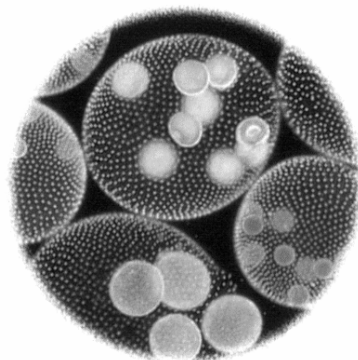


Л.Ф. ДОБРО, Н.М. БОГАТОВ

БИОФИЗИКА

Лабораторный практикум

Часть 3



**Краснодар
2011**

Министерство образования и науки
Российской Федерации
КУБАНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Л.Ф. ДОБРО, Н.М. БОГАТОВ

БИОФИЗИКА

Лабораторный практикум

Часть 3

Краснодар
2011

УДК 577(075.8)
ББК 28.071.я 73
Д 56

Рецензенты:
Кандидат биологических наук, профессор
Г.А. Плутахин
Кандидат технических наук, доцент
Ю.Б. Захаров

Добро, Л.Ф., Богатов, Н.М.
Д 56 Биофизика: лабораторный практикум / Л.Ф. Добро,
Н.М. Богатов. Краснодар: Кубанский. гос. ун-т, 2011. 104 с.

Дается описание 8 лабораторных работ по курсу «Биофизика». Приведены теоретические сведения, методические указания по выполнению работ, контрольные вопросы и задания, а также список рекомендуемой литературы.

Адресуется студентам физико-технического факультета.

УДК 577(075.8)
ББК 28.071.я73

© Кубанский государственный
университет, 2011

ВВЕДЕНИЕ

Лабораторный практикум по курсу «Биофизика» органически связан со многими областями современного естествознания и служит научной основой решения многих прикладных технических задач.

Формирование навыков выполнения физического эксперимента – необходимый элемент физико-технического образования. Анализ экспериментальных данных позволяет убедиться в соответствии выводов теории результатам опытов.

В ходе исследования устанавливаются количественные зависимости между различными явлениями, которые определяются в результате измерений. По различным причинам никакое измерение не может быть выполнено абсолютно точно, поэтому следует не только определять саму величину, но и оценивать погрешность измерений.

Описания лабораторных работ настоящего практикума построены по общей схеме и включают необходимые сведения о цели работы, используемом оборудовании, порядке выполнения и форме представления результатов измерений. В каждой работе излагаются основы теории рассматриваемых физических явлений, приводятся контрольные вопросы и задания. При подготовке к лабораторным работам необходимо также пользоваться конспектами лекций, учебной и специальной литературой.

После выполнения лабораторной работы студент обязан представить *на следующем лабораторном занятии* оформленный отчет и сдать работу. При сдаче лабораторной работы необходимо владеть теоретическим материалом, знать ответы на контрольные вопросы, уметь комментировать полученные результаты и погрешности измерений, быть готовым продемонстрировать на лабораторной установке любые этапы эксперимента. Требования по оформлению работ в целом стандартны. Все экспериментальные результаты должны сопровождаться оценкой погрешности измерений независимо от того, есть по этому поводу специальные указания в работе или нет.

Лабораторная работа № 1.1

ИЗУЧЕНИЕ ПОТЕНЦИАЛА ПОКОЯ

Приборы и принадлежности

Мембранная камера; эталонный электрод, хлорид серебра; измеритель рН/мВ, ручной; переходник типа штепсель BNC / 4 мм гнездо; датчик температуры, Pt-1000; мерная колба, 500 мл, (NS19/26); мерная колба, 1 000 мл (NS 24/29); мерный цилиндр, 100 мл, BORO 3.3; цилиндрический сосуд без делений, 170 мл, $d = 40$ мм, $h = 200$ мм; склянка, узкогорлая, пластмассовая, 500 мл; склянка, узкогорлая, пластмассовая, 1 000 мл; ложка-шпатель, спец. Ста; целлофан, 300×200 мм (5 листов); катионопроницаемая мембрана; хлорид калия, 250 г.

Цель – определить с помощью двух хлорид-селективных электродов разницу потенциалов концентрации двух различных электролитов, разделенных мембраной (целлофан или катионопроницаемая мембрана), и измерить милливольтметром. Значения, полученные в ходе эксперимента, сравнить со значениями, полученными математическим путем.

КРАТКАЯ ТЕОРИЯ

Мембраны, в том числе плазматические, в принципе непроницаемы для заряженных частиц. Правда, в мембране имеется Na^+/K^+ -АТФ-фаза (Na^+/K^+ -АТР-фаза), осуществляющая активный перенос ионов Na^+ из клетки в обмен на ионы K^+ . Этот транспорт энергозависим и сопряжен с гидролизом АТФ (АТР) (рис. 1. 1) За счет работы Na^+ , K^+ -насоса поддерживается неравновесное распределение ионов Na^+ и K^+ между клеткой и окружающей средой (рис. 1. 2). Поскольку расщепление одной молекулы АТФ обеспечивает перенос трех ионов Na^+ (из клетки) и двух ионов K^+ (в клетку), этот транспорт электрогенен, т. е. цитоплазма клетки заряжена отрицательно по отношению к внеклеточному пространству.

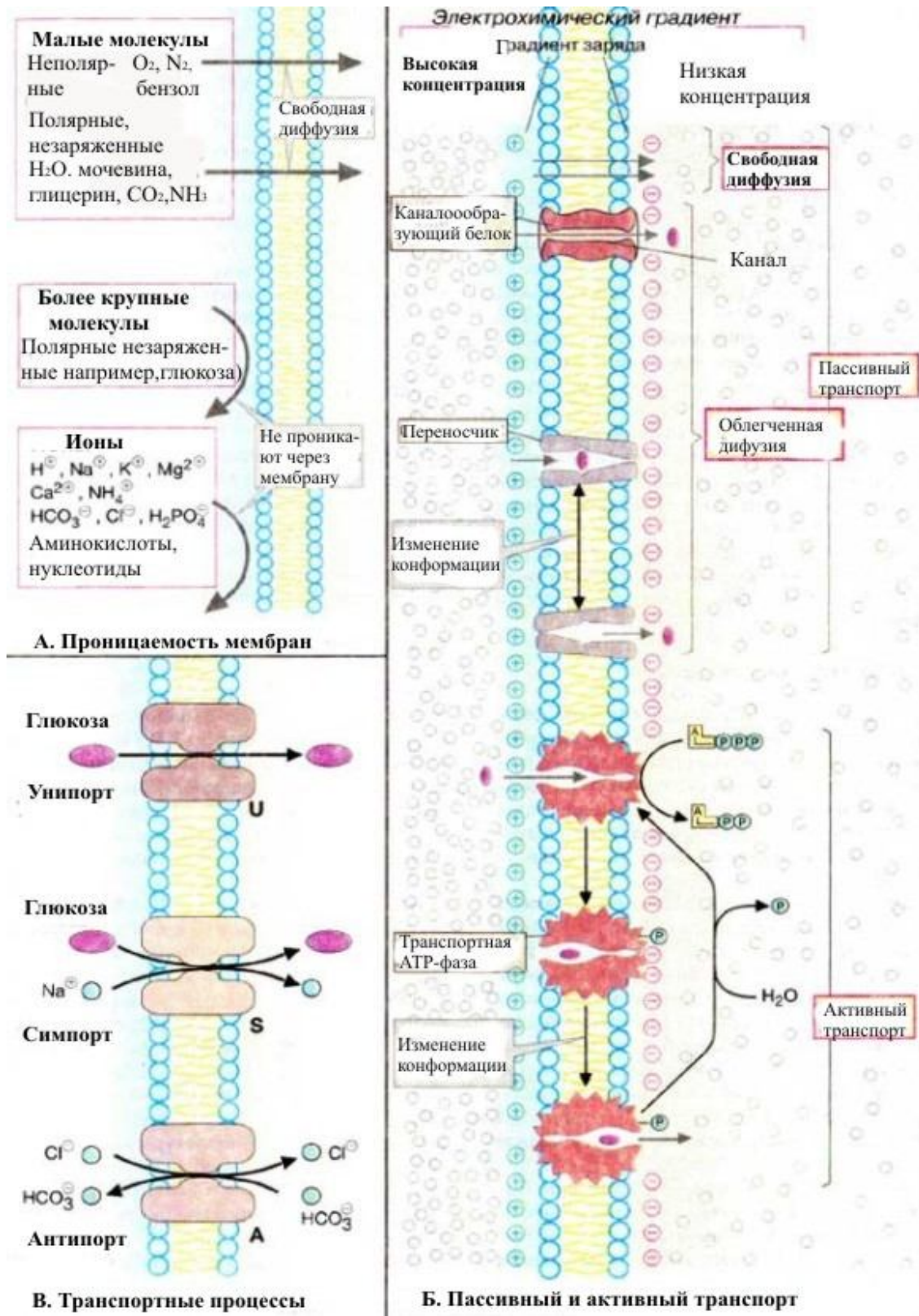


Рис. 1.1. Виды транспорта клетки

Электрохимический потенциал. Содержимое клетки заряжено отрицательно по отношению к внеклеточному пространству.

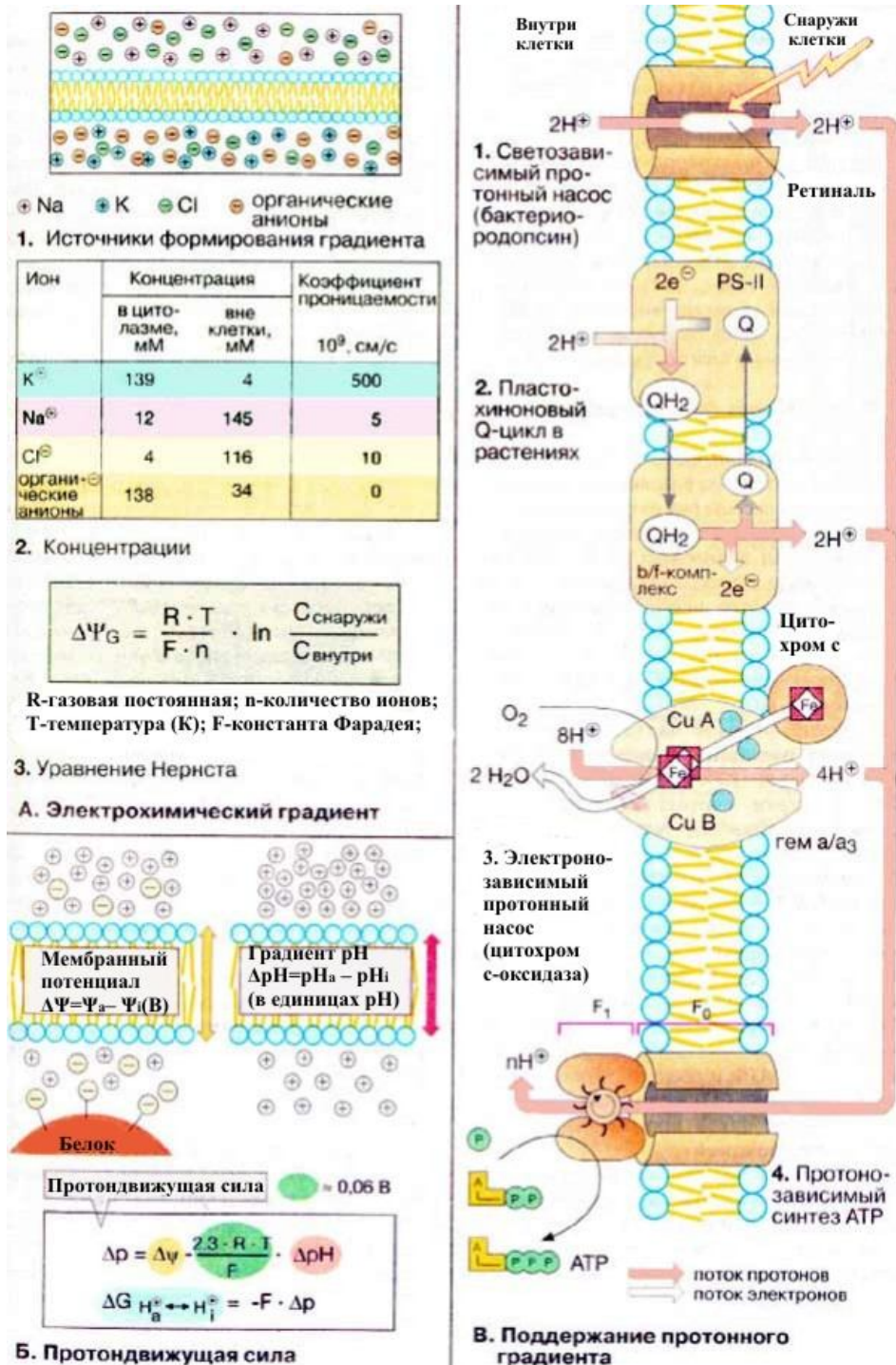


Рис. 1. 2. Электрохимический потенциал

Основная причина возникновения на мембране электрического потенциала (мембранного потенциала $\Delta\psi$, рис. 1.2.) – существование специфических ионных каналов. Транспорт ионов через каналы происходит по градиенту концентрации или под действием мембранного потенциала. В невозбужденной клетке часть K^+ -каналов находится в открытом состоянии и ионы K^+ постоянно диффундируют из нейрона в окружающую среду (по градиенту концентрации). Покидая клетку, ионы K^+ уносят положительный заряд, что создает **потенциал покоя**, равный примерно – 60 мВ. Из коэффициентов проницаемости различных ионов (см. рис. 2) видно, что каналы, проницаемые для Na^+ и Cl^- , преимущественно закрыты. Ионы фосфата и органические анионы, например, белки, практически не могут проходить через мембраны. С помощью уравнения *Нернста* (см. рис. 1. 2) можно показать, что мембранный потенциал нервной клетки в первую очередь определяется ионами K^+ , которые вносят основной вклад в проводимость мембраны.

Ионные каналы. В мембранах нервной клетки имеются каналы, проницаемые для ионов Na^+ , K^+ , Ca^{2+} и Cl^- . Эти каналы чаще всего находятся в закрытом состоянии и открываются лишь на короткое время. Каналы подразделяются на *потенциал-управляемые* (или электровозбудимые), например, быстрые Na^+ -каналы, и *лиганд-управляемые* (или хемовозбудимые), например, никотиновые холинэргические рецепторы. Каналы – это интегральные мембранные белки, состоящие из многих субъединиц. В зависимости от изменения мембранного потенциала или взаимодействия с соответствующими лигандами, *нейромедиаторами* и *нейромодуляторами* (рис. 1. 3), белки-рецепторы могут находиться в одном из двух конформационных состояний, что и определяет проницаемость канала («открыт» – «закрыт» и т.д.). Возбуждение нервной клетки под действием химического сигнала (реже электрического импульса) приводит к возникновению **потенциала действия (ПД)**. Это означает, что потенциал покоя –60 мВ скачком изменяется на +30 мВ и спустя 1 мс принимает исходное значение. Процесс начинается с открывания Na^+ -канала (1) (см рис. 1. 1). Ионы Na^+ устремляются в клетку (по

градиенту концентрации), что вызывает локальное обращение знака мембранного потенциала (2) (см рис. 1. 1). При этом Na^+ -каналы тотчас закрываются, т. е. поток ионов Na^+ в клетку длится

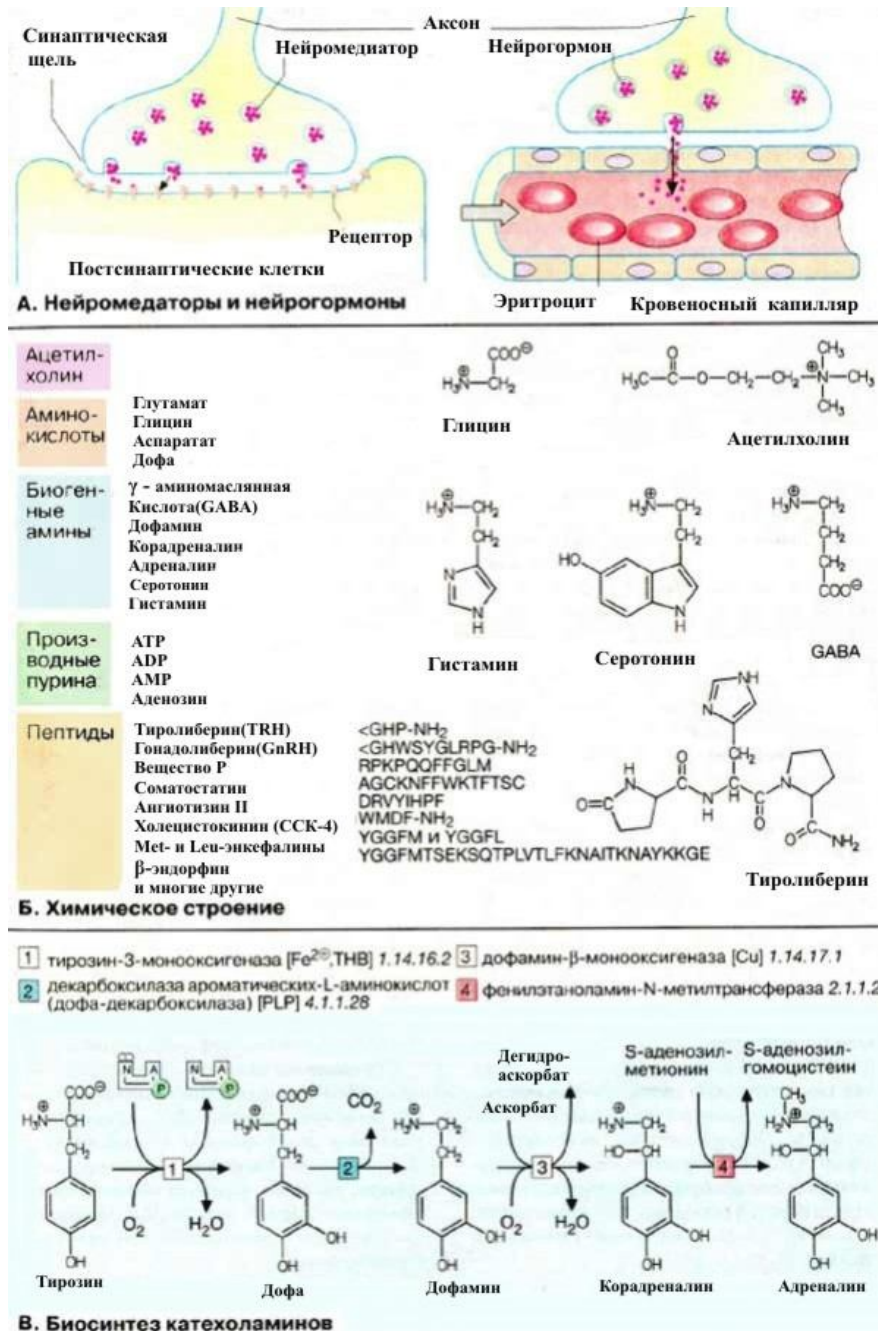


Рис. 1.3. Ионные каналы

очень короткое время (3) (см рис. 1. 1). В связи с изменением мембранного потенциала открываются (на несколько милисе-

кунд) потенциал-управляемые K^+ -каналы (2) (см. рис. 1. 1) и ионы K^+ устремляются в обратном направлении, из клетки. В результате мембранный потенциал принимает первоначальное значение (3) (см. рис. 1. 1) и даже превышает на короткое время **потенциал покоя** (4) (см. рис. 1. 1). После этого нервная клетка вновь становится возбудимой.

За один импульс через мембрану проходит небольшая часть ионов Na^+ и K^+ и концентрационные градиенты обоих ионов сохраняются (в клетке выше уровень K^+ , а вне клетки выше уровень Na^+). Поэтому по мере получения клеткой новых импульсов процесс локального обращения знака мембранного потенциала может повторяться многократно. Распространение потенциала действия по поверхности нервной клетки основано на том, что локальное обращение мембранного потенциала стимулирует открывание соседних потенциал-управляемых ионных каналов, в результате чего возбуждение распространяется в виде деполяризационной *волны* на всю клетку.

Активные свойства мембраны, обеспечивающие возникновение потенциала действия, основываются главным образом на поведении потенциалзависимых натриевых (Na^+) и калиевых (K^+) каналов. Начальная фаза ПД формируется входящим натриевым током, позже открываются калиевые каналы и выходящий K^+ -ток возвращает потенциал мембраны к исходному уровню. Исходную концентрацию ионов затем восстанавливает натрий-калиевый насос.

По ходу ПД каналы переходят из состояния в состояние: у Na^+ -каналов основных состояний три - закрытое, открытое и инактивированное (в реальности все сложнее, но этих трёх достаточно для описания), у K^+ -каналов два – закрытое и открытое.

Поведение каналов, участвующих в формировании ПД, описывается через проводимость и вычисляется через коэффициенты трансфера.

Коэффициенты трансфера были выведены А.Л. Ходжкиным и Э. Хаксли.

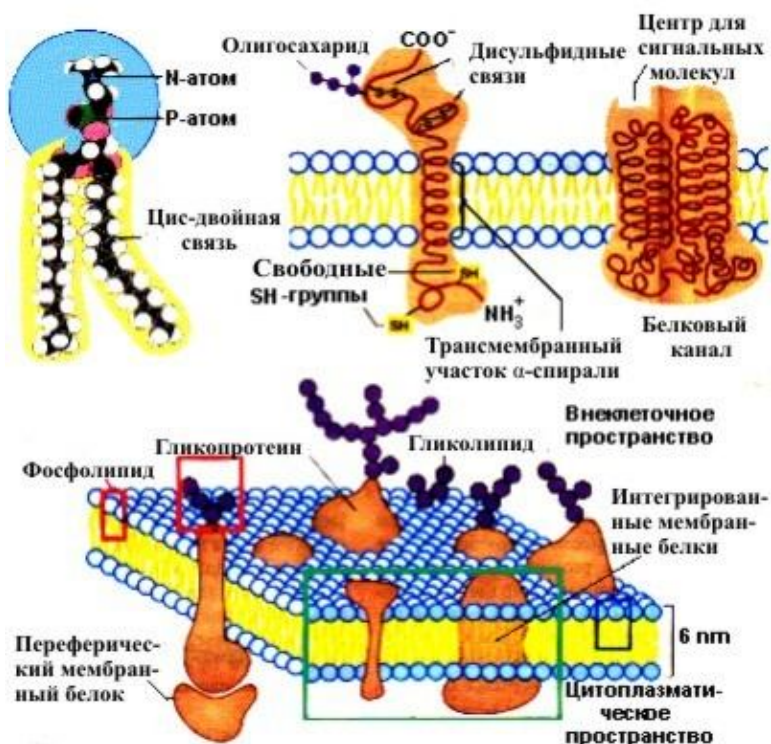


Рис. 1. 4 Структура мембраны клетки

Порядок выполнения работы

Установка

Приготовьте следующие растворы, кратные 500 или 1 000 мл.

1. 0,01 моль/л HCl.

Смешайте 500 мл дистиллированной воды с 50 мл HCl концентрацией 0,1 моль/л в мерной колбе.

2. 0,0001 моль/л HCl.

Смешайте 500 мл дистиллированной воды с 50 мл HCl концентрацией 0,01 моль/л в мерной колбе.

3. 1 моль/л NaCl.

Растворите 29,2 г NaCl в дистиллированной воде и доведите до 500 мл в мерной колбе.

4. 0,1 моль/л NaCl.

Налейте 100 мл NaCl концентрацией 1 моль/л и доведите объем до 1 000 мл дистиллированной водой в мерной колбе.

5. 0,01 моль/л NaCl.

Налейте 100 мл NaCl концентрацией 0,1 моль/л и доведите до 1 000 мл дистиллированной водой в мерной колбе.

6. 0,001 моль/л NaCl.

Налейте 100 мл NaCl концентрацией 0,01 моль/л и доведите до 1 000 мл дистиллированной водой в мерной колбе.

7. 1 моль/л KCl.

Растворите 37,3 г KCl в дистиллированной воде и доведите до 500 мл в мерной колбе.

8. 0,1 моль/л KCl.

Налейте 100 мл KCl концентрацией 1 моль/л и доведите до 1 000 мл дистиллированной водой в мерной колбе.

9. 0,01 моль/л KCl.

Налейте 100 мл KCl концентрацией 0,1 моль/л и доведите до 1 000 мл дистиллированной водой в мерной колбе.

10. 0,001 моль/л KCl.

Налейте 100 мл KCl концентрацией 0,01 моль/л и доведите до 1 000 мл дистиллированной водой в мерной колбе.

Измерение диффузионного потенциала на мембране из целлофана

1. Увлажните лист целлофана и закрепите его на отверстие контейнера мембранной камеры без винтов при помощи резинки и оставьте высыхать в течение 5 минут. Затем присоедините 2-й контейнер, затяните винты так, чтобы обе камеры плотно прилегли друг к другу.

2. Снимите защитные колпачки с двух хлорид-серебряных электродов и поместите электроды в цилиндр, в котором находится 0,1 моль/л KCl (см. рис. 1. 6), подключите электроды к измерителю рН-потенциала так, чтобы электрод для более концентрированного раствора был подсоединен к центральному разъему переходника типа BNC, а электрод для раствора с меньшей концентрацией – к боковому разъему переходника.

3. Как видно из табл. 1, в первом опыте оба контейнера камеры наполнены растворами NaCl определенной концентрации. Контейнеры следует наполнять одновременно (при помощи градуированных цилиндров на 100 мл). Измерьте и запишите значе-

ния температуры экспериментальных растворов (см. рис. 1. 6). Выньте электроды из цилиндра и погрузите их в экспериментальные растворы (рис. 5). Включите мВ-метр и считайте полученное значение. Затем сразу выключите установку и поместите электроды в цилиндр с KCl концентрацией 0,1 моль/л.

Таблица 1

Комбинации для растворов NaCl (и для растворов KCl)

опыт	Комбинации	
	Контейнер с концентрированным раствором	Контейнер с разбавленным раствором
1	NaCl 0,01 моль/л 100 мл	NaCl 0,001 моль/л 100 мл
2	NaCl 0,1 моль/л 100 мл	NaCl 0,001 моль/л 100 мл
3	NaCl 0,1 моль/л 100 мл	NaCl 0,01 моль/л 100 мл
4	NaCl 1 моль/л 100 мл	NaCl 0,01 моль/л 100 мл
5	NaCl 1 моль/л 100 мл	NaCl 0,1 моль/л 100 мл

4. Повторите измерение дважды с интервалом примерно в 2 мин. Между измерениями не забывайте погружать электроды в раствор KCl концентрацией 0,1 моль/л и проверять их на эквивалентность (симметрию) (см. рис. 1. 6). Если можно измерить потенциал между двумя электродами в растворе KCl концентрацией 0,1 моль/л, этот так называемый потенциал асимметрии следу-

ет вычесть из измеренного диффузионного потенциала.

5. Проведите три измерения, как описано ранее, для каждой комбинации экспериментальных растворов (опыты 1–5 в табл. 1).

6. Несколько раз прополосните контейнеры мембранной камеры дистиллированной водой, при замене экспериментальных растворов. При смене иона (с NaCl на HCl или KCl) используйте новую мембрану.



Рис. 1. 5 Экспериментальная установка

Измерение потенциалов на катионопроницаемой мембране

1. Из катионопроницаемой мембраны вырежьте круг диаметром 6 см и закрепите его на большом отверстии контейнера камеры. Затем при помощи винтов соедините контейнеры.

2. Наполните контейнеры растворами NaCl или KCl, как указано в табл. 1 (опыты 1–5). Проведите измерения аналогично измерениям диффузионного потенциала.

Результаты и расчет

1. Биологические мембраны представляют собой граничный



Рис. 1. 6. Электроды в растворе

слой между двумя растворами электролита (например, Na^+ , K^+ , Cl^- и ионами белка). Разница электрического потенциала на мембранах возрастает, когда подвижность и концентрация ионов не одинакова по обе стороны слоя. Если через мембрану проходят все ионы, возникает диффузионный потенциал, который неуклонно ослабевает с уравниванием концентрации. В отличие от этого свободная диффузия, а значит, и уравнивание концентрации подавляется относительно проницаемой мембраной: развивается постоянная разница потенциалов.

2. Для расчета определите среднее значение каждой разницы трех потенциалов для каждой комбинации растворов (учитывая потенциал асимметрии). Как диффузионный потенциал, так и потенциал на катионопроницаемой мембране зависят от разницы концентрации двух растворов. При разнице в один порядок потенциал всего в половину больше значения, получаемого при разнице в два порядка. Размер и полярность диффузионных потенциалов зависят от электролитов, используемых в эксперименте. Такое соотношение при исполь-

зовании катионопроницаемой мембраны не наблюдается. Однако разница потенциалов, полученная при использовании такой мембраны, выше, чем при использовании целлофановой мембраны, последняя свободно пропускает малые ионы (например, $\varepsilon = 54,5$ мВ и 11,0 мВ соответственно для 0,1 моль/л / 0,01 моль/л NaCl).

Диффузионный потенциал рассчитывается по формуле:

$$\varepsilon = \frac{\mu - \nu}{\mu + \nu} 0,2 \cdot T \cdot \lg \frac{a_1}{a_2} [\text{мВ}] ,$$

где T – абсолютная температура (0 К = –273 °С);

μ – скорость диффузии катиона (табл. 2);

ν – скорость диффузии аниона (табл. 2);

a_1 – активность раствора с большей концентрацией;

a_2 – активность раствора с меньшей концентрацией.

Таблица 2

Скорости диффузии

μ	см/с	ν	см/с
H ⁺	318	ОН [–]	174
Na ⁺	43,5	Сl [–]	65,4
K ⁺	64,7	–	–

3. Активность равна произведению концентрации на коэффициент активности ($a = c \cdot f$). При измерениях важную роль играет активность, а не концентрация, поскольку ионы в более концентрированном растворе взаимно тормозят друг друга и у раствора в результате этого появляются свойства, характерные для него при меньшем наличии ионов, чем это есть на самом деле. В сильно разбавленных растворах, где ионы больше не мешают друг другу, значение коэффициентов активности стремится к 1 (табл. 3).

4. Приведенная формула также используется для расчета потенциала на катионопроницаемой мембране. Однако поскольку скорость диффузии анионов v равна нулю, выражение $(\mu - v)/(\mu + v) = 1$. Таким образом, формула упрощается:

$$\varepsilon = 0,2 \cdot T \cdot \lg \frac{a_1}{a_2} [\text{мВ}] .$$

Примечание: Катионопроницаемая мембрана отличается от мембраны невозбужденной нервной клетки двумя аспектами: через искусственную мембрану в равной степени проникают Na^+ и K^+ и у нее нет энергозависимого ионного насоса.

Таблица 3

Коэффициент активности

Растворы	концентрация			
	0,001 моль/л	0,01 моль/л	0,1 моль/л	1 моль/л
HCl	0,965	0,904	0,769	—
NaCl	0,966	0,906	0,786	0,664
KCl	0,965	0,902	0,771	0,611

Контрольные вопросы и задания

1. Что представляет из себя мембрана (структура, свойства и функции мембран)?
2. Каков ионный механизм формирования мембранного потенциала покоя?
3. За счет какого процесса формируется мембранный потенциал покоя?
4. Опишите строение мембраны возбудимых клеток: ионных каналов, ионных помп.
5. Перечислите виды потенциала. Расскажите кратко о каждом.
6. Дайте определение понятию «коэффициент трансфера». Для чего он служит?

Лабораторная работа № 2.1

НЕЙРОСИМУЛЯТОР. СИНАПС ВОЗБУЖДЕНИЯ

Приборы и принадлежности

Базовая установка «Кобра 3»; источник питания, 12 В, информационный стандартный кабель RS 232; программное обеспечение для универсального самописца системы «Кобра 3»; нейросимулятор; источник питания; соединительный шнур, 500 мм (желтый); ПК с системой Windows[®].

Цель – при помощи модели строения нервной системы изучить следующие темы: 1) происхождение потенциалов действия; 2) преобразование интенсивности раздражения в частоту потенциала действия.

КРАТКАЯ ТЕОРИЯ

Потенциал действия – волна возбуждения, перемещающаяся по мембране живой клетки (рис. 2. 2). По сути своей представляет электрический разряд – кратковременное изменение потенциала на небольшом участке мембраны возбудимой клетки (нейрона, мышечного волокна или железистой клетки), в результате которого наружная поверхность этого участка становится отрицательно заряженной по отношению к соседним участкам мембраны, тогда как его внутренняя поверхность становится положительно заряженной по отношению к соседним участкам мембраны. Потенциал действия является физической основой нервного или мышечного импульса, играющего сигнальную (регуляторную) роль.

Потенциалы действия могут различаться по своим параметрам в зависимости от типа клетки и даже на различных участках мембраны одной и той же клетки. Наиболее характерный пример различий: потенциал действия сердечной мышцы и потенциал действия большинства нейронов. Тем не менее в основе любого потенциала действия лежат следующие явления.

Мембрана живой клетки поляризована – её внутренняя поверхность заряжена отрицательно по отношению к внешней благодаря тому, что в растворе возле её внешней поверхности находится большее количество положительно заряженных частиц (катионов), а возле внутренней поверхности – большее количество отрицательно заряженных частиц (анионов). Мембрана обладает избирательной проницаемостью – её проницаемость для различных частиц (атомов или молекул) зависит от их размеров, электрического заряда и химических свойств.

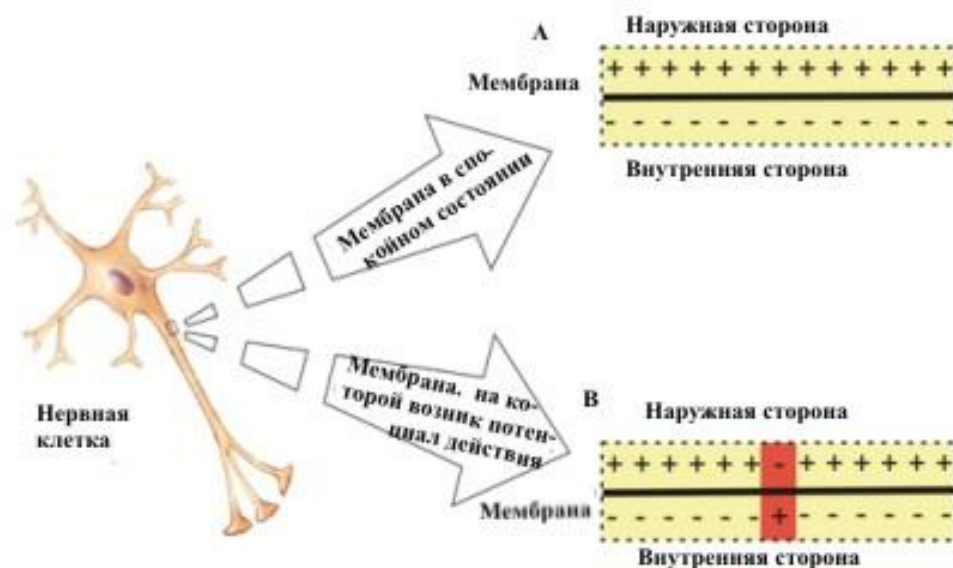


Рис. 2. 1. Схема распределения зарядов по разные стороны мембраны возбудимой клетки в спокойном состоянии (А) и при возникновении потенциала действия (В).

Мембрана возбудимой клетки способна быстро менять свою проницаемость для определённого вида катионов, вызывая переход положительного заряда с внешней стороны на внутреннюю (рис. 2. 1).

Первые два свойства характерны для всех живых клеток. Третье же является особенностью клеток возбудимых тканей и причиной, по которой их мембраны способны генерировать и проводить потенциалы действия.

Фазы потенциала действия

1. Предспайк – процесс медленной деполяризации мембраны до критического уровня деполяризации (местное возбуждение, локальный ответ).

2. Пиковый потенциал, или спайк, состоящий из восходящей части (деполяризация мембраны) и нисходящей части (реполяризация мембраны).

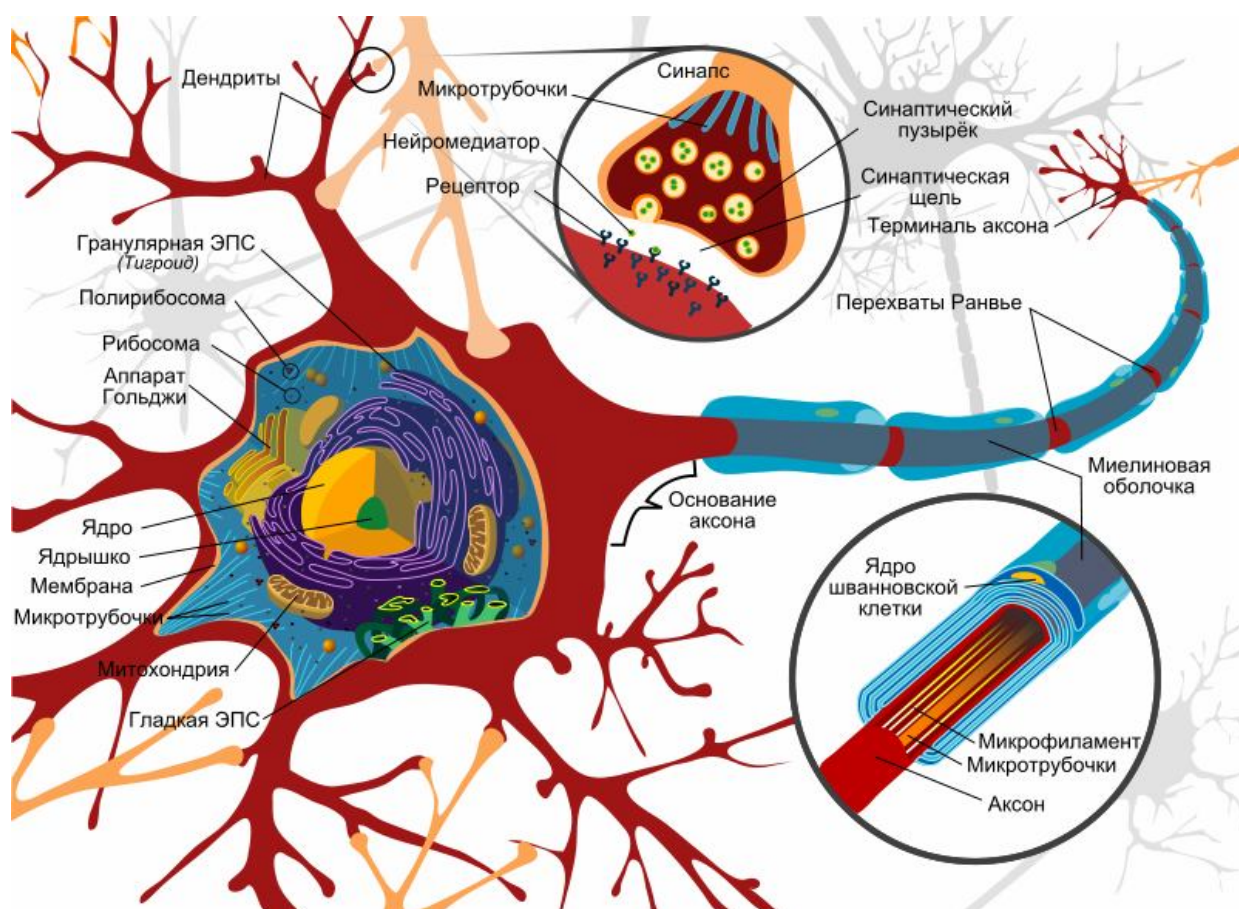


Рис. 2. 2 Детальная схема нервной клетки, её строения, строения её отростков и образования связей между нервными клетками

3. Отрицательный следовой потенциал – от критического уровня деполяризации до исходного уровня поляризации мембраны (следовая деполяризация).

4. Положительный следовой потенциал – увеличение мембранного потенциала и постепенное возвращение его к исходной величине (следовая гиперполяризация).

Поляризация мембраны живой клетки обусловлена отличием ионного состава с её внутренней и наружной стороны. Когда клетка находится в спокойном (невозбуждённом) состоянии, ионы по разные стороны мембраны создают относительно стабильную разность потенциалов, называемую потенциалом покоя. Если ввести внутрь живой клетки электрод и измерить мембранный потенциал покоя, он будет иметь отрицательное значение (в пределах 70 - 90 мВ) (рис. 2. 3). Это объясняется тем, что суммарный заряд на внутренней стороне мембраны существенно меньше, чем на внешней, хотя с обеих сторон содержатся и катионы, и анионы. Снаружи – на порядок больше ионов натрия, кальция и хлора, внутри – ионов калия и отрицательно заряженных белковых молекул, аминокислот, органических кислот, фосфатов, сульфатов. Надо понимать, что речь идёт именно о заряде поверхности мембраны – в целом среда и внутри, и снаружи клетки заряжена нейтрально.

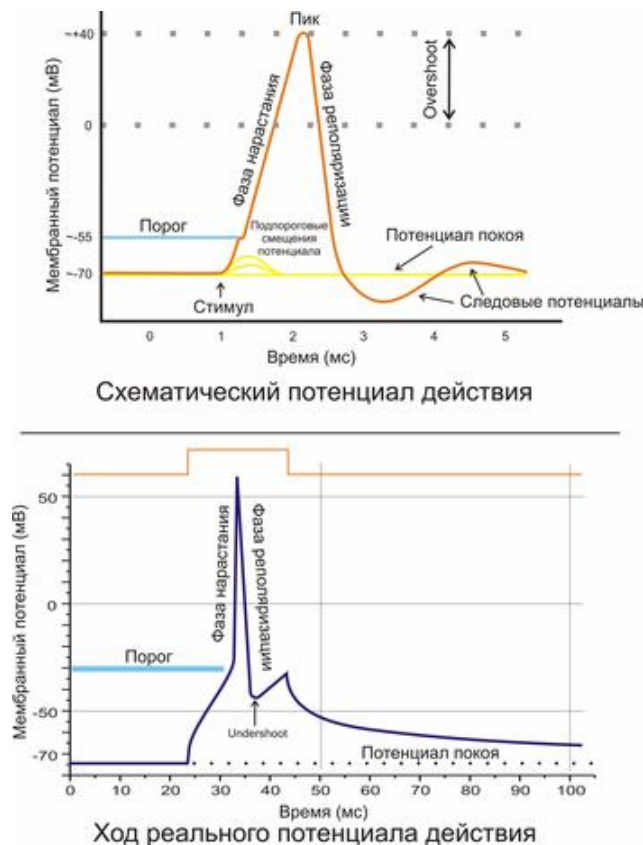


Рис. 2. 3 Изменение потенциала действия на мембране

Потенциал мембраны может изменяться под действием различных стимулов. Искусственным стимулом может служить электрический ток, подаваемый на внешнюю или внутреннюю сторону мембраны через электрод. В естественных условиях стимулом часто служит химический сигнал от соседних клеток, поступающий через синапс или путём диффузной передачи через межклеточную среду. Смещение мембранного потенциала может происходить в отрицательную (гиперполяризация) или положительную (деполяризация) сторону.

В нервной ткани потенциал действия, как правило, возникает при деполяризации – если деполяризация мембраны нейрона достигает некоторого порогового уровня или превышает его, клетка возбуждается и от её тела к аксонам и дендритам распространяется волна электрического сигнала. (В реальных условиях на теле нейрона обычно возникают постсинаптические потенциалы, которые сильно отличаются от потенциала действия по своей природе, например, они не подчиняются принципу «всё или ничего». Эти потенциалы преобразуются в потенциал действия на особом участке мембраны – аксонном холмике, так что потенциал действия не распространяется на дендриты.) (рис. 2. 4).



Рис. 2. 4 Простейшая схема, мембраны с двумя натриевыми каналами в открытом и закрытом состоянии соответственно

Это обусловлено тем, что на мембране клетки находятся ионные каналы – белковые молекулы, образующие в мембране поры, через которые ионы могут проходить с внутренней сторо-

ны мембраны на наружную и наоборот. Большинство каналов ионоспецифично – натриевый канал пропускает практически только ионы натрия и не пропускает другие (это явление называют селективностью). Мембрана клеток возбудимых тканей (нервной и мышечной) содержит большое количество потенциалзависимых ионных каналов, способных быстро реагировать на смещение мембранного потенциала. Деполяризация мембраны в первую очередь вызывает открытие потенциалзависимых натриевых каналов. Когда одновременно открывается достаточно много натриевых каналов, положительно заряженные ионы натрия устремляются через них на внутреннюю сторону мембраны. Движущая сила в данном случае обеспечивается градиентом концентрации (с внешней стороны мембраны находится намного больше положительно заряженных ионов натрия, чем внутри клетки) и отрицательным зарядом внутренней стороны мембраны (см рис. 2. 3). Поток ионов натрия вызывает ещё большее и очень быстрое изменение мембранного потенциала, которое и называют потенциалом действия (в специальной литературе обозначается ПД).

Согласно принципу «всё или ничего» мембрана клетки возбудимой ткани либо не отвечает на стимул совсем, либо отвечает с максимально возможной для неё на данный момент силой. То есть если стимул слишком слаб и порог не достигнут, потенциал действия не возникает совсем. В то же время пороговый стимул вызовет потенциал действия такой же амплитуды, как и стимул, превышающий пороговый. Это отнюдь не означает, что амплитуда потенциала действия всегда одинакова – один и тот же участок мембраны, находясь в разных состояниях, может генерировать потенциалы действия разной амплитуды.

После возбуждения нейрон на некоторое время оказывается в состоянии абсолютной рефрактерности, когда никакие сигналы не могут его возбудить снова, затем входит в фазу относительной рефрактерности, когда его могут возбудить исключительно сильные сигналы (при этом амплитуда ПД будет ниже, чем обычно). Рефрактерный период возникает из-за инактивации быстрого натриевого тока, т. е. инактивации натриевых каналов.

Распространение потенциала действия

Распространение потенциала действия по немиелинизированным волокнам

По немиелинизированному волокну ПД распространяется непрерывно. Проведение нервного импульса начинается с распространением электрического поля. Возникший ПД за счет электрического поля способен деполяризовать мембрану соседнего участка до критического уровня, в результате чего на соседнем участке генерируются новые ПД. Сами ПД не перемещаются, они исчезают там же, где возникают. Главную роль в возникновении нового ПД играет предыдущий.

Если внутриклеточным электродом раздражать аксон посередине, то распространяться в обоих направлениях. Обычно же ПД распространяется по аксону в одном направлении (от тела нейрона к нервным окончаниям), хотя деполяризация мембраны происходит по обе стороны от участка, где в данный момент возник ПД. Одностороннее проведение ПД обеспечивается свойствами натриевых каналов – после открывания они на некоторое время инактивируются и не могут открыться ни при каких значениях мембранного потенциала (свойство рефрактерности). Поэтому на ближнем к телу клетки участке, где до этого уже «прошел» ПД, он не возникает.

При прочих равных условиях распространение ПД по аксону происходит тем быстрее, чем больше диаметр волокна. По гигантским аксонам кальмара ПД может распространяться почти с такой же скоростью, как и по миелинизированным волокнам позвоночных (около 100 м/с).

Распространение потенциала действия по миелинизированным волокнам

По миелинизированному волокну ПД распространяется скачкообразно (сальтаторное проведение). Для миелинизированных волокон характерна концентрация потенциалзависимых ионных каналов только в областях перехватов Ранвье; здесь их плотность

в 100 раз больше, чем в мембранах безмиелиновых волокон. В области миелиновых муфт потенциалзависимых каналов почти нет. ПД, возникший в одном перехвате Ранвье, за счет электрического поля деполяризует мембрану соседних перехватов до критического уровня, что приводит к возникновению в них новых ПД, т. е. возбуждение переходит скачкообразно, от одного перехвата к другому. В случае повреждения одного перехвата Ранвье ПД возбуждает 2, 3, 4-й и даже 5-й, поскольку электроизоляция, создаваемая миелиновыми муфтами, уменьшает рассеивание электрического поля. Это увеличивает скорость распространения ПД по миелинизированным волокнам по сравнению с немиелинизированными. Кроме того, миелинизированные волокна толще, а электрическое сопротивление более толстых волокон меньше, что тоже увеличивает скорость проведения импульса по миелинизированным волокнам. Другим преимуществом сальтаторного проведения является его экономичность в энергетическом плане, так как возбуждаются только перехваты Ранвье, площадь которых меньше 1 % мембраны, следовательно, необходимо значительно меньше энергии для восстановления трансмембранных градиентов Na^+ и K^+ , расходующихся в результате возникновения ПД, что может иметь значение при высокой частоте разрядов, идущих по нервному волокну.

Чтобы представить, насколько эффективно может быть увеличена скорость проведения за счёт миелиновой оболочки, достаточно сравнить скорость распространения импульса по немиелинизированным и миелинизированным участкам нервной системы человека. При диаметре волокна около 2 нм и отсутствии миелиновой оболочки скорость проведения будет составлять ~ 1 м/с, а при наличии даже слабой миелинизации при том же диаметре волокна – 15–20 м/с. В волокнах большего диаметра, обладающих толстой миелиновой оболочкой, скорость проведения может достигать 120 м/с.

Следует, однако, понимать, что скорость распространения потенциала действия по мембране отдельно взятого нервного волокна отнюдь не является постоянной величиной – в зависимости от различных условий эта скорость может очень значительно

уменьшаться и соответственно увеличиваться, возвращаясь к некоему исходному уровню.

Внутриклеточный потенциал. Величина потенциала покоя определяется главным образом градиентом концентрации ионов калия. Это связано с тем, что в покое клеточная мембрана относительно проницаема для ионов калия, но сравнительно непроницаема для других ионов, таких как натрий, кальций или хлор. Ввиду существования градиента концентрации ионы калия стремятся диффундировать из клетки через мембрану. Электронейтральность не может поддерживаться за счёт движения клеточных анионов наружу, поскольку эти анионы в основном являются большими поливалентными ионами (часто связанными с клеточными белками), для которых клеточная мембрана непроницаема. Поэтому направленное кнаружи движение положительно заряженных ионов калия приводит к возникновению отрицательного заряда внутри клетки. Если бы клеточная мембрана была проницаемой только для ионов калия, то последние продолжали бы диффундировать из клетки до тех пор, пока внутри нее не накопился бы достаточный отрицательный заряд и электростатическое притяжение не стало бы препятствовать дальнейшему четкому движению калия кнаружи. В этом случае направленная внутрь сила электрического поля будет точно равной противоположно направленной (кнаружи) силе, связанной с градиентом концентрации, и ионы калия перестанут четко перемещаться кнаружи: алгебраическая сумма этих двух сил, называемая градиентом электрохимического потенциала, будет равной нулю. Внутриклеточный потенциал, при котором суммарный пассивный поток ионов калия равен нулю, называется потенциалом равновесия ионов калия (ЕК).

Перехват Ранвье. Перехват Ранвье – это участок аксона, не покрытый миелиновой оболочкой; промежуток между двумя смежными шванновскими клетками, образующими миелиновую оболочку нервного волокна в периферической и ЦНС у позвоночных. Длина каждого перехвата Ранвье составляет от 0,5 у толстых до 2,5 мкм у тонких волокон, расстояние между ними равно 1,5–2 мм. Длина межперехватных участков примерно пропорциональна диаметру волокна. Число Р. п., возникающих во время

миелогенеза, остаётся постоянным; двигательное нервное волокно протяжённостью от спинного мозга до мышц пальцев руки у человека содержит около 800 Р. п. Облегчённое формирование ионных токов в Р. п. способствует возникновению в них потенциалов действия, которые «прыгают» с одного перехвата Ранвье на другой (сальтаторное проведение). Скоординированная дифференцировка аксона и его миелинизирующих клеток требует тесной взаимосвязи между нейронами и глией на самых ранних стадиях развития. Сигналы, передаваемые аксоном, регулируют пролиферацию, выживаемость и дифференцировку олигодендроцитов и шванновских клеток и участвуют в детерминации толщины миелина. Реципрокные глиальные сигналы влияют на цитоскелет аксонов и аксонный транспорт и необходимы для выживаемости аксонов. В результате таких реципрокных связей миелинизированные волокна приобретают структурные признаки, позволяющие им максимизировать скорость проведения импульса. Одним из таких признаков является разделение мембраны аксона на отдельные молекулярные, структурные и функциональные домены.

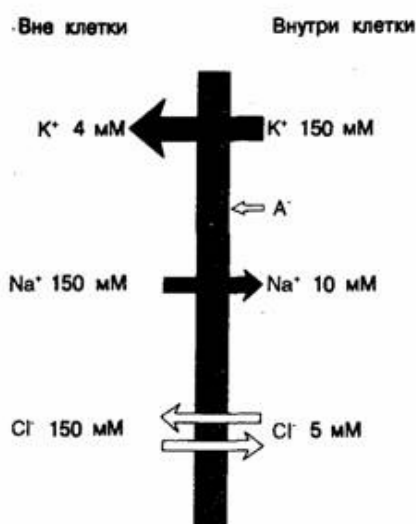


Рис. 2. 5 Модель работы ионных насосов

Узловые перехваты Ранвье (рис. 2. 5) представляют собой небольшие по длине, равномерно расположенные разрывы миелиновой оболочки. Интервал между перехватами Ранвье имеет

длину примерно в 100 раз больше диаметра нервного волокна. Имеются некоторые различия в структурных характеристиках перехватов между центральной и периферической нервными системами. В периферических нервах весь миелинизированный участок аксона покрыт базальной оболочкой (базальным слоем), а внешний слой шванновской клетки имеет микроворсинки, покрывающие узловые перехваты. Околоузловое пространство (т.е. пространство между аксолеммой и базальным слоем), содержащее микроворсинки, также заполнено волокнистым матриксом.

Постсинаптический потенциал. Постсинаптический потенциал – это изменение мембранного потенциала постсинаптической мембраны в ответ на импульс, поступивший от пресинаптического нейрона. Различают возбуждающий постсинаптический потенциал и тормозной постсинаптический потенциал. Потенциалы действия, генерируемые разными нейронами, примерно одинаковы, постсинаптические потенциалы, возникающие в разных входных синапсах на одном и том же нейроне, сильно варьируют как по величине, так и по продолжительности. В одном синапсе на мотонейроне входящий нервный импульс может вызвать деполяризацию в 0,1 мВ, а в другом – деполяризацию в 20 мВ. Если степень деполяризации окажется одинаковой, эффект будет тем сильнее, чем больше область синаптического контакта, но природа системы такова, что даже малые по величине постсинаптические потенциалы, суммируясь, могут давать большой эффект.

Индивидуальные постсинаптические потенциалы, как правило, не приводят к возникновению потенциала действия. Если сигналы одновременно приходят к нескольким синапсам, находящимся в одном и том же участке дендрита, то общий постсинаптический потенциал будет примерно равен сумме отдельных постсинаптических потенциалов, причем тормозные постсинаптические потенциалы суммируются с отрицательным знаком. Суммарное электрическое возмущение, возникшее в одном постсинаптическом участке, будет распространяться на другие участки за счет пассивных кабельных свойств мембраны дендрита.

За счет временной суммации и пространственной суммации потенциалы действия множества нейронов могут определять

мембранный потенциал одного постсинаптического нейрона, в результате чего выработается определенный ответ, обычно в виде импульсов для передачи сигналов другим клеткам. Ответный сигнал должен отражать величину суммарного постсинаптического потенциала, которая может плавно изменяться. Однако потенциалы действия имеют постоянную амплитуду и распространяются по закону «все или ничего». Единственно свободной переменной при передаче сигналов с помощью импульсов остается временной интервал между последовательными импульсами. Поэтому для передачи информации величина суммарного постсинаптического потенциала должна быть преобразована (перекодирована) в виде частоты импульсного разряда. Такое кодирование достигается с помощью специальной группы потенциал-зависимых ионных каналов, расположенных в основании аксона.

В мембране аксонного холмика имеется кроме натриевых каналов еще по меньшей мере четыре класса каналов с воротными механизмами: три избирательно проницаемых калиевых канала и один кальциевый канал. Три разновидности калиевых каналов с воротами обладают совершенно разными свойствами, их можно назвать медленными, быстрыми и Ca^{++} -зависимыми каналами.

Одних только натриевых каналов недостаточно для проведения потенциала действия. В случае слабой синаптической стимуляции, не доводящей деполяризацию мембраны аксонного холмика до порогового уровня, потенциал действия не возникнет. При постепенном усилении стимуляции порог будет достигнут, натриевые каналы откроются и возникнет потенциал действия. В результате последующей инактивации натриевых каналов возникший потенциал действия исчезнет. Прежде чем сможет возникнуть другой потенциал действия, эти каналы должны выйти из инактивированного состояния, но для этого нужно, чтобы мембранный потенциал вернулся к большому отрицательному значению, а этого не произойдет, пока поддерживается сильный деполяризующий стимул. Поэтому после каждого импульса с целью реполяризации, необходимой с целью возникновения следующего импульса, нужен еще какой-то вид каналов. Эту задачу выполняют медленные калиевые каналы. В ответ на деполяризацию мембраны эти каналы открываются так же, как и натриевые,

но позже, во время спада потенциала действия, что позволяет ионам калия выходить из клетки, тем самым препятствуя действию деполяризующего стимула и возвращая мембранный потенциал к уровню равновесного потенциала калия. Этот потенциал настолько отрицателен, что натриевые каналы выводятся из состояния инактивации. Кроме того, и выход из клетки калия прекращается, поскольку реполяризация мембраны приводит к тому, что медленные калиевые каналы опять закрываются прежде, чем успевают инактивироваться. После реполяризации мембраны снова возможно возбуждение потенциала действия.

Однако системы натриевых и медленных калиевых каналов недостаточно для того, чтобы частота разряда отражала интенсивность стимуляции: если сила непрерывной стимуляции клетки ниже порогового уровня, потенциал действия не возникнет, если же она превысит порог, то сразу начнется частая импульсация. Чтобы частота импульсации была пропорциональна величине стимула, необходимы быстрые калиевые каналы. В открытом состоянии они препятствуют действию деполяризующих стимулов и тормозят возникновение импульсов, а открывание этих каналов регулируется таким образом, что они снижают частоту разряда при уровнях стимуляции, которые лишь немного выше порогового уровня.

Порядок выполнения работы

Установка

1. Подсоедините приборы, как показано на рис. 2. 6
2. Подключите выход источника питания для нейросимулятора (9 В) к входу нейросимулятора (9 В) при помощи кабеля с 3 штырями.
3. Соедините выход раздражителя 1 со входом синапса возбуждения при помощи белого кабеля.
4. Соедините выход межклеточного потенциала 1 с аналоговым входом 1 при помощи желтого кабеля.
5. Соедините выход потенциала действия E с аналоговым входом 2 при помощи желтого кабеля, а выход заземления – с аналоговым входом 2 при помощи длинного белого кабеля.



Рис. 2. 6 Экспериментальная установка

6. Откройте программу для измерений «Cobra 3 Measure».
7. В меню выберите «Universal Writer» («Универсальный самописец»).
8. Поверните ручку S на нейросимуляторе и выберите наименьшее пограничное значение (крайнее левое положение).

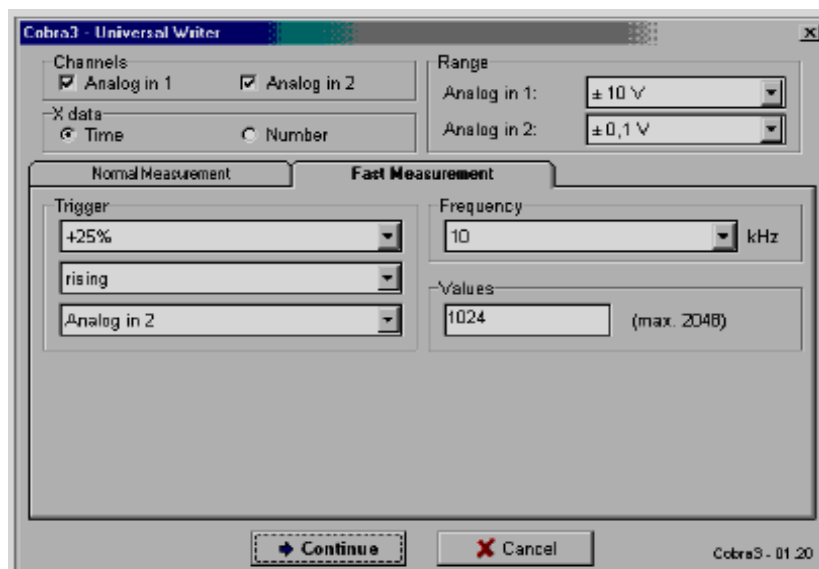


Рис. 2. 7 Параметры измерения

9. Выберите уровень максимального раздражения для канала 1 (крайнее правое положение).

10. Выберите параметры измерения (рис. 2. 7) и продолжите измерения, нажав «Continue» («Далее»).

Эксперимент 1

Слегка коснитесь переключателя канала раздражения 1; результат сохраните.

Эксперимент 2

1. Щелкните на красной точке и начните измерения, нажав «Continue».

2. Пошагово уменьшайте интенсивность раздражения. Каждый раз слегка касайтесь переключателя канала раздражения 1; результат сохраните.

Результаты и расчет

Эксперимент 1. При возбуждении синапсом возбуждения возбуждающий постсинаптический потенциал (ВПСП) возбуждается последующим нейрон. Это приводит к формированию потенциалов действия, которые проводятся от перехватов Ранвье через внеклеточный электрод (E) (рис. 2. 8).

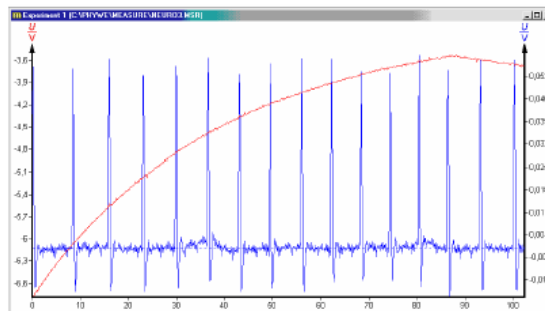


Рис. 2. 8 Результаты, полученные при интенсивном раздражении

Эксперимент 2. Уменьшение интенсивности раздражения приводит к снижению уровня ВПСП и увеличению расстояния между отдельными потенциалами действия (рис. 2. 9). При этом амплитуда потенциалов действия здесь рассматривается в виде частоты потенциала действия.

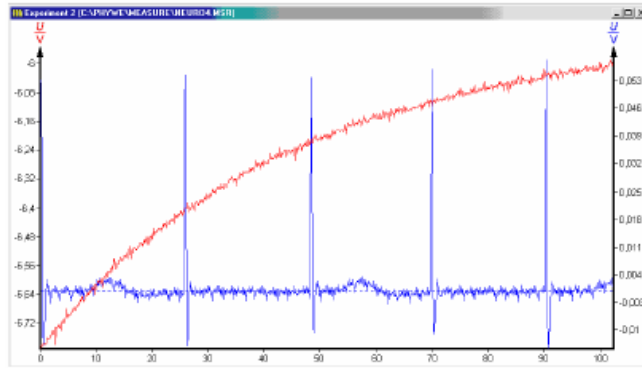


Рис. 2. 9 Результаты, полученные при слабом раздражении

Контрольные вопросы и задания

1. Дайте определение понятия «потенциал действия».
2. Перечислите фазы потенциала действия.
3. Как возникает потенциал действия?
4. Что такое постсинаптический потенциал? Какие виды постсинаптических сигналов выделяют?
5. За счет чего формируется заряд на мембране?
6. Что такое аксонный холмик?
7. Как распространяется потенциал действия по нервному волокну?

Лабораторная работа № 3.1

ЭЛЕКТРОКАРДИОГРАФИЯ ЧЕЛОВЕКА

Приборы и принадлежности

Универсальная установка «Кобра 3»; информационный стандартный кабель RS 232; источник питания, 12 В/2 А; биоусилитель; камера для подсоединения электродов, электроды для регистрации ЭКГ; хлорид калия.

Цель – записать электрокардиограмму (ЭКГ) сердца, закрепив датчики на левой ноге и обеих руках (электрод II по Эйнтховену). Изучить фрагменты ЭКГ в процессе сердечных сокращений (волна *P*, *P–Q* фрагмент, желудочковый комплекс, волна *T*).

КРАТКАЯ ТЕОРИЯ

Сердце человека состоит из четырёх камер (левое предсердие, правое предсердие, левый желудочек, правый желудочек), разделенных перегородками (рис. 3. 1). В правое предсердие входят полые вены, в левое предсердие – легочные. Из правого желудочка и левого желудочка выходят соответственно легочная артерия (легочный ствол) и восходящая аорта. Правый желудочек и левое предсердие замыкают малый круг кровообращения, левый желудочек и правое предсердие – большой круг. Сердце расположено в нижней части переднего средостения, большая часть его передней поверхности прикрыта легкими. С впадающими участками полых и легочных вен, а также выходящими аортой и легочным стволом оно покрыто сорочкой (перикардом). В полости перикарда содержится небольшое количество серозной жидкости. У взрослого человека его объём и масса составляют в среднем для мужчин 783 см³ и 332 г, для женщин – 560 см³ и 253 г.

В полости сердца и в стенках крупных сосудов расположены рецепторы, воспринимающие колебания давления крови. Нервные импульсы, приходящие от этих рецепторов, вызывают рефлексы, подстраивающие работу сердца к потребностям организ-

ма. Импульсы-команды о перестройке работы сердца поступают от нервных центров продолговатого мозга и спинного мозга. Парасимпатические нервы передают импульсы, снижающие частоту сердечных сокращений, симпатические нервы доставляют импульсы, повышающие частоту сокращений.

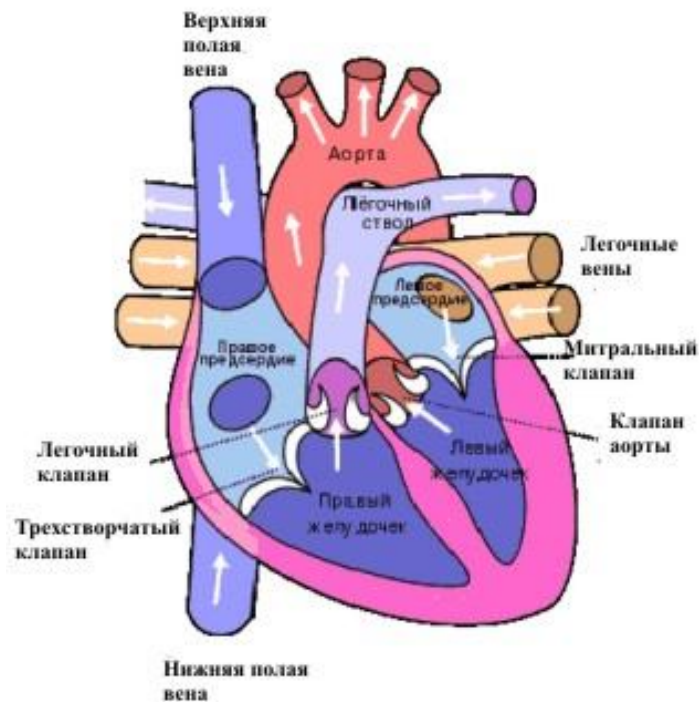


Рис. 3. 1 Сердце человека

Любая физическая нагрузка, сопровождающаяся подключением к работе большой группы мышц, простое изменение положения тела требуют коррекции работы сердца и могут возбудить центр, ускоряющий деятельность сердца. Болевые раздражители и эмоции также могут изменить ритм работы сердца. Положительные эмоции ускоряют работу сердца, отрицательные – снижают его работоспособность.

Сердечный цикл – понятие, отражающее последовательность процессов, происходящих за одно сокращение сердца и его последующее расслабление. Каждый цикл включает три большие стадии: систола предсердий, систола желудочков и диастола. Термин «систола» означает сокращение мышцы. Выделяют электрическую систолу – электрическую активность, которая стиму-

лирует миокард и вызывает механическую систолу – сокращение сердечной мышцы и уменьшение сердечных камер в объеме. Термин «диастола» означает расслабление мышцы. Во время сердечного цикла происходит повышение и снижение давления крови, соответственно высокое давление в момент систолы желудочков называется систолическим, а низкое во время их диастолы – диастолическим.

Частота повторения сердечного цикла называется частотой сердечных сокращений, ее задает водитель ритма сердца. Систола желудочков – период сокращения желудочков, во время которого, кровь поступает в артериальное русло. В сокращении желудочков можно выделить несколько периодов и фаз.

1. Период напряжения – начало сокращения мышечной массы желудочков без изменения объема крови внутри них.

2. Асинхронное сокращение – начало возбуждения миокарда желудочков, когда только отдельные волокна вовлечены. Изменения давления в желудочках хватает для закрытия предсердно-желудочковых клапанов в конце этой фазы.

3. Изоволюметрическое сокращение – вовлечен практически весь миокард желудочков, но изменения объема крови внутри них не происходит, так как закрыты выносящие (полулунные – аортальный и легочный) клапаны. Термин «изометрическое сокращение» не совсем точен, поскольку в это время происходит изменение формы (ремоделирование) желудочков, натяжение хорд.

4. Период изгнания – характеризуется изгнанием крови из желудочков.

5. Быстрое изгнание – период от момента открытия полулунных клапанов до достижения в полости желудочков систолического давления (за этот период выбрасывается максимальное количество крови).

6. Медленное изгнание – период, когда давление в полости желудочков начинает снижаться, но все еще больше диастолического давления. В это время кровь из желудочков продолжает двигаться под действием сообщенной ей кинетической энергии (до момента выравнивания давления в полости желудочков и выносящих сосудов).

Диастола – время, в течение которого сердце расслабляется для приема крови. В целом характеризуется снижением давления в полости желудочков, закрытием полулунных клапанов и открытием предсердно-желудочковых клапанов с продвижением крови в желудочки.

Диастола желудочков. Протодиастола – период начала расслабления миокарда с падением давления ниже, чем в выносящих сосудах, что приводит к закрытию полулунных клапанов.

Изоволюметрическое расслабление аналогично фазе изоволюметрического сокращения, но с точностью наоборот. Происходит удлинение мышечных волокон, но без изменения объема полости желудочков. Фаза заканчивается открытием предсердно-желудочковых (митрального и трехстворчатого) клапанов.

Период наполнения. Быстрое наполнение – желудочки стремительно восстанавливают свою форму в расслабленном состоянии, что значительно снижает давление в их полости и засасывает кровь из предсердий.

Медленное наполнение – желудочки практически полностью восстановили свою форму и кровь течет уже из-за градиента давления в полых венах, где оно выше на 2–3 мм рт. ст.

Выделяются следующие группы проявлений сердечной деятельности:

- 1) электрические – ЭКГ, вентрикулокардиография;
- 2) звуковые – аускультация, фонокардиография;
- 3) механические:
 - верхушечный толчок – пальпация, апекскардиография;
 - пульсовая волна – пальпация, сфигмография, флебография;
 - динамические эффекты – изменение центра тяжести грудной клетки в сердечном цикле – динамокардиография;
 - баллистические эффекты – сотрясение тела в момент выброса крови из сердца – баллистокардиография;
 - изменение размеров, положения и формы – УЗИ, рентгенокимография.

Электрокардиография – методика регистрации и исследования электрических полей, образующихся при работе сердца. Электрокардиография представляет собой относительно недоро-

гой, но ценный метод электрофизиологической инструментальной диагностики в кардиологии.

Прямым результатом электрокардиографии является получение электрокардиограммы (ЭКГ) – графического представления разности потенциалов, возникающих в результате работы сердца и проводящихся на поверхность тела (рис. 3. 2). На ЭКГ отражается усреднение всех векторов потенциалов действия, возникающих в определённый момент работы сердца.

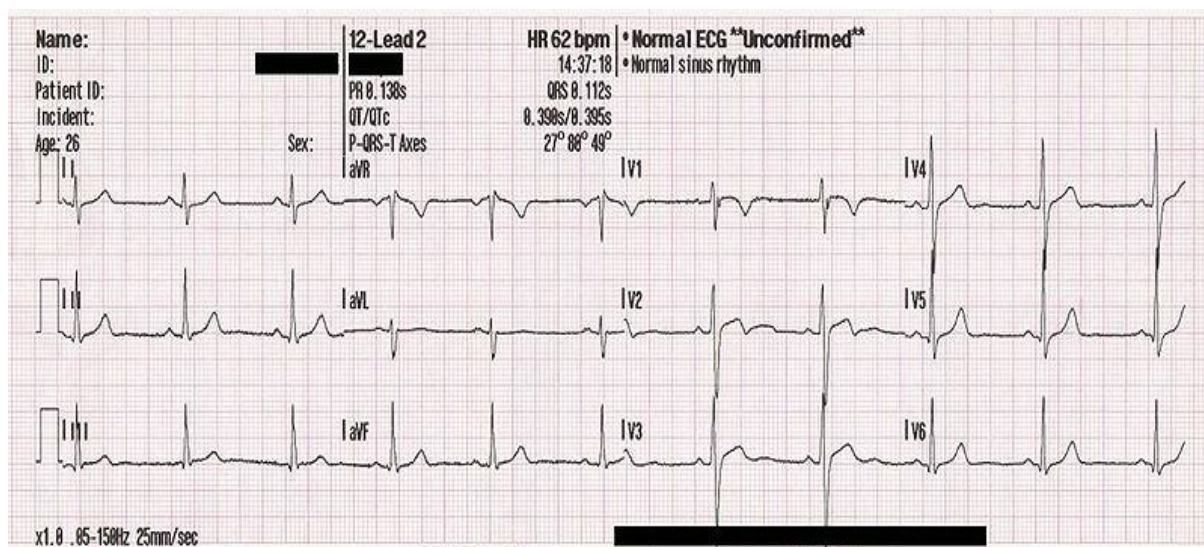


Рис. 3. 2 Пример электрокардиограммы человека (мужчина, 26 лет)

В XIX в. стало ясно, что сердце во время своей работы производит некоторое количество электричества. Первые электрокардиограммы были записаны Габриелем Липпманом с использованием ртутного электрометра. Кривые Липпмана имели монофазный характер и лишь отдалённое сходство с современными ЭКГ.

Опыты продолжил Виллем Эйнтховен, сконструировавший прибор (струнный гальванометр), позволявший регистрировать истинную ЭКГ. Он же придумал современное обозначение зубцов ЭКГ и описал некоторые нарушения в работе сердца. В 1924 году ему присудили Нобелевскую премию по медицине.

Автором первой отечественной книги по электрокардиографии был физиолог А. Самойлов. (Электрокардиограмма. Йенна, 1909 г.)

Применение ЭКГ характеризуется следующими особенностями:

– позволяет определять частоту и регулярность сердечных сокращений (например, экстрасистолы (внеочередные сокращения) или выпадения отдельных сокращений – аритмии);

– показывает острое или хроническое повреждение миокарда (инфаркт миокарда, ишемия миокарда);

– может быть использована для выявления нарушений обмена калия, кальция, магния и других электролитов;

– выявляет нарушения внутрисердечной проводимости (различные блокады);

– дает возможность применять метод скрининга при ишемической болезни сердца, в том числе и при нагрузочных пробах;

– позволяет получить информацию о физическом состоянии сердца (гипертрофия левого желудочка);

– может дать информацию о внесердечных заболеваниях, таких как тромбоэмболия лёгочной артерии;

– позволяет удалённо диагностировать острую кардиальную патологию (инфаркт миокарда, ишемия миокарда) с помощью кардиофона;

– в определённом проценте случаев может быть абсолютно неинформативна.

Как правило, электрокардиограмма записывается на термобумаге. Полностью электронные приборы позволяют сохранять ЭКГ в компьютере. Скорость движения бумаги составляет обычно 25 мм/с. В некоторых случаях скорость движения бумаги устанавливают на 12,5, 50 или 100 мм/с. В начале каждой записи регистрируется контрольный милливольт. Обычно его амплитуда составляет 10 мм/мВ. Для измерения разности потенциалов на различные участки тела накладываются электроды. Применяемые в современных электрокардиографах фильтры сигнала позволяют получать более высокое качество электрокардиограммы, однако вносят при этом некоторые искажения в форму полученного сигнала. Низкочастотные фильтры 0,5–1 Гц позволяют уменьшать эффект плавающей изолинии, однако вносят при этом искажения в форму сегмента *ST*. Режекторный фильтр 50–60 Гц нивелирует

сетевые наводки. Антитреморный фильтр высокой частоты (35 Гц) подавляет артефакты, связанные с активностью мышц.

Обычно на ЭКГ можно выделить 5 зубцов: *P*, *Q*, *R*, *S*, *T*. Иногда можно увидеть малозаметную волну *U*. Зубец *P* отображает работу предсердий, комплекс *QRS* – систолу желудочков, а сегмент *ST* и зубец *T* – процесс реполяризации миокарда.

Каждая из измеряемых разниц потенциалов называется отведением. Отведения I, II и III накладываются на конечности: I – правая рука – левая рука, II – правая рука – левая нога, III – левая рука – левая нога. С электрода на правой ноге показания не регистрируются, он используется только для заземления пациента.

Интервал *QT* – расстояние от начала комплекса *QRS* до завершения зубца *T*. С точки зрения электрофизиологии он отражает сумму процессов деполяризации (электрическое возбуждение со сменой заряда клеток) и последующей реполяризации (восстановление электрического заряда) миокарда желудочков. Часто этот параметр называют электрической систолой сердца.

Продолжительность интервала *QT* непостоянна как у индивида, так и в популяциях. К основным факторам изменяющим его длительность, относятся:

- частота сердечных сокращений (ЧСС);
- состояние автономной нервной системы
- действие так называемых симпатомиметиков (адреналин, например);
- электролитный баланс (особенно Ca^{2+});
- некоторые лекарственные препараты;
- возраст;
- пол;
- время суток.

Наиболее важным фактором, определяющим продолжительность интервала *QT*, является ЧСС. Зависимость носит нелинейный и обратно пропорциональный характер.

При удлинении интервала *QT* повышается риск развития фатальных нарушений ритма, в том числе полиморфной (веретенообразной) желудочной тахикардии, которая несет непосредственную угрозу жизни пациента. Удлинение интервала *QT* может быть как врожденным (вследствие мутаций определенных генов),

так и приобретенным (электролитные нарушения, ишемия миокарда, влияние лекарственных препаратов).

Удлинение (в некоторой мере и укорочение) интервала QT отражает негомогенность (неоднородность) процессов реполяризации миокарда желудочков и расценивается как независимый предиктор фатальных нарушений ритма.

Регистрируют также усиленные отведения от конечностей: aVR , aVL , aVF – однополюсные отведения, они измеряются относительно усреднённого потенциала всех трёх электродов. Заметим, что среди шести сигналов I, II, III, aVR , aVL , aVF только два являются линейно независимыми, т.е. сигнал в каждом из этих отведений можно найти, зная сигналы только в каких-либо двух отведениях.

Характеристика фрагментов ЭКГ:

- волна P - распространение возбуждения через предсердия;
- P – Q -фрагмент – запаздывание в проведении возбуждения в АВ узлах;
- желудочковый комплекс – проведение возбуждения через желудочки;
- волна T – реполяризация двух желудочков.

Для поиска и регистрации патологических феноменов «немых» участков миокарда применяют дополнительные отведения (не входящие в стандартный набор).

Дополнительные отведения Вилсона, расположение электродов и соответственно нумерация по аналогии с грудными отведениями Вилсона продолжают в левую подмышечную область и заднюю поверхность левой половины грудной клетки. Специфичны для задней стенки левого желудочка.

Брюшные отведения предложены в 1954 г. Дж. Ламбером. Специфичны для переднеперегородочного отдела левого желудочка, нижней и нижнебоковой стенок левого желудочка. В настоящее время практически не используются отведения по Небу – Гуревичу. Предложенные в 1938 г. немецким учёным У. Небом три электрода образуют приблизительно равносторонний треугольник, стороны которого соответствуют трём областям - задней стенке сердца, передней и прилегающей к перегородке.

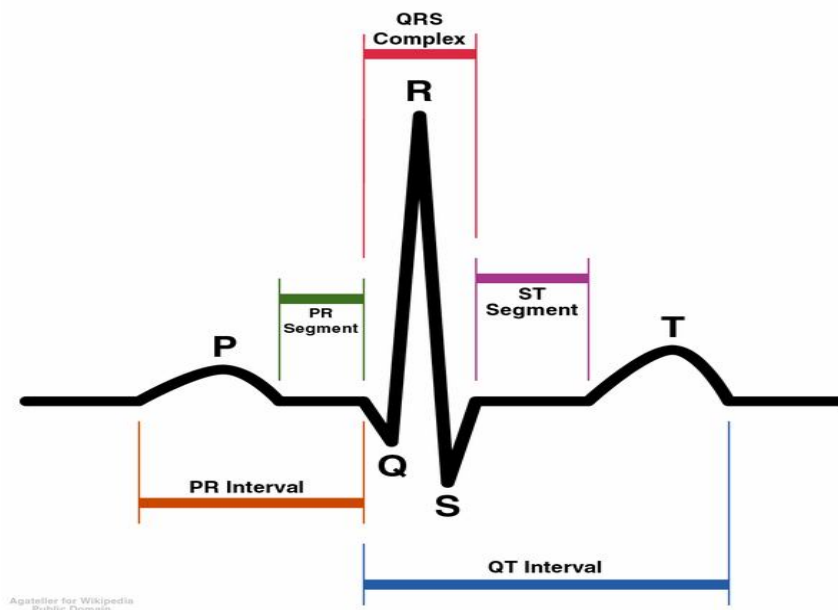


Рис. 3. 3 Схематическое изображение нормальной ЭКГ с указанием зубцов, интервалов и сегментов

Правильное понимание нормальных и патологических векторов деполяризации и реполяризации клеток миокарда позволяет получить большое количество важной клинической информации. Правый желудочек обладает малой массой, оставляя лишь незначительные изменения на ЭКГ, что приводит к затруднениям в диагностике его патологии по сравнению с левым желудочком.

Электрическая ось сердца – проекция результирующего вектора возбуждения желудочков во фронтальной плоскости (проекция на ось I стандартного электрокардиографического отведения). Обычно она направлена вниз и влево (нормальные значения: 30° – 70°), но может и выходить за эти пределы у высоких людей и лиц с повышенной массой тела (вертикальная ЭОС с углом 70° – 90° , или горизонтальная – с углом 0° – 30°). Отклонение от нормы может означать как наличие каких-либо патологий (аритмии, блокады, тромбоэмболия), так и нетипичное расположение сердца (встречается крайне редко). Нормальная электрическая ось называется нормограммой. Отклонения её от нормы влево или вправо – соответственно левограммой или правограммой.

Усиление для желудочкового комплекса составляет 1–2 мВ (следует учитывать предусиление в 100 раз!). В зависимости от нагрузки сердечный ритм должен находиться между 50 и 130 ударами в минуту (временной интервал между соответствующими пиками: 1,2–0,5 с).

Порядок выполнения работы

1. Приготовьте раствор 1% KCl. Разрежьте новые кусочки ткани так, чтобы они по размеру совпадали с размерами электродов для ЭКГ. Увлажните их раствором KCl.

2. При помощи затягивающих резинок прикрепите каждый электрод к внутренней стороне правого и левого запястий и к левой лодыжке. При этом поместите кусочек ткани, смоченной в растворе, между кожей и электродом.

3. Испытуемый должен находиться в сидячем положении, положив запястья на колени.

4. Подключите электродный кабель по следующей схеме (рис. 3. 4): красный вывод – к электроду на правой руке, желтый – к электроду на левой руке, а зеленый – к электроду на левой ноге.

5. Подсоедините электродный кабель ко входу биоусилителя, а выход усилителя на нем – к Analog in 2 (аналоговый вход 2) на интерфейсе «Кобра 3». Красный разъем биоусилителя соответствует верхнему желтому разъему (+) «Кобры 3»; синий разъем биоусилителя соответствует нижнему желтому разъему (–).

6. Включите биоусилитель; выберите параметры усиления в 100 раз и режим измерения ЭКГ.

7. Начните запись значений, используя установки, указанные на рис. 3. 6, нажав «Далее» – «Начать измерение».

8. По завершении процесса измерения (примерно 5 с) выберите необходимый фрагмент измерения сигнала.

9. Рассчитайте ритм сердца при помощи опции «Обзор».

10. Выключите установку. Отключите её от компьютера.

11. Уберите установку на место.

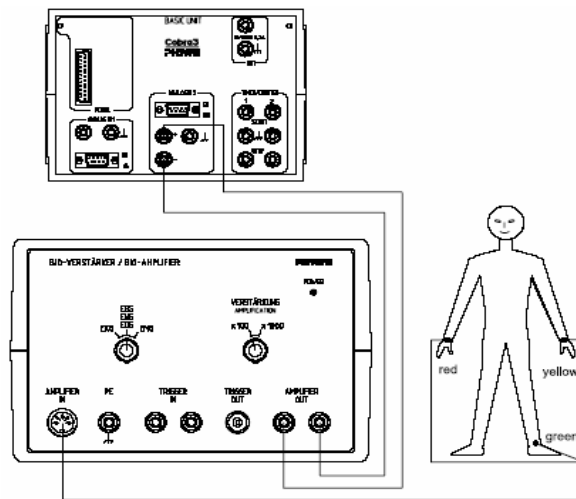


Рис. 3. 4 Схема подключения электродов



Рис. 3. 5 Положения рук испытуемого

Задание для самостоятельной работы

Получите электрокардиограмму, измерьте максимальную

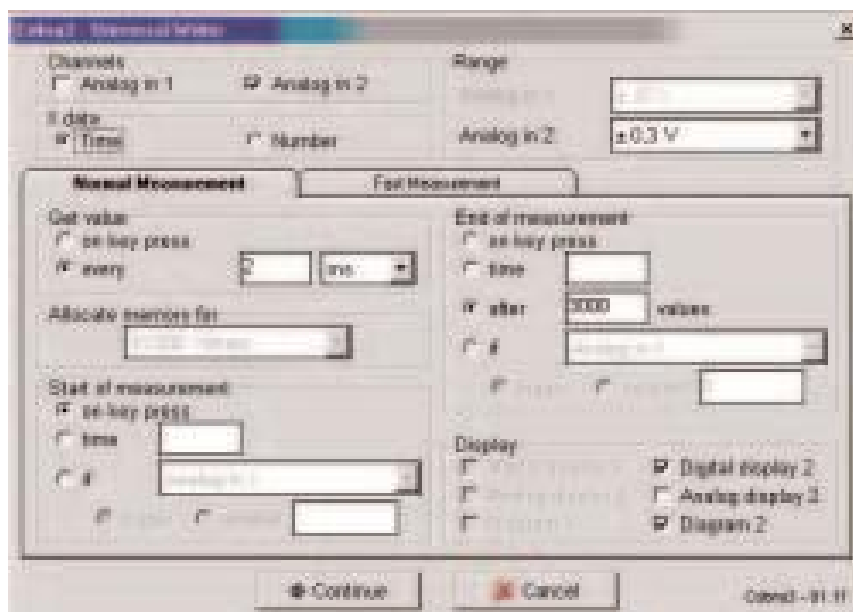


Рис. 3. 6 Численные значения установок, нужные для эксперимента

амплитуду ЭКГ. Получите ЭКГ при нагрузке на сердце, измерьте амплитуду. Сохраните на компьютере полученные результаты, распечатайте, подпишите и вклейте их в тетрадь. Сделайте вывод, проанализировав результаты ЭКГ.

Контрольные вопросы и задания

1. Что такое диполь и каковы его характеристики?
2. Что представляет собой потенциал поля, создаваемого диполем?
3. Расскажите о разности потенциалов двух точек, равноудаленных от оси диполя.
4. В чем заключается теория Эйнтховена?
5. Поясните принцип возникновения электрических потенциалов на поверхности тела, отражающих распространение волны возбуждения в сердце.
6. Какие существуют виды отведений ?
7. Что такое кардиограмма? Каковы её основные характеристики?
8. Назовите ключевые факторы, влияющие на длительность интервала QT .

Лабораторная работа № 4.1

ФОНОКАРДИОГРАФИЯ : ИССЛЕДОВАНИЕ СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ (ФКГ)

Приборы и принадлежности

Акустический измерительный зонд; универсальная установка «Кобра 3» с источником питания, 12 В; информационный стандартный кабель RS 232; ПК с системой Windows[®] 95 или выше с программным обеспечением для универсального самописца установки «Кобра 3».

Цель – провести измерения пульса сердечно-сосудистой системы в различных ее участках. Измерить частоту пульса при различных уровнях нагрузки.

КРАТКАЯ ТЕОРИЯ

Пульс – это периодические толчкообразные колебания стенок кровеносных сосудов (артерий, вен), обусловленные сокращениями сердца (рис. 4. 1). Артериальный пульс определяют, положив пальцы руки на область крупной артерии, чаще всего это лучевая артерия, лежащая в нижней трети предплечья непосредственно перед лучезапястным суставом со стороны большого пальца руки. Мышцы рук обследуемого не должны быть напряжены. На артерию кладут два или три пальца (как правило, указательный и средний) и сдавливают ее до полного прекращения кровотока; затем давление на артерию постепенно уменьшают, оценивая основные свойства пульса: частоту, ритмичность, напряжение (по сопротивлению сосуда сдавливанию), высоту и наполнение. Частоту пульса при правильном ритме определяют, подсчитывая число пульсовых ударов за полминуты и умножая результат на два; при аритмии число пульсовых ударов подсчитывают в течение минуты. Нормальная частота пульса в покое у взрослого человека составляет 60–80 ударов в минуту; при длительном стоянии, а также при эмоциональном волнении она может достигать 100 ударов в минуту. У детей пульс чаще: у новорожденных он

равен приблизительно 140 ударам в минуту; к концу первого года жизни частота пульса снижается до 110–130 ударов в минуту, к 6 годам – примерно до 100 ударов в минуту, а к 16–18 годам частота пульса приближается к нормальной для взрослого человека. Повышение частоты пульса называется тахикардией, понижение – брадикардией.

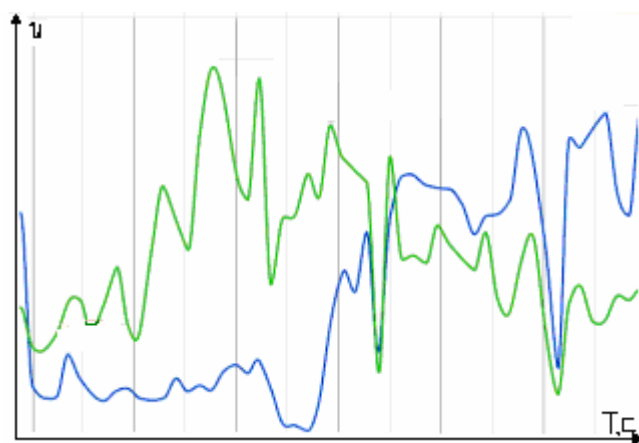


Рис. 4. 1 Пульс человека

Ритм пульса оценивают по интервалам между ударами пульса. У здоровых людей, особенно в детском и юношеском возрасте, во время вдоха пульс несколько учащается, а во время выдоха урезается (физиологическая, или дыхательная, аритмия). Неритмичный пульс выявляется при различных аритмиях сердца. Напряжение пульса определяют следующим образом: на артерию устанавливают подушечки двух или трех пальцев руки и сдавливают артерию одним из пальцев до тех пор, пока второй палец (или два пальца) не перестанут воспринимать пульсовые удары. Напряжение пульса определяется силой, которую необходимо приложить, чтобы прекратилось прохождение по артерии пульсовой волны. При высоком артериальном давлении пульс становится твердым, при низком – мягким. Исследовать свойства пульса необходимо на разных артериях, сравнивая их на артериях симметричных участков. Этим способом удастся выявить нарушение кровотока, другие патологические состояния.

При каждом сердечном сокращении артерии пульсируют,

когда кровь проталкивается через них. Чаще всего пульс определяют нащупыванием тремя пальцами у основания кистей рук снаружи над лучевой костью или на основании височных костей. Обычно пульс считают в течение 6 или 10 с и умножают соответственно на 10 и 6 (счет в течение 6 секунд применяют на высоте нагрузки). Пульс здорового нетренированного мужчины в состоянии покоя составляет 70–75 ударов в минуту, женщины – 75–80. При физической нагрузке, изменении эмоционального состояния, а также при связанных с дефицитом гемоглобина в крови и других заболеваниях частота пульса увеличивается, поскольку организм человека стандартно реагирует увеличением сердечных сокращений на требование органов и тканей повышенного кровоснабжения.

На частоту пульса влияет также рост (обратная зависимость: чем выше рост, тем меньше, как правило, количество сердечных сокращений в минуту), возраст (пульс новорожденного ребенка в состоянии покоя равен 120–140 ударам в минуту и только к 15 годам достигает нормы), пол (у мужчин в среднем пульс несколько ниже, чем у женщин), натренированность организма (при подверженности организма постоянным активным физическим нагрузкам пульс в состоянии покоя уменьшается). У профессиональных спортсменов пульс до нагрузки составляет 70–90 ударов в минуту, после – 90–100. Тренированность также влияет на пульс. У нетренированных пульс после поднятия 7 кг гантелей достигает 100–120 ударов в минуту, после непродолжительного бега – 120–150 ударов в минуту, после серьезного физического напряжения, такого как длительный бег, сильная нагрузка на мышцы и т. п., пульс может достигать 150–205 ударов в минуту.

Систола – одно из состояний сердечной мышцы при сердцебиении, а именно сокращение левого и правого желудочков и выброс крови в аорту из левого желудочка и в лёгочный ствол из правого желудочка. При этом открытыми остаются лёгочный и аортальный клапаны, а закрытыми – митральный и трёхстворчатый клапаны.

Диастола – одно из состояний сердечной мышцы при сердцебиении, а именно расслабленное в интервале между сокращениями (систолами). Кровяное давление в момент диастолы запи-

сывается вторым после систолического, например, в записи давления 120/80 последняя цифра – это диастолическое давление.

Шум сердца – это относительно длительная серия выслушиваемых вибраций, которые различаются друг от друга громкостью, характером, формой, частотой и расположением (рис. 4. 2). Шумы сердца выслушивают у подавляющего большинства детей. Их подразделяют на функциональные – при отсутствии существенных анатомических дефектов (транзиторные шумы развивающегося сердца и «малых» гемодинамически незначимых аномалий и дисфункций) и органические, связанные с врожденными аномалиями сердца, ревматическими и неревматическими поражениями сердца.

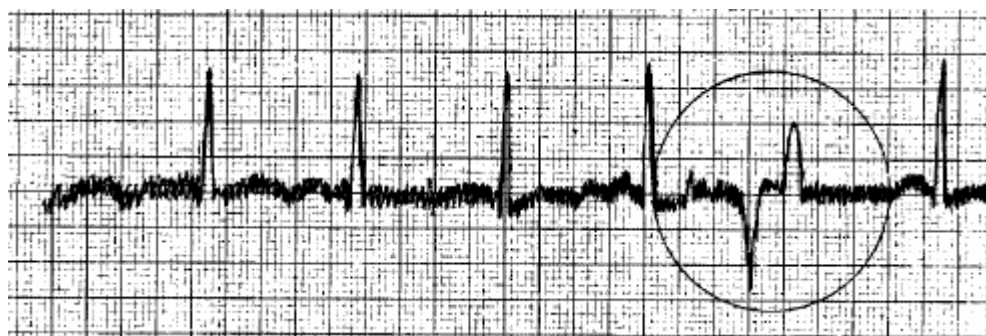


Рис. 4. 2 Графический пример шума

Функциональные шумы (акцидентальные, атипические, невинные, неорганические, доброкачественные) выслушивают у детей очень часто. Для них характерны:

- 1) малая интенсивность;
- 2) изменчивость при перемене положения ребенка, при физической нагрузке;
- 3) непостоянность;
- 4) локализация в пределах границ области сердца;
- 5) возникновение в период систолы.

Органические шумы встречаются реже. Для них характерны:

- 1) высокая интенсивность;
- 2) постоянство;
- 3) проводимость за пределы сердца;
- 4) возникновение в период как систолы, так и диастолы.

Расположение шума: различают систолические, диастолические и систолодиастолические (продолжительные) шумы.

Громкость (интенсивность) шума оценивают в месте, где она наибольшая. Разработана шкала градаций громкости шумов сердца.

I степень: очень слабый шум, который может быть услышан даже в тишине не сразу, а после упорной и тщательной аускультации.

II степень: слабый, но легко распознаваемый шум, который выслушивают в обычных условиях.

III степень: умеренно выраженный шум без дрожания грудной клетки.

IV степень: ярко выраженный шум с умеренным дрожанием грудной клетки.

V степень: громкий шум, выслушиваемый сразу же после прикладывания стетоскопа к коже грудной клетки, с выраженным дрожанием грудной клетки.

VI степень: исключительно громкий шум, который выслушивают даже при удалении стетоскопа от кожи грудной клетки, с выраженным дрожанием грудной клетки.

Локализация шума: для определения локализации шума используется терминология, основанная на топографическом расположении сердца в грудной клетке.

Иррадиация шума: расстояние, на которое проводится шум, больше всего зависит от громкости шума. Важно определить, проводится ли шум за пределы области сердца и – в каких направлениях.

Особую тональность шума и его индивидуальный тембр можно оцепить субъективно (ухом человека). Характер шума описывают следующими терминами: «дующий шум», «скребущий шум», «шум хруста снега», «рокочущий шум», «машинный шум», «грубый шум», «мягкий шум», «нежный шум», «музыкальный шум» и т. п.

Длительность и форма (конфигурация) шума. Длинный шум занимает почти всю систолу или диастолу или обе фазы, а короткий – лишь часть сердечного цикла. Форма шума определяется

изменениями громкости длинного шума на его протяжении. Принято выделять различные варианты шума.

Шум в форме «плато» – при громкости шума, постоянной на всем протяжении.

Шум в форме «крещендо-декрещендо» – громкость шума сначала дорастает до максимума (к середине цикла), а затем убывает.

Шум в форме «декрещендо» – убывающий шум, громкость которого уменьшается и постепенно сходит на нет.

Шум в форме «крещендо» – нарастающий шум при прогрессирующем увеличении его громкости.

Систолические шумы возникают в период систолы, вслед за I тоном сердца (рис. 4. 3).

Функциональные систолические шумы. По характеру функциональные шумы обычно «нежные», «мягкие», «музыкальные».

Органические систолические шумы. По характеру эти шумы обычно «грубые», «скребущие»; у детей они могут быть относительно «мягкими», с «музыкальным» оттенком.

Диастолические шумы возникают в период диастолы, вслед за II тоном сердца (см. рис. 4. 3).

Органические диастолические шумы. Ранний (протодиастолический) шум – при недостаточности аортального клапана, инфекционном эндокардите. По характеру этот шум обычно «мягкий», «дующий», а поэтому нередко пропускается врачами при невнимательной аускультации.

Средний (мезодиастолический) шум – при стенозе митрального клапана (тембр шума – «грохот», «раскат»); может также выслушиваться при увеличении притока крови в желудочки через нормальное или расширенное атриовентрикулярное отверстие.

Поздний (пресистолический) шум – при стенозе трехстворчатого клапана (тембр - «писк»); может также являться составной частью шума при митральном стенозе.

Систолодиастолические (продолжительные) шумы – возникают в начале систолы и без паузы, покрывая II тон, продолжаются в течение диастолы. Однонаправленность кровотока придает продолжительному шуму уникальный «машинный» характер.

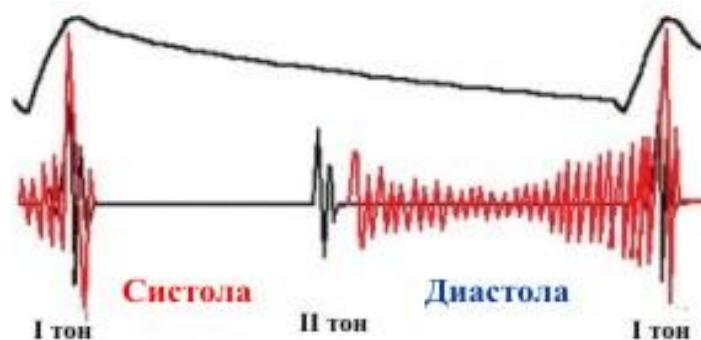


Рис. 4. 3 Систолический и диастолический шумы на I и II тонах

Генез шумов – это изменение ламинарного тока крови по сосудам или внутри камер сердца. Течение крови в сосудах в норме практически бесшумно, но при наличии в сосудах сужения, расширения или фистулы появляются вихревые потоки крови, дающие звуковую картину шума. Существуют шумы стенозов клапанов, шумы изгнания. Определить места возникновения шума возможно, изучая места максимального его звучания при аускультации. Например, если максимально хорошо шум выслушивается на верхушке сердца, то он происходит из-за поражения митрального клапана.

По силе шумы бывают грубыми, средней силы и слабыми.

По продолжительности различают короткие, длинные, пансистолические и пандиастолические шумы.

По тембру шумы делят на скребущие, дующие, с металлическим оттенком и др.

Кроме того, шумы бывают нарастающими и убывающими.

Проведение шумов бывает только при клапанных пороках сердца (рис. 4. 4).

Шум проводится по току крови или по внутрисердечной мышце во время ее сокращения. Проведение шума зависит от положения больного во время аускультации (например, диастолический шум лучше выслушивается в вертикальном положении больного, систолический – в горизонтальном). Существуют функциональные шумы, возникающие при неповрежденном клапанном аппарате сердца (например, у детей, астеников, у больных тиретоксикозом, анемией, у беременных). Патологические шумы сердца возникают также при повреждении мышцы сердца

(например, при миогенной дилатации камер сердца), при наличии дополнительных папиллярных мышц и хорд. Бывают шумы клапанных дисфункций (например, пролапс митрального клапана, при котором длинная створка во время систолы прогибается в полость предсердия и образует систолический щелчок).

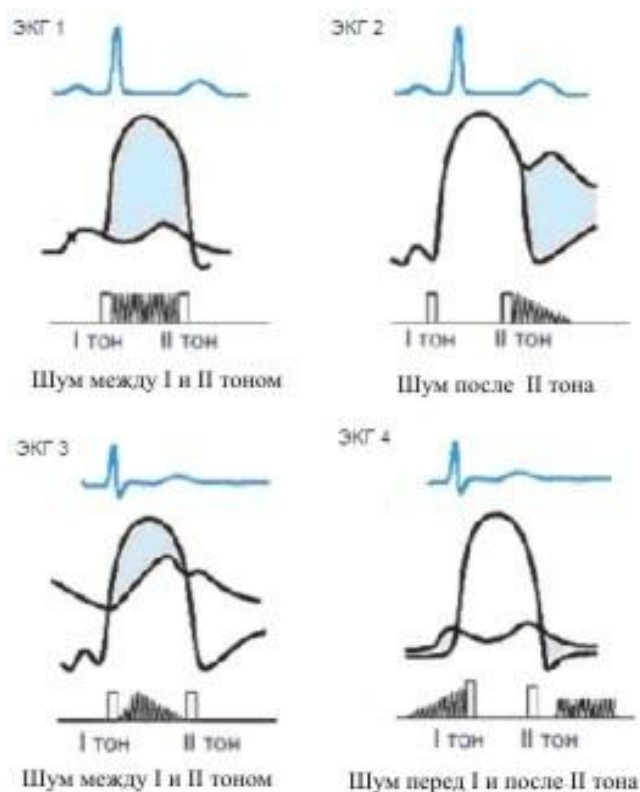


Рис. 4. 4 Примеры сердечных шумов при пороках сердца на ЭКГ

Пролапсы не являются патологическим состоянием, но с течением времени могут трансформироваться в клапанные пороки. Плевроперикардальные шумы зависят от появления спаек между плеврой и перикардом из-за перенесенного воспаления. Выслушиваются по левому краю грудины, связаны с актом дыхания, лучше выслушиваются при задержке дыхания.

Фонокардиография (от греч. *phone* – звук и кардиография) – диагностический метод графической регистрации сердечных тонов и сердечных шумов (рис. 4. 6). Применяется в дополнение к аускультации (выслушиванию), позволяет объективно оценить интенсивность и продолжительность тонов и шумов, их характер и происхождение, записать неслышимые при аускультации 3-й и

4-й тоны (рис. 4. 5). Синхронная запись фонокардиограммы (ФКГ), электрокардиограммы и сфигмограммы центрального пульса – поликардиография – позволяет определить длительность фаз сердечного цикла, т. е. получить косвенные данные о сократительной способности миокарда. Специальный аппарат для фонокардиографии – фонокардиограф – состоит из микрофона, усилителя электрических колебаний, системы частотных фильтров и регистрирующего устройства. Микрофон прикладывают к разным точкам грудной клетки над областью сердца. После усиления и фильтрации электрические колебания поступают на различные каналы регистрации, что позволяет избирательно фиксировать низкие, средние и высокие частоты. Запись ФКГ производят в звукоизолированном помещении при задержке дыхания на выдохе (при необходимости – на высоте вдоха) в положении лёжа, после отдыха исследуемого в течение 5 мин.

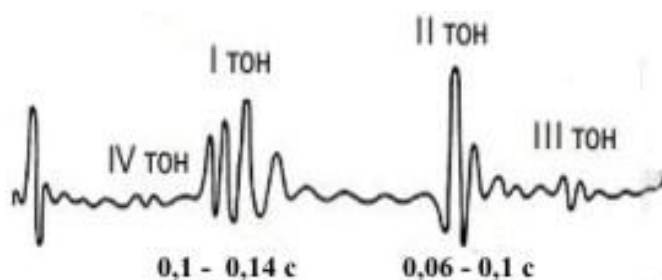


Рис. 4. 5 Тоны на ФКГ

На ФКГ прямая линия отражает систолические и диастолические паузы. Нормальный I тон (рис. 4. 6) состоит из 3 групп осцилляций: начальной (низкочастотной), обусловленной сокращением мышц желудочков; центральной (большей амплитуды), обусловленной закрытием митрального и трикуспидального клапанов; конечной (малой) амплитуды, связанной с открытием клапанов аорты и лёгочной артерии и колебаниями стенок крупных сосудов. Далее II тон состоит из 2 групп осцилляций: первая (большая по амплитуде) обусловлена закрытием аортальных клапанов, вторая – связана с закрытием клапанов лёгочной артерии. Нормальные 3-й (связан с мышечными колебаниями при быстром

наполнении желудочков) и 4-й (встречается реже, обусловлен сокращением предсердий) тоны определяются преимущественно у детей и у спортсменов. Характерные изменения ФКГ (ослабление, усиление или расщепление 1-го и 2-го тонов, появление патологических 3-го и 4-го тонов, систолических и диастолических шумов) помогают распознавать пороки сердца и некоторые другие заболевания.

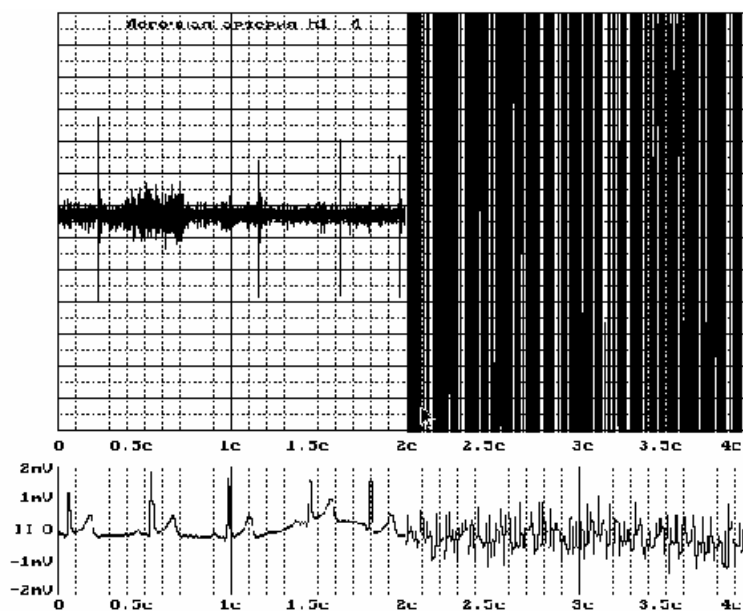


Рис. 4. 6 Фонокардиография

Порядок выполнения работы

1. Соберите установку, как показано на рис. 4. 7
2. Выберите параметры измерения, указанные на рис. 8, нажмите «Далее» - «Начать».
3. начало измерений: нажатием клавиши; окончание измерений: после 3 000 измерений; X-данные: время; дисплей (отметить галочками): цифровой дисплей 2, диаграмма 2; вычисляемый канал: название «вычисляемый канал», $f(U1, U2) = U1 + U2$, символ U , единица: V , цифры «2».
4. Расположите акустический измерительный зонд на точке пульса над лучевой артерией. Пальцами нащупайте верное поло-

жение. Во избежание нежелательного контакта с мембраной микрофона выбирайте участок кожи без волос.

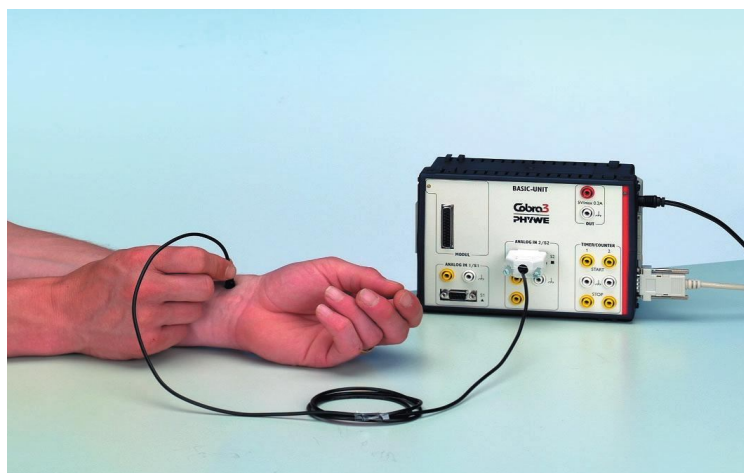


Рис. 4. 7 Экспериментальная установка

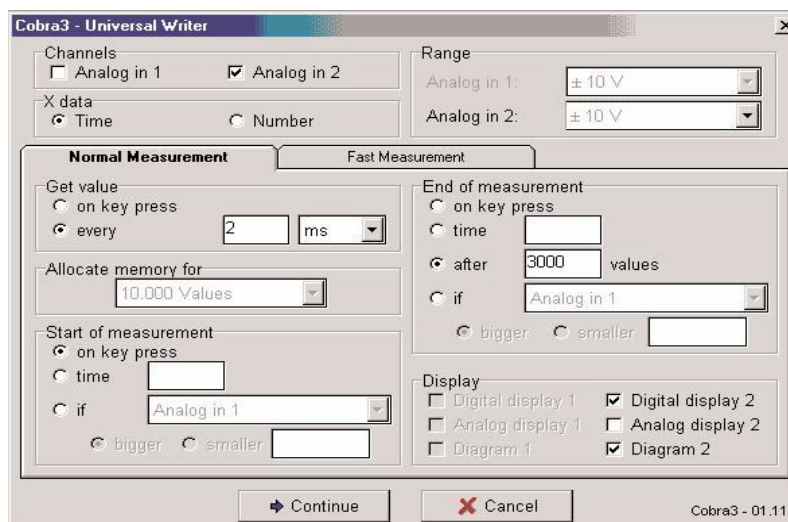


Рис. 4. 8 Параметры измерений: получить оценку каждые 2 мс

5. При помощи опции «Увеличить» вырежьте участок (не менее 3 ударов сердца) из полученной фонокардиограммы.

6. После небольших физических нагрузок (например, 10 глубоких приседаний) повторите измерение, как описано ра-

нее. Вместо измерения пульса на руке можно измерить его в других частях тела, например, на шейном или грудном отделе.

Результаты и расчет

1. Временной диапазон, в котором слышны три четких удара пульса, определяется нажатием опции «Обзор» (рис. 4. 9).

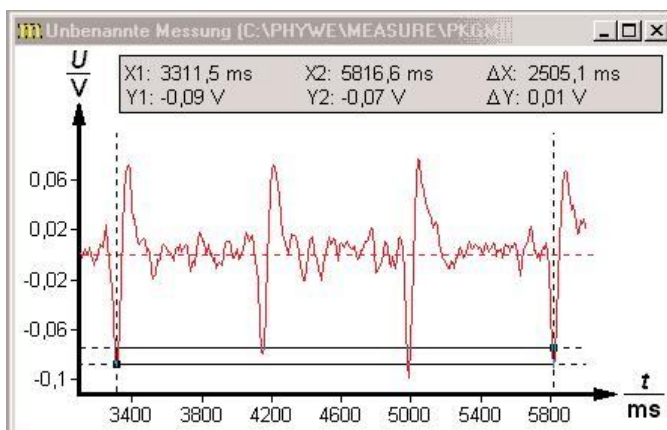


Рис. 9. Пример фонетрического измерения. Временной диапазон равен 2,505 с. Частота пульса на графике составляет 72 удара/мин

2. Рассчитайте частоту пульса для полученных значений в спокойном и возбужденном состояниях по формуле

$$v = (t \cdot n) / \Delta x,$$

где t – время, равное 60 с;

n – количество четких ударов пульса;

Δx – временной диапазон;

v – импульс.

3. Сделайте выводы о полученных результатах.

Примечание. Частота пульса колеблется между 50 и 130 ударами в минуту в зависимости от сердечной нагрузки и особенностей организма испытуемого, тон сердца состоит из двух фаз: первый звук возникает в начале систолы (тон сжатия). Вторая часть тона знаменует начало диастолы, когда закрываются полулунные клапаны (хлопающий звук).

Контрольные вопросы и задания

1. Что такое пульс, частота пульса и ритм пульса?
2. Перечислите параметры, влияющие на частоту пульса.
3. Дайте определение понятию «шум» сердца, приведите основные его характеристики и классификацию.
4. Каковы степени интенсивности шумов сердца?
5. В чем отличие систолических шумов от диастолических?
6. Расскажите о генезе шумов.
7. В чем суть фонокардиографии?
8. Содержательно охарактеризуйте тоны на ФКГ, нарисуйте и опишите рисунок.
9. Приведите формулу частоты пульса. Для чего она нужна?
10. Перечислите заболевания сердечно-сосудистой системы.

Лабораторная работа № 5.1

ИЗМЕРЕНИЕ КРОВЯНОГО ДАВЛЕНИЯ

Приборы и принадлежности

Измерительный модуль давления; прибор для измерения кровяного давления; переходник Y-образный; универсальная установка «Кобра 3» с источником питания, 12 В; информационный стандартный кабель RS 232; ПК с системой Windows[®] 95 или выше с программным обеспечением для измерения давления.

Цель – провести измерения кровяного давления. Построить график измерения кровяного давления. Определить значение систолического и диастолического давления.

КРАТКАЯ ТЕОРИЯ

Кровяное давление – давление, которое кровь оказывает на стенки кровеносных сосудов, или превышение давления жидкости в кровеносной системе над атмосферным. Наиболее часто измеряют артериальное давление. Выделяют следующие виды кровяного давления: внутрисердечное, капиллярное, венозное.

Артериальное давление – это давление крови в крупных артериях человека.

Артериальное давление измеряется в миллиметрах ртутного столба, (мм рт. ст.) Значение величины артериального давления 120/80 означает, что величина систолического (верхнего) давления равна 120 мм рт. ст., а величина диастолического (нижнего) артериального давления равна 80 мм рт. ст.

Артериальное давление – один из важнейших параметров, характеризующих работу кровеносной системы. Давление крови определяется объёмом крови, перекачиваемым в единицу времени сердцем, и сопротивлением сосудистого русла. Поскольку кровь движется под влиянием градиента давления в сосудах, создаваемого сердцем, то наибольшее давление крови будет на выходе крови из сердца (в левом желудочке), несколько меньшее

давление – в артериях, ещё более низкое в капиллярах, а самое низкое – в венах и на входе сердца (в правом предсердии). Давление на выходе из сердца, в аорте и в крупных артериях отличается незначительно (на 5–10 мм рт. ст.), поскольку из-за большого диаметра этих сосудов их гидродинамическое сопротивление невелико. Точно так же незначительно отличается давление в крупных венах и в правом предсердии. Наибольшее падение давления крови происходит в мелких сосудах: артериолах, капиллярах и венулах.

Верхняя цифра – систолическое артериальное давление, показывает давление в артериях в момент, когда сердце сжимается и выталкивает кровь в артерии. Нижняя цифра – диастолическое давление, показывает давление в артериях в момент расслабления сердечной мышцы. Диастолическое давление – это минимальное давление в артериях. По мере продвижения крови по сосудистому руслу амплитуда колебаний давления крови спадает, венозное и капиллярное давление мало зависит от фазы сердечного цикла (рис. 5. 1).

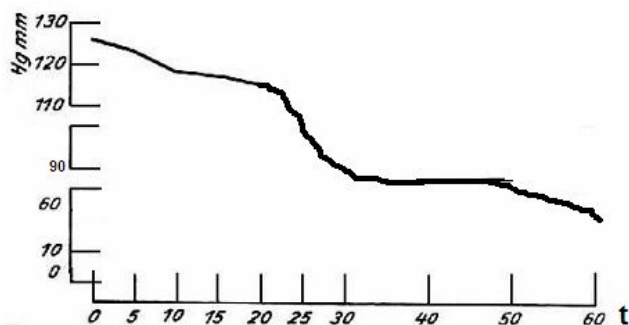


Рис. 5. 1 Артериальное давление

Типичное значение артериального кровяного давления здорового человека (систолическое / диастолическое) = 120/80 мм рт. ст., давление в крупных венах на несколько миллиметров ртутного столба ниже нуля (ниже атмосферного). Разница между систолическим артериальным давлением и диастолическим (пульсовое давление) в норме составляет 30–60 мм рт. ст. Наиболее легко в измерении артериальное давление. Его можно изме-

ритель с помощью сфигмоманометра (тонометра). Именно оно и подразумевается обычно под кровяным давлением.

Современные цифровые полуавтоматические тонометры позволяют ограничиться только набором давления (до звукового сигнала). Дальнейший сброс давления, регистрацию систолического и диастолического давления (иногда – пульса и аритмии) прибор проводит сам.

Автоматические тонометры сами закачивают воздух в манжету, иногда они могут выдавать данные в цифровом виде, для передачи на компьютер или другие приборы.

Артериальное давление зависит от многих факторов: времени суток, психологического состояния человека (при стрессе давление повышается). Приём различных стимулирующих веществ (кофе, чай, амфетамины) или медикаментов повышает давление.

Стойкое повышение артериального давления выше 140/90 мм рт. ст. (артериальная гипертензия) или стойкое понижение артериального давления ниже 90/50 мм рт. ст. (артериальная гипотензия) могут быть симптомами различных заболеваний (в простейшем случае гипертонии и гипотонии соответственно).

Повышение давления на каждые 10 мм рт. ст. увеличивает риск развития сердечно-сосудистых заболеваний на 30 %. У людей с повышенным давлением в 7 раз чаще развиваются нарушения мозгового кровообращения (инсульты), в 4 раза чаще – ишемическая болезнь сердца, в 2 раза чаще поражение сосудов ног (рис. 5. 2). Именно с измерения артериального давления необходимо начинать поиск причины таких частых проявлений дискомфорта, как головная боль, слабость, головокружение. Во многих случаях за давлением необходим постоянный контроль, и измерения следует проводить несколько раз в день.

Систола – одно из состояний сердечной мышцы при сердцебиении, а именно сокращение левого и правого желудочков и выброс крови в аорту из левого желудочка и в лёгочный ствол из правого желудочка. При этом открытыми остаются лёгочный и аортальный клапаны, а закрытыми – митральный и трёхстворчатый клапаны.

Диастола – одно из состояний сердечной мышцы при сердцебиении, а именно расслабленное в интервале между сокраще-

ниями (систолами). Кровяное давление в момент диастолы записывается вторым после систолического, например, в записи давления 120/80 последняя цифра – это диастолическое давление (рис. 5. 3).

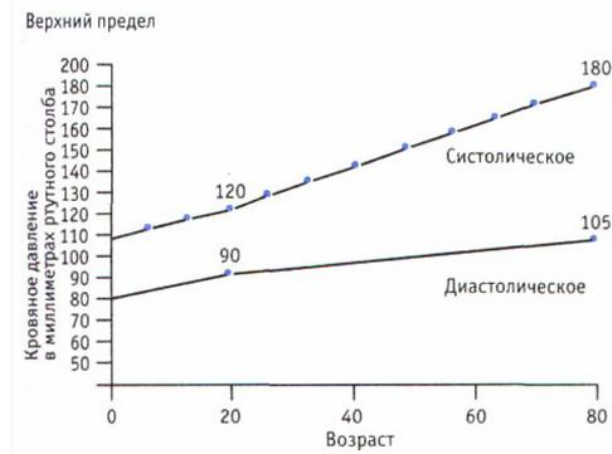


Рис. 5. 2 График изменения кровяного давления

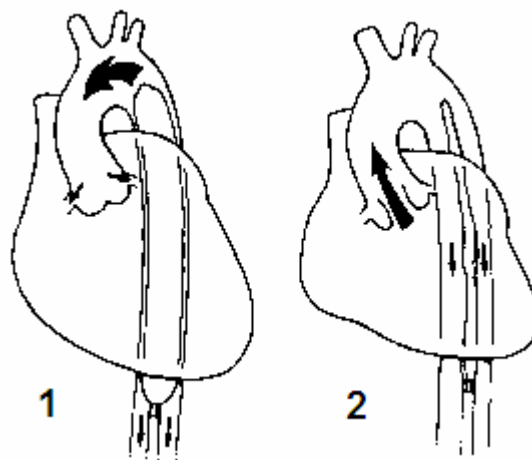


Рис. 5. 3 Кровоток в сосудах при закрытом (1), при открытом (2) аортальном клапане

Интервал времени между измерениями артериального давления зависит от поставленных задач, возраста пациента, наличия аритмии и других факторов.

При необходимости выполнения серии из 2–3 повторных измерений интервал времени между ними должен составлять не

менее 15 с. В этом случае регистрируется средняя величина этих измерений.

Разница в давлении на руках может быть весьма существенной, поэтому рекомендуется проводить измерение на руке с более высокими значениями артериального давления.

Порядок выполнения работы

1. Соберите установку, как показано на рис. 5. 4



Рис. 5. 4 Экспериментальная установка

2. Подключите измерительный модуль давления к прибору для измерения давления.

3. Запустите программу RHYWE. Выберите параметры измерения, указанные на рис. 5. 5, нажмите «Далее» – «Начать».

Параметры измерений: модуль давления S1; модуль давле-

ния, S2; модуль давления; давление p1-p; получить значения каждые 100 мс.

Начало измерений: нажатием клавиши; окончание измерений: нажатием клавиши; X-данные: время; дисплей (отметить галочками): цифровой дисплей 1, диаграмма 1; единицы давления: mmHg; единицы температуры: °C.

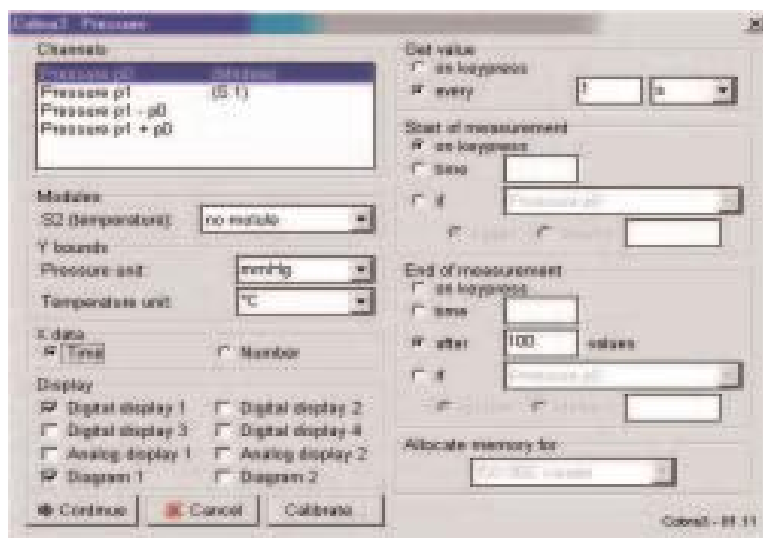


Рис. 5. 5 Параметры измерений

Результаты и расчет

1. Накачайте прибор до 160 мм рт. ст и начните откручивать кран.
2. В момент появления систолического давления закрутите кран и сделайте задержку по времени около 3 с, при этом появится пологий участок графика. Отпустите кран и продолжите измерения.
3. В момент появления диастолического давления снова закрутите кран и произведите задержку по времени около 3 с до появления пологого участка графика.
4. Отпустите кран до полного выпуска воздуха из прибора.
5. На графике представьте разницы результатов измерения давления, вызванные пульсовыми волнами крови, подпишите его (рис. 5. 6).

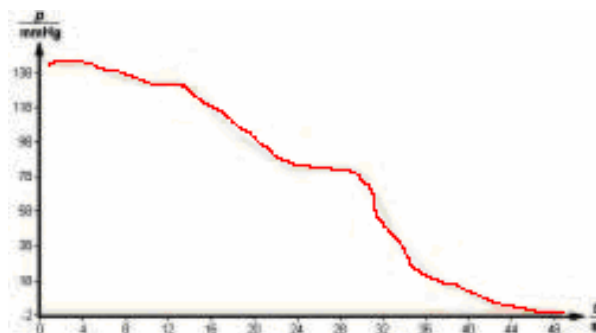


Рис. 5. 6 Примеры результатов измерения

6. Сделать выводы о полученных результатах.

Примечание. Данный эксперимент также можно провести с использованием ручного измерителя давления, датчика давления, программного обеспечения для измерения давления и информационного кабеля. В этом случае оборудование, отмеченное звездочкой, не применяется.

Контрольные вопросы и задания

1. Что такое кровяное давление?
2. Дайте определение понятию «артериальное давление».
3. От чего зависит артериальное давление?
4. Перечислите приборы, позволяющие определить кровяное давление. Что обозначает показание прибора 120/90?
5. Дайте определения понятиям «систола» и «диастола».
6. От чего зависит интервал времени между измерениями артериального давления?
7. В чем измеряется давление?
8. Что означает термин «диастолическое давление»?
9. Каким болезням соответствуют давления выше 140/90 и ниже 90/50?
10. Дайте определение понятию «пульсовая волна».

Лабораторная работа № 6.1

ЭЛЕКТРОМИОГРАММА. СОКРАЩЕНИЕ МУСКУЛОВ. БИЦЕПСЫ. МУСКУЛЬНЫЕ ПОТЕНЦИАЛЫ

Приборы и принадлежности

Универсальная установка «Кобра 3», источник питания, 12В/2А, информационный стандартный кабель RS 232, программное обеспечение, биоусилитель, электроды для регистрации ЭМГ (электромиограмма), проводящий гель, соединительные шнуры, клейкая лента.

Цель – изучить метод электромиографии. Получить электромиограмму человека в состоянии покоя и при мышечном усилии. Измерить частоту и амплитуду ЭМГ при максимальном сокращении.

КРАТКАЯ ТЕОРИЯ

Электромиография – метод регистрации электрической активности мышц. Электромиография используется в диагностических целях при заболеваниях мышц, а также при функциональных исследованиях двигательного аппарата. Для отведения биопотенциалов мышц человека чаще всего используют накожные электроды, которые укрепляют непосредственно над исследуемой мышцей, но могут использоваться и погруженные электроды, которые похожи на тонкие иглы для внутримышечных инъекций. Кривая записи электрической активности мышц носит название электромиограммы (рис. 6. 1). Если потенциалы действия отводятся с помощью накожных электродов, то регистрируется суммарная электромиограмма. В этом случае регистрируемая электрическая активность отражает число активных в данный момент двигательных единиц, частоту колебаний потенциала в каждой из них и степень синхронизации возникающего в них возбуждения. Чем выше степень синхронизации, тем больше амплитуда потенциалов действия и меньше их частота. Десинхронизация проявляется в возникновении большого числа мелких

колебаний при уменьшении количества волн большой амплитуды. При субмаксимальных усилиях амплитуда потенциалов действия нарастает по мере утомления, а их частота уменьшается, что свидетельствует о нарастающем утомлении. При максимальных нагрузках на мышцу отмечается высокая степень синхронизации, которая в конце удержания усилия при развитии утомления сменяется десинхронизацией, когда амплитуда потенциалов действия **уменьшается**.

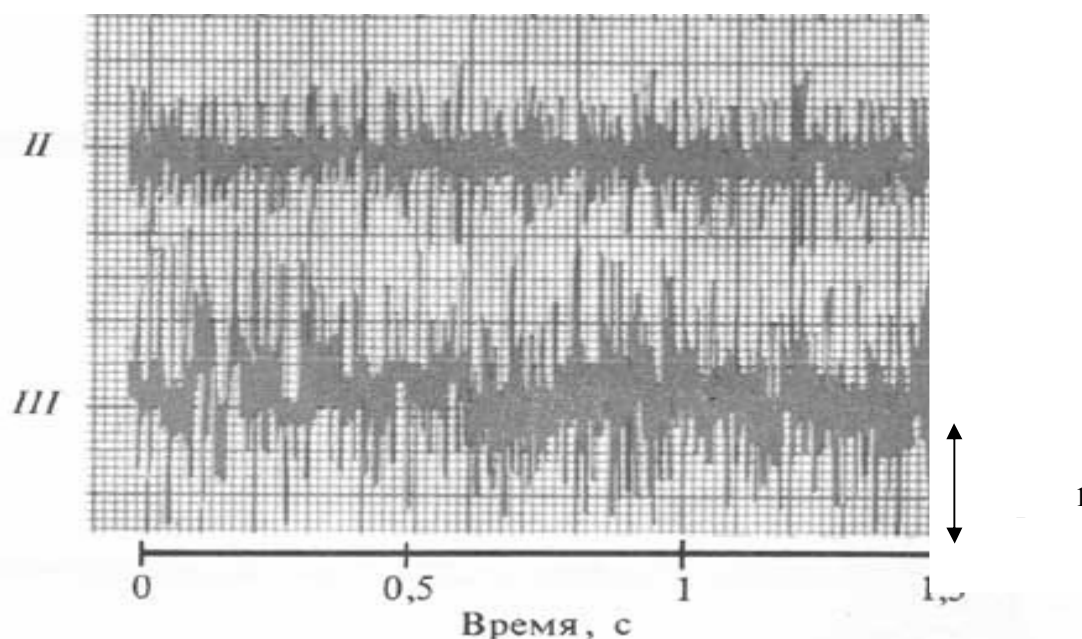


Рис. 6. 1 Электромиограмма скелетной мышцы человека при разной силе сокращения: I – небольшое сокращение мышцы; II – максимальное сокращение мышцы

Мышцы или мускулы (от лат. *musculus* – мышка, маленькая мышь) – органы тела животных и человека, состоящие из упругой, эластичной мышечной ткани, способной сокращаться под влиянием нервных импульсов. Предназначены для выполнения различных действий: движения тела, сокращения голосовых связок, дыхания.

Главным образом благодаря им мы можем поднимать и опускать руки, а также сгибать и разгибать их в локтях.

Мышцы состоят на 86,3% из воды. Мышцы позволяют двигать частями тела и выразить в действиях мысли и чувства.



Рис. 6. 2 Бицепс и трицепс являются парными антагонистами

Человек выполняет любые движения – от таких простейших, как моргание или улыбка, до тонких и энергичных, какие мы наблюдаем у ювелиров или спортсменов – благодаря способности мышечных тканей сокращаться. От исправной работы мышц, состоящих из трёх основных групп, зависит не только подвижность организма, но и функционирование всех физиологических процессов. А работой всех мышечных тканей управляет нервная система, которая обеспечивает их связь с головным и спинным мозгом и регулирует преобразование химической энергии в механическую. Мышечное сокращение – реакция мышечных клеток на воздействие нейромедиатора, реже гормона, проявляющаяся в уменьшении длины клетки. Эта жизненно важная функция организма, связанная с оборонительными, дыхательными, пищевыми, половыми, выделительными и другими физиологическими процессами.

Все произвольные движения (ходьба, мимика, движения глазных яблок, глотание, дыхание и др.) осуществляются за счёт скелетных мышц. Непроизвольные движения, кроме сокращения сердца, (перистальтика желудка и кишечника, изменение тонуса кровеносных сосудов, поддержание тонуса мочевого пузыря) обусловлены сокращением гладких мышц. Работа сердца обеспечивается сокращением сердечной мускулатуры. Основой всех типов мышечного сокращения служит взаимодействие

актина и миозина. В скелетных мышцах за сокращение отвечают миофибриллы (примерно 2/3 сухого веса мышц).

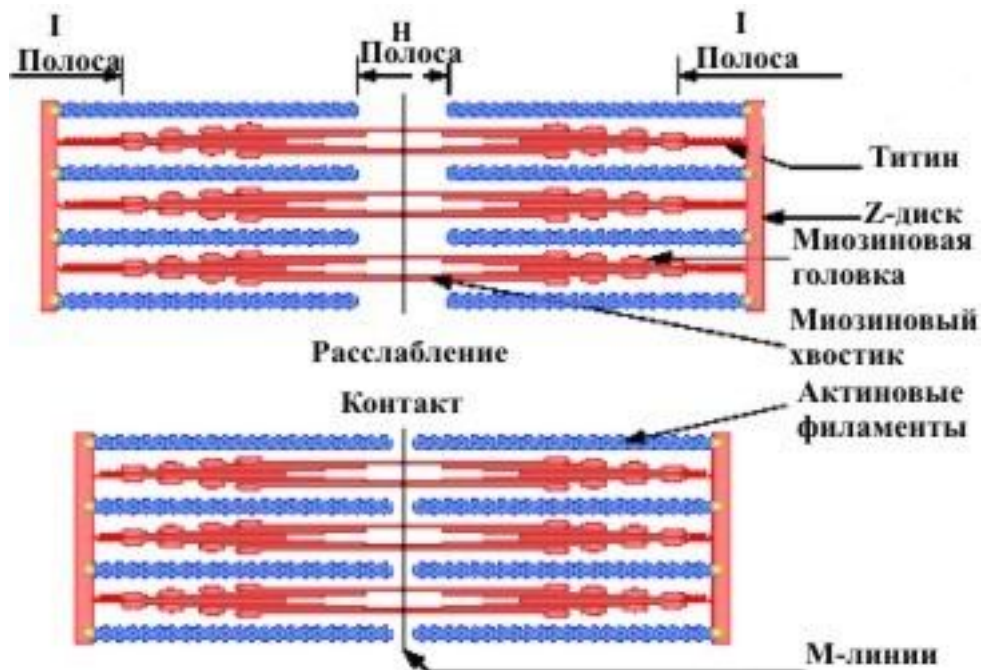


Рис. 6. 3 Схема, показывающая мышцы в расслабленном (1) и сокращенном (2) положениях

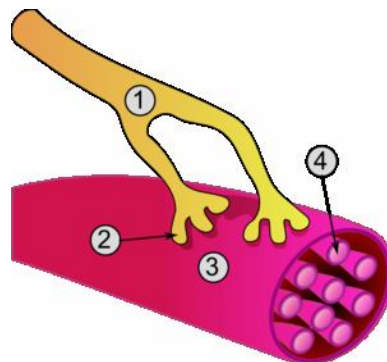


Рис. 6. 4 Строение поперечно-полосатой мышцы: 1 – аксон; 2 – нервно-мышечное соединение; 3 – мышечное волокно; 4 – миофибриллы

Миофибриллы (рис. 6. 4) – структуры толщиной 1 – 2 мкм, состоящие из саркомеров - структур длиной около 2,5 мкм, состоящих из актиновых и миозиновых (тонких и толстых)

филаментов и Z-дисков, соединённых с актиновыми филаментами. Сокращение происходит при увеличении концентрации в цитоплазме ионов Ca^{2+} в результате скольжения миозиновых филаментов относительно актиновых. Источником энергии сокращения служит АТФ. КПД мышечной клетки – около 50 %. Головки миозина расщепляют АТФ и за счет высвобождающейся энергии меняют конформацию, скользя по актиновым филаментам. Цикл можно разделить на 4 стадии. Свободная головка миозина связывается с АТФ и гидролизует его до АДФ и фосфата и остаётся связанной с ними. (Обратимый процесс – энергия, выделившаяся в результате гидролиза, запасается в изменённой конформации миозина.) Головка миозина слабо связывается со следующей субъединицей актина, фосфат отделяется, что приводит к прочному связыванию головки миозина с актиновым филаментом. Эта реакция уже необратима. Головка претерпевает конформационное изменение, производящее подтягивание толстого филамента к Z-диску (или, что эквивалентно, свободных концов тонких филаментов друг к другу). Отделяется АДФ, за счёт этого головка отделяется от актинового филамента. Присоединяется новая молекула АТФ. Далее цикл повторяется до уменьшения концентрации ионов Ca^{2+} или исчерпания запаса АТФ (в результате смерти клетки). Скорость скольжения миозина по актину составляет ≈ 15 мкм/сек. В миозиновом филаменте много (около 500) молекул миозина, и, следовательно, при сокращении цикл повторяется сотнями головок сразу, что и приводит к быстрому и сильному сокращению. Следует заметить, что миозин ведёт себя как фермент – актин-зависимая АТФ-фаза. Так как каждое повторение цикла связано с гидролизом АТФ, а следовательно, с положительным изменением свободной энергии, то процесс однонаправленный. Миозин движется по актину только в сторону плюс-конца. Для сокращения мышцы используется энергия гидролиза АТФ, но мышечная клетка имеет крайне эффективную систему регенерации запаса АТФ, так что в расслабленной и работающей мышце содержание АТФ примерно равно. Фермент фосфокреатинкиназа катализирует реакцию между АДФ и креатинфосфатом, продукты которой – АТФ и креатин.

Креатинфосфат содержит больше запасённой энергии, чем АТФ. Благодаря этому механизму при вспышке активности в мышечной клетке падает содержание именно креатинфосфата, а количество универсального источника энергии – АТФ – не изменяется. В основном в регуляции мышечной активности участвуют нейроны, но есть случаи, когда сокращением гладкой мускулатуры управляют и гормоны (например, адреналин и окситоцин). Сигнал о сокращении можно разделить на два этапа.

1. От клеточной мембраны до саркоплазматического ретикулума. Воздействие медиатора, выделившегося из мотонейрона, вызывает потенциал действия на клеточной мембране мышечной клетки, который передаётся далее с помощью специальных впячиваний мембраны, называемых Т-трубочками, которые отходят от мембраны внутрь клетки. От Т-трубочек сигнал передаётся саркоплазматическому ретикулуму – особому компартменту из уплощенных мембранных пузырьков (эндоплазматической сети мышечной клетки), окружающих каждую миофибриллу. Этот сигнал вызывает открытие Ca^{2+} -каналов в мембране ретикулума. Обрато ионы Ca^{2+} попадают в ретикулум с помощью мембранных кальциевых насосов – Ca^{2+} -АТФ-фазы.

2. От выделения ионов Ca^{2+} до сокращения миофибрилл. Механизм сокращения мышц с учётом тропонина и тропомиозина. Для того чтобы контролировать сокращение, к актиновому филаменту прикрепляется белок тропомиозин и комплекс из трёх белков – тропонин (субъединицы этого комплекса называются тропонинами *T*, *I* и *C*). Тропонин *C* – близкий гомолог другого белка, кальмодулина. Через каждые семь субъединиц актина расположен только один тропониновый комплекс. Связь актина с тропонином *I* перемещает тропомиозин в положение, мешающее связи миозина с актином. Тропонин *C* связывается с четырьмя ионами Ca^{2+} и ослабляет действие тропонина *I* на актин, и тропомиозин занимает положение, не препятствующее связи актина с миозином.

Бицепс, или двуглавая мышца плеча (лат. *musculus biceps brachii*) – большая мышца плеча, хорошо заметна под кожей, благодаря чему широко известна даже среди людей, плохо знакомых

с анатомией. Проксимальная часть состоит из двух головок – длинной (лат. *caput longum*) и короткой (лат. *caput breve*).



Рис. 6. 5 Внешнее строение бицепса

Длинная головка начинается от надсуставного бугорка лопатки (лат. *tuberculum supraglenoidale*) длинным сухожилием, которое, проходя через полость плечевого сустава, ложится в межбугорковую борозду (лат. *sulcus intertubercularis*) плечевой кости, окруженное межбугорковым синовиальным влагалищем (лат. *vagina synovialis intertubercularis*). Короткая головка начинается от клювовидного отростка лопатки, обе головки соединяются, образуя брюшко, которое заканчивается сухожилием, прикрепляющимся к бугристости лучевой кости (лат. *tuberositas radii*). От сухожилия медиально отходит плоский пучок (лат. *aponeurosis musculus biceps brachii*, который вплетается в фасцию предплечья. Бицепс сгибает плечо в плечевом суставе, предплечье – в локтевом, при пронации супинирует. Мускульный потенциал (или потенциал действия) – волна возбуждения, перемещающаяся по мембране живой клетки. По сути своей представляет электрический разряд – кратковременное изменение потенциала на небольшом участке мембраны возбудимой клетки (нейрона, мышечного волокна или железистой клетки), в результате которого наружная поверхность этого участка становится отрицательно заряженной по отношению к соседним участкам мембраны, тогда как его внутренняя поверхность становится положительно заряженной по отношению к соседним участкам мембраны.

Потенциал действия является физической основой нервного или мышечного импульса, играющего сигнальную (регулятор-

ную) роль.

Потенциалы действия могут различаться по своим параметрам в зависимости от типа клетки и даже на различных участках мембраны одной и той же клетки. Наиболее характерный пример различий – потенциал действия сердечной мышцы и потенциал действия большинства нейронов. Тем не менее в основе любого потенциала действия лежат следующие явления. Мембрана живой клетки поляризована – её внутренняя поверхность заряжена отрицательно по отношению к внешней благодаря тому, что в растворе возле её внешней поверхности находится большее количество положительно заряженных частиц (катионов), а возле внутренней поверхности – большее количество отрицательно заряженных частиц (анионов). Мембрана обладает избирательной проницаемостью – её проницаемость для различных частиц (атомов или молекул) зависит от их размеров, электрического заряда и химических свойств.

Мембрана возбудимой клетки способна быстро менять свою проницаемость для определённого вида катионов, вызывая переход положительного заряда с внешней стороны на внутреннюю (Рис. 6.6). Первые два свойства характерны для всех живых клеток. Третье же является особенностью клеток возбудимых тканей и причиной, по которой их мембраны способны генерировать и проводить потенциалы действия.

Фазы потенциала действия

1. **Редспайк** – процесс медленной деполяризации мембраны до критического уровня деполяризации (местное возбуждение, локальный ответ).

2. **Пиковый потенциал, или спайк**, состоящий из восходящей части (деполяризация мембраны) и нисходящей части (реполяризация мембраны).

3. Отрицательный следовой потенциал – от критического уровня деполяризации до исходного уровня поляризации мембраны (следовая деполяризация).

4. Положительный следовой потенциал – увеличение мембранного потенциала и постепенное возвращение его к исходной величине (следовая гиперполяризация).

Активные свойства мембраны, обеспечивающие возникнове-

ние потенциала действия, основываются главным образом на поведении потенциалзависимых натриевых (Na^+) и калиевых (K^+) каналов. Начальная фаза ПД

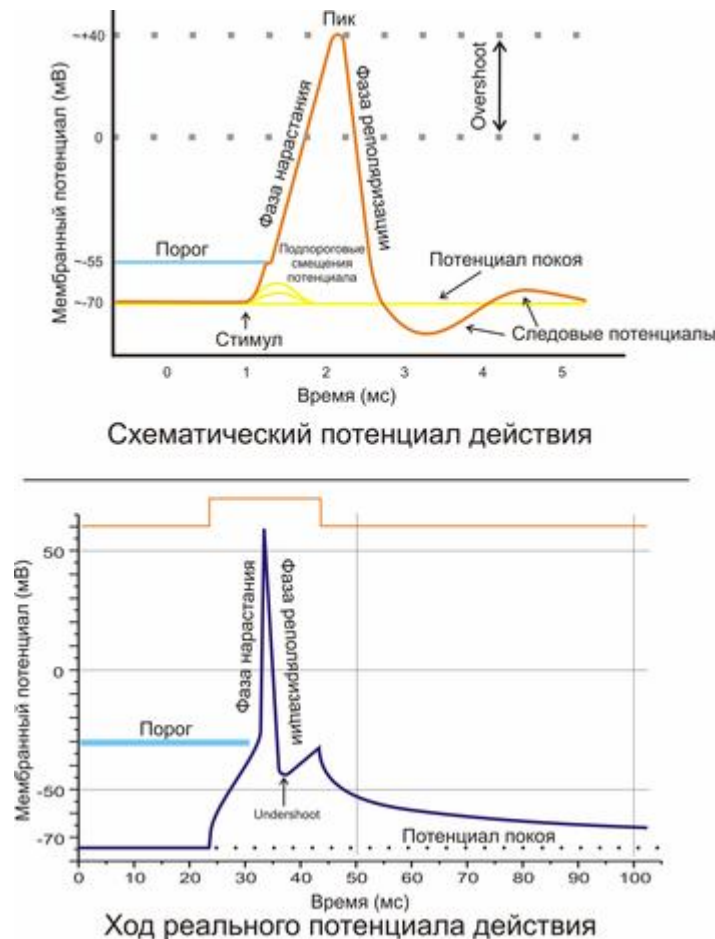


Рис. 6. 6 Переход заряда с внешней стороны на внутреннюю

формируется входящим натриевым током, позже открываются калиевые каналы и выходящий K^+ -ток возвращает потенциал мембраны к исходному уровню. Исходную концентрацию ионов затем восстанавливает натрий-калиевый насос. По ходу ПД каналы переходят из состояния в состояние: у Na^+ каналов основных состояний три – закрытое, открытое и инактивированное (в реальности дело сложнее, но этих трёх достаточно для описания), у K^+ -каналов два – закрытое и открытое. Поведение каналов, участвующих в формировании ПД, описывается через проводимость и вычисляется через коэффициенты трансфера, которые были выведены Ходжкиным и Хаксли.

При максимальном сжатии мышцы частота ЭМГ лежит в диапазоне 50 – 100 Гц. Амплитуда ЭМГ зависит от многих факторов, например, расположения электродов. Когда мышца находится в состоянии покоя, большие амплитуды не наблюдаются. При расслабленном состоянии мышцы можно наблюдать многочисленные мускульные потенциалы (рис. 6. 7).

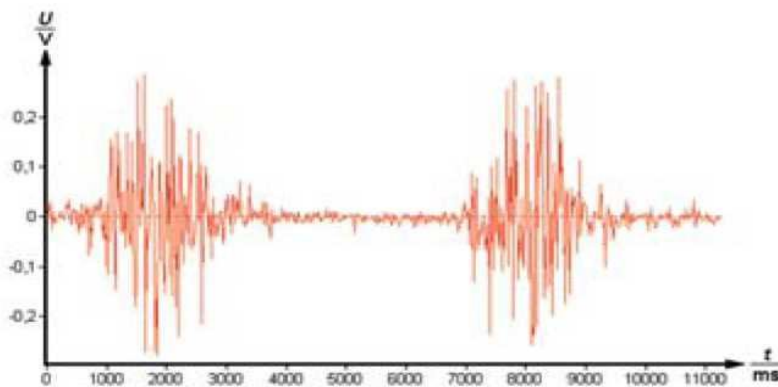


Рис. 6. 7 Мускульные потенциалы

Порядок выполнения работы

1. Соберите установку.
2. Подсоедините приборы, как показано на рис 6. 8
3. Соедините выход биоусилителя со входом 2 установки «Кобра 3» (красный шнур к «+», синий к «-»).
4. Подключите кабель, ведущий к электроду, ко входу 2 биоусилителя.
5. Запустите программу «Cobra 3 Measure». В качестве измерительного инструмента выберите «Universal Writer» («универсальный самописец»).
6. Нанесите немного крема на электроды и при помощи клейкой ленты прикрепите их к бицепсу в последовательности, показанной на рис. 6.9. Следите за тем, чтобы зеленый провод не провисал. Во избежание помех прикрепите его к руке клейкой лентой (с другими кабелями).



Рис. 6. 8 Экспериментальная установка



Рис. 6. 9 Расположение электродов

7. Выберите режим работы биоусилителя «ЭМГ» и усиление в 1 000 раз.

8. Установите параметры измерения и начните измерение, на-

жав («Далее» → «Начать»).

9. Быстро согните руку несколько раз в процессе измерения.
10. Распечатайте полученную электромиограмму, подпишите её.
11. Измерьте частоту и амплитуду ЭМГ.
12. Повторите пункты 4–10 на втором оппоненте.

Контрольные вопросы и задания

1. Что лежит в основе физической работоспособности человека?
2. Какие функции выполняет кислород в организме при мышечной работе?
3. Сколько мышц в теле человека?
4. Каков механизм сокращения гладких мышц? Укажите роль вторичных посредников. В чем заключаются фармако- и электромеханическое сопряжение?
5. Какова роль ионов кальция в процессе мышечного сокращения? Какова роль АТФ для деятельности мышц? Содержательно охарактеризуйте процесс мышечного расслабления.
6. Потенциал действия, ионные механизмы возникновения.
7. Перечислите основные части мышцы.
8. Перечислите функции мышц.
9. Каково строение, топография и функции поперечно-полосатой мускулатуры?
10. Что такое композиция мышц?
11. Приведите режимы и типы мышечных сокращений. Какова зависимость между силой сокращения мышцы и скоростью её укорочения?

Лабораторная работа № 7.1

РЕФЛЕКС РАСТЯЖЕНИЯ И ОПРЕДЕЛЕНИЕ СКОРОСТИ ПРОВОДИМОСТИ

Приборы и принадлежности

Универсальная установка «Кобра 3»; источник питания, 12 В; информационный кабель RS 232; программное обеспечение для универсального самописца установки «Кобра 3»; биоусилитель; ЭМГ-электроды, 3 шт.; кабель для собирания электродов; крем для наложения электродов; молоточек для тестирования рефлексов; соединительный шнур, 32 А, 25 см, красный; соединительный шнур, 32 А, 25 см, синий; клейкая лента, например антибактериальный пластырь; ПК с системой Windows[®] 95 или выше.

Цель – вызвать рефлекс растяжения в мышцах голени постукиванием по ахилловому сухожилию (рефлекс ахиллового сухожилия). Записать общий потенциал действия и определить латентный период рефлекса и скорость проводимости.

КРАТКАЯ ТЕОРИЯ

Мышечная активность – это одно из общих свойств высокоорганизованных живых организмов. Независимо от назначения, особенностей строения и способов регуляции принцип работы различных мышц организма одинаков.

Мышечная клетка отличается от других возбудимых клеток свойством сократимости, т. е. способностью генерировать механическое напряжение и укорачиваться. Мышцы являются генератором тепла, причем не только при мышечной работе, холодовой дрожи, но и в режиме нетонического термогенеза.

Мышечная активность в процессе жизнедеятельности обеспечивает работу отдельных органов и целых систем: работу опорно-двигательного аппарата, легких, желудочно-кишечного тракта, сосудистую активность, сократительную способность

сердца. Нарушение работы мышц (например, определяющих функционирование легких, сердца) может приводить к патологиям, а ее прекращение – даже к летальному исходу.

Мышечная ткань представляет собой совокупность мышечных клеток (волокон), внеклеточного вещества (коллаген, эластин и др.) и густой сети нервных волокон и кровеносных сосудов. Мышцы по строению делятся на *гладкие* (мышцы кишечника, стенки сосудов) и *поперечно-полосатые* (скелетные, мышцы сердца). Независимо от строения все они имеют близкие механические свойства, одинаковый механизм активации и близкий химический состав.

Поперечно-полосатая структура мышечных волокон имеет диаметр 20–80 мкм и окружена плазматической мембраной толщиной 10 нм. Каждое отдельное волокно – это сильно вытянутая клетка. В зависимости от вида мышцы длина отдельных волокон (клеток) может существенно варьироваться от сотен микрон до нескольких сантиметров. Внутри волокна, кроме известных органелл (ядро, ядрышко, митохондрии, аппарат Гольджи и др.) находятся сократительный аппарат клетки, состоящий из 1 000 – 2 000 параллельно расположенных миофибрилл диаметром 1–2 мкм, а также клеточные органеллы: саркоплазматический ретикулум и система поперечных трубочек – Т-система.

В миофибриллах различают (рис. 7.1): *A*-зону – темные полосы, которые в поляризованном свете дают двойное лучепреломление, т. е. обладают свойством анизотропии (отсюда и название: *A*-зона), *I*-зону – светлые полосы, не дающие двойного лучепреломления, то есть изотропные (отсюда название: *I*-зона). В области *I*-зоны проходит темная узкая полоса – *Z*-диск (от нем. *Zwischenscheibe* – промежуточный диск). Промежуток между двумя *Z*-дисками называется саркомером и является элементарной сократительной единицей мышечной клетки.

Саркомер – это упорядоченная система толстых и тонких нитей, расположенных гексагонально в поперечном сечении. Толстая нить имеет толщину = 12 нм и длину = 1,5 мкм и состоит из белка миозина. Тонкая нить имеет диаметр 8 нм, длину 1 мкм и состоит из белка актина, прикрепленного одним концом к *Z*-диску.

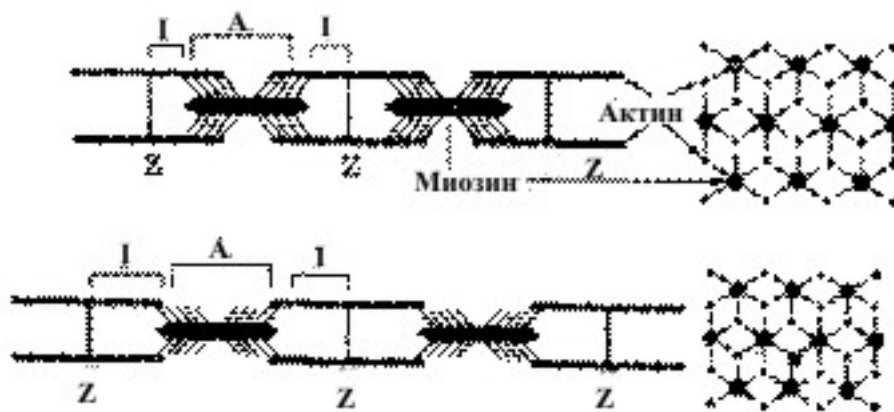


Рис. 7.1. Схематическое изображение миофибриллы мышечного волокна: 1– состояние покоя; 2– растяжение; справа – схема расположения актина и миозина на поперечном срезе

Актиновая нить состоит из двух закрученных один вокруг другого мономеров актина толщиной по 5 нм (рис. 7.2).

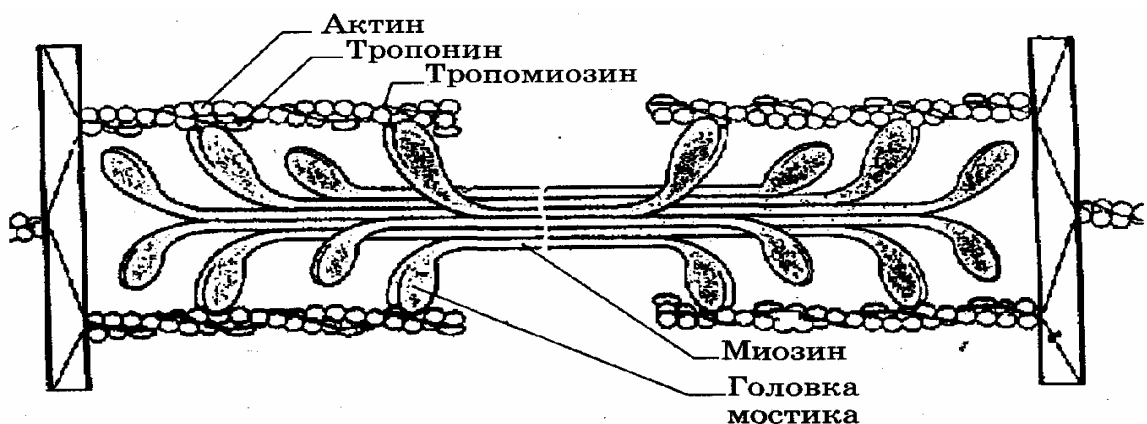


Рис. 7.2. Микроструктура саркомера

Эта структура похожа на две нити бус, скрученные по 14 бусин в витке. В цепях актина регулярно примерно через 40 нм встроены молекулы тропонина, а сама цепь охватывает нить тропомиозина. При сокращении мышцы тонкие нити вдвигаются между толстыми. Происходит относительное скольжение нитей без изменения их длины. Этот процесс обусловлен взаимодействием особых выступов миозина – поперечных мостиков с активными цен-

трами, расположенными на актине. Мостики отходят от толстой нити периодически на расстоянии 14,5 нм друг от друга.

В расслабленном состоянии миофибрилл молекулы тропомиозина блокируют прикрепление поперечных мостиков к актиновым цепям (рис. 7.3, а).

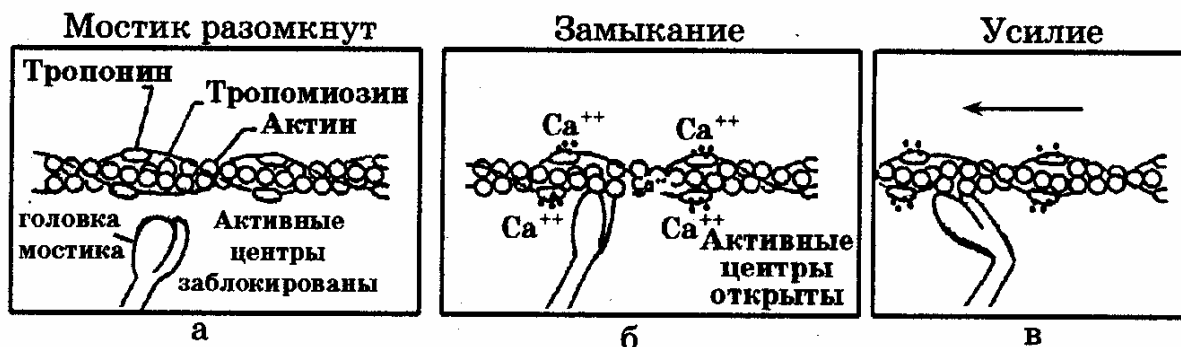


Рис. 7.3. Процесс активации мостика и генерации усилия в саркомере

Ионы Ca^{2+} активируют мостики и открывают участки их прикрепления к актину (рис. 7.3, б). В результате мостики миозина прикрепляются к актиновым нитям, расщепляются молекулы АТФ и изменяется конформация мостиков: их головки поворачиваются внутрь саркомера (рис. 7.3, в). Это приводит к генерации силы, скольжению актина относительно толстой нити миозина к центру саркомера, что вызывает укорочение мышцы. После окончания активации мостик размыкается и саркомер возвращается в исходное состояние. При укорочении объем саркомера практически не меняется, а следовательно, он становится толще, что и подтверждается на снимках поперечного сечения мышц с помощью электронной микроскопии. Каждый цикл замыкание – размыкание сопровождается расщеплением одной молекулы АТФ. Таким образом, актин-миозиновый комплекс является механохимическим преобразователем энергии АТФ. Рассмотренная структура и последовательность процессов называется моделью скользящих нитей.

Электромиография – метод электрофизиологической диагностики поражений нервно-мышечной системы, состоящий в ре-

гистрации электрической активности (биопотенциалов) скелетных мышц.

Электромиограмма (электро- + миограмма, ЭМГ) – кривая, отражающая изменения во времени разности потенциалов электрического поля (биопотенциалов) скелетной мышцы.

Различают спонтанную электромиограмму, отражающую состояние мышц в покое или при мышечном напряжении (произвольном или синергическом), а также вызванную, обусловленную электрической стимуляцией мышцы или нерва. Электромиограмма позволяет проводить топическую диагностику поражения нервной и мышечной систем (надсегментарных пирамидных и экстрапирамидных структур, мотонейронов передних рогов, спинномозговых корешков и нервов, нервно-мышечного синапса и собственно иннервируемой мышцы), оценивать тяжесть, стадию, течение заболевания, эффективность применяемой терапии.

Аппаратура для электромиограммы состоит из двух основных блоков – электромиографа и электростимулятора. Электромиограф усиливает мышечные биопотенциалы и обеспечивает минимальный уровень помех (шумов). Современные электромиографы – компактные компьютерные системы, с помощью которых проводят исследование по заданной программе. Аппаратура позволяет получать запись минимальных по амплитуде биопотенциалов, производить автоматический оперативный обсчет амплитуды, частоты и длительности латентных периодов, спонтанных и вызванных потенциалов мышц и нервов, осуществлять их спектральный анализ. Возможность усреднения кривых, высокий коэффициент усиления при низком уровне шумов обеспечивают возможность использования этих аппаратов и при записи и анализе стволовых и корковых вызванных потенциалов. Используются различные модели электромиографов и электростимуляторов: двухканальный электромиограф ЭМГ СТ-01, а также электромиографы М-440, М-500 и др.

Отведение потенциалов действия мышцы осуществляют при помощи поверхностных электродов, накладываемых на кожу над исследуемой мышцей, или игольчатых, вводимых в мышцу. Поверхностные электроды представляют собой парные металлические пластины (олово, серебро и др.) размером 10,5 мм, которые

накладывают на расстоянии друг от друга 20–25 мм для взрослых и 10–15 мм для детей.

Они используются для регистрации биоэлектрической активности значительного участка мышцы, включающего десятки и сотни функционирующих единиц, результирующая электромиограмма носит название глобальной. Игольчатые электроды применяются для локального отведения биопотенциалов отдельных двигательных единиц (локальная электромиограмма). Оба метода отведения используются самостоятельно или в сочетании, однако у новорожденных и детей раннего возраста чаще исследуют глобальную электромиограмму.

Электрическую стимуляцию мышц и нервов для исследования вызванных мышечных и невральных потенциалов осуществляют обычно с помощью поверхностных стимулирующих электродов с межэлектродным расстоянием от 10 до 20 мм. Применяют пластинчатые или вилочковые электроды в зависимости от глубины залегания стимулируемого нервного ствола. Исследованию подвергают не только те мышцы, которые наиболее патологически изменены, но и симметричные им, а также другие группы мышц, находящиеся в функциональной взаимосвязи с преимущественно пораженными. Каждую мышцу исследуют в нескольких режимах: в покое, при синергических произвольных мышечных напряжениях и при максимальном по силе мышечном сокращении. С мышцы, находящейся в состоянии максимально возможного расслабления, т.е. в режиме покоя, биоэлектрическая активность в норме не регистрируется. При слабом мышечном сокращении появляются осцилляции с амплитудой 100–150 мкВ. При максимальном произвольном мышечном сокращении амплитуда осцилляций индивидуальна, как и сила людей, различающихся по возрасту и физическому здоровью, и может достигать в норме 1 000–3 000 мкВ. В этих случаях регистрируется так называемая интерференционная кривая, обусловленная асинхронным возбуждением клеток передних рогов спинного мозга и двигательных единиц мышцы, потенциалы действия которых становятся более интенсивными и продолжительными.

Мышцы выполняют две основные функции – производят усилие и реагируют на нарушения. Мышца должна быть подобна

пружине, чтобы реагировать соответствующим образом; этому способствует рефлекс растяжения мышцы. Когда мышца испытывает кратковременное неожиданное увеличение длины, ее реакцией является рефлекс растяжения.

Рефлекс – возникновение, изменение или прекращение функциональной активности органов, тканей или целостного организма, осуществляемое при участии ЦНС в ответ на раздражение рецепторов организма.

Рефлекс растяжения мышцы – рефлекс, вызывающий сокращение мышцы в ответ на ее растяжение.

Рефлекс растяжения включает по меньшей мере два компонента. Один из них – реакция кратковременной латентности, которую, как полагают, вызывает нервная схема, ограниченная спинным мозгом. Второй компонент характеризуется долговременной латентной и более сложной структурой, которая, очевидно, включает двигательную область коры головного мозга.

Время рефлекса – складывается из *латентного периода* возбуждения рецептора, времени проведения ПД по нервному пути, центрального времени, времени проведения возбуждения по эффекторному пути и латентного ответа эффектора.

Ахиллово сухожилие – это самое большое сухожилие у человека. Оно образуется в результате слияния брюшек икроножной мышцы и камбаловидной мышцы, которые соединяются в единое сухожилие. Это сухожилие прикрепляется к бугру пяточной кости. Между поверхностью пяточной кости и сухожилием имеется слизистая сумка. Ее цель – уменьшение трения между костью и тканью сухожилия. Иногда, после травм эта сумка может воспаляться. В этом случае возникает бурсит ахиллова сухожилия.

Разрыв ахиллова сухожилия чаще всего возникает у лиц 30 – 50 лет. Обычно место разрыва сухожилия находится в 4–5 см от места прикрепления его к пяточной кости. Это связано с тем, что в этом месте сухожилия кровоснабжение у него ухудшено.

Причиной разрыва ахиллова сухожилия может быть как прямая травма (например, удар по сухожилию твердым предметом), так и не прямое воздействие резкого сокращения мышц голени. Чаще разрывы происходят при внезапной резкой нагрузке на су-

хожилие при старте у спринтеров, во время прыжка, при резком тыльном сгибании стопы – падение с высоты. При прямой травме режущим предметом может возникнуть частичное повреждение сухожилия.

Способ Ендрашика (E. Jendrassik, 1858–1921, венгерский врач) – метод выявления заторможенного коленного рефлекса с помощью отвлечения внимания обследуемого тем, что ему предлагают растягивать сцепленные кисти рук.

Порядок выполнения работы

1. Соберите установку.
2. Подключите приборы, как показано на рис. 7.4

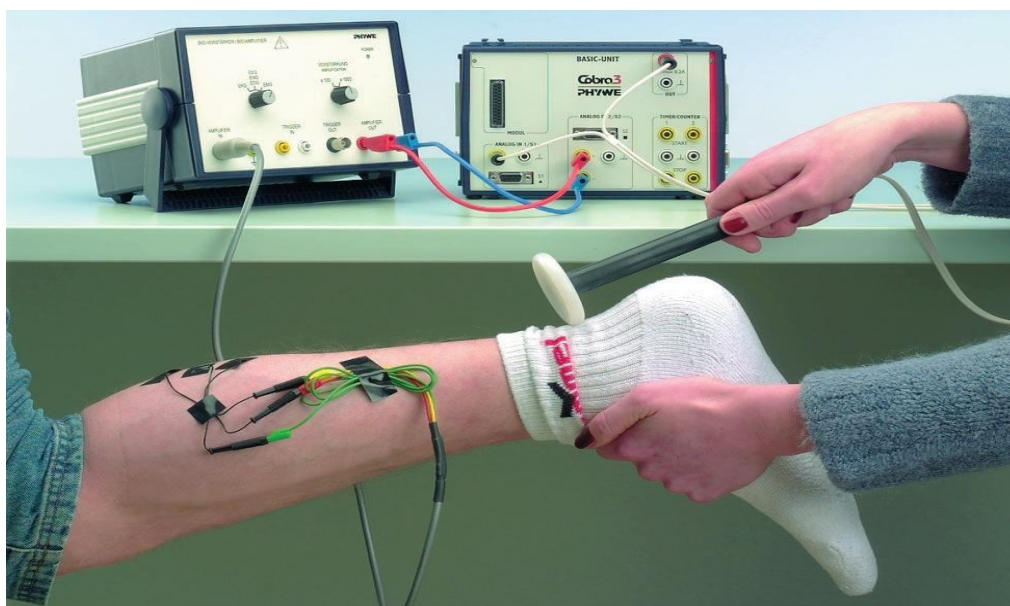


Рис. 7.1 Экспериментальная установка

3. Соедините выход биоусилителя **Amplifier Out** с аналоговым входом **Analog In 2** Кобры 3 (красный шнур к +, синий к –).

4. Подсоедините кабель для собирания электродов ко входу биоусилителя **Amplifier In**.

5. Подключите один вывод молоточка к желтому разъему аналогового входа **Analog In 1** интерфейса Кобра 3, а второй вывод – к выходу напряжения **Out** (красный).

Задание для самостоятельной работы

В среде Windows откройте программу «Cobra 3 Measure».

В качестве измерительного прибора выберите универсальный самописец.

1. Нанесите немного крема на электроды и при помощи клейкой ленты прикрепите их к внутренней поверхности голени выше икроножной мышцы в последовательности, показанной на рис. 7. 2



Рис. 7. 2. Подсоединение электродов

2. Зеленый шнур не должен провисать (во избежание помех), перегните его несколько раз восьмеркой и прикрепите к лодыжке (вместе с другими шнурами).

3. На биоусилителе выберите усиление в 1 000 раз и режим электромиограммы.

4. Выберите параметры, указанные на рис. 7. 3 и начните измерение, нажав «Continue» («Далее»).

5.левой рукой возьмитесь за голень ноги испытуемого, на-

ходящуюся в согнутом положении. Носки не снимайте для лучшей изоляции; максимально расслабьте все мышцы.

6. Молоточком ударьте по ахилловому сухожилию, чтобы вызвать рефлекс растяжения и измерить его.

7. Сохраните результат и приготовьтесь к новому измерению.

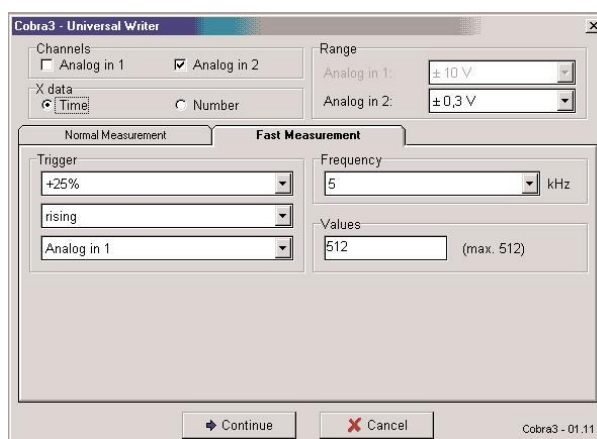


Рис. 7. 3 Параметры измерения

Испытуемый должен размять мышцы рук; для этого ему следует несколько раз повторить следующее движение: согнуть руки перед грудью и развести руки в стороны. Повторите измерение потенциала действия, как описано ранее.

Результаты и расчет

1. Латентный период рефлекса (равный интервалу между раздражением и потенциалом мышечного действия) в данном случае составляет примерно 40 мс. При длине тракта нерва (ахиллово сухожилие – спинной мозг – мускул) в 2 м скорость проводимости равна 50 м/с (рис. 7. 4).

2. Амплитуда потенциала мышечного действия выше, когда мышцы руки находятся в напряжении, чем когда они расслаблены (примерно 3 мВ против 2 мВ). Причиной так называемого эффекта Ендрашика является то, что в результате напряжения

мышц руки другие двигательные нейроны спинного мозга возбуждаются (в результате чего происходит облегчение передачи импульса).

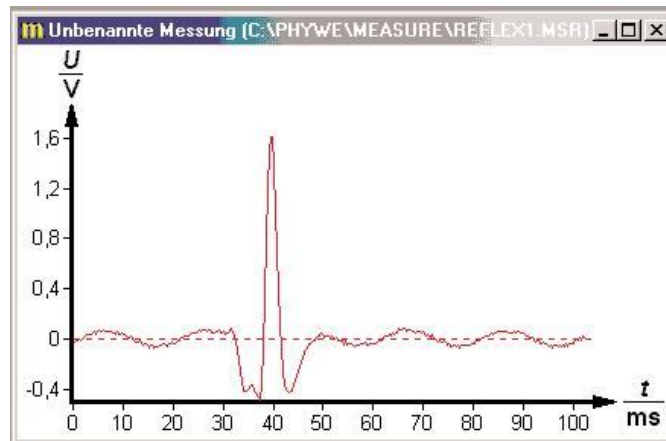


Рис. 7. 4 Пример результата

Примечание. Аналоговый вход 1 используется только для начала измерения с молоточком для тестирования рефлексов. Этот канал можно удалить из диаграммы: измените **Analog Channel 2** на **No Y Axis** и измените **Analog Channel 1** на **Analog Channel 2**.

Контрольные вопросы и задания

1. Что представляет из себя мышечная активность?
2. Опишите строение саркомера.
3. Что такое электромиография, электромиограмма?
4. Какие существуют способы диагностики поражения нервно-мышечной системы?
5. Дайте определения понятиям «рефлекс», «рефлекс растяжения мышцы», «время рефлекса».
6. Что представляет из себя ахиллово сухожилие?
7. Какова амплитуда потенциала мышечного действия, когда мышцы руки находятся в напряжении?
8. Что является причиной эффекта Ендрашика?

Лабораторная работа № 8.1

ИЗУЧЕНИЕ ЧАСТОТЫ СЛИЯНИЯ И ВЕРХНЕГО ПОРОГА СЛЫШИМОСТИ МЕТОДОМ АУДИОМЕТРИИ

Приборы и принадлежности

Стереонаушники, генератор синусоидальных волн.

Цель – определить частоту слияния и верхний акустический порог испытуемого. При помощи генератора синусоидальных волн и наушников подать различные сигналы с нижним и верхним порогом слышимости испытуемым.

КРАТКАЯ ТЕОРИЯ

Звук в широком смысле – упругие поперечные волны, распространяющиеся в среде и создающие в ней механические колебания; в узком смысле – субъективное восприятие этих колебаний специальными органами чувств животных или человека.

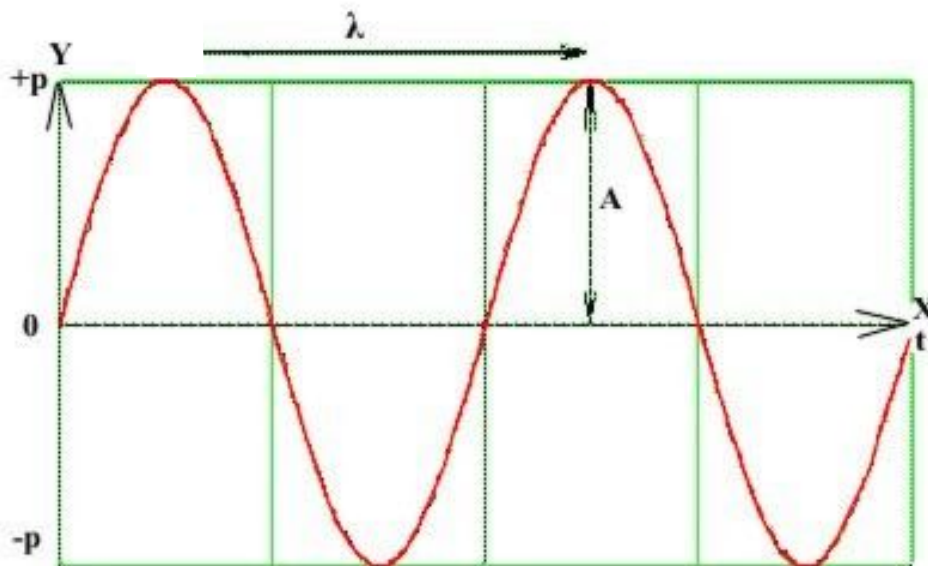


Рис. 8. 1 Графическое представление волны

Как и любая волна (рис. 8. 1), звук характеризуется амплитудой и частотой. Считается, что человек слышит звуки в диапазоне час-

тот 16 – 20 000 Гц. Звук ниже диапазона слышимости человека называют инфразвуком; выше, до 1 ГГц, – ультразвуком, от 1 ГГц – гиперзвуком. Среди слышимых звуков следует также особо выделить фонетические, речевые звуки и фонемы, из которых состоит устная речь, и музыкальные звуки, из которых состоит музыка.

λ – длина волны; A – амплитуда, частота имеет вид $\nu = c/\lambda$.

Ухо – орган слуха и равновесия, в его функции входит восприятие звуковых волн и движений головы. Анатомически ухо делится на три части: наружное, среднее и внутреннее (рис. 8. 2). Наружное ухо концентрирует звуковые волны и проводит их к внутренним структурам. Звуковые колебания вызывают колебания барабанной перепонки и трех крошечных связанных с ней костей (среднее ухо). Энергия звуковых колебаний усиливается в среднем ухе и передается во внутреннее ухо.

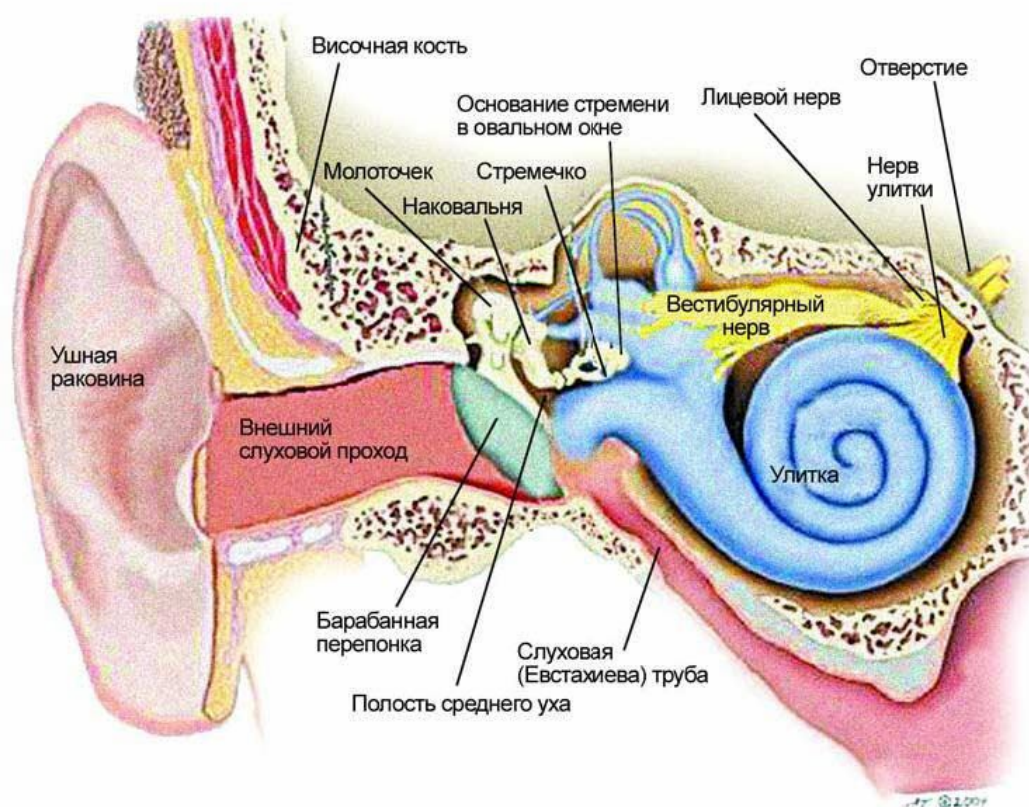


Рис. 8. 2 Строение человеческого уха

В плотной кости внутреннего уха находятся два чрезвычайно чувствительных образования: улитка, собственно орган слуха, и вставленный в нее перепончатый лабиринт – один из источников нервных сигналов в центральной нервной системе, благодаря которым поддерживается равновесие тела.

В улитке находятся тысячи крошечных похожих на волосы ячеек, которые соединены с волокнами слухового нерва. Под действием звуковых волн ячейки улитки вырабатывают электрохимические сигналы, которые направляются через акустический нерв к головному мозгу. Мозг принимает нервные импульсы и формирует звуковой образ.

Слух – способность органом слуха воспринимать звуки; специальная функция слухового аппарата, возбуждаемая звуковыми колебаниями окружающей среды, например, воздуха или воды. Одно из биологических пяти чувств, называемое также акустическим восприятием.

Порог слышимости (рис. 8. 3) – минимальная величина звукового давления, при которой звук данной частоты может быть ещё воспринят ухом человека. Величину порога слышимости принято выражать в децибелах. Порог слышимости зависит от частоты звука. При действии шумов и других звуковых раздражений порог слышимости для данного звука повышается, причём повышенное значение порога слышимости сохраняется некоторое время после прекращения действия мешающего фактора, а затем постепенно возвращается к исходному уровню.

У разных людей и у одних и тех же лиц в разное время порог слышимости может различаться в зависимости от возраста, физиологического состояния, тренированности. Измерения порога слышимости обычно производятся методами аудиометрии.

Ухо человека воспринимает звук только в пределах определенного диапазона частоты. У животных также имеется свой диапазон восприятия, даже у позвоночных этот диапазон значительно может отличаться от диапазона человека:

- Золотая рыбка – до 4 кГц;
- Лягушка – 30 – 15 кГц;
- Зяблик – 200 Гц - 29 кГц;

- Кот – до 50 кГц;
- Летучая мышь – до 90 кГц;
- Кит – до 150 кГц.

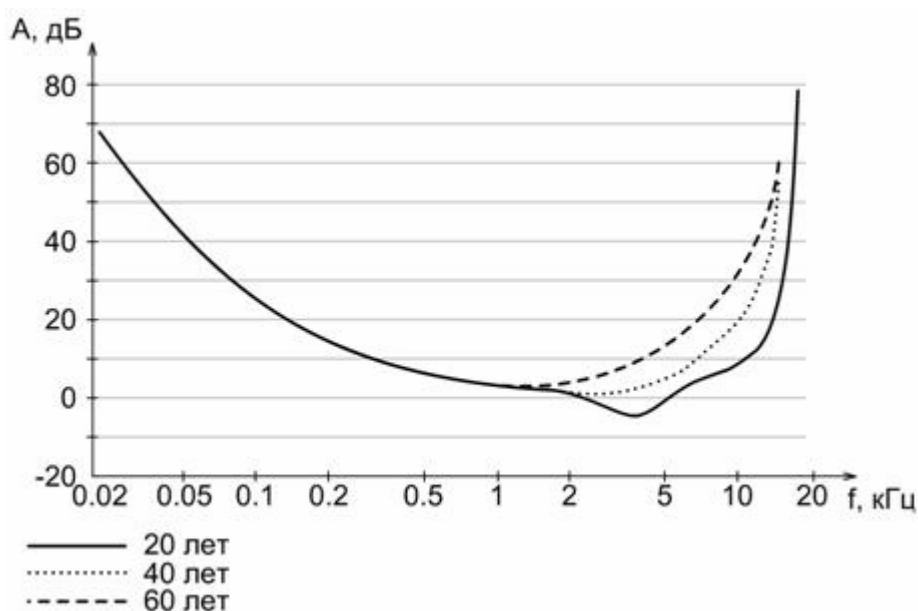


Рис. 8. 3 Графическое представление порога слышимости

У человека верхний порог слышимости значительно зависит от возраста. Средние значения проведенных измерений должны соответствовать (грубо) значениям:

- до 16 лет – 20 кГц;
- до 20 лет – 18 кГц;
- до 35 лет – 15 кГц;
- до 50 лет – 12 кГц;
- до 70 лет – 9 кГц;
- до 90 лет – 5 кГц.

Когда достигается верхний порог слышимости, чувствительные клетки перестают воспринимать любые раздражители даже при максимальной силе звука. Однако при достижении нижнего порога отдельные звуки остаются различимыми. Тем не менее нижний акустический порог определить можно, поскольку в этом случае отдельные звуки выстраиваются в непрерывный низкий

тон (слияние); это называется частотой слияния. Она не зависит от возраста и находится в диапазоне 16–20 Гц.

Звуковое давление – переменное избыточное давление, возникающее в упругой среде при прохождении через неё звуковой волны. Единица измерения – паскаль (Па).

Мгновенное значение звукового давления в точке среды изменяется как со временем, так и при переходе к другим точкам среды, поэтому практический интерес представляет среднеквадратичное значение данной величины, связанное с интенсивностью звука:

$$I = \frac{\langle p^2 \rangle_t}{Z_S},$$

где I – интенсивность звука; p – звуковое давление; $\langle p^2 \rangle_t$ – усреднение по времени; Z_S – удельное акустическое сопротивление среды.

При рассмотрении периодических колебаний иногда используют амплитуду звукового давления; так, для синусоидальной волны

$$p = p_0 \sin(\omega t + \varphi), \quad \langle p^2 \rangle_t = \frac{\pi p_0^2}{\omega}, \quad I = \frac{\pi p_0^2}{\omega Z_S},$$

где p_0 – амплитуда звукового давления.

Уровень звукового давления (англ. *Sound Pressure Level–SPL*) – измеренное по относительной шкале значение звукового давления, отнесённое к опорному давлению $p_{SPL} = 20$ мкПа, соответствующему порогу слышимости синусоидальной звуковой волны частотой 1 кГц:

$$SPL = 20 \lg \frac{p}{20 \mu\text{Па}} \text{ дБ.}$$

Уровни звукового давления от различных источников:

- 10 дБ SPL – шёпот;
- 20 дБ SPL – норма шума в жилых помещениях;
- 40 дБ SPL – тихий разговор;
- 50 дБ SPL – разговор средней громкости;
- 70 дБ SPL – шум пишущей машинки;

- 80 дБ SPL – шум работающего двигателя грузового автомобиля;
 - 100 дБ SPL – громкий автомобильный сигнал на расстоянии 5–7 м;
 - 110 дБ SPL – шум работающего трактора на расстоянии 1 м;
 - 120 дБ SPL – порог болевого ощущения;
 - 150 дБ SPL – взлёт самолёта;
 - 200 дБ SPL – взрыв атомной бомбы.
- Давление свыше 140 дБ SPL может вызвать разрыв барабанной перепонки, баротравмы и даже смерть.

Порядок выполнения работы

1. Установите и включите генератор синусоидальных волн(рис. 8. 4).



Рис. 8. 4 Экспериментальная установка

2. Настройте генератор на 20 кГц (это значение появится на цифровом дисплее при повороте регулятора частоты).
3. Поверните до упора регулятор амплитуды.

4. Подключите наушники к выходу для наушников на генераторе и наденьте их испытуемому так, чтобы телефоны полностью закрывали уши (для лучшей звукоизоляции).

5. Пошагово снижайте частоту до тех пор, пока испытуемый не услышит звук. Запишите измерение (во избежание личного вмешательства испытуемый не должен видеть дисплей в процессе измерения).

6. Повторите измерение несколько раз с одним и тем же испытуемым.

7. При помощи регулятора частоты установите частоту в 200 Гц, и значение в 10 Гц появится на дисплее.

8. Регулятор амплитуды поверните до половины.

9. Пошагово увеличивайте частоту до тех пор, пока, согласно утверждениям испытуемого, отдельные звуки не превратятся в устойчивый тон.

10. Повторите измерение несколько раз с одним и тем же испытуемым.

Задание для самостоятельной работы

Запишите частоты слияния звука, проанализируйте данные, полученные для разных испытуемых, сравните результат с теоретическими данными.

Контрольные вопросы и задания

1. Что называют абсолютным порогом слуховой чувствительности?

2. Опишите природу звука.

3. Какими физическими параметрами характеризуется звук?

4. Какой диапазон звуковых частот воспринимает ухо человека?

5. Что такое аудиометрия?

6. Приведите закон Вебера-Фехнера.

7. Каковы единицы измерения уровней интенсивности и громкости звука?

8. Как в медицине используют звуковые методы исследования.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Биофизика: учеб. для студ. вузов / В.Ф. Антонов [и др.] М., 2006.
2. Практикум по биофизике: учеб. пособие для студентов / В.Ф. Антонов [и др.] М., 2001.
3. Биофизика / В.В. Ревин, и др. Саранск, 2002.
4. Волновые процессы / И.Е. Иродов. М., 2002.
5. Курс общей физики: в 5 кн. / И.В. Савельев. М., 2002. Кн. 4.
6. Общий курс физики: в 4 т. / Д.В. Сивухин. М., 1985. Т. 4.
7. Медицинская и биологическая физика / А.Н. Ремизов. 2-е изд. М., 2007.
8. Радзишевский А.Ю. Основы аналогового и цифрового звука. М., 2006.
9. Шульговский В.В. Физиология высшей нервной деятельности с основами нейробиологии: учеб. для студ. биол. спец. вузов. М., 2003.
10. Аппаратура и методические вопросы нейрофизиологического эксперимента. М., 2000.
11. Анатомия и физиология нервной системы: слов.-справ. М. ; Воронеж, 2003.
12. Физика и биофизика: практикум /В.Ф Антонов [и др.]. 2009.
13. Фундаментальная и клиническая физиология - Камкин А.Г., А.А. Каменский 2004.
14. Ремизов А.Н., Максина А.Г., Потапенко А.Я. Медицинская и биологическая физика: учеб. для вузов. 2007.
15. Новицкий В.В. Патофизиология. 2006.

URL: <http://www.lor.inventech.ru/cardiology>

URL: <http://ru.wikipedia.org/wiki/> (24.12.2009.).

URL: <http://med.israelinfo.ru/enciclopedia/> (24.12.2009.).

URL: <http://www.yandex.ru> (24.12.2009.).

URL: <http://www.medportal.kz/>(24.12.2009.).

Требования, предъявляемые к оформлению лабораторных работ

Результаты измерений записываются в журнал лабораторных работ в виде отчета. Рекомендуется следующая форма записи результатов:

9. Дата выполнения.
10. Название и номер лабораторной работы.
11. Цель работы.
12. Приборы и принадлежности (для каждого прибора по возможности указать рабочий предел, цену деления, класс точности, максимальную погрешность, ограничения на условия эксплуатации).
13. Схематический чертеж, рисунок, поясняющий идею примененного метода измерений. На чертеже обозначаются характерные элементы.
14. Основные расчетные формулы с пояснением всех входящих в них величин и проверкой размерности конечного результата. Ограничения, принятые при выводе используемых формул.
15. В таблице измерений и расчетов необходимо:
 - а) записать номер таблицы и ее название;
 - б) выверить, чтобы каждая строка или столбец имели название записанной величины и ее размерность;
 - в) в первую очередь составить таблицы для результатов прямых измерений, затем – таблицы для косвенных измерений.Таблицы чертить с помощью линейки.
16. Графики необходимо выполнять на миллиметровой бумаге (от руки) или с помощью компьютера, правильно выбирая масштаб. Обязательно указывать на осях координат откладываемые величины и их размерности.
17. Рассчитать погрешности определяемых физических величин.
18. Провести обсуждение полученных результатов и графиков, сравнить полученные данные с табличными. Сделать предположения о возможных систематических ошибках.

Классификация погрешностей измерения

Измерения делятся на *прямые* и *косвенные*. Измерения, при которых физическая величина определяется непосредственно с помощью приборов, называются *прямыми*. Примеры прямых измерений: определение линейных размеров тел с помощью масштабной линейки, штангенциркуля или микрометра, взвешивание тел, измерение времени секундомером.

Чаще приходится вычислять искомую величину по формулам, включающим физические величины, получаемые прямыми измерениями. Такие измерения называются *косвенными*. Примеры косвенных измерений могут служить измерения объемов тел. Объем параллелепипеда (V) вычисляется по формуле $V = a \cdot b \cdot c$, где a , b , c – длина, ширина и высота бруска – величины, получаемые путем прямых измерений, например, штангенциркулем.

Любые измерения производятся с некоторыми погрешностями (ошибками измерений).

Погрешности, возникающие вследствие недосмотра, грубых ошибок экспериментатора или неисправности аппаратуры, называются *промахами*. Результаты измерений, содержащие грубые погрешности (промахи), отбрасываются.

Не связанные с грубыми ошибками погрешности делятся на *случайные* и *систематические*.

Погрешности, меняющие величину и знак от опыта к опыту, называют *случайными*. Случайные погрешности могут быть связаны с несовершенством объекта измерений, например, при измерении диаметра проволоки – она из-за случайных причин, возникающих при изготовлении, имеет не вполне круглое сечение, что приводит к разбросу повторных измерений ее диаметра. Из-за не вполне правильной формы получаются несколько различные значения длины, ширины и высоты параллелепипеда при повторных измерениях. Типичным примером случайных погрешностей может служить так называемая ошибка параллакса: отсчет делений шкалы прибора (например, нониуса) зависит от положения глаза экспериментатора. Случайные погрешности могут быть

связаны с трением в приборах. Так стрелка измерительного прибора будет останавливаться не на "правильном" делении, а вблизи него то справа, то слева. При взвешивании случайные погрешности возникают в результате сотрясения основания весов при движении городского транспорта, от сквозняков и т.д.

Погрешности, сохраняющие свою величину и знак во время экспериментов, называют *систематическими*. Они могут быть связаны с неправильной шкалой прибора, неравномерным шагом микрометрического винта, не равными плечами весов. Систематические ошибки могут быть связаны с методом измерений. Например, если при взвешивании тела не учитывать действия выталкивающей силы воздуха, мы будем все время получать заниженные результаты взвешивания. Округляя численную величину до какого-то приближенного значения, например, полагая $\pi = 3$; $\pi = 3,1$; $\pi = 3,14$; $\pi = 3,1416$ и т.д., вместо $\pi = 3,14159265\dots$ мы допускаем систематическую погрешность.

К систематическим ошибкам приводит неправильная установка прибора, например, неопытный экспериментатор не отрегулировал "нуль", поставил весы вблизи трубы отопления, что привело к неодинаковому нагреву левого и правого плеча коромысла весов. В результате систематических погрешностей имеющие разброс из-за случайных ошибок результаты опыта колеблются не вокруг истинного, а вокруг некоторого смещенного значения.

Погрешность, вносимая измерительным прибором при каждом отдельном измерении, называется *приборной погрешностью*. Приборная погрешность содержит в себе как систематические, так и случайные погрешности. К систематическим погрешностям можно отнести погрешности, связанные со смещением начала отсчета шкалы, с неравномерностью нанесения штрихов шкалы и т.п. Из случайных погрешностей в состав приборной погрешности входят погрешности, возникающие под действием силы трения в отдельных частях прибора, из-за движения частей прибора друг относительно друга в зазорах (люфт) и т.д.

Выявление систематических погрешностей измерительных приборов производится с помощью эталонных приборов и требует тщательных метрологических исследований. Поэтому в обыч-

ной лабораторной практике приборную ошибку приближенно считают случайной ошибкой, характерной для партии данных приборов в условиях их массового производства.

Абсолютной погрешностью измерений называют разность между найденным на опыте и истинным значением физической величины.

Относительной погрешностью измерений называют отношение абсолютной погрешности к значению измеряемой величины.

Так как обычно истинное значение измеряемой физической величины неизвестно, точно вычислить абсолютную и относительную погрешности измерений невозможно. При практических измерениях погрешности не вычисляются. Приемы оценки погрешностей обосновываются теорией вероятностей и математической статистикой и изложены во многих пособиях и руководствах. Список некоторых из них дан в конце описания.

Мы приводим здесь лишь краткие рекомендации по оценке случайных погрешностей при прямых измерениях.

Оценка погрешностей прямых измерений

Обозначим истинное значение (нам известное) измеряемой величины "X".

Проведите n измерений.

Результаты измерений $X_1, X_2, X_3, \dots, X_n$ занесите в таблицу.

В качестве наилучшего значения для измеряемой величины принимается среднее арифметическое из всех полученных результатов.

$$\bar{X} = \frac{1}{n} \sum_i^n X_i \approx X.$$

Найдите погрешности отдельных измерений $\Delta X_i = X_i - \bar{X}$.

Вычислите квадраты погрешностей отдельных измерений $(\Delta X_i)^2$.

Если одно (или несколько) измерений резко отличается по своему значению от остальных значений, то следует проверить, не является ли оно промахом. Если это промах, его следует отбросить.

Определите среднюю квадратичную погрешность результата \bar{C} серии n измерений

$$y_{\bar{x}} = \sqrt{\frac{1}{n(n-1)} \sum_{i=1}^n DC_i^2}.$$

Задается значение *надежности* P измерений. Количественно надежность измерений определяется вероятностью того, что результат измерений \bar{C} отличается от истинного значения X на величину, не большую ΔX .

Интервал значений $(\bar{C} - DC, \bar{C} + DC)$, в котором с заданной надежностью можно обнаружить значение измеряемой величины, называется *доверительным интервалом*.

Очевидно, что величина доверительного интервала и надежности взаимосвязаны. Чем ближе P к единице, тем шире оказывается доверительный интервал.

Следовательно, при практическом вычислении абсолютной ошибки результата измерений необходимо заранее условиться о величине надежности, задать ее. Надежность задается, исходя из следующих соображений. При больших P из-за увеличения ΔX теряется представление даже о порядке измеряемой величины. Поэтому брать P очень близким к 1 нецелесообразно. При физических измерениях считается достаточной надежностью $P = 0,95$.

Находятся границы доверительного интервала (погрешность результата измерений).

Если число измерений

$$n < 30 \quad X = t \cdot \sigma_{\bar{x}}.$$

Здесь t – коэффициенты Стьюдента, вычисляемые по законам теории вероятностей. Их значение для разных n и P приведены в таблицах 1 (см. приложение 3).

Приборную погрешность используемого измерительного прибора (δ) обычно считают равной $\pm 0,5$ цены его деления. Приборная погрешность электроизмерительных приборов вычисляется по их классу точности (γ)

$$\delta = \pm \gamma \frac{C_M}{100},$$

где X_M – значение измеряемой величины, соответствующее перемещению стрелки на всю шкалу.

Если величина погрешности результата измерений окажется меньше величиной погрешности прибора, то в качестве границы доверительного интервала следует взять величину погрешности прибора.

Окончательный результат записывается в виде

$$X = \bar{X} \pm D.$$

Оценивается относительная погрешность результатов серии измерений

$$E = \frac{D}{X} \cdot 100\%.$$

Оценка погрешностей косвенных измерений

Пусть искомая величина U определяется из прямых измерений величин x, y, z, \dots причем в этом случае погрешность результата определяется следующим образом:

Для каждой серии измерений величин x, y, z, \dots , входящих в определение искомой величины, проводится обработка, как описано в п.3. При этом для всех измеренных величин задают одно и то же значение надежности P .

Находятся выражения для абсолютной и относительной погрешностей искомой величины U в соответствии с конкретным видом ее функциональной зависимости от x, y, z, \dots , так как абсолютные погрешности много меньше измеряемых величин, их можно считать приблизительно равными дифференциалам:

$\Delta \approx dx, \Delta \approx dy, \Delta \approx dz, \Delta U \approx dU$. Относительная погрешность косвенно измеряемой величины U может быть представлена через дифференциал логарифма

$$E_U = \frac{dU}{U} \approx \frac{dU}{U} = d \ln U.$$

Поэтому, если зависимость $U = U(x, y, z, \dots)$ включает произведение, то для нахождения E_U надо прологарифмировать выражение, а затем взять производную обеих частей и найти искомую относительную ошибку.

Если зависимость $U = U(x, y, z, \dots)$ включает сумму, удобнее без предварительного логарифмирования искать путем дифференцирования абсолютную погрешность ΔU . В табл. 4 (см. прил. 3) приведены ошибки различных встречающихся в лабораторной практике функций.

Оцениваются границы доверительного интервала для результата косвенных измерений. При этом используется либо формула

$$\Delta U = \sqrt{\left(\frac{\partial U}{\partial x}\right)^2 \Delta x^2 + \left(\frac{\partial U}{\partial y}\right)^2 \Delta y^2 + \left(\frac{\partial U}{\partial z}\right)^2 \Delta z^2 + \dots},$$

где $\frac{\partial U}{\partial x}$, $\frac{\partial U}{\partial y}$, $\frac{\partial U}{\partial z}$, ... вычисляются при $x = \bar{x}$, $y = \bar{y}$, $z = \bar{z}$, ..., либо по одной из формул из табл. 4 (см. прил. 2).

Определяется относительная погрешность результата серии косвенных измерений

$$E_U = \frac{\Delta U}{U} 100\%.$$

Приложение 3
Таблица 1

Коэффициенты Стьюдента

n\Р	0,5	0,7	0,8	0,9	0,95	0,98	0,99
1	1,0	2,0	3,1	6,3	1,3	3,2	6,4
2	0,8	1,3	1,9	2,9	4,3	7,0	9,9
3	0,7	1,3	1,6	2,4	3,2	4,5	5,8
4	0,7	1,2	1,5	2,1	2,8	3,7	4,6
5	0,7	1,2	1,5	2,0	2,6	3,4	4,0
6	0,7	1,1	1,4	1,9	2,4	3,1	3,7
7	0,7	1,1	1,4	1,9	2,4	3,0	3,5
8	0,7	1,1	1,4	1,9	2,3	2,9	3,4
9	0,7	1,1	1,4	1,8	2,3	2,8	3,3
10	0,7	1,1	1,4	1,8	2,2	2,8	3,2
15	0,7	1,1	1,3	1,8	2,1	2,6	2,9

Таблица 3

Приближенное определение погрешностей функций нескольких переменных

Вид функции $U=U(x,y,z,\dots)$	Абсолютная погрешность: ΔU	Относительная погрешность $E_U = \Delta U/U$
$Ax+By$, где A, B - const	$\sqrt{A^2 \Delta x^2 + B^2 \Delta y^2}$	$\frac{\sqrt{A^2 \Delta x^2 + B^2 \Delta y^2}}{A\bar{x} + B\bar{y}}$
$Ax - By$	$\sqrt{A^2 \Delta x^2 + B^2 \Delta y^2}$	$\frac{\sqrt{A^2 \Delta x^2 + B^2 \Delta y^2}}{A\bar{x} - B\bar{y}}$
$Ax + Ay + Cz$	$\sqrt{A^2 \Delta x^2 + B^2 \Delta y^2 + C^2 \Delta z^2}$	$\frac{\sqrt{A^2 \Delta x^2 + B^2 \Delta y^2 + C^2 \Delta z^2}}{A\bar{x} + B\bar{y} + C\bar{z}}$
xy	$\sqrt{\bar{y}^2 \Delta x^2 + \bar{x}^2 \Delta y^2}$	$\sqrt{\left(\frac{\Delta x}{\bar{x}}\right)^2 + \left(\frac{\Delta y}{\bar{y}}\right)^2}$
yz	$\bar{y}^2 \bar{z}^2 \Delta x^2 + \bar{z}^2 \bar{x}^2 \Delta y^2 + \bar{x}^2 \bar{y}^2 \Delta z^2$	$\sqrt{\left(\frac{\Delta x}{\bar{x}}\right)^2 + \left(\frac{\Delta y}{\bar{y}}\right)^2 + \left(\frac{\Delta z}{\bar{z}}\right)^2}$
$\frac{x}{y}$	$\frac{\sqrt{\bar{y}^2 \Delta x^2 + \bar{x}^2 \Delta y^2}}{\bar{y}^2}$	$\sqrt{\left(\frac{\Delta x}{\bar{x}}\right)^2 + \left(\frac{\Delta y}{\bar{y}}\right)^2}$
$x^\alpha y^\beta z^\gamma$	$\bar{x}^\alpha \bar{y}^\beta \bar{z}^\gamma \sqrt{\left(\alpha \frac{\Delta x}{\bar{x}}\right)^2 + \left(\beta \frac{\Delta y}{\bar{y}}\right)^2 + \left(\gamma \frac{\Delta z}{\bar{z}}\right)^2}$	$\sqrt{\alpha^2 \left(\frac{\Delta x}{\bar{x}}\right)^2 + \beta^2 \left(\frac{\Delta y}{\bar{y}}\right)^2 + \gamma^2 \left(\frac{\Delta z}{\bar{z}}\right)^2}$
$\frac{x}{x \pm y}$	$\frac{\sqrt{\bar{y}^2 \Delta x^2 + \bar{x}^2 \Delta y^2}}{(\bar{x} \pm \bar{y})^2}$	$\frac{\sqrt{\bar{y}^2 \Delta x^2 + \bar{x}^2 \Delta y^2}}{\bar{x}(\bar{x} \pm \bar{y})}$

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	3
<i>Лабораторные работы</i>	
№1.1 Изучения потенциала покоя.....	4
№2.1 Нейросимулятор. Синапс возбуждения.....	17
№3.1 Электрокардиография человека.....	33
№4.1 Фонокардиография: исследование сердечно-сосудистой системы (ФКТ).....	45
№5.1 Измерение кровяного давления.....	58
№6.1 Электромиограмма. Сокращение мускулов.....	65
№7.1 Рефлекс растяжения и определение скорости проводимости.....	77
№8.1 Изучение частоты слияния и верхнего порога слышимости методом аудиометрии.....	88
Рекомендуемая литература.....	95
Приложение 1.....	96
Приложение 2.....	97
Приложение 3.....	102

Учебное издание

ДОБРО Людмила Федоровна
БОГАТОВ Николай Маркович

БИОФИЗИКА

Лабораторный практикум

Часть 2

Подписано в печать 23.06.11. Формат 60 × 84 1/16.
Печать цифровая. Уч.-изд. л. 6,5. Тираж 100 экз. Заказ №892

Кубанский государственный университет
350040, г. Краснодар, ул. Ставропольская, 149.
Издательско-полиграфический центр КубГУ
350040, г. Краснодар, ул. Ставропольская, 149.