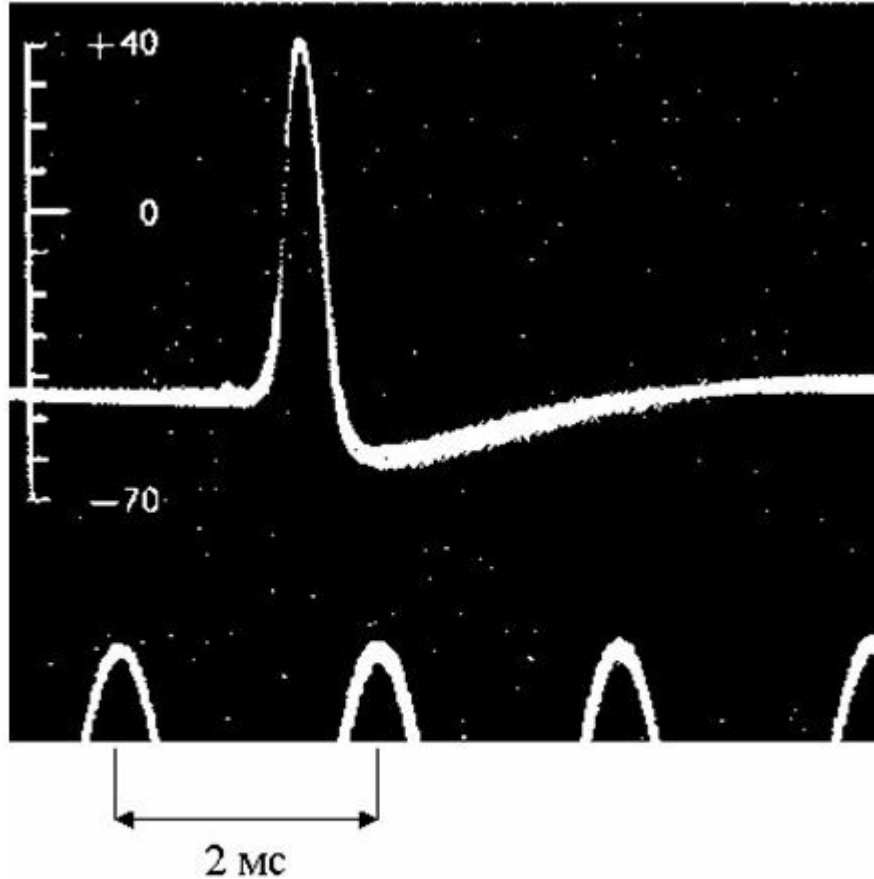


Механизм развития потенциала действия.

Строение и работа ионных каналов.

Распространение потенциала действия  
вдоль нервного волокна

- Емкость мембраны и работа метаболических ионных насосов приводят к накоплению потенциальной электрической энергии на клеточной мембране в форме потенциала покоя.
- Эта энергия может освобождаться в виде специфических электрических сигналов (потенциала действия), характерных для возбудимых тканей: нервной, мышечной, некоторых рецепторных и секреторных клеток.
- Под *потенциалом действия* понимают быстрое колебание потенциала покоя, сопровождающееся, как правило, перезарядкой мембраны.



- Первоначальные представления о механизмах генерации ПД были выдвинуты Ю. Бернштейном в начале XX века.

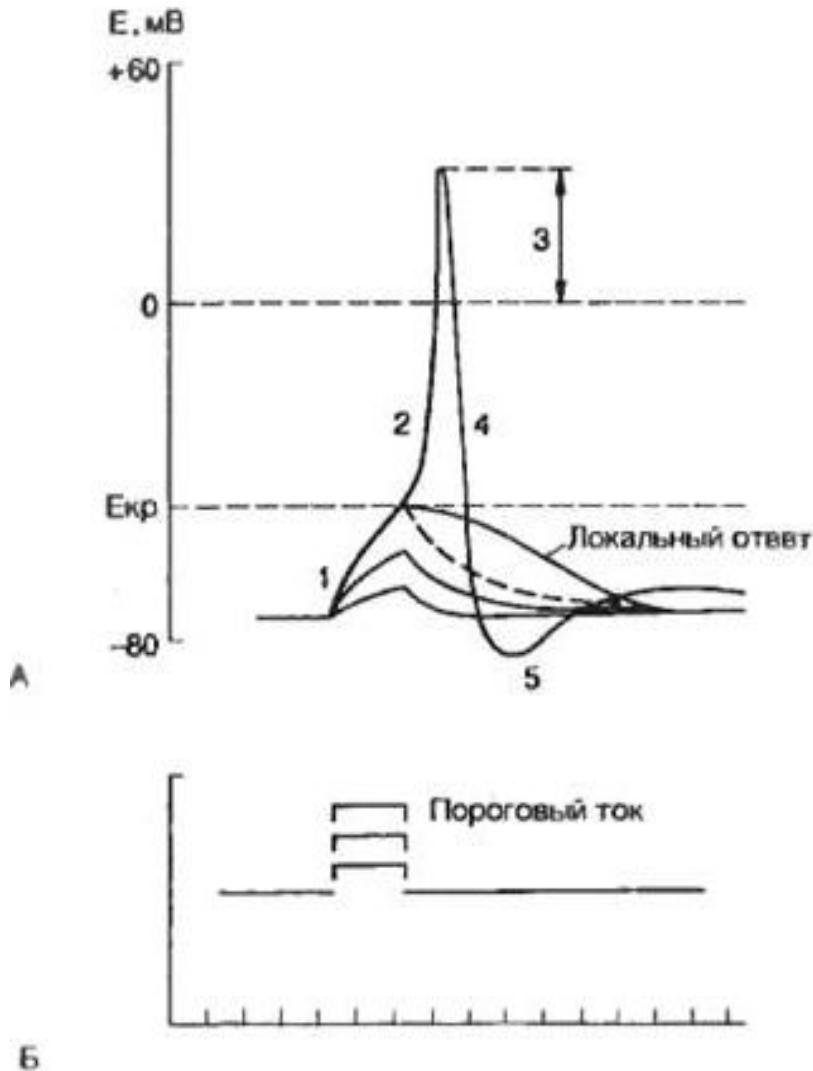
Дальнейшее развитие представлений о механизмах возбудимости мембран нервных клеток связано с внедрением в практику физиологических экспериментов того времени удобного модельного объекта – гигантского аксона кальмара, отростка нейронов звездчатого ганглия, иннервирующего мускулатуру мантии и обеспечивающего реактивное движение кальмара.

Рис. 2. Потенциал действия, зарегистрированный А. Ходжкином и А. Хаксли от гигантского аксона кальмара, помещенного в морскую воду.

- Амплитуда ПД зависит от концентрации ионов  $\text{Na}^+$  во внеклеточном растворе, в который помещали аксон во время записи биоэлектрической активности.
- Авторы высказали предположение, что ПД является результатом кратковременного, но значительного увеличения проводимости мембраны для  $\text{Na}^+$ .
- Концентрация ионов  $\text{Na}^+$  во внеклеточной среде примерно в 10 раз выше, чем внутри клетки, поэтому равновесный потенциал для этого иона ( $E_{\text{Na}^+}$ ) составляет +50-60 мВ. Абсолютное значение потенциала на вершине ПД в экспериментах А. Ходжкина и Э. Хаксли находилось в этих пределах. Это означает, что амплитуда ПД определяется равновесным потенциалом для  $\text{Na}^+$  и описывается уравнением В. Нернста для  $\text{Na}^+$ -электрода:
  - $E = - RT/nF \ln ([\text{Na}^+]_{\text{in}}/[\text{Na}^+]_{\text{out}})$  , где
  - E - величина потенциала,
  - R – газовая постоянная,
  - T – температура в град. Кельвина,
  - n- валентность иона,
  - F – число Фарадея,
  - $[\text{Na}^+]_{\text{in}}$  – концентрация ионов  $\text{K}^+$  внутри клетки,
  - $[\text{Na}^+]_{\text{out}}$  – концентрация ионов  $\text{K}^+$  снаружи клетки.

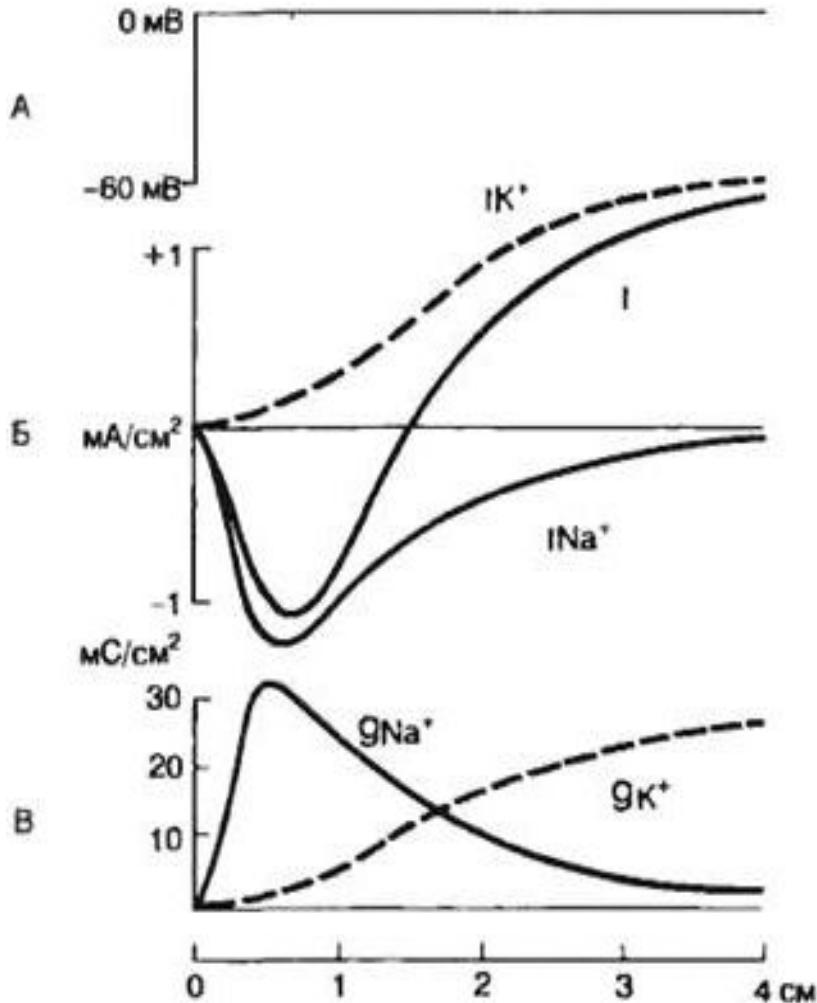


# Потенциал действия одиночной клетки и его фазы



- А — реакция клеточной мембраны на деполярирующий стимул;
- Б — величина деполяризирующего тока;
- 1 — локальный ответ;
- 2 — быстрая деполяризация;
- 3 — реверсия;
- 4 — реполяризация;
- 5 — положительный следовой потенциал.
- По оси абсцисс — отметка времени.

Действие деполяризующего стимула (А), ионные токи (Б) и изменение проводимости клеточной мембраны (В) для ионов  $\text{Na}^+$  ( $g_{\text{Na}^+}$ ,  $I_{\text{Na}^+}$ ) и  $\text{K}^+$  ( $g_{\text{K}^+}$ ,  $I_{\text{K}^+}$ ) во время действия деполяризующего стимула.



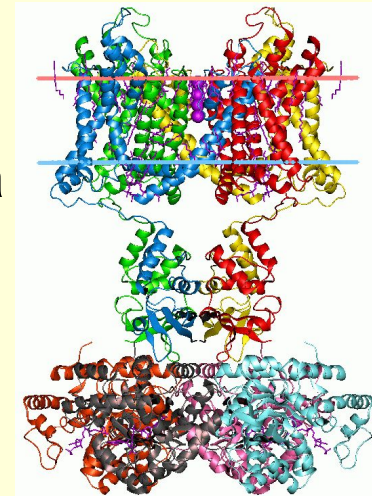
- Фронт нарастания потенциала действия и перезарядка мембраны (овершут) обусловлены движением ионов натрия внутрь клетки.  $\text{Na}$ -каналы -электроуправляемые. Деполяризующий толчок тока приводит к активации  $\text{Na}$ -каналов и увеличению натриевого тока. Это обеспечивает локальный ответ. Смещение мембранного потенциала до критического уровня приводит к стремительной деполяризации клеточной мембраны и обеспечивает фронт нарастания потенциала действия. Если удалить ион  $\text{Na}^+$  из внешней среды, то потенциал действия не возникает. Аналогичный эффект удавалось получить при добавлении в перфузионный раствор ТТХ (тетродотоксин) — специфического блокатора натриевых каналов.
- В ответ на действие деполяризующего тока через мембрану протекает кратковременный (1—2 мс) входящий ток, который сменяется через некоторое время выходящим током (рис.).
- При замене ионов натрия на другие ионы и вещества, например холин, удалось показать, что входящий ток обеспечивается натриевым током, т. е. в ответ на деполяризующий стимул происходит повышение натриевой проводимости ( $g_{\text{Na}^+}$ ). Таким образом, развитие фазы деполяризации потенциала действия обусловлено повышением натриевой проводимости.

- **Амплитуда потенциала действия практически не зависит от силы стимула, если он превышает пороговую величину.**
- **Поэтому принято говорить, что потенциал действия подчиняется закону "все или ничего".**



# в основе любого потенциала действия лежат следующие явления:

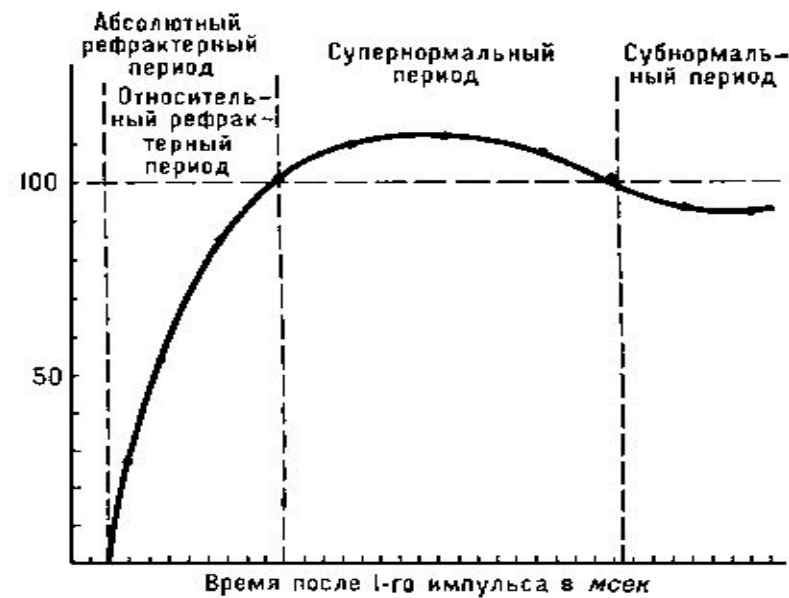
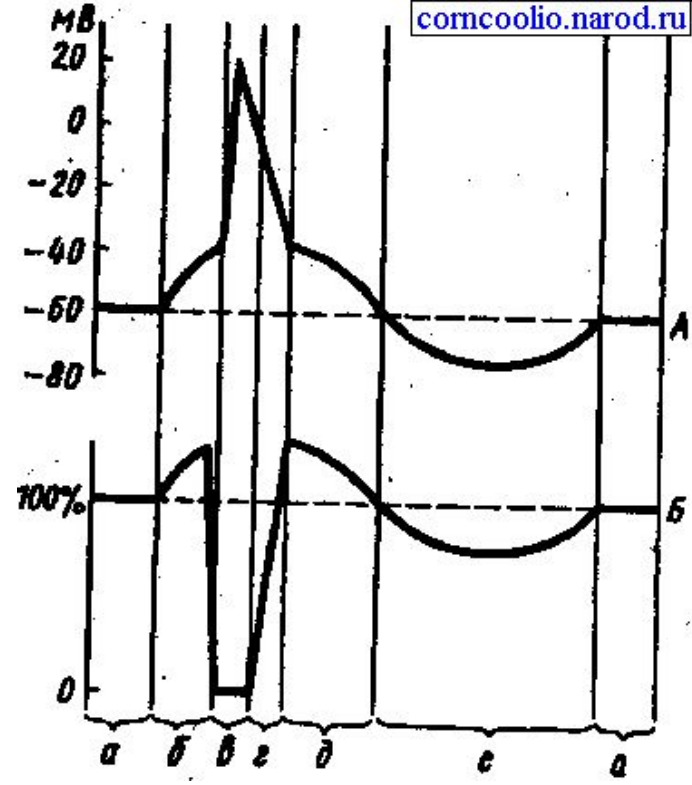
- Мембрана живой клетки поляризована — её внутренняя поверхность заряжена отрицательно по отношению к внешней благодаря тому, что в растворе возле её внешней поверхности находится большее количество положительно заряженных частиц (катионов), а возле внутренней поверхности — большее количество отрицательно заряженных частиц (анионов).
- Мембрана обладает избирательной проницаемостью — её проницаемость для различных частиц (атомов или молекул) зависит от их размеров, электрического заряда и химических свойств.
- Мембрана возбудимой клетки способна быстро менять свою проницаемость для определённого вида катионов, вызывая переход положительного заряда с внешней стороны на внутреннюю



# Соотношение одиночного цикла возбуждения (А) и фаз возбудимости (Б).

А: а - мембранный потенциал покоя; б - предспайк, локальный ответ, ВПСП; в - спайк, потенциал действия, деполяризация и инверсия; г - потенциал действия, реполяризация; д - отрицательный следовой потенциал, следовая деполяризация; е - положительный следовой потенциал, следовая гиперполяризация.

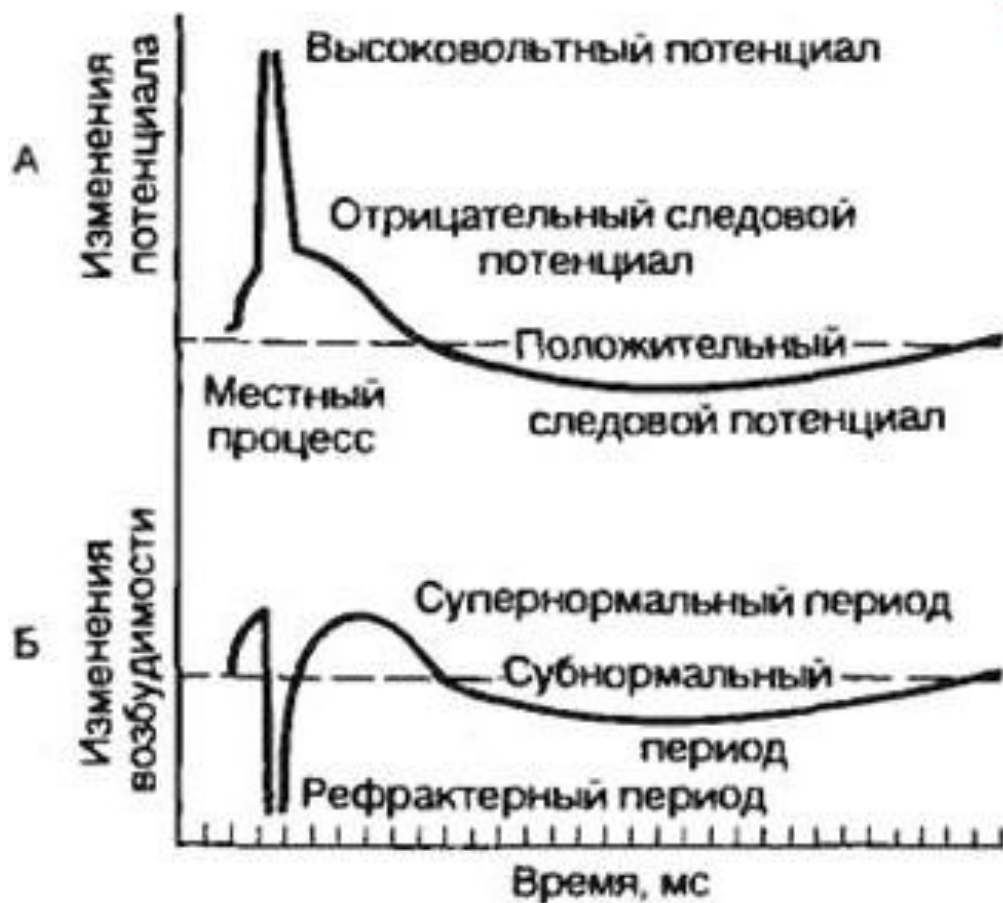
Б: а - исходный уровень возбудимости; б - фаза первичной экзальтации, повышенная возбудимость; в - фаза абсолютной рефрактерности; г - фаза относительной рефрактерности; д - фаза вторичной экзальтации; е - фаза вторичной рефрактерности



Время после 1-го импульса в мсек

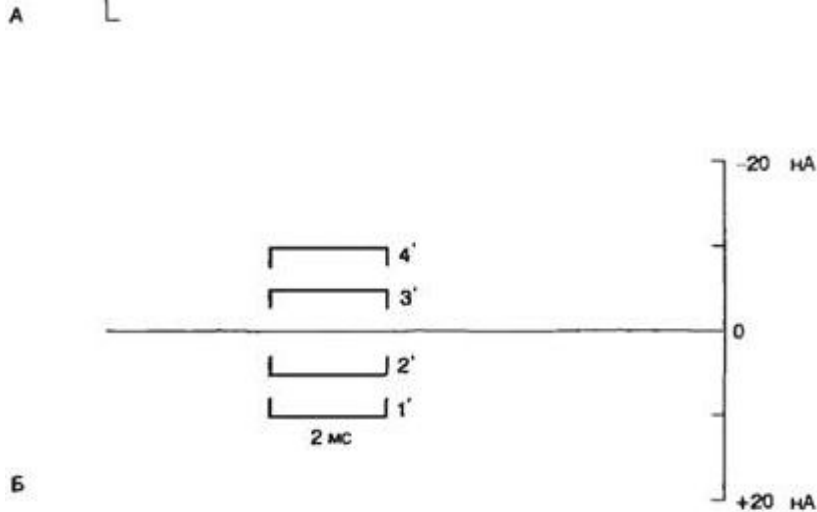
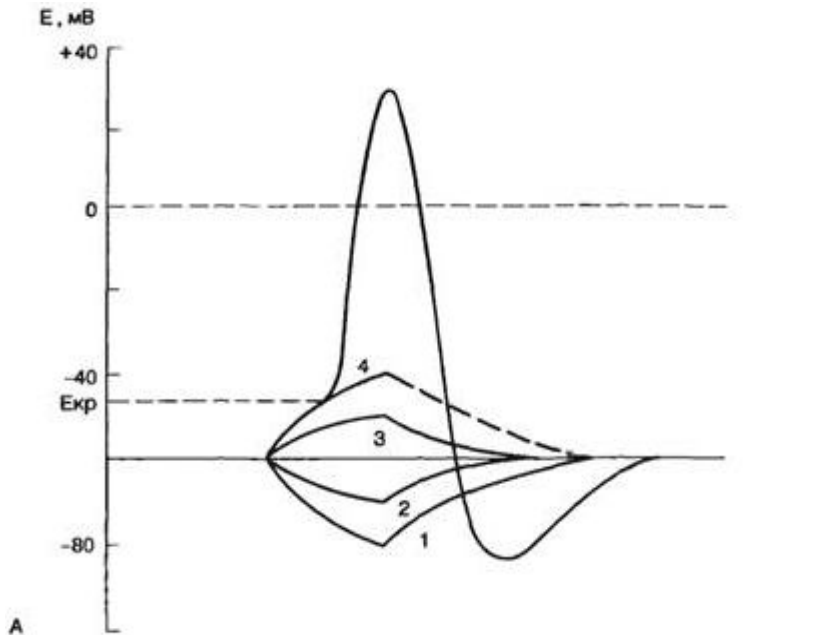
# Фазовые изменения возбудимости при генерации потенциала действия.

А — потенциал действия; Б — изменение возбудимости.



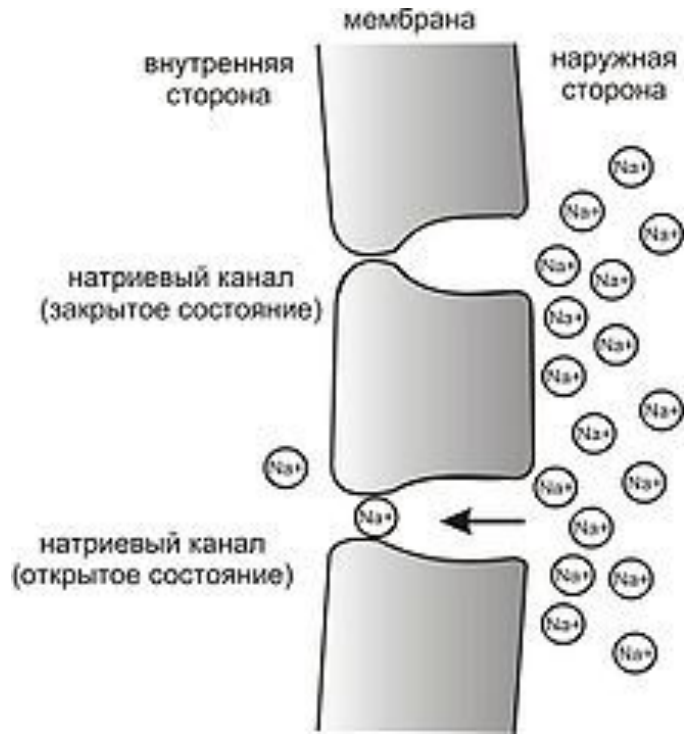
- Н. Е. Введенский ввел понятие *лабильности*, или функциональной подвижности, возбудимых тканей. Мерой лабильности является количество потенциалов действия, которое способна генерировать возбудимая ткань в единицу времени. Очевидно, что лабильность возбудимой ткани в первую очередь определяется продолжительностью периода рефрактерности. Наиболее лабильными являются волокна слухового нерва, в которых частота генерации потенциалов действия достигает

# Реакция возбудимой мембраны на действие деполяризирующего и гиперполяризирующего токов



- А — реакция клеточной мембраны на гиперполяризирующий (1, 2) и деполяризирующий (3, 4) ток;
- Б — величина и направление гиперполяризирующего (1',2') и деполяризирующего (3',4') стимулирующего тока.

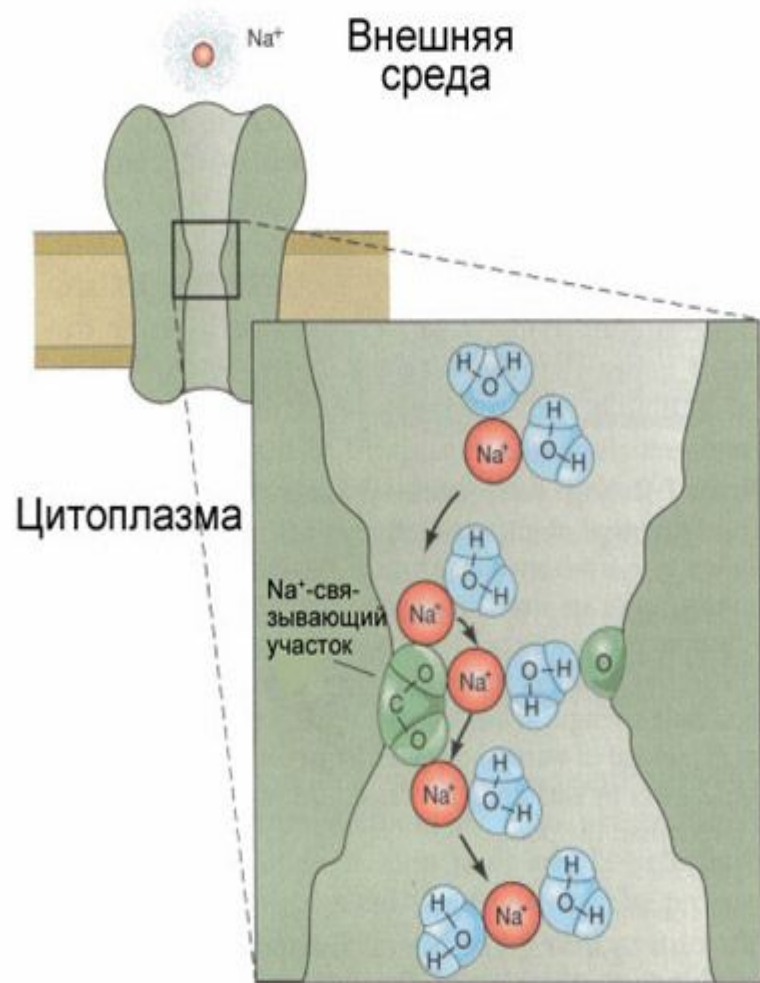
# Ионные токи во время генерации ПД в аксоне кальмара



- Методом фиксации потенциала в 1952 г. А. Ходжкин, Э. Хаксли и Б. Катц впервые измерили ионные токи, проходящие через мембрану во время возбуждения. В нормальных условиях, когда аксон погружен в морскую воду, при деполяризации мембраны регистрируется ток, состоящий из раннего входящего и позднего выходящего компонентов. При устранении  $\text{Na}^+$  во внешнем растворе входящий компонент тока исчезал, и регистрировался только выходящий ток. На основании таких результатов авторы сделали вывод о натриевой природе входящего тока.

схема, демонстрирующая мембрану с двумя натриевыми каналами в открытом и закрытом состоянии, соответственно



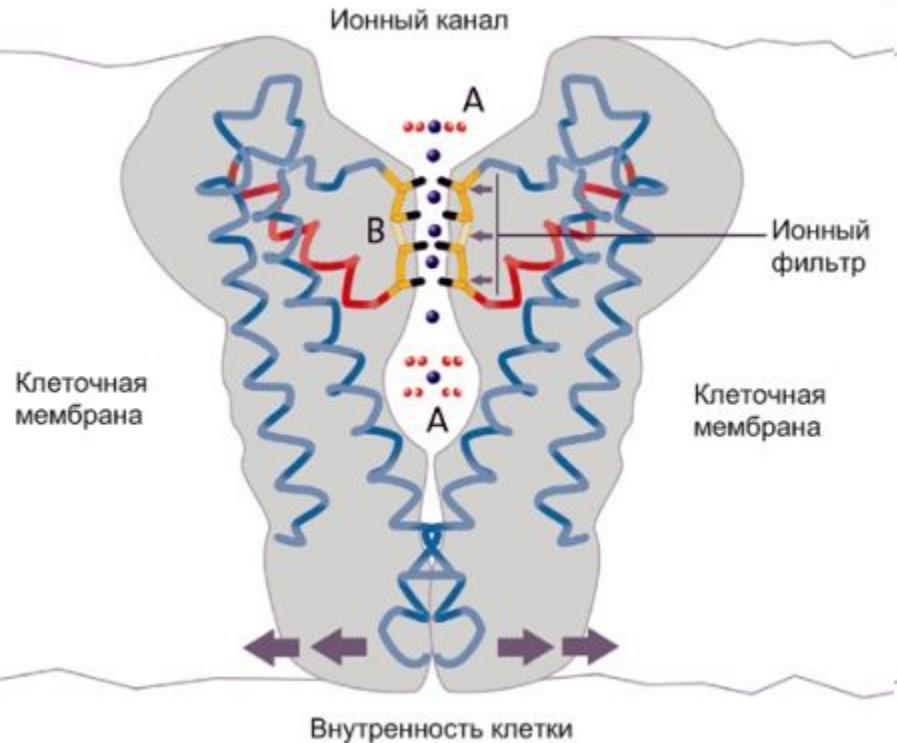


- По способу активации ионные каналы подразделяют на потенциал-зависимые и хемозависимые.

Рис. 3. Схематическое изображение потенциал-зависимого  $\text{Na}^+$ -канала. Обозначенный  $\text{Na}^+$ -связывающий участок является селективным фильтром.



# ПОТЕНЦИАЛ-ЗАВИСИМЫЕ КАНАЛЫ

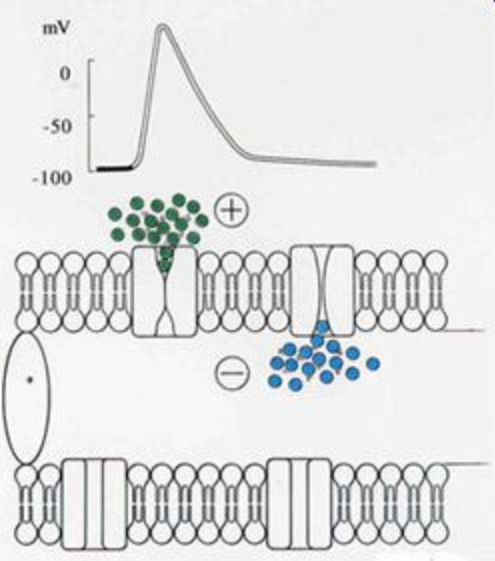


- Состояние потенциал-зависимых каналов зависит от мембранного потенциала. Большинство их активируется при деполяризации, однако некоторые активируются при гиперполяризации.
- Как правило, потенциал-зависимые каналы пропускают какой-либо один ион ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  или  $\text{Ca}^{2+}$ ). Редкое исключение представляют неселективные каналы из семейства цАМФ (цГМФ)-зависимых катионных каналов.

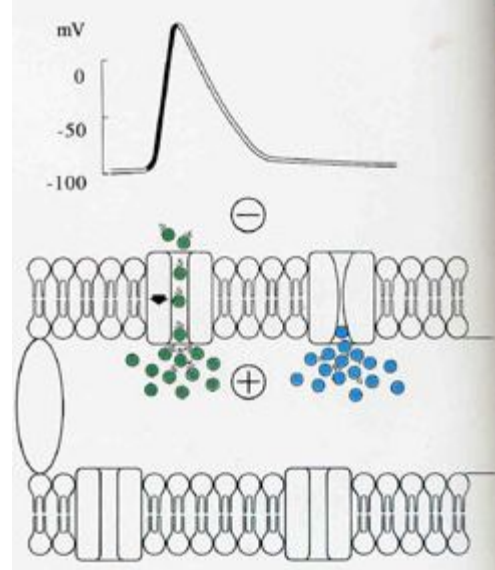
Состояние некоторых ионных каналов зависит (кроме потенциала) от связывания с различными внутриклеточными лигандами – АТФ,  $\text{Ca}^{2+}$ , комплексом  $\text{Ca}^{2+}$ /калмодулин, цАМФ (цГМФ) и G- белками.

Каналы, пропускающие ионы  $\text{Na}^+$  и  $\text{Ca}^{2+}$  внутрь клетки по концентрационным градиентам, обеспечивают деполяризацию мембраны, приводящую к генерации потенциала действия. Каналы, пропускающие ионы  $\text{K}^+$  из клетки по концентрационному градиенту, обеспечивают реполяризацию мембраны и возвращение потенциала клетки к уровню потенциала покоя.

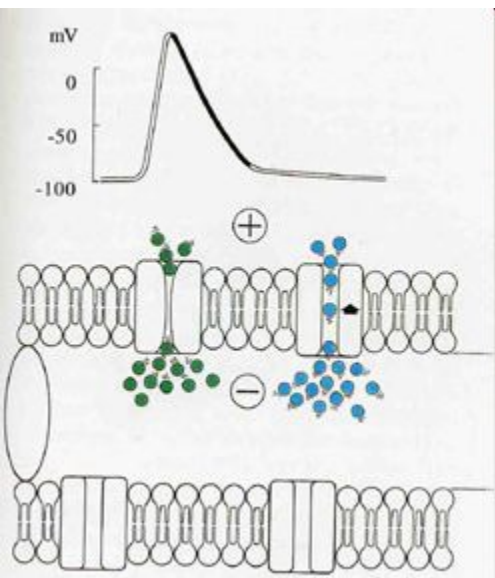




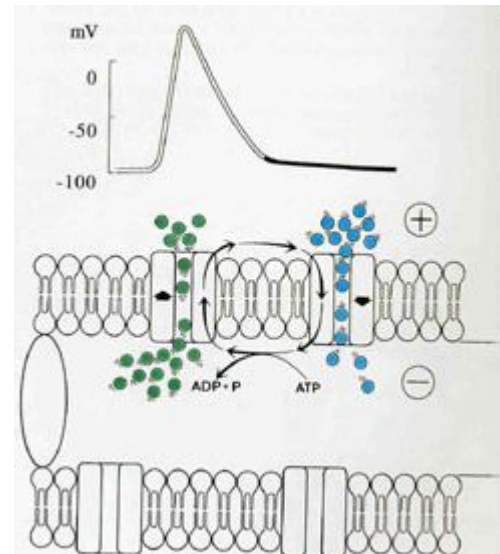
Состояние покоя. Нервное волокно полностью поляризовано избытком ионов Na (зеленые) с наружной стороны и ионов K (синие) с внутренней стороны мембраны.



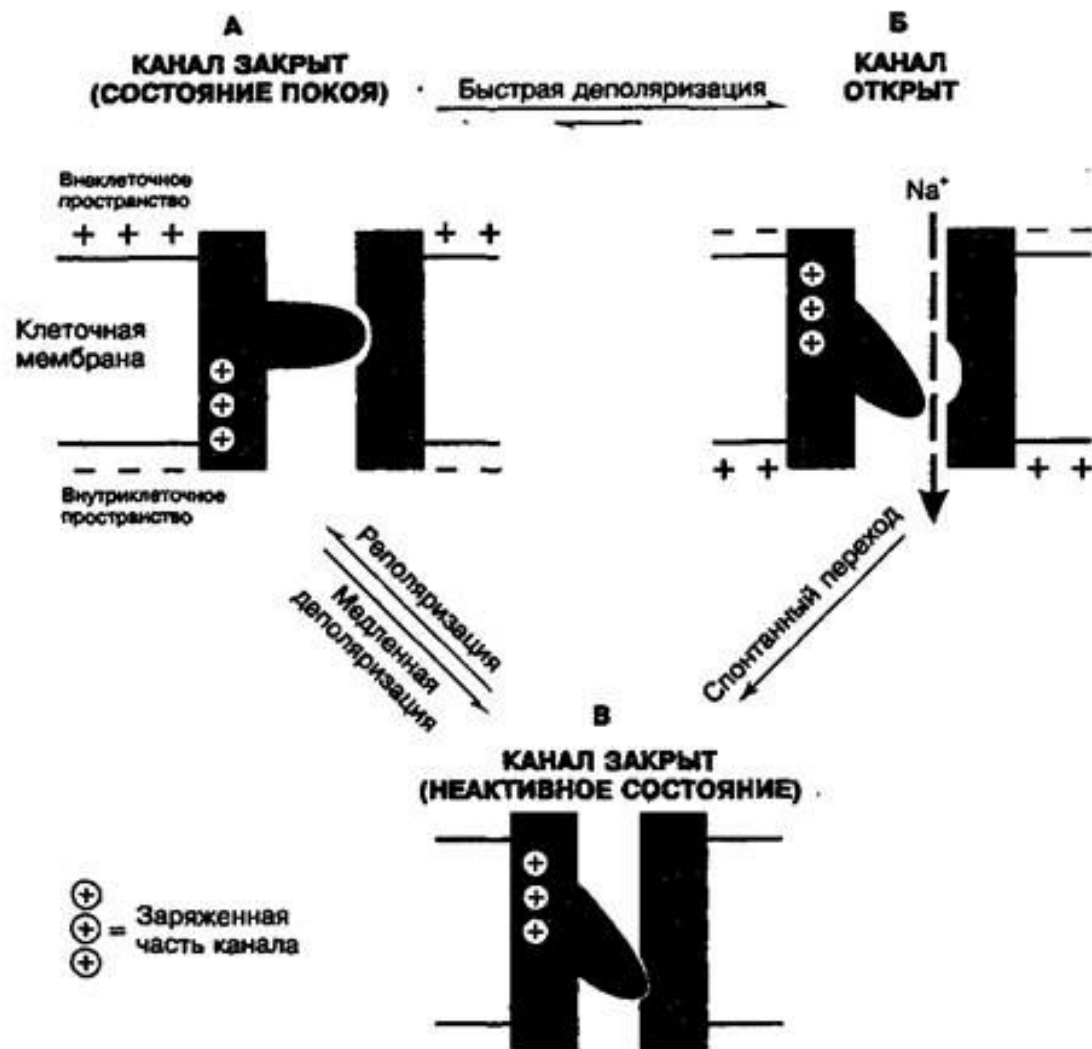
Деполяризация происходит из-за движения ионов Na внутрь клетки.



Реполяризация происходит из-за движения ионов K наружу из клетки

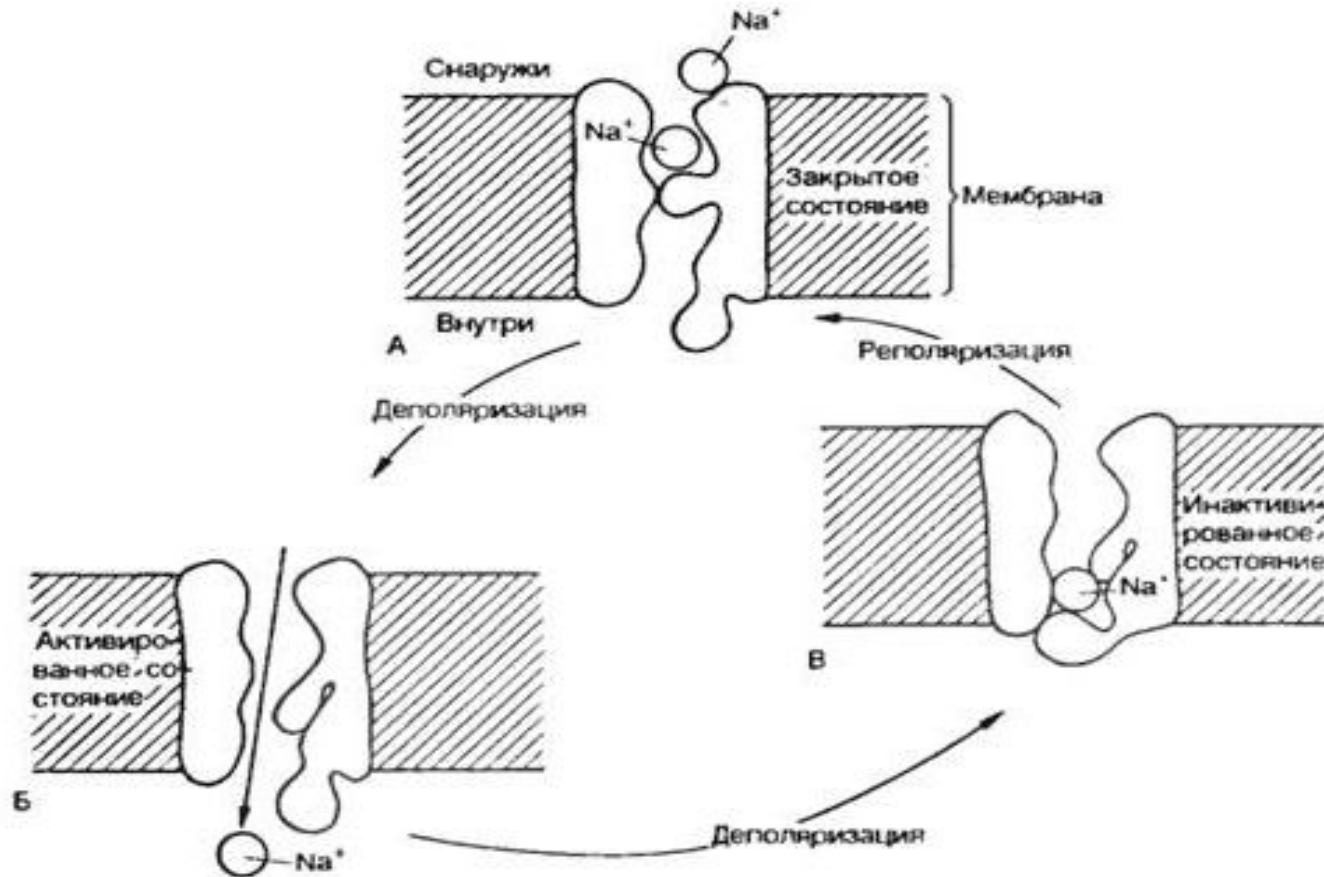


Нервное волокно полностью поляризовано. Натрий-калиевый насос возвращает ионы на исходные позиции



**Рис. 1.11.** Схема открытия «быстрых» натриевых каналов. **А.** В покоей мембране большинство каналцев закрыто и находится в состоянии покоя. **Б.** Быстрые, большие деполяризации вызывают перемещение заряженных частей каналов, вызывая их открытие и поступление ионов  $\text{Na}^+$  в клетку. **В.** Из открытого состояния каналы, спонтанно закрывшись, переходят в неактивное состояние, при котором открытие каналов невозможно. Такое закрытое, неактивное состояние каналов длится до тех пор, пока реполяризация не вернет каналы в состояние покоя. Заметьте, что при медленной деполяризации ионные каналы могут перейти в закрытое, неактивное состояние непосредственно из состояния покоя, минуя фазу открытия.

# Работа натриевых каналов и «воротных» механизмов



- А — в покое m-активационные ворота («m-ворота») закрыты; Б — при возбуждении «m-ворота» открыты; В — закрытие «p-ворот» (инактивация) при деполаризации.

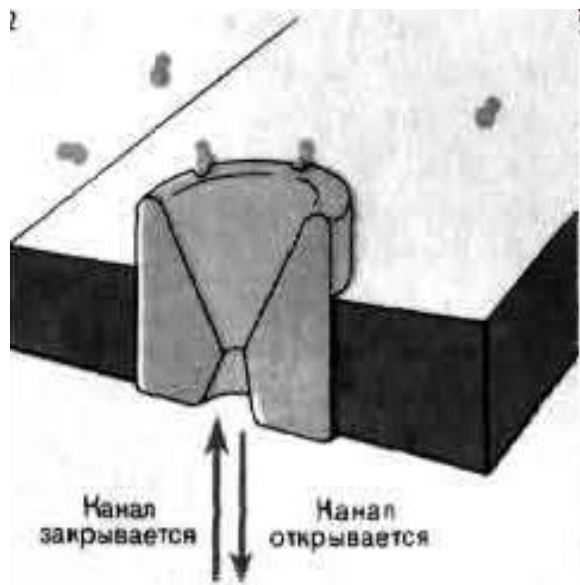
# Работа натриевых каналов и «воротных» механизмов

- В состоянии покоя натриевый канал закрыт. При деполяризации клеточной мембраны до определенного уровня происходит открытие m-активационных ворот (активация) и усиление поступления ионов  $\text{Na}^+$  **внутрь клетки**. Через несколько миллисекунд после открытия m-ворот происходит закрытие p-ворот, расположенных у выхода натриевых каналов (инактивация).
- Инактивация развивается в клеточной мембране очень быстро и степень инактивации зависит от величины и времени действия деполяризующего стимула.
- Работа натриевых каналов определяется величиной мембранного потенциала в соответствии с определенными законами вероятности.
- Рассчитано, что активированный натриевый канал пропускает всего 6000 ионов за 1 мс. При этом весьма существенный натриевый ток, который проходит через мембраны во время возбуждения, представляет собой сумму тысяч одиночных токов.

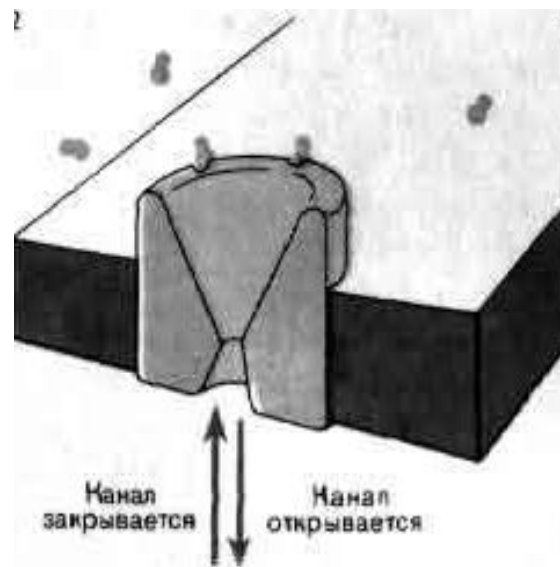
# Хемозависимые каналы



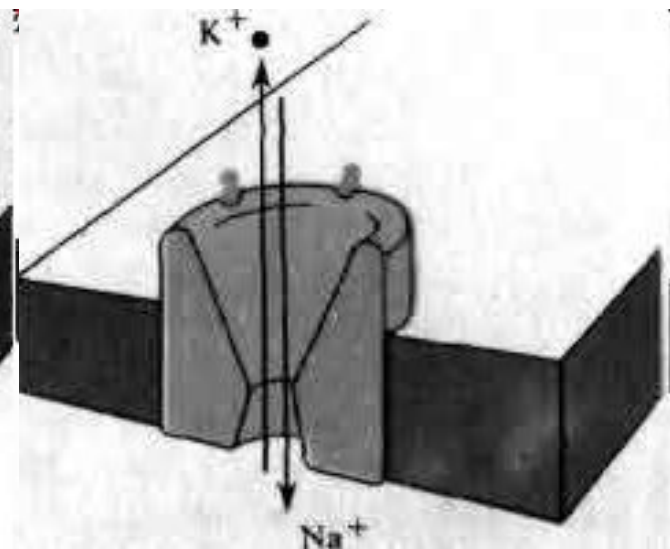
- Состояние хемозависимых каналов зависит от связывания нейромедиаторов с мембранными рецепторами.
- Некоторые хемозависимые каналы входят в состав молекул ионотропных мембранных рецепторов, и они активируются непосредственно при связывании рецепторов с нейромедиаторами.
- Другие хемозависимые каналы активируются (или деактивируются) опосредовано в результате инициации каскадов внутриклеточной сигнализации при связывании нейромедиаторов с metabotropic мембранными рецепторами.
- Ионные токи, текущие через хемозависимые каналы, обуславливают развитие постсинаптических потенциалов.



1

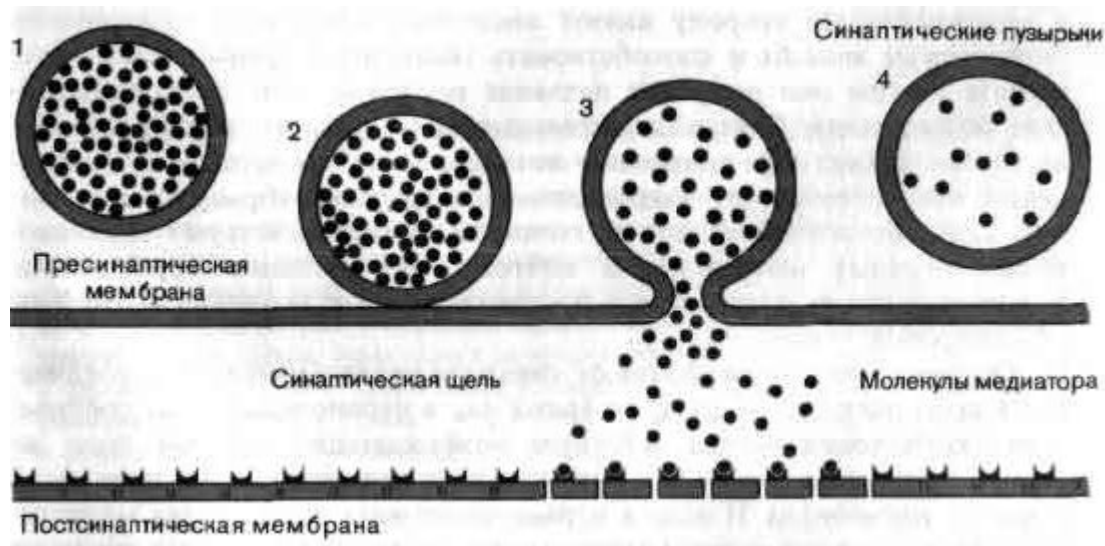


2

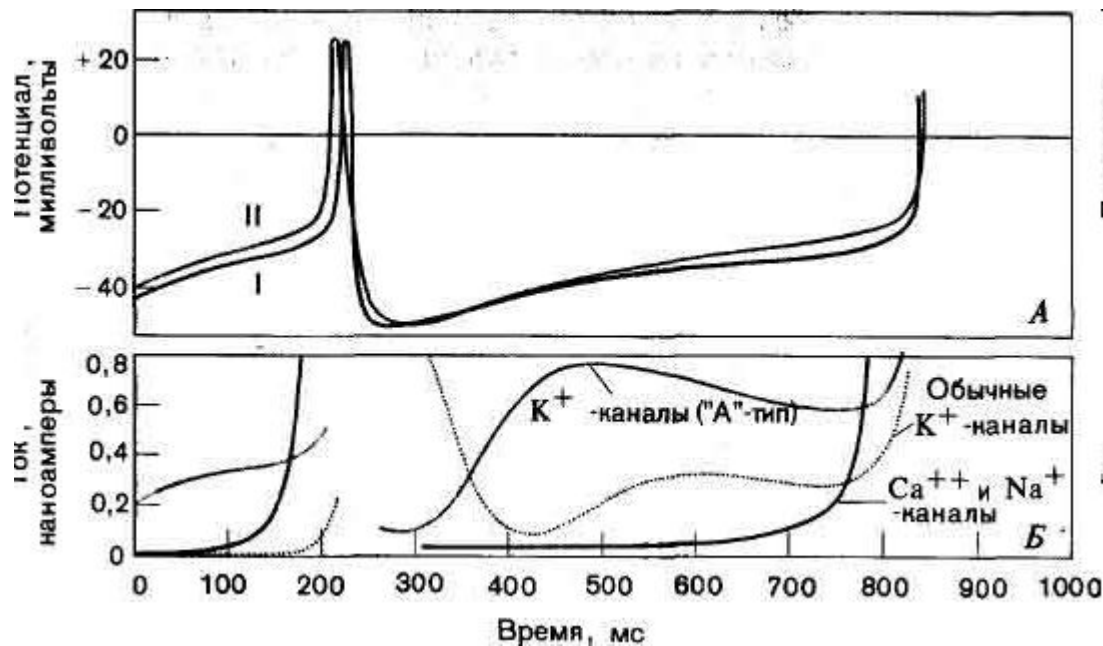


3

- **Ацетилхолиновый канал** в постсинаптической мембране открывается молекулами ацетилхолина, выделяемыми в синаптическую щель.
- Рисунок изображает ацетилхолиновый рецептор в нервно-мышечном соединении лягушки. Две молекулы ацетилхолина быстро связываются с закрытым каналом в покое и формируют комплекс из рецептора и ацетилхолина (**1, 2**).
- Этот комплекс претерпевает конформационные изменения, в результате которых канал открывается для прохождения ионов натрия и калия (**3**).
- Время, необходимое для конформационных изменений комплекса, лимитирует скорость реакции. Канал остается открытым в среднем около 1 мс и затем вновь превращается в рецептор-ацетилхолиновый комплекс. Пока канал открыт, через него проходит около 20000 ионов натрия и равное количество ионов калия. Ацетилхолин быстро отделяется и разрушается ферментом ацетилхолинэстеразой.



- Медиатор выделяется в щель синаптического контакта между нейронами из пузырьков, которые сливаются с пресинаптической мембраной аксона и раскрываются; этот процесс назван экзоцитозом.
- Синаптические пузырьки группируются вблизи пресинаптической мембраны.
- На схеме показаны предположительные стадии экзоцитоза.
- Заполненные пузырьки движутся к синаптической щели, сливаются с мембраной, выделяют содержимое, а затем вновь отделяются от мембраны, восстанавливают свою форму и заполняются медиатором.



- Развитие нервных импульсов в телах нейронов требует координированного открывания и закрывания каналов пяти типов, пропускающих разные виды ионов (натрия, калия или кальция).
- **А.** Зависимость от времени фактически зарегистрированных (I) и вычисленных на основании уравнений (II) изменений потенциала внутри тела нейрона.
- **Б.** Изменения во времени всех токов, протекающих через основные типы каналов. Для возникновения серии нервных импульсов необходимо сложное взаимодействие каналов разных типов. Исследования, на основании которых построены данные кривые, были проведены Дж. Коннором в Иллинойском университете и автором статьи на медицинском факультете Йельского университета.

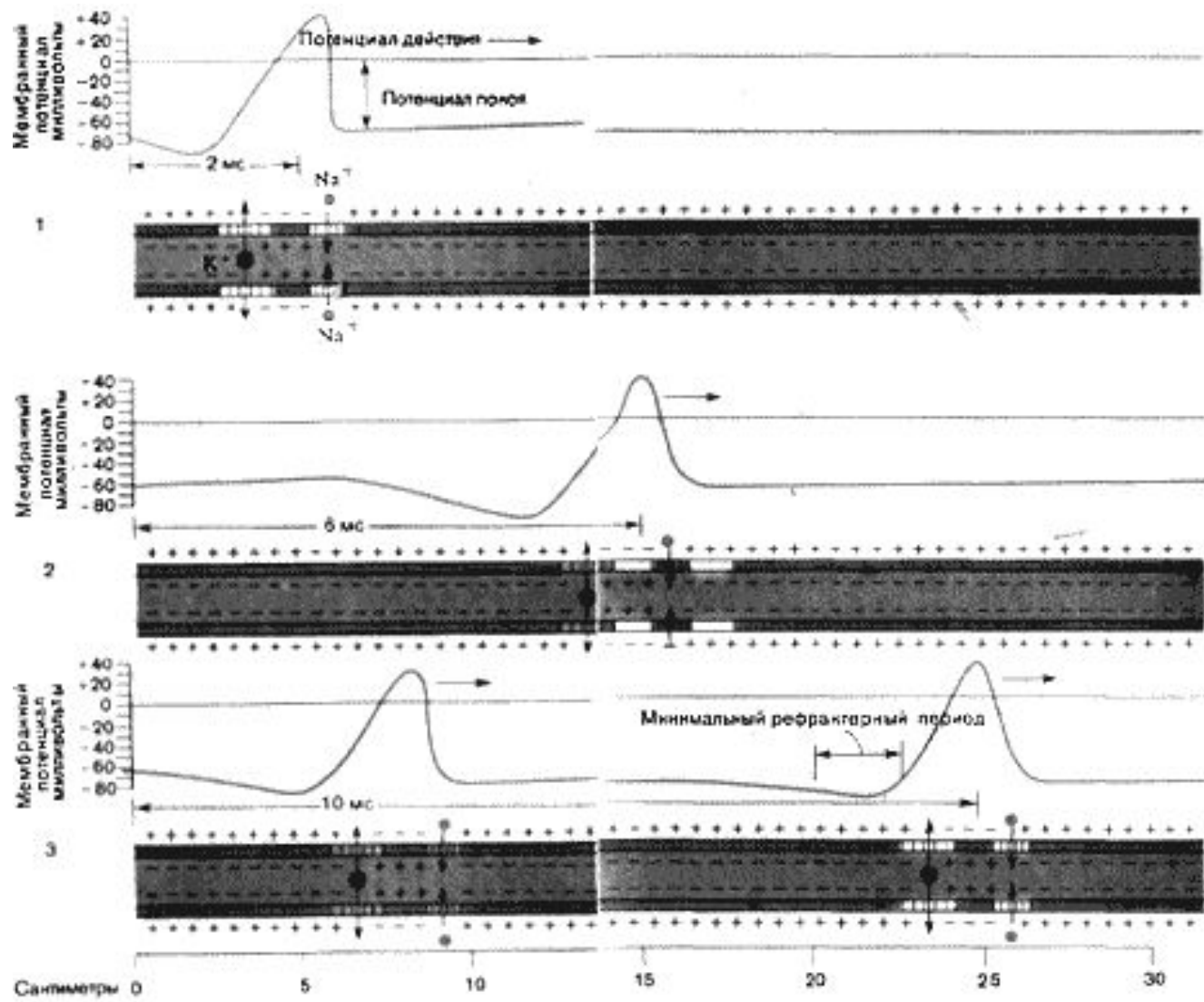


Мембрана аксона разделяет жидкости, сильно отличающиеся по содержанию ионов натрия (серые кружки) и ионов калия (черные кружки).

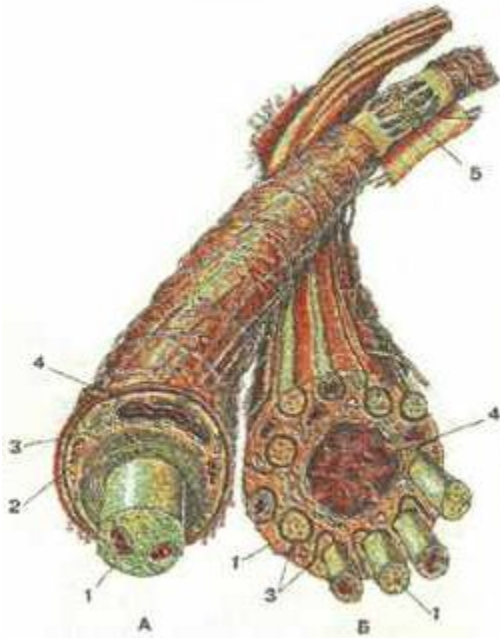


Распространение нервного импульса по аксону сопряжено с появлением локальных потоков ионов натрия ( $\text{Na}^+$ ) внутрь, сменяемых потоками ионов калия ( $\text{K}^+$ ) наружу через каналы, которые регулируются изменениями напряжения на мембране аксона. Электрический процесс, приводящий к распространению нервного импульса вдоль аксона, обычно развивается в клеточном теле. Генерация импульса начинается со слабой деполяризации, или уменьшения отрицательного потенциала внутренней поверхности мембраны, в том месте, где аксон отходит от клеточного тела. Этот небольшой сдвиг потенциала открывает некоторые из натриевых каналов, вызывая тем самым дальнейшее уменьшение потенциала.

Поток ионов натрия внутрь будет ускоряться до тех пор, пока внутренняя поверхность мембраны не станет локально положительной. Изменение знака потенциала приведет к закрыванию натриевых каналов и открыванию калиевых. Поток ионов калия наружу быстро восстановит отрицательный потенциал. Кратковременная реверсия потенциала, получившая название потенциала действия, сама распространяется по аксону (1, 2). После короткого рефрактерного периода за первым импульсом может следовать второй (3). Скорость распространения нервного импульса на схеме соответствует таковой в гигантском аксоне кальмара.



# Механизмы проведения возбуждения по нервному волокну



А - миелиновое волокно, Б - безмиелиновое волокно.

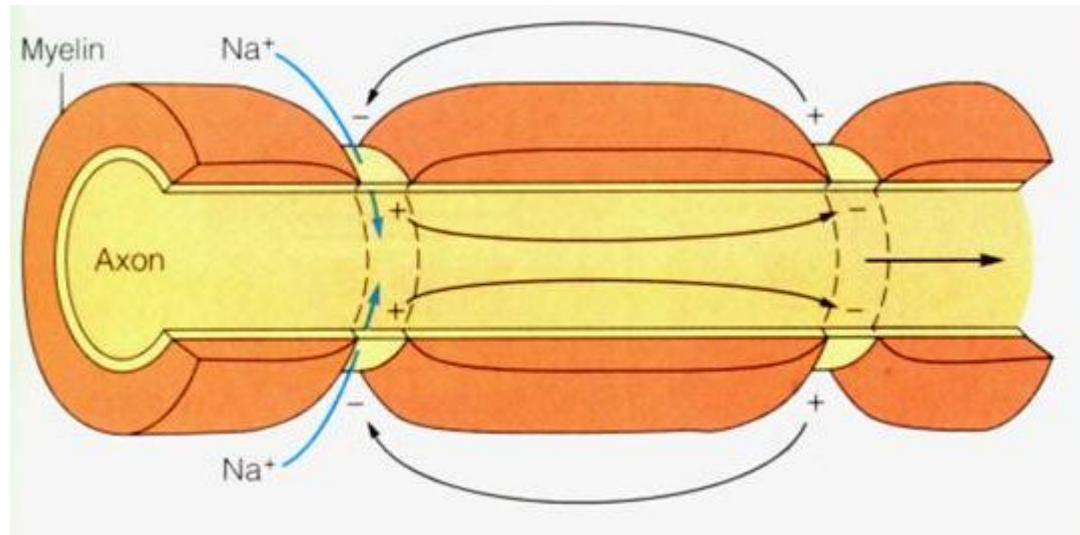
1 - осевой цилиндр, 2 - миелиновый слой, 3 - мезаксон, 4 - ядро нейролеммоцита (шванновской клетки), 5 - узловой перехват (перехват Ранвье).

- Механизм проведения возбуждения по нервным волокнам зависит от их типа. Существуют два типа нервных волокон: миелиновые и безмиелиновые.
- Процессы метаболизма в безмиелиновых волокнах не обеспечивают быструю компенсацию расхода энергии. Распространение возбуждения будет идти с постепенным затуханием – с декрементом. Декрементное поведение возбуждения характерно для низкоорганизованной нервной системы. Возбуждение распространяется за счет малых круговых токов, которые возникают внутри волокна или в окружающей его жидкости.
- Между возбужденными и невозбужденными участками возникает разность потенциалов, которая способствует возникновению круговых токов. Ток будет распространяться от «+» заряда к «—». В месте выхода кругового тока повышается проницаемость плазматической мембраны для ионов  $\text{Na}$ , в результате чего происходит деполяризация мембраны. Между вновь возбужденным участком и соседним невозбужденным вновь возникает разность потенциалов, что приводит к возникновению круговых токов. Возбуждение постепенно охватывает соседние участки осевого цилиндра и так распространяется до конца аксона.

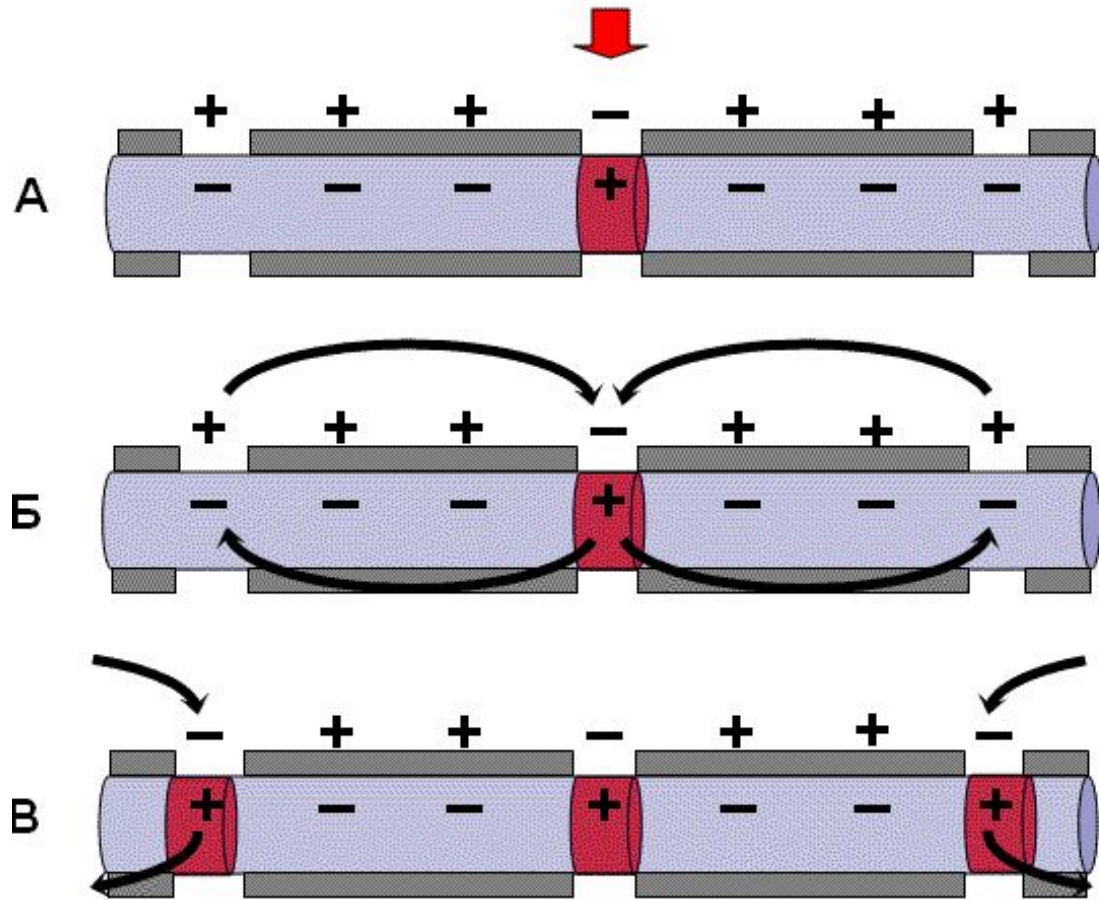
## Распространение нервного импульса вдоль миелинизированных и немиелинизированных волокон.



В миелинизированных нервных волокнах импульс перескакивает от одного узелка Ранвье к следующему

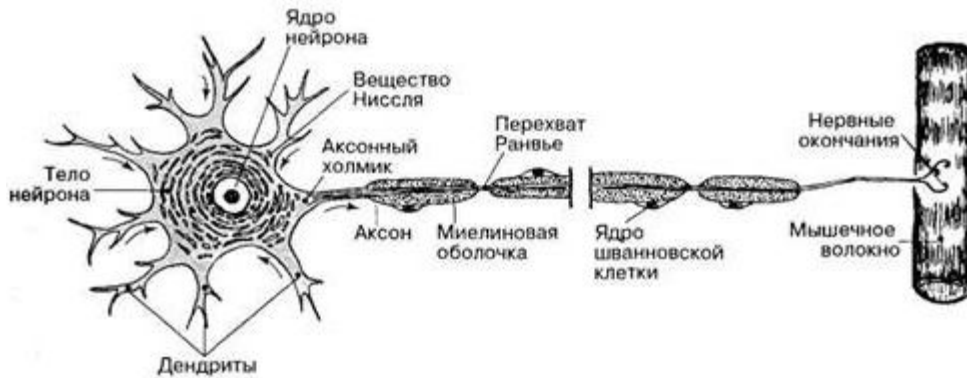


- В немиелинизированных нервных волокнах импульс проходит вдоль всей длины волокна.

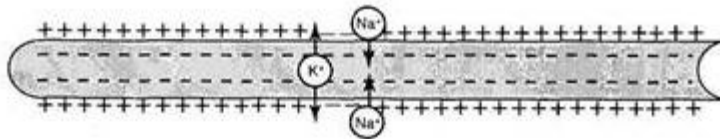
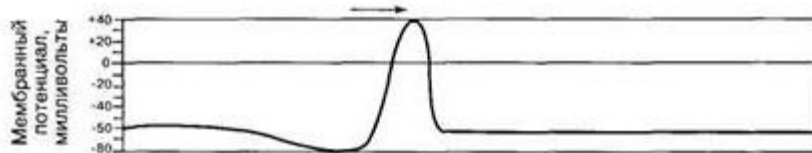
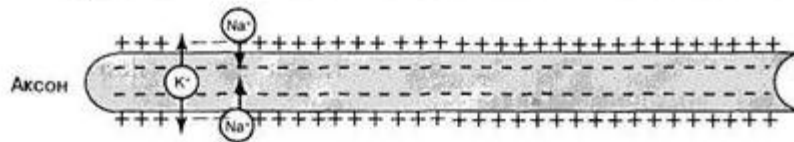
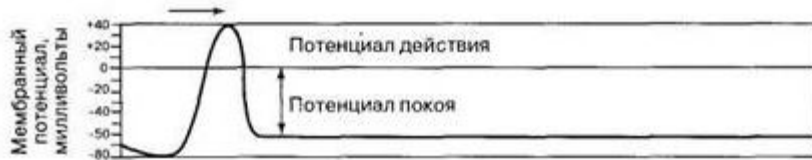


При развитии ПД в одном из перехватов Ранвье происходит реверсия заряда мембраны (рис. А). Между электроотрицательными и электроположительными участками мембраны возникает электрический ток, который раздражает соседние участки мембраны (рис. Б). Однако в состоянии возбуждения может перейти только участок мембраны в области следующего перехвата Ранвье (рис. В). Таким образом, возбуждение распространяется по мембране скачкообразно (сальтаторно) от одного перехвата Ранвье к другому.





- В миелиновых волокнах благодаря совершенству метаболизма возбуждение проходит, не затухая, без декремента. За счет большого радиуса нервного волокна, обусловленного миелиновой оболочкой, электрический ток может входить и выходить из волокна только в области перехвата. При нанесении раздражения возникает деполяризация в области перехвата А, соседний перехват В в это время поляризован. Между перехватами возникает разность потенциалов, и появляются круговые токи. За счет круговых токов возбуждаются другие перехваты, при этом возбуждение распространяется сальтаторно, скачкообразно от одного перехвата к другому. Сальтаторный способ распространения возбуждения экономичен, и скорость распространения возбуждения гораздо выше (70—120 м/с), чем по безмиелиновым нервным волокнам (0,5—2 м/с).



Свойства различных нервных волокон млекопитающих

Тип волокна	Диаметр волокна, мкм	Скорость проведения, м/с	Длительность потенциала действия, мс	Длительность следовой деполяризации, мс	Длительность следовой гиперполяризации, мс	Функции
<i>A<math>\alpha</math></i>	13—22	70—120	0,4—0,5	12—20	40—60	Эфферентные волокна проводят возбуждение к скелетным мышцам, а афферентные волокна проводят возбуждение от мышечных рецепторов (мышечных веретен)
<i>A<math>\beta</math></i>	8—13	40—70	0,4—0,6			Афферентные волокна проводят возбуждение от рецепторов прикосновения и сухожильных рецепторов
<i>A<math>\gamma</math></i>	4—8	15—40	0,5—0,7			Афферентные волокна проводят возбуждение от рецепторов прикосновения и давления, эфферентные волокна — к мышечным веретенам
<i>B</i>	1—3	3—14	1,2	нет	100—300	Преганглионарные волокна вегетативной нервной системы
<i>C</i>	0,5—1,0	0,5—2	2,0	50—80	300—1000	Постганглионарные волокна вегетативной нервной системы, афферентные волокна проводят возбуждение от рецепторов боли, давления и тепла

## Законы проведения раздражения по нервному волокну

- **Закон анатомо-физиологической целостности.**

Проведение импульсов по нервному волокну возможно лишь в том случае, если не нарушена его целостность. При нарушении физиологических свойств нервного волокна путем охлаждения, применения различных наркотических средств, сдавливания, а также порезами и повреждениями анатомической целостности проведение нервного импульса по нему будет невозможно.



# Закон изолированного проведения возбуждения

Существует ряд особенностей распространения возбуждения в периферических, мякотных и безмякотных нервных волокнах.

- В периферических нервных волокнах возбуждение передается только вдоль нервного волокна, но не передается на соседние, которые находятся в одном и том же нервном стволе.
- В мякотных нервных волокнах роль изолятора выполняет миелиновая оболочка. За счет миелина увеличивается удельное сопротивление и происходит уменьшение электрической емкости оболочки.
- В безмякотных нервных волокнах возбуждение передается изолированно. Это объясняется тем, что сопротивление жидкости, которая заполняет межклеточные щели, значительно ниже сопротивления мембраны нервных волокон. Поэтому ток, возникающий между деполяризованным участком и неполяризованным, проходит по межклеточным щелям и не заходит при этом в соседние нервные волокна.

## **Закон двустороннего проведения возбуждения**

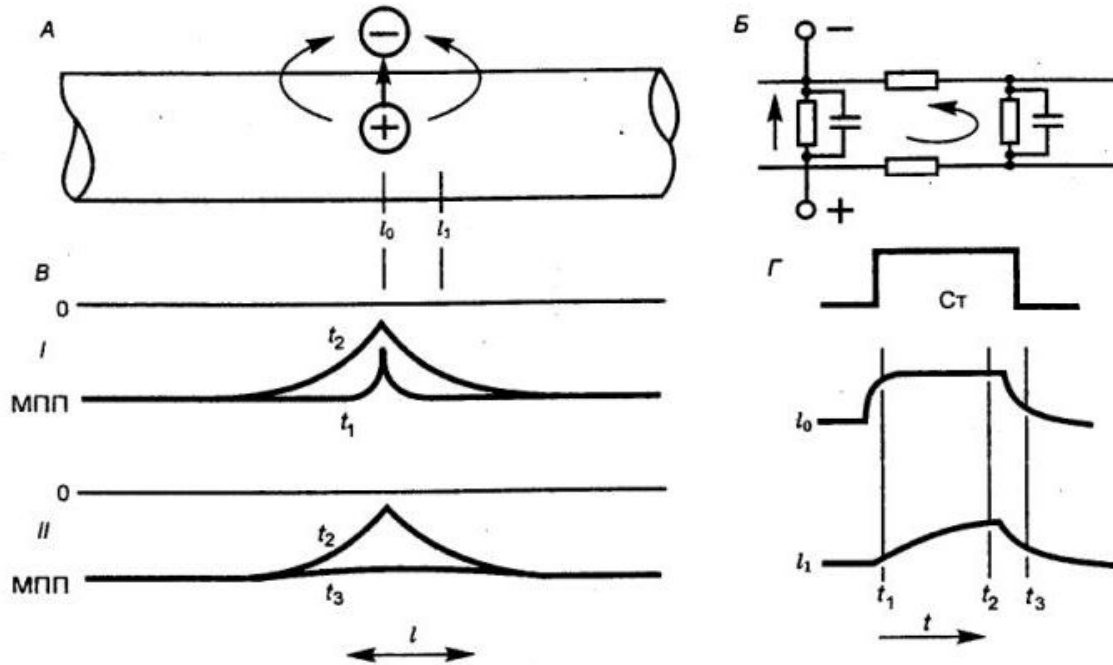
Нервное волокно проводит нервные импульсы в двух направлениях – центростремительно и центробежно.

- В живом организме возбуждение проводится только в одном направлении. Двусторонняя проводимость нервного волокна ограничена в организме местом возникновения импульса и клапанным свойством синапсов, которое заключается в возможности проведения возбуждения только в одном направлении.

# Парабиоз

- Н.Е. Введенский, исследуя прохождение импульса через отрезок нерва на который воздействуют химические или наркотические вещества (альтераторы), наблюдал резкое снижение лабильности.
- Парабиоз характеризуется постепенным развитием, в котором можно выделить четыре фазы:
  - I Продромальная (не всегда проявляется, так как очень кратковременная) характеризуется: повышением возбудимости, повышением лабильности.
  - II Уравнительная – эффекты от сильных и слабых раздражителей уравниваются.
  - III Парадоксальная - на сильные, либо частые раздражения эффект бывает меньше, чем на слабые или редкие.
  - IV Тормозная – ни сильные, ни слабые раздражения не вызывают сокращения мышц. Через поражённый участок не проходят импульсы.
- Если второй парой электродов подействовать на поражённый участок, то возбуждение будет, т.е. ткань ещё жива.  
Если снять альтератор, то ткань возвращается к исходному состоянию в обратном порядке фаз IV, III, II, I.  
Парабиоз – это стойкое не распространяющееся возбуждение.  
Возникают потенциалы меньшие по своей амплитуде, а дальше abortивные потенциалы, не способные распространяться: уменьшаются процессы Na-евой

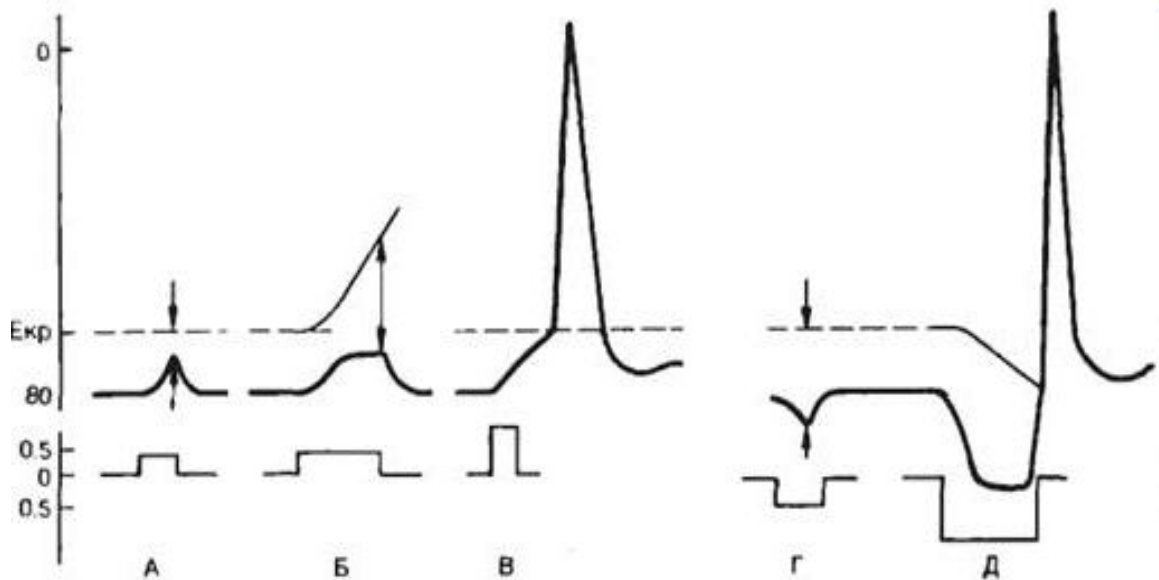
## Физиологический электротон



Распространение физического электрона по мембране гигантского нервного волокна  
 А — распределенный выход тока от внутриклеточного источника; Б — эквивалентная электрическая схема для правой части волокна в районе выхода тока; В — затухание электротонических изменений МПП вдоль волокна (I) в моменты включения ( $t_1$ ), протекания ( $t_2$ ) и выключения ( $t_3$ ) тока; I, II — процессы возникновения и исчезновения электрона;  
 Г — развитие электротонического эффекта прямоугольного стимула (Ст) во времени для точек I0 и I1.

- Физический электротон — «пассивное» явление, определяемое внешним током и физическими свойствами покоящейся мембраны. При действии анода, т. е. входящего тока, происходит дозарядка мембранной емкости до некоторого более высокого потенциала. При действии катода, т. е. выходящего тока, происходит разрядка мембранной емкости. Аналогично источнику выходящего тока действуют перерезка или прокол мембраны, закорачивающие заряженную (МПП) мембрану саму на себя. Во всех этих случаях электротон (Эт) развивается по определенным единым законам. Ниже описан простейший случай действия точечного источника входящего тока в гигантском аксоне кальмара.

# Действие электрического тока на возбудимые ткани



- А — изменение мембранного потенциала под катодом при кратковременном пропускании тока;
- Б — изменение мембранного потенциала и критического потенциала под катодом при длительном пропускании тока;
- В — возникновение потенциала действия при пороговом значении тока;
- Г — изменение мембранного потенциала под анодом при кратковременном пропускании тока;
- Д — изменение мембранного потенциала и критического потенциала при длительном действии сильного анодного тока — анодно-размыкательное возбуждение.

По оси ординат — величина мембранного потенциала (Екр — критический потенциал) в мВ и величина стимула в относительных единицах (от величины порога). Стрелками показана величина порога возбудимости