

Е.А. ЛИБЕРМАН

ЖИВАЯ КЛЕТКА



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава I. Как возбуждение распространяется по нерву	6
Глава II. Пути веществ в клетку	33
Глава III. Электрическая энергетика живой клетки	74
Глава IV. Ионные насосы клетки	99
Глава V. Синапс	106
Глава VI Жизнь и химия	119
Глава VII. Молекулярная вычислительная машина клетки	125
Глава VIII. Управляющие молекулы клеток	138
Глава IX. Аналоговые вычислители	149

АКАДЕМИ

Серия «Наука и техни

Е. А. ЛИБЕРМАН

ЖИВАЯ КЛЕТКА



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва 1982

Книга посвящена молекулярной физиологии клетки. Рассказывается о роли клеточных структур и ее жизнедеятельности, о поверхностных и внутриклеточных мембранах, ионных и протонных каналах мембран. Рассматриваются механика и энергетика клетки, ее молекулярная управляющая система. Обсуждаются последние достижения науки в изучении физико-химических основ жизни.

Книга рассчитана на биологов, специалистов смежных областей, студентов, аспирантов и преподавателей вузов.

2.1.4.

Ответственный редактор
доктор биологических наук
Л. М. ЧАЙЛАХЯН

Ефим Арсеньевич Либерман
ЖИВАЯ КЛЕТКА

Утверждено к печати редколлегией
Научно-популярной литературы АН СССР

Редактор издательства В. Н. Вяземцева
Художественный редактор Н. А. Фильчагина
Технический редактор Т. А. Калинина
Корректор Л. П. Стрельчук

ИБ № 24630

Сдано в набор 08.06.82 Подписано к печати 28.10.82 Т-20212.
Формат 84×103^{1/32} Бумага № 1. Гарнитура обыкновенная
Печать высокая Усл. печ. л. 8,4 Усл. кр. огт. 8,7. Уч.-изд. л. 8,7
Тираж 15000 экз. Тип. зак. 1792 Цена 55 коп.

Издательство «Наука»
117864 ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90
2-я типография издательства «Наука»
121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

Не то, что мните вы, природа:
Не слепок, не бездушный лик —
В ней есть душа, в ней есть свобода,
В ней есть любовь, в ней есть язык.

Ф. И. Тютчев

ВВЕДЕНИЕ

Вы открыли глаза. Свет возбудил первные клетки, и по сотням тысяч волокон зрительного нерва в Ваш мозг передана удивительно сложная и красочная картина. Как же выглядит эта картина во время передачи по нерву?

Оказывается, и цвет, и рисунок, и объем — все передается одинаковыми по величине нервными импульсами. Различные картины в момент передачи отличаются только тем, какие волокна работают и как распределены во времени первые импульсы.

Такие же нервные импульсы, но только по другим волокнам передаются, когда Вы слышите звук, ощущаете боль или совершаете любое движение. Пока Вы решаете простую задачу, многие миллионы нервных импульсов передаются по волокнам от одних нервных клеток Вашего мозга к другим.

Работа мозга напоминает работу электронной счетной машины. Совсем недавно ученые думали, что нервные клетки служат в качестве «электронных ламп». Но эти «живые лампы» мельче и экономичнее электронных. Современная электронная счетная машина, которая пока играет в шахматы хуже человека и неспособна отличить кошку от собаки, затрачивает при своей работе киловатты электроэнергии, а весь человеческий мозг — не более двух ватт. Такой мощности хватает для работы более десяти миллиардов первных клеток.

Мы еще плохо себе представляем, с чем связаны удивительные свойства целого мозга. Пока есть только интересная гипотеза. В этой книге речь пойдет в основном о работе его деталей — клеток.

И. П. Павлов писал, что физиология будущего — физиология клетки. Его предсказания оправдались. Внутриклеточная молекулярная физиология — новая область

современной науки. Она должна будет понять динамику работы макромолекул и молекулярный управляющий механизм клетки.

Многие годы ученые думали, что клетка живая потому, что в ней присутствует особая жизненная сила. Идея о том, что внутриклеточные процессы подчиняются законам физики и химии, всегда была неприемлема для большинства биологов. Но успехи органической химии, биохимии, биофизики и молекулярной биологии заставили к сегодняшнему дню подавляющее большинство научных работников поверить, что в клетке не действуют никакие другие законы, кроме законов, уже открытых физикой и химией. В конце этой популярной книги я попытаюсь показать, что для того, чтобы утверждать «Клетка работает по законам физики», — придется изменить физику. Необходимо будет учитывать не только влияние измерения, как в современной квантовой механике, но и влияние расчета на предсказываемый результат. Зато влияние измерения становится меньше: живой системе можно задавать вопросы, пользуясь молекулярным текстом. Но сначала книга расскажет о новых успехах физики и химии в понимании механизма проведения нервного импульса, работы ионных насосов, синаптической передачи, внутриклеточной энергетики и переработки информации. Каждый раз мы дойдем до молекулярного уровня. Именно с предельно маленькими молекулярными размерами деталей биологических машин связаны понятные нам сегодня основы жизни.

За последние 30 лет наиболее успешно развивалась молекулярная биология, изучающая эти детали. Было открыто строение и функция нуклеиновых кислот, структура и механизм работы многих белковых ферментов.

В настоящее время молекулярная биология стоит на пороге новых открытий. Она стремится понять, как устроены молекулы, переносящие ионы через поверхностную и внутриклеточные мембраны живой клетки, и как работают транспортные белки.

Главная проблема на повестке дня — протонные и ионные каналы. Их работой может управлять электрическое поле на мембране. Здесь ключ к пониманию того, как генерируются нервные импульсы, которые передают в наш мозг все сведения об удивительном, сложном, прекрасном мире и сигналы к нашим мышцам, позволяющие нам изменять этот мир. Ионные, и особенно протонные, кана-

лы существенны не только для работы поверхностной мембраны клетки. Открыта их важная роль в создании электрических полей на внутриклеточных структурах, в энергетике и механике клетки.

Очень сложная электромеханическая система живой клетки управляется устройством, расположенным в той же клетке. Элементами этого устройства являются отдельные молекулы, перемещающиеся в водном растворе под действием электрических полей, регулируемых потоков протоплазмы и хаотического теплового движения. Основные принципы работы этого «молекулярного компьютера» лягут в основу конструкции вычислительных машин будущего. Предельно эффективное из всех физически возможных вычислительных устройств, которое я называл «молекулярной вычислительной машиной» — МВМ, есть в каждой живой клетке. Это обязательный атрибут жизни живой клетки. Книга расскажет о МВМ и действующей во всех живых клетках «всеобщей электрификации».

Начнем с первых клеток.

Глава I

КАК ВОЗБУЖДЕНИЕ РАСПРОСТРАНЯЕТСЯ ПО НЕРВУ

Диаметр нервной клетки и нервных волокон обычно меньше сотой миллиметра. Большая же часть клеток человеческого мозга еще мельче — порядка тысячной доли миллиметра (10 мкм).

Нервные клетки и нервные волокна люди начали изучать давно. Но до сих пор механизм их работы остается во многом загадочным. 30 лет назад, когда была выяснена электрическая природа нервного импульса, казалось, что в ближайшее время физико-химические и биохимические методы исследования позволят до конца понять этот еще таинственный механизм. С тех пор многое стало ясным, но далеко не все.

Структура «деталей» мозга

Нервная клетка обычно состоит из тела и отростков — нервных волокон. Они подводят к клетке сигналы от соседних нервных клеток, вызывающие возбуждение или торможение. Многие волокна невелики по длине, но один из отростков нервной клетки крупных животных может достигать в длину более метра. Такой отросток называют аксоном.

Одни аксоны передают нервное возбуждение от нервных окончаний к спинному и головному мозгу, другие доставляют команды от нервных центров к мышцам, слюнным железам и т. д.

В теле животного нервные волокна собраны в пучки, одетые в оболочку. Каждый пучок — это несколько тысяч, а иногда и миллион волокон. Такие пучки и принято называть нервами. Их белые блестящие ниточки тянутся от головного и спинного мозга ко всем органам и частям тела животного.

Как же работают эти «линии связи» живого организ-

ма? Что возбуждает в них сигналы и как эти сигналы движутся?

Люди придумали много способов передачи сообщений. На смену кострам и барабанам наш век принес радио, телефон и телевидение. Сотни лет лучшие умы человечества «ломали копья» в борьбе за скорость, экономичность и качество передачи и наконец поняли, что надо использовать электрические сигналы. Но современная биология показала, что инженеры не были первооткрывателями этой истины. В их собственном организме работала идеальная электрическая связь. Задолго до появления человека Природа создала мозг, клетки которого передают сообщения импульсами электрического тока. Люди же узнали об этом около 50 лет назад.

«Животное» или «металлическое» электричество?

В конце XVIII в. между знаменитым итальянским анатомом и физиологом Л. Гальвани и великим итальянским физиком А. Вольтой разгорелся горячий спор. Предметом дискуссии был вопрос, может ли в мышцах и нервах живого организма вырабатываться электричество.

Гальвани отстаивал положительный ответ. Он первым обнаружил, что электрический разряд вызывает сокращение отпрепарированной лапки лягушки. Гальвани начал с электрической машины, потом использовал грозовой разряд и убедился, что движение лапки вызывает и этот вид электричества. Затем он загорелся желанием исследовать также могущество «дневного и спокойного» электричества. Что понимал Гальвани под «дневным и спокойным» электричеством, мы не знаем. Но условия эксперимента и в этом случае описаны им точно. В ясную погоду он подвешивал лапку лягушки к железной решетке своего балкона. Лапка не сокращалась. Нетерпеливый экспериментатор, утомленный ожиданием, прижал медный крючок, на котором висел препарат, к решетке. Лапка сократилась и сокращалась в подобных условиях каждый раз независимо от мифического «спокойного» электричества.

Металлы только проводники тока — знал Гальвани. «Значит, генераторы где-то в лапке и существует животное электричество!» — решил он. Но Вольта предложил другое объяснение этому явлению. Электричество возникало из-за контакта двух разных металлов с водным раст-

вором: мокрая лапка касалась одновременно и медного крючка, висевшего на железной решетке, и самой решетки. «Это металлическое электричество»,— заявил Вольта, не только сказал, но и сделал Вольтов столб.

Тогда Гальвани убрал из опыта металлические детали. Он взял две мышцы лягушки с подходящими к ним нервами и сложил их так, чтобы за нервом следовала мышца, а за мышцей — нерв. Получилась цепь, в которой одна мышца сокращалась вслед за другой.

Ученый мир разбился тогда на сторонников «животного» и «металлического» электричества. К обоюдному согласию так и не пришли. Но прошли десятилетия, и стало ясно, что доля истины была в доводах обеих сторон, участвующих в дискуссии. Точные опыты показали, что «животное» электричество действительно существует.

Если нерв возбужден, т. е. работает и передает сигнал, от него можно отвести импульсы электрического тока. Напряжение этого «животного» электричества, открытого Гальвани, измеряют в вольтах. Единица названа именем Вольты в честь великого противника «животного» электричества. «Металлическое» же электричество, которое открыл Вольта,— Вольтов столб — называют в честь Гальвани гальванической батареей. Так потомки подвели итог спора о «животном» и «металлическом» электричестве.

В XIX в. впервые была высказана простая мысль: нервное возбуждение есть электрический ток, который распространяется по нервам, как по проводам. Пока электрические явления были достаточно таинственны, эта идея немецкого физиолога Л. Германа не вызывала возражений. Но по мере изучения электричества его ведущая роль в передаче нервного возбуждения стала казаться сомнительной. Одно время создалось впечатление, что появились принципиальные трудности для приверженцев теории электрической передачи. Например, известный немецкий естествоиспытатель Г. Гельмгольц измерил скорость распространения импульса возбуждения по нерву. Она оказалась равной примерно 10 м в секунду, т. е. неизмеримо меньше скорости движения электрического сигнала по обычным проводникам (как известно, она близка к скорости света).

Гипотеза электрической природы нервной возбудимости была отвергнута подавляющим большинством физио-

логов. Физиологи, которые искали физико-химический механизм, стали думать о распространяющейся химической реакции. Понять роль электрических явлений в нервах помогли опыты французского ученого А. Лилли.

Мы часто говорим, что у того или иного человека железные нервы. Выражение это, конечно, не имеет никакого отношения к устройству наших нервов. У всех людей они построены из материала, скорее напоминающего желе, чем железо. А вот Лилли удалось сделать «железные нервы».

Хорошо очищенную проволоку он погрузил в крепкую азотную кислоту. Небольшое количество железа на поверхности проволоки сразу же окислилось. Образовалась пленка, предохраняющая металл от дальнейшего растворения. Лилли сделал царапину — повредил пленку окисла — и обнаружил, что это поврежденное место передвигается по поверхности проволоки. Дальнейшее исследование показало, что от поврежденного места (царапины) к окружающей его области течет электрический ток. Электродвижущую силу, вызывающую этот ток, создает химическая реакция между железом и кислотой. На поверхности проволоки, соприкоснувшейся с азотной кислотой, атомы железа распадаются на ионы и свободные электроны. Ионы железа переходят в раствор кислоты, а электроны не могут последовать за ними. Электроны идут через металлическую проволоку и через неповрежденную пленку на соседних участках. Вблизи повреждения этот поток электронов через пленку окисла имеет наибольшую плотность. Здесь возникает целый ряд электрохимических реакций. Защитная пленка разрушается и «повреждение» перемещается на новое место. Между вновь обнаженным участком железа и соседними неповрежденными в свою очередь возникает ток.

Для того чтобы начались реакции, разрушающие пленку, ток должен вызывать определенные изменения напряжения на пленке. Пленка имеет емкость, и поэтому для изменения напряжения на ней нужно время. Обнаженные участки проволоки покрываются новой защитной пленкой. Эта пленка не разрушается, так как круговой ток имеет достаточную величину только вблизи от места, где протекает реакция, а за время образования новой пленки реакция успевает уйти по проволоке достаточно далеко.

Итак, в железной модели нервного волокна распространение электрохимической реакции вызывается током, который сам возникает в результате этой реакции. Примерно так же распространяется возбуждение по нервным волокнам. Скорость движения сигнала при этом может быть небольшой. Нервные волокна очень тонкие, и сделаны они не из металла, а из плохо проводящего материала. Поэтому их сопротивление велико. Относительно велика и емкость мембраны волокон. Зарядка емкости через большое сопротивление занимает много времени, и по такому кабелю электрический сигнал идет медленнее. Уменьшив электрическое сопротивление, можно увеличить скорость распространения нервного импульса. Именно так поступил английский физиолог А. Ходжкин в 1937 г. Убедительными экспериментами он доказал, что нервный импульс действительно импульс электрического тока. Измерялась скорость распространения возбуждения по волокну, которое располагалось на изолированных друг от друга серебряных пластинах. Эти пластинки можно было соединить с помощью ртутного контакта. На этом участке внешнее сопротивление уменьшалось, и нервный импульс распространялся быстрее.

Лилли сделал еще один важный эксперимент. Он надел на проволоку фарфоровые бусы, которые изменили характер распространения тока при повреждении поверхностной пленки на металле. Из кислоты в металл ток мог теперь проникать лишь в промежутках между соседними бусинами. В результате железный нерв стал передавать «возбуждение» быстрее, чем проволока без изолятора.

Объяснить это просто. Между двумя соседними неизолированными участками «возбуждение» переносится довольно медленно, так как электрическая емкость защитной пленки велика. А подходя к бусине, кольцевой ток как бы перескакивает через нее, чтобы замкнуться на кислоту. Эти перескоки и ускоряют движение сигнала. Физик объясняет эти перескоки так: емкость системы железо—окружающий раствор в тех местах, где проволока закрыта бусиной, значительно меньше емкости защитной пленки, и на зарядку этой емкости нужно значительно меньше времени.

Лилли высказал смелую гипотезу: в реальных нервах возбуждение также происходит дискретно — с «перескоками».

Структура нервного волокна

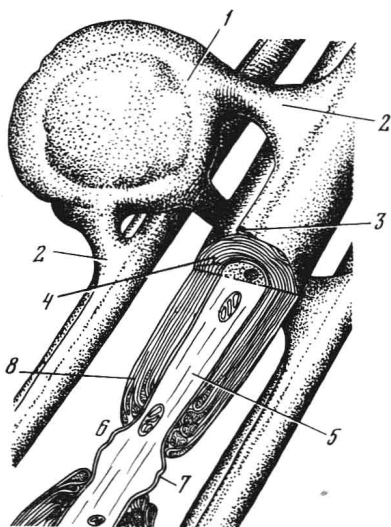
Нервное возбуждение, как и повреждение пленки металла в «железном нерве», всегда сопровождается электрическим током. Но сходство обоих процессов, как и предполагал Лилли, оказалось более глубоким.

Хорошо изучена роль тока в нервной проводимости по так называемым миелиновым волокнам, устройство которых напоминает «железный нерв» Лилли с фарфоровыми бусами. Эти волокна покрыты изолирующей миелиновой жировой оболочкой. В электронный микроскоп видно (рис. 1), что она спиралью накинута на нервный проводник и напоминает обмотку электрических кабелей. Эта оболочка соответствует бусине на проволоке Лилли. А через промежутки в 1–3 мм миелиновая оболочка прерывается, оставляя на волокне обнаженные места. Такие оголенные места — участки нервного волокна — называют перехватами Ранвье в честь ученого, который их впервые обнаружил.

Между перехватами Ранвье нервное волокно напоминает электрический кабель. Внутренним проводником служит протоплазма волокна, внешним — наружный раствор, в который погружен нерв, а изолятором — миелиновая многослойная оболочка. Толщина такого «кабеля» всего несколько микрон.

Рис. 1. Тонкая структура нервного «кабеля». Миелиновые волокна нервной клетки. Изолирующая оболочка трех аксонов образуется спирально навитой мембраной одной клетки

1 — тело клетки; 2 — отростки клетки; 3—4 — внешний и внутренний конец спиральной обмотки; 5 — нервное волокно; 6 — перехват Ранвье; 7 — мембрана нервного волокна; 8 — слой спиральной изоляции



Около 40 лет назад ученые научились готовить препараты с одним неповрежденным волокном нерва. Операция эта оказалась несложной: из целого нерва волокно можно извлекать вручную с помощью двух обыкновенных иголок, вставленных для удобства в деревянные ручки. Однако необходима хорошая бинокулярная лупа с 20—50-кратным увеличением и яркое освещение волокон на черном фоне.

Когда волокно извлечено, можно приступить к измерению возникающего в нем тока. Волокна обладают большим электрическим сопротивлением (десятки и даже сотни миллионов Ом), поэтому для измерения требуется весьма совершенная радиоэлектрическая аппаратура. Современные кристаллические операционные усилители, выпуск которых скоро освоит и наша промышленность, очень хороши для таких измерений.

Погрузим нервное волокно в раствор, близкий по составу к крови. В основном это раствор обычной поваренной соли — примерно пол чайной ложки на стакан воды. Но вода должна быть дистиллированной, и соль надо точно отвешивать, а не сыпать на глазок. Если добавить еще немного KCl , $CaCl_2$ и $MgCl_2$, получится нужный раствор. В таком растворе волокно из нерва лягушки продолжает проводить возбуждение в течение нескольких дней.

Теперь высушим волокно — передача нервного импульса прекращается. Если же высушить не все нервное волокно, а только часть его — маленький отрезок, покрытый миелиновой оболочкой, то нервный импульс передается через любой проводник электрического тока, соединяющий перехваты Ранвье. Это опыт японского физиолога И. Тасаки.

Опыты с воздушным мостиком-изолятором

Одиночное волокно обнажали на небольшом участке. Остальные волокна обрезали. Таким образом, два отрезка нерва оказывались соединенными между собой только одним волокном. Приготовленный препарат помещали на две сдвинутые вместе стеклянные пластинки. И пока он лежал в растворе, раздражение от одного конца нерва беспрепятственно передавалось через одиночное волокно к другому концу. Убедившись таким образом, что волокно работает нормально, Тасаки раздвинул стекла. Часть

волокна, покрытая миелиновой оболочкой, повисла между стеклянными пластинами в воздухе. В двух каплях раствора, отделенных друг от друга воздушным промежутком, оказались два соседних перехвата Ранвье. Описанное приспособление называется «воздушным мостиком-изолятором».

Волокно, помещенное на воздушный мостик-изолятор, продолжает проводить возбуждение, пока миелиновая оболочка не обсохнет. После этого проводимость исчезает. Однако, если перехваты Ранвье не высыхают, проводимость нерва легко восстановить. Достаточно соединить капли раствора на разных стеклышках любым проводником.

Японский физиолог выяснил и другое: любым хорошим проводником можно заменить не только внешний раствор, но и само нервное волокно между перехватами Ранвье.

Чтобы завершить эксперимент, осталось немного — высушить не область между перехватами, а сам перехват Ранвье. При этом передача нервного импульса немедленно прекращается.

Итак, живое нервное волокно и в самом деле весьма напоминает «железный нерв». А участок между перехватами Ранвье — это действительно электрический кабель. Однако свойства такого кабеля могли бы привести в уныние электротехников. Действительно, нервные волокна очень тонкие и их продольное сопротивление чрезвычайно велико. Да и сам центральный проводник — протоплазма — сделан с электротехнической точки зрения из малопригодных материалов с высоким удельным сопротивлением.

Проводник из такого материала при поперечном сечении 1 см^2 и длиной 1 см имеет сопротивление 100 Ом . Диаметр центрального проводника у наших нервных волокон колеблется от $0,1$ до 10 мкм . Если взять промежуточный размер 1 мкм , то при длине нерва 1 м (а таких волокон много в теле взрослого человека) сопротивление выразится огромной цифрой — 10^{12} Ом . Такое сопротивление имел бы обычный телевизионный кабель при длине 10^{11} км , что почти в 1000 раз превышает расстояние от Земли до Солнца.

Можете себе представить, в каком затруднительном положении находился бы инженер, которому предложи-

ли бы использовать телевизионный кабель для такой космической связи. Удручающие цифры получаются при расчете сопротивления нервного волокна длиной 1 м, а ведь в теле взрослого человека длина всех нервных волокон больше 10 тыс. км, т. е. превышает расстояние от Москвы до Владивостока. Инженер мог бы попытаться решить эту проблему, пользуясь ретранслирующими станциями, где энергия для передачи сигналов подавалась бы в кабель. Станции нужно было бы расположить во множестве точек.

Борьба с затуханием нервного импульса

Мы разговариваем по телефону с Владивостоком. Как прекрасно слышно человека, находящегося на расстоянии 12 тыс. км! Подчас лучше, чем говорящего из московского пригорода. В чем же дело?

Оказывается, на дальней телефонной линии в промежуточных пунктах установлены усилители. Они принимают ослабленные по пути электрические сигналы, которые создал в микрофоне голос, усиливают их и посылают к следующему усилителю. Такая линия называется ретрансляционной.

Похожая картина наблюдается и в нервном волокне. Нервный импульс между перехватами (т. е. под миелиновой оболочкой и в окружающем растворе) есть не что иное, как самый обыкновенный импульс электрического тока. Ток входит внутрь волокна в возбужденном перехвате и выходит через невозбужденный. И если выходящий ток превышает некоторую минимальную величину, называемую пороговой, перехват возбуждается. Обычно ток в волокне в пять — семь раз превышает пороговый ток. Следующий перехват возбуждается за одну — две десятитысячных доли секунды. Перехваты Ранье служат генераторами, которые вырабатывают импульсы электрического тока. Иными словами, перехваты играют роль промежуточных усилительных станций ретрансляционной линии связи. Каждый следующий генератор возбуждается импульсом тока, распространяющимся по волокну от предыдущего, и посылает новый импульс дальше по волокну.

Количество перехватов Ранье в нерве длиной 1 м около тысячи и значительно превышает число ретранслирующих станций между Москвой и Владивостоком. Но это и неудивительно, так как сопротивление нерва так ве-

лико, как у «транскосмического» кабеля. Напряжение выработываемых импульсов составляет 11—12 сотых долей вольта.

Не на все нервные волокна нанизаны миелиновые бусы. Большая часть тонких волокон позвоночных и все нервные волокна беспозвоночных покрыты лишь сравнительно хорошо проводящим слоем шванновских клеток. Распространение нервного возбуждения здесь происходит медленнее, как и движение повреждения по железной проволоке без фарфоровых бус в модели Лилли. Роль электрического тока в передаче нервного импульса здесь та же, что и у миелиновых волокон. но генераторы тока не сосредоточены в перехватах, а распределены вдоль всей длины волокна.

Где находится генератор электрического импульса?

Очень важно выяснить, занимает генератор всю толщину волокна или он сосредоточен только в поверхностном слое

Пропустим вдоль волокна электрический ток, величина которого больше порогового тока. Генератор не возбуждается при обоих направлениях продольного тока. Возбуждение возникает только в том случае, когда ток течет не только вдоль, но и поперек волокна, т. е. выходит через поверхность волокна изнутри наружу. Поперечный ток возбуждает генератор нервного импульса каждый раз, когда он меняет разность потенциалов между внутренней частью волокна и окружающим раствором на определенную величину (~ 20 мВ). Значит, существенную роль в возбуждении нервного генератора играет не все волокно, а только поверхностный его слой — мембрана, отделяющая внутреннюю часть волокна от наружного раствора.

Возбудимая мембрана видна в электронный микроскоп. Ее толщина составляет 70—100 Å.

Поверхностный слой — мембрана нервного волокна — является не только пусковым элементом, но и самим генератором электрических импульсов. В покое сопротивление электрическому току поверхностного слоя очень велико по сравнению с сопротивлением внутренней части волокна и окружающего раствора. При возбуждении сопротивление внутренней части волокна практически не меняется, а сопротивление мембраны резко падает. Имен-