

Потенциал действия

При возбуждении нервных клеток, клеток мышцы и даже клеток водорослей между внутриклеточной средой и окружающим раствором возникает изменение мембранного потенциала, напоминающее затухающее колебание и называемое *потенциалом действия* (рис. 1).

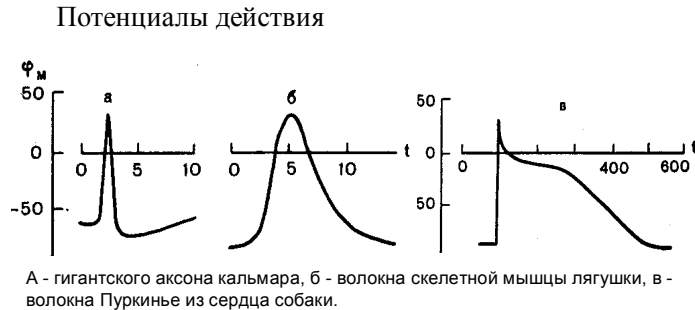


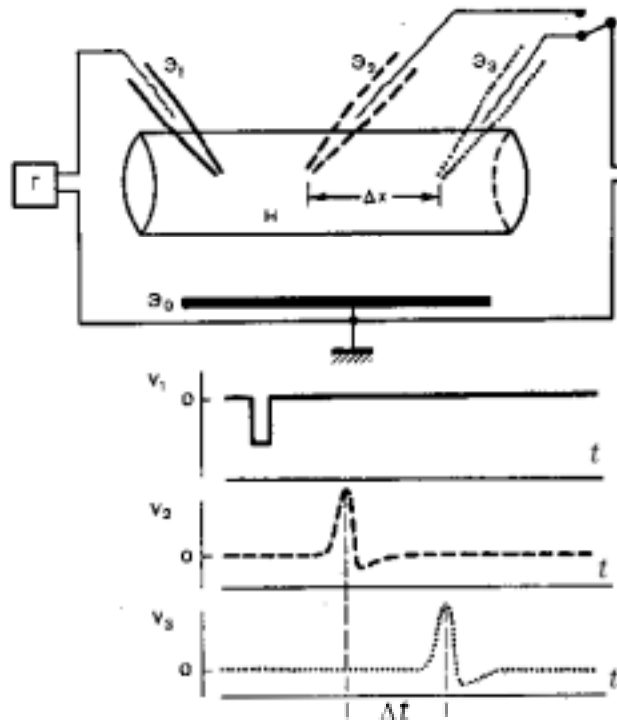
Рисунок 1. Потенциалы действия различных возбудимых клеток

В миелинизированных нервных волокнах потенциал действия возникает («генерируется») в перехватах Ранвье, а затем передается от одного перехвата к другому чисто электрическим путем (по тому же механизму, что и передача телеграфных сообщений по электрическому кабелю). В безмиелиновых нервных волокнах каждый участок волокна, воспринимая электрический сигнал от соседних участков нерва,

генерирует потенциал действия, который затем распространяется дальше (рис. 2).

Отведение потенциала действия от аксона кальмара

Н - нервное волокно; Э - микроэлектрод для возбуждения волокна; Г - генератор П-образных деполяризующих импульсов; Э₂, Э₃ - микроэлектроды для измерения потенциала действия; У - усилитель; О - осциллограф; V₁ - деполяризующий потенциал; V₂, V₃ - потенциалы действия, измеренные электродами Э₂ и Э₃; dx/dt - скорость распространения потенциала действия.



Мы рассмотрим сначала механизм *возникновения* потенциала действия в определенном участке нервного волокна, а затем — *распространение* потенциала вдоль нерва.

В 1902 г. Овертон, а затем в 1912 г. Бернштейн предположили, что в основе появления потенциала действия лежит кратковременное повышение ионной проницаемости мембран возбудимых клеток. В 1939 г. Колу и Куртису удалось измерить изменение сопротивления (импеданса) мембраны гигантского аксона кальмара во время распространения по нему потенциала действия. Оказалось, что в этот момент электропроводность мембраны резко

возрастает и ход кривой ее изменения во времени в первом приближении повторяет форму потенциала действия.

Естественен вопрос, для каких именно ионов происходит увеличение проницаемости мембраны при возбуждении. Обратимся к табл. 5. Из приведенных в ней данных видно, что как равновесный потенциал для калия, так и равновесный потенциал для хлора лежат в области отрицательных величин. Поэтому увеличение проницаемости для одного из этих ионов никак не может объяснить появление положительного потенциала внутри клетки в максимуме потенциала действия. И лишь равновесный потенциал натрия во всех клетках имеет положительное значение. Таким образом, объяснить потенциал действия можно только резким возрастанием P_{Na} . Возвращение потенциала к отрицательным значениям означает снижение P_{Na} и одновременное увеличение P_K . Все данные, накопленные в настоящее время, подтверждают такую трактовку.

Ионные токи через мембрану

Прямые опыты, показывающие увеличение проницаемости мембран аксона для Na^+ и K^+ при возникновении потенциала действия, были проведены в 1951 г. Кейнесом и Льюисом, которые показали, что при возбуждении аксона происходит перенос радиоактивных ионов ^{42}K и ^{24}Na через мембрану. Измеряя радиоактивность после многократного прохождения спайка, эти авторы подсчитали, что в момент возникновения одного импульса через каждый квадратный микрон поверхности волокна проходит около 20000 ионов Na^+ и столько же ионов K^+ . Однако в этих опытах невозможно было проследить за изменением проницаемости мембран в ходе развития потенциала действия, так как последний протекает очень быстро (за 1–2 мс), а количество ионов, прошедших через мембрану за один импульс, слишком мало для аналитического определения. Непосредственно измерить кинетику изменения проницаемости мембран для ионов в мембранах при возбуждении удалось в 1949–1952 гг. Ходжкину, Хаксли и Катцу на гигантском аксоне кальмара. В этих опытах измеряли ионные токи через мембрану, на которую подавалась определенная разность потенциалов ϕ_m . Зная плотность тока j ($A \cdot m^{-2}$), обусловленного переносом через мембрану данного иона, можно найти величину потока Φ ($моль \cdot м^{-2} \cdot с^{-1}$) этого иона через мембрану: $\Phi = j/F$, где F — число Фарадея, а затем рассчитать коэффициент проницаемости P , используя уравнения типа 6.11 (за положительное принимаем направление потока из клетки)

$$P = \frac{\Phi(1 - e^{\psi})}{\psi(c_0 - c_i e^{\psi})}. \quad (8.24)$$

Для некоторых мембран, в том числе и для мембраны аксона кальмара, справедливо более простое выражение:

$$P = \frac{\Phi}{(\psi - \psi_0)}, \quad (8.25)$$

где ψ_0 — равновесный нернстовский потенциал для данного иона (см. уравнение 1.9). Уравнение (8.25) может быть выведено из (8.24) для случая малых потенциалов на мембране, когда $1 - e^{\psi} \cong \psi$, либо получено непосредственно из уравнения Нернста–Планка (1.23).

Простая на первый взгляд задача: измерение плотности тока j через мембрану при определенном потенциале — практически трудно осуществима из-за того, что при возбуждении сопротивление мембраны быстро изменяется, а это приводит к перераспределению разности потенциалов между элементами электрической цепи, включающей в себя саму мембрану, источник потенциала и измерительный прибор. В итоге напряжение на мембране ϕ_m оказывается переменной величиной, несмотря на постоянство ЭДС источника. Чтобы поддерживать напряжение на мембране постоянным, независимо от изменений проницаемости мембраны и ионных токов, приходится использовать довольно сложные электронные устройства (приборы для фиксации потенциала).

Изменение проницаемости мембраны для ионов Na^+ , K^+ (а во многих случаях и Ca^{2+}) начинается с того момента, когда потенциал φ_m на мембране становится по абсолютной величине ниже потенциала покоя φ_r т. е. если мембрану *деполяризовали*, причем потенциал деполяризации $V = \varphi_m - \varphi_r$ превышает некоторый *пороговый потенциал* V_e . Пример кривых, полученных в классических исследованиях Ходжкина и Хаксли, приведен на [рис. 60](#). Кривая 1 представляет собой изменение тока через мембрану аксона, помещенного в раствор Рингера после того, как потенциал на мембране был скачком изменен на +56 мВ по сравнению с исходным потенциалом покоя. Видно, что после такой деполяризации мембраны ток сначала направлен внутрь волокна (кривая идет вниз), причем этот ранний входящий ток усиливается во времени, а затем сменяется выходящим током (кривая 1 идет вверх). Ранний входящий ток обусловлен ионами натрия. Он исчезает, если в растворе, омывающем аксон, заменить весь NaCl на эквивалентное количество холин-хлорида (кривая 2). В этом случае сохраняется только выходящий ток, который развивается со временем и обусловлен выходом K^+ из клетки. Разница между кривыми 1 и 2, очевидно, обусловлена ионным током натрия через мембрану (кривая 3).

Поскольку в течение всего опыта потенциал оставался постоянным, ясно, что все три кривые отражают изменение проницаемости мембраны нервного волокна во времени. Ходжкин с сотр. объяснили наблюдаемый ход кривой 3 тем, что после деполяризации мембраны постепенно открываются *каналы* (поры) в мембране для ионов натрия, а затем они еще более медленно инактивируются. Эти представления можно проиллюстрировать схемой (рис. 61).

В покоящемся нервном волокне (*а*) натриевые каналы закрыты «воротами» *m* (назовем их *активационными*). Деполяризация мембраны приводит к открыванию этих ворот и усилению ионного тока (*б*). Однако затем начинают закрываться *инактивационные* ворота *h* (*в*). Возвращение мембранного потенциала покоя ($V = 0$) сопровождается закрыванием «ворот» *m*, но мембрана остается невосприимчивой к следующей деполяризации (возбуждению), так как ворота *h* еще некоторое время остаются закрытыми (*рефракторный период*).

Ионные токи через мембрану

Прямые опыты, показывающие увеличение проницаемости мембран аксона для Na^+ и K^+ при возникновении потенциала действия, были проведены в 1951 г. Кейнесом и Льюисом, которые показали, что при возбуждении аксона происходит перенос радиоактивных ионов ^{42}K и ^{24}Na через мембрану. Измеряя радиоактивность после многократного прохождения спайка, эти авторы подсчитали, что в момент возникновения одного импульса через каждый квадратный микрон поверхности волокна проходит около 20000 ионов Na^+ и столько же ионов K^+ . Однако в этих опытах невозможно было проследить за изменением проницаемости мембран в ходе развития потенциала действия, так как последний протекает очень быстро (за 1–2 мс), а количество ионов, прошедших через мембрану за один импульс, слишком мало для аналитического определения. Непосредственно измерить кинетику изменения проницаемости мембран для ионов в мембранах при возбуждении удалось в 1949–1952 гг. Ходжкину, Хаксли и Катцу на гигантском аксоне кальмара. В этих опытах измеряли ионные токи через мембрану, на которую подавалась определенная разность потенциалов φ_m . Зная плотность тока j ($\text{A} \cdot \text{m}^{-2}$), обусловленного переносом через мембрану данного иона, можно найти величину потока Φ ($\text{моль} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) этого иона через мембрану: $\Phi = j/F$, где F — число Фарадея, а затем рассчитать коэффициент проницаемости P , используя уравнения типа 6.11 (за положительное принимаем направление потока из клетки)

$$P = \frac{\Phi(1 - e^{\psi})}{\psi(c_0 - c_i e^{\psi})}. \quad (8.24)$$

Для некоторых мембран, в том числе и для мембраны аксона кальмара, справедливо более простое выражение:

$$P = \frac{\Phi}{(\psi - \psi_0)}, \quad (8.25)$$

где ψ_0 — равновесный нернстовский потенциал для данного иона (см. уравнение 1.9). Уравнение (8.25) может быть выведено из (8.24) для случая малых потенциалов на мембране, когда $1 - e^\psi \cong \psi$, либо получено непосредственно из уравнения Нернста–Планка (1.23).

Простая на первый взгляд задача: измерение плотности тока j через мембрану при определенном потенциале — практически трудно осуществима из-за того, что при возбуждении сопротивление мембраны быстро изменяется, а это приводит к перераспределению разности потенциалов между элементами электрической цепи, включающей в себя саму мембрану, источник потенциала и измерительный прибор. В итоге напряжение на мембране ϕ_m оказывается переменной величиной, несмотря на постоянство ЭДС источника. Чтобы поддерживать напряжение на мембране постоянным, независимо от изменений проницаемости мембраны и ионных токов, приходится использовать довольно сложные электронные устройства (приборы для фиксации потенциала).

Изменение проницаемости мембраны для ионов Na^+ , K^+ (а во многих случаях и Ca^{2+}) начинается с того момента, когда потенциал ϕ_m на мембране становится по абсолютной величине ниже потенциала покоя ϕ_r т. е. если мембрану *деполяризовали*, причем потенциал деполяризации $V = \phi_m - \phi_r$ превышает некоторый *пороговый потенциал* V_e . Пример кривых, полученных в классических исследованиях Ходжкина и Хаксли, приведен на [рис. 60](#). Кривая 1 представляет собой изменение тока через мембрану аксона, помещенного в раствор Рингера после того, как потенциал на мембране был скачком изменен на +56 мВ по сравнению с исходным потенциалом покоя. Видно, что после такой деполяризации мембраны ток сначала направлен внутрь волокна (кривая идет вниз), причем этот ранний входящий ток усиливается во времени, а затем сменяется выходящим током (кривая 1 идет вверх). Ранний входящий ток обусловлен ионами натрия. Он исчезает, если в растворе, омывающем аксон, заменить весь NaCl на эквивалентное количество холин-хлорида (кривая 2). В этом случае сохраняется только выходящий ток, который развивается со временем и обусловлен выходом K^+ из клетки. Разница между кривыми 1 и 2, очевидно, обусловлена ионным током натрия через мембрану (кривая 3).

Поскольку в течение всего опыта потенциал оставался постоянным, ясно, что все три кривые отражают изменение проницаемости мембраны нервного волокна во времени. Ходжкин с сотр. объяснили наблюдаемый ход кривой 3 тем, что после деполяризации мембраны постепенно открываются *каналы* (поры) в мембране для ионов натрия, а затем они еще более медленно инактивируются. Эти представления можно проиллюстрировать схемой ([рис. 61](#)).

В покоящемся нервном волокне (*а*) натриевые каналы закрыты «воротами» m (назовем их *активационными*). Деполяризация мембраны приводит к открыванию этих ворот и усилению ионного тока (*б*). Однако затем начинают закрываться *инактивационные* ворота h (*в*). Возвращение мембранного потенциала покоя ($V = 0$) сопровождается закрыванием «ворот» m , но мембрана остается невосприимчивой к следующей деполяризации (возбуждению), так как ворота h еще некоторое время остаются закрытыми (*рефракторный период*).

8.8. Селективность ионных каналов

При замене NaCl в растворе, окружающем нервные волокна, на LiCl или хлориды аммония, гидроксиламмония и некоторых других катионов, форма кривой входящего тока (кривая 3 на [рис. 60](#)) не изменяется, изменяется величина этого тока. Это говорит о том, что натриевые каналы открываются по-прежнему, но вместо Na^+ через них снаружи внутрь проходит теперь другой катион: Li^+ или NH_4^+ ; чем выше проницаемость каждого натриевого канала для данного катиона, тем больше будет ток через этот канал. Например, для Li^+ , Na^+ , K^+ , Rb^+ и Cs^+ относительная проницаемость натриевых каналов в мембранах аксонов моллюсков характеризуется рядом: $P_{Li} : P_{Na} : P_K : P_{Rb} : P_{Cs} = 110 : 100 : 8 : 2,5 : 1,7$. В мембранах

перехвата Ранвье нервных волокон этот ряд выглядит так: $P_{Li} : P_{Na} : P_K = 94 : 100 : 9$. Мы видим, что натриевые каналы в 11–12 раз лучше пропускают Na^+ , чем K^+ . В то же время ряд проницаемостей для K^+ -каналов показывает их калиевую селективность: $P_{Li} : P_{Na} : P_K : P_{RB} : P_{CS} = 1,8 : 1 : 100 : 91 : 8$.

Причину селективности каналов нужно искать в особенностях их строения. Натриевые каналы, по всей видимости, представляют собой белковые образования. УФ-облучение инактивирует натриевые каналы, причем максимум в спектре действия инактивации лежит при 280 нм, т. е. соответствует максимуму в спектре поглощения белков. Протеолитические ферменты, такие как проназа, папаин и фицин, гидролизуют тот участок натриевого канала, который ответственен за его инактивацию. По-видимому, белковую природу имеют и калиевые каналы.

Рассмотрим строение этих каналов на примере натриевого канала.

Согласно современным представлениям, каждый канал состоит по крайней мере из трех участков, различающихся по ширине просвета: наружного устья, селективного фильтра и внутреннего устья (см. рис. 61); кроме того, имеются устройства, обеспечивающие открывание и перекрывание канала (*m*- и *h*-«ворота» на рис. 61). Селективность канала обеспечивается стерическим соответствием наиболее узкой части канала и гидратированного иона, а также силой электростатического взаимодействия иона с заряженными группами в области селективного фильтра.

В устье канала могут заходить молекулы некоторых веществ, которые перекрывают просвет и тем самым ингибируют работу канала. К таким соединениям относится, например, паралитический яд тетродотоксин, который содержится во внутренних органах рыбы-шар (*Spheroides*) и блокирует Na^+ -каналы. Место, куда входит тетродотоксин, расположено на стороне натриевого канала, обращенной наружу, изнутри нервного волокна этот яд не действует.

Как уже говорилось, открывание, закрывание и инактивирование каналов регулируется потенциалом на мембране. Очевидно, изменение потенциала приводит в движение какие-то заряженные участки («ворота») в канале, и это движение открывает или закрывает канал. Движение заряженных частиц должно сопровождаться слабым током, который предшествует основному току, вызванному движением ионов Na^+ или K^+ через канал. Такие очень кратковременные и слабые «воротные токи» сейчас обнаружены.

Электрический потенциал, действующий на «ворота», складывается из трансмембранного потенциала и локальных потенциалов, создаваемых заряженными группами вблизи «ворот». В число таких заряженных групп входят, по всей видимости, ионы Ca^{2+} , адсорбированные вблизи входа в натриевый канал.

Многие соединения, действующие на нервную систему, влияют именно на работу ионных каналов. Так, например, молекулы местных анестетиков, проникая в область натриевого канала путем диффузии через водную фазу или липидный слой, связываются с рецепторной группой, расположенной в глубине внутреннего устья, и перекрывают просвет канала. Нервное волокно, в котором заблокированы натриевые каналы, естественно, теряет возбудимость. Изучение молекулярной структуры ионных каналов в возбудимых мембранах имеет большое значение для целенаправленного создания новых нейротропных препаратов.

Математическое описание кинетики ионных токов

Создание математической модели, т. е. уравнений, которые описывают наблюдаемые в опыте количественные закономерности может быть основано на логических рассуждениях (дедуктивный метод) или же непосредственно на данных эксперимента (индуктивный метод). Уравнение Гольдмана, описывающее мембранный потенциал (8.18), было выведено дедуктивным методом после интегрирования электродиффузионного уравнения Нернста–Планка (1.23). Уравнения, описывающие изменение во времени ионных токов и зависимость этого процесса от потенциала деполяризации, были предложены Ходжкиным и Хаксли на

основании анализа экспериментальных данных, в частности кривых типа 2 и 3 на рис. 60, измеренных при разных V . Эти уравнения выведены, таким образом, индуктивным методом.

Рассмотрим логику их вывода, несколько изменив используемую терминологию, но сохранив основные математические обозначения.

Процесс *открывания* канала можно рассматривать как некоторое событие, которое следует за процессом *активации* канала; возможные механизмы активации и открывания являются предметом интенсивных исследований и оживленных дискуссий, но мы на них останавливаться пока не будем. Каков бы ни был механизм активации канала при деполяризации мембраны, его можно рассматривать как вероятностный процесс, описываемый уравнением кинетики первого порядка:

Неактивный канал $\xrightarrow{\alpha_m}$ Активированный канал;

Неактивный канал $\xleftarrow{\beta_m}$ Активированный канал;

$$\frac{dc}{dt} = \hat{\alpha}_m (c_0 - c) - \hat{\beta}_m c, \quad (8.26)$$

где $c_0 - c$ и c — число неактивных и активированных каналов соответственно, а c_0 — общее число каналов; α_m и β_m — константы скоростей прямого и обратного процессов активации. Обозначим долю активных каналов через $m = c/c_0$. Очевидно, что доля неактивных каналов равна $1 - m$. Разделив уравнение (8.26) на c_0 и подставив m , получим:

$$\frac{dm}{dt} = \alpha_m (1 - m) - \beta_m m, \quad (8.27)$$

После разделения переменных и интегрирования находим:

$$m = \frac{\alpha_m}{\alpha_m + \beta_m} (1 - \exp[-(\alpha_m + \beta_m)t]), \quad (8.28)$$

где $m = 0$ при $t = 0$.

При $t \rightarrow \infty$, $\exp[-(\alpha_m + \beta_m)t] \rightarrow 0$,

откуда

$$m_\infty = \frac{\alpha_m}{\alpha_m + \beta_m}. \quad (8.29)$$

Величина $(\alpha_m + \beta_m) = 1/\tau$, где τ — постоянная времени установления равновесия. Теперь уравнение (8.28) приобретает простой вид:

$$m = m_\infty (1 - e^{-t/\tau}). \quad (8.30)$$

График функции $m(t)$, описываемой таким уравнением, представляет собой кривую без перегибов и отличается по форме от кривой изменения во времени натриевого тока (см. рис. 60, участок a на кривой 3). Наилучшее соответствие теории и эксперимента получится,

если предположить, что $j_{Na} = \overline{j_{Na}} \cdot m^3$, где j_{Na} — плотность натриевого тока, если

активирована часть каналов (m), а $\overline{j_{Na}}$ — плотность тока, если активированы все каналы.

Аналогичное уравнение может быть записано для удельной проводимости:

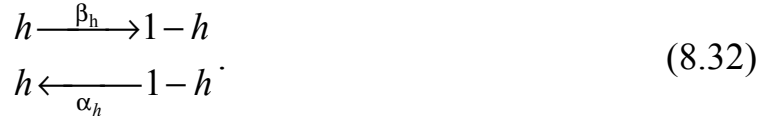
$$g_{Na} = \overline{g_{Na}} \cdot m^3, \quad (8.31)$$

где $\overline{g_{Na}}$ — удельная проводимость мембраны при полностью открытых каналах. По

определению удельная проводимость равна $g = j/(\phi - \phi_0)$, где ϕ_0 — равновесный потенциал; в случае справедливости уравнения (8.25) проводимость g_{Na} связана с коэффициентом проницаемости P_{Na} уравнением: $g_{Na} = P_{Na}F$.

Следует подчеркнуть, что показатель степени 3 — эмпирически подобранная величина; физический смысл ее может быть различным. Одно из объяснений заключается в том, что для открывания активационных ворот (см. рис. 61) требуется три независимых события с вероятностью m каждое, т. е. нужно отпереть три «замка», чтобы раскрылись ворота. Позднее давались и другие трактовки того факта, что не всякая активация приводит к открыванию канала, а между долей активированных каналов m и долей открытых ворот (m^3) существует степенная зависимость с показателем 3.

Способ составления уравнения, описывающего инактивацию натриевых каналов (это соответствует участку b кривой 3 на рис. 60) аналогичен. Инактивация рассматривается как мономолекулярная реакция, которой подвергаются в равной мере и открытые и закрытые каналы. Доля неинaktivированных каналов принимается равной h , а инаktivированных — $(1 - h)$. Процесс инаktivации соответствует обратимой реакции:



После рассуждений, аналогичных изложенным для случая активации, получаем (заметим, что при $t = 0, h = h_0$):

$$h = h_\infty - (h_\infty - h_0)e^{-t/\tau_h}, \quad (8.33)$$

где

$$h_\infty = \frac{\alpha_h}{\alpha_h + \beta_h}; \quad \tau_h = \frac{1}{\alpha_h + \beta_h} \quad (8.34)$$

Подобрав эмпирически величины h_∞ и τ_h можно получить кривую, совпадающую по форме с ветвью b экспериментальной кривой для натриевого тока (кривая 3, рис. 60). Зная h_∞ и τ_h из уравнения (8.34), находим два неизвестных α_h и β_h . Вся кривая натриевого тока (на участках a и b) описывается уравнением: $j_{Na} = \bar{j}_{Na} \cdot m^3 h$, а следовательно,

$$g_{Na} = \bar{g}_{Na} \cdot m^3 h, \quad (8.35)$$

поскольку вероятность того, что канал работает, равна произведению вероятностей независимых событий: того, что «открыты все замки» (m^3) и того, что канал не инаktivирован (h). Величины m и h меняются при этом во времени согласно уравнениям (8.30) и (8.33). Подобрав коэффициенты α_m и β_m , α_h и β_h , можно, таким образом, получить теоретическую кривую изменения во времени Na^+ -тока, которая практически совпадает с экспериментальной (т. е. кривой 3 на рис. 60).

Все эти рассуждения применимы и к калиевым каналам, если не считать того, что инаktivировываются они очень медленно. Калиевая проводимость равна:

$$g_K = \bar{g}_K \cdot n^4; \quad n = n_\infty - (n_\infty - n_0)e^{-t/\tau_n} \quad (8.36)$$

где n — доля «отпертых замков» в калиевых каналах;

$$n_\infty = \frac{\alpha_n}{\alpha_n + \beta_n}; \quad \tau_n = \frac{1}{\alpha_n + \beta_n};$$

α_n и β_n — константы скоростей прямого и обратного процессов активации калиевых каналов. Уравнение (8.36) при правильно подобранных параметрах α_n и β_n хорошо описывает экспериментальную кривую I на рис. 60.

Зная величины g_{Na} , g_k и g_L (удельная проводимость «утечки», т. е. всех остальных ионов), а также емкость мембраны C ($\Phi \cdot m^{-2}$), можно теперь найти общий ток через мембрану в каждый момент времени ($j_m, A \cdot m^{-2}$):

$$j_m = C \frac{dV}{dt} + \bar{g}_{Na} m^3 h (\varphi_m - \varphi_{Na}) + \bar{g}_K n^4 (\varphi_m - \varphi_K) + g_L (\varphi_m - \varphi_L) \quad (8.37)$$

где φ_K , φ_{Na} и φ_L — равновесные потенциалы для K^+ , Na^+ и всех остальных ионов. Полученные кривые изменения тока во времени при правильно подобранных параметрах α_m , β_m , α_n , β_n , α_h и β_h практически совпадают с экспериментальными при всех использованных в опытах концентрациях внутри- и внеклеточного калия и натрия.

Кривые 1 и 3 на рис. 60 были получены при определенном значении потенциала V . Между тем кинетика изменения ионных токов, а следовательно, значения параметров α_m , β_m , α_h , β_h , α_n и β_n зависят от величины V (рис. 62). Эти зависимости могут быть в свою очередь описаны эмпирически подобранными уравнениями. Например, для гигантского аксона кальмара Ходжкин и Хаксли нашли, что

$$\alpha_m = \frac{0,1(V - 25)}{\left(1 - \exp\left(-\frac{25 - V}{10}\right)\right)}, \quad (8.38)$$

$$\beta_m = 4 \exp\left(-\frac{V}{18}\right), \quad (8.39)$$

где V дан в милливольтгах. Были найдены эмпирические уравнения, описывающие зависимость от V и других параметров: α_h , β_h , α_n и β_n .

Вся совокупность уравнений, описывающих ионные токи через возбудимые мембраны при изменении потенциала на величину V , называется уравнениями Ходжкина–Хаксли. К ним относятся и уравнения (8.27)–(8.39). Использование этих уравнений позволяет математически описать не только ионные токи при фиксированном потенциале, но и изменения потенциала в функционирующем нервном волокне. Изменения проницаемости мембраны при первоначальной деполяризации мембраны приводят к изменению потенциала (уравнение 8.18). Это сопровождается изменением параметров α и β [уравнения (8.38), (8.39), рис. 62], следовательно, изменением проводимости проницаемости [уравнения (8.28), (8.31), (8.33)–(8.35), (8.36)], новым изменением потенциала и т. д. В результате получается та сложная по форме кривая изменения во времени потенциала на мембране, которая и представляет собой потенциал действия. Расчет этой кривой (и кривых одновременного изменения ионных токов) хотя и очень трудоемок, но может быть осуществлен с использованием уравнений Ходжкина–Хаксли. В настоящее время такие расчеты для разных возбудимых структур проводятся с использованием ЭВМ. Один из примеров, рассчитанных кривых дан на рис. 63. Хорошее совпадение рассчитанных и измеренных в опыте потенциалов действия еще раз подтверждает правильность математической модели Ходжкина–Хаксли.