

Член-корреспондент АН СССР В. Г. ЛЕВИЧ, Н. Г. МАЗУР, В. С. МАРКИН

САЛТАТОРНОЕ ПРОВЕДЕНИЕ ВОЗБУЖДЕНИЯ В МОДЕЛИ
МИЕЛИНИЗИРОВАННОГО НЕРВНОГО ВОЛОКНА
ЛИЛЛИ — БОНХЕФФЕРА

Ниже рассматривается аналог миелинизированного нервного волокна в модели Лилли — Бонхеффера (1-7). Он представляет собой железную проволоку, вдоль которой чередуются участки длиной L , покрытые тонким слоем изолятора, и открытые участки длиной l («перехваты Ранвье»). Эта проволока помещена в капилляр с концентрированной азотной кислотой (рис. 1).

Модель характеризуется удельным сопротивлением электролита ρ , площадью поперечного сечения электролита S , периметром поперечного сечения проволоки σ . Мы будем считать что $L \gg l$, и, следовательно, в пределах одного перехвата потенциал и другие параметры не изменятся. Это дает возможность использовать здесь результаты теории, развитой для пространственно однородного случая (неопубликованные данные).

Итак (см. рис. 2), пусть перехват 1 (П1) находится в активном состоянии (доля активной поверхности $\alpha = 1$) при потенциале $\varphi^{(1)}$, близком к φ_1 , — равновесному потенциалу активного железа, а перехват 2 (П2) в пассивном состоянии ($\alpha = 0, 0 < \varphi^{(2)} < \varphi_*$)*. Тогда с первого на второй перехват течет ток $I = (\varphi^{(1)} - \varphi^{(2)})S/\rho L$, приближенно равный $(\varphi_1 - \varphi_*) \cdot S/\rho L$ (из дальнейшего будет видно, что потенциал $\varphi^{(2)}$ с момента активации П1 и до момента активации П2 почти все время держится вблизи значения φ_*). Абсолютная величина плотности тока, выходящего из П1 и входящего в П2, $i \approx (\varphi_1 - \varphi_*)S/\rho Ll\sigma$ **.

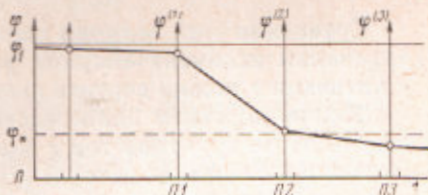
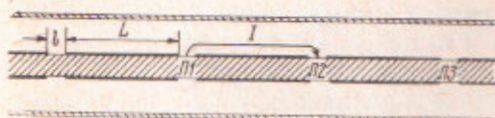


Рис. 1. Схематическое изображение модели Лилли с «миелином»

Рис. 2. Распределение потенциала электролита вдоль проволоки

Ток, втекающий в П2, и является причиной активации П2 спустя некоторое время после активации П1. При активировании образца пассивного железа внешним током плотности $-i^{***}$ процесс описывается

* Ниже порогового потенциала φ_* пассивное состояние сохраняется. Выше φ_* пассивирующая пленка неустойчива. За начало отсчета φ принят равновесный потенциал пассивной поверхности.

** Для простоты мы пренебрегаем утечкой из П2 вправо. Эта утечка по меньшей мере вдвое меньше I (так как $\varphi_* = 0,3$ в, а $\varphi_1 - \varphi_* = 0,6$ в); кроме того, есть и другие основания считать, что $\varphi^{(2)} - \varphi^{(3)} \ll \varphi^{(1)} - \varphi^{(2)} \approx \varphi_1 - \varphi_*$.

*** Положительным считается ток, текущий из железа в электролит.

уравнениями для изменения потенциала

$$C \, d\varphi / dt - j_{\text{ж}} - j_{\text{пл}} + i_p - i = 0 \quad (1)$$

и распада пассивирующей пленки

$$\frac{da}{dt} = - \frac{1}{Q} j_{\text{пл}}. \quad (2)$$

Здесь $j_{\text{ж}}$ — плотность тока растворения активного железа; $j_{\text{пл}}$ — плотность тока распада пленки; i_p (реобаз) — максимальная плотность тока, пропускаемая системой без активации (она связана с образованием HNO_2 на пассивной поверхности при $\varphi > 0$, причем здесь мы для простоты пренебрегаем изменением концентрации HNO_2 у поверхности). Вольт-амперные кривые для перечисленных процессов приведены в работе (3). Для количественного анализа они аппроксимированы здесь прямыми линиями. Можно показать, что на стадии активации в уравнении (1) можно пренебречь членом $C \, d\varphi / dt$.

Аналитические выражения для $j_{\text{ж}}$ и $j_{\text{пл}}$ таковы*:

$$j_{\text{ж}} = A\alpha(\varphi_1 - \varphi), \quad j_{\text{пл}} = A(1 - \alpha)(\varphi_* - \varphi). \quad (3)$$

Подставляя их в уравнения (1), (2) и пользуясь начальным условием $\alpha(0) = 0$, находим зависимость доли активной поверхности от времени

$$\alpha = \frac{\exp \left[\frac{A(\varphi_1 - \varphi_*)}{Q} \left(1 + \frac{i - i_p}{A(\varphi_1 - \varphi_*)} \right) t \right] - 1}{\exp \left[\frac{A(\varphi_1 - \varphi_*)}{Q} \left(1 + \frac{i - i_p}{A(\varphi_1 - \varphi_*)} \right) t \right] + \frac{A(\varphi_1 - \varphi_*)}{i - i_p}}.$$

Анализ формулы показывает, что при $\frac{i - i_p}{A(\varphi_1 - \varphi_*)} \ll 1$ величина α изменяется следующим образом. Вначале α очень медленно увеличивается, а затем резко возрастает практически от 0 до 1. Время, в течение которого происходит резкое возрастание α , по порядку величины равно $Q/A(\varphi_1 - \varphi_*)$, а время «разгона» составляет

$$t_a = \frac{Q}{A(\varphi_1 - \varphi_*)} \ln \frac{A(\varphi_1 - \varphi_*)}{i - i_p}. \quad (4)$$

Сравнение этих величин показывает, что основную часть времени активирования занимает «период разгона», когда $\alpha \ll 1$ и $\varphi - \varphi_* \ll \varphi_1 - \varphi_*$, а активацию можно считать скачкообразной в момент t_a (рис. 3).

Теперь перейдем непосредственно к нахождению скорости распространения. Активирующий ток I включается в момент перехода III в активное состояние. Время, за которое возбуждение перескакивает с III на II , очевидно, выражается формулой (4). Отсюда легко найти скорость распространения активации

$$w = LA(\varphi_1 - \varphi_*)/Q \ln \frac{1}{S/Ll\rho\sigma A - i_p/A(\varphi_1 - \varphi_*)}. \quad (5)$$

Из этого выражения видно, что по мере приближения плотности активирующего тока $S(\varphi_1 - \varphi_*)/Ll\rho\sigma$ к i_p скорость убывает до нуля, а при $S(\varphi_1 - \varphi_*)/Ll\rho\sigma < i_p$ выражение теряет смысл. Физически это означает, что длину L «миелинизированного» участка можно увеличивать лишь до некоторого предела L_* , выше которого влияние III на II настолько ослабевает, что распространение импульса активации становится невозможным.

* Наклоны вольт-амперных характеристик растворения железа и образования-распада пленки случайно оказались очень близкими. Поэтому для них взято, ради простоты одно и то же значения $A = 20 \text{ а/см}^2 \cdot \text{в}$.

Более подробное изучение зависимости w от L показывает, что $w(L)$ при $i_p / A(\varphi_1 - \varphi_*) < e^{-2}$ имеет максимум между L_* и $L_*/2$. Для w_{\max} можно написать оценку

$$w_{\max} \approx \frac{AS(\varphi_1 - \varphi_*)^2}{Q} \left| l \rho \sigma i_p \ln \frac{A(\varphi_1 - \varphi_*)}{i_p} \right|,$$

справедливую при $i_p / A(\varphi_1 - \varphi_*) \ll 1$. При реальных значениях параметров это условие всегда выполняется.

Укажем область применимости изложенной теории. Для того чтобы в передаче возбуждения участвовали в основном два соседних перехвата, необходимо, чтобы условие

$$(\varphi_1 - \varphi^{(1)}) / (\varphi_1 - \varphi_*) \ll 1 \quad (6)$$

выполнялось в течение всего времени, кроме коротких промежутков, за которые пассивное состояние перехвата сменяется активным. Поскольку

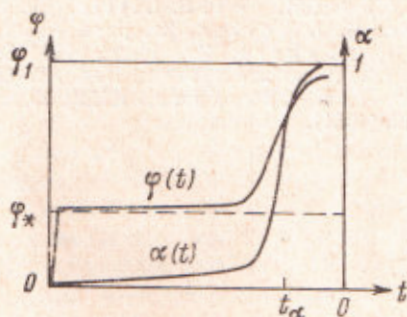


Рис. 3. Зависимость потенциала φ и доли активной поверхности α от времени в процессе активирования внешним током

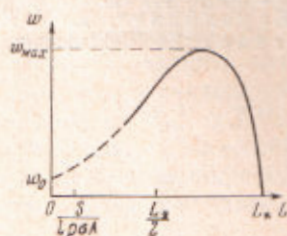


Рис. 4. Зависимость скорости распространения от длины «миелинизированных» участков L при заданном l

ток, вытекающий из III , где $\alpha = 1$, создается активным растворением железа, то $i = A(\varphi_1 - \varphi^{(1)})$ (см. (3)), и условие (6) дает

$$i / A(\varphi_1 - \varphi_*) \ll 1 \text{ или } Ll \rho \sigma A / S \gg 1. \quad (7)$$

Это неравенство и есть условие существования ситуации, изображенной на рис. 2.

Описанное выше распространение возбуждения в электрохимической модели миелинизированного волокна изучалось экспериментально (^{1, 7}) и был обнаружен эффект значительного увеличения скорости при «миелинизации» волокна. Основная причина этого увеличения состоит в следующем.

Если отвлечься от слабой логарифмической зависимости, то для скорости при L , не слишком близких к L_* , на основании (5) можно написать выражение $w \sim LA(\varphi_1 - \varphi_*) / Q$. В то же время, зная характерную длину зоны активации на «немиелинизированной проволоке» $\lambda = \sqrt{S / \rho \sigma A}$ и характерное время активации $Q / A(\varphi_1 - \varphi_*)$, можно оценить скорость им-

пульса на голой проволоке $w_0 \sim \frac{A(\varphi_1 - \varphi_*)}{Q} \sqrt{\frac{S}{\rho \sigma A}}$. (Отметим, что эта оценка хорошо согласуется с данными опыта (⁴)). Увеличение скорости $w / w_0 \sim L / \lambda \gg 1$, что следует из условий $L \gg l$ и (7).

В случае, противоположном рассмотренному в данной статье, а именно, когда $Ll \ll \lambda^2$, в промежуточных состояниях между активным и пассивным находится много перехватов. Поэтому задача приближенно сводится к слу-

чаю голой проволоки с заменой Q на «размазанную» величину $Ql/(l+L)$.
И в этом случае скорость увеличивается во много раз:

$$w/w_0 = (l+L)/l \gg 1.$$

Увеличение скорости, таким образом, объясняется тем, что «миелинизация» избавляет от необходимости активировать большую часть поверхности проволоки.

Развитая теория качественно описывает экспериментальный материал (1, 7).

Институт электрохимии Академии наук СССР
Москва

Поступило
11 VI 1970

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ R. S. Lillie, J. Gen. Physiol., 7, 473 (1925). ² R. S. Lillie, Biological Rev., 11, 181 (1936). ³ K. F. Bonhoeffer, K. J. Vetter, Zs. phys. Chem., 196, 127 (1950). ⁴ K. F. Bonhoeffer, W. Renneberg, Zs. Phys., 118, 389 (1941).
⁵ К. Бонхеффер, Тр. IV Всесоюзн. совещ. по электрохим., Изд. АН СССР, 1959.
⁶ Г. И. Баренблатт, В. М. Ентов, Р. Л. Салганик, ПММ, 29, 977 (1965).
⁷ U. F. Franck, Zs. Elektrochem., 55, 535 (1951).