

нах различны, при их одноврем. возбуждении мог возникнуть коллективный Н. и. Если собств. скорости были одинаковы, то коллективный импульс имел меньшую скорость. При заметном отличии собств. скоростей коллективная скорость имела промежуточное значение. Синхронизоваться могли лишь Н. и., скорости к-рых отличались не слишком сильно.

Матем. описание этого явления даётся системой ур-ний для мембранных потенциалов двух параллельных волокон Φ_1 и Φ_2 :

$$C_1 \frac{\partial \Phi_1}{\partial t} = \frac{R_2 + R_3}{\gamma} \frac{\partial^2 \Phi_1}{\partial x^2} - \frac{R_3}{\gamma} \frac{\partial^2 \Phi_2}{\partial x^2} - I_1, \quad (6)$$

$$C_2 \frac{\partial \Phi_2}{\partial t} = -\frac{R_3}{\gamma} \frac{\partial^2 \Phi_1}{\partial x^2} + \frac{R_1 + R_3}{\gamma} \frac{\partial^2 \Phi_2}{\partial x^2} - I_2,$$

где R_1 и R_2 — продольные сопротивления первого и второго волокон, R_3 — продольное сопротивление внешней среды, $\gamma = R_1 R_2 + R_1 R_3 + R_2 R_3$. Ионные токи I_1 и I_2 можно описать той или иной моделью нервного возбуждения.

При использовании простой аналитич. модели решение приводит к след. картине. Когда возбуждается одно волокно, в соседнем наводится знакопеременный мембранный потенциал: вначале волокно гиперполяризуется, затем деполяризуется и, наконец, ещё раз гиперполяризуется. Эти три фазы соответствуют понижению, повышению и новому понижению возбудимости волокна. При нормальных значениях параметров сдвиг мембранного потенциала во второй фазе в сторону деполяризации не достигает порога, поэтому передачи возбуждения в соседнее волокно не происходит. При одноврем. возбуждении двух волокон система (6) допускает совместное автомодельное решение, к-рое соответствует двум Н. и., движущимся с одинаковой скоростью на пост. расстоянии друг от друга. Если впереди находится медленный Н. и., то он притормаживает быстрый импульс, не выпуская его вперёд; оба движутся с относительно малой скоростью. Если же впереди находится быстрый Н. и., то он подтягивает за собой медленный импульс. Коллективная скорость оказывается близкой к собств. скорости быстрого импульса. В сложных нейронных структурах возможно появление *автоволн*.

Возбудимые среды. Нервные клетки в организме объединены в нейронные сети, к-рые в зависимости от частоты ветвления волокон разделяют на редкие и густые. В редкой сети отд. элементы возбуждаются независимо друг от друга и взаимодействуют только в узлах ветвления, как описано выше.

В густой сети возбуждение охватывает сразу много элементов, так что их детальная структура и способ соединения между собой оказываются несущественными. Сеть ведёт себя как непрерывная возбудимая среда, параметры к-рой определяют возникновение и распространение возбуждения.

Возбудимая среда может быть трёхмерной, хотя чаще её рассматривают как двумерную поверхность. Возбуждение, возникшее в к.-л. точке поверхности, распространяется во все стороны в виде кольцевой волны. Волна возбуждения может огнать препятствия, но не может от них отражаться, не отражается она и от границы среды. При столкновении волн между собой происходит их взаимное уничтожение; проити друг сквозь друга эти волны не могут из-за наличия позади фронта возбуждения рефракторной области.

Примером возбудимой среды является сердечный **нервно-мышечный синцитий** — объединение нервных и мышечных волокон в единую проводящую систему, способную передавать возбуждение в любом направлении. Нервно-мышечные синцитии сокращаются синхронно, подчиняясь волне возбуждения, к-рую посылает единый управляющий центр — **водитель ритма**. Единый ритм иногда нарушается, возникают аритмии. Один из таких режимов наз. **трепетанием предсердий**: это автономные сокращения, вызванные циркуляцией возбуждения вокруг препятствия,

напр. верхней или нижней вены. Для возникновения подобного режима периметр препятствия должен превышать длину волны возбуждения, равную в предсердии человека ~ 5 см. При трепетании происходит периодич. сокращение предсердий с частотой 3—5 Гц. Более сложный режим возбуждения представляет собой фибрилляция желудочков сердца, когда отд. элементы сердечной мышцы начинают сокращаться без внеш. команды и без связи с соседними элементами с частотой ~ 10 Гц. Фибрилляция приводит к прекращению циркуляции крови.

Возникновение и поддержание спонтанной активности возбудимой среды неразрывно связаны с возникновением источников волн. Простейший источник волн (группа спонтанно возбуждающихся клеток) может обеспечить периодич. пульсацию активности, так устроен водитель ритма сердца.

Источники возбуждения могут возникать и за счёт сложной пространств. организации режима возбуждения, напр. ревербератор типа вращающейся спиральной волны, появляющийся в простейшей возбудимой среде. Другой вид ревербератора возникает в среде, состоящей из элементов двух типов с разными порогами возбуждения; ревербератор периодически возбуждает то одни, то другие элементы, меняя при этом направление своего движения и порождая плоские волны.

Третий вид источника — **ведущий центр** (источник эха), к-рый появляется в среде, неоднородной по рефракторности или порогу возбуждения. В этом случае на неоднородности возникает отражённая волна (эхо). Наличие подобных источников волн приводит к появлению сложных режимов возбуждения, исследуемых в теории автоволн.

Лит.: Ходжкин А., Нервный импульс, пер. с англ., М., 1965; Катц Б., Нерв, мышца и синапс, пер. с англ., М., 1968; Ходоров В. И., Проблема возбудимости, Д., 1969; Тасаки И., Нервное возбуждение, пер. с англ., М., 1971; Маркин В. С., Пастушенко В. Ф., Чизмаджев Ю. А., Теория возбудимых сред, М., 1981. В. С. Маркин.

НЕРНСТА ТЕОРЕМА — то же, что *Третье начало термодинамики*.

НЕРНСТА ЭФФЕКТ (продольный гальванотермоманитный эффект) — появление в проводнике, по к-рому течёт ток j , находящемся в магн. поле $H \perp j$, градиента темп-ры ∇T , направленного вдоль тока j ; градиент темп-ры не меняет знак при изменении направления поля H на обратное (чётный эффект). Открыт В. Г. Нернстом (W. N. Nernst) в 1886. Н. э. возникает в результате того, что перенос тока (поток носителей заряда) сопровождается потоком тепла. Фактически Н. э. представляет собой *Пельтье эффект* в условиях, когда возникающая на концах образца разность темп-р приводит к компенсации потока тепла, связанного с током j , потоком тепла за счёт теплопроводности. Н. э. наблюдается также и в отсутствие магн. поля.

НЕРНСТА—ЭТТИНГСХАУЗЕНА ЭФФЕКТ — появление электрич. поля $E_{\text{нэ}}$ в проводнике, в к-ром есть градиент темп-ры ∇T , в направлении, перпендикулярном магн. полю H . Различают поперечный и продольный эффекты.

Поперечный Н.—Э. э. состоит в появлении электрич. поля $E_{\text{нэ}}^{\perp}$ (разности потенциалов $V_{\text{нэ}}^{\perp}$) в направлении, перпендикулярном H и ∇T . В отсутствие магн. поля термоэлектрич. поле компенсирует поток носителей заряда, создаваемый градиентом темп-ры, причём компенсация имеет место лишь для полного тока: электроны с энергией, большей средней (горячие), движутся от горячего конца образца к холодному, электроны с энергией, меньшей средней (холодные), — в противоположном направлении. Сила Лоренца, отклоняет эти группы носителей в направлении, перпендикулярном ∇T и магн. полю, в разные стороны; угол отклонения (угол Холла) определяется временем релаксации τ данной группы носителей, т. е. различается для горячих и холодных носителей, если τ зависит от энергии. При этом токи холодных и горячих носителей в поперечном направле-