

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
САМАРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Кафедра физиологии человека и животных

О.А. Ведясова, В.Е. Кузьмина, Л.И. Сергеева

МАЛЫЙ ПРАКТИКУМ
ПО НЕРВНО-МЫШЕЧНОЙ ФИЗИОЛОГИИ

Учебное пособие

«Универс-групп»
2003

Печатается по решению Редационно-издательского совета

Самарского государственного университета

ББК 28.91

В261

УДК 612

Ведаева О.А., Кузьмина В.Е., Сергеева Л.И. Малый практикум по нервно-мышечной физиологии: Учебное пособие. Самара: «Универс-групп», 2003, 62 с: ил. 26.

В учебном пособии представлены лабораторные работы по одному из разделов физиологии человека и животных - *нервно-мышечной физиологии*. Содержащиеся в практикуме задания знакомят студентов с принципами работы приборов и формами выполнения на современном методическом уровне некоторых классических лабораторных работ, традиционно включаемых в учебный план изучения физиологии.

Практикум предназначен для студентов биологических факультетов университетов.

Ответственный редактор — Заслуженный деятель науки РФ, доктор медицинских наук, профессор Н.А. Меркулова.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Согласно учебного плана подготовки студентов биологических специальностей государственных университетов при изучении курса физиологии человека и животных предусмотрены как теоретические (лекционные), так и практические занятия. Основной задачей практикума по физиологии является проведение лабораторных работ с целью получения экспериментальных данных, подтверждающих те или иные закономерности жизнедеятельности организма.

Объектами экспериментального изучения функций организма служат различные животные. В связи с этим постановка физиологических опытов требует неукоснительного соблюдения ряда этических норм по отношению к лабораторным животным, что в современной науке определяется как *биоэтика*.

Использование в лабораторной практике правил биоэтики создает моральную базу отношений исследователя к живым объектам и повышает его ответственность за ход и последствия эксперимента. Биоэтика обязывает экспериментатора выбирать адекватные условия опыта и применять наиболее быстрые и безболезненные методы исследования. Уменьшение или устранение болевых воздействий на организм животного - это, одно из главных правил биоэтики.

При работе на целом организме важнейшими средствами обезболивания являются общий наркоз или местная анестезия. Наркоз позволяет проводить сложные операции на животных для последующих хронических наблюдений. Его применяют также в острых опытах для снятия боли от хирургических вмешательств и от жесткой фиксации животного на препаровальном столе.

Должным образом следует соблюдать этические нормы и при изучении физиологических процессов на изолированных органах и тканях. Предусматриваемые в этих случаях биоэтические подходы к проведению эксперимента имеют специфический характер, который определяется конкретной задачей исследования. Обычно суть этих подходов находит отражение в методических рекомендациях к выполнению лабораторных работ.

Настоящее учебное пособие содержит описание лабораторных работ по нервно-мышечной физиологии, являющейся основополагающим разделом малого физиологического практикума. Пособие рассчитано на 10 занятий, включающих различное количество экспериментальных заданий с подробными рекомендациями по материальной оснащенности и проведению наблюдений. Каждой работе предпослано теоретическое введение, которое должно помочь студентам в понимании изучаемых явлений и осмысленном выполнении эксперимента.

Авторы

ЗАНЯТИЕ 1

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ВОЗБУДИМОСТИ НЕРВА И МЫШЦЫ

Вопросы для теоретической подготовки к занятию:

1. *Раздражимость как общее свойство живых клеток.*
2. *Понятие о возбудимых и невозбудимых тканях. Типы возбудимых тканей.*
3. *Основные свойства возбудимых тканей (возбудимость, проводимость, лабильность).*
4. *Понятие о процессе возбуждения. Признаки процесса возбуждения (неспецифические и специфические).*
5. *Раздражители и их классификации.*
6. *Значение силы раздражения для возникновения процесса возбуждения. Порог раздражения. Классификация раздражителей по силе.*

Цель занятия. Овладеть навыками приготовления нервно-мышечного препарата лягушки и работы с ним. Изучить значение силы раздражения как одного из условий возникновения процесса возбуждения в нервной и мышечной тканях.

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: пластинка для препаровки, набор препаровальных 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 обездвигнуть. 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, 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 атлантооципитальное отверстие, затянутое мембраной. Прокалывая кожу и мембрану, вводят в отверстие зонд, который поворачивают в сторону мозгового черепа.

Вращательными движениями разрушают головной мозг (рис. 1, б). Затем, не извлекая зонд до конца, направляют его в позвоночный канал и разрушают спинной мозг (рис. 1, в).

Центральную нервную систему можно разрушить и другим способом (рис. 2). Для этого, держа лягушку как описано выше, вводят ей между челюстями тупую браншу ножниц и отсекают верхнюю челюсть вместе с мозговым черепом (рис. 2, а). В открытый спинномозговой канал (рис. 2, б) вводят

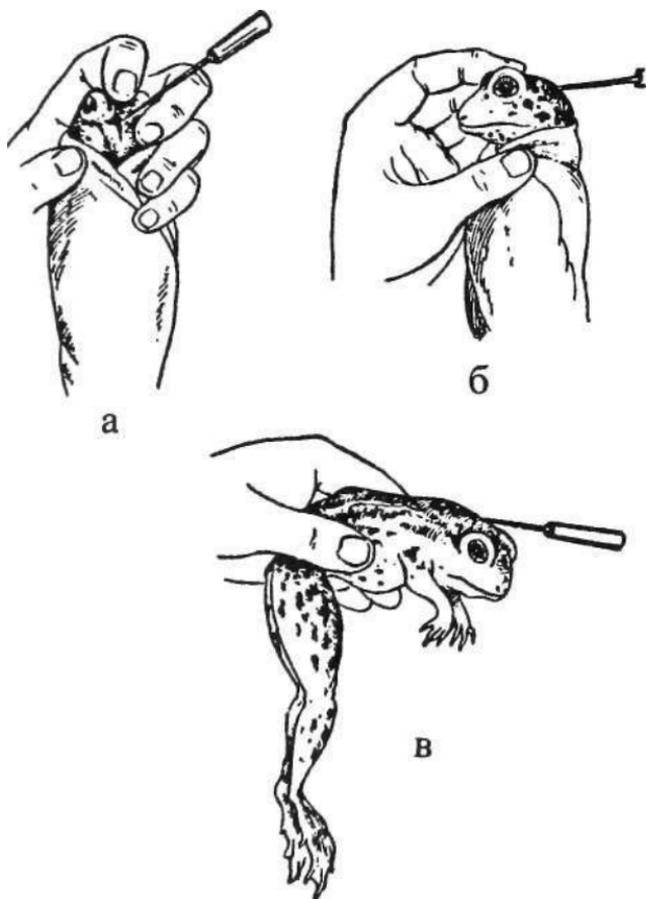


Рис. 1. Обездвиживание лягушки путем разрушения головного и спинного мозга (пояснения в тексте)

а**б**

Рис. 2. Обездвиживание лягушки путем декапитации и последующего разрушения спинного мозга (*пояснения в тексте*).

зонд и разрушают мозг. Этот способ более травматичен и вызывает значительную кровопотерю.

Нервно-мышечный препарат готовят из задних конечностей обездвиженной лягушки. Препаровку начинают с перерезки позвоночника примерно посередине туловища (рис. 3, а). Удаляют, 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. 3, б) и получают препарат задних конечностей. Затем осторожно удаляют копчиковую кость уrostиль (рис. 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. 3, г).

Далее продолжают препаровку одной из лапок (рис. 4), вторую помещают в раствор Рингера. Сначала отпрепаровывают крестцовое сплетение до тазобедренного сустава (рис. 4, а), после чего располагают препарат на столике дорсальной поверхностью кверху. Разорвав препаровальной иглой фасцию и раздвинув двуглавую и полуперепончатую мышцы, находят на бедре седалищный нерв (рис. 4, б). Поддерживая пинцетом кусочек позвоночника, отпрепаровывают нерв на всем протяжении, осторожно подрезая его боковые ветви (рис. 4, в). Отводят седалищный нерв в сторону. Удаляют все мягкие ткани выше коленного сустава, сохраняя бедренную косточку, 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. 4, г). Этот препарат позволяет визуально наблюдать сокращение мышц.

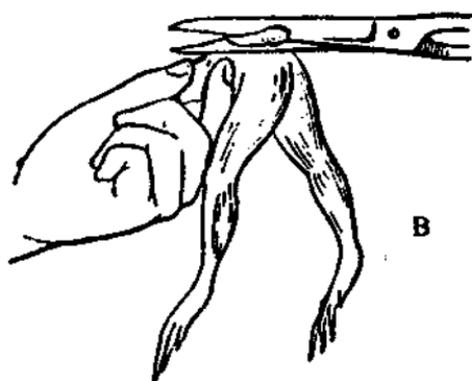
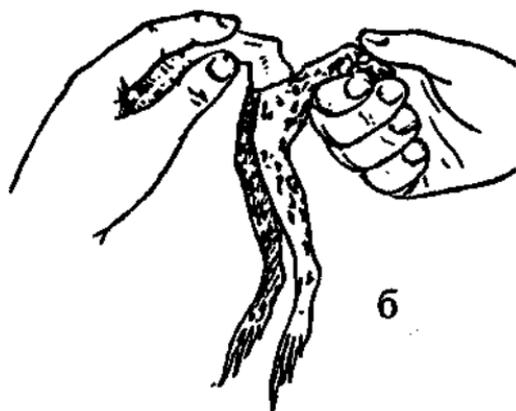
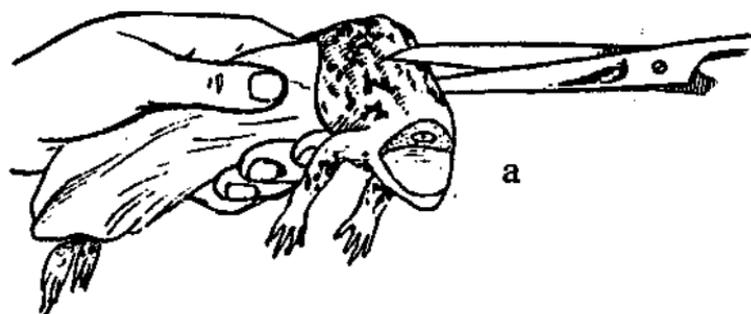


Рис. 3. Приготовление препарата задних конечностей лягушки:
а — перерезка позвоночника и удаление передней части тела лягушки; *б* - снятие кожи с задних лапок; *в* -удаление уростия;
г - разделение лапок

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. 4, д). Перерезают голень ниже коленного сустава так, чтобы икроножная мышца осталась в соединении с коленным суставом и седалищным нервом. Получается препарат *седалищный нерв - икроножная мышца* (рис. 4, е), который позволяет не только наблюдать, но и осуществлять, в случае необходимости, графическую регистрацию мышечного сокращения.

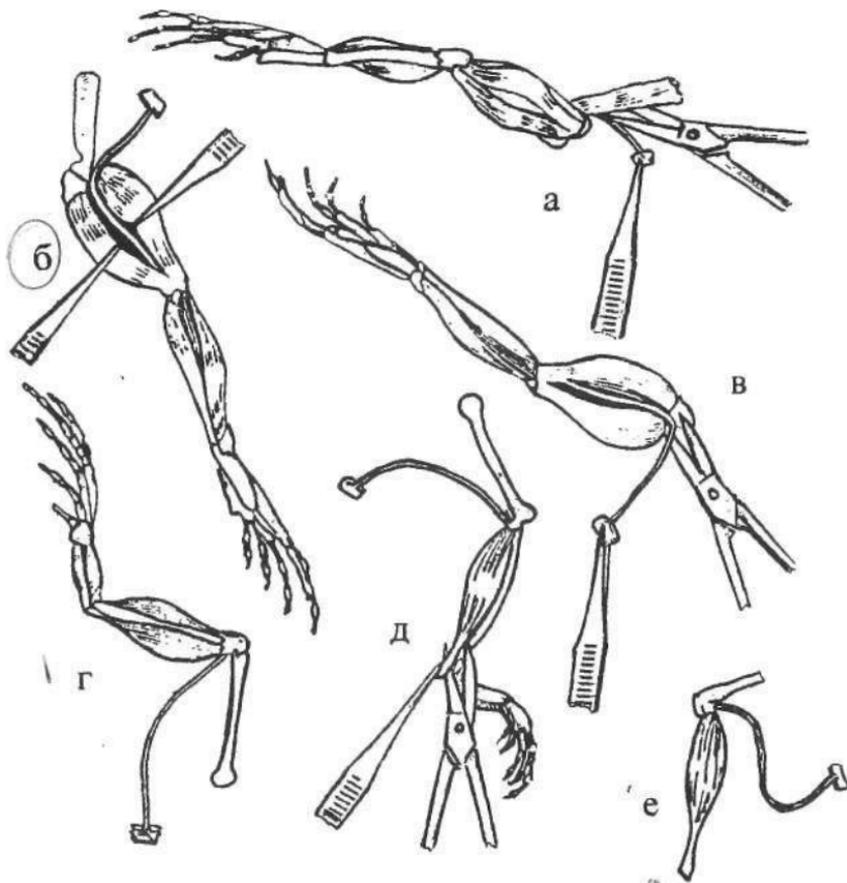


Рис. 4. Приготовление реоскопической лапки и нервно-мышечного препарата из задней конечности лягушки:
 а, б, в- препаровка седалищного нерва; г-удаление мышц бедра и получение препарата «реоскопическая лапка»; д - препаровка икроножной мышцы и удаление голени; е - готовый нервно-мышечный препарат «седалищный нерв — икроножная мышца»

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.

Работа 1.2. Измерение порогов силы раздражения нерва и мышцы

Одним из свойств живой ткани является *возбудимость* - способность переходить из состояния физиологического покоя в состояние возбуждения под влиянием раздражения. 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 дорогом силы, и лоро.гом времени действия раздражителя, которые необходимы для приведения ткани в состояние ~ê~возбуждёния. *Порогом силы* называют ту минимальную интенсивность раздражения, которая вызывает ^возбуждение. Пороги раздражения нервной и мышечной тканей заметно различаются по своим величинам, в чем можно наглядно убедиться в опыте с прямой и непрямой электростимулирующей икроножной мышцы нервно-мышечного препарата лягушки.

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

Оборудование и материалы; электростимулятор, раздражающие электроды, препаровальный столик, набор препаровальных инструментов, марлевые салфетки, вата, нитки, пипетки, раствор Рингера для холодно-кровных, 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 (пороговое) 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 элек-

троды 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, примерный вариант которой приводится ниже.

Таблица

Показатели возбудимости нерва и мышцы

Измерения (№ п/п)	Пороговое напряжение тока, <i>B</i>	
	Нерв	Мышца
1	<i>H'</i>	<i>3</i>
2	3	<i>3></i>
3	3	<i>13></i>
Среднее значение	∞ ∴	

3. Сопоставьте полученные значения порогов прямого и непрямого раздражений. 4. Сделайте вывод о сравнительной возбудимости нерва и мышцы.

ЗАНЯТИЕ 2

АНАЛИЗ РОЛИ ФАКТОРА ВРЕМЕНИ ДЕЙСТВИЯ РАЗДРАЖИТЕЛЯ ДЛЯ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ПРОЦЕССА ВОЗБУЖДЕНИЯ

Вопросы для теоретической подготовки к занятию:

1. Значение времени действия раздражителя для возникновения возбуждения. Полезное время. Хронаксия.

2. Закон силы-длительности, его математическое и графическое выражение (Л. Лапик, Д. Гоорвег, Г. Вейсс).

3. Теоретическое и практическое значение измерения хронаксии.

4. Значение скорости (крутизны) нарастания силы раздражения для возникновения процесса возбуждения. Понятие об аккомодации. Кривые аккомодации.

Цель занятия. Ознакомиться с принципом устройства и работы хронаксиметра. Измерить двигательную хронаксию у человека. Построить кривую силы-длительности.

Работа 2.1. Хронаксиметрия

Для того, чтобы электрический ток пороговой силы (реобаза) вызвал возбуждение. Это время принято называть полезным. Точное определение полезного времени представляет большую сложность, обусловленную непостоянством порога раздражения в связи с колебаниями, в силу разных причин, функционального состояния возбудимых тканей. Наиболее удобным способом измерения времени раздражения, необходимого для возникновения возбуждения, является метод хронаксиметрии. *Хронаксия* - это минимальное время, в течение которого должен действовать ток определенной интенсивности. Реобазы. Хронаксиметрию используют для исследования функциональной активности нервной и мышечной тканей в эксперименте и клинической практике. Значения хронаксии отличаются у разных тканей и колеблются, например, у скелетных мышц руки человека в диапазоне 0,08 - 0,16 мс (для сгибателей) и 0,16 - 0,32 мс (для разгибателей).

Объект исследования - человек.

Оборудование и материалы: хронаксиметр (электростимулятор ИСЭ-01), активный и индифферентный электроды, 10%-ный раствор хлорида NaTrNH марлевые салфетки для наложения электродов, вата, спирт для обработки кожи и электродов.

Ход работы.

Предварительно заземленный хронаксиметр (рис. 5) включают в сеть и дают ему прогреться.

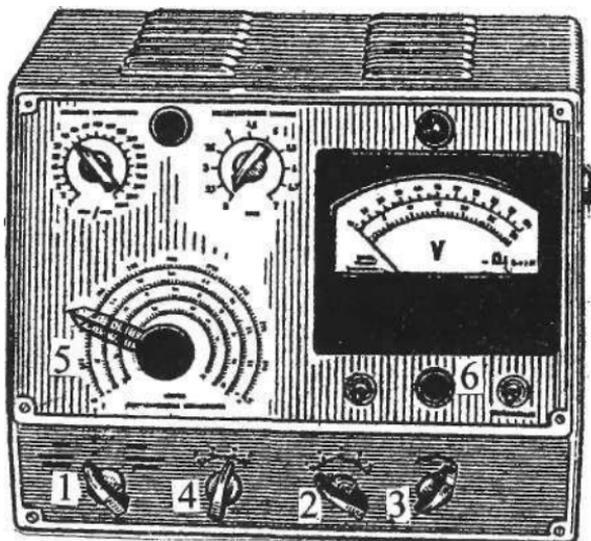


Рис. 5. Электронный хронаксиметр (стимулятор ИСЭ - 01):

1 - переключатель режимов тока; 2 -ручка грубой регулировки напряжения (переключатель диапазонов напряжения); 3 - ручка плавной регулировки напряжения (амплитуды стимулов); 4 - переключатель диапазонов длительности стимулов; 5 - шкала и ручка плавной регулировки длительности стимулов; 6 - кнопка подачи тока (замыкания цепи).

Обернутый марлей индифферентный электрод увлажняют раствором хлорида натрия и укрепляют на руке, противоположной той, на которой будет производиться измерение реобазы и хронаксии. Готовят к работе активный электрод, для чего также смачивают его гидрофильную прокладку раствором хлористого натрия. Кожу испытуемого в местах наложения электродов обрабатывают спиртом.

Измерение реобазы проводят в следующем порядке.

Устанавливают переключатель рода работ 1 на режим «постоянный ток».

Ручку плавной регулировки напряжения 3 ставят в нулевое положение, повернув её до отказа против часовой стрелки.

Ручку грубой регулировки напряжения 2 ставят в положение «30», обеспечивая этим работу на 30-вольтовой шкале.

На шкале прибора вращением ручки плавной регулировки 3 по часовой стрелке устанавливают напряжение примерно 4-5 В.

Активный электрод прикладывают к месту искомой двигательной точки. *Двигательная точка* - это участок наиболее поверхностного прохождения веточек двигательного нерва или место его вхождения в иннервируемую мышцу. Схема расположения двигательных точек верхней конечности дана на рис. 6. В работе можно использовать любую из указанных точек (например, двигательную точку короткого сгибателя большого пальца).

Подают напряжение на электроды нажимом на кнопку 6, укрепленную на лицевой панели прибора. При отсутствии порогового сокращения ручкой плавной регулировки 3 увеличивают напряжение на 2-3 В и снова нажимают на кнопку 6. При дальнейшем отсутствии порогового сокращения на шкале «30» переходят на следующую шкалу, для чего ручку плавной регулировки 3 ставят в нулевое положение, а ручку 2 переключателя грубой регулировки - в положение «100» (риска первая). Снова постепенно увеличивают напряжение, начиная с цифр, близких к концу предыдущей шкалы, и подают его на электроды.

Показание шкалы вольтметра, при котором происходит минимальное (пороговое) сокращение мышцы, и есть реобазы. На коже отмечают найденную точку карандашом или маркером.

После измерения реобазы приступают к *определению хронаксии* в соответствии со следующим порядком.

Ручки плавной 3 и грубой 2 регулировки напряжения оставляют в положении, при котором была найдена реобазы.

Переключатель рода работ ставят в режим «одиночный импульс», что обеспечивает автоматическое удвоение напряжения (удвоение реобазы).

Ручку грубой регулировки длительности импульсов электрического тока 4 устанавливают в положение I.

Повернув против часовой стрелки ручку плавной регулировки длительности импульсов 5, ставят ее указатель в положение 0,01 мс. Раздражают двигательную точку.

Длительность импульса увеличивают до появления порогового сокращения вращением ручки плавной регулировки 5 по часовой стрелке. При отсутствии порогового сокращения в диапазоне I шкалы длительности (от 0,01 до 0,1 мс) ручку плавной регулировки 5 поворачивают против часовой стрелки до отказа, после чего ручку грубой регулировки 4 переводят в положение II (от 0,1 до 1,0 мс) и снова увеличивают длительность

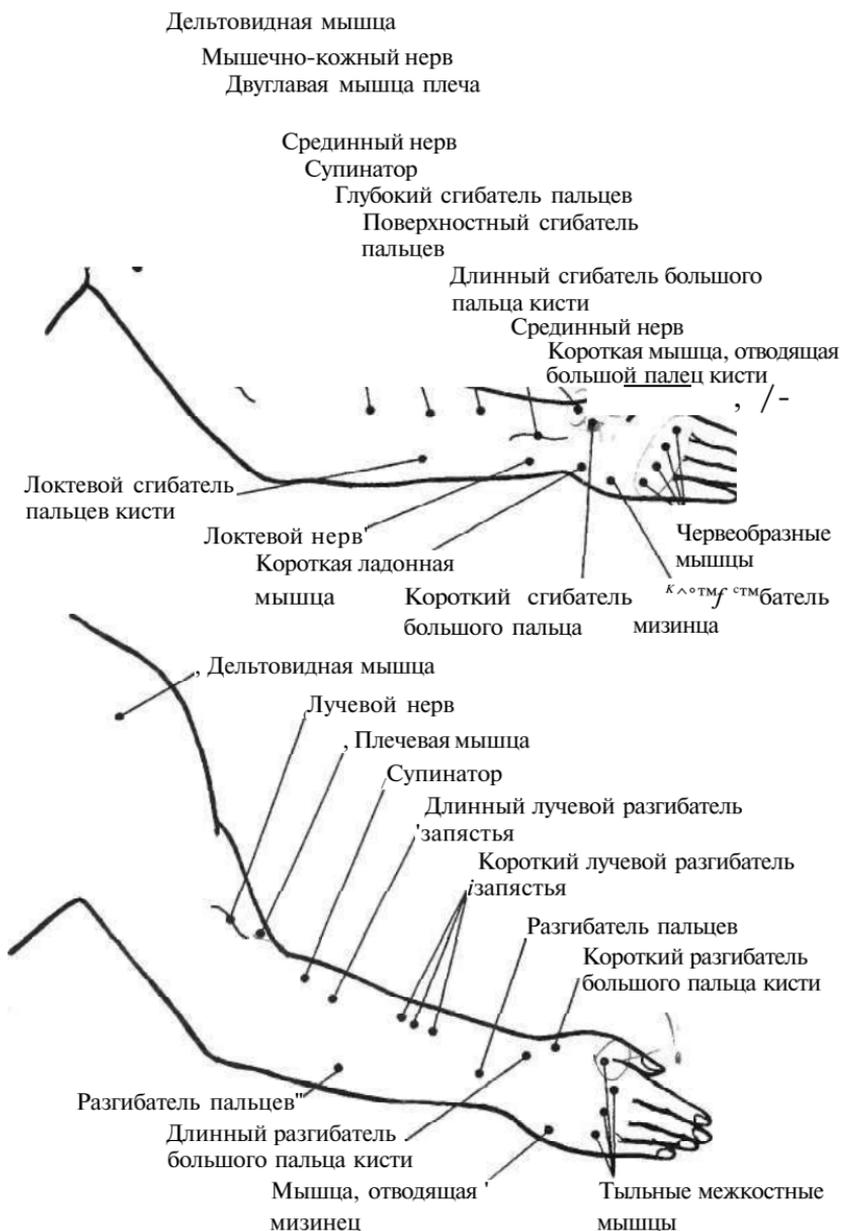


Рис. 6. Двигательные точки нервов и мышц передней (а) и задней (б) поверхностей руки

импульса до появления порогового сокращения. В случае необходимости продолжают работу в III или IV положениях шкалы длительности импульса.

Для сравнения проводят исследования с раздражением двигательных точек других областей тела (рис. 7-10).

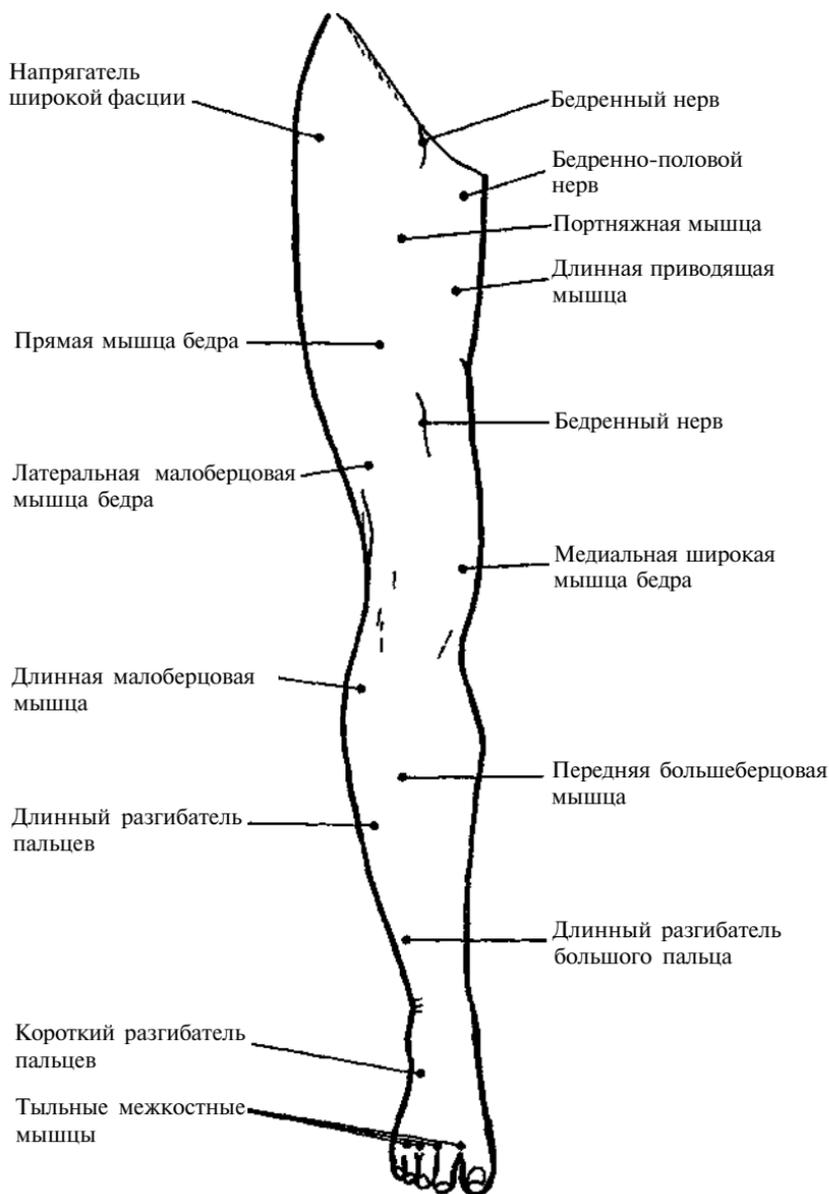


Рис. 7. Двигательные точки нервов и мышц передней поверхности ноги.

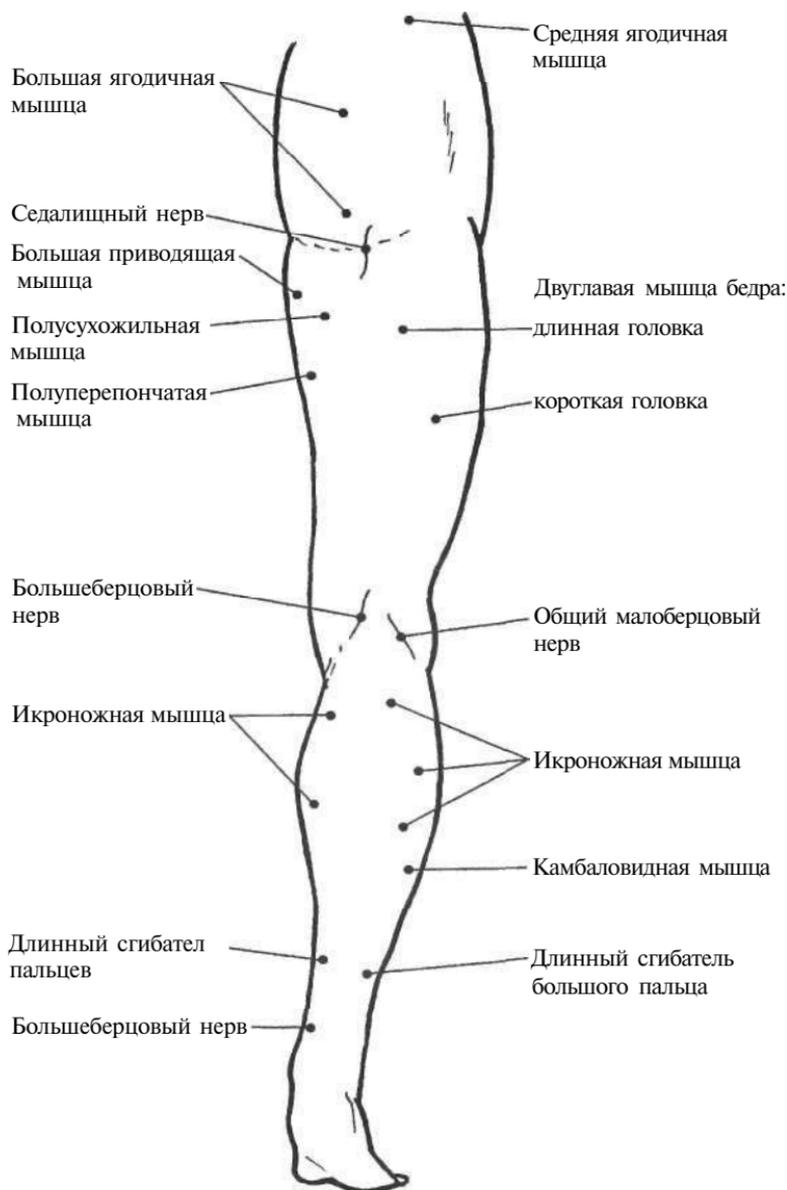


Рис. 8. Двигательные точки нервов и мышц задней поверхности ноги.

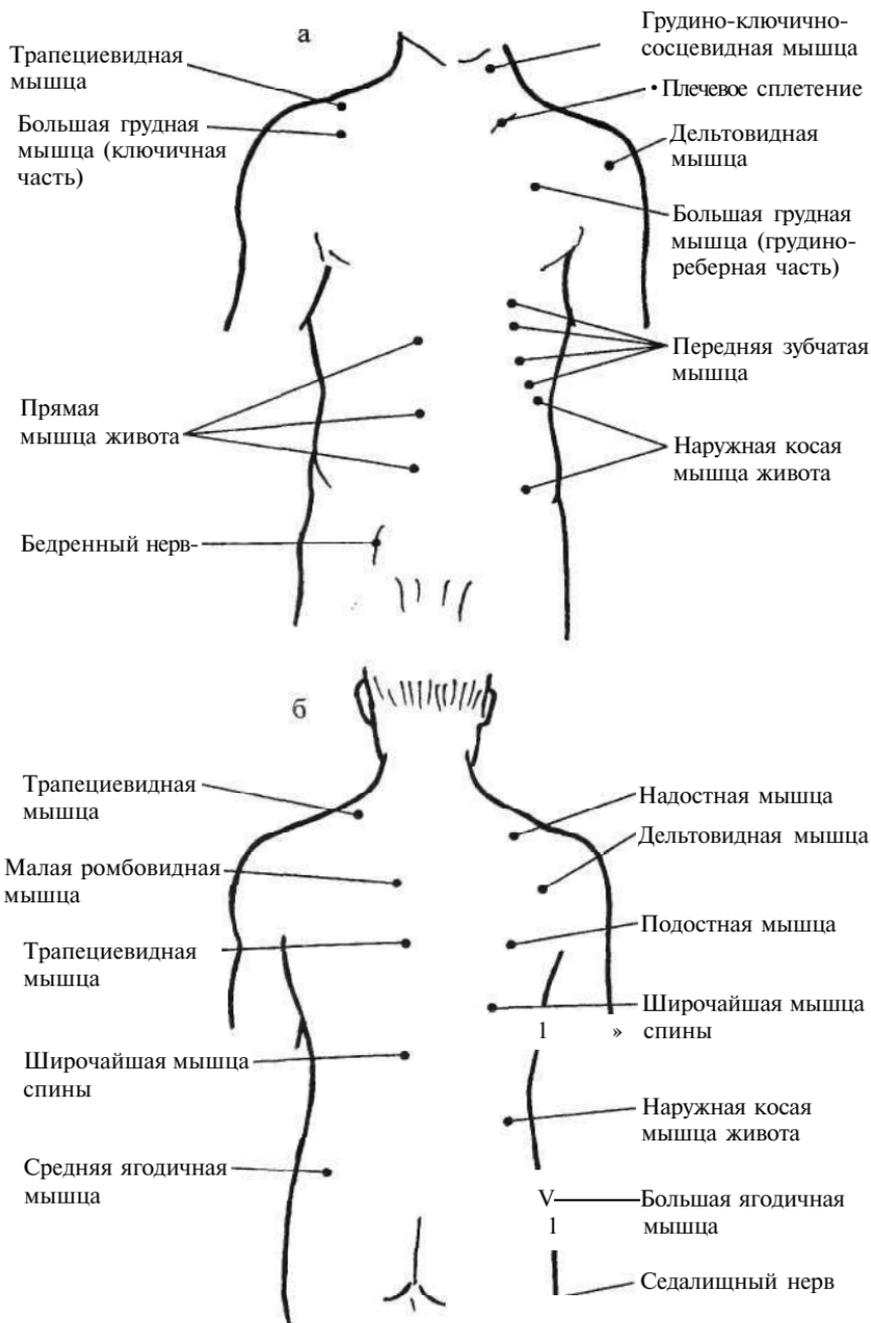


Рис. 9. Двигательные точки нервов и мышц передней (а) и задней (б) поверхностей туловища.

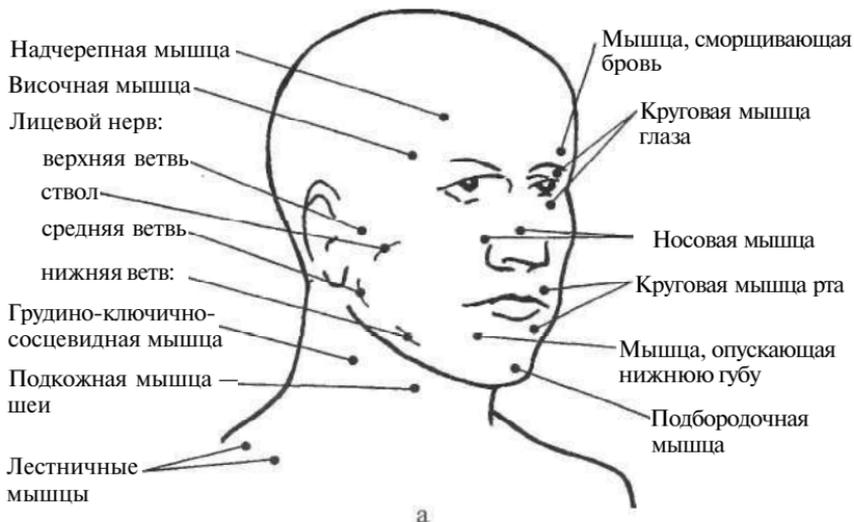


Рис. 10. Двигательные точки нервов и мышц головы--
а- вид спереди; б — вид сбоку

Рекомендации к оформлению работы. 1. Оформите протокол опыта
 2. Полученные результаты определения реобазы и хронаксии для различных двигательных точек представьте в виде предлагаемой ниже таблицы.

Величины реобазы и хронаксии для различных двигательных точек конечностей человека

Исследованные двигательные точки	Реобаза, B	Хронаксия, $мс$
γ • ⁷ » • Шил) • \$/ ШШШ#1{}	$25, 26, 24$ $28, 5, 23, 28$ $36, 7, 66$ ж!	$tumznp$ $o\&uuz$ Т< &SI > ?..?% - Я

3. Проанализируйте полученные результаты и сделайте выводы, /

Работа 2.2. Построение кривой «силы-длительности»

Время, в течение которого электрический ток должен действовать на ткань, чтобы вызвать возбуждение, находится в обратной зависимости от напряжения (или силы) тока. Ток ниже некоторой минимальной силы не вызывает возбуждения как бы длительно он не действовал. Усиление тока вызывает возбуждение, но приводит к укорочению времени раздражения, однако не беспредельно. Эти отношения между длительностью и силой раздражения были подробно изучены в опытах Л. Гоорвега, Г. Вейсса и Л. Лапика и выражены в виде гиперболической кривой, обе ветви которой идут асимптотично линиям, параллельным осям координат (рис. 11).

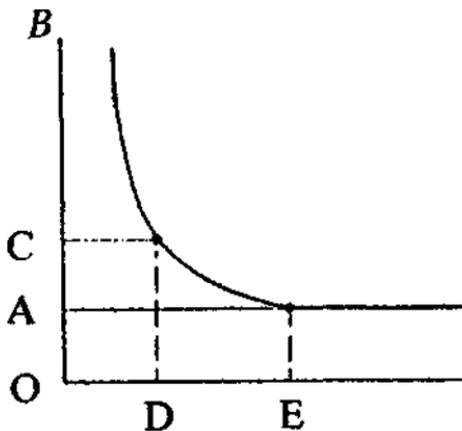


Рис. 11. Кривая силы - длительности:
 OA - реобаза; OC - удвоенная реобаза; OE - полезное время; OD - хронаксия. По оси ординат - напряжение раздражающего тока (B), по оси абсцисс - время действия раздражителя (c).

Кривые силы-длительности для различных возбудимых тканей у теплокровных и холоднокровных животных имеют одну и ту же форму. Отличия между ними лишь количественные: в нервах и скелетных мышцах позвоночных животных хронаксия измеряется тысячными и десятитысячными долями секунды, а в гладкой мускулатуре (например, желудка лягушки) в сотых долях секунды.

Объект исследования, оборудование и материалы: те же, что в работе 2.1.

Ход работы.

Электроды, а также ручки плавной 3 и грубой 2 регулировки напряжения оставляют в положении, при котором ранее были найдены реобазы и хронаксия для конкретной двигательной точки.

Ручкой плавной регулировки длительности импульсов 5 уменьшают длительность импульса по сравнению с найденной хронаксией в 1,5-2 раза. Затем, не меняя установленной длительности импульса, нажимают на кнопку 6 и вращением ручки плавной регулировки напряжения 3 по часовой стрелке постепенно увеличивают напряжение до получения порогового сокращения. Показаний на вольтметре в это время нет.

С появлением отчетливого порогового сокращения переключатель рода работ 1 импульсного стимулятора переводят в режим «постоянный ток» и снимают показание вольтметра, которое для получения искомой амплитуды импульса умножают на два.

Затем, укорачивая длительность импульса (каждый раз на 1-2 деления), аналогичным способом определяют амплитуду импульса, при которой возникает пороговое сокращение. Таким образом длительность импульса доводят до 0,01 мс. По полученным значениям строят кривую «силы-длительности», откладывая по оси абсцисс длительность $\{мс\}^a$ по оси ординат - амплитуду (B) импульсов.

Рекомендации к оформлению работы. 1. Оформите протокол опыта. 2. На графике отметьте значения реобазы, полезного времени, удвоенной реобазы, хронаксии. 3. Сделайте вывод о зависимости возбуждения от силы и времени раздражения.

ЗАНЯТИЕ 3

БИОЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ В НЕРВАХ И МЫШЦАХ

Вопросы для теоретической подготовки к занятию:

1. Понятие о биоэлектрических явлениях (биопотенциалах). Виды биопотенциалов.
2. История развития учения о биоэлектрических явлениях. Представления Л. Гальвани и его опыты. Теория электромоторных частиц Э. Дюбуа-Реймона. Гипотеза альтернации Л. Германна. Работы В.Ю. Чаговица.
3. Мембранная теория происхождения биопотенциалов Ю. Бернштейна и ее развитие в работах А. Ходжкина, А. Хаксли, Б. Катца. Значение внутри- и внеклеточного содержания ионов в механизмах генерации биопотенциалов; ионная проницаемость клеточной мембраны в состоянии покоя и возбуждения.
4. Природа потенциала покоя и методы его регистрации.
5. Натрий-калиевый насос и его роль в создании величины трансмембранной разности потенциалов.
6. Природа потенциала действия, его фазы и величина. Условия регистрации потенциала действия (моно- и двухфазное отведение).

Цель занятия. Убедиться в существовании «животного электричества» в нервах и мышцах путем воспроизведения классических опытов Гальвани.

Работа 3.1. Опыты Гальвани

Электрические явления в тканях животного организма открыл в конце XVIII века итальянский ученый Л. Гальвани. Проведенные им эксперименты, доказывающие наличие «животного электричества», вошли в физиологию под названием первого (1791) и второго (1794) опытов Гальвани. Однако, если первый опыт (с металлами) представляет лишь исторический интерес, то второй (без металлов) служит истинным подтверждением существования биоэлектрических явлений, а именно тока покоя (или повреждения) в нервах и мышцах. Ток покоя представляет собой разность потенциалов между наружной и внутренней поверхностями невозбужденной клеточной мембраны.

Объект исследования - лягушка.

Оборудование и материалы: препаровальная пластинка, препаровальный набор, 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 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 гальванического пинцета, а цинковой прикасаются к мышцам бедра (рис. 12). Наблюдают возникающее при этом мышечное сокращение.



Рис. 12. Гальванический пинцет

Второй опыт Гальвани (сокращение без металлов). Для проведения данного опыта из препарата задних конечностей лягушки, использованного в предыдущем эксперименте, готовят реоскопическую лапку или нервный 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. 13, а). Наблюдают возникающее при этом сокращение икроножной мышцы.

Опыт можно провести и в другом варианте (рис. 13, 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 он одновре-

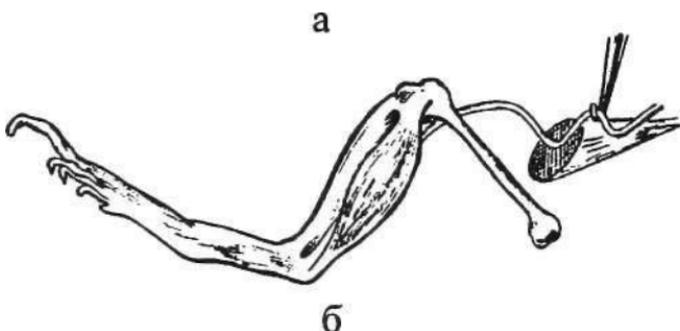


Рис. 13. Схемы вариантов второго опыта Гальвани
(пояснения в тексте).

менно коснулся поврежденного и неповрежденного участков мышцы, и наблюдают ее сокращение.

Рекомендации к оформлению работы. 1. Оформите протокол опыта. 2. Зарисуйте схемы первого и второго опытов Гальвани. 3. Объясните причину раздражающего действия биметаллического пинцета (вилки). 4. Объясните причину сокращения мышцы в опыте без металлов.

Работа 3.2. Опыт Маттеучи (вторичное сокращение)

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 к мышцам другого такого же препарата. Это объясняется возникновением в сокращающейся мышце токов действия, которые настолько значительны, что могут служить раздражителем для нерва другого препарата.

Объект исследования - лягушка.

Оборудование и материалы: препаровальная пластинка, препаровальный набор, 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. 14).

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.

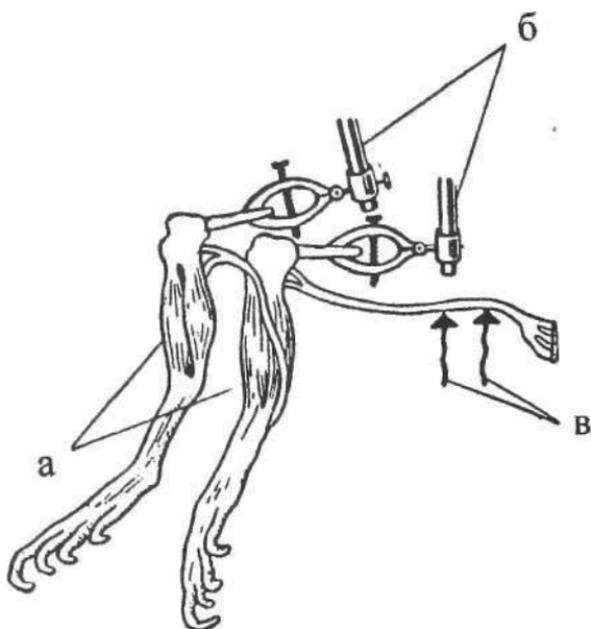


Рис. 14. Схема опыта Маттеучи:
реоскопические лапки; б - клеммы универсального штатива; в - электроды для раздражения седалищного нерва первой лапки импульсным током

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

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

Рабояж3.3. Опыт Келликера (вторичное сокращение под влиянием токов действия сердца)

Опыт Келликера является еще одним способом биологической индикации токов действия в сокращающейся мышце, в частности, мышце сердца.

Объект исследования - две лягушки.

Оборудование и материалы: препаровальная дощечка, препаровальный набор, стеклянные крючки, чашка Петри, вата, марлевые салфетки, нитки, 2%-ный раствор хлорида натрия, раствор Рингера для холодно-кровных, 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, возникающими в миокарде при его возбуждении.

Отмечают, что сокращение мышц реоскопической лапки, как правило, опережает во времени сокращение желудочка сердца (латентный период сокращения у скелетной мышцы короче, чем у сердечной).

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.

ЗАНЯТИЕ 4

МЫШЕЧНОЕ СОКРАЩЕНИЕ

Вопросы для теоретической подготовки к занятию:

1. *Физиологические свойства мышечной ткани. Особенности возбудимости, проводимости и сократимости скелетной, гладкой и сердечной мышц.*

2. *Нейромоторная единица как структурно-функциональный элемент скелетной мышцы.*

ЭЗП) *Тонус скелетных мышц и его рефлекторная природа.*

4. *Понятие о мышечном сокращении. Одиночное мышечное сокращение и его фазы.*

5. *Суммация мышечных сокращений. Понятие о тетанусе. Виды и механизмы тетануса.*

Цель занятия. Записать кривую одиночного мышечного сокращения и провести её анализ. Пронаблюдать явление суммации мышечных сокращений. Зарегистрировать зубчатый и гладкий тетанусы.

И Работа 4.1. Одиночное мышечное сокращение и его анализ

Одиночное мышечное сокращение представляет собой реакцию мышцы на одиночное прямое или не прямое раздражение пороговой и сверхпороговой силы. В процессе развития 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.

Для регистрации мышечного сокращения применяется методика *миографии*, то есть графической регистрации с помощью рычажка, присоединенного к одному концу мышцы (рис. 15). Свободный конец рычажка чертит на ленте барабана кимографа (или самописца) кривую сокращения - *миограмму*. Вместо рычажка может быть использован специальный датчик, преобразующий механические изменения (линейные перемещения или усилия мышцы) в электрические колебания. Последние регистрируются с помощью осциллографа и записываются на фотобумагу.

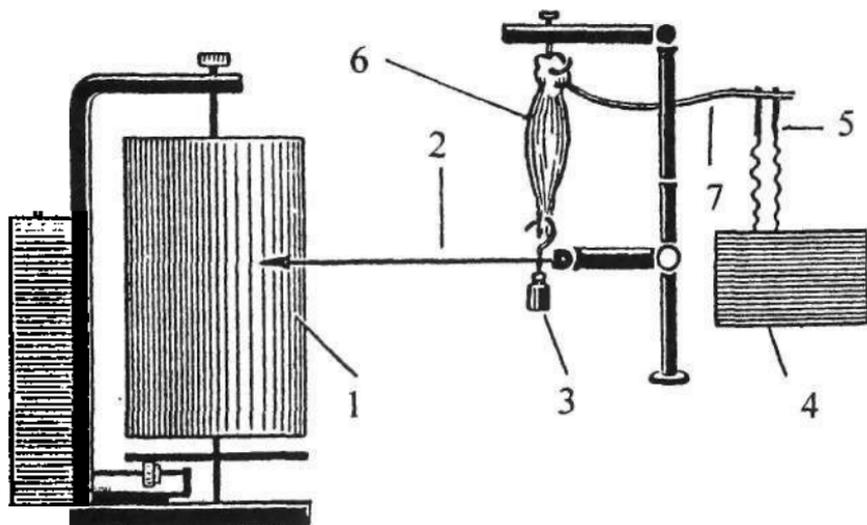


Рис. 15. Схема установки для графической регистрации мышечных сокращений:

1 - кимограф; 2 - миографический рычажок; 3 - грузик для растягивания мышцы; 4 - электростимулятор; 5 - раздражающие электроды; 6 - икроножная мышца; 7 - седалищный нерв нервно-мышечного препарата лягушки

Объект исследования - лягушка.

Оборудование и материалы: миографический рычажок, грузики на 5 и 10 г с крючками для их прикрепления к миографу, универсальный штатив, кимограф (или самописец), электростимулятор, раздражающие электроды, препаровальная дощечка, набор препаровальных инструментов, марлевые салфетки, вата, 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 рычажку миографа. Для увеличения амплитуды мышечных сокращений мышцу слегка растягивают, подвесив небольшой грузик (5 - 10 г) к миографическому рычажку у места прикрепления нити. Приводят перо рычажка в соприкосновение с бумажной лентой на барабане кимографа. Подводят под седалищный нерв электроды и подбирают параметры переменного тока для раздражения одиночными импульсами.

На медленно вращающемся барабане записывают несколько отдельных мышечных сокращений в ответ на раздражение одиночными стимулами. При этом регистрируются «неразвернутые» мышечные сокращения, имеющие вид вертикальных линий.

Запись развернутой кривой одиночного сокращения мышцы проводят при максимальной скорости вращения барабана кимографа. Эту запись можно проводить и при свободном вращении барабана (в этом случае барабан быстро поворачивают от руки). Момент раздражения нерва на записываемой миограмме отмечают стрелкой.

Ка полученной кривой одиночного мышечного сокращения (рис. 16) проводят вертикальные линии через точки, соответствующие моменту раздражения мышцы, началу ее укорочения (сокращения), максимальной величине укорочения, моменту полного расслабления. С помощью диаграммной ленты или линейки определяют продолжительность латентного периода, фаз сокращения и расслабления. С учетом скорости вращения барабана (или движения ленты самописца) переводят полученные данные в единицы времени (секунды).

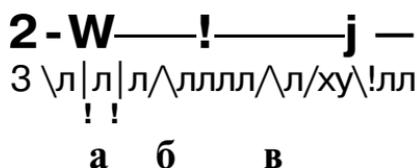


Рис. 16. Кривая одиночного мышечного сокращения:

1 — кривая одиночного сокращения мышцы;
2 — отметка раздражения; 3 — отметка времени;
а — латентный период; б — фаза укорочения;
в — 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.

Работа 4.2. Суммация мышечных сокращений

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. 17).

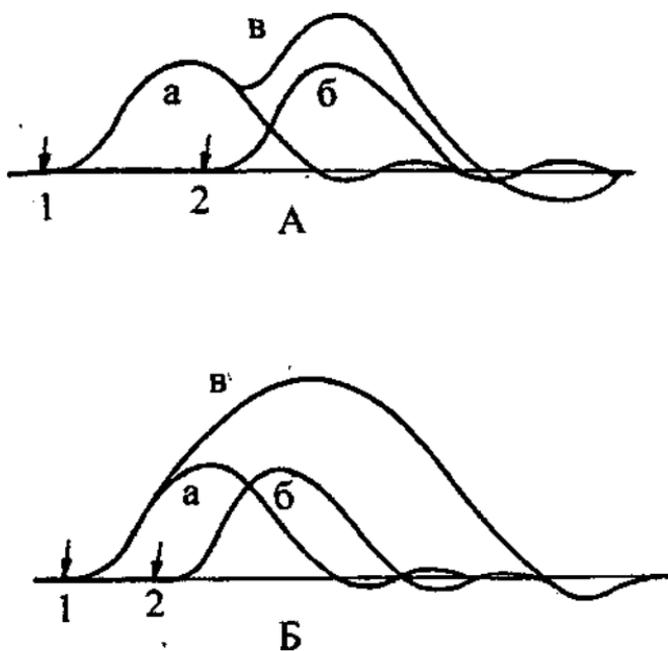


Рис. 17. Суммация мышечных сокращений:
А - неполная суммация; Б - полная суммация; 1 и 2 — моменты раздражения; а, б — кривые одиночных мышечных сокращений; в - кривые суммированных мышечных сокращений.

Из рисунка 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.

Объект исследования - лягушка.

Оборудование и материалы: миографический рычажок, грузики массой 5 и 10 г с крючками для их прикрепления к миографу, универсальный штатив, кимограф (или самописец), электростимулятор, раздражающие электроды, препаровальная дощечка, набор препаровальных 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 4.1. Запись сокращений мышцы ведут на быстро вращающемся барабане кимографа (или при большой скорости протяжки ленты самописца).

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 этих условиях записывают кривые неполной и полной суммации мышечных сокращений.

Рекомендации к оформлению работы. 1. Оформите протокол опыта. 2. Вклейте в него зарегистрированные кимограммы. 3. Измерьте и сравните амплитуды одиночного и суммированных мышечных сокращений. 4. Сделайте выводы.

Работа 4.3. Тетаническое сокращение мышцы. Зубчатый и гладкий тетанус

В условиях целостного организма скелетные мышцы сокращаются под влиянием не одиночных, а ритмических импульсов, 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 тетанических сокращений скелетной мускулатуры.

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 невольщ[^]дли[^]бчаотыгй *тетанус*. С "увеличением частоты раздражения каждый последующий импульс, попадая в~\$азуукорочения мышцы, вызывает длительное, слитное сокращение, которое н[^]ывШ&ГТШджТШГтетанусом[^](ри[^]Г"Т§}ГПосле пре[^]крашения тетанизирующего раздражения мышечные волокна обычно расслабляются не сразу: для восстановления их исходной длины требуется некоторое время. Это явление называется *посттетанической* или *остаточной контрактурой*.

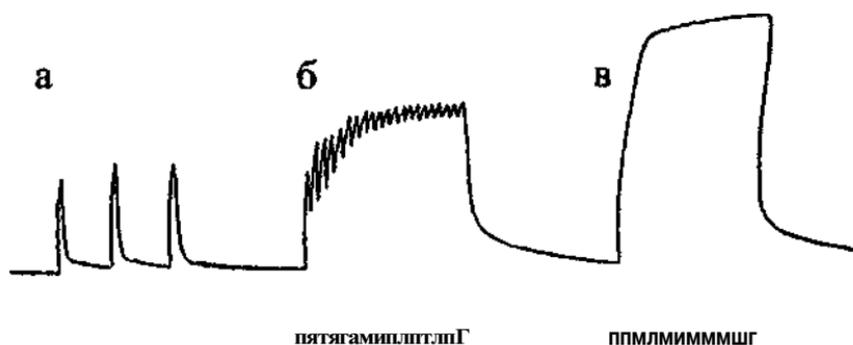


Рис. 18. Мышечные сокращения при одиночных и ритмических раздражениях:

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[^]этойО[^]У слоалено[^]гем, что каждая вспышкгВ[^]жЩГЖ рГЪо[^]ашёния дслждаетл, ткани след в виде повышенной, возбудимости. Последующий анализ меха-йзмовГ," лежащих" в[^]основе данного эффекта, показал, что формирование[^]тетанического сокращения связано с тем, что аденозлГтрифосфорная кислота, освобождающаяся в мышце при каждом ее одиночном ответе, не успевает полностью расщепиться до начала, очередного возбуждения (ЕЗ>. 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.

Объект исследования - лягушка.

Оборудование и материалы: миографический рычажок, грузики на 5 и 10 г с крючками для их прикрепления к миографу, универсальный штатив, кимограф (или самописец), электростимулятор, раздражающие электроды, препаровальная дощечка, набор препаровальных инструментов, марлевые салфетки, вата, нитки, пипетки, раствор Рингера для холоднокровных, спирт.

Ход работы.

Используют нервно-мышечный препарат, оставшийся после предыдущих наблюдений, или готовят свежий. Закрепляют препарат в миографе 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. Запись ведут при небольшой скорости протяжки ленты самописца или вращения барабана кимографа.

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 тетанические сокращения.

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

Рекомендации к оформлению работы. 1. Оформите протокол опыта. 2. Зарегистрированные записи кривых вырежьте и вклейте в протокол. 3. Отметьте против каждой записи частоту и силу раздражающего тока. 4. Проанализируйте полученные результаты и сделайте выводы.

ЗАНЯТИЕ 5

ОПТИМУМ И ПЕССИМУМ ЧАСТОТЫ И СИЛЫ РАЗДРАЖЕНИЯ

Вопросы для теоретической подготовки к занятию:

1. Влияние силы и частоты раздражения на величину тетанического сокращения скелетной мышцы. Понятие оптимума и пессимума по Н.Е. Введенскому.
2. Механизм оптимума и пессимума.
3. Изменения возбудимости мышцы в процессе возбуждения.

Цель занятия. Выявить зависимость амплитуды тетанического сокращения икроножной мышцы лягушки от частоты раздражения седалищного нерва.

Работа 5.1. Регистрация оптимального и пессимального сокращений мышцы

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. 19).

Причина развития оптимума и пессимума мышечных сокращений заключается в том, что возникновение процесса возбуждения сопровождается фазовыми колебаниями возбудимости ткани. Так, в фазу 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. 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

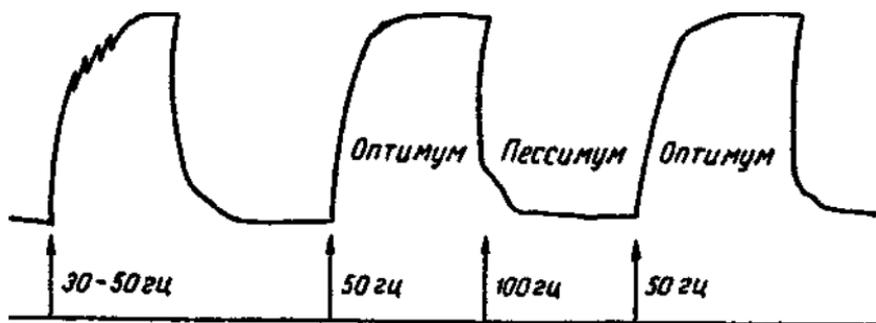


Рис. 19. Тетанические сокращения скелетной мышцы при оптимальных и пессимальных частотах раздражения двигательного нерва

ткани частично восстанавливается, вследствие чего ткань может реагировать на действие раздражителей большой силы. В нервных волокнах эта фаза 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 иодпороговой силы. После фазы экзальтации возбудимость возвращается к исходной величине.

Из пров^еденного 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^опадает в фазу супернормальности^Если каждое последующее раздражение приходится на фазу относительн^й^р^е^раттгетягости; то~ответ будет слабее" оптимшШого^Если "же частота стимуляции увеличивается настолько, что очередндй им^ульс пр-падает в фазуабсолютной рефрактерное^м, то наступает пессимум.

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

Объект исследования - лягушка.

Оборудование и материалы: миографический рычажок, грузики на 5 и 10 г с крючками для их прикрепления к миографу, универсальный штатив, кимограф (или самописец), электростимулятор, раздражающие электроды, препаровальная дощечка, набор препаровальных 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 электростимуляции седалищного нерва.

Подбирают силу и частоту электрического тока, при действии которого развивается 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 1-3 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.

ЗАНЯТИЕ 6

УТОМЛЕНИЕ МЫШЦ

Вопросы для теоретической подготовки к занятию:

1. *\Сила и работа мышц. Работоспособность мышцы. Закон средних нагрузок.*
2. *Понятие мышечного утомления и внешние признаки его проявления.*
3. *Причины и механизмы развития утомления мышц.*
4. *Локализация утомления в условиях целого организма. Работы КМ. Сеченова.*
5. *Способы борьбы с утомлением. «Активный отдых» (феномен Сеченова).*

Цель занятия. Пронаблюдать явление мышечного утомления и проанализировать условия его развития.

Работа 6.1. Запись кривой утомления скелетной мышцы

! . 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 обмена (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, что¹ возбуждающие импульсы приходят к мышце с двигательного нерва через мионевральное соединение, которое 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 при работе опорно-двигательного аппарата еще раньше, чем в нервно-мышечных синапсах, утомление возникает в нервных центрах. Одним из доказательств роли изменения функционального состояния нервных центров в развитии утомления в целом организме 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*».

Объект исследования - лягушка

Оборудование и материалы: миографический рычажок, грузики на 10 и 20 г с крючками для их прикрепления к миографу, универсальный штатив, кимограф (или самописец), два электростимулятора, две пары раздражающих электродов, препаровальная дощечка, набор препаровальных инструментов, нитки, марлевые салфетки, вата, пипетки, раствор Рингера для холоднокровных, 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. К рычажку у места фиксации нити подвешивают 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.

Кимограф (или самописец) устанавливают на медленную скорость движения и производят непрерывную запись кривой утомления нервно-мышечного препарата при длительном ритмическом раздражении нерва.

Когда амплитуда мышечных сокращений заметно уменьшится, раздражение нерва прекращают и, не прерывая записи, начинают прямое раздражение мышцы током сверхпороговой для нее силы при указанном выше ритме (60 Гц). Убеждаются, что с началом прямого раздражения амплитуда сокращений мышцы увеличивается, что свидетельствует о локализации утомления нервно-мышечного препарата в мионевральном синапсе.

ЗАНЯТИЕ 7

ПРОВЕДЕНИЕ ВОЗБУЖДЕНИЯ ПО НЕРВНЫМ ВОЛОКНАМ

Вопросы для теоретической подготовки к занятию:

У) *Структурно-функциональная характеристика и классификация нервных волокон.*

(й.) *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.*

З) *Механизм проведения возбуждения по нервному волокну. Особенности распространения нервного импульса по мякотным и безмякотным нервным волокнам.*

4.) *Передача возбуждения с нервного волокна на мышцу. Строение нервно-мышечного синапса. Механизм передачи возбуждения через нервно-мышечный синапс. Особенности передачи возбуждения в химическом синапсе (синоптическая задержка, односторонность проведения, роль химических веществ).*

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

Работа 7.1. Закон физиологической целостности нерва

Особенностью возбуждения как активного процесса является способность распространяться от места своего возникновения. Еще в XIX веке при изучении возбуждения были установлены и сформулированы основные законы его проведения с учетом взаимодействий, существующих между волокнами нервного ствола. Эти законы в равной мере могут быть отнесены и к особенностям проведения возбуждения по волокнам скелетных мышц.

Первый закон называется *законом физиологической целостности нерва*. 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.

Объект исследования - лягушка.

Оборудование и материалы: электростимулятор, раздражающие электроды, препаровальная пластинка, набор препаровальных 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 убеждаются в восстановлении его проводимости.

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.

Работа 7.2. Закон изолированного проведения возбуждения по нервному волокну

Второй закон, называемый *законом изолированного проведения*, 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.

Объект исследования - лягушка.

Оборудование и материалы, электростимулятор, 2 пары раздражающих электродов, препаровальная пластинка, набор препаровальных

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. 21).

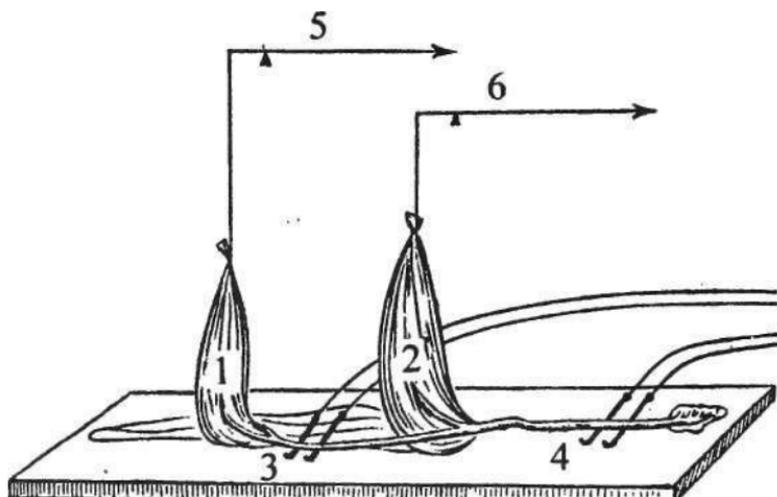


Рис. 21. Схема опыта по доказательству изолированного проведения возбуждения по нервным волокнам:

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

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 вентральной стороне бедра

Готовят препарат одной задней лапки лягушки, сохраняя пояснично-крестцовое сплетение (см. приготовление нервно-мышечного препарата, работа 1.1). 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 пластинке и фиксируют его булавками проксимальнее места прикрепления трехглавой (2) и икроножной (1) мышц, как это показано на рис. 21.

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

Электроды (4) на общем стволе седалищного нерва присоединяют к стимулятору. Подбирают надпороговые 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. Для этого сухожилия мышц соединяют с миографическими рычажками (5 и 6), с помощью которых производят запись на барабане кимографа.

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

Работа 7.3. Закон двустороннего проведения возбуждения по нервному волокну

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 центрост-

ремительно к нервным центрам, откуда после переключения на эфферентные нейроны проводится по их нейритам центробежно.

Проверку справедливости описанной закономерности можно осуществить постановкой опытов в различных вариантах.

Объект исследования - лягушка.

Оборудование и материалы: электростимулятор, раздражающие электроды, установка для регистрации потенциалов действия нерва, пластинка для препаровки, препаровальный набор, 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. 22). Под свободный участок нерва подводят стимулирующие электроды и наносят раздражения. Наблюдают сокращение мышц как бедра, так и голени.

Третий вариант. Этот вариант опыта предусматривает регистрацию биоэлектрических потенциалов по обеим сторонам нерва от участка его раздражения. 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 то-

ки действия, отводимые обеими парами регистрирующих электродов (рис. 23).

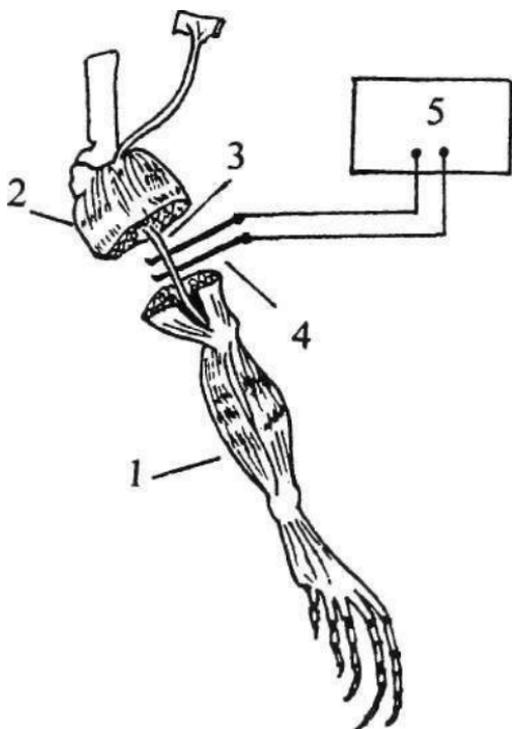


Рис. 22. Схема опыта для наблюдения двустороннего проведения возбуждения по нервным волокнам:
 / - голень; 2 - бедро; 3 — седалищный нерв; 4—раздражающие электроды; 5 - электростимулятор.



U

* •
3

t t
4

Рис. 23. Схема опыта с электрофизиологическим доказательством двустороннего проведения возбуждения по нервным волокнам:
 / - 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.

ЗАНЯТИЕ 8

ЯВЛЕНИЕ ПАРАБИОЗА И ЕГО ФАЗОВЫЙ ХАРАКТЕР

Вопросы для, теоретической подготовки к занятию:

1.) Понятие 'в парабиозе. Сущность теории парабиоза по Н.Е. Введенскому.

2. Характеристика стадий парабиотического процесса в нерве и их физиологическое содержание.

3. Изменение возбудимости, проводимости и лабильности нервного волокна в области очага парабиоза. Трансформация ритма возбуждения.

4. Современная интерпретация механизмов парабиотического процесса с позиций мембранно-ионной теории 'возбуждения.

Цель занятия. Пронаблюдать явление парабиоза, проанализировать условия и закономерности его развития.

Работа 8.1. Регистрация стадий парабиоза

В 1900-1903 годах 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. Эта стадия функциональных сдвигов была названа Н.Е. Введенским *трансформирующей* или *провизор-*

ной, а в настоящее время ее принято называть *уравнительной*. 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 столетий¹ получило дальнейшее развитие в многочисленных трудах отечественных и зарубежных исследователей (А.А. Ухтомский, 1908, 1927; Э. Эдриан, 1932; В.С. Русинов, 1939; И. Тасаки, 1940; Л.В. Латманизова, 1940-1949; Дж. Экклс, 1946 и др.). В современной науке интимная природа физиологических механизмов парабиотического процесса рассматривается с позиций мембранно-ионной теории возбуждения. Установлена зависимость выраженности парабиотических явлений в возбудимых тканях от качественной, количественной и временной динамики трансмембранной разности потенциалов.

Объект исследования - лягушка

Оборудование и материалы: миографический рычажок, универсальный штатив, кимограф (или самописец), электростимулятор, раздражающие электроды, препаровальная дощечка, набор препаровальных 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. Кончик миографа для записи мышечных сокращений подводят к бумажной ленте кимографа (или налаживают регистрацию на самописце).

Раздражая нерв, подбирают параметры тетанизирующего тока для получения слабого и сильного сократительных ответов мышцы. Записывают полученные сокращения.

Для создания парабиотического очага на участок нерва между электродами и мышцей накладывают ватный тампончик, смоченный 1 %-ным раствором хлорида калия (можно использовать и другие альтеризирующие агенты: 2 %-ный раствор хлороформа, эфир, спирт и т. п.). На этом фоне также проводят стимуляцию нерва электрическим током в ранее принятом режиме и регистрируют получаемые ответы на кимографе или самописце.

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 уравнительной фазы парабิโอза.

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 мышца вообще перестает сокращаться как при слабом, так и при сильном раздражении нерва, что характерно для тормозной стадии парабิโอза.

Схема постановки эксперимента и графическое изображение стадий парабิโอза представлены на рис. 24.

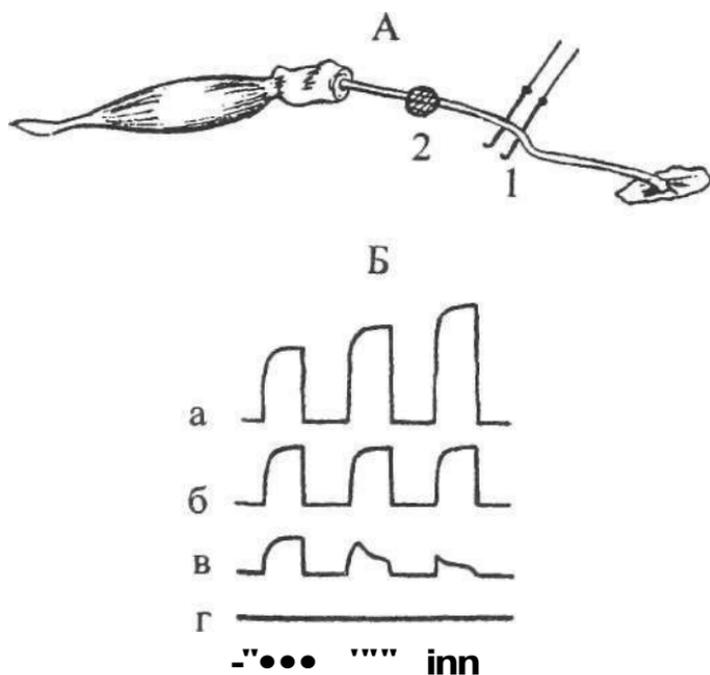


Рис. 24. Последовательные стадии развития парабактериотического процесса в нерве нервно-мышечного препарата:

Л - схема расположения раздражающих электродов (1) и альтерирующего вещества (2) на нерве; Б - кривые тетанических сокращений мышцы при действии тока трех интенсивностей до альтерации нерва (а) и на фоне альтерации (б - уравнительная, в - парадоксальная, г - тормозная фазы парабактериотизации соответственно). Нижняя запись - интенсивность раздражения.

После получения всех стадий парабиоза 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 получаемые в процессе нормализации физиологических свойств нерва мышечные сокращения на ленте барабана кимографа (или самописца).

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

ЗАНЯТИЕ 9

ДЕЙСТВИЕ ПОСТОЯННОГО ТОКА НА ВОЗБУДИМУЮ ТКАНЬ

Вопросы для теоретической подготовки к занятию:

1. *Постоянный электрический ток как раздражитель.*

2. *Полярное действие постоянного тока. Изменения возбудимости и проводимости под полюсами постоянного тока. Понятия «восходящий» и «нисходящий» токи. Физиологический электротон. Сущность кат- и ан-электротона.*

3. *Развитие электротонических изменений в пространстве и времени (явления периэлектротона Н.Е.Введенского и катодической депрессии Б.Ф.Ъциго).*

4. *Полярный закон раздражения Э. Пфлюгера и его физиологическое содержание. Опыт, доказывающий проявление полярного действия постоянного тока на живую ткань.*

5. *Закон сокращения Э. Пфлюгера и его положения (роль силы действующего на нерв постоянного тока, его направления, а также моментов замыкания и размыкания электрической цепи в проявлении закономерностей сокращения мышцы).*

6. *Методические приемы выявления электротонических изменений возбудимости. Неполяризующиеся электроды и их устройство.*

Цель занятия. Провести наблюдение за эффектом действия постоянного тока на возбудимость нерва. Изучить закономерности возникновения процесса возбуждения под полюсами постоянного тока.

работа 9.1. Полярное действие постоянного тока (закон Пфлюгера)

Постоянный электрический ток обладает *полярным действием* на возбудимую ткань. Оно выражается в том, что в момент замыкания цепи постоянного тока возбуждение в нерве или мышце всегда возникает только под катодом, а в момент размыкания - только под анодом. Эти закономерности действия постоянного тока были установлены и сформулированы Э. Пфлюгером.

Объект исследования - лягушка

Оборудование и материалы: электростимулятор, дающий на выходе постоянный ток; неполяризующиеся электроды (для их приготовления используют две стеклянные трубочки длиной 4 см и диаметром 0,4 см; бе-

лую глину, замешанную на физиологическом растворе; насыщенный раствор сульфата цинка; цинковые стерженьки); пластинка для препаровки; набор препаровальных инструментов; марлевые салфетки; вата; нитки; пипетки; раствор аммиака; раствор Рингера для холоднокровных, спирт.

Ход работы.

Составляют электрическую цепь для раздражения постоянным током. Готовят нервно-мышечный препарат (лучше с лапкой) и располагают его на препаровальной пластинке. Подводят под нерв «сапожки» неполяризующихся электродов (рис. 25), обращая внимание на расположение полюсов. Если ближе к мышце находится катод, то после замыкания цепи направление тока через нерв будет *нисходящим*, если же ближе к мышце анод - *восходящим*.

$\%f\%or$
f - J

1 -

1



Рис. 25. Неполяризующиеся электроды:

1 — стеклянные трубочки, заполненные насыщенным раствором сульфата цинка; 2 — «сапожки» из белой глины (каолина); 3 — цинковые стерженьки с клеммами для подсоединения к источнику постоянного тока.

Подбирают постоянный ток средней силы. Замыкают электрическую цепь и через некоторое время (10-15 с) размыкают её. Отмечают, что сокращение мышцы возникает только в момент замыкания и размыкания цепи.

Устанавливают *нисходящее направление тока* (ближе к мышце располагают катод). Кладут на нерв между электродами маленький ватный фитилек, смоченный концентрированным раствором аммиака, который не должен растекаться по нерву. Как известно, аммиак вызывает нарушение физиологической целостности нерва и делает его в этом участке временно непроводящим. Через 1-3 мин повторяют замыкание и размыкание цепи и отмечают, что сокращение происходит только в момент замыкания, так как возникшее в нерве под катодом воз-

буждение беспрепятственно распространяется до мышцы. Возбуждение, возникающее при размыкании цепи постоянного тока под анодом, не вызывает сократительного эффекта, так как, распространяясь по нерву, встретит на своем пути участок с нарушенной проводимостью.

Меняют *направление тока на восходящее*. Вновь замыкают и через некоторое время размыкают цепь постоянного тока. Поскольку ближе к мышце теперь находится анод, то сокращение наблюдают только при раз-

мыкании цепи, так как возбуждение, возникшее при замыкании под катодом, не пройдет через альтерированный участок.

Снимают ватный фитилек с аммиаком с нерва и несколько раз омывают его физиологическим раствором. Проверяют наличие сократительного эффекта при замыкании и размыкании цепи постоянного тока обоих направлений после восстановления проводимости нерва.

Рекомендации к оформлению работы. 1. Оформите протокол опыта. 2. Отрадите результаты эксперимента в таблице, обозначив сокращение мышцы знаком «+», а отсутствие сокращения знаком «-».

Таблица

Проявление сократительных эффектов в зависимости от направления постоянного тока

Условия опыта	Нисходящий ток		Восходящий ток	
	Замыкание	Размыкание	Замыкание	Размыкание
До действия аммиака				
При действии аммиака				
После действия аммиака				

3. В протоколе зарисуйте схему опыта. 4. Дайте объяснение полученным результатам и сделайте выводы.

Работа 9.2. Физиологический электротон

Постоянный ток при воздействии на ткань вызывает глубокие перестройки ее функционального состояния. Как показал Э. Пфлюгер, под электродами постоянного тока происходят изменения возбудимости и проводимости нерва. Всему комплексу этих явлений было дано название *физиологический электротон*. Изменения функционального состояния нерва в области катода и анода протекают неодинаково. Различают *катэлектротон* (повышение возбудимости под катодом постоянного тока) и *анэлектротон* (снижение возбудимости под анодом постоянного тока). Эти явления обусловлены тем, что в момент замыкания цепи постоянного тока под катодом развивается деполяризация мембраны нервного волокна, а под анодом - гиперполяризация. В момент размыкания наступают противоположные изменения мембранного потенциала.

Объект исследования - лягушка.

Оборудование и материалы: два электростимулятора (один из которых дает на выходе постоянный ток, а другой - переменный), две пары электродов (обычные биполярные и неполяризующиеся), кимограф, универсальный штатив, вертикальный миограф, пластинка для препаровки, набор препаровальных инструментов, марлевые салфетки, вата, нитки, пипетки, раствор Рингера для холоднокровных, спирт.

Ход работы.

Собирают две электрические цепи. Одна из них - цепь постоянного тока - служит для непосредственного раздражения, другая - цепь импульсного тока - позволяет определить наличие и степень изменений возбудимости нерва при прохождении постоянного тока.

Готовят нервно-мышечный препарат, бедренную кость которого закрепляют в зажиме штатива, а мышцу соединяют с миографом. Электроды, используемые для раздражения импульсным током, и неполяризующиеся электроды для воздействия постоянным током располагают на нерве в соответствии со схемой (рис. 26).

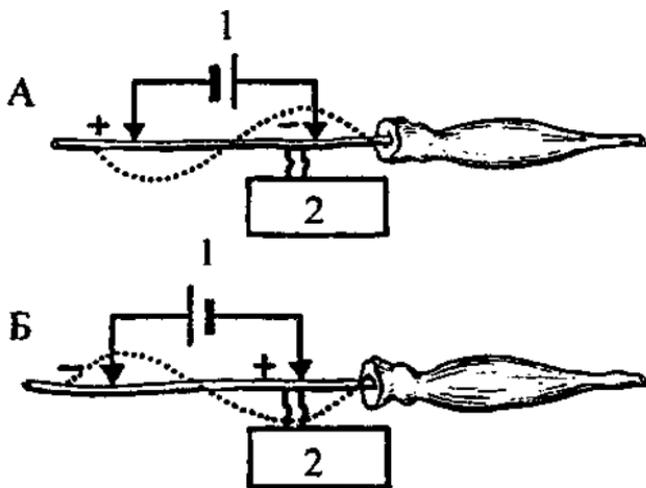


Рис. 26. Схема проведения опыта по воспроизведению явления физиологического электротона:

А - расположение на нерве электродов при нисходящем направлении постоянного тока; Б - расположение на нерве электродов при восходящем направлении постоянного тока; 1 - источник постоянного тока; 2 - источник переменного (импульсного) тока.

В начале опыта определяют порог раздражения нерва импульсным током и записывают одиночные мышечные сокращения в неразвернутом виде при поворотах барабана кимографа рукой.

Затем включают постоянный ток и во время его действия вновь определяют порог возбуждения при раздражении импульсным током. Отмечают, что если ближе к мышце расположен катод цепи постоянного тока (нисходящее направление), то возбудимость нерва оказывается повышенной, на что указывает усиление одиночных мышечных сокращений при той же силе раздражения.

Размыкают цепь постоянного тока и вслед за этим снова измеряют возбудимость в области катода. Она оказывается пониженной: мышца перестает отвечать сокращением на ранее пороговые раздражения. Для получения сократительного эффекта требуется усиление импульсного тока. Через короткий отрезок времени возбудимость под катодом возвращается к исходному уровню: сокращения мышцы возникают при первоначальной силе раздражения нерва.

Меняют направление постоянного тока на восходящее и повторяют опыт. Наблюдают эффекты, вызываемые замыканием и размыканием цепи постоянного тока, иллюстрирующие анаэлектротонические изменения в нерве. Эти эффекты будут противоположны катэлектротоническим.

Рекомендации к оформлению работы. 1. Оформите протокол опыта. 2. В протоколе зарисуйте схему проведенного эксперимента. 3. Опишите характер изменений возбудимости нерва под влиянием катода и анода постоянного тока. 4. Объясните механизмы возникновения кат- и анаэлектротона с позиций мембранной теории возбуждения.

Работа 9.3. Закон сокращения

При действии постоянного тока на нерв сокращение связанной с ним мышцы при замыкании и размыкании электрической цепи возникает не всегда. Наличие или отсутствие мышечной реакции будет зависеть от интенсивности тока и его направления (нисходящего или восходящего).

По интенсивности ток условно делят на три категории (слабый, средний и сильный), отличающиеся не абсолютными величинами, а по физиологическим эффектам. *Слабым* называют пороговый ток, впервые вызывающий минимальный сократительный ответ, *средним* - ток несколько большей интенсивности, приводящий к выраженным сокращениям, и *сильным* такой ток, который приводит к глубоким электротоническим изменениям с последующим развитием полной непроводимости нерва.

Зависимость эффекта раздражения от силы и направления тока выражается в *законе сокращения*, установленном Э. Пфлюгером. Результаты, получаемые при различных вариантах раздражения, могут быть объяснены с привлечением полярного закона и закона физиологического электротона.

Согласно закону сокращения, слабый ток как нисходящего, так и восходящего направлений, вызывает мышечное сокращение только при замыкании электрической цепи. При размыкании сокращение отсутствует. Это объясняется тем, что развивающийся при размыкании под катодом катэлектротон физиологически сильнее анэлектротона, возникающего при этом под анодом. Следовательно, при применении слабого тока пороговому значению катэлектротона будет соответствовать подпороговый по силе анэлектротон.

С усилением действующего тока анэлектротон быстро нарастает, достигает пороговой и сверхпороговой величин, становясь причиной появления сократительного эффекта и при размыкании цепи постоянного тока средней силы. Таким образом, токи средней силы обоих направлений вызывают сокращение мышцы как при замыкании, так и при размыкании цепи.

При действии сильных токов роль электротонических изменений возбудимости и проводимости нерва в возникновении мышечных сокращений проявляется в наибольшей степени. Так, при замыкании цепи сильного постоянного тока нисходящего направления наличие сокращения обусловлено тем, что возбуждение возникает в области ближайшего к мышце катода и беспрепятственно достигает ее. При размыкании данной цепи сокращение не произойдет. Это объясняется тем, что возбуждение, возникающее при размыкании в области удаленного от мышцы анода, не может пройти к ней через область резкого понижения возбудимости и проводимости нерва под катодом. В противоположность этому, при замыкании сильного тока восходящего направления сокращение отсутствует. Причина заключается в том, что возбуждение, формирующееся в области удаленного от мышцы катода, не поступает к ней из-за резкого снижения возбудимости и проводимости нерва уже под анодом. При размыкании восходящего сильного тока сокращение происходит, поскольку возбуждение, возникшее под ближайшим к мышце анодом, свободно распространяется до нее. Таким образом, сильный нисходящий ток вызывает сокращение только при замыкании цепи, а сильный восходящий - только при ее размыкании.

Объект исследования - лягушка.

Оборудование и материалы: электростимулятор, дающий на выходе постоянный ток; неполяризующиеся электроды, кимограф, универсальный штатив, вертикальный миограф, пластинка для препаровки, набор препаровальных инструментов, марлевые салфетки, вата, нитки, пипетки, раствор Рингера для холоднокровных, спирт.

Ход работы.

Собирают электрическую цепь для раздражения нерва постоянным током, используя при этом свежеприготовленные неполяризующиеся электроды. Готовят препарат «реоскопическая лапка» и располагают его на препаровальной пластинке. Седалищный нерв препарата размещают на «сапожках» неполяризующихся электродов.

Устанавливают нисходящее направление тока (ближе к мышце катод). Находят такую силу раздражения (слабый ток), при которой получается пороговое сокращение мышцы. При этом обращают внимание на то, что сократительный эффект имеет место только при замыкании и отсутствует при размыкании цепи.

Продолжают замыкать и размыкать электрическую цепь, увеличивая интенсивность раздражающего тока. Отмечают, что при достижении определенной его величины (средний ток) сокращение будет проявляться не только при замыкании, но и при размыкании цепи. Обращают внимание на более слабый сократительный эффект размыкания, по сравнению с замыканием.

Доводят ток до большой интенсивности (сильный ток) и наблюдают исчезновение сократительного ответа мышцы при размыкании и сохранение его при замыкании цепи.

Меняют направление постоянного тока на восходящее (ближе к мышце анод). Повторяют весь опыт в том же порядке, производя последовательно замыкание и размыкание восходящего тока слабой, средней и большой силы, и наблюдают за проявлением сократительных эффектов.

Рекомендации к оформлению работы. 1. Оформите протокол опыта. 2. Результаты эксперимента представьте в виде таблицы, обозначив наличие сокращения знаком «+».

Таблица

Сократительные эффекты при действии постоянного тока различной интенсивности

Категории тока по силе	Нисходящее направление		Восходящее направление	
	Замыкание	Размыкание	Замыкание	Размыкание
Слабый				
Средний				
Сильный				

3. Дайте объяснение полученным данным, сформулируйте выводы.

ЗАНЯТИЕ 10

КОЛЛОКВИУМ ПО ФИЗИОЛОГИИ НЕРВОВ И МЫШЦ

Вопросы для подготовки к коллоквиуму

Неосновные свойства возбудимых тканей (возбудимость, проводимость, лабильность).

2. Понятие о процессе возбуждения. Неспецифические и специфические признаки возбуждения.

Условия возникновения процесса возбуждения (значение силы, длительности и градиента силы раздражения для развития возбуждения).

4. Развитие представлений о биоэлектрических явлениях (биопотенциалах). Работы Л. Гальвани, К. Маттеучи, Э. Дюбуа-Реймона, Л. Германи, В.Ю. Чаговца. С^р У ^ ' » ^ к *п ^ ""*£J!£? " Г*

5. Современные представления о происхождении биопотенциалов. Мембранная теория Ю. Бернштейна, А. Ходжкина, А. Хаксли, Б. Катца. Потенциал покоя (величина, методы регистрации). Ионные механизмы потенциала покоя.

7. Потенциал действия (величина, методы регистрации). Фазовый характер потенциала действия и его ионные механизмы.

Натрий калиевый насос и его роль в поддержании трансмембранной разности потенциалов.

Фазовые изменения возбудимости нервной и мышечной тканей в процессе возбуждения.

Биоэлектрические действия постоянного тока на нерв. Понятия электрофизиологического, катодической депрессии.

Чрезвычайно высокая единица как структурно-функциональный элемент скелетной мышцы. Фазические и тонические нейромоторные единицы.

Юдиночное мышечное сокращение и его фазы.

13. Суммирование мышечных сокращений. Тетанус, его вид

14. Оптимум и пессимум частоты и силы раздражения,

ультраструктура волокон скелетных мышц. Механизм сокращения мышечного волокна (теория скользящих нитей). Работы В.А. Энгельгардта и М.Н. Любимовой, А. Сент-Дьордьи, А. Хаксли и Т. Хаксли.

Структура нервно-мышечного синапса. Механизм передачи возбуждения с нерва на скелетную мышцу, с. VI ind) -> j/i \B\^)

Утомление мышцы и внешние признаки его проявления. Причины и механизмы развития мышечного утомления. Феномен Сеченова.

18. fiegенbie волокна и их физиологические свойства. Законы проведения возбуждения по нервным волокнам.

19. Структурно-функциональная классификация нервных волокон (волокна типов А, В и С). Механизмы распространения возбуждения в безмякотных и мякотных нервных волокнах.

Ю. Сущность учения о парабриозе (по Н.Е. Введенскому). Стадии парабриотического процесса, их характеристика и современная интерпретация.

Рекомендуемая литература

1. Начала физиологии /Под ред. А.Д. Ноздрачева. С-Пб.: Лань, 2001.
2. Ноздрачев А.Д., Поляков Е.Л. Лабораторные животные. Анатомия лягушки. М.: Высшая школа, 1994.
3. Общий курс физиологии человека и животных: В 2 кн. /Под ред. А.Д. Ноздрачева. М.: Высшая школа, 1991.
4. Основы физиологии человека/Под ред. Б.И. Ткаченко. М.: Высшая школа, 1994.
5. Физиология человека /Под ред. Г.И. Косицкого. М.: Медицина, 1985.
6. Физиология человека: В 3 томах / Под ред. Р. Шмидта и Г.Тевса. М.: Мир, 1998.

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ.....	3
ЗАНЯТИЕ 1. Сравнительный анализ возбудимости нерва и мышцы.....	4
Работа 1.1. Приготовление нервно-мышечного препарата лягушки. ...	4
Работа 1.2. Измерение порогов силы раздражения нерва и мышцы. ...	9
ЗАНЯТИЕ 2. Анализ роли фактора времени действия раздражителя для возникновения процесса возбуждения.....	11
Работа 2.1. Хронаксиметрия.....	11
Работа 2.2. Построение кривой «силы-длительности».....	19
ЗАНЯТИЕ 3. Биоэлектрические явления в нервах и мышцах.....	21
Работа 3.1. Опыты Гальвани.....	21
Работа 3.2. Опыт Маттеучи (вторичное сокращение).....	23
Работа 3.3. Опыт Келликера (вторичное сокращение под влиянием токов действия сердца).....	25
ЗАНЯТИЕ 4. Мышечное сокращение.....	27
Работа 4.1. Одиночное мышечное сокращение и его анализ.....	27
Работа 4.2. Суммация мышечных сокращений.....	30
Работа 4.3. Тетаническое сокращение мышцы. Зубчатый и гладкий тетанус.....	31
ЗАНЯТИЕ 5. Оптимум и пессимум частоты и силы раздражения.....	34
Работа 5.1. Регистрация оптимального и пессимального сокращений мышцы.....	34
ЗАНЯТИЕ 6. Утомление мышц.....	37
Работа 6.1. Запись кривой утомления скелетной мышцы.....	37
ЗАНЯТИЕ 7. Проведение возбуждения по нервным волокнам.....	40
Работа 7.1. Закон физиологической целостности нерва.....	40
Работа 7.2. Закон изолированного проведения возбуждения по нервному волокну.....	41
Работа 7.3. Закон двустороннего проведения возбуждения по нервному волокну.....	43
ЗАНЯТИЕ 8. Явление парабриоза и его фазовый характер.....	47
Работа 8.1. Регистрация стадий парабриоза.....	47
ЗАНЯТИЕ 9. Действие постоянного тока на возбудимую ткань.....	51
Работа 9.1. Полярное действие постоянного тока (закон Пфлюгера).....	51
Работа 9.2. Физиологический электротон.....	53
Работа 9.3. Закон сокращения.....	55
ЗАНЯТИЕ 10. Коллоквиум по физиологии нервов и мышц.....	58
Рекомендуемая литература.....	60