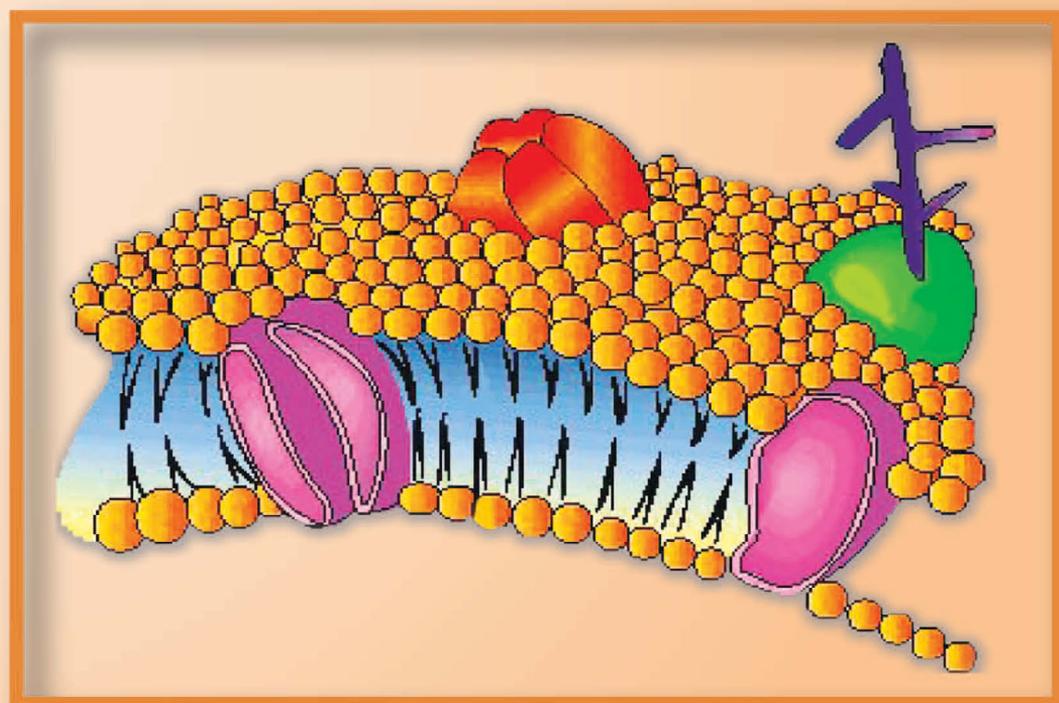


Н. П. Ерофеев, Л. Б. Захарова,  
Е. Н. Парийская

# Физиология возбудимых мембран

*Учебное пособие и практикум по физиологии  
для студентов медицинских факультетов  
университетов и вузов*



Санкт-Петербург  
СпецЛит

Н. П. Ерофеев, Л. Б. Захарова, Е. Н. Парийская

# Физиология возбудимых мембран

Учебное пособие и практикум по физиологии  
для студентов медицинских факультетов  
университетов и вузов

Под общей редакцией проф. Н. П. Ерофеева

*Учебное пособие утверждено  
РИСО медицинского факультета СПбГУ,  
рекомендовано для студентов медицинских вузов  
по специальностям «Лечебное дело» и «Стоматология»*

Санкт-Петербург  
СпецЛит  
2012

УДК 612.007.1  
Е78

Авторы:

*Ерофеев Николай Павлович* — доктор медицинских наук, профессор, руководитель учебной дисциплины «Физиология» кафедры физиологии медицинского факультета СПбГУ;

*Захарова Лидия Борисовна* — кандидат биологических наук, доцент кафедры физиологии медицинского факультета СПбГУ;

*Парийская Елена Николаевна* — кандидат биологических наук, доцент кафедры физиологии медицинского факультета СПбГУ

Рецензенты:

*Лытаев Сергей Александрович* — доктор медицинских наук, профессор, заведующий кафедрой нормальной физиологии Санкт-Петербургской государственной педиатрической медицинской академии;

*Марков Александр Георгиевич* — доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой общей физиологии биолого-почвенного факультета Санкт-Петербургского государственного университета

Редактор:

*Петрова Ольга Павловна* — кандидат биологических наук, заведующая лабораторией физиологии медицинского факультета СПбГУ

**Ерофеев Н. П., Захарова Л. Б., Парийская Е. Н.**

Е78 Физиология возбудимых мембран : учебное пособие и практикум по физиологии для студентов медицинских факультетов университетов и медицинских вузов / под общ. ред. Н. П. Ерофеева. — СПб. : СпецЛит, 2012. — 96 с. — ISBN 978-5-299-00513-4

Учебное пособие содержит современные представления о механизмах функционирования возбудимых мембран, физиологии мышечных и нервной тканей организма человека, методические разработки для внеаудиторной самостоятельной работы студентов и практикум. Содержание учебного пособия соответствует официальной программе по нормальной физиологии для медицинских вузов.

Выражаем благодарность студентам Муцинскому Дмитрию, Молодкину Антону, Пелевиной Юлии, Гоов Азамату за помощь в оформлении настоящего издания оригинальными рисунками.

УДК 612.007.1

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>Условные сокращения</b> .....	4
<b>Предисловие</b> .....	5
<b>Тема 1. ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ В ЖИВЫХ ТКАНЯХ</b> .....	6
1.1. Свойства возбудимой мембраны .....	8
1.2. Зависимость возбудимости мембраны от амплитуды, силы, длительности и скорости нарастания раздражающего стимула и частоты нанесения раздражения .....	8
1.3. Характеристики возможных раздражителей .....	9
1.4. Свойства возбудимых тканей .....	12
1.5. Природа возбуждения .....	14
1.5.1. Селективность, полупроницаемость мембран. Каналы мембраны .....	14
1.5.2. Механизмы переноса веществ транспортными белками . . .	19
1.5.3. Пассивный и активный транспорт плазматической мембраны	19
1.5.4. Особенности функционирования ионных каналов плазматической мембраны .....	24
1.6. Мембранный потенциал, локальный ответ, потенциал действия . . .	30
<b>Тема 2. ФИЗИОЛОГИЯ НЕРВОВ И НЕРВНО-МЫШЕЧНОГО СИНАПСА</b>	39
2.1. Структура и функция нервных волокон .....	41
2.2. Проведение возбуждения по безмиелиновым волокнам .....	42
2.3. Проведение возбуждения по миелиновым волокнам .....	44
2.4. Типы нервных волокон и их функции .....	47
2.5. Организация нервно-мышечного (химического) синапса .....	52
2.6. Организация электрического синапса .....	54
<b>Тема 3. ФИЗИОЛОГИЯ СКЕЛЕТНЫХ И ГЛАДКИХ МЫШЦ</b> .....	56
3.1. Основные функции мышечной ткани .....	57
3.2. Скелетная мышца .....	59
3.3. Молекулярный механизм мышечного сокращения .....	64
3.3.1. Суммация мышечных сокращений .....	73
3.4. Физиологическая роль клеток-сателлитов .....	81
3.5. Гладкая мышца .....	82
3.5.1. Структурная организация гладкой мышцы (морфологические и функциональные особенности) .....	83
3.5.2. Особенности иннервации гладких мышц .....	88
3.5.3. Четыре удивительных функциональных качества ГМК . . .	89
3.6. Сравнительная характеристика типов мышечной ткани .....	94
<b>Литература</b> .....	96

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Клетки и ткани человека при воздействии на них различных стимулов изменяют структуру и функциональную активность. Указанная способность мембран клеток, тканей и органов составляет основу физиологической реактивности живого организма. Общие закономерности взаимодействия раздражителей (стимулов) и мембран клеток и тканей тела человека изучает **физиология возбудимых мембран**. Студенты II курса при изучении данного раздела физиологии опираются на знания по химии, физике, морфологии (гистологии и анатомии).

Любые внешние воздействия на ткани организма вызывают перестройку физико-химического состояния мембран их клеток. Такое свойство всех биологических структур, составляющих тело человека, называется **раздражимостью**.

Однако ткани тела человека с разной скоростью реагируют на раздражители: одни быстро изменяют функциональную активность, другие — медленно. Например, если нанести механическую травму мышце или кости, то в ответ на такое раздражение мышца мгновенно сократится, а регенерация костной ткани будет осуществляться в течение 2 нед. и более. Высокая скорость ответа тканей на раздражители определяется наличием **высоковозбудимой плазматической мембраны** их клеток. Клетки и ткани, которые быстро реагируют на раздражители, называются **возбудимыми**. **Возбудимыми являются мембраны нервных и мышечных клеток организма человека** (рис. 1, а, б).

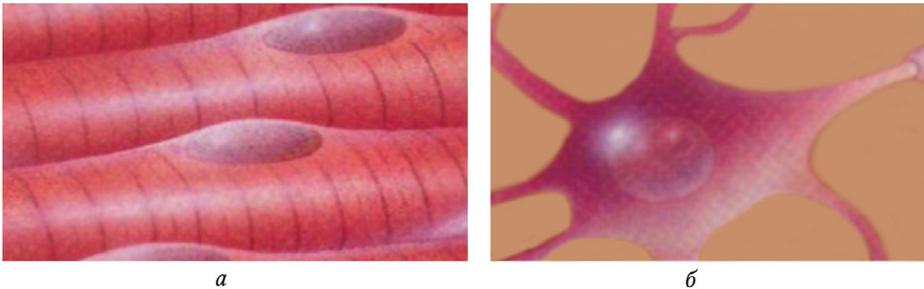


Рис. 1. Возбудимые ткани:

а — мышечная ткань; б — нервная ткань

# ТЕМА 1

## ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ В ЖИВЫХ ТКАНЯХ



### Вопросы по теме:

1. Современные представления о молекулярной организации биологических мембран. Основные функции плазматической и внутриклеточных мембран.
2. Раздражители. Классификация раздражителей по адекватности, по природе, по силе. Закономерности раздражения (правило силы, правило градиента, правило «все или ничего», правило «сила – длительность»). Кривая «сила – длительность».
3. Общие (возбудимость и возбуждение, проводимость, рефрактерность) и специфические (способность генерировать ПД, сократимость) физиологические свойства возбудимых тканей.
4. Каналы мембран: их строение, свойства, механизм функционирования.
5. Потенциалзависимые, лиганд(хемо)зависимые и механозависимые каналы. Механизмы открытия.
6. Диффузия через клеточную мембрану жирорастворимых веществ, воды, ионов, низкомолекулярных веществ, крупных молекул (диффузия, облегченная диффузия, активный транспорт).
7. Механизм формирования мембранного потенциала (МП). Регистрация МП.
8. Локальный ответ (ЛО): условия его возникновения и свойства.
9. Потенциал действия (ПД): условия его возникновения, ионные токи, фазы.
10. Применение в клинической практике теоретических знаний о функции ионных каналов мембран нервных клеток, миоцитов, кардиомиоцитов.
11. Изменения возбудимости мембраны клетки в различные фазы ПД (возбуждение клетки).



Появление плазматической мембраны в процессе эволюции явилось коренным фактором надежности возникновения и существования клеток. Плазматическая мембрана определила объем каждой клетки и, что особенно важно, обеспечила сохранение важнейших различий между внутренним содержимым и внешней средой: сделала клетку относительно независимой. Мембрана, однако, не является просто механическим препятствием, она выполняет роль высокоизбирательного фильтра, контролируя потоки ионов, воды, нутриентов и метаболитов. Плазматическая мембрана по своей сути напоминает забор, окружающий некое жилище. Частокол через щели пропускает воду, ветер, сквозь него проникают мелкие живые существа. Крупные же животные преодолевают забор только в случае, если они могут его перепрыгнуть, перелезть через него или пройти через охраняемые ворота (Финеан Дж., Колмэн Р., Мичелл Р., 1977) (рис. 2).



Рис. 2. Плазматическая мембрана — селективный фильтр

## 1.1. Свойства возбудимой мембраны



**Способность** плазматической мембраны возбудимых тканей изменять ионную проницаемость и мембранный потенциал спонтанно или в ответ на адекватный стимул называется **возбудимостью**.

**Возбуждение** — стандартный процесс изменения электрической проводимости цитоплазматической мембраны возбудимых тканей, генерации потенциала действия (ПД), распространения ПД и специфического ответа клетки (ткани) на раздражение.

## 1.2. Зависимость возбудимости мембраны от амплитуды, силы, длительности и скорости нарастания раздражающего стимула и частоты нанесения раздражения

Возбуждение нервной и мышечной мембраны возникает в ответ **на действие** раздражителей и/или **спонтанно**.

**Раздражители (стимулы)** — это факторы внешней или внутренней среды, которые изменяют физико-химическое состояние возбудимых мембран клеток тканей.

За **порог стимула** в физиологии принимается наименьшая сила раздражителя, которая способна вызвать возбуждение. Другими словами, **порог стимула** является мерой оценки возбудимости мембраны.

**Запомните!** Чем меньше порог раздражителя, тем более возбудима ткань. Нервная ткань обладает большей возбудимостью, чем мышечная.



### Практическая работа

#### *Определение пороговой силы раздражителя при прямом и непрямом раздражении мышцы одиночными стимулами и серией стимулов*

**Цель работы:** определить порог раздражения нерва и мышцы при раздражении одиночными импульсами и серией стимулов.

**Приборы и материалы:** нервно-мышечный препарат, вилочковый электрод, стимулятор, препаровальные инструменты, ванночка, раствор Рингера.

#### **Ход работы:**

1. Присоедините электроды к стимулятору.
2. Установите ручку стимулятора в положение «Одиночный стимул».
3. Регулятор шкалы «Частота» устанавливается на цифру 1, а регулятор шкалы «Амплитуда» — на 0.
4. Нерв препарата положите на раздражающие электроды.

5. Найдите минимальную величину раздражающего стимула, вызывающего минимальное сокращение мышцы. Для этого постепенно увеличивайте силу электрического тока (шкала «Амплитуда») до момента возникновения первого видимого сокращения мышцы. Запишите полученный результат.
6. Верните регулятор шкалы «Амплитуда» на 0.
7. Установите ручку стимулятора в положение «Серия стимулов».
8. Регулятор шкалы «Амплитуда» оставьте на 0, а регулятор шкалы «Частота» установите на цифру 10 или 15.
9. Найдите минимальную величину раздражающего стимула, вызывающего минимальное сокращение мышцы. Для этого постепенно увеличивайте силу электрического тока (шкала «Амплитуда») до момента возникновения первого видимого сокращения мышцы. Запишите полученный результат.
10. Снимите нерв с электродов и поместите на них мышцу.
11. Повторите последовательность действий (п. п. 3–8) для репрезентативности выборки результатов экспериментов.
12. Полученные результаты занесите в табл. 1.

Таблица 1

**Пороговые значения раздражающих стимулов  
для нерва и мышцы лягушки**

Вид раздражающего тока	Характер раздражения	
	Одиночные импульсы	Серия импульсов
Непрямое раздражение (нерв)		
Прямое раздражение (мышца)		

**Вывод.** Сравните пороги возбудимости мышцы при прямом и непрямом раздражении. Укажите, какая из исследованных тканей — нервная или мышечная — обладает большей возбудимостью. Обоснуйте ответ.

Укажите, как порог наносимого раздражающего стимула зависит от частоты наносимых раздражений.

### 1.3. Характеристики возможных раздражителей

**Раздражитель** вызывает ответную реакцию только при соблюдении следующих условий:

- 1) стимул должен быть достаточно сильным (рис. 3, а);
- 2) стимул должен быть достаточно длительным (рис. 3, б);
- 3) стимул должен достаточно быстро нарастать (рис. 3, в);
- 4) ответы возбудимых мембран зависят от частоты предъявляемого стимула (рис. 3, г, д).

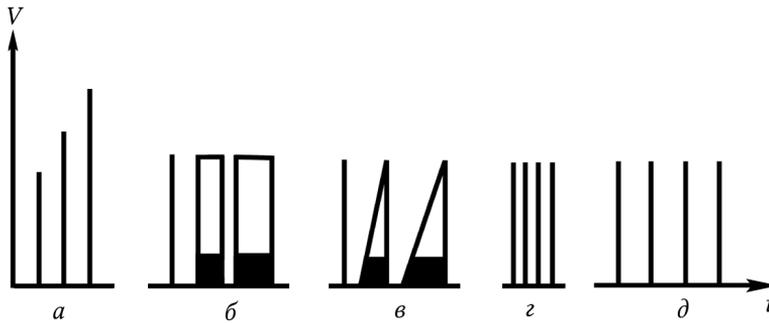


Рис. 3. Характеристики действий раздражающего стимула (по оси ординат — сила раздражителя в вольтах ( $V$ ), по оси абсцисс — время ( $t$ ) в мс):

$a$  — по силе;  $б$  — по длительности воздействия;  $в$  — по скорости нарастания силы воздействия;  $г, д$  — по частоте



В зависимости от природы воздействия, **стимулы** (раздражители) подразделяют на **физические, физико-химические, химические**.

**Физические стимулы:** электрические, световые, звуковые, механические, термические.

**Физико-химическими стимулами** являются осмоляльность, ионный состав, pH.

**Химические стимулы** — это кислоты, щелочи, токсины (в том числе те, которые образуются в организме человека), лекарственные средства.

В зависимости от силы воздействия стимулы подразделяются на **подпороговые, пороговые, надпороговые (сверхпороговые)**.

Подпороговые раздражители вызывают местные реакции (**локальный** ответ мембраны), которые не сопровождаются видимыми проявлениями функций возбудимых тканей. Пороговые раздражители приводят к типичным реакциям возбудимых тканей. Надпороговые раздражители вызывают нестандартные реакции, например, сильный звук может привести к потере слуха.



Объясните, с какой целью в клинической практике используется понятие порога раздражения для оценки функционального состояния и хода лечения травмированной нервной и мышечной ткани.

---



---



---



---



---

В зависимости от мишени (клетка, ткань, орган), на которую воздействует раздражитель, стимулы подразделяются на адекватные и неадекватные. Адек-

ватный раздражитель буквально обозначает соответствующий. Это означает, что раздражитель по отношению к мишени обладает низким порогом и является для нее специфичным.

Сформулируйте определения:

### Адекватные раздражители

---

---

---

Пример: \_\_\_\_\_

### Неадекватные раздражители

---

---

---

Пример: \_\_\_\_\_

Дайте определение понятий:

**Реобазы** – \_\_\_\_\_

**Полезное время** – \_\_\_\_\_

Нарисуйте кривую, отражающую зависимость между силой и длительностью раздражителя, обозначьте точки, соответствующие реобазе, удвоенной реобазе, полезному времени и хронаксии.



В современной клинике используются знания реобазы и полезного времени для диагностики уровня повреждения нервов и мышечной ткани, а также для контроля проводимых лечебных мероприятий. Для этих целей используются приборы, которые называются **электростимуляторы**. Клинические нейрофизиологи устанавливают локальные и системные нарушения возбудимости и проводимости нервных и мышечных волокон, нервных стволов и мышцы в целом с помощью и других методов. Наиболее распространенными методами диагностики и контроля лечения являются **электромиография** — **ЭМГ** и **электронейрография** — **ЭНГ**.

На рис. 4 демонстрируется схема изучения проводимости нерва с помощью метода ЭМГ. Для проведения исследования используются две пары электродов. Стимулирующие электроды накладываются в области прохождения срединного нерва. Регистрирующие электроды помещаются на некотором расстоянии от стимулирующих электродов. При стимуляции электрическим током определяют локализацию нервных волокон и функциональное состояние мышц, иннервируемых исследуемым нервом. Отсутствие проведения ПД по нерву на участке между стимулирующими и регистрирующими электродами свидетельствует о повреждении нерва и/или мышц.

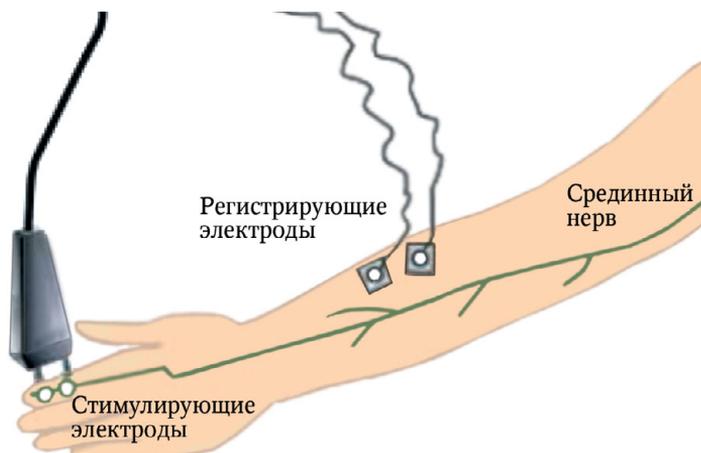


Рис. 4. Схема электродиагностики повреждения нерва



Вы познакомились с одним из методов оценки функции нервов и мышц. Ответьте на вопросы:

1. Меняется ли скорость ответной реакции нерва или мышцы на раздражение после их повреждения?

2. При исследовании по схеме (см. рис. 4) обнаружено, что при раздражении области срединного нерва мышцы передней поверхности предплечья не сокращаются. Однако при прямом (через кожу) раздражении отдельных мышц предплечья наблюдаются сократительные ответы мышц. О чем свидетельствуют изложенные наблюдения?

#### 1.4. Свойства возбудимых тканей



Мышцы и нервы по-разному воспроизводят ритм действующих на них стимулов.

**Лабильность** (от лат. *labilis* — «скользящий», «неустойчивый») — это мера функциональной подвижности тканей. Лабильность отражает время, в течение которого ткань восстанавливает работоспособность после очередного цикла возбуждения. Мышечная и нервная ткани имеют высокую скорость воспроизведения действующих на них возбуждающих стимулов в единицу времени (имп./с) в виде свойственных им реакций (сокращение мышцы или возникнове-