

Львівський державний університет фізичної культури

ім. Івана Боберського

Кафедра анатомії та фізіології

"Фізіологія людини"

Лекція № 1

**Тема лекції: ВСТУП У ФІЗІОЛОГІЮ. ЗАГАЛЬНА ФІЗІОЛОГІЯ
ЗБУДЛИВИХ ТКАНИН.**

План лекції:

1. Вступ.
2. Предмет і завдання фізіології. Зв'язок з іншими науками.
3. Методи і методологія фізіологічних досліджень.
4. Основні історичні етапи розвитку фізіології.
5. Загальна фізіологія збудливих тканин.
6. Проведення збудження по нервових волокнах.
7. Зміна збудливості при проходженні збудження.
8. Висновок.

Лекція розрахована на 2 академічні години.

Навчальні та виховні цілі: визначити поняття фізіологія і методи її вивчення ,зв'язок з іншими науками, значення для спорту; сформувати поняття про збудливі тканини та їх властивості; розглянути механізми проведення збудження нервовими волокнами.

Матеріальне забезпечення: таблиці, слайди, мультимедійні презентації.

Склав: доц. Вовканич Л.С.

Затверджено на засіданні

кафедри анатомії та фізіології

"15" серпня 2024 р.

протокол № 1

Львів – 2024

I. ПРЕДМЕТ І ЗАВДАННЯ ФІЗІОЛОГІЇ. ЗВ'ЯЗОК З ІНШИМИ НАУКАМИ.

Фізіологія /грец.physis - природа, logos -вчення/ - наука, що вивчає функції живих організмів, їх окремих систем, органів, тканин і клітин, які забезпечують взаємодію організму з оточуючим середовищем, його поведінку в різних умовах існування, а також індивідуальний розвиток.

Фізіологія людини тісно пов'язана з такими морфологічними науками як анатомія, цитологія, гістологія. Зрозуміти роботу будь-якого органу можна лише знаючи його будову, оскільки функція і форма зв'язані нерозривно. Це наслідок тривалої еволюції. В організмі весь час відбуваються зміни: він росте, розвивається і, накінець, старіє. При цьому змінюються деякі функції і швидкість перебігу процесів. 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. За останні роки інтенсивно розвивається така наука як біофізика, яка розглядає фізіологічні функції з точки зору діючих при цьому фізичних законів.

Зв'язок з хімією фізіологія встановила, вивчаючи обмін речовин, механізм дії ферментів травних залоз, біологічно активних речовин, гормонів. Зв'язок з кібернетикою полягає в тому, що це наука, яка вивчає процеси довільного управління, що здійснюється з допомогою сигналів зворотнього зв'язку. Широко використовуються у фізіології методи кібернетичного моделювання.

Зв'язок з психологією, філософією і іншими гуманітарними науками здійснює фізіологія вищої нервової діяльності. Так виникли нові напрямки, як нейрофізіологія, психофізіологія, які мають не тільки теоретичне значення, але і практичне.

Зв'язок з медициною, педагогікою, ветеринарією, тваринництвом визначається тим, що фізіологія є теоретичною основою цих наук. Щоб взнати хворобу, треба знати нормальний стан функцій організму, щоб її лікувати, необхідно мати уявлення про механізми їх мінливості. Для педагогіки особливий інтерес представляє вікова фізіологія вищої нервової діяльності людини.

Основні розділи фізіології та їх завдання:

- I. Загальна фізіологія вивчає основні життєві процеси, загальні прояви життєдіяльності, такі як метаболізм органів і тканин, 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 об'єднання їх у системи.
3. 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. 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.

2. МЕТОДИ ФІЗІОЛОГІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ

Фізіологія - експериментальна наука, основним методом пізнання механізмів і закономірностей в ній є експеримент, що дозволяє не тільки відповісти, що відбувається в організмі, але і з'ясувати, як і чому відбувається той чи інший фізіологічний процес, як виникає, якими механізмами підтримується і керується. В залежності від того, яку мету ставить експериментатор в експерименті, відповідний характер буде і в методичних прийомах.

Для глибокого розуміння тих процесів, що протікають в організмі, в нервовій, м'язовій чи секреторній клітині, використовуються так звані аналітичні дослідження.

На ранніх стадіях розвитку фізіології широко використовувалися методики видалення /метод екстерпації/ або 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.

Для дослідження діяльності органів, що розміщені в глибині тіла і недоступні безпосередньому спостереженню використовують фістульний метод. Різновидністю цієї методики може бути виведення проток залоз, таких як привушна, або підщелепна слинні залози 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

Для того, щоб встановити залежність функції органа від впливу нервої системи використовують методику денервації. При цьому або перерізають нервові волокна, що іннервують цей орган, або подразнюють його з участю електричного або хімічного подразнення. 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.

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

органів і тканин, реєстрацію електричного потенціалу, вводять лікарські препарати. Але тварина гине.

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.

3. ОСНОВНІ ІСТОРИЧНІ ЕТАПИ РОЗВИТКУ ФІЗІОЛОГІЇ.

Виникнення фізіології відбулося ще в далеку давнину в зв'язку з потребами медицини. Певним етапом у розвитку фізіологічних уявлень було використання вівісекційних прийомів, початок яким було покладено Клавдієм Галеном - класиком античної медицини. Саме він вперше запропонував у практику медицини в експеримент. 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 Декарт /XVII-XVIII/ висунув поняття про рефлекс. 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 XVIIIст. італійський фізик Луїджі Гальвані довів існування в тканині "тваринної електрики" і разом з К. Маттеучі дослідили процеси збудження.

У 1848р. російським вченим В.А.Басовим була проведена операція

накладання хронічної фістули шлунка собаки. В середині XIX ст. фізіологія відокремилася від анатомії і її стали викладати як незалежну науку.

І.М.Сеченов увійшов в історію як "батько фізіології". Він був першим, кому вдалося проаналізувати розчинні в крові газу, 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 рефлексів. 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.

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 голандському 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.

4. ЗАГАЛЬНА ФІЗІОЛОГІЯ ЗБУДЛИВИХ ТКАНИН.

Згідно сучасних уявлень, нервова і м'язова тканини можуть знаходитися у трьох станах: у фізіологічному спокої, збудженні і гальмуванні. 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 такий стан є умовний, оскільки в м'язах, інших органах постійно здійснюються складні хімічні процеси обміну речовин, а під дією постійних слабких впливів зі сторони нервової системи ці процеси весь час змінюються.

У м'язах і нервах діяльний стан протікає в двох формах: збудження і гальмування. Збудження - це такий стан живої тканини /м'язової, нервової, секреторної/, який виникає під впливом подразнення. Це стан 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, енергії, кількісні та якісні зміни складу тканин у м'язах і нервах; при збудженні виникає електричний струм, що 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 такий стан живих тканин, клітин, який 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 енергетичною природою подразники діляться на фізичні /механічні, температурні, електричні, світлові, звукові, радіоактивні/, 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.

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.

Всі подразники за своєю силою поділяють на підпорогові, порогові і надпорогові. Порогові - це подразники, сила яких менша порогових і не викликають збудження. Надпорогові - подразники більш сильніші, ніж порогові.

Для виникнення збудження поряд із силою, часом дії подразника велике значення має швидкість наростання сили подразника. Наприклад, швидкий удар по нерву викличе його збудження, а повільне надавлювання на нерв збудження не викликає. Швидкість наростання сили подразника називається градієнтом подразнення. Якщо градієнт збудження знижується, то поріг збудливості зростає, тобто збудливість даної тканини знижується.

5. БІОЕЛЕКТРИЧНІ ЯВИЩА В 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 базувалася 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. Зовнішня поверхня мембрани заряджена позитивно, а внутрішня - негативно. Різниця зарядів між зовнішньою і внутрішньою поверхнями клітинної мембрани в стані спокою клітини називається 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. 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, так як 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-перенощиків 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: по-перше, він створює і підтримує трансмембранний градієнт концентрацій натрію і калію і, по-друге, генерує різницю потенціалів, що відповідає потенціалу спокою.

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. Потім знову відновлюється заряд мембрани. Таке пікоподібне 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 поверхніями мембрани/-90 – -95 мВ/. Цей період називається гіперполяризацією і триває 50-330 мс.

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.

Проведення збудження

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. \pm

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 - 2-15м/с, в безмієлінових нервових волокнах - 0,5-3 м/с, а в мієлінових нервових волокнах - 70-120 м/с.

Зміна збудливості при проходженні циклу збудження

Для порівняння збудливості окремих клітин, нервових волокон або збудливих тканин використовують такі показники: поріг сили, хронаксія, лабільність.

Поріг 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 /поріг подразнення/. Хронаксія - це мінімальний час, протягом якого повинен діяти струм, рівний у дві реобаз, 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.

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.

ЛІТЕРАТУРА

1. Фізіологічні основи фізичного виховання і спорту: навч. посіб. для перепідготовки спеціалістів ОКР "бакалавр" : у 2 ч. / Вовканич Л.С., Бергтраум Д.І. – Л. : ЛДУФК.- 2011 – Ч. 1. – 344 с.
2. Кучеров І.С. Фізіологія людини і тварин. К. Вища школа.- 1991.- С.3-33.
3. Ганонг В.Ф. Фізіологія людини: підручник / Переклад з англ. Наук. ред.. перекладу М. Гжегоцький, В. Шевчук, О. Заячківська. – Львів: БаК, 2002. – 784 с.
4. Гжегоцький М.Р. Фізіологія людини / Гжегоцький М.Р., Філімонов В.І., Петришин Ю.С., Мисаковець О.Г. – К.: Книга плюс, 2005. – 494 с.
5. Коритко З.І. Загальна фізіологія / Коритко З.І., Голубій Є.М. – Львів: 2002. – 172 с.
6. Нормальна фізіологія / Під. ред. В. І. Філімонова. – К.: Здоров'я, 1994. – 608 с.
7. Фекета В.П. Курс лекцій з нормальної фізіології / В.П.Фекета. – Ужгород: Гражда, 2006. – 296 с.

8. Чайченко Г.М. Фізіологія людини і тварин / Чайченко Г.М., Цибенко В.О, Сокур В.Д. – К: Вища школа, 2003. – 463 с.
9. Фізіологія людини : навч. посіб. – Вид. 2-ге, доп. / Яремко Є. О., Вовканич Л. С., Бергтраум Д. І. [та ін.]. – Л. : ЛДУФК, 2013. – 208 с.
Режим доступу: <http://repository.ldufk.edu.ua/handle/34606048/9261>
10. Фізіологія людини і тварин (фізіологія нервової, м'язової і сенсорних систем) / М.Ю. Клевець, В.В.Манько, М.О. Гальків та ін. – Л.: ЛНУ імені Івана Франка, 2011. – 326 с.
11. Фізіологія: підручник для студ. вищ. мед. навч. закладів / В.Г.Шевчук, В.М.Мороз, С.М.Белан [та ін.]; за ред.. В.Г.Шевчука. – Вінниця: Нова книга, 2012. – 448 с.
12. Фізіологія [Текст] : підруч. для студентів вищ. мед. навч. закл. IV рівня акредитації / [В. Г. Шевчук та ін.] ; за ред. чл.-кор. НАПН України, проф. В. Г. Шевчука. - Вид. 2-ге, випр. і допов. - Вінниця : Нова Книга, 2015. – 447 с