

ВОЗБУДИМЫЕ ТКАНИ

Возбудимыми

являются

**нервная, мышечная
и железистая ткани**

ВОЗБУДИМОСТЬ – это свойство клеток отвечать на действие раздражителя возбуждением (генерацией ПД – потенциала действия).

ВОЗБУЖДЕНИЕ – это ответная реакция возбудимой клетки на действие раздражителя.

Характерным проявлением возбуждения является потенциал действия (импульс, спайк)

- **РАЗДРАЖИТЕЛИ** – факторы внешней или внутренней среды, которые вызывают возбуждение клеток (или генерацию ПД)

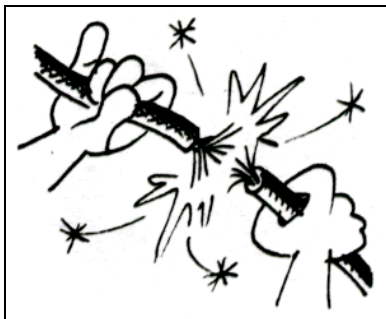
Раздражители:



- **Химические**



- **Механические**



- **Электрические**

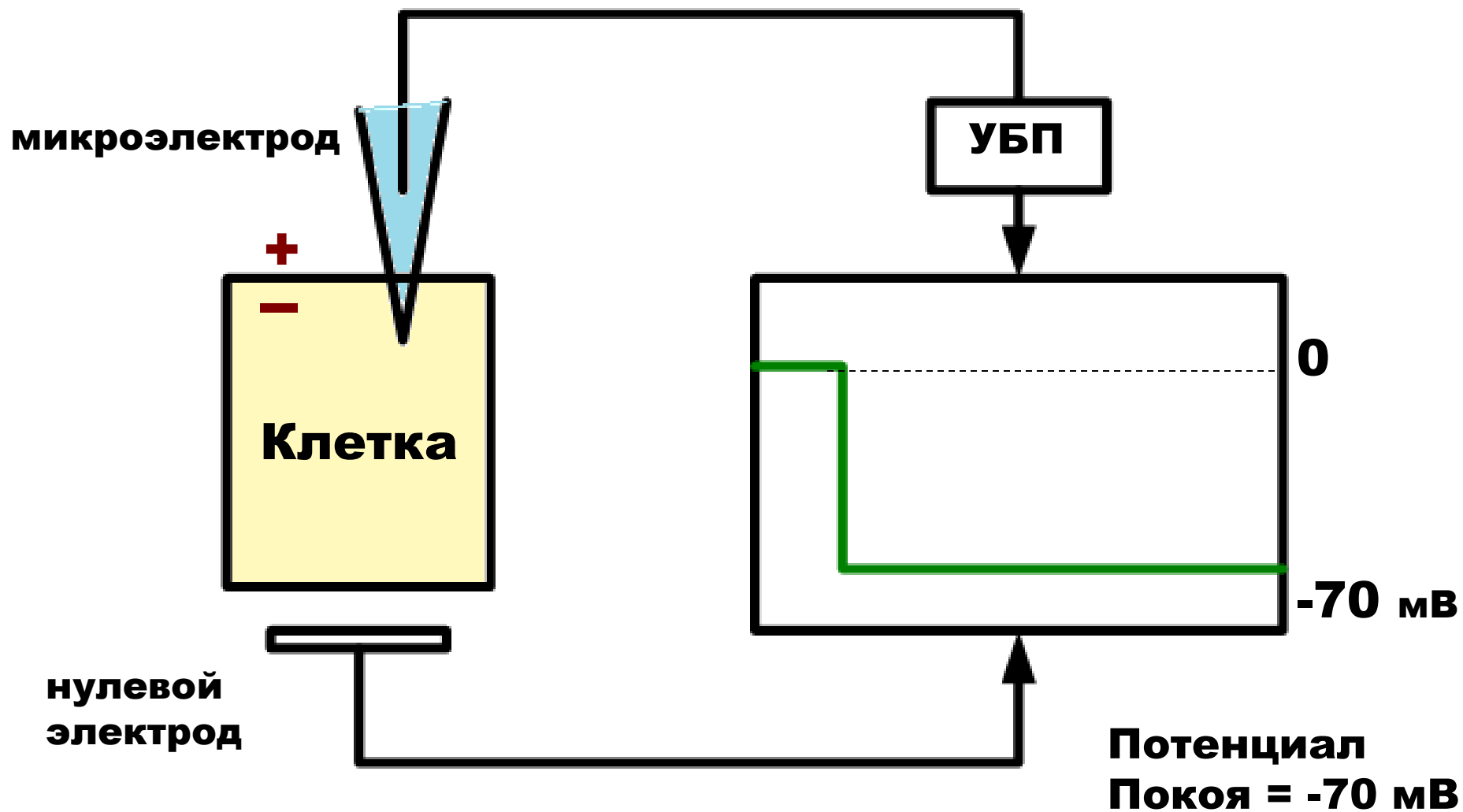
Раздражители:

- **Адекватные,
неадекватные.**
- **Пороговые,
допороговые,
сверхпороговые.**

МЕМБРАННЫЕ ПОТЕНЦИАЛЫ

- **ПОТЕНЦИАЛ ПОКОЯ** – разность потенциалов, которая существует между внутренней и наружной поверхностью клеточной мембраны в покое.
- **ПОТЕНЦИАЛ ДЕЙСТВИЯ** – быстрое колебание мембранного потенциала в ответ на действие раздражителя.

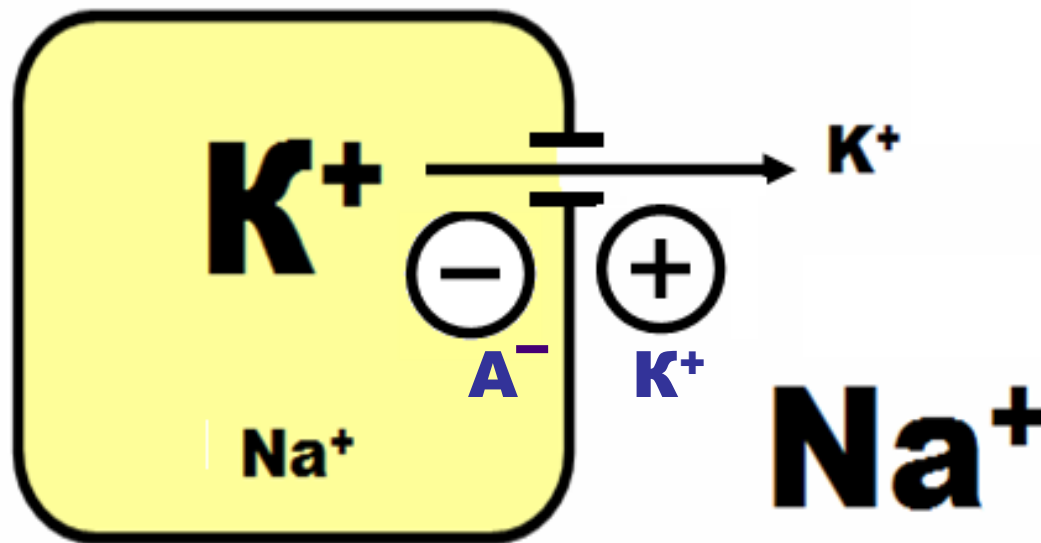
ПОТЕНЦИАЛ ПОКОЯ



НЕОБХОДИМЫЕ УСЛОВИЯ ДЛЯ ФОРМИРОВАНИЯ ПОТЕНЦИАЛА ПОКОЯ

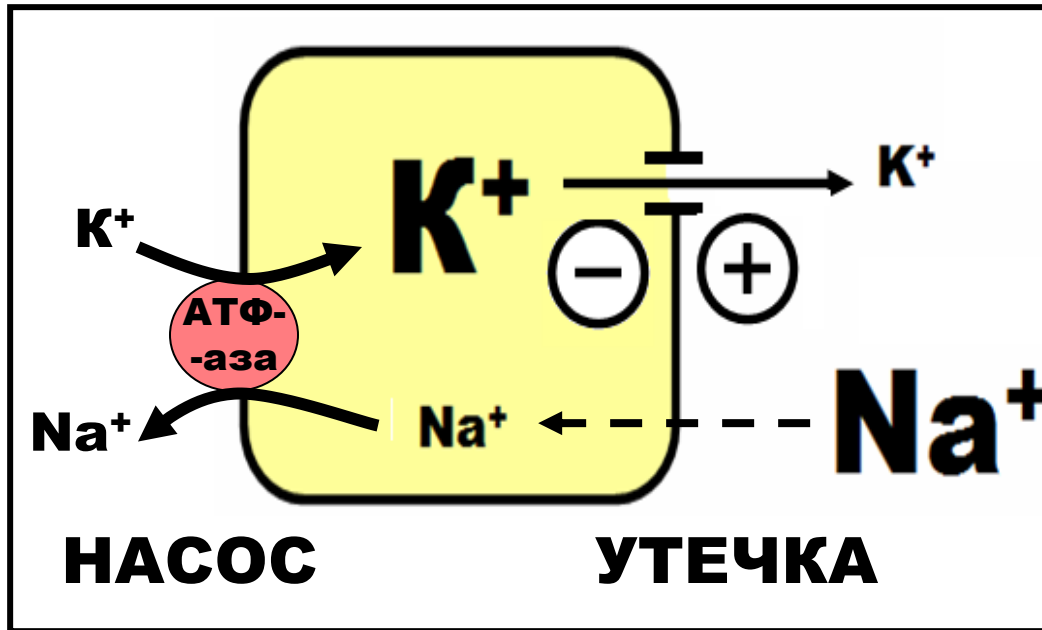
- **ИОННАЯ АСИММЕТРИЯ** –
разная концентрация ионов внутри
клетки и во внеклеточной среде
- **ПРОНИЦАЕМОСТЬ МЕМБРАНЫ В
ПОКОЕ** –
во много раз выше **для ионов калия**
(чем для ионов натрия).

ФОРМИРОВАНИЕ ПОТЕНЦИАЛА ПОКОЯ (МЕМБРАННО-ИОННАЯ ТЕОРИЯ)



Диффузия ионов K^+ через нерегулируемые ионные каналы создаёт разность потенциалов: K^+ заряжает наружную поверхность мембраны положительно, внутриклеточные анионы заряжают внутреннюю поверхность отрицательно.

КАЛИЙ-НАТРИЕВЫЙ НАСОС



В покое постоянно происходит утечка ионов Na^+ и K^+ через клеточную мембрану, что могло бы вызвать снижение концентрационных градиентов (и ПП) до нуля.

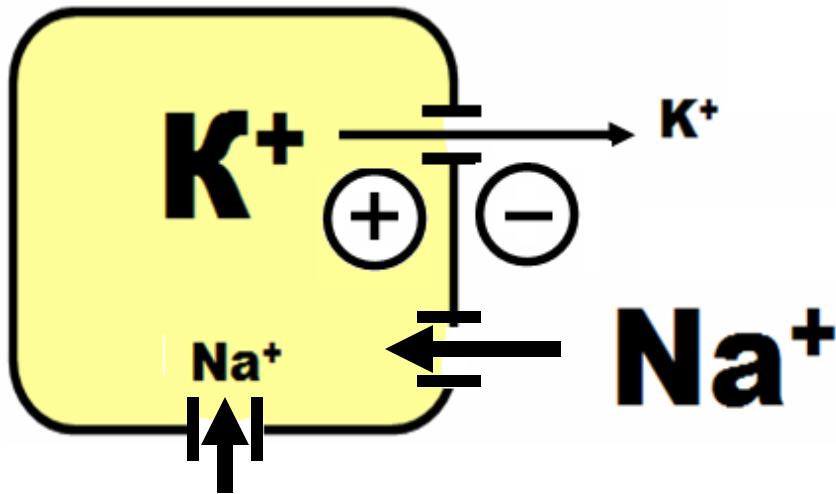
Этого не происходит благодаря **активному транспорту ионов**. Специальные белковые молекулы с затратами энергии АТФ переносят ионы K^+ в клетку, а ионы Na^+ из клетки.

Функция К-Na-насоса – создавать и поддерживать концентрационные градиенты ионов К и Na.

ВОЗМОЖНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ МЕМБРАННОГО ПОТЕНЦИАЛА

- Мембрана возбудимой клетки в покое поляризована («минус» внутри и «плюс» снаружи). ПП = -70 мВ.
- **ДЕПОЛЯРИЗАЦИЯ** – это уменьшение внутреннего отрицательного заряда (до 0).
- **ИНВЕРСИЯ** – это изменение заряда клеточной мембраны на противоположный (перезарядка до +30 мВ).
- Деполяризацию и инверсию вызывает вход катионов в клетку (Na^+ , Ca^{2+}).
- **ГИПЕРПОЛЯРИЗАЦИЯ** – это увеличение внутреннего отрицательного заряда (до -90 мВ или -100 мВ)
- Гиперполяризацию вызывает выход катионов из клетки (K^+) или вход анионов в клетку (Cl^-)

ГЕНЕРАЦИЯ ПОТЕНЦИАЛА ДЕЙСТВИЯ (ПД)

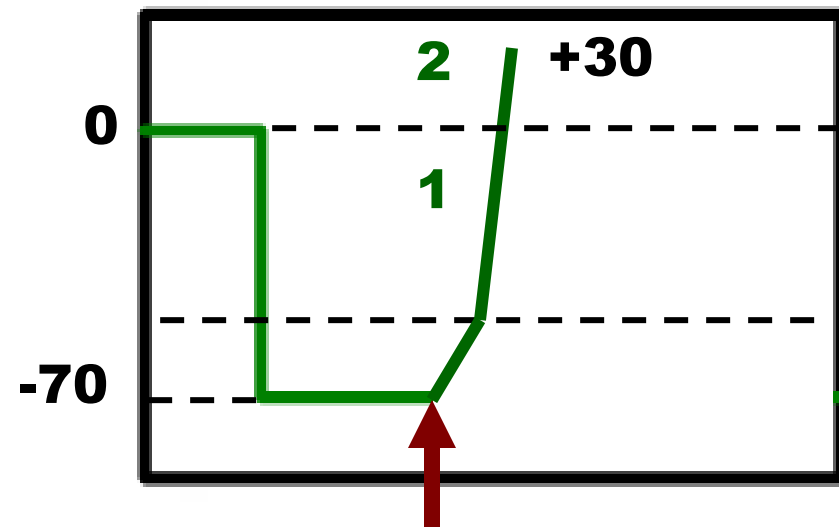


**Под действием
раздражителя:**

**Увеличение проница-
емости клеточной
мембраны для Na^+ :
открытие потенциал-
чувствительных
натриевых каналов
(быстрых).**

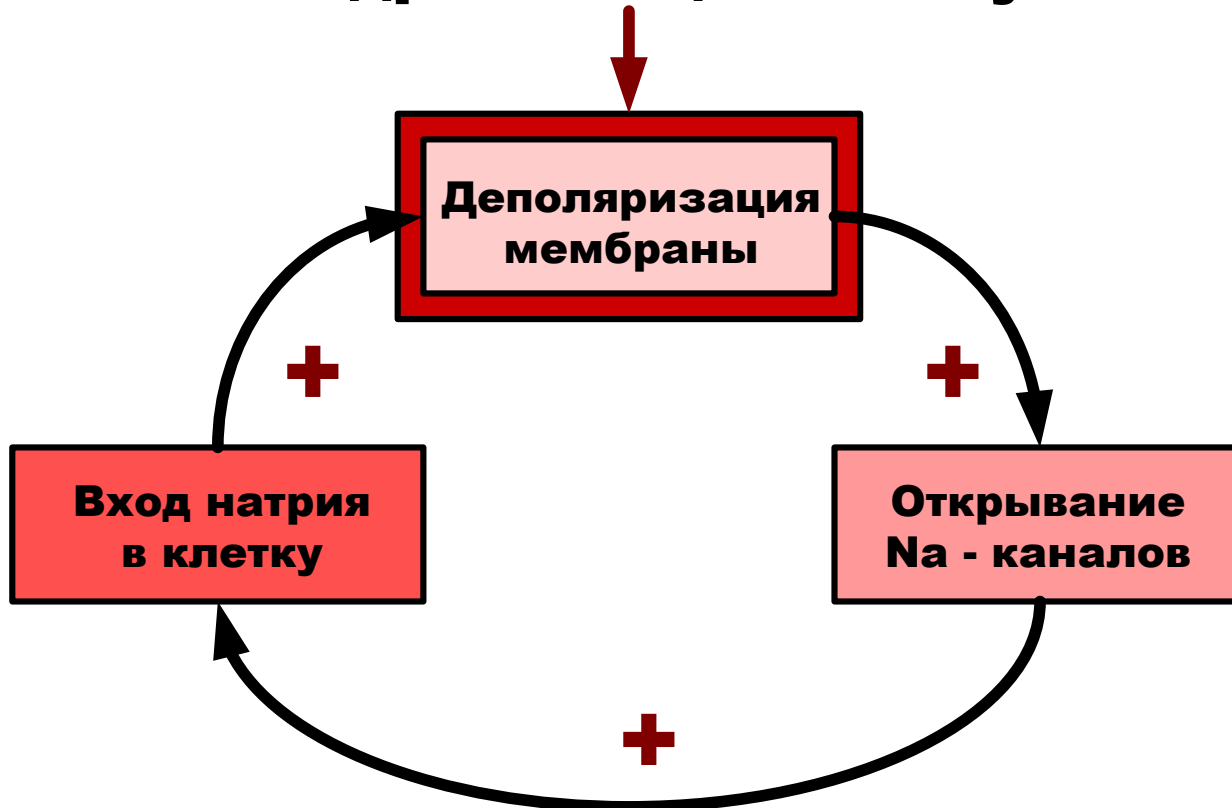
**Диффузия ионов Na^+ в
клетку**

- 1. Деполяризация (до 0)**
- 2. Инверсия (до +30 мВ)**



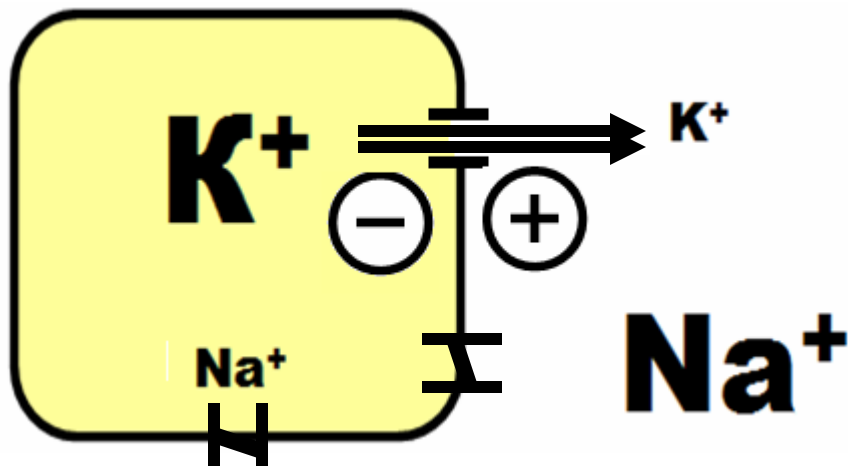
ГЕНЕРАЦИЯ ПД: цикл Ходжкина (Hodgkin, 1958)

Раздражающий стимул



**Положительная обратная связь.
Лавинообразное нарастание натриевого тока.
Быстрая деполяризация и инверсия МП.**

ГЕНЕРАЦИЯ ПОТЕНЦИАЛА ДЕЙСТВИЯ (ПД)

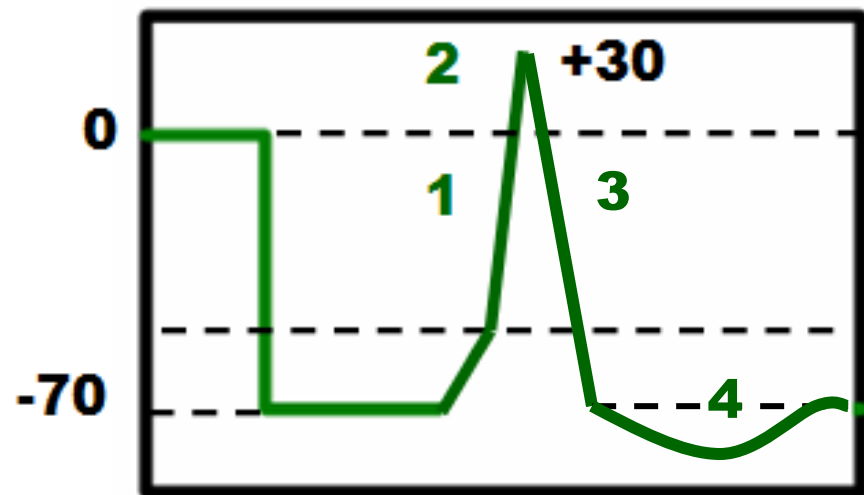


В результате инверсии Na -каналы инактивируются и входящий Na -ток прекращается.

Выходящий ток ионов K^+ увеличивается за счёт открытия потенциал-чувствительных каналов для K^+ .

Диффузия ионов K^+ из клетки

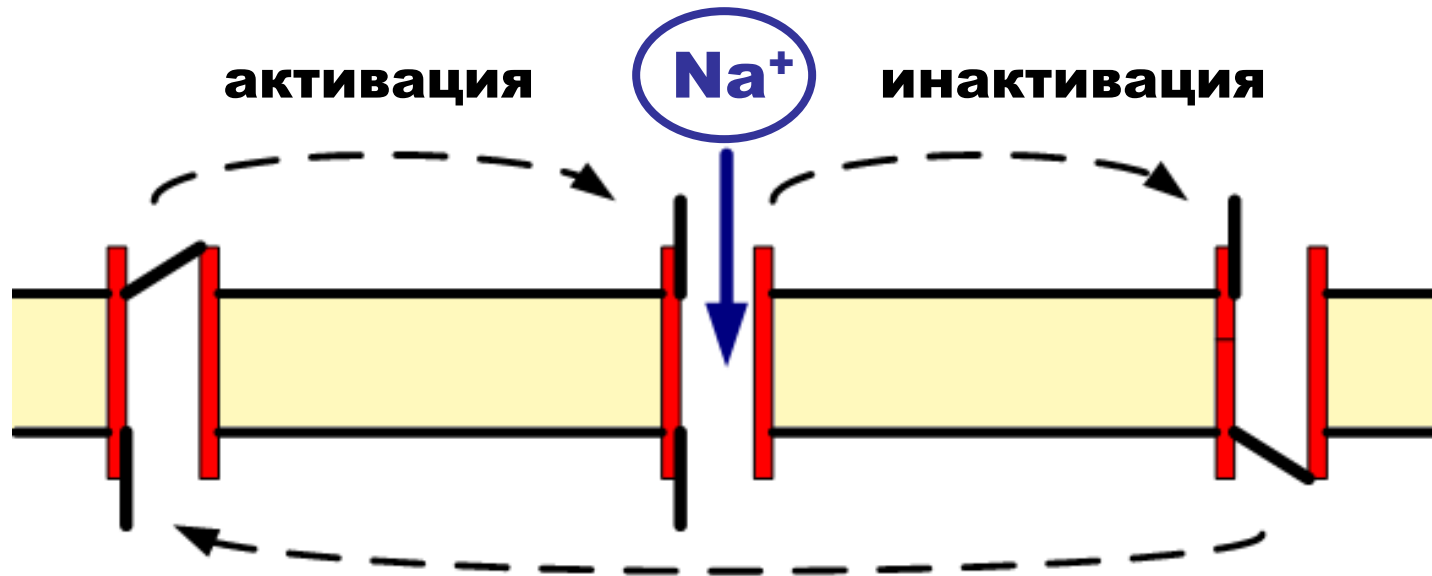
3. Реполяризация до -70
4. Гиперполяризация



ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫЙ ПЕРИОД (после генерации ПД)

- 1. Восстанавливается исходный потенциал покоя (реполяризация за счёт движения K^+ через мембрану)**
- 2. Восстанавливается исходное состояние ионных каналов (за счёт изменения напряжённости эл.поля)**
- 3. Восстанавливается исходный градиент концентраций калия и натрия (за счёт усиленной работы ионных насосов).**

ПОТЕНЦИАЛ-ЧУВСТВИТЕЛЬНЫЕ НАТРИЕВЫЕ КАНАЛЫ

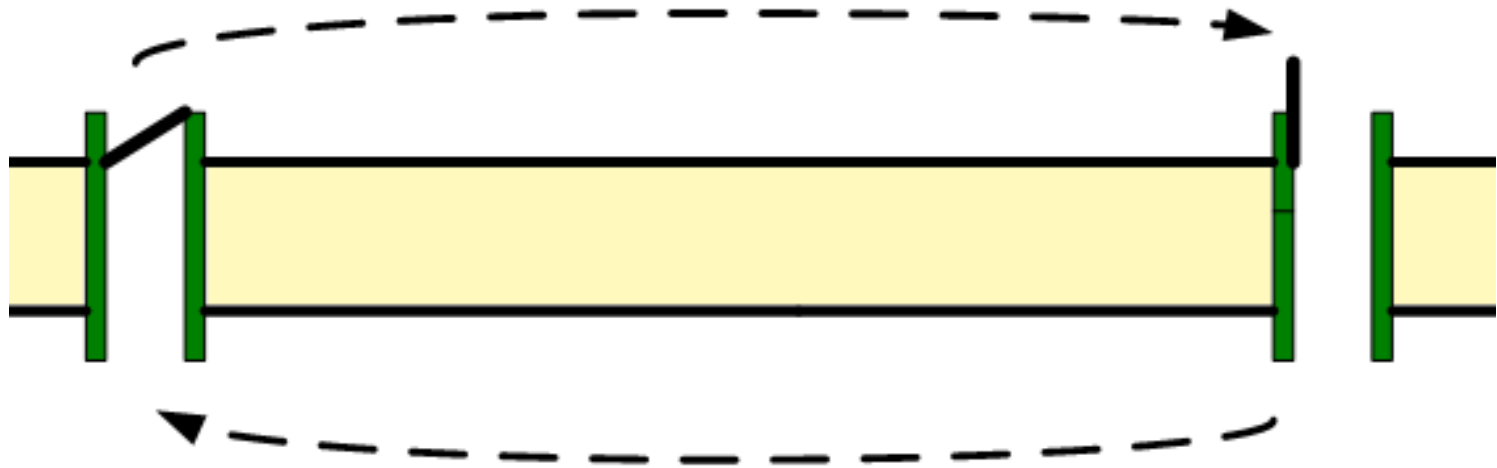


**Восстановление исходного состояния
канала (за счёт реполяризации мембраны)**

**ДЕПОЛЯРИЗАЦИЯ вызывает (1) быструю активацию
натриевых каналов и (2) их медленную инактивацию**

ПОТЕНЦИАЛ-ЧУВСТВИТЕЛЬНЫЕ КАЛИЕВЫЕ КАНАЛЫ

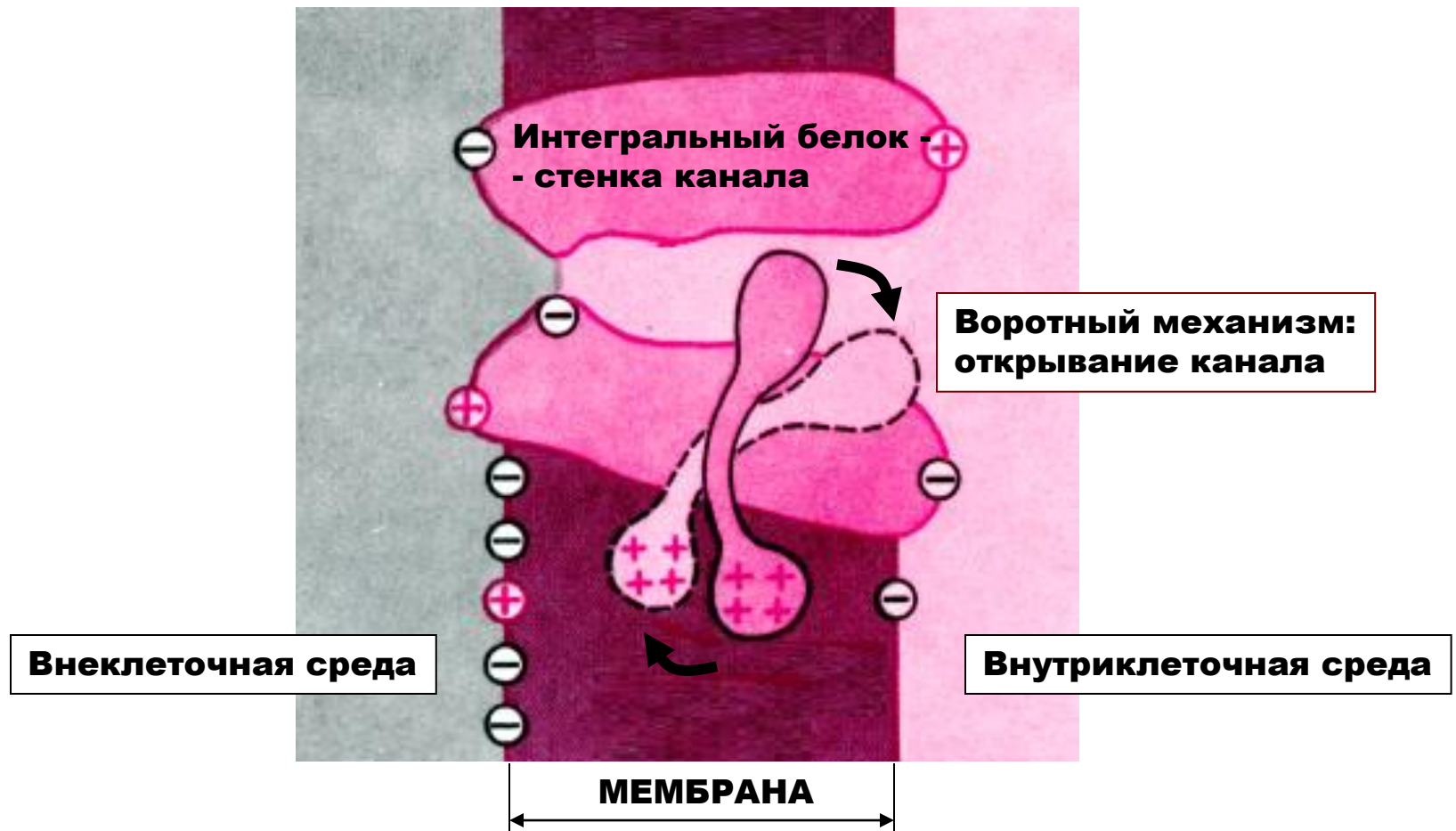
Медленная активация



Медленное восстановление исходного состояния канала (за счёт реполяризации мембраны)

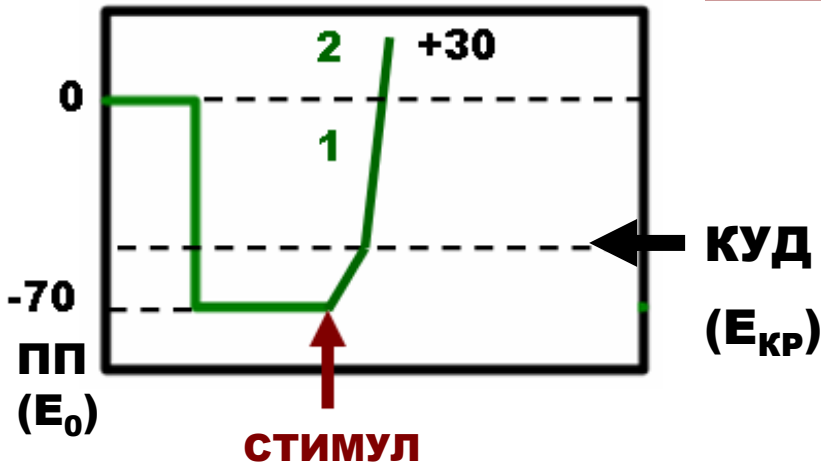
ДЕПОЛЯРИЗАЦИЯ вызывает медленную активацию калиевых каналов.
Инактивационный механизм отсутствует.

МОДЕЛЬ ИОННОГО КАНАЛА (ПОТЕНЦИАЛ-ЧУВСТВИТЕЛЬНОГО)



Сенсор электрического поля воротной молекулы смещается при деполяризации и инверсии МП

КРИТИЧЕСКИЙ УРОВЕНЬ ДЕПОЛЯРИЗАЦИИ (КУД)



Сначала деполаризация развивается сравнительно медленно: натрий входит в клетку – и вытесняет ионы калия из клетки (через нерегулируемые каналы).

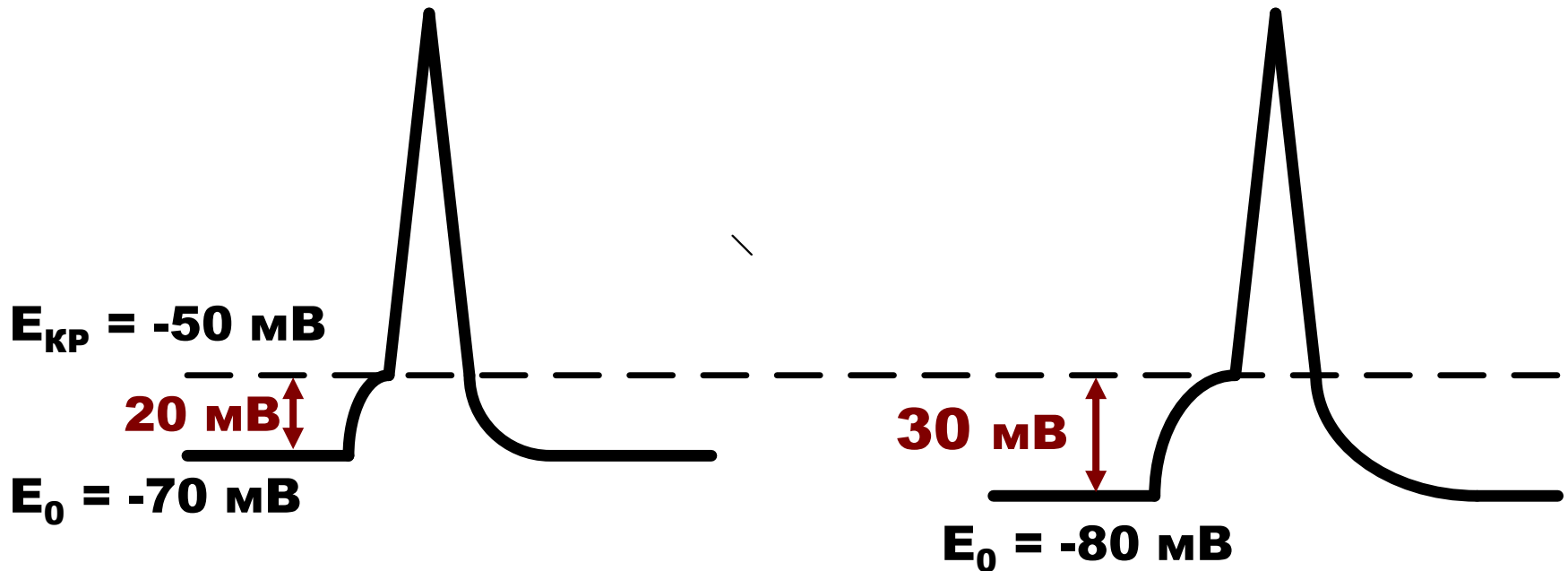
Активированных Na-каналов становится всё больше – и начиная от некоторого критического уровня входящий ток (Na^+) настолько превышает выходящий ток (K^+), что мембрана мгновенно перезаряжается. Таким образом, формируется ПД (спайк).

Энергии раздражителя должно быть достаточно, чтобы вызвать деполаризацию до критического уровня. Только тогда возникает ПД. Если стимул слабый, деполаризация не доходит до критического уровня – ПД не возникает.

КРИТЕРИИ ВОЗБУДИМОСТИ

- **ВОЗБУДИМОСТЬ – это способность клетки генерировать импульсы (ПД).**
- **Возбудимость нервной ткани выше, чем возбудимость мышечной ткани.**
- **Возбудимость одной и той же клетки может быть повышена, понижена и даже полностью отсутствовать.**
- **Как оценить возбудимость?**

ΔV – ПОРОГОВЫЙ ПОТЕНЦИАЛ



$$\Delta V = E_0 - E_{кр}$$

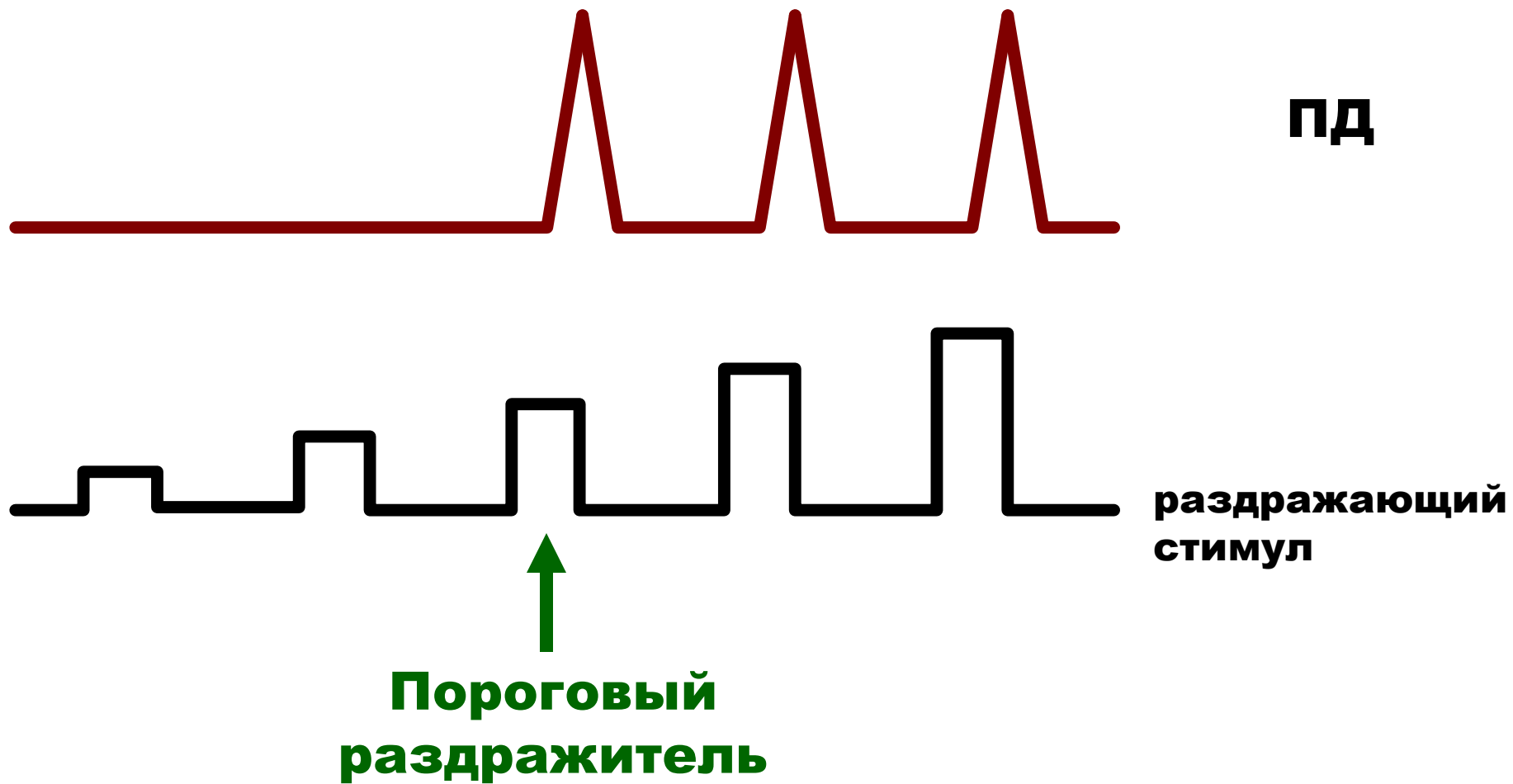
**Чем больше пороговый потенциал,
тем меньше возбудимость.**

ПОРОГ СИЛЫ РАЗДРАЖЕНИЯ

- **ПОРОГ СИЛЫ РАЗДРАЖЕНИЯ** – это **минимальная сила раздражителя**, которая способна вызвать возбуждение (ПД), т.е. вызвать деполяризацию мембраны до критического уровня.
- Раздражители могут быть пороговыми, допороговыми и сверхпороговыми.
- Допороговые раздражители возбуждение не вызывают.

Чем больше порог силы раздражения, тем меньше возбудимость.

ПОРОГ СИЛЫ РАЗДРАЖЕНИЯ



ПОРОГ ДЛИТЕЛЬНОСТИ ДЕЙСТВИЯ РАЗДРАЖИТЕЛЯ (ПОРОГ ВРЕМЕНИ)

- **ПОРОГ ВРЕМЕНИ** – **минимальный** промежуток времени, который необходим для возбуждения клетки под действием раздражителя.



Ответная реакция

↓ **ПОРОГОВЫЙ СТИМУЛ**

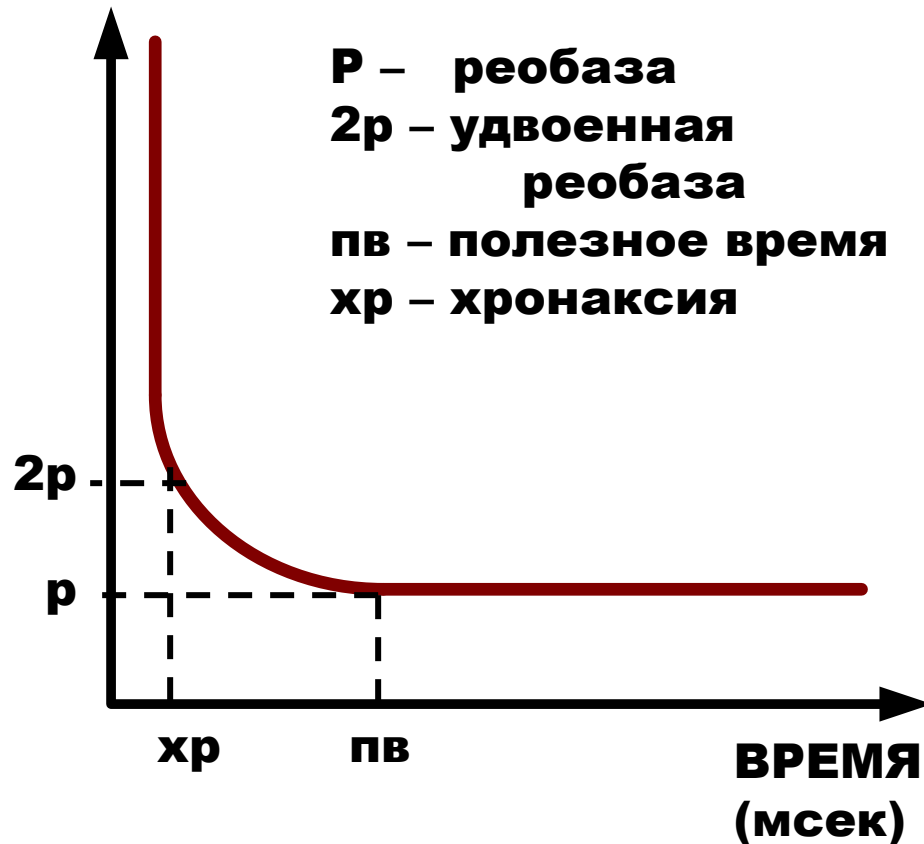


Раздражающий стимул

**Чем больше порог времени,
тем меньше возбудимость**

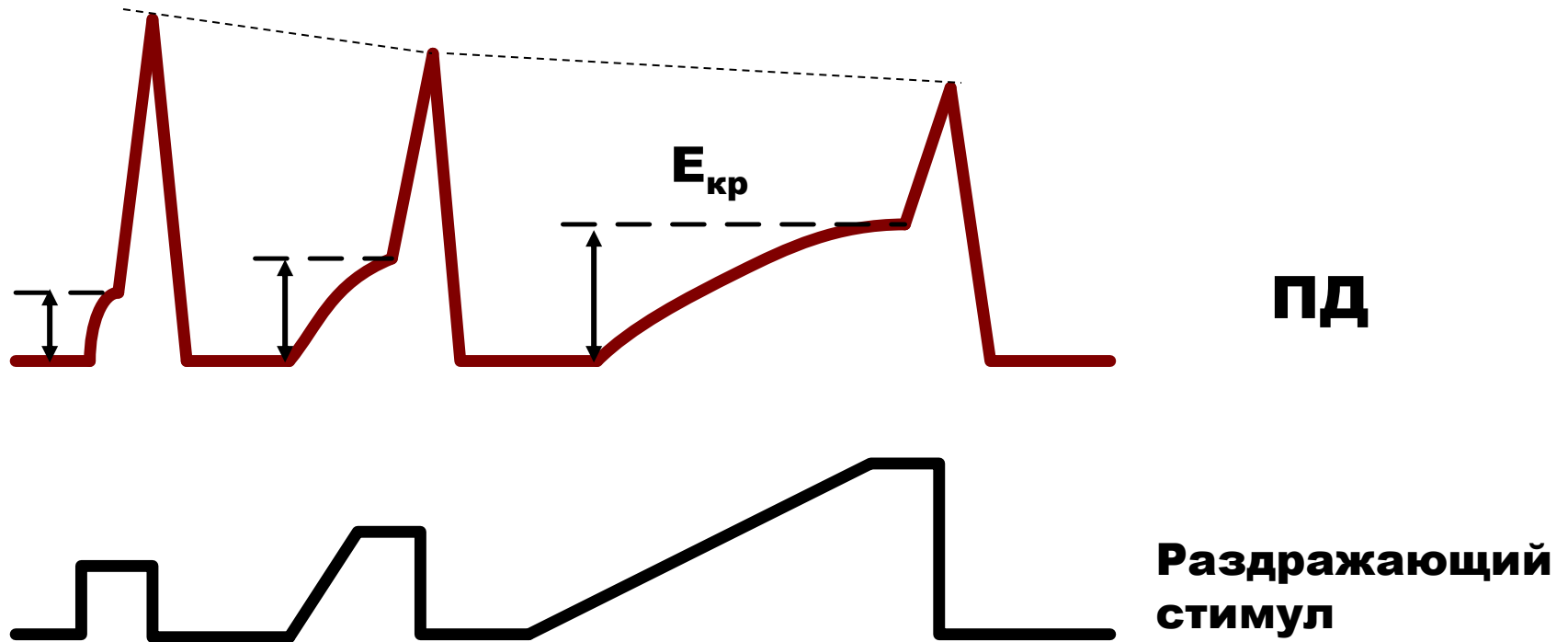
КРИВАЯ «СИЛЫ – ВРЕМЕНИ» (Гоорвега-Вейса)

СИЛА (V)



1. ЗАВИСИМОСТЬ ОБРАТНАЯ.
 2. **РЕОБАЗА** - минимальная сила раздражителя (постоянного тока), которая вызывает возбуждение. **ПОЛЕЗНОЕ ВРЕМЯ** – время действия силы, равной одной реобазе.
 3. **ХРОНАКСИЯ** – время действия силы, равной удвоенной реобазе.
- Чем длиннее хронаксия, тем меньше возбудимость.**
4. Токи УВЧ не вызывают возбуждение. Применяются в физиотерапии.

АККОМОДАЦИЯ ВОЗБУДИМОЙ ТКАНИ

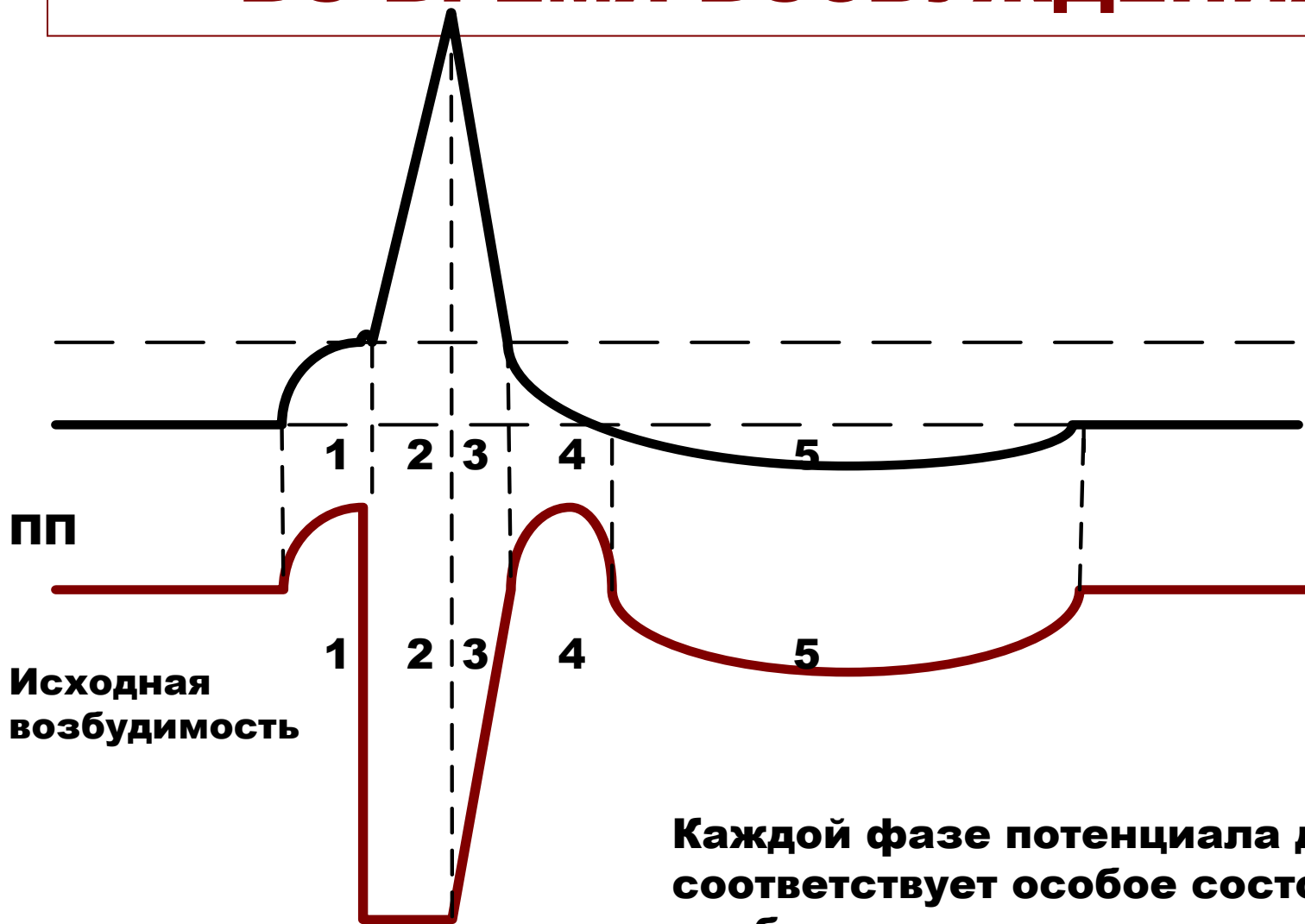


Чем меньше скорость увеличения силы раздражителя, тем меньше возбудимость клетки.

(Происходит смещение критического уровня деполяризации, увеличивается порог деполяризации (дельта-V))

Причина: инактивация натриевых каналов.

ИЗМЕНЕНИЕ ВОЗБУДИМОСТИ ВО ВРЕМЯ ВОЗБУЖДЕНИЯ



Каждой фазе потенциала действия
соответствует особое состояние
возбудимости

КАЖДОЙ ФАЗЕ ПОТЕНЦИАЛА ДЕЙСТВИЯ СООТВЕТСТВУЕТ ОСОБОЕ СОСТОЯНИЕ ВОЗБУДИМОСТИ

ФАЗЫ ВОЗБУЖДЕНИЯ (ПД):

- 1. Медленная деполяризация**
- 2. Быстрая деполяризация,
инверсия**
- 3. Реполяризация**
- 4. Следовая
деполяризация**
- 5. Следовая
гиперполяризация**

ФАЗЫ ИЗМЕНЕНИЯ ВОЗБУДИМОСТИ:

- 1. Супернормальная
возбудимость**
- 2. Абсолютная рефрактерность**
- 3. Относительная
рефрактерность**
- 4. Супернормальная
возбудимость**
- 5. Субнормальная
возбудимость**

СУПЕРНОРМАЛЬНАЯ ВОЗБУДИМОСТЬ

- **Причиной повышенной возбудимости является частичная деполяризация клеточной мембраны, не доходящая до критического уровня**
- **Порог деполяризации (ΔV) уменьшается**
- **Клетка при повышенной возбудимости способна реагировать не только на пороговые и сверхпороговые, но даже на допороговые стимулы**

АБСОЛЮТНАЯ РЕФРАКТЕРНОСТЬ – полное отсутствие возбудимости

- **Совпадает с фазой быстрой деполяризации и инверсии**
- **Основной причиной невозбудимости является **инактивация натриевых каналов****
- **Инактивированные натриевые каналы не могут открываться даже под действием самых сильных раздражителей**
- **Поэтому клетка во время возбуждения становится невозбудимой**

ОТНОСИТЕЛЬНАЯ РЕФРАКТЕРНОСТЬ

- **В процессе быстрой реполяризации возбудимость клетки восстанавливается от 0 до исходного уровня, так как**
- **всё больше натриевых каналов из состояния инактивации возвращается в исходное состояние (и может быть активировано вновь под действием дополнительного стимула)**
- **Относительная рефрактерность – это частичная невозбудимость или состояние пониженной возбудимости**
- **В это время клетка реагирует только на сверхпороговые раздражители**

СУБНОРМАЛЬНАЯ ВОЗБУДИМОСТЬ (следовая)

- **Следовая гиперполяризация связана с повышенной проницаемостью клеточной мембраны для калия и выходом ионов K^+ из клетки.**
- **Гиперполяризация приводит к увеличению порога деполяризации (дельта-V) и уменьшению возбудимости клетки.**
- **В это время клетка может реагировать только на сверхпороговые раздражители.**

ЛОКАЛЬНЫЙ ОТВЕТ – реакция клетки на допороговый стимул



- Допороговый стимул вызывает частичную деполяризацию, которая не доходит до критического уровня.
- Возбуждение не возникает, т.е. генерации ПД не происходит.
- Свойства локального ответа:
 - (1) не распространяется
 - (2) зависит от силы раздражителя
 - (3) способен к суммации
 - (4) увеличивает возбудимость клетки

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПД и ЛОКАЛЬНОГО ОТВЕТА

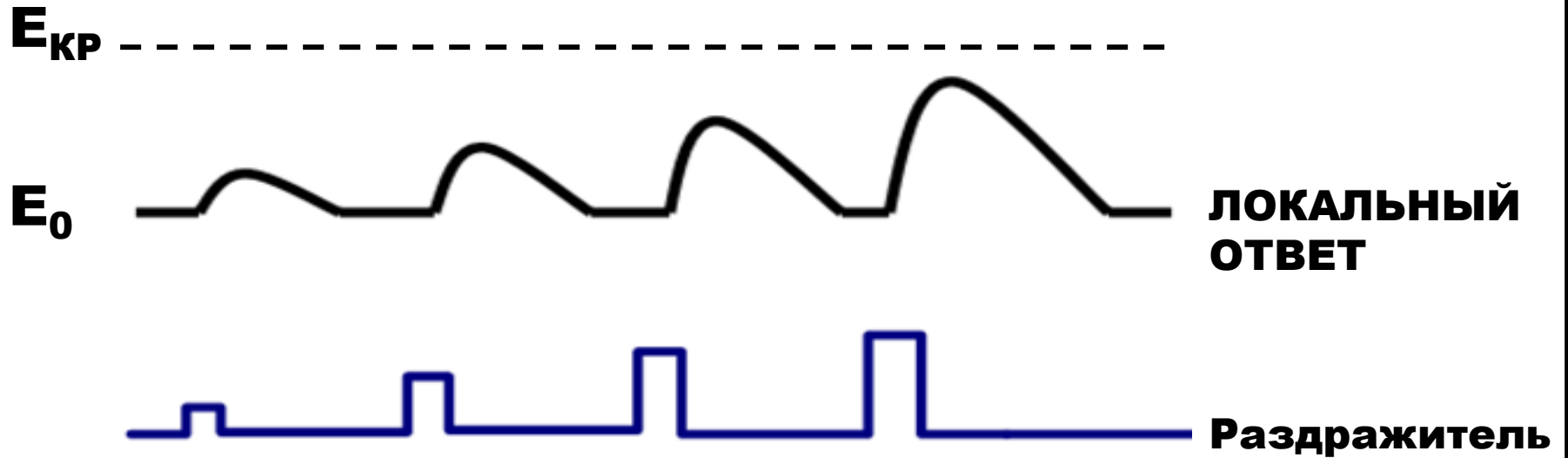
ЛОКАЛЬНЫЙ ОТВЕТ

- (1) Не распространяется**
- (2) Зависит от силы раздр.
(закон силовых отношений)**
- (3) Суммируется**
- (4) Увеличивает возбудимость**

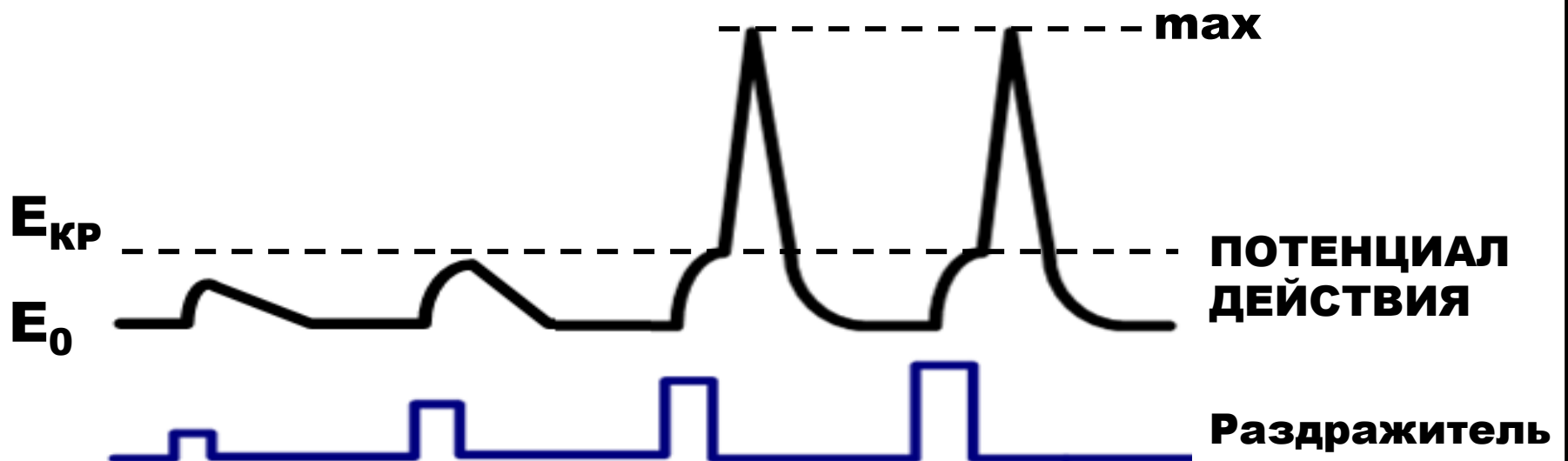
ПОТЕНЦИАЛ ДЕЙСТВИЯ

- (1) Распространяется**
- (2) Не зависит от силы раздр.
(закон «всё или ничего»)**
- (3) Не суммируется**
- (4) Во время возбуждения
возбудимость отсутствует
(рефрактерность)**

ЗАКОН СИЛОВЫХ ОТНОШЕНИЙ



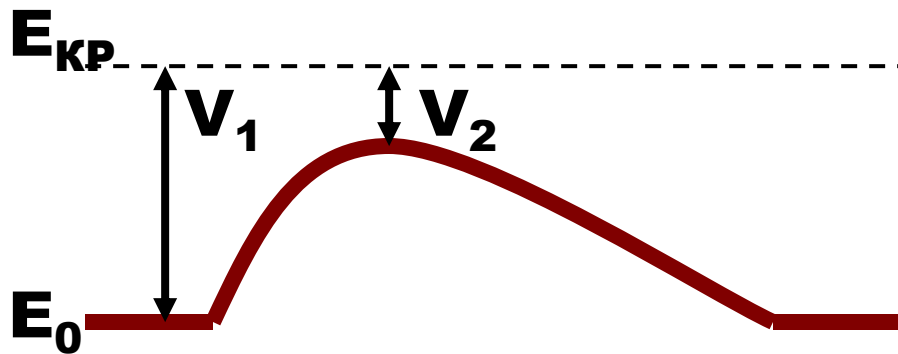
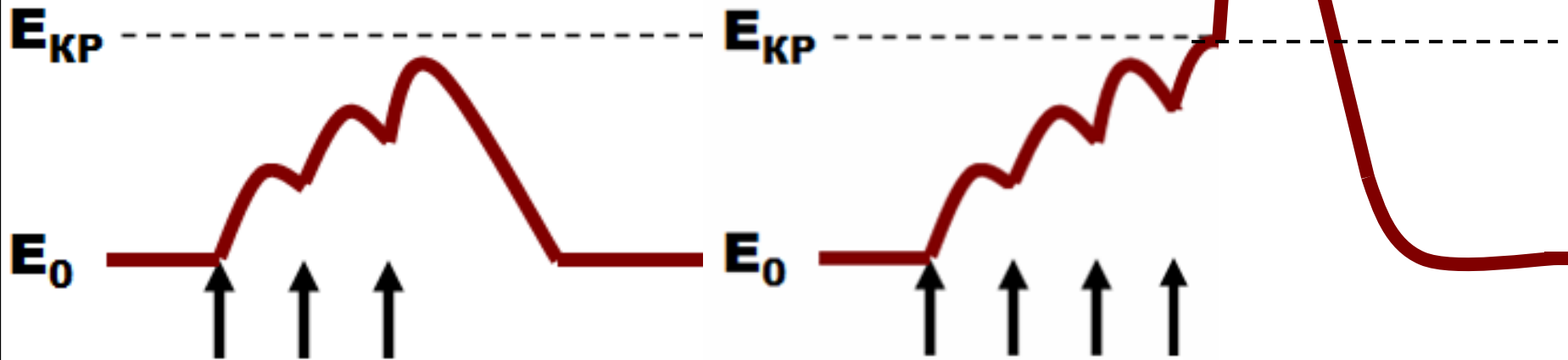
ЗАКОН «ВСЁ ИЛИ НИЧЕГО»



ВЫВОД

- **ЛОКАЛЬНЫЙ ОТВЕТ** зависит как от силы, так и от частоты действующих стимулов, т.е. является **градуальным**. Вот почему в нервной системе он используется для анализа поступающей информации.
- **ПОТЕНЦИАЛ ДЕЙСТВИЯ** формируется по закону «всё или ничего», имеет постоянную (стандартную) амплитуду и форму. Вот почему в нервной системе импульсы (ПД) используются для кодирования и передачи информации на большие расстояния.

Сумма локального ответа под действием ритмической стимуляции (может привести к генерации ПД)



Во время локального ответа **возбудимость клетки увеличивается**, т.к. порог деполяризации (дельта- V_2) становится меньше