

ЛЬВІВСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ УНІВЕРСИТЕТ ФІЗИЧНОЇ КУЛЬТУРИ

КАФЕДРА АНАТОМІЇ ТА ФІЗІОЛОГІЇ

“Нормальна фізіологія людини”

ЛЕКЦІЯ № 1

Тема лекції:

ВСТУП У ФІЗІОЛОГІЮ. ЗАГАЛЬНА ФІЗІОЛОГІЯ ЗБУДЛИВИХ ТКАНИН

План.

1. Предмет і завдання фізіології. Зв'язок з іншими науками.
2. Методи фізіологічних досліджень.
3. Основні історичні етапи розвитку фізіології.
4. Загальна фізіологія збудливих тканин.
5. Біоелектричні явища у тканинах.
6. Зміни збудливості у циклі збудження.
7. Проведення збудження по нервових волокнах.

Тривалість лекції: 2 академічні години

Матеріальне забезпечення: мультимедійна презентація.

Склав: доц. Вовканич Л.С.

Затверджено на засіданні
кафедри анатомії і фізіології

"_____" _____ 2018 р.

протокол № _____

Зав. кафедри _____ Вовканич Л.С.

Львів – 2018

1. Предмет і завдання фізіології. Зв'язок з іншими науками.

Фізіологія /грец.physis - природа, logos -вчення/ - наука, що вивчає закономірності функціонування живих організмів, їх окремих систем, органів, тканин і клітин. При цьому завдання фізіології полягає у формуванні цілісних уявлень про функціонування організму та його взаємодію з оточуючим середовищем, його поведінку в різних умовах існування, а також про індивідуальний розвиток організму.

Оскільки біологічна форма руху матерії виникла на базі фізичної і хімічної форм, а у своєму найвищому розвитку формує базис для соціального середовища, то фізіологія тісно пов'язана з цілим комплексом біологічних наук, а також фізикою, хімією, психологією та філософією.

За своїм походженням всі процеси, що відбуваються в організмі, є хімічними і фізичними. Тому зв'язок з *фізикою* визначається перш за все широким використанням понять і методів, точного вираження механічних, електричних і інших фізичних проявів фізіологічних функцій для їх опису, дослідження і практичного застосування. Наприклад, біомеханічний аналіз рухів людини застосовується у фізіології праці та фізіології спорту. На стику фізики та біології виникла та така наука як *біофізика*, яка розглядає фізіологічні функції з точки зору фізичних законів. Зв'язок фізіології з *хімією* виявляється перш за все під час дослідження обміну речовин, механізм дії ферментів травних залоз, біологічно активних речовин, гормонів.

Використання у сучасних фізіологічних дослідженнях складної реєструючої апаратури передбачає її тісний зв'язок із *математичною статистикою*. Зв'язок з *кібернетикою* полягає в тому, що це наука, яка вивчає процеси довільного управління, що здійснюється з допомогою сигналів зворотного зв'язку. Широко використовуються у фізіології методи кібернетичного моделювання.

Зв'язок фізіології із морфологічними науками, зокрема *цитологією*, *гістологією*, *анатомією*, впливає із взаємозалежності будови і функцій організму. *Ембріологія* збагачує фізіологію знаннями про походження та послідовність розвитку тих чи інших структур.

Зв'язок фізіології із іншими біологічними науками впливає із задач фізіологічних досліджень. Зокрема, тісні зв'язки фізіології з *зоологією*, *екологією*, *еволюційною теорією*, *генетикою*.

Зв'язок з *психологією*, *філософією* і *іншими гуманітарними науками* здійснюється у першу чергу в площині питань фізіології вищої нервової діяльності. Фізіологія розкриває організацію та принципи функціонування структур центральної нервової системи. Так виникли нові напрямки, зокрема *нейрофізіологія*, *психофізіологія*, які мають не тільки теоретичне, але й практичне значення.

Фізіологія становить теоретичну основу *медицини*, *педагогіки*, *ветеринарії*, *тваринництва*. Знання фізіології необхідні для розуміння процесів у нормально функціонуючому та хворому організмах, для вироблення нових методів діагностики та терапії захворювань. Для

педагогіки особливий інтерес представляє вікова фізіологія вищої нервової діяльності людини.

Фізіологія розвивалась у різних напрямках. Внаслідок цього окремі напрямки фізіологічної науки набули самостійного значення та виділились в окремі дисципліни.

Основні розділи фізіології та їх завдання:

1. *Загальна фізіологія* вивчає основні життєві процеси, загальні прояви життєдіяльності, властиві усім живим істотам, зокрема процеси обміну речовини і енергії, властивості мембран окремих клітин і загальні закономірності реагування організму на вплив зовнішнього середовища - подразливість, збудливість, процеси збудження і гальмування.
2. *Фізіологія систем органів* вивчає окремі тканини, органи, закономірності їх функціонування у складі єдиної системи.
3. *Еволюційна фізіологія* вивчає історію виникнення і перетворення функцій в процесі еволюції тваринного світу.
4. *Прикладна фізіологія* вивчає закономірності проявів діяльності людини в зв'язку із завданнями та умовами. Сюди відносять *фізіологію праці*, *фізіологію спорту*, яка займається вивченням стану організму при впливі фізичних навантажень, тренуваннях і т.д. *Фізіологія харчування* вивчає норми харчування, дієти і т.д. *Вікова фізіологія* вивчає особливості функціонування організму людини у різні вікові періоди. *Підводна і космічна фізіологія* вивчає функції організму при зміні барометричного тиску, при невагомості, перенавантаженнях. *Екологічна фізіологія* вивчає фізіологічні закономірності в залежності від умов існування.

Фізіологію умовно можна поділити на *нормальну і патологічну*, яка вивчає зміни функцій організму, з'ясовує загальні закономірності виникнення, розвитку та перебігу патологічних процесів в організмі.

Завдання фізіології.

1. Вивчити зв'язок фізіологічних функцій з структурами організму.
2. Дослідити динаміку протікання життєвих процесів.
3. Вивчити зміни функцій в еволюційному плані.
4. Вивчити індивідуальні, статеві і вікові особливості організму.
5. Дослідити регуляцію фізіологічних функцій.

2. Методи фізіологічних досліджень

Фізіологія - експериментальна наука. Основними методами пізнання механізмів і закономірностей функціонування організму є *спостереження і експеримент*. *Спостереження* на даному етапі розвитку фізіології полягає у об'єктивній реєстрації даних без втручання у проходження того чи іншого процесу. Для вивчення регуляції фізіологічних функцій, впливу на організм різноманітних факторів застосовують експеримент.

Експеримент прийнято ділити на гострий і хронічний. *Гострий експеримент* недовготривалий, в наркотизованій тварини проводять ізоляцію

органів і тканин, реєстрацію електричного потенціалу, вводять лікарські препарати. Експеримент закінчується смертю тварини.

Хронічний експеримент дозволяє спостерігати функції організму тривалий час, неодноразово повторюючи дослідження. В останні роки спостерігаються значні методичні вдосконалення. Механічні перетворювачі сигналів витісняються електронними системами, реєстрація процесів здійснюється на магнітному носії, обробка матеріалів відбувається за допомогою комп'ютерної техніки.

В залежності від мети досліджень використовуються відповідні методичні підходи до вивчення тієї чи іншої функції. Конкретні методики дослідження будуть розглянуті нами під час вивчення окремих органів і систем органів.

- ◆ метод пригнічення функції;
- ◆ метод стимуляції функції;
- ◆ метод реєстрації проявів функції;
- ◆ метод моделювання.

Для *пригнічення функції* на ранніх стадіях розвитку фізіології широко використовувалися методики *видалення /метод екстирпації/* частини, або всього органу. Якщо орган не видаляють, а пересаджують на нове місце чи в новий організм - це метод *трансплантації*. Цей підхід дуже результативний при вивченні функцій ендокринних залоз. Пригнічення функцій можна здійснити також з використанням відповідних хімічних речовин. Так, атропінова блокада блукаючого нерву виявляє його роль у регуляції функціонування серця. Використовують також *денервацію, блокування холодом* та інші методи. Ці методи широко використовують при вивченні функціонування нервової системи.

Стимуляція функцій може здійснюватись з використанням фізичних, хімічних і механічних подразників. У ролі подразника велике значення має *електричний струм*, оскільки дослідник може точно дозувати його силу, час дії, визначати місце прикладання та повторно застосовувати без пошкодження органів і тканин.

Реєстрація фізіологічних функцій здійснюється з використанням цілого ряду методів. Для дослідження діяльності органів, що розміщені в глибині тіла і недоступні безпосередньому спостереженню використовують *фістульний метод*. Різновидністю цієї методики може бути виведення протоків залоз, зокрема слинних залоз, на шкіру. Це і методика *катетеризації*, коли в кровоносні судини, серце, протоки залоз вводять тонкі синтетичні трубки катетери, які використовують для реєстрації тих процесів, що там протікають. Під час дослідження функціонування центральної нервової системи в останні роки широко використовуються різні інструментальні методики в поєднанні із стимуляцією мозкових або периферичних структур і реєстрацією в них електричної активності, вживаючи *макро- і мікроелектроди*. Широко використовується також *електрокардіографія* (реєстрація електричної активності серця), *електроенцефалографія* (реєстрація електричної активності головного

мозку), *електроміографія* (реєстрація електричної активності м'язів).

Моделювання включає побудову моделі механізму тієї чи іншої функції.

3. Основні історичні етапи розвитку фізіології.

Виникнення фізіології тісно пов'язане із медициною. Певним етапом у розвитку фізіологічних уявлень було використання вівісекційних прийомів, початок яким було покладено *Клавдієм Галеном* - класиком античної медицини. Саме він вперше запровадив експеримент у практику медицини. Важливим етапом у становленні фізіології прийнято вважати 1628 рік, коли англійський лікар і фізіолог *Уільям Гарвей* опублікував свою книгу "Анатомічні дослідження про рух серця і крові у тварин", у якій показав існування кровообігу. Правильність уявлень про наявність замкненої системи кровообігу підтвердив італійський вчений *Марчелло Мальпігі*. Він відкрив форменні елементи крові, альвеолярну будову легень, а також зв'язок артерій з венами через капіляри. Французький філософ, математик, фізик *Рене Декарт* /XVII-XVIII/ висунув поняття про рефлекс. Подальший розвиток вчення про рефлекс, рефлекторну дугу знайшло у працях *Георга Прохаскі* (1749-1820). У 1738 р. *С.Хейлс* визначив величину кров'яного тиску у коня, заклавши початок гемодинаміці. З 1738 р. фізіологію як самостійну дисципліну почали читати в Санкт-Петербурзькому університеті. *М.В.Ломоносов* у цей період сформулював трьохкомпонентну теорію кольорового зору, дав першу класифікацію смакових відчуттів, висунув думку про утворення теплоти в самому організмі. В кінці XVIII ст. італійський фізик *Луїджі Гальвані* довів існування в тканині "тваринної електрики" і разом з *К.Маттеучі* дослідили процеси збудження.

У 1848 р. російським вченим *В.А.Басовим* була проведена операція накладання хронічної фістули шлунка собаки. Це був один з перших тривалих фізіологічних експериментів. В середині XIX ст. фізіологія відокремилася від анатомії і її стали викладати як незалежну науку.

І.М.Сеченов ввійшов в історію як "батько" фізіології. Він був першим, кому вдалося проаналізувати розчинні в крові гази, виявити явище сумації в ЦНС, гальмування в ЦНС. У 1863р. була опублікована книга "Рефлекси головного мозку", де були дані перші уявлення про психічну діяльність. Він писав, що всі акти рухової діяльності є за своїм походженням суть рефлекси. Діяльність Сеченова відноситься до періоду, що називається класичним. Видатним учнем Сеченова був *Н.Є.Введенський*, який досліджував окремі питання з нервово-м'язової фізіології, процеси збудження і гальмування. Він відкрив явище оптимуму і песимуму подразнення, парабіоз. Продовжувачем праць *Н.Є.Введенського* був *А.А.Ухтомський* (ввів поняття домінанти).

У розвиток вітчизняної і світової фізіології великий вклад вніс *І.П.Павлов*, який створив вчення про вищу нервову діяльність, досліджував серцево-судинну систему та фізіологію травлення. У 1904р. *І.П.Павлову* за роботи в області фізіології травлення була присуджена Нобелівська премія.

І.П.Павлов підготував велику кількість учнів, які внесли немалий вклад у фізіологію. Це Л.А.Орбелі, К.М.Биков, Г.В.Фольборт, П.К. Анохін.

В.Ю.Чаговець /Київський університет/ довів, що електричні потенціали виникають внаслідок різної концентрації електролітів у тканині і що основу подразнення нерва становлять зміни концентрації іонів у ділянці, що подразнюється. У Києві П.Г. Костюк і його школа досліджують іонні механізми збудження.

На початку нашого століття значні успіхи були досягнені в області електрофізіології, коли голландському вченому В.Ейнтховену, а потім А.Ф.Самойлову вдалося зареєструвати електричний потенціал серця. В.В. Правдич-Немінський вперше зареєстрував електричний потенціал головного мозку – електроенцефалографія. Великий вклад внесли вітчизняні вчені Д.А.Орбелі та А.Г.Гінецинський, досліджуючи автономну нервову систему, вони довели трофічну функцію симпатичної нервової системи. Крім того, Д.А.Орбелі заснував еволюційну фізіологію. В області ендокринології великий вклад внесли Б.М.Завадовський, Л.С.Штерн, Г.Н.Кассіль. В області фізіології травлення - В.В.Савич, Г.В.Фольберт, І.П.Разенков, які продовжили традиції І.П.Павлова.

На сучасному етапі фізіологія активно розвивається. В Україні активно працює низка наукових шкіл під керівництвом акад. Костюка, Шуби, Кришталя, Магури. У Львові функціонують кафедри фізіології у ЛДМУім Д.Галицького (Гжегоцький), ЛНУім. І.Франка (Клевець) та ін.

4. Загальна фізіологія збудливих тканин.

Подразливість – це універсальна властивість живих організмів, їх органів і тканин відповідати на дію факторів середовища зміною структурних і функціональних властивостей. У процесі еволюції виділились тканини, в яких подразливість досягнула найвищого рівня розвитку, і така їх властивість одержала назву *збудливості*. *Збудливість* – це здатність клітин і тканин відповідати на подразнення вираженою зовнішньою реакцією.

Згідно сучасних уявлень, *нервова, м'язова і секреторна* тканини належать до збудливих і можуть знаходитися у трьох станах: у стані *фізіологічного спокою, збудження і гальмування*. Перехід з одного стану в інший відбувається швидко, стрибкоподібно, в результаті поступових кількісних змін.

Фізіологічний спокій - це такий стан, коли тканина чи орган не проявляють притаманної їм діяльності. Наприклад, якщо м'яз не скорочується, то вважають, що він знаходиться в стані спокою. Хоча поняття спокою тут умовне, оскільки у розслабленому м'язі, як і у інших органах, постійно здійснюються складні хімічні процеси обміну речовин, а під впливом постійних слабких впливів зі сторони нервової та ендокринної системи ці процеси весь час змінюються.

Збудження - це такий стан живої тканини (м'язової, нервової, секреторної), який виникає під впливом подразнення і виявляється у виразній

зовнішній реакції – скороченні, генерації електричного сигналу, викиді секрету. Перехід у стан збудження відбувається внаслідок складних біологічних реакцій, в основі яких лежать фізико-хімічні, фізичні і функціональні зміни.

Для збудження характерні неспецифічні і специфічні ознаки. Найбільш виражені неспецифічні ознаки. До них відносять:

- ♦ посилення обміну речовин та енергії,
- ♦ кількісні та якісні зміни складу тканин у м'язах і нервах;
- ♦ зміну електричного потенціалу мембрани, яка поширюється вздовж клітинної мембрани.

Тому обов'язковою ознакою збудження є зміна електричного заряду на поверхні клітинної мембрани.

Специфічні ознаки характеризуються діяльністю, яка притаманна даній тканині, наприклад, збуджена м'язова тканина скорочується, секреторна тканина виділяє секрет. Збудження, що виникло в одній клітині чи в якійсь її ділянці переходить на сусідні клітини або на інші ділянки цієї ж клітини. Проведення збудження в м'язах і нервах здійснюється електричним шляхом - за допомогою *потенціалу дії*.

Гальмування - це стан живих тканин, клітин, що проявляється у зменшенні інтенсивності обміну речовин і енергії, швидкості ростових процесів, зниження збудливості. Він є активною формою реакції на дію *подразника*, що забезпечує пристосування живих організмів до зовнішнього середовища.

Подразники

Для виникнення збудження необхідне подразнення збудливої тканини. Подразнення - це процес впливу на живу тканину *подразника*. Подразник - це агент внутрішнього чи зовнішнього середовища, який діючи на клітини, тканини, органи і організм в цілому, викликає збудження.

Класифікація подразників

За природою подразники поділяються на *фізичні* (механічні, температурні, електричні, світлові, звукові), *хімічні* (гормони, кислоти, луги, солі, отрути). За біологічним значенням для тканин і організму в цілому всі подразники бувають *адекватними і неадекватними*. До адекватних відносять подразники, які діють на тканини в звичайних умовах її існування. Наприклад, для м'яза це буде нервовий імпульс, для сітківки - світло, для вуха - звук. Неадекватні подразники - це такі, які в звичайних умовах на дану тканину не впливають. Наприклад, якщо викликати скорочення м'яза механічним уколом, електричним струмом, кислотою. Найбільш поширений неадекватний подразник - це електричний струм.

Електричний струм можна дозувати по силі, тривалості, так, щоб не травмувати тканин і не викликати в ній незворотніх змін. Крім того, електричний струм за своєю природою близький до того струму, що виникає при збудженні тканин.

Всі подразники за своєю силою поділяють на *підпорогові, порогові і*

надпорогові. Пороговою називається мінімальна енергія (сила) подразника, яка викликає збудження. Чим нижчий поріг, тим вища збудливість тканини. Підпорогові подразники збудження не викликають. Порогові - це подразники, сила яких достатня для виникнення збудження. Надпорогові – подразники, сила яких більша за порогові. Порогова сила неадекватних подразників у кілька разів більша, ніж у адекватних.

5. Біоелектричні явища у тканинах..

Виникнення і поширення збудження пов'язане із зміною електричного заряду на поверхні клітинної мембрани і всередині клітини. Доказом "тваринної електрики" були електричні заряди в спеціальних органах деяких риб (електричний сом, електричний скат, вугор). Досліди Гальвані і Маттеучі, які довели, що у всіх тварин тканини є джерелом електрики, поклали початок розвитку електрофізіології. З 1841р. дослідження проводив Дюбуа-Реймон, який ввів терміни "струм спокою" і "струм дії" які на теперішній час називають потенціалом спокою і потенціалом дії.

Однією з перших теорій походження біоелектричних потенціалів була теорія вітчизняного фізіолога В.Ю.Чаговця (1896), яка базувалась на теорії електролітичної дисоціації Арреніуса. Ю.Бернштейн (1902) запропонував мембранну теорію виникнення електричного потенціалу живих тканин. Вона базувалась тільки на різниці зарядів всередині і назовні клітини. Але ця теорія не повністю відображає походження біоелектричних потенціалів. В кінці 50-х рр. А.Ходжкін і А.Хакслі, Б. Катц запропонували нову теорію виникнення біоелектричних потенціалів, яка називається сучасна мембранна теорія або теорія натрій-калієвого насосу.

Потенціал спокою

Згідно сучасних уявлень, а саме, згідно рідинно-мозаїчної моделі будови мембрани клітини, мембрана утворена двома шарами фосфоліпідних молекул, в які занурені молекули білків. Частина білків глибоко пронизує фосфоліпідний бішар, навіть проникає наскрізь, а частина лише частково торкається глобули. Виділені особливі білки, які пронизують мембрану і утворюють пори або канали. Канал складається із власне транспортної системи і так званих "воріт", які можуть бути закриті або відкриті. Іонні канали нервових і м'язових клітин поділяють на натрієві, калієві, кальцієві, і хлорні. Це було виявлено за допомогою хімічних речовин, які блокують ті чи інші канали. Натрієві канали блокує тетродотоксин, який утворюється в тканинах деяких риб і саламандр. Калієві можуть бути блоковані верапамілом, ніфедипіном. Діаметр калієвих каналів біля 0,3 нм, натрієвих - 0,5 нм. У стані спокою проникливість клітинної мембрани для різних іонів різна. Добре проникна для іонів K^+ , для Na^+ в 25 раз менша, а для Cl^- менша в 2 рази.

Між внутрішньою і зовнішньою поверхнями клітинної мембрани завжди існує *різниця електричних потенціалів* у 60-90 мВ. Зовнішня поверхня мембрани заряджена позитивно, а внутрішня - негативно. *Різниця зарядів між зовнішньою і внутрішньою поверхнями клітинної мембрани в*

стані спокою клітини називається мембранним потенціалом спокою. Згідно сучасної мембранної теорії потенціал спокою виникає за рахунок пасивного і активного руху іонів через мембрану. Пасивний рух іонів здійснюється за градієнтом концентрацій і не вимагає затрат енергії. Клітинна мембрана в стані спокою більш проникна для іонів калію. Цитоплазма м'язових і нервових клітин містить в 30-50 раз більше іонів K^+ , ніж позаклітинна рідина. Іони K^+ в цитоплазмі знаходяться у вільному стані і за градієнтом концентрацій дифундують через клітинну мембрану в позаклітинний простір і утримуються на зовнішній поверхні внутріклітинними аніонами. У клітині містяться аніони органічних кислот: аспарагінової, оцтової, піровиноградної та ін. Вміст неорганічних аніонів невеликий. Аніони не можуть проникати через мембрану і залишаються в клітині на внутрішній поверхні мембрани. У той же час іони натрію не можуть зайти в клітину, оскільки натрієві канали у стані спокою закриті. У якийсь момент сила концентраційного градієнту іонів калію врівноважується силою сформованого на мембрані електричного поля і встановлюється певний рівноважний розподіл цих іонів. Тому зовнішня поверхня мембрани заряджена позитивно, а внутрішня - негативно.

Іонів Na^+ в 8-10 раз більше в позаклітинному середовищі, ніж у клітині, проникливість їх через мембрану незначна. Проникнення іонів Na^+ всередину клітини призводить до деякого зниження потенціалу спокою. Дифузія іонів Cl^- , вміст яких у позаклітинній рідині в 15-30 раз вищий, викликає деяке зростання потенціалу спокою. В результаті пасивного руху іонів Na^+ і K^+ мав би наступити момент, коли їх концентрації в клітині і поза клітиною вирівнялися і різниця потенціалів зникла. Але такого не відбувається, оскільки у мембрані існує спеціальний механізм, який забезпечує активний перенос іонів Na^+ і K^+ в сторону їх підвищеної концентрації і підтримує іонну асиметрію.

Активний перенос іонів здійснюється за рахунок натрій-калієвого насоса, який за допомогою спеціальних молекул-переносників білкової природи захоплює із цитоплазми іони Na^+ і переносить їх на зовнішню поверхню мембрани, тобто виводить з клітини. Тут іони Na^+ відщеплюються, а до переносника приєднуються іони K^+ . У результаті дій натрій-калієвого насоса на кожні три іона Na^+ , що виводяться з клітини, в клітину поступає тільки два іони K^+ . Джерелом енергії для роботи K^+ - Na^+ помпи є АТФ. Натрій-калієва помпа виконує двояку функцію:

- ♦ створює і підтримує трансмембранний градієнт концентрацій натрію і калію;
- ♦ генерує різницю потенціалів, що відповідає потенціалу спокою.

Локальний (місцевий) потенціал

При дії підпорогових подразників проникливість мембрани для іонів Na^+ збільшується в незначній мірі і деполяризація не досягає критичного рівня. Виникає місцевий або локальний потенціал, який не поширюється, а згасає поблизу місця виникнення. При повторних подразненнях вони можуть сумуватися, досягати критичного рівня деполяризації і викликати ПД. Амплітуда (10-20 мВ) і тривалість залежить від сили і часу дії подразника,

зникає після припинення дії подразника, не здатний поширюватись по мембрані.

Потенціал дії

Всі клітини збудливих тканин при дії різних подразників порогової сили здатні переходити в стан збудження. При цьому змінюється електричний стан клітинної мембрани. Заряд мембрани починає швидко зменшуватися до нуля, а потім з'являється із зворотнім знаком. Відбувається перезарядка, або *реверсія*, заряду мембрани. У наступній фазі відбувається відновлення заряду мембрани. *Таке нікоподібне коливання потенціалу, яке виникає внаслідок перезарядки мембрани називається потенціалом дії*. Тривалість його 1-5 мс. Величина ПД нерва і скелетного м'язу дорівнює 115-120 мВ. Під час висхідної *фази* - *деполяризації* - зникає вихідна полярність мембрани, потім змінюється знак потенціалу – *реверсія*. Під час низхідної фази заряд мембрани повертається до рівня спокою - *реполяризація*, після чого настає *слідова гіперполяризація*.

Сучасна мембранна теорія пояснює ПД таким чином. При дії подразників порогової величини настає деполяризація мембрани, оскільки змінюється проникливість мембрани. Коли деполяризація досягає критичного рівня, одночасно відкривається максимальна кількість натрієвих каналів, проникливість мембрани для Na^+ зростає в 500 раз. Іони Na^+ лавиноподібно проникають в клітину і виносять із зовнішньої поверхні мембрани позитивні заряди, значно збільшуючи їх концентрацію в клітині, внутрішня поверхня мембрани набуває позитивного заряду. Внаслідок зменшення позитивних зарядів зовнішня поверхня мембрани за рахунок внутріклітинних аніонів заряджається негативно. Збільшення натрієвої проникливості дуже короткочасне і триває 0,5-1,5 мс, після чого проникливість мембрани для Na^+ знову знижується до вихідного рівня в результаті зменшення кількості відкритих натрієвих каналів. Припускають, що в натрієвих каналах є два типи "воріт": швидкі активаційні і повільні інактиваційні. Різке підвищення проникливості мембрани для Na^+ пов'язане з відкриттям активаційних "воріт". При досягненні певного значення ПД (120 мВ) рух Na^+ раптово припиняється, але продовжується значний вихід K^+ . Вони починають посилено виходити з клітини і виносять позитивні заряди, відновлюючи різницю потенціалів. Закінчується пік ПД, настає реполяризація. У продовженні процесу реполяризації беруть участь натрієві і калієві помпи. Спочатку натрієва викачує Na^+ назовні, відновлюючи початкову різницю концентрації. Потім включається калієва помпа, а повертає K^+ всередину клітини з міжклітинного простору. Але K^+ входить всередину клітини більше, ніж вийшло під час збудження. Це спричиняє збільшення різниці потенціалу між внутрішньою і зовнішньою поверхнями мембрани/-90 – -95 мВ/. Цей період називається гіперполяризацією і триває 50-330 мс.

Виникає під впливом порогових і надпорогових подразників, амплітуда і тривалість сталі, розвивається після припинення дії подразника, може поширюватись по мембрані.

6. Зміна збудливості в циклі збудження

Для порівняння збудливості окремих клітин, нервових волокон або збудливих тканин використовують такі показники: *порог сили (реобаза)*, *порог часу (хронаксія)*, *лабільність*.

Порог сили - це найменша сила подразника, яка викликає критичний рівень деполяризації мембрани і перехід локальної відповіді у ПД. Реобаза - це найменша сила постійного струму, яка здатна викликати збудження (порог подразнення). Хронаксія - це мінімальний час, протягом якого повинен діяти струм, у дві реобазы, щоб викликати збудження.

Лабільність або функціональна рухливість - поняття запропоноване Н.В.Введенським /1852-1922/. Вона відображає здатність нервових клітин, синапсів, тканин проводити певну кількість імпульсів і залежить від швидкості руху ПД. Лабільність клітини чи тканини у значній мірі визначається зміною збудливості у циклі її збудження.

При подразненні нервового чи м'язового волокна відповідь на подразнення залежить від проміжку часу, через який його буде нанесено. При збудженні збудливість змінюється. Під час піку ПД збудливість зменшується до нуля. Цей період називається фазою *абсолютної рефрактерності*, абсолютної незбудливості (0,5мс). Вона змінюється фазою *відносної рефрактерності* (4,8 мс), тобто поступового відновлення збудливості. Після цієї фази збудливість тканин на деякий час підвищується. Цей період називається *супернормальною фазою* (15-30 мс), в основі якої лежить слідова деполяризація мембрани.

Окрім перевищення подразником порогової величини для виникнення збудження необхідно дотримати ще дві умови. Необхідною умовою виникнення збудження є *досить швидке наростання сили подразника*. Якщо крутизна наростання сили подразника недостатня, тканина пристосовується до нього і збудження не спостерігається. Це явище пристосування називають *акомодацією*.

Навіть подразник порогової сили, що наростає із достатньою швидкістю, може не викликати збудження, якщо буде діяти протягом незначного часового проміжку. Мінімальна тривалість дії подразника порогової сили, яка необхідна для збудження, називається *корисним часом* його дії. Ця порогова сила струму називається *реобаза*. Якщо сила струму перевищує порогову, то тривалість часу, необхідного для збудження тканин, скорочується. Ця залежність має назву кривої сили-часу і характеризується гіперболічною формою. Ще однією характеристикою збудливості є *хронаксія*. Хронаксія - це час дії струму силою у дві реобазы, достатній для виникнення збудження. Чим більша хронаксія, тим меншою є збудливість тканин.

7. Проведення збудження по нервових волокнах.

ПД поширюється внаслідок формування так званих *локальних або колових струмів*. Якщо в якійсь ділянці нервового або м'язового волокна

виникає збудження і з'являється ПД, між збудженою і незбудженою ділянками виникає різниця потенціалів, що призводить до появи колових струмів. Всередині волокна струм іде від збудженої ділянки до незбудженої, на зовнішній стороні - від ділянки (незбудженої) спокою до збудженої.

При віддаленні від збудженої ділянки подразнююча дія колових струмів знижується і вони не здатні викликати збудження. У мієлінових нервових волокнах збудження передається *стрибкоподібно* (сальтаторно) по *перехватах Ранв'є*. Швидкість проведення збудження у волокнах скелетних м'язів дорівнює 12-15 м/с, гладеньких м'язах - 2-15 м/с, в безмієлінових нервових волокнах - 0,5-3 м/с, а в мієлінових нервових волокнах - 70-120 м/с.

М'язи і нерви проводять електричний струм. При накладанні на м'яз чи нерв двох електродів, з'єднаних з джерелом постійного струму, відбувається переміщення іонів. До анода направляються аніони, а до катода - катіони. Е.Пфлюгер встановив закономірність, яка отримала назву "полярний закон подразнення". Постійний струм подразнює тканини тільки в момент замикання або розмикання електричного ланцюга. Подразнення виникає лише під електродами. При замиканні збудження виникає на катоді, а при розмиканні - на аноді.