

М.М. Лапкин, Е.А. Трутнева

ИЗБРАННЫЕ ЛЕКЦИИ ПО НОРМАЛЬНОЙ ФИЗИОЛОГИИ



М.М. Lapkin, Е.А. Trutneva

SELECTED LECTURES ON NORMAL PHYSIOLOGY

Министерство науки и высшего образования РФ

Рекомендовано Координационным советом по области образования
«Здравоохранение и медицинские науки» в качестве учебного пособия
для использования в образовательных учреждениях, реализующих
основные профессиональные образовательные программы высшего
образования по направлению подготовки специалитета
по специальности 31.05.01 «Лечебное дело»



Москва
ИЗДАТЕЛЬСКАЯ ГРУППА
«ГЭОТАР-Медиа»
2019

СОДЕРЖАНИЕ

Список сокращений и условных обозначений	7
--	---

ИЗБРАННЫЕ ЛЕКЦИИ ПО НОРМАЛЬНОЙ ФИЗИОЛОГИИ

Лекция 1. Предмет и задачи физиологии. Этапы развития физиологии, ее связь с медициной.	11
Лекция 2. Физиология обмена веществ и энергии. Рациональное питание	19
Лекция 3. Основные физиологические свойства возбудимых тканей	28
Лекция 4. Биоэлектричество и его механизмы	33
Лекция 5. Физиология мышечной ткани	42
Лекция 6. Физиология синаптической передачи	54
Лекция 7. Общая морфология и физиология нервной системы. Рефлекторная теория	65
Лекция 8. Нервный центр и его свойства. Координация деятельности нервных центров	72
Лекция 9. Физиология автономной (вегетативной) нервной системы	82
Лекция 10. Частная физиология центральной нервной системы. Физиология спинного мозга	91
Лекция 11. Морфофункциональная организация ствола мозга, промежуточного мозга и мозжечка.	99
Лекция 12. Морфофункциональная организация конечного мозга. . .	111
Лекция 13. Гуморальные взаимосвязи в организме	128
Лекция 14. Физиология крови	135
Лекция 15. Физиология дыхания. Внешнее дыхание и методы его исследования	148
Лекция 16. Физиология дыхания. Регуляция дыхания	160

Лекция 17. Физиология кровообращения. Физиологические свойства сердечной мышцы.	167
Лекция 18. Физиология кровообращения. Методы исследования сердечной деятельности. Сердечный цикл	177
Лекция 19. Физиология кровообращения. Регуляция деятельности сердца	188
Лекция 20. Физиология кровообращения. Гемодинамика. Регуляция просвета сосудов. Регуляция артериального давления ...	194
Лекция 21. Физиология пищеварения. Пищеварение и его основные функции. Значение различных участков пищеварительного тракта для процессов пищеварения	201
Лекция 22. Физиология пищеварения. Регуляция пищеварения. Современные представления о механизмах голода и насыщения ...	218
Лекция 23. Выделение. Физиология почек	228
Лекция 24. Общая физиология сенсорных систем	243
Лекция 25. Физиология боли	249
Лекция 26. Физиологические основы целенаправленного поведения животных и человека	259
Лекция 27. Физиологические основы целенаправленного поведения человека и животных с позиции теории функциональных систем П.К. Анохина	269
Лекция 28. Физиологические основы адаптации	274
Вопросы для контроля знаний	280
Литература	292

CONTENTS

Abbreviation and Reference List	8
---	---

SELECTED LECTURES ON NORMAL PHYSIOLOGY

Lecture 1. Introductory Lecture. Subject and Objectives of Physiology. Stages of Development, Connection with Medicine	295
Lecture 2. Physiology of Metabolism. Rational Diet	301
Lecture 3. Basic Physiological Properties of Excitable Tissues	308
Lecture 4. Bioelectricity and its Mechanisms.	312
Lecture 5. Physiology of Muscle Tissue	320
Lecture 6. Physiology of Synapses.	330
Lecture 7. General Morphology and Physiology of Nervous System. Reflex Theory.	340
Lecture 8. Nerve Center and its Properties. Coordination of Activity of Nerve Centers	347
Lecture 9. Physiology of Autonomic (Vegetative) Nervous System	356
Lecture 10. Special Physiology of Central Nervous System. Physiology of Spinal Cord	364
Lecture 11. Structural and Functional Organization of Brainstem, Diencephalon and Cerebellum	372
Lecture 12. Morpho-Functional Organization of Telencephalon (Endbrain)	382
Lecture 13. Humoral Interrelations in Organism	398
Lecture 14. Physiology of blood	405
Lecture 15. Physiology of Respiration. Stages of Respiration, Biomechanics of Respiration, Transport of Gases	416
Lecture 16. Physiology of Respiration. Control of Respiration	426
Lecture 17. Physiology of Blood Circulation. Physiological Properties of Cardiac Muscle	432

Lecture 18. Physiology of Blood Circulation. Methods of Investigation of Cardiac Activity. Cardiac Cycle	441
Lecture 19. Physiology of Blood Circulation. Regulation of Cardiac Activity	451
Lecture 20. Physiology of Blood Circulation. Hemodynamics. Control of Vascular Lumen. Control of Arterial Blood Pressure.....	456
Lecture 21. Physiology of Digestion. Digestion and its Basic Functions. Role of Different Parts of Gastrointestinal Tract in Digestion	463
Lecture 22. Physiology of Digestion. Regulation of Digestion. Modern Concepts of Mechanisms of Hunger and Satiety	477
Lecture 23. Physiology of Excretion	486
Lecture 24. General Physiology of Sensory Systems	499
Lecture 25. Physiology of Pain	505
Lecture 26. Physiological Basis of Purposive Behavior of Animals and Humans	514
Lecture 27. Physiological Bases of Purposive Behavior of Humans and Animals from the Point of View of P.K. Anokhin's Theory of Functional Systems	522
Lecture 28. Physiological Basis of Adaptation	526
Questions for self-control	530
References	541

Лекция 2

ФИЗИОЛОГИЯ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ. РАЦИОНАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ

План лекции

- ▶ Понятие об обмене веществ в организме. Источники энергии в организме.
- ▶ Основные понятия и определения физиологии обмена веществ и энергии.
- ▶ Методы изучения энергетического обмена у человека.
- ▶ Понятие о рациональном питании. Правила составления пищевых рационов.

Понятие об обмене веществ в организме.

Источники энергии в организме

Организм человека представляет собой открытую термодинамическую систему, которая характеризуется наличием обмена веществ и энергии.

Обмен веществ и энергии — совокупность физических, биохимических и физиологических процессов превращения веществ и энергии в организме и обмен веществами и энергией между организмом и окружающей средой. Эти процессы изучают многие науки: биофизика, биохимия, молекулярная биология, эндокринология и, конечно же, физиология.

Обмен веществ и обмен энергии тесно взаимосвязаны, однако для упрощения понятий их рассматривают отдельно.

Обмен веществ (метаболизм) — совокупность химических и физических превращений, происходящих в организме и обеспечивающих его жизнедеятельность во взаимосвязи с внешней средой.

В обмене веществ различают две направленности процессов по отношению к структурам организма: ассимиляцию, или анаболизм, и диссимиляцию, или катаболизм.

Ассимиляция (анаболизм) — совокупность процессов создания живой материи. Эти процессы потребляют энергию.

Диссимиляция (катаболизм) — совокупность процессов распада живой материи. В результате диссимиляции энергия воспроизводится.

Жизнь представляет собой единство процессов ассимиляции и диссимиляции. Эти процессы сопрягаются посредством двух систем:

- ▶ АТФ — АДФ (АТФ — аденозинтрифосфат, АДФ — аденозиндифосфат);
- ▶ НАДФ окисленный — НАДФ восстановленный (НАДФ — никотинамиддифосфат).

Посредничество указанных соединений между процессами ассимиляции и диссимиляции обеспечивается тем, что молекулы АТФ и НАДФ выступают в роли универсальных биологических аккумуляторов энергии, ее переносчиков, своеобразной «энергетической валюты» организма. Вместе с тем прежде чем энергия аккумулируется в молекулах АТФ и НАДФ, ее необходимо извлечь из питательных веществ, которые поступают с пищей в организм, — белков, жиров и углеводов. Питательные вещества выполняют не только функцию поставщиков энергии, но и функцию поставщиков строительного материала (пластическая функция) для клеток, тканей и органов. Роль различных питательных веществ в реализации пластических и энергетических потребностей организма неодинакова. Углеводы в первую очередь выполняют энергетическую функцию, пластическая функция углеводов незначительна. Жиры в равной степени выполняют и энергетические, и пластические функции. Белки служат основным строительным материалом для организма, но при определенных условиях могут быть и источниками энергии.

Источники энергии в организме

Как уже отмечалось выше, основными источниками энергии в организме служат пищевые вещества: углеводы, жиры и белки. Освобождение энергии, содержащейся в пищевых веществах, протекает в три этапа.

1-й этап: белки расщепляются до аминокислот, углеводы — до гексоз, например до глюкозы или фруктозы, жиры — до глицерина и жирных кислот. На данном этапе организм в основном тратит энергию на расщепление веществ.

2-й этап: аминокислоты, гексозы и жирные кислоты в ходе биохимических реакций превращаются в молочную и пировиноградную кислоты, а также в ацетилкоэнзим А. На данном этапе из пищевых веществ высвобождается до 30% потенциальной энергии.

3-й этап: при полном окислении все вещества расщепляются до CO_2 и H_2O . На данном этапе в метаболическом котле Кребса высвобождается оставшаяся часть энергии, около 70%. При этом не вся высвобождающаяся энергия аккумулируется в химическую энергию АТФ. Часть энергии распыляется в окружающую среду. Эта теплота получила название первичной теплоты (Q_1). Энергия, аккумулированная АТФ, в дальнейшем расходуется на различные виды работы в организме: механическую, электрическую, химическую и активный транспорт. При этом часть энергии теряется в виде так называемой вторичной теплоты Q_2 (рис. 2.1).

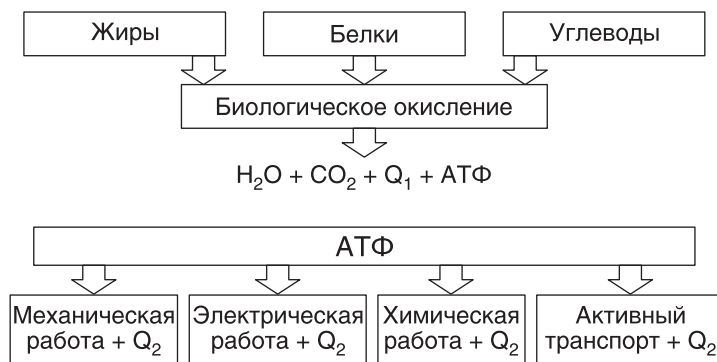


Рис. 2.1. Источники энергии в организме, результаты полного окисления пищевых веществ и виды выделяемой теплоты в организме

Следует добавить, что количество выделяемой при окислении пищевых веществ энергии зависит не от числа промежуточных реакций, а от начального и конечного состояния химической системы (закон Гесса).

Более подробно данные процессы будут рассмотрены в курсе биохимии.

Энергетическая ценность пищевых веществ

Энергетическую ценность пищевых веществ оценивают при помощи специальных устройств — оксикалориметров. Установлено, что при полном окислении 1 г углеводов выделяется 4,1 ккал (1 ккал = 4187 Дж),

1 г жиров — 9,45 ккал, 1 г белков — 5,65 ккал. Следует добавить, что часть пищевых веществ, поступающих в организм, не усваивается. Например, в среднем не усваивается около 2% углеводов, 5% жиров и до 8% белков. К тому же не все пищевые вещества в организме расщепляются до конечных продуктов — углекислого газа (диоксида углерода) и воды. Например, часть продуктов неполного расщепления белков в виде мочевины выделяется с мочой.

С учетом вышеизложенного реальная энергетическая ценность пищевых веществ несколько ниже, чем установленная в экспериментальных условиях. Реальная энергетическая ценность 1 г углеводов составляет 4,0 ккал, 1 г жиров — 9,0 ккал, 1 г белков — 4,0 ккал.

Основные понятия и определения физиологии обмена веществ и энергии

Интегральная (общая) характеристика энергетического обмена организма человека — суммарные энергетические траты или валовые энергетические траты.

Валовые энергетические траты

Валовые энергетические траты организма — совокупность энергетических трат организма в течение суток в условиях его обычного (естественного) существования. Валовые энергетические траты включают три компонента: основной обмен, специфическое динамическое действие пищи и рабочую прибавку. Валовые энергетические траты оценивают в килоджоулях на килограмм (кДж/кг) в сутки или килокалориях на килограмм (ккал/кг) в сутки (1 кДж = 0,239 ккал).

Основной обмен

Начало учению об основном обмене положили работы ученых Тартусского университета Биддера и Шмидта (1852).

Основной обмен — минимальный уровень энергетических трат, необходимый для поддержания жизнедеятельности организма.

Представление об основном обмене как минимальном уровне энергетических трат организма предъявляет и ряд требований к условиям, в которых следует оценивать данный показатель.

Условия, в которых должен оцениваться основной обмен:

- ▶ состояние полного физического и психического покоя (желательно в положении лежа);
- ▶ комфортная температура окружающей среды (18–20 °C);

- спустя 10–12 ч после последнего приема пищи, чтобы избежать увеличения энергетического обмена, связанного с приемом пищи.

Факторы, влияющие на основной обмен. Основной обмен зависит от возраста, роста, массы тела и половой принадлежности.

Влияние возраста на основной обмен. Самый высокий основной обмен в пересчете на 1 кг массы тела у новорожденных (50–54 ккал/кг в сутки), самый низкий — у пожилых людей (после 70 лет основной обмен составляет в среднем 30 ккал/кг в сутки). На постоянный уровень основной обмен выходит к моменту полового созревания — к 12–14 годам и остается стабильным до 30–35 лет (около 40 ккал/кг в сутки).

Влияние роста и массы тела на основной обмен. Между массой тела и основным обменом существует практически линейная, прямая зависимость — чем больше масса тела, тем больше уровень основного обмена. Однако эта зависимость не абсолютна. При повышении массы тела за счет мышечной ткани она практически линейна, но если увеличение массы тела связано с увеличением количества жировой ткани, зависимость приобретает нелинейный характер.

Поскольку масса тела при прочих равных условиях зависит от роста (чем больше рост — тем больше масса тела), между ростом и основным обменом существует прямая зависимость — чем больше рост, тем больше основной обмен.

Учитывая, что рост и масса тела влияют на общую площадь тела, М. Рубнер сформулировал закон, в соответствии с которым основной обмен зависит от площади тела: чем больше площадь тела, тем больше основной обмен. Однако этот закон практически перестает работать в условиях, когда температура окружающей среды равна температуре тела. Кроме того, неодинаковая волосистость кожи существенно изменяет теплообмен между организмом и окружающей средой, что также приводит к отклонениям закона Рубнера.

Влияние половой принадлежности на уровень основного обмена. У мужчин уровень основного обмена на 5–6% выше, чем у женщин. Это объясняется различным соотношением жировой и мышечной ткани на 1 кг массы тела, а также различным уровнем метаболизма в связи с отличиями в химической структуре половых гормонов и их физиологическими эффектами.

Специфическое динамическое действие пищи

Термин «специфическое динамическое действие пищи» впервые ввел в научный обиход М. Рубнер в 1902 г. Специфическое динамическое

действие пищи — повышение энергетического обмена организма, связанное с приемом пищи; энергетические траты организма на утилизацию принимаемой пищи. Изменение энергетического обмена отмечается с момента подготовки к приему пищи, во время приема пищи и продолжается 10–12 ч после приема пищи. Максимальное увеличение энергетического обмена после приема пищи происходит через 3–3,5 ч. Специальные исследования показали, что на утилизацию пищи затрачивается 6–10% ее энергетической ценности.

Рабочая прибавка

Это третий компонент валовых энергетических трат организма. Рабочая прибавка — часть энергетических трат организма на мышечную деятельность в окружающей среде. При тяжелой физической работе энергетические траты организма могут повышаться в 2 раза по сравнению с уровнем основного обмена.

В последнее время в качестве четвертого компонента суммарных энергетических трат рассматривают **энергию, затрачиваемую на терморегуляцию**. Объемы затрат организма на терморегуляцию зависят от температуры внешней (окружающей) среды.

Методы изучения энергетического обмена

Для изучения энергетического обмена у человека разработан целый ряд методов, объединенный общим названием — калориметрия (рис. 2.2).

Прямые методы калориметрии — методы непосредственного измерения теплоты, производимой организмом в тех или иных условиях. Принцип метода основан на том, что чем выше энергетический обмен в организме, тем большее количество теплоты рассеивается в окружающей среде. Таким образом, если исследуемый биологический объект поместить в теплоизолирующее помещение, содержащее теплопоглощающее вещество, замерить начальную, по истечении определенного

отрезка времени и конечную температуру, а также зная удельную теплоемкость теплопоглощающего вещества и его массу, можно рассчитать количество рассеянной организмом теплоты (Q) по известной формуле:

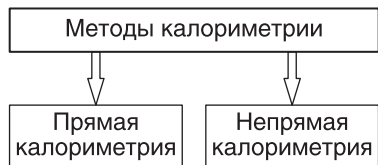


Рис. 2.2. Методы калориметрии

$$Q = c \times m \times \Delta t,$$

где c — удельная теплоемкость теплопоглощающего вещества; m — масса теплопоглощающего вещества; Δt — температурный сдвиг.

Недостатки метода заключаются в его сложности, относительно длительном времени реализации и невозможности использовать в естественных условиях, в том числе в условиях реального производства.

Методы непрямой калориметрии

Методы непрямой калориметрии основаны на косвенной оценке энергетических трат организма. К ним относят метод пищевых рационов, хронометражно-табличный метод, анализа газов вдыхаемого и выдыхаемого воздуха.

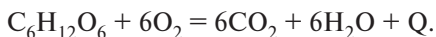
Метод пищевых рационов основан на положении о том, что энергетический обмен можно оценить, зная соотношение пищевых веществ в потребляемых продуктах питания и их энергетическую ценность. Данный метод весьма неточен, поскольку не учитывает индивидуальную усвояемость питательных веществ, степень их расщепления в организме, а следовательно, и их энергетический эффект.

Хронометражно-табличный метод основан на хронометрировании деятельности человека в течение заданного отрезка времени с целью выявления доли тех или иных действий, имеющих определенную энергетическую «цену». Энергетическую «цену» тех или иных действий определяют по специальным таблицам, которые составлены на основе множества исследований энергетического обмена деятельности человека.

Методы анализа газов вдыхаемого и выдыхаемого воздуха. Основная часть энергии в организме животных, в том числе и человека, воспроизводится в ходе окисления питательных веществ с участием кислорода (O_2) до конечных продуктов — диоксида углерода (CO_2) и воды (H_2O). При этом при окислении тех или иных питательных веществ выделяется неодинаковое количество энергии в связи с их неодинаковой энергетической ценностью. Таким образом, зная количество потребленного кислорода и выделенного диоксида углерода, можно оценить энергетический обмен организма. Для оценки энергетического обмена методом анализа концентрации газов в выдыхаемом воздухе на первом этапе рассчитывают дыхательный коэффициент (ДК) — отношение объема выделенного диоксида углерода к объему поглощенного за то же время кислорода:

$$ДК = VCO_2 / VO_2.$$

Исследования показали, что ДК, как правило, колеблется в диапазоне от 0,7 до 1,0. Максимальное значение ДК имеет при окислении углеводов:



Поскольку объем грамм-молекулы любого газа одинаков, ДК в этом случае равен:

$$\text{ДК} = 6\text{CO}_2/6\text{O}_2 = 1,0.$$

ДК жиров составляет 0,7; ДК белков — около 0,8; ДК смешанной пищи — 0,85.

ДК соответствует определенный калорический эквивалент по кислороду (КЭО₂). КЭО₂ для соответствующего ДК находят по специальным таблицам.

КЭО₂ — количество энергии, которое выделяется при окислении питательных веществ в 1,0 л кислорода. Зная КЭО₂ и объем потребленного кислорода, легко рассчитать общее количество выделенной энергии (А) в данных условиях:

$$\text{А} = \text{КЭО}_2 \times \text{VO}_2/1000.$$

Данный метод достаточно прост и надежен, в связи с чем широко применяется в медицине для оценки энергетического обмена человека.

Понятие о рациональном питании.

Правила составления пищевых рационов

Термин «рациональное питание» буквально означает «разумное питание». Поскольку фактор питания во многом определяет уровень индивидуального здоровья, затронем некоторые принципы рационального питания человека.

Первый принцип рационального питания — принцип энергетической адекватности. В соответствии с ним энергетическая ценность пищевых веществ, входящих в состав принимаемой пищи, должна соответствовать валовым энергетическим тратам организма. При увеличении валовых энергетических трат организма в связи с производственной деятельностью (увеличение рабочей прибавки) должна в обязательном порядке возрастать и энергетическая ценность получаемой пищи.

Второй принцип рационального питания — принцип оптимальной сбалансированности питательных веществ, входящих в состав прини-

маемой пищи. На сегодняшний день в российской школе физиологии питания принято считать, что оптимальное соотношение между получаемыми с пищей белками, жирами и углеводами — 1:1:4. Иными словами, в рациональном пищевом рационе белки должны составлять 1 часть, жиры — 1 часть, а углеводы — 4 части.

Третий принцип рационального питания гласит, что потребляемая пища в биологическом плане должна быть полноценной, то есть с пищей в полном объеме должны поступать незаменимые аминокислоты, предельные и непредельные жирные кислоты, витамины, пищевые волокна, все необходимые минеральные соли. В практическом плане этот вопрос решается следующим образом: белки должны быть не только животного, но и растительного происхождения (55% должны составлять белки животного происхождения, 45% — белки растительного происхождения). Белки растительного происхождения содержатся в плодах бобовых растений. Необходимо, чтобы 60% жиров в пищевом рационе составляли жиры растительного происхождения (подсолнечное, оливковое и другие растительные масла), а 40% — животного происхождения. Это требование связано с тем, что в жирах растительного происхождения содержатся непредельные жирные кислоты. Для обеспечения пищевого рациона витаминами и минеральными солями необходимо в него включать достаточное количество сырых фруктов и овощей.

Четвертый принцип рационального питания требует оптимальной кратности питания и распределения объема потребляемой пищи в течение дня. Оптимальным считается четырехкратный прием пищи, включающий завтрак, обед, полдник и ужин. При этом на долю завтрака должно приходиться 20–25% всего объема пищи, исходя из ее калорийности, 40–45% — на обед, 5–10% — на полдник, 15–20% — на ужин.

Пятый принцип рационального питания требует учета национальных, культурных и религиозных традиций населения, для которых специалист в области рационального питания разрабатывает пищевой рацион.

Лекция 3

ОСНОВНЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ВОЗБУДИМЫХ ТКАНЕЙ

План лекции

- ▶ Основные физиологические свойства тканей. Понятие о возбудимых тканях.
- ▶ Возбудимость тканей и методы ее оценки.
- ▶ Изменение возбудимости при возбуждении.
- ▶ Лабильность тканей, мера лабильности.
- ▶ Состояния возбудимых тканей: функциональный покой, деятельное состояние.

На сегодняшней лекции мы начинаем рассматривать один из наиболее сложных разделов физиологии — физиологию возбудимых тканей. Этот раздел очень важен, поскольку его знание дает базис для всего здания физиологии.

При изучении данного раздела мы должны усвоить ряд понятий, своего рода азбуку физиологии. К таким понятиям относятся:

- ▶ физиологические свойства клеток и тканей;
- ▶ состояния клеток и тканей;
- ▶ процессы, протекающие в клетках и тканях.

Следует отметить, что в данном случае мы оперируем понятиями клеточного и тканевого уровней. На системном, и тем более организменном уровнях возникают иные закономерности и отношения.

Основные физиологические свойства тканей.

Понятие о возбудимых тканях

Под **свойством** мы понимаем устойчивую характеристику объекта. К физиологическим свойствам тканей относят раздражимость, возбудимость, лабильность, проводимость, сократимость, способность к секреции.

Раздражимость — это способность ткани изменять свой обмен веществ и энергии под действием раздражителей. Раздражимость — свойство, характерное для всех тканей организма.

Возбудимость тканей и методы ее оценки

По мере специализации у ряда тканей возникло новое свойство — возбудимость. Свойство возбудимости характерно только для трех видов тканей — нервной, мышечной и железистой.

Возбудимость — способность тканей на действие раздражителя отвечать возбуждением, которое проявляется в виде биоэлектрического процесса и специфической ответной реакции.

Мерой возбудимости служат два основных показателя — латентный период и порог возбудимости.

Латентный период — отрезок времени, измеряемый от начала действия раздражителя до появления первых признаков возбуждения. Чем меньше латентный период, тем больше возбудимость.

Порог возбудимости — это минимальная сила раздражителя, достаточная для того, чтобы вызвать в тканях процесс возбуждения. Чем меньше порог возбудимости, тем выше возбудимость, то есть порог возбудимости и возбудимость находятся в обратных отношениях.

Например, если порог возбудимости у одной изолированной скелетной мышцы лягушки равен 1,5 V, а второй — 3 V, следует считать, что возбудимость у первой мышцы выше, чем у второй.

Изменение возбудимости при возбуждении

Возбудимость в тканях меняется в ходе возбуждения в соответствии с определенной закономерностью (рис. 3.1).

В течение **периода латентного дополнения** уровень возбудимости в возбудимых тканях повышается, что отражается в снижении порогов возбудимости на этом этапе возбуждения.

В течение **фазы абсолютной рефрактерности** возбудимость уменьшается до 0: на этом отрезке времени возбудимая ткань не может отвечать дополнительным возбуждением при действии любых по силе раздражителей.

В течение **фазы относительной рефрактерности** возбудимость начинает постепенно повышаться, однако достигает начального уровня лишь на заключительном этапе развития возбуждения. В течение данного отрезка времени в ткани можно дополнительно вызвать возбуждение,

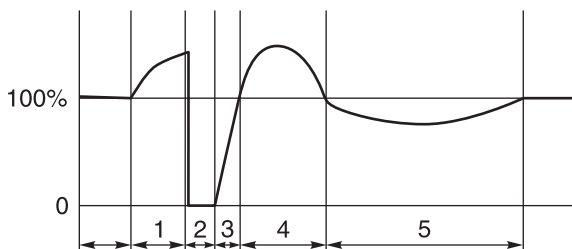


Рис. 3.1. Кривая изменения возбудимости в ходе одного цикла возбуждения: 1 — период латентного дополнения; 2 — фаза абсолютной рефрактерности (абсолютной невозбудимости); 3 — фаза относительной рефрактерности; 4 — супернормальный период; 5 — субнормальный период

однако для этого необходимо использовать раздражители, превышающие по силе порог возбудимости.

В **супернормальный период** возбудимость повышена, что отражается в уменьшении порога возбудимости на этом отрезке времени.

Наконец, в течение **субнормального периода** возбудимость несколько снижается. При оценке порогов возбудимости на этом отрезке времени отмечается их повышение.

Представленная кривая (рис. 3.1) получена методом парных стимулов. Первый стимул выступает в роли раздражителя, формирующего состояние ткани (конденсирующий стимул), а второй — в роли стимула, выявляющего состояние ткани — тестирующего стимула.

Проводимость возбудимых тканей — их способность к проведению (распространению) возбуждения. Весьма высокой проводимостью обладает нервная ткань, меньшей — мышечная и железистая. Проводимость измеряется в метрах в секунду (м/с).

Например, проводимость скелетной мышечной ткани — от 3 до 5 м/с; гладкомышечной ткани 0,02–0,1 м/с, нервной ткани — 0,5–120 м/с в зависимости от типа нервных волокон.

Проводимость оценивают при помощи методов раздражения и регистрации электрофизиологических проявлений возбуждения.

Лабильность тканей, мера лабильности

Лабильность — термин, происходящий от латинского слова *labilis* — подвижный; это свойство, отражающее функциональную подвижность возбудимых тканей. Данное понятие предложено известным российским физиологом, учеником И.М. Сеченова Н.Е. Введенским.

По определению Н.Е. Введенского, лабильность — это «большая или меньшая скорость тех элементарных реакций, которыми сопровождается физиологическая деятельность данного аппарата». Мерой лабильности служит максимально возможное число элементарных циклов возбуждения, которое может воспроизвести возбудимая ткань в единицу времени в соответствии с частотой предъявленного раздражителя. Если частота раздражителя превысит меру лабильности возбудимой ткани, в последней возникнет феномен торможения. Торможение в этом случае будет выполнять охранительно-восстановительную функцию.

Свойства сократимости и способности к секреции являются сугубо частными, присущими в основном мышечной (сократимость) и железистой ткани. Об этих свойствах мы поговорим позже, при изучении соответствующих разделов физиологии.

Состояния возбудимых тканей: функциональный покой, деятельное состояние

К состояниям клеток и тканей относят относительный физиологический покой, деятельное состояние и утомление.

Относительный физиологический покой — это минимальный уровень жизнедеятельности ткани в условиях отсутствия действия на нее раздражителей. Относительный физиологический покой характеризуется минимальными колебаниями физиологической активности. На организменном уровне этому понятию соответствует понятие **основного обмена**.

Деятельное состояние проявляется в различных соотношениях двух основных физиологических процессов — возбуждения и торможения.

Возбуждение — сложная совокупность физиологических, биохимических и биофизических процессов, приводящих к активации клеток и тканей. Возбуждение проявляется в двух формах — местного нераспространяющегося и распространяющегося процессов.

Торможение — форма деятельного состояния, приводящая к ослаблению или прекращению текущего возбуждения. Торможение может выполнять две функции: охранительно-восстановительную и координационную. Торможение проявляет себя в снижении амплитудных характеристик процессов, увеличении их временных параметров. Торможение может смениться возбуждением при изменении условий деятельности тканей и не требует активации восстановительных процессов для перехода в процесс возбуждения. Торможение по отношению к возбуждению вторично.

Утомление по внешним признакам напоминает торможение. Оно может проявляться в снижении амплитудных характеристик процессов, увеличении их временных параметров. Вместе с тем сущность процесса утомления и торможения различна.

Утомление — это временное снижение работоспособности возбудимых клеток и тканей, возникающее в результате их длительной или интенсивной деятельности, связано с истощением пластических и энергетических ресурсов, накоплением различных метаболитов.

Для устранения утомления требуется восстановительный период, когда происходит удаление метаболитов и восстановление энергетических и пластических ресурсов клеток и тканей.