

Н. Н. МАЛОВ

О ЗАКОНЕ РАЗДРАЖЕНИЯ НЕРВОВ ПЕРЕМЕННЫМ ТОКОМ

(Представлено академиком П. П. Лазаревым 21 I 1937)

С точки зрения ионной теории возбуждения, разработанной Нернстом⁽¹⁾ и Лазаревым⁽²⁾, раздражение нервов электрическим током обусловлено изменением концентрации ионов у полупроницаемых мембран, имеющих в нервной ткани. Исходя из уравнения диффузии

$$\frac{\partial c}{\partial t} = k \frac{\partial^2 c}{\partial x^2}, \quad (1)$$

где c —концентрация, k —коэффициент диффузии, ось x , направленная перпендикулярно поверхности мембраны, совпадает с направлением тока, и предполагая, что изменению концентрации, создаваемому током, противодействуют диффузионные процессы, Нернст, принимавший длину нерва бесконечно большой, получил следующую связь между силой тока, создающей едва заметное раздражение, и его частотой:

$$I = A \sqrt{f}, \quad (2)$$

где A —постоянная, f —частота тока, I —его амплитуда.

Этот закон, подтверждающийся⁽³⁾ при частотах порядка десятков и сотен герц, не оправдывается в области более высоких частот, где, как было показано автором и Ржевкиным^(4, 5), приближенно выполняется соотношение

$$I = A_1 f. \quad (3)$$

Экспериментальные данные трех различных серий наблюдений изображены на чертеже (см. след. стр.) крестиками, кружками и уголками.

Для объяснения этого закона Лазарев⁽⁶⁾ интегрировал уравнение (1) при других граничных условиях, полагая, что при высокой частоте диффузионные процессы не успевают выравнять концентрацию. Им же была предложена эмпирическая формула

$$I \left[\frac{6e^{-4 \cdot 10^{-5} f}}{\sqrt{f}} + \frac{500}{f} \right] = 1, \quad (4)$$

хорошо совпадающая с экспериментом при $f > 3000$ герц. Функция (4) изображена на чертеже кривой L .

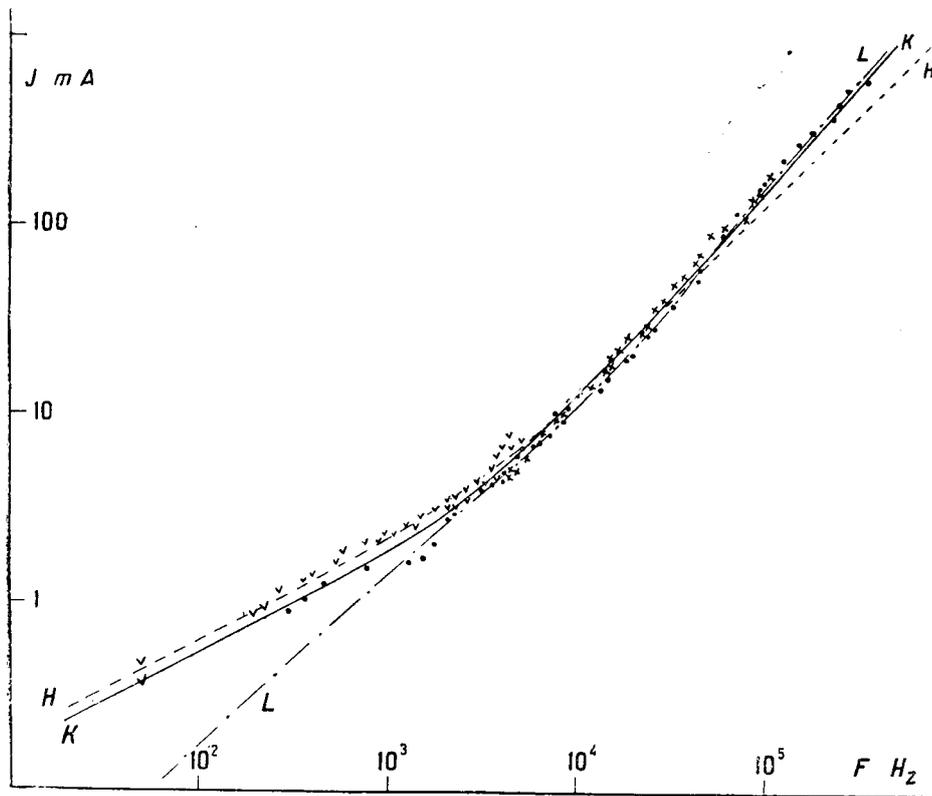
Хилл⁽⁷⁾, предполагая расстояние между двумя соседними полупроницаемыми мембранами конечным и равным a , получил следующее решение уравнения (1) для сечения, отстоящего на расстояние x от полупроницаемой мембраны:

$$c = c_0 \pm \frac{AI}{p} \frac{1}{\sqrt{1 + 2e^{-p} \cos p + e^{-2p}}} \left[e^{-p \frac{x}{a}} \cos \left(\zeta - p \frac{x}{a} \right) - e^{-p \frac{a-x}{a}} \cos \left(\zeta - p \frac{a-x}{a} \right) \right], \quad (5)$$

где A — постоянная, c_0 — начальная концентрация, $p = a \sqrt{\frac{\pi}{k}} f$, $\zeta = 2\pi ft + \varphi$, φ — величина, не зависящая от x .

При больших p , т. е. сравнительно высоких частотах, он получил из этой формулы закон Нернста.

Решение (5) не объясняет закономерности (3), так же, как и решение Нернста. Решение Лазарева объясняет ход кривой $I = \varphi(f)$ на отдельных ее участках, но не дает возможности судить о всем ходе кривой.



Хорошее совпадение теории с опытом может быть получено, если предположить, что для возникновения раздражения решающим фактором является не значение концентрации у поверхности мембраны, но среднее изменение концентрации на участке $(0, x_1)$, длина которого мала по сравнению с расстоянием между соседними мембранами.

Действительно, в этом случае можно пренебречь вторым членом в скобках и рассмотреть выражение

$$c = c_0 \pm \frac{AI}{p} \frac{1}{\sqrt{1 + 2e^{-p} \cos p + e^{-2p}}} e^{-p \frac{x}{a}} \cos \left(\zeta - p \frac{x}{a} \right).$$

Средняя концентрация на участке $(0, x_1)$ будет

$$\bar{c} = \frac{1}{x_1} \int_0^{x_1} c dx = c_0 \pm \frac{Aa \sqrt{2} I}{x_1 p^2 \sqrt{1 + 2e^{-p} \cos p + e^{-2p}}} \left\{ \cos \left(\frac{\pi}{4} - \zeta \right) - e^{-p \frac{x_1}{a}} \cos \left(\frac{\pi}{4} - \zeta + p \frac{x_1}{a} \right) \right\}. \quad (6)$$

Принимая $\zeta = \frac{\pi}{4}$ и полагая, что раздражение возникает при изменении концентрации на величину $\bar{c} - c_0 = B$, получаем для раздражающего тока следующее выражение:

$$I = D p^2 \frac{\sqrt{1 + 2e^{-p} \cos p + e^{-2p}}}{1 - e^{-p \frac{x_1}{a}} \cos \left(p \frac{x_1}{a} \right)}, \quad (7)$$

где

$$D = \frac{B x_1}{A a \sqrt{2}} = \text{const.}$$

Опытным данным удовлетворяет уравнение

$$I = 2.44 \cdot 10^{-3} p^2 \frac{\sqrt{1 + 2e^{-p} \cos p + e^{-2p}}}{1 - e^{-0.030p} \cos (0.030p)}, \quad (8)$$

где $p = 0.75 \sqrt{f}$. Эта кривая обозначена на чертеже буквой H .

Следует отметить, что $x_1 = 0.030 a$, т. е. действительно мало по сравнению с a . Легко видеть, что уравнение (8) содержит обе закономерности (2) и (3) как предельные случаи.

Еще лучшее совпадение с опытом получается, если расширить представления о процессах, происходящих в нерве, воспользовавшись теорией поляризации электролитов, развитой Варбургом (8) и дополненной Крюгером (9). Крюгер полагает, что кроме диффузии следует учитывать образование у мембраны двойного электрического слоя, на создание которого требуется некоторая доля ионов, приносимых током. Это предположение заставляет ввести новые граничные условия, в результате чего решение уравнения диффузии принимает вид (для сечения x):

$$c - c_0 \pm A \frac{\sin \vartheta}{\sqrt{f}} I e^{-\alpha \sqrt{\frac{\pi}{k} f}} \cos \left(\zeta - x \sqrt{\frac{\pi}{k} f} \right), \quad (9)$$

где

$$\text{tg } \vartheta = \frac{1}{1 + N \sqrt{f}}, \quad \zeta = 2\pi f t + \vartheta,$$

A и N —постоянные.

Определяя среднее изменение концентрации на участке $(0, x_1)$, полагая, что для раздражения должно быть

$$\bar{c} - c_0 = B,$$

и принимая $\zeta = \frac{\pi}{4}$, получаем следующий закон раздражения:

$$I = D f \frac{\sqrt{1 + (1 + N \sqrt{f})^2}}{1 - e^{-\alpha \sqrt{f}} \cos (\alpha \sqrt{f})}, \quad (10)$$

где D и $\alpha = x_1 \sqrt{\frac{\pi}{k}}$ —постоянные величины.

Опытные данные хорошо удовлетворяются уравнением:

$$I = 8.5 \cdot 10^{-4} f \frac{\sqrt{1 + (1 + 2 \cdot 10^{-3} \sqrt{f})^2}}{1 - e^{-0.0225 \sqrt{f}} \cos(0.0225 \sqrt{f})}. \quad (11)$$

Соответствующая кривая обозначена на чертеже буквой *K*. Решение (10) приводит к следующим заключениям:

При малых частотах

$$I_1 = \frac{D \sqrt{2}}{\alpha} \sqrt{f} = D_1 \sqrt{f}, \quad (12)$$

т. е. получается закон Нернста.

При средних частотах, когда $e^{-\alpha \sqrt{f}} \ll 1$, но $N \sqrt{f}$ еще не велико по сравнению с единицей, имеем:

$$I_2 \approx D \sqrt{2} f = D_2 f, \quad (13)$$

т. е. получается закономерность, найденная эмпирически автором и Ржевкиным.

Наконец при дальнейшем повышении частоты, когда $N \sqrt{f} \gg 1$, получается закон:

$$I_3 = DN f^{3/2} = D_3 f^{3/2}. \quad (14)$$

К сожалению, закон (14) не мог быть нами наблюден, так как сильное тепловыделение, возникающее в теле при пропускании довольно значительного тока, делало невозможным определение порога раздражения при частотах, превосходящих 320 000 герц.

В заключение следует отметить, что вывод, сделанный из формулы Варбурга-Крюгера (9), представляется наиболее отвечающим фактическому положению вещей, так как частотная зависимость сопротивления и емкости, представляемых телом⁽¹⁰⁾, свидетельствует о том, что явления, происходящие в теле, более сложны, чем явления, обусловленные только диффузионными процессами, учитываемыми в выводах Нернста и Хилла. Теория же Крюгера, как будет показано в дальнейшем, позволяет довольно удовлетворительно объяснить процессы, происходящие в теле.

Центральный институт рентгенологии.
Педагогический институт им. Бубнова.

Поступило
21 I 1937.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ W. Nernst, Pflüg. Archiv, **122**, 275 (1908). ² П. Лазарев, Исследования по ионной теории возбуждения, Москва (1916). ³ С. Ржевкин, Ж. прикладной физики, **1**, 188 (1923). ⁴ Н. Малов и С. Ржевкин, Ж. прикладной физики, **IV**, № 4, 54 (1927); Pflüg. Archiv, **218**, 708 (1928). ⁵ N. Malov, Hochfrequenztechnik u. Elektroakust., **41**, 138 (1933). ⁶ П. Лазарев, С. Р., **185**, 727 (1927); Ж. прикл. физики, **IV**, № 4, 33 (1927). ⁷ A. Hill, Cambr. Journ. of Physiologie, **40**, 190 (1910). ⁸ E. Warburg, Verh. d. deutsch. phys. Ges., № 5, 119 (1896). ⁹ F. Krüger, Götting. Nachricht., Phys. Mat. Klasse, S. 59 (1903). ¹⁰ Н. Малов, ДАН, **1**, № 5, 223 (1936).