

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ АВТОНОМНОЕ  
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
«САМАРСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ  
УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ АКАДЕМИКА С.П. КОРОЛЕВА»  
(САМАРСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ)

# ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

Рекомендован редакционно-издательским советом федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Самарский национальный исследовательский университет имени академика С.П. Королева» в качестве практикума для обучающихся по основной образовательной программе высшего образования по направлению подготовки 06.03.01 Биология

Самара  
Издательство Самарского университета  
2021

УДК 612(075)+591.1(075)

ББК 28.707.3я7+28.673я7

В261

Авторы: **О.А. Ведясова, С.И. Павленко,  
И.Д. Романова, Е.М. Инюшкина**

Рецензенты:

**Макурина О. Н.** – д-р биол. наук, проф. кафедры биохимии, биотехнологии и биоинженерии Самарского университета;

**Пятин В. Ф.** – д-р мед. наук, проф., зав. кафедрой физиологии с курсом безопасности жизнедеятельности и медицины катастроф Самарского государственного медицинского университета

**Ведясова, Ольга Александровна**

В261 **Физиология человека и животных: практикум / О. А. Ведясова, С. И. Павленко, И. Д. Романова [и др.].** – Самара : Издательство Самарского университета, 2021. – 108 с.

**ISBN 978-5-7883-1610-9**

Содержит описание хода лабораторных работ по курсу физиологии человека и животных (разделы: нервно-мышечная физиология, физиология центральной нервной системы, физиология кровообращения, физиология дыхания), методов физиологического исследования, теоретические основы изучаемых тем. В практикум включены вопросы и задания для самостоятельной работы обучающихся

, в том числе в режиме дистанционного обучения, перечень учебной литературы по изучаемой дисциплине.

Предназначен для обучающихся по направлению подготовки 06.03.01 Биология.

Подготовлен на кафедре физиологии человека и животных Самарского университета.

УДК 612(075)+591.1(075)

ББК 28.707.3я7+28.673я7

ISBN 978-5-7883-1610-9

© Самарский университет, 2021

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<i>ВВЕДЕНИЕ</i> .....	5
<i>Раздел 1. НЕРВНО-МЫШЕЧНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ</i> .....	6
ТЕМА 1. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВОЗБУДИМОСТИ НЕРВА И МЫШЦЫ. ЗАКОНЫ РАЗДРАЖЕНИЯ .....	6
<i>Лабораторная работа 1.1.</i> Приготовление нервно-мышечного препарата лягушки .....	8
<i>Лабораторная работа 1.2.</i> Измерение порогов раздражения нерва и мышцы .....	12
ТЕМА 2. БИОЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ В НЕРВАХ И МЫШЦАХ .....	14
<i>Лабораторная работа 2.1.</i> Первый опыт Гальвани .....	16
<i>Лабораторная работа 2.2.</i> Второй опыт Гальвани .....	17
<i>Лабораторная работа 2.3.</i> Опыт Маттеучи (опыт вторичного тетануса) .....	18
<i>Лабораторная работа 2.4.</i> Опыт Келликера (вторичное сокращение под влиянием токов действия сердца) .....	20
ТЕМА 3. МЕХАНИКА МЫШЕЧНОГО СОКРАЩЕНИЯ .....	21
<i>Лабораторная работа 3.1.</i> Одиночное мышечное сокращение и его анализ .....	28
<i>Лабораторная работа 3.2.</i> Суммация мышечных сокращений .....	29
<i>Лабораторная работа 3.3.</i> Регистрация зубчатого и гладкого тетануса .....	30
<i>Лабораторная работа 3.4.</i> Оптимум и пессимум сокращения скелетной мышцы .....	31
ТЕМА 4. МЕХАНИЗМ МЫШЕЧНОГО СОКРАЩЕНИЯ. МЫШЕЧНОЕ УТОМЛЕНИЕ .....	33
<i>Лабораторная работа 4.1.</i> Регистрация кривой утомления скелетной мышцы лягушки при непрямом и прямом раздражениях .....	35
ТЕМА 5. ПРОВЕДЕНИЕ ВОЗБУЖДЕНИЯ ПО НЕРВНЫМ ВОЛОКНАМ .....	38
<i>Лабораторная работа 5.1.</i> Закон физиологической целостности нервного волокна .....	41
<i>Лабораторная работа 5.2.</i> Закон изолированного проведения возбуждения по нервному волокну .....	42
<i>Лабораторная работа 5.3.</i> Закон двустороннего проведения возбуждения по нервному волокну .....	44
<i>Лабораторная работа 5.4.</i> Регистрация стадий парабриоза .....	46
<i>Раздел 2. ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ</i> .....	50
ТЕМА 6. РЕФЛЕКС КАК ПРИНЦИП ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ. РЕФЛЕКСЫ СПИННОГО МОЗГА .....	50

<i>Лабораторная работа 6.1. Наблюдение спинального шока у лягушки</i> .....	52
<i>Лабораторная работа 6.2. Рефлексы спинного мозга</i> .....	53
<i>Лабораторная работа 6.3. Определение времени рефлекса по Тюрку</i> .....	55
<i>Лабораторная работа 6.4. Иррадиация возбуждения в спинном мозге</i> .....	57
<i>Лабораторная работа 6.5. Пространственная суммация возбуждения в спинном мозге</i> .....	58
<b>ТЕМА 7. ТОРМОЖЕНИЕ В ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ</b> .....	59
<i>Лабораторная работа 7.1. Торможение рефлексов спинного мозга (опыт Сеченова)</i> .....	63
<i>Лабораторная работа 7.2. Взаимное торможение спинальных рефлексов (опыт Гольца)</i> .....	66
<b>ТЕМА 8. ФИЗИОЛОГИЯ КОРЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ. БИОЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ В КОРЕ ГОЛОВНОГО МОЗГА</b> .....	68
<i>Лабораторная работа 8.1. Регистрация электроэнцефалограммы (ЭЭГ) у человека</i> .....	70
<i>Раздел 3. ФИЗИОЛОГИЯ КРОВООБРАЩЕНИЯ</i> .....	78
<b>ТЕМА 9. ФИЗИОЛОГИЯ СЕРДЦА</b> .....	78
<i>Лабораторная работа 9.1. Анализ проводящей системы сердца (опыт Станниуса)</i> .....	79
<b>ТЕМА 10. ВНЕШНИЕ ПРОЯВЛЕНИЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ СЕРДЦА</b> .....	83
<b>РЕГУЛЯЦИЯ КРОВООБРАЩЕНИЯ</b> .....	83
<i>Лабораторная работа 10.1. Расчет длительности сердечного цикла</i> .....	85
<i>Лабораторная работа 10.2. Регистрация артериального давления крови у человека методом Короткова</i> .....	86
<i>Лабораторная работа 10.3. Аускультация тонов сердца у человека</i> .....	88
<i>Лабораторная работа 10.4. Регистрация электрокардиограммы у человека</i> .....	90
<i>Лабораторная работа 10.5. Анализ роли блуждающих нервов в регуляции деятельности сердца у человека</i> .....	93
<i>Раздел 4. ФИЗИОЛОГИЯ ДЫХАНИЯ</i> .....	96
<b>ТЕМА 11. ВНЕШНЕЕ ДЫХАНИЕ. ХИМИЗМ ДЫХАНИЯ</b> .....	96
<i>Лабораторная работа 11.1. Спирография</i> .....	99
<i>Лабораторная работа 11.2. Пульсоксиметрия</i> .....	101
<b>СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ</b> .....	106

## ***ВВЕДЕНИЕ***

Физиология человека и животных – экспериментальная наука, изучающая функции организма.

Перед началом занятий в лабораториях кафедры физиологии человека и животных студенты должны ознакомиться с принципами работы физиологического оборудования и аппаратуры, а также с нормативными документами, определяющими требования биоэтики к постановке экспериментов на животных и исследованиям на человеке. К лабораторному занятию студенты допускаются при обязательном наличии специальной одежды, предназначенной для предохранения экспериментатора от различных видов загрязнений, биологических жидкостей и паразитов, имеющих у животных.

Основными объектами физиологического эксперимента в системе университетского обучения традиционно являются лабораторные животные (лягушки, крысы, мыши, морские свинки и др.). Проведение физиологического эксперимента требует от студентов неукоснительного соблюдения правил гуманного обращения с животными, а также техники безопасности. Главным принципом, которым должны руководствоваться студенты в практике физиологического эксперимента, является непричинение страданий объекту исследования. При постановке опытов на животных все процедуры, которые могут вызвать у них болевые ощущения, необходимо проводить с применением адекватного обезболивания. Кроме того, эксперимент следует планировать и проводить так, чтобы для получения необходимого результата было использовано наименьшее количество животных.

При проведении физиологических исследований на человеке используется метод наблюдений, а также методики, позволяющих с помощью специального оборудования регистрировать показатели физиологических функций без вмешательства в организм. На занятиях студентам будет предоставлена возможность освоить классические физиологические методики, а также современные методы регистрации физиологических показателей у человека (спирография, электрокардиография, электроэнцефалография и др.).

## Раздел 1. НЕРВНО-МЫШЕЧНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ

### ТЕМА 1. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВОЗБУДИМОСТИ НЕРВА И МЫШЦЫ. ЗАКОНЫ РАЗДРАЖЕНИЯ

К возбудимым тканям относят нервную ткань, мышечные ткани (скелетная, гладкая, сердечная), железистую ткань, а также синапсы (межнейронные и мионевральные). Возбудимые ткани обладают специфическими физиологическими свойствами – возбудимостью, проводимостью, лабильностью.

Главным свойством возбудимых тканей является *возбудимость* – способность переходить из состояния физиологического покоя в состояние возбуждения под влиянием раздражения. *Возбуждением* называется активный физиологический процесс, в который клетка переходит при раздражении. Возбудимость разных тканей неодинакова. Например, у нервной ткани она выше, чем у мышечной. Уровень возбудимости колеблется в широких пределах в зависимости от функционального состояния ткани, изменяющегося при любых физико-химических сдвигах во внутренней среде организма, при утомлении, а также в процессе возбуждения.

Возбудимость принято измерять порогом силы и порогом времени действия раздражителя, которые необходимы для приведения ткани в состояние возбуждения. *Порогом силы* называют ту минимальную интенсивность раздражения, которая вызывает возбуждение. Для характеристики порога времени действия раздражителя используют понятие «полезное время». *Полезное время* – это минимальное время, в течение которого раздражитель (например, электрический ток) пороговой силы вызывает процесс возбуждения клетки или ткани. Пороги раздражения нервной и мышечной тканей заметно различаются по своим величинам, в чем можно наглядно убедиться в опыте с прямой и непрямой электро-стимуляцией икроножной мышцы нервно-мышечного препарата лягушки.

*Проводимостью* называется способность клетки предавать возбуждение от одного участка к другому. Показателем проводимости является скорость распространения возбуждения.

Наибольшая проводимость присуща нервной ткани, скорость распространения импульсов по мягкотным нервным волокнам составляет от 0,5-2 м/с до 120 м/с.

*Лабильность* или функциональная подвижность – это способность ткани воспроизводить ритм раздражения, то есть реагировать на раздражение с максимально возможной скоростью. Оценивают лабильность по количеству импульсов, которые ткань может воспроизводить при нанесении на нее раздражений с высокой частотой. Лабильность нерва составляет более 500 импульсов в секунду.

**Цель занятия.** Овладеть навыками приготовления нервно-мышечного препарата лягушки и работы с ним. Изучить значение силы и длительности раздражения для возникновения процесса возбуждения и измерить пороги раздражения нерва и мышцы.

#### ***Вопросы для теоретической подготовки к занятию***

1. Понятие о возбудимых тканях. Виды возбудимых тканей и их основные свойства (возбудимость, проводимость, лабильность).

2. Понятие о процессе возбуждения. Признаки процесса возбуждения (неспецифические и специфические).

3. Классификация раздражителей (по энергетической природе, по силе). Адекватные и неадекватные раздражители.

4. Закон силы раздражения (Э. Дюбуа-Рэймон). Порог раздражения. Способы раздражения мышцы (прямое и не прямое раздражение).

5. Закон силы – длительности раздражения (Л. Лапик). Полезное время. Хронаксия. Математическое и графическое выражение закона силы – длительности (Л. Лапик, Д. Гоорвег, Г. Вейсс). Теоретическое и практическое значение измерения хронаксии.

6. Закон крутизны нарастания (градиента) силы раздражения. Понятие об аккомодации возбудимой ткани. Механизм аккомодации.

## *Лабораторная работа 1.1.*

### **Приготовление нервно-мышечного препарата лягушки**

Многие физиологические эксперименты проводят на *нервно-мышечном препарате*, приготовленном из задних лапок лягушки.

Нервно-мышечный препарат представляет собой выделенную из организма икроножную мышцу с подходящим к ней седалищным нервом. Для лучшей сохранности физиологических свойств нерва и удобства обращения с ним его препарируют, оставляя в связи с кусочком позвоночника. Такой препарат, если его поддерживать во влажном состоянии путем смачивания раствором Рингера, надолго сохраняет свои физиологические свойства.

**Объект исследования** – лягушка.

**Оборудование и материалы:** операционный столик для мелких животных, набор хирургических инструментов (большие и малые ножницы, анатомический и хирургический пинцеты, скальпель, длинная игла (зонд), стеклянные крючки), марлевые салфетки, вата, нитки, пипетки, физиологический раствор для холоднокровных (раствор Рингера), спирт.

#### **Ход работы**

Чтобы провести на лягушке острый опыт, ее необходимо обездвигить. Чаще всего это достигают разрушением центральной нервной системы. Делают это следующим образом. Лягушку, обернутую в марлевую салфетку (голова остается свободной), берут в левую руку брюшком к ладони. Указательным пальцем наклоняют голову лягушки вперед (рис. 1.1, а). Концом длинной иглы (зонда) проводят по средней линии головы сверху вниз и находят небольшое углубление кзади от затылочной кости. В этом месте под кожей расположено атланта-окципитальное отверстие, затянутое мембраной. Прокалывая кожу и мембрану, вводят в отверстие зонд, который поворачивают в сторону мозгового черепа. Вращательными движениями разрушают головной мозг (рис. 1.1, б). Затем, не извлекая зонд до конца, направляют его в позвоночный канал и разрушают спинной мозг (рис. 1.1, в).



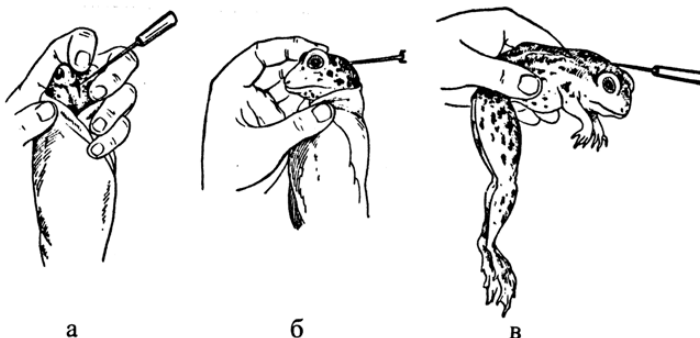


Рис. 1.1. Обездвиживание лягушки путем разрушения головного и спинного мозга (пояснения в тексте)

Центральную нервную систему можно разрушить и другим способом (рис. 1.2). Для этого, держа лягушку как описано выше, вводят ей между челюстями тупую браншу ножниц и отсекают верхнюю челюсть вместе с мозговым черепом (рис. 1.2, а). В открытый спинномозговой канал (рис. 1.2, б) вводят зонд и разрушают мозг. Этот способ более травматичен и вызывает значительную кровопотерю.

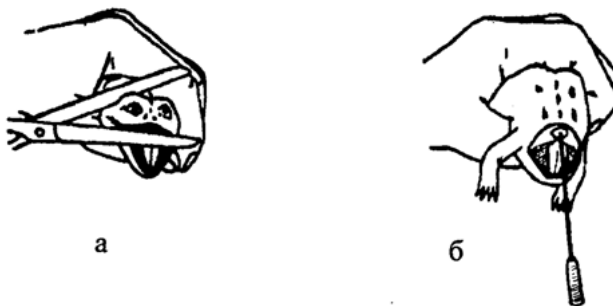


Рис. 1.2. Обездвиживание лягушки путем декапитации и последующего разрушения спинного мозга (пояснения в тексте)

Нервно-мышечный препарат готовят из задних конечностей обездвиженной лягушки. Препарирование начинают с перерезки позвоночника примерно посередине туловища (рис. 1.3, а). Уда-

ляют, подрезая кожу и внутренности, всю переднюю половину тела. В руке должны остаться задние лапки с небольшим фрагментом позвоночника. Захватив одной рукой через салфетку остаток позвоночника, другой рукой быстрым движением стягивают кожу с задних лапок как чулки (рис. 1.3, б) и получают препарат задних конечностей. Затем осторожно удаляют копчиковую кость – уростиль (рис. 1.3, в) и, стараясь не задеть нервы крестцового сплетения, разрезают по средней линии позвоночник и все другие ткани, чтобы отделить правую лапку от левой (рис. 1.3, г).

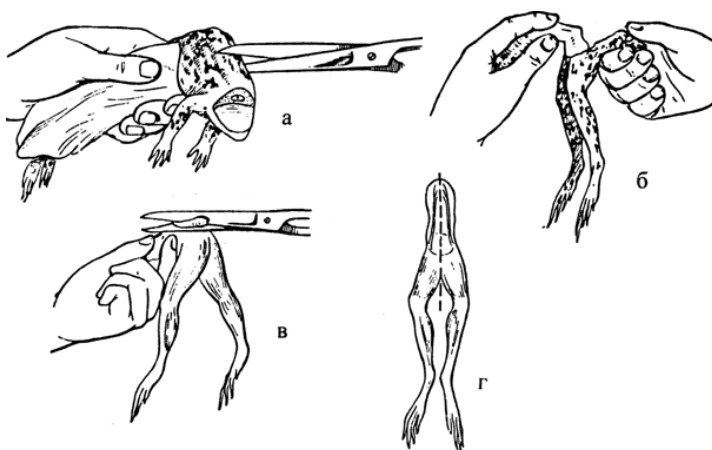


Рис. 1.3. Приготовление препарата задних конечностей лягушки:

- а – перерезка позвоночника и удаление передней части тела лягушки;
- б – снятие кожи с задних лапок; в – удаление уростиля; г – разделение лапок

Далее продолжают препарирование одной из лапок (рис. 1.4), вторую помещают в раствор Рингера. Сначала отпрепаровывают крестцовое сплетение до тазобедренного сустава (рис. 1.4, а), после чего располагают препарат на столике дорсальной поверхностью вверх. Разорвав препаровальной иглой фасцию и раздвинув двуглавую и полуперепончатую мышцы, находят на бедре седалищный нерв (рис. 1.4, б). Поддерживая пинцетом кусочек позвоночника, отпрепаровывают нерв на всем протяжении, осторожно подрезая его боковые ветви (рис. 1.4, в). Отводят седалищный

лищный нерв в сторону. Удаляют все мягкие ткани выше коленного сустава, сохраняя бедренную кость, необходимую в дальнейшем для закрепления в зажиме. В результате получается препарат *реоскопическая лапка, состоящий из бедренной кости, седалищного нерва с частью позвоночника, голени и стопы* (рис. 1.4, г). Этот препарат позволяет визуально наблюдать сокращение мышц.

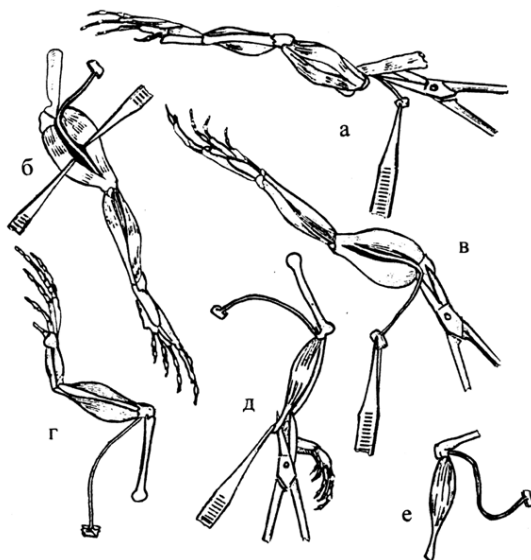


Рис. 1.4. Приготовление реоскопической лапки и нервно-мышечного препарата из задней конечности лягушки: а, б, в – препарирование седалищного нерва; г – удаление мышц бедра и получение препарата «реоскопическая лапка»; д – препаровка икроножной мышцы и удаление голени; е – готовый нервно-мышечный препарат «седалищный нерв – икроножная мышца»

В дальнейшем из реоскопической лапки готовят нервно-мышечный препарат. Для этого перевязывают сухожилие икроножной мышцы ниткой (лигатурой) и перерезают его как можно дистальнее от перевязки. Придерживая за лигатуру, отделяют икроножную мышцу на всем ее протяжении до колена (рис. 1.4, д). Перерезают голень ниже коленного сустава так, чтобы икронож-

ная мышца осталась в соединении с коленным суставом и седалищным нервом. Получается препарат *седалищный нерв–икроножная мышца* (рис. 1.4, е), или *нервно-мышечный препарат*, который позволяет не только наблюдать мышечное сокращение, но и осуществлять его графическую регистрацию.

### **Рекомендации к оформлению работы**

1. Оформите протокол опыта, сделайте в нём краткое описание этапов приготовления реоскопической лапки и нервно-мышечного препарата.
2. Зарисуйте эти препараты и обозначьте их составные части.

### ***Лабораторная работа 1.2.***

#### **Измерение порогов раздражения нерва и мышцы**

**Объект исследования** – нервно-мышечный препарат (или реоскопическая лапка) лягушки.

**Оборудование и материалы:** электростимулятор, металлические биполярные раздражающие электроды, операционный столик для мелких животных, набор хирургических инструментов, марлевые салфетки, вата, нитки, пипетки, раствор Рингера для холоднокровных, спирт.

#### **Ход работы**

*Определение порога силы раздражения нерва.* Нервно-мышечный препарат (или реоскопическую лапку) помещают на препаровальный столик. Электроды соединяют с клеммами выхода электростимулятора и подводят их под нерв (*непрямое раздражение*). Подбирают такое напряжение тока, при действии которого не наблюдается сокращение мышцы. Постепенно увеличивая напряжение одиночных стимулов, находят величину тока, при которой возникает *первое минимальное сокращение мышцы*. Данное напряжение и есть порог силы раздражения нерва. Повторяют измерение порога не менее трёх раз.

*Определение порога силы раздражения мышцы.* Используют ту же экспериментальную установку, что и в предыдущем опыте. Однако электроды в этом случае располагают непосредственно на

икроножной мышце (*прямое раздражение*). В остальном процедура определения порога раздражения мышцы аналогична вышеописанной для нерва.

### Рекомендации к оформлению работы

1. Оформите протокол опыта.
2. Цифровые значения пороговых величин тока, полученные при раздражении нерва и мышцы, занесите в таблицу 1.1.

Таблица 1.1. Показатели возбудимости нерва и мышцы

Измерения (№ п/п)	Пороговое напряжение тока, В	
	Нерв	Мышца
1		
2		
3		
Среднее значение		

### План проведения занятия по теме 1 в формате дистанционного обучения (онлайн)

1. Устный опрос по теме занятия 1.
2. Самостоятельное ознакомление студентов с методиками выполнения лабораторных работ 1.1 и 1.2.
3. Обсуждение этапов приготовления нервно-мышечного препарата и реоскопической лапки лягушки.

4. Решение ситуационных задач по теме занятия:

А. При определении порогов раздражения различных возбудимых тканей электрическим током (пороги измеряли в вольтах) студенты получили следующий набор данных: 0,5 В; 0,01 В; 0,1 В. Объектами исследования служили двигательный нерв, скелетная и гладкая мышцы лягушки. Установите соответствие между объектом и величиной реобазы, дайте пояснения.

Б. С какой скоростью (быстро или медленно) следует перерезать двигательный нерв, чтобы иннервируемая им мышца не сократилась? Дайте физиологическое объяснение своему ответу?

В. При нарастании силы раздражителя в нерве развивается явление аккомодации. Каким образом следует увеличивать силу раздражения в эксперименте, чтобы построить кривую аккомодации?

5. Оформление результатов занятия:

- зарисовать в рабочей тетради реоскопическую лапку и нервно-мышечный препарат лягушки;
- записать решения ситуационных задач;
- отправить по электронной почте преподавателю скан-версию оформленной работы.

## **ТЕМА 2. БИОЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ В НЕРВАХ И МЫШЦАХ**

Электрические явления в тканях животного организма открыл в конце XVIII века итальянский ученый Л. Гальвани. Во время своих экспериментов он наблюдал, что лапки лягушки, подвешенные на медном крючке к железным перилам балкона, сокращались при каждом соприкосновении с перилами. Гальвани сделал вывод, что сокращение лапок лягушки вызывается «животным электричеством». Он считал, что нерв и мышцы несут противоположные электрические заряды и что металл в этом опыте играет роль проводника. Затем Гальвани провел опыт, в котором он соединял нервом нервно-мышечного препарата поврежденный и неповрежденный участки мышцы и наблюдал при этом ее сокращение. Ученый предположил, что сокращение обусловлено раздражением нерва «животным электричеством», поступающим к нему из поврежденного участка мышцы. Проведенные эксперименты, доказывающие наличие «животного электричества», вошли в физиологию под названием первого (1791 г.) и второго (1794 г.) опытов Гальвани.

Первый опыт Гальвани (опыт с металлами, «балконный» опыт) представляет лишь исторический интерес. Второй опыт Гальвани (опыт без металлов) служит истинным подтверждением существования биоэлектрических явлений, а именно *тока покоя* (или тока повреждения) в нервах и мышцах. Ток покоя представ-

ляет собой разность потенциалов между наружной и внутренней поверхностями невозбужденной клеточной мембраны. Термин «ток покоя» был введен в физиологию Э. Дюбуа-Рэймоном и Л. Германом в середине XIX века.

Классическим способом, доказывающим возникновение биотоков при возбуждении тканей (токов действия), служит опыт, идея которого принадлежала еще Л. Гальвани (третий опыт Гальвани). Однако при жизни ученого данный эксперимент не получил известности. В 1837 году другой итальянский физиолог, К. Маттеучи, воспроизвел третий опыт Гальвани с использованием современного для своего времени электрофизиологического оборудования и дал ему научное объяснение. Впоследствии этот эксперимент вошел в историю физиологии как *опыт Маттеучи* (феномен *вторичного сокращения*, или *вторичного тетануса*). Суть вторичного тетануса состоит в том, что сокращение мышц препарата задней лапки лягушки можно вызвать, прикладывая его нерв к сокращающимся мышцам другого такого же препарата. Это объясняется возникновением в сокращающейся мышце *токов действия*, которые настолько значительны, что могут служить раздражителем для нерва другого препарата.

Опыт Келликера (иначе опыт Келликера–Мюллера, 1855 г.) является еще одним способом биологической индикации *токов действия* в сокращающейся мышце, в частности, мышце сердца. Р.А. Кёлликер и И.П. Мюллер помещали на стеклянную пластину разрезанное сердце лягушки и изолированное лягушачье бедро с седалищным нервом, который касался поверхности и поперечного среза желудочка сердца. При наложении нерва таким способом наблюдается сокращение мышцы бедра во время каждого сокращения сердца.

**Цель занятия.** Воспроизвести опыты Гальвани и другие классические физиологические эксперименты, доказывающие существование «животного электричества» в нервах и мышцах.

### **Вопросы для теоретической подготовки к занятию**

1. Понятие о биоэлектрических явлениях (биопотенциалах). Виды биопотенциалов. Развитие учения о биоэлектрических яв-

ниях в работах Л. Гальвани, Э. Дюбуа-Реймона, Л. Германа, В. Ю. Чаговца.

2. Мембранная теория происхождения биопотенциалов Ю. Бернштейна.

3. Современная мембранно-ионная теория возбуждения (А. Ходжкин, А. Хаксли, Дж. Эклс, Б. Катц и др.).

4. Механизм формирования потенциала покоя и методы его регистрации. Натрий-калиевый насос и его роль в поддержании трансмембранной разности потенциалов.

5. Механизм возникновения потенциала действия, его фазы и величина. Условия регистрации потенциала действия (моно- и двухфазное отведение).

### ***Лабораторная работа 2.1.*** **Первый опыт Гальвани**

**Объект исследования** – лягушка.

**Оборудование и материалы:** операционный столик для мелких животных, набор хирургических инструментов, вилка Гальвани (или гальванический пинцет), стеклянные крючки, вата, марлевые салфетки, нитки, раствор Рингера для холоднокровных, спирт.

#### **Ход работы**

*Первый опыт Гальвани (сокращение с металлами).* Для проведения опыта готовят препарат задних лапок лягушки. С этой целью берут лягушку и, разрушив у неё головной и спинной мозг, перерезают туловище поперек в области верхних грудных позвонков. Захватив остаток позвоночника салфеткой, снимают с задних конечностей кожу, а затем пинцетом удаляют остатки внутренностей. Подробное описание этапов приготовления такого препарата дано в лабораторной работе 1.1.

Готовый препарат задних конечностей кладут на препаровальную пластинку вентральной поверхностью кверху. При этом становятся хорошо видимыми нервные стволы крестцового сплетения. Подводят под нервное сплетение медную браншу галь-



ванического пинцета (рис. 1.5), а цинковой прикасаются к мышцам бедра. *Наблюдают возникающее при этом мышечное сокращение.*

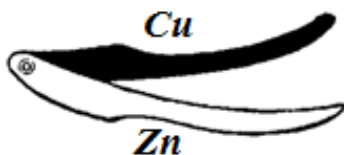


Рис. 1.5. Гальванический пинцет

### **Рекомендации к оформлению работы**

1. Оформите протокол опыта.
2. Зарисуйте схему первого опыта Гальвани.
3. Объясните причину раздражающего действия биметаллического пинцета (вилки Гальвани).

## ***Лабораторная работа 2.2.*** **Второй опыт Гальвани**

**Объект исследования** – лягушка.

**Оборудование и материалы:** операционный столик для мелких животных, набор хирургических инструментов, вилка Гальвани (или гальванический пинцет), стеклянные крючки, вата, марлевые салфетки, нитки, раствор Рингера для холоднокровных, спирт.

### **Ход работы**

*Второй опыт Гальвани (сокращение без металлов).* Для проведения данного опыта из препарата задних конечностей лягушки, использованного в предыдущем эксперименте, готовят реоскопическую лапку или нервно-мышечный препарат (см. работу 1.1). В обоих случаях седалищный нерв отпрепаровывают с помощью стеклянных крючков на всем протяжении до коленного сустава и перерезают его у позвонков.

Повреждают икроножную мышцу препарата, для чего делают поперечный надрез или срезают небольшой участок мышечной ткани. Затем стеклянным крючком быстро набрасывают нерв на мышцу так, чтобы он одновременно коснулся ее поврежденного и

неповрежденного участков (рис. 1.6, а). *Наблюдают возникающее при этом сокращение икроножной мышцы.*

Опыт можно провести и в другом варианте (рис. 1.6, б). На препарате задней лапки лягушки осторожно тупым путем (стеклянными крючками) отпрепаровывают седалищный нерв, стараясь не повредить мышцы бедра. Затем рассекают трехглавую мышцу бедра в поперечном направлении и тотчас же набрасывают на нее нерв. При этом следят, чтобы нерв одновременно коснулся поврежденного и неповрежденного участков мышцы, и *наблюдают ее сокращение.*



Рис. 1.6. Схемы вариантов второго опыта Гальвани (пояснения в тексте)

### **Рекомендации к оформлению работы**

1. Оформите протокол опыта.
2. Зарисуйте схему второго опыта Гальвани.
3. Объясните причину сокращения мышцы в опыте без металлов.

### ***Лабораторная работа 2.3.***

#### **Опыт Маттеучи (опыт вторичного тетануса)**

**Объект исследования** – лягушка.

**Оборудование и материалы:** операционный столик для мелких животных, набор хирургических инструментов, электроды, электростимулятор, стеклянные крючки, вата, марлевые салфетки, нитки, раствор Рингера для холоднокровных, спирт.

### Ход работы

Собирают установку для раздражения седалищного нерва импульсным электрическим током. Готовят две реоскопические лапки и помещают их на препаровальную пластинку или закрепляют их за бедренные косточки клеммами в универсальном штативе. Нерв одной лапки кладут на электроды, нерв другой – на икроножную мышцу первой (рис. 1.7).

При раздражении одиночными импульсами подбирают напряжение, достаточное для того, чтобы вызвать отчетливое сокращение мышц первой лапки. После этого переходят к ритмическому раздражению нерва (с частотой тока 20-30 Гц). *Наблюдают сокращение мышц не только первого, но и второго препарата.*

Повторяют опыт, перевязав нерв первого препарата ниткой проксимальнее наложения электродов. Вторичное сокращение при этом не наблюдается.

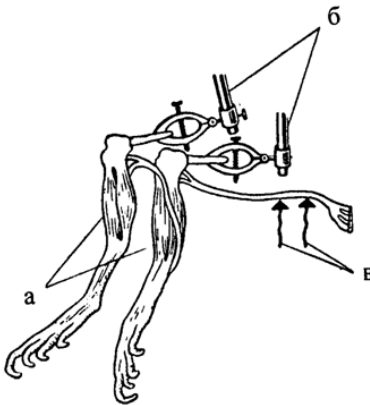


Рис. 1.7. Схема опыта Маттеучи:  
а – реоскопические лапки;  
б – клеммы универсального штатива;  
в – электроды для раздражения седалищного нерва первой лапки импульсным током

### Рекомендации к оформлению работы

1. Оформите протокол опыта.
2. Зарисуйте схему опыта Маттеучи.
3. Объясните наблюдаемые эффекты.
4. Сделайте выводы.

## **Лабораторная работа 2.4.**

### **Опыт Келликера**

**(вторичное сокращение под влиянием токов действия сердца)**

**Объект исследования** – две лягушки.

**Оборудование и материалы:** операционный столик для мелких животных, набор хирургических инструментов, стеклянные крючки, чашка Петри, вата, марлевые салфетки, нитки, 2%-ный раствор хлорида натрия, раствор Рингера для холоднокровных, спирт.

#### **Ход работы**

В опыте используют крупную лягушку, у которой разрушают головной мозг. Животное укладывают на препаровальной дощечке брюшком вверх, делают разрез кожи и мышц в области грудины и обнажают сердце.

Из другой лягушки приготавливают препарат реоскопической лапки, стараясь не повредить седалищный нерв. Последний кладут на сердце первой лягушки так, чтобы он касался одновременно предсердий и желудочка. *Наблюдают при каждой систоле желудочка одиночное сокращение мышц реоскопической лапки*, которое обусловлено токами действия (потенциалами действия), возникающими в миокарде при его возбуждении.

Следует иметь в виду, что при использовании сердца лягушки отчетливый эффект получается лишь в течение короткого времени. Более удачно опыт протекает при наложении нерва реоскопической лапки на сердце теплокровного животного, например, крысы.

*Примечание.* Для лучшего проявления эффекта вторичного сокращения перед опытом реоскопическую лапку рекомендуется поместить на 1-2 мин в чашку Петри с 2%-ным раствором хлорида натрия.

#### **Рекомендации к оформлению работы**

1. Оформите протокол опыта.
2. Зарисуйте схему опыта Келликера.
2. Опишите и объясните полученные результаты.

## **План проведения занятия по теме 2 в режиме дистанционного обучения (онлайн)**

1. Устный опрос по теме занятия 2.  
2. Самостоятельное ознакомление студентов с методиками выполнения лабораторных работ 2.1 – 2.4.

3. Обсуждение этапов выполнения лабораторных работ.

4. Решение ситуационных задач по теме занятия:

А) Если повредить мышцу нервно-мышечного препарата, а затем набросить на нее нерв так, чтобы он одновременно касался поврежденного и интактного участков, мышца сократится. Если повторить эту процедуру 5 раз, какое максимальное количество сокращений можно получить?

Б) Формирование каких видов биопотенциалов доказывают второй опыт Гальвани, опыт Маттеучи и опыт Келликера?

В) Как изменится мембранный потенциал возбудимой клетки, если поток ионов натрия внутрь клетки увеличится, а содержание ионов калия в ней останется прежним?

Г) Как изменится мембранный потенциал, если заблокировать работу К/Na-зависимой АТФ-азы?

Д) Тетродотоксин блокирует потенциалзависимые натриевые каналы мембраны возбудимой клетки. Как изменится мембранный потенциал нервного волокна, если на него подействовать тетродотоксином? Повлияет ли тетродотоксин на проведение возбуждения по данному волокну?

5. Оформление результатов занятия:

- зарисовать в рабочей тетради схемы первого и второго опытов Гальвани, опытов Маттеучи и Келликера и сделать пояснения;
- записать решения ситуационных задач;
- отправить по электронной почте преподавателю скан-версию оформленной работы.

### **ТЕМА 3. МЕХАНИКА МЫШЕЧНОГО СОКРАЩЕНИЯ**

*Мышечным сокращением* называется изменение длины и напряжения мышечных волокон при их возбуждении. В организме скелетные мышцы сокращаются под влиянием не одиночных им-

пульсов, а их серий, поступающих из центральной нервной системы. Как правило, нервные импульсы следуют с частотой большей, чем период одиночного мышечного сокращения. Это вызывает явление суммации сокращений, в результате чего мышцы приходят в состояние длительного укорочения, называемого *тетаническим* сокращением, или *тетанусом*. У человека почти все движения тела происходят в результате суммированных сокращений скелетных мышц.

*Одиночное мышечное сокращение* представляет собой реакцию мышцы на одиночное прямое или не прямое раздражение пороговой и сверхпороговой силы. Данный тип сокращения можно наблюдать в эксперименте. В процессе развития одиночного мышечного сокращения выделяют три последовательных периода или фазы. Время, протекающее от момента нанесения раздражения до начала сокращения, называется *латентным периодом*. Вслед за латентным периодом наступает *фаза укорочения* мышцы, которая сменяется *фазой расслабления*.

Общая продолжительность одиночного сокращения не одинакова для различных мышц одного организма и отличается у разных животных. Например, при обычном способе миографической регистрации продолжительность одиночного сокращения скелетной мышцы лягушки может колебаться от 0,11 до 0,17 с. При этом для икроножной мышцы время сокращения распределяется следующим образом:

латентный период – 0,01 с;

фаза укорочения – 0,04-0,05 с;

фаза расслабления – 0,05-0,06 с.

Характер сокращений зависит от функционального состояния мышцы, на которое влияют температура, поступление кислорода и питательных веществ к мышечным волокнам, развитие утомления и другие факторы.

Традиционным методом регистрации сокращения икроножной мышцы нервно-мышечного препарата лягушки является методика *миографии*, то есть графической регистрации изменений длины мышцы во время фаз укорочения и расслабления с помощью рычажка, присоединенного к свободному концу мышцы (рис. 1.8). Рычажок чертит на ленте самописца (или барабана кимографа) кривую сокращения – *миограмму*.

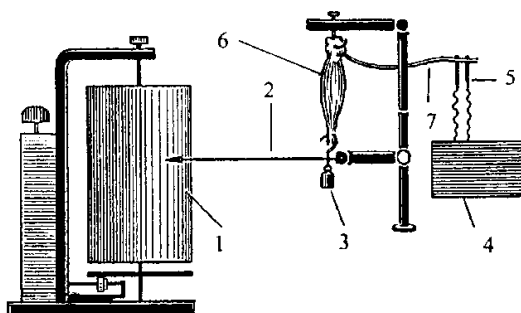


Рис. 1.8. Схема классической установки для графической регистрации мышечных сокращений: 1 – барабан кимографа; 2 – миографический рычажок; 3 – грузик для растягивания мышцы; 4 – электростимулятор; 5 – раздражающие электроды; 6 – икроножная мышца; 7 – седалищный нерв нервно-мышечного препарата лягушки

В современных исследованиях миографический рычажок дополняется специальным датчиком (например, фотооптическим), преобразующим линейные перемещения и усилия мышцы в ходе сокращения и расслабления в электрические колебания. Эти колебания выводятся на экран монитора компьютера и сохраняются в его памяти с целью дальнейшего анализа полученных миограмм (рис. 1.9).

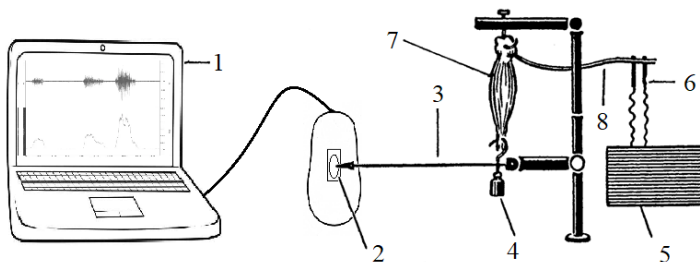


Рис. 1.9. Схема установки для компьютерной регистрации мышечных сокращений: 1 – компьютер; 2 – фотооптический датчик; 3 – миографический рычажок; 4 – грузик для растягивания мышцы; 5 – электростимулятор; 6 – раздражающие электроды; 7 – икроножная мышца; 8 – седалищный нерв нервно-мышечного препарата лягушки

Под явлением *суммации* мышечных сокращений понимается способность мышцы увеличивать амплитуду своего сокращения при действии повторных раздражений. Суммацию можно наблюдать под влиянием двух или более раздражающих стимулов, следующих друг за другом с интервалом короче, чем общая продолжительность одиночного мышечного сокращения. Причем, если второй стимул раздражает мышцу в фазу расслабления, то происходит *неполная* суммация, а если он приходится на фазу сокращения – *полная* суммация (рис. 1.10).

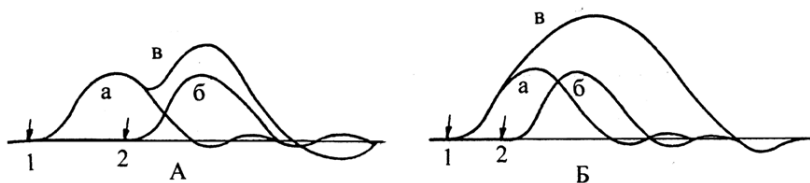


Рис. 1.10. Суммация мышечных сокращений:

А – неполная суммация; Б – полная суммация; 1 и 2 – моменты раздражения; а, б – кривые одиночных мышечных сокращений; в – кривые суммированных мышечных сокращений

Из рисунка 1.10 видно, что вследствие суммации происходит увеличение амплитуды мышечного сокращения. Н.Е. Введенский (1885) объяснял это явление как результат повышения возбудимости и сократимости мышечных волокон после предыдущего возбуждения.

*Тетанус*, тетаническое мышечное сокращение – состояние длительного сокращения и непрерывного напряжения мышцы, возникающее при поступлении к ней нервных импульсов с высокой частотой. При этом расслабления между последовательными одиночными сокращениями не происходит, и возникает их суммация, приводящая к стойкому максимальному сокращению мышцы. В экспериментальных условиях тетанус можно получить, раздражая икроножную мышцу нервно-мышечного препарата быстро следующими друг за другом импульсами электрического тока. При сравнительно небольшой частоте раздражения, когда каждый



последующий импульс приходит в фазу расслабления мышцы, получается неполный или *зубчатый тетанус*. С увеличением частоты раздражения каждый последующий импульс, попадая в фазу укорочения мышцы, вызывает длительное, слитное сокращение, которое называют *гладким тетанусом* (рис. 1.11). После прекращения тетанизирующего раздражения мышечные волокна обычно расслабляются не сразу: для восстановления их исходной длины требуется некоторое время. Это явление называется *посттетанической* или *остаточной контрактурой*.

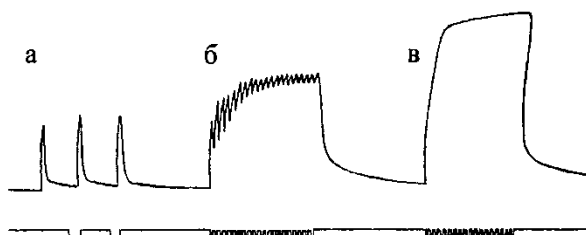


Рис. 1.11. Мышечные сокращения при одиночных и ритмических раздражениях:  
 а – одиночные сокращения; б – зубчатый тетанус; в – гладкий тетанус.  
 Нижняя линия – отметка раздражения

Амплитуда тетануса существенно превышает максимальную высоту одиночного сокращения мышцы. По мнению Н.Е. Введенского, это обусловлено тем, что каждая вспышка возбуждения и сокращения оставляет в ткани след в виде повышенной возбудимости. Последующий анализ механизмов, лежащих в основе данного эффекта, показал, что формирование тетанического сокращения связано с тем, что аденозинтрифосфорная кислота, освобождающаяся в мышце при каждом ее одиночном ответе, не успевает полностью расщепиться до начала очередного возбуждения (Е.Б. Бабский, 1966). Это вещество в малых количествах способствует повышению возбудимости и сократимости мышечных волокон, благодаря чему каждый последующий приходящий к мышце импульс вызывает больший сократительный эффект, чем предыдущий.

Изучая закономерности развития тетанического сокращения скелетной мышцы, Н.Е. Введенский установил, что существуют оптимальные частота и сила раздражения, при которых тетанус достигает наибольшей высоты и продолжительности. Этот эффект ученый назвал *оптимумом*. Увеличение частоты или силы раздражения сверх оптимальных значений приводит к ослаблению сократительной способности мышцы и уменьшению высоты тетануса, а при дальнейшем увеличении параметров раздражающего тока до сверхмаксимальных значений мышца расслабляется – *пессимум* (по Н.Е. Введенскому). Природа пессимума связана с развитием так называемого пессимального торможения, которое нельзя сводить к утомлению мышцы, поскольку при замене сверхчастого (пессимального) раздражения на более редкое (оптимальное) вновь формируется тетаническое сокращение большей амплитуды (рис. 1.12).

Причина развития оптимума и пессимума мышечных сокращений заключается в том, что возникновение процесса возбуждения сопровождается фазовыми колебаниями возбудимости ткани. Так, пику возбуждения соответствует полное исчезновение возбудимости – *фаза абсолютной рефрактерности*. В эту фазу ткань не способна отвечать новым возбуждением на повторные раздражения. Длительность абсолютной рефрактерности варьирует у различных возбудимых тканей в широких пределах.

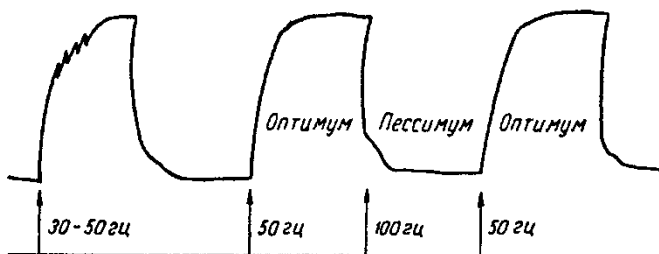


Рис. 1.12. Тетанические сокращения скелетной мышцы лягушки при оптимальных и пессимальных частотах раздражения двигательного нерва

Так, например, для нервных волокон теплокровных животных она составляет 0,001-0,005 с, а в волокнах сердечной мышцы длится 0,25-0,30 с. Затем наступает *фаза относительной рефрактерности*, в которую возбудимость ткани частично восстанавливается, вследствие чего ткань может реагировать на действие раздражителей большой силы. В нервных волокнах длительность этой фазы составляет 0,004-0,008 с. Относительная рефрактерность сменяется *фазой экзальтации*, то есть супернормальной (повышенной) возбудимости, продолжительностью до 0,012 с. В это время ткань способна отвечать возбуждением даже на раздражения подпороговой силы. После фазы экзальтации возбудимость возвращается к исходной величине.

Из проведенного анализа фазовых изменений возбудимости становится понятным, почему умеренные по частоте и силе раздражения вызывают оптимальные сокращения мышцы, а очень частые и сильные – пессимальные. Оптимальные ответы формируются при такой частоте раздражений, когда каждый последующий стимул попадает в фазу супернормальности. Если каждое последующее раздражение приходится на фазу относительной рефрактерности, то ответ будет слабее оптимального. Если же частота стимуляции увеличивается настолько, что очередной импульс попадает в фазу абсолютной рефрактерности, то наступает пессимум.

Пессимальное торможение может быть вызвано не только чрезмерно частым раздражением, но и чрезмерно сильным. При этом пессимум силы раздражения по механизму своего возникновения не отличается от пессимума частоты раздражения.

***Цель занятия.*** Изучить механику одиночного мышечного сокращения и явление суммации мышечных сокращений.

### ***Вопросы для теоретической подготовки к занятию***

1. Физиологические свойства скелетной мышцы и её функции. Понятие о мышечном сокращении, как основной функции мышц. Основные типы мышечных сокращений в организме (изометрическое, изотоническое, ауксотоническое).

2. Одиночное мышечное сокращение и его фазы. Градуальный характер сокращения скелетной мышцы. Изменения возбудимости мышцы в процессе сокращения.

3. Классификация и функциональные свойства нейромоторных (двигательных) единиц.

4. Суммация мышечных сокращений. Понятие о тетанусе. Виды и механизмы тетануса.

5. Понятие оптимума и пессимума мышечного сокращения по Н. Е. Введенскому. Механизмы оптимума и пессимума.

### *Лабораторная работа 3.1.*

#### **Одиночное мышечное сокращение и его анализ**

**Объект исследования** – лягушка.

**Оборудование и материалы:** установка для регистрации мышечных сокращений, грузики массой 5 и 10 г с крючками для их прикрепления к миографу, универсальный штатив, электростимулятор, раздражающие электроды, операционный столик для мелких животных, набор хирургических инструментов, марлевые салфетки, вата, нитки, пипетки, раствор Рингера для холоднокровных, спирт.

#### **Ход работы**

Готовят из задней конечности лягушки нервно-мышечный препарат, состоящий из седалищного нерва, икроножной мышцы и бедренной кости. Приготовленный препарат помещают на время в раствор Рингера.

Собирают установку для регистрации мышечных сокращений и электростимуляции седалищного нерва. Фиксируют препарат за бедренную кость в универсальном штативе, а ахиллово сухожилие мышцы с помощью нитки прикрепляют к датчику. При необходимости для увеличения амплитуды мышечных сокращений мышцу можно слегка растянуть, подвесив небольшой грузик (5-10 г) к миографическому рычажку у места прикрепления нити. Приводят рычажок в соприкосновение с датчиком, соединенным со входом компьютера. Подводят под седалищный нерв электроды и подбирают параметры переменного тока для раздражения одиночными импульсами.

*Наблюдают* на мониторе компьютера (и сохраняют в его памяти) *отдельные мышечные сокращения в ответ на раздражение нерва одиночными стимулами*. На полученной кривой одиночного мышечного сокращения (рис. 1.13) проводят вертикальные линии через точки, соответствующие моменту раздражения мышцы, началу ее укорочения (сокращения), завершению укорочения, моменту полного расслабления. С помощью диаграммной ленты определяют продолжительность (в секундах) латентного периода, фаз сокращения и расслабления.

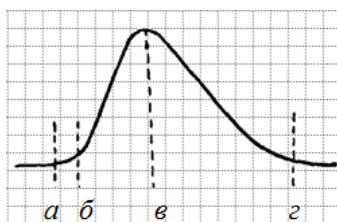


Рис. 1.13. Кривая одиночного мышечного сокращения:  
 а – момент нанесения раздражения; а-б – латентный период;  
 б-в – фаза укорочения; в-г – фаза расслабления

### **Рекомендации к оформлению работы**

1. Оформите протокол опыта.
2. Вклейте полученные записи в тетрадь.
3. Внесите в протокол опыта цифровые данные по продолжительности отдельных фаз сокращения мышцы и сопоставьте их с общей длительностью одиночного мышечного сокращения.

### **Лабораторная работа 3.2.**

#### **Суммация мышечных сокращений**

**Объект исследования** – лягушка.

**Оборудование и материалы:** установка для регистрации мышечных сокращений, грузики массой 5 и 10 г с крючками для их прикрепления к миографу, универсальный штатив, электростимулятор, раздражающие электроды, операционный столик для

мелких животных, набор хирургических инструментов, марлевые салфетки, вата, нитки, пипетки, раствор Рингера для холоднокровных, спирт.

### **Ход работы**

Для наблюдения эффекта суммации можно использовать тот же нервно-мышечный препарат, что и в работе 3.1. Сокращения мышцы регистрируют с помощью фотооптического датчика на экране компьютера.

Сначала *регистрируют кривую одиночного мышечного сокращения* в соответствии с порядком, описанным в предыдущей работе. Затем переводят ручку регулировки частоты импульсов на передней панели электростимулятора в режим «сдвоенные импульсы». Раздражают мышцу спаренными импульсами тока, меняя интервал между ними так, чтобы второй стимул приходился в одном случае на фазу расслабления, а в другом – на фазу укорочения. *В каждом из этих условий записывают кривые неполной и полной суммации мышечных сокращений.*

### **Рекомендации к оформлению работы**

1. Оформите протокол опыта.
2. Вклейте в тетрадь зарегистрированные миограммы.
3. Измерьте и сравните амплитуды одиночного и суммированных мышечных сокращений.
4. Сделайте выводы.

## ***Лабораторная работа 3.3.***

### **Регистрация зубчатого и гладкого тетануса**

**Объект исследования** – лягушка.

**Оборудование и материалы:** установка для регистрации мышечных сокращений, грузики на 5 и 10 г с крючками для их прикрепления к миографу, универсальный штатив, электростимулятор, раздражающие электроды, операционный столик для мелких животных, набор хирургических инструментов, марлевые салфетки, вата, нитки, пипетки, раствор Рингера для холоднокровных, спирт.

### **Ход работы**

Используют нервно-мышечный препарат лягушки, оставшийся после предыдущих наблюдений, или готовят свежий. Закрепляют препарат в миографической установке и смачивают его раствором Рингера. Включают электростимулятор и, раздражая икроножную мышцу или седалищный нерв (прямое или не прямое раздражение) одиночными импульсами тока пороговой силы, *регистрируют одиночные сокращения*.

Последовательно устанавливают ручку регулировки частоты стимуляции в положения 5, 10 или 15 Гц и, раздражая мышцу, *регистрируют варианты зубчатых тетанусов*.

При дальнейшем увеличении частоты раздражающих импульсов до 20-50 Гц добиваются получения гладкого тетануса и *записывают получаемые суммированные (тетанические) сокращения*.

Раздражение в каждом из указанных режимов импульсного тока производят в течение 3-5 с. Интервалы между раздражениями должны составлять не менее 2 мин.

### **Рекомендации к оформлению работы**

1. Оформите протокол опыта.
2. Зарегистрированные записи кривых внесите в протокол.
3. Отметьте против каждой записи частоту и силу раздражающего тока.
4. Проанализируйте полученные результаты и сделайте выводы о механизмах зубчатого и гладкого тетануса.

### ***Лабораторная работа 3.4.***

#### **Оптимум и пессимум сокращения скелетной мышцы**

**Объект исследования** – лягушка.

**Оборудование и материалы:** установка для регистрации мышечных сокращений, грузики на 5 и 10 г с крючками для их прикрепления к миографу, универсальный штатив, электростимулятор, раздражающие электроды, операционный столик для мелких животных, набор хирургических инструментов, марлевые салфетки, вата, нитки, пипетки, раствор Рингера для холоднокровных, спирт.

### **Ход работы**

Готовят нервно-мышечный препарат. Собирают установку для регистрации сокращений икроножной мышцы при электро-стимуляции седалищного нерва.

Подбирают силу и частоту электрического тока, при действии которого развивается зубчатое тетаническое сокращение мышцы. Затем, не меняя напряжения тока, *записывают ряд гладких тетанусов* при частотах раздражения 40, 60, 80 и 100 Гц. При этом длительность одиночного стимула должна составлять 0,5 мс, продолжительность раздражения 3-5 с, интервалы между раздражениями 2-3 мин.

На полученных записях отмечают частоты электростимуляции, при которых получается тетаническое сокращение наибольшей и наименьшей амплитуды (*оптимум и пессимум частоты раздражения*).

После записи пессимума вновь раздражают нерв током оптимальной частоты и наблюдают увеличение амплитуды тетанического сокращения мышцы. Это служит доказательством того, что пессимальная сократительная реакция мышцы вызвана торможением вследствие высокой частоты раздражения, а не утомлением препарата.

Чтобы убедиться в закономерности явления пессимального торможения, повторяют процедуру опыта со сменой частоты раздражающего тока несколько раз.

На том же нервно-мышечном препарате можно провести наблюдения за развитием *оптимума и пессимума силы раздражения*. Для этого, не меняя частоты раздражения, регистрируют тетанические сокращения мышцы при разной силе электрического тока.

### **Рекомендации к оформлению работы**

1. Оформите протокол опыта и внесите в него полученные записи мышечных сокращений.
2. Отметьте против каждой записи частоту и силу раздражения, выделив их оптимальные и пессимальные значения.
3. Проанализируйте полученные результаты и сделайте выводы о механизмах формирования оптимума и пессимума.



### **План проведения занятия по теме 3 в режиме дистанционного обучения (онлайн)**

1. Устный опрос по теме занятия 3.
2. Самостоятельное ознакомление студентов с методиками выполнения лабораторных работ 3.1 – 3.4.
3. Обсуждение этапов выполнения лабораторных работ.
4. Решение ситуационных задач по теме занятия:

А) Мышца нервно-мышечного препарата лягушки касается двух электродов, на которые подаются частые электрические импульсы. При включении раздражения мышца, вместо того чтобы ответить длительным суммированным сокращением, начинает работать как маятник – сокращаясь и расслабляясь. Почему?

Б) Как изменится минимальная частота раздражений, вызывающая тетанус, если будет ослаблена работа кальциевого насоса в мышце?

В) Мышца получает раздражение в виде серии из 10 импульсов электрического тока, интервал между которыми на 0,2 мс превышает длительность ее одиночного сокращения. Какой тип мышечных сокращений будет наблюдаться при таком раздражении?

5. Оформление результатов занятия:

- зарисовать в рабочей тетради одиночные и суммированные мышечные сокращения, зубчатый и гладкий тетанусы, оптимум и пессимум и отметить различия в частоте и силе раздражающего тока, необходимого для их появления; сделать пояснения.

- записать решения ситуационных задач;

- отправить по электронной почте преподавателю скан-версию оформленной работы.

#### **ТЕМА 4. МЕХАНИЗМ МЫШЕЧНОГО СОКРАЩЕНИЯ. МЫШЕЧНОЕ УТОМЛЕНИЕ**

В условиях длительного ритмического раздражения в мышце наступает состояние утомления, которое характеризуется постепенным снижением амплитуды мышечных сокращений вплоть до полного их прекращения. Явление утомления носит временный характер, что подтверждается восстановлением работоспособности мышцы после отдыха.

Утомление изолированной скелетной мышцы при ее прямом раздражении, утомление мышцы нервно-мышечного препарата при раздражении двигательного нерва и утомление двигательного аппарата в целом организме в условиях естественной деятельности сходны лишь по своему внешнему проявлению – уменьшению силы (амплитуды) мышечных сокращений. Вместе с тем, механизмы развития утомления в описанных условиях различны.

Основные причины утомления изолированной мышцы заключаются в накоплении продуктов метаболизма (например, молочной кислоты), оказывающих угнетающее влияние на работоспособность мышечных волокон, и истощении энергетических ресурсов (АТФ, креатинфосфата), необходимых для осуществления сокращения.

Особенность утомления нервно-мышечного препарата состоит в том, что возбуждающие импульсы приходят к мышце с двигательного нерва через мионевральный синапс, который утомляется значительно раньше, чем мышечные волокна. Механизмы блокирования нервно-мышечной передачи при развитии утомления прежде всего могут быть связаны с уменьшением запасов медиатора (ацетилхолина) или понижением чувствительности к нему постсинаптической мембраны.

В условиях целого организма причиной утомления скелетных мышц является утомление, возникающее в нервных центрах. Это утомление имеет природу торможения и обусловлено с нарушением баланса между расходом и ресинтезом АТФ и нейромедиатора в центральных синапсах. Одним из доказательств этого служит более быстрое восстановление работоспособности утомленных мышц при смене характера двигательной активности или вида деятельности. Впервые эта закономерность была установлена И.М. Сеченовым в 1901 году и получила название феномена *«активного отдыха»*.

**Цель занятия.** Рассмотреть современные представления о механизме мышечного сокращения. Проанализировать условия и причины формирования мышечного утомления.

### ***Вопросы для теоретической подготовки к занятию***

1. Ультраструктура поперечнополосатого мышечного волокна.
2. Механизм мышечного сокращения (теория скольжения белковых нитей). Рабочий цикл поперечных мостиков.
3. Отличительные особенности сокращения поперечнополосатых и гладких мышц. Понятие о фазических и тонических мышечных сокращениях.
4. Сила и работа мышц. Теплообразование в процессе мышечного сокращения.
5. Понятие мышечного утомления и его внешние признаки. Причины и механизмы развития утомления мышц. Центральнокорковая теория утомления.
6. «Активный отдых» (феномен Сеченова) и его физиологическое содержание. Применение феномена Сеченова в физиологии труда и спорта.

### **Лабораторная работа 4.1.**

#### **Регистрация кривой утомления скелетной мышцы лягушки при непрямом и прямом раздражениях**

**Объект исследования** – лягушка.

**Оборудование и материалы:** установка для регистрации мышечных сокращений, грузики на 10 и 20 г с крючками для их прикрепления к миографу, универсальный штатив, два электростимулятора, две пары раздражающих электродов, операционный столик для мелких животных, набор хирургических инструментов, нитки, марлевые салфетки, вата, пипетки, раствор Рингера для холнокровных, спирт.

#### **Ход работы**

Готовят нервно-мышечный препарат. Собирают установку для регистрации сокращений икроножной мышцы при ее прямом и непрямом раздражении. Закрепляют препарат за бедренную кость в универсальном штативе. Сухожилие мышцы посредством нити соединяют с миографическим рычажком с подведенным к нему фотооптическим датчиком. К рычажку у места фиксации нити

повдешивают грузик массой 10-20 г, что увеличивает нагрузку на мышцу и ускоряет наступление ее утомления при работе в условиях ритмического раздражения. Одну пару электродов подводят непосредственно к мышце, а другую – под седалищный нерв.

Опыт начинают с регистрации утомления мышцы при ее непрямом раздражении импульсным током сверхпороговой силы и частотой 60 Гц.

Проводят непрерывную запись кривой утомления икроножной мышцы при длительном ритмическом раздражении седалищного нерва.

Когда амплитуда мышечных сокращений заметно уменьшится, раздражение нерва прекращают и, не прерывая записи, начинают прямое раздражение мышцы током сверхпороговой для нее силы при указанной выше частоте (60 Гц). *Убеждаются, что с началом прямого раздражения амплитуда мышечных сокращений увеличивается*, что свидетельствует о неполном ее утомлении при предыдущем раздражении нерва.

Продолжая прямое раздражение, наблюдают постепенное ослабление мышечных сокращений до их полного исчезновения. Типичная кривая развития утомления икроножной мышцы лягушки при непрямом и прямом раздражениях представлена на рис. 1.14.



Рис. 1.14. Кривая утомления икроножной мышцы лягушки:

- 1 – запись сокращений при длительном непрямом раздражении мышцы;
- 2 – запись сокращений при последующем прямом раздражении мышцы

### **Рекомендации к оформлению работы**

1. Оформите протокол опыта.
2. Вклейте в тетрадь полученные записи кривых мышечного утомления и проведите их анализ. При этом обратите внимание на скорость наступления утомления мышцы при непрямом и прямом

раздражениях, на наличие и длительность стадий «плато», медленного и быстрого снижения амплитуды мышечных сокращений.

3. Объясните, почему амплитуда мышечных сокращений, сниженная в результате непрямого раздражения мышцы, увеличивается с началом ее прямого раздражения?

4. Сделайте выводы.

#### **План проведения занятия по теме 4 в режиме дистанционного обучения (онлайн)**

1. Устный опрос по теме занятия 4.

2. Самостоятельное ознакомление студентов с методикой выполнения лабораторной работы 4.1.

3. Обсуждение этапов выполнения лабораторной работы.

4. Решение ситуационных задач по теме занятия:

А) К покоящейся мышце подвесили груз. Как при этом изменится ширина Н-зоны саркомера?

Б) Основные зоны саркомера – I, A, H. Ширина, какой из них не изменяется при сокращении мышцы?

В) В мышечном волокне лягушки была разрушена Т-система саркоплазматического ретикулума. Изменится ли реакция волокна на раздражение?

Г) Мышца нервно-мышечного препарата при раздражении нерва сокращается тетанически. Как изменится ритм ее сокращений, если в перфузируемый физиологический раствор ввести блокатор м-холинорецепторов атропин?

Д) Мышцу нервно-мышечного препарата подвергают непрямому раздражению. Через некоторое время амплитуда сокращений начинает уменьшаться. Означает ли это, что в мышце наступило утомление? Как проверить это предположение?

5. Оформление результатов занятия:

- зарисовать в рабочей тетради кривую утомления икроножной мышцы лягушки при прямом и непрямом раздражениях и сделать пояснения;

- записать решения ситуационных задач;

- отправить по электронной почте преподавателю скан-версию оформленной работы.

## ТЕМА 5. ПРОВЕДЕНИЕ ВОЗБУЖДЕНИЯ ПО НЕРВНЫМ ВОЛОКНАМ

Особенностью возбуждения как активного процесса является способность распространяться по возбудимой ткани от места своего возникновения. Еще в XIX веке при изучении возбуждения были установлены и сформулированы основные законы его проведения по нервным волокнам. Эти законы в равной мере могут быть отнесены и к особенностям проведения возбуждения по волокнам скелетных мышц.

Первый закон проведения возбуждения называется *законом физиологической целостности нервного волокна*. Сущность его заключается в том, что для проведения возбуждения необходимо сохранение физиологической непрерывности нервных волокон. Нарушение ее (механическое повреждение, перевязка, химическое отравление, термическое воздействие) при сохранении анатомической непрерывности делает невозможным проведение импульсов по нервному волокну.

Второй закон, называемый *законом изолированного проведения возбуждения*, заключается в следующем. В норме в нервном стволе импульсы возбуждения по отдельному волокну проводятся изолированно, не передаваясь на смежные с ним волокна. Этот закон лежит в основе осуществления точных и координированных двигательных актов, а также формирования многообразных тонких и дифференцированных ощущений.

Согласно третьему закону (*закону двустороннего проведения*) возбуждение, возникшее в раздражаемом участке нервного волокна, распространяется в обе стороны, т.е. центростремительно и центробежно. Однако в условиях целостного организма возбуждение проводится в одном направлении. Так, возникнув в рецепторах, оно распространяется центростремительно к нервным центрам, откуда после переключения на эфферентные нейроны проводится по их аксонам центробежно. Проверку справедливости описанной закономерности можно осуществить постановкой опытов в различных вариантах.

В 1900-1903 г.г. Н.Е. Введенский на нервно-мышечном препарате лягушки впервые установил, что при повреждении

(*альтерации*) участка седалищного нерва химическими веществами (солевые растворы, яды, хлороформ, наркотики и др.) он утрачивает способность к проведению волн возбуждения. Это явление ученый назвал *парабиозом* (от греч. *para* – около, *bios* – жизнь) и объяснил его искусственным понижением функциональной подвижности (лабильности) в альтерированном участке нерва.

Н.Е. Введенский охарактеризовал парабиоз как особое состояние стойкого возбуждения, как бы застывшего в одном участке нервного волокна. Он считал, что волны возбуждения, поступающие в этот участок из неповрежденных частей нерва, суммируются с имеющимся здесь «стационарным» возбуждением и углубляют его. Такое явление автор рассматривал в качестве прообраза перехода возбуждения в торможение в нервных центрах.

Парабиоз характеризуется постепенным развитием во времени, что доказывается в классическом опыте с регистрацией сокращений икроножной мышцы при коротких тетанизирующих раздражениях различной силы, наносимых на седалищный нерв выше места альтерации.

Процесс парабиоза проявляется тремя последовательными стадиями, которые отличаются степенью изменений возбудимости, проводимости и лабильности нервных волокон. Сначала исчезает различие в эффектах воздействий слабых и сильных раздражителей на мышечный нерв. Эта стадия функциональных сдвигов была названа Н.Е. Введенским *трансформирующей*, или *провизорной*, а в настоящее время ее принято называть *уравнивательной*. При дальнейшем углублении парабиотического состояния слабые раздражения нерва, пройдя через его поврежденный участок, вызывают более выраженные мышечные сокращения, чем сильные раздражения (*парадоксальная* стадия). И наконец, наступает полный блок проведения (*тормозная* стадия), когда альтерированный участок перестает отвечать как на сильные, так и на слабые стимулы. По окончании химического воздействия нерв медленно восстанавливает свои исходные функциональные свойства.

Учение о парабиозе, сформулированное на рубеже XIX-XX столетий, получило дальнейшее развитие в многочисленных тру-

дах отечественных и зарубежных исследователей (А.А. Ухтомский, 1908, 1927; Э. Эдриан, 1932; В.С. Русинов, 1939; И. Тасаки, 1940; Л.В. Латманисова, 1940-1949; Дж. Экклс, 1946 и др.). В современной науке интимная природа физиологических механизмов парабриоза рассматривается с позиций мембранно-ионной теории возбуждения. Установлена зависимость выраженности парабриотических явлений в возбудимых тканях от величины трансмембранной разности потенциалов. В частности, снижение лабильности нервных волокон и трансформация ритма раздражения при воздействии альтерирующих агентов объясняется инактивацией мембранных ионных каналов, в том числе блокадой каналов для ионов натрия.

**Цель занятия.** Изучить основные закономерности проведения возбуждения по нервному волокну.

***Вопросы для теоретической подготовки к занятию***

1. Структурно-функциональная характеристика и классификация нервных волокон.
2. Законы проведения возбуждения по нервному волокну (закон анатомической и физиологической целостности нервного волокна; закон изолированного проведения возбуждения по нервному волокну; закон двустороннего проведения возбуждения по нервному волокну).
3. Механизм проведения возбуждения по нервному волокну. Особенности распространения нервного импульса по мякотным и безмякотным нервным волокнам.
4. Парабриоз по Н.Е. Введенскому. Стадии парабриоза и его механизмы.
5. Строение нервно-мышечного синапса. Механизм передачи возбуждения через нервно-мышечный синапс. Особенности передачи возбуждения в химическом синапсе (участие нейромедиатора, синаптическая задержка, одностороннее проведение импульса).



## *Лабораторная работа 5.1.*

### **Закон физиологической целостности нервного волокна**

**Объект исследования** – лягушка.

**Оборудование и материалы:** электростимулятор, раздражающие электроды, операционный столик для мелких животных, набор хирургических инструментов, салфетки, вата, нитки, 2%-ный раствор новокаина (или аммиака), раствор Рингера для холоднокровных, спирт.

#### **Ход работы**

Собирают электрическую цепь для раздражения импульсным током. Готовят нервно-мышечный препарат лапки лягушки. Располагают его на сухой препаровальной пластинке. Под нерв подводят электроды и включают электростимулятор. Подбирают силу тока, превышающую пороговую, и, раздражая нерв, отмечают наличие сократительного эффекта. Выключают электростимулятор.

Накладывают на участок нерва между электродами и лапкой ватный тампончик, смоченный 2%-ным раствором новокаина, который нарушает проводимость (физиологическую целостность) нервного волокна. Через 3-5 мин вновь включают стимулятор и убеждаются в *отсутствии сокращения икроножной мышцы*. Затем убирают тампон, хорошо промывают альтерированный участок нерва раствором Рингера. Также через 3-5 мин повторяют раздражение нерва и *наблюдают сокращение мышцы*, что свидетельствует о восстановлении проводимости нерва.

На том же или свежеприготовленном нервно-мышечном препарате наблюдают нарушение проводимости нерва путем наложения лигатуры между мышцей и раздражаемым участком нерва.

#### **Рекомендации к оформлению работы**

1. Оформите протокол опыта.
2. Полученные результаты занесите в протокол.
3. В выводах оцените биологическую значимость физиологической целостности нерва.

**Лабораторная работа 5.2.**  
**Закон изолированного проведения возбуждения**  
**по нервному волокну**

**Объект исследования** – лягушка.

**Оборудование и материалы:** электростимулятор, 2 пары раздражающих электродов, операционный столик для мелких животных, набор хирургических инструментов, марлевые салфетки, вата, нитки, раствор Рингера для холоднокровных, спирт.

**Ход работы**

Для проведения опыта используют нервно-мышечный препарат «седалищный нерв – трехглавая и икроножная мышцы» лягушки (рис. 1.15).

Этот препарат отличается от препарата «седалищный нерв - икроножная мышца» тем, что в нем сохраняется ещё и ветвь седалищного нерва, направляющаяся к трехглавой мышце бедра, а также сама эта мышца, которая у лягушки располагается на ventральной стороне бедра.

Готовят препарат одной задней лапки лягушки, сохраняя пояснично-крестцовое сплетение (см. приготовление нервно-мышечного препарата, лабораторная работа 1.1).

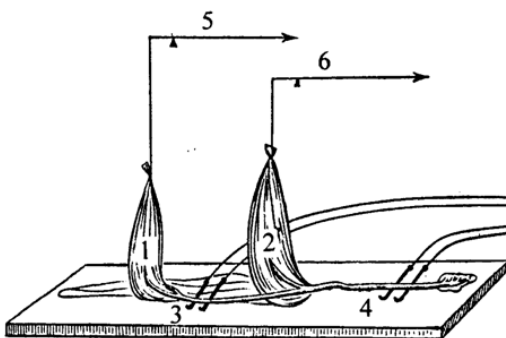


Рис. 1.15. Схема опыта по доказательству изолированного проведения возбуждения по нервным волокнам:

- 1 – икроножная мышца; 2 – трехглавая мышца бедра;
- 3 и 4 – раздражающие электроды; 5 и 6 – миографические рычажки

Далее приступают к препаровке седалищного нерва. Поворачивают бедро дорсальной поверхностью кверху и разводят мышцы этой области в стороны. При этом открывается лежащий в глубине седалищный нерв, который стеклянным крючком осторожно отпрепаровывают в нижней трети бедра примерно на 1 см, стараясь не задеть веточки, отходящие в верхней части бедра к трехглавой мышце. Берут на лигатуру ахиллово сухожилие и тупым способом отделяют икроножную мышцу до ее верхней трети. Необходимо сохранить иннервацию этой мышцы (ветвь большеберцового нерва).

Далее выделяют плоское сухожилие трехглавой мышцы сразу же под коленом. Сухожилие берут на лигатуру и перерезают ниже последней. Трехглавую мышцу отделяют от остальных мышц на протяжении двух нижних третей бедра (сохраняют веточки седалищного нерва, подходящие к трехглавой мышце в верхней трети бедра). Ненужные для работы мышцы бедра и бедренную кость удаляют.

Готовый препарат «седалищный нерв – трехглавая и икроножная мышцы» аккуратно размещают на препаровальной дощечке и фиксируют его булавками проксимальнее места прикрепления трехглавой (2) и икроножной (1) мышц, как это показано на рис. 1.15.

Одну пару стимулирующих электродов (4) подводят под седалищный нерв ближе к позвоночнику, а другую (3) – под ветвь седалищного нерва на уровне нижней части бедра (большеберцовый нерв).

Электроды (4) на общем стволе седалищного нерва присоединяют к стимулятору. Подбирают суперпороговые значения параметров импульсного тока, при раздражении которым наблюдают сокращение обеих мышц.

Отсоединяют от стимулятора раздражающие электроды (4) и включают другие электроды (3). *В этих условиях сокращается только икроножная мышца.* Наблюдаемый эффект служит доказательством того, что нервные импульсы распространяются по раздражаемым нервным волокнам изолированно, не передаваясь на волокна, иннервирующие трехглавую мышцу бедра.

Помимо визуального наблюдения опыт можно проводить с применением графической регистрации мышечных сокращений.

### **Рекомендации к оформлению работы**

1. Оформите протокол опыта, зарисуйте в нём схему постановки эксперимента.
2. Дайте объяснение наблюдаемым эффектам.

### ***Лабораторная работа 5.3.***

#### **Закон двустороннего проведения возбуждения по нервному волокну**

**Объект исследования** – лягушка.

**Оборудование и материалы:** электростимулятор, раздражающие электроды, установка для регистрации потенциалов действия нерва, операционный столик для мелких животных, набор хирургических инструментов, марлевые салфетки, вата, нитки, пипетки, раствор Рингера для холоднокровных, спирт.

#### **Ход работы**

*Первый вариант* (опыт Кюне). Готовят препарат задней лапки лягушки и размещают его на пластинке вентральной поверхностью кверху. В области бедра находят портняжную мышцу. Осторожно отделяют ее от остальных мышц и ниже области вхождения нерва разрезают вдоль, стараясь при этом не повредить его веточки, которые идут к половинам рассеченной мышцы. Затем электрическим током средней силы раздражают одно из нервных ответвлений. В этих условиях *отмечают сокращение как одной, так и другой половинок мышцы.*

*Второй вариант.* Готовят препарат реоскопической лапки лягушки. Располагают его на препаровальной пластинке дорсальной поверхностью кверху. Раздвигая мышцы бедра, находят седалищный нерв. Осторожно отпрепаровывают его в нижней трети на протяжении примерно 1 см, стараясь при этом не повредить веточки, отходящие от него к трехглавой мышце. С помощью лигатуры, подведенной под нерв, его несколько приподнимают, чтобы перерезать расположенные ниже мышцы и бедренную кость. После

этого голень и бедро остаются соединенными между собой только седалищным нервом (рис. 1.16). Под свободный участок нерва подводят стимулирующие электроды и наносят раздражения. *Наблюдают сокращение мышц как бедра, так и голени.*

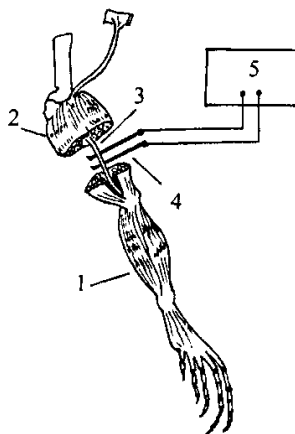


Рис. 1.16. Схема опыта для наблюдения двустороннего проведения возбуждения по нервным волокнам: 1 – голень; 2 – бедро; 3 – седалищный нерв; 4 – раздражающие электроды; 5 – электростимулятор

*Третий вариант.* Этот вариант опыта предусматривает регистрацию биоэлектрических потенциалов по обеим сторонам нерва от участка его раздражения (рис. 1.17). Для этого у крупной лягушки отпрепаровывают по всей длине седалищный нерв и перерезают его с двух сторон (у места отхождения от спинного мозга и у икроножной мышцы). Изолированный нерв помещают в экранированную влажную камеру на три пары электродов, средние из которых будут являться стимулирующими, крайние – отводящими.

Раздражающие электроды соединяют со стимулятором, отводящие – через усилитель с двухлучевым катодным осциллографом. Производят раздражение нерва в его средней части и на экране осциллографа *наблюдают токи действия, отводимые обеими парами регистрирующих электродов.*

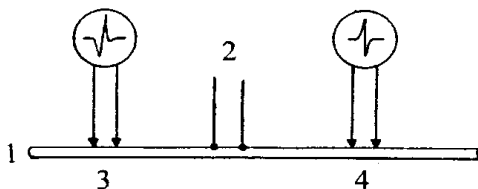


Рис. 1.17. Схема опыта с электрофизиологическим доказательством двустороннего проведения возбуждения по нервным волокнам:

1 – нерв; 2 – раздражающие электроды; 3 и 4 – отводящие электроды, соединенные с регистрирующими устройствами (например, осциллографами)

### Рекомендации к оформлению работы

1. Оформите протокол опыта.
2. Опишите в протоколе наблюдаемые явления и дайте им объяснение.
3. Зарисуйте схемы проведенных опытов.
4. Сделайте выводы.

## *Лабораторная работа 5.4.* Регистрация стадий парабноза

**Объект исследования** – лягушка.

**Оборудование и материалы:** установка для регистрации мышечных сокращений, универсальный штатив, электростимулятор, раздражающие электроды, операционный столик для мелких животных, набор хирургических инструментов, нитки, марлевые салфетки, вата, пипетки, 1%-ный раствор хлорида калия, раствор Рингера для холоднокровных, спирт.

### **Ход работы**

Готовят нервно-мышечный препарат. Собирают установку для регистрации сокращений икроножной мышцы при ее непрямом раздражении. Укрепляют препарат за бедренную кость в универсальном штативе. Сухожилие мышцы при помощи нити прикрепляют к миографическому рычажку, зафиксированному в универсальном штативе, присоединяют к рычажку фотооптический датчик.

Раздражая нерв, подбирают параметры тетанизирующего тока для получения слабого и сильного сократительных ответов мышцы. *Регистрируют получаемые тетанические сокращения.*

Для создания парабиотического очага на участок нерва между электродами и мышцей накладывают небольшой ватный тампон, смоченный 1%-ным раствором хлорида калия (можно использовать и другие альтерирующие агенты: 2%-ный раствор хлороформа, эфир, спирт и т. п.). Убеждаются, что через некоторое время после начала действия солевого раствора при раздражении нерва как слабым, так и сильным током возникают одинаковые по амплитуде сокращения мышцы. *Это свидетельствует о наступлении уравнивательной фазы парабиоза.*

Продолжая попеременно раздражать нерв током двух интенсивностей, *отмечают развитие парадоксальной стадии*, при которой слабые стимулы вызывают более высокоамплитудные сокращения мышцы, чем ток большой силы.

В дальнейшем, по мере углубления альтерации седалищного нерва, мышца вообще перестает сокращаться как при слабом, так и при сильном раздражении нерва, *что характерно для тормозной стадии парабиоза.*

Схема постановки эксперимента и графическое изображение стадий парабиоза представлены на рис. 1.18.

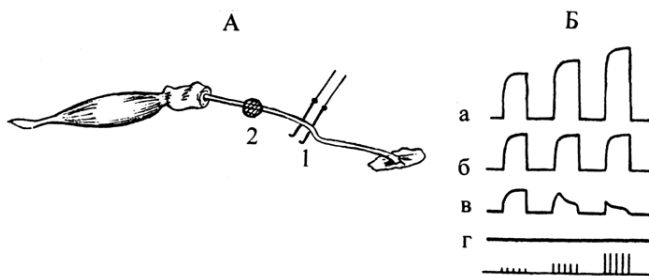


Рис. 1.18. Последовательные стадии развития парабиотического процесса в нервно-мышечном препарате: А – схема расположения раздражающих электродов (1) и альтерирующего вещества (2) на нерве; Б – кривые тетанических сокращений мышцы при действии тока трех интенсивностей до (а) и на фоне альтерации нерва (б – уравнивательная, в – парадоксальная, г – тормозная фазы парабиоза соответственно).

Нижняя запись – интенсивность раздражения

После получения всех стадий парабיוза удаляют с нерва ватный тампон, тщательно и многократно промывают раствором Рингера альтерированный участок и повторяют раздражения нерва в установленной выше последовательности. *Наблюдают восстановление возбудимости и проводимости нерва*, которое проходит через те же стадии, но в обратном порядке. Записывают мышечные сокращения, получаемые при раздражении нерва в процессе восстановления его физиологических свойств.

### **Рекомендации к оформлению работы**

1. Оформите протокол опыта.
2. Вклейте записи кривых мышечных сокращений, расположив их по фазам парабюза и в соответствии с параметрами раздражения.
3. Дайте объяснения полученным результатам с позиций современных физиологических знаний.

### **План проведения занятия по теме 5 в режиме дистанционного обучения (онлайн)**

1. Устный опрос по теме занятия 5.
2. Самостоятельное ознакомление студентов с методиками выполнения лабораторных работ 5.1 – 5.4.
3. Обсуждение этапов выполнения лабораторных работ.
4. Решение ситуационных задач по теме занятия:
  - А. В каком нервном волокне при возбуждении выделяется больше тепла – мякотном или безмякотном? Почему?
  - Б. В ходе эксперимента при раздражении нерва нервно-мышечного препарата в мышце возникали потенциалы действия. Затем область концевой пластинки перфузировали раствором, содержащим ионы магния, что привело к прекращению генерации потенциалов действия в мышце. В чем причина?
  - В. Какая из трех ниже перечисленных реакций может иметь место при попадании яда кураре в организм: а) в скелетных мышцах возникают потенциалы концевой пластинки и затем потенциалы действия; б) потенциалы концевой пластинки есть, а



потенциалов действия нет; в) потенциалы концевой пластинки и потенциалы действия отсутствуют? Поясните свой ответ.

5. Оформление результатов занятия:

- зарисовать в рабочей тетради схемы опытов по доказательству изолированного проведения возбуждения и двустороннего проведения возбуждения по нервным волокнам, а также стадии развития парабактериального процесса в нервном волокне; сделать пояснения.

- записать решения ситуационных задач;

- отправить по электронной почте преподавателю скан-версию оформленной работы.

## ***Раздел 2. ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ***

### **ТЕМА 6. РЕФЛЕКС КАК ПРИНЦИП ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ. РЕФЛЕКСЫ СПИННОГО МОЗГА**

*Рефлексом* называется ответная реакция организма на раздражение, осуществляющаяся с обязательным участием центральной нервной системы. Рефлекторный принцип является основным механизмом функционирования как спинного, так и головного мозга.

Рефлексы спинного мозга подразделяются на двигательные и вегетативные. Центры двигательных рефлексов образованы альфа- и гамма-мотонейронами и локализованы в передних рогах спинного мозга, начиная от первого шейного и заканчивая копчиковым сегментом. Центры висцеральных рефлексов расположены в боковых рогах восьмого шейного сегмента (глазодвигательный центр Будге), грудных сегментов Th<sub>I-V</sub> (симпатические центры регуляции деятельности сердца и тонуса бронхов) и Th<sub>I-XII</sub> (симпатические центры регуляции тонуса кровеносных сосудов, потовых желез), поясничных сегментов L<sub>I-III</sub> (симпатические центры регуляции пищеварения), промежуточной зоне крестцовых сегментов S<sub>I-V</sub> (парасимпатические центры регуляции деятельности органов малого таза).

Наличие собственной рефлекторной деятельности спинного мозга у животных и человека доказывается полным или частичным восстановлением рефлексов после окончания спинального шока. *Спинальный шок* – это временное подавление рефлекторной деятельности спинного мозга, вплоть до полного исчезновения рефлексов, после нарушения его связи с головным мозгом. В эксперименте спинальный шок впервые наблюдал австрийский врач и физиолог Ф. Галль (1835) на лягушке. С точки зрения английского нейрофизиолога, лауреата Нобелевской премии Ч. Шеррингтона (1906), явление спинального шока обусловлено снижением возбудимости нейронов спинного мозга после прекращения

поступления к ним тонических импульсов и регулирующих влияний со стороны головного мозга. Выполненные позже микроэлектродные исследования показали, что в отделах спинного мозга, расположенных ниже перерезки, происходит увеличение трансмембранной разности потенциалов нейронов, т. е. возникает гиперполяризация мембраны.

Чем более эволюционно развито животное, тем сильнее выражено явление цефализации функций и, таким образом, длительнее и резче проявляются эффекты спинального шока. Картина спинального шока зависит от локализации очага повреждения в спинном мозге, уровня нарушения его связей с головным мозгом.

*Временем рефлекса* называется время от момента нанесения раздражения до ответной рефлекторной реакции. Время рефлекса складывается из времени возникновения возбуждения в афферентных структурах и его распространения к центральному звену рефлекса, центральной задержки, времени распространения по эфферентным путям и времени осуществления эффекторной реакции. Выделяют *общее* и *центральное* время рефлекса.

Сложная система взаимосвязей чувствительных, вставочных и двигательных нейронов обеспечивает иррадиацию возбуждения в нервных центрах, приводящую к генерализации ответной реакции. *Иррадиация возбуждения* является одним из общих свойств нервных центров и зависит от силы и длительности действия раздражителя; с увеличением силы и длительности раздражения иррадиация возбуждения усиливается.

Важным свойством нервных центров также является *суммация возбуждения* – способность нервного центра отвечать на действие нескольких слабых афферентных стимулов, каждый из которых в отдельности не может вызвать рефлекторного ответа. Одним из первых явление суммации возбуждения в центральной нервной системе наблюдал И.М. Сеченов (1868 г.). Суммация подразделяется на временную (последовательную) и пространственную (одновременную).

**Цель занятия.** Ознакомиться с некоторыми особенностями рефлекторной деятельности центральной нервной системы на примере спинного мозга лягушки.

### ***Вопросы для теоретической подготовки к занятию***

1. Рефлекс как основной принцип деятельности центральной нервной системы. История развития представлений о рефлекторной деятельности центральной нервной системы.
2. Рефлекторная теория И. П. Павлова. Классификация рефлексов.
3. Рефлекторная дуга как морфологическая основа рефлекса (строение, виды рефлекторных дуг). Понятие рефлекторного кольца.
4. Время рефлекса (общее, центральное). Методы измерения времени рефлекса (метод Тюрка, хронорефлексометрия).
5. Понятие о нервном центре. Общие свойства нервных центров.
6. Основные принципы координации деятельности нервных центров (принцип субординации нервных центров; принцип общего конечного пути; принцип дивергенции возбуждения в нервных центрах; принцип обратной связи; принцип реципрокных взаимоотношений в центральной нервной системе; принцип доминанты).
7. Спинальный шок и его физиологические механизмы. Факторы, влияющие на продолжительность спинального шока.
8. Рефлекторная функция спинного мозга (соматические и вегетативные рефлексы спинного мозга, локализация их нервных центров).

### ***Лабораторная работа 6.1.***

#### **Наблюдение спинального шока у лягушки**

**Объект исследования** – лягушка.

**Оборудование и материалы:** операционный столик для мелких животных; набор хирургических инструментов; анатомический пинцет; вата; бинт; раствор Рингера для холодно-кровных животных.

#### **Ход работы**

Лягушку заворачивают во влажную марлевую салфетку, сгибают ее голову вперед, находят атлanto-окипитальное сочленение, вводят в него конец острого глазного скальпеля и производят перерезку спинного мозга. Засекают время от момента

перерезки, извлекают лягушку из салфетки и располагают её на операционном столике. Во время всего опыта необходимо следить за тем, чтобы кожа у лягушки не пересыхала. Для этого кожу животного периодически увлажняют водой, но при этом не допускается попадание воды в область перерезки спинного мозга.

Приступают к наблюдению за состоянием животного. *Отмечают, что сразу после перерезки резко падает мышечный тонус и исчезает рефлекторная возбудимость спинного мозга.* Для оценки отсутствия/наличия рефлекторной возбудимости кончики пальцев одной из задних лапок лягушки слегка сдавливают (пощипывают) анатомическим пинцетом с периодичностью 30 с. При сохранении шокового состояния рефлекс не проявляется – лапка не отдергивается. Момент восстановления рефлекса отдергивания рассматривается как время прекращения спинального шока. Таким образом, период времени от момента перерезки спинного мозга до момента восстановления рефлекторной активности и является временем спинального шока.

### **Рекомендации к оформлению работы**

1. Оформите протокол опыта.
2. Опишите наблюдаемые признаки спинального шока и его продолжительность у лягушки.
3. Сделайте выводы о механизмах развития спинального шока.

## ***Лабораторная работа 6.2.*** **Рефлексы спинного мозга**

**Объект исследования** – спинальная лягушка.

**Оборудование и материалы:** штатив с крючком для фиксации лягушки, операционный столик для мелких животных, набор хирургических инструментов, вата, бинт, кусочки фильтровальной бумаги размером 0,5×0,5 см, 0,5%-ный раствор серной кислоты, раствор Рингера для холоднокровных животных, лабораторный стакан объемом 500 мл, холодная вода, анатомический пинцет.

## Ход работы

В опыте можно использовать спинальное животное, приготовленное в предыдущей работе или готовят другую спинальную лягушку, разрушив у нее головной мозг бескровным методом. Подвешивают спинальное животное за нижнюю челюсть на крючок, закрепленный в штативе. К исследованию рефлексов спинного мозга приступают после того, как пройдет спинальный шок.

Для активации рефлексов поверхность кожи лягушки в области рецептивных полей (рис. 2.1) раздражают наложением кусочка фильтровальной бумаги, смоченной раствором серной кислоты. После проявления рефлекса необходимо смывать химическое вещество большим количеством воды. Для этого опускают лягушку в стакан с холодной водой так, чтобы погрузились раздражаемые участки кожи. Не допускается попадание воды в область перерезки спинного мозга.

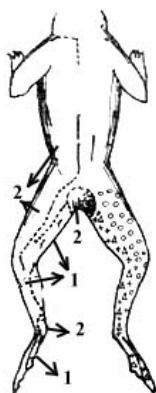


Рис. 2.1. Локализация рецептивных полей спинальных рефлексов на дорсальной поверхности тела лягушки:

- 1 – рецептивные поля рефлексов сгибания;
- 2 – рецептивные поля рефлексов потирания

Для воспроизведения рефлексов с рецептивных полей в области конечностей можно также применять и механическое раздражение, производя щипки (легкое сдавливание) кожи анатомическим пинцетом.

При экспериментальных вмешательствах в область разрезов и обнаженных тканей необходимо использовать только физиологические растворы (в случае лягушки – раствор Рингера для холоднокровных).

Сначала наблюдают и описывают *сгибательные рефлексы задних конечностей* при химическом и механическом раздражениях кожи:

- а) рефлекс с тыльной стороны пальцев лапки;
- б) рефлекс с подошвенной стороны лапки.

Затем вызывают *потирательные рефлексы задних конечностей* путем раздражения кожи:

- а) наружной поверхности бедра;
- б) задней поверхности бедра;
- в) боковой поверхности брюшка;
- г) области вокруг анального отверстия.

После этого вызывают *потирательные рефлексы передних конечностей* путем раздражения кожи:

- а) верхней части брюшка между передними лапками;
- а) области груди.

Интервалы между раздражениями должны быть не менее 2-3 минут.

После каждого раздражения не забывают смывать с кожи остатки кислоты водой.

### **Рекомендации к оформлению работы**

1. Оформите протокол опыта.
2. Проанализируйте и опишите зависимость характера рефлекса от расположения рецептивных полей.
3. Зарисуйте схему рецептивных полей экстероцептивных двигательных рефлексов спинного мозга, наблюдаемых у лягушки.

### ***Лабораторная работа 6.3.***

#### **Определение времени рефлекса по Тюрку**

**Объект исследования** – лягушка.

**Оборудование и материалы:** штатив с крючком для фиксации лягушки, операционный столик для мелких животных, набор хирургических инструментов, вата, бинт, растворы серной кислоты разных концентраций (0,1 %; 0,3 %; 0,5 %; 1 %), 4 лабораторных стакана объемом 50 мл, раствор Рингера для холод-

нокровных животных, лабораторный стакан объёмом 500 мл, холодная вода, анатомический пинцет, секундомер.

### **Ход работы**

Приготавливают спинальную лягушку и подвешивают ее за нижнюю челюсть на крючке штатива. Через 5-7 мин (т. е. после того, как пройдет спинальный шок) приступают к исследованию. Погружают кончики пальцев одной из задних лапок лягушки в стаканчик с 0,1%-ным раствором серной кислоты и засекают время от момента погружения лапки в кислоту до появления ответной реакции (сгибательного рефлекса).

Время данного сгибательного рефлекса измеряют три раза с интервалом 2-3 мин, не забывая после каждого раздражения обмывать лапку водой. Определяя время рефлекса, погружают в раствор кислоты одну и ту же лапку на одну и ту же глубину. Полученные результаты заносят в таблицу 2.1. Подсчитывают среднее время рефлекса.

Аналогичным образом (по три раза) измеряют время рефлекса при раздражении кожи лапки растворами серной кислоты более высоких концентраций (0,3 %, 0,5 % и 1 %) и также заносят данные в таблицу 2.1

Таблица 2.1. Результаты опыта  
«Определение времени рефлекса по Тюрку»

Концентрация кислоты, %	Время рефлекса при повторных измерениях, с			Среднее время рефлекса, с
	1	2	3	
0,1				
0,3				
0,5				
1				

### **Рекомендации к оформлению работы**

1. Оформите протокол опыта, полученные экспериментальные данные представьте в виде таблицы.



2. Постройте график зависимости времени рефлекса от силы раздражения.
3. Сделайте выводы.

### *Лабораторная работа 6.4.* **Иррадиация возбуждения в спинном мозге**

**Объект исследования** – лягушка.

**Оборудование и материалы:** штатив с крючком для фиксации лягушки, операционный столик для мелких животных, набор хирургических инструментов, вата, бинт, раствор Рингера для холоднокровных животных, лабораторный стакан объёмом 500 мл, холодная вода, анатомический пинцет.

#### **Ход работы**

Готовят спинальную лягушку и укрепляют её на крючке штатива. К опыту приступают после прекращения спинального шока.

В начале эксперимента анатомическим пинцетом слегка сдавливают кончики пальцев задней лапки спинальной лягушки и *наблюдают слабое рефлекторное движение раздражаемой конечности*. После этого предоставляют животному отдых.

Затем снова начинают раздражение, но при этом постепенно и плавно увеличивают силу сдавливания лапки. *Наблюдают усиление рефлекторного ответа. Отмечают порядок вовлечения в рефлекторную деятельность второй задней и обеих передних конечностей*. Опыт удаётся лучше, если лягушку предварительно охладить на льду или в очень холодной воде.

#### **Рекомендации к оформлению работы**

1. Оформите протокол опыта.
2. Опишите результаты опыта.
3. В выводах объясните механизм наблюдаемых рефлекторных эффектов.

### *Лабораторная работа 6.5.*

#### **Пространственная суммация возбуждения в спинном мозге**

**Объект исследования** – лягушка.

**Оборудование и материалы:** штатив с крючком для фиксации лягушки, операционный столик для мелких животных, набор хирургических инструментов, вата, бинт, лабораторный стаканчик объемом 50 мл, 0,5%-ный раствор серной кислоты, раствор Рингера для холоднокровных животных, лабораторный стакан объемом 500 мл, холодная вода, анатомический пинцет, секундомер.

#### **Ход работы**

Приготавливают спинальную лягушку и подвешивают ее за нижнюю челюсть на крючке, закрепленном в штативе. Через 5-7 мин после спинализации, после того как пройдет спинальный шок, приступают к исследованию.

Сначала методом Тюрка (см. работу 6.3) определяют время рефлекса при химическом раздражении кончиков пальцев задней лапки лягушки, погружая их в стаканчик с 0,5%-ным раствором серной кислоты.

Определение времени рефлекторного ответа производят трижды с интервалом 2-3 мин. После каждого раздражения обмывают лапку холодной водой. Во всех случаях засекают время от момента погружения лапки в раствор до появления ответной реакции. Результаты заносят в таблицу 2.2.

Затем проводят аналогичное исследование, погружая в стаканчик с тем же раствором кислоты всю стопу. Результаты заносят в таблицу 2.2.

*Подсчитывают среднее время рефлекса при раздражении кончиков пальцев и всей стопы.*

Таблица 2.2. Результаты опыта  
«Пространственная суммация возбуждения»

Раздражаемая область лапки лягушки	Время рефлекса при повторных измерениях, с			Среднее время рефлекса, с
	1	2	3	
Кончики пальцев				
Стопа				

### **Рекомендации к оформлению работы**

1. Оформите протокол опыта.
2. Полученные экспериментальные данные представьте в виде таблицы.
3. Опишите характер зависимости времени рефлекса и его силы от площади раздражения кожи.
4. Сделайте выводы о механизмах пространственной суммации.

### **План проведения занятия по теме 6 в режиме дистанционного обучения (онлайн)**

1. Устный опрос по теме занятия 6.
2. Самостоятельное ознакомление студентов с методиками выполнения лабораторных работ 6.1–6.5.

3. Обсуждение этапов выполнения лабораторных работ.

4. Решение ситуационных задач по теме занятия:

А) У человека во время травмы произошел полный разрыв спинного мозга между грудным и поясничным отделами. Будут ли у него наблюдаться расстройства акта дефекации и мочеиспускания? Поясните свой ответ.

Б) От чего зависит время рефлекса в моно- и полисинаптической рефлекторной дуге?

В) Определите центральное время рефлекса в сложной рефлекторной дуге, если в ее состав входит 6 синапсов.

5. Оформление результатов занятия:

- зарисовать в рабочей тетради локализацию рецептивных полей спинальных рефлексов лягушки, сделать пояснения;
- записать решения ситуационных задач;
- отправить по электронной почте преподавателю скан-версию оформленной работы.

## **ТЕМА 7. ТОРМОЖЕНИЕ В ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ**

Важнейшим условием координированной деятельности спинного и головного мозга является не только наличие процесса

возбуждения, но и его взаимодействие с процессом торможения. *Торможение* – самостоятельный нервный процесс, который возникает в результате одного возбуждения и вызывает ослабление или полное подавление другого возбуждения. Внешним проявлением формирования торможения в центральной нервной системе является угнетение текущей деятельности организма (рефлекторных реакций, двигательной активности, поведения). С точки зрения мембранных механизмов, выделяют два основных вида торможения – первичное и вторичное.

*Первичное торможение* нервной клетки обусловлено наличием на мембране ее сомы и отростков синапсов, образованных окончаниями аксонов тормозных интернейронов. Таким образом, данное торможение развивается с участием тормозных нейронов без предварительного возбуждения тормозимого нейрона, то есть первично. Первичное торможение имеет место в центральной нервной системе, вегетативных ганглиях. Его разновидностями являются *постсинаптическое* (например, торможение Рэншоу в спинном мозге) и *пресинаптическое* торможение. *Постсинаптическое торможение* было открыто Рэншоу (1942, 1946), затем описано Ллойдом (1946). Мембранные механизмы данного вида торможения были изучены Экклсом (1966, 1969). Постсинаптическое торможение формируется в аксо-соматических синапсах, образованных аксоном тормозного нейрона (*нейрона Рэншоу*) на соме другого нейрона, например, моторного (рис. 2.2).

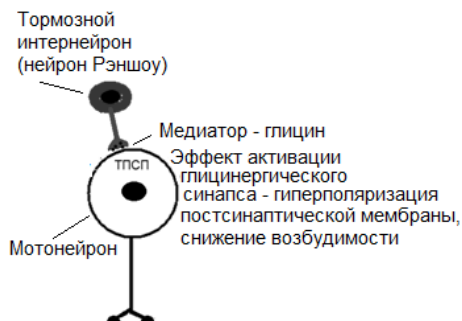


Рис. 2.2. Схема взаимодействия нейронов в процессе постсинаптического торможения

Нейромедиатором в этих синапсах, как правило, является глицин. При выходе глицина из пресинаптической терминали на постсинаптической мембране мотонейрона развивается гиперполяризация, обуславливающая снижение возбудимости. Механизм постсинаптической гиперполяризации заключается в активации ионных мембранных каналов, обеспечивающих входящий ток ионов  $Cl^-$  и выходящий ток ионов  $K^+$ . Такую гиперполяризацию называют тормозным постсинаптическим потенциалом. Пресинаптическое торможение было описано Фрэнком и Фуортсом (1957), детальный анализ его механизмов провел Экклс (1969). Пресинаптическое торможение осуществляется аксо-аксональными синапсами с участием нейромедиатора гамма-аминомасляной кислоты (ГАМК). Такие синапсы образованы аксоном тормозного ГАМК-ергического нейрона на пресинаптической терминали возбуждающего синапса, локализованного на другой нервной клетке, например, на альфа-мотонейроне (рис. 2.3).

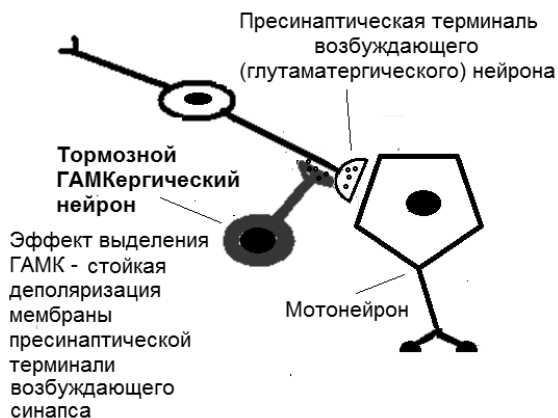


Рис. 2.3. Схема взаимодействия нейронов в процессе пресинаптического торможения

При выходе ГАМК из аксона тормозного нейрона на пресинаптической мембране возбуждающего синапса развивается торможение, имеющее природу стойкой деполяризации, обусловленной усилением проводимости хлорных и натриевых каналов. В

результате такой тормозной пресинаптической деполяризации снижается амплитуда потенциала действия в афферентных окончаниях и, как следствие, уменьшается количество выделяющихся в синаптическую щель квантов медиатора. Возможны и другие механизмы пресинаптического торможения альфа-мотонейронов.

Например, при активации тормозного интернейрона на пресинаптическом окончании возбуждающей клетки благодаря взаимодействию ГАМК с ГАМК<sub>B</sub>-рецепторами активируется G-белок, который при участии цАМФ снижает проводимость для ионов Ca<sup>2+</sup>. В итоге уменьшается количество ионов Ca<sup>2+</sup>, поступающих в пресинаптическую терминаль при ее возбуждении, что, в свою очередь, уменьшает высвобождение возбуждающего трансммитера и снижает активность альфа-мотонейрона.

*Вторичное торможение* возникает без участия специализированных тормозных структур и является следствием избыточной активации нейронов. Вторичное торможение может развиваться в любом отделе нервной системы, в том числе на периферии. Его разновидности – торможение вслед за возбуждением и пессимальное торможение. *Торможение вслед за возбуждением* развивается после окончания сильного раздражения и имеет природу следовой гиперполяризации. *Пессимальное торможение* возникает непосредственно во время сверхсильного раздражения и обусловлено инактивацией натриевых каналов мембраны нейрона и развитием состояния рефрактерности.

С учетом включения тормозных интернейронов в рефлекторные дуги, выделяют несколько видов торможения в нейронных цепях: *поступательное*; *возвратное* (торможение нейронов собственными импульсами, поступающими по возвратным аксональным коллатералам к тормозным клеткам); *латеральное* (торможение нейронов соседних нервных цепочек в конкурирующих сенсорных каналах связи); *реципрокное* (взаимное, или сопряженное торможение центров антагонистических рефлексов, обеспечивающее их координацию).

**Цель занятия.** Пронаблюдать развитие тормозного процесса в центральной нервной системе.

### ***Вопросы для теоретической подготовки к занятию***

1. Понятие о торможении и его характеристика как самостоятельного нервного процесса.
2. Открытие торможения в центральной нервной системе. Механизм «сеченовского» торможения. Взаимное торможение спинальных рефлексов.
3. Первичное торможение (пресинаптическое и постсинаптическое торможение, их структурные основы и ионные механизмы).
4. Вторичное торможение, его виды и ионные механизмы.

### ***Лабораторная работа 7.1.***

#### **Торможение рефлексов спинного мозга (опыт Сеченова)**

Впервые экспериментально наличие тормозного процесса в центральной нервной системе продемонстрировал в 1862 г. И. М. Сеченов в опыте, который получил название «опыта Сеченова». И. М. Сеченов наблюдал, что сгибательный рефлекс задней лапки у лягушки, вызываемый раздражением кожи, тормозится при воздействии на зрительный бугор (таламус) кристаллика каменной соли. Внешне это выражалось в увеличении времени рефлекса или в полном прекращении рефлекторного ответа.

**Объект исследования** – лягушка.

**Оборудование и материалы:** штатив с крючком для фиксации лягушки, операционный столик для мелких животных, набор хирургических инструментов, вата, бинт, кристаллы поваренной соли ( $NaCl$ ), фильтровальная бумага, лабораторный стакан объемом 50 мл, 0,3%-ный раствор серной кислоты, раствор Рингера для холоднокровных животных, лабораторный стакан объемом 500 мл, холодная вода, эфир, анатомический пинцет, секундомер.

#### **Ход работы**

Лягушку слегка наркотизируют эфиром, для чего её помещают в сосуд с небольшим объемом водного раствора эфира и плотно закрывают крышкой. Наркотизированную лягушку заворачивают во влажную марлевую салфетку так, чтобы ее голова осталась открытой. Фиксируют животное на операционном столике спинкой кверху. Малыми (глазными) ножницами делают

поперечный разрез кожи кзади от носовых отверстий. От краев этого разреза делают два длинных косых разреза каудально вдоль черепа с обеих сторон. Образовавшийся трапециевидный лоскут кожи отодвигают вниз. Маленькими ножницами делают поперечный разрез черепных костей по краю переднего разреза кожи, а затем осторожно, чтобы не повредить мозг, прижимая браншу ножниц к крышке черепа изнутри, срезают ее с двух сторон и обнажают головной мозг.

После вскрытия черепной коробки внимательно рассматривают головной мозг лягушки (рис. 2.4).

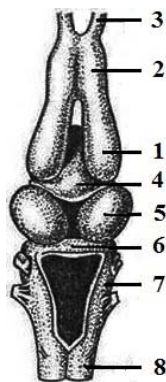


Рис. 2.4. Головной мозг лягушки:

- 1 – полушария переднего мозга;
- 2 – обонятельные доли;
- 3 – обонятельные нервы;
- 4 – промежуточный мозг;
- 5 – средний мозг;
- 6 – мозжечок;
- 7 – продолговатый мозг;
- 8 – спинной мозг

Затем начинают готовить таламическую лягушку. Для этого скальпелем делают поперечный разрез мозга под задними полюсами больших полушарий. Удаляют из полости черепа части мозга, лежащие кпереди от разреза, рассматривают срез зрительных бугров (таламуса).

Извлекают лягушку из марлевой салфетки и обмывают холодной водой, следя за тем, чтобы вода не попала в трепанационное отверстие. Подвешивают животное на штативе и через 5-7 мин приступают к определению времени сгибательного рефлекса задней лапки методом Тюрка. Время рефлекса определяют три раза с интервалом не менее 2 мин. После каждого определения лапку тщательно обмывают в стакане с водой.



Затем на срез зрительных бугров накладывают кристаллик поваренной соли (рис. 2.5), предварительно удалив при помощи фильтровальной бумаги влагу с поверхности мозга. Сделать это надо тщательно, т. к. если на поверхности мозга останется влага, соль будет растворяться и попадать на соседние участки мозга и окружающие ткани, в результате чего возможно общее возбуждение и появление судорог.

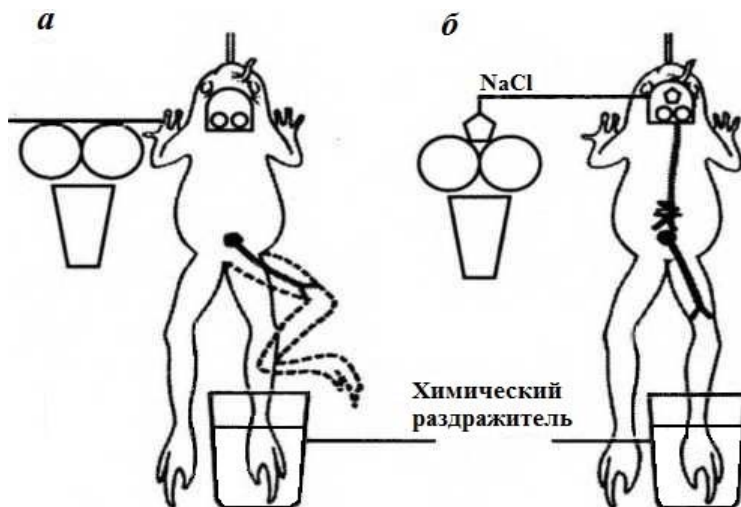


Рис. 2.5. Схема опыта «Сеченовское торможение»

После наложения кристаллика соли несколько раз с небольшим интервалом определяют время рефлекса. *Отмечают, что по мере воздействия кристаллика соли происходит постепенное увеличение времени рефлекса.*

Затем удаляют с поверхности мозга кристаллик соли и смывают ее остатки физиологическим раствором (раствором Рингера). При этом лягушку держат головой вниз. Снова несколько раз определяют время рефлекса, наблюдая восстановление рефлекторной деятельности. Результаты заносят в таблицу 2.3.

Таблица 2.3. Результаты работы «Опыт Сеченова»

Этапы эксперимента	Время рефлекса при повторных измерениях, с			Среднее время рефлекса, с
	1	2	3	
После «сеченовского» разреза				
После наложения кристаллика соли на зрительный бугор				
После отмывания соли				

### Рекомендации к оформлению работы

1. Оформите протокол опыта.
2. Полученные данные занесите в таблицу.
3. В выводах объясните механизм «сеченовского» торможения.

### *Лабораторная работа 7.2.*

#### **Взаимное торможение спинальных рефлексов (опыт Гольца)**

Торможение рефлексов может возникнуть и без участия таламуса, например, у спинальной лягушки при одновременном сильном раздражении рецептивных полей двух рефлексов. Так, немецкий физиолог Ф. Гольц показал, что у лягушки рефлекс отдергивания лапки в ответ на погружение её в слабый раствор кислоты может быть заторможен, если одновременно производить сильное механическое раздражение второй лапки (например, сжимать её пинцетом). Одним из механизмов наблюдаемой тормозной реакции является развитие реципрокного торможения в спинномозговых центрах мышц-антагонистов правой и левой лапок. Кроме того, Гольц установил, что квакательный рефлекс лягушки, вызываемый надавливанием на боковые поверхности туловища,

тормозится раздражением лапок. Эти данные в совокупности с результатами И.М. Сеченова легли в основу представлений о *торможении, как общем свойстве всех отделов центральной нервной системы.*

**Объект исследования** – лягушка.

**Оборудование и материалы:** штатив с крючком для фиксации лягушки, операционный столик для мелких животных, набор хирургических инструментов, вата, бинт, 0,5%-ный раствор серной кислоты, малый лабораторный стакан объемом 50 мл, большой лабораторный стакан объемом 500 мл, раствор Рингера для холоднокровных животных, холодная вода, анатомический пинцет или зажим Пеана.

### **Ход работы**

Готовят спинальную лягушку. Спустя 5-7 мин после операции приступают к опыту.

Подвешивают животное к штативу и воспроизводят сгибаемый рефлекс задней лапки, погружая ее в стаканчик с 0,5%-ным раствором серной кислоты. Определяют время рефлекса методом Тюрка. Смывают кислоту с лапки, обмывая ее водой.

Затем, погружая эту же лапку в раствор кислоты, одновременно сдавливают другую заднюю лапку анатомическим пинцетом или зажимом Пеана. *Отмечают, что в этом случае рефлекс сгибания первой лапки или совсем не проявляется, или его время удлиняется.* Оба эти эффекта свидетельствуют о развитии торможения в спинном мозге. Если прекратить сжимание лапки, то вторая лапка, опущенная в кислоту, сокращается.

### **Рекомендации к оформлению работы**

1. Оформите протокол эксперимента.
2. Объясните механизм наблюдаемого в опыте торможения спинального рефлекса.
3. Сделайте выводы.

## **План проведения занятия по теме 7 в режиме дистанционного обучения (онлайн)**

1. Устный опрос по теме занятия 7.

2. Самостоятельное ознакомление студентов с методиками выполнения лабораторных работ 7.1 и 7.2.

3. Обсуждение этапов выполнения лабораторных работ.

4. Решение ситуационных задач по теме занятия:

А. Возникнет ли торможение сгибательного рефлекса у лягушки, если в опыте Сеченова вместо кристаллика соли использовать стеклянную бусинку?

Б. Проявится ли «сеченовское торможение», если у лягушки предварительно «выключить» ретикулярную формацию?

В. В одном из рассказов Д. Лондона герой решает отравить своего знакомого стрихнином. В результате погибают оба из-за возникновения генерализованных судорог. Известно, что стрихнин блокирует тормозные синапсы в центральной нервной системе. Какой вид центрального торможения прекращается при действии стрихнина?

5. Оформление результатов занятия:

- зарисовать в рабочей тетради схему опыта «Сеченовское торможение» и объяснить механизм сеченовского торможения;

- записать решения ситуационных задач;

- отправить по электронной почте преподавателю скан-версию оформленной работы.

## **ТЕМА 8. ФИЗИОЛОГИЯ КОРЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ. БИОЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ В КОРЕ ГОЛОВНОГО МОЗГА**

Наиболее распространенной формой биопотенциалов, отводимых от коры, является *спонтанная ритмическая электроактивность*. Впервые такую активность путем отведения непосредственно от поверхности коры больших полушарий зарегистрировал у собаки в 1913 году В.В. Правдич-Неминский. Полученная запись была им названа электроцереброграммой. В 1924–1929 г.г. немецкий физиолог Г. Бергер усовершенствовал данный способ и разработал методику электроэнцефалографии, позволяющую отводить и записывать корковую активность при помощи электродов, накладываемых на кожу головы. Регистриру-

емую при этом кривую ритмической активности мозга стали называть *электроэнцефалограммой* (ЭЭГ).

ЭЭГ складывается из возбуждающих и тормозных постсинаптических потенциалов нейронов не только коры, но и ближайшей подкорки, например, таламуса.

У здорового человека, в зависимости от условий регистрации, на ЭЭГ записываются несколько ритмов, в том числе четыре основных (альфа, бета, тета и дельта), различающихся по амплитуде и частоте волн. В состоянии относительного покоя регистрируется альфа-ритм, который особенно хорошо выражен в затылочных долях. При световых и звуковых раздражениях, умственной работе происходит уменьшение амплитуды альфа-ритма. Возбужденное состояние мозга и активная ментальная деятельность обычно характеризуется появлением на ЭЭГ высокочастотных бета (25 Гц), и гамма (более 35 Гц) ритмов. Дельта- и тета-ритмы наблюдаются во время естественного и искусственного сна, при различных тормозных состояниях центральной нервной системы, при утомлении и психоэмоциональном напряжении (рис. 2.6).

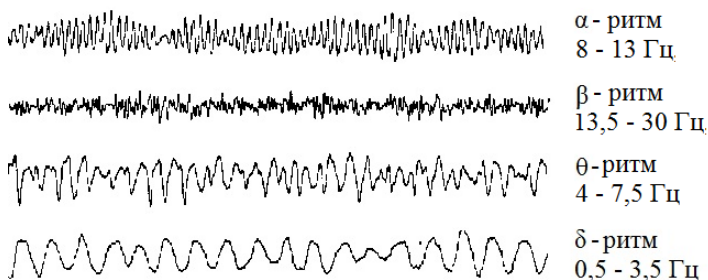


Рис. 2.6. Ритмы ЭЭГ стандартных частотных диапазонов

**Цель занятия.** Изучить особенности спонтанной биоэлектрической активности головного мозга у человека методом электроэнцефалографии.

### **Вопросы для теоретической подготовки к занятию**

1. Методы изучения функций коры больших полушарий головного мозга у животных и человека.

2. Последствия декортикации у животных.
3. Последствия врожденных аномалий развития коры больших полушарий у человека.
4. Современные представления о локализации функций в коре головного мозга. Сенсорная, моторная и интегративная функции коры больших полушарий.
5. Роль коры больших полушарий в регуляции висцеральных функций.
6. Электрические явления в коре больших полушарий. Характеристика ритмов электроэнцефалограммы (ЭЭГ) и их особенности у человека при различных функциональных состояниях организма.

### *Лабораторная работа 8.1.*

#### **Регистрация электроэнцефалограммы (ЭЭГ) у человека**

**Объект исследования** – студенты.

**Оборудование и материалы:** электроэнцефалограф «Нейровизор *NVX 36 digital DC EEG*» (в стандартный комплект Нейровизора входят: портативный усилитель биопотенциалов, фотостимулятор на основе светодиодной матрицы, кабели для подключения усилителя и фотостимулятора к компьютеру, штативы для усилителя и фотостимулятора, набор индивидуальных отводящих электродов и электродных шапочек, индифферентный электрод), электродная паста (гель), спирт, вата.

#### **Ход работы**

1. Подготовка электроэнцефалографа к работе.
  2. Инструктаж испытуемого о том, как вести себя в процессе регистрации ЭЭГ. При этом обязательно объясняют условия, в которых будет осуществляться запись биоэлектрической активности головного мозга (см. п. 5.7 ниже).
  3. Укрепление электродов на голове испытуемого в соответствии с международной схемой «10–20».
  4. Заполнение базы данных испытуемых.
- Для заполнения базы данных запустите необходимую программу, нажав на значок «*Neocortex*» на экране компьютера.

Появится окно «База данных пациента». В панели управления в верхней части экрана слева нажмите курсором на кнопку «Новый пациент» и заполните основные поля (уникальный ID, фамилию и имя, дату рождения). Для перехода между полями пользуйтесь клавишей *Tab*.

## 5. Регистрация ЭЭГ.

5.1. Нажмите кнопку «Регистрация ЭЭГ». На экране появится основное окно программы регистрации и диалог «Установка параметров регистрации», который служит для выбора типа регистрации (с разным количеством электродов, частот оцифровки и фильтрации). Для регистрации фоновой ЭЭГ выбирают частоту 250 или 500 Гц, а для исследовательских целей (проведения функциональных проб, регистрации вызванных потенциалов) рекомендуется использовать более высокую частоту.

5.2. Из ниспадающего списка (на экране) выберите набор параметров регистрации: последовательность каналов, настройки их фильтров и названия, тип референтного электрода. Рекомендуется использовать набор параметров, предустановленных на данном Нейровизоре.

5.3. Поставьте флажок «Неостимул» справа в нижней части экрана.

5.4. Нажмите кнопку «Запись» справа в нижней части экрана. Программа перейдет в режим регистрации.

5.5. Далее следует нажать кнопку «Начать запись» (первая кнопка, стандартно обозначенная стрелкой), после чего на экране появится изображение электроактивности, отводимой от всех электродов (каналов).

Одновременно в центре экрана появится надпись красными буквами «Данные не сохраняются», которая информирует о том, что программа работает в режиме мониторинга без сохранения сигналов на жестком диске.

5.6. Осуществить пробную регистрацию фоновой ЭЭГ с целью проверки качества записи и устранения артефактов. В случае необходимости нажимают кнопку «Пауза» (третья кнопка) и поправляют контакты электродов с кожей головы, ослабление которых является наиболее частой причиной искажения записи. Сохранять эту запись не требуется.

5.7. Затем приступают к запланированному исследованию и, следуя инструкциям п. 5.5, регистрируют ЭЭГ при различных состояниях:

- в условиях спокойного бодрствования с закрытыми глазами в тишине;
- в ответ на открывание глаз (реакция десинхронизации ЭЭГ);
- при звуковой стимуляции;
- при умственной деятельности (счет в уме).

Для сохранения записи ЭЭГ в базе данных испытуемого необходимо в начале каждой функциональной пробы нажать кнопку «Сохранение» (четвертая кнопка, обозначенная значком дискеты). После каждой функциональной пробы запись останавливают, используя кнопку «Остановка записи» (шестая кнопка, обозначенная черным квадратом), и сохраняют как отдельный файл. Затем, для возврата в базу данных, нужно нажать кнопку «База пациентов». Альтернативно можно нажать на кнопку «X» в правом верхнем углу экрана. После возврата в базу данных необходимо убедиться, что в список ЭЭГ добавлена новая строка (например, комментарий «Запись 1»). Комментарий можно заменить на более информативный, например, вписать название функциональной пробы.

## 6. Анализ ЭЭГ.

6.1. Загрузить программу анализа. Для этого дважды щелкните по соответствующей записи из списка в базе данных. Интерфейс загруженной программы анализа внешне очень схож с программой регистрации ЭЭГ. Отличия касаются кнопок в панели инструментов.

6.2. Просмотр ЭЭГ. На экране отображается запись ЭЭГ в различных отведениях (каналах), наименования которых показаны слева от кривых (рис. 2.7).

Далее следует выбрать наиболее удобные параметры просмотра (горизонтальный и вертикальный масштабы), которые устанавливаются с помощью двух ниспадающих списков в панели инструментов. Для начала установите масштаб 10 с и 200 мкВ. Размеры шкал можно регулировать клавишами со стрелками.

При просмотре ЭЭГ *обратите внимание на частоту и амплитуду электроактивности мозга в разных отведениях, оцените*



*принадлежность зарегистрированных волн к ритмам альфа-, бета-, гамма-, тета- и дельта-диапазонов.*

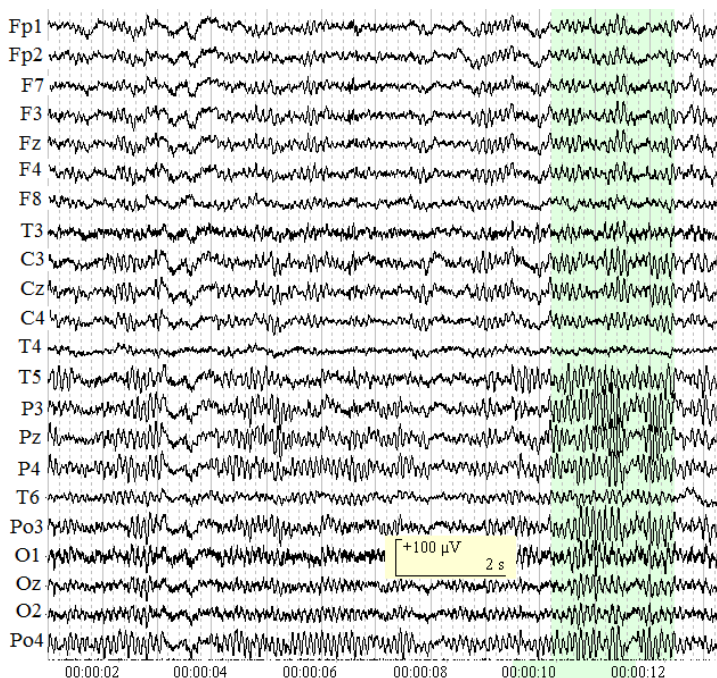


Рис. 2.7. Пример записи ЭЭГ (выделен участок с артефактом)

6.3. Спектральный анализ ЭЭГ. Правой кнопкой мыши щелкните по записи ЭЭГ. Появится всплывающее меню, выберите в нем опцию «Спектральный анализ». Появится дополнительное окно с изображением контура головы со спектрами отведений в топографическом представлении (рис. 2.8).

Чтобы получить детальный спектр активности в определенном канале (отведении), нужно дважды щелкнуть по этому каналу на схеме головы. Для возврата к представлению спектра по всем каналам щелкните по соответствующей кнопке, например с изображением черного квадрата, в панели инструментов спектрального окна.

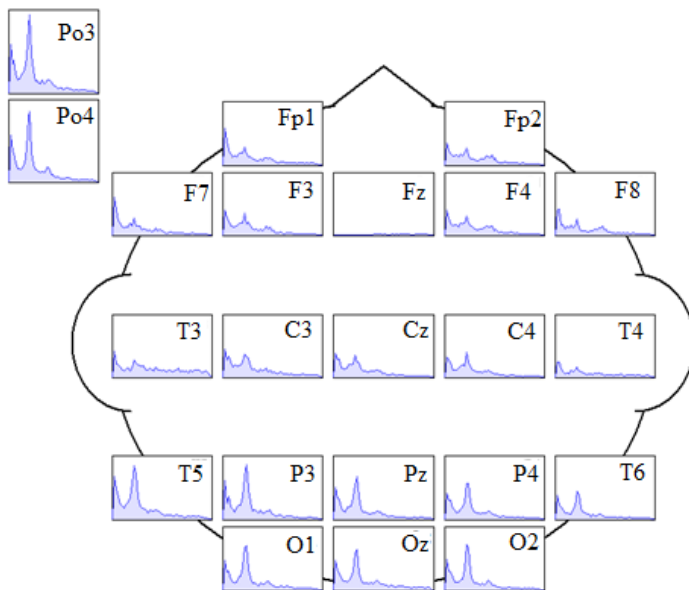


Рис. 2.8. Спектрограммы электроактивности различных зон коры больших полушарий

#### 6.4. Топографическое картирование спектральной мощности ЭЭГ.

Данный вид анализа позволяет оценить мгновенное распределение потенциалов в коре больших полушарий и используется в клинике для топической диагностики состояния мозга.

Для построения спектральных карт в шести стандартных частотных диапазонах нажмите кнопку со значком цветной спектральной карты. Появится окно с изображением шести карт, отражающих распределение спектральной мощности волн дельта, тета, альфа, бета-1, бета-2 и гамма диапазонов по коре больших полушарий. Примеры топограмм ЭЭГ-активности приведены на рис. 2.9.

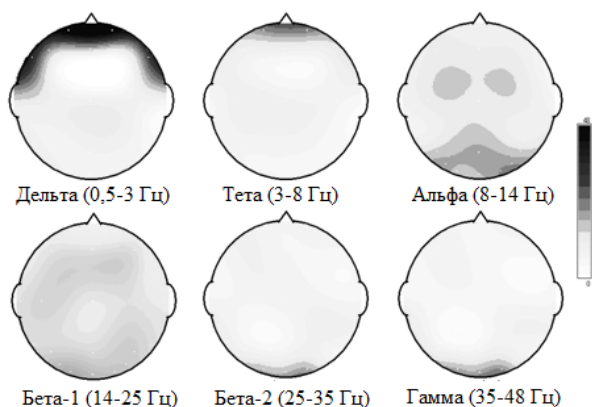


Рис. 2.9. Спектральные карты (топограммы), отражающие распределение спектральной мощности ритмов ЭЭГ основных частотных диапазонов по коре больших полушарий

### Рекомендации к оформлению работы

1. Оформите протокол опыта.
2. Распечатайте и внесите в протокол записи ритмов ЭЭГ, опишите частотно-амплитудные параметры ритмов в разных отведениях при проведенных функциональных пробах.
3. Постройте спектральные карты ЭЭГ испытуемого при разных условиях, сделайте описание распределения мощности ритмов по долям больших полушарий с учетом их латерализации, вклейте распечатанные образцы спектрограмм в протокол опыта.
4. Сделайте выводы о зависимости биоэлектрической активности головного мозга от функционального состояния организма и внешних воздействий.

### План проведения занятия по теме 8 в формате дистанционного обучения (онлайн)

1. Устный опрос по теме занятия 8.
2. Самостоятельное ознакомление студентов с ходом выполнения лабораторной работы 8.1 и различными способами анализа ЭЭГ у человека (рис. 2.3-2.5).

3. Обсуждение этапов выполнения лабораторной работы.

4. Практическое задание. Провести анализ ЭЭГ, зарегистрированной у человека в разных условиях. Для данной работы следует воспользоваться файлом «ЭЭГ для анализа», размещенным в системе электронного обучения университета (курс «Физиология человека и животных»). На анализируемых ЭЭГ отметить ритмы, характерные для различных функциональных состояний организма.

5. Выполнение теста по теме занятия.

6. Оформление результатов занятия:

- вклеить в протокол фрагменты ЭЭГ, сделать их описание и выводы;

- отправить по электронной почте преподавателю скан-версию оформленной работы.

***Вопросы для подготовки к коллоквиуму по физиологии центральной нервной системы и физиологии сенсорных систем***

1. Продолговатый мозг и его функции.

2. Средний мозг и его функции.

3. Роль продолговатого и среднего мозга в поддержании позы и равновесия. Установочные рефлексy. Децеребрационная ригидность.

4. Мозжечок и его функции.

5. Ретикулярная формация ствола мозга и её функции.

6. Функции таламуса.

7. Функции гипоталамуса как высшего вегетативного центра.

8. Строение и функции гипоталамо-гипофизарной системы.

9. Подкорковые ядра конечного мозга и их функции.

10. Лимбическая система мозга и её функции.

11. Строение и функции симпатического отдела вегетативной нервной системы.

12. Строение и функции парасимпатического отдела вегетативной нервной системы.

13. Питание мозга. Ликвор. Гематоэнцефалический барьер.

14. Учение И.П. Павлова об анализаторах. Отличия анализатора от органа чувств. Понятие о сенсорных системах.

15. Общий план строения зрительной сенсорной системы. Механизм аккомодации хрусталика. Построение изображения на сетчатке.

16. Фоторецепция. Фотохимические реакции и формирование рецепторного потенциала в фоторецепторах. Оpozнание зрительных образов.

17. Цветовое зрение. Теории и механизмы цветового зрения. Аномалии цветового зрения.

18. Общий план строения слуховой сенсорной системы. Свойства слуховых рецепторов. Диапазон слуховой чувствительности у человека.

19. Теории и механизмы слуха.

### Раздел 3. ФИЗИОЛОГИЯ КРОВООБРАЩЕНИЯ

#### ТЕМА 9. ФИЗИОЛОГИЯ СЕРДЦА

Сердце, благодаря особенностям своей структурно-функциональной организации, обладает способностью к ритмическим сокращениям и выполняет роль насоса, перекачивающего кровь из венозного отдела сердечно-сосудистой системы в артериальный. Важнейшим свойством миокарда является *автоматия*, т.е. способность генерировать свое собственное возбуждение и сокращение за счет регулярной, ритмичной активности пейсмекерных клеток *проводящей системы сердца*. Основные структурами проводящей системы являются сино-атриальный узел (узел Киса–Флака), атрио-вентрикулярный узел (узел Ашофа–Тавары), пучок Гиса (предсердно-желудочковый пучок), волокна Пуркинье (субэндокардиальные волокна, или проводящие желудочковые миоциты).

*Клетки-пейсмекеры* (главные клетки, или *p-клетки*) способны к спонтанному возбуждению благодаря особым физиологическим свойствам цитоплазматической мембраны. В частности, мембранам *p-клеток* свойственна спонтанная медленная диастолическая деполяризация (МДД), приводящая к их ритмическому возбуждению. Наличие МДД в сино-атриальном и атрио-вентрикулярном узлах, пучке Гиса показали исследования Уэста (1955), Хоффмана и Крейнфильда (1962). МДД обусловлена токами ионов натрия, кальция и хлора, которые начинают спонтанно поступать внутрь *p-клетки* сразу после начала диастолы. МДД при достижении критического уровня вызывает быструю деполяризацию *p-клеток*, т.е. потенциал действия, который распространяется к рабочим кардиомиоцитам (Сперелакис, Лемкуль, 1966), вызывая их возбуждение и последующее сокращение. МДД в клетках сино-атриального узла возникает с частотой  $75 \text{ раз/мин}$ , что обеспечивает ритмические сокращения сердца с частотой  $75 \text{ уд/мин}$ .

Насосная деятельность сердца складывается из сердечных циклов, каждый из которых состоит из двух фаз – систолы (сокращения)

щение) и диастолы (расслабление) предсердий и желудочков. Длительность одного сердечного цикла составляет в среднем 0,8 с. При этом длительность систолы и диастолы предсердий равна 0,1 с и 0,7 с соответственно. Длительность систолы и диастолы желудочков составляет 0,3 с и 0,4 с соответственно.

**Цель занятия.** Изучить фазы сердечного цикла и автоматию различных отделов сердца лягушки.

### ***Вопросы для теоретической подготовки к занятию***

1. Морфофункциональные особенности рабочего миокарда (возбудимость, проводимость, сократимость).

2. Особенности потенциала действия клеток рабочего миокарда. Сопряжение возбуждения и сокращения сердечной мышцы. Рефрактерность миокарда в период его возбуждения.

3. Развитие представлений о природе автоматии сердца. Теории автоматии. Значение работ Г. Станниуса. Градиент автоматии (У. Гаскелл).

4. Современные представления об автоматии сердца. Проводящая система сердца. Особенности потенциала действия р-клеток проводящей системы сердца.

5. Насосная функция сердца. Сердечный цикл, его фазы и длительность. Структура (периоды) фаз сердечного цикла.

### ***Лабораторная работа 9.1.***

#### **Анализ проводящей системы сердца (опыт Станниуса)**

**Объект исследования** – лягушка.

**Оборудование и материалы:** операционный столик для мелких животных, набор хирургических инструментов, сердечный зажим (серфин), секундомер, лигатуры, раствор Рингера для холоднокровных животных, вода, бинт, булавки.

#### **Ход работы**

Обездвиживают лягушку путем разрушения головного и спинного мозга. Лягушку фиксируют брюшком кверху, прикалывая лапки к препаровальному столику булавками. Приступая к

вскрытию грудной полости, делают надрез кожи на 0,5 см ниже конца грудины и рассекают кожу по направлению к плечевым суставам. Захватывают пинцетом грудину, оттягивают ее кверху и надрезают мышцы у каудального (грудинного) конца. Рассекают мышцы по направлению к плечевым суставам. Образовавшийся костно-мышечный лоскут осторожно приподнимают и отпрепаровывают от подлежащих тканей, а затем отсекают его у основания. Вскрывают перикард. Рассматривают сердце с дорсальной и вентральной сторон (рис. 3.1) и *наблюдают последовательность сокращений отделов сердца и подсчитывают число сердечных сокращений в 1 минуту.*

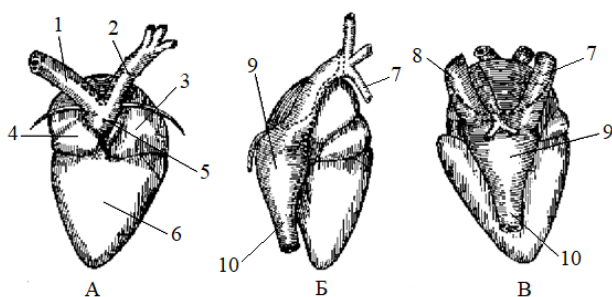


Рис. 3.1. Схема сердца лягушки:

А – вид с брюшной стороны (вентральная поверхность);

Б – вид сбоку; В – вид со спины (дорсальная поверхность);

- 1 – правая дуга аорты; 2 – левая дуга аорты; 3 – левое предсердие; 4 – правое предсердие; 5 – луковица аорты; 6 – желудочек; 7 – правая передняя полая вена; 8 – левая передняя полая вена; 9 – венозный синус; 10 – задняя полая вена

Запрокидывают с помощью серфина сердце, подводят лигатуру под венозный синус (рис. 3.2) и на границе между синусом и предсердиями делают перевязку (1-я лигатура Станниуса). Частота сокращений венозного синуса при этом обычно не меняется, а предсердия и желудочек останавливаются в силу их отделения от синусного (синоатриального) узла (узла Ремака). Подсчитывают число сокращений венозного синуса.

Если после наложения первой лигатуры сокращения предсердий и желудочка не восстанавливаются самостоятельно, то делают



вторую перевязку (2-ю лигатуру Станниуса) по атриовентрикулярной борозде, отделяющей предсердия от желудочка. Это вызывает раздражение атриовентрикулярного узла (узла Биддера) и стимулирует его автоматическую деятельность. Следует медленно затягивать концы петли (т.е. необходимо подобрать оптимальную силу пережатия, вызывающую проявление автоматизма атриовентрикулярного узла). Теперь будут сокращаться венозный синус и желудочек. Подсчитывают частоту сокращений венозного синуса, предсердий (если их сокращения все же наблюдаются) и желудочков за 1 мин. Обращают внимание на разную частоту сокращений этих отделов сердца.

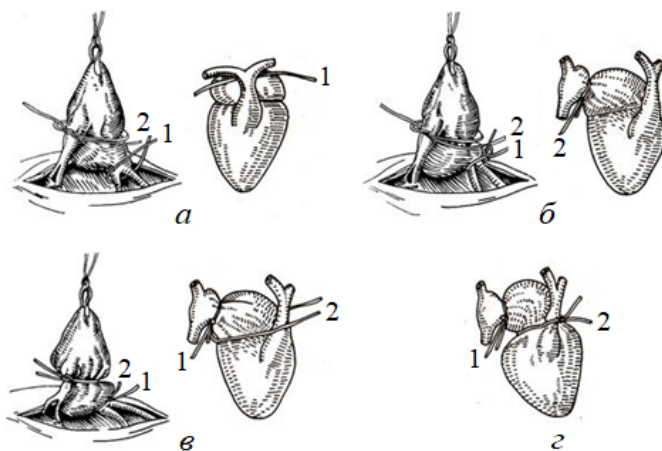


Рис. 3.2. Наложение лигатур Станниуса на сердце лягушки:

а – подведение первой (1) и второй (2) лигатур Станниуса; б – затягивание первой лигатуры и отделение венозного синуса от предсердий; в – затягивание второй лигатуры для отделения предсердий от желудочка; г – предсердия отделены от желудочка

Затем делают третью перевязку (3-я лигатура Станниуса), отделяя от всего сердца нижнюю треть желудочка (верхушку сердца), которая перестает сокращаться. Для того чтобы убедиться, что способность верхушки сердца к сокращениям сохранена, ее отрезают, помещают на предметное стекло с каплей раствора Рин-

гера. Раздражая верхушку сердца уколами иглы, отмечают ее реакцию, свидетельствующую о наличии возбудимости и сократимости.

В процессе работы необходимо часто орошать сердце раствором Рингера, чтобы предохранить его от высыхания.

### **Рекомендации к оформлению работы**

1. Зарисуйте схему проводящей системы сердца лягушки и обозначьте места наложения лигатур Станниуса.

2. Заполните таблицу 3.1, указав изменения частоты сокращений венозного синуса, предсердий и желудочка после наложения каждой лигатуры.

Таблица 3.1. Ритмическая деятельность отделов сердца после наложения лигатур Станниуса

Условия опыта	Частота сокращений отделов сердца, <i>уд./мин</i>		
	Венозный синус	Предсердия	Желудочек
До наложения лигатур			
После наложения 1-й лигатуры			
После наложения 2-й лигатуры			
После наложения 3-й лигатуры			

3. Сформулируйте выводы и дайте объяснение наблюдаемым эффектам.

4. Укажите, где возникают и как распространяются импульсы, вызывающие ритмическое сокращение сердца.

5. Сравните степень автоматии в разных отделах сердца.

## **План проведения занятия по теме 9 в формате дистанционного обучения (онлайн)**

1. Устный опрос по теме занятия 10.
2. Самостоятельное ознакомление студентов с методикой выполнения лабораторной работы 10.1.
3. Обсуждение этапов выполнения лабораторной работы.
4. Выполнение теста по теме занятия.
5. Оформление результатов занятия:
  - зарисовать в рабочей тетради схему наложения лигатур Станниуса на сердце лягушки, описать и объяснить эффекты перевязок;
  - отправить по электронной почте преподавателю скан-версию оформленной работы.

### **ТЕМА 10. ВНЕШНИЕ ПРОЯВЛЕНИЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ СЕРДЦА. РЕГУЛЯЦИЯ КРОВООБРАЩЕНИЯ**

К внешним проявлениям деятельности сердца относят показатели, несущие информацию об особенностях возбуждения, сокращения и работы сердца и регистрируемые без непосредственного вмешательства в сердце, с поверхности тела. Внешние проявления деятельности сердца делятся на механические, электрические и звуковые.

К механическим проявлениям работы сердца относятся верхушечный толчок (апекс-кардиограмма), баллистокардиограмма, динамокардиограмма.

Электрическими проявлениями деятельности сердца являются электрокардиограмма и векторкардиограмма.

К звуковым проявлениям относят тоны – отрывистые и короткие звуки, и шумы – продолжительные звуки. Для изучения тонов и шумов сердца применяют методы аускультации (выслушивание с помощью фонендоскопа) и фоноэлектрокардиографии (графический метод регистрации звуков сердца в виде осцилляций, записанных на диаграммной ленте или выводимых на экран монитора фонокардиографа).

Обычно сердце производит 4 тона, но, как правило, через фонендоскоп прослушиваются только два из них.

Первый тон (мышечный, систолический) начинается в начале систолы желудочков и состоит из нескольких серий вибраций в виде смешанных низкочастотных колебаний. Этот тон имеет нарастающе-затухающий характер и производится, главным образом, осцилляциями крови в желудочках и колебаниями их стенок, в результате напряжения атриовентрикулярных клапанов и начавшейся систолы. Первый тон лучше всего прослушивается в районе верхушки сердца. Тоны трехстворчатого клапана следует прослушивать в пятом межреберье справа от грудины, а тоны митрального клапана – в пятом межреберье слева на 1,5 см кнутри от средней ключичной линии (проекция верхушки сердца).

Второй сердечный тон (клапанный, диастолический) появляется при резком закрытии полулунных клапанов и состоит из колебаний более высокой частоты. Этот тон имеет меньшую продолжительность и более «щелкающий» характер, чем первый сердечный тон. Часть второго тона, производимая закрытием легочного (пульмонального) клапана отчетливо прослушивается во втором межреберье слева от грудины, тогда как звук закрытия аортального клапана лучше всего слышен во втором межреберье у правого края грудины. Звук аортального клапана обычно громче, чем пульмонального, однако в некоторых случаях, например, при легочной гипертензии наблюдается обратное соотношение.

***Цель занятия.*** Освоить основные методики изучения показателей деятельности сердца и параметров гемодинамики у человека.

### ***Вопросы для теоретической подготовки к занятию***

1. Количественные показатели деятельности работы сердца (верхушечный толчок, частота сердечных сокращений, ударный объем сердца, сердечный выброс). Минутный объем крови и его расчет.

2. Звуковые проявления деятельности сердца. Тоны сердца и места их прослушивания. Электрофонокардиография. Шумы сердца.

3. Артериальное давление крови. Понятия систолического, диастолического, пульсового и среднего динамического давления крови. Способы измерения (регистрации) давления крови.

4. Артериальный пульс. Методы исследования. Анализ сфигмограммы. Понятие о венном пульсе и анализ флебограммы.

5. Электрокардиография как метод изучения деятельности сердца. Способы отведения электрокардиограммы (ЭКГ). Происхождение зубцов и интервалов ЭКГ.

6. Понятие о собственных и сопряженных рефлексах сердца и сосудов. Значение баро- и хеморецепторов синокаротидной и аортальной рефлексогенных зон.

7. Эфферентные нервы сердца и кровеносных сосудов.

### ***Лабораторная работа 10.1.*** **Расчет длительности сердечного цикла**

**Объект исследования** – человек.

**Оборудование и материалы:** секундомер.

**Ход работы.**

*Способ 1.* У испытуемого после 5-минутного отдыха в положении сидя нащупывают (пальпируют) в области запястья левой руки пульс лучевой артерии и определяют число пульсовых ударов за 1 мин (60 с). Длительность сердечного цикла (ДСЦ) рассчитывается в секундах по формуле:

$$\text{ДСЦ} = 60 / \text{ЧСС},$$

где ЧСС – частота сердечных сокращений (уд./мин).

*Способ 2.* У испытуемого после 5-минутного отдыха в положении сидя нащупывают (пальпируют) в области запястья левой руки пульс лучевой артерии. Подсчитывают число пульсовых ударов за 5 с, повторяя эту процедуру несколько раз в течение 3 минут (например, по 2 раза за каждую минуту). Затем определяют ДСЦ за каждые 5 с подсчета, путем деления числа 5 на каждое найденное число пульсовых ударов. После этого рассчитывают среднее значение ДСЦ.

### Рекомендации к оформлению работы

1. Занесите результаты исследования в протокол опыта, указав значения ЧСС (*уд./мин*) и ДСЦ (*с*) у испытуемого.

2. Сопоставьте полученные результаты исследования со среднестатистическими значениями у человека, принятыми за норму.

### Лабораторная работа 10.2.

#### Регистрация артериального давления крови у человека методом Короткова

**Объект исследования** – человек.

**Оборудование и материалы:** тонометр, фонендоскоп.

#### Ход работы

Измерение артериального давления проводят методом Короткова. Метод основан на выслушивании (аускультации) с помощью фонендоскопа звуков (тонов Короткова), возникающих при определенном давлении в артериях ниже места их сдавливания (рис. 3.3).

Перед измерением испытуемому следует удобно расположиться сидя у стола и расслабиться в течение нескольких минут. Освобождают предплечье левой руки от одежды. Рукав не должен сдавливать руку и мешать манжете.

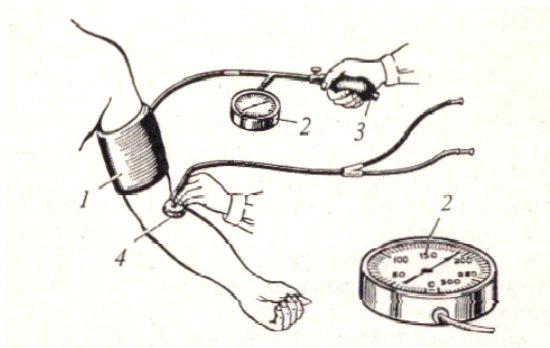


Рис. 3.3. Измерение кровяного давления у человека по способу Короткова:

1 – манжетка;

2 – тонометр;

3 – нагнетатель воздуха;

4 – фонендоскоп

Этапы измерения артериального давления (АД).

1. Определите у испытуемого место интенсивной пульсации плечевой артерии несколько выше локтевого сгиба руки на уровне сердца.

2. Оберните манжету вокруг плеча руки, закрепите ее конец с помощью липкого фиксатора.

3. Вставьте наконечники фонендоскопа в уши.

4. Положите руку испытуемого на стол ладонью вверх, слегка согнув ее в локте. Закрепите манометр на манжете, чтобы хорошо просматривался циферблат. Нагнетатель для подкачки воздуха держите в правой руке. Фонендоскоп, закрепленный в локтевом сгибе на плечевой артерии, держите левой рукой.

5. Перекройте воздушный клапан, вращая его винт по часовой стрелке, и ритмично сжимайте нагнетатель (резиновую грушу) для подкачки воздуха в манжету, которая сдавливает руку. При этом стрелка манометра придет в движение. Прекратите накачивать воздух в манжету при превышении предполагаемого давления на 30 мм рт. ст., либо при достижении давления 200 мм рт. ст.

6. Медленно вращайте винт клапана на нагнетателе против часовой стрелки так чтобы давление падало со скоростью 1-2 деления манометра в секунду, то есть 2-4 мм рт. ст.

7. Продолжая снижать давление в манжете, внимательно выслушивайте звуки в плечевой артерии. В момент, когда давление в манжете станет чуть ниже давления в артерии, небольшая порция крови на высоте систолы преодолевает место сужения и, ударившись о расслабленную стенку сосуда, вызывает ее колебание.

В результате вибрации расслабленной артериальной стенки ниже места пережатия возникают кратковременные звуки (тоны Короткова). Давление воздуха в манжете в момент появления первого звука соответствует *систолическому (САД)*, или максимальному артериальному давлению.

Продолжают выпускать воздух из манжеты. Тоны Короткова вначале слышны слабо, но при дальнейшем медленном снижении давления в манжете они усиливаются. Когда давление в манжете станет ниже систолического давления в артерии, кровь начинает свободно проходить через сосуд и тоны исчезают. Момент выслу-

шивания последнего звука соответствует величине *диастолического* давления (*ДАД*), или минимального.

### **Рекомендации к оформлению работы**

1. Занесите результаты измерения артериального давления крови методом Короткова в таблицу 3.2.
2. Дайте оценку полученным данным и сделайте выводы.

Таблица 3.2. Результаты измерения артериального давления

Параметры	Измеренные величины АД, мм рт. ст.	Нормативные показатели АД, мм рт. ст.
САД		110-120
ДАД		70-80
Пульсовое АД		30-40

### ***Лабораторная работа 10.3.***

#### **Аускультация тонов сердца у человека**

**Объект исследования** – человек.

**Оборудование и материалы:** фонендоскоп.

#### **Ход работы**

Перед началом исследования следует ознакомиться с местами выслушивания тонов сердца (рис. 3.4).

Далее приступают к процедуре исследования:

1. Обнажают торс испытуемого студента и намечают места выслушивания тонов сердца. В процессе аускультации испытуемый должен находиться в вертикальном положении.

2. Проводят первое (ориентировочное) исследование в ходе которого следует переносить фонендоскоп сразу с одного классического места выслушивания на другое. При этом выслушивание начинают с верхушки сердца, затем переходят на аорту, легочный ствол и трехстворчатый клапан.



3. Затем начинают детально выслушивать первый и второй тоны сердца:

а) прикладывают мембрану фонендоскопа к грудной стенке в области проекции верхушки сердца в пятом межреберье слева на 1,5 см кнутри от среднеключичной линии и выслушивают первый тон (систолический), создаваемый сокращением миокарда левого желудочка и напряжением створок митрального клапана;

б) переносят мембрану фонендоскопа во второе правое межреберье, располагая ее непосредственно у правого края грудины, и выслушивают второй тон (диастолический), создаваемый смыканием заслонок аортального клапана;

в) выслушивают первый тон (систолический) в области проекции трехстворчатого клапана в пятом межреберье по правому краю грудины (у основания мечевидного отростка);

г) выслушивают второй тон (диастолический), располагая мембрану фонендоскопа в области проекции пульмонального клапана во втором межреберье у левого края грудины.

При выслушивании тонов сердца обращают внимание на правильность ритма, количество основных тонов, их тембр и соотношение громкости. Появление дополнительных тонов при аускультации может быть связано с индивидуальными особенностями строения сердца и клапанов.

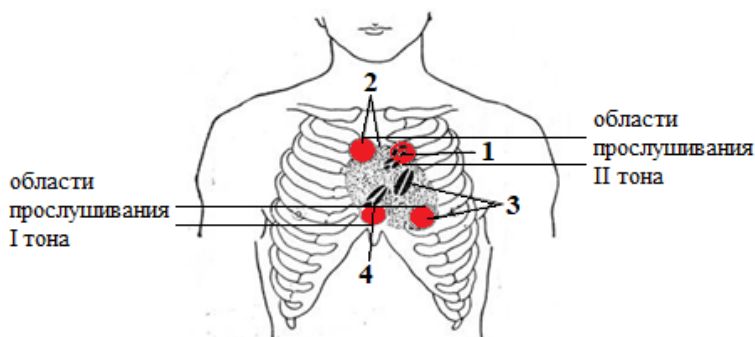


Рис. 3.4. Проекция клапанов сердца и места выслушивания тонов сердца: 1 – пульмональный клапан; 2 – аортальный клапан; 3 – митральный клапан; 4 – трехстворчатый клапан. Кружками обозначены соответствующие места выслушивания тонов

### Рекомендации к оформлению работы

1. Дайте сравнительные характеристики I и II тонов (по силе, продолжительности звучания, тональности, длительности паузы перед возникновением).

2. Оформите результаты в виде таблицы 3.4, включив в нее данные наблюдений и описание прослушанных тонов.

3. Объясните механизмы возникновения I и II тонов сердца и сделайте выводы по полученным результатам.

Таблица 3.4. Результаты сравнения I и II тонов сердца

Тоны	Места выслушивания	Сравнительные характеристики тонов сердца
I тон	A)	
	Б)	
II тон	A)	
	Б)	

### *Лабораторная работа 10.4.*

#### **Регистрация электрокардиограммы у человека**

Для регистрации электрокардиограммы (ЭКГ) используют различные схемы наложения электродов (различные отведения). В рамках лабораторных занятий по физиологии человека применяется регистрация ЭКГ с использованием стандартных двухполюсных отведений от конечностей (по Эйнтховену):

I отведение: правая рука (-) — левая рука (+);

II отведение: правая рука (-) — левая нога (+);

III отведение: левая рука (-) — левая нога (+).

Для исключения ошибочных действий экспериментатора электроды для современных электрокардиографов обозначены разными цветами: правая рука – красный, левая рука – жёлтый, левая нога – зеленый, правая нога (заземление) – черный.

**Объект исследования** – человек.

**Оборудование и материалы:** электрокардиограф, набор регистрирующих электродов, спирт, вата, 1%-ный раствор хлорида натрия, марлевые салфетки.

### **Ход работы**

Готовят к работе электрокардиограф (заправляют диаграммную бумажную ленту, подсоединяют ко входному гнезду прибора шнур от электродов, убеждаются в наличии и надежности заземления). Устанавливают на панели управления прибора необходимые параметры его работы: усиление ( $1\text{ мВ} = 10\text{ мм}$ , 1:1), скорость записи ЭКГ ( $25\text{ мм/с}$ ).

Подготавливают испытуемого для регистрации ЭКГ методом стандартных отведений от конечностей по Эйнтховену. Человек, у которого записывают ЭКГ, должен лежать или сидеть в удобном положении. Кожу в местах наложения электродов протирают до легкого покраснения спиртом с целью снижения сопротивления между кожей и электродами. На участки кожи, предназначенные для отведения, с целью улучшения проводимости помещают марлевые салфетки, смоченные в 1%-ном растворе хлорида натрия, а затем накладывают электроды:

а) один электрод устанавливают на внутреннюю поверхность дистального отдела предплечья правой руки и присоединяют к нему красный провод электрокардиографа;

б) второй электрод устанавливают на внутреннюю поверхность дистального отдела предплечья левой руки и присоединяют к нему желтый провод электрокардиографа;

в) третий электрод устанавливают на медиальную поверхность дистального отдела голени левой ноги и присоединяют к нему зеленый провод электрокардиографа;

г) четвертый электрод (заземляющий) устанавливают на медиальную поверхность дистального отдела голени правой ноги и присоединяют к нему черный провод электрокардиографа.

*Включают на электрокардиографе режим регистрации и записывают ЭКГ в трех стандартных отведениях.*

### Рекомендации к оформлению работы

1. Наклеивают отрезки ЭКГ в тетрадь и обозначают на них зубцы, интервалы и сегменты в соответствии с рис. 3.5.

2. Определяют амплитуду зубцов на ЭКГ, сравнивая их высоту с калибровкой напряжения ( $10 \text{ мм} = 1 \text{ мВ}$ ). Выражают амплитуду зубцов в  $\text{мВ}$ .

3. Сравнивают амплитуду зубцов (обращая особое внимание на зубец  $R$ ) в I, II и III стандартных отведениях. Делают заключение о приблизительном положении электрической оси сердца у испытуемого.

4. Зная масштаб времени по горизонтальной оси записи ( $25 \text{ мм} = 1 \text{ с}$ ), измеряют (в долях сек): 1) длительность сердечного цикла ( $RR$ ), 2) длительность атриовентрикулярного проведения ( $PQ$ ), 3) время охвата желудочков возбуждением ( $QS$ ), 4) длительность электрической систолы желудочков ( $Q-T$ ).

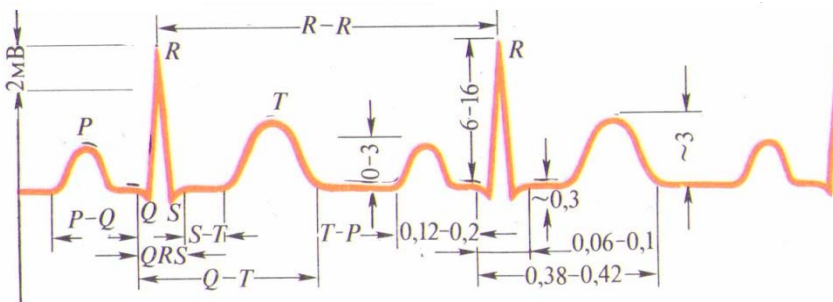


Рис. 3.5. Электрокардиограмма человека. На данном рисунке длительность интервалов и сегментов ЭКГ указана в секундах

5. С учетом длительности интервалов  $RR$  (с) рассчитывают ЧСС ( $\text{уд./мин}$ ) по формуле:  $60/RR$ . Сравнивают полученные результаты со значениями, принятыми за норму.

6. Заносят все полученные числовые данные в протокол опыта, делают выводы.

### *Лабораторная работа 10.5.*

#### **Анализ роли блуждающих нервов в регуляции деятельности сердца у человека**

Анализ роли блуждающего нерва и, соответственно, парасимпатического отдела вегетативной нервной системы в регуляции деятельности сердца, в т.ч. его частоты и ритма, проводят, воспроизводя рефлекс Данини–Ашнера на фоне регистрации электрокардиограммы (или с применением пальпации пульса).

**Объект исследования** – человек.

**Оборудование и материалы:** электрокардиограф, набор регистрирующих электродов, спирт, вата, 1%-ный раствор хлорида натрия, марлевые салфетки.

#### **Ход работы**

*Способ 1 (рефлекс Данини–Ашнера с регистрацией ЭКГ).* Сначала у испытуемого регистрируют ЭКГ в состоянии покоя, после чего просят его закрыть глаза. Затем экспериментатор, предварительно вымыв руки, через марлевые салфетки, наложенные на веки испытуемого, начинает надавливать двумя пальцами (указательным и средним) одновременно на оба глазных яблока в течение 10 с. Данное воздействие осуществляют на фоне регистрации ЭКГ, которую продолжают еще в течение 10 с после окончания надавливания на глаза.

Далее на ЭКГ определяют длительность RR-интервалов и рассчитывают ЧСС у испытуемого в покое, во время и после процедуры надавливания на глазные яблоки.

*Способ 2 (рефлекс Данини–Ашнера с применением пальпации пульса).* Испытуемый подсчитывает у себя пульс в состоянии покоя в течение 10 с. После этого испытуемый, предварительно вымыв руки, должен закрыть глаза и через марлевые салфетки надавливать двумя пальцами (указательным и средним) одновременно на оба глазных яблока в течение 10 с. Сразу после окончания воздействия на глаза снова следует подсчитать пульс за 10 с.

Переводят показатели пульса, полученные за каждые 10 с, в значения ЧСС (*уд./мин*) и сопоставляют ЧСС в покое и после надавливания на глазные яблоки.

### **Рекомендации к оформлению работы**

1. Занести результаты в протокол опыта и сделать выводы о характере влияния блуждающего нерва на ЧСС.

2. Зарисовать схему рефлекторной дуги и объяснить суть глазосердечного рефлекса (рефлекса Данини–Ашнера).

### **План проведения занятия по теме 10 в формате дистанционного обучения (онлайн)**

1. Устный опрос по теме занятия 11.  
2. Самостоятельное ознакомление студентов с ходом выполнения лабораторных работ 11.1 -11.5.

3. Обсуждение этапов выполнения лабораторных работ.

4. Практическое задание 1. Выполнить лабораторную работу 11.1 «Расчет длительности сердечного цикла».

5. Практическое задание 2. В рамках выполнения лабораторной работы 11.4 провести анализ ЭКГ, зарегистрированной у человека в состоянии покоя. Для данной работы следует воспользоваться файлом «ЭКГ для анализа», размещенным в системе электронного обучения университета (курс «Физиология человека и животных»).

6. Практическое задание 3. Выполнить лабораторную работу 11.5 «Анализ роли блуждающих нервов в регуляции деятельности сердца у человека» (способ 2, *рефлекс Данини–Ашнера с применением пальпации пульса*).

7. Решение ситуационных задач:

А. У испытуемого при надавливании на глазные яблоки наблюдается учащение пульса. Объясните механизм этой парадоксальной реакции.

Б. У пациента на ЭКГ во всех отведениях отсутствует зубец *P* и регистрируется нормальной формы комплекс *QRST* с частотой 40 раз в 1 *мин*. Объясните причину наблюдаемого эффекта. Сде-

лайте предположение о локализации водителя ритма сердца, выполняющего ведущую роль у данного пациента.

В. При хирургических операциях на внутренних органах возможно случайное раздражение блуждающих нервов. Как это отразится на работе сердца?

Г. При операциях на органах брюшной полости при общем обезболивании обязательно производят новокаинизацию брыжейки. Объясните, почему?

8. Оформление результатов занятия:

- оформить результаты выполнения практических заданий в соответствии с рекомендациями, указанными в описаниях лабораторных работ 11.1, 11.4 и 11.5, сделать выводы;

- записать в тетради решения ситуационных задач;

- отправить по электронной почте преподавателю скан-версию оформленной работы.

## Раздел 4. ФИЗИОЛОГИЯ ДЫХАНИЯ

### ТЕМА 11. ВНЕШНЕЕ ДЫХАНИЕ. ХИМИЗМ ДЫХАНИЯ

Дыхание является сложным биологическим процессом, в ходе которого осуществляется обмен кислородом и углекислым газом между организмом и внешней средой. В процессе дыхания в клетки организма поступает  $O_2$ , а выводится  $CO_2$ . В процессе дыхания выделяют несколько этапов, называемых стадиями газопереноса (внешнее дыхание; газообмен в легких; транспорт газов кровью; газообмен в тканях; внутреннее, или клеточное дыхание).

Эффективность всех этапов дыхания в значительной степени определяется его первой стадией, т.е. *внешним дыханием*, которое представляет собой процесс *вентиляции легких* в время вдоха и выдоха. Внешнее дыхание осуществляется благодаря изменениям объема грудной клетки и сопутствующим изменениям объема легких. Внешнее дыхание является ритмическим процессом, складывающимся из дыхательных циклов. *Дыхательный цикл* состоит из 2-х фаз – вдоха (первая фаза) и выдоха (вторая фаза). Во внешнем дыхании участвуют: воздухоносные пути; альвеолярная легочная ткань, обладающая эластичностью и растяжимостью; грудная клетка; инспираторные и экспираторные мышцы; отрицательное плевральное давление.

Количественную оценку вентиляции легких проводят на основании анализа статических и динамических показателей внешнего дыхания, которые регистрируют с использованием *методики спирографии*. Статические, или объемные показатели дыхания отражают содержание воздуха в легких в разные фазы одного дыхательного цикла. Динамические (частотные, или временные) показатели отражают количественную сторону легочного дыхания за определенный временной интервал.

*Статические (объемные) параметры дыхания:*

- жизненная ёмкость легких (ЖЕЛ, л) – количество воздуха, поступающее в легкие во время максимально глубокого вдоха. ЖЕЛ измеряется как объём максимального выдоха после максимального вдоха;



- дыхательный объем (ДО, л) – объем воздуха, который вдыхается и выдыхается при спокойном дыхании;

- резервный объем вдоха (РОВд, л) – максимальный объем воздуха, который можно дополнительно вдохнуть после спокойного вдоха;

- резервный объем выдоха (РОВвд, л) – максимальный объем воздуха, который можно дополнительно выдохнуть после спокойного выдоха;

- ёмкость вдоха (Евд, л) – сумма дыхательного объема и резервного объема вдоха.

*Динамические (частотные, временные) параметры дыхания:*

- частота дыхания (ЧД, цикл/мин) – число дыхательных движений в минуту;

- время выдоха (Тввд, с) – время выведения воздуха из легких (продолжительность выдоха);

- время вдоха (Твд, с) – время поступления воздуха в легкие (продолжительность вдоха);

- длительность дыхательного цикла (Тц, с) – сумма времени вдоха и выдоха;

- дыхательный коэффициент – отношение Твд/Тввд (*отн.ед.*);

- легочная вентиляция (ЛВ) – количество воздуха, которое проходит через легкие за определенный промежуток времени, например за 1 мин, 5 мин и т.д. ЛВ измеряется в литрах. Объем воздуха, поступающий в легкие за минуту, называется минутным объемом дыхания (МОД, л/мин);

- максимальная вентиляция легких (МЛВ, л/мин) – это объем воздуха, который может быть провентилирован через лёгкие за единицу времени при максимальной частоте дыхания.

Схематическое изображение спирограммы с указанием основных объемных параметров внешнего дыхания представлено на рис. 4.1.

От интенсивности внешнего дыхания зависит осуществление всех последующих стадий газопереноса, а также насыщение (сатурация) крови кислородом.

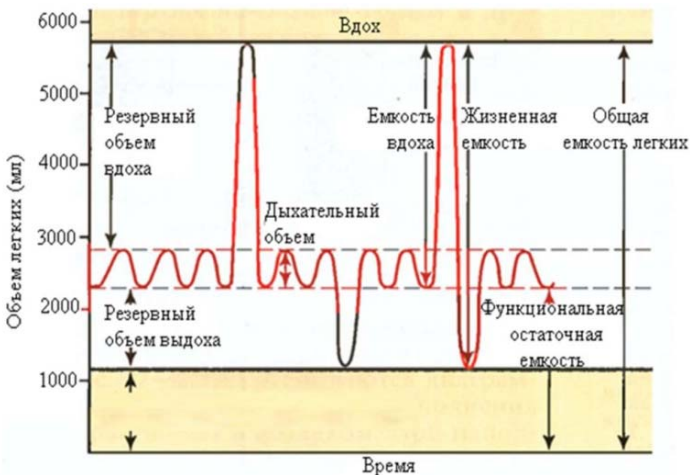


Рис. 4.1. Основные параметры внешнего дыхания

Сатурацией называют количественный показатель насыщения крови кислородом ( $SpO_2$ ) в процентах от максимально возможно. Максимально возможная сатурация артериальной крови кислородом равна 100%. Вполне комфортным и для взрослого, и для ребенка является уровень  $SpO_2$ , равный 98-95%. При более низких уровнях  $SpO_2$  резко возрастает угроза гипоксии. Работа пульсоксиметров основана на определении уровня сатурации крови кислородом в капиллярах по результатам просвечивания сравнительно тонких участков тела (мочка уха, нос, палец) видимым светом и инфракрасным излучением. Пульсоксиметр, применяемый в данной работе, снабжен пальцевым датчиком, который одевается на указательный палец левой руки и упруго прижимается двумя половинками корпуса к тканям пальца в районе ногтя. В одной половине корпуса находятся источники излучения, в другой – датчики регистрации излучения, прошедшего сквозь ткани пальца.

**Цель занятия.** Ознакомиться с методиками анализа параметров паттерна внешнего дыхания (спирография) и уровня сатурации крови кислородом (пульсоксиметрия) у человека.

### ***Вопросы для теоретической подготовки к занятию***

1. Понятие о процессе дыхания. Стадии газопереноса.
2. Роль отрицательного плеврального давления и упругих свойств легких (эластической тяги легких) в механике дыхания. Сурфактант и его значение. Пневмоторакс и его виды.
3. Дыхательный цикл и его фазы. Изменения объема грудной клетки во время вдоха и выдоха. Значение основных и вспомогательных дыхательных мышц. Механизм вдоха и выдоха.
4. Типы внешнего дыхания. Дыхательные шумы. Частота дыхания и типы базальных паттернов дыхания.
5. Объёмные показатели внешнего дыхания. Жизненная емкость легких и ее составляющие. Вентиляция легких. Минутный объем дыхания.
6. Состав вдыхаемого, выдыхаемого и альвеолярного воздуха. Расчет парциальных давлений кислорода и углекислого газа и механизм их диффузии через аэрогематический и гистогематический (гематопаренхиматозный) барьеры.
7. Состояние газов в крови (свободно растворенные и химически связанные газы). Понятие газовой емкости крови. Факторы, влияющие на содержание газов в крови.
8. Количество и формы содержания кислорода в крови. Оксигемоглобин. Кривые диссоциации оксигемоглобина и их анализ.
9. Количество и формы содержания двуокиси углерода в крови. Карбогемоглобин. Кривые насыщения крови двуокисью углерода.

### ***Лабораторная работа 11.1.***

#### **Спирография**

**Объект исследования** – человек.

**Оборудование и материалы:** спирограф с компьютерным обеспечением, калибровочный шприц к прибору, одноразовые мундштуки, носовые зажимы, вата, спирт для обработки оборудования.

## **Ход работы**

Перед началом работы необходимо провести калибровку спирографа с помощью калибровочного шприца объемом 1 литр.

Внести сведения об испытуемом в компьютерную базу данных спирографа.

Перед началом исследования рекомендуется правильно усадить испытуемого перед спирографом (человек должен сидеть на стуле с подлокотниками с прямой спиной и слегка приподнятой головой). Все исследования внешнего дыхания выполняются с носовым зажимом либо зажатием ноздрей пальцами. Загубник спирометра следует плотно обхватить губами и зубами.

*Затем приступают к регистрации спирограммы*, отдельные параметры которой (в т.ч. статические и динамические показатели внешнего дыхания) определяются в автоматическом режиме и выводятся на экран монитора компьютера.

Процедура регистрации и анализа спирограммы проводится в три этапа.

*Первый этап.* Включают запись спирограммы нажатием на кнопку «начать» на экране монитора и просят испытуемого спокойно дышать через загубник в течение определенного времени. Продолжительность записи спокойного дыхания составляет примерно 1-2 мин в зависимости от частоты дыхания испытуемого. В это время на экране регистрируется кривая внешнего дыхания, изображение которой сначала имеет серый цвет. В определенный момент записи цвет спирограммы меняется с серого на желтый, что служит сигналом для следующего этапа регистрации.

*Второй этап.* На фоне продолжающейся регистрации спирограммы испытуемого просят однократно сделать максимально глубокий вдох, а по окончании последнего – глубокий выдох. После выдоха продолжают запись спирограммы при спокойном дыхании в течение еще 1-2 мин. Выключают регистрацию нажатием на кнопку «Закончить».

*Третий этап.* После завершения регистрации на экране монитора появляется список параметров внешнего дыхания и их значений, полученных у испытуемого.

*Анализируют следующие параметры:*

- жизненная ёмкость легких (ЖЕЛ, л);

- дыхательный объем (ДО, л);
- частота дыхания (ЧД, цикл/мин);
- резервный объем выдоха (РОВвд, л);
- ёмкость вдоха (Евд, л);
- время выдоха (Твд, с);
- время вдоха (Твд, с);
- длительность дыхательного цикла (Тц, с);
- дыхательный коэффициент – отношение Твд/Твд (отн.ед.);
- минутный объем дыхания (МОД, л/мин).

### **Рекомендации к оформлению работы**

1. Занесите полученные результаты в протокол опыта и сопоставьте их с нормативными данными.
2. Сделайте выводы об индивидуальных особенностях показателей внешнего дыхания у обследованного человека.

## **Лабораторная работа 11.2. Пульсоксиметрия**

**Объект исследования** – человек.

**Оборудование и материалы:** пульсоксиметр, пальцевой фотооптический датчик-прищепка, вата, спирт.

### **Ход работы**

1. Измерение  $SpO_2$  в состоянии покоя.

Сажают испытуемого на удобный стул и располагают его левую руку на столе строго на уровне сердца. Надевают на указательный палец руки датчик пульсоксиметра. Присоединяют пульсоксиметр к сети и нажатием на кнопку «Вкл» запускают процедуру измерения сатурации. Значение  $SpO_2$  появляется на дисплее, расположенном на передней панели прибора. Записывают полученное значение в тетрадь.

2. Измерение  $SpO_2$  после физической нагрузки.

Просят испытуемого, не снимая фотооптического датчика с пальца, выполнить 20 глубоких приседаний в умеренном темпе. Сразу после нагрузки испытуемого сажают на стул и вновь изме-

ряют значение  $SpO_2$ , как было указано в первом задании. Записывают полученное значение в тетрадь.

### **Рекомендации к оформлению работы**

1. Сопоставить уровень  $SpO_2$  у испытуемого в состоянии покоя с нормой.
2. Сравнить значения  $SpO_2$  у испытуемого в состоянии покоя и после выполнения физической нагрузки, рассчитать разницу.
3. Сделать выводы о влиянии физической нагрузки на содержание кислорода в крови у человека.

### **План проведения занятия по теме 11 в формате дистанционного обучения (онлайн)**

1. Устный опрос по теме занятия 12.
2. Самостоятельное ознакомление студентов с ходом выполнения лабораторных работ 12.1 и 12.2.
3. Обсуждение этапов выполнения лабораторных работ.
4. Практическое задание. Выполнить лабораторную работу «Исследование дыхательной системы с помощью функциональных лёгочных проб». Студент выполняет данное исследование на себе.

**Объект исследования** – человек.

**Оборудование и материалы:** секундомер

#### **Ход работы**

*Проба с задержкой дыхания на вдохе (проба Штанге).* В ходе выполнения данной пробы дыхание задерживается на полном вдохе, который обследуемый делает после трех дыханий на 3/4 глубины полного вдоха, при этом нос зажимают пальцами. Время задержки регистрируется по секундомеру.

Результат оценивается по продолжительности задержки дыхания (в секундах):

- менее 39 с — неудовлетворительно;
- 40-49 с — удовлетворительно;
- свыше 50 с — хорошо.

*Проба с задержкой дыхания на выдохе (проба Генчи).* Данная проба проводится как и предыдущая, но только дыхание задерживается на выдохе.

Результат пробы Генчи оценивается по продолжительности задержки дыхания (в секундах):

- менее 34 с — неудовлетворительно;
- 35-39 с — удовлетворительно;
- свыше 40 с — хорошо.

Занести полученные результаты в протокол опыта, оценить состояние дыхательной системы испытуемого, сделать выводы.

#### 5. Решение ситуационных задач:

А. Один студент утверждает, что «легкие расширяются, и поэтому в них входит воздух». Другой считает, что «воздух входит в легкие, и поэтому они расширяются». Кто из студентов прав?

Б. Три человека одинакового возраста и телосложения участвуют в забеге на 1000 м. В конце дистанции минутный объём дыхания у первого и второго бегунов составлял 120000 мл, у третьего – 60000 мл. Частота дыхания равна соответственно 40, 80 и 40 в минуту. Какой бегун наиболее тренирован?

В. При ОРВИ у человека повышается температура тела. Как изменится содержание оксигемоглобина в крови при повышении температуры тела? Как при этом изменятся параметры внешнего дыхания? Изменится ли кривая диссоциации оксигемоглобина?

6. Выполнение теста по теме занятия.

7. Оформление результатов занятия:

- оформить результаты выполнения практического задания;
- записать в тетради решения ситуационных задач;
- отправить по электронной почте преподавателю скан-версию оформленной работы.

### ***Вопросы для подготовки к коллоквиуму по физиологии кровообращения и дыхания***

1. Контуры регуляция кровообращения (нейрогенный, или рефлекторный; химический; миогенный). Принцип рефлекторной саморегуляции сердца и кровеносных сосудов (Павлов, Черниговский). Классификация рефлексов сердца и сосудов. Понятие о рефлексогенных зонах сердечно-сосудистой системы.

2. Роль синокаротидной рефлексогенной зоны в регуляции кровообращения (типы рецепторов, их свойства, адекватные раздражители, физиологическое значение).

3. Роль аортальной рефлексогенной зоны в регуляции кровообращения (типы рецепторов, их свойства, адекватные раздражители, физиологическое значение).

4. Центробежные нервы сердца. Характер и нейромедиаторные механизмы их влияния на миокард.

5. Центробежные нервы кровеносных сосудов. Характер и нейромедиаторные механизмы влияния парасимпатических и симпатических нервов на миоциты сосудов.

6. Структурно-функциональная организация сердечно-сосудистого центра продолговатого мозга. Значение структур спинного мозга, промежуточного мозга (гипоталамус) и коры больших полушарий в регуляции кровообращения.

7. Центробежные нервы сердца. Характер и нейромедиаторные механизмы их влияния на миокард.

8. Центробежные нервы кровеносных сосудов. Характер и нейромедиаторные механизмы влияния парасимпатических и симпатических нервов на миоциты сосудистой стенки.

9. Гуморальная (метаболическая и гормональная) регуляция сердца и кровеносных сосудов.

10. Рецепторы растяжения легких (морфология, локализация, физиологические свойства, значение). Участие блуждающего нерва в регуляции дыхания. Инспираторно-тормозящий рефлекс Геринга-Брейера.

11. Ирритантные рецепторы, их морфология, локализация, физиологические свойства и значение в регуляции дыхания.

12. J-рецепторы легких, их морфология, локализация, физиологические свойства и значение.

13. Механорецепторы дыхательных мышц (морфология, локализация, свойства, значение в регуляции дыхания). Роль спинного мозга в регуляции дыхания.

14. Значение периферических (аортальных и каротидных) хеморецепторов в регуляции дыхания.

15. Центральные хеморецепторы, их роль в регуляции дыхания.



16. Современные представления о локализации и строении дыхательного центра. Классификации дыхательных нейронов. Отделы дыхательного центра.

17. Современные представления о генерации дыхательного ритма и формировании паттерна дыхания (теории ренспираторного ритмогенеза, участие супрабульбарных структур головного мозга в регуляции деятельности дыхательного центра).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агаджанян, Н. А. Нормальная физиология: учебник для мед. вузов / Н. А. Агаджанян, В. М. Смирнов. – Москва: Медицинское информ. агентство, 2007. – 519 с. – ISBN 5-89481-342-5.
2. Анатомия, физиология, психология человека. Краткий иллюстрированный словарь / Под ред. А. С. Батуева; Санкт-Петербург: Питер, 2011. – 256 с. – ISBN 978-5-4237-0234-2.
3. Ведясова, О. А. Руководство к лабораторным занятиям по физиологии центральной нервной системы: учебное пособие / О. А. Ведясова, Л. И. Сергеева. – Самара. Изд-во «Самарский университет», 1998. – on-line. – ISBN 5-230-06107-3.
4. Ведясова, О. А. Физиология человека и животных: методические рекомендации студентам / О. А. Ведясова, И. Д. Романова, Е. М. Инюшкина. – Самара: Изд-во «Самарский университет», 2015. – 32 с. – ISBN 978-5-7883-1140-1.
5. Ведясова, О. А. Физиология центральной нервной системы и высшей нервной деятельности: учебное пособие / О. А. Ведясова, И. Д. Романова, Р. А. Зайнулин. – Самара: Изд-во «Самарский университет», 2017. – 128 с. – ISBN 978-5-7883-1140-1.
6. Данилова, Н. Н. Физиология высшей нервной деятельности / Н. Н. Данилова, А. Л. Крылова. – Москва: Учебная литература, 1997. – 432 с. – ISBN 5-526-00007-9.
7. Меркулова, Н. А. Очерки по физиологии центральной нервной системы: учебное пособие. Ч. 1 / Н. А. Меркулова, А. Н. Инюшкин, Л. В. Глущенко. – Самара: Изд-во «Самарский университет», 1999. – 56 с. – ISBN 5-30-06191-X.
8. Михайлова, Н. Л. Физиология центральной нервной системы: учебное пособие / Н. Л. Михайлова, Л. С. Чемпалова. – 2-е изд. – Ульяновск: УлГУ, 2010. – 164 с. – ISBN 978-5-88866-368-4.
9. Начала физиологии: учебник для вузов / Под ред. А. Д. Ноздрачева. – Санкт-Петербург: Лань, 2001. – 1087 с. – ISBN 5-8114-0340-2.

10. Павлов, И. П. Избранные труды / И.П. Павлов. – 2-е изд., стер. – Москва: Издательство «Юрайт», 2016. – 394 с. – ISBN 978-5-9916-8676-1.

11. Розен, В. Б. Основы эндокринологии / В. Б. Розен. – Москва: Изд-во МГУ, 1994. – 384 с. – ISBN 5-211-03251-9.

12. Смирнов, В. М. Физиология центральной нервной системы / В. М. Смирнов, В. Н. Яковлев. – Москва: Академия, 2002. – 346 с. – ISBN 5-7695-0840-X.

13. Физиология центральной нервной системы: учебное пособие для вузов / Т. А. Кураев, Т. В. Алейникова, В. Н. Думбай, Г. Л. Фельдман. – 2-е изд., испр. и доп. – Ростов на Дону: Феникс, 2000. – 384 с. – ISBN 5-222-00878-9.

14. Физиология человека / Е. Б. Бабский, Г. И. Косицкий, Б. И. Ходоров. – Москва: Книга по Требованию, 2013. – 560 с. – ISBN 978-5-458-39021-7.

15. Физиология человека: учебник для студентов мед. вузов / Под ред. В. М. Покровского, Г. Ф. Коротько. – Москва: Медицина, 2011. – 664 с. – ISBN 978-5-225-10008-7.

16. Физиология человека. В 3-х томах / под ред. Р. Шмидта и Г. Тевса. – Москва: Мир, 1996. – С. 654-875. – ISBN 5-03-002547-2.

17. Фундаментальная и клиническая физиология / Под ред. А. Г. Камкина и А. А. Каменского. – Москва: Академия, 2004. – 1072 с. – ISBN 5-7695-1675-5.

18. Шульговский, В. В. Основы нейрофизиологии: учебник / В. В. Шульговский. – Москва: МГУ, 2000. – 277 с. – ISBN 5-7567-0134-6.

Учебное издание

*Ведясова Ольга Александровна,  
Павленко Снежанна Ивановна,  
Романова Ирина Дмитриевна,  
Инюшкина Елена Михайловна*

## **ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ**

*Практикум*

Редактор А.В. Ярославцева  
Компьютерная верстка А.В. Ярославцевой

Подписано в печать 18.05.2021. Формат 60х84/16.

Бумага офсетная. Печ. л. 6,75.

Тираж 25 экз. Заказ . Арт. – 26(РП1)/2021

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ АВТОНОМНОЕ  
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
«САМАРСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ  
УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ АКАДЕМИКА С.П. КОРОЛЕВА»  
(САМАРСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ)  
443086, САМАРА, МОСКОВСКОЕ ШОССЕ, 34.

---

Издательство Самарского университета.  
443086, Самара, Московское шоссе, 34.