

Лекция № 3

Тема:

**Распространение
возбуждения.**

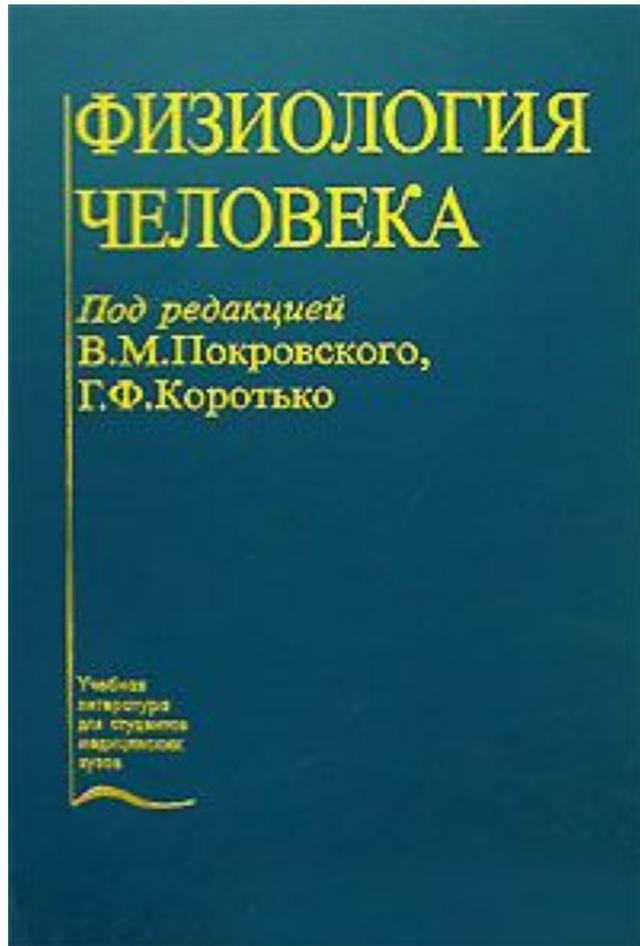
**Проведение возбуждения
по нервным волокнам и
нервам.**

Медицинский факультет
Специальности: лечебное дело,
педиатрия

2011 / 2012 учебный год

7 сентября 2011 г.

Литература основная



Физиология человека

Под редакцией

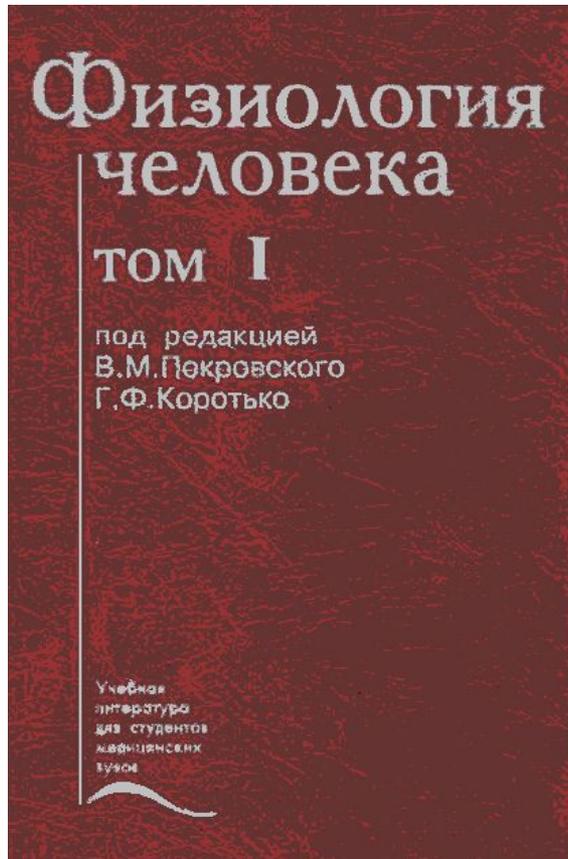
В.М.Покровского,

Г.Ф.Коротько

Медицина, 2003 (2007) г.

С. 67-69

Литература основная



Физиология человека

В двух томах . Том I.

Под редакцией

В. М. Покровского,

Г. Ф. Коротько

- Медицина, 1997 (1998, 2000, 2001) г.

С. 63-66.

Напомним! К свойствам
возбудимой ткани относятся

1. возбудимость

2. проводимость

3. автоматизм

4. специфический ответ

- Вопросы возбудимости мы рассмотрели на предыдущих лекция.
- Сегодня мы знакомимся с процессами *распространения* возбуждения – *проведением*.

Вопрос **1**



Распространение возбуждения как автоволновой процесс



- **Волна** — процесс распространения колебаний или **отдельных возмущений** в пространстве



Отличие колебания от волны

Распространение возбуждения как автоволновой процесс



- **Активная среда** — среда, состоящая из большого числа отдельных элементов, каждый из которых является автономным источником энергии.

Распространение возбуждения как автоволновой процесс

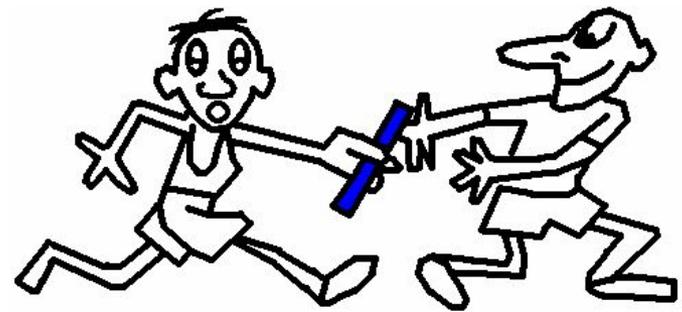
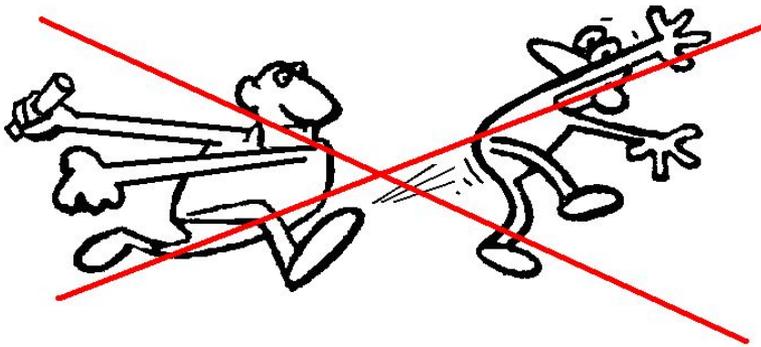


- **Автоволны** — самоподдерживающиеся волны в активной среде, сохраняющие свои характеристики постоянными за счет распределенных в среде источников энергии.

Распространение возбуждения как автоволновой процесс



- При распространении автоволны **не происходит переноса энергии.**
- **Энергия** не переносится, а **освобождается**, когда до участка активной среды доходит возбуждение.



Распространение возбуждения как автоволновой процесс



- **Декремент проведения** — постепенное ослабление возбуждения (затухание волны деполяризации) по мере его распространения по возбудимой структуре.

Вопрос 2



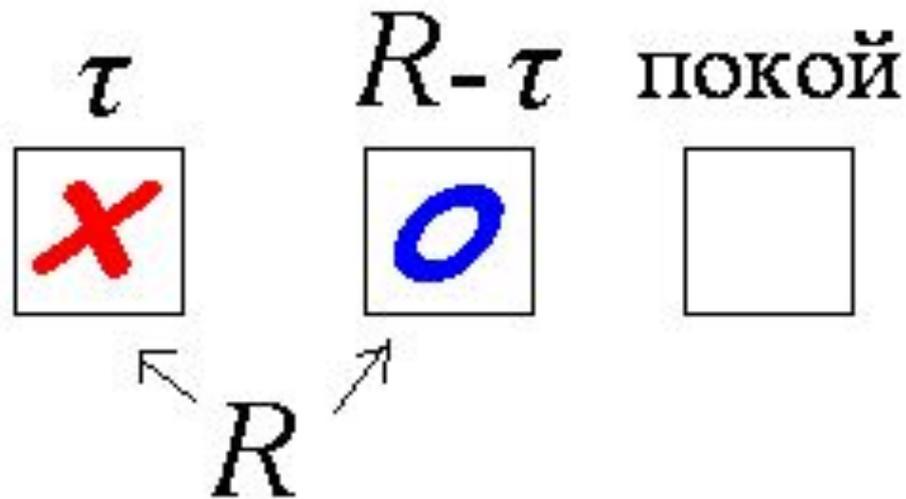
А. Розенблют



Н. Винер

- Одну из моделей формальных активных сред, предложили **Н. Винер** и **А. Розенблют**
- и называли её **тау-моделью.**

- В τ -модели постулируется, что каждый элемент активной среды, может находиться в одном из трех состояний (фазовых состояний):
- τ — возбуждение
- $R - \tau$ — «рефрактерный хвост»
- покой



Элемент в состоянии τ

(возбуждения):



- не может быть возбуждён соседним элементом
- может возбудить соседний элемент, находящийся в состоянии покоя

Элемент в состоянии $R - \tau$

(рефрактерного хвоста):

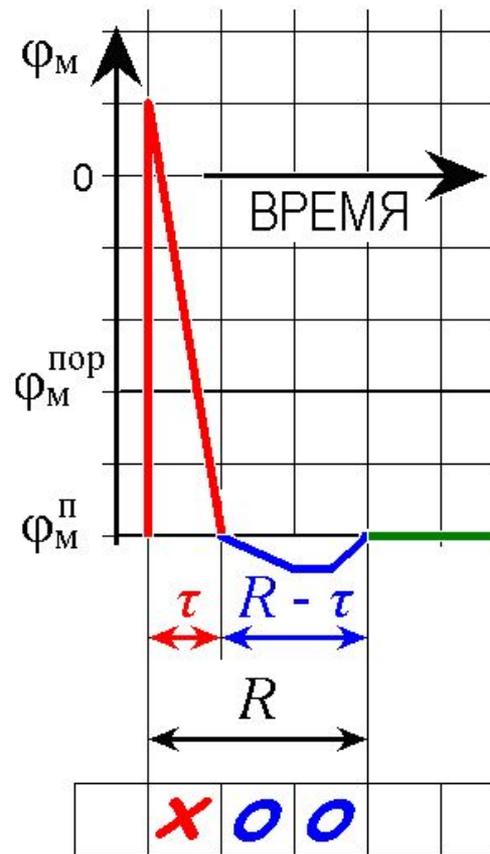
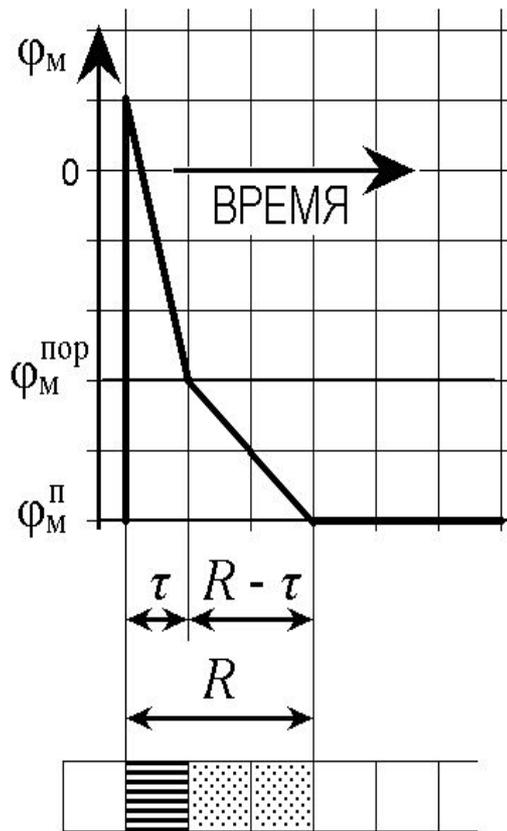


- не может быть возбуждён соседним элементом
- не может возбудить соседний элемент, находящийся в состоянии покоя

Элемент в состоянии *покоя*:

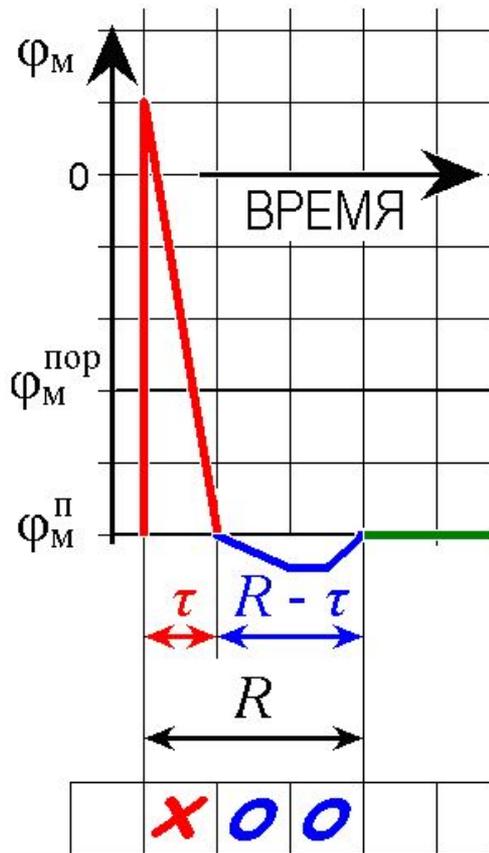


- может быть возбуждён соседним элементом (при условии, что трансмембранный потенциал соседнего элемента выше значения порога рассматриваемого).
- не может возбудить соседний элемент





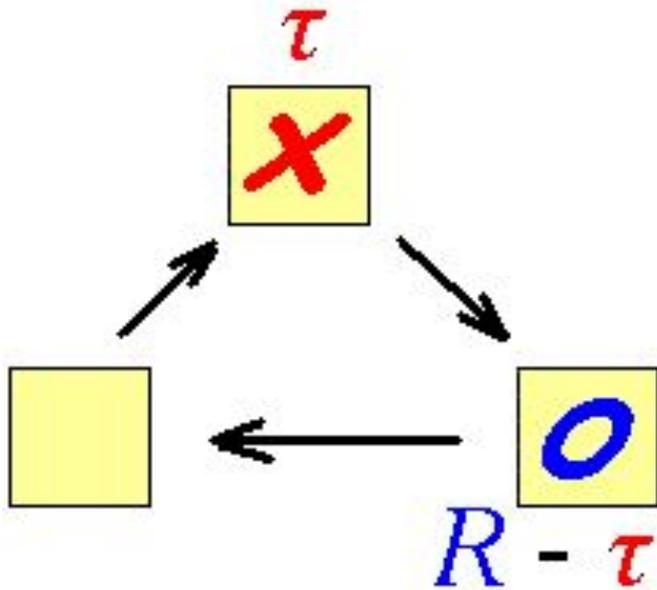
Графическое представление τ -модели (с изменениями)



- R – рефрактерность.
- T – элемент, находящийся в состоянии возбуждения.
- $R - \tau$ – рефрактерный хвост.
- Пустые клетки — элементы, находящиеся в покое.



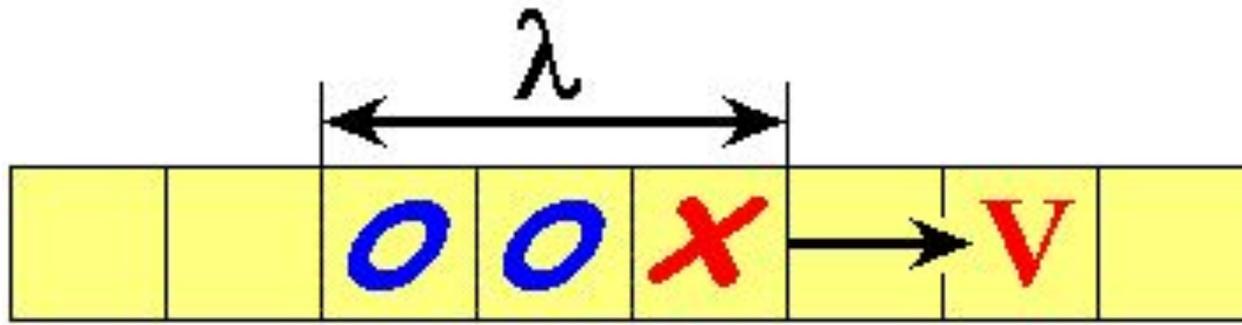
ВОЗМОЖНЫ ЛИШЬ ТРИ ТИПА ПЕРЕХОДА ЭЛЕМЕНТА
ИЗ ОДНОГО ФАЗОВОГО СОСТОЯНИЯ В ДРУГОЕ:



- возбуждение \rightarrow
рефрактерный хвост
- рефрактерный хвост
 \rightarrow покой
- покой \rightarrow
возбуждение



Плоская волна возбуждения

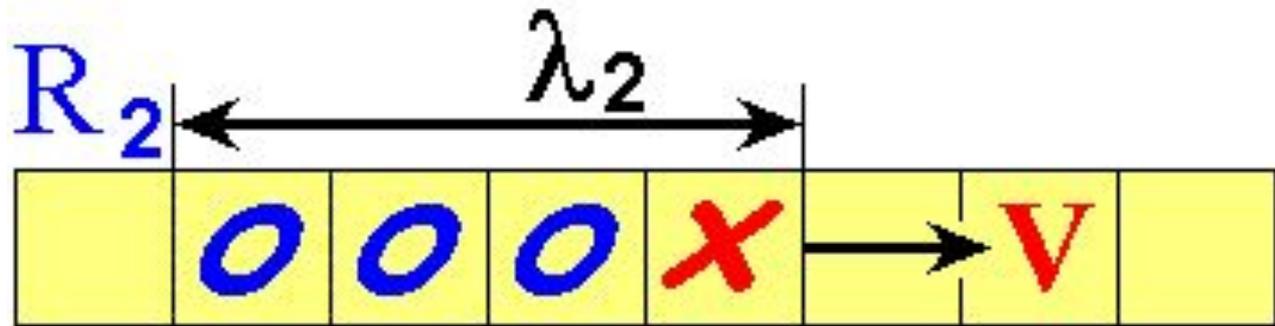
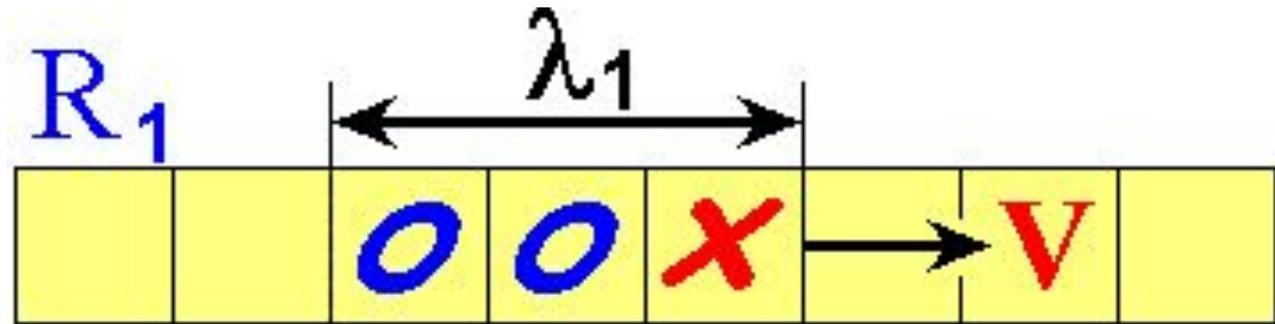


- Длина волны возбуждения λ , определяется соотношением, введенным Н.Винером:

$$\lambda = R \cdot V$$



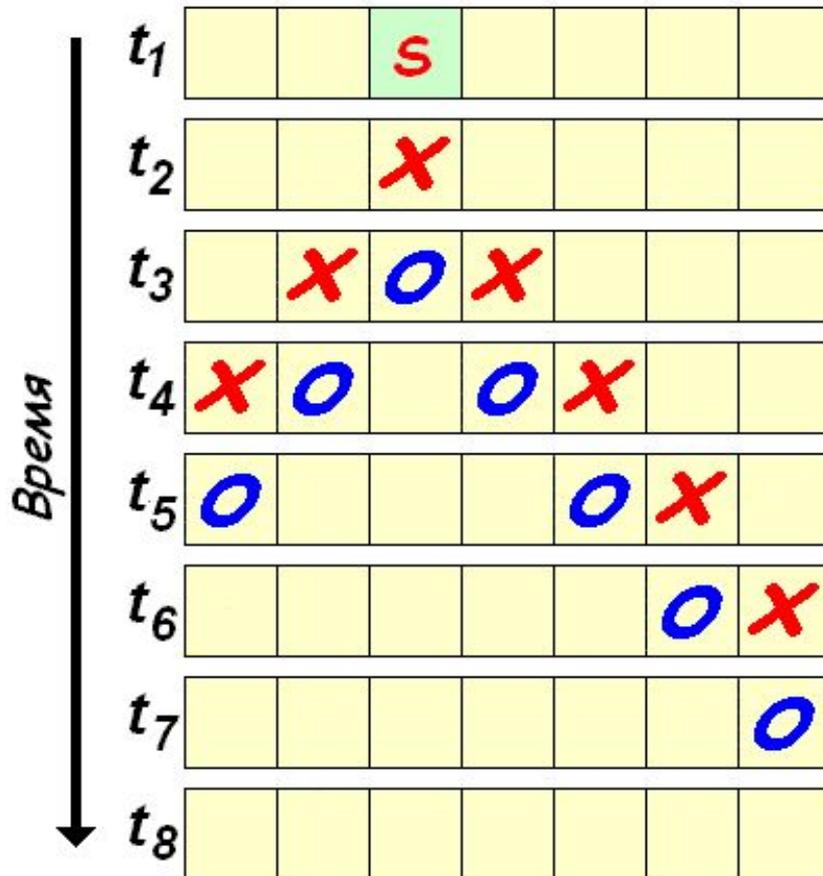
Плоские волны возбуждения в активных средах разной рефрактерности





для всех элементов

$$\tau = 1 \text{ у.е.} \quad R - \tau = 1 \text{ у.е.}$$



Распространение плоской волны возбуждения.

S – место действия стимула (раздражителя).

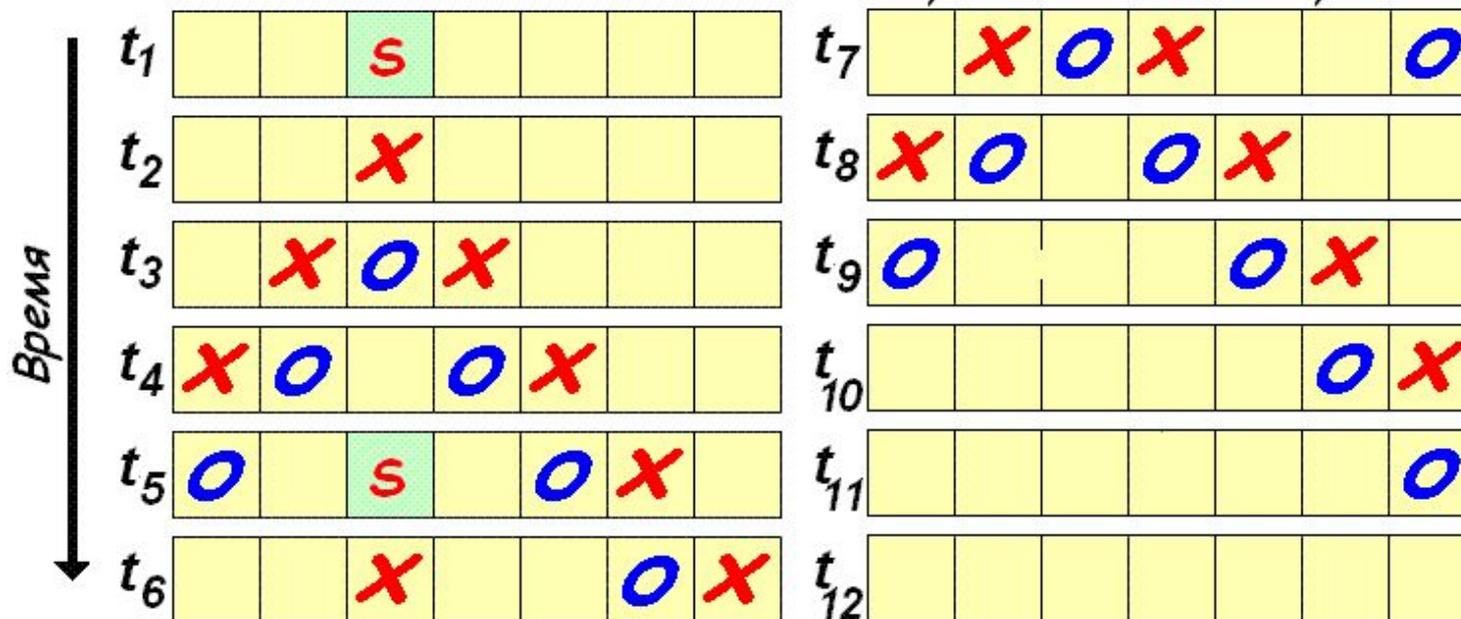




Распространение плоской волны возбуждения от двух стимулов, нанесённых в разные моменты времени (t_1 и t_5).

S – место действия стимула (раздражителя).

для всех элементов $\tau = 1$ у.е. $R - \tau = 1$ у.е.

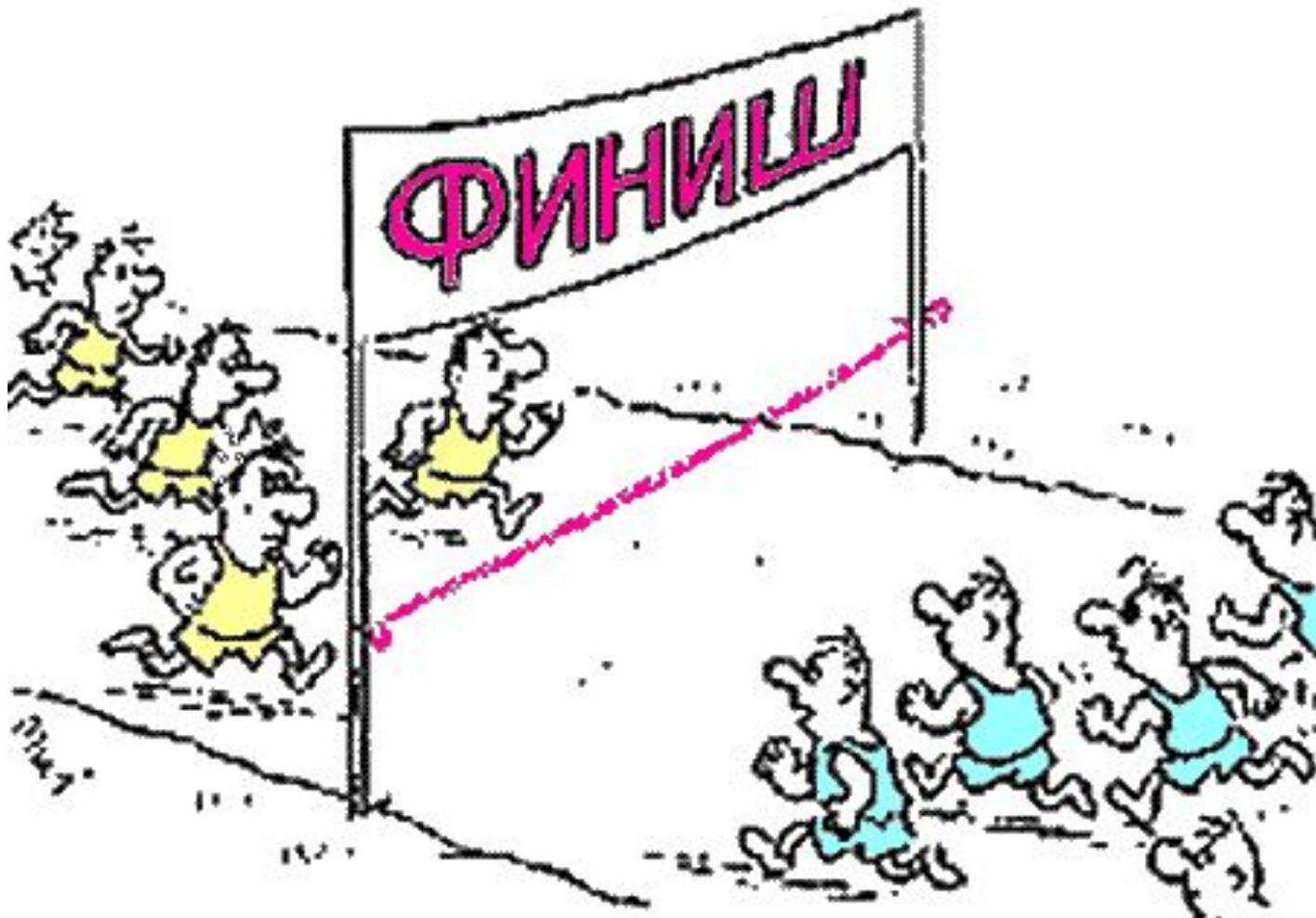


Вопрос 3





Аннигиляция

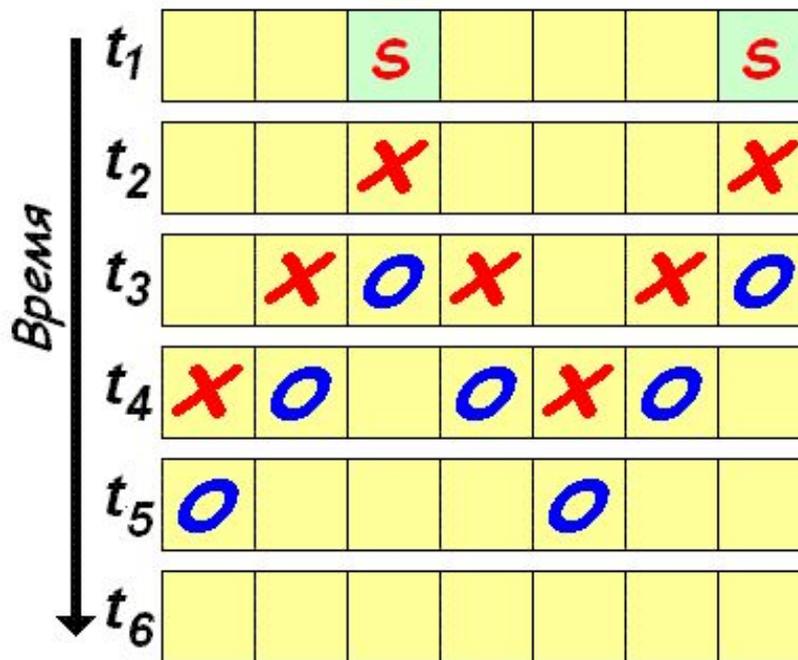
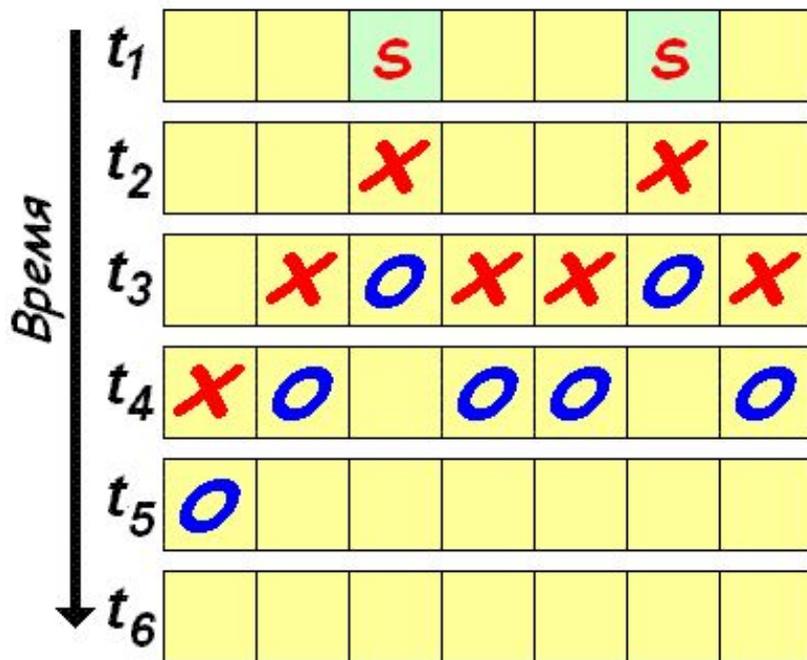




Аннигиляция плоских автоволн

S – место действия стимула (раздражителя).

для всех элементов $\tau = 1$ у.е. $R - \tau = 1$ у.е.



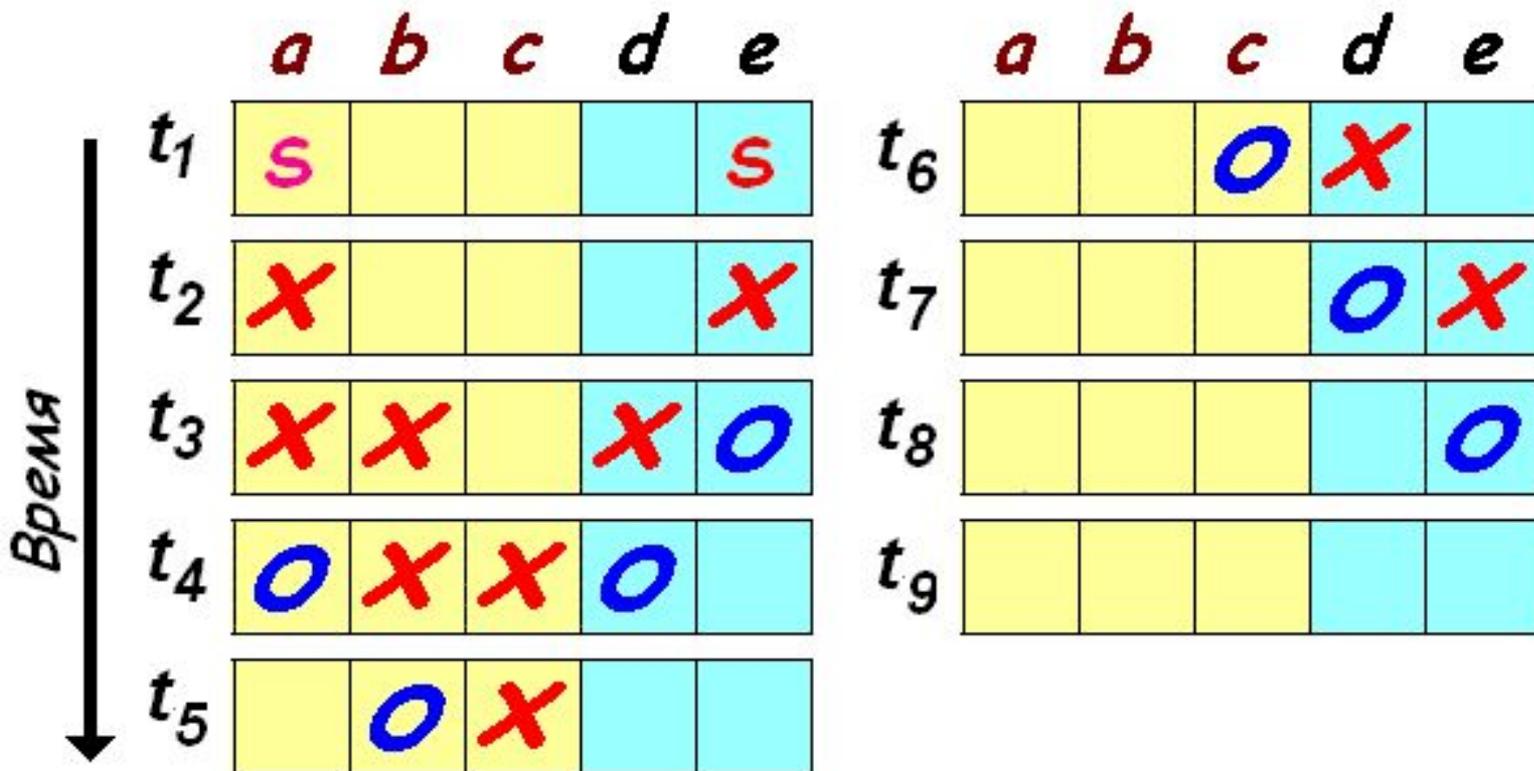


Пример прохождения одной автоволны через другую

S – место действия стимула (раздражителя).

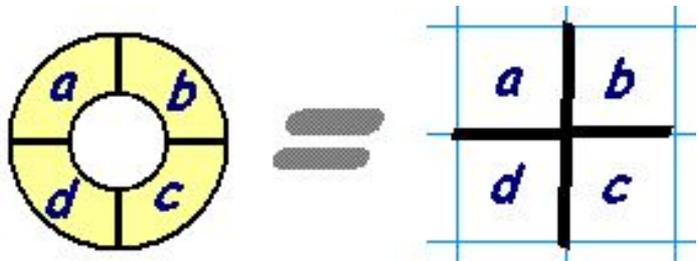
для элементов **a, b, c**: $\tau = 2$ у.е., $R-\tau = 1$ у.е.

для элементов **d, e**: $\tau = 1$ у.е., $R-\tau = 1$ у.е.



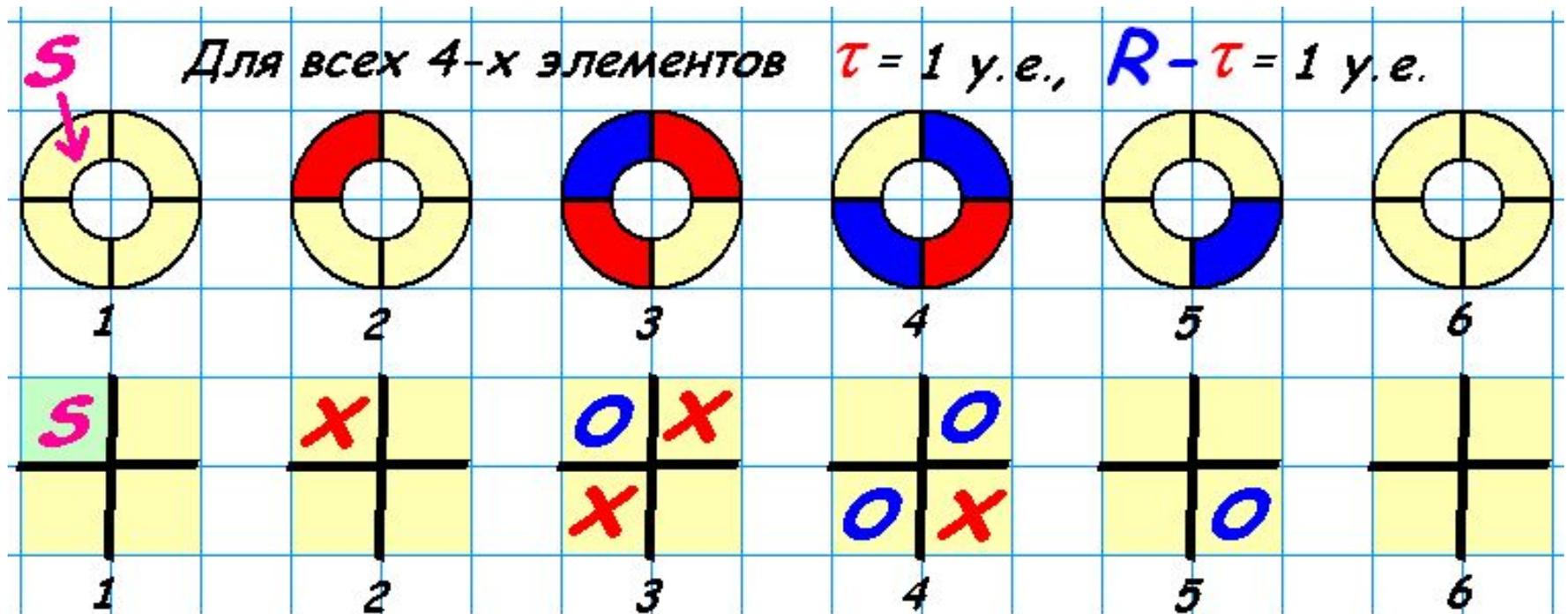
Вопрос 4





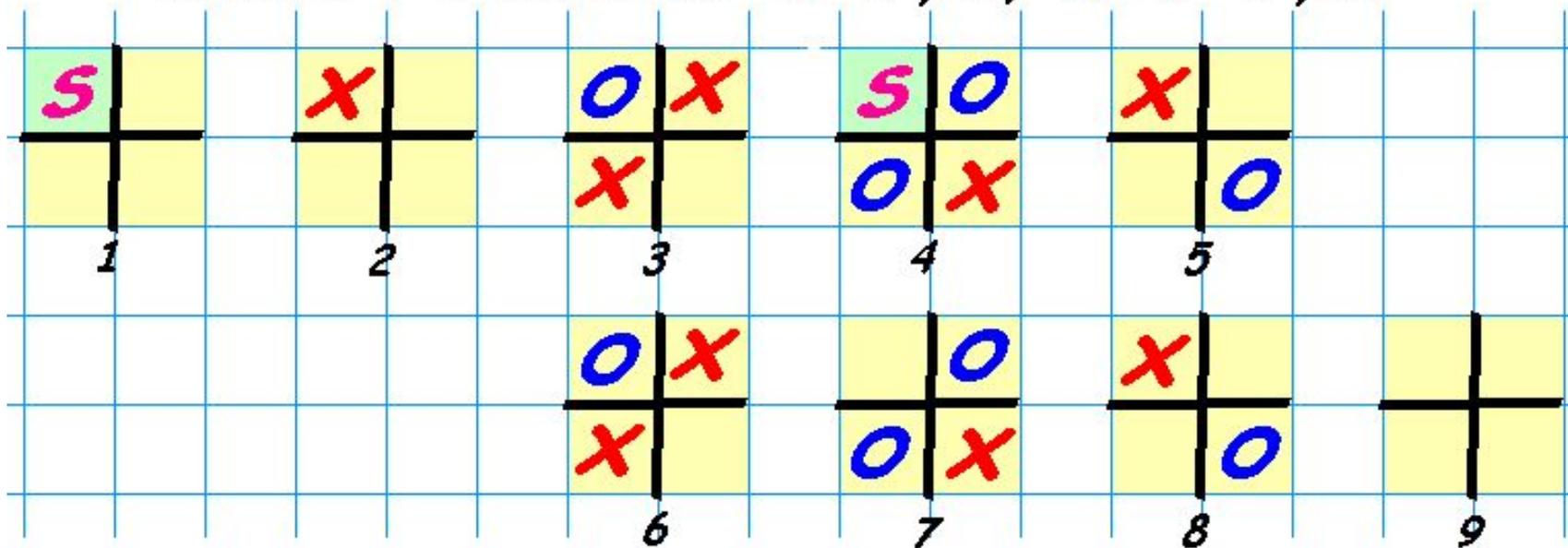
- Представим простейшую замкнутую возбужденную структуру в форме кольца с четырьмя элементами (a, b, c, d)

Движение волны возбуждения по кольцевой возбудимой структуре

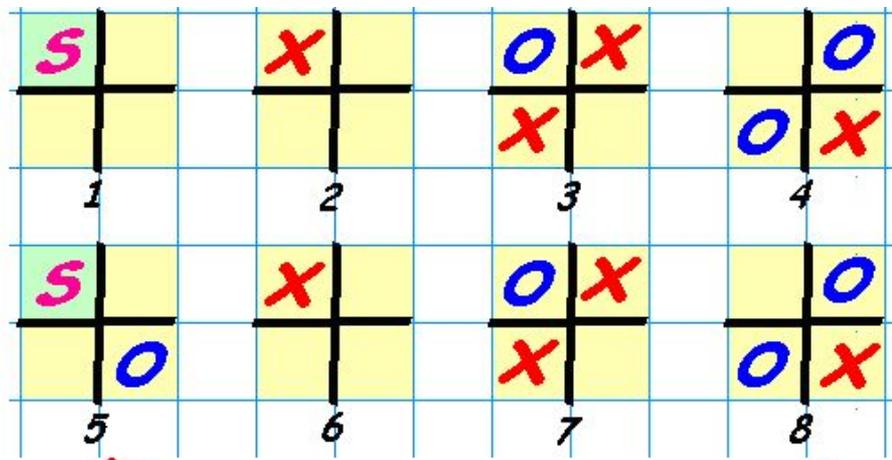
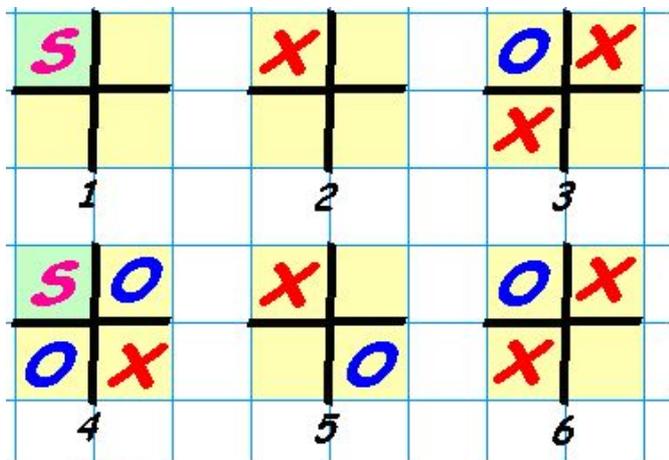


Прохождение 2-х последовательных волн возбуждения по кольцевой возбудимой структуре

Для всех 4-х элементов $\tau = 1$ у.е., $R - \tau = 1$ у.е.

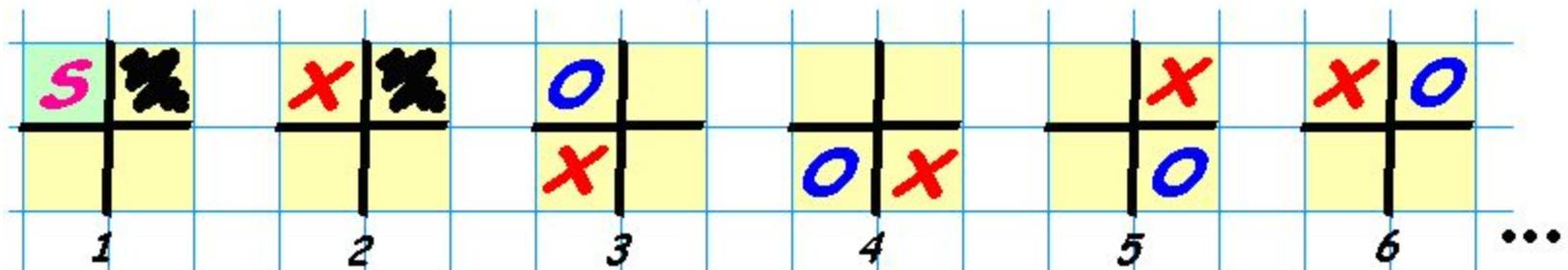
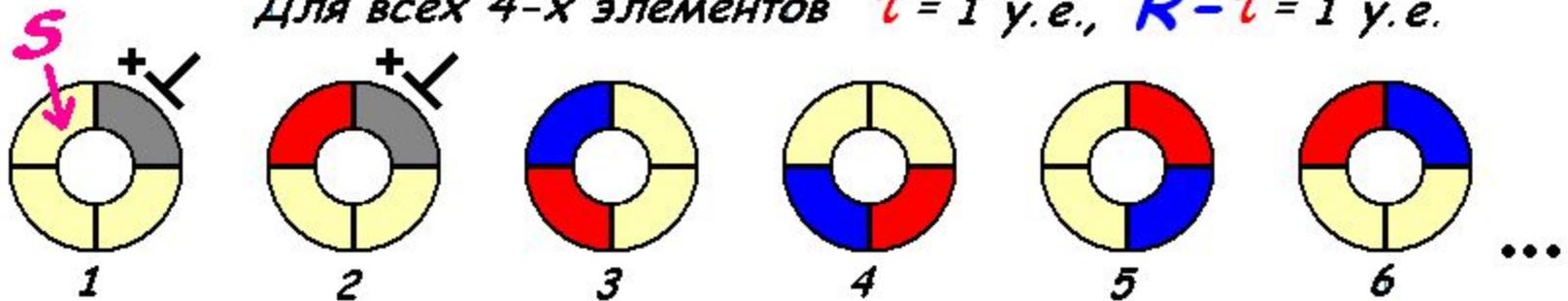


Регулярное следование волн возбуждения по кольцевой возбудимой структуре с различной частотой

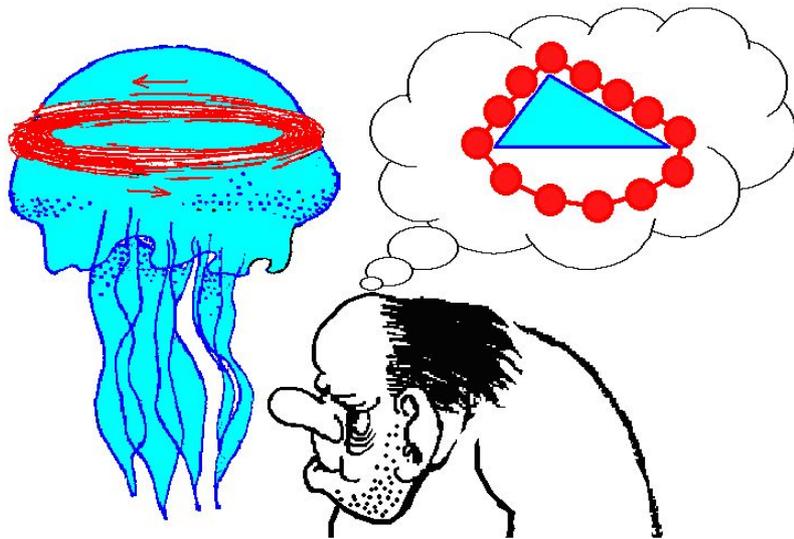


Механизм формирования циркуляции возбуждения по кольцевой структуре

Для всех 4-х элементов $\tau = 1$ у.е., $R - \tau = 1$ у.е.



 - гиперполяризация



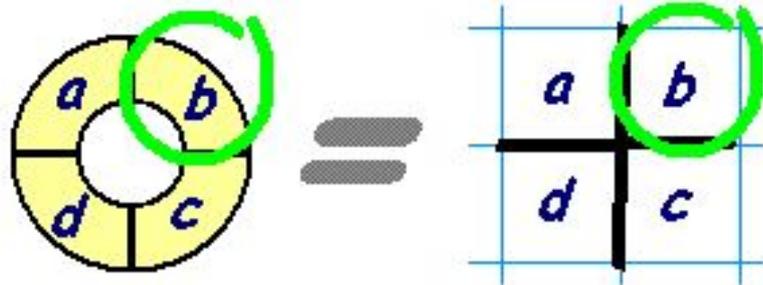
- Наблюдение циркуляции возбуждения в нервном кольце медузы

Вопрос 5



ПОСЛУШАЙТЕ

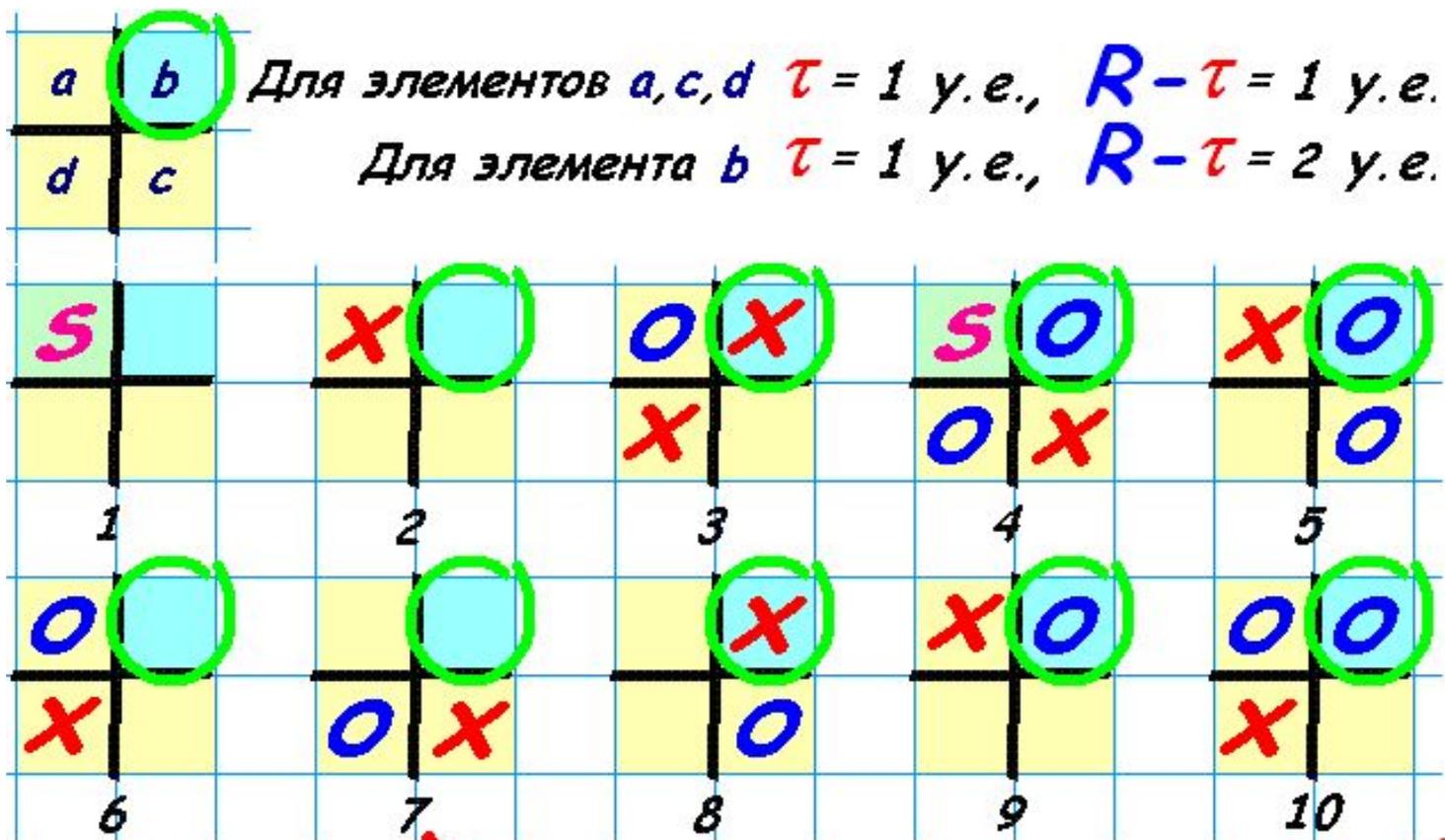
ВНИМАТЕЛЬНО!



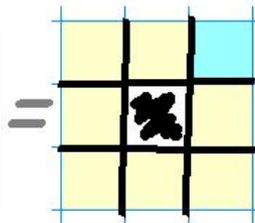
- Возникновение участка повышенной рефрактерности в элементе *b* замкнутой возбудимой структуры.

Образование циркуляции возбуждения при наличии участка повышенной рефрактерности (b)

в замкнутой структуре

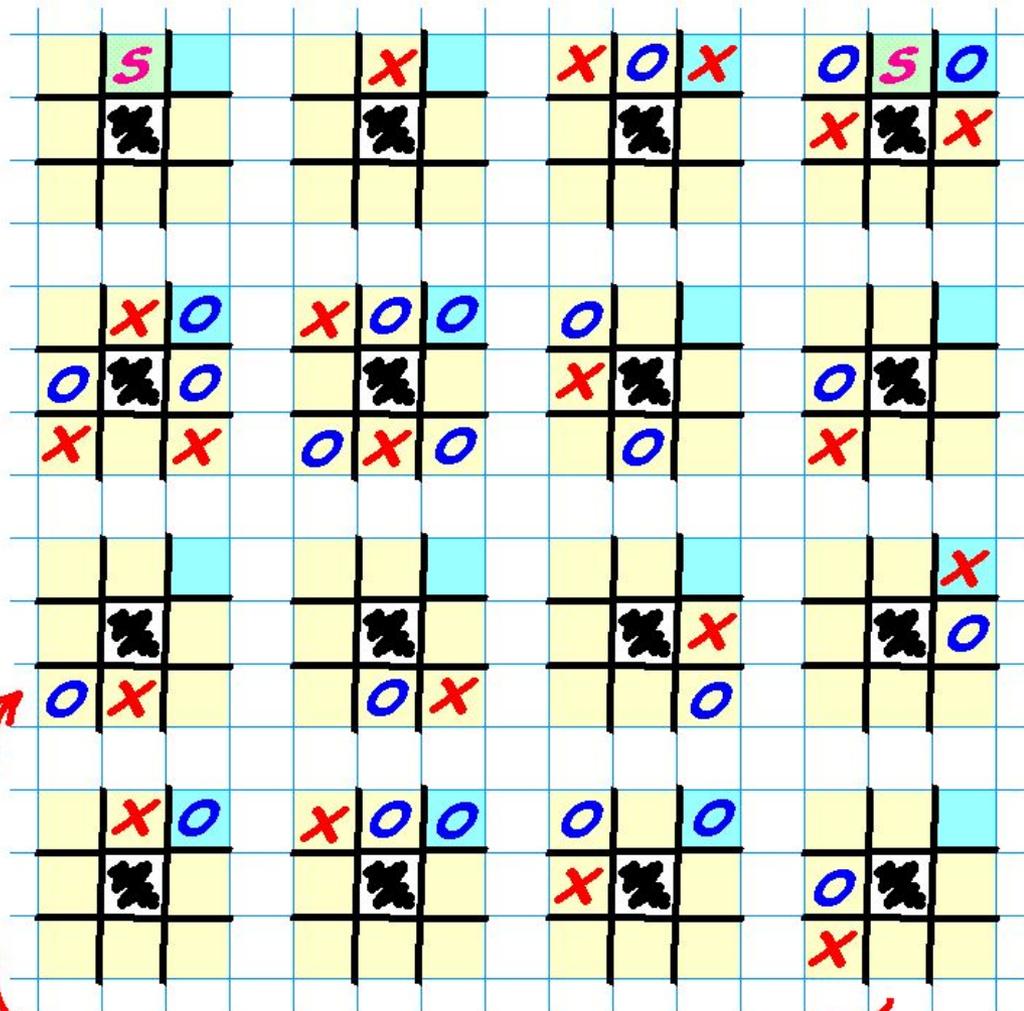


a	b	c
h		d
g	f	e



для элементов $\tau = 1$ у.е.
 a, b, d, e, f, g, h $R - \tau = 1$ у.е.

для элемента c $\tau = 1$ у.е.
 $R - \tau = 3$ у.е.



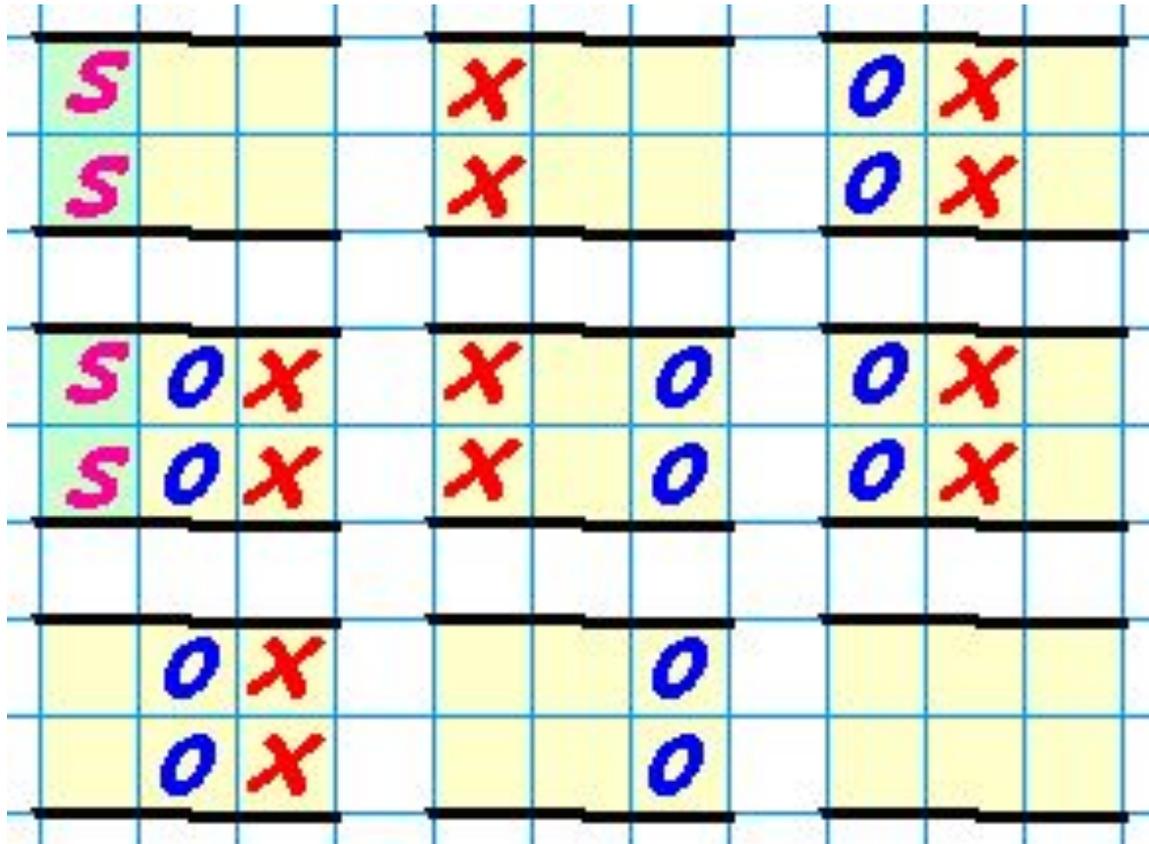
- Образование циркуляции возбуждения при наличии участка повышенной рефрактерности (с) в замкнутой структуре.

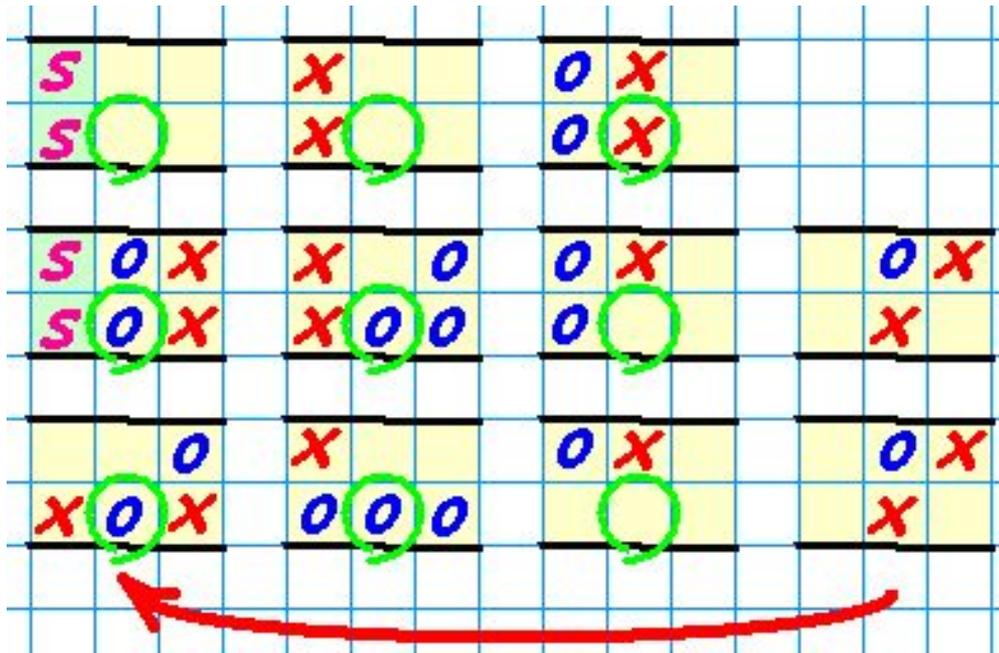


Условия возникновения циркуляции в замкнутых возбудимых структурах:

- время между двумя волнами возбуждения должно быть меньше периода рефрактерности «ненормального» элемента.
- время прохождения волны возбуждения по «обходного» пути должно быть больше времени рефрактерности «ненормального» элемента.

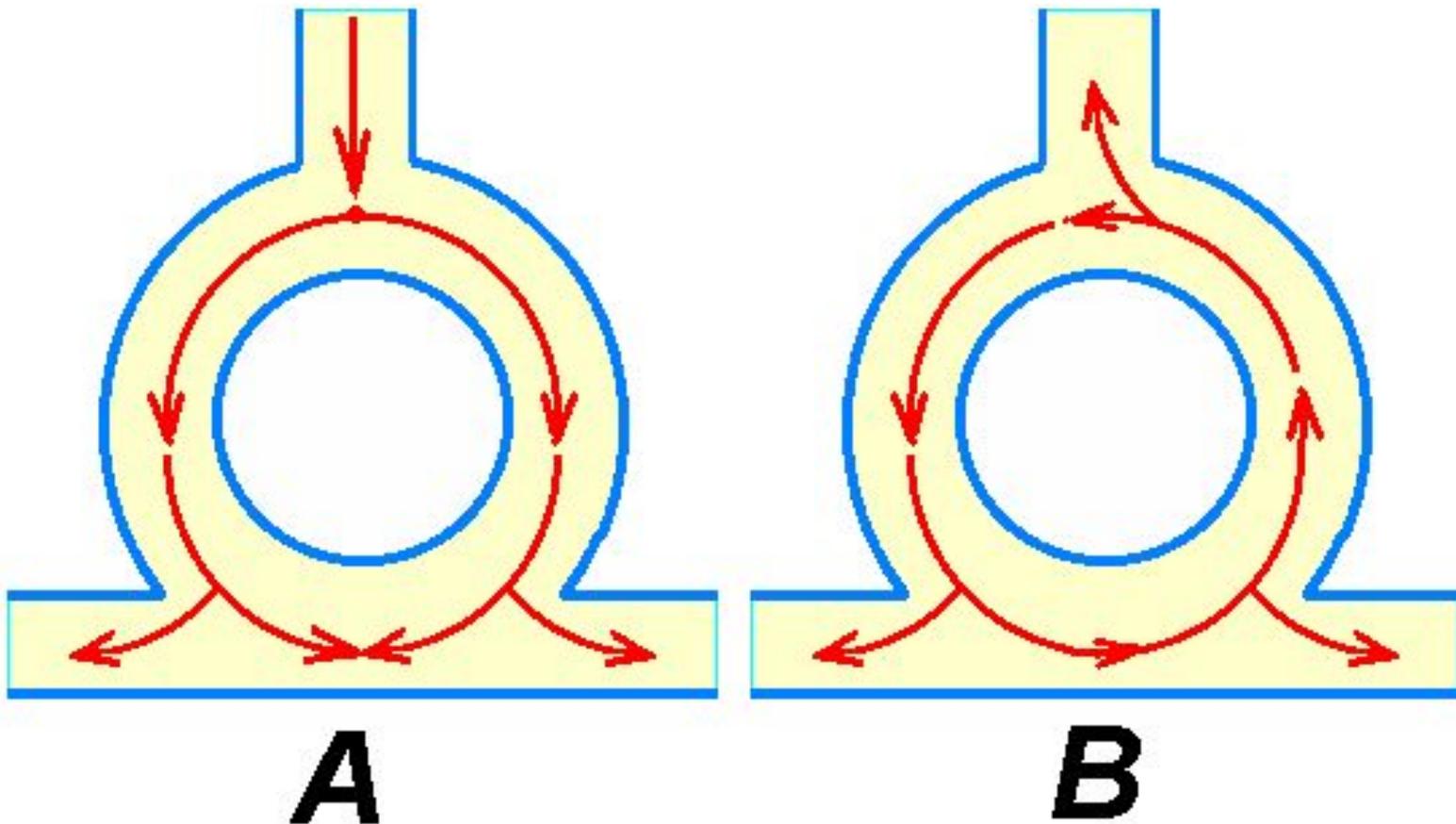
Прохождения двух параллельных волн возбуждения





- Механизм возникновения циркуляции возбуждения (ревербератора) по типу повторного входа (re-entry) в параллельно расположенных элементах.
- Обведенный элемент имеет длительность рефрактерного хвоста в два раза больше, чем у остальных элементов.

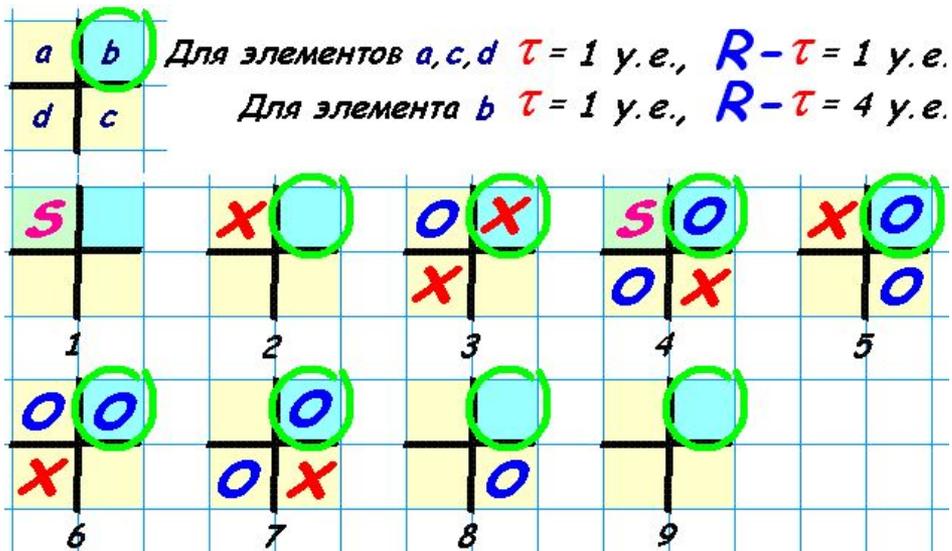
Изменение направления прохождения волн возбуждения при возникновении циркуляции: вход волны возбуждения (А) становится одним из выходов волн возбуждения (В)



Как предотвратить циркуляцию возбуждения по замкнутой структуре?

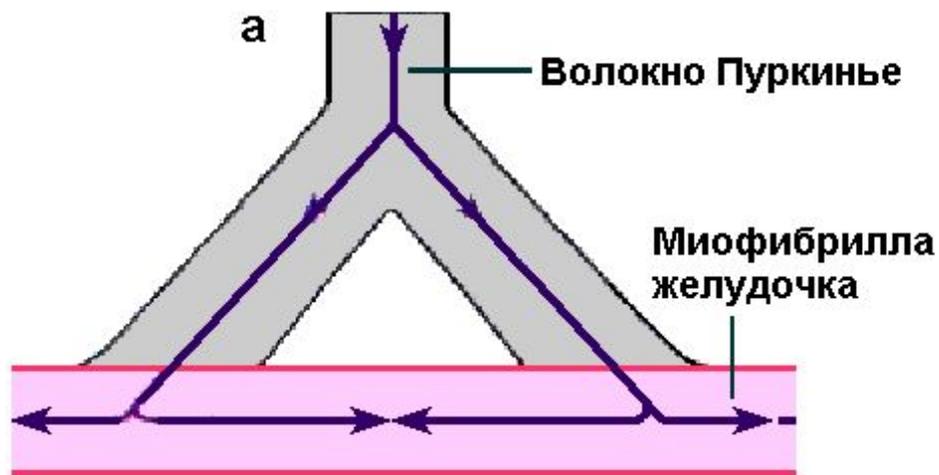
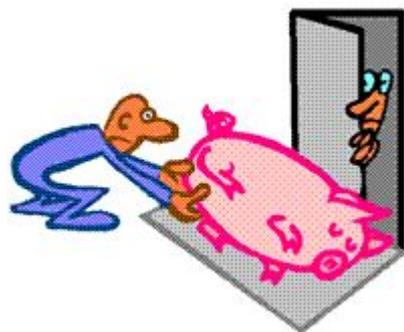
Есть два основных способа:

- уравнивать рефрактерность всех элементов замкнутой возбудимой структуры
 - снизить высокую рефрактерность «ненормальных» элементов возбудимых структур до уровня рефрактерности «нормальных».
 - повысить рефрактерность «нормальных» элементов до уровня рефрактерности «ненормальных».
- усилить рефрактерность «ненормальных» элементов до уровня, когда их период рефрактерности станет равен или больше времени прохождения возбуждения по «обходному» пути.

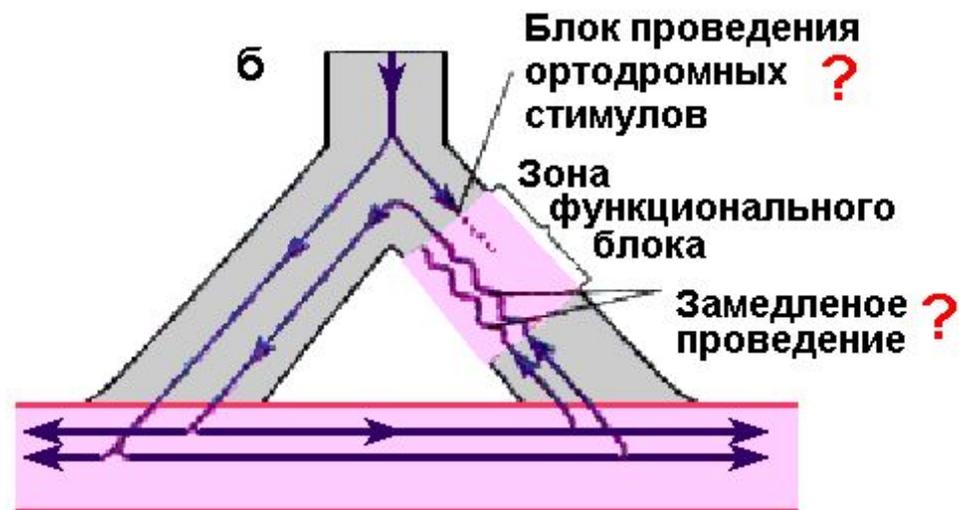


- Исчезновение циркуляции возбуждения при увеличении рефрактерности «ненормального» элемента b до уровня, когда период рефрактерности стал равен времени прохождения возбуждения по «обходному» пути.

**Будьте
бдительны !!!**

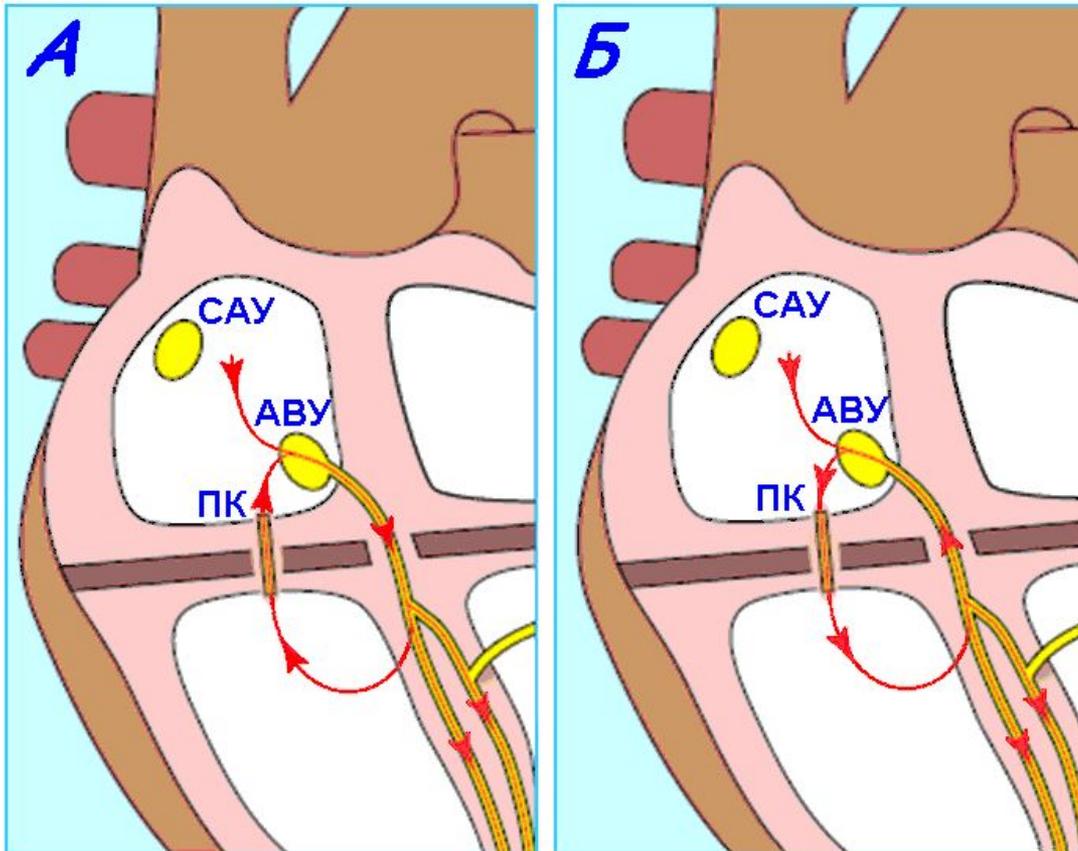


Норма



Односторонний блок
(развивается аритмия) ?

Механизм возникновения ортодромной (А) и антидромной (Б) атриовентрикулярной тахикардии при повторном входе возбуждения через дополнительные проводящие пути (пучок Кента).



САУ – сино-атриальный узел,
АВУ – атриовентрикулярный узел,
ПК – пучок Кента.

Вопрос 6



**Изучите
самостоятельно !**

Вопрос 7



**Изучите
самостоятельно ?**

- Издавна повелось сравнивать хитроумные творения природы с выдумками человека, в том числе, **металлический проводник** и **нервное волокно**.

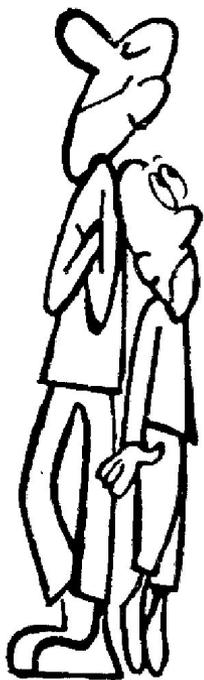


- Сходство этих объектов состоит в том, что по проводам и нервам бежит **электрический сигнал**.



А в чём различие?

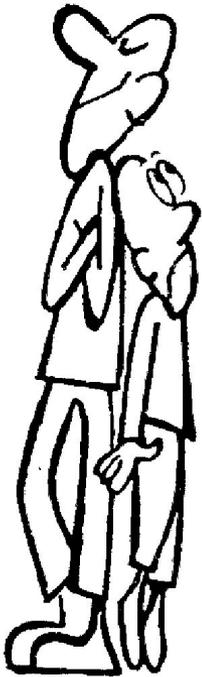
- Во-первых, в скорости проведения сигнала.
- По сравнению с металлическим проводником возбуждение даже по самым быстрым волокнам распространяется страшно **медленно**, со скоростью **$120 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$** (**$432 \text{ км}\cdot\text{ч}^{-1}$**).



- А электроны, хотя сами движутся со скоростью порядка $1 \text{ мм} \cdot \text{с}^{-1}$, электромагнитное поле, которое вызывает их движение, распространяется почти со скоростью света.
- Напомним, скорость света равна **$299\,792\,458 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$** ,
или же **$1\,079\,252\,849 \text{ км} \cdot \text{ч}^{-1}$** .

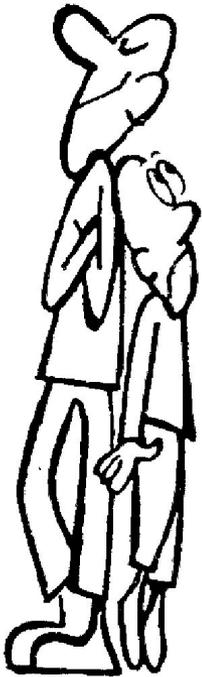
- Если в Москве на **кабель** подать напряжение, во Владивостоке, за 10 тысяч километров от Москвы, электроны придут в движение через **33 мс**.
- Для передачи такого же сигнала **миелинизированному нервному волокну** понадобились бы почти **сутки**, а самым медленным — **более полугода!**

А в чём различие?



- Во-вторых, сопротивление нервных волокон очень велико.
- Один метр нервного волокна имеет такое же сопротивление, как 16 миллиардов километров обычного медного провода.

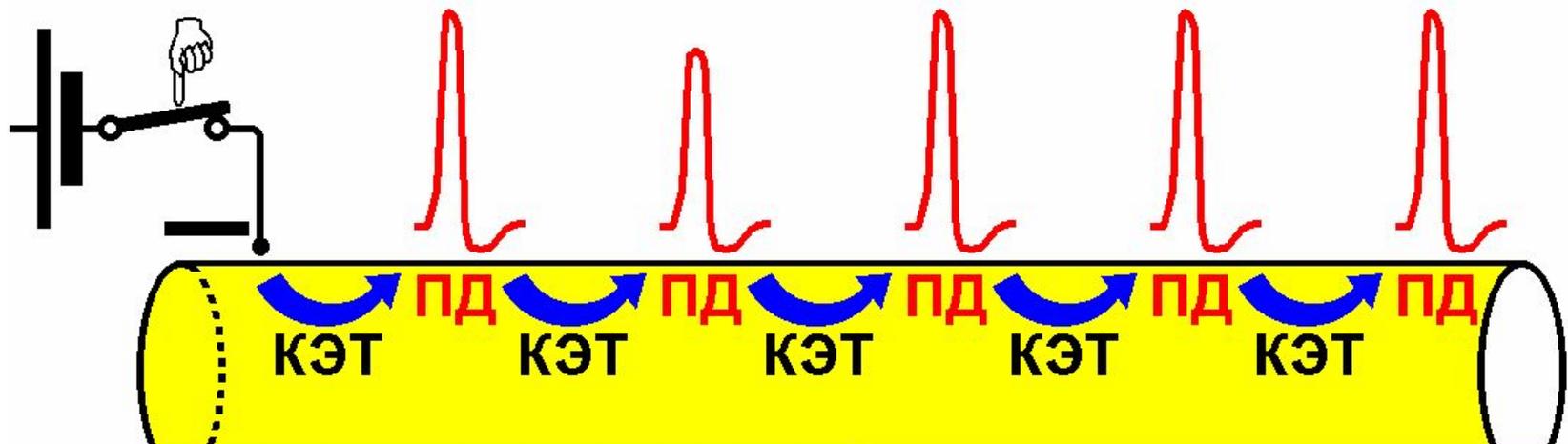
А в чём различие?

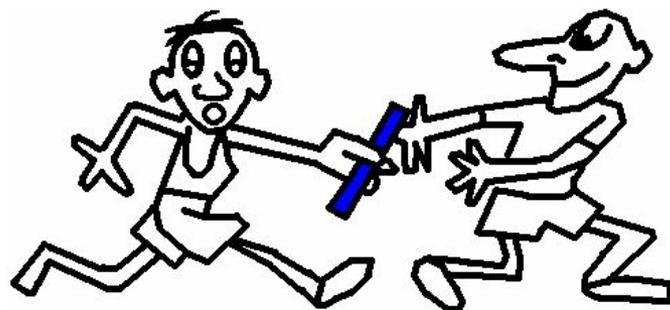
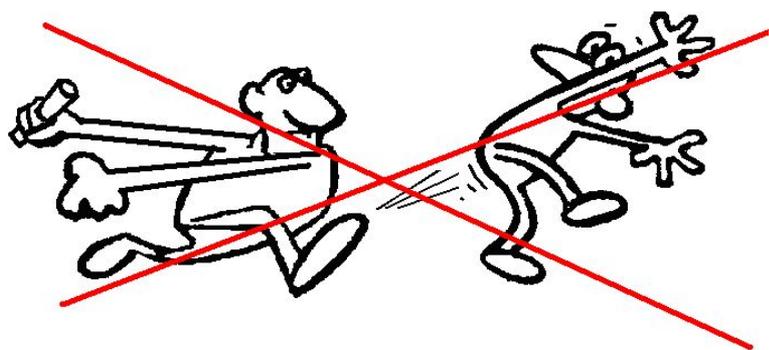
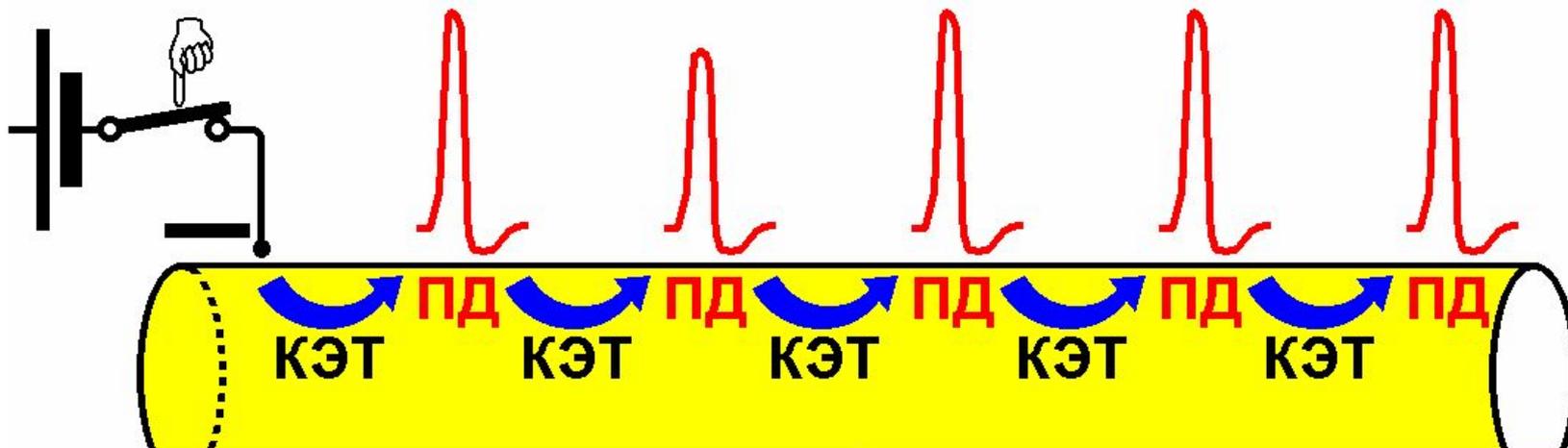


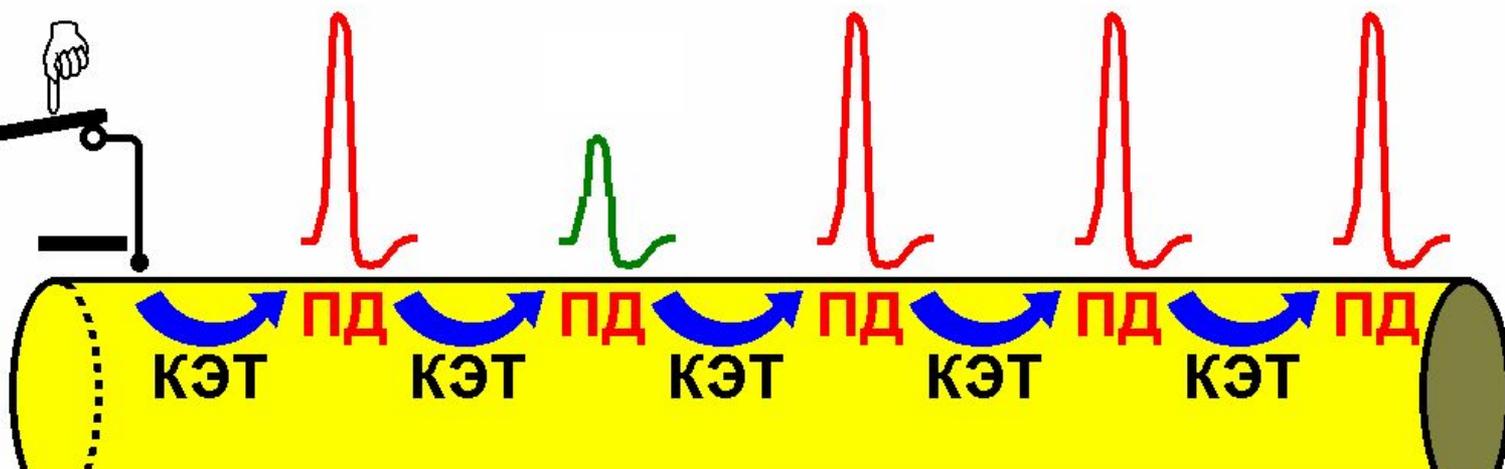
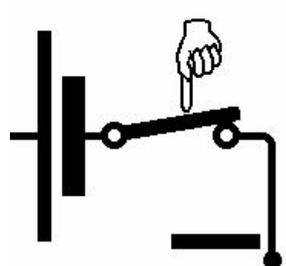
- В-третьих, проведение возбуждения в отличие от распространения тока в проводах происходит без снижения амплитуды ПД и без снижения скорости, т.е. ***бездекрементно.***

Механизм проведения возбуждения по волокну возбудимой клетки включает в себя **два компонента**.

- Раздражающее действие катэлектротонического сигнала (КЭТ), порождаемого локальным ПД, на соседний участок электровозбудимой мембраны,
- Возникновение потенциала действия (ПД) в этом соседнем раздражаемом участке мембраны.



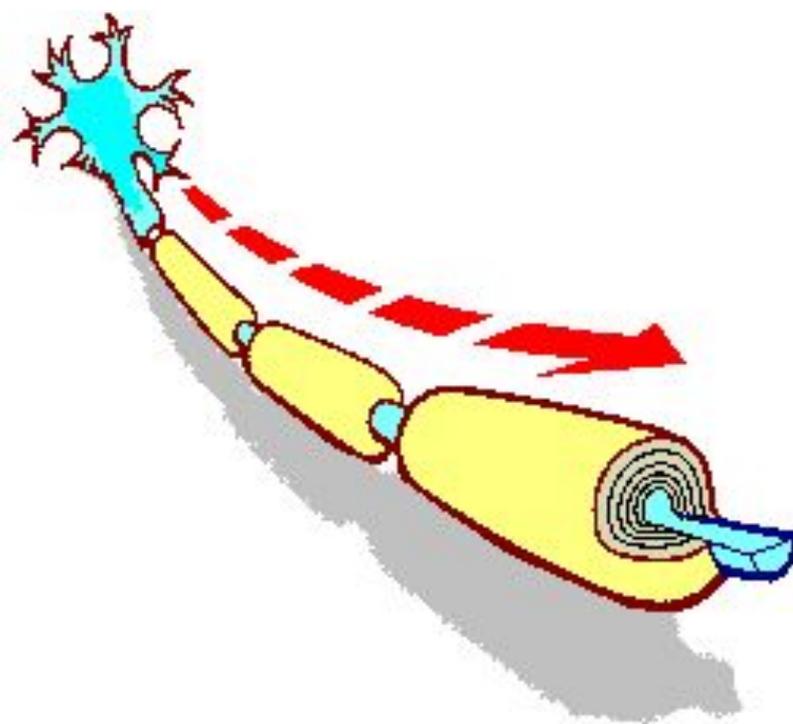
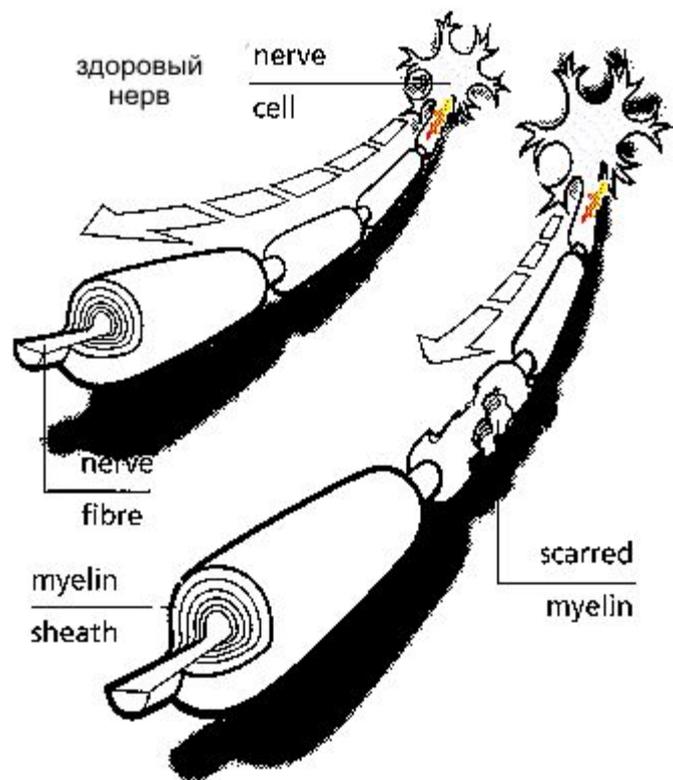




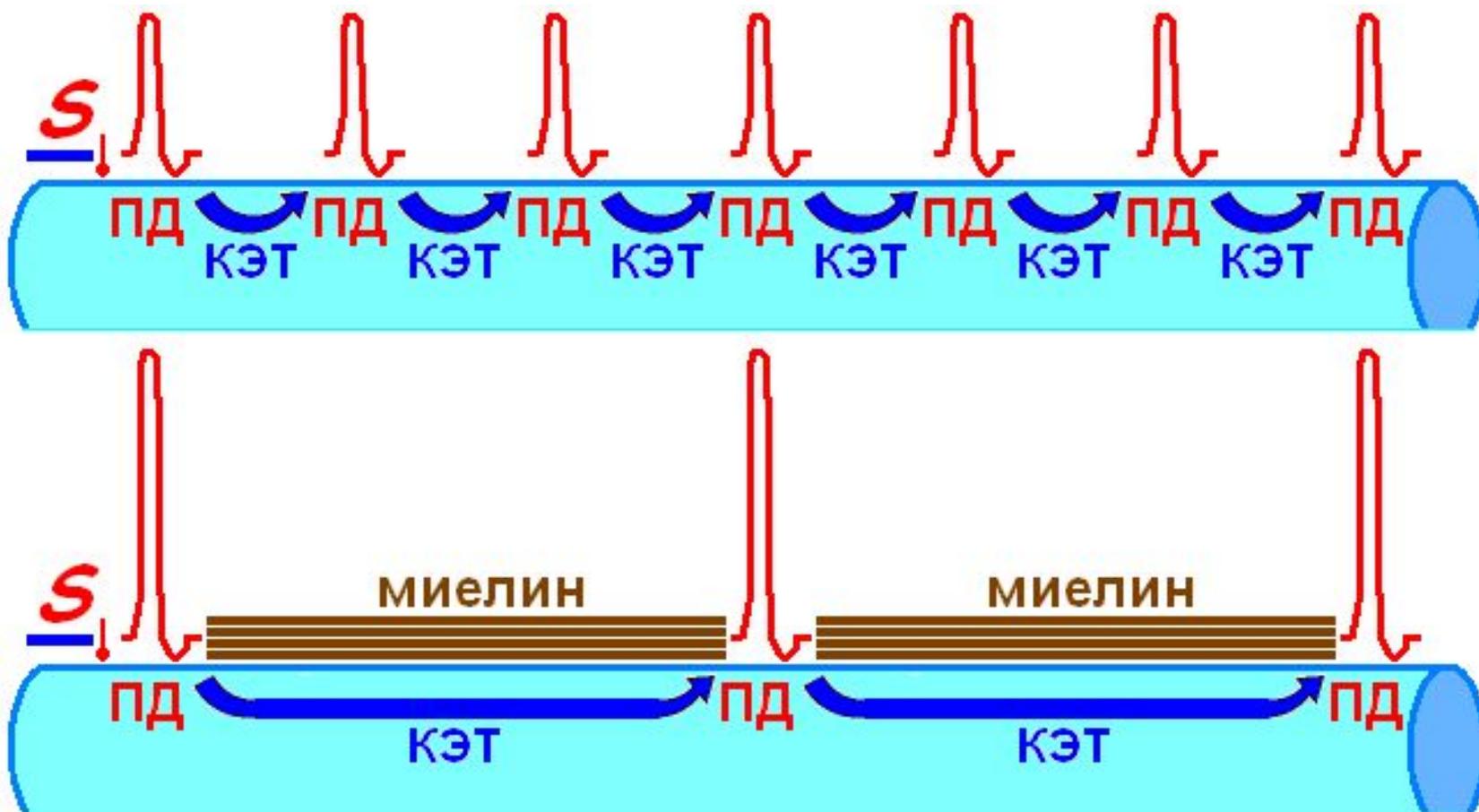
Вопрос 8

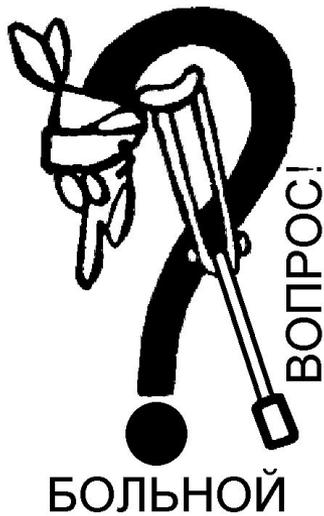


**Изучите
самостоятельно ?**

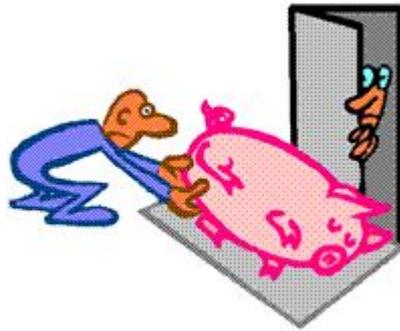
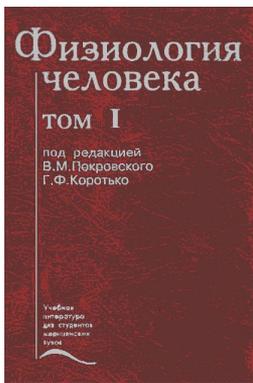


Проведение возбуждения в
немиелизированных (вверху) и
миелизированных (внизу) нервных волокнах.





- Принято считать, что сальтоторная форма функционирования проводника экономична в смысле расхода ионов, нагрузки на ионный насос и экономии энергии. Однако это вызывает сомнение. За увеличение скорости проведения необходимо платить! Ведь «бег» требует больше энергии, чем «ходьба»?!
- Так плотность натриевых каналов в перехватах Ранвье очень велика — $10\ 000\ \text{мкм}^{-2}$, что в 200 раз превышает плотность их в мембране гигантского аксона кальмара.
- В перехватах Ранвье происходят весьма большие траты энергии вследствие большой плотности здесь натрий-калиевых каналов



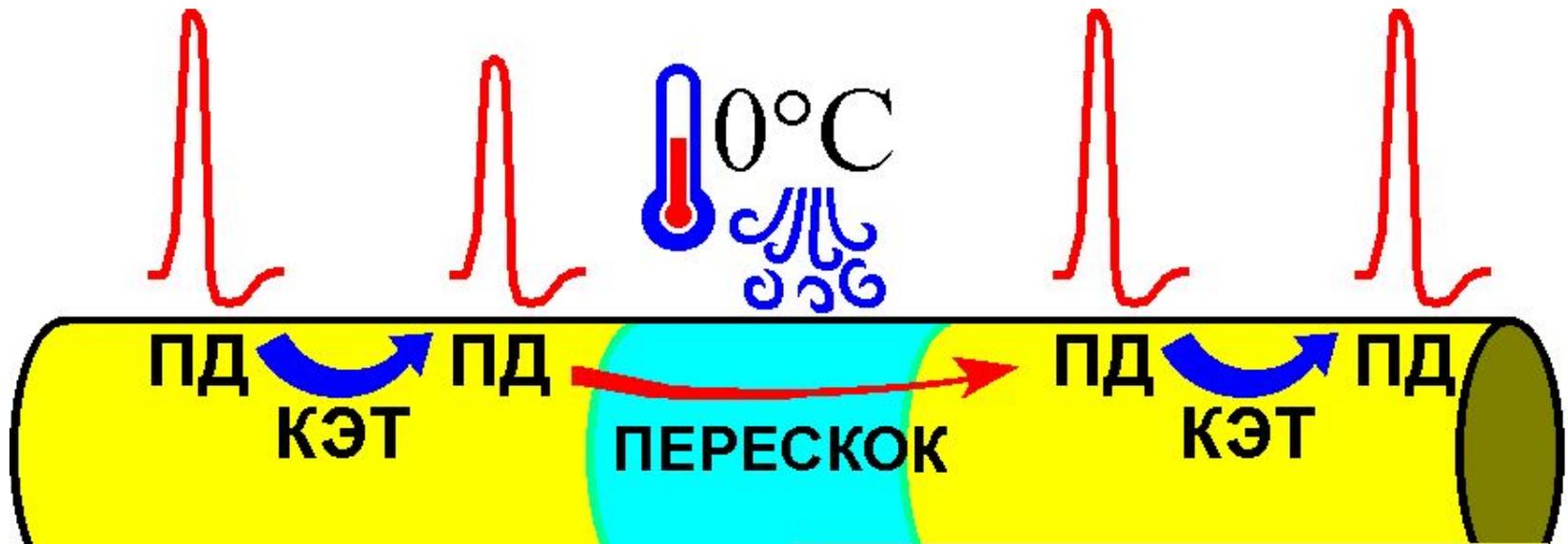
- Никак нельзя согласиться с Учебником (с.64), что в безмиелиновых волокнах «распространение возбуждение идёт с постепенным ослаблением — декрементом».
- Нельзя также утверждать, что «у высших животных благодаря, прежде всего, наличию миелиновой оболочки ... в нервном волокне возбуждение проходит, не затухая, бездекрементно».
- *Во-первых*, миелинизация нервных волокон приводит прежде всего к повышению скорости проведения импульсов, но не появлению бездекрементного проведения сигнала. Ещё раз повторим, и безмиелиновые волокна проводят ПД бездекрементно. На то он и ПД!
- *Во-вторых*, молекулярные механизмы проведения ПД (естественно, бездекрементного), как сейчас считают, были сформированы на ранних стадиях филогенеза (вероятно, ещё на «донервных»), так как они практически не различаются у животных разного уровня развития. Безмиелиновые волокна имеются и у «высших животных», включая человека.

Вопрос 9

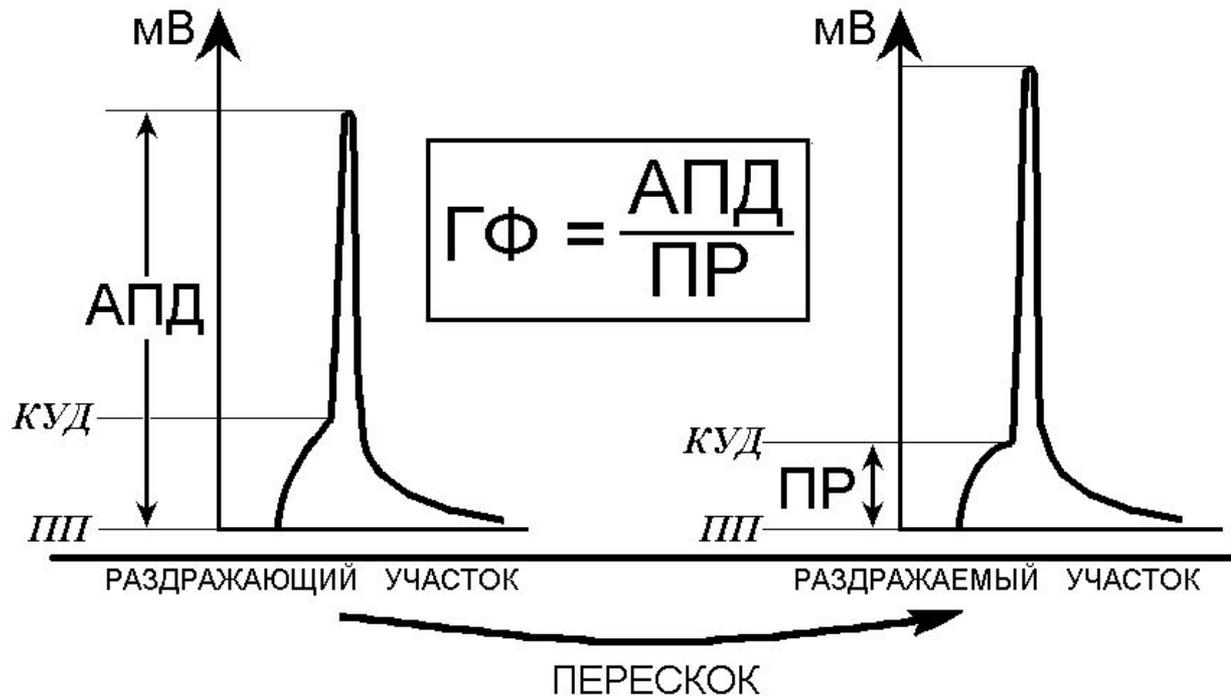


**Изучите
самостоятельно ?**

Перескок электрона через блоковую область



Определение гарантийного фактора проведения возбуждения.



- ГФ – гарантийный фактор,
- АПД – амплитуда потенциала действия в мВ,
- ПР – порог раздражения (деполяризации) в мВ,
- ПП – потенциал покоя,
- КУД – критический уровень деполяризации.

По оси абсцисс – время, по оси ординат – значение мембранного потенциала в мВ.

Вопрос **10**





В 1944 году лауреатами Нобелевской премии по физиологии и медицине стали . американские физиологи **Джозеф Эрлангер** (*Joseph Erlanger*) и **Герберт С.Гассер** (*Herbert Spencer Gasser*) «за открытия, имеющие отношение к высокодифференцированным функциям отдельных нервных волокон»

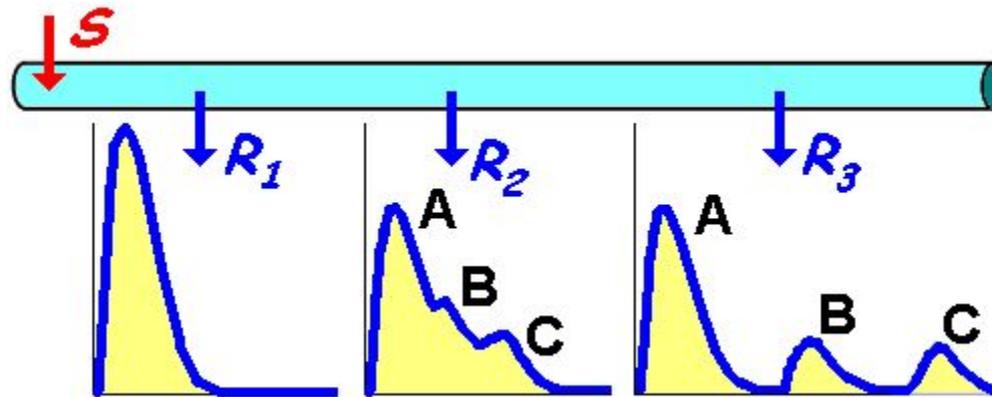


Опыт Дж. Эрлангера – Г. Гассера

- В 1939 г. американские физиологи

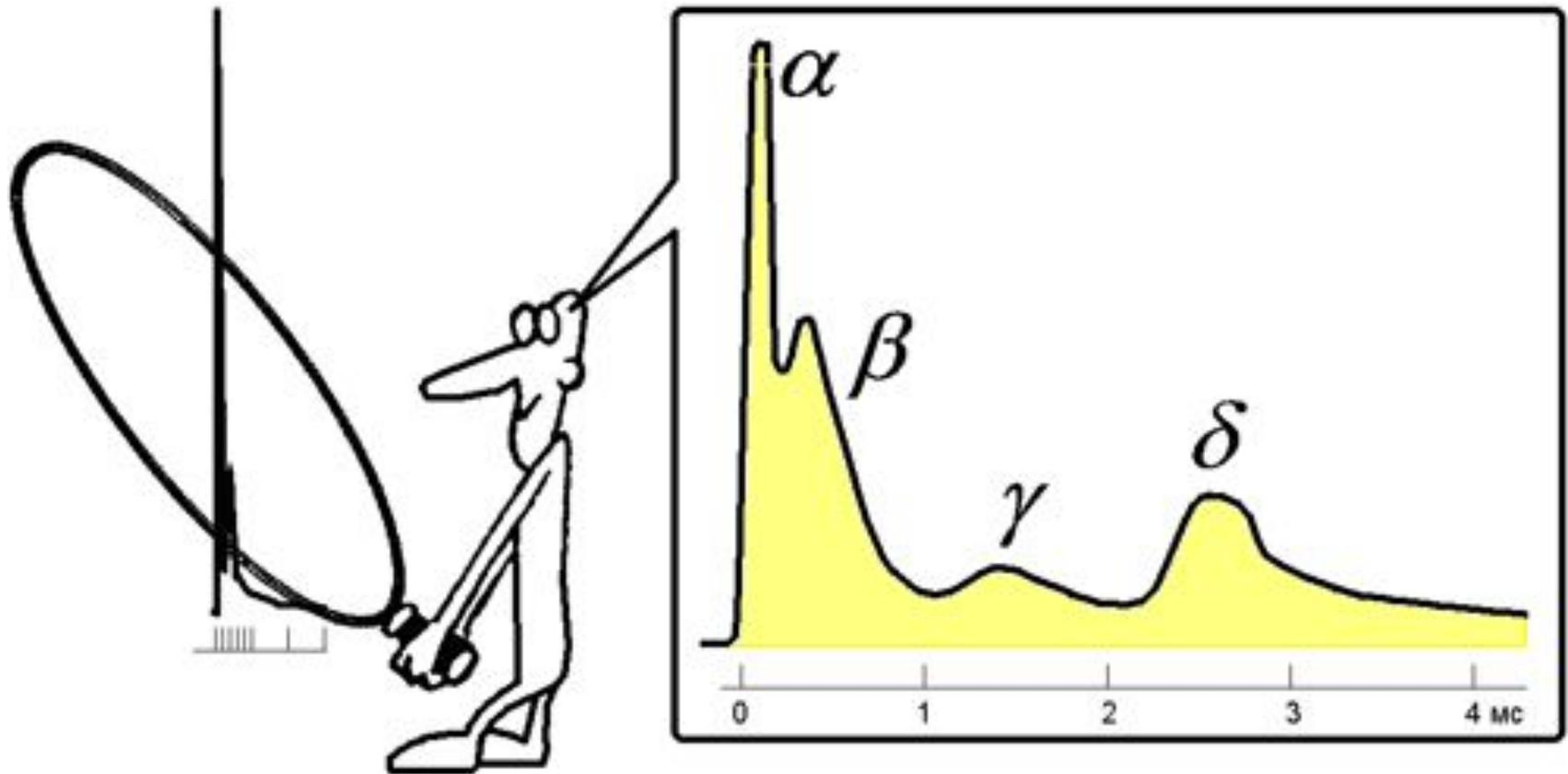
Эрлангер и **Гассер**

зарегистрировали суммационные потенциалы от целого нервного ствола седалищного нерва лягушки на разных расстояниях от стимулирующего электрод



- Было установлено, что чем дальше от места нанесения стимула находился регистрирующий электрод, тем более четко **суммарный потенциал** делился на ряд пиков, которые были обозначены буквами латинского алфавита **A, B, C.**

- При относительно быстрой скорости записи потенциалов, при более тщательном исследовании и рассмотрении пика А выделили дополнительно пики и поместили их буквами α (альфа), β (бета), γ (гамма), δ (дельта).



Расслоение суммационного потенциала на отдельные пики объясняется следующим:

- Нервные волокна, составляющие нерв, имеют **разную скорость проведения** возбуждения.
- Нервные волокна можно объединить в группы с **примерно одинаковой скоростью проведения** возбуждения.



Классификация нервных волокон Эрлангеру-Гассеру

Группы волокон (по Эрлангеру и Гассеру)	Диаметр, мкм	Скорость проведения, м/с
A α	13 - 22	70 - 120
A β	8 - 13	40 - 70
A γ	4 - 8	15 - 40
A δ	1 - 4	5 - 15
B	1 - 3	3 - 14
C	0,5 - 1,0	0,5 - 2

- Нервы у позвоночных состоят из *трех основных групп волокон* (А, В и С), различающихся по скорости проведения возбуждения, степени миелинизации, диаметру волокна, скорости развития ПД.
- Значения всех этих показателей в ряду от **A α** до **С** снижаются.



Автомобиль 60-120 км/ч

0,02-0,05 Атрио-вентрикулярный узел

1-1,5 Пучок Гиса

2-4 Волокна Пуркинье

0,5-2 С

3-14 В

5-15 A_{δ}

15-40 A_{γ}

40-70 A_{β}

70-120 A_{α}

0 20 40 60 80 100 120

Скорость, $\text{M} \cdot \text{C}^{-1}$

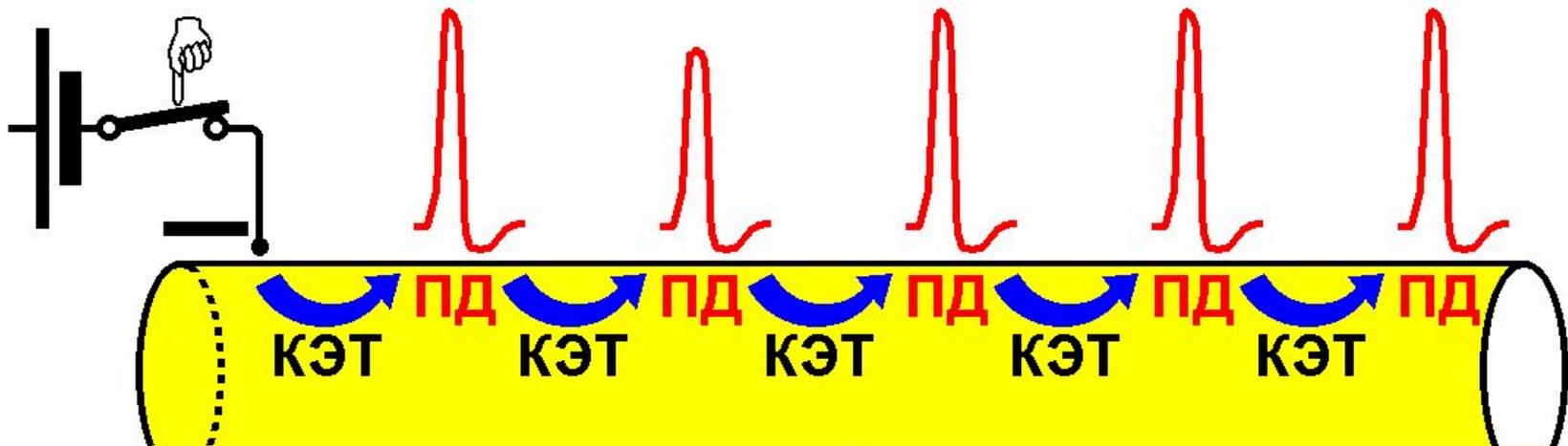
Вопрос **11**



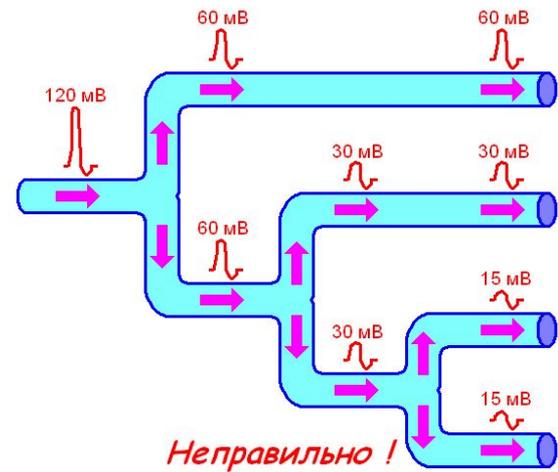
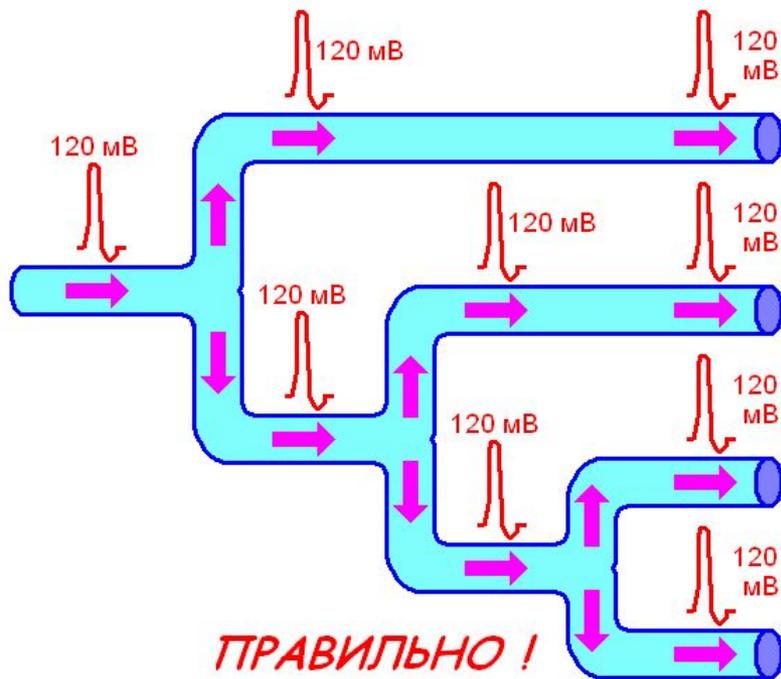
Основные свойства автоволн, касающиеся их распространения, распространяются и на потенциалы действия нервных волокон:

- распространяется без затухания
- не делятся и не интерферируют
- двустороннее проведение возбуждения
- направление движения определяется взаимным расположением зон рефрактерности и покоя
- не отражаются от препятствий

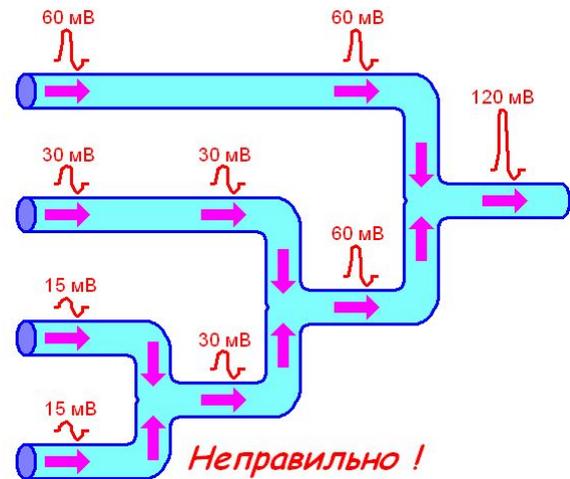
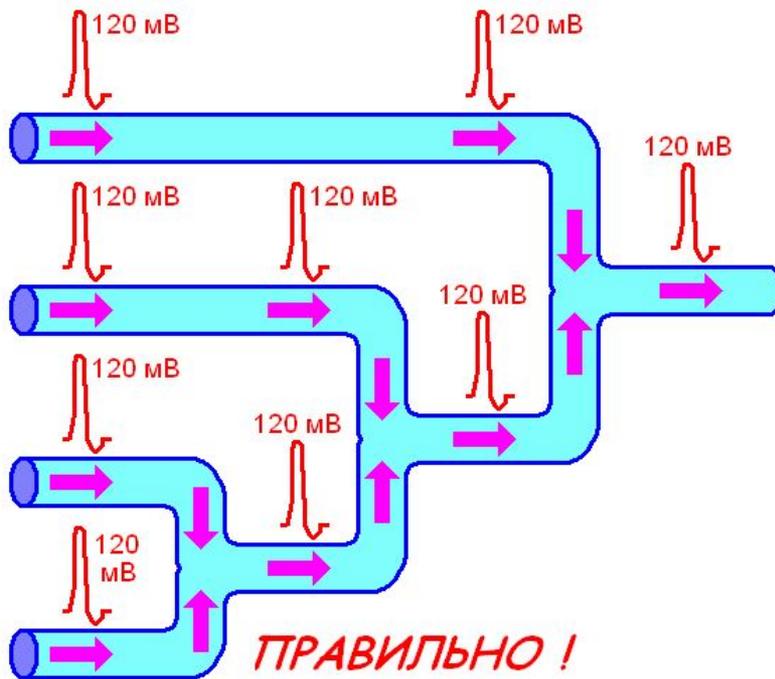
... Не затухают



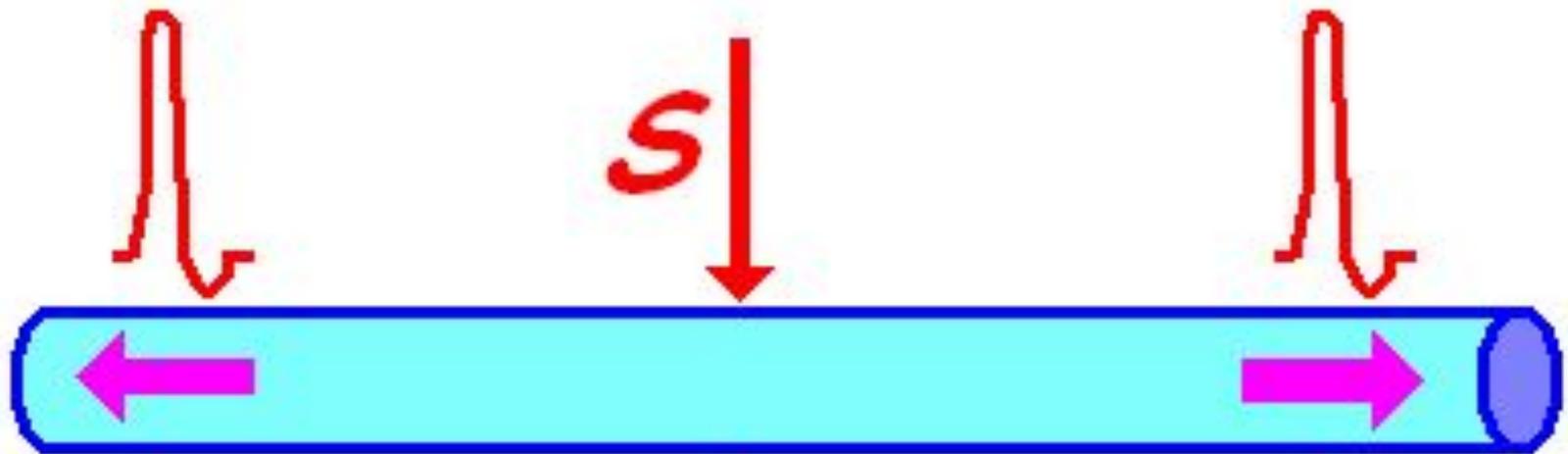
... НЕ ДЕЛЯТСЯ



... не интерфейруют



... обеспечивается двустороннее
проведение возбуждения



$$L_1$$

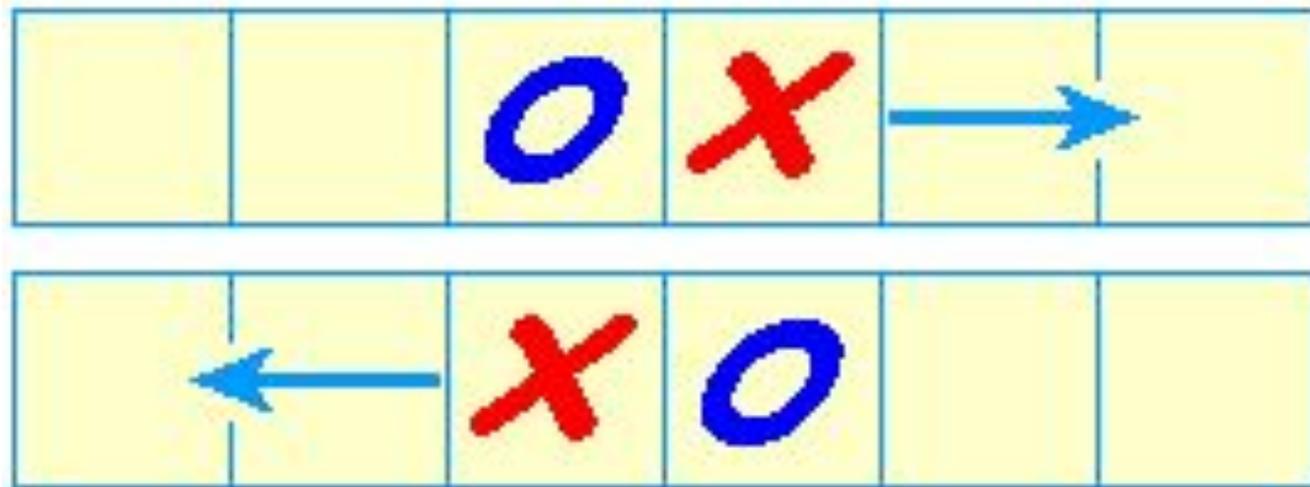
$$L_2$$

$$L_1 = L_2$$

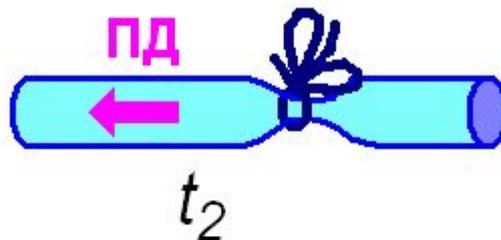
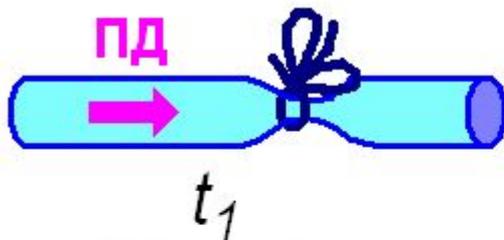
$$t_1 = t_2$$

$$A_1 = A_2$$

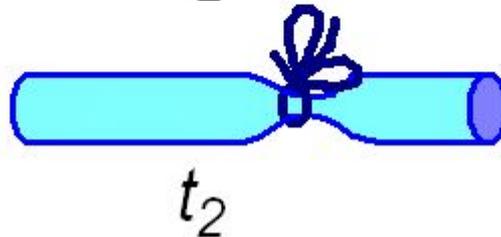
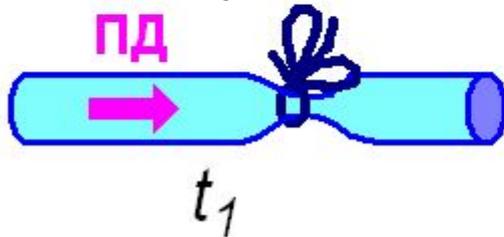
Определение направления распространения возбуждения



... не отражаются от препятствий

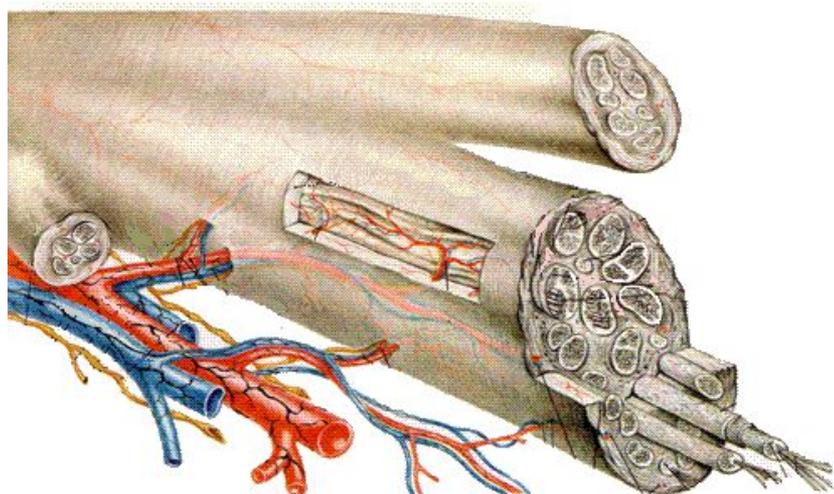


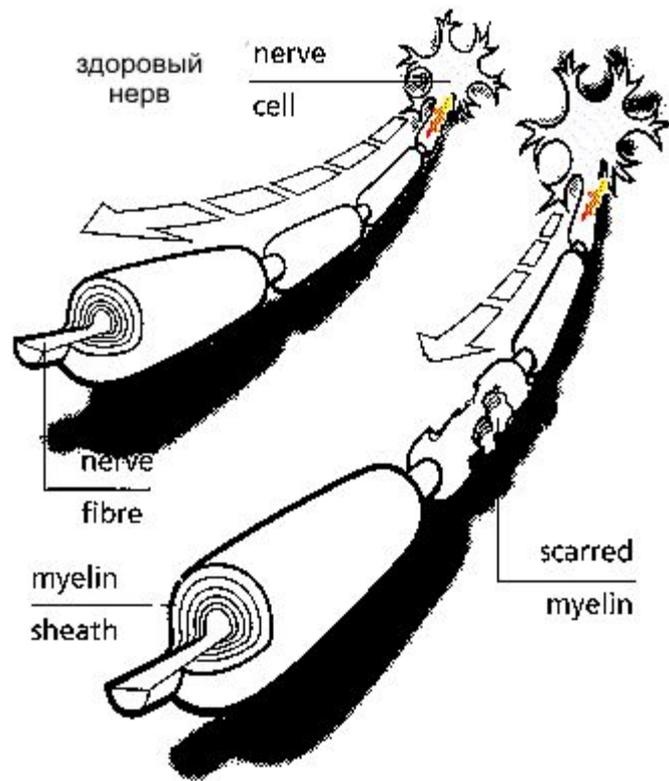
Неправильно !



правильно !

Вопрос **12**





- В периферическом нерве импульсы распространяются по каждому волокну изолированно, т.е. не переходя с одного волокна на другое и оказывая действие только на те клетки, с которыми контактируют окончания данного нервного волокна.



Вопросы есть?!