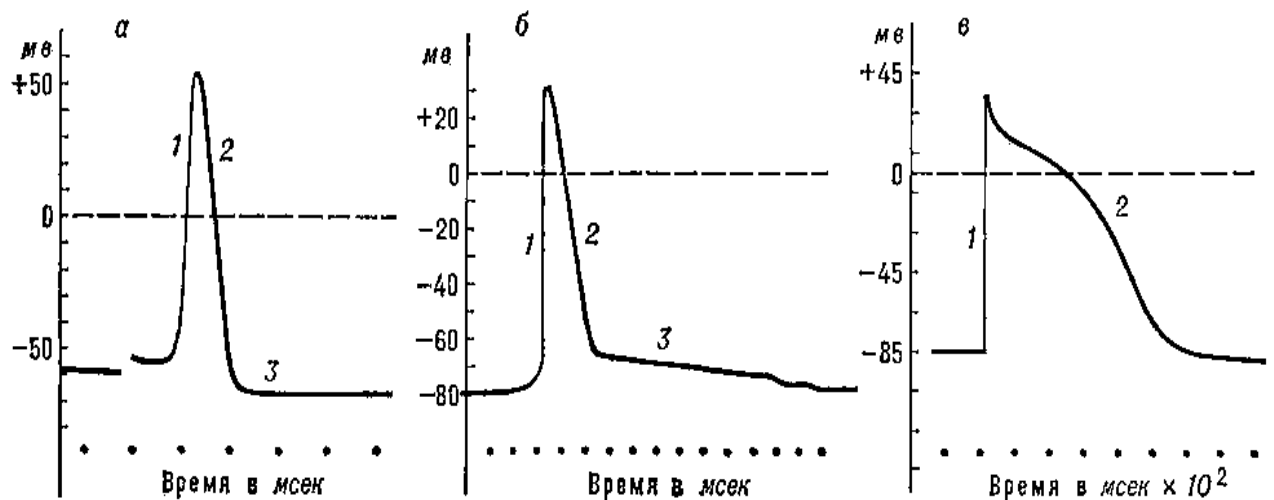


Рис.8.2 Потенціали дії нервової клітини (а), клітин скелетного (б) і серцевого (в) м'язів. По осі абсцис - амплітуда потенціалу, мВ; по осі ординат - час, мс

Виникнення потенціалу дії в мембрані починається з *фази деполяризації*, яка представляє собою швидке збільшення величини мембранного потенціалу клітини в напрямку нуля, тобто різниця потенціалів між вмістом клітини і навколишнім середовищем зникає (рис.66). Потім протягом короткого проміжку часу спостерігається *реверсія потенціалу* (овершут, англ.), коли мембранний потенціал стає позитивним, тобто змінює свій знак. Далі виникає *фаза реполяризації* мембрани, тобто повернення мембранного потенціалу до своєї вихідної величини. Протягом реполяризації можуть відбуватись повільні коливання величини мембранного

потенціалу(*слідові потенціали*).

Біофізичний механізм виникнення потенціалу дії. Іонні струми

Виникнення потенціалу дії обумовлено різким підвищенням іонної проникності плазматичної мембрани для іонів натрію. Її електропровідність збільшується в багато разів. Механізм цього явища розкрили англійські біофізики А. Ходжкін і Е.Ф. Хакслі в результаті дослідів на гігантському нервовому волокні кальмара (Нобелівська премія з фізіології та медицини в 1963 р). Вчені встановили, що мембрана збільшує свою проникність не для всіх іонів. Відбувається специфічне підвищення її проникності для іонів натрію, тобто активація перенесення натрію через мембрану.

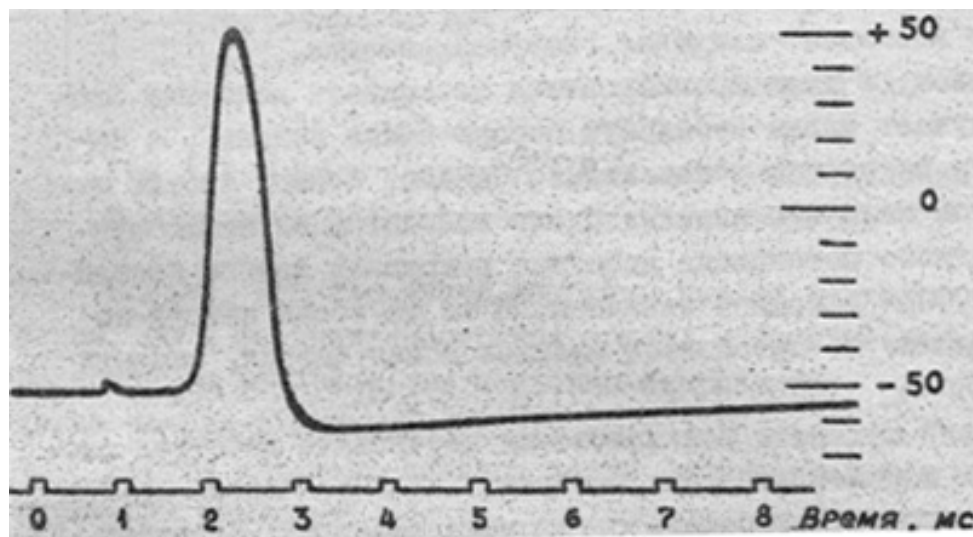


Рис.8.3 Графік потенціалу дії нервової клітини

Натрієва проникність мембрани збільшується приблизно в 500 разів у порівнянні зі станом спокою. При цьому проникність мембрани для іонів калію залишається в початковій фазі потенціалу дії незмінною.

Як відомо, концентрація іонів натрію в середовищі, що оточує клітину, значно перевершує їх концентрацію в цитоплазмі, а мембранний потенціал спокою негативний. Тому при підвищенні натрієвої проникності мембрани як концентраційний, так і електричний градієнти сприяють тому, що потік натрію спрямовується всередину клітини шляхом дифузії і викликає її деполяризацію.

Надходження іонів натрію всередину клітини зміщує її мембранний потенціал в напрямку нуля і робить його позитивним. Однак, мембранний

потенціал не досягає рівноважного натрієвого потенціалу, який складає +55 мВ (рис. 8.4), оскільки при певному рівні деполяризації в мембрані виникає новий процес - інактивація перенесення натрію, яка припиняє його надходження в клітину. Внаслідок цього починається реполяризація мембрани.

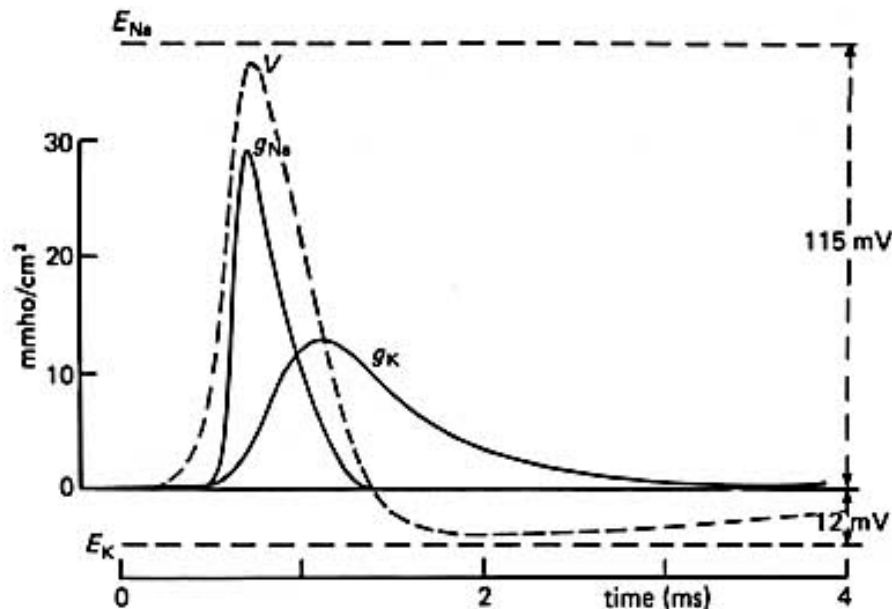


Рис. 8.4 Потенціал дії і рівноважні потенціали для іонів натрію і калію

Другою причиною реполяризації служить підвищення калієвої проникності плазматичної мембрани в порівнянні зі станом спокою. Внаслідок цього іони калію дифундують у напрямку зменшення свого електрохімічного потенціалу, тобто з клітки в навколишнє середовище, що сприяє відновленню мембранного потенціалу до його величини у спокої.

Сучасні методи дослідження дозволили з великою точністю виміряти окремо електричні струми через мембрану, які обумовлені переміщенням іонів натрію і калію. Такі методи надали можливість уявити динаміку змін проникності мембрани для цих іонів (рис.68).

Таким чином, протягом потенціалу дії клітина отримує ззовні деяку кількість іонів натрію, а потім віддає таку саму кількість іонів калію. Однак іонний склад цитоплазми при цьому мало змінюється. Зрушення концентрації іонів при виникненні одного потенціалу дії у великій клітині становить приблизно 0,001% вихідної величини. Тому навіть при повному

пригніченні активного транспорту іонів, який створює нерівноважну їх концентрацію в цитоплазмі і навколишньому середовищі, клітина здатна генерувати десятки тисяч потенціалів дії. Проте в нормі натрій - калієвий насос досить швидко видаляє з цитоплазми надлишок іонів натрію, замінюючи їх іонами калію.

Процеси в іонних каналах мембрани при виникненні потенціалу дії

Плазматична мембрана нервового волокна має такі іонні канали, які управляються змінами мембранного потенціалу (потенціалзалежні канали). У процесі виникнення потенціалу дії беруть участь як натрієві, так і калієві канали. Перші з них деполаризації мембрани, другі - в реполяризації.

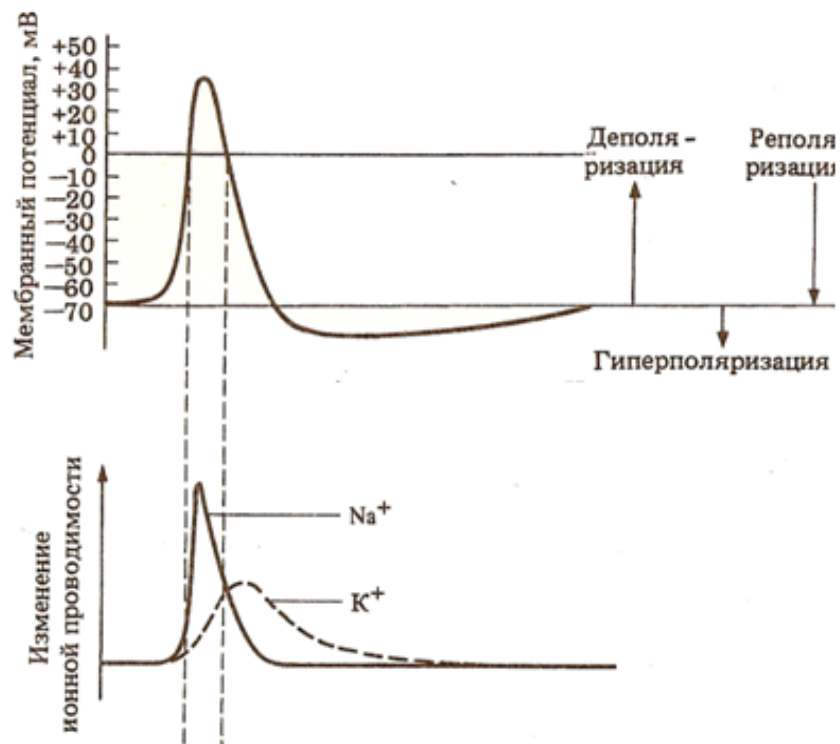


Рис.8.5 Зміни іонної провідності мембрани при виникненні потенціалу дії

Натрієві канали мембрани нервових клітин мають ворота, які є частиною структури каналних білків і регулюють проходження іонів через канали. Ворота пов'язані з певними угрупованнями атомів - сенсорами, що реагують на зрушення мембранного потенціалу. Ворота постійно осцилюють, але в залежності від величини мембранного потенціалу може переважати відкритий або закритий стан воріт. Взаємні переходи між цими станами відбуваються дуже швидко.

Натрієві канали збудливих клітин мають двоє воріт: *активаційні* і *інактиваційні*. Коли мембранний потенціал клітини відповідає потенціалу спокою, активаційні ворота знаходяться, головним чином, в закритому стані. Проникність мембрани для іонів натрію дуже невелика. Інактиваційні ворота у стані спокою відкриті.

Причиною виникнення потенціалу дії є деполяризація плазматичної мембрани, яка переводить клітину в стан збудження. При деполяризації збільшується ймовірність переходу активаційних воріт натрієвих каналів у відкритий стан. Відкривання воріт пов'язане з переміщенням в мембрані рухомих електричних зарядів у складі сенсорів електричної напруженості. При цьому виникає “ворітний струм”, що передує іонним струмам, які викликають потенціал дії. Ворітний струм дуже малий, однак його вдалось зареєструвати за допомогою спеціальних чутливих методів.

Процес переходу натрієвих каналів мембрани у відкритий стан перебігає з позитивним зворотним зв'язком (рис. 8.6). Коли деполяризація досягає певного рівня, вона починає сама себе підсилювати. Іони натрію, що надходять через канали, викликають подальшу деполяризацію клітини, внаслідок чого збільшується проникність мембрани для іонів натрію. Це викликає, в свою чергу, подальшу деполяризацію. В результаті потенціал дії швидко досягає максимальної амплітуди.



Рис.8.6 Взаємне посилення деполяризації мембрани і її натрієвої проникності при виникненні потенціалу дії

Деполяризація мембрани впливає не тільки на активаційні, а ще й на

інактиваційні ворота натрієвих каналів. Вони закриваються при більшій значній деполяризації, ніж та, яка потрібна для відкривання активаційних воріт. Це припиняє надходження натрію в клітину.

На рис. 8.7 показані три стану натрієвого каналу, які замінюють один одного під впливом змін мембранного потенціалу. У першому з них, що відповідає спокою, активаційні ворота закриті, а інактиваційні - відкриті. У цьому стані канал не пропускає іони натрію. Далі під впливом деполяризації відкриваються активаційні ворота і пропускають іони натрію всередину клітини. Коли ж процес деполяризації досягає максимального розвитку, закриваються інактиваційні ворота, припиняючи подальше надходження іонів натрію в клітину.

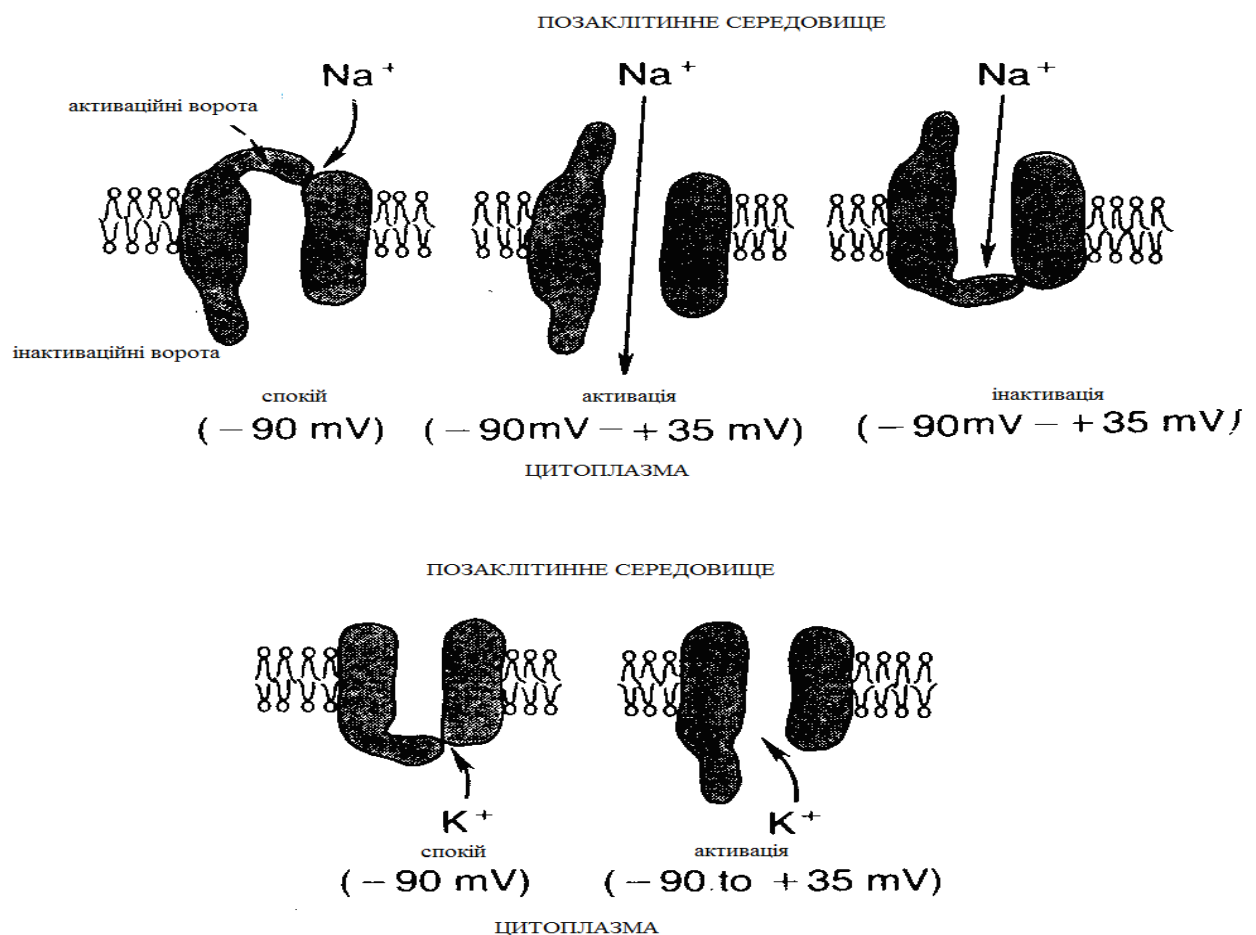


Рис. 8.7 Зміна стану воріт натрієвих і калієвих каналів мембрани при виникненні потенціалу дії

Під впливом деполяризації мембрани відкриваються також ворота частини її калієвих каналів. Їх максимальне відкривання відбувається, коли натрієві канали вже інактивовані. Внаслідок цього певна кількість іонів калію

залишає клітину, і мембранний потенціал повертається до вихідної величини. Калієві канали не мають інактиваційних воріт. Тому калієвий струм через мембрану більш тривалий, ніж натрієвий.

Розповсюдження потенціалу дії

Найважливішою особливістю потенціалу дії є його здатність поширюватися по мембрані з певною швидкістю. В нервових клітинах, розповсюджуючись по аксонам, потенціали дії здійснюють свої сигнальні функції.

Аксоны нервових клітин можна розглядати як циліндричні провідники. Їх вміст (цитоплазма) має відносно малий електричний опір, тоді як плазматична мембрана - дуже великий опір. При виникненні потенціалу дії утворюються місцеві електричні струми, які поширюються лише на невелику відстань від збудженої ділянки мембрани. Розповсюдження потенціалу дії на значну відстань без згасання пояснюється тим, що на мембрані відбувається безперервне підсилення змін місцевого електричного потенціалу.

Місцеві електричні струми в мембрані, що виникають під впливом потенціалу дії, деполяризують сусідні, незбуджені її ділянки. В результаті вони також переходять у стан збудження – в них виникають потенціали дії. І знов виникають місцеві електричні струми. Так процес збудження поширюється по мембрані. Це явище показано на рис. 8.8.

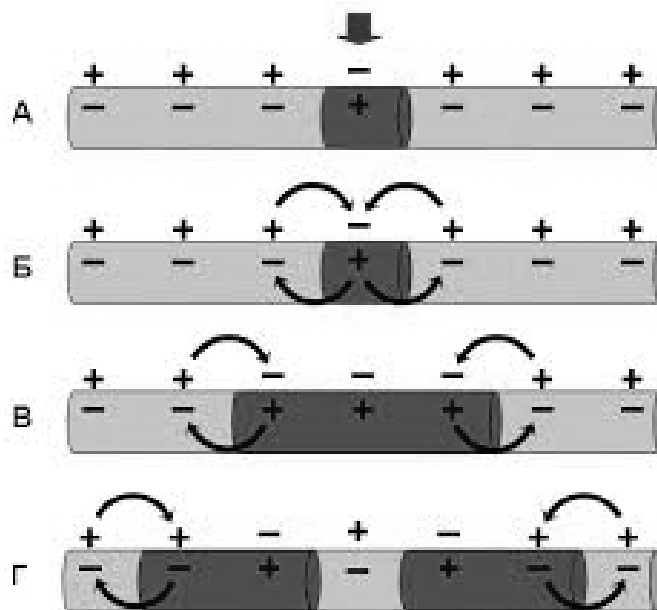


Рис.8.8 Поширення потенціалу дії по нервовому волокну за допомогою місцевих електричних струмів

Швидкість поширення потенціалу дії залежить від ряду факторів. Коли в будь-якої точці мембрани виникає деполяризація, величина електричного потенціалу зменшується з відстанню вздовж мембрани по експоненті. Якщо зрушення мембранного потенціалу в даній точці дорівнює φ_0 , то на відстані x , він зменшиться до величини φ :

$$\varphi = \varphi_0 \cdot e^{-\frac{x}{\lambda}}$$

де e - основа натурального логарифму, λ - константа довжини волокна, яка залежить від його властивостей. Вона визначає, на яку відстань поширюється зрушення мембранного потенціалу. Чим більше величина λ , тим на більшу відстань воно поширюється.

Константа довжини волокна визначається рівнянням:

$$\lambda = \sqrt{\frac{Rl\rho_m}{2\rho_c}}$$

де R - радіус волокна, l - товщина мембрани, ρ_m - питомий опір мембрани, ρ_c - питомий опір цитоплазми. Тому, чим більше радіус нервового волокна, тим швидше воно проводить збудження. У молюсків, комах в процесі еволюції виникли гігантські нервові волокна, які здійснюють функцію відносно швидкого проведення збудження.

У вищих тварин існують нервові волокна, які забезпечують високу швидкість проведення збудження при порівняно невеликому радіусі. Значна частина поверхні їх мембрани покрита жироподібною речовиною - мієліном, який утворюється в периферичній нервовій системі шванівськими клітинами (рис. 8.9)

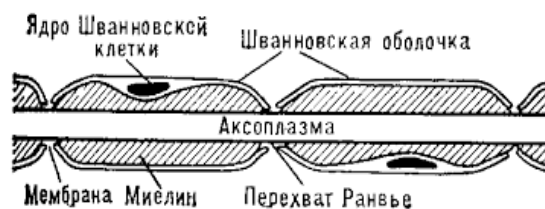


Рис.8.9 Мієлінова оболонка нервового волокна

Залишаються непокритими тільки окремі ділянки, які називаються

перехватами Ранв'є. Мієлін є ізолятором, через який не проходять силові лінії місцевих струмів. Це надає потенціалу дії можливість “стрибати” від одного перехвату на інший. В результаті швидкість поширення потенціалу дії збільшується в багато разів (рис. 8.10).

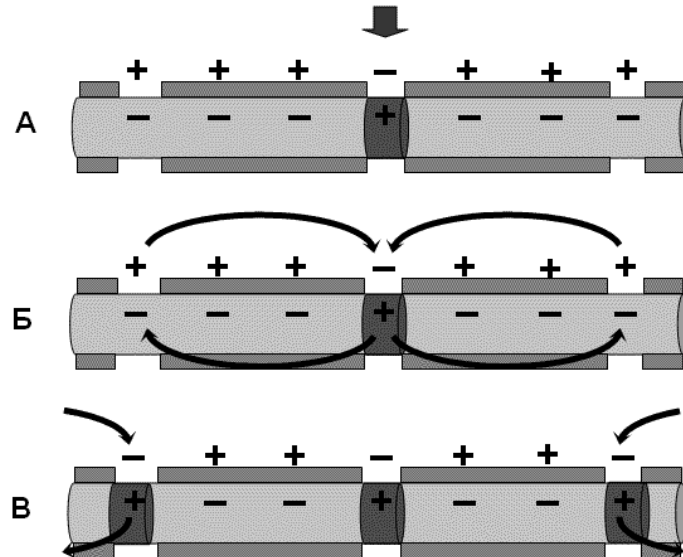


Рис.8.10 Поширення збудження по мієлінізованим нервовим волокнам

Контрольні питання:

1. Що таке електричний потенціал? Які одиниці його вимірювання?
2. Вкажіть причини існування мембранного потенціалу спокою.
3. Докажіть за допомогою рівняння Нернста калієву природу мембранного потенціалу спокою.
4. Що дозволяє розрахувати рівняння Гольдмана-Ходжкіна?
5. Охарактеризуйте фази потенціалу дії нервового волокна.
6. Поясніть іонний механізм потенціалу дії нервового волокна.
7. Охарактеризуйте стан натрієвих і калієвих каналів мембрани в різні фази потенціалу дії. Які це канали за способом управління воротами?
8. Охарактеризуйте розповсюдження потенціалу дії по немієлінізованому нервовому волокну?
9. Як відбувається розповсюдження потенціалу дії в мієлінізованому нервовому волокні.
10. Чому потенціал дії не розповсюджується в зворотному напрямку?

Оберіть правильну відповідь:

1. Іони калію розподілені всередині і ззовні клітини наступним чином:
А. всередині клітини його концентрація більша, ніж ззовні
Б. всередині клітини його концентрація менша, ніж ззовні
В. всередині і ззовні концентрація іонів однакова
Г. всередині клітини іон відсутній, а ззовні його концентрація велика
Д. всередині концентрація іону велика, а ззовні він відсутній

2. Зсув мембранного потенціалу в позитивний бік називається:
А. гіперполяризацією Б. деполяризацією В. реполяризацією
Г. реверсією Д. овершутом

3. В найбільшій мірі величині мембранного потенціалу спокою нервового волокна відповідає:
А. +45 мікрівольт Б. -70 мілівольт В. +70 мікрівольт
Г. +45 мілівольт Д. -120 мілівольт

4. Негативна величина мембранного потенціалу спокою зумовлена:
А. надходженням калію всередину клітини
Б. дифузією калію із клітини
В. надходженням натрію всередину клітини
Г. дифузією натрію із клітини
Д. дифузією натрію в клітину

5. Амплітуда потенціалу дії нервового волокна складає близько:
А. 10 мікрівольт Б. 100 мікрівольт В. 10 мілівольт
Г. 100 мілівольт Д. 10 вольт

6. Виберіть правильну послідовність фаз потенціалу дії:
А. реполяризація, деполяризація, реверсія потенціалу
Б. деполяризація, реверсія потенціалу, реполяризація
В. деполяризація, реполяризація, реверсія потенціалу
Г. реполяризація, реверсія потенціалу, деполяризація
Д. реверсія потенціалу, реполяризація, деполяризація

7. Однією з причин реполяризації збудливої мембрани при виникненні потенціалу дії служить дифузія:

- А. натрію всередину клітини
- Б. натрію із клітини
- В. калію всередину клітини
- Г. калію із клітини
- Д. натрію і калію всередину клітини

8. Визначте, який фактор здатний викликати збільшення проникності збудливої мембрани для іонів калію:

- А. інактивація
- Б. гіперполяризація
- В. деполяризація
- Г. реполяризація
- Д. реверсія

9. Проаналізуйте, як зміниться потенціал дії нервового волокна, якщо іони натрію в середовищі, що оточує клітину, замінити іншими іонами, які не здатні проникати крізь мембрану:

- А. не зміниться
- Б. зменшиться за амплітудою
- В. перестане виникати
- Г. зменшиться за тривалістю
- Д. збільшиться за амплітудою

10. Іони натрію потрапляють всередину нервової клітини при її збудженні:

- А. безпосередньо через бішар фосфоліпідів
- Б. за допомогою калій-натрієвого насосу
- В. за допомогою білків-переносників
- Г. через іонні канали мембрани
- Д. через натрій-водневий обмінник