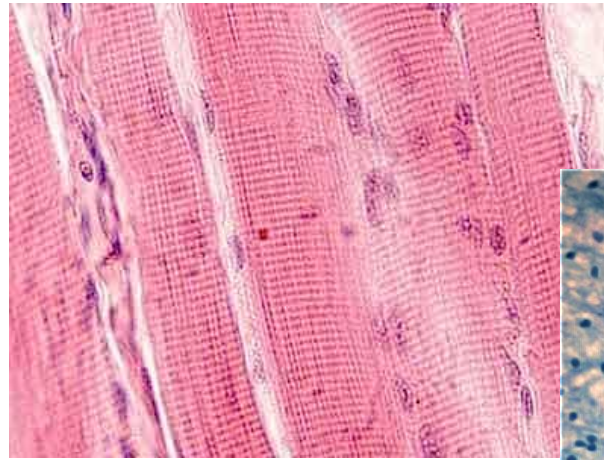


**Физиология
возбудимых
тканей**

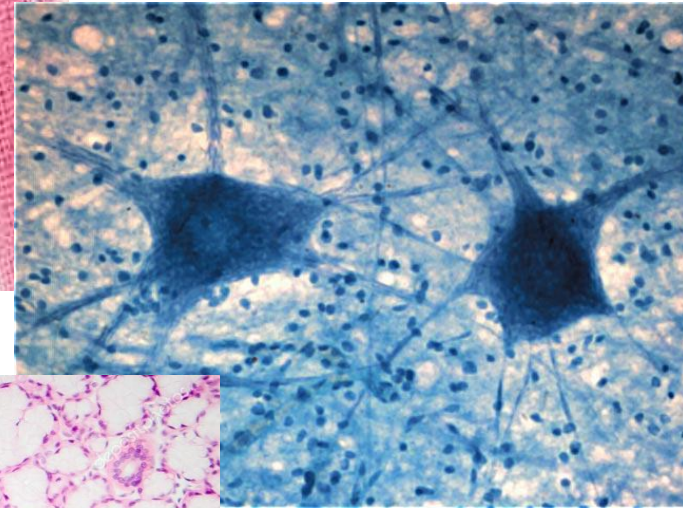
К возбудимым тканям

относятся:

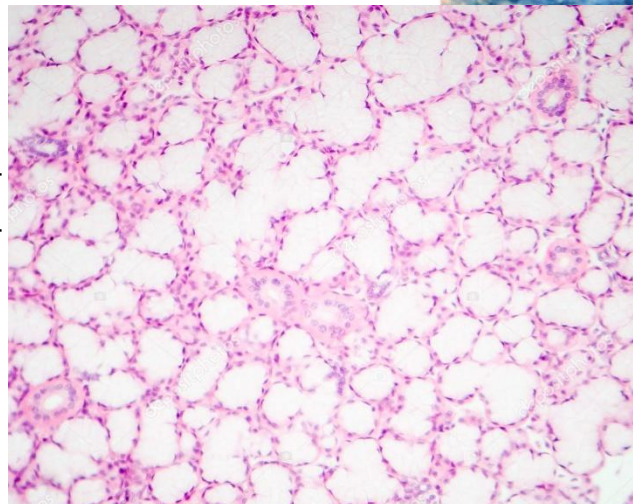
Мышечная



Нервная



Эндокринная



Общие свойства возбудимых тканей:

- 1. Раздражимость** – способность органов, тканей, клеток активно реагировать на воздействие изменением своих физико-химических и физиологических свойств.
- 2. Возбудимость** – одна из форм проявления раздражимости, при которой клетки в ответ на раздражение отвечают какой-либо формой деятельности.
- 3. Торможение** - активный нервный процесс, вызываемый возбуждением и проявляющийся в угнетении или предупреждении другой волны возбуждения.

Раздражитель – агент внешней или внутренней среды организма, воздействуя на клетки, ткани, органы способен вызвать возбуждение.

Классификация раздражителей

По энергетической природе: физические, химические, биологические.

По происхождению: внешние – раздражители, действующие на ткани из внешней среды; внутренние – раздражители, действующие на ткани из внутренней среды организма.

По биологическому значению: адекватные (специфические) – раздражители, действующие на ткань в естественных условиях; неадекватные (неспецифические) – раздражители, воздействию которых ткань не подвергается в естественных условиях.

По силе воздействия: пороговые – раздражители минимальной силы, способные вызвать возбуждение ткани; подпороговые – раздражители, сила которых ниже пороговых; сверхпороговые – раздражители, сила которых выше пороговых.

При отсутствии достаточных раздражителей в клетке наблюдается состояние физиологического покоя при условии текущего метаболизма. Реакции клетки, выражающиеся в снижении метаболизма, роста, возбудимости, называются торможением.

Возбуждение — реакция возбудимой ткани на действие раздражителя, проявляющаяся в совокупности физических, физико-химических и функциональных изменений.

Признаки возбуждения: общие (изменение мембранного потенциала) и специфические (свойственная для ткани

Биоэлектрические явления в тканях

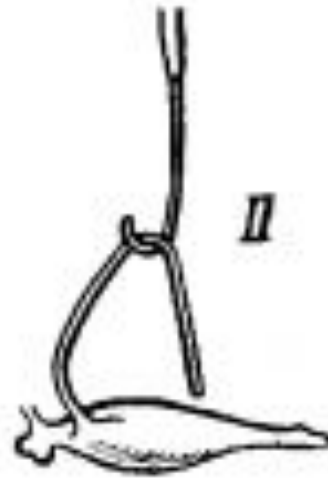
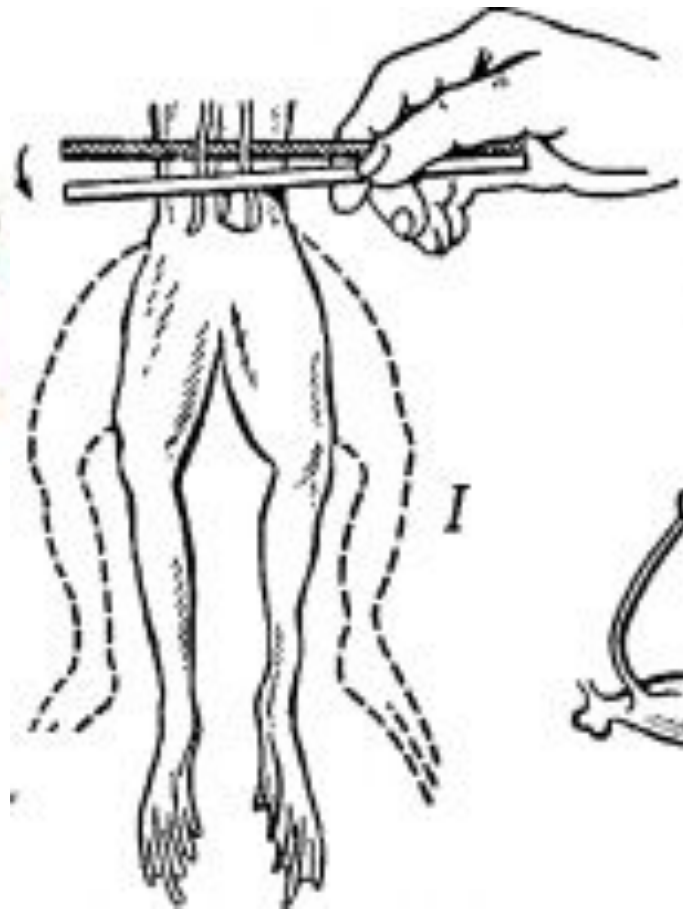
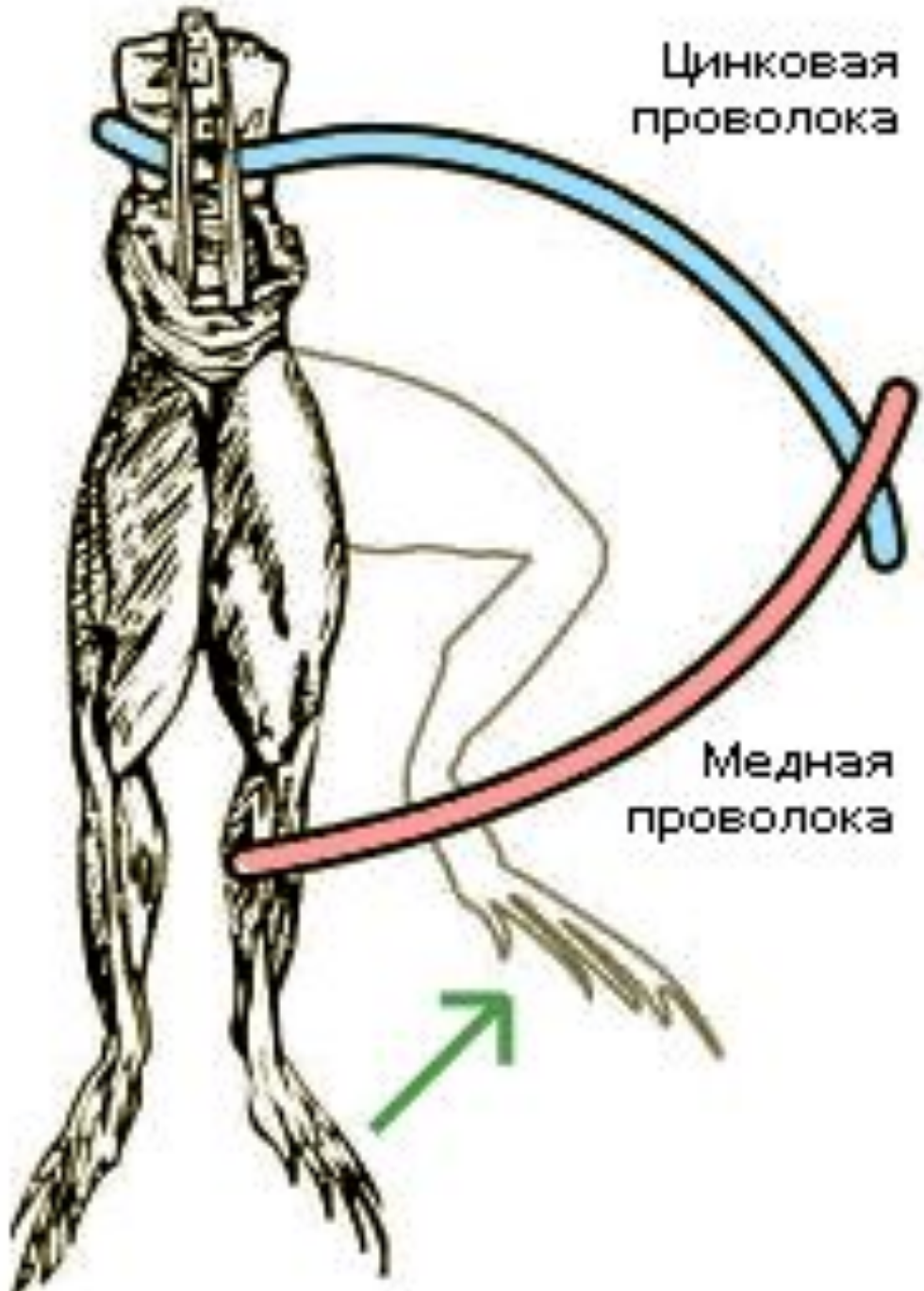
Луиджи Гальвани (1871 г.)

**Мембранная теория
возникновения мембранных
потенциалов (теория
натрий-калиевого насоса)**

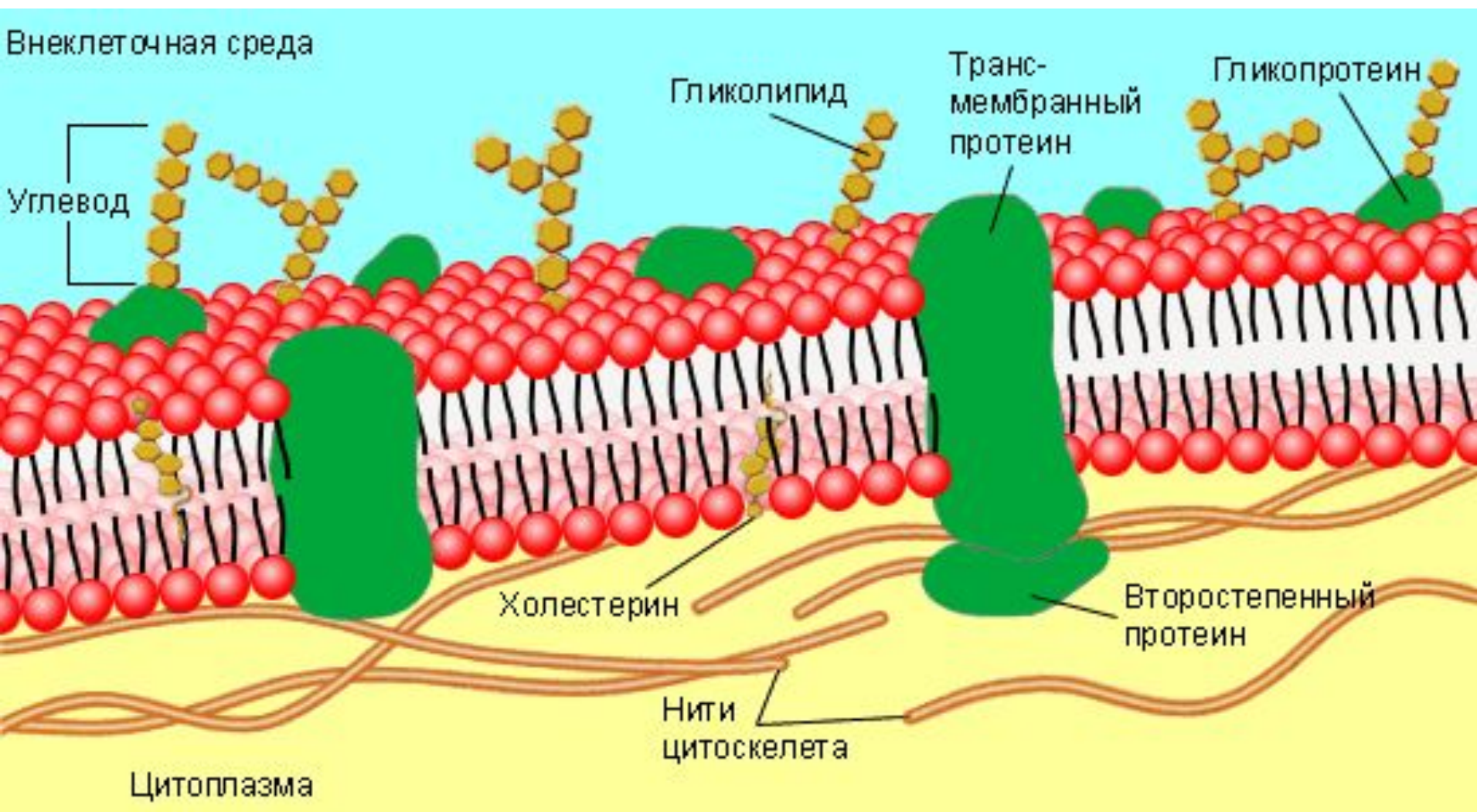
**Алан Ходжкин, Эндрю Хаксли, Джон
Экклс (1963 г.)**

Цинковая
проволока

Медная
проволока



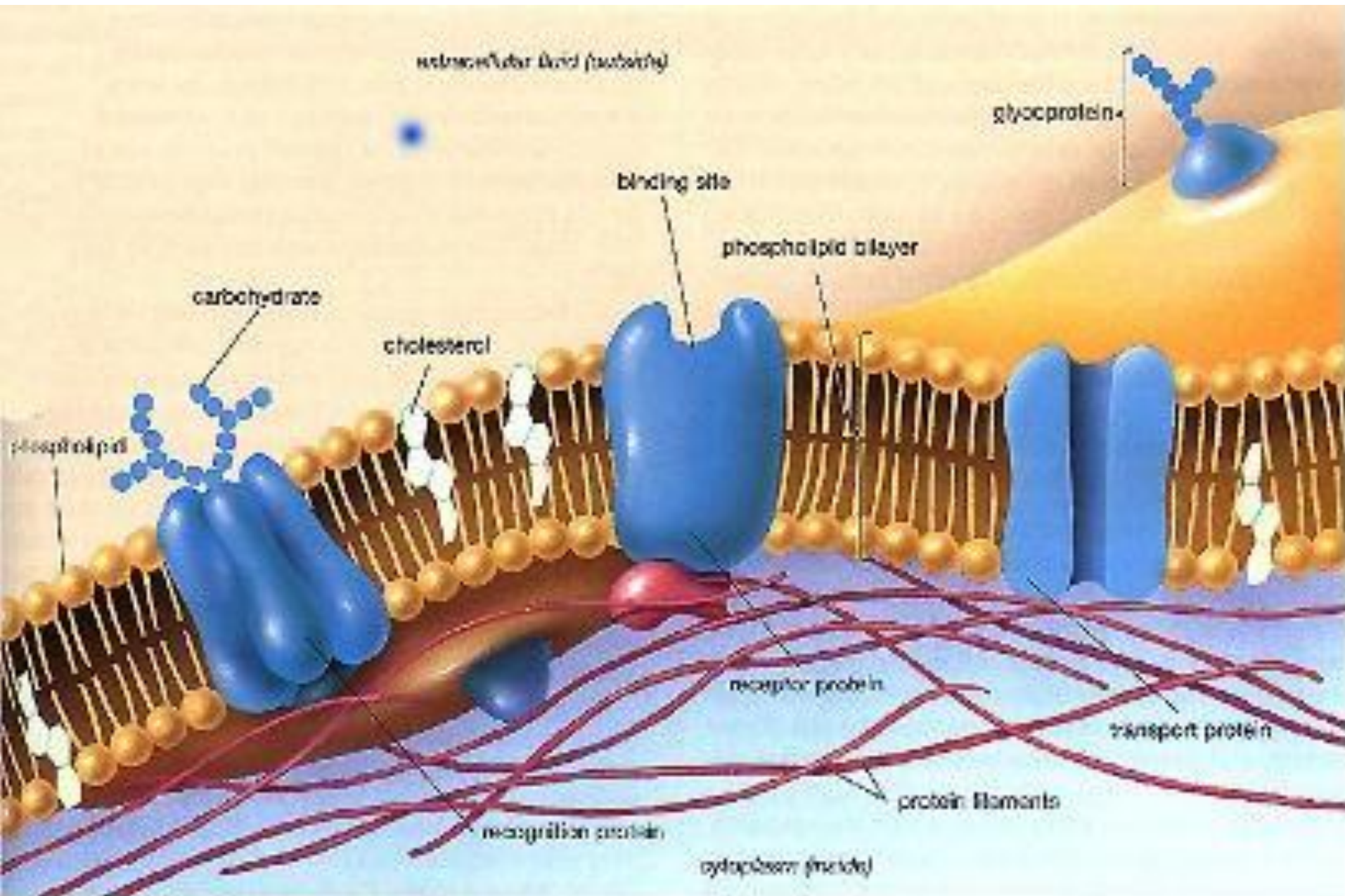
Мембранный электрогенез



Мембрана животной клетки состоит из двойного слоя фосфолипидов, трансмембранных и периферических белков, а также поверхностных гликолипидов и гликопротеинов. Является избирательно проницаемой для различных ионов.

Особое значение имеют каналы, проницаемые для ионов Na^+ , K^+ , Cl^- , Ca^{2+} . Эти каналы могут быть открытыми или закрытыми, то есть обладают воротными механизмами. Действие раздражителя приводит к изменению структуры белковых молекул каналов, в результате чего они открываются. В покое практически все натриевые каналы мембраны клетки закрыты, а большинство калиевых каналов – открыты. Различная концентрация ионов по обе стороны мембраны всех клеток приводит к появлению трансмембранной разности электрического потенциала – мембранного потенциала.

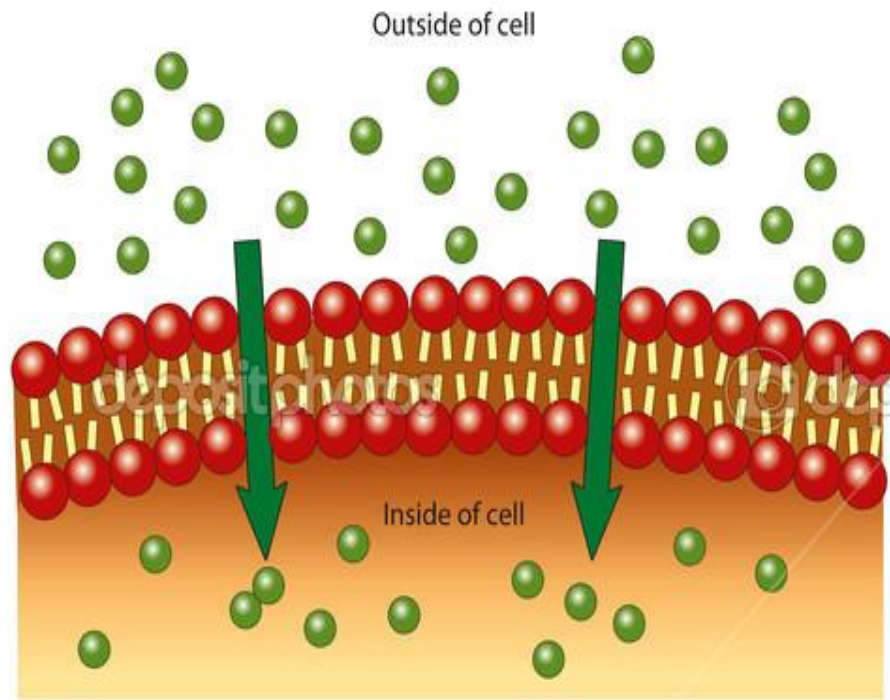
Мембранный электрогенез



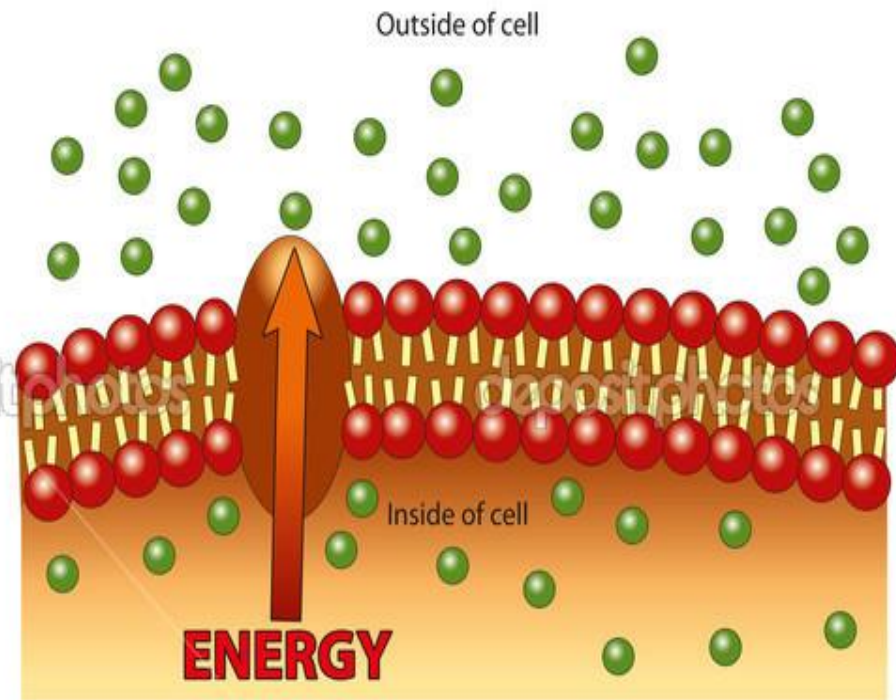
Мембранный потенциал покоя (МПП) – разность электрических потенциалов между внутренней и наружной поверхностью мембраны в состоянии покоя, т. е. при отсутствии раздражителя. Величина МПП - 50-90 (мВ).

МПП существует во всех клетках животного организма, однако величина разнится в зависимости от ткани.

Возникает за счет пассивного и активного движения ионов через мембрану клетки.

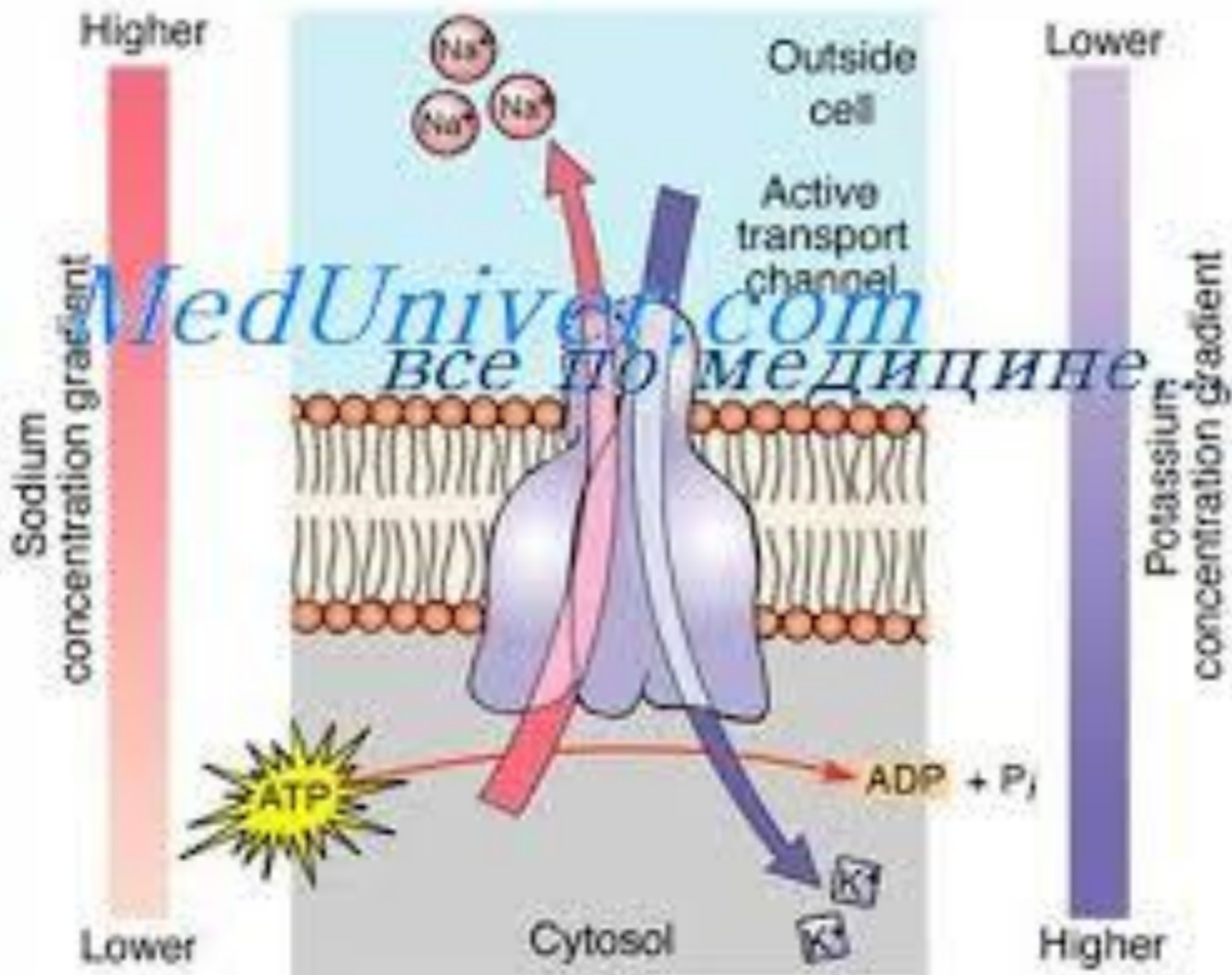


PASSIVE TRANSPORT



ACTIVE TRANSPORT

Пассивный транспорт



Пассивное движение ионов осуществляется по градиенту концентрации и не требует затрат энергии. Клеточная мембрана в состоянии покоя более проницаема для ионов калия. Ионов калия в цитоплазме примерно в 30 раз больше, чем во внеклеточной жидкости. Они находятся в свободном состоянии и по градиенту концентрации диффундируют через клеточную мембрану во внеклеточную жидкость, в ней они не рассеиваются, а удерживаются на внешней поверхности мембраны внутриклеточными анионами.

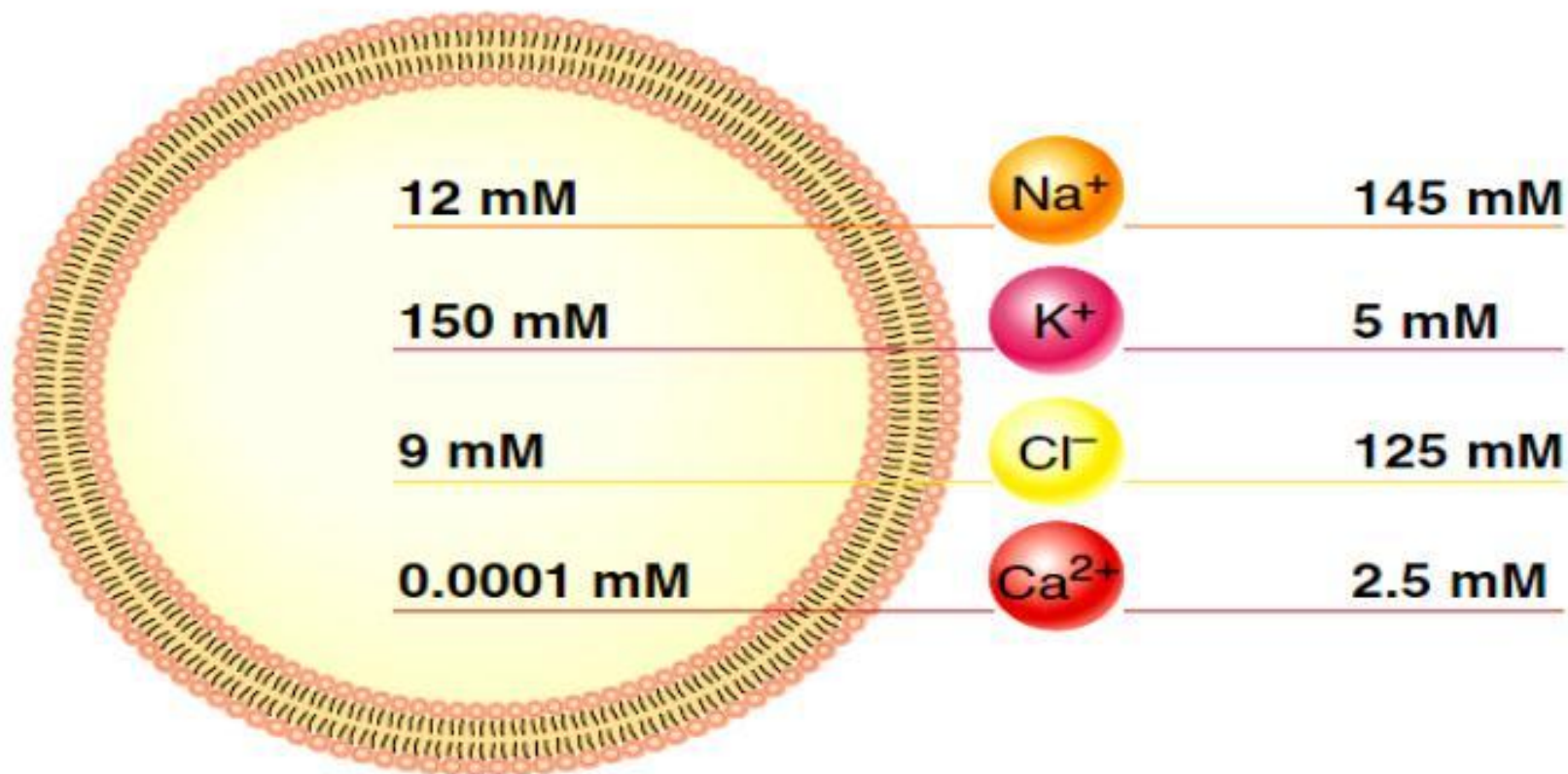
Анионы не могут проникать через мембрану и остаются в клетке, располагаясь на внутренней поверхности мембраны. Так как ионы калия имеют положительный заряд, а анионы – отрицательный, то внешняя поверхность мембраны при этом заряжается **положительно**, а внутренняя – **отрицательно**.

Именно, благодаря пассивному движению ионов калия через мембрану на внешнюю поверхность, внутри создается избыток анионов.

ИОННАЯ АСИММЕТРИЯ

Концентрация ионов
во внутриклеточной
жидкости

Концентрация ионов
во внеклеточной
жидкости

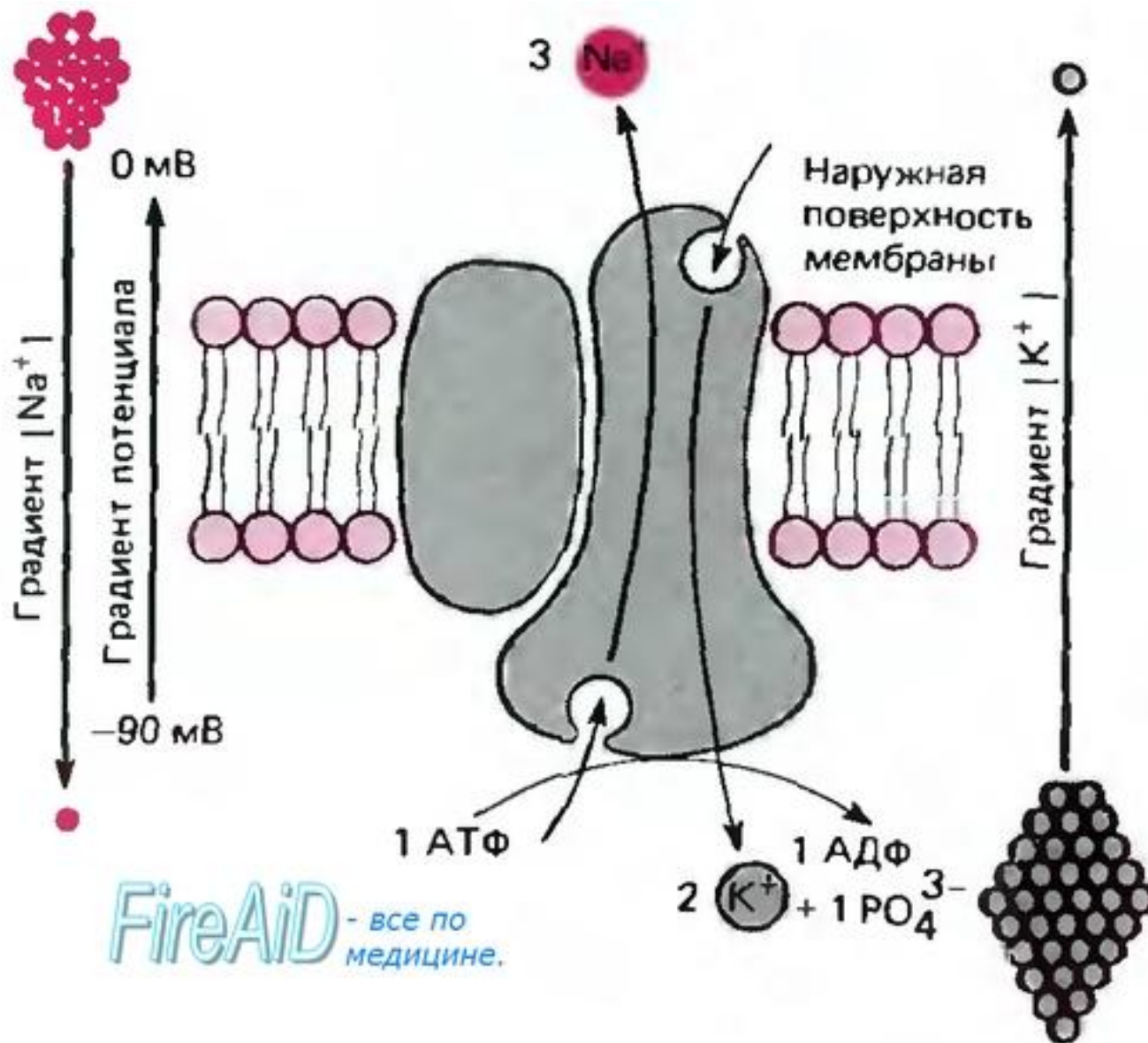


Ионов натрия в 10 раз больше во внеклеточной жидкости, чем в клетке, проницаемость их через мембрану незначительна. Возрастающий МП компенсируется входом натрия, снижая величину разности зарядов внутри и снаружи клеточной мембраны. В один момент разность МП препятствует выходу ионов калия и наступает уравнивание ионных потоков - **калиевый равновесный потенциал.**

Чем выше концентрация калия в среде, тем ниже МП, это обусловлено тем, что при выходе калия внутри клетки повышается концентрация анионов, что заставляет входить ионы натрия. Чем больше калия выходит, тем больше ионов натрия заходит внутрь клетки. Благодаря тому, что в покое большинство каналов для калия открыты, а для натрия закрыты, во внеклеточной среде создается высокая концентрация ионов калия.

В результате пассивного движения ионов натрия и калия по концентрационному градиенту должен был наступить момент, когда их концентрации в клетке и внеклеточной жидкости выровнялись и разность потенциалов исчезла. Однако этого не происходит, так как в мембране существует специальный молекулярный механизм, который обеспечивает активный перенос ионов натрия и калия в сторону их повышенной концентрации и поддерживает ионную асимметрию.

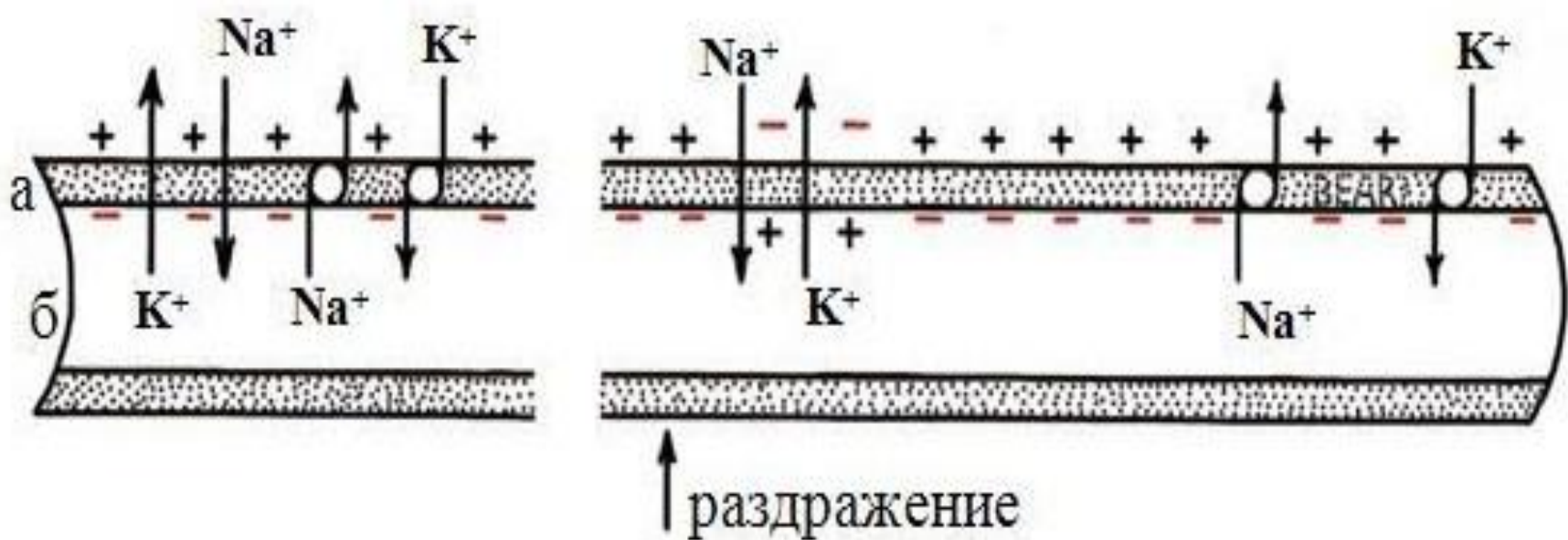
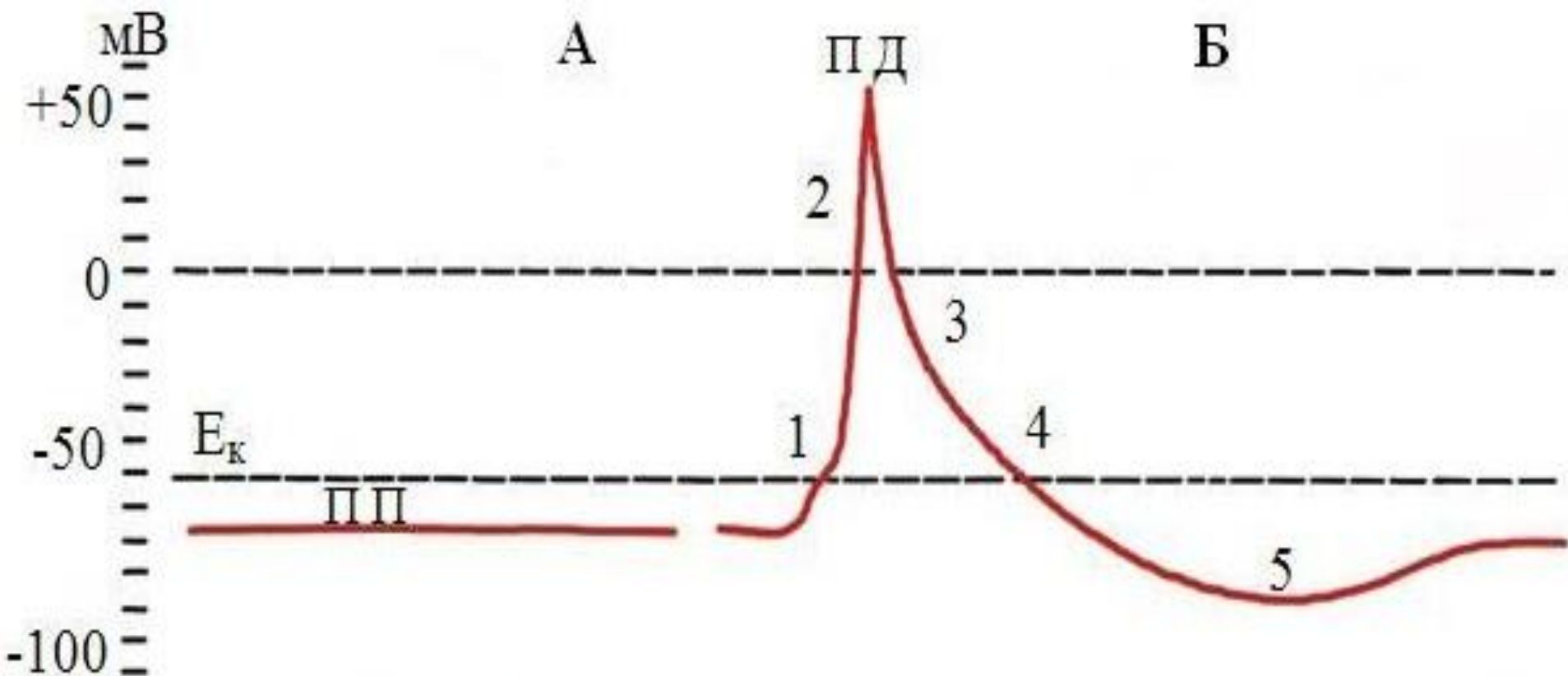
Активный транспорт



Активный перенос ионов осуществляется в результате деятельности ионного Na^+ - K^+ насоса, представляющего собой фермент плазматической мембраны. Работа этого насоса заключается в перемещении ионов натрия и калия против градиента концентрации. Фермент присоединяет с внутренней стороны три иона натрия, после чего под воздействием аденозинтрифосфатазы (АТФаза) происходит расщепление одной молекулы АТФ. В результате чего три иона натрия и фосфат оказываются снаружи от клеточной мембраны. Здесь ионы натрия отщепляются и присоединяются два иона калия. После чего фосфат и калий вновь возвращаются в клетку, где калий отщепляется и переносчик вновь готов к работе. Na^+ - K^+ насос выполняет двойную функцию: создает и поддерживает трансмембранный градиент концентраций натрия и калия, и генерирует разность потенциалов, суммирующуюся с потенциалом покоя, создаваемым пассивным движением ионов через мембрану.

Все клетки возбудимых тканей при действии различных раздражителей пороговой силы способны переходить в состояние возбуждения. Обязательный признак возбуждения – изменение электрического состояния клеточной мембраны. Под влиянием раздражителя заряд мембраны начинает быстро уменьшаться и затем вновь появляется, но с обратным знаком. Происходит перезарядка (реверсия), заряда мембраны: внутренняя её сторона заряжается **положительно, а наружная – **отрицательно**. Затем вновь восстанавливаются первоначальные заряды мембраны.**

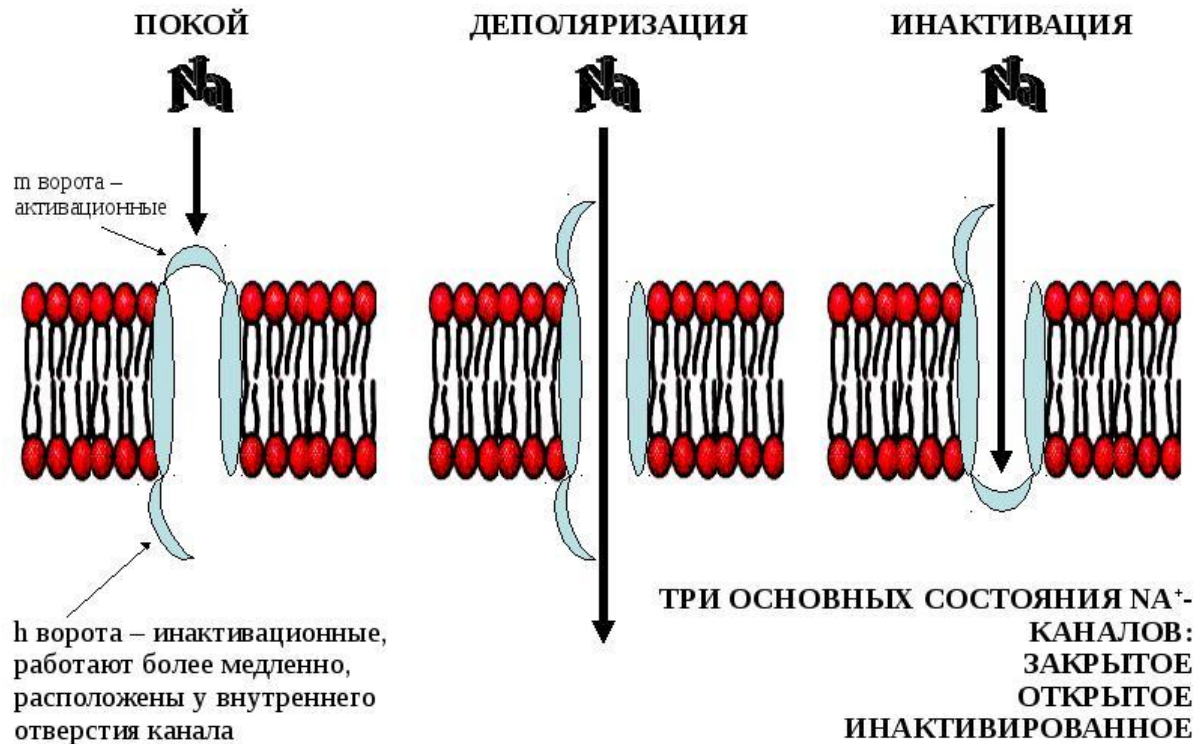
Мембранный потенциал действия
(МПД) – пикообразное колебание
потенциала (спайк), возникающее в
результате кратковременной
перезарядки мембраны и
последующего восстановления ее
исходного заряда (1-5 миллисекунд).
115-120 мВ.



Пик потенциала действия связан с процессом возбуждения, он имеет восходящую и нисходящую фазы. Во время восходящей фазы вначале исчезает исходная поляризация мембраны - **деполяризация (предспайк), затем изменяется знак потенциала – **реверсия**. Во время нисходящей фазы заряд мембраны возвращается к уровню покоя - **реполяризация**. При реполяризации отмечают **следовые потенциалы**: следовую деполяризацию и следовую гиперполяризацию. Следовые потенциалы связаны с восстановительными процессами после окончания возбуждения.**

При действии раздражителей пороговой или сверхпороговой силы наступает **деполяризация клеточной мембраны**. Когда деполяризация достигает критической величины, открывается максимальное количество натриевых каналов, проницаемость мембраны для ионов натрия возрастает в 500 раз по сравнению с покоем. В результате этого ионы натрия из внеклеточной жидкости, где их концентрация повышена, лавинообразно устремляются внутрь клетки и уносят с наружной поверхности мембраны положительные заряды, значительно увеличивая их концентрацию в клетке; внутренняя поверхность мембраны приобретает **положительный заряд**.

РАБОТА ВОРОТНОГО УСТРОЙСТВА НАТРИЕВОГО КАНАЛА

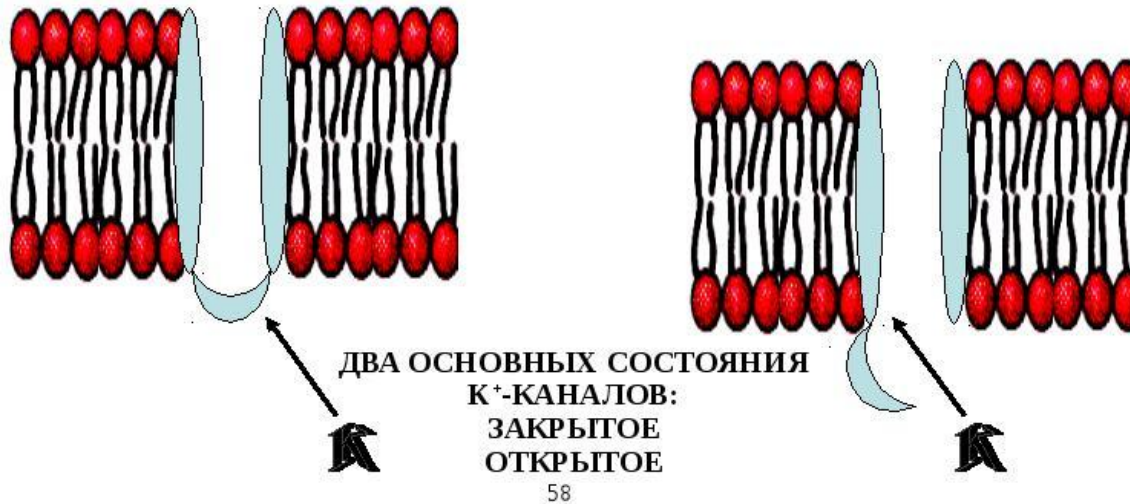


57

Вследствие уменьшения положительных зарядов наружная поверхность мембраны за счет внеклеточных анионов заряжается **отрицательно**. Но увеличение натриевой проницаемости очень кратковременно, после чего проницаемость мембраны для ионов натрия вновь понижается до исходного уровня в результате уменьшения количества открытых натриевых каналов - **натриевая инактивация**.

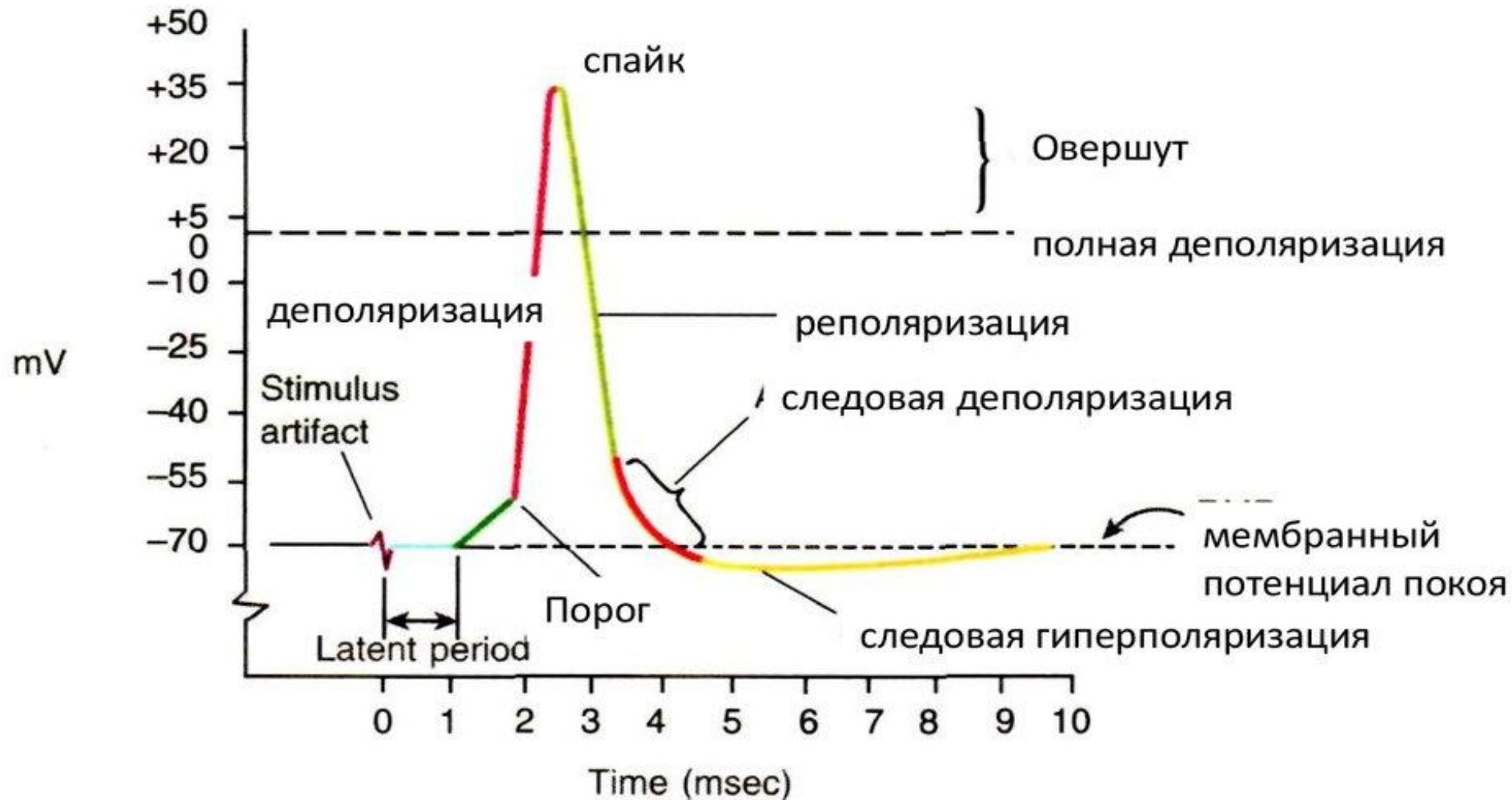
МОДЕЛЬ КАЛИЕВОГО КАНАЛА

В отличие от натриевых каналов в калиевых нет инактивационных ворот. Кинетика активационных ворот калиевых каналов более медленная по сравнению с таковой в натриевых каналах.



Вслед за этим в 10-15 раз повышается проницаемость мембраны для ионов калия. Они начинают усиленно выходить из клетки и, унося из нее положительные заряды, восстанавливают исходную разность потенциалов, то есть мембрана опять приобретает снаружи **положительный заряд**, а изнутри – **отрицательный**. Калиевые каналы лишены способности инактивироваться, что приводит к возникновению следовых потенциалов.

Реполяризация мембраны бывает замедлена (следовые потенциалы), что обусловлено продолжающимся выходом из клетки ионов калия. Различают **деполяриационный** (отрицательный), возникающий при обычной силе и оптимальной частоте раздражителя и **гиперполяриационный** (положительный) следовой потенциал, проявляющийся при действии раздражителя высокой силы и частоты.



Основные свойства возбудимых тканей

Раздражимость - общее свойство любой живой ткани, клетки реагировать на раздражение изменением обмена веществ и энергии.

Возбудимость - свойство нервной, мышечной или железистой клетки отвечать на действие раздражителей изменениями ионной проницаемости мембраны и способность генерировать потенциал действия. **Условия возникновения возбуждения:** сила действующего раздражителя должна быть пороговой; достаточное время действия раздражителя (полезное время); действие раздражителя с большой силой нарастания (градиентом раздражения).

Кривая «силы-времени» Гоорвега-Вейса



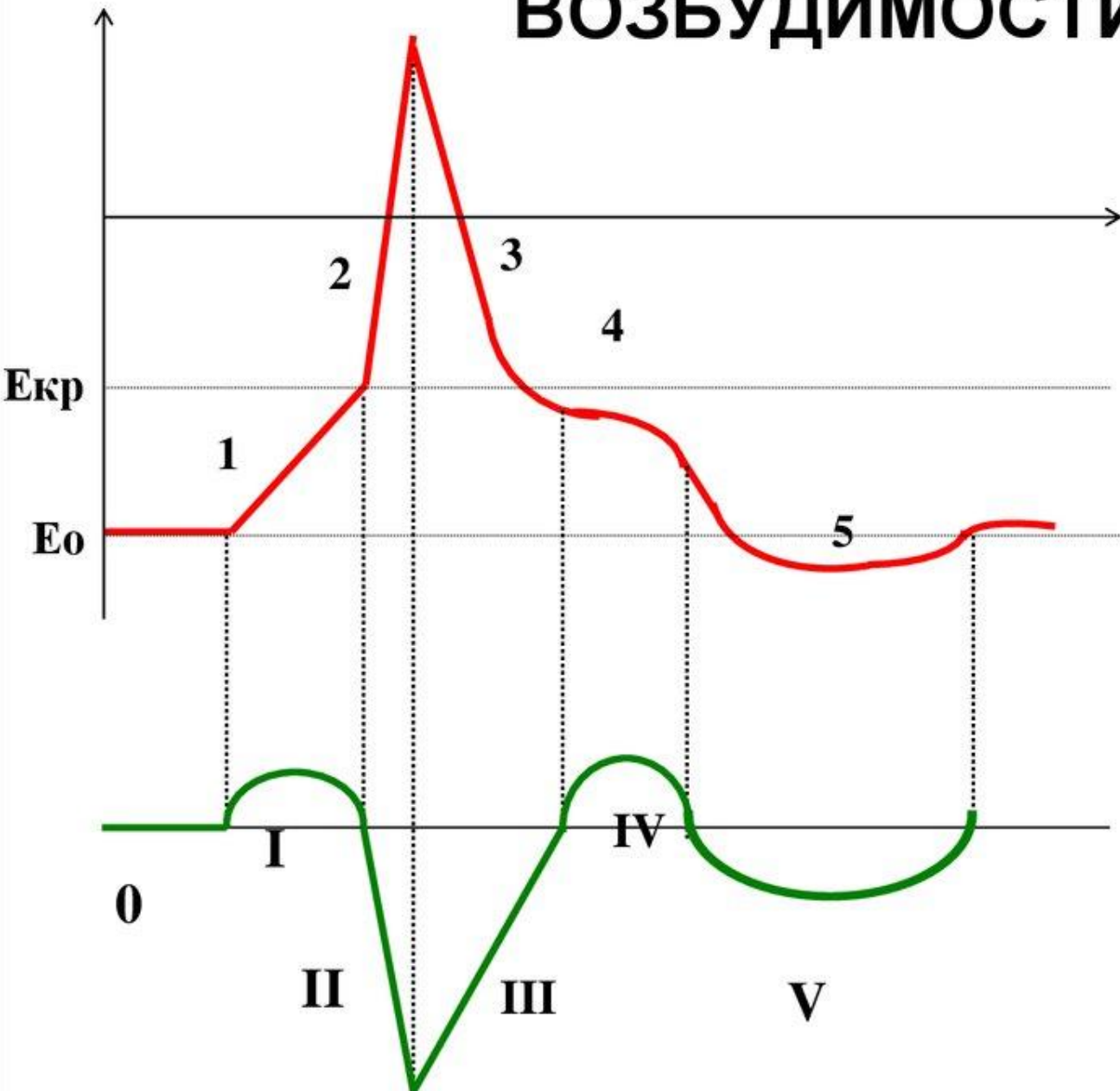
Изменение возбудимости ткани при возбуждении

Абсолютная рефрактерность - состояние, когда ткань после раздражения временно не реагирует на повторное раздражение любой силы.

Относительная рефрактерность – состояние после абсолютной рефрактерности, когда ткань реагирует на повторное действие раздражителя только сверхпороговой силы.

Экзальтация - период повышенной возбудимости, ткань реагирует на повторное действие раздражителя даже подпороговой силы.

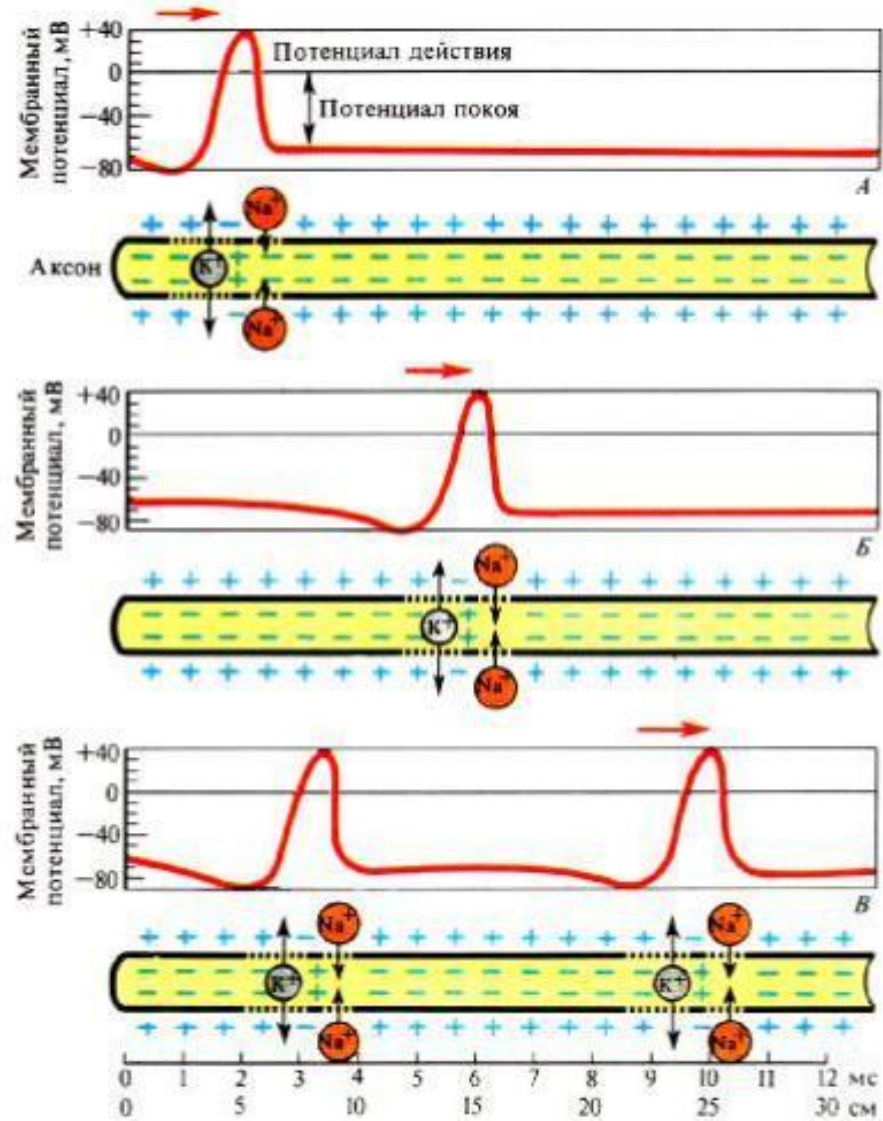
СООТНОШЕНИЕ ФАЗ ПД И ВОЗБУДИМОСТИ



- I - фаза первичной супервозбудимости (экзальтации)
- II - фаза абсолютной рефрактерности
- III - фаза относительной рефрактерности
- IV - фаза вторичной супервозбудимости (экзальтации)
- V - фаза пониженной возбудимости

Проводимость – способность ткани проводить возбуждение (Л. Герман, 1879 г., А. Ходжкин, 1937 г.). Между возбужденным участком и находящимися в состоянии покоя возникает разность потенциалов, приводящая к возникновению круговых токов.

Круговой ток идет от возбужденного участка к невозбужденному, увеличивая проницаемость мембраны для ионов натрия. Во вновь возбужденном участке возникает потенциал действия, а в участке ранее возбужденном восстанавливается потенциал покоя.



Лабильность (функциональная подвижность) - скорость, с которой в ткани возникает и успевает закончиться полный период отдельного импульса возбуждения (Н. Е. Введенский, 1892 г.).

Мера лабильности — максимальное число импульсов возбуждения, возникающее за 1 секунду в ответ на такое же количество раздражений.

Усвоение ритма - понижение и повышение физиологической лабильности в связи с деятельностью, проявляющееся более высоким или низким ритмом возбуждения (А. А. Ухтомский, 1928 г).

Оптимум - ритм, наиболее выгодный в рабочем отношении, при котором новый импульс возбуждения возникает в фазу экзальтации предшествующего импульса.

Пессимум – ритм, при котором частота раздражений настолько высока, что превышает меру лабильности, когда раздражитель действует на ткань в фазу абсолютной рефрактерности.

Парабиоз – состояние пограничное между жизнью и смертью.

Стадии парабиотического процесса

1 стадия – уравнительная (трансформирующая). При действии альтерирующих веществ, отличающихся по силе и частоте раздражения, мышца начинает отвечать одинаковыми сокращениями.

2 стадия – парадоксальная, сопровождается сильными сокращениями мышцы при слабых или редких раздражениях, а при действии сильных раздражителей, наоборот, не сокращалась или почти не реагировала

3 стадия – парабиотическая (торможения), сопровождается состоянием, когда при воздействии на нерв раздражителя любой силы и частоты мышца не сокращается, развивается торможение, заканчивающееся состоянием, при котором возбудимость и проводимость, как проявления жизни, отсутствуют.