

Лекция

Тема: «Физиология возбудимых тканей»

- 1. Характеристика возбудимых тканей.**
- 2. Электрические явления в возбудимых тканях.**
- 3. Свойства нервных волокон.**
- 4. Механизм синаптической передачи возбуждения.**
- 5. Свойства скелетных и гладких мышц. Механизм мышечного сокращения.**

1. Характеристика возбудимых тканей

Возбудимые ткани — ткани, способные в ответ на действие раздражителя переходить из состояния физиологического **покоя** в состояние **возбуждения**.

К возбудимым относят следующие ткани:

1. **Нервная** ткань;
2. **Мышечная** ткань;
3. **Железистая** ткань.

Таким образом, возбудимые ткани способны **отвечать** на действие раздражителей. Так **мышечная ткань** отвечает на раздражение сокращением, **железистая** – выделением секрета.

Раздражители – это факторы внешней или внутренней среды, действующие на возбудимые структуры.

Различают две **группы** раздражителей:

- 1) **естественные** (нервные импульсы, возникающие в нервных клетках и различных рецепторах);
- 2) **искусственные** (физические, химические, температурные).

К общим свойствам возбудимых тканей относятся:

1) **возбудимость** – способность живой ткани отвечать на действие достаточно сильного, быстрого и длительно действующего раздражителя изменением физиологических свойств и возникновением процесса возбуждения.

Мерой возбудимости является **порог раздражения**.

Порог раздражения – это та минимальная сила раздражителя, которая характеризует и возбудимость, он может быть назван и **порогом возбудимости**. Раздражение меньшей интенсивности, не вызывающее ответные реакции, называют **подпороговым**.

2) **проводимость** – способность ткани передавать возникшее возбуждение, за счет электрического сигнала, от места раздражения по длине возбудимой ткани. Показатель проводимости – **скорость** проведения возбуждения;

3) **рефрактерность** – способность ткани терять или снижать возбудимость в процессе возбуждения. Рефрактерность бывает **абсолютной** (**нет ответа** на раздражитель) и **относительной** (возбудимость восстанавливается, и ткань отвечает на подпороговый или сверхпороговый раздражитель);

4) лабильность – способность возбудимой ткани реагировать на раздражение с определенной **скоростью**. Лабильность характеризуется максимальным числом волн возбуждения, возникающих в ткани в единицу времени. Лабильность определяется продолжительностью **рефрактерного периода** (чем короче рефрактерный период, тем **больше** лабильность).

Законы раздражения возбудимых тканей

Законы **раздражения возбудимых тканей** устанавливают зависимость ответной реакции ткани от параметров раздражителя. Эта зависимость характерна для высокоорганизованных тканей.

Существуют **три закона** раздражения возбудимых тканей:

- 1) закон силы раздражения;**
- 2) закон длительности раздражения;**
- 3) закон градиента раздражения.**

1. Закон силы раздражения устанавливает зависимость ответной реакции от силы раздражителя. Эта зависимость неодинакова для отдельных клеток и для всей ткани. Для одиночных клеток зависимость называется «всё или ничего». Характер ответной реакции зависит от достаточной пороговой величины раздражителя. При воздействии подпороговой величиной раздражения ответной реакции возникать не будет (ничего). При достижении раздражения пороговой величины возникает ответная реакция, она будет одинакова при действии пороговой и любой сверхпороговой величины раздражителя (часть закона – **всё**).

Для совокупности клеток (для ткани) эта зависимость иная, ответная реакция ткани прямо пропорциональна, до определенного предела, силе наносимого раздражения. Увеличение ответной реакции связано с тем, что увеличивается количество структур, вовлекающихся в ответную реакцию.

2. Закон длительности раздражений. Ответная реакция ткани зависит от длительности раздражения, но осуществляется в определенных пределах и носит прямо пропорциональный характер. Существует зависимость между силой раздражения и временем его действия. Эта зависимость выражается в виде кривой силы и времени. Кривая показывает, что каким бы сильным ни был раздражитель, он должен действовать определенный период времени. Если временной отрезок мал, то ответная реакция не возникает. Если раздражитель слабый, то как бы длительно он ни действовал, ответная реакция не возникает. Если сила раздражителя постепенно увеличивается то, в определенный момент, возникает ответная реакция ткани. Эта сила достигает пороговой величины и называется реобазой (минимальной силой раздражения, которая вызывает первичную ответную реакцию).

3. Закон градиента раздражения.

Градиент – это крутизна (скорость) нарастания раздражения.

Ответная реакция ткани зависит, до определенного предела, от градиента раздражения. При сильном раздражителе примерно на третий раз

нанесения раздражения **ответная реакция возникает быстрее**, так как она имеет более сильный градиент. Если постепенно **увеличивать порог раздражения**, то в ткани возникает явление **аккомодации**. **Аккомодация** – это **приспособление** ткани к медленно нарастающему по силе раздражителю. Постепенно происходит увеличение порога раздражения, и раздражитель всегда остается подпороговым, т. е. порог раздражения увеличивается.

Законы раздражения возбудимых тканей объясняют зависимость ответной реакции от параметров раздражителя и обеспечивают адаптацию организмов к факторам внешней и внутренней среды.

2. Электрические явления в возбудимых тканях

В развитии возбуждения выделяют 4 этапа:

- 1) предшествующее возбуждению **состояние покоя** (статическая поляризация);
- 2) **деполяризацию**;
- 3) **реполяризацию**
- 4) **гиперполяризацию**.

Статическая поляризация – наличие постоянной **разности потенциалов** между наружной и внутренней поверхностями клеточной мембраны. Эта **разность потенциалов** называется **потенциалом покоя**, или **мембранным потенциалом покоя**.

Мембранный потенциал покоя (МПП), как указано выше, это **разность потенциалов** между внутренней и наружной поверхностями мембраны клетки, когда не действует раздражитель.

Внутренняя поверхность мембраны клетки **заряжена отрицательно**, а наружная положительно. МПП записывают со знаком "минус". Величина МПП зависит от вида ткани и находится примерно на уровне **60-75 мВ**. Следовательно, в состоянии покоя клеточная мембрана **поляризована**. Уменьшение величины МПП называют **деполяризацией**, увеличение — **гиперполяризацией**, восстановление исходного значения МПП — **реполяризацией** мембраны.

В образовании потенциала принимают участие **4 вида ионов**:

- **катионы натрия** (положительный заряд),
- **катионы калия** (положительный заряд),
- **анионы хлора** (отрицательный заряд),
- **анионы органических соединений** (отрицательный заряд).

Во внеклеточной жидкости высока концентрация ионов натрия и хлора, во внутриклеточной жидкости – ионов калия и органических соедине-

ний. В состоянии относительного физиологического **покоя** клеточная мембрана **хорошо проницаема** для катионов калия, чуть **хуже** для анионов хлора, **практически непроницаема** для катионов натрия и **совершенно непроницаема** для анионов органических соединений.

В **покое** ионы калия без затрат энергии выходят в область меньшей концентрации, то есть на наружную поверхность клеточной мембраны, неся с собой **положительный заряд**. Ионы хлора проникают **внутрь** клетки, неся **отрицательный заряд**. Ионы натрия продолжают оставаться на наружной поверхности мембраны, еще больше усиливая **положительный заряд**.

Деполаризация – сдвиг МПП в сторону его **уменьшения**. Под действием **раздражения** открываются натриевые каналы, вследствие чего ионы Na^+ лавинообразно поступают **в клетку**. Переход положительно заряженных ионов в клетку **вызывает уменьшение положительного заряда** на ее наружной поверхности и **увеличение** на внутренней поверхности мембраны. В результате этого сокращается трансмембранная разность потенциалов, значение **мембранного потенциала** падает до **0**, а затем по мере дальнейшего поступления ионов Na^+ в клетку происходит **перезарядка** мембраны и наружная поверхность мембраны становится **электроотрицательной** по отношению к внутренней поверхности – так возникает **потенциал действия (ПД)**.

Во время деполаризации, когда переносимый ионами Na^+ положительный заряд достигает некоторого порогового значения, возникает ток смещения, который «запирает» канал, прекращая тем самым дальнейшее поступление ионов Na^+ в цитоплазму. Канал «закрывается» вплоть до **восстановления исходного уровня МПП**.

Реполяризация – **восстановление исходного уровня МПП**. При этом ионы Na^+ **перестают проникать** в клетку, проницаемость мембраны для ионов K^+ **увеличивается**, и они, достаточно быстро, выходят из нее. В результате заряд клеточной мембраны **приближается к исходному**.

Гиперполяризация – **увеличение уровня МПП**. Вслед за восстановлением исходного значения мембранного потенциала (реполяризация) происходит его **кратковременное увеличение**, по сравнению с уровнем покоя, обусловленное повышением проницаемости **калиевых каналов** и **каналов для ионов Cl^-** . В связи с этим поверхность мембраны приобретает **избыточный**, по сравнению с нормой, **положительный заряд**, а уровень МПП становится несколько **выше** исходного.

На этом заканчивается одиночный цикл возбуждения.

3. Свойства нервных волокон

Нервным волокнам присущи все свойства, характерные для возбудимых тканей изложенные выше.

Основная **функция** нервных волокон – **передача нервного импульса**. Существует **2 основных вида волокон**: **миелиновые** и **безмиелиновые**.

Миелиновые нервные волокна, в отличие от **безмиелиновых**, покрыты одним или несколькими слоями клеток, образуя оболочку. Эта оболочка защищает волокно от повреждения, способствует его питанию, а также намного увеличивает скорость передачи нервного импульса. Через равные промежутки миелиновая оболочка **прерывается**, оставляя небольшие участки – **перехваты Ранвье**.

При раздражении нервного волокна в его участке, непосредственно соприкасающемся с раздражителем, **возникает потенциал действия**. Изменение заряда клеточной мембраны ведет к **возникновению разности потенциалов** между возбужденным и невозбужденным участками нервного волокна и, следовательно, к **появлению электрического тока**, направленного от возбужденного участка к невозбужденному.

В **миелиновых волокнах** импульс **возникает только в перехватах Ранвье**. При возбуждении каждый следующий перехват усиливает нервный импульс. Поэтому он не только не затухает в процессе передачи, но может «перепрыгивать» через один или несколько перехватов. Это ведет к очень **быстрому движению** импульса по нервному волокну.

В **безмиелиновых** волокнах нервный импульс распространяется **волнообразно**, последовательно возбуждаются небольшие участки размером в несколько микрометров. Возбуждение распространяется гораздо **медленнее**, чем по **миелиновым** волокнам.

4. Механизм синаптической передачи возбуждения

Основным способом передачи информации между нервными клетками является **химический**, реализуемый с помощью специальных образований, получивших название **синапсы**.

Синапсы — это специализированная **форма контакта** между отростками нейронов и любыми возбудимыми образованиями (нейронами, мышечными или секреторными клетками), обеспечивающая **передачу сигнала** с помощью молекул химических веществ. В нервной системе синапсы образуются между отростками разных нейронов, а также между отростками и телами клеток.

Соответственно их называют аксо-аксональными, аксо-дендритными, аксо-соматическими, дендро-соматическими, дендро-дендритными.

Синапсы в нервной системе имеют следующие **закономерности функционирования**:

1. **односторонний** характер проведения возбуждения (от пресинаптической мембраны к постсинаптической);
2. наличие химических передатчиков — **медиаторов**;
3. свойства синапсов определяются природой медиаторов и постсинаптических рецепторов;
4. наличие хемочувствительных рецепторуправляемых каналов в постсинаптической мембране;

5. квантовый характер освобождения медиатора;
6. количество квантов медиатора пропорционально частоте приходящих к синапсу нервных импульсов.

Передача возбуждения с отростка одной нервной клетки на отросток или тело другой нервной клетки возможна **двумя способами: электрическим и химическим.**

Электрический способ передачи возбуждения осуществляется благодаря тесным контактам **передающей** и **воспринимающей** структуры. Передача возбуждения в таком случае осуществляется аналогично его проведению по нервным волокнам с помощью местных токов, возникающих **между деполяризованным участком мембраны нервного волокна и поляризованным участком мембраны нервной клетки.** Локальные токи деполяризуют мембрану нейрона до критического уровня, после чего возникает спонтанный процесс регенеративной деполяризации. Электрическая передача возбуждения осуществляется с высокой скоростью, близкой к скорости проведения возбуждения по нервным волокнам и также как нерв практически не утомляема.

Передача информации в синапсах осуществляется с помощью молекул специальных химических веществ — **медиаторов**, т.е. посредников передачи. Синтезированный медиатор накапливается в пресинаптическом окончании в синаптических пузырьках около синаптической щели. Выведение медиатора в синаптическую щель происходит не отдельными молекулами, а квантами, состоящими из примерно одинакового числа молекул (порядка нескольких тысяч).

Этот процесс происходит путем экзоцитоза. Медиатор освобождается в синаптическую щель постоянно: в отсутствии импульсов возбуждения — редкими единичными порциями, под влиянием пришедшего возбуждения — большим числом квантов. Определяющую роль в процессе освобождения медиатора играют ионы кальция, поступающие в пресинаптическое окончание через кальциевые каналы в его мембране.

Под влиянием поступающих по нервному волокну импульсов происходит деполяризация пресинаптической мембраны, активируется значительное число Са-каналов и выбрасывается большое число порций медиатора.

Выделившиеся через пресинаптическую мембрану кванты медиатора диффундируют через синаптическую щель к постсинаптической мембране, где связываются со специальными химическими клеточными рецепторами, специфическими для молекул медиатора.

Образовавшийся на постсинаптической мембране комплекс "медиатор-рецептор" активирует хемочувствительные мембранные каналы, что повышает проницаемость мембраны для ионов и меняет ее потенциал покоя. В отсутствие импульсов возбуждения эти кратковременные сдвиги проницаемости формируют очень маленькие по амплитуде пики, получившие название миниатюрные постсинаптические потенциалы, возникающие с непостоянным интервалом времени (в среднем около 1с), но все-

гда одинаковой амплитуды. Следовательно, миниатюрные потенциалы являются результатом спонтанного, случайного освобождения единичных квантов медиатора.

При поступлении к пресинаптической мембране нервного импульса, число квант освобождающегося медиатора резко возрастает, одновременно формируется множество "медиатор-рецепторных" комплексов, участвующих в генерации постсинаптического потенциала.

Передача информации через синапсы осуществляется значительно медленнее, чем по нервам, поскольку для процессов выведения медиатора, диффузии через синаптическую щель, связывания с рецепторами постсинаптической мембраны, активации ее хемочувствительных каналов требуется больше времени, чем для электротонического проведения.

В зависимости от природы медиатора и характера связывающих его рецепторов постсинаптическая мембрана может **деполяризоваться**, что характерно для **возбуждения**, или **гиперполяризоваться**, что типично для **торможения**. Соответственно, синапсы, постсинаптическая мембрана которых под влиянием медиатора деполяризуется, носят название **возбуждающих**, а синапсы, в которых медиатор вызывает гиперполяризацию постсинаптической мембраны, называются **тормозными**.

5. Свойства скелетных и гладких мышц. Механизм мышечного сокращения.

Физиологические свойства скелетных мышц:

Возбудимость. Ниже, чем возбудимость нервной ткани. Возбуждение распространяется вдоль мышечного волокна.

Проводимость. Меньше проводимости нервной ткани.

Рефрактерный период мышечной ткани более продолжителен, чем нервной ткани.

Лабильность мышечной ткани значительно ниже, чем нервной.

Сократимость – способность мышечного волокна изменять свою длину и степень напряжения в ответ на раздражение пороговой силы.

Сокращение мышц возникает в ответ на электрические импульсы, приходящие к ним от **мотонейронов** — **нервных клеток**, лежащих в передних рогах спинного мозга. Мышцы и иннервирующие их мотонейроны составляют **нервно-мышечный аппарат**.

Основным морфофункциональным элементом **нервно-мышечного аппарата** является двигательная единица (ДЕ).

ДЕ — это мотонейрон с иннервируемыми им мышечными волокнами. Аксон мотонейрона из спинного мозга проходит в составе периферических нервов до мышцы, внутри которой разветвляется на множество концевых веточек. Каждая концевая веточка заканчивается на одном мышечном волок-

не, образуя **нервно-мышечный синапс**. Импульсы, идущие по аксону мотонейрона, активируют все иннервируемые им мышечные волокна.

Сокращению мышечных волокон предшествует их **электрическое возбуждение**, вызываемое разрядом мотонейронов в области концевых пластинок. Возникающий под влиянием медиатора потенциал концевой пластинки, достигнув порогового уровня (около -30 мВ), вызывает генерацию потенциала действия, **распространяющегося в обе стороны** вдоль мышечного волокна.

Сокращение — это изменение механического состояния миофибриллярного аппарата мышечных волокон под влиянием нервных импульсов. Внешне сокращение проявляется в изменении длины мышцы или степени ее напряжения, или одновременно того и другого.

Различают **два** основных типа мышечных сокращений — **изотонический** и **изометрический**.

При **изотоническом сокращении** изменяется длина мышечного волокна без изменения тонуса. При **изометрическом сокращении** возрастает напряжение мышечного волокна без изменения его длины.

В зависимости от условий стимуляции и функционального состояния мышцы может возникнуть **одиночное, слитное (тетаническое)** сокращение или **контрактура** мышцы.

Одиночное мышечное сокращение. При раздражении мышцы одиночным импульсом тока возникает одиночное мышечное сокращение.

Амплитуда одиночного сокращения мышцы зависит от количества сократившихся в этот момент миофибрилл. Возбудимость отдельных групп волокон различна, поэтому пороговая сила тока вызывает сокращение лишь наиболее возбудимых мышечных волокон. Амплитуда такого сокращения минимальна. При увеличении силы раздражающего тока в процесс возбуждения вовлекаются и менее возбудимые группы мышечных волокон; амплитуда сокращений **суммируется** и растет до тех пор, пока в мышце не останется волокон, не охваченных процессом возбуждения. В этом случае регистрируется максимальная амплитуда сокращения, которая не увеличивается, несмотря на дальнейшее нарастание силы раздражающего тока.

Тетаническое сокращение. В естественных условиях к мышечным волокнам поступают не одиночные, а ряд нервных импульсов, на которые мышца отвечает длительным, тетаническим сокращением, или **тетанусом**. К тетаническому сокращению способны только скелетные мышцы. Гладкие мышцы и поперечнополосатая мышца сердца не способны к тетаническому сокращению из-за продолжительного рефрактерного периода.

Тетанус возникает вследствие суммации одиночных мышечных сокращений. Чтобы возник тетанус, необходимо действие повторных раздражений (или нервных импульсов) на мышцу еще до того, как закончится ее одиночное сокращение.

Если раздражающие импульсы сближены и каждый из них приходится на тот момент, когда мышца только начала расслабляться, но не успела еще

полностью расслабиться, то возникает **зубчатый** тип сокращения (**зубчатый тетанус**).

Если раздражающие импульсы сближены настолько, что каждый последующий приходится на время, когда мышца еще не успела перейти к расслаблению от предыдущего раздражения, то есть происходит на высоте ее сокращения, то возникает длительное **непрерывное сокращение**, получившее название **гладкого тетануса**.

Гладкий тетанус – нормальное рабочее состояние скелетных мышц обуславливается поступлением из ЦНС нервных импульсов с частотой 40-50 в 1с.

Зубчатый тетанус возникает при частоте нервных импульсов до 30 в 1с. Если мышца получает 10-20 нервных импульсов в 1с, то она находится в состоянии **мышечного тонуса**, т.е. умеренной степени напряжения.

Утомление мышц. При длительном ритмическом раздражении в мышце развивается утомление. Признаками его являются снижение амплитуды сокращений, увеличение их латентных периодов, удлинение фазы расслабления и, наконец, отсутствие сокращений при продолжающемся раздражении.

Еще одна разновидность длительного сокращения мышц - контрактура. Она продолжается и при снятии раздражителя. Контрактура мышцы наступает при нарушении обмена веществ или изменении свойств сократительных белков мышечной ткани.

Физиологические особенности гладких мышц.

Гладкие мышцы образуют стенки (мышечный слой) внутренних органов и кровеносных сосудов. В миофибриллах гладких мышц нет поперечной исчерченности. Волокна гладких мышц относительно короче.

Гладкие мышцы менее возбудимы, чем поперечнополосатые. Возбуждение по ним распространяется с небольшой скоростью. Возбуждение в гладких мышцах может передаваться с одного волокна на другое, в отличие от нервных волокон и волокон поперечнополосатых мышц.

Сокращение гладкой мускулатуры происходит более медленно и длительно.

Рефрактерный период в гладких мышцах более продолжителен, чем в скелетных.

Важным свойством гладкой мышцы является ее большая **пластичность**, т.е. способность сохранять приданную растяжением длину без изменения напряжения. Данное свойство имеет существенное значение, так как некоторые органы брюшной полости (мочевой пузырь, желчный пузырь) иногда значительно растягиваются.

Характерной особенностью гладких мышц является их **способность к автоматической деятельности**, которая обеспечивается нервными элементами.