

ГЛАВА 6. АВТОВОЛНОВЫЕ ПРОЦЕССЫ В АКТИВНЫХ СРЕДАХ

Автоволновыми процессами называют процессы распространения волн возбуждения в активных средах.

Стимулом к изучению автоволновых процессов явилось открытие в 1959 г. Б.П. Белоусовым автоколебательных процессов при реакции окисления лимонной кислоты броматом с катализатором – ионами церия. Наблюдались периодические переходы церия из трехвалентной в четырехвалентную форму и обратно: $\text{Ce}^{3+} \rightleftharpoons \text{Ce}^{4+}$. Процесс сопровождался периодическими изменениями окраски: от розовой к голубой и обратно. Исследования, проведенные А.М. Жаботинским с сотрудниками в 70-е гг., доказали существование автоколебаний и автоволн не только в различных химических системах, но и в биологических процессах, таких, как гликолиз, фотосинтез и др.

В организме волны возбуждения обеспечивают электромеханическое сопряжение и координацию сокращений мышечных структур, синхронизацию отдельных частей и систем органов, работу двигательного аппарата, осуществляют многие жизненно важные функции.

Нарушение распространения автоволн может приводить к нарушениям функционирования различных органов и систем организма. Такие нарушения могут возникнуть в проводящей и мышечной системах сердца, в нейронных сетях головного мозга, в гладкомышечных структурах сосудов, в сетчатке глаза и других системах. Показано, что нарушение распространения автоволн в сердце может вызывать различные виды аритмий, а образование источников спиральных и концентрических автоволн – фибрилляцию желудочков.

В настоящее время изучению автоволн посвящено большое число экспериментальных работ, а также разработан математический аппарат, описывающий распространение автоволн в самых разных по своей природе активных средах. Автоволновые процессы являются одним из характерных проявлений самоорганизации систем.

В данной главе рассмотрены основные свойства автоволн и некоторые механизмы нарушений распространения автоволн в сердце, приводящих к сердечным патологиям.

§ 19. Автоколебания и автоволны в органах и тканях

Процессы, которые повторяются во времени, называют колебаниями. В биологических объектах наблюдаются колебания

различных видов на всех уровнях их организации. Так, в клетках периодически меняется концентрация ионов, замыкаются и размыкаются мостики в саркомере, совершаются механические колебания в стенках сосудов, ритмически сокращаются легкие и сердце, многие жизненные функции подчиняются биоритмам и так далее.

Различают свободные, вынужденные и автоколебания.

Свободные, то есть колебания, совершающиеся без подвода энергии извне, являются затухающими колебаниями. К ним можно отнести колебания тканей при перкуссии.

Вынужденные колебания совершаются под воздействием внешней, периодически изменяющейся силы. Такие колебания совершаются, например, голосовыми связками под действием воздушного потока.

Многие важные функции организма осуществляются автоко лебательными системами. В этих системах восполнение расходуемой энергии происходит за счет внутреннего источника энергии, содержащегося в самой автоко лебательной системе, а обеспечение необходимой фазы подачи энергии осуществляется при помощи цепей обратной связи. К автоко лебательным системам относится, например, синусовый узел сердца. В нем имеется некоторое небольшое количество клеток – “истинных водителей ритма”. В таких клетках за фазой деполяризации следует фаза самостоятельной медленной деполяризации, приводящая к повышению ϕ_m до порогового уровня и генерации потенциала действия. Потенциалы действия пейсмекерных клеток сердца представлены на рис. 6.1. В таких клетках есть собственный источник энергии – энергия метаболизма клеток, колебательная система состоит из мембранных ионных каналов с регулируемой проводимостью g_i для каждого сорта ионов, а обратная связь осуществляется потенциалзависимой функцией проводимости:

$$g_i = f(\phi_m, t),$$

В пейсмекерных клетках формируется потенциал действия длительностью 200 – 300 мс с частотой около 1 Гц в норме. Многие виды возмущений (механические, электрические, химические и др.) могут передаваться по структурам организма в виде волн.

Волна – это процесс распространения колебаний или отдельных возмущений в пространстве, например, механические, электромагнитные волны.

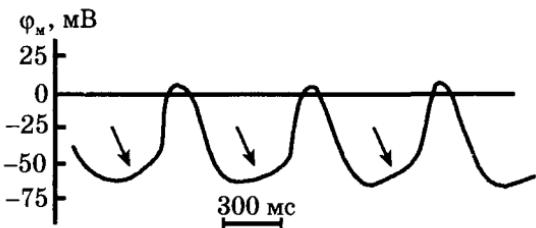


Рис. 6.1. Потенциал действия ведущего пейсмекера
(стрелки – фазы медленной деполяризации)

Основным механизмом передачи потенциалов действия в живом организме является распространение волн возбуждения. Так например, автоколебания Φ_m , возникающие в пейсмекере, распространяются по нервным волокнам и мышечным структурам сердца (см. рис. 5.1). Волны возбуждения могут также распространяться по клеткам скелетной мускулатуры, мочевого пузыря, кровеносных сосудов и другим структурам.

Процесс распространения волн возбуждения в тканях организма имеет ряд существенных особенностей по сравнению с механическими и электромагнитными волнами.

Во-первых, эти волны распространяются по активным средам. Активная среда (АС) – это среда, состоящая из большого числа отдельных элементов (например, клеток), каждый из которых является автономным источником энергии. Элементы активной среды имеют контакт между собой и могут передавать импульс возбуждения от одной клетки к другой.

Примером активной среды в организме являются нервные волокна и нейронные сети, мышечные структуры сердца, гладкомышечные волокна сосудов, желудка, а также другие ткани. В таких средах распространяются волны возбуждения, называемые автоволнами. Автоволны – это самоподдерживающиеся волны возбуждения в активной среде, сохраняющие свои характеристики постоянными за счет распределенных в среде источников энергии. Характеристики волны – период, длина волны, скорость распространения, амплитуда и форма – в установившемся в режиме зависят только от локальных свойств активной среды и не зависят от начальных условий.

Механические и электромагнитные волны в неактивной среде переносят энергию от источника возмущения. Интенсивность волны при этом уменьшается по мере удаления от источника возмущения, то есть волна затухает.

Электрические импульсы возбуждения – потенциалы действия распространяются по нервным и мышечным волокнам без затухания, так как в каждой точке возбудимой активной среды, до которой дошло возбуждение, заново генерируется потенциал действия. Мышечные и нервные волокна являются средами с распределенными источниками энергии метаболизма клеток.

Считается, что при распространении волны в активных средах не происходит переноса энергии. Энергия не переносится, а освобождается, когда до участка АС доходит возбуждение. Можно провести аналогию с пожаром в степи. Пламя распространяется по области с распределенными запасами энергии (по сухой траве). Каждый последующий элемент (сухая травинка) зажигается от предыдущего. И таким образом распространяется фронт волны возбуждения (пламя) по активной среде (степи). В реальной системе некоторая часть ΔE собственной энергии элемента расходуется на возбуждение последующего элемента, который в свою очередь выделяет собственную энергию E . При этом в активных средах будет выполняться неравенство: $\Delta E << E$.

Для описания процесса распространения нервного импульса по аксону представим полный ток через мембрану I_m :

$$I_m = \frac{1}{r_i} \cdot \frac{\partial^2 \phi_m}{\partial x^2}, \quad (6.1)$$

где r_i – сопротивление аксоноплазмы на единицу длины. Тогда с учетом (3.6) зависимость $\phi_m(x, t)$ описывается уравнением

$$\frac{1}{r_i} \cdot \frac{\partial^2 \phi_m}{\partial x^2} = I_K + I_{Na} + I_{yt} + C \frac{\partial \phi_m}{\partial t}, \quad (6.2)$$

где C – емкость мембранных протонов, приходящаяся на единицу длины волокна, I_i – ионные токи через мембрану. Воспользовавшись уравнением Ходжкина–Хаксли, получаем для аксона:

$$\frac{1}{r_i} \cdot \frac{\partial^2 \phi_m}{\partial x^2} = C \frac{\partial \phi_m}{\partial t} + g_{Na} (\phi_m - \phi_{Na}^p) + g_K (\phi_m - \phi_{Na}^p) + I_{yt}. \quad (6.3)$$

Уравнения, описывающие распространение волны возбуждения по структурам сократительного миокарда, существенно усложняются тем, что в кардиомиоцитах потенциал действия формируется дополнительно медленными входящими токами (см. § 15) сложными процессами сопряжений токов в нем.