

Распространение потенциала действия по нервному волокну

Качественная картина распространения потенциала действия по нерву хорошо известна из курса физиологии (рис 1).

1 - Возбуждение нерва в каком-то участке ($x = 0$ на рис. 64) приводит к деполяризации нервной мембраны: внутриклеточный потенциал увеличивается по сравнению с потенциалом покоя на некоторую величину V (при $x = 0$ примем $V = V_0$).

2 - Под действием разности потенциалов между участком в области возбуждения и соседним невозбужденным участком (с координатой x) в аксоплазме начинает протекать ток i_a .

3 - Это в свою очередь приводит к снижению потенциала на мембране на величину V , которая зависит от x .

4 - Если деполяризация V в данной точке x окажется значительной ($V > V_t$ порога возбуждения), произойдет возбуждение мембраны в этом месте и т. д.

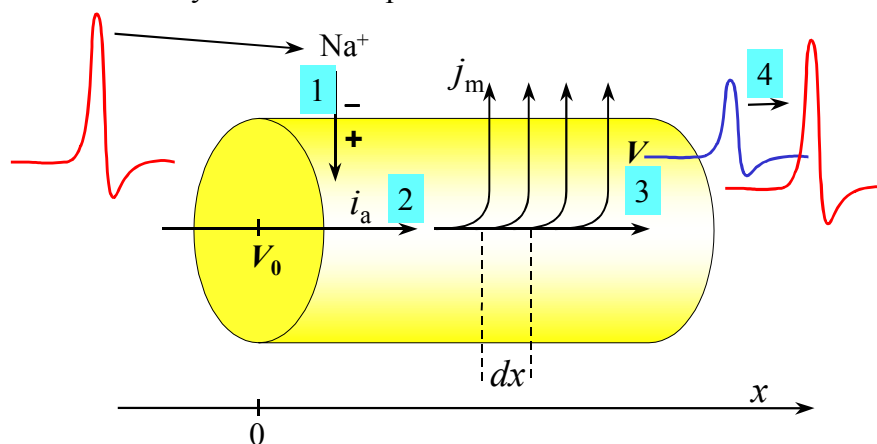


Рисунок 1. Распространение потенциала действия по аксону кальмара

Процесс возбуждения (а именно возникновение ионных токов через мембрану) математически описывается уравнениями Ходжкина и Хаксли. Распространение потенциала по нервному волокну описывается так называемым **телеграфным уравнением**, вывод которого мы сейчас рассмотрим.

Предварительно заметим, что в эксперименте изменение потенциала V во времени и по ходу нервного волокна можно изучать, не вызвав возбуждения волокна. Для этого есть два способа. Во-первых, можно подавать на мембрану в точке $x = 0$ подпороговый, т. е. небольшой по величине деполяризующий потенциал V_0 ($0 < V_0 < V_t$). Во-вторых, можно подавать отрицательный, гиперполяризующий потенциал ($V < 0$). В обоих случаях с помощью микроэлектродов измеряют изменение во времени потенциала V (это будет так называемый *электротонический потенциал*) в какой-то точке x .

Постановка задачи

Очевидно, что V будет функцией как расстояния x от места подачи потенциала V_0 , так и времени t с момента включения этого потенциала. Требуется найти теоретическое уравнение, описывающее зависимость $V(x, t)$. Мы выведем уравнение в неявной форме.

Этап 1. Зависимость потенциала от времени в заданном месте.

Начнем с того, что изменения потенциала на мембране означают изменения тока через мембрану, поскольку в отсутствие возбуждения сопротивление мембраны есть величина постоянная. Обозначим плотность тока J_m . (см рис. 2).

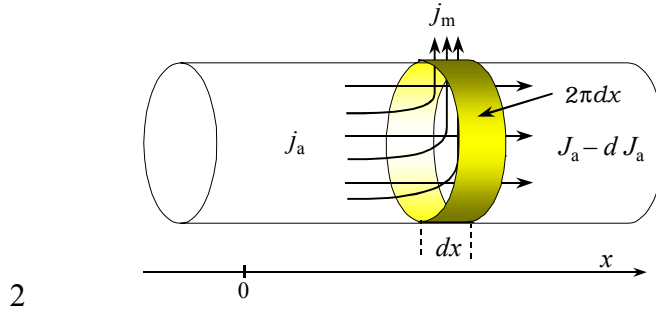


Рисунок 2. Ионный ток через мембрану аксона

В свою очередь, ток обусловлен как переносом ионов, т.е. омической составляющей J_R , так и созданием (или исчезновением) двойного слоя зарядов на мембране, т.е. ее емкостными свойствами. Обозначим емкостную составляющую тока через J_C . В каждый момент времени плотность тока через мембрану равна:

$$J_m = J_R + J_C \quad (1)$$

Теперь надо выразить J_R и J_C через сопротивление мембраны и разность потенциалов на мембране. Из закона Ома находим:

$$J_R \times 2\pi dx = \frac{V}{R}, \text{ причем } R = \rho_m \frac{l}{2\pi dx}, \text{ откуда } J_R = \frac{V}{\rho_m l} \quad (2)$$

Где ρ_m (Ом · м) – удельное сопротивление вещества мембраны, l – толщина мембраны, r – радиус аксона, $2\pi dx$ – площадь мембраны аксона протяженностью dx .

Из уравнения конденсатора находим

$$j_m = \frac{C_m \partial V}{\partial t}, \quad (3)$$

где C_m (Ф · м⁻²) — емкость единицы площади мембраны, а $\partial V / \partial t$ — производная потенциала по времени. Поскольку V зависит также и от x , то $\partial V / \partial t$ берется при некотором постоянном x и называется **частной производной** V по t . Общая плотность тока через мембрану равна сумме омической и емкостной составляющей, т.е.

$$j_m = j_R + j_C = \frac{V}{\rho_m l} + C_m \frac{\partial V}{\partial t}. \quad (4)$$

Этап 2. Зависимость потенциала от координаты в данный момент времени.

Прежде всего, надо задаться вопросом, а почему потенциал зависит от координаты. Чтобы это понять, снова обратимся к [рисунку 2](#). Можно видеть, что сила тока в аксоплазме убывает с ростом x по той причине, что часть тока, ответвляясь, проходит через мембрану. Поскольку движущиеся электрические заряды не могут исчезнуть или появиться ни из чего, убыль силы тока — $d_x i_a$ (нижний индекс x обозначает частный дифференциал) на участке аксоплазмы протяженностью dx равна силе тока $j_m \times 2\pi r dx$, выходящего через мембрану на этом участке, где $2\pi r dx$ – площадь участка мембраны.

$$\text{Итак} - d_x i_a = j_m \times 2\pi r dx, \quad (5)$$

$$\text{Откуда } j_m = -\frac{1}{2\pi r} \frac{d_x i_a}{dx}$$

Или, что то же самое,
$$j_m = -\frac{1}{2\pi r} \frac{\partial i_a}{\partial x}. \quad (6)$$

Всё хорошо, но величина тока по аксоплазме i_a нам неизвестна, и лучше всего попробовать ее выразить через разность потенциалов. Сила тока в аксоплазме i_a , сопротивление аксоплазмы dR_a на участке dx и падение напряжения на этом участке — $d_x V$ связаны законом Ома:

$$-d_x V = i_a dR_a, \quad (7)$$

Откуда $-d_x V = i_a dR_a$

Выразим dR_a через удельное сопротивление аксоплазмы ρ_a (Ом·м), длину dx и площадь проводника πr^2 :

$$dR_a = \rho_a \frac{dx}{\pi r^2}. \quad (8)$$

Подставим это выражение в уравнение (7) и получим выражение для i_a

$$i_a = -\frac{\pi r^2}{\rho_a} \cdot \frac{d_x V}{dx}, \text{ или } i_a = -\frac{\pi r^2}{\rho_a} \cdot \frac{\partial V}{\partial x}. \quad (9)$$

Величина $\partial V/\partial x$ называется частной производной V по x ; она характеризует зависимость потенциала от координаты в данный момент времени.

Теперь это выражение для тока в аксоплазме подставим в уравнение (7), чтобы избавиться там от i_a

Получаем
$$j_m = \frac{r}{2\rho_a} \cdot \frac{\partial^2 V}{\partial x^2} \quad (10)$$

Телеграфное уравнение

Итак мы нашли зависимость ионного тока через мембрану от времени в данном месте волокна (уравнение 4) и зависимость тока через мембрану от координаты (расстояния от начала отсчета) – уравнение (10). Избавимся от величины мембранного тока, приравняв правые части уравнений 4 и 10. Получаем:

$$\frac{V}{\rho_m l} + C_m \frac{\partial V}{\partial t} = \frac{r}{2\rho_a} \cdot \frac{\partial^2 V}{\partial x^2} \quad (11)$$

Окончательной выражение

$$\frac{r}{2\rho_a} \cdot \frac{\partial^2 V}{\partial x^2} - C_m \frac{\partial V}{\partial t} - \frac{V}{\rho_m l} = 0 \quad (12)$$

называют "телеграфным уравнением". Из этого уравнения видно, что потенциал V в точке X зависит как от времени t , так и от координаты X .

Снижение потенциала с расстоянием

Телеграфное уравнение позволяет рассчитать, в частности, как изменяется потенциал по ходу волокна после установления стационарного режима, т. е. при $t \rightarrow \infty$ и $dV/dt = 0$ в каждой точке x . В этих условиях уравнение 12 упрощается:

$$\frac{r}{2\rho_a} \cdot \frac{\partial^2 V}{\partial x^2} = \frac{V}{\rho_m l}, \text{ откуда } \frac{\partial^2 V}{\partial x^2} = V \frac{2\rho_a}{r\rho_m l} \quad (12)$$

Объединим постоянные величины в правой части уравнения 12, сделав такую подстановку:

$$\lambda = \sqrt{\frac{r l \rho_m}{2\rho_a}}. \quad (13)$$

Уравнения (12) становится совсем простым:

$$\frac{\partial^2 V}{\partial x^2} = \frac{1}{\lambda^2} V \quad (14)$$

Решение уравнения (14) дает выражение:

$$V(x) = V_0 e^{-x/\lambda}. \quad (15)$$

Ясно, что $V = V_0$ при $x = 0$. Величина λ называется **константой длины** нервного волокна.

Скорость распространения потенциала действия по нервному волокну при прочих равных условиях будет зависеть от того, как быстро потенциал, равный V_0 в точке $x = 0$, будет снижаться по мере удаления от этой точки (т. е. с ростом x). Мерой «иррадиации потенциала» как раз и может служить величина λ . Заметим, что при $x = \lambda$ $V = V_0/e$. Иначе говоря, λ равна расстоянию, на котором потенциал V уменьшается в e (2,718) раз по сравнению с V_0 . Из [уравнения 13](#) видно, что λ увеличивается с увеличением размеров аксона r , толщины мембраны l и удельного сопротивления вещества мембраны ρ_m , но уменьшается с ростом ρ_a .

Живые существа жизненно заинтересованы в высокой скорости проведения нервного импульса по нерву, а значит, в высоких величинах λ . Повлиять на ρ_a трудно, так как оно зависит от электролитного состава протоплазмы, который примерно одинаков у всех видов животных. Головоногие моллюски пошли по пути увеличения радиуса нервного волокна r , создав гигантские аксоны. Позвоночные «изобрели» миелиновое волокно. Миелин содержит много холестерина и мало белка; его удельное сопротивление выше удельного сопротивления других биологических мембран. Кроме того, толщина миелиновой оболочки l в сотни раз превышает толщину обычной клеточной мембраны. Это обеспечивает высокие значения λ в миелиновых нервных волокнах и скачкообразное (скачкообразное) распространение потенциала по ним от одного перехвата Ранвье к другому. Нарушение миелиновых оболочек при «миелиновых болезнях» приводит к нарушениям распространения нервного возбуждения по нервам и тяжелым расстройствам в функционировании нервной системы животных и человека.