الفصل 5

جهود الغشاء وجهود الفعل

توجد جهود كهربائية عبر أغشية خلايا الجسم كلها. بالإضافة إلى ذلك، توجد في الجسم خلايا «يمكن استثارتها»، كالخلايا العصبية والخلايا العضلية، وهي خلايا تتمكن من التوليد الذاتي للدفعات الكهركيميائية في أغشيتها ومن نقل هذه الإشارات على طول أغشيتها. إن تغييرات الجهود في أغشية بعض الخلايا، كالخلايا الغُدية والبلعميات والخلايا الهدبية تلعب دوراً كبيراً في التحكم بالعديد من وظائفها، ولكن البحث الحالي سيركز على الجهود الغشائية التي تولد أثناء سكون الخلايا العصبية والعضلية وأثناء قيامها بأنشطتها المختلفة.

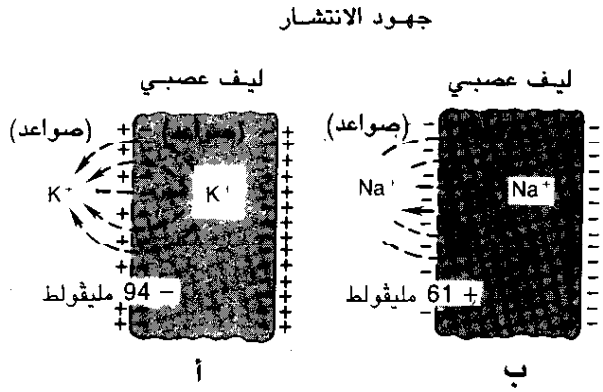
الفيزياء الأساسية لجهود الغشاء

جهود الغشاء المولَّدة بالانتشار

يبين الشكل 5-1 أ و ب ليفاً عصبياً في حالة عدم وجود أي نقل فعال للصوديوم أو للبوتاسيوم فيه. كما يظهر الشكل أيضاً أن تركيز البوتاسيوم عالٍ جداً في داخل الخلية وواطىء جداً خارجها. ولنفترض في هذا الشكل أن الغشاء في هذه الحالة نفوذ جداً لأيونات البوتاسيوم ولكنه غير نفوذ لأية أيونات أخرى. وبسبب المدروج التركيزي الكبير للبوتاسيوم من الداخل للخارج، يحدث في هذه الحالة ميل شديد لانتشار أيونات البوتاسيوم للخارج. وعندما يحدث ذلك تحمل هذه الأيونات شحنة موجبة للخارج وبهذا تولد كهربائية إيجابية خارج الغشاء وكهربائية سلبية داخله لأن الصواعد anions السلبية التي تبقى في الداخل لا تنتشر للخارج مع أيونات البوتاسيوم. ويؤدي فرق الجهد الجديد هذا عبر الغشاء إلى دفع أيونات البوتاسيوم باتجاه رجعي من الخارج للداخل. وفي خلال مليثانية واحدة تقريباً يصبح الجهد (الكمون) عالياً بحيث يمنع أي انتشار آخر لأيونات البوتاسيوم للخارج بالرغم من المدروج التركيزي العالي للبوتاسيوم للخارج. ويبلغ فرق الجهد الضروري لذلك، في الليف العصبي الكبير السوي في الثدييات، حوالي 94 مليڤولط، مع شحنة سلبية في داخل غشاء الليف.

ويصور الشكل 5-1 ب نفس الظاهرة كتلك الموجودة في الشكل 5-1 أ ولكن مع تركيز عالٍ لأيونات الصوديوم خارج الغشاء وتركيز واطىء له داخل الغشاء. وهذه الأيونات هي إيجابية الشحنة أيضاً ولكننا نجد هنا أن الغشاء شديد النفوذية لأيونات الصوديوم وغير نفوذ للأيونات الأخرى. ويولد انتشار أيونات الصوديوم للداخل جهداً غشائياً ذا قطبية عكسية، فهي سلبية في الخارج وإيجابية في الداخل. ومرة أخرى يرتفع جهد الغشاء إلى حدٍ عالٍ يكفي لمنع أي انتشار آخر لأيونات الصوديوم إلى الداخل. ولكن في هذه المرة يكون الجهد في الليف العصبي الكبير في الثدييات حوالي 61 مليڤولط، مع شحنة سلبية داخل الليف.

وبهذا نرى في الشكل 5-1 أ وب أن فرق تركيز الأيونات عبر الغشاء النفوذ يمكنه، تحت ظروف خاصة،



الشكل 5-1. (أ) توليد جهد انتشاري عبر غشاء الخلية ينتج عن انتشار أيونات البوتاسيوم من داخل الخلية إلى خارجها خلال غشاء نفوذ انتقائياً للبوتاسيوم فقط. (ب) توليد جهد انتشاري عندما يكون الغشاء نفوذاً لأيونات الصوديوم فقط. ويلاحظ أن جهد الغشاء الداخلي يصبح سالباً عند انتشار أيونات البوتاسيوم وموجباً عند انتشار أيونات الصوديوم بسبب المدروجين التركيزيين المتعاكسين لهذين الأيونين.

توليد جهد غشائي. وسنرى في أقسام لاحقة من هذا الفصل بأن الكثير من تغيرات جهد الغشاء التي تلاحظ أثناء مرور الدفعات في الأعصاب أو العضلات تنتج عن التغير السريع في جهود الغشاء الانتشارية من مثل هذا النوع.

علاقة جهد الانتشار بفرق التركيز ــ معادلة نرنست. يسمى مستوى الجهد (الكمون) عبر الغشاء، والذي يمنع الانتشار الإجمالي للأيون عبر الغشاء تماماً لأي من الاتجاهين، جهد نرنست Nernst potential لذلك الأيون. وتتعين شدة هذا الجهد بنسبة تركيز الأيون على جهتي الغشاء ـ فكلما زادت هذه النسبة زاد ميل الأيونات للانتشار في أحد الاتجاهين وزاد بذلك جهد نرنست. ومن الممكن استعمال المعادلة التالية، التي تسمى معادلة نرنست Nernst equation، لحساب جهد نرنست لأي أيون أحادي التكافؤ عند درجة حرارة الجسم 37° م.

$$EMF = \pm\ 61 \log \frac{C_1}{C_2}$$

حيث (EMF) = القوة الكهربائية المحركة وتقدَّر بالمليڤولط و (C_1) التركيز الداخلي و (C_2) التركيز الخارجي.

ويفترض عند استعمال هذه الصيغة بأن الجهد خارج الغشاء يبقى دائماً عند جهد الصفر تماماً. ويكون جهد نرنست، الذي يحسب عند ذاك، الجهد داخل الغشاء. كما تكون إشارة الجهد موجبة (+) عندما يكون الأيون المدروس أيوناً سالباً وتكون الإشارة سالبة (–) عندما يكون الأيون المدروس موجباً.

وبهذا عندما يكون تركيز الأيون الموجب (مثلاً أيون البوتاسيوم) في الداخل عشرة أضعاف تركيزه في الخارج فإن لوغاريتم العشرة هو 1، ولذلك يكون جهد نرنست ـ 61 مليڤولط داخل الغشاء.

حساب جهد الانتشار عندما يكون الغشاء نفوذاً لعدة أيونات مختلفة

يعتمد مقدار جهد الانتشار الذي يتولد عندما يكون الغشاء نفوذاً لعدة أيونات مختلفة على ثلاثة عوامل: (1) قطبية الشحنة الكهربائية لكل أيون، (2) نفوذية الغشاء (P) لكل أيون، (3) تركيز (C) الأيونات المختلفة على داخل (i) الغشاء وعلى خارجه (o). وبهذا تعطي القاعدة التالية، التي تسمى معادلة الحقل الثابت constant- field equation أو معادلة غولدمان ـ هدجكن ـ كاتز Goldman - Hodgkin - Katz equation، جهد الغشاء المولّد على داخله عندما يكون هناك أيونان أحاديا التكافؤ وموجبان، الصوديوم والبوتاسيوم، وأيون واحد أحادي التكافؤ وسالب، الكلوريد.

$$EMF\,(\text{بالمليڤولط}) = -61 \cdot \log \frac{C_{Na^+_i}P_{Na^+} + C_{K^+_i}P_{K^+} + C_{Cl^-_o}P_{Cl^-}}{C_{Na^+_o}P_{Na^+} + C_{K^+_o}P_{K^+} + C_{Cl^-_i}P_{Cl^-}}$$

ولندرس الآن أهمية ومعنى هذه المعادلة. أولاً إن أيونات الصوديوم والبوتاسيوم والكلوريد هي أهم الأيونات المشاركة في توليد جهود الغشاء في الألياف العصبية والعضلية وكذلك في الخلايا العصبية داخل الجهاز العصبي المركزي. وإن المدروج التركيزي لكل من هذه الأيونات عبر الغشاء يساعد في تعيين قُولطية جهد الغشاء.

ثانياً، تتناسب درجة أهمية كل من هذه الأيونات في تعيين القُولطية مع نفوذية الغشاء للأيون المعيّن. فإذا كان الغشاء غير نفوذ لأيونات البوتاسيوم والكلوريد يتعين جهد الغشاء عندئذ بصورة تامة بمدروج تركيز أيونات الصوديوم ويصبح الجهد المولد مساوياً تماماً لجهد نرنست للصوديوم. وينطبق نفس المبدأ على الأيونين الآخرين إذا ما أصبح الغشاء نفوذاً انتقائياً لأي واحد منهما فقط.

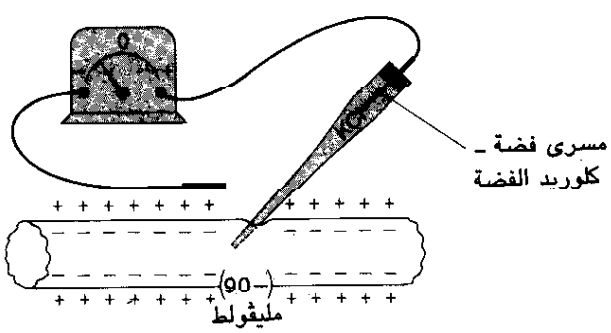
ثالثاً، يولّد مدروج تركيز الأيونات الموجبة من داخل

الغشاء لخارجه كهربائية سلبية في داخله. ويعود سبب ذلك إلى أن الأيونات الموجبة تنتشر إلى الخارج عندما يكون تركيزها في الداخل أعلى من تركيزها في الخارج. ويحمل ذلك شحنات موجبة إلى الخارج تاركاً الصواعد السالبة على الداخل. ويحصل العكس تماماً عند وجود مدروج أيوني سلبي. وهذا يعني أن مدروج أيونات الكلوريد من الخارج للداخل يولد سلبية داخل الخلية لأن أيونات الكلوريد السالبة تنتشر عند ذاك إلى الداخل تاركة الأيونات الموجبة في الخارج.

رابعاً، سنرى لاحقاً أن نفوذية قنوات الصوديوم والبوتاسيوم تتغير بسرعة كبيرة أثناء انتقال الدفعة العصبية بينما لا تتغير نفوذية قنوات الكلوريد كثيراً أثناء ذلك. ولذلك فإن التغييرات في نفوذية الصوديوم والبوتاسيوم هي المسؤولة بالدرجة الأولى عن انتقال الإشارات في الأعصاب الذي سيكون موضوع باقي هذا الفصل.

قياس جهد الغشاء

إن طريقة قياس جهد الغشاء بسيطة نظرياً ولكنها غالباً ما تكون صعبة عملياً. ويبين الشكل 5-2 مِمَصّة pipette صغيرة مملوءة بمحلول كهرلي قوي (KCl) الذي يمرر إلى داخل الليف العصبي خلال غشائه. ثم يوضع مسرى كهربائي ثانٍ يسمى المسرى الحيادي indifferent electrode في السائل الخلالي ويقاس عند ذاك فرق الجهد بين داخل الخلية وخارجها باستعمال مقياس قولطية خاص، وهذا هو جهاز متطور يمكنه قياس قولطية منخفضة جداً بالرغم من المقاومة العالية للسريان الكهربائي خلال رأس المِمَصّة الصغرية ذات القطر الذي يقل عادة عن الميكرون الواحد وذات المقاومة التي قد تبلغ مليون أوم. ولغرض تسجيل هذه التغييرات السريعة في جهد الغشاء أثناء انتقال الدفعات العصبية يربط هذا المسرى بمكشاف الذبذبة oscilloscope كما سنشرحه لاحقاً في هذا الفصل.

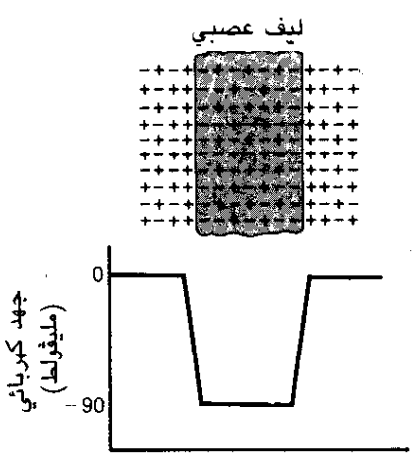


الشكل 5-2. قياس جهد الغشاء للعصب باستعمال المسرى الكهربائي الصغري.

غشاء الخلية كمكثفة كهربائية

وضعت الشحنات الأيونية الموجبة والسالبة التي تولد جهد الغشاء في كل الأشكال التي عرضناها حتى الآن مصفوفة عليه. ولم نتحدث عن ترتيب الشحنات الأخرى في المواضع الأخرى في السائل سواء داخل الليف العصبي أو خارجه في السائل الخلالي. ويوضح ذلك في الشكل 5-3 الذي يبين بأن الشحنات الكهربائية الموجبة والسالبة متساوية تماماً في كل المحلات ما عدا المناطق المجاورة لسطح غشاء الخلية. ويسمى ذلك مبدأ التعادلية الكهربائية electrical neutrality الذي يعني بأنه يوجد لكل أيون موجب أيون سالب مجاور يعادله، ولولا ذلك لظهرت جهود كهربائية بملايين الڤولطات ضمن السائل.

وعندما تُضخ شحنات كهربائية إلى خارج الغشاء فإنها تتراصف على طوله، كما تتراصف على داخله الصواعد التي تُركت هناك. ويخلق ذلك طبقة ثنائية القطب dipole layer من شحنات موجبة وسالبة بين داخل الغشاء وخارجه، ولكنه يترك أيضاً أعداداً متساوية من الشحنات الموجبة والسالبة في كل مكان آخر في السوائل. وهذا هو نفس التأثير الذي يحدث عندما تصبح صفيحات مكثفة capacitor كهربائية مشحونة كهربائياً ـ أي اصطفاف شحنات موجبة وسالبة على الطرفين المتعاكسين للغشاء العازل الكهربائي dielectric بين الصفيحتين. وفي الواقع تعمل الطبقة المزدوجة الشحمية لغشاء الخلية كعازل كهربائي لمكثفة غشاء الخلية، مثل الميكا mica أو الورق أو الميلار Mylar الذي يعمل كعازل كهربائي في المكثفات الكهربائية.



الشكل 5-3. توزيع الأيونات موجبة الشحنة وسلبيتها في السائل الخلالي المحيط بالليف العصبي وفي السائل داخل الليف. لاحظ الرصف ثنائي الأقطاب للشحنات السالبة على السطح الداخلي للغشاء والشحنات الموجبة على سطحه الخارجي. كما رسمت في القسم السفلي من الشكل التغييرات المفاجئة في جهد الغشاء التي تتم في الغشاءين على جهتي الليف.

وبسبب الرقة المتناهية (7 نانومترات فقط) لغشاء الخلية تتولد فيه مُواسعة capacitance عالية جداً بالنسبة لمساحته ـ حوالي ميكروفاراد واحد لكل سنتيمتر مربع.

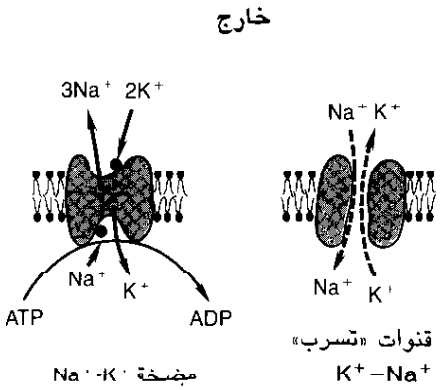
ويبين القسم السفلي من الشكل 5-3 الجهد الكهربائي الذي يسجل عند كل نقطة على غشاء الليف العصبي أو بالقرب منه ابتداء من يسار الشكل ومروراً إلى يمينه. وما دام المسرى موضوعاً على خارج غشاء العصب يكون الجهد المسجل صفراً، وهو جهد السائل خارج الخلايا. ومن ثم عندما يمر مسرى التسجيل خلال الطبقة ثنائية القطب في غشاء الخلية ينقص الجهد إلى −90 مليڤولط، ثم يبقى الجهد الكهربائي عند مستوى ثابت أثناء مرور المسرى عبر داخل الليف ثم ينعكس ثانية إلى الصفر في لحظة مروره خلال غشاء الجهة المعاكسة.

وفي الحقيقة إن لعمل غشاء العصب كمكثفة دلالة خاصة مهمة: فمن أجل خلق شحنة سلبية داخل الغشاء لا بد من نقل أيونات موجبة كافية إلى الخارج لكي تولد طبقة ثنائية القطب في الغشاء نفسه. ويمكن أن تبقى كل الأيونات داخل الليف العصبي إما موجبة أو سالبة. ولذلك فإن مجرد نقل أعداد صغيرة من الأيونات خلال الغشاء يكون كافياً لتوليد الجهد السوي −90 مليڤولط في داخل الليف العصبي ـ ولا نحتاج لذلك إلا لنقل 1/5000000 إلى 1/100000000 من مجموع الشحنات الموجبة الموجودة داخل الليف العصبي. كما يمكن لحركة عدد صغير مساوٍ من الأيونات الموجبة إلى داخل الليف العصبي من أن تعكس الجهد من −90 مايڤولط إلى +35 مليڤولط خلال 1/10000 من الثانية. ويسبب هذا الانزياح السريع للأيونات بهذا الأسلوب توليد الإشارات العصبية التي سنبحثها لاحقاً في هذا الفصل.

جهد الراحة للغشاء العصبي

يبلغ جهد غشاء الألياف العصبية الكبيرة عند عدم نقلها للإشارات العصبية ــ أي عندما تكون في ما يسمى حالة الراحة ــ حوالي −90 مليڤولط تقريباً. وهذا يعني أن الجهد داخل الليف العصبي أكثر سلبية بقيمة 90 مليڤولط من جهد السائل الخلالي على خارج الليف. وسنشرح في الفقرات القليلة التالية كيف يتولد هذا الجهد، ولكن قبل ذلك لا بد من شرح خصائص العصب المرتاح في نقل أيونات الصوديوم والبوتاسيوم.

النقل الفعال لأيونات الصوديوم والبوتاسيوم خلال الغشاء ــ مضخة الصوديوم ـ البوتاسيوم. لنتذكر أولاً من بحثنا في الفصل السابق بأن لكل أغشية الخلايا في الجسم مضخة صوديوم ـ بوتاسيوم



الشكل 5-4. الخواص الوظيفية لمضخة الصوديوم ـ البوتاسيوم ولأقنية تسرب الصوديوم والبوتاسيوم.

قوية وهي تضخ باستمرار الصوديوم للخارج والبوتاسيوم للداخل. ولنتذكر أيضاً بأن هذه المضخة كهربائية المنشأ لأنها تضخ شحنات موجبة للخارج أكثر مما تضخها للداخل تاركة نقصاً إجمالياً للأيونات الموجبة في الداخل. وهذا يعادل نفس قولنا إنها تولد شحنة سلبية على داخل الغشاء.

وتولد مضخة الصوديوم ـ البوتاسيوم مدروجات تركيزية عالية جداً للصوديوم والبوتاسيوم عبر غشاء العصب المرتاح. والمدروجات المولدة هي كما يلي:

Na^+	(في الخارج)	142	ملي مكافىء/لتر
Na^+	(في الداخل)	14	ملي مكافىء/لتر
K^+	(في الخارج)	4	ملي مكافىء/لتر
K^+	(في الداخل)	140	ملي مكافىء/لتر

أما نسب هذه الأيونات الخاصة من الداخل للخارج فهي كما يلي:

$$Na^+_{inside}/Na^+_{outside} = 0.1$$

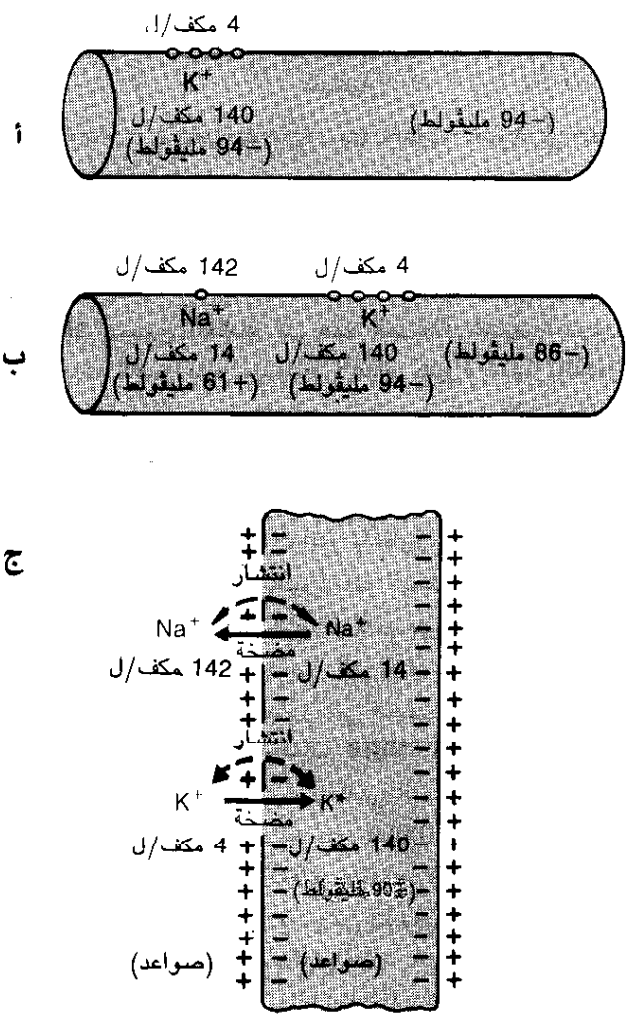
$$K^+_{inside}/K^+_{outside} = 35.0$$

تسرّب البوتاسيوم والصوديوم خلال غشاء العصب. يتبين إلى اليمين من الشكل 5-4 بروتين قناتي channel protein في قناة غشاء الخلية الذي تتمكن أيونات الصوديوم والبوتاسيوم من التسرب عبره. وتسمى هذه القناة التي تتسرب هذه الأيونات من خلالها قناة «تسرب» البوتاسيوم والصوديوم potassium-sodium «leak» channel. وهناك في الواقع العديد من البروتينات المختلفة من هذا النوع والتي لها

خواص تسريبية مختلفة. ولكن التأكيد هنا هو على البوتاسيوم لأن هذه القنوات نفوذة جداً للبوتاسيوم أكثر مما هي نَفوذة للصوديوم بحوالي 100 ضعف. وسنرى لاحقاً أن هذا التباين في النفوذية مهم جداً في توليد جهد الراحة السوي للغشاء.

أصل جهد الراحة السوي للغشاء

يبين الشكل 5-5 العوامل المهمة في توليد جهد الراحة السوي للغشاء وهو −90 مليڤولط. وهذه العوامل هي:



الشكل 5-5. توليد جهود الراحة لأغشية الألياف العصبية في ثلاث حالات منفصلة: (أ) عندما يكون جهد الغشاء مولداً بصورة كاملة من انتشار البوتاسيوم وحده. (ب) عندما يكون جهد الغشاء مولداً من انتشار أيونات الصوديوم والبوتاسيوم كليهما. (ج) عندما يكون جهد الغشاء مولداً من انتشار أيونات الصوديوم والبوتاسيوم زائداً ضخ هذين الأيونين بمضخة الصوديوم ـ البوتاسيوم.

مساهمة جهد انتشار البوتاسيوم. يفترض في الشكل 5-5 أ أن الحركة الوحيدة للأيونات خلال الغشاء هي انتشار أيونات البوتاسيوم كما هو موضح بالقنوات المفتوحة في الغشاء بين البوتاسيوم الموجود على داخله وذلك الموجود على خارجه. وبسبب النسبة العالية بين أيونات البوتاسيوم على داخل الغشاء وبين أيوناته على خارجه (35 إلى 1) يصبح جهد نرنست لهذه النسبة −94 مليڤولط لأن لوغاريتم 35 هو 1.54 وعند ضربه بـ −61 مليڤولط نحصل على −94. ولهذا إذا ما كانت أيونات البوتاسيوم هي العامل الوحيد الذي يولد جهد راحة العصب فيكون هذا الجهد مساوياً −94 مليڤولط، كما هو مبين بالشكل.

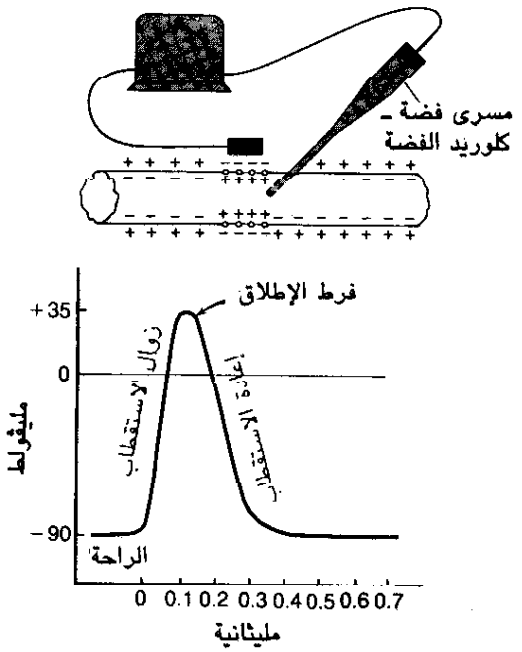
مساهمة انتشار الصوديوم عبر الغشاء العصبي. يبين الشكل 5-5 ب إضافة نفوذية ضئيلة جداً لأيونات الصوديوم عبر الغشاء العصبي والمولّدة عن الانتشار القليل لأيونات الصوديوم خلال قنوات تسرب الصوديوم والبوتاسيوم. وتبلغ نسبة أيونات الصوديوم في داخل الغشاء لخارجه 0.1 وتعطي هذه النسبة جهد نرنست لداخل الغشاء يبلغ +61 مليڤولط. كما يشاهد أيضاً في الشكل 5-5 ب جهد نرنست للبوتاسيوم الذي يبلغ −94 مليڤولط، فكيف يتفاعل هذان الجهدان مع بعضهما وماذا سيكون جهد مجموعهما؟ من الممكن الإجابة عن ذلك باستعمال معادلة غولدمان التي وضعت سابقاً. ولكن يمكننا أن نرى حدساً بأنه إذا كان الغشاء عالي النفوذية للبوتاسيوم ولكنه قليل النفوذية جداً للصوديوم فمن المنطق أن يساهم انتشار البوتاسيوم بجهد الغشاء أكثر كثيراً مما يساهم به انتشار الصوديوم. والمعروف أن نفوذية الغشاء العصبي للبوتاسيوم هي 100 ضعف نفوذيته للصوديوم. وباستعمال هذه القيمة في معادلة غولدمان نحصل على جهد داخل الغشاء يساوي −86 مليڤولط كما هو مبين إلى يمين الشكل 5-5 ب.

مساهمة مضخة الصوديوم ـ البوتاسيوم. وأخيراً نرى في الشكل 5-5 ج مساهمة مضخة الصوديوم ـ البوتاسيوم الإضافية حيث يلاحظ انتشار قليل جداً لثلاثة أيونات صوديوم للخارج لكل واحد من أيوني البوتاسيوم المنتشرَين للداخل. وبما أن عدد أيونات الصوديوم المضخة للخارج يفوق عدد أيونات البوتاسيوم المضخة للداخل، فهذا يسبب فقداً مستمراً للشحنات الموجبة من داخل الغشاء، مما يولد درجة إضافية من السلبية (حوالي −4 مليڤولط إضافية) على

داخل الغشاء أكثر مما يولده الانتشار لوحده. ولهذا وكما هو مبين في الشكل 5-5 ج نجد أن حاصل جهد الغشاء بوجود كل هذه العوامل مجتمعة وعندما تعمل كلها سوية هو −90 مليڤولط.

وباختصار فإن جهود الانتشار وحدها التي تتولد عن انتشار الصوديوم والبوتاسيوم تولد جهد غشاء يقارب −86 مليڤولط. ويتحدد كل ذلك تقريباً بانتشار البوتاسيوم. وتساهم بعد ذلك مضخة الصوديوم - البوتاسيوم بـ −4 مليڤولط لجهد الغشاء وتكون محصلة ذلك جهد راحة للغشاء يبلغ −90 مليڤولط.

ويبلغ جهد راحة الغشاء في الألياف العضلية الهيكلية الكبيرة جهد راحة أغشية الألياف العصبية الكبيرة أي −90 مليڤولط أيضاً. ولكننا غالباً ما نجد أن جهد الغشاء يبلغ في الألياف العصبية الصغيرة وكذلك في الألياف العضلية الصغيرة - مثل ألياف العضلات الملساء - وكذلك في العديد من عصبونات الجهاز العصبي المركزي، حوالي −40 إلى −60 مليڤولط بدلاً من −90 مليڤولط.



الشكل 5-6. جهد فعل نموذجي سجل بالطريقة المبينة في القسم العلوي من الشكل.

جهد فعل العصب

تُنقل الإشارات العصبية بجهود الفعل وهي تغيرات سريعة في جهد الغشاء. ويبدأ كل جهد (كمون) فعل بتغير مفاجيء من جهد الراحة السوي للغشاء إلى جهد غشائي موجب سريع ثم ينتهي بنفس السرعة تقريباً ليعود إلى جهد سلبي. ولكي ينقل الإشارة العصبية يتحرك جهد الفعل على طول الليف العصبي. ويبين القسم العلوي من الشكل 5-6 التغيرات التي تحدث في الغشاء أثناء جهد الفعل مع انتقال الشحنات الموجبة إلى داخل الليف في البداية وعودتها ثانية لخارجه عند النهاية. كما يوضح القسم السفلي من الشكل التغيرات المتتالية التي تحدث في جهد الغشاء في فترة بضعة أجزاء من 10000 من الثانية مبيناً البداية الانفجارية لجهد الفعل والعودة إلى الوضع السوي بنفس السرعة تقريباً.

والمراحل المتعاقبة لجهد الفعل هي التالية.

مرحلة الراحة resting stage. وهي جهد الراحة للغشاء قبل بدء جهد الفعل. ويقال إن الغشاء مستقطب polarized أثناء هذه المرحلة بسبب جهد الغشاء السلبي الكبير جداً الموجود فيه.

مرحلة زوال الاستقطاب depolarization stage. يصبح الغشاء في هذه المرحلة شديد النفوذية لأيونات الصوديوم فيسمح لأعداد كبيرة منها بالتدفق إلى داخل المِحْوار axon. وتفقد حالة الاستقطاب المتمثلة بكمية −90 مليڤولط، مع صعود سريع للجهد نحو الاتجاه الموجب. ويسمى ذلك زوال الاستقطاب depolarization. وفي الواقع يتجاوز جهد فعل الغشاء في الألياف العصبية الكبيرة حد الصفر ويصبح موجباً قليلاً، ولكنه في بعض الألياف الصغيرة وفي الكثير من عصبونات الجهاز العصبي المركزي يصل الجهد إلى حد الصفر فقط ولا يتجاوز إلى الجهد الموجب.

مرحلة عودة الاستقطاب repolarization stage. وبعد أن أصبح الغشاء عالي النفوذية لأيونات الصوديوم لبضعة أجزاء من 10000 من الثانية تبدأ قنوات الصوديوم بالانغلاق وتفتح قنوات البوتاسيوم لأكثر من حالتها الاعتيادية. ومن ثم يعيد الانتشار السريع لأيونات البوتاسيوم للخارج بناء جهد الراحة السلبي السوي للغشاء ويسمى ذلك إعادة استقطاب الغشاء.

ولتوضيح العوامل التي تولد إزالة الاستقطاب وإعادته بتفصيل أكبر لا بد لنا من أن نصف الخواص الخاصة لنوعين من قنوات النقل خلال غشاء الأعصاب هما القناتان الڤولطيتا التبوّب voltage-gated الصوديومية والبوتاسيومية.