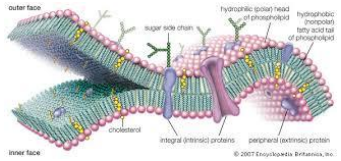
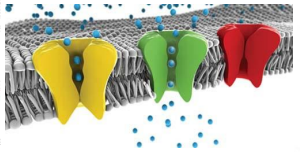
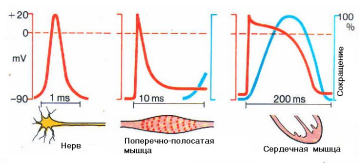


Курс:

Биология, Анатомия, Физиология человека

Лекция №3:

- **Физиология возбудимых тканей**
- Биологические реакции организма

проф Курашвили Юлия Борисовна

+7 985 922 10 98

leri@me.com

Способность АДАПТИРОВАТЬСЯ

к постоянно изменяющимся условиям внешней среды

является

одним из **основных признаков**

живых систем

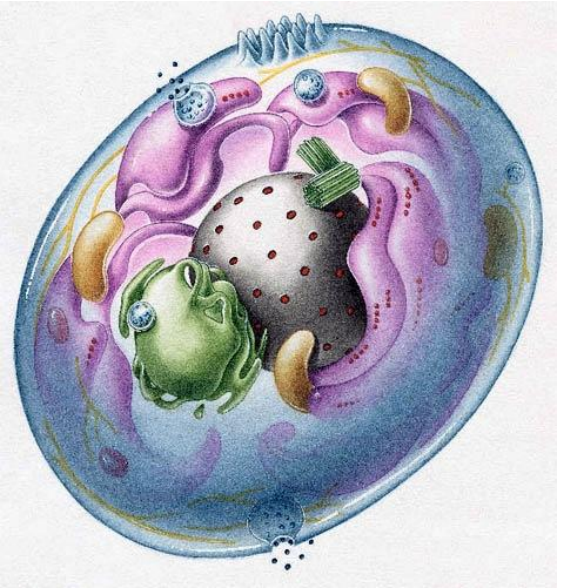
ОСНОВА

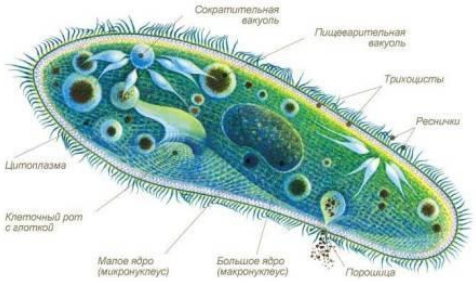
ВСЕХ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ ОРГАНИЗМА –

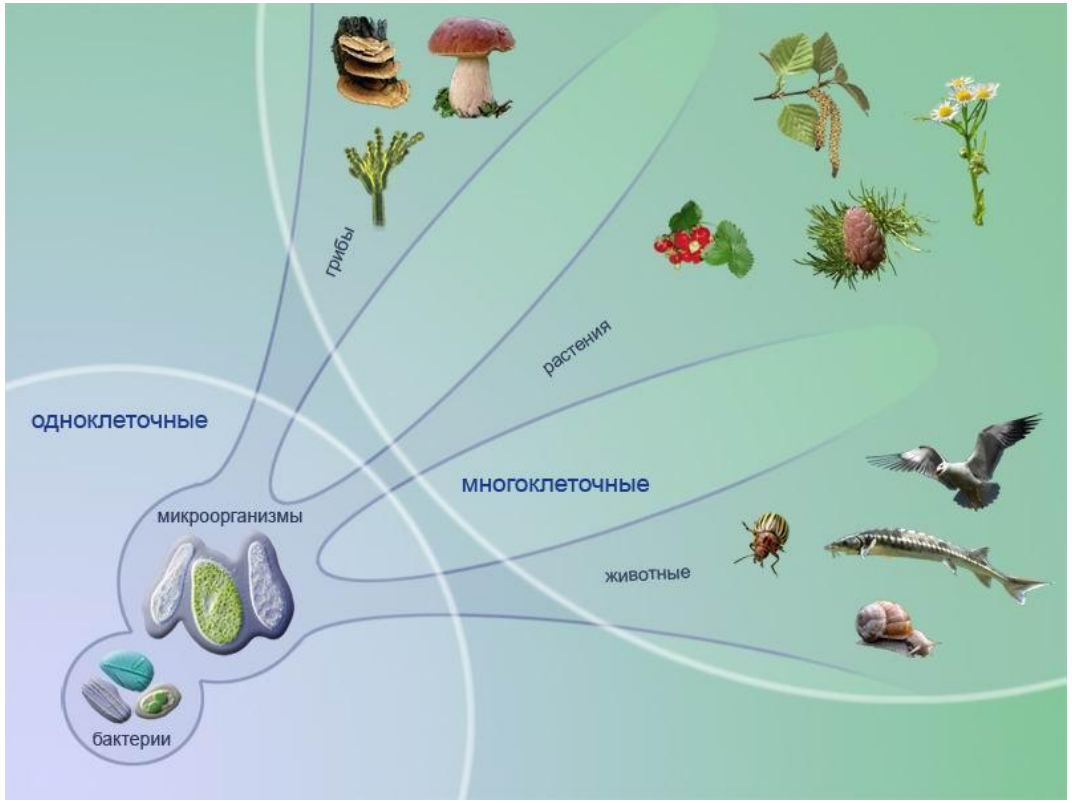
СПОСОБНОСТЬ

ЖИВОЙ КЛЕТКИ

РЕАГИРОВАТЬ НА РАЗДРАЖИТЕЛЬ







- Все клетки и ткани живых систем в процессе эволюции приобрели способность отвечать на действие раздражителя специфической и неспецифической реакцией.

- В основе приспособительных (адаптационных) реакций организма лежит **РАЗДРАЖИМОСТЬ.**

  - Под термином «раздражимость» понимают **способность реагировать на действие различных факторов изменением структуры и функции**.

    - Раздражимостью обладают все ткани животных и растительных организмов.
    - В процессе эволюции происходила постепенная **дифференциация тканей**, участвующих в приспособительной деятельности организма.

  - Раздражимость этих тканей достигла наивысшего развития и трансформировалась в новое свойство – **ВОЗБУДИМОСТЬ.**
  - Под термином «возбудимость» понимают способность ряда тканей (нервной, мышечной, железистой) **отвечать на раздражение генерацией процесса возбуждения**.

- **ВОЗБУЖДЕНИЕ** – это сложный физиологический **процесс временной деполяризации мембраны** клеток, который **проявляется специализированной реакцией ткани**:
    - проведение нервного импульса,
    - сокращение мышцы,
    - отделение секрета железой
    - и тд.

- ВОЗБУДИМОСТЬ различных тканей неодинакова.
  - Величину ВОЗБУДИМОСТИ оценивают по **порогу раздражения** – минимальной силе раздражителя, кт способна вызвать возбуждение:
    - минимальный по силе раздражитель, способный вызвать возбуждение, называется **пороговым**,
    - менее сильные – **подпороговыми**,
    - а более сильные – **сверхпороговыми раздражителями**.

Раздражителями,

вызывающими ВОЗБУЖДЕНИЕ, могут быть:

любые **внешние** (действующие из окружающей среды) или

внутренние (возникающие в самом организме) **воздействия**

- **По ХАРАКТЕРУ ВОЗДЕЙСТВИЯ раздражители можно разделить на 3-и группы:**
  - **ФИЗИЧЕСКИЕ:**
    - Механические
    - Электрические
    - Температурные
    - Звуковые
    - Световые
  - **ХИМИЧЕСКИЕ:**
    - Щелочи, кислоты, соли и тд
  - **БИОЛОГИЧЕСКИЕ:**
    - Вирусы, бактерии, насекомые, и др живые существа

- **По СТЕПЕНИ ПРИСПОСОБЛЕННОСТИ биологических структур к восприятию раздражителя – раздражители можно разделить на:**
  - Адекватные
  - Неадекватные

- **АДЕКВАТНЫМИ** называются раздражители, к восприятию которых биологическая структура специально приспособлена в процессе эволюции.

✔ *Например:*

  ✔ адекватным раздражителем для фоторецепторов является свет,

  ✔ для барорецепторов – изменение давления,

  ✔ для мышц – нервный импульс.

- НЕАДЕКВАТНЫМИ называются такие раздражители, которые действуют на структуру, специально не приспособленную для их восприятия.

✔ *Например:*

  ✔ мышца может сокращаться под влиянием механического, теплового, электрического раздражений, хотя адекватным раздражителем для неё является нервный импульс.

- Пороговая сила неадекватных раздражителей во много раз превышает пороговую силу адекватных.

Разделы Лекции:

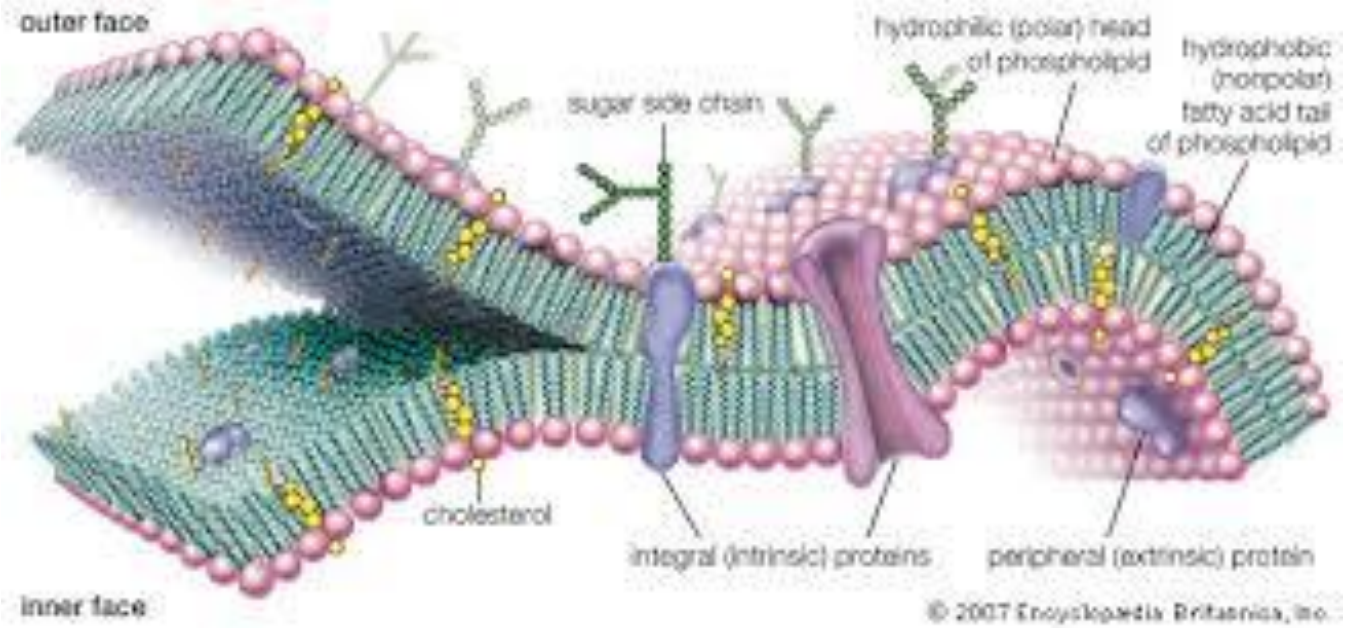
1. Строение и функции клеточной мембраны
2. Биоэлектрические явления в возбудимых тканях
3. Изменения мембранного потенциала. Потенциал действия. Пороговые и подпороговые раздражители.
4. Изменение возбудимости при возбуждении.
5. Законы раздражения возбудимых тканей.
6. Основные физиологические свойства возбудимых тканей.

1. СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ КЛЕТОЧНОЙ МЕМБРАНЫ

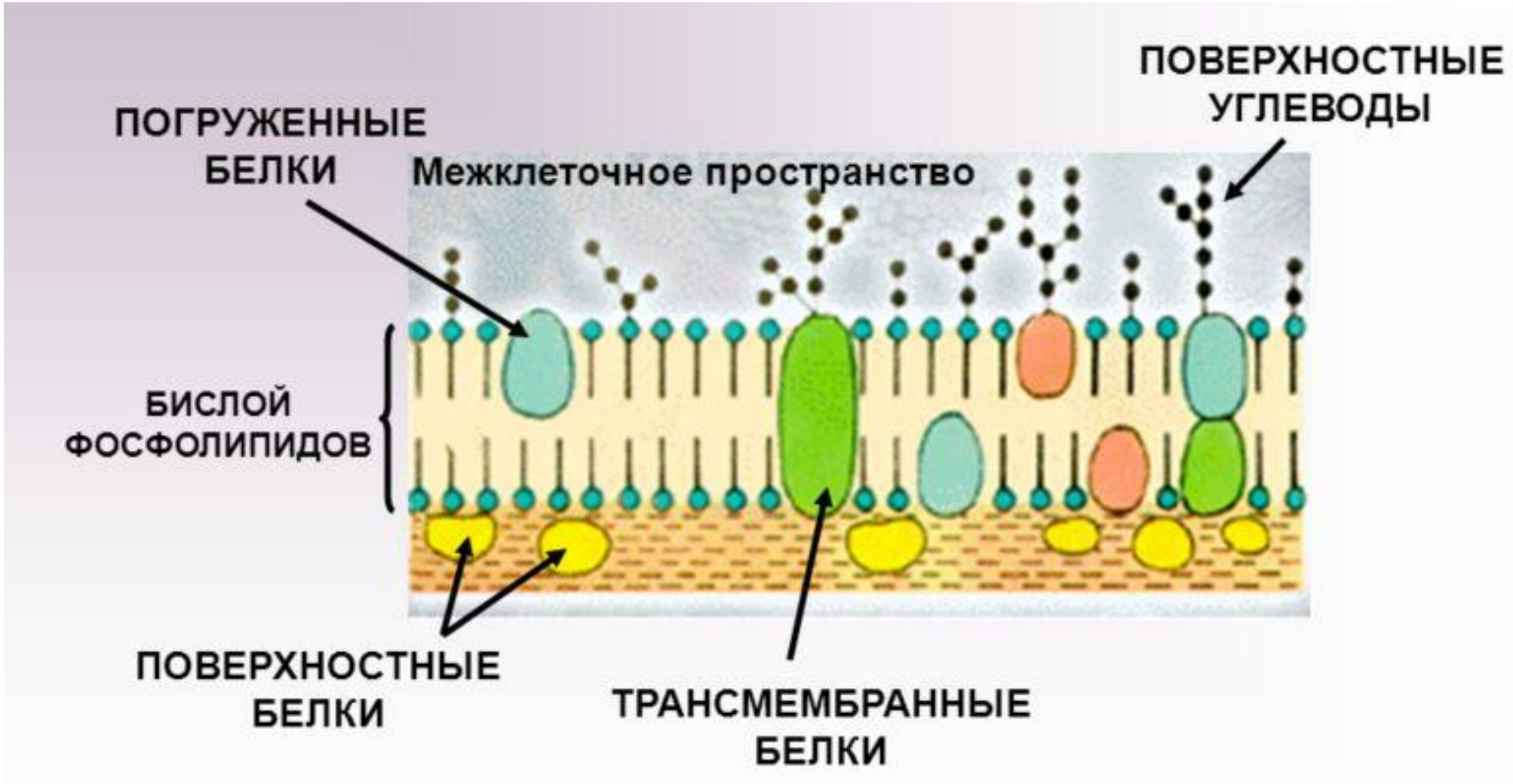
Хотя в ПРОЦЕССЕ ВОЗБУЖДЕНИЯ участвуют все органеллы клетки,

но главным местом этого процесса является

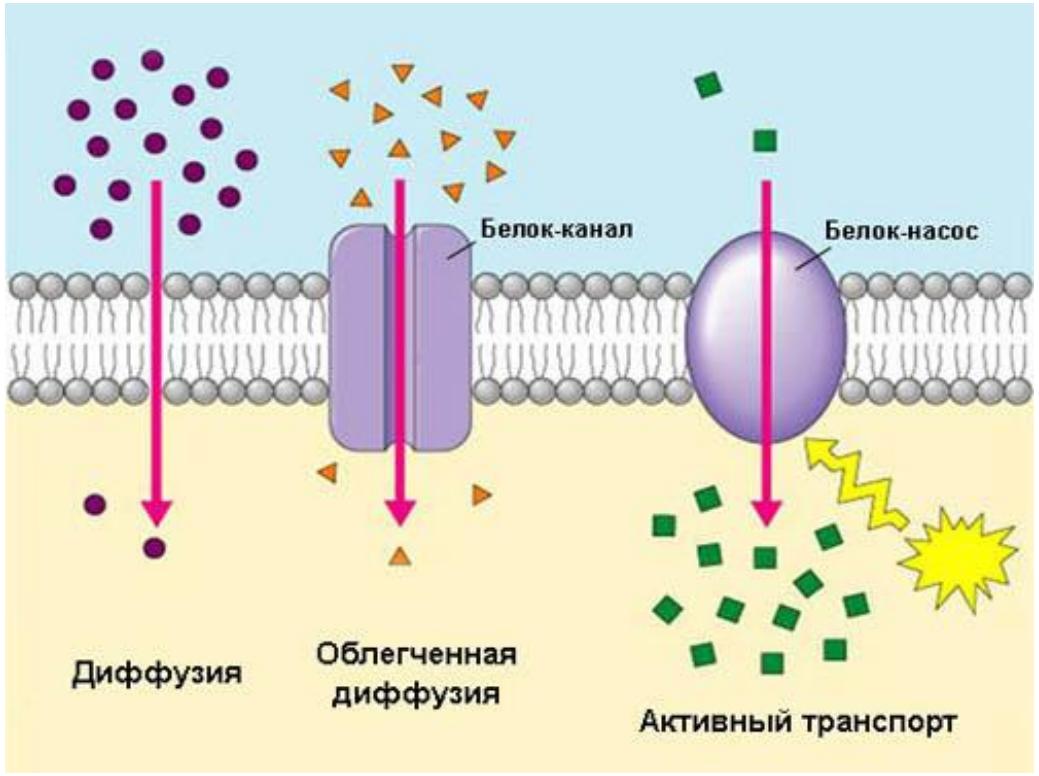
КЛЕТОЧНАЯ МЕМБРАНА

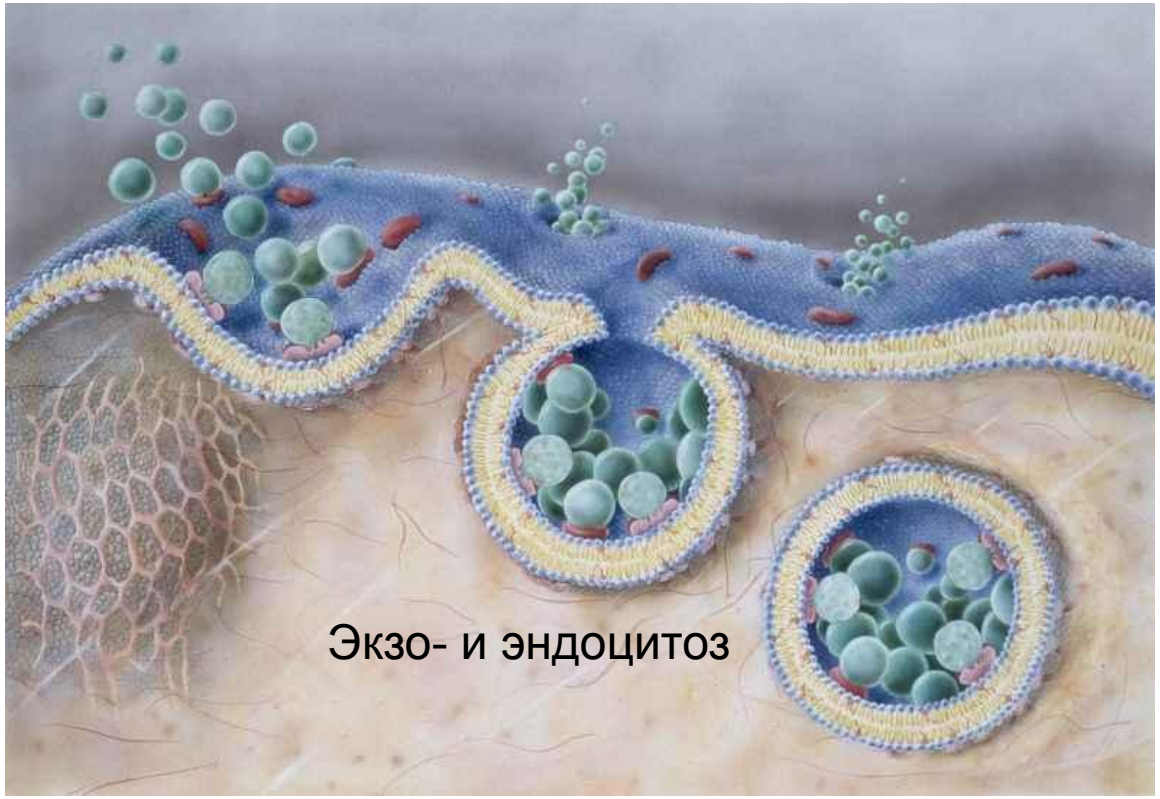


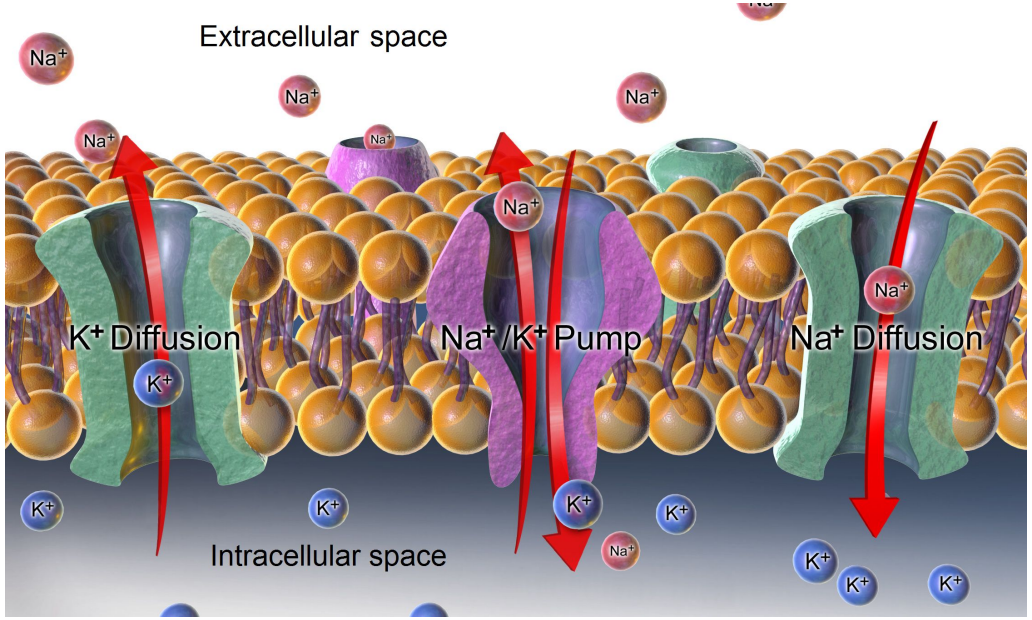
СТРОЕНИЕ КЛЕТОЧНОЙ МЕМБРАНЫ (обеспечивает полупроницаемость):



- **СПОСОБЫ ПЕРЕНОСА ВЕЩЕСТВ ЧЕРЕЗ МЕМБРАНУ**:
  - пассивный транспорт
  - активный транспорт, *а также*
  - транспорт, связанный с нарушением структурной целостности мембраны (эндо- и экзоцитоз).



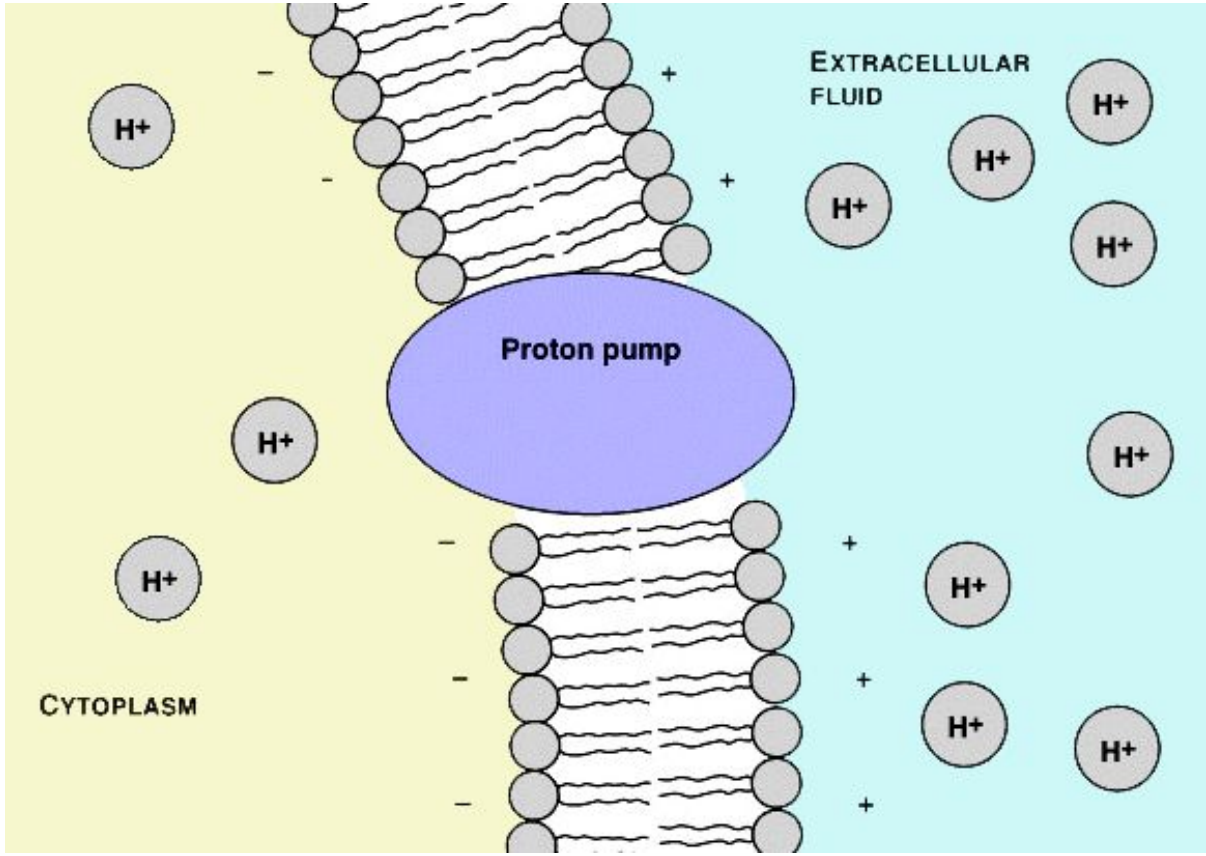




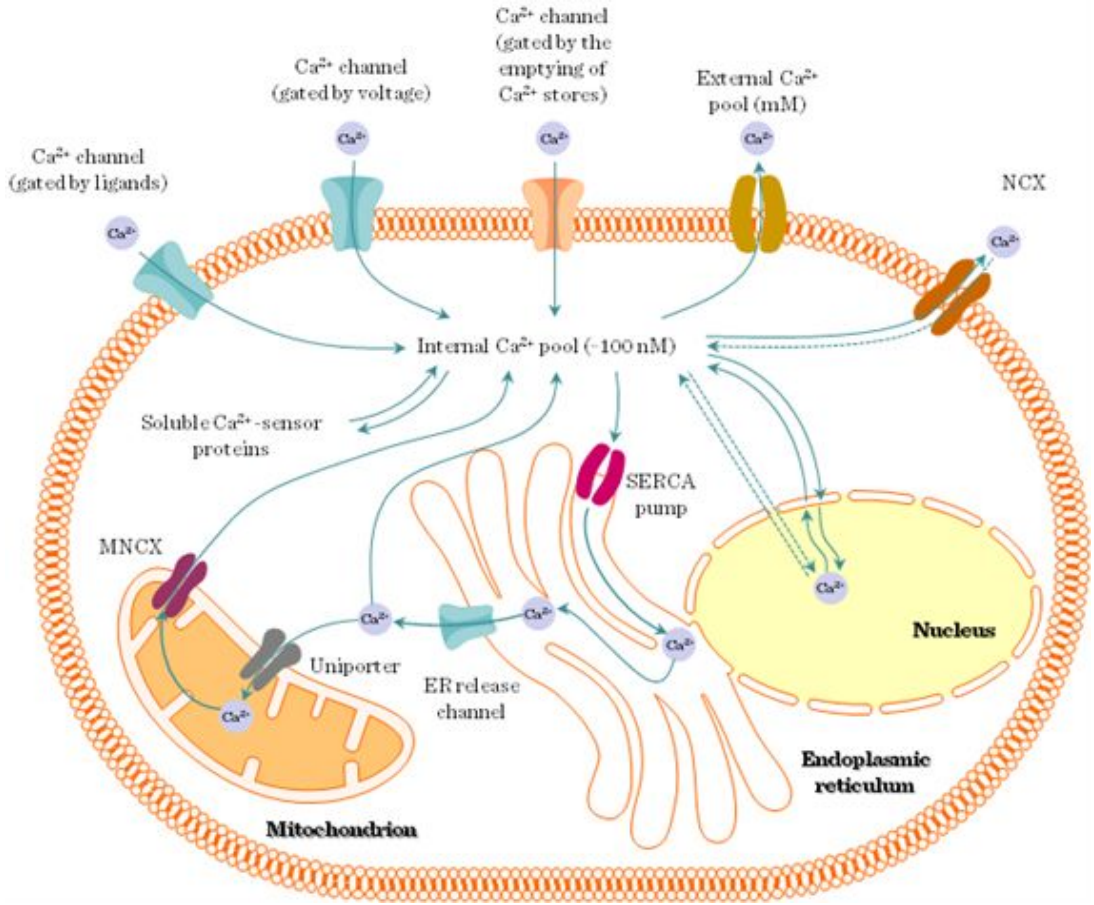
❑ Система Na+ -K+ -насос:

- Одна из наиболее АКТИВНЫХ ТРАНСПОРТНЫХ СИСТЕМ в клетке отвечает за перенос ионов Na+ и K+ через клеточную мембрану.
- Имеется в мембранах всех клеток человека.
- **Отвечает за поддержание состава внутриклеточной среды, в кт концентрация K+ выше, чем Na+.**
- Градиент концентрации калия и натрия поддерживается путём переноса K+ внутрь клетки, Na+ наружу.
- *Такое распределение ионов определяет содержание воды в клетках, возбудимость нервных клеток, клеток мышц и др свойства клеток.*

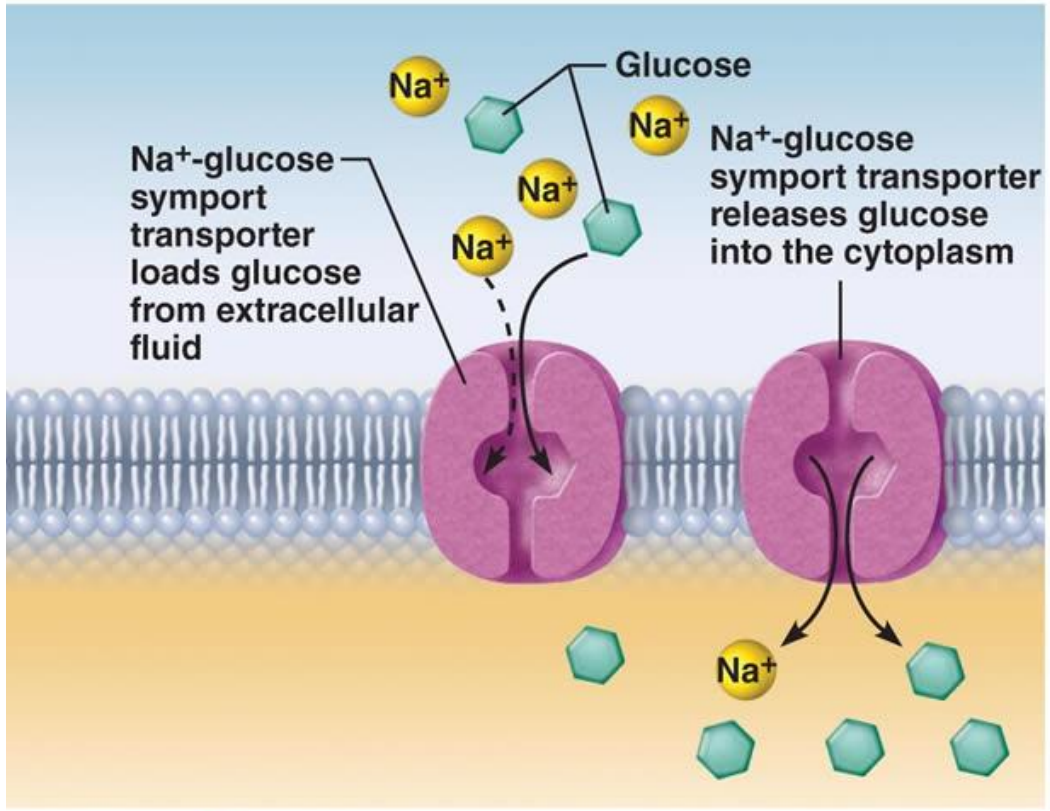
- **ПРОТОННЫЕ НАСОСЫ (H^+ -АТФ-азы)** имеются в цитоплазматической мембране и во внутриклеточных мембранах (лизосомы, секреторные гранулы).



- Существует **ТРАНСПОРТНАЯ СИСТЕМА ДЛЯ ПЕРЕНОСА ИОНОВ КАЛЬЦИЯ (Ca^{2+} -АТФ-аза).**
  - Ca^{2+} -насосы имеет как цитоплазматическая, так и внутриклеточные мембраны (эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы).

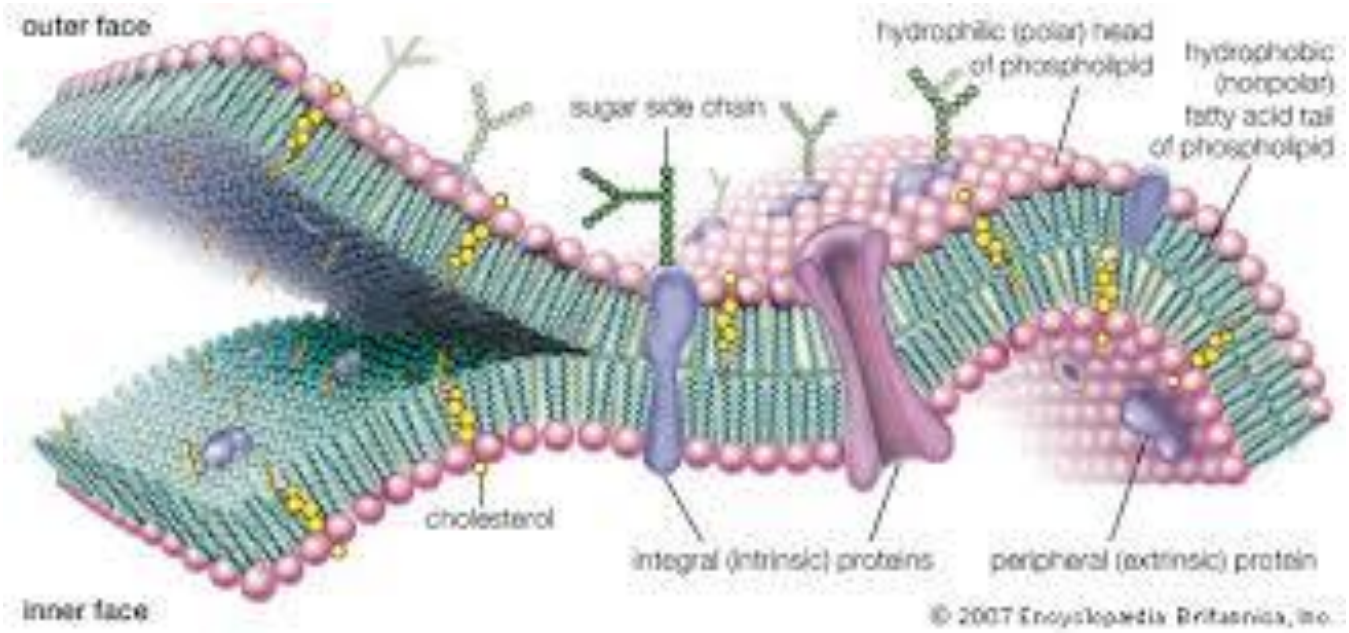


ВТОРИЧНО АКТИВНЫЙ ТРАНСПОРТ:

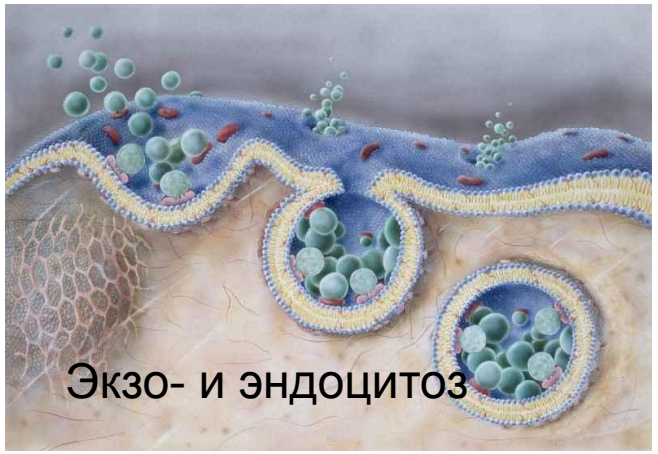


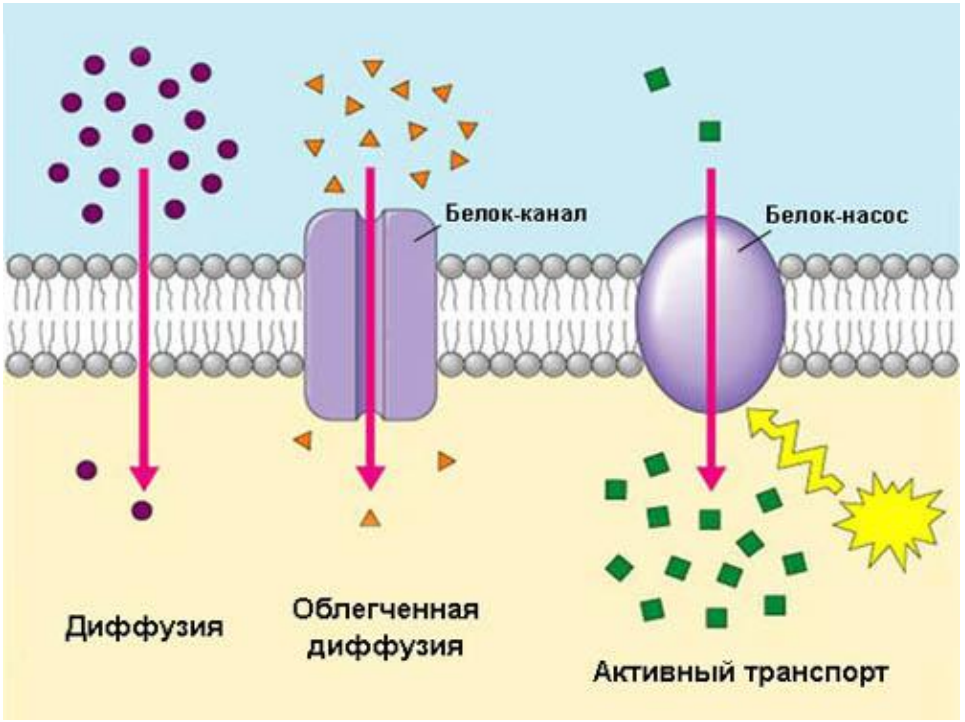
- Заключается в транспорте вещества против градиента концентрации, кт осуществляется не за счёт энергии непосредственно АТФ, а **за счёт энергии градиента концентрации или разности потенциалов мембраны**, которые в свою очередь, создаются за счёт работы насоса (энергии АТФ) или окислительно-восстановительных реакций.
- В зависимости от **направления движения ионов** различают три вида вторичного активного транспорта:
    1. унипорт
    2. симпорт
    3. антипорт

ТАКИМ ОБРАЗОМ, В ОСНОВЕ ПРОЦЕССОВ РАЗДРАЖИМОСТИ И ВОЗБУЖДЕНИЯ:



СВОЙСТВА МЕМБРАНЫ КЛЕТКИ





2. БИОЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ В ВОЗБУДИМЫХ ТКАНЯХ.

МЕМБРАННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ (МП).

ВОЗБУЖДЕНИЕ

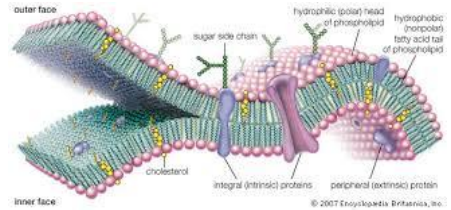
представляет собой сложную совокупность

физических, химических и физико-химических процессов,

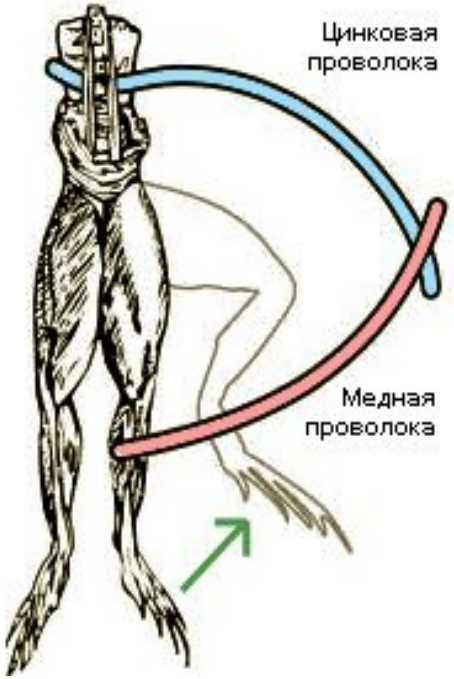
в результате которых происходит

быстрое и кратковременное ИЗМЕНЕНИЕ

ЭЛЕКТРИЧЕСКОГО ПОТЕНЦИАЛА (заряда) МЕМБРАНЫ

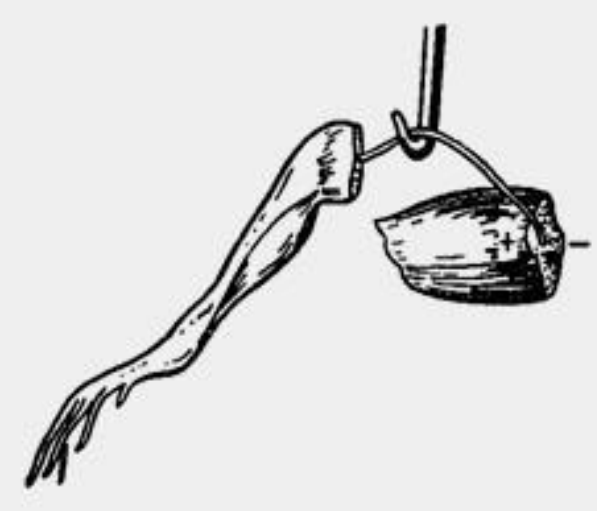


- Первые исследования электрической активности живых тканей были проведены Гальвани.
- Он обратил внимание на сокращение препарата задних лапок лягушки, подвешенного на медном крючке, при соприкосновении с железными перилами балкона (**1-й опыт Гальвани**).



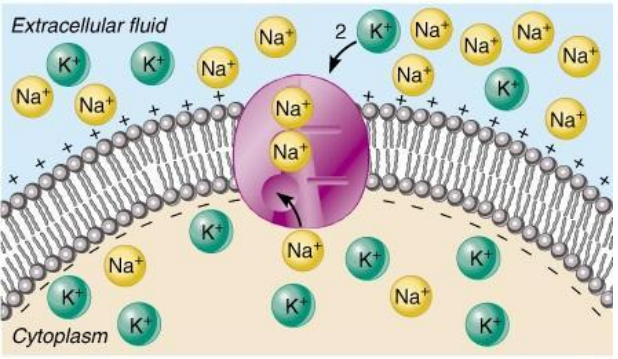
- На основании этих наблюдений он предположил, что сокращение лапок вызвано **«ЖИВОТНЫМ ЭЛЕКТРИЧЕСТВОМ»,** кт возникло в спинном мозгу и передаётся по металлическим проводникам (крючку и перилам) к мышцам.

- Физик Вольта, повторив этот опыт, пришёл к другому заключению.
  - Источником тока, по его мнению, являются не спинной мозг и «животное электричество», а **РАЗНОСТЬ ПОТЕНЦИАЛОВ**, образующаяся в месте контакта разнородных металлов – меди и железа, а **нервно-мышечный аппарат лягушки является лишь проводником электричества**.

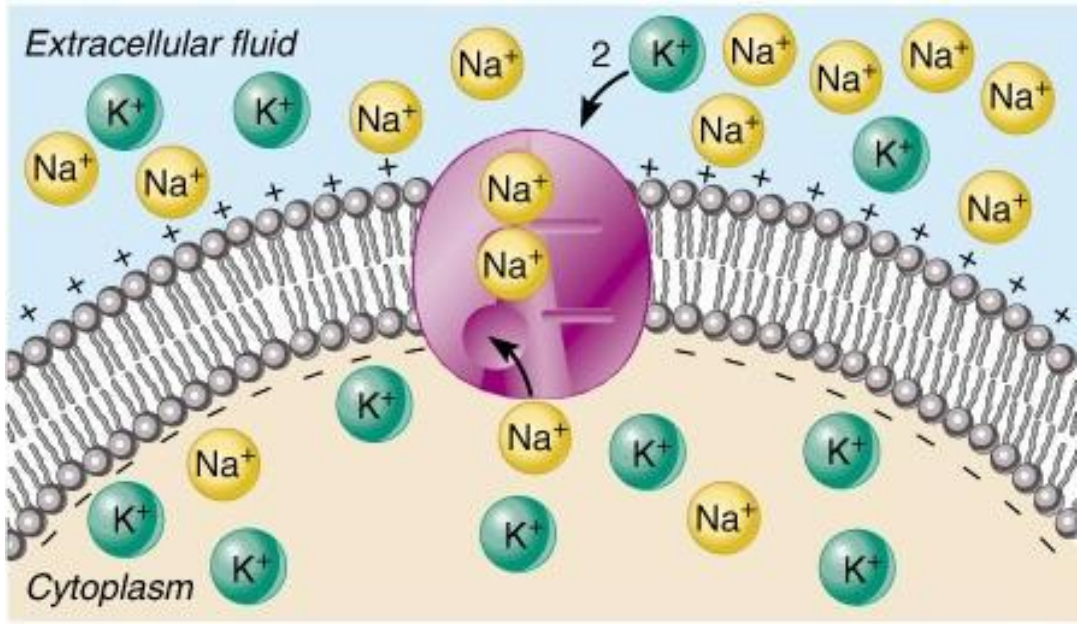


- В ответ Гальвани усовершенствовал опыт, исключив из него металлы.
- Он препарировал седалищный нерв вдоль бедра лапки лягушки, затем набрасывал нерв на мышцы голени, что вызывало сокращение мышцы (**2-й опыт Гальвани**).
- При каждом замыкании цепи (соединении нерва и мышцы) происходило сокращение мышцы без применения металлов, что **доказывало существование «ЖИВОТНОГО ЭЛЕКТРИЧЕСТВА».**

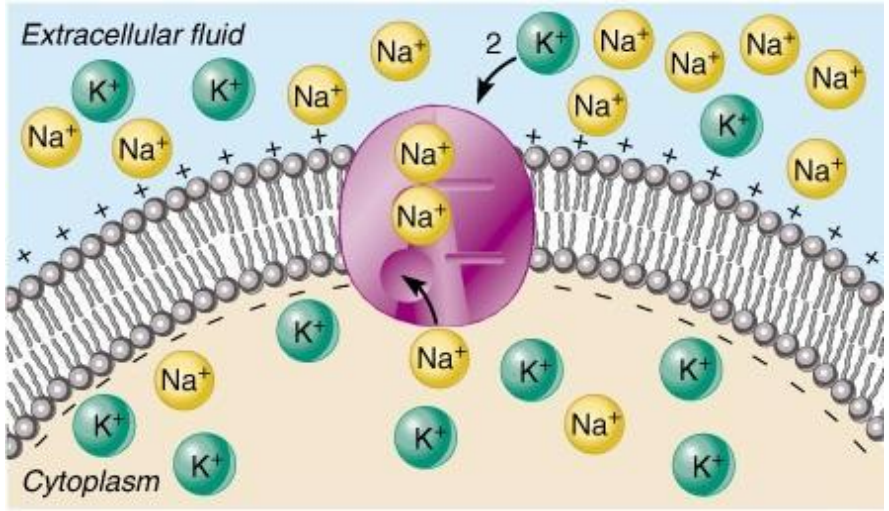
- Позднее Дюбуа-Реймоном было установлено, что **повреждённый** участок мышцы имеет **отрицательный заряд**, а **неповреждённый** участок – **положительный**.
  - При набрасывании нерва на повреждённый и неповреждённый участки мышцы возникает ток, кт раздражает нерв и вызывает сокращение мышцы.
  - Этот ток был назван **током покоя или током повреждения**.

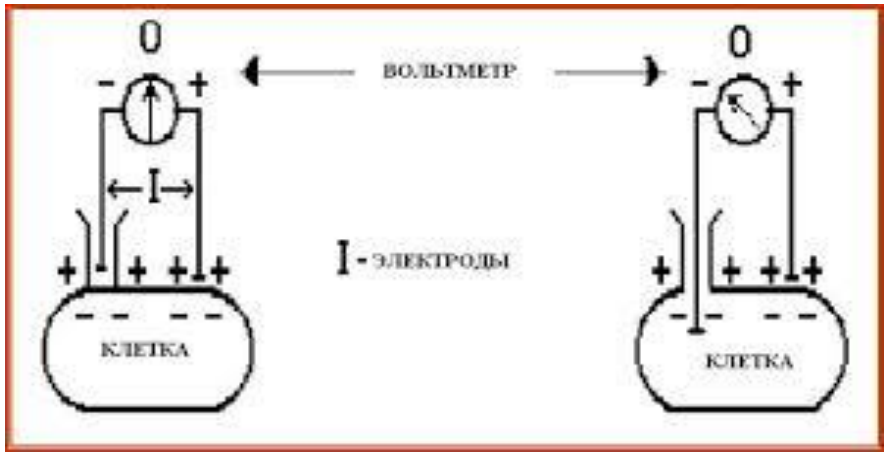


  - Так было показано, что **наружная поверхность мышечных клеток заряжена положительно (+) по отношению к внутреннему содержимому (-)**.



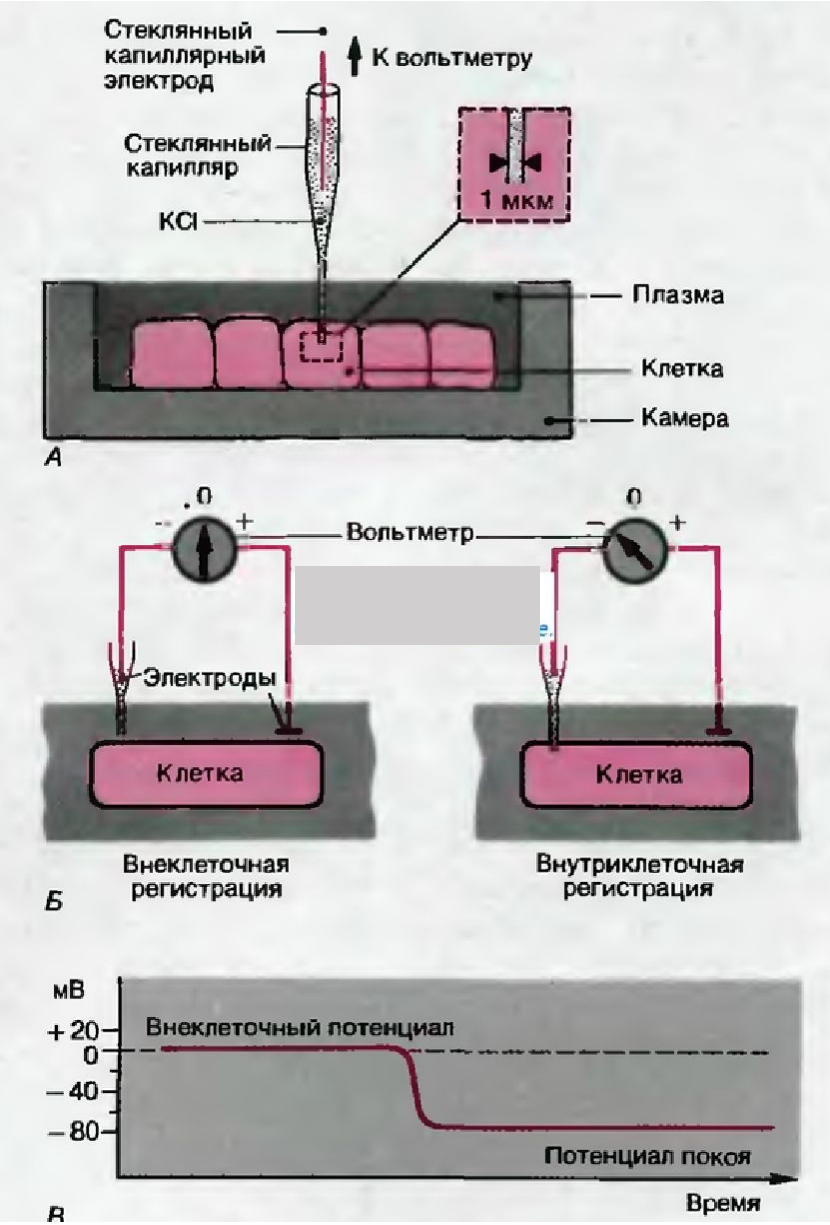
- **В состоянии покоя** между наружной и внутренней поверхностями мембраны клетки существует разность потенциалов, кт называется МЕМБРАННЫМ ПОТЕНЦИАЛОМ (МП), или, если это клетка возбудимой ткани, **ПОТЕНЦИАЛОМ ПОКОЯ** (ПП).





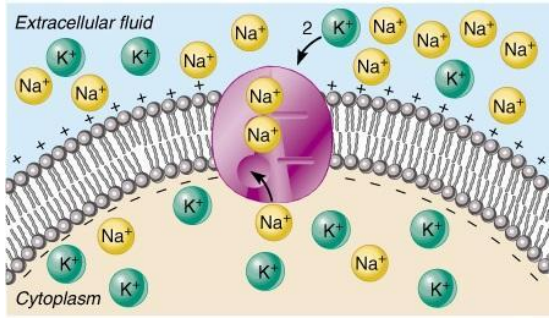
- Так как внутренняя сторона мембраны заряжена отрицательно (-) по отношению к наружной (+), то, принимая потенциал наружного раствора (рис) за нуль (0) , **МП записывают со знаком «минус».**
- Величина МП (ПП) у разных клеток колеблется от -30 до -100 мВ

Рисунок: **Регистрация потенциала покоя**



- Кончик микроэлектрода находится **вне клетки**, поэтому разница потенциалов между ним и электродам сравнения равна **нулю (0)**;

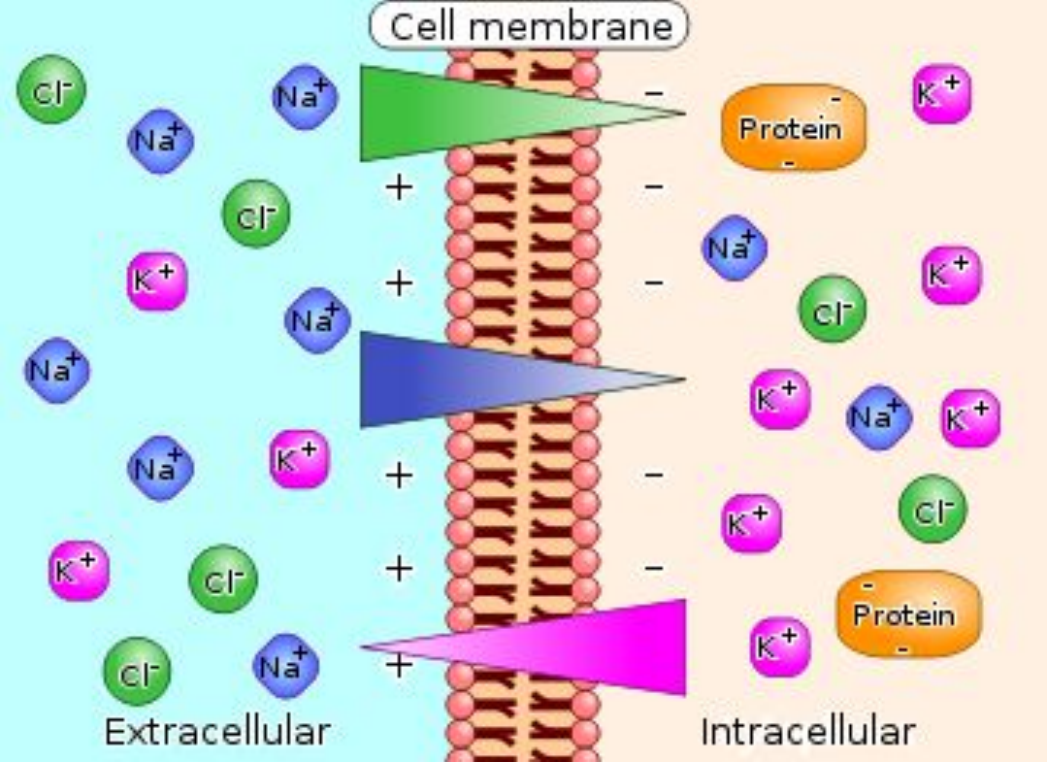
- Когда кончик электрода проколол мембрану и попал **внутрь клетки**, луч на экране осциллографа резко отклоняется вниз (регистрируется **отрицательный потенциал покоя** (по Р. Эккерт, Д. Рэнделл, Дж. Огастин, 19991)



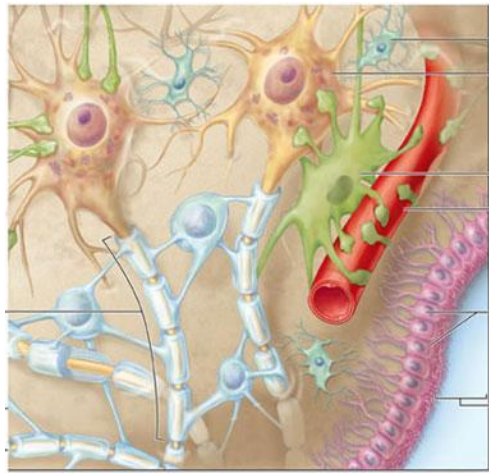
- Первая **теория возникновения и поддержания мембранного потенциала** была разработана Ю. Бернштейном (1902).
- Исходя из того, что **мембрана** клеток обладает **высокой проницаемостью для ионов калия (К)** и **малой проницаемостью для других ионов**, он показал, что **величину мембранного потенциала** (МП/ПП) можно определить, используя **формулу Нернста**:

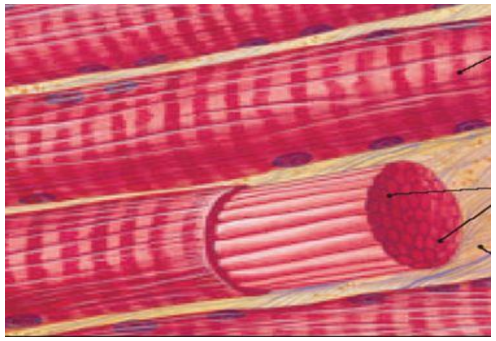
$$E_M = E_K = \frac{RT}{nF} \ln \frac{[K_н]^+}{[K_{вн}]^+}$$

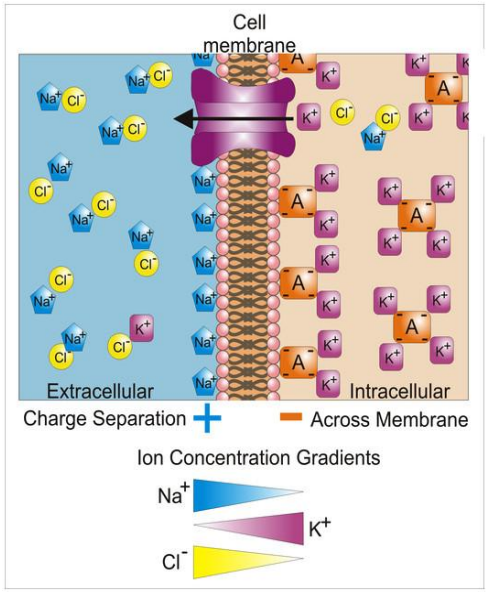
- Ем – разность потенциалов между внутренней и наружной сторонами мембраны;
- Ек – равновесный потенциал для ионов К;
- R – газовая постоянная;
- T – абсолютная температура;
- n – валентность иона;
- F – число Фарадея;
- [K]вн – внутренняя концентрация ионов К;
- [K]н – наружная концентрация ионов К



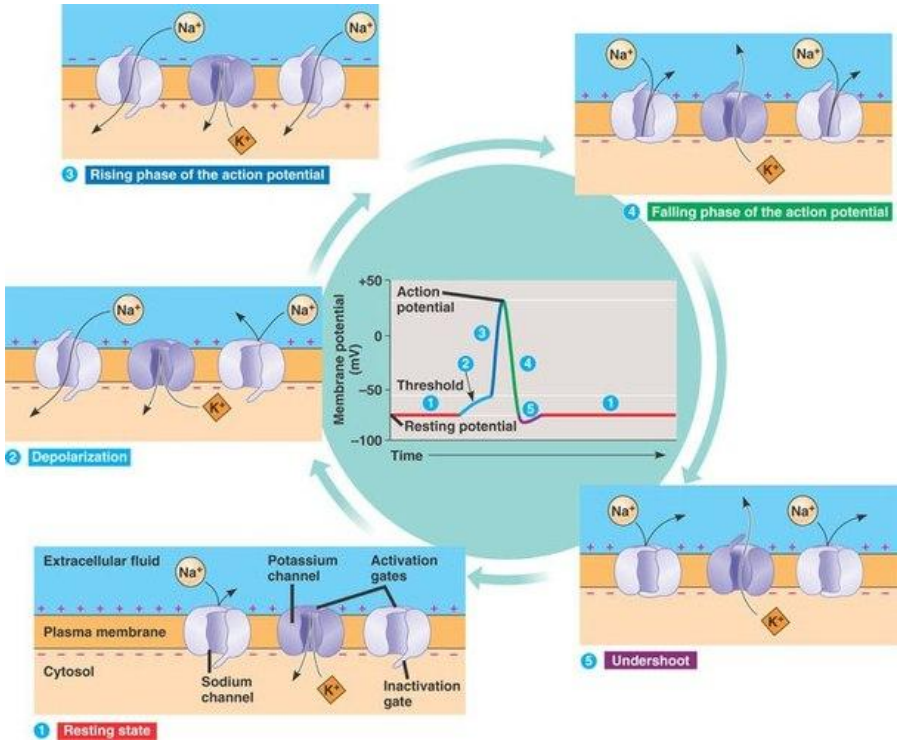
- А. Ходжкин, Э. Хаксли, Б. Катц – создали **современную мембранно-ионную теорию** (1949-1952) :
  - Согласно этой теории **МП (ПП) обусловлен не только концентрацией ионов К, но и ионов Na и ионов Cl, а также неодинаковой проницаемостью для этих ионов мембраны клетки**.

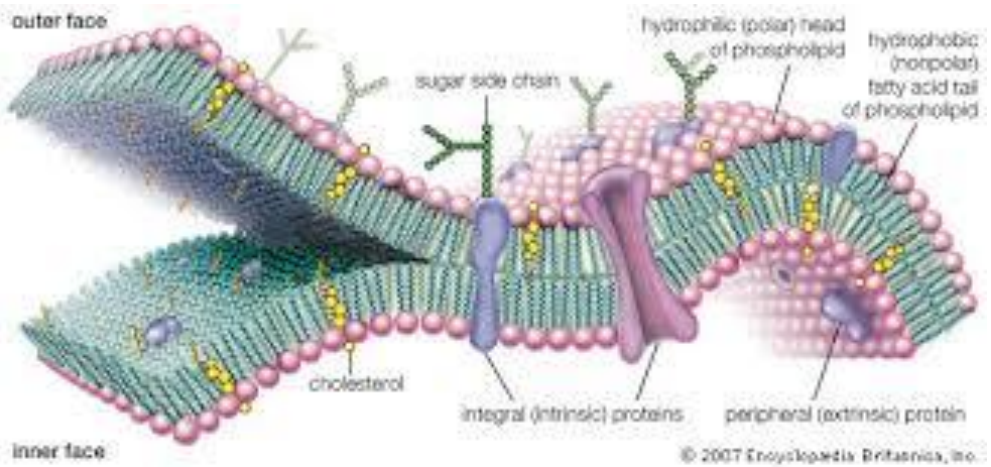






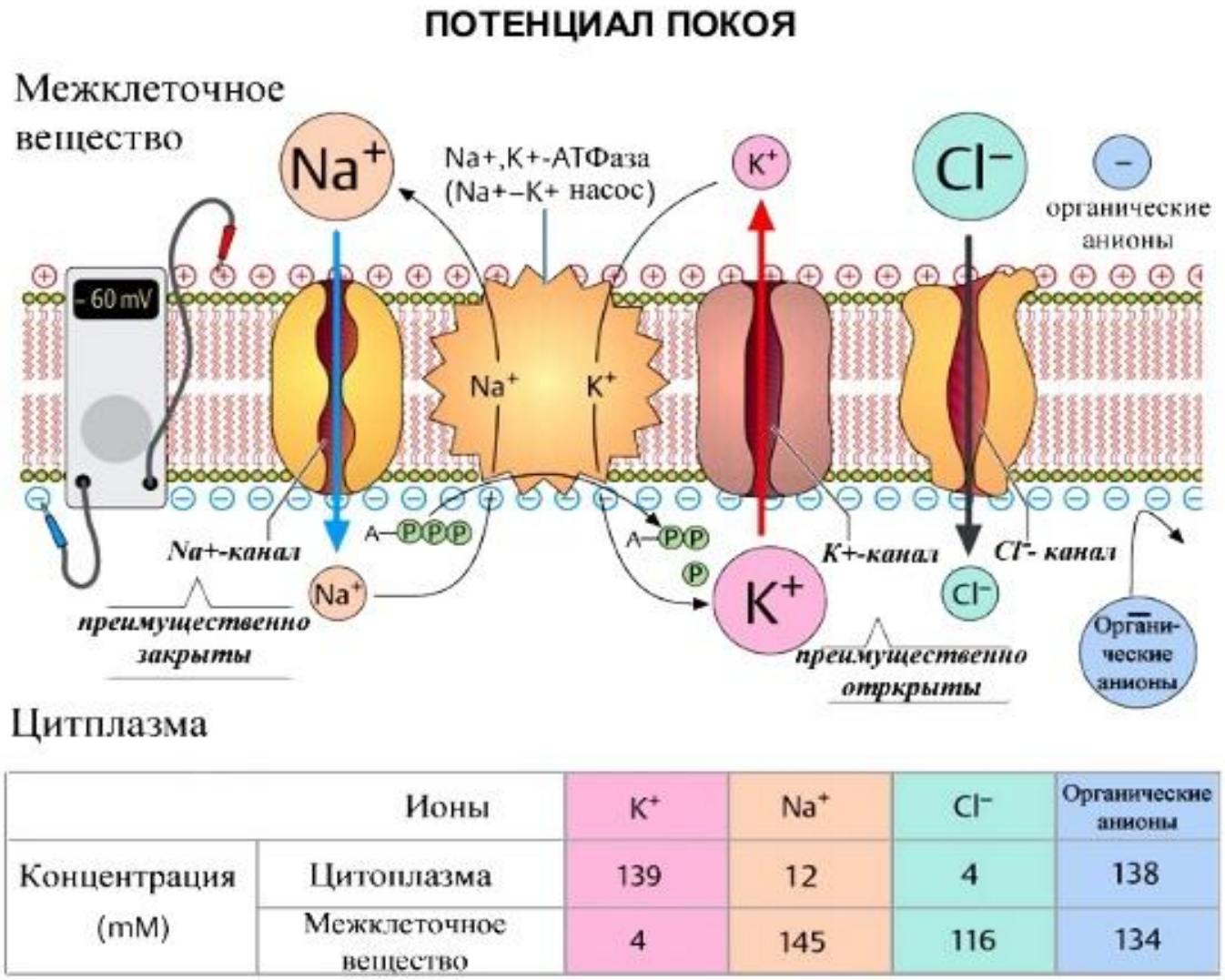
- Цитоплазма **нервных и мышечных клеток** по сравнению с внеклеточной жидкостью содержит:
  - в 30-50 раз больше ионов K,
  - в 8-10 раз меньше ионов Na,
  - в 50 раз меньше ионов Cl,





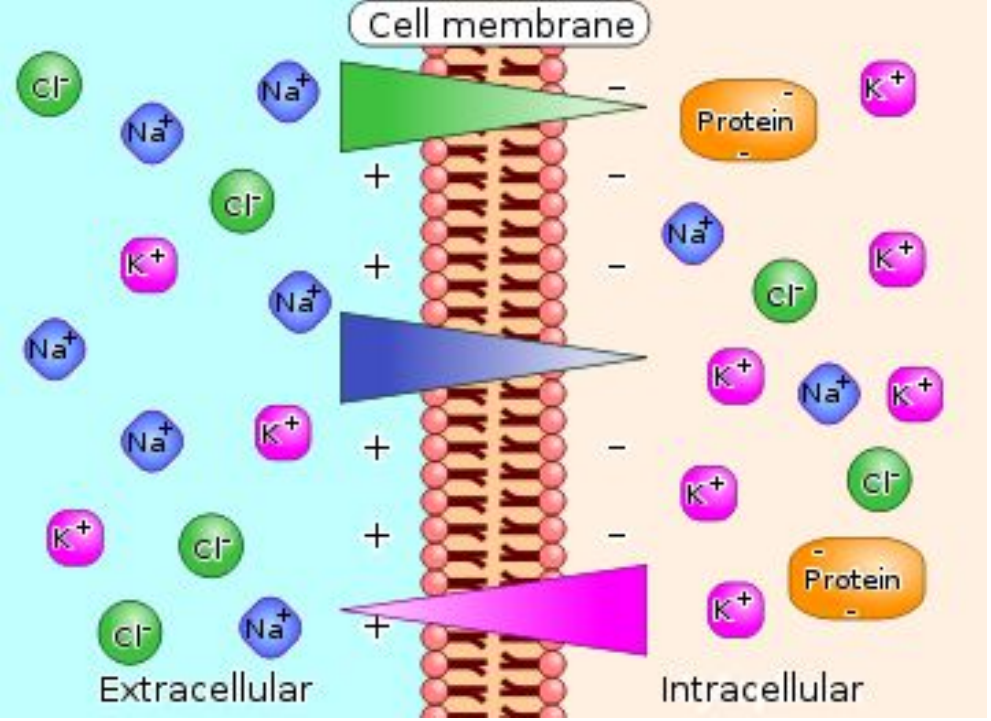
- **Проницаемость мембраны для ионов обусловлена ИОННЫМИ КАНАЛАМИ**, макромолекулами белка, пронизывающими липидный слой:
  - одни каналы открыты постоянно,
  - другие каналы (**потенциалзависимые**) открываются и закрываются в ответ на изменение МП (ПП).

- **Потенциалзависимые каналы подразделятся на:**
  - Натриевые,
  - Калиевые,
  - Хлорные.



	Ионы	K^+	Na^+	Cl^-	Органические анионы
Концентрация (mM)	Цитоплазма	139	12	4	138
	Межклеточное вещество	4	145	116	134

✔ *Например: В состоянии физиологического покоя проницаемость мембраны нервных клеток для ионов К в 25 раз больше, чем для ионов Na.*



- ТАКИМ ОБРАЗОМ, согласно обновлённой мембранной теории,

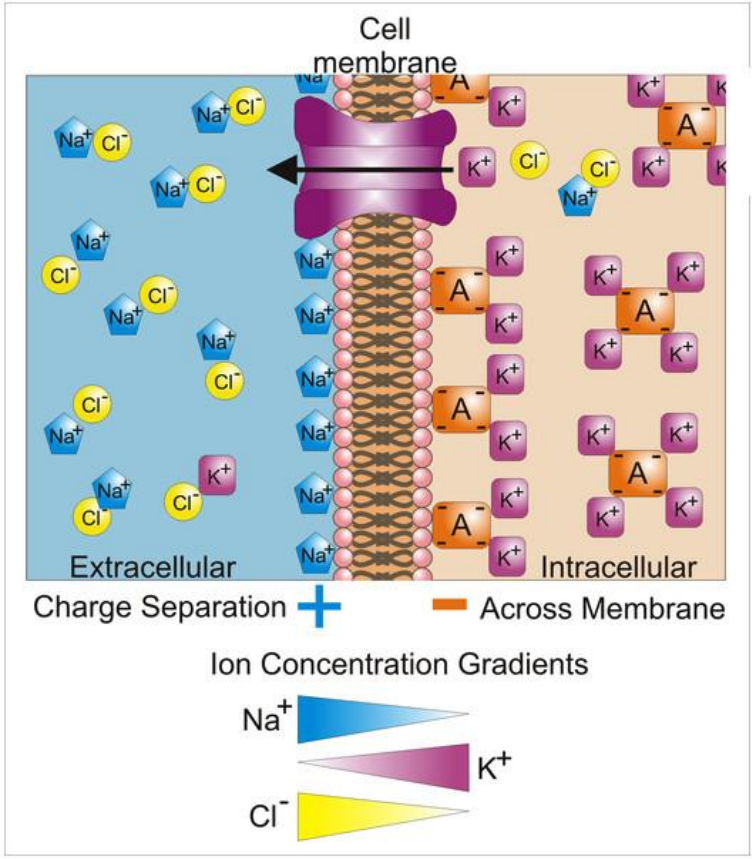
  возникновение и поддержание МП (ПП) обусловлено:

1. Избирательной проницаемостью мембраны для различных ионов;
2. Разностью концентраций ионов по обе стороны мембраны.

- Поэтому более точно величину мембранного потенциала можно рассчитать по формуле (обновлённая формула Нернста):

$$E_м = \frac{RT}{nF} \ln \frac{P_К[K]^+_{вн} + P_{Na}[Na]^+_{вн} + P_{Cl}[Cl]^-_н}{P_К[K]^+_н + P_{Na}[Na]^+_н + P_{Cl}[Cl]^-_{вн}},$$

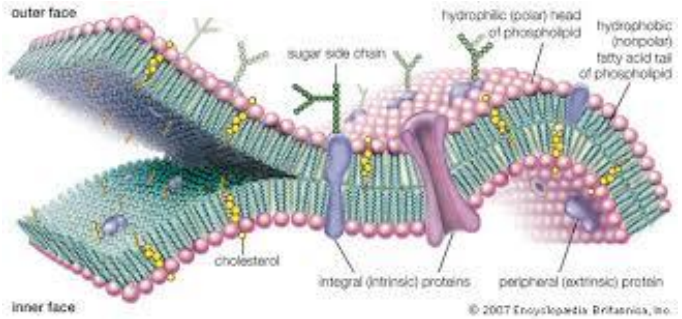
  - Ем – разность потенциалов между внутренней и наружной сторонами мембраны;
  - Ек – равновесный потенциал для ионов К;
  - R – газовая постоянная;
  - Т – абсолютная температура;
  - n – валентность иона;
  - F – число Фарадея;
  - [K]вн, [Na]вн, [Cl]вн – внутренняя концентрация ионов К, Na, Cl;
  - [K]н, [Na]н, [Cl]н– наружная концентрация ионов К, Na, Cl;

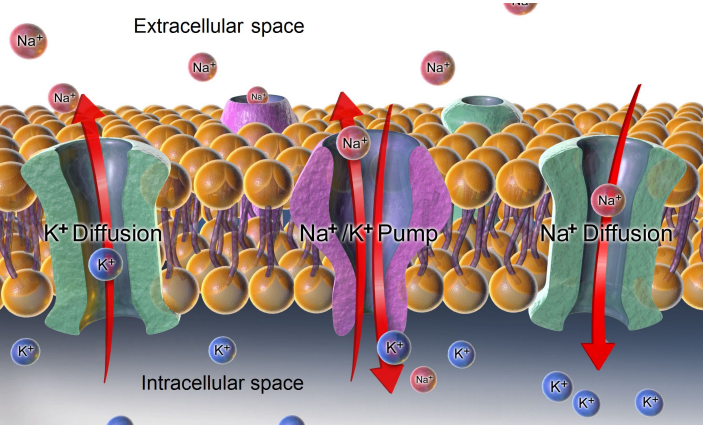


- **Поляризация мембраны в покое** объяснятся наличием **открытых К-каналов** и трансмембранным градиентом концентраций К, что приводит выходу части внутриклеточного К в окружающую клетку среду, т.е. к появлению **положительного (+) заряда на наружной поверхности мембраны**.
- **Органические анионы (-)** – крупномолекулярные соединения, для которых мембрана клетки непроницаема, создают **на внутренней поверхности мембраны отрицательный заряд**.

✔ Поэтому **чем больше разница концентраций К по обе стороны** мембраны, тем больше выходит К и **тем выше значение МП**.

- **Переход ионов K и Na через мембрану по их концентрационному градиенту** в конечном итоге должен был бы привести к выравниванию концентрации этих ионов внутри клетки и в окружающей её среде.
- Но **в живых клетках** этого не происходит, т.к. **в клеточной мембране имеются K-Na-насосы**, кт обеспечивают выведение из клетки ионов Na и введение в неё ионов K, работая с затратой энергии.
- **K-Na-насосы принимают и прямое участие в создании МП/ПП**, т.к. за единицу времени ионов Na выводится из клетки больше, чем вводится ионов K (в соотношении 3:2), что обеспечивает постоянный ток положительных (+) ионов из клетки.
- **Выведение Na обеспечивается активным транспортом**.



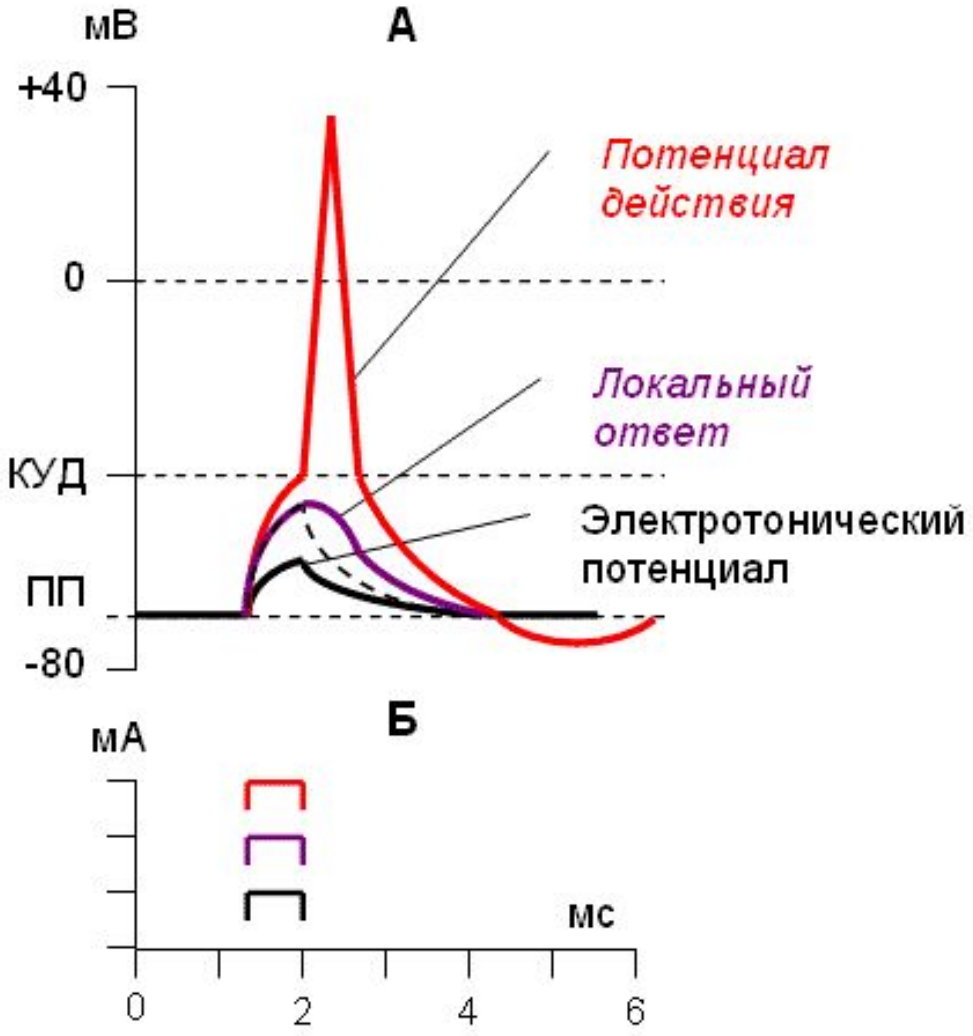


- **Таким образом**:
  - возникновение и поддержание МП (ПП) обусловлено не только избирательной проницаемостью мембраны клетки, но и работой Na-K-насоса

3. ИЗМЕНЕНИЯ МЕМБРАННОГО ПОТЕНЦИАЛА (МП/ПП).

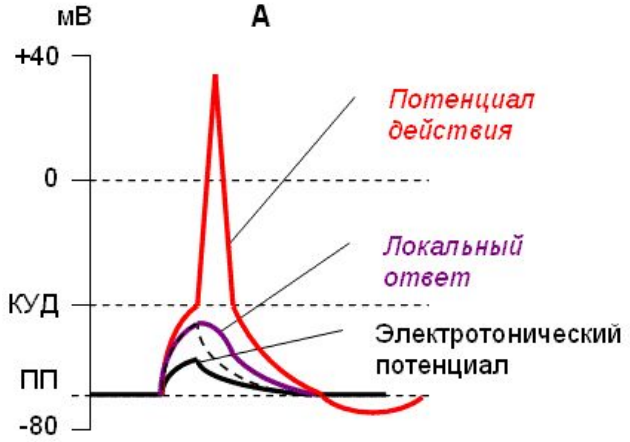
ПОТЕНЦИАЛ ДЕЙСТВИЯ (ПД).

ПОРОГОВЫЕ И ПОДПОРОГОВЫЕ РАЗДРАЖИТЕЛИ.



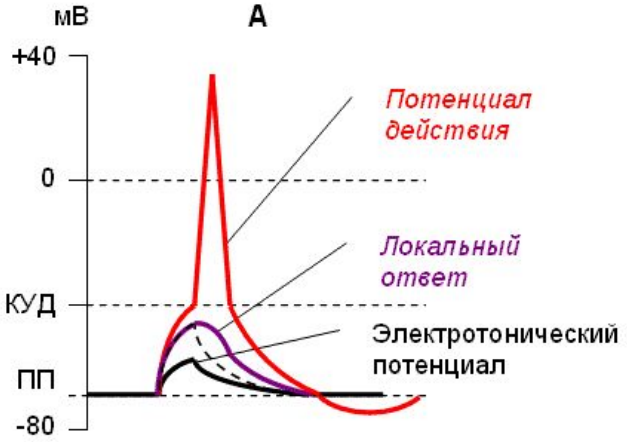
- Если раздражать нейрон через электрод, находящийся в цитоплазме, кратковременными импульсами деполяризующего электрического тока различной величины, то, регистрируя через другой электрод изменения МП (ПП), можно наблюдать следующие биоэлектрические реакции:
  - ЭЛЕКТРОТОНИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ
  - ЛОКАЛЬНЫЙ ОТВЕТ
  - ПОТЕНЦИАЛ ДЕЙСТВИЯ

ЭЛЕКТРОТОНИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ:

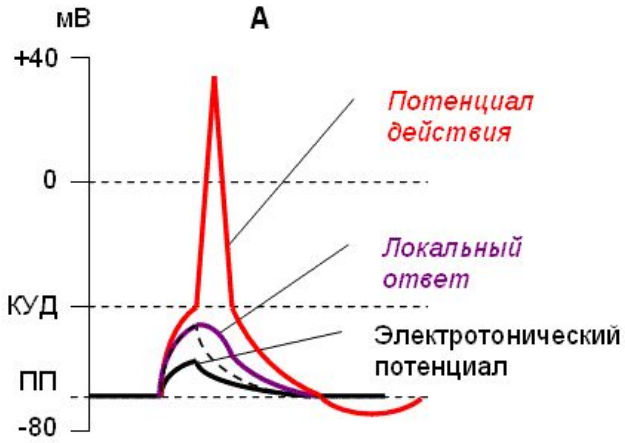


- Если наносятся раздражения, величина которых **не превышает 0.5 величины порогового раздражения**, то **деполяризация мембраны наблюдается только во время действия раздражителя**. Т.н. пассивная электротоническая деполяризация (**электротонический потенциал**).
- Развитие и исчезновение электротонического потенциала происходит по экспоненте и определяется параметрами раздражающего тока, а также свойствами мембраны (её сопротивлением и ёмкостью).
- Во время развития электротонического потенциала **проницаемость мембраны для ионов практически не изменяется**.

ЛОКАЛЬНЫЙ ОТВЕТ:

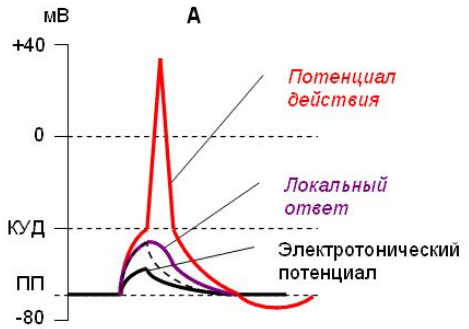


- При увеличении амплитуды подпороговых раздражений **от 0.5 до 0.9 пороговой величины** развитие **деполяризации мембраны** происходит не прямолинейно, а по S-образной кривой.
- Деполяризация продолжает нарастать и после прекращения раздражения, а затем сравнительно медленно исчезает.
- Этот процесс получил название **локального ответа**.



- СВОЙСТВА ЛОКАЛЬНОГО ОТВЕТА:

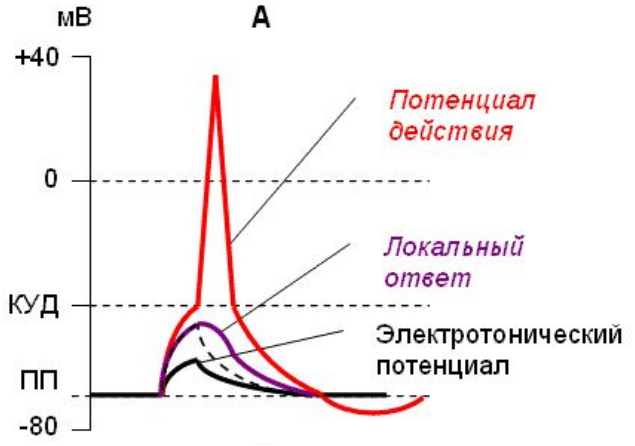
1. Возникает при действии подпороговых раздражителей;
2. Находится в градуальной зависимости от силы стимула (не подчиняется закону «всё или ничего»);
3. Локализуется в месте действия раздражителя и не способен к распространению на большие расстояния;
4. Может распространяться лишь локально, при этом его амплитуда быстро уменьшается;
5. Локальные ответы способны суммироваться, что приводит к увеличению деполяризации мембраны.

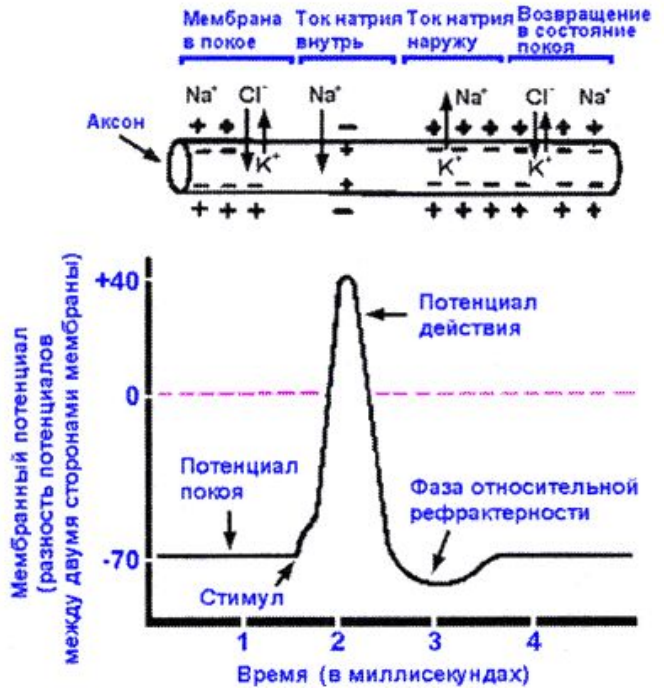


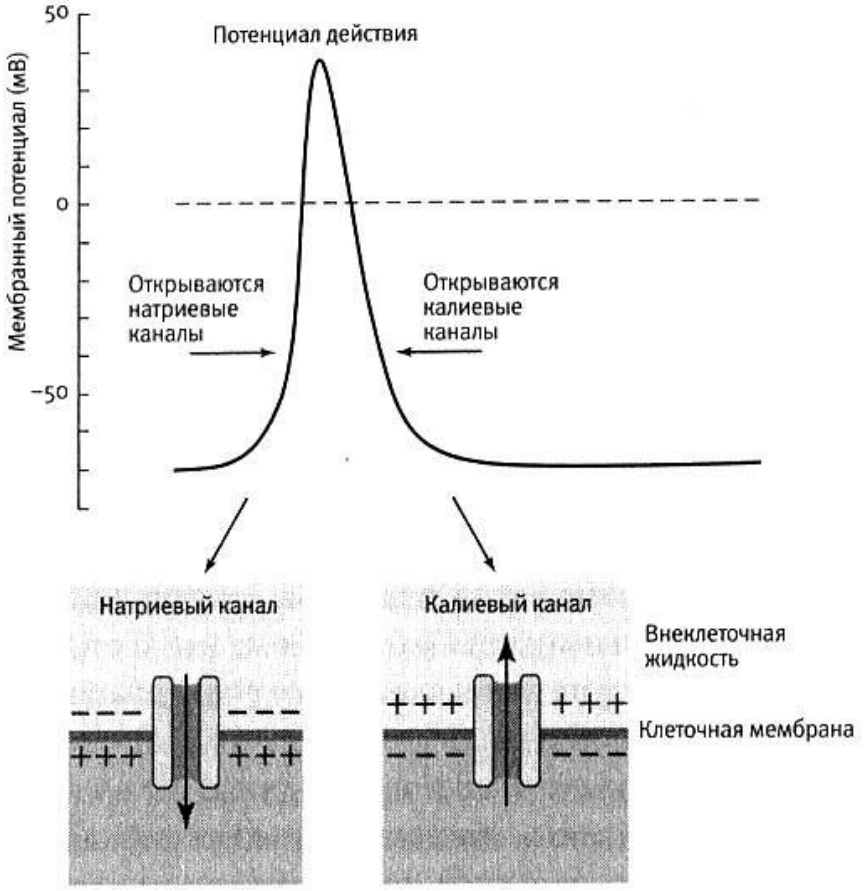
- В период развития локального ответа **увеличивается поток ионов Na в клетку**, что повышает её возбудимость.
- **Локальный ответ** является экспериментальным феноменом, однако, по перечисленным выше свойствам, он близок к таким явлениям как процесс:
  - местного нераспространяющегося возбуждения и
  - возбуждающего постсинаптического потенциала (ВПСП), который возникает под влиянием деполяризующего действия возбуждающих медиаторов.

ПОТЕНЦИАЛ ДЕЙСТВИЯ (ПД):

- ПД возникает на мембранах возбудимых клеток под влиянием **раздражителя пороговой или сверхпороговой величины**, который **увеличивает проницаемость мембраны для ионов Na.**

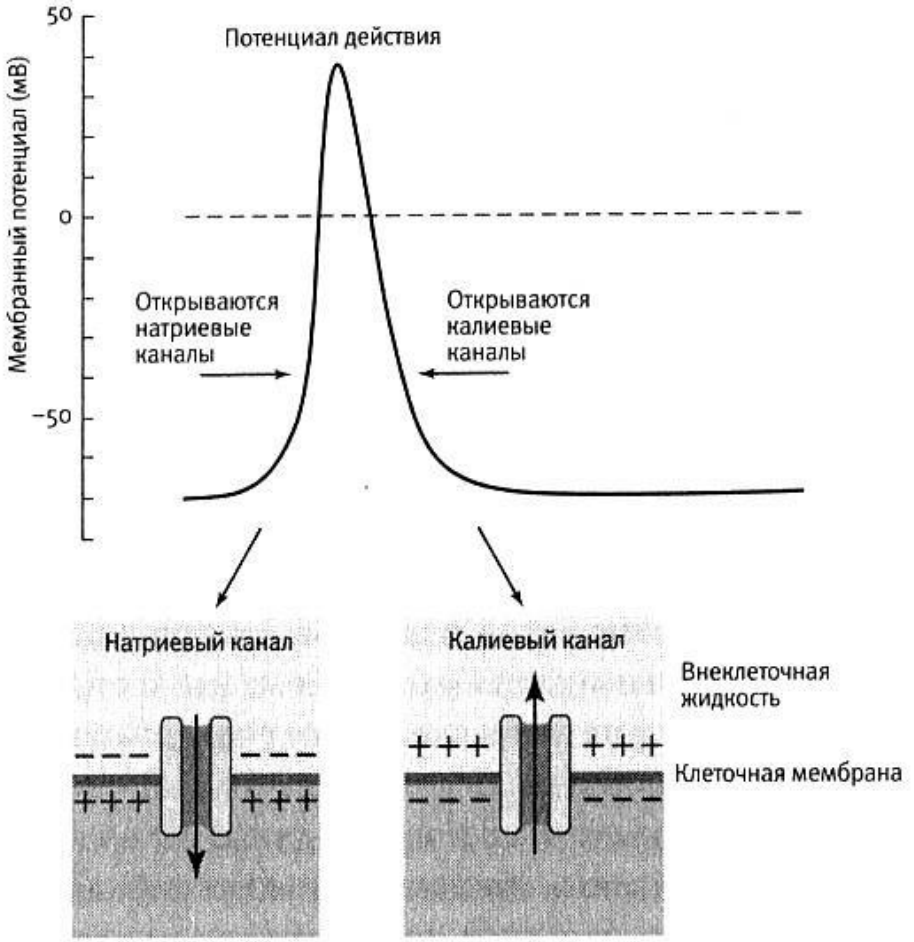




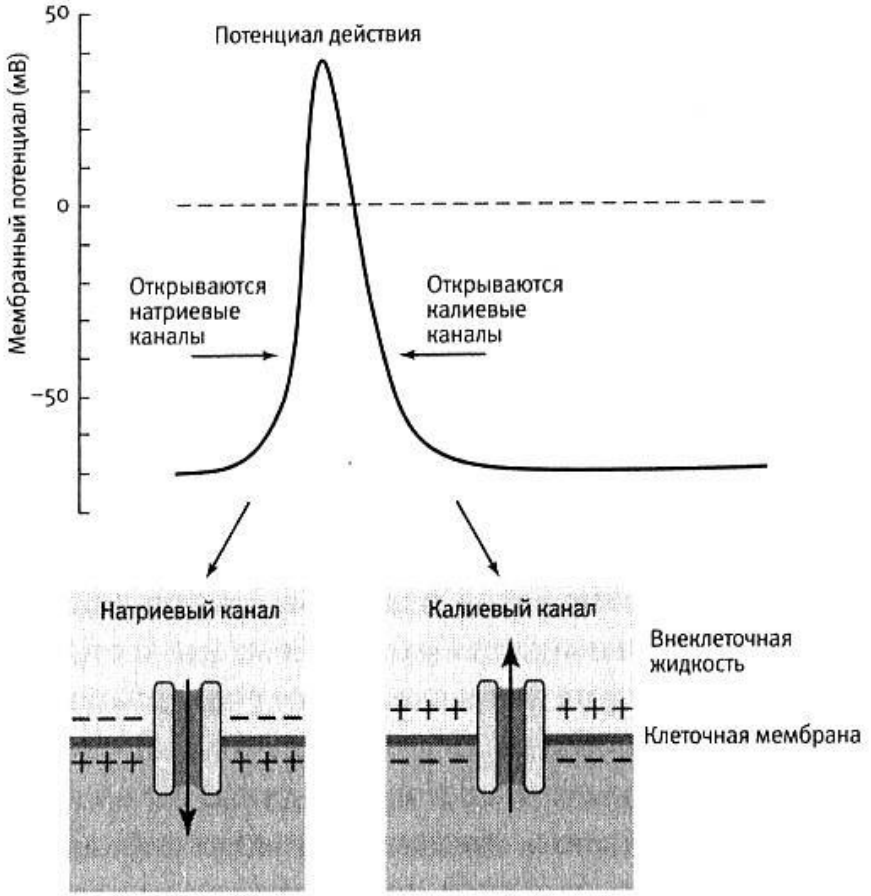


- **Ионы Na начинают входить внутрь клетки**, что приводит к **уменьшению величины МП – деполяризации мембраны**.

- При уменьшении МП до критического уровня деполяризации **открываются потенциалзависимые каналы для Na** и проницаемость мембраны для ионов Na увеличивается примерно в 500 раз (превышая проницаемость для ионов K в 20 раз).

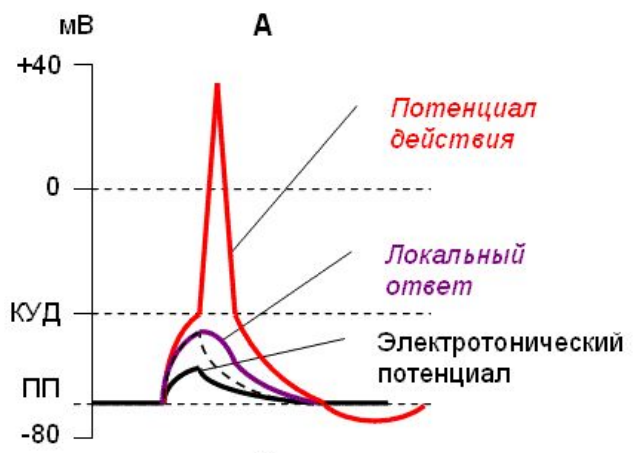


- **В результате проникновения ионов Na в цитоплазму** и их взаимодействия с анионами **разность потенциалов на мембране исчезает**,
- затем происходит **перезарядка клеточной мембраны (инверсия заряда, овершут)** – внутренняя поверхность мембраны заряжается положительно (+) по отношению к наружной (-) (на 30-50 мВт),
- после чего закрываются Na-каналы и открываются потенциалзависимые K-каналы.



- В результате выхода K из клетки начинается процесс восстановления исходного уровня МП (ПП) – **реполяризация мембраны**.

- *Например*:
  - Если такое повышение проводимости для K предотвратить введением тетраэтиламмония, который избирательно блокирует K-каналы, мембрана реполяризуется гораздо медленнее.
  - Na-каналы можно блокировать тетродоктоксином и разблокировать последующим введением фермента проназы, кт расщепляет белки.
  - **Тетродоксин содержится в икре и печени рыбы фугу**. Смертельная доза для человека 0.7-1.0 мг. К смерти приводит остановка дыхания.

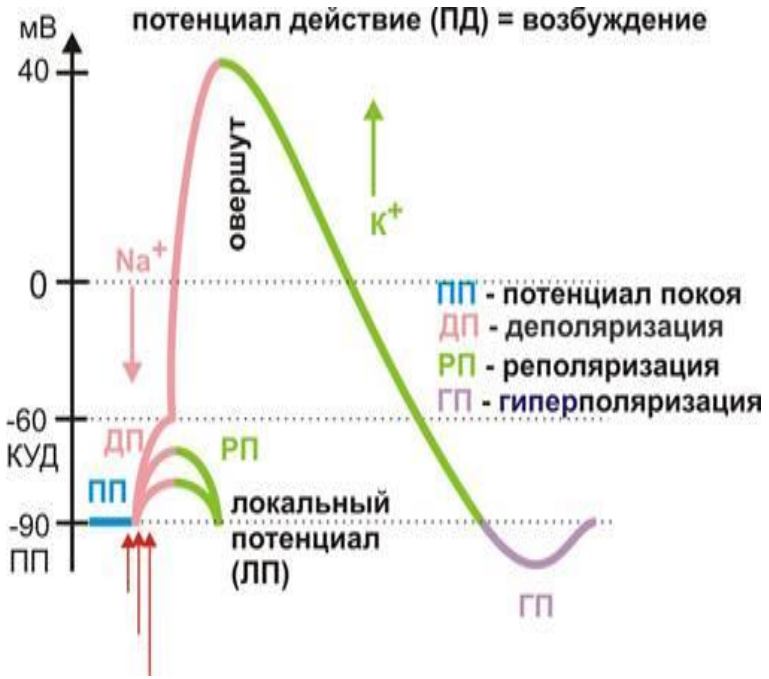


Таким образом:

в основе ВОЗБУЖДЕНИЯ (генерации ПД)

лежит повышение проницаемости мембраны для ионов Na,

за счёт её деполяризации до порогового (критического) уровня



- **В потенциале действия** (ПД) различают следующие фазы:

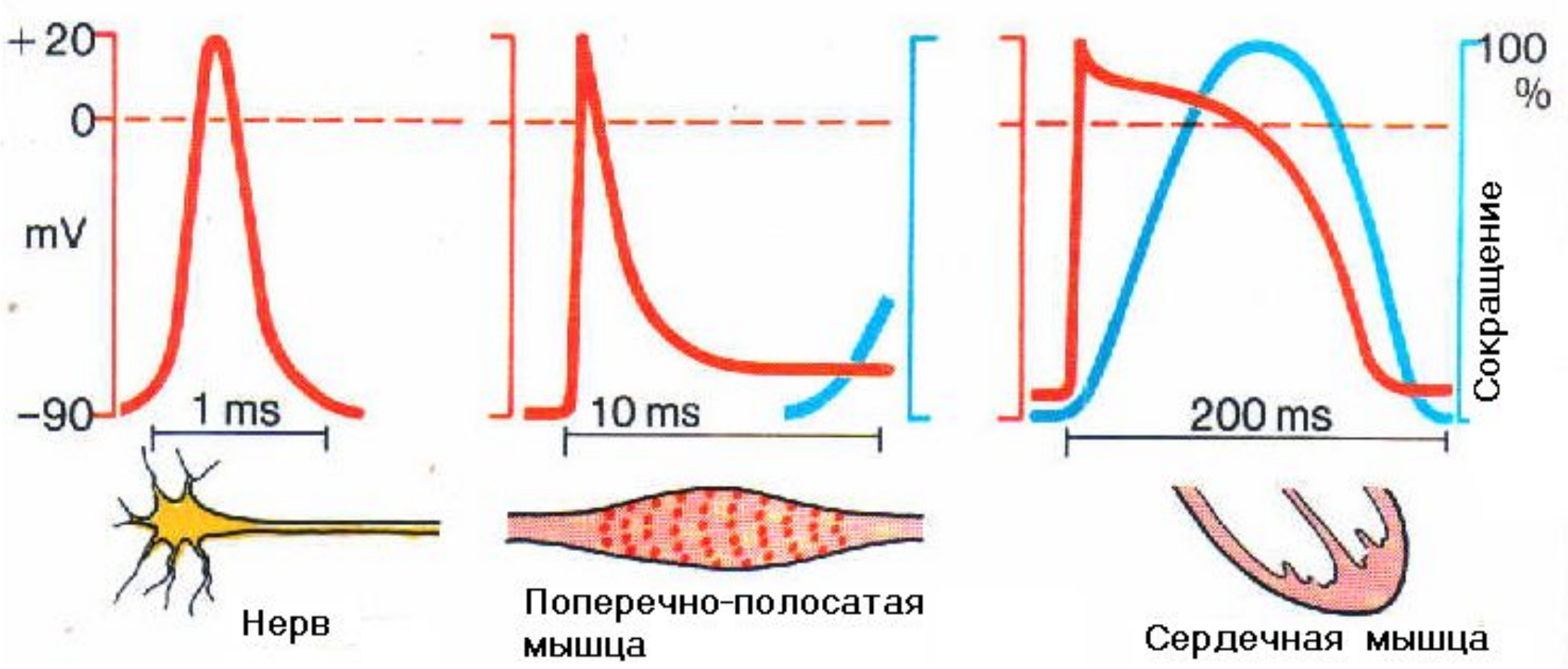
1. **Предспайк** – процесс медленной деполяризации мембраны (ДП) до критического уровня деполяризации (местное возбуждение, локальный ответ);

2. **Спайк** (пиковый потенциал) – состоит из восходящей части (деполяризация мембраны/ДП) и нисходящей части (реполяризация мембраны/РП);

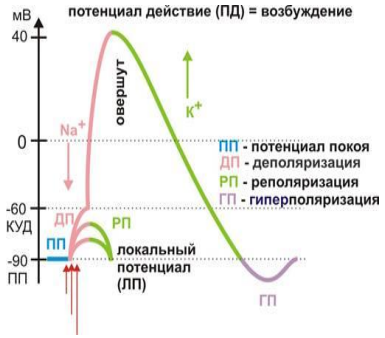
3. **Отрицательный следовой потенциал** (РП) – от критического уровня деполяризации (КУД) до исходного уровня поляризации мембраны (следовая деполяризация);

4. **Положительный следовой потенциал** – увеличение мембранного потенциала и постепенное возвращение его к исходной величине (следовая гиперполяризация/ГП).

ПОТЕНЦИАЛ ДЕЙСТВИЯ В РАЗЛИЧНЫХ ТИПАХ КЛЕТОК ВОЗБУДИМЫХ ТКАНЕЙ

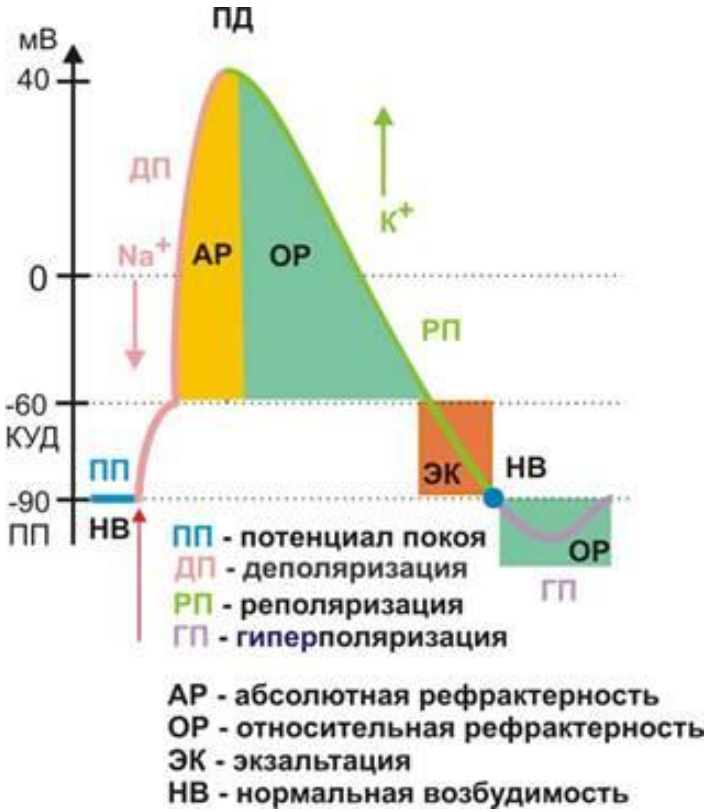


4. ИЗМЕНЕНИЕ ВОЗБУДИМОСТИ ПРИ ВОЗБУЖДЕНИИ



❑ ПРИ РАЗВИТИИ ПД ПРОИСХОДЯТ ФАЗНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ВОЗБУДИМОСТИ ТКАНЕЙ:

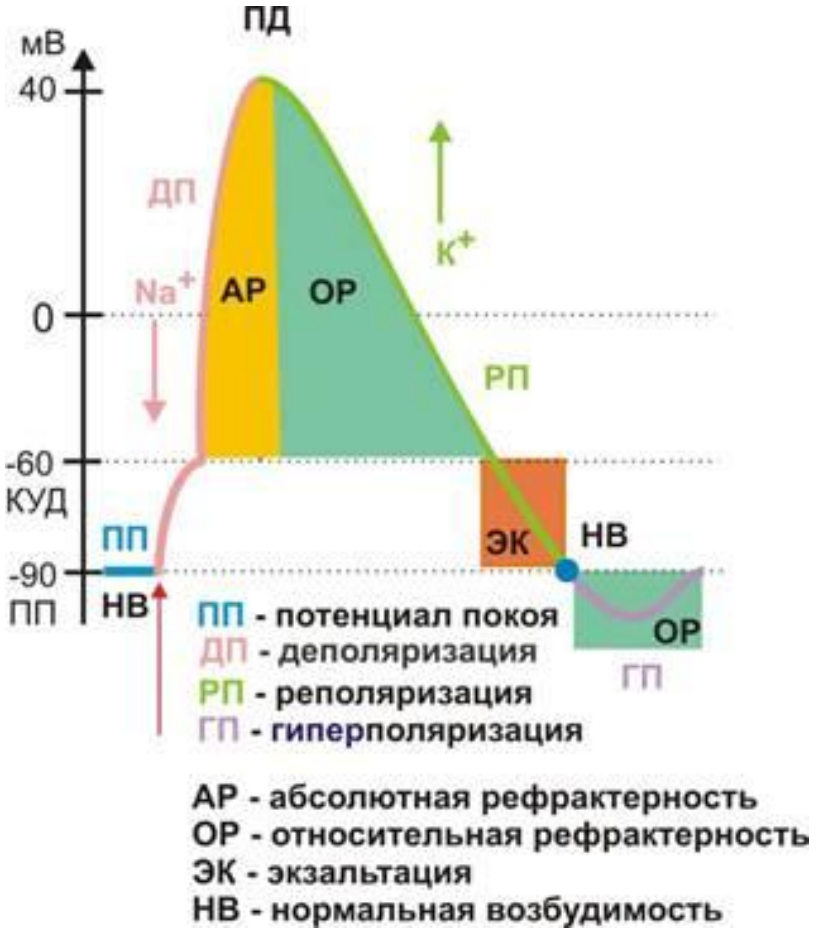
1. Фаза нормального уровня возбудимости
2. Фаза повышенной возбудимости (первичной экзальтации)
3. Фаза абсолютной невозбудимости (абсолютной рефрактерности)
4. Фаза восстановления возбудимости до исходного уровня (относительной рефрактерности)
5. Фазы повышенного уровня возбудимости (вторичной экзальтации)
6. Фаза субнормальной возбудимости (вторичной рефрактерности)



1. Фаза. Состоянию **исходной поляризации мембраны** (МП/ПП) соответствует **нормальный уровень возбудимости (НВ)**.

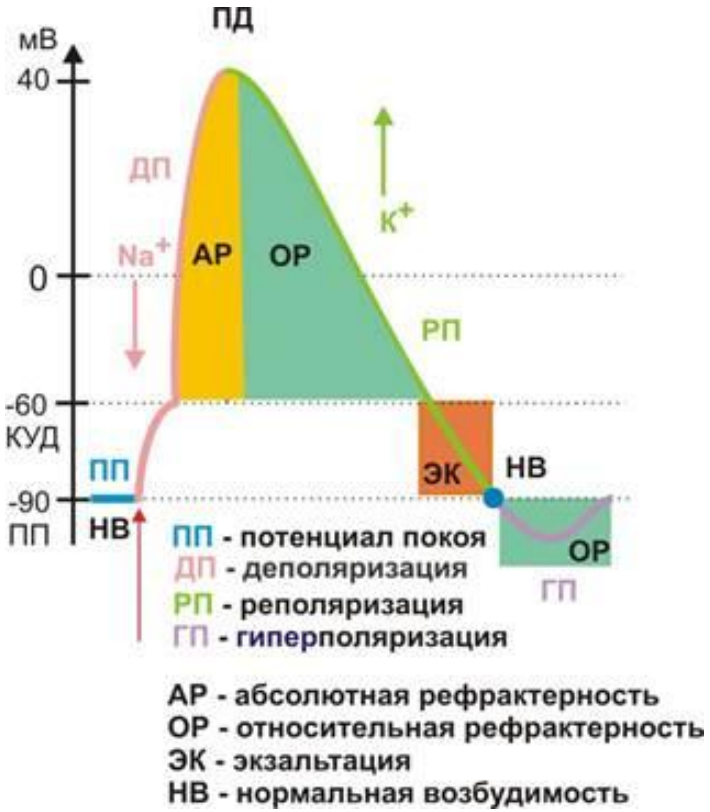
2. Фаза. В период **предспайка** возбудимость ткани повышена, эта **фаза** возбудимости получила название **первичной экзальтации (ЭК) (повышенной возбудимости)**.

- В это время МПП приближается к критическому уровню деполяризации (КУД), поэтому дополнительный стимул, даже если он меньше порогового, может довести мембрану до КУД.



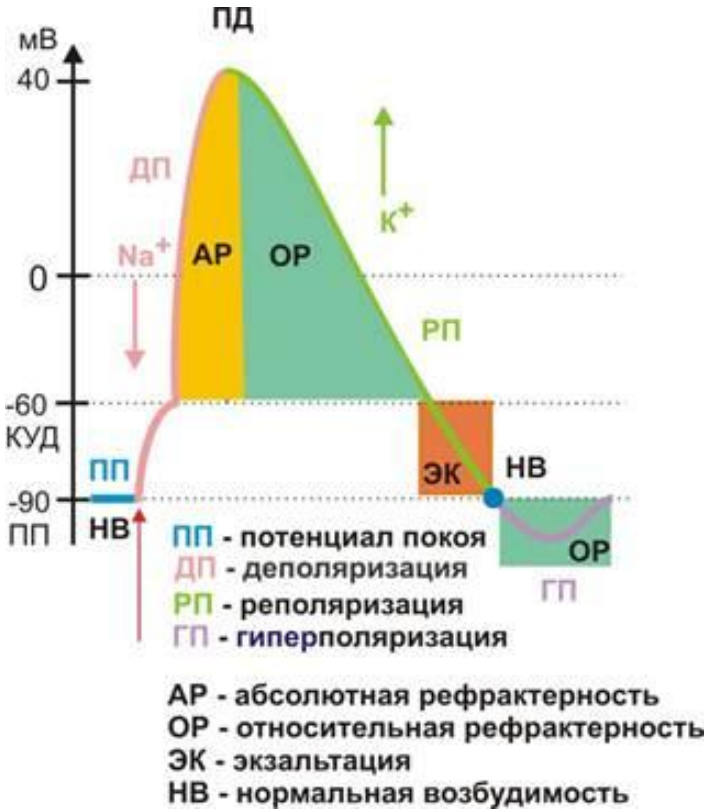
3. Фаза. В период развития **спайка** (пикового потенциала) идёт лавинообразное поступление ионов Na внутрь клетки, в результате чего происходит перезарядка (овершут) мембраны и она утрачивает способность отвечать возбуждением на раздражители даже сверхпороговой силы.

- Эта **фаза** возбудимости получила название **абсолютной рефрактерности (АР) (абсолютной невозбудимости**).
- Она длится до конца перезарядки мембраны и возникает в связи с тем, что Na-каналы инактивируются.



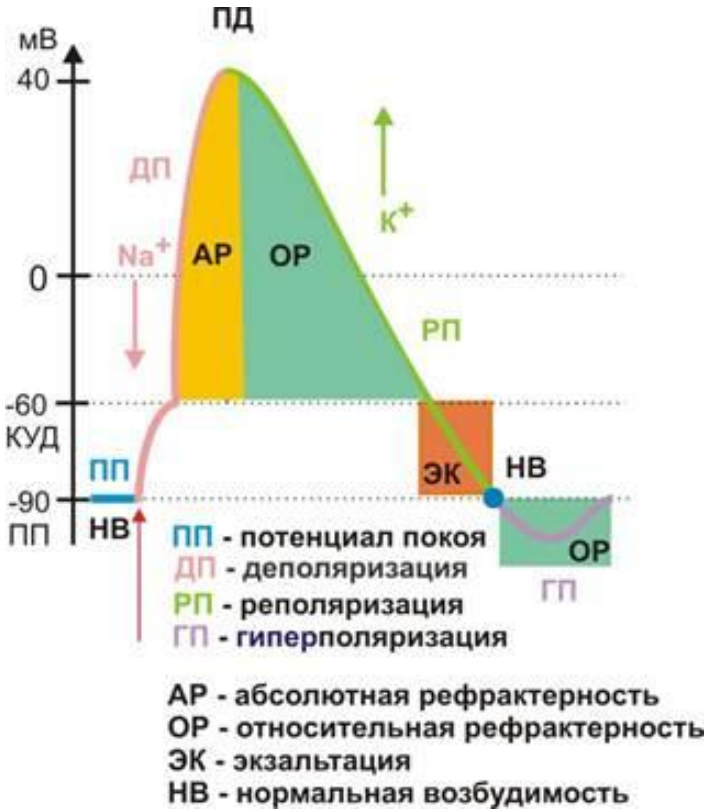
4. Фаза. После окончания фазы перезарядки мембраны возбудимость её постепенно восстанавливается до исходного уровня – **фаза относительной рефрактерности (ОР)**.

- Она продолжается до восстановления заряда мембраны до величины соответствующей КУД.
- Так как в этот период МПП ещё не восстановлен, то возбудимость ткани понижена, и новое возбуждение может возникнуть только при действии сверхпорогового раздражителя.
- Снижение возбудимости в фазу относительной рефрактерности связано с частичной инактивацией Na-каналов и активацией K-каналов



5. Фаза. Периоду отрицательного следового потенциала соответствует повышенный уровень возбудимости (**фаза вторичной экзальтации/ЭК**).

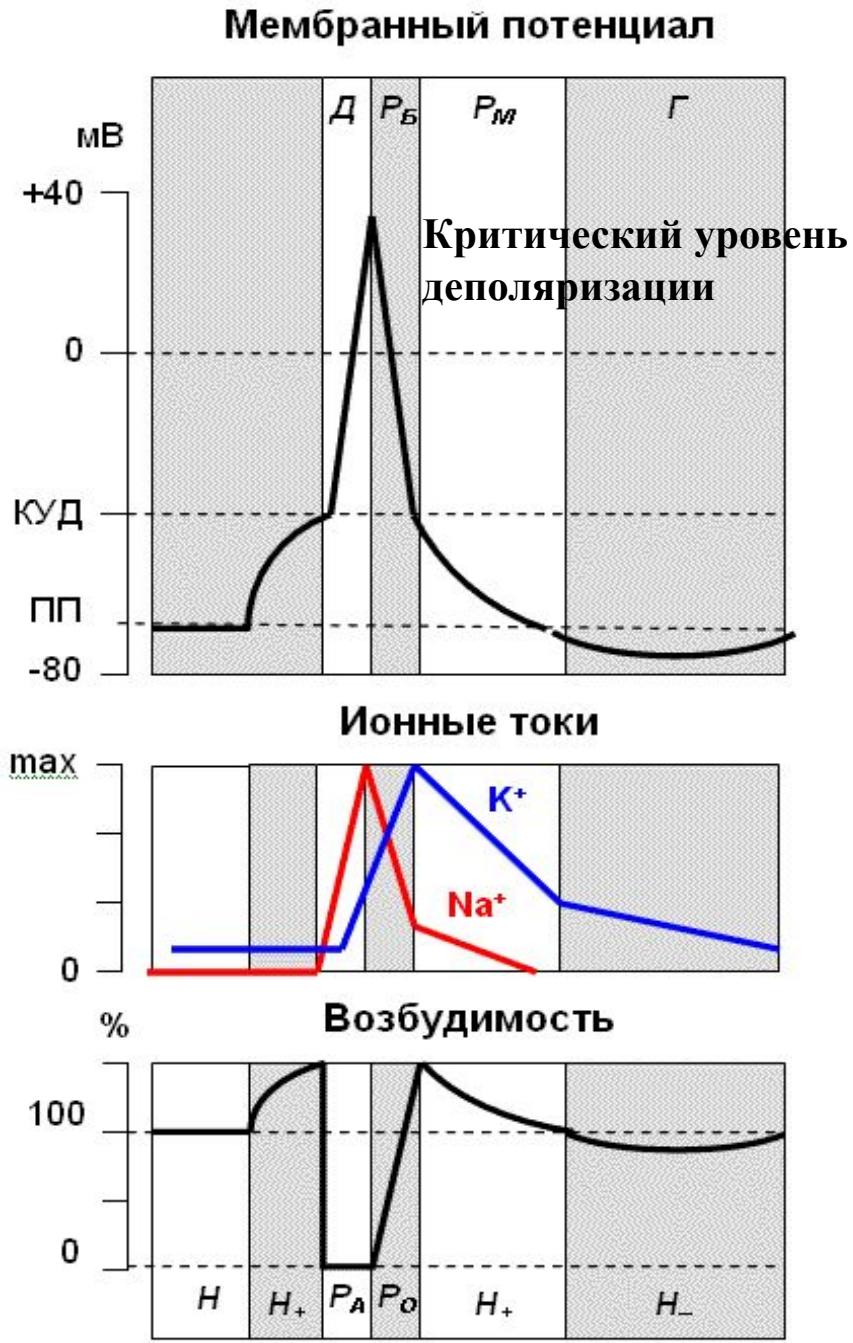
- Так как МП в эту фазу ближе к КУД по сравнению с состоянием покоя (исходной поляризацией), то порог раздражения снижен, и новое возбуждение может возникнуть при действии раздражителей предпороговой силы.

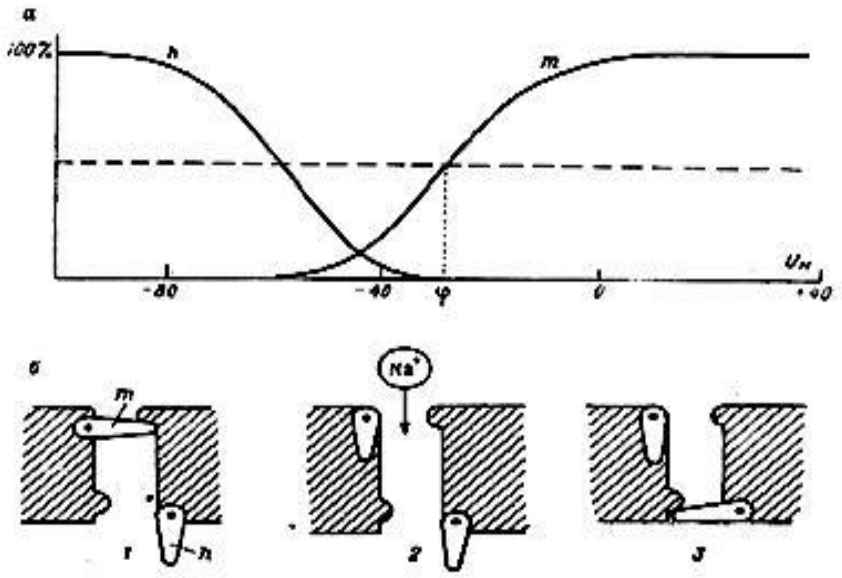


6. Фаза. **В период развития положительного следового потенциала** возбудимость ткани понижена – **фаза субнормальной возбудимости (вторичной рефрактерности**).

- В эту фазу МП увеличивается (состояние гиперполяризации мембраны), удаляясь от КУД, порог раздражения повышается и новое возбуждение может возникнуть только при действии раздражителей сверхпороговой величины.

Таким образом:

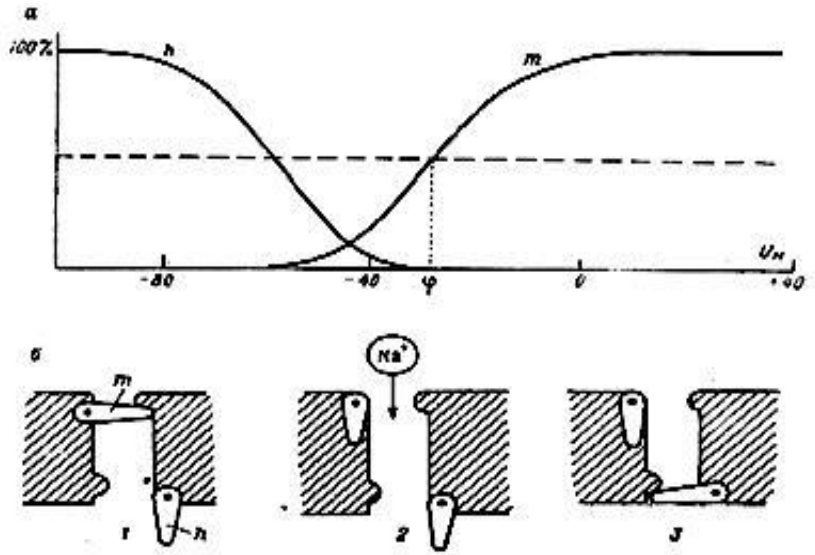




- **Рефрактерность мембраны** является следствием того, что **Na-канал состоит из собственного канала (транспортной части) и воротного механизма**, кт управляется электрическим полем мембраны.
- В канале предполагают наличие **двух типов ворот**:
    - быстрых **активационных** и
    - медленных **инактивационных**.

Рисунок: **Состояние Na-каналов в зависимости от величины мембранного потенциала:**
а – зависимость % открытых h и m «ворот» от величины МП;
б – положение h и m-«ворот» Na-канала:
1. соответствующее ПП
2. развитию пика ПД
3. рефрактерности

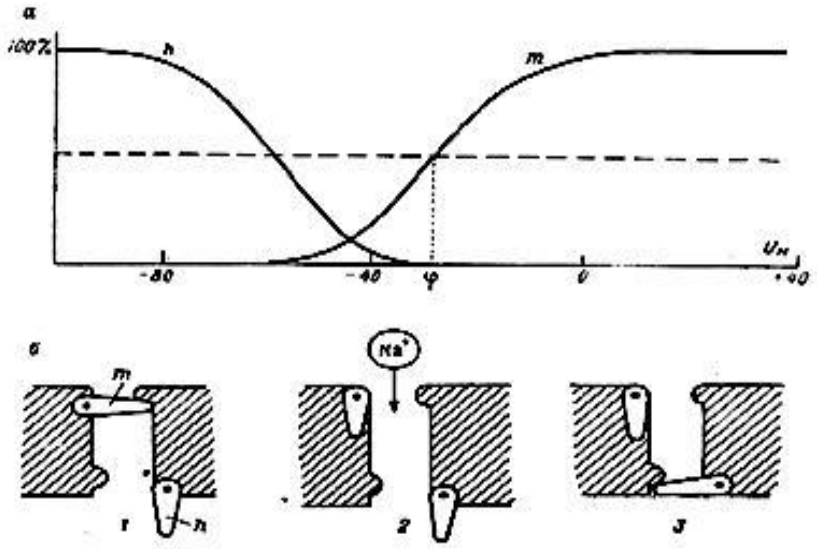
m - активационные «ворота»;
h – инактивационные «ворота»;
ℌ - значение потенциала, при кт открыты m-»ворота» у 50% каналов



- «Ворота» могут быть полностью открыты или закрыты:

✔ *например, в Na-канале в состоянии покоя «ворота» m закрыты, а «ворота» h открыты.*

- При уменьшении заряда мембраны (деполяризации) в начальный момент ворота m и h открыты – канал способен проводить ионы Na.
- Через открытые каналы ионы Na движутся по концентрационному и электрохимическому градиенту.
- Затем инактивационные «ворота» закрываются, т.е. канал инактивируется.
- По мере восстановления МП инактивационные «ворота» медленно открываются, а активационные быстро закрываются, и канал возвращается в исходное состояние.



- **Следовая гиперполяризация мембраны** может возникать вследствие трёх причин:

  1. продолжающимся выходом ионов K;
  2. открытием каналов для ионов Cl и поступлением этих ионов в клетку;
  3. усиленной работой Na-K-насоса.

5. ЗАКОНЫ РАЗДРАЖЕНИЯ ВОЗБУДИМЫХ ТКАНЕЙ

- **Характер ответных реакций** отдельных возбудимых структур и организма в целом **зависит** от:
  - силы,
  - длительности,
  - скорости нарастания и
  - частоты раздражителя.

- **ЗАКОНЫ раздражения возбудимых тканей** отражают различные **зависимости** между действием **раздражителя** и **характером ответной реакции** возбудимой ткани.

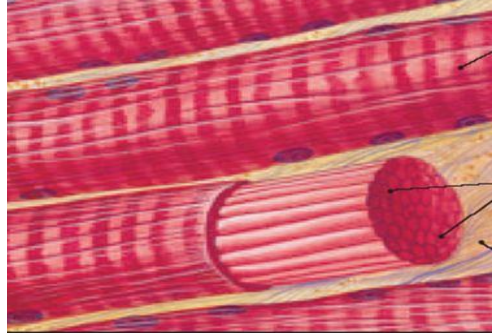
- **Ответная реакция возбудимой ткани** зависит от **силы раздражения**:
  - При действии слабых (подпороговых) раздражителей ответной реакции не наблюдается.
  - Раздражитель минимальной силы, способный вызвать ответную реакцию, называется **пороговым раздражителем**.
  - Величина порогового раздражителя является одним из **показателей возбудимости ткани**: чем ниже порог раздражения, тем выше её возбудимость.
  - **Если увеличивать силу раздражения выше пороговых значений**, то величина ответной реакции будет возрастать до определённого для каждой структуры предела.

- **ЗАКОНЫ раздражения возбудимых тканей:**

1. Закон силы
2. Закон «всё или ничего»
3. Закон силы-длительности
4. Закон раздражения (аккомодации) Дюбуа-Реймона
5. Закон полярного действия постоянного тока
6. Закон физиологического электротона

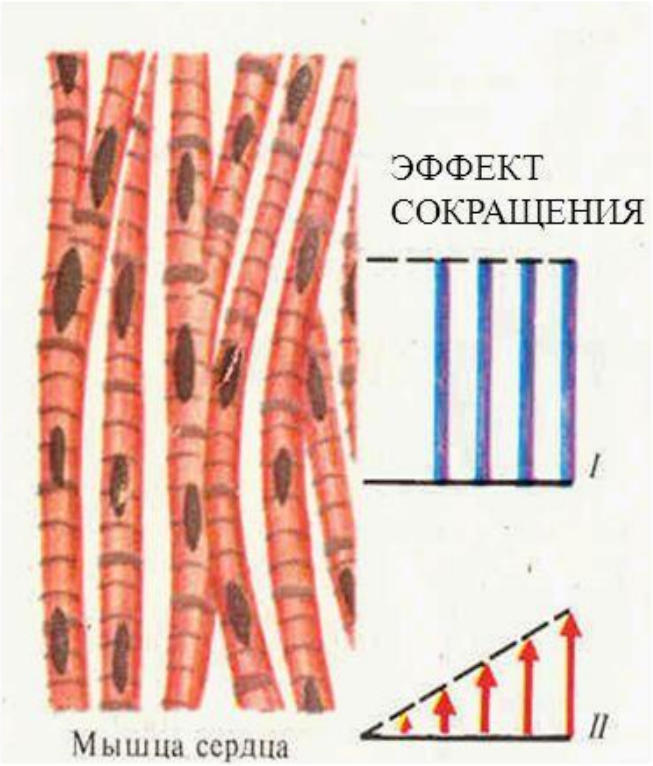
1. ЗАКОН СИЛЫ:

- **Чем больше сила раздражителя, тем сильнее ответная реакция (как целого организма, так изолированного препарата возбудимой ткани).**
- ✔ В соответствии с этим законом функционирует **скелетная мышца**, амплитуда её сокращений возрастает с увеличением силы раздражителя вплоть до достижения максимальных значений.



- Это обусловлено тем, что **скелетная мышца состоит из множества мышечных волокон, имеющих различную возбудимость**.
- На пороговые раздражители отвечают только те волокна, кт имеют самую высокую возбудимость (амплитуда мышечного сокращения при этом минимальна).
- Увеличение силы раздражителя приводит к постепенному вовлечению волокон, имеющих меньшую возбудимость, поэтому амплитуда сокращения мышцы будет увеличиваться.
- Когда в реакции участвуют все мышечные волокна данной мышцы, дальнейшее повышение силы раздражителя не приводит к увеличению амплитуды сокращения.

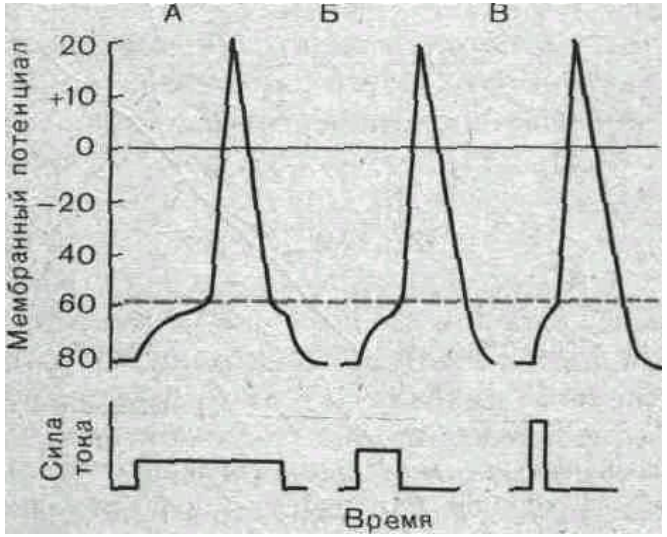
2. ЗАКОН «ВСЁ ИЛИ НИЧЕГО»:



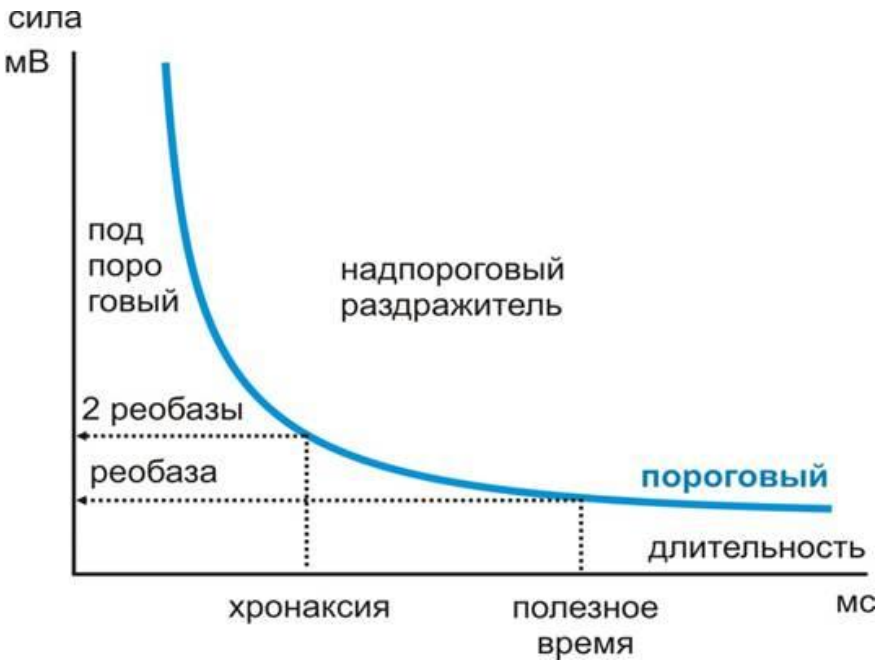
- В физиологии существует представление о том, что **ряд структур не подчиняется закону силы**, а реагирует в соответствии с другим законом.
- **Закон «всё или ничего»: подпороговые раздражители не вызывают ответной реакции – «ничего», а на пороговые раздражители возникает максимальная ответная реакция – «всё».**
- В соответствии с законом «всё или ничего» функционирует **сердечная мышца и одиночное мышечное волокно**.

- **Закон «всё или ничего»** относителен, так как хотя на раздражители подпороговой силы и не возникает видимой ответной реакции, но в ткани всё же происходят изменения МП/ПП (возникает локальных ответ).

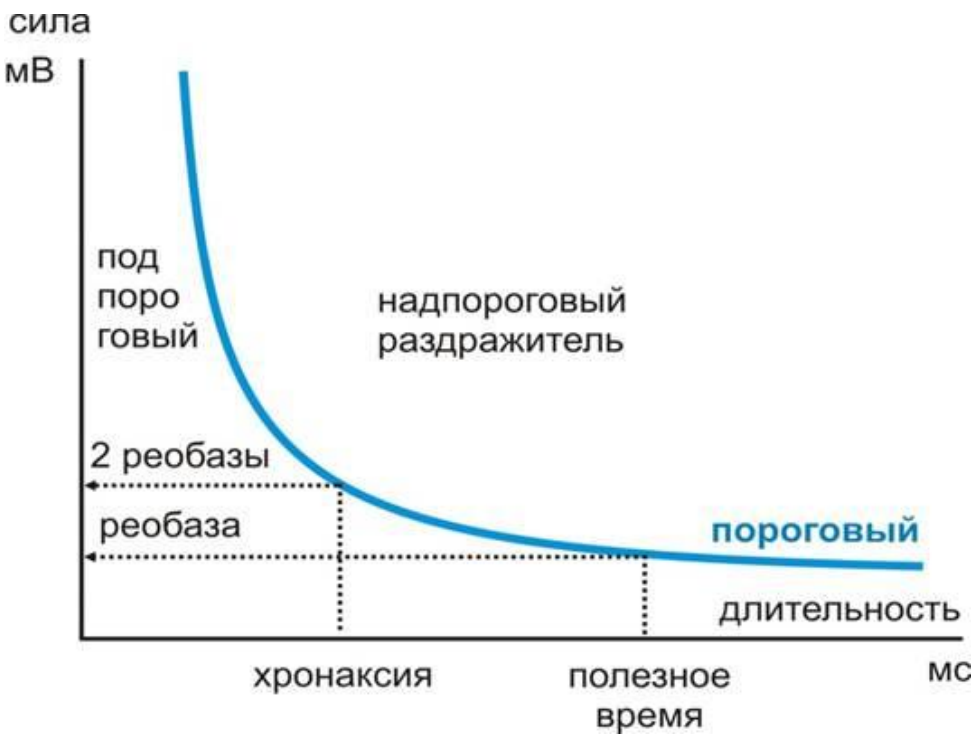
3. ЗАКОН СИЛЫ-ДЛИТЕЛЬНОСТИ:



- В начале XX века интенсивно изучался вопрос **о соотношении силы и длительности раздражения**.
  - Было установлено, что раздражающее действие постоянного тока зависит не только от его величины, но и от времени, в течение кт он действует.
  - Чем больше ток, тем меньше времени он должен действовать на возбудимые ткани, чтобы возникло возбуждение.
  - Л. Лапик (1908) предложил использовать в качестве единицы порогового возбуждения не силу (амплитуду), а время (длительность) раздражения.



- Исследования **зависимости силы-длительности** показали, что она имеет гиперболический характер.
- Ток меньше некоторой минимальной величины не вызывает возбуждения, как бы длительно он не действовал, и чем короче импульсы тока, тем меньшую раздражающую способность они имеют.
- Причиной такой зависимости является мембранная ёмкость.
- Очень короткий ток не успевает разрядить эту ёмкость до КУД.

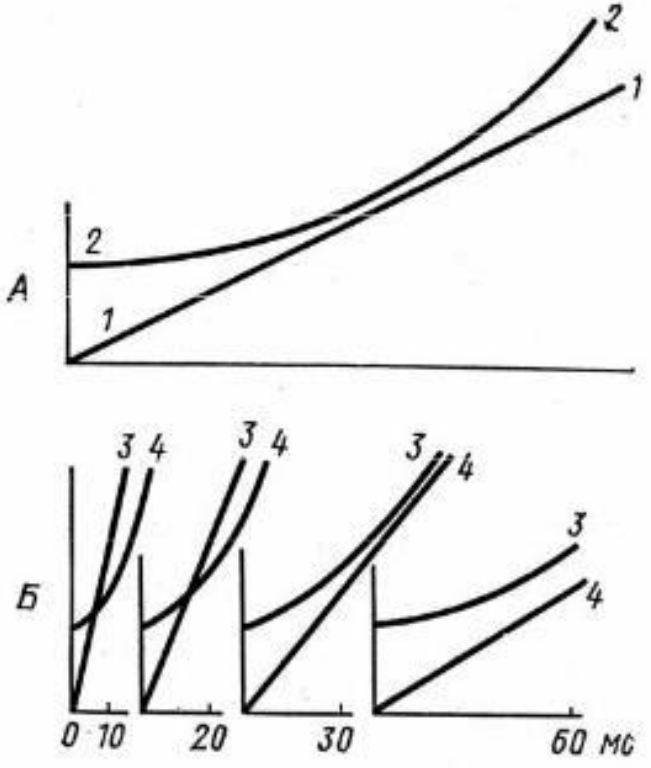


- Минимальная величина тока, способная вызвать возбуждение при неограниченно длительном его действии, называется **реобазой**.
  - Время, в течение кт ток, равный реобазе, вызывает возбуждение, называется **полезным временем**.
- **Хронаксия** – минимальное время, в течение которого ток, равный двум реобазам, вызывает ответную реакцию.
- **Было установлено**, что у всех возбудимых тканей кривые «силы-времени» имеют сходную форму, а количественные величины реобазы и хронаксии различны.

- **Хронаксиметрия** (от греч. chrons – время, axia – цена, metron – мера) – метод изучения возбудимости тканей, основанный на измерении минимального времени действия раздражителя удвоенной пороговой силы, кт вызывает физиологический эффект, с помощью **специального прибора – хронаксиметра**.

- **В клинической практике метод хронаксиметрии** можно применять для определения степени снижения возбудимости нервной и мышечной ткани (например, для диагностики периферического паралича), а в физиологии труда – для определения степени утомления.

4. ЗАКОН РАЗДРАЖЕНИЯ (аккомодации) Дюбуа-Реймона:



- **Стимулирующее действие постоянного тока зависит** не только от абсолютной величины силы тока, но и скорости его нарастания во времени.
- При действии **медленно** нарастающего тока возбуждение не возникает, тк происходит приспособление возбудимой ткани к действию этого раздражителя, что получило название **аккомодации**.
- **Аккомодация обусловлена тем**, что при действии медленно нарастающего раздражителя **в мембране происходит повышение КУД**.

- При снижении скорости нарастания силы раздражителя ПД не возникает, тк **деполяризация мембраны** является пусковым стимулом к началу **двух процессов**:

  1. **быстрого**, ведущего к повышению Na-проницаемости и, как следствие, возникновение ПД;
  2. **медленного**, приводящего к инактивации Na-проницаемости и, как следствие, окончанию развития ПД

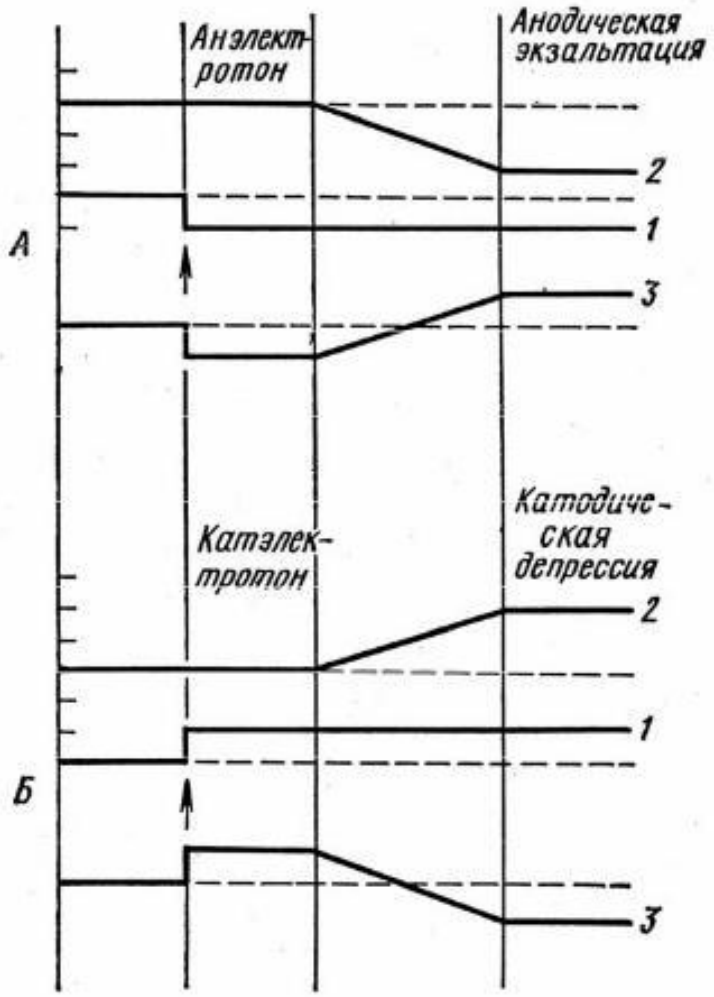
- **При быстром нарастании тока** повышение Na-проницаемости успевает достичь значительной величины, прежде чем наступит инактивация Na-проницаемости.
- **При медленном нарастании тока** на первый план выступают процессы инактивации Na-канала, приводящие к повышению порога генерации ПД.

- **Способность к аккомодации различных структур неодинакова:**
  - Наиболее высокая у двигательных нервных волокон;
  - Значительно меньше – у скелетных мышц;
  - Наиболее низкая – у гладких мышц кишечника и желудка.

5. ЗАКОН ПОЛЯРНОГО ДЕЙСТВИЯ ПОСТОЯННОГО ТОКА:

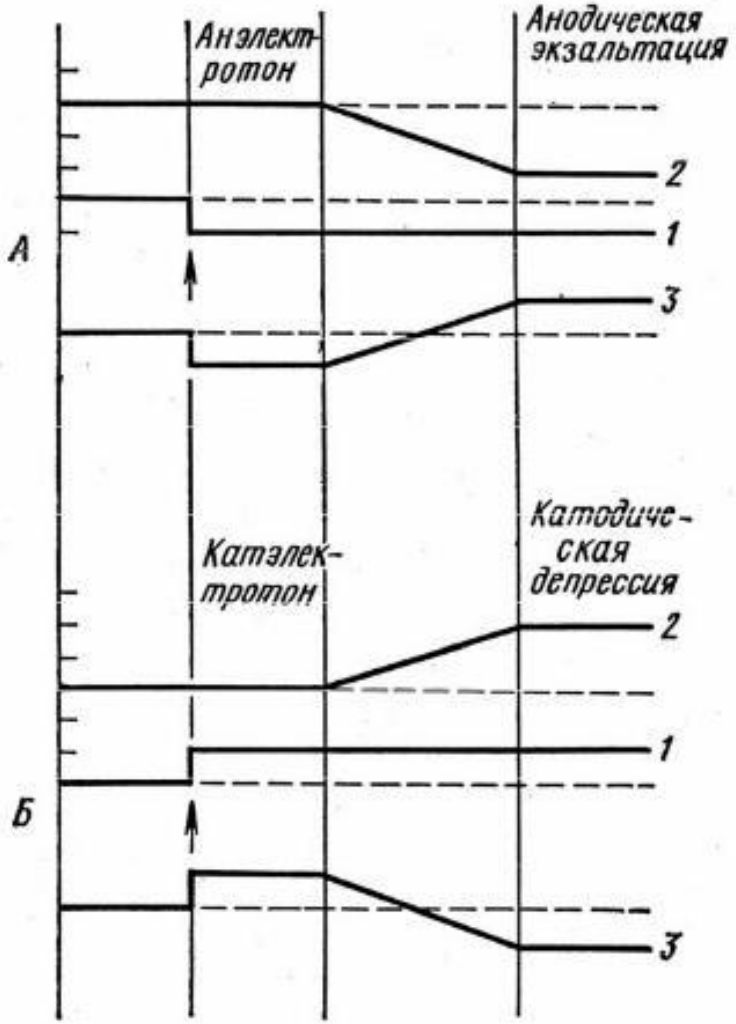
- При замыкании тока возбуждение возникает под катодом, а при размыкании – под анодом.
- Прохождение постоянного электрического тока через нервное или мышечное волокно вызывает изменение МП (ПП).
- Так, **в области приложения катода** положительный (+) потенциал на наружной стороне мембраны **уменьшается**, возникает **деполяризация**, кт быстро достигает КУД и вызывает **возбуждение**.
- В **области приложения анода** положительный потенциал (+) на наружной стороне мембраны **возрастает**, происходит **гиперполяризация** мембраны и **возбуждение не возникает**.
- Но при этом под анодом КУД смещается к уровню МПП.
- Поэтому при размыкании цепи тока гиперполяризация на мембране не исчезает и МПП, возвращаясь к исходной величине, достигает смещенного КУД и возникает возбуждение.

6. ЗАКОН ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО ЭЛЕКТРОТОНА:

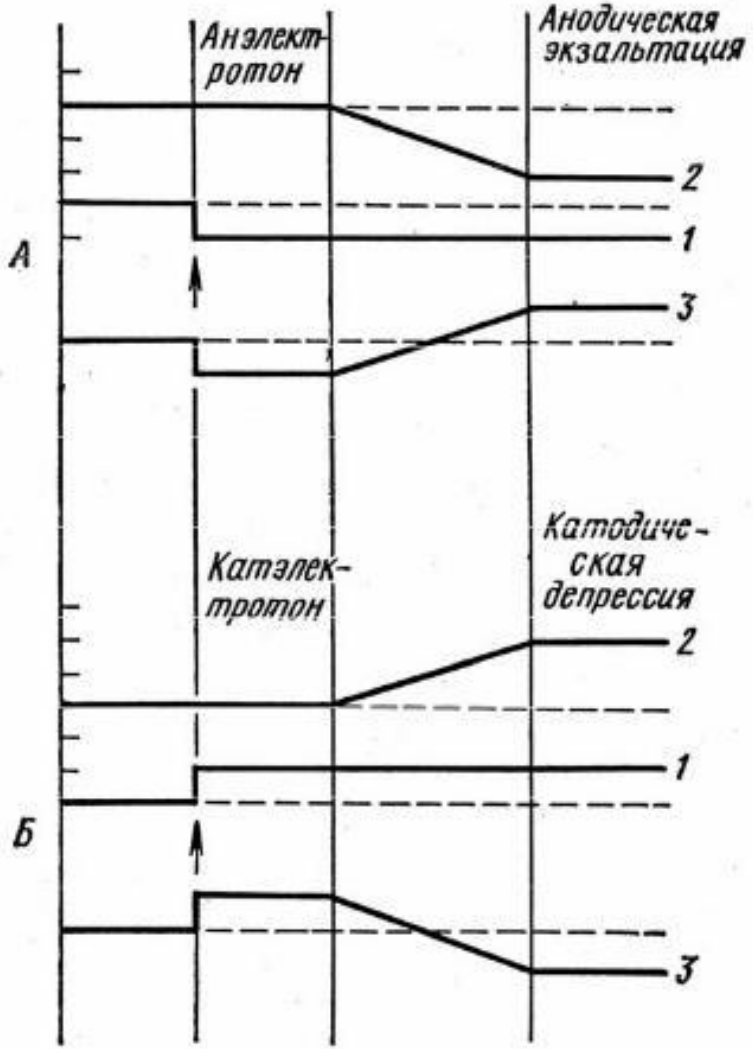


- Действие постоянного тока на ткань сопровождается изменением её возбудимости.
- При прохождении постоянного тока через нерв или мышцу порог раздражения **под катодом** и соседних с ним участках понижается вследствие деполяризации мембраны (возбудимость повышается).
- В области приложения **анода** происходит повышение порога раздражения, т.е. снижение возбудимости вследствие гиперполяризации мембраны.

***Рис. Изменения мембранного потенциала (1), критического уровня деполяризации (2) и возбудимости (3) при воздействии на возбудимую ткань постоянного тока**:*
А – изменения под анодом; Б – изменения под катодом (стрелкой обозначено начало действия тока)



- Эти изменения возбудимости под катодом и анодом получили название **электротона (электротоническое изменение возбудимости**):
  - повышение возбудимости под катодом называется **катэлектротоном**.
  - снижение возбудимости под анодом – **анэлектротоном**.



- **При дальнейшем действии постоянного тока:**
  - первоначальное повышение возбудимости под катодом сменяется её понижением, развивается т.н. **катодическая депрессия**.
  - первоначальное же снижение возбудимости под анодом сменяется её повышением – **анодная экзальтация**.
- При этом в области приложения катода происходит инактивация Na-каналов, а в области действия анода наблюдается снижение K-проницаемости и ослабление исходной инактивации Na-проницаемости.

6. ОСНОВНЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА

ВОЗБУДИМЫХ ТКАНЕЙ:

1. **Возбудимость**
2. **Проводимость**
3. **Рефрактерность (невозбудимость)**
4. **Лабильность (функциональная подвижность)**
5. **Сократимость**

1. **Возбудимость** – способность ткани отвечать на раздражение генерацией процесса возбуждения.

   - **Возбудимость зависит** от уровня обменных процессов и заряда клеточной мембраны.
   - **Показатель возбудимости** порог раздражения – та минимальная сила раздражителя, которая вызывает первую видимую ответную реакцию ткани.
   - Раздражители бывают: подпороговые, пороговые, надпороговые.
   - Возбудимость и порог раздражения – обратно пропорциональные величины.

2. Проводимость – способность ткани проводить возбуждение по всей своей длине.

- Показатель проводимости – скорость проведения возбуждения.
  - ✔ *Скорость проведения возбуждения по скелетной ткани - 6-13 м/с,*
  - ✔ *по нервной ткани до 120 м/с.*
- **Проводимость зависит** от интенсивности обменных процессов, от возбудимости (прямо пропорционально).

3. Рефрактерность (невозбудимость) - способность ткани резко снижать свою возбудимость при возбуждении. В момент самой активной ответной реакции ткань становится невозбудимой.

 Различают:

- **Абсолютно рефрактерный период** - время, в течении которого ткань не отвечает абсолютно ни на какие возбудители;
- **Относительный рефрактерный период** - ткань относительно невозбудима - происходит восстановление возбудимости до исходного уровня.

- ***Показатель рефрактерности*** - продолжительность рефрактерного периода (t). *Продолжительность рефрактерного периода у скелетной мышцы - 35-50 мс, а у нервной ткани - 5-15 мс.*
- **Рефрактерность ткани зависит** от уровня обменных процессов и функциональной активности.

4. Лабильность (функциональная подвижность) - способность ткани воспроизводить определенное число волн возбуждения в единицу времени в точном соответствии с ритмом наносимых раздражений.

- Это свойство характеризует скорость возникновения возбуждения.
- **Показатель лабильности**: максимальное количество волн возбуждения в данной ткани:
  - ✔ *нервные волокна - 500-1000 импульсов в секунду,*
  - ✔ *мышечная ткань - 200-250 импульсов в секунду,*
  - ✔ *синапс - 100-125 импульсов в секунду.*
- Лабильность зависит от уровня обменных процессов в ткани, возбудимости, рефрактерности.

5. Сократимость – только для мышечной ткани.

ФИЗИОЛОГИЮ ВОЗБУДИМЫХ ТКАНЕЙ

изучает **электрофизиология** – раздел физиологии, который исследует

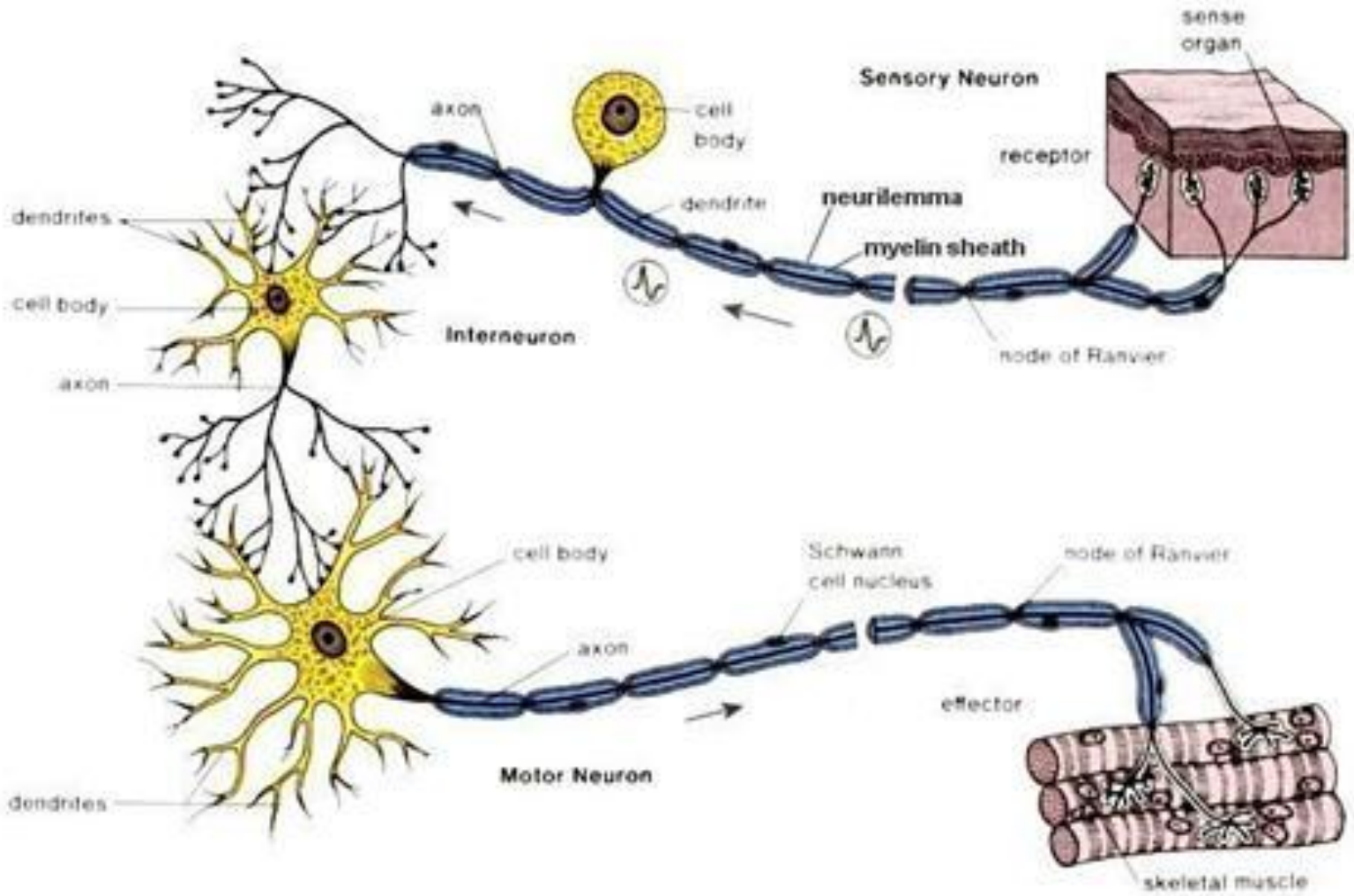
электрические проявления жизнедеятельности клеток, тканей и органов для

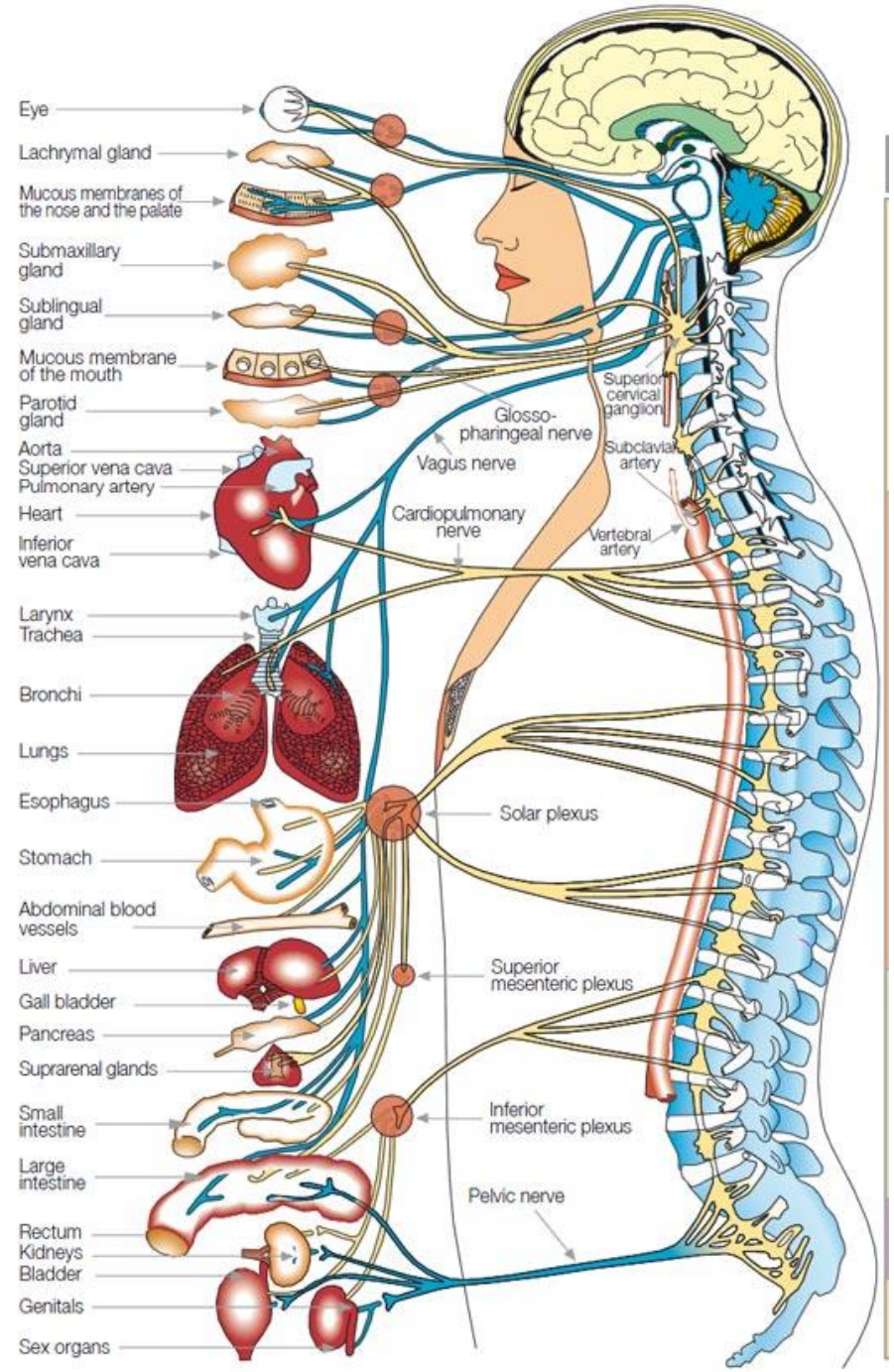
выяснения их природы и физиологического значения,

а также для их использования

как точных показателей функционирования организма,

методов лечения и реабилитации.


sense organ
Sensory Neuron
axon
cell body
receptor
dendrite
neurilemma
dendrites
myelin sheath
cell body
Interneuron
axon
node of Ranvier
cell body
Schwann cell nucleus
node of Ranvier
axon
effector
Motor Neuron
dendrites
skeletal muscle


Eye
Lachrymal gland
Mucous membranes of the nose and the palate
Submaxillary gland
Sublingual gland
Mucous membrane of the mouth
Parotid gland
Aorta
Superior vena cava
Pulmonary artery
Heart
Inferior vena cava
Larynx
Trachea
Bronchi
Lungs
Esophagus
Stomach
Abdominal blood vessels
Liver
Gall bladder
Pancreas
Suprarenal glands
Small intestine
Large intestine
Rectum
Kidneys
Bladder
Genitals
Sex organs
Superior cervical ganglion
Glosso-pharingeal nerve
Vagus nerve
Subclavian artery
Cardiopulmonary nerve
Vertebral artery
Solar plexus
Superior mesenteric plexus
Inferior mesenteric plexus
Pelvic nerve