

МИНОБРНАУКИ РОССИИ
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«Саратовский национальный исследовательский государственный
университет имени Н.Г. Чернышевского»

Институт физической культуры и спорта

С.С. ПАВЛЕНКОВИЧ

**КРАТКИЙ КУРС
ЛЕКЦИЙ
ПО ФИЗИОЛОГИИ
ВОЗБУДИМЫХ ТКАНЕЙ**



УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

Саратов 2019

УДК 612.014

Автор:

Павленкович С.С., кандидат биологических наук

Краткий курс лекций по физиологии возбудимых тканей: учебное пособие для студентов Института физической культуры и спорта / Авт.-сост. С.С. Павленкович. – Саратов: Изд-во Саратовского государственного университета, 2019. – 50 с.

Учебное пособие составлено в соответствии с учебной программой. Рассмотрено общее представление о возбудимых тканях, физиологические свойства нервов, нервных волокон и мышц, а также физиологические особенности синапсов.

Пособие включает краткий теоретический материал по каждой теме.

Учебное пособие рекомендовано студентам Института физической культуры и спорта очной и заочной форм обучения направления «Педагогическое образование» профиль «Физическая культура», направления «Физическая культура», профиль «Физкультурно-оздоровительные технологии»

Рекомендовано к размещению научно-методической комиссией Института физической культуры и спорта СГУ имени Н.Г. Чернышевского

УДК 612.014

© С.С. Павленкович

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ТЕМА 1 ОБЩЕЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЕ О ВОЗБУДИМЫХ ТКАНЯХ	5
1.1 Понятие о возбудимых тканях	5
1.2 Состояние покоя и состояние активности возбудимых тканей. Основные формы активного состояния возбудимых тканей	9
1.3 Раздражители и их классификация	11
1.4 Законы раздражения возбудимых тканей	14
1.5 Биоэлектрические явления в возбудимых тканях	18
ТЕМА 2 ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА НЕРВОВ И НЕРВНЫХ ВОЛОКОН	25
2.1 ВИДЫ И ТИПЫ НЕРВНЫХ ВОЛОКОН	25
2.2 ЗАКОНЫ ПРОВЕДЕНИЯ ВОЗБУЖДЕНИЯ ПО НЕРВНЫМ ВОЛОКНАМ	30
ТЕМА 3 ФИЗИОЛОГИЯ МЫШЦ	32
3.1 КЛАССИФИКАЦИЯ И ФУНКЦИИ МЫШЦ	32
3.2 ВИДЫ МЫШЕЧНЫХ СОКРАЩЕНИЙ	35
3.3 ПОНЯТИЕ О НЕЙРО-МОТОРНЫХ ЕДИНИЦАХ	38
3.4 МЕХАНИЗМ МЫШЕЧНОГО СОКРАЩЕНИЯ	41
ТЕМА 4 ФИЗИОЛОГИЯ СИНАПСОВ	43
4.1 Строение синапса	43
4.2 Физиологические свойства синапсов	44
4.3 Классификация синапсов	45
4.4 Механизмы передачи возбуждения в синапсах на примере мионеврального синапса	47
РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА	49

ВВЕДЕНИЕ

Физиология – наука, изучающая функционирование живых организмов, их отдельных систем, органов, тканей и клеток, а также их взаимодействие с окружающей средой.

Физиологическая функция – специфическое проявление жизнедеятельности организма или его частей и имеющее приспособительное значение.

Физиологическая система – термин, описывающий условную живую биологическую систему на любом уровне организации живой материи, начиная с клеточного уровня и включая его.

Раздел «Физиология возбудимых тканей» изучается первым в курсе нормальной физиологии.

Возбудимые ткани играют важную роль в жизнедеятельности организма, входя в состав всех жизненно важных органов и систем. Поэтому получение глубоких знаний по данному разделу необходимо будущему педагогу физической культуры и спорта, а также тренеру для дальнейшего эффективного изучения физиологии нервной, сердечно-сосудистой, пищеварительной и других систем организма человека.

ТЕМА 1

ОБЩЕЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЕ О ВОЗБУДИМЫХ ТКАНЯХ

1.1 ПОНЯТИЕ О ВОЗБУДИМЫХ ТКАНЯХ

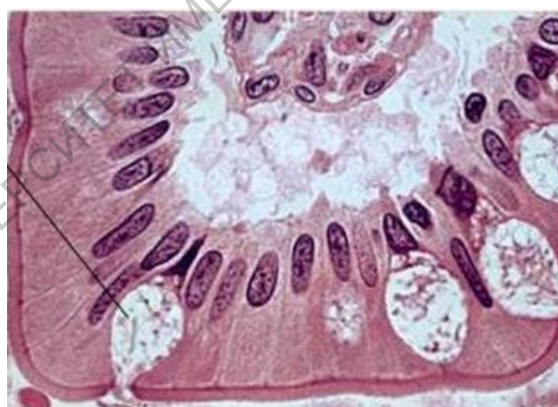
Основным свойством любой ткани является раздражимость, то есть способность ткани изменять свои физиологические свойства и проявлять функциональные отправления в ответ на действие раздражителей.

Ткани, отвечающие возникновению процесса возбуждения, являются **возбудимыми**. К ним относятся нервная, мышечная, соединительная, железистая ткани (рис. 1).

Нервная ткань



Железистая ткань



Мышечная ткань

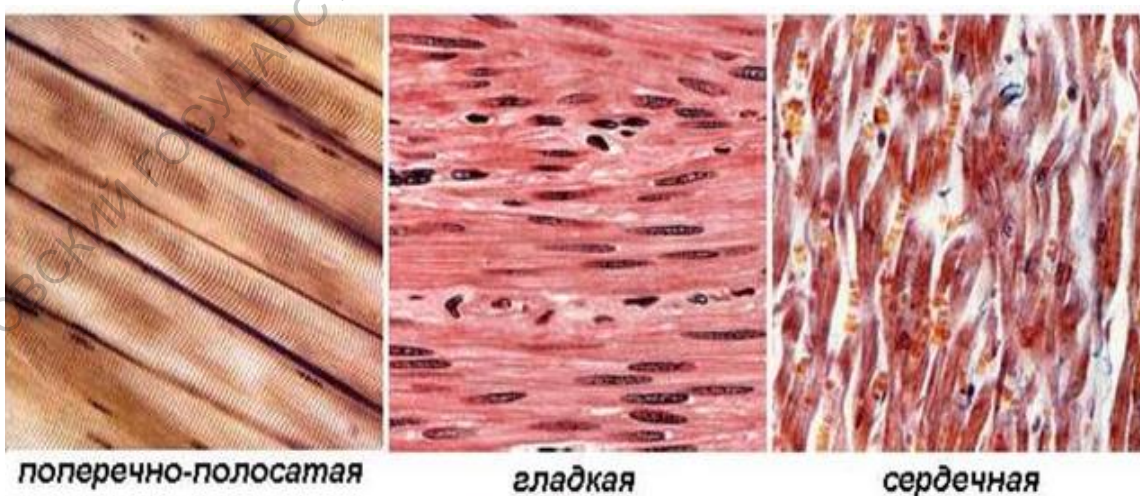


Рисунок 1 – Возбудимые ткани

Все клетки и ткани живого организма под действием раздражителей переходят из состояния относительного физиологического покоя в состояние активности (возбуждения). Наибольшая степень активности наблюдается в нервной и мышечной ткани.

Степень возбудимости определяется уровнем обменных процессов.

Мерой возбудимости является порог раздражения.

Порог раздражения – это та минимальная сила раздражителя, которая впервые вызывает видимые ответные реакции.

Так как порог раздражения характеризует и возбудимость, он может быть назван и порогом возбудимости. Раздражение меньшей интенсивности, не вызывающее ответные реакции, называют подпороговым.

Для возбудимых тканей характерны общие **физиологические свойства** (табл. 1).

Таблица 1

Общие физиологические свойства возбудимых тканей и их характеристика

№	Свойство	Характеристика
1	Возбудимость	способность живой ткани отвечать на действие достаточно сильного, быстрого и длительно действующего раздражителя изменением физиологических свойств и возникновением процесса возбуждения.
2	Проводимость	способность ткани передавать возникшее возбуждение за счет электрического сигнала от места раздражения по длине возбудимой ткани.
3	Рефрактерность	временное снижение возбудимости

		одновременно с возникшим в ткани возбуждением. Рефрактерность бывает абсолютной (нет ответа ни на какой 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 (1 с) в точном соответствии с ритмом наносимых раздражений. Лабильность нерва лягушки составляет 500 имп/с, мышцы – 250 имп/с

Классическим объектом исследования является нервно-мышечный препарат лягушки (рис. 2, 3), на котором великие физиологи – Н. Маттеучи, Л. Гальвани, И.М. Сеченов, Н.И. Введенский и другие исследовали основные закономерности функционирования живого организма.

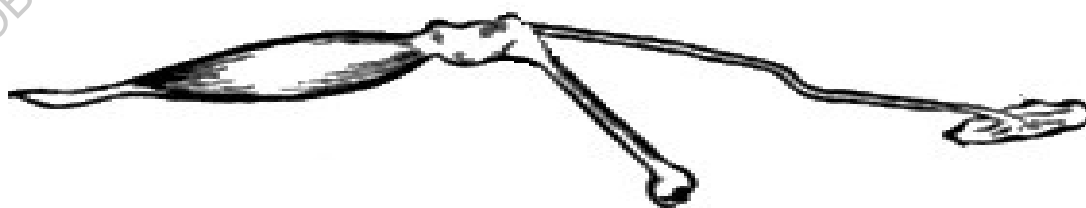
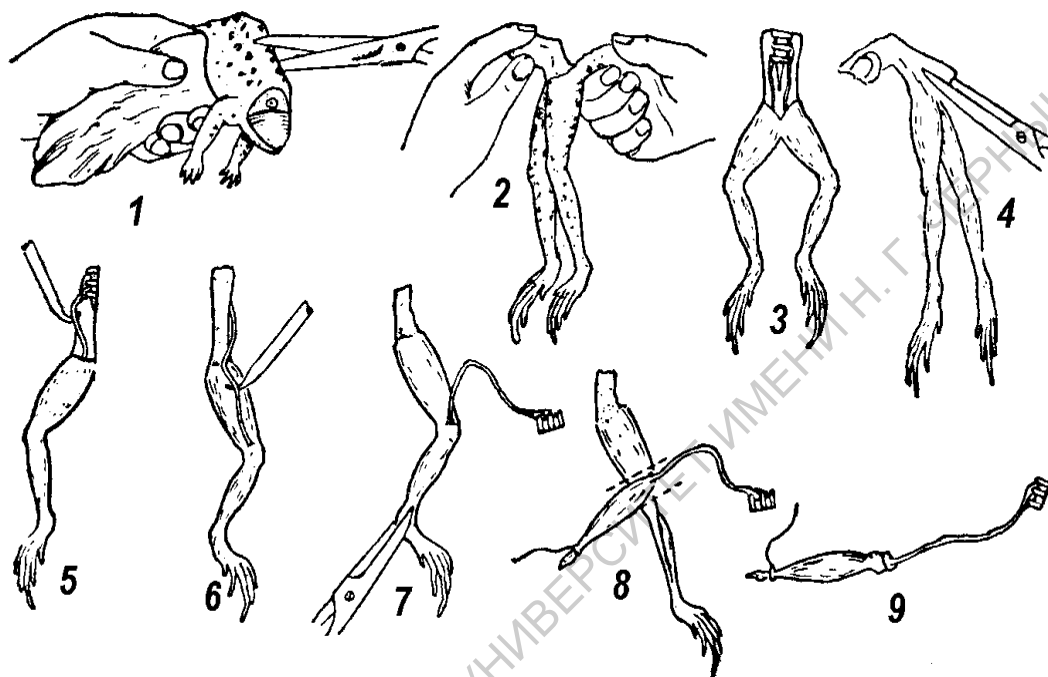


Рисунок 2 – Нервно-мышечный препарат лягушки

В процессе приготовления препарата его необходимо постоянно смачивать изотоническим раствором хлорида натрия, чтобы избежать подсыхания тканей.



1– обездвиживание лягушки и перерезка позвоночного столба; 2 – снятие кожи с задних конечностей; 3 – разделение лапок по срединной линии; 4 – удаление копчика; 5 и 6 – препарирование седалищного нерва; 7 и 8 – отделение икроножной мышцы с пяточным сухожилием и перерезка бедра и голени; 9 – нервно-мышечный препарат.

**Рисунок 3 – Этапы приготовления
нервно-мышечного препарата лягушки**

Перед началом работы с нервно-мышечным препаратом необходимо проверить его функциональную полноценность. При раздражении седалищного нерва гальваническим пинцетом возникшее в нем возбуждение передается через мионевральный синапс к мышце, и она сокращается.

1.2 СОСТОЯНИЕ ПОКОЯ И СОСТОЯНИЕ АКТИВНОСТИ ВОЗБУДИМЫХ ТКАНЕЙ. ОСНОВНЫЕ ФОРМЫ АКТИВНОГО СОСТОЯНИЯ ВОЗБУДИМЫХ ТКАНЕЙ

Любая ткань может находиться в состоянии покоя или в состоянии активности.

Состояние покоя в возбудимых тканях наблюдается, когда:

- на ткань не действует раздражитель из внешней или внутренней среды.
- наблюдается относительно постоянный уровень метаболизма,
- нет видимого функционального отправления ткани.

Состояние активности наблюдается в том случае, когда:

- на ткань действует раздражитель,
- при этом изменяется уровень метаболизма,
- наблюдается функциональное отправление ткани.

Основные формы активного состояния возбудимой ткани – **возбуждение и торможение.**

Возбуждение – это активный физиологический процесс, который возникает в ткани под действием раздражителя, при этом изменяются физиологические свойства ткани, и наблюдается функциональное отправление ткани.

Признаки возбуждения:

- 1) **специфические** признаки, характерны для определенного вида тканей (для мышцы – сокращение, для нервной ткани – распространение нервного импульса; для железистой – выделение секрета);
- 2) **неспецифические** признаки, характерны для всех видов тканей (изменяются проницаемость клеточных мембран, соотношение ионных потоков, заряд клеточной мембраны, возникает потенциал действия,

изменяющий уровень метаболизма, повышается потребление кислорода и увеличивается выделение углекислого газа).

По характеру электрического ответа существует две **формы возбуждения**:

1) **местное** или не распространяющееся возбуждение (локальный ответ).

Оно характеризуется тем, что:

- а) отсутствует скрытый период возбуждения;
- б) возникает при действии любого раздражителя, то есть отсутствует порог раздражения, имеет градуальный характер;
- в) отсутствует рефрактерность, то есть в процессе возникновения возбуждения возбудимость ткани возрастает;
- г) затухает в пространстве и распространяется на короткие расстояния, то есть характерен декремент;

2) **импульсное** или распространяющееся возбуждение.

Для него характерны:

- а) наличие скрытого периода возбуждения;
- б) наличие порога раздражения;
- в) отсутствие градуального характера (возникает скачкообразно);
- г) распространение без декремента;
- д) рефрактерность (возбудимость ткани уменьшается).

Торможение – активный физиологический процесс, возникает при действии раздражителей на ткань, проявляется в подавлении другого возбуждения. Следовательно, функционального отправления ткани нет.

Торможение может развиваться только в форме локального ответа.

Выделяют два типа торможения:

1) **первичное торможение**, для возникновения которого необходимо наличие специальных тормозных нейронов. Торможение возникает первично без предшествующего возбуждения;

2) **вторичное торможение**, которое не требует специальных тормозных структур. Оно возникает в результате изменения функциональной активности обычных возбудимых структур.

Процессы возбуждения и торможения тесно связаны между собой, протекают одновременно и являются различными проявлениями единого процесса. Очаги возбуждения и торможения подвижны, охватывают большие или меньшие области нейронных популяций и могут быть более или менее выражены. Возбуждение непременно сменяется торможением, и наоборот, то есть между торможением и возбуждением существуют индукционные отношения.

1.3 РАЗДРАЖИТЕЛИ И ИХ КЛАССИФИКАЦИЯ

На живой организм постоянно действуют различные раздражители (свет, звук, различные запахи и другие).

Воздействие раздражителя на организм называется **раздражением**. Организм воспринимает раздражение благодаря особой способности – раздражимости.

Раздражимость – это способность клеток, тканей усиливать или уменьшать активность в ответ на воздействие раздражителей.

Переход клеток из состояния физиологического покоя в состояние активности осуществляется под влиянием раздражителей.

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

Различают две группы раздражителей (табл. 2).

Классифицируются раздражители по различным признакам (табл. 3).

Кроме того, различают **внешние и внутренние** раздражители.

Внешние раздражители – разнообразные изменения окружающего мира – световые и звуковые волны, химические и механические воздействия на клетки.

Внутренние раздражители – изменения состава и физико-химических свойств жидких сред организма, а также степени наполнения полых органов.

Таблица 2

Группы раздражителей

№	Раздражители	Характеристика
1	Естественные	нервные импульсы, возникающие в нервных клетках и различных рецепторах.
2	Искусственные	физические, химические и физико-химические.

Таблица 3

Классификация раздражителей

№	Признак	Раздражитель	Характеристика
1	Биологический	адекватный	при минимальных энергетических затратах вызывают возбуждение ткани в естественных условиях существования организма. К их действию орган специально приспособлен (световые лучи).
		неадекватный	вызывают в тканях возбуждение при достаточной силе и

			продолжительном воздействии. К их воздействию клетка или ткань не приспособлена (звуковые волны).
2	Сила	подпороговый	раздражитель, не вызывающий видимой ответной реакции.
		пороговый	минимальный по силе раздражитель, который впервые вызывает видимую ответную реакцию.
		надпороговый	раздражитель вызывающий большую ответную реакцию, чем пороговый.
		сверхпороговый	раздражитель, вызывающий максимальное сокращение мышцы.
3	Энергетическая природа	физические	механические – удар, укол; температурные – тепло, холод; электрический ток – переменный или постоянный.
		химические	химические соединения, образующиеся в организме, гормоны, продукты метаболизма или поступающие извне

			кислоты, основания, эфиры, яды.
		физико-химические	изменение осмотического давления, рН электролитного и/или коллоидного состояния цитоплазмы

Наиболее часто при изучении свойств различных клеток и тканей в качестве раздражителя используют электрический ток, который называют универсальным раздражителем.

Это обусловлено рядом причин:

- 1) электрический ток (до определенной силы) не оказывает на живую ткань необратимого влияния;
- 2) электрический ток как раздражитель может быть точно градуирован по силе, длительности и градиенту своего воздействия на живую ткань;
- 3) электрический ток близок к естественным механизмам возникновения и распространения возбуждения в живых тканях.

1.4 ЗАКОНЫ РАЗДРАЖЕНИЯ ВОЗБУДИМЫХ ТКАНЕЙ

Законы 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.

Закон силы раздражения устанавливает зависимость ответной реакции от силы раздражителя. «Закон» силы раздражения – при действии раздражителей, начиная с порогового, величина сокращения постепенно возрастает, но до известного предела (рис. 4).

Эта зависимость неодинакова для отдельных клеток и для целой ткани. Для одиночных клеток зависимость называется «все 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 – все).

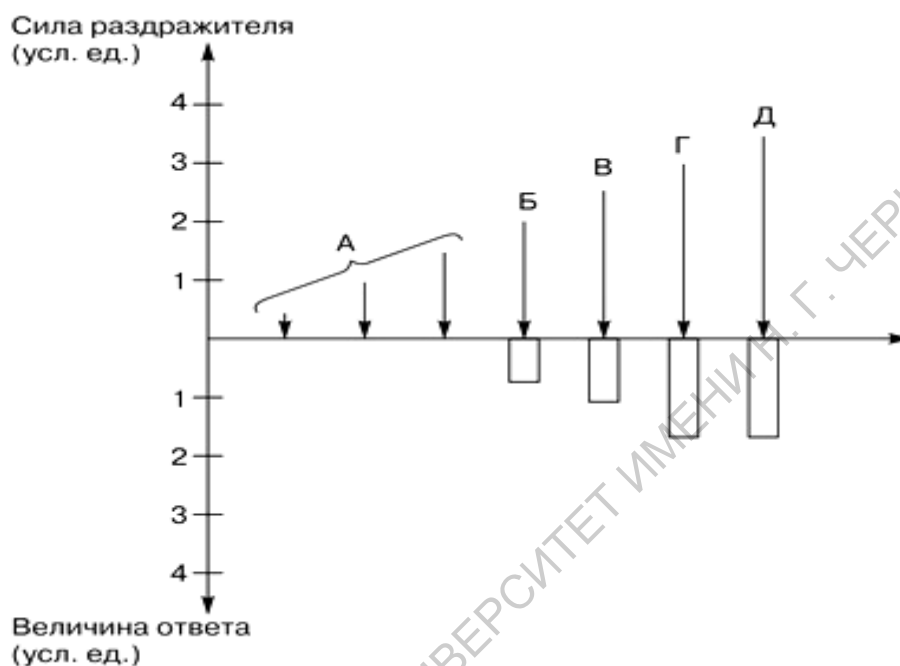
Для совокупности клеток (для ткани) эта зависимость иная, ответная реакция ткани прямо пропорциональна до определенного предела силе наносимого раздражения. Увеличение ответной реакции связано с тем, что увеличивается количество структур, вовлекающихся в ответную реакцию.

Все раздражители, дающие максимальный ответ, называют **оптимальными**. Раздражители, большие по величине, чем оптимальные, но вызывающие меньший ответ, чем при оптимальном раздражении, называют **пессимальными** (рис. 5).

Закон длительности раздражения: раздражающее действие постоянного тока зависит не только от его величины, но и от времени, в течение которого он действует. Чем больше ток, тем меньше времени он должен действовать для возникновения возбуждения.

Зависимость между силой постоянного электрического тока и длительностью его воздействия для появления ответной реакции имеет гиперболический характер. Поэтому воздействие тока ниже минимальной величины не вызовет возбуждение в ткани, как бы длительно он ни действовал. Кроме того, чем короче импульс тока, тем меньше его

раздражающая способность. Причиной этой зависимости является неспособность раздражителя осуществить определенный сдвиг мембранного потенциала вследствие кратковременности действия или недостаточной силы раздражителя.



**А – подпороговые раздражители; Б – пороговый раздражитель;
В – субмаксимальный раздражитель; Г – максимальный
раздражитель; Д – супермаксимальный раздражитель.**

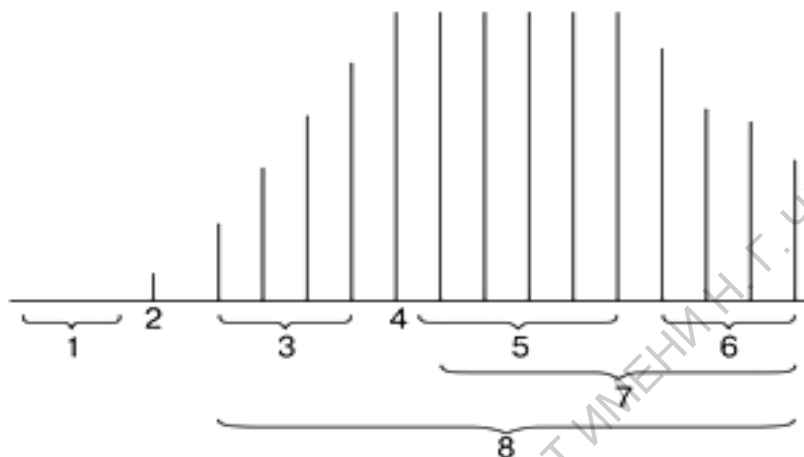
Рисунок 4 – Зависимость величины ответной реакции возбудимой ткани от силы раздражителя

Минимальная величина тока, способная вызвать возбуждение, называется **реобазой**. Если возбудимость ткани высока, то пороговая сила раздражителя может быть низкой.

Важным условием для возникновения возбуждения при действии раздражителя является его длительность. Поэтому для оценки свойств возбудимой ткани вводится понятие «**пороговое время**». Пороговое время

– минимальное время, в течение которого раздражитель пороговой силы должен действовать на ткань, чтобы вызвать ее возбуждение.

Пороговое время называют также полезным временем. В связи с тем, что определить это время достаточно сложно, было введено понятие хронаксии.



1 – подпороговый; 2 – пороговый; 3 – субмаксимальный;
4 – максимальный; 5 – оптимальный;
6 – пессимальный; 7 – супермаксимальный; 8 – надпороговый.
Рисунок 5 – Ответная реакция мышцы при действии раздражителей

Хронаксия – минимальное время, в течение которого должен действовать ток в две реобазы, чтобы вызвать возбуждение. Хронаксия измеряется в миллисекундах. Чем меньше полезное время и хронаксия, тем выше возбудимость ткани.

Закон градиента раздражения: действие раздражителя зависит не только от абсолютной величины его силы, но и от скорости ее нарастания до порогового значения. Например, действие очень медленно нарастающего раздражения не вызывает возбуждения, так как раздражаемая ткань адаптируется к его влиянию. Этот факт объясняется тем, что при действии медленно возрастающего раздражителя в мембране возбудимой ткани увеличивается уровень деполяризации.

При снижении скорости нарастания силы раздражителя до некоторого минимального значения ответная реакция не возникает при любой силе раздражителя. Это явление получило название аккомодации. Причиной аккомодации является инактивация Na^+ -каналов, возникающая при медленной деполяризации клеточной мембраны, которая длится в течение 1 с и более.

Способность к аккомодации у различных структур неодинакова. Она высокая у нервных волокон и низкая у сердечной мышцы, гладких мышц кишечника и желудка.

1.5 БИОЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ В ВОЗБУДИМЫХ ТКАНЯХ

Первые научные данные о существовании биоэлектричества («животное электричество») были получены в 3-й четверти 18 века при изучении природы «удара», наносимого некоторыми рыбами с электрическими органами при защите или нападении. Было обнаружено, что некоторые рыбы (электрический скат, электрический угорь) при охоте используют электрические разряды, оглушая и обездвиживая свою добычу.

В 1792 году итальянские ученые Л. Гальвани и А. Вольты первые дали научное объяснение явления «животного электричества». Своими, ставшими уже классическими, опытами они достоверно установили факт существования в живом теле электрических явлений. Позже биоэлектричество было обнаружено и в растительных тканях.

Итальянский врач и физиолог Гальвани, развесив для просушки лягушачьи лапки на балконе заметил, что когда раскачиваемая ветром лапка соприкасается с металлической решеткой балкона, то возникает ее сокращение. Он считал, что причиной сокращения мышцы в данном

случае является электричество, причем, источник этого электричества ученый видел именно в нервно-мышечном препарате лягушки.

Однако ему возразил его знаменитый соотечественник – физик А. Вольт, который считал, что в «балконном» опыте мышца является лишь чувствительным «электрометром» электричества, порождаемого контактной разностью потенциалов разных металлов, используемых в опытах Гальвани. Позднее, защищая свою точку зрения от возражений оппонентов, Гальвани воспроизводит различные модификации опытов, в которых сокращение мышцы вызывалось путем набрасывания нерва с помощью стеклянной палочки на поврежденный и неповрежденный участок мышцы.

Позднее открытия Гальвани были подтверждены в работах Маттеучи. Однако он обнаружил явление вторичного или индуцированного сокращения: при помещении нерва одного нервно-мышечного препарата на мышцу другого препарата и раздражителя нерва этого препарата, Маттеучи наблюдал сокращение мышцы обоих препаратов. На основании этого явления он выдвинул предположение об изменении электрических зарядов нервной ткани при ее возбуждении.

Биоэлектрические явления обуславливают возникновение возбуждения и его проведение по нервным волокнам, являются причиной процессов сокращения мышечных волокон скелетных, гладких и сердечных мышц, выделительной функции железистых клеток. Биоэлектрические явления лежат в основе процессов всасывания в желудочно-кишечном тракте, в основе восприятия вкуса, запаха, в основе деятельности всех анализаторов. Нет физиологического процесса в живом организме, который в той или иной форме не был бы связан с биоэлектрическими явлениями.

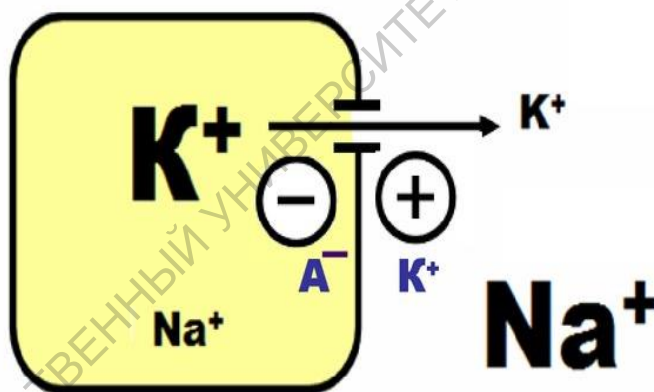
Современные представления о природе биоэлектрических явлений в тканях базируются на результатах работ А. Ходжкина, Э. Хаксли, Б. Катца,

которые в 40-50 годах 20 века модифицировали и экспериментально обосновали мембранно-ионную теорию Ю. Бернштейна.

В настоящее время их взгляды о природе биоэлектрических явлений пользуются всеобщим признанием. Согласно их представлениям, наличие электрических потенциалов в живых клетках обусловлено различной концентрацией ионов Na^+ , K^+ , Ca^{2+} и Cl^- внутри и вне клетки, а также различной проницаемостью для них клеточной мембраны.

Различают 2 вида биоэлектрических явлений: мембранный потенциал покоя и потенциал действия.

Мембранный потенциал (или потенциал покоя) – это разность потенциалов между наружной и внутренней поверхностью мембраны в состоянии относительного физиологического покоя (рис. 6).



Диффузия ионов K^+ через нерегулируемые ионные каналы создает разность потенциалов: K^+ заряжает наружную поверхность мембраны положительно, а внутриклеточные анионы внутренней поверхности – отрицательно

Рисунок 6 – Мембранный потенциал покоя

Потенциал покоя возникает в результате двух причин:

1) **неодинакового распределения ионов по обе стороны мембраны. Внутри клетки находится больше всего ионов K^+ , снаружи его**

мало. Ионов Na и ионов Cl больше снаружи, чем внутри. Такое распределение ионов называется ионной асимметрией;

2) избирательной проницаемости мембраны для ионов. В состоянии покоя мембрана неодинаково проницаема для различных ионов. Клеточная мембрана проницаема для ионов K, малопроницаема для ионов Na и непроницаема для органических веществ.

За счет этих двух факторов создаются условия для движения ионов. Это движение осуществляется без затрат энергии путем пассивного транспорта – диффузией в результате разности концентрации ионов.

Ионы K выходят из клетки и увеличивают положительный заряд на наружной поверхности мембраны, ионы Cl пассивно переходят внутрь клетки, что приводит к увеличению положительного заряда на наружной поверхности клетки.

Ионы Na накапливаются на наружной поверхности мембраны и увеличивают ее положительный заряд.

Органические соединения остаются внутри клетки. В результате такого движения наружная поверхность мембраны заряжается положительно, а внутренняя – отрицательно. Внутренняя поверхность мембраны может не быть абсолютно отрицательно заряженной, но она всегда заряжена отрицательно по отношению к внешней. Такое состояние клеточной мембраны называется состоянием поляризации. Движение ионов продолжается до тех пор, пока не уравнивается разность потенциалов на мембране, т. е. не наступит электрохимическое равновесие.

Момент равновесия зависит от двух сил:

- 1) силы диффузии;
- 2) силы электростатического взаимодействия.

Значение электрохимического равновесия:

- 1) поддержание ионной асимметрии;

2) поддержание величины мембранного потенциала на постоянном уровне.

В возникновении мембранного потенциала участвуют сила диффузии (разность концентрации ионов) и сила электростатического взаимодействия, поэтому мембранный потенциал называется концентрационно-электрохимическим.

Для поддержания ионной асимметрии электрохимического равновесия недостаточно. В клетке имеется другой механизм — натрий-калиевый насос.

Натрий-калиевый насос — механизм обеспечения активного транспорта ионов. В клеточной мембране имеется система переносчиков, каждый из которых связывает три иона Na, которые находятся внутри клетки, и выводит их наружу. С наружной стороны переносчик связывается с двумя ионами K, находящимися вне клетки, и переносит их в цитоплазму. Энергия берется при расщеплении АТФ.

Работа натрий-калиевого насоса обеспечивает:

1) высокую концентрацию ионов K внутри клетки, т. е. постоянную величину потенциала покоя;

2) низкую концентрацию ионов Na внутри клетки, т. е. сохраняет нормальную осмолярность и объем клетки, создает базу для генерации потенциала действия;

3) стабильный концентрационный градиент ионов Na, способствуя транспорту аминокислот и сахаров.

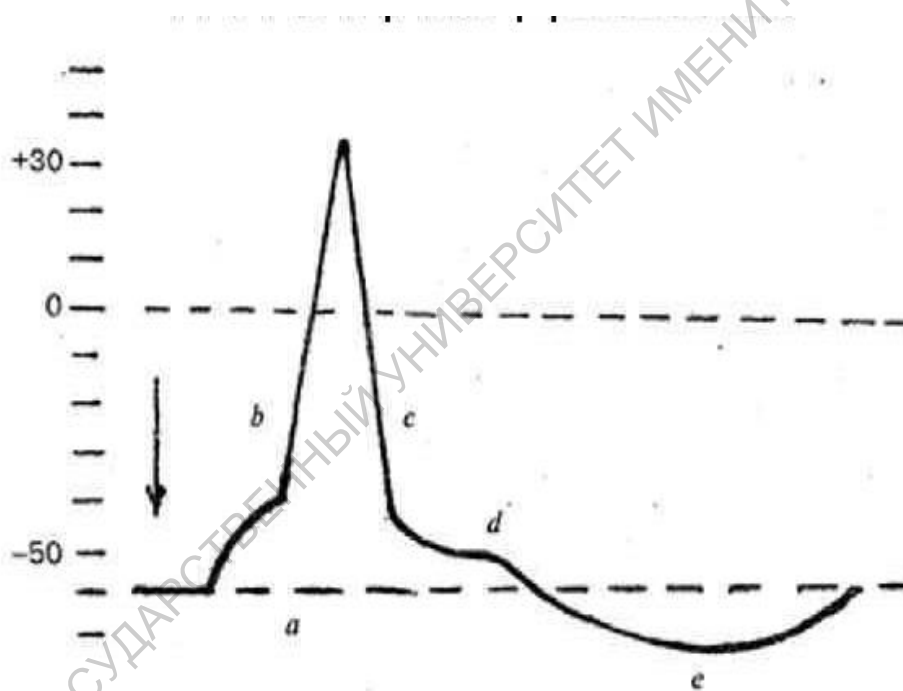
Потенциал действия — это сдвиг мембранного потенциала, возникающий в ткани при действии порогового и сверхпорогового раздражителя, что сопровождается перезарядкой клеточной мембраны.

При действии порогового или сверхпорогового раздражителя изменяется проницаемость клеточной мембраны для ионов в различной степени. Для ионов Na она повышается в 400–500 раз, и градиент

нарастает быстро, для ионов К – в 10-15 раз, и градиент развивается медленно. В результате движение ионов Na происходит внутрь клетки, ионы К двигаются из клетки, что приводит к перезарядке клеточной мембраны. Наружная поверхность мембраны несет отрицательный заряд, внутренняя – положительный.

Компоненты потенциала действия (рис. 7):

- 1) локальный ответ;
- 2) высоковольтный пиковый потенциал (спайк);
- 3) следовые колебания: отрицательный следовой потенциал; положительный следовой потенциал.



а – локальный ответ;

пик потенциала: b – фаза деполяризации;

с– фаза реполяризации;

следовые колебания: d – отрицательный следовой потенциал; e –

положительный следовой потенциал.

Рисунок 7 – Компоненты потенциала действия

Локальный ответ. Пока раздражитель не достиг на начальном этапе 50–75 % от величины порога, проницаемость клеточной мембраны остается неизменной, и электрический сдвиг мембранного потенциала объясняется раздражающим агентом. Достигнув уровня 50–75 %, открываются активационные ворота (m-ворота) Na-каналов, и возникает локальный ответ.

Ионы Na путем простой диффузии поступают в клетку без затрат энергии. Достигнув пороговой силы, мембранный потенциал снижается до критического уровня деполяризации (примерно 50 мВ). Критический уровень деполяризации – это то количество милливольт, на которое должен снизиться мембранный потенциал, чтобы возник лавинообразный ход ионов Na в клетку. Если сила раздражения недостаточна, то локального ответа не происходит.

Высоковольтный пиковый потенциал (спайк). Пик потенциала действия является постоянным компонентом потенциала действия.

Он состоит из двух фаз (рис. 7):

- 1) восходящей части – фазы деполяризации;
- 2) нисходящей части – фазы реполяризации.

Лавинообразное поступление ионов Na в клетку приводит к изменению потенциала на клеточной мембране. Чем больше ионов Na войдет в клетку, тем в большей степени деполяризуется мембрана, тем больше откроется активационных ворот. Постепенно заряд с мембраны снимается, а потом возникает с противоположным знаком. Возникновение заряда с противоположным знаком называется инверсией потенциала мембраны. Движение ионов Na внутрь клетки продолжается до момента электрохимического равновесия по иону Na.

Амплитуда потенциала действия не зависит от силы раздражителя, она зависит от концентрации ионов Na и от степени проницаемости мембраны к ионам Na.

Нисходящая фаза (фаза реполяризации) возвращает заряд мембраны к исходному знаку. При достижении электрохимического равновесия по ионам Na происходит инактивация активационных ворот, снижается проницаемость к ионам Na и возрастает проницаемость к ионам K, натрий-калиевый насос вступает в действие и восстанавливает заряд клеточной мембраны. Полного восстановления мембранного потенциала не происходит.

Следовые потенциалы. В процессе восстановительных реакций на клеточной мембране регистрируются следовые потенциалы – положительный и отрицательный.

Следовые потенциалы являются непостоянными компонентами потенциала действия.

Отрицательный следовой потенциал – следовая деполяризация в результате повышенной проницаемости мембраны к ионам Na, что тормозит процесс реполяризации.

Положительный следовой потенциал возникает при гиперполяризации клеточной мембраны в процессе восстановления клеточного заряда за счет выхода ионов калия и работы натрий-калиевого насоса (повышенной проницаемости мембраны к ионам).

ТЕМА 2

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА НЕРВОВ И НЕРВНЫХ ВОЛОКОН

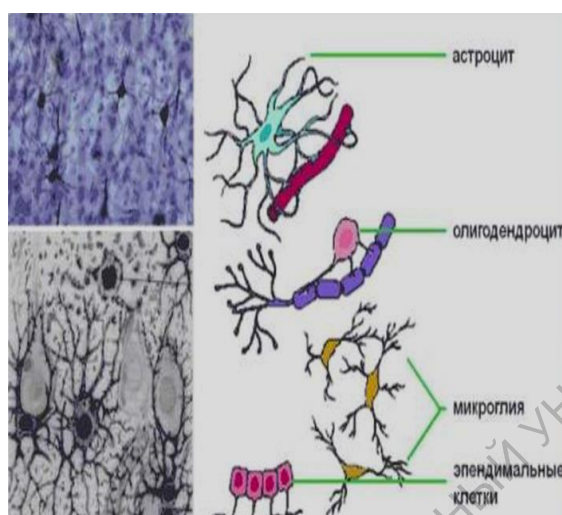
2.1 ВИДЫ И ТИПЫ НЕРВНЫХ ВОЛОКОН

К физиологическим свойствам нервной ткани относят возбудимость, проводимость, рефрактерность, лабильность.

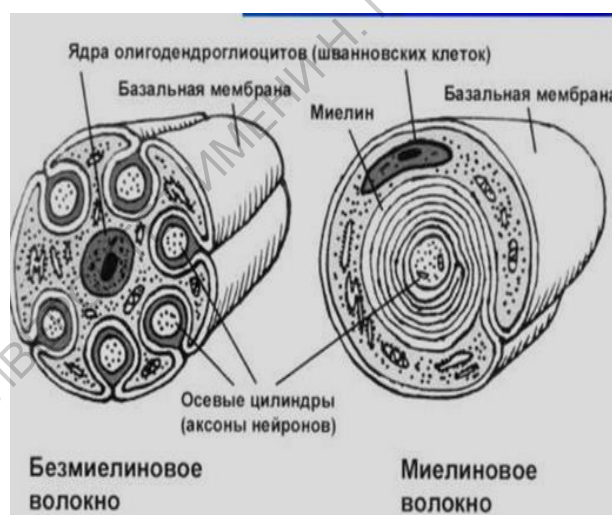
Нервная ткань имеет самый короткий рефрактерный период. Значение рефрактерности – предохранять ткань от перевозбуждения, осуществляет ответную реакцию на биологически значимый раздражитель;

Нервные волокна не являются самостоятельными структурными элементами нервной ткани, они представляют собой комплексное образование, включающее следующие элементы (рис. 8):

- отростки нервных клеток – осевые цилиндры;
- глиальные клетки;
- соединительнотканную (базальную) пластинку.



Глиальные клетки



Осевые цилиндры и базальная мембрана

Рисунок 8 – Элементы нервного волокна

Главная функция нервных волокон – проведение нервных импульсов. Отростки нервных клеток проводят сами нервные импульсы, а глиальные клетки способствуют этому проведению.

По особенностям строения и функциям нервные волокна подразделяются на два вида: безмиелиновые и миелиновые (рис. 9).

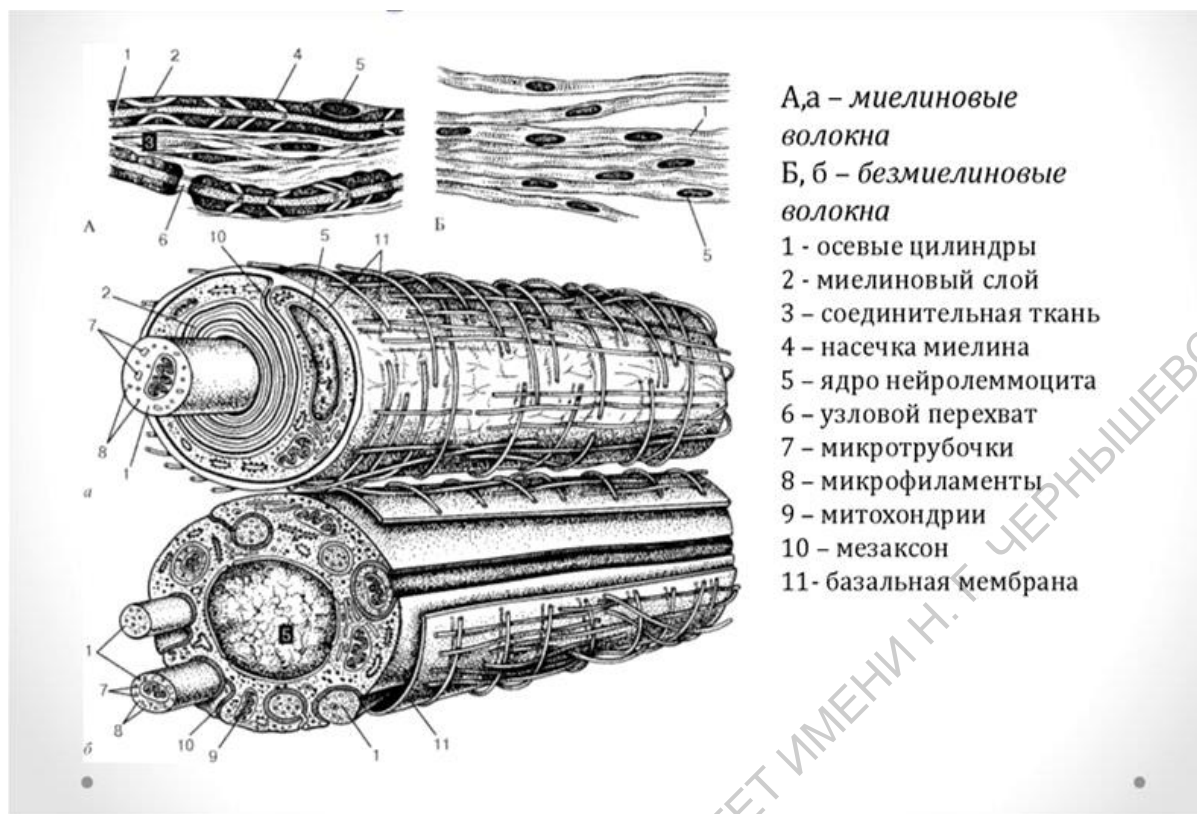


Рисунок 9 – Виды нервных волокон

Безмиелиновые нервные волокна не имеют миелиновой оболочки. Их диаметр 5–7 мкм, скорость проведения импульса 1–2 м/с.

Миелиновые волокна состоят из осевого цилиндра, покрытого миелиновой оболочкой, образованной шванновскими клетками. Осевой цилиндр имеет мембрану и оксоплазму.

Миелиновая оболочка состоит на 80 % из липидов, обладающих высоким омическим сопротивлением, и на 20 % из белка.

Миелиновая оболочка не покрывает сплошь осевой цилиндр, а прерывается и оставляет открытыми участки осевого цилиндра, которые называются узловыми перехватами Ранвье (рис. 10).

Длина участков между перехватами различна и зависит от толщины нервного волокна: чем оно толще, тем длиннее расстояние между перехватами. При диаметре 12–20 мкм скорость проведения возбуждения составляет 70–120 м/с.

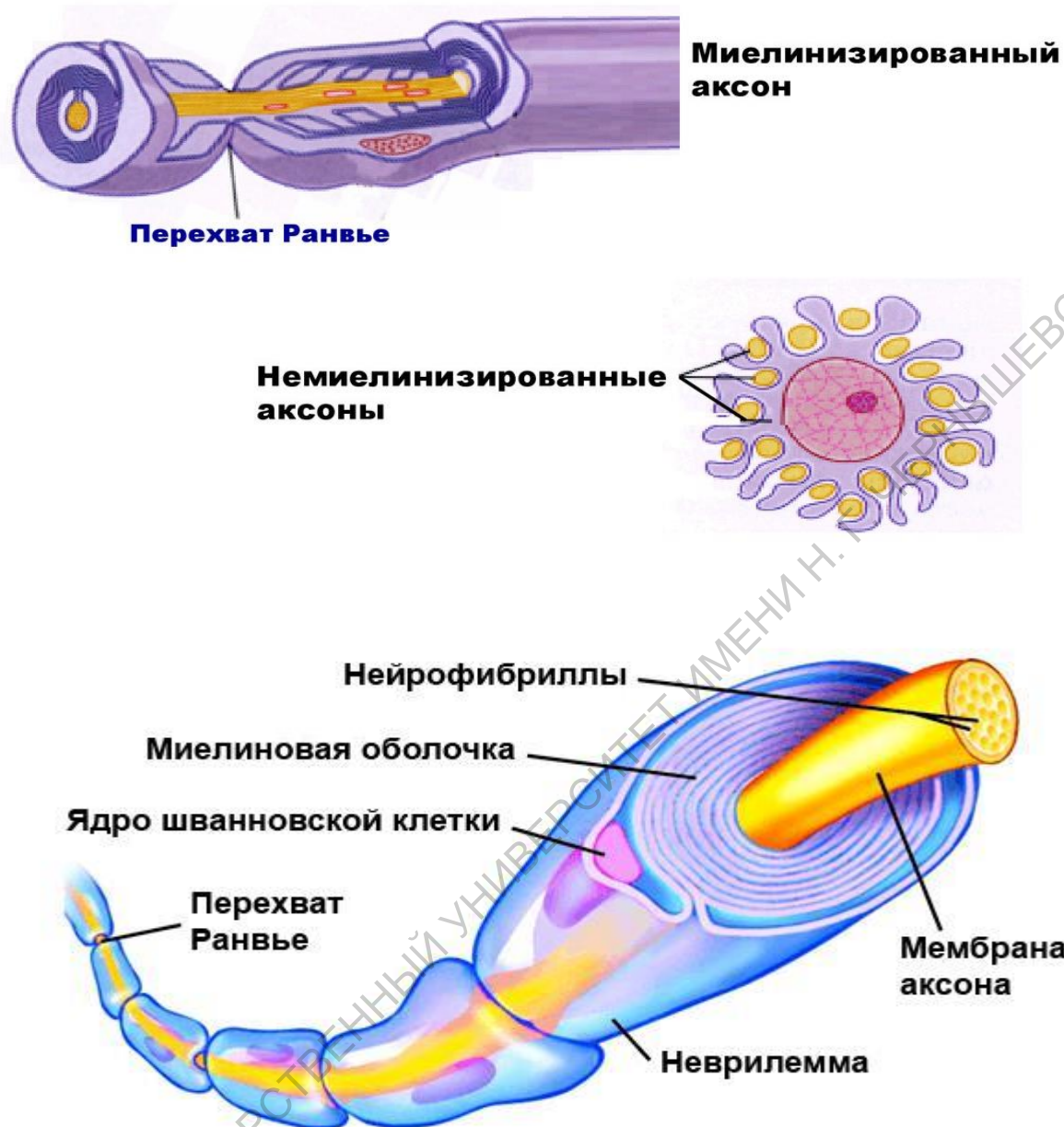


Рисунок 10 – Миелиновая оболочка

В зависимости от скорости проведения возбуждения нервные волокна делятся на три типа: А, В, С.

Наибольшей скоростью проведения возбуждения обладают волокна типа А, скорость проведения возбуждения которых достигает 120 м/с, В имеет скорость от 3 до 14 м/с, С – от 0,5 до 2 м/с.

Не следует смешивать понятия «нервное волокно» и «нерв».

Нерв – комплексное образование, состоящее из нервного волокна (миелинового или безмиелинового), рыхлой волокнистой соединительной ткани, образующей оболочку нерва.

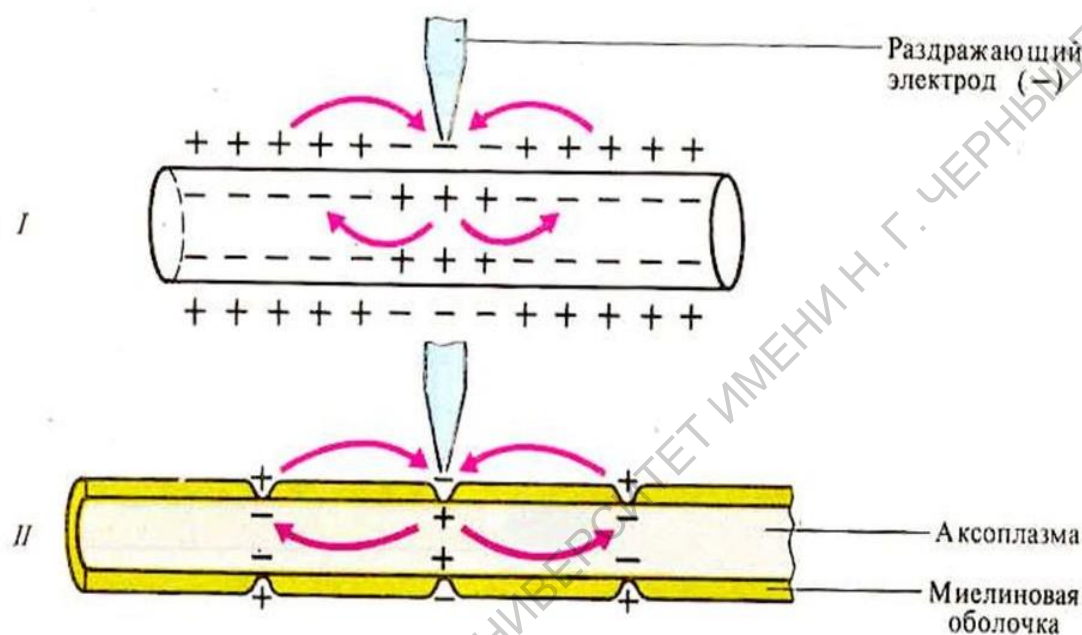
Механизм проведения возбуждения по нервным волокнам зависит от их вида (рис. 11).

Процессы метаболизма в безмиелиновых волокнах не обеспечивают быструю компенсацию расхода энергии. Распространение возбуждения будет идти с постепенным затуханием – с декрементом. Декрементное поведение возбуждения характерно для низкоорганизованной нервной системы. Возбуждение распространяется за счет малых круговых токов, которые возникают внутри волокна или в окружающую его жидкость. Между возбужденными и невозбужденными участками возникает разность потенциалов, которая способствует возникновению круговых токов. Ток будет распространяться от «+» заряда к «-». В месте выхода кругового тока повышается проницаемость плазматической мембраны для ионов Na , в результате чего происходит деполяризация мембраны. Между вновь возбужденным участком и соседним невозбужденным вновь возникает разность потенциалов, что приводит к возникновению круговых токов. Возбуждение постепенно охватывает соседние участки осевого цилиндра и так распространяется до конца аксона.

В миелиновых волокнах благодаря совершенству метаболизма возбуждение проходит, не затухая, без декремента. За счет большого радиуса нервного волокна, обусловленного миелиновой оболочкой, электрический ток может входить и выходить из волокна только в области перехвата. При нанесении раздражения возникает деполяризация в области перехвата А, соседний перехват В в это время поляризован. Между перехватами возникает разность потенциалов, и появляются круговые токи. За счет круговых токов возбуждаются другие перехваты, при этом

возбуждение распространяется сальтаторно, скачкообразно от одного перехвата к другому.

Сальтаторный способ распространения возбуждения экономичен, и скорость распространения возбуждения гораздо выше (70-120 м/с), чем по безмиелиновым нервным волокнам (0,5-2 м/с).



**I – немиелизированное волокно
(непрерывное проведение возбуждения);**

**II – миелинизированное волокно
(сальтаторное проведение возбуждения)**

**Рисунок 11 – Механизм распространения возбуждения
по нервным волокнам**

2.2 ЗАКОНЫ ПРОВЕДЕНИЯ ВОЗБУЖДЕНИЯ ПО НЕРВНЫМ ВОЛОКНАМ

Существует три закона проведения раздражения по нервному волокну:

- 1) анатомо-физиологической целостности;
- 2) изолированного проведения возбуждения;

3) двустороннего проведения возбуждения.

Закон анатомо-физиологической целостности.

Проведение импульсов по нервному волокну возможно лишь в том случае, если не нарушена его целостность. При нарушении физиологических свойств нервного волокна путем охлаждения, применения различных наркотических средств, сдавливания, а также порезами и повреждениями анатомической целостности проведение нервного импульса по нему будет невозможно.

Закон изолированного проведения возбуждения.

Существует ряд особенностей распространения возбуждения в периферических, мякотных и безмякотных нервных волокнах.

В периферических нервных волокнах возбуждение передается только вдоль нервного волокна, но не передается на соседние, которые находятся в одном и том же нервном стволе.

В мякотных нервных волокнах роль изолятора выполняет миелиновая оболочка. За счет миелина увеличивается удельное сопротивление и происходит уменьшение электрической емкости оболочки.

В безмякотных нервных волокнах возбуждение передается изолированно. Это объясняется тем, что сопротивление жидкости, которая заполняет межклеточные щели, значительно ниже сопротивления мембраны нервных волокон. Поэтому ток, возникающий между деполяризованным участком и неполяризованным, проходит по межклеточным щелям и не заходит при этом в соседние нервные волокна.

Закон двустороннего проведения возбуждения.

Нервное волокно проводит нервные импульсы в двух направлениях – центростремительно и центробежно.

Эта особенность нервных волокон была доказана опытами А.И. Бабухина (1847 г.) на электрическом органе нильского сома.

Электрический орган сома состоит из отдельных пластин, иннервируемых веточками одного аксона. А.И. Бабухин удалил средние пластины, чтобы избежать проведения возбуждения по электрическому органу, и перерезал одну из веточек нерва. Раздражая центральный конец перерезанного нерва, он наблюдал ответную реакцию во всех сегментах электрического органа. Следовательно, возбуждение по нервным волокнам проходило в разных направлениях – центростремительном и центробежном.

В живом организме возбуждение проводится только в одном направлении. Двусторонняя проводимость нервного волокна ограничена в организме местом возникновения импульса и клапанным свойством синапсов, которое заключается в возможности проведения возбуждения только в одном направлении.

ТЕМА 3

ФИЗИОЛОГИЯ МЫШЦ

3.1 КЛАССИФИКАЦИЯ И ФУНКЦИИ МЫШЦ

Мышечные ткани (лат. Textus muscularis «ткань мышечная») – ткани, различные по строению и происхождению, но сходные по способности к выраженным сокращениям.

По особенностям строения различают 3 вида мышц (рис. 12):

- 1) поперечно-полосатые (скелетные);
- 2) гладкие;
- 3) сердечная.

Скелетные мышцы составляют около 40 процентов от массы тела человека.

Гладкие мышцы образуют стенки внутренних органов, дыхательных путей и сосудов.

Сердечная мышца уникальным образом сочетает в себе качества скелетной и гладкой мускулатуры.

Функции поперечно-полосатых мышц:

- а) двигательная (динамическая и статическая);
- б) мимическая;
- в) рецепторная;
- г) депонирующая;
- д) терморегуляторная.

Поперечно-полосатые или скелетные мышцы



Гладкие мышцы



Сердечные мышцы



Рисунок 12 – Виды мышц по особенностям строения

Функции гладких мышц:

- а) опорожнение полых органов;

б) сфинктерная функция (создают условия для хранения содержимого полого органа в этом органе;

в) механическая обработка пищи в желудочно-кишечном тракте и ее продвижение;

г) поддержание давления в полых органах;

д) адаптация регионального кровотока к местным потребностям в кислороде, питательных веществах.

Функция сердечной мышцы – насосная, обеспечение движения крови по сосудам.

Физиологические свойства скелетных мышц:

- возбудимость (ниже, чем в нервном волокне, что объясняется низкой величиной мембранного потенциала);
- низкая проводимость, порядка 10–13 м/с;
- рефрактерность (занимает по времени больший отрезок, чем у нервного волокна);
- лабильность;
- сократимость (способность укорачиваться или развивать напряжение).

Физиологические особенности гладких мышц. Гладкие мышцы имеют те же физиологические свойства, что и скелетные мышцы, но имеют и свои особенности:

- нестабильный мембранный потенциал, который поддерживает мышцы в состоянии постоянного частичного сокращения – тонуса;
- самопроизвольную автоматическую активность;
- сокращение в ответ на растяжение;
- пластичность (уменьшение растяжения при увеличении растяжения);
- высокую чувствительность к химическим веществам.

Физиологической особенностью сердечной мышцы является ее **автоматизм**. Возбуждение возникает периодически под влиянием процессов, протекающих в самой мышце. Способностью к автоматизму обладают определенные атипические мышечные участки миокарда, бедные миофибриллами и богатые саркоплазмой.

3.2 ВИДЫ МЫШЕЧНЫХ СОКРАЩЕНИЙ

Характер сокращения скелетной мышцы зависит не только от силы, но и частоты раздражения.

Различают одиночные и тетанические сокращения мышцы (рис. 13).



Рисунок 13 – Миограмма мышечных сокращений

Одиночное мышечное сокращение – это быстро развивающееся и быстро заканчивающееся сокращение, возникающее в ответ на действие одиночного раздражителя пороговой или сверхпороговой силы.

Условия получения одиночного мышечного сокращения:

1. Пороговая сила раздражителя.
2. Однократное действие раздражителя.
3. Раздражитель действует в фазу полного мышечного расслабления.

Различают 3 периода одиночного сокращения мышцы, (продолжительность которого у лягушки составляет 0,12 с (рис. 14):

- а) скрытый, или латентный, период – время от раздражения до начала сокращения (0,01 с);
- б) период укорочения мышцы, выражающийся в подъеме кривой миограммы (0,05 с);
- в) период расслабления – характеризуется возвратом кривой к исходному уровню (0,06 с).

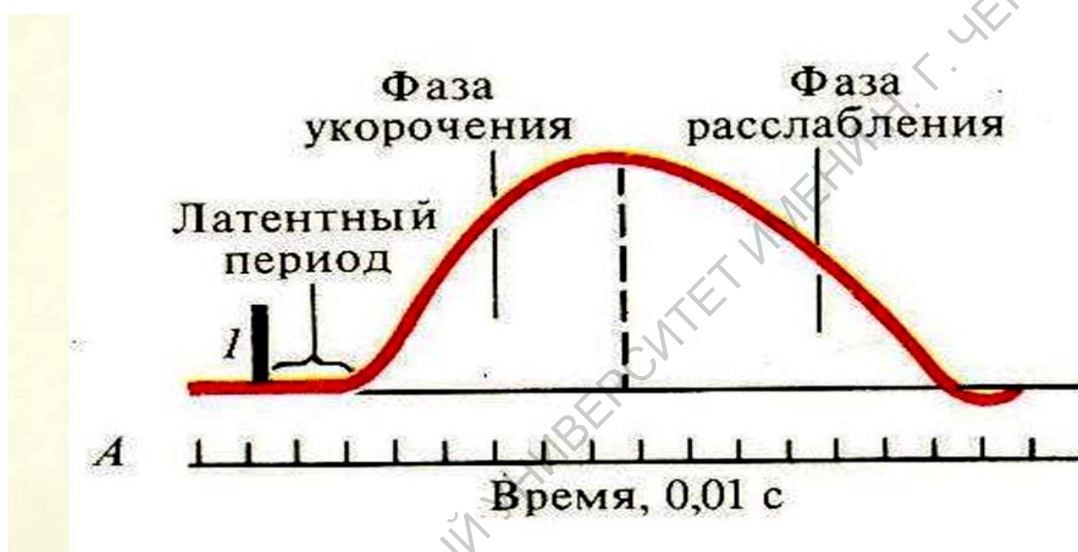


Рисунок 14 – Периоды одиночного мышечного сокращения

Тетанус – это сильное, слитное и длительное сокращение мышцы, возникающее в ответ на множественный раздражитель пороговой или сверхпороговой силы.

В зависимости от промежутка времени между действием раздражителей различают два вида тетануса: зубчатый и гладкий.

Условия получения зубчатого тетануса:

1. Пороговая сила раздражителя.
2. Частота раздражения 20-30 импульсов в секунду.
3. Последующий раздражитель действует в начальную фазу расслабления.

Условия получения гладкого тетануса:

1. Пороговая сила раздражителя.
2. Частота раздражения 40-50 импульсов в секунду.
3. Последующий раздражитель действует в фазу сокращения.

В основе тетануса лежит суммация одиночных мышечных сокращений. В нормальных условиях по типу одиночных сокращений функционируют сердечная и гладкие мышцы. Сокращение скелетных мышц имеет характер тетануса.

Тетаническое сокращение скелетных мышц имеет преимущества перед одиночным сокращением: оно сильнее и продолжительнее, что дает возможность сохранить определенное положение тела (позу, держать груз).

Существуют оптимальные и пессимальные сила и частота раздражения, при которых отмечаются максимальные и минимальные ответные реакции мышцы.

Оптимальными называют условия благоприятные для лучшей работы мышцы. **Пессимальными** называют наихудшие условия для работы мышцы.

Различают прямое и не прямое (через нерв) раздражение мышечной ткани (рис. 15).

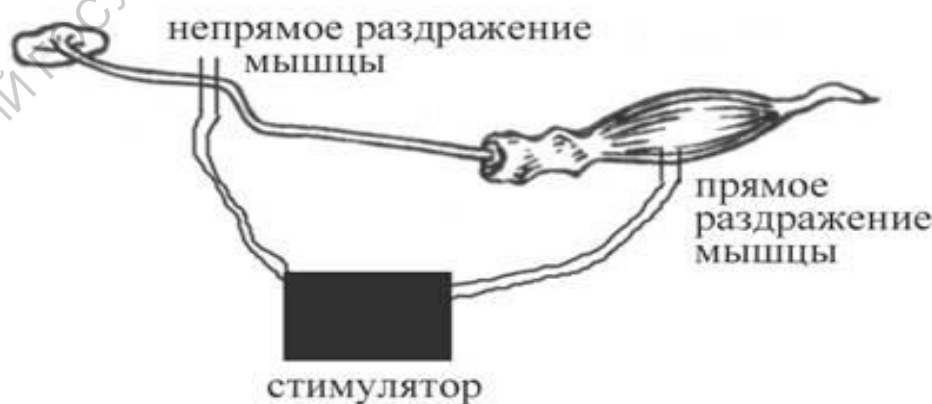


Рисунок 15 – Прямое и не прямое раздражение мышцы

Непрямое раздражение мышечной ткани сопровождается большей ответной реакцией, так как нервы обладают более сильными физиологическими свойствами.

3.3 ПОНЯТИЕ О НЕЙРО-МОТОРНЫХ ЕДИНИЦАХ

Нейро-моторная единица – совокупность нейрона и группы мышечных волокон, иннервируемых аксоном этого нейрона.

В состав нейро-моторной единицы входят (рис. 16):

- нервная клетка – в основном мотонейроны, тела которых лежат в передних рогах спинного мозга;
- аксон мотонейрона – миелиновые волокна;
- группа мышечных волокон – в зависимости от вида деятельности количества волокон различно. Если тонкая работа 2-4, если грубая – до нескольких тысяч.

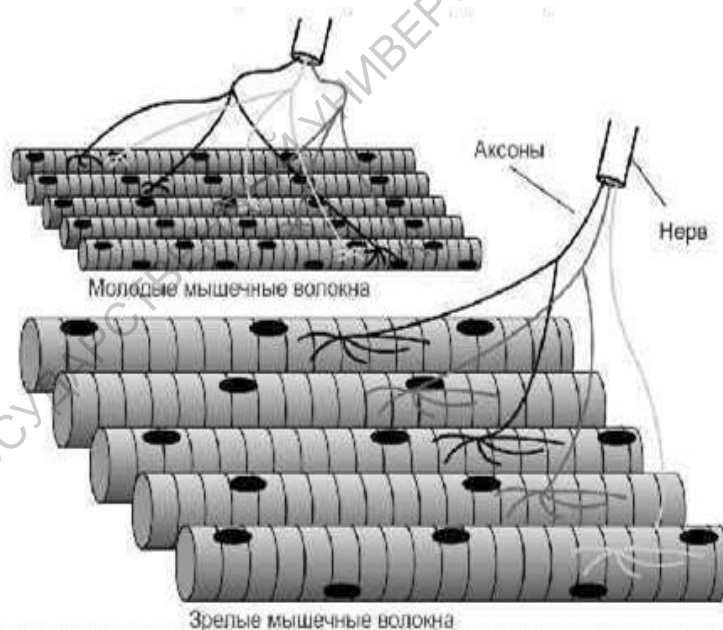
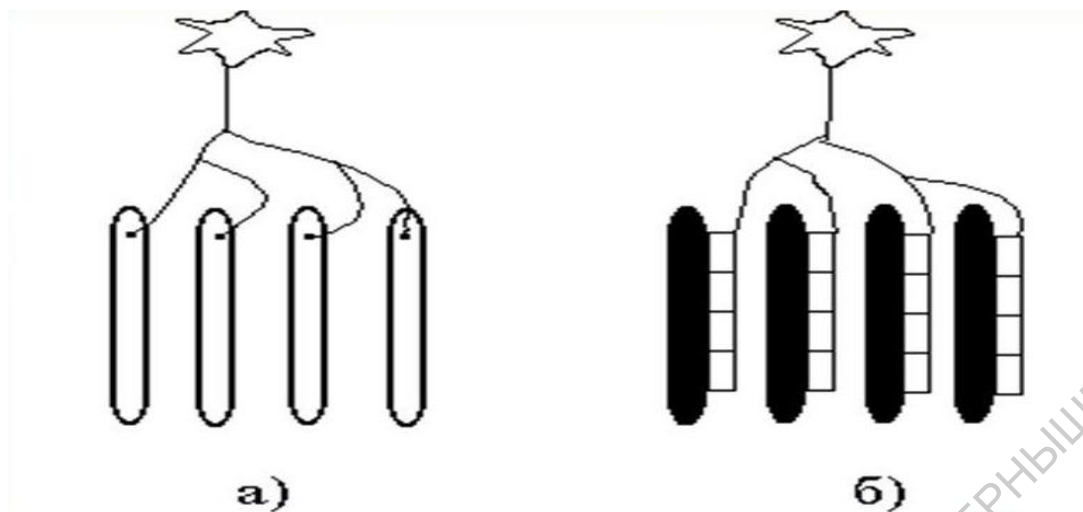


Рисунок 16 – Нейро-моторная единица

По характеру возбуждения, возникающего в мышечных волокнах все нейро-моторные единицы делятся на 2 группы: фазные и тонические (рис. 17).



а – фазные; б – тонические.

Рисунок 17 – Виды нейро-моторных единиц

Фазные нейро-моторные единицы – образуются альфамотонейронами. Это самые крупные мотонейроны (диаметр 10-20 мкм). Скорость проведения возбуждения по отростку этого аксона – 120 м/с. Аксон обеспечивает одиночную иннервацию, образуя на каждом волокне 1-2 синапса. В каждом синапсе при возбуждении возникает достаточный потенциал концевой пластинки, который обеспечивает возникновение потенциала действия в мышце (импульсное возбуждение). Лучше работают под действием одиночного возбуждения (импульса), при котором возникает распространяющееся возбуждение.

Среди фазных нейро-моторных единиц выделяют быстрые и медленные.

Быстрые – продолжительность потенциала действия в 2 раза меньше, чем в медленных. Волна сокращения в 5 раз меньше, чем в медленных. Скорость распространения возбуждения в быстрых нейромоторных единицах в 2 раза больше, чем в медленных. Таким образом, быстрые фазные нейромоторные единицы обеспечивают динамическую работу, когда быстрое сокращение сменяется быстрым расслаблением. Для этого вида нейромоторных единиц характерно

анаэробное образование энергии. Эти мышечные волокна практически не содержат миоглобина – светлые, белые мышцы;

Медленные – обеспечивают в основном статическую работу, медленное, длительное сокращение мышц. Основной поставщик энергии окислительно-восстановительные процессы. Содержит миоглобин, который депонирует кислород. По цвету темные, красные мышцы.

Тонические нейромоторные единицы – образуются гамма-мотонейронами передних рогов спинного мозга (самые мелкие, диаметр 4-6 мкм). Скорость проведения импульса по отросткам этих нейронов – 30 м/с, в синапсах возникает местный потенциал концевой пластинки (местное возбуждение). Аксоны тонических нейронов обеспечивают множественную иннервацию, то есть на каждом мышечном волокне образуются несколько десятков синапсов и за счет суммации местных потенциалов и возникает потенциал действия. Возбуждение тонической нейромоторной единицы происходит под влиянием серии импульсов (частота около 10 Гц). Тонические нейро-моторные единицы обеспечивают медленное сокращение мышц, участвуют в возникновении тонуса.

Скелетные мышцы образуются различными мышечными волокнами, которые входят в состав фазных и тонических нейро-моторных единиц. Попеременное включение нейромоторных единиц обеспечивает изменение функционального состояния мышцы. В состоянии покоя работают тонические нейромоторные единицы, в состоянии активности – фазные нейромоторные единицы.

Кроме двигательной иннервации присутствует вегетативная.

Все скелетные мышцы получают импульсы из симпатической нервной системы, которая регулирует обменные процессы.

3.4 МЕХАНИЗМ МЫШЕЧНОГО СОКРАЩЕНИЯ

В зависимости от условий (величины) нагрузки, при которых происходит мышечное сокращение, различают три его основных режима:

1. **Изотонический режим** – это сокращение мышцы, при котором её волокна укорачиваются, но напряжение остается постоянным. В реальных условиях чисто изотоническое сокращение отсутствует.

2. **Изометрический режим** – сокращение мышцы, при котором её длина не изменяется, но развиваемое ею напряжение возрастает. Например, поднятие груза, который больше силы мышцы.

3. **Ауксотонический режим** – это сокращение мышцы, при котором одновременно изменяется длина и напряжение. Этот режим характерен для натуральных двигательных актов.

Основной особенностью поперечно-полосатого мышечного волокна является наличие в его саркоплазме массы тонких (диаметром 1 мкм) нитей – миофибрилл, расположенных вдоль длинной оси волокна.

Миофибриллы состоят из чередующихся светлых (изотропных – I - дисков) и темных (анизотропных – А дисков) участков, которые придают поперечную исчерченность (полосатость) всему мышечному волокну. Комплекс из одного темного (А) и двух прилежащих светлых (I) дисков, ограниченный тонкими Z-линиями, называется **саркомером** (рис. 18). Миофибриллы, точнее – их саркомеры – являются сократительным аппаратом мышцы.

Современные представления о структуре миофибриллярного (сократительного) аппарата основываются на данных электронной микроскопии. Каждая миофибрилла мышечного волокна диаметром 1 мкм состоит в среднем из 2500 протофибрилл, представляющих собой молекулы сократительных белков – миозина и актина. Миозиновые нити вдвое толще актиновых (их диаметр около 10 нм).

Сократительное мышечное волокно включает следующие структурные компоненты: сократительный аппарат – система миофибрилл; трофический аппарат (митохондрии, комплекс Гольджи, эндоплазматическая сеть).

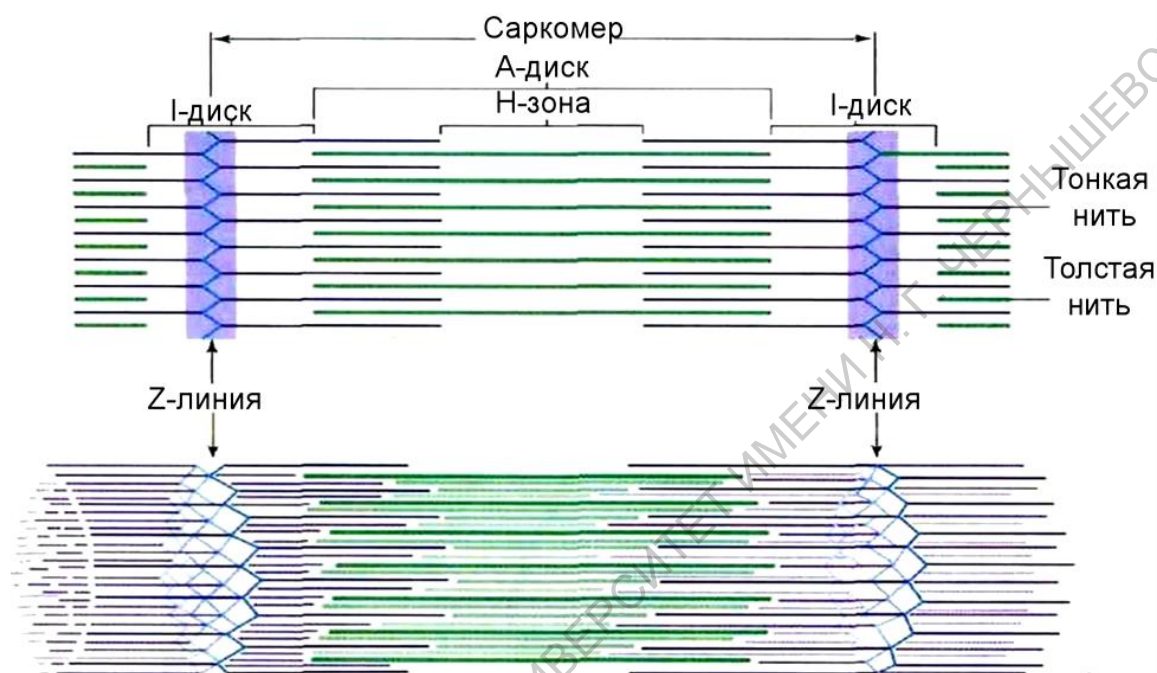


Рисунок 18 – Строение саркомера

Саркоплазматическая сеть с боковыми цистернами, составляющая Т-систему; опорный аппарат – соединительнотканная сумка волокна и поперечные перегородки – Z-линии и Н-полоски; нервный аппарат – мионевральные синапсы и рецепторы мышцы (мышечные веретена, тельца Гольджи и Паччини).

Механизм мышечного сокращения объясняет теория скользящих нитей (теория «зубчатого колеса»), разработанная Хаксли и Хансон. Миозиновые нити имеют поперечные выступы с головками, которые отходят от нити биполярно. Во время сокращения каждая головка миозина может связывать миозиновую нить с актиновой. При этом происходит скольжение нитей относительно друга. Каждый «гребок», продвигает

актиновую нить к середине саркомера. В конечной фазе сокращения миозиновые нити достигают линии Z, занимая весь саркомер, а актиновые нити располагаются между ними. При этом наблюдается уменьшение длины саркомера.

Этапы мышечного сокращения:

1. Переход возбуждения с нервного окончания на мембрану мышечного волокна (посредством нервно-мышечных синапсов).
2. При этом потенциал действия распространяется вдоль и вглубь мышечного волокна по поперечным трубочкам.
3. Деполяризация мембраны саркоплазматического ретикулула и выброс ионов Ca^{++} в межфибрилярное пространство.
4. Связывание ионов Ca с тропонином. Конформационные изменения белков тропонин-тропомиозин и высвобождение активных центров актина.
5. Контакт поперечных мостиков миозина с актином, с высвобождением энергии АТФ и скольжение актиновых и миозиновых нитей. Возбуждение по системе Т-трубочек быстро проникает во внутрь волокна, переходит к продольной системе и вызывает высвобождение ионов Ca^{++} из саркоплазматического ретикулула. Расслабление происходит за счет активации Ca -насоса, который обеспечивает вкачивание ионов Ca в цистерны.

ТЕМА 4

ФИЗИОЛОГИЯ СИНАПСОВ

4.1 СТРОЕНИЕ СИНАПСА

Синапс — это структурно-функциональное образование, обеспечивающее переход возбуждения или торможения с окончания нервного волокна на иннервируемую клетку.

Структура синапса (рис. 19):

- 1) **пресинаптическая мембрана** – электрогенная мембрана в терминале аксона, образует синапс на мышечной клетке);
- 2) **постсинаптическая мембрана** – электрогенная мембрана иннервируемой клетки, на которой образован синапс);
- 3) **синаптическая щель** – пространство между пресинаптической и постсинаптической мембраной, заполнена жидкостью, которая по составу напоминает плазму крови).

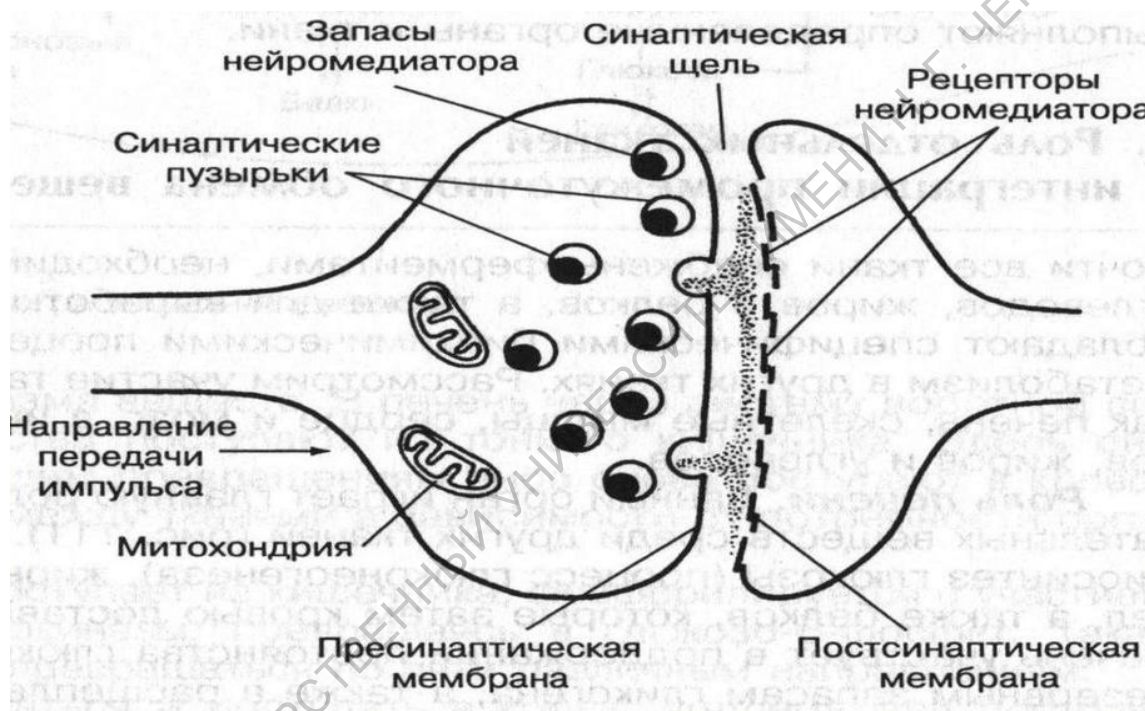


Рисунок 19 – Строение синапса

4.2 ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА СИНАПСОВ

1. Синаптическая задержка – это время возбуждения пресинаптической мембраны до возбуждения эффекторной клетки. В это время происходит секреция медиатора, его взаимодействие с рецептором, расположенным на постсинаптической мембране, изменение ее проницаемости для ионов, развитие постсинаптического потенциала и электротонические взаимодействия постсинаптической мембраны с пресинаптической мембраной клетки.

2. Одностороннее проведение возбуждения. В химическом синапсе возбуждение передается химическим путем. Следовательно, поскольку медиатор содержится в пресинаптическом образовании, а рецептор на постсинаптической мембране, то возбуждение может передаваться от пре- к постсинаптической мембране.

3. Суммация возбуждений. Особенности нервной системы в том, что, как правило, на один импульс возбуждения выделяется недостаточно медиатора, чтобы привести в состояние возбуждения эффекторный нейрон. Поэтому только при ритмическом поступлении раздражителей обычно возникает возбуждение постсинаптического нейрона. Следовательно, на постсинаптической мембране происходит суммация маленьких ВПСП (возбуждающий постсинаптический потенциал), возникающих при выбросе медиатора в ответ на каждый потенциал действия.

4. Низкая лабильность синапса (100-150 импульсов в секунду).

5. Трансформация ритма. Это изменение числа выходных сигналов по сравнению с входящими.

4.3 КЛАССИФИКАЦИЯ СИНАПСОВ

1. По локализации:

- 1) центральные синапсы;
- 2) периферические синапсы.

Центральные синапсы лежат в пределах центральной нервной системы, а также находятся в ганглиях вегетативной нервной системы.

Центральные синапсы — это контакты между двумя нервными клетками, причем эти контакты неоднородны и в зависимости от того, на какой структуре первый нейрон образует синапс со вторым нейроном, различают:

- **аксосоматический синапс** – контакт, образованный аксоном одного нейрона и телом другого нейрона;
- **аксодендритный синапс** – контакт, образованный аксоном одного нейрона и дендритом другого;
- **аксоаксональный синапс** – контакт, образованный аксоном первого нейрона с аксоном второго нейрона;
- **дендродентритный синапс** – контакт, образованный дендритом первого нейрона с дендритом второго нейрона.

Периферические синапсы образованы между окончаниями эфферентного нерва и мембраной эффектора.

Различают несколько видов периферических синапсов:

- **мионевральный (нервно-мышечный) синапс** – контакт, образованный аксоном мотонейрона и мышечной клеткой;
- **нервно-эпителиальный синапс** – контакт, образованный аксоном нейрона и секреторной клеткой.

2. **Функциональная классификация синапсов:**

- возбуждающие синапсы;
- тормозящие синапсы.

3. **По механизмам передачи возбуждения в синапсах:**

- **химические;**
- **электрические.**

Особенность химических синапсов заключается в том, что передача возбуждения осуществляется при помощи особой группы химических веществ – **медиаторов**.

Различают несколько видов химических синапсов:

- **холинэргические синапсы**, в которых передача возбуждения происходит при помощи ацетилхолина;

- **адренэргические синапсы**, в которых передача возбуждения происходит при помощи трех катехоламинов;
- **дофаминэргические синапсы**, в которых передача возбуждения происходит при помощи дофамина;
- **гистаминэргические синапсы**, в которых передача возбуждения происходит при помощи гистамина;
- **ГАМКэргические синапсы**, в которых передача возбуждения происходит при помощи гаммааминомасляной кислоты, то есть развивается процесс торможения.

Особенность электрических синапсов заключается в том, что передача возбуждения осуществляется при помощи электрического тока. Таких синапсов в организме обнаружено мало.

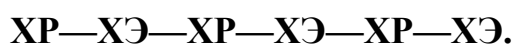
4.4 МЕХАНИЗМЫ ПЕРЕДАЧИ ВОЗБУЖДЕНИЯ В СИНАПСАХ НА ПРИМЕРЕ МИОНЕВРАЛЬНОГО СИНАПСА

Мионевральный (нервно-мышечный) синапс – образован аксоном мотонейрона и мышечной клеткой.

Нервный импульс возникает в триггерной зоне нейрона, по аксону направляется к иннервируемой мышце, достигает терминали аксона и при этом деполяризует пресинаптическую мембрану. После этого открываются натриевые и кальциевые каналы, и ионы Ca из среды, окружающей синапс, входят внутрь терминали аксона. При этом процессе броуновское движение везикул упорядочивается по направлению к пресинаптической мембране. Ионы Ca стимулируют движение везикул. Достигая пресинаптическую мембрану, везикулы разрываются, и освобождается ацетилхолин (4 иона Ca высвобождают 1 квант ацетилхолина). Синаптическая щель заполнена жидкостью, которая по составу напоминает плазму крови, через нее происходит диффузия ацетилхолина (АХ) с пресинаптической мембраны на постсинаптическую, но ее скорость

очень мала. Кроме того, диффузия возможна еще и по фиброзным нитям, которые находятся в синаптической щели. После диффузии АХ начинает взаимодействовать с хеморецепторами (ХР) и холинэстеразой (ХЭ), которые находятся на постсинаптической мембране.

Холинорецептор выполняет рецепторную функцию, а холинэстераза выполняет ферментативную функцию. На постсинаптической мембране они расположены следующим образом:



$\text{ХР} + \text{АХ} = \text{МПКП}$ – миниатюрные потенциалы концевой пластины.

Затем происходит суммация МПКП. В результате суммации образуется ВПСП – возбуждающий постсинаптический потенциал. Постсинаптическая мембрана за счет ВПСП заряжается отрицательно, а на участке, где нет синапса (мышечного волокна), заряд положительный. Возникает разность потенциалов, образуется потенциал действия, который перемещается по проводящей системе мышечного волокна.

$\text{ХЭ} + \text{АХ} =$ разрушение АХ до холина и уксусной кислоты.

В состоянии относительного физиологического покоя синапс находится в фоновой биоэлектрической активности. Ее значение заключается в том, что она повышает готовность синапса к проведению нервного импульса. В состоянии покоя 1-2 пузырька в терминале аксона могут случайно подойти к пресинаптической мембране, в результате чего вступят с ней в контакт. Везикула при контакте с пресинаптической мембраной лопаются, и ее содержимое в виде 1 кванта АХ поступает в синаптическую щель, попадая при этом на постсинаптическую мембрану, где будет образовываться МПКП.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Агаджанян Н.А., Смирнов В.М. Нормальная физиология. – М.: ООО «Издательство «Медицинское информационное агентство», 2009. – 520 с.
2. Агаджанян Н.А., Тель Л.З., Циркин В.И., Чеснокова С.А. Физиология человека. – М.: Медицинская книга, Н. Новгород: Изд-во НГМА, 2003. – 528 с.
3. Апчел В.Я. Физиология человека и животных / В.Я. Апчел, Ю.А. Даринский, В.Н. Голубев. – М.: ИЦ Академия, 2013. – 448 с.
4. Балтина Т.В., Еремеев А.А. Практикум по физиологии человека и животных. – Казань: КГУ, 2009. – 43 с.
5. Гайворонский И.В., Ничипорук Г.И., Гайворонский А.И. Анатомия и физиология человека. – М.: Академия, 2015. – 496 с.
6. Зинчук В.В., Балбатун О.А., Емельянчик Ю.М. Нормальная физиология. Краткий курс / под редакцией В.В. Зинчука. – Минск: Высшая школа, 2010. – 431 с.
7. Нормальная физиология / под ред. А.В.Завьялова, В.М.Смирнова. – М.: Медпресс-информ, 2009. – 816 с.
8. Орлов Р.С. Нормальная физиология. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2010. – 832 с.
9. Основы физиологии человека / Н.А. Агаджанян, И.Г. Власова, Н.В. Ермакова [и др.]. – М.: РУДН, 2001. – 408 с.
10. Руководство к практическим занятиям по нормальной физиологии / Н.Н. Алипов, Д.А. Ахтямова, В.Г. Афанасьев [и др.] / под ред. С.М. Будылиной, В.М. Смирнова. – М.: Издательский центр «Академия, 2005. – 336 с.

11. Руководство к практическим занятиям по физиологии человека / Под общ. ред. А.С. Солодкова; СПбГУФК им. П.Ф. Лесгафта. – М.: Советский спорт, 2006. – 192 с.

12. Сапин М.Р. Анатомия и физиология человека (с возрастными особенностями детского организма): Учебник для студ. образоват. учреждений сред. проф. образования / М.Р. Сапин, В.И. Сивоглазов. – М.: ИЦ Академия, 2009. – 384 с.

13. Современный курс классической физиологии (избранные лекции) / Под ред. Ю.В. Наточина, В.А.Ткачука. – М.: ГЭАТАР-Медиа, 2007. – 384 с.

14. Солодков А.С. Физиология человека. Общая. Спортивная. Возрастная: Учебник для высших учебных заведений физической культуры / А.С. Солодков, Е.Б. Сологуб. – М.: Сов. спорт, 2012. – 620 с.

15. Федюкович, Н.И. Анатомия и физиология человека / Н.И. Федюкович. – Рн/Д: Феникс, 2013. – 510 с.

16. Физиология человека [Электронный ресурс]: учеб.-метод. пособ. / авт.-сост. Т.В. Кобзева [и др] / Пед. ин-т Саратов. гос. ун-т им. Н.Г. Чернышевского. Саратов: ИЦ «Наука», 2007. - 48 с.

17. Физиология человека / Под ред. В.М. Смирнова. – М.: Медицина, 2002. – 608 с.

18. Физиология человека / под ред. В.Ф. Киричука. – Саратов: Изд-во Саратовского мед. ун-та, 2009. – 343 с.

19. Физиология человека / Под ред. В.М. Покровского, Г.Ф. Коротько. – М.: Медицина, 2003. – 656 с.

20. Физиология человека: учебно-методическое пособие для студентов Института физической культуры и спорта / Авт.-сост. С.С. Павленкович, Л.К. Токаева, Т.А. Беспалова. – Саратов: Изд-во «Амирит», 2017. – 100 с.