

Нервные волокна

Атлас по физиологии

В двух томах. Том 1: учеб. пособие / А. Г. Камкин, И. С.
Киселева - 2010. - 408 с. : ил.-

Ч.3

Миелинизированное волокно

- Для понимания механизмов проведения по нервным волокнам возбуждения необходимо учитывать как электрические, так и морфологические особенности аксонов нервных клеток. Несмотря на все разнообразие нервных волокон, их можно разделить на два класса: немиелинизированные и миелинизированные волокна. Мембрана немиелинизированного нервного волокна напрямую контактирует с внешней средой, таким образом, обмен ионами между внутри- и внеклеточной средами (ионные токи через плазматическую мембрану) может происходить в любой точке немиелинизированного нервного волокна. В случае же миелинизированных нервных волокон большая часть мембраны аксона покрыта жировой оболочкой как изолятором, и лишь сравнительно небольшие участки мембраны, названные перехватами Ранвье, свободны от миелина. Миелинизированное нервное волокно контактирует с внешней средой только в области перехватов Ранвье.
- Миелинизация нервного волокна играет огромную роль в нервной системе, а нарушение миелиновой оболочки приводит к фатальным патологическим процессам, механизм которых до настоящего времени подвергается интенсивному изучению, поэтому мы рассмотрим подробно миелиновую оболочку и ее формирование.
- На рисунке 1.83 А представлен фрагмент миелинизированного аксона и выделен перехват Ранвье. Миелиновая оболочка создается в результате того, что шванновская клетка (или иначе миелоцит) многократно обертывает аксон. При этом образуются слипающиеся слои и тем самым формируется миелиновая оболочка. Далее представлены структуры шванновской клетки (рис. 1-83 Б).
- Миелин в периферической нервной системе конструируется другими уникальными протеинами мембраны. Миелин, окружающий каждый миелинизированный аксон, формируется из многих глиальных клеток. Каждый регион миелина формируется одиночной глиальной клеткой и отделен от следующего региона немиелинизированным участком, названным перехватом Ранвье. Только в этом участке аксональная мембрана напрямую контактирует с экстрацеллюлярной жидкостью (рис. 1-83 В).
- Миелиновая оболочка может быть достаточно толстой и состоять из 50-100 мембран, играющих роль электрического изолятора аксона, т.е. предотвращающего перенос ионов между цитозолем аксона и экстрацеллюлярной жидкостью. Как следствие электрическая активность в аксоне ограничена только зоной мембраны перехвата Ранвье, именно того места, где ионы могут проходить через мембрану. Этот участок мембраны имеет большую плотность потенциалуправляемых Na^+ -каналов, около 10 000 на $1 \mu\text{m}^2$ аксональной плазматической мембраны, тогда как участки аксональной мембраны между перехватами Ранвье имеют очень незначительное количество ионных каналов.
- Суммарный диаметр аксона, покрытого миелиновой оболочкой, обычно составляет около 20 μm . Длина перехвата Ранвье достигает 2 μm , а миелинизированный промежуток между двумя перехватами Ранвье составляет около 2000 μm .

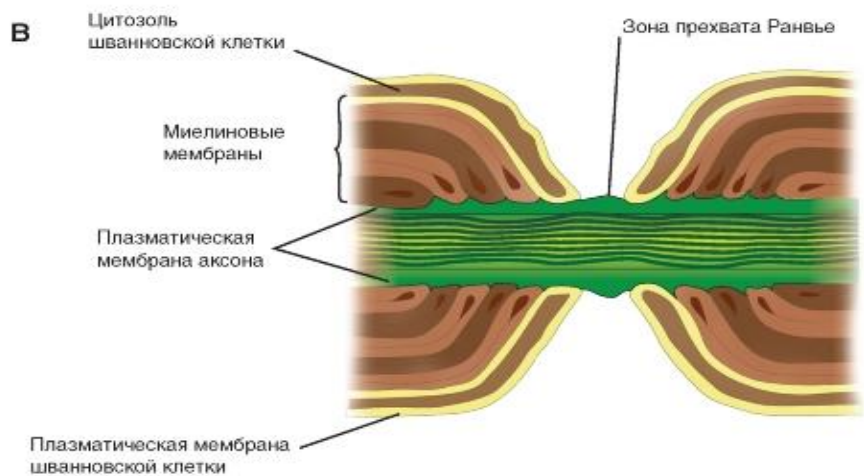
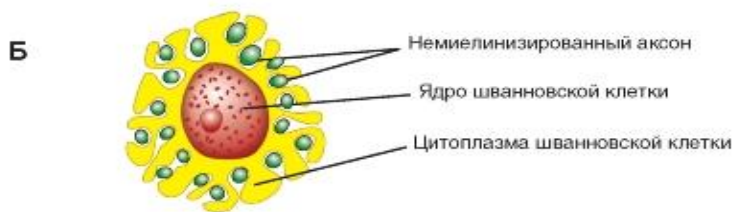
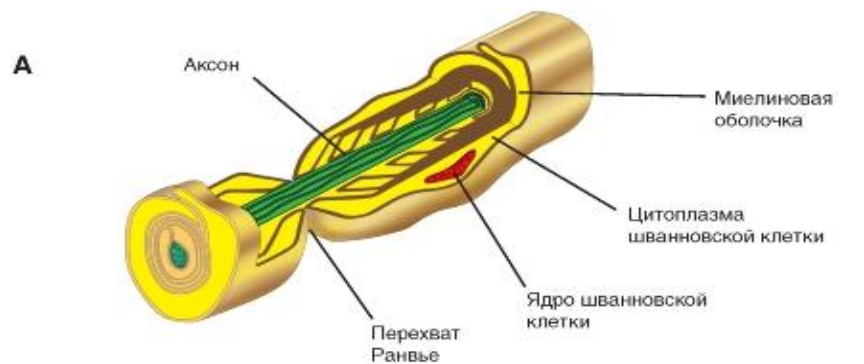
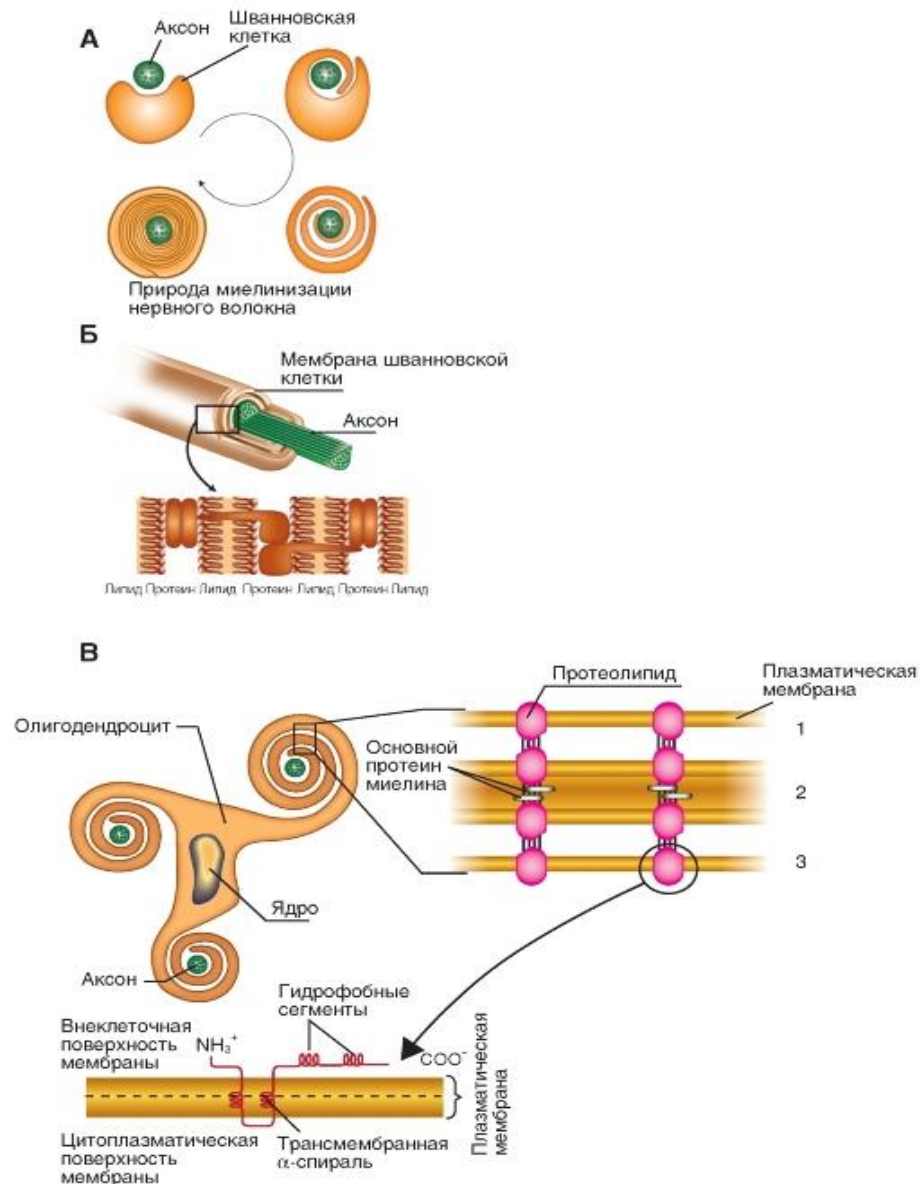


Рис. 1-83. Схема строения миелинизированного нервного волокна (А), шванновской клетки (Б) и структура перехвата Ранвье (В)

Шванновская клетка

- Миелин представляет собой упаковку листков специфических плазматических мембран, продуцируемых глиальными клетками, которые обертываются вокруг себя и аксона (в определенном смысле в виде архимедовой спирали), что и показано на рисунке. В периферической нервной системе глиальные клетки называются шванновскими клетками.
- На рисунке 1-84 А показано, как в процессе развития нервной системы большая шванновская клетка обертывает аксон нейрона. Дальнейший рост мембраны шванновской клетки вместе с ее вращением вокруг аксона образует слоистую спираль с двойной плазматической мембраной вокруг аксона. Таким образом, миелин представляет собой слой относительно богатых фосфолипидами плазматических мембран шванновской клетки. Далее (рис. 1-84 Б) показаны схема аксона, окруженного шванновской клеткой, и профиль слоев мембраны, образующий миелин.
- Часто несколько аксонов окружены глиальной клеткой (рис. 1-84 В). Как у позвоночных, так и у некоторых беспозвоночных животных глиальные клетки сопровождают аксоны по всей длине. Но специализация этих глиальных клеток в форме миелина преобладающе встречается у позвоночных. Глиальные клетки позвоночных, позднее формирующие миелин, имеют на своей поверхности миелинассоциированный гликопротеин и другие протеины, связывающиеся с соседними аксонами и вызывающими формирование миелина. Миелиновая мембрана, подобно всем мембранам, содержит бислой фосфолипидов, но миелин содержит только несколько типов протеинов. Основными протеинами миелина и протеолипидом обнаружили только в миелине в центральной нервной системе, и их наличие позволяет плазматическим мембранам плотно упаковываться вместе.



- **Рис. 1-84. Рост мембраны шванновской клетки и формирование миелиновой оболочки аксона.**
- А - рост мембраны шванновской клетки вместе с ее вращением вокруг аксона нерва. Б - профиль слоев мембраны, образующий миелин.
- В - формирование миелиновой оболочки аксона. Посредством вращательного движения вокруг близлежащих аксонов и вокруг себя мембрана одного олигодендроцита окружает несколько аксонов и, таким образом, формирует их миелиновую оболочку.
- Г - молекулярная структура упаковки миелина.
- Д - каждая молекула протеолипида (276 аминокислотных остатков) имеет две мембранные α-спирали, каждая из которых содержит около 30 аминокислотных остатков. Через

Распространение по аксону пассивного электротонического потенциала

- Пассивный электротонический потенциал распространяется по нервному волокну на небольшие расстояния, причем его амплитуда, скорость нарастания и падения с расстоянием уменьшаются, т.е. распространение происходит с затуханием. На рисунке 1-85 А представлена схема немиелинизированного волокна, которая для удобства обсуждения механизма распространения пассивного электротонического потенциала разбита на фрагменты, каждый из которых включает один потенциалуправляемый Na^+ -канал (показан розовым цветом), находящийся в состоянии покоя, один потенциалуправляемый K^+ -канал (показан желтым цветом), находящийся в состоянии инактивации, и один канал утечки (показан коричневым цветом), через который осуществляется выход ионов K^+ во внешнюю среду.
- Сопротивление аксоплазмы (r_{in}) и наружной среды (r_{out}) очень мало, и ими можно в определенном смысле пренебречь. Обычно рассматривают лишь один элемент мембраны, включающий ее емкость (C_m) и сопротивление (R_m), но надо помнить, что мембрана аксона состоит из огромного количества подобных элементов, связанных между собой и образующих непрерывный кабель (см. рис. 1-85 Б). Можно заметить, что реально каждый такой элемент имеет, помимо емкости мембраны (C_m), сопротивление потенциалуправляемого Na^+ -канала (R_{Na}), натриевую батарею (V_{Na}), сопротивление потенциалуправляемого K^+ -канала (R_K), калиевую батарею (V_K), сопротивление канала утечки - K_2P -канала (R_l), батарею канала утечки (V_l). Однако в покоемся аксоне большинством этих элементов можно пренебречь, оставив лишь емкость мембраны (C_m) и сопротивление мембраны (R_m), которые будут определяться прежде всего сопротивлением открытых каналов утечки (R_l), как наиболее меньшим. Сопротивление канала утечки (R_l) можно оставить для демонстрации движения ионов по круговым локальным токам через эти каналы в невозбужденных участках мембраны аксона.
- Аксоплазма и наружная среда клетки, будучи электролитами, оказываются хорошими проводниками. В покоемся аксоне они становятся эквипотенциальными, т.е. разность потенциалов на мембране будет одинакова во всех фрагментах (точках) волокна (например, -65 мВ). Если в зону (точку 0) аксона ввести микроэлектрод и изменить разность потенциалов на мембране в этой зоне (рис. 1-85 В), тогда соседние зоны (1) и более удаленные зоны (2, 3, 4 и так далее) окажутся неэквипотенциальными, и между ними потечет ток. Этот ток станет уменьшать возникшую разность потенциалов и одновременно менять потенциал в соседних и близлежащих областях. Влияние тока будет уменьшаться по мере удаления от зоны (0).
- Поскольку внутриклеточная среда служит проводником, входящий в зону 0 небольшой ток (смещающий потенциал покоя от -65 до -55 мВ, т.е. в подпороговой области) распространяется в обе стороны от этого участка. Так как мембрана нервного волокна не идеальный изолятор, распространяющиеся токи начнут покидать волокно через единственно открытые каналы утечки, т.е. возникнут выходящие токи. Если этот локальный, входящий в данном случае через микроэлектрод, ток подпороговый, он вызывает возникновение пассивного электротонического потенциала и распространяется с затуханием. Линии на рис. 1-85 В показывают части локальных кругов тока, текущего между слегка деполяризованной и недеполяризованной областями внутри и снаружи аксона и через зоны мембраны, находящиеся в покое (зоны 1), а также на большем удалении (зоны 2, 3, 4 и т.д.). Как будут замыкаться эти линии? Поскольку внешняя среда соединена так или иначе с минусом входа усилителя, то локальные круги тока замкнутся через электронно-измерительную схему на микроэлектроде.
- Изменения мембранного потенциала (рис. 1-85 Г) измеряются регистрирующими электродами у основания аксона (V_1) и в различных точках вдоль него (V_2, V_3, V_4, V_5, V_6), а график этих изменений представлен на рис. 1-85 Д.

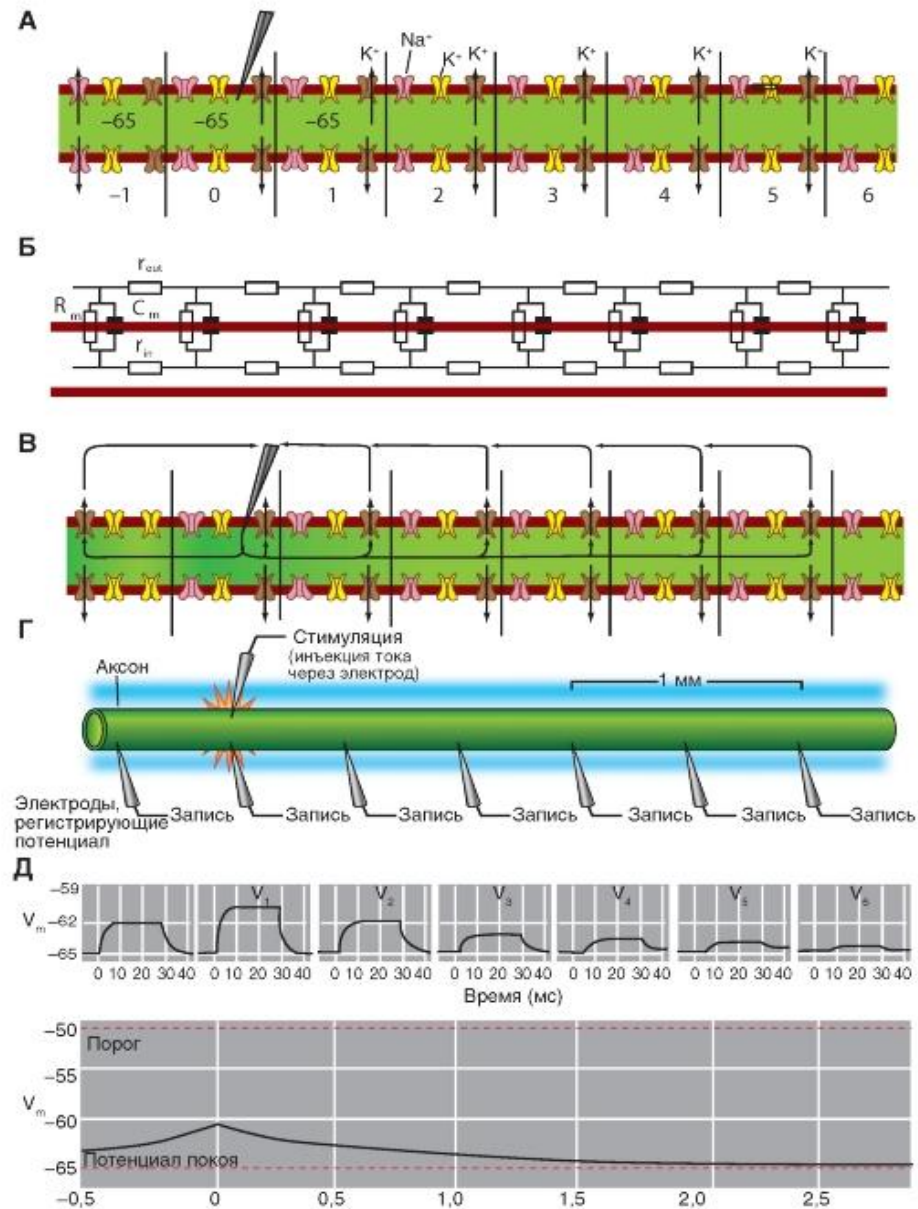


Рис. 1-85. Распространение пассивного электротонического потенциала на примере немиелинизированного волокна.

А - аксон в состоянии покоя. Потенциалуправляемые Na^+ -каналы (показаны розовым цветом) находятся в состоянии покоя, потенциалуправляемые K^+ -каналы (показаны желтым цветом) находятся в состоянии инактивации, работают только каналы утечки (показаны коричневым цветом), через которые осуществляется выход ионов K^+ во внешнюю среду. Б - аксон представляет собой цилиндр («электрический кабель»), который заполнен электролитом. Электрические свойства аксона можно моделировать, используя радиоэлектронные элементы: R_m - сопротивление мембраны, C_m - емкость мембраны, r_{in} - сопротивление цитоплазмы, r_{out} - сопротивление жидкости внешней среды. Мембрана немиелинизированного нервного волокна напрямую контактирует с внешней средой, и таким образом в покое обмен ионами между внутри- и внеклеточной средами (ионные токи через плазматическую мембрану, прежде всего по каналам утечки) может происходить в любой точке немиелинизированного нервного волокна. В - через стимулирующий электрод подается подпороговый импульс электрического тока, который распространяется электротонически по аксону. Г - изменения мембранного потенциала измеряются регистрирующими электродами у основания аксона (V_1) и в различных точках вдоль него (V_2, V_3, V_4, V_5, V_6). В аксоне ток вызывает деполяризацию величиной 10 мВ и сдвигает мембранный потенциал с -65 до -55 мВ (V_1). На расстоянии 1 см (V_2) это изменение потенциала уменьшается на 63%, достигая 37% своего исходного значения (3,7 мВ). Это расстояние (1 см) называют постоянной длины мембраны аксона. Д - график изменения пассивного электротонического потенциала в зависимости от длины аксона

Распространение потенциала действия

- Распространение возбуждения в форме потенциала действия принципиально отличается от распространения пассивного электротонического потенциала. Ни амплитуда, ни форма потенциала действия при его распространении по нервному волокну не меняются. Это обусловлено тем, что при пороговой деполяризации активируются потенциалуправляемые ионные каналы, чего не происходит при распространении пассивного электротонического потенциала. Благодаря специфическим свойствам каналов утечки и Na^+ и K^+ потенциалуправляемых каналов форма потенциала действия поддерживается неизменной.
- На рисунке 1-86 А представлена схема немиелинизированного волокна, для удобства обсуждения механизма распространения потенциала действия разбитая на фрагменты, каждый из которых включает один потенциалуправляемый Na^+ -канал (показан розовым цветом), находящийся в состоянии покоя, один потенциалуправляемый K^+ -канал (показан желтым цветом), находящийся в состоянии инактивации, и один канал утечки (показан коричневым цветом), через который осуществляется выход ионов K^+ во внешнюю среду.
- Для понимания механизмов распространения потенциала действия необходимо учитывать как пассивные (емкость и сопротивление), так и активные (активация потенциалуправляемых каналов) свойства мембраны нервного волокна. Рассмотрим эквивалентную электрическую схему (рис. 1-86 Б), представляющую собой электрическую модель нервного волокна, удобную для рассматривания проведения потенциала действия. Сопротивлением аксоплазмы и наружной среды можно в определенном смысле пренебречь. На этой схеме представлен лишь один элемент мембраны.
- Каждый элемент имеет емкость мембраны C_m (рис. 1-86 Б), сопротивление потенциалуправляемого Na^+ -канала (R_{Na}), натриевую батарею V_{Na} , сопротивление потенциалуправляемого K^+ -канала (R_{K}), калиевую батарею сопротивление канала утечки, K_2P -канала (R_{I}), батарею канала утечки V_{I} . Сопротивление канала утечки и его батарея приведены для демонстрации движения ионов по круговым локальным токам через эти каналы в невозбужденных участках мембраны аксона, соседствующих с возбужденным.
- Пространственное распределение потенциала по мембране определяется токами, протекающими через нее. Однако при распространении потенциала действия по аксону ток зависит от координаты (эта пространственная неоднородность зависит, например, от наличия открытых потенциалуправляемых каналов). Именно поэтому локальное изменение потенциала (его первая производная) определяется локальными токами (т.е. ток как функция координаты). В свою очередь, локальный ток через мембрану определяется локальным потенциалом, и изменение тока (его первая производная) зависит как от пространственного изменения потенциала (резистивный компонент), так и от временного изменения потенциала (емкостной компонент).
- На рисунке 1-86 В показан аксон с введенным в него стимулирующим электродом и группой регистрирующих микроэлектродов. Потенциалы действия в каждой регистрируемой точке показаны на рис. 1-86 Г и измеряются регистрирующими электродами у основания аксона (V_1), а также в различных точках вдоль него (V_2, V_3, V_4, V_5, V_6); график этих изменений представлен на рис. 1-86 Д. Уже из этих последних рисунков видно, что при распространении потенциала действия по аксону ни его амплитуда, ни его форма не меняются. Механизм явления представлен на следующем рисунке.

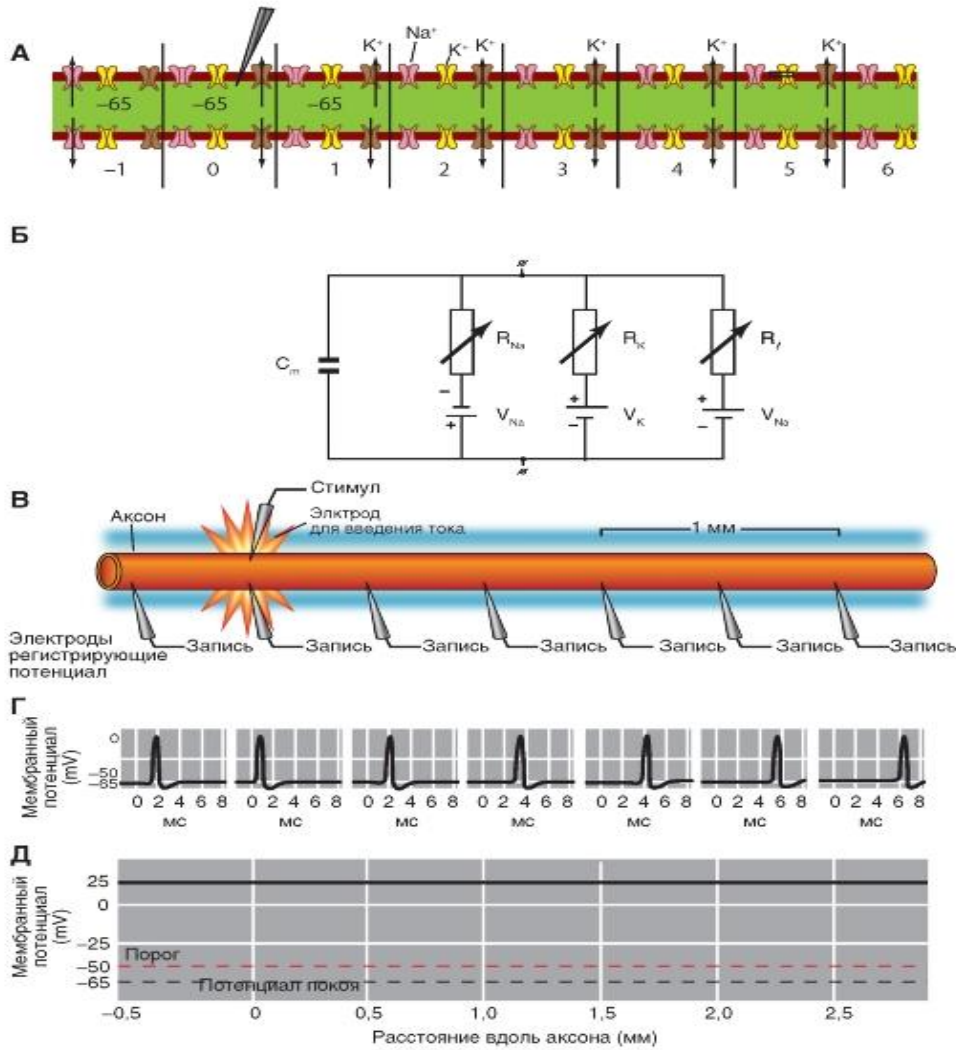


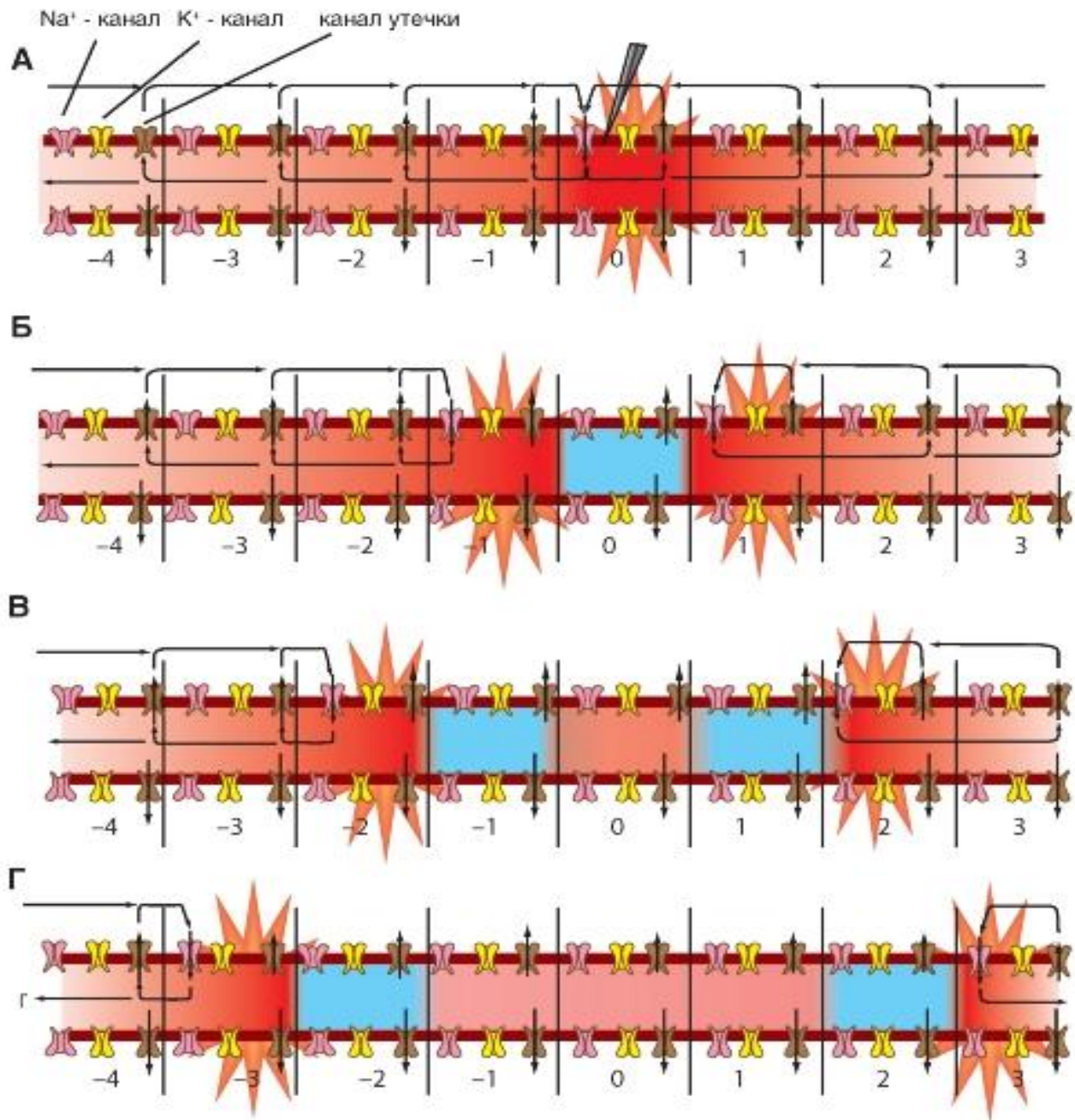
Рис. 1-86. Распространение потенциала действия на примере немиелинизированного волокна.

А - аксон в состоянии покоя. Потенциалуправляемые Na^+ -каналы (показаны розовым цветом) находятся в состоянии покоя, потенциалуправляемые K^+ -каналы (показаны желтым цветом) находятся в состоянии инактивации, работают только каналы утечки (показаны коричневым цветом), через которые осуществляется выход ионов K^+ во внешнюю среду. Б - электрические свойства аксона можно моделировать, используя радиоэлектронные элементы. Показана эквивалентная электрическая схема одного фрагмента мембраны аксона, где C_m - емкость мембраны, R_{Na} - сопротивление потенциалуправляемого Na^+ -канала, V_{Na} - натриевая батарея, R_{K} - сопротивление потенциалуправляемого K^+ -канала, V_{K} - калиевая батарея, R_{L} - сопротивление канала утечки (K_2P -канала), V_{L} - батарея канала утечки. Мембрана немиелинизированного нервного волокна напрямую контактирует с внешней средой и, таким образом, в покое обмен ионами между внутри- и внеклеточной средами (ионные токи через плазматическую мембрану, прежде всего по каналам утечки) может происходить в любой точке немиелинизированного нервного волокна. В - через стимулирующий электрод подается пороговый импульс электрического тока, вызывающий возникновение потенциала действия. Г - потенциал действия распространяется по волокну без затухания и измеряется регистрирующими электродами у основания аксона (V_1), а также в различных точках вдоль него (V_2, V_3, V_4, V_5, V_6). Д - график, демонстрирующий неизменную амплитуду потенциала действия на любом удалении от точки стимуляции

Механизм распространения потенциала действия по немиелинизированному волокну

Рис. 1-87. Механизм проведения потенциала действия в немиелинизированном волокне.

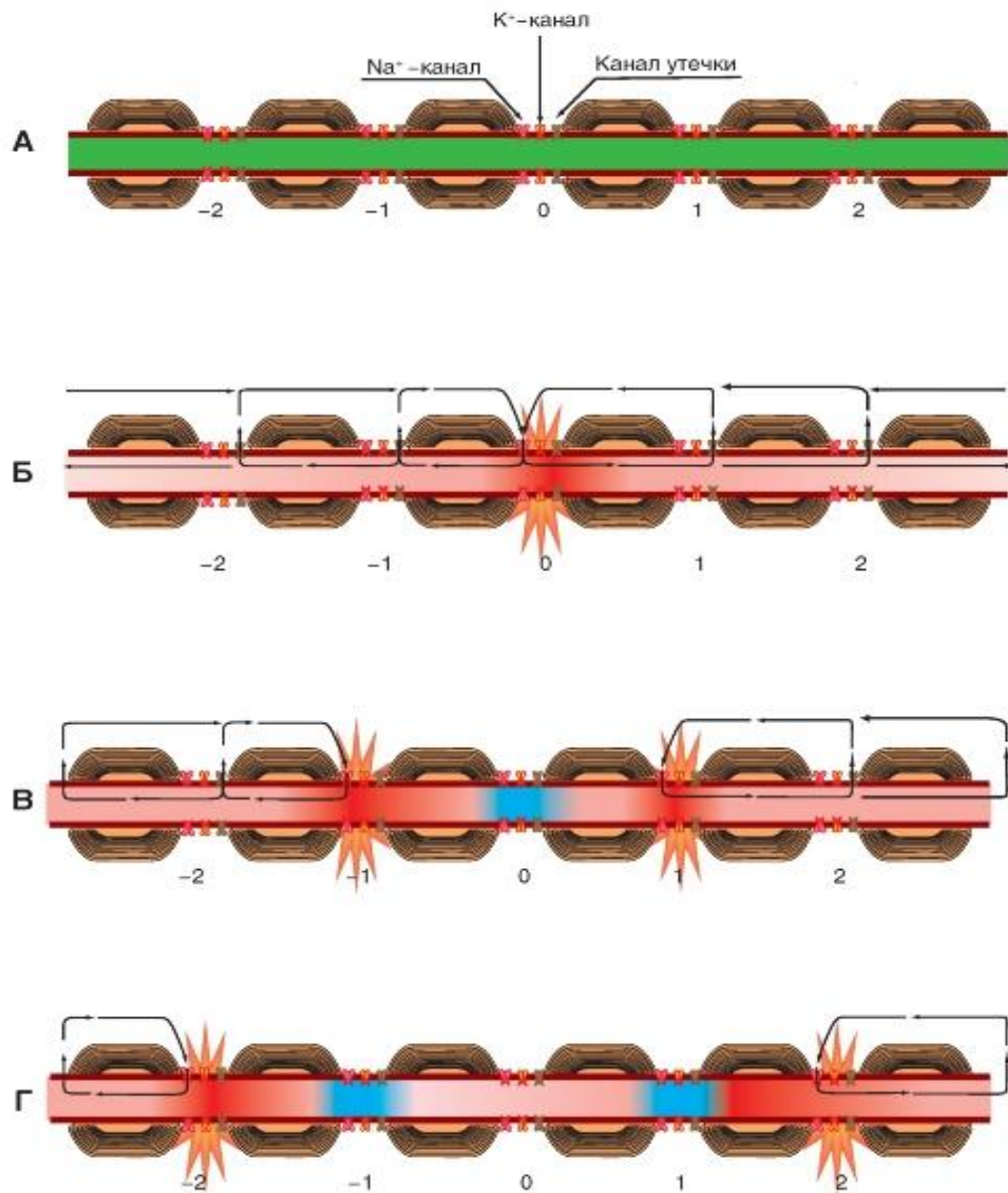
- А - схема немиелинизированного нервного волокна в покое. Для описания механизма проведения возбуждения по немиелинизированному нервному волокну аксон разбит на условные фрагменты 0, 1, 2, 3...n, каждый из которых содержит потенциалуправляемые Na⁺- и K⁺-каналы и каналы утечки. Зеленый цвет всех фрагментов аксона соответствует состоянию покоя (рис. 1-86 А).
- А - раздражение фрагмента (0) нервного волокна приводит к открытию потенциалуправляемых Na⁺-ионных каналов, что ведет к возникновению входящего Na⁺-тока (фрагмент волокна окрашен красным цветом) и генерации фазы деполяризации потенциала действия на этом участке аксона. Поскольку внутриклеточная среда служит проводником, входящий в зону (0) ток распространяется в обе стороны от возбужденного участка. Так как мембрана нервного волокна не идеальный изолятор, распространяющиеся токи будут покидать волокно через единственно открытые каналы утечки, т.е. возникнут выходящие токи, протекающие через соседние участки мембраны (зоны 1, а также зоны 2, 3 и т.д.).
- Таким образом, локальный входящий ток всегда вызывает выходящие токи в прилегающих невозбужденных участках, т.е. возникают локальные круговые токи между возбужденным и прилегающими невозбужденными участками. Линии показывают локальные круги тока, текущего между деполяризованной и недеполяризованной областями внутри и снаружи аксона и через зоны мембраны, находящиеся в покое (зоны 1), а также на большем удалении.
- Б - токи, протекающие через зоны (1), электротонически изменяют их потенциал, приводя к разряду мембранной емкости и, следовательно, к деполяризации. Важно отметить, что эта фаза распространения потенциала действия опосредована пассивными свойствами мембраны нервного волокна (аналогично распространению пассивного электротонического потенциала). Однако в отличие от пассивного электротонического потенциала, деполяризация, возникающая в зонах (1), при распространении потенциала действия достигает порога открывания потенциалуправляемых Na⁺-каналов. Это приводит к лавинообразному открытию всех Na⁺-каналов в зонах (1), что сопровождается возникновением фазы деполяризации потенциала действия в этих зонах волокна.
- Входящий Na⁺-ток вызывает локальные круговые токи между возбужденными зонами (1) и прилегающими участками - невозбужденными зонами (2), а также зоной 0. Несмотря на то что в результате этого процесса зона (0) также частично деполяризуется, потенциалуправляемые Na⁺-каналы в ней находятся в состоянии инактивации, а вся зона - в состоянии рефрактерности (голубой цвет на рисунке). Именно поэтому здесь потенциал действия вновь не возникнет.



В зонах (2), находящихся в состоянии покоя, локальные круговые токи электротонически сдвигают потенциал покоя в сторону деполяризации. Когда деполяризация достигает уровня критического потенциала, активируются потенциалуправляемые Na⁺-каналы и соответственно появляется входящий Na⁺-ток, формирующий в зонах (2) фазы деполяризации потенциалов действия. В - далее входящий Na⁺-ток, протекающий через мембрану в зонах 2, вызывает локальные круговые токи между возбужденными зонами 2 и невозбужденными зонами 3, а также зонами 1 и 0. Стрелки вновь показывают локальные круги тока. Хотя в результате этого процесса зоны 1 также частично деполяризуются, потенциалуправляемые Na⁺-каналы в них находятся в состоянии инактивации. Там регистрируются фазы реполяризации потенциала действия, а сами зоны находятся в состоянии рефрактерности (голубой цвет на рисунке). Именно поэтому в зонах 1 потенциал действия не возникнет. Его также не будет в зоне 0, поскольку она удалена от центров возбуждения. Вспомним, что пассивный электротонический потенциал распространяется с затуханием. Таким образом, электротоническая деполяризация, вызванная круговыми токами между возбужденными зонами 2, а также зонами 1 и 0, не достигает порога активации потенциалуправляемых Na⁺-каналов в зонах 1 и 0, и там потенциалы действия не возникают. В зонах 3 потенциал действия будет вызван. Г - Входящий Na⁺-ток, протекающий через мембрану в зонах 3, вызывает локальные круговые токи между возбужденными зонами 3 и невозбужденными зонами 4, а также зонами 2, 1 и 0. Стрелки вновь показывают локальные круги тока. Хотя в результате этого процесса зоны 2 также частично деполяризуются, потенциалуправляемые Na⁺-каналы в них находятся в состоянии инактивации. Там регистрируются фазы реполяризации потенциала действия, а сами зоны находятся в состоянии рефрактерности (голубой цвет на рисунке). Именно поэтому в зонах 2 потенциал действия не возникнет. Не возникнет потенциал действия и в зонах 1 и 0, поскольку они удалены от центров возбуждения. Вспомним опять, что пассивный электротонический потенциал распространяется с затуханием. Таким образом, электротоническая деполяризация, вызванная круговыми токами между зонами 3 и 2, 1, 0, не достигает порога активации потенциалуправляемых Na⁺-каналов, и потенциал действия там не возникает. В зонах 4 потенциал действия будет вызван.

Механизм распространения потенциала действия по миелинизированному волокну

- Рис. 1-88. Механизм проведения потенциала действия в миелинизированном волокне.
- А - для описания механизма проведения возбуждения по миелинизированному нервному волокну аксон разбит на условные фрагменты 1, 2, 3...n, каждый из которых содержит 1 перехват Ранвье с потенциалуправляемыми Na^{+} - и K^{+} -каналами и каналами утечки. Внешняя поверхность мембраны перехватов Ранвье заряжена положительно, а внутренняя поверхность их мембраны заряжена отрицательно.
- Остальные области мембраны покрыты миелином. Зеленый цвет всех фрагментов аксона соответствует состоянию покоя. Электрическая активность в миелинизированном аксоне возможна только в области перехватов Ранвье, где ионы могут проходить через мембрану. Эти регионы мембраны имеют большую плотность потенциалуправляемых Na^{+} -каналов. Участки нервного волокна, которые покрыты миелином, имеют значительно более высокое сопротивление, чем обычная плазматическая мембрана.
- Таким образом, локальные круговые токи, которые необходимы для генерации потенциала действия, на миелинизированных участках не возникают. Потенциалы действия возникают только в перехватах Ранвье. Миелинизированное волокно представляет собой значительно более качественный кабель по сравнению с немиелинизированным аксоном. Как следствие, электрические сигналы будут распространяться электротонически на большие расстояния.
- Б - схема состояния миелинизированного нервного волокна при действии на перехват Ранвье (0) порогового раздражителя. Вспомним, что у миелинизированных нервных волокон, вследствие высокой концентрации свободных ионов внутри и снаружи нервного волокна, внутри- и внеклеточная среды являются хорошими проводниками. Кроме того, ток может протекать через мембрану только в районах перехватов Ранвье.



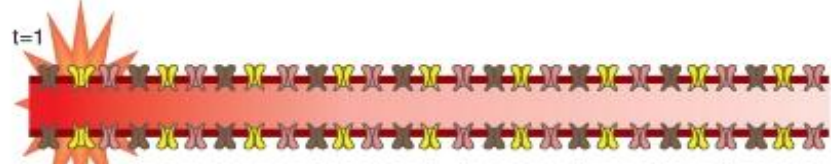
Раздражение перехвата Ранвье (0) нервного волокна приводит к открытию потенциалуправляемых Na⁺-ионных каналов, что ведет к возникновению входящего Na⁺-тока и генерации фазы деполяризации потенциала действия. В результате этого между возбужденным (0) и соседними перехватами Ранвье (1) и (2) возникает разность потенциалов, что вызывает локальный круговой ток, текущий между деполяризованной и недеполяризованной областями внутри аксона и замыкающегося через экстрацеллюлярную жидкость. Стрелки показывают локальный круг тока, текущего между деполяризованной и недеполяризованной областями внутри и снаружи аксона, проникая через покоящуюся зону перехвата Ранвье (1) мембраны и частично на большем удалении. В - раздражение перехватов Ранвье (1) нервного волокна приводит к открытию потенциалуправляемых Na⁺-ионных каналов, что ведет к возникновению входящего Na⁺-тока и генерации фазы деполяризации потенциалов действия на этих участках. В результате между возбужденными перехватами Ранвье (1) и между соседними перехватами Ранвье (2) возникает разность потенциалов, что вызывает локальные токи, текущие между деполяризованной и недеполяризованной областями. Такой же локальный ток течет и между перехватами Ранвье (1) и перехватом Ранвье (0), но, поскольку последний находится в стадии рефрактерности (Na-каналы находятся в состоянии инактивации и не могут быть открыты), перехват Ранвье (0) возбудиться не может. Г - раздражение перехватов Ранвье (2) нервного волокна приводит к открытию потенциалуправляемых Na⁺-ионных каналов, что ведет к возникновению входящего Na⁺-тока и генерации фазы деполяризации потенциалов действия (нижняя часть рисунка) на этих участках. В результате между возбужденными перехватами Ранвье (2) и соседними перехватами Ранвье (3) возникает разность потенциалов, что вызывает локальные токи, текущие между деполяризованной и недеполяризованной областями. Такой же локальный ток течет и между перехватами Ранвье (1) и перехватом Ранвье (0), но, поскольку перехваты Ранвье (1) находятся в стадии рефрактерности (Na каналы находятся в состоянии инактивации и не

Проведение возбуждения по двум типам ВОЛОКОН

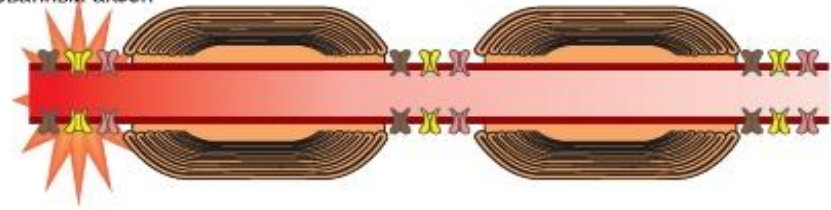
- Распространение возбуждения в немиелинизированном и миелинизированном нервном волокне суммарно и схематически представлено на рис. 1-89. В отличие от немиелинизированного волокна, возбуждение передается от одного перехвата Ранвье к другому, и потенциалы действия возникают только в этих зонах. То есть происходит «перескакивание» возбуждения от одного перехвата Ранвье к другому. Такой механизм, характерный только для миелинизированных нервных волокон, называется сальтаторным проведением. Электрический ток течет через окружающую экстрацеллюлярную жидкость снаружи миелинового покрытия, так же как и через аксоплазму аксона от перехвата к перехвату, успешно возбуждая перехваты один за другим. Таким образом, нервный импульс «прыгает» по волокну, обуславливая наличие такого термина как «сальтаторное проведение». Пусть возбуждение возникло одновременно на двух типах волокон (рис. 1-89 А). Благодаря сальтаторному проведению у миелиновых волокон потенциал действия возникает сразу же на расстоянии в следующем перехвате Ранвье, тогда как в немиелинизированном волокне потенциал действия возникает только на соседнем участке (рис. 1-89 Б). Далее у миелиновых волокон потенциал действия возникает на следующем перехвате Ранвье, тогда как в немиелинизированном волокне потенциал действия возникает только на следующем участке (рис. 1-89 В).
- Сальтаторное проведение ценно по двум причинам. Во-первых, вызывая деполяризацию только перехватов Ранвье, возбуждение «прыгает» вдоль длинных участков оси нервного волокна, и этот механизм увеличивает скорость проведения возбуждения примерно в 5-50 раз. Во-вторых, сальтаторное проведение консервирует энергию у аксона, потому что деполяризуются только перехваты, позволяя при генерации потенциалов действия терять в 100 раз меньше ионов и, таким образом, требуя минимального метаболизма для восстановления натриевой и калиевой разностей концентраций относительно мембраны после серии нервных импульсов.
- Другая любопытная черта сальтаторного проведения в больших миелиновых волокнах заключается в следующем. В конце потенциала действия, когда потенциалуправляемые Na^+ -каналы инактивируются, реполяризация развивается так быстро, что многие из K^+ -каналов даже не успевают открыться. Таким образом, проведение нервного импульса в миелинизированных волокнах опосредовано в основном ионной проводимостью через потенциалуправляемые Na^+ -каналы и каналы утечки. Вклад потенциалуправляемых K^+ -каналов незначителен. Этим объясняется тот факт, что потенциалы действия миелинизированных нервных волокон часто не имеют фазы следовой гиперполяризации.

Немиелинизированный аксон

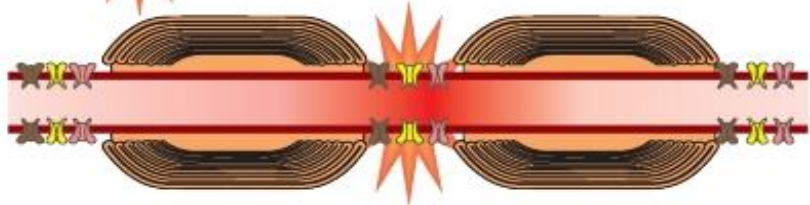
А



Миелинизированный аксон



Б



В

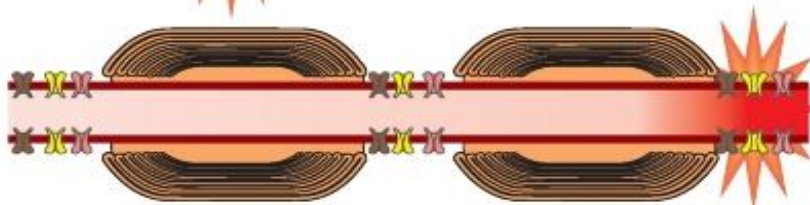
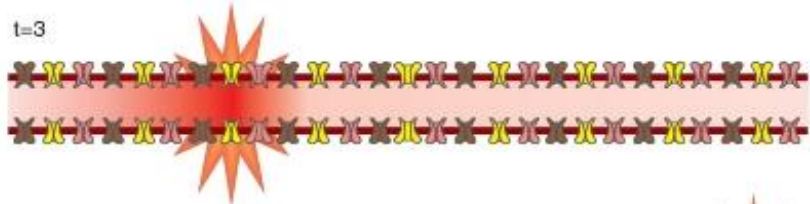


Рис. 1-89. Сравнение общих принципов проведения возбуждения по немиелинизированному и миелинизированному нервному волокну

Внеклеточные потенциалы

- В качестве предварительного усилителя обычно применяют усилитель постоянного тока с дифференциальным входом (рис. 1-90 А). Это связано с тем, что измеряется разность потенциалов между возбужденными и невозбужденными участками нерва.
- Далее (рис. 1-90 Б) показаны записи внеклеточного потенциала нервного волокна на примере ответов седалищного нерва лягушки. Потенциал действия нерва во многом отличается от потенциала действия отдельных волокон. Он не подчиняется закону «все или ничего», поскольку при увеличении силы раздражающего импульса увеличивается число возбужденных аксонов и, следовательно, растет суммарная амплитуда самого потенциала действия. Сложный потенциал действия нерва отличается также своими порогом, формой и рядом других характеристик.
- По скорости проведения возбуждения, длительности различных фаз потенциала действия и строению нервные волокна принято выделять три основных типа, обозначаемых буквами А, В и С (рис. 1-90 В).
- Волокна типа А делятся на четыре подгруппы. Это α , β , γ и δ . Все они покрыты миелиновой оболочкой. Наиболее толстые из них, так называемые альфа-волокна (αA), у теплокровных животных и человека имеют диаметр 12-22 μm и характеризуются значительной скоростью проведения возбуждения: 70-120 м/с. Такие волокна проводят возбуждение от моторных нервных центров спинного мозга к скелетным мышцам и от рецепторов мышц к соответствующим нервным центрам. Пик потенциала действия αA волокон у теплокровных длится 0,4-0,5 мс. После его окончания развивается следовая деполяризация, которая продолжается 15-20 мс и переходит в следовую гиперполяризацию длительностью около 40-60 мс.
- Три другие группы волокон типа А (β , γ и δ) имеют меньший диаметр, меньшую скорость проведения и более длительный потенциал действия. Это преимущественно чувствительные волокна, проводящие возбуждение от различных рецепторов в центральную нервную систему. Исключение составляют γA -волокна, значительная часть которых проводит возбуждение от клеток спинного мозга к так называемым интрафузальным мышечным волокнам, входящим в состав рецепторов мышц - мышечных веретен (см. раздел «Мышцы»).
- К волокнам типа В относят миелинизированные, преимущественно преганглионарные, волокна автономной нервной системы. Скорость проведения возбуждения в этих волокнах у теплокровных животных составляет 3-18 м/с. Продолжительность потенциала действия волокон типа В примерно в 3 раза превышает длительность потенциала действия волокон типа А (она составляет 1-2 мс). Отличительная особенность этих волокон состоит в том, что в них не обнаруживается фаза следовой деполяризации, - нисходящее колено пика непосредственно переходит в следовую гиперполяризацию, которая в ряде случаев продолжается свыше 100 мс.
- К волокнам типа С относят немиелинизированные нервные волокна очень малого диаметра (порядка 1 μm). Скорость проведения возбуждения в этих волокнах не более 3 м/с. Большинство С-волокон относится к постганглионарным волокнам симпатической нервной системы. К С-волокам относят также нервные волокна, участвующие в проведении возбуждения от болевых рецепторов и некоторых рецепторов холода, тепла и давления. Потенциалы действия С-волокон характеризуются наибольшей продолжительностью (2 мс у теплокровных животных). Они имеют длительную фазу следовой деполяризации (50-80 мс), сопровождающуюся еще более продолжительной (300-1000 мс) следовой гиперполяризацией.

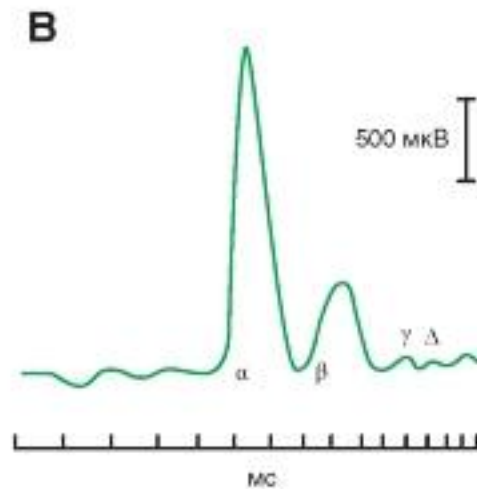
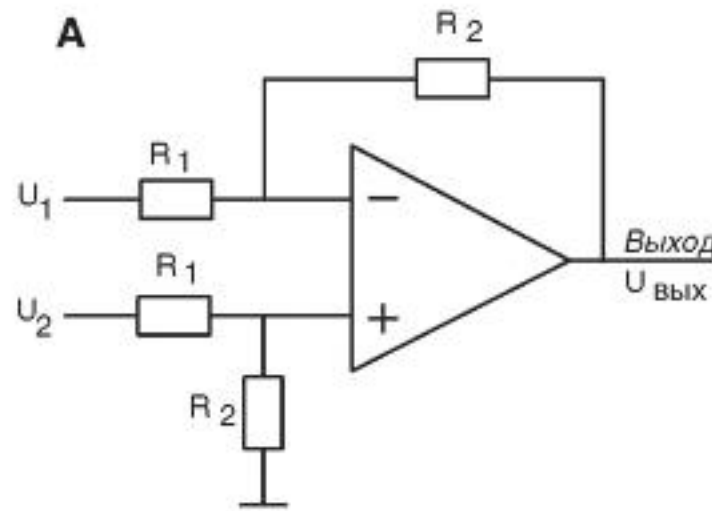
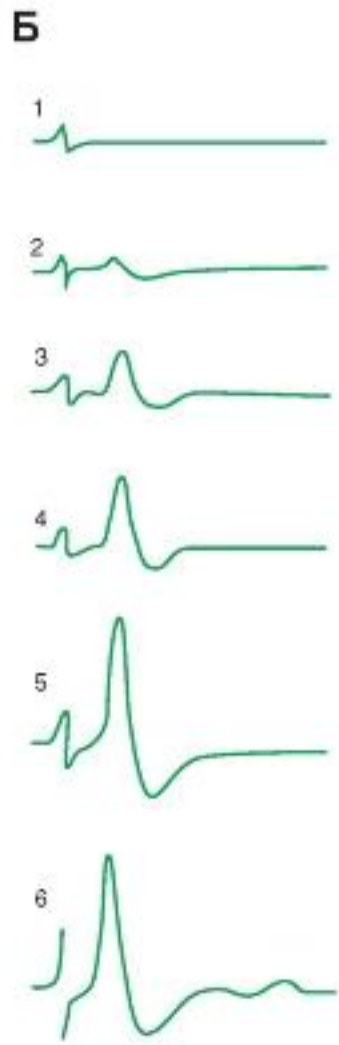


Рис. 1-90. Потенциалы нервного волокна и их регистрация.

А - дифференциальный усилитель для внеклеточной регистрации потенциалов нервного волокна.

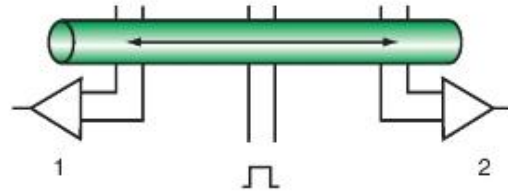
Б - записи внеклеточного потенциала нервного волокна на примере ответов седалищного нерва лягушки на электрические стимулы возрастающей силы. Показаны момент артефакта стимуляции и момент возбуждения нервных волокон. На фрагментах регистрации 5 и 6 видно, что, несмотря на двукратное увеличение амплитуды стимула, значение амплитуды возникающего возбуждения не изменяется.

В - суммарный внеклеточный потенциал смешанного нервного волокна; α , β , γ , δ - потенциалы разных типов нервных волокон

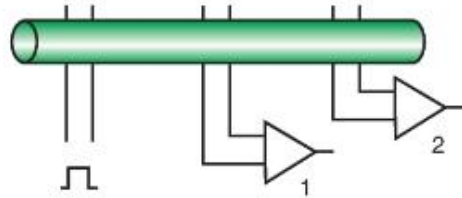
Законы проведения возбуждения

- Существует несколько необходимых условий проведения возбуждения по нерву, названных «законами» проведения возбуждения по нервному волокну.
- **Первый закон** заключается в том, что при раздражении нервного волокна возбуждение по нерву распространяется в обе стороны. Для доказательства этого на разные концы нервного волокна накладывают две пары электродов, связанных с двумя дифференциальными усилителями, как это показано на рис. 1-91 А. Раздражение наносят в центре, между этими электродами. В результате двустороннего проведения возбуждения регистрирующая аппаратура, связанная с усилителями, регистрирует прохождение импульса как под электродами усилителя (1), так и под электродами усилителя (2).
- **Второй закон** заключается в том, что распространение возбуждения в обе стороны происходит с одинаковой скоростью. Если расстояние между электродами усилителя (1) и раздражающими электродами равно расстоянию между электродами усилителя (2) и раздражающими электродами (рис. 1-91 А), то регистрирующая аппаратура регистрирует прохождение импульса как под электродами усилителя (1), так и под электродами усилителя (2) одновременно.
- **Третий закон** заключается в том, что возбуждение по нерву распространяется без затухания или без «декремента». Для доказательства на одну сторону нервного волокна накладывают пару электродов, посредством которых наносят раздражение, а две пары электродов, связанных с двумя дифференциальными усилителями, располагают на удалении, как это показано на рис. 1-91 Б. В этом случае регистрирующая аппаратура, связанная с усилителями (1) и (2), продемонстрирует одинаковую амплитуду потенциала действия нервного волокна.
- **Четвертый закон** заключается в том, что для проведения возбуждения по нервному стволу необходима анатомическая и физиологическая целостность нервного волокна. Проведение импульсов возможно лишь при условии анатомической целостности волокна, поэтому любая травма поверхности волокна нарушает его проводимость. Отсутствие проводимости наблюдается также при нарушении физиологической целостности волокна. В эксперименте на одну сторону нервного волокна накладывают пару электродов, посредством которых наносят раздражение, а пару электродов, связанных с дифференциальным усилителем, располагают на удалении, как это показано на рис. 1-91 В. В этом случае регистрирующая аппаратура, связанная с усилителями (1), продемонстрирует в контрольных условиях потенциал действия нервного волокна. Достичь нарушения физиологической целостности нервного волокна можно, накладывая между раздражающими и регистрирующими электродами ватку, смоченную спиртом. Если перевязать лигатурой нервный ствол, проведение возбуждения по нему наблюдаться не будет из-за нарушения его анатомической целостности.

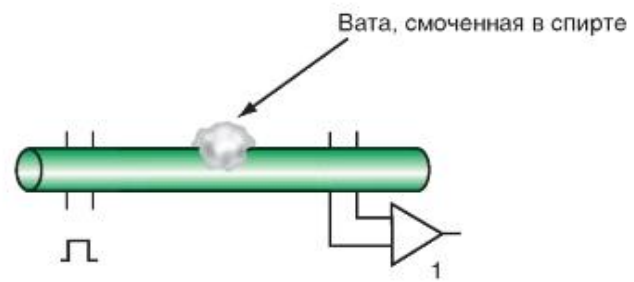
А



Б



В1



В2

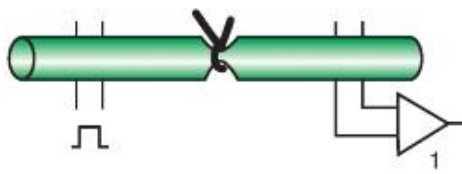


Рис. 1-91. Законы проведения возбуждения по нервному волокну

Пятый закон заключается в том, что возбуждение распространяется по нервным волокнам нервного ствола изолированно. 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. Изолированное проведение в отдельных волокнах смешанного нерва может быть доказано опытом на нервно-мышечном препарате скелетной мышцы, иннервированной смешанным нервом, в образовании которого участвует несколько спинно-мозговых корешков. Если раздражать один из этих корешков, сокращается не вся мышца, а только те группы мышечных волокон, которые иннервированы раздражаемым корешком. Более строгим доказательством изолированного проведения возбуждения служит отведение потенциалов действия от различных нервных волокон нервного ствола.

Шестой закон заключается в том, что нерв не утомляем. Это доказывается следующим экспериментом. На одну сторону нервного волокна накладывают пару электродов, посредством которых наносят раздражение, а две пары электродов, связанных с двумя дифференциальными усилителями, располагают на удалении, как это показано на рис. 1-91 Б. В этом случае регистрирующая аппаратура, связанная с усилителями (1) и (2), демонстрирует одинаковую амплитуду потенциала действия нервного волокна в течение очень длительного времени.

Седьмой закон заключается в том, что в различных волокнах возбуждение распространяется с разной скоростью. Скорость проведения возбуждения зависит от сопротивления среды, окружающей волокно, от сопротивления аксоплазмы на единицу длины, сопротивления мембраны аксона и диаметра волокна. В миелинизированном волокне скорость проведения нервного импульса пропорциональна его диаметру. У немиелинизированного волокна скорость проведения возбуждения пропорциональна квадратному корню диаметра волокна. Таким образом, скорость проведения у миелинизированного