

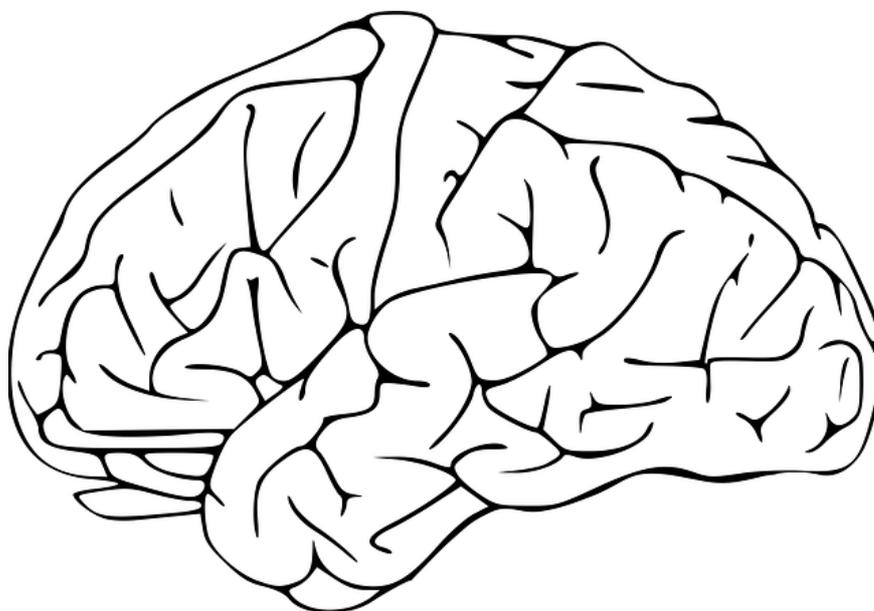
Министерство образования Республики Беларусь

Учреждение образования
«Гомельский государственный университет имени
Франциска Скорины»

КОЖЕДУБ Т. И., ДРОЗДОВ Д. Н.

**ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ
ПОВЕДЕНИЯ**

Практическое руководство
для студентов специальности 1 - 23 01 04
«Психология»
Часть 1



Гомель
УО «ГГУ им. Ф. Скорины»
2016 г

Содержание

Введение		3
Занятие 1	Морфология и развитие нервной системы	4
Занятие 2	Физиология нервной ткани	7
Занятие 3	Взаимодействие нервных клеток	8
Занятие 4	Функциональная организация нервной системы	9
Занятие 5	Физиология движения	12
Литература		40

Введение

В основе поведения всех многоклеточных животных, за исключением самых примитивных, лежит деятельность нервной системы. Все раздражения, идущие как из внешнего мира, так и из организма самого животного, воспринимаются нервными окончаниями, передаются по волокнам проводящих путей к нервным центрам, перерабатываются там и вновь направляются оттуда к мышцам (или железам), результатом чего является определенное действие, выполняемое животным. Таким образом, в основе поведения животного лежит деятельность его нервной системы с ее наиболее сложным отделом – головным мозгом. Поэтому для понимания закономерностей формирования поведения человека и животных очень важно знание основных физиологических процессов, лежащих в его основе. Данные процессы подробно изучаются в специальном учебном курсе «Физиологические основы поведения» для студентов факультета «Психологии и педагогики» специальности 1-23 01 04 «Психология».

Настоящее практическое пособие включает в себя методический материал по морфологии и электрофизиологии нервной ткани, а также анатомии и физиологии нервной системы. Настоящее практическое пособие включает 5 практические работы, соответствующие одноименному курсу лекций по данной дисциплине для работы в первом семестре. Практические работы позволяют освоить теоретический материал, с помощью самостоятельных заданий на предложенных иллюстрациях, закрепить изучаемый материал.

При подготовке к каждой практической работе студенты должны руководствоваться текстом лекций, четко знать терминологию и определения. Каждое практическое занятие требует тщательной проработки не только теоретического материала данного руководства, но и лекционного материала. К каждой последующей работе нужно внимательно проработать контрольные вопросы, приведенные после каждой практической работы. Ответы на контрольные вопросы вы можете найти в теоретическом материале данного пособия, лекционном курсе, либо обратиться к основной литературе, предложенной в конце настоящего учебного пособия.

Практическая работа 1

МОРФОЛОГИЯ И РАЗВИТИЕ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Нервная ткань состоит из нервных клеток – нейронов и связанных с ними клеток нейроглии. Нейрон – это структурная и функциональная единица нервной системы, которая представляет собой возбудимую клетку, способную обрабатывать, хранить и передавать информацию с помощью электрических и химических сигналов. В нервной системе человека по разным оценкам насчитывают от 10^{11} до 10^{14} нейронов. Нейроны отличаются от других клеток организма целым рядом особенностей.

1. Нейроны способны приходить в состояние возбуждения или торможения, т.е. реагировать на внешние раздражения путем изменением клеточного метаболизма и электрических свойств мембраны.

2. Нейроны способны самостоятельно создавать (генерировать) принимать и передавать сигналы, причем, всегда в одном – *аксопетальном*, т.е. от дендритов к аксону направлении.

3. Нейроны являются высокоспециализированными клетками, которые в течение жизни не делятся, однако структуры нейрона (аксоны или дендриты) могут восстанавливаться.

Нейроны являются высокоспециализированными клетками, имеющими ядро, цитоплазму и органоиды. Внутренней средой нейрона является гиалоплазма, которая обеспечивает взаимодействие всех клеточных структур друг с другом посредством транспорта веществ, потребляемых и синтезируемых клеткой. Во внешнем строении нейрона различают: дендриты, тело (перикарион) и аксон/ы. Дендриты воспринимают нервный импульс, и передают информацию к телу нейрона, по аксону осуществляется проведение нервного импульса к от тела нервной клетки.

Аксон имеет нитевидную форму и является основой нервного волокна. Он начинается в виде не покрытого оболочкой участка, *аксонального холмика*, который переходит в *осевой цилиндр*. Аксональный холмик наиболее возбудимый участок аксона. Он не покрыт слоем *глиальной оболочки*, как нервное волокно, включает в себя большое количество ионных каналов и поэтому является местом

генерации нервных импульсов. Совокупность нескольких аксонов, покрытых глиальной оболочкой, образует нервные пучки, которые формируют нерв, направленный к рабочему органу (эффектору). Цитоплазма аксона – *аксоплазма*, включает ЭПС, митохондрии, микротрубочки, филаменты, и синаптические пузырьки, заполненные нейромедиаторами. По аксоплазме происходит непрерывное (1-5 мм/сут.), перемещение веществ, которое способствует обновлению структуры аксона.

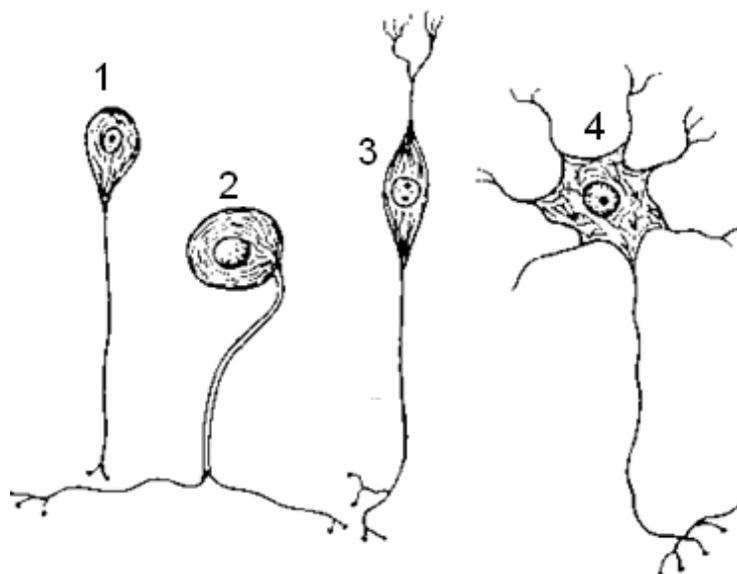


Рисунок 1 – Форма нейронов

Количество отростков нейронов служит для морфологической классификации этих клеток. Обычно рассматривают *униполярные (1), псевдоуниполярные (2), биполярные (3) и мультиполярные нейроны (4)*. Униполярные (одноотросчатые) нейроны – это клетки, у которых имеется только один отросток, они встречаются у человека только в период раннего эмбрионального развития, в форме нейробластов, а также встречаются в ядре тройничного нерва, обеспечивающем проприоцептивную чувствительность жевательных мышц. Биполярные (двухотросчатые) нейроны имеют один аксон и один дендрит, которые отходят от противоположных полюсов. В нервной системе эти клетки встречаются в основном в периферических частях анализаторов. Дендритом они связаны с рецептором, аксоном с нейроном следующего уровня проводникового отдела. Разновидностью биполярных нейронов являются псевдоуниполярные клетки, у которых от тела отходит один общий вырост, разделяющийся Т-образно на дендрит и аксон (клетки спинальных ганглиев). Мультиполярные нейроны имеют один аксон и

много дендритов, они отличаются разнообразной формой и широко распространены в нервной системе, особенно в коре больших полушарий и мозжечка.

Снаружи нейрон покрывает клеточная мембрана – *нейролема*. Благодаря нейролемме осуществляется: транспорт ионов, нейромедиаторов, гормонов, восприятие внешних сигналов, а также генерация и проведение нервных импульсов вдоль нервного волокна. Способность генерировать и проводить импульс возможно благодаря наличию в нейролемме встроенных *интегральных белков*. Они работают как ионно-избирательные (селективные) каналы, которые обеспечивают ассиметричное распределение ионов. Ионные каналы состоят из набора идентичных белков, плотно упакованных в липидномбислое мембраны вокруг водной поры. Через них проходят ионы Na^+ (натрия), K^+ (калия), Cl^- (хлора) и Ca^{2+} (кальция). В результате неравномерного распределения на мембране электрических зарядов между внутренней и наружной мембраной, формируется разность потенциалов, создающая возможность проведения нервного импульса. Таким образом, *ионные каналы – это белки, образующие поры и поддерживающие разность потенциалов между внешней и внутренней сторонами клеточной мембраны*.

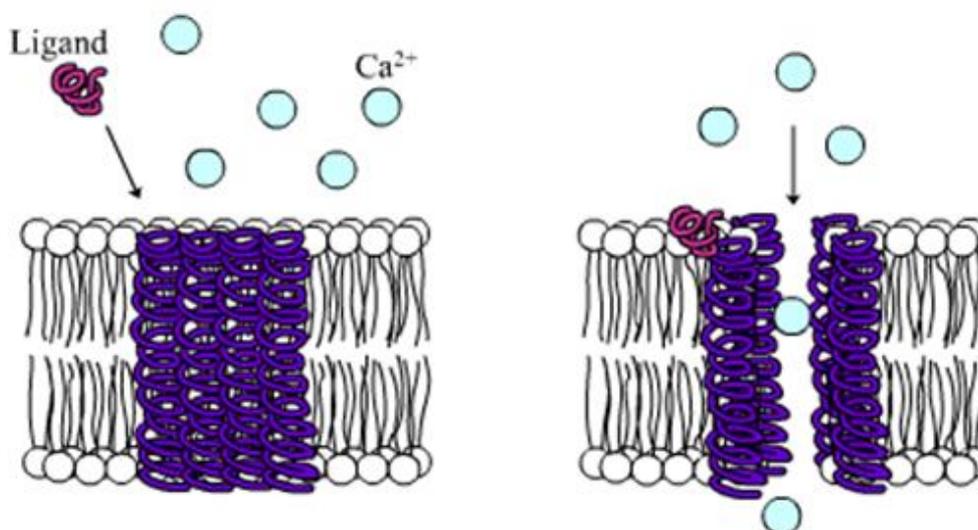


Рисунок 2 – Схема участка нейролеммы

Все клетки нейроглии делятся на два генетически и функционально различных вида: макроглию (глиоциты), куда относятся клетки эпендимоциты, астроциты и олигодендроглиоциты, ни осуществляют

опорную, разграничительную, трофическую и секреторную функции. И микроглию, куда относятся макрофаги, т.е. клетки, выполняющие защитную функцию и способные к фагоцитозу.

В онтогенезе нервная ткань развивается из наружного зародышевого листка – эктодермы. Еще на ранних этапах пренатального эмбриогенеза из эктодермы выделяется группа клеток, составляющая нервную пластинку, из которой в последствие развивается нервная трубка и нервный гребень. Производными нервной трубки являются спинной и головной мозг, нервного гребня – вегетативные и спинномозговые ганглии. По мере развития в передней (головной) части нервной трубки формируется серия утолщений, сужений и изгибов, образующих отдельные анатомические области мозга. Задняя (каудальная от лат. *cauda* – хвост) часть нервной трубки остается относительно простой по строению, сохраняя вид полой трубки, и в дальнейшем на ее основе формируется спинальный отдел мозга. В спинальном отделе первичная нервная трубка делится на три слоя: внутренний – эпендимный слой, промежуточный – мантийный слой и наружный слой – краевая вуаль. Каждый слой дает начало структурам развивающегося спинного мозга: эпендимный слой развивается в выстилку спинномозгового канала и мозговых пузырей головного мозга, мантийный слой дает начало структура серого вещества, а краевая вуаль волокнам белого вещества и оболочкам мозга.

В развитие головного и спинного мозга имеются многочисленные различия, как по степени сложности, так и по времени созревания морфологических структур. В начале 4-й недели эмбрионального развития происходит четкое обособление головного и спинного мозга. В головном конце нервной трубки выделяется мозговой пузырь, из которого впоследствии развиваются отделы головного мозга, каудальный отдел сохраняет вид трубки. На 5-6-й неделе развития в мантийном слое нервной трубки по всей длине образуются четыре колонки нервных клеток, из которых образуются рога спинного мозга. Две верхние колонки дают начало задним (чувствительным) рогам спинного мозга, а две нижние колонки – передним (двигательным) рогам спинного мозга. В связи с ростом зачатков рук и ног на уровне шейных и поясничных сегментов образуются утолщения спинного мозга. С появлением рогов серого вещества появляются и нервные волокна, прежде всего восходящие чувствительные волокна, связывающие задние рога с мозжечком и нисходящие двигательные волокна, связывающие кору с передними рогами спинного мозга. Эти волокна передают импульсы от рецепторов формирующейся опорно-

двигательной системы в мозг и к мышечным волокнам эмбриона. Поэтому для внутриутробного развития эмбриона характерны спонтанные движения. Двигательная активность эмбриона не скоординирована и спонтанна, что говорит о поэтапном созревании рефлекторных дуг мышечных рефлексов.

Из головного мозгового пузыря развиваются передний мозг, средний и ромбовидный мозг. На 5-й неделе передний и задний мозг разделяются: передний – на конечный и промежуточный мозг, ромбовидный мозг – на задний и продолговатый мозг. С каждой стороны промежуточного мозга вырастают глазные пузыри и формируются нервные элементы глаза. На 6-й неделе развития формируются три первичных изгиба нервной трубки и мозговые оболочки. На 7-й неделе полушария мозга достигают большого развития, хорошо выражено полосатое тело и зрительный бугор (таламус). На 8-й неделе заметны обонятельные доли и отчетливо выражены оболочки мозга, к 12-16-й неделе развития формируются общие структурные черты головного и спинного мозга, полушария покрывают большую часть мозгового ствола, становятся различимы доли, появляются бугорки четверохолмий, становится выражен мозжечок. В течение последующих 20-40 недель появляются типичные слои коры (25 нд.), быстро формируются борозды и извилины (28-30 нд.), начинается медленная миелинизация головного мозга (36-40 нд.).

Структурная организация коры головного мозга и развитие больших полушарий (цефализация) начинается уже в начале 2-го месяца развитием. Вначале в коре появляется множество мелких короткоотростчатых нейробластов, которые формируют так называемый *материнский слой коры*. Среди этих клеток встречаются крупные клетки с тонкими отростками, которые направлены к наружной поверхности мозгового пузыря. На 3-м месяце развития становится отчетливо видно закладка коры в виде узкой ленты, состоящей из густо расположенных клеток. Дальнейшая дифференцировка идет двумя параллельными путями – путем образования слоев и путем дифференцировки клеток, которая заканчивается уже в постнатальном периоде. Дифференцировка проявляется в усложнении клеточных отростков, прогрессивном росте дендритов и боковых ответвлений (коллатералей) аксонов. С 5-го месяца в коре различима сложная, упорядоченная клеточная структура, *цитоархитектоника*, включающая большое количество межнейронных связей. К середине 6-го месяца образуется т.н. новая кора, *неокортекс* и выделяется четко различимая шестислойная структура.

В постнатальном периоде спинной мозг новорожденного вполне дифференцированная структура, обеспечивающая необходимый уровень рефлекторной деятельности ребенка. Его масса составляет 3-4 грамма (у взрослого 30 г.) Рост спинного мозга продолжается приблизительно до 20 лет, его масса увеличивается примерно в 8 раз и достигает своих окончательных размеров к 5-6 годам. К моменту рождения головной мозг новорожденного весит 300-400 г. Вскоре после рождения прекращается образование из нейробластов новых нейронов, сами нейроны не делятся. К восьмому месяцу после рождения масса мозга удваивается, а к 4-5 годам утраивается. В этот период масса мозга растет за счет увеличения количества отростков нейронов и их миелинизации.

ПРАКТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Цель работы: изучить особенности морфологического строения клеток нервной системы, пре- и постнатальный эмбриогенез структур головного и спинного мозга.

Задание 1. В рабочей тетради сделайте рисунок нервной клетки, выделите разными цветами тело (перикарион), аксон и дендриты. Покажите на рисунке органоиды, структуры нервного волокна и нервные окончания. Укажите направление проведения нервного импульса. Составьте таблицу с кратким описанием функционального назначения клеточных органоидов (нейролема, цитоплазма, тельца Ниссля) и вспомогательных структур нейрона, нервных волокон, нервных окончаний и элементов нейроглии (миелиновые оболочки, перехваты Ранвье, аксональный холмик, нервные окончания).

Пример таблицы 1

№	Структура	Функция
1	Дендрит	обеспечивают прием сигнала и его передачу к структурам перикариона
2	Аксон	
3	...	

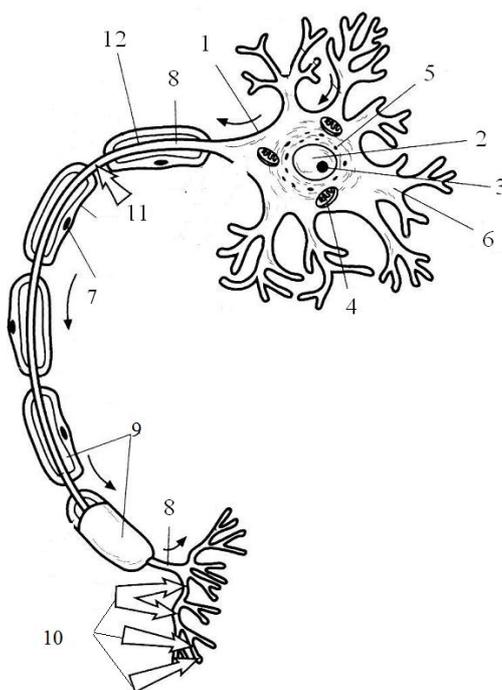
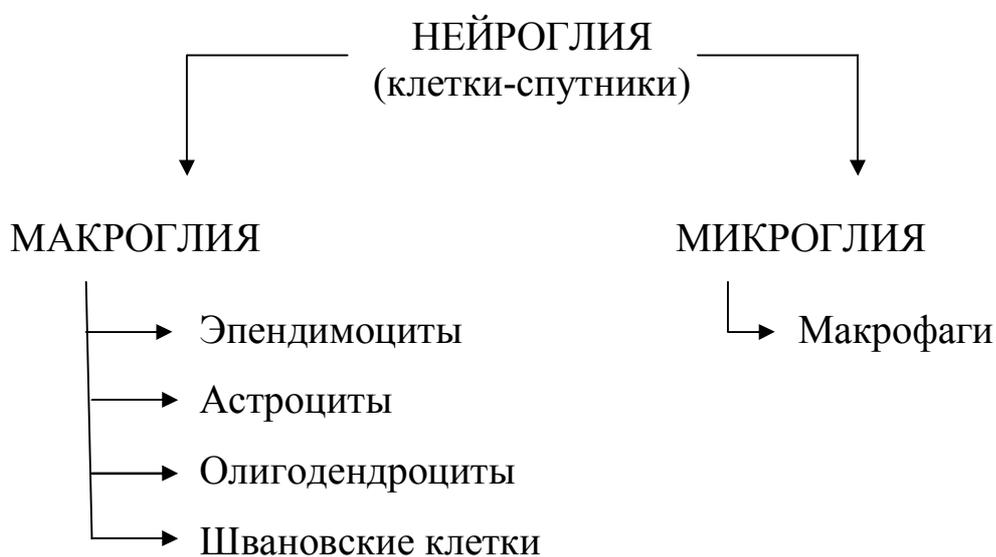


Рисунок 3 – Схема нейрона (по Э. Алкамо)

Задание 2. В рабочей тетради составьте таблицу 2 (см. пример таблицы 1) с краткой характеристикой и функциональным назначением клеток нейроглии согласно следующей схеме.



Задание 3. В рабочей тетради сделайте схему закладки нервной трубки, покажите стрелками направление от нервной пластики к нервной трубке, введите обозначения и подпишите следующие

структуры: нервную пластинку, нервный желобок, нервные валики, нервную трубку и полость мозгового канала. Напротив подпишите сроки изменения закладок.

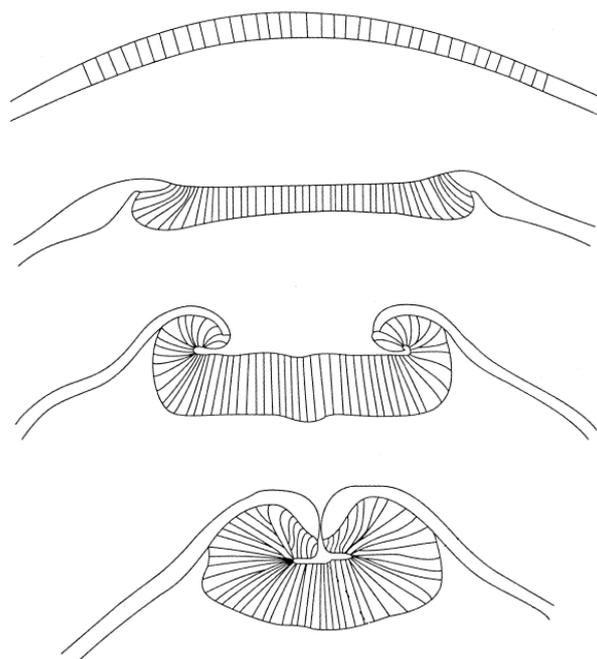


Рисунок 4 – Закладка нервной трубки

Задание 4. В рабочей тетради сделайте схему распределения слоев нервной трубки, подпишите названия слоев. Составьте и заполните таблицу с краткой характеристикой состава слоев нервной трубки и производных структур в спинном мозге.

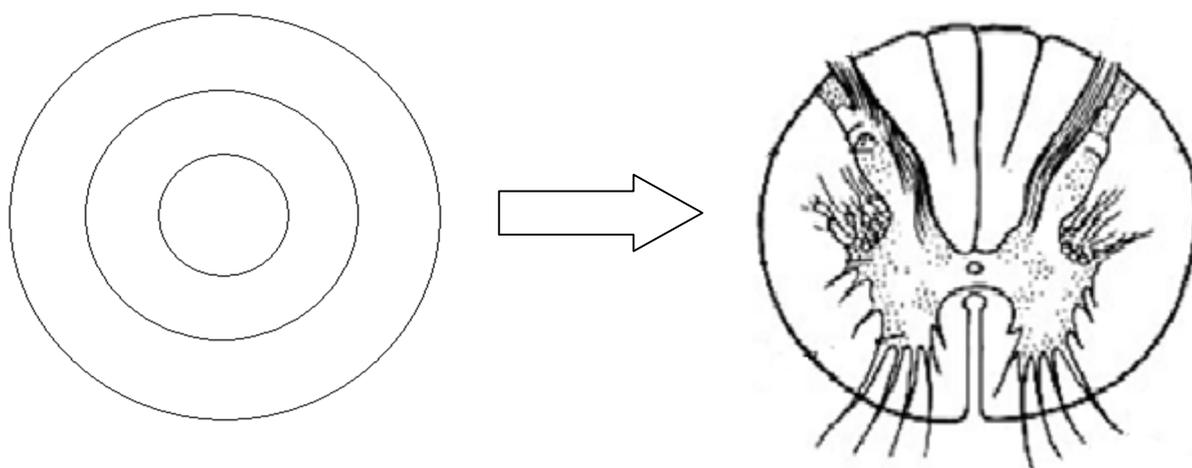


Рисунок 5 – Развитие нервной трубки

Пример таблицы 3

Слой	Состав	Структура спинного мозга
Эпендимный
Мантийный		
Краевая вуаль		

Задание 5. Зарисуйте в рабочей тетради рисунок 3, выделите разными цветами мозговые пузыри, подпишите приведенные обозначения в форме таблицы под рисунком.

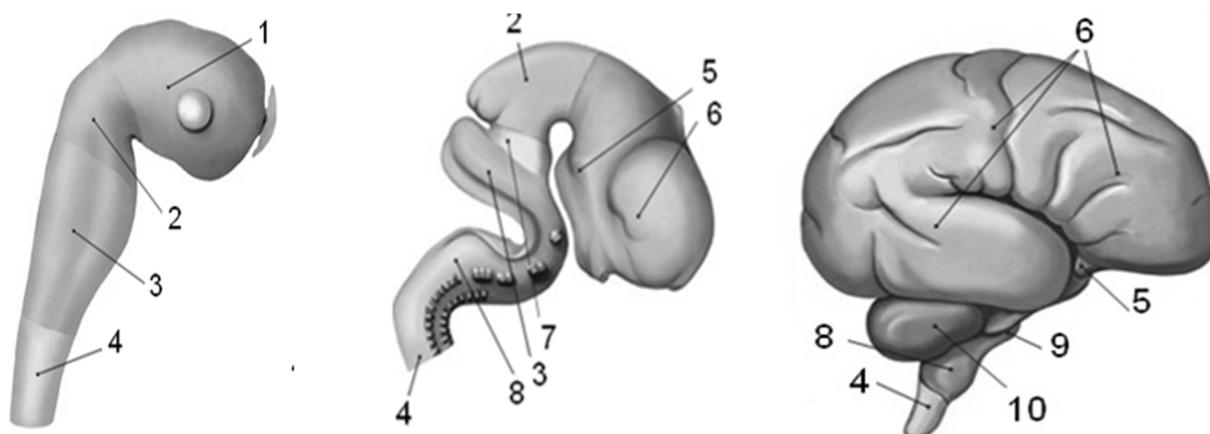


Рисунок 6 – Формирование мозговых пузырей

Контрольные вопросы: 1. Дайте определения, что такое нейрон? Перечислите основные особенности нейронов. 2. Что такое нейронная теория? Перечислите ее основные положения. 3. Расскажите о строении нейронов. 4. Какие функциональные особенности имеет мембрана нейронов? 5. Что такое ионные каналы? В чем отличие между ионными каналами и ионными насосами? 6. Какие особенности имеет обмен веществ нейронов? 7. Какие функции имеют дендриты и аксоны нервных клеток? 8. Как устроены нервные волокна? 9. Что такое нейроглия? Дайте морфологическую и функциональную характеристику. 10. Что такое нервная трубка? Охарактеризуйте стадии развития нейрулы. 11. Каким образом происходит развитие каудальной части нервной трубки? 12. Каким образом происходит развитие головной части

нервной трубки? 13. Какие функциональные закономерности можно выделить в процессе развития и дифференцировки разных отделов нервной системы? 14. В каком направлении происходит развитие отделов нервной системы?

Практическая работа 2

ФИЗИОЛОГИЯ НЕРВНОЙ ТКАНИ

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

В 1780 году профессор Болонского университета Луиджи Гальвани в эксперименте он установил, что мышечное сокращение конечностей препарированной лягушки вызывают раздражения электрическим током. Природа этого явления была раскрыта в середине XX века английским физиологом А. Ходжкина, который установил, что нервный импульс представляет собой импульс электрического тока, возникающего в нервной (или мышечной) ткани в результате разницы электрохимического потенциала на поверхности клеточной мембраны. С помощью микроэлектродов, соединенных с вольтметром была определена величина *потенциала* нервного волокна, которая составила -70 мВ. Показатель *разности электрических потенциалов между наружной и внутренней поверхностями мембраны, в невозбужденном состоянии получил название потенциал покоя.*

Возникновение электрических явлений в живой ткани обуславливают несколько причин.

1. Наличие в мембране ионоселективных каналов, обладающих разной проницаемостью при разных условиях. Мембрана большинства клеток млекопитающих в 20-100 раз более проницаема для K^+ (из-за низкой степени гидратации 2,9), чем для Na^+ (4,5) и Ca^{2+} и тысячи раз больше чем проницаемость крупных белковых молекул. Вследствие различий в ионной проницаемости ионы делятся на внутриклеточные – K^+ (содержание в нейроне 140 ммоль/л) и внеклеточные – Na^+ (15 ммоль/л), Ca^{2+} (0,1 мкмоль/л) и Cl^- (10 ммоль/л).

2. Нарушение баланса (равновесия) положительных и отрицательных электрических зарядов на наружной и внутренней поверхности мембраны, которое возникает из-за различий диффузии и активного транспорта ионов. В результате внутренняя поверхность

мембраны приобретает отрицательный заряд, образование которого определяют анионы высокомолекулярных органических веществ цитоплазмы (прежде всего белки) и анионы Cl^- , а наружная поверхность приобретает положительный заряд, за счет катионов Na^+ , Ca^{2+} и др.

3. Наличие *концентрационного градиента* (разности концентраций) ионов K^+ , который возникает из-за его накопления в цитоплазме клетки. Избыточное, относительно наружной поверхности, содержание ионов K^+ вызывает его пассивную диффузию из клетки через каналы утечки (калиевый ток).

4. Полному выходу ионов калия препятствует отрицательный заряд на внутренней поверхности мембраны, который «притягивает» ионы калия и положительный заряд на наружной поверхности мембраны, который «отталкивает» ионы калия.

5. Наличие Na^+ , K^+ -го электрогенного насоса в мембране способствует дополнительному выведению 3-х катионов Na^+ из клетки и проведение в клетку 2-х катионов K^+ против градиента концентрации с затратой молекулы АТФ.

Главная причина возникновения и поддержания разности потенциалов в покое является неодинаковая скорость транспорта через мембрану K^+ и анионов высокомолекулярных органических вещества, находящихся в цитоплазме и образующих с калием соли. Катионы K^+ свободно диффундируют по градиенту концентрации, а анионы Cl^- и крупных молекул задерживаются мембраной. Оценить величину потенциала покоя можно по равновесному потенциалу для ионов калия с помощью уравнению Нернста:

$$E_{\text{K}^+} = RT/FZ \cdot \ln ([\text{K}^+]_{\text{н}} / [\text{K}^+]_{\text{в}}) \quad (1)$$

где где $[\text{K}^+]_{\text{н}}$ и $[\text{K}^+]_{\text{в}}$ – молярные концентрации ионов, R – газовая постоянная (8,31 Дж/(моль · К)), T – температура, F – постоянная Фарадея (96500 Кл/моль), Z – заряд иона.

Если бы мембрана была проницаема только для ионов K^+ , ее потенциал был бы равен равновесному потенциалу для этого катиона и составлял –91 мВ. Если же учесть работу Na^+ , K^+ -го насоса, выводящего катионы Na^+ и обеспечивающего возврат некоторого количества ионов K^+ , а также наличие каналов утечки (Cl^-), величина потенциала покоя составит –70 мВ.

Увеличение активности Na^+ , K^+ -го насоса (выведение катионов из клетки), а также выходящий ток ионов K^+ и входящий ток анионов Cl^- увеличивают потенциал покоя, и ведет к *гиперполяризации* мембраны, т.е. *состоянию увеличения отрицательного биоэлектрического потенциала мембраны нервной клетки*. Состояние гиперполяризации объясняет природу торможения клеток нервной ткани.

Поступление катионов (входящий ток ионов Na^+) в клетку ведет к понижению мембранного потенциала и последующей *деполяризации*, т.е. *состоянию уменьшения отрицательного биоэлектрического потенциала мембраны нервной клетки*. При достижении критического уровня деполяризации (КУД) на мембране нервной клетки происходит резкое увеличение проницаемости мембраны для ионов Na^+ , открываются все Na^+ -каналы и происходит смена электрического заряда. *Быстрое колебание мембранного потенциала в положительную сторону получило название потенциал действия*. Числовое значение потенциала действия также можно оценить с помощью уравнения Нернста:

$$E_{\text{Na}^+} = RT/FZ \cdot \ln ([\text{Na}^+]_{\text{н}} / [\text{Na}^+]_{\text{в}}) \quad (2)$$

где $[\text{K}^+]_{\text{н}}$ и $[\text{K}^+]_{\text{в}}$ – молярные концентрации ионов, R – газовая постоянная (8,31 Дж/(моль · К)), T – температура, K , F – постоянная Фарадея (96500 Кл/моль), Z – заряд иона.

Амплитуда (высота) потенциала действия не зависит от силы раздражения, она всегда максимальна для данной клетки в конкретных условиях и подчиняется закону «*все или ничего*». Состояние деполяризации и возникновение потенциала действия объясняет природу возбуждения клеток нервной ткани.

Функциональные особенности строения и физико-химического состава мембраны клеток и нервных волокон обуславливают также свойства проводимости и лабильности. *Проводимость – это способностью изменять мембранный потенциал в области действия адекватного раздражителя и распространить эти изменения (сигналы) по нервному волокну*. Проводимость нервного импульса вдоль волокна зависит от характера внешней оболочки, в состав которой может входить миелин. Это жироподобное вещество, обладающее свойствами диэлектрика. В миелиновом волокне имеются узловые перехваты Ранвье, на которых отсутствует слой миелина. Узловые перехваты выполняют роль ретрансляторов, которые усиливают и

ускоряют проведение нервного импульса. В безмиелиновых нервных волокнах нервный импульс распространяется вдоль волокна без ускорения. Нервные волокна делятся на группы: А – имеют толстую миелиновую оболочку, скорость проведения нервного импульса 15 – 120 м/с; В – имеют тонкую миелиновую оболочку, скорость проведения нервного импульса 5 – 12 м/с; С – безмиелиновые волокна, скорость проведения 0,5 – 2,5 м/с.

Лабильность (от лат. *labilis* – неустойчивый) – это способность нервной ткани ответить на определенное количество стимулов в единицу времени. Лабильность служит показателем функциональной подвижности ткани, которая позволяет количественно измерить и сравнить ее возможности и их изменение при каких-то воздействиях. Чем выше лабильность, тем больше потенциалов действия может быть вызвано в нервной ткани в единицу времени. Лабильность определяется скоростью перемещения ионов в клетку и из клетки, т.е. ионной проницаемостью. Мерой лабильности является наибольшее количество импульсов, которое ткань может генерировать в единицу времени.

ПРАКТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Цель работы: рассмотреть физиологические закономерности, объясняющие природу нервного импульса и работу клеток нервной ткани. Освоить методику решения задач по определению мембранного потенциала покоя и действия.

Задание 1. В опыте на таламической лягушке (т.е. лягушки у которой удален мозг выше таламуса (зрительного бугра)) в 1983 году И. М. Сеченов определял время сгибательного рефлекса при погружении задней конечности в слабый раствор серной кислоты. Было показано, что время рефлекса значительно увеличивается, если на зрительный бугор предварительно положить кристаллик поваренной соли. В рабочей тетради в форме краткого вывода сформулируйте причину вызывающую торможение сгибательного рефлекса у лягушки.

Задание 2. В рабочей тетради постройте график потенциала действия нервной клетки, на графике введите обозначения и укажите фазы развития деполяризации, инверсии и реполяризации, критический уровень деполяризации. Для построения графика используйте значения, приведенные в таблице 4.

Таблица 4 –Исходные данные

Время, мс	Проницаемость	Концентрация ионов, ммоль/л			
	P(Na/K)	Ki	Nai	Ko	Naо
0	0,04	145	5	0,5	140
0,1	0,09	135	10	9	135
0,2	0,75	45	24	104	40
0,3	1,1	15	30	134	10
0,4	0,9	60	10	28	40
0,5	0,4	120	5	10	60
0,6	0,1	145	2	3	90
0,7	0,05	150	1	1	95

Задание3. Освойте методику решения задач по определению величины мембранного потенциала (потенциала покоя и потенциала действия). Оформите решение задач в рабочей тетради, ответы выразите в мВ.

Мембранный потенциал ($\varphi_m^{\text{ПП}}$), обусловленный переносом ионов можно определить с помощью уравнения Нернста на примере калия¹:

$$\varphi_m^{\text{ПП}} = - 2,3 \cdot (RT/F) \cdot \lg([K^+]_{\text{в}} / [K^+]_{\text{н}}) \quad (3)$$

где $[K^+]_{\text{н}}$ и $[K^+]_{\text{в}}$ – молярные концентрации ионов, R – газовая постоянная (8,31 Дж/(моль · К)), T – температура, K, F – постоянная Фарадея (96500 Кл/моль), Z – заряд иона.

Более точное, в сравнении с уравнение Нернста значение мембранного потенциала $\varphi_m^{\text{ПП}}$ может быть полученос помощью уравнения Гольдмана:

$$\varphi_m = \frac{RT}{F} \ln \frac{P_{\text{Na}}[Na^+]_i + P_{\text{K}}[K^+]_i + P_{\text{Cl}}[Cl^-]_o}{P_{\text{Na}}[Na^+]_o + P_{\text{K}}[K^+]_o + P_{\text{Cl}}[Cl^-]_i} \quad (4)$$

где P – коэффициенты проницаемости для соответствующих ионов.

¹ln X = 2.302 lg X;lg X = 0.434 ln X

Уравнение Гольдмана позволяет учесть одновременную диффузию через мембрану ионов K^+ , Na^+ и Cl^-

Пример. Рассчитать амплитуду потенциала действия при $30\text{ }^\circ\text{C}$, если известно, что потенциал покоя определяется равновесным калиевым потенциалом, а потенциал действия определяется равновесным натриевым потенциалом $[K^+]_н = 5,9\text{ ммоль/л}$; $[K^+]_в = 147\text{ ммоль/л}$; $[Na^+]_н = 164\text{ ммоль/л}$; $[Na^+]_в = 17\text{ ммоль/л}$.

Дано:	Решение
$t = 30\text{ }^\circ\text{C}$	$E_{ПД} = E^M + E^{рсс}$
$C(K^+)_{н} = 5,9\text{ ммоль/л}$	
$C(K^+)_{в} = 147\text{ ммоль/л}$	$E_{м} = RT/FZ \cdot \ln ([K^+]_{н} / [K^+]_{в})$
$C(Na^+)_{в} = 17\text{ ммоль/л}$	
$C(K^+)_{н} = 164\text{ ммоль/л}$	$E_{м} = 8,31 \cdot (273+20) / 96500 \cdot \ln (5,9 / 147) =$
	$- 0,056\text{ В (или -56 мВ)}$
$E_{ПД} - ?$	
	$E_{м} = RT/FZ \cdot \ln ([Na^+]_{н} / [Na^+]_{в})$
	$E_{м} = 8,31 \cdot (273+20) / 96500 \cdot \ln (164 / 17) =$
	$0,04\text{ В (или -40 мВ)}$
	$E_{ПД} = 56 + 40 = 106\text{ мВ}$
	Ответ: 106 мВ мВ

Задачи:

1. Вычислить величину мембранного потенциала E калия для аксона кальмара при комнатной температуре ($10\text{ }^\circ\text{C}$), если концентрация ионов калия в наружной и внутренней среде равна соответственно 30 и 400 ммоль/л.

2. Вычислить величину мембранного потенциала E калия для аксона кальмара при комнатной температуре ($18\text{ }^\circ\text{C}$), если концентрация ионов калия в наружной и внутренней среде равна соответственно 40 и 400 ммоль/л.

3. Определите потенциал покоя для ионов а) калия, б) натрия, с) хлора аксона кальмара при температуре 23°C, если концентрация ионов соответствует следующим значениям приведенным в таблице 1.

Таблица 5 – Соотношение концентраций трансмембранных ионов, ммоль/л

[K ⁺]		[Na ⁺]		[Cl ⁻]	
внутренняя	наружная	внутренняя	наружная	внутренняя	наружная
360	10	70	420	160	500

4. Рассчитайте амплитуду потенциала действия, если концентрация калия и натрия внутри клетки нейрона соответственно: 125 ммоль/л, 1,5 ммоль/л, а снаружи 2,5 ммоль/л и 125 ммоль/л.

5. Рассчитайте амплитуду потенциала действия, если концентрация калия и натрия внутри клетки нейрона соответственно равны: 125 ммоль/л, 1,5 ммоль/л, а снаружи 2,5 ммоль/л и 125 ммоль/л.

6. Вычислить величину потенциала действия нерона по данным распределения основных электрогенных ионов. Вычислите абсолютную величину амплитуды потенциала действия нервной клетки, если известно, что распределение ионов K⁺ характеризуется отношением 1 : 40, а Na⁺ - 1 : 8. Экспериментальное определение концентрации ионов проводилось при температуре 22°C.

7. Рассчитайте амплитуду ПД, если концентрация калия и натрия внутри клетки нервной ткани соответственно 138 ммоль/л, 2,5 ммоль/л, а снаружи 2,0 ммоль/л и 145 ммоль/л. Экспериментальное определение концентрации ионов проводилось при температуре 34°C.

8. Оцените, как измениться мембранный потенциал, в результате понижение и повышение температуры тела животного. В рабочей тетради постройте график зависимости. Исходная концентрация ионов калия в наружной и внутренней среде равна соответственно 5 и 150 ммоль/л.

Ситуационные задачи:

1. Критический уровень деполяризации клеточной мембраны повысился от -60 мВ до -50 мВ. Как и почему изменилась возбудимость клетки?

2. Нервное волокно, помещенное в дистиллированную воду, не возбуждается при раздражении любой силы. Объясните причину.

3. Возникает ли распространяющееся возбуждение в нерве, если известно, что мембранный потенциал равен 90 мВ, критический уровень деполяризации на 30% ниже, а раздражающий ток сдвигает мембранный потенциал в одном случае на 10 мВ, в другом – на 30 мВ?

4. Как изменится возбудимость ткани, если при гиперполяризации мембраны критический уровень деполяризации остается прежним?

5. Каким будет время проведения возбуждения по нерву типа А, если расстояние между раздражающими и регистрирующими электродами 10 см?

6. Через какое время волна возбуждения достигнет отводящих электродов, если они наложены на нервное волокно типа С на расстоянии 5 см от раздражающих электродов.

7. К какому типу относится нервное волокно, если при межэлектродном расстоянии в 5 см время проведения возбуждения равно 0,05 сек?

8. Каким будет время проведения возбуждения по волокну типа В, если расстояние между раздражающими и отводящими электродами равно 8 см?

9. Установлено, что новокаин увеличивает проницаемость мембран для ионов калия. Объясните, почему при действии на нервные волокна новокаина возбудимость в них снижается.

10. В неврологической практике пациентам с повышенной возбудимостью нервной системы и нарушениями сна назначают лекарственный препарат глицин. Объясните, каков механизм его влияния на центральную нервную систему?

Контрольные вопросы: 1. Дайте определение потенциала покоя клетки. 2. Дайте определение потенциала действия клетки. 3. Что такое пороговый потенциал? Какие величины его могут заменить? 4. Какие ионы имеют главное значение в формировании потенциала покоя? 5. Что отражает критический уровень деполяризации? 6. Охарактеризуйте состояние гиперполяризации клеточной мембраны, какими ионами оно вызвано? 7. Дайте определение синапса. 8. Перечислите различные виды синапсов. Чем вызвано возбуждение и торможение клеточных мембран? 9. Какие виды нервных волокон существуют и каково их строение?

Практическая работа 3

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ НЕРВНЫХ КЛЕТОК

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Окончания нервных отростков выполняют функцию передачи информации. Дендриты и их выпячивания образуют *дендритическую зону*, представляющую главное рецепторное поле, обеспечивающее прием сигналов. Окончания аксонов – *телодендроны* служат конечным аппаратом, благодаря которым осуществляется дальнейшую передачу сигнала – на эффекторную клетку (нервную или мышечную). В этой связи рассматривают эффекторные, рецепторные и синаптические нервные окончания.

Эффекторные окончания – это окончания аксонов нервных клеток, которые передают сигнал на мышечные или секреторные клетки рабочего органа. Эффекторные окончания в поперечнополосатых мышцах называются *нервно-моторными* окончаниями, они являются окончаниями аксонов мотонейронов передних рогов спинного мозга или двигательных ядер головного мозга. Эффекторные окончания состоят из концевых утолщений осевого цилиндра нервного волокна и участка мышечного волокна. Миелиновое нервное волокно, подойдя к мышечному волокну, теряет миелиновый слой и погружается в него. Сходное строение имеют секреторные нервные окончания. Они представляют собой концевые утолщения терминалей или утолщения по ходу нервного волокна, содержащие пресинаптические холинергические пузырьки.

Впервые идея о том, что передача возбуждения с нерва на мышцу осуществляется при помощи химического вещества, была предложена в 1877 году Э. Г. Дюбуа-Раймоном. Однако лишь в 1936 году Дейл, Фельдберг и Фогт установили, что этим веществом является ацетилхолин. Механизм передачи нервного импульса удобно рассмотреть на примере *холинергического синапса*, в котором и используется нейромедиатор ацетилхолин. Он синтезируется в нервных окончаниях и теле нейрона и накапливается в синаптических пузырьках. На начальном этапе в процессе деполяризации мембраны нервного окончания открываются *кальциевые каналы*, и ионы кальция по концентрационному градиенту поступают из внеклеточной среды внутрь нервного окончания. Они связываются со специфическими

белками (*синаптобrevин, синаптоагмин, синаптифизин*) оболочки пузырьков, в которых содержится нейромедиатор. В результате чего пузырьки сливаются с пресинаптической мембраной, и медиатор высвобождается в синаптическую щель путем *экзоцитоза*.

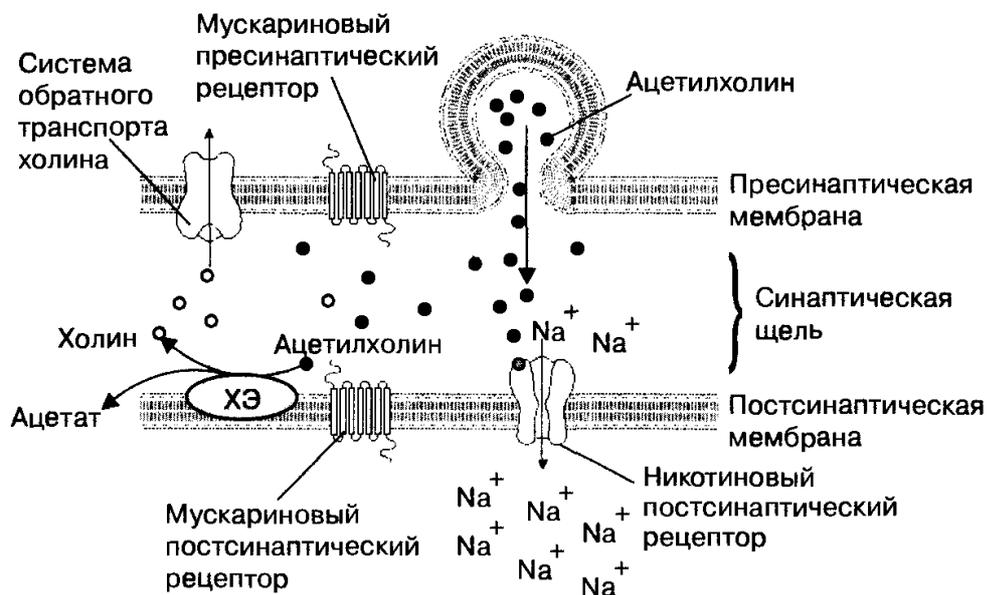


Рисунок 7 – Схема работы холинергического синапса (из книги *Нормальная физиология*, Ткаченко, 2000)

Для синтеза медиатора нужны ферменты, которые образуются на рибосомах в теле нейрона. В области пресинаптической мембраны также находятся рибосомы, митохондрии и нейрофиламенты. Митохондрии обеспечивают энергией процесс синаптической передачи, а ЭПР, где накапливаются ионы кальция, вместе с нейрофиламентами участвуют во внутриклеточном передвижении пузырьков к мембране. Пресинаптическая мембрана обеспечивает выброс нейромедиатора в синаптическую щель посредством *экзоцитоза*.

Физиологический эффект ацетилхолина на постсинаптический нейрон является результатом его воздействия на рецепторные молекулы постсинаптической мембраны. На ней находятся два вида рецепторов – N- и M-типа. Связывание ацетилхолина с *N-рецептором* открывает ионные каналы кальция и натрия, ионы поступают внутрь клетки, вызывают быструю деполяризацию постсинаптической мембраны – возбуждающий постсинаптический потенциал (ВПСП). Связывание ацетилхолина с *M-рецептором* активирует выход ионов калия и поступление анионов хлора, в результате чего развивается

гиперполяризация мембраны и возникает тормозной постсинаптический потенциал (ТПСП).

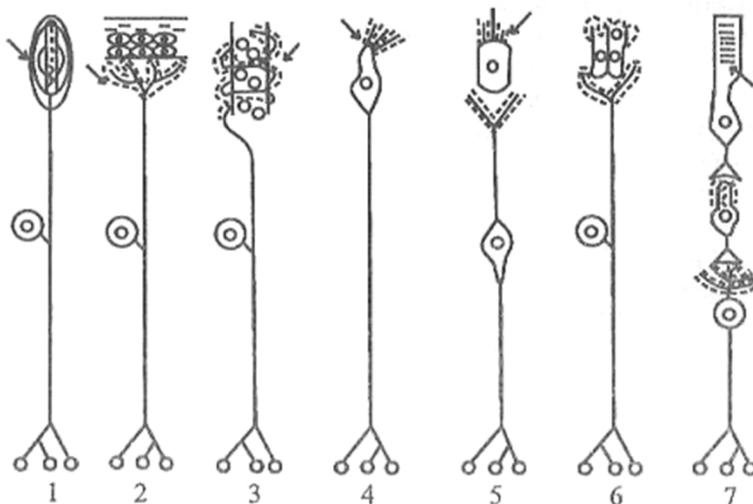


Рисунок 8 – Типы рецепторных клеток (по Г. Шеперду, 1987)
1, 2 – соматосенсорные рецепторы, 3 – механорецепторы мышц, 4 – обонятельный рецептор, 5 – слуховой и вестибулярный рецептор (механорецепторы), 6 – вкусовой рецептор, 7 – фоторецептор

Рецепторные нервные окончания рассеяны по всему организму, они воспринимают различные раздражения из внешней или внутренней среды. Собственно рецептор представляет собой терминальное ветвление *дендрита* чувствительной (рецепторной) клетки. Выделяют две большие группы рецепторов – экстерорецепторы и интерорецепторы. К экстерорецепторам (внешним) относятся слуховые, зрительные, обонятельные, вкусовые и осязательные рецепторы. К интерорецепторам (внутренним) относятся висцеро-рецепторы (сигнализирующие о состоянии внутренних органов) и вестибуло-проприорецепторы (рецепторы опорно-двигательного аппарата). Кроме того в зависимости от качества раздражителя рассматривают механорецепторы, барорецепторы, хеморецепторы, терморецепторы, осморорецепторы.

Огромное число нейронов объединяют *межклеточные контакты*, которые в конце XIX века выдающийся физиолог Чарльз Шеррингтон назвал синапс. *Синапс* – это структура, обеспечивающая передачу возбуждающих или тормозящих влияний между двумя возбудимыми клетками. Один нейрон может иметь 3 – 10 тыс. синапсов, каждый синапс закрыт клетками глии. Синапсы обеспечивают непрерывность передачи информации в нервной системе, они опосредуют передачу

сигнала от окончания аксона к эффекторной клетке – нейрону, мышечному волокну или секреторной клетке. В возбуждающих синапсах осуществляется перенос нервного импульса от одной клетки другой, а в тормозных синапсах полученный клеткой импульс препятствует ее возбуждению. Следовательно, главная функция синапса состоит в *модуляции* сигнала.

Обязательными структурами синапса являются:

1. пресинаптическое окончание, обособленный участок мембрана нервной клетки, передающий импульс. В этой области локализованы *кальциевые каналы*, способствующие слиянию синаптических пузырьков с пресинаптической мембраной и выделению медиатора в синаптическую щель.

2. синаптическая щель, пространство между клетками шириной 20-30 нм в химическом синапсе и около 2 нм в электрическом синапсе. Синаптическая щель химического синапса содержит межклеточную жидкость и полисахариды, образующие мости, обеспечивающие связь между клетками.

3. постсинаптическая мембрана, это участок плазмолеммы клетки, снабженной рецепторными зонами для восприятия соответствующего нейромедиатора.

Передача сигналов от клетки к клетке может осуществляться не только с помощью специальных молекул – *нейромедиаторов*, а также путем прямого электрического импульса в эфисах (электрических синапсах), которые были открыты в 1959 году Фуршпан и Поттер. Однако электрические синапсы в нервной системе млекопитающих встречаются редко, в области таких синапсов цитоплазмы соседних нейронов связаны щелевидными соединениями, обеспечивающими прохождение ионов из одной клетки в другую.

Электрические синапсы имеют синаптическую щель, которая на порядок меньше чем у химических синапсов. Они проводят сигнал в обе стороны без *синаптической задержки, т.е. времени, которое необходимо для освобождения медиатора нервным окончанием*. Передачу сигнала в таком синапсе не блокирует недостаток кальция, они малочувствительны к ядам, практически не утомляемы, как и все нервное волокно.

В электрическом синапсе контактирующие мембраны нейронов связаны друг с другом белковыми полуканалами, которые называются коннексоны (*connection* – связь). Участки коннексонов имеют очень низкое удельное сопротивление, благодаря чему обеспечивается высокая электрическая проводимость. Электрические синапсы

представлены в ретикулярной формации головного мозга, ядре тройничного нерва, вестибулярном ядре и оливах продолговатого мозга.

Функция электрических синапсов состоит в осуществлении срочной передачи сигналов, обеспечивающей синхронизацию электрической активности группы нейронов, например группы мотонейронов во время прыжковых движений лягушки или плавательных движений рыбы.

ПРАКТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Цель работы: рассмотреть устройство нервно-моторного окончания, химического синапса и изучить механизм передачи сигнала от клетки к клетке, выполнить практическую часть работы.

Задание 1. Рассмотрите схему строения нервно-моторного окончания, сделайте рисунок в рабочей тетради. Разными цветами выделите нервное окончание, нейролеммоцита, образующий наружную оболочку нервного волокна, структуры синаптического контакта и мышечные волокна.

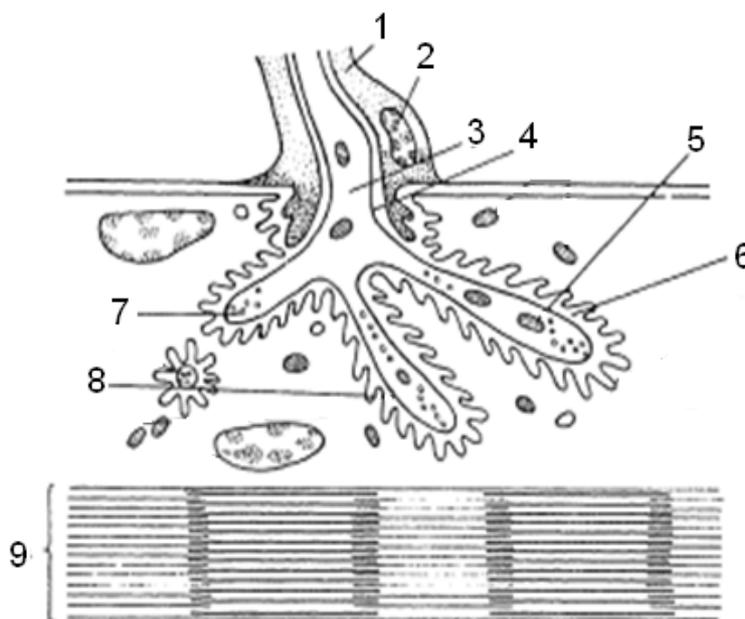


Рисунок 9 – Схема строения нервно-моторного окончания
1 – цитоплазма нейролеммоцита, 2 – ядро нейролеммоцита, 3 – осевой цилиндр нервного волокна, 4 – аксолема, 5 – пресинаптическая мембрана, 6 – синаптическая щель, 7 – синаптические пузырьки 8 – постсинаптическая мембрана, 9 – мышечные волокна

Задание 2. Рассмотрите схему синапса, сделайте рисунок в рабочей тетради. Разными цветами выделите пре-, постсинаптическую мембрану, синаптическую щель, пресинаптические пузырьки, рецепторы на поверхности постсинаптической мембраны. В рабочей тетради запишите последовательность процессов происходящих в области синаптического контакта.

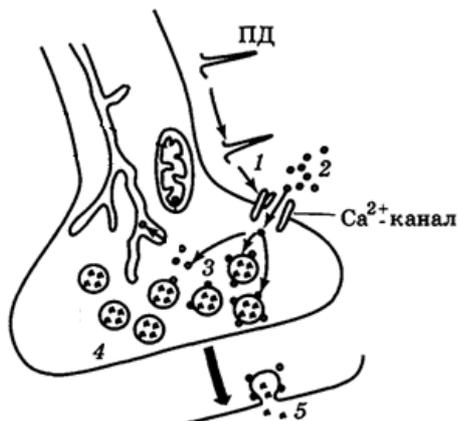


Рисунок 10 – Схема химического синапса

1 – распространение потенциала действия, 2 – входящий ток ионов кальция, 3 – пресинаптические пузырьки, 4 – пресинаптическая мембрана, 5 – постсинаптическая мембрана

Задание 3. Рассмотрите схему возникновения возбуждения, представленную на рисунке 11, сделайте рисунок в рабочей тетради. В рабочей тетради кратко поясните явления, происходящие на постсинаптической мембране.

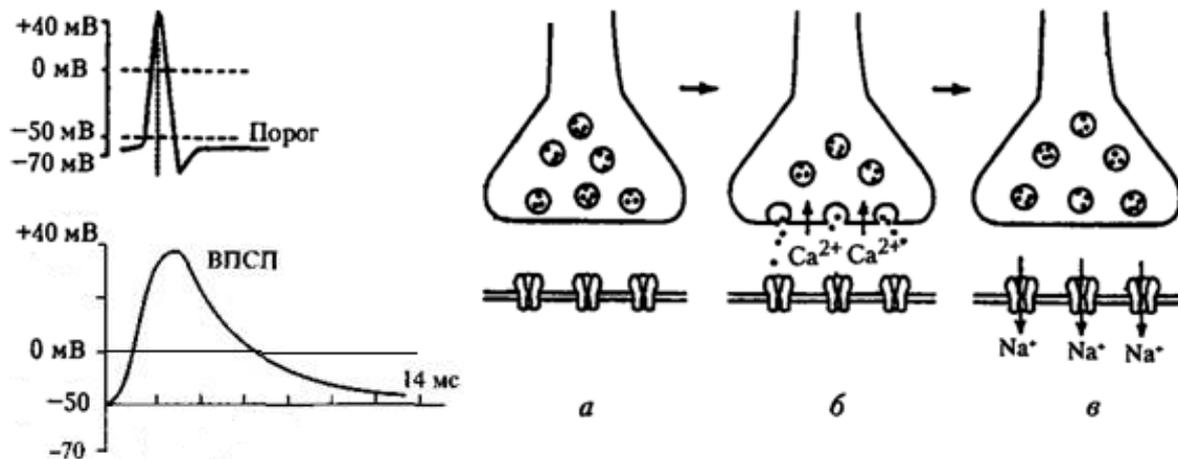


Рисунок 11 – Схема развития возбуждения

Задание 4. Рассмотрите схему возникновения торможения на постсинаптической мембране, представленную на рисунке 12, сделайте рисунок в рабочей тетради. В рабочей тетради кратко поясните явления, происходящие на постсинаптической мембране.

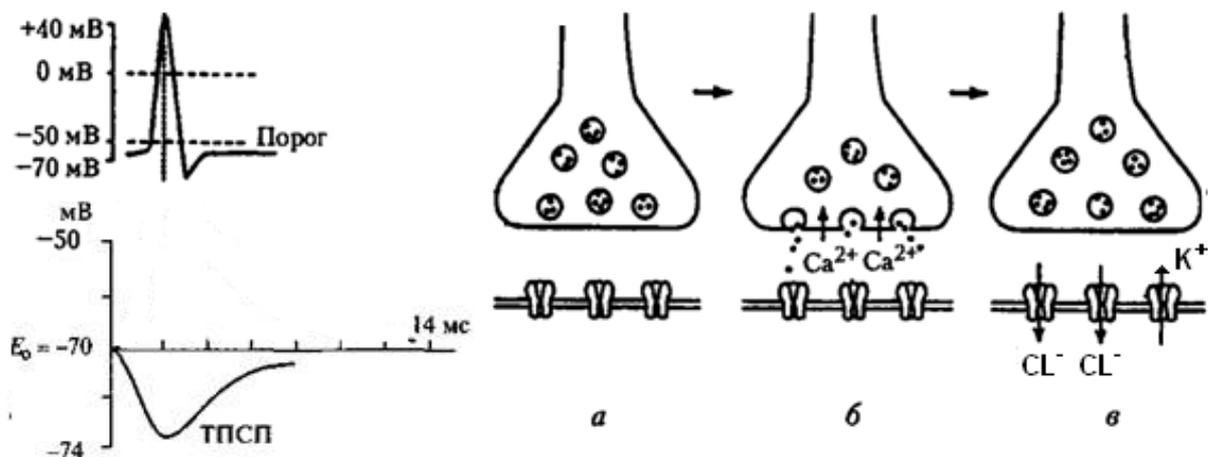


Рисунок 12 – Схема развития торможения

Задание 5. Определите, как изменится состояние мембраны и нейрона, если под действием нейромедиатора в клетку будут поступать указанные в таблице 6 ионы (поставьте плюсы или минусы в ячейки). Заполните таблицу в рабочей тетради. Сделайте вывод.

Таблица 6 – Роль ионов в процессах передачи возбуждения

Ионы	Состояние мембраны		Состояние клетки	
	деполяризация	гиперполяризация	возбуждение	торможение
K^+				
Ca^{2+}				
Na^+				
Cl^-				

Контрольные вопросы: 1. Что такое нервное окончание? 2. Назовите и охарактеризуйте виды нервных окончаний. 3. Что такое синапс? 3. Опишите строение химического синапса 4. Опишите строение электрического синапса? 5. В чем различие химического и электрического синапса? Какую роль играют коннексоны? 6.

Оцените скорость распространения нервного импульса через химический и электрический синапс. 7. Что такое возбуждающий постсинаптический потенциал? 8. Что такое тормозящий постсинаптический потенциал? 9. Что такое нейромедиаторы? Какие функции у медиаторов: ацетилхолина, норадренолина, глицина, гамма-аминомасляной кислоты?

Практическая работа 4

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Нервная система регулирует и согласовывает деятельность различных органов и систем организма, осуществляет связь организма с внешней средой и приспособление его к условиям среды, обеспечивает постоянство внутренней среды организма. Основной формой деятельности нервной системы является рефлекс.

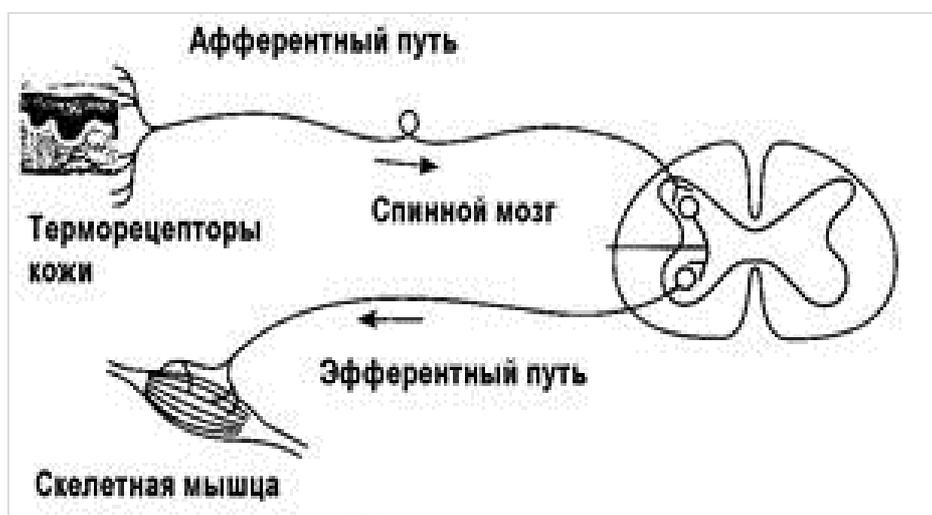


Рисунок 13 – Рефлекторная дуга спинного рефлекса

Морфофункциональную организацию нервной системы можно представить следующей схемой (рисунок 14)

Спинной мозг по своей длине состоит из 31 сегмента (участка). От каждого сегмента отходит пара спинномозговых нервов, каждый из которых начинается двумя корешками – передним и задним. Через

задние корешки возбуждение передается от рецепторов в спинной мозг, а через передние корешки – от спинного мозга к рабочим органам. Тела двигательных нейронов расположены в передних рогах спинного мозга. Связь между чувствительными нейронами и двигательными нейронами осуществляют вставочные нейроны, тела которых находятся в задних рогах спинного мозга. Спинной мозг выполняет две основные функции: рефлекторную и проводниковую.

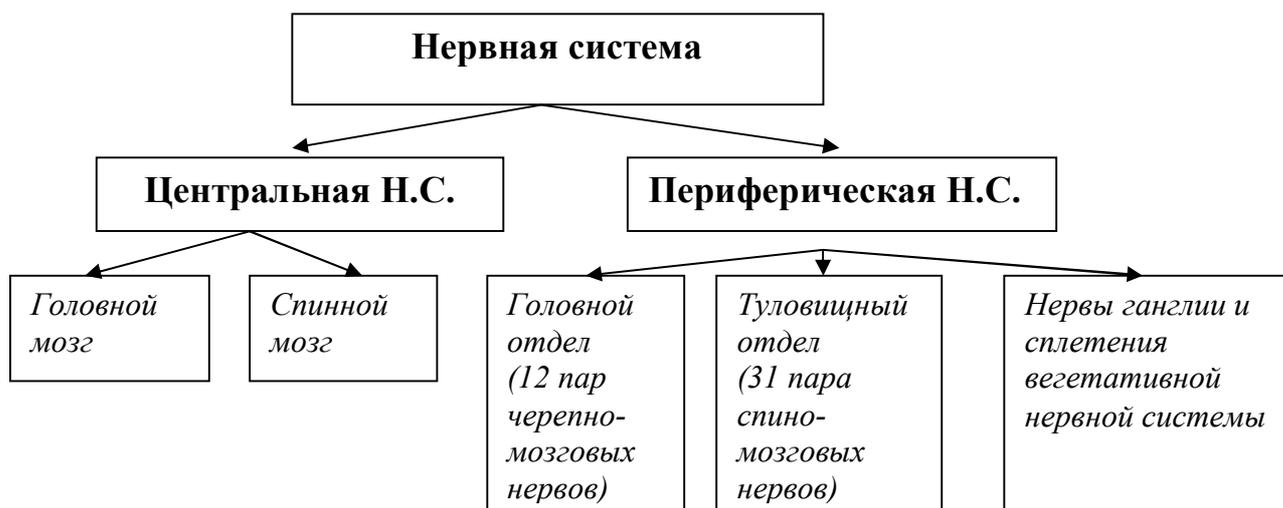


Рисунок 14 - Схема морфологической организации нервной системы

Головной мозг является главным отделом ЦНС, выполняющим высшую регуляцию двигательных, висцеральных, эндокринных функций и обеспечение сенсорных и психофизиологических процессов. Головной мозг представлен стволом, мозжечком, конечным мозгом. Ствол мозга образован продолговатым мозгом, Варолиевым мостом, средним и промежуточным мозгом. Здесь расположены ядра 12 пар черепно-мозговых нервов, нервные центры и проводящие пути, обеспечивающие рефлекторную, проводниковую и интегративную функции. В ядрах ствола мозга находятся жизненно важные центры, регулирующие дыхание, деятельность сердечно-сосудистой системы, а также центры ряда защитных и пищеварительных рефлексов – кашля, чихания, рвоты, мигания, глотания, слюноотделения. Мозжечок, является сложной интегративной структурой, которая обеспечивает двигательные и вегетативные реакции, связанные с координацией произвольных и непроизвольных движений, поддержании равновесия и регуляции мышечного тонуса. Средний мозг состоит из двух анатомических структур: пластинки четверохолмия, обеспечивающей,

рефлекторные реакции связанные с обстановочной афферентацией на зрительные (верхние холмики) и слуховые (нижние холмики) стимулы и основания ножек среднего мозга. Ножки среднего мозга разделяет мощный слой черного вещества, в котором вырабатывается дофамин, участвующий в регуляции моторной функции, тонуса мышц, мотивационно поведенческих реакциях. А также красное ядро, которое контролирует тонус мышц посредством краснойдерно-спинномозгового пути, входящего в экстропирамидальную систему мозга. Промежуточный мозг включает два отдела – таламус (зрительный бугор) и гипоталамус. В таламус поступает информация от рецепторов органов чувств, и происходит первичная оценка ее значимости. Важная информация направляется дальше в кору больших полушарий. В ядрах гипоталамуса находятся центры регуляции обмена веществ, температуры тела, сна и бодрствования, центры голода и насыщения, жажды и питья. Здесь же находятся подкорковые центры удовольствия, ярости, агрессии и страха. Гипоталамус регулирует сложные двигательные рефлексы, обеспечивающие поведение, например при опасности, поиске пищи и т.д. В гипоталамусе находятся высшие центры симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы. Нейроны некоторых ядер гипоталамуса вырабатывают биологически активные вещества, участвующие в регуляции деятельности желез внутренней секреции и в гуморальной регуляции функций организма. В ствол мозга включена ретикулярная формация, обеспечивающая активацию и торможение структур мозга, точный анализ и синтез сенсорной информации, координацию простых и сложных движений, реализует влияния психической сферы на осуществление сложной двигательной поведенческой деятельности человека.

Высшим центром является конечный мозг, который представлен: базальными ганглиями, проводящими путями и сложно организованной корой больших полушарий. Кора отвечает за восприятие всей поступающей в мозг информации, ее обработку и анализ, за управление всеми сложными мышечными движениями. Разные участки коры, выполняющие различные функции, делят её на сенсорные, ассоциативные и двигательные зоны. В сенсорных областях затылочной доли находится зрительная зона, в коре височной доли – слуховая зона, в теменной доле расположена соматосенсорная область, которая является зоной кожно-мышечной чувствительности, в островковой и нижней части височной доли - зона обонятельной и вкусовой чувствительности. Моторная кора находится в лобной доле и

контролирует осознанную двигательную активность. Ассоциативная область коры осуществляет синтез сенсорной и моторной информации обеспечивающей формирование процессов связанных с целенаправленной деятельностью, организацией поведенческих программ и принятием решений.

Различные структуры мозга объединяются в сложные функциональные системы, среди которых можно выделить: сенсорная система, лимбическая система, экстро- и пирамидальная системы, автономная система.

Сенсорная система создает ощущения и восприятие окружающего мира, контролирует правильность совершаемых человеком движений, используется в качестве обратной связи для регуляции физиологических процессов и поддерживает необходимую для бодрствования активность мозга.

Лимбическая система участвует в осуществлении эмоционально-мотивационного поведения. Особенностью лимбической системы является наличие простых двусторонних связей, образующих замкнутые круги: круг Пейпеца (участвует в процессах запоминания, обучения, в формировании мотиваций и эмоций), круг Наута (регулирует агрессивно-оборонительные, пищевые и сексуальные формы поведения.)

Экстрапирамидальная (стриополитарная) и пирамидальная системы объединяют двигательные центры коры, подкорковые и стволовые ядра головного мозга, сообщающиеся между собой проводящими путями. Основными физиологическими функциями являются координация движений, регуляция мышечного тонуса и поддержание позы, организация двигательных проявлений эмоций.

Автономная нервная система контролирует работу внутренних органов и не подчиняется воле человека. Функция АНС состоит в поддержании постоянства внутренней среды организма (гомеостаза). Реализация этой функции обеспечивается путем согласования работы симпатического и парасимпатического отделов.

ПРАКТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Цель работы: познакомиться с рефлекторной деятельностью и другими морфофункциональными особенностями центральной нервной системы, овладеть методами оценки функционального состояния АНС.

Оборудование: тонометр, молоточек, камертон линейка, секундомер, светоизолирующая повязка.

Ход работы

Задание 1. В рабочей тетради нарисуйте рефлекторную дугу коленного рефлекса, введите обозначения и подпишите рисунок. Коленный рефлекс возникает при ударе молоточком по сухожилию четырехглавой мышцы бедра ниже коленной чашечки. Рефлекторная дуга должна включать два нейрона, центр рефлекса находится в II - IV поясничном сегменте спинного мозга. Ответная реакция - сокращение четырехглавого разгибателя бедра и разгибание голени.

Коленный рефлекс снижается или исчезает при нарушении рефлекторной дуги. При поражении центрального двигательного нейрона выше 3-го поясничного сегмента приводит к повышению коленного рефлекса. При поражении пирамидного пути наблюдается маятниковый тип данного рефлекса (более частые ритмические колебания голени).

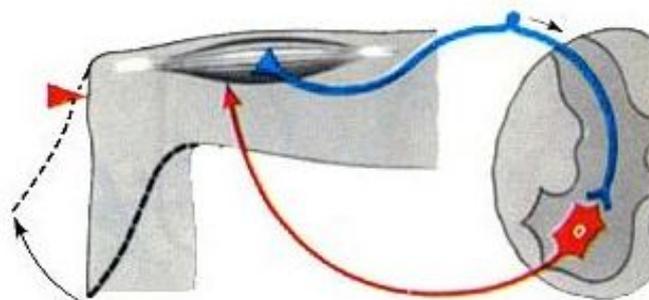


Рисунок 15 - Схема коленного рефлекса

Задание 2. Дыхательно-сердечный рефлекс Геринга. При задержке дыхания на высоте глубокого вдоха повышается тонус ядер блуждающего нерва (расположены в продолговатом мозге и имеют в своем составе волокна парасимпатической нервной системы), что проявляется в норме уменьшением частоты сердечных сокращений и замедлением пульса на 4-6 уд/мин.

Подсчитайте частоту пульса у испытуемого, находящегося в положении сидя; затем он делает глубокий вдох и на высоте вдоха задерживает дыхание. Повторно подсчитайте пульс во время задержки

вдоха в течение 15 секунд (начав отсчет через 2-3 секунды после начала задержки дыхания).

Замедление пульса более чем на 6 ударов в минуту указывает на повышение возбудимости парасимпатической части автономной нервной системы. Замедление менее чем на 4 удара или учащение пульса (извращенная реакция) указывают на понижение возбудимости парасимпатической нервной системы.

Объясните механизм наблюдавшегося изменения ЧП у испытуемого. Нарисуйте схему рефлекторной дуги данного рефлекса. Сделайте заключение о состоянии тонуса парасимпатического отдела ВНС у испытуемого.

Работа № 3 Глазосердечный рефлекс (рефлекс Даньини – Ашнера). У человека при надавливании на глазные яблоки частота сердечных сокращений обычно уменьшается, что объясняется рефлекторным возбуждением ядер глазодвигательного нерва. Рефлекторная дуга этого рефлекса состоит из афферентных волокон глазодвигательного нерва, ядра которого расположены в среднем мозге и эфферентных волокон блуждающего нерва, которые оказывают тормозящее влияние на сердце. Рефлекторная реакция появляется через 2–5 с и исчезает через 20–60с после прекращения воздействия.

В положении сидя подсчитайте исходную частоту сердечных сокращений (пульс) за 1 минуту. Попросите испытуемого закрыть глаза. Через марлевые салфетки двумя пальцами, указательным и большим, одновременно надавите на оба глаза, не вызывая болезненных ощущений, в течение 20–30 секунд. Снова подсчитайте пульс. Замедление пульса на 4–12 ударов в минуту свидетельствует об усилении активности парасимпатического отдела ВНС и о нормальной вегетативной регуляции. Если пульс замедляется более чем на 12 ударов в минуту, то это говорит о преобладании тонуса парасимпатической нервной системы. Если пульс замедляется на меньшую величину или наблюдается его учащение, то это свидетельствует о преобладании тонуса симпатической нервной системы или о вегето-сосудистой дистонии. Отсутствие изменений или учащение сердечных сокращений свидетельствует о возможных нарушениях вегетативной регуляции сердца.

Нарисуйте рефлекторную дугу данного рефлекса. Сделайте вывод о функциональном состоянии АНС. Полученные результаты внесите в тетрадь. Объясните возможный механизм изменений частоты

сердечных сокращений. Подсчитайте среднюю величину возникшей рефлекторной реакции.

Задание 4. Оценить функциональное состояние АНС. Определение вегетативного индекса (Кердо) позволяет оценить тонус АНС в покое. Вегетативный индекс отражает направленность и величину тонуса симпатического или парасимпатического отдела автономной нервной системы. Для его расчета необходимо определить пульс и артериальное давление обследуемого. Расчет вегетативного индекса Кердо производится по следующей формуле:

$$\text{ВИК} = (1 - \text{ДД} / \text{ЧСС}) \times 100 \quad (5)$$

где ВИК – величина индекса Кердо;

ДД – величина диастолического давления;

ЧСС – частота сердечных сокращений (пульс).

Сделайте вывод, учитывая, что положительные значения индекса свидетельствуют о преобладании симпатического тонуса, нулевые о равновесии вегетативного тонуса, а отрицательные о преобладании парасимпатического тонуса (ваготонии).

Задание 5. Измерение времени простой двигательной реакции человека. Время двигательной реакции или скрытое (латентное) время сенсомоторной реакции человека является одной из наиболее важных характеристик функционального состояния центральной нервной системы и развития физического качества быстроты. Этот показатель измеряется временем от подачи сигнала (свет, звук, речевая команда) до ответного движения испытуемого. Оно складывается из времени, затрачиваемого на восприятие сигнала, его обработку в коре больших полушарий и формирование двигательного ответа.

Приблизительная оценка времени двигательной реакции возможна с помощью линейки длиной 30-50 см или гимнастической палки с делениями через 1 см. Линейка или палка удерживается экспериментатором вертикально так, чтобы нижний конец с началом отсчета делений находился между большим и указательным пальцами вытянутой вперед руки испытуемого. При опускании палки испытуемый должен как можно раньше успеть схватить её. Учитывается в сантиметрах место захвата по верхней части кисти. После 3-5 проб вычисляется средняя величина. Чем она меньше, тем короче время двигательной реакции.

Сделайте вывод о физическом качестве быстроты испытуемого сравнительно результатов группы.

Ситуационные задачи:

1 В период холодов домашних животных обитающих в не отапливаемых помещениях необходимо усиленно кормить, что бы они пережили зиму. Объясните данную необходимость с точки зрения физиологии. При действии холода на организм человека, какие структуры головного мозга активируются?

2 Сразу после приёма ледяной воды температура кожи повышается. Чем можно объяснить этот, казалось бы, парадоксальный эффект?

3 При раздражении слабым электрическим током коры головного мозга животного в эксперименте наблюдаются сокращения мышц туловища и конечностей правой половины тела. Какие отделы коры при этом раздражаются?

4 Стоит ли плотно завтракать перед экзаменом. Почему?

5 При нервном возбуждении принято использовать дыхательную гимнастику. Объясните механизм действия.

6 При чтении лежа портится зрение. Почему?

Контрольные вопросы: Какие структуры мозга входят в ствол мозга? Какие структуры образуют задний мозг? Назовите функциональные особенности продолговатого мозга. Назовите функциональные особенности мозжечка. Назовите функциональные особенности среднего мозга. Назовите функциональные особенности промежуточного мозга. Где локализованы двигательные области в коре? Назовите основные сенсорные области коры? Каковы функции ретикулярной формации? Какие отличия симпатического от парасимпатического отдела ВНС.

Практическая работа 5

ФИЗИОЛОГИЯ ДВИЖЕНИЙ

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Двигательная активность человека регулируется различными отделами ЦНС, в основе которого лежит рефлекторный механизм кольцевого регулирования и механизм центральных команд. Мышцы служат эффекторами, выполняющими команды нервных центров и способных путем обратной связи посылать афферентную информацию от проприорецепторов к нервным центрам спинного и головного мозга регулировать свою активность.

Мышечная ткань составляет основную массу мышц и осуществляет их сократительную функцию. Основу мышечного волокна составляют тонкие нити – миофибриллы, которые образованы сократительными белками: актином и миозином. Миофибриллы разделены Z-мембранами на отдельные участки – саркомеры, в средней части которых расположены преимущественно миозиновые нити, а актиновые нити прикреплены к Z-мембранам по бокам саркомера. Взаимодействие актиновых и миозиновых нитей обеспечивает сокращение мышечных волокон. Такая модель носит название теории «скользящих нитей». Сокращение осуществляется в результате укорочения множества последовательно соединенных саркомеров в миофибриллах. Тонкие актиновые нити скользят вдоль толстых миозиновых, которые содержат поперечную головку шейку и хвост (поперечные мостики), связывающие миозиновую нить с соседними актиновыми. Каждая миозиновая головка имеет химический центр, который может присоединять и расщеплять АТФ, генерируя энергию и мышечную силу. Когда к головке молекулы миозина присоединяется АТФ, то мостик на короткое время располагается под тупым углом, при расщеплении АТФ головка приподнимается и переходит в энергизированное положение, при котором она может связываться с актиновой нитью. Сами белки при этом не сокращаются и длина нитей не меняется при растяжении мышцы (рисунок 15).

Передача возбуждения с нервного волокна на мышечное осуществляется через аксон мотонейрона, который при входе в скелетную мышцу ветвится и каждая веточка участвует в формировании нервно-мышечного окончания (Рисунок в работе 9).

Потенциал действия, передающийся с помощью медиатора, приводит постсинаптическую мембрану в состояние деполяризации. Развитие деполяризации распространяется на внутриклеточные структуры мышечных волокон и провоцирует выброс ионов Ca^{2+} , которые катализируют реакцию взаимодействия актиновых и миозиновых фибрилл.

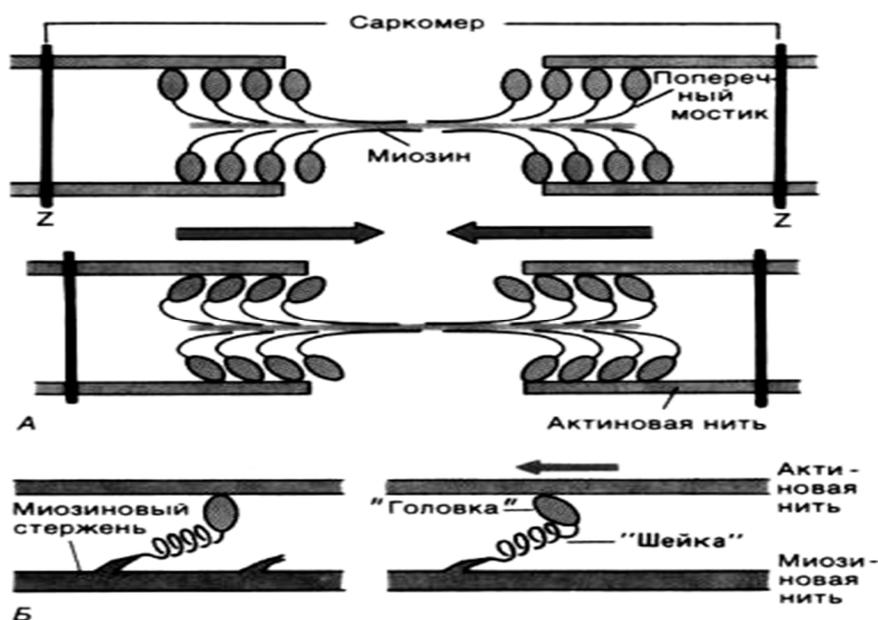


Рисунок 16 – Структура саркомеры при работе мышцы
А. Модель механизма сокращения, Б. Модель механизма генерирования силы поперечными мостиками

Мышцы в зависимости от характера выполняемых движений бывают: фазные (быстро сокращаются и быстро устают) - собственно обеспечивающие движения и тонические (медленно сокращаются и долго не устают) – участвуют в поддержании позы.

Организация двигательной активности имеет многоуровневый характер.

1. На уровне спинного мозга осуществляется рефлекторный акт мышечного тонуса, при котором раздражение проприорецепторов по толстым афферентным волокнам достигает задних рогов спинного мозга и без участия вставочных нейронов передается на мотонейроны передних рогов, вызывая тоническое напряжение мышц (сухожильные рефлексы).

2. В осуществлении установочных рефлексов (рефлексы поддержания позы) большое значение имеют продолговатый и средний мозг. Статические рефлексы возникают при изменении положения тела

или его частей в пространстве. Стато-кинетические рефлексy компенсируют отклонения тела при ускорении или замедлении прямолинейного.

3. В регуляции тонуса скелетной мускулатуры участвуют пирамидная и экстрапирамидная система, структурными элементами которой являются базальные ганглии, красные ядра среднего мозга и ретикулярная формация ствола мозга. Пирамидная система проводит сигналы к мотонейронам спинного мозга, облегчая протекание актуальных спинномозговых рефлексов, обеспечивает контроль за потоком афферентных сигналов в нервные центры. Экстрапирамидная система оказывает обобщенные воздействия на позно-тонические реакции организма от коры, мозжечка, промежуточного мозга и подкорковых ядер.

Усиление тонуса мышц-сгибателей вызывают корковые влияния, передающиеся к нейронам спинного мозга по пирамидной системе, а также через красные ядра среднего мозга и частично через ретикулярную формацию. Повышение тонуса мышц разгибателей осуществляется через вестибулярные ядра продолговатого мозга к вставочным и двигательным нейронам передних рогов спинного мозга. За управление ритмическими движениями, автоматическими и содружественными движениями конечностей отвечают активирующие и угнетающие отделы ретикулярной формации. Они влияют на силу и темп сокращения мышц.

4. За контроль над распределением тонуса скелетных мышц, поддержанием позы и равновесием тела принимает на себя мозжечок. Доказательством этого служит падение тонического напряжения мышц (атония) или ненормальное распределение тонуса мышц конечностей, вызывающее нарушение походки (атаксия) при мозжечковых расстройствах.

5. Высший контроль тонической активности мышц осуществляет кора больших полушарий, в частности ее моторные, и премоторные лобные области. С ее участием происходит выбор наиболее целесообразной для данного момента позы тела, обеспечивается ее соответствие двигательной задаче. Моторные и премоторные области коры посылают импульсы к отдельным мышцам, обеспечивая ритмичность движений и последовательность движений. Субъективное ощущение движений осуществляется соматосенсорной корой. Нижние теменные области коры формируют представления о взаимном расположении различных частей тела и положении тела в пространстве, обеспечивают точную адресацию моторных команд к отдельным мышцам и пространственную

ориентацию движений. Области коры, относящиеся к лимбической системе, ответственны за эмоциональную окраску движений.

Высшая регуляция произвольных движений осуществляется ассоциативной корой передних лобных областей. Здесь дается сознательная оценка текущей ситуации и предвидение возможного будущего, выработка цели и задачи поведения, программирование произвольных движений, их контроль и коррекция. Соответствие выполняемых действий поставленным задачам придает движениям человека определенную целесообразность и осмысленность.

ПРАКТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Цель работы: с помощью метода кистевой динамометрии определить силу мышечного сокращения у студентов группы, оценить влияние зрительной афферентации на регуляцию движений.

Задание 1. Определите силу мышц кистей рук с помощью кистевого динамометра. Для этого производится замер мышечной силы обеих рук, измерение производится пять раз для каждой руки. Между каждым замером делайте перерыв 10-15 секунд, результаты занесите в таблицу 7.

Таблица 7 – Результаты измерения

№	Правая рука	Левая рука
1		
2		
3		
4		
5		
$M \pm m$		

Из пяти значений выберите лучший результат – силу мышц кисти (СК). Рассчитайте среднее значение силы сжатия кисти и определите ведущую руку. С помощью формулы (1) рассчитайте динамометрический индекс (ДИ) и оцените силу мышечного сокращения для левой и правой кисти:

$$ДИ = СК / МТ \quad (6)$$

где СК – сила мышц кисти, кг; МТ – масса тела, кг

Таблица 8 – Динамометрический индекс

Группа	Оценка			
	отлично	хорошо	удовлетворительно	плохо
Мужчины	> 0,8	0,7-0,8	0,6-0,69	< 0,6
Женщины	> 0,6	0,56-0,60	0,40-0,55	< 0,4

Задание 2. Оцените показатель снижения работоспособности мышц кисти. Для этого испытуемый по команде через каждые 5 секунд выполняет одно максимальное усилие ведущей рукой на динамометре 10 раз подряд. Каждый результат заносится в таблицу 9.

Таблица 9 – Динамика работоспособности

№	Время, сек.									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Сила, кг										

По результатам измерения постройте график зависимости силы кисти (ось Y) от времени измерения (ось X) и определите коэффициент снижения работоспособности мышцы КС:

$$КС = [(СК_1 - СК_{мин}) / СК_{макс}] \cdot 100\% \quad (7)$$

где СК₁ – величина начального мышечного усилия, кг; СК_{мин} – минимальная величина мышечного усилия, кг; СК_{макс} – максимальная величина мышечного усилия, кг.

Задание 3*. Определите статическую мышечную выносливость. Для этого испытуемый после отдыха по команде сжимает кистевой динамометр, стараясь довести стрелку до максимального значения, и удерживает ее как можно дольше. Экспериментатор засекает время удержания динамометра и заносит полученный результат в таблицу 10².

² - в таблице 4 записываются значения для всей группы

Таблица 10 – Статическая мышечная выносливость

№	Правая рука	Левая рука
1		
2		
...		
$M \pm m$		

Определите статическую работу кисти ведущей руки по формуле (8):

$$A = P \cdot t \quad (8)$$

где P – развиваемое усилие, кг, t – время, в течение которого поддерживается это усилие, сек.

Сделайте вывод по результатам выполненных заданий.

Задание 4. Оцените индивидуальную и групповую координацию движений студентов группы с помощью пробы Ромберга с изменениями. Для выполнения задания студенты разбиваются на пары, задание выполняется по очереди.

Ход работы

Испытуемый, плотно сдвинув стопы, голова приподнята, руки разведены в стороны, глаза закрыты, поднимает согнутую в колене ногу (поверхность бедра параллельна полу). Экспериментатор засекает по секундомеру время и определяет момент, когда испытуемый начнет терять устойчивость, делает запись. После короткого перерыва (3-5 мин) испытуемый повторяет пробу, но при выполнении оставляет глаза открытыми. Экспериментатор заносит результат в таблицу. Испытуемый и экспериментатор меняются местами. После выполнения пробы студентами группы делается обобщённая таблица, в которую заносятся все измерения. Для каждой колонки вычисляются следующие значения: средняя арифметическая, стандартная ошибка среднего значения, результаты измерения и вычисления заносят в таблицу 11.

Таблица 11 – Результаты оценки координации движения студентов

№ п/п	Время, сек	
	Закрытые глаза	Открытые глаза
1		
2		
3		
...		
Среднее арифметическое		
Стандартное отклонение		

Стандартное отклонение SD можно оценить по формуле (9):

$$SD = \sqrt{(\Sigma(X - X_{cp}) / (n - 1))}, \quad (9)$$

Положительным является результат, при котором испытуемый удерживает положение тела в течение 15 секунд и более с закрытыми глазами. Для сравнения средних значений времени до потери равновесия с закрытыми и открытыми глазами используйте *F* - критерий Фишера. Он вычисляется по следующей формуле:

$$F = SD^2_1 / SD^2_2 \quad (10)$$

где SD^2_1 – большая дисперсия, SD^2_2 – меньшая дисперсия.

Вычисленное значение критерия Фишера, сравните с табличным значением (Приложения А) для уровня значимости ($\alpha = 0,05$) и соответствующих чисел степеней свободы ν_1 и ν_2 . Число степеней свободы числителя определяется по формуле (11):

$$\nu_1 = n_1 - 1 \quad (11)$$

где n_1 – число вариантов для большей дисперсии.

Число степеней свободы знаменателя определяется по формуле (12):

$$\nu_2 = n_2 - 1 \quad (12)$$

где n_2 – число вариант для меньшей дисперсии.

Если вычисленное значение F-критерия больше табличного, то дисперсии считаются различными. Следовательно, различие между групповыми средними времени удержания равновесия при закрытых и открытых глазах достоверно различаются.

Сформулируйте вывод.

Ситуационные задачи:

1. Как убедиться, что при раздражении нерва нервно-мышечного препарата в нём возникает возбуждение?

2. В эксперименте у спинальной лягушки вызывали сгибательный рефлекс, погружая лапку в слабый раствор кислоты. Проявится ли данный рефлекс при удалении кожи лапки?

Контрольные вопросы. Опишите механизм мышечного сокращения. Как происходит генерация энергии в саркомерах? Поясните функциональные особенности фазных и тонических мышц? Назовите основные принципы организации движений. Как осуществляется регулирование мышечного тонуса? Как осуществляется регулирование установочных рефлексов? Какое значение в регуляции движения имеет мозжечок? Как осуществляется высшая регуляция произвольных движений? Объясните роль нисходящих систем в регуляции движений.

Литература

1. Смирнов, В.М. Физиология сенсорных систем и высшая нервная деятельность / В.М. Смирнов, С.М. Будылина. - М.: Медицина, 2003. - 304 с.
2. Шульговский, В. В. Основы нейрофизиологии: Учебное пособие для студентов вузов. - М.: Аспект Пресс, 2000. - с. 277.
3. Хомутов, А.Е. Анатомия центральной нервной системы: учебное пособие / А.Е. Хомутов, С.Н. Кульба. – Ростов н/Д: Феникс, 2010. – 315 с.
4. Козлов, В.И. Анатомия нервной системы / В.И. Козлов, Т.А. Цехмистренко. - М.: Мир, 2003. - 208 с.
5. Батуев, А.С. Физиология поведения. Нейрофизиологические закономерности / А.С. Батуев. - Л.: Наука, 1986. - 340 с.
6. Александров, Ю.И. Психофизиология / Ю.И.Александров. - М.: Медицина, 2001. - 230 с.
7. Михайлова, Н.Л. Физиология центральной нервной системы: учебное пособие / Н.Л. Михайлова, Л.С. Чемпалова. – Ульяновск: УлГУ, 2010. – 164 с.
8. Сапин, М. Р. Анатомия человека. В 2-х томах. Том 2 / М. Р. Сапин, Г. Л. Билич. - М.: Оникс 21 век, 2003. - 389 с.
9. Сапин, М. Р. Анатомия человека / М. Р. Сапин, Г. Л. Билич. - М.: Высшая школа, 1989. - 544 с.
10. Курепина, М. М. Анатомия человека / М. М. Курепина, А. П. Ожигова, А. Никитина. - М.: Владос, 2003. - 415 с.
11. Липченко, В. Я. Атлас нормальной анатомии человека / В. Я. Липченко, Р. П. Самусев. - М.: Медицина, 2005. - 319 с.
12. Привес, М. Г. Анатомия человека / М. Г. Привес, Н. К. Лысенков, В. И. Бушкович. - СПб.: Издательство «Диля», 1998.-64 0с.
13. Синельников, Р. Д. Атлас анатомии человека. В 3-х томах. Том 4 / Р. Д. Синельников. - М.: Медицина, 1990. 472 с.
14. Фениш, Х. Карманный атлас анатомии человека на основе Международной номенклатуры / Х. Фениш, В. Даубер. - СПб.: Издательский дом СПбМАПО, 2004. - 464 с.
15. Морфология человека: учебное пособие / Б. А. Никитюк [и др.]; под ред. Б. А. Никитюка. - М.: Издательство Московского университета, 1990. - 344 с.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица А – Значения F-критерия Фишера ($\alpha = 0,05$)

$\nu_1 \backslash \nu_2$	1	2	3	4	5	6	8	12	24	∞
1	161,5	199,5	215,7	224,6	230,2	233,9	238,9	243,9	249,0	254,3
2	18,51	19,00	19,16	19,25	19,30	19,33	19,37	19,41	19,45	19,50
3	10,13	9,55	9,28	9,12	9,01	8,94	8,84	8,74	8,64	8,53
4	7,71	6,94	6,59	6,39	6,26	6,16	6,04	5,91	5,77	5,63
5	6,61	5,79	5,41	5,19	5,05	4,95	4,82	4,68	4,53	4,36
6	5,99	5,14	4,76	4,53	4,39	4,28	4,15	4,00	3,84	3,67
7	5,59	4,74	4,35	4,12	3,97	3,87	3,73	3,57	3,41	3,23
8	5,32	4,46	4,07	3,84	3,69	3,58	3,44	3,28	3,12	2,93
9	5,12	4,26	3,86	3,63	3,48	3,37	3,23	3,07	2,90	2,71
10	4,96	4,10	3,71	3,48	3,33	3,22	3,07	2,91	2,74	2,54
11	4,84	3,98	3,59	3,36	3,20	3,09	2,95	2,79	2,61	2,40
12	4,75	3,88	3,49	3,26	3,11	3,00	2,85	2,69	2,50	2,30
13	4,67	3,80	3,41	3,18	3,02	2,92	2,77	2,60	2,42	2,21
14	4,60	3,74	3,34	3,11	2,96	2,85	2,70	2,53	2,35	2,13
15	4,54	3,68	3,29	3,06	2,90	2,79	2,64	2,48	2,29	2,07
16	4,49	3,63	3,24	3,01	2,85	2,74	2,59	2,42	2,24	2,01
17	4,45	3,59	3,20	2,96	2,81	2,70	2,55	2,38	2,19	1,96
18	4,41	3,55	3,16	2,93	2,77	2,66	2,51	2,34	2,15	1,92
19	4,38	3,52	3,13	2,90	2,74	2,63	2,48	2,31	2,11	1,88
20	4,35	3,49	3,10	2,87	2,71	2,60	2,45	2,28	2,08	1,84
21	4,32	3,47	3,07	2,84	2,68	2,57	2,42	2,25	2,05	1,81
22	4,30	3,44	3,05	2,82	2,66	2,55	2,40	2,23	2,03	1,78
23	4,28	3,42	3,03	2,80	2,64	2,53	2,38	2,20	2,00	1,76
24	4,26	3,40	3,01	2,78	2,62	2,51	2,36	2,18	1,98	1,73
25	4,24	3,38	2,99	2,76	2,60	2,49	2,34	2,16	1,96	1,71
26	4,22	3,37	2,98	2,74	2,59	2,47	2,32	2,15	1,95	1,69
27	4,21	3,35	2,96	2,73	2,57	2,46	2,30	2,13	1,93	1,67
28	4,20	3,34	2,95	2,71	2,56	2,44	2,29	2,12	1,91	1,65
29	4,18	3,33	2,93	2,70	2,54	2,43	2,28	2,10	1,90	1,64
30	4,17	3,32	2,92	2,69	2,53	2,42	2,27	2,09	1,89	1,62

Учебное издание

КОЖЕДУБ Т. И., ДРОЗДОВ Д. Н.

**ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ
ПОВЕДЕНИЯ**

Практическое руководство
для студентов специальности 1 - 23 01 04
«Психология»
Часть 1

В авторской редакции

*Подписано в печать 01.11.2016 (29) Формат 60 x 84 1/16. Бумага
писчая №1. Гарнитура «Тайме». Усл. печ. л. 2,03. Уч. - изд.л. 2,8. Тираж
25 экз.*

*Отпечатано в учреждении образования
«Гомельский государственный университет
имени Франциска Скорины»
246019, г. Гомель, ул. Советская, 104*