

Физиология возбудимых тканей

1. Возбудимость и длительность рефрактерной фазы нервных волокон детей различного возраста. Особенности потенциала покоя и потенциала действия, их причины.

Возбудимость нервных волокон у новорожденного значительно ниже, чем у взрослых, но уже с 3-месячного возраста она начинает повышаться. Величина хронаксии в несколько раз больше, чем у взрослых. Потенциал покоя нервных волокон у детей значительно ниже, чем у взрослых, вследствие большей проницаемости мембраны для ионов. В процессе созревания нервного волокна проницаемость его мембраны снижается, улучшается работа ионных помп, возрастают ПП и ПД, что свидетельствует о функциональной зрелости нервного волокна. Небольшая величина ПД новорожденного сочетается с большой его продолжительностью и часто с отсутствием инверсии. Это объясняется меньшей, чем у взрослых, ионной асимметрией нейронов. Фазовые изменения возбудимости во время возбуждения в раннем постнатальном онтогенезе также имеют свои особенности. В частности, длительность абсолютной рефрактерной фазы равна 5-8 мс, а относительной - 40-60 мс (у взрослых - соответственно 0,5-2 и 2-10 мс).

2. Особенности проведения возбуждения по мякотным и безмякотным нервным волокнам у детей различного возраста, их причины.

У детей проводимость нерва низкая. Так, у новорожденных скорость проведения возбуждения по нервным волокнам не превышает 50% от скорости взрослых. Диаметр нервных миелинизированных волокон (и расстояние между перехватами Ранвье) у новорожденных значительно меньше, поэтому больше электрическое сопротивление цитоплазмы и потенциал действия “прыгает” на меньшее расстояние. Плохо выражена изолированность проведения возбуждения. С возрастом скорость проведения возбуждения по нервным волокнам возрастает в результате их миелинизации, увеличения толщины волокна и его ПД. У ребенка первых лет жизни при неполной миелинизации нервных волокон распределение Na- и K-каналов в мембране равномерное. После завершения миелинизации каналы концентрируются в области перехватов Ранвье, что обусловлено перераспределением в мембране белковых молекул, являющихся основой каналов. В безмякотных волокнах распределение ионных каналов остается равномерным по всей длине волокна. Филогенетически старые пути миелинизируются раньше, чем филогенетически новые.

Миелинизация нервных волокон обеспечивает увеличение скорости проведения возбуждения вследствие того, что непрерывное проведение возбуждения сменяется сальтаторным и увеличивается расстояние между перехватами Ранвье (ПД электротонически «перепрыгивает» на большее

расстояние). Увеличение толщины безмякотного нервного волокна и еще не покрытого миелином мякотного нервного волокна ведет к ускорению проведения возбуждения вследствие уменьшения продольного сопротивления току ионов в аксоплазме. В свою очередь увеличение мембранного потенциала способствует ускорению проведения возбуждения потому, что большой ПД быстрее вызывает возбуждение соседнего участка волокна. Скорость распространения возбуждения по нервным волокнам у детей становится такой же, как у взрослых, к 5-9 годам, что связано с завершением миелинизации различных волокон в разные сроки и окончанием увеличения диаметров осевых цилиндров. Передние спинномозговые корешки у детей достигают состояния, свойственного взрослым, в период от 2-го до 5-го года жизни, а задние - от 5-го до 9-го года. Миелинизация нервных волокон близка к завершению к 9 годам жизни ребенка.

3. Структурно-функциональное развитие нервно-мышечного синапса в онтогенезе. Причина изменения синаптической задержки с возрастом.

Структурно-функциональное созревание нервно-мышечных синапсов охватывает период антенатального и раннего постнатального периодов развития. Оно имеет свои особенности для пре- и постсинаптических мембран.

Созревание пресинаптической мембраны.

Двигательные нервные окончания в мышцах появляются на 13—14-й неделе внутриутробного развития. Формирование их продолжается длительное время и после рождения. Мышечное волокно новорожденного, как и взрослого человека, имеет один синапс в виде типичной концевой бляшки. Созревание пресинаптической мембраны проявляется в увеличении терминального разветвления аксона, усложнении его формы, увеличении площади всего окончания. Степень созревания нервных окончаний значительно увеличиваются к 7—8 годам, при этом проявляются более быстрые и разнообразные движения. В процессе развития усиливается синтез ацетилхолина в мотонейронах, увеличиваются количество активных зон в пресинаптическом окончании и количество квантов медиатора, выделяющегося в синаптическую щель.

Созревание постсинаптической мембраны.

Когда окончание аксона достигает миотрубки, в соответствующем ее участке появляются скопления митохондрий, рибосом, микротрубок. На поверхности миотрубки образуются выемки, в которых помещается окончание аксона. Образуется примитивное нервно-мышечное соединение. Особенностью ранних стадий развития мышечных волокон является разлитая

чувствительность всей поверхности мембраны к ацетилхолину, присущая донервной стадии развития мышц. В процессе развития на каждом мионе сохраняется единственный синапс, формирование его сопровождается появлением в постсинаптической мембране холинэстеразы, увеличение концентрации которой приводит к повышению скорости гидролиза ацетилхолина. Образуются складки на постсинаптической мембране, в результате чего растет амплитуда ПКП и повышается надежность передачи возбуждения через синапс. Внесинаптическая поверхность мышечного волокна постепенно теряет чувствительность к ацетилхолину. После денервации в эксперименте чувствительность к ацетилхолину вновь распространяется на всю поверхность мембраны.

Синапс новорожденного представляет собой выемку на поверхности миотрубки, в которой расположено окончание аксона. Вследствие незрелости нервно-мышечного синапса у плода и новорожденного синаптическая передача возбуждения происходит медленно. Синаптическая задержка (в 7 – 10 раз больше, чем у взрослых). Без трансформации ритма через такой синапс передается не более 20 импульсов в 1 с, а к 7—8 годам жизни — около 100 импульсов в 1 с, т.е. как у взрослого.

4. Характеристика мышц плода: возбудимость, сократимость, лабильность. Развитие мышц и их рецепторов в онтогенезе.

Мышечные волокна у плода образуются в первую очередь в языке, губах, диафрагме, межреберных мышцах и мышцах спины. В конечностях мионы развиваются позднее, сначала в мышцах рук, затем ног; развитие идет от проксимальных отделов конечностей к дистальным

Развитие возбудимости в онтогенезе непосредственно зависит от становления физико-химических свойств поверхностных мембран, величины и избирательности их проницаемости для ионов Na^+ , K^+ и Cl^- , т. е. от формирования специализированных ионных каналов, а также ионных насосов. Почти все данные по этим вопросам получены в экспериментах.

Первым условием возбудимости клеток является трансмембранная разность потенциалов (потенциал покоя, ПП), которая составляет для взрослых -70—80 мВ. У миобластов эмбрионов ПП составляет всего 8-10 мВ. Перед слиянием миобласты имеют ПП около 20 мВ, а миотрубки -25-70 мВ. В дальнейшем у мионов величина K^+ ПП уже не ниже 55 мВ.

ПП зависит от способности клеточной мембраны к активному транспорту Na^+ из клетки и K^+ в клетку. В мионах взрослых концентрация K^+ и Na^+ весьма постоянна (K^+ — 100 ммоль/л, Na^+ — 20—30 ммоль/л). Эти концентрации определяются деятельностью натрий-калиевого насоса поверхностной мембраны. В мембранах молодых миотрубок он еще не работает. В незрелых волокнах обнаруживаются высокие концентрации как K^+ так и Na^+ .

Параллельно становлению внутриклеточных концентраций K^+ и Na^+ и возрастанию ПП происходит увеличение пассивной проницаемости мембраны для ионов K^+ относительно проницаемости для Na^+ .

Мембрана мионов взрослых хорошо проницаема для Cl^- . Проницаемость покоящейся мембраны миобластов и миотрубок для Cl^- очень низка и ионы хлора не влияют на величину ПП.

Одноядерные миобласты не обладают возбудимостью, их мембрана не способна продуцировать потенциал действия (ПД) при ее деполяризации. Возбудимость появляется у миотрубок, когда их ПП превышает 55 мВ, в них возникает ПД на деполяризующий толчок тока.

На стадии миотрубок ПД существенно отличаются от ПД взрослых. Часто регистрируются ПД, состоящие из быстрого пика и компонента, затянутого во времени - горба или плато. Пиковый компонент имеет более высокую амплитуду и нередко она превышает ПП. Плато ПД определяется входящим током ионов Ca^{2+} (как в кардиоцитах). Кальциевые каналы мембран мионов функционируют временно, только на промежуточных стадиях развития.

5. Особенности проводимости, сократимости, лабильности, эластичности, упругости, прочности и силы мышц у новорожденных и детей грудного возраста.

К рождению самыми толстыми оказываются волокна в диафрагме, самыми тонкими — в мышцах голени. Развитию мышц свойственна гетерохронность, ускоренно формируются мышцы, которые более необходимы для выполнения жизненно важных функций. У детей 1—2 лет происходит интенсивный рост мышц. Рост мионов в длину осуществляется благодаря почкам. К миофибриллам на концах пристраиваются новые саркомеры, без изменения длины самих саркомеров. Рост мышц в толщину происходит без увеличения числа мионов, за счет увеличения их диаметра, увеличивается количество миофибрилл в мионе.

В 6 лет в основном заканчивается созревание мионов, расположение в них миофибрилл становится плотным. В 12-15 лет происходит новое преобразование структуры мышц. Мионы очень плотно прилегают друг к другу, теряют округлую форму и на поперечном срезе выглядят уплощенными, заполняя всю площадь среза. Увеличивается различие диаметров мионов, входящих в состав разных моторных единиц. Рост мышц сопровождается ростом, соединительной ткани, сосудов и нервов.

У новорожденных активность натрий - калиевого насоса еще невелика, в волокнах калия почти вдвое меньше, чем натрия: 56 и 101 ммоль/л соответственно. Только к 3 месяцам соотношение концентраций изменяется в пользу K^+ : 90 и 50 ммоль/л. Лишь в более позднем возрасте достигаются величины, свойственные мионам взрослых. К рождению мышечные волокна

генерируют обычные ПД, правда с некоторыми особенностями: меньшая амплитуда, большая длительность, чем у взрослых, амплитуда ПД часто бывает меньше величины ПП, ПД мышечных волокон новорожденных не блокируется специфическим блокатором натриевых каналов – тетродотоксином.

6.Изменение работоспособности мышц в онтогенезе, соотношение электрической и механической активности мышц, утомление и его профилактика. Изменение эффективности отдыха и выносливости с возрастом.

Становление сократительных свойств скелетных мышц происходит в периоде внутриутробного развития и продолжается длительное время после рождения. Особенностью мышц плода и новорожденных является медленность одиночных сокращений – как фазы укорочения, так и фазы расслабления. Кроме того, у новорожденных, как правило, отсутствуют различия скорости сокращения будущих быстрых и медленных мышц, хотя сами мышцы уже различаются по цвету (белые и красные) и по гистологическим признакам.

Амебоидная подвижность миобластов не связана со специфической сократительной функцией мышечных клеток, поскольку она присуща и другим эмбриональным клеткам. Сокращения появляются после формирования поперечнополосатых миофибрилл и отчетливо проявляются на стадии миотрубок. Начальная дифференцировка мышечных волокон на быстрые и медленные происходит во второй половине внутриутробного развития. После рождения наблюдается ускорение сокращений не только быстрых, но и медленных волокон. У медленных волокон в дальнейшем происходит вторичное замедление сокращений. Однако скорость сокращения медленных мышц у взрослых гораздо больше, чем у мышц плода.

Ускорение сокращений мышц в ходе развития обусловлено 2 факторами: ускорением, обусловленным интенсификацией активации мышечных белков, и ускорением вследствие увеличения количества саркомеров, последовательно расположенных по длине миофибрилл.

В онтогенезе происходит уменьшение длительности активного состояния миофибрилл (взаимодействия между актином и миозином). У взрослых крыс по сравнению с новорожденными продолжительность активного состояния в быстрых мышцах меньше в 5 раз, в медленных — в 2 раза. Длительность активного состояния обусловлена в основном скоростью освобождения ионов Ca^{+} из саркоплазматического ретикулума и скоростью его обратного связывания. По мере созревания мионов скорости обоих этих процессов увеличиваются.

С возрастом увеличивается сила сокращений мышц вследствие нарастания общего поперечного сечения миофибрилл как за счет роста мионов в толщину, так и за счет повышения плотности упаковки миофибрилл. Позднее увеличивается и плотность расположения в мышцах мышечных

волокон. Увеличения количества мионов в мышцах после рождения не происходит. В разные периоды развития увеличение силы отдельных мышечных групп происходит неравномерно. Наиболее выражено увеличение максимальной силы разгибателей туловища и нижних конечностей по сравнению с силой сгибателей. Сила мышечных групп возрастает в течение всего периода детства, но особенно интенсивно — в юношеском возрасте. В начале периода второго детства сила большинства мышечных групп у мальчиков и девочек не различается. К 12—15-летнему возрасту сила мышц у мальчиков становится приблизительно на 30% больше, чем у девочек. С возрастом, особенно после 8 лет, увеличивается способность к мышечной работе — выносливость. Выносливость выше мальчиков, она увеличивается до 20 и более лет.

Утомлением называют временное понижение работоспособности, которая восстанавливается после отдыха. Развитие утомления в двигательном аппарате при длительной или напряженной работе зависит от нескольких факторов. Прежде всего, утомление связано с процессами, развивающимися в нервной системе, в нервных центрах, участвующих в управлении двигательной деятельностью.

Ряд причин развития утомления связан с процессами, происходящими в самой мышце. Это накопление в ней продуктов обмена (молочной кислоты и др.), оказывающих угнетающее действие на работоспособность мышечных волокон и уменьшение в них энергетических запасов (гликогена).

Скорость развития утомления при мышечной работе зависит от двух показателей — от физической нагрузки и от ритма работы, т.е. от частоты мышечных сокращений. При увеличении нагрузки или при учащении ритма мышечных сокращений утомление наступает быстро. Мышечная работа достигает максимального уровня при средних нагрузках и средних скоростях сокращения мышц.

Физическое утомление — нормальное физиологическое явление. После отдыха работоспособность не только восстанавливается, но и часто превышает исходный уровень. Работоспособность быстрее восстанавливается при активном отдыхе, чем при полном покое. Профилактика утомления мышц у детей заключается в строгом контроле за показателями длительности и интенсивности умственной и физической нагрузок и отдыха. Следует учитывать возрастные нормы занятий различными видами спорта.

В 7 – 12 лет эффективность отдыха наибольшая, в 13 – 15 лет резко падает, в 16 – 18 лет несколько увеличивается. Максимальная эффективность отдыха наблюдается в возрасте 20 – 29 лет.