

## § 12. Распространение нервного импульса вдоль возбудимого волокна

Если в каком-нибудь участке возбудимой мембраны сформировался потенциал действия, мембрана деполяризована, возбуждение распространяется на другие участки мембраны. Рассмотрим распространение возбуждения на примере передачи нервного импульса по аксону (рис. 3.7).



Рис. 3.7. Локальные токи при распространении нервного импульса по нервному волокну

И в аксоплазме, и в окружающем растворе возникают локальные токи: между участками поверхности мембранны с большим потенциалом (положительно заряженными) и участками с меньшим потенциалом (отрицательно заряженными).

**Локальные токи** образуются и внутри аксона, и на наружной его поверхности. Локальные электрические токи приводят к повышению потенциала внутренней поверхности невозбужденного участка мембранны  $\Phi_{вн}$  к понижению  $\Phi_{нар}$  наружного потенциала невозбужденного участка мембранны, оказавшегося по соседству с возбужденной зоной. Таким образом, отрицательный потенциал покоя  $\Phi_m^p$  уменьшается по абсолютной величине, то есть повышается. В областях, близких к возбужденному участку,  $\Phi_m$  повышается выше порогового значения. Под действием изменения мембранны потенциала открываются натриевые каналы и дальнейшее повышение происходит уже за счет потока ионов натрия через мембрану.

Происходит деполяризация мембранны, развивается потенциал действия. Затем возбуждение передается дальше на покоящиеся участки мембранны.

Может возникнуть вопрос, почему возбуждение распространяется по аксону не в обе стороны от зоны, до которой дошло возбуждение, ведь локальные токи текут в обе стороны от возбужденного участка. Дело в том, что возбуждение может распространяться только в область мембранны, находящуюся в состоянии покоя, то есть в одну сторону от возбужденного участка аксона. В другую сторону нервный импульс не может распространяться, так как области, через которые прошло возбуждение, некоторое время остаются невозбудимыми – рефрактерными.

Повышение мембранныго потенциала – величина деполяризующего потенциала  $V$ , передаваемого от возбужденных участков вдоль мембранны, зависит от расстояния  $x$  (как это следует из электродинамики) по формуле:

$$V(x) = V_0 \cdot e^{-\frac{x}{\lambda}},$$

$V_0$  – повышение мембранныго потенциала в зоне возбуждения,  $x$  – расстояние от возбужденного участка;  $\lambda$  – константа длины нервного волокна, равная расстоянию, на котором деполяризующий потенциал уменьшается в  $e$  раз (рис. 3.8).

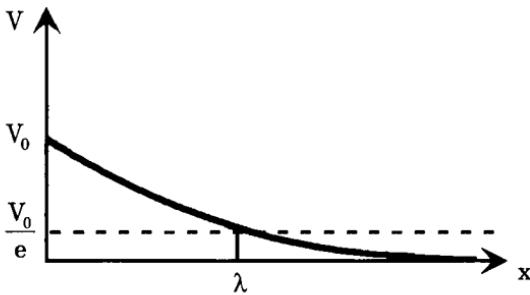


Рис. 3.8. Зависимость деполяризующего потенциала от расстояния

Константа длины нервного волокна

$$\lambda = \sqrt{\frac{r_m \delta a}{2r_i}},$$

где  $r_m$  – удельное электрическое сопротивление оболочки волокна,  $\delta$  – толщина оболочки,  $a$  – радиус нервного волокна,  $r_i$  – удельное электрическое сопротивление цитоплазмы. Чем больше константа длины мембранны, тем больше скорость распространения импульса.

пространения нервного импульса. Величина  $\lambda$  тем больше, чем больше радиус аксона и удельное сопротивление мембраны и чем меньше удельное сопротивление цитоплазмы.

Большую скорость распространения нервного импульса по аксону кальмара обеспечивает их гигантский по сравнению с аксонами позвоночных диаметр. У позвоночных большая скорость передачи возбуждения в нервных волокнах достигает другими способами. Аксоны позвоночных снабжены миелиновой оболочкой, которая увеличивает сопротивление мембраны и ее толщину.

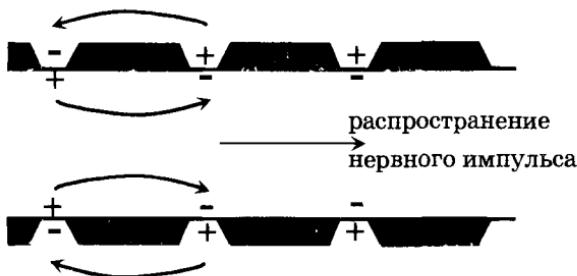


Рис. 3.9. Салтаторное распространение потенциала действия по миелинизированному волокну

Возбуждение по миелинизированному волокну распространяется салтаторно (скачкообразно) от одного перехвата Ранвье (участка, свободного от миелиновой оболочки) до другого. Нервные импульсы проводятся по аксонам в какой-то степени аналогично тому, как передаются электрические сигналы по кабельно-релейной линии. Электрический импульс передается без затухания за счет его усиления на промежуточных релейных станциях, роль которых в аксонах выполняют участки возбудимой мембранны, в которых генерируются потенциалы действия.

### КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ, ЗАДАЧИ, ЗАДАНИЯ

1. Какой транспорт ионов создает мембранные разности потенциалов: пассивный или активный?
2. Что больше: скорость распространения электрического сигнала по проводам морского телеграфа или скорость распространения нервного импульса по мембране аксона? Почему?
3. Объясните биофизический механизм действия яда тетродотоксина и местного анестетика тетраэтиламмония.

4. Как соотносятся проницаемости мембраны аксона кальмара для различных ионов в покое и при возбуждении?

5. Как изменится вид графика потенциала действия, если поменять химический состав внутри аксона и снаружи: аксоплазму заменить на внеклеточную жидкость, а внеклеточную жидкость – на аксоплазму?

6. Чему равна напряженность электрического поля на мембране в состоянии покоя, если концентрация ионов калия внутри клетки 125 ммоль/л, снаружи – 2,5 ммоль/л, а толщина мембранны 8 нм?

(Ответ:  $1,3 \cdot 10^7$  В/м.)

7. Рассчитайте амплитуду потенциала действия, если концентрация калия и натрия внутри клетки возбудимой ткани соответственно: 125 ммоль/л, 1,5 ммоль/л, а снаружи 2,5 ммоль/л и 125 ммоль/л.

(Ответ: 160 мВ.)

### ТИПОВЫЕ ТЕСТЫ ТЕКУЩЕГО КОНТРОЛЯ

1. Мембранным потенциалом  $\Phi_m$  называется:

1.  $\Phi_m = \Phi_{\text{нап}} - \Phi_{\text{вн}}$
2.  $\Phi_m = \Phi_{\text{вн}} - \Phi_{\text{нап}}$
3.  $\Phi_m = \Phi_{\text{вн}} + \Phi_{\text{нап}}$

2. Диаметр кончика внутриклеточного электрода, используемого для измерения мембранныго потенциала:

1. соизмерим с размером клетки
2. много меньше размеров клетки
3. много больше размеров клетки

## ГЛАВА 4. МЕХАНИЗМЫ ГЕНЕРАЦИИ ПОТЕНЦИАЛА ДЕЙСТВИЯ

Экспериментальные данные по генерации биопотенциалов и общие принципы возбудимости биологических мембран, изложенные в главе 3, получили математическое описание, биофизическое обоснование и структурную интерпретацию для ряда важных объектов: возбудимых мембран нервных волокон и мембран клеток сердечной мышцы – кардиомиоцитов.

В данной главе рассмотрены математические модели, раскрывающие механизмы генерации биопотенциалов, а также