

В состоянии покоя мембрана аксона проницаема для ионов K^+ . Из-за разницы концентраций C_k^o во внеш. и C_k^i во внутр. растворах на мембране устанавливается калиевый мембранный потенциал

$$\varphi_k = (kT/e) \ln \left(C_k^o / C_k^i \right),$$

где T — абс. темп-ра, e — заряд электрона. На мембране аксона действительно наблюдается потенциал покоя ~ -60 мВ, соответствующий указанной ф-ле.

Ионы Na^+ и Cl^- проникают через мембрану. Для поддержания необходимого неравновесного распределения ионов клетка использует систему активного транспорта, на работу которой расходуется клеточная энергия. Поэтому состояние покоя первого волокна не является термодинамически равновесным. Оно стационарно благодаря действию ионных насосов, причём мембранный потенциал в условиях разомкнутой цепи определяется из равенства нулю полного электрич. тока.

Процесс первого возбуждения развивается следующим образом (см. также Биофизика). Если пропустить через аксон слабый импульс тока, приводящий к деполяризации

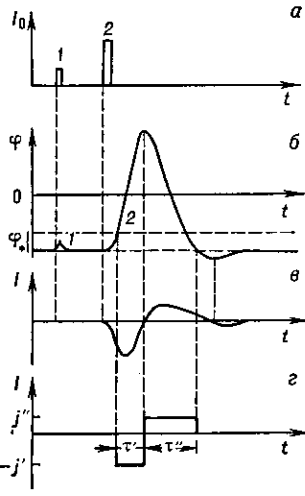


Рис. 2. Развитие потенциала действия в нервном волокне: а — подпороговое (1) и надпороговое (2) раздражения; б — мембранный отклик; при надпороговом раздражении проявляется полный потенциал действия; в — ионный ток, протекающий через мембрану при возбуждении; г — аппроксимация ионного тока в простой аналитической модели.

мембраны, то после снятия внеш. воздействия потенциал монотонно возвращается к исходному уровню. В этих условиях аксон ведёт себя как пассивная электрич. цепь, состоящая из конденсатора и пост. сопротивления.

Если импульс тока превышает нек-рую пороговую величину, потенциал продолжает изменяться и после выключения возмущения; потенциал становится положительным и только потом возвращается к уровню покоя, причём вначале даже несколько проскакивает его (область гиперполяризации, рис. 2). Отклик мембраны при этом не зависит от возмущения; этот импульс наз. потенциалом действия. Одновременно через мембрану течёт ионный ток, направленный сначала внутрь, а потом наружу (рис. 2, в).

Феноменологич. истолкование механизма возникновения Н. и. было дано А. Л. Ходжкином (A. L. Hodgkin) и А. Ф. Хаксли (A. F. Huxley) в 1952. Полный ионный ток складывается из трёх составляющих: калиевого, натриевого и тока утечки. Когда потенциал мембраны сдвигается на пороговую величину φ_* (~ 20 мВ), мембрана становится проницаемой для ионов Na^+ . Ионы Na^+ устремляются внутрь волокна, сдвигая мембранный потенциал, пока он не достигнет величины равновесного натриевого потенциала:

$$\varphi_{Na} = (kT/e) \ln \left(C_{Na}^o / C_{Na}^i \right),$$

составляющего ~ 60 мВ. Поэтому полная амплитуда потенциала действия достигает ~ 120 мВ. К моменту достижения макс. потенциала в мембране начинает развиваться калиевая (и одновременно уменьшается натриевая) проводимость. В результате натриевый ток сме-

няется на калиевый, направленный наружу. Этот ток соответствует уменьшению потенциала действия.

Установлены эмпирич. ур-ния для описания натриевого и калиевого токов. Поведение мембранного потенциала при пространственно однородном возбуждении волокна определяется ур-нием:

$$C d\varphi/dt = -I, \quad (1)$$

где C — ёмкость мембраны, I — ионный ток, складывающийся из калиевого, натриевого и тока утечки. Эти токи определяются пост. эдс φ_k , φ_{Na} и φ_l и проводимостями g_k , g_{Na} и g_l :

$$I = g_{Na}(\varphi - \varphi_{Na}) + g_k(\varphi - \varphi_k) + g_l(\varphi - \varphi_l). \quad (2)$$

Величину g_l считают постоянной, проводимости g_{Na} и g_k описывают с помощью параметров m , h и n :

$$g_{Na} = \bar{g}_{Na} m^3 h, \quad g_k = \bar{g}_k n^4, \quad (3)$$

\bar{g}_{Na} , \bar{g}_k — постоянные; параметры m , h и n удовлетворяют линейным ур-ниям

$$\begin{aligned} dm/dt &= \alpha_m(1-m) - \beta_m m, \\ dh/dt &= \alpha_h(1-h) - \beta_h h, \\ dn/dt &= \alpha_n(1-n) - \beta_n n. \end{aligned} \quad (4)$$

Зависимость коэф. α и β от мембранного потенциала φ (рис. 3) выбирают из условия наилучшего совпадения

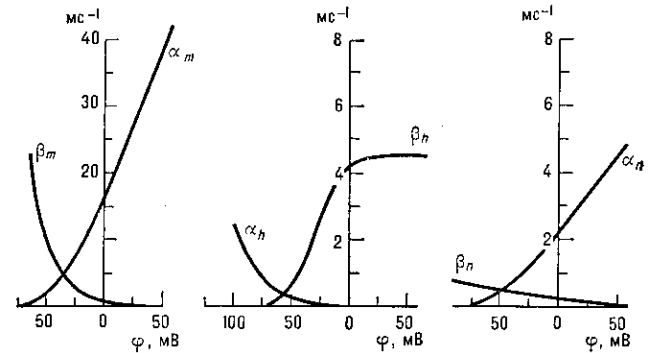


Рис. 3. Зависимость коэффициентов α и β от мембранного потенциала.

расчётных и измеряемых кривых $I(t)$. Этими же соображениями вызван выбор параметров. Зависимость стационарных значений m , h и n от мембранного потенциала приведена на рис. 4. Существуют модели с большим числом параметров. Т. о., мембрана первого волокна представляет собой нелинейный ионный проводник, свойства которого существуют от электрич. поля. Механизм генерации возбуждения изучен плохо. Ур-ния Ходжкина — Хаксли дают лишь удачное эмпирич. описание явления, за к-рым нет конкретной физ. модели. Поэтому важной задачей является изучение механизмов протекания электрич. тока через мембраны, в частности через управляемые электрич. полем ионные каналы.

Распространение Н. и. Н. и. может распространяться вдоль волокна без затухания и с пост. скоростью. Это связано с тем, что необходимая для передачи сигнала энергия не поступает из единого центра, а черпается на месте, в каждой точке волокна. В соответствии с двумя типами волокон существуют два способа передачи Н. и.: непрерывный и скачкообразный (скачкообразный), когда импульс движется от одного перехвата Ранвье к

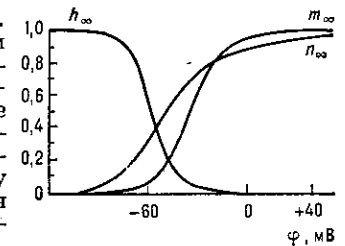


Рис. 4. Зависимость стационарных значений m , h и n от мембранного потенциала.