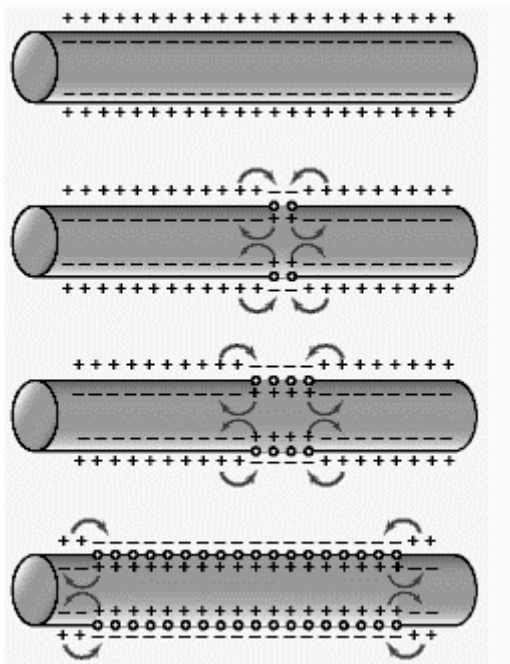


Лекція № 4

МЕХАНІЗМИ ПРОВЕДЕННЯ ЗБУДЖЕННЯ (ПД) ПО НЕРВОВОМУ І М'ЯЗОВОМУ ВОЛОКНУ

Механізм поширення ПД вздовж мембрани

Основу поширення ПД по нервових і м'язових волокнах складають локальні електричні струми, які виникають між деполяризованою ділянкою волокна і неполяризованими (спокійними) ділянками мембрани.



Механізм поширення ПД по нервовому волокну. Стрілками показані локальні струми.

Локальний струм, що виникає, має вихідний напрямок у "спокійній" ділянці волокна, це означає, що він спричиняє деполяризацію мембрани. Остання виявляє себе розвитком КЕТП і локальної відповіді. Якщо сумарна деполяризація (КЕТП + локальна відповідь) досягає критичного рівня, то виникає ПД. А потім все спочатку: локальний струм з'являється між деполяризованою ділянкою волокна, де щойно виник ПД, і наступною - поблизу розміщеною "спокійною" ділянкою. Таким чином, імпульс (ПД) поширюється вздовж волокна.

Деполяризація "спокійної" мембрани допорогової величини виникає на відстані 1-3 мм від місця появи ПД.

Фактори, що визначають швидкість проведення ПД

Фактори, які мають значення для проведення збудження по нервових та м'язових волокнах, можна поділити на дві групи: фізичні та фізіологічні.

I Фактори фізичні:

а) опір зовнішнього середовища, яке оточує волокно.

Якщо ділянку нервового волокна помістити у середовище, в якому немає іонів, тобто середовище, яке має великий опір (наприклад, розчин сахарози), то проведення збудження через цю ділянку повністю припиняється. Воно одразу ж відновлюється, якщо дві розділених неелектролітом ділянки волокна з'єднати металевим провідником;

б) опір внутрішнього середовища волокна. Він визначається опором аксоплазми на одиницю довжини (поздовжній опір). Цей опір залежить від площі поперечного перетину, а отже, від діаметра волокна. Що більший діаметр волокна, то менший поздовжній опір і вища швидкість проведення ПД. Протилежна картина спостерігається при зменшенні діаметра волокна;

в) пасивні електричні параметри мембрани волокна – ємність та опір.

У мієлінізованих нервових волокнах мієлін є чудовим ізолятором, тому опір мембрани дуже високий і ПД не може поширюватися через покриті мієліном ділянки волокна.

II Фактори фізіологічні:

а) амплітуда ПД ($E_{пд}$), тобто сила імпульсів збудження. Чим вище $E_{пд}$, тим на більшу відстань від ділянки деполяризації можуть поширюватися локальні струми.

$E_{пд}$ визначається силою вхідного натрієвого струму, який, у свою чергу, залежить від концентрації Na^+ у позаклітинному середовищі, кількості одночасно відкритих натрієвих каналів, швидкості наростання інактивації натрієвих каналів і активації калієвих;

б) збудливість волокна. Інтегральним показником цієї властивості, як уже зазначалося, є поріг деполяризації (ΔV). Усі фактори, які збільшують ΔV , зменшують швидкість проведення імпульсів аж до повної блокади.

Для характеристики фізіологічних факторів, що визначають швидкість поширення ПД по нервових волокнах, було введено показник *фактор надійності* (ФН).

$$ФН = \frac{E_{пд}}{\Delta V} .$$

Чим вищий ФН, тим більша швидкість проведення імпульсів і навпаки. У нормі для нервових волокон $ФН = 5-6$. Якщо ФН становить менше 1, то проведення ПД через таку ділянку повністю припиняється (блокада проведення). Із наведеної формули видно, що ФН зменшується, якщо $E_{пд}$ зменшується або ΔV збільшується.

Закони проведення імпульсів по нервових і м'язових волокнах

Проведення імпульсів по волокнах підпорядковується таким законам.

1 *Анатомічна і фізіологічна неперервність волокна.* Є обов'язковою умовою проведення збудження. Порушення анатомічної неперервності виникає при перетині нервів або їх травм. Під порушенням фізіологічної неперервності розуміють зміни

функціональних характеристик нервового волокна, які визначають проведення імпульсів – зменшення фактора надійності (наприклад пересихання нерва).

2 *Двобічне проведення.* ПД поширюється в обидва боки від місця виникнення збудження, а також по розгалуженнях нервових волокон. Якщо подразнювати електричним струмом ділянку нерва, то імпульси поширюються як в аферентному, так і в еферентному напрямках.

3 *Ізольоване проведення.* У периферичному нерві імпульси поширюються по кожному волокну ізольовано, тобто не переходять з одного волокна на паралельне, поряд розміщене. Внаслідок цього імпульси здійснюють вплив тільки на ті клітини, з якими контактують закінчення даного нервового волокна. Ця обставина має важливе значення у зв'язку з тим, що кожний периферичний нерв містить велику кількість нервових волокон – рухових, чутливих, вегетативних, - які іннервують різні за структурою і функціями клітини та тканини.

4 *Бездекрементне проведення,* тобто проведення без затухання, при якому ПД не змінює своїх характеристик у процесі поширення по волокну.

5 Проведення імпульсів не спричиняє втомлення волокон – *відносна невтомлюваність* нерва.

Енергетичне забезпечення проведення імпульсів по нервах

Під час ПД іони Na^+ входять у клітину, а K^+ виходить з неї. Це повинно спричинити збільшення внутрішньоклітинної концентрації Na^+ і зменшення K^+ , тобто зменшення градієнта концентрації названих іонів. Але під час поодиноких ПД переміщення іонів через мембрану настільки малі, що зміни їх концентрації у клітині несуттєві – їх навіть не можна зареєструвати.

Інша справа, коли мова йде про проведення імпульсів по нервовому волокну, по якому проходить від 100 тис. до 50 млн імпульсів за 1 годину. У цей час градієнти концентрацій Na^+ і K^+ можуть суттєво зменшуватися. Для того щоб цього не відбувалося, необхідно відновлювати названі градієнти, для чого служать Na^+ - K^+ - насоси, робота яких потребує енергії. У цілому ж валові енерговитрати нервового волокна на роботу Na^+ - K^+ - насосів порівняно невеликі. Так, 1 г нерва у жаби виділяє при максимальному подразненні тільки на 20-100% більше тепла, ніж у стані спокою. Це набагато менше, якщо порівнювати зі збудженням м'язів.

Даною обставиною, власне, і пояснюється відносна невтомлюваність нерва.

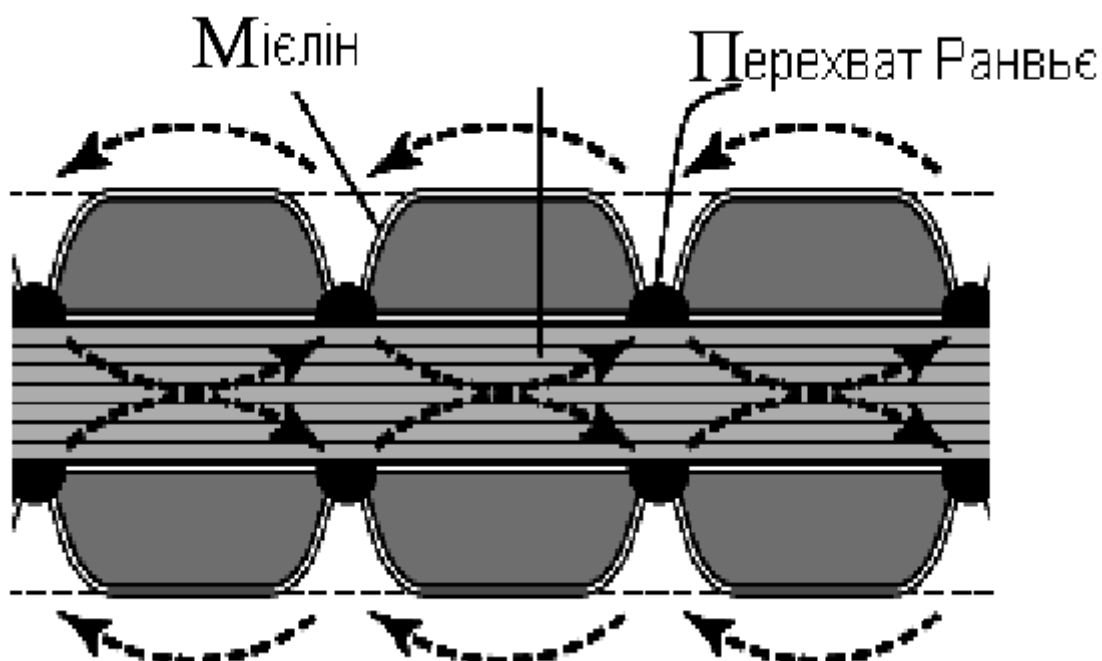
Особливості проведення збудження по мієлінізованих нервових волокнах

Як відомо, нерв у своєму складі містить мієлінізовані (товсті) та немієлінізовані (тонкі) нервові волокна. У нервах, середніх за величиною, перших приблизно у 2 рази менше, ніж других. Мієлінізовані волокна мають мієлінову оболонку, утворену шванівськими клітинами. Вона являє собою багато разів закручену навколо аксона плазматичну мембрану шванівських клітин. Її головним компонентом є сфінгомієлін, який має властивості ізолятора: він зменшує іонний струм через мембрану у 5 тис. разів і зменшує ємність мембрани у 50 разів.

Між двома поблизу розміщеними клітинами Шванна є так звані *перехвати Ранв'є* – ділянки нерва, некрите мієліною оболонкою, довжина яких становить 2-3 мкм. Це єдина ділянка мієлінізованого волокна, яка здатна проводити через себе іони. У

перехватах Ранв'є щільність натрієвих каналів на одиницю площі у 100 разів вища, ніж у мембрані немієлінованих нервових волокон.

У зв'язку з великим електричним опором мієліну ПД не проводиться через мієлінізовану ділянку, а може проходити тільки через перехвати Ранв'є, в яких немає мієліну. ПД нібито перестрибує від одного перехвату Ранв'є на інший (рис.7.2). Таке проведення імпульсів має назву *сальтаторного*.



Сальтаторне проведення імпульсів по мієлінованих нервових волоках.

Сальтаторне проведення – це проведення імпульсів у мієлінованих нервових волоках від одного перехвату Ранв'є до іншого без затримки проведення на покритих мієлінових ділянках волокна. Завдяки сальтаторному проведенню збільшується швидкість поширення імпульсів від 5 до 50 раз. Оскільки деполяризація виникає тільки на ділянках перехвату Ранв'є, то тільки тут мають місце переміщення іонів. Воно у сотні раз менше, ніж в немієлінованих волоках. Тому у волоках, покритих мієліном, значно менше енерговитрати на роботу Na^+ - K^+ - насосів, а отже, значно менша втомлюваність порівняно з немієлінованими волоками.

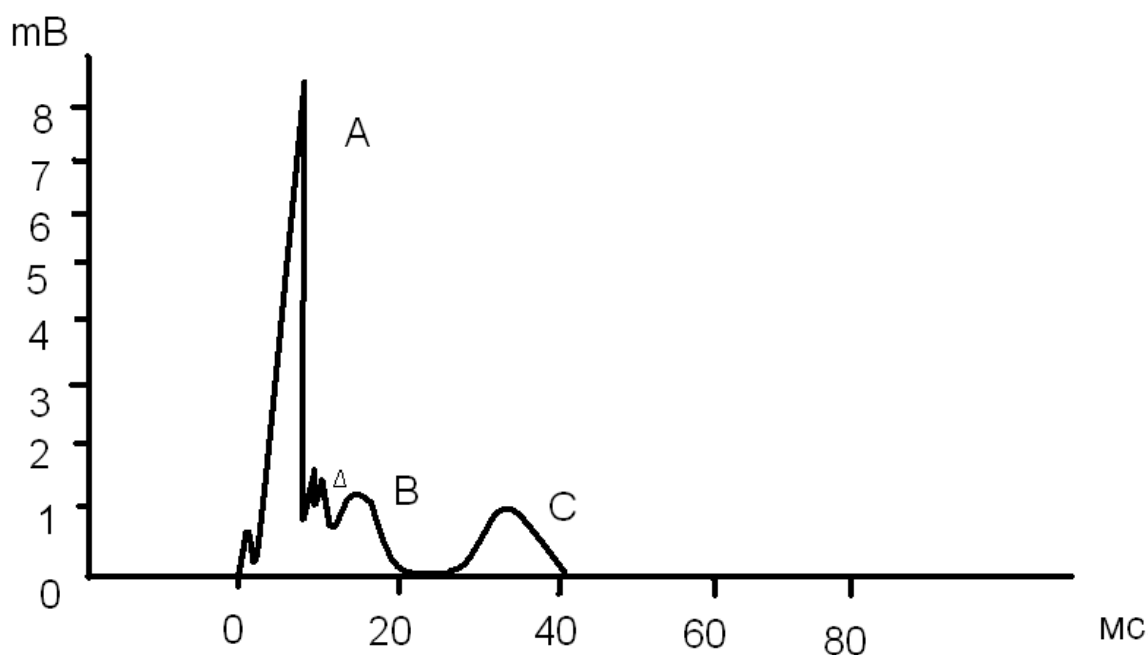
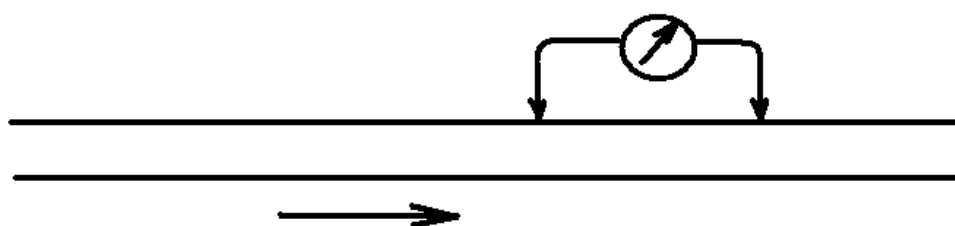
Швидкість проведення імпульсів по мієлінованих волоках залежить від факторів, про які мова йшла вище. Крім того, на цей параметр впливає довжина мієлінованих ділянок, тобто відстані між поруч розміщеними перехватами Ранв'є. Що більші ці відстані, то вища швидкість проведення імпульсів.

Сумарний ПД нервового стовбура

Якщо відводити ПД від окремого нервового волокна, то амплітуда й інші характеристики ПД не залежать від сили подразнення – закон „все або нічого”. Якщо ж електричні потенціали відводити від нерва, який складається з великої кількості нервових волокон, то у цьому випадку виявляє себе закон силових відносин: при збільшенні сили подразника (електричного струму) амплітуда потенціалів, що реєструються, також збільшується, але до деякої максимальної величини, а потім залишається постійною незалежно від подальшого збільшення сили подразнення.

Це пояснюється тим, що електрична відповідь цілого нерва є сумою відповідей окремих його волокон, з'єднаних паралельно. Пороги подразнення окремих волокон відрізняються один від одного. При малій силі стимулу збудження виникає у найбільш збудливих нервових волокнах. Збільшення стимулу веде до збільшення кількості збуджених волокон. Тому сумарна відповідь на подразнення збільшується доти, доки усі волокна не будуть залучені до реакції.

Якщо електроди, за допомогою яких подразнюють і реєструють сумарний потенціал від нерва, розмістити на достатньо великій відстані один від одного (10-20 см), то можна виявити декілька „піків” сумарного потенціалу.



Реєстрація сумарного потенціалу дії нервового стовбура.

Поява хвиль А, В, С пов'язана з тим, що швидкість проведення імпульсів в окремих нервових волокнах різна (див.нижче).

У клініці широко використовують реєстрацію сумарних ПД великих стовбурів і скелетних м'язів в умовах їхньої природної активності в організмі. Ці методи отримали назву *електронеурографії* і *електроміографії*.

Класифікація нервових волокон

Найбільшого поширення дістали дві класифікації :

Класифікація волокон за Ерлангером і Гасером

Тип волокон	Функція	Середній діаметр, мкм	Середня швидкість проведення, м/с
A α	Первинні аферентні волокна м'язових веретен, рухові волокна скелетних м'язів	15	100 (70-120)
A β	Шкірні аференти дотику та тиску	8	50 (30-70)
A γ	Рухові волокна м'язових веретен	5	20 (15-30)
A Δ	Шкірні аференти температури та болю	<3	15 (12-30)
B	Симпатичні прегангліонарні волокна	3	7(3-15)
C	Шкірні аференти болю, симпатичні постгангліонарні волокна (немієлінізовані)	1	1 (0.5-2)

Класифікація сенсорних нервових волокон за Ллойдом і Хантом

Група	Функція	Середній діаметр, мкм	Середня швидкість проведення, м/с
I	Первинні аференти м'язових веретен і аференти від сухожильних органів	13	75
II	Шкірні аференти від механорецепторів	9	55
III	М'язові аференти глибокого тиску	3	11
IV	Немієлінізовані аференти болю	1	1

Основні причини і механізми порушень проведення імпульсів по нервових волокнах

I Порушення анатомічної неперервності: перетин нерва, його травма.

II Порушення фізіологічної неперервності: зміна фізіологічних характеристик нервових волокон, що визначають проведення імпульсів (зменшення фактора надійності).

В основі порушень фізіологічної неперервності можуть лежати такі механізми:

1 Зменшення амплітуди ПД. Це може відбуватися,

наприклад, при:

- зменшенні позаклітинної концентрації іонів Na^+ ;
- дії блокаторів натрієвих каналів (тетродотоксину);
- дії місцевих анестетиків (речовини, які уповільнюють відкриття активаційних воріт натрієвих каналів і прискорюють інактивацію натрієвих і відкриття калієвих.

2 Зменшення збудливості нервових волокон.

Причиною цього можуть бути :

- гіперкаліємія;
- локальне збільшення позаклітинної концентрації K^+ у тканинах при ушкодженні клітини;
- гіпокаліємія;
- гіперкальціємія;
- ушкодження мембрани;
- дія місцевих анестетиків (зміщують критичний рівень деполяризації за рахунок збільшення кількості інактивованих натрієвих каналів.

III Порушення енергетичного забезпечення нервових волокон.

Ці порушення є найбільш поширеною причиною розладів провідності нервових волокон. Гіпоксія, голодування, гіповітамінози, токсини, отрути, порушуючи енергетичний обмін, призводять до розладів роботи Na^+ - K^+ -насосів. Це спричиняє стійку деполяризацію мембрани і, як наслідок, зменшення збудливості нервових волокон.

IV Демієлінізація нервових волокон.

Руйнування мієліну і порушення його утворення є причинами зменшення швидкості проведення імпульсів. Найбільш поширеними причинами цих змін є:

- порушення діяльності і загибель клітин Шванна (спадкові і набуті дефекти);
- порушення біохімічних процесів, що забезпечують синтез хімічних компонентів мієліну (наприклад, при діабетичних нейропатіях);
- руйнування мієліну внаслідок аутоімунних механізмів (наприклад, при аутоалергічних хворобах).