

К МЕХАНИЗМУ ПРОВЕДЕНИЯ НЕРВНОГО ИМПУЛЬСА

Д. Б. ДАВИДЯН

Исследуются структурная организация биологических мембран и механизм потенциала действия. Рассматриваются и обосновываются гипотезы об остове двойного электрического слоя. Показано, что потенциал действия вызывается нарушениями двух двойных электрических слоев мембраны.

В биологических мембранах обнаруживаются заряженные слои, природа которых не ясна. Предполагается, что в мембране может быть один, два и более конденсаторов, или двойных электрических слоев (ДС) [12, 16, 20].

Общеизвестно, что ДС весьма общее явление там, где напряженность электрического поля отличается от нуля, из-за неравенства поверхностных энергий, диэлектрических проницаемостей, работы выхода электрона, сродства к электрону, электрохимических потенциалов и т. д.

Модель ДС Гельмгольца — твердая поверхность, обладающая потенциалопределяющим зарядом, притягивает из раствора ионы противоположного знака, и образуется конденсатор без зазора или с зазором в виде сольватированных молекул растворителя в один или два слоя. Парадокс электронейтральность — избыточный поверхностный заряд разрешен введением представлений о диффузном слое противоионов.

Образование потенциалопределяющего заряда представляется следующим образом: захватом электронов из твердого тела, существованием несимметричного относительно ядер электронного облака на поверхности, выходом электронного газа на поверхность, «выпучиванием» ψ -функции на поверхности, смещением электронов или ионов, существованием адсорбционных центров, отдачей ионами своих зарядов поверхности, отдачей твердой поверхностью зарядов в раствор, адсорбцией потенциалопределяющих ионов из раствора с образованием ДС или его перезарядкой, адсорбцией нейтральных молекул и их ионизацией, диссоциацией поверхностных ионогенных групп, изменением рН раствора, обменной адсорбцией, различием в скоростях адсорбции анионов и катионов, различием в коэффициентах адсорбции, предпочтительной адсорбцией и т. д.

По другим представлениям, ДС образуется иначе: из-за различного расстояния катионов и анионов от поверхности, предпочтительной уни-

полярной ориентацией диполей, сдвигом униполярно ориентированных диполей, на границе диполей и ионов с наружным и внутренним расположением диполей, в стыке полярных веществ с разной полярностью, донорно-акцепторным взаимодействием, химическим взаимодействием, водородными связями, в стыке поверхность-ПАВ, диполями на поверхности коллоидной мицеллы, в р-п-переходе, на границе раздела металл-расплав, вероятно, в дислокациях, при трении и т. д. ДС не возникает между неполярными веществами и веществами одинаковой полярности.

Такое большое разнообразие представлений о ДС, их противоречивость связаны с тем, что оставался невыясненным вопрос об атомно-молекулярном остовет ДС.

Была выдвинута гипотеза об остовет ДС — молекулярной композиции (МК) в виде молекул разной полярности, между которыми находится нейтральная прослойка неполярных газов, идентифицируемая с неполярными адсорбатами Ленгмюра [5]. В настоящей работе продолжается исследование строения МК и ДС и их функций.

На рис. 1 представлена модель отрицательно заряженных МК⁻ и ДС⁻. Слева от границы раздела находятся потенциалопределяющие

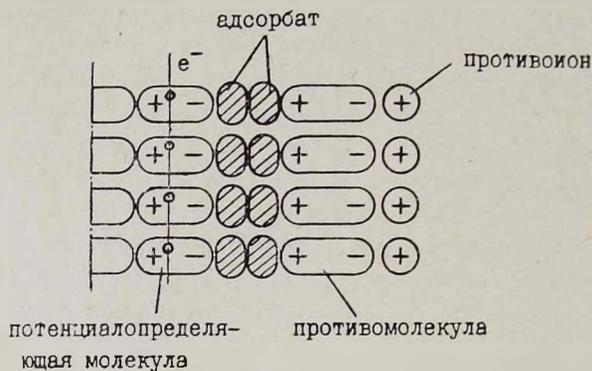


Рис. 1. Модель МК⁻ и ДС⁻.

молекулы с большим эффективным зарядом на полюсах диполя. Справа противомолекулы, имеющие меньший эффективный заряд. Эффективный заряд диполя не определяется экспериментально и только находится расчетным путем для некоторых молекул. Молекулы притягиваются через нейтральную прослойку, и в зазоре остается электростатическое поле, величина и форма которого будут определять способность субъединиц МК объединяться в пространственную структуру. Связь диполей из-за зазора ослабляется, и вот почему, вероятно, электростатическая адгезия, предполагающая разрушение в плоскости, разграничивающей два вида полярных молекул, оказывается слабой, хотя расчет показывает, что ее прочность должна быть намного выше. Не исключается возможность разрушения и по диффузному слою. Диполь-дипольное взаимодействие (мало изученная область) между потенциалопределяющими

ми молекулами слева от границы раздела фаз снижает напряженность поля у их стыка и поэтому плотно упакованные молекулы, с одинаковым направлением полюсов, не отталкиваются друг от друга. Обычно принято считать, что хотя бы частичная униполярная ориентация диполей в электретах и является причиной возникновения электростатического поля, причем гетерозаряд вызван тем, что поверхностные диполи не скомпенсированы. Внутри электрета полюса диполей компенсируют друг друга и поэтому диэлектрическая проницаемость частиц ниже, чем у дисперсионной среды. Это же явление наблюдается и для связанной воды. Ее диэлектрическая проницаемость снижается до 2.

Отсутствие хотя бы косвенных экспериментальных данных затрудняет изучение внутреннего строения мицелл. Неизвестно, как образуется мицелла, каким образом компенсируются полюса потенциалопределяющих молекул в глубине ее, на какую глубину распространяется ориентация молекул, каким образом формируется катнионный слой внутри мицелл, несущих MK^+ и $ДС^+$, и т. д.

Положительно заряженные золи образуются в кислых средах, отрицательно — в щелочных, при этом положительно заряженный полюс противомолекулы для MK^- обращен в электронейтральную среду, определяющую кислотные свойства, а отрицательно заряженный полюс MK^- — в среду, определяющую основные свойства. Эта особенность может по-новому осветить вопрос о кислотно-основных свойствах растворов, на сегодняшний день не полностью определяемых современными теориями кислот и оснований. Золи статически не заряжены, и в то же время мицеллы обнаруживают заряд во внешнем электростатическом поле. Для частных случаев было обнаружено, что отдиализованные золи теряют заряды, но при этом частицы не разрушаются [11]. Диполи в частице электронейтральны. Первый же монослой ионов экранирует внутренность частицы, а поле противомолекул деформировано и выходит далеко в среду, определяя существование диффузной атмосферы (не этим ли определяется диссоциация молекул среды и катализ?). Мицелла превращается как бы в большой ион. Вероятно, этим и можно объяснить эпитаксиальное наращивание кристаллов через нейтральную прослойку в 100 \AA и более в экспериментах Дистлера [7]. В соответствии с мономолекулярной адсорбцией Ленгмюра принято считать, что ориентационная роль подложки определяется только поверхностными атомами и ограничивается несколькими ангстремами, но экспериментально обнаружено большее дальное действие молекулярных полей [6]. Результаты Дистлера не были воспроизведены [21], но при этом поверхность подложки тщательно очищалась, что приводило к ликвидации MK и соответствующих дальнедействующих электростатических полей, т. е. эксперименты Дистлера указывают не только на вероятность существования эстафетного механизма взаимодействия диполей, но и на деформацию молекулярных полей в MK . Вид подготовки поверхности имеет важное значение при изучении поверхностных явлений. Германий с точечным контактом терял выпрямляющие свойства, когда с поверхно-

сти убирались окислы и газовые пленки. Таким образом, необходимо всегда учитывать предысторию поверхности.

Катионы на поверхности МК⁻ кроме взаимодействия с полями противомолекул компенсируются свободными электронами в области незамкнутых положительных полюсов диполей потенциалопределяющих молекул.

P-n-переход образуется дырками в полупроводнике p-типа и электронами в полупроводнике n-типа, при этом в физике полупроводников, так же как и в катализе, не известна структурная организация границы перехода [3]. Выпрямление переменного тока происходит за счет перетекания электронов из полупроводника n-типа в полупроводник p-типа при прямом включении внешнего напряжения. По представлениям Фуллера [19], полупроводник p-типа является аналогом кислоты, а полупроводник n-типа—основания. Усановичем [17] кислотность и основность связывались с полярными свойствами молекул, поэтому важное значение приобретает расположение диполя в молекуле, так как часть ее может выступать как буфер, препятствующий соответствующему полюсу проявлять хотя бы адсорбционные свойства. Более сильная твердая кислота адсорбирует менее сильное основание, и поверхность оказывается менее сильной кислотой. То же самое наблюдается и в отношении оснований. Понятие кислота и основание относительны, так как даже серная кислота может выступать как основание. Для многих веществ изменение среды может изменить ориентацию диполей, все будет тогда зависеть от подбора соответствующих противомолекул.

Кислотные и основные свойства проявляются полюсом потенциалопределяющей молекулы. Внутренняя среда с полностью замкнутыми полюсами будет нейтральной. Внешняя среда будет кислой или основной. ДС вносит изменения в распределение полей в центре МК. Для МК⁻ электроны уменьшают полярность потенциалопределяющей молекулы, а катионы снаружи в диффузном слое, наоборот, повышают полярность противомолекулы. Для МК⁺ будет наблюдаться обратная картина. Это приводит к тому, что емкость МК⁻, а также концентрация ионов, необходимых для коагуляции, будет ниже, чем для МК⁺. Этот вывод соответствует экспериментальным данным.

Неэлектропроводные вещества в состоянии МК⁻ в совокупности со средой формируют электропроводящий слой, проявляющийся в биологических мембранах, в капиллярах [8], при электризации [13], в полупроводниковых выпрямителях и т. д. Проводящий слой, вероятно, является местом пребывания сольватированных [1] и делокализованных [10] электронов, которые выбиваются оттуда, например, при люминесценции, биолюминесценции, ультразвуковом свечении [9], при экзoeлектронной эмиссии [22], механоэмиссии [14], в эффектах Рессела [25], Кирлиан [10] и т. д. Сравнимая с металлами плотность распределенных электронов в биологических системах [2] способствовала обоснованию предположения о существовании молекулярного скелета с пространственно организованной биологической плазмой (электроны, протоны,

ионы) [10], совместно обладающих, как предполагалось, полупроводниковыми свойствами [15]. Концентрация полупроводимости не получила развития из-за того, что р-п-переход не укладывался в липид-протеиновое строение биологических систем, но, исходя из вышесказанного, переход липид-протеин обладает различными энергетическими уровнями, а понятие зоны проводимости, кроме квантовомеханического значения (уровень энергии электрона), охватывает еще и пространственную область существования электрона в МК⁻ (рис. 1). Подбор соответствующих компонентов МК⁻ с высокой плотностью электронов и среды может значительно снизить сопротивление перемещению электронов вдоль МК⁻. Указывалось на возможность осуществления сверхпроводимости в мономолекулярных слоях определенных типов молекул [24]. Сверхпроводимость в тонком слое или в слоистых структурах [4] позволяет выдвинуть предположение, что микроскопическая теория сверхпроводимости может определяться МК⁻. С этим предположением согласуется существующее мнение, согласно которому сверхпроводимость вызывается поверхностным упорядочиванием в результате какого-то неизвестного взаимодействия. Кроме того, известно, что сверхпроводящий слой существует и предохраняется при нанесении на него специальных составов.

Для дифильных молекул, например, липидов, в зависимости от того, МК⁺ или МК⁻ образуется на поверхности, площадь поперечного сечения молекулы будет различной, этим, вероятно, и объясняется эффект Лабруста [18]. В переходной зоне значений рН переход МК⁻ в МК⁺ может осуществляться под воздействием механического усилия. Так как количество противоионов, а противомолекул тем более, мало, то для очень многих зольей и мономолекулярных слоев до сих пор не известны ни противомолекулы, ни противоионы, поэтому, вероятно, и был сделан вывод о том, что лиофильные головки растворяются в среде, а лиофобные выталкиваются, тогда как это связано с возникновением МК.

Для биологических мембран, включающих в себя липиды и белки, МК⁻ будет выглядеть как повторяющиеся субъединицы белковых остовов. Полярные головки липидов связаны с диполями аминокислот, и структурное соответствие их, вероятно, вызывает необходимость существования большого разнообразия липидов.

На рис. 2 изображена возбудимая мембрана, в которой двойная композиция МК⁻ содержит два ДС⁻. Околосмембранная область имеет повышенные концентрации катионов при внешней среде, более оснóвной, чем внутренняя среда мембраны. Открытые положительные полюса потенциалопределяющих молекул могут компенсироваться другими диполями. В модели мембраны Финеана положительный полюс лецитина компенсируется холестерином (не этим ли определяется исключительная роль группы ОН, выполняющей функции тупика для положительного полюса). Закрытый положительный полюс является потенциальной ямой для свободных электронов, не фиксируемых в эксперимен-

тах, но при этом клетка должна характеризоваться нестехиометрическим составом электролитов, выражающимся в дефиците анионов.

Существует предположение, что импульс с раздражающего электрода расходуется на заряд мембранного конденсатора с утечкой. Каким образом это согласуется с предложенной моделью? «Деполаризация» мембраны сопровождается восстановлением катионов ДС⁻ на раздражающем электроде (первая фаза—ток наружу [12]). Меняется среда между электродом и мембраной, и происходит как бы короткое замыкание. Электроны из области липидов, где они находились в потен-



Рис. 2. Модель электровозбудимой мембраны.

циальной яме, выходят наружу (туннельный эффект перехода), а катионы близлежащих областей на поверхности мембраны входят внутрь из-за того, что ДС⁻ нарушен (вторая фаза—ток внутрь). Диффузионное восстановление среды повышает необходимый порог возбуждения, выражающегося в определенном количестве электричества. Катионы, попав в другую среду, теряют гидратную оболочку, рекомбинируя на электронах внутреннего ДС⁻, и последний также нарушается. Этому нарушению будет содействовать положительный электрод, являющийся источником катионов. Катионы внутренней среды входят в мембрану (третья фаза—ток наружу). Из-за диффузии и воздействия полей МК⁻ среда под раздражающим электродом восстанавливается. Последовательно восстанавливаются наружный и внутренний ДС⁻. Электролиты диффундируют из внутренней среды мембраны и вновь ионизируются, а свободные электроны выталкиваются в область липидов.

Таким образом, в возбудимых мембранах имеет место локальное кратковременное изменение типа среды, сопровождающееся волной нарушения и восстановления двух ДС⁻ вдоль нервного волокна. Отсюда можно сделать вывод, что сила порогового тока зависит от расстояния катода от мембраны. Чем больше расстояние, тем выше порог (больше объем катионов, подлежащих восстановлению). Это согласуется с экспериментами на перехватах Ранвье [16].

В синапсах кратковременный перевод наружной среды в р-тип, свойствами которого обладает внутренняя структура мембраны, короткоживущими медиаторами вызывает выход электронов, и производится запуск потенциала действия, т. е. то же самое, что и при запуске потенциала действия электрическим стимулом. Это согласуется с известными предположениями, согласно которым в синапсах изменяется электростатическое поле в момент запуска спайка. Изменение концентрации электролитов или их состава может приводить как к прекращению возбуждения, так и к самогенерации из-за флуктуации концентрации электролитов, связанных, например, с метаболизмом клетки.

Лиофильные золи характеризуются отдалением диффузного слоя ДС от границы раздела МК за счет длинных цепей стабилизаторов. Адсорбция определенного типа молекул биологическими мембранами или же изменение типа среды могут блокировать нормальную деятельность клетки. Представляет большой практический интерес выяснение условий существования МК — мембран *in vivo*. Трансформация МК — в МК + может привести к существенной перестройке мембраны с потерей ею своих специфических свойств и возникновению инородного состояния как для делящихся, так и не делящихся клеток.

Вычислительный центр АН АрмССР

Поступило 7.V 1979 г.

ՆԵՐՎԱՅԻՆ ԻՄՊՈՒԼՍԻ ՀԱՂՈՐԴՄԱՆ ՄԵԽԱՆԻԶՄԻ ՄԱՍԻՆ

Դ. Բ. ԴԱՎԻԴՅԱՆ

Հետազոտվել են կենսաբանական մեմբրանի կառուցվածքային ձևավորումը և գործող պոտենցիալի մեխանիզմը: Դիտարկվել և հիմնավորվել է կրկնակի էլեկտրական շերտի հենքի մասին հիպոթեզը: Ցույց է արվում, որ գործող պոտենցիալը առաջանում է մեմբրանի երկու կրկնակի էլեկտրական շերտերի խախտումներից:

ON THE MECHANISM OF NERVE IMPULSE TRANSMISSION

D. B. DAVIDIAN

The structural organization of biological membranes and the mechanism of action potential have been studied. Hypotheses of double electrical layer frame are considered and based. It has been shown that the action potential is caused by the breach of two double electrical layers of a membrane.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Бродский А. М., Царевский А. В. Республ. межвед. сб. Физика молекул. Вып. 1, Киев, 1975.
2. Блюменфельд Л. А., Калмаксон А. Е., Чен-Пей ДАН СССР, 124, 1144, 1959.
3. Волькенштейн Ф. Ф. Физико-химия поверхности полупроводников. М., 1973.

4. Гинсбург А. А. УФН, 95, 1, 91, 1968.
5. Давидян Д. Б. Арм. хим. журн., 31, 5, 1978.
6. Дерягин Б. В. Минеральное сырье, 2, 33, 1934.
7. Дистлер Г. П. Сб. Исследование в области поверхностных сил. М., 1967.
8. Жуков И. И., Фридрихсберг Д. А. Коллоидн. журн., 11, 3, 163, 1949.
9. Журавлев А. П., Акоюн В. Б. Ультразвуковое свечение. М., 1977.
10. Инюшин В. М. О биологической сущности эффекта Кирилян. Алма-Ата, 1968.
11. Каргин В. А. Коллоидные системы и растворы полимеров. М., 1978.
12. Катц Б. Нерв, мышца и синапс. М., 1968.
13. Леб Л. Статическая электризация. М.—Л., 1963.
14. Смилга В. П., Дерягин Б. В. Клеи и технология склеивания. Под ред. Д. А. Кашова, 1960.
15. Сент-Дьердьи А. Биоэлектроника. М., 1971.
16. Тасаки И. Нервное возбуждение. М., 1971.
17. Усанович М. И. Избр. тр., Алма-Ата, 1970.
18. Фридрихсберг Д. А. Курс коллоидной химии. Л., 1974.
19. Фуллер. Полупроводники. Под ред. Н. Б. Хеннея, М., 1962.
20. Ходжкин А. Нервный импульс. М., 1965.
21. Чопра К. Л. Электрические явления в тонких пленках. М., 1972.
22. Экзоэлектронная эмиссия. М., 1962.
23. Baldus H. Z. Angw. Physik, 6, 241—246, 1954.
24. Littl W. A. Phys. Rev., 131, 6A, 1416, 1964.
25. Russell W. J. Proc. Roy. soc. (London), 61, 424, 1897.