

## 1. Мембранный потенциал покоя(МПП):

### А) Определение.

МПП - разность потенциалов между наружной и внутренней сторонами мембраны.

Наружная поверхность мембраны в покое имеет положительный заряд (+), внутренняя – отрицательный(-).

### Б) Открытие тока покоя.

(Второй опыт Гальвани)

**Ток покоя** - ток между поврежденным и неповрежденным участком мембраны;

Гальвани набрасывал на препарированную икроножную мышцу лягушки дистальный отрезок седалищного нерва, который иннервирует эту мышцу, в отсутствие каких-либо металлов и проводников, чем действительно доказал существование «животного электричества».



### В) Природа тока покоя, краткое изложение мембранно-ионной теории.

#### Природа:

важную роль играют процессы простой диффузии через белковые каналы в мембране и первично активного транспорта.

1. Электрохимическим градиентом для  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Cl^-$ ;
2. Избирательно высокой проницаемостью мембраны для  $K^+$ ;
3. Наличием активного транспорта ( $Na^+$ ,  $K^+$ - насоса) в мембране.

Было выяснено, что мембрана живой клетки, находящейся в состоянии покоя, поляризована: её внутренняя поверхность заряжена отрицательно, а наружная – положительно.

Происхождение мембранного потенциала объясняется мембранно-ионной теорией Ю.Бернштейна (1902г.) в модификации А.Ходжкин и А. Хаксли (1952г.).

Согласно этой теории биоэлектрические явления обусловлены разностью (градиентом) концентраций ионов калия, натрия, хлора и др. внутри и вне клетки и различной проницаемостью для них мембраны клетки.

#### **Строение и функции возбудимой мембраны.**

Клеточная мембрана состоит из двойного слоя фосфолипидных молекул, ориентированных таким образом, что гидрофобные концы молекул находятся внутри бислоя, а гидрофильные направлены в водную фазу; такая структура идеально подходит для образования раздела двух сред: вне- и внутриклеточной. В двойной слой фосфолипидов погружены глобулярные белки, полярные участки которых образуют гидрофильную поверхность в водной фазе. Эти белки выполняют различные функции, в том числе рецепторную, ферментативную, образуют ионные каналы, являются мембранными насосами и переносчиками ионов и молекул. Одним из важнейших свойств клеточной мембраны является её *избирательная проницаемость*, связанная с открытием и закрытием селективных (специализированных) ионных каналов, пропускающих определенный вид ионов. В каждом канале существуют 2 типа ворот: быстрые активационные и медленные инактивационные. Второе важнейшее свойство мембраны- *электровозбудимость* - проявляется в способности к открытию и закрытию селективных ионных каналов в ответ на изменение мембранного потенциала.

### Г) Необходимые условия для диффузии ионов $K^+$ через мембрану клетки из внутриклеточной среды во внеклеточную.

Концентрация ионов калия в клетке почти в 50 раз выше, чем за клеткой, а натрия и хлора больше за клеткой, чем в клетке. Согласно законам диффузии, происходит пассивный транспорт ионов по градиенту концентраций: калий стремится выйти из клетки, а натрий- зайти в клетку. Однако мембрана клетки обладает различной проницаемостью для этих ионов. В состоянии покоя мембрана больше проницаема для ионов калия, чем для натрия и анионов. Поэтому *в покое преобладает движение ионов калия из клетки над входом в клетку ионов натрия*. Калий в клетке находится в связанном состоянии с анионами, которых мембрана не пропускает, и они сосредотачиваются на внутренней поверхности мембраны, обуславливая её отрицательный заряд. А калий, выходя из клетки, сосредотачивается на наружной поверхности мембраны, обеспечивая ей

положительный заряд. Таким образом, в *состоянии покоя внутренняя поверхность клеточной мембраны заряжена отрицательно, а наружная – положительно*. Заряд мембраны клетки, находящейся в состоянии покоя, носит название **потенциал покоя или мембранный потенциал клетки**. *Главная роль в формировании потенциала покоя принадлежит ионам калия*. Но если бы потенциал покоя был обусловлен только выходом ионов калия из клетки, то он был бы равен 97,5 мВ (это равновесный потенциал, рассчитанный по формуле Нернста), но такого потенциала не имеет ни одна клетка, что свидетельствует о том, что в состоянии покоя мембрана пропускает в клетку небольшое количество натрия, а также хлора. Следовательно, величина исходного (мембранного) потенциала зависит от того, насколько движение ионов калия из клетки преобладает над входом в клетку ионов натрия. *Чем выше соотношение между выходом калия и входом натрия, тем выше мембранный потенциал*. Выход же калия зависит от градиента концентраций калия по обе стороны мембраны. И если бы существовал только пассивный транспорт ионов, то он неизбежно привел бы к выравниванию концентраций, а, следовательно, и к исчезновению потенциала. Поэтому наряду с пассивным транспортом существует *активный транспорт (калий-натриевый насос)*, осуществляющий движение ионов против градиента концентраций: калия – в клетку, а натрия – из клетки. При этом затрачивается энергия АТФ. Благодаря калий-натриевому насосу *восстанавливается градиент концентраций ионов и поддерживается потенциал покоя*.

Таким образом, прохождение ионов через мембрану, их асимметричное распределение по обе стороны мембраны и связанный с этим электрический потенциал осуществляется посредством 2-х механизмов: 1 – свободной диффузией ионов по концентрационному и электрохимическому градиенту; 2 – с помощью натрий-калиевого насоса.

### **Д) Состояние основных ионных каналов и насосов в покое у возбудимых тканей.**

Неуправляемые ионные каналы – открыты всегда (утечка калия)

У управляемых каналов в состоянии покоя активационные ворота закрыты, инактивационные открыты (т.е. КАНАЛ ЗАКРЫТ)

K, Na- насос работает всегда (2K в клетку, 3Na из кл)

### **Е) Методы регистрации МПП.**

*Обнаружить МПП можно с помощью второго опыта Гальвани, т.е. зарегистрировать ток покоя между поврежденным и неповрежденным участками мембраны. Для измерения потенциала покоя используют микроэлектродную технику (Вольтметр)*

### **Ж) Схематичный рисунок МПП.**

## **2. ПОТЕНЦИАЛ ДЕЙСТВИЯ**

### **А) Определение.**

Потенциал действия – это быстрое колебание МПП, возникающее при возбуждении нервных, мышечных и секреторных клеток.

### **Б) Открытие тока действия.**

К. Маттеуччи с помощью гальванометра впервые определил, что поврежденный участок мембраны – заряжен «-», а неповрежденный – «+». Окончательное доказательство существования электрических явлений в живых тканях было получено в опыте «вторичного тетануса» К. Маттеуччи (1811-1868), в котором один нервно-мышечный препарат возбуждался током, а биотоки сокращающейся мышцы (токи действия) раздражали нерв второго нервно-мышечного препарата, вызывая сокращение второй мышцы

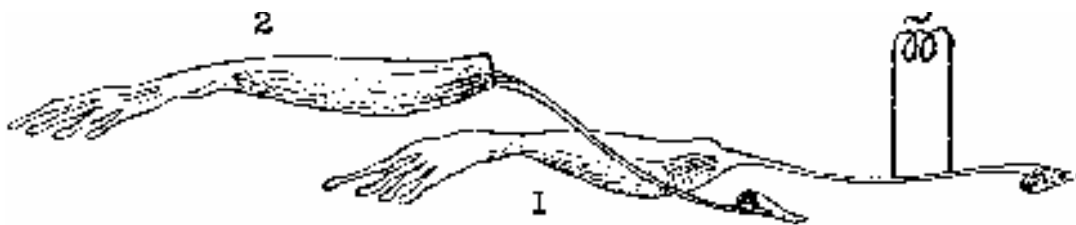


Рис. 3. Схема опыта, демонстрирующего вторичный тетанус Маттеуччи.

ВЫВОД: токи действия возникают между возбужденным и невозбужденным участком мембраны.

### **В) Природа ПД. Причины и движущие силы перехода из состояния покоя в состояние возбуждения**

**Раздражитель**– любое изменение внешней или внутренней среды организма, воспринимаемое клетками и вызывающее ответную реакцию

При действии раздражителей на клетку меняется электрическое состояние клеточной мембраны.

Потенциал действия возникает лишь при действии раздражителя достаточной силы и длительности.

**Пороговая сила**– минимальная сила раздражителя, необходимая для возникновения возбуждения. Раздражители большей силы – **сверхпороговые**; меньшей силы – **подпороговые**.

Если у раздражителя сверхпороговой или пороговой силы на участке раздражения возникает электрический импульс характерной формы, распространяющийся вдоль всей мембраны, то возникнет **потенциал действия**.

### **Г) Фазы ПД. Механизмы изменения мембранного потенциала в разные фазы ПД.**

1. Фаза быстрой деполяризации
2. Фаза реполяризации
3. Фаза следовой деполяризации или отрицательный следовой потенциал (*замедление реполяризации*)
4. Фаза следовой гиперполяризации или положительный следовой потенциал.

**Фаза быстрой деполяризации.** При достижении деполяризации критического уровня в мембране открываются все натриевые каналы. Изменение зарядов мембраны приводит к открыванию воротных механизмов - активационных ворот (m) в потенциалзависимом натриевом канале. При этом проницаемость для  $\text{Na}^+$  резко увеличивается. Ионы  $\text{Na}^+$  по концентрационному и электрохимическому градиенту лавинообразно устремляются внутрь возбудимых клеток, неся с собой положительные заряды. Фаза быстрой деполяризации кратковременна

**Фаза реполяризации.** Пик ПД (+30 мВ) обусловлен максимальным повышением проницаемости для ионов  $\text{K}^+$  и резким снижением проницаемости для  $\text{Na}^+$ . Наступает более длительная фаза реполяризации, обусловленная  $\text{Na}^+$ -инактивацией и повышением проницаемости для  $\text{K}^+$ .

**Фаза следовых потенциалов.** В конечной фазе возбуждения происходит замедление восстановления мембранного потенциала покоя, и при этом регистрируются следовые реакции в виде следовой деполяризации и гиперполяризации, обусловленные медленным восстановлением исходной проницаемости для ионов  $\text{K}^+$ .

### **Д) Состояние основных ионных каналов и насосов во время возбуждения.**

При генерации ПД активационные ворота открываются и начинается транспорт ионов.

### **Е) Методы регистрации ПД.**

Потенциал действия может быть зарегистрирован двумя способами:

- 1. внеклеточным** - с помощью электродов, приложенных к внешней поверхности клетки;
- 2. внутриклеточным** - с помощью электродов, один из которых введен внутрь клетки, а другой расположен на ее поверхности.

### **Ж) График ПД.**

## **3. Условия возникновения возбуждения.**

Необходимы определенные условия для возникновения возбуждения в возбудимых системах:

- 1). Структурно-функциональное состояние мембраны (достаточный уровень МПП, определенный уровень Экр. или порогового потенциала ( $\Delta E$ ), уровень  $K^+$ ,  $Na^+$ - проницаемости)
- 2). Значение параметров раздражителя (сила, время, градиент нарастания силы во времени), достаточное для возникновения возбуждения.

### **А) Понятие о подпороговых, пороговых и сверхпороговых раздражителях.**

Мерой возбудимости является порог раздражения — минимальная сила раздражителя, которая способна вызвать возбуждение. Менее сильные раздражители называются **подпороговыми**, а более сильные - **сверхпороговыми**.

### **Б) Зависимость между пороговыми значениями силы и времени действия раздражителя.**

Между силой и длительностью действия раздражителя имеется определенная взаимосвязь. Чем сильнее раздражитель, тем меньше время требуется для возникновения ответной реакции. Зависимость между пороговой силой и необходимой длительностью раздражения отражается **кривой «силы- длительности»**.

### **В) График зависимости между пороговыми значениями силы и времени действия раздражителя.**

### **Г) Понятие о реобазе, полезном времени и хронаксии.**

Реобаза - минимальная величина сила раздражителя, вызывающая возбуждение

Полезное время - минимальное время, в течении которого должен действовать раздражитель пороговой силы, чтобы вызвать возбуждение

Хронаксия - минимальное время, в течении которого должен действовать раздражитель удвоенной реобазы, чтобы вызвать возбуждение.

#### **4. Возбудимость.**

##### **А) Меры возбудимости.**

Мерой возбудимости могут служить:

- Порог раздражения (характеристика раздражителя)
- Хронаксия (характеристика раздражителя)
- Пороговый потенциал (характеристика мембраны)
- Лабильность (характеристика мембраны)

##### **Б) График изменения возбудимости в процессе возбуждения.**

##### **В) Описание фаз изменения возбудимости с раскрытием причин изменения возбудимости. Лабильность.**

Изменение возбудимости во время возбуждения , фазы:

1. Фаза абсолютной рефрактерности
2. Фаза относительной рефрактерности
3. Фаза супернормальной возбудимости (экзальтации)
4. Фаза субнормальной возбудимости

Фаза абсолютной рефрактерности - это полная невозбудимость клетки. Соответствует пику ПД. В этот период активационные ворота натриевых каналов открыты по закону "все или ничего", поэтому дополнительное раздражение не может вызвать еще большее открывание каналов и появление новых ПД.

Абсолютная фаза продолжается и в период реполяризации клетки до достижения уровня мембранного потенциала +10 мВ либо 0.

Фаза относительной рефрактерности – это период восстановления возбудимости, когда сильное раздражение может вызвать новое возбуждение. Пониженная возбудимость является следствием все еще повышенной проницаемости для  $K^+$  и избыточного выхода его из клетки, препятствующего деполяризации клетки при действии раздражителя, и все еще большим количеством инактивированных натриевых каналов. Только сильное раздражение может вызвать возбуждение (сверхпороговое раздражение).

Фаза экзальтации – это период повышенной возбудимости. Он соответствует отрицательной следовой деполяризации. Очередной ПД можно вызвать более слабым раздражителем, т.к. мембранный потенциал несколько меньше обычного и оказывается ближе к критическому уровню деполяризации.

Фаза субнормальной возбудимости – это период пониженной возбудимости, соответствует периоду следовой гиперполяризации, когда мембранный потенциал больше обычного и дальше отстоит от критического уровня деполяризации.

**Лабильность** - способность биосистемы в единицу времени развертывать одиночный процесс возбуждения. Мерой лабильности является максимальное число возбуждений, которое способна генерировать биосистема за единицу времени.

### **Г) Сравнение лабильности нервной и мышечной ткани.**

Лабильность нервного волокна – 1000 имп/с, мышцы – 200 имп/с. Лабильность возбудимых биосистем практически обусловлена длительностью фазы абсолютной рефрактерности.

Так, фаза абсолютной рефрактерности нервного волокна равна в среднем 1 мс, то есть в 1 секунду при ритмическом раздражении с частотой 1000 Гц нерв может воспроизвести 1000 импульсов. Фаза абсолютной рефрактерности у мышцы – 5 мс, то есть 75 в 1 секунду мышца может воспроизвести 200 возбуждений. Лабильность также является мерой возбудимости.

## **5. Влияние параметров раздражителя (силы, времени и крутизны нарастания силы во времени на характер ответной реакции возбудимых систем.**

### **А) Понятие о подпороговых, пороговых и сверхпороговых раздражителях.**

Мерой возбудимости является порог раздражения — минимальная сила раздражителя, которая способна вызвать возбуждение. Менее сильные раздражители называются **подпороговыми**, а более сильные - **сверхпороговыми**.

### **Б) Законы раздражения действующие в пределах клетки.**

Характер влияния параметров раздражителя описывается *тремя законами раздражения*:

- законом силы;
- законом времени;
- законом градиента нарастания силы во времени.

**В) График иллюстрирующий характер ответной реакции клетки на подпороговые, пороговые и сверхпороговые значения силы раздражителя.**

**Г) Законы раздражения действующие в пределах ткани.**

Для ткани *законы силы и времени* действуют по принципу «силовых отношений». При подпороговом раздражении, например, мышца не отвечает сокращением. При пороговом стимуле – ответ ткани, т.е. самые возбудимые клетки пришли в возбуждение и сократились (здесь порог для мышцы и для клетки). При повышении стимула ответят самые возбудимые клетки по закону «все или ничего» и ответят другие клетки, для которых порог более высокий, т.е. увеличится количество сокращающихся клеток – возрастет суммарный ответ мышцы. В конце концов, возникнет ситуация, когда все элементы мышцы отреагируют. Дальнейшего увеличения амплитуды ответа не произойдет.

Та же закономерность существует и для градиента нарастания силы во времени действия раздражителя с той разницей, что беспредельно нарастать крутизну нельзя, так как дальше идет прямоугольный импульс.

**Д) График иллюстрирующий характер ответной реакции ткани на подпороговые, пороговые и сверхпороговые значения силы раздражителя.**

## 6. Физиология нервов.

### А) Физиологические свойства нерва. Классификация нервных волокон.

Физиологические свойства нервных волокон:

- 1) **возбудимость** – способность приходить в состояние возбуждения в ответ на раздражение;
- 2) **проводимость** – способность передавать нервные возбуждение в виде потенциала действия от места раздражения по всей длине;
- 4) **лабильность** – способность реагировать на раздражение с определенной скоростью. Лабильность характеризуется максимальным числом импульсов возбуждения за определенный период времени (1 с) в точном соответствии с ритмом наносимых раздражений.

Различают два вида нервных волокон:

- Немиелинизированные (безмякотные).
- Миелинизированные (мякотные)

#### КЛАССИФИКАЦИЯ НЕРВНЫХ ВОЛОКОН ПО ЭЛАНГЕРУ-ГАССЕРУ:

Тип волокна	Средний диаметр (мкм)	Скорость проведения (м/с)	Функции
<b>A α</b>	<b>15</b>	<b>70-120</b>	<b>Первичные афференты мышечных веретен, двигательные волокна скелетных мышц</b>
<b>A β</b>	<b>8</b>	<b>30-70</b>	<b>Кожные афференты прикосновения и давления</b>
<b>A γ</b>	<b>5</b>	<b>15-30</b>	<b>Двигательные волокна мышечных веретен</b>
<b>A δ</b>	<b>&lt;3</b>	<b>12-30</b>	<b>Кожные афференты температуры, боли</b>
<b>B</b>	<b>3</b>	<b>3-15</b>	<b>Симпатические преганглионарные волокна</b>
<b>C</b> (немиелини- зированные)	<b>1</b>	<b>0,5-2</b>	<b>Симпатические постганглионарные волокна. Кожные афференты боли</b>

### Б) Законы проведения возбуждения по нерву.

- 1. *Закон двустороннего проведения.* Возбуждение, возникающее в одном участке нерва, распространяется в обе стороны от места своего возникновения.
- 2. *Закон анатомической и физиологической целостности.* Возбуждение может распространяться по нервному волокну только в случае его морфологической и функциональной целостности.
- 3. *Закон изолированного проведения.* Возбуждение, распространяющееся по волокну, входящему в состав нерва, не передается на соседние нервные волокна.
- 4. *Закон бездекрементного проведения.* Амплитуда потенциала действия не изменяется с увеличением расстояния от места его возникновения



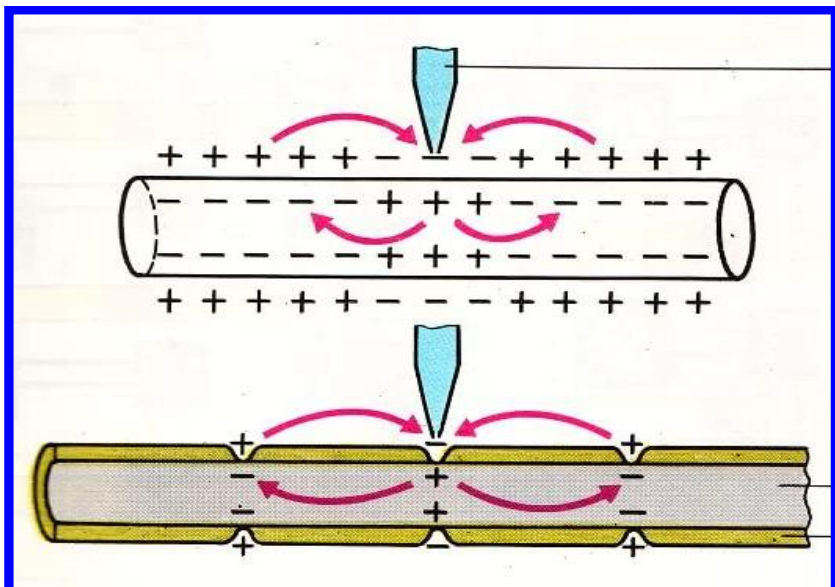
### **В) Механизм проведения возбуждения по нерву(описание).**

Возбуждение распространяется от возбужденного участка мембраны к еще не возбужденному электротонически.

Различают

- непрерывное (характерно для немиелинизированных волокон);
- сальтаторное, скачкообразное (характерно для миелинизированных волокон).

### **Г) Рисунок - механизм проведения возбуждения по нерву.**



### **Д) Методы исследования проводимости нерва.**

Стимуляцию нерва осуществляют либо поверхностными, либо игольчатыми электродами.

## 7. Физиология скелетных мышц.

### А) Физиологические свойства скелетной мышцы. Двигательная единица и их классификация.

#### Свойства скелетной мышцы:

- 1) *Возбудимость*
- 2) *проводимость* — способность проводить потенциал действия вдоль и вглубь мышечного волокна по Т-системе;
- 3) *Сократимость* — способность укорачиваться или развивать напряжение при возбуждении;
- 4) *Лабильность* – функциональная подвижность, скорость протекания элементарных циклов возбуждения в нервной и мышечной тканях

Двигательная единица - мотонейрон вместе с иннервируемым им мышечным волокном.

#### **I. Медленные неутомляемые ДЕ.**

большое содержание миоглобина и митохондрий  
красного цвета  
медленно утомляются  
В одной моторной единице их очень много (до 30 000)  
Входят в состав мышц, поддерживающих позу

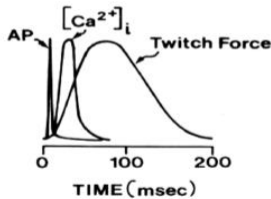
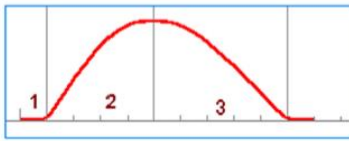
#### **II. Быстрые, легко утомляемые.**

Содержат много митохондрий  
Способны синтезировать АТФ путем окислительного фосфорилирования  
Выполняют быстрые сокращения  
Утомляются медленно  
В составе моторной единицы меньше, чем медленных

### Б) Фазы одиночного мышечного сокращения.

## ВИДЫ МЫШЕЧНЫХ СОКРАЩЕНИЙ

1. **Одиночное сокращение;**
2. **Тетаническое сокращение.**



При раздражении одиночным стимулом мышца отвечает одиночным сокращением, в котором выделяют три фазы:

- 1. **Латентная** (скрытая) — от начала раздражения до начала укорочения. Она длится около 2,5-10 мс. Именно в этот период происходит генерация ПД и выброс  $Ca^{2+}$  из цистерн в саркоплазму мышечного волокна.
- 2. Фаза **укорочения** (напряжения) - до 40 – 50 мс у медленных двигательных единиц.
- 3. Фаза **расслабления** - до 50 – 60 мс.

### В) Саркомер.

Саркомер - Базовая сократительная единица поперечнополосатых мышц.

Из саркомеров состоят миофибриллы.

Ограничены Z-пластинками.

Основные белки – актин и миозин.

### Г) Механизм мышечного сокращения.

*Электромеханическое сопряжение.*

- Распространение ПД по сарколемме в T- трубочке приводит к активации ее рецепторов дигидропиридина.
- Сдвиг этих рецепторов открывает  $Ca^{2+}$ -канал рецепторов рианоцина цистерн саркоплазматической сети.
- Выход  $Ca^{2+}$  из цистерн приводит к увеличению его концентрации в цитозоле с  $10^{-7}$  до  $10^{-5}M$ .
- Связывание  $Ca^{2+}$  с тропонином увеличивает степень спирализации тропомиозина, что открывает миозинсвязывающие участки актиновых нитей.

*Скольжение нитей {сокращение саркомера).*

- АТФаза миозиновой головки вызывает гидролиз АТФ до АДФ и неорганического фосфата ( $\Phi_{,,}$ ), но продолжает удерживать оба продукта. В таком состоянии головка связывается с актиновой нитью, образуя с ней угол около  $90^\circ$ .
- Отсоединение АДФ и  $\Phi_{,,}$  от головки миозина сопровождается основным выделением свободной энергии (силовой удар). В результате головка поворачивается в шарнирной области до угла  $45^\circ$  (наименьшая энергия актомиозиновой связи), осуществляя гребковос движение, что вызывает перемещение актиновой нити вдоль миозиновой на 1 % процент саркомера (примерно на 10 нм).
- Присоединение АТФ к головке миозина уменьшает ее сродство к актиновой нити, что вызывает разъединение актомиозиновых мостиков. Далее головка присоединяется в новом месте - ближе к Z-линии, и цикл повторяется.
- При максимальном сокращении (до 50% длины саркомера) необходимо около 50 циклов образования и разъединения актомиозиновых мостиков.

*Расслабление миофибрилл.*

Для расслабления миофибрилл необходимы 2 главных условия: наличие достаточного уровня АТФ и низкая концентрации  $Ca^{2+}$  ( $10^{-7} M$  и ниже) в цитозоле.

Присоединение АТФ к головкам миозина приводит к разрушению актомиозиновых мостиков.

Низкий уровень  $Ca^{2+}$  создается активацией кальциевого насоса и перемещением в цистерны гладкой ЭПС, где он связывается белком кальсеквестрином.

Снижение концентрации кальция в цитозоле приводит к блокаде тропомиозином актиновых нитей. Миоцит расслабляется.

## Д) Электромеханическое сопряжение. Типы сокращения в зависимости от условий и частоты стимуляции.

Электромеханическое сопряжение - соотношение во времени процессов возбуждения и сокращения в скелетной мышце

**В зависимости от условий**, в которых мышца осуществляет сокращение, принято различать следующие типы (режимы):

1. изотоническое – мышца укорачивается при постоянном напряжении (внешней нагрузке); изотоническое сокращение воспроизводится только в эксперименте;

2. изометрическое - напряжение мышцы возрастает, а ее длина не изменяется; мышца сокращается изометрически при совершении статической работы

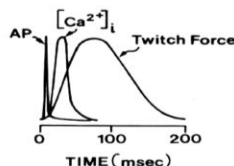
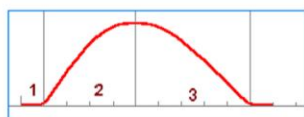
3. смешанное – ауксотоническое или ауксометрическое - напряжение мышцы изменяется по мере ее укорочения; ауксотоническое сокращение выполняется при динамической преодолевающей работе.

**В зависимости от частоты**

Одиночные

### ВИДЫ МЫШЕЧНЫХ СОКРАЩЕНИЙ

1. Одиночное сокращение;
2. Тетаническое сокращение.



При раздражении одиночным стимулом мышца отвечает одиночным сокращением, в котором выделяют три фазы:

- 1. **Латентная** (скрытая) – от начала раздражения до начала укорочения. Она длится около 2,5-10 мс. Именно в этот период происходит генерация ПД и выброс  $Ca^{2+}$  из цистерн в саркоплазму мышечного волокна.
- 2. Фаза **укорочения** (напряжения) - до 40 – 50 мс у медленных двигательных единиц.
- 3. Фаза **расслабления** - до 50 – 60 мс.

Тетанические

-Зубчатый тетанус

**Возникает в условиях когда каждый последующий импульс попадает в период расслабления или интервал между импульсами меньше чем длительность одиночного сокращения, но больше чем период укорочения**

- Гладкий тетанус

**Возникает в условиях когда каждый последующий импульс попадает в период укорочения**

**Или интервал между импульсами меньше чем длительность периода укорочения, но больше чем латентный период.**

## Е) Методы исследования скелетных мышц.

**Электромиография** – графический метод исследования биоэлектрических потенциалов, возникающих в скелетных мышцах человека и животных при возбуждении мышечных волокон. Единица измерения – мВ.

**Динамометрия** — метод измерения силы сокращения различных мышечных групп. Единица измерения – килограмм силы или деканьютон.

**Эргография** - метод графической регистрации работы мышц. Единица измерения – килограмм на метр или джоуль.