МОДУЛЬ 1. ВВЕДЕНИЕ

Закон однонаправленности потока энергии - в экологии - закон, согласно которому энергия, получаемая сообществом и усваиваемая продуцентами, вместе с их биомассой необратимо передается консументам первого, второго и других порядков, а затем редуцентам, с падением потока на каждом из трофических уровней в результате процессов, сопровождающих дыхание.

Термодинамика - наука о наиболее общих свойствах макроскопических материальных систем, находящихся в различных состояниях относительно термодинамического равновесия, и о процессах переходов между этими состояниями.

К настоящему времени термодинамика содержит два основных раздела:

1. **Равновесная термодинамика (термодинамика изолированных систем)**

В основном разработана в середине 19-го – начале 20-го века и содержит три закона – три «Начала»:

- в середине 19-го века Ю. Р. Майером, Дж. Джоулем и Г. Гельмгольцем был сформулирован первые закон термодинамики - «Первое начало термодинамики».
- в 1850 году Р. Клаузиусом, и независимо от него в 1851 году У. Томсоном было сформулировано «Второе начало термодинамики».
- в 1906 году В. Нернст сформулировал «Третье начало термодинамики».

2. **Неравновесная термодинамика (термодинамика открытых систем)**

Разработана в 20-м веке. Содержит два основных подраздела:

- слабо неравновесную термодинамику, основы которой разработаны в 1931 Л. Онсагером;
- сильно неравновесную термодинамику, в основном разработанную Г. Хакеном, И. Пригожиным и Р. Томом в середине 20-го века.

Первой работой в области неравновесной термодинамики в биологии является опубликованная в 1935 году книга Э.Бауэра «Теоретическая биология», в которой был сформулирован «Всеобщий закон биологии».

Основные термины и положения термодинамики

Система – это совокупность материальных объектов (тел), ограниченных каким-либо образом от окружающей среды.

В зависимости от характера взаимодействия с окружающей средой термодинамические системы делятся на три типа:

1) изолированная – система, которая не обменивается с окружающей средой ни веществом, ни энергией;

2) замкнутая – система, которая может обмениваться с окружающей средой лишь энергией и не может обмениваться веществом;

3) открытая – система, которая обменивается с окружающей средой и энергией, и веществом.

Живые организмы являются открытыми системами.

Состояние любой термодинамической системы характеризуется двумя группами параметров:

Интенсивными термодинамическими параметрами (давление, температура и др.), не зависящими от массы или числа частиц в системе;

Экстенсивными термодинамическими параметрами (общая энергия, энтропия, внутренняя энергия), зависящими от массы или числа частиц в системе.

Изменение параметров термодинамической системы называется **термодинамическим процессом.**

Энергию системы (W) можно представить как совокупность двух частей: зависящую от движения и положения системы как целого ($W_ц$) и не зависящую от этих факторов (U).

$$W = W_ц + U \qquad (1.1)$$

Вторую составляющую этой совокупности U называют **внутренней энергией** системы.

Она включает энергию теплового движения частиц, а также химическую и ядерную энергию, определяющую поступательное, колебательное и вращательное движение молекул, внутримолекулярное взаимодействие и колебание атомов, энергию вращения электронов.

Внутренняя энергия в свою очередь разделяется на **свободную энергию** и **связанную энергию.**

Свободная энергия (G) – та часть внутренней энергии, которая может быть использована для совершения работы.

Связанная энергия ($W_{св}$) – та часть энергии, которую нельзя превратить в работу.

$$U = G + W_{св} \qquad (1.2)$$

Потоки и Термодинамические силы. В термодинамических системах, в которых имеются градиенты температуры, концентраций компонентов, химических потенциалов, возникают необратимые процессы теплопроводности, диффузии, химических реакций.

Эти процессы характеризуются тепловыми и диффузионными потоками, скоростями химических реакций и т.д.

Они называются общим термином «потоки» и обозначаются J_i, а вызывающие их причины (отклонения термодинамических параметров от равновесных значений) — термодинамическими силами ($X_к$).

Связь между J_i и $X_к$, если термодинамические силы малы, записывают в виде линейных уравнений:

$$J_i = \sum_{k=1}^{m} L_m X_k \qquad (1.3)$$

где $i = 1, 2, \ldots, m$

Общие сведения о равновесной термодинамике

Первое начало термодинамики

Первое начало термодинамики - один из трех основных законов термодинамики, представляющий собой закон сохранения энергии для систем, в которых существенное значение имеют тепловые процессы.

Согласно первому началу термодинамики, термодинамическая система (например, пар в тепловой машине) может совершать работу только за счёт своей внутренней энергии или каких-либо внешних источников энергии.

Первое начало термодинамики объясняет невозможность существования вечного двигателя 1-го рода, который совершал бы работу, не черпая энергию из какого-либо источника.

Сущность первого начала термодинамики заключается в следующем:

При сообщении термодинамической системе некоторого количества теплоты Q в общем случае происходит изменение внутренней энергии системы □U и система совершает работу A:

$$Q = \Delta U + A \tag{1.4}$$

Уравнение (1.4), выражающее первое начало термодинамики, является определением изменения внутренней энергии системы (□U), так как Q и A — независимо измеряемые величины.

Внутреннюю энергию системы U можно, в частности, найти, измеряя работу системы в адиабатном процессе (то есть при $Q = 0$): $A_{ад}$ = — □U, что определяет U с точностью до некоторой аддитивной постоянной U_0:

$$U = U + U_0 \tag{1.5}$$

Первое начало термодинамики утверждает, что U является функцией состояния системы, то есть каждое состояние термодинамической системы характеризуется определённым значением U, независимо от того, каким путём система приведена в данное состояние (в то время как значения Q и A зависят от процесса, приведшего к изменению состояния системы). При исследовании термодинамических свойств физической системы первое начало термодинамики обычно применяется совместно со вторым началом термодинамики.

Второе начало термодинамики

Второе начало термодинамики является законом, в соответствии с которым макроскопические процессы, протекающие с конечной скоростью, необратимы.

В отличие от идеальных (без потерь) механических или электродинамических обратимых процессов, реальные процессы, связанные с теплообменом при конечной разности температур (т. е. текущие с конечной скоростью), сопровождаются разнообразными потерями: на трение, диффузию газов, расширением газов в пустоту, выделением джоулевой теплоты и т.д.

Поэтому эти процессы необратимы, то есть могут самопроизвольно протекать только в одном направлении.

Второе начало термодинамики возникло исторически при анализе работы тепловых машин.

Само название «Второе начало термодинамики» и первая его формулировка (1850 г.) принадлежат Р. Клаузиусу: «…невозможен процесс, при котором теплота переходила бы самопроизвольно от тел более холодных к телам более нагретым».

Причем такой процесс невозможен в принципе: ни путем прямого перехода теплоты от более холодных тел к более теплым, ни с помощью каких–либо устройств без использования каких-либо других процессов.

В 1851 году английский физик У. Томсон дал другую формулировку второго начала термодинамики: «В природе невозможны процессы, единственным следствием которых был бы подъем груза, произведенный за счет охлаждения теплового резервуара».

Как видно, обе приведённые формулировки второго начала термодинамики практически одинаковы.

Отсюда следует невозможность реализации двигателя 2-го рода, т.е. двигателя без потерь энергии на трение и другие сопутствующие потери.

Кроме того, отсюда также следует, что все реальные процессы, происходящие в материальном мире в открытых системах, необратимы.

В современной термодинамике второе начало термодинамики изолированных систем формулируется единым и самым общим образом как закон возрастания особой функции состояния системы, которую Клаузиус назвал энтропией (S).

Физический смысл энтропии состоит в том, что в случае, когда материальная система находится в полном термодинамическом равновесии, элементарные частицы, из которых состоит эта система, находятся в неуправляемом состоянии и совершают различные случайные хаотические движения.

В принципе можно определить общее число этих всевозможных состояний.

Параметр, который характеризует общее число этих состояний, и есть энтропия.

Рассмотрим это на простом примере.

Пусть изолированная система состоит из двух тел «1» и «2», обладающих неодинаковой температурой $T_1 > T_2$. Тело «1» отдает некоторое количество тепла Q , а тело «2» его получает. При этом идет тепловой поток от тела «1» к телу «2». По мере уравнивания температур увеличивается суммарное количество элементарных частиц тел «1» и «2», находящихся в тепловом равновесии.

По мере увеличения этого количества частиц увеличивается и энтропия. И как только наступит полное тепловое равновесие тел «1» и «2», энтропия достигнет своего максимального значения. Таким образом, в замкнутой системе энтропия S при любом реальном процессе либо возрастает, либо остаётся неизменной, т. е. изменение энтропии $\Delta S \geq 0$. Знак равенства в этой формуле имеет место только для обратимых процессов. В состоянии равновесия, когда энтропия замкнутой системы достигает максимума, никакие макроскопические процессы в такой системе, согласно второму началу термодинамики, невозможны.

Отсюда следует, что энтропия - физическая величина, количественно характеризующая особенности молекулярного строения системы, от которых зависят энергетические преобразования в ней.

Связь энтропии с молекулярным строением системы первым объяснил Л. Больцман в 1887 году. Он установил статистический смысл энтропии (формула 1.6). Согласно Больцману (высокая упорядоченность имеет относительно низкую вероятность)

$$S = k \ln P, \qquad (1.6)$$

где k — постоянная Больцмана, P – статистический вес.
$k = 1.37 \cdot 10^{-23}$ Дж/К.

Статистический вес P пропорционален числу возможных микроскопических состояний элементов макроскопической системы (например, различных распределений значений координат и импульсов молекул газа, отвечающих определённому значению энергии, давления и других термодинамических параметров газа), т. е. характеризует возможное несоответствие микроскопического описания макросостояния.

Для изолированной системы термодинамическая вероятность W данного макросостояния пропорциональна его статистическому весу и определяется энтропией системы:

$$\exp (S/k). \qquad (1.7)$$

Таким образом, закон возрастания энтропии имеет статистически-вероятностный характер и выражает постоянную тенденцию системы к переходу в более вероятное состояние. Отсюда следует, что наиболее вероятным состоянием, достижимым для

системы, является такое, в котором события, происходящие в системе одновременно, *статистически взаимно компенсируются.*

Максимально вероятным состоянием макросистемы является состояние равновесия, которого она может в принципе достичь за достаточно большой промежуток времени. Как было указано выше, энтропия является величиной аддитивной, то есть она пропорциональна числу частиц в системе. Поэтому для систем с большим числом частиц даже самое ничтожное относительное изменение энтропии, приходящейся на одну частицу, существенно меняет её абсолютную величину; изменение же энтропии, стоящей в показателе экспоненты в уравнении (1.7), приводит к изменению вероятности данного макросостояния W в огромное число раз.

Именно этот факт является причиной того, что для системы с большим числом частиц следствия второго начала термодинамики практически имеют не вероятностный, а достоверный характер. Крайне маловероятные процессы, сопровождающиеся сколько-нибудь заметным уменьшением энтропии, требуют столь огромных времён ожидания, что их реализация является практически невозможной. В то же время малые части системы, содержащие небольшое число частиц, испытывают непрерывные флуктуации, сопровождающиеся лишь небольшим абсолютным изменением энтропии. Средние значения частоты и размеров этих флуктуаций являются таким же достоверным следствием статистической термодинамики, как и само второе начало термодинамики.

Буквальное применение второго начала термодинамики ко Вселенной как целому, приведшее Клаузиуса к неправильному выводу о неизбежности «тепловой смерти Вселенной», является неправомерным, так как в природе в принципе не может существовать абсолютно изолированных систем. Как будет показано далее, в разделе 1.4, процессы, протекающие в открытых системах, подчиняются другим законам и имеют другие свойства.

Третье начало термодинамики

Третье начало термодинамики - закон термодинамики, сформулированный В. Нерстом в 1906 году (тепловой закон Нернста), согласно которому энтропия S любой системы стремится к конечному для неё пределу, не зависящему от давления, плотности или фазы, при стремлении температуры (T) к абсолютному нулю.

Третье начало термодинамики позволяет находить абсолютное значение энтропии, что нельзя сделать на основе первого и второго начал термодинамики. В классической термодинамике (первого и второго начал) энтропия может быть определена лишь с точностью до произвольной аддитивной постоянной S_0, что практически не мешает большинству термодинамических исследований, так как реально измеряется разность энтропий (S_0) в различных состояниях. Согласно третьему началу термодинамики при $T = 0$ значение $\Delta S = 0$.

Макс Планк в 1911 году дал другую формулировку третьего начала термодинамики - как условие обращения в нуль энтропии всех тел при стремлении температуры к абсолютному нулю:

$$\lim_{T \to 0} S = 0 \qquad (1.8)$$

Отсюда $S_0 = 0$. Это даёт возможность определять абсолютное значения энтропии и других термодинамических потенциалов.

Формулировка Планка соответствует определению энтропии в статистической физике через термодинамическую вероятность (W) состояния системы $S = k\ln W$.

При абсолютном нуле температуры система находится в основном квантово-механическом состоянии, если оно невырождено, для которого $W = 1$ (состояние

реализуется единственным микрораспределением). Следовательно, энтропия S при $T = 0$ равна нулю. В действительности при всех измерениях стремление энтропии к нулю начинает проявляться значительно раньше, чем может стать существенной при $T \to 0$ дискретность квантовых уровней макроскопической системы, приводящая к явлениям квантового вырождения.

Из третьего начала термодинамики следует, что абсолютного нуля температуры нельзя достигнуть ни в каком конечном процессе, связанном с изменением энтропии, к нему можно лишь асимптотически приближаться.

Общие сведения о неравновесной термодинамике

Как было указано выше, классическая термодинамика (ее три «начала») изучает термодинамические равновесные, обратимые процессы. Для неравновесных процессов она устанавливает лишь неравенства, которые указывают возможное направление этих процессов. Фундаментальными работами И.Р.Пригожина установлено, что вся термодинамика делится на три большие области: *равновесную*, в которой производство энтропии, потоки и силы равны нулю, *слабо неравновесную*, в которой термодинамические силы «слабы», и энергетические потоки линейно зависят от сил, и *сильно неравновесную*, или *нелинейную*, где энергетические потоки нелинейны, а все термодинамические процессы носят необратимый характер. Основная задача неравновесной термодинамики - количественное изучение неравновесных процессов, в частности определение их скоростей в зависимости от внешних условий. В неравновесной термодинамике системы, в которых протекают неравновесные процессы, рассматриваются как непрерывные среды, а их параметры состояния — как полевые переменные, то есть непрерывные функции координат и времени.

Слабо неравновесная (линейная) термодинамика рассматривает термодинамические процессы, происходящие в системах в состояниях, близких к равновесию. Таким образом, линейная термодинамика описывает стабильное, предсказуемое поведение систем, стремящихся к минимальному уровню активности. Первые работы в этой области принадлежат Ларсу Онсагеру, который в 1931 году впервые открыл общие соотношения неравновесной термодинамики в линейной, слабо неравновесной области - «соотношения взаимности». Суть их чисто качественно сводится к следующему: если сила «один» (например, градиент температуры) для слабо неравновесных ситуаций воздействует на поток «два» (например, на диффузию), то сила «два» (градиент концентрации) воздействует на поток «один» (поток тепла).

Таким образом, в слабо неравновесной области практически действуют законы равновесной термодинамики, система ни к чему не стремится и ее поведение в большинстве случаев вполне предсказуемо.

Сильно неравновесная термодинамика рассматривает процессы, происходящие в системах, состояние которых далеко от равновесия.

Когда термодинамические силы, действуя на систему, становятся достаточно большими и выводят ее из линейной области в нелинейную, устойчивость состояния системы и ее независимость от флуктуации значительно уменьшается.

В таких состояниях определенные флуктуации усиливают свое воздействие над системой, вынуждая ее при достижении точки бифуркации – потери устойчивости, эволюционировать к новому состоянию, который может быть качественно отличным от исходного. Происходит самоорганизация системы. Причем считается, что развитие таких систем протекает путем образования нарастающей упорядоченности. На этой основе и возникло представление о самоорганизации материальных систем.

Все материальные системы, от самых малых до самых больших, считаются открытыми, обменивающимися энергией и веществом с окружающей средой и находящимися, как правило, в состоянии, далеком от термодинамического равновесия.

Это свойство материальных систем позволило в свою очередь определить целый ряд новых свойств материи.

Вот некоторые из них.

- все процессы необратимы, так как они всегда сопровождаются потерями энергии;
- энтропия S в открытых системах имеет две составляющие: deS – характеризует обмен энтропией с внешним миром; diS – характеризует необратимые процессы внутри;
- материя обладает свойством самоорганизации.

Исследования И. Пригожиным живой материи как открытых материальных систем были в основном сосредоточены на сравнительном анализе организации структур живой и неживой материи, термодинамическом анализе реакций гликолиза и ряде других работ.

«Всеобщий закон биологии» Бауэра

Наряду с теоретическими работами физиков над проблемами законов термодинамики, этой же проблемой, но применительно к биологии, в начале 20-го века занимался биолог-теоретик Эрвин Симонович Бауэр.

В то время биология как наука еще не была достаточно развита. Еще не был известен состав клеток и их основные функции, и было общепринятым считать, что жизнь - это некоторое вещество с особыми свойствами.

В микроскоп живое вещество различных живых организмов выглядело практически одинаково в виде клеток с желеобразной массой (которая получила название протоплазма).

Основной задачей, которую поставил перед собой Э. Бауэр - определить основные термодинамические свойства живых веществ, за которое он принимал молекулы белков в особом, неравновесном состоянии.

Несмотря на целый ряд ошибочных предположений, принципиальным научным достижением Э. Бауэра в этой работе является неопровержимое доказательство того, что живые организмы могут находиться только в устойчивом неравновесном термодинамическом состоянии. Э. Бауэром был сформулирован «Всеобщий закон биологии» в следующей редакции:

> *«Все и только живые системы никогда не бывают в равновесии и исполняют за счет своей свободной энергии постоянную работу против равновесия, требуемого законами физики и химии при существующих внешних условиях».*

По существу этот закон является Первым законом термодинамики биологических систем.

Э. Бауэром также был сформулирован «Принцип устойчивого неравновесия живых систем»:

> *«Для живых систем характерно именно то, что они за счет своей свободной энергии производят работу против ожидаемого равновесия».*

Позже теория Э. Бауэра была полностью подтверждена работами И. Пригожина, Г. Хакена и Р. Тома. Как утверждает И. Пригожин: «…и биосфера в целом, и ее различные компоненты, живые или неживые, существуют в сильно неравновесных условиях. В этом смысле жизнь, заведомо укладывающаяся в рамки естественного порядка, предстает перед нами как высшее проявление происходящих в природе процессов самоорганизации ».

Протонный и натриевый потенциалы

Представим себе два водных объема, разделенных мембраной. Добавим в один из них, допустим левый, кислоту (рис. 1, а). Эта простая операция приведет к появлению разности концентраций ионов H^+ между двумя объемами. Поскольку ионов H^+ слева оказалось больше, чем справа, они устремятся в правый отсек, если разрешить им пересечь мембрану. Протонный ток того же направления также появится, если вместо закисления левого объема опустить в оба объема электроды и подключить их к батарейке, заряжающей левый объем положительно относительно правого объема (рис. 1, б). В этом случае ионы H^+ пойдут слева направо под действием электрического поля.

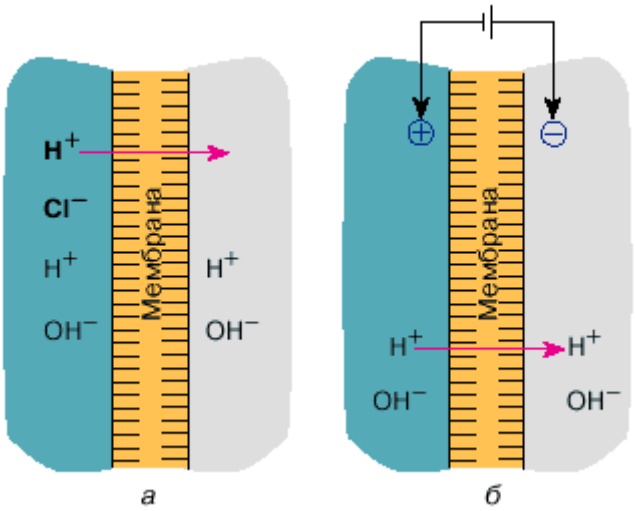


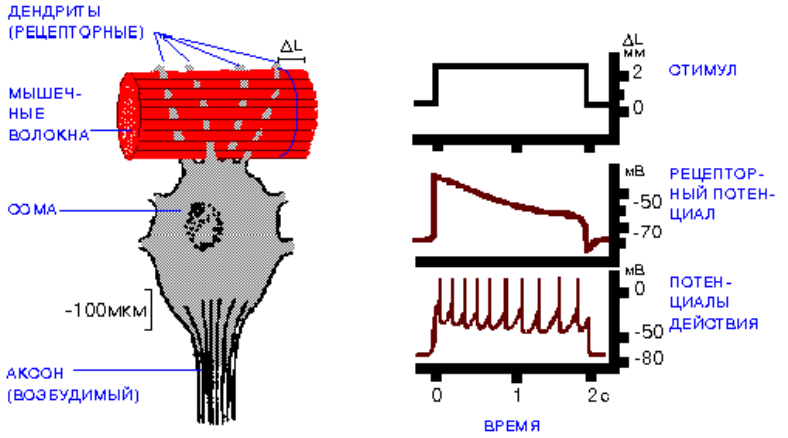
Рис. 1. Две формы протонного потенциала: градиент кислотности (а) и электрического поля (б). Вероятное направление протонного тока показано стрелкой

Потенциальная энергия ионов H^+, находящихся в более кислом или положительно заряженном отсеке, называется протонным потенциалом. Разность протонных потенциалов между отсеками обозначается как $\Delta\bar{\mu}_{H^+}$. Величина складывается из разности электрических потенциалов (ΔY) и разности химических потенциалов ионов H^+, то есть кислотности (ΔpH). Натриевый потенциал ($\Delta\bar{\mu}_{H^+}$) состоит из ΔY и разности концентраций ионов натрия (ΔpNa). Численное выражение и (в вольтах) можно получить соответственно из уравнений = ΔY - 0,06ΔpH и = ΔY - 0,06ΔpNa.

Энтропия биологических систем, Законы термодинамики в биосистемах - См. также: МОП «Основы биохимии: некоторые вопросы биоэнергетики и метаболизма» на CD.

Мембранный потенциал
Нервные клетки ограничены липопротеиновой мембраной, являющейся электрическим изолятором. Между содержимым клетки и внеклеточной жидкостью существует разность потенциалов, так называемый мембранный потенциал. Для его измерения применяются микроэлектроды. Различают несколько видов потенциалов: потенциал покоя , потенциал действия, пороговый потенциал, рецепторный потенциал.

Потенциал рецепторный
При стимуляции рецептора внешним воздействием, к которому чувствителен рецептор, происходит деполяризация сомы, которая исчезает с прекращением стимуляции.



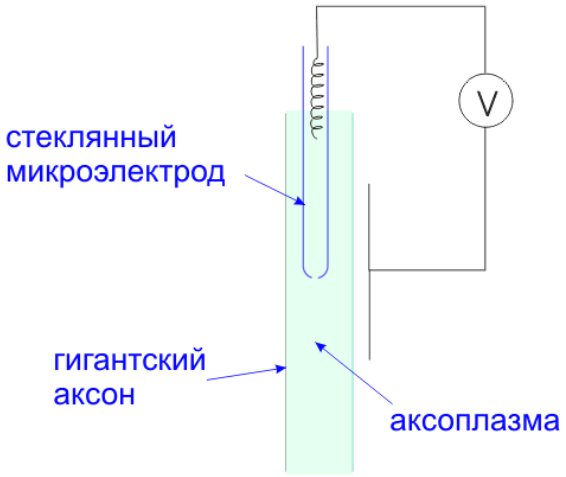
Схематическое изображение рецептора растяжения ракообразного и ритмические потенциалы действия, которые возникают в основании аксона под влиянием рецепторного потенциала.
Schmidt R.F.,Thews G.,"Human physiology", 1983.

Деполяризация называется рецепторным потенциалом (или генераторным потенциалом). Длительность его соответствует длительности стимула, а его амплитуда возрастает с увеличением интенсивности стимуляции, таким образом, он является отражением стимула, а не ответом по типу "все или ничего", как потенциал действия. Рецепторный потенциал обусловлен повышением Na+ - проводимости мембраны дендритов, в результате чего вход ионов натрия создает деполяризующий рецепторный потенциал, который электротонически распространяется к соме . Эта первичная трансформация стимула в рецепторный потенциал называется преобразованием, а рецептор, таким образом, является преобразователем, датчиком. Исключение составляют рецепторные потенциалы первичных зрительных клеток сетчатки, являющиеся гиперполяризующими.
Стимул не служит источником энергии для рецепторного потенциала, он только контролирует путем взаимодействия с мембранными процессами (которые еще не изучены) вход ионов через мембрану, основанный на трансмембранной разности их концентраций.
Рецепторный потенциал электротонически распространяется от дендритов по соме, деполяризует основание аксона , и если деполяризация превысит порог для возбуждения, в аксоне возникает серия потенциалов действия , частота которой зависит от амплитуды рецепторного потенциала. Потенциалы действия проводятся в ЦНС и несут в форме частотного кода всю информацию о величине и длительности стимулов. Трансформация рецепторного потенциала в серию потенциалов действия во многих рецепторах происходит около места, где аксон отходит от рецепторной клетки .
Микроэлектроды
Микроэлектроды - это пара электродов, один из которых представляет собой стеклянный капилляр диаметром менее 1 мкм, заполненный проводящим ток раствором. Его конец во

время измерений помещается внутрь клетки. Второй электрод - серебряная пластинка, покрытая хлоридом серебра и располагается снаружи от клеточной мембраны нейрона.

Потенциал покоя

Потенциал покоя формируется на всех плазматических мембранах. Большинство клеток, в особенности нейронов и сенсорных клеток, крайне малы. Хотя сейчас методы исследования их электрических характеристик уже развиты, очень долго не удавалось провести точные измерения. Осознание того факта, что огромная трубчатая структура с диаметром 500 - 600 мкм у кальмара Loligo представляет собой гигантский аксон, имело огромное значение для электрофизиологов. Наконец-то они получили возможность ввести тонкие стеклянные микропипетки, заполненные электролитом в аксон и измерить электрическую полярность мембраны непосредственно.



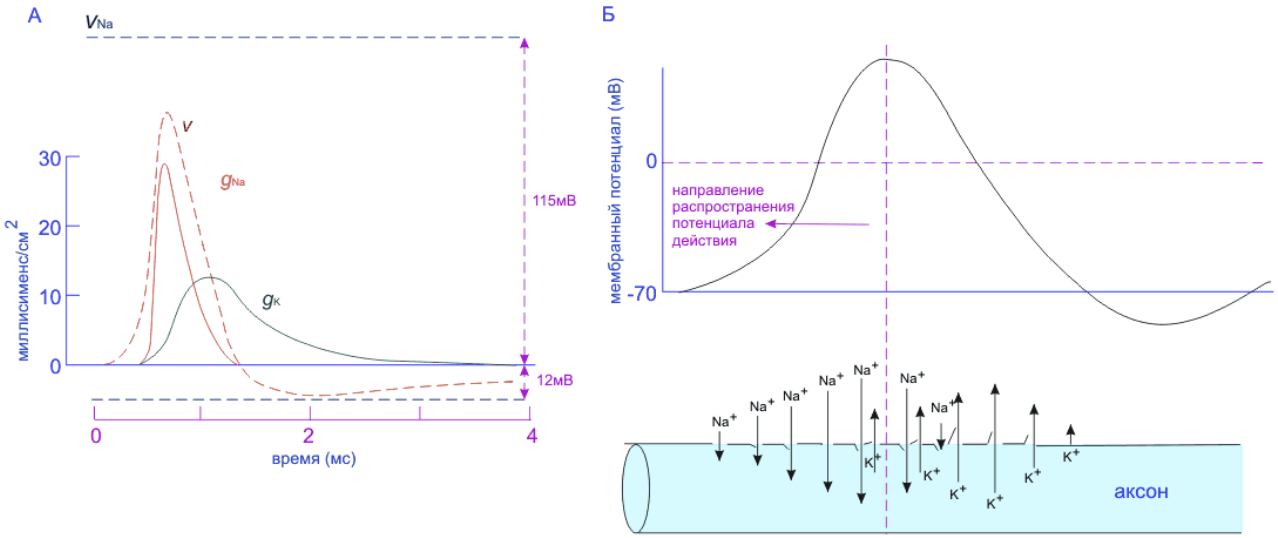
Оказалось возможным и выдавить аксоплазму, как пасту из тюбика, и подвергнуть ее химическому анализу. Большинство пионерских работ, которые установили физичекие основы потенциалов покоя и действия были выполнены на этом общепринятом препарате. Используя условия, показанные на рисунке, было обнаружено, что внутриклеточный электрод регистрирует на мембране падение потенциала на прибл. 50 мВ. Этот потенциал был определен как потенциал покоя, Vm. Что же вызывает формирование разности потенциалов на мембране?

Таблица ***Концентрации ионов внутри и во внешней среде некоторых клеток***

Ион	Внутриклеточная конц.	Внеклеточная конц.
Гигантский аксон кальмара мМ/кг H_2O		
K+	400	20
Na+	50	440
Ca2+	0,4	10
Mg2+	10	54
Cl-	100	560
Мышечные клетки млекопитающих мМ		
K+	155	4
Na+	12	145
Mg2+	30	2
Ca2+	1	5
Cl-	4	120
Моторный нейрон кошки мМ		
K+	150	5,5
Na+	15	150
Cl-	9	125

Потенциал действия (нервный импульс): возникновение

Когда мембранное окружение популяции Na+- канальных белков деполяризовано, каналы с наиболее низким порогом открываются, и Na+ начинает по градиенту концентрации поступать в аксон. Этот процесс имеет эффект положительной обратной связи. По мере того, как Na+ во все большем количестве входит в клетку, мембрана деполяризуется еще больше, вследствие чего открываются соседние более высокопороговые Na+-каналы. Поток Na+ увеличивается, мембрана деполяризуется и так далее. Мембрана достигает нулевого потенциала и реполяризуется (отрицательный заряд снаружи, положительный - внутри) до достижения нернстовского потенциала для Na+ (VNa). Вследствие эффекта положительной обратной связи реверсия потенциала происходит очень быстро. В большинстве случаев VNa достигается в течение 0,5 мс, затем воротный механизм для Na+ начинает закрываться. Очень вскоре после открытия Na+-каналов (менее 0,5 мс), срабатывает другой воротный механизм - открываются калиевые каналы. Это позволяет ионам К+ покинуть аксон, а, поскольку Na+-механизм закрывается, мембрана возвращается к исходной полярности, несколько превышает ее и приближается к нернстовскому К+- потенциалу, VK. Активность АТФ-зависимой Na+/K+-насоса в мембране возвращает ее к нормальному уровню потенциала покоя (Vm). Все эти события и результирующие изменения мембранной полярности показаны на рисунке.



Основные ионные каналы и характеристики потенциала действия
(а) Na+- и К+-проведение показано кривыми, помеченными gNa и gK (левая ордината градуирована в мСи/см2). Пунктирная линия показывает потенциал на мембране, образующийся за счет этих проводимостей. Горизонтальные пунктирные линии вверху и внизу рисунка показывают VNa и VK, соответственно. (б) Ось времени сильно растянута по сравнению с (а). Верхнюю часть рисунка (б) следует сравнивать с пунктирной линией на рисунке (а). Нижняя часть рисунка (б) показывает потоки Na+- и К+, которые возникают вследствие открывания и закрывания Na+- и К+-каналов аксональной мембраны.

Потенциал действия: механизм проведения

Для составного потенциала действия характерно полное возбуждение каждой точки нервного волокна, так что амплитуда потенциала действия везде одинакова. Ионы

натрия, которые входят в волокно в возбужденном участке мембраны, служат источником тока для возникновения деполяризующего электротонического потенциала в соседнем, не возбужденном участке. Таким образом, состояние возбуждения распространяется посредством электротонической связи от возбуждаемых участков мембраны к еще не возбужденным.

Потенциал пороговый

Мембранный потенциал, при котором начинается потенциал действия, называется пороговым потенциалом.

Величина порогового потенциала может изменяться под действием внешних факторов. При медленной деполяризации происходит увеличение порогового потенциала, так называемая аккомодация. Гиперполяризация вызывает смещение порога в направлении более отрицательных значений потенциала.

Потенциал следовый: введение

Последний участок фазы реполяризации для некоторых видов потенциала действия бывает замедлен.

Следовый потенциал - это потенциал, возникающий после потенциала действия. Следовые потенциалы бывают двух типов: деполяризационный следовый потенциал и гиперполяризационный следовый потенциал.