

# Лекция № 3

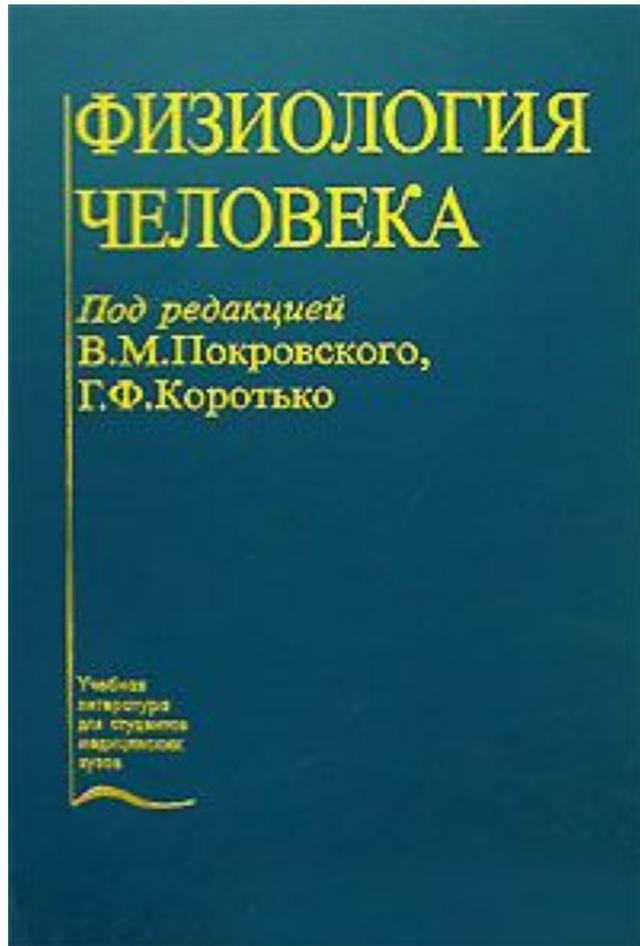
Тема:

## *Законы раздражения возбудимых тканей и законы возбуждения*

Медицинский факультет  
Специальности: лечебное дело,  
педиатрия  
2012 / 2013 учебный год

**1, 8 октября 2012 г.**

# Литература основная



## **Физиология человека**

Под редакцией

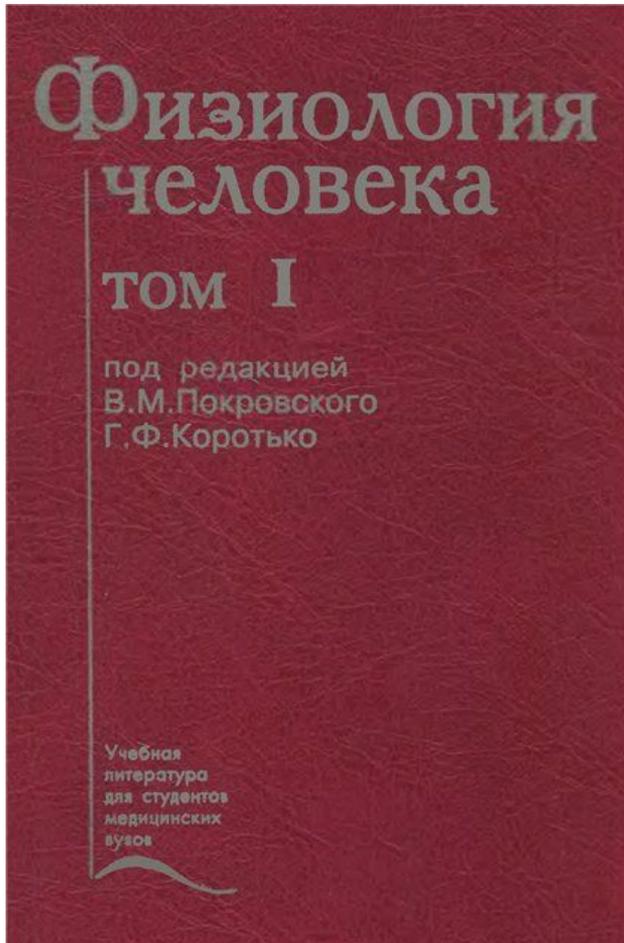
**В.М.Покровского,**

**Г.Ф.Коротько**

Медицина, **2003 (2007) г.**

**С. 45-48,  
55-58.**

# Литература основная



## **Физиология человека**

**В двух томах . Том I.**

Под редакцией

**В. М. Покровского,**

**Г. Ф. Коротько**

- Медицина, 1997 (1998, 2000, 2001) г.

**С. 34-38, 48-51.**

# Вопрос **1**



Понятия «**раздражитель**»,  
«**раздражение**» в  
физиологии возбудимых  
тканей



- В физиологии возбудимых тканей есть понятие **возбуждение**, но **нет понятия возбуждатель**.
- Возбуждение возникает на действие **раздражителя (стимула)**.



# Раздражитель

- фактор внешней или внутренней по отношению к возбудимой структуре среды, который при действии или изменении действия, способен вызвать возбуждение.

- Всё чаще вместо термина «раздражитель» применяется термин «СТИМУЛ».

# Stimulus

**Английский:**

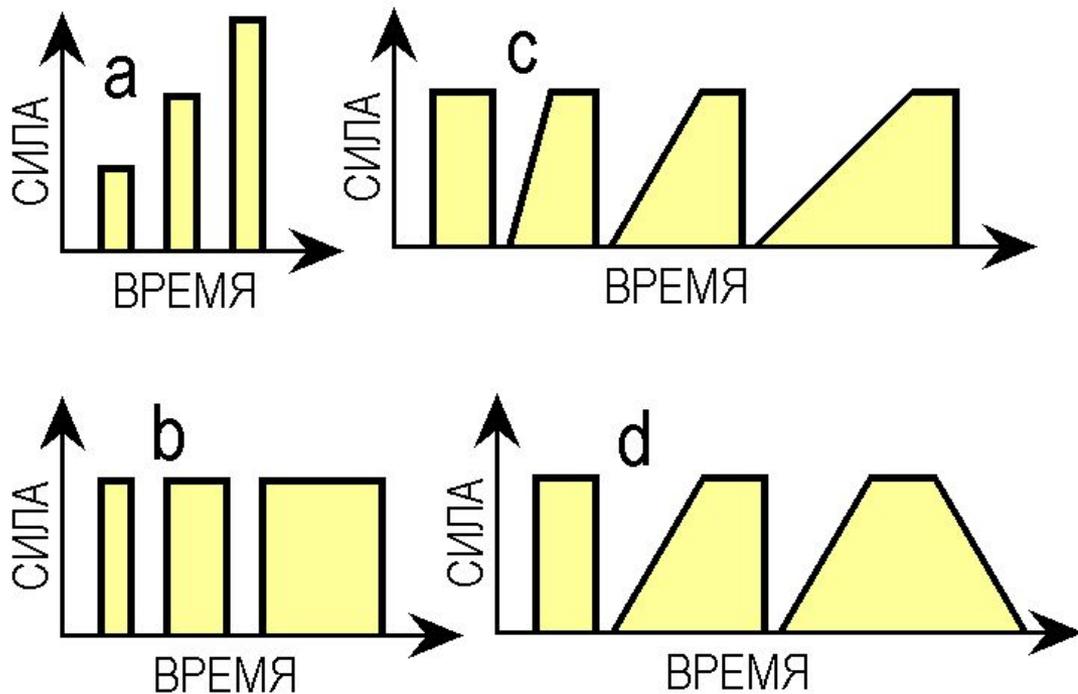
- **Стимул**
- **Раздражитель**
- **Влияние**
- **Побудитель**
- **Возбуждающий фактор**
- **Побудительная причина**

# Типы раздражителей

Признаки, по которым различаются раздражители:

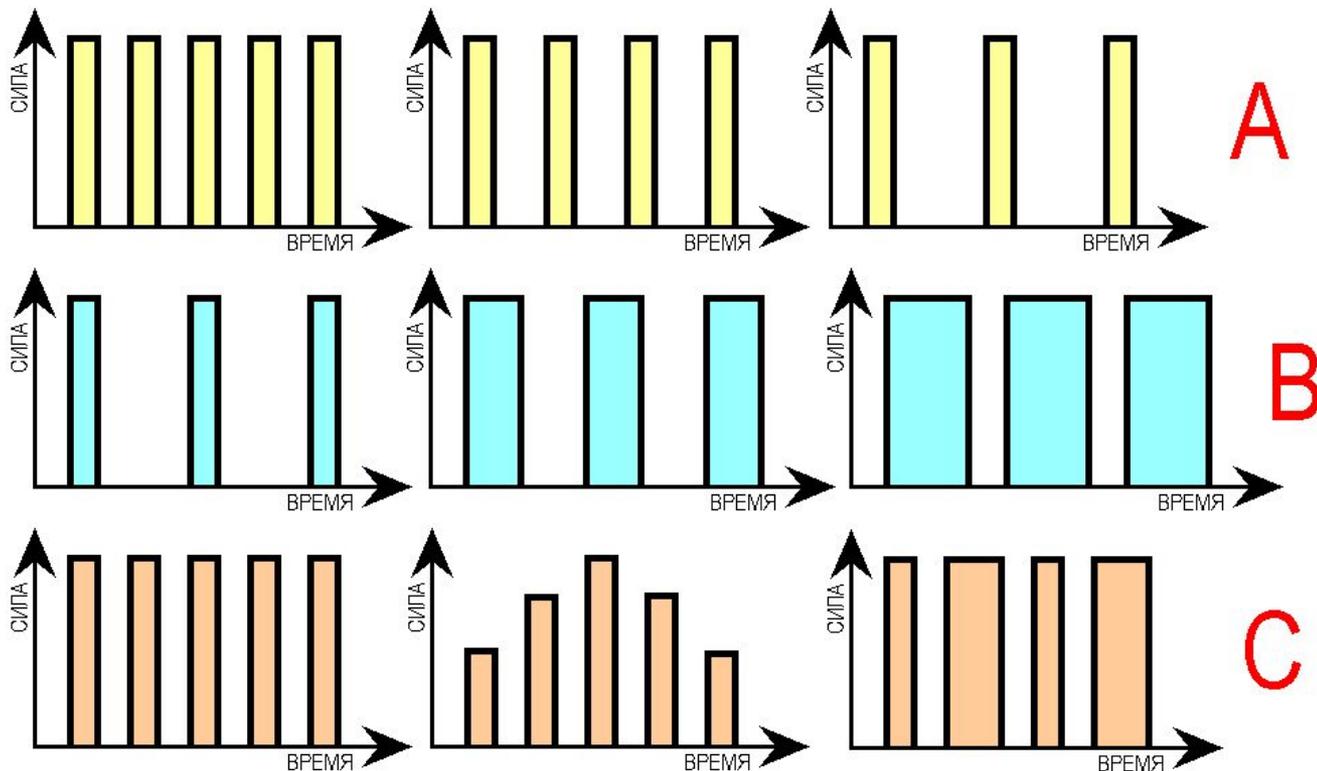
- Природе (модальность, валентность): **физические, химические** и т.п.
- Биологическому значению (**адекватные, неадекватные**)
- Отношению силы воздействия к порогу возбуждения (**подпороговые, пороговые, сверхпороговые**).
- **Одиночные** или **серийные**

# Различие параметров **ОДИНОЧНЫХ** раздражителей (стимулов):



- a — по силе,
- b — по длительности,
- c — по скорости нарастания силы (градиенту),
- d — по форме (первый — прямоугольный, два последующих — трапецевидные)

# Различие параметров **серийных** раздражителей (стимулов):



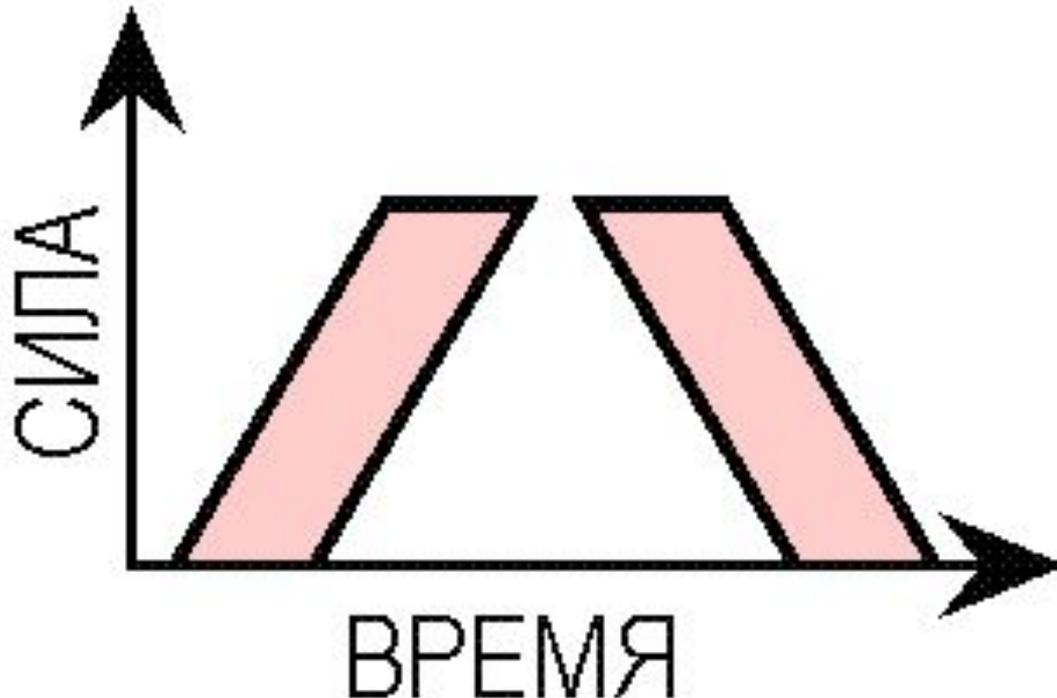
A — по **частоте**,

B — по соотношению продолжительности стимула к продолжительности паузы (**скважности**),

C — по характеру и порядку следования импульсов (**меандру**).



Внимание! Таких стимулов, которые нередко изображают студенты, **быть не может!**

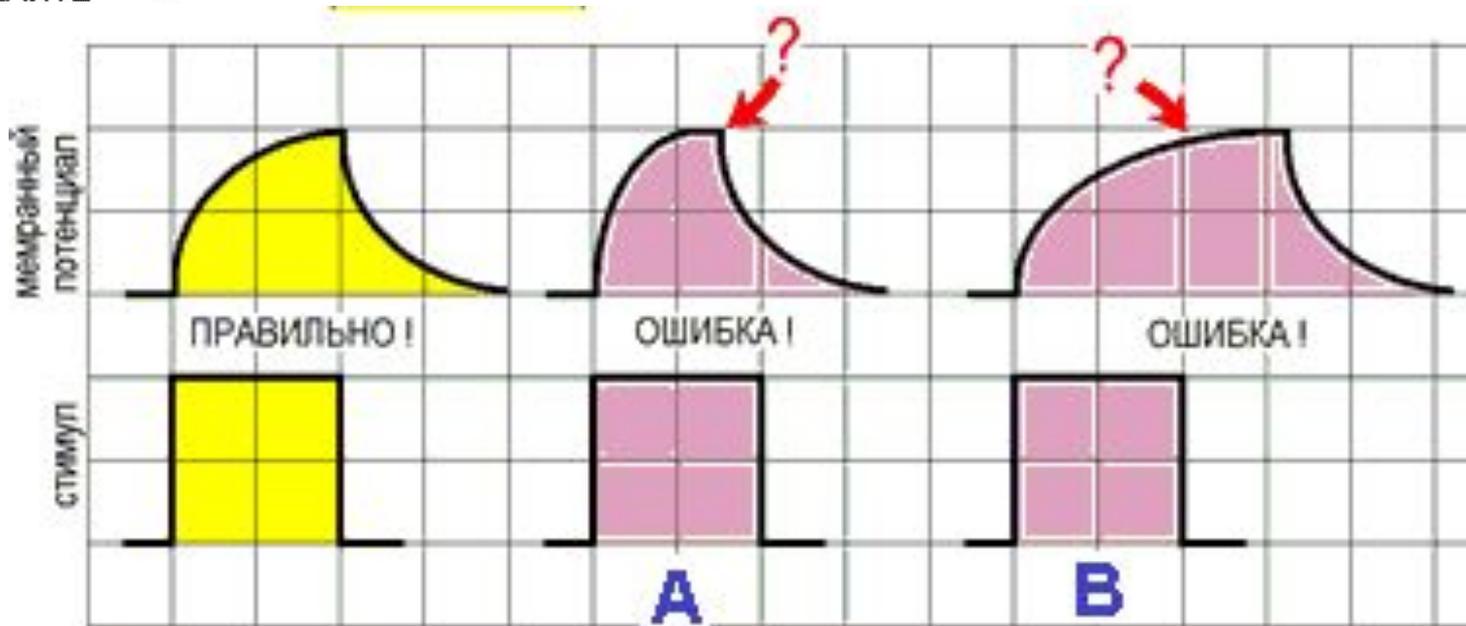


# **Электрический стимул** при электрофизиологических исследованиях

- Считается **адекватным**
- Его применение позволяет наиболее точно и тонко дозировать стимул по силе, длительности



**Внимание!** Часто при демонстрации деполяризации мембраны импульсными токами допускаются ошибки:

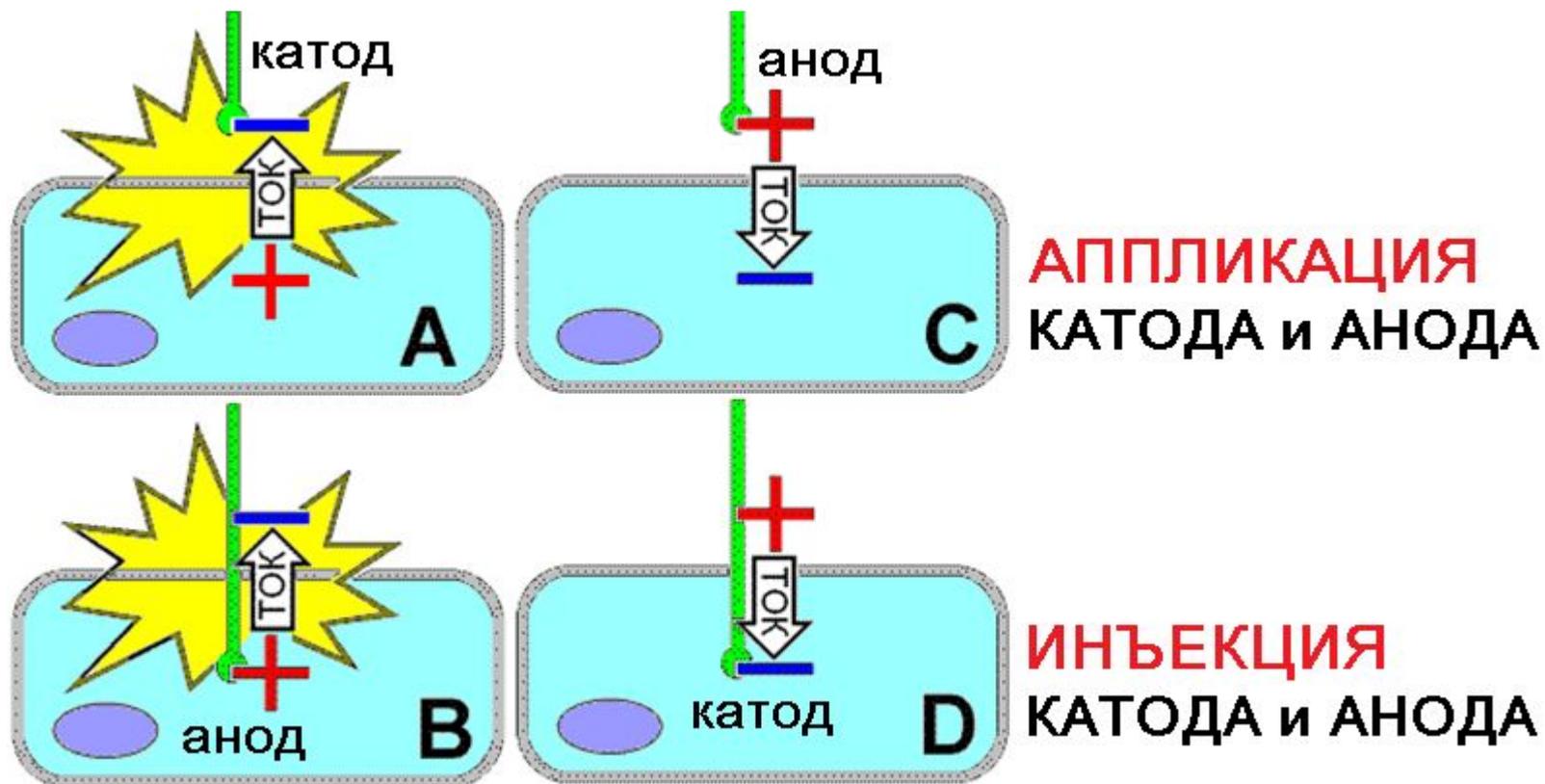


**А** - прекращается деполяризация мембраны при продолжающемся действии импульса тока

**В** - продолжается деполяризация вплоть до развития потенциала действия в бестоковый период.

# Место приложения

## электрического стимула



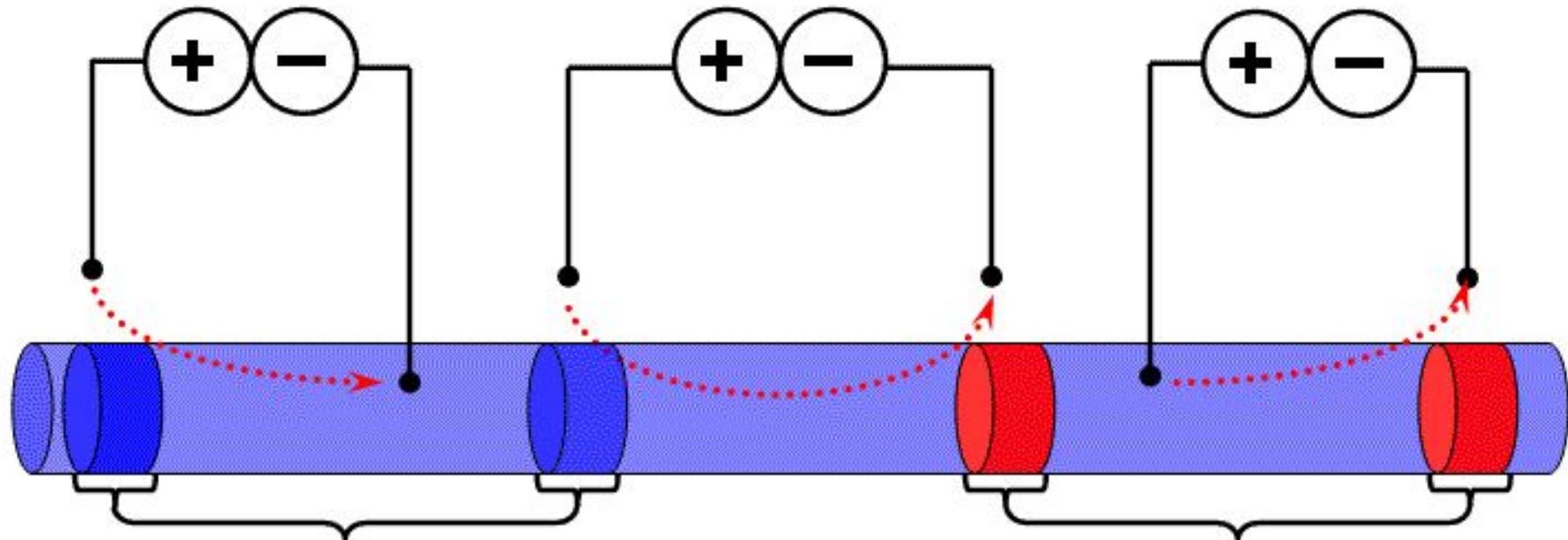
Направление токов

- деполяризующих выходящих (А, В)
- и гиперполяризующих входящих (С, D)

Внутриклеточное

Внеклеточное

Внутриклеточное



- ТОК ВХОДЯЩИЙ
- ГИПЕРПОЛЯРИЗАЦИЯ
- ВОЗБУДИМОСТЬ ↓
- ВОЗБУЖДЕНИЯ НЕТ

- ТОК ВЫХОДЯЩИЙ
- ДЕПОЛЯРИЗАЦИЯ
- ВОЗБУДИМОСТЬ ↑
- ВОЗБУЖДЕНИЕ ЕСТЬ

# Вопрос 2



Различие понятий

**«законы раздражения»**

возбудимых тканей

и

**«законы возбуждения»**

Не следует путать «законы  
раздражения» возбудимых тканей и  
«законы возбуждения»

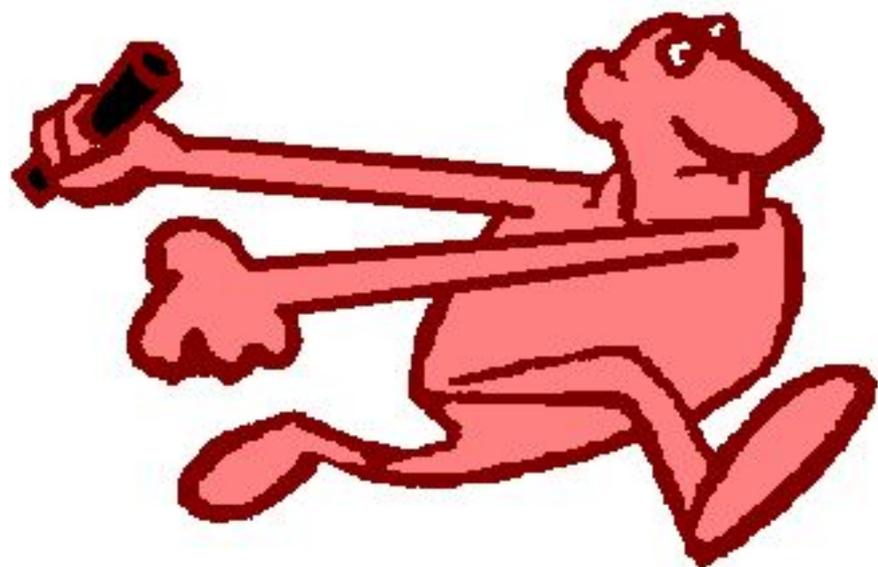


- **Законы  
раздражения**

отвечают на вопрос,  
каким должен быть  
**раздражитель**,  
чтобы возникло  
возбуждение.

- **Законы  
возбуждения**

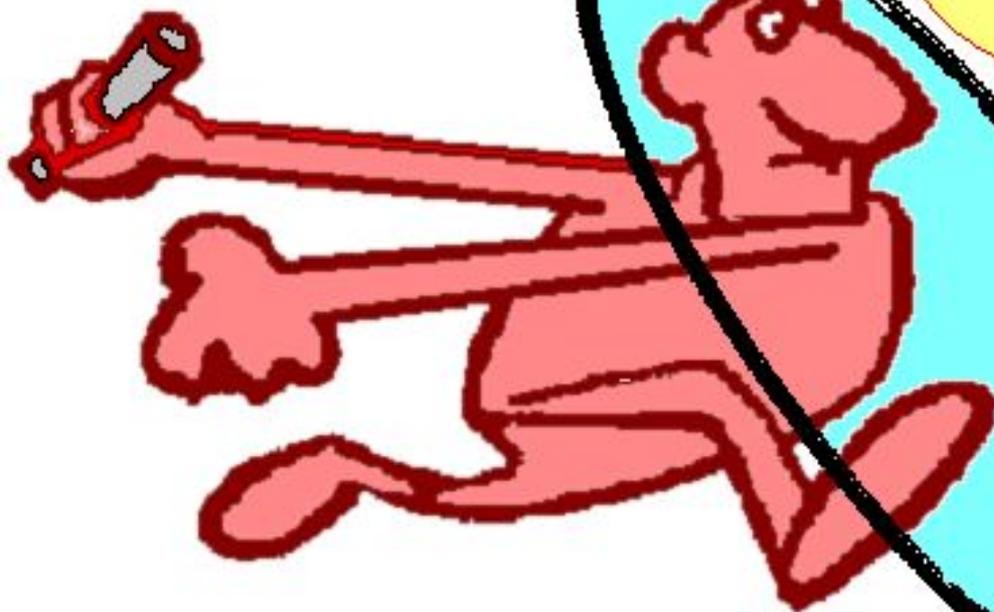
отвечают на вопрос,  
каким образом может  
ответить  
**возбудимая  
структура** на  
действие  
раздражителя



**СТИМУЛ,  
РАЗДРАЖИТЕЛЬ**

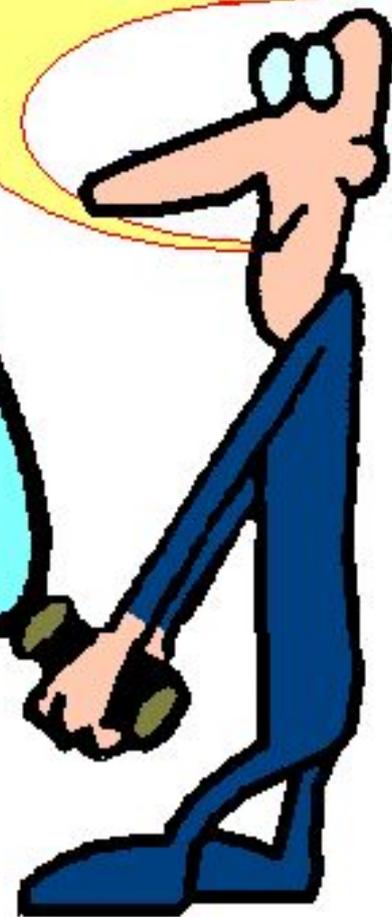


**ВОЗБУДИМАЯ  
СТРУКТУРА**

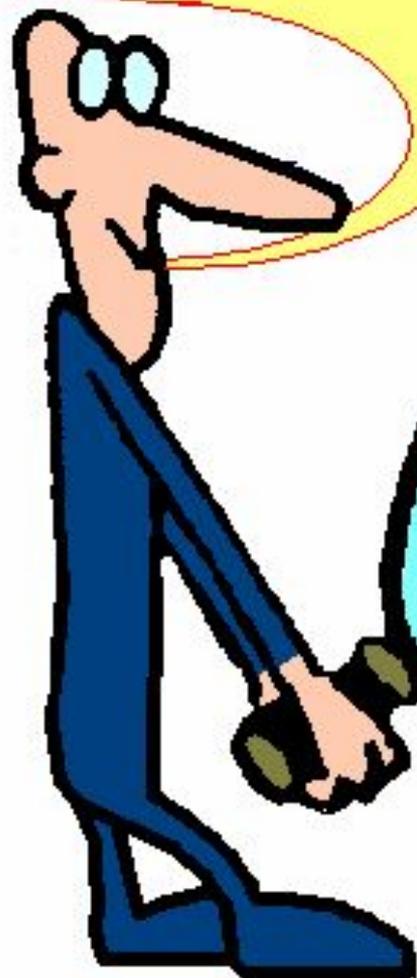


**СТИМУЛ,  
РАЗДРАЖИТЕЛЬ**

**ЗАКОНЫ  
РАЗДРАЖЕНИЯ**



**ЗАКОНЫ  
ВОЗБУЖДЕНИЯ**



**ВОЗБУДИМАЯ  
СТРУКТУРА**



К законам

**раздражения**

относятся законы:

- **силы**
- **времени**
- **градиента силы**

К законам

**возбуждения**

относятся законы:

- **все или ничего**
- **силы**

Не путайте закон «силы», как закон возбуждения, с законом «силы», как законом раздражения!

- **Область применения «закон «силы» (раздражения) - характеристика стимула.**

- **Область применения «закона силы» (возбуждения) - характеристика процесса возбуждения.**

Не путайте закон «силы», как закон возбуждения, с законом «силы», как законом раздражения!

- Определение **закона «силы» (раздражения)**:
- чтобы возникло возбуждение, **стимул** должен быть достаточно сильным – пороговым или выше порогового.
- Определение **закона «силы» (возбуждения)**:
- с увеличением силы стимула увеличивается сила **ответной реакции** возбудимой структуры.

Не путайте закон «силы», как закон возбуждения, с законом «силы», как законом раздражения!

Так при выполнении **закона «силы» раздражения** – возникает возбуждение, которое в свою очередь может протекать

- или по **закону «силы»**
- или по **закону «всё или ничего»**.

# Вопрос 3



**Законы раздражения:  
силы, времени,  
градиента**

Определение законов раздражения может быть очень коротким и всех трёх сразу:

- Раздражитель может вызвать возбуждение, если он достаточно **сильный** (закон силы), **длительный** (закон времени) и **быстро нарастает по силе** (закон градиента).

# Вопрос **3.1**



*Законы раздражения:*

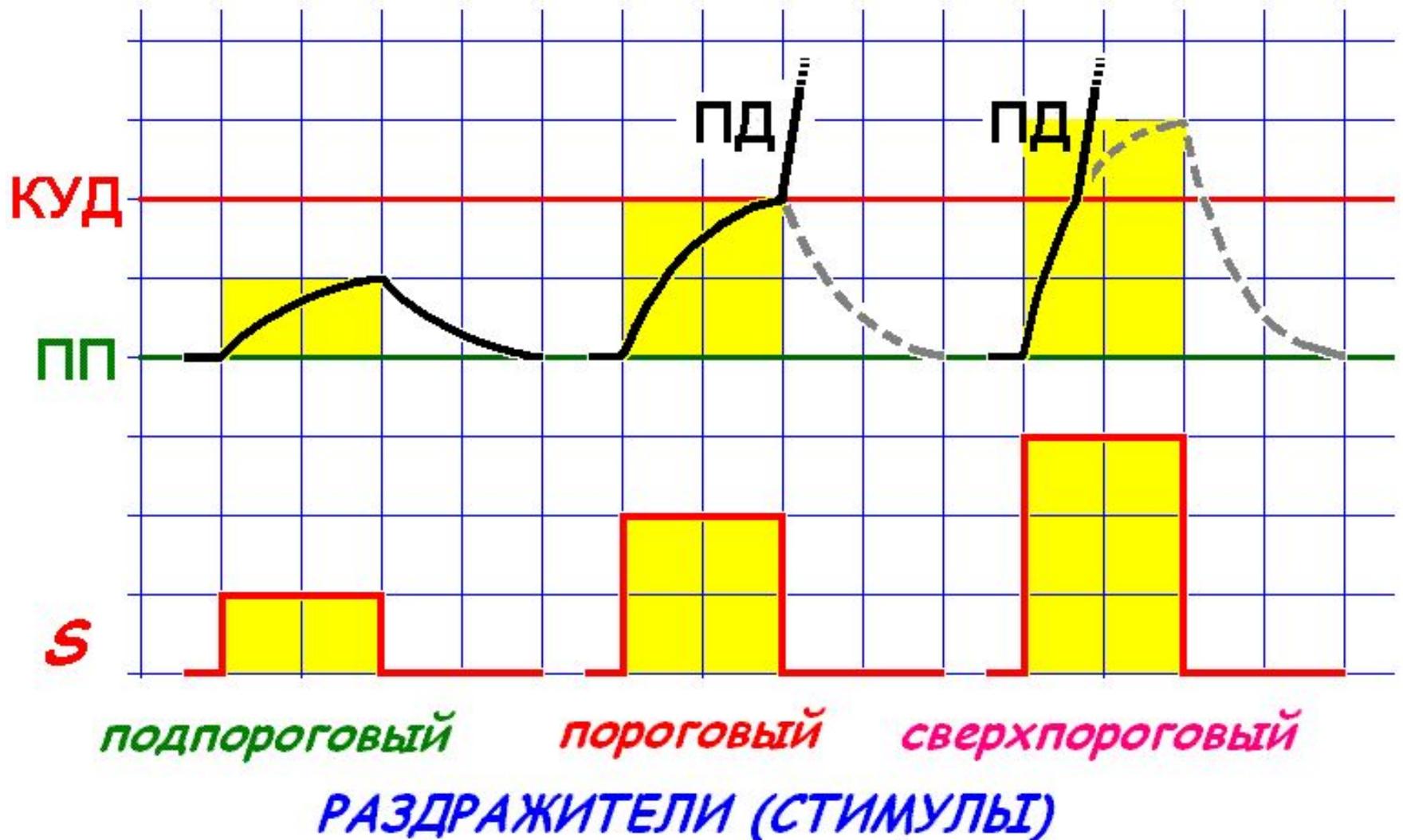
**ЗАКОН СИЛЫ**

## *Закон силы*

- Стимул должен быть достаточно **сильным** (пороговым или сверхпороговым) при любых временах действия и градиентах (крутизнах) нарастания силы, чтобы возникло возбуждение.

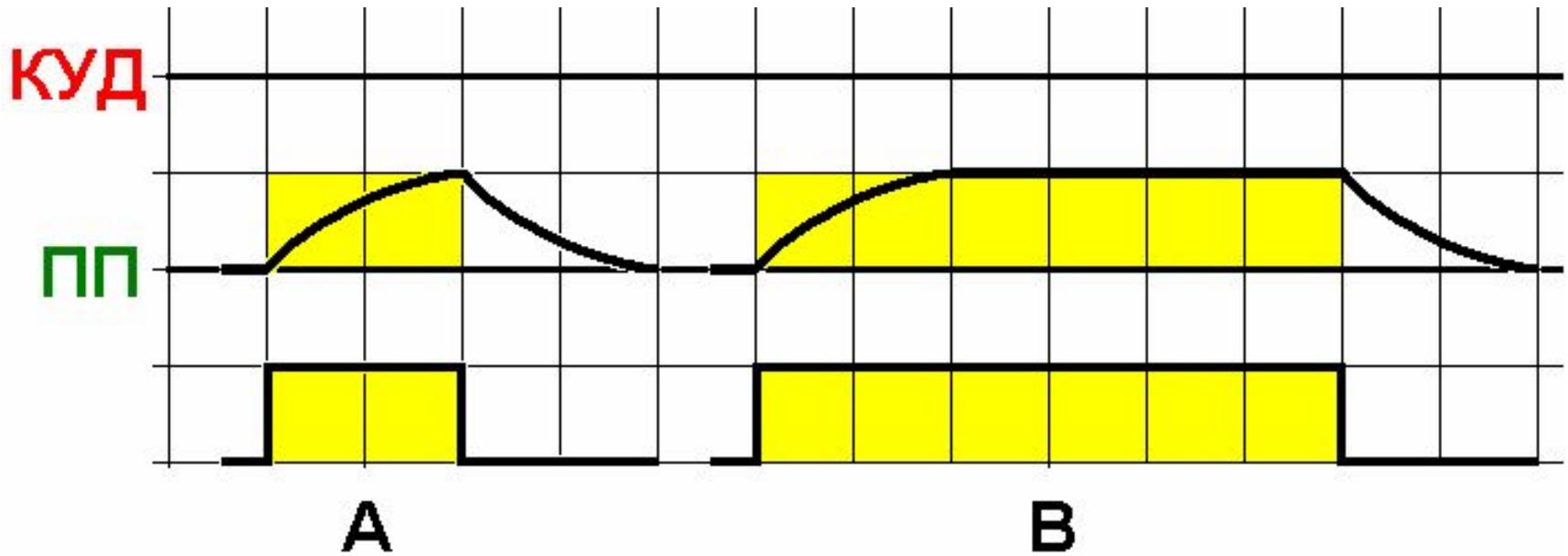


# Закон силы





# Закон силы



# Вопрос 3.2



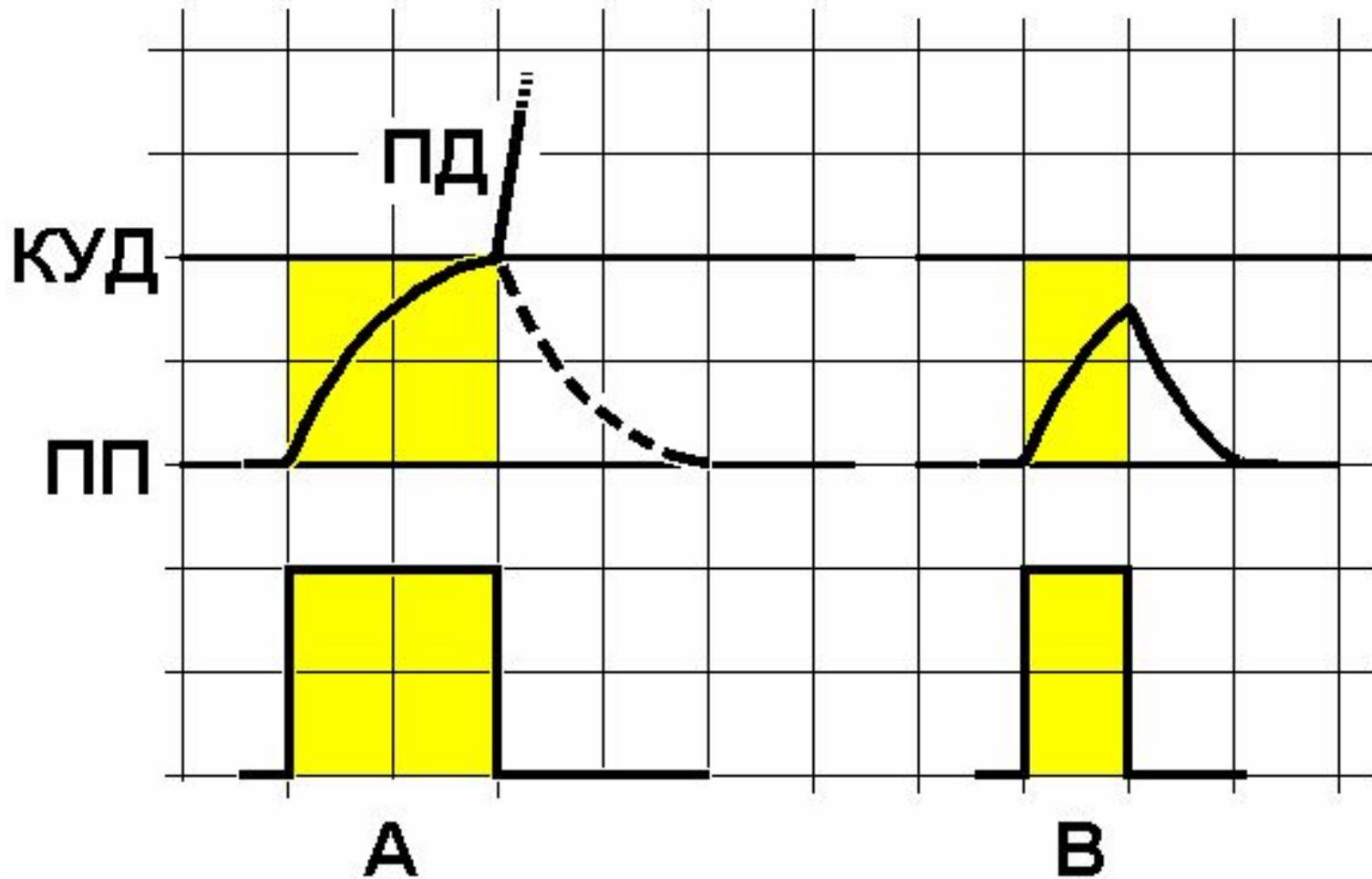
*Законы раздражения:  
закон времени*

## *Закон времени*

- Стимул должен действовать достаточно долго при любых силах действия и градиентах (крутизнах) нарастания силы, чтобы возникло возбуждение.

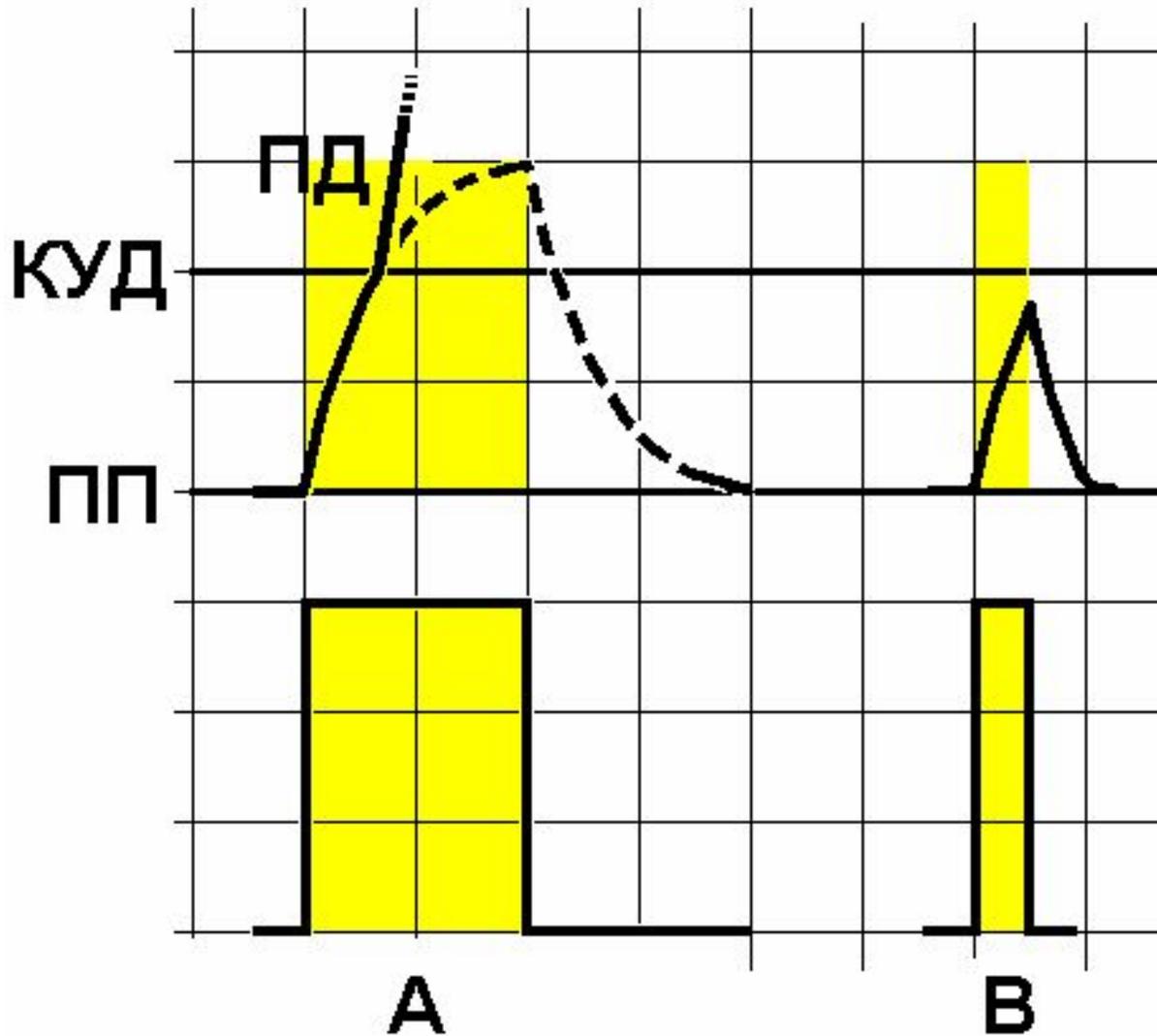


# Закон времени



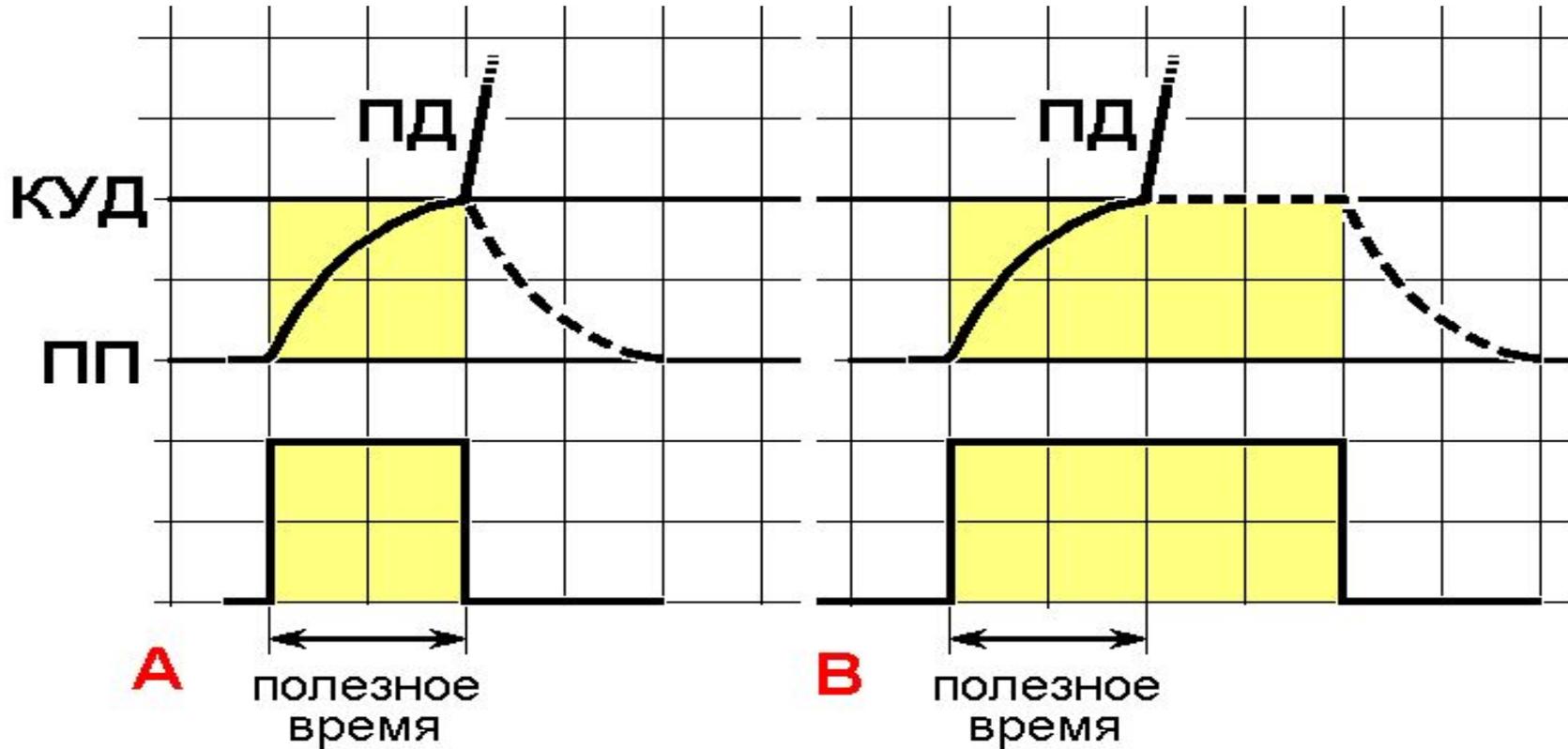


# Закон времени





# «Полезное» и «бесполезное» время



Полезное время при стимулах разной длительности.

**A** - стимул по длительности равен полезному времени,

**B** – стимул по длительности больше полезного времени.

# Вопрос 3.3



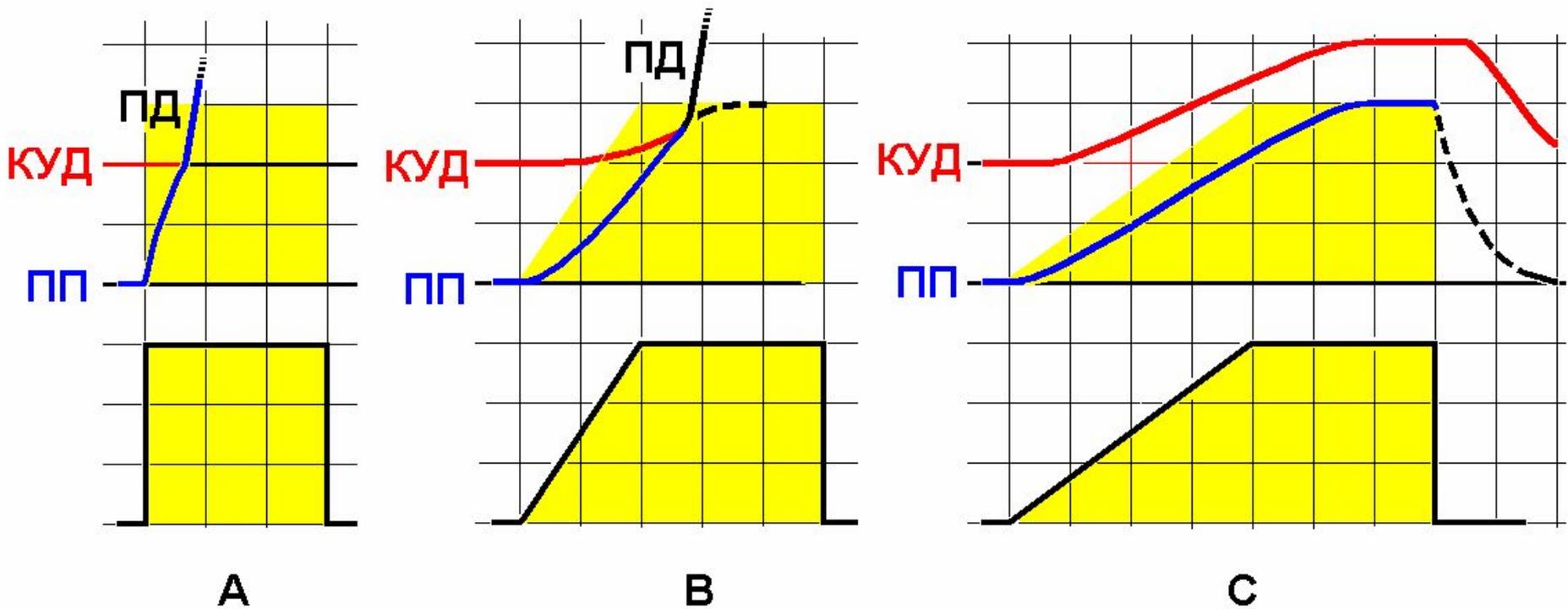
*Законы раздражения:*

***закон градиента (силы)***

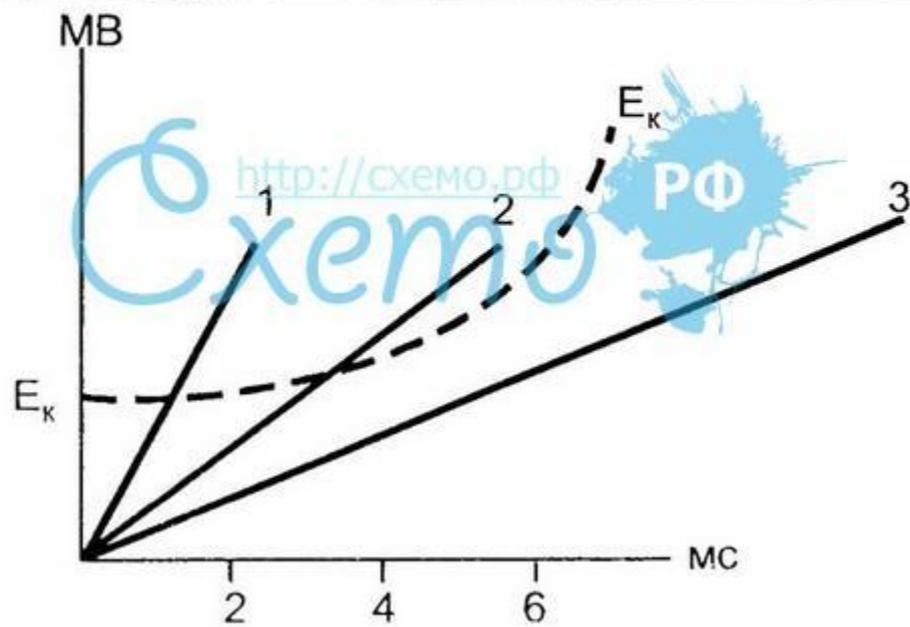
## *Закон градиента*

- Сила стимула должна нарастать достаточно быстро при любых силах и длительностях действия, чтобы возникло возбуждение.

# Закон градиента



## ЗАКОН ГРАДИЕНТА РАЗДРАЖЕНИЯ (АККОМОДАЦИЯ)



# Вопрос 4



**Закон «силы - времени»  
Гоорвега - Вейса -  
Лапика**

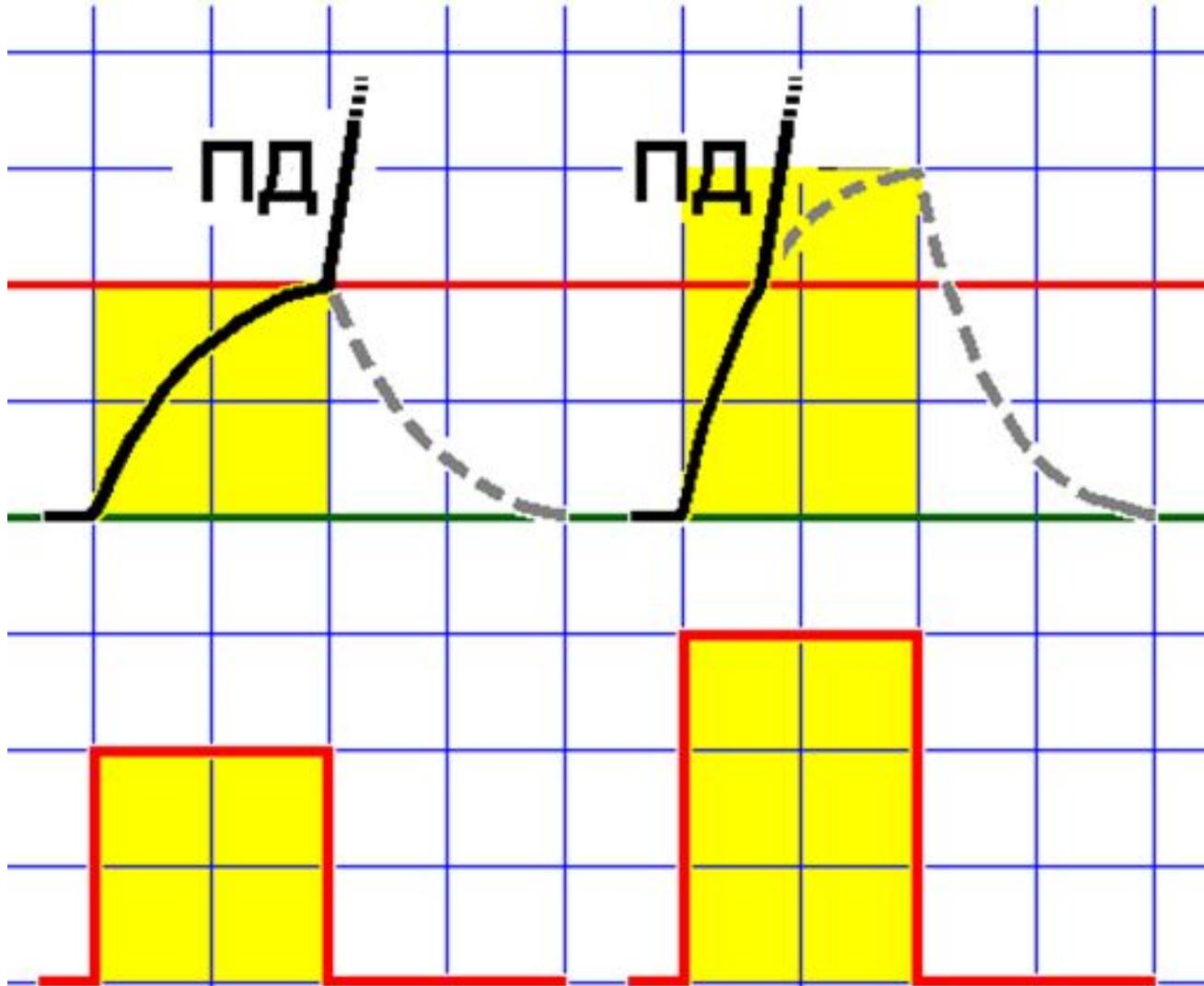
# *Точнее*

- Закон

«пороговой силы –  
полезного времени»

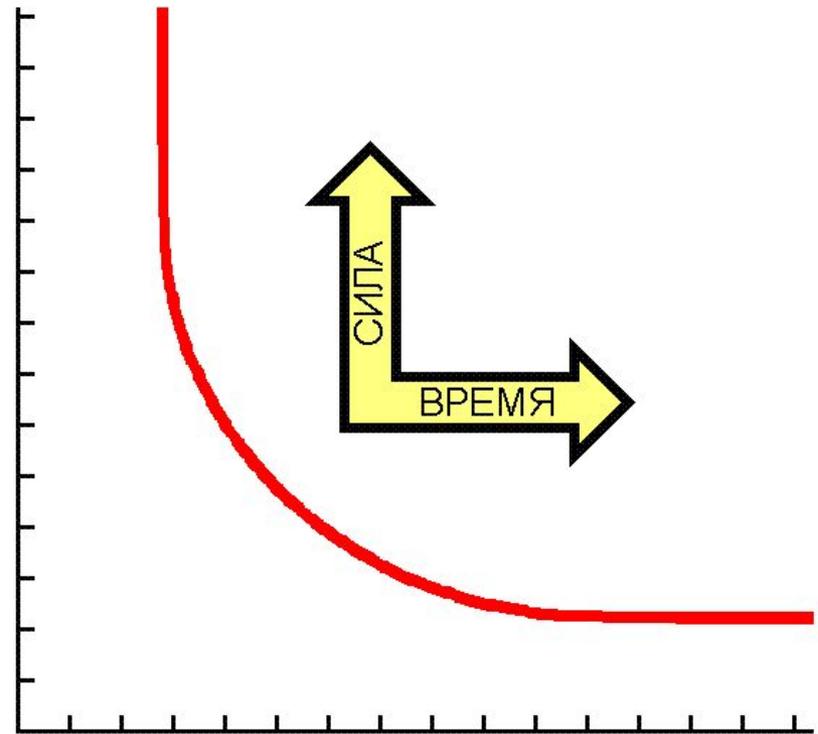


# Закон «силы - времени» Гоорвега - Вейса - Лапика



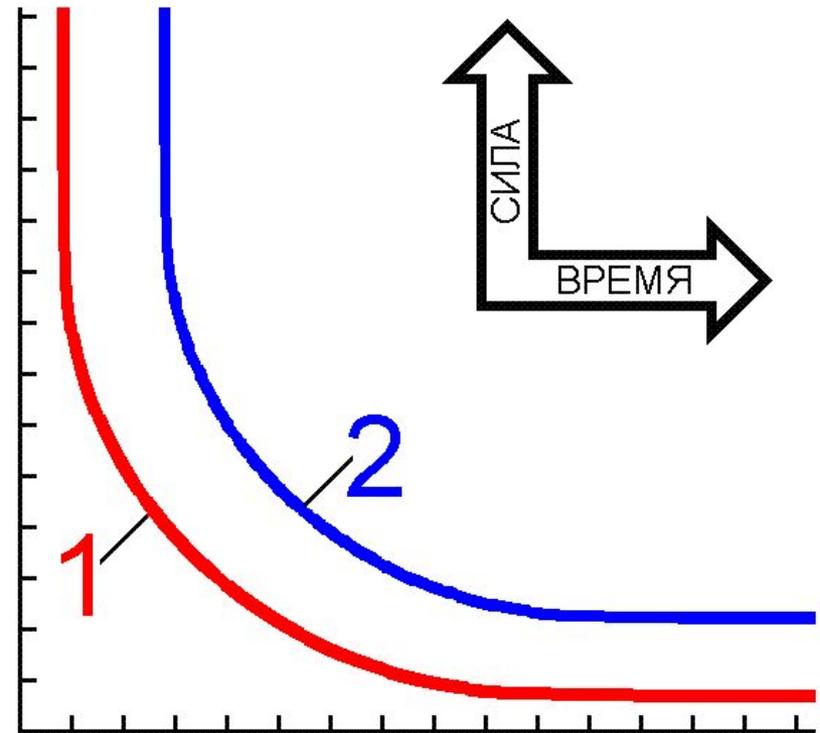


- Исследования Дж. Гоорвега, М.Вейса, Л. Лапика показали, что соотношения силы и длительности порогового раздражения определяются гиперболической кривой — кривой «силы — времени»





Кривые Гоорвега-Вейса-Лапика хорошо характеризуют возбудимость объектов. Очевидно, возбудимость структуры **1** больше, чем **2**.



- Л.Лапик (1908), введя в физиологическую науку понятие хронаксия (от греч. Chronos - время, axia - количество), предложил использовать в качестве единицы порогового раздражения не силу (амплитуду), а время (длительность) раздражения.

## Lapicque, Louis

L'excitabilité en fonction du temps: la chronaxie, sa signification et sa mesure.

Возбудимость как функция времени: хронаксия, её значение и измерение.

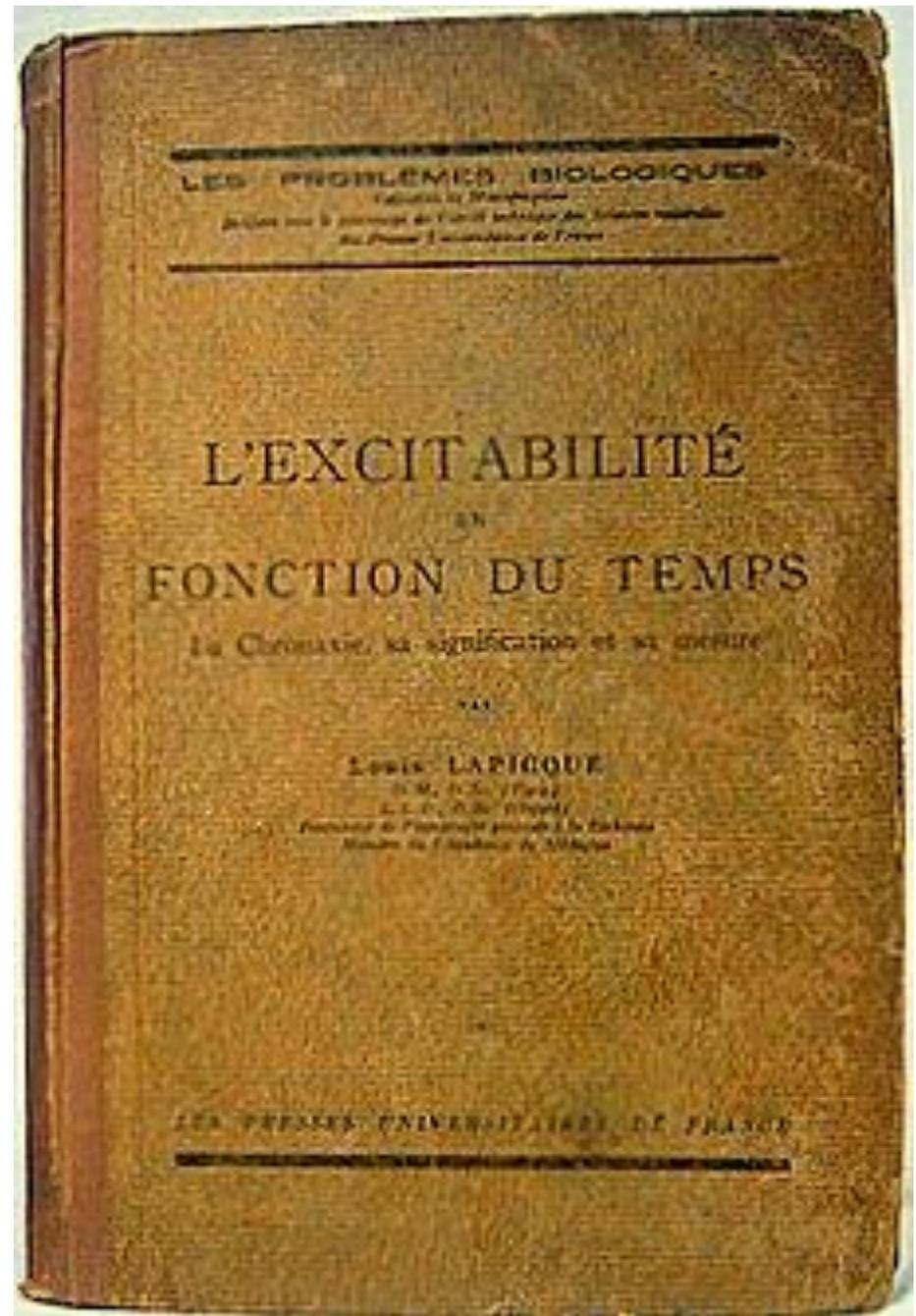
Paris: Les Presses Universitaires de France,

1926.

1st Edition.

371+[1]pp.

79 text figures.

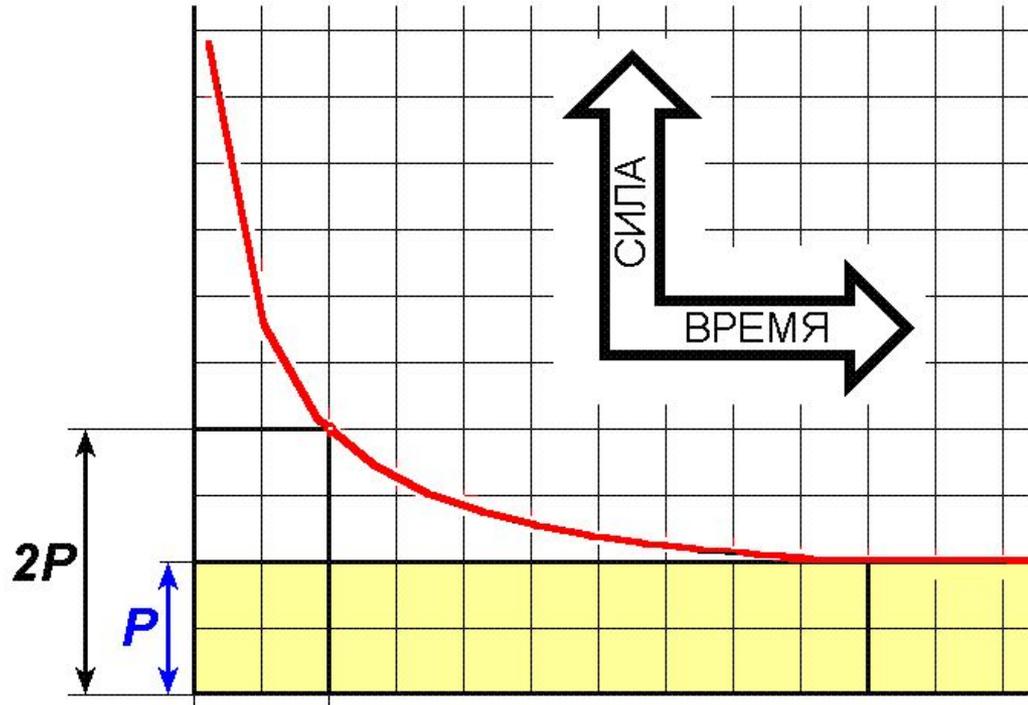


# **Хронаксиметрия и ее клиническое значение**

- **Хронаксиметрия — это метод определения пороговой возбудимости ткани с помощью специальных приборов хронаксиметров.**



- При хронаксиметрии вначале определяется **реобаза**, т.е. пороговая сила раздражения при достаточно большой его длительности.



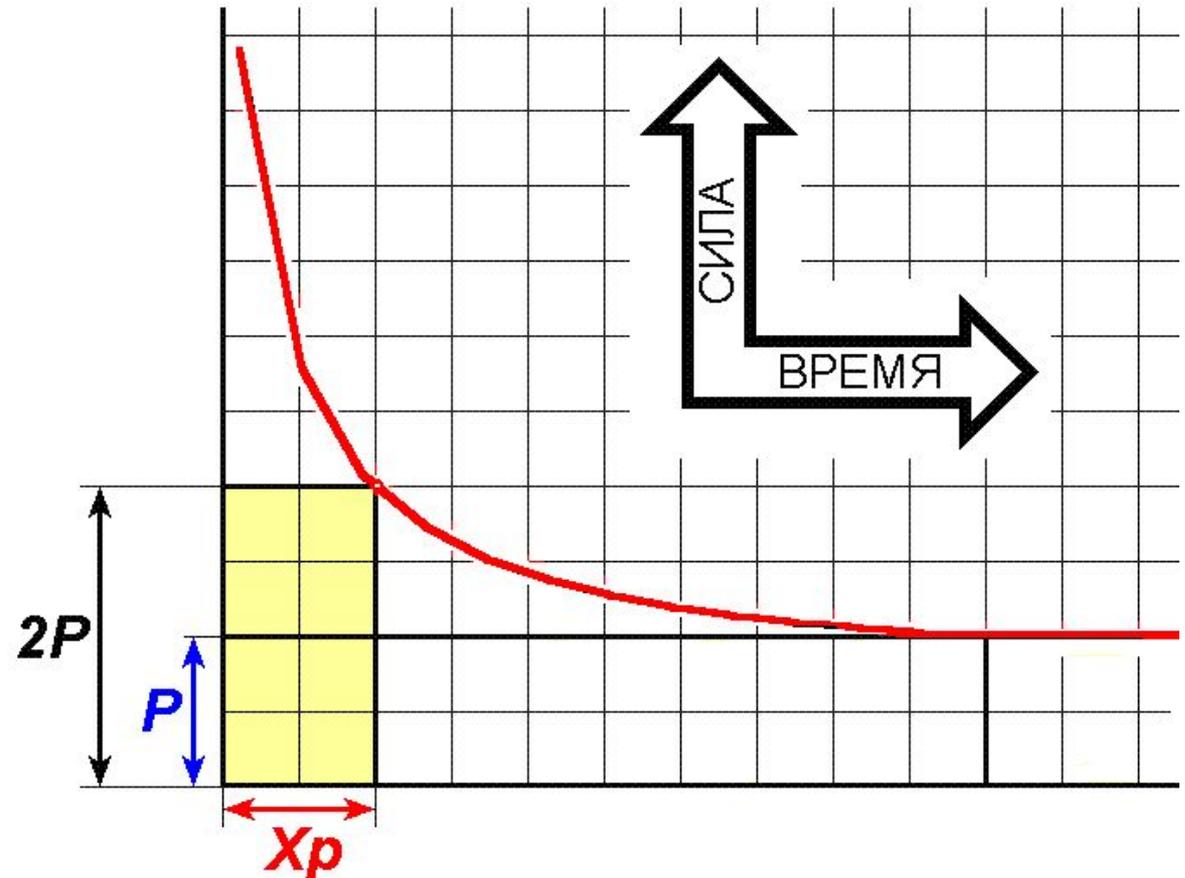
- **Время, в течение которого действует или должен действовать пороговый раздражитель, равный значению реобазы, получило название *полезного времени*.**
- **Определив реобазу, производится удвоение найденной величины и находится минимальная длительность, при которой это электрическое раздражение способно вызвать возбуждение и ответную реакцию.**

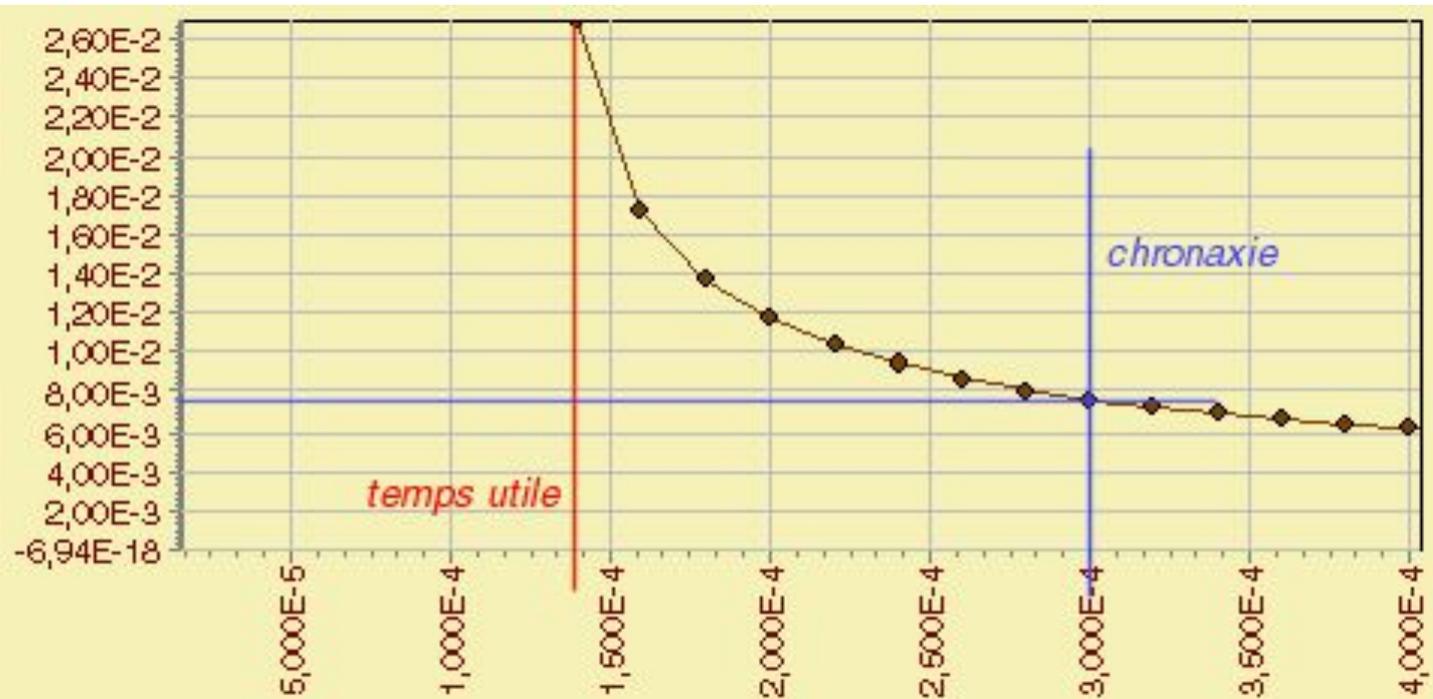


- Полезное время раздражения, сила которого равна удвоенной реобазе, называется, **хронаксией**.

$P$  — реобазе

$X_p$  — хронаксия





graphe IT 50 $\mu$ s à 1600 $\mu$ s (temps utile et chronaxie)

- *Внимание!*
- Часто студенты пишут «хроноксия».
- Правильно «хронаксия».

- **Хронаксия нервных и поперечнополосатых скелетных мышечных волокон человека равна тысячным и десятитысячным долям секунды.**
- **У гладких мышечных волокон она значительно больше.**

# Вопрос 5



**Законы возбуждения:  
«всё или ничего»,  
силы**

По закону «все или ничего» сила ответной реакции возбудимой структуры при прочих равных условиях даёт максимальную ответную реакцию («всё») при любой силе порогового или сверхпорогового раздражения и не даёт никакого ответа («ничего») при подпороговом раздражении

По закону «силы» с увеличением силы стимула увеличивается сила ответной реакции возбудимой структуры



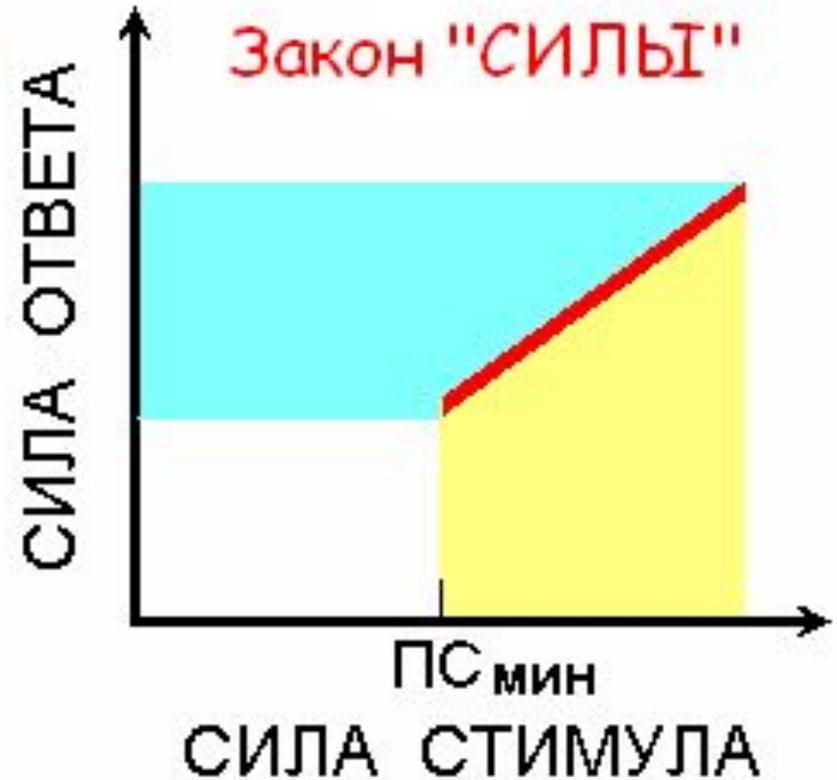
# Законы ВОЗБУЖДЕНИЯ

Закон

"ВСЁ или НИЧЕГО"



Закон "СИЛЫ"



По закону «всё  
или ничего»  
отвечают

- нервно-мышечное волокно
- мышечное  
волокно
- миокард
- ...

По закону «силы»  
отвечают

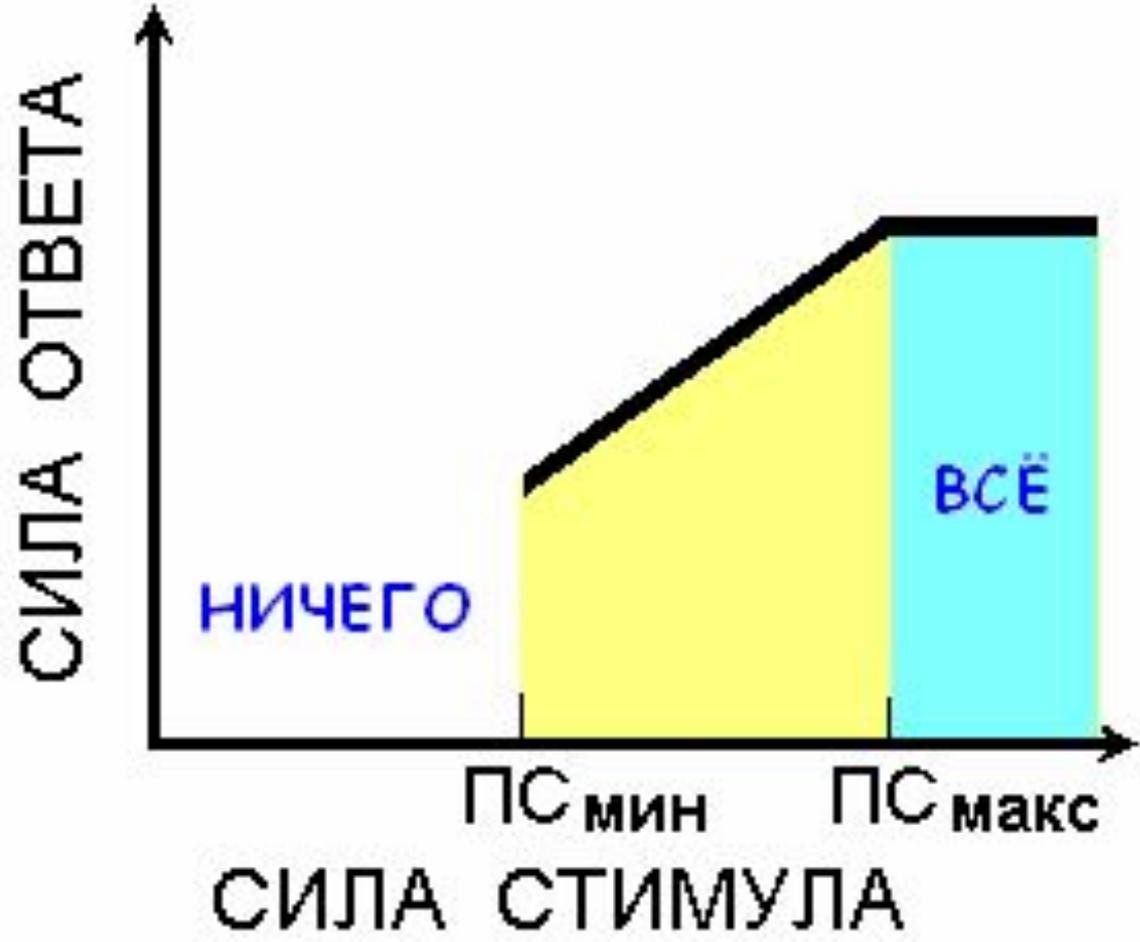
- нерв
- мышца
- ...

- Если речь идет о целом образовании, например, нервном стволе, содержащем отдельные аксоны, или о скелетной мышце как совокупности отдельных мышечных волокон, то в этом случае каждое отдельное волокно тоже отвечает на раздражитель по типу "все или ничего", но если регистрируется суммарная активность объекта (например, внеклеточно отводимый ПД), то его амплитуда в определенном диапазоне находится в градуальной зависимости от силы раздражителя: чем больше сила раздражителя, тем больше ответ.

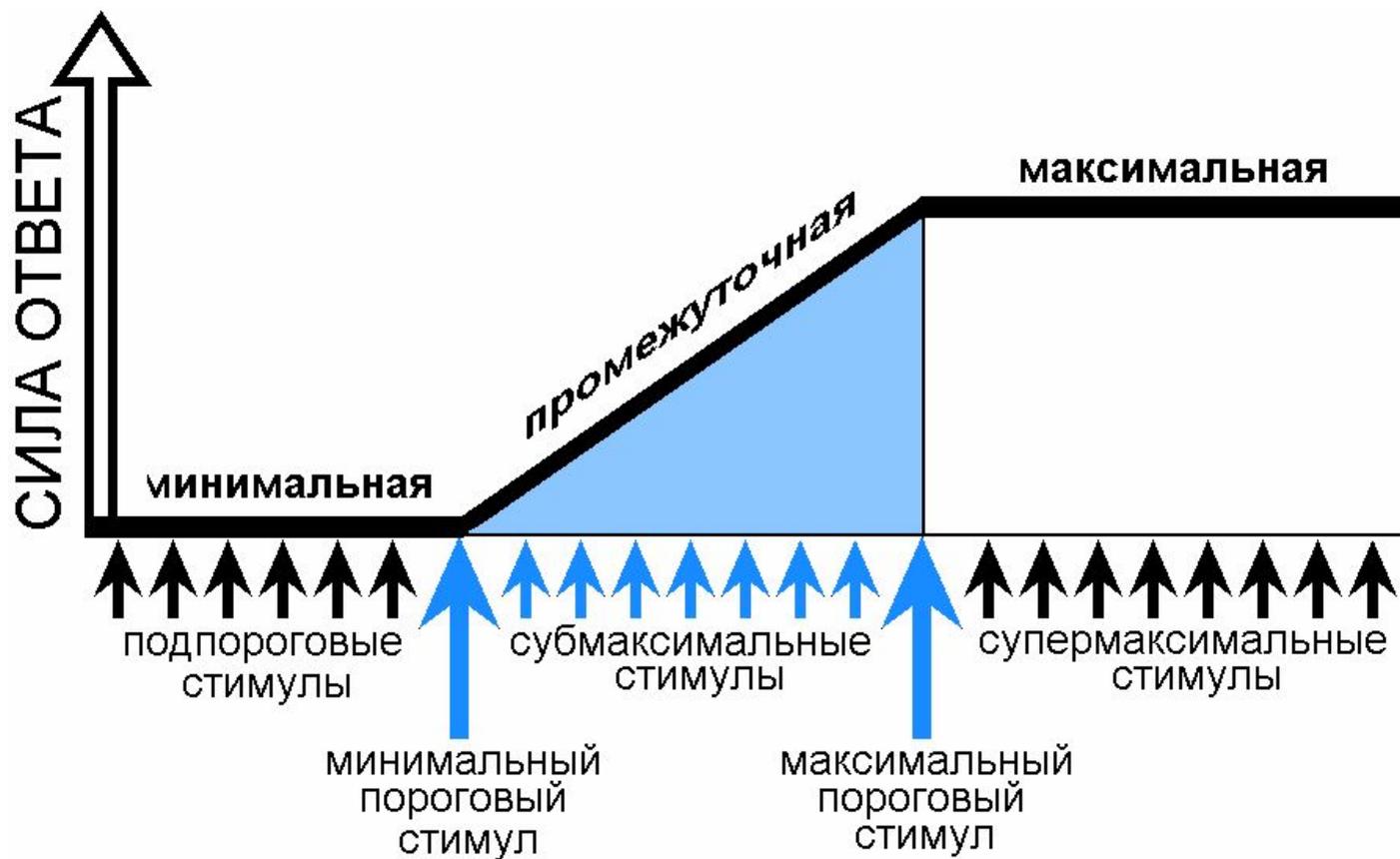
- если говорить о законе силы в приложении к нерву, мышце, можно выделить два порога – минимальный и максимальный.



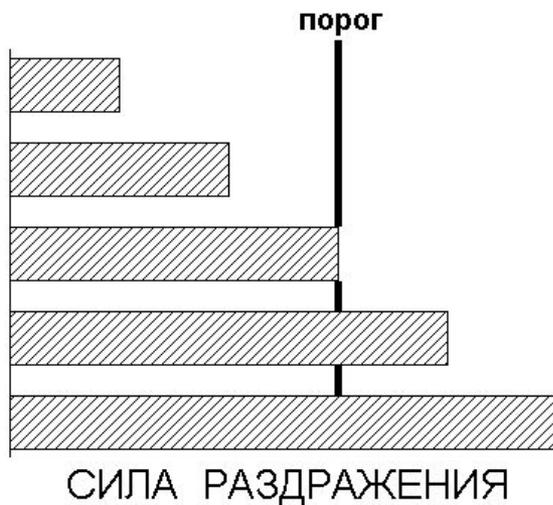
# Закон СИЛЫ



# Закон силы (область выполнения)



# Другой способ графической иллюстрации законов возбуждения



## Вопрос 6



**Действие постоянного  
подпорогового тока на  
возбудимые ткани**



В 1859 г.

немецкий физиолог

**Пфлюгер Э.Ф.В.**

(Eduard-Friedrich-Wilhelm Pflueger)

установил, что если на  
нерв воздействовать  
слабым (подпороговым)  
постоянным током, то  
его возбудимость

*под катодом*

*повышается,*

а *под анодом снижается.*

- **Пфлюгер**
- (Pfluger) Эдуард Фридрих (1829-1910) - немецкий физиолог, иностранный член-корреспондент Петербургской АН (1894). На основании классических исследований по электрофизиологии сформулировал законы, названные его именем. Труды по физиологии обмена веществ, пищеварения, оплодотворения и др.



В 1883 г.

российский (пермский) физиолог

**Б.Ф.Вериго**

показал, что как повышение  
возбудимости под катодом,  
так и снижение её под  
анодом характерно только  
для первоначального  
действия постоянного  
подпорогового тока, т.е. это  
**явление временное.**



В 1883 г.  
российский (пермский) физиолог

## **Б.Ф.Вериго**

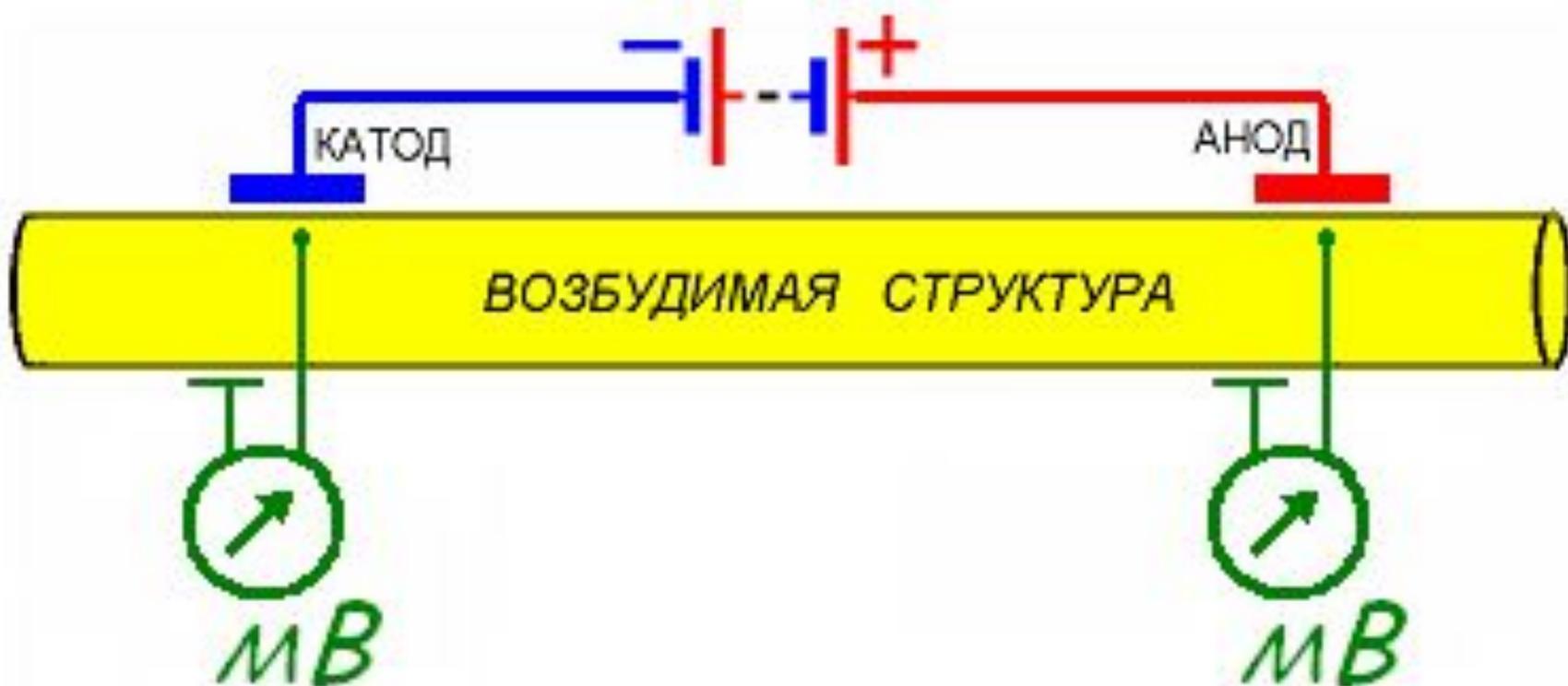
показал, что если ток  
действует достаточно долго,  
то

***под катодом*** возбудимость  
***снижается***, становясь  
меньше исходной (в  
состоянии покоя),  
а ***под анодом*** может  
***повыситься***



# Схема опыта Э.Ф.В. Пфлюгера - Б. Ф.Вериго

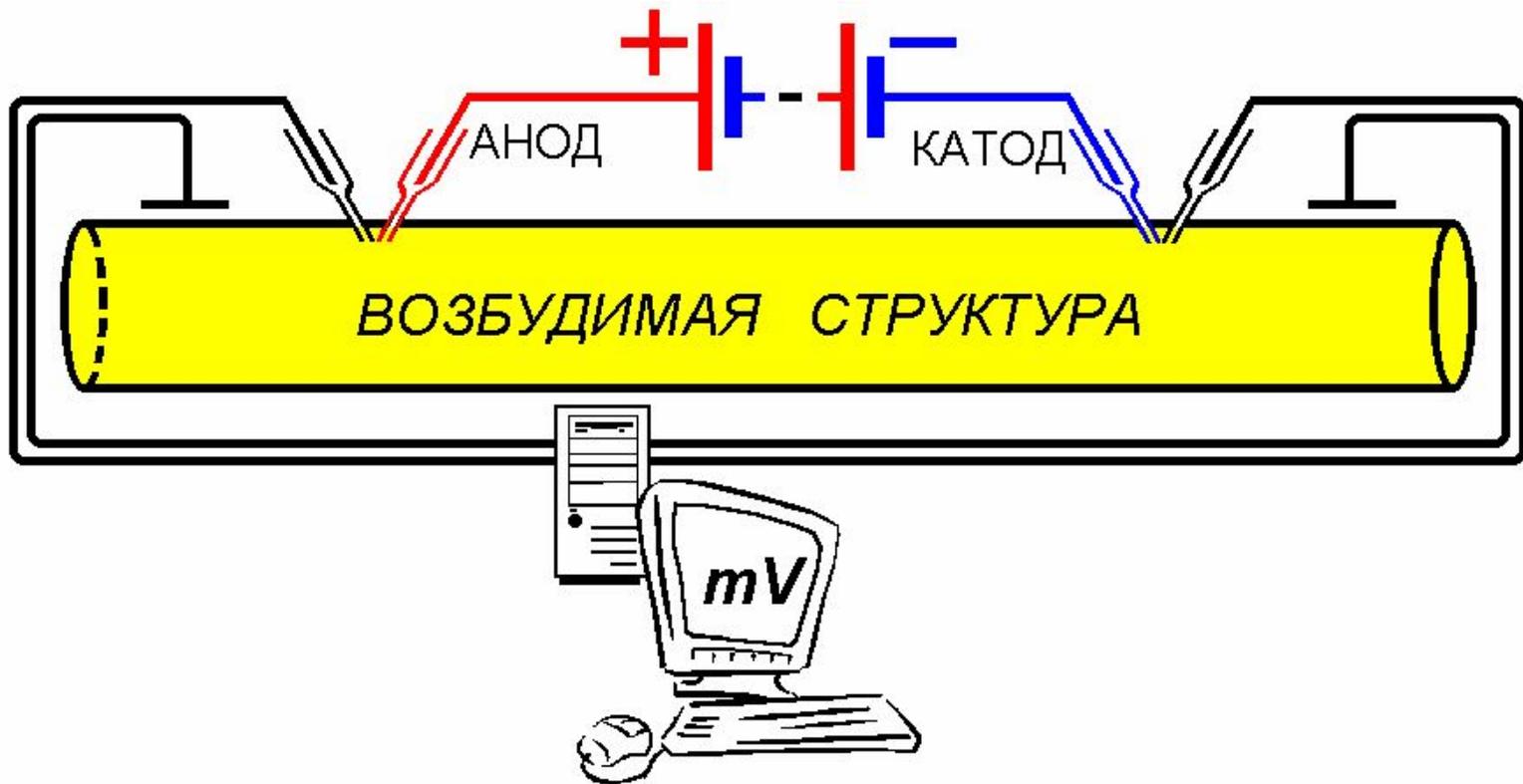
с аппликацией тока



# Схема опыта

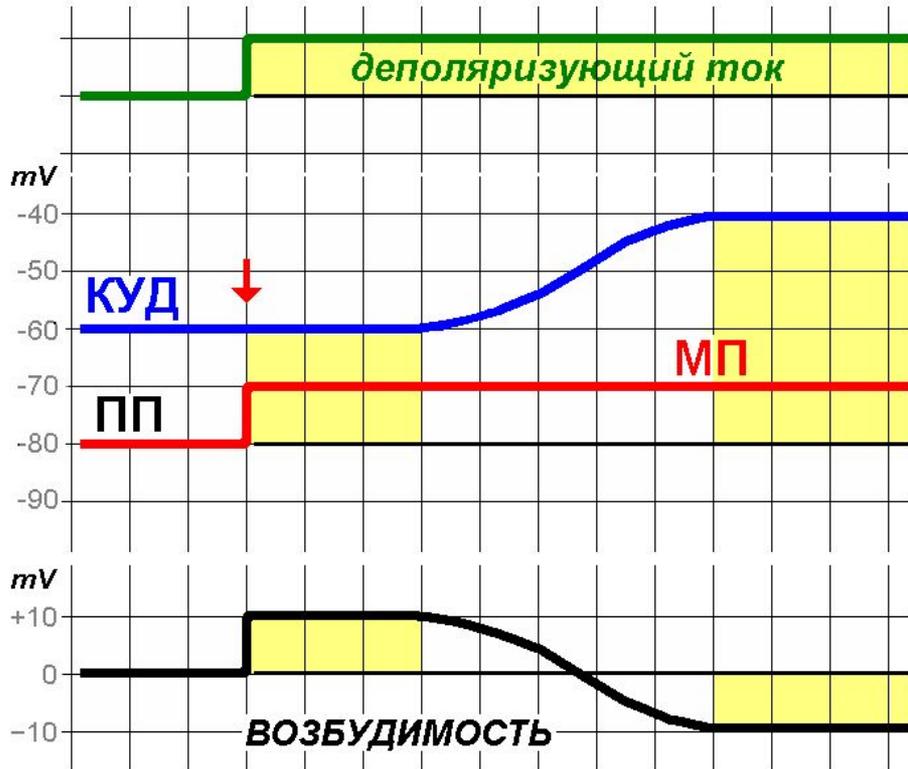
Э.Ф.В. Пфлюгера - Б.Ф.Вериго

с инъекцией тока

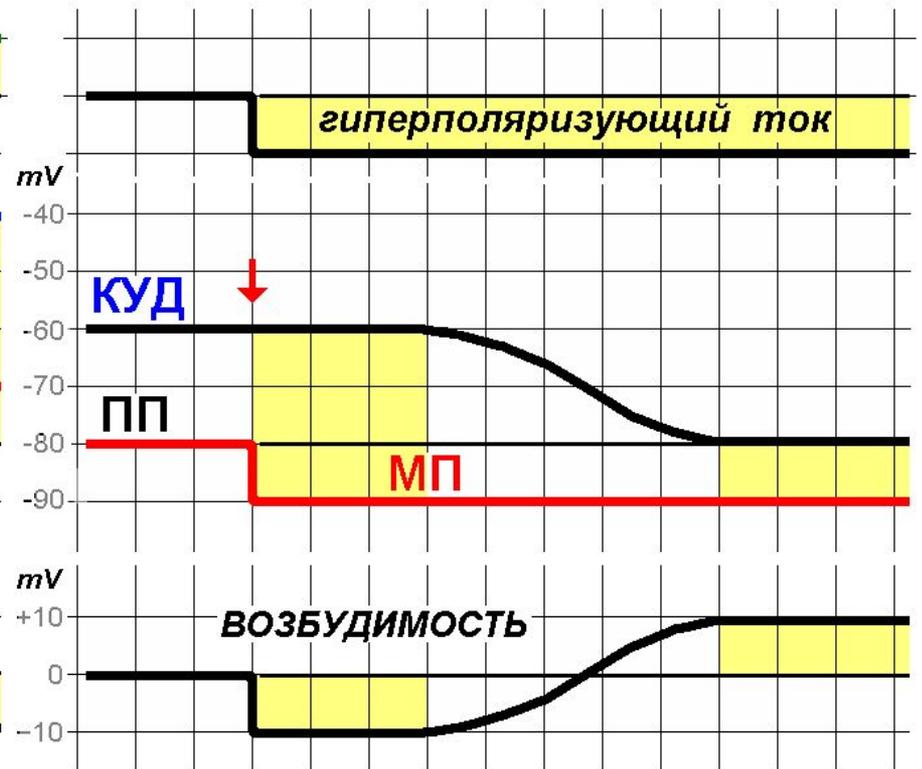


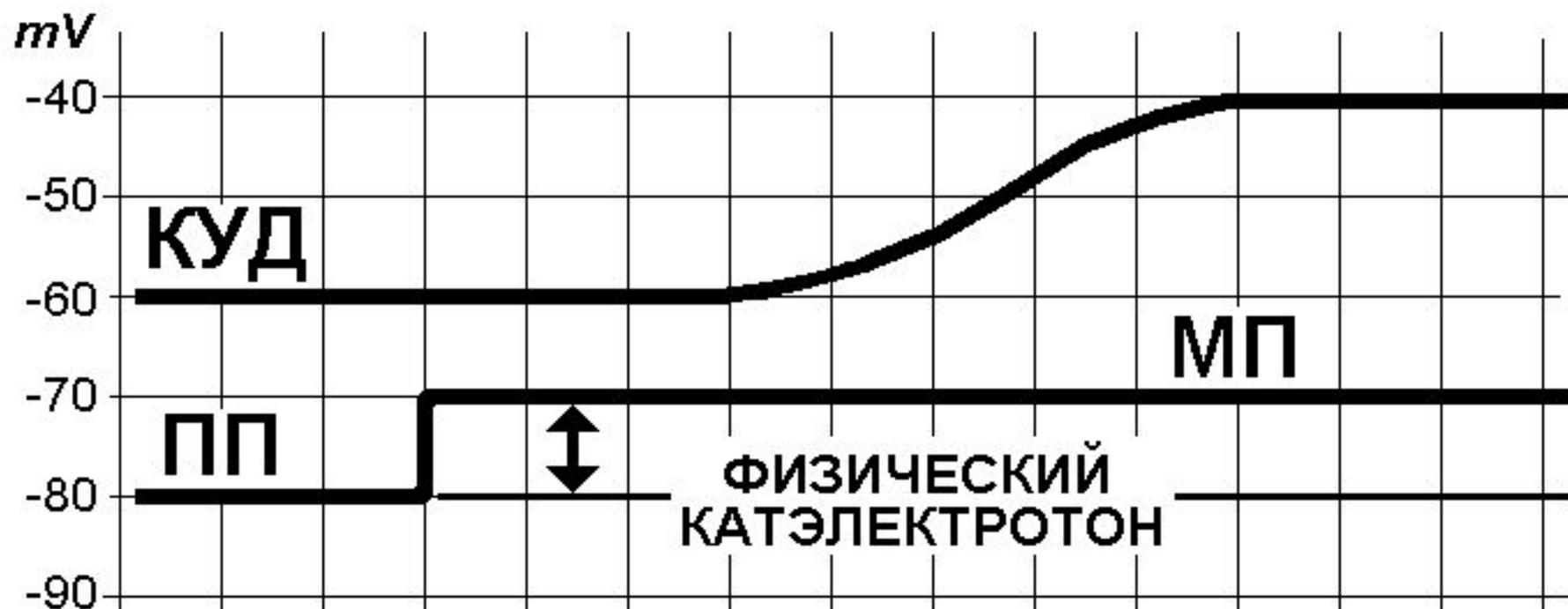


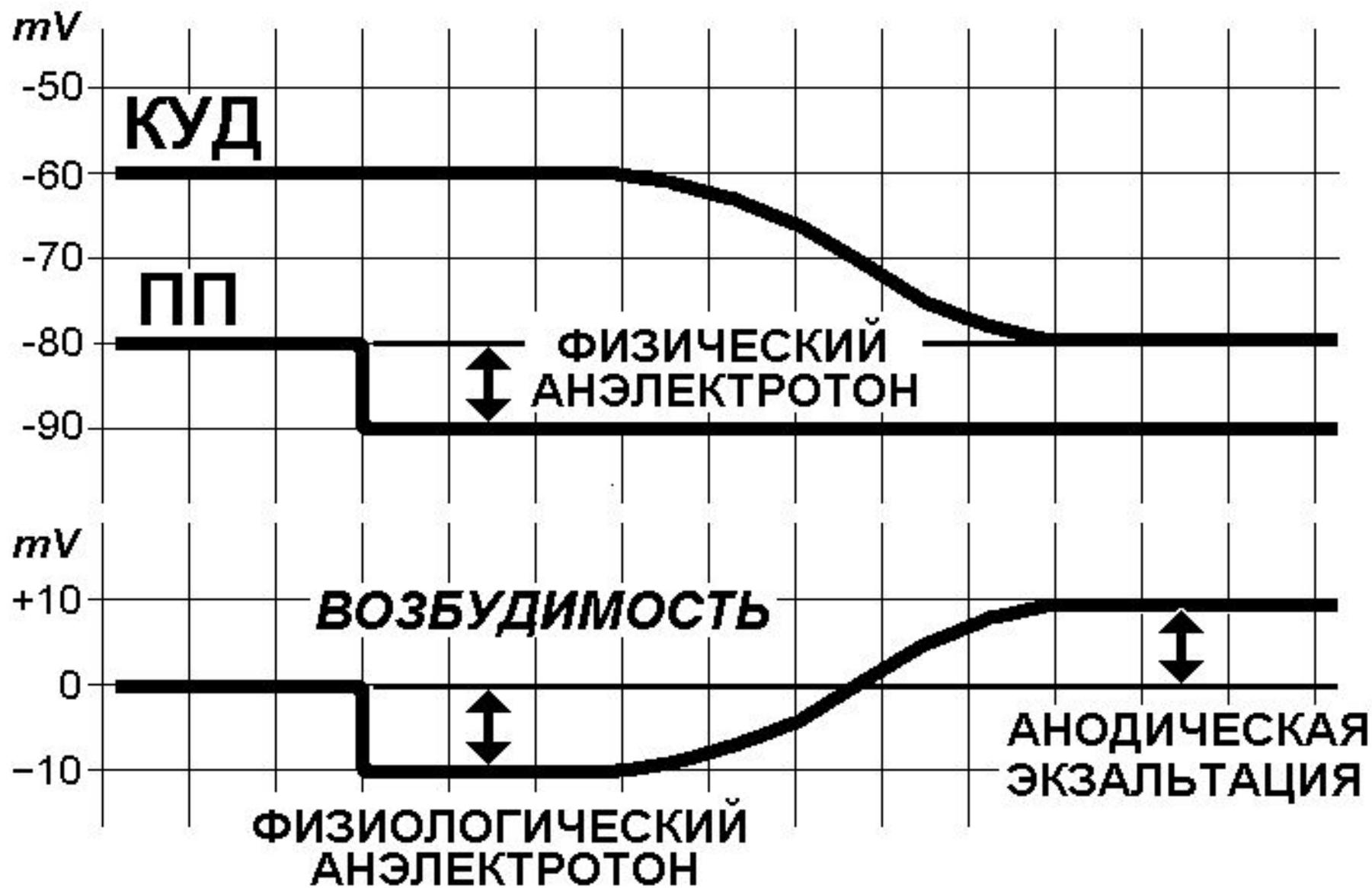
### под катодом



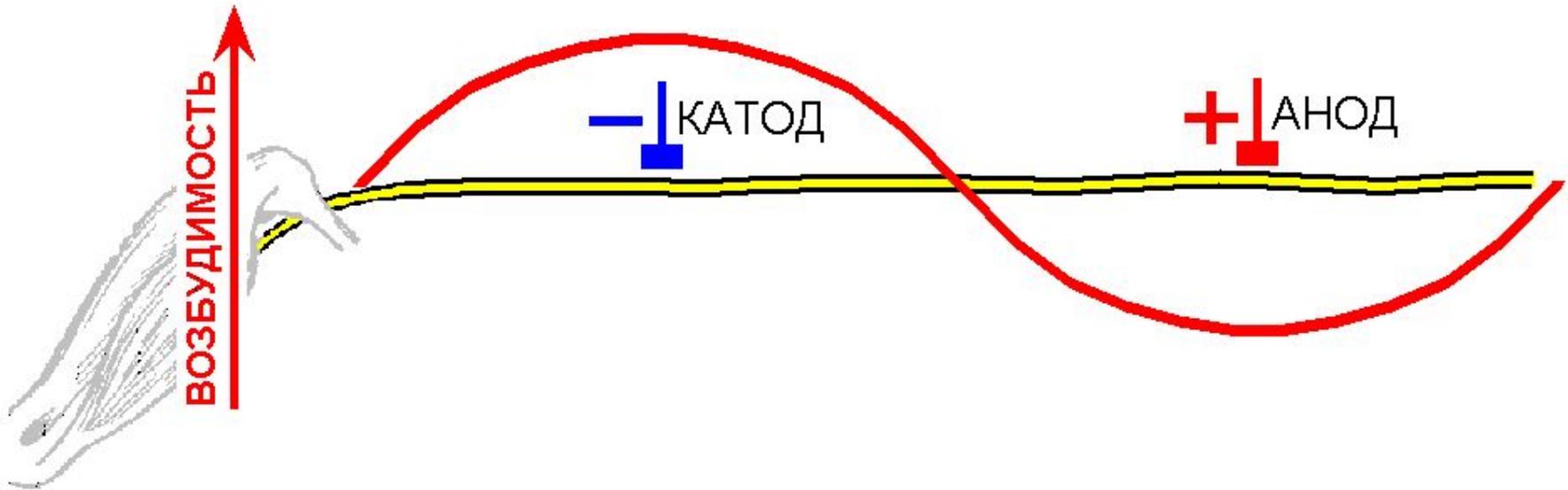
### под анодом







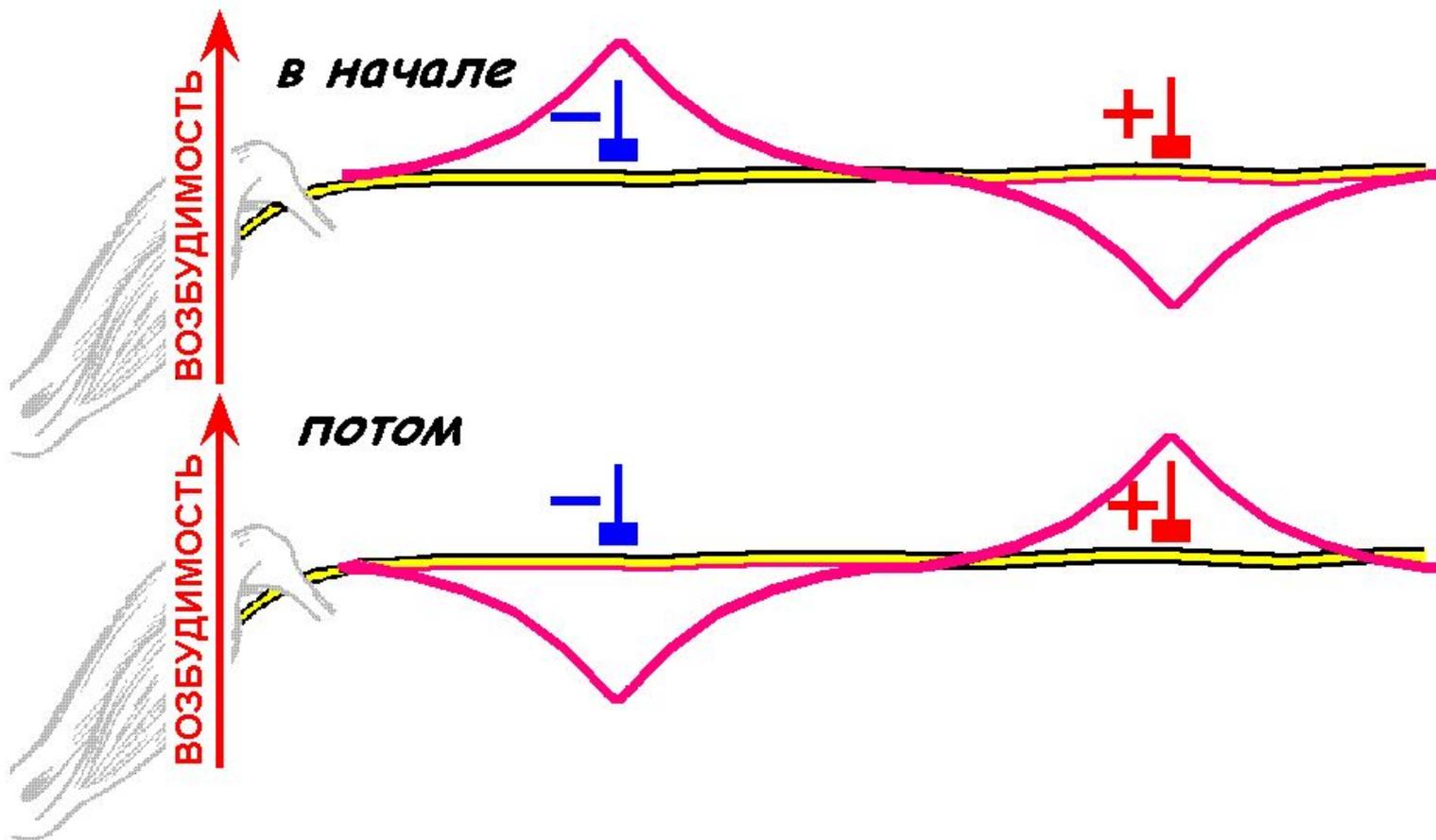
# Электротон в возбудимых структурах вытянутой формы



- Выраженность катэлектротона и анэлектротона на разных участках нервного ствола вначале действия постоянного подпорогового тока.



# Электрон в возбудимых структурах вытянутой формы



Вопрос 7



**Замыкательно  
-размыкательные  
законы**

**(полярный закон) Э.Ф.  
В.Пфлюгера**

При раздражении нерва или мышцы постоянным током возбуждение возникает

- в момент замыкания постоянного тока только под катодом,
- а в момент размыкания — только под анодом.
- Эту закономерность открыл в 1859 г. Э. Пфлюгер.

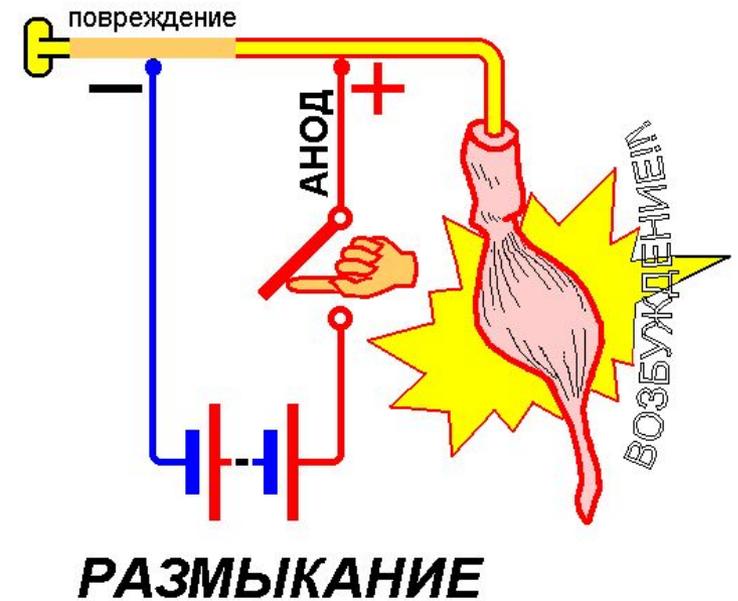
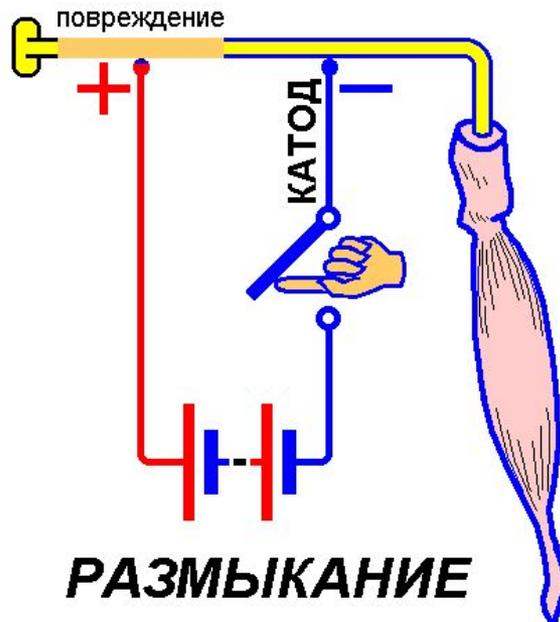
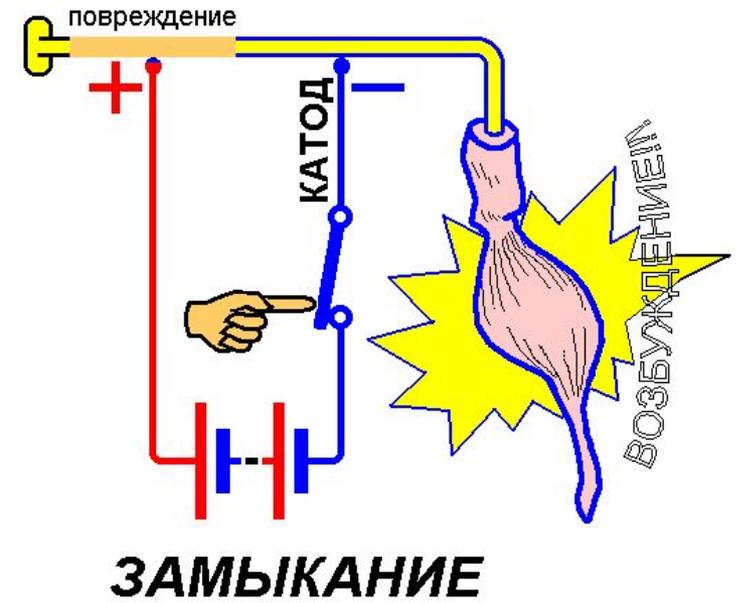
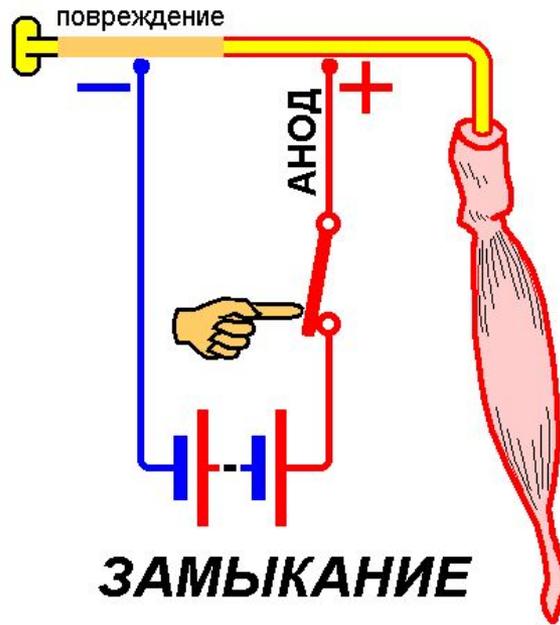
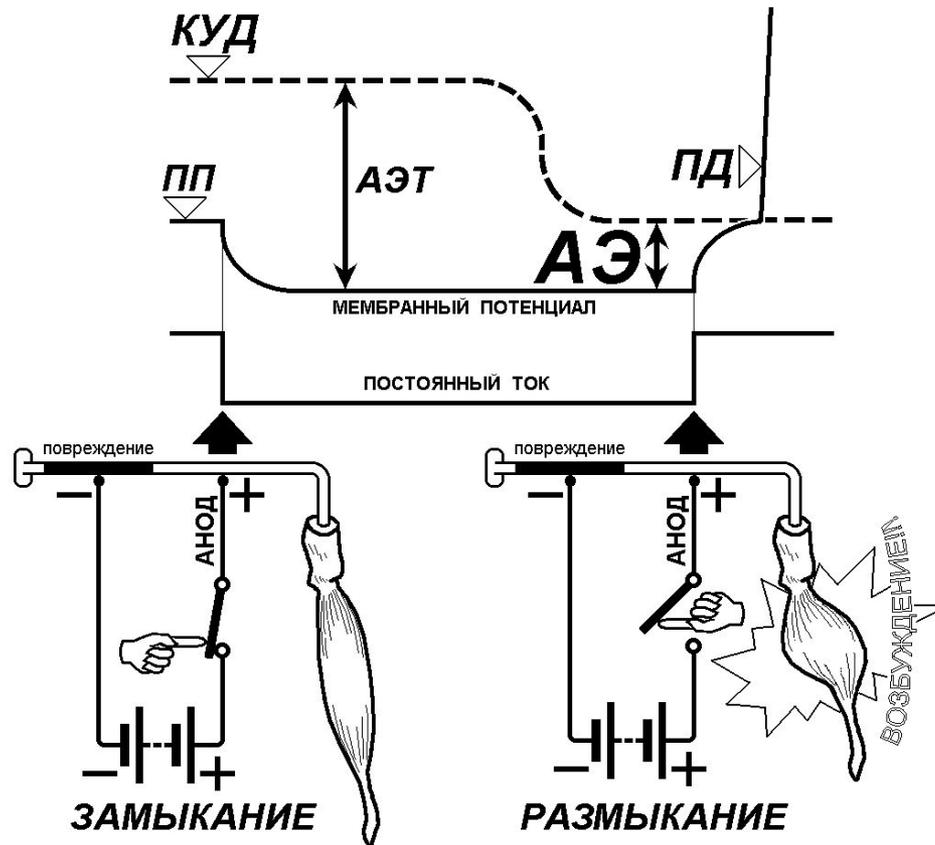


Схема опыта  
Э.Пфлюгера



# Анодно - размыкательное возбуждение



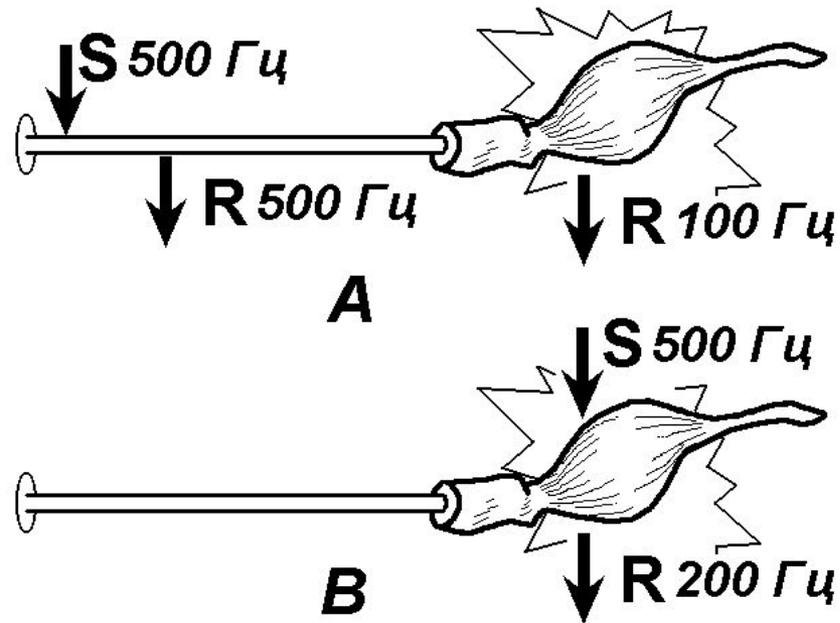
# Вопрос 8



**Функциональная  
подвижность  
возбудимых структур  
(лабильность)**



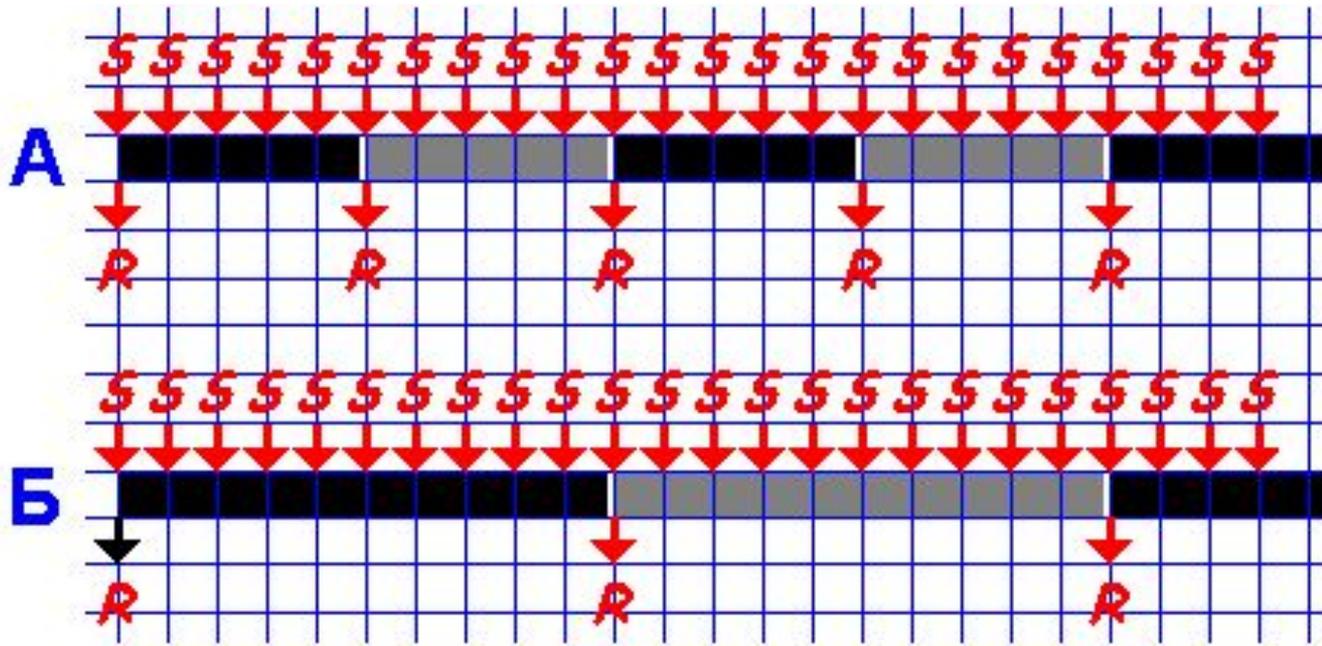
- Н.Е.Введенский на нервно-мышечном препарате установил, что нерв, мионевральные синапсы и мышца по-разному реагируют на сверхпороговые раздражения различной частоты.
- Вывод - разные структуры имеют неодинаковую функциональную подвижность.



- Синонимом термина «функциональная подвижность» --- «лабильность».

# Лабильность определяется длительностью рефрактерных периодов !!!

- А - при длительности рефрактерного периода 5 мс лабильность составит 200 Гц
- Б - при 10 мс – 100 Гц

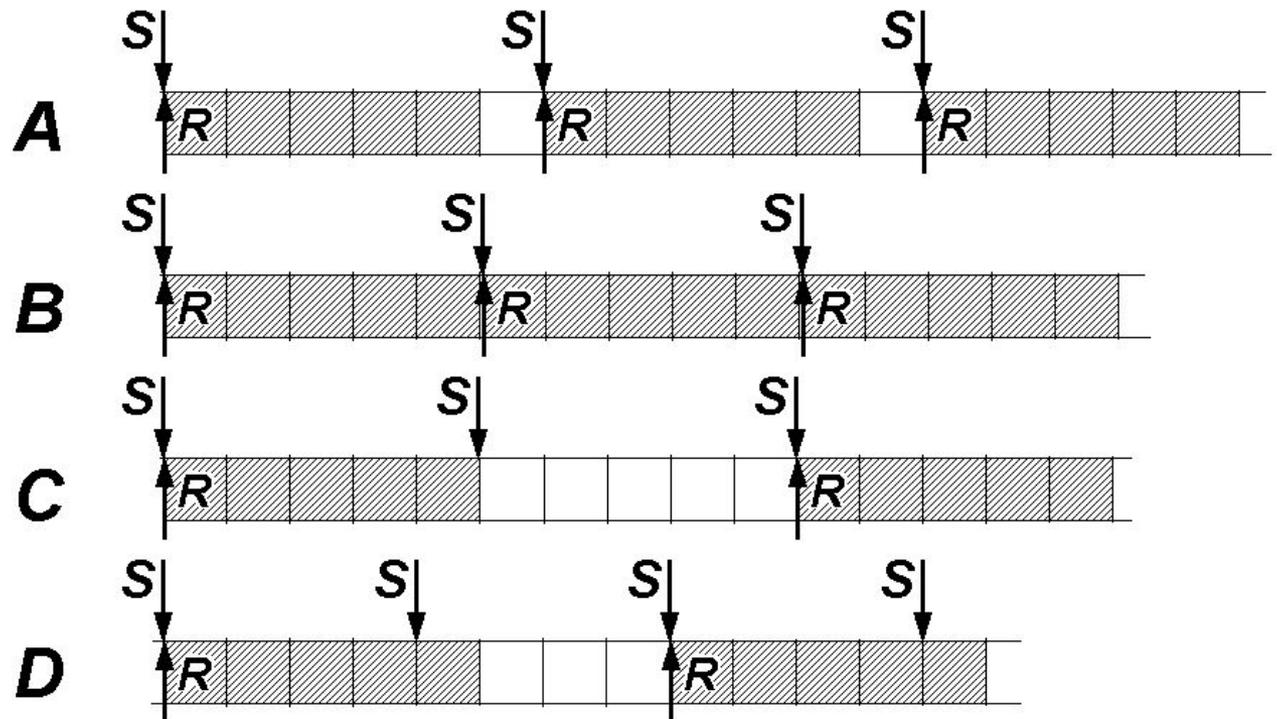


# Частотный оптимум и пессимум ритмической стимуляции



# Соответствие числа ответов (R) числу стимулов (S).

- Заштрихованные клеточки соответствуют абсолютной рефрактерности возбудимой структуры.
- Одна клеточка = 1 мс.



# Зависимость частоты ответов от частоты стимуляции

- для возбудимой структуры с рефрактерностью 5 мс (для стимула максимальной силы)

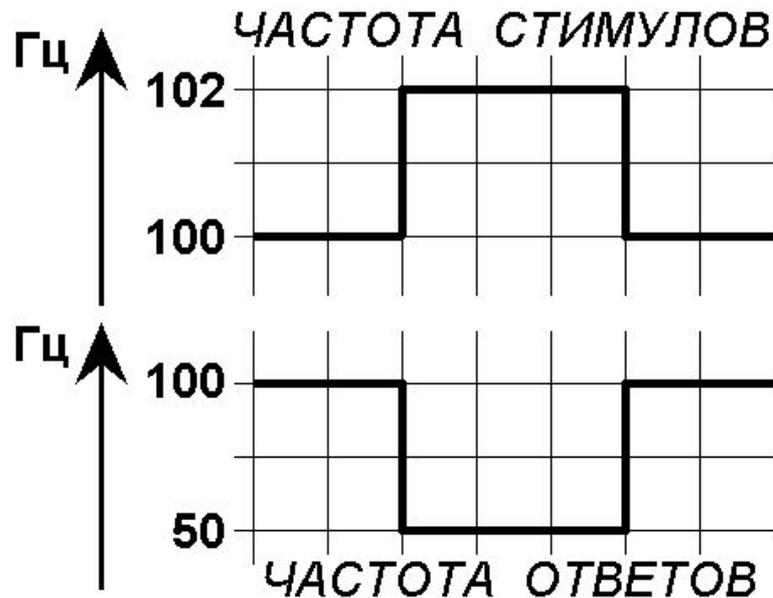


- Частоты раздражений, при которых достигаются максимальные частоты ответов называются ***оптимальными частотами***.
- Частоты раздражений выше оптимальных, при которых снижаются частоты ответов называются ***пессимальными частотами***.



Не следует путать понятия «усталость», «пессимальное торможение» и пессимальная частота раздражения.

- Если мы наблюдаем пессимальную частоту раздражения, стоит нам уменьшить или увеличить частоту стимуляции и мы отметим рост частоты возбуждений.





## Усвоения ритма стимуляции возбудимыми структурами

- Лабильность может изменяться в процессе длительного воздействия раздражителей.
- Это явление, наблюдаемое в тканях, исследовал ученик и последователь Н.Е. Введенского, академик А.А.Ухтомский, и назвал процессом ***усвоения ритма***.

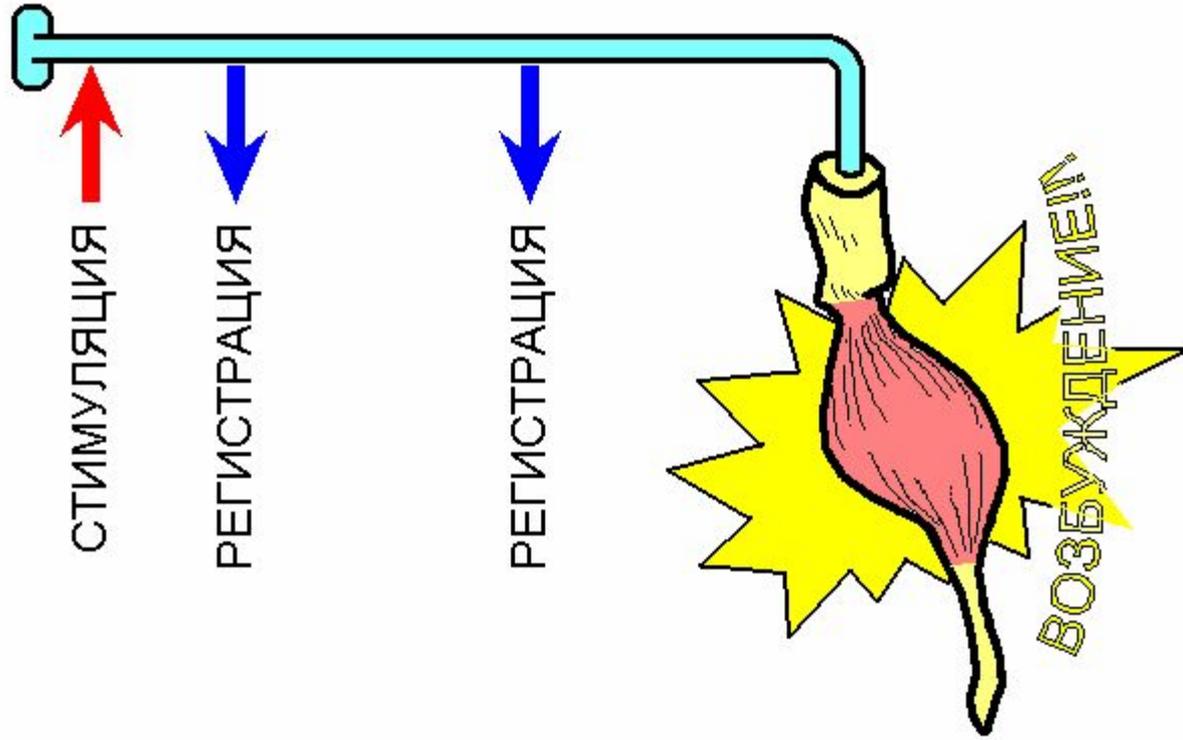
# Вопрос 9



**Парабиоз Н.Е.  
Введенского**

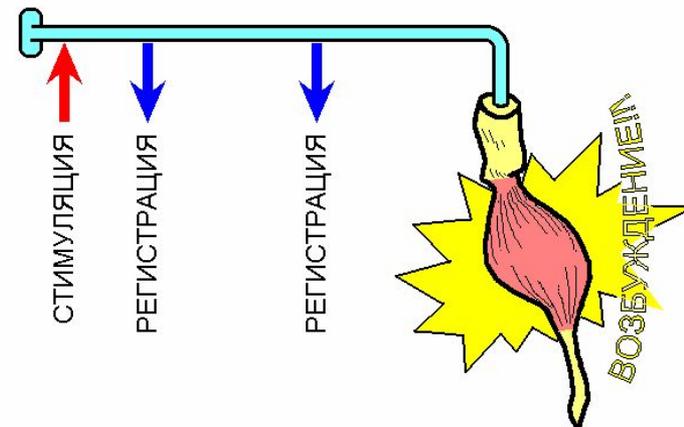
- Экспериментальные факты, составляющие основу учения о **парабиозе**, **Н.Е.Введенский** (1901) изложил в своем классическом труде **«Возбуждение, торможение и наркоз»**.

# Схема опыта Н.Е.Введенского

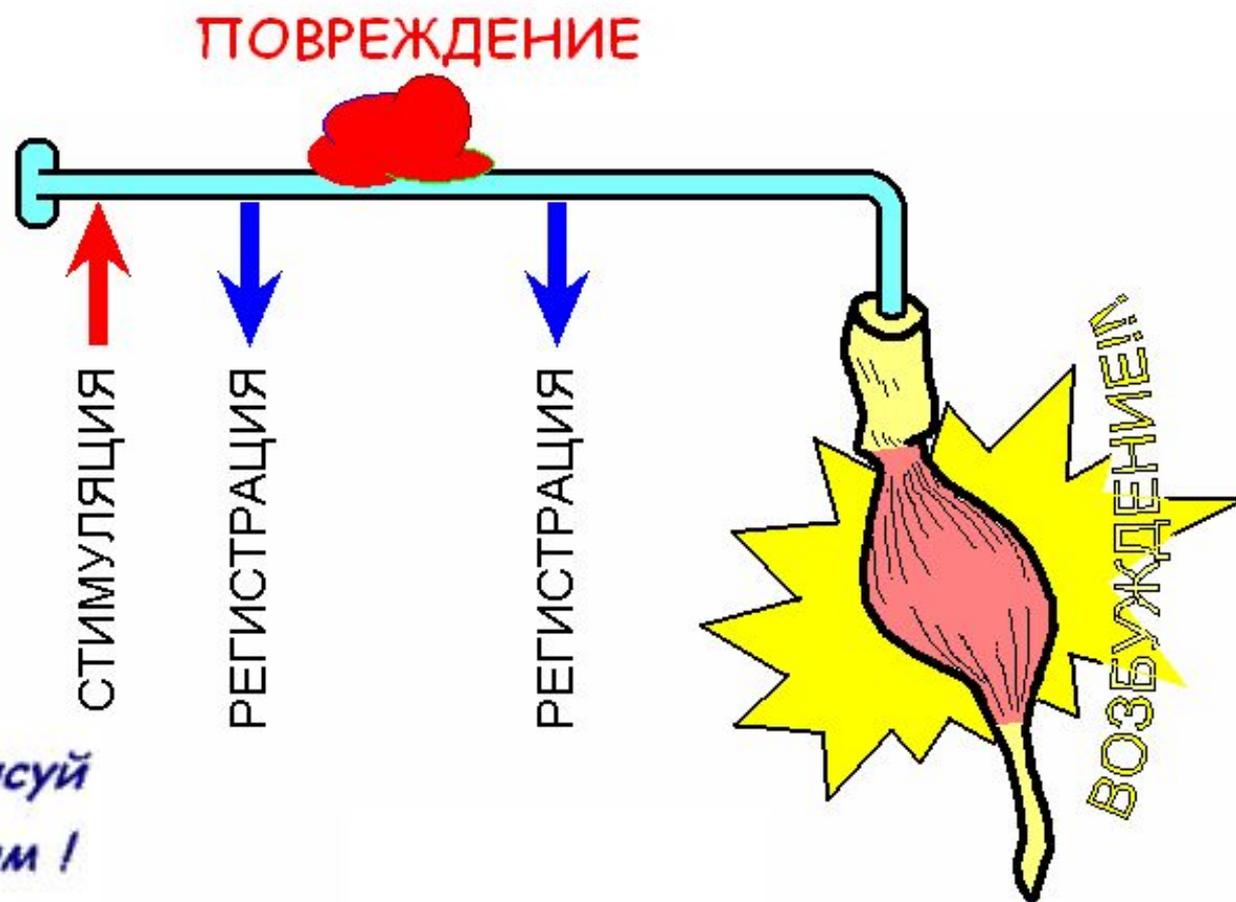


Нервно-мышечный препарат помещался во влажную камеру, а на его нерв накладывались три пары электродов:

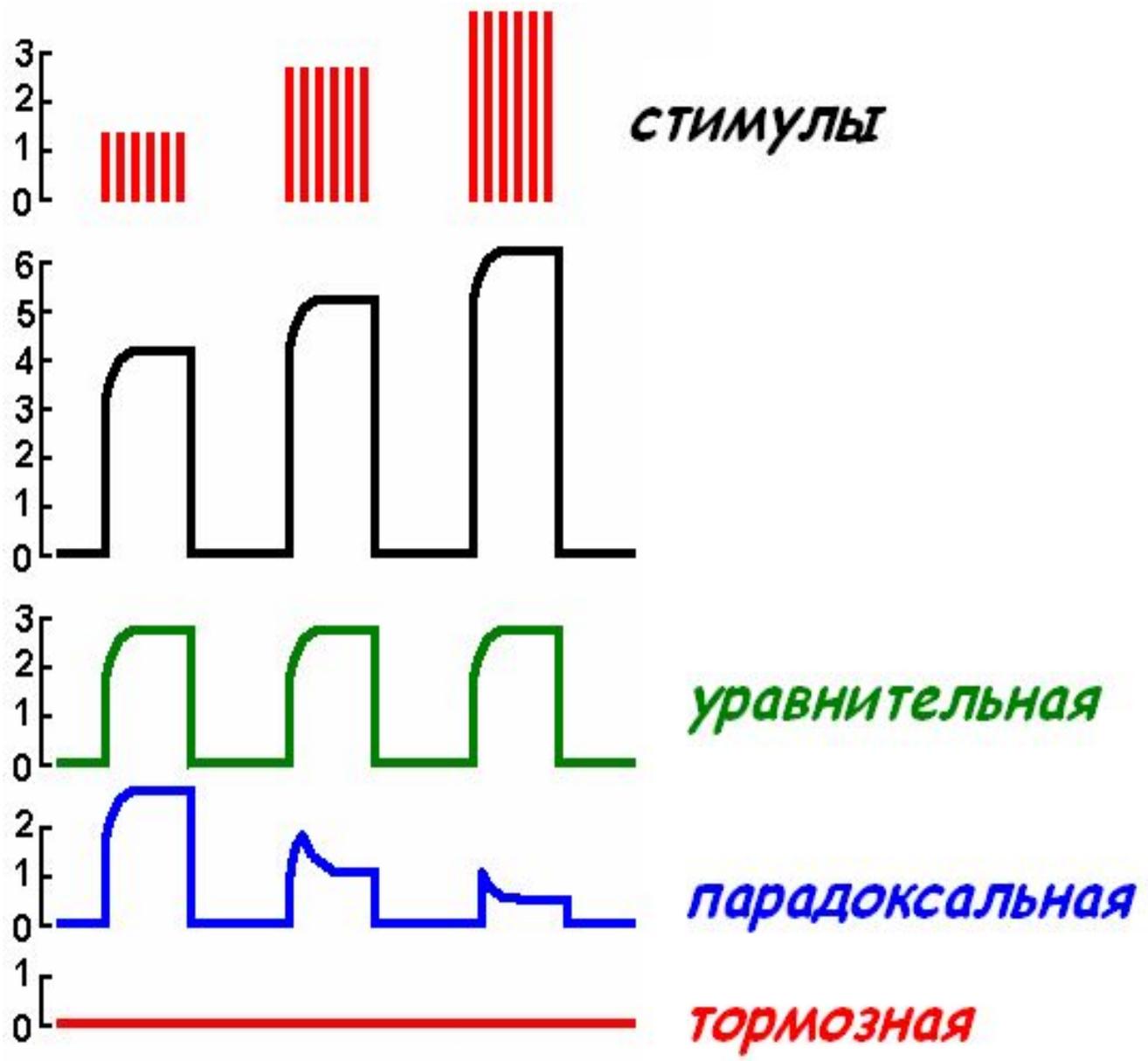
- для нанесения раздражения (стимуляции)
- для отведения биотоков до участка, на который предполагалось воздействовать химическим веществом.
- для отведения биотоков после участка, на который предполагалось воздействовать химическим веществом.



# Схема опыта Н.Е.ВВЕДЕНСКОГО (продолжение)



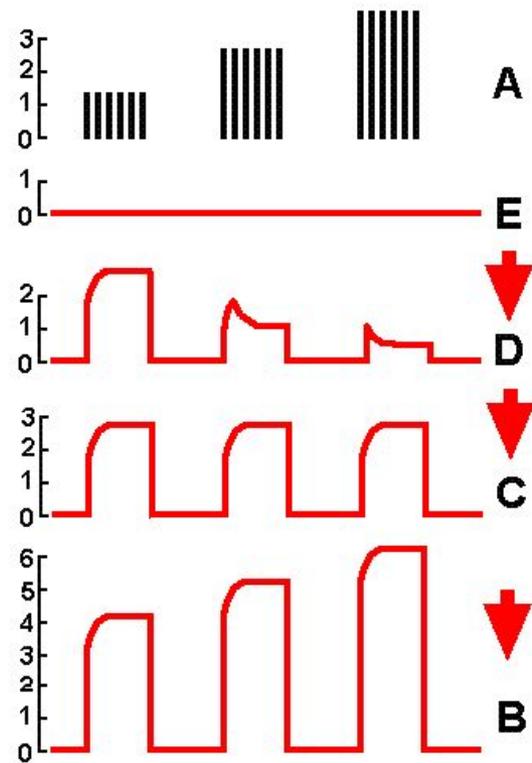
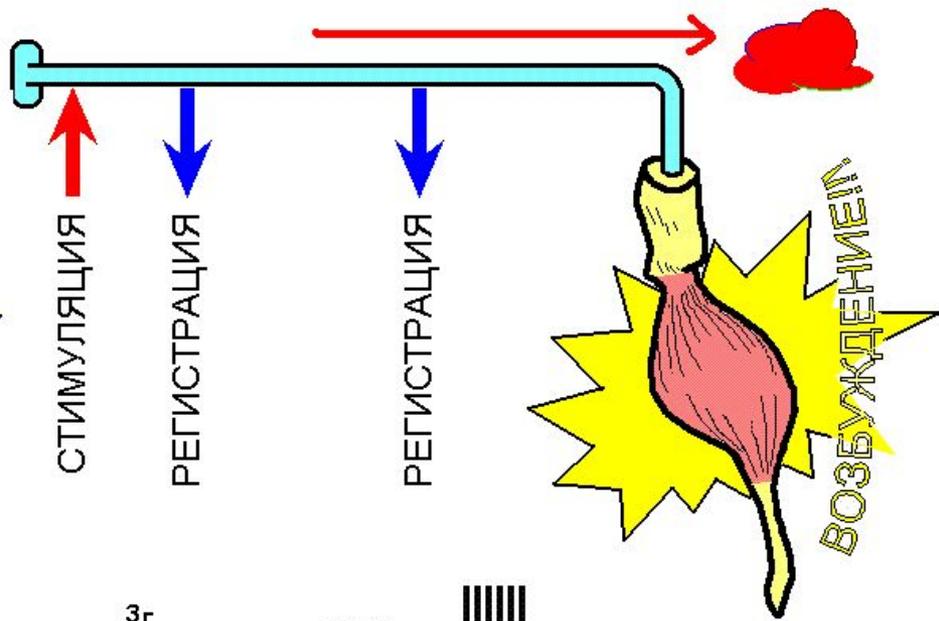
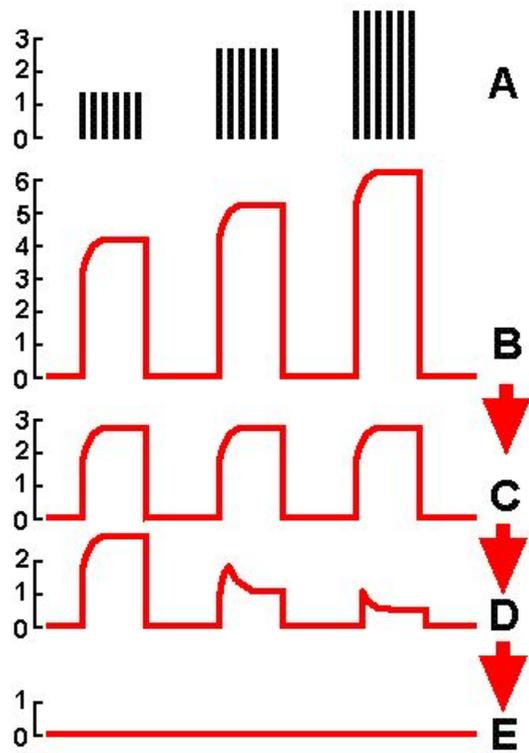
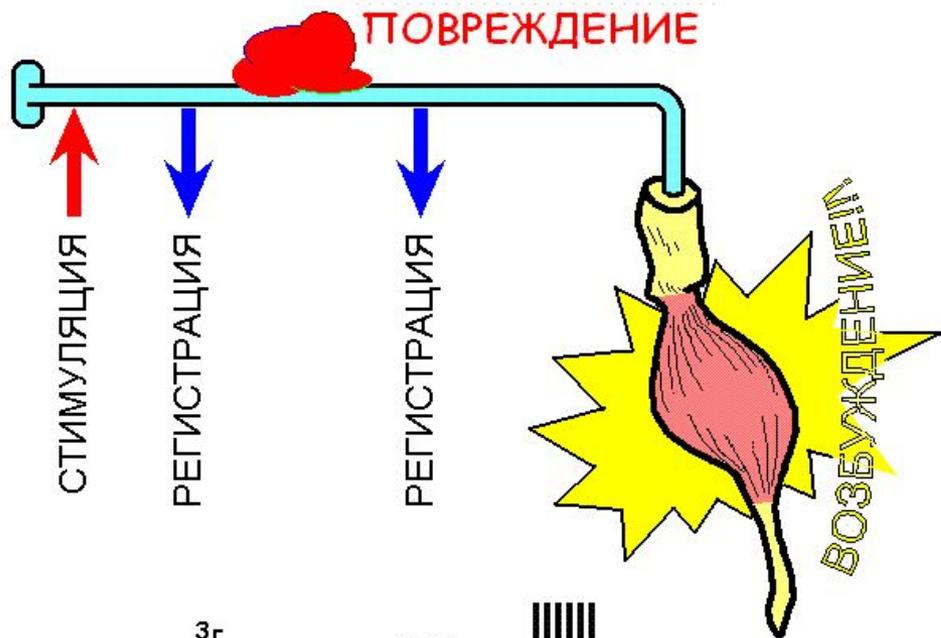
- Н.Е.Введенский, исследуя в описанных условиях действие наркотиков (повреждения) и прослушивая с помощью телефона биотоки нерва ниже наркотизированного участка, заметил, что ритм раздражения начинает трансформироваться за некоторое время до того, как полностью исчезнет ответ мышцы на раздражение.
- Отметив это явление, Н.Е.Введенский подверг его тщательному исследованию и показал, что в реакции нерва на воздействие наркотических веществ можно выделить три последовательно сменяющиеся **фазы**:
  1. **уравнительную**
  2. **парадоксальную**
  3. **тормозную**



Нарисуй сам!

- В дальнейшем Н.Е.Введенский использовал различные методы воздействия на нерв: химические вещества (аммиак и др.), нагревание и охлаждение, постоянный электрический ток и т.д.
- Во всех случаях он наблюдал сходные изменения возбудимости в исследуемом препарате.
- Введенский выбрал для обозначения этих явлений термин **парабиоз**, так как во время тормозной фазы нерв утрачивает свои физиологические свойства и сходен с умершим нервом, а, кроме того, за тормозной фазой может последовать истинная смерть.

- Если с нерва убрать повреждающий фактор, нормальная возбудимость будет восстанавливаться в обратном порядке
- $E \rightarrow D \rightarrow C \rightarrow B.$





*Вопросы есть?!*

**THANK YOU STUDENTS  
FOR YOUR ATTENTION**

**LET'S GO TO THE  
ACTIVITIES**